Phyt.
609 F

LEHRBUCH

DER

BOTANIK

NACH DEM

GEGENWÄRTIGEN STAND DER WISSENSCHAFT

BEARBEITET

VON

Dr. JULIUS SACHS,

ORDENTLICHEM PROFESSOR DER BOTANIK IN WÜRZBURG.

ZWEITE VERMEHRTE UND THEILWEISE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 453 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELN ENGELMANN.

1870.

17 D

BIBL. MEDICA
NORMANNIS

Das Recht der Uebersetzung in die französische und englische Sprache hat sich der Verleger vorbehalten.

167.

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Vorrede.

Das hier vorliegende Lehrbuch der Botanik soll den Anfänger in den gegenwärtigen Zustand unserer Wissenschaft einführen, es soll ihn nicht nur mit den wichtigsten bereits festgestellten Thatsachen des Pflanzenlebens bekannt machen, sondern auch auf die Theorieen und Probleme hinweisen, mit denen sich die botanische Forschung jetzt vorwiegend beschäftigt; die Anordnung des Stoffes, die Gliederung des Ganzen, die Darstellungsweise im Einzelnen ist ausschliesslich auf diesen Zweck berechnet. Weitläufige Auseinandersetzungen über Fragen von mehr untergeordneter Bedeutung habe ich vermieden, um die Bestimmtheit der Umrisse des Bildes, welches ich entwerfen wollte, nicht zu verwischen; nur wo es sich um die Feststellung von Thatsachen oder um die Begründung von Ansichten fundamentaler Bedeutung handelte, habe ich mir hin und wieder einige kritische Bemerkungen gestattet.

Die geschichtliche Entwickelung botanischer Begriffe und Anschauungsweisen gehört meiner Ansicht nach nicht in ein Lehrbuch der Botanik; die Darstellung würde dadurch nur verwickelt, das System zusammenhängender Begriffe, die Logik der Thatsachen gestört.

Es wäre daher auch überflüssig gewesen, wissenschaftliche Arbeiten, die nur noch historisches Interesse haben, zu citiren; bei den Citaten kam es mir vielmehr vor Allem darauf an, dem Anfänger solche Schriften zu nennen, in denen er ausführlichere Belehrung über Dinge findet, die ich hier nur kurz berühren konnte; zuweilen habe ich auch Arbeiten Anderer nur desshalb citirt, weil sie von den meinigen abweichende Ansichten vertreten; der Anfänger wird so in den Stand gesetzt, sich selbst ein Urtheil zu bilden. Ein Theil der Citate hat endlich nur den Zweck, die Autoritäten zu nennen, auf die ich mich bei Erwähnung solcher Thatsachen stütze, die ich nicht, oder nicht hinreichend aus eigener Anschauung kenne. Uebrigens wird ein aufmerksamer Leser aus meiner Behandlung der Literatur auch leicht die Namen und die Bedeutung derjenigen Forscher kennen lernen, welche zumal in neuerer Zeit die Wissenschaft wesentlich gefördert haben.

Die weit überwiegende Mehrzahl der Abbildungen sind Originale, viele das Resultat langwieriger Untersuchungen; bei den Copieen ist der Name des Autors, dem sie entlehnt sind, jederzeit in der Figurenerklärung angegeben;

übrigens habe ich fremde Abbildungen nur dann benutzt, wenn mir die betreffenden, oft gerade die lehrreichsten, Objecte nicht zu Gebote standen, oder wenn es mir unmöglich schien, derzeit Besseres zu liefern.

Ueber den Gedankengang des ganzen Buches wird die hier folgende Inhaltsübersicht hinreichend Auskunft geben; zahlreiche Einzelnheiten findet man mit Hilfe des Registers; Anfänger möchte ich besonders darauf aufmerksam machen, dass wissenschaftliche Kunstausdrücke, die zuweilen an Stellen des Buches vorkommen, wo sie noch nicht erklärt worden sind, mit Hilfe des Registers leicht ihre Erklärung finden.

Bei der Bearbeitung der zweiten Auflage kam es zunächst darauf an, die seit dem Druck der ersten erschienenen botanischen Arbeiten, soweit sie die hier behandelten Fragen berühren, zu verwerthen und zu citiren; es war desshalb nicht nöthig, den Plan der Darstellung im Ganzen zu ändern, obgleich im Einzelnen manche früher ausgesprochene Ansicht zu modificiren war oder klarer gefasst werden konnte. Dagegen wollte mir schon bei dem Erscheinen der ersten Auflage die dort versuchte Behandlung der allgemeinen Morphologie der Phanerogamen nicht recht genügen; diese beiden Abschnitte habe ich ganz neu bearbeitet, das Quantum des behandelten Stoffes vermehrt, mehr Ebenmässigkeit und Glätte in der Darstellung angestrebt, dementsprechend auch die Lehre von der Scheitelzelle und dem Urmeristem als Theil der Gewebelehre behandelt und der Morphologie der äusseren Gliederung vorausgeschickt. Einige der früheren Figuren wurden beseitigt, dafür aber ungefähr hundert neue aufgenommen.

Eine besondere Bereicherung erfuhr diese neue Auflage durch die Gefälligkeit der Herren Prof. Johannes Hanstein und Prof. Millardet (in Strasburg), welche mir ihre noch nicht publicirten Handzeichnungen, wichtige Entdeckungen auf dem Gebiete der Embryologie betreffend, zur Verfügung stellten; ich war so in den Stand gesetzt, die Entstehung des männlichen Prothalliums von Selaginella und Isoëtes nach den Originalen des Herrn Millardet und die Embryobildung der Mono- und Dicotylen nach denen Joh. Hanstein's durch Figuren zu verdeutlichen.

Würzburg, den 24. Mai 1870.

Dr. Julius Sachs.

Inhaltsübersicht.

Erstes Buch.
Allgemeine Morphologie.

Erstes Kapitel.
Morphologie der Zelle.

Seite

§ 1. Vorläufige Orientirung über das Wesen der Zelle 1
§ 2. Verschiedenheit der Zellformen 6
§ 3. Entstehung der Zellen 8
A) Zellbildung durch Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle 9
B) Zellbildung durch Conjugation 9
C) Freie Zellbildung 11
D) Entstehung von Zellen durch Theilung von Mutterzellen 12
1) Mit Contraction und Abrundung der Tochterzellen 13
2) Ohne merkliche Zusammenziehung des sich theilenden Protoplasmas . 15
§ 4. Die Zellhaut 19
a) Flächenwachsthum 21
b) Dickenwachsthum 23
c) Schichtung und Streifung 29
d) Intussusception als Ursache des Flächen- und Dickenwachsthums 32
e) Differenzirung der Zellhaut in chemisch und physikalisch verschiedene Schichtencomplexe oder Schalenbildung 35
f) Unverbrennliche Einlagerungen 37
§ 5. Protoplasma nnd Zellkern 38
a) Reactionen des Protoplasmas 40
b) Hautschicht, Vacuolen 42
c) Der Zellkern 45
§ 6. Die Chlorophyllkörner und ähnliche protoplasmatische Gebilde 45
a) Die Substanz der Chlorophyllkörner 48
b) Entstehung derselben 48
c) Innere Structur 49
§ 7. Krystalloide und Aleuron 49
a) Krystalloide 50
b) Aleuronkörner 51
§ 8. Die Stärkekörner 54
a) Wachsthum derselben 57
b) Granulose und Cellulose 59
c) Löslichkeit, Quellung 60
§ 9. Der Zellsaft 60
§ 10. Krystalle in Pflanzenzellen 62

Seite

Zweites Kapitel.
Morphologie der Gewebe.

§ 11. Begriffsbestimmungen 64
Unechte und echte Gewebe 66
§ 12. Ausbildung der gemeinsamen Wandung gewebeartig verbundener Zellen; Mittellamelle, Intercellularräume 66
a) »Intercellularsubstanz« und »primäre Zellhaut« 70
b) Intercellularräume 71
§ 13. Verschiedenheit der Gewebeformen; Gewebesysteme 74
§ 14. Das Hautgewebe 76
a) Hautbildung der Thallophyten 77
b) Die Epidermis (Haare, Spaltöffnungen) 79
c) Subepidermale Gewebe 85
d) Kork und durch ihn bewirkte Hautbildungen (Periderm, Borke, Lenticellen) 86
§ 15. Die Fibrovasalstränge 89
a) Zellformen im Xylem und Phloëm 96
b) Gefässbündelscheide 99
§ 16. Das Grundgewebe 100
a) Kritisches 101
b) Beispiele, Verdickungsring 101
§ 17. Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe, saftführende Intercellularräume, Drüsen 106
a) Milchsaft- und Schlauchgefässe 107
b) Drüsen 110
c) Die saftführenden Intercellulargänge 111
§ 18. Das Urmeristem und die Scheitelzelle 113
a) Vegetationspunkte mit Scheitelzelle 114
b) Vegetationspunkte ohne Scheitelzelle 122

Drittes Kapitel.
Morphologie der äusseren Gliederung.

§ 19. Unterscheidung von Gliedern und Organen; Metamorphose . . 125
a) Relativer Werth der morphologischen Begriffe 128
b) Aequivalenz der Glieder 128
c) Willkürliche Begrenzung derselben 129
§ 20. Blätter und blattbildende Sprosse 129
a) Scheitelwachsthum der Blätter und Axengebilde 135
b) Intercalares Wachsthum derselben 135
c) Streckung 136
d) Wachsthum in verschiedenen Richtungen 136
§ 21. Trichome 136
a) Wachsthumsweise 137
b) Trichom bei Thallophyten 137
§ 22. Wurzeln 138
a) Hauptwurzel 142
b) Scheitelwachsthum 142
c) Wurzelhaube 143
d) Gewebesysteme 143
§ 23 Verschiedener Ursprung äquivalenter Glieder 145
a) Blattbildende Axen aus Thallomen 148
b) Blattbildende Axen aus Blättern 148
c) Adventivsprosse aus Wurzeln 149
d) Adventivknospen aus verschiedenen Theilen 149

Seite

e) Hauptspross aus der Eizelle 150
f) Normale Seitensprosse aus dem Vegetationskegel 150
g) Acropetale Anordnung derselben 150
α) Zahlenverhältniss derselben zu den Blättern 150
β) Räumliche Beziehung „ „ „ „ 151
γ) Zeitliche Beziehung „ „ „ „ 152
§ 24. Verschiedene Entwickelungsfähigkeit der Glieder eines Verzweigungssystems 153
a) Bei Thallophyten und Lebermoosen 157
b) Verzweigung der Wurzeln 158
c) Verzweigung der Blätter 159
d) Verzweigungssysteme blattbildender Sprosse 161
§ 25. Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder an gemeinsamer Axe . 163
Spiraltheorie und Kettenbrüche 178
§ 26. Wachsthumsrichtungen 179
1) Richtung der Wachsthumsaxe 183
2) Symmetrieverhältnisse 185
§ 27. Habituelle Blatt- und Sprossformen 188
Verschiebungen und Verwachsungen 196
Abortus 200
§ 28. Generationswechsel 200
Vorkeim 204

Zweites Buch.

Specielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

Erste Gruppe: **Die Thallophyten.**

Character der Gruppe 205
Classe I. Die Algen 206
Fortschreitende Vervollkommnung; Differenzirung der Zellen, Gewebebildung, äussere Gliederung, Verzweigung; — Fortpflanzung, ungeschlechtliche, sexuelle Fortpfl. — Lebensweise.
Nostochineen 212
Hydrodictyeen 214
Volvocineen 215
Conjugaten 217
Diatomeen 219
Vaucherien 220
Fucaceen 223
Oedogonien 226
Coleochaeten 228
Florideen 231
Classe II. Die Pilze 234
Hyphen; — Mycelium — Fruchtträger, Hymenium — Fortpflanzung — Lebensweise — Stoffbildung.
Phycomyceten 238
Hypodermier 241
Basidiomyceten 243
Hymenomyceten 244
Gastromyceten 246
Ascomyceten 249
Tuberaceen 249

Seite

Pyrenomyceten 250
Discomyceten 252
Flechten 255
Myxomyceten 265

Zweite Gruppe: **Die Characeen.**

Classe III. Die Characeen 269

Vorkeim. — Wachsthum des Stammes, der Blätter, der Rhizoiden. — Zweigvorkeime. — Antheridien, Sporenknospe. — Protoplasmaströmung.

Dritte Gruppe: **Die Muscineen.**

Generationswechsel. — Geschlechtliche Generation: Antheridien und Archegonien — Ungeschlechtliche Generation (Sporogonium). — Gewebebildung 282

Classe IV. Die Lebermoose 286

Geschlechtsgeneration: Thallus, belaubter Stengel. — Ungeschlechtliche Propogation, Antheridien, Archegonien. — Sporogonium.

Anthoceroten 293
Monocleen 294
Jungermannieen 294
Riccieen 296
Marchantieen 297

Classe V. Die Laubmoose 298

Protonema. — Geschlechtsgeneration; Gliederung derselben, vegetative Propapagation, Antheridien, Archegonien. — Sporogonium.

Sphagnaceen 311
Andreaeaceen 314
Phascaceen 314
Bryinen 316

Vierte Gruppe: **Die Gefässkryptogamen.**

Generationswechsel. — Prothallium: Antheridien, Archegonien. — Ungeschlechtliche Generation; Gliederung derselben: Stamm, Blatt, Wurzel, Gewebe . . . 320

a) Isospore Gefässkryptogamen:

Classe VI. Die Farne 325

Keimung der Spore, Prothallium, Antheridium, Archegonium. — Das Farnkraut: Embryo, Erstarkung, Stamm, Verzweigung, Blatt, Adventivknospen, Wurzeln; Gewebe; Sporangien.

Hymenophyllaceen 343
Gleicheniaceen 344
Schizaeaceen 344
Osmundaceen 344
Marattiaceen 344
Cyatheaceen 344
Polypodiaceen 345

Classe VII. Die Schachtelhalme 345

Keimung der Spore, Prothallium, Antheridium, Archegonium. — Der Schachtelhalm: Embryo, Stamm, Verzweigung, Blatt, Wurzel, Sporangien. — Gewebe.

Classe VIII. Die Ophioglosseen 359

Prothallium, Antheridien, Archegonien. — Sporenbildende Generation: Embryo, Stamm, Blatt, Sporangien. — Gewebe.

b) Heterospore Gefässkryptogamen:

Classe IX. Die Rhizocarpeen 365

Geschlechtliche Generation: Keimung der Microsporen, Keimung der Macrosporen, Antheridien, Archegonien. — Sporenbildende Generation: Embryo, Stamm, Blatt, Wurzel, Sporenfrüchte, Sporangien. — Entstehung der Macro- und Microsporen.

Seite
Salviniaceen 378
Marsiliaceen 378
Classe X. Die Lycopodiaceen 380
Microsporen u. männliches Prothallium, Antheridien; Macrosporen u. weibliches Prothallium, Archegonien. — Sporenbildende Generation, Stamm, Blatt, Wurzel; Verzweigung; Sporangien. Entstehung der Macro- und Microsporen. — Gewebe.
Lycopodien 394
Selaginelleen 394

Fünfte Gruppe: **Die Phanerogamen.**

Vergleichung mit Kryptogamen, Generationswechsel, Embryosack und Endosperm; Pollen. — Vorkeim, Embryo. — Scheitelwachsthum, Verzweigung. — Begriff der Blüthe; Stamina, Carpelle; Befruchtung. — Blüthenstand. — Gewebebildung.

a) Gymnospermen.

Classe XI. Die Gymnospermen 409
Zellbildung im Pollenkorn. — Samenknospe, Embryosack, Endosperm, Corpuscula (Archegonien); Embryobildung; Same.
Cycadeen 412
Same, Keimung, Stamm, Blatt, Wurzel; Blüthe, Staubblätter, Pollensäcke; Carpelle, Samenknospen.
Coniferen 416
Same, Keimung. — Stamm, Blatt, Wurzel. — Blüthe, Staubblätter, Carpell, Samenknospe, Embryosack, Endosperm, Corpuscula (Archegonien); Befruchtung, Vorkeimschläuche, Embryo; Same.
Cupressineen 432
Abietineen 432
Podocarpeen 433
Taxineen 433
Gnetaceen 433
Anhang: Gewebebildung der Gymnospermen 434

b) Angiospermen 437
Unterschiede von den Gymnospermen. — Blüthe im Ganzen. — Blüthenhülle. — Androeceum; Anthere; Filament; Verzweigung, Verwachsung derselben (Gynostemien); Abortus. — Entwickelung des Pollens: normal, abweichend. — Das Gynaeceum; hypogynische, perigynische, epigynische Blüthen; Fruchtknotenform und Placentation; Griffel, Narbe. — Nectarien. — Samenknospe; ihre Entstehung, Stellung. — Embryosack, Eizellen, Fadenapparat. — Befruchtung. — Folgen der Befruchtung: Endosperm und Embryo; — Gliederung des Embryos der Mono- und Dicotylen. — Ausbildung von Same und Frucht. —
Formen der Blüthenstände. — Stellungsverhältnisse und Zahl der Blüthentheile; Diagramm, Blüthenformel. — Entstehungsfolge der Blüthentheile; — Symmetrie der Blüthe. — Fruchtformen der Angiospermen. — Der reife Same.
Classe XII. Die Monocotyledonen 509
Der Same, die Gliederung des Embryos, die Keimung, Erstarkung, normale Verzweigung, Blätter. — Die Blüthe, Samenknospe, Embryosack, Endosperm. — Gewebebildung
Reihe I. Helobiae 520
Ordnung: 1) Centrosperme,
2) Polycarpische,
3) Hydrocharideen.
Reihe II. Micranthen 521
Ordnung: 4) Spadicifloren,
5) Glumaceen,
6) Enantioblasten.
Reihe III. Corollifloren 522
Ordnung: 7) Liliifloren,
8) Ananasinen,

Seite

9) Scitamineen,
10) Gynandrae.

Classe XIII. Die Dicotyledonen 523
Der reife Same, Gliederung des Embryos, Keimung, Erstarkung. normale Verzweigung, Blätter, Blüthe, Samenknospe, Embryosack, Embryobildung. — Gewebebildung.
System der Dicotyledonen 543
I. Juliflorен 544
A. Piperinen,
B Urticinen,
C. Amentaceen.
II. Monochlamydeen 544
A. Serpentarien,
B. Rhizantheen.
III. Aphanocyclische 545
A) Hydropeltidineen,
B) Polycarpen,
C) Crucifloren.
IV. Tetracyclische 546
α) Gamopetalen 546
A. Anisocarpe Gamopetalen.
a) Hypogyne:
Tubifloren,
Labiatifloren,
Diandrae,
Contorten.
b) Epigyne:
Aggregaten,
Synandrae.
B. Isocarpe Gamopetalen:
Primulinen,
Diospyrinen,
Bicornes.
β) Eleutheropetalen 547
C. Eucyclische:
Parietalen,
Guttiferen,
Hesperiden,
Frangulinen,
Aesculinen,
Terebinthinen,
Gruinales,
Columniferen,
Tricoccae.
D. Centrospermen:
Caryophyllinen.
E. Discophoren:
Umbellifloren,
Saxifraginen.
V. Perigynen 550
A. Calycose:
Thymelaeinen.
B. Corollifloren:
Leguminosen,
Rosifloren,
Myrtifloren.

Seite

Drittes Buch.
Physiologie.

Erstes Kapitel.
Die Molecularkräfte in den Pflanzen.

§ 1. Aggregatzustände organisirter Gebilde 551
Substanz und Wasser, Quellung, Temperaturerhöhung dabei; Form der Molecüle; chemische Verschiedenheit der Molecüle, Skelete; Ernährung und Wachsthum; Veränderlichkeit der organisirten Gebilde.
Zerstörung der Molecularstructur durch verschiedene Mittel; Colloidsubstanzen.

§ 2. Gewebespannung 559
Schichtenspannung in Folge des Wachsthums; longitudinale und transversale Spannung; Turgor; Gesammtspannung.
Nutation, Appression, Erschlaffung durch Erschütterung, periodische Spannungsänderung, paratonische Reizung, Heliotropismus, Geotropismus, Wirkung der Centrifugalkraft.

§ 3. Bewegung des Wassers in der Pflanze 572
Vegetationswasser, Wasserströmung in Folge der Verdunstung; Wurzeldruck; Bluten bei Temperaturerhöhung.
Disponible Kräfte: Diffusion, Imbibition, Capillarität; Erklärungsversuche.

§ 4. Bewegung der Gase in der Pflanze 580
Gasdiffusion; Massenbewegung der Gase in Hohlräumen.
Verhalten der einzelnen Zelle; Binnenluft der Wasser- und Landpflanzen.

Zweites Kapitel.
Chemische Vorgänge in den Pflanzen.

§ 5. Die Elementarstoffe der Pflanzennahrung 584
Trockensubstanz, Asche; Elemente beider; Aufnahme und Bedeutung der einzelnen Elemente.
Bewegungen der Nährstoffverbindungen in der Pflanze; Aufnahme aus dem Boden.

§ 6. Assimilation und Stoffwechsel 594
Begriffsbestimmungen beider; Baustoffe, Degradations- und Nebenproducte des Stoffwechsels; Verhalten der Baustoffe bei der Keimung, während der späteren Vegetation; Bewegungen der assimilirten Stoffe.
Beispiele. — Aufnahme assimilirter Stoffe von aussen.

§ 7. Athmung der Pflanzen 607
Sauerstoffaufnahme und Kohlensäurebildung; Unentbehrlichkeit derselben für Wachsthum und sonstige Bewegungen; Stoffverlust durch Athmung, Freiwerden von Kräften; Wärmebildung.
Phosphorescenz als Folge der Sauerstoffaufnahme.

Drittes Kapitel.
Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.

§ 8. Abhängigkeit der Vegetation von den Wärmezuständen 609
Abhängigkeit der Temperatur der Pflanze von der der Umgebung; Volumenänderung; Temperaturgrenzen der Functionen; Veränderung der Leistungen bei Veränderung der Temperatur.
Tödtung der Zellen durch zu hohe Temperatur; Erfrieren.

§ 9. Wirkungen des Lichts auf die Vegetation 616
Wirkung auf Assimilation, auf Wachsthum, auf Protoplasmabewegung, Chlorophyllbildung, Stärkebildung im Chlorophyll, Bewegung der Chlorophyllkörner;

Seite

Einfluss auf Gewebespannung; Grenzen der Lichtintensität für bestimmte Leistungen; Lichtfarben.
Durchleuchtung der Pflanzentheile.

§ 10. Elektricität 627
Elektromotorische Einrichtungen in der Pflanze. — Einwirkung elektrischer Erregungen.

§ 11. Wirkungen der Schwerkraft 629
Richtungen der Pflanzentheile zum Horizont, Wirkung der Schwere auf die inneren Bewegungen, Organisationsverhältnisse, die auf Ueberwindung des Gewichts der Pflanze berechnet sind.

Viertes Kapitel.

Sexualität.

§ 12. Das Wesen der Sexualität 633
Gleiche und ungleiche Sexualzellen; Verhalten der männlichen und weiblichen Zelle bei der Vereinigung; innere Verschiedenheit der Sexualzellen; Vorbereitung der sexuellen Differenz.
Verhältniss der sexuellen zur morphologischen Differenzirung; Folgen des Sexualactes an der Mutterpflanze.

§ 13. Einfluss der Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung 637
Nahe und entfernte Verwandtschaft der Sexualzellen; Vermeidung der Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen; Diclinen, Dichogamen, Impotenz des Pollens auf der Narbe derselben Blüthe, Heterostylie, mechanische Unmöglichkeit der Selbstbefruchtung; Dimorphismus.
Hilfe der Insecten an Beispielen erläutert.

§ 14. Hybridation 647
Definition derselben; Hybridation bei Kryptogamen, bei Phanerogamen; Möglichkeit der Hybridation, sexuelle Affinität, Natur des Bastards; abgeleitete Bastarde.
Verhältniss der gewöhnlichen Befruchtung zur Bastardirung.

Fünftes Kapitel.

Entstehung der Pflanzenformen.

§ 15. Entstehung der Varietäten 653
Erblichkeit und Variation; constante und variable Formen; Knospenvariation; Ursachen der Variation.

§ 16. Accumulation neuer Eigenschaften bei der Fortpflanzung der Varietäten 658
Beispiele dafür an Culturpflanzen; Anwendung der Erfahrung auf wildwachsende Pflanzen.

§ 17. Ursachen der fortschreitenden Ausbildung der Varietäten . . 661
Bei Culturpflanzen künstliche Auswahl, bei den wildwachsenden der Kampf um's Dasein; Adaptation.
Beispiele des Kampfes um's Dasein.

§ 18. Verhältniss der morphologischen Natur der Organe zu der Anpassung derselben an die Lebensbedingungen 667
Adaptation, Metamorphose, Zweckmässigkeit; verschiedene Anpassung morphologisch gleichnamiger Glieder; Erreichung gleicher Zwecke durch verschiedene Adaptationen.

§ 19. Die Descendenztheorie 675

Register 681

Erstes Buch.

Allgemeine Morphologie.

Erstes Kapitel.

Morphologie der Zelle.

§ 1. Vorläufige Orientirung über das Wesen der Zelle. Die Substanz der Pflanzenkörper ist nicht homogen, sondern zusammengesetzt aus kleinen, dem unbewaffneten Auge meist nicht mehr unterscheidbaren Gebilden, deren jedes, wenigstens zeitweilig, ein in sich geschlossenes Ganzes darstellt, in welchem, von aussen nach innen, feste, weiche und flüssige Schichten von chemisch verschiedener Natur concentrisch zusammengeordnet sind. Diese Gebilde sind es, die man als Zellen bezeichnet. Gewöhnlich sind ihrer viele dicht zusammengelagert und fest verbunden, sie bilden dann ein Zellengewebe; bei jeder sich vollständig auslebenden Pflanze kommt aber wenigstens einmal eine Zeit, wo an bestimmten Stellen gewisse Zellen sich aus dem Verbande abtrennen und vereinzelt jede für sich einen besonderen Lebenslauf beginnen (Sporen, Pollenkörner, Brutzellen).

Wie Gestalt und Grösse der ganzen Pflanze, so ist auch Form, Gliederung und Volumen der Zellen einer gesetzmässigen Veränderung unterworfen und ihr Wesen kann daher nicht durch Kenntniss eines einzelnen Zustandes, es muss vielmehr aus den Veränderungen, die man die Lebensgeschichte der Zelle nennen kann, erschlossen werden. Da ferner jede Zelle für die Oekonomie der Pflanze eine bestimmte Rolle übernimmt, d. h. gewissen chemischen oder mechanischen Zwecken vorzugsweise dient, so zeigt sich auch in den Zellenformen eine Mannigfaltigkeit, welche den verschiedenen Functionen entspricht. Diese Verschiedenheiten treten aber gewöhnlich erst dann hervor, wenn die Zellen ihren ersten Jugendzustand verlassen haben; die jüngsten Zellen einer Pflanze sind von einander kaum zu unterscheiden.

Das in allen Zellen waltende Gestaltungsgesetz tritt in der Jugend also reiner hervor; je mehr die sich ausbildenden Zellen sich ihren specifischen Lebensaufgaben anpassen, desto mehr wird es unkenntlich. Jenes schon oben kurz angedeutete morphologische Gesetz der Zellen wollen wir nun specieller darzulegen suchen.

Die überwiegende Mehrzahl der Zellen in saftigen, lebenden Pflanzentheilen, z. B. jungen Wurzeln, Blättern, Internodien, Früchten, zeigt sich zusammen-

gesetzt aus drei concentrisch gelagerten Schichten, einer äusseren, festen, elastischen Haut, Zellhaut (Zellwand), welche aus einem ihr eigenthümlichen Stoff, der Cellulose, besteht (Fig. 1. *C*, *h*); der Innenseite dieser allseitig geschlossenen Haut dicht anliegend findet sich eine zweite ebenfalls allseitig geschlossene Schicht, deren Substanz weich, unelastisch ist und immer eiweissartige Stoffe enthält; diese Substanz wurde von ihrem Entdecker, H. v. Mohl, mit dem sehr bezeichnenden Namen: Protoplasma belegt[1]); es bildet in dem hier betrachteten Zustand der Zellen einen von der Zellwand umschlossenen Sack, in welchem meist noch andere Protoplasmaportionen in Form von Platten und Strängen vorhanden sind (Fig. 1. *C*, *p*). Bei manchen niederen Gewächsen fehlend, bei allen höheren Pflanzen ausnahmslos, liegt in dem Protoplasma eingebettet ein rundlicher Körper, dessen Substanz der des Protoplasmas sehr ähnlich ist; es ist der Zellkern (Fig. 1. *C*, *k*). Der von dem Protoplasmasack umschlossene Hohlraum ist mit einer wässerigen Flüssigkeit, dem Zellsaft (Fig. 1. *C*, *s*) erfüllt. Ausserdem finden sich sehr gewöhnlich noch körnige Gebilde im Innern der Zelle, die wir aber für den Augenblick ausser Acht lassen können.

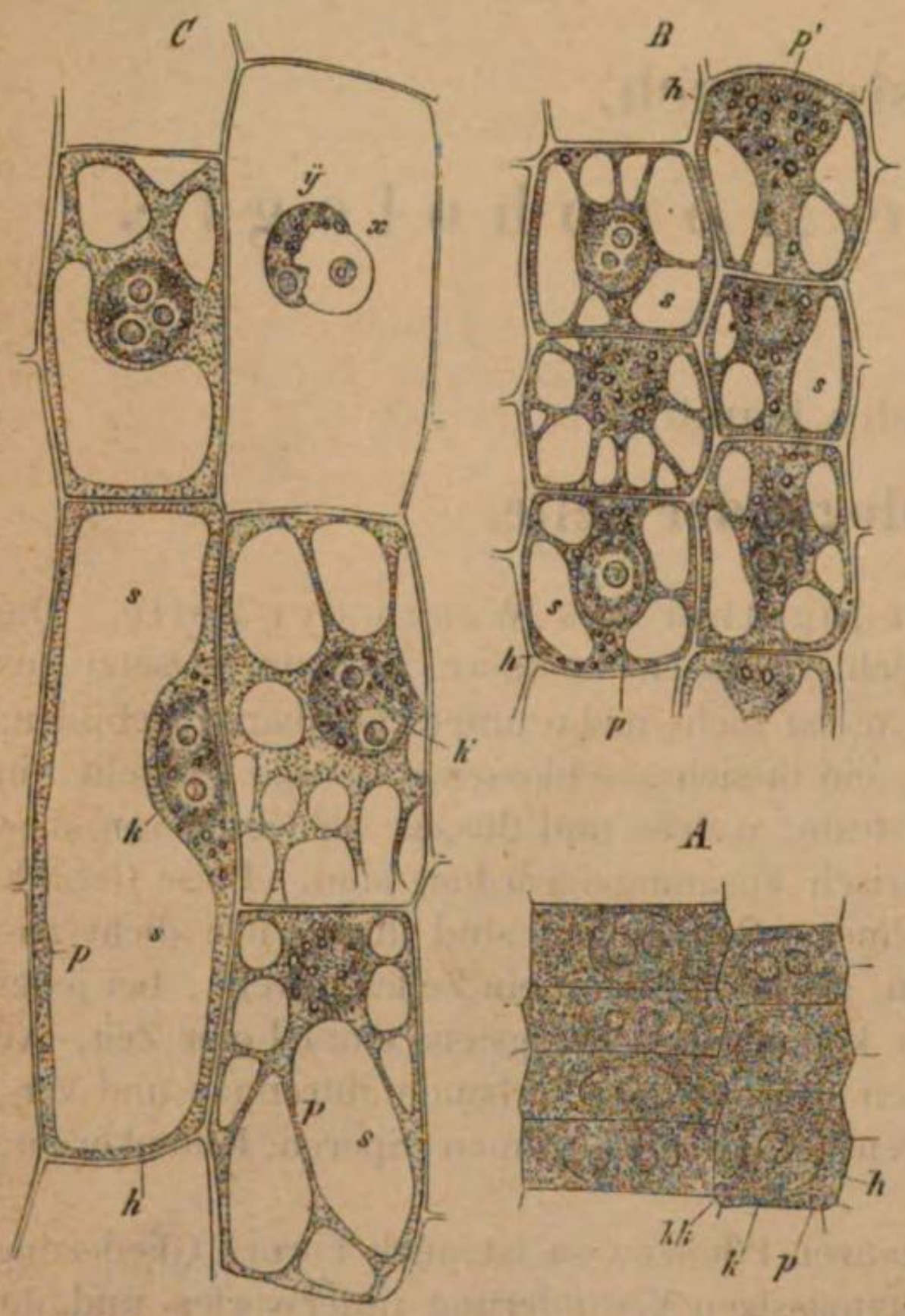


Fig. 1. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrösserung. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die grosse Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*).

Zellen von der hier betrachteten Entwickelungsstufe bestehen also aus fester Haut, weichem Protoplasma (sammt Kern) und flüssigem Zellsaft. Anfangs aber fehlt der Saft; untersucht man dieselben Zellen in einem sehr frühen Entwickelungszustand, so sind sie kleiner (Fig. 1. *A*), ihre Haut dünner, das Protoplasma stellt einen soliden Körper dar, in dessen Mitte der verhältnissmässig sehr grosse Zellkern (*k*) liegt. Der Zellsaft findet sich erst dann ein, wenn die ganze Zelle an Volumen rasch zunimmt (Fig. 1. *B*), er tritt anfangs in Form von Tropfen im Inneren des Protoplasmakörpers auf (Fig. 1. *B*, *s*), später fliessen diese gewöhnlich zusammen und bilden einen einzigen Saftraum (Fig. 1. *C*, *s*),

[1]) H. v. Mohl: über die Saftbewegung im Inneren der Zellen, Botanische Zeitung 1846 p. 73.

welcher von dem nun sackartig hohl gewordenen Protoplasmakörper umschlossen wird.

In ihrer frühesten Jugend zeigen auch die Zellen des Holzes und Korkes der Bäume Entwickelungszustände, welche im Wesentlichen den durch Fig. 1 dargestellten entsprechen. Bei diesen Zellen aber folgt dem Auftreten des Zellsaftes sehr bald ein neuer Zustand: das kernhaltige Protoplasma verschwindet nämlich und lässt die entweder mit Luft oder mit Wasser erfüllte Zellhaut zurück. Das ältere Holz und der fertige Kork bestehen also aus einem blossen Gerüst von Zellhäuten.

Nun tritt aber ein gewichtiger Unterschied auf in dem Verhalten der Zellen, welche einen Protoplasmakörper enthalten, und denen, wo er bereits verschwunden ist. Nur die ersteren sind im Stande zu wachsen, neue chemische Verbindungen zu erzeugen, unter Umständen auch neue Zellen zu bilden; die letzteren sind niemals einer weiteren Entwickelung fähig, sie dienen dem Pflanzenkörper nur noch durch ihre Festigkeit, Wasseranziehung und eigenthümliche Form, wie das Holz, oder als schützende Hülle, welche, wie das Korkgewebe, die saftigen, lebenden Zellenmassen umgiebt.

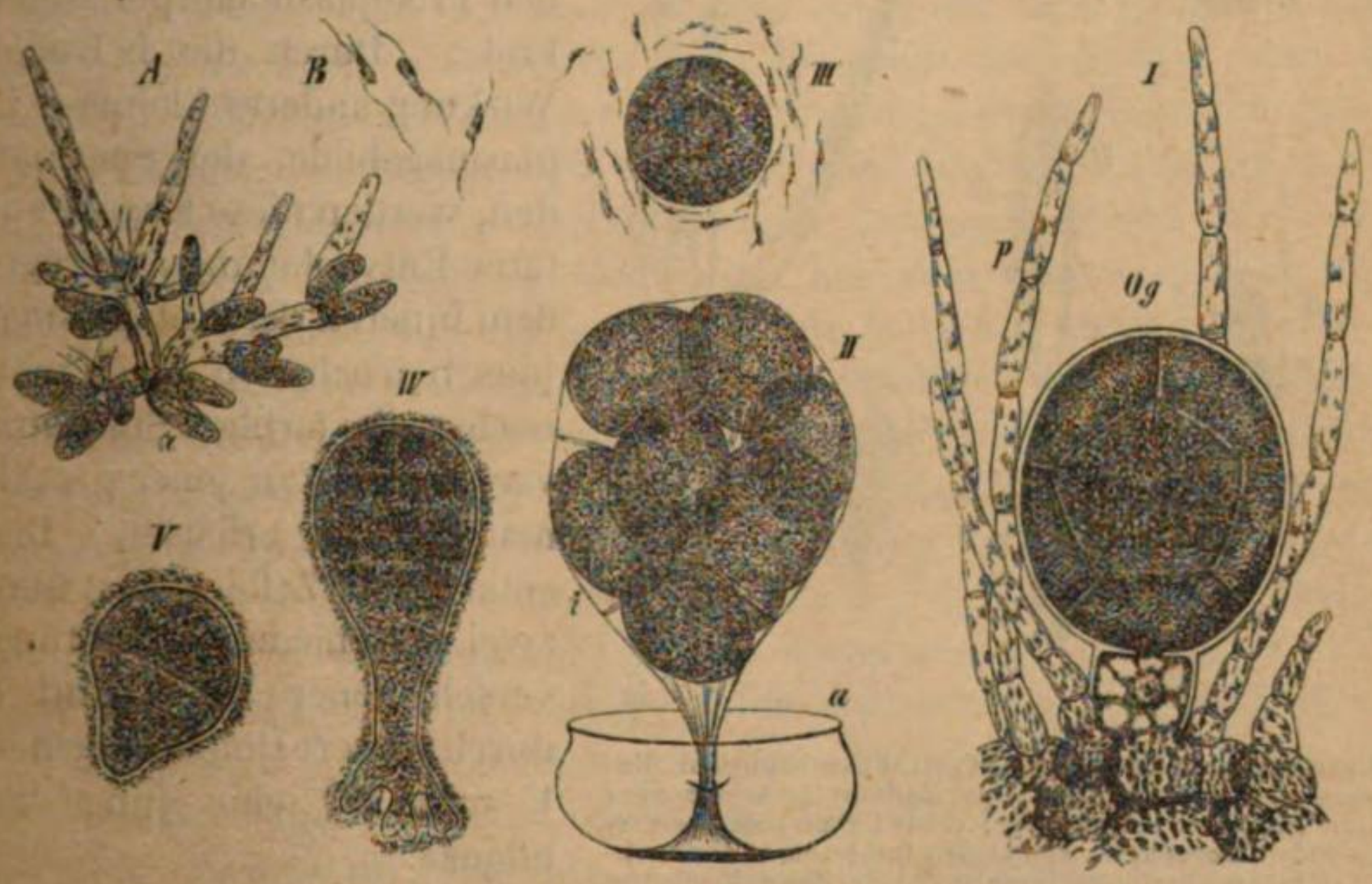


Fig. 2. Geschlechtliche Fortpflanzung von Fucus vesiculosus; *A* Antheridien tragende Zellenfäden, *B* Spermatozoiden. *I* Oogonium *Og* mit Paraphysen *p*; *II* die äussere Haut *a* des Oogoniums ist geplatzt, die innere *i* hervorgetreten, sie enthält die Eier; *III* ein ausgetretenes Ei, von Spermatozoiden umschwärmt; *V* erste Theilung des befruchteten Eies, *IV* junger Fucus, durch Wachsthum des befruchteten Eies entstanden (nach Thuret: Ann. des sciences nat. 1854 T. II. *B* 330mal, alles Andere 160mal vergr.)

Da nun in den vom Protoplasma verlassenen Zellen keine weiteren Entwickelungsvorgänge mehr stattfinden, so ist schon daraus zu schliessen, dass jenes die nächste Ursache der Letzteren sei. Wir werden in einem folgenden Paragraphen sehen, dass die Entwickelung jeder Zelle mit der Bildung eines Protoplasmakörpers beginnt, dass auch die Zellhaut von ihm erzeugt wird, noch auffallender tritt aber das Verhältniss des Protoplasmas zur Zellbildung in solchen Fällen hervor, wo es als nackter, scharf begrenzter, solider Körper eine Zeit lang fortlebt, um sich erst später wieder mit einer Zellhaut zu umkleiden und Zellsaft in sich aufzunehmen. Ein klares Beispiel liefert die Fortpflanzung der Fucaceen.

An den fruchtbaren Aesten dieser grossen Wasseralgen, unter denen wir den F. vesiculosus als Beispiel nehmen, bilden sich in eigenthümlichen Behältern grosse Zellen, die Oogonien (Fig. 2. *Og*); der von der Zellhaut umschlossene Raum derselben erfüllt sich dicht mit feinkörnigem Protoplasma, welches anfangs eine homogene Masse darstellt; zuletzt aber in acht Portionen zerfällt, die den Zellraum des Oogoniums dicht erfüllend sich gegenseitig drücken und polygonal erscheinen. Die Wandung des Oogoniums besteht aus zwei Schichten; die äussere platzt und aus ihr tritt die innere in Form eines Sackes hervor, der sich unter Wasseraufnahme ausdehnt; in dem nun geräumigeren Sacke runden sich die Protoplasmaportionen ab (Fig. 2. *II*), dann zerreisst auch dieser und die sich vollkommen sphärisch abrundenden Protoplasmakörper treten in's Freie. Durch die befruchtende Wirkung anderer kleinerer Protoplasmagebilde, der Spermatozoiden, werden diese Kugeln zu weiterer Entwickelung angeregt; aus dem Inneren der Protoplasmakugel (des befruchteten Eies) tritt zunächst eine farblose Substanz hervor, welche zu einer geschlossenen Zellhaut erhärtet. Die neu entstandene Zelle wächst nun nach zwei verschiedenen Richtungen in verschiedener Weise und liefert durch weitere Umbildungen (Fig. 2. *V* und *IV*) eine junge Fucuspflanze.

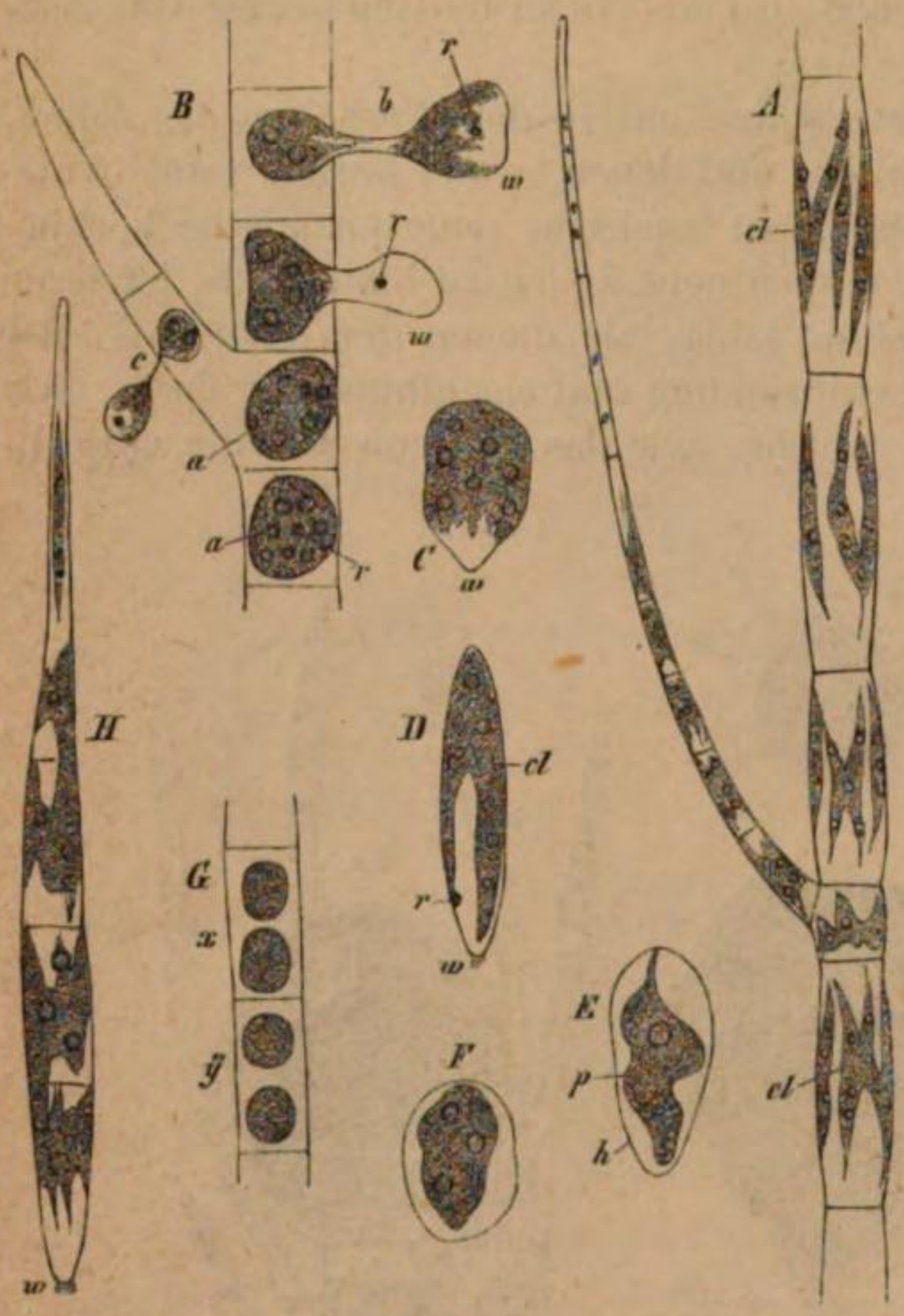


Fig. 3. Stigeoclonium insigne (nach Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen Heft I); *A* ein aus einer Zellenreihe bestehender Ast der Alge mit einem Seitenzweig; *cl* sind grün gefärbte Protoplasmagebilde (Chlorophyll), welche dem farblosen, in der Zeichnung nicht sichtbaren Protoplasmaschlauch jeder Zelle eingebettet sind; *B* die Protoplasmakörper der Zellen contrahiren sich und treten durch Oeffnungen der Zellhäute hinaus; *C* Schwärmspore noch ohne Haut; *D* eine solche zur Ruhe gekommen, bei *E* und *F* getödtet; das Protoplasma *p* zieht sich zusammen und lässt die neugebildete Zellhaut *h* erkennen; *H* eine junge, aus der Schwärmspore erwachsene Pflanze; *G* zwei Zellen eines Fadens, die in Theilung begriffen sind. Der Protoplasmakörper jeder Zelle (*x* und *y*) ist einstweilen in 2 gleiche Theile zerfallen und durch ein zugesetztes Reagens contrahirt.

Noch deutlicher als in diesem Falle zeigt sich die Selbständigkeit des Protoplasmakörpers einer Zelle bei der Bildung der Schwärmsporen der Algen und mancher Pilze. Hier zieht sich in vielen Fällen, wie bei Stigeoclonium insigne (Fig. 3. *B*, *a*), der mit Zellsaft erfüllte Protoplasmasack einer Zelle zusammen, er lässt das Wasser des Zellsaftes austreten und bildet einen soliden rundlichen Klumpen, der nun durch eine Oeffnung der Zellhaut entweicht und durch innere Kräfte getrieben, im Wasser umherschwimmt (*C*). Während seines Austritts aus der Zellhaut zeigt der Protoplasmakörper durch seine Bewegungen und Gestaltveränderungen, dass er weich und dehnsam ist, aber einmal befreit, nimmt er eine specifisch bestimmte, durch

innere Kräfte bedingte Gestalt an. Endlich, meist nach einigen Stunden, kommt die Schwärmspore zur Ruhe; wird sie durch geeignete Mittel getödtet, so zieht sich der Protoplasmakörper zusammen (*E*, *F*, *p*) und lässt nun eine feine Zellhaut erkennen, die er bei seinem Austritt und am Anfang des Schwärmens nicht besass. Einmal zur Ruhe gekommen verändert er auch seine Gestalt und nimmt er an Volumen zu, indem sich im Inneren flüssiger Zellsaft ansammelt. Die so gebildete Zelle wächst nun in einer der specifischen Natur der Pflanze entsprechenden Weise, in unserem Beispiel vorwiegend in die Länge (Fig. 3. *D* und *H*), worauf weitere Veränderungen (hier z. B. Zelltheilungen) eintreten.

Diese und zahlreiche andere Beispiele zeigen uns, dass der Protoplasmakörper die Zelle bildet; die Zelle, in dem oben definirten Sinn, ist offenbar nur eine weitere Entfaltungsform desselben, die gestaltenden Kräfte gehen von ihm aus. Man hat sich daher gewöhnt, einen derartigen Protoplasmakörper selbst als Zelle zu betrachten und ihn als nackte, hautlose Zelle, primordiale Zelle, zu bezeichnen; er verhält sich zu einer mit Haut und Zellsaft versehenen Zelle etwa so, wie eine Larve zu dem fertigen Insect, welches sich, reicher gegliedert, aus jener entwickelt.

Die Entwickelung einer Schwärmspore, sowie die eines Fucuseies zeigt, was sich übrigens auch für jede andere Zelle bestimmt nachweisen lässt, dass die Substanz, aus der sich die Zellhaut bildet, vorher im Protoplasma in irgend einer unkenntlichen Form enthalten war; die Zellhautbildung muss also aufgefasst werden als eine Trennung vorher im Protoplasma gemengter Stoffe. Ebenso ist das Wasser des Zellsaftes, obgleich von aussen her aufgenommen, doch durch das Protoplasma eingetreten, und indem es sich als Zellsaft in dessen Inneren ansammelt, nimmt es lösliche Stoffe aus diesem auf; insofern erscheint auch die Bildung des Zellsaftes als eine Auseinanderlegung vorher im Protoplasma gemengter Stoffe. Wir werden später sehen, dass auch die Substanz des Zellkerns, wo er vorkommt, ursprünglich im Protoplasma vertheilt war, dass der Kern durch Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um das Centrum der werdenden Zelle entsteht. So erscheint die mit Haut, Kern und Zellsaft versehene (entwickelte) Zelle als das Resultat einer Differenzirung vorher im Protoplasma gemengter Stofftheilchen. Das Wesentliche ist hierbei, dass diese Differenzirung immer zur Bildung concentrisch gelagerter Schichten führt, deren äussere, die Zellhaut, fest und elastisch, die mittlere, der Protoplasmaschlauch, weich und unelastisch ist. Ist die Zelle wie gewöhnlich anfangs ohne Saftraum, so ist in der Mitte das Protoplasma weicher, und wasserreicher, oder es bildet sich hier ein Zellkern, der wenigstens bei jungen Zellen immer wasserreicher sein dürfte, als das umgebende Protoplasma. Tritt endlich der Zellsaft auf, so ist der Innenraum der Zelle mit wirklicher Flüssigkeit erfüllt, in welcher der Kern oft noch, vom Protoplasma umgeben, eine centrale Lage behauptet, oder, wie gewöhnlich, er tritt sammt dem Protoplasma an den Umfang des Saftraumes, er wird wandständig. Indem man früher nur diesen einen, allerdings am häufigsten der Beobachtung sich darbietenden Entwickelungszustand der Zelle in's Auge fasste, wo dieselbe als ein von der Zellwand begrenzter Saftraum erscheint, schien es gerechtfertigt, die Zelle als ein Bläschen zu definiren; es liegt aber auf der Hand, dass dieses Schema auf viele wirkliche Zellen nicht passt, z. B. auf junge Gewebezellen (wie Fig. 1. *A*), von deren wahrem Wesen man doch eine sehr unklare Vorstellung bekommen würde,

wenn man sie als Bläschen auffassen wollte. Noch weniger passt der Ausdruck auf den Bau der Schwärmzellen und der Fucuseier.

§ 2. Verschiedenheit der Zellformen. Bei den im vorigen Paragraphen geschilderten Gestaltungen bleibt die Entwickelung der Zellen selten stehen. Gewöhnlich treten in den einzelnen Theilen der Zelle noch weitere Formenveränderungen auf. Das Gesammtvolumen der ganzen Zelle nimmt unter entsprechender Vermehrung des Zellsaftes gewöhnlich längere Zeit hindurch zu; nicht selten steigert es sich auf das Hundert- ja Tausendfache des Volumens, welches die Zelle bei ihrer Entstehung besass. Während dieser Vergrösserung wird gewöhnlich der Umriss, die Gesammtform der ganzen Zelle verändert; war sie anfangs rundlich oder polyedrisch, so kann sie später langgestreckt, fadenförmig, schlauchartig, lang prismatisch oder breit tafelförmig, vielarmig verzweigt erscheinen. Die Zellhaut kann an Dicke sehr bedeutend zunehmen; gewöhnlich ist diese Verdickung ungleichförmig: einzelne Stellen bleiben dünn, an anderen springt die verdickte Zellhaut nach innen oder nach aussen hin vor, es treten bandförmige Erhabenheiten, Stacheln, Buckeln u. s. w. auf. In der Substanz der Zellhaut selbst machen sich Verschiedenheiten geltend, welche dahin streben, ihr eine grössere Festigkeit, Elasticität, Härte, oder umgekehrt mehr Weichheit, Schmiegsamkeit zu ertheilen. — Das Protoplasma kann bei jenen Vorgängen an Masse immer mehr zurücktreten, so dass es schliesslich eine ungemein dünne Haut darstellt, die der Zellwand so dicht anliegt, dass sie erst bei der Zusammenziehung sichtbar wird; es kann nach vollendetem Wachsthum der Zellhaut auch ganz verschwinden. In vielen anderen Fällen aber vermehrt sich das Protoplasma bei der Volumenzunahme der Zelle; es bildet einen dickwandigen Sack, dessen Substanz in beständiger Bewegung begriffen ist, oft durchziehen fadenartige oder bandförmige Protoplasmastränge den Saftraum der Zelle. In den äusserlich grün erscheinenden Zellen sondern sich gewisse Theile des Protoplasmas ab und nehmen eine grüne Färbung an; diese Chlorophyllkörper können in Form von Bändern, Sternen, unregelmässigen Klumpen auftreten, gewöhnlich aber bilden sie zahlreiche rundliche Körner und immer erscheinen die Chlorophyllkörper als Theile des gesammten Protoplasmakörpers einer Zelle. Zuweilen sind dem grünen Farbstoff, der diese Theile des Protoplasmas tingirt, anders gefärbte (rothe, blaue oder gelbe) Pigmente beigemengt (Florideen, Oscillatorien, Diatomeen), oder die Chlorophyllkörper nehmen später durch Veränderungen ihres Farbstoffs andere, meist gelbe oder rothe Färbung an. Auch im Zellsaft können Farbstoffe gelöst auftreten. Die anderen, äusserst zahlreichen in der Zelle entstehenden chemischen Verbindungen sind meist im Zellsaft gelöst; manche derselben nehmen aber bestimmte Formen an, es entstehen Fettkörner, Oeltropfen, häufig echte Krystalle oder krystallähnliche Körper; eine der gewöhnlichsten, mit Ausnahme der Pilze und einiger Algen und Flechten wohl in allen Pflanzen vorkommenden körnigen Verbindungen sind die Stärkekörner, die oft in einer alle anderen Stoffe überwiegenden Menge in den Zellen angehäuft werden.

Da die verschiedenen Ausbildungsformen der Zellen mit der Stellung, die sie im Leben der Pflanze einnehmen, innig zusammenhängen, da sie ihren Functionen und den äusseren Lebensbedingungen auf's Genaueste angepasst sein müssen, so sind die Verschiedenheiten der Zellen natürlich eben so gross, wie die vorkommenden Combinationen dieser Verhältnisse; jede erschöpfende Eintheilung der Zellformen müsste daher eine ungemein weitläufige

werden, und sie würde, da eine solche Eintheilung vielfach künstlich ausfiele, keinen wissenschaftlichen Nutzen haben. Ich will eine solche auch nicht versuchen, halte es aber für erspriesslich, dass der Anfänger sogleich auf einige der wichtigsten und allgemeinsten Beziehungen hingewiesen werde.

Die am vollkommensten ausgebildeten Zellen finden sich bei einigen Familien der Algen, den Conjugaten, Siphoneen und Diatomeen. Da hier eine und dieselbe Zelle die Organe aller vegetativen Functionen in sich vereinigt und zugleich eine gewisse Vielseitigkeit in den Lebenserscheinungen auftritt, so gewinnt die ganze Zelle einen hohen Grad der Differenzirung, die einzelnen Theile, die Zellhaut, der Protoplasmakörper und seine Einschlüsse zeigen eine so mannigfaltige Gliederung, wie sie an den verschiedenen Theilen einer und derselben Zelle gleichzeitig sonst nicht vorkommt. Dazu kommt noch, dass hier oft dieselbe Zelle die verschiedensten Metamorphosen durchzumachen hat, so dass sie neben der mannigfaltigen räumlichen Gliederung auch noch eine Reihenfolge zeitlicher Gestaltveränderungen darbietet. Daher sind diese Algenformen für eine sichere Auffassung des Wesens der Zelle so wichtig geworden (Buch II, Algen). Vor Allem sind diese Zellen auch dadurch ausgezeichnet, dass sie, nachdem sie den höchsten Grad der Ausbildung erreicht haben, im Stande sind, sich zu theilen, sich zu vermehren, dass sie endlich eher oder später ihre Zellhaut aufgeben, ihren Protoplasmakörper sammt allen brauchbaren Einschlüssen desselben (Stärke, Oel, Chlorophyll u. s. w.) zusammenziehen, das Zellsaftwasser ausstossen und eher oder später eine neue Zelle bilden.

Uebergehen wir die unzähligen Zwischenformen und wenden wir uns sofort zu dem anderen Extrem, zu denjenigen Pflanzen, wo ein Individuum meist aus Tausenden, ja Millionen von Zellen besteht, wie es bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen der Fall ist, und wo zugleich die verschiedenen Theile des Pflanzenkörpers ganz verschiedene morphologische Ausbildung erfahren und verschiedenen Functionen zur Erhaltung des Ganzen angepasst sind. Da finden wir denn, dass gewisse Zellen niemals ihre volle Ausbildung erreichen, sie bleiben beständig in dem Jugendzustand, den unsere Fig. 1. *A* darstellt, sie dienen aber dem Ganzen dadurch, dass sie beständig neue Zellen durch Theilung erzeugen, die dann ihrerseits eine weitere Ausbildung erfahren. Solche ausschliesslich der Aufgabe der Erzeugung neuer Zellen dienende Zellen findet man an der Spitze jeder Wurzel, jedes Zweiges, häufig an der Basis der Blätter. Die hier erzeugten Zellen erfahren nun je nach ihrer Lage verschiedene Ausbildung, und zwar meist so, dass ganze schichtenweis oder strangartig angeordnete Complexe dem gleichen Bildungstriebe folgen. Die einen wachsen rasch nach allen Richtungen hin, ihre Wand bleibt dünn, die grösste Masse ihres Protoplasmas verwandelt sich in Chlorophyll; sie sind reich an Zellsaft und dienen, wie wir später sehen werden, der Assimilation, d. h. der Erzeugung neuer organischer Substanz, welche aus den Elementen der aufgenommenen Nährstoffe gewonnen wird; an anderen Stellen derselben Pflanze strecken sich die Zellen sehr in die Länge, ihr Querdurchmesser bleibt klein, sie bilden kein Chlorophyll; ein Theil derselben bleibt saftig und dient zur Fortleitung gewisser assimilirter Stoffe; andere Zellen desselben Stranges verdicken schnell ihre Wandungen in mannigfaltiger Weise, ihre Querwände werden aufgelöst, zahlreiche Zellen einer Reihe treten in offene Verbindung, bilden ein langes Rohr (Gefäss), aus welchem das Protoplasma und der Zellsaft verschwindet, sie dienen dann als luftführende Canäle für das Innere der Pflanze. In ihrer Nachbarschaft bilden sich die Holzzellen; sie sind meist faserförmig, lang gestreckt, ihre Wand stark verdickt und die Substanz derselben chemisch verändert (verholzt); sie bilden in ihrer Gesammtheit ein festes Gerüst, welches die übrigen Gewebe stützt, dem Ganzen Festigkeit und Elasticität verleiht und zur raschen Fortleitung des Wassers durch den Pflanzenkörper besonders geeignet ist. Im Gewebe der Knollen, Zwiebeln, Samen bleiben die meisten Zellen dünnwandig, sie füllen sich im Innern mit eiweissartigen Stoffen, Stärke, Fett, Inulin u. s. w., um dieselben später, wenn neue Organe sich bilden, als Material zum Aufbau neuer Zellen herzugeben. So könnten wir noch eine ansehnliche Reihe anderer Gewebeformen anführen, den Kork, die Samenschalen, den Steinkern der Steinfrüchte

u. s. w., welche sämmtlich darin übereinstimmen, dass sie durch eine eigenthümliche Ausbildung ihrer Zellwände die nöthige Festigkeit und Stärke erlangen, um als schützende Hüllen zu dienen für die anderen noch entwickelungsfähigen Zellenmassen; bei ihnen verschwindet der Inhalt, sobald die Zellwand jene Eigenschaften angenommen hat, der Zweck also erreicht ist.

Jede der hier genannten Zellenformen einer und derselben Pflanze dient also vorwiegend oder ausschliesslich nur einem Zweck; diesem entsprechend ist entweder die Zellhaut, oder der Protoplasmakörper, das Chlorophyll, der Zellsaft, oder die körnigen Ablagerungen desselben einseitig und vorwiegend ausgebildet. Sehr gewöhnlich verlieren diese einseitig ausgebildeten Zellen die Fähigkeit, sich fortzupflanzen, sich durch Theilung zu vermehren; sie gehen, wenn sie ihre Function erfüllt haben, zu Grunde, oder es bleibt von ihnen nur das verholzte Gerüst, die Zellhaut, übrig. Die ganze Pflanze, deren Theile jene Zellen sind, kann als solche dabei fortbestehen; an bestimmten Stellen besitzt sie Zellen, die zu geeigneter Zeit wieder neue Zellencomplexe erzeugen, welche von Neuem geeignet sind, alle jene Functionen zeitweilig zu erfüllen.

§ 3. Entstehung der Zellen. Die Entstehung einer neuen Zelle beginnt immer mit der Neugestaltung eines Protoplasmakörpers um ein neues Bildungscentrum; das Material dazu wird immer von schon vorhandenem Protoplasma geliefert; der neu constituirte Protoplasmakörper umkleidet sich eher oder später mit einer Zellhaut. Diess sind die einzigen, allen Neubildungen von Zellen gemeinsamen Vorgänge. — Eine mehr in's Einzelne gehende Darlegung erfordert sofort die Unterscheidung verschiedener Fälle, wenn man nicht zu unrichtigen Verallgemeinerungen geführt werden will, da sich bei der Neubildung von Zellen eine grosse Mannigfaltigkeit geltend macht.

Mir scheint es zweckmässig und naturgemäss, drei Haupttypen zu unterscheiden; 1) die Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle, d. h. die Bildung einer neuen Zelle aus dem gesammten Protoplasma einer schon vorhandenen Zelle, 2) die Conjugation oder die Verschmelzung von zwei (oder mehr) Protoplasmakörpern zur Bildung einer Zelle, 3) die Vermehrung einer Zelle durch Erzeugung von zwei oder mehr Protoplasmakörpern aus einem. Jeder dieser Typen zeigt mannigfaltige Abänderungen und Uebergänge zu den anderen. Ganz besonders bei der Vermehrung der Zellen tritt eine grosse Mannigfaltigkeit hervor; es sind hier zunächst zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem zur Bildung der neuen Zellen nur ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle verwendet wird (freie Zellbildung) oder die Gesammtmasse desselben in die Tochterzellen übergeht (Theilung). Der letzte, bei weitem häufigste Fall zeigt nun wieder Verschiedenheiten, je nachdem die sich abgrenzenden, um neue Centra sich sammelnden Protoplasmamassen sich unter Ausstossung von Wasser zusammenziehen und abrunden oder nicht, je nachdem schon während der Theilung oder erst nach ihrer Vollendung Zellhaut ausgeschieden wird, und je nach dem Auftreten von Zellsaft und Zellkernen.

Im Verlauf der Vegetation einer Pflanze kommen verschiedene Zellbildungsformen zur Anwendung. Auf der Zelltheilung beruht die Ausbildung des Vegetationskörpers, die Erzeugung des Zellgewebes; die freie Zellbildung kommt bei der Bildung der Ascosporen der Pilze und Flechten und im Embryosack der Phanerogamen vor; die Zellbildung durch Conjugation ist in ihrer typischen Form (s. unten) auf einzelne Gruppen der Algen und Pilze zum Zweck der Fortpflanzung beschränkt, die Erneuerung oder Verjüngung von Zellen findet sich bei der

Bildung einer Schwärmspore aus dem ganzen Inhalt einer vegetativen Zelle bei vielen Algen, analoge Erscheinungen kommen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Kryptogamen vor.

Im Folgenden versuche ich nun, eine übersichtliche Darstellung der verschiedenen Zellbildungsformen nach den oben angedeuteten Principien zu geben. Die in einem Lehrbuch nöthige Kürze mag es entschuldigen, wenn die zu einer tieferen Begründung nöthigen Weitläufigkeiten wegbleiben.

A. Zellbildung durch Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle. Ein klares Beispiel giebt uns die Bildung der Schwärmsporen von Stigeoclonium insigne (Fig. 3. § 1): der gesammte Inhalt einer vegetativen Zelle eines Fadens zieht sich zusammen, stösst einen Theil des Zellsaftwassers aus; die Anordnung des differenzirten Protoplasmakörpers wird verändert, die Chlorophyllstreifen verwischen sich; die Gesammtform des Protoplasmakörpers wird eine andere, indem er seine Zellhaut verlässt; der jetzt ovoidische vorher fast cylindrische Körper zeigt nun ein breites grünes, ein hyalines schmaleres Ende; das letztere wird nach beendigtem Schwärmen zur Basis, das grüne Ende wächst allein durch Spitzenwachsthum weiter, sobald sich die neue Zelle mit einer Zellhaut umscheidet hat. Die Beobachtungen Pringsheims am Oedogonium zeigen auch, dass die Wachsthumsrichtung der verjüngten Zelle senkrecht steht auf ihrer ursprünglichen Wachsthumsrichtung vor der Verjüngung, denn das hyaline, später sich anheftende, sog. Wurzelende der Schwärmspore bildet sich (Fig. 4. *A*, *E*) an der Seite, nicht am oberen oder unteren Ende des Protoplasmakörpers. Es findet also eine wesentlich andere räumliche Orientirung des ganzen Protoplasmakörpers der Zelle statt, der frühere Querschnitt der Zelle wird jetzt zum Längsschnitt derselben und der daraus hervorgehenden Pflanze. Das Material bleibt, so weit ersichtlich, dasselbe, es findet aber eine neue Anordnung desselben statt; diess ist morphologisch entscheidend und im Wesentlichen beruht jede Neubildung von Zellen nur auf einer neuen Anordnung bereits vorhandenen Protoplasmas; daher darf und muss die Verjüngung einer Zelle morphologisch als Neubildung einer solchen betrachtet werden.

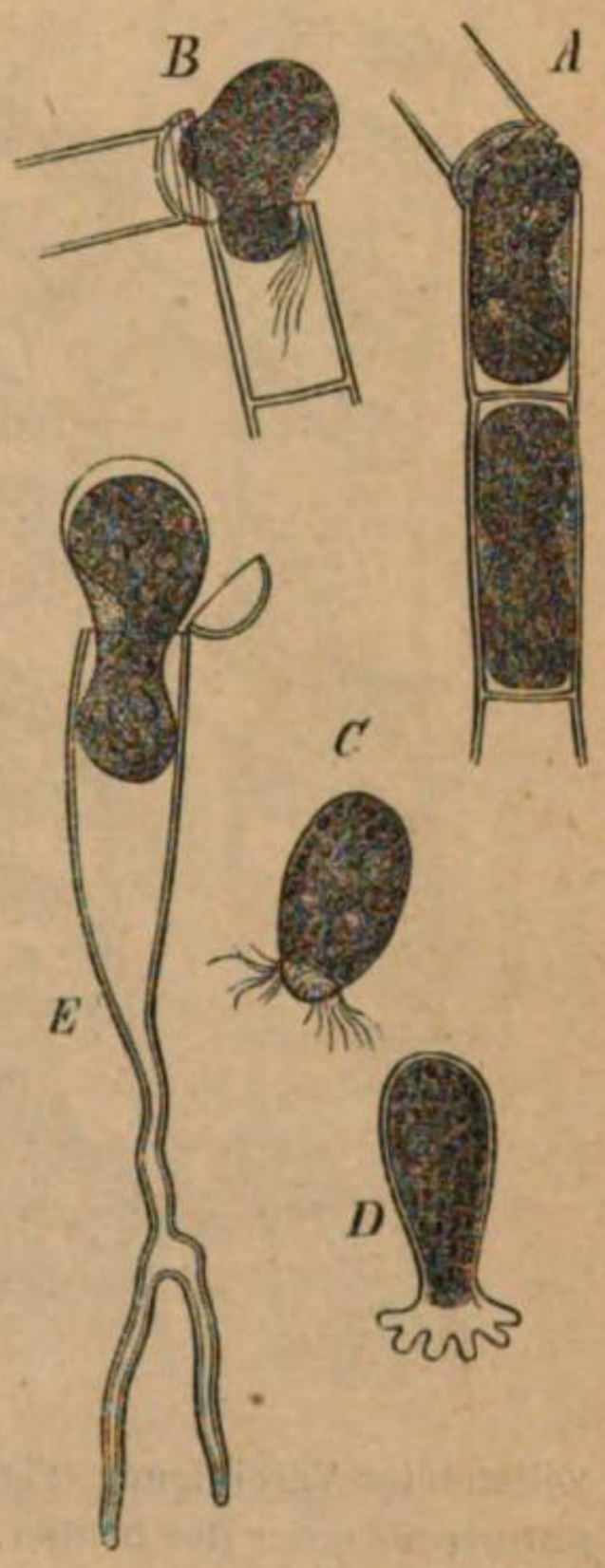
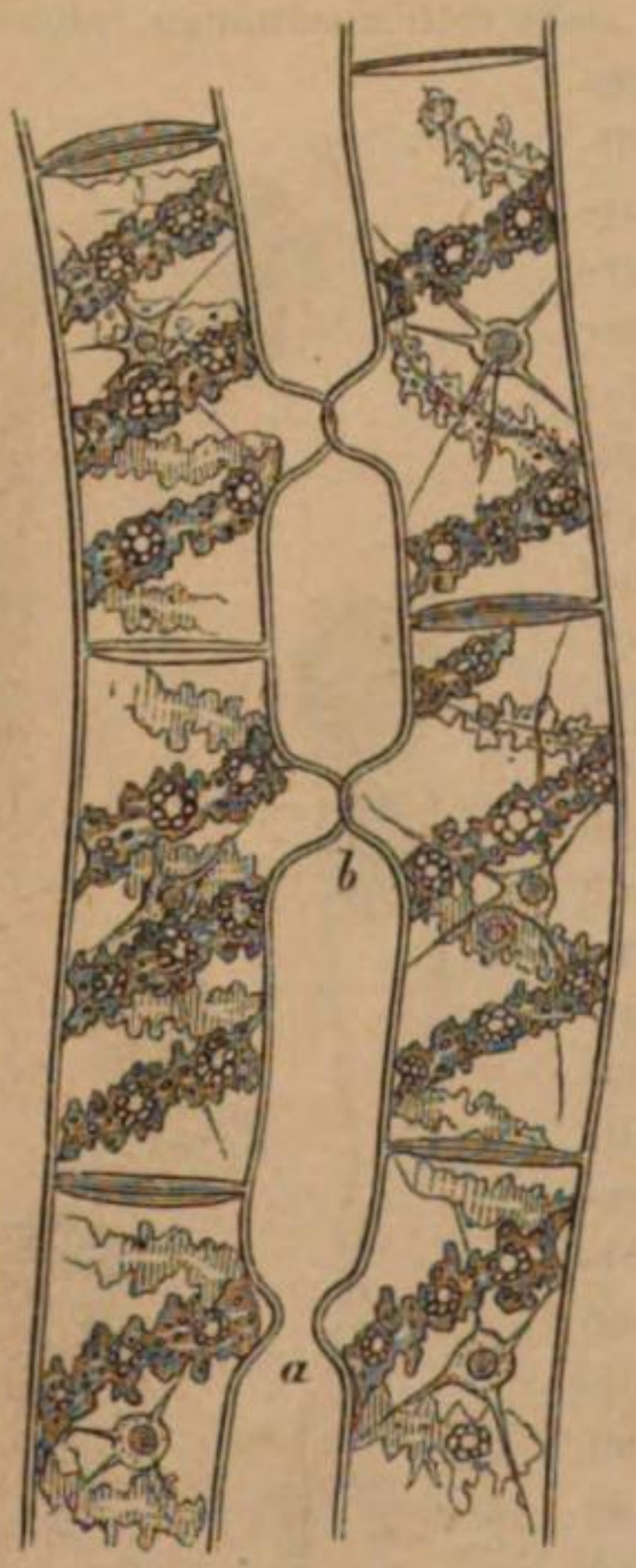


Fig. 4. *A*, *B* Austritt der Schwärmsporen eines Oedogonium, *C* eine solche frei, in Bewegung, *D* dieselbe, nachdem sie sich festgesetzt und die Haftscheibe gebildet hat; *E* Austritt des gesammten Protoplasmas einer Keimpflanze von Oedogonium in Form einer Schwärmspore (350). Nach Pringsheim: Jahrb. f. wiss. Bot. I. Taf. 1.

B. Zellbildung durch Conjugation. Die Protoplasmakörper zweier oder mehrerer Zellen verschmelzen zur Bildung eines gemeinschaftlichen Protoplasmakörpers, der sich mit einer Zellhaut umgiebt und eine mit anderen Eigenschaften begabte Zelle darstellt. — Zur Erläuterung dieses Vorgangs, der zahlreiche Variationen zulässt, betrachten wir die Conjugation einer unserer gemeinsten Fadenalgen, der Spirogyra longata (Fig. 5 u. 6). Jeder Faden (Fig. 5) besteht aus einer Reihe unter sich gleichartiger, cylindrischer Zellen, deren jede einen Protoplasmaschlauch enthält; dieser umschliesst eine verhältnissmässig grosse Menge von Zellsaft, in dessen Mitte ein Zellkern schwebt, der von einem kleinen Protoplasmaklumpen umhüllt und durch Protoplasmafäden an den Sack angeheftet ist; in letzterem liegt ein Chlorophyllband, welches schraubenförmig gewunden ist und an bestimmten Stellen Stärkekörner enthält. — Die Conjugation findet in diesem Falle immer zwischen den gegenüberliegenden Zellen zweier Fäden statt, welche sich mehr oder weniger parallel neben einander

gelegt haben; sie wird vorbereitet dadurch, dass die Zellen seitliche Ausstülpungen wie in Fig. 5 bei *a* treiben; diese wachsen so lange fort, bis sie auf einander treffen (*b*). Darauf contrahirt sich der Protoplasmaschlauch jeder betheiligten Zelle; er löst sich scharf ab von der ihn umgebenden Zellhaut, rundet sich ellipsoidisch ab und zieht sich unter Ausstossung des Zellsaftwassers immer mehr zusammen. Diess geschieht gleichzeitig in den beiden copulirenden Zellen. Nun öffnet sich die Zellwand zwischen den beiden Ausstülpungen (Fig. 6. *a*) und einer der beiden ellipsoidischen Protoplasmakörper drängt sich in den so entstandenen Verbindungscanal, er gleitet langsam hinüber in den anderen Zellraum; sowie er den dort liegenden Protoplasmakörper berührt, verschmilzt er mit ihm (Fig. 6. *a*); nach



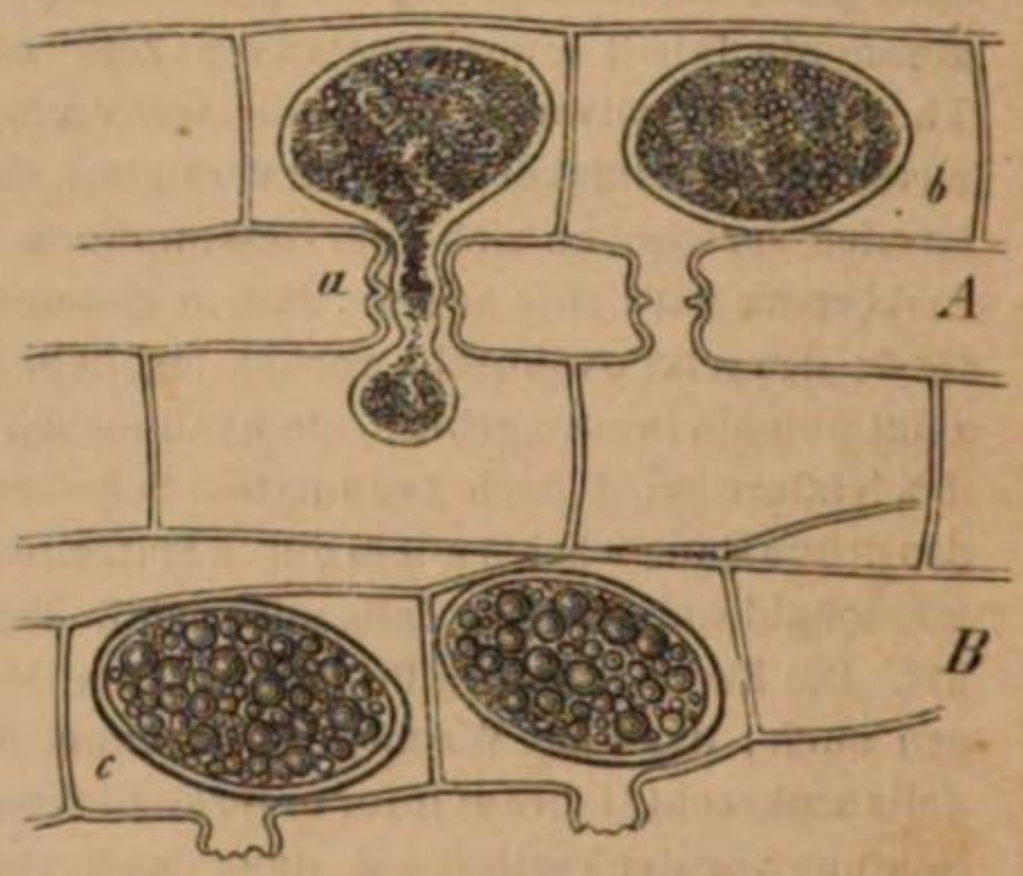


Fig. 5 und 6. Spirogyra longata; Fig. 5. Einige Zellen zweier zur Copulation sich vorbereitender Fäden; sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen, ausserdem sind kleine Oeltröpfchen in ihnen vertheilt (vergl. § 6); so verhält sich das Chlorophyll nach Einwirkung starken Sonnenscheins; man sieht ausserdem die Zellkerne in den Zellen, deren jeder von Protoplasma umgeben ist, von welchem Stromfäden zur Zellwand hin- und hergehen; *a* und *b* die Aufstülpungen zur Vorbereitung der Conjugation. — Fig. 6. *A* in Conjugation begriffene Zellen; bei *a* schlüpft der Protoplasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere Zelle; bei *b* ist diess geschehen; das Chlorophyllband sammt Stärkekörnern noch theilweise zu erkennen. *B* die jungen Zygosporen mit Haut umkleidet; der Protoplasmakörper enthält zahlreiche Oeltropfen. (550).

vollendeter Vereinigung (Fig. 6. *b*) ist der vereinigte Körper wieder ellipsoidisch und kaum grösser als einer der beiden, die ihn zusammensetzen; offenbar hat während der Vereinigung noch eine Contraction unter Ausstossung von Wasser stattgefunden. Die Verschmelzung macht den Eindruck, als ob zwei Flüssigkeitstropfen sich vereinigten; das Protoplasma ist aber niemals eine Flüssigkeit, und abgesehen von anderen Umständen zeigt eine Thatsache, dass hier ganz besondere Kräfte, die jeder Flüssigkeit fehlen, thätig sind; das schraubenförmige Chlorophyllband nämlich bleibt bei der Contraction jedes der beiden conjugirenden Protoplasmakörper erhalten, nur wird es eng zusammengezogen; während der Vereinigung nun legen sich die Enden der beiden Chlorophyllbänder so an einander, dass sie jetzt ein Band bilden. — Der conjugirte Protoplasmakörper umkleidet sich mit einer Zellhaut und bildet eine sog. Zygospore, welche nach mehrmonatlicher Ruhe keimt und einen neuen Zellenfaden erzeugt. Mit mehr oder minder grossen Abweichungen von diesem Schema erfolgt nun die Conjugation bei einer artenreichen Algengruppe, bei den Conjugaten, denen die Diatomeen zuzuzählen sind, und bei manchen Pilzen. Bei letzteren treten schon erheblichere Abweichungen auf (Syzygites, Mucor stolonifer). — Bei Spirogyra nitida kommt es (nach De Bary: Conjugaten p. 6) auch vor, dass eine Zelle sich mit zwei anderen copulirt

und ihre Protoplasmamassen in sich aufnimmt, dann entsteht also eine Zygospore aus drei Zellinhalten. — Bei den Myxomyceten verschmelzen die eigenthümlich beweglichen Schwärmsporen (Myxoamöben) nach und nach in grosser Zahl und bilden endlich grosse, bewegliche, hautlose Protoplasmakörper, die Plasmodien, die sich erst später in zahlreiche Zellen umwandeln.

In den bisher behandelten Fällen sind die sich vereinigenden Protoplasmakörper gleich gross; der Befruchtungsprocess vieler Kryptogamen weicht nur dadurch ab, dass die beiden verschmelzenden Protoplasmakörper sehr ungleiche Grösse und sonst verschiedene Eigenschaften haben. Wir werden im II. Buch bei der Fortpflanzung der Kryptogamen ausführlich darüber handeln; hier sei vorläufig nur bemerkt, dass die männlichen, beweglichen Befruchtungskörper (Spermatozoiden) der Kryptogamen nackte Protoplasmagecilde sind, denen man den Werth einer Primordialzelle zuerkennt; im weiblichen Organ dieser Pflanzen findet sich eine Zelle, die sich nach aussen öffnet; sie enthält einen Protoplasmakörper, der durch die Spermatozoiden befruchtet wird. In sicher beobachteten Fällen (Oedogonium, Vaucheria) verschmelzen diese mit jenen, worauf erst die Neubildung einer Zelle erfolgt. Hier, wie bei der Conjugation der Conjugaten und mancher Pilze ist die so durch Verschmelzung entstandene Zelle immer eine Fortpflanzungszelle, mit ihr beginnt die Bildung eines neuen Pflanzenindividuums. Bei der Befruchtung ist einer der beiden Körper sichtlich sehr verschieden vom anderen, man darf annehmen, dass auch bei der Conjugation eine, wenn auch versteckte Differenz besteht.

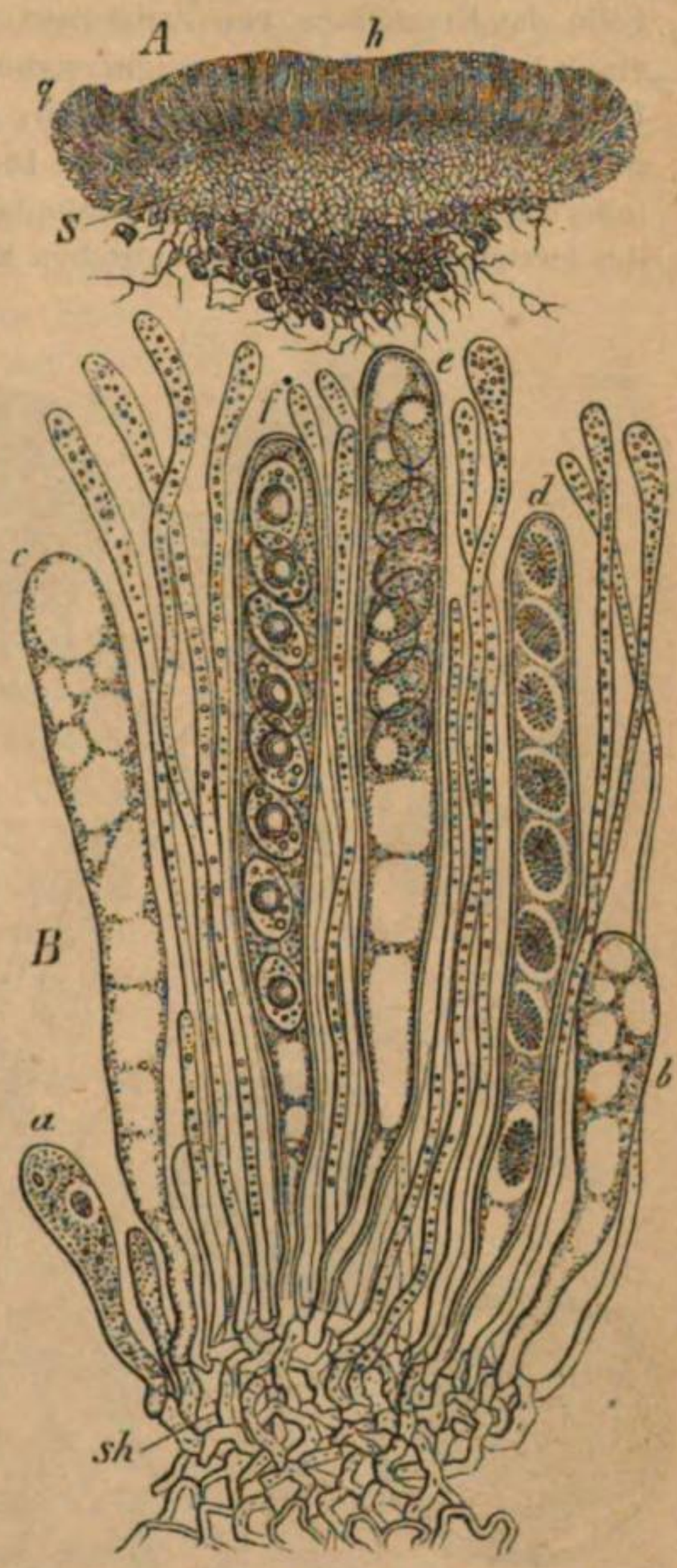


Fig. 7. Peziza convexula; *A* senkrechter Durchschnitt der ganzen Pflanze, etwa 20mal vergröss.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachson. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550maliger Vergr.; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Zellenfäden (Hyphen); *a—f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen.

C. Freie Zellbildung. In dem Protoplasmakörper einer Zelle treten neue Bildungsmittelpuncte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasmas und bildet eine Zelle; ein anderer Theil des letzteren bleibt übrig und stellt den noch verbleibenden Protoplasmakörper der Mutterzelle dar, die hier noch mehr oder minder lange Zeit fortlebt. — Die neuen Bildungsmittelpuncte können durch vorausgehendes Erscheinen von Zellkernen angedeutet werden oder nicht. — Gewöhnlich ist die Zahl der so entstehenden Tochterzellen eine ziemlich grosse. Ich wähle als Beispiel zunächst die Sporenbildung eines kleinen Ascomyceten, einer Peziza[1]) (Fig. 7). Die schlauchförmigen Mutterzellen der Sporen sind anfangs

[1]) Sie ist um Bonn häufig auf Erde zwischen Phascum an Waldwegen, im März. Der Becher ist 1—2 Mill. breit, ziegelroth, sitzend mit wenig vorspringendem Rand; nach Rabenhorst: Deutschlands Kryptogamenflora 1844, p. 368, könnte es P. convexula sein.

(bei *a*) dicht mit Protoplasma erfüllt und enthalten je einen kleinen Zellkern. Dieser verschwindet, d. h. seine Substanz vertheilt sich in der des Protoplasmas, dieses wird später schaumig, d. h. es treten rundliche Safttropfen in ihm auf (bei *b* und *c*). Die Sporenbildung wird dadurch vorbereitet, dass sich das Protoplasma im oberen Theil des Schlauchs condensirt, im unteren schaumig bleibt (siehe *e* und *f*). Der Sporenbildung selbst geht in diesem Falle das Erscheinen von Zellkernen nicht voraus, auch bleiben die Sporen immer ohne einen Kern; diess ist um so lehrreicher, als bei anderen Pezizen (z. B. P. confluens nach De Bary) sich zunächst Kerne bilden, um deren jeden sich ein Protoplasmaklumpen sammelt[1]), der dann die Spore bildet. Die Sporen entstehen hier zu je 8 in einem Schlauch, innerhalb des oberen, dichten Protoplasmas, d. h. um 8 Puncte sammelt sich je ein Theil des letzteren zu einer ellipsoidischen Masse (*d*); jede solche Ansammlung besteht anfänglich aus grobkörnigem Protoplasma, umgeben von einem hellen Hofe; ein Quantum feinkörnigen Protoplasmas bildet gewissermassen die Grundsubstanz, in der die Sporen eingebettet sind. Später wird jede Spore schärfer begrenzt, der helle Hof verschwindet (bei *e*), ihre Substanz selbst wird feinkörniger, heller, und in einem Brennpunct ihrer Gestalt bildet sich eine Vacuole, d. h. ein durchsichtiger Tropfen Flüssigkeit. Endlich umgiebt sich jede Spore mit einer festen Haut, die Vacuole schwindet und im Centrum tritt ein grosser Tropfen eines stark lichtbrechenden Oels auf, neben zahlreichen kleineren Oeltropfen.

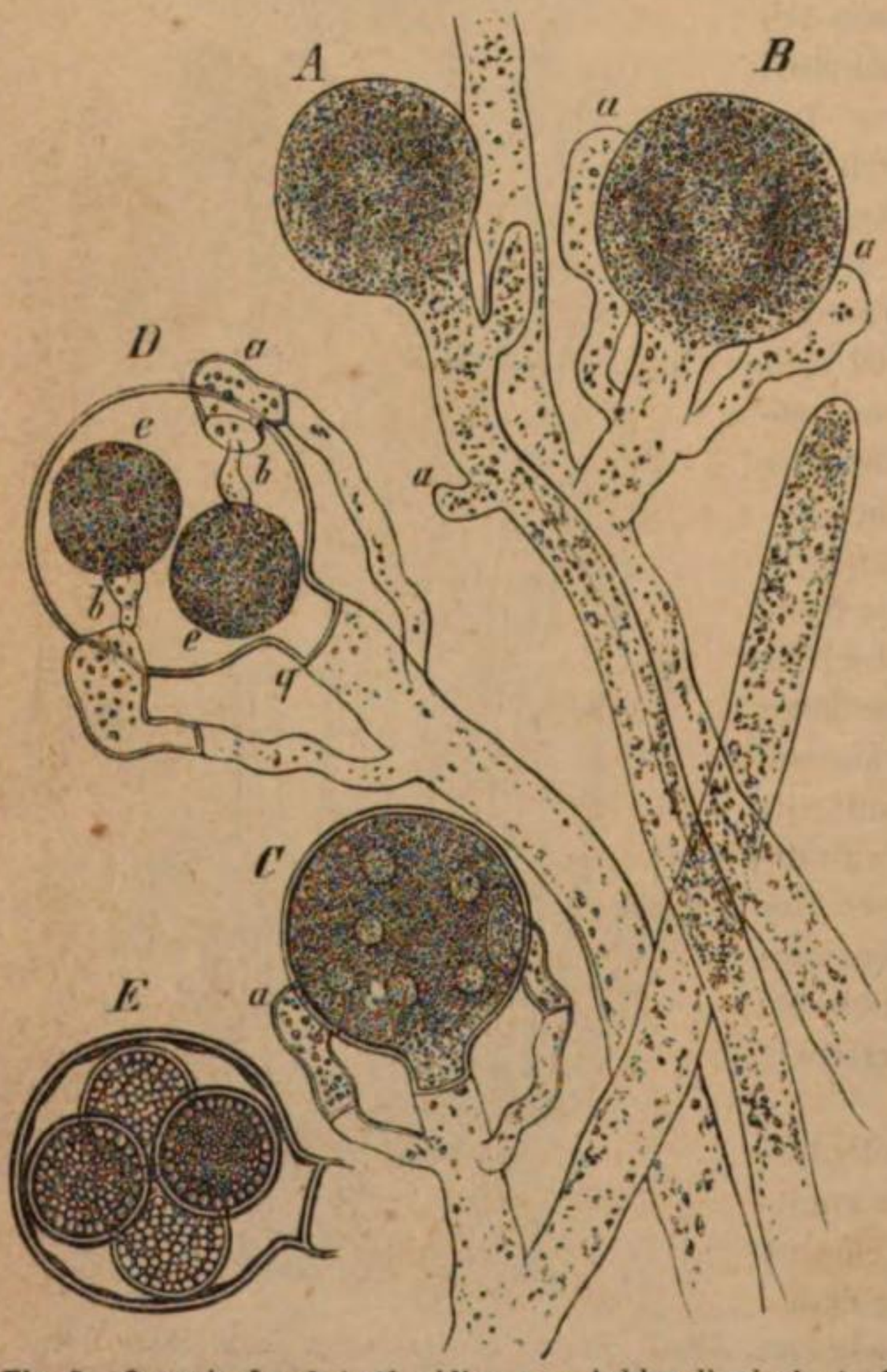


Fig. 8. Oogonien und Antheridien von Achlya lignicola (auf Holz in Wasser wachsend); Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *A*—*E*. — *a* das Antheridium, *b* dessen in das Oogonium eindringender Schlauch (550). Vergl. den Text.

D. Entstehung der Zellen durch Theilung der Mutterzelle. In dem Protoplasma einer Zelle treten neue Bildungsmittelpuncte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle, um eine neue Zelle zu bilden: hierbei wird das ganze Protoplasma der Mutterzelle vollständig verbraucht, von dieser bleibt nur die Zellhaut übrig, wenn sie eine solche besitzt, was nicht immer der Fall ist. Besitzt die Mutterzelle einen Zellkern, so löst sich dieser gewöhnlich im Protoplasma auf[2]); es ist diess die erste Vorbereitung zur Theilung; dann treten ebensoviel neue Zellkerne auf[3]), als Tochterzellen entstehen sollen, und diese ordnen sich so, dass sie die Mittelpuncte der werdenden Zellen einnehmen.

---

[1]) Im Embryosack der Phanerogamen bilden sich neue Kerne im Protoplasma, um diese je eine Zelle (vergl. II. Buch, Coniferen, Monocotylen, Dicotylen).

[2]) Ausnahme bei der Sporenbildung von Anthoceros, wo der Zellkern der Mutterzelle sich nicht löst, bevor 4 neue Kerne gebildet sind.

[3]) Bei Spirogyra, Mugeotia, Craterospermum treten die neuen Kerne erst während der fortschreitenden Theilung des Protoplasmas auf (De Bary: die Familie der Conjugaten, Leipzig 1858). Bei der Entstehung der Spaltöffnungen von Hyacinthus orientalis konnte ich vor, wäh-

Erster Fall. Zelltheilung mit Contraction und Abrundung der Tochterzellen.

a) Zellhaut wird erst nach vollendeter Theilung von den bereits isolirten Tochterzellen ausgeschieden. Ein Beispiel liefert die Bildung der Oosporen von Achlya (Fig. 8). Am Ende einer schlauchförmigen Zelle oder eines Zweiges derselben sammelt sich das Protoplasma, das Schlauchende selbst schwillt kugelig an (*A*, *B*) und wird durch eine Querwand (*C*) zur selbständigen Zelle (dem Oogonium). In dem Protoplasma treten zuweilen zellkernartige Gebilde auf (wie in *C*), gewöhnlich aber nicht. Der ganze Protoplasmakörper zerfällt darauf in 2, 3, 4 oder mehr Theile, die sich sehr schnell vollkommen sphärisch abrunden (bei zahlreichen Beobachtungen habe ich niemals eine Mittelform zwischen *C* und *D* gesehen). Die so gebildeten Theile (*e*, *e* in *D*) ziehen sich während ihrer Absonderung sehr stark zusammen, d. h. ihr Protoplasma verdichtet sich unter Ausstossung von Wasser; erst nachdem sie durch Antheridienschläuche (*a*, *b* in *D*) befruchtet worden sind, umhüllen sie sich mit einer Zellhaut.

Diese Form der Zelltheilung hat in ihrem ganzen Verlauf offenbar eine grosse Aehnlichkeit mit der freien Zellbildung, sie unterscheidet sich eben nur durch den Umstand von ihr, dass hier das ganze Protoplasma sich um mehrere Mittelpuncte sammelt. Würde, was wohl auch vorkommt, der ganze Protoplasmakörper sich zusammenziehend nur eine Kugel bilden, so hätte man einen der »Erneuerung oder Verjüngung« analogen Fall. Würden sich die Kugeln schon während ihrer Trennung mit reichlich ausgeschiedenem Zellstoff umhüllen, so würde der Vorgang eine grosse Aehnlichkeit mit der Pollenbildung vieler Dicotylen (s. unten) gewinnen.

Uebrigens kommt (Fig. 9) bei derselben Pflanze eine Variation dieses Theilungsvorganges vor, wenn sie ihre Schwärmsporen bildet; hier zerfällt das Protoplasma im keulig angeschwollenen Ende eines Schlauches in sehr zahlreiche kleine Portionen (*A*), die erst nach ihrem Austritt aus dem Sporangium (*B*) sich völlig abrunden (*a*) und mit einer dünnen Haut umgeben, welche sie kurz darauf verlassen (*b*), um sich schwärmend zu entfernen (*c*).

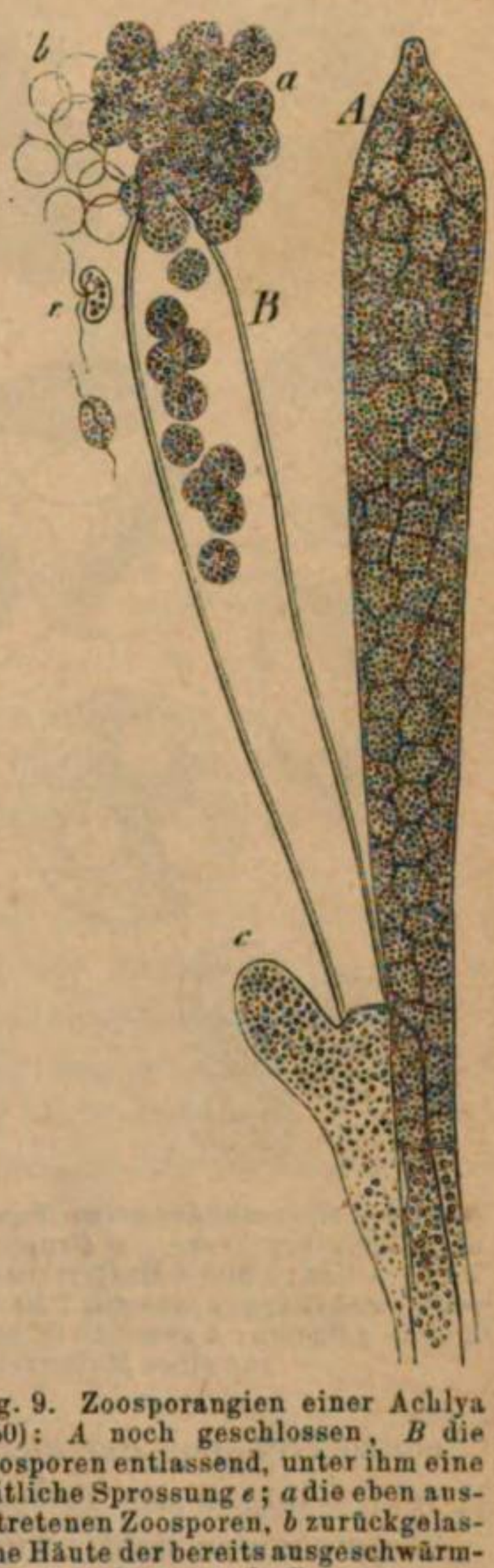


Fig. 9. Zoosporangien einer Achlya (550): *A* noch geschlossen, *B* die Zoosporen entlassend, unter ihm eine seitliche Sprossung *e*; *a* die eben ausgetretenen Zoosporen, *b* zurückgelassene Häute der bereits ausgeschwärmten, *c* schwärmende Zoosporen.

Die Sporenbildung der Moose, Gefässkryptogamen und die Pollenbildung der Phanerogamen findet überall durch Theilung der Mutterzellen in 4 Theile statt, entweder durch wiederholte Zweitheilung oder simultan. Das ist der gemeinsame Charakter dieser auch sonst morphologisch verwandten Bildungen. Bezüglich der Einzelheiten des Theilungsvorgangs treten aber mancherlei Abweichungen hervor: bei den Laubmoosen, z. B. Funaria hygrometrica (vergl. II. Buch) erfolgt die Sporenbildung in der Mutterzelle wesentlich nach dem Schema, welches wir hier betrachten: der Protoplasmakörper der Mutterzelle zerfällt in vier sich rasch abrundende, sich contrahirende Klumpen, die erst nach völliger Trennung sich mit Zellhaut umgeben; dann liegen also 4 kleine Zellen in der Haut der Mutterzelle eingeschachtelt, ähnlich wie die Oosporen der Achlya im Oosporangium, die Mutterzelle wird in diesem Falle aber bald aufgelöst.

---

rend und unmittelbar nach der Theilung der Mutterzelle auf keine Weise einen Zellkern sichtbar machen, er erscheint in jeder Schliesszelle erst geraume Zeit nach der Theilung.

Nach demselben Typus bilden sich auch die Sporen der Equisetaceen, nur liegen die neuerzeugten 4 Schwesterzellen (bei E. limosum) hier nicht in einer Zellhautblase, da die Mutterzelle überhaupt keine Zellhaut vor der Theilung bildet. Wir betrachten diesen Fall noch etwas näher, da er uns das Verhalten des Zellkernes bei der Theilung klar vorführt, und da auch die übrigen Verhältnisse hier ungemein deutlich sind. — Zu einer gewissen Zeit schwimmen die Sporenmutterzellen in der die Höhlung des Sporangiums erfüllenden Flüssigkeit; sie bilden ihrer Entstehung entsprechend Gruppen von 4 oder 2 Schwesterzellen (*a* und *b*). Jede Mutterzelle besteht anfangs aus einem grossen kugeligen Kern (sammt Kernkörperchen), umgeben von feinkörnig trübem Protoplasma, welches aussen scharf begrenzt, aber ohne Zellhaut ist. Verdünnte alkoholische Iodlösung und andere contrahirende Mittel zeigen diess aufs Bestimmteste; bei der Zusammenziehung des Protoplasmakörpers der Mutterzelle in allen Zuständen der Theilung wird keine noch so feine Zellhaut sichtbar. — Die erste Vorbereitung zur Theilung der Mutterzelle zeigt sich in der Aufhellung des Protoplasmas (*b*) unter Ansammlung einer Gruppe von grünlich gelben Körnchen auf der Seite des Kerns, die der Schwesterzelle zunächst liegt; darauf verschwindet der Zellkern und die genannten Körnchen ordnen sich zu einer Scheibe, welche durch den Mittelpunct der sphärisch abgerundeten Mutterzelle gelegt ist (*c*), hierbei wird das Protoplasma völlig körnchenfrei, durchsichtig wie ein Oeltropfen; bald aber tritt rechts und links von der Körnerscheibe wieder eine Trübung ein (*d*); feine Körnchen entstehen an beiden Polen der Mutterzelle und verbreiten sich immer mehr, bis endlich rechts und links nur noch ein heller ellipsoidischer Raum frei bleibt (*e*); diese körnchenfreien Stellen sind zwei Zellkerne; die Körnerplatte beginnt sich zu verschieben; die beiden grossen ellipsoidischen Kerne verschwinden wieder und statt ihrer treten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet, vier kleinere auf (*f*), deren jeder auf der den Nachbarn zugekehrten Seite von einem Theil der grünlichgelben Körnchen umgeben ist, die vorher die Körnerplatte bildeten. Der optische Durchschnitt zeigt bald Linien, welche die innen beginnende Trennung der vier Protoplasmaportionen andeuten (*f*); diese schreitet nach aussen vor, während die Tochterzellen sich kugelig abrunden und in ihren Kernen je ein Kernkörperchen entsteht. Endlich sind die jungen Sporen völlig isolirt (*i*), sie adhäriren nur noch an einander. — Hier wie in sehr vielen anderen Fällen der Tetradenbildung wird diese durch eine wenigstens angedeutete Zweitheilung (*e*) vorbereitet, die Mutterzelle schreitet aber, noch bevor diese erste Theilung sich vollendet, zur Viertheilung. — Die soeben getrennten jungen Sporen sind noch nackt, sie umhüllen sich aber bald mit einer Zellhaut, deren besondere Entwickelungsgeschichte wir am geeigneten Ort betrachten werden (II. Buch: Equiseten).

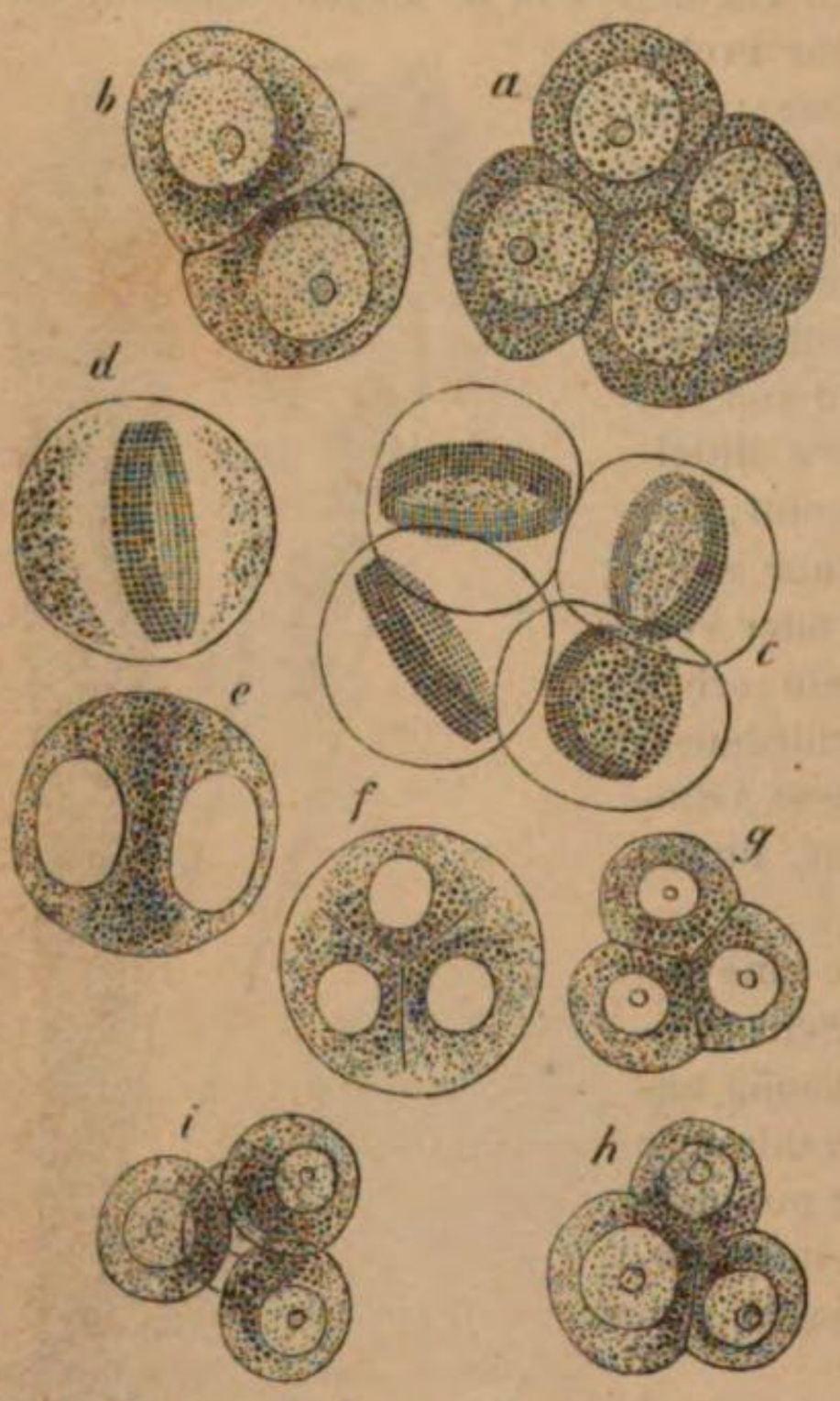


Fig. 10. Sporenbildung von Equisetum limosum, nach 550facher Vergr.; *a* Gruppe von 4, *b* von 2 Mutterzellen; *c* und *d* Mutterzellen in Vorbereitung zur Zweitheilung, *e* eine mit 2 Kernen; *f*, *g* *i* Theilung in 4 Sporen; *h* abnorme Bildung dreier Sporen aus einer Mutterzelle.

b) Die sich contrahirenden Tochterzellen scheiden schon während ihrer Trennung Zellstoff aus; da hier die Mutterzelle schon mit Zellstoff umkleidet ist, so macht der Vorgang oft den Eindruck, als ob die Zellhaut der Mutterzelle an bestimm-

ten Stellen leistenförmig nach innen wachsend, den Protoplasmakörper einschnürte und ihn endlich zertheilte.

Die klarsten Beispiele für diesen Fall finden sich bei der Pollenbildung vieler Dicotylen. Fig. 11 zeigt diesen Vorgang bei Tropaeolum minus. Bei *a* und *b* sind in dem Protoplasma der an 2 Seiten besonders stark verdickten Mutterzelle bereits 4 Kerne aufgetreten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet (diese Anordnung ist häufig, jedoch nicht ausnahmslos), das Protoplasma macht an frischen Exemplaren den Eindruck, als ob es schon in 4 rundliche Klumpen getheilt wäre; durch Contraction in alkoholischer Iodlösung (*f*, *g*, *h*, *k*), erkennt man aber, dass diese noch zusammenhängen, und dass die Zellhaut in die Einkerbungen in Form scharfkantiger Leisten hineinragt. Die von aussen nach innen fortschreitende Theilung der sich zugleich contrahirenden und abrundenden Protoplasmamassen wird noch deutlicher, wenn man sie durch Druck (*b'*, *f'*) oder durch Auflösung der Zellhaut in Schwefelsäure befreit; sie erscheinen dann als vierlappige Körper. Die Trennung schreitet endlich so weit fort, dass die 4 Lappen auseinander fallen, da aber die Zellhautbildung gleichzeitig fortschreitet, so liegen diese nun, jeder in einer von Zellhaut umschlossenen Kammer (*c*). Später bildet nun jeder Protoplasmakörper (junges Pollenkorn) eine neue Haut um sich, die gemeinsame dicke Zellhaut wird aufgelöst und so werden die 4 Pollenkörner frei.

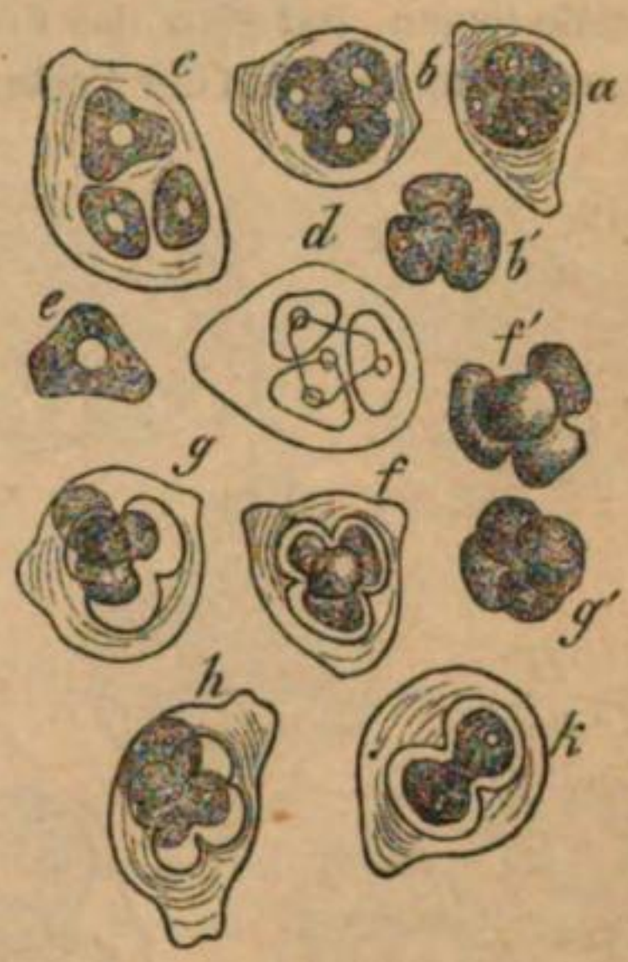


Fig. 11. Tropaeolum minus, Pollenbildung, nach 550maliger Vergr. kleiner dargestellt.

Zweiter Fall. Es tritt keine merkliche Zusammenziehung des sich theilenden Protoplasmas ein[1]), der Raum der Mutterzelle bleibt von den Tochterzellen völlig erfüllt, diese sind daher nicht abgerundet; die Theilzellen erscheinen wie Abschnitte der Mutterzelle.

So wie im vorigen Fall ist auch hier zu unterscheiden, ob die Zellhaut erst nach der Theilung gebildet wird oder während dieser von aussen nach innen fortschreitet. In beiden Fällen macht hier die neu entstandene Zellhaut den Eindruck einer zwischen die Theilzellen eingeschobenen Lamelle, die sich an die Mutterzellhaut ansetzt: man pflegt sie als Scheidewand zu bezeichnen, die Richtung und Lage derselben ist für die Morphologie von grosser Wichtigkeit; jederzeit steht sie senkrecht auf der Verbindungslinie der Mittelpuncte der neuen Zellen. Bei diesem Modus der Zelltheilung handelt es sich mit wenigen Ausnahmen immer um Zweitheilung der Mutterzelle[2]): es ist der ausnahmslose Vorgang bei der Gewebebildung, kommt aber auch, doch weniger ausgeprägt, bei der Sporen- und Pollenbildung vor.

a) Das Protoplasma ordnet sich im Innenraum der Mutterzelle in zwei Portionen, deren Grenzfläche schon sichtbar ist, bevor die Scheidewand von Zellstoff sich bildet; diese entsteht gleichzeitig auf allen Puncten der Grenzfläche als dünnes Häut-

---

1) Hofmeister (Handbuch der physiol. Botanik I, p. 86) nimmt zwar auch hier eine Contraction des Inhalts an, wenigstens um den Platz für die Scheidewand zu gewinnen: da die Moleküle, aus denen sich diese bildet, indessen aus dem Protoplasma selbst austreten, so findet zwar eine Umlagerung statt, bei welcher die Protoplasmatheilchen ein wenig zusammenrücken, ob diess aber auf das Schema wie in Fig. 8 und 11, nothwendig reducirt werden muss, scheint fraglich.

2) Bei manchen Haaren (Tradescantia) tritt gleichzeitig eine Theilung in mehr als zwei in einer Reihe liegende Tochterzellen ein (A. Weiss: » Die Pflanzenhaare« in botan. Untersuch. von Karsten, p. 494).

chen; erst bei späterem Dickenwachsthum desselben zerspaltet es zuweilen in 2 Lamellen, deren jede einer der Schwesterzellen gehört[1]).

Sehr deutlich kann dieser Modus der Zellbildung bei der Pollenbildung mancher Monocotylen beobachtet werden. Fig. 12 zeigt den Vorgang bei Funkia ovata. In *I* hat sich der Protoplasmainhalt der Mutterzelle (nach dem Verschwinden ihres Zellkerns) bereits getheilt; um 2 Kerne, welche in den Brennpuncten der ungefähr ellipsoidischen Gestalt der Mutterzelle liegen, hat sich das Protoplasma so gesammelt, dass eine helle Grenzebene die Trennung senkrecht auf der Verbindungslinie der Zellkerne anzeigt. Der nächste zu beobachtende Zustand ist immer der in Fig. *II* repräsentirte, wo eine Zellhautlamelle die Mutterzelle ganz durchschneidet, sie liegt in der schon bei *I* angedeuteten helleren Grenzebene. Die Stelle, wo Mutterzellhaut und Scheidewand zusammentreffen, verdickt sich bald stärker, die beiden Tochterzellen runden sich hier noch ab. Die beiden Zellkerne in *II* sind länglich, der Form ihrer Zellen entsprechend; sie lösen sich bald auf (*III*) und an ihrer Stelle treten sofort 2 neue Kerne in jeder Theilzelle auf (*IV*), deren Stellung wieder den Brennpuncten der ellipsoidischen Tochterzellen entspricht. Zuweilen unterbleibt diese Vorbereitung zur Theilung in einer der beiden Zellen (*V*). Zwischen je zwei tertiären Kernen tritt nun wieder plötzlich eine Scheidewand auf (*VI*). Erst jetzt bildet sich der Zellkern jedes jungen Pollenkorns weiter aus, er wird hell und lässt nun ein Kernkörperchen erkennen. Mit der Pollenbildung der Dicotylen stimmt der weitere Vorgang insofern überein, als die gemeinsame Zellhaut sich erweicht (zuerst im Inneren [*x* bei *VII*]), endlich auflöst, während um jede Theilzelle eine neue festere Haut sich bildet.

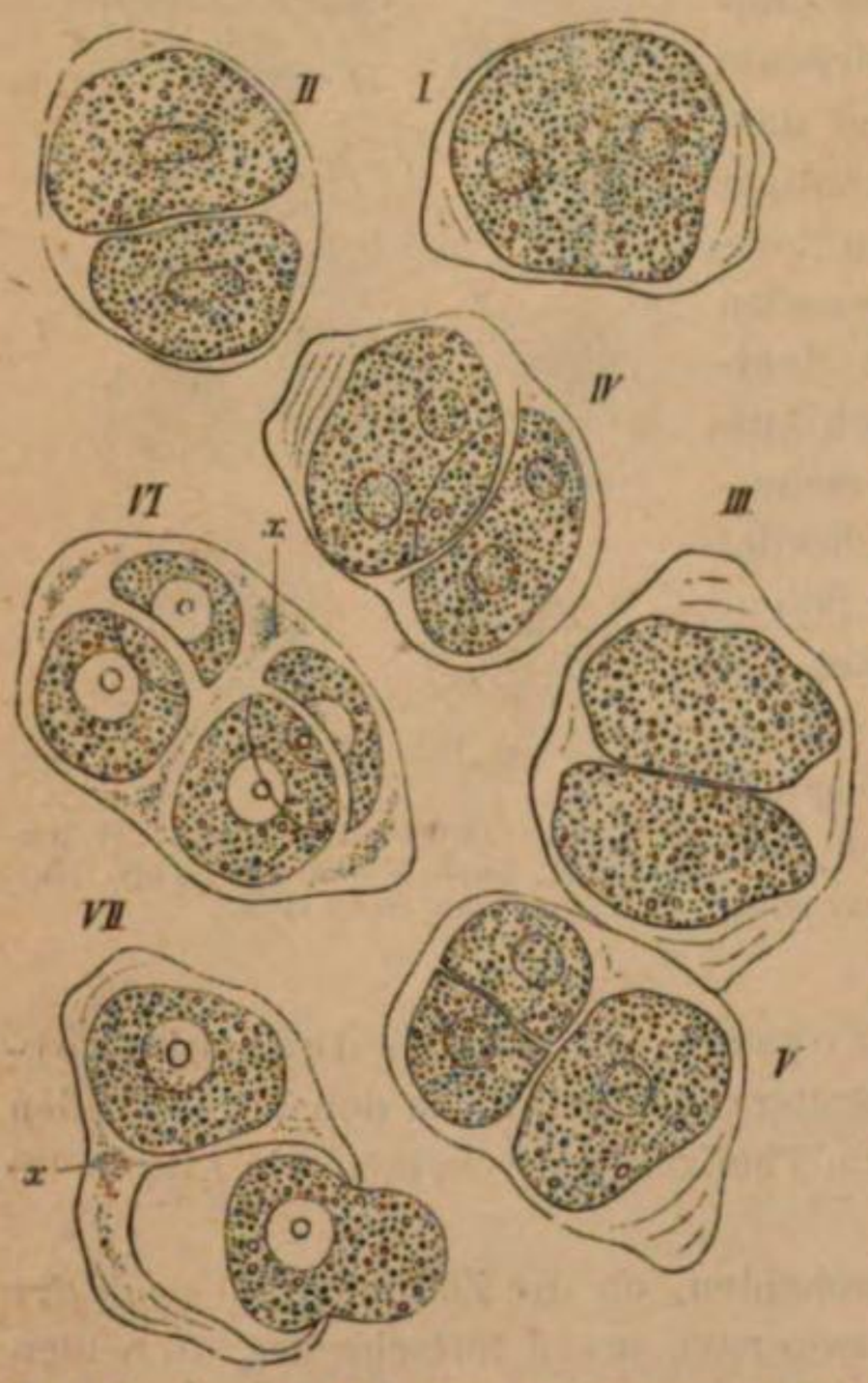


Fig. 12. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550-mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

In diesem Fall gelang es mir nicht, die beiden Hälften des Protoplasmakörpers (*I*) durch Contraction zu trennen[2]); bei der Pollenbildung von Canna aber gelingt diess, selbst dann noch, wenn die zweite Theilung schon eingetreten ist; man sieht dann 4 Protoplasmaklumpen völlig getrennt; sie sind nicht gerundet, sondern so geformt, als ob man durch zwei Schnitte den Körper der Mutterzelle getheilt hätte; die Scheidewände erscheinen dann plötzlich zwischen diesen Primordialzellen. — Aehnlich wie hier gelingt es auch zuweilen bei der Bildung von Gewebezellen die beiden Tochterzellen durch contrahirende Reagentien völlig zu trennen, bevor eine Scheidewand zwischen ihnen auftritt; so bei den ersten Theilungen des jungen Antheridiums der Characeen Fig. 43 *B*. — Gewöhnlich aber, besonders bei der Gewebebildung höherer Pflanzen, erfolgt die Bildung

---

1) Es ist vorläufig zu bemerken, dass bei Gewebezellen die Trennungswand zweier Zellen eine beiden gemeinsame Lamelle ist, deren Wachsthum und innere Differenzirung beiderseits gewöhnlich gleichartig verläuft (vergl. § 4 unter b und Gewebebildung).

2) Der feste Zusammenhang der beiden Tochterzellen vor der Bildung der Scheidewand kommt auch anderwärts vor, z. B. bei Oedogonium (s. Hofmeister l. c. p. 84 und 162). Die vorläufige Andeutung der Scheidewand durch Auftreten einer Körnerplatte in der Grenzfläche ist nicht allgemein, wie die Pollenbildung von Funkia und die Sporenbildung von Funaria mir zeigt (vergl. Hofm. l. c. Fig. 20).

der Scheidewand nach dem Auftreten zweier Kerne so rapid, dass es selten gelingt, den Moment zur Anschauung zu bringen, wo die Theilzellen bereits gesondert, aber noch nicht durch eine Scheidewand getrennt sind. Bei der Untersuchung der Vegetationspuncte von Wurzeln und Stengeln sieht man mit einem Blick Hunderte von Zellen, die sämmtlich in Theilung begriffen sind; dennoch gelang es selten, den fraglichen Zustand zu sehen; es zeigt dies aber zugleich, dass die Scheidewand in diesen Fällen immer gleichzeitig auf der ganzen Grenzfläche entsteht; wüchse sie von aussen nach innen, so müsste man diess bei der Leichtigkeit, womit hier alle Entwicklungsstufen zur Anschauung kommen, wirklich sehen, man müsste hin und wieder halbfertige Scheidewände auffinden. So ist es auch bei den ersten Zelltheilungen der Embryonen im Embryosack; hier sind die Verhältnisse besonders günstig, aber auch hier ist gewöhnlich das nächste Stadium, welches nach Bildung zweier Kerne (Fig. 14, *I*) zur Anschauung kommt, die Gegenwart einer vollständigen dünnen Scheidewand (*II*); auch gelang es mir bei Allium Cepa, einen Embryo wie Fig. *III* in Iodiodkalium so zu zerdrücken, dass man deutlich sah, die jüngeren Theilzellen seien, wenn auch scharf abgegrenzt, noch nicht durch eine Scheidewand getrennt.

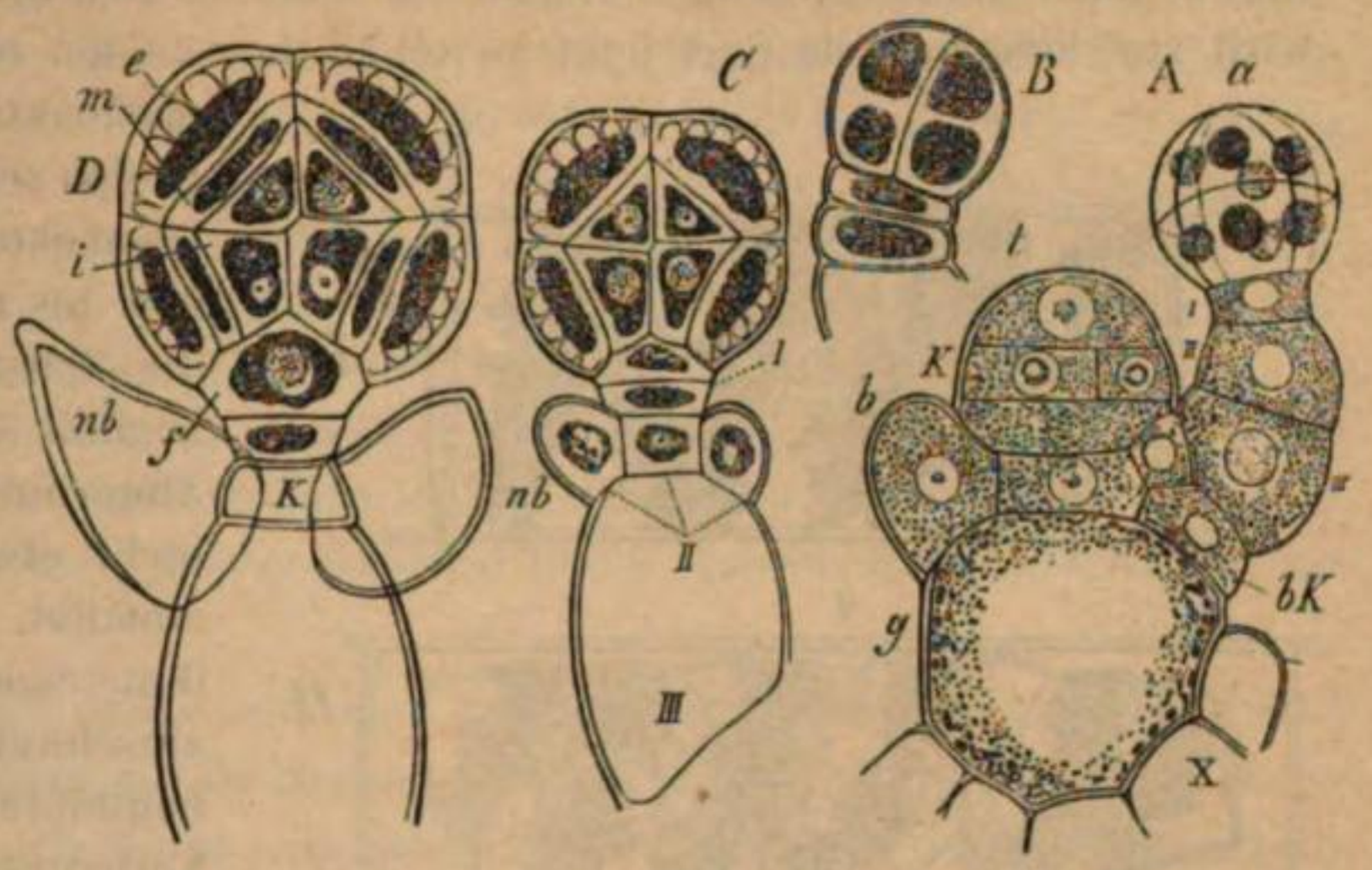


Fig. 13. Entstehung des Antheridiums von Nitella flexilis. (Vergl. II. Buch.)

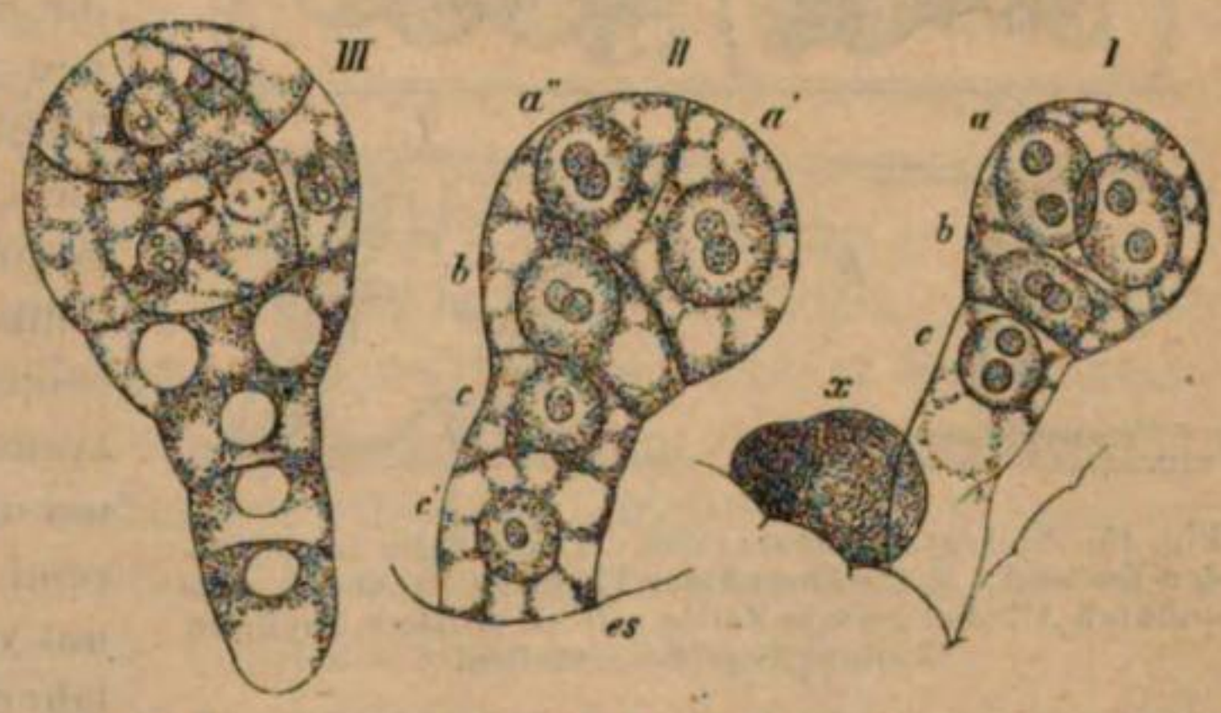


Fig. 14. Embryonen im Embryosack von Allium Cepa; die Zellen enthalten sehr grosse Zellkerne mit je zwei Kernkörperchen. Bei *I* enthält die kugelige Scheitelzelle zwei Kerne (in *a*); bei *II* hat sie sich bereits getheilt (*a* ist in *a'* und *a''* zerfallen), ebenso ist die Zelle *c* (*I*) in *c* und *c'* bei *II* zerfallen.

b) Während die Theilung des Protoplasmakörpers von aussen nach innen stattfindet, wird Zellhaut gebildet, eine Zellstoffleiste dringt in die entstehende Theilungsfalte des Protoplasmakörpers ein. [1])

Ein klares und mehrfach studirtes Beispiel bieten die dickeren Formen der Gattung Spirogyra. Um hier die Theilungen zu beobachten, ist es nöthig, kräftig vegetirende Fäden nach Mitternacht in sehr verdünnten Alkohol zu legen, um sie später zu beobachten, da die Theilungen nur Nachts stattfinden. Fig. 15 zeigt eine lebende Zelle eines Fadens von Sp. longata am Tage; *B* bis *E* ihre Theilungszustände in der Nacht, die Protoplasmaschläuche der Zellen sind durch das tödtende Reagens contrahirt.

---

1) Dieser Fall war unter allen Zellbildungsvorgängen der zuerst genau beobachtete; H. v. Mohl hat ihn bei Conferva glomerata 1835 zuerst beschrieben. H. v. Mohl: vermischte Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845.

B und *C* zeigen bei *q* und *q'* die Einfaltung des Protoplasmaschlauches und die in diese hineinwachsende Ringleiste von Zellstoff. Indem die Einfaltung immer mehr vorrückt, thut es auch die Zellstofflamelle, endlich schliesst sich der Canal, die ringförmige Lamelle wird zur Scheibe; sie liegt jetzt zwischen den beiden neuen völlig geschlossenen Protoplasmasäcken als Scheidewand. — Zuweilen schreitet die Einfaltung des Protoplasmakörpers weit fort, ja sie vollendet sich bis zur Trennung in 2 Säcke, bevor die Zellstoffscheidewand sich zu bilden beginnt (in *D* und *E* bei *q''* und *q'''*), eine Abnormität, welche deutlich zeigt, dass nicht etwa die Zellstoffleiste den Sack einfaltet, sondern dass dieser durch einen ihm eigenen Wachsthumsvorgang sich einschnürt und dass diess von der Zellhautbildung unabhängig geschieht. — Das Verhalten des Zellkerns, wie überhaupt die Anordnung der Protoplasmatheile während der Theilung zeigt hier manches Abweichende von anderen ähnlichen Vorgängen; nur das Eine sei hervorgehoben, dass die Bildung zweier Zellkerne und die Stellung derselben in die Mitte der neu zu bildenden Zellen hier nicht der Theilung vorausgeht, sondern mit ihr fortschreitet. Erst bei beginnender Einfaltung, die im Umkreis des centralen Zellkerns stattfindet, bemerkt man in dem centralen Protoplasmaklumpen zwei Zellkerne; diese rücken, jeder von Protoplasma umgeben, langsam aus einander, während die Einfaltung fortschreitet; so dass mit vollendeter Theilung die Kerne ungefähr die Mittelpuncte ihrer Zellen erreichen.

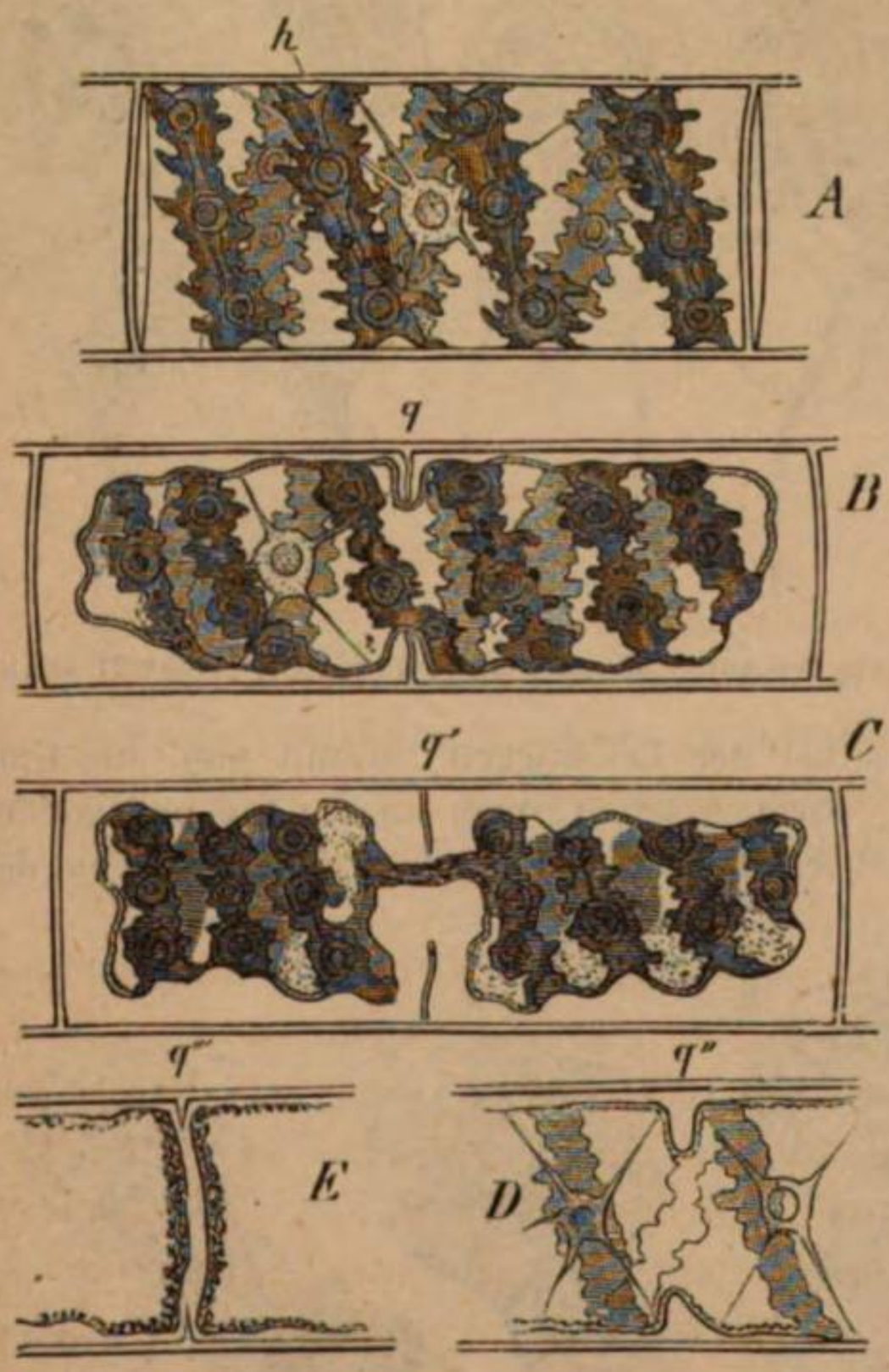


Fig. 15. Spirogyra longata (550). *A* eine Zelle im lebenden Zustand; *B*, *C* während der Theilung Nachts in verdünnten Alkohol gelegte Zellen; *D*—*E* mittlere Theile in Theilung begriffener Zellen.

In manchen Fällen treten Theilungen auf, die auf den ersten Blick ganz wesentlich von allen bisher beschriebenen abzuweichen scheinen, z. B. die sogen. Abschnürung der Basidiosporen bei den Basidiomyceten (z. B. Agaricus, Boletus); indessen zeigt ein genaueres Studium, dass solche Vorkommnisse sich doch mehr oder weniger eng einem der betrachteten Typen anschliessen; so z. B. findet man von der gewöhnlichen Theilung bis zu der sonderbaren Form derselben bei der Abschnürung der Sporen von Agaricus u. A. unter den Pilzen selbst alle möglichen Uebergänge. Wollte man freilich nicht den Theilungsvorgang selbst, sondern das Verhalten der beiden Tochterzellen zum Princip der Eintheilung machen, dann würde man noch manche andere Fälle zu betrachten haben. Ich will diess nur ganz kurz berühren. Die durch Theilung entstandenen Tochterzellen können unter sich gleich sein oder nicht; im ersten Fall können die Tochterzellen der Mutterzelle so gleichartig sein, dass sie nur senkrecht zur Theilungsrichtung zu wachsen brauchen, um ihr ganz gleich zu werden (Spirogyra); die unter sich gleichen Tochterzellen können aber sofort von der Mutterzelle sehr verschieden sein, was auf sehr verschiedene Weise möglich ist, und diese Verschiedenheit kann sich immer weiter ausbilden. Sind im anderen Falle die Tochterzellen unter sich von Anhang an ungleich, so pflegt sich diess später noch mehr auszubilden; diess trifft besonders bei der Abschnürung der Pilzsporen auf sogenannten Basidien zu: ein kleines Stück am Ende einer langen Zelle wird durch Theilung abgelöst, die Querwand spaltet sich

in zwei Lamellen, das kleine Stück (die Basidiospore) fällt ab, das grosse mit der Pflanze im Zusammenhang bleibende Stück lässt kaum eine Veränderung wahrnehmen und kann denselben Process noch öfter wiederholen. Das unter dem Namen Basidie zurückbleibende Stück der Mutterzelle ist offenbar ebensogut wie die abfallende Spore jetzt eine Tochterzelle geworden, aber während die Spore der Mutterzelle sehr unähnlich ist, bleibt die andere Tochterzelle, das Sterigma, jener sehr ähnlich; man wird daher zu dem verzeihlichen, aber an sich unrichtigen Ausdruck verleitet, das Sterigma bilde nach und nach mehrere Sporen; eigentlich aber ist die Abschnürung jeder Spore eine Zweitheilung, das Sterigma ist jedesmal Tochterzelle, gleich der Spore (vergl. II. Buch, Pilze). Ebenso ist die Scheitelzelle am Ende eines fortwachsenden Stammes die Schwesterzelle ihres zuletzt entstandenen Segmentes, da sich jene aber immer wieder regenerirt, so kann man bequemer Weise sich so ausdrücken, als ob die Scheitelzelle immer dieselbe bliebe und die Segmente als ihre Erzeugnisse behandeln.

§ 4. Die Zellhaut. Die Substanz der Zellhaut wird aus dem Protoplasma ausgeschieden; in welcher Form sie in diesem letzteren unmittelbar vor der Ausscheidung enthalten ist, ist noch nicht mit Gewissheit bekannt; jedenfalls tritt sie als Lösung aus, um an der Oberfläche zunächst zu einem dünnen Häutchen sich zu organisiren. Die der Zellhautbildung fähige Substanz besteht immer aus einem Gemenge von Wasser, Cellulose und unverbrennlichen Stoffen (Aschenbestandtheilen) kann aber später weitere chemische Veränderungen erfahren.

Durch fortgesetzte Ausscheidung zellhautbildender Substanz aus dem Protoplasma und Einlagerung derselben zwischen die Moleküle der bereits vorhandenen Haut, wächst diese so, dass einerseits ihre Oberfläche, andererseits ihre Dicke vergrössert wird. Die Art und Weise beider Wachsthumsvorgänge ist von der specifischen Natur der Zelle, von der Aufgabe, welche dieselbe im Leben der Pflanze zu erfüllen hat, abhängig, sie variirt daher fast in's Unendliche. Gewöhnlich überwiegt anfangs das Flächenwachsthum, später tritt ein wahres Dickenwachsthum auf. Weder das Flächen- noch das Dickenwachsthum sind an allen Puncten einer Zellhaut gleichartig, daher verändert jede Zelle, indem sie wächst, auch ihre Gestalt; auch erfolgt das Wachsthum einer Zellhaut nur so lange, als sie auf ihrer inneren Seite von dem Protoplasma unmittelbar berührt wird. [1])

Die Ungleichförmigkeit des Zellhautwachsthums an verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche bewirkt, dass Zellen, welche anfangs z. B. kugelig, ovoidisch oder polyedisch sind, später cylindrisch, conisch, schlauchartig, tafelförmig, von Wellenflächen begrenzt u. s. w. erscheinen. Die Ungleichförmigkeit des Dickenwachsthums bewirkt eine gewöhnlich sehr charakteristische Sculptur der Oberfläche. Die verdickten Stellen können nach aussen oder nach innen vorspringen. Jenes geschieht gewöhnlich an den frei liegenden Zellhautflächen, dieses an solchen, welche an benachbarte Zellen anstossen. Die nach aussen vorspringenden Verdickungsmassen können in Form von Knoten, Buckeln, Stacheln, Leisten auftreten; viel mannigfaltiger sind die nach innen vorspringenden: nur selten treten hier zapfenartige Protuberanzen auf, viel häufiger sind ringförmige Leisten, schraubig gewundene Bänder; diese letzteren können netzartig verbunden sein, so dass polygonale dünne Zwischenräume übrig bleiben; oder die Verdickungsflächen verbreitern sich, und die dünnen Stellen erscheinen

1) Dadurch ist nicht ausgeschlossen, dass Hautschichten, welche durch andere von der Oberfläche des Protoplasmas getrennt sind, noch fortwachsen.

dann in der dicken Haut als Spalten, rundliche Tüpfel; ist die Haut sehr dick, so werden die letzteren zu Canälen, welche die Haut ganz oder theilweise durchsetzen; nicht selten wird die dünne Hautstelle, welche einen solchen Canal nach aussen anfangs schliesst, später aufgelöst, die Zellhaut ist dann durchlöchert; da bei gewebeartig verbundenen benachbarten Zellen die Scheidewand auf beiden Seiten gewöhnlich gleichartig sich verdickt, so treffen Tüpfel und Tüpfelcanäle beider Seiten auf einander, und wird die dazwischen liegende dünne Hautstelle aufgelöst, so entsteht ein beide Zellräume verbindender Canal (gehöfte Tüpfel, durchbrochene Querwand der Gefässzellen).

Während des Flächen- und Dickenwachsthums der Haut durch Einlagerung neuer Substanz in tangentialer und radialer Richtung, zwischen die schon vorhandenen Moleküle derselben, macht sich gewöhnlich eine feinere innere Structur bemerklich, die man als Schichtung und Streifung bezeichnet. Beide sind der Ausdruck einer verschiedenen regelmässig wechselnden Vertheilung von Wasser und fester Substanz in der Zellhaut; an jedem sichtbaren Puncte findet sich Wasser mit Zellstoff vereinigt, aber in verschiedenem quantitativen Verhältniss es wechseln wasserärmere und wasserreichere, dichtere und minder dichte Stellen. So lässt sich an jeder hinreichend dicken Zellhaut ein System concentrischer Schichten sichtbar machen, von denen die äusserste und innerste immer dicht ist, dazwischen wechseln wasserreiche mit wasserarmen Schichten. Die Schichtung ist auf dem Quer- und Längsschnitt der Haut sichtbar, die Streifung auch auf der Flächenansicht, und auf dieser gewöhnlich am deutlichsten; doch ist die Streifung überhaupt gewöhnlich schwieriger zu sehen als die Schichtung: sie besteht in dem Vorhandensein von abwechselnd dichteren und weicheren Lamellen der Zellhaut, welche deren Oberfläche unter irgend einem Winkel schneiden. Meist lassen sich zwei solcher Lamellensysteme, die sich gegenseitig schneiden, erkennen. Es sind also im Ganzen dreierlei Schichtungen an einer Haut vorhanden, eine concentrische und zwei senkrecht oder schief zur Oberfläche, die sich schneiden, sich gegenseitig durchsetzen, wie die Blätterdurchgänge eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls (Nägeli); so wie diese Spaltbarkeit nach verschiedenen Richtungen, so ist auch bald die Schichtung, bald die Streifung nach dieser oder jener Richtung deutlicher ausgebildet.

Unabhängig von dieser inneren Structur treten chemische Metamorphosen der Zellhaut auf, welche niemals gleichförmig die ganze Masse treffen, sondern gewöhnlich die verdickte Haut in concentrische Schalen eintheilen, die unter einander chemisch und physikalisch verschieden sind. Diese chemischen Differenzirungen, die immer mit einer Veränderung der physikalischen Eigenschaften verbunden sind, zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit, können aber zweckmässig auf drei Kategorieen zurückgeführt werden, auf die Cuticularisirung (Verkorkung), Verholzung und Verschleimung. Die erstere besteht darin, dass äussere Schichten der Zellhaut in eine dehnbare, sehr elastische, von Wasser nicht oder schwer zu durchdringende, nicht quellende Substanz verwandelt werden (äussere Zellhautschicht der Epidermis, Pollenkörner und Sporen, Kork). Die Verholzung bewirkt Steigerung der Härte der Zellhaut, Verminderung ihrer Dehnbarkeit, leichte Durchdringbarkeit für Wasser ohne bedeutende Aufquellung. Die Verschleimung endlich bewirkt, dass die Haut befähigt wird, grosse Wassermassen in sich aufzusaugen, dabei ihr Volumen entsprechend zu vergrössern und eine gallertartige

Consistenz anzunehmen. In trockenem Zustand sind solche Häute hart, brüchig, oder hornartig biegsam (Zellhäute vieler Algen, sogen. Intercellularsubstanz des Endosperms von Ceratonia siliqua, Leinsamen und Quittenschleim). Von diesen Metamorphosen können verschiedene zugleich an einer Zellhaut auftreten, so dass z. B. die äusseren Schichten verholzen, die inneren verschleimen (Holzzellen der Wurzel von Phaseolus).

Ausser diesen Veränderungen der Zellhautsubstanz, welche nicht selten mit besonderen Färbungen Hand in Hand gehen, können Veränderungen ihres chemisch-physikalischen Verhaltens auch dadurch herbeigeführt werden, dass sich unverbrennliche Stoffe, besonders Kalk und Kieselsäure zwischen ihre Moleküle einschieben. Werden diese Einlagerungen hinreichend ausgiebig, so bleiben sie nach Zerstörung der organischen Grundlage der Haut als sogen. Aschenskelet zurück.

a) Das Flächenwachsthum bewirkt, wie schon erwähnt, nicht nur die Zunahme des Zellumfangs, sondern auch, sofern es an verschiedenen Stellen des Umfangs ungleichartig ist, Gestaltveränderungen; daher können Zellen anfänglich unähnlicher Form einander durch ungleiches Wachsthum ähnlich werden, noch viel häufiger ist es aber, dass anfänglich ähnlich geformte Zellen einander ganz unähnlich werden. Das ist der gewöhnliche Fall bei vielzelligen Organen höherer Pflanzen, Blättern, Stengeln, Wurzeln; die jüngsten Zellen sind hier oft von einander kaum zu unterscheiden; im ausgewachsenen Organe liegen die mannigfaltigsten Formen neben einander (Fig. 16). — Nur selten, wie bei dem Wachsthum mancher Sporen und Pollenkörner, ist das Flächenwachsthum so gleichartig am Umfang vertheilt, dass bei bedeutender Volumenzunahme die anfängliche Form beinahe erhalten bleibt (z. B. Pollen von Cucurbita, Althaea); aber auch hier geschieht das nur zeitweilig, denn die Pollenkörner treiben später ihre Schläuche, die Sporen keimen, beides durch localisirtes Wachsthum ihrer inneren Hautschicht; es zeigt diess zugleich, dass das Flächenwachsthum einer Zellhaut zu verschiedenen Zeiten ein sehr verschiedenes sein kann, und diess ist sogar der gewöhnliche Fall. Bei der unendlichen Mannigfaltigkeit des Flächenwachsthums der Zellhäute ist es für die Mittheilung der Thatsachen bequem [1]), die verschiedenen Fälle auf einige Schemata zurückzuführen und diese mit Namen zu belegen. So unterscheidet man gewöhnlich zwischen intercalarem und Spitzenwachsthum der Zellhaut. Spitzenwachsthum findet statt, wenn an irgend einem Theile des Umfanges die Flächenzunahme (durch Einschiebung neuer Zellhauttheilchen) ein Maximum darbietet, während die Intensität dieses Vorgangs

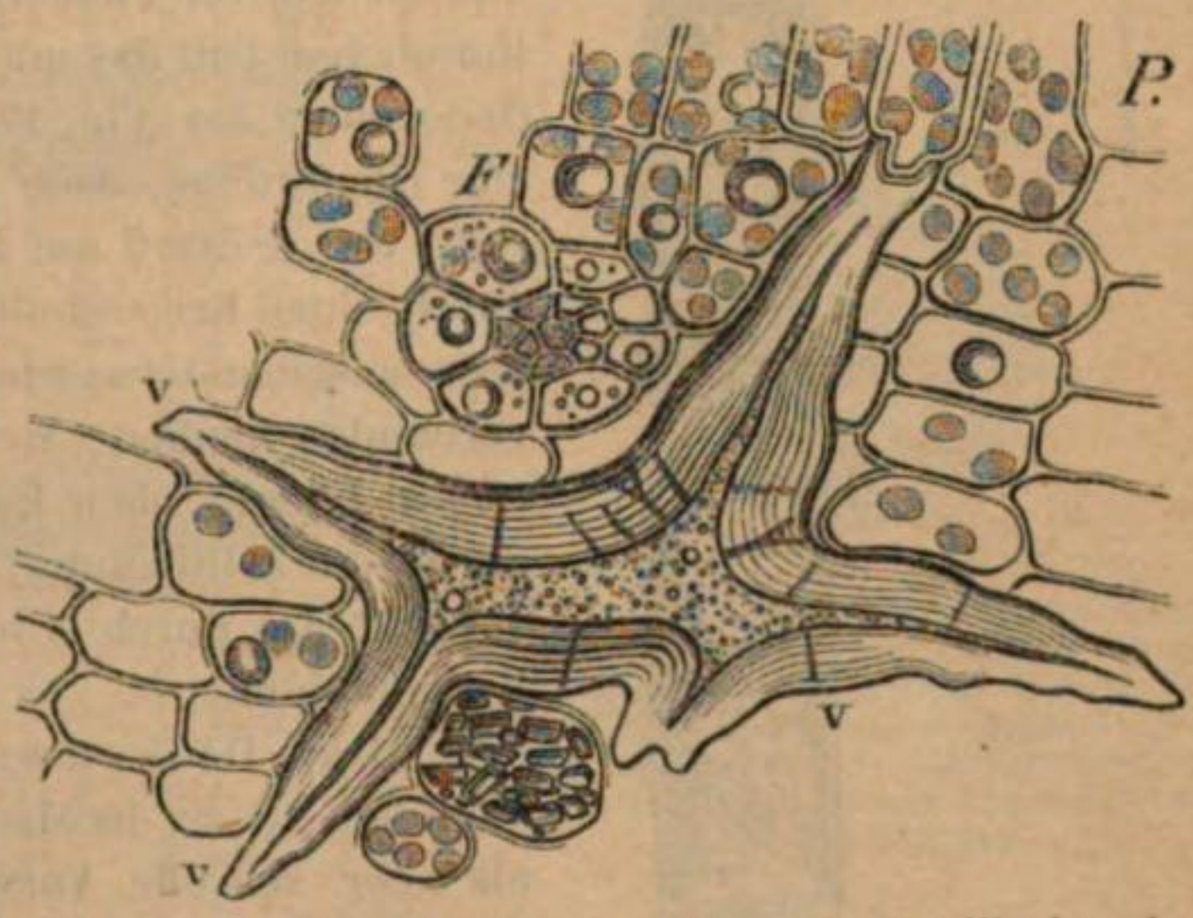


Fig. 16. Aus dem Querschnitt eines Blattes von Camellia japonica. *P* Parenchymzellen mit Chlorophyllkörnern und Oeltropfen, *F* ein sehr dünner Fibrovasalstrang, *v v* eine verzweigte, grosse dickwandige Zelle, welche ihre Arme zwischen die Parenchymzellen hineinschiebt.

---

1) Noch wichtiger ist natürlich eine gute Eintheilung der Wachsthumsvorgänge für das Studium der Mechanik des Wachsthums; in dieser Richtung ist noch wenig gethan und wir müssen hier davon abstrahiren.

von dort aus allseitig abnimmt und in bestimmter Entfernung ein Minimum erreicht, so dass dieser Theil der Zellhaut als Spitze hervorragt oder als gerundetes Ende einer Ausbuchtung oder eines cylindrischen Schlauches erscheint (Haare, Fadenalgen). Treten an einer anfangs rundlichen Zelle mehrere Puncte mit Spitzenwachsthum hervor, so kann sie sternförmig werden; bilden sich neue Wachsthumsspitzen unter dem fortwachsenden Ende eines Schlauches, so verzweigt sich die schlauchförmige Zelle (viele Fadenalgen, Pilzfäden, Vaucheria, eines der schlagendsten Beispiele ist Bryopsis). Als eine besondere Form des Spitzenwachsthums unterscheidet Hofmeister[2]) noch den Fall, wo statt eines Punctes eine Linie auf der Zellhaut sich am raschesten erhebt; diese Linie kann als Schneide- oder als Scheitellinie einer Wölbung hervortreten. — Das intercalare Wachsthum der Zellhaut findet seinen typischen Ausdruck in dem Falle, wo die Einlagerung neuer Substanz innerhalb eines in der Zellfläche liegenden Gürtels so stattfindet, dass dieser sich verbreitert und nach und nach ein neues eingeschobenes Stück der Zellhaut zum Vorschein kommt[2]). Dem letztgenannten Falle würde sich das häufige Vorkommniss anschliessen, dass eine cubische, tafelförmige oder cylindrische Zelle an ihrer ganzen Seitenwandung wächst, wie es z. B. die Zellen der Spirogyren und die Parenchymzellen wachsender Wurzeln und Stengel von Phanerogamen thun (vgl. Fig. 1). Einen eigenthümlichen Fall des intercalaren Flächenwachsthums bieten die Oedogonien dar (Fig. 17). Unterhalb der Querwand bildet sich eine ringförmige, nach innen als Wulst vorspringende Ablagerung von Zellstoff (*w* in *A*); dort spaltet die Zellhaut, wie durch einen Kreisschnitt getrennt, in zwei Stücken, die nun aber auseinanderweichend durch eine Zellhautzone *w'* in *B* verbunden bleiben, welche sich durch Ausdehnung des Wulstes *w* bildet; nach Einschiebung dieser neuen Cylinderzone erfolgt die Zelltheilung, und indem sich diess öfter wiederholt, entsteht das durch *A* bei *c* repräsentirte Verhalten (die sogen. Kappenbildung)[3]).

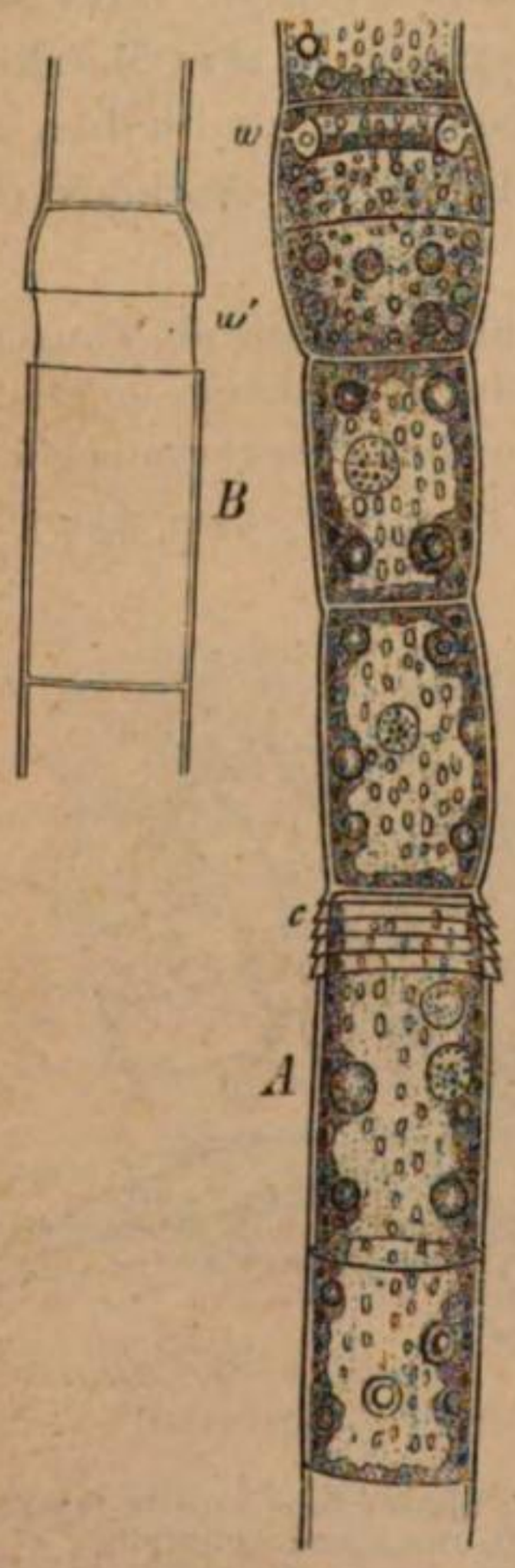


Fig. 17.

b) Das Dickenwachsthum einer Zellhaut ist gewöhnlich streng localisirt, so dass die dickeren Theile meist als sehr schroffe Vorsprünge den dünneren Zellhautstellen aufgesetzt erscheinen; entweder auf der Aussenseite oder der Innenseite. Der Gesammteindruck, den die Skulptur gewährt, hängt dann vorzugsweise davon ab, ob die Flächenausdehnung der verdickten oder der verdünnten Stellen die kleinere ist. Findet die Verdickung vorzugsweise an einigen Puncten lebhaft statt, so erfolgt die Bildung nach aussen (Fig. 19)

---

1) Handb. der physiol. Botanik I. p. 162.

2) »Wie bei Rhabdonema, so findet man auch bei den übrigen Diatomeen eine homogene Grenzzone zwischen den beiden (mit Sculptur versehenen) Hälften der Zelle, und es lässt sich in beiden Fällen in gleicher Weise zeigen, dass das Wachsthum der Membran auf diese verhältnissmässig schmale Zone beschränkt ist. Auch ist es immer nur die kleinere Hälfte, welche von hier aus einen Zuwachs erhält, dieselbe nimmt in Folge dessen so lange an Grösse zu, bis sie der andern Hälfte ungefähr gleich ist, dann entsteht in der Mitte der Grenzzone eine Scheidewand, welche die Zelle in zwei Tochterzellen theilt, von denen in der Folge jede auf der der Scheidewand zugekehrten Seite eine neue Hälfte bildet«. (Nägeli und Schwendener: das Mikroskop II. p. 549).

3) Ausführlicheres über diese ziemlich verwickelten Vorgänge siehe bei Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. I, Hofmeister, Handb. der phys. Bot. I. p. 154 und Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. p. 549.

oder nach innen (Fig. 18 *C*, *D*) vorspringender Warzen, Zapfen oder Stacheln; tritt die Verdickung an linienförmigen oder bandartigen Stellen der Zellhaut lebhafter auf, so bilden sich vorspringende Wülste, Leisten, Bänder, Kämme auf der inneren oder äusseren Seite. Diese leistenförmigen Vorsprünge können auf der inneren oder äusseren Seite netzartige Figuren

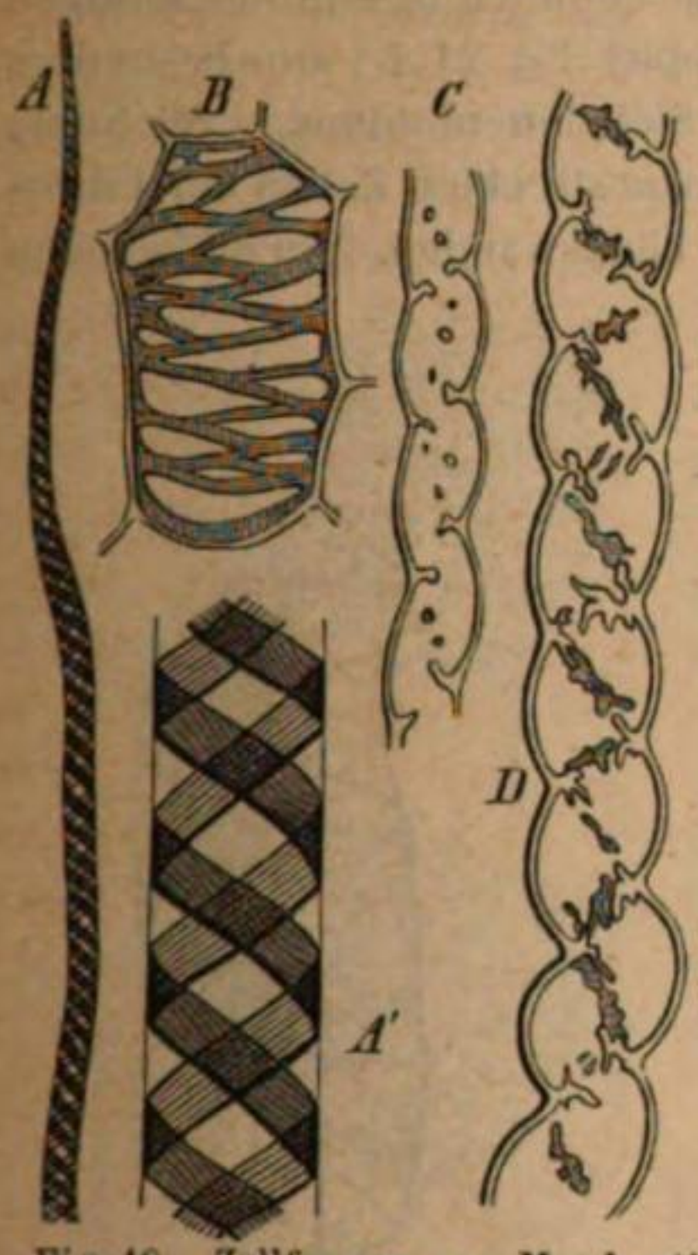


Fig. 18. Zellformen von Marchantia polymorpha (einem Lebermoos) mit nach innen vorspringenden Verdickungen: *A* eine Schleuderzelle (nur halb) aus der Sporenfrucht, mit zwei Schraubenbändern, bei *A'* ein Theil stärker vergrössert; *B* eine Parenchymzelle aus dem mittleren Theil des Thallus, mit nach innen vorspringenden netzartigen Verdickungen; *C* ein dünnes Wurzelhaar mit nach innen vorspringenden Verdickungen, diese sind auf einer schraubenlinig verlaufenden Einschnürung der Zellhaut angeordnet, bei *D*, einem dickeren Wurzelhaar, sind die Zapfen dicker und verzweigt, ihre schraubige Anordnung noch deutlicher.

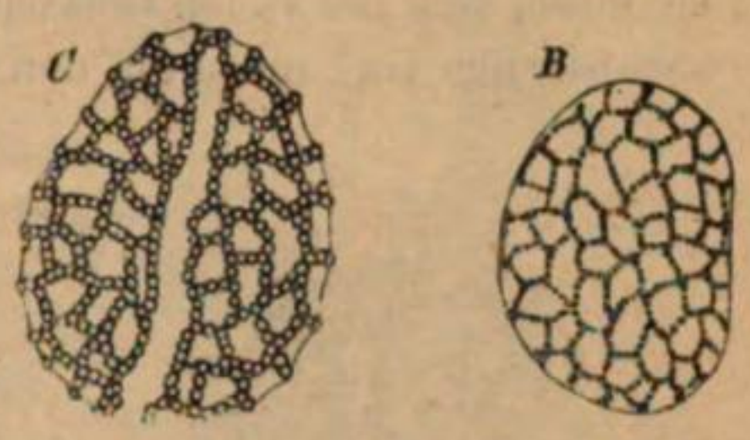


Fig. 19. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

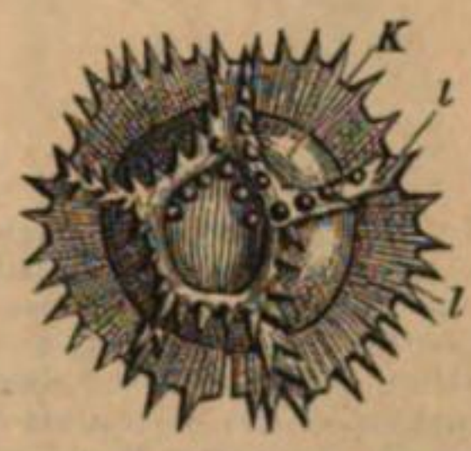


Fig. 20. Reifes Pollenkorn von Cichorium Intybus, der fast kugelige Körper der Zellhaut ist mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten besetzt, jede derselben trägt noch stärker vorspringende Verdickungen als kammartig angeordnete Stacheln.

Fig. 18 bis. Stück eines Ringgefässes aus dem Fibrovasalstrang des Stammes von Zea Mais (550). *h h* die dünne Zellhaut des Gefässes, auf welcher die Grenzlinien der benachbarten Zellen deutlich zu sehen sind. – *r r* die Verdickungsringe der Gefässwand. *y* die innere Substanz eines solchen querdurchschnittenen Ringes; *i* die dichtere Schicht, welche den Ring auf seiner inneren, in's Lumen der Zelle vorragenden Seite überzieht.

(Fig. 18 *B*, Fig. 20 *l*) oder Ringe, Schraubenbänder bilden, was zumal bei den nach innen vorspringenden Verdickungen gewisser Gewebezellen häufig vorkommt. Sind die nach innen vorspringenden Ringe oder Schraubenbänder dick und fest, die dazwischen liegenden Zellhauttheile dünn und leicht zerstörbar, so können jene schon innerhalb der Pflanze frei werden, als isolirte Zellstoffstränge in Canälen des Gewebes liegen bleiben (Ringgefässe im Fibrovasalstrang der Equiseten, Zea Mais u. A.), die schraubenbandförmigen Verdickungen aber können als isolirte Fasern oft in bedeutender Länge hervorgezogen werden (sehr auffallende Beispiele derartiger sogenannter abrollbarer Spiralgefässe findet man in der Spindel des Blüthenstandes von Ricinus communis und in den Blättern von Agapanthus). — Erfolgt die Verdickung der Zellhaut auf ausgedehnteren Flächentheilen und bleiben nur kleinere Flächenstücke dünn, unverdickt, so erscheinen diese letzteren als »Tüpfel« von sehr verschiedenem Umriss, entweder rundlich oder spaltenartig, oder wenn die Verdickung der Haut sehr bedeutend ist, als Canäle, welche diese quer durchsetzen. Derartige Ver-

dickungsformen pflegen auf der Innenseite der Haut vorzuspringen; die Canäle verlaufen daher von den Lumen der Zelle nach aussen und sind hier mit einem dünnen Häutchen verschlossen[1]); wenn die Zelle ihr Protoplasma verliert, abstirbt, so wird das letztere in vielen Fällen zerstört, das Tüpfel oder der Canal also geöffnet (Sphagnum, viele Holzzellen). — Die Tüpfel erscheinen zumal bei langgestreckten Zellen gewöhnlich in schraubenlinigen Reihen angeordnet, in andern Fällen auch eigenthümlich gruppirt (Fig. 21 *A*); eine besonders auffallende Form dieser Gruppirung wird als Gitterbildung, Siebplattenbildung bezeichnet; sie findet sich bei vielen Gefässpflanzen in gewissen meist langgestreckten Zellen der Fibrovasalstränge vor; meist auf den Querwänden, doch auch auf Längswänden. Im einfachsten

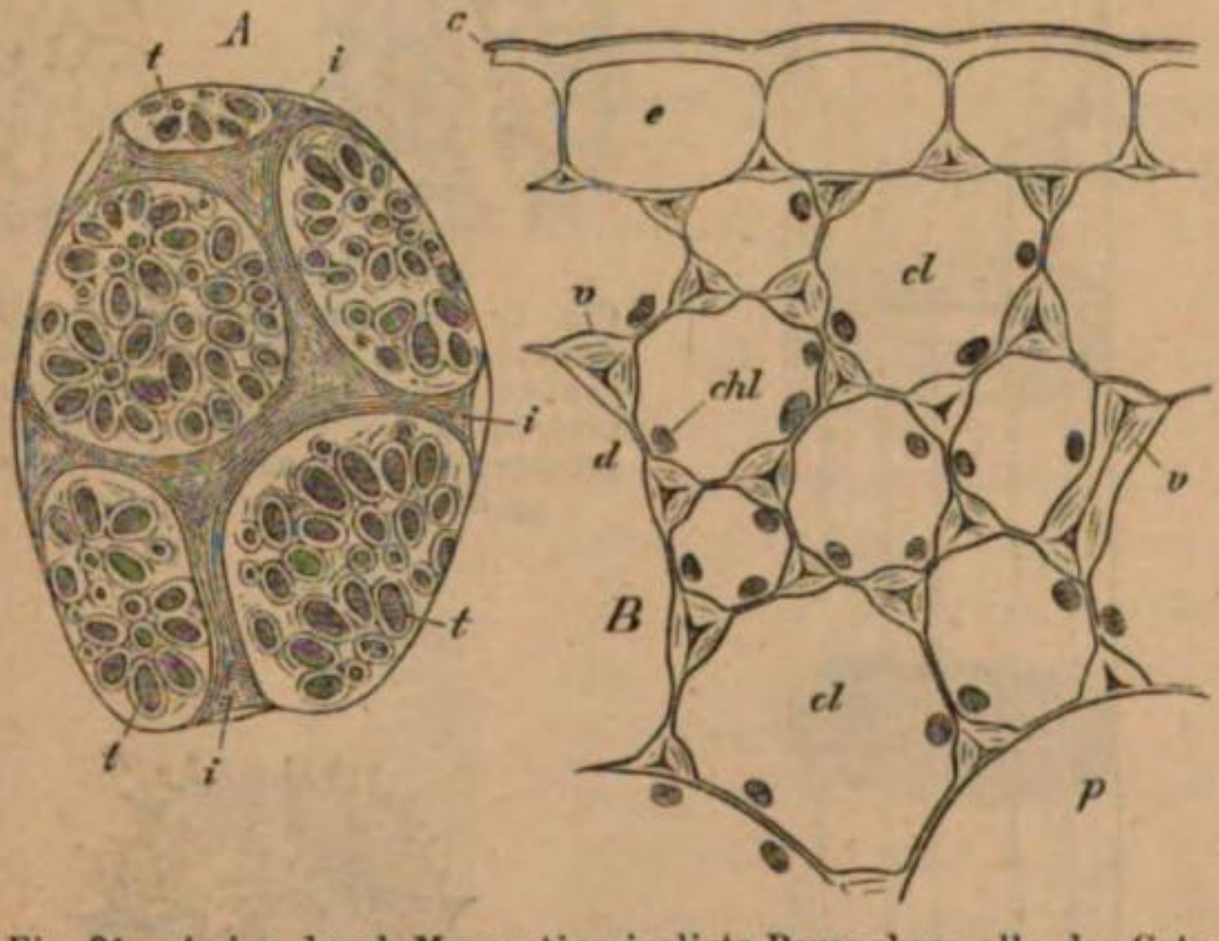


Fig. 21. *A* eine durch Mazeration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; *i i* die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt, *t t* die mit einfachen zahlreichen Tüpfeln besetzte, nicht stark verdickte Haut; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt. *B* Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym anstossen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

Fig. 22. Eine Zelle unter der Epidermis des unterirdischen Stammes von Pteris aquilina, durch Kochen in einer Auflösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure isolirt; sie ist auf der linken Seite stärker verdickt, die nicht verdickten Stellen erscheinen hier als verzweigte Canäle (550).

Fall sind die dünnen Stellen (die Tüpfel) sehr dicht gedrängt, nur durch dickere Leisten getrennt und polygonal (Fig. 23, 24 *si*); häufig erscheinen sie als scharf umschriebene Gruppen zahlreicher Puncte; der ganze Flächenraum einer solchen Gruppe kann dann selbst schon dünner sein, als die übrige Haut. In vielen Fällen wird die dünne Stelle solcher Tüpfel aufgelöst und die Protoplasmainhalte benachbarter Zellen treten durch diese engen Canäle in Communication. Zuweilen wird der Bau derartiger Siebplatten (z. B. bei Cucurbita Pepo) im Alter durch weitere Verdickung und Quellung der Verdickungsmasse ein sehr eigenthümlicher und complicirter[2]).

Eine Form der nach innen vorspringenden Verdickungen, welche bei Holzzellen und Gefässen ungemein häufig vorkommt, nämlich die Bildung gehöfter Tüpfel[3]) bedarf hier einer eingehenderen Darstellung.

---

1) Zuweilen zeigen stark verdickte Zellwände mit verzweigten Tüpfelcanälen einen sehr verwickelten Bau, z B. in der harten Samenschale von Bertholletia; vergl. Millardet in Ann. des sc. nat. 5e série, T. VI, 5e cahier.

2) Vergl. Nägeli: über die Siebröhren von Cucurbita im Sitzungsbericht d. k. bayer. Akademie der Wiss. München 1861, und Johannes Hanstein: die Milchsaftgefässe, Berlin 1864.

3) Die Entwicklung derselben wurde zuerst von Schacht richtig erkannt: De maculis in plantarum vasis etc. Bonn 1860.

Die Bildung gehöfter Tüpfel kommt dadurch zu Stande, dass bei dem Anfang der Hautverdickung verhältnissmässig grosse Räume dünn bleiben (Fig. 25 *t*; Fig. 26 *B*, *t*), dass aber mit zunehmender Verdickung die nach innen vorspringende Verdickungsmasse mehr Fläche gewinnt und sich über dem dünnen Theile der Wand zusammenwölbt (Fig. 25 *a*—*e*, Fig. 26 *C* und *F*); der Umriss der dünnen Wandstelle erscheint auf der Flächenansicht bei dem

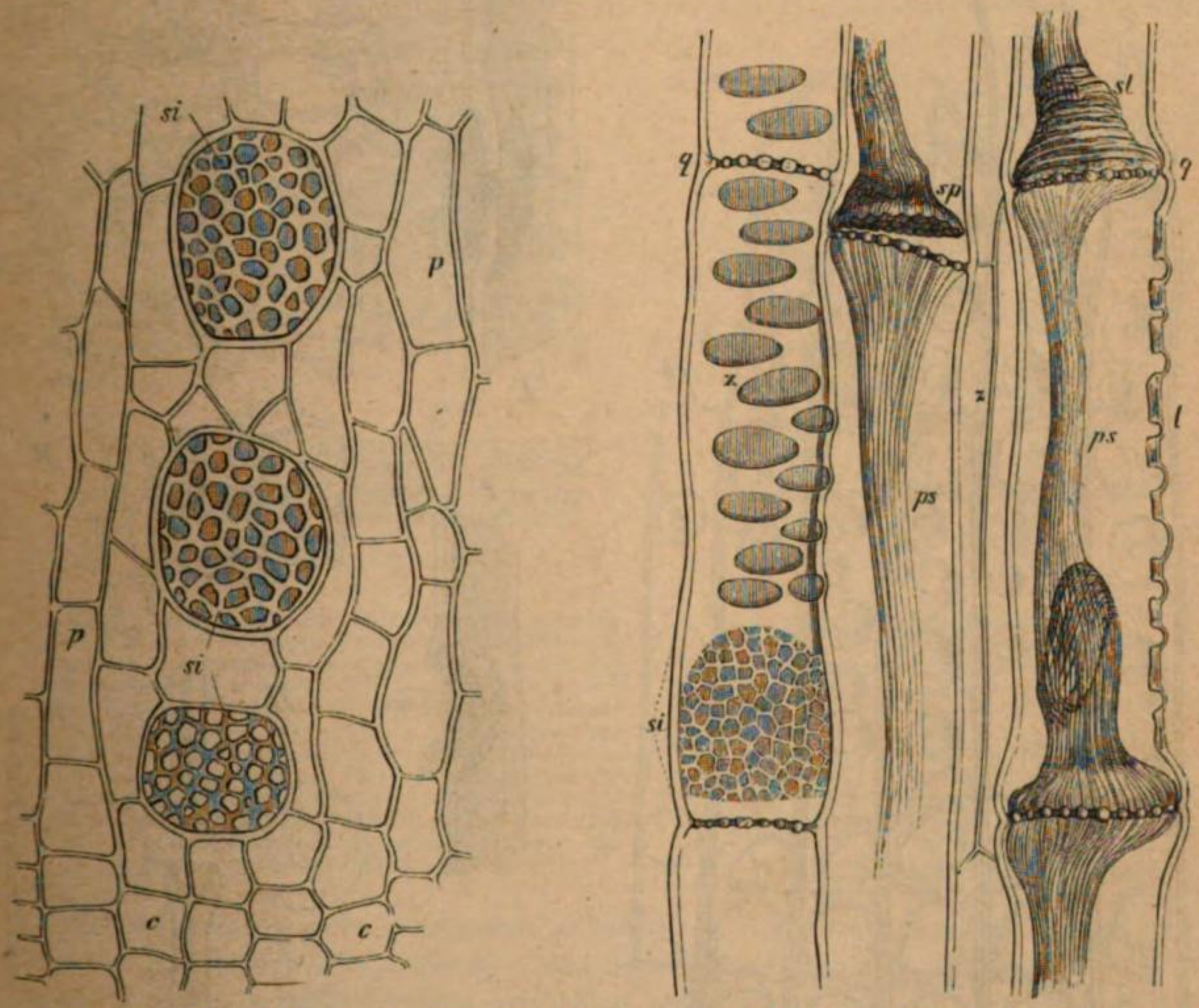


Fig. 23 und 24. Junge Siebröhren von Cucurbita Pepo (550); die Präparate wurden von Stammstücken entnommen, die seit langer Zeit in absolutem Alkohol gelegen hatten und die Herstellung ungemein deutlicher Schnitte gestatten. Die Siebplatten zeigen hier noch Nichts von dem später auftretenden complicirten Bau, wie er bei Nägeli l. c. nachzusehen ist, auch hat hier die Oeffnung der Siebporen noch nicht begonnen; sie sind, wie Fig. 24 *sp* zeigt, noch geschlossen, die Inhalte noch nicht verbunden. — Fig. 23 Querschnitt *c c* Cambium, *p* Parenchym, *si* die Querwände der Siebröhren, als Siebplatten sich entwickelnd; Fig. 24 Längsschnitt; *q* die Queransicht der siebplattenförmigen Querwände; *si* eine Siebplatte an der Seitenwand; *x* dünnere Stellen der Längswände, bei *l* im Längsschnitt gesehen; in ihnen bilden sich später zahlreiche kleine Siebporen, jetzt sind sie noch homogen; *ps* der zusammengezogene Protoplasmaschlauch, bei *sp* von der Querwand abgehoben; *z* parenchymatische Zellen zwischen den Siebröhren.

Holz von Pinus sylvestris kreisrund, der Rand der sich über ihr zusammenwölbenden Verdickungsmasse wächst ebenfalls kreisförmig, sich verengend fort, und so erscheint die Flächenansicht eines solchen Tüpfels in Form zweier concentrischer Kreise, deren grösserer den ursprünglichen Umfang der dünnen Hautstelle (Fig. 25 *c b* bei *t*), deren innerer den sich nach und nach verengenden kreisförmigen Rand der Verdickung darstellt (Fig. 25 *a* — *e*, Fig. 25 *C*, *D*). Da nun dieser Vorgang auf beiden Seiten einer Scheidewand zweier Zellen stattfindet, so wird durch die beiden Ueberwölbungen ein linsenförmiger Raum umgrenzt, der in der Mitte durch die ursprüngliche dünne Lamelle der Haut in zwei gleiche Hälften getheilt ist (Fig. 26 *F*, *w*), jede Hälfte dieses Tüpfelraumes ist durch eine kreisrunde Oeffnung mit der Zellhöhlung in Communication. Wenn die Holzzellen ihr Protoplasma verlieren und sich mit Luft und Wasser füllen, so wird dieses dünne Häutchen (wie in Fig. 26) zerstört, der Tüpfelraum bildet eine einzige Höhlung, die zwischen den übergewölbten Verdickungsmassen

der Scheidewand eingeschlossen und nach rechts und links durch eine kreisförmige Oeffnung mit den benachbarten Zellhöhlungen verbunden ist (Fig. 26 *A*, *D*, *E*). Bei Pinus sylvestris sind die Tüpfel gross und weit von einander entfernt, der ganze Vorgang Schritt für Schritt

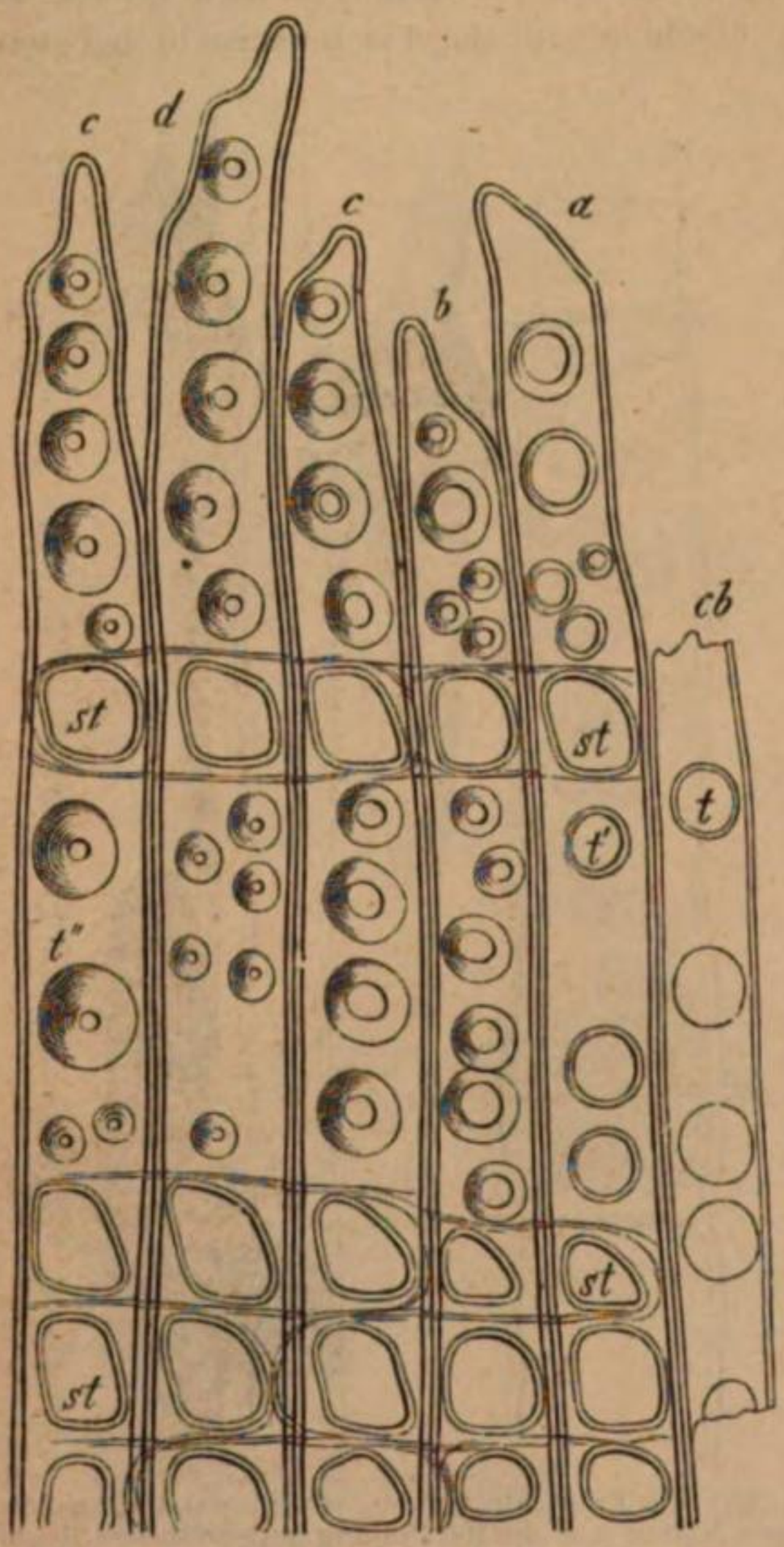


Fig. 25. Pinus sylvestris: radialer Längsschnitt durch das Holz eines kräftig wachsenden Zweiges; *cb* cambiale Holzzelle, *a—e* ältere Holzzellen; *t t' t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen, an Alter zunehmend; *st* grosse Tüpfel, wo Markstrahlzellen an den Holzzellen liegen (550).

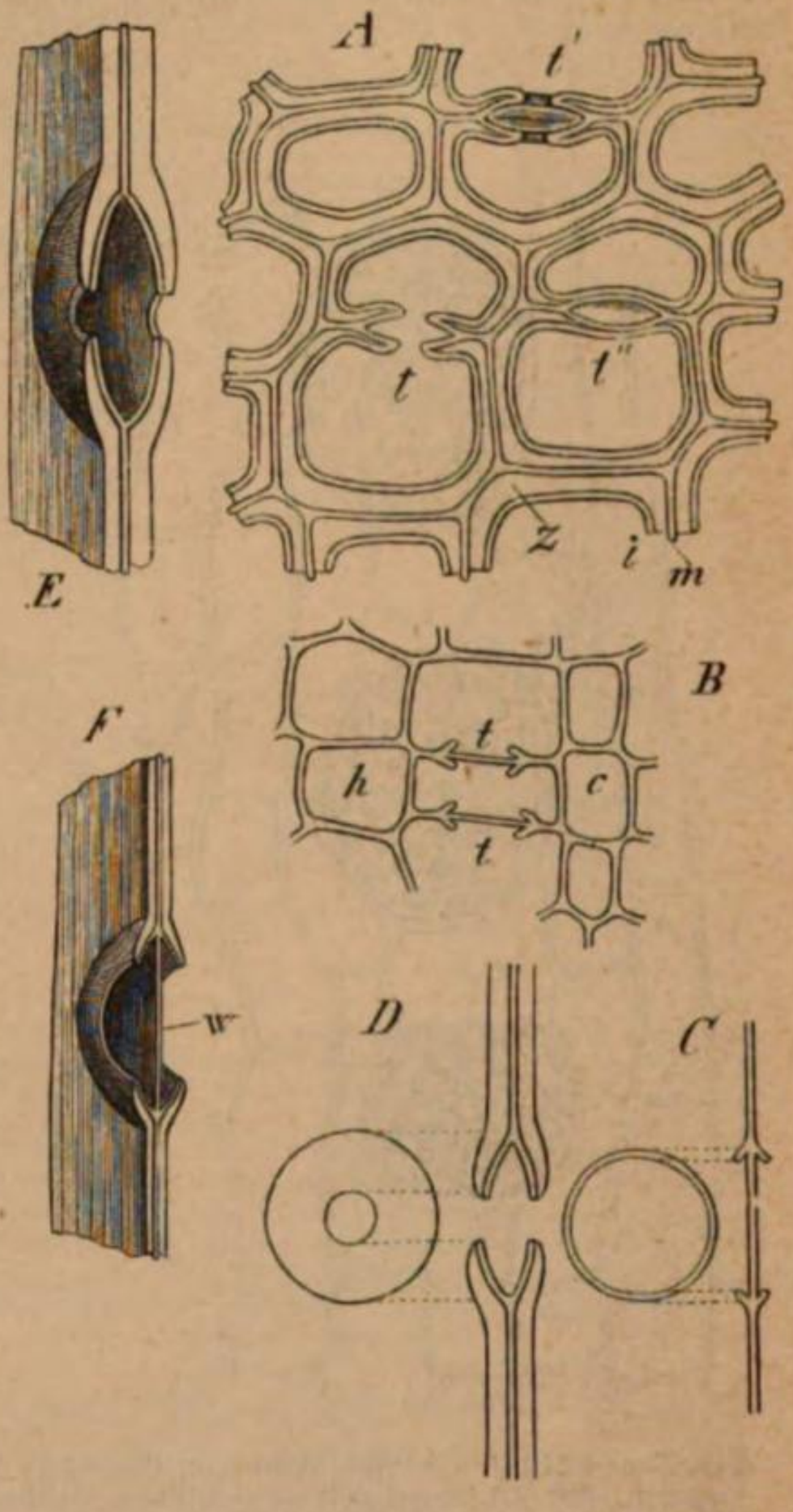


Fig. 26. Pinus sylvestris; *A* Querschnitt fertiger Holzzellen (800); *m* Medianschicht der gemeinsamen Wand, *i* innere, das Lumen auskleidende Schicht, *z* zwischenliegende Schicht der Wand; *t* ein mitten durchgeschnittenes fertiges Tüpfel, *t'* ebenso, aber an einer dickeren Stelle des Schnittes, der darunter liegende Theil des Tüpfelraumes ist perspectivisch zu sehen, *t''* ein Tüpfel unterhalb seiner inneren Oeffnung durchschnitten. — *B* Querschnitt durch das Cambium (800), *c* Cambium, *h* Holzzellen noch jung, dazwischen zwei sehr junge Holzzellen mit beginnender Tüpfelbildung *t t*; *C—F* schematische Figuren.

leicht zu erkennen. Etwas fremdartig dagegen erscheint der Vorgang dann, wenn Tüpfel sehr nahe an einander liegen, wie bei den getüpfelten Gefässen. In diesem Falle tritt die Verdickung zuerst in Form eines Netzes auf, welches die dünnen Hautstellen in Form rundlich polygonaler Maschen umgiebt, wie man sehr leicht an jungen Maiswurzeln z. B. erkennt. Fig. 27 *A* stellt einen Theil der Seitenwand eines bereits fertigen Gefässes[1]) der Wurzelknolle von Dahlia dar; die ursprünglich auf der dünnen Haut auftretenden Leisten sind mit *a* bezeichnet und hell gelassen; sie umschliessen elliptisch-zweispitzige Maschen-

1) Ueber den Begriff eines Gefässes vergl. das 2. Kapitel.

Bei fortschreitender Verdickung behält jede Leiste ihre ursprüngliche Breite, wo sie der dünnen Zellhaut aufgesetzt ist, aber ihr weiter nach innen wachsender freier Rand verbreitert sich und wölbt sich über die dünne Hautstelle hinüber. In diesem Falle wachsen aber

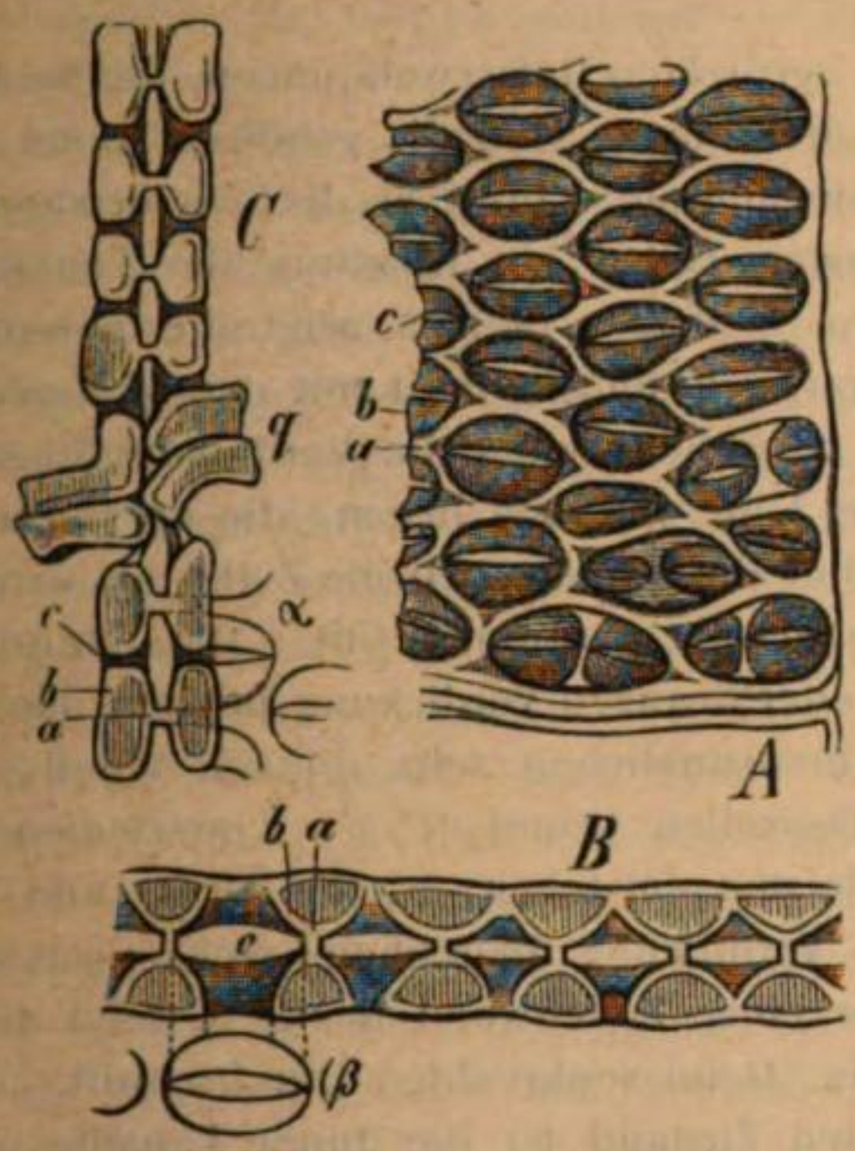


Fig. 27. Dahlia variabilis, Gefässwand mit gehöften Tüpfeln aus der saftigen Wurzelknolle; *A* Flächenansicht eines Stückes einer Gefässwand von aussen; *B* Querschnitt derselben (horizontal, senkrecht auf das Papier), *C* Längsschnitt (vertical, senkrecht auf die Papierebene); *q* Querwand; *a* die dünnen ursprünglichen Verdickungsleisten, *b* der verbreiterte, den Tüpfel überwölbende später gebildete Theil der Verdickungsleisten, *c* der Spalt, durch den der Tüpfelraum mit dem Zellraum communicirt. Bei α und β ist zur Erläuterung dem Längs- und Querschnitt die entsprechende Flächenansicht beigefügt (800).

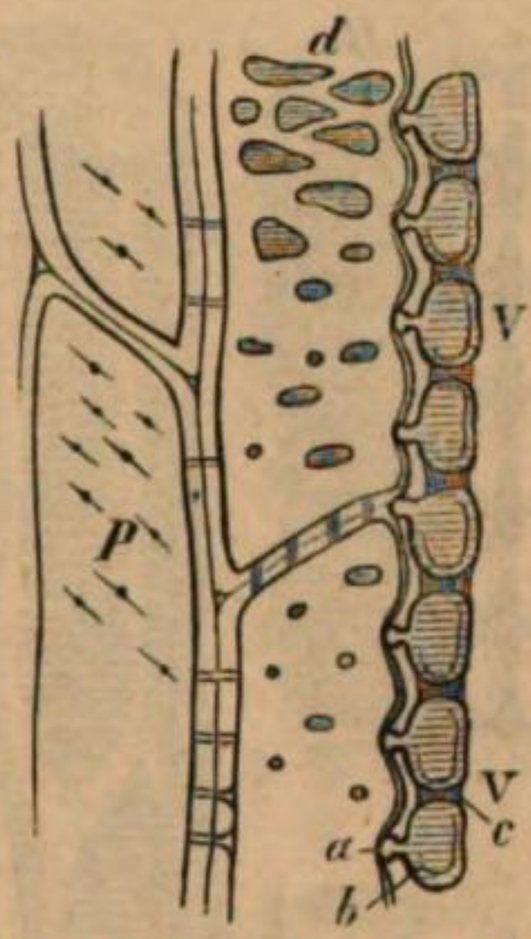


Fig. 28. Dahlia variabilis, aus der Wurzelknolle; *P* parenchymatisch ausgebildete Holzzellen; *V* ein Stück einer Gefässwand, wo diese einer parenchymatischen Holzzelle angrenzt; *a b* die Verdickungsmassen der Gefässwand senkrecht durchschnitten, *c* der Spalt des Tüpfels; *d* einfache Tüpfel auf der parenchymatischen Holzzelle (800).

die Ueberwölbungen nicht gleichmässig, sondern so, dass ihre Ränder schliesslich einen schmalen Spalt bilden (*c* in *A* und *B*). Auch hier findet, wenn zwei gleichartige Zellen an einander liegen, derselbe Vorgang auf beiden Seiten der Grenzwand statt und auch hier werden durch die Ueberwölbungen linsenförmige Räume gebildet, die anfangs durch die ursprüngliche dünne Hautlamelle halbirt sind; auch hier verschwindet die letztere später und es treten die Zellräume an jedem gehöften Tüpfel in Communication; der Canal, der sie verbindet (das gehöfte Tüpfel) ist in der Mitte weit und öffnet sich rechts und links in jede Zelle durch einen engen Spalt (Fig. 27 *B*, *C*). — Grenzt dagegen eine derartige Gefässzelle an eine Parenchymzelle, welche immer saftig und geschlossen bleibt, so findet die Verdickung mit Ueberwölbung der Tüpfel nur auf der Seite der Gefässzelle statt (Fig. 28 *V*), die dünnen Stellen der Haut bleiben erhalten [1]) und die gehöften Tüpfel bleiben geschlossen; aus dem Zellraum des Gefässes führt ein enger Spalt (*c*) zwischen den verbreiterten Verdickungsmassen (*b*) hindurch zu einem weiteren Ranme, der seitlich von den schmalen Verdickungsleisten (*a*), aussen von der primären Haut umgrenzt ist. — Diese Verhältnisse können nur in Schnitten von ausserordentlicher Feinheit gesehen werden, man gewinnt die-

1) Diese dünnen, gehöfte Tüpfel verschliessenden Hautstellen können durch lebhaftes Flächenwachsthum Aussackungen bilden, welche durch die Poren der Tüpfel in die Gefässzelle hineinwachsen, sich dort ausbreiten, durch Querwände getheilt werden und so ein dünnwandiges Gewebe bilden, welches nicht selten die ganze Höhlung der Gefässzelle erfüllt. Diese Bildungen sind längst unter dem Namen Tüllen bekannt (häufig und leicht zu sehen z. B. in alten Wurzeln von Cucurbita, im Holz von Robinia pseudacacia u. v. a.)

selben leicht, wenn man grössere Stücke der betreffenden Pflanzentheile Monate lang in viel absolutem Alkohol liegen lässt, sie vor der Präparation herausnimmt und diesen verdunsten lässt; so erhält man Stücke von einiger Härte und Zähigkeit, die sich ungemein gut und glatt schneiden, wenn das Messer sehr scharf ist.

Bei den leiterförmig oder treppenförmig verdickten Gefässwandungen, die bei höheren Kryptogamen besonders schön ausgebildet vorkommen, sind die gehöften Tüpfel spaltenförmig; sie sind oft so breit, als die Scheidewand zweier benachbarter Zellen, in Richtung der Längsaxe der Zelle sehr niedrig. Fig. 29 zeigt die untere Hälfte einer derartigen Gefässzelle *A* mit den spaltenförmigen Tüpfeln, zwischen denen die Verdickungsmassen der Wand wie Leitersprossen liegen; die grösseren hellen Räume sind die Kanten, wo die Zelle mit den Kanten der Nachbarzelle zusammentrifft. Die Bildung einer solchen leiterförmigen Verdickung beginnt damit, dass auf der ursprünglichen sehr dünnen Wand, welche zwei Gefässzellen trennt (*C*, *s'*), querlaufende Verdickungsleisten entstehen, *v*, die rechts und links in diejenige Verdickung übergehen, welche jedesmal an der Kante einer Zellenwand liegt. *C* zeigt diess von der Fläche, *D* im senkrechten Durchschnitt. Im ausgebildeteten Zustand ist die dünne Lamelle (*s'*) verschwunden (*c c* bei *B*), die Verdickungsleisten haben sich nach innen wachsend übergewölbt, so dass nur ein enger Spalt (*d*, *B*) zwischen ihren Rändern bleibt; noch weiter nach innen wird die Leiste wieder schmäler; die Innenräume zweier benachbarter Gefässe sind also durch zahlreiche breite Spalten verbunden (*s* in *B*), das Gerüst der Leiter wird von eigenthümlich geformten Sprossen gebildet, die bei *B* in *c c* im Durchschnitt, bei *B* in *e* von der Fläche gesehen werden. Wo eine Gefässwand an eine parenchymatische Zelle angrenzt (*E*), da erfolgt die leiterförmige Verdickung nur auf der Seite des Gefässes (*g*), sie unterbleibt auf der andern Seite (*p*); auch in diesem Falle bleibt die dünne ursprüngliche Wand erhalten, sie verschliesst die breiteren Aussenräume der gehöften spaltenförmigen Tüpfel.

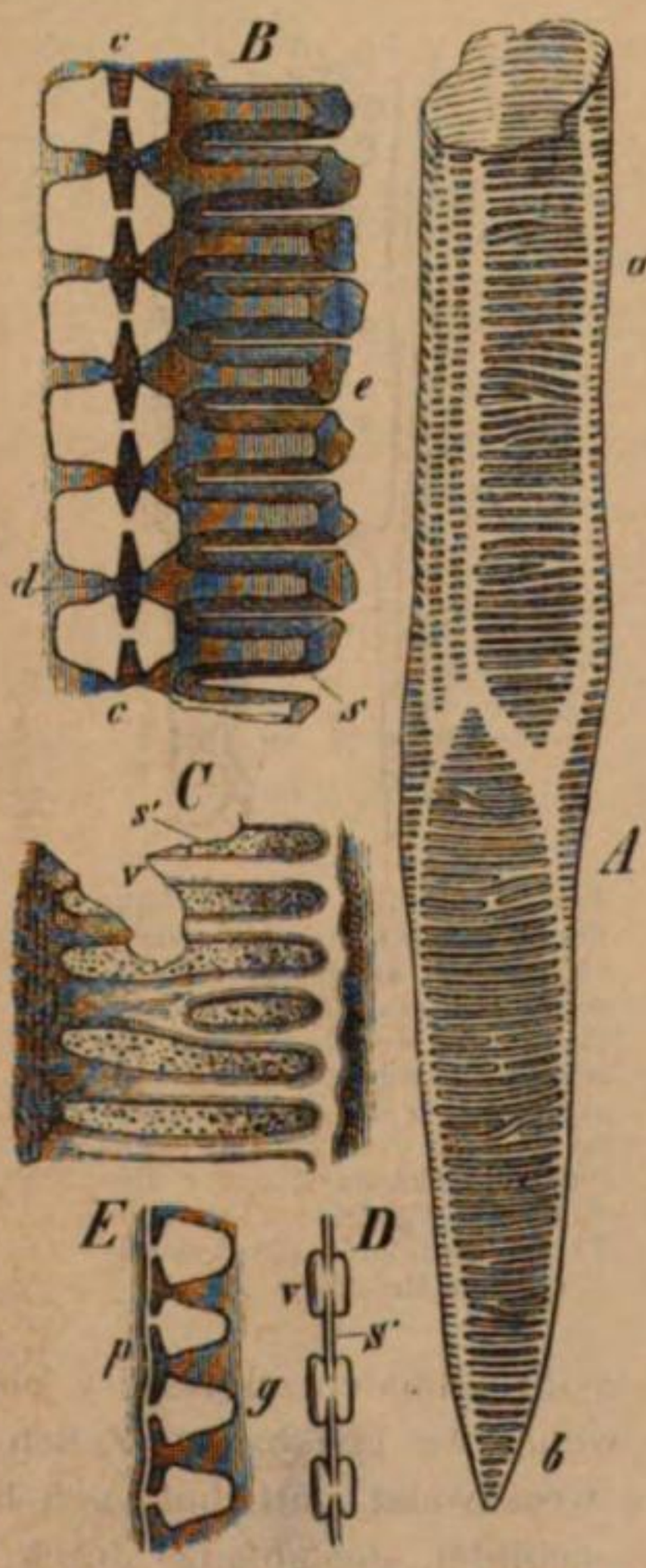


Fig. 29. Pteris aquilina, leiterförmig verdicktes Gefäss aus dem unterirdischen Stamme; *A* halbe Gefässzelle, durch Schulze'sche Mazeration isolirt; *B—D* an in absolutem Alkohol erhärteten Stammstücken gewonnen. *B* nach sehr klaren Schnitten halb schematisch gezeichnet; rechts Flächenansicht der Gefässwand von innen, *c c* senkrechter Durchschnitt derselben; *C* Flächenansicht einer jungen Gefässwand, *D* ihr senkrechter Durchschnitt; *E* Stelle, wo ein Gefäss an eine saftige Zelle grenzt, im Durchschnitt senkrecht auf die Verdickungsleisten des Gefässes (800).

Mit diesen Beispielen ist aber die Mannigfaltigkeit der Tüpfelbildungen noch lange nicht erschöpft, auch können hier nicht alle Vorkommnisse dargestellt werden; nur auf einige sei hingewiesen.

Wir sahen bei der Gefässbildung von Dahlia (Fig. 27) wie das Tüpfel anfangs einen grossen rundlichen Raum einnimmt, während die Ränder der überwölbenden Verdickung einen Spalt einschliessen. Durch eine Abänderung dieses Wachsthumsvorgangs kann nun der Spalt eine viel grössere Länge erreichen, als dem Durchmesser des äusseren Tüpfelraumes entspricht, dann erscheint das Tüpfel auf der Flächenansicht als eine rundliche Oeffnung, die von einem Spalt durchsetzt wird (Fig. 28 bei *P*). Es kommt auch vor, dass der Tüpfelspalt bei fortschreitender Verdickung seine Richtung ändert, so dass man dann auf der Flächenansicht zwei einander kreuzende Spalten wahrnimmt (Fig. 30 *A* und *B*, *st*). Um aber sicher zu sein, dass diess innerhalb der Zellhautschichten einer Zelle stattfindet,

muss man die Zellen durch Mazeration isoliren. Aehnliche Bilder der Flächenansicht erhält man nämlich oft auch, wenn man die ganze Scheidewand zweier Zellen von der Fläche aus betrachtet. Läuft in der einen Zelle der Spalt nach links oben, so kann der correspondirende Spalt auf der andern Seite nach rechts oben laufen; in der Flächenansicht erscheinen sie dann gekreuzt[1]).

Bei Gewebezellen ist die Scheidewand anfangs immer eine sehr dünne einfache Lamelle; bei dem Dickenwachsthum springen die Verdickungsmassen nach rechts und links in die benachbarten Zellhöhlungen vor. Gewöhnlich ist das Wachsthum rechts und links von einer Scheidewand, wie wir bereits sahen, correspondirend, was zumal bei der Tüpfelbildung sehr deutlich hervortritt, insofern die Tüpfelcanäle benachbarter Zellen auf einander treffen. Da nun aber eine Gewebezelle oft an verschiedenen Seiten an ganz verschiedene Nachbarzellen angrenzt, so können auch verschiedene Seiten derselben Zelle verschiedene Verdickungsformen, zumal verschiedene Tüpfelbildungen zeigen. Auch kann das gesammte Dickenwachsthum an verschiedenen Seiten sehr verschieden sein; so sind z. B. die Epidermiszellen auf der äusseren freien Wand meist stark verdickt, auf der innern Wand, wo sie an parenchymatische Zellen angrenzen, entweder sehr dünn oder den Nachbarn entsprechend gebildet.

Das correspondirende Dickenwachsthum tritt mehr zurück, wenn die Verdickungsmassen eine deutlich schraubige Structur zeigen, oder wenn sie in Form starker Schraubenbänder auftreten, wie bei den Spiralfaserzellen; wenn hier in jeder zweier benachbarter Zellen ein oder mehr Schraubenbänder in gleicher Richtung gewunden verlaufen, so müssen sie sich nothwendig an der gemeinsamen Trennungswand kreuzen.

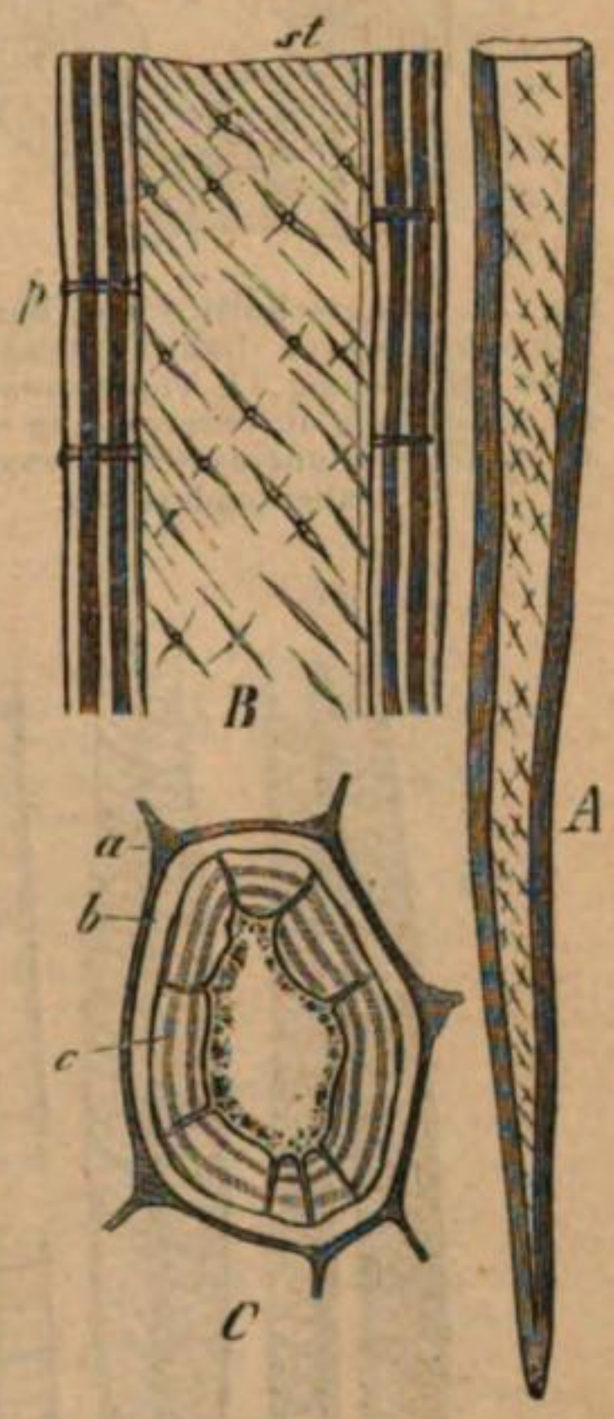


Fig. 30. Braunwandige Zellen im Stamm von Pteris aquilina. *A* eine halbe Zelle, durch Schulze'sche Mazeration isolirt und entfärbt; *B* ein Stück davon stärker vergrössert (550); die spaltenförmigen Tüpfel sind gekreuzt, d. h. der Spalt dreht sich bei zunehmender Verdickung; bei *p* Seitenansicht eines Spaltes, der hier als einfacher Canal erscheint, da er den schmalen Durchschnitt zeigt.

c) Schichtung und Streifung der Zellhaut. Wenn die Zellhäute eine gewisse Dicke und Flächenausdehnung erreicht haben, so tritt die Schichtung und Streifung mehr oder minder deutlich hervor. Vermöge der Schichtung erscheint die Haut aus ineinander geschachtelten, sehr dünnen Häutchen, die einander dicht anliegen, zusammengesetzt; die Schichtung wird sowohl auf dem Quer- als Längsschnitt der Haut gesehen. Die Streifung ist gewöhnlich am deutlichsten von der Fläche aus zu sehen; sie macht sich bemerklich in Form zweier (zuweilen scheinbar mehrerer) Liniensysteme, welche auf der Oberfläche hinziehen; das eine System, aus unter sich parallelen Streifen bestehend, wird immer von dem anderen System, welches ebenfalls aus parallelen Streifen besteht, geschnitten. Die genauere Untersuchung zeigt, dass die als Streifung erscheinende Structur nicht bloss der Oberfläche oder einer Schicht der Zellhaut angehört, dass die Streifung vielmehr die ganze Dicke der Haut durchsetzt, dass die Streifen also Lamellen sind, welche die Oberfläche schneiden und sich durch alle die concentrischen Schichten hindurch fortsetzen. Bei stark ausgeprägter Streifung, und wenn diese der Längsaxe der Zelle nahezu parallel ist, erkennt

---

1) Eine sehr klare Darstellung eines gedrehten Tüpfelcanals, dessen äusserer und innerer Spalt (innerhalb derselben Haut) sich kreuzen, siehe bei Nägeli, Berichte der Münchener Akademie 1867 (9. Juli), Taf. V. Fig. 45.

man sie daher auch auf dem Querschnitt in Form von Streifen, welche die concentrische Schichtung durchsetzen; auf dem Längsschnitt der Zellhaut sind nur solche Streifensysteme deutlich zu erkennen, die von der Fläche gesehen ungefähr quer um die Zelle herumlaufen.

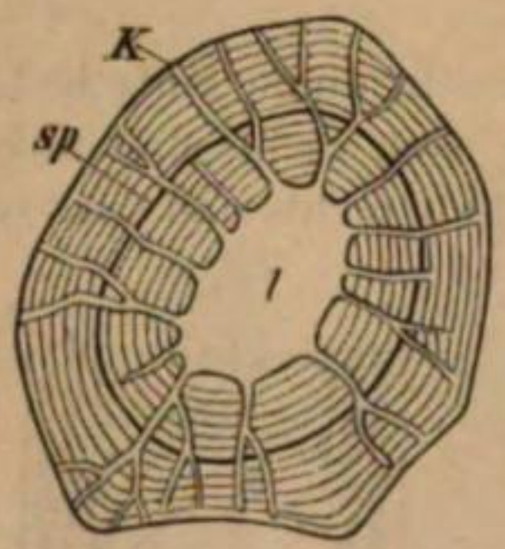


Fig. 31. Querschnitt einer Bastzelle der Wurzelknolle von Dahlia variabilis (800); *l* die Zellhöhlung, *K* Tüpfelcanäle, welche die Schichtung durchsetzen, *sp* ein Sprung, durch den ein inneres Schichtensystem sich abgesondert hat.

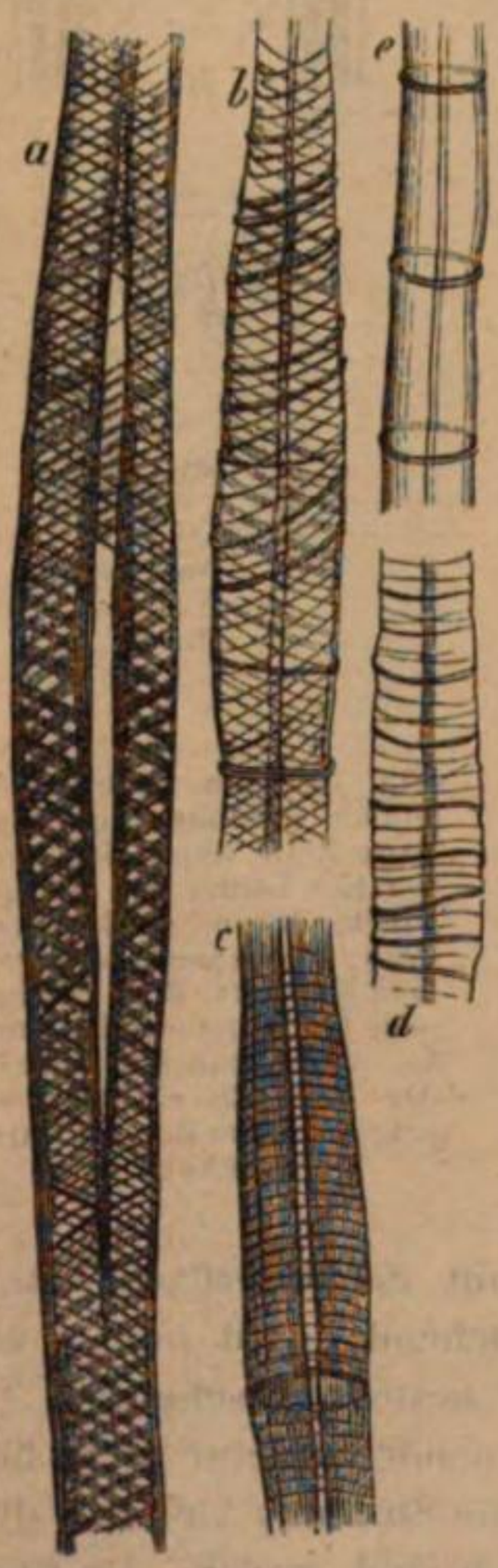


Fig. 32. Bastzellen aus dem Blatt von Hoja carnosa (800), die Streifung zeigend; diese sind in der Natur bei weitem weniger markirt, aber eben so deutlich. — *a* optischer Längsdurchschnitt der gekreuzten Ringstreifung; *b* Aussenansicht der Seite, wo sich die Ringstreifen kreuzen; *c* Aussenansicht der Seite, wo sie sich nicht kreuzen; *d* ebenso; *e* ein Stück Zellhaut, wo nur einzelne Ringstreifen deutlich sind.

Jedes Schichten- und jedes Streifensystem besteht aus Lamellen von sichtbarer Dicke und von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen, so dass immer eine stärker brechende Schicht mit einer schwächer brechenden, eine stärker lichtbrechende Streifungslamelle mit einer schwächer brechenden abwechselt. Dieser Unterschied der Lichtbrechung rührt von einer verschiedenen Vertheilung des Wassers und der festen Stofftheilchen in der Zellhaut her; die minder stark lichtbrechenden Lamellen sind reicher an Wasser, ärmer an Zellhautstoff, also minder dicht; die stärker lichtbrechenden und dichteren Lamellen enthalten weniger Wasser und mehr Zellstoff. Daher verschwindet die Schichtung und Streifung der Zellhaut durch vollständige Wasserentziehung, ebenso durch starke Quellung, d. h. Wassereinlagerung, weil im ersten Fall die wasserreichen Schichten den wasserarmen gleich, im zweiten Fall die wasserarmen Schichten durch reichliche Wassereinlagerung den andern Schichten ähnlich werden. Dagegen tritt die Schichtung und Streifung am deutlichsten hervor, wenn bei einem bestimmten Wassergehalt der Zellhaut die Differenz der dichten und weichen Substanz am grössten wird; in vielen Fällen kann diess durch Zusatz von Säuren oder Alkalien bewirkt werden, die eine nicht allzustarke Quellung hervorrufen. Sind aber die dichten Streifen sehr dicht, die weichen sehr wasserreich, wie bei manchen Holzzellen (Pinus sylvestris), so wird die Streifung auch durch Austrocknung deutlicher, weil dann die dichten Streifen hervorragen, die weichen einsinken.

Die Streifensysteme und die Schichtung einer Zellhaut durchsetzen einander, wie die Spaltungsflächen eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls. Da nun aber Streifen und Schichten aus messbar dicken Lamellen von abwechselnd dichter und weicher Substanz bestehen, so erscheint die Haut aus parallelepipedischen Stücken zusammengesetzt, die sich durch ihren Wassergehalt unterscheiden. Sieht man einstweilen von der Schichtung ab und nimmt man an, dass zwei sich schneidende Streifensysteme vorhanden sind, so werden immer da, wo zwei dichte Streifen sich schneiden, die dichtesten wasserärmsten, da, wo zwei weiche sich schneiden, die weichsten, wasserreichsten Stellen vorhanden sein; wo endlich die weichen und dichten Stellen sich schneiden, werden Areolen von mittlerer Dichte sich bilden. Die

Durchschnitte der Streifungslamellen müssen Prismen bilden, welche senkrecht auf der Zellhautfläche (oder schief auf ihr) stehen; ist die concentrische Schichtung stark ausgeprägt, so muss jedes dieser Prismen in radial hinter einander liegende dichte und weiche Abschnitte zerlegt werden, ist die concentrische Schicht schwach ausgebildet, so kann die prismatische Structur zuweilen sehr deutlich hervortreten; die eigenthümliche innere Structur der Exosporien von Rhizocarpeen und die noch mannigfaltigeren der Exine vieler Pollenkörner kann auf eine weitere Ausbildung derartigen Verhaltens zurückgeführt werden, was im Einzelnen durchzuführen hier des Raumes wegen unmöglich ist. Die Lamellen, welche äusserlich als Streifung erscheinen, können die Form geschlossener Ringe haben, d. h. dünnen Durchschnitten der Zelle ähnlich sein, oder aber schraubig um die Zellenaxe verlaufen. Man unterscheidet danach Ringstreifung und Spiralstreifung; es ist oft ungemein schwierig zu entscheiden, welche von beiden vorhanden ist; zuweilen sind auch an derselben Zellhaut beide an verschiedenen Stellen ausgebildet. — Zuweilen ist das eine Streifensystem sehr undeutlich, das andere desto stärker ausgeprägt, oder in einer Schicht der Zellhaut kann das eine, in einer andern Schicht das andere Streifensystem stärker entwickelt sein, was mit der oben berührten Drehung der Tüpfelspalten genetisch zusammenhängt. — Die Streifung ist meist am deutlichsten bei Zellen mit breiten gleichmässigen Verdickungsflächen (Valonia utricularis, Haare von Opuntia, Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, hier ungemein deutlich), aber sie ist auch bei complicirter Sculptur der Zellhaut zu erkennen, z. B. an den mit dicht gedrängten kleinen gehöften Tüpfeln versehenen Wandungen sehr weiter Gefässe von Cucurbita Pepo (nach Schulze'scher Mazeration, zumal an Gefässen der Wurzel sehr deutliche gekreuzte Spiralstreifung). — Die Streifung kann selbst zu Niveaudifferenzen Anlass geben; zuweilen springen die dichteren Lamellen auf der Innenseite der Haut ein wenig vor (Fig. 34 *B*), oder es treten einzelne dichtere Lamellen eines Streifensystems allein hervor; so kommt z. B. auf der Innenseite der Holzzellen von Taxus baccata ein feines Schraubenband zum Vorschein, welches nicht selten mit einem entgegengesetzt verlaufenden sich kreuzt[1]). — Wo langgezogene spaltenförmige Tüpfel schraubenlinig auf der Haut angeordnet sind, da findet man gewöhnlich ein Streifensystem in entsprechender Richtung.

Fig. 33. Eine Zelle unter der Epidermis des Stammes von Pteris aquilina, durch Schulze'sche Mazeration isolirt. Die Wand ist im optischen Längsschnitt gesehen, sie zeigt eine innerste sehr dichte Schicht, eine mittlere weiche Schicht (rechts und unten der dunkle Streif), eingefasst von zwei dichteren Schichten; diese Schichten sind von Tüpfelcanälen durchsetzt, die man an der Hinterwand im Querschnitt sieht.

Fig. 34. Streifung der Holzzellen von Pinus Strobus. *A* Flächenansicht einer jüngeren Zelle; über das noch junge gehöfte Tüpfel verläuft ein Spalt, der schraubigen Streifung entsprechend; *B* Durchschnittsansicht der Zellwand mit einem Theil der Seitenansicht; *i* die Mittellamelle der zweien Zellen gemeinsamen Wand; *v v* die ihr aufliegenden Verdickungsschichten; diese sind gestreift, die Streifung giebt sich als eine die ganze Dicke durchsetzende Lamellenbildung zu erkennen; die dichteren (hellen) Lamellen springen knötchenförmig hervor. — *C* Flächenansicht eines Tüpfels, die Streifung erscheint hier als eine sternförmige Anordnung minder dichter Stellen (800).

Dieses Wenige mag hier genügen, den Anfänger auf das Wesen der Schichtung und Streifung und auf ihre Beziehung zur Sculptur der Zellhaut hinzuweisen, eine weitere Ausführung

---

1) Wahrscheinlich hängt auch die feine Sculptur der Diatomeenschale mit analogen Verhältnissen zusammen.

würde die Grenzen dieses Buches überschreiten[1]). Genaueres findet man in der bahnbrechenden Arbeit Nägeli's: über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran, in den Sitzungsberichten der Münchener Akademie 1864. Mai und Juli), wo auch die Literatur behandelt ist, und bei Hofmeister: Handbuch der physiol. Bot. I.

d) Intussusception als Ursache des Flächen- und Dickenwachsthums der Zellhaut. Das Flächenwachsthum der Zellhaut kann nur so gedacht werden, dass zwischen die schon vorhandenen Partikeln derselben neue Partikeln eingeschoben werden, die jene auseinanderdrängen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Streifungslamellen einen genetischen Zusammenhang mit diesem Vorgang haben, ähnlich wie ihn Nägeli für die concentrische Schichtung der Stärkekörner mit ihrem Wachsthum nachgewiesen hat. — Das Dickenwachsthum der Zellhaut dachte man sich lange Zeit so vor sich gehend, dass der ursprünglich vorhandenen dünnen Haut wiederholentlich neue concentrische Schichten auf der Innenseite angelagert werden, so dass also jedesmal die innerste Schicht die jüngste sein müsste. Die Schichtung der Haut schien auf diese Weise ungemein einfach erklärt und die chemische Differenzirung dicker Häute schien diese Vorstellung noch ganz besonders zu unterstützen. Allein die grössere Leistungsfähigkeit der neueren Mikroskope zeigt eine Thatsache, die vollkommen entscheidend gegen die Appositionstheorie spricht; zunächst zeigt sich, wie wir gesehen haben, die Schichtung verdickter Zellen nicht als eine Aneinanderlegung gleichartiger, sondern als ein Wechsel ungleichartiger Schichten. Aus Gründen, die hier nicht erörtert werden können, darf man schon schliessen, dass diese Wechsellagerung wasserreicher und wasserarmer Schichten überhaupt nicht der Ausdruck eine Apposition, vielmehr nur der einer inneren Differenzirung der schon gebildeten Haut sein kann; entscheidend ist aber die Thatsache, dass auf der Innenseite jeder Zellhaut und zu jeder Zeit eine dichte, wasserarme Schicht liegt; fände das Dickenwachsthum durch successive Anlagerung von Schichten statt, so müsste abwechselnd bald eine dichte und bald eine weiche Schicht die innerste, jüngste sein, was aber nicht der Fall ist. Auch das Wachsthum solcher Verdickungsmassen, welche

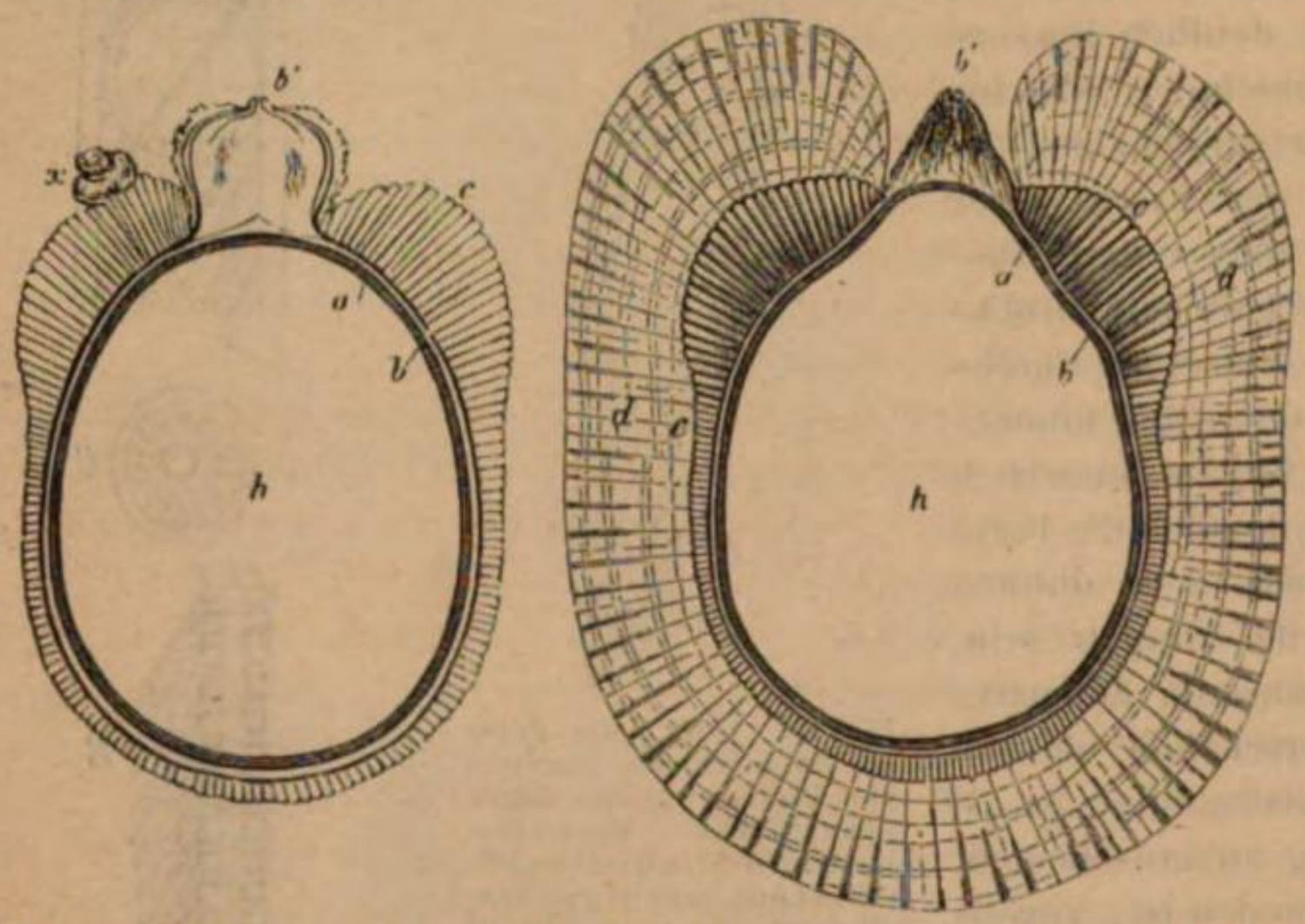


Fig. 35. Makrosporen von Pilularia globulifera, im optischen Längsdurchschnitt; links eine noch unreife Spore, der die äusserste gallertartige Zellhautschicht noch fehlt, die bei der reifen Spore rechts vorhanden ist; die beiden äusseren Zellhautschichten der letzteren (*c* und *d*) haben prismatische Structur angenommen, die besonders bei *c* sehr deutlich hervortritt; bei *d* ist gleichzeitig eine Schichtung schwach angedeutet. Von der Fläche gesehen erscheinen die Prismen als Areolen; die Grenzflächen der Prismen sind bei der entsprechenden Hautschicht von Marsilia salvatrix fester und cuticularisirt, wodurch sie das Ansehen einer Bienenwabe erhält. (Vergl. Johannes Hanstein, Berliner Monatsber. 6. Febr. 1862. Fig. 17 und II. Buch Rhizocarpeen.)

---

1) Sehr leicht und schon bei schwächeren Vergrösserungen zu sehen ist die Streifung an den grossen Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, an den Haaren der Opuntien, an Valonia utricularis; an isolirten Holzzellen von Pinus, an Bastfasern u. s. w. meist erst bei sehr starker Vergrösserung; eines der am längsten bekannten Beispiele sind die mit Erweiterungen und Verengerungen versehenen Bastzellen der Apocineen (Mohl: veget. Zelle. Fig. 27).

nach aussen vorspringen, wie die Kämme und Stacheln der Pollenkörner u. s. w. kann nur durch Intussusception, nicht durch Appositon erklärt werden.

Das Wachsthum durch Einlagerung kann nur in der Art gedacht werden, dass aus dem Protoplasma eine wässerige Lösung zwischen die Moleküle der Zellhaut (durch Diffusion) eindringt. Was für eine Lösung diess ist, kann gegenwärtig mit Bestimmtheit nicht gesagt werden, wahrscheinlich enthält sie irgend ein Kohlehydrat, welches sich leicht in Zellstoff umwandelt. Diese Substanz bildet nun zwischen den Molekülen der Zellhaut neue feste Moleküle von Zellstoff. Der Wachsthumsvorgang selbst sowie die beschriebene innere Structur der Zellhaut und gewisse Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in ihr hervorruft, ebenso die Quellung der Haut, führen zu dem Schluss, dass sie aus festen Molekülen von bestimmter Form besteht, deren jedes mit einer Wasserhülle umgeben und von den Nachbarmolekülen getrennt ist; je wasserreicher eine Zellhautschicht oder eine Streifungslamelle ist, desto kleiner sind, nach den von Nägeli [1]) aufgestellten Grundsätzen, die festen Moleküle, desto zahlreicher und dicker die Wasserhüllen derselben. — Aus dem Gesagten folgt also, dass ein gewisses Quantum Wasser zum Wachsthum und zur inneren Organisation der Zellhaut ebenso unentbehrlich ist, wie der Zellstoff selbst; man kann dieses Wasser in demselben Sinne als Organisationswasser bezeichnen, wie man von dem Krystallwasser spricht; so wie dieses zum Aufbau vieler Krystalle, so ist jenes zur Structur der Zellhaut unentbehrlich. Es ist übrigens, wie wir sehen werden, eine Eigenschaft aller organisirten Gebilde, dass sie, wenigstens so lange sie wachsen, Organisationswasser enthalten, eben weil sie sämmtlich durch Intussusception wachsen.

Nach dem bisher Mitgetheilten ist leicht ersichtlich, dass die concentrische Schichtenbildung einer durch Intussusception wachsenden Zellhaut wesentlich verschieden ist von der wiederholten Zellhautbildung um einen und denselben Protoplamakörper; es werden auf diese Weise in einander geschachtelte Zellhäute erzeugt, die aber nicht als Schichten einer Zellhaut betrachtet werden dürfen. Dieser Vorgang ist sehr allgemein bei der Bildung der Pollenkörner der Phanerogamen: innerhalb derjenigen Schichtencomplexe der Zellhaut, welche man als Specialmutterzellen zu bezeichnen pflegt, bildet jeder Protoplasmakörper um sich eine neue Zellhaut, bevor die Mutterzellhaut zerstört wird (Fig. 36).

Die Erneuerung der Haut einer Zelle kann aber auch dadurch herbeigeführt werden, dass äussere Schichtencomplexe kein weiteres Wachsthum mehr erfahren, während innere Schichten derselben Haut durch Intussusception sich vergrössern. So ist die Zellhaut der Sporen und Pollenkörner ursprünglich ein durch Einlagerung wachsendes Ganzes; durch nachträgliche innere Differenzirung bilden sich Schichtencomplexe (Schalen) von verschiedenem chemischem und physikalischem Verhalten; die äussere feste cuticularisirte Schale (das Exosporium, Exine) bleibt später unverändert, sie wird als Hülle abgeworfen, während ein innerer Schichtencomplex (das Endosporium im einen, die Intine im anderen Falle) bei der Keimung der Sporen und Pollenkörner ein neues Wachsthum beginnt. Aehnlich ist der Vorgang bei manchen Fadenalgen (Rivularieen und Scytonemeen), wo nach und nach eine grosse Zahl von in einander geschachtelten Zellhäuten gebildet wird, indem von Zeit zu Zeit die älteren Schichtencomplexe zu wachsen aufhören und von dem fortwachsenden Faden durchbrochen werden, indem derselbe neue Zellhautschichten bildet (Vergl. Nägeli und Schwendener: das Mikroskop II. p. 554). Es bedarf kaum der Erwähnung, dass derartige Erscheinungen dem Wachsthum der Zellhaut durch Intussusception nicht widersprechen, sondern nur besondere Modificationen des Zellenlebens überhaupt darstellen.

e) Differenzirung der Zellhaut in chemisch und physikalisch verschiedene Schichtencomplexe oder Schalenbildung.

Sehr junge und dünne, noch in raschem Wachsthum begriffene Zellhäute, sowie auch

---

1) Die Theorie des Wachsthums der Zellhaut (wie aller organisirten Gebilde) durch Intussusception wurde von Nägeli begründet, zuerst in seiner grossen Arbeit über die Stärkekörner (1858). Vergl. auch Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen § 114.

viele ältere sind in ihrer ganzen Dicke aus sogenanntem reinem Zellstoff gebildet, d. h. sie sind von Wasser leicht durchdringbar, wenig dehnsam und quellbar, sehr elastisch, farblos, in Schwefelsäure löslich; mit Iod und Schwefelsäure, durch Iodchlorzink, selten mit Iod-

Fig. 36. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo; *sg* die in Auflösung begriffenen äusseren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, *sp* die sogen. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben; auch sie werden später aufgelöst; *ph* die Haut der Pollenzelle, ihre Stacheln wachsen nach aussen und durchbohren die Specialmutterzelle; *v* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen. 550).

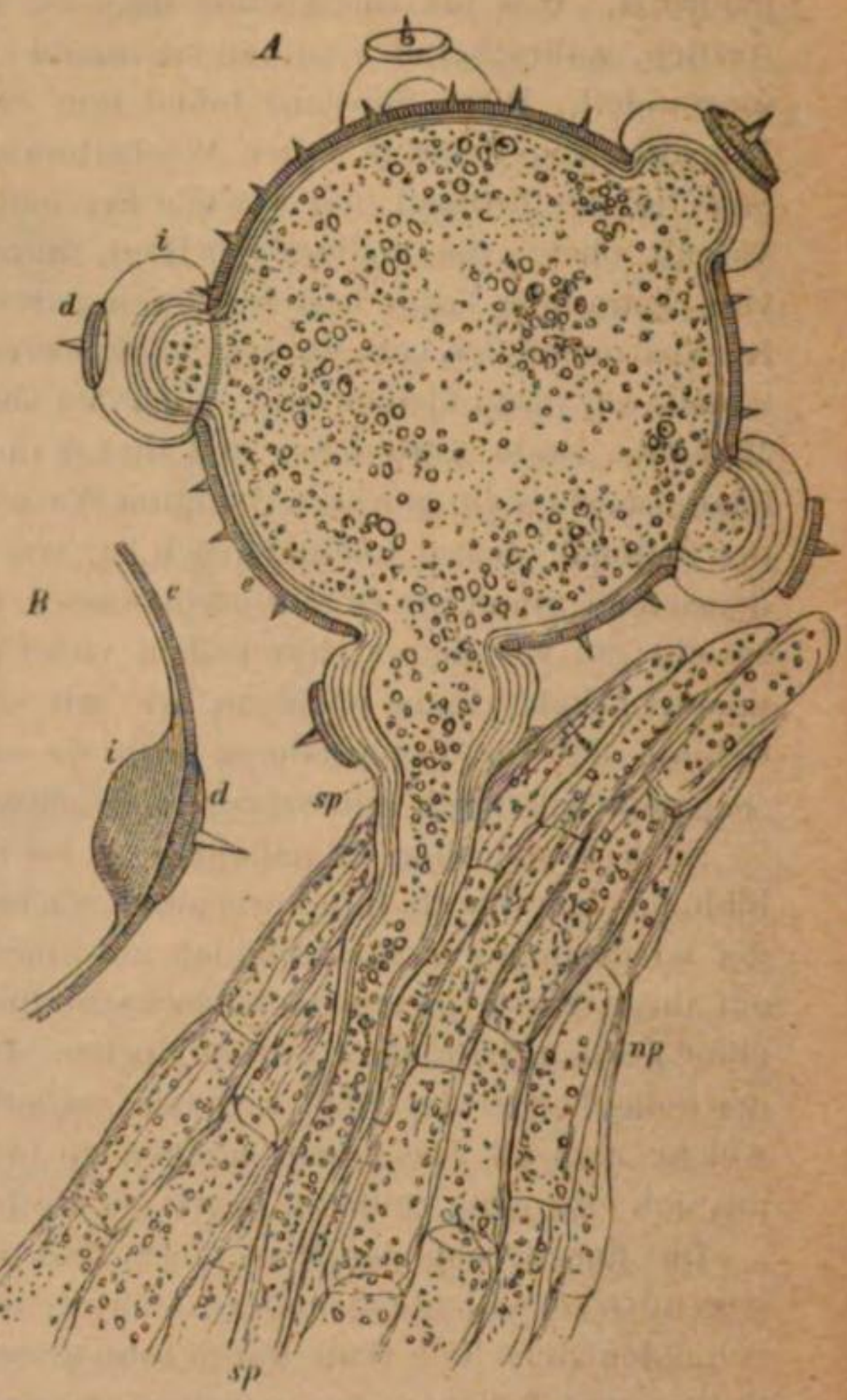


Fig. 37. *A* ein keimendes Pollenkorn von Cucurbita Pepo, welches einen Pollenschlauch *sp* in eine Narbenpapille *np* hineintreibt. Die Zellhaut des Pollenkorns besteht aus einer cuticularischen Exine (*e*) und einer fortbildungsfähigen Intine (*i*); die letztere ist an bestimmten Stellen sehr verdickt, (*B*, *i*); auf jeder Verdickungsmasse bildet die Exine einen runden Deckel (*d*); wenn das Korn sich zur Keimung vorbereitet, so quellen die dicken Stellen der Intine, sich umstülpend, heraus und heben die Deckelstücke der Exine ab; aus einer oder zweien dieser Verdickungsmassen bilden sich Pollenschläuche (550).

lösungen allein (Sporenschläuche der Flechten) nehmen sie intensivblaue Färbung an. Neben diesen gemeinsamen Eigenschaften können sie, je nach der Natur der Zelle, noch manche besondere Reactionen zeigen. So verhalten sich unter den älteren ausgewachsenen Zellen die meisten saftreichen dünnwandigen Parenchymzellen höherer Pflanzen, viele dickwandige Algenzellen und, mit Ausnahme der Bläuung durch Iod und Schwefelsäure und Iodchlorzink, auch die meisten Pilz- und Flechtenfäden.

Bei stärker verdickten Zellen (selten bei ziemlich dünnen, z. B. manchen Korkzellen) zeigen ganze Schichtencomplexe ein chemisch und physikalisch verschiedenes Verhalten, so dass die Zellhaut in zwei bis mehr Schalen[1]) eingetheilt erscheint, deren jede selbst

---

1) Es dürfte sich gewiss empfehlen, den Ausdruck »Schichten« nur in dem unter d) erörterten Sinne zu brauchen, wobei es nur auf eine regelmässig wechselnde Differenz des Wasserreichthums ankommt, wie bei den Streifungslamellen; dann aber muss man für die hier betrachteten Bildungen einen anderen Namen haben; der Ausdruck »Schalen« scheint mir durchaus entsprechend

wieder zahlreiche Schichten und die beschriebene Streifung zeigen kann. Bei frei liegenden eines Schutzes bedürftigen Zellen (Pollen, Sporen) oder solchen, die selbst zum Schutze anderer Gewebe da sind (Kork), ist eine äussere, mehr oder minder dicke Schale jeder Zellhaut verkorkt oder cuticularisirt; sind die Zellen dazu bestimmt, ein festes Gerüst oder Gehäuse zu bilden (Holzzellen), so sind äussere Schichtencomplexe verholzt; in anderen Fällen dagegen sind die äusseren Schichten, seltener die inneren verschleimt. Gewöhnlich ist in allen drei Fällen eine innere Schicht der Haut vorhanden, welche die oben genannten »Zellstoffreactionen« erkennen lässt, während die verkorkten und verholzten Schalen der Zellhaut nach vorgängiger Behandlung mit Alkalien oder mit Salpetersäure in den Stand gesetzt werden, jene Reaction ebenfalls zu zeigen; die verschleimten Schichten sind dessen meist unfähig.

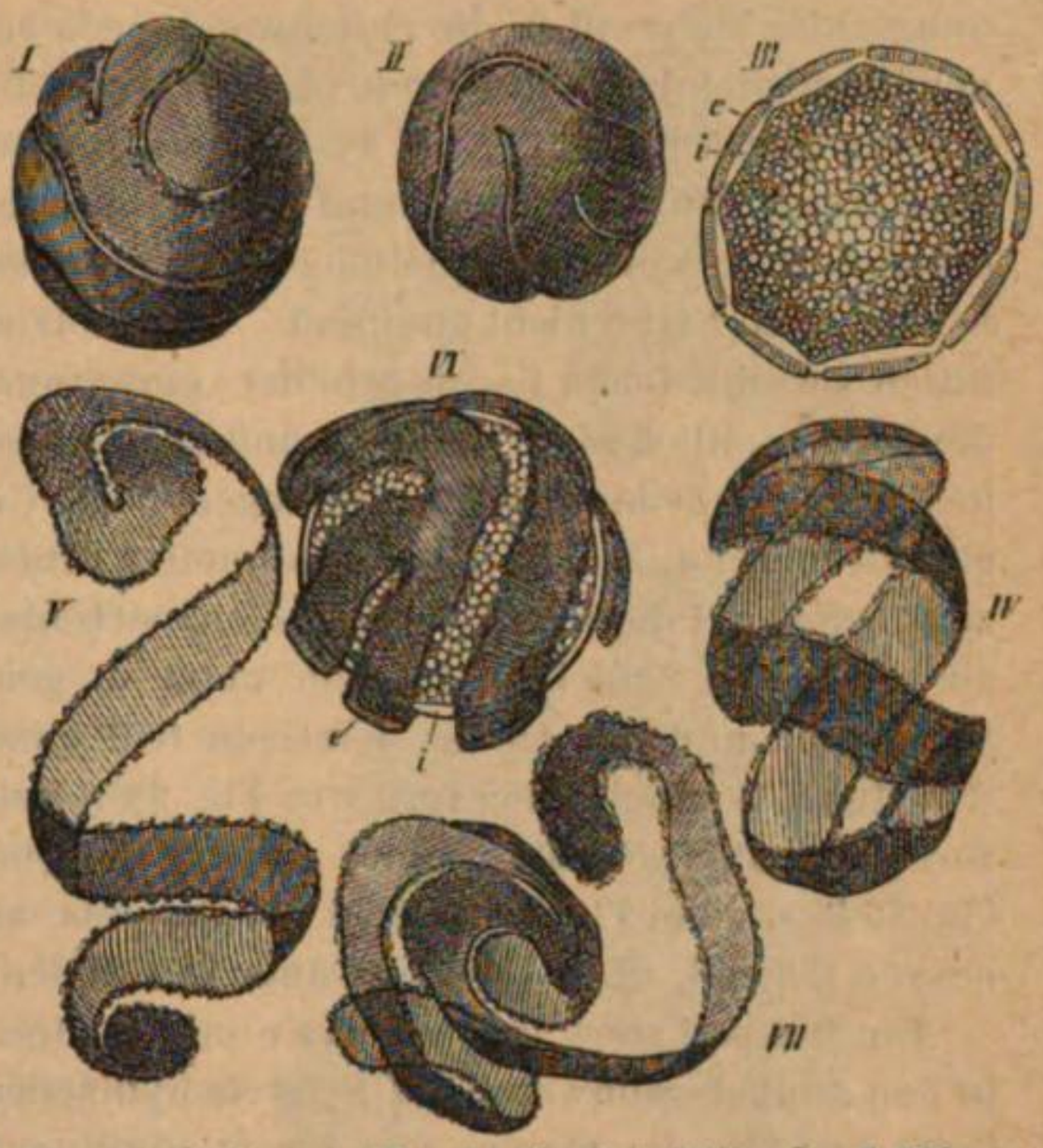


Fig. 38. Pollen von Thunbergia alata (550). *I* und *II* in concentrirter Schwefelsäure, *IV*, *V*, *VII* ebenso nach Auflösung der Intine; zuweilen verlaufen die Spalten der Exine so, dass hierbei isolirte Stücke derselben abfallen, entsprechend den Deckeln der Exine anderer Pollenkörner, z. B. von Cucurbita. — *III* in Iodchlorzinklösung, optischer Durchschnitt, *VI* in starker Kalilösung: *e* Exine, *i* Intine. — Die Spalten der Exine entstehen offenbar durch nachträgliche innere Differenzirung, ähnlich wie bei der Bildung der Elateren aus der sogen. Specialmutterzelle der Sporen von Equisetum (vergl. II. Buch, Equiseten).

Manche der hier einschlägigen morphologischen Verhältnisse finden ihre Erörterung erst bei der Betrachtung der Gewebebildung, auch trete ich hier in eine Charakteristik der chemischen Verhältnisse der Zellhaut nicht ein; die hier angegebenen Reactionen sollen nicht eigentlich chemische Erkennungsmittel sein, sondern nur die morphologische Differenzirung erkennen lassen. Die Beschreibung einiger Beispiele wird den Anfänger hinreichend orientiren.

Der Pollen von Thunbergia alata (Fig. 38) zeigt, dass die verschiedene Ausbildung zweier Schichtencomplexe einer Haut soweit gehen kann, dass die cuticularisirte Schicht (hier Exine genannt) sich von der nicht cuticularisirten, noch wachsthumsfähigen Schale (hier als Intine bezeichnet) wirklich trennen lässt, wobei sie durch vorgebildete Spalten meist in ein oder zwei Schraubenbänder zerreisst. Künstlich kann diess herbeigeführt werden, wenn man diese Pollenkörner in concentrirte Schwefelsäure oder Kalilösung legt; die Exine färbt sich alsdann sehr schön roth, während die Intine im ersten Fall sich auflöst und im zweiten Fall ein wenig quillt und farblos bleibt. Auch bei der Keimung vieler Sporen (z. B. Spirogyra, Laubmoose u. a.) wird das cuticularisirte Exosporium von dem sich weiter entwickelnden

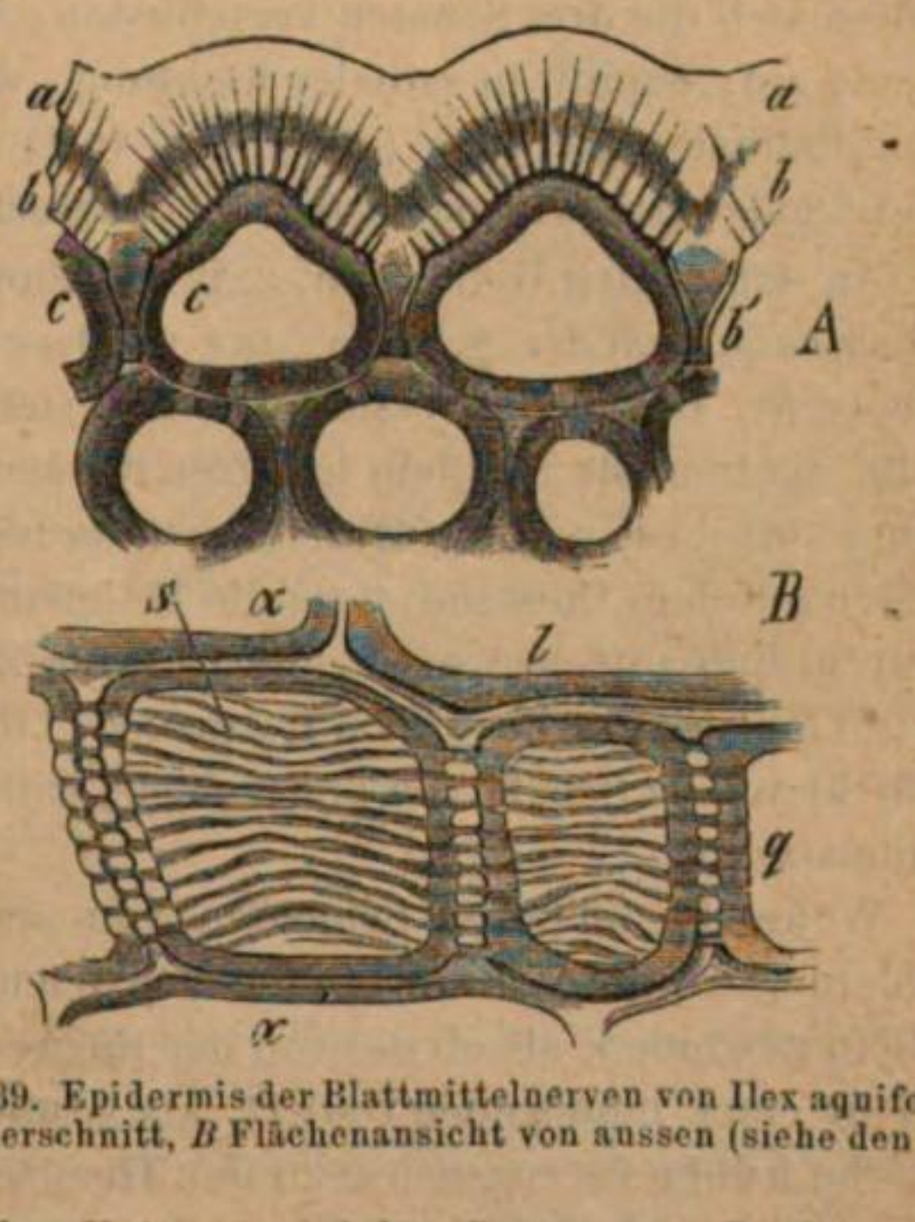


Fig. 39. Epidermis der Blattmittelnerven von Ilex aquifolium; *A* Querschnitt, *B* Flächenansicht von aussen (siehe den Text).

Endosporium völlig getrennt und abgestreift; ihrer Entwickelung nach sind beide aber, der Exine und Intine des Pollenkornes entsprechend, nur Schichtencomplexe einer Zellhaut, die eine verschiedene chemisch-physikalische Beschaffenheit haben.

Bei den Epidermiszellen trifft die Cuticularisirung entweder eine Schale der Aussenwandung, oder sie greift in die Seitenwandungen ein, wie es z. B. in ganz exquisiter Weise an der Unterseite der Blattnerven von Ilex Aquifolium zu sehen ist. Behandelt man einen sehr dünnen Querschnitt (Fig. 39 *A*) mit Iodchlorzinklösung und wendet eine sehr starke Vergrösserung (800) an, so erscheint jede Epidermiszellhaut aus zwei Schalen zusammengesetzt, deren innere, weichere, quellungsfähigere (*c*) sich dunkelblau färbt, während eine äussere Schale diese Farbe nicht annimmt. Diese letztere zeigt sich aber selbst noch aus zwei chemisch verschiedenen Lagen gebildet: einer inneren (*b*), welche sich gelb färbt und zwischen die Zellen seitlich eindringt (*b'*), und einer äusseren, welche farblos bleibt (*a*) und continuirlich über die Zellen hinläuft (die sogen. echte Cuticula); zwischen beiden bemerkt man noch eine Grenzzone, die sich bei bestimmter Einstellung des Mikroskops wie ein Schatten hinzieht. Sowohl die Innenschale, welche sich blau färbt, als die cuticularisirte Substanz sind aus mehreren Schichten in dem unter d) genannten Sinne gebildet; jede umfasst einen Schichtencomplex. An der letzteren tritt ausserdem noch die radiale lamellöse Structur (Streifung) deutlicher hervor, wie Fig. 39 *A* bei *a b* zeigt; diese radialen Linien sind nicht, wie man früher glaubte, Poren, sondern die Queransichten von Lamellen; dieselben sind in Fig. 39 *B*, *s*, einer Flächenansicht der Cuticula, als Streifen zu sehen, die der Länge der Blattnerven folgend, über die Querwände der Zellen (*q*) hinziehen.

Ein Beispiel stark verholzter und in drei Schalen eingetheilter Zellwände findet man in den dunkelbraunwandigen Sclerenchymzellen, welche die festen Bänder zwischen den Gefässbündeln im Stamm von Pteris aquilina (Fig. 40) zusammensetzen. Die sehr dicke Wandung zwischen zwei Zellen enthält eine mittlere, harte, tiefbraun gefärbte Lamelle (*a*); auf diese folgt jederseits eine hellbraune, mehr hornartige Schale (*b*); sie umschliesst eine dritte, ebenfalls hellbraune Schale. Durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali wird die erste (*a*) aufgelöst, die Zellen daher isolirt (vergl. Fig. 30), die beiden anderen Schalen der Wand (*b* und *c*) bleiben bei dieser Mazeration erhalten, werden aber entfärbt; dabei zeigt sich die Schicht *c* zusammengesetzt aus einigen wasserreichen und wasserarmen Schichten (Fig. 30 *C*, *c*). Auch bei der Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure verhalten sich die drei Schalen verschieden; *a* wird dunkelrothbraun und quillt nicht oder nur wenig auf; *b* quillt in radialer Richtung, wird dicker; *c* quillt in radialer, tangentialer und longitudinaler Richtung (vergl. Fig. 40 *C*, *c* und *D*, *c*); an Querschnitten reisst *c* von *b* ab, und windet sich wurmartig (*C*), an Längsschnitten wird es wellig hin- und hergebogen (*D*).

An den echten Holzzellen, z. B. bei Pinus sylvestris (Fig. 26 *A*) unterscheidet man ebenfalls gewöhnlich drei Schalen; eine mittlere (Fig. 26 *A*, *m*), eine darauf fogende dickere (*z*), eine innere (*i*); die beiden ersteren färben sich mit Iodlösungen und mit Iod und Schwefelsäure gelb, die innerste mit dem letzteren Reagens blau; *z* und *i* werden in concentrirter Schwefelsäure aufgelöst, und die Mittellamelle *m* bleibt übrig; auch hier beruht die Isolirbarkeit der Zellen auf dem Umstand, dass die Mittellamelle *m* durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali aufgelöst wird; die isolirten Zellen bestehen also nur noch aus den beiden inneren Schalen. — Bei vielen Holzzellen (Libriformfasern Sanio's) bilden innere Verdickungsschichten eine Schale von knorpeliger, gallertartiger Consistenz (so z. B. im Holz vieler Papilionaceen).

Wenn die äusseren Schichten von gewebeartig verbundenen Zellen gallertartig oder schleimig werden, so verwischt sich leicht die Grenzlinie derselben, und es kann den Anschein gewinnen, als ob die von der inneren nicht verschleimten Schale umschlossenen Zellen in einer homogenen Gallert, als Grundmasse, eingebettet lägen; diese letztere ist es, welche früher vorzugsweise zu der Theorie der »Intercellularsubstanz« Anlass gab, worauf wir noch zurückkommen. Dieses Verhalten findet sich im Gewebe mancher Fucaceen, aber auch im Endosperm von Ceratonia Siliqua (Fig. 41); *cc* sind die ganz verschleimten und

verschwommenen äusseren Zellhautschichten der Zellen *a*, deren innere Schicht als stark lichtbrechende Schale erscheint. Im trockenen Zustand ist die verschleimte Masse fast hornig, sie quillt in Wasser und Kalilösung stark auf; mit Iod und Schwefelsäure färbt sie sich nicht, die scharf begrenzte Schicht wird blau. — Auch an frei liegenden Zellen können zahlreiche Hautschichten eine schleimartige Schale bilden, die bei den Sporen von Pilularia (Fig. 35) und Marsilia besonders schön ausgebildet ist. In der Sporenfrucht dieser Pflanzen sind gewisse Parenchymmassen vorhanden, deren Zellhäute auf der Innenseite verschleimen; trocken sind die verschleimten Massen fest und hornig, nehmen aber so viel Wasser auf, dass sie ihr Volumen um das Mehrhundertfache steigern und die Fruchtschale sprengen (II. Buch, Rhizocarpeen). Auf einer ähnlichen Verschleimung innerer Zellhautschichten, während eine äussere, dünne und cuticularisirte Schale resistent bleibt, beruht auch die Bildung des Lein- und Quittensamenschleimes. Die verschleimten inneren Verdickungsmassen der Samenepidermis ziehen das Wasser der Umgebung mit grosser Gewalt an, quellen damit stark auf, und indem sie die nicht quellungsfähige Cuticula zerreissen, treten sie bei Gegenwart von wenig Wasser als hyaline Schicht den Samen umhüllend hervor, um sich bei reichlicher Wasserzufuhr mehr und mehr als dünner Schleim zu diluiren. Aehnliches findet sich bei manchen anderen Samen, wie denen von Salvia, der Teesdalia undicaulis, der Plantago Psyllium, so wie in den Samenhaaren der Ruellien. — Der Traganthgummi besteht aus verschleimten Mark- und Markstrahlzellen des Astragalus creticus, A. Tragacantha und anderer Arten; wenn die Häute dieser Zellen verschleimen und durch reichliche Wasserzufuhr aufquellen, so dringen sie als schlüpfrige Masse aus Stammspalten hervor, um ausserhalb zu einer hornigen, quellungsfähigen Masse zu vertrocknen. — Uebrigens können Pflanzenschleime auch auf andere Weise entstehen.

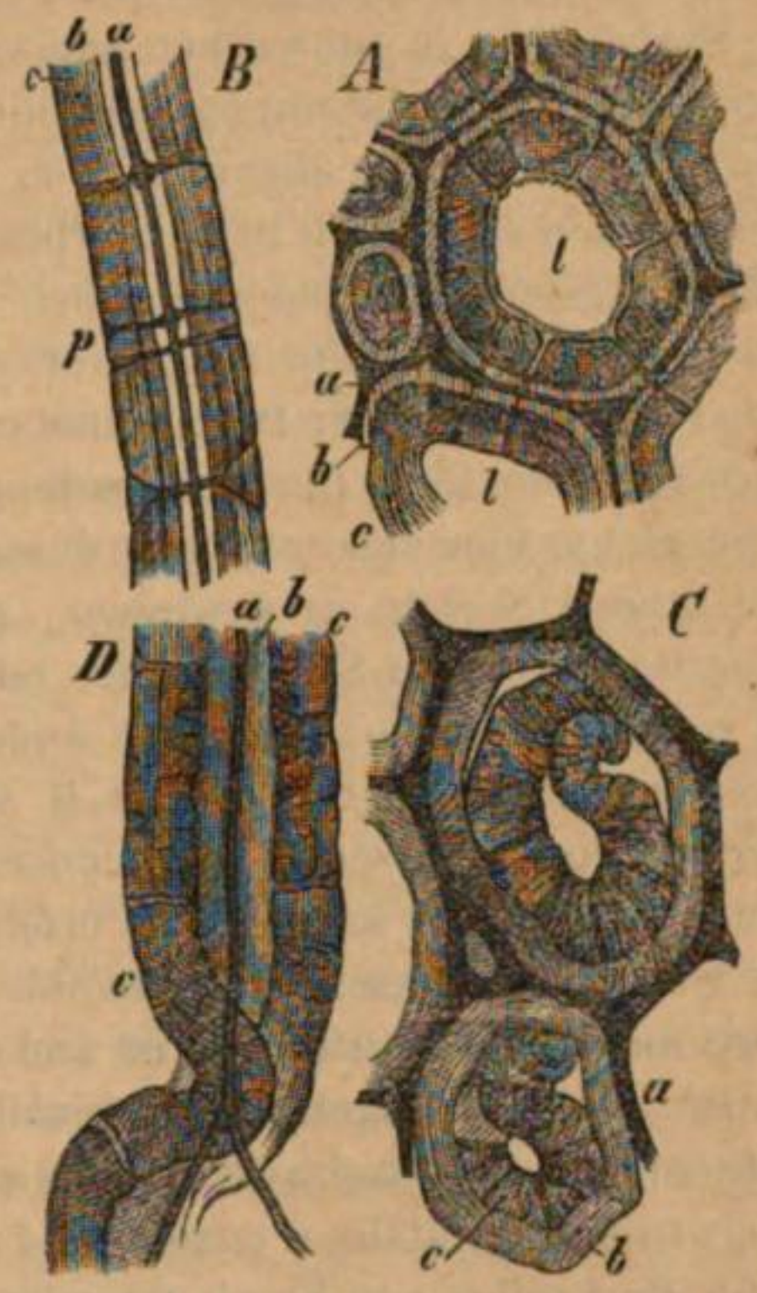


Fig. 40. Pteris aquilina, Structur des braunwandigen Sclerenchyms im Stamm (550). *A* frischer dünner Querschnitt, *B* die Längswand zwischen zwei Zellen, frisch (am unteren Ende ein gewundener Tüpfelcanal); *C* Querschnitt in concentr. Schwefelsäure, *D* Längsschnitt der Wandung in Schwefelsäure: *a* die mittlere Lamelle der Wand, *b* zweite Schale, *c* dritte, innere Schale der Haut; *p* Porencanäle, *l* Lumen der Zelle.

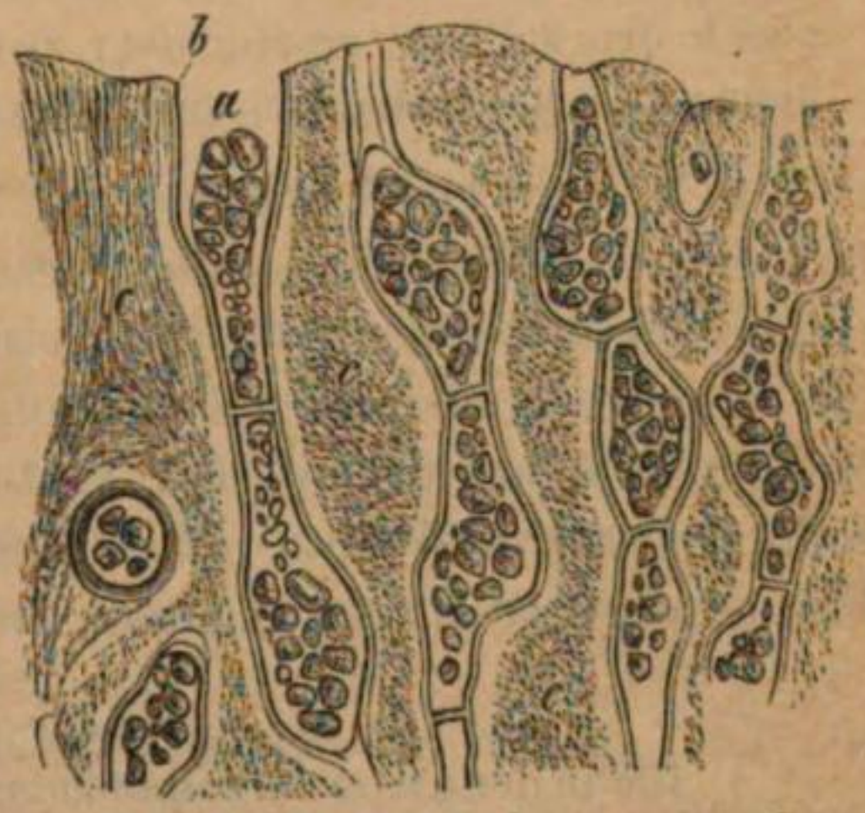


Fig. 41. Durchschnitt des Endosperms von Ceratonia Siliqua.

f) Unverbrennliche Einlagerungen kommen in jeder Zellhaut vor; Kalk und Kieselsäure lassen sich direct nachweisen; es ist aber kaum zweifelhaft, dass auch Kali, Natron, Magnesia, Eisen, Schwefelsäure u. a. in kleinen Mengen vorkommen. Mit dem Alter nimmt die Einlagerung von Kalksalzen und Kiesel zu. Die Einlagerung kann in zweierlei Art stattfinden; gewöhnlich geschieht es so, dass die kleinsten Theilchen der unverbrennlichen Substanz regelmässig zwischen die Moleküle der organischen Zellhautsubstanz eingelagert sind, was man daraus erkennt, dass nach dem Glühen die Asche in der organisirten

Form der Zellhaut (als Skelet) zurückbleibt; ausserdem können aber Kalksalze in derselben Haut in Form zahlreicher sehr kleiner Krystalle enthalten sein; sie liegen dann in der Zellhautsubstanz selbst eingebettet, zuweilen in besonderen Wucherungen derselben, welche in den Zellraum vorspringen und als Cystolitheu bezeichnet werden.

Skelete von in schwachen Säuren löslicher Substanz[1]) (gewöhnlich als Kalk betrachtet) werden durch Verbrennung sehr dünner Gewebeschichten auf Glas oder Platinblech gewonnen; sie kommen so allgemein vor, dass es unnöthig ist, Beispiele anzuführen; von ganzen Gefässzellen erhielt ich bei Cucurbita Pepo schöne Kalkskelete. — Kieselskelete erhält man am häufigsten aus Epidermiszellen und den Diatomaceen; doch kommen auch im Innern der Gewebe verkieselte Häute vor [Blätter von Ficus Sycomorus, Fagus sylvatica, Quercus suber, Deutzia scabra, Phragmites communis, Ceratonia Siliqua, Magnolia grandiflora u. a. nach H. v. Mohl[2])]. Die Verkieselung trifft gewöhnlich nicht die ganze Dicke der Zellhaut, sondern nur eine äussere Schale derselben, so bei Epidermiszellen die cuticularisirten Theile. Um schöne Skelete zu gewinnen, ist es nöthig, die abgezogene Epidermis oder dünne Schnitte zuvor mit Salpetersäure oder Salzsäure auszulaugen und sie dann auf Platinblech zu verbrennen. Ich habe eine andere Methode noch viel bequemer gefunden; ich lege grössere Stücke des Gewebes (z. B. von Grasblättern, Equisetenstengeln u. s. w.) auf Platinblech in einen grossen Tropfen concentrirte Schwefelsäure und erhitze über der Flamme; die Säure wird sofort schwarz, es erfolgt eine heftige Gasbildung: man glüht so lange, bis nur die reine, weisse Asche übrig bleibt. Diess tritt hier sehr bald ein, während das Einäschern sonst meist sehr zeitraubend ist und oft keine ganz farblosen Skelete liefert.

Der Zellhaut eingelagerte Krystalle kommen nicht sehr häufig vor; zahlreich und schön ausgebildete von oxalsaurem Kalk z. B. in den dickwandigen Zellen, welche im Holz von Welwitschia mirabilis zerstreut sind; als Drusen in der Wandsubstanz eigenthümlich gebildeter Markzellen von Kerria japonica und Ricinus communis[3]). Grössere einzelne Krystalle liegen in der Substanz der dicken Zellhaut der Bastzellen des Stammes von Acer pseudoplatanus[4]), der Samenschale von Magnolia obovata. An diese Vorkommnisse schliessen sich die Cystolithen an, welche besonders in den Epidermiszellen der Urticeenblätter (Ficus, Morus, Broussonetia, Humulus u. a.) in Epidermis und innerem Gewebe mehrerer Justicien vorkommen. Aus der Mitte der Aussenwand der Epidermiszellen wächst eine locale Zellhautwucherung in's Innere des Zellraumes hinein; im fertigen Zustand stellt dieselbe einen keuligen Körper dar, welcher mit dünnem Stiel der Zellhaut ansitzt. Dieser Körper ist gleich der Zellhaut geschichtet; zwischen (?) den Schichten lagern sich Drusen von sehr kleinen Krystallen kohlensauren Kalkes ab[5]).

§ 5. Protoplasma und Zellkern. Das Protoplasma ist immer ein Gemenge von (wahrscheinlich verschiedenen) Eiweisstoffen mit Wasser und geringen Quantitäten unverbrennlicher Stoffe (Asche). In den meisten Fällen enthält es, wie man aus physiologischen Gründen schliessen darf, noch beträchtliche Mengen anderer organischer Verbindungen, die wahrscheinlich den Reihen der Kohlehydrate und Fette angehören. Diese Beimengungen sind in unsichtbarer Form in seiner Masse vertheilt, nicht selten aber schliesst es sichtbare körnige

---

1) Die in der Asche vorkommenden Salze sind z. Th. Verbrennungsproduct. Kohlensaure Salze können durch Verbrennung von pflanzensauren Salzen entstanden sein. Da eine starke Glühhitze nöthig ist, so können leicht flüchtige Chloride (Kochsalz, Chlorkalium) aus der Asche verschwunden sein; u. s. w.

2) H. v. Mohl: über das Kieselskelet lebender Pflanzenzellen in: Botan. Zeitung 1861. Nr. 30 ff.

3) Rosanoff: in Botan. Zeitung 1865. p. 329. — De la Rue: Bot. Zeitg. 1869, Nr. 33.

4) Nach Millardet s. Hofmeister, Handbuch I. p. 246.

5) Hofmeister l. c. p. 180.

Bildungen von Stärke und Fetten ein, die aber eher oder später verschwinden, oder sich mehren können. Sehr gewöhnlich ist das lebhaft vegetirende Protoplasma, welches an und für sich farblos und hyalin ist, durch zahlreiche kleine Körnchen getrübt, die wahrscheinlich aus kleinen Fetttröpfchen bestehen. — Das Protoplasma, wie es gewöhnlich vorgefunden wird, darf daher als wirkliches Protoplasma mit wechselnden Beimengungen verschiedener bildungsfähiger Stoffe betrachtet werden. — Die Consistenz des Protoplasmas ist in verschiedenen Fällen und bei demselben Protoplasmakörper zu verschiedenen Zeiten sehr variabel. Häufig erscheint es als eine weiche, plastische, zähe, unelastische, sehr dehnsame Masse; in andern Fällen ist es mehr gallertartig, zuweilen steif, brüchig (in Keimen ruhender Samen), sehr häufig aber macht es den Eindruck einer Flüssigkeit. Alle diese Zustände rühren wesentlich von der Quantität des aufgenommenen Wassers her. So gross aber auch die Wassermenge und dem entsprechend die Aehnlichkeit mit einer Flüssigkeit sein mag, so ist das Protoplasma doch niemals Flüssigkeit, selbst die gewöhnlichen teigigen, schleimigen, gallertartigen Zustände anderer Körper können mit ihm nur ganz äusserlich verglichen werden. Denn das lebende und lebensfähige Protoplasma ist mit inneren Kräften und dem entsprechend mit einer inneren und äusseren Veränderlichkeit ausgestattet, welche jedem anderen bekannten Gebilde fehlen; die in ihm thätigen Molecularkräfte können nicht ohne Weiteres mit denen irgend einer anderen Substanz verglichen werden [1]). Die Fähigkeit des Protoplasmas, durch in ihm selbst frei werdende Kräfte bestimmte äussere Formen anzunehmen und diese zu verändern, so wie seine Fähigkeit, chemisch und physikalisch verschiedene Substanzen nach bestimmten Gesetzen abzuscheiden, ist die nächste Ursache der Zellbildung und jedes organisatorischen Vorgangs.

Das in Lebensthätigkeit begriffene, meist wasserreiche Protoplasma zeigt einerseits eine innere Differenzirung seiner Substanz in Schichten und Portionen von verschiedener Consistenz und chemischer Beschaffenheit; andererseits nimmt es bestimmte Gestalten an, es umgrenzt sich mit Flächen von bestimmter, meist sehr veränderlicher Form.

Die innere Differenzirung des Protoplasmas macht sich ganz allgemein dadurch geltend, dass eine äussere, hyaline, wie es scheint festere, meist sehr dünne Schicht sich von der inneren Masse absondert, doch so, dass beide in innigster Continuität bleiben. Jede Portion eines Protoplasmakörpers umgiebt sich, wenn sie isolirt wird, sofort mit einer solchen »Hautschicht«. Ebenso allgemein ist es, dass im Innern sich ein Quantum des flüssigen Saftes, der seine Substanz überall durchtränkt, in Form von Tropfen (Vacuolen) aussondert; ist das Protoplasma in einer wachsenden Zelle enthalten, so vergrössern sich diese Vacuolen in dem Maasse, wie die Zelle wächst, und der Protoplasmakörper wird zu einem mit Wasser erfüllten Sacke. Eine der häufigsten inneren Differenzirungen des jungen, sich als besonderes Individuum constituirenden Protoplasmakörpers macht sich durch die Bildung des Zellkernes bemerklich. Die Substanz desselben ist anfänglich mit der übrigen Protoplasmasubstanz gemengt, und seine Bildung ist wesentlich nichts Anderes, als die Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um ein Centrum,

---

1) Weiteres hierüber siehe im III. Buch und in meinem Handbuch der Experimentalphysiol. § 116.

welches meist auch das Centrum des ganzen Protoplasmakörpers ist. Einmal vorhanden, kann der Zellkern (dessen chemische Beschaffenheit, soweit die Beobachtungen reichen, der des Protoplasmas überhaupt sehr nahe steht), sich schärfer abgrenzen, er kann selbst eine »Hautschicht« bilden, auch in ihm können Vaçuolen und körnige Bildungen (die Kernkörperchen) sich aussondern. Der Zellkern bleibt aber immer ein Theil des Protoplasmakörpers; er ist ihm immer eingebettet; sehr häufig löst er sich nach kurzem Bestande im Protoplasma wieder auf, d. h. seine Substanz vermengt sich mit diesem (z. B. bei Zellen, die sich rasch nach einander mehrmals theilen; in den Schläuchen der Characeen verschwindet der Kern für immer, wenn die Strömung des Protoplasmas beginnt). — Eine ebenfalls sehr häufige Differenzirung der Substanz des Protoplasmas besteht darin, dass sich einzelne Portionen desselben, unter Abgrenzung in bestimmter Form, grün färben und die Chlorophyllgebilde darstellen, die gleich dem Zellkern nicht nur aus dem Protoplasma entstehen, sondern auch immer als Theile des Protoplasmakörpers fortbestehen. Da sie indessen eine eingehendere Betrachtung erfordern, so sollen sie hier nur erwähnt sein; der folgende Paragraph ist ihnen speciell gewidmet.

Die äussere Gestaltung des Protoplasmas zu einem bestimmt geformten Körper kann auf zwei Fälle zurückgeführt werden: entweder streben die einzelnen kleinsten Theile desselben, sich concentrisch um einen gemeinsamen Mittelpunct zu gruppiren, oder aber es findet eine innere Bewegung statt, welche dahin führt, den Protoplasmakörper nach irgend einer Richtung hin zu verlängern, die centripetale Anordnung aufzuheben. Jenes tritt im Allgemeinen bei der Bildung neuer Zellen, dieses bei dem Wachsthum derselben ein.

Sowohl die inneren Differenzirungen als die Vorgänge, welche zur äusseren Gestaltung des Protoplasmakörpers führen, beruhen auf den Bewegungen seiner kleinsten Theile. Gewöhnlich sind diese Bewegungen so langsam, dass sie selbst bei starken Vergrösserungen nicht unmittelbar wahrgenommen werden; nicht selten aber zeigt das Protoplasma raschere Bewegungen, die unter dem Mikroskop bei sehr starker Vergrösserung sogar rapid erscheinen können. Auch sie beruhen auf der Umlagerung der kleinsten Theilchen. Es mögen dabei drei Fälle unterschieden werden: die inneren Verschiebungen können zur wesentlichen Veränderung des Gesammtumrisses des ganzen Protoplasmakörpers führen und zugleich eine Locomotion desselben bedingen: diess kann als amöbenartige Bewegung bezeichnet werden (Myxoamöben und Plasmodien); oder der Gesammtumriss bleibt unverändert, aber es findet eine Ortsbewegung statt, vermöge sehr kleiner beweglicher Anhängsel (Cilien), welche wahrscheinlich auch aus Protoplasma bestehen (Schwärmsporen der Algen und Pilze und die Spermatozoiden); endlich können einzelne Particen eines safthaltigen Protoplasmakörpers, dessen äussere, sackartige Schicht innerhalb einer Zellhaut in Ruhe (?) bleibt, sich strömend bewegen; dabei ist die Strömung entweder beständig nach einer Seite hin gerichtet, und die beweglichen Theile beschreiben geschlossene Curven (»Rotation«), oder die beweglichen Massen sind unregelmässig netzartig im Zellsaft vertheilt, und ihre beweglichen Moleküle können bald hier-, bald dorthin gleiten (»Circulation«).

a) Das Protoplasma zeigt zweierlei Zustände, die man als den lebenden und todten unterscheiden darf; der erstere wird durch die verschiedensten chemischen und mechanischen Eingriffe in den letzteren übergeführt; die Reactionen des lebenden Protoplasmas gegen

chemische Reagentien sind wesentlich andere, als die des todten, was allerdings nur dann wahrzunehmen ist, wenn die Reagentien nicht momentan auch die Tödtung herbeiführen. Lösungen verschiedener Farbstoffe, z. B. wässerige Lösungen von Blüthenfarben und Fruchtsäften, besonders auch schwach essigsaures Cochenillenextract vermögen das lebende Protoplasma nicht zu färben[1]); ist dieses aber vorher getödtet oder wird es durch dauernden Einfluss dieser Reagentien selbst seines lebensfähigen Zustandes beraubt, so nimmt es verhältnissmässig noch mehr Farbstoff als Lösungsmittel in sich auf; die ganze Substanz färbt sich viel intensiver als die dargebotene Lösung; ähnlich wirken Auflösungen von Iod in Wasser, in Alkohol, in Iodkalium und Glycerin; sie bewirken sämmtlich eine gelbe bis braune Färbung des Protoplamas, welche gesättigter ist, als die der Lösung selbst. — Wird Protoplasma zuerst mit Salpetersäure behandelt, der Ueberschuss dieser durch Wasser entfernt und Kalilösung zugesetzt, so färbt es sich tief gelb; mit einer Lösung von Kupfervitriol durchtränkt und dann mit Kali behandelt, wird es schön dunkelviolett. — Wasserarmes Protoplasma mit viel concentrirter englischer Schwefelsäure behandelt, färbt es schön rosenroth, ohne anfangs seine Form zu verändern; später schwindet diese Farbe sammt der Form, es zerfliesst. — Verdünnte Kalilösung (zuweilen auch Ammoniakflüssigkeit) lösen das Protoplasma auf oder zerstören wenigstens seine Form und machen es homogen durchsichtig. Lässt man dagegen Zellen mit charakteristisch geformtem Protoplasma in einer concentrirten Kalilösung liegen, so erhält sich die Form selbst wochenlang, es zerfliesst aber sofort auf Zusatz von Wasser. — Alle diese Reagentien sind in ihrer Gesammtheit zugleich charakteristisch für die echten Eiweissstoffe, wie Caseïn, Fibrin, Albumin, und man ist eben desshalb berechtigt anzunehmen, dass derartige Stoffe immer im Protoplasma enthalten sind. — Wenn in saftreichen Zellen der Protoplasmasack sehr dünn wird, so gewinnt er eine grössere Resistenz, er widersteht den genannten Lösungsmitteln mehr oder minder lange. — Auch in anderer Beziehung verhält sich das Protoplasma den Eiweissstoffen gleich; durch Erwärmung wasserreichen Protoplasmas auf mehr als 50° C. wird es getödtet, trüb, starr, es macht den Eindruck der Gerinnung; ähnlich wirken Alkohol, verdünnte Mineralsäuren. — Gegen alle Färbungs-, Lösungs-, Gerinnungsmittel verhält sich der Kern dem wasserreichen, lebenskräftigen Protoplasma gleich, oder er zeigt sich empfindlicher als dieses, zumal in jungen Zellen; in älteren kann er wohl auch resistenter sein.

Allen protoplasmatischen Gebilden liegt wahrscheinlich eine Substanz zu Grunde, welche farblos, homogen, ohne sichtbare Körnchen ist; sie allein sollte vielleicht den Namen Protoplasma führen oder doch als Grundsubstanz des Protoplasmas unterschieden werden. Die feinen Körnchen, welche ihr so oft beigemengt sind, und die Manche für etwas Wesentliches hielten, sind wahrscheinlich feinzertheilte assimilirte Nahrungsstoffe, welche im Protoplasma eine weitere chemische Umsetzung finden; von jenen feinsten und feinen Körnchen bis zu den grösseren und grössten, welche deutlich als Fett und Stärke zu erkennen sind, giebt es alle Uebergänge. Homogenes, körnchenfreies Protoplasma findet man in den Cotyledonen ruhender Keime von Helianthus, in den Primordialblättern derer von Phaseolus; aus ihm bildet sich später Chlorophyll; hier ist das Protoplasma sehr wasserarm; aber auch das höchst wasserreiche rotirende in den Zellen von Vallisneria ist körnchenfrei, nur Zellkern und Chlorophyllkörner sind in ihm zu erkennen; bei der Entwickelung der Sporen von Equisetum (Fig. 10) sondern sich die feineren Körnchen wiederholt von dem homogenen Protoplasma, um sich in ihm wieder zu vertheilen. In manchen Fällen ist es aber mit körnigen und gefärbten Stoffen so überladen, dass man die farblose, hyaline Grundsubstanz nicht mehr unterscheidet, so z. B. bei den Eiern von Fucus (Fig. 2), den Zygosporen der

---

1) Dem entsprechend ist auch in lebenden Zellen mit farbigem Saft das Protoplasma und der Kern ungefärbt; in anderen Fällen ist dagegen das Protoplasma durch einen in Wasser löslichen Farbstoff tingirt, der sich nicht im Zellsaft vorfindet (Florideen, Blüthen von Compositen, letzteres nach Askenasy).

Spirogyren (Fig. 6), bei vielen Sporen und Pollenkörnern.[1]) In den Reservestoffbehältern trockener Samen (Cotyledonen, Endosperm) ist das Protoplasma oft selbst in kleine rundliche Körner zusammengezogen, zwischen denen die Stärkekörner, Fettkörner, Oeltropfen liegen; dieser Zustand des Protoplasmas wird weiter unten noch berührt werden.

b) Hautschicht, Vacuolen. Nackte Protoplasmakörper, wie die Plasmodien der Myxomyceten, manche Schwärmsporen, z. B. die von Vaucheria, lassen die »Hautschicht«

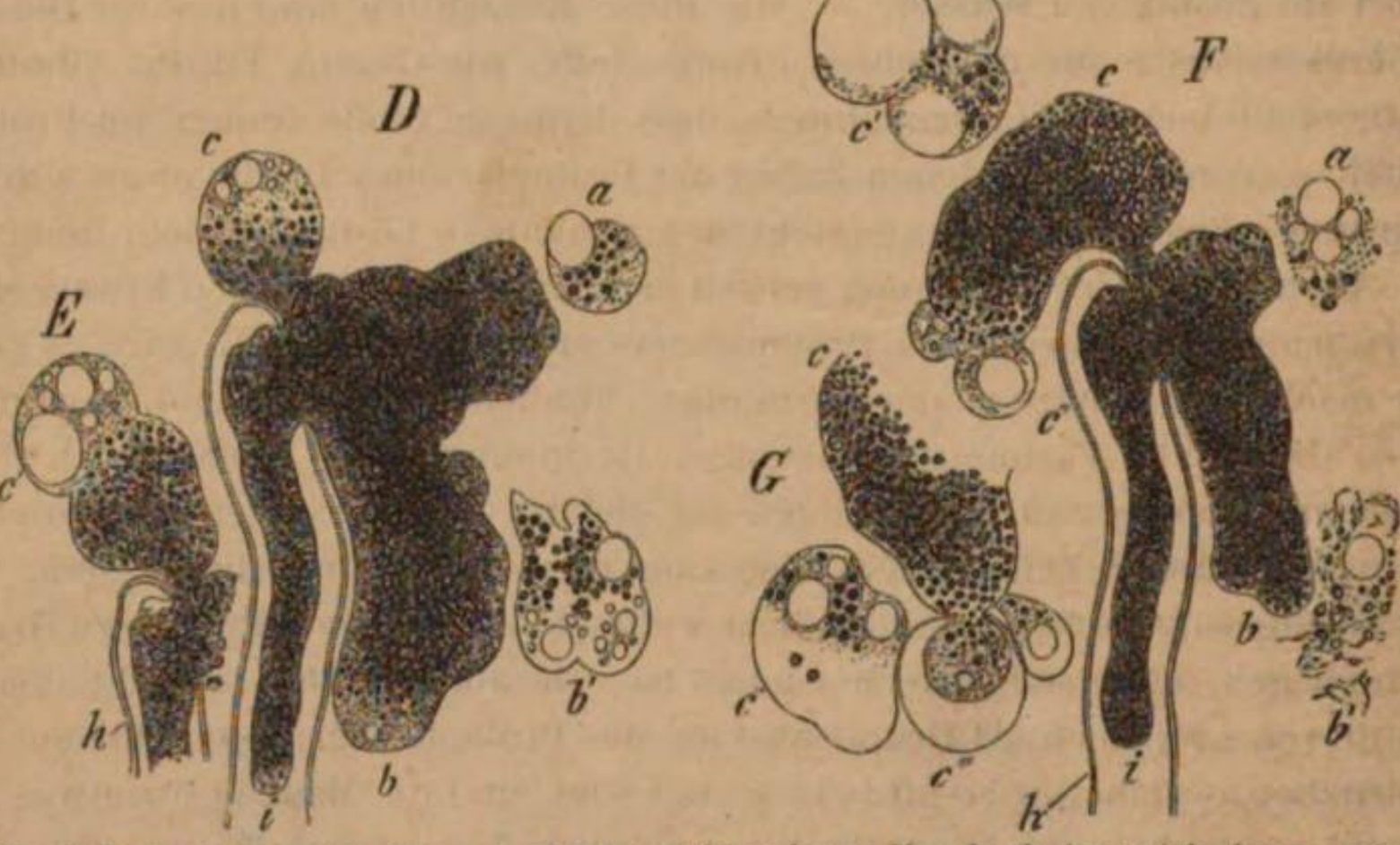


Fig. 42. *B* bis *G* Protoplasma aus einem verletzten Schlauch von Vaucheria terrestris langsam in Wasser austretend in verschiedenen aufeinanderfolgenden Zuständen, in Zwischenräumen von etwa 5 Minuten. *h* die Zellhaut des zerrissenen Schlauches; *i* der noch im Schlauch befindliche Theil des Protoplasmas; *a* in *B*, *C*, *D*, *F* eine sich abtrennende Protoplasmakugel, vacuolenbildend, dann zerfliessend (in *F*); *b* ein Zweig des Protoplasmas, der die Masse *b'* absondert, diese in *D* isolirt, in *F* zerflossen; *c* und *c'* verhält sich ähnlich; *G* zeigt die weiteren Veränderungen des Theiles *c''* in *F*. — *A* ein frisch ausgetretener Protoplasmaklumpen, sphärisch gerundet, die Chlorophyllkörner liegen sämmtlich innen, hyalines Protoplasma umhüllt das Ganze als Hautschicht.

bei hinreichender Vergrösserung als hyalinen Saum erkennen; bei den Schwärmsporen von Vaucheria ist dieser im optischen Durchschnitt deutlich radial gestreift, ähnlich wie manche Zellhäute; dasselbe fand Hofmeister (Handbuch I, p. 25) bei Plasmodien von Aethalium. Wahrscheinlich ist diese Hautschicht nichts Anderes als die reine, körnchenfreie Grundsubstanz des Protoplasmas selbst, die auch den ganzen Körper darstellt, nur dass die weiter nach innen liegenden Partien mit Körnchen und Körnern durchsetzt sind; es folgt diess daraus, dass bei den amöbenartigen Bewegungen der Plasmodien die neuen Ausläufer immer zuerst von der Hautschicht allein dargestellt werden; erst wenn sie an Masse zuneh-

---

1) J. Hanstein bezeichnet die dem echten Protoplasma beigemengten und vielfachen Veränderungen unterliegenden Stoffe in ihrer Gesammtheit als »Metaplasma« (Botan. Zeitg. 1868, p. 710).

men, tritt die innere körnige Substanz in sie ein; noch deutlicher tritt dies bei dem aus verletzten Vaucheriaschläuchen in Wasser austretenden Protoplasmamassen hervor, die oft sofort zu Kugeln sich abrunden, nicht selten aber die amöbenartige Bewegung der Plasmodien selbst $^1/_2$—1 Stunde lang zeigen (Fig. 42). Diese Deutung der Hautschicht hindert keineswegs, dass sie dichter ist als die innere, mehr wasserreiche Substanz. Dass die Cohäsion in jedem Protoplasmakörper von aussen nach innen abnimmt, folgt aus der leichtern Beweglichkeit der innern Masse, was zumal bei den Plasmodien hervortritt, aber auch aus der Bildung der Vacuolen, die offenbar darauf beruht, dass ein Theil des im Protoplasma vorhandenen Wassers sich an inneren Puncten sammelt und hier endlich Tropfen bildet, was eine Ueberwindung der Cohäsion an diesen Puncten voraussetzt. — Ist das Protoplasma nicht in einer Zellhaut eingeschlossen, so pflegen die Vacuolen klein und nicht zahlreich zu sein; bildet es dagegen eine Zellhaut und wächst die Zelle stark, so geschieht dies immer mit einer Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen (Fig. 1); nicht selten führt dies zu einem schaumartigen Zustand des Protoplasmas, wo die Vacuolen nur durch dünne Protoplasmalamellen noch getrennt sind (Fig. 43. *A*); in anderen Fällen aber zertheilt sich die innere Protoplasmamasse einer Zelle in kleinere Portionen, deren jede eine grosse Vacuole einschliesst, die von einer dünnen Protoplasmahaut umgeben ist (Fig. 43 *B*, *b*); es sind dies die so häufig vorkommenden »Saftbläschen«, die zuweilen eine weitere Entwickelung zeigen, Chlorophyll- und andere Körner umschliessen und so Zellen ähnlich werden (nicht selten im Fleisch beerenartiger Früchte, in Geweben mit schleimigen Säften). — Wenn die stark wachsende Zelle kein neues Protoplasma bildet, d. h. wenn ihr Protoplasmakörper nicht entsprechend ernährt wird, so tritt in dem Maasse, als der Umfang der Zelle zunimmt, die Saftmasse sich vermehrt, die Quantität des Protoplasmas zurück, und nicht selten bildet es einen direct nicht sichtbaren dünnen Sack, der zwischen Zellhaut und Zellsaft liegt, jene wie eine dünne Tapete auskleidend; erst durch wasserentziehende Mittel, welche den Protoplasmasack (Primordialschlauch Mohl's) durch Contraction desselben von der Zellhaut ablösen, wird er sichtbar (Fig 43. *C*, *p*).

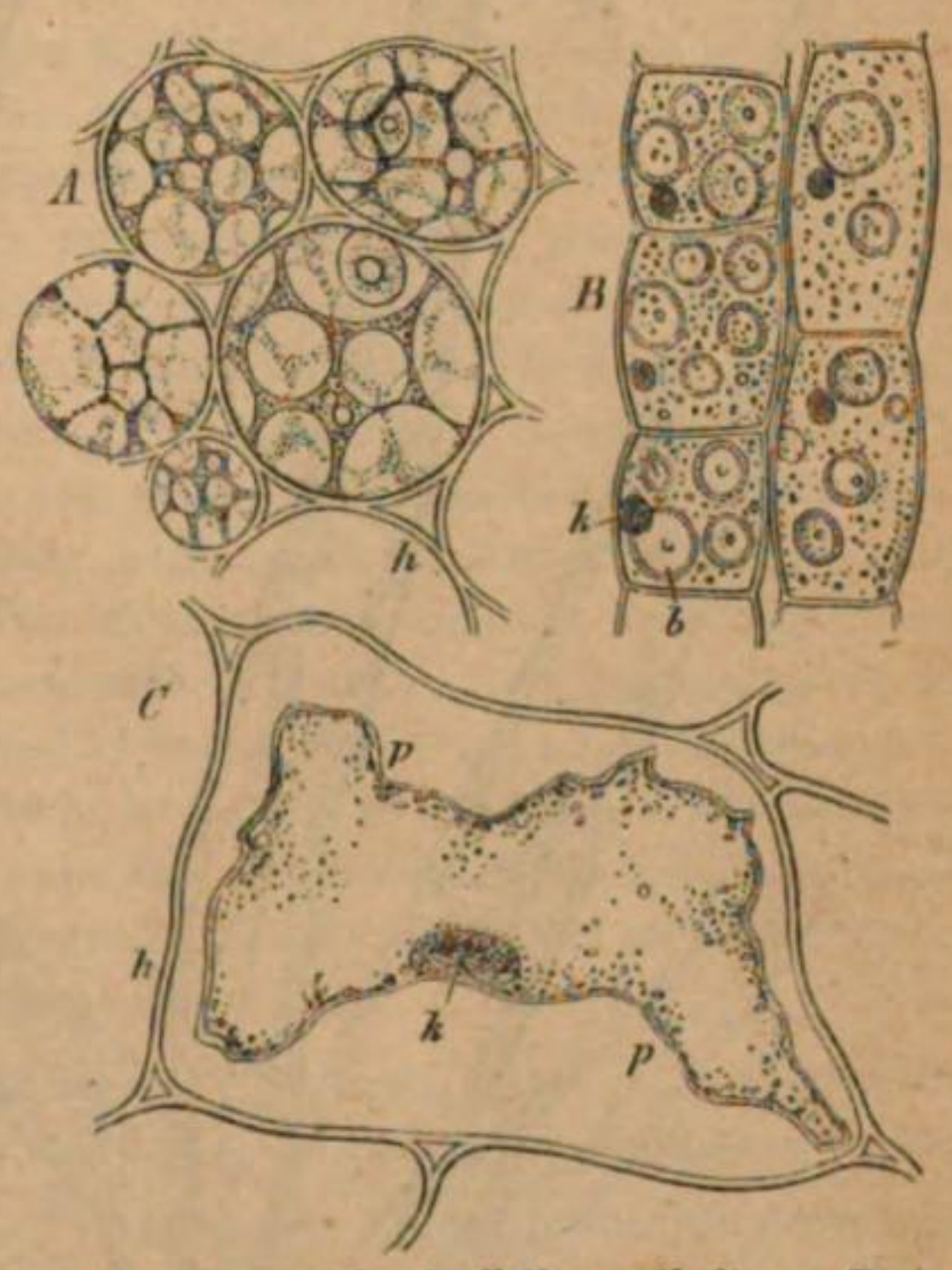


Fig. 43. Formen des in Zellen enthaltenen Protoplasmas. *A* und *B* von Zea Mais; *A* Zellen aus der ersten Blattscheide einer Keimpflanze, *B* aus dem ersten Internodium derselben. *C* aus der Knolle von Helianthus tuberosus, nach Einwirkung von Iod und verdünnter Schwefelsäure. — *h* Zellhaut, *k* Zellkern, *p* Protoplasma.

Die Bedeutung dieses dünnwandigen Protoplasmasackes, sein Zustandekommen durch Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen in einem anfangs soliden Protoplasmakörper, kann dem Leser nach Allem in § 1, 2 und 3, so wie nach Vergleichung von Fig. 1 mit Fig. 43 nicht mehr zweifelhaft sein. In jüngeren Zellen, wo das Protoplasma noch eine dickere Schicht bildet, oder wo es ein von Vacuolen durchsetztes Netz darstellt, scheint seine Substanz, vielleicht mit Ausnahme der äussersten an der Zellhaut liegenden Schicht, immer in »strömender« Bewegung begriffen zu sein, die aber gewöhnlich sehr langsam ist. Bei vielen ausgewachsenen und grossen Zellen wird dieser Zustand sozusagen permanent, wenn sie nicht zur Aufspeicherung assimilirter Stoffe dienen und der Protoplasmakörper hinreichend ernährt wird, um bei der Ausdehnung der Zelle nicht auf eine blosse dünne Haut herabzusinken. Zieht sich die ganze Protoplasmamasse an die Wand zurück, eine einzige grosse Vacuole (den Saftraum der Zelle) einschliessend, so können die Protoplasmatheilchen

sämmtlich nach einer Richtung hingleitend, einen continuirlichen breiten, die Zelle umkreisenden Strom bilden (Rotation), der immer so gerichtet ist, dass er den längsten Weg um den Zellraum beschreibt (Nägeli); Beispiele finden sich bei den Characeen, bei vielen anderen untergetauchten Wasserpflanzen, wie Vallisneria, Ceratophyllum, Hydrilleen, Wurzelhaare von Hydrocharis; der kugelige Zellkern, wenn er noch vorhanden ist (bei den Characeen verschwindet er bald), wird von der Strömung mit fortgeführt. Der einen grossen Saftraum umschliessende Protoplasmakörper kann aber auch netzartig vertheilte, leistenförmige Hervorragungen besitzen, deren Substanz nach verschiedenen Richtungen hin strömt; hierbei kann der Zellkern ruhig liegen und gewissermassen das Centrum der Bewegung bilden, oder er wird mit fortgeführt; derartige Fälle finden sich in den Haaren der Landpflanzen

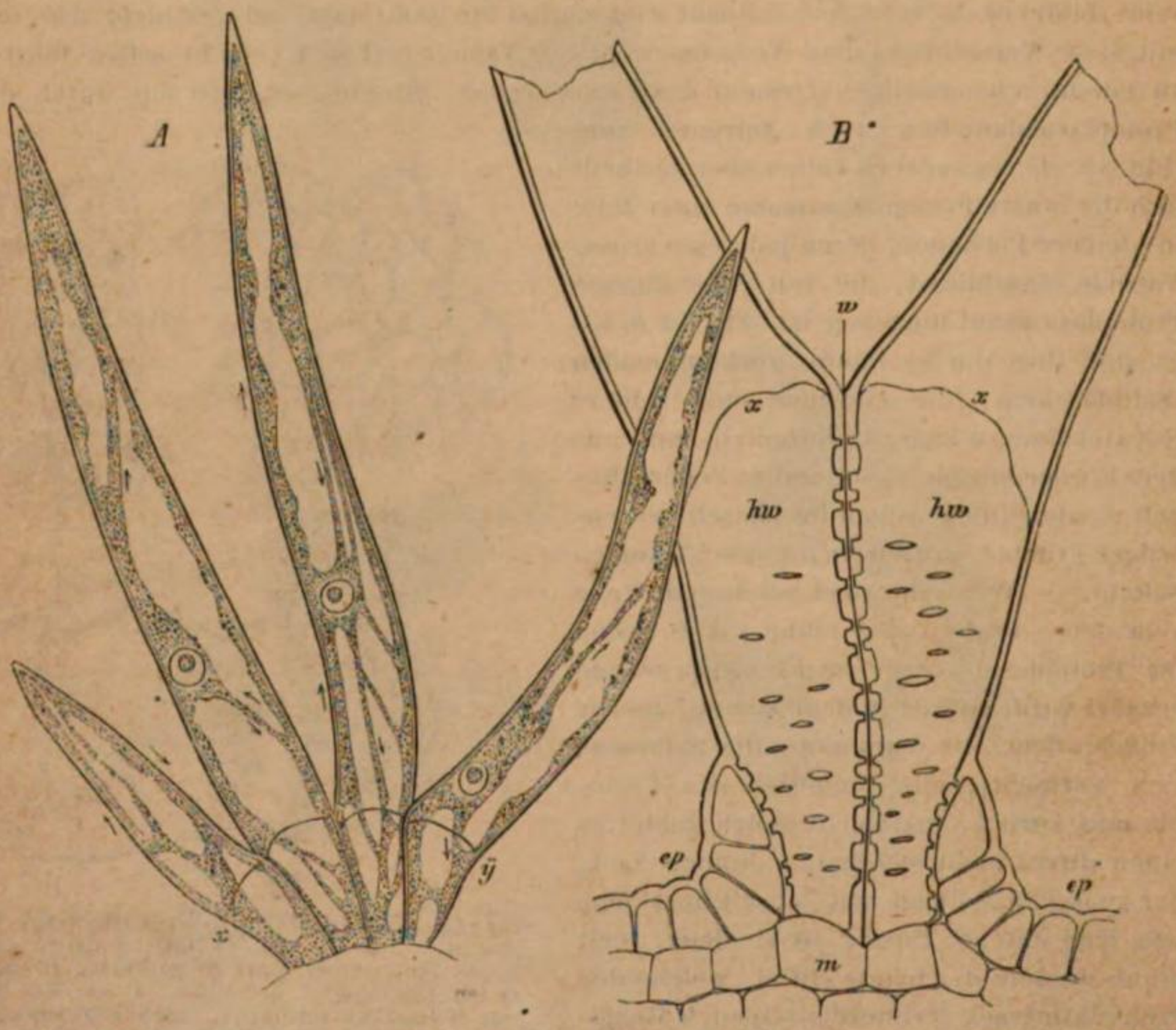


Fig. 44. *A* Sternhaar auf dem Kelch der jungen Blüthenknospe von Althäea rosea; am Protoplasmasack jeder Zelle liegen dickere Protoplasmaportionen, welche in strömender Bewegung (durch die Pfeile angedeutet begriffen sind. — *B* Epidermis *ep* mit dem Basalstück eines ausgewachsenen Sternhaares, den Bau der Wandung zeigend (550).

häufig genug (Brennhaare von Urtica urens, Sternhaare von Althaea rosea); die strömenden Protoplasmastränge können aber auch den Saftraum der Zelle durchsetzen, nicht selten (z. B. Spirogyra, Haare von Cucurbita) ist der Zellkern alsdann in der Mitte desselben gelegen und von einem Protoplasmaklumpen umhüllt; die Stromfäden verbinden diesen mit dem die Zellhaut auskleidenden Protoplasmasack. Die Richtung dieser Stromfäden kann wechseln, einzelne können schwinden, andere treten hervor, selbst innerhalb der Substanz eines dünnen Stranges können die kleinsten sichtbaren Theilchen sich nach entgegengesetzten Richtungen bewegen. Auch in diesem Fall kann der Zellkern durch die Strömungen nach und nach seinen Ort in der Zelle wechseln (Staubfadenhaare von Tradescantia). — Diese Erscheinungen der Circulation des Protoplasmas sind nicht wesentlich verschieden von denen der Rotation und selbst die amöbenartigen Bewegungen der Plasmodien sind nur durch

die Anordnung der beweglichen und ruhenden Theile hiervon verschieden. Da es sich indessen hier nicht um das einheitliche Princip der Bewegungen, sondern um ihre verschiedenen Erscheinungsweisen handelt, so mussten einige der charakteristischen Formen hervorgehoben werden. Ueber die wahrscheinliche Zurückführbarkeit der Bewegung der Schwärmsporen auf die hier berührten Vorgänge vergl. Hofmeister, Handbuch der phys. Botanik I).

c) Der Zellkern. Dass sich der Zellkern, der den Muscineen und Gefässpflanzen niemals, den Thallophyten aber öfter fehlt, als ein Differenzirungsproduct des Protoplasmas darstellt, d. h. als ein geformter Theil des Protoplasmas selbst betrachtet werden muss, geht nicht nur aus seinem chemischen Verhalten (s. oben unter a), sondern auch aus seiner Betheiligung an den Vorgängen der Zellbildung (vergl. § 3) zur Genüge hervor und braucht hier nicht mehr besonders bewiesen zu werden. Dagegen ist hervorzuheben, dass er, einmal gebildet, einen charakteristisch geformten Theil der Zelle darstellt, der bis zu einem gewissen Grade seine eigene Entwickelung besitzt. Anfangs ist der Kern immer ein homogener rundlicher Körper von protoplasmatischer Substanz; später wird seine Oberfläche fester, ohne dass sie indessen als besondere Haut sich darstellt; im Inneren treten neben kleinen punctförmigen Körnchen, oft neben Vacuolen, gewöhnlich 1—2, zuweilen mehr grössere Körnchen auf, die sogen. Kernkörperchen, die aber nicht selten ganz fehlen. Die Kernkörperchen sind wahrscheinlich immer aus einer dichteren protoplasmatischen Masse gebildet. Meist erlangt der Zellkern bei seiner Entstehung in der jungen Zelle schon seine bleibende Grösse, oder doch nahezu, sein Wachsthum ist niemals dem der Zelle selbst proportional; in jungen Gewebezellen (Fig. 1) nimmt er meist einen grossen Theil des Zellraumes ein, in ausgewachsenen ist seine Masse gegen die der ganzen Zelle verschwindend klein. Gewöhnlich bleibt seine weitere Ausbildung auch bei der schärferen Umgrenzung durch eine festere Aussenschicht, der Bildung von kleinen Vacuolen und Kernkörperchen stehen; nur selten wächst er längere Zeit, es sammelt sich mehr Vacuolenflüssigkeit im Inneren; seine Substanz kann schaumig werden und es kommt sogar vor, dass dieselbe strömend sich bewegt, im Inneren der festeren Hüllschicht sich eine Circulation wie in einer Zelle herstellt.[1]) Der Zellkern bleibt immer der Substanz des Protoplasmas eingebettet, er schwimmt niemals im Zellsaft, diesen unmittelbar berührend; auch dadurch giebt sich seine oben genannte Beziehung zum Protoplasma zu erkennen.

§ 6. Die Chlorophyllkörper und ähnliche protoplasmatische Gebilde. Der im Pflanzenreich so allgemein verbreitete grüne Farbstoff, das Chlorophyll, ist immer an bestimmt geformte Theile des Protoplasmakörpers der betreffenden Zellen gebunden; diese grüngefärbten Protoplasmaportionen können im Gegensatze zu dem Farbstoff selbst, durch den sie tingirt sind, als Chlorophyllkörper bezeichnet werden. Jeder Chlorophyllkörper besteht demnach aus mindestens zwei Stoffen, dem Farbstoff und dem protoplasmatischen Träger desselben; wird jener durch Alkohol, Aether, Chloroform, Benzin, ätherische oder fette Oele ausgezogen, so bleibt dieser farblos zurück. Der Farbstoff selbst ist in jedem Chlorophyllkörper nur in verschwindend kleiner Menge enthalten, nach seiner Entfernung behält die protoplasmatische Grundmasse nicht nur ihre Form, sondern auch ihr früheres Volumen. Die letztere ist immer ein solider, weicher, höchstens kleine Vacuolen enthaltender Körper, in welchem der Farbstoff überall (zuweilen ungleichförmig) verbreitet ist.

Die Chlorophyllkörper entstehen in den jungen Zellen durch Sonderung des Protoplasmas in farblose und in ergrünende, sich scharf abgrenzende Portionen.

---

1) In jungen Haaren von Hyoscyamus niger nach A. Weiss in Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. Wien 1866, Bd. LIV, Juliheft.

Der Vorgang kann so aufgefasst werden, dass in dem anfangs homogenen Protoplasma kleinste Theilchen von etwas verschiedener Natur verbreitet sind oder erst entstehen, die sich dann an bestimmten Stellen sammeln und als gesonderte Massen auftreten. Die so entstandenen Chlorophyllkörper bleiben dem farblosen Protoplasma immer eingebettet, ähnlich wie der Zellkern, niemals stehen sie in unmittelbarer Berührung mit dem Zellsaft, sie sind vielmehr allseitig von dem farblosen Protoplasma umhüllt. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften lassen bestimmt erkennen, dass ihre farblose Grundsubstanz ein dem Protoplasma durchaus ähnlicher Körper ist. Dem entsprechend betragen sich auch die Chlorophyllkörper immer als integrirende Theile des Protoplasmas, was zumal bei der Theilung chlorophyllhaltiger Zellen, bei der Conjugation, der Schwärmsporenbildung u. s. w. hervortritt. Die einmal entstandenen Chlorophyllkörper aber wachsen, und wenn sie rundliche Formen besitzen, so können sie sich durch Theilung vermehren. Beides scheint immer von dem Wachsthum des gesammten Protoplasmakörpers abzuhängen, in welchem sie eingelagert sind.

Die Formen der Chlorophyllkörper zeigen nur bei den Algen eine grössere Mannigfaltigkeit; hier kommt es vor, dass der ganze Protoplasmakörper mit Ausschluss einer äussersten Schicht (Hautschicht) oder dieser und einzelner Stellen homogen grün erscheint (viele Schwärmsporen, Palmellaceen, Flechtengonidien); oder die Chlorophyllkörper nehmen die Form von sternartigen Figuren an (z. B. Zygnema cruciatum Fig. 45), oder sie bilden mehrere im Querschnitt der Zelle als Stern erscheinende Lamellen (Closterium u. a.), oder gerade oder schraubiggewundene Bänder (Spirogyra). Bei den meisten Algen, allen Moosen und Gefässpflanzen aber sind die Chlorophyllkörper gerundete oder polygonale um ein in ihnen selbst liegendes Centrum gesammelte Massen; sie werden als Chlorophyllkörner bezeichnet; gewöhnlich sind ihrer sehr viele in einer Zelle enthalten, zuweilen jedoch nur einige verhältnissmässig grosse (Selaginella) und in einem der einfachst gebauten Lebermoose (Anthoceros) findet sich nur ein Chlorophyllkorn, welches den Zellkern einschliesst, daher bei der Theilung der Zellen in entsprechender Weise sich betheiligt.

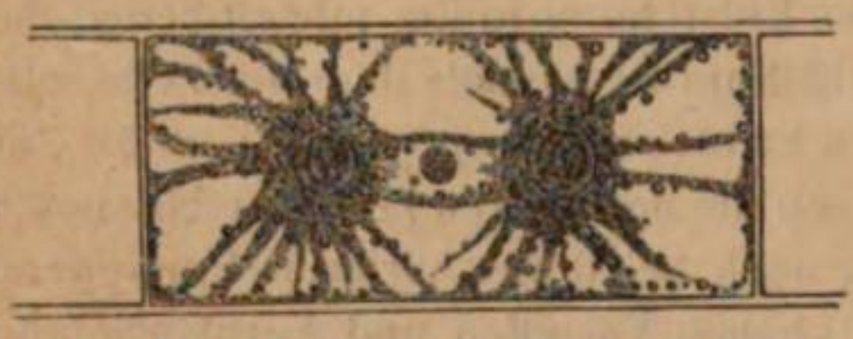


Fig. 45. Eine Zelle von Zygnema cruciatum mit zwei sternförmigen Chlorophyllkörpern, welche im Innern der Zelle schweben; sie sind durch eine farblose Protoplasmabrücke verbunden, in welcher ein Zellkern liegt; die Strahlen, welche die Verbindung mit dem wandständigen Sack herstellen, werden schon etwa in der Mitte farblos. In jedem der beiden Chlorophyllkörper liegt ein grosses Stärkekorn (550).

Mit äusserst seltenen Ausnahmen entstehen in der homogenen, soliden Substanz der Chlorophyllkörper Stärkekörner; wo jene besondere Formen haben, an bestimmte Stellen vertheilt (vergl. z. B. Fig. 5); in den gewöhnlichen Chlorophyllkörnern treten sie im Innern mehr oder minder zahlreich auf. Sie werden zuerst als Puncte gesehen, werden immer grösser und können schliesslich den Raum des Chlorophyllkorns so ausfüllen, dass die grüne Substanz nur noch einen feinen Ueberzug auf dem herangewachsenen Stärkekorn darstellt; selbst dieser kann unter Umständen (alte, gelbe Blätter von Pisum sativum, Nicotiana) verschwinden und es liegen dann in der (protoplasmaleeren) Zelle an Stelle der Chlorophyllkörner die Stärkeeinschlüsse derselben. Zuweilen treten im Innern der Chlorophyllsubstanz auch Oeltropfen auf (z. B. in den Bändern der Spirogyren), und hin und wieder werden körnige Einschlüsse von unbekannter Natur beobach-

tet. — Alle diese in den Chlorophyllkörpern entstehenden Gebilde sind aber keine constanten Theile derselben; ihre Entstehung und ihr Verschwinden hängt gänzlich von der Beleuchtung, der Temperatur und anderen Umständen ab; auch die Entstehung der Chlorophyllkörper selbst ist an diese Lebensbedingungen gebun-

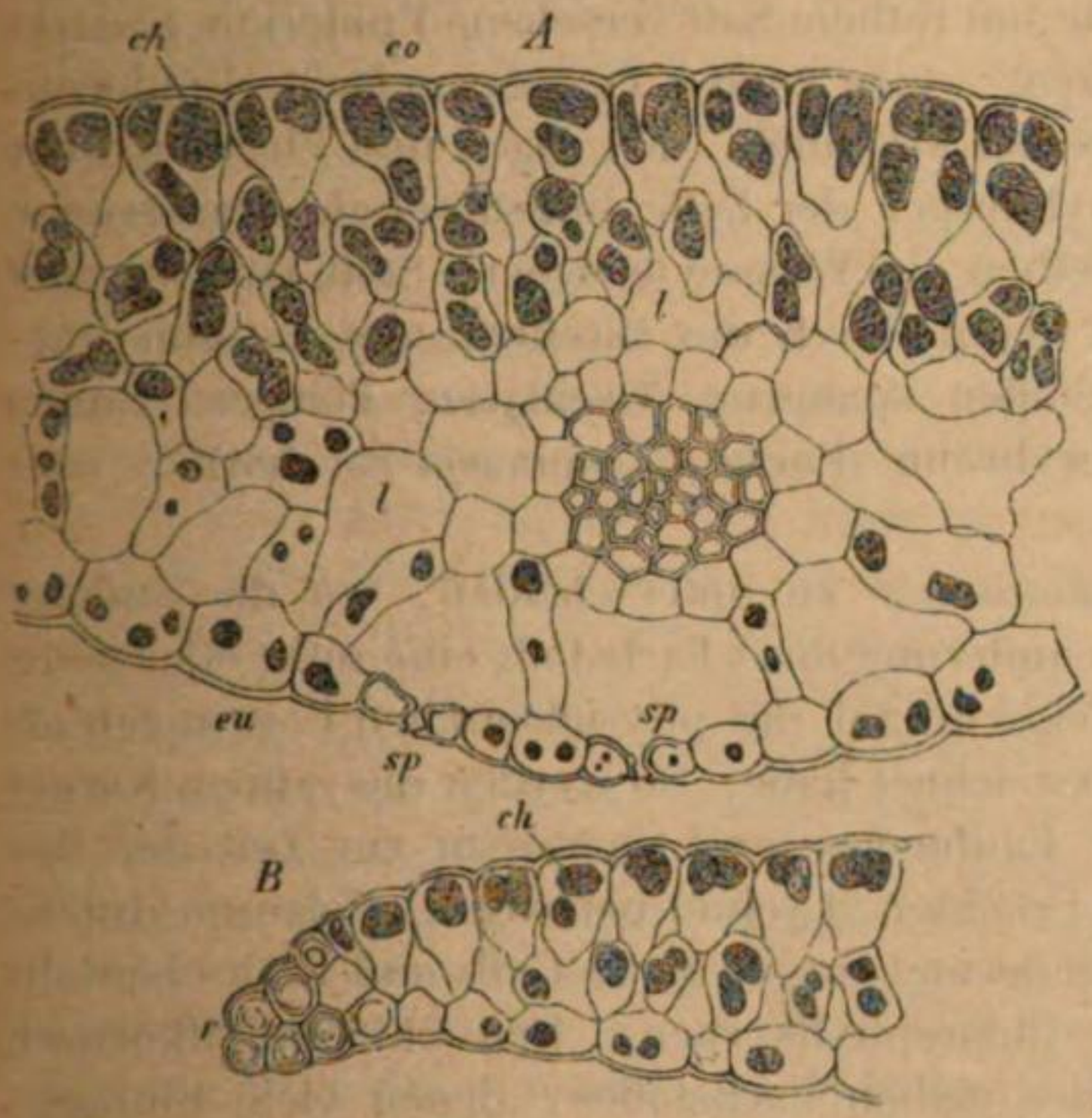


Fig. 46. Querschnitte durch das Blatt von Selaginella inaequalifolia (550). *A* in der Mitte, *B* am Rand; *ch* die Chlorophyllkörner; in ihnen sind Puncte, die kleinen Stärkekörnchen, sichtbar. — *eu* untere Epidermis; *co* obere Epidermis; *l* luftführende Intercellularräume; *sp* Spaltöffnungen.

Fig. 47. Chlorophyllkörner von Funaria hygrometrica (550). *A* Zellen eines ausgewachsenen Blattes von der Fläche gesehen; die wandständigen Chlorophyllkörner liegen in einer Protoplasmaschicht, in welcher auch der Zellkern eingelagert ist; die Chlorophyllköner enthalten (weiss gelassene) Stärkekörnchen. *B* einzelne Chlorophyllkörner mit ihren Stärkeeinschlüssen: *a* ein junges, *b* ein älteres, *b'* und *b''* in Theilung begriffen; *c*, *d*, *e* alte Chlorophyllkörner, deren Stärkeeinschlüsse den Raum des Chlorophylls einnehmen; *f* ein junges, in Wasser aufgequollenes Chlorophyllkorn; *g* dasselbe nach längerer Einwirkung des Wassers; das Chlorophyll ist zerstört, die Stärkeeinschlüsse zurückgeblieben.

den, auf deren Darlegung wir aber erst im III. Buch zurückkommen, wo sich zeigen wird, dass das Chlorophyll zu den wichtigsten Elementargebilden gehört, dass zumal die Einschlüsse desselben seine Assimilationsproducte sind. Diese und zahlreiche andere rein physiologische Verhältnisse des Chlorophylls können erst dort behandelt werden. Eher oder später werden im normalen Lauf der Dinge die Chlorophyllkörper wieder aufgelöst; am augenfälligsten geschieht diess bei der Vorbereitung der Blätter höherer Pflanzen zum Abfallen derselben, z. B. im Herbst bei unseren einheimischen Bäumen und Sträuchern. Hier wird die ganze Protoplasmamasse und mit ihr die Chlorophyllkörper aus den Zellen der zum Abfall bestimmten Blätter aufgelöst und in die perennirenden Theile übergeführt; die dabei stattfindendenden Erscheinungen sind sehr verschieden, schliesslich aber bleibt in den mit Wasser und oft mit spiessigen Krystallen

erfüllten Zellen eine Anzahl gelber glänzender Körnchen zurück, die keine Aehnlichkeit mit Chlorophyll haben; sind die abfallenden Blätter roth, so rührt dies von einem im Saft gelösten Stoffe her; aber auch hier sind die gelben Körnchen vorhanden.

Nicht immer ist das Vorhandensein von Chlorophyll in den Geweben an der Färbung der Organe mit blossem Auge zu erkennen. Zuweilen enthalten die chlorophyllführenden Zellen selbst einen rothen Saft, in anderen Fällen wird das grüne Gewebe der Blätter durch eine mit rothem Saft versehene Epidermis bedeckt (Atriplex hortensis, jüngere Pflanzen); hier genügt es, die gefärbte Epidermis abzuziehen, um das grüne Gewebe zu erkennen. Bei Algen und Flechten aber kommt es vor, dass der Chlorophyllkörper der Zelle selbst neben dem grünen Farbstoff einen rothen, blauen, gelben (in Wasser löslichen) Stoff enthält; der frische Chlorophyllkörper erscheint dann durch die Mischung des in ihm enthaltenen Chorophylls mit diesen Stoffen spangrün (Oscillaria, Peltigera canina u. a.), schön roth (Florideen) oder braun (Fucus, Laminaria saccharina) oder ledergelb (Diatomeen).

Hiervon sind diejenigen Vorkommnisse zu unterscheiden, wo die anfangs grünen Chlorophyllkörner durch Umänderung ihres Farbstoffs eine rothe oder gelbe Farbe annehmen, was ich mit Rücksicht auf die physiologischen Leistungen als eine Degradation des Chlorophylls bezeichnet habe. So werden die grünen Körner in den Antheridienwandungen der Laubmoose und Characeen zur Zeit der Befruchtung schön roth, in reifenden Früchten (Lycium barbarum, Solanum dulcamara u. a. m.) beruht die Farbenänderung aus Grün in Gelb und Roth ebenfalls auf einer solchen Verfärbung der Chlorophyllkörner. Den Chlorophyllkörnern nahe verwandt sind die Träger des gelben Farbstoffes, denen viele Blumenblätter ihre gelbe Färbung verdanken. Die zuweilen vorkommenden blauen (Tyllandsia amoena) oder braunen und violetten Körper (Orchis morio) entfernen sich schon viel mehr von diesem Typus, obgleich auch sie eine protoplasmaähnliche Grundlage haben, welche durch einen (hier in Wasser löslichen) Farbstoff tingirt ist.

a) Die Substanz der Chlorophyllkörper ist, abgesehen von den genannten Einschlüssen, frei von jenen feinen Körnchen, die im farblosen, beweglichen Protoplasma so verbreitet sind; trotz ihrer scharf umschriebenen Form sind sie sehr weich, beim Zerdrücken schmierig; kommen sie mit reinem Wasser in Berührung, so bilden sich Vacuolen, die sich stark blähend endlich als hyaline Blasen die grüne Substanz durchbrechen; junge Chlorophyllkörner können sich so auch in zarte Blasen verwandeln, in denen die Stärkekörner liegen bleiben; alte Körner sind viel consistenter. Nach Extraction des grünen Farbstoffs aus geeigneten Chlorophyllkörpern, z. B. den Bändern der Spirogyren, den Körnern von Allium Cepa, ist die zurückbleibende farblose Grundsubstanz derselben resistenter (geronnen) und zeigt alle früher genannten Reactionen des Protoplasmas.

b) Die Entstehung der Chlorophyllkörper ist bis jetzt nur an den körnigen Formen direct beobachtet worden; sie kann mit dem Vorgang der freien Zellbildung einigermaassen verglichen werden; um gegebene Bildungsmittelpuncte innerhalb des Protoplasmas sammeln sich kleinste Theilchen desselben und bilden scharf umschriebene Massen; liegen die Bildungscentra weit entfernt von einander, so runden sich die Chlorophyllkörner (Haare von Cucurbita), liegen sie aber nahe beisammen und werden die Körner gross, so erscheinen sie gleich anfangs polygonal, als ob sie durch Druck sich gegenseitig abplatteten; der Vorgang macht dann ungefähr den Eindruck wie bei der Bildung zahlreicher kleiner

Zoosporen in einem Sporangium von Achlya (Fig. 9. *A*), nur dass hier immer farbloses Protoplasma zwischen den ergrünenden Portionen liegen bleibt (wandständige Chlorophyllkörner der Blätter der Phanerogamen). Ist während der Chlorophyllbildung ein Protoplasmaklumpen um den centralen Zellkern gesammelt, so entstehen die Chlorophyllkörner oft in dessen Nähe, sie können dann mit dem strömenden Protoplasma in der Zelle herumwandern oder nachträglich bestimmte Positionen annehmen; bei Fadenalgen mit Spitzenwachsthum (Vaucheria, Bryopsis) bilden sie sich in dem farblosen Protoplasmakörper des fortwachsenden Schlauchendes und bleiben dann an der Wand liegen; in den chlorophyllbildenden Zellen der Keimblätter der Phanerogamen (Cotyledonen von Helianthus annuus, Primordialblätter von Phaseolus, Knospen der austreibenden Knollen von Helianthus tuberosus u. m. a.) bemerkt man anfangs ein bestimmt geformtes, körnchenfreies, hyalines Protoplasma der Zellwand anliegend, welches bei weiterer Entwickelung die Chlorophyllkörner bildet; hier erscheint es zuweilen so, als ob die Masse in polyedrische Stücke zerschnitten würde. — Die Gestaltung der Chlorophyllkörner fällt nicht immer mit der Bildung ihres Farbstoffs zusammen, sie können anfangs farblos (Vaucheria, Bryopsis nach Hofmeister) oder gelb sein (bei mangelhaft beleuchteten sich entwickelnden Blättern der Mono- und Dicotylen), um später zu ergrünen; in den Cotyledonen der Coniferen erfolgt dies gleichzeitig mit ihrer Entstehung auch im Finstern bei hinreichender Temperatur; ebenso bei Farnen. Die ergrünten Chlorophyllkörner wachsen durch Intussusception auf das Vielfache ihrer ursprünglichen Grösse, sind sie wandständig, so ist ihr Wachsthum in Länge und Breite gewöhnlich dem des entsprechenden Stückes der Zellwand und des Protoplasmakörpers, in denen sie liegen, proportional. Ist aber das Wachsthum der Zelle ein sehr bedeutendes, so theilen sich die wachsenden wandständigen Chlorophyllkörner; es geschieht dies durch Zweitheilung, indem eine Einschnürung entsteht, welche senkrecht zum längsten Durchmesser immer tiefer eindringt, bis das Korn endlich in zwei gewöhnlich gleiche Theilkörner zerfällt. Enthält es vor der Theilung kleine Stärkekörner, so ordnen sich diese um die Centra der neuentstehenden Körner. Man schliesst diese Vorgänge aus der Vermehrung der Körner einerseits und aus dem häufigen Vorkommen biscuitförmig eingeschnürter Formen bei wachsenden Zellen von Nitella, Moosblättern, Farrnkrautprothallien; bei Phanerogamen ist die Theilung bis jetzt nur in jungen Internodien von Peporomia (von Sanio) beobachtet worden, sie dürfte aber auch in dieser Klasse allgemeiner verbreitet sein.

Wenn die Chlorophyllkörner sich gelb oder roth färben, wie in Blüthen und Früchten, so erfahren sie häufig ein eigenthümliches Wachsthum, sie wachsen an ein, zwei oder mehr Stellen in lange Spitzen aus, z. B. in den Blumenblättern von Aeschinanthus ramosissimus, Geum montanum, Lilium bulbiferum (nach A. Weiss), in den Fruchtwandungen von Lycopersicum esculentum, Lycium barbarum u. a.

c) Bezüglich der inneren Structur der Chlorophyllkörper lässt sich kaum etwas Anderes aussagen, als dass ihre äussere Schicht häufig dichter erscheint, dass nach innen der Wasserreichthum der Substanz zu-, die Cohäsion derselben abnimmt, wie aus der Vacuolenbildung erhellt. Eine sichtbare Differenzirung in sich kreuzende Lamellen von verschiedener Dichtigkeit wurde bis jetzt nur einmal an älteren Chlorophyllkörnern von Bryopsis plumosa beobachtet (Rosanoff).

§ 7. Krystalloide und Aleuron. Zuweilen nimmt ein Theil der protoplasmatischen Substanz der Zellen krystallähnliche Formen an; es bilden sich Körper, welche von ebenen Flächen, scharfen Kanten und Ecken begrenzt, echten Krystallen täuschend ähnlich sind; dabei unterscheiden sie sich aber doch äusseren Einflüssen gegenüber sehr wesentlich von diesen, indem sie zugleich bedeutungsvolle Aehnlichkeiten mit organisirten Zellentheilen darbieten. Es ist daher gerechtfertigt, dies durch den von Nägeli vorgeschlagenen Namen »Krystalloide« anzudeuten. Gewöhnlich sind sie ungefärbt, zuweilen aber auch Träger von (nichtgrünen) Farbstoffen, die ihnen entzogen werden können. Ihre Gesammt-

masse zeigt alle wesentlicheren Reactionen des Protoplasmas, die Gerinnbarkeit, die Farbenaufspeicherung, Gelbfärbung mit Kali nach Einwirkung von Salpetersäure, Aufsammlung von Iod; die Löslichkeit ist bei verschiedenen Krystalloiden sehr verschieden, wie bei Eiweisskörpern überhaupt. Sie sind imbibitionsfähig, quellen unter Einfluss gewisser Lösungen enorm auf, ihre äussere Schicht ist resistenter als die innere, wasserreichere Masse. Die genauer untersuchten Krystalloide bestehen aber aus einem Gemenge von eiweissartiger, protoplasmatischer Substanz mit einem anderen Stoff, und beide sind so verbunden, dass wenn der löslichere langsam entfernt wird, der resistentere als Skelet zurückbleibt (Nägeli).

Ihre Form ist bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden; sie erscheinen als Würfel, Tetraeder, Octaeder, Rhomboeder und in ähnlichen Gestalten, die aber krystallographisch meist noch nicht genauer bestimmt sind, eine Folge ihrer Kleinheit und der Inconstanz ihrer Winkel.

In lebhaft vegetirenden Organen sind sie nur bei Lathraea squamaria bekannt, häufiger bilden sie sich in Zellen, wo grosse Massen von Reservestoffen angesammelt werden, die erst später eine Verwendung finden, die Krystalloide selbst scheinen eine für den Ruhezustand gemachte Form protoplasmatischer Gebilde zu sein (Kartoffelknollen, viele fetthaltige Samen); sie finden sich selten in safthaltigen Zellen (Kartoffelknolle), häufiger in saftfreien, zumal fetthaltigen Samen. — Farbstoffkrystalloide wurden in Blumenblättern und Früchten aufgefunden. Zuweilen bilden sie sich erst bei Einwirkung von Alkohol oder Kochsalzlösung auf die Pflanze innerhalb oder ausserhalb derselben (Rhodospermin).

Die Krystalloide der Kartoffelknolle sind dem Protoplasma, ähnlich wie der Zellkern, eingebettet; die in den Geweben von Lathraea squamaria sehr verbreiteten Krystalloide sind in grosser Zahl im Inneren der Zellkerne enthalten; die in fetthaltigen Samen vorkommenden (z. B. Ricinus) sind in rundliche Klumpen eingeschlossen, die man als Aleuronkörner bezeichnet.

a) Krystalloide. Bequem zu beobachten sind die von Cohn entdeckten Krystalloide der Kartoffelknolle; man findet sie bei manchen Sorten derselben sehr häufig, bei anderen seltener in den stärkeärmeren Parenchymzellen unter der Schale, doch auch ziemlich tief im Gewebe; sie liegen im Protoplasma eingeschlossen. Gewöhnlich sind es Würfel (seltener abgeleitete Formen, z. B. Tetraeder) von vollkommenster Ausbildung. — Die von Radlkofer in den Zellkernen von Lathraea squamaria aufgefundenen liegen innerhalb eines jeden Kerns in grosser Zahl beisammen; sie haben die Form dünner quadratischer rectangulärer Plättchen, zuweilen scheinen sie rhombische oder trapezoidische Formen zu haben; es ist nach Radlkofer wahrscheinlicher, dass sie dem rhombischen System angehören. — Diese Krystalloide bieten sich der Beobachtung unmittelbar dar, ihre Beziehung zu ihrer Umgebung ist ohne Weiteres klar. Nicht so ist es bei den in Aleuronkörner eingeschlossenen Krystalloiden fettreicher Samen; über die chemische und morphologische Natur dieser Körner und ihrer Umgebung in der Zelle sind von ihrem Entdecker Hartig sehr unklare, z. Th. unrichtige Angaben gemacht worden; ich komme unten auf diese Verhältnisse zurück und erwähne hier nur, dass man die Krystalloide der Paranuss in Menge dadurch gewinnt, dass man das zerriebene fettreiche Parenchym mit Oel oder mit Aether auswäscht, aus welchem sich die Krystalloide als feines Mehl absetzen; an Schnitten durch das Gewebe ist wenig Deutliches zu sehen. Sie wurden im isolirten Zustand von Nägeli sorgfältig untersucht; je nach der Darstellungsweise erscheinen sie rhomboeder- oder octaederähnlich oder tafelförmig; es ist aber ungewiss, ob sie dem hexagonalen oder klinorhombischen Systeme angehören. Trockene Krystalle in Wasser gelegt, ändern ihre Winkel um 2—3°, in Kali-

lösung quellen sie stark auf und dabei ändern sich die Winkel um 15—16°. Durch schwache Säuren und verdünntes Glycerin wird eine Substanz ausgezogen, worauf ein substanzarmes Skelet mit festerer Haut übrig bleibt. — Die Krystalloide in den Endospermzellen von Ricinus communis sind in Wasser unlöslich und kommen zur deutlichen Anschauung, wenn man dünne Schnitte des Gewebes ins Wasser legt, welches die das Krystalloid umgebenden Gebilde zerstört und dieses befreit. Sie erscheinen häufig als Octaeder, Tetraeder, seltener als rhomboederähnliche Formen, das Krystallsystem ist nicht sicher bestimmt. — Die Farbstoffkrystalloide wurden von Nägeli in unvollkommenen Formen zuerst in den Blumenblättern von Viola tricolor und Orchis aufgefunden, besser ausgebildete in den getrockneten Früchten von Solanum americanum; sie bilden hier in den grossen Zellen des Fruchtfleisches Drusen von tiefvioletter Färbung; die einzelnen Krystalloide sind dünne Tafeln, einzelne regelmässige Rhomben, oft mit abgestutzten Ecken u. s. w. Es ist nach Nägeli unzweifelhaft, dass die Krystallform die rhombische Säule in sehr verkürzter tafelförmiger Gestalt ist; die sechsseitigen Tafeln sind aus sechs einfachen zusammengesetzt. In reinem Wasser bleiben sie unverändert; Alkohol zieht den Farbstoff aus, ebenso verdünntere Säuren; beide lassen nach langsamer Einwirkung ein sehr substanzarmes Skelet zurück, welches quellungsfähig ist, während der ganze Krystall nicht quillt; das Krystalloid besteht nach Nägeli aus sehr wenig eiweissartiger und viel anderer Substanz mit etwas Farbstoff.[1])

b) Aleuronkörner. Mit diesem Namen bezeichnete Hartig rundliche körnige Bildungen, welche sich in reifen Samen vorfinden, und in denen zuweilen Krystalloide enthalten sind (Ricinus u. a.). Die Configuration des gesammten Zellinhalts wird in diesen Fällen durch Zusatz von Wasser gewöhnlich sofort völlig zerstört, selbst alkoholische Iodlösung und andere Reagentien, die geeignet sind, über die chemischen Verhältnisse und die damit zusammenhängende Gliederung des ganzen Zellinhalts Auskunft zu geben, bewirken so heftige Deformationen. dass das Studium dieser Verhältnisse in der That zu den schwierigsten Aufgaben gehört. Es ist daher nicht zu verwundern, dass in Hartig's und Holle's Angaben so Vieles vorkommt, was bei sorgfältiger Untersuchung als unrichtig erkannt wird. Ein Lehrbuch ist natürlich nicht der Ort, um eine weitläufige Discussion über schwierige Detailfragen durchzuführen; ich wünsche nur der von verschiedenen Schriftstellern mehr oder minder deutlich ausgesprochenen Ansicht, als ob die Aleuronkörner in einer Fettmasse lägen, welche die Zelle erfüllt, entgegenzutreten[2]). Wer nur einigermassen das Wesen einer Zelle kennt, wird nicht glauben, dass das Lumen der ganzen Zellhaut mit Fett erfüllt sei und dass in diesem Gebilde von Eiweisssubstanz als Körner liegen. Ich habe zwar nur wenige Fälle untersucht, diese aber zeigen bestimmt, dass bei den fett- und aleuronhaltigen Samen die Anordnung des Zellinhalts dem allgemeinen Gesetz entspricht und ihr nächstes Analogon bei den stärkereichen Zellen anderer trockner Samen findet. Ich habe schon 1863 (Bot. Zeitung) gezeigt, dass im Samen von Allium Cepa die Grundmasse des Zellinhalts aus trockenem Protoplasma mit Zellkern besteht, und dass die runden sogenannten Aleuronkörner Fettkörner sind, dass hier also ein Verhalten stattfindet wie in stärkereichen Samen, z. B. von Phaseolus, wo in einer trockenen, die Zelle erfüllenden Protoplasmamasse Stärkekörner liegen. In anderen Fällen sind aber die Verhältnisse complicirter. Es ist wahrscheinlich, dass im fettreichen Samen das Protoplasma selbst grössere Mengen Fett enthält, ohne dass dieses in Form von Körnchen oder Tropfen sichtbar ist, es scheint eine innige Mengung von Eiweisstoffen und Fetten zu geben, die theils als protoplasmatische Grundmasse der Zelle, theils als Aleurongebilde auftritt[3]): die ausserordentliche Empfindlichkeit

---

1) Genaueres bei Nägeli: Sitzungsber. d. bayer. Akademie 1862 Juli.

2) Die anerkannt tüchtigen Schriftsteller, welche gelegentlich an diesen Gegenstand streifen, beobachten ein tiefes Schweigen über die Gesammtanordnung des Zellinhalts fettreicher Samen.

3) Bekanntlich hält das aus Früchten und Samen gepresste fette Oel immer ein Quantum von Eiweissstoffen fest, die ihm nur schwierig zu entziehen sind.

des gesammten Zellinhalts fettreicher Samen gegen Wasser dürfte darauf beruhen; indem das Wasser die protoplasmatische Substanz durchdringt, lässt diese das fette Oel fahren, dieses sammelt sich in Tropfen. Bevor ich diess an einigen Beispielen zu zeigen suche, mag die Betrachtung einer stärkehaltigen, saftlosen Zelle zur vorläufigen Orientirung dienen. Fig. 48 zeigt einige Zellen eines sehr dünnen Schnittes durch den Cotyledon der trockenen Erbse; der Schnitt liegt im Wasser und ist so dünn, dass sämmtliche Stärkekörner (*St*) durchschnitten sind (Vergr. 800). Zwischen den Stärkekörnern ist der Zellraum erfüllt von einer Grundmasse, welche das in essigsaurem Wasser aus Erbsen leicht ausziehende Legumin (Käsestoff) enthält; es ist offenbar das bei der Reife vertrocknete Protoplasma. Dasselbe ist aber hier keine zusammenhängende Masse, es ist vielmehr in zahlreiche kleine Körnchen zerfallen, deren jedes in Wasser aufquillt und eine Vacuole bildet, so dass die Körnchen als Blasen mit verhältnissmässig dicker Wand erscheinen. Die Substanz dieser Körnchen enthält aber ausser dem Legumin sicherlich auch noch die nicht unbeträchtlichen Mengen Fett, welche aus der Erbse durch Aether ausgezogen werden; von Fetttropfen ist aber Nichts zu sehen; das Fett ist offenbar mit der protoplasmatischen Substanz der Körnchen innig verbunden.

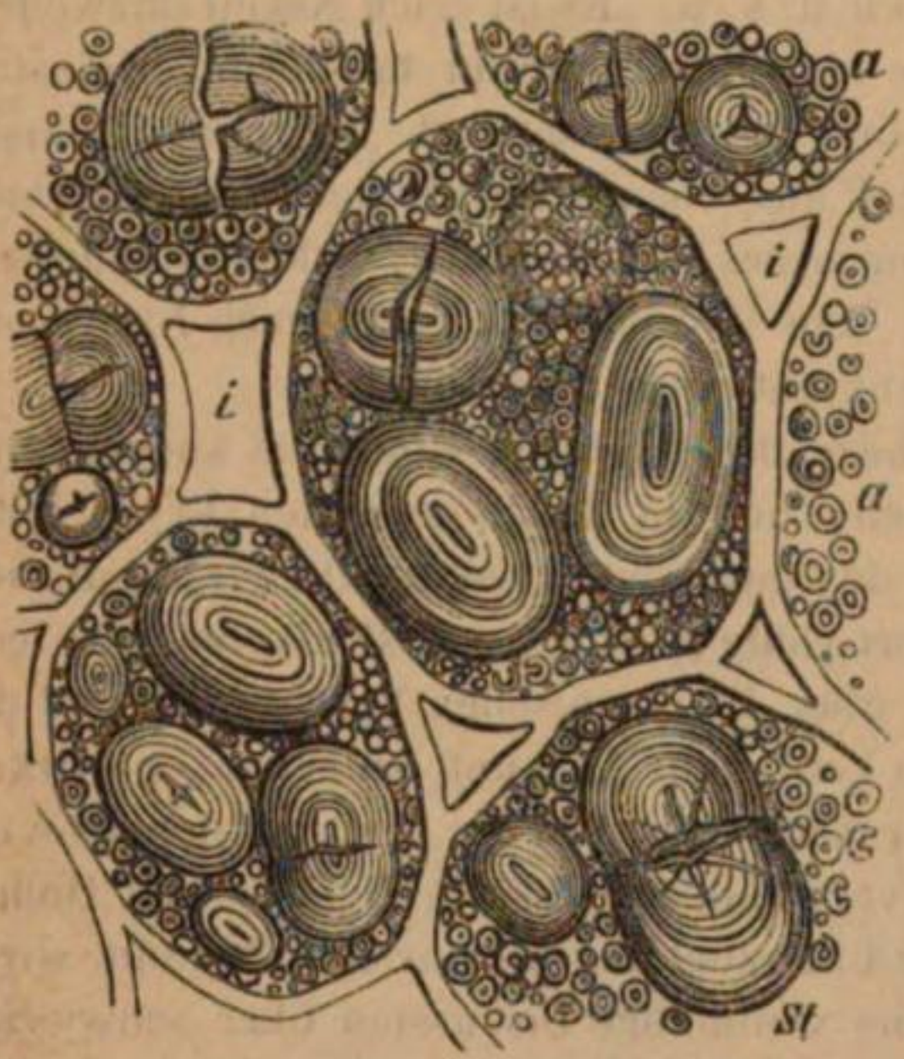


Fig. 48. Pisum sativum, aus dem Querschnitt eines Cotyledons des ruhenden Keims (800).

Dünne Schnitte durch die Cotyledonen des ruhenden Keims von Lupinus varius, in Wasser betrachtet, zeigen den Zellinhalt völlig deformirt; mit verdünntem Iodalkohol erkennt man grössere gelbbraune Körner mit ebenso gefärbter feinkörniger Substanz unregelmässig gemengt. Sehr feine trockene Schnitte mit dickem Glycerin bedeckt, zeigen dagegen den Zellinhalt schön geordnet; in einer homogenen Grundmasse liegen unregelmässig geformte grosse Körner dicht beisammen; etwa so wie die Stärkekörner in den Endospermzellen bei Zea Mais (s. Fig. 52), nur dass diese regelmässiger geformt sind. Denselben Anblick gewinnt man, wenn trockene Schnitte sogleich mit concentrirter Schwefelsäure oder mit concentrirter Kalklösung bedeckt wurden.

Fig. 49 *A* zeigt eine Zelle eines dünnen Schnittes, der trocken in starken Alkohol mit wenig Iod gelegt wurde. Die Grundmasse und die Körner erscheinen gelbbraun; jene ist von der Wand (*z*) zurückgezogen (*p*). Ist der Schnitt so dünn, dass die sämmtlichen Körner einer Zelle glatt durchschnitten sind[1]), so erkennt man bei Zusatz von absolutem Alkohol mit Iod, dass nur die Zwischenmasse sich gelb färbt, die Körner selbst erscheinen farblos, matt; lässt man den Alkohol verdunsten, wodurch er wasserreicher[2]) wird, und setzt öfter neuen zu, so werden die anfangs homogenen Körner grieselig, feinkörnig, sie bleiben farblos, die Zwischenmasse wird tiefer gelb. Wenn die Körner einer Zelle dagegen nicht durchschnitten sind, so macht es gerade den entgegengesetzten Eindruck, sie erscheinen gelbbraun, die Zwischenmasse farblos, glänzend. Es kommt diess offenbar daher, dass die letztere das Licht stärker bricht und zugleich jedes Korn mit einer feinen sich bräunenden Schicht der Zwischenmasse umgeben ist; die Substanz des Kornes selbst aber ist davon verschieden; einzelne herausgefallene Körner erscheinen auch braun, nur weil die sie

1) Nur solche Schnitte geben Auskunft über den wahren Bau fetthaltiger Samen; die Isolirung der Körner führt zu den grössten Irrthümern.

2) Sogen. absoluter Alkohol enthält immer etwas Wasser.

umhüllende Schicht der Zwischenmasse, die ihnen anklebt, sich bräunt. Lässt man nun zu einem Schnitt, der mit absolutem iodhaltigen Alkohol in der angegebenen Weise gefärbt ist und zerschnittene Aleuronkörner enthält, concentrirte Schwefelsäure hinfliessen, so bleiben die Körner farblos, werden grob körnelig und die Zwischenmasse erscheint dunkelgelbbraun; ganze unzerschnittene Körner erscheinen tiefbraun, als ob sie aus lauter Protoplasma bestünden; offenbar ist aber die obige Deutung richtig. Nach längerer Einwirkung der concentrirten Schwefelsäure treten Fetttropfen aus dem Zellinhalt aus, es ist nicht zu sehen, ob sie aus der Grundmasse oder den Körnern kommen; dann färbt sich Alles prachtvoll rosenroth (Eiweissreaction auf conc. Schwefelsäure), die Körner heller, die Zwischenmasse dunkler[1]); zuweilen geschieht es, dass nach stürmischer Einwirkung concentrirter Schwefelsäure unter lebhafter Fetttropfenbildung die Körner ganz verschwinden und die protoplasmatische Grundmasse schön roth gefärbt zurückbleibt, die leeren Räume zeigend, welche die Körner einnahmen (Fig. 49. *B*, *m* leere Räume, *p* das Protoplasma, *o* Fetttropfen). Alle diese Reactionen zusammengenommen lassen nur eine Deutung zu, der ganze Zellinhalt ist ein Gemenge von Fett mit Protoplasmasubstanz; die Grundmasse enthält wenig Fett und viel Eiweissstoffe; die Aleuronkörner enthalten viel Fett und wenig Eiweissstoffe. Alle diese Reactionen, die ich schon vor zwei und drei Jahren erhielt, habe ich jetzt, während des Schreibens wieder genau in derselben Weise auftreten sehen.

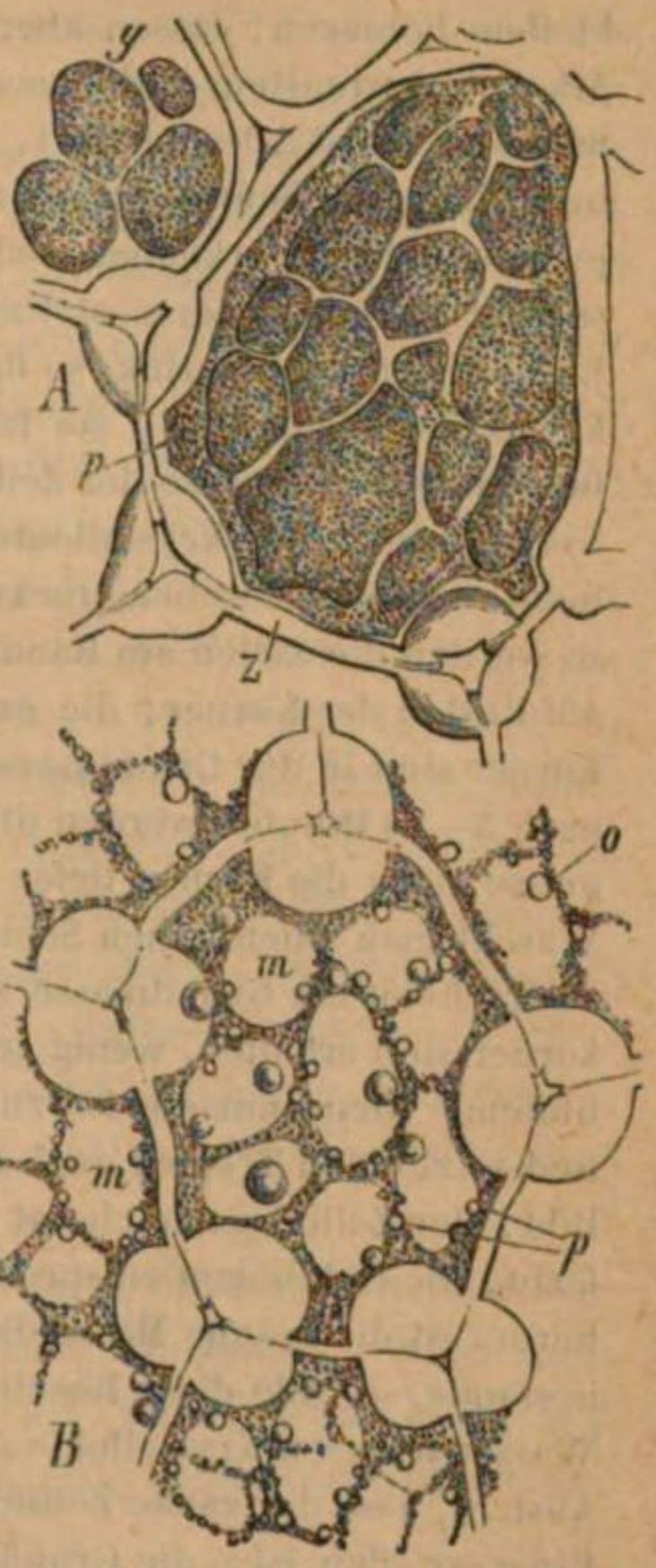


Fig. 49. Zellen der Cotyledonen von Lupinus varius (800).

Dieses Verhalten bei Lupinus varius bahnt uns nun den Weg zur Erklärung der Erscheinungen bei Ricinus, die bisher offenbar unrichtig gedeutet wurden. Auch hier führen nur die allerfeinsten Schnitte zum Ziel. Fig. 50 zeigt bei *A* eine Zelle des Endosperms in dickem Glycerin, die Grundmasse so wie die Körner erscheinen homogen, von verschiedener Lichtbrechung, in jedem Korn der bekannte »Weisskern«; lässt man sehr langsam Wasser zutreten, so dass das Glycerin nach und nach verdünnt wird, so kommt ein Moment, wo die Grundsubstanz feinkörnig wird (*B*), die Aleuronkörner erscheinen homogen und in jedem wird ein Krystalloid sichtbar neben dem Weisskern. Bringt man einen frischen Schnitt in dickes Glycerin und erwärmt bis etwa 50° C., so bleibt die Grundmasse homogen, die Aleuronkörner

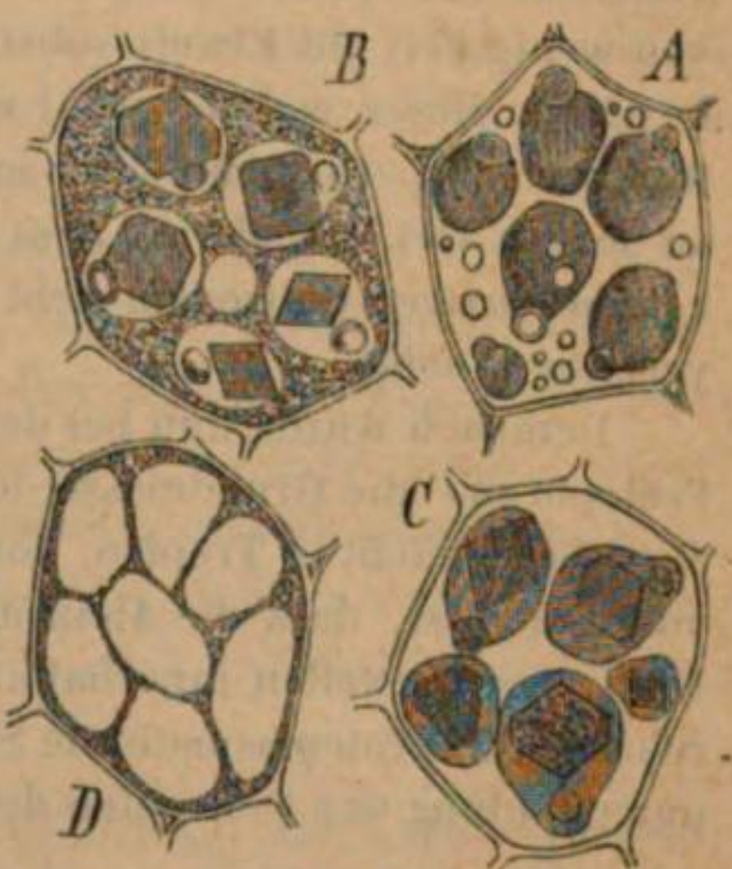


Fig. 50. Zellen des Endosperms von Ricinus communis (800).

1) Die austretenden Fetttropfen enthalten eiweissartigen Stoff, denn ist der Schnitt mit Iod behandelt, so werden sie braun, wirkt die Schwefelsäure ohne Iod längere Zeit ein, so werden sie rosenroth.

zeigen bei veränderter Lichtbrechung auch jetzt ihre Krystalloide sehr deutlich, diese werden oft körnig (*C*). Setzt man auf einen frischen Schnitt absoluten Alkohol mit Iod, so tritt eine schwache Gelbfärbung ein, die Grundmasse wird feinkörnelig; die Aleuronkörner bleiben homogen, lassen aber das Krystalloid nicht erkennen. Lässt man den absoluten Alkokol verdunsten und concentrirte Schwefelsäure zufliessen, so wird am Rande des Schnittes meist Alles zerstört, es bilden sich Fetttropfen, diese werden gelbbraun; weiter nach innen am Schnitt behalten die Zellinhalte ihre Form, sie färben sich dunkelgelb, es ist jedoch nicht zu erkennen, ob Zwischenmasse oder Körner dunkler gefärbt sind, meist scheint jedoch Ersteres stattzufinden. Setzt man auf einen frischen Schnitt eine dicke Lösung von Iodchlorzink, so findet man an den Randzellen des Schnittes oft isolirte Aleuronkörner, völlig farblos, sie lassen das Krystalloid deutlich sehen; die meist zusammenfliessende Grundmasse der Zellen färbt sich tiefgelb; später werden die Aleuronkörner unter Verschwinden des Krystalloides vacuolig, schaumig aufgebläht, sie bleiben farblos. Setzt man auf einen frischen trockenen Schnitt einen Tropfen concentrirte engl. Schwefelsäure, so werden die Zellen am Rande deformirt, es bilden sich grosse Oeltropfen, wie es scheint auf Kosten der Körner; die entfernt vom Rande liegenden Zellen zeigen keine Störung, die Körner sind in der Grundmasse der Zelle deutlich, oft mit ihren Krystalloiden zu erkennen; nach 5—10 Minuten werden die Zellinhalte rosenroth, es ist nicht deutlich, ob die Zwischenmasse oder die Körner tiefer gefärbt sind; zuweilen scheint Ersteres der Fall zu sein. — Wäscht man einen feinen Schnitt oft mit Aether aus und setzt absoluten Alkohol mit Iod zu, so erscheint die Grundmasse zwischen den Körnern grobkörnelig, tief gelb, die Aleuronkörner sind erhalten, wenig gefärbt; sie erscheinen kantig, eckig; die das Krystalloid umhüllende Aleuronmasse ist zum Theil verschwunden; lässt man den Alkohol verdunsten und setzt einen Tropfen engl. Schwefelsäure auf den Schnitt, so erhält man ein sehr klares Bild; der Zellinhalt erscheint als eine vacuolige Masse (Fig. 50 *D*), diese ist tief braun gefärbt, die Höhlungen entsprechen den verschwundenen Aleuronkörnern, um jede Höhlung herum ist die braune Masse dichter, es scheint oft, als ob der Zellinhalt aus braunen Blasen bestände. — Alle diese Reactionen, zusammengehalten mit dem Umstand, dass die durch Wasser isolirten Krystalloide die Eiweissreactionen zeigen, bestimmt mich auch hier zu der Ansicht, dass der ganze Zellinhalt des Ricinusendosperms ein inniges Gemenge von Fett mit Eiweissstoffen ist; die Grundmasse enthält viel Fett mit Eiweissstoffen (Protoplasma) gemengt, die das Krystalloid umgebende Masse des Aleuronkornes enthält noch mehr Fett, vielleicht besteht sie ganz aus solchem, das Krystalloid ist wahrscheinlich ein Gemenge von wenig Fett mit Eiweisssubstanz. Was der Weisskern ist, sei dahingestellt. Zur Rechtfertigung dieser neuen, wohl etwas seltsam klingenden Ansicht über den Zellinhalt des Ricinusendosperms empfehle ich noch, zu bedenken, dass die Zellen über 60 Procent an fettem Oel enthalten, dass man aber vor der Zerstörung der Form des Zellinhaltes keinen einzigen Oeltropfen sieht; das Oel kann nur als inniges Gemenge mit Eiweissstoffen vorhanden sein.

Demnach würde nun bei den fetthaltigen Samen die Sache so aufzufassen sein, dass das Protoplasma (die Grundmasse des Zellinhalts) mehr oder minder, oft sehr reich an Fett ist, dass dieses nicht in Tropfen, sondern in einem homogenen Gemenge mit den Eiweissstoffen vorhanden ist, dass die Aleuronkörner die fettreicheren Theile dieses fetthaltigen Plasmas sind, dass zuweilen innerhalb derselben eiweissreichere Krystalloide sich aussondern. Je reicher die protoplasmatische Substanz an Fett ist, desto leichter wird sie durch Wasser unter Bildung von Oeltropfen deformirt.

§ 8. **Die Stärkekörner.** Die unter günstigen Bedingungen vegetirenden Pflanzen erzeugen durch Assimilation mehr bildungsfähige, organisirbare Substanz, als sie gleichzeitig zum Wachsthum der Zellen nöthig haben und verwenden können. Diese Stoffe werden in irgend einer Form in den Zellen selbst aufgespeichert, um später zur Verwendung zu kommen. Wir sahen schon im vorigen Paragraphen

wie diess bei den eiweissartigen protoplasmabildenden Stoffen und den Fetten oft geschieht. In weit grösserer Menge wird eine andere, im eminentesten Sinne organisirbare Substanz, die Stärke, im Voraus gebildet und vorläufig in organisirter Form für späteren weiteren Gebrauch aufgespeichert. Die Stärke erscheint immer in organisirter Form, in soliden Körnern von concentrisch geschichtetem Bau, welche anfangs als punctförmige Massen im Protoplasma auftreten und in diesem liegend fortwachsen; gelangen sie später in den Zellsaft, kommen sie ausser Contakt mit dem sie ernährenden Protoplasma, so hört ihr Wachsthum auf. [1]). — Jedes Stärkekorn besteht aus Stärkesubstanz, Wasser und sehr kleinen Mengen mineralischer Stoffe (Asche). Die erstere ist ein Kohlehydrat von derselben procentischen Formel wie die Cellulose, mit der sie überhaupt unter allen bekannten Stoffen in chemischer und morphologischer Hinsicht die meiste Aehnlichkeit besitzt. Die Stärkesubstanz tritt aber in jedem Korn in zweierlei Modificationen auf, einer leichter löslichen, welche mit Iodlösungen unter Assistenz von Wasser eine schön blaue Färbung annimmt (Granulose) und einer schwerer löslichen, welche in ihren Reactionen dem Zellstoff näher steht (Stärke-Cellulose). An jedem sichtbaren Puncte eines Stärkekornes sind beide Stoffe beisammen, wird daher die »Granulose« extrahirt, so bleibt die »Cellulose« als Skelet zurück; dieses zeigt die innere Organisation des ganzen Kornes, ist aber minder dicht, substanzärmer, sein Gewicht beträgt von dem des ganzen Korns nur wenige (etwa 2—6) Procente. Da nun die Granulose bei weitem überwiegt und an jedem sichtbaren Puncte des Kornes vorhanden ist, so zeigt dieses bei der Iodreaction in seiner ganzen Ausdehnung die blaue Granulosefärbung.

Die Stärkekörner haben immer gerundete Formen und ihre innere Organisation bezieht sich auf ein in ihnen selbst liegendes Bildungscentrum; die jungen kleinen Körner scheinen immer kugelig zu sein; da ihr Wachsthum aber fast immer ungleichmässig ist, so ändert sich diese Form in's Eirunde, Linsenförmige, gerundet Polyedrische u. s. w.

Die innere Organisation [2]) auch des Stärkekornes wird vorzugsweise aus der verschiedenen Vertheilung des Wassers in ihm (des Organisationswassers) erkannt. Jeder sichtbare Punct des Kornes enthält neben »Granulose» und »Cellulose« auch Wasser. Ganz allgemein nimmt der Wassergehalt von aussen nach innen hin zu und erreicht in einem bestimmten Punct des Innern sein Maximum. Mit zunehmendem Wassergehalt sinkt die Cohäsion und die Dichte, sowie der Brechungsindex für Licht, worauf z. Th. die Wahrnehmbarkeit dieser Verhältnisse beruht. Diese Aenderung des Wassergehalts im Korn ist aber keine stetige, sondern sprungweise wechselnd. Auf die äusserste wasserärmste Schicht folgt, scharf abgegrenzt, eine wasserreiche Schicht, auf diese wieder eine wasserärmere u. s. f., bis die innerste wasserärmere, dichtere Schicht endlich einen sehr wasserreichen Theil, den Kern, umgiebt. Alle Schichten eines Korns sind um diesen Kern, als

---

[1]) Davon scheinen nach Hofmeister die Stärkekörner im Milchsaft der Euphorbien eine Ausnahme zu machen; über ihre Entwickelung ist aber Nichts bekannt; jedenfalls enthält der Milchsaft protoplasmabildende Stoffe, Eiweissstoffe, die sich vielleicht auch hier an der Erzeugung der Stärkekörner betheiligen.

[2]) Das hier über Organisation und Wachsthum der Stärkekörner Gesagte ist Nägeli's grossem Werk »die Stärkekörner« (2. Heft der pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer) entlehnt.

ihr gemeinsames Centrum, gelagert, aber nicht jede Schicht ist continuirlich um den ganzen Kern ausgebildet; bei kleinen kugeligen Körnern mit wenig Schichten ist diess allerdings der Fall; wird ihre Zahl bei dem Wachsthum aber grösser; so vermehrt sich die Schichtenzahl am stärksten in der Richtung des stärksten Wachsthums; diese ist die gradlinige oder krummlinige Verlängerung der Richtung des schwächsten Wachsthums; die so gegebene Linie heisst die Axe des Korns; sie geht jederzeit durch den Kern.

Das Wachsthum der Stärkekörner geschieht ausschliesslich durch Intussusception; es werden neue Partikeln des Bildungsstoffes zwischen die schon vorhandenen sowohl in radialer als tangentialer Richtung eingeschoben, wobei zugleich der Wassergehalt der einzelnen Stellen sich ändert. Die jüngsten, sichtbaren, kugeligen Stärkekörner bestehen aus dichter, wasserarmer Substanz, in dieser bildet sich später der centrale wasserreiche Kern; in letzterem kann sich ein centraler Theil verdichten und in diesem nach hinreichender Vergrösserung wieder ein weicherer Kern auftreten; es kann aber auch, nachdem ein weicherer Kern umgeben von einer dichten Schicht durch Differenzirung des ursprünglich dichten Korns entstanden ist, in der dichten Schicht eine neue weiche auftreten und so in zwei dichte Schichten gespalten werden, deren innere den weichen Kern umschliesst. Die Schichten nehmen durch Einlagerung an Dicke und Umfang zu. Hat eine Schicht eine bestimmte Dicke erreicht, so differenzirt sie sich bei fernerem Wachsthum in drei Schichten. Ist es eine dichte Schicht, so lagert sich in ihre Mittelfläche wasserreiche Substanz ein, es entsteht in der dichten Schicht, die nun in zwei Lamellen spaltet, eine minder dichte Schicht. Wird aber eine wasserreiche Schicht hinreichend dick, so kann ihre mittlere Lamelle sich verdichten, es entsteht eine neue dichte Schicht zwischen zwei Lamellen einer minder dichten. Dieser Vorgang der Spaltung der Schichten hängt von ihrem Dickenwachsthum ab, und da dieses selbst dort am stärksten ist, wo die Schichten von dem langen Schenkel der Wachsthumsaxe geschnitten werden, so erfolgen hier die Spaltungen, d. h. die neuen Schichtenbildungen am häufigsten, auf der entgegengesetzten Seite des Kernes am seltensten, sie können hier ganz aufhören. Die Schichten der rascher wachsenden Seite des Kornes werden, indem sie nach der langsam wachsenden Seite umbiegen, immer dünner und keilen sich endlich aus. — Linsenförmige Körner (z. B. im Endosperm von Triticum vulgare) haben einen linsenförmigen Kern, ihre Schichten wachsen am stärksten nach allen Radien eines durch diesen gelegten grössten Kreises und spalten sich hier am häufigsten, der Kern bleibt central. Findet dagegen das Wachsthum nach einer Richtung statt (z. B. in den ovoidischen Körnern der Kartoffelknolle), so wird der Kern excentrisch, er entfernt sich immer mehr von dem Schwerpunct des Kornes und ist in diesem Falle kugelig; bei manchen ellipsoidischen (in den Cotyledonen der Erbse und Bohne) oder langgezogenen Körnern ist der Kern in Richtung der grössten Axe gestreckt.

Sehr häufig bilden sich in einem jungen, kleinen Korn zwei Kerne; um jeden derselben erfolgt Schichtenbildung, und zwar ist das Wachsthum am stärksten in der Verbindungslinie; die Kerne entfernen sich immer mehr von einander; dadurch entsteht eine Spannung in den wenigen gemeinsamen Schichten, welche beide umgeben, diese führt zur Bildung eines inneren Spaltes, der zur Verbindungslinie beider Kerne rechtwinkelig liegt; er setzt sich bis nach aussen hin fort

und das Korn zerfällt in zwei Bruchkörner, die indessen noch an einander adhäriren können. Wiederholt sich diese Theilung öfter, so entstehen ganz zusammengesetzte Körner, welche aus zahlreichen Bruchkörnern bestehen, deren Zahl bis hoch in die Tausende steigen kann (z. B. in Endosperm von Spinacia und Avena).

Ganz zusammengesetzte Körner mit 2—10 Bruchkörnern, häufig maulbeerförmig aussehend, sind im Parenchym rasch wachsender Pflanzen (z. B. Keimpflanzen von Phaseolus, Stamm von Cucurbita) ungemein häufig. Derartige Körner sind ihrer Entstehung nach verschieden von den zusammengewachsenen Körnern, wie sie sich im Chlorophyll bilden; hier sind anfangs viele kleine Körner vorhanden, die erst bei weiterer Vergrösserung sich berühren und adhäriren (vergl. Fig. 47).

Halb zusammengesetzte Stärkekörner entstehen, wenn in einem Korn neue Kerne und sie umgebende Schichtencomplexe sich bilden, nachdem jenes bereits mehrere Schichten gebildet hat. Die Theilkörner erscheinen daher in den Schichtencomplex des Mutterkornes eingehüllt; auch hier entstehen durch ungleiches Wachsthum der gemeinsamen und der jedem Theilkorn eigenen Schichten Spannungen, die endlich zur Bildung von Rissen führen, diese verlängern sich aber meist nicht bis nach aussen; die Theilkörner bleiben vereinigt.

a) Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception muss aus folgenden Ueberlegungen gefolgert werden. Angenommen, es fände die Schichtenbildung durch Auflagerung von aussen statt, so müsste man auch Körner finden, deren äusserste Schicht eine wasserreiche wäre; diess kommt aber niemals vor, die äusserste Schicht ist jederzeit die dichteste, wasserärmste. Ferner müsste bei jener Annahme der Kern die Beschaffenheit der jüngsten Körner haben, aber der Kern ist immer weich, die jüngsten Körner dicht. Die Appositionstheorie wäre nur dann im Stande, die Bildung der halb zusammengesetzten Körner zu erklären, wenn man annähme, dass die gemeinsamen Schichten eines mit Theilkörnern versehenen Kornes nachträglich sich um zwei oder mehr vorher isolirte Körner herumgelegt hätten, dann müssten aber die gemeinsamen Schichten eine andere Form haben und die Sprünge im Inneren solcher Körner blieben unerklärt. Die Appositionstheorie ist endlich nicht im Stande, Rechenschaft zu geben, warum bei Theilkörnern immer das stärkste Wachsthum in der Verbindungslinie ihrer Kerne erfolgt (Fig. 51). Die etwaige Annahme einer Anlagerung neuer Schichten von innen würde voraussetzen, dass die Stärkekörner wenigstens zeitweilig hohle Blasen seien, was niemals beobachtet wird: diese Annahme ist ausserdem unfähig, die bei der Bildung der Bruch- und Theilkörner statthabenden Vorgänge zu erklären und bei dem Allen würde diese Hypothese doch noch ein Wachsthum

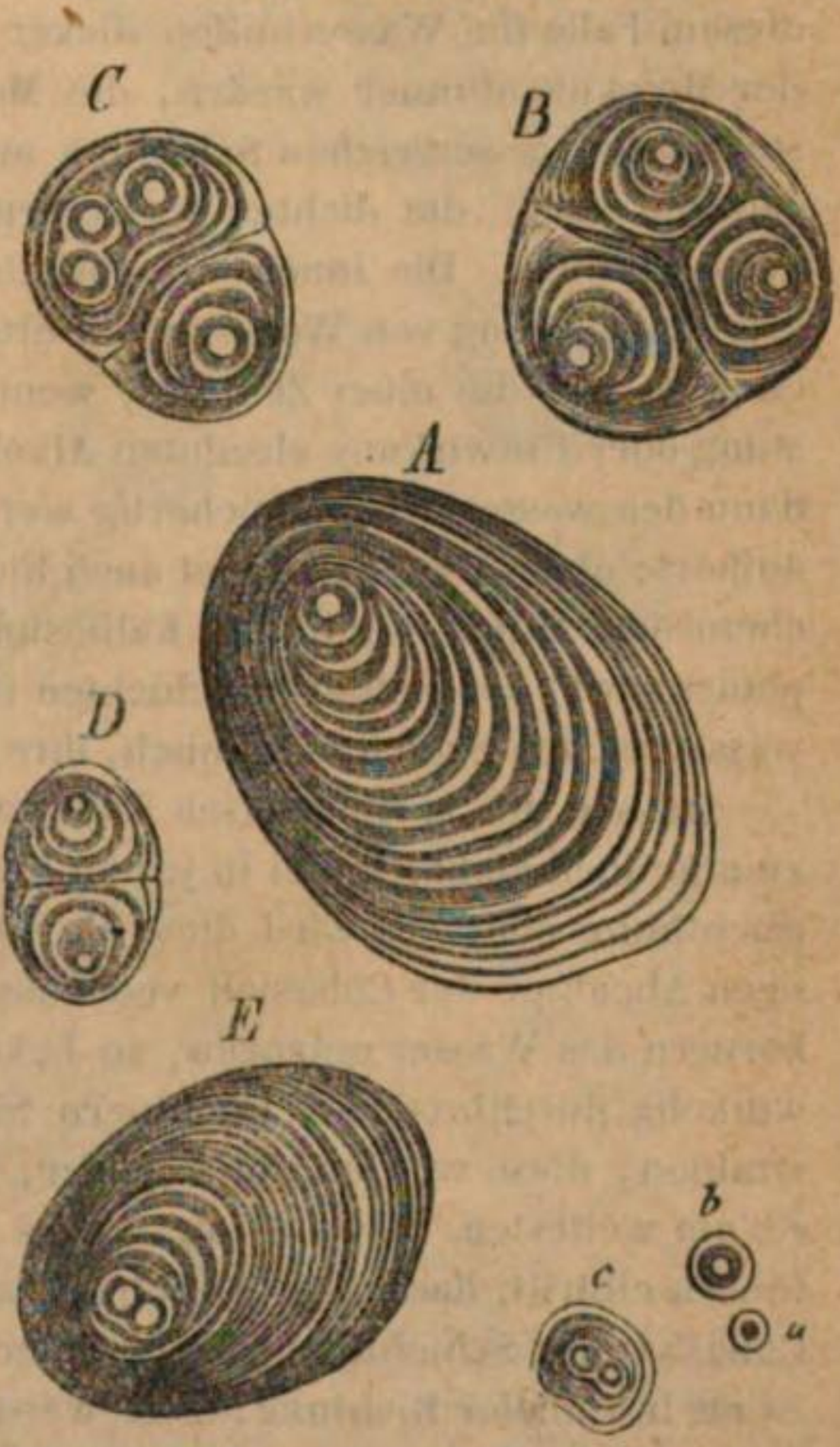


Fig. 51. Stärkekörner aus einer Kartoffelknolle (800). *A* ein älteres einfaches Korn; *B* ein halb zusammengesetztes Korn, *C*, *D* ganz zusammengesetzte Körner; *E* ein älteres Korn, dessen Kern sich getheilt hat; *a* ein sehr junges Korn, *b* ein älteres, *c* noch älter mit getheiltem Kern.

durch Intussusception, nämlich in Richtung der Schichtenflächen annehmen müssen. — Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception allein liefert die einfachste Erklärung aller Erscheinungen, es darf nach Nägeli's Deductionen als völlig sichere Thatsache betrachtet werden. — Der Bildungsstoff, welcher von aussen her in das einmal angelegte Korn eindringt und dort in Form neuer Stärketheilchen sich einlagert, ist natürlich gelöst, seiner chemischen Beschaffenheit nach aber noch nicht sicher bekannt; gelöste Stärke lässt sich in der Pflanze niemals nachweisen, am wenigsten in solchen Zellen, wo lebhafte Bildung und Wachsthum von Stärkekörnern beobachtet wird; es ist aber wahrscheinlich, dass eine im Protoplasma enthaltene Zuckerlösung das Material ist, aus welchem sich durch weitere chemische und physikalische Veränderungen Stärketheilchen bilden. Die Stärke wird leicht durch verschiedene Einflüsse in Zucker verwandelt. — Aus verschiedenen Thatsachen (z. B. der Entstehung der radialen Sprungflächen durch Austrocknung) ist zu schliessen, dass die Stärkemoleküle nicht nur in Richtung der Radien eine bestimmte Lagerung haben, sondern auch tangential innerhalb jeder Schicht in bestimmter Weise geordnet sind. Eine dem entsprechende, als radiale Streifung erscheinende Lamellenstructur und Areolenbildung wird aber nur selten und unsicher beobachtet.

Das Wachsthum durch Intussusception beruht auf der Durchdringbarkeit aller Theile des Korns für Wasser und wässerige Lösungen. Diese ihrerseits kann nur dadurch erklärt werden, dass die Stärkesubstanz nicht ein Continuum ist, sondern aus einzelnen unsichtbar kleinen Partikeln besteht, deren jedes Anziehung zum Wasser besitzt und sich mit einer Wasserhülle umgiebt; durch diese Wasserhüllen sind die Stärketheilchen (Moleküle) von einander getrennt, je kleiner in einem gegebenen Volumen eines Stärkekorns die Moleküle sind, desto zahlreicher sind diese Wasserhüllen, desto wasserreicher also das betreffende Stärkevolumen; dazu kommt noch aus rein mechanischen Principien die Folgerung, dass in diesem Falle die Wasserhüllen dicker werden, dass sie dagegen mit zunehmender Grösse der Moleküle dünner werden, die Moleküle also näher zusammenrücken. Demnach bestehen die wasserreichen Schichten aus kleinen Molekülen, die durch dicke Wasserhüllen getrennt sind; die dichten wasserarmen Schichten aus grössen Molekülen mit dünneren Wasserhüllen. Die innere Organisation beruht also auch hier auf einer bestimmten Zusammenlagerung von Wasser und Substanz: die Schichtung eines Stärkekorns verschwindet ebenso, wie die einer Zellhaut, wenn ihm das Wasser entzogen wird (z. B. durch Verdunstung oder Einwirkung absoluten Alkohols u. dergl.), weil die wasserreichen Schichten alsdann den wasserarmen gleichartig werden und der Unterschied der Lichtbrechung in beiden aufhört; ebenso verschwindet auch hier die Schichtung, wenn die Substanz des Korns durch chemische Mittel (verdünnte Kalilösung) zur Einlagerung sehr grosser Wassermengen disponirt wird; die dichteren Schichten lagern relativ mehr Wasser ein, sie werden daher den wasserreichen Schichten ähnlich, ihre Unterscheidbarkeit hört also ebenfalls auf.

Ausser der sprungweisen Differenzirung des Wassergehaltes, die sich als Schichtung zu erkennen giebt, findet in jedem Korn von aussen nach innen hin Zunahme des Wasserreichthums statt; es wird diess theils aus der Lichtbrechung erkannt, theils aus der stetigen Abnahme der Cohäsion von aussen nach innen. Wird nämlich den frischen Stärkekörnern das Wasser entzogen, so bekommen sie Rissflächen, welche die Schichten rechtwinkelig durchbrechen; im Innern bildet sich eine Höhlung, von welcher die Risse ausstrahlen; diese werden um so enger, je weiter sie nach aussen dringen, in der Mitte sind sie am weitesten. Daraus folgt, dass bei der Austrocknung der stärkste Wasserverlust im Innern eintritt, dass diess stetig nach aussen abnimmt; aber es folgt auch zugleich, dass die Cohäsion der Schichten in tangentialer Richtung (rechtwinkelig zu den Rissflächen) geringer ist als in radialer Richtung; diess weist darauf hin, dass innerhalb jeder Schicht die Wasserablagerung in tangentialer Richtung stärker ist als in radialer.

Wenn einem frischen oder doch mit Wasser durchtränkten Stärkekorn letzteres entzogen wird, so zieht es sich zusammen; die zurückbleibenden festen Moleküle rücken näher zusammen, wenn die Wasserschichten zwischen ihnen sich verdünnen; etwas Aehnliches

geschieht, wenn dem Korn seine Granulose entzogen wird; das zurückbleibende Cellulose-skelet des Kornes ist, auch von Wasser durchtränkt, viel kleiner als das intacte Korn. Es beruht diess möglicherweise darauf, dass die nun bloss noch aus Cellulose bestehenden Moleküle geringere Anziehung zum Wasser haben und dünnere Hüllen besitzend näher zusammenrücken, es könnte aber auch darauf beruhen, dass sich die Zahl der Moleküle verringert.

b) Die Extraction der Granulose der Stärkekörner mit Zurücklassung eines Granulosenskelets kann auf sehr verschiedene Weise bewerkstelligt werden: 1) durch Mazeration in Speichel bei erhöhter Temperatur; bei der Stärke von Canna indica ist die Extraction bei 35—40° C. nach H. v. Mohl langsam, bei 50—55° C. in wenig Stunden vollendet; eine geringere Temperatur genügt für Weizenstärke, eine höhere ist für die Kartoffel erforderlich. Nägeli giebt im Allgemeinen 40—47° C. an. 2) Nach Melsens soll eine ähnliche Extraction auch durch organische Säuren, Diastase, Pepsin eintreten; 3) nach Nägeli gelingt sie auch bei sehr langsamer Einwirkung von Salzsäure oder Schwefelsäure, die mit Wasser so verdünnt ist, dass sie die Stärkekörner nicht quellen macht; 4) nach Franz Schulze wird die Granulose durch gesättigte Kochsalzlösung, welche ein Procent (wasserfreie) Salzsäure enthält, bei 60° C. in 2—4 Tagen ausgezogen; das Residuum, welches die Organisation des Stärkekorns noch vollkommen zeigt, betrug nach Dragendorff 5,7 Procent bei der Kartoffelstärke, 2,3 Procent bei der Weizenstärke. — Diese Skelete färben sich mit Iod gar nicht (Nägeli's Schwefelsäurepräparat nach $^5/_4$jähriger Extraction) oder sie werden kupferroth, stellenweise, wo die Extraction unvollkommen war, bläulich. Sie sind in kochendem Wasser nicht quellbar (liefern keinen Kleister). Bei 70° C. wird nach v. Mohl das ganze Stärkekorn von Speichel gelöst, das bei 40—55° C. hergestellte Skelet aber ist gegen Speichel von 70° unempfindlich.

Innerhalb der lebenden Zelle kann die Stärke in sehr verschiedener Weise gelöst werden, wahrscheinlich geschieht es hier meist unter dem Einfluss des Protoplasmas oder doch unter Mitwirkung stickstoffhaltiger Verbindungen des Zellsaftes. Zuweilen beginnt die Lösung ähnlich wie bei den obigen Extractionen mit Entfernung der Granulose, während die Cellulose zurückbleibt; doch findet diess oft nur stellenweise statt; die Extraction schreitet an einzelnen Stellen von aussen nach innen vor; die extrahirten Stellen färben sich mit wässrigem Iod kupferroth, die übrige Masse blau, dann zerfällt das Korn in Stücke, die endlich völlig gelöst werden. (Im Endosperm des keimenden Weizens Fig. 52 *B*.) In andern Fällen beginnt die Auflösung ebenfalls an einzelnen Stellen des Umfangs, es wird jedoch sofort die ganze Substanz vorschreitend gelöst, es bilden sich

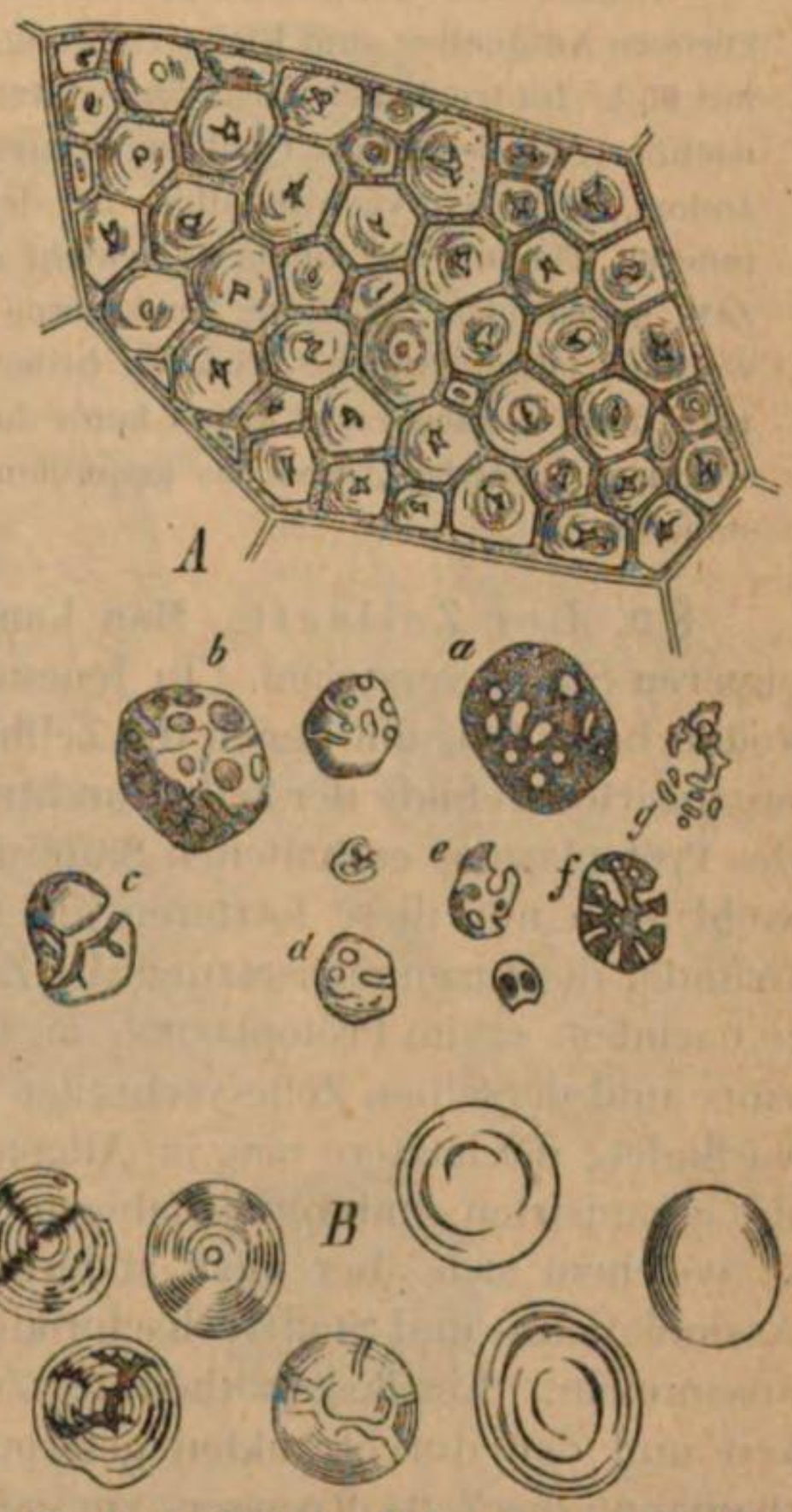


Fig. 52. *A* eine Zelle des Endosperms von Zea Mais mit dicht gedrängten, deshalb polyedrisch geformten Stärkekörnern erfüllt; zwischen den Körnern liegen dünne Platten von vertrocknetem feinkörnigem Protoplasma; durch Austrocknung sind im Innern der Körner kleine Höhlungen und Risse entstanden. *a—g* Stärkekörner aus dem Endosperm eines keimenden Maissamens. — *B* Stärkekörner (linsenförmige) aus dem Endosperm eines keimenden Samens von Triticum vulgare; die beginnende Einwirkung des Lösungsmittels macht sich zunächst durch deutlicheres Hervortreten der Schichtung bemerklich (800).

Löcher, endlich zerfällt das Korn auch hier in Stücke (Zea Mais Fig. 52 *A*). In den Cotyledonen der keimenden Bohne beginnt die Auflösung der ellipsoidischen Körner von innen, noch bevor sie in Stücke zerfallen, wird die Granulose oft so vollständig ausgezogen, dass sie mit Iod kupferrothe, stellenweise bläuliche Färbung annehmen; später wird Alles gelöst. In der keimenden Kartoffel und dem Wurzelstock von Canna lanuginosa dagegen schreitet die Auflösung der Körner von aussen nach innen, Schicht um Schicht wegnehmend, vor. Wahrscheinlich kommt es hier wie bei der Einwirkung des Speichels darauf an, ob das Lösungsmittel langsam wirkend zuerst die Granulose extrahirt oder energisch eingreifend, die ganze Substanz löst; Beobachtungen an Keimpflanzen derselben Art, die sich bei verschiedener Temperatur entwickeln, würden hier vielleicht entsprechende Unterschiede zeigen.

c) Löslichkeit, Quellung. Werden Stärkekörner in kaltem Wasser zerdrückt, so tritt ein kleiner Theil der Granulose als Lösung aus, Zusatz von Iod bewirkt eine Fällung feinkörniger blauer Häute [1]). Mit feinem Sand zerriebene Stärkekörner sollen eine wirkliche Granuloselösung an kaltes Wasser abgeben. Andere Flüssigkeiten, wie verdünnte Säuren, bewirken nicht sowohl eine Lösung der Stärke als vielmehr Umwandlung derselben in andere Stoffe (Dextrin, Dextrose), die sich nun lösen.

Wasser von wenigstens 55° C. bewirkt bei den grösseren, wasserreicheren Stärkekörnern Aufquellen und Kleisterbildung, bei kleinen, dichteren beginnt diess nach Nägeli mit 65°. Im trockenen Zustande erhitzt, werden sie bei etwa 200° C. so verändert, dass nachherige Befeuchtung Quellung verursacht; die Substanz wird dabei aber chemisch verändert, in Dextrin verwandelt. — Bei der Kleisterbildung quellen zuerst die wasserreicheren inneren Theile; die äusserste Schicht quillt kaum, sie wird zersprengt und bleibt lange Zeit, selbst nach Zerfällung der inneren Partien in kleine Partikeln, als Haut mit Iod nachweisbar. Eine ähnliche Wirkung bringt eine schwache kalte Kali- oder Natronlösung hervor; das Volumen eines Korns kann dabei auf das 125fache steigen und soviel Flüssigkeit eingelagert werden, dass das gequollene (verkleisterte) Korn nur noch 2—$^1/_2$ Procent Substanz enthält.

§ 9. Der Zellsaft. Man kann das Wort Zellsaft in einem weiteren und engeren Sinne verstehen. In jenem würde es die Gesammtmasse aller Flüssigkeiten bedeuten, mit denen die Zellhaut, der Protoplasmakörper und alle anderen organisirten Gebilde der Zelle durchtränkt sind und gleichzeitig die in den Vacuolen des Protoplasmas enthaltenen Säfte umfassen; in einem engeren Sinne pflegt man wohl auch nur diese letzteren als Zellsaft zu bezeichnen. Jedenfalls hat man Gründe, die Zusammensetzung des Zellsaftes für eine sehr verschiedene zu halten, je nachdem er im Protoplasma, im Chlorophyll, der Zellhaut, den Stärkekörnern einer und derselben Zelle verbreitet (imbibirt) ist oder sich als Vacuolenflüssigkeit vorfindet; die letztere mag im Allgemeinen das Reservoir darstellen, aus welchem die organisirten, imbibitionsfähigen Theile der Zelle ihre Bedürfnisse befriedigen, in welchem sich aber auch andererseits die überschüssig gewordenen löslichen Assimilations- und Stoffwechselproducte und aufgenommenen Nährstoffe zeitweilig ansammeln. Ein Bestandtheil des Zellsaftes, das Wasser, ist der Vacuolenflüssigkeit und den durchtränkten geformten Gebilden immer gemeinsam. — Die Betheiligung des Zellsaftwassers am ganzen Aufbau der Zelle ist im Einzelnen bereits in den vorigen Paragraphen vielfach hervorgehoben worden. Seine Bedeutung für die Zelle ist eine sehr mannigfaltige; einmal ist es das allgemeine Lösungs- und Transportmittel der Nahrungsstoffe innerhalb der Zelle; das Wasser selbst tritt

---

1) Ueber wirkliche Löslichkeit der Stärke vergleiche man meine Bemerkungen im Handbuch der Experimentalphysiol. p. 410.

vielfach ein in die chemische Formel der in der Pflanze erzeugten Stoffe, seine Elemente sind bei der Erzeugung der assimilirten Stoffe wesentlich; zum Aufbau der organisirten Gebilde, der Zellhaut, der Protoplasmagebilde und Stärkekörner ist es unentbehrlich (Organisationswasser); das Wachsthum des ganzen Zellkörpers hängt von der Wasseraufnahme, der Anhäufung des Zellsaftes als Vacuolenflüssigkeit unmittelbar ab (vergl. Fig. 1, 43, 44); die Zunahme des Umfangs zumal rasch wachsender Zellen ist der Anhäufung des Saftes in ihnen nahezu proportional. Der hydrostatische Druck, den die Vacuolenflüssigkeit auf Protoplasmaschlauch und Zellwand übt, wirkt mit bei der Gestaltung der Zelle.

Die im Wasser des Zellsaftes gelösten Stoffe, theils von aussen her aufgenommene Salze, theils in der Pflanze selbst durch Assimilation und Stoffwechsel erzeugte Verbindungen, sind als solche nicht unmittelbar Gegenstand morphologischer Betrachtung, auf die wir uns hier einstweilen beschränken. Aus dem Inulin, welches durch Einwirkung der Kälte und wasserentziehender Mittel aus seiner Lösung im Zellsaft in bestimmten Formen niedergeschlagen wird und im Innern der Zellen zur Anschauung kommt, mag hier noch besonders hervorgehoben werden. Im Zellsaft gewisser Algen (Acetabularia) und mancher Compositen (vielleicht auch vieler andern Pflanzen) findet sich das Inulin, ein der Stärke und dem Zucker nahverwandter Stoff, gelöst. In dem durch Auspressen oder Auskochung gewonnenen Saft fällt es von selbst nach einiger Zeit in Form eines weissen, feinkörnigen Niederschlages zu Boden. Aus Lösungen krystallisirt es in Form sogenannter Sphärokrystalle (Fig. 53 *A*), welche aus strahlig angeordneten krystallinischen Elementen bestehen. Innerhalb der Zellen kann es als feinkörniger Niederschlag durch Austrocknung oder durch rasche Wasserentziehung mittels Alkohol (Fig. 53 *F*) sichtbar gemacht werden. Häufig schlägt es sich schon nach Eintauchen dünner Schnitte des Gewebes in Alkohol in Form kleinerer Sphärokrystalle in den Zellen nieder, die zumal nach Zusatz von Wasser deutlich werden (Fig. 53 *B*); viel grösser erhält man sie, wenn ganze Acetabularien oder grosse Stücke von inulinhaltigen Geweben (Knollen und Stämme von Dahlia uud Helianthus tuberosus) längere Zeit in Alkohol oder in Glycerin liegen; im letztern Falle umfasst ein Sphärokrystall sehr häufig viele Zellen des Gewebes (Fig. 53 *E*), ein Beweis,

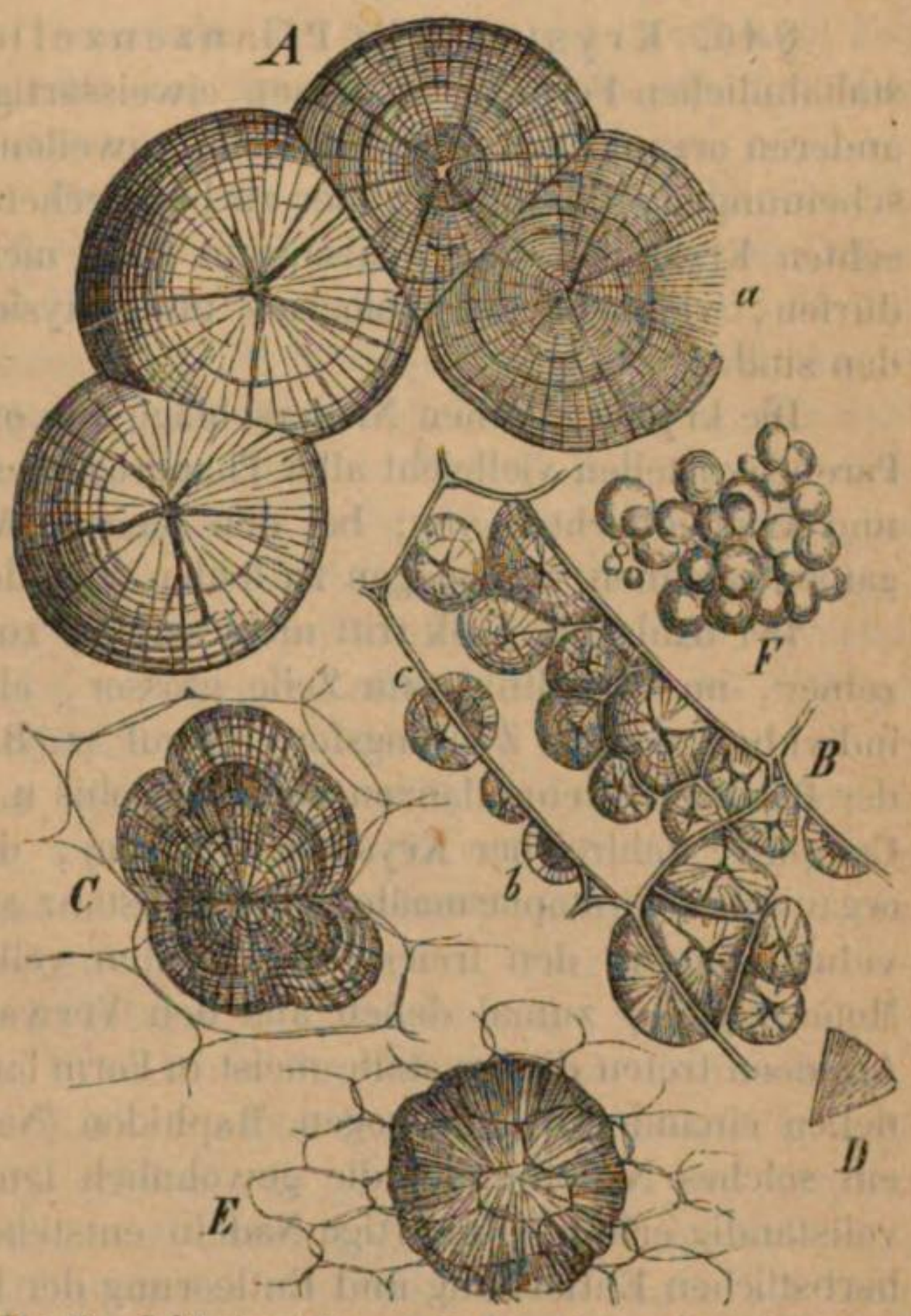


Fig. 53. Sphärokrystalle von Inulin. *A* aus einer wässerigen Lösung nach 2½ Monaten abgesetzt; bei *a* beginnende Einwirkung von Salpetersäure. — *B* Zellen der Wurzelknolle von Dahlia variabilis: ein dünner Schnitt hatte 24 Stunden in Alkohol von 90 Proc. gelegen und war dann in Wasser getaucht worden. — *C* zwei Zellen mit halben Sphärokrystallen, die ihr gemeinsames Centrum in der Mitte der trennenden Zellwand haben; aus einem 8 Mill. dicken Internodium am Gipfel einer ältern Pflanze von Helianthus tuberosus, welches längere Zeit in Alkohol gelegen; — *D* Bruchstück eines Sphärokrystalls; — *E* ein grosser, viele Zellen umfassender Sphärokrystall aus einem grösseren Knollenstück von Hel. tub. nach längerem Liegen in Alkohol. — *F* Inulin nach Verdunstung des Wassers aus einem dünnen Schnitt aus dem Knollen von Hel. tub. (nach 500mal. Vergr.; *E* schwächer vergr.).

dass die krystallinische Anordnung durch die Zellwände nicht wesentlich gestört wird. Aehnliche Formen wie in *B* (Fig. 53) bilden sich auch, wenn inulinhaltige Gewebe gefrieren; sie lösen sich nach dem Aufthauen im Zellsaft nicht wieder auf. — Da die Sphärokrystalle aus radial gestellten, das Licht doppelbrechenden krystallinischen Elementen bestehen, so zeigen sie im polarisirten Licht das unter solchen Umständen zu Stande kommende Kreuz. Sie sind nicht quellungsfähig, lösen sich in sehr viel kaltem Wasser langsam, in wenig warmem Wasser von 50—55° C. schnell; in Kalilösung, Salpetersäure und Salzsäure lösen sie sich leicht, immer von aussen her abschmelzend; durch Kochen in sehr verdünnter Schwefel- oder Salzsäure wird das Inulin sofort in Glycose übergeführt. Iodlösungen (in Alkohol oder Wasser) dringen wohl in die feinen Spalten der Sphärokrystalle ein, bedingen aber keine eigentliche Färbung. An diesen Reactionen, sowie an ihrem Aussehen sind die Inulingebilde leicht und sicher zu erkennen[1]). Werden inulinreiche Gewebemassen (Knollen von Inula Helenium, Helianthus tuberosus, Wurzeln von Taraxacum officinale und anderer Compositen) im lufttrockenen Zustand untersucht, so findet man die Parenchymzellen mit kantigen, unregelmässigen, glänzenden, farblosen Stücken erfüllt, die sich in polarisirtem Licht als krystallinisch erweisen und durch die genannten Reagentien als Inulin erkannt werden.

§ 10. Krystalle in Pflanzenzellen. Die in § 7 beschriebenen krystallähnlichen Formen, in denen eiweissartige Stoffe, wohl immer gemengt mit anderen organischen Verbindungen, zuweilen auftreten, sind ziemlich seltene Erscheinungen, die mit den hier zu besprechenden überaus häufig vorkommenden echten Krystallen von oxalsaurem Kalk nicht in gleiche Linie gestellt werden dürfen, vielmehr morphologisch und physiologisch wesentlich davon verschieden sind.

Die krystallinischen Niederschläge von oxalsaurem Kalk kommen in gewissen Parenchymzellen vielleicht aller Phanerogamen und im Gewebe der meisten Pilze und Krustenflechten vor; bei den meisten Algen, Muscineen und Gefässkryptogamen scheinen sie dagegen zu fehlen oder doch nur sehr selten vorzukommen.

Der oxalsaure Kalk tritt nicht selten, zumal bei den Dicotylen in Form einzelner, im Verhältniss zur Zelle grosser, allseitig schön ausgebildeter Krystallindividuen oder in Zwillingsformen auf (z. B. im Mesophyll und den Blattstielen der Begonien, Keimpflanzen von Phaseolus u. s. w.); viel häufiger sind indessen Complexe zahlreicher Krystalle (Drusen), die sich gewöhnlich einem Kern von organischer, protoplasmaähnlicher Substanz anlagern[2]), wobei die einzelnen Individuen nur an den freien Aussenseiten vollständig ausgebildet sind. Bei den Monocodylen, zumal denen aus den Verwandtschaftskreisen der Liliaceen und Aroideen treten die Krystalle meist in Form langer, dünner Nadeln auf, die parallel neben einander liegend sogen. Raphiden (Nadelbündel) darstellen, derart, dass ein solches Nadelbündel die gewöhnlich langgestreckte Zelle mehr oder minder vollständig erfüllt. Derartige Nadeln entstehen auch in grossen Mengen bei der herbstlichen Entfärbung und Entleerung der Blätter vieler Holzpflanzen, in denen sie während der Vegetationsperiode fehlen.

Bei den Pilzen und Flechten sind die Krystalle gewöhnlich sehr klein und nicht im Inneren der Zellen, sondern auf der Aussenseite der Zellenwände auf-

---

1) J. Sachs in Botan. Zeitung 1864. p. 77.

2) Sanio, Holzner in Flora 1867. p. 499, wo in dieser Hinsicht besonders die von Radlkofer aufgefundenen Drusen in den Cotyledonen von Cardiospermum Halicacabum hervorgehoben sind.

gelagert, nicht selten in so grosser Zahl, dass dadurch das Hyphengewebe undurchsichtig und spröde wird; bei manchen Flechten sind sie als winzige Körnchen in die Membranen des dichten Rindengewebes eingelagert (so bei Psorosma lentigerum nach De Bary); nur ausnahmsweise kommen bei den Pilzen krystallinische Ablagerungen im Innern der Zellen vor; so z. B. in Form grosser Sphärokrystalle (Kugeln aus radial gestellten Elementen bestehend), in Auftreibungen mancher Hyphen des Mycelliums von Phallus caninus (nach De Bary).

Innerhalb der Wandsubstanz ausserordentlich dickwandiger, spindelförmiger, oft verzweigter Zellen (der sogen. Spicularzellen), die im Gewebe der Welwitschia mirabilis zerstreut liegen, finden sich sehr zahlreiche, schön ausgebildete, rhomboëderähnliche Krystalle, die den betreffenden Zellen ein auffallendes Aussehen verleihen; sie lösen sich nicht in Essigsäure, wohl aber in Salzsäure (sind also ebenfalls oxalsaurer Kalk) und hinterlassen in diesem Falle Höhlungen in der geschichteten Zellwand, welche noch so vollständig die Umrisse der Krystallform darbieten, dass man diese selbst zu sehen glaubt[1]). — Grössere Einzelkrystalle fand auch Millardet innerhalb der Substanz der verdickten Zellhaut der Bastzellen in der Stammrinde von Acer Pseudoplatanus, in den Zellen der Samenschale von Magnolia obovata u. a.

Im beweglichen, strömenden Protoplasma finden sich ebenfalls zuweilen kleine, allseitig schön ausgebildete Krystalle; so z. B. in den Haaren von Cucurbita kleine Octaeder. Wo die Krystalle im Lumen der Zelle liegen, und diess ist der gewöhnliche Fall bei den Phanerogamen, da sind sie häufig (vielleicht immer) mit einem dünnen Häutchen überzogen, welches nach der Auflösung des oxalsauren Kalks zurückbleibt; so nach älteren Angaben Payen's bei den Raphiden und nach eigener Beobachtung an den grossen Krystallen in Keimpflanzen von Phaseolus. Rosanoff[2]) entdeckte im Mark von Kerria japonica, Ricinus communis, im Blattstiel verschiedener Aroideen (Anthurium, Philodendron, Pothos) Krystalldrusen, welche durch einfache oder verzweigte Zellstofffäden mit der Zellwand verbunden und selbst mit einem Zellstoffhäutchen überzogen sind.

In allen Fällen, wo die echten (nicht quellungsfähigen) Krystalle in und an Pflanzenzellen chemisch untersucht wurden, haben sie sich als aus oxalsaurem Kalk bestehend erwiesen; die Unlöslichkeit in Essigsäure und Löslichkeit ohne Blasenbildung in Salzsäure charakterisirt diese Verbindung hinreichend. Kohlensaurer Kalk kommt, wo er bisher in Pflanzenzellen beobachtet wurde, nicht in Form deutlicher Krystalle vor; so z. B. in Form rundlicher Körner im Plasmodium der Physareen (De Bary), als feinzertheilte Partikel in der Substanz knolliger, geschichteter Zellwandauswüchse (Cystolithen), in gewissen Zellen der Urticeen, Ficusarten und Acanthaceen. Noch feiner zertheilt und geradezu am Molekulargefüge der Zellwand theilnehmend erscheint der kohlensaure Kalk bei vielen Meeresalgen, den Acetabularien, Corallinen, Melobesiaceen, deren Consistenz dadurch steinartig hart und brüchig wird.

---

1) Verfolgt man die Einwirkung der Salzsäure, indem man einen Krystall scharf im Auge behält, so sieht man den Vorgang der Lösung. Eine derartige Zelle mit gelösten neben einer solchen mit noch vorhandenen Krystallen ist ein empfehlenswerthes Lehrobject für Anfänger, um daran das Aussehen eines dichteren oder minder dichten Einschlusses in einer stark brechenden Substanz, wie es die Zellhaut ist, sich einzuprägen.

2) Rosanoff: Bot. Zeitg. 1865 und 1867.

Die Krystallformen, in denen der oxalsaure Kalk in den Pflanzenzellen auftritt, sind ausserordentlich mannigfaltig, eine Folge zunächst des merkwürdigen Umstandes, dass diese Verbindung in zwei verschiedenen Krystallsystemen krystallisirt, je nachdem sie mit sechs oder mit zwei Aequivalenten Wasser verbunden ist. Der oxalsaure Kalk, welcher sechs Aequivalente Krystallwaser enthält $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 6\,aq\Big)$ krystallisirt im quadratischen System, die Stammform desselben ist ein stumpfes Quadratoctaeder (in Brief-Couvert-Form); häufig findet man Combinationen des quadratischen Prismas mit dem stumpfen Octaeder. Die Raphiden gehören aber ihrem Verhalten im polarisirten Licht gemäss nach Holzner in das klinorhombische System, in welchem der oxalsaure Kalk mit zwei Aequivalenten Krystallwasser $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 2\,aq\Big)$ krystallisirt. Die Stammform der zahlreichen hierher gehörigen Combinationen ist ein Hendyoeder; es bildet abgeleitete Formen, welche dem Kalkspath, und andere, welche dem schwefelsauren Kalk sehr ähnlich sind. Die Krystalldrusen (Sphärokrystalle) können aus Individuen des einen oder des anderen Systems bestehen [1]).

Ueber die physiologische Bedeutung des oxalsauren Kalkes ist Buch III, Cap. 2 das Nöthige gesagt. Hier mögen aber noch einige Bemerkungen über die unmittelbar wahrnehmbaren Beziehungen der Krystalle zu den sie erzeugenden Zellen Raum finden.

Wenn die Krystalle so klein bleiben, dass ihr Volumen im Verhältniss zu dem der Zelle selbst unbeträchtlich erscheint, so behält die letztere ihren gewöhnlichen Charakter, sie kann bewegliches Protoplasma, Zellkern, Chlorophyll und Stärke besitzen (Cucurbita-Haare, Mesophyll von Begonia); füllt dagegen ein Krystall, oder eine Druse, oder ein Raphidenbündel, oder endlich ein Haufen kleiner Krystalle eine Zelle beinahe oder zum grossen Theil aus, so pflegen keine anderen geformten Theile vorhanden zu sein, es scheint, als ob in solchen Fällen die Zelle gewöhnlich einem Ruhezustand oder selbst langsamer Zersetzung entgegenginge; hat sich schon in früher Jugend eine grössere Krystallmasse in einer Zelle gebildet, so bleibt sie oft kleiner und dünnwandiger als ihre Nachbarn; die Raphiden führenden Zellen zeigen gelockerte, quellende Wände und gewöhnlich sind die Raphidenbündel von einem dicken gummiähnlichen Schleim umgeben, ein ziemlich sicheres Zeichen des Absterbens der Zelle.

Zweites Kapitel.

Morphologie der Gewebe.

§ 11. Begriffsbestimmung. Als Gewebe im weitesten Sinne können wir jede Verbindung von Zellen bezeichnen, welche von einem gemeinsamen (meist aber nicht gleichartigen) Wachsthum beherrscht wird. Derartige Zellenverbände können auf verschiedene Weise zu Stande kommen. — Die betreffenden Zellen können anfangs isolirt sein, nachträglich während ihres Wachsthums sich

---

1) Holzner, über die physiologische Bedeutung des oxalsauren Kalkes in Flora. 1867. p. 499.

berühren und an den Berührungsflächen ihrer Wände so verschmelzen, dass die Grenzfläche zwischen ihnen unkenntlich wird; so geschieht es z. B. bei den durch Theilung entstandenen Schwesterzellen in den Mutterzellen von Pediastrum, Coelastrum, Hydrodictyon; die Schwesterzellen zeigen hier innerhalb der Mutterzelle eine längere Zeit andauernde »wimmelnde« Bewegung, bevor sie sich in einer Fläche (Pediastrum) oder in Form eines sackartig hohlen Netzes (Hydrodictyon) an einander legen und ein Gewebe bildend fortwachsen. In ähnlicher Weise verwachsen die im Embryosack der Phanerogamen durch freie Zellbildung entstandenen Schwesterzellen (Endosperm) unter einander und mit der Haut des Embryosackes selbst, um als geschlossenes Gewebe fortzuwachsen und sich durch Theilung zu vermehren.

Bei den Pilzen und Flechten kommt die Gewebebildung dadurch zu Stande, dass dünne, aus Zellreihen bestehende Fäden (die Hyphen) und Zweige derselben von verschiedenem Ursprung neben einander liegend an ihren Spitzen fortwachsen; jeder Faden wächst für sich und mehrt seine Zellenzahl durch Theilung und verzweigt sich vielfach, es

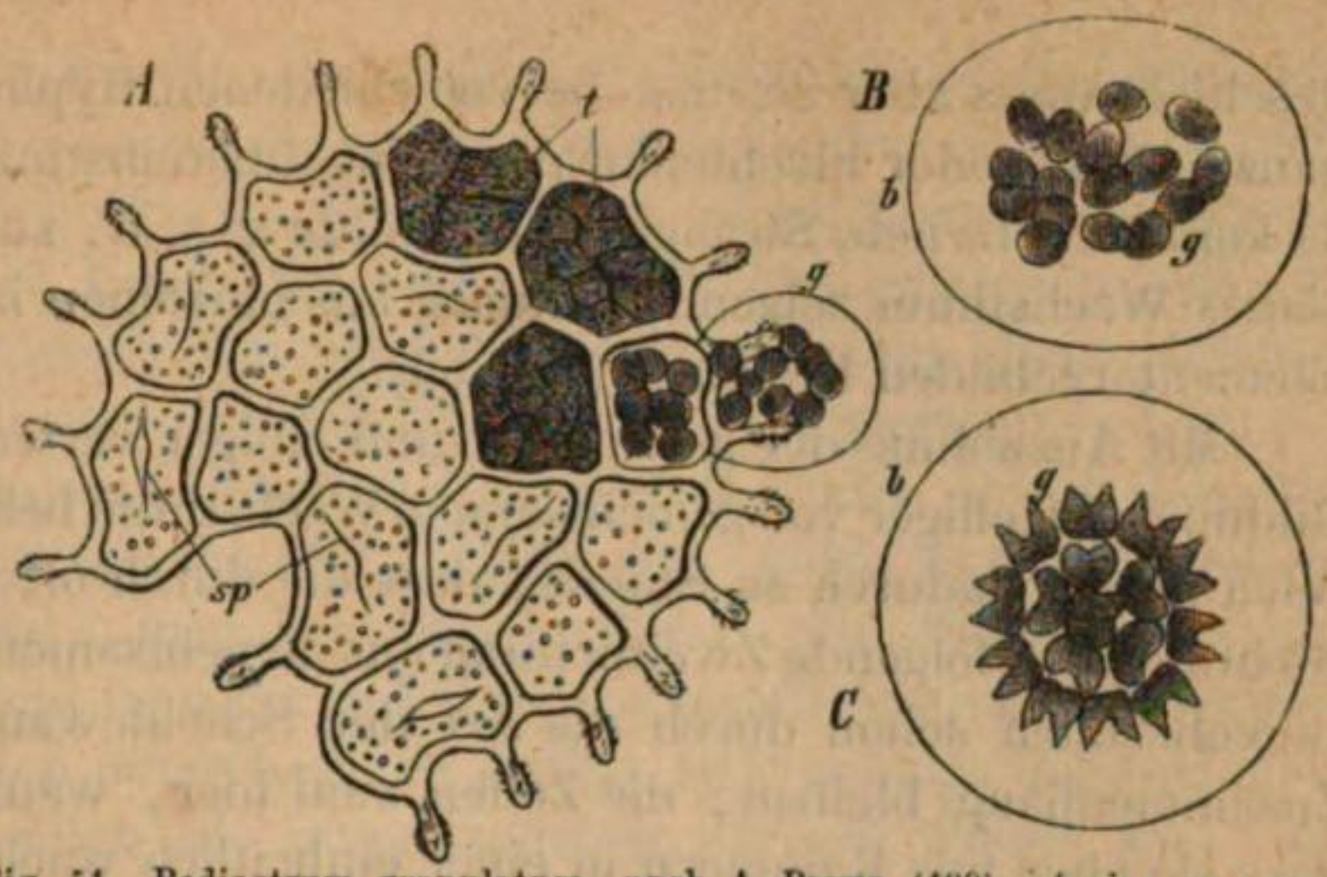


Fig. 51. Pediastrum granulatum, nach A. Braun (400): *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle hervor; sie enthält die durch Theilung des grünen Protoplasmas entstandenen Tochterzellen; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut, stark erweitert, *(b)* enthält die Tochterzellen *g*, diese sind in lebhaft vimmelnder Bewegung. *C* dieselbe Zellenfamilie 4½ Stunde nach ihrer Geburt, 4 Stunden nach Eintritt der Ruhe der kleinen Zellen; diese haben sich zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, sich zu einer solchen wie in *A* auszubilden.

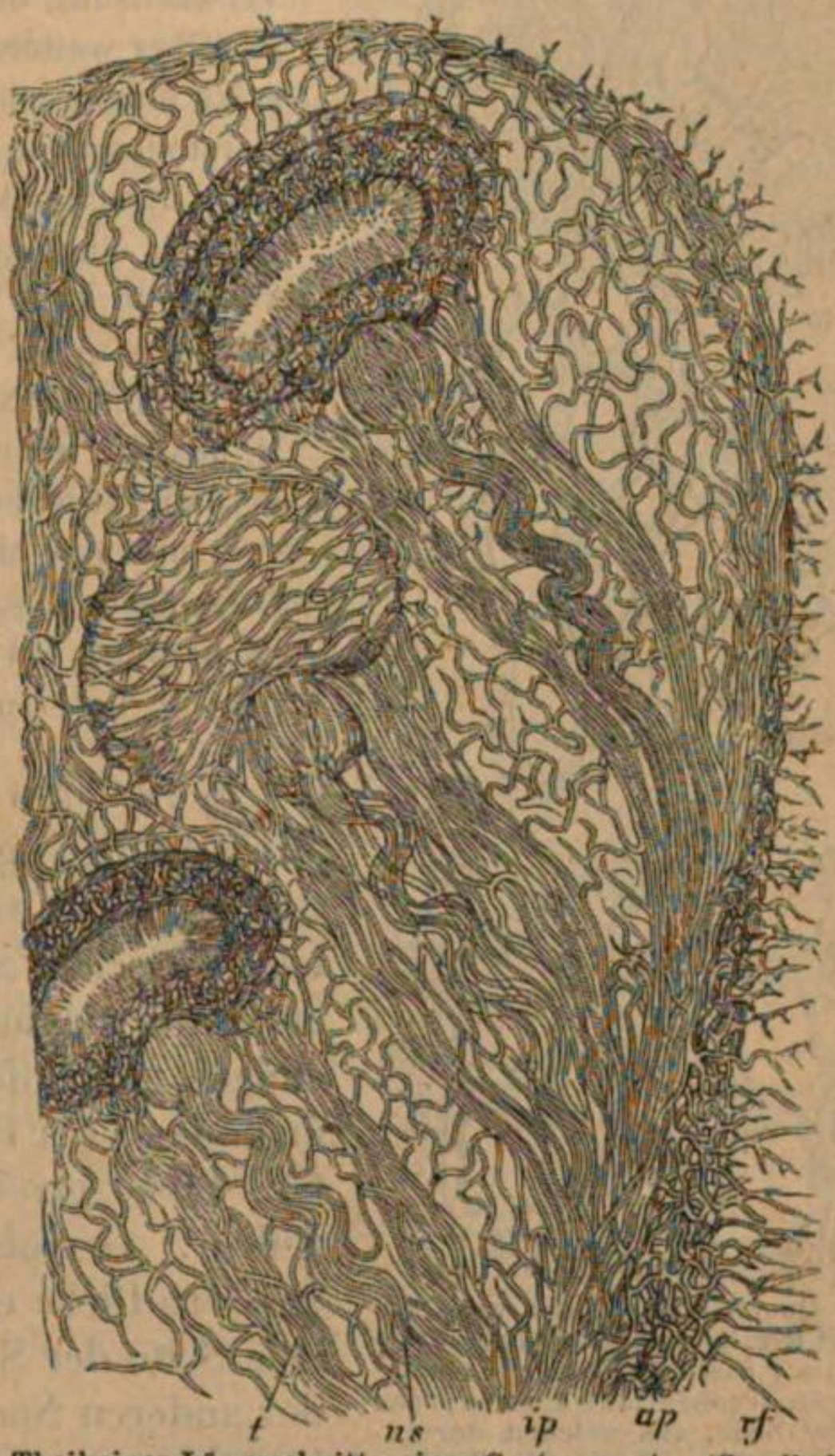


Fig. 55. Theil eines Längsschnitts eines Gastromyceten (Crucibulum vulgare) den Verlauf der Hyphen zeigend; die Zwischenräume derselben sind mit einer wässrigen Gallert erfüllt, die wahrscheinlich durch Verschleimung der äusseren Zellhautschichten der Fäden entstanden ist. Genaueres über die innere Organisation vergl. II. Buch: Pilze. Die Abbildung ist halb schematisch, insofern die Hyphen für die geringe Vergrösserung des Ganzen (etwa 25) zu dick und nicht so zahlreich sind, wie in der Natur.

geschieht diess aber so, das die verschiedenen Hyphen an bestimmten Stellen des ganzen Pilz– oder Flechtenkörpers eine übereinstimmende Ausbildung erfahren; so kommen Flächen, Stränge, Hohlgebilde u. s. w. zu Stande, welche, ein gemeinsames Wachsthum zeigend, dennoch aus einzelnen individuell sich entwickelnden Elementargebilden bestehen (Fig. 55).

Mit Ausnahme der genannten und einiger verwandten Fälle kommt aber die Bildung vielzelliger von gemeinsamem Wachsthum beherrschter Körper im Pflanzenreich immer dadurch zu Stande, dass die durch oft wiederholte in verschiedenen Richtungen erfolgende Zweitheilung aus gemeinsamen Urmutterzellen entstandenen Gewebezellen schon durch die Art der Scheidewandbildung von Anfang an im Zusammenhang bleiben; die Zellen sind hier, wenigstens anfangs, so vereinigt, dass sie eher wie Kammern in einer einheitlich wachsenden Masse erscheinen.

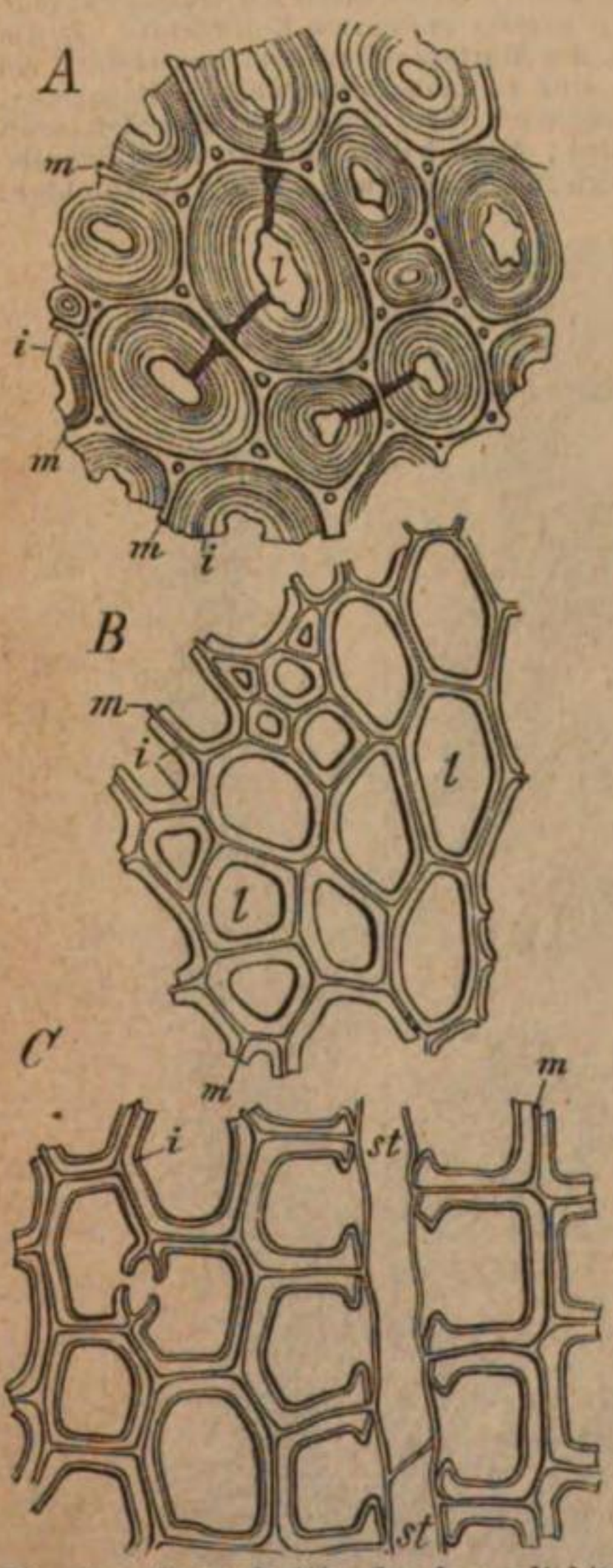


Fig. 56. Querschnitte durch verdickte Zellen mit deutlicher Bildung von Mittellamellen (*m*); *i* ist überall die gesammte, neben dieser liegende Hautsubstanz; *l* das Lumen der Zelle, aus welchem der Inhalt entfernt ist. — *A* aus dem Rindengewebe des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; *B* Holzzellen aus dem innern Theil des Holzes eines jungen Fibrovasalstranges von Helianthus annuus; *C* Holz von Pinus silvestris, *st* ein Markstrahl (800).

Man könnte die beiden zuerst genannten Formen der Gewebebildung als unechte von der letzten als echter unterscheiden; eine scharfe Grenze besteht aber nicht. In vielen Fällen z. B. ist das Endosperm nur seiner ersten Anlage nach ein unechtes Gewebe durch Verwachsung ursprünglich isolirter Zellen entstanden, in seiner weiteren Fortbildung durch Zellentheilung wird es zu einem echten Gewebe (z. B. Ricinus u. a. m.); die Herstellung von Gewebeflächen geschieht bei der Berindung mancher Algen und der Gattung Chara durch Fortbildung einzelner Zellenfäden, aber so, dass dadurch Verbände zum Vorschein kommen, welche von echten Geweben nicht mehr zu unterscheiden sind. Man vergleiche ferner Nägeli und Schwendener (Das Mikroskop, II, 563 ff.), über das Wachsthum von Acrochaetium pulvereum, Stypopodium atomarium, Delesseria Hypoglossum und der Moosblätter. (Ueber die Berindung der Ceramiaceen s. Nägeli, Die neueren Algensysteme [Neuenburg 1847], und Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Untersuchungen).

§ 12. Ausbildung der gemeinsamen Wandung gewebeartig verbundener Zellen; Intercellularräume.

Ist die Zellhaut zwischen zwei benachbarten Zellen dünn, so erscheint sie auch bei den stärksten Vergrösserungen als einfache Lamelle; zuweilen ist diess auch dann der Fall, wenn sie bereits eine namhaftere Dicke erreicht hat (bei saftigen Parenchymzellen). Gewöhnlich erst wenn die Wandung eine grössere Dicke erreicht, wird es sichtbar, dass die eine Seite der Scheidewand der einen, die andere der anderen Nachbarzelle angehört. Tritt in einer hinreichend verdickten Wand zwischen zwei Gewebezellen Schichtung und schalenartige Differenzirung hervor, so wird jederzeit eine mittlere Lamelle (*m* in Fig. 56) kenntlich, an welcher rechts

und links, meist symmetrisch vertheilt, die übrige Zellhautsubstanz in Form von Schichten und Schalen anliegt, so dass die der einen Seite der einen, die der anderen Seite der anderen Nachbarzelle ausschliesslich anzugehören scheinen (*i* in Fig. 56). Es kann so der Eindruck auf den Beobachter entstehen, als ob die um jeden Zellraum concentrisch gelagerten Schichten die ihm allein zukommende Wand darstellten, während die Mittellamelle einer gemeinsamen Grundsubstanz, in welcher die Zellen eingebettet sind, angehörte, oder als ob dieselbe von den benachbarten Zellen ausgeschieden worden sei. Beide Ansichten haben wirklich längere Zeit bestanden: man bezeichnete damals die Mittellamelle als Intercellularsubstanz. Vergleicht man die in Fig. 56 dargestellten älteren Gewebestücke mit den Jugendzuständen derselben, so drängt sich anfangs der Gedanke auf, es könnten die Mittellamellen die ursprünglichen dünnen Wände sein, an welche sich innen durch Apposition die Verdickungsschichten beiderseits angelagert haben; auch diese Ansicht hat ihre Vertreter gefunden, von denen die Mittellamelle als primäre Zellhaut bezeichnet wurde. Dem entsprechend findet man die übrige Verdickungsmasse als secundäre, oder wenn sie in zwei Schalen differenzirt ist, als secundäre und tertiäre Haut der Zelle beschrieben.

Die Mittellamelle ist bei verholzten Geweben meist dünn, aber stark lichtbrechend und von dichter, nicht quellungsfähiger Substanz; durch Auflösung der übrigen Zellhautsubstanz in concentrirter Schwefelsäure bleibt sie (an feinen Querschnitten) als ein zartes Netzwerk zurück; werden dagegen die Zellen durch Kochen in Kali oder in Salpetersäure isolirt, so geschieht es durch Auflösung jener gegen Schwefelsäure resistenten Mittellamelle, während hier die übrige Zellhautmasse erhalten bleibt (so bei allen Holzzellen und sehr vielen Bastzellen). In anderen Fällen, wie schon in § 4 erwähnt wurde, sind die mittleren Schichten der Scheidewände benachbarter Zellen dagegen verschleimt; die jeden Zellraum unmittelbar umgebende Zellhautschicht ist dicht, sie erscheint als ganze Zellhaut, eingebettet in eine schleimige, quellende, schwach lichtbrechende Grundmasse (die sog. Intercellularsubstanz); sehr reichlich ist diese bei vielen Fucaceen und im Endosperm der Ceratonia Siliqua (Fig. 41); auf einem feinen Querschnitt durch die cambialen Gewebe eines Zweiges von Pinus silvestris sieht man die beiden hier besprochenen Erscheinungen gleichzeitig; die Holzzellen zeigen die dünne dichte Mittellamelle, die jungen Bastzellen scheinen in einer weichen Schleimsubstanz eingelagert, die zumal zwischen den radialen Zellenreihen ziemlich dick und mit feinen, stärker lichtbrechenden Körnchen durchstreut ist; beide Gewebeformen aber entstehen aus demselben jungen Gewebe (dem Cambium), dessen Wände einfache dünne Lamellen sind, zwischen denen die Zellräume selbst als ebenso viele Fächer erscheinen. Derartige Objecte sind vorzugsweise geeignet die Annahme zu rechtfertigen, dass überhaupt die Bildung dichter oder weicher Mittellamellen nur auf einer Differenzirung der Substanz der Scheidewände während ihrer Verdickung beruht, eine Ansicht, welche alle hieher gehörige Erscheinungen ungemein einfach erklärt und mit dem Wachsthum durch Intussusception innig zusammenhängt.

Die dünne, ganz homogene Zellstofflamelle, welche die jungen Zellen begrenzt, lässt niemals eine Sonderung in zwei Lamellen erkennen, niemals ist die Grenze zweier Zellen durch eine die Scheidewand halbirende Spalte angedeutet; dennoch tritt eine solche Spaltung der noch sehr dünnen Lamelle oft stellenweise

später, bei rascherem Flächenwachsthum ein, so bei der Bildung der Intercellularräume des grosszelligen, saftigen Gewebes (Parenchyms) der Gefässpflanzen, der Entstehung der Spaltöffnungen u. s. w. Fig. 57 zeigt einige erwachsene Parenchymzellen aus dem Stamme von Zea Mais im Querschnitt; die Zellen waren anfangs von völlig ebenen Wänden begrenzt, die unter fast rechten Winkeln zusammenstiessen. Mit zunehmendem Wachsthum tritt ein Streben zur Abrundung der polyedrischen Formen ein, das ungleichförmige Wachsthum führt offenbar zu Spannungen, die dadurch ausgeglichen werden, dass an der Linie, wo eine Wand die andere scheidet, die Cohaesion im Inneren der Hautsubstanz aufgehoben wird; es entsteht ein Riss, welcher den angedeuteten Verhältnissen entsprechend die Form eines dreiseitigen Prismas mit concaven Seiten annimmt (Fig. 57 *z*); er füllt sich mit Gas, und stellt nun einen der so gewöhnlichen Intercellularräume dar, die im Parenchym ein continuirliches System von engen Canälen bilden. Nicht selten wachsen nun die den Intercellularraum umgrenzenden Wandstücke lebhaft fort; dadurch wird dieser erweitert, die Zellen nehmen unregelmässige Umrisse an oder erscheinen im Querschnitt sternförmig, nur mit kleinen Flächenstücken einander berührend (Parenchym auf der Unterseite vieler Laubblätter an Dicotylen, Stengel von Juncus effusus). Auch mitten in der Wandfläche, wo keine andere Wand sie schneidet, können Spaltungen der homogenen Lamelle örtlich eintreten, zuweilen beschränken sich diese auf engumgrenzte Stellen, die dann als flache Höhlungen in der sonst homogenen Scheidewand zu erkennen sind. [1]) In anderen Fällen erfolgt die Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen so, dass nur einzelne rundliche Stellen ungespalten bleiben, die getrennten Stücke wachsen lebhaft durch intercalares Wachsthum fort und es entstehen schlauchartige Ausstülpungen der benachbarten Zellen, die in der Mitte noch die ursprünglich ungespaltenen Hautstücke als Scheidewände erkennen lassen (Fig. 58). In noch anderen Fällen folgt auf die partielle Spaltung der Scheidewand ein örtliches Wachsthum der beiden Lamellen (oder nur einer) so, dass eine in den Zellraum hineinwachsende Einfaltung entsteht, wie Fig. 59 *f* zeigt. Bei manchen Arten der Gattung Spirogyra endlich spaltet sich die Querwand zwischen je zwei Zellen in zwei Lamellen, deren jede nun in eigenthümlicher Weise wächst, es wird eine Einstülpung nach dem Innern der Zelle hin gebildet, die dann, wenn

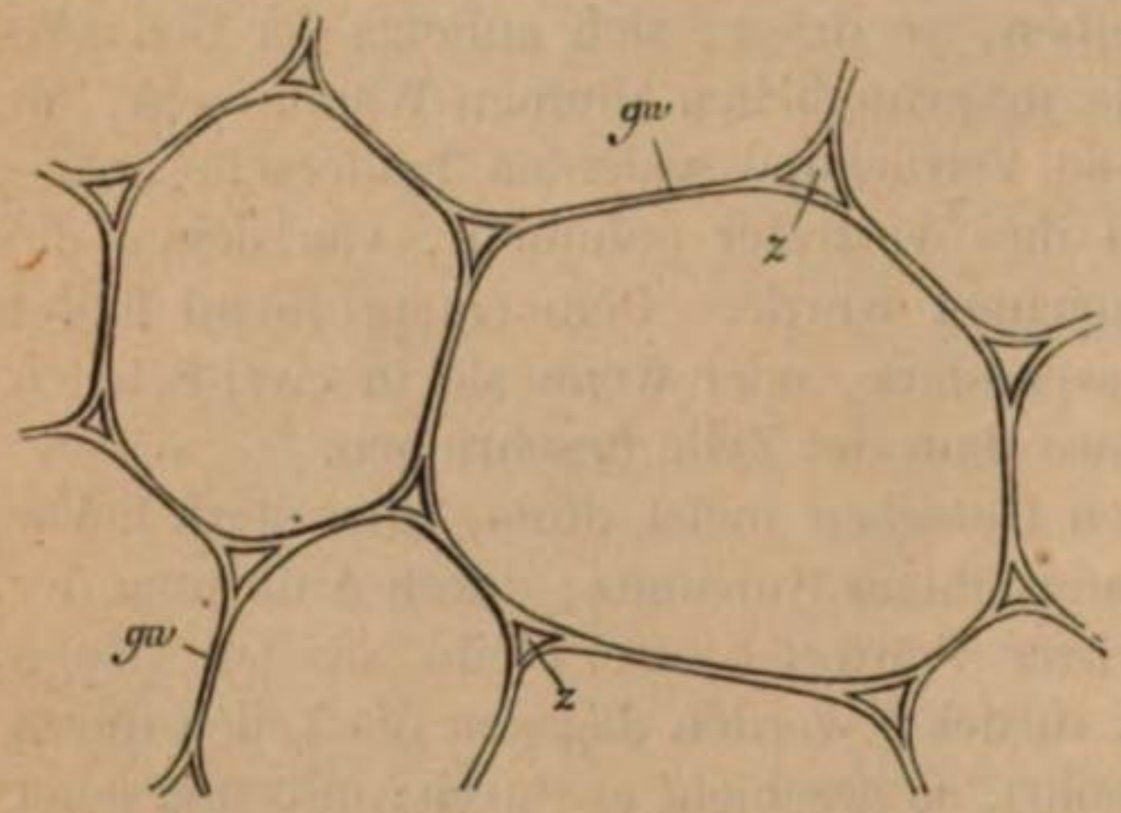


Fig. 57. Querschnitt durch das saftige Parenchym des Stammes von Zea Mais; *gw* gemeinsame Scheidewand je zweier Zellen; *z* durch Spaltung derselben entstandener Intercellularraum (550).

---

1) Ich möchte hierher die von Anderen als gehöfte Tüpfel bezeichneten Bildungen im Blattparenchym von Pinus Pinaster rechnen (vergl. Fig. 59 *t*) und die betreffende Abbildung bei den Coniferen im II. Buch). Dass diese Bildungen keine gehöften Tüpfel sind, folgt mit Wahrscheinlichkeit aus dem Umstande, dass sie innerhalb des äusseren Hofes zuweilen (auf der Flächenansicht) zwei Tüpfel zeigen; diese sind wahrscheinlich nicht durchbohrt.

die Nachbarzellen sich trennen, etwa wie ein vorher eingestülpter Handschuhfinger herausgestülpt wird. — Wenn bei allseitig verbundenen Gewebezellen die einfachen Wände sich überall (wohl immer von den anfänglichen Intercellularräumen ausgehend) in zwei Lamellen spalten und sich abrunden, so tritt auf diese Weise eine völlige Auflösung des Gewebes in isolirte Zellen ein, das Gewebe wird zu einem blossen Zellhaufen; so geschieht es im Fleische mancher saftiger Früchte (z. B. bei den Schneebeeren im Winter); künstlich kann diese Trennung zuweilen durch anhaltendes Kochen im Wasser herbeigeführt werden (Kartoffelknollen).

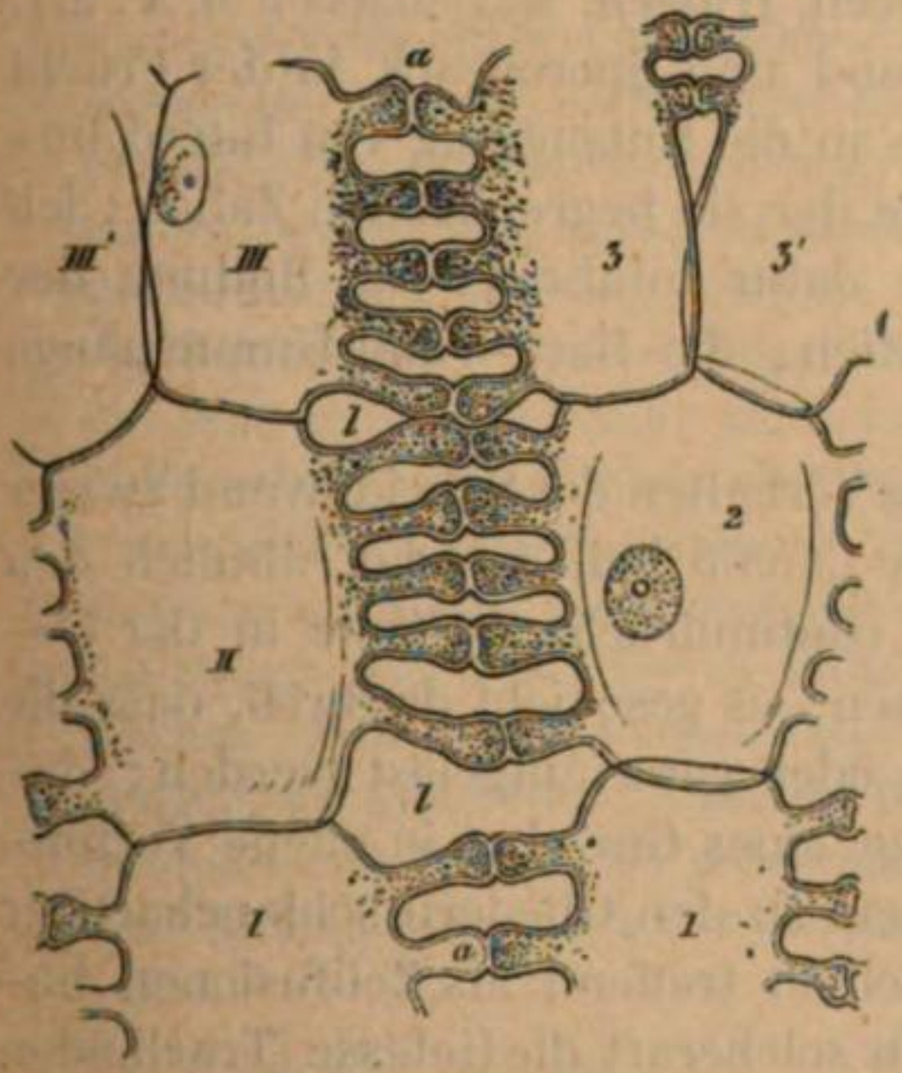


Fig. 58. Zwei radial verlaufende Zellreihen (*I*, *II*, *III* und 1, 2, 3) des Rindenparenchyms der Wurzel von Sagittaria sagittifolia im Querschnit; *a* die Ausstülpungen, *c* die Hohlräume zwischen diesen (etwa 350).

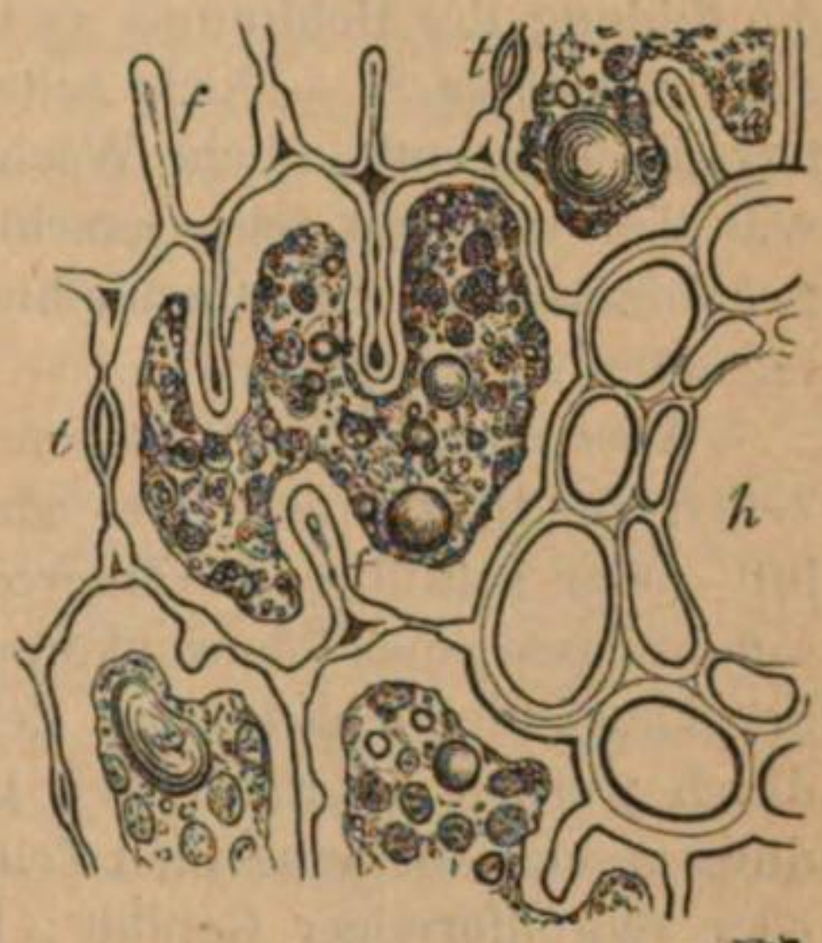


Fig. 59. Aus einem Querschnitt des Blattes von Pinus pinaster; *h* Hälfte eines Harzganges, links daneben Chlorophyll führende Parenchymzellen mit Einfaltungen *f* der Haut; *t* tüpfelähnliche Bildungen (der Inhalt der Zellen durch Glycerin contrahirt, er enthält Oeltropfen) (800).

Diese Spaltungen der Zellhaut haben manche Schriftsteller zu der Annahme veranlasst, dass dieselbe gleich anfangs, obgleich es optisch nicht zu erkennen ist, aus zwei Lamellen bestehe; diese Annahme ist aber überflüssig, denn es genügt, dass durch das ungleichförmige Wachsthum Spannungen entstehen, welche die Cohaesion in der Mitte der Hautdicke, wo sie wahrscheinlich ohnehin geringer ist, unterbrechen; die Entstehung der Scheidewände in Gewebezellen, die durch Zweitheilung sich vermehren, fordert keineswegs die Annahme, dass sie aus zwei Lamellen ursprünglich zusammengesetzt seien; in diesem Falle würde man bei sorgfältiger Erwägung der Verhältnisse solcher Gewebe, wo zahlreiche Theilungen einander folgen und später Intercellularräume auftreten, zu ungemein complicirten Annahmen (die noch dazu dem Wachsthum durch Intussusception widersprächen) hingeführt werden. Selbst in solchen Fällen, wo der Gewebeverband der Zellen durch Verwachsung ursprünglich getrennter Zellen (die nicht Schwestern sind) zu Stande kommt, ist die Vereinigung der Häute so innig, dass keine Grenzlinie mehr wahrzunehmen ist und die Bildung einer Mittellamelle auch in solchen Fällen [1]) beweist, wie die Bildung der Mittellamelle überhaupt, dass die hypothetische Grenzfläche nicht besteht, dass die Spaltung der homogenen Lamelle eine Folge

1) Beispiele s. bei Hofmeister: Handbuch I. p. 262—263.

verschiedenen Wachsthums auf ihren beiden Seiten ist. Sowohl die Art und Weise, wie die Spaltungen der homogenen dünnen Scheidewände auftreten, als auch die Bildung der Mittellamelle dicker Wände sprechen gegen die Annahme einer urprünglich doppelten Scheidewand bei den Gewebezellen. [1])

Die Spaltung der Scheidewände und das Wachsthum der nun getrennten Lamellen derselben führt zu mannigfaltigen Configurationen im Inneren der Gewebe, die man sämmtlich unter den Begriff der Intercellularräume subsumiren kann. Dahin gehören vor Allem die grossen luftführenden Lücken im Gewebe vieler Wasser- und Sumpfpflanzen (Nymphaeaceen, Irideen, Marsiliaceen u. v. a.), die Bildung des Hohlraums zwischen Kapselwand und Sporensack in der Frucht der Laubmoose. [2]) — Nicht selten knüpfen sich an die Entstehung von Intercellularräumen eigenthümliche Wachsthumsvorgänge der sie begrenzenden Zellen; ich will hier nur drei sehr verschiedene Beispiele dafür anführen: die Bildung der Spaltöffnungen, die Athemhöhlen der Marchantien, die Harz- und Gummigänge (s. unten).

Aber noch auf ganz andere Weise trägt das Verhalten der Scheidewand zweier Zellen zur Herstellung luft- oder saftführender Canäle bei, welche, ähnlich den luft- oder saftführenden Intercellularräumen, continuirliche Systeme in der Gesammtmasse eines Pflanzenkörpers bilden können: es geschieht dadurch, dass die Scheidewände benachbarter Zellen theilweise oder ganz aufgelöst werden; dadurch werden die Höhlungen langer Zellenzüge eines Gewebes in offene Verbindung gesetzt, die einzelnen Zellen selbst werden zu den Gliedern schlauchartiger oder röhrenförmiger Gebilde; Unger hat dieselben treffend als Zellfusionen bezeichnet. Im Holz der Fibrovasalstränge werden solcherart die Gefässe (Tracheiden Sanio's) gebildet, deren Protoplasma und Zellsaft verschwindet; sie führen Luft; im Bastkörper der Fibrovasalstränge dagegen kommt die theilweise Resorption der Querwände seltener zu Stande, auch wird hier der wässrig schleimige Inhalt der Zellen nicht durch Luft ersetzt; die zwischen den Zellen einer Reihe hergestellte Communication dient vielmehr einer rascheren Bewegung des saftigen Inhalts auf weitere Strecken hin; diese in morphologischer Beziehung den Holzgefässen vergleichbaren Zellfusionen sind die Siebröhren. Auch die Milchsaftgefässe sind als Zellfusionen zu bezeichnen; sie entstehen durch sehr frühzeitige und vollständige Auflösung der Scheidewände benachbarter Zellen geradliniger oder vielfach verzweigter Zellenzüge im Inneren verschiedener Gewebesysteme.

Hier sollten indessen die Zellfusionen nur des Contrastes wegen den Intercellularräumen entgegengestellt werden, eine genauere Betrachtung derselben wird sich besser der Darstellung der Gewebesysteme anschliessen (s. § 14).

a) »Intercellularsubstanz und primäre Zellhaut.« Diese oben berührten Fragepuncte konnten nur so lange zu verschiedenen Ansichten führen, als man noch annahm, die ursprüngliche, dünne Lamelle zwischen zwei benachbarten Gewebezellen sei

---

1) Eine weitere Ausführung dieses Satzes ist hier nicht möglich. Ich erinnere hier nur an die Spaltbarkeit der Krystalle, als an einen analogen Fall; die Spaltungsflächen sind durch die Molecularstructur vorgezeichnet, aber zwischen ihnen und wirklichen, noch so feinen Spalten ist ein grosser Unterschied.

2) Die weiten Luftcanäle im Stamm der Equiseten, Gräser, Alliumarten, Umbelliferen, Compositen entstehen dagegen durch Aufhören des Wachsthums innerer Parenchymmassen und Vertrocknen derselben, während die umliegenden Gewebe fortwachsen; jene werden zerrissen.

doppelt, und so lange man glaubte, die Schichtung der Haut werde durch Apposition neuer Schichten herbeigeführt. — Der Ausspruch, die ursprüngliche dünne Scheidewand zwischen zwei Gewebezellen sei eine Doppellamelle, kann doch nur zweierlei Sinn haben: entweder man meint, die Lamelle bestehe aus Molecularschichten und zwei derselben enthielten zwischen sich die ideale Grenzfläche beider den Nachbarzellen zukommenden Lamellen; oder aber man meint, es bestehe daselbst wirklich eine Unterbrechung des molecularen Zusammenhangs, es sei von Anfang an eine wirkliche Spalte da; die letzte Annahme ist ungerechtfertigt, da sie auf keiner Beobachtung beruht, ihr widerspricht zudem die Wahrnehmung schwacher Grenzlinien zwischen Schichten, die dennoch molecular vereinigt sind und keine Spalten zwischen sich haben, so die Schichten dicker Zellhäute und der Stärkekörner hier sind keine Spalten und dennoch sieht man die Schichtgrenzen, warum sollte man die supponirte wirkliche Spalte in der ursprünglichen Scheidewand nicht sehen? — Nimmt man nun die erste Alternative als richtig an, betrachtet man die Zusammensetzung aus zwei Lamellen als eine bloss ideale, so handelt es sich fortan um einen blossen Wortstreit, bezüglich der Intercellularsubstanz; denn ist die ursprüngliche homogene Scheidewand, wenn auch aus Molecularschichten bestehend, doch überall durch Molecularkräfte zusammengehalten, die supponirte Grenzfläche keine Unterbrechung der Molecularstructur, so erscheint die Einlagerung einer differenten Substanz (Intercellularsubstanz) daselbst als ein Vorgang des gewöhnlichen Wachsthums durch Intussusception. — Dass auch bei nachträglicher Zusammenlagerung vorher getrennter Zellen die Grenzlinie verschwindet, beweist, dass die äusseren Molecularschichten bereits vorhandener Zellhäute noch in moleculare Verbindung treten können. Wird nun in solchen Fällen später eine differente Mittellamelle gebildet, so ist das der schlagendste Beweis gegen die Deutung derselben als primäre Zellhaut. Man versuche es ferner, die Theorie der primären Zellhaut festhaltend, auf dem Papier die Verhältnisse eines sich entwickelnden Holzgewebes z. B. Schritt für Schritt zu construiren, so wird man

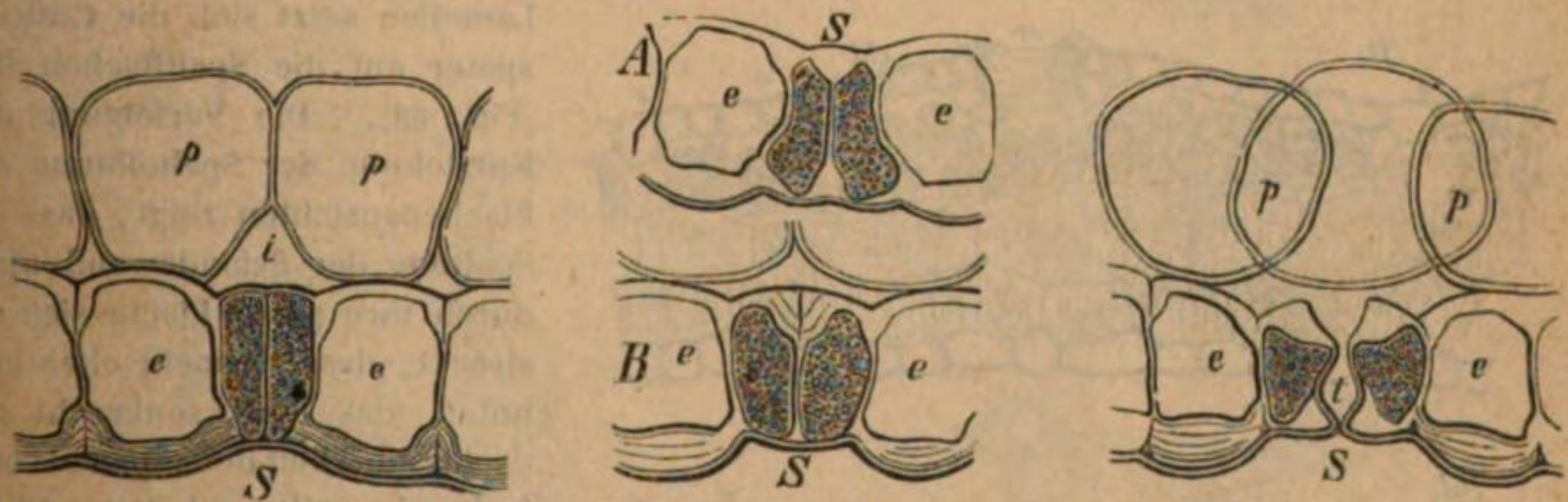


Fig. 60–63. Entwickelung der Spaltöffnungen des Blattes von Hyacinthus orientalis, im Querschnitt gesehen (800).

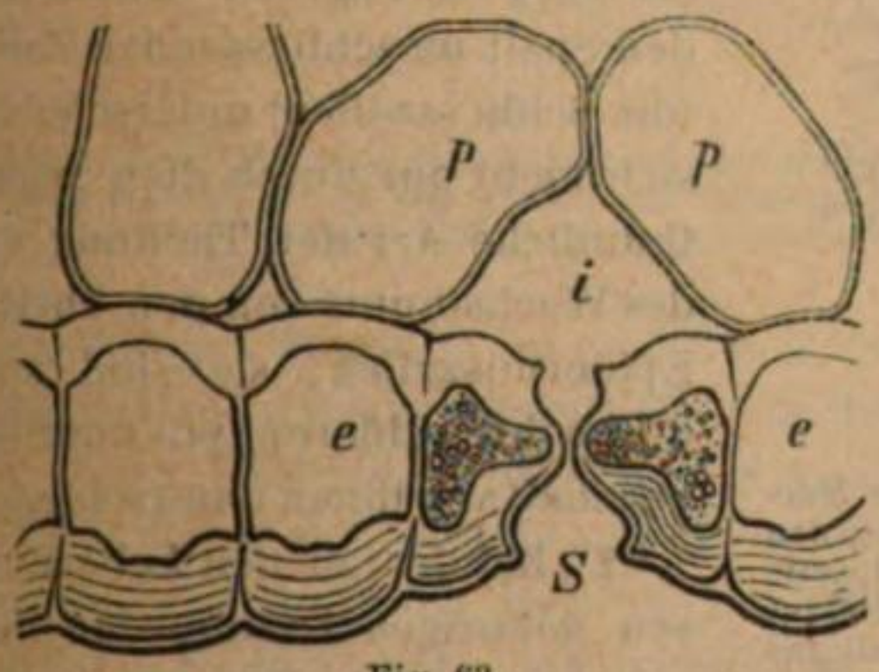


Fig. 63.

sofort auf Schwierigkeiten stossen, welche bei der Annahme, dass die Mittellamelle einfach das Resultat nachträglicher Differenzirung der Zellhaut ist, nicht auftreten. [1]

b) Nachtrag zu den Intercellularräumen. Mit der Entstehung der letzteren hängt, wie erwähnt, sehr oft eine eigenthümliche, von dem übrigen Gewebe ganz verschiedene Ausbildung der aus einander weichenden Zellen zusammen, so dass der Intercellularraum sammt seiner Umgebung gewissermassen eine besondere Ge-

1) Man vergl. ferner H. v. Mohl: Die vegetabil. Zelle p. 196. — Wiegand: Intercellularsubstanz und Cuticula; Braunschweig 1850. — Schacht: Lehrbuch der Anat. und Phys. I. p. 108. — Hofmeister: Handbuch I. p. 266.

webeform oder ein Organ zu bestimmtem Zweck darstellt. Die Betrachtung einiger derartiger Fälle wird besonders geeignet sein, dem Anfänger zu zeigen, wie auch auf dem Gebiete der Gewebebildung morphologisch ähnliche oder gleichwerthige Vorgänge zu physiologisch ganz verschiedenen Resultaten führen; ein Satz, den wir im 3. Kapitel und im III. Buch ausführlicher und allgemeiner behandeln werden.

1) Unter den Begriff der Intercellularräume fällt auch die Spalte der Spaltöffnungen der Epidermis, und ihre Entstehung ist besonders geeignet, einen Einblick in die Bildung eines Intercellularraumes zu gewähren. Ich wähle die Spaltöffnungen auf den Blättern von Hyacinthus Orientalis als Beispiel. Fig. 60—63 sind Querdurchschnitte, senkrecht auf der Oberfläche des Blattes; *e e* überall die Epidermiszellen, *p p* das Blattparenchym. Die Spaltöffnung (*S*) bildet sich aus einer kleineren Epidermiszelle, welche sich durch eine senkrecht auf der Blattfläche stehende Wand in zwei gleiche Schwesterzellen theilt; in Fig. 60 *S* hat dies so eben stattgefunden; die Scheidewand ist gebildet,[1]) sie erscheint als sehr dünne einfache Lamelle; diese letztere gewinnt bald grössere Dicke und besonders da, wo sie aussen und innen die Wand der Mutterzelle rechtwinkelig trifft, verdickt sie sich stärker (Fig. 61 *A*); anfangs erscheint die Verdickungsmasse völlig homogen; später erkennt man eine Andeutung von Schichtung und die erste Spur einer Trennung der noch einfachen Lamelle in zwei Lamellen (Fig. 61 *B*); in Fig. 62 (*t*) ist die Spaltung bereits vollendet, die getrennten Lamellen wachsen nun in eigenthümlicher Weise fort, so dass eine in der Mitte enge, aussen und innen erweiterte Spalte zu Stande kommt, welche den Intercellularraum *i* (die Athemhöhle) mit der äusseren Luft verbindet (Fig. 63). Es ist der Erwähnung werth, dass vor der Theilung der Mutterzelle bereits eine deutliche, nicht allzudünne Cuticula diese gleich den Nachbarzellen der Epidermis überzieht. Sie ist zumal auch in dem Zustand *B* Fig. 61 noch in ihrer Continuität kenntlich; bei der Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen reisst sie zuletzt durch (Fig. 62), und durch Cuticularisirung der äussersten Schicht der nun getrennten Lamellen setzt sich die Cuticula später auf die Spaltflächen fort (Fig. 63). Die Verfolgung der Entstehung der Spaltöffnung auf Flächenansichten zeigt, dass die Spaltung der Scheidewand nich durch ihre ganze Fläche sich erstreckt, dass vielmehr oben und unten (das Blatt senkrecht gedacht) ein Theil derselben als einfache Lamelle erhalten bleibt (vergl. § 14. Fig. 73). Die beiden den Spalt umschliessenden Zellen (die Schliesszellen) unterscheiden sich nicht nur durch diese eigenthümliche Art der Theilung und des Wachsthums von den übrigen Epidermiszellen, sie sind auch durch ihren Chlorophyll- und Stärkegehalt von ihnen unterschieden.

2) Bei der zu den Lebermoosen gehörigen Familie der Marchantien ist die Entstehung und Structur der Spaltöffnungen *sp*

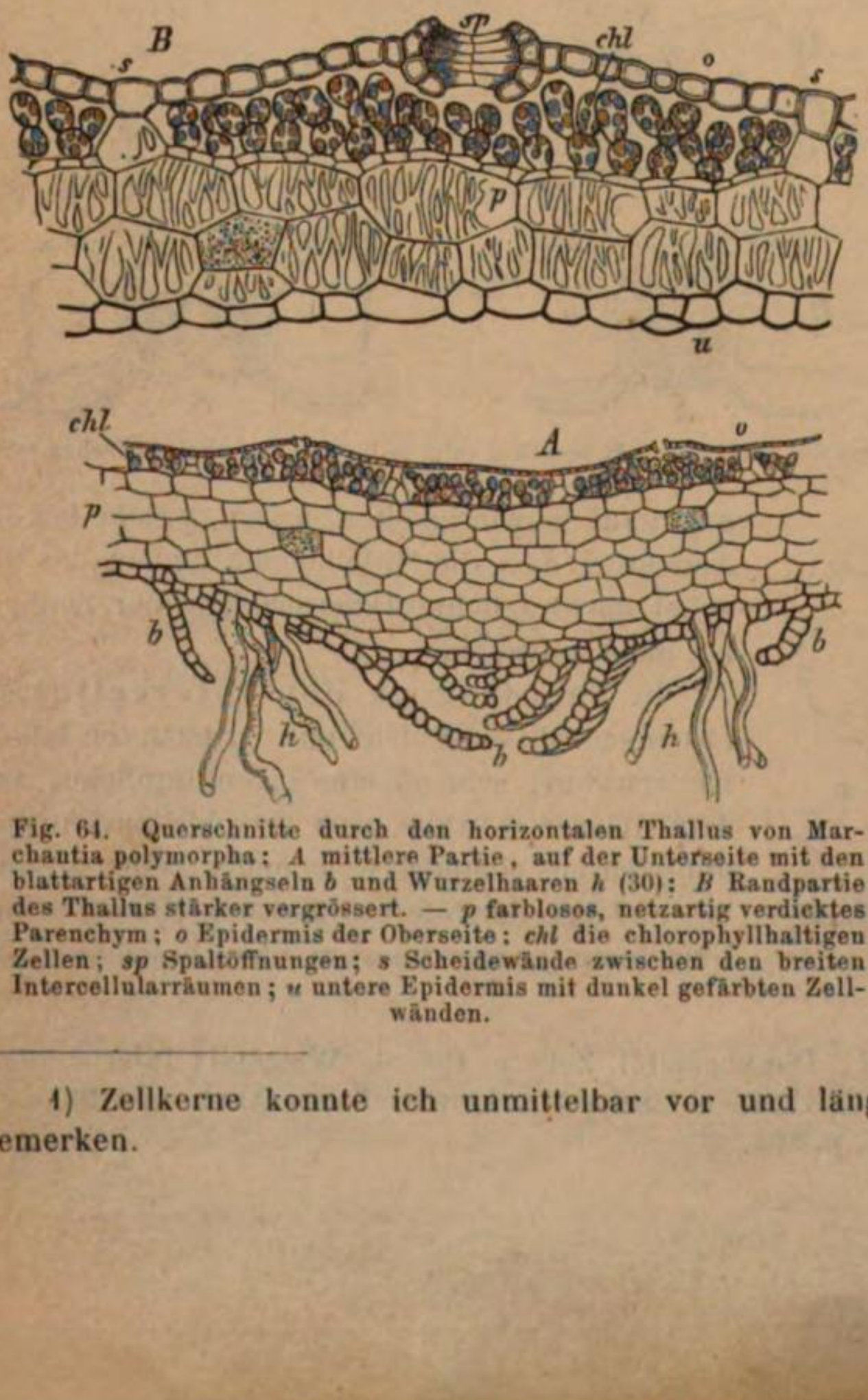


Fig. 64. Querschnitte durch den horizontalen Thallus von Marchantia polymorpha: *A* mittlere Partie, auf der Unterseite mit den blattartigen Anhängseln *b* und Wurzelhaaren *h* (30): *B* Randpartie des Thallus stärker vergrössert. — *p* farbloses, netzartig verdicktes Parenchym; *o* Epidermis der Oberseite; *chl* die chlorophyllhaltigen Zellen; *sp* Spaltöffnungen; *s* Scheidewände zwischen den breiten Intercellularräumen; *u* untere Epidermis mit dunkel gefärbten Zellwänden.

1) Zellkerne konnte ich unmittelbar vor und längere Zeit nach der Theilung nicht bemerken.

(Fig. 64 *B*) viel complicirter, davon indessen später; hier sei uur hervorgehoben, dass schon vor der Anlegung derselben die Epidermiszellen sich von den darunterliegenden ablösen, und zwar so, dass die Trennungsflächen (von oben gesehen) rhomboidische Felder unter der Epidermis darstellen, welche durch Wände ungetrennter Zellen (*ss* Fig. 64 *B*) von einander abgegrenzt sind. Diese ganze Zellenschichten trennenden Intercellularräume, deren jeder in seiner Mitte durch eine Spaltöffnung nach aussen mündet, sind nun dazu bestimmt, das chlorophyllhaltige Gewebe dieser Pflanzen in sich aufzunehmen. Die den Boden des flächenartig ausgebreiteten Intercellularraumes darstellende Zellschicht nämlich treibt (nach wiederholten Theilungen senkrecht zur Fläche) Ausstülpungen aufwärts in den Hohlraum; diese wachsen, ähnlich manchen Fadenalgen, fort, theilen und verzweigen sich und bilden Chlorophyllkörner, während alles übrige Gewebe dieser Pflanzen kein Chlorophyll erzeugt.

3) Die Entstehung der Harz- und Gummigänge[1]) beruht ebenfalls auf der Bildung von Intercellulargängen mit besonderer Ausbildung der sie umgrenzenden Zellen. Da ich auf ihr sonstiges Verhalten noch zurückkomme, so genügt es, dass zu unseren gegenwärtigen Betrachtungen Passende an einem Beispiel hervorzuheben. Fig. 65 zeigt derartige Gänge im Querschnitt junger Stengeltheile von Hedera Helix. Zustände wie in *B*, *C* zeigen deutlich, dass der Intercellularraum durch Auseinanderweichen von 4—5 Zellen entsteht und dass diese letzteren, durch ihren trüben, körnigen Inhalt ausgezeichnet, sich durch Theilungen vermehren; auf eine derartige nachträgliche Vermehrung und entsprechendes Wachsthum der den Gang umgrenzenden Zellen ist auch die Bildung der viel weiteren Gänge (*D* und *E*) zurückzuführen. Durch das Wachsthum der den Intercellulargang umgrenzenden Zellen sowie durch die Art ihrer Theilungen, ihres Inhalts und durch den Umstand, dass sie einen

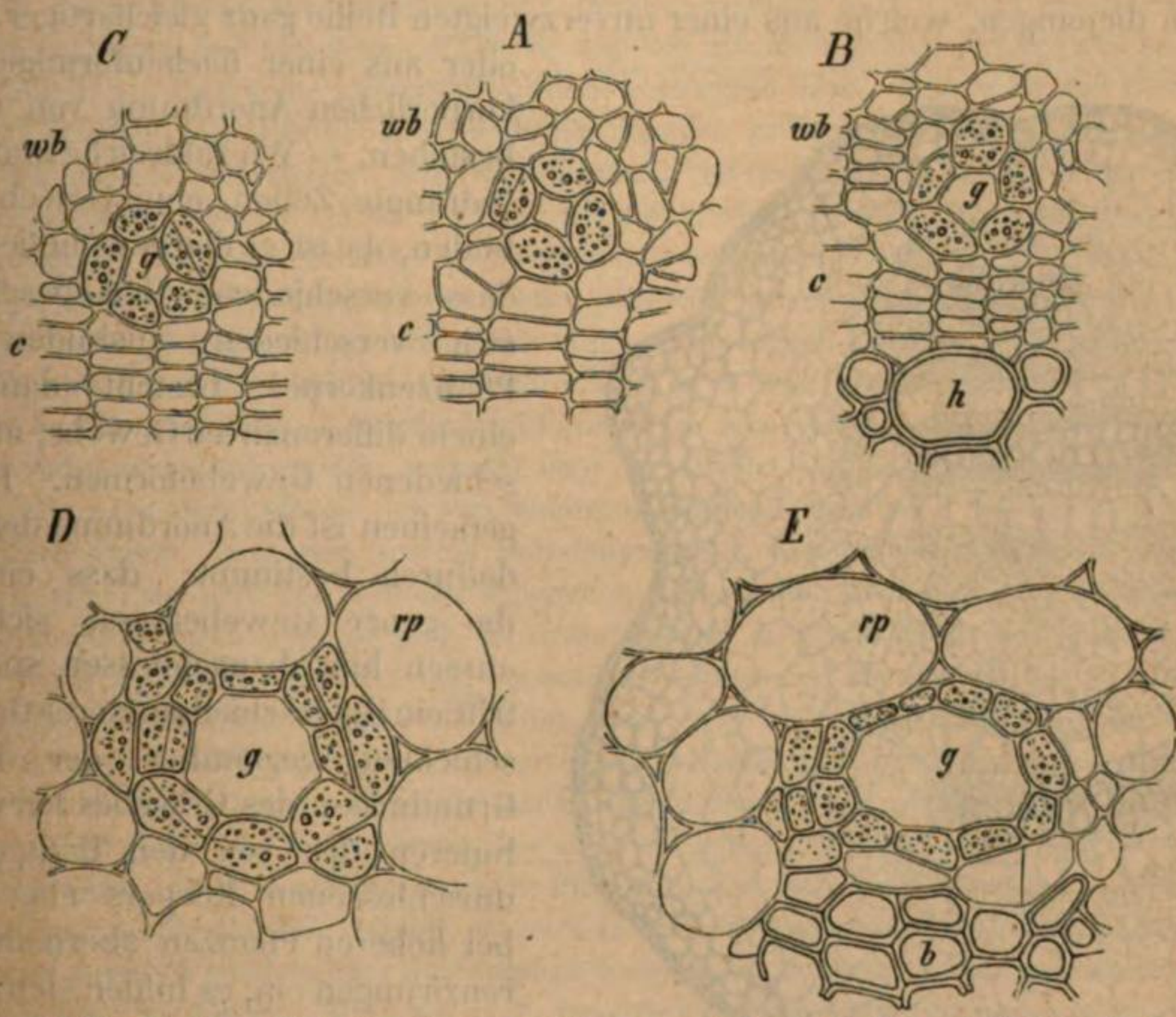


Fig. 65. Saftführende Intercellulargänge im jungen Stamme von Hedera Helix (Querschnitt 800). *A*, *B*, *C* zeigen junge Gänge, (*g*) an der Grenze von Cambium *c* und Weichbast *wb* gelegen; *h* Holz. — *D* und *E* grössere und ältere Gänge (*g*) an der Grenze von Bast (*b*) und Rindenparenchym (*rp*) liegend.

1) Vergl. N. Müller 1867 in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V.

eigenthümlichen Saft in den Gang hinein ausscheiden, erscheint ein derartiges Gebilde als eine individualisirte Partie des Gewebes, die sich von ihrer Umgebung scharf abzeichnet und ihre eigene physiologische Bedeutung hat.

§ 13. Verschiedenheit der Gewebeformen. Die ganze Masse des Zellgewebes, welches den Körper einer Pflanze darstellt, kann gleichartig oder ungleichartig sein; im ersten Fall sind sämmtliche Zellen einander ähnlich, ihre Verbindungsweise überall gleichartig. Dieser Fall ist im Pflanzenreich selten, und nur die einfachsten Gewächse sind so gebaut. Da in einem homogenen, nicht differenzirten Gewebe alle Zellen unter einander gleich sind, so ist ihre Vereinigung zu einem Ganzen physiologisch und morphologisch von sehr untergeordneter Wichtigkeit, weil jede Zelle den Charakter des ganzen Gewebes repräsentirt; daher geschieht es in diesen Fällen nicht selten, dass die Zellen sich wirklich isoliren, vereinzelt fortleben; man spricht dann von einzelligen Pflanzen; nur wenig höher stehen diejenigen, welche aus einer unverzweigten Reihe ganz gleichartiger Zellen, oder aus einer flächenförmigen oder körperlichen Anordnung von solchen bestehen. — Wo zahlreiche und dichtgedrängte Zellen eine Gewebemasse bilden, da ist es der gewöhnliche Fall, dass verschiedene Gewebeschichten sich verschieden ausbilden: der Pflanzenkörper besteht dann aus einem differenzirten Gewebe, aus verschiedenen Gewebeformen. Im Allgemeinen ist die Anordnung derselben dadurch bestimmt, dass einerseits die ganze Gewebemasse sich nach aussen hin abzuschliessen sucht, es tritt ein Unterschied äusserer Gewebeschichten gegenüber der inneren Grundmasse des Gewebes hervor; im Inneren des von den Hautgeweben umschlossenen Körpers aber treten bei höheren Pflanzen abermals Differenzirungen ein, es bilden sich strangförmige Anordnungen von Zellen, umgeben von einem zwischen ihnen und der Haut liegendenden Grundgewebe; jene Gewebestränge (in einem bestimmten Fall als Fibrovasalstränge bezeichnet) folgen in ihrem Längsverlauf im Allgemeinen der Axe des stärksten Wachsthums, welches ihrer Differenzirung unmittelbar vorausgeht. Sowohl die Hautschicht als die Stränge und die dazwischen liegende Grundmasse des Gewebes sind aber gewöhnlich in sich nicht gleichartig; das Hautgewebe selbst differenzirt sich oft in Gewebeschichten von verschiedener Natur, jeder Strang thut dasselbe in verschiedener Weise und meist in noch höherem Grade. Auf diese

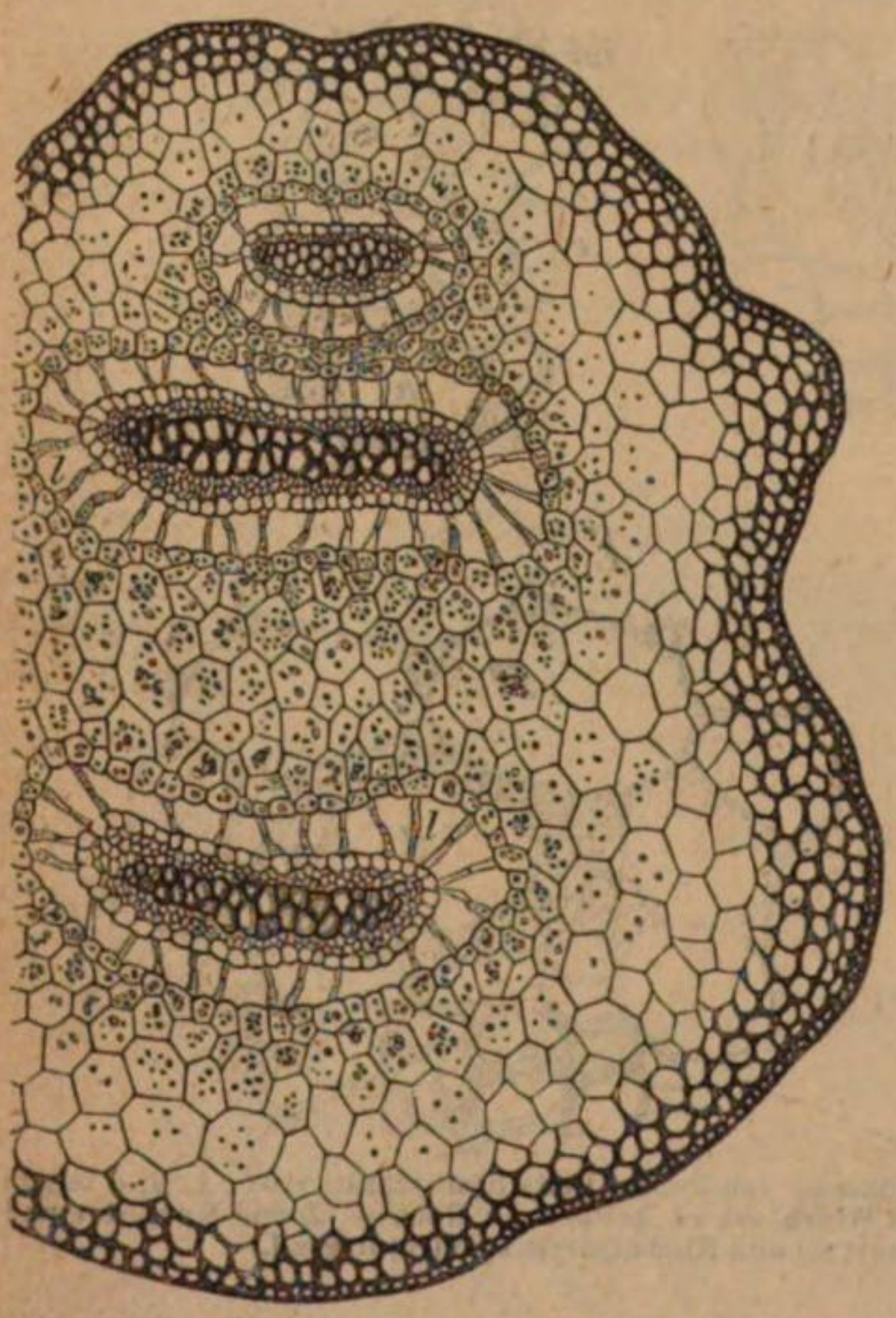


Fig. 66. Querschnitt des Stammes von Selaginella inaequalifolia: Das aus mehreren Zellschichten bestehende Hautgewebe hat dunkelgefärbte dicke Zellwände; das dünnerwandige Grundgewebe umhüllt drei Fibrovasalstränge, die durch grosse Intercellularräume (*l*) von ihm getrennt sind (60).

Art treten bei höheren Pflanzen an die Stelle verschiedener Gewebeschichten Systeme von Gewebeformen, die wir einfach als Gewebesysteme bezeichnen können: wir finden also für gewöhnlich ein Hautsystem, ein Strangsystem und das System des Grundgewebes zwischen ihnen. Aber überall, wo in einem Pflanzenkörper eine derartige Differenzirung der Gewebe hervortritt, da findet diese erst nachträglich statt; ursprünglich besteht die ganze Masse eines wachsenden Pflanzentheils (Stamm, Blatt, Wurzel) immer aus einem gleichartigen Gewebe, aus welchem durch verschiedene Ausbildung seiner Schichten jene Gewebesysteme hervorgehen; man kann dieses noch nicht differenzirte Gewebe der jüngsten Pflanzentheile als Urgewebe jenen anderen gegenüberstellen. [1])

Innerhalb eines jeden Gewebesystems können die Zellen in sehr verschiedener Weise geformt und angeordnet, ihr Inhalt und ihre Zellhaut verschieden ausgebildet sein, sie können in jedem System theilungsfähig oder theilungsunfähig sein. [2]) Sind die Zellen an den Enden zugespitzt und viel länger als breit, zugleich mit ihren Enden zwischen einander eingeschoben, so dass keine Intercellularräume vorhanden sind, dann wird das Gewebe als Prosenchym bezeichnet; sind die Zellen dagegen reihenweise angeordnet, mit breiten Flächen einander begrenzend, dünnwandig, nicht viel länger als breit, und bilden sie Intercellularräume, so stellen sie ein parenchymatisches Gewebe dar. Beiderlei Gewebeformen gehen vielfach in einander über und in dem Gebrauch des Wortes Parenchym herrscht ausserdem bei den Pflanzenanatomen eine peinliche Unbestimmtheit. — Manche Gewebeformen lassen sich überhaupt nicht unter einen dieser beiden Begriffe, wenn sie irgend etwas Bestimmtes bezeichnen sollen, subsumiren; so z. B. das Gewebe der Pilze und Flechten, selbst das der Fucaceen. — Sowohl im Parenchym wie im Prosenchym können die Zellen dickwandig oder dünnwandig, verholzt oder unverholzt, kann der Inhalt saftig oder Luft sein. Es wäre zweckmässig den von Mettenius gebrauchten Namen Sclerenchym dahin zu verallgemeinern, dass man sowohl parenchymatisch wie prosenchymatisch verbundene Zellen, wenn sie nicht nur verdickt, sondern auch hart sind, als Sclerenchym bezeichnete; so hätte man Sclerenchym im Kork, im Grundgewebe (z. B. die dunklen Stränge im Stamm von Pteris aquilina), im Holz; die sogenannten Steinzellen im Fleisch der Birne würden ebenfalls diesen Namen tragen. Mit einem Wort, man sollte mit diesem Namen nicht ein Gewebesystem, sondern nur eine physiologische Eigenschaft bestimmter Zellen eines Gewebesystems bezeichnen. — Sind die Zellen eines Gewebes sämmtlich oder meist theilungsfähig, so ist es ein Theilungsgewebe (Meristem nach Nägeli), sind sie es nicht, so ist es ein Dauergewebe. Das Urgewebe jüngster Pflanzentheile ist immer Meristem und kann als Urmeristem unterschieden werden, da auch in älteren Pflanzentheilen einzelne Gewebepartien merismatisch bleiben oder nachträglich werden, sie können als Folgemeristem bezeichnet werden. Es gab eine Zeit, wo man diese Gewebe als Cambium bezeichnete; die ursprüngliche Bedeutung dieses Wortes aber wird zweckmässig festgehalten; es bedeutet dann

---

1) Es dürfte nicht überflüssig sein, hier einstweilen zu bemerken, dass Mark und Rinde weder Gewebeformen noch Gewebesysteme, sondern ganz unbestimmte, undefinirbare Begriffe sind; man spricht z. B. von Rinde bei Thallophyten in einem ganz anderen Sinne als bei Gefässpflanzen, die Rinde der Monocotylen ist etwas anderes als die der Coniferen und Dicotylen; bei letzteren hat das Wort einen ganz anderen Sinn für junge und für ältere Stammtheile. Aehnlich ist es mit dem Mark.

2) Eine Aufzählung der Nomenclatur der Gewebe hätte hier keinen Nutzen; ich werde bei der Darlegung des Sachverhaltes selbst theils in den nächstfolgenden Paragraphen, theils auch erst im II. Buche, je nachdem die Betrachtung der verschiedenen Objecte und Verhältnisse es mit sich bringt, auf die Kunstausdrücke hinweisen. Ich halte mich dabei, wenn auch mit geringen Abweichungen an die von Nägeli (Beiträge zur wiss. Botanik 1858, Heft I) vorgeschlagenen Benennungen und Unterscheidungen.

speciell nur diejenige merismatische Schicht im Gewebe älterer Pflanzentheile, durch welche das Dickenwachsthum der Dicotylen und Coniferen bewirkt wird. — Die Anordnung der Zellen kann entweder eine einfache Zellenreihe liefern, die man als Zellenlinie der Zellfläche gegenüberstellt, wo die Zellen eine aus einer Schicht bestehende Lamelle bilden. Sind die Zellen nach allen Richtungen hin verbunden, so hat man eine körperliche Anordnung, einen Gewebekörper. Ist der letztere in einer Richtung sehr verlängert, wächst er besonders an einem oder beiden Enden fort, und liegt er im Inneren eines anderen Gewebes, so ist es ein Gewebestrang; gewöhnlich sind die Zellen eines solchen in Richtung seiner Länge gestreckt, häufig prosenchymatisch, man hat dann Prosenchymstränge; die wichtigste Form derselben sind die bei den höheren Kryptogamen und Phanerogamen im Grundgewebe verlaufenden Fibrovasalstränge, deren Zellen meist langgestreckt, theils prosenchymatisch sind und welche Gefässe enthalten, d. h. lange Reihen verholzter Zellen, deren Querwände durchbrochen sind.

Gegenüber den Gewebesystemen in dem bisher betrachteten Sinn finden sich häufig noch Systeme von Zellen, welche in der mannigfaltigsten Weise bald im Grundgewebe, bald in den Fibrovasalsträngen und im Hautsystem verlaufen, ohne einem dieser Systeme eigenthümlich anzugehören, es sind dies die Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe, die Harz- und Gummigänge; die Drüsen können hier ebenfalls genannt werden. Diese Gewebeformen könnte man als vagirende den in bestimmte Systeme eingeordneten gegenüberstellen.

Da ich im II. Buch ohnehin über die Gewebesysteme der einzelnen Pflanzenklassen zu berichten habe, so genügt es hier, das Allgemeinste herauszuheben.

§ 14. Die Hautgewebe.[1]) Eine Differenzirung von Hautgewebe und innerem Grundgewebe kann selbstverständlich nur an Pflanzen und Pflanzentheilen hervortreten, welche aus einer körperlichen Gewebemasse bestehen; im Allgemeinen ist der Gegensatz beider um so deutlicher, je mehr der betreffende Pflanzentheil der Luft und dem Licht ausgesetzt ist, während unterirdische und submerse Theile ihn in geringerem Grade zeigen; auch ist gewöhnlich bei den zu längerer Lebensdauer bestimmten die Hautbildung eine vollkommenere. Der Unterschied von Haut und Grundgewebe kann nun dadurch hergestellt werden, dass die äusserlichen Zellenschichten bei sonst gleichem morphologischem Charakter nur durch die Dicke und Festigkeit ihrer Zellhäute sich auszeichnen, dabei meist kleiner sind als die tiefer nach innen liegenden; in diesem Falle pflegt eine scharfe Grenze beider Gewebe nicht hervorzutreten, die genannten Unterschiede machen sich nach und nach zunehmend geltend, je mehr die Zellschichten sich der Oberfläche nähern; so ist es unter den Algen gewöhnlich bei den Fucaceen und grösseren Florideen, so bei vielen Flechten und den Fruchtkörpern der Pilze; selbst am Stamm der Laubmoose ist die Hautbildung oft nur in dieser Weise angedeutet. — Eine weitere Ausbildung des Gegensatzes zwischen Haut und innerem Gewebe tritt dann hervor, wenn nicht nur eine scharfe Grenze zwischen beiden liegt, sondern auch eine wesentlich andere morphologische Ausbildung das Hautgewebe von dem inneren unterscheidet. Bei manchen Moosen und allen Gefässpflanzen ist wenigstens eine äussere Zellschicht als Hautgebilde in diesem Sinne zu unterscheiden, sie wird hier Epidermis genannt. An den echten Wurzeln und manchen wurzelähnlichen unterirdischen Stammtheilen, sowie bei vielen submersen

---

1) Durch die Einführung des Begriffes der Hautgewebe in der allgemeinen Fassung, wie ich ihn hier geltend mache, wird, wie ich glaube, einem wirklichen Bedürfniss der Histologie abgeholfen. Jedenfalls wird so eine Reihe histologischer Thatsachen, die bisher vereinzelt aufgeführt wurden, unter einen gemeinsamen und höheren Gesichtspunct gebracht.

Pflanzen überhaupt, ist sie nur wenig verschieden von dem darunter liegenden Gewebe; bei den meisten Stammtheilen und Blättern aber zeigt sie eine ganz besondere Ausbildung ihrer Zellen, dazu kommen die Spaltöffnungen und Haarbildungen der mannigfaltigsten Art. — In sehr vielen Fällen liegen unter der Epidermis Schichten oder Stränge von Zellen, welche zweckmässig mit unter den Begriff der Hautbildungen aufgenommen werden; es sind entweder prosenchymatische dickwandige Fasersträngе, welche offenbar zur grösseren Elasticität und Festigkeit der Peripherie des Organs beitragen, oder es sind eigenthümliche Zellenformen, die man als Collenchym bezeichnet hat, ausgezeichnet durch die Verdickung ihrer Wände an den Längskanten, wo je drei oder vier Zellen zusammentreffen und durch die grosse Quellungsfähigkeit dieser Verdickungsmassen; dieses Gewebe ist sehr häufig bei oberirdischen Stengeln und Blattstielen der Dicotylen, und wahrscheinlich trägt es bei zur Steigerung der Gewebespannung, welche zwischen Haut und Grundgewebe bei wachsenden Pflanzentheilen besteht.

Bei langlebigen und mit starkem Dickenwachsthum begabten Pflanzentheilen gewinnt das Hautsystem eine weitere Ausbildung durch die Entstehung des Korkes; er entsteht durch nachträglich, oft sehr spät eintretende Zelltheilung in der Epidermis selbst oder in den darunter liegenden Gewebeschichten und durch Verkorkung der neu entstehenden Zellen. Sehr häufig ist die Korkbildung eine sich beständig oder mit Unterbrechungen wiederholende, und wenn dies am ganzen Umfang gleichmässig geschieht, so entsteht eine geschichtete Korkhülle, das Periderm, welches die unterdessen gewöhnlich zerstörte Epidermis ersetzt und als Schutzmittel an Wirksamkeit übertrifft. Nicht selten greift aber die Korkbildung viel tiefer ein; es entstehen Korklamellen tief innerhalb des in die Dicke wachsenden Stammes, es werden Theile des Grundgewebes und der Fibrovasalstränge oder der später aus ihnen hervorgehenden Gewebemassen so zu sagen herausgeschnitten durch Korklamellen; da Alles was ausserhalb einer solchen liegt, abstirbt und vertrocknet, so sammelt sich endlich eine peripheriche Schicht vertrockneter Gewebemassen an, welche ihrer Form und ihrem Ursprung nach sehr verschieden sind; dieses an Nadelhölzern und vielen dicotylen Bäumen häufige Gebilde ist die Borke, das complicirteste Hautgebilde im Pflanzenreich.

a) Die Hautbildung der Thallophyten beschränkt sich meist darauf, dass die Zellen des Grundgewebes, je weiter nach aussen, desto fester und kleiner werden, häufig nehmen die Zellwände dunkle Färbungen an; so die äusseren Schichten des Rindengewebes vieler Flechten, die äusseren Schichten der Peridie bei Gastromyceten und Pyrenomyceten; am Hut mancher Hymenomyceten lässt sich die Hautschicht in grossen Stücken abziehen (Fig. 67). Bei geringer Ausbildung des Unterschieds von Rinde und Mark bei jenen Thallophyten kann es zweifelhaft erscheinen, ob man das äussere Gewebe als Rinde oder als Haut bezeichnen soll; bei grösserer Dicke des Rindengewebes aber ist die Haut von diesem meist zu unterscheiden. So wie bei höheren Pflanzen ist auch bei den Thallophyten die äusserste Zellschicht zur Bildung von Haaren geneigt.

Die Muscineen (Lebermoose, Sumpfmoose, Laubmoose) zeigen bezüglich der Hautbildung eine grosse Mannigfaltigkeit; während bei manchen anderen Lebermoosen kaum Andeutungen einer solchen vorkommen, tritt in der Gruppe der Marchantieen (Fig. 64) plötzlich eine vollständig entwickelte Epidermis mit Spaltöffnungen auf. Bei den Laubmoosen beschränkt sich die Hautbildung am belaubten Stengel darauf, dass die Zellen nach aussen hin enger und dickwandiger werden, dass ihre Wände tiefer roth gefärbt sind; die äusserste Schicht erzeugt oft zahlreiche lange Wurzelhaare (Fig. 68). — Bei den Sumpfmoosen

Sphagnum) dagegen nimmt eine äussere Zellschicht des Stammes oder 2—4 solche einen ganz abweichenden Charakter an; diese Zellen (*e* in Fig 69) haben dünne farblose Wände, sie sind viel weiter als die des inneren Gewebes; die Wandungen zeigen zuweilen dünne,

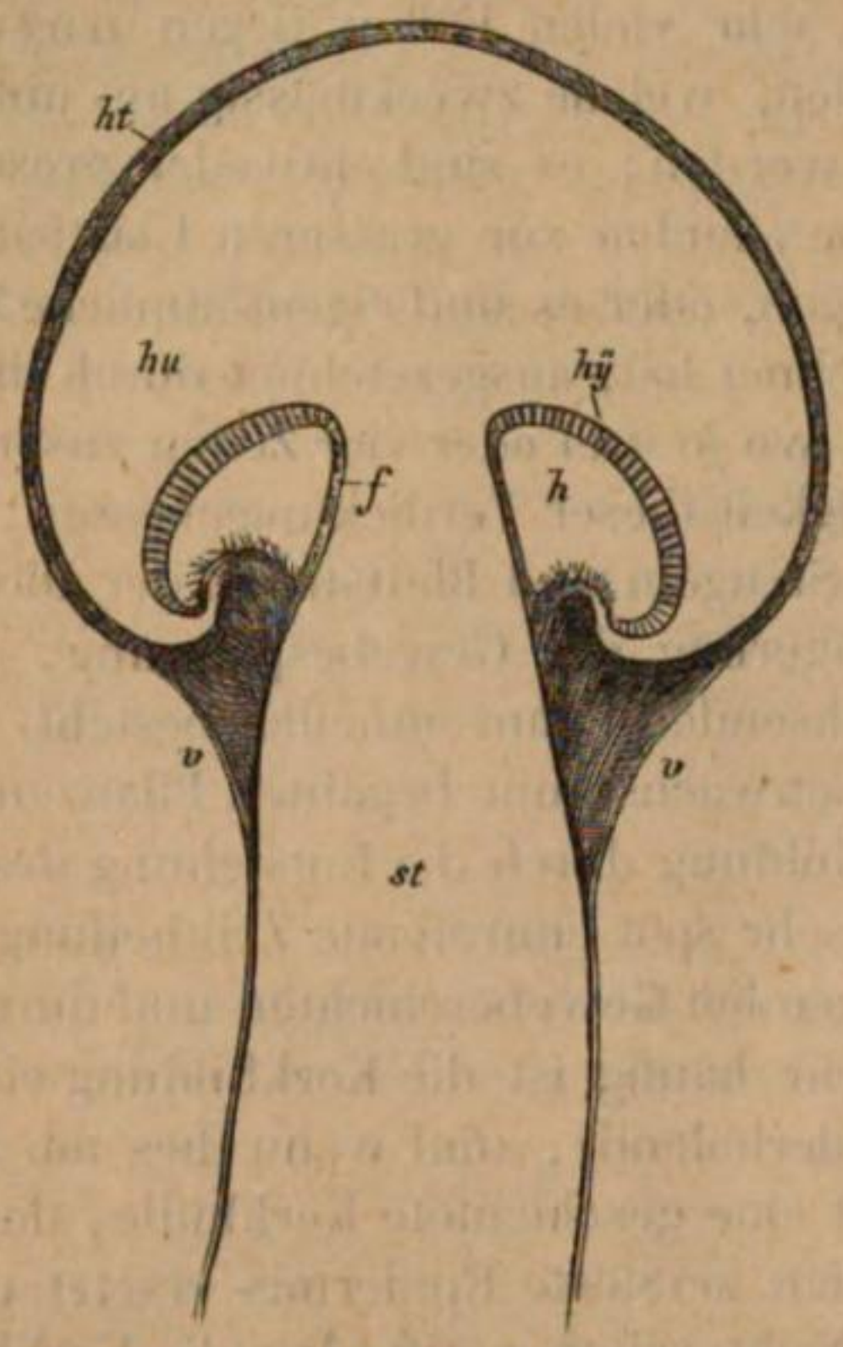


Fig. 67. Fruchtkörper von Boletus flavidus im Längsschnitt, wenig vergrössert: *st* Stiel, *hu* Hut, *hy* Hymenium; *v* Velum; *h* der Hohlraum unter dem Hymenium; *f* Fortsetzung der Hymeniumschicht auf dem Stiel; — *ht* die abziehbare gelbe Haut des Hutes.

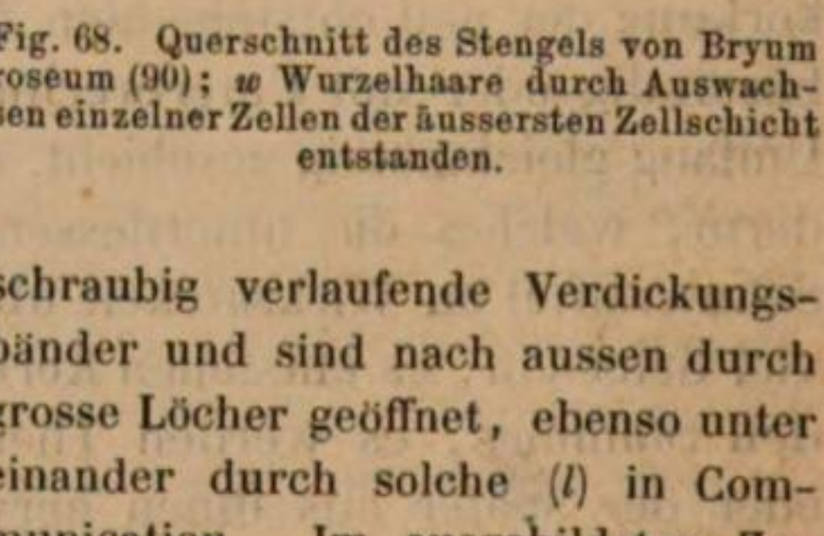


Fig. 68. Querschnitt des Stengels von Bryum roseum (90); *w* Wurzelhaare durch Auswachsen einzelner Zellen der äussersten Zellschicht entstanden.

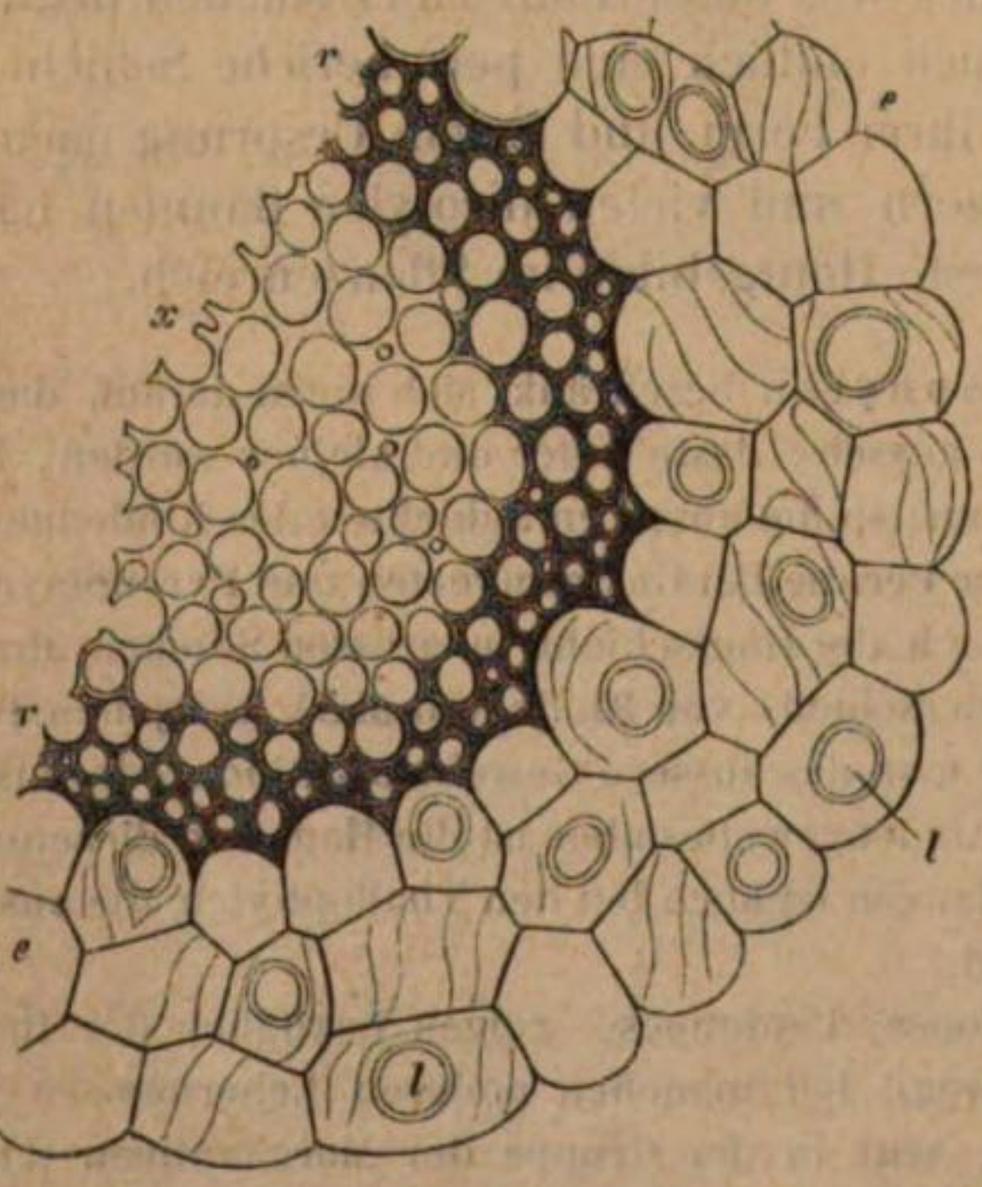


Fig. 69. Querschnitt des Stammes von Sphagnum cymbifolium (90); *x* innere Zellen mit farblosen weichen Wänden; *p* Rindenzellen, nach aussen immer enger und dickwandiger werdend; *e e* die Hautschicht; *l* Löcher, durch welche die übereinander stehenden Zellen derselben communiciren.

schraubig verlaufende Verdickungsbänder und sind nach aussen durch grosse Löcher geöffnet, ebenso unter einander durch solche (*l*) in Communication. Im ausgebildeten Zustand enthalten sie nur Luft oder Wasser, welches in ihnen, als in einem sehr wirksamen Capillarapparat emporsteigt. Innerhalb dieses Hautgewebes ist der Stamm dem der Laubmoose ähnlich; die Zellen werden nach aussen immer enger, dickwandiger, dunkler gefärbt. — Eine ähnliche Hautschicht und zu ähnlichen hygroskopischen Zwecken findet sich auf den Luftwurzeln der Orchideen und mancher Aroideen.

Wie bei den Laubmoosen die Gewebebildung überhaupt eine grössere Vollkommenheit in der Sporenfrucht erreicht, so auch bezüglich der Hautbildung; das mannigfach differenzirte innere Gewebe der Kapsel ist von einer hoch ausgebildeten echten Epidermis (mit Spaltöffnungen) umgeben (Fig. 70).

b) Die Epidermis ist fast im-

mer nur eine einzige Zellschicht[1]), deren Zellen allseitig, ohne Intercellularräume zu bilden, zusammenschliessen, nur die in der Epidermis liegenden Spaltöffnungen stellen, wo sie vorkommen, eine unmittelbare Communication der äusseren Luft mit der im Inneren der Pflanze vorhandenen her. An den Wurzeln und den meisten untergetauchten Pflanzentheilen aber fehlen auch diese. Die Epidermis entsteht schon in früher Jugend auf den Organen, die sie überzieht, daher sind ihre Zellen, wenn diese Organe ein starkes Längenwachsthum haben (lange Blätter, Stengel, Wurzeln), in Richtung der Wachsthumsaxe gestreckt, wenn dagegen das Organ ein allseitiges Flächenwachsthum zeigt (breite Blätter, Früchte); so sind die Epidermiszellen ebenfalls meist tafelförmig breit, sehr häufig sind ihre Seitenwandungen (Scheidewände) von aussen gesehen, wellenförmig geschwungen (bei vielen Blättern von Dicotyledonen). Die äusserste Zellhautlamelle der Epidermiszellen ist immer cuticularisirt; die äusseren cuticularisirten Schichten benachbarter Zellen sind continuirlich so verbunden, dass sie als zusammenhängende Haut über die Epidermis hingelegt erscheinen; diese Haut wird als echte Cuticula oder als Cuticula schlechthin bezeichnet. Bei den Wurzeln und submersen Pflanzentheilen, welche Wasser einsaugen, ist die Cuticula gewöhnlich sehr dünn und schwierig zu sehen; durch vorsichtige Auflösung dünner Querschnitte in concentrirter Schwefelsäure nach Zusatz von Iodlösung ist sie aber selbst an einsaugenden Wurzeln zu erkennen. Viel dicker ist die Cuticula an oberirdischen Stamm- und Blattgebilden, sie kann durch Fäulniss derselben oder durch sonstige Zerstörung des Gewebes auf chemischem Wege in umfangreichen Lamellen dargestellt werden. In vielen Fällen, besonders bei ausdauernden Blättern und bei den durch grosse Elasticität ausgezeichneten Stengeln, ist die unter der Cuticula liegende Wandseite der Epidermiszellen stark, oft ausserordentlich stark verdickt, während die Innenwände dünn bleiben; die Seitenwände sind nach aussen hin meist stärker verdickt, nach innen dünner werdend. Die dicken Wandtheile sind meist schalig differenzirt; die unter der Cuticula liegenden Schichten bilden eine cuticularisirte Schale, die inneren reagiren als Zellstoff; meist zieht sich die Cuticularisirung auch in die Seitenwände hinein und stellt hier mehr oder minder dicke cuticularisirte Mittellamellen dar (vergl. Fig. 39). Beispiele ausnehmend starker Verdickung der Ausssenwände der Epidermiszellen und tief eingreifender Cuticularbildung liefern die Blätter von Agave americana, Hakea, die älteren Stammtheile von Viscum album. Gleich der Cuticula isolirter Zellen (Pollenkörner, Sporen) hat auch die der Epidermis die Neigung, nach aussen hin vorspringende Buckeln, Knötchen, Leisten (oft

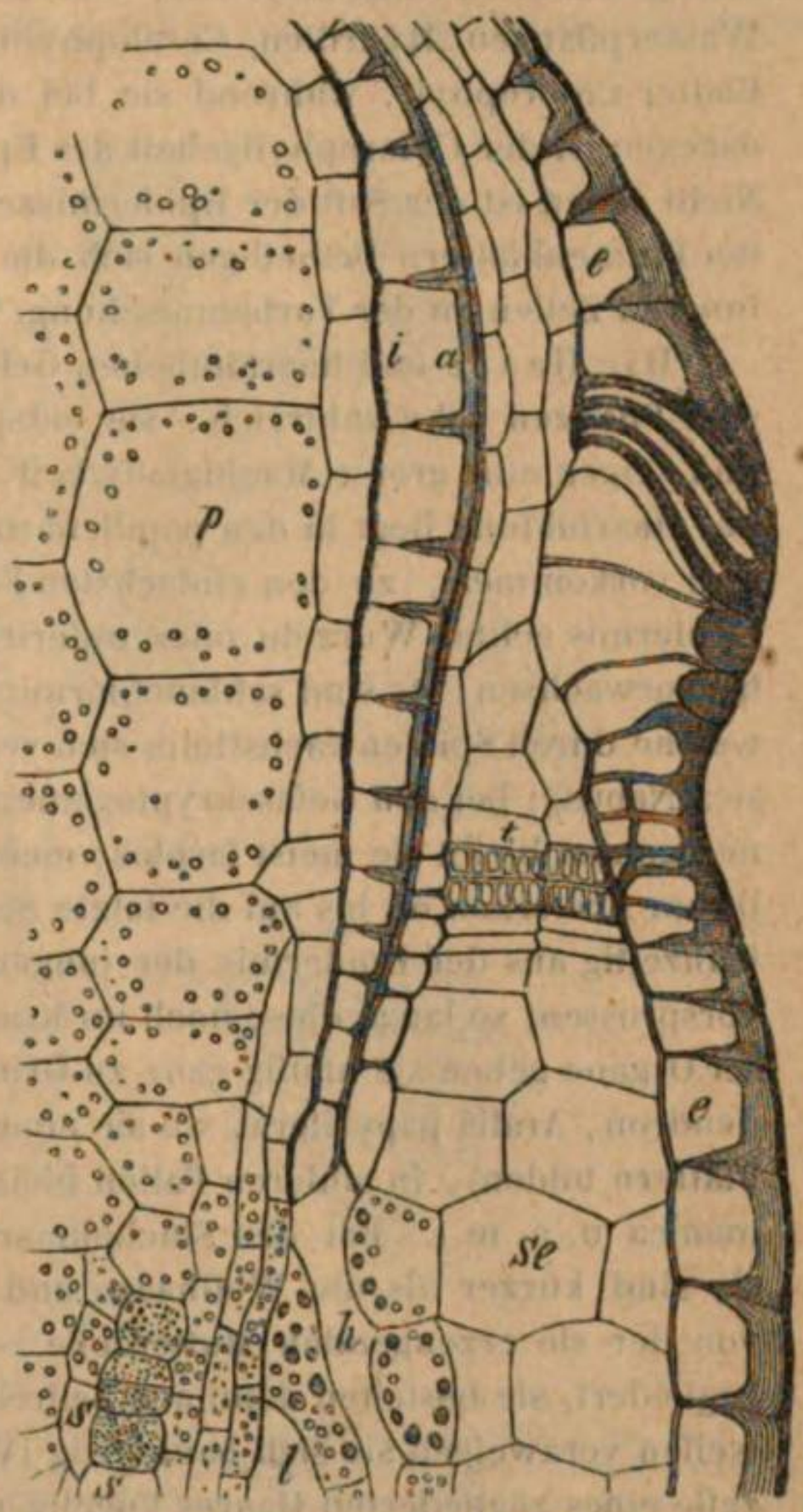


Fig. 70. Stück eines radialen Längsschnittes durch die Sporenkapsel von Funaria hygrometrica (300); *e* Epidermis, der dicke schwarze Strich im Umfang derselben ist die Cuticula (weitere Erklärung der Fig. s. II. Buch).

1) Zweischichtig wird sie durch spät erfolgende tangentiale Theilung der ursprünglichen Epidermiszellen, z. B. Peporomia blanda, Begoniaceen.

netzartig oder strahlig zu bildeu; sie bleiben aber fast immer sehr niedrig und werden am besten in der Flächenansicht der abgezogenen Epidermis gesehen (so z. B. bei vielen zarten Blumenblättern). — Der Inhalt der Epidermiszellen ist je nach dem Organ und der Pflanze sehr verschieden; bei den Wurzeln, unterirdischen Stengeln und Blättern unterscheidet er sich gewöhnlich nicht auffallend von dem der darunter liegenden Gewebe; bei submersen Wasserpflanzen (Hydrillen, Ceratophyllum u. a.) enthalten die Zellen in der Epidermis der Blätter Chlorophyll, während sie bei den allermeisten Phanerogamen kein solches bilden. dagegen ist der Chlorophyllgehalt der Epidermis bei den Blättern der Farnkräuter allgemein. Nicht selten ist der Saft der Epidermiszellen roth gefärbt an Stengeln und Blättern; bei bunten Blumenblättern betheiligen sich die gefärbten Inhalte der Epidermis neben denen der inneren Zellen an der Farbenmischung. [1])

Die Haare und haarähnlichen Gebilde sind Producte der Epidermis und bei den meisten Pflanzen sehr zahlreich; sie entstehen durch Auswachsen einzelner Epidermiszellen und zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit der verschiedensten Formen. Die erste Andeutung der Haarbildung liegt in den papillenartigen Ausstülpungen, wie sie häufig auf Blumenblättern vorkommen; zu den einfachsten Formen gehören auch die Wurzelhaare, die aus der Epidermis echter Wurzeln oder unterirdischer Stämme (Pteris aquilina, Equisetum u. a.) hervorwachsen; es sind schlauchförmige dünnwandige Ausstülpungen der Epidermiszellen, welche durch Spitzenwachsthum sich verlängern und nur sehr selten sich verzweigen (Brassica Napus); bei den Gefässkryptogamen färbt sich ihre Wand gern braunroth, bei den Phanerogamen bleibt sie meist farblos; meist sind sie von kurzer Dauer, sie verschwinden nach ihrem Absterben oft bis auf die letzte Spur. Aehnlich verhalten sich die Wollhaare, welche frühzeitig aus der Epidermis der jungen Internodien und Blätter vieler Phanerogamen hervorsprossen, so lange diese noch im Knospenzustand sich befinden. Bei der Entfaltung dieser Organe gehen sie häufig ganz zu Grunde, sie fallen ab (Aesculus Hippocastanum, Rhododendron, Aralia papyrifera, wo sie einen leicht abwischbaren Filz auf den frisch entfalteten Blättern bilden), in anderen Fällen bleiben sie als wolliger Ueberzug erhalten (Stachys germanica u. a. m.). Bei den Stachelhaaren ist die Wand meist dicker und verkieselt, hart; sie sind kürzer als die Wollhaare und zugespitzt; eine Querwand trennt die Ausstülpung von der sie erzeugenden Mutterzelle. — Durch Quertheilungen werden die Haare häufig gegliedert, sie bestehen dann aus Zellreihen (z. B. Staubfadenhaare von Tradescantia); zuweilen verzweigen sie sich baumartig (Verbascum Thapsus); sehr häufig schwillt die Endzelle eines gegliederten Haares kugelig an und theilt sich nach verschiedenen Richtungen; gewöhnlich enthalten die Zellen dieses Köpfchens besondere riechende, klebende, gefärbte Stoffe, solche Haare werden dann als Drüsenhaare bezeichnet; zuweilen theilt sich die Endzelle eines Gliederhaares durch radiale Wände, die Schwesterzellen wachsen strahlig aus und bilden eine Art Schirm, Schuppe oder Schild (Eleagnus angustifolia, Pinguicula vulgaris). Diese und zahlreiche andere Formen gehören zu den einfacheren; auf oberirdischen Organen finden sich häufig verschiedene Formen neben einander, zumal Drüsenhaare und weichere Stachelhaare sind bei vielen Dicotylen gemengt. Fig. 71 mag hier als Beispiel für diese Verhältnisse und zugleich für die Entwickelungsart der einfacheren Haare gelten (s. die Erklärung der Fig.) — Nicht selten, zumal wenn sie ziemlich weit von einander entfernt stehen, erheben sich grössere Stachelhaare auf Protuberanzen des inneren von der Epidermis überzogenen Gewebes; so ist es auch bei den Brennhaaren, z. B. von Urtica dioica; eine einfache steifwandige, conische Haarzelle ist mit ihrer breiteren Basis dem Gipfel eines aus dem Blatt oder Stengel hervorstehenden vielzelligen Gewebezapfens eingesenkt; wahrscheinlich bildet sich hier der das Brennen erregende Stoff (Ameisensäure?), welcher sich im Brennhaar ansammelt und in die Wunde fliesst, wenn dasselbe nach dem Eindringen der

---

1) Vergl. F. Hildebrand: anatomische Untersuchung über die Farbe der Blüthen in Jahrbücher f. wiss. Bot. III.

Spitze in die Haut der Hand abbricht[1]). — Zu den Haargebilden sind auch die sog. Spreublättchen der Farnkräuter zu rechnen, es sind flächenförmig entwickelte Haare, ihre Zellen vertrocknen bald, sie werden rauschend und meist braun gefärbt (über die Unterscheidung dieser Gebilde von echten Blättern und den erweiterten morphologischen Begriff des Haares s. das folgende Kapitel)[2]). — Zu den haarähnlichen Anhängseln oder Auswüchsen der Oberhaut werden gewöhnlich auch die Stacheln gezählt, z. B. bei den Rosen und Brom-

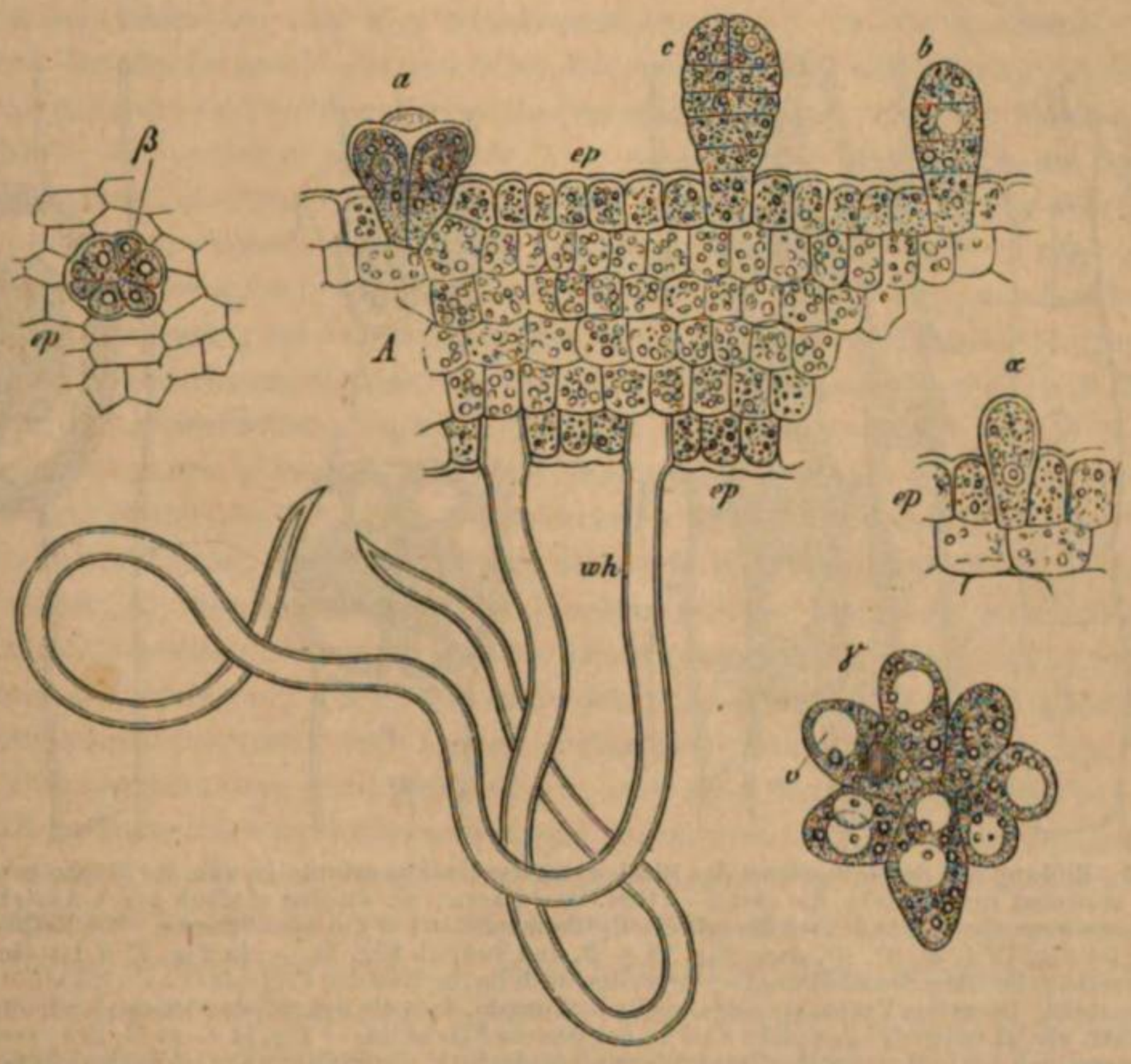


Fig. 71. Entwickelung der Haare auf dem Kelch einer Blüthenknospe von Althaea rosea (300); *wh* in *A* Wollhaare der Innenseite; *b* und *c* Drüsenhaare in verschiedenen Entwickelungszuständen, bei *a* (rechts) erste Anlage eines Drüsenhaares; *ep* bedeutet überall die (noch junge) Epidermis. Die Figuren *a* in A, dann *β* (links) und *γ* (rechts unten) zeigen die ersten Entwickelungszustände der Sternhaare (besser Haarbüschel), deren spätere Zustände in Fig. 44 zu vergleichen sind; in *A a* ist das Haar im Längsschnitt, in *β* und *γ* in der Ansicht von oben gezeichnet; die Zellen sind reich an Protoplasma, in diesem beginnt bei *γ* die Bildung von Vacuolen (*v*).

beeren, die nicht mit den Dornen (metamorphosirten Zweigen oder Blättern zu verwechseln sind; ihre Entwickelungsgeschichte ist noch wenig bekannt, ihre wahre morphologische Natur daher noch nicht allgemein festgestellt.

Die Spaltöffnungen fehlen der Epidermis echter Wurzeln immer, dagegen sind sie

---

1) Eine merkwürdige Form von Haaren findet sich auf der Unterseite der Blätter von Malpighia urens; jedes Haar besteht aus einer der Blattfläche dicht anliegenden, 5—6 Mill. langen Zelle; diese ist spindelförmig, beide Enden sehr spitz, der mittlere dickere Theil ist ein wenig eingeknickt und an dieser Stelle der Epidermis angeheftet; die Wandung sehr dick, glatt, geschichtet. Bei geringem seitlichem Druck springt die Zelle ab und zeigt an der Ablösungsstelle eine grosse Oeffnung; das Lumen scheint bei älteren Haaren mit Luft gefüllt zu sein; die Entwickelung ist mir unbekannt.

2) Diese wenigen Andeutungen müssen hier einstweilen genügen; ein reiches Material bietet A. Weiss in seiner Abhandlung: die Pflanzenhaare in dem IV. und V. Heft der bot. Unters. aus dem physiol. Labor. u. s. w. von Karsten 1867. Man vergleiche auch Hanstein in Botan. Zeitung 1868 p. 697 ff.

gewöhnlich auch an unterirdischen Axenorganen und Blättern vorhanden, selbst an untergetauchten sollen sie sich nach A. Weiss oft finden; in grösster Menge aber bilden sie sich an den oberirdischen Internodien und Laubblättern[1]), ohne indessen den Blumenblättern und Carpellblättern zu fehlen[2]); sie sind da am häufigsten, wo ein lebhafter Austausch der Gase zwischen der Pflanze und der umgebenden Luft stattfindet, denn sie sind physiologisch genommen nichts Anderes als die Ausgänge der Intercellularräume des inneren Gewebes, die sich stellenweise zwischen den Epidermiszellen nach aussen öffnen; nur wird diess

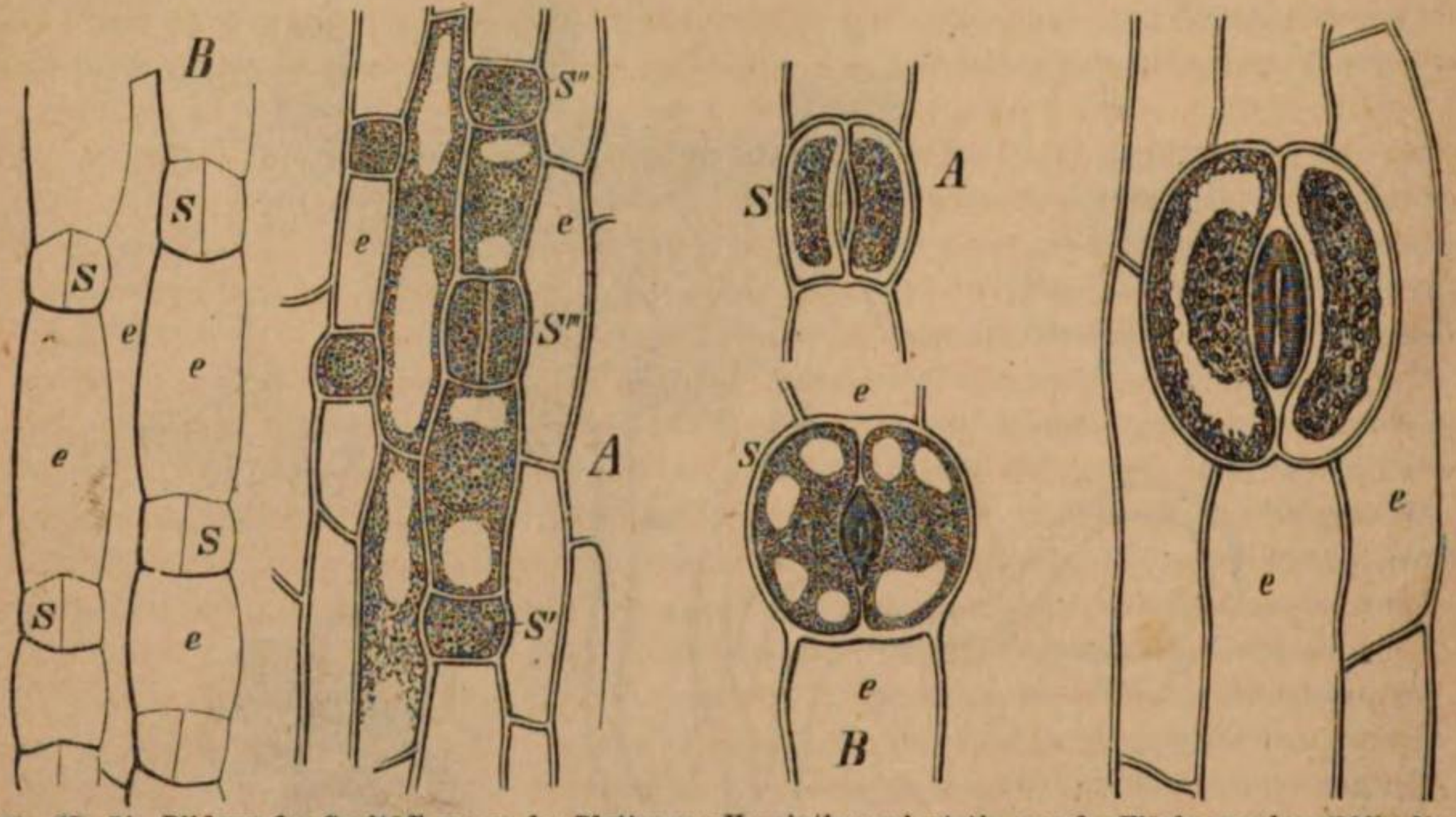


Fig. 72—74. Bildung der Spaltöffnungen des Blattes von Hyacinthus orientalis, von der Fläche gesehen (800); die Präparate stammen von Blättern, die erst 3—4 Ctm. lang waren; sie wurden einfach durch Abziehen der Epidermis derselben gewonnen; *e* bedeutet überall die Epidermiszellen; *S* die Spaltöffnung. Die Reihenfolge der Entwickelung ist Fig. 72 *A*, *S'*, *S''*, *S'''*, dann Fig. 73 *A*, *B*, und endlich Fig. 74. – In Fig. 72 *B* ist ein Stück Epidermis mit bereits getheilten Spaltöffnungsmutterzellen nach Extraction des Protoplasmas mit Kalilösung und Essigsäure dargestellt. Derartige Präparate zeigen auf's Bestimmte, dass die Scheidewand niemals vom Umfang aus nach innen wächst, sie ist entweder gar nicht oder in der ganzen Fläche da. — Fig. 74 zeigt die Schliesszellen nach Behandlung derselben mit Iodkalium, das Protoplasma ist contrahirt; die Spaltöffnung ist noch nicht fertig entwickelt.

jederzeit durch einen eigenthümlichen Bildungsvorgang in einer jüngeren Epidermiszelle vorbereitet. Da die Spaltöffnungen erst ziemlich spät während oder nach der Entfaltung der Internodien und Blätter entstehen, so ist ihre Anordnung zum Theil von der bereits erlangten Form der Epidermiszellen abhängig; sind diese nach einer Richtung langgestreckt und reihenweise geordnet (z. B. Equisetum, Stengel und Laubblätter vieler Monocotylen, Pinus), so erscheinen auch die Spaltöffnungen in Längsreihen geordnet (die Spalte in Richtung der Wachsthumsaxe liegend, die Schliesszellen rechts und links davon); sind die Epidermiszellen in der Flächenansicht unregelmässig, ausgeschweift u. s. w., so ist die Lage der Spaltöffnungen eine mehr unbestimmte, scheinbar regellose. Die Zahl der Spaltöffnungen ist in der Epidermis chlorophyllhaltiger Organe gewöhnlich ausserordentlich gross; A. Weiss zählte auf einem Quadratmillimeter bei 54 untersuchten Arten 1—100 Spaltöffnungen, bei 38 Arten 100—200, bei 39 Arten 200—300, bei 9 Arten 400—500, bei 3 Arten 600—700 Oeffnungen.[3]) — Die Entstehung der Spaltöffnungen findet immer in der Art statt, dass zunächst durch Theilung einer jungen Epidermiszelle, der zuweilen mehrere vorberei-

---

1) Ausführliches darüber bei A. Weiss in Jahrb. f. wiss. Botanik IV, 425 und Hildebrand: Einige Beobachtungen aus dem Gebiete der Pflanzen-Anatomie Bonn 1861.

2) Selbst im Innern der Fruchtknotenhöhle finden sie sich z. B. bei Ricinus.

3) A. Weiss in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 165.

tende Theilungen in dieser oder in benachbarten Epidermiszellen vorausgehen, eine Mutterzelle gebildet wird, welche sich mehr oder weniger abzurunden sucht und aus welcher die Schliesszellen der Spaltöffnung durch Theilung hervorgehen. Die Mannigfaltigkeit dieser Vorgänge bis zu dem Punct, wo die Spalte selbst entsteht, lässt sich kaum in kurzen Worten zusammenfassen; ich ziehe es daher vor, einige Beispiele ausführlicher zu beschreiben. Eines der einfachsten bietet die Entwickelung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Hyacinthus orientalis, die wir bereits Fig. 60 bis 63 an Querschnitten kennen gelernt haben; diese wolle der Leser mit den hier nebenanstehenden Fig. 72—74 vergleichen, die den Vorgang von der Fläche gesehen darstellen. Die Vorbereitung zur Bildung der Spaltöffnung ist hier sehr einfach; es wird durch eine Querwand ein beinahe cubisches Stück einer langen Epidermiszelle abgeschnitten (Fig. 72 *A S'*, *S''*); diess ist die Mutterzelle der Spaltöffnung. Sie theilt sich durch eine Längswand (d. h. durch eine in der Richtung der Wachsthumsaxe des Blattes liegende, senkrecht auf dessen Oberfläche stehende Wand) in zwei gleiche Zellen, welche, sich abrundend, fortwachsen. Die Art wie die Spaltung der Scheidewand erfolgt, wurde schon bei Fig. 60—63 beschrieben und kann hier mit Hilfe der Flächenansichten in Fig. 73 leicht verstanden werden. — Bei Equisetum limosum[1]) zeigt sich unmittelbar nach Anlage der Mutterzellen der Spaltöffnungen ein ähnliches Bild wie in Fig. 72; die Mutterzelle erfährt aber in diesem Falle drei Theilungen, erst eine schief nach rechts, dann eine schief nach links, endlich wird die mittlere der so entstandenen Zellen durch eine senkrecht auf der Fläche des Internodiums stehende Wand halbirt. So entstehen 4 Zellen in einer Ebene, von denen die beiden äusseren stärker wachsen, während die inneren abwärts gedrängt werden und unter jene zu liegen kommen; die Spaltöffnung erscheint daher im fertigen Zustand so, als ob sie nach dem Typus von Hyacinthus gebildet worden wäre, wobei jede Schliesszelle noch einmal in eine obere und eine untere sich getheilt hätte, was nach Strasburger aber nicht der Fall ist; die zwei Paar Schliesszellen sind vielmehr ursprünglich in einer Ebene gelegen und streng genommen ist nur die mittlere Zelle, welche durch eine senkrechte Wand getheilt wird, deren Spaltung den Porus liefert, als Mutterzelle der Spaltöffnung zu betrachten, während die beiden schiefen Theilungen, durch welche die beiden seitlichen, später oben liegenden Zellen gebildet werden, als blosse Vorbereitung zur Bildung der Mutterzelle zu betrachten sind. Derartige vorbereitende Theilungen finden bei vielen Phanerogamen statt; eine der jungen Epidermiszellen wird zur Urmutterzelle des Spaltöffnungsapparates und theilt sich successive nach verschiedenen Richtungen durch Wände, welche senkrecht auf der Oberfläche stehen; schliesslich ist eine von mehreren so entstandenen Zellen umgebene Mutterzelle da, welche nur die beiden Schliesszellen bildet (so bei Crassulaceen, Begoniaceen, Cruciferen, Violarieen, Asperifolien, Solaneen, Papilionaceen). Bei anderen Pflanzen dagegen finden nach der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle, welche durch Theilung einer jungen Epidermiszelle erfolgt, auch Theilungen in den benachbarten Epidermiszellen statt, so dass die Spaltöffnung von einem Paar, oder von zwei decussirten Paaren oder sonstwie von Epidermiszellen umgeben ist, die ihrer Entstehung und Ausbildung nach zur Spaltöffnung in Beziehung stehen (so bei Aloë soccotrina, Gramineen, Juncaceen, Cyperaceen, Alismaceen, Maranthaceen, Proteaceen, Pothos crassinervia, Ficus elastica, Coniferen, Tradescantia zebrina)[2]). — Von besonderem Interesse bezüglich der Art der Zelltheilung ist die Entstehung der Spaltöffnungsmutterzelle bei den Plantagineen, Oenothereen, Sileneen, Centradenia und vielen Farnkräutern. Hier werden die Mutterzellen[3]) in der Art erzeugt, dass aus der jungen, aber schon ziemlich umfangreichen Epider-

---

1) Nach Strasburger: Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Spaltöffnungen in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V.

2) Das Alles nach Strasburger l. c.

3) Strasburger nennt sie »Specialmutterzelle«; ich halte es für besser, diesen Ausdruck ganz zu verlassen, um so mehr, als seine frühere Einführung bei der Pollenbildung auf einer aufgegebenen Anschauung von der Zellhautbildung beruht (vergl. unsere Darstellung p. 33 u. 34).

miszelle an einer Seite ein kleines Stück durch eine U-förmig gebogene Wand herausgeschnitten wird, deren Convexität der Mitte der Epidermiszelle zugewendet ist, während ihre Ränder sich an eine Seitenwand derselben anlegen. Nicht selten, zumal bei den Farnen (Asplenium bulbiferum, Pteris cretica, Cibotium Schiedei u. a.) werden auf diese Art aus der Epidermiszelle Vorbereitungszellen herausgeschnitten, bevor es zur Bildung der Spaltöffnungsmutterzelle kommt, aus welcher übrigens die Schliesszellen durch einfache Längstheilung hervorgehen. —

Schon vermöge der U-förmigen Theilungswand, welche die Spaltöffnungsmutterzelle aus der Epidermiszelle herausschneidet, findet sich jene von dieser zur Hälfte oder mehr umschlossen, wenn man die Epidermis von der Fläche ansieht; bei manchen Farnen (und Sileneen) ist die Wand der Spaltöffnungsmutterzelle gleich anfangs so stark gekrümmt, dass sie nur mit einem schmalen Streifen die eine Seite der Oberhautzelle berührt; bei Aneimia villosa berührt sie diese nur noch an einem Puncte, die gebogene Scheidewand schliesst (von oben gesehen) ringförmig zusammen; bei Aneimia densa und fraxinifolia wird die Seitenwand der Oberhautzelle an keinem Puncte mehr von der Wand der Spaltöffnungsmutterzelle berührt [1]; diese hat bei ihrer Anlage die Form eines Hohlcylinders oder genauer eines abgestutzten Kegelmantels, dessen Grundflächen die obere und untere Wand der Oberhautzelle treffen; es wird also aus der letzteren eine Zelle herausgeschnitten wie ein Stück aus einem Kork durch den Korkbohrer; dieses herausgeschnittene Stück ist die Mutterzelle der Spaltöffnung, und so kommt die merkwürdige, in Fig. 75 versinnlichte Lagerung zu Stande, wo, wie man sieht, die beiden Schliesszellen von einer einzigen ringförmigen Oberhautzelle umschlossen sind.

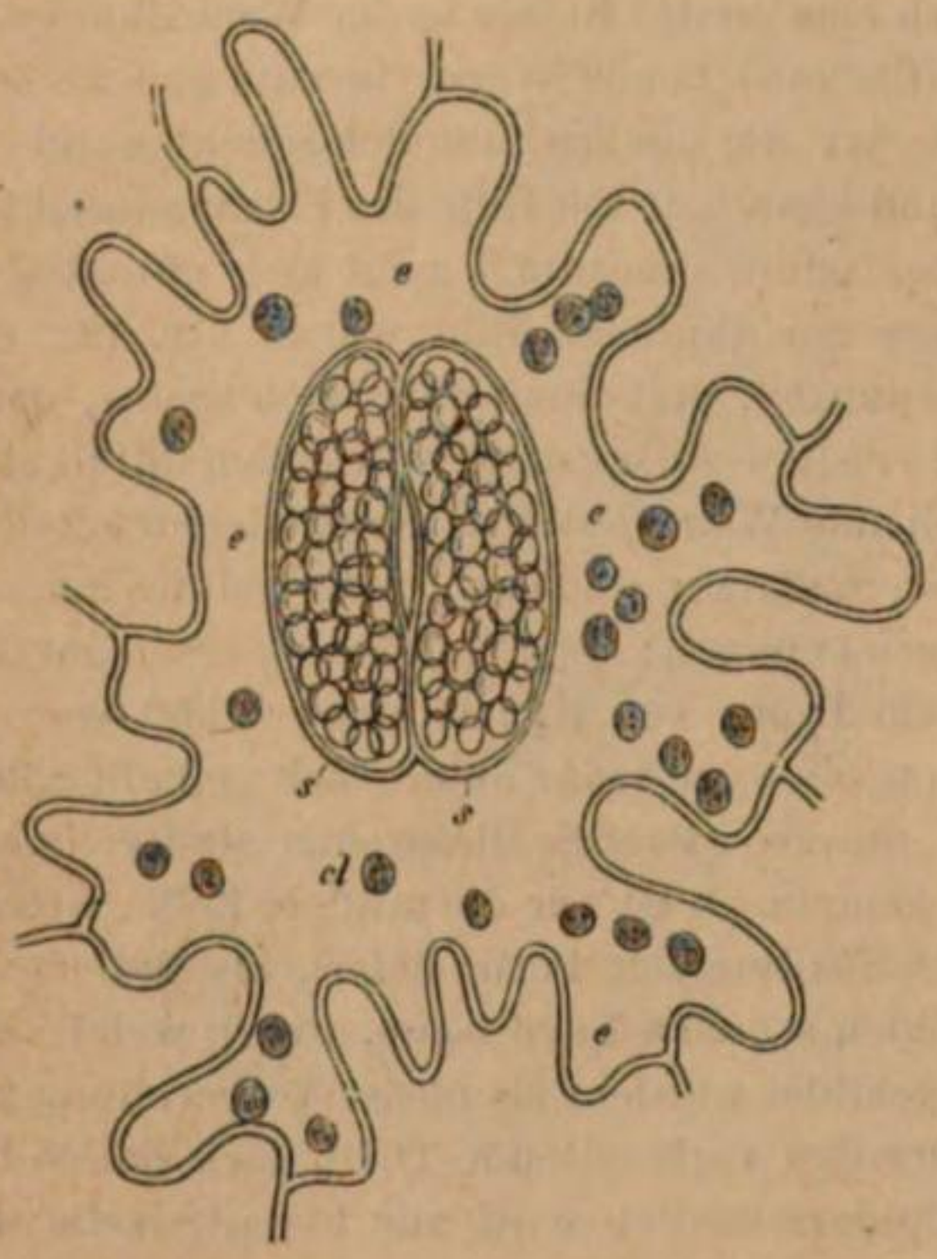


Fig. 75. Flächenansicht der Spaltöffnung von Aneimia fraxinifolia mit der sie umgebenden Epidermiszelle; *e* Epidermis; *s s* Schliesszellen.

Durch das fernere Wachsthum der Schliesszellen und der sie umgebenden Epidermiszellen können nun verschiedene Lagenverhältnisse der ersteren zur Oberfläche hervorgebracht werden; die Schliesszellen können im fertigen Zustand in einer Ebene mit denen der Epidermis liegen oder tief hinabgedrückt sein, scheinbar einer tieferen Zellschicht angehören (Fig. 76); zuweilen sind sie selbst über die Epidermisoberfläche hinausgehoben [2].

Noch mögen hier die Spaltöffnungen der Marchantieen kurz erwähnt werden; ich knüpfe hierbei an das bei Fig. 64 Gesagte an. Nach Anlegung der mit chlorophyllhaltigen Auswüchsen sich füllenden Athemhöhle wird eine über der Mitte derselben liegende Zelle der Epidermis durch mehrmalige Zweitheilung in vier, sechs (Marchantia, Fegatella) oder

---

1) Letzteres nach einer gefälligen briefl. Mittheilung des Herrn Prof. Strasburger vom 22. Septbr. 1869.

2) Vergl. hierüber H. v. Mohl: Vermischte Schriften (Tübingen 1845) über die Spaltöffnungen der Blätter der Proteaceen; und von demselben: Bot. Zeitg. 1856. p. 697. — Hildebrand: Bau der Coniferenspaltöffnungen. Bot. Zeitg. 1860. p. 149.

in mehrere (Rebouillia) Zellen getheilt, die strahlig um einen Punct geordnet sind, wo ihre Wände zusammenstossen; hier weichen die Zellen aus einander, es entsteht der Porus (*po*), umgeben von vier, sechs oder mehr Schliesszellen (*sl* Fig. 77 *B* und *C*); durch der Epidermiszelle parallele Wände wird endlich jede dieser Zellen in 4—8 über einander liegende Zellen getheilt; die Spaltöffnung wird zu einem von vier, acht und mehr Zellreihen umfassten Canal.

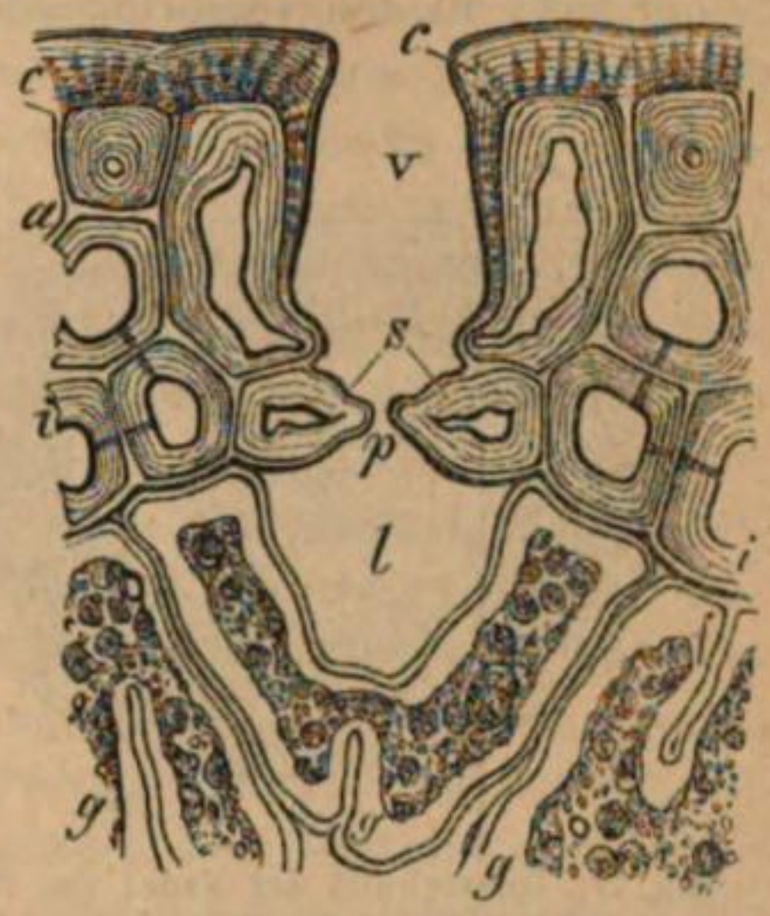


Fig. 76. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster (800). *s* Schliesszellen der Spaltöffnung; *p* Porus derselben; *v* Vorhof, *l* Athemhöhle; *c* cuticularisirte Schichten der Epidermis; *a* Mittellamelle, *i* innere Verdickungsschichten der Zellen unter der Epidermis; *g* chlorophyllhaltiges Parenchym des Blattes.

c) Subepidermale Gewebe. Bei Gefässpflanzen mit hochdifferenzirten Gewebeformen liegen häufig, zumal in oberirdischen Organen, unmittelbar unter der Epidermis Schichten oder Stränge eigenthümlich ausgebildeter und verbundener Zellen, die man nicht wohl als Theile des Grundgewebes betrachten darf, da sie sich in ihrem Verhalten eng an die Epidermis anschliessen. Am bekanntesten und in den Stengeln und Blattstielen (auch Blättern) der Dicotylen sehr verbreitet ist das Collenchym; es besteht aus langen, zuweilen parenchymatischen Zellen, die an Querschnitten sofort durch ihre sonderbare Verdickungsweise und die auffallende Lichtbrechung ihrer Hautsubstanz sich bemerklich machen; ihre Wände schliessen überall ohne Intercellularräume zusammen, wodurch sie sich von dem tieferliegenden Parenchym unterscheiden; sie verdicken sich auch nur an den Längskanten, wo je drei oder vier Zellen zusammentreffen, die Verdickungsmassen springen in dem oft sehr engen Lumen der Zellen als Wülste vor, welche Sectoren eines Cylinders darstellen; die Verdickungsmassen dreier Zellen bilden daher oft eine im Querschnitt nahezu kreisförmige Masse; diese ist sehr

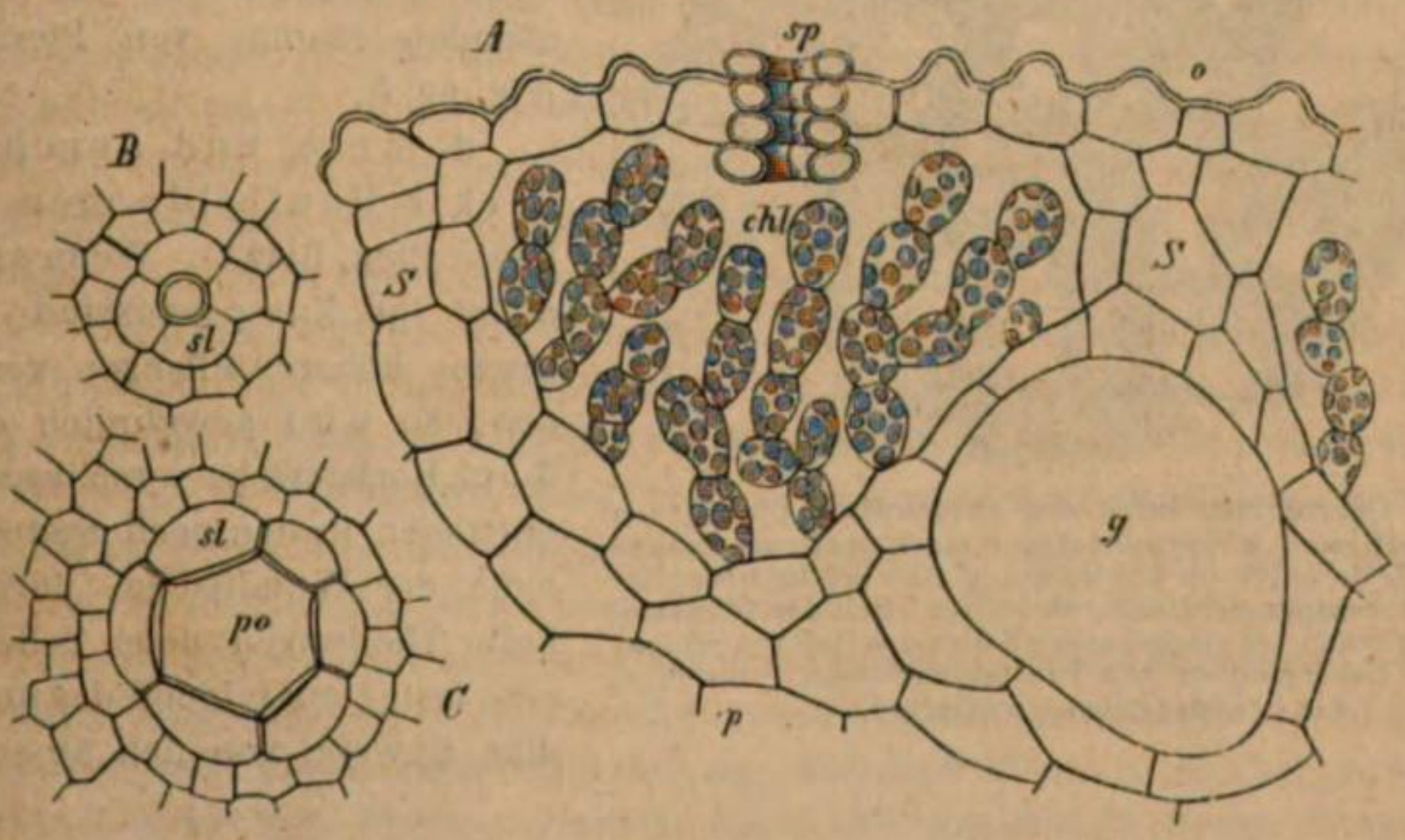


Fig. 77. Marchantia polymorpha, Theile eines jungen Fruchtträgers; *A* senkrechter Schnitt, *o* Epidermis, *S* Scheidewand zwischen den Athemhöhlen mit ihren Chlorophyllzellen *chl*; *g* grosse Parenchymzelle; *sp* Spaltöffnung. — *B* und *C* junge Spaltöffnungen von oben gesehen (550).

quellungsfähig und lässt leicht eine deutliche Schichtung erkennen. Ziemlich schwach ausgebildet sind diese Verhältnisse in unserer Fig. 21 *B* dargestellt. — In anderen Fällen liegen unter der Epidermis Bündel stark verdickter Zellen, meist faserartig verlängert, in sehr auffallender Weise z. B. im Blatt von Pinus Pinaster (Fig. 78 *es*).

Bei den Equiseten sind subepidermale Faserstränge in den oberirdischen, chlorophyllhaltigen Internodien sehr entwickelt; sie bestehen auch hier aus langgestreckten Fasern mit so stark verdickter Wand, dass das Lumen einen nur engen Canal darstellt; sie sind zäh und fest; in den vorspringenden Kanten der Internodien liegen stärkere, in den Rillen

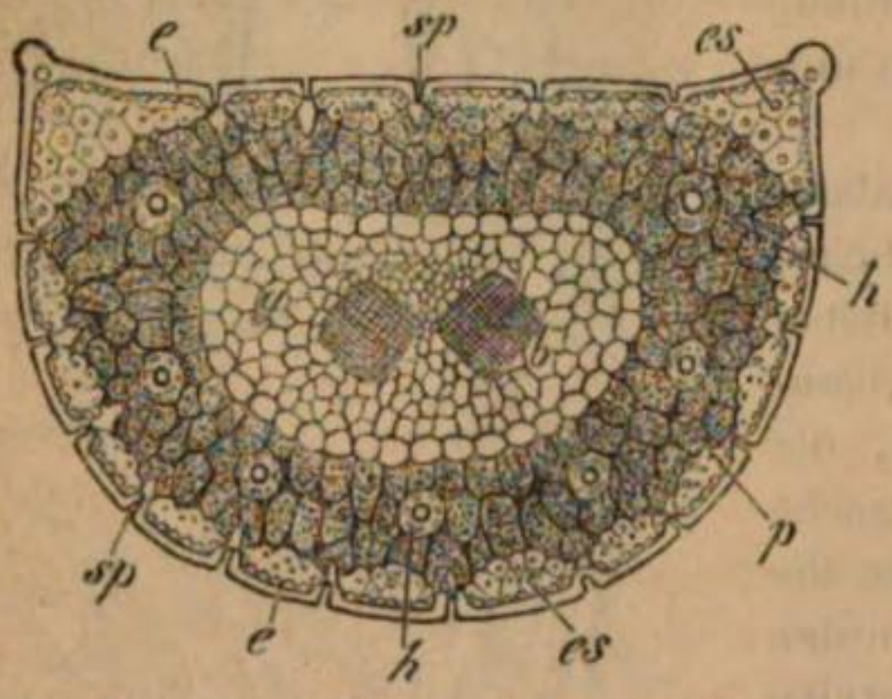


Fig. 78. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 30mal vergrössert). *e* Epidermis, *es* subepidermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *gb* farbloses inneres Gewebe, zwei Fibrovasalstränge enthaltend.

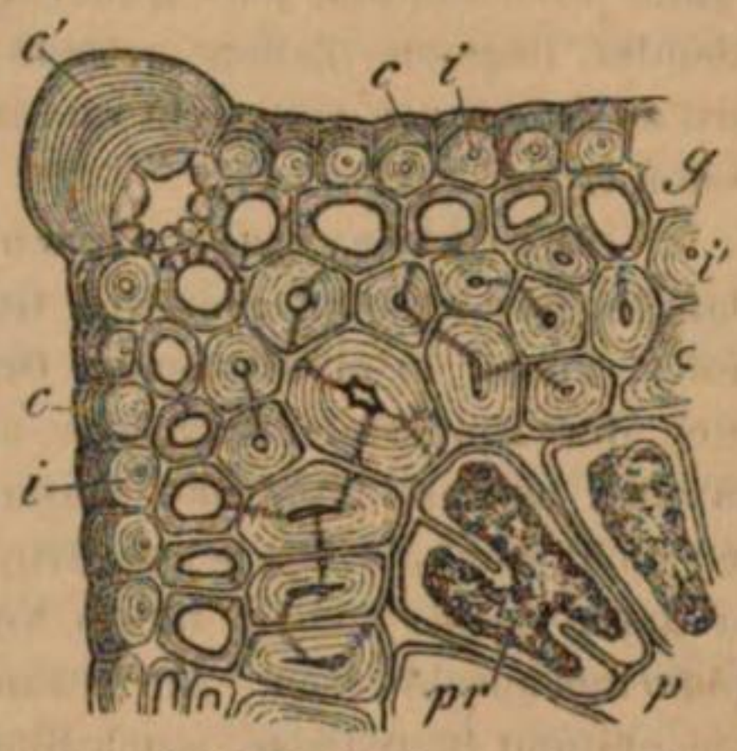


Fig. 79. Die linke Kante der vorigen Figur vergrössert (800). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Aussenwand der an der Kante liegenden Epidermiszellen; bei *g i'* die subepidermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

dünnere Stränge dieses Gewebes. In den unterirdischen Stämmen der Equiseten bestehen die subepidermalen Schichten aus zwar langen, aber nicht prosenchymatischen Zellen mit dicken, braunen, festen Wänden[1]). Im Stamme mancher Farrenkräuter finden sich unter der Epidermis Schichten stark verdickter, dunkelbraun-wandiger, sehr harter (sclerenchymatischer) Zellen, die prosenchymatisch verbunden sind; sehr ausgeprägt ist diess Verhalten im unterirdisch kriechenden Stamm von Pteris aquilina (Fig. 80)[2]).

Fig, 80. Querschnitt durch den unterirdisen Stamm von Pteris aquilina. *h* Wurzelhaare; *c* stark verdickte braunwandige Zelle unter der Epidermis, *q* eine solche tiefer liegend und weniger verdickt, es ist ein Theil der Wandung en face zu sehen; *se* stärkehaltige Zellen der tieferen Schichten, den Uebergang zu dem inneren farblosen Parenchym des Grundgewebes vermittelnd.

d) Kork und durch ihn bewirkte Hautbildungen (Periderm, Lenticellen, Borke). Wenn saftige, nicht mehr im Knospenzustand befindliche Organe höherer Pflanzen verletzt werden, so wird gewöhnlich die Wunde durch Korkgewebe verschlossen, d. h. es entstehen in den noch gesunden Zellen, nahe der Wundfläche, durch wiederholte Theilungen neue Zellen, welche eine feste Haut bildend das innere lebendige Gewebe von den äussersten ver-

1) Duval-Jouve; Histoire naturelle des Equisetum. Paris 1864.

2) Mettenius (über die Hymenophyllaceae, Leipzig 1864) nennt dieses Gewebe Sclerenchym; ich habe gegen diesen Namen Nichts einzuwenden; er bezeichnet aber bloss die physikalische, oder wenn man will, physiologische Beschaffenheit der Zellen, während wir es hier mit einer rein morphologischen Betrachtung zu thun haben; diese muss in erster Linie die Lagerung der Gewebe im Auge behalten; das subepidermale Gewebe kann, wie man sieht, entweder collenchymatisch oder sclerenchymatisch sein; auch im Grundgewebe findet sich Sclerenchym neben Parenchym.

letzten Zellschichten trennen. Die Wände dieses Gewebes sind gegen die verschiedensten Einwirkungen sehr resistent, den Cuticularschichten der Epidermis in ihrer physikalischen Beschaffenheit ähnlich, dehnsam, elastisch, für Luft und Wasser schwer durchdringbar, sie verlieren meist bald ihren Inhalt und füllen sich mit Luft; sie sind in rechtwinkelig zur Oberfläche liegende Reihen geordnet, von parallelepipedischer Form und schliessen ohne Intercellularräume zusammen. Das sind die allgemeinen Merkmale des Korkgewebes. Dieses wird nun nicht bloss an Wundflächen gebildet, sondern in weit grösserer Masse entsteht es, wo saftige Organe eines energischen Schutzes bedürfen (Kartoffelknollen), oder wo bei langanhaltendem Dickenwachsthum die Epidermis der Vergrösserung des Umfangs nicht zu folgen vermag. In diesen Fällen, die bei Monocotylen seltener, bei mehrjährigen Stamm- und Wurzeltheilen der Coniferen und Dicotylen sehr allgemein zu finden sind, entsteht das Korkgewebe schon vor der Zerstörung der Epidermis, und wenn diese aufreisst, verwittert und abfällt, ist die neue durch den Kork gebildete Hülle schon vorhanden. — Das Korkgewebe entsteht dadurch, dass in den Epidermiszellen selbst (dies nur selten) oder in dem darunter liegenden Gewebe wiederholte Zweitheilungen der Zellen stattfinden durch Scheidewände, welche der Oberfläche des Organs parallel liegen, und hin und wieder, wo es die Zunahme des Umfangs erfordert, treten auch Theilungen senkrecht auf diese Richtung ein, wodurch die Zahl der Zellreihen vermehrt wird. Von den neuentstandenen Zellen jeder radialen (d. h. auf der Oberfläche des Organs senkrechten) Reihe bleibt eine dünnwandig, protoplasmareich, im theilungsfähigen Zustand; die andere verkorkt und wird zur Dauerzelle. So entsteht eine der Oberfläche des Organs im Allgemeinen parallele Schicht theilungsfähiger Zellen, die immerfort neue Korkzellen bilden, das Korkcambium oder Phellogenschicht. Im Allgemeinen ist dieses die am meisten nach innen liegende Schicht des ganzen Korkgewebes, so dass die Verkorkung von innen nach aussen fortschreitet, dass auf der Innenfläche der schon gebildeten Korklagen immer neue aus dem Phellogen entstehen; doch kommt es bei beginnender Korkbildung nach Sanio[1]) auch vor, dass die Bildung von Dauerzellen centripetal fortschreitet, oder es tritt ein Wechsel in »centripetaler« und »centrifugaler« Zellbildung im jungen Korkgewebe ein. Eher oder später stellt sich aber die centrifugale Korkbildung mit auf der Innenseite liegendem Phellogen immer her, wie schon aus dem Umstande folgt, dass die auf der Aussenseite vollkommen verkorkter Zellschichten liegenden Gewebe eher oder später absterben. Gewöhnlich beginnt die Korkbildung zuerst an einzelnen Stellen des Umfangs der verholzten Zweige, nach und nach bildet das Phellogen aber eine zusammenhängende Schicht, von welcher aus beständig neue Korkschichten nach aussen hin vorgeschoben werden. Entsteht auf diese Weise eine continuirliche, von innen her stetig nachwachsende Korklage, so wird diese als Periderm bezeichnet. Die Ausbildung und Configuration der Korkzellen kann bei der Peridermbildung periodisch wechseln; es werden abwechselnd Lagen von dickwandigen engen, und dünnwandigen weiten Korkzellen erzeugt; das Periderm erscheint dann geschichtet, ähnlich wie das mit Jahrringen versehene Holz (Periderm von Quercus suber, Betula alba u. m. a.). In manchen Fällen gehen aus dem Phellogen des Periderms nicht bloss Korkzellen hervor, durch welche das Periderm an Dicke gewinnt, sondern auch chlorophyllhaltige Parenchymzellen werden gebildet, doch immer so, dass nur Tochterzellen des Phellogens, welche auf der Innenseite (dem Holzkörper zugewendet) liegen, diese Metamorphose in chlorophyllhaltige parenchymatische Dauerzellen erfahren; auf diese Weise wird das grüne Rindengewebe mancher dicotyler Pflanzen verdickt durch die aus dem Phellogen hervorgehenden Gewebeschichten, welche Sanio als Korkrindenschicht (Phelloderma) bezeichnet; sie findet sich z. B. an zwei- und mehrjährigen Zweigen von Salix purpurea und S. alba, bei Fagus sylvatica u. a. In solchen Fällen liegt also das Phellogen zwischen dem Periderm und dem Phelloderm, indem von seinen Tochterzellen bald die äusseren zu Kork-, bald die inneren

---

1) C. Sanio: Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II.

zu Korkrindenzellen sich ausbilden (Fig. 81). — Die zuerst verkorkten Peridermschichten haben zuweilen eine ganz auffallende Aehnlichkeit mit echter Epidermis, so z. B. bei Pinus sylvestris an diessjährigen Zweigen (August), wo, bei noch erhaltener Epidermis, im Rindenparenchym das Korkcambium entsteht und zuerst scheinbar eine zweite Epidermis mit auf der Aussenseite stark verdickten Zellen gebildet wird.

So wie anfangs die Epidermis durch das Periderm, so wird später bei lange dauerndem und starkem Dickenwachsthum das Periderm durch die Borkebildung ersetzt; an grösseren Holzpflanzen, z. B. Eichen, Pappeln u. s. w. findet man die Oberfläche der einjährigen Zweige mit Epidermis, die der mehrjährigen mit Periderm, die der älteren Aeste und des Stammes mit Borke überzogen [1]). Die Borkebildung beruht auf der wiederholten Erzeugung neuer Phellogenlamellen in den von innen her nachwachsenden saftigen Rindengeweben der Coniferen und Dicotylen. Zellenflächen, welche durch die verschiedensten Gewebe der Rinde sich erstrecken können, verwandeln sich in Korkcambium, welches nach Erzeugung mehr oder minder dicker Korklamellen erlischt, d. h. aufhört thätig zu sein. Diese Korklamellen schneiden so zu sagen aus der Rinde schuppenförmige oder ringförmige Flächenstücke heraus; Alles, was auf der Aussenseite, derselben liegt, vertrocknet, und indem nach und nach dieser Vorgang am Umfang des Stammes sich öfter wiederholt, wobei die neuen Korklamellen immer tiefer in das nachwachsende Rindengewebe eingreifen, wird eine immer dicker werdende Schicht vertrockneter Gewebemassen von dem lebenden Theil der Rinde abgetrennt; dies ist die Borke. Sehr klar ist der Vorgang bei der sich in grossen Schuppen ablösenden Borke von Platanus orientalis; fast ebenso deutlich an alten Stämmen von Pinus sylvestris. Indem die Borke dem Dickenwachsthum des Stammes nicht folgt, reisst sie in Längsrissen von aussen nach innen ein (Quercus robur), wenn die Cohäsionsverhältnisse danach sind; in andern Fällen blättert sie sich in Form horizontaler Ringe von dem Stamme ab (Ringelborke), z. B. bei Prunus Cerasus.

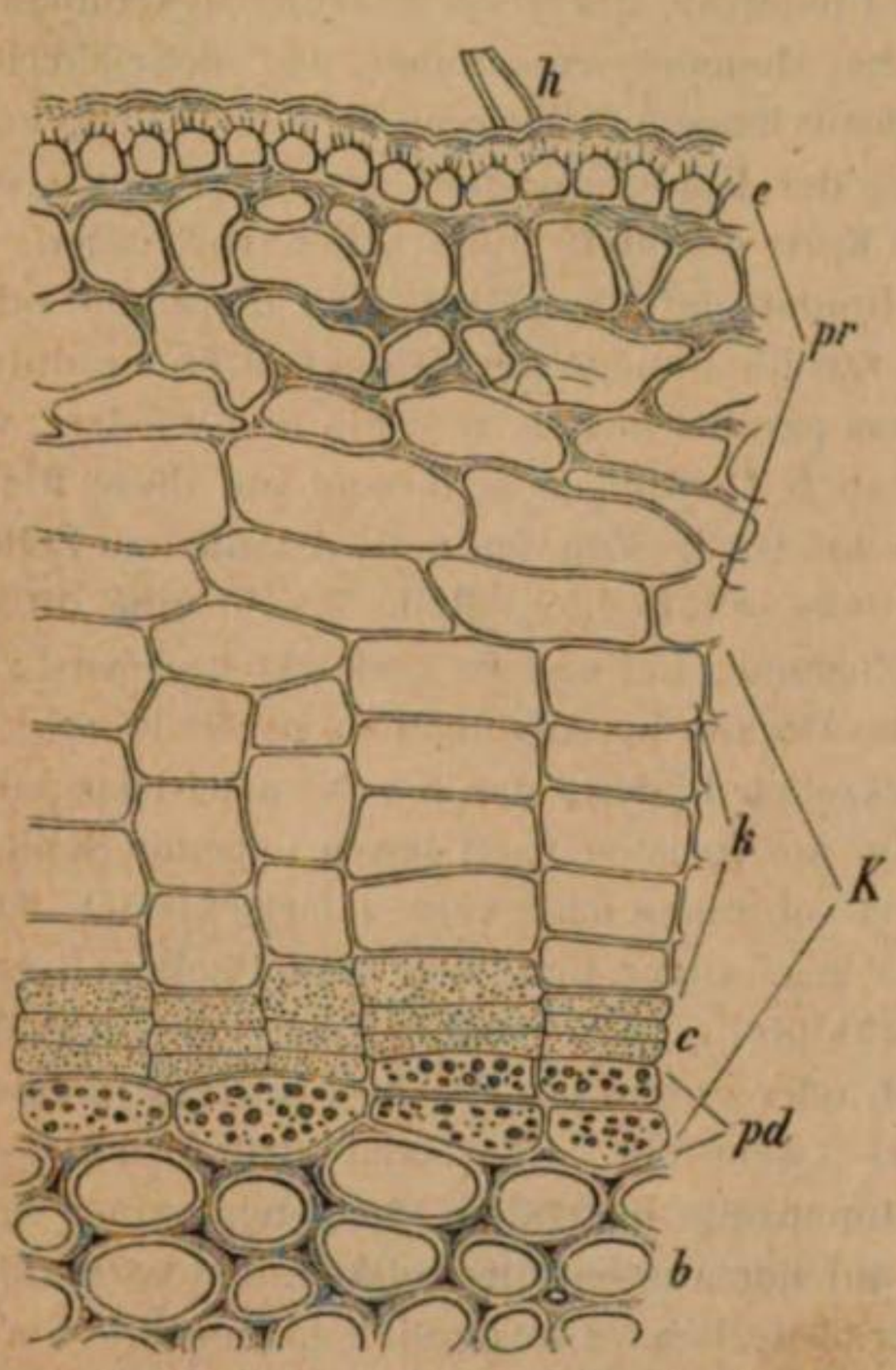


Fig. 81. Korkbildung in einem diessjährigen Zweig von Ribes nigrum. Theil eines Querschnitts. *e* Epidermis, *h* Haar, *b* Bastzellen; *pr* Rindenparenchym durch das Dickenwachsthum des Zweiges verzerrt; *K* die gesammten Erzeugnisse des Phellogens *c*; *k* die radial in Reihen geordneten Korkzellen aus *c* in centrifugaler Richtung entstanden; *pd* Phelloderma (chlorophyllhaltiges Parenchym aus *c* in centripetaler Richtung entstehend) (550).

Weiter auf die Einzelheiten der Kork- und Borkebildung einzugehen, wäre hier, wo es sich um die allgemeinsten Eigenschaften der Gewebe handelt, nicht am rechten Ort; die Borkebildung zumal kann ohnehin dem Anfänger erst vollkommen verständlich werden, wenn er bereits eine klare Vorstellung von dem Dickenwachsthum der Coniferen und Dicotylen sich erworben hat [2]).

---

1) Nicht immer ist ein beträchtliches Dickenwachsthum mit Peridermbildung verbunden, so z. B. bei Helianthus annuus und anderen einjährigen Stämmen; bei Viscum z. B. bleibt die Epidermis immer fortbildungsfähig und ihre dicken Cuticularschichten machen den Schutz des Periderms überflüssig; auch die Borkebildung ist keine nothwendige Folge starken Dickenwachsthums, die Rothbuche z. B. bildet nur Periderm.

2) Einstweilen sei auf die bahnbrechende Arbeit H. v. Mohl's: Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dicotylen (in dessen

Die Lenticellen[1]) sind eine Eigenthümlichkeis der korkbildenden Dicotylen; sie erscheinen vor der Peridermbildung an einjährigen Zweigen, so lange die Rinde noch mit unversehrter Epidermis überzogen ist; sie werden hier als rundliche Fleckchen sichtbar. Am Ende des ersten oder im folgenden Sommer reisst die Epidermis über der Lenticelle der Länge nach auf, sie verwandelt sich in eine mehr oder weniger vorstehende Warze, welche häufig durch eine mittlere Furche in zwei lippenförmige Wülste getheilt ist; ihre Oberfläche ist meistens braun, ihre Substanz bis auf eine gewisse Tiefe trocken, brüchig, korkartig. Mit dem weiteren Dickenwachsthum des Zweiges werden die Lenticellen in die Breite ausgedehnt und stellen querliegende Streifen dar; wenn sich später Kork oder Borke bildet, nimmt das Aufreissen der Rinde in den Lenticellen seinen Anfang, sie werden unkenntlich (Silberpappel, Apfelbaum, Birke), durch Abschuppung der Borke werden sie natürlich entfernt. Die Lenticellen entstehen nach Unger nur an solchen Stellen der Rinde, wo sich in der Epidermis Spaltöffnungen finden; nach Mohl tritt das innere Rindenparenchym warzenartig durch das äussere hervor und bildet hier ein Korkgewebe[2]), welches bei der Peridermbildung mit dem Kork des Periderms zusammenfliesst. Die Korkbildung auf der Lenticelle dauert eine Reihe von Jahren fort, bis die von innen her nachwachsende Rinde aussen abstirbt, indem sich Periderm oder Borkenbildungen zwischen die Lenticelle und den lebenden Rindentheil einschieben. Bei manchen Bäumen (Crataegus, Pyrus, Salix, Populus), wo die Peridermbildung von einzelnen Puncten aus beginnt um sich dann weiter auszubreiten, sind nach Mohl die Lenticellen die Ausgangspuncte.

§ 15. Die Fibrovasalstränge. Das Gewebe der mit echten Wurzeln versehenen Pflanzen[3]) ist von fadenförmigen, strangartigen Gewebekörpern durchzogen, die in manchen Fällen sich durch Dickenwachsthum derart fortbilden, dass sie mächtige Massen darstellend äusserlich die Form von Strängen verlieren, wobei sie innerlich aber die entsprechonde Structur behalten. Das sind die Fibrovasalstränge[4]). Nicht selten können sie leicht aus dem übrigen Gewebe der Pflanze vollkommen isolirt werden: zerreisst man z. B. den Blattstiel von Plantago major, so hängen sie als ziemlich dicke, dehnsame, elastische Fäden aus dem Parenchym heraus; bei Pteris aquilina gelingt es, sie nach Entfernung der harten Haut des unterirdischen Stammes durch Abschaben des schleimigen Parenchyms als bandartige oder fadenförmige, sehr feste, hellgelbliche Bänder frei zu legen. Aus älteren Laubblättern von Bäumen, aus trockenen Fruchthüllen (Datura), Cactusstämmen u. s. w. lassen sich die Fibrovasalstränge durch Fäulniss des Parenchyms, das sie umgiebt, als ein die Form des Ganzen mehr oder minder nachahmendes Gerüst darstellen; ausnehmend schöne und lehrreiche Skelete dieser Art liefern die vieljährigen Stämme der Baumfarne, Dracaenen, Jucca, Mais u. m. a., wenn ihr Parenchym durch langsame trockene Verwesung vollkommen zerstört wird und nur die Hautgewebe und die festen Stränge im Inneren erhalten

---

Vermischten Schriften), und auf Johannes Hanstein: Unters. über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde (Berlin 1853) verwiesen.

1) Alles hier Gesagte uach H. v. Mohl: Unters. über die Lenticellen in dessen Vermischten Schriften.

2) So z. B. auch an jungen Kartoffelknollen.

3) D. h. im Allgemeinen der höheren Kryptogamen (Equiseten, Farne, Rhizocarpeen, Lycopodien) und der Phanerogamen; wurzellose Pflanzen dieser Gruppen können Fibrovasalstränge haben (Psilotum, Salvinia).

4) Das hier über dieselben Mitgetheilte soll nur zur vorläufigen Orientirung des Anfängers dienen. Ausführlicheres, zumal über Verlauf und Anordnung, sowie über das Dickenwachsthum der offenen Stränge ist unter der Charakteristik der Gefässkryptogamen und Phanerogamen im II. Buch zu finden.

bleiben. Der Anfänger wird jedenfalls wohl thun, sich derartige Präparate selbst herzustellen oder sie in Sammlungen aufzusuchen; sie sind wenigstens anfänglich dem richtigen Verständniss ungemein förderlich. So ist es aber nur bei verholzten Fibrovasalsträngen, wenn sie isolirt zwischen weichem Parenchym verlaufen; bei manchen Pflanzen dagegen ist das Gewebe der Stränge noch zarter und weicher als das ihrer Umgebung (Ceratophyllum, Myriophyllum, Hydrilleen und anderen Wasserpflanzen); sie können dann natürlich nicht isolirt werden; bei den älteren verholzten Stämmen und Wurzeln der Coniferen und Dicotylen aber sind die Fibrovasalstränge so dicht gedrängt und durch weitere Fortbildung ihrer Gewebe so entwickelt, dass schliesslich von dem ursprünglichen, sie trennenden Grundgewebe nur wenig oder Nichts übrig bleibt und solche Stämme fast ganz aus Fibrovasalmassen bestehen.

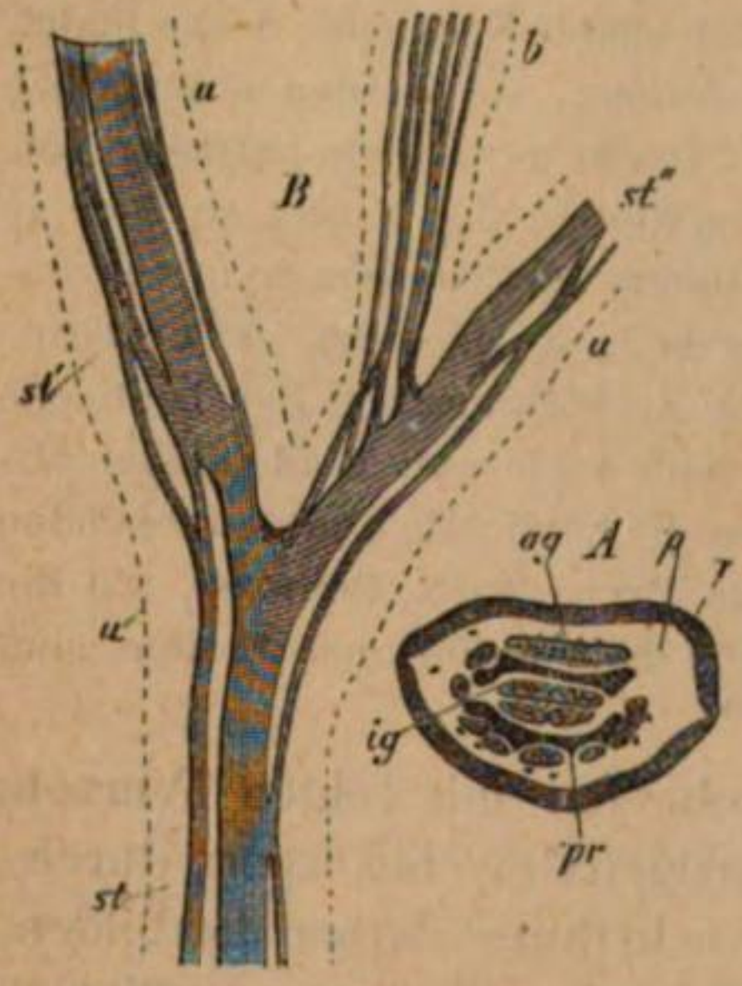


Fig. 82. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des unterirdischen Stammes in natürlicher Grösse. *r* braune harte Hautgewebe; *p* weiches, schleimiges, stärkereiches Parenchym; *pr* dunkelwandiges Sclerenchym, zwei breite den Stamm durchziehende Bänder bildend; *ag* Fibrovasalstränge, welche ausserhalb dieser Sclerenchymbänder, *ig* solche, die innerhalb derselben verlaufen. — *B* der in *A* mit *ag* bezeichnete Fibrovasalstrang durch Abschaben des Parenchyms isolirt; er zeigt Theilungen und Anastomosen; die punctirten Linien *u* zeigen den Umfang des Stammes *st*, seiner Gabeläste *st'* und *st''* und eines Blattstiels *b*.

Jeder einzelne Fibrovasalstrang besteht, wenn er hinreichend entwickelt ist, aus mehreren verschiedenen Gewebeformen und muss daher selbst als Gewebesystem betrachtet werden; verschiedene, oft sehr zahlreiche Stränge aber vereinigen sich bei den meisten Pflanzen zu einem System höherer Ordnung; doch betrachten wir hier einstweilen nur den einzelnen Strang.

Anfangs besteht der Fibrovasalstrang aus gleichartigen, ohne Intercellularräume verbundenen Zellen [1]; diese noch nicht differenzirte Gewebeform des jungen Stranges kann als Procambium [2] bezeichnet werden. Bei zunehmenden Alter desselben verwandeln sich zunächst einzelne seiner Zellenzüge in Dauerzellen von bestimmter Form (Gefässe, Bast), und von diesen Anfangspuncten aus schreitet die Umbildung der Procambiumzellen in Dauerzellen am Querschnitt des Stranges fort, bis sämmtliche Zellen in Dauerzellen umgewandelt sind, oder es bleibt eine innere Schicht des Stranges im fortbildungsfähigen Zustand, sie heisst dann Cambium. Man hat also im vorgerückteren Alter entweder cambiumlose oder cambiumhaltige Stränge; jene können als geschlossene, diese als offene bezeichnet werden [3]. Sobald ein

---

1) Die jungen Zellen der Fibrovasalmassen sind nicht immer verlängert und prosenchymatisch; in den Wurzeln z. B. von Zea Mais sind die jungen sich nicht mehr theilenden Gefässzellen und ihre Nachbarn quer tafelförmig oder cubisch.

2) Nägeli nennt das Gewebe des jungen Fibrovasalstranges einfach Cambium, ebenso bezeichnet er das fortbildungsfähige Gewebe der sich verdickenden Stränge, was davon doch unterschieden werden muss; Sanio bezeichnet nur das letztere als Cambium, was ich adoptire (Sanio in Bot. Zeitg. 1863. p. 362).

3) Diese Unterscheidung wurde zuerst von Schleiden gemacht, aber mit Unrecht schrieb er den Dicotylen allgemein nur offene Stränge zu; seine Unterscheidung von simultanen und

Procambiumstrang in einen geschlossenen Fibrovasalstrang sich verwandelt hat, hört jedes weitere Wachsthum in ihm auf: so bei den Kryptogamen, Monocotylen und manchen Dicotylen; der offene, cambiumhaltige Fibrovasalstrang dagegen fährt fort, immer neue Schichten von Dauergewebe auf beiden Seiten seines Cambiums zu erzeugen, dadurch wird der betreffende Stamm- oder Wurzeltheil immer dicker; so ist es bei den meisten verholzenden Dicotylen und Coniferen; die Blattgebilde dieser Pflanzen aber besitzen ebenfalls geschlossene Stränge, oder wenn sie offen sind, so hört doch die Thätigkeit ihres Cambiums bald auf.

Die verschiedenen Gewebeformen eines differenzirten Fibrovasalstranges lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, die man mit Nägeli als Phloëm- und Xylemtheil des Stranges benennt; sie sind durch das Cambium getrennt, wenn dieses vorhanden ist; bei vielen Strängen entsteht das Phloëm auf der einen, das Xylem auf der anderen Seite des Procambiums, und die Fortbildung beider schreitet nach der Mitte des Stranges vor, wo endlich zuletzt Phloëm und Xylem zusammentreffen. Das Phloëm besteht aus saftigen, meist dünnwandigen Zellen, nur die oft fehlenden, oft auch sehr massenhaft entwickelten Bastzellen sind gewöhnlich stark verdickt (meist nicht verholzt, geschmeidig). Jene dünnwandigen saftigen Zellen sind entweder parenchymatisch, oder sie sind Cambiform, oder Gitterzellen oder endlich Siebröhren. — Der Xylemtheil des Fibrovasalstranges hat meist die Neigung seine Zellformen stark zu verdicken, ihre Wände verholzen und werden hart, bei den Gefässen und gehöft getüpfelten Holzzellen schwindet der Inhalt und sie führen fortan Luft; auch verholzendes Parenchym findet sich häufig; doch kann in manchen Fällen die Verholzung unterbleiben, der ganze Strang ist dann weich und saftig, zuweilen nur von einzelnen dünneren Bündeln verholzter Gefässe und Holzzellen durchzogen (Wurzeln von Raphanus sativus, Knolle der Kartoffel u. m. a.). Die Elemente der Fibrovasalstränge sind, soweit sie ausschliesslich aus Procambium entstanden sind, prosenchymatisch oder doch langgestreckt in der Richtung der Wachsthumsaxe des Stranges; in offenen Strängen treten bei dem Dickenwachsthum derselben im Cambium auch horizontal gestreckte, radial gelegte Zellreihen und Zellschichten auf, wodurch die später gebildeten Xylem- und Phloëmschichten des Stranges radial gefächert werden; diese horizontalen Elemente nehmen meist den Charakter parenchymatischer Zellen an und werden im Allgemeinen als Strahlen bezeichnet; innerhalb des Xylems heissen sie Xylemstrahlen, innerhalb des Phloëms — Phloëmstrahlen.

Die Lagerung der Phloëm- und Xylemschichten auf dem Querschnitt eines Stranges ist je nach den Pflanzenklassen und Organen verschieden; in dem offenen Strang im Stamm der Dicotylen und Coniferen liegt jenes nach der Peripherie gewendet [1]), dieses (das Xylem) der Axe des Organs zugekehrt, zwischen

---

succedanen ist nicht durchführbar; alle Stränge differenziren sich im Querschnitt succedan. Schleiden's simultane Stränge der höheren Kryptosamen gehören einfach zu den geschlossenen.

1) Bei den Dicotylen kommen ausnahmsweise auch innerhalb des eigentlichen Holzkreises (im Mark) zuweilen Stränge vor, wo der Phloëmtheil vom Holz wie von einer Scheide umgeben ist (Ricinus in der Spindel der Inflorescenz); bei Heterocentron roseum haben die markständigen Bündel nach Sanio ihre Gefässe in der Mitte, diese sind rings umgeben von Cambiform;

beiden liegt die Cambiumschicht (Fig. 84); doch kommt es auch vor, dass auf der axilen Seite des Xylems nochmals eine Phloëmschicht auftritt; so, dass der Strang zwei solche, eine peripherische und eine axile besitzt (Cucurbitaceen, Nicotiana). — Bei den geschlossenen Strängen treten gegenüber der typischen Lage-

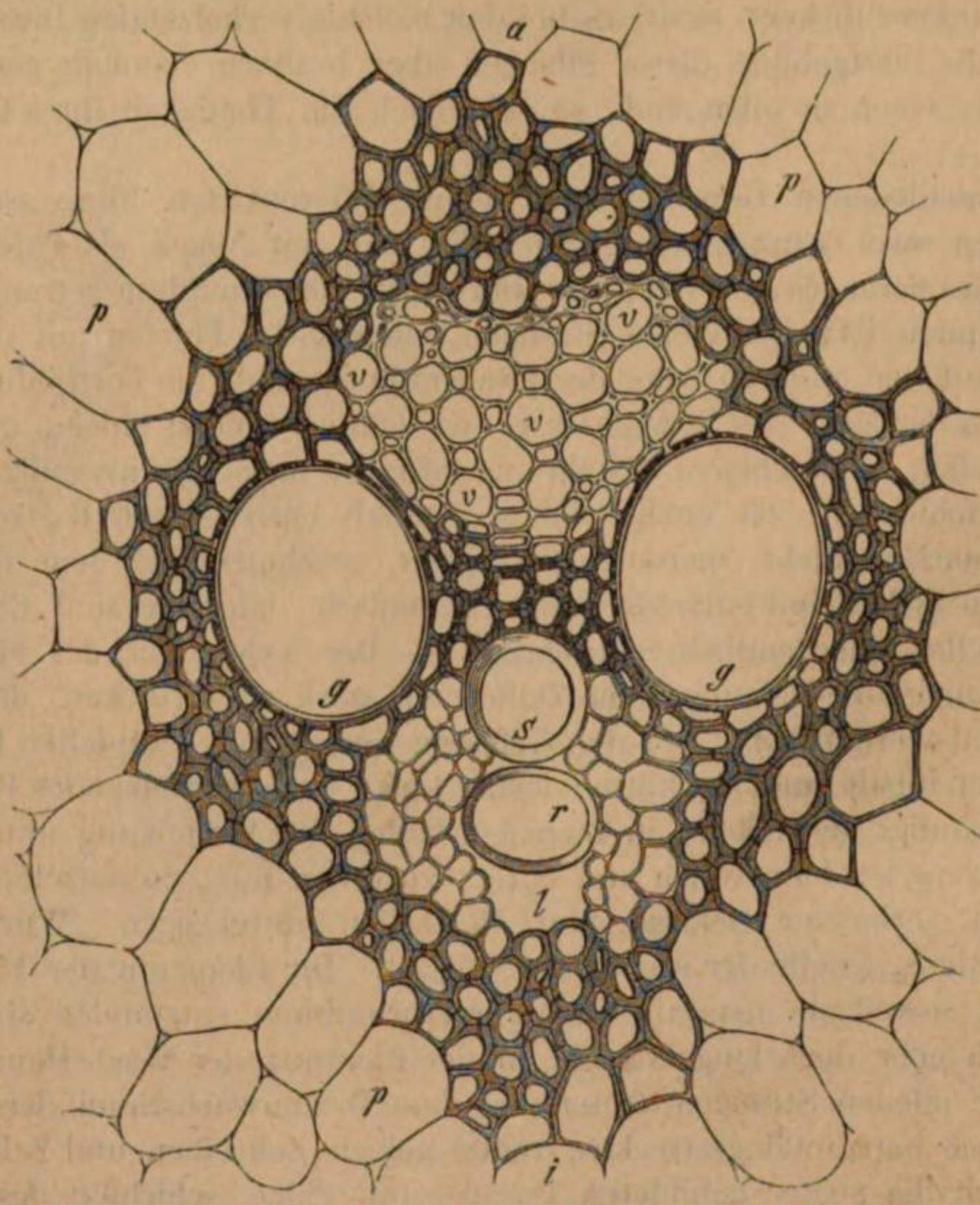


Fig. 83. Querschnitt eines geschlossenen Fibrovasalstranges im Stamm von Zea Mais (550); *pp* das ihm umgebende dünnwandige Parenchym; *a* Aussenseite, *i* Innenseite (der Stammaxe zugekehrt); *g g* zwei grosse getüpfelte Gefässe; *s* schraubenförmig verdicktes Gefäss; *r* isolirter Ring eines Ringgefässes, *l* durch Zerreissung beim Wachsthum entstandene lufthaltige Lücke; *v v* das zuletzt in Dauergewebe übergegangene Cambiform oder Gitterzellgewebe; zwischen ihm und dem Gefäss *s* liegen netzartig verdickte und gehöft getüpfelte Gefässe; den Umfang des ganzen Bündels bildet eine feste Scheide dickwandiger verholzter Prosenchymzellen.

rung der Gewebe in den Dicotylensträngen namhafte Abweichungen auf: bei den Monocotylen sind diese mehr scheinbar, zumal wenn man von der Scheide verholzten Prosenchyms, wie es hier oft vorkommt (Fig. 83), absieht. Bei den Farnen, Lycopodiaceen (mit vereinzelten Strängen) [1]) und Rhizocarpeen liegt das Xylem in der Mitte der Querschnittes, das Phloëm aber bildet eine weiche saftige Scheide um jenes (Fig. 66 und Fig. 86).

---

bei Campanula latifolia verhalten sich die Stränge des inneren Kreises nach ihm wie bei Ricinus. (Vergl. Bot. Zeitg. 1865. p. 179.)

1) Der Strang im Stamm von Lycopodium Chamaecyparissus u. a. ist offenbar eine Vereinigung mehrerer Fibrovasalstränge.

Jede einzelne Zellform kann in einem Fibrovasalstrange fehlen, es giebt Stränge ohne Holzzellen, solche ohne Gefässe (sehr selten), solche ohne echten Bast etc., nur der Weichbast (die saftigen dünnwandigen Zellen des Phloëms) fehlen wohl niemals. Alle diese Verschiedenheiten können an demselben Fibrovasalstrang in verschiedenen Theilen seiner Länge vorkommen, wenn diese beträchtlich ist. Die Fibrovasalstränge der echten Wurzeln sind häufig (nicht immer)

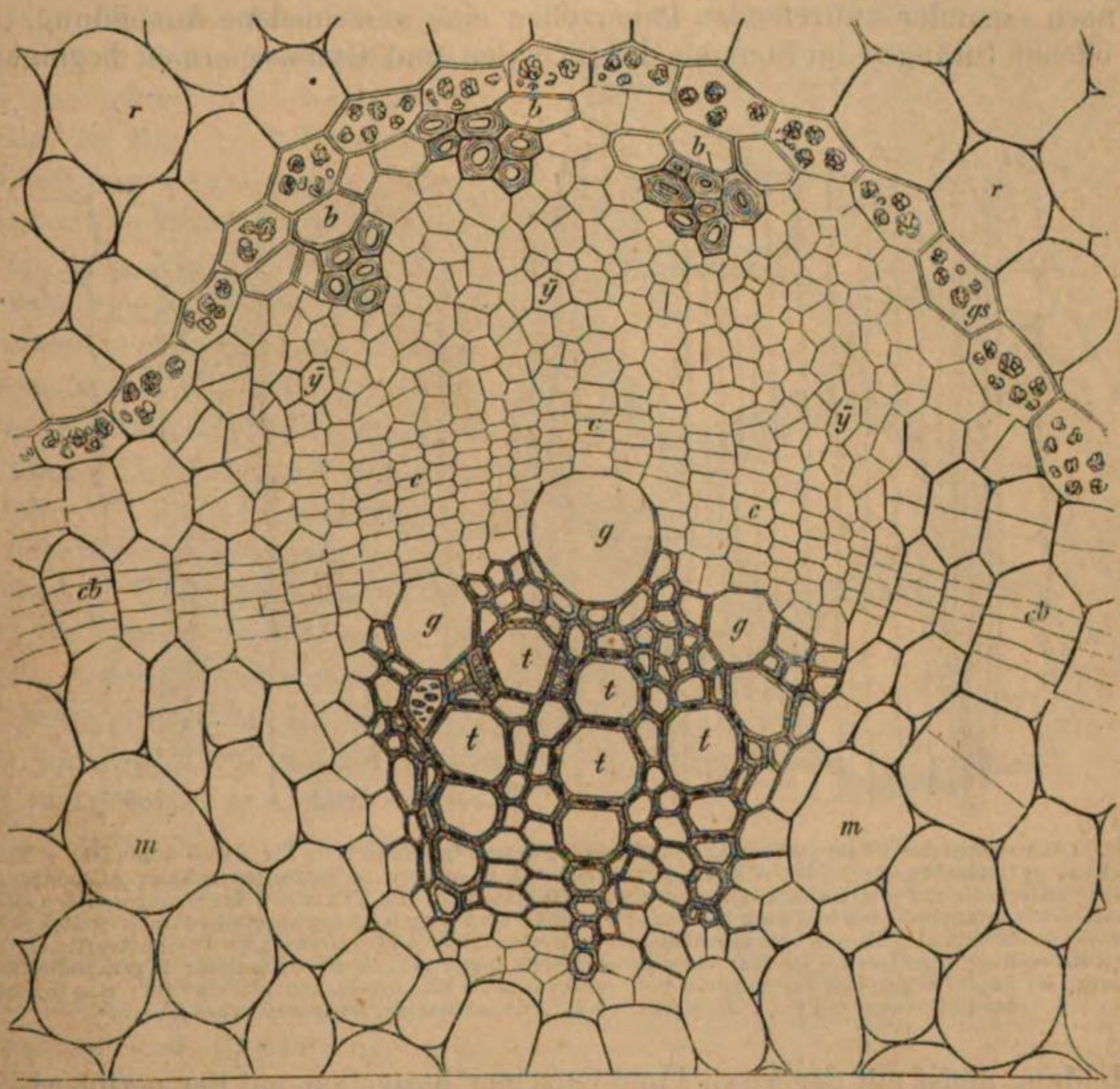


Fig. 84. Querschnitt eines Fibrovasalstranges im fertig gestreckten hypocotylen Stengelglied von Ricinus communis; *r* Rindenparenchym, *m* Markparenchym; *b* Bast; *y* Phloëmtheil mit dünnwandigen Zellen; *c* Cambium, *g g* grosse getüpfelte Gefässe, *t t* kleinere getüpfelte Gefässe, dazwischen Holzzellen. — *cb* Fortsetzung des Cambiums in das zwischen den Strängen liegende Parenchym; die Parenchymzellen theilen sich wiederholt durch tangentiale Wände. (Zwischen Rinde *r* und Phloëm des Stranges liegt eine mit zusammengesetzten Stärkekörnern erfüllte Schicht, die Gefässbündelscheide oder die stärkeführende Schicht.)

ohne allen echten Bast; die Endigungen der im Stamm der Phanerogamen verlaufenden Stränge finden sich in den Blättern, dort verlieren sie bei abnehmender Dicke endlich alle Elemente des Xylems bis auf 1—2 Schraubengefässe und endlich auch diese, die äussersten Enden dieser in dem Mesophyll der Blätter verlaufenden Stränge bestehen oft nur aus langen, engen, dünnwandigen, saftigen Zellen, aus Cambiform (Fig. 16 *F*).

Wird der Fibrovasalstrang in frühester Jugend innerhalb eines Organs angelegt, welches später stark in die Länge wächst, so sind die vor dem Längenwachsthum angelegten Elemente (die innersten Gefässe und die äussersten Bast-

zellen) die längsten, denn sie machen das ganze Längenwachsthum des Organs mit; die später, während der Verlängerung ausgebildeten Elemente sind kürzer, am kürzesten diejenigen, welche nach vollendetem Längenwachsthum des ganzen Organs und Strenges entstehen; dies tritt besonders bei den offenen Strängen der Dicotylen und Coniferen hervor.

Die Ausbildung der Elemente eines Stranges beginnt immer an einzelnen Puncten des Querschnitts und greift von dort aus weiter um sich; dabei gewinnen die nach einander auftretenden Dauerzellen eine verschiedene Ausbildung. Bei den offenen Strängen im Stamme der Dicotylen und Gymnospermen beginnt die

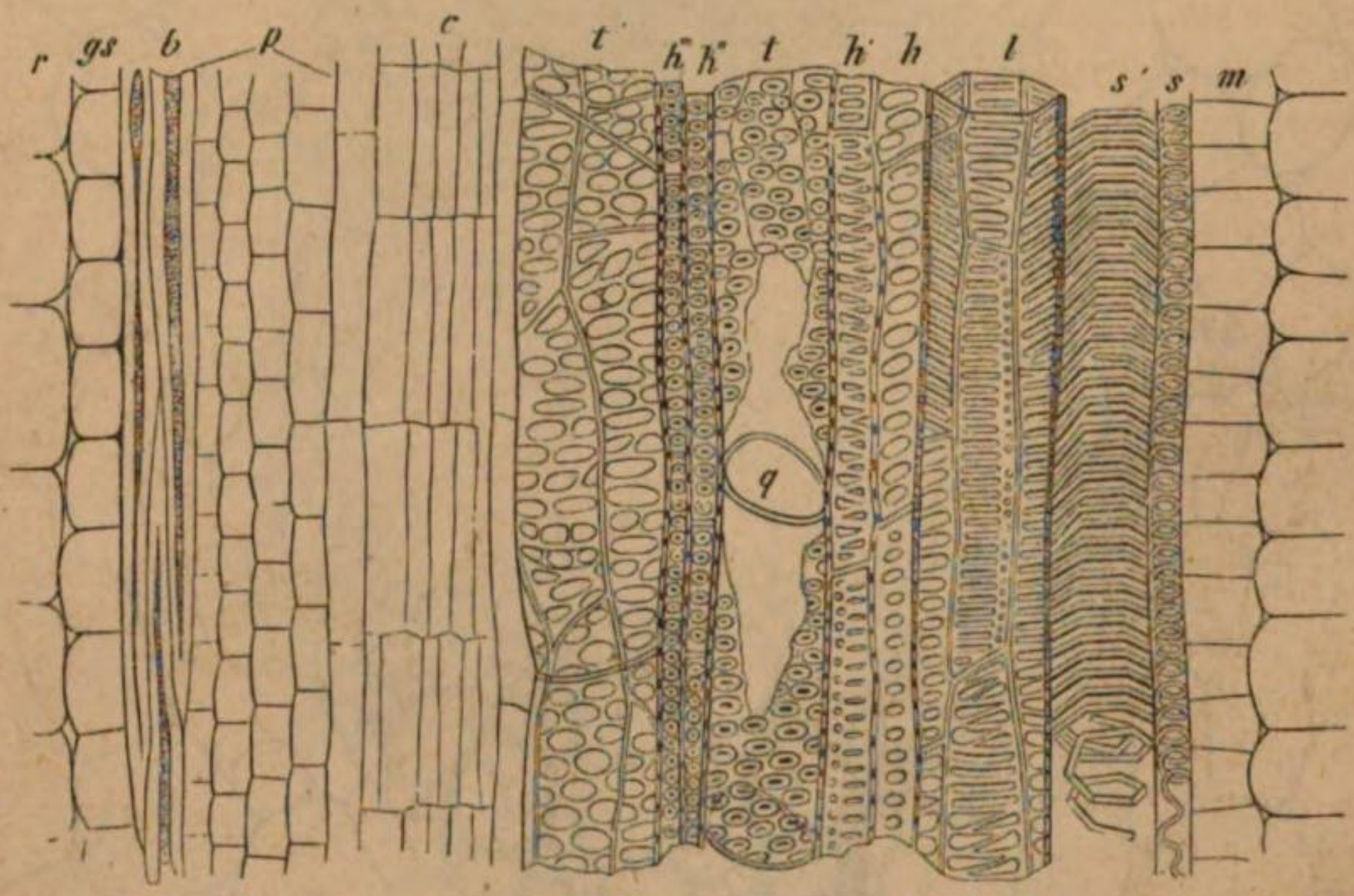


Fig. 85. Längsschnitt des Fibrovasalstranges von Ricinus, dessen Querschnitt in Fig. 84 zu sehen ist; *r* Rindenparenchym, *gs* Gefässbündelscheide; *m* Markparenchym. — *b* Bastfasern, *p* Phloëmparenchym; *c* Cambium; der Zellenzug zwischen *c* und *p* bildet sich später zu einer Siebröhre aus. — Im Xylemtheil des Stranges bilden sich die Elemente von *s* anfangend nach und nach bis *t'* aus; *s* erstes enges sehr langes Schraubengefäss; *s'* weites Schraubengefäss, beide mit abrollbarem Schraubenband; *l* leiterförmig verdicktes Gefäss zum Theil netzartig verdickt; *h* und *h'* Holzzellen; *t* getüpfeltes Gefäss, bei *q* die resorbirte Querwand; *h'' h'''* Holzzellen; t' getüpfeltes Gefäss noch jung, die Tüpfel zeigen erst den äusseren Hof, später tritt die Bildung des innern Porus auf; man bemerkt an der Gefässwand bei *l*, *t*, *t'* die Grenzlinien der benachbarten, weggenommenen Zellen.

Ausbildung meist mit der Verdickung einzelner Bastzellen auf der peripherischen Seite des Stranges, etwas später treten einzelne Schraubengefässe (oder Ringgefässe) an der Markseite auf; während nun die Ausbildung des Phloëms centripetal fortschreitet und nach und nach Bastzellen, Gitterzellen, Parenchym, oft abwechselnd wiederholt gebildet werden, entstehen im Xylem centrifugal (bezüglich der Axe des Organs) fortschreitend Ring- oder Spiralgefässe[1]) oder beide, netzförmig verdickte, dann getüpfelte Gefässe, oft abwechselnd mit Holzzellen (vergl. Fig. 85). Bei den Coniferen werden später immerfort nur gehöft getüpfelte Holzprosenchymzellen (neben Xylemstrahlen) erzeugt, so lange der Stamm oder die Wurzel wächst; bei den Dicotylen dagegen wird nach dem ersten Jahr jährlich ein Gemenge von Gefässen und Holzprosenchym, oft vermischt mit Holzparenchym,

---

1) Diese werden nur vor der Vollendung des Längenwachsthums des Organes gebildet, dem der Strang angehört.

gebildet. Bei den Bäumen mit Jahrringen im Holzkörper macht sich auch noch eine Periodicität in der Ausbildung der Xylemzellen bemerklich, auf der die Schichtung des Xylems in Jahreslagen beruht. Nicht selten zeigt auch der Phloëmtheil eine solche Schichtung[1]). In dem geschlossenen Strang der Monocotylen ist die Reihenfolge der Ausbildung ähnlich wie bei den vorigen im ersten Jahr; bei Fig. 83 z. B. bildet sich im Xylemtheil zuerst das Ringgefäss *r*, dann das Schraubengefäss *s*, dann rechts und links fortschreitend die getüpfelten Gefässe *g g*, und in der Mitte (radial fortschreitend) die engen getüpfelten Gefässe. Es kommt zuweilen (z. B. bei Calodracon nach Nägeli) vor, dass die Gefässbildung rechts und links fortschreitend vorn den Bogen schliesst und so das Procambium, welches später in Gitterzellen übergeht, von Gefässen umschlossen wird. — Im Blattstiel von Pteris aquilina beginnt in den Procambiumsträngen von elliptischem Querschnitt die Ausbildung des Xylems mit der Entstehung einiger enger Schraubengefässe in den Brennpuncten des Querschnitts; dann werden, der grossen Axe folgend zuerst centrifugal, dann centripetal Treppengefässe erzeugt, bis ein compacter, im Querschnitt langgezogener Xylemkörper gebildet ist, in dessen Umgebung das noch übrige Procambium sich in Gitterzellen, Siebröhren und Cambiform, zum Theil in Bastfasern (an der Peripherie) umwandelt (Fig. 66, 86, 89, *A*).

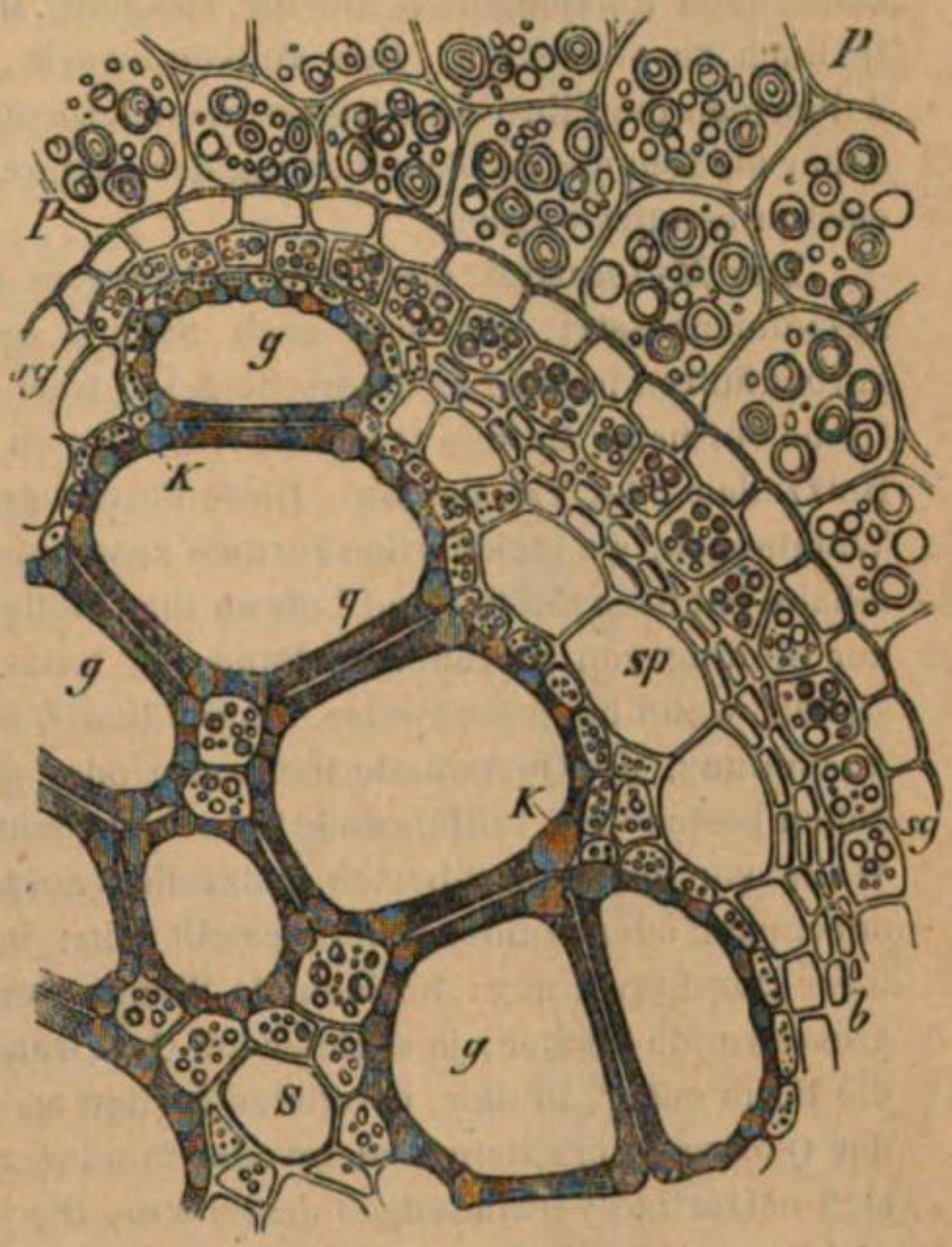


Fig. 86. Ein Viertel des Querschnitts eines der grossen Fibrovasalstränge im Stamme von Pteris aquilina mit einem Theil des umgebenden Parenchyms *P*; letzteres ist mit Stärke erfüllt (im Winter). *s* Schraubengefäss im Brennpunct des elliptischen Querschnitts des Stranges, umgeben von dünnwandigen stärkeführenden (Holz-) Zellen; *g g* die leiterförmig verdickten Gefässe, deren Structur bei Fig. 29 erläutert wurde; *sp* weite Gitterzellen, zwischen ihnen und dem Xylem liegt eine Schicht im Winter stärkeführender Zellen; *b* bastartige Zellen, mit dicker, weicher Wand; *sg* die Gefässbündelscheide; zwischen *b* und *sg* eine Schicht stärkeführender Zellen.

Die Fibrovasalstränge der Wurzeln entstehen in einem fortbildungsfähigen Gewebe, welches aus dem Urmeristem der Wurzelspitze sich in Form eines soliden, seltener hohlen Cylinders differenzirt. In diesem beginnt die Ausbildung von Gefässen auf 2, 3, 4 oder mehr Puncten der Peripherie und schreitet radial nach innen[2]) fort; ist das Procambium ein solider Cylinder, so entsteht eine diametrale Reihe von Gefässen (im Querschnitt gesehen) oder ein 3, 4, 5 bis mehrstrahliger Stern, dessen jüngste und weiteste Gefässe zunächst der Axe liegen; zwischen den Ausgangspuncten dieser Gefässbildungen treten nicht selten Bast-

---

1) Ausführlicheres über das Dickenwachsthum der offenen Fibrovasalstränge s. im II. Buch unter der Charakteristik der Phanerogamen.

2) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. I. Heft. Leipzig 1858.

bündel und bei Wurzeln mit Dickenwachsthum später cambiales Gewebe auf, welches nun in centrifugaler Folge, ähnlich wie im Stamm, Gefässe und Holzzellen erzeugt (vergl. § 22 am Schluss).

a) Zellformen. Im Text habe ich nur die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Gewebeformen des Fibrovasalstranges in ihren wichtigsten Zügen angedeutet; hier mögen noch einige Bemerkungen über die Zellformen selbst nachfolgen, aber auch hier ist wegen zahlreicher Einzelnheiten auf die specielle Morphologie der einzelnen Pflanzenclassen im II. Buch zu verweisen. Ihre vollkommenste, mannigfaltigste Entwickelung gewinnen die Zellformen der Fibrovasalstränge bei den Dicotylen; die hier vorkommenden Formen können daher als Schema zur Beurtheilung der entsprechenden Vorkommnisse bei anderen Pflanzenclassen benutzt werden.

Der Xylemtheil des Fibrovasalstranges der Dicotylen ist aus zahlreichen Zellformen zusammengesetzt, die sich nach Sanio's sorgfältigen Untersuchungen[1]) auf drei Typen zurückführen lassen: er unterscheidet 1) tracheale, 2) bastfaserähnliche und 3) parenchymatische Formen. Zu den trachealen Formen gehören die Holzgefässe und die gefässartigen Holzzellen oder Tracheïden. Diese Formengruppe[2]) ist dadurch charakterisirt, dass ihre Wandungen, wo gleichartige Formen zusammentreffen, offene Löcher bilden, dass ihre Zellinhalte bald schwinden und Luft an ihre Stelle tritt; die Verdickungen zeigen eine Neigung zur Bildung von schraubigen Bändern, Netzen und gehöften Tüpfeln. Echte Gefässe entstehen, wenn bei reihenweise, longitudinal[3]) über einanderliegenden Zellen von gleichartiger Ausbildung, die Querwände theilweise oder ganz resorbirt werden und so lange aus vielen Zellen bestehende, luftführende Röhren zu Stande kommen, die sich meist durch ihre grössere Weite vor den benachbarten Holzzellen auszeichnen. Die Querwände können horizontal oder mehr oder minder schief gestellt sein; im Allgemeinen richtet sich darnach die Form ihrer Durchbrechung: horizontale Wände werden häufig ganz aufgelöst, oder sie erhalten grosse runde Löcher; je schiefer die Querwand wird, desto mehr nehmen die Perforationen die Form enger, breiter, paralleler Spalten an und die stehen bleibenden Verdickungsleisten der Querwand erscheinen mehr oder minder als Sprossen einer Leiter; nicht selten bilden sich netzartige Verbindungen derselben. Die leiterförmige Querwand findet sich nach Sanio nicht nur bei gehöft getüpfelten und netzförmig verdickten Gefässen, wie man früher annahm, sondern auch bei Schraubengefässen (z. B. bei Casuarina, Olea, Vitis), wo einzelne Windungen des Schraubenbandes unmittelbar in die Leitersprossen übergehen. Die Ablösung des Schraubenbandes der zuerst gebildeten Schraubengefässe in sich stark verlängernden Stengeln und Blattstielen beruht wohl nur auf der Ablösung des Bandes von der dünnen, rasch wachsenden Wand, welche dem Gefäss und den Nachbarzellen gemeinsam ist; würde diese Wand aufgelöst und das Band solchergestalt abrollbar, so müssten die benachbarten Zellen ja offen sein. — Wenn die Querwände der einzelnen Gefässzellen sehr schief gestellt sind, so nehmen die letzteren ein prosenchymatisches Ansehen an (Fig. 87) und in je höherem Grade diess der Fall ist, desto mehr erscheint das Gefäss in seiner Ganzheit unterbrochen; im Xylem der Farne ist diess oft in so hohem Grade der Fall, dass man nach Isolirung der einzelnen Zellen durch Mazeration überhaupt nicht die Glieder von Gefässen, sondern spindelförmiges Prosenchym zu finden glaubt (Fig. 29); doch kommen auch hier allerlei Uebergänge zu den typischen, leiterförmigen Querwänden vor[4]). Die Gefässe mit

---

1) Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers v. C. Sanio in Bot. Zeitg. 1863. Nr. 12 ff. (Ich führe oben die von ihm vorgeschlagenen Gruppen von Zellformen, die er Systeme nennt, in umgekehrter Reihenfolge auf.)

2) In der allgemeinen Charakteristik des trachealen Systems weiche ich von Sanio theilweise ab.

3) Bezüglich der Längsaxe des Fibrovasalstranges.

4) Vergl. Dippel im amtlichen Bericht der 39. Vers. der Naturforscher und Aerzte 1865 (Giessen), Tafel III, Fig. 7—9. Dippel's Beobachtungen an Kryptogamen und die ganze oben

prosenchymatischen Gliedern bilden nun den unmittelbaren Uebergang zu den gefässartigen Holzzellen (Tracheiden); ist die Form der Zellen derart, dass ein Unterschied von Längs- und Querwand nicht mehr hervortritt, was nur bei entschieden prosenchymatischen Formen möglich ist, so sind die Perforationen der über und der neben einander liegenden Zellen nicht mehr zu unterscheiden, es treten nicht mehr einzelne Zellreihen in besonders ausgezeichneter Weise als continuirliche Röhren hervor, aber ganze Zellencomplexe (Stränge u. s. w.) stehen durch offene gehöfte Tüpfel unter einander in offener Verbindung; so ist es in besonders ausgezeichneter Weise bei den Tracheiden im Holz der Coniferen (s. Fig. 25, 26). Der Unterschied zwischen ihnen und den echten Gefässen (Holzröhren) liegt in der That nur in diesen Momenten, denn bezüglich der Seitenwände verhalten sich die Holzröhren genau wie Tracheiden, wenn sie offene gehöfte Tüpfel haben (Fig. 27); die einzelnen Glieder der aus prosenchymatischen Zellen zusammengesetzten Gefässe der Farne (Fig. 29) können geradezu als Tracheiden bezeichnet werden.

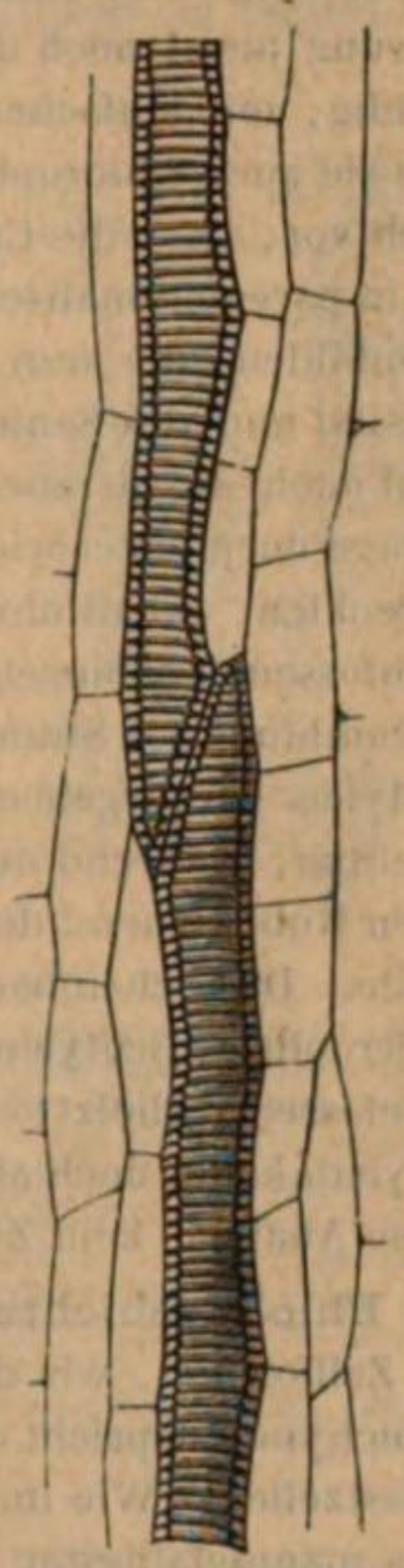


Fig. 87. Aus dem sehr jungen Fibrovasalstrang eines jungen Blattstiels von Scrophularia aquatica; Theil eines Schraubengefässes umgeben von Procambium; zwei schraubenartig verdickte Zellen legen sich prosenchymatisch zusammen; bei der Streckung des Blattstiels werden die jetzt dicht aufeinanderliegenden Windungen des Schraubenbandes aus einander gezogen, dieses löst sich von der dünnen Wandung ab, welche dem Gefäss und den Nachbarzellen gemeinsam ist, und so wird ein abrollbares Schraubenband gebildet.

Sanio's bastfaserähnliche Zellformen des Xylems sind immer prosenchymatisch, spindel- bis faserförmig, im Verhältniss zu ihrem Durchmesser stark verdickt, meist einfach, zuweilen auch behöft getüpfelt, die Tüpfel klein; immer ohne Schraubenband; während der Ruhezeiten der Vegetation führen sie Stärke; neben der Mittellamelle ihrer Scheidewände liegt öfter eine nicht verholzte gallertartige Verdickungsmasse, die sich mit Iodchlorzink roth-violett färbt und eine Aehnlichkeit mit manchen Bastfasern herstellt; diese Zellen sind gewöhnlich viel länger als die trachealen Formen. Sanio unterscheidet auch hier zwei Formen, die einfachen bastartigen Holzfasern oder Libriform, und die gefächerten Libriformfasern; die letzteren unterscheiden sich von jenen dadurch, dass ihr Lumen durch mehrere dünne Querwände gefächert, während die gemeinsame Wand der ganzen Faser dick ist. Diese bastähnlichen Zellformen finden sich im Holz der dicotylen Bäume und Sträucher neben den trachealen Elementen und den sogleich zu nennenden anderen Formen in mannigfaltigster Mischung. Bei den Monocotylen dürfte die Scheide dickwandigen Prosenchyms, welche so oft die anderen Elemente des Fibrovasalstranges umgiebt (Fig. 83), vielleicht dieser Formenreihe beigezählt

---

gegebene Darstellung der Gefässbildung, ihr Uebergang zu den Tracheiden und zumal die Thatsache, dass alle luftführenden trachealen Formen offene gehöfte Tüpfel haben, also auch wenn die prosenchymatischen Glieder eines Gefässes nicht durch grosse Löcher, sondern durch enge Spalten u. s. w. verbunden sind, in offener Verbindung stehen (also nicht geschlossene Zellen sind, wie Caspary meint), lassen Caspary's Annahme des Mangels der Gefässe bei den Kryptogamen und vielen Phanerogamen als unrichtig erscheinen (vergl. Caspary: Monatsberichte d. k. Akademie der Wissensch. in Berlin, 1862, 10. Juli).

BIBLIOTECA REGIA MONACENSIS

werden; ob die Libriformfasern bei Kryptogamen vorkommen, dürfte mindestens zweifelhaft sein.

Die parenchymatischen Zellformen des Xylems sind ungemein verbreitet, zumal dann häufig, wenn der Holzkörper der Fibrovasalstränge eine bedeutende Dicke erreicht. Sie entstehen im Holz der Dicotylen und Gymnospermen nach Sanio durch Quertheilung der Cambiumzellen, bevor eine Verdickung derselben auftritt. Die Schwesterzellen zeigen diesen Ursprung meist noch durch die Art ihrer Lagerung; sie sind im ausgebildeten Zustand dünnwandig, mit einfachen geschlossenen Tüpfeln. Ihr Inhalt ist im Winter Stärke, oft enthalten sie auch Chlorophyll, Gerbstoff, oxalsauren Kalk in Krystallen. — Es kommt jedoch auch vor, dass die Cambiumzellen auf der Xylemseite des Stranges sich ohne Quertheilung in parenchymatische, dünnwandige, einfach gehöfte, inhaltführende, langgezogene Zellen umbilden, die nun ebenfalls zu den parenchymatischen Formen der Holzzellen zu rechnen sind und von Sanio als Ersatzzellen bezeichnet werden. Auf diesen letzten Typus sind wohl auch die parenchymatischen Elemente im Xylemtheil der geschlossenen Fibrovasalstränge der Monocotylen und Kryptogamen zurückzuführen; diese dünnwandigen, meist langgestreckten, inhaltführenden Zellen entstehen hier aber nicht aus Cambium (da dieses den geschlossenen Strängen nach unserem Sprachgebrauch fehlt), sondern unmittelbar aus dem Procambium des Stranges (Fig. 86 neben *S*). Zuweilen erreicht das aus dem Cambium der Dicotylen hervorgehende Holzparenchym (Parenchym des Xylemtheils) eine stärkere Entwickelung, während nur wenige Gefässe und Tracheiden gebildet werden; so ist es in der dicken Rübenwurzel des Rettigs, der Möhre, der Georgine, der Runkelrübe und der Kartoffelknolle. Das scheinbare Mark dieser Organe entspricht seiner Entstehung nach dem Holzkörper eines dicotylen Baumes; aber die Elemente des Xylems sind nicht oder nur wenig (Gefässe) verholzt; der saftreiche Inhalt und die dünnen, weichen Zellhäute lassen dieses Xylem kaum noch als Analogon des gewöhnlichen Holzkörpers erscheinen, obgleich über diese Analogie kein Zweifel bestehen kann.

Die Phloëmschichten des Fibrovasalstranges zeigen bei vollkommener Ausbildung ähnliche Zellformen, wie der Xylemtheil; den Gefässen entsprechen die Siebröhren, dem Holzparenchym entspricht das Bastparenchym (Phloëmparenchym), den Libriformfasern die echten Bastzellen. Wie im Xylem, so können auch hier im Phloëm die verschiedenen Zellformen in mannigfaltigster Mischung, bald wechsellagernd in Schichten, bald unregelmässig vermischt neben einander auftreten. Eine sehr allgemein vorhandene Zellform im Phloëm ist das Cambiform, enge, meist verlängerte, dünnwandige, saftige Zellen, die zuweilen bei sehr dünnen Strängen den einzigen Bestandtheil des Phloëms auszumachen scheinen. Bei vollkommener Ausbildung des letzteren treten regelmässig Gitterzellen auf, die sich von den echten Siebröhren nicht immer deutlich unterscheiden lassen; die Bildung der letzteren wurde schon durch Fig. 23 u. 24 erläutert. Die Durchbohrung ihrer älteren Siebplatten, zumal an den Querwänden, welche an den longitudinalen Zellreihen schief oder quer liegen können, lässt sich durch Einlegen dünner Schnitte in concentrirte Schwefelsäure, zumal nach Durchtränkung des Präparates mit Iodlösung, leicht nachweisen[1]); die Zellwände werden gelöst, der protoplasmatische Schleim bleibt (gebräunt) erhalten und lässt die durch ihn bewirkte Erfüllung der Poren der Siebplatte in Form feiner Schleimstränge (Fig. 88 *p*) erkennen. — Gitterzellen (nach v. Mohl) kann man einstweilen diejenigen Zellen nennen, bei denen ähnliche Wandbildungen sichtbar sind, ohne dass die wirkliche Durchbohrung der enge gedrängten Tüpfel (Gitter nach v. Mohl) bereits nachgewiesen wäre. Hierher gehören die sogen. Vasa propria im Fibrovasalstrang der Monocotylen (Fig. 83 *v*), die von Dippel bei den Kryptogamen entdeckten, von ihm Bastgefässe genannten Zellformen (Dippel l. c.). Häufig haben die Gitterzellen oder Siebröhren auch an ihren Längswänden Sieb- oder Gitter-

---

1) Vergl. Sachs in Flora 1863, p. 68, und andere Beweise für die Durchbohrung bei Hanstein: Die Milchgefässe (Berlin 1864), p. 23 ff.

platten, besonders dann, wenn zwei derartige Zellen seitlich benachbart sind; diese Platten sind dünnere Stellen der Zellhaut, welche eine feine Punctirung oder gitterartige Verdickung zeigen; ob auch hier wirkliche Durchbohrungen vorkommen, ist noch unbestimmt. — Diese Zellformationen (Cambiform, Gitterzellen, Siebröhren) in Verbindung mit dem Phloëmparenchym, in welches sie eingelagert sind, oder welches zuweilen dickere Schichten bildet, können als Weichbast zusammengefasst werden im Gegensatz zu dem echten Bast, der zuweilen ganz fehlt (Cucurbita), in anderen Fällen aber sehr reichlich entwickelt ist (Helianthus tuberosus, Stamm; Tilia u. a. m.) und aus langgestreckten, prosenchymatischen, faserförmigen, geschmeidigen, zähen, festen, meist stark verdickten Zellen besteht. Meist sind sie bei Dicotylen bündelweise angeordnet, nicht selten wechsellagernde Schichten mit Weichbast bildend (Weinrebe); doch kommen sie, zumal in den späteren Phloëmtheilen, welche durch das Cambium gebildet werden, auch in einzelnen Fasern vor (Kartoffelstamm und Knolle). Gewöhnlich ist bei dichtgedrängter Lagerung die Mittellamelle der Scheidewand zweier Fasern verholzt oder cuticularisirt (resistent und mit Iod sich gelb färbend), in anderen Fällen aber bildet sie eine schleimartige »Intercellularsubstanz«, in welcher die Zellen (auf dem Querschnitt) eingebettet erscheinen (z. B. Cytisus Laburnum nach Sanio, Pinus sylvestris). So wie die Libriformfasern des Holzes können auch die echten Bastfasern des Phloëms durch nachträgliche Quertheilungen gefächert sein (Vitis vinifera, Platanus occidentalis, Aesculus Hippocastanum, Pelargonium roseum, Tamarix gallica nach Sanio l. c., p. 111). So wie man die Libriformfasern des Holzes nach Isolirung durch Mazeration oft verzweigt findet, so auch die Bastfasern, die sich dabei nicht selten auf Kosten des umgebenden weichen Gewebes mehr Freiheiten gestatten (Abies pectinata nach Schacht). — Zuweilen sind die Bastzellen kurz und bei starker Verdickung verholzt, sehr hart (Wurzelknollen von Dahlia). Bei den Apocyneen (z. B. Vinca) sind die sehr langen Bastzellen abwechselnd erweitert und verengt, dabei sehr deutlich gestreift (über milchführende Bastzellen s. unten). Gewöhnlich rechnet man die auf der Aussenseite der Stränge liegenden stark verdickten und verholzten Zellen der Monocotylen zum Bast (Fig. 83 *a*). Die (von Dippel zuerst gefundenen) wirklichen Bastzellen der Equiseten, Farne und Lycopodiaceen sind wenig entwickelt, die äusseren Verdickungsschichten ihrer Wände, wie es scheint, meist verschleimt (als »Intercellularsubstanz«) entwickelt [1]).

Fig. 88. Verbindungsstücke von Siebröhren, die Durchbohrung der Querwände nach Auflösung der Zellhaut durch Schwefelsäure zeigend. *A* u. *B* aus dem Blattstiel von Cucurbita; *C* aus dem Stamme von Dahlia. Bei *A* ist die Zellhaut *h h'* noch nicht völlig aufgelöst. — *s* der protoplasmatische Schleim, *o* und *u* Anhäufung desselben auf der Ober- und Unterseite der Querwand; *p* die Schleimstränge, welche diese Anhäufungen verbinden und die Poren der Siebplatten ausfüllen (vergl. Fig. 23 u. 24).

Alles bisher Gesagte trifft nur die längs gestreckten Elemente der Fibrovasalstränge; die radial gestreckten (Xylem- und Phloëmstrahlen) sind eine Eigenthümlichkeit der offenen Fibrovasalstränge der Dicotylen und Coniferen und werden als zur Charakteristik dieser Klassen gehörend, dort abgehandelt werden.

b) Gefässbündelscheide; man bezeichnet so eine Zellschicht, welche oft den einzelnen Fibrovasalstrang entweder ganz oder auf seiner Phloëmseite umgiebt und sich auf dem Querschnitt dadurch bemerklich macht, dass ihre Zellen seitlich durch bezüglich der

---

1) Es ist kein Grund vorhanden, die subepidermalen Fasern der Equiseten, das harte, braunwandige Prosenchym im Grundgewebe des Stammes der Baumfarne und von Pteris aquilina und andere, gar nicht den Fibrovasalsträngen angehörige Zellbildungen, Bast zu nennen, wie es manche Schriftsteller thun.

Strangaxe radiale Wände zussmmenhängen. Sind die Gefässbündel in einen Kreis gestellt, so umgiebt eine solche Gewebschicht sehr oft (manche Equiseten und viele Dicotylen) den ganzen Kreis als zusammenhängende Schicht (Fig. 84). Haben die Zellen derselben ein parenchymatisches Aussehen, so führen sie fast immer Stärke, weshalb ich sie früher stärkeführende Schicht genannt habe. In manchen Fällen ist die eine dem Strang zugekehrte Seite dieser Zellen stark verdickt und verholzt (Blätter mancher Farne). Die genetische Beziehung dieser Gewebeschicht zum Fibrovasalstrang oder in anderen Fällen zum »Verdickungsring«, oder zum Grundgewebe ist noch nicht allgemein festgestellt und bietet dieselbe überhaupt noch manche streitige Puncte dar; ich verweise desshalb auf Sanio's kritische Bemerkungen in Botan. Zeitg. 1865. p. 176 ff.

§ 16. Das Grundgewebe. Mit diesem Namen bezeichne ich diejenigen Gewebemassen einer Pflanze oder eines Organes, welche nach der Anlage und Ausbildung der Hautgewebe und der Fibrovasalstränge noch übrig bleiben; das Grundgewebe besteht sehr häufig aus dünnwandigem, mit assimilirten Nahrungsstoffen erfülltem, saftigem Parenchym; nicht selten indessen wird es dickwandig, zuweilen nehmen einzelne Theile desselben die Form strangartiger Gebilde an, welche aus sclerenchymatischen, stark verholzten Prosenchymzellen bestehen. Ueberhaupt können im Grundgewebe ebenso wie im Hautsystem und in den Fibrovasalsträngen die verschiedensten Zellformen und Gewebeformen auftreten; ein Theil des Grundgewebes kann selbst von Anfang an im theilungsfähigen Zustand verharren, während das umgebende in Dauergewebe übergeht, oder es können bestimmte Schichten des Grundgewebes, nachdem es längst in Dauergewebe umgewandelt war, in Zelltheilung übergehen und so ein Theilungsgewebe erzeugen, aus welchem nicht nur neues Grundgewebe, sondern auch Fibrovasalstränge hervorgehen (Aloineen).

Bei den Thallophyten und vielen Muscineen ist die ganze Gewebemasse mit Ausschluss der äusseren oft als Hautgewebe entwickelten Schicht, als Grundgewebe zu betrachten; hier hat aber wegen der Abwesenheit der Fibrovasalstränge diese Unterscheidung einen geringeren praktischen Werth; bei den Laubmoosen mit strangartigen Bildungen im Stamm kann es zweifelhaft erscheinen, ob diese als besondere Formen des Grundgewebes oder als sehr rudimentäre Fibrovasalstränge zu betrachten sind. Die Gefässpflanzen dagegen lassen sofort die Selbständigkeit und Eigenartigkeit des Grundgewebes gegenüber dem Hautsystem und den Fibrovasalsträngen hervortreten; hier erfüllt es die Zwischenräume der Fibrovasalstränge innerhalb des von den Hautgeweben umschlossenen Raumes. Wo die Fibrovasalstränge geschlossen sind, kein Dickenwachsthum zeigen, da ist es häufig (z. B. bei vielen Farnen) das am massenhaftesten entwickelte Gewebe; wenn dagegen dichtgedrängte Fibrovasalstränge durch fortbildendes Cambium nach und nach grosse Massen von Holz- und Phloëmschichten erzeugen (Coniferen- und viele Dicotylenstämme), da wird das Grundgewebe ein immer unbedeutenderer Theil des ganzen Organs (Stamm und Wurzel). — Die Lagerung der Fibrovasalstränge ist bei Stämmen häufig derart, dass das Grundgewebe in eine innere, von den Strängen umschlossene Markpartie und eine äussere, die Stränge umhüllende Rindenschicht gesondert wird; da die Stränge seitlich nicht oder nur stellenweise zusammenliegen, so bleiben zwischen ihnen noch Partieen des Grundgewebes liegen, welche das Mark mit der Rinde verbinden und als Markverbindungen (Markstrahlen) bezeichnet werden. Bilden die Fibrovasalmassen eines

Organs einen axilen soliden Cylinder, wie in manchen Stämmen und den allermeisten Wurzeln, so ist das Grundgewebe nur als Rinde entwickelt.

a) Kritisches. Der ganze Gang meiner Darstellung der Gewebesysteme erfordert die Einführung des Begriffes »Grundgewebe«[1]). Das Bedürfniss dazu war übrigens längst vorhanden, denn man sah sich oft genöthigt, bei anatomischen Darstellungen der Gesammtmasse der Gewebe, welche weder Epidermis noch Fibrovasalstränge sind, irgendwie gemeinsam zu bezeichnen; manche Schriftsteller brauchen in diesem Sinne das Wort Parenchym als Gegensatz zu den Fibrovasalsträngen und zur Epidermis; allein der Sprachgebrauch ist nicht wissenschaftlich; die Fibrovasalstränge enthalten oft auch Parenchym, und umgekehrt ist das Grundgewebe nicht immer parenchymatisch, sondern zuweilen entschieden prosenchymatisch; es kommt überhaupt hier gar nicht auf Zellformen an, sondern auf den Gegensatz verschiedener Gewebesysteme, deren jedes die verschiedensten Zellformen enthalten kann. — Etwas eingehender muss ich meine Darstellung und meinen Sprachgebrauch mit dem Nägeli's vergleichen; man könnte glauben, Nägeli's Protenchym sei synonym mit meinem Grundgewebe; das ist aber nicht der Fall; das Protenchym Nägeli's ist ein viel umfassenderer Begriff; Alles, was ich Grundgewebe nenne, ist Protenchym; aber nicht alles Protenchym ist Grundgewebe. Nägeli[2]) sagt nämlich, er wolle das Urmeristem und alle Partieen des Gewebes, die unmittelbar von demselben (d. h. bloss durch Vermittelung von Folgemeristem, nicht aber von Cambium) herkommen, Protenchym (= Proten), das Cambium hingegen und Alles, was direct oder indirect davon abstammt, Epenchym (= Epen) nennen. Als Nägeli diese Begriffsbestimmungen machte, hatte er es wesentlich mit einer Darstellung der Fibrovasalstränge zu thun, und es ist erklärlich, dass er bei dieser Gelegenheit Alles, was nicht zu den Fibrovasalsträngen gehört, gemeinsam unter einem Namen (Proten) bei Seite legte. Für uns aber handelt es sich um eine gleichmässige Darstellung der verschiedenen Differenzirungen der Pflanzengewebe, und es ist kein Grund vorhanden, nur den einen Gegensatz von Fibrovasal- und Nichtfibrovasalmassen (Epenchym und Protenchym) hervorzuheben, die übrigen Differenzirungen aber als minder wichtig zu betrachten; daher zerfällt für mich das Protenchym Nägeli's in drei mit seinem Epen gleich berechtigte Begriffe; zunächst ist das Urmeristem ebenso sehr den Fibrovasalmassen (Epenchym) entgegenzustellen, wie den Hautgeweben und dem Grundgewebe; denn aus dem noch indifferenten Urmeristem entstehen die drei Gewebesysteme durch Differenzirung. Man könnte nun den Begriff Proten, nachdem das Urmeristem daraus entfernt ist, auf die Hautgewebe und die Grundgewebe gleichzeitig anwenden; allein ich sehe keinen Grund, der uns nöthigte, gerade diesen Gegensatz allein hervorzuheben; die Natur zeigt vielmehr, dass die Differenzirung von Hautgeweben und Grundgeweben eine ebenso durchgreifende ist, wie die zwischen Fibrovasalsträngen und Grundgewebe. Aus dem Allen folgt nun, dass Urmeristem, Hautgewebe, Fibrovasalstränge und Grundgewebe gleichberechtigte Begriffe sind; in jedem der drei differenzirten Gewebe finden wir die verschiedensten Zellformen, in jedem kann auch Folgemeristem entstehen: im Fibrovasalstrang ist das Cambium ein solches, die ganze junge Epidermis ist ein Bildungsgewebe in ebenso eminentem Sinne, wie das Cambium; wenn dieses Gefässe, Holz und Bast u. s. w. bildet, so erzeugt jene Haare, Spaltöffnungen, Stacheln u. s. w.; das Phellogen, zum Hautsystem gehörig, tritt noch entschiedener als Bildungsgewebe auf; endlich kann auch im Grundgewebe ein Theil längere Zeit als Bildungsgewebe verharren, oder nachträglich ein Bildungsgewebe erzeugen (z. B. das Meristem der Dracaenenstämme, welches das Dickenwachsthum derselben vermittelt und sogar neue Fibrovasalstränge bildet).

b) Beispiele. Sehr einfach und ungestört durch nachträgliche Neubildungen tritt das Verhältniss der drei Gewebesysteme in den Laubblättern der Farne und meisten Phane-

---

1) Das Wort ist nicht gerade schön, es wollte sich kein besseres finden.
2) Dessen Beiträge zur wiss. Bot. Heft I, p. 4.

rogamen hervor; hier ist das Grundgewebe gewöhnlich das vorherrschende System und in verschiedenen Zellenformen entwickelt. Vereinzelte, durch Grundgewebe getrennte Fibrovasalstränge durchziehen den Blattstiel, um sich in der Blattspreite zu vertheilen; im Stiel sind sie gewöhnlich von einem weitzelligen, dünnwandigen, axil gestreckten parenchymatischen Grundgewebe umgeben, dieses bildet auch um die stärkeren Stränge der Spreite scheidenartige Umhüllungen, welche als die Nerven des Blattes auf der Unterseite hervorragen; die feineren und feinsten Aeste aber verlaufen in dem sogenannten Mesophyll, d. h. einer besonderen Form des Grundgewebes, ausgezeichnet durch den Gehalt an Chlorophyll und die dünnen Zellwände; nicht selten nehmen einzelne Zellen des Grundgewebes der Blattspreite ganz sonderbare Formen an (z. B. die sternförmigen grossen Zellen im Blatt von Camellia japonica, die wie Pfosten aufgerichteten Zellen, auf welche die Spaltöffnungen der Hakenblätter gewissermassen gestützt sind). Alle diese Gewebebildungen sind umhüllt von der Epidermis, nicht selten noch von subepidermalen Geweben. In den Carpellblättern der Phanerogamen findet häufig eine mannigfaltigere Differenzirung des Grundgewebes statt; ich will nur die Bildung der sogenannten Steinschalen der Drupaceen anführen; die Steinschale ist hier die innere Gewebslage desselben Blattgebildes, dessen äussere Lagen das saftige Fruchtfleisch bilden; beides ist Grundgewebe des Carpells, jenes sclerenchymatisch, dieses saftig parenchymatisch, beide von Fibrovasalsträngen durchzogen. — Ebenso klar ist das Verhältniss in den Stämmen der Farne, unter denen die Baumfarne und Pteris aquilina noch desshalb für uns von besonderen Interesse sind, weil hier das Grundgewebe in zwei ganz verschiedenen Gewebeformen auftritt; die überwiegende Masse desselben besteht z. B. bei Pteris aquilina (Fig. 82) aus einem dünnwandigen, farblosen, im Winter stärkereichen, schleimigsaftigen Parenchym, in welchem parallel mit den Fibrovasalsträngen noch fadenförmige oder bandartige Züge dickwandiger, prosenchymatischer, dunkelbrauner Sclerenchymstränge verlaufen; sie haben mit den Fibrovasalsträngen Nichts gemein, sie sind nur eine besondere Form des Grundgewebes, welchesi bei den Kryptogamen auch sonst in

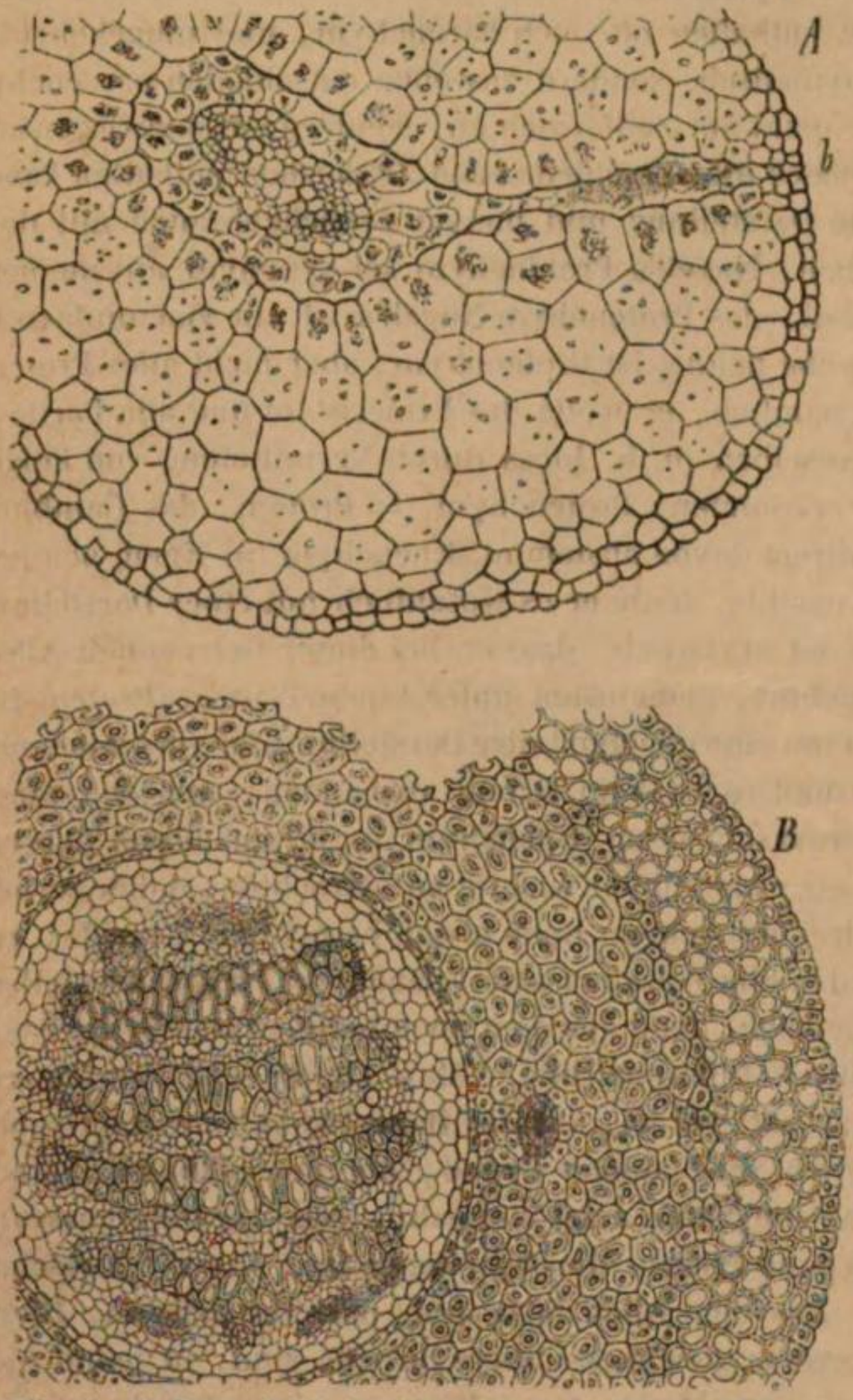


Fig. 89. *A* Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata: der Fibrovasalstrang ist noch nicht ganz ausgebildet; die Gefässe sind an beiden Seiten schon verholzt, im Centrum noch nicht; *b* luftführende Intercellularräume in dem den Strang umhüllenden Parenchym; gegen *b* der einem zum Blatt ausbiegenden Strange entsprechende Theil dieses Gewebes. — *B* Querschnitt des ausgebildeten Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; der axile Gewebecylinder besteht aus dicht gedrängten und verschmolzenen Fibrovasalsträngen; die vier Xylemtheile derselben sind ganz gesondert, sie bilden auf dem Querschnitt vier Bänder, zwischen denen und um welche herum die engeren Zellen des Phloëms sich finden; die Phloëmtheile der vier Stränge sind verschmolzen; zwischen je zwei Xylemsträngen bemerkt man eine Reihe weiterer Zellen, die Gitterzellen oder Siebröhren; die an der rechten und linken Kante jedes Xylemtheils liegenden engen Zellen sind Spiralfaserzellen (auch bei *A*). In dem dickwandigen prosenchymatischen Grundgewebe, welches den axilen Cylinder umhüllt, sieht man den dunkeln Querschnitt eines dünnen Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; er besteht fast ausschliesslich aus langen Spiralfaserzellen (Vergr. von *A* und *B* etwa 90).

prosenchymatischen Formen auftritt. Die Neigung zur prosenchymatischen Ausbildung der Zellen des Grundgewebes tritt besonders auch bei den Lycopodiaceenstämmen hervor; bei Selaginella denticulata (Fig. 89 *A*) z. B. ist der axile Fibrovasalstrang von einem sehr lockeren Parenchym umgeben, welches grosse Intercellularräume bildet: dieser innerste Theil des Grundgewebes ist von einem interstitienlosen dünnwandigen Gewebe umhüllt, welches sich auf dem Längsschnitt als prosenchymatisch gebildet erweist; die Zellen sind oben und unten zugespitzt und schieben sich tief zwischen einander hinein; nach der Peripherie hin werden sie immer enger und spitzer; die äussern sind dunkelwandig, sie bilden das allmählich in jenes Grundgewebe übergehende Hautsystem. Bei Lycopodium Chamaecyparissus (*B*) ist der aus mehreren Fibrovasalsträngen bestehende axile Cylinder umgeben von einer dicken Lage sehr verdickten Prosenchyms; die Zellen sind im jungen Stamme denen von Selaginella ähnlich, aber hier kommt später noch die enorme Verdickung zu der prosenchymatischen Form der Zellen des Grundgewebes hinzu; dieses ist seinerseits noch von einer Gewebslage umhüllt, deren Zellen dünnwandig und nicht prosenchymatisch sind; diese Schicht ist eine abwärts gehende Fortsetzung des Grundgewebes der Blätter, welches

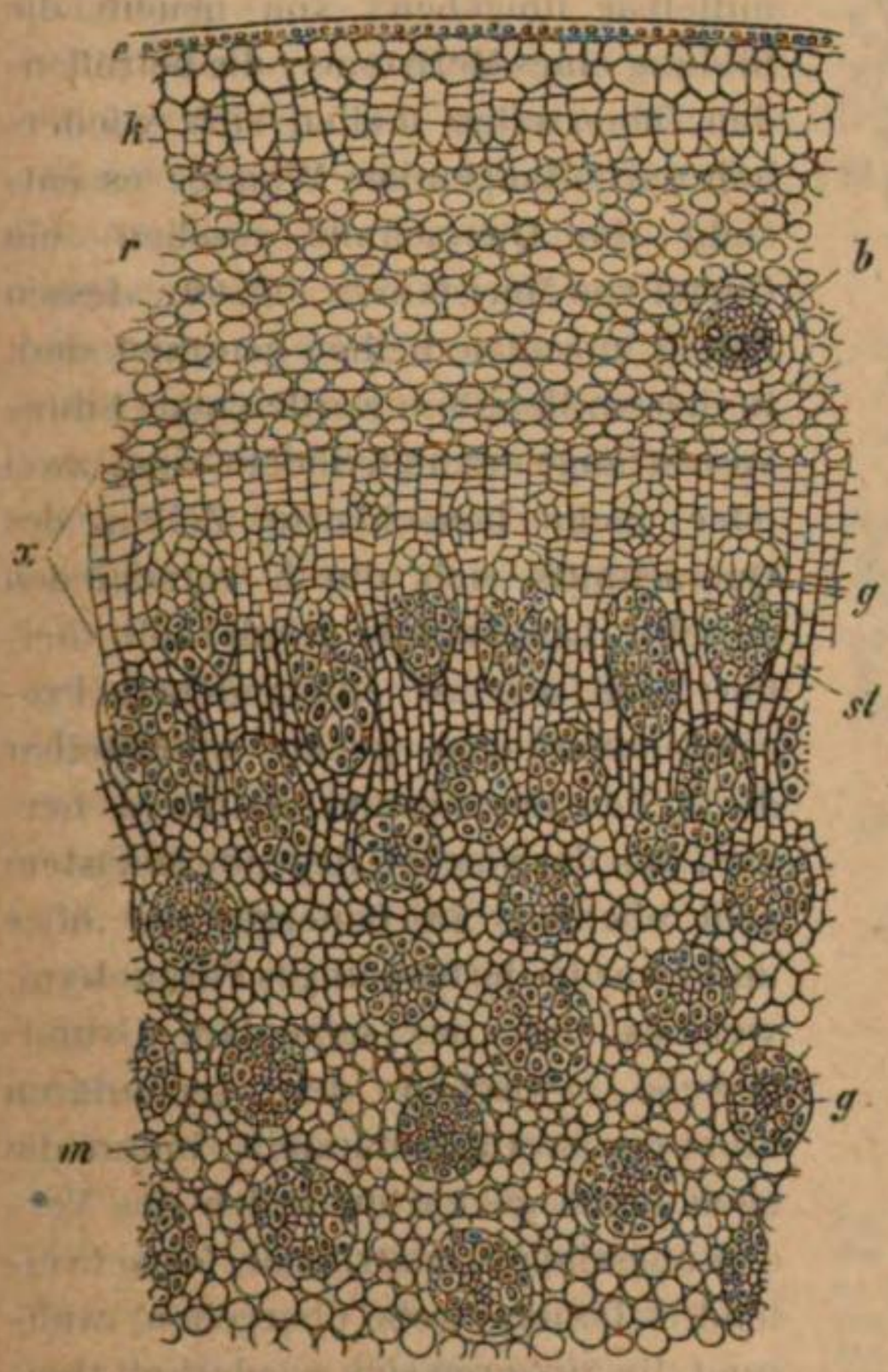


Fig. 90. Theil des Querschnitts eines etwa 13 Mill. dicken und 1 Meter hohen Stammes von Dracaena (wahrscheinlich reflexa), etwa 20 Ctm. unter dem Gipfel. — *e* Epidermis, *k* Kork (Periderm), *r* Rindentheil des Grundgewebes, *b* Querschnitt eines Fibrovasalstranges der zu einem Blatt hinausbiegt; *m* das primäre Grundgewebe (Mark), *g* die primären Stränge; *x* der Meristemgürtel, in welchem noch sehr junge Fibrovasalstränge zu sehen sind, während ältere *g* schon halb oder ganz aus ihm herausgetreten sind, da sich sein innerer Theil in strahlenartig geordnetes Grundgewebe *st* umwandelt.

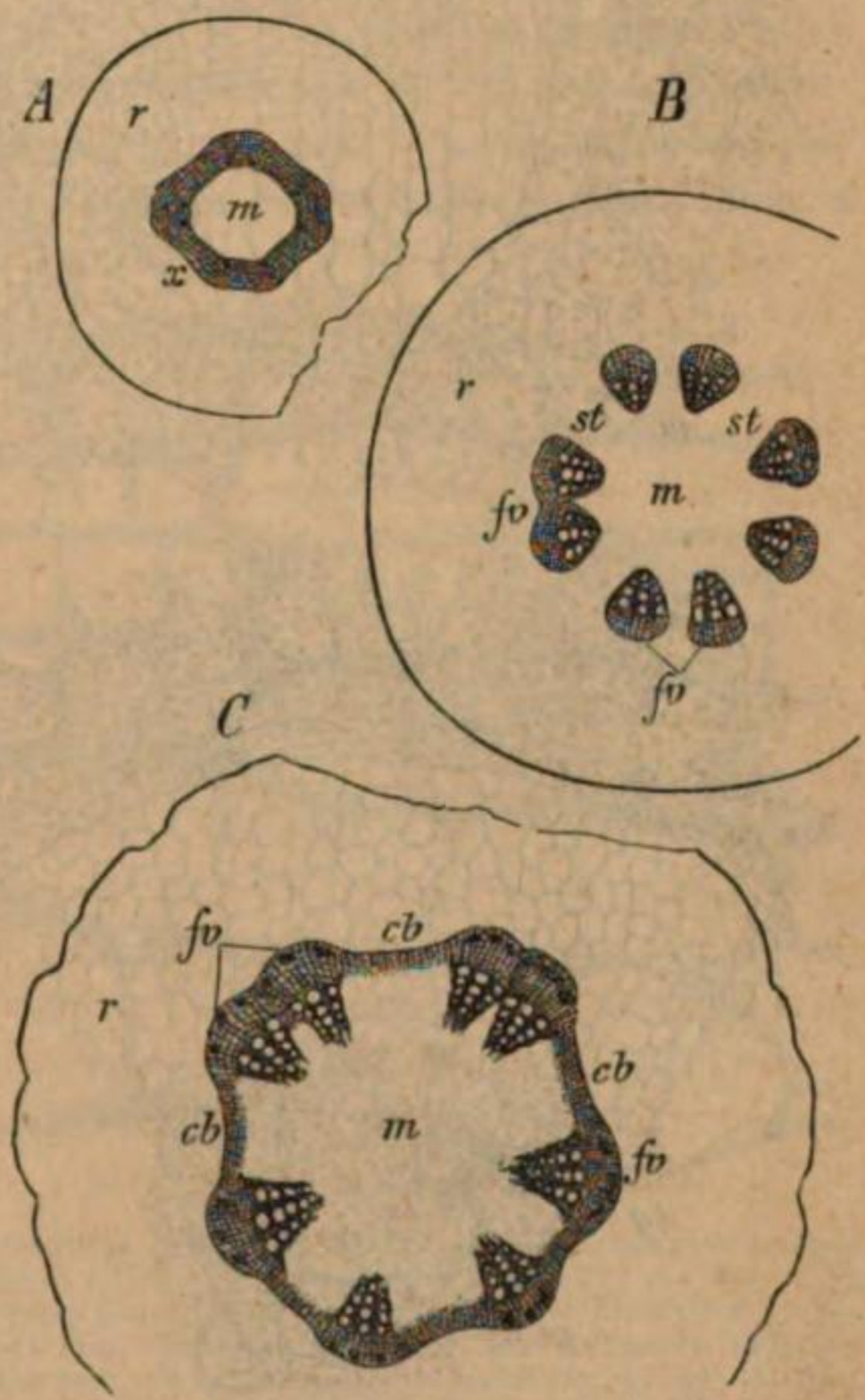


Fig. 91. Ricinus communis, Querschnitt durch die Mitte des hypocotylen Gliedes während verschiedener Keimungsstadien; *A* nach Austritt der Wurzel aus der Samenschale, *B* nachdem das hypocotyle Glied etwa 2 Ctm. lang geworden, *C* am Ende der Keimung. *m* Mark, *r* Rinde, *x* fortbildungsfähiger Gewebering (Sanio's Verdickungsring entsprechend); *st* Markverbindungen oder Markstrahlen; *fv* Fibrovasalstränge; *cb* Ueberbrückungen der Markverbindungen durch Folgemeristem, welches später Xylem und Phloëm erzeugt und echtes Cambium bildet.

den Stamm überall umhüllt und selbst von einer deutlich ausgebildeten Epidermis überzogen wird. Das gesammte Grundgewebe im Stamm der höheren Kryptogamen, im Stamm der meisten Monocotylen und vieler Dicotylen, ebenso in allen Blättern und in allen noch

nicht durch Dickenwachsthum entstellten Wurzeln ist unmittelbar aus dem Urmeristem dieser Organe durch weitere Ausbildung gleichzeitig mit den Fibrovasalsträngen und den Hautgeweben hervorgegangen. Bei den mit Dickenwachsthum begabten Stämmen und Wurzeln vieler Phanerogamen kommt es aber vor, dass innerhalb des Grundgewebes sich schon anfangs oder nachträglich Meristem bildet, aus welchem dann secundäres Grundgewebe neben secundären Fibrovasalsträngen erzeugt wird. Ganz klar tritt dieses Verhalten im Stamm von Dracaena, Aletris, Yucca, Aloë, Lomatophyllum, Calodracon hervor[1]). Bei Dracaena und Aletris bilden sich im Urmeristem der Stammspitze isolirte Fibrovasalstränge, während das ganze sie umgebende und sie von der Epidermis trennende Grundgewebe sich in Parenchym umwandelt und in Dauergewebe übergeht; aber nach längerer Zeit (bei Aletris fragrans etwa 4—5 Ctm. unter der Stammspitze, bei Dracaena reflexa nach Millardet erst 17—18 Ctm. unterhalb des Gipfels) beginnt in einer der Zellschichten des Grundgewebes, welche die äusseren Fibrovasalstränge unmittelbar umgeben, von neuem die Bildung eines Meristems; die betreffenden Dauerzellen theilen sich wiederholt durch tangentiale Wände; es entsteht (im Querschnitt gesehen) ein Gürtel von Meristem (*x* Fig. 90), dessen Zellen in radiale Reihen geordnet sind. In diesem Meristem werden neue Fibrovasalstränge erzeugt, indem eine, zwei oder mehr benachbarte Zellen des Querschnitts sich durch verschieden gestellte Längswände wiederholt theilen; aus den so entstandenen Procambiumsträngen gehen unmittelbar die Zellen der Fibrovasalstränge hervor; das dazwischen liegende Meristem geht ebenfalls in Dauergewebe über und zwar in derbwandiges Parenchym, welches nun das secundäre Grundgewebe zwischen den secundären Fibrovasalsträngen darstellt; indem die nach innen gekehrten Zellen des Verdickungsringes centrifugal fortschreitend in Dauergewebe übergehen, während die äusseren sich wiederholt theilen, bewegt sich der ganze Ring centrifugal fort und lässt die neuen Stränge und Parenchymzellen zurück. Bei Yucca fand Millardet die Entstehung des Meristemringes (Verdickungsringes) schon 3 Millim. unterhalb der Stammspitze; bei Calodracon bleibt nach Nägeli sogleich ein Meristemring übrig, wenn in der Stammspitze die Stränge und das Grundgewebe sich

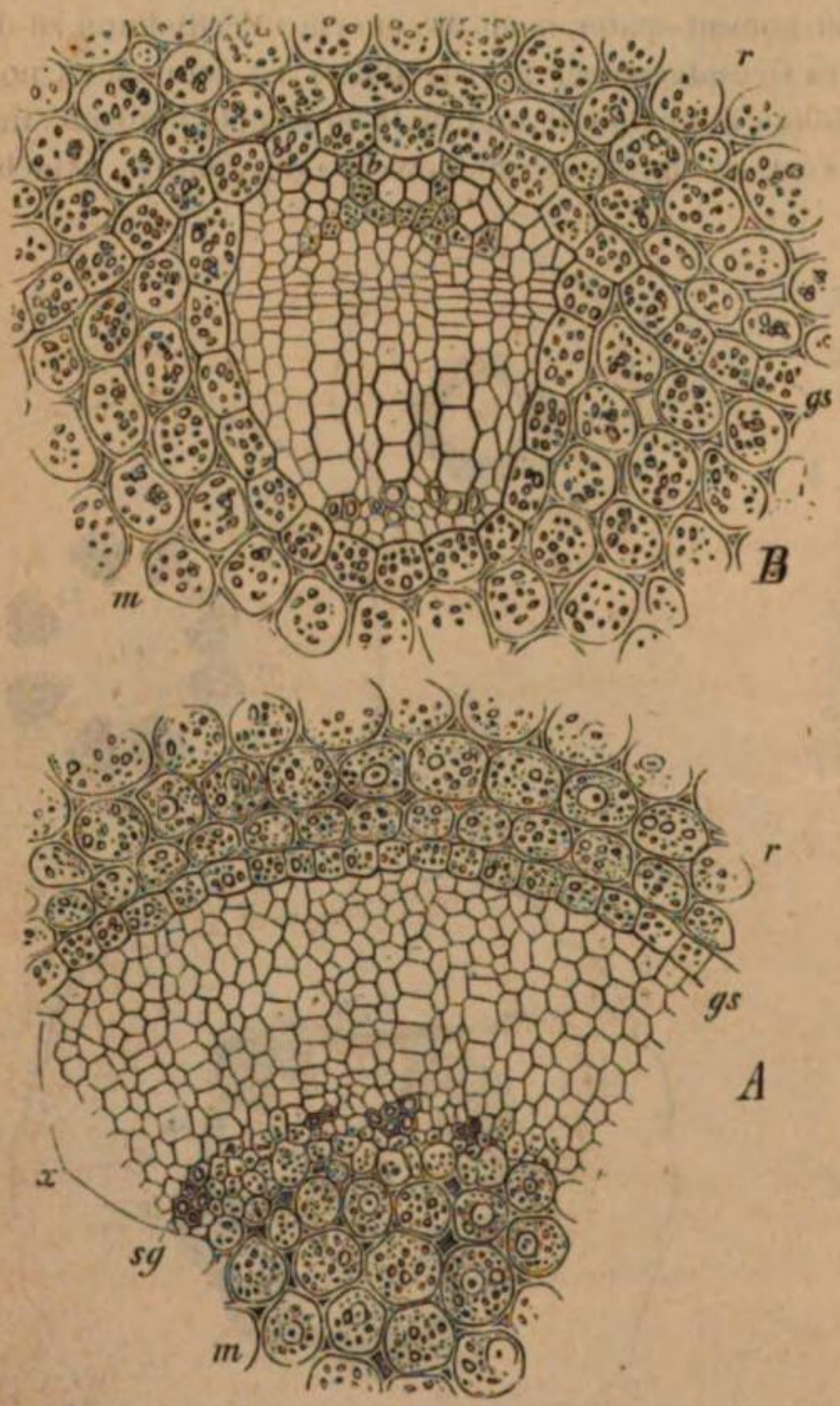


Fig. 92. *A* ein Theil von Fig. 91 *A* stärker vergrössert; *sg* Spiralgefässe, *gs* Gefässbündelscheide; *B* ein Theil von *B* Fig. 91 stärker vergrössert; in dem nun isolirten Fibrovasalstrang entsteht durch tangentiale Theilungen echtes Cambium; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 91. — Man vergl. Fig. 84, welche einen Theil von Fig. 91 *C* in derselben Vergrösserung wie *A* und *B* Fig. 92 darstellt.

1) Vergl. die sehr klare Darstellung von Millardet: »Sur l'anatomie et le dévéloppement du corps ligneux dans les genres Yucca et Dracaena (extrait des mém. de la société imperiale des sciences nat. de Cherbourg F. XI, 1865«) und Nägeli, Beitr. zur wiss. Bot., Heft I, p. 21.

differenziren; auch dieses erzeugt später neue Stränge und secundäres Grundgewebe. Bei den Dicotylen und Coniferen treten ähnliche Verhältnisse noch viel häufiger und mit manchen Complicationen auf, deren Betrachtung ich im II. Buche aufnehmen werde. Nur ein Beispiel will ich hier beschreiben, da es geeignet ist, das Verhältniss des Grundgewebes zu den Fibrovasalsträngen von einer neuen Seite zu zeigen. In dem hypocotylen Stengelglied von Ricinus communis findet man am Anfang der Keimung auf dem Querschnitt einen Ring von fortbildungsfähigem Gewebe (*x* Fig. 91 *A*), durch den das Grundgewebe in Mark (*m*) und in Rinde (*r*) getheilt wird; schon um diese Zeit deuten 8 Gruppen enger Spiralgefässe die Differenzirung von ebenso vielen Fibrovasalsträngen an; später differenzirt sich das fortbildungsfähige Gewebe (*B*) in 8 völlig isolirte Fibrovasalstränge (*fv*) und ebenso viele dazwischen liegende Partieen von parenchymatischen Grundgewebe, welches durch Nichts von dem des Markes und der Rinde verschieden ist (vergl. Fig. 92 *B*); die Fibrovasalstränge sind jetzt also durch Markstrahlen getrennt. Dieser Zustand dauert indessen nicht lange, denn sobald das Stammglied sich verlängert und verdickt hat und die körnigen Stoffe des Grundgewebes meist verbraucht sind, beginnt in denjenigen Zellen der Markstrahlen, welche zwischen den Cambiumschichten von je zwei benachbarten Strängen liegen, wiederholte Theilung durch tangentiale Wände aufzutreten (Fig. 91 *C*, *cb*); es wird so gewissermassen eine Brücke von Folgemeristem zwischen den Cambiumschichten der Bündel hergestellt; so kommt abermals ein geschlossener Ring von fortbildungsfähigem Gewebe zu Stande, der ebenfalls die Verdickung des Stammtheils bewirkt und daher als Verdickungsring bezeichnet werden kann; nur ist seine Entstehung eine etwas andere, als bei Dracaena und ihren Verwandten. Dort besteht der Verdickungsring ganz aus Folgemeristem, welches aus dem Grundgewebe entstand, die neugebildeten Fibrovasalstränge liegen in dem Verdickungsring; hier dagegen besteht der Ring (*C*, *cb*) aus Cambium, welches in den Gefässbündeln liegt und aus Folgemeristem, welches aus dem Grundgewebe hervorgegangen ist; hier geht also umgekehrt der Verdickungsring durch die Fibrovasalstränge; aber das Grundgewebe, welches die Ergänzungsstücke des Ringes zwischen den Strängen liefert, ist selbst erst vor Kurzem aus einem fortbildungsfähigen Gewebe hervorgegangen. Später erzeugt nun das Cambium der Stränge beständig neues Xylem, das Meristem zwischen diesen thut dasselbe und so wird ein geschlossener Xylemring (d. h. ein Hohlcylinder) gebildet, der fortwährend an Dicke zunimmt; gleichzeitig bildet dasselbe Verdickungsgewebe nach aussen hin immer neue Phloëmschichten; sobald diess stattfindet, hört jeder sichtbare Unterschied zwischen dem ursprünglichen Cambium der Stränge und dem Folgemeristem zwischen ihnen auf; man hat einen geschlossenen Cambiumring. Die nun beständig gebildeten Fibrovasalmassen häufen sich mächtig an, das ursprünglich vorhandene Grundgewebe tritt immer mehr der Masse nach zurück. Durch die Umfangszunahme des Fibrovasalkörpers im Stammglied wird Epidermis und Rindenparenchym passiv ausgedehnt, die Zellen derselben wachsen dem Zuge folgend lebhaft in tangentialer Richtung; ihre ursprüngliche Form wird aber wieder her-

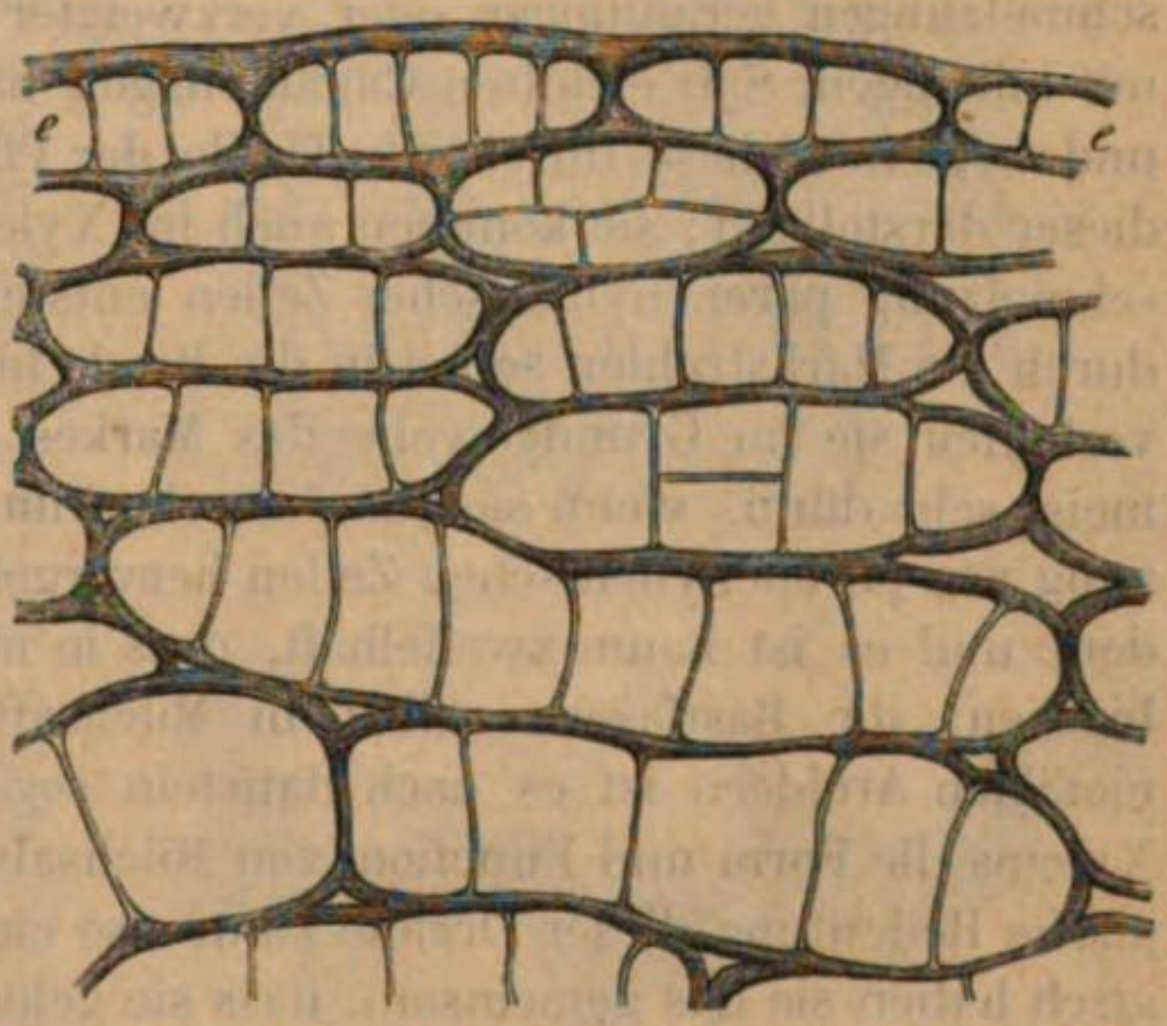


Fig. 93. Epidermis *e* und darunter liegendes Rindenparenchym des hypocotylen Gliedes von Helianthus annuus, welches sich nach vollendeter Keimung rasch verdickt; die dunkleren dickeren Zellwände sind die ursprünglichen, die dünneren radialen die neugebildeten. Von besonderem Interesse ist bei diesem Vorgang das starke tangentiale Wachsthum auch der Epidermiszellen sammt ihrer Cuticula.

gestellt, da sie sich durch radiale Wände theilen; so wird also auch der ganze Rindentheil des ursprünglichen Grundgewebes und die Epidermis durch die im Fibrovasalkörper stattfindenden Vorgänge zu nachträglichen Theilungen veranlasst; Fig. 93 stellt diese Verhältnisse in dem sich verdickenden hypocotylen Stammglied von Helianthus annuus dar, die Figur kann aber ebenso gut für Ricinus gelten.

§ 17. Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe, saftführende Intercellularräume, Drüsen. Diese Gewebildungen haben das Gemeinsame, dass sie keinem der drei differenzirten Gewebesysteme angehören, manchen Pflanzenclassen fehlen sie ganz, in anderen treten sie nur bei bestimmten Formenkreisen auf; sie kommon bald im Parenchym des Grundgewebes, bald im Xylem, bald im Phloëm der Fibrovasalstränge vor. Sie zeigen mannigfaltige Uebergänge sowohl zu den Gewebeformen der Systeme, innerhalb welcher sie liegen, als auch unter einander. Die einfacheren Schlauchgefässe, die sich vorzugsweise im Parenchym des Grundgewebes vieler Monocotylen vorfinden, weichen nur durch grössere Länge der Zellen und reihenweise Verbindung derselben von den umgebenden Parenchymzellen ab; bei weiterer Ausbildung gehen diese Reihen in Zellfusionen über, die Querwände werden aufgelöst und so längere, meist nahe der Epidermis hinziehende Schläuche gebildet; von ihnen zu den echten Milchsaftgefässen ist nur ein Schritt; auch sie sind Zellfusionen, Verschmelzungen geradliniger oder verzweigter anastomosirender Zellreihen; diese mit milchigem Saft erfüllten Canäle liegen häufig in dem Phloëmtheil der Stränge und begleiten diese durch alle Theile der Pflanze, ein continuirliches System in dieser darstellend; sie kommen auch im Xylem vor (Carica), wo sie aus der Verschmelzung parenchymatischer Zellen entstehend, die Gefässe umspinnen, und durch die Markstrahlen selbst in die Rinde hinaustreten; in noch anderen Fällen verlaufen sie im Grundgewebe des Markes oder der Rinde; ihre Wandung ist meist sehr dünn, wenn sie aus der schon im Urmeristem erfolgenden Verschmelzung von parenchymatischen Zellen hervorgehen, sie kann aber auch dick werden, und es ist kaum zweifelhaft, dass in manchen Fällen (Apocyneen, Euphorbiaceen) die Bastfasern selbst in Milchsaftgefässe umgewandelt werden; bei manchen Aroideen ist es nach Hanstein sogar wahrscheinlich, dass Gefässe des Xylems die Form und Function von Milchsaftgefässen annehmen. Die morphologische Bedeutung dieser Organe kann also eine sehr verschiedene sein: physiologisch haben sie das gemeinsam, dass sie gelöste und fein vertheilte Stoffe (Emulsionen) enthalten, die in ihnen offene Bahnen rascher Bewegung finden. Derselbe Zweck wird in der Pflanze aber auch dadurch erreicht, dass Zellen ihre Inhaltstoffe in bestimmt geformte Intercellularräume ergiessen, welche gleich den Milchsaftgefässen, ein zusammenhängendes Canalsystem in der Pflanze bilden können; auch sie werden bald im parenchymatischen Grundgewebe, bald im Xylem, bald im Phloëm der Stränge erzeugt; sie unterscheiden sich von jenen leicht durch die besondere Anordnung der umgebenden Zellen. Die in ihnen enthaltenen Säfte können limpid, schleimig, gummihaltig sein (Araliaceen), oder es mischt sich ihnen eine Emulsion von harzbildenden Stoffen bei (Umbelliferen), oder der Gang enthält ein harzlieferndes ätherisches Oel (Coniferen), oder aber andere riechende und gefärbte Flüssigkeiten von ölartiger Beschaffenheit (Compositen, Umbelliferen). Von den bisher genannten Saftbehältern unterscheiden sich die Drüsen dadurch, dass sie nicht Canäle und Canalsysteme darstellen, sondern locale Bildungen sind;

es können einzelne Zellen als Drüsen auftreten, oder rundliche Gruppen, deren Scheidewände nicht selten aufgelöst werden, so dass auch hier wieder auf dem Wege der Zellfusion Behälter für besondere (meist stark riechende, viscide, ölige, gefärbte) Stoffe entstehen. Die Drüsen können überall im Gewebe auftreten, und wenn sie der Epidermis angehören, ihren Saft nach aussen entleeren.

a) Milchsaft und Schlauchgefässe zeigen, wie schon erwähnt, so zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge, dass es wünschenswerth wäre, sie unter einem gemeinschaftlichen Namen, etwa als Saftschläuche zusammenfassen zu können. — Ich lasse hier noch einige Notizen folgen, welche der ausführlichen Arbeit Johannes Hanstein's: »die Milchsaftgefässe und verwandten Organe der Rinde« (Berlin 1864) entlehnt sind [1]).

Milchsaftgefässe von sehr vollkommener Entwickelung besitzen die Cichoriaceen, Campanulaceen und Lobeliaceen; sie gehören hier zu den Fibrovasalsträngen, die sie als netzartig anastomosirende Röhren durch die ganze Pflanze hin begleiten, bei den Cichoriaceen der äusseren, bei den beiden anderen Familien der inneren Phloëmschicht eingelagert; ihre Form wird am besten erkannt, wenn man Abschnitte dieser Pflanzen einige Minuten in verdünnter Kalilösung kocht; die Netze lassen sich dann schon in dem durchsichtigen Gewebe deutlich erkennen (Fig. 94), und es ist leicht, sie in grösseren Stücken ganz frei zu legen. — In den Papayaceen (Carica und Vasconcella) verlaufen die Milchsaftgefässe dagegen im Xylem der Fibrovasalstränge; sie, d. h. die Zellen, durch deren Fusion sie sich bilden, werden von dem Cambium mit den anderen Elementen des Xylems schichtenweise wiederholt erzeugt; die getüpfelten und netzförmig verdickten Holzgefässe wechsellagern mit ihnen. Die Ausläufer der

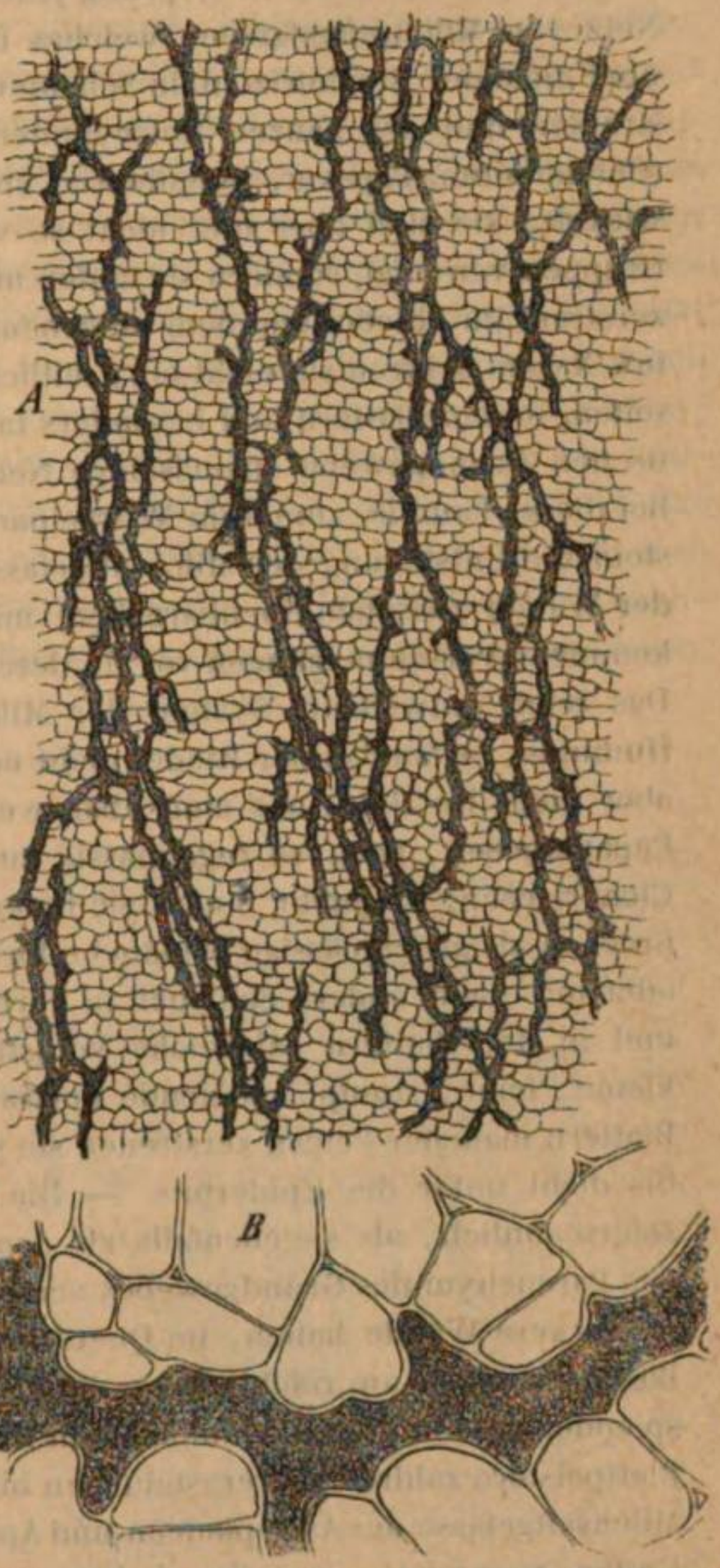


Fig. 94. *A* Tangentialer Längsschnitt durch das Phloëm der Wurzel von Scorzonera hispanica; im parenchymatischen Gewebe verlaufen zahlreiche, seitlich unter sich anastomosirende Milchsaftgefässe. — *B* ein kleines Stück eines Milchgefässes mit den angrenzenden Parenchymzellen stärker vergrössert.

1) Die Natur der Stoffe, vor allem der Umstand, ob sie gelöst oder suspendirt sind, eine Emulsion oder Milch bilden, kann selbstverständlich bei den morphologischen Betrachtung der Organe, in denen sie enthalten sind, nicht massgebend sein. Gebilde, welche morphologisch aufs nächste verwandt sind mit den Milchsaftgefässen, führen limpide Flüssigkeit, die Milchgefässe selbst verlieren unter besonderen Ernährungsverhältnissen ihre Milch und führen hellen Saft (im Finstern gewachsene Sprosse von Ipomaea, Papaver); andererseits führen die Schlauchgefässe zuweilen Milchsaft, häufiger limpide Flüssigkeit mit Krystallen; zu ihnen rechne ich aber auch die von mir beschriebenen Gerbstoffzellen, welche geradlinige Züge bildend, im Phloëm von Phaseolus und anderen Papilionaceen sich finden (Sachs, Keimung der Schminkbohne, in Sitzungsber. der kais. Akad. in Wien 1859).

Milchsaftgefässe umspinnen diese nach allen Richtungen und legen sich zuweilen fest an ihre Oberfläche an; ausserdem verlaufen aber auch in den Markstrahlen horizontale Aeste dieser Schläuche, welche gegen die primäre Rinde hin in zerstreuten Verästelungen oder rücklaufenden Schlingen endigen, ebenso im Mark, soweit der Stengel hohl ist. So wie bei den zuletzt genannten Familien entwickelt sich in den horizontalen Scheidewänden, welche das Markgewebe bei dem Ursprung jedes Blattstiels in der Stengelhöhlung bildet, ein reiches Netz von Milchsaftgefässen, welches in zahllosen Verästelungen und in mehreren Lagen über einander die horizontale Scheidewand quer durchsetzt und die Schläuche der Markstrahlen und des ganzen Holzcylinders in Verbindung bringt. — Bei den Papaveraceen (Chelidonium, Papaver, Sanguinaria) sind die Milchgefässe ebenfalls sehr vollkommen entwickelt; sie sind aber hier nicht so wie bei den erstgenannten Familien in bandförmige Gruppen vereinigt, sondern sie laufen meist in grösserer Entfernung, von einander getrennt, zerstreut im Phloëm und dem umgebenden Parenchym; einzelne erscheinen auch im Mark, in's Xylem dringen sie nicht ein; seitliche Auswüchse und Queranastomosen sind im Stamm selten, in den Blättern und besonders in den Carpellen häufig, hier werden im parenchymatischen Grundgewebe engmaschige Netze gebildet (Unger); ähnlich in der Wurzelrinde. Bei dieser Familie, zumal im Wurzelparenchym von Sanguinaria canadensis ist nach Hanstein die Entstehung der Milchsaftgefässe durch Verschmelzung von Zellreihen (Auflösung der Wände zwischen Nachbarzellen) mit Evidenz nachzuweisen; es kommen hier unvollkommene Verschmelzungen vor, in deren Folge die Schläuche rosenkranzförmig erscheinen. Das reich entwickelte System der Milchsaftgefässe der Urticeen, zumal von Ficus und Humulus, verläuft in der Rinde, dicht neben den Bastfaserbündeln, bei Ficus auch im Mark, aber nicht im Holz; sie sind aber weder so häufig und deutlich gegliedert wie bei den Papaveraceen, noch so regelmässig zu einem engmaschigen Netz verbunden wie bei den Cichoriaceen; vielmehr laufen sie innerhalb jedes Stengelgliedes fast einzeln und ununterbrochen als gleichmässige Schläuche fort, indem sie nur selten einmal einen Ast aussenden oder mit einem andern Schlauch in Verbindung treten. Dagegen bilden sie in den Knoten und in den Blättern zahlreiche Verästelungen, zuweilen netzartig vereinigt; sie bilden kleine, feine, stumpf endigende Fortsätze, wie die der Cichoriaceen. In den dickeren Blättern mancher Feigen zerstreuen sie sich weit durch das Parenchym und gelangen selbst bis dicht unter die Epidermis. — Die Milchsaftgefässe der Euphorbiaceen sind jenen insofern ähnlich, als sie ebenfalls zu den verzweigten gehören und überall reichlich durch das Parenchym des Grundgewebes vertheilt sind; sie unterscheiden sich aber dadurch, dass sie dickere Wände haben, im Querschnitt den Bastfasern ähnlich sind; in der Nähe der Bastfaserbündel am reichlichsten entwickelt, ersetzen sie diese zuweilen ganz (Euphorbia splendens); von hier aus laufen sie in Rinde und Mark, zumal in den Stengelknoten und den Blattpolstern zahlreiche Verästelungen bildend. — Noch mehr den Bastfasern gleichen die Milchsaftgefässe der Asclepiadeen und Apocyneen; gleich jenen sind sie zum Theil an beiden Enden zugespitzt, zuweilen haben sie ebenso verdickte und charakteristisch gestreifte Wände wie sie; sie finden sich bald wirklich an Stelle der echten Bastfasern, bald sind sie mit diesen in einem Bündel (des Phloëms) vereinigt, oder sie umgeben dieselben; in diesen Fällen ist es also die Gegenwart des Milchsaftes, durch welchen die Verwandtschaft dieser metamorphosirten Bastelemente mit echten Milchsaftgefässen hergestellt wird; je mehr ihr Inhalt milchig wird, desto mehr verdünnt sich die Haut (Hanstein l. c. 21); neben diesen einfachen faserförmigen Schläuchen finden sich jedoch auch verästelte und anastomosirende, besonders in den Stengelknoten, in Mark und Rinde (Nerium Oleander). Bei den Aroideen finden sich in den Fibrovasalsträngen und dem Grundgewebe netzartig verbundene Milchsaftgefässe; manche Gattungen, Caladium, Arum zeigen aber noch das Eigenthümliche, dass innerhalb des Xylems safthaltige Röhren verlaufen, die ihrer Stellung, zum Theil ihrer Structur nach als metamorphosirte Spiralgefässe aufgefasst werden können; aber auch im Grundgewebe verlaufen einfache, weite, jenen ähnliche Schläuche. — Bei der Gattung Acer

verwandeln sich die Siebröhren in Milchsaftgefässe, wie aus ihrer Lagerung im Phloëm und ihrer Wandbildung hervorgeht.

Wenn auch nicht der Lage, so doch der Form nach, ähneln die Schlauchgefässe[1]) der Alliumarten den Siebröhren; sie enthalten (deutlich wenigstens in den Zwiebeln von A. Cepa) Milchsaft und gleichen in mancher anderen Hinsicht den einfacheren Milchsaftgefässen der Dicotylen. Sie bestehen aus langen, weiten Zellen, welche mit ihren breiten Enden einander berühren und hier siebartig oder gitterartig gebildete Querwände haben; wo zwei Schläuche sich seitlich berühren, da haben auch die Längswände ähnliche Tüpfelbildungen wie die Siebröhren (Fig. 95); die Durchbrechnng der Querwände, d. h. die Bildung offener Poren ist indessen bei den Laucharten zweifelhaft. Diese Schlauchgefässe durchziehen die Zwiebelschalen, an deren Basis sie anastomosiren, ebenso die Laubblätter und Blüthenschäfte in langen, nahezu parallelen Zügen, welche meist durch 1—3 Zellschichten von der Epidermis getrennt sind. Aehnliche Reihen bilden die Schlauchgefässe der Amaryllideen (Narcissus, Leucojum, Galanthus); sie sind aber den Milchsaftgefässen dadurch noch ähnlich, dass die Querwände der Zellreihen theilweise, zuweilen ganz aufgelöst werden; ihr Saft ist aber nicht milchig, er enthält zahlreiche nadelförmige Krystalle von oxalsaurem Kalk (Raphiden). An diese schliessen sich nun zahlreiche andere Bildungen der Monocotylen an, die kaum noch eine Aehnlichkeit mit Milchsaftgefässen haben; bei manchen Liliaceengattungen (Scilla, Ornithogalum, Muscari) bilden die Schlauchgefässe oft unterbrochene kürzere Zellenzüge, in den Zwiebeln selbst vereinzelte grössere Parenchymzellen,

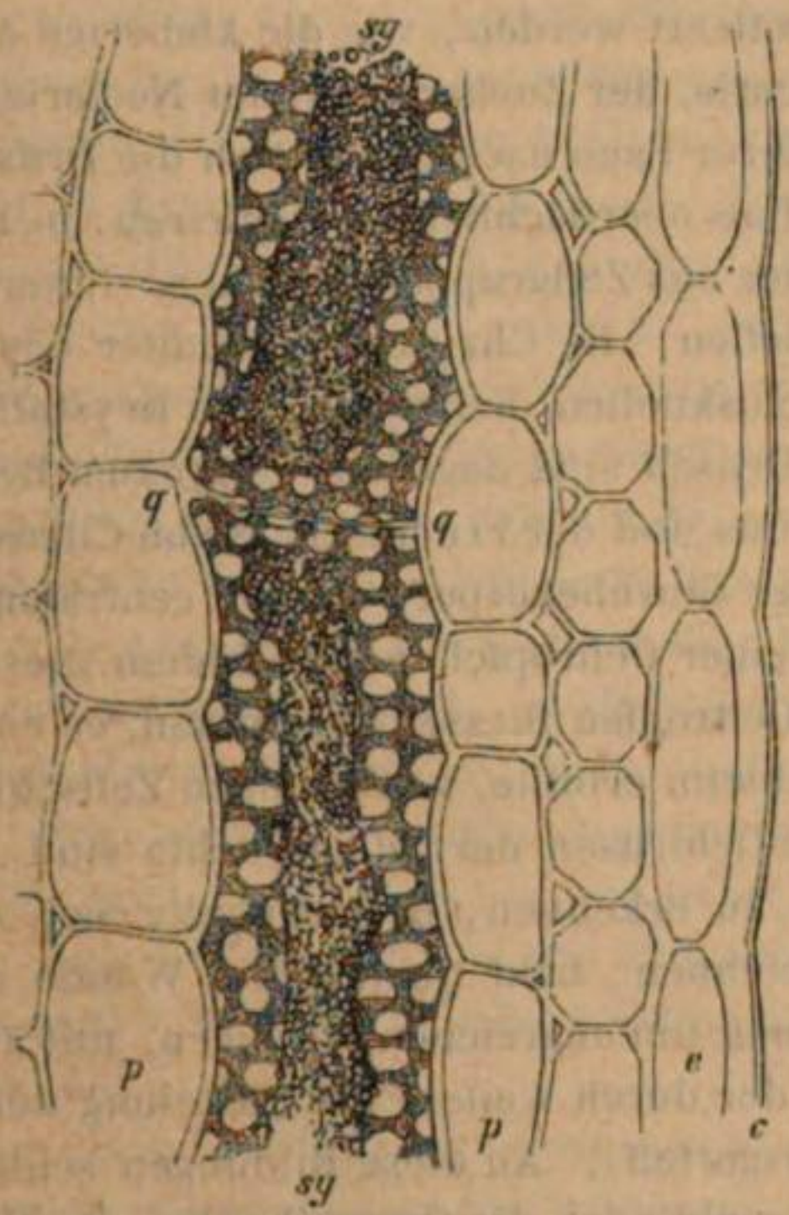


Fig. 95. Längsschnitt durch die Zwiebelschale von Allium Cepa; *e* die Epidermis, *c* Cuticula; *p* Parenchym; *sg* der in Kalilösung geronnene Milchsaft des Schlauchgefässes, dessen Querwand bei *q q*; die Längswand zeigt Tüpfelbildung, sie trennt das hier sichtbare Schlauchgefäss von einem dahinter liegenden.

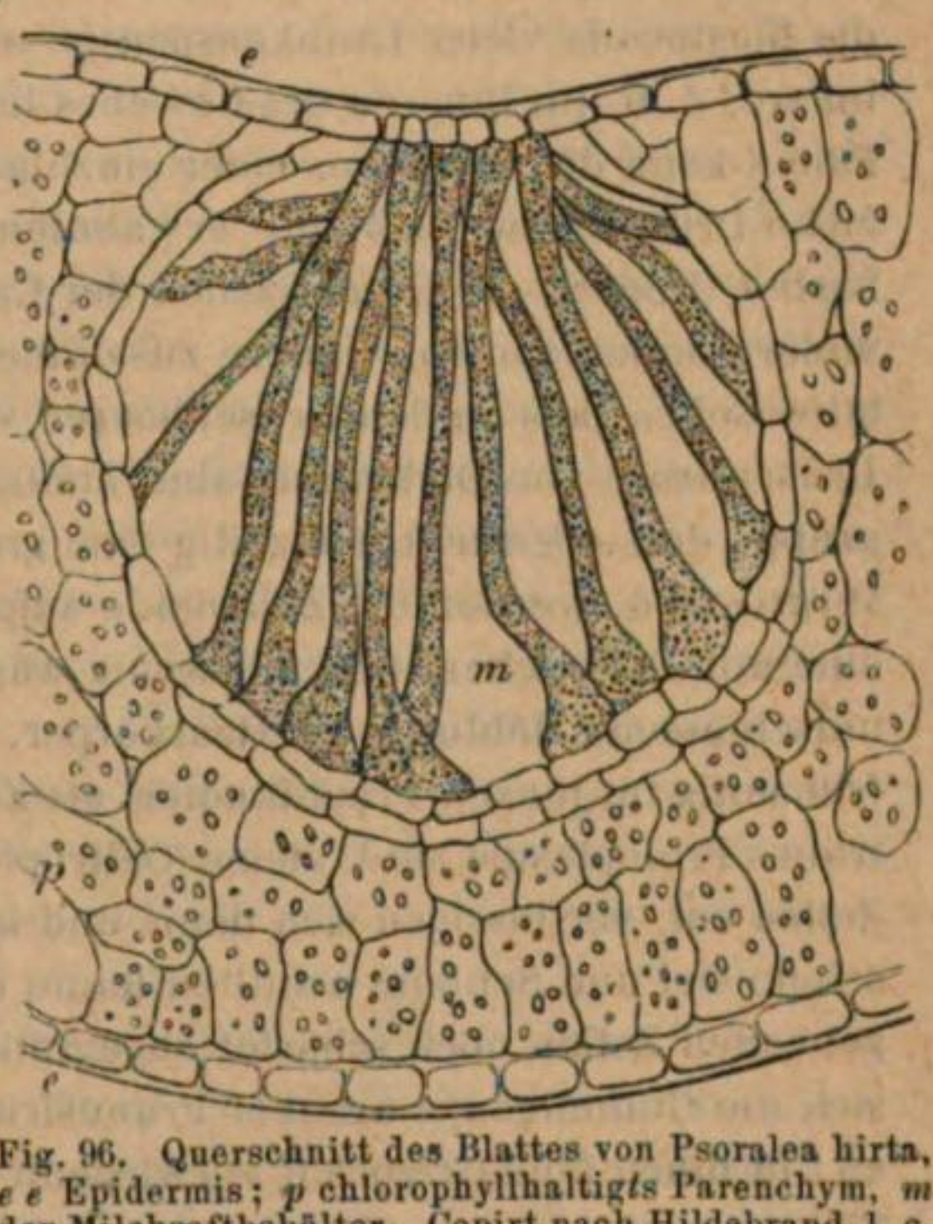


Fig. 96. Querschnitt des Blattes von Psoralea hirta, *e e* Epidermis; *p* chlorophyllhaltigts Parenchym, *m* der Milchsaftbehälter. Copirt nach Hildebrand l. c.

jenen durch ihren Gehalt an Raphiden ähnlich. Dass aber die raphidenhaltigen Zellen wirklich Zellfusionen bilden können, welche morphologisch den Milchsaftgefässen durchaus gleich sind, zeigen die Commelynaceen; hier treten in dem jungen Parenchym des Grundgewebes der Internodien und Blätter Zellreihen hervor, die sich frühzeitig durch ihren

1) Die Schlauchgefässe zuerst beschrieben von Hanstein: Monatsber. d. Berl. Acad. 1859.

Gehalt an Raphiden vor der Umgebung auszeichnen, sie theilen sich nicht mehr, während ihre Nachbarn sich noch durch Querwände verkürzen, sie bleiben also länger als diese und ihre Querwände werden bei dem Wachsthum des ganzen Organs, wobei die Zellen sich strecken, nach Hanstein aufgelöst. So entstehen aus dem krystallhaltigen Zellreihen des Grundgewebes lange continuirliche Schläuche, erfüllt mit Raphiden von enormer Länge.

Besondere Erwähnung verdient schliesslich das von Hildebrand[1]) aufgefundene Vorkommen von Gebilden, die man ebenso gut für Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe oder Drüsen nehmen kann; unter der Epidermis der Blätter von Psoralea hirta finden sich nämlich Gruppen schlauchartig verlängerter milchsaftführender Zellen innerhalb kugeliger, von besonderen Gewebeschichten umschlossener Hohlräume (Fig. 96).

b) Als Drüsen bezeichnet man einzelne Zellen oder Zellencomplexe, welche sich durch ihren Inhalt vor den umgebenden Zellen auszeichnen, zumal dann, wenn sie riechende, schmeckende, farbige, ölige, harzige Stoffe enthalten; meist zeigen auch die Zellwände gewisse Abweichungen von denen benachbarter Zellen oder sie betheiligen sich sogar direct an der Herstellung des Secrets. Man könnte sagen, Drüsen in dem Sinne, wie sie gewöhnlich genommen werden, sind Zellen oder Zellcomplexe, in denen sich gewisse Producte des Stoffwechsels, die nicht mehr weiter verbraucht zu werden scheinen, massenhaft anhäufen[2]). Diess kann aber in Zellen und Zellcomplexen stattfinden, welche morphologisch den verschiedensten Begriffen zu subsumiren sind. — Das Ausscheidungsproduct kann sich im Inneren der Drüse selbst ansammeln, wie das Campheröl in einzelnen Zellen des Blattgewebes von Camphora officinarum, das Citronenöl in den grossen Hohlräumen in der Fruchtschale der Citrusarten, oder nach aussen entleert werden, wie die kleberige Absonderung der Epidermis am Stengel von Lychnis viscaria, der Zuckersaft vieler Nectarien und die Blastocolla vieler Laubknospen (s. unten). — Ihrer Lage nach lassen sich die Drüsen als innere, d. h. im Inneren des Gewebes liegende und als oberflächliche classificiren; in beiden Fällen kann die Drüse aus einer einzelnen Zelle oder aus Zellgruppen bestehen. Innere einfache Drüsen sind z. B. die erwähnten Campherzellen, die Chrysophanbehälter des Rhabarber (Unger), die Gummizellen der Cacteen, Orchisknollen (Salep) und die Krystallzellen vieler Phanerogamen. Innere zusammengesetzte Drüsen sind dagegen die grossen Behälter ätherischen Oels in den Drüsenhaaren von Dictamnus und der Fruchtschale von Citrus. Die Drüsenhaare von Dictamnus sind knotige vielzellige Gewebekörper; in der centralen Zellgruppe derselben tritt frühzeitig eine grosse Zahl feiner Oeltröpfchen auf; indem diese sich vergrössern, werden die Zellwände aufgelöst, die Oeltropfen fliessen zusammen, es entsteht eine mit ätherischem Oel und wenig wässerigen Schleim erfüllte, von wenigen Zellschichten umschlossene Höhlung im Haarkörper. Auch die Oeldrüsen der Citrusfrüchte sind schon frühzeitig im jungen Fruchtknoten als Zellgruppen zu erkennen, deren Inhalte sich durch trübes Protoplasma und kleine Oeltröpfchen auszeichnen; bald quellen die Wände dieser Zellen auf, verflüssigen sich dann und lassen so einen umfangreichen, kugligen, mit ätherischem Oel und Schleim erfüllten Raum entstehen, der durch weitere Entwickelung der umgebenden Zellen noch schärfer abgegränzt wird (Grigorieff). An diese Bildungen schliessen sich die Gummigänge kranker Prunusfrüchte (und wohl auch die Gummibeulen des Holzes) an; in ihnen fand Grigorieff vorwiegend den Weichbast der die Fruchtpulpa durchziehenden Fibrovasalstränge als Sitz der Gummibildung; die Zellwände lösen sich nach vorgängiger Quellung auf, wodurch unbestimmt begrenzte, mit Gummi erfüllte Höhlen entstehen, die ihren Inhalt nicht selten, bei gesteigerter Gummosis, durch das Fruchtfleisch nach aussen entleeren. — Zu den oberflächlichen Drüsen sind die Zuckersaft absondernden Zellen und Zellgruppen vieler Nectarien zu rechnen; sie behalten ihr Secret entweder in sich, wie die dunkelgrünen Nectarien zwischen den Staubfäden von Brassica (sie werden von Bienen ausgesogen), oder sie entleeren es nach aussen, wie die Nectarien am Grunde der Blumenblätter

---

1) Flora 1866, p. 81.

2) Gewöhnlich drückt man es so aus, die Drüsen seien Organe der Secretion.

von Fritillaria imperialis und am Grunde des Fruchtknotens von Nicotiana u. a. — Reich und in mannigfaltigen Formen vertreten sind die oberflächlichen Drüsen durch die Drüsenhaare, deren zahlreiche Blätter und Stengel ihr klebriges Anfühlen, viele Laubknospen ihre gummösen oder balsamischen Ueberzüge verdanken. Nicht selten sammeln sich riechende, klebrige Stoffe in dem kugligen Endzellen oder Köpfchen einfacherer Drüsenhaare; in anderen Fällen tritt das riechende ölige Secret durch die Zellhaut hindurch und hebt die Cuticula blasenförmig ab, unter der es sich als klare Flüssigkeit ansammelt, während die es erzeugenden Zellen mehr oder minder schwinden, so bei Salvia, Cannalis, Humulus (letztere auf den Hüllblättern der weiblichen Blüthen). Einer sorgfältigen Arbeit Johannes Hanstein's[1]) verdanken wir die genaue Kenntniss der Drüsenhaare in den Laubknospen vieler Bäume, Stauden und Kräuter. Die Knospentheile sind durch eine gummiartige oder aus Gummischleim und Balsamtropfen gemischte Substanz verklebt, die er Blastocolla nennt, während er die Drüsenhaare, welche dieselbe erzeugen, als Leimzotten (Colleteren) bezeichnet. Es sind diess vielzellige, kurzgestielte, aus einer Epidermiszelle entspringende Haare, die sich nach oben bandartig erweitern (Rumex), oder an einer Art Mittelrippe fächerförmig gestellte Zellen tragen (Cunonia, Coffea), oder auch sphärische oder keulige Köpfchen bilden (Ribes sanguineum, Syringa vulgaris); bei Platanas acerifolia sind es verzweigte Zellreihen, die an einzelnen rundlichen Endzellen drüsig werden. Die Colleteren erreichen ihre volle Ausbildung schon frühzeitig in der Knospe, wenn die Blattgebilde und Stengeltheile, aus denen sie entspringen, noch sehr jung sind und aus kaum differenzirtem Gewebe bestehen; besonders sind es die Hüllschuppen der Knospen (Aesculus), die in der Entwickelung den Blättern selbst voraus eilenden Stipulae (Cunonia, Viola, Prunus), die Blattscheiden (der Polygoneen), die jungen Laubblätter selbst (Ribes, Syringa), welche die Schleimzotten tragen. Das Secret der letzteren ist bei den Polygoneen ein wässeriger Gummischleim, bei den anderen ist dieser mit Balsam- (Harz-) Tropfen gemengt. Der Gummischleim entsteht überall durch Verschleimung einer unter der Cuticula der Schleimzotte liegenden Membranschicht (Collagenschicht), deren Substanz bei Wasserzutritt aufquellend, die Cuticula stellenweise in Form kleiner Blasen (Rumex) auftreibt oder sie in Continuo als eine grosse Blase von der Zotte abhebt; endlich wird die Cuticula gesprengt und der Schleim tritt frei hervor, um die Knospentheile zu überziehen; die unverletzte innere Zellhautschicht kann ihrerseits nochmals eine Cuticula bilden, unter der sich abermals eine Collagenschicht aussondert, um das Spiel zu wiederholen. Wo zugleich Balsam abgesondert wird, ist derselbe schon im Inhalt der Zottenzellen kenntlich; er erscheint aber ausserhalb der Zellhaut als tropfenähnliche Einlagerung in dem Gummischleim, oder stellt auch die Hauptmasse des Secretes dar. — Nicht selten nimmt an diesen Vorgängen auch die junge Epidermis selbst zwischen den Colleteren Theil (Polygoneen, Cunonia) oder diese fehlen ganz und die Blastocolla wird ausschliesslich von der Epidermis erzeugt; so kommt z. B. der grünliche Balsam an den Knospenschuppen und Laubblättern der Pappeln zu Stande.

c) Die saftführenden Intercellulargänge sind Gewebebildungen von bestimmten morphologischen Charakter, in demselben Sinne wie die Gefässe des Holzes, oder wie die Siebröhren, oder wie die Spaltöffnungen der Epidermis, nur gehören sie nicht wie diese einem bestimmten Gewebesystem an, da sie sowohl im Xylem und Phloëm der Fibrovasalstränge als auch im primären Parenchym des Grundgewebes, besonders der Rinde vorkommen; sie gleichen in dieser Beziehung den Milchsaftgefässen. — Es wurde schon bei Fig. 65 erläutert, dass die »Harzgänge« Intercellularräume sind, entstanden durch das Auseinanderweichen von gewöhnlich vier Zellen; einen besonderen morphologischen Charakter gewinnen dieselben gewöhnlich noch dadurch, dass diese Zellen längere Zeit theilungsfähig bleiben und einem gemeinsamen Wachsthum folgend Gruppen darstellen, deren Anordnung

---

1) Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen: Botan. Zeitg. 1868 No. 43 ff. Man vergl. die sehr instructiven Abbildungen daselbst.

von der der Umgebung wesentlich abweichen kann; auch die Ausbildung der Zellwände wird eine abweichende, wie zumal bei den Harzgängen im Holz der Coniferen hervortritt; hier sind die den Gang umschliessenden Zellen der Anlage nach den getüpfelten Tracheiden gleich; ihre Wände bleiben aber dünn, unverholzt, ihr Lumen erweitert sich, durch ihr Wachsthum wird ihre ursprüngliche Lagerung verwischt. — Der Inhalt der den Gang umschliessenden Zellen gleicht mehr oder weniger dem Inhalt des Ganges selbst, da ihn jene in diesen austreten lassen. Bei Helianthus und anderen Compositen ist es ein gelbes oder rothes intensiv riechendes Oel, bei den Umbelliferen ein Gemenge von Gummischleim mit öligen und harzigen Substanzen (Gummiharz), bei den Coniferen und Terebinthaceen ein klarer Balsam, der an der Luft zu festem Harz erhärtet.

Die Harzgänge verlaufen vorzugsweise geradlinig, oder besser gesagt, dem Lauf der Fibrovasalstränge folgend; sie scheinen nur selten zu anastomosiren. Den einfacheren

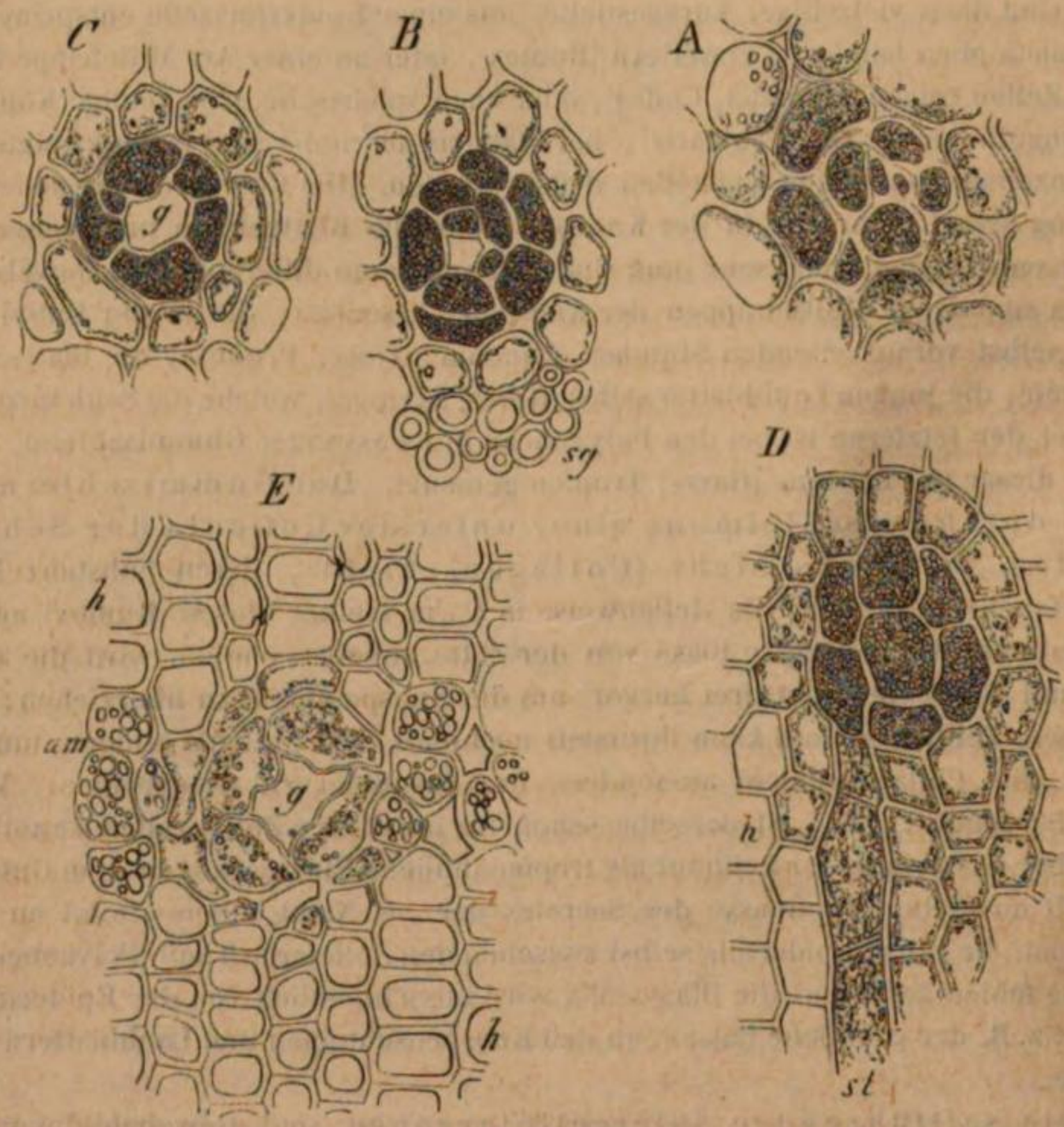


Fig. 97. Querschnitte von Harzgängen (*g*) an der Basis eines diessjährigen Zweiges von Pinus sylvestris (550). *A*, *B C* im Umfang des Markes liegende Gänge (*sg* Spiralgefässe eines Fibrovasalstrangs); bei *A* ist es nicht zur Bildung eines Ganges gekommen, die zu seiner Bildung bestimmten Harzzellen sind aber da, ihre Wände erweicht. — *D* Holzzellen (*h*) eine Gruppe von Harzzellen umfassend, die keinen Gang bilden (*st* ein Markstrahl); *E* Holztheil einen Harzgang (*g*) enthaltend; neben diesem stärkeführende Holzzellen (*am*), welche eine tangential von einem Gang zum andern hinziehende Zone im Holze bilden.

Milchsaftgefässen gleichen sie insofern, als auch sie continuirliche Systeme durch den ganzen Pflanzenkörper verlaufend bilden können. Wenn sie in dem aus dem Urmeristem hervorgehenden Parenchym der Rinde und des Markes auftreten, so stehen sie im Querschnitt des Stammes meist in ziemlich gleichen Abständen vertheilt, einen Kreis bildend; werden sie im Phloëm oder Xylem erzeugt, so können sie als Elemente dieser Systeme periodisch wiederkehrend, gewissermassen schichtenweise sich bilden, d. h. in concentrischen Kreisen auftreten, so z. B. im Holz von Pinus und im Phloëm von Coussonia.

Das Vorkommen dieser Gänge ist auf einzelne Formenkreise beschränkt; sehr ausgebildet treten sie auf bei den Coniferen und Cycadeen, den Terebinthaceen, Umbelliferen, Araliaceen und Compositen.

Wenn die Gänge in einem Gewebe liegen, welches ein lebhaftes Wachsthum im Querschnitt erfährt, so gewinnen sie nicht selten eine bedeutende Ausdehnung im Querschnitt, wie z. B. die in der primären Rinde und im Blatt von Pinus (Fig. 59 *h*), Cycas u. a. Ist dagegen das Wachsthum des Gewebes im Querschnitt unbeträchtlich, wie im Holz von Pinus, so bleibt auch der zum Gang erweiterte Intercellularraum klein (Fig. 97 *B*, *C*, *g*); im Mark diessjähriger Pinuszweige findet man sogar Zellgruppen, die nach Inhalt und Form den Umfassungszellen der Harzgänge gleichen, aber nicht aus einander weichen, also keinen Gang bilden, weil hier das bereits entstandene Holz eine nachträgliche Ausdehnung des Markes im Querschnitt hindert und somit der Spielraum fehlt, der zur Bildung des Intercellularraumes nöthig wäre (Fig. 97 *A*, *D*).

§ 18. Das Urmeristem und die Scheitelzelle. Am fortwachsenden Ende der Sprosse, Blätter, Wurzeln sind die bisher beschriebenen Formen des Zellengewebes noch nicht vorhanden; hier findet sich vielmehr ein gleichförmiges Gewebe, dessen Zellen sämmtlich theilungsfähig, protoplasmareich, dünnwandig und glattwandig sind und keine grobkörnigen Einschlüsse enthalten. Dieses Gewebe wird als Urmeristem bezeichnet: ein Meristem ist es, da alle Zellen theilungsfähig sind, als Urmeristem (besser wohl Protomeristem) ist es desshalb aufzufassen, weil es den Urzustand des Gewebes darstellt, aus welchem nach und nach durch verschiedene Ausbildung (Differenzirung) die verschiedenen Formen des Dauergewebes hervorgehen; ist die Pflanze überhaupt einfach gebaut, wie die Algen und Characeen, so sind auch die aus dem Urmeristem hervorgehenden Zellformen unter sich nur wenig verschieden; gehört die Pflanze einem höheren Typus an, wie Gefässkryptogamen und Phanerogamen, so entstehen aus dem gleichförmigen, indifferenten Urmeristem weiter rückwärts vom fortwachsenden Scheitel zunächst Gewebeschichten von verschiedenem Charakter [1]), die den beschriebenen Systemen entsprechen und innerhalb deren durch weitere Ausbildung ihrer Zellen (noch weiter vom Urmeristem entfernt) endlich die verschiedenen Zellformen des Haut- und Grundgewebes sowie der Fibrovasalstränge entstehen. — Während nun bei dem fortschreitenden Wachsthum am Ende der Sprosse, Blätter und Wurzeln die weiter rückwärts liegenden Portionen des Urmeristems sich allmälig in Dauergewebe umwandeln, regenerirt sich das Urmeristem immer wieder durch Entstehung neuer Zellen dicht am Scheitel; doch können auch ganze Organe, deren Spitzenwachsthum bald erlischt, anfangs ganz aus Urmeristem bestehen, welches schliesslich ganz und gar in Dauergewebe übergeht, so dass kein Urmeristem übrig bleibt; wofür die Ausbildung der Moosfrucht, der Farnsporangien und selbst die Ausbildung der meisten Blätter und der Phanerogamenfrüchte Beispiele liefern.

Bei einem in dauerndem Spitzenwachsthum begriffenen Organ nennt man den noch ganz aus Urmeristem bestehenden Endtheil den »Vegetationspunkt«; nicht selten (aber keineswegs immer) ist er als conische Verlängerung vorgeschoben und wird in diesem Falle als »Vegetationskegel« bezeichnet.

---

1) Die Differenzirung macht sich so allmälig geltend und in verschiedenen Schichten des Gewebes in so verschiedener Zeit, dass dadurch jede bestimmte Begrenzung des Urmeristems nach unten hin (rückwärts vom Scheitel) unmöglich wird.

Die Entstehung und Regeneration des Urmeristems geht von den am Scheitel des Vegetationspunktes liegenden Zellen aus und zwar treten in der Art und Weise, wie diess geschieht, zwei extreme Fälle, die aber durch Uebergänge vermittelt sind, hervor. In dem einen Falle nämlich, der bei den Kryptogamen allgemein, wenn auch nicht ausnahmslos realisirt ist, lassen sich sämmtliche Zellen des Urmeristems auf eine einzige Urmutterzelle ihrer Abstammung nach zurückführen; sie liegt am Scheitel des Vegetationspunktes und wird als Scheitelzelle bezeichnet; bei einigen Kryptogamen und den Phanerogamen ist dagegen eine Scheitelzelle von dieser Bedeutung nicht vorhanden; selbst wenn am Scheitel eine einzige Zelle liegt, ist sie hier nicht wie bei jenen durch hervorragende Grösse ausgezeichnet und, was wichtiger ist, sie lässt sich nicht als einzige Urmutterzelle aller Zellen des Urmeristems, höchstens als solche einer bestimmten Schicht erkennen. Man hat also Vegetationspunkte mit und solche ohne Scheitelzelle.

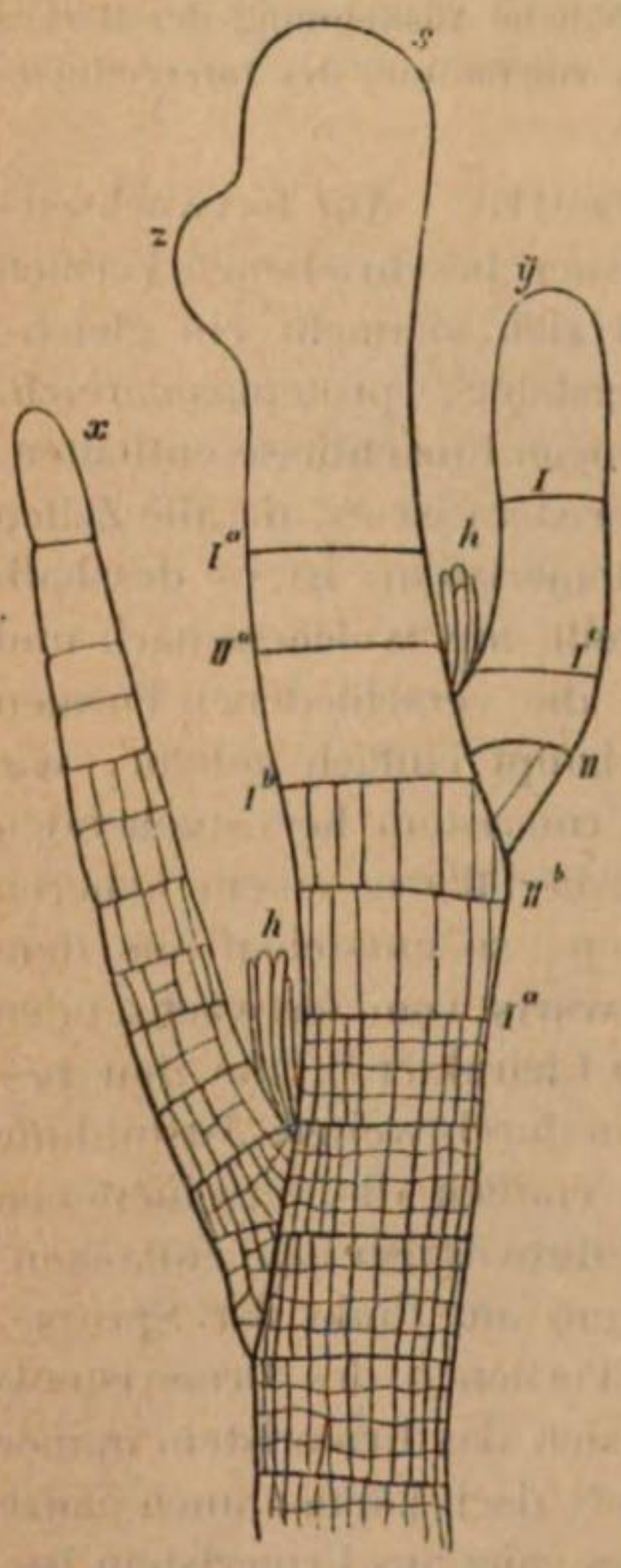


Fig. 98. Ein Ast des Thalloms von Stypocaulon scoparium mit zwei Zweigen *x* und *y* und der Anlage eines dritten Zweiges *z* (nach Geyler); sämmtliche Linien bedeuten Zellwände.

a) Vegetationspunkte mit Scheitelzelle. Die Bildung des Urmeristems aus der Scheitelzelle kann, wie nachher gezeigt werden soll, in verschiedener Weise eingeleitet werden; allgemein ist aber, dass die Scheitelzelle sich in rhythmischen Wiederholungen in je zwei ungleiche Tochterzellen theilt. Eine der beiden Tochterzellen bleibt von vorn herein der Mutterzelle (Scheitelzelle) ähnlich und nimmt den Scheitel ein; sie regenerirt sich durch Wachsthum alsbald so, dass sie der früheren Scheitelzelle auch an Grösse gleich wird und theilt sich dann abermals u. s. f. Durch dieses Verhalten wird der Schein erregt, als ob die Scheitelzelle immer ungestört dieselbe bliebe, und diess wird im Sprachgebrauch auch so angenommen, obgleich die jedesmal vorhandene Scheitelzelle nur die eine Tochterzelle der vorhergehenden Scheitelzelle ist. Die andere Tochterzelle erscheint dagegen von vorn herein als ein von der Scheitelzelle hinten oder seitwärts abgeschnittenes Stück, gewöhnlich in Form einer Scheibe oder eckigen Tafel und wird daher Segment[1]) genannt.

---

1) Die Wandstücke, welche eine Segmentzelle umschliessen, sind von verschiedener Art und Entstehung und verhalten sich bei dem ferneren Wachsthum verschieden. Jedes Segment besitzt zwei Wände, die ursprünglich Theilungswände der Scheitelzelle waren; sie sind gewöhnlich parallel mit einander und heissen die »Hauptwände« des Segments; die ältere derselben ist der Basis, die jüngere dem Scheitel des Organs zugekehrt. Ein anderes Wandstück des Segments ist Theil der Aussenwand der Scheitelzelle: sie kann als »Aussenwand« des Segmentes bezeichnet werden. Wo die Segmente als Querscheiben einer Scheitel-

Das Segment seinerseits kann nun im einfachsten Fall ungetheilt bleiben, alsdann erscheint das ganze Gewebe, welches aus der Scheitelzelle hervorgeht, in Form eines einfachen Zellenfadens, einer Zellenreihe, wie bei manchen Algen, Pilzfäden und Haaren. Gewöhnlich aber theilt sich auch das Segment wieder in zwei Zellen, von denen jede ihrerseits abermals in zwei zerfällt, was sich in den Tochterzellen meist mehrfach wiederholt, bis aus dem Segment ein mehr oder minder reichhaltiges Gewebestück hervorgegangen ist; aus solchen Gewebestücken besteht nun das Urmeristem. Einen sehr einfachen Fall dieser Art zeigt Fig. 98, wo die hier sehr grosse Scheitelzelle *s* geradeaus fortwachsend über ihrer Basis durch Querwände I^a, I^b getheilt wird und so die über einander in einer Reihe liegenden Segmente bildet; jedes dieser letzteren zerfällt aber alsbald wieder durch eine Querwand II^b, II^a in zwei scheibenförmige Zellen und in jeder derselben entstehen nun durch senkrechte, später horizontale Wände zahlreiche kleine Zellen, wie weiter rückwärts vom Scheitel der Figur zu sehen ist, und man erkennt deutlich, wie sich der ganze Thalluszweig aus Gewebestücken aufbaut, deren jedes aus einem Segment entsteht. Ebenso ist es an den Seitenzweigen *x* und *y*, die hier ursprünglich aus seitlichen Ausstülpungen der Scheitelzelle entstehen. — Diese Vorgänge sind bei Stypocaulon ungemein übersichtlich, einerseits weil hier nur eine Reihe von übereinander liegenden Segmenten entsteht, und andererseits weil die Segmente selbst sich in Gewebestücke umwandeln, ohne dabei zugleich zu wachsen, wie es sonst gewöhnlich der Fall ist; und eben durch das Wachsthum der Segmente treten oft Verzerrungen ein, welche die Einsicht in die Theilungsvorgänge erschweren. —

Fig. 99 und 100 zeigt uns einen Fall, wo die Scheitelzelle abwechselnd nach rechts und links durch schiefe Wände so getheilt wird, dass zwei Reihen von Segmenten entstehen, die mit ihren inneren, hinteren Seiten zickzackartig in einander greifen, nach vorn aber von einander abstehen; in dem Winkel, den die beiden letzten, jüngsten Segmente einschliessen, liegt die Scheitelzelle *s*. — Fig. 99 zeigt das Ende eines in Gabeltheilung begriffenen Sprosses von Metzgeria furcata; jeder Gabelzweig endigt in eine Scheitelzelle *s*; die Segmente und die daraus hervorgegangenen Gewebemassen sind hier in der Flächenansicht des flachen, bandförmigen Sprosses so gezeichnet, wie sie sich unter dem Mikroskop unmittelbar dem Auge darstellen; aus dem Verlaufe der Zellwände und der entsprechenden Gruppirung der Zellen in der Umgebung der Scheitelzelle lässt sich aber das Schema der Fig. 100 *A* ableiten, in welchem die durch das Wachsthum bewirkten Verzerrungen der Zellwände beseitigt und somit die genetischen Verhältnisse klarer gestellt sind. — Zur weiteren Orientirung ist Fig. 100 *B* beigegeben, welche ebenfalls in schematischer Vereinfachung den Längsschnitt der Scheitelregion, senkrecht auf die breite Fläche des bandförmigen Sprosses dar-

---

zelle entstehen, wie bei Stypocaulon und den Charen, da ist eine ringförmige Seitenwand vorhanden; bei zwei- und dreiseitiger Segmentirung wird das Verhalten sehr complicirt; hier haben die Segmente neben den beiden Hauptwänden und der Aussenwand noch Seitenwände, die sich innen und unten schiefwinkelig schneiden. Die Seitenwände sind Stücke der Hauptwände älterer benachbarter Segmente, die jedesmal durch die jüngste Scheidewand der Scheitelzelle, die zugleich die jüngste Hauptwand ist, abgegrenzt werden.

stellt; dieser Längsschnitt halbirt hinter der Scheitelzelle den Mittelnerven (Fig. 99 *n n*), der aus mehreren Zellschichten besteht, während die seitlichen Ausbreitungen des Sprosses nur eine Zellschicht dick sind. — Die Entstehung des Gewebes erhellt nun aus der schematischen Fig. 100 *A* und *B*, wenn man zunächst beachtet, dass die mit *m*, *n*, *o*, *p*, *q* bezeichneten Flächenstücke die in derselben Ordnung successive entstandenen Segmente der Scheitelzelle *s* sind, so dass *m* das

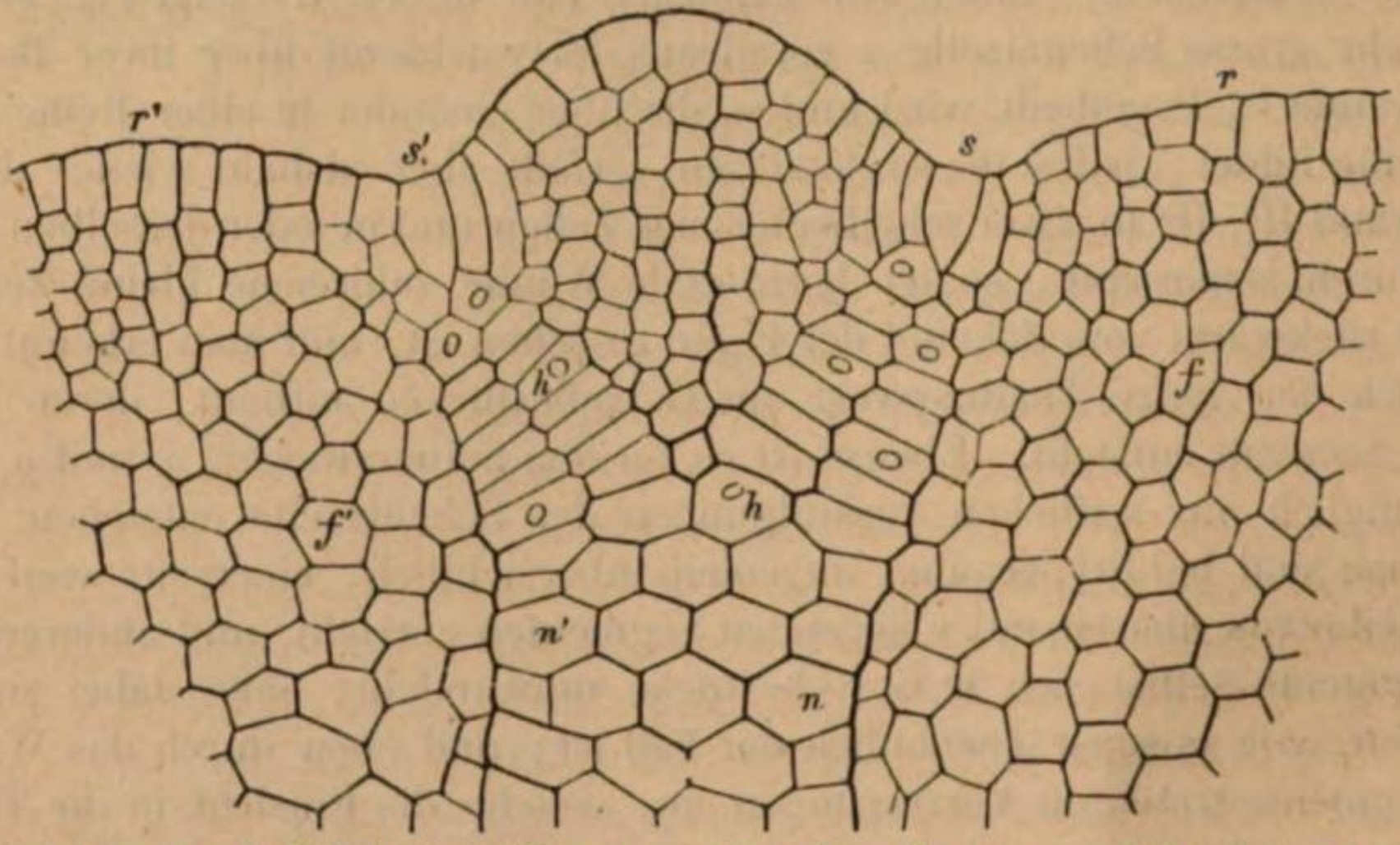


Fig. 99. Scheitelregion eines in dichotomischer Verzweigung begriffenen Sprosses von Metzgeria furcata, von der Fläche gesehen; nach Kny. — Die Sprossen bestehen aus einer einzigen Zellschicht *f f*, die aber von einer Mittelrippe *n*, *n* durchzogen wird, welche drei bis sechs Zellschichten dick ist.

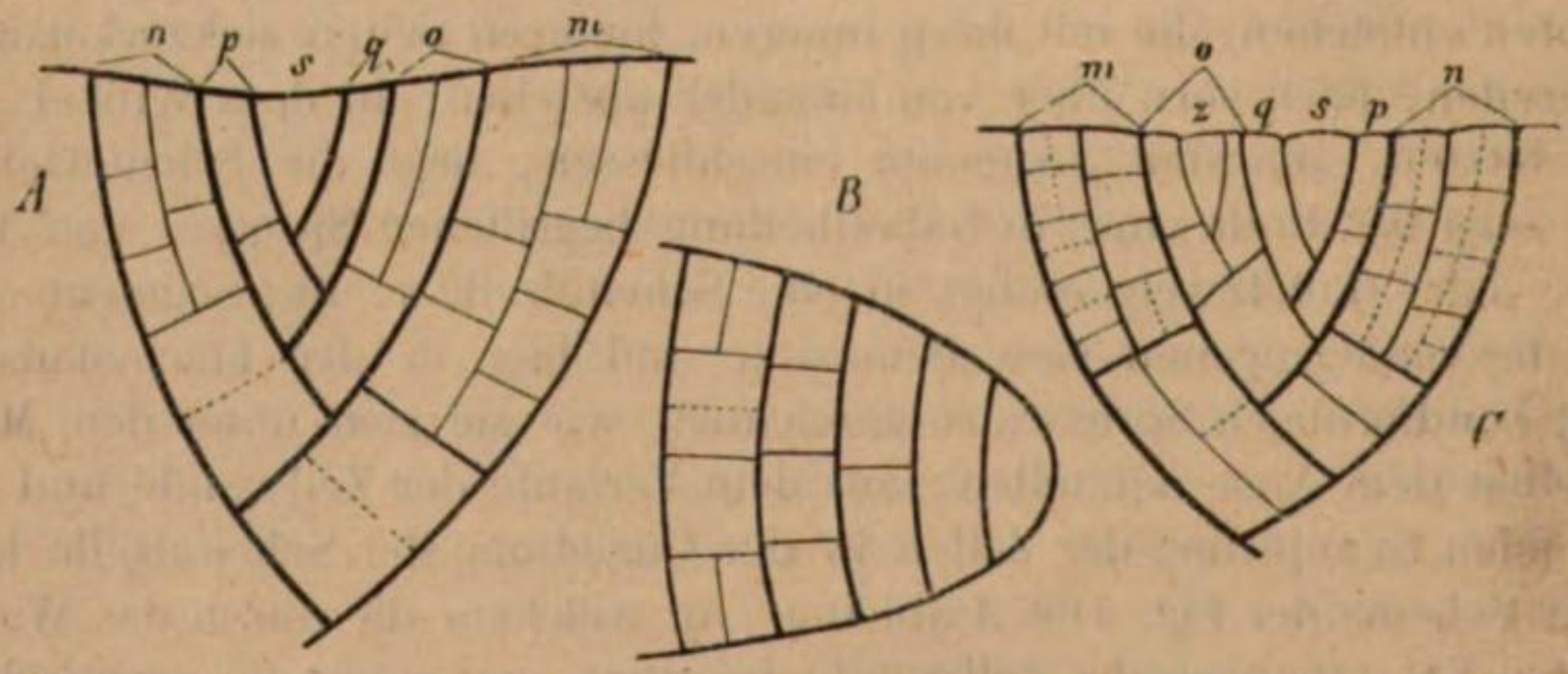


Fig. 100. Schematische Darstellung der Segmentirung der Scheitelzelle und der ersten Theilungen in den Segmenten von Metzgeria furcata nach Kny. — *A* Scheitel von der Fläche gesehen, *B* derselbe im senkrechten Längsschnitt; *C* ein in Dichotomie begriffener Scheitel; im drittjüngsten Segment entsteht eine neue Scheitelzelle.

älteste, *q* das jüngste Segment darstellt. Von jedem Segment wird nun zuerst durch eine zur Sprossaxe schiefe Wand ein hinteres kleineres Stück abgeschnitten; aus der Zickzackreihe dieser inneren Abschnitte entsteht der Mittelnerv des Sprosses, der eine Dicke von mehreren Zellschichten erreicht, indem jeder Abschnitt zunächst durch eine der Fläche des Sprosses parallele Wand in zwei auf einander liegende Zellen zerfällt, deren jede ihrerseits abermals sich ebenso theilt, worauf in den oberen und unteren so gebildeten Zellen auch Theilungen senkrecht zur Sprossenfläche auftreten (Fig. 100 *B*); so wird an dem Mittelnerven eine

äussere (Ober- und Unterseite überziehende) kleinzellige Schicht angelegt, die einen inneren aus längeren Zellen bestehenden Strang umkleidet. — Während nun die hinteren Abschnitte der Segmente das Gewebe des Nerven erzeugen, geht aus den vorderen Abschnitten derselben, die dem Rand des Sprosses zugekehrt sind, das Gewebe der flachen Seitentheile (Fig. 99 *f f*) hervor, das nur eine Zellschicht dick ist, indem hier keine Theilung parallel der Fläche des Sprosses auftritt; alle Theilungen in diesen Randabschnitten der Segmente sind vielmehr senkrecht auf der Sprossfläche und werden dadurch eingeleitet, dass der Randabschnitt zunächst in zwei neben einander liegende Zellen zerfällt (vergl. *o* in *A*), deren jede nun durch wiederholte Zweitheilung mehrere kürzere Zellen bildet, die je nach der Ueppigkeit der Vegetation des betreffenden Sprosses noch weitere Theilungen erfahren können; überhaupt sind nur die ersten Theilungen der Segmente constant, der fernere Verlauf der Zellenvermehrung ist nach den eingehenden Untersuchungen Kny's (Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 70 ff.) manchen Schwankungen unterworfen. — Indem das aus den Randabschnitten hervorgehende Gewebe sich wachsend hervordrängt, kommt die Scheitelzelle mit den jüngsten Segmenten in eine Einbuchtung des Sprossumrisses zu liegen; man hat hier somit ein einfaches Beispiel von der Einsenkung des Vegetationspunktes in das ihn umwuchernde Gewebe, was bei Fucaceen, Farnen und Phanerogamen oft in viel höherem Grade geschieht. — Die Differenzirung des Gewebes, aus dem der Spross von Metzgeria furcata sich aufbaut, erreicht keinen hohen Grad; die fertigen Zellen des Randes und des Mittelnerven sind nur wenig verschieden von einander; erwähnt zu werden verdient aber, dass diese Differenzirung schon sehr früh, selbst durch die erste Theilung der Segmente eingeleitet wird, so dass sich das Randgewebe und die jüngste Fortsetzung der Mittelnerven bis dicht zur Scheitelzelle hin verfolgen lässt. — Unsere Fig. 100 *C* giebt endlich noch Gelegenheit, die Entstehung einer neuen Scheitelzelle aus einer Zelle des Meristems kennen zu lernen, ein Fall, der bei Moosen und höheren Kryptogamen oft genug eintritt, während uns das Thallom von Stypocaulon Fig. 98 zeigte, wie die Scheitelzelle des Seitenzweiges dort unmittelbar aus der Scheitelzelle des Hauptsprosses als seitliche Ausstülpung, die dann durch eine Wand abgeschnitten wird, hervorwächst. Bei Metzgeria furcata scheint, wie aus den Angaben von Hofmeister, Kny und Müller[1]) hervorgeht, die Entstehung einer neuen Scheitelzelle in verschiedener Weise eingeleitet werden zu können; Fig. 100 *C* zeigt den von Kny beschriebenen Fall: im drittjüngsten Segment *o*, welches aus der Scheitelzelle *s* hervorgegangen, hat zunächst die gewöhnliche erste Theilung in eine Nervenmutterzelle und in einen Randabschnitt stattgefunden; der letztere ist dann in zwei neben einander liegende Zellen zerfallen, wie gewöhnlich; die neue Scheitelzelle aber constituirt sich dadurch, dass nun in einer dieser Randzellen zweiten Grades eine gebogene Wand auftritt, die sich hinten an die vorige ansetzt und so ein keilförmiges Stück *z* herausschneidet, das seinerseits fortan als Scheitelzelle eines neuen Sprosses fungirt (wir werden noch im III. Cap. auf diesen Fall einer unechten Dichotomia zurückkommen).

Bei den Schachtelhalmen und vielen Farnen endigt die Sprossaxe in einer verhältnissmässig sehr grossen Scheitelzelle, welche von vier Wandstücken begrenzt

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. V, p. 255.

wird: einer äusseren, den Scheitel überwölbenden, uhrglasförmigen, frei liegenden Wand und drei schief nach unten und innen convergirenden Wänden, die zugleich die oberen Hauptwände der jüngsten Segmente darstellen (Fig. 101 *A*, *D*); die Scheitelzelle hat also die Form eines Kugelausschnittes oder einer

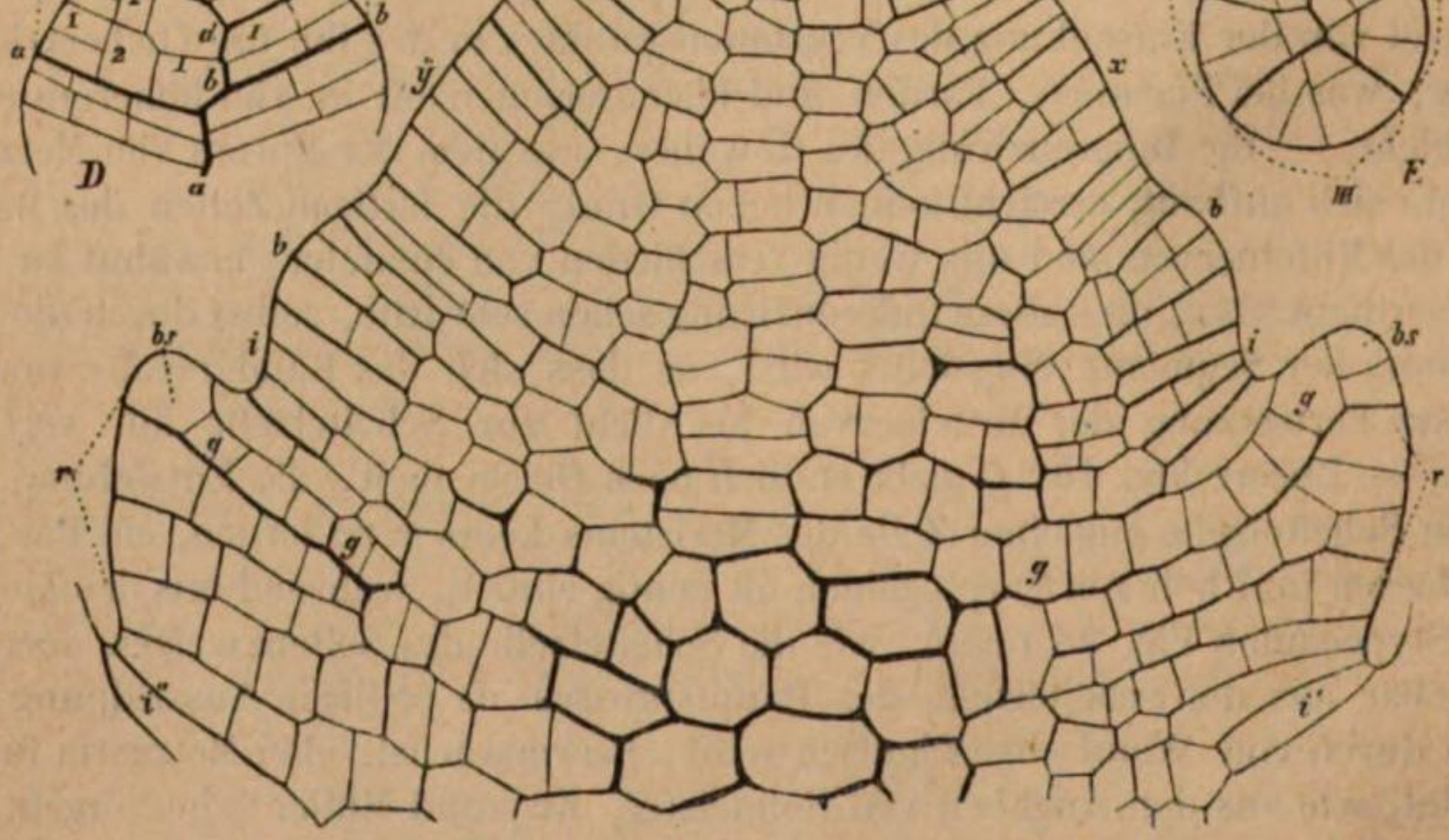


Fig. 101. Scheitelregion des Stammes von Equiseten; *A* Längsschnitt einer unterirdischen sehr kräftigen Knospe von E. Telmateja im September (550); *B* Ansicht des Scheitels von oben (beides nach der Natur). — *C*, *D*, *E* von Equis. arvense nach Cramer; *C* schematischer Grundriss der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente; *D* Aussenansicht einer schmächtigen Stammspitze; *E* Querschnitt durch diese bei *I* in *D* geführt. — *S* ist überall die Scheitelzelle, *I*, *II*, *III* . . . die Segmente; 1, 2, 3 . . . die Theilungswände in den Segmenten in der Entstehungsfolge bezeichnet; *x*, *y*, *b*, *bs* in *A* sind die jüngsten Blattanlagen.

dreiseitigen Pyramide mit sphärischer, nach oben gekehrter Grundfläche. Die drei ebenen Hauptwände der Scheitelzelle sind von verschiedenem Alter, eine ist immer die älteste, eine ist jünger, und die dritte die jüngste. Parallel der ältesten tritt nun in der Scheitelzelle die nächste Theilungswand auf, es wird ein Segment gebildet, welches von zwei dreiseitigen Hauptwänden, einer gewölbten Aussenwand und zwei ungefähr oblongen Seitenwänden [1]) begrenzt ist; sodann erfolgt, nachdem die Scheitelzelle zur ursprünglichen Grösse herangewachsen ist, eine zweite

1) Diese Seitenwände sind Stücke der Hauptwände vorhergehender benachbarter Segmente, wie *B* und *C* erkennen lässt.

Theilung parallel ihrer nächst jüngeren Hauptwand, worauf nach abermaliger Regeneration der Scheitelzelle eine Theilung parallel der jüngsten Hauptwand erfolgt; es sind nun drei Segmente gebildet, welche ungefähr wie die Stufen einer Wendeltreppe gestellt sind; jedes liegt einer Hauptwand der Scheitelzelle an und in dieser Weise wiederholen sich die Theilungen; da jedes der Segmente ein Drittel des Umgangs der Wendeltreppe einnimmt, so kommen sämmtliche Segmente, aus denen der Stamm sich aufbaut, in drei gerade Reihen parallel der Axe zu liegen, deren jede ein Drittel des Stammquerschnittes einnimmt. In Fig. 101 *B* und *C* sind die Segmente nach ihrer Entstehungsfolge mit *I*, *II*, *III* u. s. w. numerirt und so dargestellt, wie sie erscheinen, wenn man den Stammscheitel von oben und aussen (nicht im Querschnitt) betrachtet, oder so, wie wenn man die gewölbte Scheitelfläche abgenommen und plan ausgebreitet hätte. Verfolgt man die Segmente nach ihren Ordnungszahlen und denkt man sich den dabei beschriebenen Weg durch eine continuirliche Linie bezeichnet, so erhält man eine Spirale, die aber in Wirklichkeit eine aufsteigende Schraubenlinie ist, weil jedes jüngere Segment höher liegt, wie Fig. 101 *D* zeigt, wo aber nur zwei Segmentreihen von aussen zu sehen sind. — Die Gewebebildung beginnt nun damit, dass jedes Segment bald nach seiner Entstehung in zwei gleiche Tafeln zerlegt wird, indem eine den Hauptwänden parallele Halbirungswand auftritt; sie ist mit 1, 1 in *B*, *C*, *D* bezeichnet. Da nun in jeder dieser beiden auf einander liegenden Segmenthälften die weiteren Vorgänge fast genau dieselben sind, so brauchen wir nur je eine Hälfte ins Auge zu fassen. Jede Segmenthälfte wird zunächst durch eine senkrechte, gebogene Wand getheilt, die sich innen an eine Seitenwand, aussen an die Mitte der Aussenwand des Segments ansetzt; da nun drei Segmente einen Stammquerschnitt einnehmen und auf diese Art jede Segmenthälfte in zwei Zellen zerfällt, so erscheint der Stammquerschnitt nunmehr aus sechs Zellen oder Sextanten zusammengesetzt, deren Wände ungefähr radial gestellt, einen sechsstrahligen Stern bilden, wie der Querschnitt Fig. 101 *E* zeigt; die Wände, durch welche diese Theilung bewirkt wird, heissen daher Sextantenwände, sie sind in *C* und *D* mit der Ziffer 2 bezeichnet. Die Sextantenzellen zerfallen ferner durch senkrechte Wände in je eine äussere grössere und eine innere kleinere Zelle (Fig. 101 *E*); es wird so der Grund gelegt zu den zwei Gewebeschichten, in welche sich das Urmeristem sondert, nämlich in eine äussere und eine innere, die in Fig. 101 *A* deutlich hervortreten; in der äusseren Schicht wiegen anfangs die Theilungen parallel den Hauptwänden und in senkrecht radialer Richtung vor, in der inneren Schicht sind die Theilungen weniger häufig und so, dass die Zellen mehr isodiametrisch werden. Diese innere, aus den inneren Abschnitten der Sextanten entstehende Gewebemasse ist das Mark, das bei der Ausbildung des Stammes zerreisst, vertrocknet und so die Hohlheit desselben bedingt; aus der äusseren Gewebeschicht des Urmeristems entsteht weiter abwärts die Rinde, das System der Fibrovasalstränge und später die Epidermis [1]). — Auch die äusere Gliederung des Schachtelhalms wird durch die äussere Schicht des Urmeristems bewirkt, wie schon Fig. 101 *A* zeigt, wo die Protuberanzen *x*, *y*, *b*, *bs* die Blattanlagen darstellen, Verhältnisse, auf die ich übrigens später noch zurückkomme. Hier sei nur noch erwähnt, dass je drei consecutive Segmente schon frühzeitig eine geringe

1) Vergl. im II. Buch: Klasse der Schachtelhalme und Gewebebildung derselben.

verticale Verschiebung der Art erfahren, dass sie wenigstes mit ihren Aussenflächen in einen Quergürtel zu liegen kommen, der sich dann wallartig herauswölbt und einer Blattscheide den Ursprung giebt.

Als ein letztes Beispiel für die Bildung des Urmeristems aus einer Scheitelzelle betrachten wir nun noch die Vorgänge am fortwachsenden Ende einer Farnkrautwurzel, mit welcher übrigens die meisten Kryptogamenwurzeln in der Hauptsache übereinkommen. Fig. 102 *A* zeigt den axilen Längsschnitt durch eine Farnwurzel, mit der Spitze aufwärts gekehrt; aus der Scheitelzelle *v* entsteht nicht bloss das Gewebe des Wurzelkörpers (*o*, *c*), sondern auch die Wurzelhaube, *k*, *l*, *m*, *n*, eine Gewebemasse, welche helmartig den Vegetationspunkt jeder

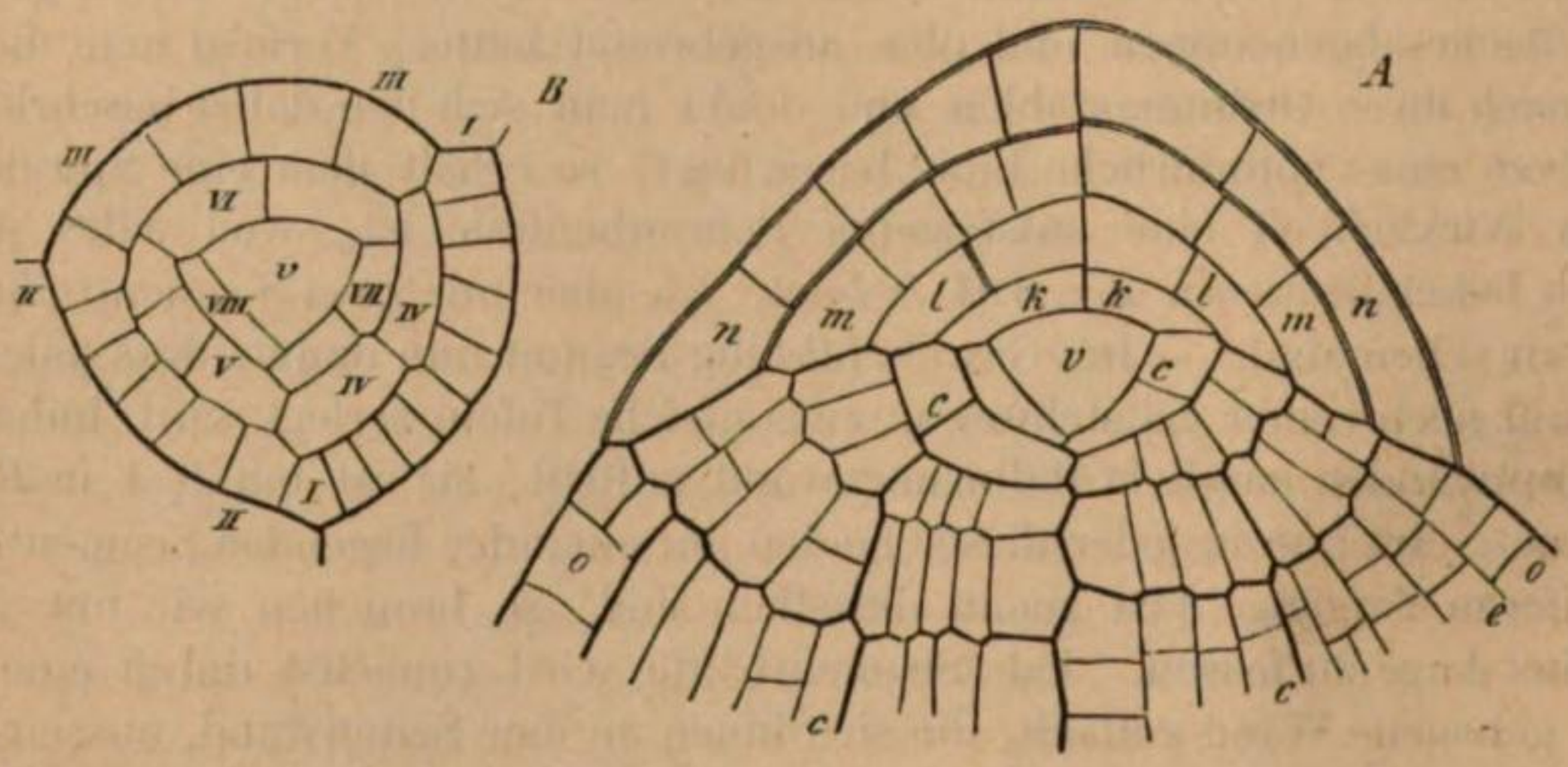


Fig. 102. Scheitelregion von Farnwurzeln: *A* Längsschnitt durch das Wurzelende von Pteris hastata; *B* Querschnitt durch die Scheitelzelle und umliegenden Segmente der Wurzel von Asplenia filix femina (nach Nägeli und Leitgeb).

Wurzel bedeckt. Hier gleicht die Scheitelzelle derjenigen des Stammes der Equiseten und vieler andern Kryptogamenstämme, insofern sie einen dreiseitig pyramidalen Kugelausschnitt darstellt; diese Form ist aus der Vergleichung unseres Längsschnittes *A* mit dem Querschnitt *B* (*o*) hinreichend zu erkennen. Auch hier bilden sich durch successive Theilungen der Scheitelzelle drei gerade Reihen von Segmenten, die ihrer Altersfolge entsprechend in Fig. *B* mit I, II, III, u. s. w. numerirt sind; auch hier beschreibt man eine Spirale, wenn man die Mittelpunkte der consecutiven Segmente durch eine Linie verbindet. Der grosse Unterschied zwischen der Kryptogamenwurzel und dem Scheitel des fortwachsenden Kryptogamenstammes liegt aber zunächst darin, dass hier die Scheitelzelle nicht nur diese Segmente erzeugt, die als Bausteine des Wurzelkörpers selbst dienen [1]), sondern noch andere Segmente, welche die Wurzelhaube aufbauen. Diese letzteren werden durch Querwände von der Scheitelzelle so abgeschnitten, dass sie diese wie eine Kappe bedecken; jedes solche zur Wurzelhaube gehörige Segment wird daher einfach als Kappenzelle bezeichnet. Nach den Untersuchungen Nägeli's und Leitgeb's [2]) scheint es Regel, dass jedesmal, wenn drei Segmente (für den Wurzelkörper) gebildet worden sind, eine neue Kappenzelle entsteht, ohne dass indessen diese Regel streng festgehalten wird.

---

1) Sie sind im Längsschnitt *A* durch dickere Linien umgrenzt.
2) Beiträge zur wiss. Bot. von Nägeli, Heft IV, 1867.

Die Kappenzelle wächst rasch in die Breite, wodurch ihre im Querschnitt ursprünglich sphärisch dreieckige Form bald in die eines Kreises übergeht. Gleichzeitig theilt sie sich durch eine auf ihrer Grundfläche senkrechte, also der Wurzelaxe parallele Wand in zwei gleiche Hälften, in deren jeder nun abermals eine auf der vorigen senkrechte Längswand auftritt, wodurch vier, im Grundriss quadrantische Zellen entstehen. Jeder Quadrant zerfällt dann abermals in zwei Zellen (Octanten), deren weitere Theilungen nun bei verschiedenen Arten nicht mehr völlig übereinstimmen. In den auf einander folgenden Kappen sind die Quadranten nicht gleich gerichtet, sondern alternirend, d. h. die Quadrantenwände der einen Kappe weichen von denen der vorhergehenden und folgenden um 45° ab.

Das Längenwachsthum des Wurzelkörpers, insoweit es durch Theilungen der Scheitelzelle vermittelt wird, geht, wie schon angedeutet, in der Weise vor sich, dass die in spiraliger Folge auftretenden Scheidewände der Reihe nach den Seitenflächen der Scheitelzelle parallel sind. Jede Segmentzelle wird, wie am Scheitel des Equisetenstammes durch fünf Flächenstücke begrenzt; zwei Hauptwände von dreieckiger Form, zwei oblonge Seitenwände und durch eine etwas convexe Aussenwand, auf welcher eine Wurzelkappe aufliegt. — Die erste in jeder Segmentzelle auftretende Wand steht senkrecht auf den Hauptwänden, sie ist auf die ganze Wurzel bezogen eine radiale Längswand. Es entstehen dadurch zwei neben einander liegende Zellen, die an Form und Grösse ungleich sind, indem die Scheidewand sich innen an eine Seitenwand, aussen an die Mitte der Aussenwand anlegt. Auf diese Weise wird der anfangs von drei Segmentzellen eingenommene Querschnitt der Wurzel in sechs Zellen oder Sextanten zerlegt (man vergl. oben die Vorgänge im Equisetenstamm); drei dieser Sextanten reichen bis in die Mitte des Querschnittes, drei damit alternirende aber nicht. Die Sextantenwände sind in Fig. 102 *B* in den Segmenten IV, V, VI, VII als Halbirungslinien der Aussenwände zu sehen, in einem tiefer genommenen Querschnitt würden sie mit den drei Seitenwänden dreier Segmente zusammen einen sechsstrahligen Stern bilden, ähnlich wie in Fig. 101 *E* (man vergl. II. Buch, Equiseten, Wurzelschema). Jede Sextantenzelle wird nun ferner zunächst durch eine der Wurzeloberfläche parallele Wand in eine Innen- und eine Aussenzelle getheilt; der Wurzelquerschnitt lässt in diesem Stadium (d. h. im entsprechenden Querschnitt unter der Spitze) also zwölf Zellen erkennen, deren sechs äussere eine peripherische Schicht, deren sechs innere einen centralen Körper bilden. Unser Längsschnitt 102 *A* zeigt die betreffende Wand bei *cc* und man erkennt, wie dadurch die Masse des Wurzelkörpers in eine äussere Schicht *oc* und einen inneren dicken Strang *cccc* zerlegt wird. Aus jener entsteht durch weitere Theilungen ein Gewebe, das sich weiter rückwärts in Epidermis *o* und Rinde (zwischen *o* und *c*) differenzirt; der axile Strang *cccc* dagegen, der aus den ferneren Längstheilungen der inneren Abschnitte der Sextanten hervorgeht, bildet den Procambiumcylinder der Wurzel, in welchem die Gefässstränge entstehen. Auch hier wird also schon durch die ersten Theilungen der jüngsten Segmente die erste Scheidung der späteren Gewebemassen bewirkt, eine Vergleichung der entsprechenden Vorgänge im Equisetenstamm ergiebt aber, dass die aus den centralen Stücken des Sextanten hervorgehende Gewebemasse eine ganz andere Bedeutung hat als dort, und ebenso ist es mit der peripherischen Schicht. Genaueres über die Entstehung der Ge-

webeformen der Wurzel aus diesen Theilen des Urmeristems wird bei der Behandlung des Farne und Equiseten beigebracht werden.

Zum Schluss mag noch die Bemerkung Platz finden, dass die Segmente der Scheitelzelle, wo sie zweireihig oder dreireihig entstehen, anfangs eine zur idealen Axe des Organs schiefe Lage haben, einen nach der Scheitelzelle hin offenen Winkel einschliessen; in Folge des Wachsthums aber ändert sich gewöhnlich die Lage der Segmente derartig, dass sie nach und nach mehr quer zu liegen kommen und endlich, in einer gewissen Entfernung von der Scheitelzelle, die Hauptwände rechtwinkelig zur Axe des Organs liegen. Es tritt dieses Verhalten bei den Fig. 101 und 102 nur unmerklich hervor, ist aber in den noch später beizubringenden Beispielen (2 im III. Cap.) mehrfach deutlich zu sehen.

b) Vegetationspunkte ohne Scheitelzelle finden sich bei den Phanerogamen allgemein; die Scheitelregion fortwachsender Sprosse, Blätter und Wurzeln besteht hier aus einem Urmeristem, dessen Zellen im Verhältniss zum Umfang des ganzen Vegetationspunktes sehr klein und sehr zahlreich sind. Es ist bisher nicht gelungen den Nachweis zu führen, dass auch nur die dem Scheitel nächsten Zellen sich auf eine einzige Urmutterzelle zurückführen lassen, obgleich unzweifelhaft zuweilen eine am Scheitel liegende Zelle durch etwas bedeutendere Grösse und durch ihre Umrisse sich auszeichnet. Zumal zeigt die Scheitelfläche von oben gesehen bei manchen Sprossen eine Anordnung der oberflächlichen Zellreihen, die gewissermassen auf diese eine Zelle als auf ihre gemeinsame Urmutterzelle hinweist; aber selbst wenn sie diess wäre, was keineswegs erwiesen ist, so ist es doch andrerseits durchaus unmöglich, auch die inneren Zellschichten mit Evidenz auf diese Zelle genetisch zu beziehen und grade darin liegt die eigenthümliche Bedeutung der Scheitelzelle der Kryptogamen, dass alle Zellen des Urmeristems sich mit Evidenz als Nachkommen verschiedenen Grades aus ihr ableiten lassen.

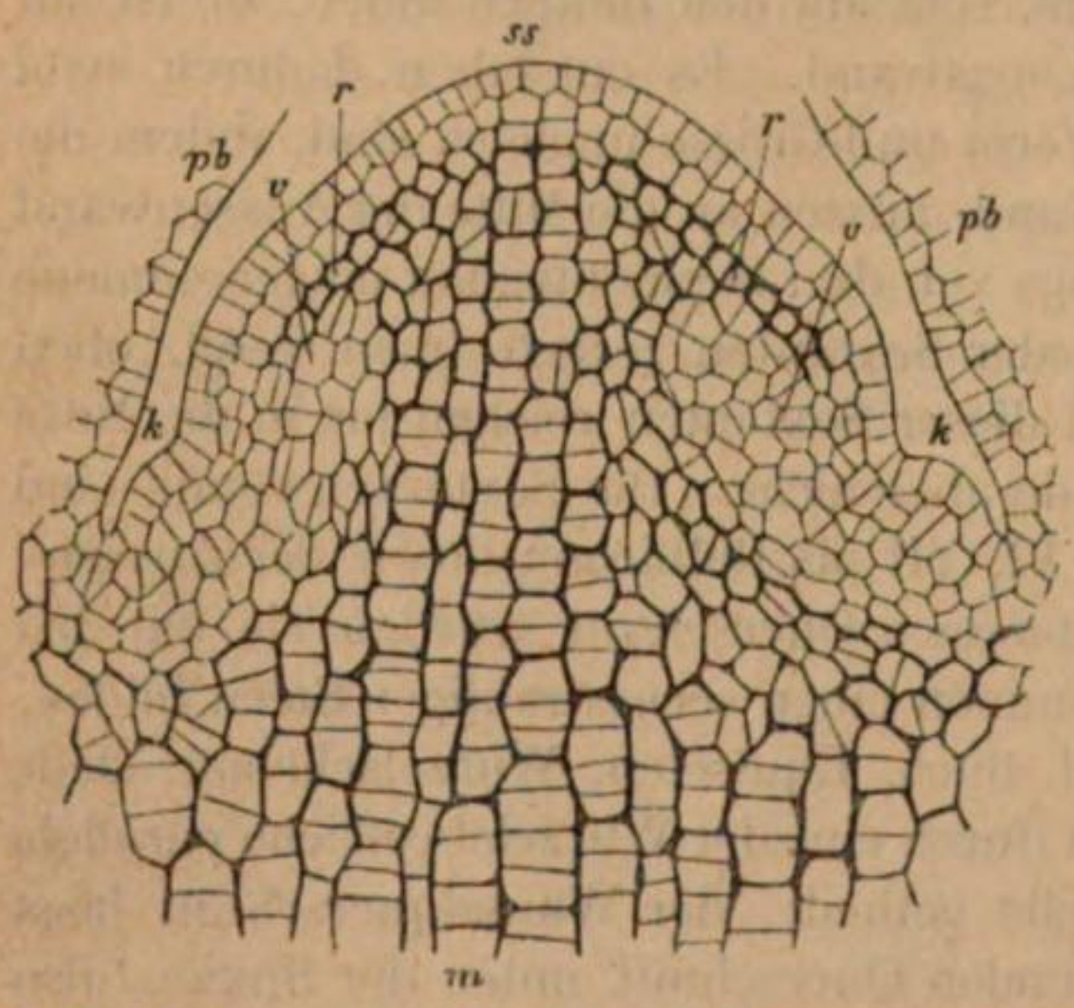


Fig. 103. Längsschnitt durch die Scheitelregion des Stammes eines Samenkeimes von Phaseolus multiflorus; *ss* Scheitel, *pb* Theile der beiden ersten Laubblätter, *kk* deren Axelknospen.

Sowie aber bei den Kryptogamen schon durch die ersten Theilungen der Segmentzellen gewisse Schichtungen des Urmeristems vorbereitet werden, die weiter rückwärts vom Scheitel in die differenzirten Gewebesysteme übergehen, so macht sich auch bei den Phanerogamen schon frühzeitig im Urmeristem der Vegetationspunkte eine bestimmte Lagerung der Zellen geltend, derart, dass die einzelnen Schichten des Urmeristems weiter rückwärts verfolgt, in genetische Beziehung zu dem Hautgewebe, der Rinde, den Fibrovasalsträngen treten, sich als erste Anlagen derselben erkennen lassen; die äusseren Schichten laufen hier ununterbrochen über den Scheitel des Vegetationspunktes hin, eine innere Gewebemasse des Urmeristems überwölbend, welche letztere ihrerseits zuweilen unter-

halb des Scheitels in eine einzige Zelle ausläuft (bei Hippuris und Udora canadensis nach Sanio), meist aber in einer ziemlich ungeordneten Zellgruppe endigt.

Während bei den Kryptogamen mit Scheitelzelle da, wo am Vegetationspunkt ein seitlicher Auswuchs (Spross, Blatt, Wurzel) sich neu bilden soll, zunächst eine deutliche Scheitelzelle sich constituirt, wölbt sich dagegen bei den Phanerogamen an der betreffenden Stelle eine ganze Zellengruppe, äussere und innere Schichten umfassend, hervor, so dass auch bei der Anlage eines Organs keine dominirende Scheitelzelle zu erkennen ist (Fig. 103, *K*, *K*). Nachdem schon Sanio [1]) auf diese Verhältnisse bei den Phanerogamen eingegangen war, hat Johannes Hanstein [2]) sie ausführlicher und allgemeiner studirt, zumal auch in neuester Zeit nachgewiesen, dass selbst am Embryo der Phanerogamen die ersten Theilungen in einer Weise verlaufen, welche das Vorhandensein einer Scheitelzelle von vornherein ausschliesst, dagegen schon frühzeitig eine Differenzirung in eine äussere Schicht und einen inneren Gewebekern herbeiführt. [3])

Die äussere den Vegetationspunkt sammt seinem Scheitel überziehende Schicht des Urmeristems ist die unmittelbare Fortsetzung des Epidermis der weiter rückwärts liegenden älteren Theile, sie könnte daher als primordiale Epidermis bezeichnet werden; Hanstein hat indessen schon den Namen Dermatogen dafür gebraucht. Sie ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihr ausschliesslich Theilungen senkrecht zur Oberfläche stattfinden (erst später treten zuweilen noch tangentiale Theilungen ein, wenn, was selten ist, die Epidermis mehrschichtig wird); was in Fig. 103 und 104 *ee* deutlich hervortritt.

Unterhalb der primordialen Epidermis finden sich gewöhnlich eine bis mehr Schichten, die ebenso continuirlich den Scheitel überspannen, und aus denen weiter rückwärts vom Scheitel die Rinde hervorgeht (*rr* in Fig. 104); sie repräsentiren daher die primordiale Rinde; Hanstein nennt diese Schicht des Urmeristems das Periblem. — Von diesem umschlossen und überwölbt findet sich nun ein Gewebekern, der als unmittelbare Fortsetzung der Fibrovasalstränge und des von ihnen umschlossenen Markes zu verfolgen ist, wie Fig. 104 zeigt, wo das spätere Holzgewebe *ff*, sammt seinen Gefässen *gg* und dem Marke *m* in eine Gruppe von Urmeristem auslaufen, die hinter dem Scheitel *s* liegend von der primären Epidermis und der primären Rinde überspannt ist. Der in einem früheren Paragraphen erwähnte Sanio'sche Verdickungsring, in welchem die ersten Fibrovasalstränge entstehen, entspricht also der äusseren Schicht dieses inneren Gewebekerns (den Hanstein als Plerom bezeichnet), wenn ein Mark sich bildet; entsteht kein Mark, wie in vielen Wurzeln und manchen Sprossen (z. B. Hippuris, Udora u. a.), so bildet sich das ganze Plerom zu Procambium aus und dieses zu einem axilen Fibrovasalcylinder, in welchem dann zwei oder mehrere Gefässstränge und Bastbündel verlaufen.

Die Entstehung der Wurzelhaube bei Phanerogamen lässt sich nach den neuesten Untersuchungen Hanstein's zumal an dicotylen Embryonalwurzeln einfach als eine am Scheitel localisirte Wucherung der primordialen Epidermis (des

---

1) Sanio in Botan. Zeitg. 1865, p. 184 ff.

2) J. Hanstein: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen, Bonn 1868.

3) J. Hanstein, Monatsber. der niederrh. Gesellsch. 5. Juli 1869. Ausführlicheres darüber bei der allgemeinen Charakteristik der Phanerogamen im II. Buch.

Dermatogens) auffassen, in der Weise nämlich, dass die den Scheitel der Wurzel überziehende Partie des Dermatogens sich periodisch auch durch tangentiale Wände theilt, auf diese Weise eine Spaltung des Dermatogens am Scheitel in je zwei Zellschichten auftritt, deren äussere zu einer (vielzelligen) Kappe der Wurzelhaube sich ausbildet, während die innere zunächst wieder als Dermatogen fungirt, bis abermals eine Spaltung der Schicht am Scheitel die Bildung einer neuen Kappe

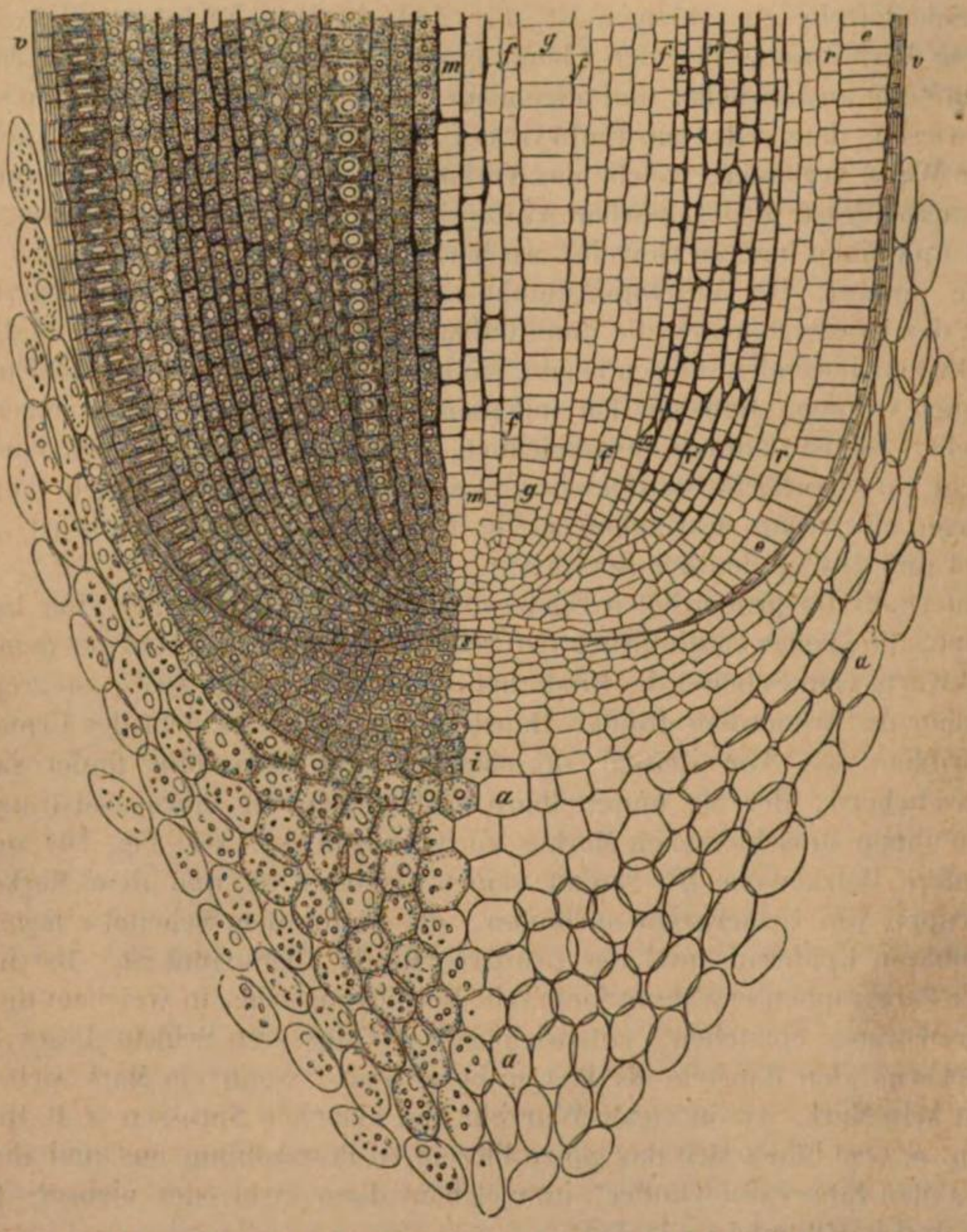


Fig. 104. Längsschnitt einer Wurzelspitze von Zea Mais; *a a*, *i* äussere und innere Schichten der Wurzelhaube, *s* Scheitel des Wurzelkörpers.

bewirkt. Diese Ansicht von der Entstehung der Wurzelhaube als localer Wucherung des den Scheitel überspannenden Dermatogens stützt sich auf ausnehmend klare Präparate von dicotylen Embryonen, die ich bei Hanstein selbst zu sehen Gelegenheit hatte, und in der That ist diese Ansicht so einfach, dass sie sich schon deshalb empfiehlt. In unserer Fig. 104, die lange vor Hanstein's neueren Forschungen gezeichnet wurde, tritt zwar bei *s* das Verhältniss nicht ganz deutlich

hervor; wenn man aber beachtet, dass sie unter dem Eindruck anderer theoretischer Anschauungen nach der Natur entworfen wurde, und wie schwierig gerade hier die wirkliche Lagerung der Zellen zu erkennen ist, so spricht sie weit mehr für, als gegen die angedeutete Auffassungsweise. In wieweit sich aber die Angaben von Nägeli und Leitgeb [1]) über die Entstehung der Wurzelhaube bei Seitenwurzeln verschiedener Phanerogamen damit vereinigen lässt, mag einstweilen dahingestellt bleiben.

Nach der hier gegebenen Darstellung, die übrigens nur an einigen Beispielen den Anfänger für Späteres vorbereiten sollte, könnte es fast scheinen, als ob die Vorgänge im Vegetationspunkt der Phanerogamen von denen der Kryptogamen wirklich grundverschieden wären, eine Annahme, die ich indessen nicht theile. Einerseits weisen schon die sorgfältigen Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb an den Lycopodiaceen (l. c.) darauf hin, dass bei diesen die Bedeutung der Scheitelzelle für die Genesis des Urmeristems eine andere wird als bei anderen Kryptogamen und sich der der Phanerogamen annähert [2]), andererseits ist ja ohnehin, wie schon Hofmeister hervorgehoben hat, die Zelltheilungsfolge nicht die Ursache des Wachsthums, sondern umgekehrt dieses eine von den Ursachen, welche die Zelltheilungsfolge mitbestimmen.

Drittes Kapitel.

Morphologie der äusseren Gliederung der Pflanzen.

§ 19. Unterscheidung von Gliedern und Organen; Metamorphose. Die sehr verschieden geformten und verschiedenen physiologischen Zwecken dienenden Theile der Pflanzen, die man gewöhnlich als ihre Organe bezeichnet, können wissenschaftlich von zwei verschiedenen Standpuncten aus betrachtet werden; man kann sich einmal die Frage vorlegen, in wiefern diese Theile durch ihre Form und Structur geeignet sind, ihre physiologischen Arbeiten zu verrichten? — In diesem Falle betrachtet man sie einseitig als Werkzeuge oder Organe, und diese Betrachtungsweise selbst ist ein Theil der Physiologie. Oder aber, man abstrahirt einstweilen vollständig von diesen Beziehungen, man denkt einstweilen nicht daran, ob und welche Functionen die Pflanzentheile zu erfüllen haben und fragt nur, wo und wie sie entstehen, in welchen räumlichen und zeitlichen Beziehungen die Entstehung und das Wachsthum eines Gliedes zu denen eines anderen steht. Diese Betrachtungsweise ist die morphologische. Es leuchtet ein, dass sie ebenso einseitig ist, wie die physiologische; allein die Forschung und der Vortrag haben derartige Abstractionen hier wie überall in der Wissenschaft

---

1) Beiträge z. wiss. Bot. von Nägeli. IV. Heft. 1867.

2) Ueber die Einwendungen Pringsheim's gegen Hanstein's und Sanio's Auffassungsweise ist Hanstein's zuletzt genannte Publication zu vergleichen.

nöthig und sie sind nicht nur nicht schädlich, sondern sogar das wichtigste Hilfsmittel der Forschung, wenn man sich des Verfahrens, der gemachten Abstractionen, nur immer klar bewusst ist.

In diesem Kapitel werden wir uns nun ausschliesslich und einseitig mit der morphologischen Betrachtung der Pflanzentheile beschäftigen.

Bevor wir aber auf das Einzelne näher eingehen, wird es nützlich sein, das Verhältniss der physiologischen und morphologischen Betrachtung zu einander noch etwas genauer ins Auge zu fassen.

Die morphologische Forschung hat zu dem Ergebniss geführt, dass die unendlich mannigfaltigen Pflanzentheile, die in ihren fertigen Zuständen ganz verschiedenen Functionen angepasst sind, sich dennoch auf einige wenige Grundformen zurückführen lassen, wenn man ihre Entwickelung, ihre gegenseitige Stellung, die relative Zeit ihrer Entstehung, ihre jüngsten Zustände allein in Betracht zieht; es zeigt sich z. B., dass die dicken Schalen einer Zwiebel, die häutigen Anhängsel vieler Knollen, die Theile des Kelchs und der Blumenkrone, die Staubfäden und Carpelle, viele Ranken und Stacheln u. s. w. in diesen Beziehungen sich ganz ähnlich verhalten, wie die grünen Organe, die man schlechthin als Blätter (Laubblätter) bezeichnet; man nennt daher alle diese Gebilde ebenfalls Blätter, und diese Bezeichnung rechtfertigt sich nicht selten dadurch, dass manche dieser Organe unter besonderen Umständen wirklich in grüne Blätter sich umwandeln [1]). Indem man nun die auch in der populären Sprache Blätter genannten grünen Organe (die Laubblätter) als die Urform der Blätter, als die eigentlichen Blätter gelten lässt, so erscheinen die übrigen ebenfalls als blattähnlich erkannten Gebilde nun als veränderte, umgestaltete, metamorphosirte Blätter. — Ganz ebenso verhält es sich mit den Theilen, an denen die Blätter sitzen, aus denen sie als seitliche Anhängsel hervorwachsen; sie erscheinen bald als cylindrische oder prismatische, dünne, stark verlängerte Stengel, bald als dicke, rundliche Knollen, oft sind sie verholzt und fest (Stämme), in anderen Fällen weich und schmiegsam, andere feste Körper umwindend (Hopfen) oder an diese sich fest anlegend (Epheu); auch sie können als spitze Dornen oder als Ranken (Rebe) auftreten; dies Alles hängt mit der Lebensweise der Pflanze und den Functionen der genannten Gebilde zusammen; fasst man aber nur das eine Merkmal in's Auge, dass sie sämmtlich Blätter tragen, die unter ihrer fortwachsenden Spitze entstanden sind, so hat man darin eine ebenso wichtige als vollständige Uebereinstimmung, wobei man freilich einstweilen von den physiologischen Functionen und der entsprechenden Structur ganz abstrahirt; ist aber diese Abstraction einmal gemacht, so kann man jene Uebereinstimmung dadurch bezeichnen, dass man alle die mit Blättern besetzten Theile mit einem gemeinsamen Namen belegt; man bezeichnet sie als Stammgebilde (Caulome) oder Axen schlechthin. In demselben Sinne also, wie z. B. die Ranke einer Erbse ein Blatt ist, so ist auch die Knolle einer Kartoffel ein Stamm oder ein Axengebilde; so wie man eine Erbsenranke als ein metamorphosirtes Blatt bezeichnet, so kann man die Kartoffelknolle einen metamorphosirten Stamm oder Stengel nennen.

---

1) Diese Vorkommnisse waren es, die Goethe zuerst auf die Metamorphose der Blätter aufmerksam machten; gegenwärtig beruht die Metamorphosenlehre auf wissenschaftlich besseren Grundlagen.

Wie mit den Blättern und Axen, so ist es auch mit den Haaren; der auszeichnende Charakter der Wurzelhaare, der Wollhaare, der Stachel- und Drüsenhaare u. s. w. ist der, dass sie sämmtlich als Auswüchse von Epidermiszellen entstehen. Geht man nun einen Schritt weiter, so kann man alle als Auswüchse aus Epidermiszellen entstehenden Anhängsel anderer Theile, ihre Form und Function mag sein, welche sie will, als Haare (Trichome) bezeichnen; so sind z. B. die sogen. Spreublätter der Farne und die Sporangien derselben Trichome, oder wenn man die gewöhnlichen fadenförmigen Haare als Grundform betrachtet, so sind es metamorphosirte Haare. Man braucht auch nicht dabei stehen zu bleiben, dass die Haare aus einer echten Epidermis hervorwachsen; man kann es für genügend erachten, dass sie überhaupt aus einzelnen oberflächlichen Zellen entstehen, und damit wird die Zahl der äusseren, als Haare zu bezeichnenden Anhängsel noch vermehrt.

Wie bei den Stämmen, Blättern, Haaren kann man auch von metamorphosirten Wurzeln reden; gewöhnlich sind sie fadenförmig, dünn und lang; zuweilen aber auch dick knollig, gewöhnlich wachsen sie unterirdisch, oft aber auch in der Luft selbst aufwärts; indessen behalten die Wurzeln unter allen Umständen eine so auffallende Aehnlichkeit mit ihren typischen Formen, dass hier selbst das Adjectiv: metamorphosirt nur selten angewendet wird.

Diese Untersuchungsweise auf die Gefässkryptogamen und Phanerogamen angewendet, hat nun gezeigt, dass man sämmtliche Organe dieser Pflanzen auf eine dieser morphologischen Kategorien zurückführen kann; jedes Organ ist entweder Stamm (Axe) oder Blatt oder Wurzel oder Haar. Bei den Moosen kommt keine Wurzel im morphologischen Sinne vor, obgleich sie Organe besitzen, die deren Function vollkommen erfüllen; dagegen haben die meisten Moose noch Blätter, die an Stämmen (Axen) hervorwachsen. Bei den Algen, Pilzen, Flechten hat der Pflanzenkörper gewöhnlich noch Anhängsel, die als Haare bezeichnet werden können, aber Wurzeln im morphologischen Sinne fehlen hier immer und der Begriff des Blatts, wie er bei den höheren Pflanzen abstrahirt wurde, will nicht mehr recht passen, selbst in solchen Fällen, wo die äussere Form der fertigen Theile den Laubblättern höherer Pflanzen gleicht (Laminaria digitata u. a.). Man ist nun übereingekommen, solche Pflanzengebilde, an denen die morphologische Unterscheidung von Stamm und Blatt bei dem jetzigen Stand unserer Einsicht nicht mehr durchführbar ist (dort fehlen auch immer echte Wurzeln), mit der morphologischen Bezeichnung Thallus oder Thallom zu belegen; im Gegensatz zu den Thalluspflanzen (Thallophyten) kann man dann alle Pflanzen, an denen sich Blätter morphologisch unterscheiden lassen, als Phyllophyten bezeichnen; man hat es jedoch vorgezogen, ihnen den Namen Cormophyten zu geben. Nach dem Gesagten unterscheidet sich also das Thallom nur dadurch von einem Cormophyt, dass seine etwa vorhandenen seitlichen Auswüchse nicht hinreichende morphologische Verschiedenheiten von dem sie tragenden Theile darbieten, um sie als Blätter in demselben Sinne, wie bei den höher differenzirten Pflanzen bezeichnen zu können; da aber selbst bei höheren Pflanzen die morphologischen Unterschiede von Stamm und Blatt noch nicht genügend festgestellt sind, so kann eine scharfe Grenze von Thallophyten und Cormophyten nicht gezogen werden, auch ist es gewiss, dass eine solche nicht existirt.

Nehmen wir nun die Begriffe Thallom, Stamm (Caulom), Blatt (Phyllom),

Haar (Trichom) [1]) in dem oben angedeuteten Sinne, so kann man nicht mehr sagen, das Blatt sei das Organ für diese oder jene Function, denn Blätter können alle möglichen Functionen übernehmen; dasselbe gilt für die anderen Theile. Es ist daher jedenfalls unzweckmässig, Thallome, Stämme, Blätter und Haare schlechthin als Organe zu bezeichnen, manche derselben haben factisch gar keine Function. Um diese der Morphologie fremde, sie verwirrende Ausdrucksweise zu vermeiden, ist es offenbar das Beste, hier überhaupt nicht von Organen, sondern von Gliedern zu reden. Glieder sind die Theile einer Form; man spricht von Gliedern einer mathematischen Formel, von den Gliedern einer Statue, weil es hier ausschliesslich auf die Form ankommt. Ebenso sind für die morphologische Betrachtung Stämme, Blätter, Haare, Wurzeln, Thallomzweige einfach Glieder der Pflanzenform; aber ein bestimmtes Blatt, ein bestimmter Stammtheil u. s. w. kann ein Organ für diese oder jene Function sein, was zu betrachten Sache der Physiologie ist.

Die morphologische Natur eines Gliedes wird vorzugsweise an seinen ersten Entwickelungszuständen und an seiner relativen Stellung in der Reihe der Wachsthumsvorgänge erkannt; die morphologischen Begriffsbestimmungen beruhen also wesentlich auf der Entwickelungsgeschichte, und sie haben überhaupt nur insofern einen wissenschaftlichen Werth, als sie zur Feststellung der Wachsthumsgesetze beitragen, worin die Hauptaufgabe der Morphologie zu suchen ist.

Je älter ein Glied wird, desto mehr tritt seine Anpassung an eine bestimmte Function hervor, desto mehr wird oft sein morphologischer Charakter verwischt; in ihren frühesten Zuständen sind die morphologisch gleichnamigen Glieder (z. B. alle Blätter einer Pflanze) einander sehr ähnlich, später treten alle diejenigen Unterschiede hervor, die ihren verschiedenen Functionen entsprechen. Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse gewinnen wir nun auch eine wissenschaftlich brauchbare Definition der Metamorphose; nämlich die: **die Metamorphose ist die verschiedene Ausbildung morphologisch gleichnamiger Glieder durch Anpassung an bestimmte Functionen.**

a) Die Begriffe Stamm, Blatt, Wurzel, Trichom, so wie sie jetzt in der Botanik gebraucht werden, sind aus der Betrachtung der hoch entwickelten Pflanzen hervorgegangen, wo die verschiedenen Glieder wirklich namhafte Verschiedenheiten in rein formaler Hinsicht darbieten; versucht man es aber, sie in gleicher Weise bei den weniger differenzirten Pflanzen, den Lebermoosen, Algen, Flechten, Pilzen anzuwenden, so finden sich mancherlei Schwierigkeiten, die zumal daher rühren, dass die Glieder der Thallome zuweilen auffallende einzelne Aehnlichkeiten mit Blättern, Haaren, Stämmen (selbst Wurzeln) darbieten, während wieder andere Merkmale derselben fehlen; es finden mit einem Wort Uebergänge von den morphologisch wenig differenzirten Gliedern der Thalluspflanzen zu den hoch differenzirten der Cormophyten statt: bei den Gliedern, die wir als Stamm, Blatt, Wurzel, Haare bezeichnen, sind offenbar nur die Differenzen gesteigert, die bei den mehr gleichartigen Auszweigungen der Thallome, zumal der höheren Algen, in geringerem Grade ebenfalls schon auftreten; absolute Unterschiede von Thallomen und beblätterten Axen finden sich nicht; es ist daher Sache der Convenienz (oder des Tactes, wie man es gern nennt), wo man die Grenze hinverlegen will.

b) Die Ausdrücke Thallom, Caulom, Phyllom, Trichom, Wurzel bezeichnen also nach Obigem allgemeine Begriffe, bei deren Definition man von all denjenigen Eigenschaften der

---

1) Vergl. Nägeli und Schwendener: »Das Mikroskop«. II, p. 591.

Glieder abstrahirt, die nur auf bestimmte Funktionen berechnet sind, während man ausschliesslich einige wenige Merkmale, welche die Entstehung und gegenseitige Stellung betreffen, in's Auge fasst. Physiologisch ganz verschiedene Theile können daher morphologisch äquivalent sein, und umgekehrt können physiologisch äquivalente Organe morphologisch unter ganz verschiedene Begriffe fallen. Die Behauptung z. B., die Sporangien der Farne seien Trichome, besagt also nur, sie entstehen gleich allen Haaren aus Epidermiszellen; durch dieses Merkmal sind Haare und Farnsporangien morphologisch äquivalent. — Dagegen sind die unterirdischen Haare der Laubmoose und die echten Wurzeln physiologisch äquivalent, beide dienen der Nahrungsaufnahme und Befestigung der Pflanze im Boden, obgleich jene unter den morphologischen Begriff Trichome, diese unter den der Wurzeln fallen.

c) Allgemeine Begriffe, wie die hier und im Folgenden betrachteten, beruhen immer auf Abstraction; es fehlt ihnen daher nothwendig die Anschaulichkeit der Einzelvorstellungen, aus denen sie durch Abstraction gewonnen werden. Wie weit man nun die Abstraction treiben soll, ist mehr oder minder willkürlich und das einzige Correctiv für diese Willkür liegt in der Rücksicht auf die Nützlichkeit der Begriffe für die wissenschaftliche Gedankenarbeit; am nützlichsten sind aber Begriffe, welche bei grosser Bestimmtheit der Definition, also bei grosser Klarheit, doch noch eine möglichst grosse Zahl von Einzelfällen umfassen, denn auf diese Weise wird am ehesten eine vollständige Uebersicht der Erscheinungen gewonnen, der dann erst die Einsicht in dieselben folgt. Von diesen Gesichtspunkten ausgehend sind die Begriffsbestimmungen in den folgenden Paragraphen gegeben.

§ 20. **Blätter und blattbildende Sprosse.** Die Glieder des Pflanzenkörpers, welche man bei den Charen, Moosen, Gefäss-Kryptogamen und Phanerogamen Blätter (Phyllome) nennt, zeigen folgende Beziehungen zu dem sie erzeugenden Axengebilde, dem Stamm:

1) **Die Blätter entstehen immer unter dem fortwachsenden Scheitel des Stammes als seitliche Auswüchse, entweder einzeln oder**

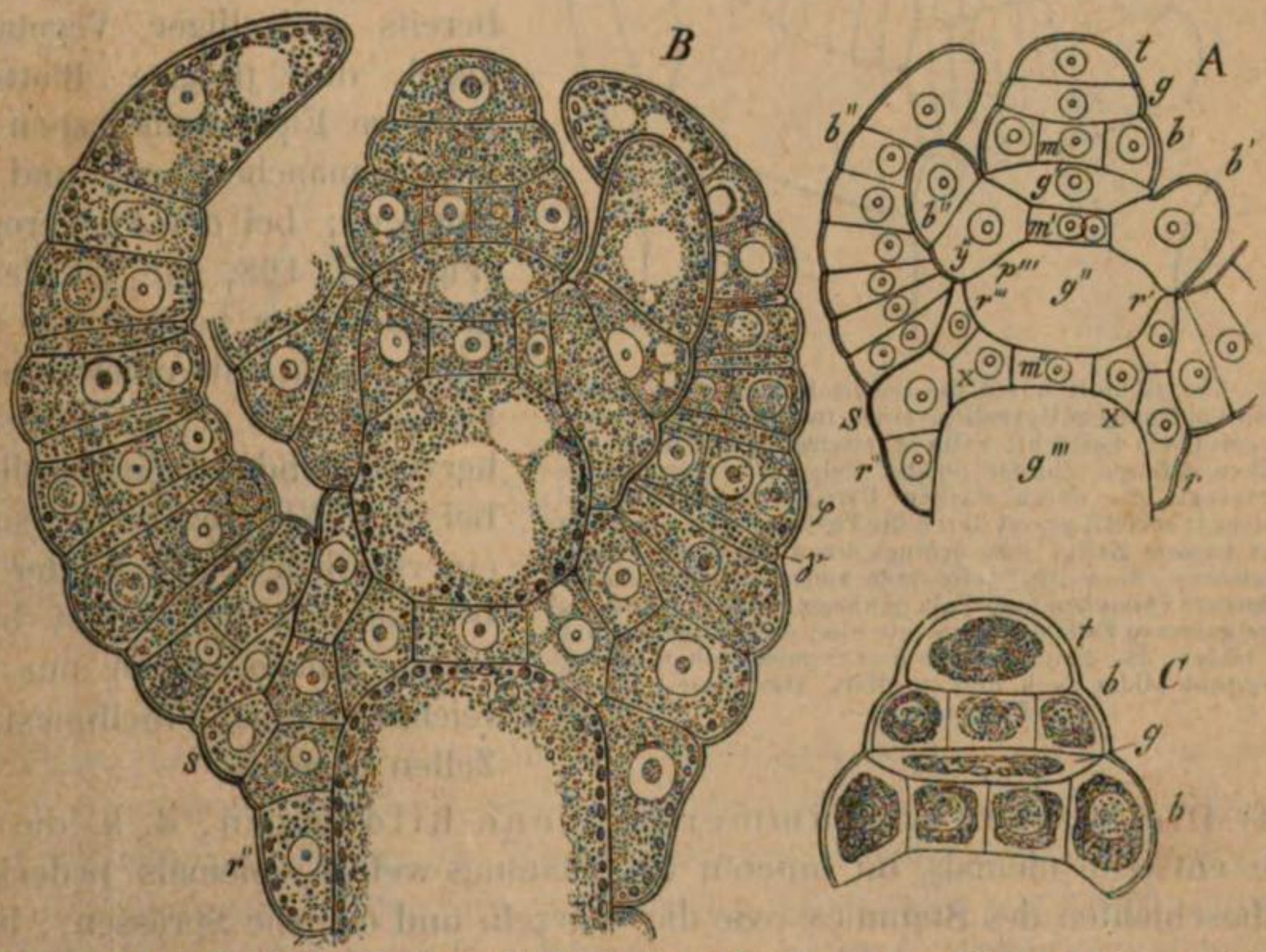


Fig. 105. Optische Längsschnitte durch die Scheitelregion dreier Hauptsprosse von Chara fragilis. — *t* die Scheitelzelle, durch Querwände Segmente bildend, deren jedes durch eine gebogene Querwand in eine untere, nicht mehr theilbare, zu einem Internodium *g'*, *g''*, *g'''* des Stammes sich ausbildende und in eine obere, den Stammknoten *m m'* und die Blätter erzeugende Zelle *b* zerlegt wird. Die Stammknotenzelle erzeugt je einen Quirl von Blättern, die unter sich verschieden alt sind. Genaueres im II. Buch bei der Gruppe der Characeen.

mehrere in gleicher Höhe, d. h. in gleicher Entfernung vom Scheitel; im letzten Fall bilden sie einen Quirl, dessen einzelne Blätter unter sich verschieden alt sein können, wie bei Chara, Salvinia und bei den Blattkreisen vieler Blüthen.

2) So lange der Vegetationspunkt des Sprosses am Scheitel gradlinig fortwächst, der Blätter erzeugende Sprosstheil also sich verlängert, entstehen die Blätter in acropetaler Ordnung, d. h. so, dass jedes dem Scheitel nähere Blatt auch jünger ist als jedes entferntere; niemals entstehen in diesem Falle neue Blätter entfernter vom Scheitel als schon vorhandene. Nur wenn, wie es bei den Blüthen der Phanerogamen nicht selten geschieht, das Längenwachsthum des Sprosses am Scheitel aufhört oder schwächer wird und wenn zugleich ein lebhaftes Wachsthum in einer Querzone oder an einer Stelle unter dem Scheitel fortdauert, können neue Blätter zwischen schon vorhandenen eingeschaltet werden [1]).

3) Die Blätter entstehen immer aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes, niemals aus solchen Stellen des Stammes, die bereits aus vollständig differenzirten Geweben bestehen. Bei den Characeen, Moosen u. a. werden die Blätter dicht unter der Scheitelzelle, vor oder während der ersten Theilungen ihrer Segmente als Protuberanzen kenntlich, deren äusserer Theil eine Scheitelzelle constituirt, aus welcher die Segmente der Blätter hervorgehen; bei den Gefässkryptogamen überragt oft ein bereits vielzelliger Vegetationskegel die jüngste Blattanlage (kräftige Equisetenknospen, Salvinia, manche Farne und Selaginellen); bei den Phanerogamen (Fig. 107, 108, 109) ist diess allgemein; hier beginnt die Blattanlage nicht mit einer über den Umfang des Vegetationskegels hervortretenden Scheitelzelle, wie bei den Kryptogamen, sondern ein rundlicher oder breiter Wulst tritt hervor, der selbst bei der ersten Anlage schon aus zahlreichen kleinen theilungsfähigen Zellen besteht.

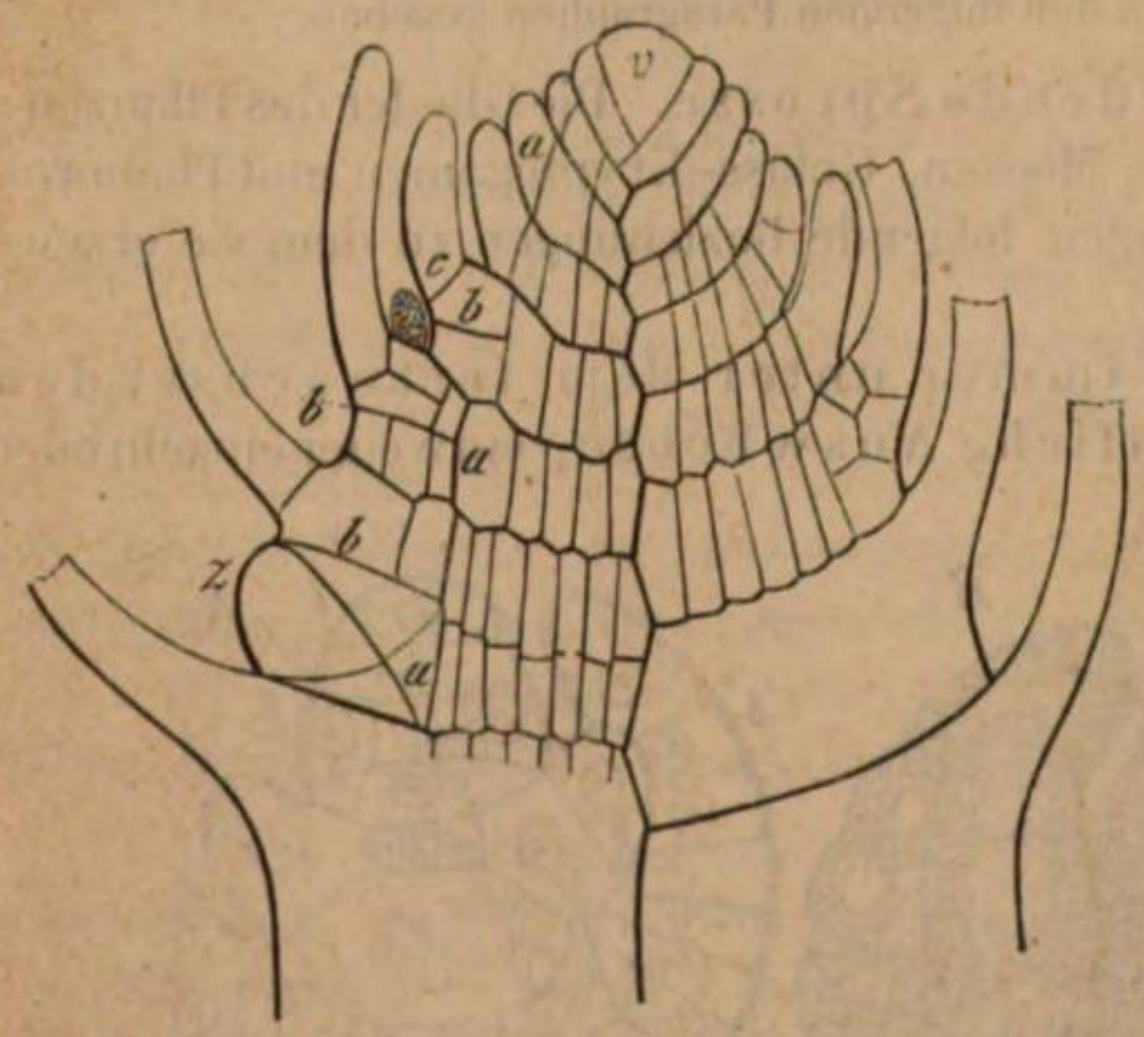


Fig. 106. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines Stämmchens von Fontinalis antipyretica, eines in Wasser wachsenden Laubmooses (nach Leitgeb); *v* die Scheitelzelle des Sprosses, die drei Reihen anfangs schiefer, später sich quer lagernder Segmente erzeugt, die durch stärkere Umrisse bezeichnet sind; jedes Segment zerfällt zuerst durch die Theilung *a* in eine innere und eine äussere Zelle; jene erzeugt einen Theil des inneren Stammgewebes, diese die Stammrinde und ein Blatt; blattbildende Sprosse entstehen unterhalb gewisser Blätter, indem sich aus einer äusseren Zelle des Segments eine dreiseitige Scheitelzelle *Z* bildet, die dann gleich *v* drei Segmentreihen erzeugt, jedes Segment bildet auch hier ein Blatt. (Genaueres II. Buch, Laubmoose).

4) Die Blätter sind immer exogene Bildungen, d. h. die Blattanlage entsteht niemals im Inneren des Stammgewebes, niemals bedeckt von Gewebeschichten des Stammes (wie die Wurzeln und manche Sprossen); bei den

---

1) Da derartige Vorkommnisse auf die Blüthen und Inflorescenzen der Phanerogamen beschränkt sind, so sei hier einstweilen dahin verwiesen.

Kryptogamen ist es gewöhnlich eine oberflächliche Zelle (d. h. oberflächlich vor der Differenzirung der Epidermis), welche die Blattprotuberanz bildet, bei den Phanerogamen wölbt sich eine Gewebemasse als Blattanlage hervor, welche aus einer Wucherung des Periblems überzogen von Dermatogen besteht (§ 18) [1]. Dadurch unterscheidet sich auch die Blattanlage sofort von der des Haares; das Haar ist ein Epidermisauswuchs; da aber bei den Phanerogamen die primordiale Epidermis (Dermatogen) den ganzen Vegetationspunct auch oberhalb der Blätter überzieht, so können Haare auch über den jüngsten Blättern aus einzelnen Dermatogenzellen hervorsprossen (Utricularia nach Pringsheim); bei den Kryptogamen aber differenzirt sich das Dermatogen erst nach der Constituirung des Blattes, daher sind hier die Haare immer weiter vom Scheitel entfernt, als die jüngsten Blätter (Fig. 106); die oberflächliche Zelle des Stammes, welche bei den Kryptogamen zur neuen Scheitelzelle eines Blattes wird, ist keine Epidermiszelle, da sie lange vor der Differenzirung des Gewebes in Epidermis und Periblem entsteht.

5) Die Gewebebildung des Blattes geht continuirlich in die des Stammes über und ist es unmöglich histologisch eine Grenze zwischen Stamm und Blattbasis zu finden; dennoch nimmt man eine solche Grenze ideal an; man denkt sich die Oberfläche des Stammes unter der Blattbasis hin fortgesetzt,

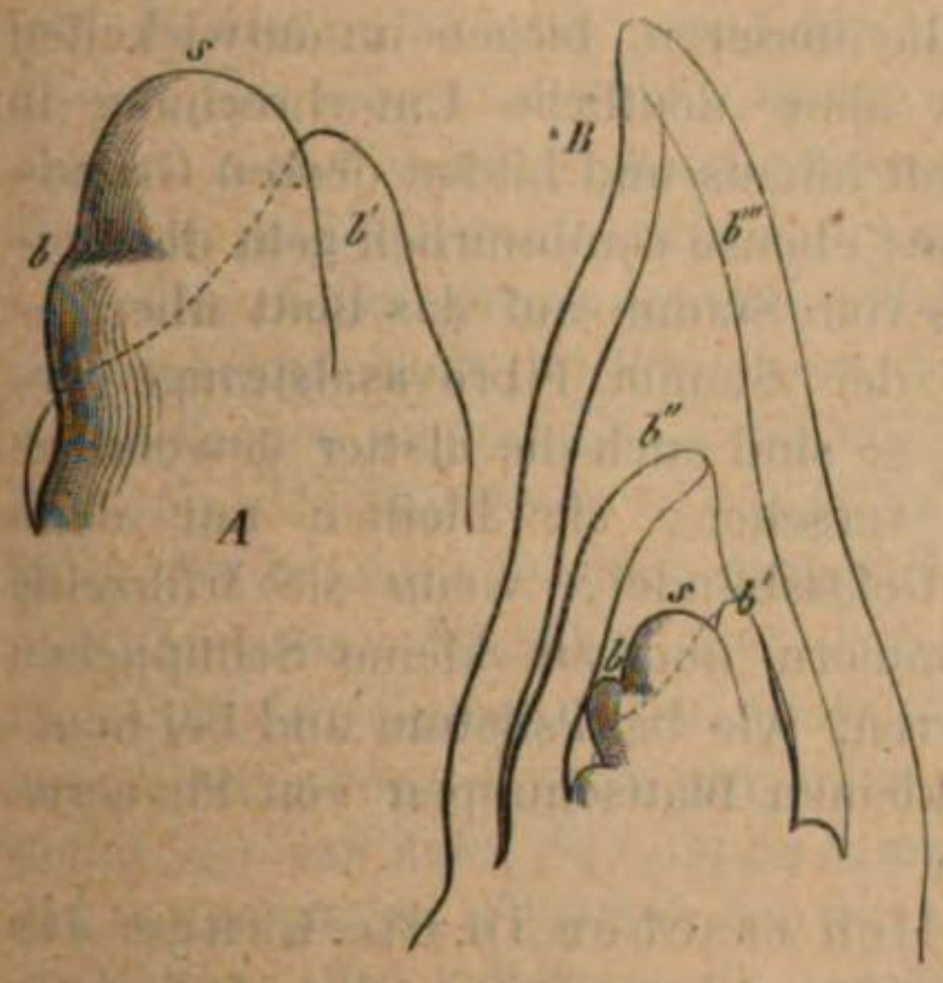


Fig. 107. Scheitelregionen zweier Hauptsprosse von Zea Maiss. Scheitel des sehr kleinzelligen Vegetationskegels, aus welchem die Blätter b, b', b'', b''' als vielzellige Protuberanzen hervortreten, die bald den Stamm umfassen und tütenförmig ihn und die jüngeren Blätter einhüllen. In der Axel des drittjüngsten Blattes b'' ist die jüngste Zweiganlage als rundliche Protuberanz sichtbar.

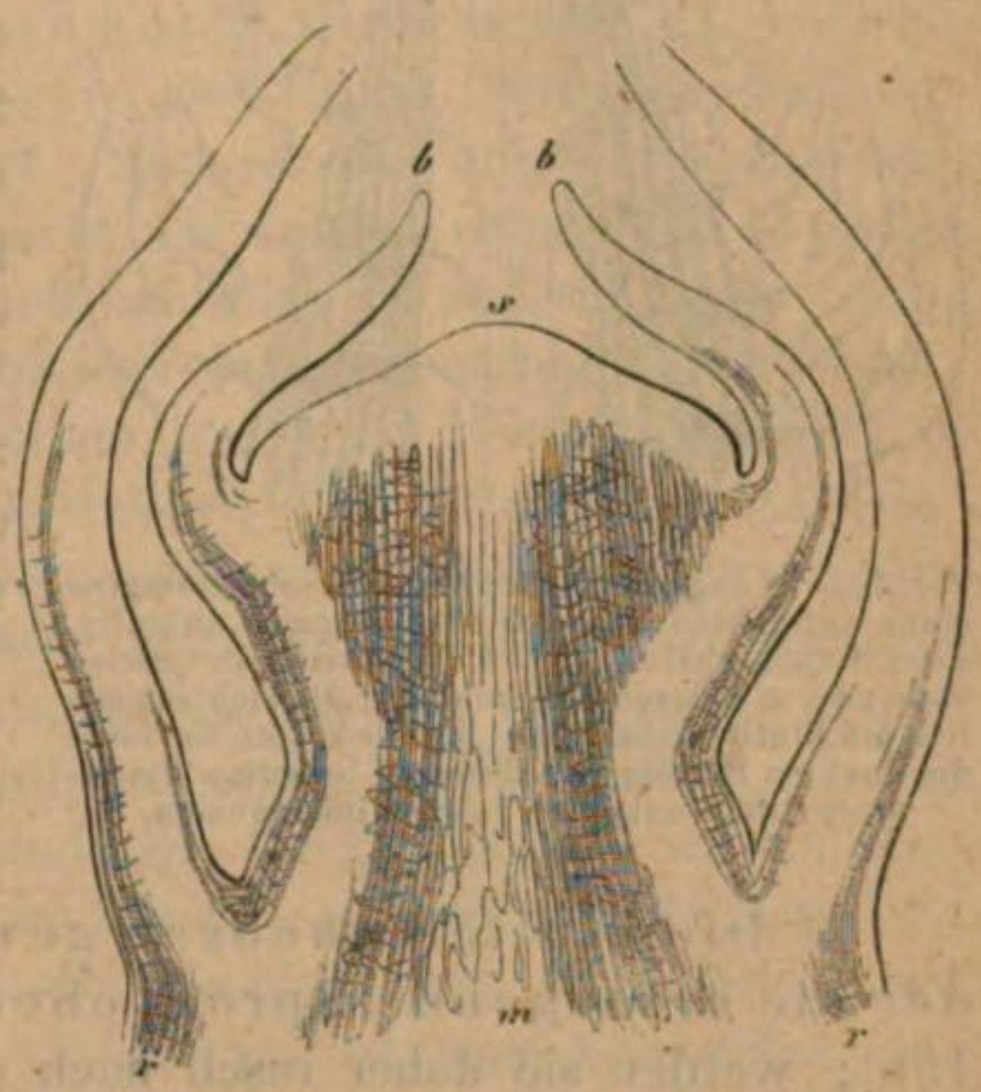


Fig. 108. Längsschnitt der Scheitelregion des Hauptstammes von Helianthus annuus, unmittelbar vor der Blüthenbildung; s der Scheitel des breiten Vegetationspunktes, b, b jüngste Blätter; r Rinde, m Mark.

und den so entstandenen Querschnitt der Blattbasis nennt man die Insertion des Blattes. Die Continuität der Gewebe zwischen Stamm und Blatt ist offenbar eine Folge der frühzeitigen Anlage des Blattes unter dem Scheitel des Vegetationspunktes, bevor die Differenzirung der Gewebe eintrat. Gewöhnlich wird dicht unter dem Stammscheitel schon vor der Blattbildung eine innere Gewebemasse des Stammes

1) Vergl. Fig. 104.

angelegt, die wir auch bei den Moosen, Equiseten und andern Kryptogamen als Plerom bezeichnen können, wie es von Hanstein für die Phanerogamen vorgeschlagen wurde (§ 18); diese nimmt bei der Blattanlage keinen Antheil, die Continuität der Gewebe wird durch die äusseren Schichten des Urmeristems, zu denen meist auch die Anlagen der Fibrovasalstränge gehören, vermittelt. Verwandelt sich aber das innere Stammgewebe (Plerom) selbst in einen Fibrovasalkörper, wie bei Hippuris Fig. 109 (und andeutungsweise bei vielen Laubmoosen), so tritt nachträglich eine Continuität zwischen den Fibrovasalsträngen der Blätter und diesem innersten Gewebe des Stammes ein (Fig. 109). — Wenn sich im Stamm Fibrovasalstränge bilden, die ohne Zusammenhang mit den Blättern verlaufen, so werden sie nach Nägeli als stammeigene bezeichnet; bei den Phanerogamen ist es aber der gewöhnliche Fall, dass jeder Fibrovasalstrang unter einer Blattinsertion einen Bogen beschreibt, von dem aus ein Schenkel in's Blatt ausbiegt, während der andere Schenkel in den Stamm hinabläuft (Fig. 109, *gg*), der letztere heisst dann nach Hanstein die innere Blattspur und der ganze Strang ist ein »gemeinsamer«; es können in demselben Spross gemeinsame und stammeigene Stränge verlaufen (Farne, Cycadeen, Piperaceen). — Die Rindenschichten des Stammes, wenigstens die äusseren, biegen im entwickelten Spross ohne deutliche Unterbrechung in das Blatt hinaus und bilden dessen Grundgewebe; ebenso continuirlich geht die Epidermis vom Stamm auf das Blatt über. — Wenn der Stamm Fibrovasalstränge erzeugt, so sind auch die Blätter gewöhnlich damit versehen; sie bleiben nur dann ohne Gefässbündel, wenn sie frühzeitig verkümmern und als kleine Schüppchen verharren, wie bei Psilotum und bei manchen kleinen Blattschuppen von Phanerogamen.

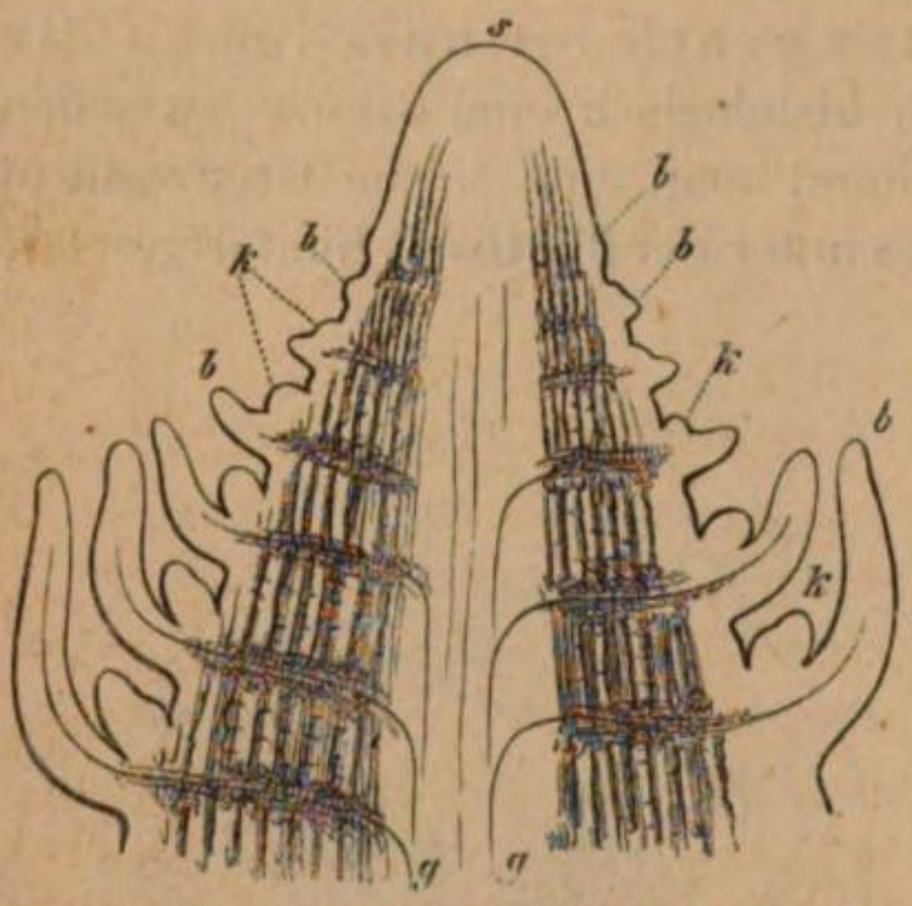


Fig. 109. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines aufrechten Sprosses von Hippuris vulgaris. *s* der Stammscheitel, *b*, *b*, *b* die Blätter (in Quirlen stehend); *k*, *k* deren Axelknospen, die sich sämmtlich als Blüthen ausbilden; *g g* die ersten Gefässe; die dunklen Partien des Gewebes bedeuten die innere Rinde mit ihren Intercellularräumen.

6) Die Blätter wachsen gewöhnlich rascher in die Länge als der sie erzeugende Spross oberhalb ihrer Insertion (Fig. 106, 107, 108); werden sie daher rasch nach einander angelegt, so umhüllen und überwölben sie das Sprossende und bilden so eine Knospe, in deren Centrum der blätterbildende Vegetationspunkt liegt; diese Knospenbildung beruht zugleich auf dem stärkeren Wachsthum der Rückenseite (Unterseite) der Blätter in ihrer Jugend, wodurch sie auf der Innenseite (späteren Oberseite) concav und dem Stamm aufwärts angedrückt werden; erst bei völliger Ausbildung, durch die letzte Streckung ihrer Gewebe schlagen sich die Blätter, ihrer Altersfolge entsprechend, auswärts und treten so aus der Knospenlage hervor; erfahren die zwischen den Blattinsertionen liegenden Stammtheile gleichzeitig eine namhaftere, oft sehr bedeutende Streckung, so rücken die aus der Knospenlage austretenden Blätter auseinander, es entsteht ein Spross mit entwickelnden Internodien; in solchen Fällen pflegt die Querscheibe des Stammes, in welcher die Blattinsertion liegt, eine andere

Ausbildung zu erfahren, als die zwischenliegenden Stücke; jene Zonen werden dann als Stammknoten, die Zwischenstücke als Internodien (Interfoliartheile) bezeichnet (Characeen, Equiseten, Gräser). Bleibt der Stamm zwischen den Blattinsertionen ganz unentwickelt, so besitzt er gar keine eigene freie Oberfläche, er ist ganz von Blattinsertionen eingehüllt, wie bei Aspidium filix mas; häufig scheint diess aber nur so, weil die Internodien sehr kurz sind, wie bei manchen Palmenstämmen. — Die Internodien können schon der ersten Anlage nach vorhanden sein, wenn die consecutiven Blätter oder Blattquirle in merklichen Höhenabständen über einander auftreten, wie bei Chara [1]), Zea (Fig. 107), oder sie kommen erst durch weitere Ausbildung des Stammgewebes zu Stande, wie bei den Laubmoosen (Fig. 106) und den Equiseten, wo jedes Segment der Stammscheitelzelle sich nach aussen wölbt und eine Blattanlage bildet, so dass also die Blattanlagen unmittelbar auf einander folgen; erst durch weitere Differenzirung werden dann die unteren Partien der Segmente zu freien Oberflächentheilen des Stammes ausgebildet, wie besonders Fig. 106 deutlich zeigt. — Die Bildung einer Knospe im oben angegebenen Sinn unterbleibt, wenn die Blätter einerseits sehr langsam nach einander angelegt werden und anderseits der Stamm zwischen den jüngsten Blattanlagen oder sogar schon vor der jüngsten rasch in die Länge wächst, so dass immer nur ein wenig entwickeltes Blatt in der Nähe des Scheitels steht, wie bei den unterirdisch kriechenden Sprossen von Pteris aquilina (s. II. Buch, Farne).

7) Jedes Blatt nimmt eine andere Form an, als der es erzeugende Stamm und seine Seitensprosse, gewöhnlich ist diess so auffällig, dass es keiner weiteren Beschreibung bedarf. Doch ist ein Punkt hervorzuheben, der dem Anfänger meist Schwierigkeiten macht; es kommt nämlich nicht selten vor, dass Seitensprosse gewisser Pflanzen mit Laubblättern anderer Pflanzen eine grosse Aehnlichkeit der Form und der physiologischen Eigenschaften darbieten: so die flachen Seitensprosse, welche die Blüthen tragen bei Ruscus, Xylophylla, Mühlenbeckia platyclada u. a.; allein die Entwickelung zeigt, dass diese scheinbaren Blätter ihrer Stellung nach Seitensprosse sind, sie selbst produziren Blätter und überhaupt sind die Blätter dieser Pflanzen ganz anders beschaffen als diese blattähnlichen Zweige. Der Ausdruck »blattähnlich« hat hier überhaupt keinen morphologischen, sondern nur einen ganz unbestimmten, populären Sinn, und es findet hier das unter 8) Gesagte seine Anwendung. Die Zweige oder blattbildenden Seitensprosse entstehen bei verschiedenen Pflanzen auf sehr verschiedene Art, sehr häufig aber haben sie mit den Blättern das gemein, dass sie ebenfalls aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes als seitliche und exogene Auswüchse entspringen, sich in acropetaler Ordnung wie die Blätter bilden und ihre Gewebedifferenzirung mit der des Muttersprosses in Continuität setzen Sie unterscheiden sich aber von den Blättern derselben Pflanze durch den Ort ihrer Entstehung, durch ihr wenigstens anfangs viel langsameres Wachsthum (später können sie die Blätter darin überholen) und durch ihre Symmetrieverhältnisse, die später besprochen werden sollen. Die Hauptsache aber ist, der Seitenspross wiederholt, indem er Blätter bildet, an sich selbst alle bisher genannten Beziehungen zwischen Blatt und Stamm und erscheint somit als eine Wiederholung des Muttersprosses, wobei

---

1) Ich betrachte hier wie bei den Moosen und überall die Rinde als ursprünglich zum Stamm und nicht zum Blatt gehörend.

er allerdings in anderen, physiologischen Verhältnissen von diesem sich unterscheiden kann.

8) Die morphologischen Begriffe Stamm und Blatt sind correlative Begriffe; eines ohne das andere ist nicht denkbar; Stamm (Caulom) ist nur, was Blätter trägt; Blatt ist nur, was an einem Axengebilde seitlich in der unter 1)—7) genannten Weise entsteht[1]). — Alle Merkmale, welche für die Definition von Caulom und Phyllom verwerthbar sind, drücken nur gegenseitige Beziehungen beider zu einander aus, über die positiven Eigenschaften des Einen oder des Anderen wird dadurch Nichts ausgesagt. Vergleicht man alle die Dinge, die man Blätter nennt, unter sich, ohne Beziehung zu ihren Stammgebilden, so findet man nicht ein einziges Merkmal, das sie unter sich alle gemein hätten und das allen Stämmen abginge. Was aber allen Blättern gemeinsam ist, das sind ihre Beziehungen zum Stamm. Die Begriffe Phyllom und Caulom können also nicht dadurch gewonnen werden, dass man die positiven Eigenschaften der Blätter unter sich und ebenso die positiven Eigenschaften der Stämme unter sich vergleicht, das Gemeinsame und Unterscheidende heraushebt, sondern diese Begriffe werden gewonnen, indem man überall die Blätter in ihren Beziehungen zu den sie erzeugenden Caulomen, die Caulome in ihren Beziehungen zu den von ihnen selbst produzirten Blättern betrachtet. Mit andern Worten, die Ausdrücke Stamm und Blatt bezeichnen nur gewisse Beziehungen der Theile eines Ganzen, des Sprosses; je grösser die Differenz ist, desto deutlicher unterscheidet man Stamm und Blatt. Das Maass der Verschiedenheit ist im Allgemeinen willkürlich, hält man sich aber an die Pflanzen, bei denen der allgemeine Sprachgebrauch Blätter annimmt, so beruht der Unterschied der Blätter vom Stamm in dem unter 1—7 genannten Beziehungen, und dann kann man auch bei manchen Algen gewisse seitliche Auswüchse als Blätter, die sie erzeugenden Axengebilde als Caulome bezeichnen (Sargassum). Werden aber die Verschiedenheiten der Auswüchse und der sie erzeugenden Axengebilde geringer, fallen einzelne oder mehrere der unter 1)—7) genannten Beziehungen weg, so wird es zweifelhaft, ob man da die Ausdrücke Blatt und Stamm noch brauchen darf, und wenn endlich die Gleichartigkeit vorwiegt, so nennt man den ganzen Spross nicht mehr einen beblätterten Stamm, sondern ein Thallom. Ein verzweigtes Thallom verhält sich also zu einem blättertragenden Stamm wie ein wenig differenzirtes zu einem hoch differenzirten Ganzen.

Die Differenzirung der äusseren Formen der Glieder in Stamm und Blatt ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der inneren Differenzirung, welche die Gewebeformen und Zelltheilungen bedingt, wie schon die Vergleichung der Moose und Characeen mit dem Phanerogamen ergiebt. Die innere Gliederung kann auf ein Minimum von Zelltheilungen beschränkt sein oder ganz unterbleiben; im letzten Fall kann dann die einzelne Zelle als Spross auftreten, dessen seitliche Auswüchse sich wie Blätter, dessen Axengebilde sich wie Caulom verhalten, so z. B. bei der Algengattung Caulerpa. Das oben über die Continuität der Gewebe zwischen Stamm und Blatt, über den Ursprung aus dem Urmeristem Gesagte, muss dann in einem erweiterten Sinne verstanden werden, indem hier an Stelle

---

1) Es giebt z. B. Thallome, die gewissen Blattformen auffallend gleichen, wie die der Laminarien, Delesserien u. a.; sie sind trotzdem keine Blätter, da sie nicht an einem Stamme als seitliche Gebilde entstehen.

des Urmeristems der Vegetationspunkt einer einzelnen am Scheitel fortwachsenden Zelle, an Stelle der Gewebedifferenzirung die Ausbildung der älteren Zellhauttheile und der Inhaltspartieen tritt. Die Caulerpa besteht aus einem einzigen Zellenschlauch, der als kriechender Stamm fortwächst und seitliche blattartige Ausbuchtungen, selbst als Wurzeln fungirende Haarschläuche treibt, die sämmtlich einen continuirlichen Zellraum ohne Theilungswände umschliessen [1]).

a) So wie die Sprosse wachsen auch die Blätter anfangs am Scheitel, d. h. am freien, ihrem Ursprungsort entgegengesetzten Ende. Dieses Scheitelwachsthum dauert bei manchen Thallomen und blattbildenden Axen ins Unbegrenzte fort, bis ihm durch irgend eine äussere Ursache Einhalt geschieht; so zumal bei den Hauptsprossen der Fucaceen, pleurocarpischen Moose, den Characeen, Equiseten-Rhizome, Farnen, den Hauptstämmen von Coniferen und manchen Angiospermen; tragen die Hauptsprosse selbst Fortpflanzungsorgane, so pflegt bei Entwickelung derselben das Scheitelwachsthum zu erlöschen, wie bei vielen acrocarpen Moosen, den Fruchtstengeln der Equiseten, den inflorescenztragenden Halmen der Gräser und in allen Fällen, wo bei den Angiospermen ein Hauptspross mit Blüthe endigt. Die Seitensprosse sind gewöhnlich von begrenztem Wachsthum, sie hören nicht selten ohne irgend einen äusseren Grund auf, sich zu verlängern; besonders aber dann, wenn sie Fortpflanzungsorgane tragen, sich in Dornen umwandeln oder in ihrem Wuchs vom Hauptspross überhaupt sehr verschieden sind, wie die horizontalen Seitenzweige vieler Coniferen, die blattähnlichen Sprosse von Phyllocladus, Xylophylla, Ruscus u. a.

Bei den Blättern ist es der ganz gewöhnliche Fall, dass ihr Scheitelwachsthum frühzeitig erlischt, der Scheitel selbst verwandelt sich in Dauergewebe. Bei den Farnkräutern pflegt jedoch das Spitzenwachsthum der Blätter lange zu dauern, und bei manchen Gattungen ist es geradezu unbegrenzt, indem die Blattspitze immer entwickelungsfähig bleibt, sich nicht in Dauergewebe verwandelt, wie bei Nephrolepis; bei Gleichenia, Mertensia, Lygodium, Guarea ist das Wachsthum der Blattspitze ähnlich wie bei vielen Sprossen periodisch unterbrochen und setzt sich in jeder Vegetationsperiode fort.

b) Ausser dem Scheitelwachsthum findet aber sowohl bei Stämmen wie bei Blättern immer noch intercalares Wachsthum statt, indem die durch jenes erzeugten Theile sich vergrössern und weiter ausbilden. Die Ausbildung der Internodien des Stammes beruht fast ausschliesslich darauf, wie schon die dichtgedrängte Stellung und somit die Kürze der Internodien in den Knospen zeigt; das intercalare Wachsthum pflegt anfangs sehr ausgiebig zu sein, die dadurch bewirkte Volumenzunahme ist oft sehr beträchtlich, gewöhnlich hört es aber bald auf, die Gewebe differenziren sich und verwandeln sich in stationär bleibende Dauergewebe. Nicht selten bleibt aber eine basale Zone der Internodien (Gräser, Equisetum hyemale u. a.), in vielen Fällen auch die Blattbasis noch lange im Zustand des Urmeristems, wenn die dem Scheitel näheren Theile längst in Dauergewebe verwandelt, ausgewachsen sind. Auf diese Weise wird also ein nachträgliches und oft lang andauerndes Längenwachsthum von unten her an solchen Theilen bewirkt, die oben längst aufgehört haben zu wachsen; in besonders ausgiebiger Weise findet diess statt bei den langen und unten scheidenförmigen Blättern vieler Monocotylen (Gräser, Liliaceen u. a.), in geringerem Grade auch bei manchen Dicotylen (z. B. Umbelliferen). Wo, wie bei den Farnen und in niederem Grade bei manchen gefiederten Dicotylenblättern, das Spitzenwachsthum lange thätig ist, pflegt das basale intercalare Wachsthum bald aufzuhören, und umgekehrt dauert dieses um so länger, je früher das Spitzenwachsthum erlischt; man kann daher bei den Blättern zwei extreme, allerdings durch Uebergangsformen vermittelte Fälle unterscheiden, das vorwiegend basifugale oder apicale und das vorwiegend basiläre Wachsthum.

Dauert das intercalare Wachsthum an einer Stelle der Blattfläche fort, erreicht es hier ein Maximum der Intensität und nimmt es von hier aus ab, so bildet sich eine sackartige

---

1) Vergl. Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. und neuere Algensysteme.

Ausstülpung der Blattfläche, die als Sporn bezeichnet wird und bei vielen Blumenblättern vorkommt (Aquilegia, Diclytra).

c) Bevor die aus dem Zustand des Urmeristems heraustretenden und sich differenzirenden Gewebe ihre definitiven Formen annehmen, erfolgt in den Zellen derselben gewöhnlich noch ein rasches Wachsthum, welches nicht mehr von Zelltheilungen begleitet ist; der Umfang der Zellen nimmt dabei nicht selten um das Zehn-, ja Hundertfache und mehr zu; dieser Vorgang, der vorwiegend auf rascher Zunahme des wässerigen Saftes beruht, kann als Streckung bezeichnet werden im Gegensatz zu dem mit Zelltheilungen verbundenen Wachsthum der jüngeren Theile, das der Streckung immer vorausgeht. Auf der Streckung beruht die rasche Entfaltung der Knospentheile, die längst vorher in ihren Hauptumrissen aber bei geringem Volumen angelegt waren. Häufig verharren die Knospen lange Zeit in einem Ruhezustand, bis dann plötzlich eine rasche Entfaltung der schon vorhandenen Blätter und angelegten Internodien eintritt; so z. B. bei der Keimung vieler Samen, und den im Sommer gebildeten, nach langer Winterruhe im Frühling austreibenden Dauerknospen vieler Bäume (Aesculus), Zwiebeln (Tulipa) und Knollen (Crocus u. s. w.).

d) Unter Längsaxe oder Wachsthumsaxe eines Gliedes ist, wie weiter unten in einem besonderen Paragraphen gezeigt werden soll, eine Linie zu verstehen, die vom Mittelpunkt der Basis zu seinem Scheitel gedacht wird. In Richtung dieser Linie ist das gesammte Wachsthum sowohl bei Blättern wie bei Stämmen gewöhnlich am ausgiebigsten; sie sind also meist länger als breit und dick. Bei den Stämmen pflegt das Wachsthum in allen Querrichtungen ungefähr gleich zu sein, sie nehmen daher Walzenformen oder prismatische oder auch knollig rundliche Formen an; es kommt aber auch vor, dass das Längenwachsthum viel langsamer fortschreitet als das in den Querrichtungen; dann wird der Stamm kuchenförmig oder tafelförmig, wie bei vielen Zwiebeln, den Knollen von Crocus und besonders den Isoëten. Nur an Seitensprossen höherer Pflanzen mit eng begrenztem Wachsthum kommt es vor, dass die Internodien in Richtungen einer Fläche, welche die Längsaxe mit enthält, vorwiegend wachsen und so blattförmig werden, wie bei Ruscus, Xylophylla u. a.

Bei den Blättern überwiegt gewöhnlich das Wachsthum in allen Richtungen einer Fläche, welche den Samen quer schneidet, und meist ist es symmetrisch rechts und links von einer Ebene, welche die Längsaxe des Blattes und die des Stammes zugleich enthält; die gewöhnliche Form der Blätter ist daher die dünner, symmetrisch in zwei Längshälften halbirbarer Tafeln. Doch giebt es auch cylindrische, rundlich knollige Blätter, bei denen also das Wachsthum in allen Querrichtungen senkrecht zur Blattaxe ungefähr gleich stark ist (z. B. Mesembryanthemum echinatum).

§ 21. Haare (Trichome) nennt man bei den höheren Pflanzen die allein aus der Epidermis, d. h. aus der bleibend äusseren Zellschicht der Wurzeln, Stammtheile und Blätter entstehenden Auswüchse, mögen sie einfache, schlauchförmige Ausstülpungen, Zellreihen, Zellflächen oder Gewebekörper darstellen, mögen sie als wollige Umhüllungen junger Blätter, als wurzelartige Saugorgane (Moose), als Drüsen, Stacheln oder Sporenkapseln (Farne) physiologisch verwerthet werden.

Die Haare können aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes neben Blättern und Seitensprossen entstehen, wenn dort schon eine bleibend äussere Zellschicht als Dermatogen abgegrenzt ist, wie bei den Phanerogamen; sie entstehen aber auch auf viel älteren Theilen, deren Gewebesysteme schon weiter differenzirt und die im intercalaren Wachsthum begriffen sind, weil in solchen Fällen die Epidermis noch lange bildungsfähig bleibt, z. B. Spaltöffnungen erzeugt und Zelltheilen stattfinden lässt.

Gewöhnlich entstehen die Haare, wenn sie aus dem Vegetationspunkt entspringen, nach den Blättern, d. h. entfernter vom Scheitel als die jüngsten Blätter;

doch kommt es bei Phanerogamen auch vor, dass sie oberhalb der jüngsten Blätter dem Scheitel näher als diese auftreten, da die äusserste Zellschicht des Vegetationspunktes bereits als Dermatogen abgegrenzt ist (so bei Utricularia nach Pringsheim). Bei den Moosen und Gefässkryptogamen, wo die Blätter lange vor der Differenzirung der äussern Gewebeschichten sichtbar werden, zeigen sich auch die Haare erst später auf der Oberfläche des Stammes, entfernter vom Scheitel.

Entstehen die Haare in der Nähe des Scheitels eines Vegetationspunktes oder an einer Zone intercalaren, basilären Wachsthums (wie die Sporangien der Hymenophyllaceen), so können sie nach einem bestimmten Stellungsgesetz angeordnet sein, was bei Haaren, die aus älteren Organen entspringen, nicht geschieht oder wenigstens nicht deutlich hervortritt.

Einfachere Haare, zumal solche, deren Basis nur aus einer Zelle besteht, sind nur mit der Epidermis in Verbindung; diese läuft unter ihnen ununterbrochen hin; wenn aber das Haar als massiger Gewebekörper ausgebildet ist, so differenzirt sich das Gewebe an seiner Basis so, dass die Epidermis des Blattes oder Stammes auf das Haar übergeht, während die innere Gewebemasse des letzteren mit dem subepidermalen Gewebe in Verbindung tritt. Niemals aber treten Fibrovasalstränge in die Haare über.

Die Haare sind in ihrer Form immer auffallend verschieden von den Blättern und Seitensprossen derselben Pflanze, wenn sie auch zuweilen gewisse Aehnlichkeiten mit denen anderer Pflanzen haben. Meist ist die Massenentwickelung des einzelnen Haares der des erzeugenden Gliedes gegenüber verschwindend gering, selbst die Masse aller Haare eines Blattes, einer Wurzel, eines Stammes pflegt dem Gewicht derselben gegenüber ganz unbeträchtlich zu sein.

a) Die Wollhaare und Drüsenhaare in den Knospen zeichnen sich durch ein auffallend rasches Wachsthum aus, sie sind oft lange, bevor sich die Knospentheile entfalten, fertig gebildet, dann aber sterben sie meist ab; viel langsamer bilden sich die bleibenden Haare, welche während der Lebensdauer der Blätter sich erhalten und durch Mannigfaltigkeit der Formen ausgezeichnet sind; die Wurzelhaare bilden sich in beträchtlicher Entfernung vom Vegetationspunkt der Wurzel, oft 1—2 Cm. hinter dem Scheitel und sterben meist nach einigen Tagen oder Wochen wieder ab, so dass ältere Wurzeltheile auch annueller Pflanzen frei von lebenden Haaren sind; es hängt diess mit der Thätigkeit der Wurzeln im Boden zusammen.

Die aus den Stengeln der Laubmoose entspringenden Wurzelhaare sind durch ein langandauerndes Scheitelwachsthum und vielfach wiederholte Verzweigung ausgezeichnet; sie sind durch schiefe Querwände gegliederte Zellreihen, die in physiologischer Hinsicht das Wurzelsystem der Gefässpflanzen ersetzen. Diese Wurzelhaare der Moose sind ausserordentlich bildungsfähig und verhalten sich in mancher Hinsicht wie das Protonema, eine den Moosen eigenthümliche Propagationsform; sie erzeugen, wie dieses, Brutknospen, die an's Licht gebracht, zu beblätterten Stengeln auswachsen; kommen die Wurzelhaare selbst auf die Oberfläche (z. B. durch Umdrehen eines Rasens), so treiben sie chlorophyllreiche Zellreihen, aus denen ebenfalls Moosknospen entstehen.

b) Die Thallophyten bilden, wenn sie aus Gewebekörpern bestehen, ebenfalls echte Haare wie die Cormophyten; wenn aber das Thallom nur aus einer Zellschicht besteht, oder gar wie bei Caulerpa u. a. nur eine Zelle ist, so kann von einer äusseren, der Epidermis entsprechenden Schicht, nicht mehr die Rede sein und somit können auch haarähnliche Auswüchse derselben nicht mehr in demselben Sinne wie bei den höheren Pflanzen als Trichome betrachtet werden. Dennoch spricht man auch in solchen Fällen von Haaren, wenn die Auswüchse dünn und lang, chlorophyllfrei und dem sie erzeugenden Thallus sonst unähnlich sind.

§ 22. Wurzeln nennt man in der botanischen Morphologie, abweichend vom populären Sprachgebrauch, nur solche Auswüchse des Pflanzenkörpers, welche sich an ihrem fortwachsenden Scheitel mit einer Gewebeschicht, der bereits § 18 beschriebenen Wurzelhaube bekleiden. Die Wurzeln bilden keine Blätter oder andere exogene blattähnliche Gebilde; dagegen wachsen ihre Epidermiszellen gewöhnlich zu langen Schläuchen, den Wurzelhaaren, aus. — Der Scheitel jeder sich neu constituirenden Wurzel liegt unter der Oberfläche des Organs, aus welchem die Wurzel hervorgeht[1]), gewöhnlich ist die eben entstehende Wurzel von dicken Gewebeschichten bedeckt, die sie bei weiterem Wachsthum durchbricht. Die Wurzeln sind also immer endogene Neubildungen, wodurch sie sich von allen Trichomen, Blättern und den meisten Seitensprossen unterscheiden.

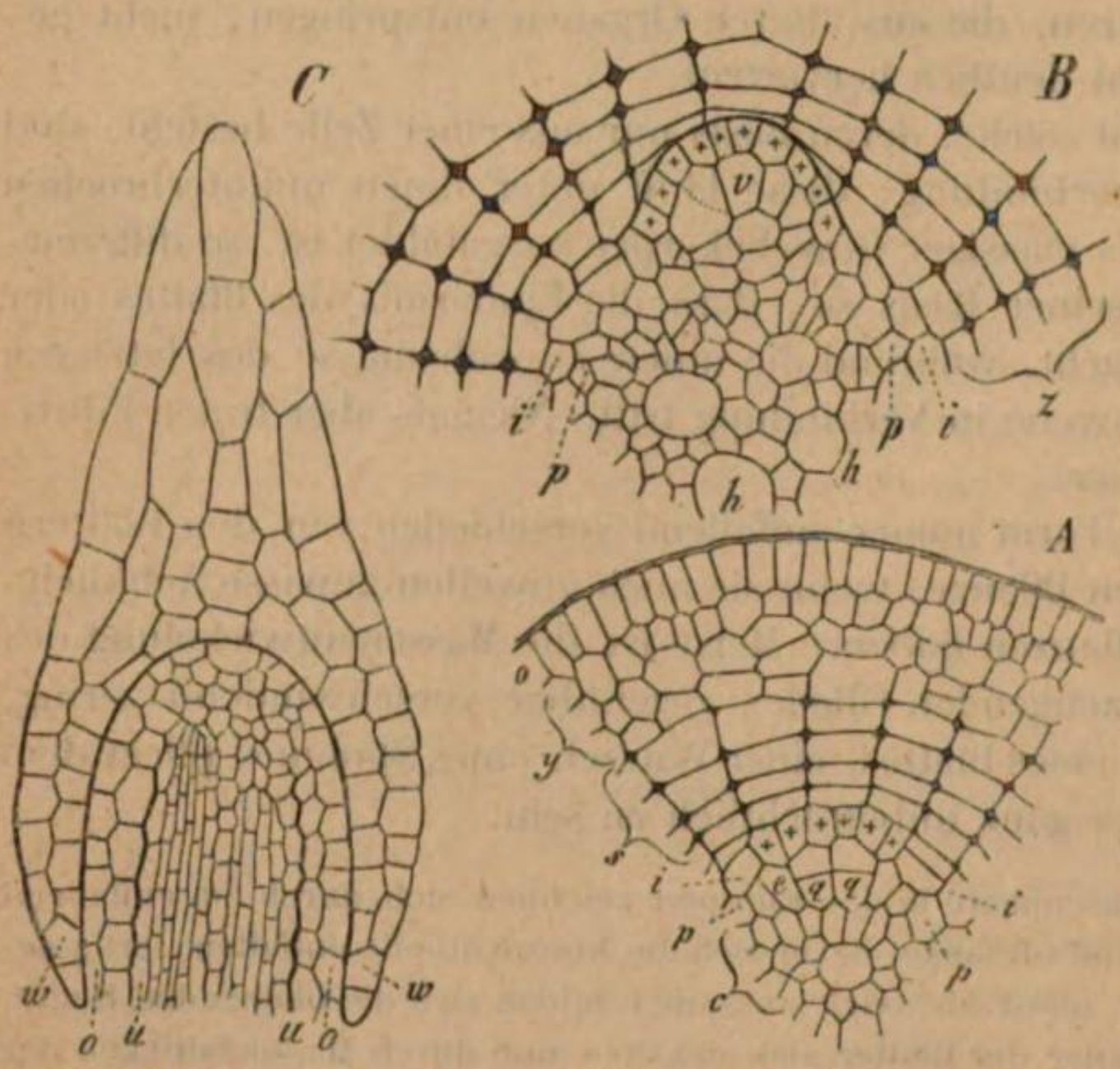


Fig. 110. Entstehung einer Nebenwurzel in einer Mutterwurzel von Pontederia crassipes nach Nägeli und Leitgeb (250). In dem Querschnitt der Mutterwurzel erscheint die Nebenwurzel im Längsschnitt. — In *A* bei *q q* † † beginnende Bildung der neuen Wurzel, in *B* und *C* diese weiter entwickelt. — In *A* und *B* bedeutet *o* die Epidermis, *y* die äussere, *s* und *z* die innere Rinde, *c* den Fibrovasalstrang der Mutterwurzel, *h* dessen junge Gefässe. *p p* die Gewebeschicht der Mutterwurzel, aus der sich der Körper *q q* der neuen Wurzel entwickelt, *i i* die Gewebeschicht der Mutterwurzel, aus der sich die Haube der neuen Wurzel † † † entwickelt. — *v* ist nach den Autoren die Scheitelzelle der Seitenwurzel. — In *C* bedeutet *w* die Wurzelhaube, *o* die Epidermis, *u u* die innere Rinde der jungen Wurzel.

Die Wurzeln kommen nur bei solchen Pflanzen vor, deren Gewebe von Fibrovasalsträngen durchzogen ist, und dementsprechend enthalten sie selbst auch immer Fibrovasalstränge; diese letzteren aber zeichnen sich vor denen des Stammes und der Blätter dadurch aus, dass die ersten Gefässe näher der Peripherie des Stranges sich bilden, worauf später weiter nach innen neue Gefässe, also bezüglich des Wurzelquerschnittes centripetal gebildet werden. Wo Baststränge vorkommen, treten dieselben in den Lücken zwischen den primären Gefässsträngen am Umfang des Fibrovasalkörpers auf.

Obgleich übrigens die Wurzeln bei den Gefässpflanzen, den höheren Kryptogamen und Phanerogamen allgemein verbreitet sind, kommen doch auch in diesen Gruppen einzelne Arten vor, denen sie gänzlich fehlen; so unter den Rhizocarpeen der Gattung Salvinia, unter den Lycopodiaceen der Gattung Psilotum, unter den Orchideen ist Epipogum Gmelini und Corallorrhiza innata wurzellos; auch die kleine Lemna arrhiza bildet keine Wurzeln, ist aber auch ohne Gefässbündel.

---

1) Ich wähle diesen Ausdruck, weil er auch auf die Hauptwurzel des Embryo's der Gefässkryptogamen zu passen scheint.

Bezüglich des Orts ihrer Entstehung geniessen die Wurzeln eine ausserordentliche Freiheit: gewöhnlich wird schon eine Wurzel am jungen, aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Embryo gebildet (nicht bei den Orchideen); sie erscheint am Hinterende des embryonalen Stammes und mag allgemein als Hauptwurzel bezeichnet werden, gleichgiltig, ob sie schwächlich bleibt und bald abstirbt, wie bei den Kryptogamen und Monocotylen, oder ob sie kräftiger, als alle übrigen Wurzeln fortwächst, wie bei vielen Dicotylen. — Ausser dieser ersten Wurzel bildet sich aber gewöhnlich noch eine sehr grosse Zahl Nebenwurzeln oder Wurzeln schlechthin (da es tausendmal mehr Nebenwurzeln als Hauptwurzeln giebt und sie für die Pflanzen auch viel wichtiger sind als jene, ist es überflüssig sie mit einem Beinamen zu bezeichnen, wo es nicht der Gegensatz zur Hauptwurzel erfordert). Sie entstehen im Innern der Hauptwurzeln, der Nebenwurzeln, in Stämmen und Blattstielen. Die Hauptwurzel mit ihren Nebenwurzeln, oder irgend eine Wurzel mit ihren Seitenwurzeln mag als ein Wurzelsystem bezeichnet werden. Abgesehen von vielen Dicotylen mit bleibendem, stark entwickeltem Hauptwurzelsystem, entspringt die Mehrzahl der Wurzeln aus den Stämmen, besonders wenn diese kriechen, schwimmen, klettern oder Zwiebeln und Knollen bilden. Bei den Baumfarnen ist der Stamm oft ganz dicht mit einem Filz dünner Wurzeln seiner ganzen Länge nach bedeckt. Bei Farnen mit dicht gedrängten Blättern, ohne freie Stammoberfläche entspringen die Wurzeln ausschliesslich aus den Blattstielen, so z. B. bei Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, Ceratopteris thalictroides u. a.; zuweilen bewurzeln sich auch Blattspreiten (Mertensia) [1]. — Wenn der Stamm deutlich ausgebildete Knoten und Internodien

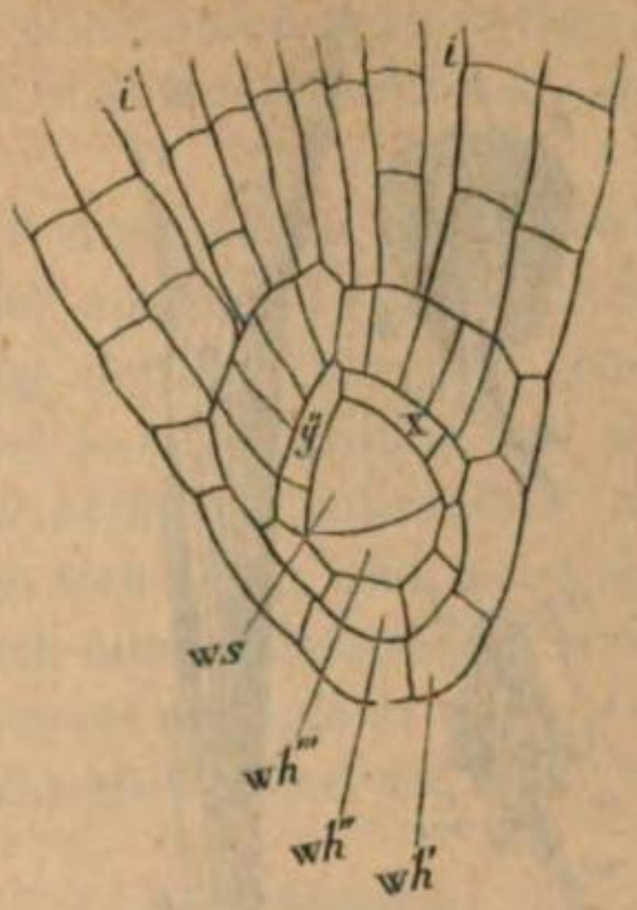


Fig. 111. Längsschnitt der jungen Hauptwurzel des Embryos von Marsilia salvatrix. *ws* die Scheitelzelle, *wh'*, *wh''*, *wh'''* die noch einfachen Kappen der Wurzelhaube. — *x*, *y* die letzten Segmente des Wurzelkörpers, *i i* Intercellularräume.

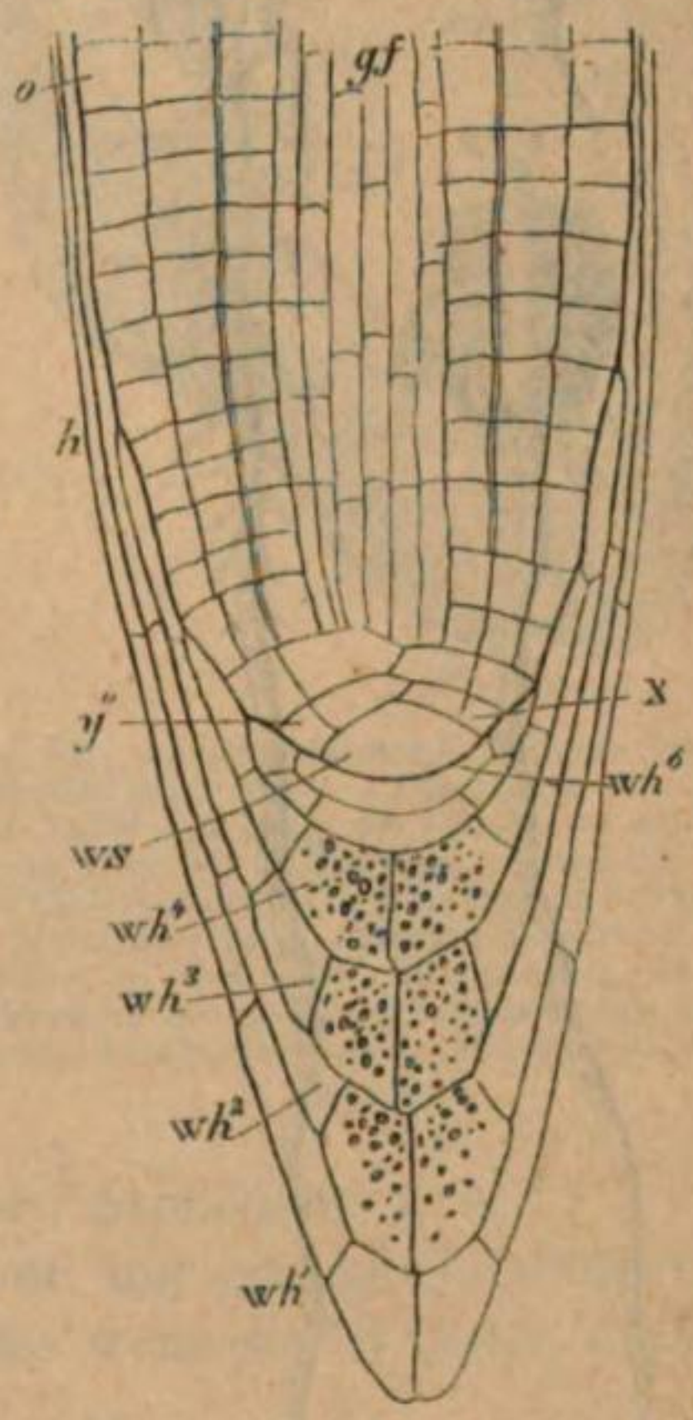


Fig. 112. Längsschnitt einer etwas älteren Hauptwurzel von Marsilia salvatrix. *ws* Scheitelzelle, $wh^1 + wh^2$ die erste, $wh^3 + wh^4$ die zweite, wh^6 die dritte Wurzelkappe; jede Kappe ist zweischichtig geworden. — *xy* die jüngsten Segmente des Wurzelkörpers; *o* Epidermis, *gf* Fibrovasalstrang derselben. — *h* die am weitesten zurückreichenden Theile der Wurzelhaube.

1) Ein am Kissen abgeschnittenes Blatt von Phaseolus multiflorus entwickelte in Wasser gestellt aus dem Kallus am durchschnittenen Kissen ein reiches Wurzelsystem und blieb Monate lang lebendig.

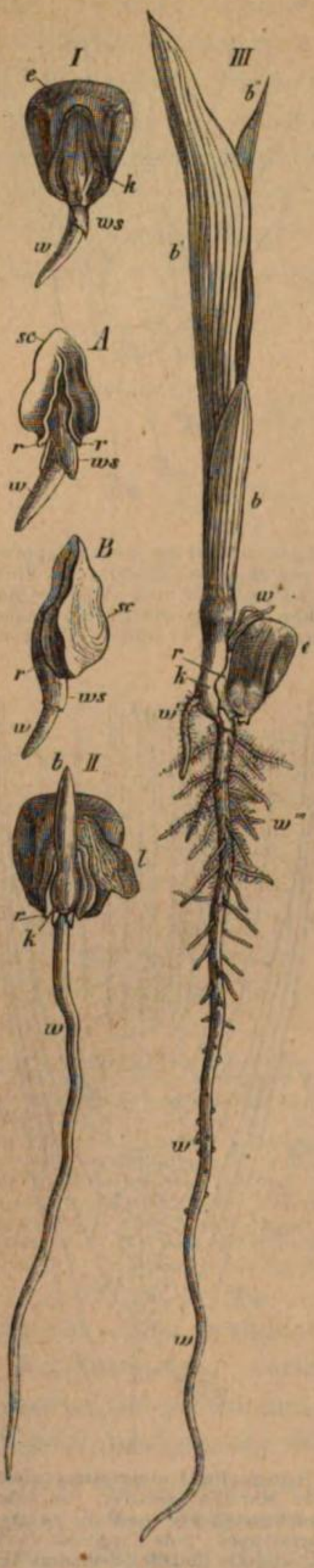


Fig. 113. Keimung von Zea Mais nach der Reihenfolge *I*, *II*, *III*. *A* u. *B* der Keim aus *I* frei präparirt, in *A* von vorn, in *B* von der Seite. — *w* die Hauptwurzel, *ws* ihre Wurzelscheide, *w'*, *w''*, *w'''* Nebenwurzeln. — *e* der mit Endosperm erfüllte Theil des Samens, *k* Keimknospe, *sc* Scutellum des Embryos, *rr* dessen klaffende Ränder; *b*, *b'*, *b''* die ersten Blätter der Keimpflanze (natürl. Grösse).

besitzt, so pflegen die Wurzeln aus jenen hervorzukommen, so z. B. ausschliesslich aus den Knoten bei den Equiseten, vorwiegend bei Gräsern.

Beachtet man die Natur der Gewebe, aus denen die Wurzeln entspringen, so zeigt sich, dass sie entweder aus dem Urmeristem, oder aus theilweise differenzirten Gewebemassen oder endlich aus Folgemeristem, welches zwischen ganz differenzirten Schichten eingeschlossen ist, entspringen. Aus ganz indifferentem Urmeristem entstehen die Hauptwurzeln der Embryonen; nahe am Vegetationspunkt fortwachsender Wurzeln, wo deren Gewebedifferenzirung erst beginnt, entstehen wie Nägeli und Leitgeb gezeigt haben, die Seitenwurzeln der Kryptogamen, ähnlich ist es bei den Phanerogamen, aber auch Stämme können in der Nähe ihres Vegetationspunktes, wo ihr Urmeristem eben erst anfängt sich zu differenziren, Wurzeln erzeugen, so geschieht es bei den kriechenden Stämmen der Rhizocarpeen und bei Pteris aquilina; viel weiter rückwärts von den Vegetationspunkten, wo das Gewebe schon vollständig differenzirt ist, bilden sich Wurzeln aus einem Folgemeristem in älteren Stammtheilen, zumal dann, wenn Verstümmelungen stattgefunden haben, oder die Umgebung dunkel und feucht wird.

Die Reihenfolge der Entstehung der Nebenwurzeln ist in den Mutterwurzeln der Kryptogamen, wo sie nahe am Scheitel der letzteren entstehen, nach Nägeli und Leitgeb eine entschieden acropetale, wahrscheinlich werden hier niemals neue Wurzeln zwischen schon vorhandenen in der Mutterwurzel angelegt. Aehnlich ist es wahrscheinlich immer da, wo Wurzeln im Urmeristem oder doch nahe dem Vegetationspunkt der Stämme erzeugt werden (Pilularia, Marsilia, Cereus u. s. w.). Aber auch wo sie weiter entfernt vom Scheitel entstehen, wie die Nebenwurzeln in der Hauptwurzel der Phanerogamen und in manchen Stämmen (Zea Mais u. a.), da

erscheinen sie gewöhnlich in acropetaler Ordnung, aber durch spätere Störungen können Wurzeln adventiv, d. h. in unregelmässigen Stellungen, auftreten, so ganz besonders an älteren Hauptwurzeln von Dicotylen.

Die Nebenwurzeln entstehen normal auf der Aussenseite der Fibrovasalstränge, gewöhnlich da, wo diese eben anfangen sich aus dem Urmeristem heraus zu differenziren (s. Fig. 110); der Fibrovasalstrang der Nebenwurzel setzt sich dann an den des Mutterorgans rechtwinkelig oder fast so an, die Rinde tritt mit der des letzteren nur unvollständig, die Epidermen gar nicht in Continuität. Anders ist diess bei den Hauptwurzeln der Embryonen, die sich zeitig und meist so nahe der Oberfläche des Embryos bilden, dass gewöhnlich eine vollständige Continuität aller Gewebesysteme zwischen Stamm und Hauptwurzel ermöglicht wird; bei den Gräsern und einigen anderen Phanerogamen entsteht aber schon die erste Wurzel so tief im Innern des Embryonalkörpers, dass sie am ausgebildeten Keim des reifen Samens von einer dicken sackartigen Gewebeschicht (Fig. 114 *ws*) umkleidet ist, welche bei der Keimung durchbrochen wird (Fig. 113 *ws*); sie ist unter dem Namen Wurzelscheide (Coleorrhiza) bekannt; ähnliche Bildungen kommen auch bei den ersten Nebenwurzeln der Keimpflanzen von Allium Cepa und sonst hin und wieder vor. Sonst aber pflegen die tiefer im Gewebe entstandenen Nebenwurzeln die sie bedeckenden Gewebeschichten einfach zu durchbrechen und dann aus einem zweilippig klaffenden Spalt hervorzuragen.

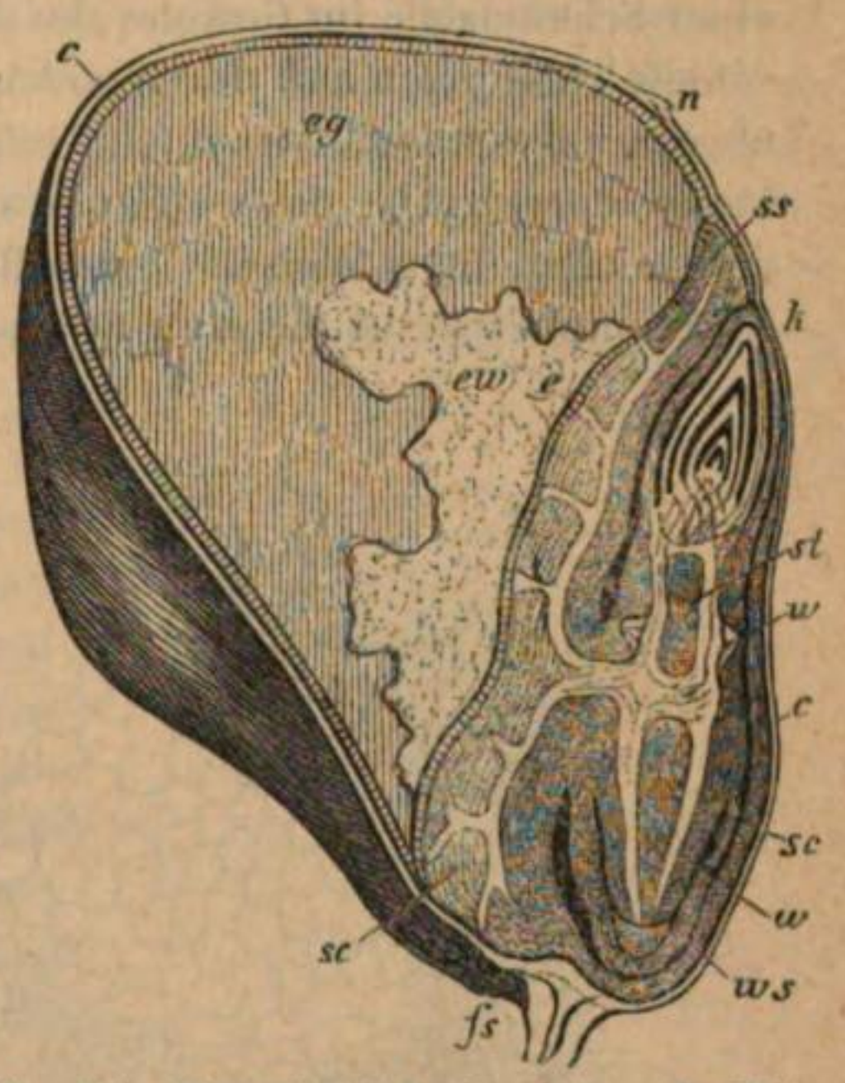


Fig. 114. Längschnitt der Frucht von Zea Mais, ungefähr 6mal vergr. *c* Fruchtschale, *n* Ansatz der Narbe, *fs* Basis der Frucht, *eg* gelblicher fester Theil des Endosperms, *ew* weisser, lockerer Theil desselben; — *sc* Scutellum des Keimes, *ss* Spitze desselben, *e* dessen Epithel; *k* Keimknospe, *w* (unten) die Hauptwurzel, *ws* deren Wurzelscheide; *w* (oben) Nebenwurzeln aus dem ersten Internodium des Keimstengels *st* entspringend.

Die typische Form der Wurzeln ist die fadenförmig cylindrische, ihr Querschnitt ist, wenn sie nicht von aussen gedrückt werden, kreisrund. Nur wenn die Wurzeln ein nachträgliches Dickenwachsthum erfahren und als Reservestoffbehäter dienen, wie bei vielen Dicotylen und manchen Monocotylen, verwandelt sich die fadenartige Grundform in die Spindelform oder in die knolliger Anschwellungen (Rüben, Wurzelknollen von Dahlia, Bryonia, Asphodelus u. a.).

Die Wurzeln bilden nur selten und auch dann nur geringe Quantitäten von Chlorophyll; meist sind sie ganz farblos, nicht bloss wenn sie im Boden wachsen, sondern auch im Wasser und in der Luft.

Ein nachträgliches basiläres Wachsthum, während scheitelwärts liegende Querschnitte schon in Dauergewebe verwandelt sind, wie bei vielen Blättern und Internodien, scheint bei den Wurzeln niemals vorzukommen, obgleich das intercalare Wachsthum hinter dem Scheitel oft lange andauert (Lycopodiaceen nach Nägeli und Leitgeb); unmittelbar hinter dem aus Urmeristem bestehenden Endstück der Wurzel pflegt die Streckung der Gewebe einzutreten, eine Einrichtung, durch welche die Verlängerung im Boden wesentlich erleichtert wird.

a) Die Hauptwurzel der meisten Phanerogamen-Embryonen macht den Eindruck, als ob sie vollständig oberflächlich wäre, als ob ihre Spitze das wirkliche Hinterende des embryonalen Stammes wäre; allein die erste Anlage ist dennoch endogen, denn das Hinterende des Embryos steht bei den Phanerogamen mit dem »Vorkeim« in Verbindung und bedeckt von diesem entsteht die Hauptwurzel; Genaueres darüber ist bei der Charakteristik der Phanerogamen (II. Buch) nach den neuesten Untersuchungen Hanstein's über die Embryobildung desselben, mitgetheilt. — Eher könnte man an der endogenen Entstehung der Hauptwurzel der Farne und Rhizocarpeen zweifeln; wenn man aber beachtet, dass die Wurzel erst dann als solche constituirt ist, wenn die Scheitelzelle die erste Haubenkappe abgegliedert hat, so liegt auch hier der Scheitel der neuen Wurzel gleich anfangs im Innern des Embryonalgewebes (man vergl. die betreffenden Abbildungen der Farn- und Rhizocarpeen-Embryonen im II. Buch).

b) Wo bei den Gefässkryptogamen Stamm und Blatt mit einer deutlichen Scheitelzelle fortwachsen, da beginnt auch immer die Constituirung einer neuen Wurzel mit der Bildung einer Scheitelzelle im Gewebe des Mutterorgans; in einer Zelle desselben treten zunächst schiefe Theilungen auf, durch welche die drei rückwärts liegenden Seiten der Scheitelzelle abgegrenzt werden, darauf folgt sofort eine Quertheilung, welche die erste Wurzelhaubenkappe absondert[1]); das weitere Wachsthum erfolgt dann in der § 18 nach Nägeli und Leitgeb mitgetheilten Weise. (Specielleres s. bei der Charakteristik der Gefässkryptogamen.) Viel complicirter ist die erste Anlage der Haupt- und Nebenwurzeln bei den Phanerogamen,

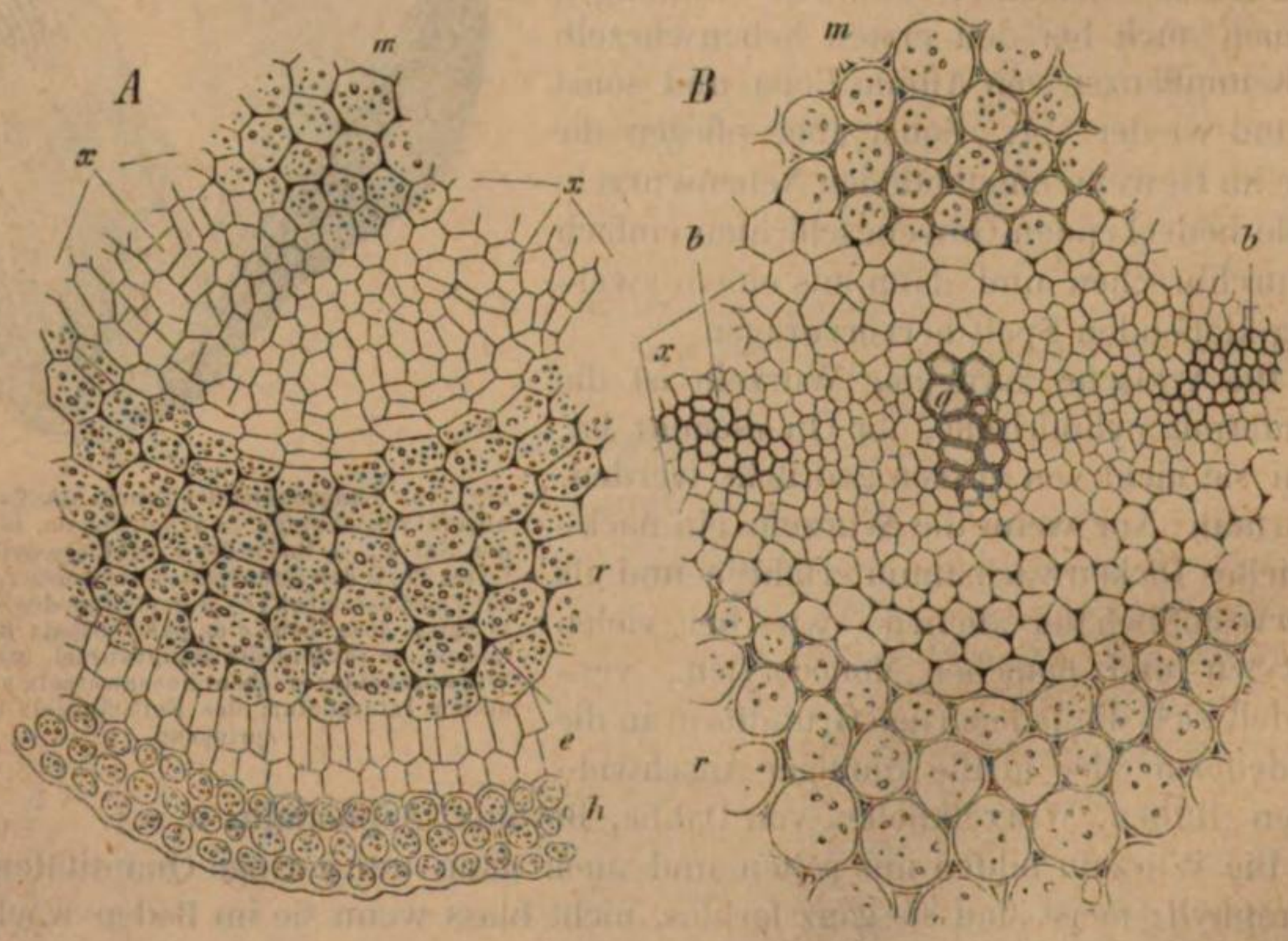


Fig. 115. Theile an Querschnitten der Hauptwurzel von Phaseolus multiflorus, *A* unmittelbar über dem Scheitel, *B* höher oben (350). — *h* in *A* Querschnitt der Wurzelhaube, *e* Epidermis der Wurzel; in *A* und *B* ist *r* Rinde, *m* Mark, *x* Verdickungsring; in *B* ist *g* ein Bündel von Gefässen, *b b* junge Bastbündel.

hier kommt entweder erst später eine Scheitelzelle zu Stande oder ihre Bildung unterbleibt ganz. (Man vergl. Fig. 110 und das im II. Buch bei den Phanerogamen Gesagte, wo auch Abbildungen beigegeben sind); aber auch hier wird die Wurzelhaube schon sehr früh angelegt. — Die Wurzeln der Lycopodiaceen erzeugen gar keine Seitenwurzeln in dem Sinne wie

1) Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln in Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. Heft IV. 1867, p. 89.

die anderen Wurzeln; sie verzweigen sich aber am fortwachsenden Scheitel durch Dichotomie.

c) Indem die Wurzelhaube, wie schon § 18 gezeigt wurde, sich vom Wurzelscheitel her nachbildet, gehen ihre weiter nach aussen liegenden Gewebeschichten in Dauergewebe über; die Zellen behalten einfache Formen, verdicken aber ihre Wände und an den äussersten Zellschichten der Haube quellen diese auf, werden gallertartig und lassen so die Wurzelspitze schlüpfrig erscheinen; endlich sterben sie und trennen sich ab. — Bei den in Luft und Erde wachsenden Wurzeln liegt die Wurzelhaube auch mit ihren älteren, am meisten rückwärts greifenden Schichten dem Wurzelkörper dicht an; bei den im Wasser schwimmenden Wurzeln der Lemnaceen, Stratiotes und einigen anderen bildet sie eine lockere, den Wurzelkörper hoch hinauf wie ein Hemd umhüllende Scheide, die nur unten am Wurzelscheitel festsitzt.

d) Es wurde schon in § 18 berührt, wie das Urmeristem der Wurzelspitze sich in drei Schichten, das Dermatogen (primordiale Epidermis), das Periblem (primordiale Rinde) und das innere Gewebe, Plerom, differenzirt. Bei dünnen und dünn bleibenden Wurzeln, wie denen der Kryptogamen und bei vielen Phanerogamen verwandelt sich das ganze Plerom in einen axilen Fibrovasalcylinder, in welchem zwei, drei oder mehr Gefässstränge auftreten; die Gefässe bilden sich zuerst nahe der Peripherie des Stranges, an zwei, drei oder mehr Punkten des Querschnittes und dann weiter nach innen neue, bis die Gefässreihen auf dem Querschnitt in der Mitte zusammentreffen und eine diamentrale Reihe, oder einen 3-, 4-, 5stachligen Stern bilden[1]). Auf der Aussenseite des Stranges, vor den primären Gefässen entstehen die Seitenwurzeln; zwischen den Gefässsträngen treten etwas später, in den peripherischen Lücken des axilen Fibrovasalstranges Bastbündel (wenn auch nicht immer) auf; bei ursprünglich dickeren Wurzeln von Phanerogamen aber differenzirt sich der axile Strang, das Plerom, nochmals; sein axiler (auf dem Querschnitt centraler) Theil wird parenchymatisch und bildet ein Mark (Fig. 115, 116 *m*), der peripherische Theil des Pleroms verwandelt sich in einen Verdickungsring (in Sanio's Sinne), in welchem nun die Gefäss- und Baststränge entstehen. — Ist eine Wurzel im Stande, nachträglich in die Dicke zu wachsen, wie die rübenförmigen Hauptwurzeln der Dicotylen, so bildet sich in dem Verdickungsring *x* in Fig. 115 u. 116 zwischen den Gefässsträngen *g* und auf der Innenseite der Bastbündel *b* ein Folgemeristem, ein echtes Cambium, das nun seinerseits sich gerade so verhält wie das Cambium eines mit nachträglichem Dickenwachsthum begabten Stammes: es erzeugt nach innen in centrifugaler Richtung Xylem, nach aussen Bast, überhaupt Phloëm. Fig. 116 zeigt in *A* den Querschnitt einer Bohnen-Hauptwurzel vor dem Beginne des Dickenwachsthums, in *B* nachdem sie einige Wochen lang in die Dicke gewachsen ist; es ist zwischen dem dünnen Mark *m* und der ursprünglichen Rinde *pr* ein vierstrahliger Holzkörper entstanden; die vier dazwischen liegenden »Markstrahlen« entsprechen den ursprünglichen Holzbündeln *gg*, die sich nicht centrifugal fortgebildet haben; die primären Bast-

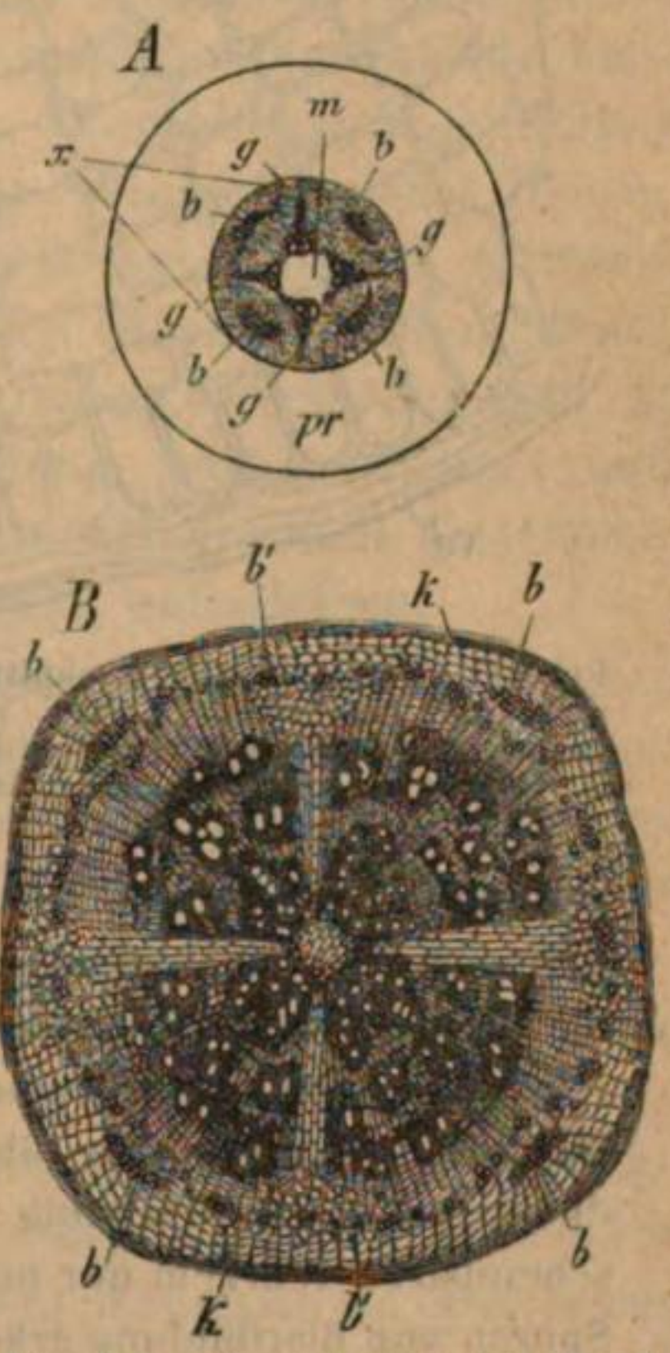


Fig. 116. Querschnitte der Hauptwurzel von Phaseolus multiflorus; schwach vergrössert. — *A* einige Centimeter über der Spitze der Wurzel, *B* höher oben von einer viel älteren Wurzel. — *pr* primäre Rinde, *m* Mark, *x* Verdickungsring; *gggg* primäre Gefässbündel, *bbbb* primäre Bastbündel; *b'* secundärer Bast; *k* Kork (vergl. den Text).

1) In den dünnen Keimwurzeln von Triticum und anderen Gräsern bildet sich ein centrales (axiles) Gefäss.

bündel sind noch in *B b* sichtbar; ausserdem hat aber das Cambium eine Phloëmschicht mit secundären Bastfasern *b'* erzeugt. — Auch die kräftige Hauptwurzel von Zea Mais erzeugt, wie schon die Fig. 104 in § 18 zeigt, aus dem Plerom einen Markkörper *m*, umgeben von einem fibrovasalen Hohlcylinder *x*, in welchem sich die Gefässe und langgestreckte Holzzellen bilden. Bastzellen sind hier nicht oder nicht so deutlich vorhanden, wie bei Phaseolus.

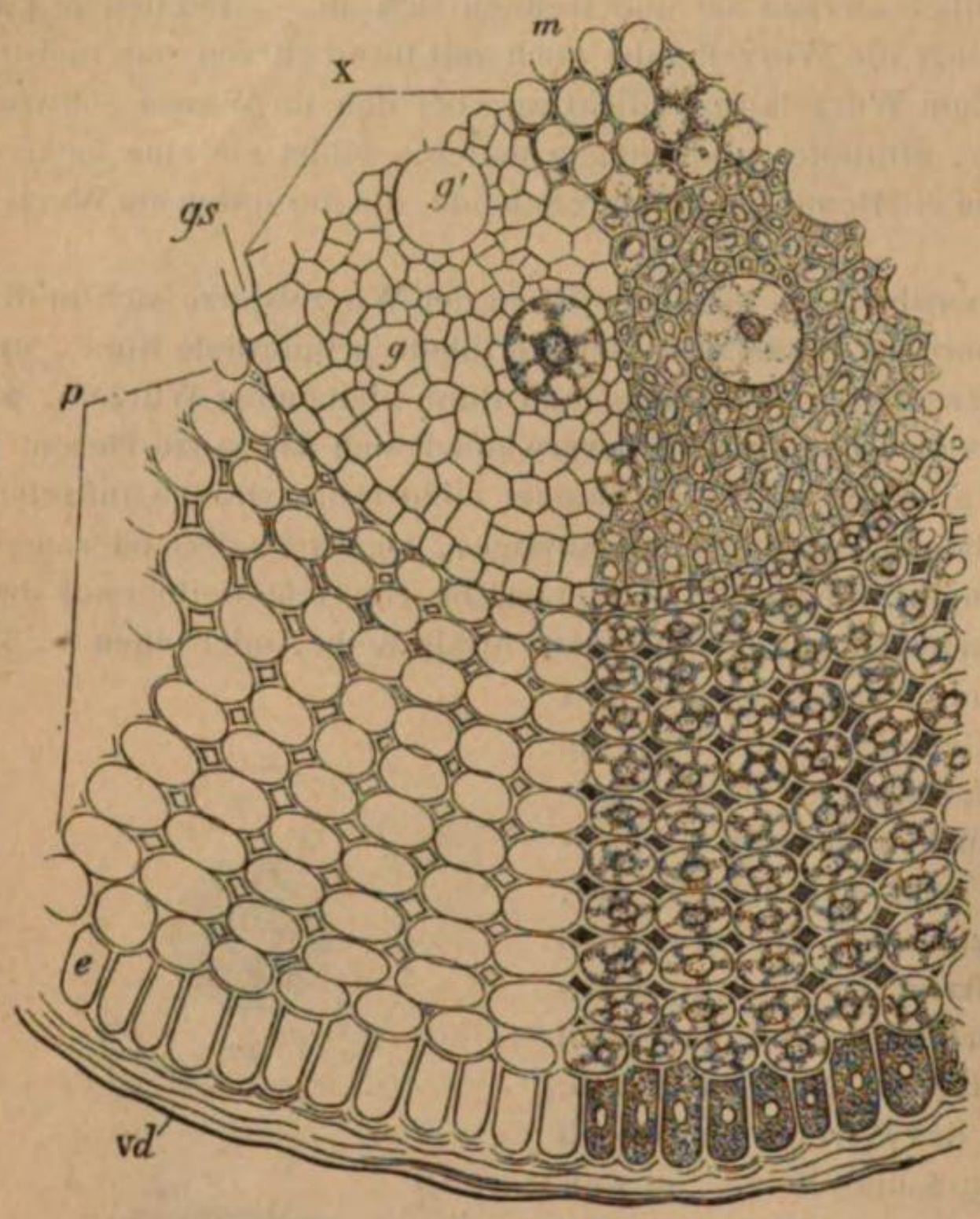


Fig. 117. Theil eines Querschnitts der Hauptwurzel von Zea Mais nicht weit oberhalb der Spitze. *e* Epidermis mit ihren stark aufgequollenen Aussenwänden *vd*; *p* die Rinde, *gs* Gefässbündelscheide, *m* Mark, *x* der Verdickungsring, in welchem die Gefässe *g g* liegen.

Fig. 117 zeigt den Querschnitt der genannten Wurzel, etwas höher als der Längsschnitt in Fig. 104. Ein nachträgliches Dickenwachsthum findet hier nicht statt, es bildet sich in dem fibrovasalen Strang kein so thätiges Cambium, wie bei Phaseolus. — Es sind diess nur einige der einfacheren Fälle der Differenzirung des Wurzelgewebes, die ich hier vorwiegend der Markbildung wegen, die allerdings den dünnen Wurzeln meist fehlt, erwähnen wollte; zuweilen verschwindet auch in den dickeren Wurzeln, wenn sie in die Länge wachsend weiterhin dünner werden, das Mark, der Hohlcylinder von fibrovasalem Gewebe schliesst sich zu einem soliden Strang.

e) Die Wurzeln sind durch die oben genannten Merkmale von den blattbildenden Sprossen gewöhnlich scharf geschieden; dennoch kommen einzelne Uebergangsformen vor, welche zeigen, dass Wurzeln sich direct in blattbildende Sprosse umwandeln können, wie bei Neottia nidus avis, wo ältere Seitenwurzeln des Stammes ihre Wurzelhaube abstossen und unter dem Scheitel Blätter bilden (nach Reichenbach, Irmisch, Prillieux, Hofmeister), während andererseits blattbildende Sprosse aufhören Blätter zu erzeugen, wie bei manchen Hymenophyllaceen (nach Mettenius), wo solche blattlos fortwachsende Sprosse Wurzelhaare bilden und den Habitus echter Wurzeln (ob auch eine Wurzelhaube?) annehmen; echte Wurzeln fehlen diesen Arten. Bei Psilotum triquetrum haben Nägeli und Leitgeb nachgewiesen, dass die scheinbaren Wurzeln nur unterirdische Sprosse sind, die noch mehr oder minder deutliche Spuren von Blattbildung erkennen lasseu, in der Gewebebildung und Funktion den echten Wurzeln gleichen, einer Wurzelhaube jedoch entbehren und an's Licht über den Boden hervortretend, in der Weise gewöhnlicher Blattsprosse fortwachsen. Auch bei den Selaginellen haben die genannten Forscher blattlose Sprossen (Wurzelträger) nachgewiesen, die abwärts wachsend erst dann Wurzelhauben bilden, wenn sie den Boden berühren (vergl. II. Buch, Lycopodiaceen).

So treten also Uebergangsbildungen zwischen Wurzeln und Blattsprossen selbst bei den Pflanzen mit hochdifferenzirter Gliederung auf. Aber auch bei den Algen ist der Thallus oft durch Haftorgane an sein Substrat befestigt, die im Habitus und manchen functionellen Beziehungen sich mit Wurzeln vergleichen lassen, nicht nur bei den

grossen Fucaceen und Laminarien, sondern auch bei den einzelligen Vaucherien und Caulerpen. —

Mit Rücksicht auf die Begründung der am Schluss dieses Lehrbuchs dargestellten Descendenztheorie, ist es von grossem Gewicht, zu wissen, dass die morphologisch und physiologisch verschiedensten Glieder durch Uebergangsformen verbunden sind, und dass zumal bei den verzweigten Thallomen der Algen sich die Ausgangspunkte aller Differenzirungen höherer Pflanzen vorfinden. — Unterschiede, welche bei den Auszweigungen des Algenthallus nur schwach, unbestimmt und andeutungsweise auftreten, steigern sich bei den höheren Pflanzen mehr und mehr; was wir hier scharf definiren können, verschwimmt in's Unterschiedslose, wenn wir die einfacheren Thallophyten betrachten. Je mehr man es versucht, scharf definirte Begriffe für die einzelnen Formen aufzustellen, desto mehr überzeugt man sich, dass jede Definition, jede Begrenzung willkürlich ist, dass die Natur vom Unterschiedslosen schrittweise zum Verschiedenen, endlich zu Gegensätzen übergeht.

§. 23. Verschiedener Ursprung äquivalenter Glieder. 1) Die verschiedenen Glieder eines Pflanzenkörpers entspringen eines aus dem anderen; das Erzeugte kann dabei dem Erzeugenden gleichartig (homogen) oder ungleichartig (heterogen) sein. Im ersten Fall pflegt man die Entstehung neuer Glieder als Verzweigung, im anderen als Neubildung zu bezeichnen. Die Wurzel verzweigt sich z. B., indem sie neue Wurzeln, ein Spross, indem er neue Sprosse, ein Thallom, indem es neue Thallombildungen erzeugt; in demselben Sinne ist es auch als Verzweigung zu betrachten, wenn ein Blatt seitliche Blattgebilde hervorbringt. Dagegen produzirt der Stamm auch Blätter, Wurzeln, Haare; Blätter erzeugen nicht selten blattbildende Sprosse, zuweilen Wurzeln, meist Haare; blattbildende Knospen können auch aus Thallomen (Moose) und aus Wurzeln entstehen. — Da nun die morphologisch ungleichartigen Glieder: Stamm, Blatt, Wurzel, Trichom keineswegs absolut, sondern nur gradweise verschieden sind, so ist auch der Unterschied von Verzweigung und Neubildung, von homogener und heterogener Gliederung nicht als Gegensatz, sondern nur als graduell gesteigerte Differenzirung der aus einander hervorwachsenden Glieder aufzufassen.

2) Der Ursprung neuer Glieder kann durch seitliche Sprossung oder durch Dichotomie eingeleitet werden. Seitliche Sprossung findet statt, wenn das erzeugende Glied (der Axengebilde) seinem bisherigen Längenwachsthum am Scheitel folgend unterhalb desselben Auswüchse bildet, die bei ihrer ersten Anlage schwächer sind, als der über ihnen liegende Theil des Axengebildes. Die Dichotomie (selten Polytomie) dagegen wird dadurch eingeleitet, dass das bisherige Längenwachsthum am Scheitel eines Gliedes aufhört, es treten auf der Scheitelfläche dicht neben einander zwei (oder mehr) neue Scheitel auf, die sich wenigstens anfangs gleich stark und in divergirenden Richtungen entwickeln. — Die seitliche Sprossung kann Gebilde erzeugen, welche dem Axengebilde gleichartig oder ungleichartig sind; so entstehen durch seitliche Sprossung aus dem Stamme Blätter, Wurzeln, Haare, Zweige, aus dem Blatt Blattzweige, Haare, zuweilen blattbildende Sprosse, selbst Wurzeln; die Dichomie dagegen erzeugt immer nur Gebilde, welche dem Erzeugenden gleichartig sind: die durch Dichotomie entstandenen Glieder oder Gabelzweige einer Wurzel sind beide Wurzeln, die eines blattbildenden Sprosses beide blattbildende Sprosse, die eines Blattes beide Blattgebilde; die Dichotomie fällt also immer unter den Begriff der Verzweigung im oben genannten engeren Sinne.

Die dichotomische Verzweigung ist bei den Thalluspflanzen, zumal den Algen und niederen Lebermoosen sehr verbreitet, bei den Phanerogamen kommt sie wahrscheinlich niemals vor, unter den Gefässkryptogamen scheint sie bei den Farnen (z. B. den Blättern von Platycerium alcicarne) vorzukommen, die alleinige Verzweigung ist sie aber an allen Sprossen und Wurzeln der Selaginellen, Lycopodien und den Wurzeln der Isoëten. (Weiteres über seitliche Verzweigung und Dichotomie siehe am Schluss dieses § und in § 24.

3) Der Ursprung seitlicher Glieder, mögen sie dem Erzeugenden gleichartig oder ungleichartig sein, ist entweder exogen oder endogen; jenes, wenn sie durch seitliches Auswachsen einer oberflächlichen Zelle oder eines auch die äusseren Gewebeschichten umfassenden Zellencomplexes angelegt werden, wie alle Blätter und Haare und die meisten normalen blattbildenden Sprosse; endogen ist die Entstehung eines Gliedes, wenn es schon bei seiner ersten Anlage von einer Gewebeschicht des erzeugenden Gliedes bedeckt ist; so bei allen Wurzeln, sämmtlichen Seitensprossen der Equiseten und bei den Adventivknospen.

4) Seitliche Glieder irgend einer Art werden an dem sie erzeugenden Axengebilde fast immer in Mehrzahl und zwar nach und nach in Wiederholung gebildet, weil das erzeugende Gebilde einer Längsaxe nachwächst, längs welcher die Bedingungen zu gleichartigen, äquivalenten Auswüchsen sich wiederholen. Dem entsprechend erzeugt der Stamm, so lange er am Scheitel fortwächst, Blätter, Haare, oft auch Wurzeln und meist Seitensprosse in grosser Zahl nach einander; Wurzeln bilden meist nach und nach viele Seitenwurzeln, Blätter die sich verzweigen, meist mehrere Lacinien. Hört das Scheitelwachsthum frühzeitig auf, so ist auch die Zahl der Seitenglieder beschränkt: so produzirt der kurze Hauptstamm von Welwitschia mirabilis nur zwei Blätter; bei sehr langsamem Längenwachsthum des Stammes unterbleibt zuweilen die Bildung von Seitensprossen aus ihm ganz, wie bei Isoëtes, Botrychium und Ophioglossum.

5) Ein Axengebilde kann die unter sich äquivalenten Seitenglieder so erzeugen, dass jedesmal auf einer Querzone nur eines oder aber mehrere entstehen; im ersten Falle nennt man die wiederholt gebildeten Glieder vereinzelte, im andern bilden alle auf einer Querzone entstehenden gleichartigen Glieder einen Quirl oder Wirtel. Blätter treten sehr häufig, Sprosse seltener, Wurzeln zuweilen (in den Hauptwurzeln der Phanerogamen) in Quirlen auf. — Innerhalb desselben Quirls können die Glieder gleichzeitig (simultan) entstehen, wie die Blumenblätter und Staubfäden vieler Blüthen, die Laubblattquirle vieler Phanerogamen; oder die Glieder eines Quirles sind succedan, wie die der Characeen und Salvinien. — Ein Quirl ist ein echter, wenn die Querzone des Axengebildes ursprünglich eine solche ist, wie bei den beiden letztgenannten Pflanzen und bei vielen Blüthen; unechte Quirle entstehen dagegen an Querzonen, die selbst erst durch Verschiebung der Axe und ungleichartiges Wachsthum derselben hervorgebracht werden; so bei den Equiseten, wo Blätter, Wurzeln und Sprosse aus Querzonen entstehen, die ihrerseits durch Verschiebung je dreier Stammsegmente sich bilden [1]).

---

1) Die drei Segmente eines Umlaufs stehen anfangs verschieden hoch, ordnen sich aber, wie Rees zeigte, sofort in eine Querzone, die nach aussen einen Ringwulst, die Blattanlage, bildet (vergl. II Buch, Equiseten).

6) Unter sich gleichartige, äquivalente Seitenglieder entstehen an dem gemeinschaftlichen Axengebilde gewöhnlich in acropetaler oder basifugaler Ordnung, d. h. jedes jüngere Glied ist dem Scheitel näher, als jedes ältere; von unten nach oben zählend erhält man die Altersreihe der Glieder. Die hinreichend nahe unter dem fortwachsenden Scheitel aus dem Vegetationspunkt eines Axengebildes entstehenden Seitenglieder sind, wie es scheint, immer acropetal, die Anordnung wird aber gestört, wenn die Verlängerung am Scheitel aufhört, während am Urmeristem unter ihm noch Neubildungen stattfinden, wie in manchen Blüthen; weiter hinter dem fortwachsenden Scheitel des Axengebildes entstehende Seitenglieder sind zuweilen, nicht immer acropetal. Da die Verzweigung und Neubildung seitlicher Glieder aus dem Vegetationspunkt bei fast allen Pflanzen vorkommt und durch ihre regelmässige Wiederholung in bestimmten Punkten der fortwachsenden Axe für die Architectonik der Pflanze maassgebend ist, so kann sie als die normale betrachtet werden, gegenüber der adventiven Erzeugung von Gliedern, die an älteren Theilen des Axengebildes, entfernt vom Scheitel und ohne bestimmte Ordnung erfolgt: solche Neubildungen sind für die Architectonik der Pflanze gleichgiltig, überzählig (adventiv), wenn sie auch physiologisch oft sehr wichtig sind. — Adventive Sprosse entstehen meist im Inneren neben den Fibrovasalsträngen des Sprosses, Blattes oder der Wurzel, sind also endogen; daraus folgt aber nicht, dass alle endogenen Sprosse adventiv sind; die sämmtlichen Sprosse der Equiseten entstehen endogen, sind aber nicht adventiv, da sie im Urmeristem unter dem Scheitel der Muttersprosse und in ganz bestimmter Ordnung erzeugt werden; ebenso wenig sind alle Wurzeln adventiv, obgleich sie im Inneren des Stammes, der Blätter oder Wurzeln entstehen; nur wo sie an älteren Theilen auftreten, sind sie adventiv; wenn sie dicht hinter der fortwachsenden Spitze einer Mutterwurzel oder eines Stammes entstehen, sind sie streng acropetal geordnet und eben darum nicht adventiv. — Wächst ein Glied an einer basalen Zone und erzeugt es aus dieser Seitenglieder, so können sie basipetal geordnet sein, d. h. jedes jüngere Seitenglied ist der Basis näher als jedes ältere; so die Sporangien an der Columella der Hymenophyllaceen (nach Mettenius) und die Lacinien der Blätter von Myriophyllum.

7) Wenn sich bei höheren Pflanzen ein neues Individuum bildet, welches zu dauernder und selbstständiger Vegetation bestimmt ist, so constituirt sich zunächst eine blätterbildende Axe, ein Spross, an welchem dann Wurzeln, Haare, Seitensprosse auftreten. Bei allen Gefässpflanzen entsteht dieser erste Spross (der Hauptstamm) unmittelbar aus dem geschlechtlich erzeugten Embryo, es scheint sogar, dass der äusserlich ungegliederte Embryo selbst schon als primäre Sprossaxe zu betrachten ist [1]); bei den Moosen dagegen verwandelt sich der geschlechtlich erzeugte Embryo in die sogen. Moosfrucht, ein Gebilde ohne Blätter, ohne Wurzeln und Zweige, das nur die Sporenbildung besorgt; dagegen constituirt sich eine neue Moospflanze dadurch, dass aus einem Zweige des allmählichen Protonemas ein blättertragender Spross sich bildet, der sich verzweigt und bewurzelt (mit Wurzelhaaren) und selbständig ernährt. — Der zuerst entstandene (primäre) Spross, der dann alle andern Sprosse und Wurzeln bildet, wird als Hauptspross, sein Stammtheil als Hauptstamm bezeichnet, wenn er sich stärker entwickelt als

1) Man vergl. darüber das bei den Rhizocarpeen und Angiospermen Gesagte im II. Buch.

alle seine Seitensprosse, wie bei den meisten Farnen, Cycadeen, Coniferen, Palmen und Amentaceen. Der Hauptspross erzeugt Seitensprosse erster Ordnung, diese solcher von zweiter Ordnung u. s. w. — Indessen geschieht es häufig, dass Seitensprosse irgend einer Ordnung selbständig werden, sich bewurzeln und vom Hauptspross ablösen; sie nehmen dann die Eigenthümlichkeiten des Hauptsprosses an und können ebenso wie dieser als Hauptsprosse betrachtet werden; es kommt aber sogar vor, dass der primäre Spross selbst frühzeitig verkümmert, dass aber aus ihm neue Sprossgenerationen hervorgehen, die nach und nach immer stärker werden, wie bei vielen Zwiebelpflanzen, Knollengewächsen. — Sprosse, welche sich in wenig entwickeltem Zustand von der Mutterpflanze ablösen und dann sich selbständig ernährend weiter wachsen, indem sie die Eigenthümlichkeiten des Hauptsprosses wiederholen, werden Brutknospen genannt; nicht selten sind es Adventivsprosse, aber auch solche von normaler Entstehung können Brutknospen werden, wie die Brutzwiebeln vieler Alliumarten.

Da über den Ursprung der Blätter, Haare und Wurzeln das Wichtigste bereits gesagt und im Einzelnen erläutert ist (§ 20, 21, 22), so erübrigt hier nur noch, etwas näher auf den verschiedenen Ursprung der blattbildenden Sprosse einzugehen.

a) Die Entstehung blattbildender Axen aus Thallomen (ohne Vermittlung einer Eizelle) findet sich nur bei den Moosen, besonders den Laubmoosen. Aus den

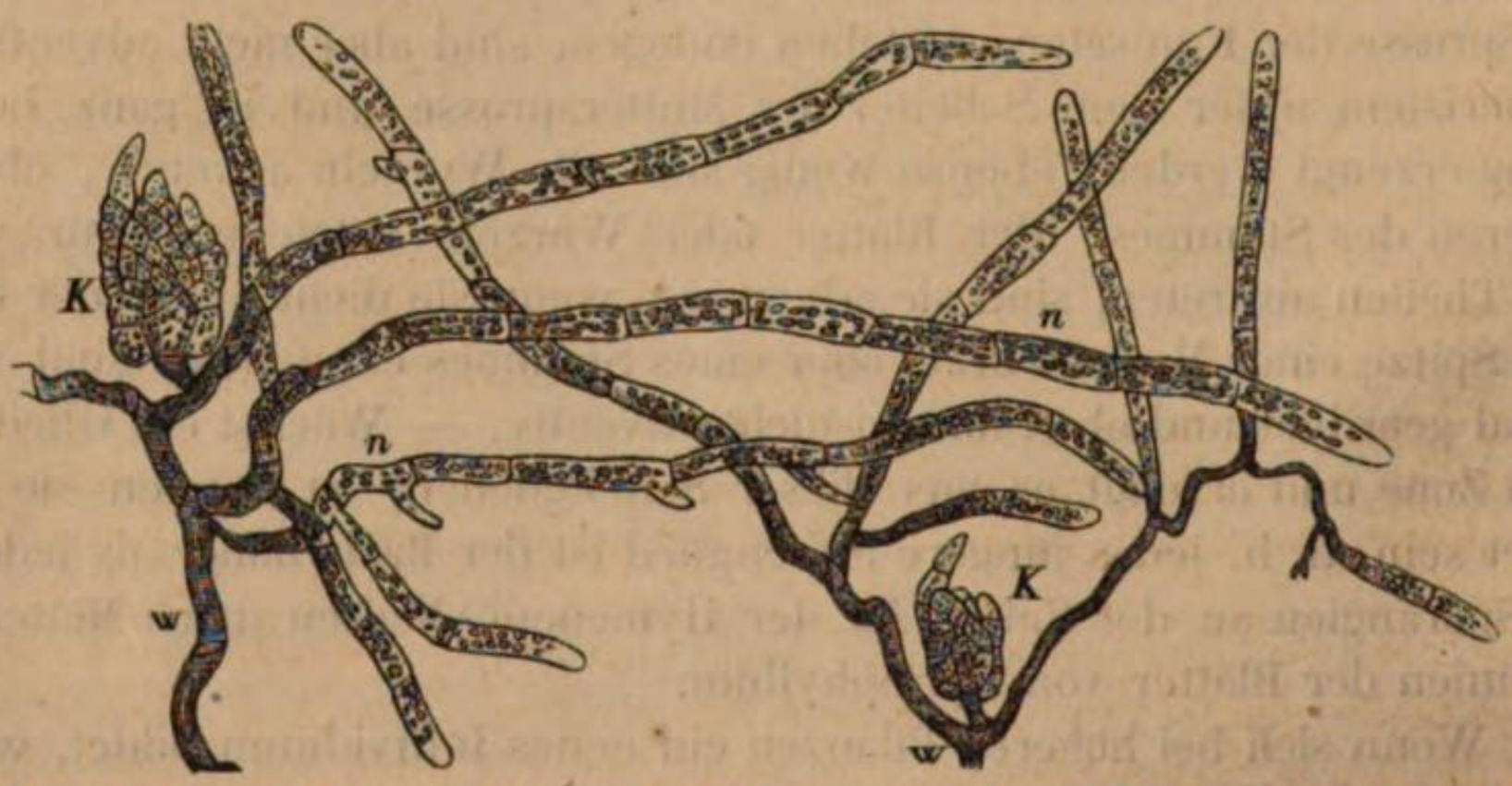


Fig. 118. Mnium hornum (50); *w w* Theile von Wurzelhaaren erwachsener Pflanzen, welche bei umgekehrter Lage eines Rasens in feuchter Luft die Protonema-Fäden *n n* getrieben haben; an diesen bilden sich die Laubknospen *K K*.

Sporen derselben, aber auch aus den Wurzelhaaren und anderen Theilen entwickeln sich confervenartige, gegliederte, am Scheitel fortwachsende, aus den Gliederzellen sich verzweigende Fäden (Fig. 118 *n n*), welche oft lange Zeit selbständig sich ernährend fortwachsen und eher oder später kurze Seitenzweige, gewöhnlich an der Basis längerer Zweigfäden hervorbringen; die Scheitelzelle, die sonst immer durch Querwände Fadenglieder erzeugt, wird hier durch schiefe Wände getheilt und constituirt sich so zu einer gewöhnlich dreiseitig pyramidalen Stammscheitelzelle, deren schiefe Segmente sofort zu Blättern auswachsen, und so entstehen kurzgestielte Laubknospen (*K K* in Fig. 118), die sich alsbald durch Wurzelhaare bewurzeln und zu selbständigen Moosstämmchen heranwachsen.

b) Aus Blättern entstehen Laubsprosse bei vielen Farnen, zumal dann, wenn die Verzweigung des Stammes selten oder gar nicht stattfindet, wie bei Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, Pteris aquilina u. a. Bei diesen Arten entspringen die Knospen einzeln aus den unteren Theilen der Blattstiele, mehr oder minder hoch über der Insertion. Bei anderen Formen ist es die Blattspreite (Lamina), welche meist zahlreiche Knospen

erzeugt, gewöhnlich in den Axeln der Lacinien wie bei Asplenium decussatum (Fig. 119), Aspl. Bellangeri, Aspl. caudatum, Ceratopteris thaliotroides, oder auf den Blattflächen selbst wie bei Asplenium furcatum u. a. — In allen diesen Fällen sind die blattbürtigen Knospen exogenen Ursprungs und die an den Blattstielen der zuerst genannten Arten entstehen schon frühzeitig, wenn die Blätter noch sehr jung sind, aus einzelnen Oberflächenzellen derselben [1]). — Diese Sprosse bewurzeln sich schon, wenn sie noch mit dem Mutterblatt im Zusammenhange sind, lösen sich eher oder später ab (bei Aspidium filix mas und Pteris aquilina oft erst nach Jahren, wenn sie schon bedeutend erstarkt sind und die Basis des Mutterblattes endlich abstirbt und verweset).

Fig. 119. Asplenium decussatum; mittlerer Theil eines erwachsenen Blattes, dessen Mittelrippen *st* die Lacinien *l l* trägt; an der Basis der einen ist die Knospe *K* entstanden, die auch bereits eine Wurzel getrieben hat (nat. Gr.).

Auch bei Phanerogamen kommen blattbürtige Knospen, wenn auch viel seltener, vor; am bekanntesten sind die in den Blattrandkerben von Bryophyllum calycinum häufig auftretenden; sie entstehen hier nach Hofmeister [2]) schon vor völliger Entfaltung des Blattes als kleine Massen von Urparenchym in den tiefsten Stellen der Blatteinschnitte; bei der im Wasser lebenden Utricularia vulgaris entstehen nach Pringsheim [3]) kümmerliche Sprosse meist in der Nähe des Winkels der Blattverzweigungen; in beiden Fällen sind diese Sprosse exogenen Ursprungs. In dieser Beziehung ist Nichts bekannt über die blattbürtigen Knospen bei Atherurus ternatus, Hyacinthus Pouzolsii (nach Döll, Flora von Baden, 348).

c) Die aus Wurzeln entspringenden Adventivsprosse sind immer endogen, sie entstehen in der Nähe der Fibrovasalstränge oder im Cambium; so bei Ophioglossum, Epipactis microphylla, Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus tremula, Pyrus Malus (nach Hofmeister).

d) Adventivknospen entstehen ferner endogen unter besonderen Umständen aus älteren abgetrennten Blättern, Stamm- und Wurzelstücken, zumal wenn diese feucht und dunkel gehalten werden, worauf die Vermehrung vieler Pflanzen in den Gärten beruht, wie die der Begonien aus Blättern, der Marattien aus ihren dicken Nebenblättern u. s. w. Auch aus alten Stämmen von Holzpflanzen kommen zuweilen Adventivknospen in Menge zum Vorschein, besonders wenn sie über der Wurzel quer abgeschnitten sind, aus dem zwischen Rinde und Holz hervortretenden Wulst; die aus alten Stämmen von Dicotylen und Monocotylen hervorbrechenden Zweige sind aber oft nicht echte Adventivsprosse, sondern alte zurückgebliebene schlafende »Augen«, die früher als normale, exogene Axelknospen angelegt wurden, als der Stamm selbst noch im Knospenzustand sich befand; sie werden bei dem Dickenwachsthum des Stammes von der Rinde eingehüllt und führen eine kümmerliche Existenz, bis sie durch einen günstigen Zufall, z. B. die Wegnahme des Stammes über ihnen, zu kräftigem Wachsthum veranlasst werden (Hartig).

---

1) Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der gef. Kryptog. II. Leipzig 1857.
2) Hofmeister, Handbuch: allgem. Morphol. p. 423.
3) Pringsheim: zur Morphologie der Utricularien in Monatsber. d. k. Acad. d. Wiss. Berlin 1869.

e) Ausschliesslich aus der befruchteten Eizelle, dem Embryo, entsteht der blattbildende Spross bei der Gattung Isoëtes, der weder normale Seitenknospen aus dem Stamm, noch blattbürtige oder wurzelbürtige, noch irgend welche Adventivknospen bildet.

f) Die normale Bildung von Seitensprossen aus dem Urmeristem des Vegetationspunkts der Muttersprosse ist nur bei den Equiseten endogen, sonst immer exogen. Die Equiseten stehen in dieser Hinsicht ganz allein da im Pflanzenreich: mit Ausnahme des schwächlichen, primären Sprosses, der sich aus dem Embryo entwickelt, sind alle ihre Seitensprosse endogenen Ursprungs (Fig. 120 *KK'*); sie entwickeln sich aus einer Zelle im Inneren des Stammgewebes nahe am Vegetationspunkt, etwas später als die jüngsten Blattwülste, und durchbrechen später die Basis der älteren Blattscheiden.

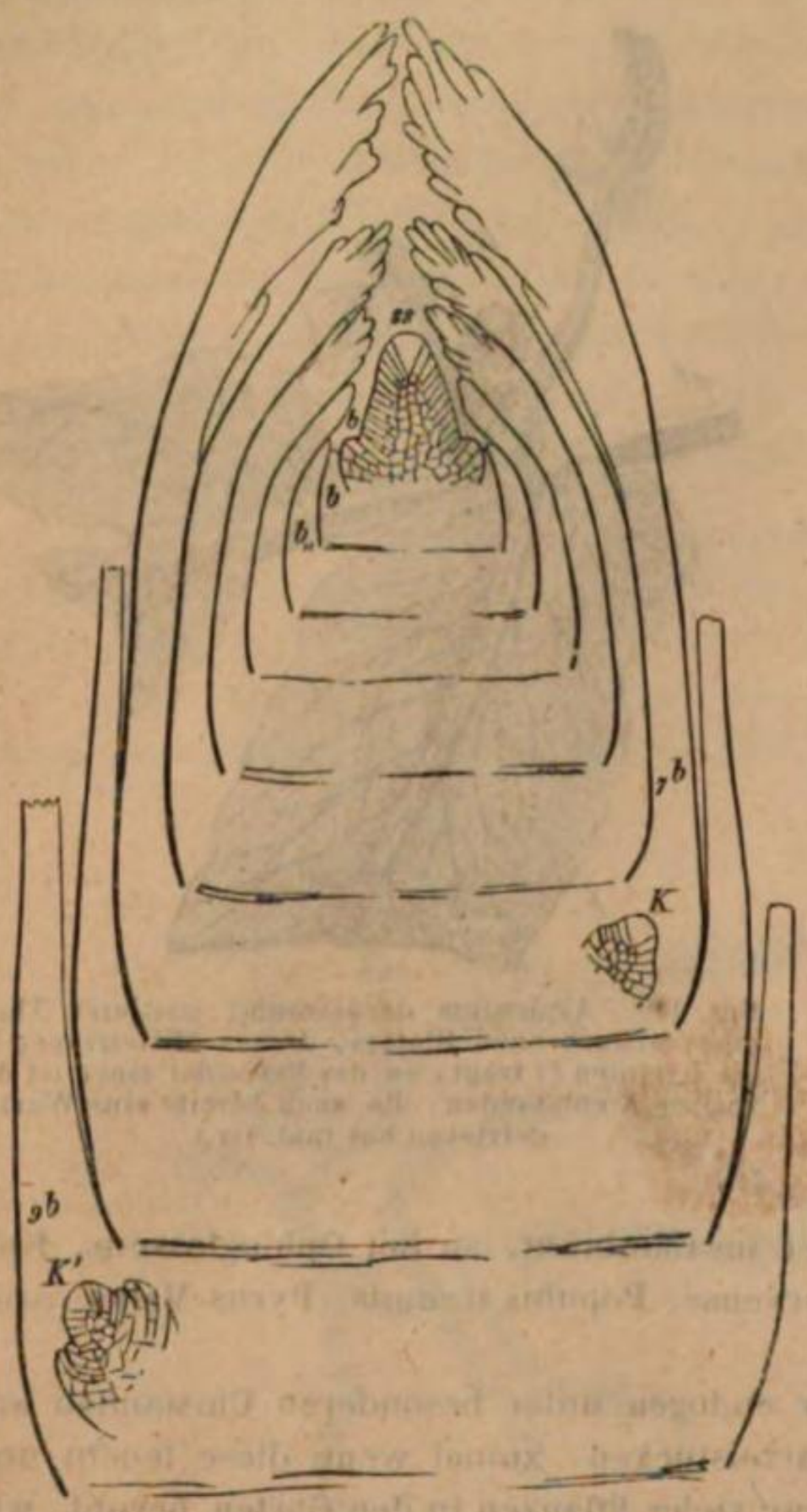


Fig. 120. Equisetum arvense; Längsschnitt einer unterirdischen Knospe im März; *ss* die Scheitelzelle des Stammes, *b* bis *9b* dessen Blätter; *K K'* zwei durch den Schnit getroffene endogene Seitenknospen. Die jüngsten Knospenanlagen aber finden sich schon bei *b''* und wahrscheinlich werden sie noch höher oben angelegt (50).

Mit dieser Ausnahme sind alle normalen, am Vegetationskegel oder in seiner Nähe (in der Knospe) des Muttersprosses erzeugten Seitensprosse exogen, gleich den Blättern.

g) Die normal unter dem fortwachsenden Scheitel eines Muttersprosses entstehenden Seitensprosse sind immer acropetal angeordnet, gleich den Blättern und zeigen dabei verschiedene räumliche, zeitliche und Zahlen-Beziehungen zu diesen.

α) Die Zahlen-Beziehung der Seitensprosse zu den mit ihnen an derselben Axe entstehenden Blättern ist insofern verschieden, als die Zahl der ersteren der der letzteren entweder gleich oder ungleich sein kann; ist die Zahl ungleich, so pflegen an derselben Axe mehr Blätter als Zweige zu entstehen; viel mehr z. B. bei den Moosen, Farnen, Rhizocarpeen, Cycadeen und Coniferen; dabei kann ein Zweig jedesmal dann entstehen, wenn eine ganz bestimmte Zahl von Blättern sich gebildet hat, wie bei vielen Moosen und manchen Farnen, oder die Zweigbildung erfolgt, wenn das Längenwachsthum des Hauptsprosses und seine Blattbildung zeitweilig aufhört, wie bei der Gattung Abies, um später wieder anzuheben. — Wenn die Blätter in Quirlen stehen, kann die Zahl der Seitensprosse der Zahl der Quirlglieder gleich sein, wie bei den Equiseten, oder sie ist geringer, wie bei den Characeen. — Nur selten ist die Zahl der Zweige grösser als die der Blätter, wie bei manchen Mono- und Dicotylen, wo oft 2 oder viele Seitenknospen neben einander (Fig. 22) oder übereinander oberhalb eines Blattes (Aristolochia sipho, Gleditschia u. a.) entspringen. — Bei den meisten Mono- und Dicotylen ist (abgesehen von den Blüthensprossen) die Zahl der Seitenzweige der der Blätter der Anlage nach gleich; gewöhnlich kommt aber nur eine viel geringere Zahl zur weiteren Entwickelung.

β) Die räumliche Beziehung zwischen dem Ursprung der Blätter und normalen Seitensprosse eines gemeinsamen Muttersprosses macht sich darin geltend, dass bei jeder Pflanze, bei jeder Pflanzenklasse eine constante Anordnung zwischen Blättern und Sprossen derart

stattfindet, dass die Sprosse entweder unter, oder neben, oder über den Blättern entstehen. Unter den Blättern entstehen [nach den scharfsinnigen Untersuchungen Leitgeb's[1])] die Seitensprosse bei den Moosen Fontinalis und Sphagnum, wahrscheinlich bei allen Laubmoosen; der Seitenspross entspringt nämlich (wie Fig. 106 *z* zeigt) aus dem unteren Theil eines Stammsegments, dessen oberer Theil zu einem Blatt ausgewachsen ist; bei Fontinalis

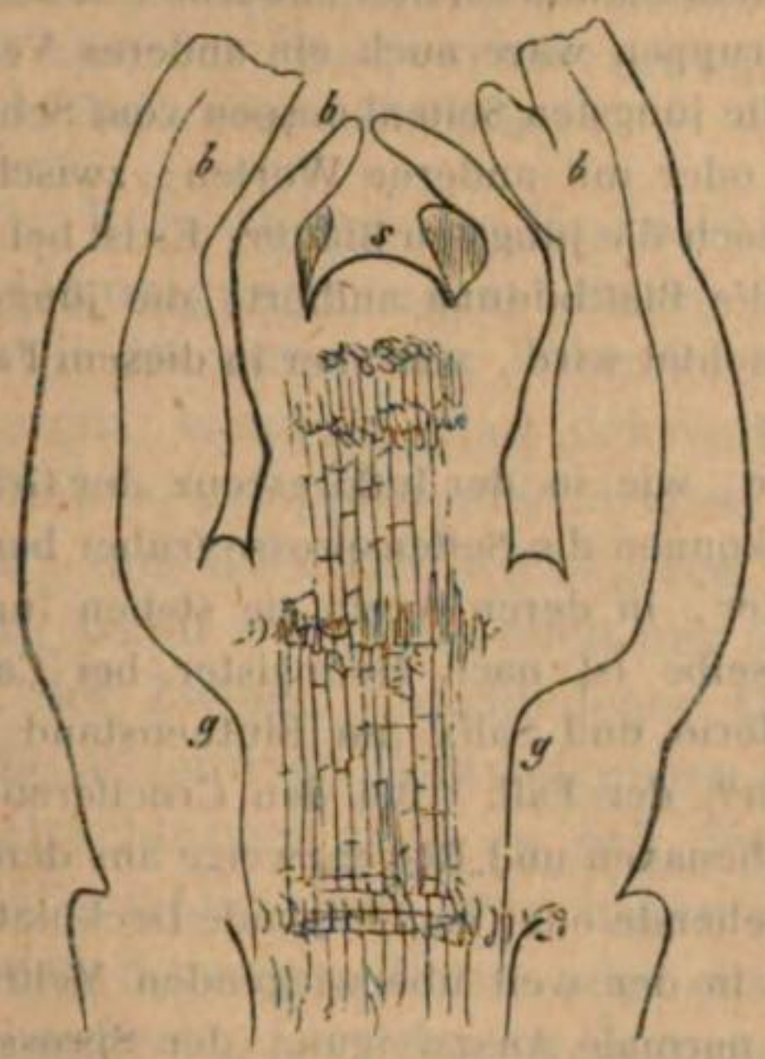


Fig. 121. Längschnitt der Scheitelregion eines Sprosses von Clematis apiifolia; *s* Stammscheitel; *b b* Blätter; *g g* die jüngsten Züge von Spiralgefässen, aus dem Stamm ununterbrochen in die Blätter ausbiegend.

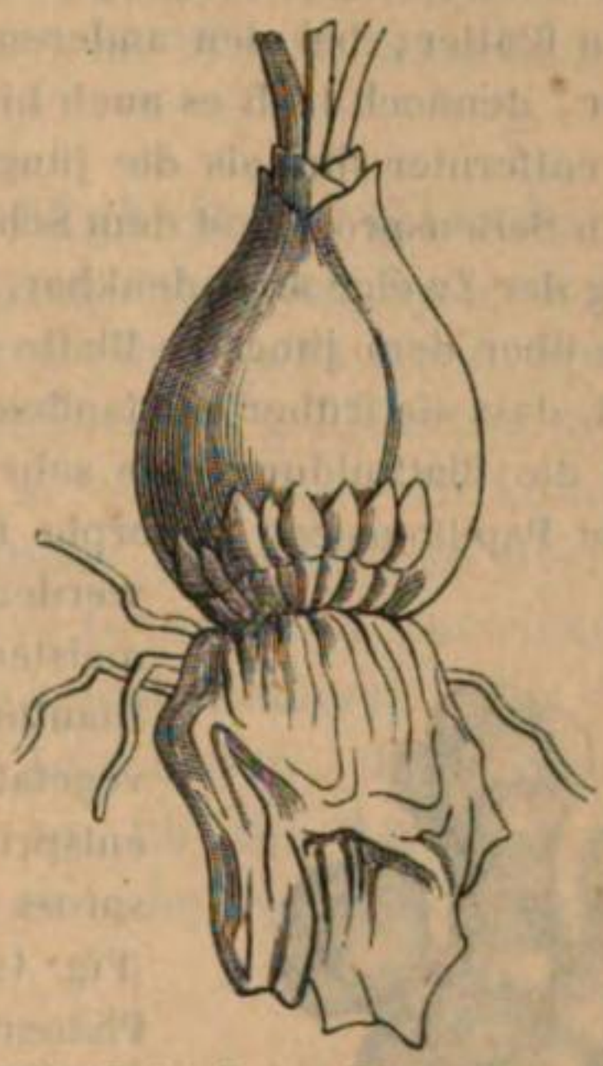


Fig. 122. Zwiebel von Muscari botrioides; eine untere Zwiebelschuppe (Blatt) ist zurückgeschlagen, um die zahlreichen in ihrer Axel neben einander stehenden Knospen zu zeigen.

unter der Mediane (symmetrisch theilenden Ebene) des Blattes, bei Sphagnum seitwärts unter der einen Blatthälfte. — Neben den Blättern, d. h. auf derselben Querscheibe des Stammes, rechts oder links von den Blättern, scheinen die Seitensprosse mancher Phanerogamen, z. B. die Blätter von Nuphar advena, zu entspringen, es ist aber in diesen und anderen Fällen noch unbekannt, wie die Sache bei der ersten Anlage sich verhält. Hält man bei den Blattscheiden der Equiseten jeden Zahn für ein Blatt, so stehen die Knospen zwischen und neben den Blättern; sie durchbrechen die Blattscheiden zwischen den Medianen der Zähne. — Bei den Charen und fast allen Mono- und Dicotylen aber entspringen die normalen Seitenzweige aus den Blattaxeln, d. h. oberhalb der Blätter, in dem spitzen Winkel, den das Blatt mit dem Stamm bildet (Fig. 121 und 123); gewöhnlich nur einer über der Mitte der Insertion, oder 2—3 über einander; zuweilen mehrere neben einander über der Mitte und rechts und links davon, wie in den Zwiebeln von Muscari (Fig. 122) und die Blüthen in den Deckblattaxeln der Musa-Arten. Solche Zweige werden Axelsprosse genannt; bei den Mono- und Dicotylen ist also die Verzweigung mit wenigen (und meist zweifelhaften) Ausnahmen axillär.

Fig. 123. Scheitelregion eines Hauptsprosses von Dictamus Fraxinella, von oben gesehen. *s* Scheitel des Hauptsprosses; *b*, *b*, *b* die jungen Blätter, *k*, *k* deren Axelknospen; die beiden jüngsten Blätter haben noch keine Axelknospen.

1) Leitgeb: Beitr. zur Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane in Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1868, Bd. 57 und 1869, Bd. 59.

γ) Abgesehen von manchen Inflorescenzen bei Phanerogamen gilt in Bezug auf das Zeitverhältniss die allgemeine Regel, dass die normalen Seitensprosse später auftreten als die jüngsten Blätter[1]; so ist es bei den Characeen, den Laubmoosen (nach Leitgeb), den Equiseten, den vegetativen Sprossen und meisten Inflorescenzen der Phanerogamen, wie die Fig. 106, 107, 109, 120, 121, 123 zeigen. Bei den Moosen liegt es in der Natur der Sache, dass die jüngsten Zweige von dem Stammscheitel entfernter stehen als die jüngsten Blätter; bei den anderen genannten Gruppen wäre auch ein anderes Verhältniss denkbar, dennoch trifft es auch hier zu, dass die jüngsten Seitenknospen vom Scheitel fast immer entfernter sind als die jüngsten Blätter, oder mit anderen Worten: zwischen dem jüngsten Seitenspross und dem Scheitel stehen noch die jüngsten Blätter. Es ist bei axillärer Stellung der Zweige aber denkbar, dass wenn die Blattbildung aufhört, die jüngste Axelsprosse über dem jüngsten Blatte stehend beobachtet wird, was aber in diesem Falle nicht beweist, dass sie früher entstanden sei als dieses.

Ist die Blattbildung eine sehr kümmerliche, wie in der Inflorescenz der Gräser und mancher Papilionaceen (Amorpha fruticosa), so können die Seitensprosse früher bemerklich werden als die Blätter, in deren Axeln sie stehen (nach Hofmeister l. c.); dasselbe ist nach Hofmeister bei Casuarina, Dianthus, Orchis Morio und Salix (im Blüthenstand oder an vegetativen Sprossen?) der Fall. Bei den Cruciferen endlich entspringen die Blüthenaxen und Rispenzweige aus dem Hauptspross ohne vorhergehende oder nachfolgende Deckblattbildung (Fig. 124). Da nun in der weit überwiegenden Mehrzahl der Phanerogamen alle normale Auszweigung der Sprosse axillär und nach Anlage der Blätter erfolgt, so können die obengenannten Ausnahmen nach den Grundsätzen der Descendenztheorie insofern als unerheblich gelten, als hier die betreffenden Blätter (Deckblätter, Stützblätter etc.) ihre physiologische Bedeutung verlieren, nutzlos werden und endlich ganz verschwinden, und in solchen Fällen pflegt auch sonst der morphologische Character, der einer ganzen Pflanzengruppe eigen ist, in einzelnen Fällen alterirt zu werden, wie z. B. die Embryonen und die vegetativen Sprosse der phanerogamen Schmarotzer zeigen.

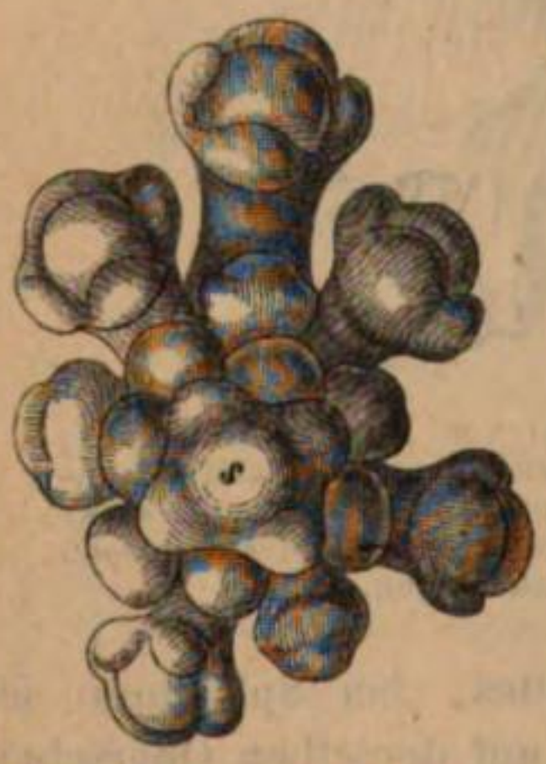


Fig. 124. Junge Inflorescenz von Isatis taurica, von oben gesehen; *s* Scheitel der Inflorescenzaxe; unterhalb desselben sprossen (in viergliedrigen Quirlen) die Blüthenknospen hervor, deren jüngste noch einfache blattlose Protuberanzen sind.

δ) Schon die Thatsache, dass Seitensprosse ganz gewöhnlich entfernter von dem Stammscheitel als die jüngsten Blätter entstehen, unterscheidet sie hinlänglich von den dichotomischen Verzweigungen, die immer nothwendig über dem jüngsten Blatte auftreten müssen; aber selbst wenn die Blattbildung später bemerklich wird als die Auszweigung, wie in den Inflorescenzen der Gramineen oder ganz unterbleibt, wie bei den Cruciferen, ist eine Verwechselung der seitlichen und dichotomischen Verzweigung nicht möglich, wenn wie in diesen Fällen, der Vegetationskegel die jüngsten Seitenaxen hoch überragt und gradlinig fortwächst (Fig. 107, 109); noch entschiedener tritt aber der Unterschied der seitlichen Entstehung der Zweige von der Dichotomie hervor, wenn die erzeugende Stammaxe mit einer breiten flachen Scheitelfläche endigt, wie bei den jungen Blüthenköpfen der Compositen; hier sind die Seitensprosse (die Blüthen) im Verhältniss zum Muttersprosse so klein, anfangs auch so weit von seinem Scheitel (dem Centrum der Scheitelfläche) entfernt, und so gleichmässig allseitig um diesen gestellt, dass gerade hier der Muttersprosse sich als das selbstän-

---

1) Hofmeister behauptet zwar das Gegentheil (Allgem. Morphologie 1868, p. 911); seitdem sind aber durch Leitgeb die Moose als Ausnahme nachgewiesen und ich finde bei vegetativen Sprossen und vielen Inflorescenzen der Phanerogamen überall junge Blätter oberhalb der jüngsten Axelknospen.

dige Centrum aller Neubildungen zu erkennen giebt, während es im Begriff der Dichotomie liegt, dass der Muttersprоss als solcher aufhört und zwei wenigstens anfangs gleich starke Sprosse an seiner Statt das Längenwachsthum in divergirenden Richtungen fortsetzen [1]).

Will man die seitliche Verzweigung aus dem Vegetationspunkt und die Dichotomie des Scheitels unter einem gemeinsamen Namen zusammenfassen, um sie so von den seitlichen Zweigbildungen aus älteren Stammtheilen, Blättern, Wurzeln zu unterscheiden, so empfiehlt sich der Ausdruck: Endverzweigung, den ich auch in der I. Aufl. dieses Buches schon in diesem Sinne verwendet habe.

§ 24. Verschiedene Entwickelungsfähigkeit der Glieder eines Verzweigungssystems. Durch die Verzweigung entstehen Systeme gleichnamiger Glieder: aus einer Wurzel wird ein Wurzelsystem, aus einem Spross ein Sprosssystem; wenn ein Blatt sich verzweigt, so giebt es ein gefiedertes, gefingertes, zertheiltes, gelapptes oder ausgeschnittenes u. s. w. Blatt. — Es kommt nun darauf an, uns über die wichtigeren Formverhältnisse eines solchen Systems zu orientiren, wenn wir einstweilen nur auf die relative Grösse und Entwickelungsfähigkeit der Zweige verschiedener Ordnung Rücksicht nehmen. Wir können hierbei die adventiven Verzweigungen ganz ausser Acht lassen, denn gerade bei diesen Betrachtungen zeigt es sich deutlich, dass sie für die Architectonik des Ganzen überzählig sind; wir haben es also nur mit dem am Ende eines fortwachsenden Sprosses, Blattes oder einer Wurzel auftretenden Auszweigungen, den Endverzweigungen zu thun.

Die Endverzweigungen lassen sich nun, wie schon § 23 (sub 2) gezeigt wurde, auf zwei Grundformen zurückführen, insofern das Verzweigungssystem entweder durch Dichotomie oder durch seitliche Sprossung zu Stande kommt; wir wollen Verzweigungssysteme der ersten Art selbst als Dichotomien, die der andern Art als Monopodien bezeichnen.

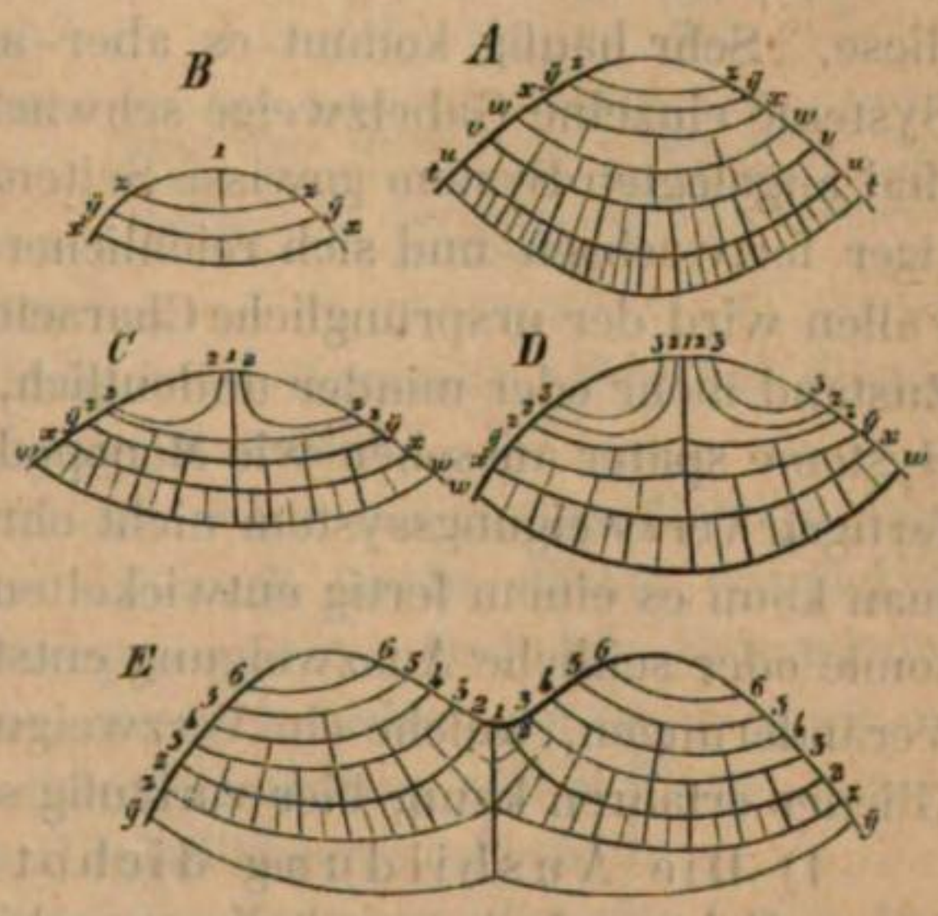


Fig. 125. Dichotomie des Thallus von Dictyota dichotoma nach Nägeli; Entwickelungsfolge nach der Reihe der Buchstaben *A*–*E*; die Buchstaben *t*—*z* bedeuten die Segmentirungen der Scheitelzelle vor ihrer Dichotomie; 1 ist die Theilungswand, durch welche die Dichotomie eingeleitet wird; 2, 3, 4, 5, 6 die Segmente der neuen Scheitelzellen.

Ein dichotomisches Verzweigungssystem wird nach der in § 23 gegebenen Definition dadurch hervorgebracht, dass das Wachsthum am Scheitel in der bisherigen Richtung aufhört und sich in zwei divergirenden Richtungen an zwei neu constituirten Scheitelpunkten, welche dicht neben dem vorigen entstehen, fortsetzt, wie z. B. Fig. 125 sehr deutlich zeigt [2]). Wir wollen die beiden neu auftretenden Zweige als Gabelzweige, das sie erzeugende Glied als Fussstück (Podium) der Bifurcation bezeichnen. Es liegt in der Natur der Sache, dass jedes

---

1) Hiermit erledigt sich auch das in der ersten Aufl. p. 156 oben Gesagte.

2) Da es sich hier um strengere Anwendung des Begriffes »Wachsthumsrichtung« handelt, so vergl. man den § über Wachsthumsrichtung und Symmetrie weiter unten.

Fussstück nur eine Gabelung bildet; jeder Gabelzweig aber kann wieder zum Fussstück einer neuen Bifurcation werden [1]).

Ein Monopodium entsteht, wenn das erzeugende Gebilde, seiner bisherigen Wachsthumsaxe folgend, an seinem Scheitel fortwächst, während unterhalb desselben seitliche gleichnamige Gebilde in acropetaler Reihenfolge hervorwachsen, deren Längsaxen zu der des erzeugenden Gliedes schief oder quer gestellt sind. Das erzeugende Glied kann, da es während der Verzweigung fortwächst, zahlreiche Seitenglieder bilden; für diese alle ist es das gemeinsame Fussstück; daher der Name Monopodium (Fig. 109, 113, 124). Jeder Seitenzweig kann sich abermals nach demselben Modus verzweigen und somit zu einem Monopodium zweiter Ordnung werden. Sowie also die Dichotomie aus zahlreichen Gabelungen, so kann ein Monopodium aus mehreren Ordnungen monopodialer Verzweigungen bestehen.

Diese Begriffsbestimmungen beziehen sich nur auf die erste Anlage der Verzweigungen, auf die Knospenzustände der Verzweigungssysteme. Nicht selten wird sowohl bei den dichotomischen wie den monopodialen Systemen auch bei dem ferneren Wachsthum der ursprüngliche Character beibehalten, indem sich bei den Dichotomien die beiden Gabelzweige gleich stark entwickeln und gleichmässig verzweigen, bei den Monopodien die Hauptaxe immerfort stärker fortwächst, als ihre sämmtlichen Nebenaxen, sich auch reichlicher verzweigt als diese. Sehr häufig kommt es aber auch vor, dass bei einem dichotomischen Systeme einzelne Gabelzweige schwächer wachsen, oder dass bei einem monopodial angelegten System gewisse Seitenaxen bald nach ihrer Entstehung viel kräftiger fortwachsen und sich reichlicher verzweigen, als die Hauptaxe. In solchen Fällen wird der ursprüngliche Character des Verzweigungssystems im entwickelten Zustand mehr oder minder undeutlich, es kommt vor, dass dichotomisch angelegte Systeme später aussehen wie Monopodien und umgekehrt. Man darf also aus dem fertigen Verzweigungssystem nicht ohne Weiteres auf seine Entstehung schliessen, man kann es einem fertig entwickelten System nicht ansehen, ob es durch Dichotomie oder seitliche Auszweigung entstanden ist. Es mögen daher die wichtigsten Veränderungen, welche ein Verzweigungssystem während der Ausbildung seiner Glieder erfahren kann, hier vorläufig schematisch vereinfacht vorgeführt werden.

1) Die Ausbildung dichotomischer Systeme kann gabelig oder sympodial stattfinden; gabelig ausgebildet nenne ich das System, wenn bei jeder Bifurcation die beiden Gabelzweige sich gleich stark ausbilden wie in Fig. 126 *A*. — Sympodial ausgebildet ist das dichotomische System dann, wenn bei jeder

---

1) Bei den Kryptogamen mit Scheitelzelle könnte man verlangen, dass die Dichotomie nothwendig durch Längstheilung der Scheitelzelle wie in Fig. 125 eingeleitet werde. Es ist jedoch denkbar, dass eine echte Dichotomie auch ohne das zu Stande kommt, wenn nämlich die alte Scheitelzelle sofort nach Entstehung einer neuen neben ihr die Richtung ihres Längenwachsthums ändert, so dass also beide Scheitel von der bisherigen Wachsthumsrichtung divergiren; die alte Scheitelzelle repräsentirt dann den Scheitel einer neuen Wachsthumsrichtung, und darauf scheint es mir bei der Unterscheidung von Dichotomie und Monopodium vorwiegend anzukommen; mutatis mutandis würde diess auch für die Phanerogamen ohne Scheitelzelle gelten, wenn hier überhaupt Fälle vorkämen, die man als Dichotomien deuten könnte, da die Auszweigung hier meiner Ansicht nach überall seitlich, monopodial ist, bei Blättern, Wurzeln und Sprossen. Vergl. den Schluss des § 23.

Bifurcation ein Ast sich stärker als der andere entwickelt; in diesem Falle bilden die Fusstücke der consecutiven Bifurcationen scheinbar einen Hauptspross, an welchem die schwächeren Gabeläste wie seitliche Sprosse erscheinen (Fig. 126 *B*, *C*); der scheinbare Hauptspross, der factisch aus den Fussstücken consecutiver Gabelungen besteht, mag desshalb als Scheinaxe oder Sympodium [1]) bezeichnet werden; so ist bei *B* das Sympodium aus den linken Gabelästen *l*, *l*, *l*, bei *C* aus abwechselnd linken und rechten Gabelästen *l*, *r*, *l*, *r* zusammengesetzt. Ob der in *B* repräsentirte Fall, den man wegen seiner Aehnlichkeit mit gewissen monopodialen Systemen als schraubelähnliche (bostrychoide) Dichotomie bezeichnen könnte, wirklich vorkommt, ist fraglich (wahrscheinlich jedoch am Blatt von Adianthum pedatum); dagegen ist die Ausbildung wie in Fig. 126 *C* bei den Selaginellensprossen allgemein und sie kann wegen ihrer Aehnlichkeit mit manchen monopodialen Systemen als wickelähnliche (cicinnale) Dichotomie bezeichnet werden.

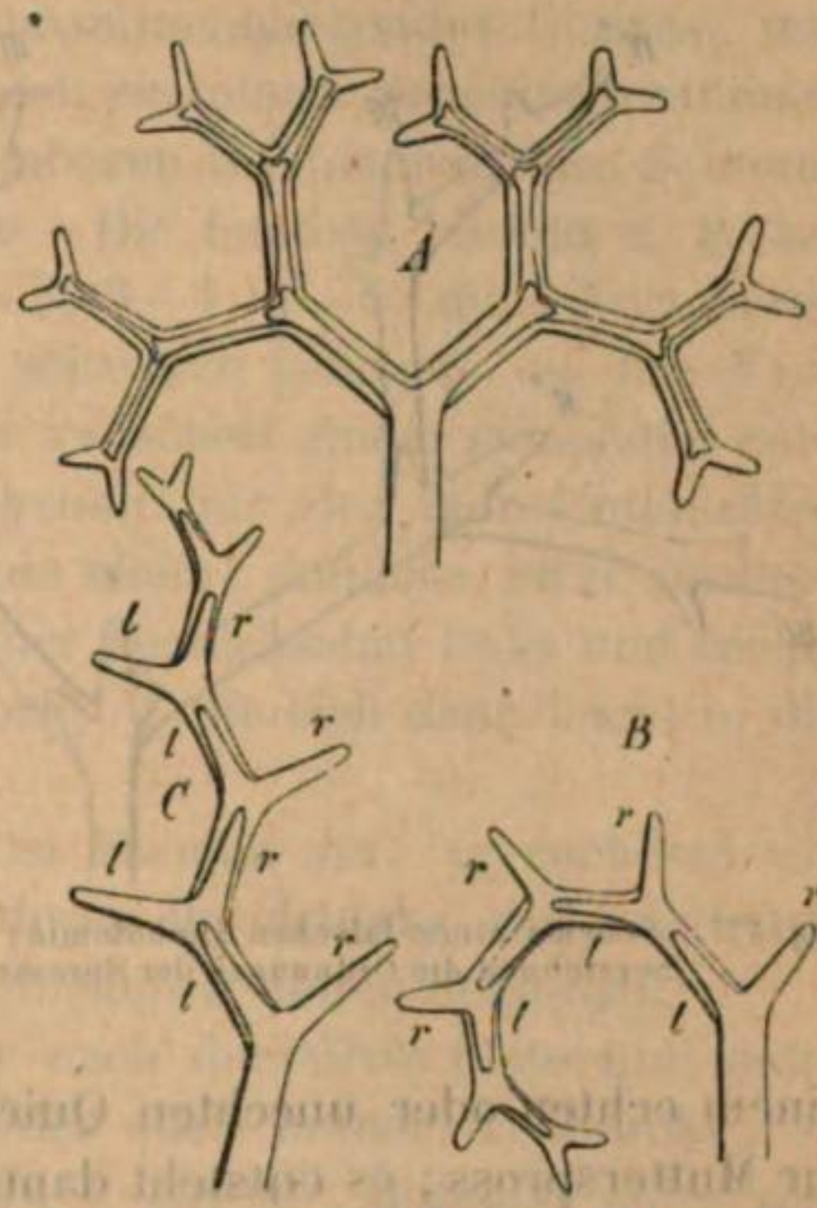


Fig. 126. Schema für die verschiedene Ausbildung einer Dichotomie; *A* eine gabelig ausgebildete, *B* eine schraubelähnliche (bostrychoide), *C* eine wickelähnliche (cicinnale) Dichotomie.

2) Ein monopodial angelegtes Verzweigungssystem kann sich racemös oder cymös ausbilden; die cymöse Ausbildung kann ihrerseits scheinbar dichotomisch (auch scheinbar polytomisch) oder sympodial sein [2]).

a) Ein racemöses System kommt zu Stande, wenn bei monopodialer Anlage der schon ursprünglich stärkere Muttersprоss sich auch fortan stärker entwickelt als alle Seitensprosse, und wenn jeder Seitenspross erster Ordnung sich wieder ebenso verhält bezüglich seiner Seitensprosse zweiter Ordnung u. s. w., wie es sehr deutlich z. B. bei den Stämmen der meisten Coniferen (zumal Pinus, Araucaria u. a.) und den zertheilten Blättern der Umbelliferen hervortritt.

b) Die cymöse Ausbildung eines monopodialen Systems oder eine Cyma besteht darin, dass jeder anfangs schwächere Seitenspross frühzeitig anfängt stärker zu wachsen als der Muttersprоss oberhalb seiner Ursprungsstelle und in Folge dessen auch sich stärker verzweigt als dieser, der dann gewöhnlich bald aufhört sich zu verlängern. Man unterscheidet zwei Hauptformen der Cyma, je nachdem eine Scheinaxe (Sympodium) zu Stande kommt oder nicht.

α) Wenn unterhalb des fortwachsenden Endes jedes Sprosses zwei oder drei oder mehr Seitensprosse entstehen, die sich nach verschiedenen Richtungen hin

---

1) Abweichend von meiner Ansicht in der ersten Auflage, halte ich es jetzt doch für zweckmässiger, nur die Scheinaxe selbst, nicht das ganze Verzweigungssystem als Sympodium zu bezeichnen; so auch bei den monopodial angelegten Systemen.

2) Auch hier weiche ich von der Namengebung der ersten Aufl. ab, nicht weil jene unrichtig wäre, sondern weil so eine grössere Leichtigkeit in der Ausdrucksweise erzielt wird.

stärker entwickeln als ihr Muttersprоss, der bald zu wachsen aufhört, so entsteht eine falsche Dichotomie oder Trichotomie oder Polytomie; Fig. 127 versinnlicht z. B. die Bildung einer falschen Dichotomie; der Spross I erzeugt die anfangs schwächeren, bald aber stärker wachsenden Sprosse II′ und II″, während I zu wachsen aufhört; ebenso verhält es sich mit III′ und III″. — Derartige falsche Dichotomien, die in Blüthenständen der Phanerogamen häufig vorkommen, werden nach Schimper als Dichasien bezeichnet. — Statt zwei nach entgegengesetzten Richtungen hinauswachsender Seitenzweige können aber auch drei oder mehr in einem echten oder unechten Quirl stehende Sprosse sich stärker entwickeln als ihr Muttersprоss; es entsteht dann ein schirm- oder doldenartiges System, wie es zumal in den Inflorescenzen unserer einheimischen Euphorbien typisch ausgebildet ist; ein solches System kann cymöse Dolde genannt werden.

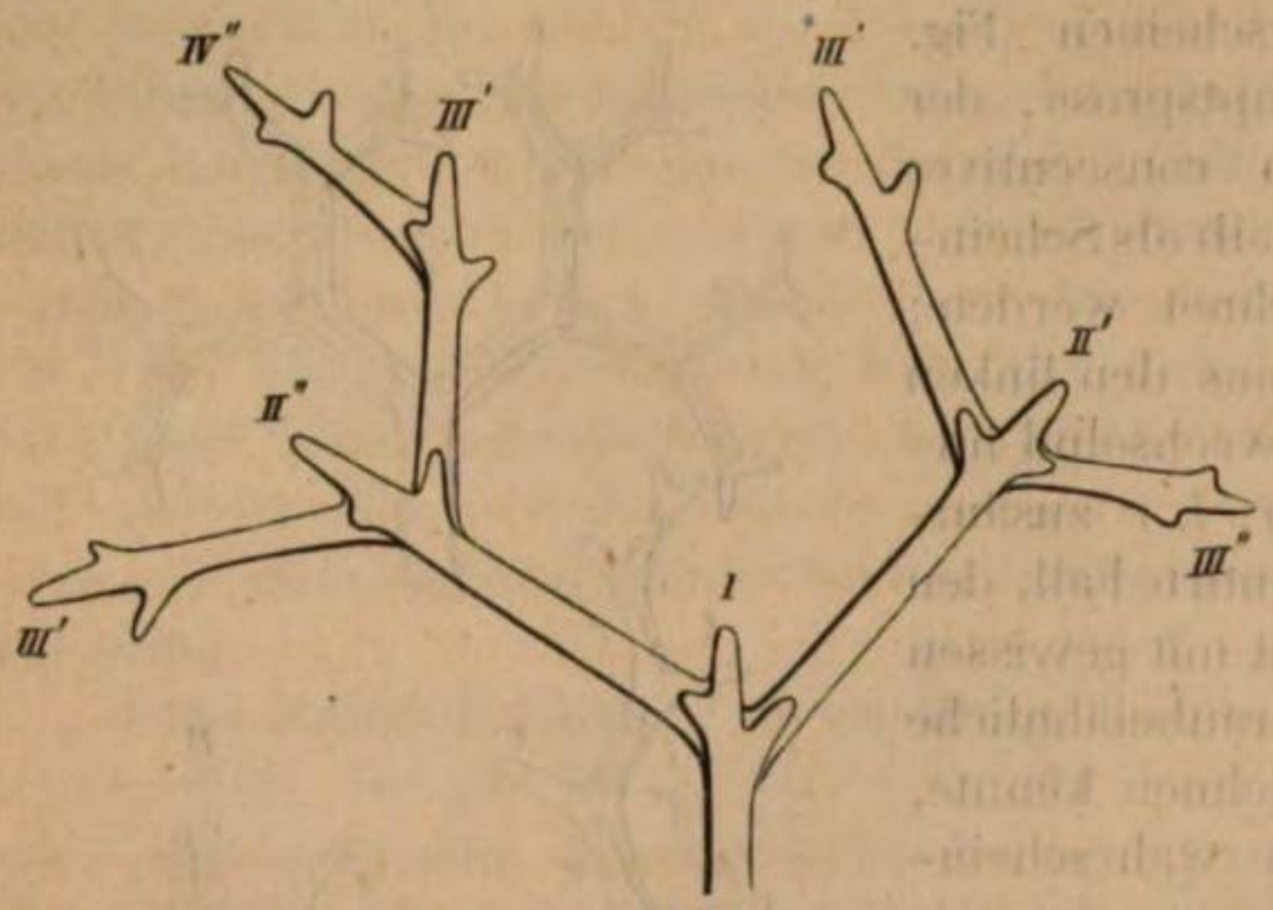


Fig. 127. Schema einer falschen Dichotomie; die römischen Zahlen bezeichnen die Ordnungen der Sprosse des Systems.

β) Die sympodiale Ausbildung monopodial angelegter Systeme kommt dann zu Stande, wenn jedesmal ein Seitenspross sich kräftiger entwickelt, als der über

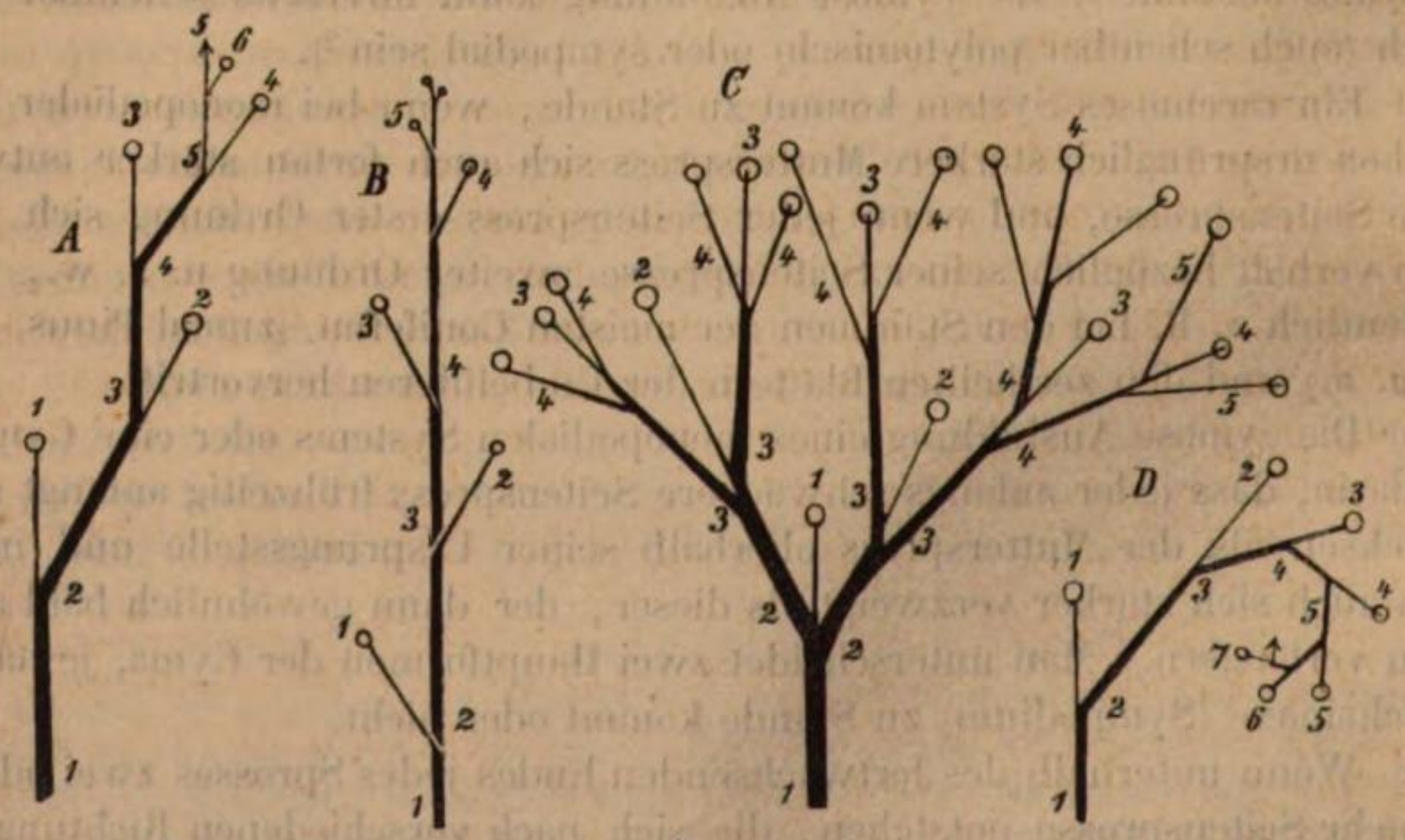


Fig. 128. Cymöse Verzweigungen schematisch dargestellt; *A*, *B* Wickel (Cicinnus), *C* Dichasium, *D* Schraubel (Bostryx). Die Zifferu bedeuten die Ordnungszahlen der aus einander hervorgehenden Seitensprosse.

seinem Ursprung liegende Theil seines Muttersprosses; wie z. B. Fig. 128 *A* zeigt, wo der Seitenspross 2, 2 kräftiger fortwächst als der Theil 2, 1 seines Muttersprosses u. s. f. Gewöhnlich entwickeln sich die Stücke sämmtlicher Sprossen, die unter ihrer seitlichen Auszweigung liegen, stärker als die Endstücke, was in

der Fig. durch die dickeren Linien angedeutet ist; oft sterben sogar die Endstücke (hier durch dünne Linien bezeichnet) frühzeitig ab; jene dickeren Basalstücke der verschiedenen aus einander hervorgehenden Auszweigungen pflegen sich dann in eine Flucht zu stellen, sie erscheinen als ein zusammenhängendes Ganzes, wie ein Hauptspross, an welchem die Endstücke der einzelnen Sprossgenerationen wie coordinirte Seitenzweige hängen; den scheinbaren Hauptspross des Systems nennt man das Sympodium oder die Scheinaxe. Die letztere besteht z. B. bei Fig. 128 *B* aus den Stücken zwischen 1—2, 2—3, 3—4, 4—5, die schwächeren Endstücke der resp. Zweige 1, 2, 3 . . . sind seitwärts gebogen. — Die Vergleichung der Fig. *C* mit *A* zeigt nun auch, dass zwischen einem sympodial entwickelten und einem unecht dichotomischen System nur der eine Unterschied besteht, dass bei letzteren jeder Zweig nicht bloss einen, sondern zwei stärkere Seitenzweige erzeugt; denkt man sich bei *C* immer abwechselnd links und rechts einen der Zweige unterdrückt, so entsteht die Form *A*, die sich dann leicht in die Form *B* verwandelt.

Die sympodialen Systeme treten in zweierlei Formen auf, je nachdem die sich weiter fortentwickelnden Seitensprosse, deren Basalstücke die Scheinaxe bilden, immer auf derselben Seite oder auf verschiedenen Seiten entstehen.

Findet die sympodiale Auszweigung immer nach derselben Seite hin statt, z. B. immer nach rechts, wie in Fig. 128 *D*, oder auch immer nach links, so heisst das ganze System ein Schraubel (Bostryx); entsteht dagegen jeder das System fortsetzende Zweig abwechselnd rechts und links, wie in Fig. 128 *A*, *B*, so ist das System ein Wickel oder Cicinnus. — Handelt es sich in diesen Fällen um blattbildende Sprosse mit schraubiger Anordnung der Blätter, so wird eine genauere Definition der Ausdrücke rechts und links nöthig; man denke sich dann durch die Längsaxe jedes Sprosses und die seines unmittelbaren Muttersprosses eine Ebene gelegt, die Medianebene, so steht bei dem Schraubel jede folgende Medianebene rechts oder immer links von der vorigen, dem Lauf der Blattspirale folgend; bei dem Wickel dagegen stehen die consecutiven Medianen abwechselnd rechts und links; bei Blüthenständen ist die Scheinaxe des Wickels gewöhnlich, so lange noch nicht alle Blüthen entfaltet sind, spiralig eingewickelt [1]) (man denke sich z. B. Fig. 128 *B* um einen neben der Zahl 5 liegenden Punkt in einer auf dem Papier senkrecht stehende Ebene, welche die Scheinaxe enthält, herumgewickelt).

Nach diesen mit schematischer Einfachheit entwickelten Begriffen mögen nun einige Beispiele zu besserem Verständniss dienen.

a) Bei den Thalluspflanzen und thallösen Lebermoosen ist die Dichotomie sehr verbreitet, es kommen aber auch monopodiale Verzweigungen in verschiedenster Entwickelung vor. Ausserordentlich deutlich und meist gabelig ausgebildet sind die Dichotomien unter den Algen, z. B. bei den Dictyoten, Fucusarten (zumal F. serratus); bei manchen tritt Neigung zu sympodialer Ausbildung der Dichotomieen hervor, doch meist erst spät, so dass man an den Zweigenden die Dichotomie noch deutlich selbst mit unbewaffnetem Auge erkennt; ähnlich ist es unter den Lebermoosen bei den Anthoceroten, Riccien, Marchantien und Metzgerien (Fig. 129), wo die flache Ausbreitung des Thallus oder thallusähnlichen Stammes zwischen den jungen Gabelzweigen anfangs als Protuberanz (f', f'') hervortritt, die aber

1) Vergl. Hofmeister, Allgem. Morphologie, p. 435.

nicht als Fortsetzung des Sprosses betrachtet werden kann, da ihr die Scheitelzelle und der Mittelnerv fehlt; später verwischt sich diese Protuberanz wie bei f'''[1]).

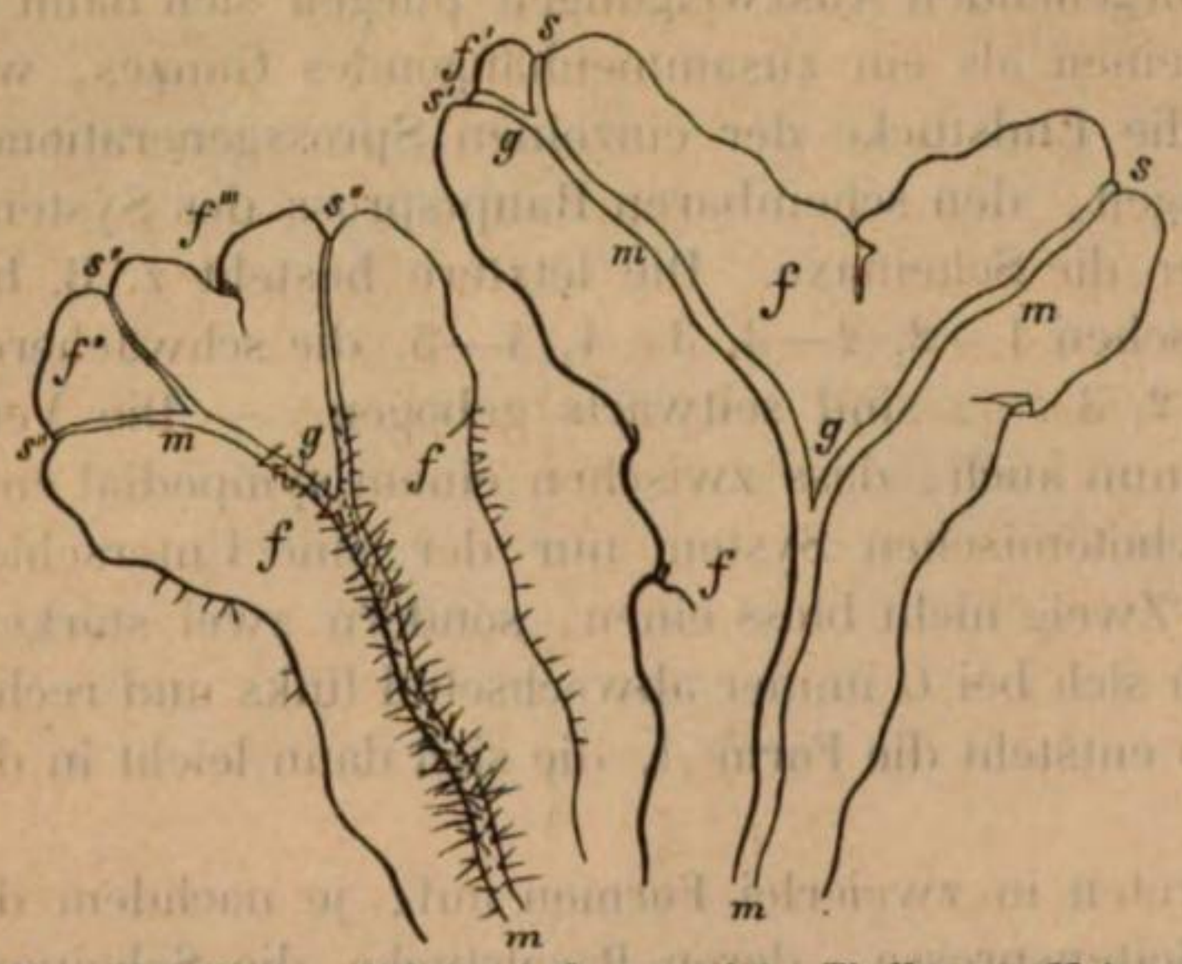


Fig. 129. Flacher, dichotomisch verzweigter Thallus von Metzgeria furcata, ungefähr 15mal vergr. *m m* mehrschichtiger Mittelnerv, bei *g g* dichotomisch getheilt; *s s* Scheitelpunkte der Zweige; *f f* die flügelartigen Ausbreitungen des Thallus, aus einer Zellschicht bestehend; *f'* und *f''* die verwachsenen Flügel zwischen den Mittelnerven jüngerer Zweige. (Die linke Fig. von unten, die rechte von oben gesehen.) Man vergl. § 18, Fig. 95.

Entschieden monopodiale (seitliche) Verzweigungen sind bei Fadenalgen besonders dann deutlich, wenn die Scheitelzelle unverzweigt bleibt und Seitenzweige nur aus den Gliederzellen (Segmenten des Fadens) hervorwachsen, wie bei Cladophora, Lejolisia u. a. Doch kommt es auch vor, dass aus der Scheitelzelle selbst seitliche Verzweigungen hervorgehen, wie zumal Stypocaulon § 18, Fig. 98 zeigt. In andern Fällen ist die Verzweigung der Scheitelzellen dichotomisch, wie bei Coleochaete soluta (II. Buch, Algen).

b) Bei den Wurzeln der Farne, Equiseten und Rhizocarpeen (nach Nägeli und Leitgeb) so wie bei denen der Coniferen, Mono- und Dicotylen (so weit sie bekannt) ist die Verzweigung immer monopodial angelegt und auch bei der weiteren Entwickelung bleibt die Mutterwurzel meist stärker als ihre Seitenwurzeln; diese Wurzelsysteme sind daher racemös entwickelt (Fig. 113); sehr schön tritt diess bei den aus den Hauptwurzeln hervorgehenden Wurzelsystemen der Dicotylen hervor, wenn man sie im Wasser keimen und fortwachsen lässt. — Dichotomie der Wurzel kommt, wenn überhaupt, wahrscheinlich nur bei den Lycopodiaceen vor, wo sie bei weiterer Ausbildung als Systeme von Gabelungen auftreten. Nach den neueren Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb ist es allerdings noch fraglich, ob die Auszweigung selbst in dieser Klasse auf echter Dichotomie beruht[2]); jedenfalls entstehen aber die Wurzelzweige der Lycopodiaceen so nahe am Scheitel, und sie nehmen so zeitig den Character von gabelig entwickelten Dichotomien an, dass man sie wohl bis auf Weiteres

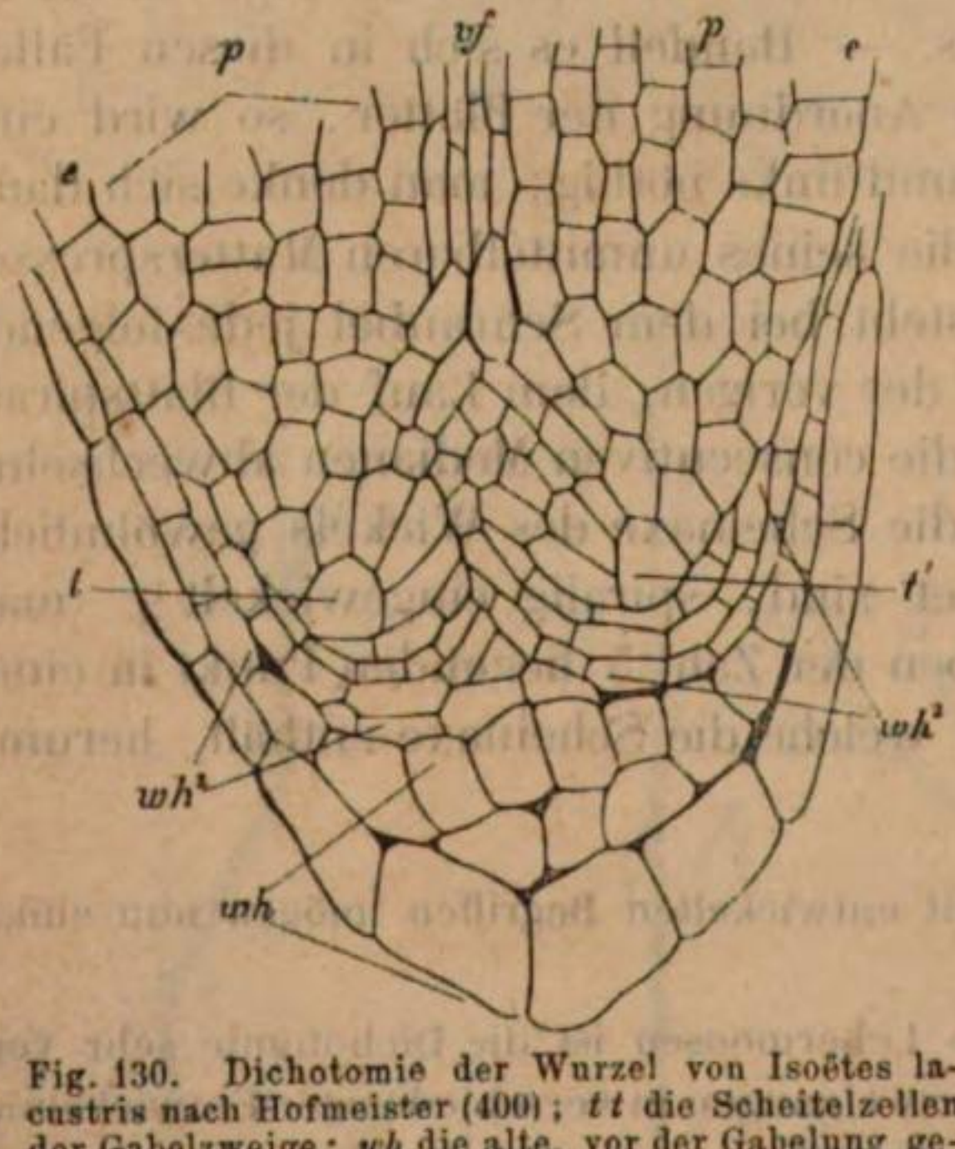


Fig. 130. Dichotomie der Wurzel von Isoëtes lacustris nach Hofmeister (400); *t t* die Scheitelzellen der Gabelzweige; *wh* die alte, vor der Gabelung gebildete Wurzelhaube; *wh²* die beiden Wurzelhauben der Gabelzweige, von jener noch bedeckt; *e* Epidermis, *p* Parenchym, *vf* Fibrovasalstrang der Wurzel.

1) Aus den oben genannten Gründen theile ich die Ansicht Kny's, dass die Verzweigung hier dichotomisch ist; man vergl. Hofmeister, allgem. Morphologie, p. 433.

2) Vergl. Beiträge zur wiss. Bot. von Nägeli IV. Heft, 1867. Ich würde gerade hier auf die Beziehung der Dichotomie zur Scheitelzelle weniger Gewicht legen, da die letztere bei den Lycopodiaceen kaum noch die entschiedene Bedeutung wie bei den Farnen, Equiseten und anderen Kryptogamen hat, das Scheitelwachsthum, wie es scheint, mehr dem der Phanerogamen sich annähert.

als solche gelten lassen darf. Es bedarf schliesslich kaum der Erwähnung, dass bei dichotomischer Verzweigung der Wurzeln die Gabelzweige anfangs von der Wurzelhaube des in der Gabelung aufgehenden Fussstückes bedeckt sind, wie Fig. 130 zeigt.

c) Blätter. Anscheinend aus echter Dichotomie hervorgehende wiederholte Gabelungen finden sich bei den Blättern des Farnkrautes Platycerium alcicorne[1]) und nach einer älteren Angabe Hofmeister's scheint es, dass die Verzweigung der Farnblätter sogar gewöhnlich dichotomisch angelegt wird, obgleich die ausgebildeten Blätter meist einem Monopodium gleichen: an einer als Fortsetzung des Blattstiels hinlaufenden Mittelrippe sitzen zahlreiche alternirende Lappen oder secundäre Mittelrippen mit secundären Lacinien. Da diese Auszweigungen, wie es scheint, immer alterniren, nicht opponirt sind, und die Endlappen der Blätter nicht selten als gleich starke Gabelungen sich ausbilden, so kann man nach Hofmeister's Annahme derartige Blätter als sympodial (und zwar winkelähnlich) entwickelte Dichotomieen betrachten, bei denen die Mittelrippe das Sympodium, die scheinbaren Seitenzweige die schwächeren Gabeläste darstellen (wie in Fig. 126 *C*); ein Verhalten, das sich nun an den Lacinien des Blattes selbst wiederholt, wenn das Blatt ein doppelt oder mehrfach gefiedertes ist. Eine ähnliche Deutung lassen vielleicht auch die einfach gefiederten Blätter der Cycadeen zu. — Aus frühzeitig eintretender Dichotomie und theilweise selbst Polytomie scheint nach Payer[2]) die vielfache Verzweigung der Staubblätter in den männlichen Blüthen von Ricinus hervorzugehen; die einzelnen Staubblätter erscheinen als rundliche Protuberanzen der Blüthenaxe, und jede derselben bildet sofort zwei oder mehr rundliche Protuberanzen auf ihrer Oberfläche, auf denen sich dasselbe wiederholt; im entwickelten Zustand erscheinen die Staubblätter (Fig. 131) auf langen Stielen dichotomisch oder trichotomisch getheilt, die Gabelungen ziemlich ungleichmässig entwickelt.

Fig. 131. Theile einer längs durchschnittenen männlichen Blüthe von Ricinus communis; *ff* die Fussstücke der vielfach verzweigten Staubblätter, *a* deren Antheren.

Fig. 132. Entwickelung gefiederter Umbelliferenblätter, *A*, *B* von Pastinaca sativa, *C* von Levisticum officinale. *A* die Scheitelregion des Hauptstammes, dessen Vegetationskegel bei *s*, dessen jüngstes Blatt bei *b* zu sehen ist; *b''* zweitjüngstes Blatt mit beginnender Fiederung; bei *C* ist *bs* die Blattspitze, *f*, *f'*, *f''* die Blattzweige erster, *φ* die der zweiten Ordnung.

1) Der Blattstiel von Adianthum pedatum theilt sich oben in zwei gleichstarke Gabeläste, deren jeder einen offenbar aus Dichotomie hervorgehenden Schraubel von Verzweigungen bildet; die schwächeren Gabelzweige des Schraubels stehen aufwärts und bilden je eine Mittelrippe mit zahlreichen Fiederblättchen, also wahrscheinlich einen aus weiterer Dichotomie hervorgegangenen Wickel. Es ist diess eine der schönsten Blattformen, deren Entwickelungsgeschichte von ganz besonderem Interesse wäre.

2) Payer: Organogenie de la fleur. Tab. 108.

Auf monopodial angelegter Auszweigung beruht dagegen die Form der gefiederten, gelappten, getheilten, geschlitzten, gezähnten Laubblätter der Mono- und Dicotyledonen [1]). Das Blatt erscheint am Vegetationskegel als rundliche, sich rasch muschelartig verbreiternde Protuberanz (*b* in *A* Fig. 132), die an ihrem Scheitel rüstig fortwächst, unterhalb desselben aber an der rechten und linken Kante in acropetaler Ordnung seitliche Protuberanzen hervortreten lässt, die ebenfalls am Scheitel fortwachsend (*f*), auch ihrerseits wieder seitliche Protuberanzen zweiter Ordnung (*g*) erzeugen; je nach dem Verhältniss der Flächenbildung in den Blättern erscheinen später diese Protuberanzen als Lappen einer einheitlichen Fläche oder als scharf gesonderte Fliederblättchen.

Wenn an dem mittleren Theil des Blattes nach und nach zwei Reihen seitlicher Auszweigungen entstehen, so bleiben diese gewöhnlich schwächer als jener, auch ihre seitlichen Auszweigungen sind minder zahlreich und schwächer; die Ausbildung solcher monopodial angelegter Verzweigungssysteme von Blättern ist also racemös. Die Ausbildung kann aber auch cymös werden und selbst zur Bildung von Sympodien führen, zumal dann, wenn rechts und links am Blatt nur eine Auszweigung entsteht. So ist es z. B. bei den Blättern von Helleborus, Rubus und mehreren Aroideen, wie Sauromatum und Amorphophallus. Die Fig. 133 zeigt in *A* ein schwächliches Blatt der letztgenannten Pflanze mit nur je einer Auszweigung auf jeder Seite; entwickeln sich die Blätter aber kräftiger, wie *B* zeigt, so bildet jeder Seitenlappen 2, 2 auf der Aussenseite wieder einen Lappen dritter Ordnung 3, 3, der einen solchen vierter Ordnung 4, 4 u. s. w. erzeugt. Nach den im § oben gegebenen allgemeinen Begriffsbestimmungen ist nun die erste Auszweigung des Blattes 1 mit 2, 2 ein Dichasium; jeder Zweig des Dichasiums aber entwickelt sich einseitig weiter, indem immer nur auf der rechten oder nur auf der linken Seite neue Auszweigungen entstehen, 3 aus 2 und 4 aus 3; jeder Seitenzweig erzeugt also ein sympodiales System und zwar einen Schraubel (Bostryx).

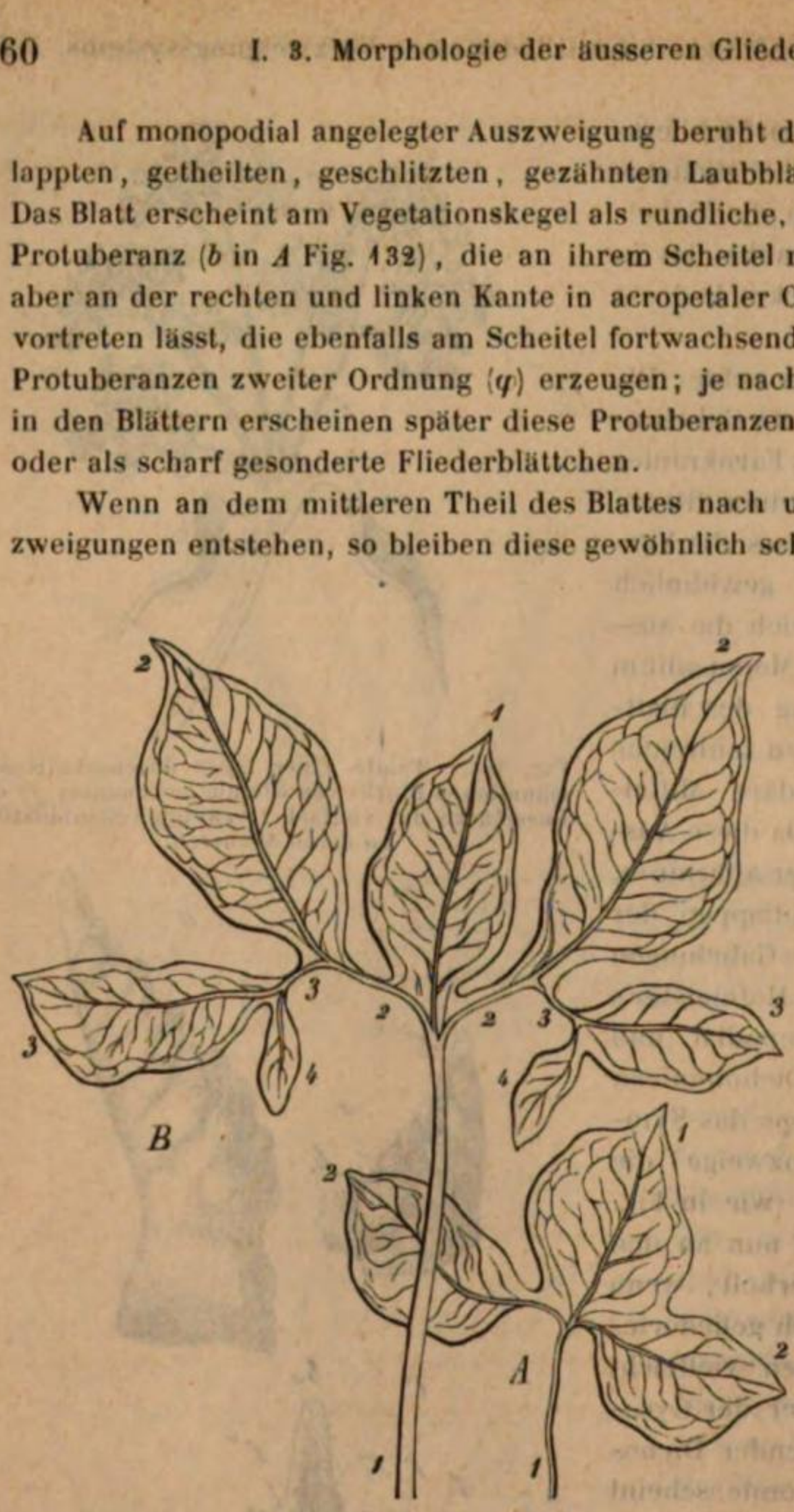


Fig. 133. Blätter von Amorphophallus bulbosus; *A* ein solches mit einmaliger, *B* eines mit dreimaliger Auszweigung der Lamina.

Denkt man sich nun die sympodial verbundenen Fussstücke 2, 3, 4 an beiden Seitensprossen sehr verkürzt, so dass die Basen der Lappen 2, 3, 4 dicht an die Basis der Lamina 1 kommen, so scheinen dann sämmtliche Blattklappen aus einem Punkt zu entspringen, und das Blatt wird ein handförmiges oder gefingertes (Folium digitatum) genannt. Doch scheint es, als ob solche Blätter auch dadurch zu Stande kämen, dass aus dem breiten Ende des jungen Blattes selbst erst ein Mittellappen und dann rechts und links abwärts und innen zusammenschliessend neue seitliche Lappen sich bilden, die also ihrer Entstehung nach coordinirt sind, wie bei Lupinus nach Payer's Abbildungen (organogenie de la fleur. Fol. 104);

---

1) Was zuerst ausführlich von Nägeli (in pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer, Heft II) an den Blättern von Aralia spinosa dargethan wurde.

bleiben dann die Lappen unter sich verbunden, oder treten sie gleich als eine continuirliche Lamelle hervor, so giebt es ein schildförmiges Blatt (Folium peltatum) [1]. Ausführlicher auf diese Verhältnisse einzugehen, ist ohne zahlreiche Abbildungen, die hier keinen Platz finden können, unmöglich. Dagegen mag Fig. 134 noch schliesslich die Entstehung der viertheiligen Lamina des Blattes von Marsilia Drummondi nach den Untersuchungen J. Hanstein's [2]) erläutern. Das Blatt entsteht hier aus einer Zelle des Vegetationskegels des Stammes, welche als Blattscheitelzelle zwei Segmentreihen erzeugt, aus denen die rechte und linke Blatthälfte sich aufbaut. So entsteht zunächst ein am Scheitel fortwachsender, dem Stamme zu gekrümmter breiter Kegel, der künftige Blattstiel (*AB*). Hat dieser eine gewisse Höhe erreicht, so verbreitet er sich nach rechts und links, unterhalb der noch fortwachsenden Spitze *bs* in *D* entsteht beiderseits eine Protuberauz *stb*; während nun die letzteren (ohne Scheitelzelle) sich weiter vorwölben (*C*, *stb*), hört das Scheitelwachsthum des Blattes auf (*C*, *bs*), die Scheitelzelle verschwindet, und bald erheben sich neben dem Scheitelpunkt zwei gleichstarke Auswüchse, die sich gleich den früheren seitlichen nun stark vergrössern und zu breiten Blattlappen auswachsen; es entsteht also eine viertheilige Spreite am Ende des Blattstiels, deren seitliche Lappen durch seitliche Sprossung, deren mittlere aber durch echte Dichotomie entstanden sind. Die vier Lappen bleiben bei weiterer Ausbildung an ihrer Basis schmal, sich am freien Rande stark verbreiternd, und da der Blatttheil, aus welchem sie entstehen, kurz und schmal bleibt, so scheinen sie am fertigen Blatt aus einem Punkte, dem Ende des Stiels, zu entspringen.

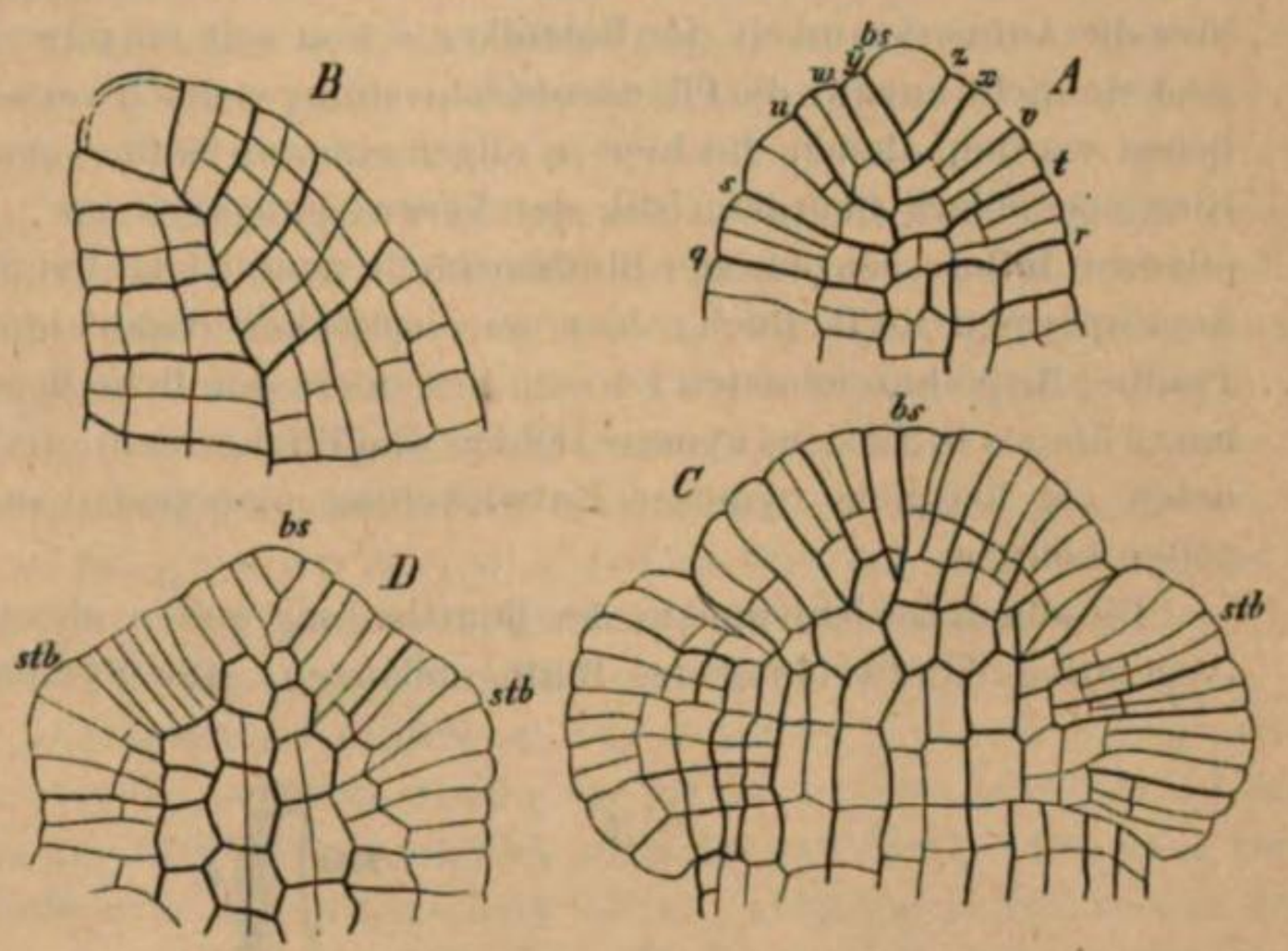


Fig. 134. Entwickelung des Blattes von Marsilia Drummondi nach J. Hanstein; *A*, *C*, *D* von der Innenfläche gesehen, *B* Längsdurchschnitt senkrecht auf *A*. *bs* Blattscheitel, *q*—*z* die Segmente der Scheitelzelle. *stb* die seitlichen Lappen der Lamina in frühester Jugend.

d) Verzweigungssystem blattbildender Sprosse. Auf echter Dichotomie beruht wahrscheinlich die Verzweigung des Stammes der Lycopodiaceen, in demselben Sinne, wie bei den Wurzeln derselben (s. oben unter b). Bei Psilotum triquetrum bilden sich alle Gabeläste gleichmässig aus, es ist die regelmässigst entwickelte Dichotomie, die sich bei Gefässpflanzen findet; viel unregelmässiger ist die Ausbildung bei den Lycopodien, aber doch immer so, dass die Gabelung überall deutlich hervortritt; bei den Selaginellen dagegen ist sie meist nur an den jüngsten Zweigenden noch kenntlich, da sich die Gabeläste sympodial und zwar nach Art von Wickeln ausbilden; es geschieht diess oft so (z. B. bei S. flabellata), dass der Gesammtumriss eines aus zahlreichen Bifurcationen bestehenden Astes eine Form annimmt, die einem vielfach gefiederten Farnblatt ähnlich ist; der Anfänger, der sich die verschiedene Entwickelungsweise eines aus dichotomischer Anlage hervorgehenden Systems, zumal die Entstehung sympodialer Formen aus Dichotomieen klar machen will, kann keine geeigneteren Studienobjecte finden, als die Selaginellen, die in allen Warmhäusern

1) Man vergl. ferner: Trécal, Formation des feuilles in Ann. des sc. nat. 1853, T. XX, und Payer, l. c. p. 403. — Entwickelung der Blattgestalten, Jena 1846.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV.

cultivirt werden. Ueber die Verzweigung des Stammes der Farne und Rhizocarpeen sind die betreffenden Klassen im II. Buch zu vergleichen.

Monopodial angelegt ist die Verzweigung immer bei den Stämmen der Characeen, Equiseten, Coniferen; hier auch immer racemös entwickelt; die ebenfalls aus monopodialer Anlage hervorgehenden Zweigsysteme der Laubmoose sind zuweilen sympodial entwickelt (Innovationen acrocarper Moose unter der Blüthe), oft sehr unregelmässig, zuweilen aber auch so, dass reichgliedrige Sprosssysteme bei racemöser Ausbildung bestimmte Umrisse, wie vielfach gefiederte Blätter annehmen (Hylocomium, Thuidium u. a.).

Die Verzweigung der Mono- und Dicotylen ist der Anlage nach immer monopodial, die Ausbildung der Systeme aber ausserordentlich mannigfaltig; besonders können an derselben Pflanze, demselben Verzweigungssysteme, verschiedene Formen, racemöse und cymöse auftreten. Sehr augenfällig und in mannigfaltiger Art machen sich gewöhnlich die Eigenthümlichkeiten der verschiedenen Ausbildungsformen in den Inflorescenzen geltend, und da hier die Aufmerksamkeit der Botaniker schon seit längerer Zeit der Sache gewidmet war, sind sie nicht nur für die Pflanzenbeschreibung vielfach verwendet, sondern auch mit Namen belegt worden, denen die hier in allgemeinerem Sinne verwendeten, z. Th. entlehnt sind. Eine speciellere Charakteristik der Verzweigungssysteme, welche man bei den Blüthenpflanzen Inflorescenzen oder Blüthenstände nennt, folgt bei der allgemeinen Betrachtung der Angiospermen im II. Buch; hier sei einstweilen darauf hingewiesen, dass die als Aehre, Traube, Rispe bezeichneten Formen besonders deutliche Beispiele der racemösen Entwickelung, die als Dichasien, cymöse Dolden (bei Euphorbien), als Wickel und Schraubel bezeichneten als Beispiele cymöser Entwickelung monopodial angelegter Verzweigungssysteme gelten können.

Dieselben Gesichtspunkte der Beurtheilung gelten aber auch für die gesammte übrige (vegetative) Verzweigung der Blüthenpflanzen. Die Sympodienbildung wird nicht selten dadurch veranlasst, dass die Gipfeltheile oder Endknospen der Sprosse verkümmern, während die nächste Seitenknospe sich um so stärker und als scheinbare Fortsetzung des Muttersprosses entwickelt, wie bei Robinia, Corylus, Cercis und vielen anderen; bei der Linde ist selbst der Hauptstamm ein auf diese Art gebildetes Sympodium. — Wenn die oberirdischen blüthentragenden Sprosse jährlich absterben, die unterirdischen Theile aber lebendig bleiben, so entstehen zuweilen unterirdische Sympodien, welche aus verhältnissmässig kurzen, aber dicken Basalstücken zahlreicher und grosser, längst abgestorbener Sprosse zusammengesetzt sind. So ist es z. B. bei Polygonatum multiflorum, dessen unterirdischer Stamm unter dem Namen Salomonssiegel bekannt ist. Fig. 135 stellt das vordere Stück eines solchen mit Weglassung der in acht früheren Jahr-

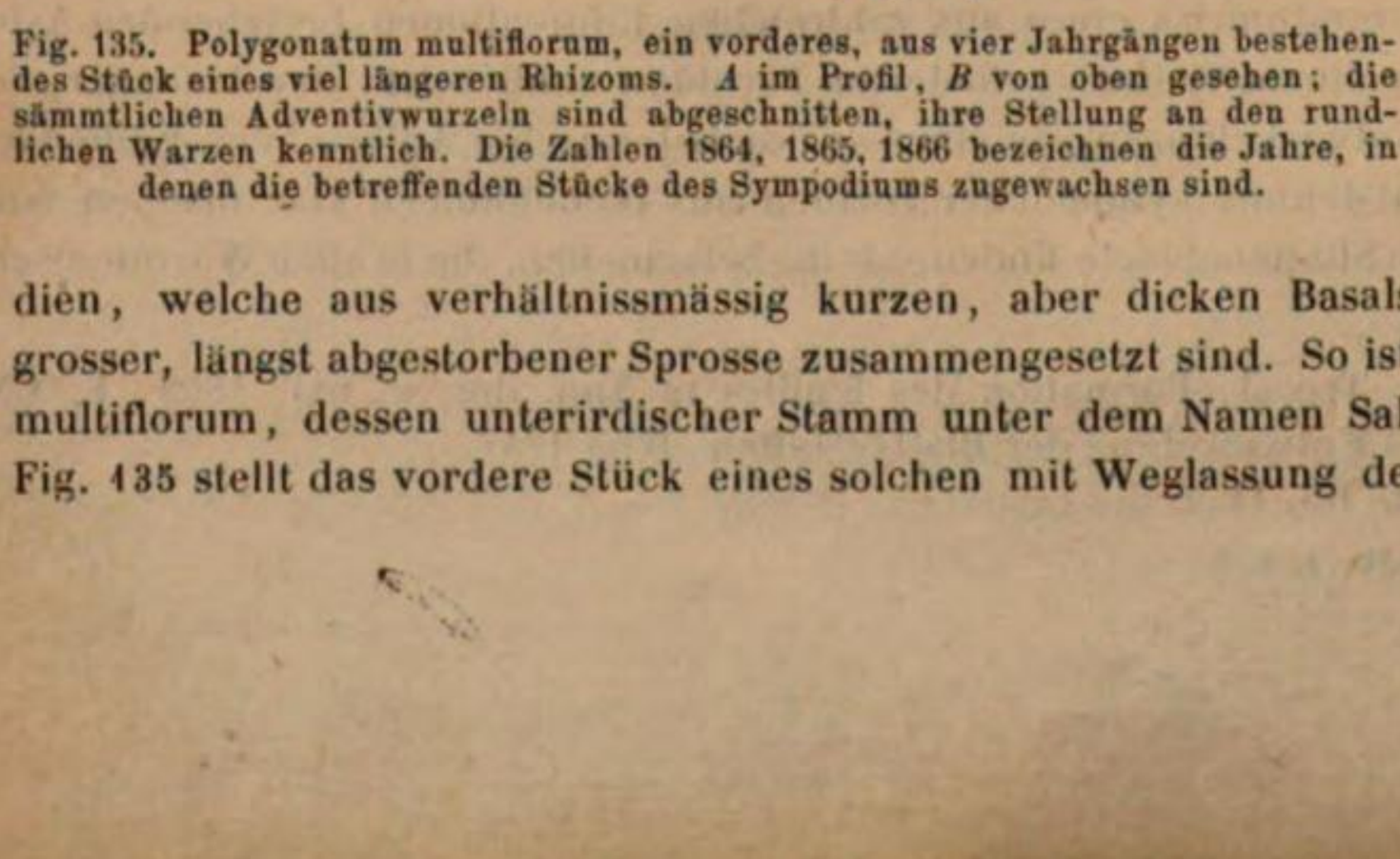


Fig. 135. Polygonatum multiflorum, ein vorderes, aus vier Jahrgängen bestehendes Stück eines viel längeren Rhizoms. *A* im Profil, *B* von oben gesehen; die sämmtlichen Adventivwurzeln sind abgeschnitten, ihre Stellung an den rundlichen Warzen kenntlich. Die Zahlen 1864, 1865, 1866 bezeichnen die Jahre, in denen die betreffenden Stücke des Sympodiums zugewachsen sind.

gängen erzeugten Glieder dar. Der mit der Jahreszahl 1866 bezeichnete Stumpf *b* ist das untere Stück des aufrechten, oberirdischen, Laubblätter und seitliche Blüthen tragenden Sprosses, der im genannten Jahr vorhanden war; dieser Spross ist aber selbst nur der Gipfeltheil; sein viel dickeres Basalstück ist in der Oberansicht *B* mit $n + 2$ bezeichnet; der dünnere Gipfeltheil stirbt im Herbst ab und bei *b*, *b* unter den Jahreszahlen 1864, 1865 sind die Narben, welche nach Ablösung der früheren ähnlichen Gipfelstücke zurückblieben, zu sehen. Das hier vorliegende Stück des Sympodiums besteht also aus den drei Basalstücken n, $n + 1$, $n + 2$, dreier Sprosse, deren jeder in dem bezeichneten Jahr seinen Laubblätter und Blüthen tragenden Gipfel oberirdisch entfaltet hat; ebenso wird sich nun die Knospe $n + 3$ weiter entwickeln; sie entspringt aus der Axel des Blattes, dessen Narbe (Insertion) mit 9″ bezeichnet ist; das Basalstück des daraus hervorgehenden Sprosses wird ein neues Stück zu dem Sympodium hinzufügen, der Gipfeltheil sich aufwärts wenden und Laub und Blüthen entwickeln, um dann abzusterben. So wie $n + 3$ aus einer Blattaxel als Seitenspross von $n + 2$, so ist auch dieses aus $n + 1$, und dieses aus n entstanden. — Jeder dieser Sprosse hat an seinem Basalstück neun häutige, farblose Schuppenblätter (Niederblätter) erzeugt, die bei $n + 3$ noch zum Theil erhalten sind, während bei n, $n + 1$, $n + 2$ nur noch ihre Narben gesehen werden; die Zahlen 1 bis 9 bezeichnen dieselben in jedem Jahrgang. Jedesmal in der Axel des neunten und letzten Niederblattes ist der neue Seitenspross entstanden, dessen folgende Blätter dann Laubblätter auf dünnen, gestreckten Internodien sind, während die Internodien des Basalstückes zwischen den häutigen Niederblättern kurz und dick werden. Die Blätter stehen an den Basalstücken zweireihig, rechts und links alternirend, wie man auch an ihren Narben noch erkennt; nennt man die Stellung des neunten Blattes des Gliedes n links, so steht das des Gliedes $n + 1$ rechts, das des Gliedes $n + 2$ wieder links; die Sprosse, welche das Sympodium fortsetzen, stehen also ebenfalls abwechselnd links und rechts und somit ist das Sympodium hier ein Wickel (Cicinnus).

Es leuchtet ein, dass die Wachsthumsverhältnisse ganz dieselben bleiben würden, wenn am Schluss jeder Vegetationsperiode, nachdem die Knospe für das nächste Jahr hinreichend erstarkt ist, der ganze Spross sammt seinem Basalstück abstürbe und durch Verwesung zerstört würde; dann würde sich zwar kein Sympodium bilden, aber die Entwickelung der unterirdischen Knospen wäre dennoch eine sympodiale. So ist es z. B. bei unseren einheimischen, knollenbildenden Ophrydeen, nur mit dem Unterschied, dass wenn hier ein Sympodium wirklich zu Stande käme, es ein Schraubel sein würde; ähnlich, aber etwas verwickelter sind diese Verhältnisse bei Colchicum (s. die Abbildung am Schluss des III. Buchs).

Die Erläuterung derartiger Wachsthumsverhältnisse erfordert, wie das obige Beispiel zeigt, viel Raum, ich verweise daher auf die unten genannten Arbeiten von Irmisch[1]). Wo bei den Mono- und Dicotylen die Blätter deutlich entwickelt sind, und diess ist nur bei bei manchen Inflorescenzen nicht der Fall, da ist es fast immer leicht, über die wahre Natur eines Verzweigungssystems auch ohne mikroskopische Beobachtungen in's Reine zu kommen, weil, mit Ausnahme weniger zweifelhafter Fälle, die Verzweigung immer axillär ist; die Stellung der Blätter giebt dann z. B. Aufschluss darüber, was bei sympodialen Scheinaxen Mutterspross und Seitenspross ist; doch kommen zuweilen auch Verschiebungen (z. B. bei den Solaneen) vor, die zu Irrthümern führen könnten, wenn man nicht auf die frühesten Entwickelungszustände zurückgeht.

§ 25. Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder an gemeinsamer Axe.

Um die hier zu betrachtenden Thatsachen auf einfache und klare

---

1) Irmisch: Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853. — Beiträge zur Morphologie der Pflanzen. Halle 1854, 1856. — Dessen Aufsätze in der Botan. Zeitung und in der Regensburger »Flora«.

Ausdrücke zu bringen, ist es nöthig, uns vorläufig über den Gebrauch einiger Kunstausdrücke und geometrischer Hilfsvorstellungen zu verständigen.

Mit der Bezeichnung Axengebilde oder Axe ist im Folgenden, wenn es nicht ausdrücklich anders gesagt wird, jedes an seinem Scheitel fortwachsende Glied zu verstehen, welches Seitenglieder hervorbringt; also eine Mutterwurzel mit ihren Seitenwurzeln, ein Stamm mit seinen Blättern, eine Blattmittelrippe mit ihren Blättchen, Lacinien, Lappen, oder ein Thallusspross mit seinen seitlichen Auswüchsen.

Treten aus einer Querzone der Axe zwei oder mehr gleichartige Seitenglieder nach verschiedenen Richtungen hervor, so werden sie als Quirl zusammengefasst; ein echter Quirl entsteht, wenn die ihn erzeugende Querzone der Axe schon ihrer ursprünglichen Anlage nach eine solche ist (Fig. 136); ein unechter oder Scheinquirl entsteht, wenn die Querzone durch Verschiebung der Axentheile entsteht, oder wenn dicht beisammen entstandene Seitenglieder durch nachträgliche ungleichmässige Streckung der Axe so aus einander gerückt werden, dass sie im fertigen Zustand auf bestimmte Querzonen vertheilt erscheinen. — Simultane Quirle sind solche, deren Glieder oder Strahlen gleichzeitig auftreten (Fig. 136); succedane Quirle entstehen, wenn nach und nach an einer Querzone die Glieder hervorwachsen, entweder von einem Punkte der Peripherie aus nach rechts und links fortschreitend, wie bei Fig. 137 und bei den echten Blattquirlen der Charen, oder in anderer Ordnung wie bei den echten Blattquirlen der Salvinia (siehe unten) und bei den drei- nnd fünfgliedrigen Blüthenkelchen der meisten Phanerogamen.

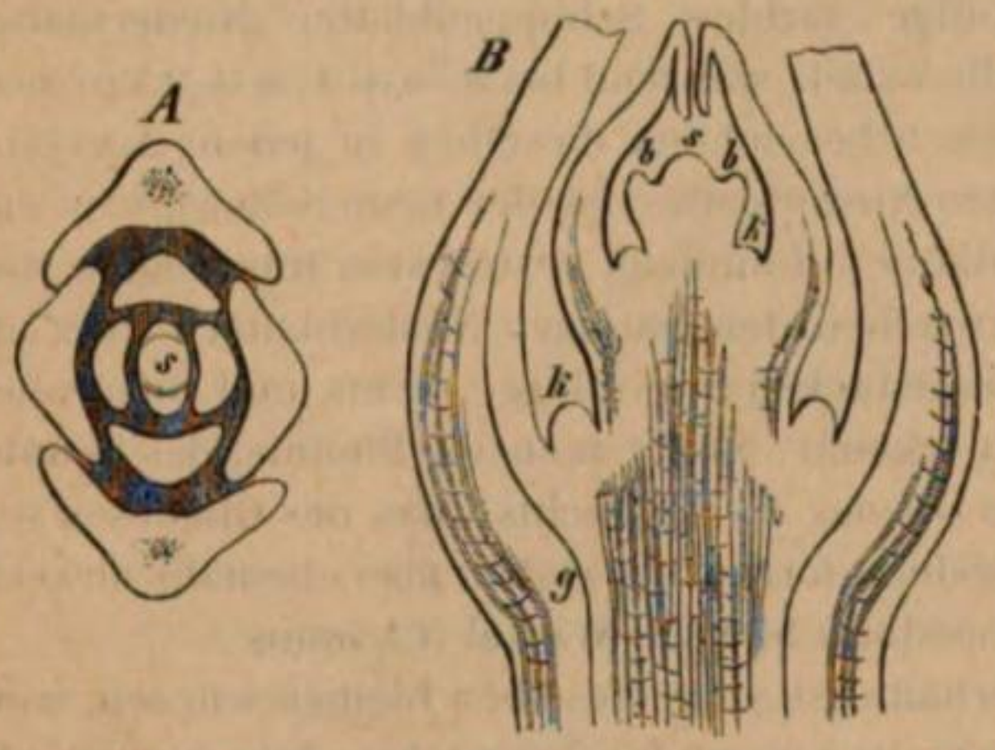


Fig. 136. Scheitelregion eines Sprosses von Coriaria myrtifolia, in *A* im Querschnitt, *B* im Längsschnitt; *s* Stammscheitel, *b*, *b* Blätter, gepaart d. h. in zweigliedrigen decussirten Quirlen; *k* Axelknospen, *g* jüngste Gefässe.

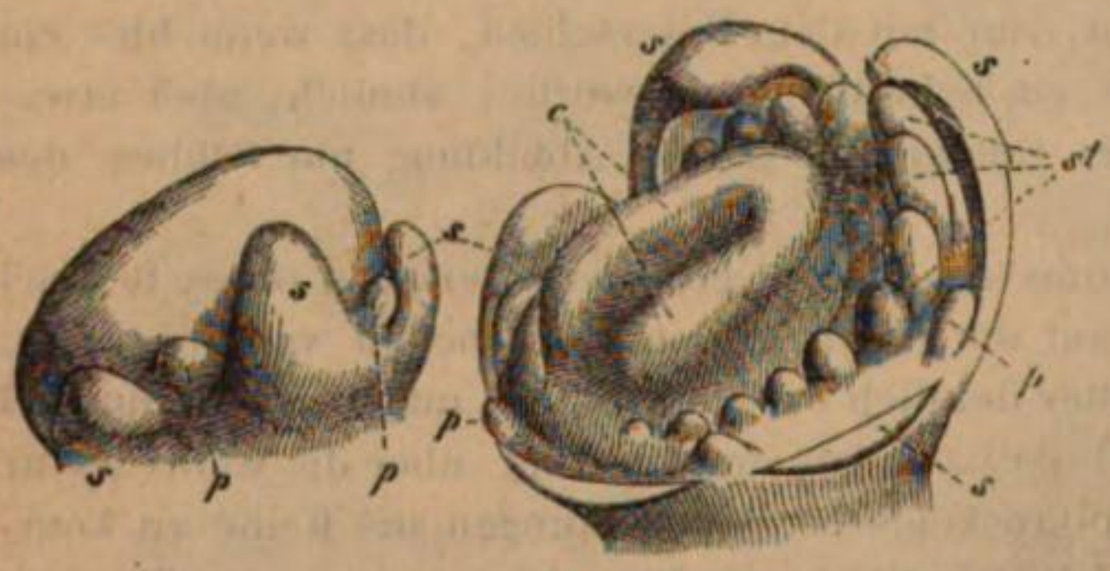


Fig. 137. Entwickelung der Blüthe von Reseda odorata nach Payer, links eine jüngere, rechts eine ältere Knospe, an letzterer die vorderen Kelchblätter *s* weggeschnitten, die hinteren erhalten; *pp* Blumenblätter, *st* Staubblätter, hinten schon gross, vorn noch nicht angelegt; *c* das Carpell (Fruchtanlage).

Vereinzelte oder zerstreute Stellung findet dagegen statt, wenn jedes Glied auf einer anderen Querzone der Axe steht.

Denkt man sich die Oberfläche eines Axengebildes (die zuweilen eine ganz ideale ist, wie bei Aspidium filix mas u. a.) continuirlich durch die Basis der Seitenglieder fortgesetzt, so ist der Durchschnitt die Insertionsfläche derselben; ein in dieser gedachter Punkt ist als ihr organisches Centrum zu betrachten, obgleich er gewöhnlich nicht ihrem geometrischen Mittelpunkt entspricht; dieser Punkt mag der Insertionspunkt heissen (vergl. § 26).

Eine Ebene, welche ein Seitenglied symmetrisch halbirt, oder doch in zwei einander gleichartige Hälften theilt (§ 27), und die Wachsthumsaxe des Seiten-

gliedes so wie die des Axengliedes enthält, geht durch den Insertionspunkt und heisst die Mediane des betreffenden Seitengliedes.

Sind Glieder an verschiedenen Höhen der Axe so geordnet, dass ihre Medianen zusammenfallen, so bilden sie eine gerade Reihe oder Orthostiche; gewöhnlich finden sich an einem Axengebilde zwei, drei oder mehr Orthostichen. Sind gar keine Orthostichen vorhanden, d. h. schneiden sich die Medianen sämmtlicher Glieder an einer Axe, so sind diese ausweichend angeordnet.

Die Grösse des Winkels, den die Medianen zweier Glieder derselben Axe einschliessen, ist ihre Divergenz; sie wird entweder in Graden ausgedrückt oder als Bruchtheil des Axenumfanges, den man sich dann als Kreis denkt, was er gewöhnlich thatsächlich nicht ist. — Um die Divergenzen leicht zu veranschaulichen, kann man sie auf die Horizontalprojection des senkrecht gedachten Axengebildes auftragen, z. B. in der Art, wie es in Fig. 138 und 139 geschehen ist. Die Querschnitte des Axengebildes, welche Seitenglieder, hier Blätter tragen, sind

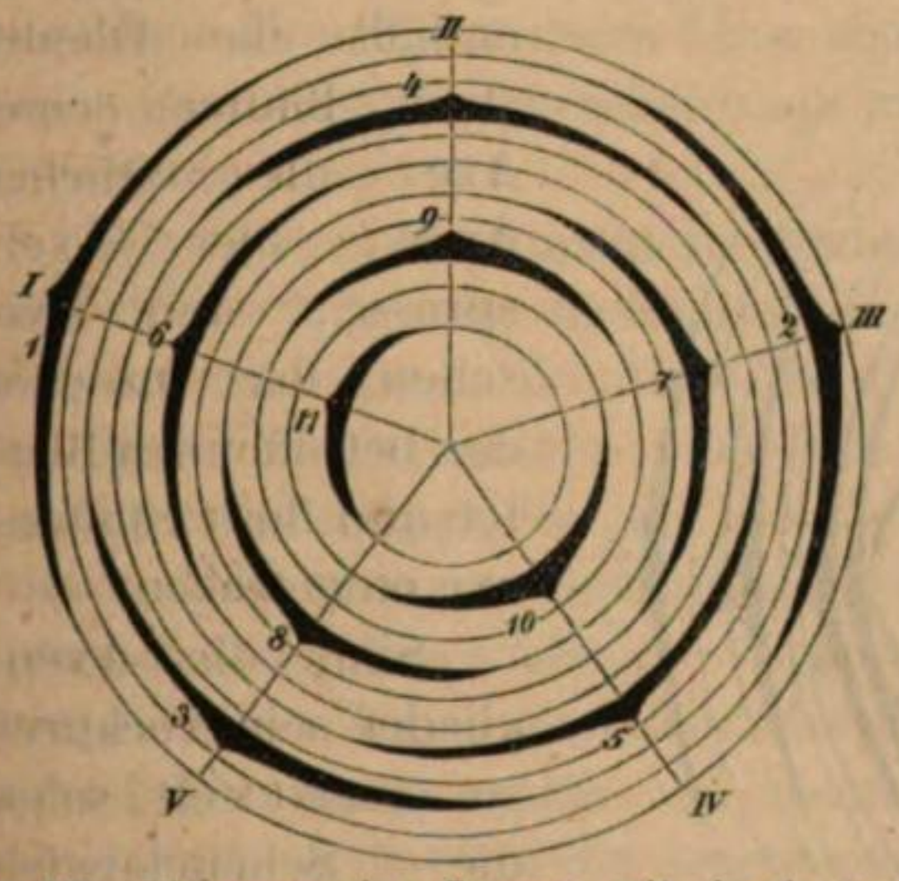


Fig. 138. Diagramm eines Sprosses mit einzeln nach constanter Divergenz $^2/_5$ gestellten Blättern.

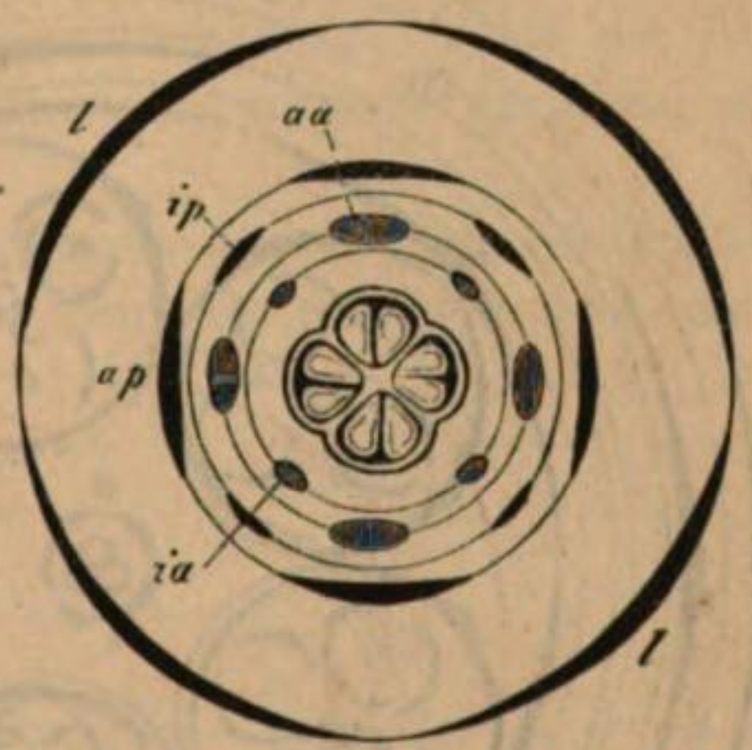


Fig. 139. Diagramm des Blüthenstengels von Paris quadrifolia; *ll* Quirl der grossen Laubblätter unter der Blüthe; *ap* äusseres, *ip* inneres Perigon, *aa* äussere, *ia* innere Staubblätter; in der Mitte die aus 4 Fruchtblättern bestehende Fruchtanlage.

als concentrische Kreise verzeichnet, und zwar so, dass der äusserste Kreis dem untersten, der innerste dem obersten Querschnitt entspricht; auf diese Kreise, welche also in ihrer Reihenfolge bei acropetaler Entwickelung der Axe die Altersfolge von aussen nach innen darstellen, trägt man die Orte der Glieder als Punkte ein, oder man deutet ungefähr die Formen der Insertionsflächen selbst an, wie in unseren Figuren. Auf einer solchen Projection oder dem Diagramm erscheinen nun die Medianebenen der Glieder als radiale Linien, die in Fig. 138 mit *I*, *II* bis *V* bezeichnet sind; da hier mehrere Glieder auf je einer Mediane liegen, so sind sie in Orthostichen geordnet, und diese selbst sind so geordnet, dass sie den Umfang in fünf gleiche Theile theilen. Betrachtet man aber die Glieder in ihrer Altersfolge, welche durch die Ziffern 1, 2, 3 bis 11 bezeichnet ist, so sieht man, dass die Divergenz zwischen 1 und 2 gleich $^2/_5$ ist, ebenso gross ist sie zwischen 2 und 3, 3 und 4 u. s. w. Die Divergenzen sind alle gleich oder die Glieder haben hier an derselben Axe die constante Divergenz $^2/_5$. — Bei Fig. 139 sind die Glieder in vierzählige Quirle geordnet, auf jedem Kreise oder Querschnitt stehen hier vier unter sich gleichartige Glieder mit der Divergenz $^1/_4$; die auf einander folgenden Quirle sind aber so gestellt, dass die Medianen eines Quirls den Divergenzwinkel

des vorigen und des folgenden gerade halbiren; die Quirle alterniren hier, und sämmtliche Glieder sind in acht Orthostichen geordnet. Stehen dagegen zwei Quirle so über einander, dass ihre Glieder in dieselben Medianen fallen, sich decken, so sind sie superponirt; so ist z. B. der Staubblattquirl dem der Corolle bei Primula superponirt und an den Hauptwurzeln von Phaseolus, Tropaeolum, Cucurbita und anderen Dicotylen treten nicht selten superponirte Quirle von Seitenwurzeln auf. — Sind alternirende Quirle zweigliederig, so nennt man die Stellung der Glieder decussirt, wie in Fig. 136, ein bei Blättern sehr häufiger Fall. —

Handelt es sich darum, die Divergenzen nicht bloss an einer Axe, sondern an einem Axensystem z. B. an einem System blattbildender Sprosse durch eine Horizontalprojection zu veranschaulichen, so kann man nach demselben Prinzip verfahren, wie in Fig. 140. Jedes System concentrischer Kreise enthält die Glieder (hier Blätter) einer Axe; die seitlichen Axen, hier Axelsprosse, sind zwischen der Insertion der betreffenden Blätter und ihrer Stammaxe eingetragen. —

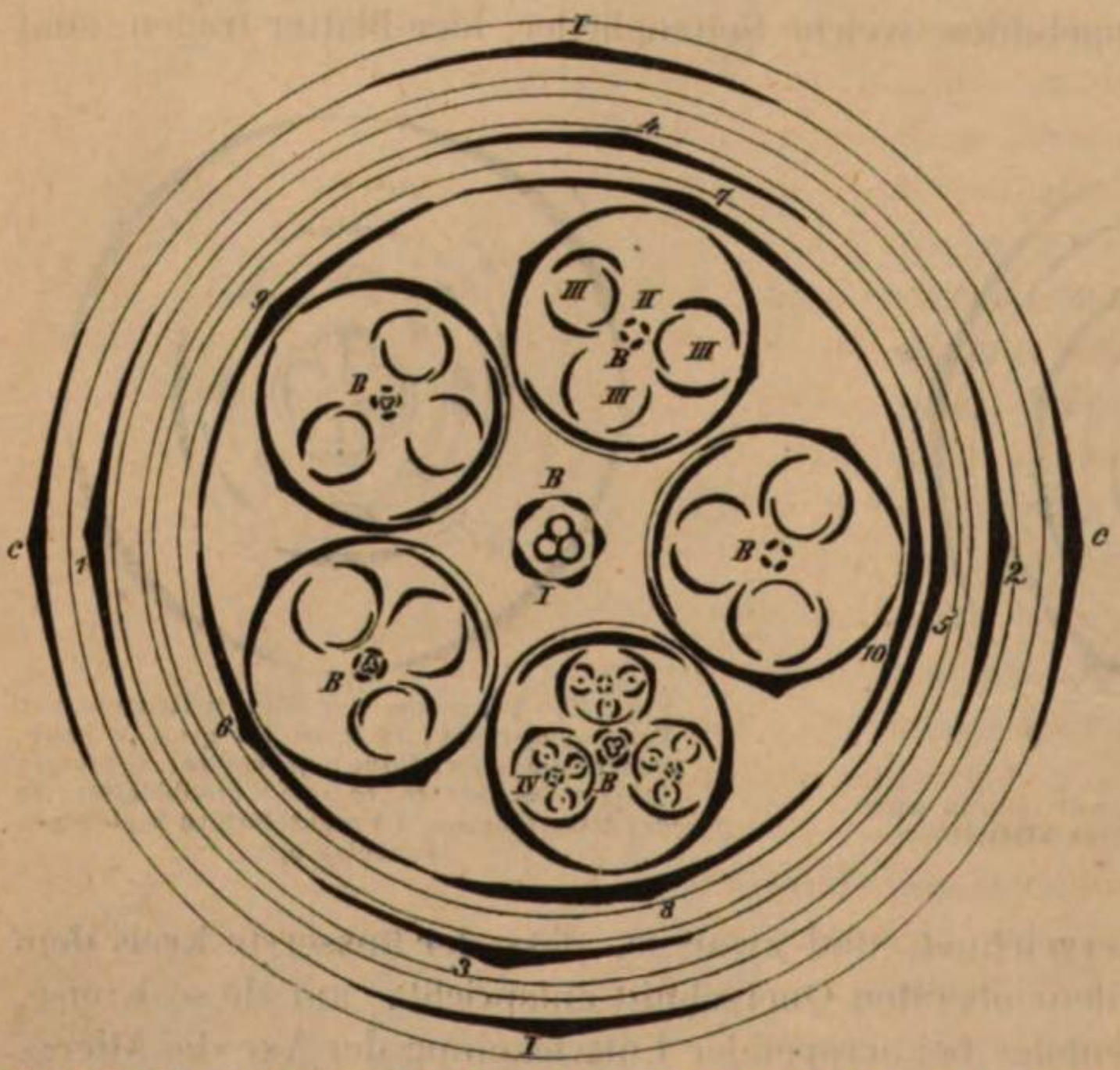


Fig. 140. Diagramm einer schwachen Pflanze von Euphorbia helioscopia; *c c* die Cotyledonen; *I*, *I* die ersten, 1 bis 10 die späteren Laubblätter; 6, 7, 8, 9, 10 bilden einen Quirl; bei *B I* in der Mitte die Endblüthe des Hauptsprosses; *B II* die Endblüthe eines der fünf Axelsprosse, bei *III*, *III*, *III* die Blätter dreier Axelsprosse 2ter Ordnung.

Sind die Axenglieder sehr verkürzt, so ersetzt oft schon die Scheitelansicht (von oben her) einer Axe mit ihren Seitengliedern das Diagramm, wie z. B. bei den Blattrosetten der Crassulaceen und den meisten Blüthen; in anderen Fällen leistet ein Querschnitt durch die Knospe den Dienst, über die Divergenzen der Blätter zu orientiren; in vielen anderen Fällen sind aber die Stellungsverhältnisse mehr verdeckt und nur durch weitläufigere Untersuchung zu ermitteln; neben entwickelungsgeschichtlichen Studien sind dann nicht selten besondere, auf geometrischen Grundsätzen beruhende Methoden nöthig, um die Stellungsverhältnisse richtig und zugleich anschaulich darzustellen.

Unter Umständen empfiehlt es sich auch, die Stellungsverhältnisse statt auf einer Horizontalprojection lieber auf der abgewickelten Oberfläche des Axengebildes zu verzeichnen, wobei man dann das letztere als einen Cylinder betrachtet, dessen Oberfläche man sich flach ausgebreitet denkt. Durch gerade Querlinien

bezeichnet man auf dieser Fläche die über einander liegenden Querschnitte der Axe, auf denen die Orte der Glieder einzutragen sind.

Unter den verschiedenen willkürlichen Constructionen, welche man auf dem Papier, im Gedanken oder an den Objecten selbst vornehmen kann, um die Stellungsverhältnisse zu vergleichen oder auf kurze geometrische oder arithmetische Ausdrücke zurückzuführen, ist folgende von ganz besonderem Interesse, die man vorwiegend auf die Stellungsverhältnisse der Blätter und Seitensprosse angewendet hat; man denkt sich, von irgend einem älteren Gliede ausgehend, eine Linie so geführt, dass sie immer nach rechts oder nach links hin die Axe umlaufend die Insertionspunkte aller folgenden Seitenglieder ihrer Altersfolge nach in sich aufnimmt; diese Linie nennt man, von der Betrachtung der Horizontalprojection ausgehend, die genetische Spirale, in Wirklichkeit ist es eine den Stamm in mehr oder minder regelmässigen Steigungen umlaufende Schraubenlinie [1]). Man hat die Bedeutung dieser Construction weit überschätzt und sie auch da angewendet, wo sie nicht nur für die Entwickelungsgeschichte unzulässig erscheint, sondern auch aufhört einen bloss geometrischen Sinn zu haben, wo sie die Anschauung der Stellungsverhältnisse nicht mehr erleichtert, sondern geradezu erschwert und verwirrt.

Wo es sich um einzeln stehende Blätter oder Sprosse handelt, die an der Axe nach 3, 4, 5, 8 oder mehr Richtungen hinstehen, und deren Divergenzen nicht allzu variabel sind, da dient die Construction der genetischen Spirale allerdings zu einer raschen Orientirung (Fig. 141) in der Blattstellung und die genauere Kenntniss der besonderen Eigenschaften dieser idealen Linie kann unter den genannten Umständen der Morphologie von besonderem Nutzen sein; in manchen Fällen lässt sie sich selbst auf die gegenseitige Stellung von Quirlen mit Vortheil anwenden. — In sehr zahlreichen Fällen aber erscheinen andere Constructionen weit naturgemässer, indem sie eine leichtere Orientirung über die Stellungsverhältnisse gewähren und sich den Wachsthumserscheinungen auch besser anschliessen. Geradezu unmöglich ist die Construction der verlangten genetischen Spirale da, wo die Blätter in simultanen Quirlen auftreten [2]), wie die Corollen, Staubblätter und Carpelle der meisten Blüthen; ebenso bei succedanen Quirlen, deren Glieder von einem Puncte der Axe ausgehend, nach rechts und links fortschrei-

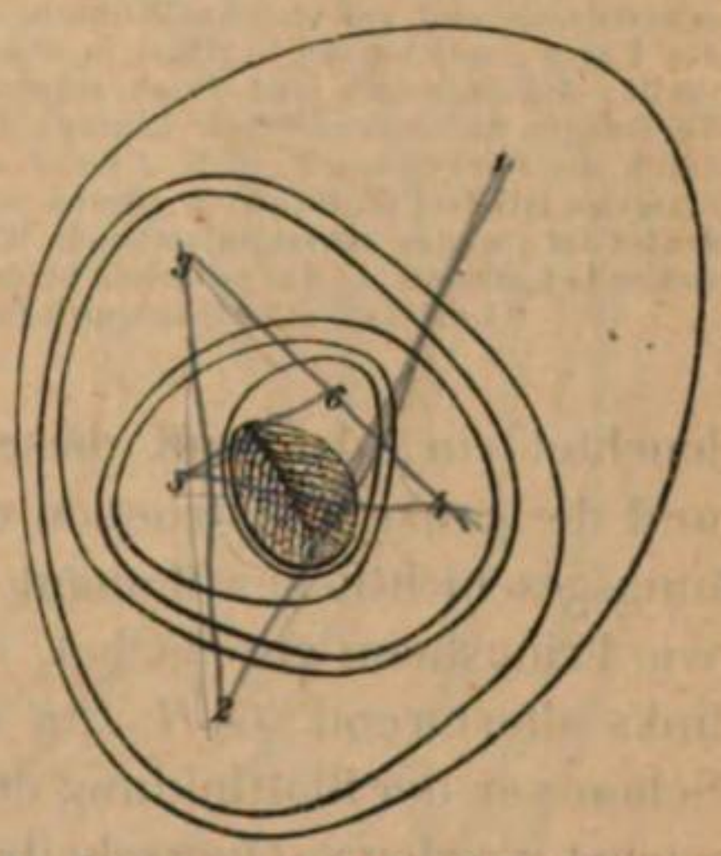


Fig. 141. Querschnitt durch das Convolut der Blattscheiden 1 bis 6 von Sabal ambraculifera; in der Mitte der Durchschnitt einer jungen Blattspreite. Die Blätter sind nach der Divergenz $^2/_5$ geordnet. Verbindet man die Ziffern 1 bis 6 durch eine Linie, so erhält man die genetische Spirale.

---

1) Ist die Schraubenlinie oder Spirale von rechts nach links gewunden, so heisst der rechte Rand der Blätter der kathodische, der linke (aufsteigende) Rand der anodische; umgekehrt bei der entgegengesetzten Richtung der von aussen gesehenen Schraube.

2) Viele Schriftsteller wenden freilich auch in solchen Fällen die von Spiralstellungen entlehnten Anschauungen an, indem sie die simultan entstandenen Glieder des Quirls willkürlich als succedan entstandene betrachten, womit man sich selbst den Weg zu tieferer Erkenntniss abschneidet.

tend sich bilden, wie bei den Characeen und in der Blüthe von Reseda (Fig. 137). Bei den succedanen Quirlen von Salvinia natans wäre die Construction einer genetischen Spirale ebenso unmöglich. Fig. 142 *B* zeigt hier das Diagramm des Stammes mit drei consecutiven dreigliedrigen Quirlen; in jedem derselben entsteht das Blatt *w* zuerst, dann das Blatt L_1 und zuletzt das Blatt L_2. Will man nun die verlangte Spirale construiren, so muss man von *w* über L_2 hinweg nach L_1, dann in derselben Richtung fort über *w* hinweg nach L_2 gehen, man bekommt so zunächst einen Umlauf der Linie, der selbst ein Kreis ist, und in welchem die Divergenzen der aufeinander folgenden Blätter sehr verschieden sind; geht man dann auf den folgenden Quirl über, so schreitet die Linie wohl bis zum nächsten Blatte *w* spiralig fort; um aber im 2ten Quirl in der genetischen Reihenfolge zu bleiben, muss man nun die Linie in entgegengesetzter Richtung fortführen, was sich mit jedem neuen Quirl wiederholt. Es leuchtet ein, dass auf diese gezwungene Art keine Anschaulichkeit erzielt wird, und die ganze Construction erscheint vollkommen überflüssig, da kein entwickelungsgeschichtliches Moment sie fordert. Der Stamm baut sich bei dieser Pflanze, wie Pringsheim gezeigt hat, aus zwei Segmentreihen auf, welche nach rechts und links alternirend (*G*, *H*, *J*, *K* u. s. w. in Fig. 142 *A*) aus der Scheitelzelle entstehen. Schon vor der Blattbildung erfährt jedes Segment verschiedene Theilungen und zunächst werden so Querscheiben des Stammes gebildet, die abwechselnd als Stammknoten und Internodien fungiren. Jede Knotenscheibe besteht aus der vorderen Hälfte eines älteren und der hinteren Hälfte eines nächstjüngeren Segments, wie die Figur zeigt. Ein Internodium wird von einem ganzen Segment der neuen Reihe und aus zwei halben Segmenten der anderen Reihe gebildet. Ganz bestimmt gelagerte Zellen der Knotenscheiben erzeugen die Blätter in der angegebenen Reihenfolge; Nichts weist bei dieser Entwickelung darauf hin, dass die Blätter in spiraliger Reihenfolge entstehen, vielmehr zeigt die bilatere Bildung des Stammes, dass eine spiralige Construction hier ganz und gar unzulässig ist. Dasselbe liesse sich bei Marsilia beweisen, wo der kriechende Stamm auf seinem Rücken zwei Reihen von Blättern trägt, während die Bauchseite Wurzeln bildet (Hanstein); die rückständigen Blätter lassen sich in diesem Fall ihrer Altersfolge nach durch eine nach rechts und links geknickte Zickzacklinie verbinden, welche die blattfreie Bauchseite des Stammes gar nicht berührt und in ihrem Verlauf der bilateralen Bildung auch

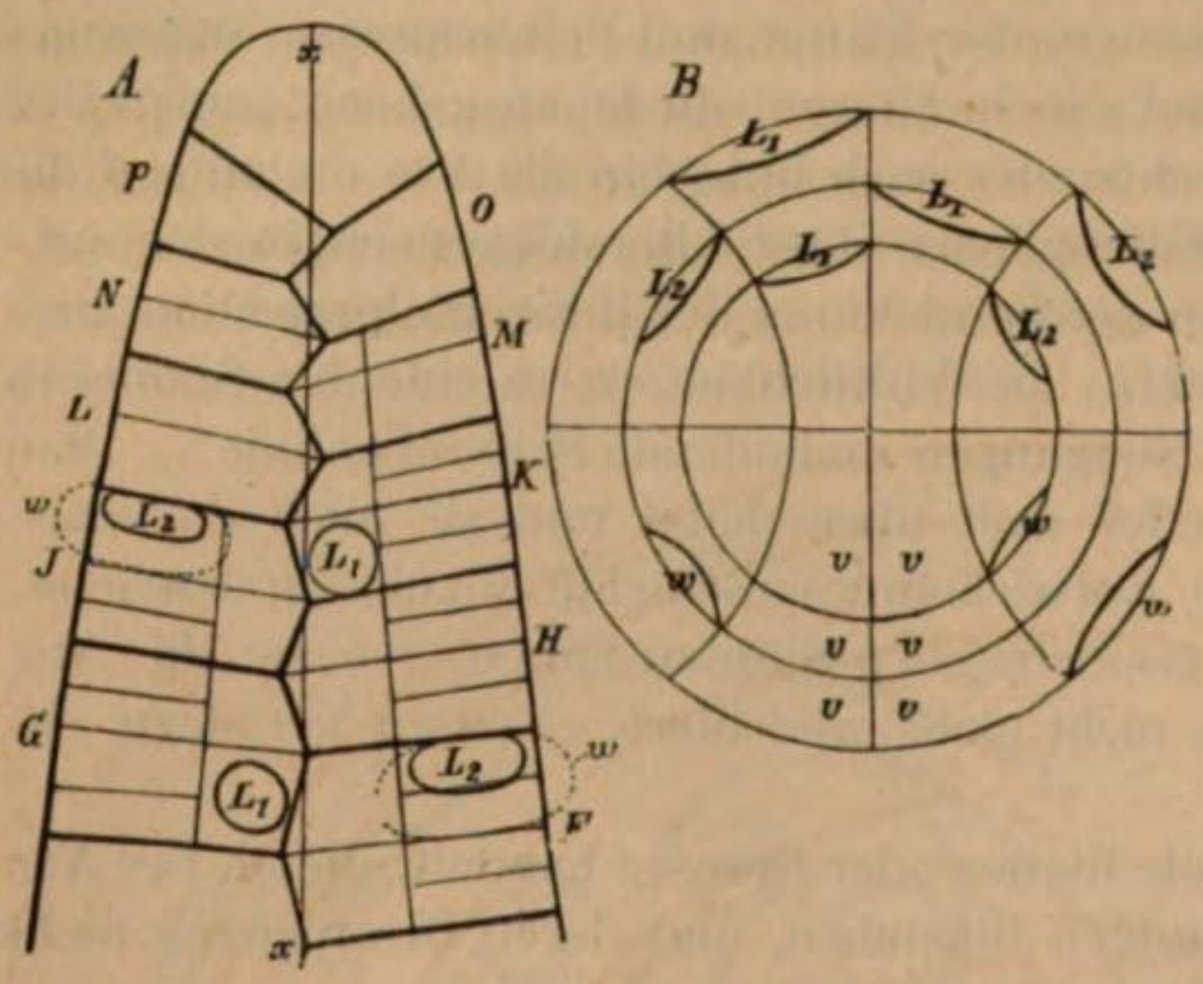


Fig. 142. *A* Der Vegetationskegel des Stammes von Salvinia natans schematisch und von der Rückenfläche aus gesehen; *x x* Projection der Ebene, welche ihn vertikal in eine rechte und eine linke Hälfte theilt; die Segmente sind durch stärkere Umrisse angedeutet, ihre Theilungen durch schwächere Linien; die Reihenfolge der Segmente durch die Buchstaben *F*, *G*, *H*, *J* bis *P* angegeben; *B* Diagramm des Stammes mit drei Blattquirlen, deren ventrale Seite durch *v v* angedeutet ist; *w* das zuerst entstehende Wasserblatt, L_1 das darauf entstehende Luftblatt, L_2 das zwischen beiden zuletzt entstehende zweite Luftblatt desselben Quirls (nach Pringsheim).

dieses Stammes entspricht. — Bedeutungslos erscheint die Spiralconstruction auch in all den Fällen, wo es gleichgiltig ist, ob man die Spirale oder Schraubenlinie nach links oder nach rechts hinführt; so ist es bei zweireihig gestellten Gliedern, deren constante Divergenz $^1/_2$ ist, die also in zwei einander diametral gegenüberliegenden Orthostichen alternirend angeordnet sind, wie die Verzweigungen so vieler Thallome (z. B. Stypocaulon Fig. 98), die Blätter der Gräser, der Seitensprosse von Tilia, Ulmus, Corylus u. s. w. In all diesen Fällen entschieden bilateralen Aufbaues kann die genetische Spirale ebenso gut und mit denselben Divergenzschritten nach links wie nach rechts aufsteigend gedacht werden, wodurch sie natürlich ihre Bedeutung für jede morphologische Folgerung ebenso einbüsst, wie wenn man annimmt, dass sie von Blatt zu Blatt ihre Wendung ändert.

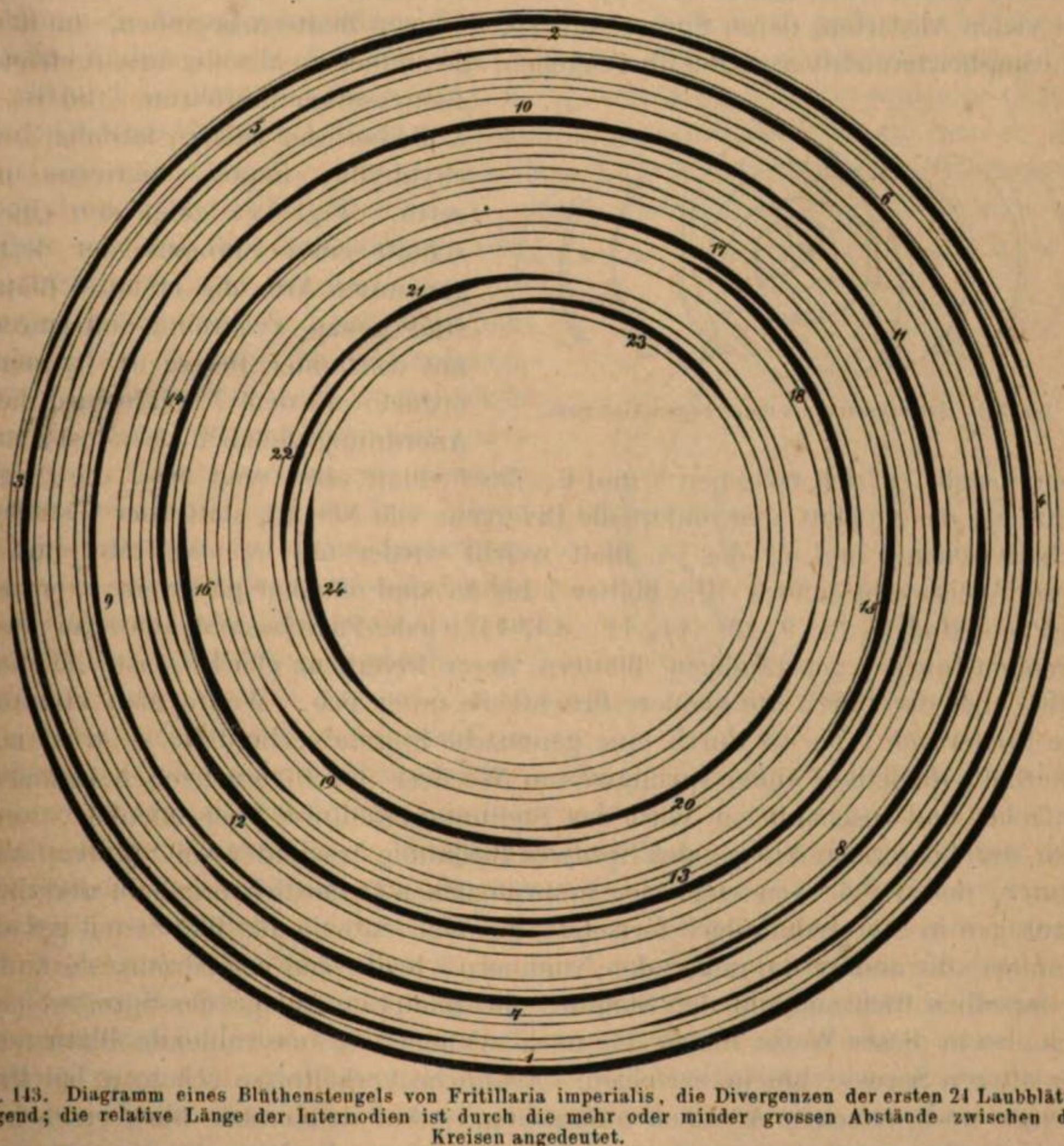


Fig. 143. Diagramm eines Blüthenstengels von Fritillaria imperialis, die Divergenzen der ersten 21 Laubblätter zeigend; die relative Länge der Internodien ist durch die mehr oder minder grossen Abstände zwischen den Kreisen angedeutet.

Es sind vorwiegend die aufrecht freiwachsenden Axen mit einzelnen nach 3, 4, 5 und mehr Richtungen hinstehenden Blättern, bei denen die Spiralconstruction naturgemäss erscheint, was auch mit den Symmetrieverhältnissen der Pflanzen, die weiter unten besprochen werden sollen, ebensowohl übereinstimmt,

wie die Thatsache, dass bei bilateraler Ausbildung zumal kriechender und kletternder Axen oder bei Seitenzweigen die Spiralconstruction naturwidrig ausfällt.

In den Fällen, wo die Spiralconstruction naturgemäss, d. h. in einfachster, zwangloser Weise die Stellungsverhältnisse veranschaulichend, anwendbar ist, können noch zwei Fälle unterschieden werden, je nachdem die Divergenzen sehr ungleich sind und sprungweise wechseln oder unter sich beinahe oder ganz gleich sind oder doch nur nach und nach sich ändern. Im ersten Fall erscheinen die Glieder ungeordnet, unregelmässig, wie die Laubblätter am Stamm von Fritillaria imperialis (Fig. 143), die Blüthen an der Traubenspindel von Triglochia palustre und manchen Dicotylen. Bei sprungweisem Wechsel der Divergenzen an derselben Axe kann es auch vorkommen, dass es naturgemässer erscheint, die Blattstellung durch zwei homodrome Spiralen statt durch eine zu versinnlichen, wie bei vielen Aloëarten, deren Sprosse mit zweireihigen Blättern beginnen, um dann zu complicirteren Divergenzen überzugehen, die endlich zu allseitig ausstrahlenden Blattrosetten hinführen. So ist es z. B. bei Aloë ciliaris, latifolia, brachyphylla, lingua, nigricans und serra. Fig. 144 zeigt den Querschnitt eines Sprosses der letztgenannten Art; die ersten 6 Blätter sind genau zweireihig alternirend mit constanter Divergenz $^1/_2$ angeordnet; mit dem 7. Blatt wird diese Anordnung plötzlich geändert, statt über 5 stellt es sich zwischen 5 und 6; das 8. Blatt aber zeigt zu 7 die Divergenz $^1/_2$; das 9. Blatt aber ändert die Divergenz von Neuem, statt über 7 stellt es sich zwischen 7 und 6; das 10. Blatt weicht wieder um $^1/_2$ von 9 ab; und in dieser Weise geht es fort. Die Blätter 7 bis 15 sind offenbar paarweise geordnet, die Paare sind (7, 8) (9, 10) (11, 12) (13, 14); jedes Paar besteht aus zwei alternirenden (nicht gegenständigen) Blättern, deren Divergenz gleich $^1/_2$ ist, die Paare selbst aber divergiren um kleinere Bruchtheile unter sich. Wollte man hier nun alle Blätter von 1 bis 15 durch eine genetische Spirale verbinden, so wird man innerhalb derselben einen sprungweisen Wechsel der Divergenzen bekommen; einfacher und anschaulicher wird das Stellungsverhältniss aber offenbar, wenn man der bilateralen Anlage des Sprosses Rechnung tragend zwei Spiralen construirt, deren jede von einer der ursprünglichen Orthostichen anhebt und diese sozusagen in Spiralwindungen fortsetzt; die eine enthält alle Blätter mit gerader Nummer, die andere die ungeraden Nummern; beide sind homodrom, sie laufen in derselben Richtung um den Stamm; die bilaterale Anlage des Sprosses lässt sich also in dieser Weise bis in die nach allen Seiten ausstrahlende Blattrosette der älteren Sprosse hinein verfolgen. Aehnliche Verhältnisse scheinen bei Dracaenen und manchen Aroideen aufzutreten. Auf den ersten Blick erscheinen solche Stellungsverhältnisse wie zweizeilige, die durch Drehung des Stammes verändert worden sind, was in diesem Falle kaum annehmbar scheint.

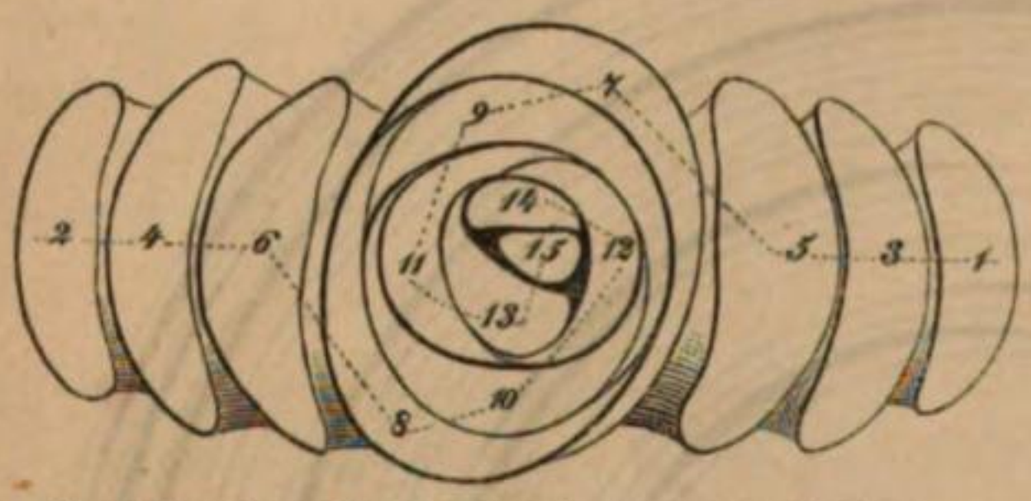


Fig. 144. Querschnitt eines Sprosses von Aloë serra.

Wenden wir uns nun schliesslich zu den Fällen, welche früher offenbar vorwiegend zu der unrichtigen Annahme Anlass gegeben haben, dass das Grundgesetz der Blattstellung eine überall spiralige Anordnung sei, so finden wir die

Blätter einzeln gestellt, die Divergenzen derselben einander fast oder ganz gleich, oder nach und nach in andere Werthe übergehend, wie es dem oben genannten zweiten Fall der spiraligen Stellung entspricht. In solchen Fällen giebt die Spiralconstruction einen einfachen Ausdruck des Stellungsgesetzes; es kommt dann nur darauf an, die constante Divergenz zu nennen; je nachdem dieselbe $^1/_3$, $^1/_4$, $^1/_5$, $^2/_5$, $^3/_8$ u. s. w. ist, nennt man das Stellungsverhältniss einfach eine $^1/_3$-Stellung, $^1/_4$-Stellung, $^1/_5$-Stellung u. s. w. Uebrigens pflegt auch in diesen Fällen die Constanz der Divergenz nicht bei allen Gliedern einer Axe auszuhalten; Sprosse, welche zahlreiche Blätter bilden, beginnen meist mit einfacheren Stellungen wie $^1/_2$, um später zu complicirteren überzugehen, wobei eine Stellung für complicirter gilt, wenn Zähler und Nenner des Divergenzbruches grösser werden. — Sind bei einzeln gestellten Seitengliedern mit schraubiger oder spiraliger Anordnung die Divergenzen unter sich gleich, so stehen sie auch gleichzeitig in geraden Reihen, deren Zahl durch den Nenner des Divergenzbruches angegeben ist; beträgt die constante Divergenz z. B. $^3/_8$, wie in Fig. 145, so sind acht Orthostichen vorhanden, das 9. Glied steht dann in derselben Mediane mit dem 1., das 10. Glied mit dem 2., das 11. mit dem 3. u. s. w.; bei einer $^2/_5$-Stellung steht ebenso das 6. Glied über dem 1., das 7. über dem 2. u. s. w. In manchen Fällen werden die Orthostichen sehr augenfällig, wie z. B. bei den Cacteen mit vorspringenden Kanten, wo diese den Orthostichen der spiralig angeordneten Blätter, die hier aber meist unentwickelt bleiben, entsprechen. Auch bei quirlständigen Blättern treten die geraden Reihen meist auffallend zu Tage, wenn man den Spross von oben betrachtet, wie z. B. bei den decussirten zweigliedrigen Quirlen von Euphorbia Lathyris und der cactusähnlichen Euphorbia canariensis.

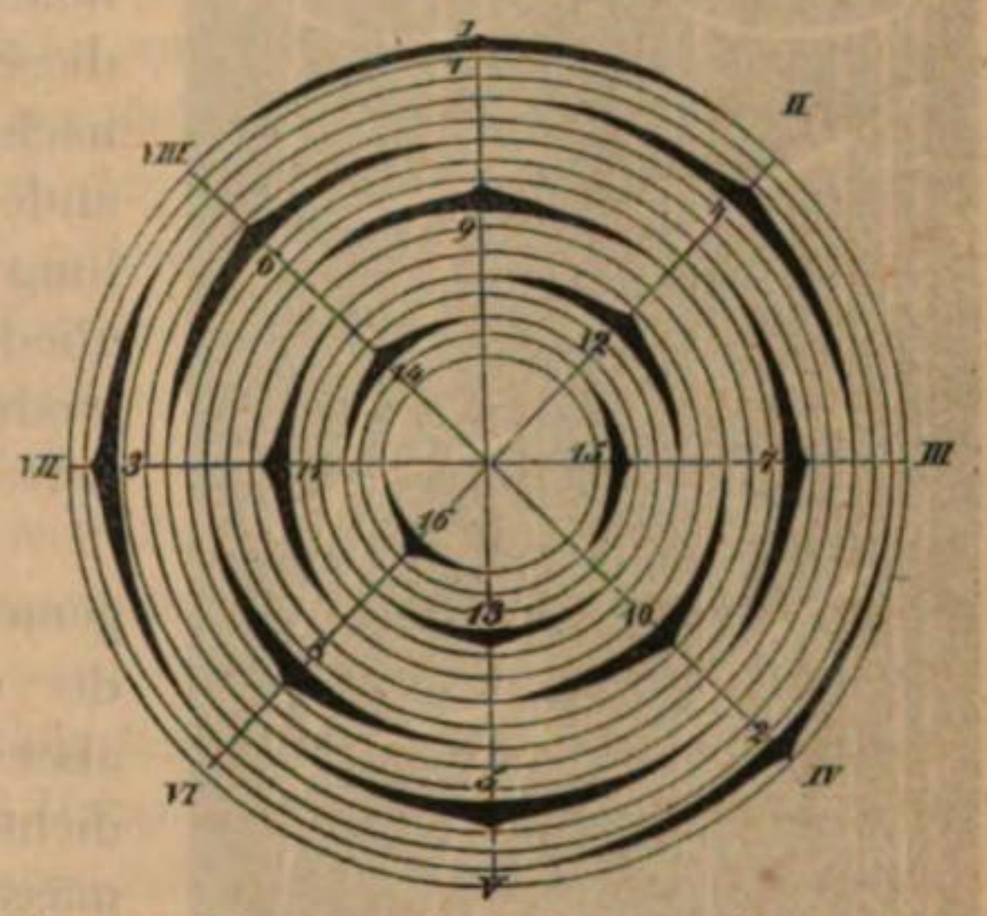


Fig. 145. Diagramm eines Sprosses mit constanter $^3/_8$-Stellung der Blätter.

Stehen die Glieder eines spiraligen Stellungsverhältnisses mit constanter Divergenz nahe genug beisammen, so bemerkt man leicht schraubige oder spiralige Anordnungen, die sich nach links und rechts hin verfolgen lassen, und durch welche die genetische Spirale mehr oder minder verdeckt wird; diese Reihen nennt man die Parastichen; besonders deutlich sind sie bei den Zapfen der Pinusarten, den Blattrosetten der Crassulaceen, den Blüthen der Sonnenrose und anderer Compositen und an Kolben der Aroideen. Sie lassen sich bei jedem spiraligen Stellungsverhältniss mit constanter Divergenz nachweisen und in dem Diagramm desselben oder wenn man es auf einer abgewickelten Cylinderfläche verzeichnet, jederzeit zur Anschauung bringen. Die Betrachtung dieser Constructionen ergiebt auch bestimmte geometrische Regeln, nach denen sich aus den Parastichen die genetische Spirale leicht ableiten lässt [1]).

1) Da das Verfahren nur für den von Werth ist, der sich selbstforschend mit Stellungsverhältnissen beschäftigt, so verweise ich auf die ausführliche Darstellung Hofmeister's: Allgem. Morphologie, § 9.

Es leuchtet ein, dass die bisher erwähnten Constructionen nur mehr oder weniger zweckmässige Hilfsmittel zur Orientirung in den vorkommenden Stellungsverhältnissen sein können. Um aber mit Hilfe derselben einen tieferen Einblick in die Wachsthumsvorgänge selbst, deren Folgen die Stellungsverhältnisse sind, zu gewinnen, ist es nöthig, die Entwickelungsgeschichte zu verfolgen und sich in jedem einzelnen Fall die Frage vorzulegen, welche Umstände es bewirken, dass ein neues Glied gerade hier und nicht anderswo entsteht. Es mögen hier sogleich einige der Momente, welche in diesem Sinne zu beachten sind, hervorgehoben werden.

1) Vor Allem handelt es sich immer um die Feststellung der zeitlichen Reihenfolge in der Entstehung der seitlichen Glieder.

2) Es ist nicht bloss auf die seitliche Abweichung oder Divergenz, sondern auch auf die longitudinale Entfernung zu achten, in welcher ein neues Glied am Vegetationspunkt über den letztvorhergehenden Gliedern auftritt. Gewöhnlich sind die longitudinalen Entfernungen der jüngsten Seitengebilde eines Vegetationspunkts unter sich sehr gering, nicht selten ist ein zwischen ihnen liegender freier Raum an demselben gar nicht wahrnehmbar, die Insertionsflächen jüngster Glieder berühren sich und dieser Umstand kann einerseits den Ort, wo ein nächstes Glied entstehen soll, mit bestimmen, anderseits aber bei fortschreitender Entwickelung der Axe mit ihren dichtgedrängten Seitengliedern zu Druck und Zerrung Anlass geben, wodurch die ursprüngliche Anordnung verändert wird.

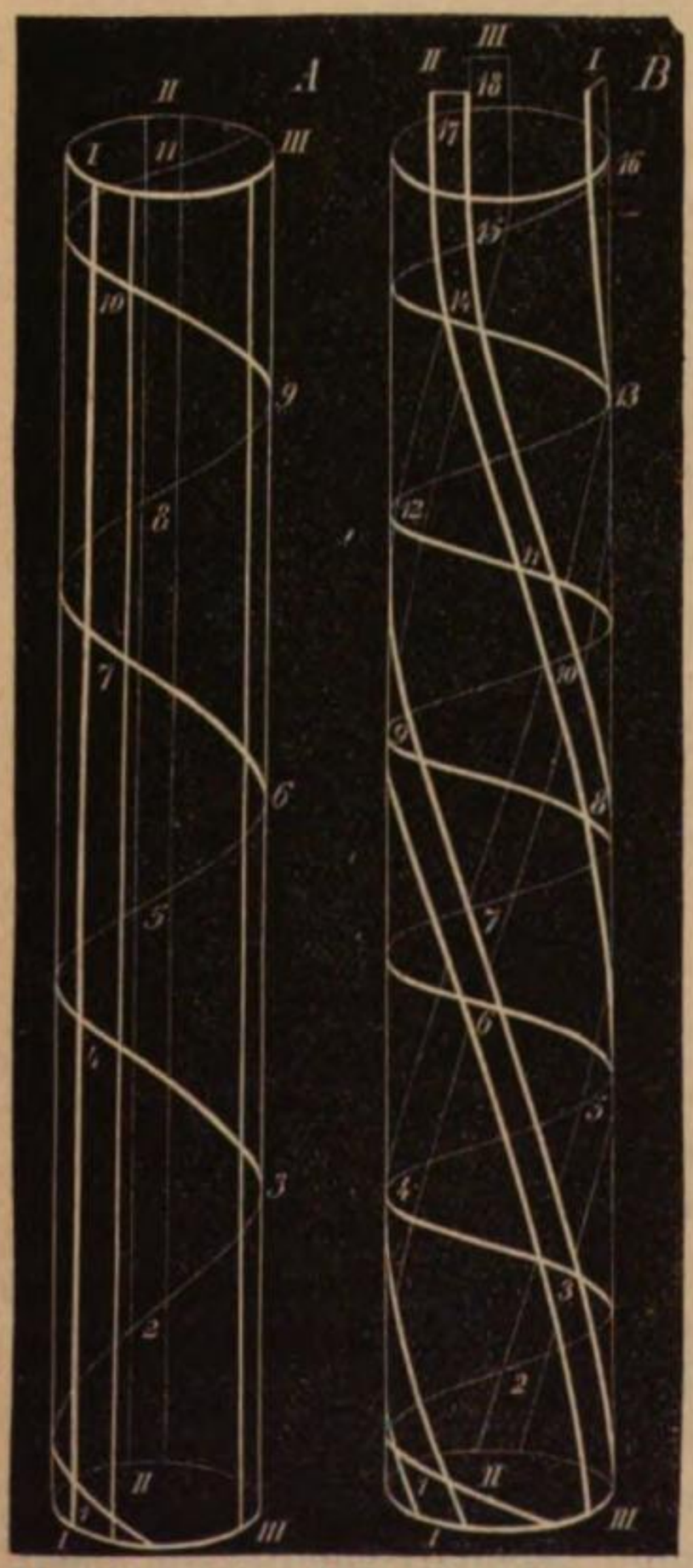


Fig. 146. Schematische Darstellung der Orthostichen einer $^1/_3$-Stellung, *A* vor und *B* nach der Drehung des Stammes. Jede Orthostiche *I*, *II*, *III* ist durch eine Doppellinie (Streifen) markirt, die genetische Schraubenlinie ist einfach, wo sie die Orthostiche kreuzt, sind die Blattinsertionen durch Zahlen verzeichnet.

3) So wie durch das Längenwachsthum der gemeinsamen Axe anfangs dichtgedrängte Glieder weit auseinander gerückt werden, andere aber bei geringerem Längenwachsthum einen dichten Stand behalten, so dass eine gleichmässige Gruppirung oder verschiedene Vertheilung zu Stande kommt (Blattrosetten und Blüthenstengel der Crassulaceen, Agaven, Alën u. s. w.), so wird auch nicht selten der Divergenzwinkel dadurch verändert, dass das Axengebilde auf einer Seite stärker in die Dicke wächst als auf der andern, noch häufiger aber durch Drehung desselben um seine eigene Wachsthumsaxe; durch solche Torsionen können seitliche Glieder, die anfangs streng gradreihig angeordnet waren, derart verschoben werden, dass die Orthostichen schraubig um die Axe gewunden erscheinen; so ist es z. B. bei den Wurzelsystemen der Farne, Equiseten und Rhizocarpeen nach Nägeli und Leitgeb, ebenso bei der dreizeiligen Blattstellung des Mooses Fonti-

nalis antipyretica (nach Leitgeb); das auffallendste Beispiel liefert aber der Stamm von Pandanus utilis; die zahlreichen und schon weit entwickelten Blätter der Knospe stehen, wie der Querschnitt zeigt, in drei vollkommen geraden Reihen nach $^1/_3$; mit zunehmender Entwickelung des Stammes erleidet dieser aber eine so starke Torsion, dass die drei Orthostichen in drei stark gewundene Schraubenlinien übergehen, die den Stamm umlaufen. — In diesen und ähnlichen Fällen ist die Veränderung der Stellungsverhältnisse durch Drehung des Axengebildes leicht und sicher zu constatiren. Wenn aber die Verhältnisse am Scheitel des Axengebildes derartig sind, dass man in der Scheitelansicht von oben die Divergenz nicht genau zu bestimmen im Stande ist, so bleibt man im Ungewissen, ob die Stellung der fertigen Glieder eine unveränderte oder durch seitliche Verschiebung und Drehung der Axe alterirte ist; es würde z. B. eine Verschiebung um 9 Bogengrade des Axenumfangs genügen, um die Divergenz $^2/_5$ in $^3/_8$ übergehen zu lassen, eine solche von $4{,}3^0$ verwandelt die Divergenz $^5/_{13}$ in $^8/_{21}$. Bei sehr complicirten Stellungsverhältnissen, wo die Zahl der Längsreihen eine sehr grosse ist, sind äusserst geringe, kaum noch messbare Verschiebungen hinreichend, um die ursprüngliche Anordnung zu verwischen, ganz andere Parastichensysteme hervorvortreten zu lassen. Diese Bemerkung ist insofern von Interesse, als sie es fraglich erscheinen lässt, ob gewisse complicirte Stellungsverhältnisse überhaupt jemals der ursprünglichen Anordnung der Glieder angehören.

4) Es ist zu beachten, ob die Stellung neuentstehender Glieder oder deren spätere Veränderung irgend eine Beziehung zu der Richtung der Schwerkraft, des einfallenden Lichts oder eines von aussen einwirkenden Druckes erkennen lässt[1]). Bezüglich der Schwerkraft tritt eine solche Beziehung darin hervor, dass vorwiegend aufrechte Hauptsprosse allseitig ausstrahlende Blätter bilden, während solche mit entschieden horizontalem Wuchs, bei denen sich eine bewurzelte Bauchseite von der Rückenseite unterscheidet, meist zweireihige Anordnung der Blätter auf letzterer zeigen oder doch eine solche, die durch eine senkrecht den Stamm längstheilende Ebene in ähnliche Hälften getheilt wird (Salvinia, Marsilia, Polypodium aureum, Pteris aquilina u. a.). Die zweireihig beblätterten horizontalen Seitenaxen an mehrreihig beblätterten senkrechten Hauptsprossen (wie bei Prunus laurocerasus, Castanea vesca, Corylus u. a.) lassen eine derartige Beziehung weniger deutlich hervortreten, weil hier ein Einfluss der Hauptaxe auf die Seitenaxe, unabhängig von der Schwerkraft zu vermuthen ist, wie die Stellung der Blätter in den Seitenknospen vor der Entfaltung zeigt (vergl. die Fig. in § 26).

5) Es ist ferner zu berücksichtigen, ob der ersten Anlage seitlicher Glieder entwickelungsgeschichtliche Momente vorausgehen, welche den Entstehungsort mit bestimmen; so sind z. B. die Entstehungsorte der Seitenwurzeln an die Aussenseite der Fibrovasalstränge gebunden, durch deren Verlauf ihre Reihenanordnung gegeben ist, die aber ihrerseits noch gestattet, dass die Seitenwurzeln unter sich in Quirlen oder spiralig angeordnet sind. Hier ist die Anordnung in Längsreihen offenbar das Allgemeine und Primäre, die Divergenzen und longi-

---

1) Hofmeister (allgem. Morphologie, § 23, 24) hat eine Reihe von Thatsachen zusammengestellt, welche derartige Beziehungen erkennen lassen; bezüglich einzelner Thatsachen sowohl wie in Betreff der dort gegebenen Interpretation bin ich aber vielfach anderer Meinung, deren Begründung hier zu weit führen würde. (Vergl. übrigens unten § 26.)

tudinalen Entfernungen etwas Secundäres, das durch besondere Nebenumstände bestimmt wird. — Für den Ort eines Seitensprosses ist dagegen im Allgemeinen seine Beziehung zum nächsten Blatt das primär Bestimmende, insofern er unter, neben oder über dessen Mediane entsteht; Momente von secundärer Bedeutung sind es dann, ob an jedem Blatt oder nur an bestimmten Blättern einer Axe Seitensprosse auftreten u. s. w. Die Blattstellung am Seitenspross kann ihrerseits von der des Hauptsprosses abweichen, weil das Wachsthum des letzteren ihn mit beeinflusst, so z. B. bei Seitensprossen mit zweireihiger Blattstellung an Hauptsprossen mit mehrreihiger Anordnung; unter diesen Gesichtspunkt fällt auch die bilaterale Verzweigung der Blätter, mag der Stamm selbst bilateral oder multilateral sein. — Auch der Umfang des Vegetationspunkts und die davon abhängige Dicke des Axengebildes kann massgebend für die Zahl der Reihen seitlicher Gebilde werden; so bringen dickere Mutterwurzeln meist 3 oder mehr Reihen von Nebenwurzeln hervor, während dünnere nur zwei oder doch weniger Reihen als jene bilden; so z. B. die Wurzeln der Kryptogamen (nach Nägeli und Leitgeb); die dicken Hauptwurzeln von Zea, Phaseolus, Pisum, Quercus u. s. w. bilden 3, 4, 5, 6 und mehr Orthostichen von Seitenwurzeln, die ihrerseits viel dünner sind und weniger Orthostichen produziren. Aehnlich ist es nicht selten bei der Blattbildung an Stämmen; nimmt der Umfang des Vegetationspunktes zu, so werden die Blätter mehrreihig, wie bei vielen erstarkenden Keimpflanzen von Dicotylen, Palmen, bei Aspidium filix mas u. a., am auffallendsten zeigen diess die vielreihigen Blüthenköpfe der Sonnenrose auf dem vierreihigen Laubblattstamme, wo bei Anlegung des Kopfes der Umfang des Vegetationspunktes plötzlich stark zunimmt (Fig. 108); aber auch umgekehrt nimmt die Reihenzahl der Blätter ab, wenn der Umfang des fortwachsenden Stammendes bei stärkerer Verlängerung abnimmt, diess zeigen z. B. die wenigreihigen dünnen und langen Blüthenstengel, welche aus den vielstrahligen Blattrosetten der Aloëarten, Escheverien u. s. w. hervortreten. — Nimmt die Insertion der Blätter oder Sprosse schon frühzeitig einen grossen Theil des Umfangs am Vegetationspunkt ein, so bilden sich nur wenige Blattreihen, sind die Insertionsflächen relativ klein, so steigert sich die Zahl der Reihen an der Axe, wie z. B. die vielreihigen kleinen Blüthen am Kolben der Aroideen, an den Trauben der Trifolien u. s. w. zeigen, deren Blätter mit stengelumfassender oder doch breiter Blattinsertion wenigreihig sind. — Hofmeister [1]), dem wir die Eröffnung dieses wichtigen Gesichtspunkts für die Blattstellungslehre verdanken, stellt als sehr allgemeine Regel den Satz hin, dass neue seitliche Sprossungen über der Mitte der weitesten Lücke entstehen, welche die Insertionen der nächstbenachbarten älteren Glieder gleicher Art zwischen sich am Umfang des Vegetationspunkts übrig lassen; die Giltigkeit der Regel tritt besonders bei der Aufeinanderfolge alternirender Quirle (zumal der rechtwinkelig gekreuzten Paare), alternirender einzelnstehender Blätter mit frühzeitig in die

---

1) Allgem. Morphologie § 11, wo bestimmte Fälle ausführlich behandelt sind; diese Abhandlung ist unzweifelhaft das Bedeutendste, was bis jetzt über Blattstellung geschrieben wurde; trotzdem weiche ich in meiner Darstellung, die sich bei der gebotenen Kürze fast nur auf Andeutungen beschränkt, von Hofmeister's Ansichten selbst in Punkten von principieller Bedeutung an.

Breite wachsender Basis von Phanerogamen mit kleinzelligem Vegetationskegel hervor; wo dagegen eine entschiedene Bilateralität horizontal wachsender Axen (wie bei Pteris aquilina, Salvinia und Marsilia) oder bestimmte Beziehungen der Blattbildung zur Segmentirung einer Scheitelzelle (wie bei den Moosen) oder entschieden succedane Bildung der Glieder innerhalb eines Quirls (wie bei Chara, Salvinia, Blüthe von Reseda u. s. w.) sich geltend macht, da tritt, wie ich glaube, die mechanische Bedeutung jener Regel doch zurück hinter die anderen Ursachen, welche den Ort der neuzubildenden Glieder dann vorwiegend bestimmen. Ganz abgesehen von den unter 1—4 hervorgehobenen Gesichtspunkten zeigen schon die hier unter 5) angedeuteten genetischen Beziehungen, dass eine einzige, alle Fälle beherrschende Regel der Stellungsverhältnisse kaum aufzufinden sein dürfte; je nach Umständen werden Ursachen, die ganz verschiedenen Kategorien angehören, den Entstehungsort eines neuen Gliedes vorwiegend bestimmen.

6) Als einen Satz von principieller Bedeutung betrachte ich es, dass gleiche oder sehr ähnliche Stellungsverhältnisse durch sehr verschiedene Combinationen von Ursachen, anscheinend sehr verschiedene Stellungen aber durch sehr ähnliche Combinationen von Ursachen hervorgerufen werden können; wobei ich unter Ursachen die vorausgehenden Entwickelungsverhältnisse der Axe und ihrer Seitenglieder, den Einfluss der Mutteraxen auf Tochteraxen, den Einfluss von Druck, Schwere, Licht u. dgl. verstehe. — Am klarsten tritt die Giltigkeit des Satzes hervor, wenn man beachtet, dass dieselben oder ähnliche Divergenzen von Blättern oder seitlichen Sprossungen überhaupt auftreten können an einzelligen Pflanzen, vielzelligen mit dominirender Scheitelzelle und an solchen, wo der Vegetationspunkt aus einem kleinzelligen Gewebe, ohne bestimmte Beziehung zu der Segmentation einer Scheitelzelle, besteht, wie bei den Phanerogamen. Unzweifelhaft muss die Mechanik der Wachsthumsvorgänge eine andere sein, wenn die Seitenzweige eines Vaucherienschlauchs zweireihig sich bilden, oder wenn die beiden Blattreihen einer Fissidens oder die eines Grases in gleicher oder ähnlicher Stellung erzeugt werden, wo die Zellwände im Urmeristem eine Mannigfaltigkeit von Ursachen und Hindernissen des Wachsthums repräsentiren. Die gleichartige Stellung der Auswüchse unter so verschiedenen Verhältnissen beweist nicht, dass die Verhältnisse selbst gleichartig oder irrelevant sind, sondern nur, dass ganz verschiedene Combinationen von Ursachen zu sehr ähnlichen Stellungsverhältnissen führen können. Bei den Muscineen und Gefässkryptogamen tritt die Beziehung der Blattbildung zur Segmentirung der Scheitelzelle um so deutlicher hervor, je näher am Scheitel die Blätter angelegt werden; am deutlichsten bei den Moosen, wo jedes Segment unmittelbar nach seiner Entstehung und vor weiterer Zelltheilung zu einer blattbildenden Protuberanz auswächst. Hier ist die nächste Bedingung der Blattstellung die Stellung der blattbildenden Segmente selbst; werden diese letzteren in zwei alternirenden Längsreihen gebildet, wie bei Fissidens [1]), so entstehen zwei Orthostichen alternirender Blätter mit der Divergenz $^1/_2$; ist die Segmentation der Scheitelzelle dreireihig, so dass jede neue Theilungswand der Scheitelzelle parallel ist der viertletzten Theilungswand, wie bei Fontinalis, so entstehen drei Reihen von Blättern nach der constanten Divergenz $^1/_3$ schraubig geordnet; ist die Scheitelzelle zwar dreiseitig pyramidal, entstehen aber die neuen

1) Lorentz: Moosstudien. Leipzig 1864.

Wände in ihr nicht parallel den schon gebildeten, sondern schief zu ihnen, so dass sämmtliche Segmente z. B. auf der anodischen Seite breiter sind als auf der kathodischen, so liegen die Segmente nicht mehr in drei geraden Reihen, sondern man erkennt entweder drei Spiralen oder nur eine, welche die Stammaxe umkreisen; da auch in diesem Fall, z. B. bei Polytrichum, Catharinea, Sphagnum [1]), jedes Segment zu einem Blatt auswächst, so entstehen schraubig geordnete Blätter nach Divergenzen, die von der Schiefe der Hauptwände der Segmente unter sich bedingt sind [2]). Diese Erscheinungen zeigen offenbar, dass, wenn jedes Segment ein Blatt erzeugt, die Blattstellung von der Art, wie die neuen Hauptwände der Segmente auftreten, abhängt; da nun aber die Richtung, in welcher die Segmentirung der Scheitelzelle erfolgt, selbst wieder von Ursachen abhängt, die wir einstweilen nicht kennen, so muss auch die Blattstellung schliesslich auf diese Ursachen zurückgeführt werden. — In gewissen Fällen lässt sich eine Ursache angeben, warum bei gleichartiger Segmentirung der Scheitelzelle doch verschiedene Stellungen der Blattanlagen zu Stande kommen. Die Segmente der Scheitelzelle bilden sich bei Fontinalis ebenso wie bei Equisetum in drei geraden Reihen; dort aber stehen die einzelnen Blätter geradreihig und spiralig mit der constanten Divergenz $^1/_3$, bei Equisetum entstehen dagegen alternirende Quirle, scheidig verwachsener Blätter; weil hier, wie Rees gezeigt hat [3]), die anfänglich spiralig geordneten drei Stammsegmente je eines Umlaufs durch ungleichmässiges Wachsthum sich in eine Querzone stellen, aus welcher zunächst ein Ringwulst hervorwächst, auf dem dann die Scheidenzähne hervorsprossen. Durch das ungleichmässige Wachsthum der Segmente, dessen Ursachen zunächst unbekannt sind, werden noch weitere Verschiedenheiten, im Vergleich mit Fontinalis, eingeleitet, in deren Folge die Quirle selbst nicht superponirt (wie sie es sein könnten), sondern alternirend sich ausbilden. — Vergleicht man damit die Vorgänge bei Marsilia, wie sie Hanstein beschrieben hat [4]), so zeigt sich, dass die Segmentirung der Stammscheitelzelle mit der von Fontinalis und Equisetum in der Hauptsache übereinstimmt, sie ist dreireihig nach $^1/_3$ Divergenz; wie bei Fontinalis entstehen die Blätter durch Vorwölbung der Segmentzellen; allein die Blätter sind hier nicht dreireihig wie bei Fontinalis, und nicht quirlig, wie bei Equisetum, sondern zweireihig geordnet; die nächste Ursache ist darin zu suchen, dass der Stamm sammt seinem Vegetationspunkt horizontal liegt; er hat eine Ober- oder Rückenseite und eine Unter- oder Bauchseite; die Segmente der Scheitelzelle bilden zwei rückenständige Reihen und eine auf der Bauchseite; nur jene erzeugen Blätter, diese Wurzeln. Offenbar ist hier die horizontale Lage des Stammes und seiner bilateralen Ausbildung die Ursache davon, dass nur die Oberseite Blätter bildet, und da dort die Segmente zweireihig liegen, giebt es zwei Blattreihen, deren Blätter durch

---

1) Vergl. die ausgezeichnete Darstellung Leitgeb's für Sphagnum in Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1869, Märzheft.

2) Vergl. Hofmeister, allgem. Morphologie, p. 494, und Müller, Bot. Zeitung 1869, eine allgem. morpholog. Studie, Taf. IX, Fig. 24. In solchen Fällen kann man in der That das Verhalten der Scheitelzelle so auffassen, als ob sie um ihre Axe rotire, wie ich es in der ersten Aufl. gethan habe; jedoch scheint mir die dortige Darstellung für den Anfänger heute nicht mehr geeignet.

3) Rees, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VI, p. 216.

4) J. Hanstein in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV, p. 252.

eine Zickzacklinie verbunden gedacht werden können. Ein weiteres Moment der Verschiedenheit gegenüber Fontinalis und Equisetum tritt nun aber noch dadurch auf, dass bei Marsilia nicht jedes Segment der beiden Rückenreihen je ein Blatt bildet, sondern es bleiben bestimmte Segmente steril, sie bilden die Internodien, die bei Fontinalis und Equisetum ursprünglich fehlen und erst durch weitere Differenzirung später entstehen. — Aehnlich wie bei Fissidens entstehen auch bei Pteris aquilina und bei Salvinia die Segmente der Stammscheitelzelle zweireihig; die Blattstellung ist aber in allen drei Fällen sehr verschieden; der Unterschied des Wachsthums macht sich zunächst in der entschieden horizontalen Lage der Stämme der letzgenannten Pflanzen geltend, ebenso sehr aber durch den Umstand, dass hier die Segmente selbst noch ein starkes Dicken- und Längenwachsthum und Theilungen erfahren, bevor die Blattanlagen auftreten; es sind nicht die eben entstandenen Segmentzellen, sondern bestimmte Theilnngsproducte derselben, weit abliegend von dem Stammscheitel, aus denen die Blattanlagen hervortreten; diess ist bei Pteris und Salvinia gemeinsam; aber in den Theilungen der Segmente und im gesammten Wachsthum des Stammes treten bei beiden namhafte Unterschiede auf, und Pteris aquilina bildet an seinen unterirdischen dicken horizontalen Sprossen zwei fast rückenständige Blattreihen alternirend, Salvinia aber an seinen auf Wasser schwimmenden dünnen Sprossen alternirende Quirle, deren Glieder eine sehr eigenthümliche, der Bilateralität und dem horizontalen Wuchs entsprechende Entstehungsfolge zeigen.

Die genetischen Momente, welche für die Blattstellung der Kryptogamen durch die Segmentirung der Scheitelzelle und das fernere Verhalten der Segmente anschaulich werden, fehlen bei den Phanerogamen, wo die Blätter aus einem kleinzelligen Vegetationskegel hervorsprossen, dessen Gewebe sich wie eine fast homogene plastische Masse verhält. Hier können die nächsten Ursachen, welche den Ort eines neuauftretenden Blattes oder Sprosses bestimmen, nicht mehr schrittweise auf das Verhalten einer Scheitelzelle zurückverfolgt werden; die nächsten sichtbaren Ursachen liegen hier vielmehr in der Stellung schon vorhandener Blätter, in ihrem Breitenwachsthum, in der Form und dem Umfang des Vegetationskegels, in der Neigung desselben gegen die Vertikale und seiner Beziehung zu der Grösse des Muttersprosses u. s. w.; Verhältnisse, die, wie schon unter 5) erwähnt wurde, von Hofmeister ausführlich besprochen sind. Die dort hervorgehobene Regel, dass seitliche Sprossen über der Mitte der grössten Lücke entstehen, welche die jüngsten benachbarten Sprossungen übrig lassen, enthält ein ursächliches Moment für die Bestimmung des Entstehungsortes neuer Glieder und kann sogar auf die ersten Blätter seitlicher Sprosse übertragen werden, die zu dem Mutterblatt oder Stützblatt gewöhnlich eine bestimmte Beziehung zeigen: bei den Monocotylen nämlich pflegt das erste Blatt eines Axelsprosses auf der Hinterseite desselben, d. h. der Mutteraxe zugekehrt zu stehen, bei den Dicotylen beginnt der Axelspross dagegen gewöhnlich mit zwei Blättern, welche rechts und links von der Mediane des Mutterblattes stehen, also in die freien, dem Druck am wenigsten ausgesetzten Räume fallen, die zwischen Mutterblatt und Abstammungsaxe liegen.

Wie schon diese kurzen Andeutungen zeigen, kann die Forschung bezüglich der Stellungsverhältnisse für jetzt nicht viel mehr thun, als in jedem einzelnen Fall die vorausgehenden und begleitenden Erscheinungen, so wie diejenigen

Kräfte, welche durch ihre Richtung einen Einfluss auf die Entstehungsart eines Organs üben können, aufsuchen, und wenn diess in einer hinreichenden Zahl von Fällen geschehen ist, durch Vergleichung allgemeinere Regeln aufstellen. Hier, wie bei allen anderen Forschungen an Organismen, tritt uns aber immer in erster Linie ein Moment von grosser Bedeutung entgegen, welches die nächsten Anhaltspunkte liefert; es liegt diess in dem Complexe von Eigenschaften, welche den Charakter der natürlichen Gruppe, Klasse, Ordnung bestimmen. Dadurch dass eine Pflanze sich als Mitglied einer bestimmten Klasse, z. B. der Moose, Farne, Equiseten, Rhizocarpeen oder Phanerogamen u. s. w. zu erkennen giebt, ist ihr eine Summe von Eigenschaften zugesprochen, die als solche in Rechnung zu ziehen ist. Betrachtet man zumal die durch die Descendenztheorie eröffneten Gesichtspunkte, so tritt in dem Gesetz der Erblichkeit und der zweckmässigen Ausstattung der Organe mit bestimmten Eigenschaften die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit hervor, die Ursachen irgend einer morphologischen Erscheinung anders als historisch darzulegen; die organischen Formen sind nicht das Resultat einmal gegebener Combinationen von Kräften und Stoffen, die immer wieder genau in derselben Weise zur Geltung kommen, wie bei einem sich lösenden und dann wieder anschiessenden Krystall, sondern sie sind das Resultat erblich sich wiederholender und zugleich veränderlicher Combinationen, die zu ihrem Verständniss auf Vergangenes, nicht mehr unmittelbar Gegebenes hinweisen.

Bei der Charakteristik der Klassen im II. Buch wird sich vielfach Gelegenheit bieten, Stellungsverhältnisse im Einzelnen genauer zu betrachten; zur Vorbereitung wird das oben Gesagte genügen. Nachträglich mögen hier noch einige Bemerkungen über die Spiraltheorie in der Lehre von der Blattstellung Raum finden. Schon das im Text Mitgetheilte zeigt, dass die von der Spiraltheorie verlangte und angewendete Construction in manchen Fällen nicht durchführbar, in anderen willkürlich und ohne Beziehung zur Entwickelungsgeschichte, in manchen Fällen einfach bedeutungslos ist, dass schliesslich nur die Fälle sich der Spiralconstruction ungezwungen darbieten, wo der Spross 3 oder mehr Reihen von Blättern einzeln und gleichmässig nach allen Richtungen hin vertheilt, bildet. Die Entwickelungsgeschichte weist oft auf ganz andere Constructionen hin, selbst in solchen Fällen, wo die Spirale noch geometrisch möglich ist. Aber auch in solchen Fällen, wo die Verbindung der Blätter nach ihrer Altersfolge durch eine den Stamm immer nach derselben Richtung umlaufende Spirale möglich und selbst für die Anschauung vortheilhaft ist, liegt doch in den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen kein genügender Grund zu der Annahme, dass wirklich auch das Wachsthum der erzeugenden Axe selbst einer Spirale folge; es wurde diess zuerst von Hofmeister bereits in der Botan. Zeitung 1867, Nr. 5, 6, 7 ausführlich widerlegt und in seiner allgemeinen Morphologie p. 481 nochmals betont; auf seine Darstellungen ist hier zu verweisen, da auch nur ein kurzer Auszug für den Raum dieses Lehrbuchs zu lang würde.

Mit der Spiraltheorie, die man von der Lehre der Blattstellung wohl zu unterscheiden hat, hängt eine andere ungemein sonderbare, Vorstellungsweise der Divergenzen nahe zusammen. Man glaubte nämlich eine Art von Naturgesetz zu finden, indem man bemerkte, dass einige der am häufigsten vorkommenden constanten Divergenzen $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ und manche seltener vorkommenden wie $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$, $^{55}/_{144}$ u. s. w. [1]) sich als Partialwerthe

---

1) Es ist hierbei zu beachten, dass es ungewiss bleibt, ob so complicirte Divergenzen jemals der ersten Anlage nach vorkommen, oder ob sie nicht überall Folge complicirter Verschiebungen sind, worüber die directe Beobachtung der Vegetationspunkte gerade in diesen Fällen keinen sicheren Aufschluss giebt.

des Kettenbruches $\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots}}}$ darstellen lassen. Wäre es nun möglich, sämmtliche Blattstellungen ohne Ausnahme auf diese Weise durch einen einzigen Kettenbruch in Verbindung zu setzen, so hätte man wirklich eine Art Naturgesetz, dem freilich jede causale Beziehung fehlt, welches daher wie ein unerklärtes Wunder dastehen würde. So schlimm ist es jedoch nicht; es giebt viele Blattstellungen, die sich jenem Kettenbruch nicht unterordnen; um nun die Methode durchzuführen, construirte man neue Kettenbrüche, z. B. $\cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots}}}$ oder $\cfrac{1}{4+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots}}}$ u. s. w., von denen freilich meist nur ein oder zwei Partialwerthe wirklich als Divergenzen aufzufinden sind. Da man nun für jede Blattstellung, die sich den vorhandenen Kettenbrüchen nicht einordnet, sogleich einen neuen construiren kann, so ist es natürlich möglich, alle Blattstellungsdivergenzen nach dieser Methode darzustellen, aber ebenso natürlich ist es, dass damit die Methode selbst jede tiefere Bedeutung verliert; kämen an einer und derselben Sprossaxe oder an einer Axenkette nur solche Divergenzen vor, die als Partialwerthe eines und desselben Kettenbruchs sich darstellen, oder kämen die Werthe eines und desselben Kettenbruchs ausschliesslich bei einer Gattung, Familie, Ordnung vor, so wäre auch dann noch die Methode von Werth; das ist aber nicht der Fall. — Da nun ferner eine thatsächliche Beziehung der Methode zur Entwickelungsgeschichte, zur Systematik der Pflanzen, zur Mechanik das Wachsthum trotz der unzähligen Beobachtungen sich nicht herausstellt, so ist es mir schlechterdings unmöglich einzusehen, welchen Werth die Methode für eine tiefere Einsicht in die Stellungsgesetze haben könnte. Aber auch als mnemotechnisches Hilfsmittel scheint sie mir nicht nur überflüssig, sondern auch schädlich, da ihre Anwendung die Aufmerksamkeit von den wichtigen Verhältnissen ablenkt.

§ 26. Wachsthumsrichttungen[1]). 1) An jedem Thallus, Zweig, Stamm, Blatt, Haar und an jeder Wurzel unterscheidet man leicht zwei einander gegenüberliegende Enden, die Basis und die Spitze (Scheitel). Die Basis bezeichnet den Ort, wo das Glied entstand und zu wachsen begann; die Spitze liegt nach der Richtung hin, welche das Wachsthum verfolgt. — Die Richtung von der Basis zum Scheitel ist die Längsrichtung des betreffenden Gliedes. Ein in dieser Richtung geführter Schnitt oder eine in ihr gedachte Ebene heisst ein Längsschnitt. — Senkrecht auf der Längsrichtung steht die Querrichtung, senkrecht auf dem Längsschnitt der Querschnitt des Gliedes.

2) In jedem Querschnitt eines Gliedes findet sich ein Punkt, um welchen sich die innere Structur und die äusseren Umrisse so anordnen, dass er als organischer Mittelpunkt des Querschnitts betrachtet werden muss; jede von diesem Punkt aus senkrecht auf einen Punkt der Peripherie gezogene Linie ist ein Radius; jedes kleinere Flächenstück des Querschnitts zeigt in seiner Structur eine der Peripherie und eine diesem Centrum zugekehrte Seite, die gewöhnlich verschieden ausgebildet sind und sich von den Seiten unterscheiden, welche verschiedenen Radien zugekehrt sind; Verhältnisse, die zumal am Querschnitt verholzter Stämme und an allen Wurzeln leicht zu erkennen, aber auch in allen anderen Fällen, selbst bei einzelligen Pflanzen und Haaren leicht zu ermitteln

---

1) Vergl. H. v. Mohl's anregende Abhandlung: über die Symmetrie der Pflanzen in seinen Vermischten Schriften, 1846, und Hofmeister's allgemeine Morphologie, 1868, § 1 und § 23, 24. Die in der ersten Aufl. des vorliegenden Buchs zur Geltung gebrachten Gesichtspunkte sind hier beibehalten, die Begriffsentwickelungen aber strenger durchgeführt.

sind. Der organische Mittelpunkt des Querschnitts braucht nicht mit dem geometrischen Mittelpunkt zusammenzufallen und thut es gewöhnlich auch nicht, wie die Querschnitte der meisten Blattstiele und horizontaler Zweige mit »excentrischem« Mark leicht erkennen lassen.

3) Denkt man sich die organischen Mittelpunkte sämmtlicher Querschnitte eines Gliedes durch eine Linie verbunden, so ist diess die Längsaxe oder Wachsthumsaxe des Gliedes. Die Wachsthumsaxe kann eine gerade oder eine krumme Linie sein; sie kann an den jüngeren Theilen (näher der Spitze) krumm sein und bei weiterer Entwickelung (weiter rückwärts von der Spitze) gerade werden oder umgekehrt. — Eine Ebene, welche durch das Glied so gelegt wird, dass sie die Axe enthält, heisst ein axiler Längsschnitt. Ist die Axe in einer Ebene gekrümmt, so fällt diese mit einem axilen Längsschnitt zusammen; ist die Axe gerade, so sind zahlreiche oder unendlich viele axile Längsschnitte möglich.

Das Wachsthum in Richtung der Längsaxe ist gewöhnlich intensiver (rascher) und dauert auch meist länger als in den Querrichtungen, wie die meisten Stämme (Halme, Blüthenstengel, Schäfte, Palmenstämme), langen Blätter, alle Wurzeln, die meisten Haare und Thallome deutlich zeigen. Für die allgemeine Begriffsbestimmung ist dieses Merkmal aber nicht brauchbar; es giebt nämlich Fälle, wo es fraglich scheint, ob das Wachsthum in Richtung der Längsaxe dauernder oder intensiver ist als in den radialen Richtungen, so z. B. am Stamm von Isoëtes, am Prothallium mancher Polypodiaceen. Das Merkmal ist aber auch überflüssig für die Bestimmung der Längsaxe, denn man erkennt ihre Richtung immer aus der Lage der Basis und Spitze eines Gliedes, und ihre Lage im Querschnitt (der organische Mittelpunkt) ist aufzufinden, ohne dass man über die Wachsthumsverhältnisse sonst etwas kennt; man ist immer im Stande, auch ohne über Dauer und Intensität des Wachsthums unterrichtet zu sein, zu bestimmen, was Längs- und was Querschnitt eines Gliedes ist, ja man kann diess an einem sehr kleinen Bruchstück desselben bestimmen; an einer Mamillaria, einem Melocantus oder Cereus ist es ebenso leicht, in früher Jugend, wo diese Cacteen nicht selten ebenso dick als lang sind, wie später, wo sie viel länger als dick sind, die Längsaxe des Wachsthums zu bestimmen; ebenso ist es bei dem sogen. Zwiebelkuchen, bei manchen Knollen (Crocus) und Früchten (z. B. manche Kürbisse, deren Querdurchmesser viel länger ist, als ihre Längsaxe).

Das Wachsthum der Wurzeln und Stämme in Richtung der Längsaxe ist meist unbegrenzt, das der Blätter und Haare meist begrenzt; doch kommen auch die umgekehrten Verhältnisse vor. Ist das Wachsthum unbegrenzt, so pflegen sich die Verhältnisse längs der Axe beständig zu wiederholen, die sich nach und nach bildenden Querabschnitte sind unter sich ähnlich, die daraus hervorsprossenden Seitenglieder (Zweige, Blätter, Seitenwurzeln u. s. w.) sind gleichartig oder sie zeigen einen sich wiederholenden Wechsel ihrer Ausbildung; so z. B. bei Moosstämmchen, Equisetenrhizomen, Hauptstämmen von Coniferen u. s. w. Ist dagegen das Wachsthum längs der Axe begrenzt, führt es zu einem bestimmten Abschluss, so sind die entstehenden Querabschnitte unter sich ungleich, ihre Auswüchse zeigen eine in gleichem Sinne fortschreitende Veränderung (Metamorphose); so bei den meisten Blättern, deren basale Portionen sich meist auffallend anders gestalten als die der Spitze näheren, ebenso bei den Stämmen der Angio-

spermen mit terminaler Blüthe, die z. B. mit Niederblattbildung anfangen, zur Laubblattbildung fortschreiten und dann durch Hochblattbildung zur Formation der Blüthenblattgebilde übergehen, um mit der Erzeugung der Fruchtblätter zu schliessen.

Begrenzt ist das Wachsthum längs der Axe immer dann, wenn am Scheitel echte Dichotomie stattfindet; gegenüber dem vorigen Fall tritt dabei die Eigenthümlichkeit hervor, dass die Gabelzweige die Ausbildungsweise ihres gemeinsamen Fussstückes wiederholen und fortsetzen (Fucus, Selaginella), doch können einzelne Gabelzweige ohne Dichotomie ihr Wachsthum beendigen, indem sie fructificiren.

4) Denkt man sich einen axilen Längsschnitt durch ein Glied gelegt, so können die Gestaltverhältnisse rechts und links davon gleichartige, aber in entgegengesetzter Richtung angeordnete sein, ähnlich wie die rechte und linke Körperhälfte des Menschen. Sind die Gestaltverhältnisse der beiden Hälften so gleichartig, dass die eine das Spiegelbild der anderen darstellt, so sind sie s y m m e t r i s c h, und die theilende Ebene zwischen ihnen heisst ein Symmetrieebene. Symmetrie in diesem strengsten Sinn ist bei den Pflanzen sehr selten (am ehesten noch bei vielen Blüthen und Stämmen mit decussirten Wirteln) zu finden; das Wort Symmetrie wird daher häufig in einem laxeren Sinne verwendet. Häufig lassen sich durch ein Glied (einen Spross, eine Wurzel) zwei, drei, vier oder mehr symmetrisch theilende Ebenen legen, die sich sämmtlich in der Wachsthumsaxe schneiden. Solche Glieder sollen polysymmetrische heissen; die sogenannten regelmässig ausgebildeten Blüthen, die Stämme mit genau alternirenden Quirlen und die meisten Wurzeln sind polysymmetrisch. Ist dagegen nur eine symmetrisch theilende Ebene denkbar, wie bei den Blüthen der Labiaten, Papilionaceen [1]), bei Stämmen mit zweireihig geordneten Blättern (wo die Mediane der beiden Blattreihen zugleich die Symmetrieebene ist), bei den Thallussprossen von Marchantia und den meisten Blättern, so nenne ich die Objecte monosymmetrisch, einfach symmetrisch. Die Monosymmetrie ist indessen nur ein besonderer Fall der allgemeiner vorkommenden bilateralen oder zweiseitigen Bildung; sie besteht darin, dass rechts und links von einem axilen Längsschnitt des Gliedes ganz ähnliche Wachsthumsvorgänge stattfinden, aber doch so, dass die beiden Hälften einander nicht gerade wie Spiegelbilder gegenüber liegen müssen. So sind z. B. die Blätter der Begonien (Schiefblätter) zwar nicht symmetrisch, aber doch bilateral; die eine Hälfte rechts vom Mittelnerv der Lamina ist grösser und etwas anders geformt als die andere links vom Mittelnerv; ähnlich ist es bei Ulmus. Bloss bilateral, ohne monosymmetrisch zu sein, sind auch die Hälften eines Sprosses mit zweireihig alternirenden Blättern, wenn wir ihn senkrecht zu der gemeinsamen Mediane der sämmtlicher Blätter theilen; die beiden Hälften tragen je eine Blattreihe, die eine ist aber nicht das Spiegelbild der anderen, da die Blätter beider Reihen auf verschiedenen Höhen entspringen. Wo wirklich monosymmetrische Bildung vorkommt, da kann sie als ein besonderer Fall der bilateralen betrachtet werden; diese ist daher, als die allgemeiner vorkommende Erscheinung für uns zunächst die wichtigere.

---

1) A. Braun nennt monosymmetrische Blüthen zygomorph, ein Ausdruck, der als Synonym für monosymmetrisch auch sonst verwendbar wäre.

Dasselbe Verhältniss wie zwischen Monosymmetrie und Bilateralität, besteht übrigens auch zwischen der Polysymmetrie und der Multilateralität; auch die Polysymmetrie ist nur als ein besonderer Fall der multilateralen Bildung zu betrachten; diese letztere ist nämlich überall da vorhanden, wo man durch axile Längsschnitte mehrere Hälftenpaare herstellen kann und zwar so, dass die beiden Hälften jedes Paares einander wohl ähnlich sind, aber nicht gerade genau symmetrisch, wie ein Object mit seinem Spiegelbild. So können die kurzen Stämme von Sempervivum, Aeonium mit ihren Blattrosetten, die Zapfen der Pinusarten mit ihren Schuppen wohl durch zahlreiche Längsschnitte halbirt werden, die so entstehenden Hälften sind aber niemals symmetrisch, weil die Blätter und Schuppen spiralig geordnet sind, und eine Spirale oder Schraube ist niemals symmetrisch theilbar; insofern aber die schraubig geordneten Blätter in 3, 4, 5, 8, 13 . . . Orthostichen stehen, kann man den Spross selbst als einen drei-, vier-, fünf-, acht-, dreizehnseitigen u. s. w. bezeichnen.

Als der allgemeinste Unterschied bleibt also der zwischen bilateralen und multilateralen Bildungen übrig; in beiden Fällen kann die Bilateralität zur Symmetrie sich steigern, jene zur Monosymmetrie, diese zur Polysymmetrie. Als Extreme erscheinen einerseits die Wurzeln mit kreisrundem Querschnitt, andererseits die meisten Blätter und blattähnlichen Sprosse mit nur zwei symmetrischen Hälften. Nimmt man indessen bei den Wurzeln auf die Zahl ihrer Fibrovasalstränge Rücksicht, so reduzirt sich die anscheinend unendliche Zahl ihrer Symmetrieebenen meist auf 2, 3, 4, 5.

Um nun für die Besprechung derartiger Verhältnisse eine bequeme Ausdrucksweise zu gewinnen, kann man jeden Längsschnitt, welcher zwei ähnliche Hälften liefert, als einen Hauptschnitt oder Hauptebene bezeichnen; sind die beiden Hälften symmetrisch, so ist es ein Symmetrieschnitt (-ebene). Bilaterale Gebilde haben also einen Hauptschnitt, multilaterale zwei oder mehr Hauptschnitte.

5) Die Lateralität und die Symmetrieverhältnisse zeigen zweierlei wichtige Beziehungen, je nachdem man die Glieder einer Pflanze unter sich selbst vergleicht oder sie in ihren Richtungsverhältnissen zur Aussenwelt, zur Schwere, zum Licht, zum Druck äusserer Gegenstände betrachtet.

Vergleicht man die Glieder einer Pflanze unter sich, so zeigt sich z. B., dass die Hauptschnitte der Blätter sämmtlich in einer Ebene auf entgegengesetzten Seiten des Stammes liegen können, dann ist der Spross selbst bilateral, oder sie liegen in zwei Ebenen, die sich rechtwinkelig kreuzen, dann ist der Spross vierseitig, z. B. dann, wenn er decussirte zweigliedrige Quirle trägt, ein Fall, der sich bezüglich anderer Verhältnisse, wie die Erfahrung zeigt, der Bilateralität eng anschliesst und als doppelte Bilateralität bezeichnet werden könnte. In diesen Fällen sind die Hauptschnitte der Blätter auch zugleich Hauptschnitte des Stammes, bei Salvinia, Marsilia, Polypodium aureum, Pteris aquilina dagegen liegen die Hauptschnitte der geradreihig geordneten Blätter rechts und links von dem einzigen Hauptschnitt des bilateralen Stammes, was hier mit dem horizontalen Wuchs eng zusammenhängt. —

Die Beziehung der Lateralität und Symmetrie zur äusseren Umgebung der Pflanze macht sich z. B. darin geltend, dass multilaterale Sprosse meist aufrecht wachsen, während bilaterale gewöhnlich horizontal liegen und zwar so, dass der Hauptschnitt vertikal steht; viele bilaterale Sprosse schmiegen sich mit einer Seite

einer horizontalen, schiefen oder vertikalen Unterlage dicht an, wie die Marchantien, Jungermannien, Hedera Helix u. s. w., und dann steht der Hauptschnitt senkrecht auf der Unterlage. Bilaterale Gebilde, Blätter oder ganze Sprosse und Sprosssysteme bilden gewöhnlich ihre beiden Seiten, auf denen der Hauptschnitt senkrecht steht, mit Bezug auf die Aussenwelt verschieden aus, so dass man ausser einer rechten und linken Hälfte (rechts und links vom Hauptschnitt) auch eine Ober- und Unterseite, eine anliegende und freie Seite, eine Schatten- und Lichtseite deutlich unterscheidet, und gerade hierin tritt die Beziehung der Lateralität zur Aussenwelt am deutlichsten hervor.

Es muss indessen in jedem speciellen Fall der genaueren Untersuchung überlassen bleiben, in wiefern die Lage der Hauptschnitte der Glieder einer Pflanze durch innere Wachsthumsverhältnisse oder durch äussere Einflüsse geregelt wird[1]), eine Frage, die selten befriedigend zu beantworten ist, wenn nicht Experimente darüber entscheiden. In diesem Sinne ist eine Untersuchung Mirbel's an Marchantia polymorpha von besonderem Interesse. Er zeigte, dass die Brutknospen dieses Lebermooses (vergl. diese Klasse im II. Buch) auf ihren beiden breiten Seiten gleichartig beschaffen, äusseren Einflüssen gleich zugänglich und zu weiterer innerer Differenzirung gleich geeignet sind; sobald sie aber einige Zeit mit der einen flachen Seite nach unten und dem Schatten zugekehrt liegen, so treibt diese Wurzelhaare und damit ist es entschieden, dass die beiden flachen Seiten sich fortan ganz verschieden verhalten; die schattige bewurzelte Unterseite bildet später blattartige Lamellen, ihr Gewebe bleibt dicht und chlorophyllfrei, die Oberseite erzeugt die Spaltöffnungen mit ihren merkwürdigen Athemhöhlen und Chlorophyllzellen, auch Brutknospenbehälter; die junge Pflanze wächst horizontal dem Boden angeschmiegt fort, verzweigt sich dichotomisch und jeder Gabelspross ist fortan monosymmetrisch, das ganze Sprosssystem bilateral durch eine verticale Ebene theilbar, während ein horizontaler Schnitt zwei ganz verschiedene Hälften, eine Bauch- und eine Rückenhälfte liefert; ähnliche Verhältnisse mögen wohl auch an den keimenden Sporen kriechender Jungermannien und bei der Prothalliumbildung der Farne obwalten, wo aber genauere Untersuchungen noch fehlen; bei letzteren ist nur so viel bekannt, dass bei stärkerer Beleuchtung von einer Seite her die Ebene des Hauptschnitts in die Richtung des stärksten Lichtstrahls fällt, und die Wachsthumsaxe mit ihrem Scheitel sich dem Schatten zukehrt (Wigand).

Das im Paragraphen Gesagte sollte nur die wichtigsten Begriffe definiren und Gesichtspunkte aufweisen, die bei derartigen Betrachtungen zur Geltung kommen; die Resultate, die sich durch sie gewinnen lassen, können hier nicht in Extenso mitgetheilt werden; da sich eine bestimmte Theorie als Gemeingut der Wissenschaft noch nicht herausgebildet hat, so müsste eine ausführlichere Darstellung mit zahlreichen Einzelnheiten und kritischen Auseinandersetzungen auftreten, was hier der Raum nicht gestattet. Jedoch mögen einige bedeutsame Thatsachen in aphoristischer Weise nachträglich hier angeführt werden.

1) Bezüglich der Richtung der Wachsthumsaxe scheint es allgemeine Regel, dass die Entstehung eines neuen Individuums mit dem Auftreten einer neuen Wachsthumsrichtung zusammenhängt: sehr auffallend ist diess bei den Schwärmsporen von Oedogonium (Fig. 4 auf pag. 9), deren Längsaxe quer zu der des erzeugenden Fadens steht und zur

---

1) Vergl. Hofmeister: allgem. Morphzlogie. 1868, § 23 u. 24.

Längsaxe der neuen Pflanze wird; ähnlich ist es bei der Entstehung neuer Fäden von Nostoc und Rivularia (vergl. II. Buch, Algen). Für viele Kryptogamen fehlt es an betreffenden Untersuchungen, oder die Nachweisung würde hier zu weit führen; es sei nur beispielsweise hervorgehoben, dass die Wachsthumsaxe des Embryos der Farne und Rhizocarpeen entschieden quer zu der Axe des Archegoniums liegt. Bei den Phanerogamen ist die Wachsthumsrichtung des embryonalen Stammes der der Samenknospe entgegengesetzt; der junge Stammscheitel bildet sich abgewendet von dem Scheitel der Samenknospe und wächst in dieser Richtung fort. Von diesem Verhalten macht die Bildung der Moosfrucht eine Ausnahme, wenn man dieselbe als ein neues Individuum gelten lässt, was freilich sehr fraglich scheint; sie wächst in derselben Richtung wie das Archegonium und selbst in der Richtung der Stammaxe bei scheitelständigem Archegonium.

Eine zweite Bemerkung betrifft die Fixirung der Basis der Wachsthumsaxe; bei allen seitlichen Gliedern und Gabelzweigen ist die Basis ohnehin der fixe Punkt, an welchem die Verzweigung oder Neubildung begann; aber auch bei der Neubildung einer Wachsthumsaxe aus Schwärmsporen und befruchteten Eizellen beginnt das Wachsthum in einer bestimmten Richtung erst, nachdem sich eine Stelle festgesetzt hat; so bei allen Schwärmsporen, die erst dann zu Schläuchen und Fäden auswachsen, wenn ihr hyalines, bei dem Schwärmen vorderes Ende sich irgendwo festgesetzt hat, wäre es auch nur an der Oberfläche des Wassers (dem sogen. Wasserhäutchen). Auch die keimende Spore der Farne, Equiseten treibt frühzeitig ein Wurzelhaar, das sie an die Unterlage befestigt (die Macrospore der Rhizocarpeen und Selaginellen bedarf dessen bei ihrer Schwere nicht); ähnlich beginnt auch das Längenwachsthum des Phanerogamenembryo's erst dann, wenn er an seinem Hinterende dem Scheitel des Embryosackes angewachsen ist; der geschlechtlich erzeugte Embryo der Gefässkryptogamen befestigt sich seitlich durch den sogen. Fuss im Gewebe des Prothalliums.

Nur bei einigen Algen von einfachstem Bau unterbleibt die Fixirung eines Punktes des sich neu constituirenden Pflanzenkörpers an einem äusseren Gegenstand (als welcher hier auch jeder Theil des Mutterkörpers gilt), und damit fällt der Gegensatz von Basis und Scheitel weg; das Wachsthum kann dann nach verschiedenen, selbst entgegengesetzten Richtungen hin Gleichartiges produziren; es entstehen einfache Fäden, an denen ein Vorder- und Hinterende nicht mehr zu unterscheiden ist, wie bei manchen Desmidien und Diatomeen, oder runde Zellfamilien, wie bei den Gloeocapsen.

Ist aber ein fester Punkt als Basis einmal gegeben, so findet das Längenwachsthum von diesem aus nur nach einer Richtung hin gleichartig statt, d. h. was in dieser Richtung hervorwächst, ist ein Glied von morphologisch bestimmtem Charakter. Es ist hierdurch der Fall nicht ausgeschlossen, dass auch nach entgegengesetzter Richtung hin ein neues Wachsthum eintritt; das Glied aber, welches in dieser Richtung entsteht, ist von morphologisch anderer Natur; so ist es z. B. bei den Embryonen der Phanerogamen, bei denen die Hauptwurzel nach J. Hanstein's neuen Untersuchungen in der That so entsteht, dass man ihre Längsaxe als die rückwärts fortgesetzte Verlängerung der Stammaxe betrachten muss[1]).

2) Bezüglich der Symmetrieverhältnisse ist die Thatsache hervorzuheben, dass die dichotomische Verzweigung sich häufig in einer und derselben Ebene bei Thallomen (Fucaceen, Metzgeria), Stämmen (Marchantia, Selaginella), Blättern (bei manchen Farnen) wiederholt; gewöhnlich findet dann auf beiden Seiten der Dichotomieebene eine verschiedene Ausbildung statt, indem die eine Seite der Sprosse sich dem Boden oder aufrechten Gegenständen dicht anschmiegt (Lebermoose), oder die eine Seite sich dem Licht, die andere sich dem Schatten zukehrt (Selaginella): in solchen Fällen sind die Sprosse auch in Richtung der Dichotomieebene breiter. Wo eine solche verschiedene Ausbildung zweier Seiten nicht auftritt, wie bei Lycopodium (zumal L. Selago nach Cramer), da kann die

---

1) Hiermit sind die in ersten Aufl. von mir ausgesprochenen Zweifel über die Lage der Hauptwurzel am Embryo gelöst (Genaueres II. Buch, Phanerogamen).

Dichotomie consecutiver Gabeläste in verschiedenen Ebenen eintreten; diess gilt auch für die Wurzeln der Lycopodiaceen nach Nägeli und Leitgeb (l. c.).

Gewöhnlich ist es, wie schon erwähnt, ohne experimentelle Untersuchung unmöglich, zu bestimmen, ob die Lage des Hauptschnitts bilateraler Sprosse und Blätter zunächst von ihrer Beziehung zum Muttersprоss abhängt oder durch äussere Beziehungen, wie Druck, Schwere, Licht direct veranlasst wird[1]; gewöhnlich zeigt die Lage des Hauptschnitts gleichzeitig bestimmte Beziehungen zum Muttersprоss, wie zu der Richtung der Schwere, des Lichts und des Drucks (letzteres bei angeschmiegten Kletterpflanzen, wie Epheu, Jungermannien u. s. w.), und es ist sogar wahrscheinlich, dass innere und äussere Ursachen gewöhnlich zusammenwirken, um gleich bei der Entstehung eines Gliedes seiner Längsaxe eine bestimmte Richtung und seinen seitlichen Sprossungen bestimmte Lagen zu geben; bei der weiteren Ausbildung können sich die Lagenverhältnisse ändern und neue Beziehungen zu der Abstammungsaxe und zu äusseren Einflüssen zeigen. In dieser Hinsicht sind die zweireihig alternirend belaubten horizontalen Seitensprosse zahlreicher Holzpflanzen unter den Dicotylen hervorzuheben. Ihr Hauptschnitt steht vertikal, ihre Blattreihen rechts und links: die den Winter über ruhenden Axelknospen dieser Blätter zeigen eine ganz andere Lage ihrer Theile; die Axe der Knospe ist der des Muttersprosses parallel, sie trägt ihre Blätter in einer dem Zenith und einer dem Erdboden zugekehrten Reihe (Fig. 147); die Mittelrippen der gefalteten Blätter sind immer nach aussen gekehrt, von der Mutteraxe weggewendet; der Hauptschnitt des ganzen bilateralen Sprosses (der Knospe) liegt horizontal. Wenn aber im Frühjahr die Knospe sich entfaltet, so erfolgt eine Drehung ihres Axengebildes derart, dass der Hauptschnitt eine vertikale Lage annimmt, die vorspringenden Mittelnerven der Blätter sich nach unten wenden, die Laminarlappen mit den früher zusammengeneigten Seiten sich nach oben kehren; damit gewinnt der Seitenspross eines horizontalen Muttersprosses dieselbe Lage wie dieser selbst. Man könnte die Thatsache, dass die beiden Blattreihen innerhalb der Seitenknospe auf der Ober- und Unterseite, also beide in der Vertikalebene entstehen, auf einen unmittelbaren Einfluss der Schwerkraft zurückführen wollen; allein dem widerspricht neben anderen Thatsachen die, dass die Lage der Endknospe[2] des horizontalen Muttersprosses gewöhnlich von Anfang an eine andere ist; bei Cercis und Corylus z. B. steht die Endknospe auf der Unterseite des horizontalen Zweigendes und ihre Blätter liegen rechts und links neben dem vertikalen Hauptschnitt der Knospe. Man wird sich die Lage einer Endknospe leicht vergegenwärtigen, wenn man das vorliegende Buch so dreht, dass in Fig. 147 die Mutteraxe *a* oben, das Mutterblatt *b* der Knospe (hier ist die scheinbare

Fig. 147. Seitenknospe eines horizontalen Zweiges von Cercis canadensis (im December), in vertikalen Querschnitt; 1, 2 . . . 7 die consecutiven Blätter mit ihren ebenso bezeichneten Nebenblattpaaren. Die äusseren Knospenschuppen sind weggelassen, die beiden inneren mit 3, 3 bezeichnet. In der Mitte der Vegetationskegel der Knospe. *b* Stellung des Stützblattes der Knospe, *a* Lage der Axe des Muttersprosses, *v* Richtung der Schwerkraft.

1) Dieses Thema ist, von anderen Gesichtspunkten ausgehend, von Hofmeister (allgem. Morphologie, § 23 u. 24) behandelt worden; bezüglich der Thatsachen selbst finde ich jedoch Manches anders und in der Interpretation derselben komme ich zu wesentlich anderen Resultaten, was hier nicht ausführlich dargelegt werden kann.

2) Es ist für unseren Zweck einstweilen gleichgiltig, ob die Knospe am Ende des horizontalen Sprosses die wahre Endknospe desselben oder eine geförderte Seitenknospe bei verkümmernder Endknospe ist, wie bei Cercis und Corylus. Mit Rücksicht auf die Lage der Endknospe ist es auch gleichgiltig, dass zuweilen die Seitenknospen ihren Hauptschnitt nicht ganz horizontal, sondern ein wenig schief nach unten und aussen stellen, wie bei Corylus, Celtis u. a.

Endknospe eine Axelknospe) nach unten zu liegen kömmt und die Richtung der Vertikallinie *v* eine horizontale wird. Durch diese schon in der ersten Anlage gegebene Verschiedenheit der Knospenlage an horizontalen bilateralen Muttersprossen ist der oben vermuthete unmittelbare Einfluss der Schwerkraft ausgeschlossen; eine zweckmässige Einrichtung macht sich aber darin geltend, dass schon in der Knospe alle Theile so geordnet sind, um durch eine einfache Drehung der Axe bei der Entfaltung diejenige Lage anzunehmen, die für die Funktionen der Blätter die günstigste ist, durch welche die Innenflächen derselben dem Lichte zugekehrt werden; bei den Endknospen solcher Sprosse ist selbst diese Drehung nicht mehr nöthig. Ob es nun die Schwerkraft, oder der Einfluss des Lichts auf das Wachsthum ist, wodurch die genannte Drehung um 90° der Knospenaxe bei der Entfaltung bewirkt wird, mag hier einstweilen dahin gestellt bleiben. Das wichtigste Resultat bezüglich des Ausgangspunktes dieser Betrachtung ist aber das, dass die Hauptschnitte der Axelknospen eines bilateralen Muttersprosses sehr verschiedene Lagen zum Horizont haben können, dass folglich die Anordnung der Knospentheile ihrer Anlage nach unabhängig von der Schwerkraftsrichtung ist, während dagegen eine ganz bestimmte Beziehung der Anordnung der Knospentheile zur Mutteraxe selbst hervortritt; die Axelknospe eines solchen Sprosses mag seitlich oder auf der Unterseite oder auf der Oberseite [1]) entstehen, immer kehren sämmtliche Blätter ihre vorspringenden Mittelrippen auswärts, vom Muttersprоss hinweg, immer stellt sich der Hauptschnitt der Knospe so, dass er zugleich ein axiler Längsschnitt des Muttersprosses ist.

Zu demselben Resultat führt neben zahlreichen anderen Fällen auch die Beobachtung zwei- bis dreijähriger Sämlinge von Thuja und anderen Cupressineen. Die Blätter des Hauptstammes sind unten in viergliedrigen alternirenden Quirlen, also in acht Längsreihen geordnet, weiter aufwärts werden die Quirle dreigliedrig alternirend, die Hauptaxe selbst also sechsreihig. Die Axelsprosse, deren Zahl im Verhältniss zu den Blättern eine sehr geringe ist, erscheinen sowohl in der achtreihigen, wie in der sechsreihigen Region des Stammes meist zweireihig, so dass bezüglich der Auszweigung der Hauptstamm bilateral ist (doch kommen, zumal später, weiter aufwärts auch andere Zweigstellungen vor). Diese Seitensprosse erster Ordnung beginnen sofort mit alternirend zweigliedrigen Quirlen, oder mit decussirter Stellung, und zwar immer so, dass das erste Paar rechts und links vom Mutterblatte steht. Jeder solche Seitenspross erster Ordnung nun bildet ein meist streng bilaterales Verzweigungssystem, das sich in einer Ebene ausbreitet; diese Ausbreitungsebene der seitlichen Sprosssysteme steht nun bei Sämlingen von Thuja gigantea, Th. Lobii u. a. gewöhnlich horizontal, der Hauptschnitt also vertikal; das ist aber nicht ausnahmslos, ab und zu treten seitliche Sprosssysteme auf, die sich in senkrechter Ebene ausbreiten, deren Hauptschnitt also horizontal steht; dasselbe wiederholt sich zuweilen an einzelnen Seitensprossen zweiter Ordnung; umgekehrt finde ich an einem kräftigen Sämling von Cupressus Lawsoni 17 seitliche Sprosssysteme (in zwei geraden gegenüberliegenden Reihen am Hauptstamme stehend), die sämmtlich in einer vertikalen Ebene sich ausbreiten, nur ein unteres Sprosssystem ist horizontal ausgebreitet. Diese Verschiedenheiten in der Lage der Hauptschnitte der lateralen Sprosssysteme sind nun aber keineswegs durch Drehungen veranlasst, die man hier leicht an der Blattstellung erkennen würde; diese Lagenverschiedenheiten sind ursprünglich und werden beibehalten; wo ein Seitenspross erster Ordnung sich horizontal verzweigt, da sind es ausschliesslich die Axeln von rechts und links stehenden Blättern, wo er sich vertikal verzweigt, solche von oben und unten stehenden Blättern, welche Seitensprosse erzeugen. Da nun die Hauptschnitte dieser seitlichen Verzweigungssysteme ganz verschiedene Lagen zum Horizont haben, so kann ein unmittelbarer Einfluss der Schwere (hier auch nicht des Lichtes) auf die Anlage der Seitenzweige 2ter Ordnung kaum angenommen werden. Viel constanter ist die vertikale Lage des Hauptschnitts an den horizontal verzweigten Seitensprossen 1ster Ordnung bei Araucaria excelsa und bei ihnen tritt, wie die

---

1) Auf der Oberseite des Muttersprosses entstehen Axelsprosse nahe der Basis der ersteren bei Cercis; sie liefern Inflorescenzen.

Erfahrung der gärtnerischen Praxis zeigt, besonders deutlich eine Erscheinung hervor, die man als die Inhärenz der Lateralität bezeichnen könnte; derartige Seitensprosse als Stecklinge vertikal eingepflanzt, bewurzeln sich und wachsen senkrecht fort, aber sie erzeugen trotzdem immer nur zweireihige Seitensprosse; der einmal als Seitenspross geborene Ast verwandelt sich auch bei senkrechter Stellung nicht in einen vielseitigen Hauptstamm.

Schliesslich will ich noch einige Angaben über verschiedene Arten der Gattung Begonia beifügen, die zeigen, dass bei ganz nahe verwandten Formen die Beziehungen der Lateralität zu äusseren Einflüssen ganz verschieden sein können; während sie bei Vergleichung der Glieder einer Pflanze unter sich die gleichen bleiben. Die Blätter der Begonien sind zweireihig alternirend gestellt; bei dickeren Stämmen sind die beiden Blattreihen einander an einer Stammseite genähert, die andere Stammseite erscheint daher nackt; der Spross ist also nicht nur bilateral, sondern er zeigt auch deutlich den Gegensatz einer Vorder- und Hinterseite, die einander sehr unähnlich sind; die blättertragende Seite sei die Vorderseite, die nackte Stammseite seine Hinterseite. — Die Lamina der Blätter ist in hohem Grade unsymmetrisch, die eine Hälfte seitwärts vom Mittelnerv ist viel grösser als die andere. Die grösseren Hälften sämmtlicher Blätter sind der Hinterseite des Stammes zugekehrt; man kann diess Merkmal dazu benutzen, um auch bei dünnstämmigen Arten, wie B. undulata und incarnata dennoch Hinter- und Vorderseite zu unterscheiden, obgleich hier die Blätter auf der Vorderseite nicht genähert sind, sondern genau der Divergenz $^1/_2$ folgen. — Es ist gut im Voraus zu bemerken, dass die Blattstiele der Begonien zwar ziemlich stark heliotropisch sind, dass dagegen die Sprossaxen kaum vom Licht gekrümmt werden, bei den dicken Axen scheint der Heliotropismus ganz zu fehlen, bei den dünnen (von B. undulata und incarnata) ist er jedenfalls sehr gering; manche ziemlich dickstämmige Arten, wie B. Verschaffelti und manicata wachsen bei einseitiger Beleuchtung gerade aufrecht, sehr dickstämmige krümmen sich nach verschiedenen Richtungen ohne Rücksicht auf das einfallende Licht; dünnstämmige lassen ihre schlaffen Zweige überhängen, ohne immer nach einer bestimmten Richtung hinzuweisen.

Beachtet man nun die Neigung der Stämme, sich in irgend einer Richtung zu krümmen, so fällt jederzeit die Krümmungsebene mit dem Hauptschnitt des Sprosses, der ihn in zwei ähnliche Hälften theilt, so dass jede Hälfte eine Blattreihe besitzt, zusammen; ausserdem zeigt sich eine bestimmte Beziehung zwischen der Neigung, sich zu krümmen und der relativen Dicke und Länge der Internodien. Setzt man die Dicke der Internodien überall = 1, so sind bei den aufrechtwachsenden Stämmen von B. nitens, Möhringi, sinuata die respectiven Dicken gleich 9 — 3,2 — 2; bei der schwach gekrümmten B. manicata ist sie = 1 oder kleiner, bei den niederliegenden und stark sich krümmenden Stämmen aber nur 0,7 (B. hydrocotylifolia), 0,4 (pruinata), 0, 2 (B. ricinifolia). Bei den dünnstämmigen aufrechten Arten stehen die Blattreihen einander diametral gegenüber, bei den wenig gekrümmten dickeren nähern sie sich auf der Vorderseite, bei den sehr dickstämmigen niedergekrümmten sind die Blattinsertionen ganz auf die Vorderseite gerückt[1]).

Bei den dickstämmigen Arten krümmt sich der Stamm abwärts concav, oder er legt sich horizontal auf die Erde; in diesem Fall ist es immer die blattfreie Seite, die Hinterseite, welche nach unten zu liegen kommt und Adventivwurzeln treibt (z. B. B. ricinifolia, macrophylla); bei hochstämmigen Arten mit dünnen Internodien dagegen hängen die Zweige über und in diesem Fall ist es die Hinterseite, welche convex wird, nach oben zu liegen kommt (B. undulata, incarnata); oder mit anderen Worten, indem wir die Knospenanlage beachten, bei diesen dünnstämmigen entstehen alle grossen Blatthälften nach oben, bei jenen dickstämmigen nach unten gekehrt. Die Asymmetrie der Blätter zeigt also bei geneigter Lage der Knospe die entgegengesetzten Beziehungen zur Rich-

---

1) Mit den oben genannten relativen Dickenmaassen gehen die absoluten fast parallel; die relativ dicksten Internodien sind auch meist die absolut dicksten, und diese Stämme zeigen die entschiedenste Neigung zu horizontalem Wuchs.

tung der Schwerkraft und bei aufrechten Stämmen gar keine solche Beziehung. Bei sehr kurzgliedrigen, dickstämmigen Arten kommen nur wenige, bei dünnstämmigen viele Seitensprosse zur Entwickelung, wie diess auch sonst häufig geschieht (Cacteen, Palmen, Farne, Extrem bei Isoëtes). Die Lateralität der Seitensprosse zeigt zu der der Muttersprosse folgende Beziehungen: bei allen Arten ist die Hinterseite des Seitensprosses, also auch die grössere Hälfte der Blätter dem Muttersprosse zugekehrt; der Hauptschnitt eines Seitensprosses dünnstämmiger Arten steht daher rechtwinkelig auf dem Hauptschnitt des Muttersprosses; bei dickstämmigen Arten, wo die Axelsprosse einander vorn genähert sind, macht der Hauptschnitt des Seitensprosses mit dem des Muttersprosses nach vorn (bei niederliegenden also nach oben) einen spitzen Winkel. Bei weiterer Entwickelung behalten die Zweige dünnstengeliger Species ihre ursprüngliche Lage nahezu, bei dickstämmigen Arten mit stark verschiedener Vorder- und Hinterseite dreht sich der Seitenspross so, dass seine Hinterseite nach derselben Richtung hinsieht, wie die des Muttersprosses.

Genauere Nachrichten über die Lebensweise der verschiedenen Begonienarten habe ich nicht, vermuthe aber, dass die Arten mit entschieden ausgebildeter Hinter- und Vorderseite, die sich nicht dem Boden anschmiegen, die Fähigkeit zu klettern haben mögen, ähnlich wie der Epheu, obgleich Versuche, die ich in dieser Beziehung im bot. Garten zu Würzburg anstellen liess, noch kein befriedigendes Resultat gegeben haben; theils wohl desshalb, weil die Pflanzen schon zu alt waren, theils weil die Beleuchtung auf der Vorderseite vielleicht zu schwach war, denn durch die obigen Angaben über den Heliotropismus ist die Annahme noch nicht beseitigt, dass die Begonienstämme bei starker einseitiger Beleuchtung vielleicht negativ heliotropisch sein könnten.

§ 27. Habituelle Blatt- und Sprossformen. Die Eigenschaften der Thallome, Blätter, Sprossaxen und Wurzeln, welche ganzen Klassen, Ordnungen oder Familien gemeinsam sind (die sogen. typischen Eigenschaften) sind Gegenstand der speciellen Morphologie und Systematik, andererseits ist es Aufgabe der Physiologie, diejenigen Organisationsverhältnisse zu studiren, durch welche die Glieder des Pflanzenkörpers zu bestimmten Functionen befähigt werden; — manche Eigenthümlichkeiten des Wachsthums aber kehren in verschiedenen Abtheilungen des Pflanzenreichs wieder oder sie treten in auffallenden Gegensatz zu den gewöhnlichen Vorkommnissen und sind gerade desshalb geeignet, den Werth allgemeiner morphologischer Begriffe hervortreten zu lassen; derartige Eigenthümlichkeiten pflegt man als habituelle zu bezeichnen und sie sollen hier besonders desshalb noch kurz erwähnt werden, um vorbereitend für das II. Buch einige Kunstausdrücke zu erklären. Wir können uns dabei übrigens auf die Blätter und blattbildenden Sprosse beschränken, da die Thallusformen in dem Kapitel über die Thallophyten hinreichend ausführlich behandelt werden, die Wurzelformen aber nur geringe habituelle Verschiedenheiten darbieten, welche bereits früher hervorgehoben worden sind; ebenso ist der Habitus der Haare schon mehrfach besprochen worden.

1) Blattformen. Die Blätter sind im vollkommen entwickelten Zustand gewöhnlich flach ausgebreitete Gewebeplatten, die Ausbreitung erfolgt meist in den Richtungen rechts und links senkrecht auf der Medianebene oder dem Hauptschnitt, so dass die Blattfläche quer (rechtwinkelig oder schief) zur Längsaxe des Stammes liegt; für die Basis flacher Blätter gilt diess ganz allgemein, der obere Theil der Blattfläche aber ist zuweilen in den Richtungen der Medianebene selbst ausgebreitet, so also, dass die Ausbreitungsebene mit einem axilen Längsschnitt des Stammes zusammenfällt, wie bei der Gattung Ixia, Iris u. a. Zuweilen sind

die Blätter aber nicht flach, sondern konisch oder polyëdrisch; konisch mit fast kreisrundem Querschnitt z. B. bei den Characeen, Pilularia; polyëdrisch bei einigen Mesembryanthemum- und Aloëarten.

Der äussere Umriss der Blätter ist entweder einfach oder gegliedert; ersteres ist dann der Fall, wenn sich an dem Blatt bestimmt gesonderte Partien nicht unterscheiden lassen; gegliedert heisst ein Blatt, wenn es aus verschieden geformten Stücken besteht, die deutlich von einander abgegrenzt sind; ungegliedert sind gewöhnlich die nicht flachen Blätter und unter den flachen meist nur die kleinen, deren Länge und Breite im Verhältniss zum Stamm unbeträchtlich ist, nach absolutem Maass einige Millimeter oder höchstens einige Centimeter nicht überschreitet; grössere Blätter sind meist scharf gegliedert und im Allgemeinen steigert sich die Mannigfaltigkeit der Gliederung mit der zunehmenden Grösse; man vergleiche z. B. die kleinen einfachen Blätter der Moose mit den grossen gegliederten der Farne, die kleinen einfachen der Lycopodiaceen und Coniferen mit den grossen reich gegliederten der Cycadeen, die kleinen einfachen Blätter der Lineen und die grossen vielgestaltigen der nahe verwandten Geraniaceen u. s. w. — Die Gliederung des Blattes besteht meist darin, dass ein basaler Theil schmal, cylindrisch oder prismatisch bleibt, während eine obere Partie sich flach ausbreitet; jener heisst der Stiel (petiolus), diese die Spreite (lamina). Oder die untere Region des Blattes wird scheidenförmig, sie bildet eine als Hohlcylinder den Stengel und jüngere Blätter umfassende Lamelle; breitet sich die obere Partie flach aus, so besteht das Blatt aus Scheide (vagina) und Spreite; es kommt auch vor, dass zwischen dem scheidigen Basalstück und der Lamina ein Stiel eingeschaltet ist, wie bei den Palmen, manchen Aroideen und Umbelliferen. — Die Gliederung in Scheide, Stiel und Spreite kann als longitudinale Gliederung von der seitlichen unterschieden werden, die sich entweder unmittelbar als Verzweigung kund giebt, wie bei den gefiederten, tief gelappten, zusammengesetzten Blättern, oder sich doch als eine beginnende, rudimentäre Verzweigung auffassen lässt, wie bei den eingekerbten, gezähnten, ausgebuchteten Blättern. Als zertheilte oder auch als zusammengesetzte Blätter kann man alle die bezeichnen, bei denen die einzelnen seitlichen Stücke der Lamina an ihren Basen scharf abgesetzt sind, während als gelappte Formen im Allgemeinen solche bezeichnet werden können, deren Lamina eine mittlere zusammenhängende Fläche zeigt, an welcher die seitlichen Auszweigungen nur mehr oder minder vorspringende Theile bilden, die an ihren Basen verschmelzen. Erscheinen bei einem verzweigten Blatt die einzelnen Auszweigungen scharf gesondert, bildet jeder Blattzweig für sich sozusagen ein Blatt, so wird er als »Blättchen« (Foliolum) unterschieden. — Die Zertheilung wie die Lappenbildung kann sich wiederholen, indem die Blattzweige abermals sich verzweigen. Sind die Auszweigungen deutlich zweireihig an dem mittleren Theil des Blattes geordnet, so heisst dieses gefiedert, wenn es ein zusammengesetztes oder zertheiltes Blatt ist, fiederspaltig, fiederlappig, wenn es ein gelapptes Blatt ist; gezähnt, gesägt, gekerbt, wenn die seitlichen Vorsprünge im Verhältniss zur Lamina sehr klein sind. Sind dagegen die Auszweigungen oder Lappen der Lamina am Ende des Stiels dicht zusammengedrängt, strahlen sie von den Enden desselben allseitig aus, so heisst das Blatt gefingert, handförmig gelappt u. s. w.; schildförmig wird es genannt, wenn die Lamina nicht mit einem Theil ihres Randes, sondern mit einem in ihrer Unterfläche liegenden Punkt angeheftet ist

(Tropaeolum, Nelumbium u. a.). — Diess sind nur einige der Hauptformen, zahlreiche weitere Unterscheidungen und Benennungen, welche für die specielle Pflanzenbeschreibung von Interesse sind, wird der Anfänger in jeder Flora angewendet finden.

Als gelegentlich vorkommende Anhängsel, die als Ausdruck einer noch weiteren Gliederung der Blätter betrachtet werden können, sind die Nebenblätter, Ligulargebilde und kapuzenförmigen Auswüchse zu erwähnen.

Die Nebenblätter (stipulae) können als seitliche Auszweigungen der Blätter gelten, welche schon an der Insertionsfläche derselben auftreten; sie stehen paarig rechts und links von der Basis des Hauptblattes, entweder ganz isolirt von diesem oder mit ihm verwachsen; die einzelne Stipula ist gewöhnlich bilateral unsymmetrisch, und dabei so gebildet, dass sie als Spiegelbild der zugehörigen Stipula auf der anderen Seite des Hauptblattes erscheint. — Die Stipulae entstehen zwar erst nach der Anlage des Hauptblattes, wachsen dann aber viel rascher und erreichen ihre definitive Ausbildung früher als dieses; sie spielen daher eine wichtige Rolle bei der Lagerung der Theile in der Knospe; in der Knospenlage greifen sie entweder mit ihren inneren (der Blattmediane zugekehrten) Rändern über den Rücken ihres Hauptblattes und decken es von aussen ganz oder theilweise, oder sie greifen vor dem Hauptblatt (auf der dem Stamm zugekehrten Seite desselben) rechts und links über und bedecken so die nächstjüngeren Knospentheile; auf die eine oder andere Weise werden nicht selten durch die Nebenblätter Kammern gebildet, in denen die Blätter sich ausbilden, um sie bei der Streckung und Entfaltung zu verlassen, worauf die Stipulae sich entweder ebenfalls entfalten und fortleben oder auch absterben und abfallen.

Als Ligula bezeichnet man bei den Gramineen einen häutigen Auswuchs auf der Innenseite des Blattes an der Stelle, wo die flache Lamina von der Scheide unter einem Winkel abbiegt; sie steht quer zur Mediane des Blattes; ähnliche Auswüchse finden sich auch sonst, z. B. an den Blumenblättern von Lychnis und Narcissus (wo sie die sogen. Nebenkrone bilden), an den Laubblättern von Allium u. a. und können allgemein als Ligulargebilde zusammengefasst werden. Als Gegentheil dazu treten zuweilen quer gestellte Auswüchse auf der Hinter- (Aussen-) Seite der Blätter auf, so z. B. die grossen kapuzenförmigen Anhängsel der Staubblätter in den Blüthen der Asclepiadeen.

Das Blattgewebe besteht nur bei manchen Moosen durchweg aus einer Zellschicht; gewöhnlich aber, zumal bei allen grösseren Blättern ist das Gewebe mehrschichtig und dann unterscheidet man bei den Gefässpflanzen Epidermis, parenchymatisches Grundgewebe und Fibrovasalstränge; das Grundgewebe wird hier als Mesophyll bezeichnet, das System der im Blatt verlaufenden Fibrovasalstränge bildet die sogen. Nervatur. Bei vielen sonst einschichtigen Laubmoosblättern verläuft in der Mitte von der Basis gegen die Spitze hin ein mehrschichtiger Strang, der hier ebenfalls Nerv (Mittelnerv) genannt wird; auch bei den complicirter gebauten Blättern ist meist ein Mittelnerv (Medianus) vorhanden, der von der Basis zur Spitze der Lamina verläuft und diese symmetrisch oder wenigstens in zwei ähnliche Hälften theilt; dasselbe geschieht in jedem seitlichen Foliolum oder jedem Zweig und Lappen der Lamina; aus ihm entspringen die seitlich zu den Blattwänden hinlaufenden Nerven. — Bei den grösseren Blättern, zumal der Dicotylen, sind die Fibrovasalstränge, welche den Mittelnerv und seine stärkeren

Auszweigungen durchziehen, von einer dicken parenchymatischen Gewebeschicht umschlossen, deren Zellen von denen des Mesophylls verschieden sind. Gewöhnlich springen diese Nervaturen auf der Unterseite des Blattes wulstartig vor und sie (besonders der Medianus) sind um so kräftiger gebaut, je grösser die ganze Lamina ist. Die feineren Nerven dagegen bestehen aus einzelnen, sich oft vielfältig verzweigenden Fibrovasalsträngen, die in dem Mesophyll der Lamina selbst verlaufen. — Die Art der Nervatur ist bei den verschiedenen Klassen der Gefässpflanzen verschieden und oft sehr charakteristisch für grosse Abtheilungen, was am geeigneten Ort hervorgehoben werden soll.

Bei den Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen sind meist sämmtliche Blätter einer Pflanze gleichartig, entweder einfach oder in derselben Weise gegliedert, wenn auch die Gliederung, zumal bei Farnen und Rhizocarpeen, an jungen noch schwachen Pflanzen einfacher als an den grossen Blättern erwachsener Pflanzen ist. Doch kommt es auch bei den Kryptogamen schon vor, dass an derselben Pflanze sehr verschiedene Blattformen auftreten; so bilden manche Moose an unterirdisch kriechenden Sprossen sehr kleine, farblose Blättchen, in der Nähe der Geschlechtsorgane oft anders geformte Blätter als die an den übrigen aufrechten Theilen der Sprosse; ebenso bleiben die Blätter unterirdischer Sprosse (Ausläufer) von Struthiopteris germanica (einem Farnkraut) dünne häutige Schuppen, die an dem sich aufrichtenden Ende des Ausläufers durch grosse, gefiederte, grüne Blätter ersetzt werden; bei der Rhizocarpee Salvinia bildet jeder Quirl zwei in die Luft hinaufragende rundliche einfache, und ein in's Wasser hinabhängendes, aus fadenförmigen Zweigen bestehendes Blatt u. s. w. Viel häufiger tritt die Verschiedenheit der Blätter einer Pflanze schon bei den Coniferen und Cycadeen auf, ausserordentlich mannigfaltig aber werden die Blattformen nicht nur an derselben Pflanze, sondern oft an demselben Spross bei den Monocotylen und Dicotylen.

Die beiden am häufigsten vorkommenden Blattformen sind die Schuppen oder Niederblätter und die Laubblätter.

Die Laubblätter[1]) sind immer durch reichlichen Chlorophyllgehalt, also durch grüne Färbung (die aber zuweilen durch rothen Saft verdeckt ist) ausgezeichnet; sie sind es, die in der Volkssprache ausschliesslich Blätter genannt und in der beschreibenden Botanik unter dem Ausdruck Folium verstanden werden. Gewöhnlich sind es die grössten, am längsten ausdauernden und durch reichere Gliederung der Umrisse, wie durch vollkommnere Gewebebildung ausgezeichneten Blätter der Pflanze. Als hauptsächliche Träger des Chlorophylls sind sie die wichtigsten Assimilationsorgane und immer auf die Ausbreitung am Licht angewiesen, selbst dann, wenn sie an unterirdischen Vegetationspunkten entstehen (Sabal, Pteris aquilina u. a.). Sind sie klein, so pflegen sie an demselben Spross in sehr grosser Zahl sich zu bilden, bei zunehmender Grösse der Laubblätter nimmt ihre Zahl und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung entsprechend ab; man vergleiche in dieser Beziehung z. B. die vielen kleinen Laubblätter der Moose mit den wenigen grossen der Farne, die vielen kleinen der Coniferen mit den wenigen grossen der Cycadeen u. s. w.

---

1) Vergl. die Charakteristik der Blattformationen bei A. Braun: Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849—50, p. 66.

Die Schuppen- oder Niederblätter (squamae) bilden sich gewöhnlich an unterirdischen Sprossen und bleiben in der Erde verborgen, doch kommen sie auch häufig oberirdisch vor, besonders als Umhüllung der Winterknospen der Holzpflanzen (Aesculus, Quercus u. s. w.); bei der Gattung Pinus bilden der Hauptstamm und die starken Seitensprosse nur solche Blätter, die Laubblätter erscheinen an kleinen Axelsprossen derselben (Nadelbüschel); bei Cycas wechseln an dem Stamm Schuppenblätter mit grossen Laubblättern regelmässig ab u. s. w. Keimpflanzen (z. B. Quercus) und Seitensprosse unterirdischer Axen beginnen oft mit Niederblättern und schreiten erst später zur Erzeugung von Laubblättern (Struthiopteris, Aegopodium, Orchis, Polygonatum u. a.); bei chlorophyllfreien Schmarotzern und Humusbewohnern sind die Niederblätter die einzige Blattformation der vegetativen Theile, die Laubblätter fehlen (Monotropa, Neottia, Corallorrhiza, Orobanche u. a.). Auch an solchen Pflanzen, deren Laubblätter reich gegliedert sind, bleiben die Niederblätter einfach, sie zeichnen sich durch breite Basis, meist geringes Längenwachsthum, Mangel vorspringender Nerven aus und bilden kein oder nur sehr wenig Chlorophyll; sie erscheinen farblos, gelblich, röthlich, oft braun; ihre Consistenz ist je nach Umständen fleischig saftig (manche Zwiebeln), dünnhäutig oder lederartig zäh.

Bei den Phanerogamen, besonders den Mono- und Dicotylen, kommen, den Sexualact vorbereitend, noch mehrere andere Blattformen zum Vorschein, die Hochblätter (bracteae, bracteolae), die Kelch- und Kronenblätter (sepala, petala), die Staubblätter (stamina) und Fruchtblätter (carpella), die dicken Keimblätter (Samenlappen, Cotyledonen), die als Eigenthümlichkeiten dieser Klassen dort ausführlich besprochen werden.

Vom Standpunkte der Descendenztheorie aus ist man berechtigt, alle anderen Blattformen als später entstandene Umgestaltungen (Metamorphosen) der Laubblätter zu betrachten, die ihrerseits als die ursprünglichen, typischen Blätter gelten dürfen; indem diese ihre ursprüngliche Aufgabe, die Assimilation der Nahrungsstoffe, verloren und anderen Funktionen dienten, nahmen sie zugleich andere Formen und andere Structurverhältnisse an; denselben Sinn hat es, wenn man gewisse Ranken und Dornen als metamorphosirte Blätter bezeichnet: Blattranken sind fadenförmig gewordene Blätter oder Blatttheile, welche die Fähigkeit besitzen, sich um dünne Körper zu winden und so als Kletterorgane zu dienen (Vicia, Gloriosa, Smilax aspera u. s. w.); Blattdornen sind Blätter, welche sich zu lang konischen, zugespitzten, harten, verholzten Körpern umbilden; sie treten an Stelle ganzer Laubblätter (Berberis) oder als metamorphosirte Nebenblätter (Xanthium spinosum, manche Acacien) auf. Auch diese beiden Metamorphosen kommen fast ausschliesslich bei den Blüthenpflanzen (den Angiospermen) vor, deren morphologische und physiologische Vollkommenheit im Vergleich zu den Kryptogamen und Gymnospermen vorwiegend durch die Fähigkeit ihrer Blätter, die mannigfaltigsten Formen anzunehmen, bedingt wird.

2) Sprossformen. Das Axengebilde blatterzeugender Sprosse ist gewöhnlich bei hinreichend fortgeschrittener Ausbildung säulenförmig mit gerundeter oder längskantiger Oberfläche (cylindrisch oder prismatisch); ist das Längenwachsthum sehr gering im Vergleich zum Dickenwachsthum, so bildet die niedrige Säule eine Tafel (Kuchen), deren Längsaxe kürzer ist als der Querdurchmesser, wie innerhalb der Zwiebeln von Allium Cepa, bei Isoëtes; steigert sich das Längen-

wachsthum etwas mehr bei beträchtlicher Dickenzunahme, so entstehen gerundete oder längliche Knollen (Solanum tuberosum, Helianthus tuberosus, oberirdisch bei Mamillaria, Euphorbia meloformis); überwiegt das Längenwachsthum sehr, so entstehen Stengel, Schäfte, Halme, fadenförmige Gebilde verschiedener Art. — Sehr häufig zeigt derselbe Spross diese Verschiedenheiten in den aufeinanderfolgenden Abschnitten seines Längenwachsthums: so erhebt sich der anfangs kuchenförmig breite Stamm der Küchenzwiebel später als hoher nackter Schaft, dessen Ende wieder kurz bleibt und so den kopfförmigen Blüthenstand erzeugt, so ist auch die dicke Knolle der Kartoffel nur das angeschwollene Ende eines fadenförmig dünnen Sprosses u. s. w. — Unter den zahlreichen Abweichungen von der Säulenform der Axe ist die konische von besonderem Interesse; der konische Stamm ist entweder an der Basis dünn und verdickt sich zunehmend bei weiterem Längenwachsthum so, dass jeder jüngere Theil der Axe dicker ist; wächst der Stamm aufrecht, so gleicht er einem auf die Spitze gestellten Kegel, der fortwachsende Scheitel liegt an der aufwärts gekehrten Grundfläche desselben oder erhebt sich über diesen als aufrechter Kegel. So ist es bei den Stämmen der Baumfarne, Palmen, sehr deutlich auch bei Zea Mais und vielen Aroideen. Es beruht diese Form auf dem Mangel eines nachträglichen Dickenwachsthums, während mit zunehmendem Alter das junge Gewebe des Stammes dicht unter seinem Scheitel immer umfangreicher wird; hört diese Erstarkung endlich auf, so bleibt der Umfang des späteren Längenzuwachses derselbe, und der unten umgekehrt konische Stamm wächst später als Cylinder weiter fort. — Die entgegengesetzte Gesammtform des Stammes wird durch ein lang andauerndes nachträgliches Dickenwachsthum bei geringem Umfang des Sprosses am Vegetationspunkt hervorgebracht; so ist es bei den Coniferen und vielen dicotylen Bäumen, deren ältere Stämme unten dick, oben dünn sind, also einem schlanken, auf die Grundfläche gestellten Kegel gleichen.

Der Habitus eines Sprosses oder eines Sprossabschnittes steht meist in enger Beziehung zu der Zahl, Grösse und Formation seiner Blätter. Sind die Internodien sehr kurz, die Blätter aber klein und zahlreich, so tritt nicht einmal die Oberfläche des Axentheils als solche zu Tage, man sieht nur die Blätter, wie bei den Thujen und Cupressusarten und manchen Moosen (Thuidium); in solchen Fällen nehmen ganze Sprosssysteme häufig die Umrisse vielfach gefiederter Blätter an; sind die dicht gedrängten Blätter gross, so pflegen sie eine das Stammende einhüllende Rosette zu bilden, während die älteren Stammtheile mit Blattresten bekleidet oder nackt sind, wie bei den Baumfarnen, vielen niederliegenden Aspidienstämmen, vielen Palmen, Aloëarten u. s. w. Vergleicht man die auf die Blätter und die auf die Axe entfallende Massenentwickelung eines Sprosses, so treten als Extreme auf der einen Seite z. B. die Cacteen (Cereus, Mamillaria, Echinocactus u. a.) mit ihren mächtigen Axenkörpern und ihren ganz verkümmerten Blättern, auf der anderen Seite die Crassulaceen mit ihren dickfleischigen, dichtgedrängten Blättern und den verhältnissmässig schwachen Stämmen hervor, oder auf der einen Seite die unterirdischen Knollen der Kartoffel mit ihren kaum bemerklichen Niederblättern und auf der anderen die Zwiebeln der Liliaceen mit ihren dickfleischigen Schalen und Schuppen, welche den kurzen Stammtheil ganz umhüllen u. s. w.

Bezüglich der Blattformationen, welche an den Sprossen zum Vorschein

kommen, ist zunächst zu beachten, ob an einer Axe immer nur gleichartige oder nach und nach verschiedene Blattformen gebildet werden; ersteres ist z. B. bei den meisten Moosen, Farnen, Lycopodiaceen, Rhizocarpeen, allen Equiseten und vielen Coniferen der Fall, dieses dagegen bei den staudenförmigen Dicotylen häufig. Bei den Mono- und Dycotylen (z. Th. selbst schon bei den Coniferen) geschieht es nicht selten, dass die verschiedenen Blattformationen auf verschiedene Sprossgenerationen vertheilt sind; bestimmte Sprosse erzeugen z. B. bloss oder vorwiegend Laubblätter, andere Hochblätter oder diese und Blüthen zugleich (Begonia); in solchen Fällen können die Sprosse nach ihren Blättern bezeichnet werden, als Niederblattsprosse, Laubsprosse, Hochblattaxen, Blüthen, Blüthenstengel u. s. w., worüber im II. Buch noch Weiteres mitzutheilen ist.

Sehr häufig kommt es bei Kryptogamen und Angiospermen (nicht bei Gymnospermen) vor, dass eine ausdauernde Hauptaxe oder ein ausdauerndes Sprossensystem unterirdisch fortwächst und nur zu bestimmten Zeiten lange Laubblätter oder Sprosse emporsendet, die nach einiger Zeit wieder vergehen und durch andere ersetzt werden. Sind solche Sprosse oder Sprosssysteme im Boden horizontal oder schief gelagert und erzeugen sie Seitenwurzeln, so werden sie Rhizome genannt (Iris, Polygonatum, Pteris aquilina und viele andere Farne). Nicht

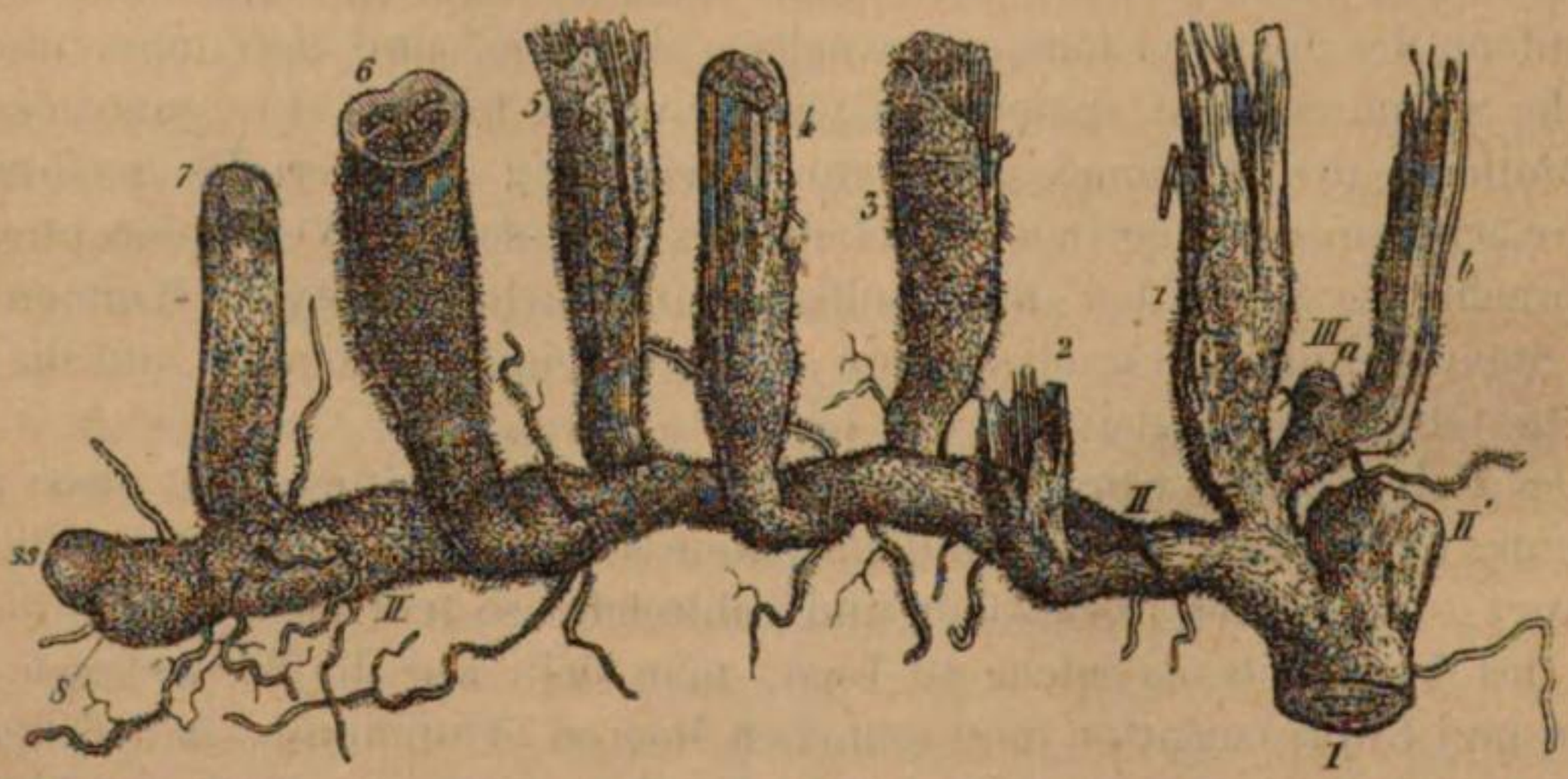


Fig. 148. Rhizom von Pteris aquilina, *I*, *II*, *II* die unterirdischen kriechenden Sprossaxen, *ss* der Scheitel eines solchen, 1, 2 bis 6 die Basaltheile der Blattstiele, 7 ein junges Blatt; *b* ein verwester Blattstiel, dessen noch lebendiges Basalstück eine Knospe *a III* trägt; die behaarten Fäden sind Wurzeln, welche hinter dem fortwachsenden Stammscheitel entstehen.

Gr 8.331 Fig 259.

selten sterben sie von hinten ab, während sie vorn weiter wachsen. Unterirdische Knollen und Zwiebeln sind mehr vorübergehende Bildungen, meist nur eine Vegetationsperiode ausdauernd, jene durch das Ueberwiegen des Axenkörperrs bei sehr geringer Blattmasse, diese umgekehrt durch das Ueberwiegen der dicht um einen kurzen Stammkörper vereinigten Blattmasse charakterisirt. — Werden aus unteren Theilen dünne Seitensprosse mit kleinen Niederblättern erzeugt, die auf oder unter der Erde hinwachsen, um in beträchtlicher Entfernung vom Mutterstock sich zu bewurzeln und Laubsprosse oder überhaupt kräftigere Sprosse zum Vorschein zu bringen, so nennt man sie Ausläufer (Stolonen); so z. B. bei Aegopodium podagraria, Fragaria, Struthiopteris germanica und bei Mnium und Catharinea unter den Moosen.

Von den gewöhnlichen Sprossformen entfernen sich am weitesten die blattähnlichen, flachen Sprosse und Sprossysteme, die Stammranken und die dornförmigen Sprosse, welche bei den Angiospermen häufig vorkommen. Die blattähnlichen Sprosse kommen bei solchen Phanerogamen vor, denen die grünen grossen Laubblätter fehlen, die sie selbst physiologisch ersetzen, indem sie bei bedeutender Flächenausbreitung ihres Axengebildes beträchtliche Mengen Chlorophyll erzeugen und dem Licht darbieten; sie tragen gewöhnlich nur sehr kleine häutige Schuppenblätter; als Beispiele sind zu beachten unter den Coniferen: Phyllocladus, unter den Monocotylen: Ruscus, unter den Dicotylen: Mühlenbeckia platyclada (Polygoneen), die Euphorbiaceengattung Xylophylla, die Papilionaceae Carmichaelia u. a., die Cacteen Opuntia brasiliensis, Rhipsalis crispata u. a.

Die Stammranken sind, wie die Blattranken, dünne, lange fadenförmige Gebilde, welche im Stande sind, sich um dünne Körper von horizontaler oder schiefer Lage, mit denen sie seitlich in Berührung kommen, spiralig zu winden und so als Kletterorgane zu dienen; sie entspringen seitlich an nicht rankenförmigen Sprossen und sind durch den Mangel der Laubblätter ausgezeichnet, ihre Blattbildung beschränkt sich auf meist sehr kleine, häutige Schüppchen; durch ihren Ursprung, ihre Stellung und ihre Blatterzeugung unterscheiden sie sich meist leicht von den Blattranken, doch giebt es Fälle, wo die morphologische Natur einer Ranke zweifelhaft sein kann, so z. B. bei den Cucurbitaceen. Besonders klare Beispiele von Stammranken finden sich bei Vitis, Ampelopsis und Passiflora. — Sprosse, welche kräftig entwickelte Laubblätter an langen dünnen Internodien tragen und im Stande sind, sich um aufrechte Stützen aufsteigend emporzuwinden, werden nicht zu den Ranken gerechnet, sondern windende oder schlingende Stämme (caules volubiles) genannt [1]), demgemäss sind also auch Rankenpflanzen (wie Vitis) von Schlingpflanzen (wie Phaseolus, Humulus, Convolvulus u. a.) zu unterscheiden. Bei Cuscuta, wo der Hauptspross und sämmtliche Seitensprosse mit Ausnahme der Inflorescenzen) nach Art der Ranken und nach Art der volubilen Stämme winden, wo zugleich alle Laubblätter fehlen, finden sich die Eigenschaften der Ranken und volubilen Stämme bis zu einem gewissen Grade vereinigt. — Eine ähnliche Unterscheidung wie zwischen Stammranke und volubilem Stamm ist übrigens auch bei den Blättern möglich; die mit dauerndem Längenwachsthum begabten Laubblätter der Farnkrautgattung Lygodium verhalten sich ganz so wie windende Stämme, indem hier die windende Mittelrippe des Blattes dem aufwärts windenden Laubspross, die Foliola den Laubblättern eines volubilen Stammes entsprechen [2]). —

Wie die Blätter sind auch die Sprossaxen vieler Angiospermen zur Dornbildung befähigt, indem sie sich in konisch zugespitzte, erhärtende feste Körper umwandeln; es geschieht diess entweder so, dass der ganze Spross oder selbst ein ganzes Sprosssystem, bei Unterdrückung der Laubblätter dornig wird, wie bei den verzweigten Dornen am Stamm von Gleditschia ferox; oder so, dass der

---

1) Vergl. H. v. Mohl: über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

2) Vergl. II. Buch: die Farne, und III. Buch: über die physiol. Bedeutung der Ranken und schlingenden Stämme.

Spross anfangs Laubblätter erzeugt, normal fortwächst und schliesslich sein Längenwachsthum mit dorniger Zuspitzung endigt, wie bei den unteren Axelsprossen von Gleditschia triacanthos, bei Prunus spinosa u. m. a.

Bei den Phanerogamen, besonders bei den Mono- und Dicotylen, findet man häufig Stellungsverhältnisse der Blätter und Seitensprosse (auch der Wurzeln) und Vereinigungen von Gliedern unter sich, welche in vorgerückteren Entwickelungszuständen oder bei fertiger Ausbildung den typischen, d. h. bei diesen Klassen gewöhnlichen Wachsthumsgesetzen und Stellungsverhältnissen scheinbar widersprechen, und bei welchen selbst die allgemeinsten Wachsthumsregeln, die wir bisher betrachtet haben, anscheinend keine Anwendung mehr finden. Es würde selbst einem denkenden und begabten Anfänger schwer werden, z. B. den Bau einer entfalteten Orchideenblüthe, einer Rosenblüthe, einer solchen von Lamium, Salvia und vieler anderen Blüthen, den Bau einer halb oder ganz reifen Feige, oder die Blattstellung in den Inflorescenzen der Asperifolien und Solaneen u. s. w. auf die Regeln zurückzuführen, welche wir in diesem Kapitel als die allgemeinsten behandelt haben. Die Entwickelungsgeschichte zeigt aber, dass auch solche Fälle sich denselben unterordnen, dass die Absonderlichkeiten derartiger Gebilde erst in späteren Entwickelungszuständen hervortreten, oder doch so, dass sie eine Subsumption unter allgemeinere Regeln gestatten. Die Abweichungen von diesen werden dadurch bewirkt, dass frühzeitig bei der Entwickelung solcher Gebilde einzelne Theile aufhören zu wachsen, andere eine bedeutende Förderung erfahren, oder dadurch, dass anfangs gesonderte Theile verschmelzen. Obgleich es ganz unmöglich ist, allgemeine Regeln für das Zustandekommen unregelmässig scheinender Bildungen zu geben, so lassen sich doch die dabei am häufisten mitwirkenden Ursachen hervorheben; sie können als Verschiebung, Verwachsung und Abortus (Unterdrückung, Fehlschlagen) bezeichnet werden. Sehr häufig sind die beiden ersten gleichzeitig wirksam und bei vielen Blüthen vereinigen sie sich mit dem Abortus, um schwer verständliche Organcomplexe zu erzeugen. Es gehört zu den schönsten Aufgaben der von klaren Begriffen ausgehenden Morphologie, solche scheinbare Ausnahmen auf allgemeinere Bildungsgesetze zurückzuführen und ganz besonders die Erkenntniss der natürlichen Verwandtschaft, die Feststellung der typischen Eigenschaften ganzer Klassen, Ordnungen und Familien hängt davon ab. — Da diese verwickelten Erscheinungen indessen fast ausschliesslich bei den Angiospermen und von diesen ganz vorwiegend in den Blüthen und Blüthenständen auftreten, so wird ihre ausführlichere Darstellung erst bei der Charakteristik dieser Klassen am rechten Orte sein; jedoch mögen hier die Begriffe, Verschiebung, Verwachsung und Abortus vorläufig an einigen Beispielen veranschaulicht werden.

Die schematische Figur 149 zeigt ein sympodial ausgebildetes, aus axillärer Sprossung hervorgehendes Verzweigungssystem; sei 1,1 der erste Spross mit seinen beiden Blättern 1^a und 1^b; in der Axel des Blattes 1^b entwickelt sich der Spross 2,2 mit den beiden Blättern 2^a und 2^b; in der Axel seines Blattes 2^b entsteht wieder der geförderte Seitenspross 3,3 mit seinen Blättern 3^a und 3^b u. s. w. Die Stammtheile der aus einander hervorgehenden Sprosse 1, 2, 3, 4 . . bilden eine gerade Scheinaxe (Sympodium), mit der besonderen Eigenthümlichkeit, dass jedesmal das Mutter- oder Stützblatt, in dessen Axel sich der geförderte Seitenspross entwickelt, mit diesem verwächst und an ihn eine Strecke hinaufgeschoben wird. — Bezeichnen die kugeligen Endigungen 1, 2, 3, 4 unserer Figur Blüthen, so wäre das Ganze geeignet, den Blüthenstand mancher Solaneen schematisch zu versinnlichen, denkt man sich die Blätter 1^a, 2^a, 3^a, 4^a hinweg, so könnte das Schema für die Hauptzweige der Inflorescenz der Sedumarten gelten; nähme man dagegen an, dass noch jedesmal in den Blattaxeln von 1^a, 2^a, 3^a, 4^a ein geförderter Seitenspross in derselben Art mit Verschiebung des Mutterblatts wie auf der anderen Seite entstände, so würde diess die Verzweigung und Blattstellung von Datura schematisch vereinfacht wiedergeben.

Verwickelter sind die Verhältnisse bei Fig. 150, wo *I* den unteren Theil einer eben blühenden Pflanze von Herminium Monorchis darstellt; *tt* ist die Bodenoberfläche, was tiefer

liegt, also unterirdisch; *B* ist eine kugelig angeschwollene Wurzel, über der sich der blättertragende Spross erhebt, welcher unten die dünnen Seitenwurzeln *w*, *w*, *w*, ferner ein scheidiges Niederblatt[1]) *b* und zwei Laubblätter *c*, *d* erzeugt, weiter oben sich als dünner Schaft *A* erhebt, der am Gipfel eine Blüthentraube trägt. Wenden wir unsere Aufmerksamkeit ausschliesslich dem Gebilde *H* zu; es ist ein Spross, der die Ersatzknospe für das nächste Jahr enthält, denn die ganze Pflanze *A B* in *I* stirbt nach dem Abblühen ab, und im nächsten Jahr wird aus der in *H* enthaltenen Knospe eine eben solche Pflanze erzeugt. —

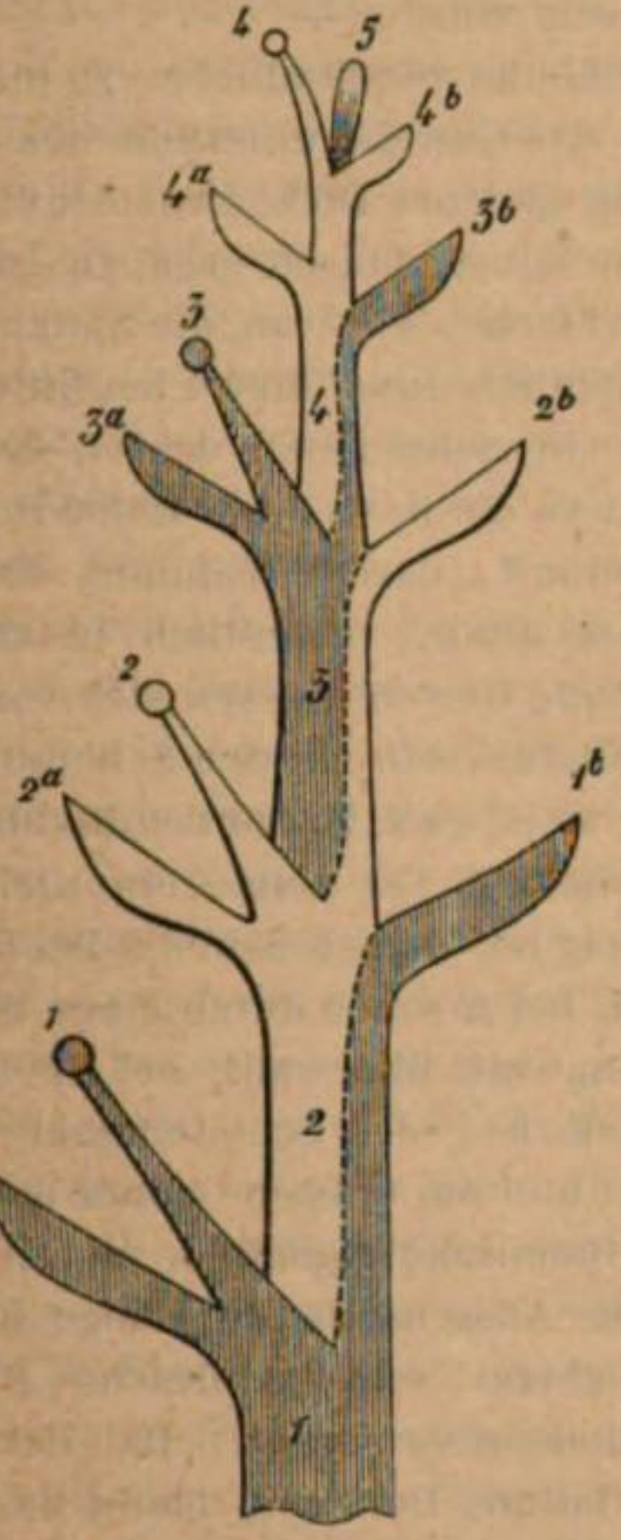


Fig. 149. Schema für die Verwachsung von Blättern mit den Axentheilen ihrer Axelsprosse nach Nägeli und Schwendener (»Mikroskop«).

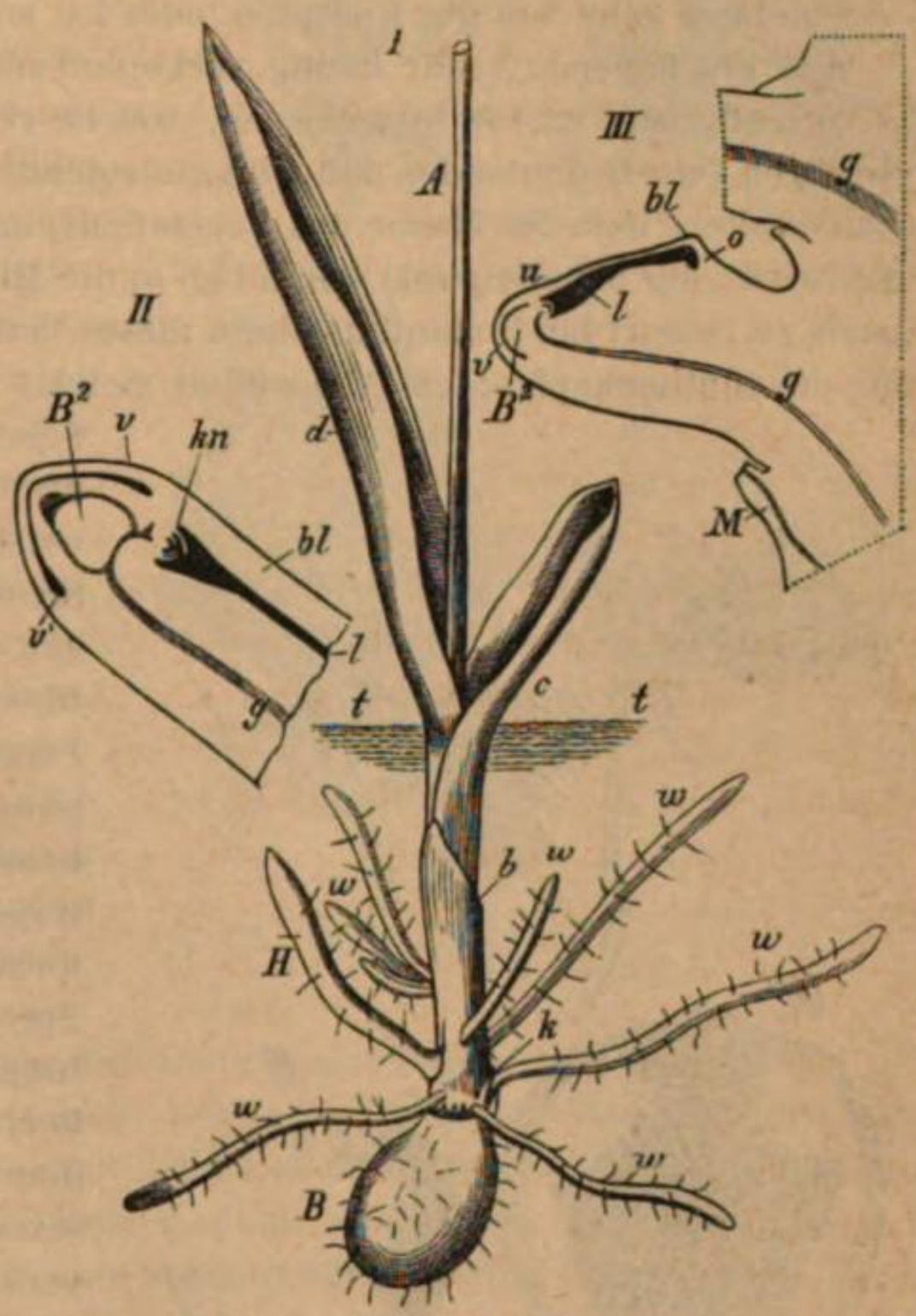


Fig. 150. Herminium Monorchis nach Thilo Irmisch (Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853).]

H ist nun ein Axelspross des Niederblattes *b*, ein früherer Zustand ist in Fig. *III* dargestellt, wo *M* die mediandurchschnittene Basis des Blattes *b* bedeutet; *g* ist ein Fibrovasalstrang, der aus der Hauptaxe zur Ersatzknospe *u* hinläuft; *bl* ist das erste Blatt dieser Knospe *u*, das seinen Rücken der Mutteraxe zukehrt und eine niedrige Scheide darstellt, welche die folgenden Blätter der Knospe *u* umfasst; B^2 ist die junge Knollenwurzel mit ihrer Wurzelscheide *v*. Um nun die bereits stattgefundene Verschiebung zu verstehen, denke man sich die ganze untere Partie zwischen *M* und *v* so verkürzt, dass B^2 ungefähr in die Gegend des Buchstaben *g* zu liegen kommt, auch denke man sich gleichzeitig die Knospe *u* nach *o* zurückversetzt; damit hätte man die normale Stellung der betreffenden Theile von *H*, und man begreift, dass der Kanal *l*, den die Basis des Blattes *bl* umschliesst, eine Folge des schief nach aussen gerichteten Wachsthums des zwischen *o* und *u* liegenden Gewebes ist, dass die Wurzelscheide *v* eigentlich ein Theil der Oberfläche der Hauptaxe über *M* sein muss und dass somit B^2 in dem Gewebe der Mutteraxe unterhalb der Knospe *u* und seitlich an

---

1) Ein erstes Niederblatt, in dessen Axel die Knospe *k* steht, ist nicht mehr sichtbar.

dem Fibrovasalstrang *g* entstanden ist; bei normaler Stellung der Knospe und Wurzel würde die Wachsthumsaxe der letzteren mit der der Knospe einen fast rechten Winkel bilden, während sie durch die Verschiebung in ihre rückwärts gehende Verlängerung fällt. — Das Wachsthum der zwischen *g* und *u* liegenden Gewebemasse schreitet nun in der eingeschlagenen Richtung fort, der ganze Seitenspross nimmt die in *H* (*I*) dargestellte Form an; die hierbei noch ferner stattfindende Lagenveränderung der Theile ist durch Fig. *II* erläutert, wo *kn* die in *III* mit *u* bezeichnete Knospe, *bl* die noch mehr verlängerte Scheide des Blattes *bl* in *III* darstellt; der Kanal *l* ist der in die Breite gezogene Hohlraum des Blattes *bl*, der ohne jene Verschiebung ganz von der Knospe *u* (oder *kn*) ausgefüllt sein würde. —

Um die folgende, sehr häufig vorkommende Verschiebung verständlicher zu machen, sei vorläufig auf Fig. 108 hingewiesen, welche zeigt, wie das Gewebe unterhalb des Scheitels durch sehr bedeutendes und früh eintretendes allseitig gleiches Dickenwachsthum sich so ausbreitet, dass die Fläche des Vegetationspunktes, die sonst conisch erhaben ist, fast eben wird; der Scheitelpunkt kommt so in die Mitte einer Fläche, statt an die Spitze eines Kegels zu liegen; bei Helianthus bleibt dieses Verhalten ziemlich unverändert bei Entwickelung des Blüthenkopfes; die Abnormität steigert sich aber in vielen Fällen derart, dass der Scheitelpunkt an die Basis einer tiefen Höhlung zu liegen kommt, deren Wandung dadurch entsteht, dass ältere, eigentlich unter dem Scheitel liegende Gewebemassen sich vordrängen und aufwärts wachsend den Scheitel selbst überwölben; so ist es z. B. bei der Bildung der Feige, die wie Fig. 151 zeigt, ein metamorphosirter Zweig ist, dessen Scheitel bei I^a noch beinahe eben, bei *II* schon durch einen blättertragenden Ringwulst überwallt, bei III^a urnenförmig vertieft ist; der Scheitelpunkt dieses Sprosses liegt hier am tiefsten Grunde der Höhlung, deren Innenseite eigentlich nur die Verlängerung der Aussenseite der Feige ist und dem entsprechend sehr zahlreiche Blüthen (exogene Seitensprosse) trägt. Bei der nahe verwandten Gattung Dorstenia bleibt die Feige offen, die Ränder des die kleinen Blüthen tragenden, kuchenförmigen Axenstückes wölben sich nicht zusammen.

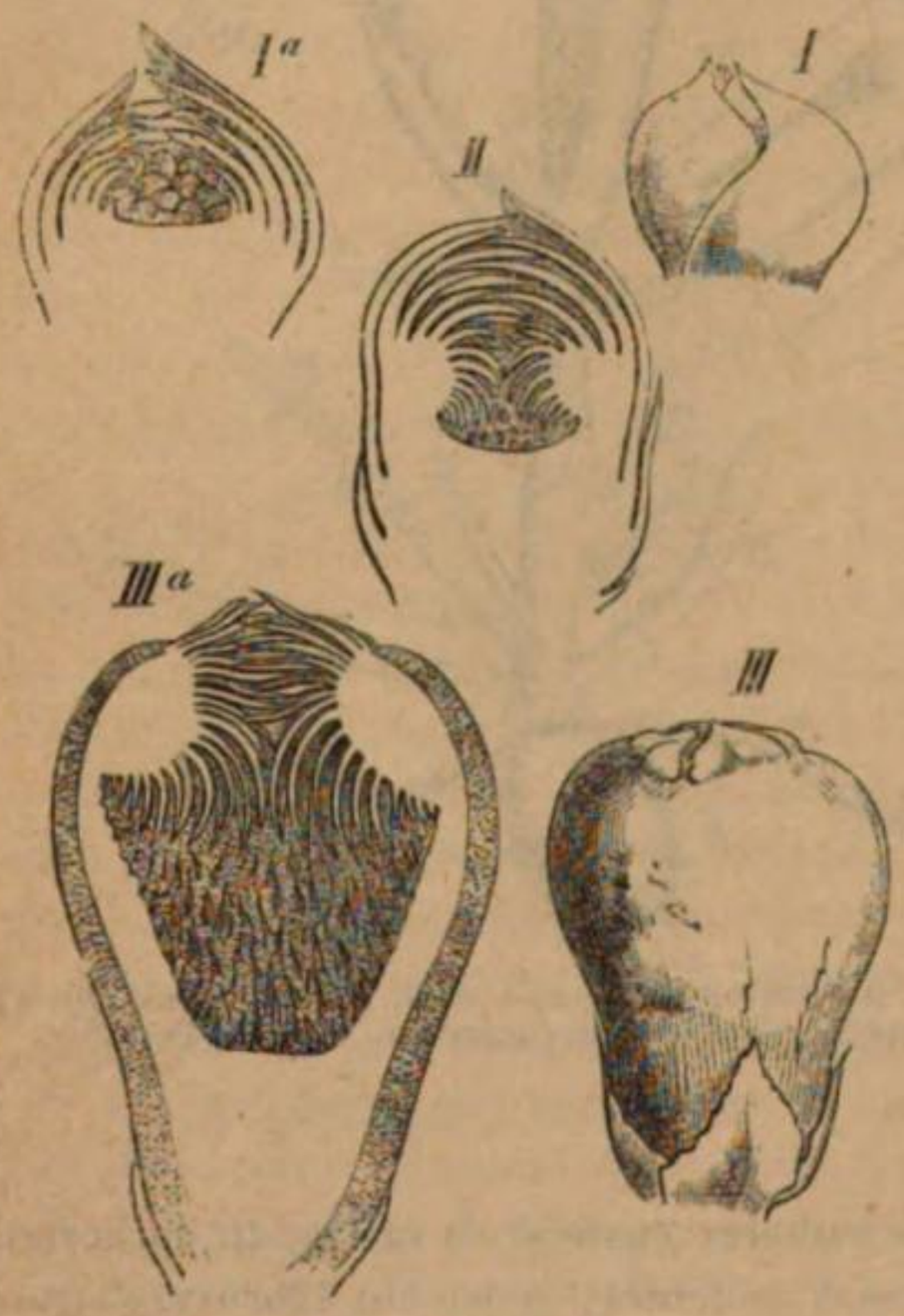


Fig. 151. Entwickelung der Feige von Ficus carica nach Payer (Organogénie de la fleur).

Auf einem ganz ähnlichen Vorgang, wie die Bildung der gewöhnlichen Feige beruht die Entstehung perigynischer Blüthen und der unterständigen Fruchtknoten. Fig. 152 versinnlicht diess an der perigynischen Blüthe einer Rose. *I* zeigt den noch sehr jungen Spross, der sich zu einer Rosenblüthe entwickeln soll, halb von oben und ausen gesehen; das Sprossende ist dick angeschwollen, es hat bereits die fünf Kelchblätter *ll* erzeugt und die fünf mit ihnen alternirenden Corollenblätter sind bereits als kleine Höcker *c* sichtbar, zwischen denen die Scheitelregion der Blüthenaxe breit und flach erscheint. Während nun die Kelchblätter rasch heranwachsen, erhebt sich die Zone des Axengewebes, aus der sie entspringen, in Form eines Ringwalles *xx* in *II*, der sich oben später verengt, wie in *IV* sichtbar ist; es entsteht so ein urnenförmiges Gebilde, das unter dem Namen Hagebutte bekannt ist und zur Reifezeit durch seine rothe (oder gelbe) Färbung und sein pulpöses süsses Gewebe sich auszeichnet. Auch hier liegt der Scheitelpunkt in der Mitte der Basalfläche der Höhlung; die Innenfläche der Urnenwand ist auch hier ein eingestülpter Theil der wirklichen

Aussenseite der Blüthenaxe; dem entspricht auch die acropetale Folge der Entstehung der Blätter (die freilich gerade in diesem Falle nicht ganz streng, aber doch im Ganzen eingehalten wird). Es leuchtet ein, dass wenn der Scheitelpunkt bei *y* (in *II*) liegt, die Reihenfolge der Blätter (hier Staubblätter *st* und Carpelle *k*) von oben nach unten als acropetale bezeichnet werden muss.

Wenn es überhaupt noch eines Beweises für das eben Gesagte bedürfte, so würde er durch die Entwickelungsgeschichte der Blüthen des mit den Rosen nahe verwandten Geum geliefert werden (Fig. 413); auch hier erhebt sich derjenige Theil der Blüthenaxe, welcher die Kelchblätter *l*, die Corolle *c* und die Staubfäden *a*, *a* trägt, in Form eines hohen Ringwalles *y*, *y*; die Scheitelregion aber, welche bei Rosa ganz aufhört sich zu verlängern, erhebt sich hier noch einmal als konischer Körper *x*, der an seinem höchsten Punkt den Scheitelpunkt der Blüthenaxe trägt. Die Reihenfolge der Entstehung der Blattgebilde ist hier ebenfalls acropetal und dementsprechend entstehen die Staubfäden *a* auf der Innenseite der Axen *y*, *y* von oben nach unten, die darauf folgenden Carpelle an *x* von unten nach oben. Bei Geum und

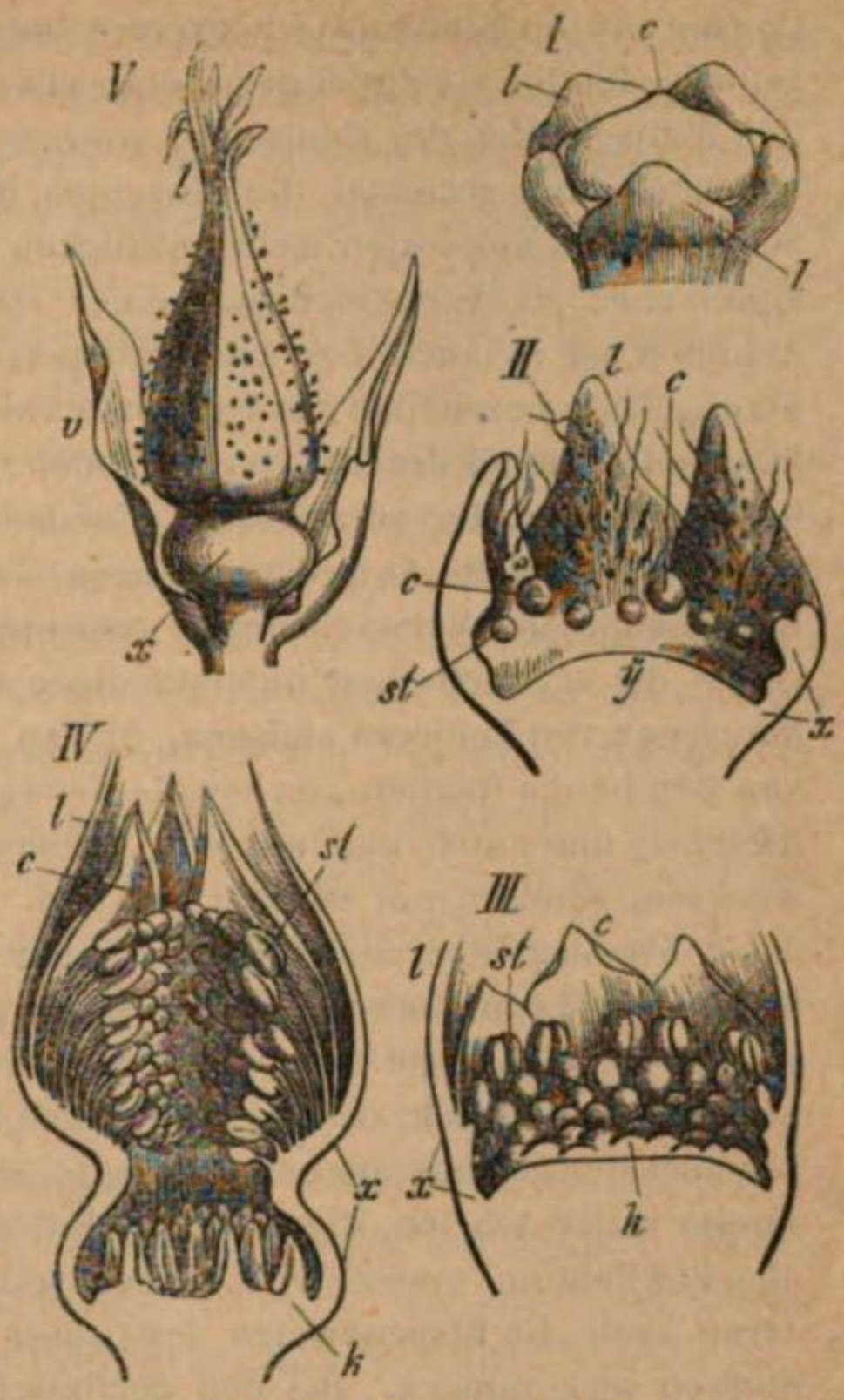


Fig. 152. Rosa alpina, Entwickelung der Blüthe nach Payer (Org. de la fleur).

anderen Dryadeen schlägt sich zur Zeit der Befruchtung die Urne *y y* auseinander, ihr Rand wächst so stark im Umfang, dass sie sich flach, tellerartig ausbreitet und ihre Innenfläche zur Oberfläche der Ausbreitung wird, in deren Mitte sich das Gynophorum *x* als Kegel erhebt, der bei Fragaria später stark anschwillt, fleischig wird und die Erdbeere (eine Scheinfrucht, gleich der Hagebutte) darstellt.

Man sieht, dass die Bildung der Feige, der Hagebutte und des später flachen Blüthenbodens von Geum auf einer Verschiebung beruht, welche durch starke Wucherung solcher Gewebemassen bedingt ist, die als Zonen unter dem Vegetationspunkt entstanden sind; von Verwachsung der Blattgebilde (wie es in der beschreibenden Botanik gewöhnlich aufgefasst wird), kann hier keine Rede sein. Auch die sogenannten verwachsenblättrigen Blumenkronen und Kelche der gamopetalen oder sympetalen Blüthen beruht nicht auf Verwachsung; vielmehr entstehen die Blumenblätter (resp. Kelchblätter) auf dem breiten Ende des jungen Blüthenstiels als isolirte Protuberanzen in einem Quirl. Dass eine gamopetale Blumenkrone oder ein solcher Kelch später als eine Glocke erscheint, die am Rande nur so viele Zipfel hat, als Blätter da sein sollten, beruht nicht auf seitlicher Verschmelzung der Blattränder, sondern darauf, dass die ganze ringförmige Zone des jungen Blüthenbodens, welche die Corolle (resp. Kelch) trägt, hervorwächst; der glockenförmige Theil hat also niemals aus isolirten Blättern bestanden, er ist das gemeinsame Basalstück, das gleich von vornherein als

Fig. 153. Längsschnitt einer jungen Blüthe von Geum rivale.

Ganzes aus der Blüthenaxe hervorgeschoben wurde und am Rande die ursprünglichen, noch isolirten Blätter als Zipfel der Glocke erkennen lässt. Umgekehrt verhält sich die Sache bei den Blattscheiden der Equiseten, wo ursprünglich ein Ringwall um die Axe hervortritt, aus welchem dann secundär die einzelnen Blattzipfel hervorsprossen; auch hier ist also die Scheide nicht aus vorher isolirten Stücken verwachsen, vielmehr sind die einzelnen Scheidenzipfel eher als Verzweigungen einer einheitlichen ringförmigen Blattanlage aufzufassen. Aehnlich ist es auch bei den Staubgefässbündeln, die man gewöhnlich als verwachsene Staubgefässe bezeichnet; es entstehen vielmehr ursprünglich ebenso viele Protuberanzen, als Staubfadenbündel erzeugt werden sollen; diese Protuberanzen sind selbst als die ursprünglichen Staubblätter aufzufassen, die dann nachträglich durch Verzweigung mehrere oder zahlreiche gestielte Antheren erzeugen (so z. B. bei Hypericum, Callithamnus u. m. a.) — Ueberhaupt sind Verwachsungen ursprünglich isolirter Theile selten; als Beispiele können gelten die verwachsenen unterständigen Fruchtknoten zweier opponirter Blüthen einer Inflorescenz von Lonicera alpigena, die zu einer grossen Scheinbeere verwachsenen Früchte von Benthamia fragifera, ferner die Verwachsung der beiden Narbenköpfe in der Blüthe von Asclepias unter sich und mit den Antheren; die Antheren der Compositen sind nicht verwachsen, sondern nur seitlich verklebt. Viel häufiger als wirkliche Verwachsung kommt das Fehlschlagen bereits angelegter Glieder vor. So z. B. entstehen die »paarig« gefiederten Blätter der Leguminosen[1]) als unpaarig gefiederte; das später fehlende Endblättchen ist anfangs in der Knospe sogar grösser als die Seitenblättchen, bleibt aber in der ferneren Entwickelung so zurück, dass es am fertigen Blatt nur noch als kleines Spitzchen den Ursprung der höchsten Seitenblättchen überragt; so verkümmert auch die ganze (verzweigte) Blattspreite vieler Acacien, die dann durch den in der Medianebene sich ausbreitenden Blattstiel (das Phyllodium) ersetzt wird. Noch vollständiger ist die Verkümmerung der Blätter, aus deren Axeln die Rispenzweige der Gräser entspringen, bei denen nicht selten auch ganze Blüthen verkümmern. Bei den declinischen Phanerogamen beruht die Eingeschlechtigkeit der Blüthe meist auf Verkümmerung der Staubblätter in den weiblichen, der Carpelle in den männlichen Blüthen; zuweilen verkümmert von mehreren Staubblättern nur eines, wie bei den Gesneraceen (z. B. Columnea, wo es sich in ein kleines Nectarium verwandelt, ebenso bei den Fruchtblättern (z. B. Terebinthaceen). In all diesen Fällen ist das später verkümmernde Gebilde in der Knospe oder noch später wirklich vorhanden, hört aber dann auf, weiter zu wachsen; indessen zeigt die Vergleichung nahe verwandter Pflanzen, dass sehr häufig bestimmte Glieder in der Blüthe fehlen, deren Vorhandensein man nach der Stellung und Zahl der anderen und nach ihrem Vorkommen bei nahe verwandten erwarten dürfte, obgleich in solchen Fällen auch die frühesten Knospenzustände das fehlende Glied nicht aufweisen. Da man vom Standpunkte der Descendenztheorie aus annehmen darf, dass nahe verwandte Pflanzen aus einer gemeinsamen Stammform entstanden sind, so kann man in solchen Fällen das fehlende Glied ebenfalls als ein abortirtes betrachten, nur ist hier der früher einmal eingetretene Abortus so vollständig und so erblich geworden, dass selbst die erste Anlage des betreffenden Gliedes unterbleibt. Das Verständniss vieler Blüthen und die Zurückführung verschiedener Blüthenformen auf gemeinsame Typen hängt oft von der Ergänzung derartiger abortirter Glieder ab, worauf wir im II. Buch bei der Behandlung der Phanerogamen ausführlich zurückkommen.

§ 28. Generationswechsel. Wenn eine Pflanze eine Zeit lang gewachsen ist und dabei bestimmte innere und äussere Differenzirungen und Gliederungen erfahren hat, so tritt endlich ein Moment ein, wo einzelne Zellen sich aus dem organischen Verband ablösen und aufhören, als integrirende Theile der sie erzeugenden Pflanze an deren bisherigem Wachsthum theilzunehmen; diese Zellen beginnen sofort oder nach weiteren Vorbereitungen einen selbständigen

---

1) Hofmeister: allgem. Morphologie, p. 546.

Entwickelungsprozess, es entsteht ein Gebilde, das nicht mehr als ein Theil der in sich zusammenhängenden Gliederung der Mutterpflanze aufzufassen ist, eine neue Pflanze, welche der sie erzeugenden gleich oder ungleich sein kann.

Solche aus dem Gliederungscomplex einer Pflanze ausscheidende, wenn auch nicht immer ihren Entstehungsort verlassende Zellen, sind Fortpflanzungszellen, und die aus gleichartigen Fortpflanzungszellen entstehenden, unter sich ebenfalls gleichartigen Pflanzenkörper bilden eine Generation.

Nur bei manchen Algen und Pilzen kommt es (nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse) vor, dass alle aufeinander folgenden Generationen gleichartig sind und gleichartige Fortpflanzungszellen erzeugen (Nostocaceen, Spirogyren u. a.); aber schon bei den meisten Thallophyten und bei allen Muscineen und Gefässpflanzen sind die aus einander hervorgehenden Generationen unter sich verschieden, indem sie verschiedene Arten von Fortpflanzungszellen erzeugen, aus denen Pflanzenkörper von verschiedener Lebensweise und verschiedener Gliederung entstehen. In solchen Fällen können zunächst mehrere unter sich gleichartige Generationen (A, A, A . . .) auf einander folgen, deren letzte eine ungleichartige Generation (B) hervorbringt, die dann ihrerseits wieder eine Generation der ersten Art (A) erzeugt, wie es z. B. bei Vaucheria und Saprolegnia der Fall ist; oder es folgen nach und nach drei (selbst vier) verschiedene Generationsformen (A, B, C. .) auf einander, bis endlich wieder die erste Form A entsteht, wobei ebenfalls die eine Form sich mehrfach wiederholen kann (A, B, B, B . . C, A) bevor es zur Erzeugung einer neuen kommt, wie bei den Hypodermiern unter den Pilzen, wo aus der Aecidiumform die Uredoform hervorgeht, sich in mehreren Generationen fortpflanzt, bis endlich aus einem letzten Uredo als dritte Generationsform die Puccinia entspringt, die ihrerseits wieder ein Aecidium erzeugt (vergl. II. Buch Pilze). Der bei den Algen und Pilzen häufiger, bei den Muscineen und Gefässkrytogamen ausschliesslich vorkommende Fall ist aber der, dass nur zweierlei Generationsformen mit einander abwechseln, die Generationsform A erzeugt die B, die Form B erzeugt wieder A.

Den ganzen Entwickelungsprocess, der sich in den auf einanderfolgenden verschiedenartigen Generationen erschöpft, und endlich wieder zu der ersten Form zurückführt, nennt man den Generationswechsel; jede von einer vorhergehenden und einer nachfolgenden verschiedene Generationsform mag als eine Wechselgeneration bezeichnet werden; der Generationswechsel z. B. A B, A B, A B . . besteht also aus den beiden Wechselgenerationen A und B, ebenso der Generationswechsel A B B B . . C, A B B B . . . C aus den drei Wechselgenerationen A und B und C.

Die Fortpflanzungszellen sind entweder im Stande, jede für sich allein, ohne fremde Hilfe, sich weiter zu entwickeln und in diesem Falle sind es ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen; die Generationsform, aus der sie unmittelbar und allein hervorgehen, ist eine ungeschlechtliche Generation; — oder sie sind so beschaffen, dass sie erst durch materielle Vereinigung mit einer andern Fortpflanzungszelle zu weiterer Entwickelung angeregt werden; in diesem Falle sind die Fortpflanzungszellen geschlechtliche (sexuelle) und die Generationsform, der sie ihre Entstehung verdanken, ist eine Geschlechtsgeneration. Sind die beiden sich zu einer entwickelungsfähigen Zelle vereinigenden Geschlechtszellen äusserlich gleichartig und gleichgross, so nennt man den Act ihrer Vereinigung:

Conjugation; sind sie dagegen in Form, Grösse und sonstigem Verhalten auffallend verschieden, so nennt man den Act der Vereinigung die Befruchtung; diejenige der beiden Geschlechtszellen, welche anregend wirkt und selbst in der Befruchtung zu Grunde geht, ist die männliche (Spermatozoid, Pollenkorn), die, welche durch jene angeregt, sich zu einem Embryo umbildet, der die neue Generation beginnt, ist die weibliche Zelle oder einfach das Ei (unter Umständen als Oosphaere, Keimkörper, Keimbläschen von den Autoren bezeichnet).[1] — Während sich die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen ganz gewöhnlich von der Mutterpflanze ablösen und zerstreuen (daher Sporen genannt), um abgesondert von dieser die neue Generation zu erzeugen, bleibt dagegen die Eizelle in einem besonderen Organ der Mutterpflanze (Oogonium, Archegonium, Samenknospe) gewöhnlich liegen, erwartet dort die Befruchtung und beginnt, von der Mutterpflanze anfänglich noch ernährt, den neuen Vegetationsprocess (Emrbyobildung); doch kommt es bei den Algen (z. B. Fucaceen) auch vor, dass die Eier vor der Befruchtung austreten und ausserhalb der Mutterpflanze die neue Generation erzeugen.

Betrachtet man nun das Verhältniss der ungeschlechtlichen und der sexuellen Fortpflanzung zur Generationsfolge, so zeigt sich, dass bei sehr einfachen Pflanzen zuweilen immerfort ungeschlechtliche Generationen auf einander folgen (so z. B. bei den Nostocaceen), dass aber auch andererseits ununterbrochen geschlechtliche Generationen aus einander hervorgehen können, wie bei den Spirogyren. — Findet Generationswechsel statt, so können in einzelnen Fällen alle Wechselgenerationen ungeschlechtlich sein, wie bei Hydrodictyon (nach Pringsheim)[2], oder es folgen mehrere ungeschlechtliche Generationen auf einander, bis zuletzt eine geschlechtliche entsteht, wie bei Vaucheria, Mucorineen, Cystopus. Der gewöhnliche und bei den Muscineen und Gefässkryptogameen allgemein vorkommende Fall ist aber der, dass geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen regelmässig abwechseln.

Beachtet man ferner die morphologische Gliederung der Wechselgenerationen, so liegt bei sehr einfachen Pflanzen die Verschiedenheit zuweilen nur darin, dass die eine Generation eben ungeschlechtliche Sporen, die andere aber Geschlechtsorgane erzeugt, wie bei den Vaucherien und Saprolegnieen, wo dann morphologische Unterschiede der Wechselgenerationen erst bei der Vorbereitung zur Fortpflanzung bemerklich werden. Aber schon bei den höher organisirten Algen und Pilzen sind die Wechselgenerationen meist von sehr verschiedenem Wuchs, und besonders auffallend ist der Unterschied meist dann, wenn eine Generation blos Sporen, die andere Geschlechtsorgane bildet; so ist z. B. die geschlechtliche Generation bei den Pezizen, (wo die Sexualität von De Bary, Woronin, Tulasne beachtet ist) ein auf dem nährenden Substrat herumkriechendes fädiges Mycelium, auf welchem sich nach der Befruchtung die zweite ungeschlechtliche Generation in Form eines massiven Gewebekörpers, des Fruchtkörpers mit seinen zahlreichen Sporenschläuchen entwickelt. — Bei den Muscineen und Gefässkrytogamen, wo

---

1) Vergl. III. Buch über Sexualität.

2) Bei der grossen Verbreitung der Sexualität und dem Umstand, dass die Befruchtung oft da entdeckt wurde, wo man sie am wenigsten erwartete, ist es immer noch zweifelhaft, ob nicht auch diejenigen niederen Algen und Pilze, die wir einstweilen als ganz ungeschlechtlich betrachten, doch unter gewissen Verhältnissen Sexualzellen entwickeln.

der Generationswechsel klarer als sonst hervortritt, ist die Geschlechtsgeneration immer von der ungeschlechtlichen Sporengeneration wesentlich verschieden; jede der beiden Wechselgenerationen folgt einem ganz anderen Wachsthumsgesetz. Bei den Laubmoosen z. B. ist die geschlechtliche Generation ein sich selbst ernährender meist Jahre lang fortlebender Cormophyt, der an seinen meist reich verzweigten Axen zahlreiche, scharf abgegliederte Blätter, Wurzelhaare und endlich die Archegonien und Antheridien bildet, während die zweite Generation, aus dem befruchteten Ei im Archegonium entstehend, eine gestielte Kapsel darstellt, in welcher die ungeschlechtlichen Sporen entstehen; diese sogenannte Moosfrucht, obgleich sie eine reiche Gewebedifferenzirung erkennen lässt, ist ein Thallusgebilde, dem die Gliederung in Axe und Blatt völlig mangelt. — Bei den Gefässkryptogamen dagegen ist die aus der Spore hervorgehende geschlechtliche Generation ein kleiner Gewebekörper der einfachsten Art, ohne namhafte Gewebedifferenzirung, ein Thallus, der gewöhnlich nicht einmal die Neigung zu irgend einer äusseren Gliederung oder Verzweigung verräth; bei den Farnen, Equiseten und Ophioglossen lebt dieses sogen. Prothallium frei auf oder in der Erde, bei den Rhizocarpeen und Selaginellen bleibt es dagegen in der Spore stecken; in dem weiblichen Geschlechtsorgan (Archegonium) dieser ersten Generation entsteht nach der Befruchtung die zweite Generation, die sich hier überall zu einem hochentwickelten Cormophyten gestaltet, der meist unbegrenzte Lebensdauer besitzt, bei den Farnen oft grossartige Dimensionen erlangt und immer einen Stamm bildet, der hochorganisirte Laubblätter, Wurzeln und Haare, endlich die Sporen in besonderen Behältern bildet.

Es ist eine der wichtigsten Aufgaben der Morphologie und Systematik, den Generationswechsel der verschiedenen Pflanzenklassen nicht nur nachzuweisen, sondern auch nach bestimmten Principien zu vergleichen, was im II. Buch ausführlich geschehen wird; hier sei nur die Bemerkung beigefügt, dass auch bei den Phanerogamen der Generationswechsel vorhanden ist; die Cycadeen und Coniferen schliessen sich in dieser Hinsicht unmittelbar an die Lycopodiaceen an, und durch ihre Vermittelung gelingt es, auch in der Samenbildung der ~~Moose~~ und Dicotylen noch die wichtigsten Züge des Generationswechsels der höchsten Kryptogamen wiederzufinden; es genüge hier zu bemerken, dass das Endosperm der Phanerogamen dem Prothallium der Gefässkryptogamen (also der Geschlechtsgeneration) entspricht, während der neben oder in dem Endosperm des Samens liegende Embryo der ungeschlechtlichen, Sporen bildenden Pflanze der Farne, Equiseten u. s. w. zu vergleichen ist; auch hier ist, wie dort, die eine Generation (das Endosperm = Prothallium) morphologisch ein Thallus, die andere ein Cormophyt, der bewurzelte Stamm mit seinen Blättern und Blüthen.

Da in dem Generationswechsel die Hauptabschnitte der Lebensgeschichte jeder Pflanze, die entscheidenden Wendepunkte der verschiedenen Gestaltungsvorgänge gegeben sind, so muss eine geordnete Darstellung der natürlichen Verwandtschaft der Pflanzen, und das ist das natürliche System, vor allem die Homologien im Generationswechsel verschiedener Klassen nachweisen und vergleichen, was gegenwärtig nur bei den Thallophyten und Characeen noch mit grossen Schwierigkeiten verknüpft, zum Theil noch unmöglich, bei den Muscineen, Gefässkryptogamen und Phanerogamen aber durchführbar ist und zu den unerwartetsten und interessantesten Ergebnissen führt.

In dem betreffenden Paragraphen der ersten Auflage habe ich der Definition des Generationswechsels die Erscheinungen bei den Muscineen und Gefässkryptogamen zu Grunde gelegt, und konnte dementsprechend als das wesentliche Moment die Aenderung des Wachsthumsgesetzes bei dem Uebergang von der einen zur anderen Wechselgeneration hervorgehoben werden, was auch für viele Thallophyten einerseits und für die Phanerogamen andererseits gilt. Indessen trat dabei die innige Beziehung der Erzeugung geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzungszellen zum Generationswechsel mehr als wünschenswerth in den Hintergrund, da der Generationswechsel gerade in seinen einfachsten Formen, wie bei den Vaucherien, Saprolegnien und Mucorineen beinahe ausschliesslich ein Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher, sonst aber fast übereinstimmend wachsender Generationen ist. Obwohl sich nun die frühere Begriffsbestimmung streng genommen auch auf diese Fälle anwenden liesse, schien mir die hier versuchte Darstellung doch anschaulicher und dem Verständniss des Anfängers zugänglicher. — Die frühere Definition erlaubte auch die Erzeugung der Laubmoosknospen an Zweigen des Protonemas mit unter den Begriff des Generationswechsels zu subsumiren, ein Fall, der sich der hier gegebenen Begriffsbestimmung dagegen entzieht, da die zur Scheitelzelle des Laubsprosses sich umbildende Scheitelzelle eines seitlichen Protonemazweiges nicht ohne Weiteres als eine Fortpflanzungszelle im obigen Sinne gedeutet werden kann. Wenn man nun in der Ausschliessung dieser merkwürdigen Erscheinung von dem Begriff des Generationswechsels eine Beeinträchtigung des letzteren sehen möchte, so ist allerdings auf der anderen Seite zu beachten, dass die scharfe Abgliederung der Laubmoosknospe von dem sie erzeugenden Protonema und der damit verbundene Uebergang zu einem ganz anderen Wachsthumsgesetz, bei den Lebermoosen noch nicht vorkommt, dass hier die dem Protonema homologen Gebilde oft nur als vorbereitende, rasch vorübergehende Keimzustände erscheinen, ähnlich wie auch die keimende Farnsporen, zumal bei den Hymenophyllaceen, erst ein fadenförmiges Gebilde erzeugt, an dessen Scheitel dann das flächenförmige Prothallium auftritt. Es lässt sich daher das Protonema mit den eben genannten »Vorkeimen« als eine besondere, in dem Generationswechsel eingeschaltete Gliederung der Wachsthumsvorgänge betrachten, die auch in dem stark ausgebildeten Vorkeim der Gymnospermen und vieler Angiospermen ihr Analogon findet. So sehr es auch im Interesse der Wissenschaft liegt, die verschiedenen Erscheinungen unter möglichst wenige allgemeine Begriffe zusammenzufassen, so ist diess für die Forschung doch nur dann von Nutzen, wenn die allgemeinen Begriffe einer deutlichen und klaren Definition fähig sind und wenn sie nur solche Dinge umfassen, die unter sich in solchen bestimmten Eigenschaften übereinstimmen, durch welche sie sich zugleich von anderen Erscheinungen unterscheiden; daher halte ich es auch nicht für zweckmässig, die Verschiedenheiten von Sprossen einer Pflanze, z. B. von Niederblatt-, Laub- und Blüthensprossen einfach als Generationswechsel zu bezeichnen. Es ist gewiss wünschenswerth, die Thatsache, dass Sprosse bestimmter Art neue Sprosse von bestimmter anderer Art regelmässig erzeugen, mit einem Kunstausdruck zu bezeichnen; und wäre das Wort: Generationswechsel nicht schon für die oben angedeuteten Erscheinungen vergriffen, so könnte es recht wohl dazu benutzt werden; für beides zugleich aber ist es nicht verwendbar, da es dann doppelsinnig und also wissenschaftlich unbrauchbar würde. Man könnte z. B. analog dem Worte Generationswechsel das Wort: Sprosswechsel für den angedeuteten, bei Phanerogamen so häufig vorkommenden Fall der Metamorphose verwenden.

Zweites Buch.

Specielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

Erste Gruppe.

Die Thallophyten.

Unter diesem Namen werden die Algen und Pilze (zu denen auch die Flechten gehören) zusammengefasst; die ausserordentliche Verschiedenheit der Formen und Lebensweise derselben macht es aber unthunlich, ihre Zusammengehörigkeit durch Angabe einiger hervorragenden Züge des Wachsthums, der Fortpflanzung und zumal des Generationswechsels zu kennzeichnen, wie diess bei den folgenden Gruppen geschehen wird. Trotzdem knüpft ein starkes und leicht kenntliches Band natürlicher Verwandtschaft auch die verschiedensten Formen der Thallophyten aneinander: Uebergangsformen in zahllosen Abstufungen führen von den einfachsten, aus vereinzelten rundlichen Zellen bestehenden Algen nicht nur zu den hochdifferenzirten Repräsentanten derselben Classe, sondern auch, durch die Wasserpilze und Schimmelformen zu den wunderbaren Gestalten der grossen Hutpilze, Gastromyceten und Ascomyceten, deren äussere und innere Gliederung von der aller anderen Pflanzen weit abweicht. Eine ausführliche Darstellung dieser Verhältnisse würde jedoch dem Anfänger zunächst ganz unverständlich bleiben, da sie nicht nur die Kenntniss der im Folgenden mitgetheilten Thatsachen, sondern auch die speciellere Bekanntschaft mit anderen zahlreichen Formen, die hier nicht beschrieben werden können, voraussetzt. Uebrigens wird ein wiederholtes Studium dessen, was hier über die Thallophyten, Characeen, Moose und Gefässpflanzen beigebracht wird, dem Anfänger die Verwandtschaftsverhältnisse in ihren hervorragenden Zügen deutlich aufweisen. Nur das Eine sei vorläufig noch erwähnt, dass die Benennung: Thallophyten zwar insofern eine passende ist, als sie eine hervorragende Eigenschaft der äusseren Gliederung der meisten Algen und aller Pilze andeutet; allein eine scharfe Grenze wird dadurch zwischen den Algen und der Gruppe der Muscineen nicht gezogen, da einerseits manche Algen eine Differenzirung von Stamm und Blatt deutlich erkennen lassen, während andererseits der Vegetationskörper vieler Lebermoose ein sehr einfacher Thallus ist. Ebenso wenig würde in der Gewebebildung eine Grenze zwischen Algen einerseits, Characeen und Muscineen andererseits aufzufinden sein. — Leicht wäre es

allerdings, eine Reihe negativer Merkmale der Thallophyten anzugeben, d. h. zu zeigen, dass hier gewisse Eigenschaften, die wir bei allen anderen Pflanzen oder einzelnen Gruppen finden, fehlen: allein dadurch würde wohl bewiesen, dass die Algen und Pilze keine Characeen, keine Muscineen und keine Gefässpflanzen sind, es würde aber dadurch noch Nichts über ihre Verwandtschaft unter sich ausgesagt.

Classe 1.

Die Algen [1]).

Die Algen beginnen mit den kleinsten und einfachsten Formen des Pflanzenreichs, erreichen aber, auf verschiedene Weise sich vervollkommnend, höhere Organisationsstufen und häufig so beträchtliche Dimensionen und Massenanhäufung ihrer Substanz, wie wir sie erst bei viel höher organisirten Classen wiederfinden. — Die fortschreitende Vervollkommnung schlägt sehr verschiedene Wege ein, bald ist es die Differenzirung der einzelnen Zelle, bald die Verbindungsweise der Zellen, bald die äussere Gliederung, die Verschiedenheit des Wachsthums nach verschiedenen Richtungen hin, gewöhnlich aber eine Vereinigung dieser Momente, wodurch aus einfacheren Gestalten vollkommenere hervorgehen. Die Massenentwickelung der Algen wird ebenfalls auf verschiedene Art erreicht, einmal indem die einzelnen Individuen sich vergrössern, ein andermal durch Vereinigung zahlreicher Individuen zu einem genetisch und organisch verbundenen Complex, welcher der Aussenwelt gegenüber wie ein individuelles Ganze sich verhält; ersteres geschieht besonders bei den morphologisch und histologisch vollkommeneren Formen (Fucaceen), letzteres bei den einfacheren Gestalten (Schleimalgen, Nostocaceen). —

Betrachten wir zunächst die Differenzirung der einzelnen Zelle, so begegnen uns auf den niedersten Stufen dieser Classe Formen, wo sich kaum mehr als eine Haut und der gefärbte Protoplasmakörper, dieser wohl immer eine Vacuole bildend, erkennen lässt; höhere Formen zeigen den Protoplasmakörper differenzirt in farblose und gefärbte Portionen, es treten körnige Bildungen, meist Amylum in diesen letzteren auf; ein Zellkern, der den niedersten Formen fehlt, tritt bei den höhern deutlich hervor; der grün gefärbte Protoplasmakörper nimmt die verschiedensten Formen an, er bildet Ringe, Bänder, Sterne; gewöhnlich aber und schon bei den einfacheren Formen zerfällt er in Körner (Chlorophyllkörner), die bei den gewebeartig verbundenen Zellen immer vorhanden sind. Viel weniger mannigfaltig ist die Configuration der Zellhaut im Vergleich mit anderen Pflanzenclassen, wenigstens in sofern sie auf Dickenwachsthum, Schichtung und chemisch-physikalischer Differenzirung beruht. Im Allgemeinen herrscht eine Neigung zur Verschleimung der Zellhaut, die nicht selten die wichtigste Rolle bei der Entleerung der Fortpflanzungszellen spielt; dagegen ist Verholzung sehr selten, vielleicht niemals vorhanden, grössere Festigkeit gewinnt sie nur durch massenhafte

---

1) Umfassendere Werke über Algen: Kützing, Phycologia generalis, Leipzig 1843, und Nägeli, Die neueren Algensysteme, Neuenburg 1847. Speciellere Arbeiten sind unten citirt.

Einlagerung von Kieselsäure (bei den Diatomeen) oder von Kalk (Acetabularia, Melobesiaceen); die meisten aus Zellgeweben bestehenden Algenkörper sind geschmeidig, biegsam, schlüpfrig. Zuweilen ist die Zellhaut oder einzelne Schalen derselben lebhaft gefärbt; ihr Dickenwachsthum ist meist ein fast gleichförmiges am Umfang der Zelle, stärkere Vorsprünge treten oft nach aussen hin hervor; auf der Innenseite der Zellhaut macht sich das localisirte Dickenwachsthum nur bei den gewebeartig verbundenen Zellen (z. B. Fucaceen, Florideen) durch Bildung einfacher Tüpfel bemerkbar. — Eine entschiedene Differenzirung der Haut in chemisch-physikalisch verschiedene Schalen tritt an den ruhenden Forspflanzungszellen (z. B. Vaucheria, Oedogonium, Spirogyra) oft hervor. Die Cuticularisirung der äusseren Schichten greift niemals weit nach innen, die Cuticula bleibt gewöhnlich dünn.

Die Verbindung der Zellen mit einander ist in keiner anderen Pflanzenclasse so mannigfaltig, wie bei den Algen. Bei den einfachst organisirten Formen, wo die vegetativen Zellen, die zu einem Entwickelungscyclus gehören, unter einander fast gleich sind, erscheint ihre Verbindung zu einem Gewebe überflüssig, sie trennen sich daher nicht selten von einander, schon bei ihrer Entstehung durch Theilung und leben vereinzelt (sogen. einzellige Algen); in anderen Fällen aber, wo sie ebenfalls keine weiter wahrnehmbaren Unterschiede zeigen, bleiben sie gewebartig verbunden, entweder als Zellreihe (Faden) oder als Zellfläche oder als Zellkörper, je nach der Richtung des Wachsthums und der darauf senkrechten Theilungen. Unter den niedrig organisirten Algen sind zwei Formen der Gewebebildung auffallend, die Einschachtelung und die nachträgliche Verbindung vorher freier Zellen; in beiden Fällen bilden die Zellen eine Familie; bei der Einschachtelung, wie wir sie bei den Gloeocapsen und Gloeocysten finden, bildet jede Zelle, bevor sie sich theilt, eine dicke, wasserreiche Zellhaut, so dass die zweite Generation von Zellen in die Zellhaut der ersten Generation, die dritte in die der zweiten Generation u. s. w. eingeschachtelt erscheint. Zuweilen verfliessen die dicken, schleimigen Zellhäute unter einander so, dass ihre Grenzen nicht mehr zu erkennen sind (Volvocineen), in andern Fällen bildet eine genetisch zusammengehörige Zellreihe (eine linienförmige Zellfamilie) auf diese Weise eine Gallerthülle um sich, oder mehrere solche verschmelzen zu einem grösseren Gallertklumpen, in welchem die Zellschnüre eingebettet sind (Nostoc). — Seltener ist die nachträgliche Vereinigung vorher isolirter durch Theilung einer Mutterzelle entstandener Zellen und darauf folgendes gemeinsames Wachsthum; diese Vereinigung bildet eine Scheibe, wie bei Pediastrum, oder ein hohes Netz, wie bei Hydrodictyon. — Grössere Gewebekörper kommen bei den Algen nicht selten dadurch zu Stande, dass zahlreiche Zellfäden (Zellreihen) gemeinsam und dicht an einander liegend fortwachsen und sich in entsprechender Weise theilen; es können dabei die einzelnen Fäden innig verbunden sein (Coleochaete scutata) oder locker neben einander liegen (Coleochaete soluta). — Eine gewebeartige Structur kann selbst dadurch herbeigeführt werden, dass eine und dieselbe Zelle sich vielfach verzweigt und ihre Aussackungen sich in besonderer Weise aneinander legen (Acetabularia, Udotea), so dass eine Durchschnittsansicht des Ganzen zahlreiche Zellhöhlungen sehen lässt, die aber sämmtlich nur Ausbuchtungen einer einzigen Zelle sind. — Alle diese Bildungen aber, die entweder ein Zellgewebe wirklich darstellen oder nur nachahmen, haben indessen keine grosse Zukunft im Pflanzen-

reich; sie bleiben auf einzelne Algengruppen beschränkt, nur der Vergesellschaftung von Zellfäden werden wir noch bei den Pilzen und Flechten in höherer Ausbildung begegnen. — Die höher entwickelten Algenformen, die zugleich fähig sind, grosse Individuen zu bilden, wie die Fucusarten, Laminarien, Sargassum, manche Florideen, zeigen die gewöhnliche Art der Gewebebildung, die hier im Pflanzenreich zuerst auftritt und bei allen Muscineen und Gefässpflanzen in vervollkommneter Ausbildung festgehalten wird, d. h. es entsteht aus den Segmenten einer am Ende jedes Thalluszweiges liegenden Scheitelzelle zunächst ein Urmeristem, welches weiter rückwärts vom Scheitel in mehr oder minder verschiedene Formen von Dauergeweben übergeht, die in ihrer Differenzirung aber nur schwache Andeutungen jener scharf ausgeprägten inneren Gliederung zeigen, die wir z. Th. schon bei den Muscineen und allgemein bei den Gefässpflanzen finden. Das ganze Gewebe bildet eine Art Parenchym, dessen Zellen aber überall dicht zusammenschliessen, ausgenommen da, wo einzelne grosse Lufträume gebildet werden sollen. Eine Differenzirung dieses Algengewebes in verschiedene Systeme ist meist nur insofern angedeutet, als die äusseren Lagen kleinere festere Zellen besitzen, während die inneren oft sehr gross, zuweilen besonders lang sind (manche Florideen).

Die äussere Gliederung ist bei den niedersten Algen nur schwach angedeutet, durchläuft aber, wenn wir die verschiedenen Formenreihen der Classe durchgehen, die mannigfaltigsten Abstufungen. Sie macht sich zunächst dadurch geltend, dass das Wachsthum einer Axe folgt, wodurch ein langer Schlauch (Vaucheria) oder bei Intervention von Zelltheilungen eine Zellreihe gebildet wird; in diesem Falle kann das Wachsthum entweder an allen Stellen (intercalar) fortdauern (Spirogyra) oder auf eine Gipfelzelle beschränkt sein, oder von dieser aus allmählich nach rückwärts erlöschen; eine höhere Stufe erreicht die äussere Gliederung durch die Verzweigung; zunächst ist diese eine gleichartige, die Zweige gleichen in ihrem Wachsthumsmodus der Axe, bei höher differenzirten Formen wird sie ungleichartig, die seitlichen Sprossungen bilden sich anders aus, als das sie erzeugende Axenglied. Jenes wie dieses kann an einer einzigen Zelle, an einer Zellreihe oder an einem Gewebekörper eintreten. — Die äussere Gliederung der Algen, sofern sie sich in der Bildung einer Axe mit seitlichen, nach gewissen Regeln angeordneten Auswüchsen geltend macht, zeigt auf ihren höheren Stufen bereits eine Differenzirung, die entschieden an die Unterschiede von Stamm und Blatt, zum Theil selbst an die Wurzelbildung erinnert. Bei der Gattung Caulerpa machen sich diese Verhältnisse in auffallender Weise geltend, obgleich das ganze Thallom nur aus einer einzigen Stelle besteht; sie gliedert sich in einen kriechenden Stamm mit laubblattähnlichen, seitlichen, in acropetaler Ordnung entstehenden Zweigen und abwärts wachsenden wurzelähnlichen Schläuchen; in minder hohem Grade tritt eine ähnliche Differenzirung selbst schon bei den Vaucherien hervor. Noch viel mannigfaltiger differenziren sich die seitlichen Auszweigungen bei solchen Thallomen, die aus zahlreichen Zellen bestehen (Gewebekörper sind), indem sie unter ihrem fortwachsenden Scheitel in bestimmter Anordnung blattähnliche Anhängsel, stellenweise wurzelähnliche Sprossungen erzeugen (Fucaceen, die grösseren Florideen u. a.). Wenn die blattähnlichen Glieder der Thallome morphologisch nicht mehr streng von wirklich anerkannten Blättern unterschieden werden können, so ist diess bei den wurzelähnlichen allerdings der Fall, insofern

man willkürlich als Wurzeln nur die mit Wurzelhauben versehenen, endogen erzeugten blattlosen Sprossungen der Gefässpflanzen gelten lässt, allein ohne diese willkürlich gewählte Begrenzung wäre es schwer, eine natürliche Grenze zwischen den wurzelähnlichen Auswüchsen vieler Algen und den Wurzeln der Cormophyten zu finden. Um bei den Algen und zum Theil den Characeen und Muscineen diesen Beziehungen einen Ausdruck zu geben, könnte man die blattähnlichen Anhängsel als Phylloiden, die wurzelähnlichen als Rhizoiden bezeichnen.

Die Verzweigung am fortwachsenden Ende des Algenthallus, insofern sie zur Bildung von Gliedern führt, die sich dem Stamme ähnlich oder gleich verhalten, also die Verzweigung im gewöhnlichen Sinne des Worts, kann seitlich (monopodial) oder dichotomisch sein; für beiderlei Verzweigungssysteme finden sich gerade bei den Algen die klarsten Beispiele. In beiden Fällen kann bei weiterem Wachsthum der ursprüngliche Charakter beibehalten werden, so dass das ausgebildete Thallom ein monopodiales oder ein gabeltheiliges ist; in beiden Fällen kann die weitere Ausbildung aber auch sympodial werden. Häufiger als bei anderen Pflanzenclassen liegen bei den Algen sämmtliche Auszweigungen (gleichartige und ungleichartige) in einer Ebene, die eine bestimmte Beziehung zum Horizont erkennen lässt, also wahrscheinlich von der Schwerkraft bestimmt wird; es gilt diess, wie es scheint, vorzugsweise von den Dichotomieen. Von besonderem morphologischem Interesse sind solche Fälle, wo bei echter oder unechter Dichotomie die Zweige seitlich zusammenschliessen und so, dem Substrat aufliegend, rundliche Scheiben bilden, die am Rande centrifugal fortwachsen (manche Coleochaeten, Melobesiaceen).

Die Fortpflanzung ist noch nicht in allen Familien der Algen hinreichend bekannt, bei vielen aber sorgfältig und von ausgezeichneten Beobachtern untersucht und selbst besser bekannt als irgendwo sonst im Pflanzenreich. So wie im Aufbau des Vegetationskörpers überhaupt, zeigt sich auch in der Fortpflanzung eine enorme Mannigfaltigkeit. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist in allen Abtheilungen der Algen bekannt, die sexuelle bei vielen, welche theils den einfachsten, meist den hochentwickelten Formenkreisen angehören; in zahlreichen Fällen ist ein Generationswechsel zwischen neutralen und sexuellen Generationen vorhanden.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung wird entweder durch unbewegliche oder durch bewegliche, schwimmende Sporen vermittelt. Unbewegliche neutrale Fortpflanzungszellen finden sich sowohl bei den sehr einfach gebauten Rivularieen, wie bei den meist hochentwickelten Florideen (hier gewöhnlich als sogen. Tetrasporen). — Die beweglichen neutralen Fortpflanzungszellen, Schwärmsporen, Zoosporen (auch Gonidien) sind zumal bei denjenigen Abtheilungen verbreitet, deren Chlorophyll nicht durch andere Farbstoffe verdeckt ist (Chlorosporeen, Conferven). Sie entstehen durch Contraction des Protoplasmakörpers bestimmter Zellen (nicht selten unter Theilung desselben), der sich zu einer Primordialzelle verjüngt und aus einer Oeffnung der Mutterzellhaut oder nach Auflösung derselben in das umgebende Wasser übertritt, wo sich nun die nackte Schwärmspore einige Minuten, Stunden, selbst Tage lang rotirend und zugleich fortschreitend bewegt, bis sie zur Ruhe kommend sich irgendwo festsetzt und keimt. An jeder Schwärmzelle erkennt man ein vorderes, hyalines, meist zugespitztes Ende, welches bei der fortschreitenden Bewegung vorangeht, und ein

hinteres, mehr dickes, gerundetes, mit Chlorophyll versehenes Ende. Die beide Enden verbindende Linie ist die Wachsthumsaxe der Schwärmspore und des daraus hervorgehenden Keimes; kommt die Schwärmspore nämlich zur Ruhe, so setzt sie sich mit dem hyalinen (vorderen) Ende fest, bildet hier ein hyalines, oft verzweigtes Haftorgan (Rhizoid), während das gefärbte, bei der Bewegung hintere Ende nun zum freien Scheitel der Keimpflanze wird. Die rotirend fortschreitende Bewegung wird durch feine, schwingende Fäden, die Cilien, vermittelt, welche zuweilen in sehr grosser Zahl bei geringer Länge die ganze Oberfläche des Schwärmers sammtartig bedecken (Vaucheria), zuweilen einen Kranz um den hyalinen Theil bilden (Oedogonieen), meist aber zu zweien am Vorderrande befestigt und dann sehr lang sind. — Zuweilen werden Schwärmsporen von zweierlei Grösse (Macro- und Microgonidien) gebildet, was vielleicht auf noch unbekannte Geschlechtsverhältnisse hindeutet.

Die sexuelle Fortpflanzung wird auf sehr verschiedene Weise eingeleitet; vor Allem können die Geschlechtszellen einander gleichartig oder ungleichartig sein; im ersten Falle nennt man die sexuelle Fortpflanzung Conjugation, im zweiten Befruchtung. — Die Conjugation findet bei Pandorina und wahrscheinlich auch bei anderen Volvocineen durch Verschmelzung je zweier freischwimmender Zellen statt, die gewöhnlichen Schwärmsporen durchaus gleichen; bei der Conjugation der Conjugaten und Diatomeen dagegen sind die conjugirenden Zellen unbeweglich; sie werden zuweilen als Primordialzellen ausgestossen und vereinigen sich im Freien, meist aber tritt eine Verwachsung der betreffenden Zellen durch ihre Häute ein, und von den Inhalten, die sich zu Primordialzellen verjüngen, tritt der eine zum anderen über, um dort, umgeben von der Zellhaut derselben, mit ihm zu verschmelzen. Das Verschmelzungsproduct umgiebt sich mit einer festen Zellhaut und wird Zygospore genannt; sie keimt gewöhnlich erst nach längerer Ruhezeit. — Die Befruchtung im engeren Sinne wird (abgesehen von den Florideen) durch Oogonien und Antheridien eingeleitet. Oogonien sind Zellen, in welchen die weiblichen Befruchtungskugeln, Oosphären (Eier) entstehen; die Antheridien sind Zellen oder Zellenkomplexe, welche die männlichen Befruchtungskörper, Spermatozoiden erzeugen. Die Eier (Oosphären) entstehen bei den Fucaceen zu mehreren in einem Oogonium, aus welchem sie vor der Befruchtung ausgestossen werden; bei den anderen aber bildet sich der ganze Inhalt des Oogoniums zu einem Eikörper um, indem er sich contrahirt, von der Zellwand ablöst und eine Primordialzelle constituirt. Diese bleibt in der Haut des Oogoniums unbeweglich liegen und erwartet hier die Ankunft der Spermatozoiden, die durch eine vorher in der Oogoniumhaut entstandene Oeffnung eintreten und mit der Oosphäre verschmelzen. Der der Oeffnung zugekehrte Theil derselben ist hyalin und nimmt die Spermatozoiden auf, zuweilen wird ein hyaliner Schleimklumpen von dem Vorderende der Oosphäre vor der Befruchtung aus dem Oogonium ausgestossen. Die Spermatozoiden der nicht zu den Florideen gehörigen Algen sind den Schwärmsporen ähnlich, nur meist viel kleiner als diese und mit einem rothen Körperchen versehen; sie schwärmen aus den Antheridien aus, und einzelne gelangen endlich zu den Oosphären, in denen sie verschwinden. Die Oosphären sind meist viele hundert, selbst mehre tausend Mal grösser als die Spermatozoiden. — Von den anderen Kryptogamen sind die Algen dadurch verschieden, dass ihre

Spermatozoiden niemals schraubige dünne Fäden darstellen, sondern kurz und wenigstens hinten gerundet sind.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der Florideen weicht weit ab von der der meisten anderen Algen, nur die Abtheilung der Nemalieen bildet den Uebergang zu den Coleochaeten. Die Antheridieen der Florideen erzeugen ungeheure Mengen kleiner Spermatozoiden, welche keine active Bewegung haben, aber vom Wasser fortgespült werden, bis endlich eines oder das andere an einer Trichogyne hängen bleibt und seinen Inhalt in diese entleert; als Trichogyne bezeichnet man nämlich einen langen, dünnen haarähnlichen, hyalinen Schlauch, welcher als Empfängnissorgan dient und aus einem Gebilde hervorsprosst, das Trichophor genannt wird; dieser ist ein meist mehrzelliger Körper, an oder neben welchem sich die Folgen der Befruchtung bemerklich machen, indem neben und unter ihm Zellenfäden oder Gewebemassen hervorsprossen, welche den Fruchtkörper, das Cystocarp, bilden; erst in diesem entstehen später die Sporen; bei einer Gattung (Dudresnaya) ist der Vorgang noch complicirter, insofern aus dem Trichophor zunächst Schläuche hervorsprossen, welche erst nach ihrer Conjugation mit den Endzellen anderer Zweige die Bildung der Cystocarpien vermitteln.

Bei den anderen Algen ist das Resultat der Befruchtung zunächst die Bildung einer Zellhaut um die Oosphäre, die dadurch zur Oospore wird. Diese ist bei den Fucaceen sofort keimungsfähig, sonst aber keimt sie erst nach einer längeren Ruhepause, gleich den meisten Zygosporen. Das Product der Oospore ist bei den Fucaceen eine neue Pflanze von ähnlicher Art, wie die Mutterpflanze, bei den Oedogonieen dagegen erzeugt sie mehrere Schwärmsporen, deren jede einen neuen Zellenfaden, woraus hier die Pflanze besteht, bildet; bei den Coleochaeten entwickelt sich in der Oospore nach der Ruhezeit ein Gewebekörper, dessen Zellen ebenfalls ihre Inhalte als Zoosporen entlassen.

Für die Lebensweise der Algen ist, ausser den specifischen Temperaturbedürfnissen, die Coincidenz zweier Bedingungen entscheidend und maassgebend, das Wasser und die Beleuchtung. Die meisten Algen sind untergetauchte Wasserpflanzen, oder wenn sie es nicht sind, so bedürfen sie des tropfbaren Wassers doch für bestimmte Entwickelungsvorgänge, besonders zur Fortpflanzung; zuweilen werden gewisse Lebenserscheinungen davon bedingt, dass nach erfolgtem Austrocknen der Zellen eine neue Ueberfluthung mit Wasser erfolgt. — Das Licht ist für die Algen eine allgemeine Lebensbedingung, insofern sie sämmtlich auf selbständige Assimilation angewiesen sind; hier wie überall im Pflanzenreich wird diese durch das Chlorophyll vermittelt, welches mit Hülfe des Lichts Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff abscheidet. Die Algen sind daher niemals echte Schmarotzer, obgleich sie häufig auf der Oberfläche anderer Pflanzen wohnen. Hierdurch ist zugleich das einzige Mittel zu einer scharfen, aber künstlichen Abgrenzung der Algen und Pilze gegeben; von der chlorophyllhaltigen Abtheilung der Siphoneen unter den Algen findet zu den chlorophyllfreien, schmarotzenden Phycomyceten unter den Pilzen ein so stetiger Uebergang in den morphologischen Verhältnissen statt, dass man ohne das Merkmal der Färbung die Siphoneen und Phycomyceten in eine Gruppe zusammenziehen müsste, womit aber zugleich die Grenze von Algen und Pilzen überhaupt aufgehoben wäre; thatsächlich besteht, wie eben aus dem Gesagten folgt, eine solche Grenze auch nicht; aber für die Verständigung ist es wünschenswerth, eine conventionelle (künstliche) Grenze zu haben, und diese

wird in unserem Falle am besten durch die Gegenwart des Chlorophylls gezogen; alle Algen sind chlorophyllhaltig, daher selbständig assimilirend, alle Pilze sind chlorophyllfrei, daher Schmarotzer oder von organischen Zersetzungsproducten lebend, in ihrer Ernährung also auch vom Licht allgemein unabhängig. — Das Chlorophyll der Algen ist häufig durch die Gegenwart anders gefärbter Stoffe für das Auge verdeckt. Die Nostocaceen erscheinen trotz ihres Chlorophylls doch bläulich-grün oder spangrün, weil sie ausserdem einen in Wasser löslichen Farbstoff enthalten, der im durchfallenden Licht schön blau, im auffallenden (durch Fluorescenz) blutroth erscheint; neben beiden findet sich noch ein dritter gelber Farbstoff in geringer Menge, der auch neben Chlorophyll die Färbung der Diatomeen bedingt; bei den Fucaceen ist das unzweifelhaft vorhandene Chlorophyll nach Millardet durch jenen gelben und einen rothbraunen Stoff verdeckt; die Florideen erscheinen schön rosenroth, violett oder in ähnlichen Färbungen, weil ihrem Chlorophyll ein rother, in kaltem Wasser löslicher Farbstoff in so grosser Menge beigemengt ist, dass die grüne Färbung des Chlorophylls erst nach Extraction desselben zum Vorschein kommt. Diese farbigen Beimengungen sind auffallender Weise bei grossen, morphologisch charakterisirten Gruppen constant.

Die Systematik der Algen ist gegenwärtig in einer tiefgehenden Umwälzung begriffen; die älteren Eintheilungen der Classe in grössere Gruppen und Familien sind durch die neueren Forschungen (von Thuret, Pringsheim, De Bary, Nägeli u. a.) zum grossen Theil als unrichtig dargethan, aber diese letzteren reichen noch nicht hin, ein neues in sich geschlossenes System der Algen, den jetzigen Ansprüchen der Wissenschaft entsprechend, aufzubauen. Die Entdeckung des Generationswechsels und Polymorphismus in manchen Abtheilungen lässt die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass gewisse bisher nicht genau gekannte Formen blosse Entwickelungszustände unbekannter Formenkreise sein könnten, während sie bisher für eigene Gattungen und Arten gehalten wurden. Dieser Sachverhalt erklärt es, wenn ich im Folgenden nicht sowohl eine systematische Uebersicht, als vielmehr eine Auswahl typischer Formen vorführe, um welche sich die übrigen gruppiren.

Die Nostochinen[1]) im weitesten Sinne des Worts bilden fadenförmige oder perlschnurartige, meist einfache, selten verzweigte Zellreihen; die Fäden sind frei (Oscillatoria) oder in gallertartige Scheiden eingeschlossen, durch Verschmelzung dieser oft in grössere Colonieen vereinigt, die entweder rundliche oder hautartig krause Massen bilden (Nostoc). Die Fäden verlängern sich durch Längenwachsthum und Quertheilung ihrer Zellen; nur bei Sirosiphon und einigen Verwandten finden auch Längstheilungen statt, wodurch die Fäden mehrreihig werden. Die der Theilung fähigen Zellen enthalten ein homogenes oder körniges Protoplasma von blaugrüner oder grünbrauner Färbung, die aus einer Mischung von Chlorophyllfarbstoff mit dem oben genannten blauen und einem gelben Farbstoff besteht. — Bei Oscillatoria und Verwandten sind alle Zellen eines Fadens einander gleich, der Faden selbst cylindrisch, die Zellen erscheinen als kurze Querscheiben. Bei den anderen Gattungen sind die Fäden meist perlschnurförmig, die Zellen sphärisch oder ellipsoidisch und von zweierlei Form; die Mehrzahl derselben ist grün, theilungsfähig, sie heissen Gliederzellen; dazwischen kommen in grösseren Abständen oder am Ende des Fadens farblose, oft grössere nicht theilungsfähige Zellen, die Grenzzellen, vor. Die Nostochinen leben im Wasser oder noch häufiger auf feuchter Erde, Rinde, feuchten Felsen und Mauern, wo sie gallertartige Anflüge, Ueberzüge, Klumpen u. dgl. bilden. — Die Fortpflanzung ist nur bei einzelnen Gattungen dieser Abtheilung bekannt. — Nostoc besteht im entwickelten Zustand aus vielfach durcheinander gewundenen perlschnurartigen Fäden, welche einer zähen Gallerte

1) De Bary in Flora 1863, p. 553 ff.

eingebettet und so zu Colonieen von specifisch bestimmter Form vereinigt sind. Neue Colonieen werden nach Thuret folgendermaassen gebildet: die Gallert der alten wird im Wasser erweicht, die zwischen den Grenzzellen gelegenen Fadenstücke lösen sich von letzteren los, treten aus der Gallert hervor und strecken sich gerade, während die Grenzzellen in der Gallert liegen bleiben. In's Wasser ausgetreten, machen die alten Fadenstücke Bewegungen, wie die Oscillarien, und wahrscheinlich wird durch solche ihr Austritt bewirkt. Die rundlichen Gliederzellen der Fadenstücke wachsen nun quer, d. h. senkrecht zur Fadenaxe und werden scheibenförmig, worauf sie sich theilen, die Theilungsebene parallel der Axe des alten Fadens, der nun aus einer Reihe kurzer Fäden besteht, deren Wachsthumsaxe senkrecht auf der seinigen ist. Die zahlreichen so entstandenen Fäden fahren fort sich zu verlängern und ihre Zellenzahl zu vergrössern; dabei krümmen sie sich, legen sich mit ihren Endzellen an die der beiden nächst benachbarten Reihen und vereinigen sich somit sämmtlich zu einem einzigen gewundenen Nostocfaden; einzelne anscheinend ordnungslos liegende Zellen desselben werden zu Grenzzellen; unterdessen entwickelt sich auch die Gallerthülle des neuen Fadens; durch fortdauernde Massenzunahme der Gallert und Theilungen der Gliederzellen erreicht der anfangs mikroskopisch kleine Körper die Grösse einer wälschen Nuss und mehr. — Die Entwickelungsgeschichte der Rivularien wurde von De Bary beobachtet. R. angulosa bildet grünlichbraune, weiche Gallertstöcke, welche in stehenden Gewässern theils frei schwimmend, theils angewachsen vorkommen; in jenem Falle kugelig, in diesem halbkugelig; die kleinsten etwa $^1/_2$ Mill., die grössten etwa nussgross. Im Inneren finden sich zahlreiche radial gestellte Fäden; diese sind perlschnurartig aus rundlichen Zellen gebildet, die am peripherischen Ende jedes Fadens aber in ein gegliedertes hyalines Haar auslaufen, während am centralen Ende des Fadens eine Grenzzelle (Basilarzelle) liegt, so dass jeder Faden etwa einer Reitpeitsche zu vergleichen wäre; das zugespitzte Ende des Fadens wächst nicht, weiter abwärts bis zur Basilarzelle nimmt das Längenwachsthum und dem entsprechend die Zahl der Quertheilungen zu. — Die Fruchtbildung tritt bei den meisten Fäden einer Colonie nahezu gleichzeitig ein, indem sich die unmittelbar über der Basilarzelle liegende Gliederzelle zu einer Dauerspore ausbildet; sie wird dicker und dabei 10—14 mal so lang als dick bei cylindrischer Form und abgerundeten Enden; sie stellt nun, so zu sagen, den Stiel des peitschenförmigen Fadens dar; ihr Inhalt wird dichter, durch zahlreiche Körnchen verdunkelt, ohne indessen die blaugrüne Färbung zu verlieren; sie umgiebt sich mit einer derben, festen Membran (Scheide). Mit Beginn des Winters gingen die cultivirten Pflanzen zu Grunde, nur die Sporen sammt ihren Scheiden blieben erhalten; sie fingen im Januar an zu keimen. Die cylindrische Zelle theilt sich dabei zunächst in 4, 6, 8, 12 kürzere cylindrische Zellen; darauf wiederholt sich in sämmtlichen Zellen die Zweitheilung durch mehrere Generationen, bis der Faden, der so aus der Spore entsteht, 120 bis 150 Zellen zählt; schon vorher beginnen die Zellen sich abzurunden, der Faden wird perlschnurförmig; bei seiner Verlängerung zerreisst der Zellfaden die Hülle der Spore, er hebt den oberen Theil derselben als Kappe empor, das untere Ende des Fadens bleibt in der Scheide. Der Faden nimmt bei seiner Verlängerung an Breite ab. Hat er die doppelte Länge der Scheide erreicht, so kriecht er aus derselben hervor, die Endzellen spitzen sich zu. Darauf zerfällt der Faden in fünf bis sieben Stücke von ungefähr gleicher Länge und Zellenzahl; die Stücke schieben sich nebeneinander hin, bis sie ein Bündel oder Büschel bilden; dabei beginnt jedes Stück sich in einen peitschenförmigen Rivulariafaden umzuwandeln; die eine Endzelle wird zur Basilarzelle, am anderen Ende des Fadens verlängern sich die Zellen zu einem gegliederten Haar. — Es kommen verschiedene Abweichungen von diesen normalen Vorgängen nicht selten vor. — Der aus einer Spore hervorgehende Fadenbüschel stellt nun einen jungen Rivularienstock dar, dessen Fäden bereits in Gallert eingelagert sind. Die Vermehrung der Fäden eines jungen heranwachsenden Stockes geschieht durch scheinbare Verzweigung; d. h. eine der unteren Gliedzellen wird zu einer neueu Basilarzelle, das zwischen ihr und der alten Basilarzelle liegende Fadenstück bildet sich zu einem selbständigen Faden aus, der sich neben dem Mutterfaden hinschiebt. — Bezüglich

der Färbung, der Wohnörter und Lebensweise, wie in der Neigung, gallertartige Hüllen zu bilden, stimmen die Chroococcaceen mit den Nostocaceen überein; der Unterschied liegt darin, dass ihre Zellen nicht in Fäden vereinigt sind; bei Synechococcus, Gloeothece und Aphanothece verlängern und theilen sich die Zellen aller Generationen in derselben Richtung und würden, wenn sie nicht aus einander wichen, Fäden bilden; bei Merismopoedia theilen sich die Zellgenerationen abwechselnd in zwei Richtungen, wodurch flache, einschichtige Täfelchen gebildet werden; bei Chroococcus, Gloeocapsa und Aphanocapsa geschieht die Theilung abwechselnd in drei Richtungen des Raumes, wodurch rundliche, endlich formlose Familien[1]) entstehen (Fig. 154); die Schichtencomplexe der gallertartig erweichten Zellhäute der Mutterzelle umgeben die daraus hervorgehenden Tochterzellen mit ihren ebenfalls geschichteten Gallerthüllen und bilden so ineinander geschachtelte Schichtensysteme. — Die für die Nostocaceen und Chroococcaceen angedeuteten Wachsthumsverhältnisse wiederholen sich übrigens im Wesentlichen bei einigen Gruppen anderer sehr einfacher Algen, deren Zellen reines Chlorophyll enthalten. — Die eigenthümlich blaugrüne bis bräunlichgrüne Färbung, welche die Nostocaceen mit den Chroococcaceen theilen, wird durch ein Gemisch von echtem Chlorophyll mit Phycoxanthin und Phycocyan hervorgebracht; das Phycocyan diffundirt aus todten oder zerrissenen Zellen heraus und erzeugt so z. B. die blauen Höfe um Herbariumexemplare von Oscillatorien (auf Papier); es giebt, aus zerriebenen Pflanzen mit kaltem Wasser extrahirt, eine im durchfallenden Licht schön blaue, im reflectirten blutrothe Lösung[2]). Werden die zerriebenen Pflanzen nach der Extraction des blauen Farbstoffs mit starkem Alkohol extrahirt, so gewinnt man eine grüne Lösung, die sich, wie Millardet und Kraus zeigten, in Chlorophyll und Phycoxanthin spalten lässt, wenn man eine grössere Quantität Benzin damit schüttelt; dieses nimmt das grüne Chlorophyll auf und bildet in der Ruhe eine obere Schicht, während die untere alkoholische Schicht das gelbe Phycoxanthin zurückbehält[3]).

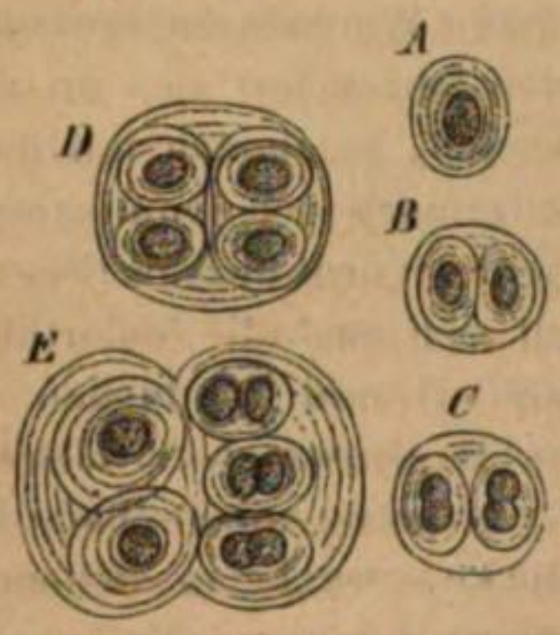


Fig. 154.

Die Hydrodictyeen sind eine kleine Algengruppe, zu welcher die Gattungen Hydrodictyon und Pediastrum unzweifelhaft, nach Pringsheim aber auch wahrscheinlich noch andere, deren Entwickelungskreis noch nicht bekannt ist, gehören. Ihre Zellen enthalten reines Chlorophyll und zeichnen sich dadurch aus, dass sie eine grosse Zahl von Schwärmsporen bilden, die sich, zur Ruhe kommend, zu einer Familie vereinigen; diese ist bei den Pediastren tafelförmig, bei Hydrodictyon bildet sie ein weitmaschiges, sackartiges Netz. Ausserdem erzeugen sie kleinere Schwärmzellen, die eine lange Ruheperiode durchmachen und durch ihre weitere Entwickelung einen Generationswechsel bedingen. Aus den Forschungen A. Braun's[4]) und Pringsheim's[5]) ergiebt sich folgender Entwickelungsgang für Hydrodictyon utriculatum, welches in stagnirendem oder langsam fliessenden süssem Wasser lebt. Im erwachsenen Zustand ist das Thallom dieser Pflanze ein sackartiges Netz von mehreren Zoll Länge, die einzelnen nur mit ihren Enden verwachsenen, vier- bis sechseckige Maschen bildenden Zellen sind cylindrisch und einige Linien lang; alle Zellen eines Netzes sind Schwesterzellen, die aus einer Mutterzelle sich gleichzeitig bilden. Die erwachsenen Zellen haben eine feste derbe Haut, die mit einem chlorophyllgrünen, dicken Protoplasmabeleg

---

1) Nägeli: Gattungen einzelliger Algen, und Braun: Verjüngung, p. 139.

2) Cohn im Archiv f. mikrosk. Anatomie von Schultze, III, p. 12, und Askenasy in Bot. Zeitg. 1867, No. 29.

3) Millardet und Kraus in comptes rendus LXVI, p. 505.

4) A. Braun, Verjüngung, p. 146.

5) Pringsheim in Monatsber. der königl. Akad. der Wiss. Berlin 1860, 13. Decbr.

ausgekleidet ist und Zellsaft einschliesst. Bei der Fructification zerfällt der grüne Protoplasmasack in einigen Zellen des Netzes in grössere nackte Tochterzellen, deren Zahl 7000—20000 beträgt, in anderen Zellen aber in kleinere zu 30000 bis 100000. Nur die ersteren bilden wieder sofort neue Netze, indem sie sich zunächst etwa $^1/_2$ Stunde innerhalb der Mutterzelle zitternd bewegen und dann ein Tochternetz bilden, welches durch Auflösung der Mutterzellhaut frei wird und unter günstigen Verhältnissen in drei bis vier Wochen seine volle Grösse erreicht, indem die einzelnen Zellen um das Vier- bis Fünfhundertfache sich verlängern. — Die kleineren Schwärmzellen dagegen verlassen die Mutterzelle und zerstreuen sich, sie bewegen sich oft drei Stunden lang. Sie sind oval und am hyalinen Ende mit zwei langen Cilien besetzt. Zur Ruhe gelangt, werden sie kugelig und umgeben sich mit einer festen Haut. In diesem Zustand können sie monatelang austrocknen, wenn sie vor Licht geschützt sind. Nach mehrmonatlicher Ruhe beginnen diese Kugeln langsam zu wachsen; es ensteht in dem grünen Protoplasma eine Vacuole. Anfangs $^1/_{100}$—$^1/_{120}$ Mill. gross, erreichen sie so $^1/_{40}$ Mill. Ihr Inhalt zerfällt darauf durch succedane Theilung in zwei bis vier Portionen, deren jede eine grosse Schwärmspore darstellt. Nach einigen Minuten in Ruhe übergehend, gestaltet sich jede dieser grossen Schwärmsporen zu einer eigenthümlichen polyëdrischen Zelle, deren Ecken in lange, hornartige Fortsätze auswachsen. Diese Polyëder wachsen noch bedeutend heran, ihr Protoplasma wird wandständig und umgiebt einen grossen Saftraum; jenes zerfällt endlich wieder in Schwärmzellen, welche sich zwanzig bis vierzig Minuten wimmelnd innerhalb der als Sack austretenden inneren Hautschicht des Polyëders bewegen, dann zur Ruhe kommend, ein Netz in Form eines Hohlsackes bilden. Diese aus den Polyëdern gebildeten Netze bestehen nur aus zweihundert bis dreihundert Zellen, verhalten sich aber sonst den oben beschriebenen Netzen gleich. In manchen Polyëdern werden kleinere und zahlreichere Schwärmer gebildet, aber auch diese treten zu einem Netz zusammen.

Die Volvocineen bilden viereckige (Gonium) oder sphärische (Volvox, Stephanosphaera) Familien, deren Zellen in einer hyalinen Gallert eingelagert sind, aus welcher sie ihre beweglichen Cilien in das umgebende Wasser hervorstrecken; durch die Schwingungen derselben geräth die ganze Familie in eine kreisende und fortschreitende Bewegung, die hier so lange dauert, als die Familie in dieser Form besteht. Als Beispiel für die Entwickelungsgeschichte wähle ich Stephanosphaera pluvialis (nach Cohn und Wichura in Leopold. Akad. Vol. XXVI, P. I). Diese Alge findet sich hin und wieder im Regenwasser, in Vertiefungen von grösseren Steinen. Auf der Höhe ihrer Entwickelung ist die Stephanosphaera (Fig. 155 *X*, *XI*) eine hyaline Kugel, in welcher, senkrecht auf ihrem Aequator stehend, acht (oder mehr) chlorophyllgrüne Primordialzellen liegen; diese sind spindelförmig (Fig. 155 *XI*), an beiden Enden mit verzweigten Protoplasmafäden der Kugelperipherie angeheftet. Diese aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Schwesterzellen bilden eine Familie, welche um die senkrecht auf dem Zellenkranz stehende Axe rotirt. Aus jeder Zelle einer solchen Familie bildet sich, so lange die Vegetationsbedingungen (Licht, Wärme, Wasser) günstig sind, eine neue Familie; diess beginnt am Abend und wird während der Nacht vollendet. Jede Zelle theilt sich nach und nach in zwei, vier, acht Zellen, die eine achttheilige Scheibe darstellen und ihre Cilien entwickeln. Jede solche neue Scheibe bildet ihre anfangs anliegende, später sich abrundende Hülle, und so findet man zu gewisser Zeit acht junge Familien, die innerhalb ihrer Mutterzelle kreisend sich bewegen, bis sie durch Zerreissung derselben frei werden. Auf diese Weise werden mehrere Generationen beweglicher Familien nach einander gebildet. Die Reihe dieser Generationen wird bisweilen unterbrochen durch die Bildung von Mikrogonidien, d. h. kleinen Schwärmsporen, welche, aus vielfacher Theilung der Primordialzellen einer Familie hervorgehend, sich völlig isoliren, mit vier Flimmercilien sich schwärmend zerstreuen und dann, jede einzeln, unter Ausscheidung einer Haut, in runde Dauerzellen übergehen, deren Schicksal noch unbekannt ist (Fig. 155 *XII*, *XIII*, *XIV*). — Die Reihe der schwärmenden Familien-Generationen wird endlich beendigt durch die Bildung ruhender Zellen; die einzelnen Primordialzellen der letzten Familien verlieren ihre

Cilien, jede umgiebt sich mit einer derben, dicht anliegenden Zellhaut; sie gleichen dann den Protococcuszellen, ähnlich wie die Dauerzellen, welche aus den kleinen Schwärmern von Hydrodictyon hervorgehen; sie häufen sich am Grunde des Wassers an und wachsen daselbst zu grösseren grünen Kugeln heran (Fig. 155 *I*), deren Farbe im ausgewachsenen Zustand in Roth übergeht; erst wenn diese Dauerzellen eine Zeit lang trocken gelegen haben, sind sie im Stande, durch Ueberfluthung mit Wasser abermals bewegliche Generationen zu entwickeln; der Inhalt theilt sich in zwei, vier (zuweilen acht) Portionen, die nach Auflösung der Haut als Schwärmzellen mit zwei Cilien sich fortbewegen (Fig. 155 *II, III, IV*). Im Laufe des Tages umgeben sie sich mit einer sich abhebenden Zellhaut, und in diesem Zustand gleichen die einzelligen Schwärmer (*V, VI, VII*) denen der Gattung Chlamydococcus,

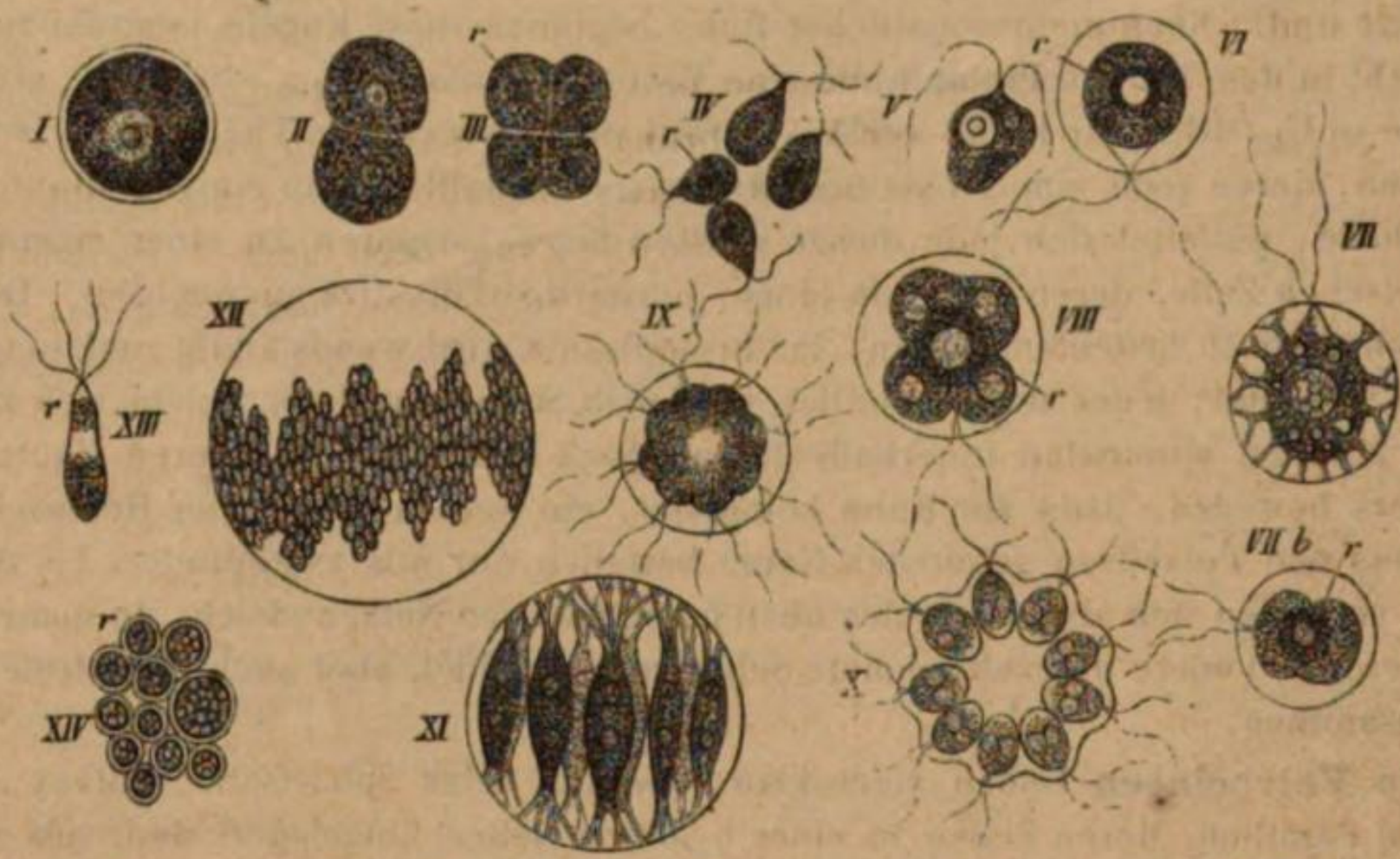


Fig. 155. Stephanosphaera pluvialis (nach Cohn und Wichura); s. den Text.

Nach einigen Stunden theilt sich jeder dieser Schwärmer in zwei, vier, acht Tochterzellen, welche, in einer Ebene liegend, eine gemeinsame Zellhaut ausscheiden und jede für sich zwei Cilien entwickeln; dann trennen sie sich von einander, bleiben aber in der gemeinsamen, sich nun abhebenden, sich kugelig rundenden Haut eingeschlossen; nach Auflösung der Mutterzellhaut wird so die neue bewegliche Familie frei (*VIIb, VIII, IX, X*); diese wächst nun im Laufe des Tages heran und bildet dann Nachts acht neue bewegliche Familien. — Nachdem Cohn und Carter schon früher bei einigen Volvocineen (Volvox nnd Eudorina) Erscheinungen wahrgenommen, die auf einen Sexualact hindeuten, hat Pringsheim [1]) in neuester Zeit einen solchen bei Pandorina morum, einer der gemeinsten Volvocineen, mit Bestimmtheit nachgewiesen. Die sechszehn Zellen einer Familie von Pandorina sind dicht zusammengedrängt, von einer dünnen Gallerthülle umgeben, aus welcher die langen Cilien hervorragen. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt durch Bildung einer neuen 16zelligen Familie in jeder Zelle der Mutterfamilie; die 16 Tochterfamilien werden durch Auflösung der Gallerthülle der Mutter frei. Die geschlechtliche Fortpflanzung wird in ähnlicher, wenn auch etwas abweichender Art eingeleitet; die jungen Familien aber erweichen ihre Gallerthülle, wodurch die einzelnen jungen Zellen frei werden und jede für sich mit ihren beiden Cilien schwärmen; diese freien Schwärmsporen sind von sehr verschieden abgestuften Grössen, am Hinterende gerundet und grün, vorn, wo sie die beiden Cilien tragen, spitz, hyalin und mit einem rothen Körperchen versehen. In dem Gewimmel dieser Schwärmer sieht man nun solche, die sich einander paarweise nähern, sich gleichsam suchen; sie

1) Pringsheim in Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin, October 1869.

berühren sich zusammentreffend mit ihren Spitzen, verschmelzen zu einem anfangs biscuitförmigen Körper, der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht; in dieser sieht man noch die beiden Körperchen, die hyaline Stelle ist verhältnissmässig gross und beide Cilienpaare noch vorhanden; jene wie diese aber verschwinden bald. Diese Vorgänge dauern einige Minuten. Die aus der Paarung entstandene grüne Kugel ist eine Oospore, welche erst nach längerer Ruhezeit keimt. Werden die eingetrockneten, roth gewordenen Oosporen in Wasser gebracht, so beginnt die Entwickelung nach 24 Stunden; das Exosporium bricht, wie bei Hydrodictyon, auf, eine innere Haut quillt als Bauchsack hervor und entlässt den protoplasmatischen Inhalt in Form einer Schwärmspore (seltener nach Theilung in zwei oder drei solche). Diese aus der Oospore hervorgegangenen Schwärmer umgeben sich nun mit einer Gallerthülle, zerfallen durch succedane Theilung in 16 Primordialzellen und bilden so neue Pandorina-Familien.

Die Conjugaten [1], eine an Gattungen und Arten reiche Gruppe, sind dadurch ausgezeichnet, dass neben der blossen Vermehrung der Zellen durch Zweitheilung auch eine Fortpflanzung durch Zygosporen stattfindet; Schwärmsporen werden nicht gebildet. Bei der einen Abtheilung, welche die Mesocarpeen und die Zygnemeen umfasst, bleiben die Zellen vereinigt und bilden lange unverzweigte Fäden, deren Zellen cylindrisch geformt sind und nur gelegentlich da, wo sie einen festen Körper berühren, seitliche wurzelartige Auszweigungen als Haftorgane erzeugen. Bei den Desmidieen bestehen die ausgewachsenen Zellen meist aus zwei symmetrischen, oft durch eine Einschnürung getrennten Hälften; die Theilung findet in dieser Einschnürung oder überhaupt symmetrisch statt, worauf jede Hälfte sich zu einer vollen Zelle ergänzt. Die äusseren Umrisse dieser Zellen sind sehr mannigfaltig; da ihre Theilungen immer parallel derselben Ebene erfolgen, wie bei den vorigen, so bilden sie, wenn die Zellen an einander haften, fadenförmige Reihen; häufig aber zerfallen sie und leben einzeln. Gerade die Vergleichung der einzelligen Desmidieen mit den fadenförmig angeordneten und den Zygnemeen zeigt deutlich, dass es ein Moment von untergeordneter Wichtigkeit ist, ob Zellen einzeln oder verbunden leben, sobald sie unter einander gleichartig sind. Jede einzelne Zelle von Spirogyra stellt ebensogut ein Individuum dar, wie eine isolirte Zelle von Closterium u. s. w.

Die Zellen der Conjugaten sind durch die mannigfaltige Configuration und schöne Gliederung ihres Chlorophyllkörpers ausgezeichnet, er tritt in wandständigen Bändern (Spirogyra), axilen Platten (Mesocarpus), paarigen strahligen Körpern (Zygnema), oder sternförmig angeordneten Platten (Closterium) u. s. w. auf. — Die Zygosporen sind immer Dauerzellen, die erst nach langer Ruhe, selbst erst im nächsten Jahre keimen. — Die Bildung der Zygosporen erfolgt bei den Zygnemeen unter starker Contraction des Protoplasmakörpers in der bei Fig. 6 im § 3 angegebenen Weise, wenn auch mit manchen Modificationen bei den verschiedenen Gattungen; bei den Mesocarpeen vereinigen sich die Copulationsausstülpungen der Fadenzellen ähnlich wie dort, aber die Zygospore wird dadurch gebildet, dass die im Copulationscanal angehäufte Inhaltsmasse nach beiden Seiten hin durch Theilungswände von den Mutterzellen sich abgrenzt, das so individualisirte Mittelstück des Copulationsapparates ist die Zygospore. Bei den Desmidieen wird die Zygospore ähnlich wie bei den Zygnemeen erzeugt, sie entwickelt entweder eine Keimzelle oder zwei bis vier, deren jede in zwei gleiche, theilungsfähige Tochterzellen zerfällt.

Die Gattung Spirogyra (als Beispiel für die Zygnemeen) ist bereits in § 3 des ersten Buches mehrfach erwähnt und abgebildet worden; die hier beigefügte Fig. 156 wird hinreichen, mit Fig. 5, Fig. 6, Fig. 15 zusammen eine Vorstellung von dem Entwickelungsgange der Pflanzen zu geben.

Unter den Desmidieen wähle ich als näher zu betrachtendes Beispiel Cosmarium Botrytis (nach De Bary l. c.). Die Zellen leben vereinzelt und sind durch eine tiefe Einschnürung symmetrisch halbirt (Fig. 157 *X*), dabei senkrecht auf die Einschnürungsebene

---

1) A. De Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

zusammengedrückt (*I, α*); in jeder Zellhälfte sind zwei Amylonkörner und acht Chlorophyllplatten vorhanden, welche bogig und paarweise convergirend von zwei Vereinigungsstellen aus nach der Wand verlaufen. — Die Vermehrung der Zellen durch Theilung wird dadurch eingeleitet, dass die engste Zelle der Einschnürung sich etwas verlängert, wobei die äussere dickere Hautschicht durch einen Kreisriss sich öffnet; dadurch erscheinen die beiden Hälften

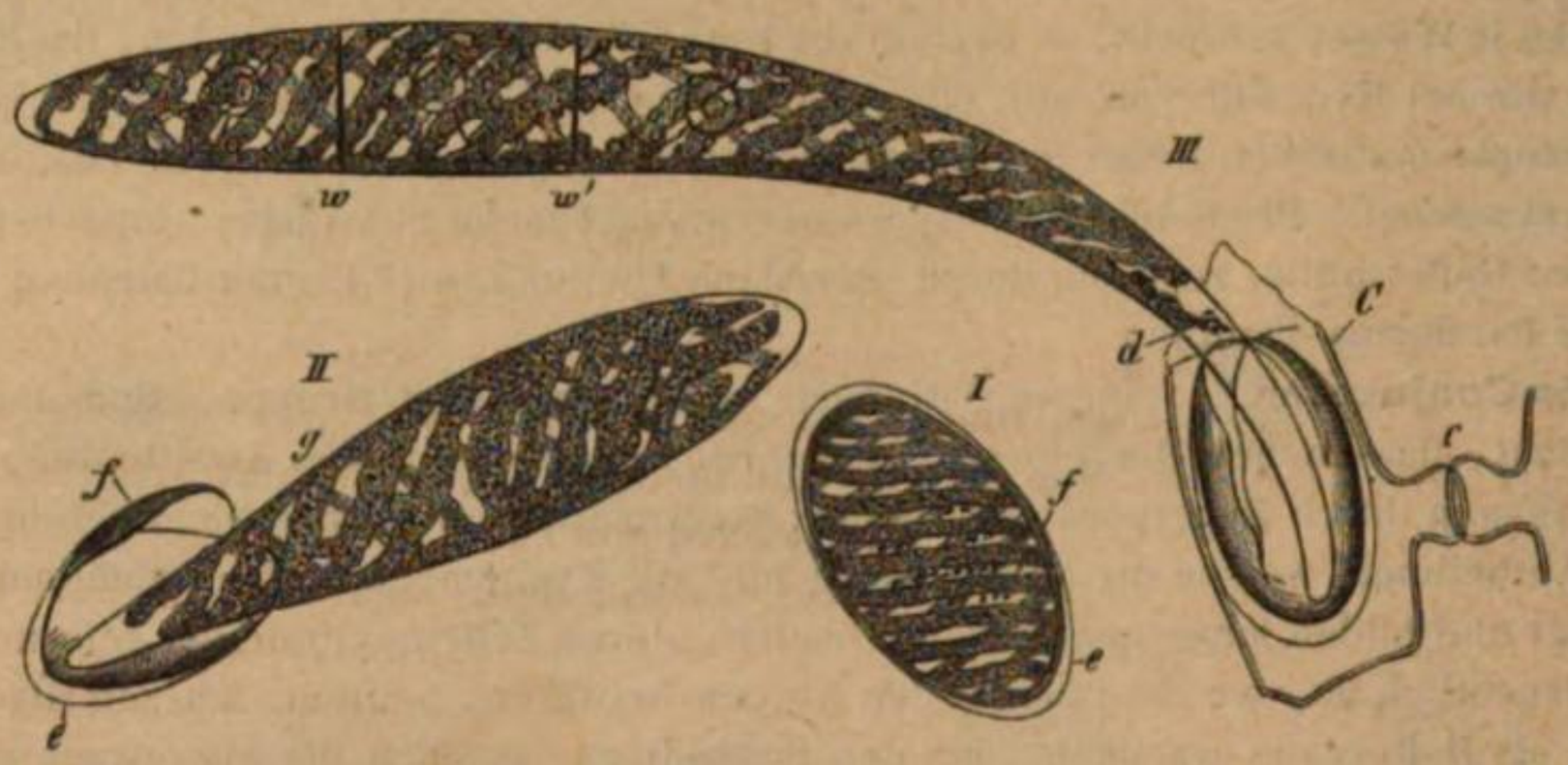


Fig. 156 Keimung von Spirogyra jugalis (nach Pringsheim in Flora 1852 Nr. 30); *I* ruhende Zygospore, *II* beginnende Keimung derselben, *III* weiter entwickelte Keimpflanze aus einer Zygospore, die in der Fadenzelle *C* eingeschlossen war, an welcher noch der Copulationsapparat zu sehen ist. — *e* äussere Zellstoffhaut der Spore, *f* gelblichbraune Hautschicht, *g* die dritte innerste Hautschicht der Spore, welche den Keimschlauch bildet. — *w w'* die ersten Querwände des Keimschlauchs, dessen hinteres Ende (*d*) in einen schmalen Fortsatz auswächst.

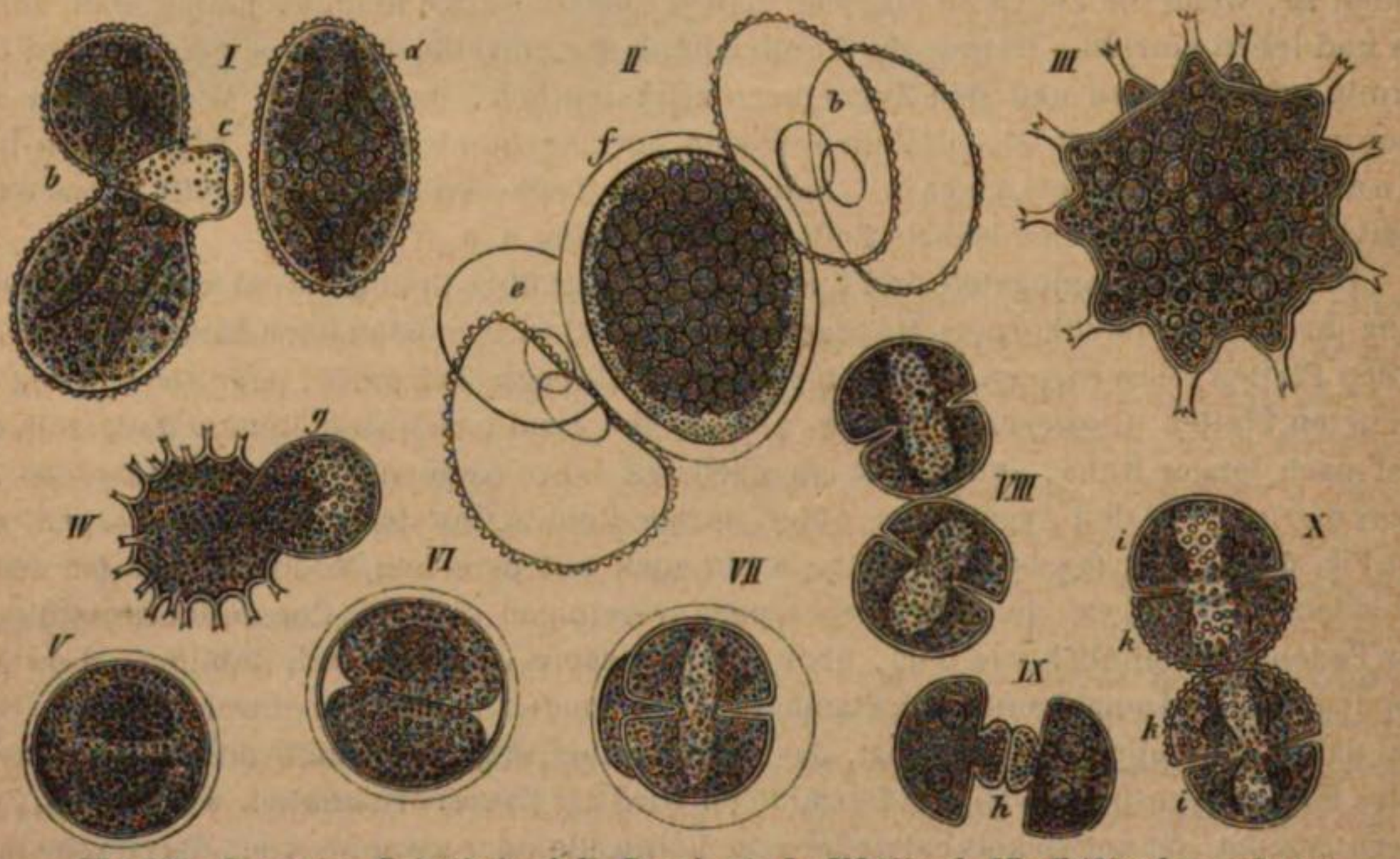


Fig. 157. Cosmarium Botrytis (nach De Bary l. c.); *I—III* 390mal, *IV– X* 190mal vergrössert.

der Zelle auseinandergerückt, durch einen kurzen Canal verbunden, dessen Haut eine Fortsetzung der Innenhautschicht der Zellhälften ist; bald erscheint in dem Verbindungsstück eine Querwand, wodurch die Zelle in zwei Tochterzellen getheilt wird, deren jede eine Hälfte der Mutterzelle ist. Die Querwand, anfangs einfach, spaltet sich in zwei Lamellen, welche sich sofort gegen einander vorwölben (*IX, h*), jede Tochterzelle besitzt nun einen kleinen, gewölbten Auswuchs, der allmählich hervorwächst und die Form einer Zellhälfte annimmt, so dass nun jede Tochterzelle wieder aus zwei symmetrischen Stücken besteht (*X*); während die Wandung dieses Wachsthum erfährt, wächst auch der Chlorophyllkörper der alten Hälfte in die neu sich bildende Hälfte der Zelle hinein. Die beiden Amylonkörper

der alten Zellhälfte verlängern sich, schnüren sich ein, theilen sich je in zwei Körner, von den vier Körnern treten zwei in die zuwachsende Hälfte hinüber, und alle vier ordnen sich dann wieder in der früheren symmetrischen Weise an. — Die Copulation findet zwischen paarweise, in gekreuzter Stellung (in weicher Gallerte eingeschlossen) liegenden Zellen statt (*I*). Jede der beiden Zellen treibt gegen die andere aus ihrer Mitte einen Copulationsfortsatz (*I, c*), der sich mit dem anderen berührt; die Copulationsfortsätze sind von einer zarten Haut umgeben, welche die Innenschicht der Zelle fortsetzt, deren derbe Aussenschicht geplatzt ist (*I, c*). Beide Fortsätze schwellen zu einer halbkugeligen Blase an, einander berührend, bis die sie trennende Wand verschwindet, die Inhalte vereinigen sich in dem so gebildeten weiten Canal; der Protoplasmakörper löst sich überall von der Zellhaut ab und zieht sich sphärisch zusammen. Der vereinigte Protoplasmakörper erscheint von einer zarten gallertartigen Haut umgeben (*II, f*), neben ihm liegen die entleerten Zellhäute (*II, e, b*). Die Zygospore rundet sich nun zu einer Kugel, ihre Haut bildet während des Reifens drei Schichten, eine äussere und innere farblose Zellstoffschicht und eine mittlere, festere braune. Diese schalige Haut wächst nun an mehreren Puncten in stachelartige Fortsätze aus, die anfangs hohl, später solid werden, und deren jeder am Ende noch einige kleinere Zähne erzeugt (*III*). Die Stärkekörner der copulirten Zellen verwandeln sich in der Zygospore in Fett. — Die Keimung beginnt, indem die farblose Innenhaut aus einem breiten Riss der äusseren Schalen hervortritt (*IV*) und zunächst als zartwandige Kugel liegen bleibt, die an Grösse die Zygospore selbst bedeutend übertrifft. Im Inhalt dieser Kugel (*V*) erkennt man zwei Chlorophyllmassen umgeben von fetthaltigem Protoplasma, sie waren schon vor ihrem Austritt aus der Sporenhaut erkennbar. Der sich contrahirende Inhalt umgiebt sich nun mit einer neuen Haut (*V*), von welcher sich die ältere als zarte Blase abhebt. Nach einiger Zeit schnürt sich der Protoplasmakörper durch eine Ringfurche ein und zerfällt in zwei Halbkugeln, deren jede einen der beiden Chlorophyllkörper enthält (*VI*). Jede Halbkugel bleibt zunächst nackt und schnürt sich abermals ein, diessmal jedoch schreitet die Einschnürung nicht bis zur Mitte, der Körper ändert noch sonst seine Form und jede Hälfte der Keimzelle erscheint nun als eine symmetrisch halbirte Cosmariumzelle (*VII*), die sich mit einer eigenen Haut umgiebt; die Ebenen der Einschnürungen der beiden Keimzellen schneiden die Theilungsebene des Keimkörpers unter rechtem Winkel, sie selbst stehen ebenfalls senkrecht auf einander; die beiden Keimzellen liegen daher gekreuzt in der Mutterzelle. In jeder derselben ordnet sich nun der Inhalt in der oben beschriebenen Weise; die Mutterzellhaut löst sich auf, die Keimzellen treten aus einander. Alle diese Keimungsvorgänge werden in 1—2 Tagen vollendet. Die Keimzellen, deren Haut aussen glatt ist, theilen sich nun in der gewohnten Weise, die neu zuwachsenden Hälften aber werden grösser und aussen rauh (*VIII, IX, X*); die vier Tochterzellen der zwei Keimzellen sind dann also von zweierlei Form: zwei derselben sind gleichhälftig, zwei ungleichhälftig; die letzteren liefern beständig durch Theilungen je eine gleichhälftige und eine ungleichhälftige, jene nur gleichhälftige Zellen. —

Die ungemein formenreiche Abtheilung der **Diatomeen** schliesst sich am engsten den Desmidieen an; zunächst den Conjugaten überhaupt durch die Art ihrer Fortpflanzung durch Copulation, den Desmideen speciell durch die Configuration ihrer Zellen, die Art der Theilung und der Ergänzung durch Zuwachs an den getheilten Zellen; gleich den Desmidieen können die unter sich gleichwerthigen Zellen der Diatomeen fadenförmig vereinigt bleiben oder sich isoliren; die Neigung der Diatomeen, eine weiche Gallert auszuscheiden, in welcher sie gesellig leben, findet sich schon bei den Desmidieen in ähnlicher Weise, wenn auch schwächer ausgesprochen; ebenso sind die Bewegungen der Diatomeen den Desmidieen nicht fremd. Der Umstand, dass die ersteren kein reines Chlorophyll enthalten, ist ein Moment von untergeordnetem Gewicht, welches noch dadurch vermindert wird, dass die mit Diatomin (Phycoxanthin)[1] verunreinigten Chlorophyllkörper denen der Conjugaten im All-

1) Millardet u. Kraus: comptes rendus t. LXVI, p. 505, und Askenasy, Bot. Ztg. 1869, p. 790.

gemeinen ähnlich gestaltet sind; sie bilden nicht Körner, sondern mannigfach geformte Massen, z. B. gewundene Bänder bei Pleurosigma angulatum (nach Max Schultze). Die Verkieselung der Zellhaut der Diatomeen findet sich schon bei Closterium und anderen Desmidieen angedeutet (De Bary), ebenso ist die feine Sculptur der Kieselschale in gröberen Formen schon an der Zellhaut mancher Desmidieen angedeutet. Will man daher die Diatomeen nicht unmittelbar zu den Conjugaten rechnen, so ist es doch natürlich, sie als eine aus den Desmidieen sich abzweigende Formenreihe zu betrachten, deren Glieder nach und nach den typischen Desmidieen immer unähnlicher werden, ohne indessen ihre Verwandtschaft je ganz zu verläugnen. — Diese kurzen Bemerkungen mögen zur Orientirung des Anfängers genügen; Genaueres bei Lüders: »Beobachtungen über die Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen« in Bot. Zeitg. 1862 Nr. 7 ff. Ueber das merkwürdige Verhalten der Kieselschale bei der Theilung der Zellen vergl. Pfitzer botan. Zeitg. 1869.

Die Gattung Vaucheria[1]) betrachten wir etwas ausführlicher, als den am genauesten bekannten Repräsentanten einer grösseren Gruppe, der **Siphoneen**, die im Wachsthum ihres Thallus mit jener nahe verwandt sind, deren Fortpflanzung aber noch nicht hinreichend bekannt ist. Der Thallus der Vaucheria besteht aus einer einzigen, schlauchförmigen,

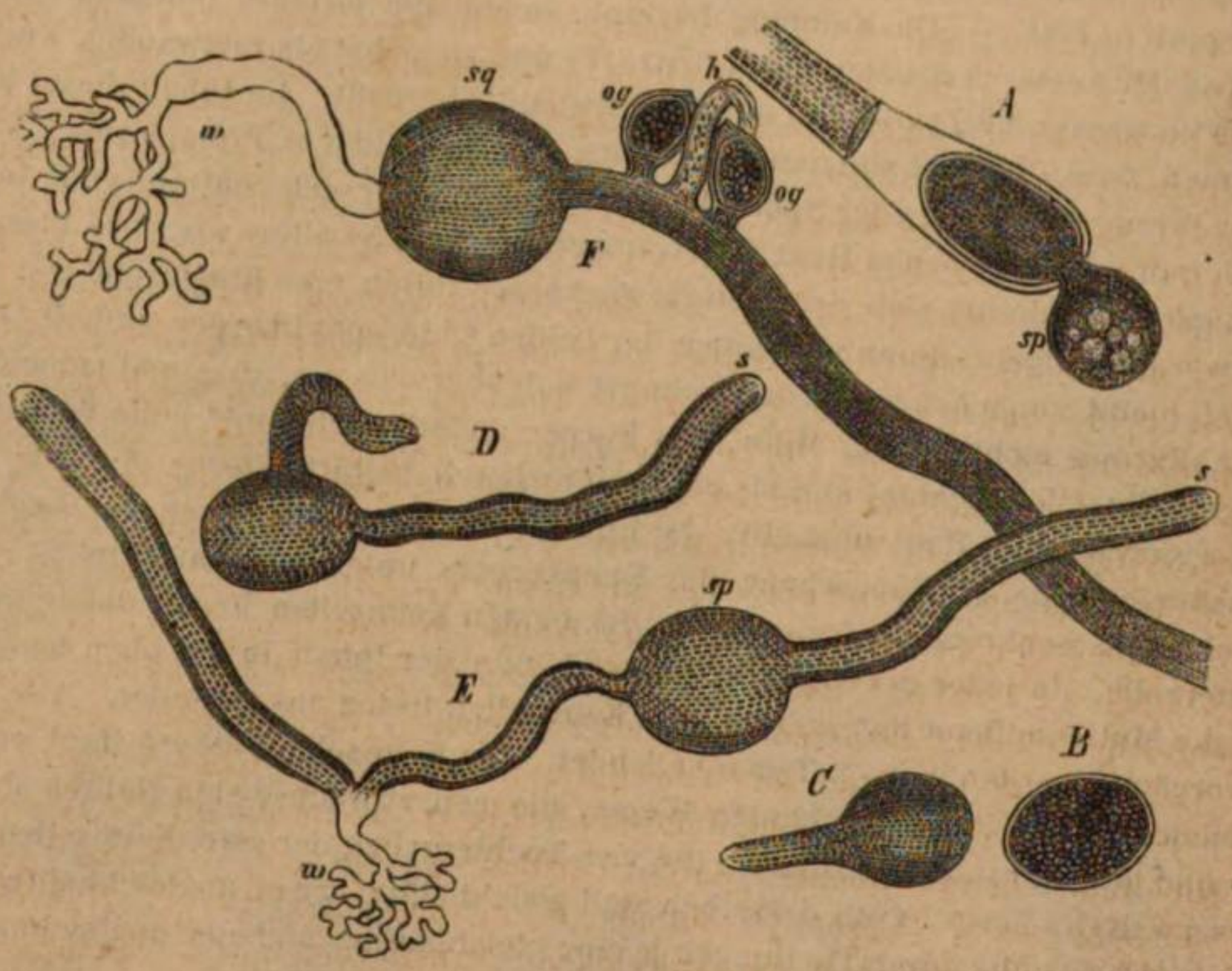


Fig. 158. Vaucheria sessilis (etwa 30mal vergr.).

verschiedenartig verzweigten, oft mehrere Zoll bis Fuss langen Zelle, die niemals einen Zellkern enthält und sich auf feuchter schattiger Erde oder im Wasser entwickelt. Das festsitzende Ende derselben ist hyalin und kraus verzweigt, der freie Theil enthält innerhalb der dünnen Zellhaut eine an Chlorophyllkörnern und Oeltröpfchen reiche Protoplasmaschicht, die den grossen Saftraum umschliesst; dieser Theil des Thallus bildet einen oder mehrere Hauptäste, oder Stämme, welche unter ihrer fortwachsenden Spitze (*s*) sich verzweigen, nur bei V. tuberosa ist die Verweigung auch dichotomisch; bei monopodialer Anlage bilden sich die Seitenzweige oft sympodial aus. — Abgesehen von der zufälligen Vermehrung durch Abschnürung von Aesten oder Regeneration abgetrennter Thallusstücke,

---

1) Pringsheim in Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. II, p. 470 ff. Jacob Walz »Beitrag zur Morphologie und Systematik der Gattung Vaucheria« in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V, p. 127.

geschieht die Fortpflanzung durch ungeschlechtliche Sporen und durch geschlechtlich erzeugte Oosporen, und zwar so, dass aus den letzeren gewöhnlich eine lange Reihe von ungeschlechtlichen Generationen hervorgeht, bis endlich geschlechtliche Pflanzen (aus ungeschlechtlichen Sporen) entstehen; letztere können aber neben Oosporen auch Sporen bilden. — Die Sporen können in sehr verschiedenen Formen, zwischen blosser Abschnürung eines Astes bis zur Zoosporenbildung, auftreten. Bei V. tuberosa schwellen seitliche (zuweilen auch Gabel-) Aeste, unter Anfüllung mit Inhaltsmassen, bedeutend an, schnüren sich an der Basis ab und treiben einen oder mehr Keimschläuche; bei V. geminata schwillt das Ende eines Astes oval an, der angehäufte Inhalt desselben wird durch eine Querwand abgegrenzt, er zieht sich zusammen und bildet eine eigene Haut; diese Sporen fallen nicht aus, sie werden entweder frei durch Zersetzung der Sporangiumhaut oder fallen sammt dem Sporangium ab; einige Tage nach ihrer Bildung treiben sie einen bis zwei Keimschläuche; die Sporen von V. hamata bilden sich auf gleiche Art, nach ihrer Ausbildung aber reisst das Sporangium an seiner Spitze, die Spore schlüpft mit einem Ruck heraus und bleibt dann ruhig liegen, um in der nächsten Nacht zu keimen. Bei mehreren anderen Arten (V. sessilis, sericea, piloboloides) werden echte Zoosporen gebildet. Die Vorbereitungen dazu sind ähnlich wie im letzten Fall, aber der Inhalt des zum Zoosporangium angeschwollenen Astes umgiebt sich nicht mit einer Haut, sondern contrahirt sich, im Innern eine oder einige Vacuolen zeigend, und tritt dann als nackte Zelle aus einem Riss an der Spitze des Astes hervor (Fig. 158 *A*, *sp*). Die ausgetretene Primordialzelle enthält zahlreiche Chlorophyllkörner, umgeben von einer Schicht farblosen Protoplasmas, auf welchem überall zarte, dicht gedrängte kurze Cilien sitzen. Das Schwingen derselben bewirkt eine Bewegung der grossen (bis $^1/_2$ Mill. langen) Zoospore um ihre lange Axe (sie ist ellipsoidisch), eine Bewegung, die aber zuweilen, z. B. bei V. sericea nur $^1/_2$ bis $4^1/_2$ Minuten dauert Die Rotation beginnt bei V. sessilis, wie ich bestimmt gesehen, schon während des Austretens aus dem Sporangium, und ist die Oeffnung desselben zu klein, so reisst die Zoospore in zwei Theile auseinander, beide runden sich ab, der äussere Theil schwimmt rotirend fort, der innere rotirt innerhalb des Sporangiums. Sobald die Zoosporen zur Ruhe kommen, verschwinden die Cilien, es wird eine Zellstoffhaut erzeugt (*B*). Die Bildung der Zoosporangien beginnt gewöhnlich in der Nacht, am Morgen treten die Sporen aus, ihre Keimung beginnt in der nächsten Nacht. Die Spore treibt entweder nur einen oder zwei Schläuche (*C*, *D*), oder sie bildet zugleich auf der andern Seite ein wurzelähnliches Haftorgan (*E*, *F* bei *w*). — Die geschlechtliche Fortpflanzung geschieht dureh Oogonien (weibliche) und Antheridien (männliche Zellen). Beide entstehen als zweigartige Ausstülpungen eines Astes oder Stammes (Fig. 159 *A*, *B*), zuweilen schon am Keimschlauch der Zoospore (Fig. 158 *F*, *og h*). Alle Vaucherien sind monöcisch, beiderlei Geschlechtsorgane meist sehr nahe beisammen. Die Antheridien entstehen gewöhnlich [1]) durch Quertheilung eines Astes als Endzelle desselben, die kein oder sehr wenig Chlorophyll enthält (*B*, *a*); aus einem Theil des Protoplasmas dieser Antheridiumzelle entstehen die zahlreichen Spermatozoiden, sehr kleine, längliche Körperchen mit zwei Cilien (*D*). Bei mehreren Arten sind die Antheridien hornartig gekrümmt (V. sessilis, geminata, terrestris), bei anderen sind es gerade (V. sericea) oder krumme Beutel (V. pachyderma). — Die Oogonien entstehen als dickere, mit Oel und Chlorophyll sich füllende Ausstülpungen (*og* in *A* und *B*) neben den Antheridien; sie schwellen (meist schief) eiförmig an, endlich wird der dichte Inhalt durch eine Querwand von der Basis des Astes abgegrenzt (*F* unter *osp*). Die grüne und körnige Masse sammelt sich im Centrum des Oogoniums, am Schnabel desselben häuft sich farbloses Protoplasma an, zieht sich von der Haut zurück; diese öffnet sich hier plötzlich, indem sie gallertartig aufquillt; in diesem Augenblicke verwandelt sich der Inhalt zur Befruchtungskugel, indem er sich zu-

---

1) Bei der von Woronin entdeckten V. synandra (im Brackwasser lebend) entstehen 2 bis 7 Hörnchen (Antheridien) auf der eiförmigen grossen Endzelle eines zweizelligen Astes (Bot. Zeitg. 1869, No. 9 und 10).

sammenzieht; bei manchen Arten, z. B. V. sessilis, wird dabei ein farbloser Protoplasma- (Schleim?) Tropfen aus der Schnabelöffnung hervorgestossen (*C*, *st*). Zur selben Zeit, wo das Oogonium sich öffnet, platzt auch das Antheridium und entlässt die Spermatozoiden; diese dringen durch die erweichte Gallert, an welcher sie sich ansammeln (*E*) ein und erreichen die Befruchtungskugel, vermischen sich mit dieser und verschwinden. Hiernach erscheint diese sofort scharf contourirt, bald erkennt man auch eine doppelt contourirte Haut; die Befruchtungskugel hat sich zur Oospore umgebildet; das Chlorophyll derselben färbt sich roth oder braunroth, die Haut verdickt sich und lässt gewöhnlich drei Schichten erkennen (Fig. 159 *F*, *osp* die Oospore im Oogonium). — Die Bildung der Oogonien und Antheridien beginnt Abends und wird am nächsten Vormittag vollendet, zwischen 10—4 Uhr am Tage erfolgt die Befruchtung.

In ihrem vegetativen Verhalten schliessen sich an die Vaucherien mehrere andere Gattungen an; zunächst Botrydium: die junge Pflanze ist (nach A. Braun, Verjüngung, p. 136) eine kugelige, protococcusartige Zelle, später tritt nach unten eine hyaline Verlängerung hervor, die wurzelartig verzweigt, in die Erde eindringt, während der obere

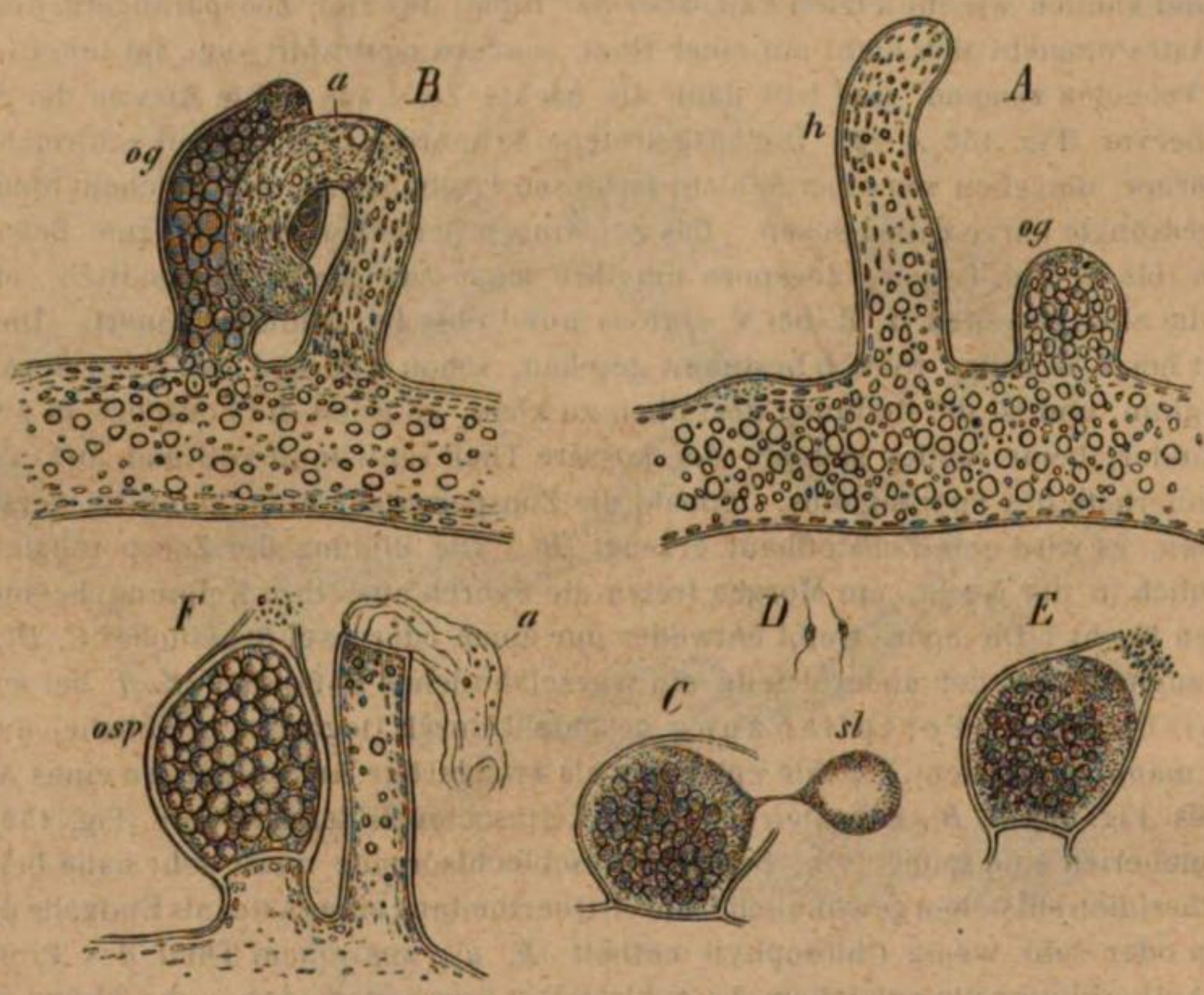


Fig. 159. Vaucheria sessilis; *A*, *B* Entstehung des Antheridiums *a* an dem Aste *h*, und des Oogoniums *og*; *C* geöffnetes Oogonium einen Schleimtropfen *sl* ausstossend, *D* Spermatozoiden, *E* Ansammlung derselben am Schnabel des Oogoniums; *F*: *a* Antheridium entleert, *osp* Oospore in dem Oogonium. — *A*, *B*, *E*, *F* nach der Natur, *C*, *D* nach Pringsheim.

Theil zu einer eiförmigen Blase anschwillt, in welcher das Protoplasma einen Wandbeleg mit Chlorophyllkörnern bildet; aus diesem entstehen nach vollendetem Wachsthum zahlreiche Keimzellen, die dadurch frei werden, dass die Haut der Mutterzelle sich gallertartig auflockert, zusammensinkt und zerfliesst. Diess ist offenbar ein einfacheres Wachsthum als bei Vaucheria; eine höhere Stufe der Verzweigung als bei dieser findet sich bei der ebenfalls einzelligen Bryopsis; auch sie bildet nach einer Seite hin wurzelartige Haftorgane, nach der anderen vielfach verzweigte aufrechte Stämme (von mehreren Zoll Höhe) mit unbegrenztem Spitzenwachsthum; an ihnen bilden sich in zweizeiliger oder schraubiger Ordnung kleine Zweige mit begrenztem Spitzenwachsthum, welche den Stamm wie Blätter bekleiden, und nachdem sie sich von diesem abgeschlossen haben, abfallen; in ihnen bilden

sich die zahlreichen beweglichen Keimzellen (A. Braun l. c.).[1] Noch weiter geht die Gliederung einer einzigen grossen Zelle bei der Gattung Caulerpa; sie bildet kriechende, an der Spitze fortwachsende Stämme mit abwärts gehenden verzweigten Rhizoiden und aufgerichteten, laubblattähnlichen Zweigen[2] — In wieder anderer Weisse geschieht diess Wachsthum eines einzelligen Thallus bei Acetabularia; hier hat die ein bis zwei Zoll hohe Pflanze die Form eines schlanken Hutpilzes, dessen Stiel unten ein Rhizoid bildet, oben einen Schirm trägt, der aus einer Scheibe dicht gedrängter Strahlen besteht, die ihrerseits radiale Aeste des Stieles sind; dieser schliesst oben nabelartig ab; auf der Basis der radialen Zweige, den Nabel umgebend, steht ein Kranz doldenförmig verzweigter, gegliederter Haare. In den Strahlen des Schirms entstehen die ungeschlechtlichen Sporen (der Zellsaft enthält Inulin). — Endlich soll hier noch die Udotea cyathiformis erwähnt werden; sie bildet einen

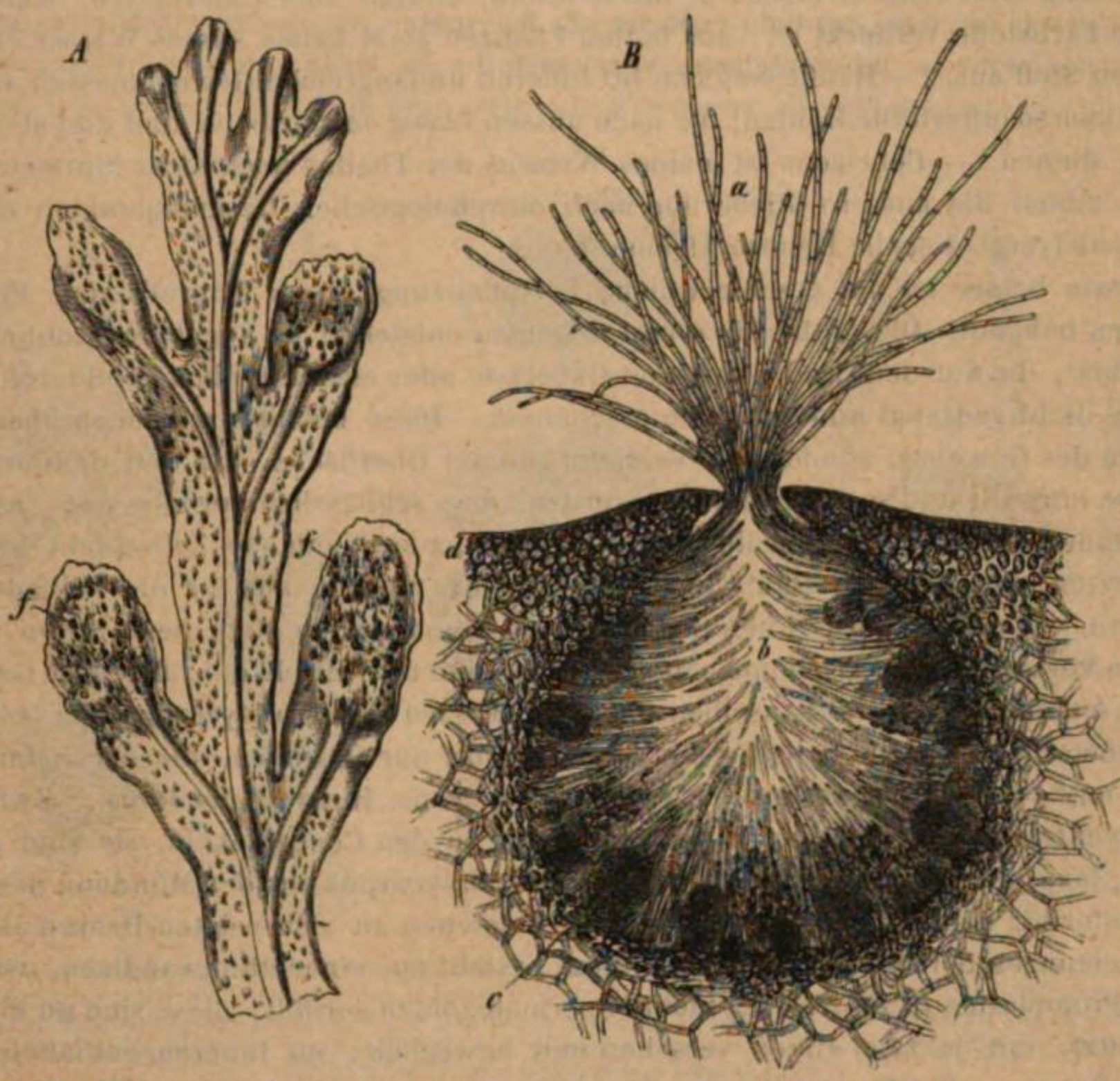


Fig. 160. Fucus platycarpus nach Thuret. *B* Ende eines grösseren Zweiges in natürl. Gr.; *ff* fertile Zweige; *B* Querschnitt eines Behälters; *d* umgebende Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragenden Haare, *b* innere Haare, *c* Oogonien, *e* Antheridien (vergl. Fig. 2).

gestielten, blattartigen Thallus, der Stiel ½, dieser ½—2 Zoll lang und breit, Dicke $^4/_{100}$—$^5/_{100}$ Linien. Dem äusseren Anschein nach besteht sie aus einem Zellgewebe, in Wirklichkeit aus einer regelmässigen Zusammenlagerung von verzweigten Schläuchen, die zwei Rindenschichten und eine Markschicht bildend, sämmtlich Verzweigungen einer Zelle sind (Nägeli: neuere Algensysteme 177).

Die Fucaceen umfassen in der engen von Thuret[3] angenommenen Umgrenzung einige Gattungen grosser Meeresalgen, deren oft viele Fuss lange Thallome eine grünbraune Fär-

1) Nägeli, Die neueren Algensysteme. Neuenburg 1867.
2) Zeitschrift für wiss. Bot. von Nägeli und Schleiden 1844. I. 134 ff.
3) G. Thuret in Ann. d. sc. nat. 1854. II. p. 197.

bung und knorpelige Consistenz haben; sie sitzen mit einer verzweigten Haftscheibe an Steinen u. dgl. fest. Am eingesenkten Scheitel fortwachsend verzweigen sich die Thallome dichotomisch, nicht selten ist auch die weitere Ausbildung schön gabelig, in anderen Fällen wird sie sympodial wie in Fig. 160. Die Verzweigungen liegen sämmtlich in einer Ebene, wenn man von späteren Verschiebungen absieht.

Das Gewebe besteht an der Oberfläche aus dichtgedrängten kleinen Zellen, im Inneren ist es lockerer, die gestreckten Zellen oft reihenweise in gegliederten Fäden angeordnet. Die Zellhäute bestehen hier oft aus zwei deutlich verschiedenen Lagen, einer inneren, dünnen, festen, derben Schicht, und einer äusseren gallertartigen, sehr quellungsfähigen, welche die Zwischenräume der Zellen erfüllt und als mehr oder minder structurlose »Intercellularsubstanz« erscheint; sie ist offenbar die Ursache der schlüpfrigen Beschaffenheit, welche die Fucaceen bei längerem Liegen in süssem Wasser annehmen. Der körnige Zellinhalt ist noch wenig erforscht, er erscheint meist braun, enthält aber Chlorophyll, welches durch andere Farbstoffe verdeckt ist; aus todten Pflanzen zieht kaltes süsses Wasser einen lederbraunen Stoff aus.[1]) — Häufig weichen im Inneren umfangreiche Gewebemassen auseinander und bilden so lufterfüllte Höhlen, die nach aussen blasig aufgetrieben sind und als Schwimmblasen dienen. — Uebrigens ist meines Wissens der Thallus noch nicht hinreichend untersucht, zumal die äussere Gliederung nach morphologischen Gesichtspunkten noch wenig erforscht (vergl. Nägeli: Neuere Algensysteme).

Desto besser ist die geschlechtliche Fortpflanzung durch Thuret's und Pringsheim's Arbeiten bekannt. Die Antheridien und Oogonien entstehen in kugeligen Höhlungen (Conceptacula), die auf dem Ende längerer Gabeläste oder eigenthümlich gebildeter, seitlicher Sprosse dicht gedrängt und zahlreich erscheinen. Diese Behälter entstehen aber nicht im Inneren des Gewebes, sondern als Vertiefungen der Oberfläche, die von dem umliegenden Gewebe umwallt und so überwachsen werden, dass schliesslich nur eine enge, nach aussen mündende Oeffnung übrig bleibt; die die Höhlung auskleidende Zellschicht ist also eine Fortsetzung der äusseren Hautschicht des Thallus, und da aus ihr die Zellfäden hervorsprossen, welche die Antheridien und Oogonien erzeugen, so sind diese ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome. Manche Arten sind monöcisch, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane entwickeln sich in demselben Behälter, wie bei Fucus platycarpus (Fig. 160), andere sind diöcisch, indem die Behälter der einen Pflanze nur Oogonien, die der anderen Antheridien enthalten (Fucus vesiculosus, serratus, nodosus, Himanthalia lorea). Zwischen den Geschlechtsorganen entstehen zahlreiche Haare in den Conceptakeln, sie sind nicht verzweigt, lang, dünn, gegliedert, und ragen bei F. platycarpus aus der Mündung des Behälters büschelförmig hervor. Die Antheridien entstehen an verzweigten Haaren als seitliche Auszweigungen derselben; ein Antheridium besteht aus einer dünnwandigen, ovalen Zelle, deren Protoplasma in zahlreiche, kleine Spermatozoiden zerfällt; diese sind an einem Ende zugespitzt, mit je zwei Cilien versehen und beweglich; im Inneren enthalten sie einen rothen Punct. — Die Entstehung des Oogoniums beginnt mit der papillösen Auswölbung einer Wandungszelle des Behälters; die Papille wird durch eine Querwand abgegrenzt und

---

1) In einer neueren Arbeit zeigte Millardet (Comptes rendus de l'Acad. des sc. 1869, 22 février), dass man aus rasch getrockneten und pulverisirten Fucaceen mit Alkohol ein olivengrünes Extract erhält, welches mit seinem doppelten Volum Benzin geschüttelt und dann zur Ruhe gebracht, eine obere grüne Benzinschicht, das Chlorophyll enthaltend, liefert, während die untere alkoholische Schicht gelb ist und Phycoxanthin enthält; dünne Schnitte des Thallus mit Alkohol vollständig extrahirt, enthalten noch eine rothbraune Materie, welche in frischen Zellen den Chlorophyllkörnern inhärirt und durch kaltes Wasser ausgezogen werden kann, leichter wenn der getrocknete Fucus vorher pulverisirt wurde. Millardet nennt diesen rothbraunen Stoff Phycophaein. (Man vergl. ferner die interessante Abhandlung von Rosanoff: Observ. sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses Algues in Mém. de la société des sc. nat. de Cherbourg. T. XIII, 1867, und Askenasy in Bot. Zeitg. 1869, No. 47.)

theilt sich, indem sie in die Länge fortwächst in zwei Zellen, eine untere, die Stielzelle, und eine obere, die das Oogonium darstellt, indem sie kugelig oder ellipsoidisch anschwillt und sich mit dunkelfarbigem Protoplasma erfüllt. Dieser Protoplasmakörper des Oogoniums bleibt bei einigen Gattungen (Pycnophycus, Himanthalia, Cystoseira, Halidrys) ungetheilt, der ganze Inhalt des Oogoniums bildet also eine Eikugel; bei anderen (Pelvetia) theilt er sich in zwei oder vier (Ozothallia vulgaris) oder acht (Fucus). — Die Befruchtung findet ausserhalb der Conceptakeln statt. Die Befruchtungskugeln (Eier) werden, umgeben von einer inneren Haut des Oogoniums, entleert und treten durch die Oeffnung des Behälters nach aussen; ebenso lösen sich die Antheridien ab und sammeln sich vor dem Ostiolum haufenweise an, wenn die fertilen Zweige ausser Wasser in feuchter Luft liegen; kommen sie dann wieder mit Meerwasser in Berührung, so öffnen sich die Antheridien und entlassen die Spermatozoiden; die Eikugeln werden ebenso aus der sie noch umgebenden Hülle entlassen, die sich hierbei als aus zwei gesonderten Schichten bestehend erkennen lässt (Fig. 161 *II*). Die Spermatozoiden sammeln sich zahlreich um die Eier, hängen sich an ihnen fest, und wenn ihre Zahl hinreichend gross, ihre Beweglichkeit energisch ist, so versetzen sie die an sich träge, sehr grosse Eikugel in eine rotirende Bewegung, die etwa $^1/_2$ Stunde dauert. Ob

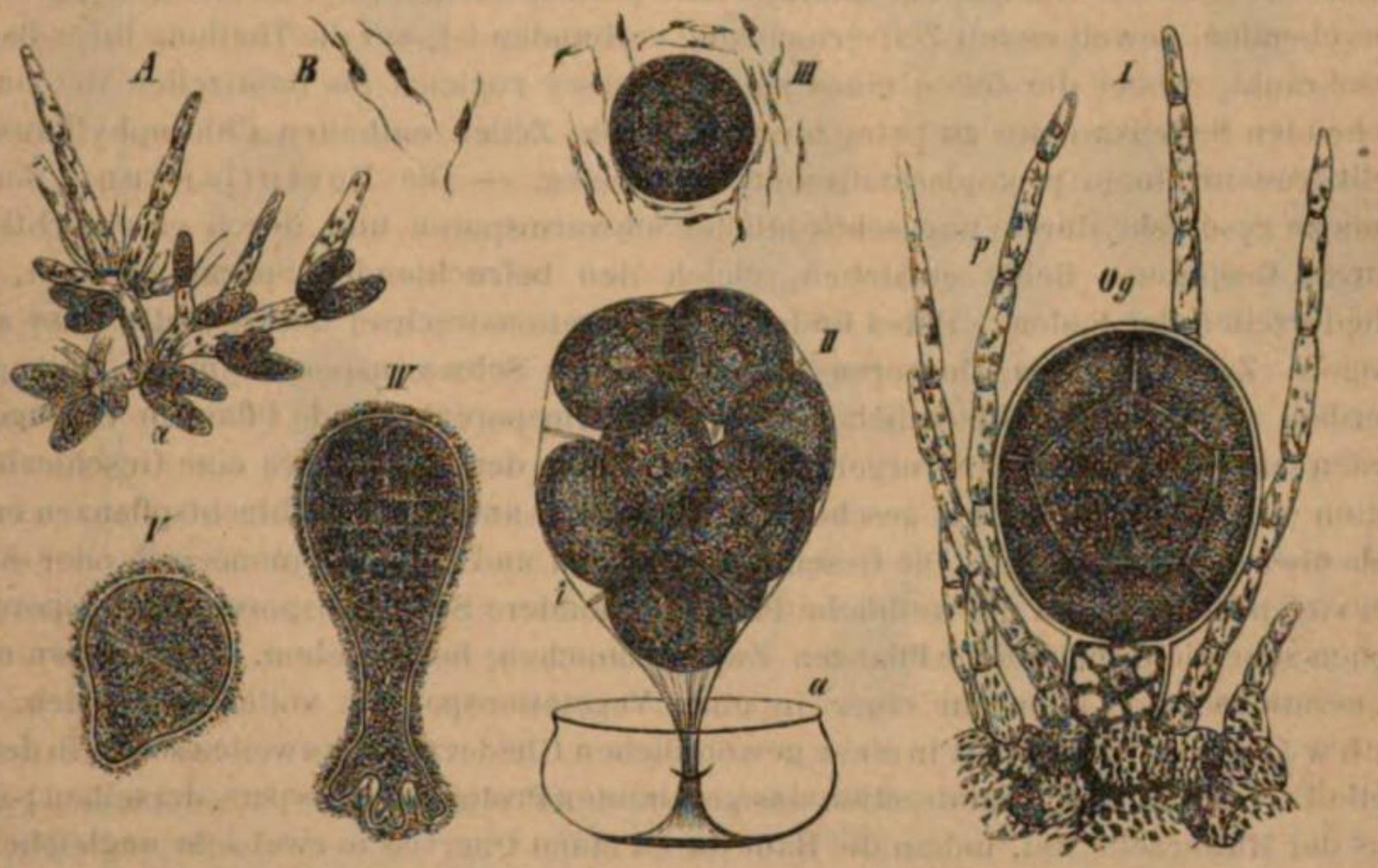


Fig. 161. Fucus vesiculosus nach Thuret. *A* ein mit Antheridien besetztes verzweigtes Haar, *B* Spermatozoiden; *I* ein Oogonium *og* nach der Theilung des Inhalts in acht Portionen (Eier), umgeben von einfachen Haaren *p*; *II* beginnende Entleerung der Eikugeln; die Haut *a* ist geplatzt, die innere *i* bereit sich zu öffnen (beide zusammen sind eine innere Schale der Oogonienhaut); *III* Eikugel umgeben von Spermatozoiden; *IV* u. *V* Keimung der Oospore (*B* 330, alle übrigen 160mal vergr.).

Spermatozoiden in die Eikugel eindringen, lässt Thuret unentschieden; die Analogie mit den von Pringsheim beobachteten Vorgängen bei Vaucheria und Oedogonium lässt aber wohl kaum daran zweifeln, dass eines oder einige ihre Substanz mit der der nackten Protoplasmakugel vermischen. Kurze Zeit nach jenen Vorgängen umgiebt sich die Oospore mit einer Zellhaut, sie setzt sich an irgend einem Körper fest und beginnt, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, zu keimen, indem sie sich verlängernd zunächst eine Quertheilung erleidet, auf welche nun zahlreiche andere Theilungen folgen; der so entstehende Gewebekörper treibt an der Berührungsstelle ein wurzelähnliches hyalines Haftorgan, während das freie dicke Ende (Fig. 161 *IV*) den fortwachsenden Scheitel bildet. Die Entwickelung eines fertilen Thallus aus der Oospore ist noch nicht beobachtet, der ganze Formenkreis der Fuceen also noch nicht sicher festgestellt.

Die Oedogonieen[1]) umfassen gegenwärtig nur die beiden Gattungen Oedogonium und Bulbochaete, deren nicht sehr zahlreiche Species in stagnirenden süssen Gewässern verbreitet, mit dem Haftorgan des unteren Endes festen Kärpern, meist submersen Pflanzentheilen, angeheftet sind. Der Thallus besteht aus unverzweigten (Oedogonium) oder verzweigten Zellreihen (Bulbochaete), deren Glieder durch intercalares Wachsthum sich vermehren, während die Endzellen sich gern in hyaline Borsten verlängern. Das Längenwachsthum der cylindrischen Gliederzellen wird durch Bildung eines ringförmigen Zellstoffwulstes auf der Innenseite der Zelle, dicht unterhalb ihrer oberen Querwand, eingeleitet; die Haut reisst an dieser Stelle ringförmig quer ein, worauf der Zellstoffring sich ausdehnt und so der Zelle eine breite Querzone eingesetzt wird; der Vorgang wiederholt sich immer unmittelbar unterhalb des älteren, sehr kurzen oberen Zellstückes, so dass diese Stücke kleine Vorsprünge bildend, dem oberen Ende der betreffenden Zelle das Ansehen geben, als ob es aus übereinander gestülpten Kappen bestände, während das untere Ende der betreffenden Zellen in einer langen Scheide (dem unteren alten Zellhautstück) zu stecken scheint. Dieser untere Theil einer sich verlängernden Zelle wird jedesmal durch eine Querwand von dem oberen, Kappen tragenden Stück abgegliedert (Fig. 17 in § 4). Bei Bulbochaete ist das Wachsthum sämmtlicher Sprosse, auch der ersten aus der Spore hervorvorgehenden, soweit es mit Zellvermehrung verbunden ist, auf die Theilung ihrer Basalzelle beschränkt, wobei die Zellen eines jeden Sprosses zugleich als Basalzellen des auf ihnen stehenden Seitensprosses zu betrachten sind. Die Zellen enthalten Chlorophyllkörner und Zellkerne in einem protoplasmatischen Wandbeleg. — Die Fortpflanzung der Oedogonieen geschieht durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte Oosporen. Beide entstehen, gleich den befruchtenden Spermatozoiden, in den Gliederzellen der Fäden. Dabei findet ein Generationswechsel derart statt, dass aus den längere Zeit ruhenden Oosporen sofort mehrere Schwärmsporen (meist vier) gebildet werden, welche ungeschlechtliche, d. h. schwärmsporenbildende Pflanzen erzeugen, aus denen abermals solche hervorgehen, bis die Reihe derselben durch eine Geschlechtsgeneration (mit Oosporenbildung) geschlossen wird; aber auch die Geschlechtspflanzen erzeugen nebenbei Schwärmsporen. Die Geschlechtspflanzen sind entweder monöcisch oder diöcisch; bei vielen Arten bildet die weibliche Pflanze besondere Schwärmsporen (Androsporen), aus denen sehr kleine männliche Pflanzen (Zwergmännchen) hervorgehen. — Es können mehrere Generationscyclen oder nur einer in einer Vegetationsperiode vollendet werden. — Die Schwärmspore entsteht in einer gewöhnlichen Gliederzelle (zuweilen schon in der ersten Zelle Fig. 162 *E*) durch Contraction des gesammten Protoplasmakörpers derselben; sie wird aus der Mutterzelle frei, indem die Haut durch einen Querriss in zwei sehr ungleiche Hälften (wie bei der Zelltheilung) aufklappt (Fig. 162 *A*, *B*, *E*). Sie ist anfangs noch von einer hyalinen Blase umgeben, die sie aber ebenfalls durchbricht. Die Schwärmspore ist unter ihrem hyalinen, beim Schwärmen vorderen Ende, von einem Kranze zahlreicher Cilien umgeben. Dieses Ende ist in der Mutterzelle seitlich gelegen, und wird nach beendigter Bewegung zum unteren, anhaftenden Ende, welches in ein Rhizoid auswächst. Die Wachsthumsrichtung der neuen Pflanze steht also auf der der Mutterzelle senkrecht. — Die Spermatozoiden sind den Schwärmsporen sehr ähnlich gestaltet, aber viel kleiner als diese (Fig. 163 *D*, *z*), sie bewegen sich auch wie jene mit Hülfe eines Cilienkranzes. Die Mutterzellen der Spermatozoiden sind Gliederzellen, aber kürzer und weniger reich an Chlorophyll als die vegetativen Gliederzellen; sie liegen einzeln oder mehrere (bis zwölf) übereinander im Faden. Bei den meisten Arten theilt sich jede solche Mutterzelle (Antheridiumzelle) in zwei gleiche Specialmutterzellen, deren jede ein Spermatozoid erzeugt; durch Aufklappen der Mutterzelle (ähnlich wie bei Zoosporen) werden sie entlassen (Fig. 161 *D*). Die Androsporen, aus denen die Zwergmännchen entstehen, werden aus ähnlichen Mutterzellen (ohne Bildung von Specialmutterzellen), wie die Spermatozoiden, erzeugt; sie setzen sich nach dem Schwärmen

1) Pringsheim, Morphologie der Oedogonieen in Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. I.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesem fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen, und in diesen die Spermatozoiden zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus der

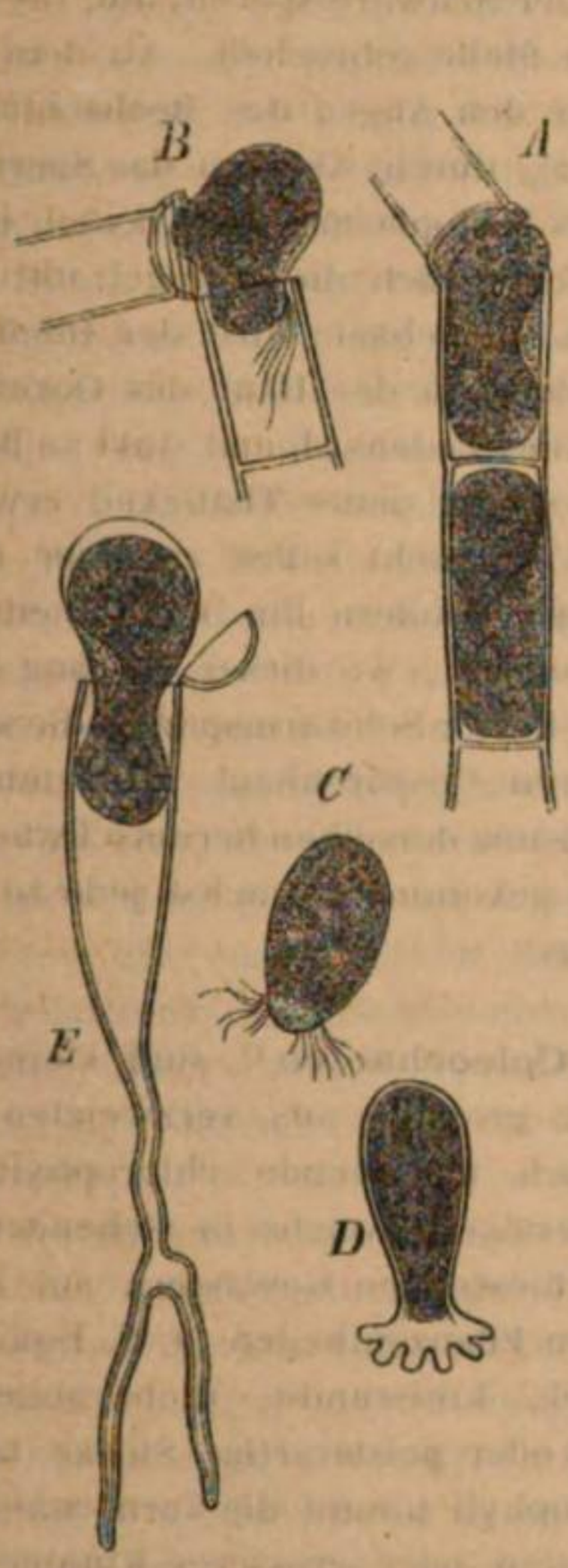


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

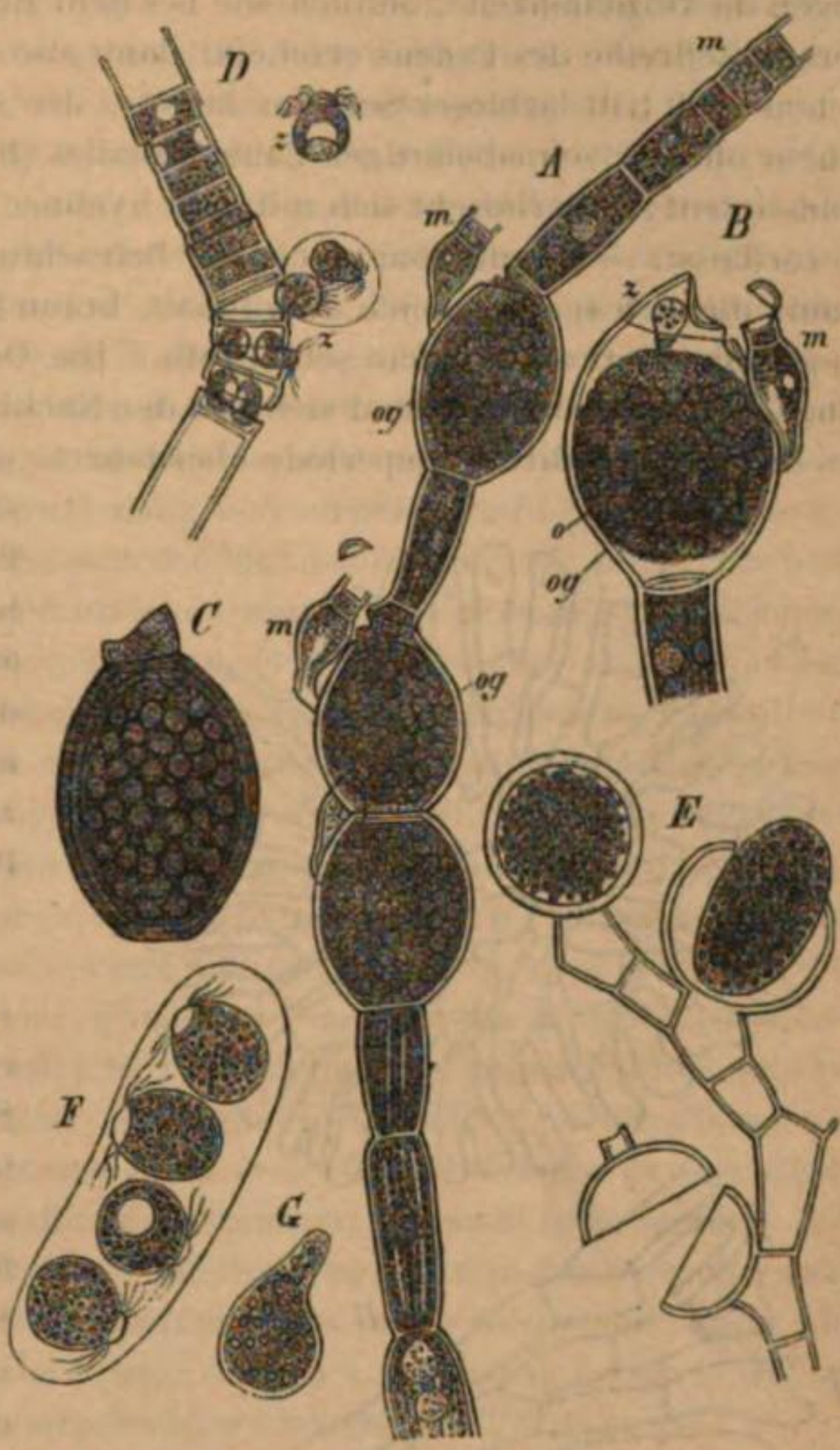


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum mittlerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridium *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst den Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblick der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid im Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derselben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelliparum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noch enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unten entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospore entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus einer Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleich nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogonium immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthumsgesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruchtung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria, die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrängt sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinem

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphaere papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmeu. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

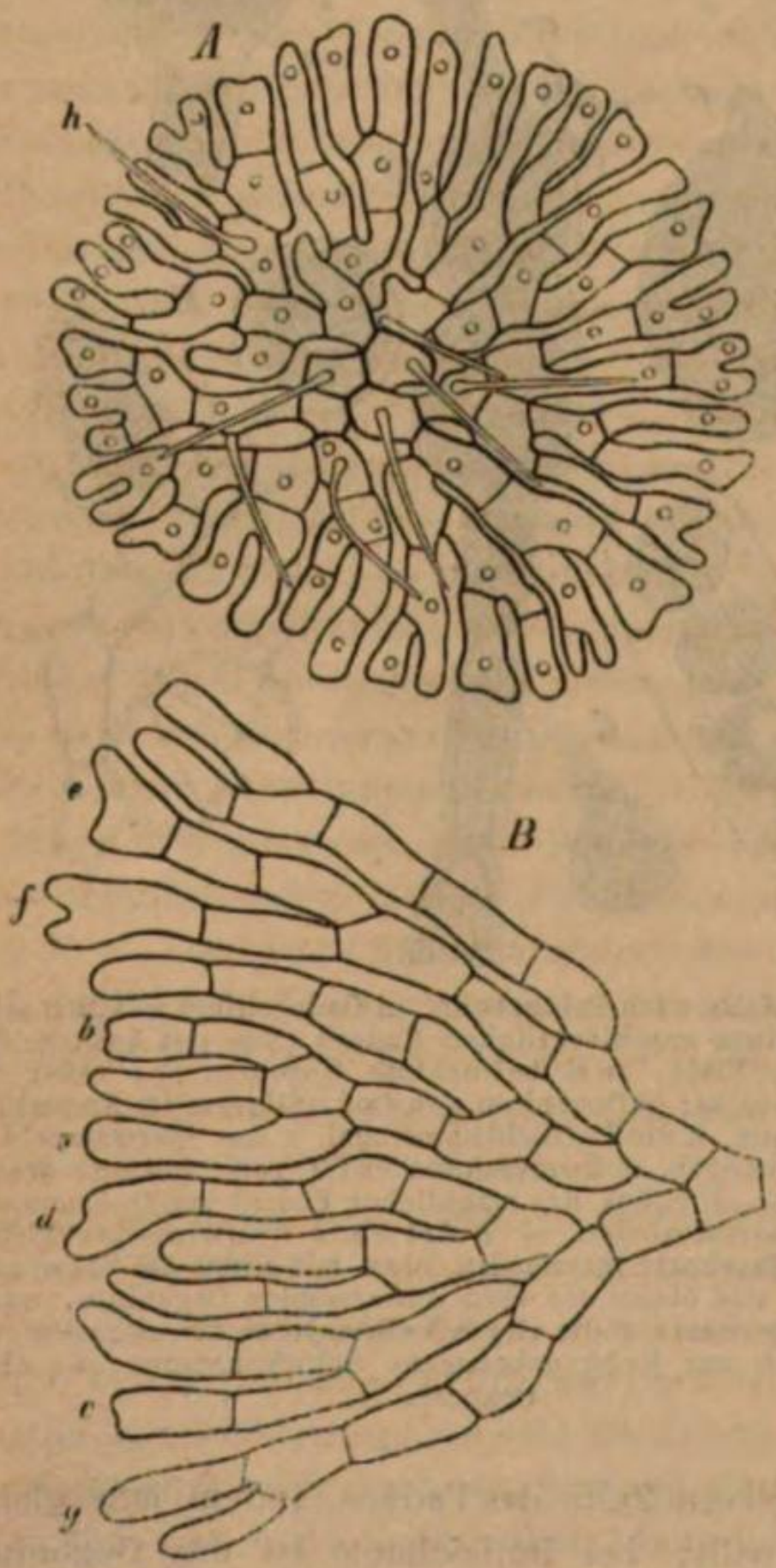


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

Die Coleochaeten[1]) sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

von ihnen aus erheben sich aufstrebende, gegliederte, verzweigte Aeste, welche das Polster bilden; bei den folgenden Arten unterbleibt nun die Bildung aufstrebender Aeste, aber die der Unterlage angeschmiegten bilden eine mehr oder minder regelmässige Scheibe; bei C. irregularis kommt diese dadurch zu Stande, dass unregelmässige, in einer Ebene liegende Verzweigungen nach und nach alle Zwischenräume erfüllen, bis eine fast lückenlose Zellschicht entsteht; bei Coleochaete soluta (Fig. 164) beginnt dagegen an den beiden ersten Tochterzellen der keimenden Spore eine dichotomische Verzweigung mit entsprechender Zelltheilung derart, dass schon frühzeitig eine geschlossene Scheibe von radialen Gabelzweigen entsteht, die entweder locker neben einander liegen oder seitlich dicht zusammenschliessen. Während bei den vorigen Arten die Zweige seitlich aus Gliederzellen hervortreten, niemals aber aus der Endzelle eines Astes, ist bei C. soluta mit dem regelmässigen scheibenförmigen, centrifugalen Wuchs bereits die Dichotomie eingetreten; die höchste Ausbildung erreicht dieses Verhalten bei C. scutata; die aus der Keimung hervorgehenden ersten Zellen bleiben hier von Anfang an seitlich verbunden, bilden nicht isolirte Zweige; die einmal angelegte kreisrunde Scheibe wächst an Umfang sich vergrössernd fort, indem die Randzellen durch radiale und tangentiale Wände sich theilen; im Grunde ist dieses Wachsthum zurückzuführen darauf, dass die seitlich verbundenen ersten Zweige radial mit gleicher Geschwindigkeit fortwachsen und sich durch Querwände (hier tangentiale) gliedern, während die Verbreiterung der Endzelle jeder Radialreihe mit der darauf folgenden Radialtheilung einer Dichotomie entspricht. Das bei den vorigen Arten herrschende Gesetz, dass nur die Endzelle eines Zweiges durch Querwände getheilt wird, nimmt bei C. scutata den Ausdruck an, dass hier nur die Randzellen der Scheibe durch tangentiale Wände getheilt werden. Die Fortpflanzung der Coleochaeten wird durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte, ruhende Oosporen bewirkt. Die Oosporen erzeugen nicht sofort neue Pflanzen, sondern mehrere Schwärmsporen. Es findet folgender Generationswechsel statt: Die ersten Schwärmsporen, welche im Frühjahr bei beginnender Vegetation aus den Zellen der vorjährigen Oosporenfrüchte hervortreten, erzeugen nur ungeschlechtliche Pflanzen, also solche, die nur Schwärmsporen bilden; erst nach einer verschieden langen Reihe ungeschlechtlicher Generationen entsteht eine geschlechtliche Generation, die entweder monöcisch oder diöcisch sein kann (je nach der Species). Durch die Befruchtung wird in den Oogonien, welche sich mit einer eigenthümlichen Rindenzellschicht bekleiden, e i n e Oospore erzeugt, welche sich selbst wieder in eine parenchymatische Frucht umbildet, aus deren Zellen in der nächsten Vegetationsperiode die ersten Schwärmsporen hervorkommen (Pringsheim).

Die Schwärmsporen (Fig. 165 *D*) können in allen vegetativen Zellen der Coleochaeten entstehen, bei C. pulvinata vorzugsweise aus den Endzellen der Zweige; sie bildet sich immer aus dem ganzen Inhalt der Mutterzelle und entweicht durch ein rundes Loch in der Haut derselben. —

Das Oogonium ist immer die Endzelle eines Zweiges, bei C. scutata also die Endzelle einer radialen Reihe (Nägeli). Die Einzelnheiten seiner Ausbildung unterliegen, je nach dem Wuchs der Pflanze, manchen, wenn auch untergeordneten Modificationen; wir betrachten zunächst eine Species, die C. pulvinata (Fig. 165), etwas genauer. Die Endzelle eines Zweiges schwillt an und verlängert sich zugleich in einen engen Schlauch (*og* links in *A*), der sich dann öffnet (*og''* rechts in *A*) und einen farblosen Schleim austreten lässt. Das chlorophyllhaltige Protoplasma des ausgebauchten Theils bildet den Eikörper, in welchem ein Zellkern sichtbar ist. Gleichzeitig entstehen an benachbarten Zellen die Antheridien, indem zwei bis drei Ausstülpungen (*an* in *A*) hervorwachsen, die sich durch Querwände abgliedern; jede so gebildete ungefähr flaschenförmige Zelle ist ein Antheridium, ihr gesammter Inhalt bildet ein Spermatozoid (*z*) von ovaler Form mit zwei Cilien, welches sich wie eine Schwärmspore bewegt, dessen Eintritt in das Oogonium aber noch nicht beobachtet wurde. Die Wirkung der Befruchtung macht sich im Oogonium indessen dadurch bemerklich, dass sich der Inhalt desselben mit einer eigenen Haut umgiebt, die Oospore bildet; diese wächst nun noch beträchtlich fort und zugleich beginnt die Umrindung des Oogoniums (*r*),

indem aus der Trägerzelle desselben Zweige hervorwachsen (*A*, *og''*), welche sich ihm dicht anschmiegen; sie bilden ihrerseits Zweige, welche sich ebenfalls anschmiegen und quer theilen; auch Zweige anderer Aeste legen sich an (*B*); nur der Halstheil des Oogoniums wird nicht berindet. Diess Alles geschieht im Mai bis Juli; während nun später die Inhalte der übrigen Zellen der Pflanze verschwinden, färben sich die Wände der Oogoniumrinde tief dunkelbraun. Erst im nächsten Frühjahr beginnt die weitere Umbildung der Oospore innerhalb des berindeten Oogoniums; durch succedane Zweitheilung bildet sich ein parenchymatisches Gewebe; die Rinde wird gesprengt und abgeworfen (Fig. 165 *C*), aus jeder Zelle

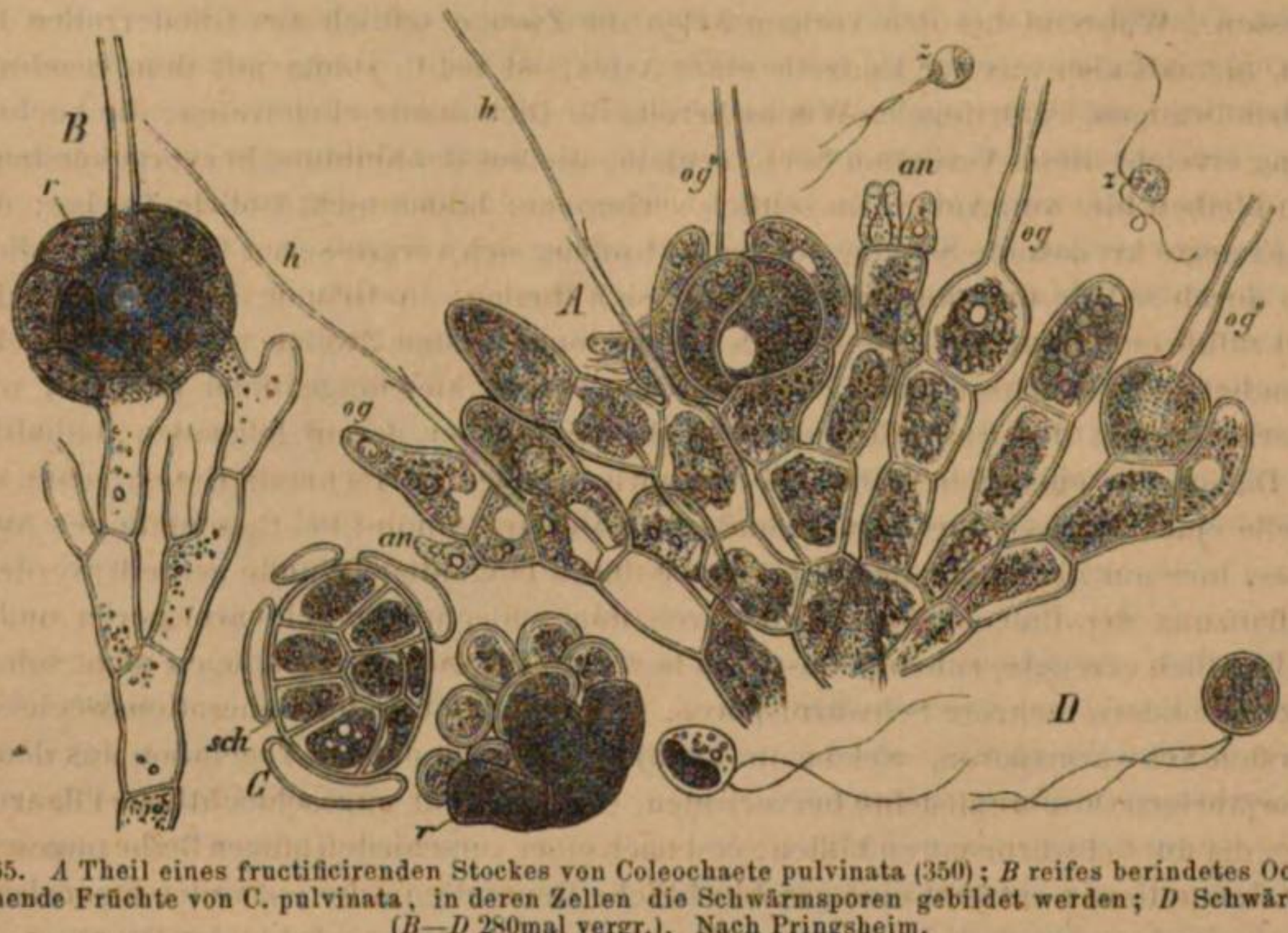


Fig. 165. *A* Theil eines fructificirenden Stockes von Coleochaete pulvinata (350); *B* reifes berindetes Oogonium; *C* keimende Früchte von C. pulvinata, in deren Zellen die Schwärmsporen gebildet werden; *D* Schwärmsporen. (*B—D* 280mal vergr.). Nach Pringsheim.

der Frucht entsteht eine gewöhnliche Schwärmspore, aus dieser eine ungeschlechtliche Pflanze. — Von diesen Vorgängen weicht C. scutata (die am meisten abweichende) nur insofern ab, als hier die sich berindenden Oogonien in der Fläche der Scheibe liegen und die Antheridien durch Viertheilung von Scheibenzellen entstehen. —

Die Florideen sind eine ausserordentlich formenreiche Algengruppe, die mit wenigen Ausnahmen (Batrachospermum, Hildenbrandtia) dem Meer angehört. Im normalen Zustand sind sie roth oder violet gefärbt: die grüne Farbe ihrer Chlorophyllkörper ist durch ein rothes, durch kaltes Wasser ausziehbares Pigment verdeckt [1]). Von den übrigen Algen unter-

---

1) Der rothe Farbstoff wurde von Rosanoff mit kaltem Wasser ausgezogen und genauer untersucht; er ist im durchfallenden Licht karminroth, im reflectirten röthlich gelb; diese Fluorescenz zeigen auch die Chlorophyllkörner selbst, welche mit grüner Farbe zurückbleiben, wenn der rothe Farbstoff (das Phycoërythrin) bei Verletzung der Zellen aus ihnen heraus diffundirt; ebenso bleibt die ganze Pflanze grün zurück, wenn der rothe Farbstoff durch Wasser extrahirt oder durch Erwärmen zerstört wird (Rosanoff in Comptes rendus 9. April 1866). — Neben den durch das Phycoerythrin gerötheten Chlorophyllkörnern fand Cohn in Bornetia farblose Krystalloide von eiweissartiger Substanz, welche sich bei Verletzung oder Tödtung der Zellen durch den dann aus den Chlorophyllkörnern austretenden Farbstoff schön roth färben (Archiv f. mik. Anat. von Schultze, III, p. 24); schon früher hatte Cramer derartige rothe Krystalloide in Bornetia, welche in Kochsalzlösung aufbewahrt wurde, beobachtet und genau beschrieben; nach ihm sind sie theils hexagonal, theils octaëdrisch (Vierteljahrschr. der naturf. Ges. in Zürich. VII). — Ueber das Phycoërythrin vergl. ferner Askenasy: Bot. Zeitg. 1867, No. 30.

scheiden sie sich ferner durch den Mangel der Schwärmsporen und den sehr merkwürdigen Befruchtungsapparat, der aber zumal in seinen einfacheren Formen manche Aehnlichkeiten mit dem der Coleochaeten darbietet.

Der Thallus der Florideen besteht bei den einfachsten aus verzweigten Zellreihen, die sich durch Spitzenwachsthum und Quertheilung ihrer Scheitelzelle verlängern, während die Verzweigung aus den Gliederzellen, nicht selten mit sympodialer Ausbildung, stattfindet. Eine scheinbare Gewebebildung wird bei vielen Ceramiaceen (C. Cramer: Physiolog. und system. Unters. über die Ceram. Zürich 1863) dadurch hervorgerufen, dass Zweige ihren Mutteraxen dicht angeschmiegt fortwachsen und sie so mit einer Rinde umgeben, was an die Berindung der Charen erinnert. Bei anderen Florideen ist das Thallom eine Zellfläche, die aber häufig mehrschichtig wird; bei manchen (Hypoglossum, Delesseria) nimmt es den Umriss gestielter Laubblätter an, denen auch die Nervatur nicht fehlt; bei anderen (Sphaerococcus, Gelidium) sind es mehr fadenförmige oder schmal bandförmige Gewebekörper, die sich vielfach verästeln, so dass das ganze Thallom nicht selten die zierlichsten Formen darstellt (Plocamium u. a.). In allen diesen Fällen findet nach Nägeli (Neuere Algensyst. p. 248) Spitzenwachsthum durch eine Scheitelzelle (bei Peissonelia vielleicht durch mehrere) statt; bei den einfacheren Formen bildet die Scheitelzelle ihre Segmente einreihig durch Quertheilungen, bei anderen zwei- bis dreireihig durch schiefe Wände. Eine artenreiche Gruppe, die Melobesiaceen (Rosanoff, Mém. de la société. impar. d. sc. nat. de Cherbourg. t. XII. 1856) bildet scheibenförmige Thallome, die centrifugal am Umfang fortwachsen und der Unterlage meist grösseren Algen, dicht anliegen; sie ähneln in Grösse und Lebensweise der Coleochaete scutata, ihr Thallom ist aber mehrschichtig und die Zellwände mit Kalk incrustirt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind die Tetrasporen, die in gewissem Sinne die Schwärmsporen anderer Algen vertreten, aber unbeweglich sind und in mancher Beziehung an die Brutknospen der Lebermoose erinnern. Wenn das Thallom aus Zellreihen besteht, so werden die Tetrasporen in der Endzelle seitlicher Zweige erzeugt, bei den anderen (mit Ausnahme der Phyllophoraceen, Nägeli) liegen sie im Gewebe des Thallomes eingebettet oft in besonders geformten Zweigen, dicht beisammen in grosser Zahl. Die Tetrasporen entstehen durch Theilung einer Mutterzelle und sind in dieser oft nach den Ecken eines Tetraëders, oft aber auch in eine Reihe oder wie die Quadranten einer Kugel geordnet. Zuweilen sind die vier Sporen durch eine oder durch zwei, selten durch mehr als vier ersetzt (Nägeli); den Nemalieen fehlen sie ganz.

Die Geschlechtsorgane, Antheridien und Trichogynen werden an anderen Exemplaren derselben Species erzeugt (was wohl auf einen Generationswechsel hinweisen dürfte), und häufig sind die geschlechtlichen Exemplare diöcisch.

Die Antheridien sind entweder einzelne Zellen am Ende der aus längeren Zellreihen bestehenden Zweige (Batrachospermum), von denen jede nur ein Spermatozoid erzeugt, oder diese Mutterzellen der Spermatozoiden sitzen in grosser Zahl dicht beisammen (auf einer gemeinsamen Axe als Endglieder eines sehr kurzgliedrigen Verzweigungssystems (Ceramieen, Nägeli). Bei Nitophyllum bedecken sie nach Nägeli dicht gedrängt einzelne Flächenstücke des aus einer Zellschicht bestehenden Thallus; bei den Melobesien werden sie gleich den Tetrasporen in Höhlungen erzeugt, die durch Ueberwölbnng des umliegenden Gewebes entstehen. — Die rundlichen Spermatozoiden haben keine Cilien und schwärmen nicht, sie werden passiv vom Wasser fortbewegt.

Die Entwickelung der Trichogyne und der durch ihre Befruchtung entstehenden Kapselfrucht (Cystocarp), mag zunächst an einem Beispiel, der Lejolisia mediterranea nach Bornet und Thuret[1]) dargestellt werden. Die Cystocarpien entstehen auf kurzen ein- bis zweigliedrigen Zweigen, deren Scheitelzelle durch eine Querwand in eine nicht weiter wach-

---

1) Bornet und Thuret haben diese merkwürdigen Vorgänge entdeckt (Comptes rendus 1866. T. 68. p. 445 und Ann. d. sc. nat. 5. Série. T. VII. 1867). Der Bau des Trichophors wurde lange vorher von Nägeli genau beschrieben.

sende Terminalzelle (*B*, *t*) und eine breitere Gliederzelle sich theilt, welche durch longitudinale Wände in fünf Zellen, eine centrale (axile) und vier peripherische Zellen zerfällt. Eine der letzteren, die dem Mutterfaden abgekehrte, entfärbt sich, füllt sich mit stark lichtbrechendem Protoplasma und theilt sich dann durch Querwände in drei über einander liegende Glieder, aus denen der Trichophor (Nägeli) besteht; das oberste Glied verlängert sich in einen haarähnlichen Fortsatz, die Trichogyne (*tg* in *B*, wo die Quertheilungen nicht zu sehen sind), welche neben der Scheitelzelle (*t*) des Fruchtastes emporwächst. Die drei anderen peripherischen Zellen theilen sich, nach der Befruchtung der Trichogyne und wachsen in gegliederte Zweige aus, die dicht neben einander aufwärts wachsend das eigenthümliche Pericarp (*C*) der Lejolisia darstellen. Im Centrum dieses Pericarps entstehen die Sporen als Auswüchse der centralen Zelle, die Zellen des Trichophors participiren nicht an der Sporenbildung; der Trichophor wird von dem entstehenden Cystocarp bei Seite gedrängt (*B*, *h*, *gt*), die Trichogyne erscheint daher später aussen seitlich an der Frucht.

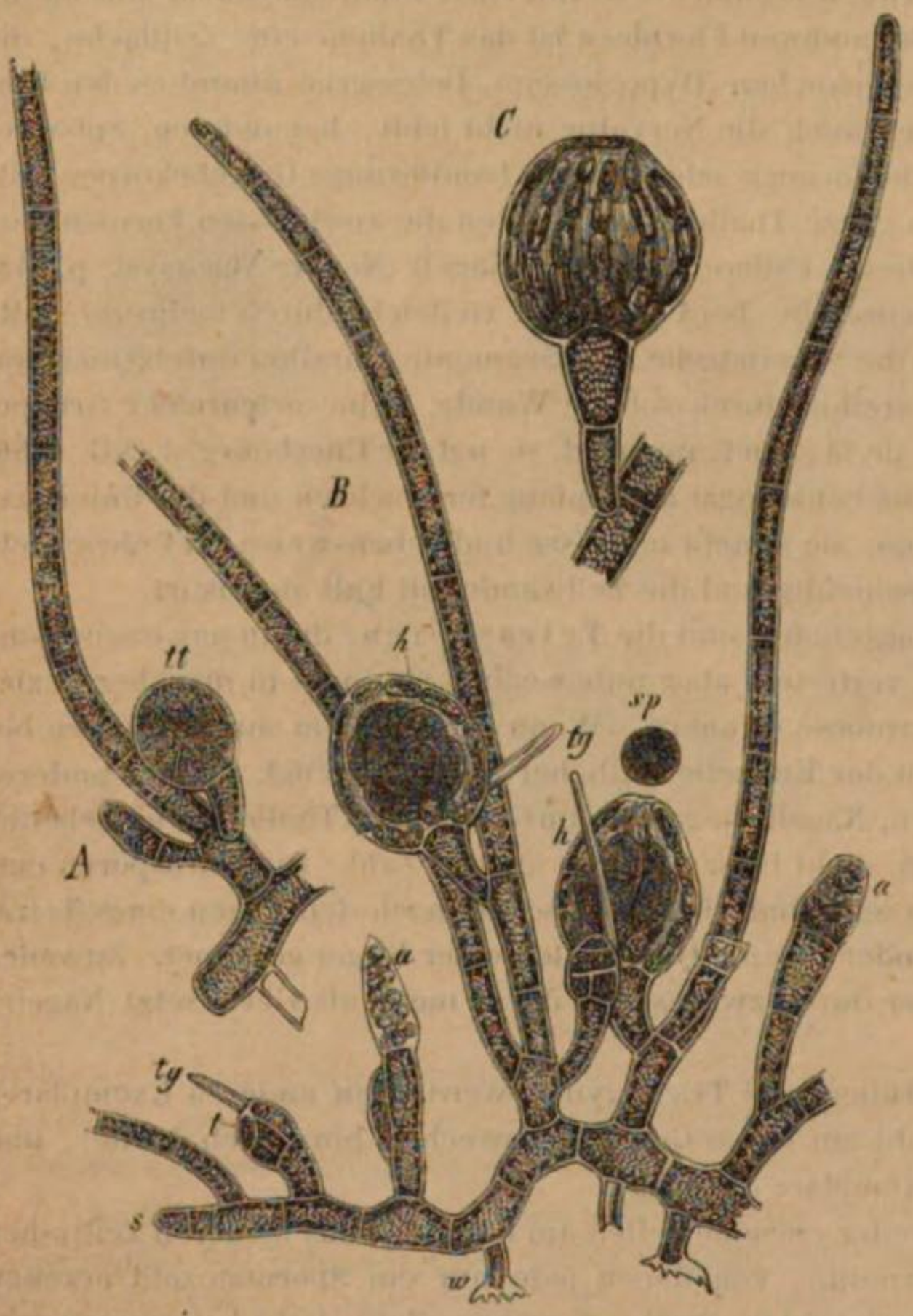


Fig. 166. Lejolisia mediterranea (nach Bornet, etwa 150mal vergr.); *A* kleines Stück eines kriechenden Fadens mit einem Wurzelhaar und einem aufrechten Ast, dessen unteres Glied einen Zweig mit Tetrasporen *tt* trägt. — *B* eine geschlechtliche (monöcische) Pflanze; *w* Wurzelhaare des kriechenden Stammes, dessen Scheitelzelle bei *s* liegt, dessen aufrechte Aeste die Geschlechtsorgane tragen; *a a* Antheridien, in denen die axile Zellreihe leider nicht angedeutet ist; *tg* Trichogyne neben dem Scheitel *t* des Fruchtastes, *h* die Hülle des Cystocarps; bei *sp* eine aus dem Cystocarp ausgetretene Spore. — *C* ein schon entleertes Cystocarp, dessen Hülle aus Zellreihen besteht.

Klarer treten die Stellungsverhältnisse der Theile des Cystocarps in der nach Nägeli copirten Abbildung von Herpothamnion hermaphroditum (Fig. 167) hervor. An einem Hauptast *st*, *st* entsteht bei *A* ein Zweig *a*, der hier ein Antheridium *an* und ein junges Cystocarp trägt. Das Antheridium besteht aus einer axilen Zellreihe, welche den Zweig fortsetzt und den aus den Gliedern derselben hervorsprossenden sehr kurzen Zweigen, welche die Mutterzellen der Spermatozoiden tragen; das Ganze umhüllt von einer Schleimmasse. — Der weibliche Zweig bildet zunächst die Gliederzellen *b*, *c* und endigt in der Scheitelzelle *i*; die letzte Gliederzelle zwischen *c* und *i* bildet das Cystocarp; sie hat sich durch longitudinale Theilungen in vier peripherische und eine axile Zelle getheilt; von ersteren ist die dem Beobachter zugekehrte *g* und eine seitliche links zu sehen; eine andere peripherische Zelle hat sich durch Quertheilungen in eine Zellreihe verwandelt, welche den Trichophor *f* mit der Trichogyne *t* darstellt. — In Fig. *B* hat die Befruchtung schon stattgefunden (der Zweig *a* trägt hier kein Antheridium). Die Zelle *c* entspricht der Zelle *c* in *A*;

die Scheitelzelle *i* ist mit *i* in *A* identisch, die axile Zelle *d* entspricht der in *A* hinter *g* liegenden; die Trichogyne *t* und die darunter liegenden Zellen des Trichophors sind noch sichtbar. Aus den zwei seitlichen Zellen, welche in *A* neben dem Trichophor liegen, sind hier durch Bildung sehr kurzer Zweigsysteme die Sporenhaufen *g* und *h* entstanden; unterhalb der Zelle *c* sprossen aus dem Träger *a* Zellfäden hervor, welche die Hülle des Cystocarps darstellen. — Es ist an beiden Beispielen leicht ersichtlich, dass in Folge der Befruchtung der Trichogyne nicht diese selbst, sondern tiefer liegende benachbarte Zellen, die nicht einmal zum Trichophor gehören, mit ihm aber gleichen Ursprungs sind, die Sporenmassen erzeugen, und dass die Bildung der Hülle des Cystocarps ebenfalls Folge der Befruchtung ist. — Viel unmittelbarer wirkt die Befruchtung der Trichogyne bei den Nemalieen, zu denen auch Batrachospermum gehört; dort ist kein Trichophor vorhanden, die Trichogyne allein vertritt ihn; ihre untere Anschwellung erzeugt nach der Befruchtung selbst das Cystocarp (nach Bornet und Thuret), indem aus ihr zahlreiche, mehrgliedrige Zweige hervorsprossen, die einen kugeligen Knäuel darstellen (Glomerulus) und deren Endglieder die Sporen bilden; unterhalb der Trichogyne treten noch Hüllzweige hervor (Ausführliches über Batrachospermum bei Solms-Laubach in Botan. Zeitg. 1867. No. 21, 22). — Den complicirtesten und merkwürdigsten Befruchtungsvorgang fanden Thuret und Bornet bei Dudresnaya; hier entstehen die Cystocarpien auf ganz anderen Zweigen als der Trichophor; nachdem die an ihrer Basis schraubig gewundene lange Trichogyne befruchtet worden ist, sprossen unterhalb derselben Zweige hervor, welche zu den Fruchtzweigen hinüberwachsen; jeder Fruchtzweig besitzt eine kugelige Scheitelzelle, an diese legt sich der Verbindungsschlauch (tube connecteur) dicht an, wächst dann weiter und verbindet sich so mit mehreren Fruchtzweigen; an den Verbindungsstellen verschmilzt der gegliederte Verbindungsschlauch mit der Scheitelzelle des Fruchtzweiges; die Wandung beider verschwindet dort. Der so copulirte Theil des Verbindungszweiges schwillt an und füllt sich mit Protoplasma, das sich mit einer Wand abschliesst und erzeugt nun erst das Cystocarp. — Die Verbindungsschläuche übertragen also die befruchtende Wirkung von einer Trichogyne aus auf andere Fruchtzweige, indem sie durch Conjugation mit diesen Cystocarpien erzeugen.

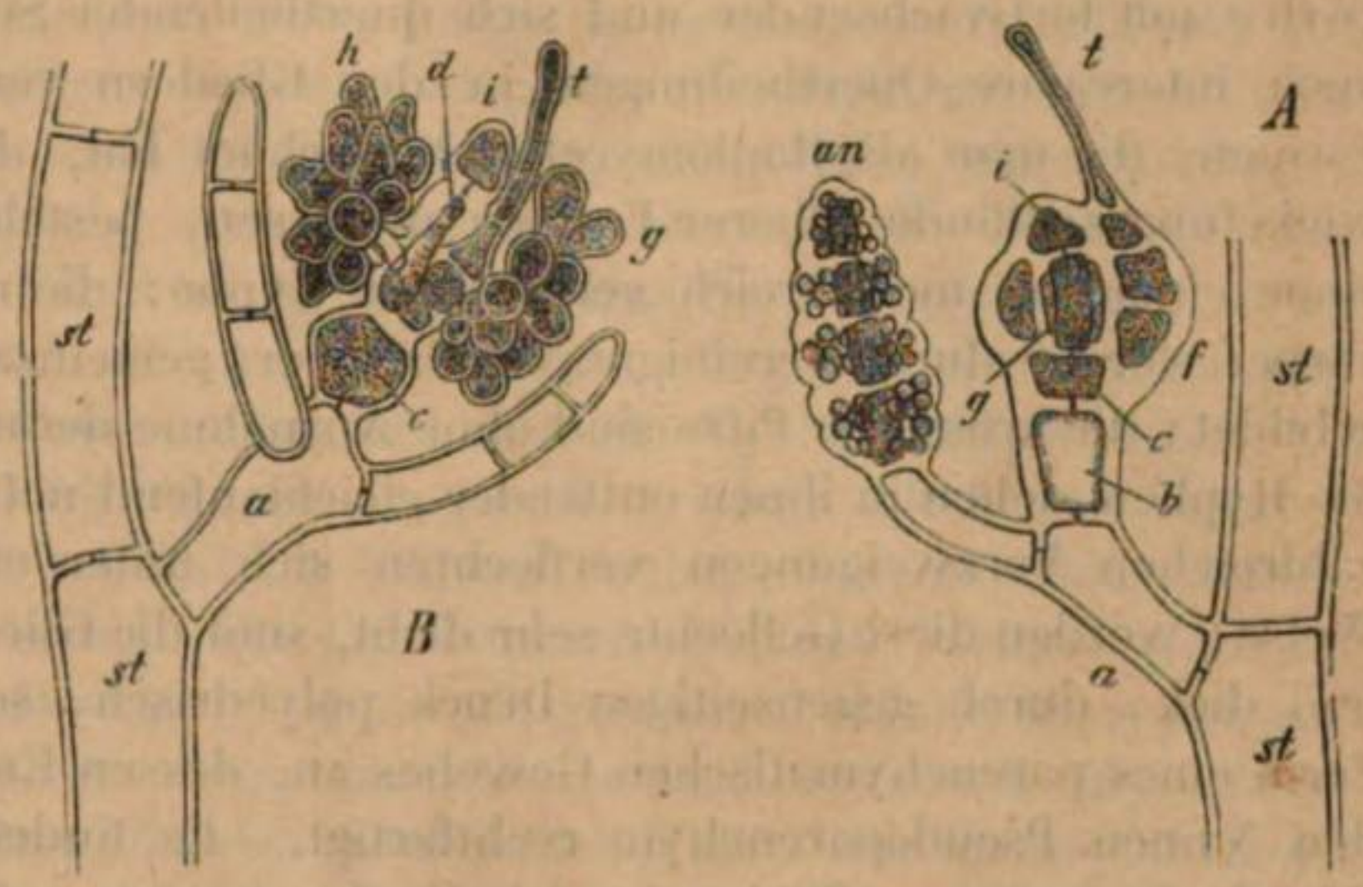


Fig. 167. Herpothamnion hermaphroditum. *A* ein Ast mit der Anlage des Cystocarps (*st*) und einem Antheridium *an*. — *B* nach der Befruchtung, das sich entwickelnde Cystocarp (nach Nägeli in Sitzungsber. d. k. bayer. Ak. 1861).

Der Befruchtungsact selbst besteht bei allen Florideen in einer Copulation oder Conjugation des rundlichen Spermatozoids mit der Trichogyne; d. h. das Spermatozoid legt sich an die Trichogyne an, die Wandung wird dort resorbirt und der Inhalt des ersteren tritt in die Trichogyne über. — Die Wirkung der Befruchtung macht sich bei den Nemalieen an der Basis der Trichogyne selbst, bei den Ceramiaceen u. a. an benachbarten Zellen, bei Dudresnaya an ganz anderen Zweigen mittels der Verbindungsschläuche geltend. Während sich die einfacheren Vorgänge bei den Nemalieen mit den entsprechenden der Coleochaeten vergleichen lassen, erinnert dagegen die Entstehung des Cystocarps von Lejolisia Herpothamnion und der robusteren Florideen an die durch Befruchtung veranlasste Entstehung des Fruchtkörpers der Pezizen und Erysiphen unter den Pilzen.

Classe 2.

Die Pilze[1]).

Das Formelement, aus welchem das Thallom der Pilze sich aufbaut, sind chlorophyllfreie Zellenfäden mit Spitzenwachsthum, die sich nur selten durch Dichotomie, gewöhnlich aber durch seitliche Sprossung vielfach verzweigen. Diese Elementargebilde der Pilze werden Hyphen genannt. Nur bei der einen Pilzgruppe, welche den Uebergang von den Syphoneen unter den Algen zu den typischen Pilzen vermittelt, bei den Phycomyceten, besteht die Hyphe aus einer einzigen ungetheilten Zelle, in allen übrigen Fällen wird sie durch Quertheilungen gegliedert; die Hyphe ist also gewöhnlich eine chlorophyllfreie verzweigte Zellenreihe mit fortwachsender und sich quertheilender Scheitelzelle; doch kommen auch intercalare Quertheilungen in den Gliedern vor. — Bei den einfachsten Formen, die man als Haplomyceten bezeichnet hat, die aber auch blosse Entwickelungszustände höherer Formen umfassen, besteht das ganze Thallom aus einer einzigen, meist reich verzweigten Hyphe; die massigen, compacten Pilzkörper werden durch Vereinigung zahlreicher, gemeinsam fortwachsender Hyphen gebildet; die grösseren Pilze sind ohne Ausnahme derartige Vergesellschaftungen; die Hyphen ziehen in ihnen entweder gleichlaufend neben einander hin, oder ihre zahlreichen Verzweigungen verflechten sich unter einander in mannigfaltiger Weise; werden diese Geflechte sehr dicht, sind die Glieder der Hyphen dabei kurz und dick, durch gegenseitigen Druck polyëdrisch, so nimmt der Complex die Form eines parenchymatischen Gewebes an, dessen Entstehung aus Hyphen aber den Namen Pseudoparenchym rechtfertigt. Es findet sich vorwiegend an der Oberfläche grösserer Pilzkörper (als Hautsystem) entwickelt.

Wenn ein aus zahlreichen Hyphen bestehender Pilzkörper an einem Puncte einen Scheitel bildend in die Länge wächst, so geschieht es, wie aus dem Gesagten folgt, niemals mittels einer Scheitelzelle, sondern eine gewisse Zahl von Hyphen reicht bis zur Spitze, wo jede für sich, aber übereinstimmend mit ihren Nachbarn, durch Scheitelwachsthum sich verlängert; breitet sich ein Pilzkörper scheibenförmig, am Rande fortwachsend aus, so geschieht es dadurch, dass die Hyphen sich, von einem Centrum ausgehend, radial verlängern und dem wachsenden Umfang entsprechend sich seitlich verzweigen. — Eine auf Verzweigung beruhende äussere Gliederung zusammengesetzter Pilzkörper kommt ziemlich selten vor (Clavaria, Xylaria), und in diesem Falle sind die einzelnen Zweige immer gleichartig untereinander; niemals erreicht die Verzweigung jene Differenzirung in Axen und heterogene seitliche blattähnliche Anhängsel, wie bei vielen Algen. Weit häufiger als die Verzweigung ist übrigens die Neigung grösserer Pilzkörper zur Bildung compacter, rundlicher Gewebemassen, in deren Innerem für die Fortpflanzung eine Differenzirung in verschiedene Gewebeschichten und Complexe eintritt. Bei den Gastromyceten werden in diesem Falle durch nachträgliche

---

1) Von den die ganze Classe umfassenden Werken sind die wichtigsten: Corda, Icones fungorum. 6 Bde. Prag 1837—1854. — Tulasne, Selecta fungorum carpologia. 3 Bde. Paris 1861—1865. — De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866. Die wichtigsten Arbeiten über einzelne Abtheilungen sind unten citirt.

Streckung innerer Gewebemassen, durch Verflüssigung gewisser Partien und Zerreissung äusserer Schichten (Peridien) zur Zeit der Fruchtreife und zum Zweck der Sporenaussaat, oft höchst auffallende, im Pflanzenreich sonst unerhörte Gestalten hervorgebracht (Clathrus, Phallus, Geaster, Crucibulum).

Der gesammte Entwickelungsprocess eines Pilzes gliedert sich, mag er aus einer verzweigten Hyphe oder einer Hyphengesellschaft bestehen, in zwei Abschnitte: aus der Spore wird zuerst unmittelbar (oder durch Vermittelung eines Promyceliums) ein Mycelium erzeugt, aus welchem später die Fruchtträger hervorgehen.

Das Mycelium kriecht, aus den Keimhyphen hervorgehend und vielfach verzweigt, in oder auf dem ernährenden Substrat herum, aus welchem es die nutzbaren Stoffe aufsammelt; in vielen Fällen bestehen seine Verzweigungen aus einfachen Hyphenästen, die sich zuweilen hautartig vereinigen (Penicillium auf Flüssigkeiten); bei den Pilzen mit grossem compactem Fruchtkörper bestehen die Verzweigungen des Myceliums oft aus dickeren Strängen, deren jeder aus zahlreichen gleichlaufenden Hyphen zusammengesetzt ist (Phallus, Sphaerobolus, Agaricus campestris u. a.). Nicht selten anastomisiren die Myceliumzweige unter einander, im ersten Fall durch eine Art Copulation der Hyphen, im anderen Fall durch Aufnahme der Hyphen eines Astes zwischen die Hyphen eines anderen. — Diese Mycelien können nun kürzere oder längere Zeit leben (oft Jahre lang), sie können nur einmal oder zu wiederholten Malen Fruchtträger erzeugen (monocarpisch oder polycarpisch sein). Bei den haplomycetischen Formen sind die Fruchtträger einfache Hyphenzweige, welche oft aus dem Substrat hervortreten, bei den übrigen Pilzen erscheinen sie als knäuelartige Anhäufungen der Myceliumzweige an bestimmten Puncten, die sich dann selbständig in der mannigfaltigsten Weise weiter entwickeln, entweder im Subtrat verbleibend (Trüffeln) oder über dieses emporwachsend. In manchen Fällen treibt der junge Fruchtkörper selbst wieder Hyphen, welche in das Substrat eindringend, ein secundäres Mycelium darstellen.

Eine besondere Form der Mycelien sind die Sclerotien, die man früher für eine besondere Abtheilung selbständiger Pilzformen hielt; sie stellen knollenförmige Körper dar und sind nicht einer bestimmten systematischen Gruppe von Pilzen eigen, sondern kommen, der specifischen Lebensweise entsprechend, bei Arten der verschiedensten Gruppen vor, ähnlich wie Zwiebeln und Knollen bei den Phanerogamen. Die Sclerotien entstehen aus gewöhnlichen Mycelien durch eine dichte Verflechtung von Hyphen, es sind harte Körper von bestimmter Form, deren äussere Schicht meist als Pseudoparenchym entwickelt, eine Art Schale oder Haut bildet. Sie finden sich je nach dem Wohnort des Pilzes auf oder in Pflanzentheilen, z. B. abgefallenen Blättern, oder im Boden und machen eine Ruheperiode durch, nach welcher sie Fruchtkörper erzeugen und indem diese sich von ihrer Substanz ernähren, zu Grunde gehen.

Besteht der aus dem Mycelium hervorgehende Fruchtträger aus einer einfachen oder verzweigten Hyphe, so trägt diese am Ende ihrer Verzweigungen die Sporen oder nach Umständen die Geschlechtsorgane; ist der Fruchtträger aus zahlreichen Hyphen zusammengesetzt, so treten die sporenbildenden Hyphenzweige dicht neben einander auf und bilden flächenartige Ausbreitungen, die man Hymenien nennt; die einzelnen Fruchtzweige stehen senkrecht auf der

Hymenialfläche. Je nachdem das Hymenium sich auf der Oberfläche oder im Innern des Fruchtkörpers bildet, wird dieser als gymnocarp oder angiocarp bezeichnet. Die Hymenialflächen sind gewöhnlich sehr ausgedehnt, ihre Form für bestimmte Pilzgruppen höchst charakteristisch (siehe unten Gastromyceten, Hymenomyceten, Discomyceten). In den Hymenien entstehen immer nur ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen, die Sporen, was indessen nicht ausschliesst, dass der hymenientragende Körper selbst das Product einer geschlechtlichen Function sei (Peziza).

Die Fortpflanzung der Pilze ist noch mannigfaltiger als die der Algen; bei denjenigen Arten, deren Entwickelungskreis vollständig bekannt ist, findet geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung statt, oder die letztere wird durch Conjugation vertreten. Wo bisher keine geschlechtliche Fortpflanzung und keine Conjugation beobachtet wurde, da darf man annehmen, dass die Kenntniss der Entwickelungsreihen noch lückenhaft ist, dass vielleicht Formen, die man bisher für selbständige hielt, nur Glieder eines Generationswechsels sind. Das Eingreifen der verschiedenen Fortpflanzungsweisen in den ganzen Entwickelungsgang und in die ganze Lebensweise der einzelnen Species ist aber so verschieden, dass sie eine allgemeine zusammenfassende Darstellung nicht gestattet (vergl. die Beispiele weiter unten). Wichtig ist es, hervorzuheben, dass in einigen Fällen bereits festgestellt wurde, dass die grossen Fruchtkörper unmittelbar aus einer geschlechtlichen Function, welche am Mycelium stattfindet, hervorgehen, so dass das Mycelium die erste geschlechtliche, der Fruchtkörper die zweite ungeschlechtliche Generation darstellt (Peziza, Erysiphe). Bei den Phycomyceten ist dagegen das Product der geschlechtlichen Function eine Dauerzelle (Oospore, Zygospore) ähnlich wie bei den meisten Algen, während die Fortpflanzung der Pezizen und Erysiphen eher an die der Florideen erinnert. Die ungeschlechtlich erzeugten Sporen sind ihrer Entstehung und Form nach sehr verschieden, und bei vielen Pilzarten sind bereits zwei, drei, selbst vier verschiedene Sporenformen innerhalb eines Entwickelungskreises beobachtet worden. Da auch diese Verhältnisse nur an Beispielen sich klar machen lassen, so soll einstweilen nur das für die Nomenclatur Wichtigste hervorgehoben werden. — Bei mehreren Phycomyceten werden Schwärmsporen gebildet, die aber allen übrigen Pilzen fehlen. Die unbeweglichen Sporen werden entweder einfach am Ende eines Hyphenzweiges, den man als Basidium bezeichnet, abgegliedert, und diese Abgliederung kann sich öfter wiederholen, so dass ein Basidium eine Sporenkette (Conidienkette) erzeugt, oder die Sporen sprossen aus dem Basidium als kurze, anschwellende, sich abgliedernde Zweiglein hervor, entweder nach einander oder simultan (in diesem Falle meist zu zwei, vier oder mehr). Diese Sporenbildungen beruhen in letzter Instanz auf Zweitheilung des Basidiums; wesentlich verschieden von diesen Basidiosporen [1]) sind die Ascosporen, welche durch freie Zellbildung im Protoplasma der schlauchartig angeschwollenen Endzelle (Ascus) eines Hyphenzweiges entstehen; mit der Ausbildung der Sporen und ihrer Entleerung geht der Ascus zu Grunde. Sowohl die Basidiosporen als die Ascosporen, die übrigens oft beide im Entwickelungskreis

---

1) In diese Kategorie gehören auch die Spermatien, sehr kleine, sporenähnliche Gebilde, die meist in grosser Menge bei Uredineen und Ascomyceten erzeugt werden, deren Function aber noch unbekannt ist.

einer Species auftreten, können durch nachträgliche (oft früh eintretende) Theilung in mehrere Fächer zerfallen, also mehrzellig werden; solche aus Zellreihen oder Zellkörpern bestehende Sporen werden als zusammengesetzte oder septirte Sporen bezeichnet; gewöhnlich ist jede einzelne Theilzelle einer solchen keimungsfähig und kann daher Theilspore (Merispora De Bary) genannt werden. Ausserdem kommt Bildung von Brutkörnern nicht selten vor, indem einzelne Hyphenzweige durch wiederholte Quertheilung in eine Reihe von Zellen zerfallen, welche keimfähig sind. Die Hefe endlich, deren morphologische Bedeutung noch unbekannt ist, besteht aus rundlichen Zellen, die auseinander hervorsprossend und sich isolirend, als einzellige Pflanzen fortleben.

Die Lebensweise der Pilze wird in allen wichtigeren Zügen durch die Thatsache beherrscht, dass sie des Chlorophylls entbehren, also nicht assimiliren, sondern darauf angewiesen sind, die assimilirten, kohlehaltigen Verbindungen anderer Organismen in sich aufzunehmen. Diess thun sie entweder, indem ihre Mycelien im Boden die erst theilweise zersetzten Ueberreste von Thier- und Pflanzenkörpern aufsammeln, oder sie wachsen auf und in Excrementen, oder sie sind Schmarotzer; in diesem Falle können sie auf lebenden Pflanzen und Thieren sich ansiedeln und in diese eindringend sie tödten, zu ihrer weiteren Zersetzung beitragen, oder ihr Einfluss auf den Wirth ist ein minder ungünstiger; sie bedingen dann an den Pflanzen, deren Gewebe sie bewohnen, eigenthümliche Degenerationen (Aecidium elatinae veranlasst so z. B. die sogen. Hexenbesen der Weisstanne: De Bary, in Bot. Zeitg. 1867). Der Parasitismus der Pilze durchläuft alle Grade bis zu den äussersten Extremen[1]), manche von ihnen wohnen ganz und gar im Gewebe von Pflanzen und Thieren, manche leben parasitisch auf anderen Pilzen[2]). Da sie bei dem Mangel des Chlorophylls auch des Lichtes zu ihrer Ernährung nicht bedürfen, so können sie, wenn nicht die Sporenaussaat oder bestimmte Wachsthumsvorgänge es anders verlangen, auch in dichter Finsterniss alle Entwickelungsstufen durchmachen, so die Trüffeln und zahlreiche andere unterirdische Pilze. Manche jedoch bedürfen des Lichts zu ihrer morphologischen Ausbildung und bringen ohne seinen Einfluss keine Fruchtkörper hervor, während das Mycelium im Finstern üppig vegetirt (Rhizomorpha und viele andere).

Bezüglich der Stoffbildung zeigen die Pilze ausnahmslos die eine Eigenthümlichkeit, dass sie niemals Amylum bilden; mit ihrem Chlorophyllmangel hängt diess aber nicht unmittelbar zusammen, da phanerogamische Schmarotzer, wie Cuscuta, Orobanche u. a. ebenfalls kein Chlorophyll, aber viel Stärke bilden. Auch andere grobkörnige Bildungen sind in ihren Zellen selten. Der sehr häufig von den Pilzen aufgesammelte Kalk wird als kleesaurer Kalk fast immer auf der Oberfläche der Hyphen in kleinen krystallinischen Körnchen abgelagert.

Die Zellhaut der Hyphen ist gewöhnlich nicht fähig durch Iod oder durch Iod und Schwefelsäure, Clorzinkjod gebläut zu werden, doch sind die Fälle, wo diess möglich ist, nicht selten (De Bary l. c., p. 7). Gewöhnlich ist die Haut dünn, glatt, ohne erkennbare Schichten- und Schalenbildung; letztere tritt aber an den Sporen, zumal den Dauersporen, hervor, insofern sie ein Exosporium bilden,

---

1) Man vergl. unten das über die Flechten Gesagte.
2) Ueber die Heteröcie, eine besondere Form des Parasitismus siehe unten sub II.

welches von dem Endosporium bei der Keimung durchbrochen wird. Die Asci der Pyrenomyceten differenziren sich oft in eine äussere feste und eine innere quellende Schicht. Die Haut ist häufig dunkel gefärbt, aber selten oder vielleicht niemals wirklich verholzt; gewöhnlich ist sie zähe, selten hart und spröde. Eine wichtige Rolle spielt auch bei den Pilzen die Schleimbildung durch Erweichung und Quellung äusserer Hautschichten der Hyphen; entweder findet diess an allen Hyphen eines Pilzkörpers statt, wodurch dieser gallertartig erscheint, so z. B. bei den Tremellen, oder es werden einzelne Portionen oder Schichten eines grösseren Hyphencomplexes nachträglich in diese Schleimbildung hineingezogen, worauf die bereits erwähnte innere Gliederung vieler Gastromyceten beruht. Selbst an den Sporen kommt diese Schleimbildung vor, so dass die Aussaat in Form eines abtropfenden, sporenhaltigen Schleimes stattfindet (Sphacelia, Phallus). Häufig aber fallen die Sporen trocken ab, oder sie werden einzeln oder in Masse ausgestossen, oder fortgeschleudert (Pilobolus, Ascobolus, Sphaerobolus).

Seit den Arbeiten Tulasne's, De Bary's, Woronin's und anderer ist die systematische Gruppirung der Pilze, ähnlich wie die der Algen, in einer vollständigen Umbildung begriffen. Ganze Abtheilungen von Gattungen früherer Systeme sind als blosse Entwickelungsglieder im Generationswechsel anderer Formen erkannt worden, und vielen scheinbaren Species und Gattungen droht dasselbe Schicksal. Einstweilen ist die von De Bary vorgeschlagene Eintheilung, welche dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft entspricht, beizubehalten; die Classe der Pilze gliedert sich demnach in folgende Gruppen:

I. Phycomyceten.
- Saprolegnieen.
- Peronosporeen.
- Mucorineen.

II. Hypodermier.
- Uredineen.
- Ustilagineen.

III. Basidiomyceten.
- Tremellineen.
- Hymenomyceten.
- Gastromyceten.

IV. Ascomyceten.
- Protomyces (?).
- Tuberaceen.
- Onygeneen.
- Pyrenomyceten.
- Discomyceten.

Der Charakter jeder wichtigeren Abtheilung soll im Folgenden an ein bis zwei Beispielen erläutert werden.

I. Phycomyceten; sie ähneln in ihren morphologischen Verhältnissen den Vaucheriaceen; die Saprolegnieen und Peronosporeen bilden am Ende der Schlauchzweige kugelige Oogonien, in deren jedem ein oder mehr Oosporen durch Befruchtung entstehen. Bei 1) den *Saprolegnieen* [1]), welche meist auf in Wasser faulenden Insectenkörpern wachsen, findet ein Generationswechsel zwischen den zuerst auftretenden, sich mehrfach wiederholenden ungeschlechtlichen Individuen, welche Schwärmsporen bilden, und den geschlechtlichen statt; diese sind entweder monöcisch und die Befruchtung wird dann durch Antheridienzweige bewirkt, welche in das Oogonium hineinwachsen, indem sie dessen Wand durchbohren, oder

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I. p. 289, Bd. II. p. 205.

es sind für diesen Zweck Löcher in der Oogonienwand schon vorher gebildet; oder die geschlechtliche Generation ist diöcisch; in diesem Falle bildet die männliche Pflanze schwärmende Spermatozoiden. Fig. 8 und 9 in § 3 des ersten Buches wird das Wesentliche der Zoosporen- und Oosporenbildung hinreichend erläutern. Die Oosporen keimen direct nach Verlauf einer Ruheperiode. — 2) Die *Peronosporeen* [1]) leben im Inneren von Phanerogamen, indem die Zweige ihres einzelligen Myceliums zwischen den Gewebezellen fortwachsen, denen sie durch besondere Saugorgane (Haustorien) ihre Nahrung entziehen (Fig. 168 *A*, *h*). Das Mycelium erzeugt zuerst geschlechtslose Fruchtzweige, welche über die Oberfläche hervortreten; bei Peronospora kommen sie aus den Spaltöffnungen und verzweigen sich baumförmig; bei Cystopus sind sie keulig (Fig. 168 *B*) und dichtgedrängt, unter der Epidermis ein Hymenium bildend. Die abgegliederten Conidien sind bei manchen Peronosporen einfache Sporen, bei anderen (Per. infestans) und allen Cystopusarten sind die Conidien nicht unmittelbar keimfähig, sondern entwickeln, in Berührung mit Wasser (Thautropfen, Regen), mehrere Zoosporen (Fig. 168 *C*, *D*, *E*, *F*). Bei manchen Cystopusarten ist das Endglied jeder Conidienreihe unmittelbar keimfähig. — Die Zoosporen von Peronospora infestans legen sich nach dem Schwärmen auf der Cuticula der Nährpflanze fest, umgeben sich mit dünner Haut und bohren ein feines Loch durch die äussere Epidermiswand des Wirthes (Fig. 168 *H* bei *sp*), durch welches der Keimschlauch mit dem ganzen Protoplasma der Zoospore in die Epidermiszelle eindringt, um, diese nochmals durchbohrend, in die Intercellularräume zu gelangen; die Zoosporen von Cystopus (candidus) legen sich in der Nähe der Spaltöffnungen fest und treiben ihren Keimschlauch in den Porus derselben, also direct in die Intercellularräume hinein, aber der Schlauch entwickelt sich ausschliesslich dann zu einem Mycelium, wenn die Aussaat auf den (grünen) Cotyledonen der Nährpflanze (Lepidium sativum, Capsella) stattgefunden hat. — Ist das Mycelium einmal im Parenchym des Wirthes constituirt, so wächst es in diesem fort, verbreitet sich endlich oft durch die ganze Pflanze, um an verschiedenen Stellen des Stengels, der Blätter oder Inflorescenzen

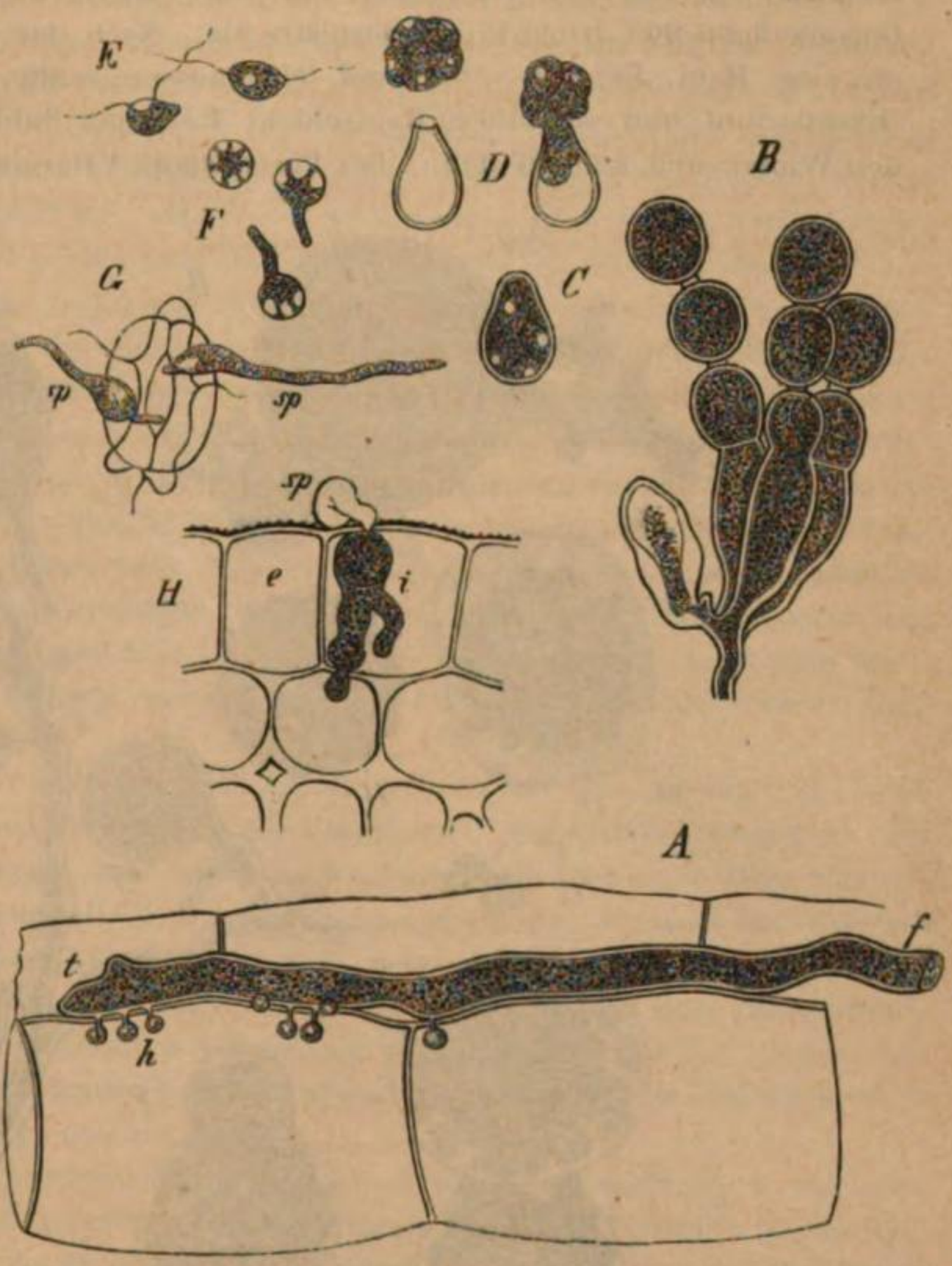


Fig. 168. Cystopus candidus (*H* Peronospora infestans) nach De Bary (400). *A* Myceliumzweig an der Spitze *t* fortwachsend mit Haustorien *h* zwischen den Markzellen von Lepidium sativum; *B* Conidientragender Zweig des Mycelium; *C*, *E* Schwärmsporenbildung aus Conidien; *F* keimende Schwärmer; *G* solche auf einer Spaltöffnung keimend; *H* durch die Epidermis eines Kartoffelstengels sich einbohrend.

1) De Bary l. c. p. 176 und Ann. des sc. nat. 4. Série. T. XX.

die conidientragenden Zweige hervorzustrecken; auf diese Weise kann das (einzellige) Mycelium auch überwintern, bei Peronospora infestans z. B. innerhalb der Kartoffelknollen, um im nächsten Frühjahr in den Keimtrieben sich weiter zu entwickeln. — Die Sexualorgane der Peronosporen entwickeln sich im Inneren des Gewebes der Nährpflanze; kugelig anschwellende Zweigenden des Myceliums gestalten sich zu Oogonien (Fig. 160 *A*, *og*), in deren jedem aus einem bestimmten Theil des Protoplasmas eine Eikugel entsteht (*B*, *os*); von einem anderen Myceliumaste her wächst ein Zweig dem Oogonium entgegen, legt sich anschwellend dicht an, und indem sich der dickere Theil durch eine Querwand (ähnlich wie das Oogonium selbst) absondert, bildet er sich zum Antheridium aus; sobald die Oosphaere gebildet ist, bohrt sich ein feiner Zweig des Antheridiums (*B*, *an*) durch die Oogonienhaut und dringt in die Oosphäre ein. Nach der Befruchtung umgiebt sich diese mit einer Haut, die, sich verdickend, eine äussere rauhe, buckelige, dunkelbraune Schale (Exosporium) und eine innere Hautschicht (Endospor) bildet. — Diese Oosporen überdauern den Winter und keimen dann, bei Peronospora Valerianellae auf feuchtem Boden einen

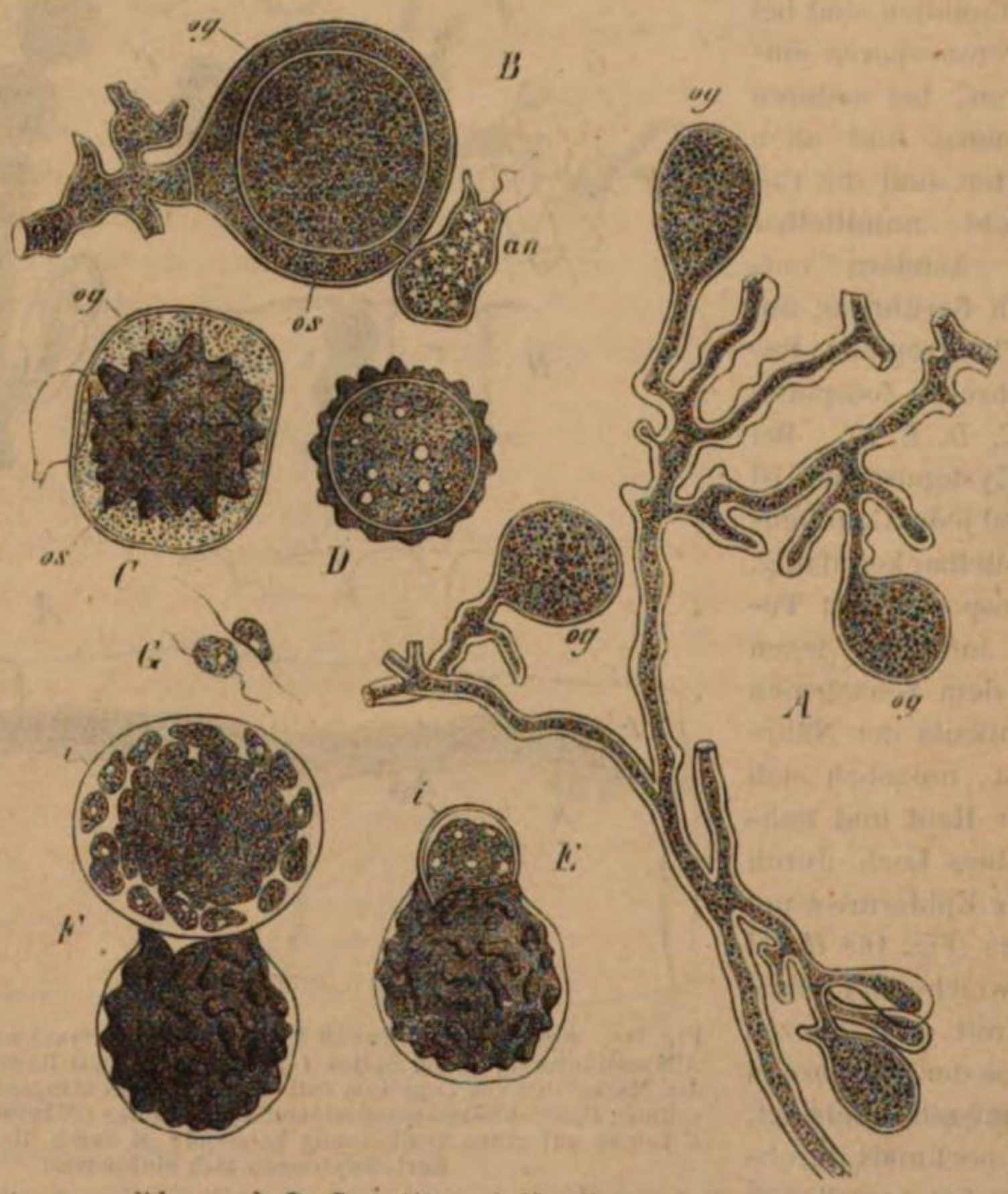


Fig. 169. Cystopus candidus nach De Bary (400); *A* Mycelium mit jungen Oogonien; *B* Oogonium *og* mit Oosphaere *os* und Antheridium *an*; *C* reifes Oogonium, *D* reife Oospore; *E*, *F*, *G* Schwärmsporenbildung aus Oosporen; *i* Endospor.

Myceliumschlauch bildend; die von Cystopus aber erzeugen Zoosporen, indem sich das Endospor (*i*) blasenartig aus dem zerreissenden Exospor hervordrängt (Fig. 169 *F*) und dann platzt, werden die Zoosporen (*G*) frei und verhalten sich genau so, wie die aus Conidien hervorgegangenen Zoosporen dieser Gattung. — 3) Von den Mucorineen mag Mucor stolonifer[1]) hier erwähnt werden; er bewohnt todte oder absterbende Pflanzentheile,

1) De Bary und Woronin, Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pilze. Frankfurt a. M. 1866, p. 25.

besonders fleischige Früchte, die durch seinen Eingriff rasch in Fäulniss übergehen. Das Mycelium bildet 1—3 Centimeter lange, über das Substrat hinkriechende stolonenähnliche Schläuche, die sich durch wurzelähnliche Zweige, später Querwände bildend, jenem dicht anlegen, während aufsteigende Zweige von 2—3 Millim. Höhe zu Sporangienträgern werden; das Ende der letzteren schwillt kugelig an und füllt sich mit Protoplasma, eine Querwand, welche diese Anschwellung von dem Schlauchträger trennt, wölbt sich convex hoch hinauf in den Raum des Sporangiums, in welchem nun zahlreiche kleine Sporen entstehen; diese werden durch Zerfallen der Wandung frei und keimen nur auf einer ernährungsfähigen Unterlage (nicht in reinem Wasser), indem sie sofort einen Keimschlauch treiben; doch können sie auch Monate lang im Trockenen ihre Keimfähigkeit bewahren. Erst wenn das Mycelium zahlreiche Sporangienträger erzeugt hat, beginnt unterhalb des von ihm gebildeten weissen, filzigen Geflechtes die Entstehung der Zygosporen; wo sich zwei der derben Myceliumschläuche berühren, da treibt jeder eine Aussackung, die sich der des anderen dicht anlegt. Beide wachsen so zu beträchtlicher Grösse, Keulenform annehmend, heran; dann tritt in jedem eine Querwand auf, durch welche das dicke Ende als Copulationszelle abgeschnitten wird; die eine der beiden sich breit berührenden Copulationszellen ist kleiner als die andere; dann wird die sie trennende Wand aufgelöst, die beiden Zellen verwachsen in eine einzige Zelle (Zygospore), die sich noch vergrössert (bis $^1/_5$ Mill.) und die Form einer an den beiden Tragzellen abgeplatteten Kugel annimmt, deren Episporium dunkelblauschwarz und dick ist. Die Zygosporenbildung findet im Mai, Juni, Juli auf Kirschen und Beeren statt und nimmt vierundzwanzig Stunden in Anspruch. Die Keimung der Zygosporen ist bei einer anderen Art Mucor Syzygites (der fleischige Schwämme bewohnt) beobachtet, wo sie einen Keimschlauch bilden, auf welchem sich ein Fruchtträger mit ungeschlechtlichen Sporen entwickelt; diese ihrerseits erzeugen ein Mycelium, welches zuerst Zygosporen und dann wieder ungeschlechtliche Sporen bildet. Es findet also ein Generationswechsel statt. — Andere Mucorarten, wie M. Mucedo, bringen neben den kugeligen Sporenbehältern auch noch Conidien hervor.

II, Die Hypodermier. Von dieser Ordnung betrachten wir die bis jetzt am besten bekannte Puccinia graminis[1]) (aus der Familie der Uredineen); die Entwickelung zeigt hier nicht nur einen scharf ausgeprägten Generationswechsel (obgleich hier noch keine Sexualorgane bekannt sind), sondern auch die damit verbundene Heteröcie, die auch bei manchen anderen Pilzen, aber kaum so deutlich ausgesprochen, vorkommt; als Heteröcie bezeichnet nämlich De Bary die Eigenthümlichkeit, wonach bestimmte Generationen eines parasitischen Pilzes ausschliesslich auf einer bestimmten Nährpflanze oder einer Gruppe von solchen sich entwickeln, während ein anderes Entwickelungsstadium derselben Species ausschliesslich nur auf einer anderen Nährpflanze gedeiht.

Auf den Blättern von Berberis vulgaris findet man im Frühjahr angeschwollene gelbliche Stellen, zwischen deren Parenchymzellen feine Myceliumfäden dichte Geflechte bilden (Fig. 170 *A* und *I* die zwischen den Zellen liegende hier punctirte Substanz); in diesen angeschwollenen Stellen finden sich zweierlei Fructificationen, die Spermogonien, welche etwas früher auftreten, und die Aecidien. Die Spermogonien (*I, sp*) sind urnenförmige Behälter von einer Hyphenschicht als Hülle umschlossen; haarähnliche Fäden, welche die Höhlung auskleiden, ragen aus der Oeffnung der Spermogonien, die Epidermis des Blattes durchbrechend, pinselähnlich hervor; der Grund der Spermogonien ist mit kurzen Hyphenzweigen bedeckt, deren Enden zahlreiche, sehr kleine, sporenähnliche Körnchen, die Spermatien, abschnüren. Die zweite Fruchtform ist viel grösser und wurde früher für eine eigene Pilzgattung, Aecidium, gehalten, deren Name jetzt aber zur Bezeichnung einer bestimmten Fruchtform im Entwickelungskreise der Puccinia verwendet wird; diese Aecidiumfrüchte, welche demselben Mycelium wie die Spermogonien entstammen, sind anfangs unter der

---

1) De Bary in Monatsber. der königl. Akad. der Wiss. in Berlin 1865; 12. Januar. — Rees, die Rostpilze der deutschen Coniferen, Halle 1869.

Epidermis des Blattes gelegen, wo sie einen knolligen, parenchymähnlichen Körper darstellen (*A*), der ebenfalls von einer Hülle feiner Hyphen umgeben ist. Im entwickelten Zustande durchbricht die Aecidiumfrucht die Blattepidermis und bildet einen offenen Becher, dessen Wandung (Peridie *p*) aus einer Schicht hexagonaler Zellen besteht, die reihenweise geordnet sind und an der Basis des Bechers von basidienartigen Hyphenzweigen erzeugt werden. Der Grund des Bechers wird von einem Hymenium eingenommen, dessen Hyphen ihre Spitzen nach aussen kehren und beständig neue conidienartige Sporen abschnüren, die durch gegenseitigen Druck anfangs polyëdrisch, sich später abrunden und an der Oeffnung des Bechers auseinanderfallen *(I, a)*; die Peridie selbst erscheint als eine peripherische Schicht derartiger Sporen, die aber verbunden bleiben; sie sowohl wie die Sporen enthalten rothe Körnchen. — Die auf den Berberisblättern erzeugten Aecidiensporen entwickeln nur dann ein Mycelium, wenn die Keimung auf der Oberfläche eines Grasblattes oder Stengels (z. B. von Triticum, Secale) stattfindet. In diesem Falle dringen die Keimschläuche durch die Poren der Spaltöffnungen ein, und das im Parenchym der Graspflanze erzeugte Mycelium erzeugt binnen 6—10 Tagen eine neue Fruchtform, die früher ebenfalls für eine eigene Pilzgattung gehalten und Uredo genannt wurde. Diese Uredofrüchte der Puccinia graminis bilden schmale, lange, rothe Wülste unter der Epidermis der Blätter und Stengel der Gräser; auf dem Mycelium erheben sich dicht gedrängte Hymenialzweige senkrecht gegen die Epidermis und erzeugen durch Abgliederung grosse, ellipsoidische Sporen (Uredosporen), deren Protoplasma rothe Körnchen enthält *(III, ur* Fig. 170). Diese Uredosporen werden nach Zerreissung der Epidermis ausgestreut und keimen nach einigen Stunden auf der Oberfläche von Gräsern *(Fig. 171 D)*; nur in diesen bilden sie neue Mycelien, aus denen in 6—10 Tagen wieder Uredofrüchte entstehen; auch die Sporen entsenden ihre Keimschläuche durch die Spaltöffnungen in's Innere. Während auf diese Weise der Pilz in seiner Uredoform während des Sommers auf Graspflanzen sich in vielen Generationen vermehrt, beginnt in den älteren Uredofrüchten die Bildung einer neuen Sporenform; es werden neben

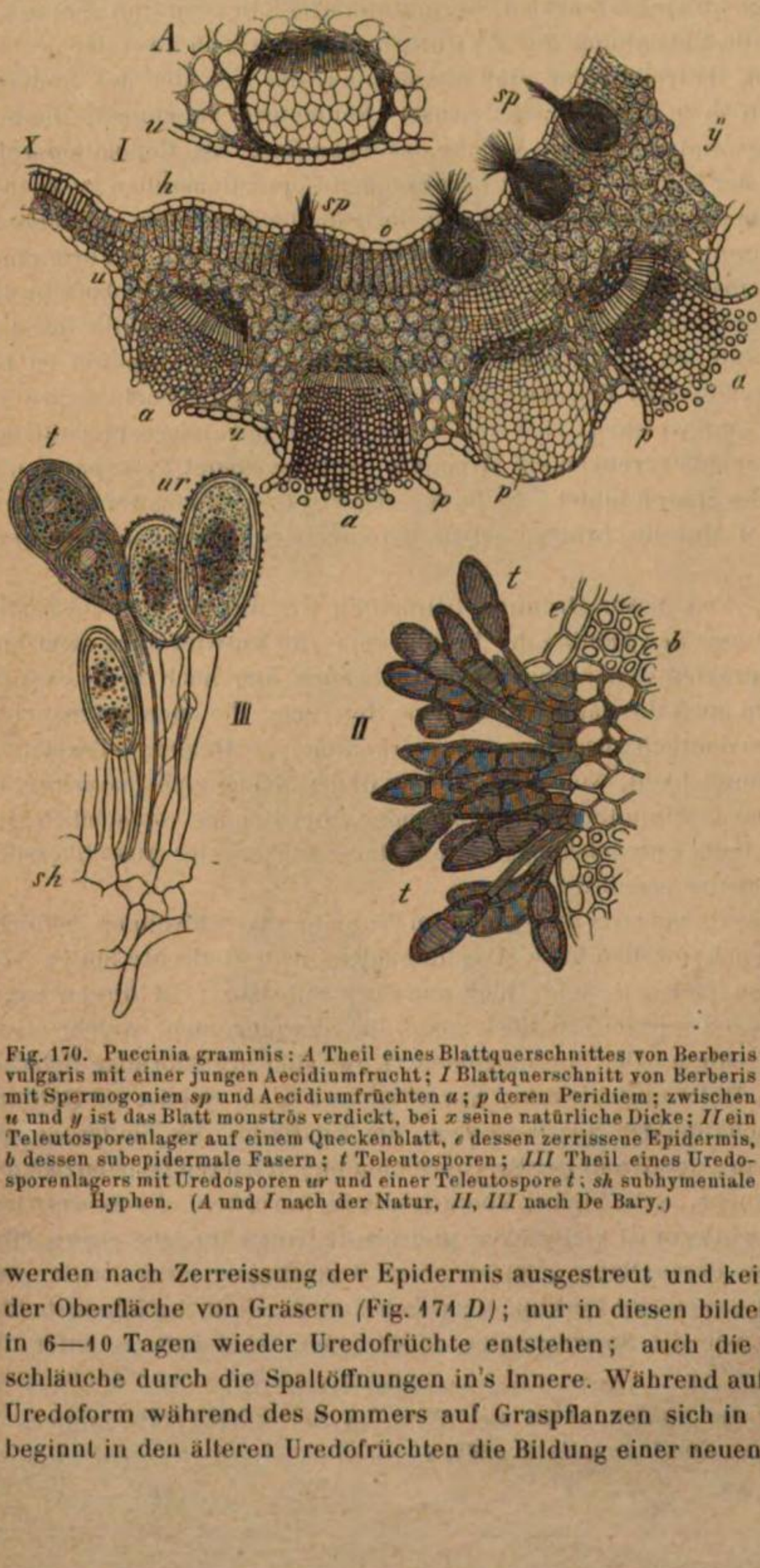


Fig. 170. Puccinia graminis: *A* Theil eines Blattquerschnittes von Berberis vulgaris mit einer jungen Aecidiumfrucht; *I* Blattquerschnitt von Berberis mit Spermogonien *sp* und Aecidiumfrüchten *a*; *p* deren Peridiem; zwischen *u* und *y* ist das Blatt monströs verdickt, bei *x* seine natürliche Dicke; *II* ein Teleutosporenlager auf einem Queckenblatt, *e* dessen zerrissene Epidermis, *b* dessen subepidermale Fasern; *t* Teleutosporen; *III* Theil eines Uredosporenlagers mit Uredosporen *ur* und einer Teleutospore *t*; *sh* subhymeniale Hyphen. (*A* und *I* nach der Natur, *II*, *III* nach De Bary.)

den rundlichen Uredosporen auch lange, zweizellige, dunkelwandige Sporen, die Teleutosporen erzeugt *(III, t)*; später hört in den Uredofrüchten die Bildung der Uredosporen ganz auf, es werden nur noch Teleutosporen gebildet *(II)*, und damit schliesst die Vegetationsperiode. Die Teleutosporen überdauern an den Grashalmen den Winter und keimen erst im Frühjahr; sie treiben aus ihren beiden Zellen kurze, septirte Keimschläuche (Fig. 171 *A, B*), an deren Endgliedern auf dünnen Zweigen sofort kleine Sporen, die Sporidien, erzeugt werden. Diese Sporidien aber entwickeln nur dann ein neues Mycelium, wenn sie auf der Oberfläche von Berberisblättern keimen; ihre Keimung unterscheidet sich aber noch von der der anderen Sporenformen dadurch, dass der Schlauch, ähnlich wie bei den Peronosporen, sich in die Epidermiszellen einbohrt *(C, sp* und *i)*, diese durchsetzend in's Parenchym gelangt und dort ein Mycelium bildet, welches die Intumescenz des Blattes, von deren Betrachtung wir ausgingen, hervorruft; dieses Mycelium erzeugt nun wieder Spermogonien und Aecidiumfrüchte. — (Wenn innerhalb dieses Generationswechsels eine Befruchtung oder eine Copulation vorkommen sollte, so würde man sie wahrscheinlich an dem Mycelium im Berberisblatt zu suchen haben, so dass die Aecidiumfrüchte das Resultat derselben wären).

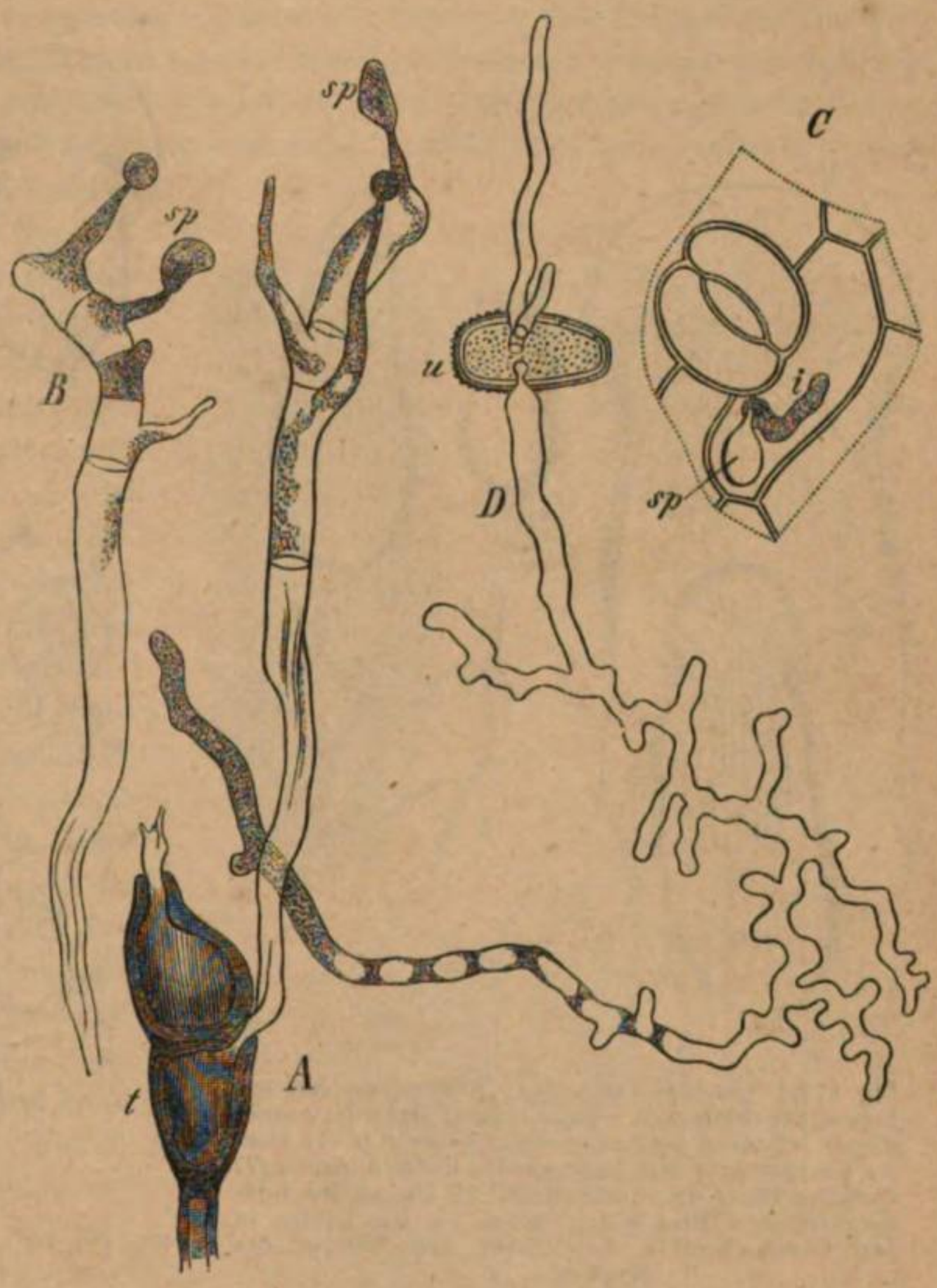


Fig. 171. Puccinia graminis; *A* keimende Teleutospore *t*, deren Promycelium die Sporidien *sp* bildet; *B* ein Promycelium (nach Tulasne); *C* ein Stück Epidermis der unteren Blattfläche von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie *sp*, *i* der eingedrungene Schlauch derselben; *D* eine keimende Uredospore 14 Stunden nach der Aussaat (nach De Bary l. c.).

III. Basidiomyceten. Obgleich in diese Abtheilung gerade die grössten, schönsten und stattlichsten Pilze gehören, so ist doch gerade bei ihnen der Entwickelungsgang noch sehr lückenhaft bekannt. Gegenüber dem Gestaltenreichthum im Generationswechsel der meisten übrigen Pilze, gegenüber den merkwürdigen Erscheinungen am Mycelium der Ascomyceten fällt es ungemein auf, dass hier ähnliche Verhältnisse noch nicht constatirt werden konnten; man kennt die Entstehung der meist grossen Fruchtkörper aus dem Mycelium und ihre weitere Gestaltung in ihren gröberen Zügen, man kennt die Keimung ihrer Basidiosporen; es ist aber unbekannt, welche Schicksale das Mycelium treffen, bevor es die Fruchtkörper bildet. Ich beschränke mich daher auf einige morphologische Andeutungen über die Entwickelung der letzteren bei den auffallendsten Formen der Hymenomyceten und Gastromyceten.

1) Unter den *Hymenomyceten*[1]) sind die bekanntesten und häufigsten die sogonannten Hutpilze. Das Gebilde, welches man hier gewöhnlich als den Pilz oder Schwamm bezeichnet, ist der Fruchtträger, der aus einem im Boden, Holz oder sonstwie vegetirenden Mycelium hervorsprosst. Gewöhnlich, aber nicht immer, ist der Hut gestielt; auf der Unterfläche des Hutes liegt die Hymenialschicht auf mannigfach gestalteten Vorsprüngen der Hutsubstanz; bei der Gattung Agaricus sind diese Vorsprünge zahlreiche, radial vom Stielansatz zum Hutrande laufende, senkrecht hängende Lamellen, bei Cyclomyces bilden derartige Lamellen

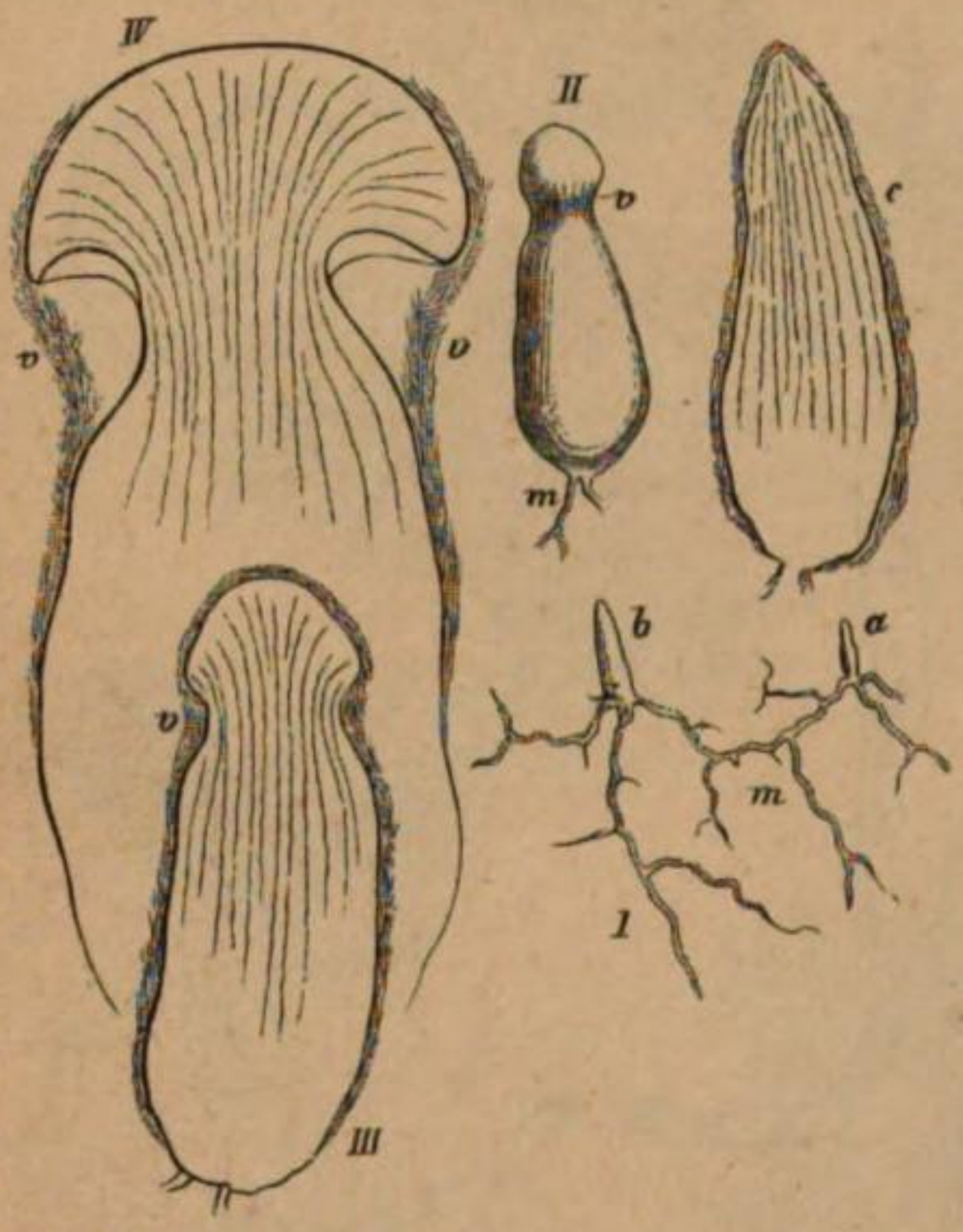


Fig. 172. Agaricus variecolor; *I* Mycelium (*m*) mit jungen Fruchtträgern *a* und *b* (natürl. Grösse); *c* einer dieser letzteren im Längsschnitt vergr.; *II* ein älterer Fruchtträger mit beginnender Hutbildung, in *III* derselbe längs durchschnitten; *IV* ein weiter fortgeschrittener Hut; *v* das Velum. — Die Linien in den Längsschnitten bezeichnen den Verlauf der Hyphen.

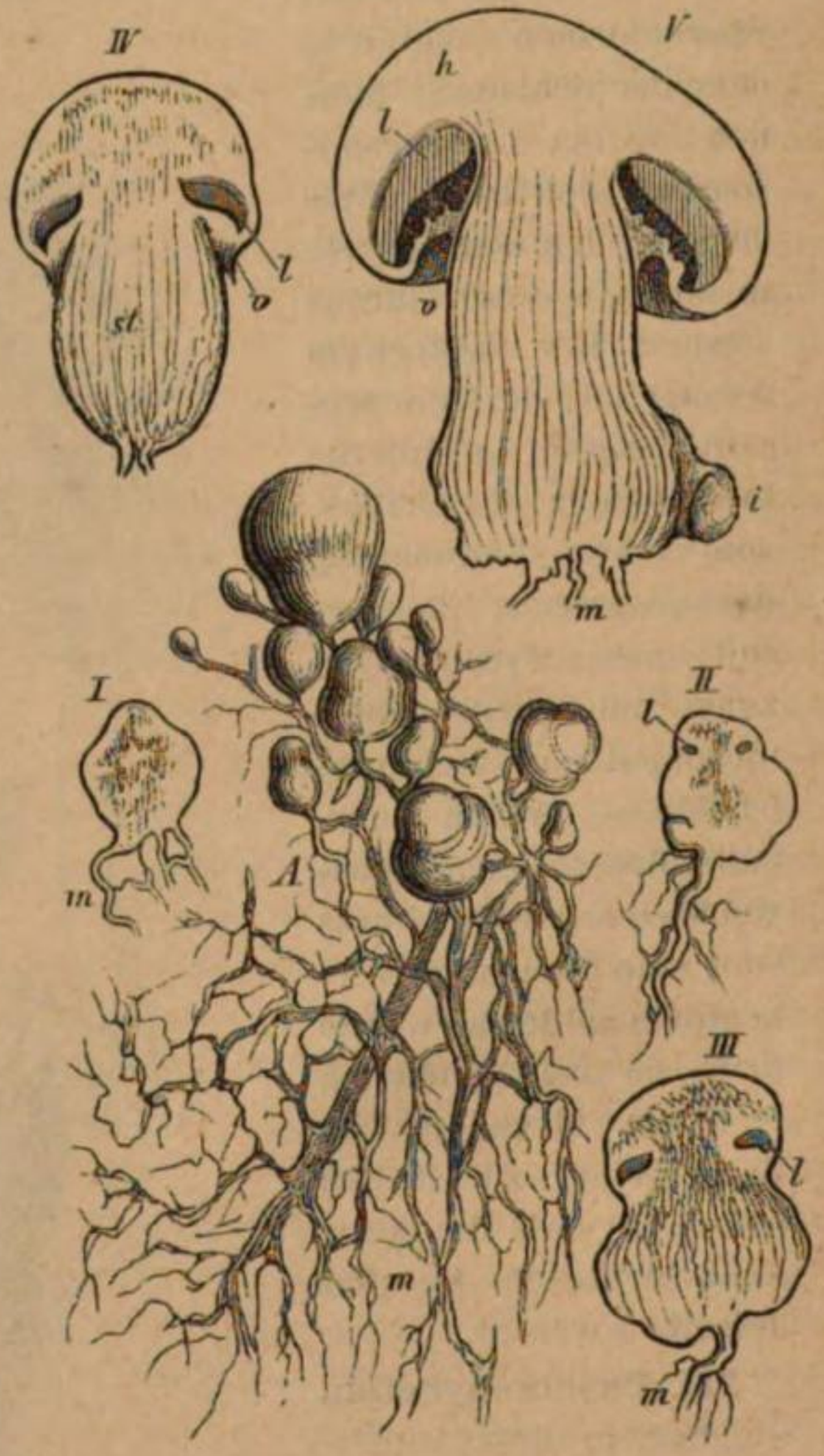


Fig. 173. Agaricus campestris, natürl. Grösse (siehe den Text).

concentrische Kreise, bei Polyporus, Daedalea sind sie netzartig unter einander verbunden, bei Boletus bilden sie dicht gedrängte senkrecht stehende Röhren, die bei Fistulina einzeln stehen; bei Hydnum ist die Unterseite des Hutes mit herabhängenden weichen Stacheln, wie mit Eiszapfen, besetzt, deren Oberfläche das Hymenium trägt u. s. w. — In vielen Fällen ist der Fruchtkörper nackt, in anderen ist die Unterseite des Hutes mit einer später zerreissenden Haut überspannt (Velum partiale), oder Hut und Stiel sind in eine solche eingehüllt (Velum universale), oder endlich bei wenigen Arten (Amanita) ist beides vorhanden. Diese Schleierbildungen hängen mit dem Gesammtwachsthum des ganzen Fruchtkörpers zusammen; die nackten Hüte sind ihrer Entstehung nach gymnocarp, die beschleierten

1) Ueber die zweifelhaften, nicht auf Basidien erzeugten Sporenformen bei einigen Hymenomyceten siehe De Bary, Morphol. und Physiol. d. Pilze p. 190.

machen den Uebergang zu den angiocarpen Fruchtkörpern der Gastromyceten [1]). — Agaricus variecolor (Fig. 172) ist gewissermassen eine Mittelbildung zwischen nacktem und mit Velum universale versehenen Hut. Der Fruchtkörper entsteht hier als ein schlanker Kegel auf dem Mycelium *(a* u. *b)*, der aus parallelen, am Gipfel fortwachsenden Hyphen besteht *(c)*; schon frühzeitig ist eine äussere Hyphenschicht vorhanden, die den ganzen Körper als lockere Hülle umgiebt; später hört das Spitzenwachsthum auf; die Hyphenzweige des Pilzes wenden sich unterhalb des Gipfels auswärts *(II, III)* und bilden so den Hut *(IV)*, dessen Rand centrifugal fortwächst; auf seiner Unterfläche treten die Lamellen hervor; indem der Hutrand sich vom Stiele entfernt, wird die lockere peripherische Hyphenschicht hier ausgespannt *(v* in *IV)* und bildet ein rudimentäres Velum universale — Ein Beispiel für die Entstehung eines gestielten Hutes mit Velum partiale bietet der bekannte Champignon (Agaricus campestris). Fig. 173 zeigt in *A* ein kleines Stück des sehr ausgebreiteten, netzartig anastomosirenden Myceliums *(m)*, aus welchem zahlreiche Fruchtkörper hervorsprossen; diese sind anfangs birnförmige solide Körper *(I)*, aus gleichartigen jungen Hyphen zusammengesetzt; schon früh weicht das Hyphengewebe unter dem Gipfel eine ringförmige Luftlücke bildend *(II, l)* aus einander; mit dem Wachsthum des ganzen Körpers vergrössert sich auch diese Lücke, deren obere Wand die Unterseite des Hutes darstellt, aus welcher die radialen Hymeniumlamellen abwärts hervorwachsen (*III*, *l*) und die Luftlücke ausfüllen. Von der Basis des Strunkes laufen die Hyphen zum Hutrande, die äussere Wand der Luftlücke bildend; das im Centrum der letzteren liegende Gewebe verlängert sich zum Stiel *(st IV)*, während der Hutrand sich immer weiter von diesem entfernt; dadurch werden die unter der die Lamellen enthaltenden Luftlücke liegenden Hyphen ausgedehnt, sie trennen sich von unten aufwärts vom Stiel und bilden nun eine Haut *(V, v)*, welche vom oberen Theile des Stiels unter den Lamellen hin zum Hutrande verläuft, in welchen hinein ihre Hyphen sich fortsetzen. Wenn endlich durch Streckung des Gewebes der Hut sich horizontal ausbreitet, so reisst die Haut (das Velum) von seinem Rande ab und hängt wie eine Manchette am Stiel herab (Vergl. auch p. 78, Fig. 67, Boletus flavidus).

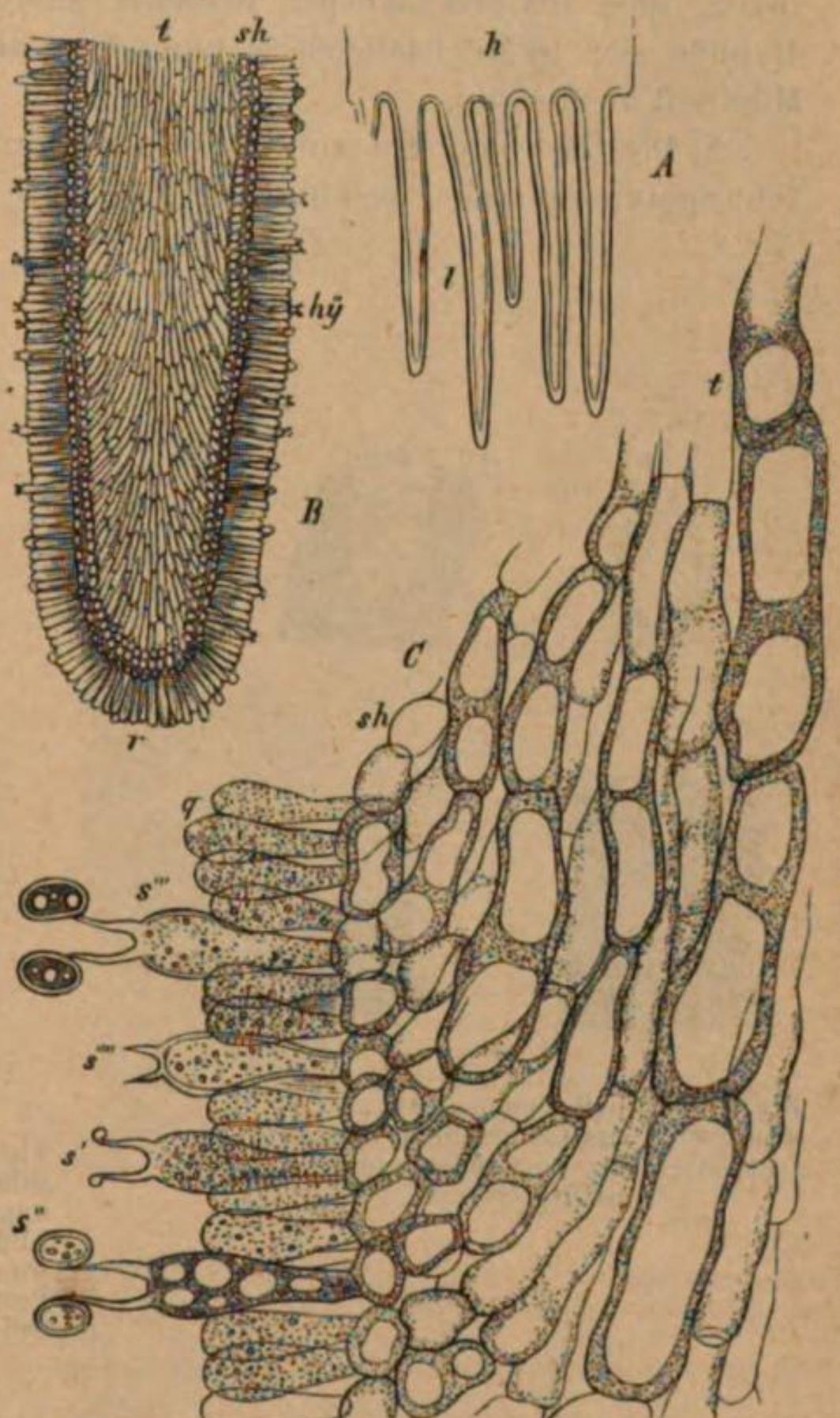


Fig. 174. Agaricus campestris, Bildung des Hymeniums, *A* u. *B* schwach vergr. *C* ein Theil von *B* 550mal vergr. Die feinpunktirte Substanz ist Protoplasma.

Das Hymenium überzieht, wie schon erwähnt, die Oberfläche der lamellenförmigen, zapfenartigen, röhrenähnlichen u. s. w. Hervorragungen der Unterseite des Hutes. Ein tangentialer Durchschnitt des letzteren giebt in allen drei Fällen beinahe dasselbe Bild, wie Fig. 174, welches nach Agaricus campestris entworfen ist; *A* zeigt ein Stück einer tangential

1) Ausführlicheres über diese Verhältnisse bei De Bary: Morphol. u. Physiol. d. Pilze, p. 16.

herausgeschnittenen Scheibe des Hutes, *h* Hutsubstanz, *l* die Lamellen; in *B* ist ein Stück einer Lamelle etwas stärker vergrössert, um den Hyphenverlauf zu zeigen; der Körper der Lamelle (die sogen. Trama *t*) besteht aus langgliederigen Zellreihen, die von der Mittelfläche aus nach der rechten und linken Fläche hin divergiren, dort werden die Hyphenglieder kurz, rund, sie bilden die subhymeniale Schicht (*sh* in *B* u. *C*); aus diesen kurzen Gliedern entspringen dicht gedrängt und senkrecht auf der Aussenfläche der Lamelle die keulenförmigen Schläuche *q*, welche zusammen die Hymenialschicht darstellen (*hy* in *B*). Viele dieser Schläuche bleiben steril und werden Paraphysen genannt, andere bilden die Sporen, es sind die Basidien. Jedes Basidium erzeugt hier nur zwei, bei anderen Hymenomyceten meist vier Sporen. Das Basidium treibt zunächst eben so viele dünne Zweige (*s'*), als Sporen entstehen sollen; jeder dieser Zweige schwillt am Ende an, diese Anschwellung vergrössert sich und wird zur Spore (*s''*; *s'''*), welche abfallend den Stiel, auf dem sie sass, zurücklässt (*s''''*).

Ueber die Gewebebildung dieser Gruppe will ich nur noch die eine Bemerkung beifügen, dass im Fruchtkörper mancher Agaricinen (Lactarius), einzelne, vielverzweigte Hyphen sich in Milchsaftgefässe umbilden, aus denen bei Verletzung grosse Massen von Milchsaft ausfliessen.

2) Die *Gastromyceten* stimmen in der Sporenbildung mit den vorigen überein (oft werden acht Sporen auf einem Basidium erzeugt), ihre Fruchtkörper sind aber sämmtlich angiocarp,

Fig. 175. Crucibulum vulgare, *A*, *B*, *C* wenig vergr. im Längsschnitt, *D* ganzer fast reifer Pilz von aussen gesehen in natürl. Grösse.

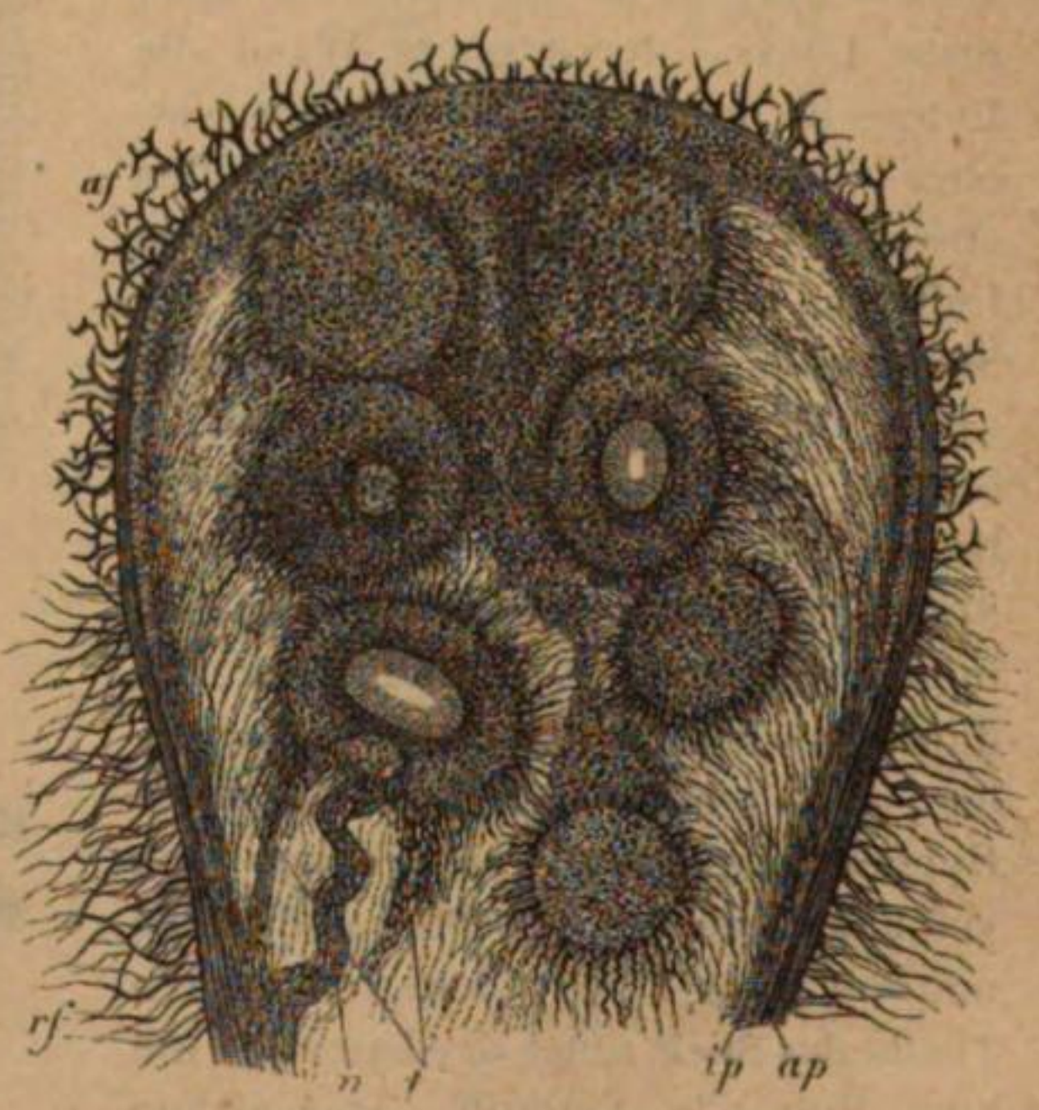


Fig. 176. Crucibulum vulgare. Oberer Theil des Längsschnitts durch einen jungen Fruchtkörper; vergr. Entspricht ungefähr *B* in Fig. 175. Der Schnitt ist im durchfallenden Licht gesehen, die dunkelen Partieen im Innern sind solche, wo sich Luft zwischen den Hyphen befindet, in den hellen Partieen hat sich zwischen den Hyphen durchsichtige, luftfreie Gallert gebildet. Was in dieser Figur hell ist, erscheint in der vorigen dunkel.

die Hymenien werden im Inneren der anfangs meist kugeligen oder doch äusserlich nicht gegliederten Fruchtkörper gebildet; durch merkwürdige Differenzirungen der Gewebeschichten und Wachsthum gewisser Hyphencomplexe aber oder durch blosses Aufspringen der äussern Schicht (Peridie) werden die Sporen ausgestreut. Das Wesen dieser Vorgänge, die in ihrer äusseren Erscheinung ungemein mannigfaltig sind, wird durch zwei Beispiele begreiflich werden. Von den zierlichen Nidularieen wähle ich das erste Beispiel, Crucibulum vulgare[1]). Das Mycelium bildet einen kleinen weissen Flocken verzweigter

1) Vergl. J. Sachs in Botan. Zeitg. 1855.

Hyphen, die oberflächlich auf Holz hinkriechen. In der Mitte des Flockens verflechten sie sich zu einem rundlichen, dichten Knötchen, der Anlage des Fruchtkörpers; durch Einschiebung neuer Hyphenzweige wächst die Kugel und nimmt nach und nach cylindrische Form an. Die äusseren Fäden des kugeligen Convoluts bilden schon frühzeitig auswärts gerichtete, verzweigte, gelbbraune Aeste, die eine dichte Behaarung darstellen. Während die Kugel sich zum Cylinder umformt, entsprossen ihr zahlreiche braune, auswärts gerichtete Fäden (175, *r f*), die eine festgeflochtene Schicht, die äussere Peridie und ausserhalb derselben eine dichte Masse radialer Haare bilden. Während sich die Zellwände dieser Theile dunkel färben, bleibt das innere Gewebe farblos (*A*), sein Scheitel verbreitert sich, die Haare treten hier auseinander, die äussere Peridie hört an der Scheitelfläche auf (Fig. 176 *ap*). Unterdessen beginnt im Inneren des Pilzes die Differenzirung des Gewebes; anfangs ist dieses aus dicht verflochtenen, vielverzweigten Hyphen gebildet, zwischen denen sich viel Luft vorfindet, wodurch das Ganze weiss erscheint. Die Differenzirung des Inneren besteht nun darin, dass gewisse Portionen des lufthaltigen Geflechtes verschleimen und luftfrei werden; zwischen den Fäden entsteht eine hyproskopische, durchsichtige Gallert, während an anderen Stellen keine solche gebildet wird. Zunächst beginnt die Verschleimung unter der Oberfläche des weissen Kerns (Fig. 175 *A*), wodurch die äussere Schicht desselben zur inneren Peridie sich umbildet, sie ist ein farbloser, aus der dunkelen, äusseren Peridie hervorragender Sack, vorzugsweise von longitudinal aufwärtslaufenden Hyphenzweigen zusammengesetzt (Fig. 176 und Fig. 177 *ip*); während diese Differenzirung von unten nach oben fortschreitet, bilden sich in einer tiefer nach innen liegenden Schicht des weissen lufthaltigen Kerns an einzelnen Puncten kleine verschleimte Areolen, von unten nach oben fortschreitend, wie alle folgenden Differenzirungen (Fig. 175 *B* und Fig. 176). Zugleich schreitet die Verschleimung von der inneren Peridie her nach innen vor und lässt um jede der zuletzt erwähnten Schleimstellen einen Hof von lufthaltigem Gewebe übrig (Fig. 176); jeder solche Hof bildet sich später durch dichte Verflechtung seiner Hyphenzweige zu einer festen zweischichtigen Hülle aus, in welcher der verschleimte Kern liegt; er mag in Ermangelung eines besseren Wortes als Sporangium bezeichnet werden. Während die Verschleimung das Centrum des Pilzes erreicht, wachsen die Sporangien zu linsenförmigen Körpern heran; schon frühe ist an der unteren äusseren Stelle jedes Sporangiums ein Schleimpunkt entstanden, der Nabelfleck des Sporangiums, von ihm aus läuft ein dichter Fadenstrang abwärts zur Peridie (der Nabelstrang *n* in Fig. 176, *ns* in Fig. 177); dieser selbst ist umgeben von einem conischen Beutel, der wie eine Tasche den Strang umgiebt (*t*); die Tasche verschleimt später erst, der Strang

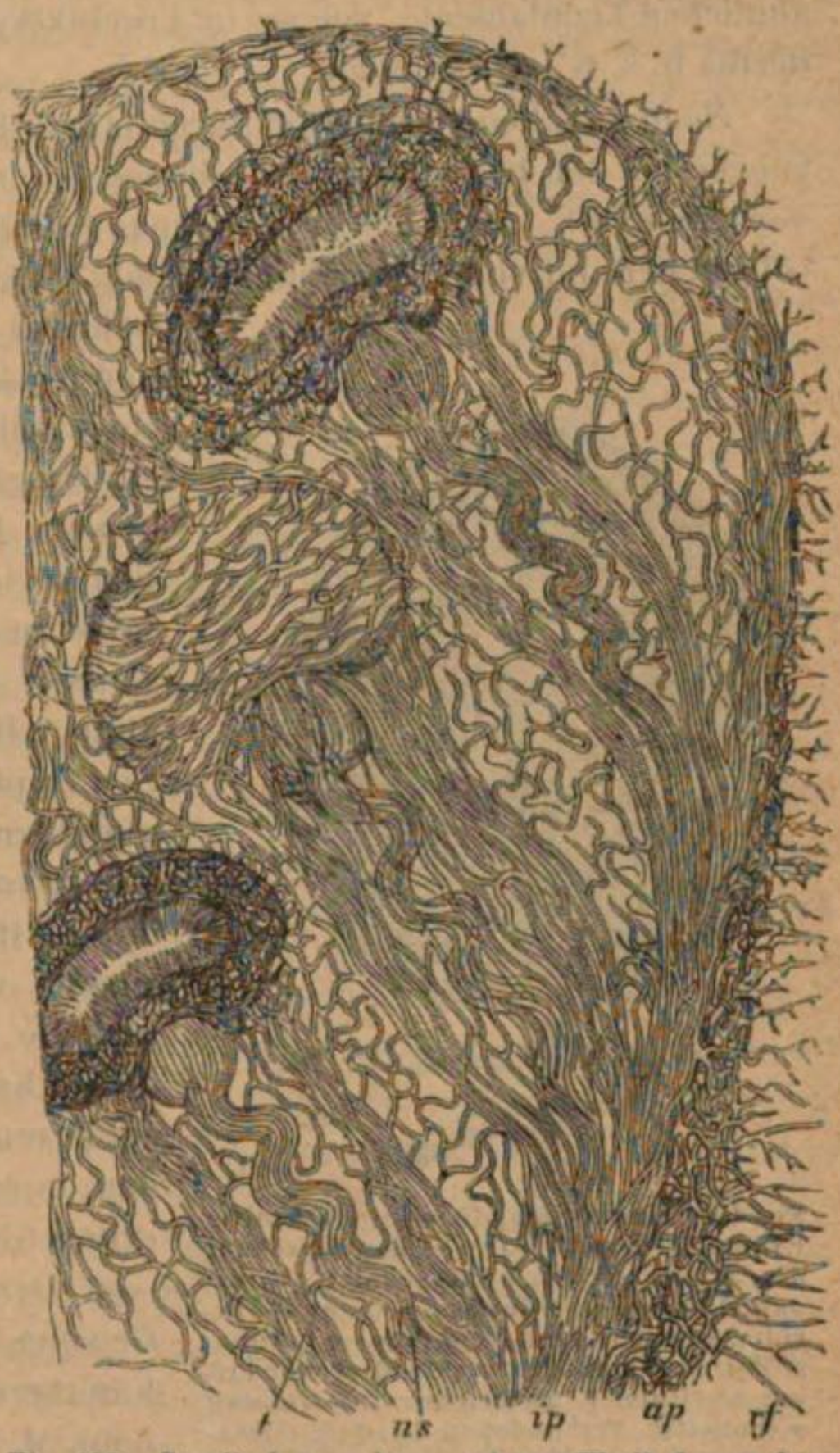


Fig. 177. Crucibulum vulgare; oberer Theil der rechten Seite eines Längschnitts durch den entwickelten Fruchtkörper, um den Fadenverlauf zu zeigen; die Zahl der Fäden ist, damit die Deutlichkeit nicht gestört werde, geringer, ihre Dicke bedeutender als der Natur entspricht.

läuft oben in die verschleimte Nabelgrube aus, wo er sich in seine hier mehr gelockerten Fäden auflöst. — Das verschleimte Gewebe im Inneren jedes Sporangiums schwindet, der Form des letzteren entsprechend wird der innere Raum linsenförmig, und aus den inneren Hyphenschichten des Sporangiums entstehen nun die das Hymenium bildenden Zweige nach innen gerichtet. Jedes Sporangium ist also innen mit einer Hymeniumschicht ausgekleidet; sie wird von Paraphysen und Basidien gebildet, welche letzteren je vier Sporen auf kleinen Stielchen bilden. — Mit zunehmender Reife des Pilzes dehnt sich der obere Theil der inneren Peridie als Epiphragma flach aus, zerreisst später und schwindet; so öffnet sich der Pilz zu einem Becher; der die Sporangien umgebende Schleim vertrocknet und jene liegen nun, von ihren Nabelsträngen, die sich befeuchtet in lange Fäden ausziehen lassen, gehalten, frei in dem von der Peridie gebildeten Becher. — Denkt man sich die Sporangien dichter beisammen und zahlreicher, ihre Wände weniger dick, so erhält man die rundlichen, zellenähnlichen Loculamente, wie sie im Fruchtkörper anderer Gastromyceten (Octaviania, Scleroderma u. s. w.) vorkommen.

Noch auffallender sind die durch innere Differenzirung der Gewebe bewirkten Veränderungen bei den Phalloideen, von denen ich nur die Hauptmomente bei Ph. impudicus hervorheben will. Auch hier ist der junge Fruchtkörper, der auf dem dicksträngigen, unterirdisch perennirenden Mycelium entsteht, anfangs ein homogenes Fadenconvolut, in welchem während des Heranwachsens die Differenzirung beginnt und fortschreitet. Hat der Körper die Grösse und Form eines Hühner- oder selbst Gänseeies erreicht, so ergiebt ein Längsschnitt das in Fig. 178 dargestellte Bild. Das Gewebe besteht jetzt aus verschiedenen Portionen, die sich in vier Gruppen eintheilen lassen: 1) Die Peridie; sie ist zusammengesetzt aus der äusseren, festen, dicken, weissen Haut *a*, einer inneren weissen, festen aber, dünnen Haut *i*, und einer dicken Schicht verschleimten Hyphengewebes *g* (Gallertschicht). — 2) Der sporenbildende Apparat, die sogen. Gleba *sp*, aussen begrenzt von der inneren Peridie *i*, innen von der festen dicken Hautschicht *t*; von dieser ragen Wände nach aussen, welche unter sich wabenartig verbunden sind und die Gleba in zahlreiche Kammern eintheilen; in diesen Kammern befinden sich die fertilen Hyphenäste, auf deren Basidien vier oder mehr Sporen gebildet werden, in grosser Zahl, so dass bei der Reife die schwarzgrüne Gleba fast allein aus Sporen zu bestehen scheint. — 3) Der Stiel oder Träger *st*; er besteht aus lufthaltigem Gewebe, welches zahlreiche enge Kammern bildet, die Kammern sind aber jetzt noch sehr eng; der Stiel ist hohl, d. h. der axile Theil seines Gewebes ist in eine zerfliessende Gallert umgewandelt; der so entstehende Canal ist bei manchen Individuen oben offen, bei anderen durch die innere Peridie geschlossen; — 4) der sogen. Napf *n*; er bildet eine niedrige breite Säule von festerem Gewebe, dessen äusserer Theil oben in die innere Peridie ausläuft; während er gleichzeitig eine erweichende Schicht zwischen den Stiel und die innere Haut der Gleba (*t*) hinaufschickt; die Basis des Napfes geht continuirlich in die äussere feste Peridie über. — In diesem Zustand erreichen die Sporen ihre Reife; zum Zweck ihrer Aussaat aber beginnt jetzt eine kräftige Ausdehnung des Trägers, *st*; die Peridie reisst am Scheitel, die Gleba löst sich von der inneren Peridie ab, indem diese bei *x* zerreisst und die Haut *t* sich unten ablöst; so wird die Gleba auf dem Gipfel des Trägers *st*

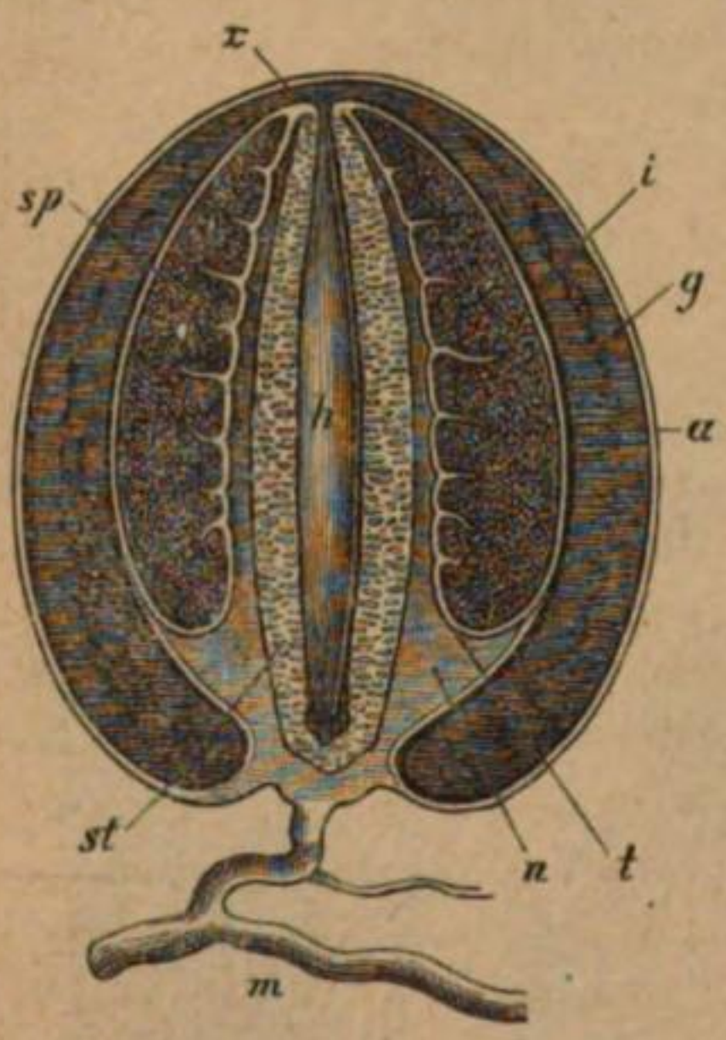


Fig. 178. Phallus impudicus, ein fast reifes Exemplar unmittelbar vor der Streckung des Stieles *st*, im Längsschnitt (1/2 der natürl. Grösse); *a* äussere Schicht der Peridie, *g* Gallert derselben, *i* innere Peridie; *st* der noch nicht gestreckte Stiel oder Träger des Hutes *t*, an welchem die weissen, wabenartig verbundenen Leisten sitzen; *sp* die schwarzgrüne Sporenmasse (Gleba); *h* Höhlung des Stieles, mit wässeriger Gallert erfüllt; *n* der Napf, in welchem die Basis des Stiels nach dessen Streckung stecken bleibt; *x* die Stelle, wo die innere peridienhaut bei Streckung des Stiels sich ablöst; *m* Myceliumstrang.

hoch über die Peridie emporgehoben, indem der Träger die Höhe von sechs bis zwölf Zoll erreicht; diese Ausdehnung wird durch Erweiterung seiner Kammern erreicht, die dem fertigen Stiel das Aussehen eines grobporösen Schwammes geben; mit seiner Verlängerung nimmt er auch in der Dicke entsprechend zu. Die Sporenmasse der Gleba tropft nun, indem ihre Hyphen zerfliessen, als dicker, zäher Schleim herab, endlich bleibt von der Gleba nur noch die mit wabenähnlichen Wänden besetzte Haut *t* übrig, welche wie eine Manchette von dem Scheitel des Stiels herabhängt und Hut genannt wird. — Die Einzelnheiten dieser Vorgänge lassen nun bei den verschiedenen Arten der Phalloideen die mannigfaltigsten Variationen zu, worüber Corda l. c. und De Bary l. c. p. 84 nachzusehen sind.

IV. Die Ascomyceten sind die formenreichste Ordnung der Pilze; mit einfachen Formen, wie Exoascus beginnend, wo jede Hyphe ihren Ascus bildet, erhebt sie sich zu den aus mächtigen Hyphencomplexen gebildeten Fruchtköpern der Trüffeln, Morcheln und Sphaeriaceen; deren innere und äussere Gliederung eine so mannigfaltige ist, dass sie eine zusammenfassende Beschreibung nicht erlaubt. Das gemeinsame Merkmal, durch welches alle diese verschiedenen Formen zusammengehalten werden, ist die ungeschlechtliche Entstehung der Sporen in Schläuchen durch freie Zellbildung. Indessen gehören die Ascosporen nur einer bestimmten Generation im Entwickelungskreis einer Species an, denn in grossen Abtheilungen der Ascomyceten kommen ausser ihnen noch Stylosporen der verschiedensten Art vor. Der Entwickelungsgang zeigt hier überhaupt eine grössere Mannigfaltigkeit innerhalb der einzelnen Species als bei den Hymenomyceten, und in einzelnen Fällen ist bereits ein bestimmt ausgesprochener Generationswechsel erkannt, insofern die Fruchtkörper, in denen die Ascosporen erzeugt werden, ihre Entstehung einem Copulations- oder Sexualact verdanken, der am Mycelium stattfindet (Erysiphe, Peziza, Ascobolus). — Des Raumes wegen beschränke ich mich auch hier darauf, nur von einigen Familien der Ordnung Beispiele näher zu besprechen.

1. Die *Tuberaceen* bilden, wie die meisten Gastromyceten (mit denen sie der Anfänger leicht verwechseln kann), rundliche, knollige, meist unterirdisch wachsende Körper, oft umgeben von dem reich verzweigten Mycelium. Ueber die erste Entstehung des Fruchtkörpers aus diesem ist Nichts bekannt, die Entwickelung des Myceliums aus der Spore noch nicht verfolgt; andere als Ascosporen sind nicht aufgefunden. Der Fruchtkörper ist immer angiocarp. Er besteht im entwickelten Zustand aus einer äusseren, mehr oder minder dicken Schale, der Peridie, welche meist eine innere und eine äussere Schicht, letztere oft mit zierlichen Protuberanzen besetzt, erkennen lässt, und einem davon umgebenen Hyphengewebe, in welchem die Asci als Zweige der Hyphen gebildet werden. — Eine sehr einfache Structur zeigt Hydnobolites; der Fruchtkörper besteht hier aus einem von dicht verflochtenen Hyphen gebildeten Gewebe, dem allenthalben zahlreiche, den Hyphenästen aufsitzende Sporenmutterzellen eingelagert sind; nur die oberflächliche Gewebeschicht stellt eine Art Peridie dar, einen zarten aus sterilen Hyphen bestehenden Flaum [1]. Bei Elaphomyces, wo die Peridie fest und höher ausgebildet ist, entspringt von dieser allenthalben ein den Innenraum durchsetzendes Geflecht dünner langgliederiger Hyphen; hier und da sind diese wohl zu grösseren, nach innen vorspringenden Platten und Strängen dichter vereinigt, eine in abgeschlossene Kammern getheilte Gleba ist jedoch nicht vorhanden; die Lücken des dünnfädigen Geflechts sind überall locker ausgefüllt von dem fruchttragenden Gewebe, Hyphen, die 2—3 mal dicker und kurzgliederig, vielfach gekrümmt und zu Knäueln verflochten sind und an ihren Zweigenden die Asci tragen. Mit der Reife wird das ganze fruchttragende Gewebe gallertartig aufgelockert, und verschwindet, das dünnfädige Geflecht bleibt als zartes Capillitium zwischen dem lockeren Sporenpulver zurück. — Bei einer anderen Gruppe unterscheidet man im Inneren eine sterile Grundmasse und zahlreiche dieser eingebettete Gruppen oder Nester fruchttragenden Gewebes, welchem die von den Zweigenden entspringenden Asci zahlreich und ordnungslos eingebettet sind. Bei Balsamia ist eine dicke

---

1) Diess und das Folgende nach De Bary: Morphol. u. Physiol. der Pilze, p. 94.

Peridie vorhanden, der Innenraum in viele eng gewundene luftführende Kammern getheilt, mittels dicker Gewebeplatten, welche von der Peridie entspringen, gleich den Kammerwänden der Hymenogastren (unter den Gastromyceten). Hier schliesst sich auch die Gattung Tuber an; die mit dem dicken Hymenium ausgekleideten Kammern sind aber sehr eng, vielfach gewunden und verzweigt. Der Durchschnitt einer Trüffel zeigt eine dunkle Grundmasse (das fertile Gewebe), in welcher zweierlei verzweigte Adern verlaufen; dunkle, welche keine Luft enthalten, von den Hauptstämmen der fruchtbaren Hyphen gebildet, sie entspringen von der Innenfläche der Peridie, und weisse, luftführende Adern, welche bis an die Aussenfläche der Peridie vortreten; das sind die erwähnten Kammern, in welche schon frühzeitig Hyphen des angrenzenden Gewebes hineinwachsen; sie werden dadurch mit einem in den Zwischenräumen der Hyphen luftführenden Gewebe erfüllt und erscheinen desshalb weiss. Die Peridie der Trüffeln stellt eine mächtige, aus Pseudoparenchym bestehende Schale dar, deren äusserste Zellwände meist braun bis schwarz gefärbt sind. —

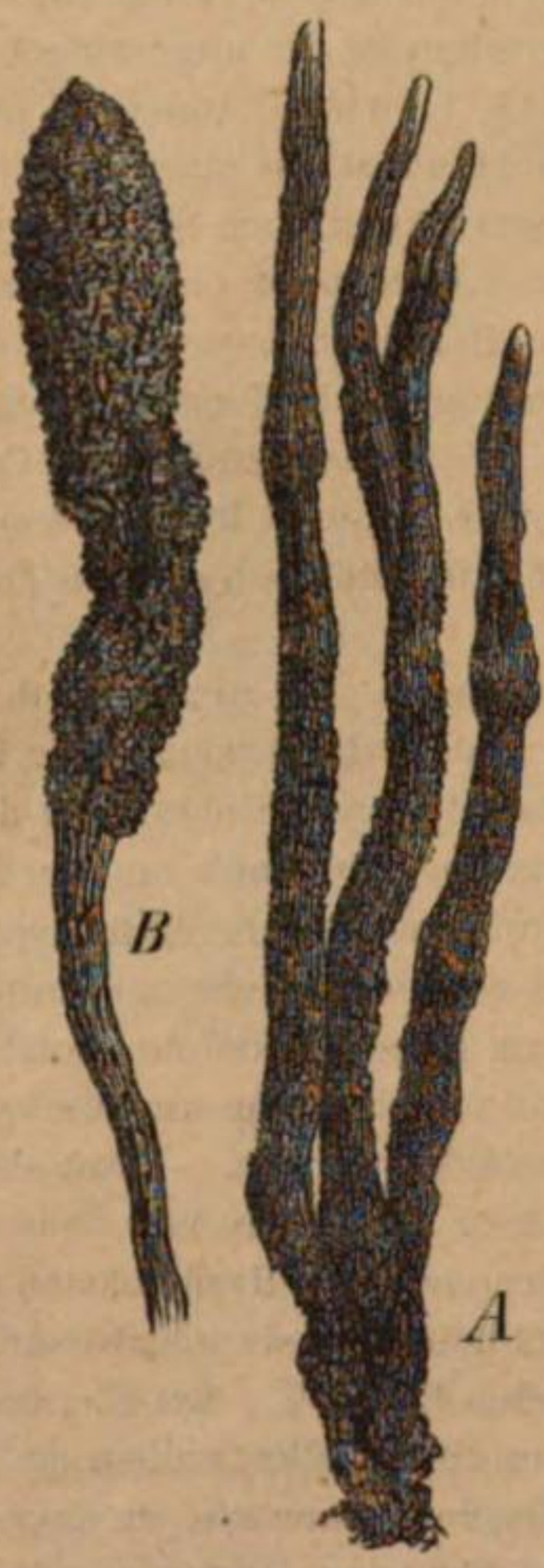


Fig. 179. Xylaria polymorpha in natürlicher Grösse; *A* verzweigtes Stroma mit Spitzenwachsthum der Aeste, deren mittlere und obere Partieen mit Conidien dicht bedeckt sind; *B* ein Perithecien bildender Zweig des Stromas; der untere sterile Theil ist dünn, der obere fertile keulig angeschwollen.

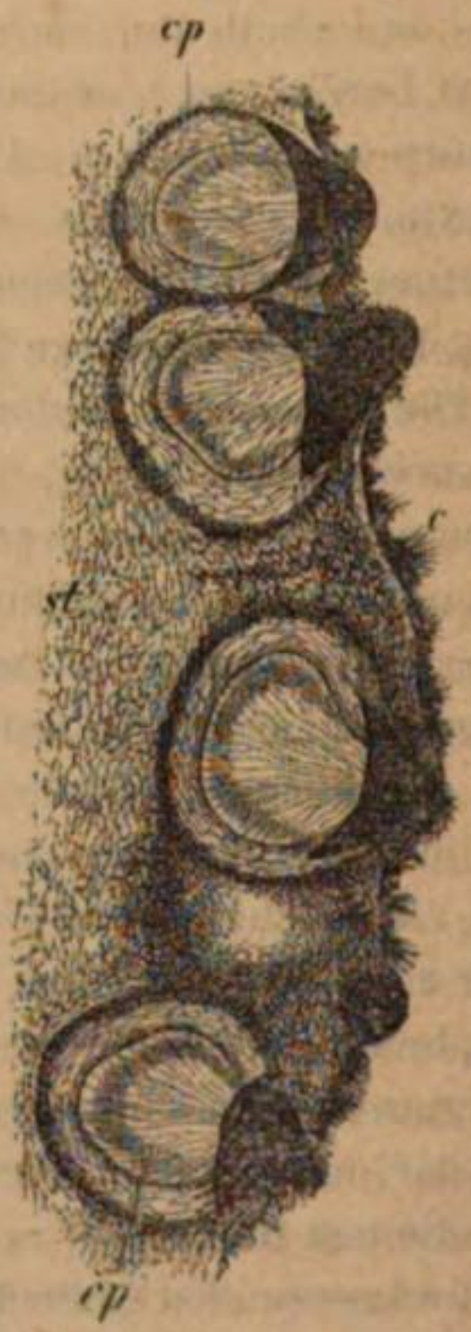


Fig. 180. Theil des Querschnitts des Vorigen; *st* inneres Gewebe des Stromas, *c* die bereits unthätigen conidienbildenden Hyphenzweige; *cp* die Conceptacula oder Perithecien, noch unreif; die Mündungen derselben von kohlschwarzem Gewebe umgeben.

Die Asci der Tuberaceen sind kugelig und die mit Stacheln oder wabenähnlichen Vorsprüngen des Exospors versehenen Sporen entstehen in unbestimmter Zahl ungleichzeitig und ohne Zellkerne. Die Sporenbildung zeigt hier manche Eigenheiten, die bei De Bary (l. c. p. 106) nachzusehen sind (vergl. auch Tulasne: Champignons hypogés).

2) Die *Pyrenomyceten* erzeugen in ihren Sporenschläuchen, welche meist lang keulenförmig sind, gewöhnlich acht simultan gebildete Sporen, diese nicht selten septirt. Die Sporenschläuche bilden sich im Inneren kleiner flaschenförmiger oder rundlicher Behälter,

welche hier als Perithecien bezeichnet werden; der Inhalt des Peritheciums ist anfangs ein zartes, durchsichtiges, luftfreies Gewebe, welches später durch die Sporenschläuche und Paraphysen verdrängt wird; diese entspringen einem, die Pheritheciumwand auskleidenden Hymenium. Das Perithecium ist entweder von Anfang an geöffnet (Sphaeria typhina), oder sie sind anfangs geschlossen und bilden später einen mit Haaren ausgekleideten Mündungscanal, durch den die Sporen entleert werden (Xylaria), oder endlich das Perithecium zerreisst bei der Aussaat (Erysiphe). — Bei einer Reihe von Arten (Sphaeriae simplices, Pleospora u. a.) entstehen die Perithecien frei auf dem fädigen, unscheinbaren Mycelium, einzeln oder truppweise; bei anderen (Xylaria, Cordyceps) wird zunächst ein sogen. Stroma, d. h. ein polsterförmiger, strauchartiger, becherförmiger Träger gebildet, in welchem die Perithecien meist sehr zahlreich entstehen (Fig. 180). Ausser den Ascosporen in den Perithecien werden aber auch noch andere Sporenformen an derselben Species durch Abschnürung gebildet: nämlich 1) Conidien (auch septirte), auf fadenförmigen Trägern, welche aus dem Mycelium oder aus dem Stroma entspringen (Fig. 180 *c*); 2) Stylosporen, den Conidien im Wesentlichen gleich (einfach oder septirt), gebildet im Inneren von Conceptakeln, welche als Pycniden bezeichnet werden; 3) Spermatien, in eingesenkten Behältern (Spermogonien) massenhaft gebildet; meist sehr klein, oft stabförmig oder gebogen, anscheinend nicht keimfähig; in ihrer Entstehung den Conidien und Stylosporen ähnlich. Gewöhnlich entstehen die verschiedenen Sporenformen ungleichzeitig entweder auf demselben Mycelium oder demselben Fruchtträger, meist zuerst Conidien, dann Spermogonien, dann Pycniden, endlich Perithecien, wobei einzelne Glieder der Reihe (nur nicht die Perithecien) fehlen können. —

Fig. 181. Claviceps purpurea. *A* ein junges Sclerotium *c* mit der alten Sphacelia *s*; *p* der Gipfel des abgestorbenen Fruchtknotens; *B* der obere Theil des vorigen im Längsschnitt; *C* Querschnitt durch die Sphacelia, *m* deren Mycelium, *b* die Conidien abschnürenden Zweige, *w* die Wand des Fruchtknotens; *D* keimende Conidien, secundäre Conidien *x* bildend. (*A*, *B*, *C* nach Tulasne, *D* nach Kühn).

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen mag die Beschreibung eines der am besten bekannten und merkwürdigsten Pyrenomyceten folgen. Es handelt sich um den Pilz, der das sogen. Mutterkorn erzeugt, Claviceps purpurea[1]). Die Entwickelung desselben beginnt mit der Bildung eines fädigen Myceliums, welches auf der Oberfläche des noch zwischen den Spelzen eingeschlossenen Fruchtknotens der Gramineen, besonders des Roggens, sich ansiedelt, ihn mit dichtem Geflecht überzieht und zum Theil in sein Gewebe eindringt, wobei der Scheitel, oft auch andere Theile des Fruchtknotens verschont bleiben. Der Fruchtknoten wird so von einem weichen, weissen Myceliumfilz, der die Form desselben ungefähr behält, ersetzt; nicht selten trägt er noch die Griffel am oberen Theil. Die Oberfläche der Pilzgewebes zeigt viele tiefe Furchen (*s* in *A* und *B* Fig. 181) und

1) Tulasne: Annales des sc. nat. T. XX, p. 5. — Kühn: Mittheilungen des landw. Instituts in Halle. I. 1863.

bildet auf radial gestellten Basidien eine grosse Menge von Conidien (*C*, *p*), welche in eine schleimige Substanz eingebettet zwischen den Spelzen hervorquellen. In diesem Zustand wurde der Pilz früher für eine eigene Gattung gehalten und Sphacelia genannt. Die Conidien können sofort keimen und sogar alsbald wieder Conidien abschnüren (*D*, *x*), die ihrerseits nach Kühn in anderen Grasblüthen alsbald wieder eine Sphacelia erzeugen. Das Mycelium der Sphacelia bildet, wenn die Conidienbildung ihre Höhe erreicht hat, am Grunde des Fruchtknotens ein dichtes Geflecht festerer Hyphen, welches zunächst noch von dem lockeren Gewebe der Sphacelia umgeben ist; es ist diess der Anfang des Sclerotiums, des sogen. Mutterkorns; seine Oberfläche wird bald dunkelviolet und wächst zu einem oft Zolllänge erreichenden hornförmigen Körper heran. Unterdessen hört die Sphacelia zu wachsen auf, ihr Gewebe wird absterbend von dem Sclerotium unten zerrissen, von dessen Gipfel emporgehoben, wo es diesem wie eine hohe Kappe aufgesetzt ist (*A* u. *B*, *s* Sphacelia, *c* Sclerotium), um später abzufallen. Das reife, harte Sclerotium bleibt nun bis zum Herbst, meist aber bis zum kommenden Frühjahr in Ruhe; alsdann beginnt die Bildung der Fruchtkörper, wenn das Sclerotium im feuchten Boden liegt. Die Fruchtträger entstehen unter der Haut, indem sich an bestimmten Punkten aus den Markhyphen zahlreiche dichtgedrängte Zweige bilden; das Bündel durchbricht die Haut und wächst zu einem Fruchtträger (Stroma) heran; der aus einem langen Stiel und einem kugeligen Köpfchen besteht. In letzterem entstehen sehr zahlreiche flaschenförmige Perithecien (*cp* in *B* und *C*, Fig. 182), die hier einer begrenzten Wandung entbehren. Jedes Perithecium wird von seinem Grunde her mit zahlreichen Sporenschläuchen erfüllt, in deren jedem mehrere dünne, fadenförmige Sporen erzeugt werden. Diese Sporen schwellen in feuchter Umgebung stellenweise an und treiben an mehreren Punkten Keimschläuche. Gelangen sie in die jungen Blüthen des Roggens oder nah verwandter Gräser, so entsteht aus ihnen nach Kühn die Sphacelia, womit der Entwickelungskreis geschlossen ist. — Bei diesem Generationswechsel ist noch Nichts bekannt, was als geschlechtliche Function gedeutet werden könnte. Dagegen hat De Bary[1]) bei der Gattung Erysiphe an dem Mycelium einen Vorgang beobachtet, der entweder als Copulation, oder als wirkliche Befruchtung zu deuten ist und durch welche das Perithecium erzeugt wird; das Mycelium ist also in diesem Falle die geschlechtliche Generation, das Perithecium eine ungeschlechtliche aus jener hervorgehende Generation.

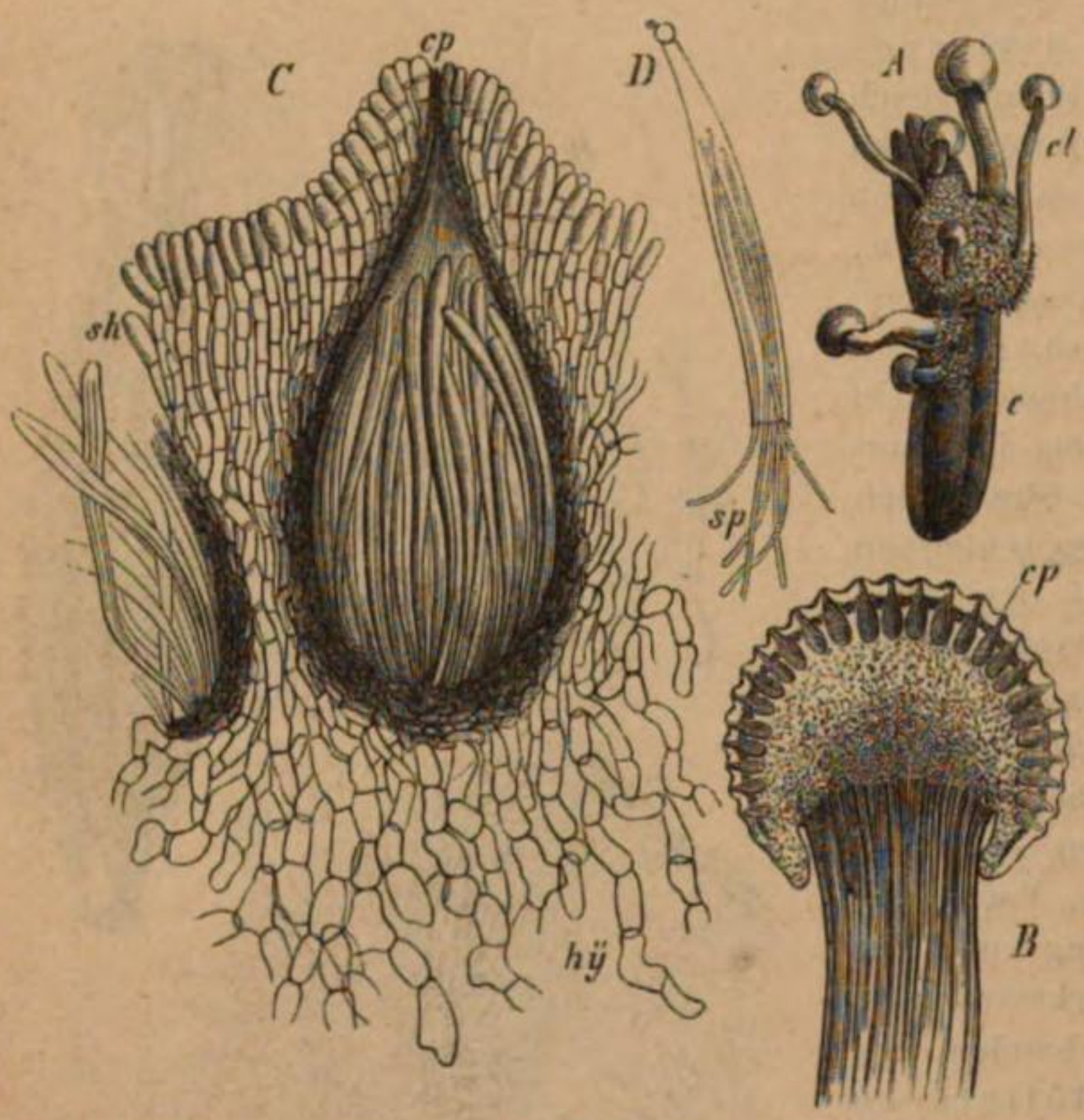


Fig. 182. Claviceps purpurea; *A* ein Fruchtträger *cl* bildendes Sclerotium (Mutterkorn); *B* oberer Theil eines Fruchtträgers im Längsschnitt, *cp* die Perithecien; *C* ein Perithecium mit Umgebung stark vergrössert; bei *cp* seine Mündung; *hy* Hyphen des Hutes, *sh* Hautschicht des Hutes. *D* ein Ascus, zerrissen die Sporen entlassend (nach Tulasne).

3) Die *Discomyceten*. Neben zahlreichen unscheinbaren Pilzen gehören hierher die

---

1) De Bary, Fruchtentwickelung der Ascomyceten, Leipzig 1863.

stattlichen Formen der Clavarien, Helvellen, Morchellen, besonders aber die ungemein artenreiche Gattung Peziza. Bei den strauchartig verzweigten Clavarien überzieht die Hymenialschicht die Oberfläche der Zweige, bei den Helvellen und Morcheln die Aussenfläche des faltigen Hutes, bei den Pezizen kleidet sie die Concavität des Bechers aus, der entweder flach und sitzend (Fig. 183) oder gestielt ist. Das Hymenium besteht aus Paraphysen und Sporenschläuchen, in denen gewöhnlich acht Sporen simultan gebildet werden; jene treten gewöhnlich früher auf, werden aber zuletzt von diesen verdrängt. Die Sporenbildung in den Ascis wird entweder von Kernen begleitet, oder es werden keine Kerne gebildet (Fig. 183). Mit den Pyrenomyceten, von denen sich die Discomyceten vorzugsweise durch ihre gymnocarpen Fruchtträger unterscheiden, stimmen sie aber darin überein, dass auch noch Spermogonien, Pycniden und Conidien als Vorläufer der Ascosporen vorkommen; selbst zweierlei Fruchtträger, die einen mit grösseren Ascosporen, welche Keimschläuche treiben, die anderen ebenfalls mit Ascosporen, die aber ein sporidienabschnürendes Promycelium bilden, sind bei Peziza Duriaeana beobachtet worden. Der Gestaltenreichthum wird noch vermehrt dadurch, dass zahlreiche Arten Sclerotien erzeugen. Als ein besonders interessantes Beispiel sei Peziza Fuckeliana genannt; ihr Sclerotium entwickelt sich nach De Bary im Gewebe absterbender Blätter der Weinrebe im Herbst und Winter; wird es frisch oder nach einiger Ruhe im Trocknen auf die Oberfläche feuchten Bodens gelegt, so beginnt schon nach 24 Stunden das Austreiben conidientragender Fäden, welche sich als Botrytis cinerea erweisen; wird das Sclerotium dagegen unter die Bodenoberfläche, etwa bis zu 1 Ctm. tief eingescharrt, so treibt es keine derartigen Conidienträger, dagegen in dem Sommer, der auf seine Entstehungszeit folgt, gestielte, tellerförmige Becherchen, die ascusbildenden Fruchtträger. Aus den Keimschläuchen der Ascosporen entstehen zuweilen wieder Sclerotien ohne Conidienbildung, in anderen Fällen treibt das in den Rebenblättern wuchernde Mycelium gleichzeitig mit der Sclerotienbildung Botrytisfäden; aus den Keimschläuchen der Conidien (der Botrytis) sah De Bary immer zunächst wieder Botrytis hervorgehen, dessen Mycelium wahrscheinlich auch Sclerotien bildet.

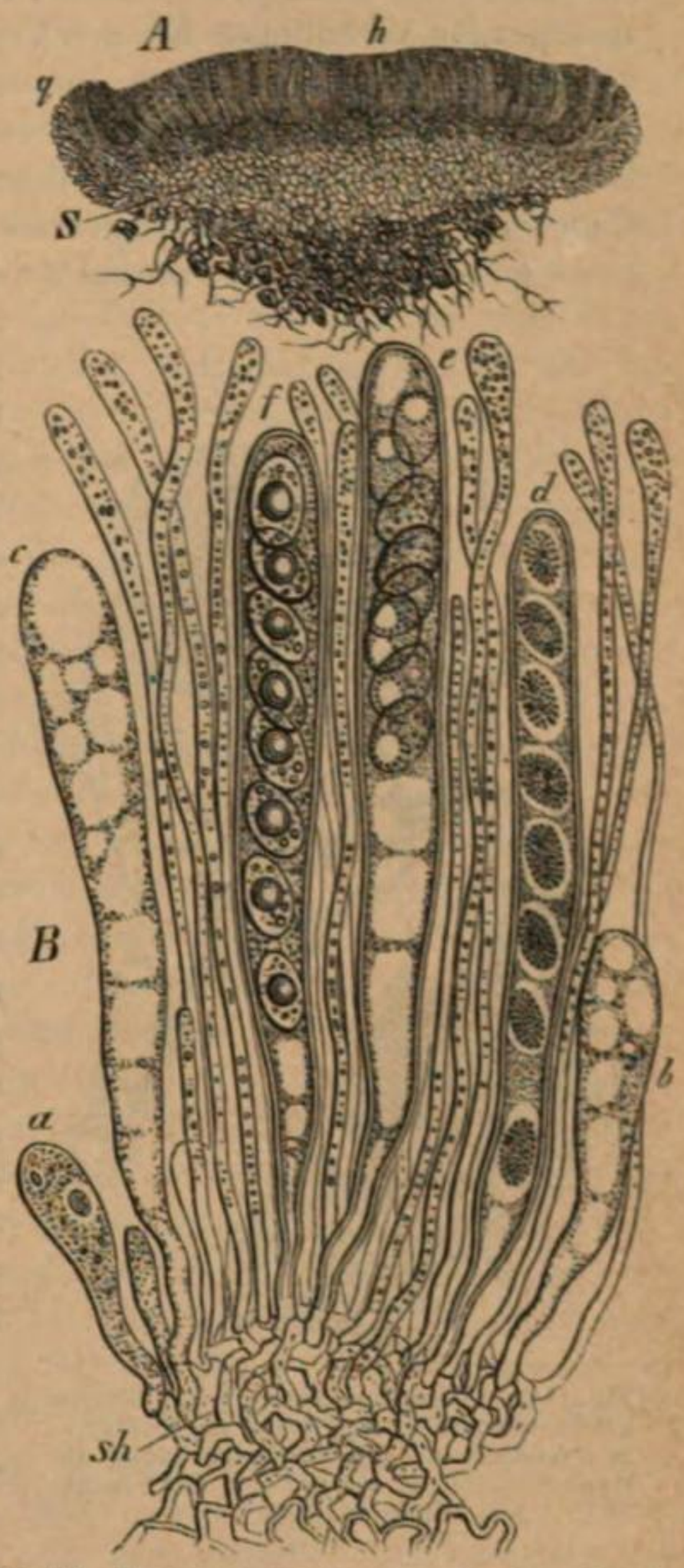


Fig. 183. Peziza convexula; *A* senkrechter Durchschnitt der ganzen Pflanze, etwa 20mal vergröss.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550mal. Vergr.; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Hyphen; *a—f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Kernchen liegen.

Wenn die von De Bary zuerst bei Peziza confluens[1]) entdeckten, von Tulasne bestätigten, von Woronin auch an Ascobolus pulcherrimus gesehenen Copulations- oder Befruchtungs-

1) De Bary, Fruchtbildung der Ascomyceten, Leipzig 1863. — Tulasne in Annales des sc. nat. 1866. — Woronin, Beiträge zur Morphol. u. Phys. d. Pilze, von Woronin u. De Bary. Frankf. 1866.

vorgänge allgemein bei den Discomyceten vorkommen sollten, so wäre man berechtigt, die ascosporenbildenden Fruchtträger derselben als zweite ungeschlechtliche Generation zu betrachten, welche aus dem Mycelium, als der Geschlechtsorganisation hervorgeht. Für die obengenannten Gattungen ist diese Deutung für jetzt ebenso wahrscheinlich wie für die entsprechenden Verhältnisse bei den Erysiphen (und Florideen). — Das Mycelium von Peziza confluens wächst auf der Erde; von seinen Hyphen erheben sich an einzelnen Stellen aufstrebende Aeste, die sich mehrfach verzweigen; am Ende der Zweige bilden sich die Copulations- odor Befruchtungsorgane in grösserer Zahl dicht beisammen, Rosetten bildend. Die Endglieder der stärkeren Zweige schwellen zu eiförmigen Blasen an (Fig. 184 *a*), die ihrerseits einen meist gekrümmten Fortsatz (*f*) treiben. Aus einer unter dieser Blase liegenden Gliederzelle desselben Zweiges wächst ein keulenförmiger Zweig hervor, dessen Gipfel sich mit dem erwähnten Fortsatz verbindet (*i*). Nachdem diess stattgefunden, sprossen aus dem Stammfaden, der diese Organe trägt, zahlreiche dünne Hyphen hervor (*h*), welche die Rosette der Copulationsorgane umwachsen, sie in ein dichtes Geflecht einhüllen; dieses Geflecht stellt den Körper des Fruchtträgers dar, auf dessen Oberseite alsbald dicht gedrängte Hyphen sich erheben, um die Hymenialschicht zu bilden; schliesslich stellt der Fruchtträger einen Pezizenbecher dar, der ungefähr die Gestalt von Fig. 183 besitzt und in seinem Hymenium die Ascosporen erzeugt. — Aehnliches beobachtete Woronin an Peziza granulosa und scutellata. Hier erheben sich aus den Gliederzellen des Myceliums drei- bis mehrzellige Zweige, deren Endglied kugelig oder eiförmig anschwillt, ohne aber einen Fortsatz zu treiben; aus der darunter liegenden Gliederzelle entstehen zwei oder mehr dünnere Schläuche, die sich jener dicht anlegen, worauf dieser Copulationsapparat von zahlreichen unter ihm hervorsprossenden Hyphen dicht eingehüllt wird, aus ihnen entwickelt sich der Fruchtbecher. Etwas abweichender sind die entsprechenden Vorgänge bei Ascobolus pulcherrimus[1]). Alle diese Verhältnisse erinnern entschieden an die Befruchtung der Florideen; die grösseren angeschwollenen Zellen (*a*, *f*) können mit der Trichogyne verglichen werden, insofern nicht aus ihnen selbst, sondern aus tieferliegenden Gliedern des Zweiges die den Fruchtträger darstellenden Gebilde hervorsprossen; die Befruchtung ist wie bei den Florideen eine indirecte; nur insofern besteht ein erheblicher Unterschied, als hier das befruchtende Organ (*i*) ein Zweig des die Trichogyne tragenden Astes ist, während bei den Florideen die befruchtenden Körper abgelöste (unbewegliche) Zellen sind. Sollten weitere Untersuchungen diese Analogieen bestätigen, so könnten die Glomeruli von Batrachospermum, die Kapselfrüchte von Lejolisia u. a. mit dem Fruchtbecher der Pezizen verglichen werden.

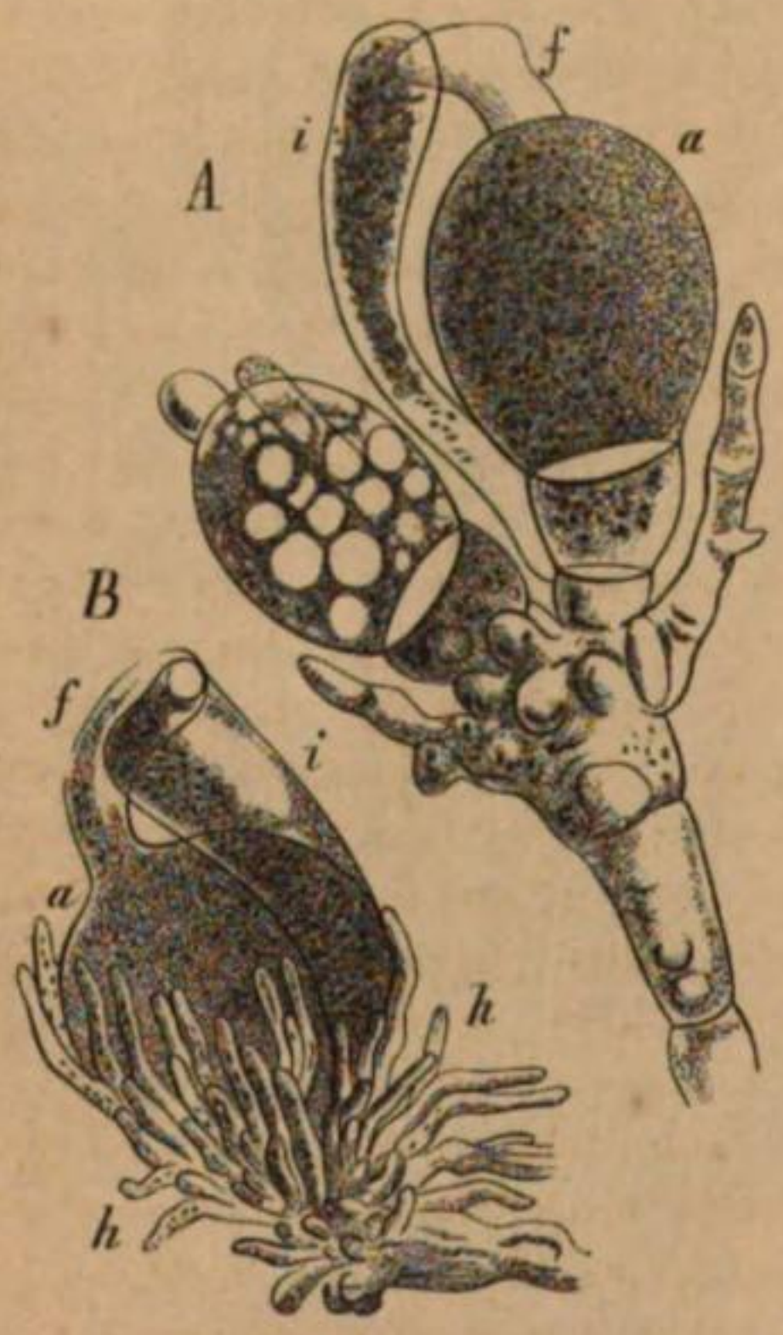


Fig. 184. Copulationsapparat von Peziza confluens nach Tulasne (sehr stark vergr.); in *B* beginnt in Folge der Befruchtung die Hyphenbildung *h*, aus der sich der Fruchtkörper entwickelt.

5.) **Die Flechten (Lichenes)**[2]. Nach den neuesten Untersuchungen Schwendener's

1) Auf Myceliumzweigen dieses Pilzes werden auch Conidien gebildet.

2) Tulasne, Mémoire pour servir à l'histoire organograph. et physiol. des lichens (Ann. des sciences nat. 3me Série. T. XVII). — Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus (in Nägeli's Beiträgen zur wissensch. Bot. 1860 u. 1862. — De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten (Leipzig 1866). — Schwendener, Laub- und Gallertflechten (Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. 1868).

kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Flechten echte Pilze (aus der Abtheilung der Ascomyceten) sind, die sich durch einen merkwürdigen Parasitismus auszeichnen. Ihre Nährpflanzen sind Algen, welche normal an feuchten Orten, nicht im Wasser selbst, wachsen, übrigens aber sehr verschiedenen Gruppen (selten den Conferven, häufig den Chroococcaceen und Nostocaceen, noch häufiger den Palmellaceen, zuweilen den Chroolepus) angehören. — Die betreffenden Pilze (flechtenbildende Pilze) kommen nicht anders als parasitisch auf bestimmten Algenformen vor, während die Algenformen, welche von jenen befallen werden und in Vereinigung mit dem Pilz Gonidien heissen, auch sonst im freien Zustand ohne den Pilz bekannt sind. — Wenn die von dem Flechtenpilz befallene Alge eine Fadenalge ist und das Hyphengewebe nur in geringer Massenentwickelung auftritt (wie bei Ephebe, Coenogonium), so tritt der wahre Sachverhalt ohne Weiteres klar hervor, und seit Flechten dieser Art genauer bekannt sind, tauchte auch der Verdacht auf, dass sie in der That nur von Pilzen bewohnte Algen seien. Auch bei den Collemaceen wurde man schon früher wiederholt auf die Identität ihrer Gonidien mit den Zellreihen der Nostocaceen aufmerksam; hier aber erfährt die ernährende Alge meist schon erhebliche Habitusveränderungen, wenigstens in ihren äusseren Gesammtumrissen durch den Einfluss des in ihr schmarotzenden Pilzes, ähnlich wie Euphorbia Cyparissias durch das sie bewohnende Aecidium. Die Mehrzahl der Flechtenpilze aber sucht sich die Chroococcaceen und Palmellaceen, welche als Anflüge und Polster auf feuchtem Boden, an Baumrinden und Steinen wachsen, als Nährpflanzen aus, deren einzelne Zellen und Zellenfamilien von dem Pilzgewebe so umwachsen und durchwachsen werden, dass sie schliesslich nur noch dem dichten Hyphengewebe eingestreut oder wie eine besondere Gewebeschicht (Gonidienschicht) in diesem erscheinen. Diese von ihrem Parasiten ganz umschlossenen Algen werden dann zwar nicht in ihrer Vegetation und Vermehrung gehindert, wohl aber treten andere Störungen ihrer Entwickelung ein; werden sie aber aus dem umschliessenden Pilzgewebe befreit, so setzen sie ihre normale Entwickelung fort und in einzelnen Fällen wurde sogar Zoosporenbildung aus ihnen erzielt, eine Thatsache, die von Fomintzin und Baranetzky zuerst constatirt, aber unrichtig gedeutet wurde. Der auf langjährigen Untersuchungen beruhenden Sachkenntniss Schwendener's verdankt man auch in solchen Fällen die richtige Auffassung des Verhältnisses, in welchem der flechtenbildende Pilz zu den Gonidien, d. h. zu der von ihm befallenen Algenform steht. [1])

Nach diesen Vorbemerkungen wird die folgende Darstellung auch dem Anfänger verständlich sein; sie ist mit geringen Abänderungen aus der ersten Auflage dieses Buches herübergenommen. Wir betrachten einstweilen den Flechtenkörper als ein Ganzes, wie es sich der Beobachtung unmittelbar darbietet, wobei die ernährende Alge unter dem Namen Gonidium als ein Formelement des Thallus erscheint, um am Schluss auf die Algennatur derselben näher einzugehen. Der Thallus der Flechten entwickelt sich häufig in Form von Krusten, welche Steine und Borke überziehen oder sich zwischen den Lamellen des Periderms der Holzpflanzen einnisten und dann nur den Fruchtkörper über dessen Oberfläche zum Vorschein bringen. Diese sogenannten Krustenflechten sind ihrem Substrat wenigstens auf der Unterseite so an- und eingewachsen, dass sie von diesem nicht vollständig und ohne Beschädigung des Thallus abgelöst werden können (Fig. 185 *A*, *B*, *C*). Der krustenförmige Flechtenthallus geht durch verschiedene Mittelformen in den der Laubflechten über; der laubartige Thallus bildet flächenförmige, oft krause Ausbreitungen, die sich von ihrer Unterlage, Erde, Stein, Moos, Borke u. s. w. vollständig abheben lassen, da sie denselben nur durch einzelne Haftorgane, die Rhizinen, stellenweise angewachsen sind. Der laubige Thallus erreicht nicht selten bedeutende Dimensionen, bei den grossen Peltigera- und Sticta-Arten bis zu einem Fuss Durchmesser bei ½ bis 1 Millim. Dicke und nimmt dabei gern einen im Allgemeinen kreisförmigen Umriss an; am fortwachsenden Rande bildet er gerundete, eingebuchtete Lappen (Fig, 186 und Fig. 188 *B*). Eine dritte Form des Flechtenthallus, die mit der vorigen ebenfalls durch Uebergänge verbunden ist, zeigen die Strauchflechten;

1) Einige weitere historische Notizen sind am Schluss dieses Artikels zu finden.

sie sind dem Substrat nur an einer Stelle und mit schmaler Basis angewachsen, und erheben sich von dort aus strauchartig, vielfach verzweigt. Die Thalluszweige sind entweder flach

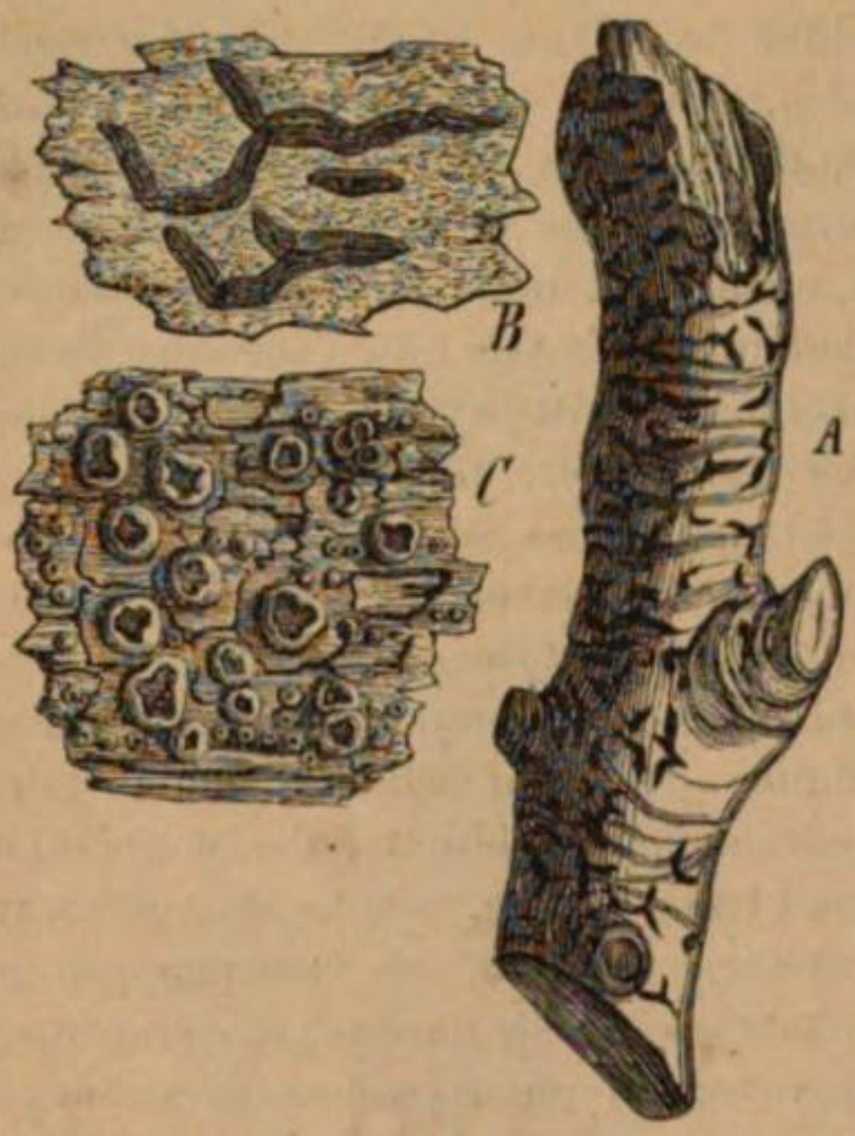


Fig. 185. *A* u. *B* Graphis elegans, eine Krustenflechte auf der Rinde von Ilex Aquifolium, *A* natürl. Grösse, *B* wenig vergrössert. — *C* eine andere Krustenflechte: Pertusaria Wulfeni (wenig vergr.).

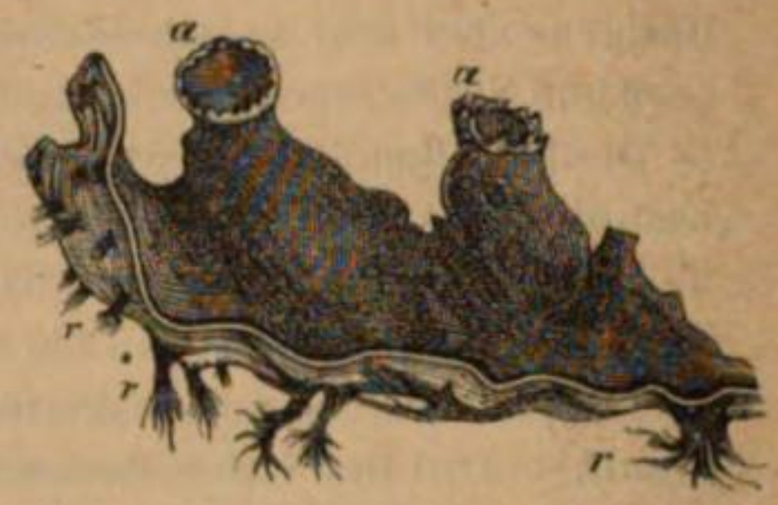


Fig. 186. Ein Stück des laubartigen Thallus von Peltigera horizontalis; *a* die Apothecien, *r* die Rhizinen (natürl. Gr.).

Fig. 187. Eine Gallertflechte: Collema pulposum (wenig vergr.).

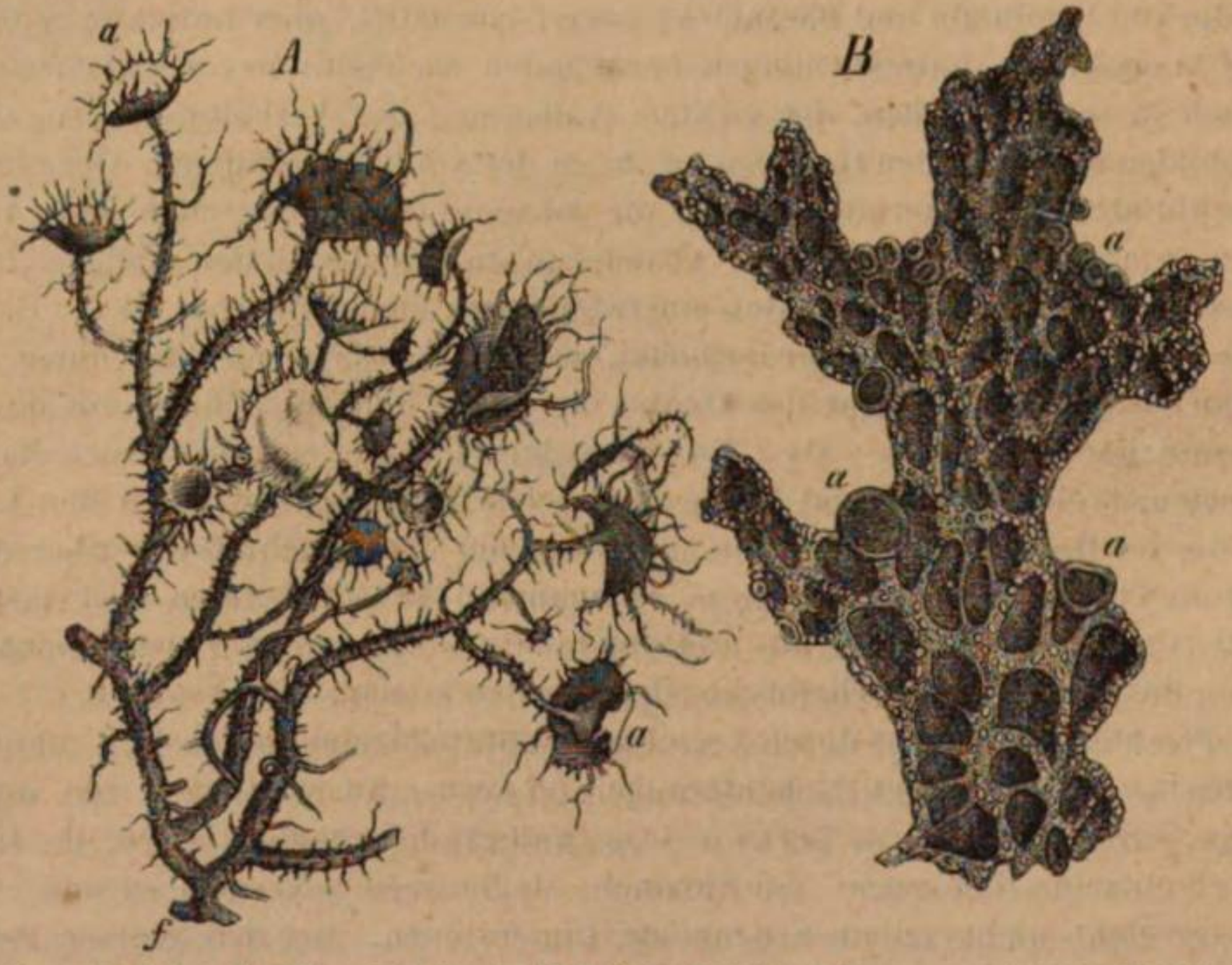


Fig. 188. *A* Usnea barbata, eine Strauchflechte (natürl. Gr.), *B* Sticta pulmonacea, eine Laubflechte (natürl. Gr.) von der Unterseite gesehen; *a* Apothecien; *f* die Haftscheibe von *A*, womit diese Flechte auf der Rinde eines Baumes angewachsen ist).

bandartig, dem Lappen mancher Laubflechten ähnlich, oder dünn cylindrisch (Fig. 188). Nicht sowohl ein Uebergang vom laubigen zum strauchigen Thallus, als vielmehr eine Vereinigung beider findet sich bei Cladonia und Stereocaulon, wo zuerst eine laubartige Aus-

breitung (von geringer Grösse) gebildet wird, aus welcher sich alsdann der becherförmige oder strauchartig verzweigte Thallus erhebt.

Der Flechtenthallus kann bis zur Pulverisirbarkeit austrocknen, ohne seine Lebensfähigkeit zu verlieren; mit Wasser durchtränkt hat er dann meist eine lederartige Consistenz, ist zähe und elastisch biegsam; eine grössere Zahl auch sonst ausgezeichneter Gattungen ist aber in wasserdurchtränktem Zustande schlüpferig, gallertartig; diese sog. Gallertflechten bilden polsterartige Massen, mit gyröser Oberfläche und nähern sich in ihrem Wachsthum bald mehr den Strauch-, bald mehr den Laubflechten; eine der typischen Formen zeigt Collema Fig. 187.

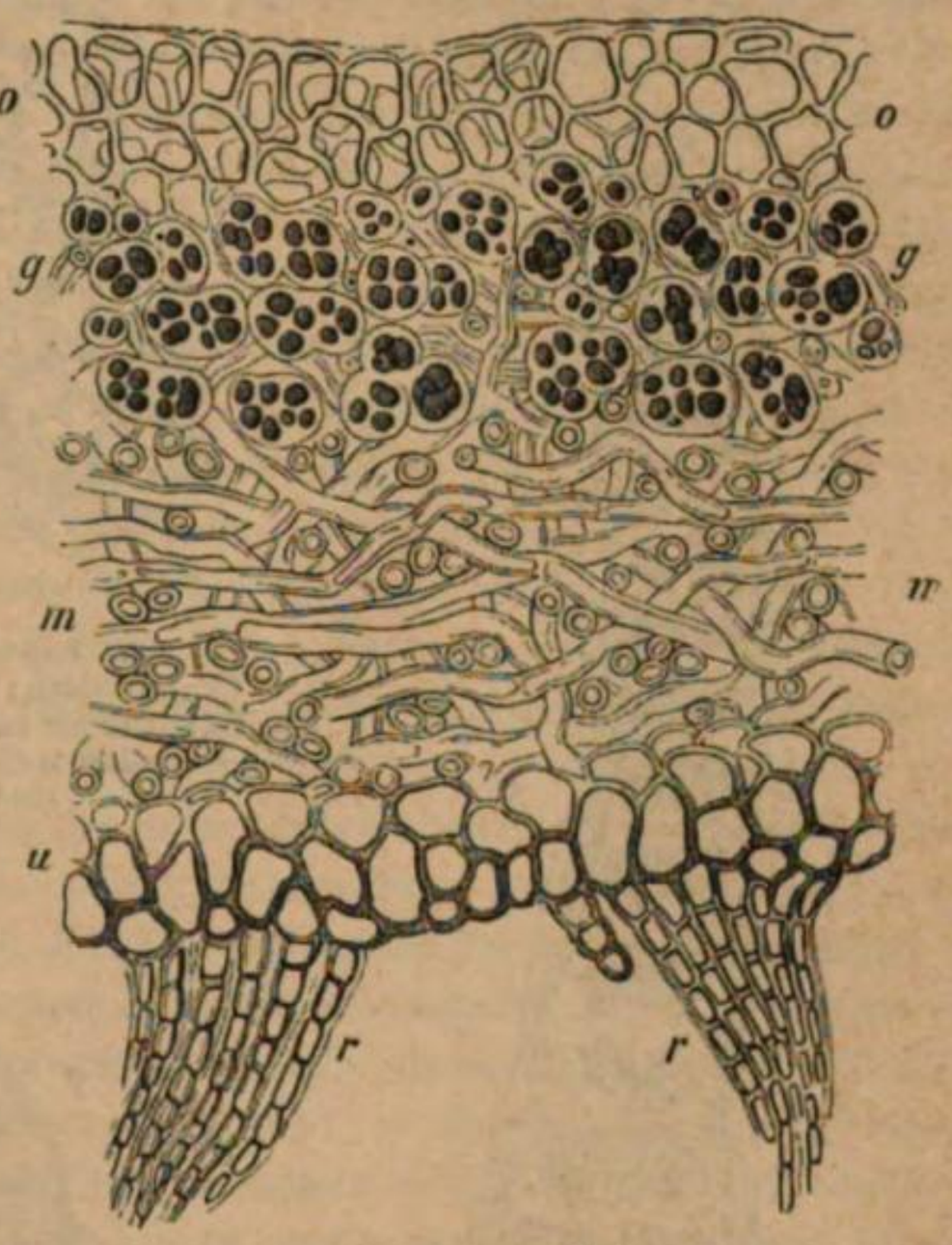


Fig. 189. Sticta fuliginosa, Querschnitt durch den laubartigen Thallus (500); *o* Rindenschicht (Hautschicht) der Oberseite, *u* die der Unterseite, *r r* Rhizinen oder Haftfasern, die der Hautschicht entspringen, also Haargebilde sind; *m* die Markschicht, deren Fäden theils im Längs-, theils im Querschnitt zu sehen sind; auch die obere und untere Rindenschicht besteht aus Hyphen, die aber viel weitere Lumina haben, kurz gegliedert und interstitienlos verbunden sind, sie bilden ein Pseudoparenchym; *g* die Gonidien, die spangrünen Protoplasmakörper derselben sind dunkel schattirt, jede Gallerthülle umschliesst mehrere durch Theilung entstandene Gonidien.

Die Lagerung der Gonidien und Hyphen in einem Thallus kann der Art sein, dass beiderlei Elementargebilde ungefähr gleichmässig gemengt erscheinen (wie in Fig. 190); man nennt den Thallus in diesem Fall homöomerisch; oder die Gonidien sind in eine Schicht zusammengedrängt (wie Fig. 192), wodurch zugleich das Hyphengewebe je nach Umständen in eine äussere und innere oder in eine obere und untere Schicht eingetheilt wird; das Thallusgewebe ist alsdann geschichtet, und solche Flechten werden als heteromere bezeichnet (Fig. 189 und 192).

Die Art des Wachsthums, die Verzweigung und äussere Gliederung des Flechtenthallus kann entweder von den Gonidien bestimmt werden, so dass die Hyphen nur in secundärer Weise am Aufbau des Körpers sich betheiligen, oder aber die Hyphen bestimmen die Form und die Art des Wachsthums, während die Gonidien nnr secundär an der Gewebebildung theilnehmen. Das Erste kommt nur bei wenigen Flechten vor, die andere Art des Wachsthums ist die gewöhnliche, die der typischen Flechten, zumal der heteromeren. Bei manchen homöomeren Gallertflechten (wie Fig. 190) scheint es zweifelhaft, ob die Aenderung der äusseren Umrisse mehr von den Gonidien oder mehr von den Hyphen ausgeht. — Dieses von den Lichenologen bisher nicht hinreichend betonte, morphologisch und physiologisch aber wichtige Verhältniss wird durch Betrachtung der Fig. 191 u. Fig. 192 hinreichend klar werden. Fig. 191 zeigt den optischen Längsschnitt eines Astes von Ephebe pubescens; die grossen Gonidien sind dunkel gehalten, die sehr feinen Hyphen mit *h* bezeichnet. Der Ast wächst an der Spitze fort durch Längenwachsthum und Quertheilung eines Gonidiums *sg*, welches hier die Scheitelzelle des Astes darstellt; die von dem Scheitelgonidium erzeugten Gliederzellen theilen sich später der Längsaxe des Astes parallel, noch später treten Theilungen nach verschiedenen Richtungen ein; es entstehen so Gruppen von Gonidien in ziemlich bedeutender Entfernung vom Scheitel des Astes. Die dünnen Hyphen reichen bei unserer Abbildung bis an die Scheitelzelle, in anderen Fällen hören sie schon weit unterhalb des Scheitelgonidiums auf; auch sind es nur wenige einzelne Fäden, welche dem Längenwachsthum des Astes folgen, indem sie innerhalb der Gallerthülle, die offenbar von den Gonidien erzeugt wird, fortwachsen; erst ziemlich weit hinter dem Scheitel des

Astes treiben die Hyphen Seitenzweige, welche zwischen die Gonidien und Gonidiengruppen eindringen, indem sie die verschwommene gallertartige Zellhautmasse derselben durchwachsen. So wird also die ganze Form des Astes, sein Längen- und Dickenwachsthum von den Gonidien bestimmt; die Hyphen bewirken bei ihrer geringen Zahl und Feinheit kaum

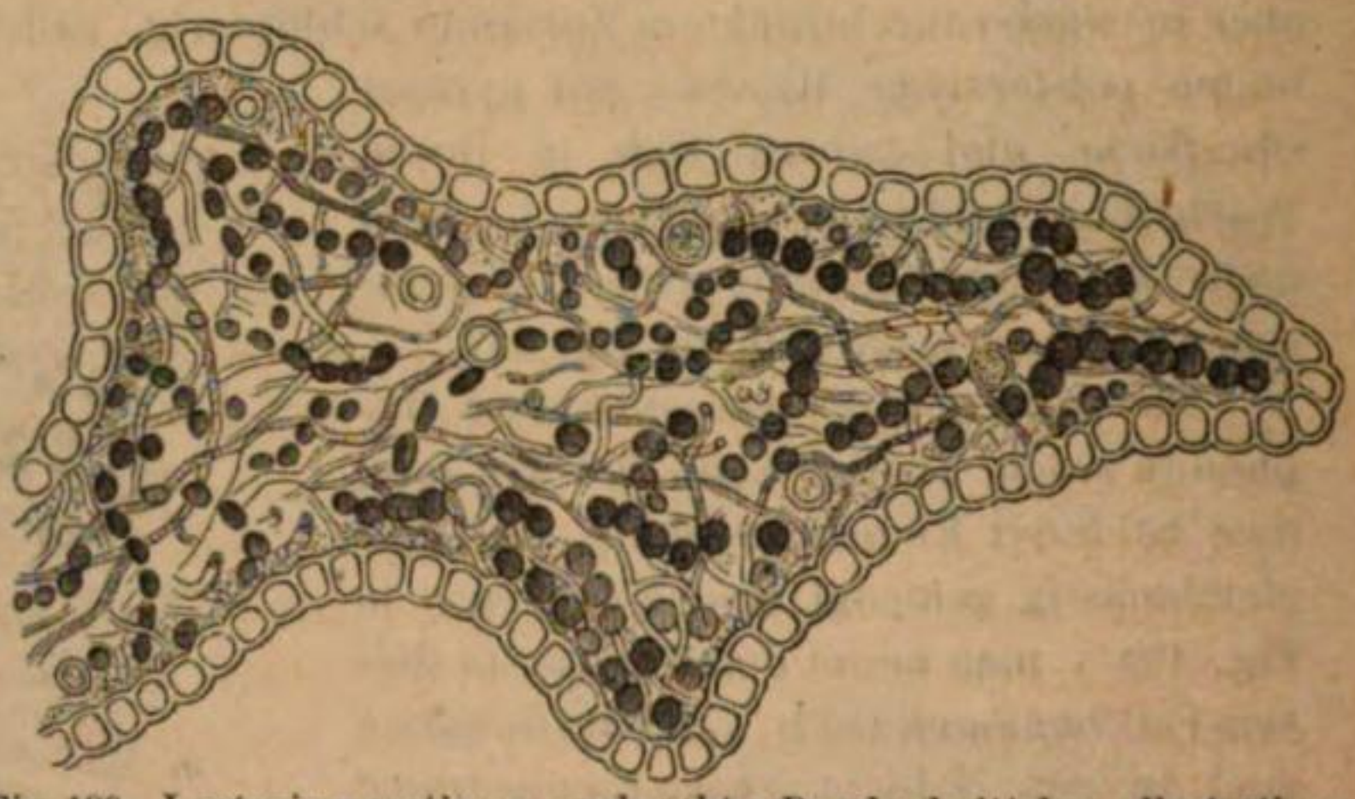


Fig. 190. Leptogium scotinum, senkrechter Durchschnitt des gallertartigen Thallus (500); eine Hautschicht umkleidet das innere Gewebe, welches der Hauptmasse nach aus form- und farbloser Gallert besteht, in welcher die gewundenen Gonidienschnüre liegen, einzelne grössere Zellen derselben sind hell; dazwischen verlaufen die dünnen Hyphen.

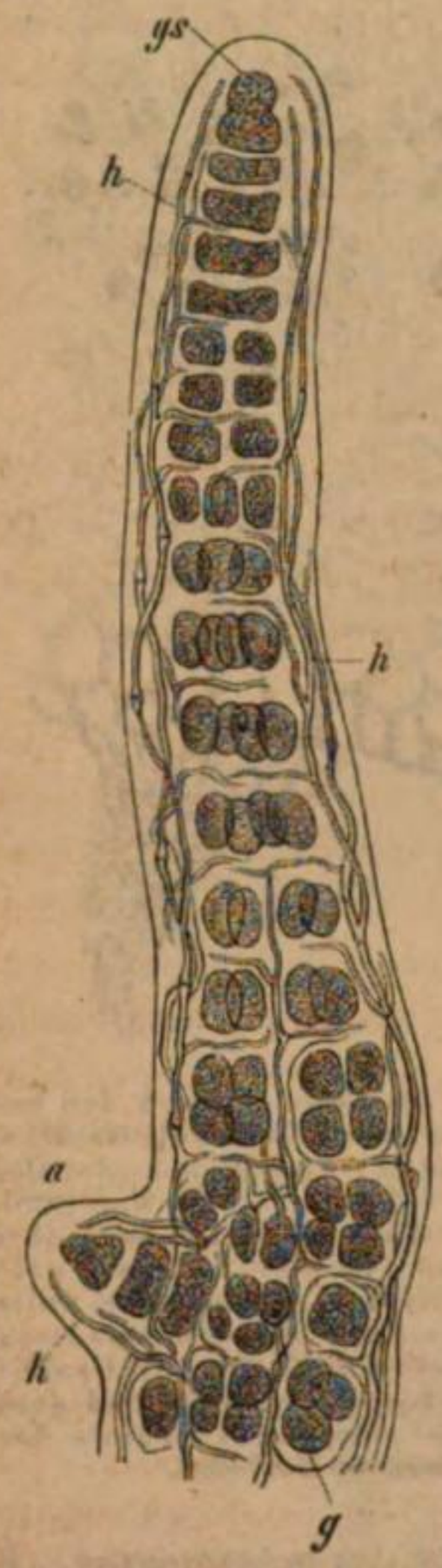


Fig. 191. Ein Zweig des Thallus von Ephebe pubescens (550); vergl. d. Text.

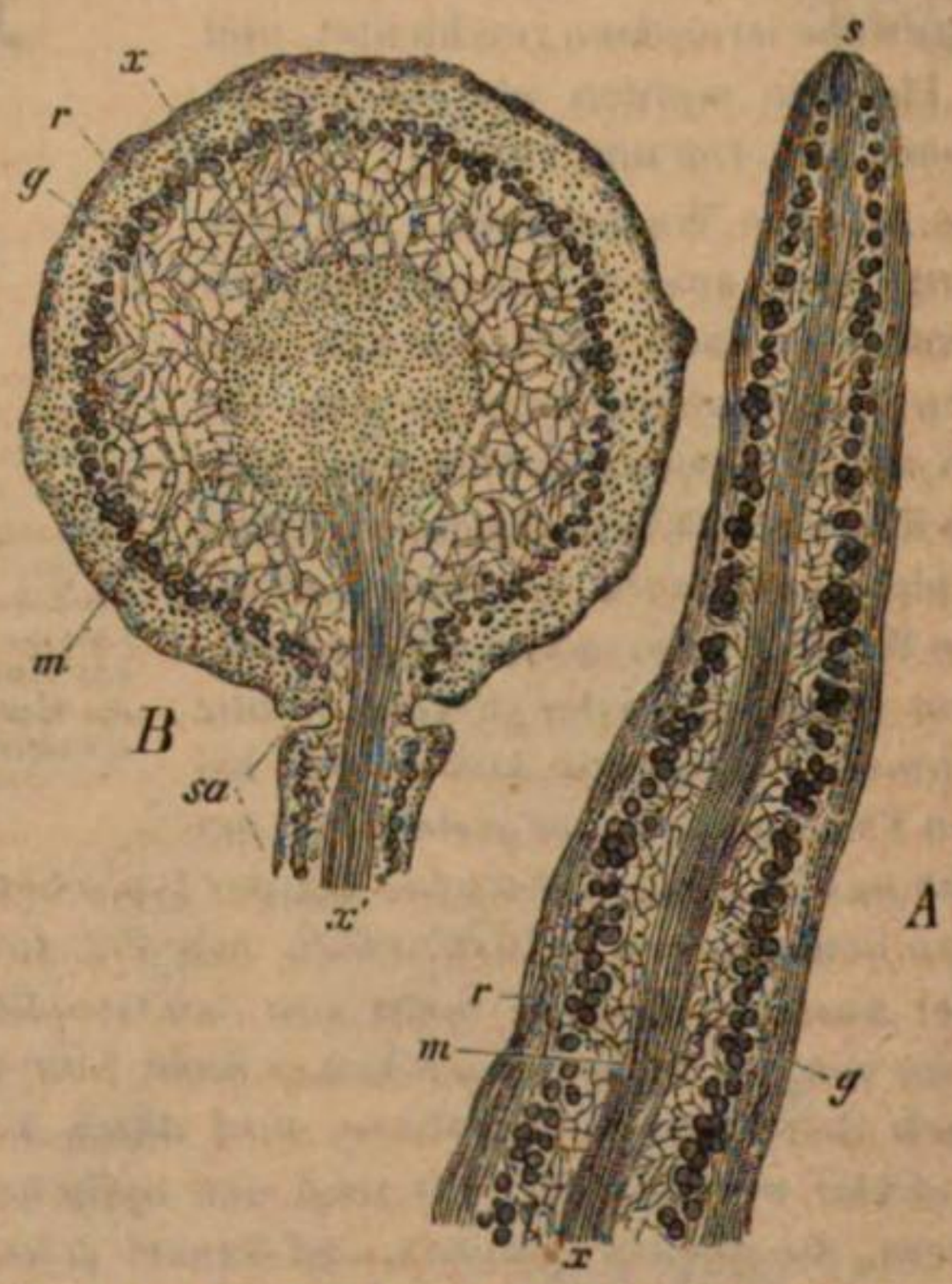


Fig. 192. Usnea barbata, *A* optischer Längsschnitt eines in Kalilösung erweichten dünnen Zweiges, *B* Querschnitt eines älteren Thallusstammes mit dem Basalstück eines Adventiv- (oder Soredial-) Astes *sa* (300); *s* Scheitel des Astes, *r* die Rinde, *x* der axile Markstrang, *m* das lockere Markgeflecht, *g* die Gonidienschicht.

irgend eine wesentliche Aenderung sowohl in den äusseren Umrissen als in der inneren Structur des Astes. Auch bei der Anlage der seitlichen Thalluszweige von Ephebe pubescens tritt diess deutlich hervor; eines der äusseren Gonidien verlängert sich quer zur Axe des Astes und wird zur Scheitelzelle eines Thalluszweiges, indem es durch Quertheilungen Gliederzellen erzeugt, wie bei *a* in Fig. 191 zu sehen ist; Zweige der dort verlaufenden Hyphen wenden sich nach derselben Richtung und verhalten sich bezüglich der neuen

Scheitelzelle so, wie es oben von der des Hauptastes angegeben wurde. — Aehnlich wie Ephebe pubescens bildet auch Usnea barbata (eine Strauchflechte) einen vielfach verzweigten strauchartigen Thallus; die Thalluszweige verlängern sich auch hier durch Scheitelwachsthum (vergl. Fig. 192 *A*); dieses wird aber nicht wie bei Ephebe durch die Gonidien, überhaupt nicht durch eine einzige Zelle vermittelt, sondern die beinahe parallel verlaufenden, am Scheitel zusammenneigenden Hyphen des Astendes verlängern sich, jede für sich, durch Scheitelwachsthum ihres Endgliedes und bewirken so gemeinschaftlich das Längenwachsthum am Scheitel des Thallusastes, dem weiter rückwärts ein intercalares Wachsthum durch intercalare Verlängerung und durch Einschiebung von Hyphenzweigen nach verschiedenen Richtungen folgt. Die Hyphen liegen so dicht beisammen, dass sie eine compacte interstitienfreie Masse bilden; erst weiter rückwärts vom Astscheitel differenzirt sich das Hyphengewebe in eine sehr dichte Rinde allseitig verwebter Fasern, einen axilen Strang längsläufiger, dicht gedrängter Fäden und eine lockere mit luftführenden Interstitien versehene Schicht (das Mark). Da, wo hinter dem Scheitel diese Differenzirung des Hyphengewebes beginnt, endigt auch die Gonidienschicht, diese besteht aus kleinen, rundlichen, grünen Zellen, die, ihrer Vermehrung durch Theilung entsprechend, kleinere Gruppen bilden; diese Gruppen selbst aber liegen in einer mantelförmigen Schicht, zwischen Mark und Rinde (vergl. den Querschnitt *B*). Hinter dem fortwachsenden Scheitel des Thallusastes liegen nur einzelne Gonidien, durch deren Theilung die Gonidienschicht später zellenreicher wird. — Es ist nun ersichtlich, dass bei Usnea barbata das Längenwachsthum, das Dickenwachsthum und die innere Differenzirung des Gewebes ganz auf Rechnung der Hyphen zu setzen ist, das die Gonidien wie eine fremdartige Beimengung in dem Hyphengewebe sich verhalten. Dem entsprechend geht auch die Bildung neuer Zweige von den Hyphen und nicht von den Gonidien aus. Die Verzweigung kann dichotomisch sein; in diesem Falle neigen sich die Scheitelzellen der Hyphen zweien neben einander liegenden Puncten zu und wachsen dann in entsprechenden Richtungen fort, so dass die beiden gleichen Gabeläste einen spitzen Winkel bilden; Adventiväste entstehen seitlich hinter dem Thallusende, indem die Rindenfasern einen neuen Scheitel bilden und auswärts fortwachsen; hinter dem Scheitel des Astes finden sich auch die Gonidien ein; die Basis des Astes sendet Markfasern und einen axilen Strang in den Mutterast, so dass die homologen Gewebeformen beider sich verbinden. — Das Wachsthum der Usnea kann, abgesehen von Nebendingen, verglichen werden mit dem des sogen. Stromas der Xylarien, die Gonidien treten hier als ein dem Gestaltungsprocess des Ganzen untergeordnetes Element auf. — Bei manchen Krustenflechten bildet der Thallus überhaupt keine bestimmten Umrisse, es kommt zu keiner äusseren Gliederung, im bisherigen Sinne; der Thallus erscheint als ein ziemlich unregelmässiges Convolut von Gonidienhaufen und dazwischen hinwachsenden Hyphen. Bei anderen Krustenflechten (wie Sporastasia morio, Rhizocarpon subconcentricum, Aspicilia calcarea) bildet der Thallus gelappte Scheiben, die am Rande centrifugal fortwachsend sich ausbreiten; der fortwachsende Rand besteht ganz allein aus Hyphengewebe, in welchem erst weiter einwärts (näher dem Centrum) an einzelnen isolirten Stellen Gonidienhaufen auftreten, die sich nach und nach verbreitern; im Umfang dieser mit Gonidien versehenen Stellen wird das Rindengewebe eingekerbt; es entstehen somit auf einem faserigen Substrat (dem sogen. Hypothallus) isolirte schuppenförmige Stücke eines echten Flechtenthallus (vergl. Schwendener in Flora, 1865, No. 26).

Die Sporenbildung der Flechten findet in Fruchtkörpern statt, die als Apothecien bezeichnet werden; sie gleichen den Fruchtkörpern der Discomyceten oder in anderen Fällen denen mancher Pyrenomyceten; sie entstehen im Inneren des Thallusgewebes und treten erst später über dessen Oberfläche hervor, um ihre Hymenialschicht entweder frei und flach auszubreiten (gymnocarpe Flechten), oder doch durch eine Oeffnung die Sporen nach aussen zu entlassen (angiocarpe Flechten). — Bei allen Flechten ohne Ausnahme wird die erste Anlage des Apotheciums und alle wesentlichen Theile desselben ausschliesslich von dem Hyphengewebe erzeugt; es ist allein der Pilz, der die Fructification bildet; die

ernährenden Algen, d. h. die Gonidien betheiligen sich dabei gar nicht oder nur in ganz secundärer Weise, insofern das Thallusgewebe sammt seinen Gonidien das Apothecium wallartig umwächst, es gewissermassen einhüllt (wie bei Fig. 193) oder unterhalb des Apotheciums wuchert und dieses wie auf einem Stiele über den umgebenden Thallus emporhebt. — Die endogene Entstehung des Apotheciums findet nur bei Coenogonium und ähnlichen Formen eine Ausnahme, wo eine solche überhaupt nicht möglich ist, weil die Hyphen nur eine sehr dünne Schicht um die als Gonidienkörper fungirende Fadenalge bilden; gerade diese Formen zeigen, wie aus Schwendener's Untersuchungen bekannt, besonders deutlich, dass der Fruchtkörper der Flechten ausschliesslich dem Hyphengewebe angehört.

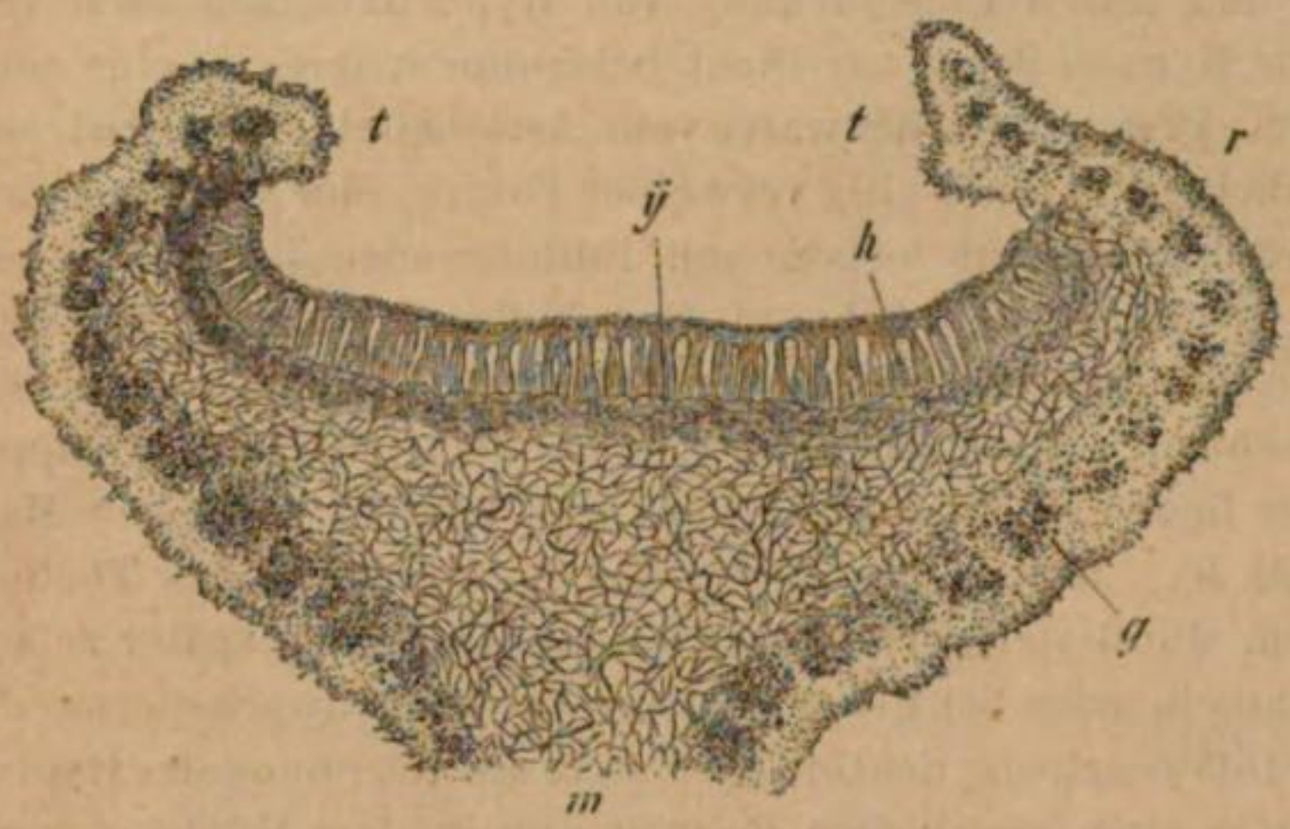


Fig. 193. Senkrechter Durchschnitt des gymnocarpen Apotheciums von Anaptychia ciliaris, etwa 50mal vergr. *h* das Hymenium, *y* Subhymenialschicht (und Excipulum); alles Uebrige gehört zum Thallus, dessen Markschicht *m*, Rinde *r*, Gonidien *g*; bei *t t* bildet der Thallus einen napfartigen Rand um das Apothecium.

Die Entwickelungsgeschichte des Apotheciums stellt der Untersuchung grosse Schwierigkeiten entgegen und ist in mehr als einem Puncte noch unklar.[1] Die erste Anlage findet bei den heteromeren Flechten unterhalb der Rindenschicht, im unteren Theil der Gonidienzone oder bei manchen Krustenflechten in dem tiefsten, dem Substrat unmittelbar angrenzenden Theil des Thallus unterhalb der Oberfläche des Thallus. Die erste Anlage des gymnocarpen Apotheciums ist bei den heteromeren Flechten ein sehr kleiner, rundlicher Knäuel ordnungslos verflochtener Hyphen, auf dessen Aussenseite sehr frühe schon ein Büschel zarter Hyphen, die ersten Paraphysen, sich erhebt. Als Excipulum bezeichnen die Lichenologen eine äusserste Fadenschicht dieses Knäuels, welche das Paraphysenbüschel umgiebt und oben (nach aussen) geöffnet ist. Das weitere Wachsthum der Apotheciumanlage wird nun dadurch bewirkt, dass das Excipulum durch Einschiebung neuer Fasern seinen Umfang vergrössert, während neue Paraphysen zwischen den vorhandenen und im Umfang des Büschels hervorwachsen; der Neubildung dieser Elemente folgt unmittelbar ihre Ausdehnung. Das Wachsthum wird zuerst in der Mitte des Apotheciums vollendet, am Umfang dauert es längere Zeit fort, oft noch nach dem Hervortreten des Apotheciums über die Thallusoberfläche. Die Mutterzellen der Sporen, die Asci, entstehen nach Schwendener und Fuisting in eigenthümlicher Weise. »Schon in dem jugendlichen Knäuel und zwischen den ersten Anlagen der Paraphysen sieht man dickere protoplasmareiche, querwandlose Hyphen mit zahlreichen Verzweigungen zwischen die übrigen eingeflochten; aufrechte, zwischen die Paraphysenenden sich einschiebende Astenden dieser Hyphen werden zu den keulenförmigen Ascis, — daher Schlauchfasern, Schlauchhyphen. Die Schlauchfasern sind von den Paraphysen besonders leicht zu unterscheiden dadurch, dass sich ihre Membran, nach Einwirkung von Kali, durch Iod blau färbt, während die jener farblos bleibt. Schon frühe verschwinden sie aus dem unteren Theil der Apotheciumanlagen und bleiben nur in einer schmalen Schicht erhalten, welche der Oberseite des Apotheciums parallel läuft und da liegt, wo die unteren Enden der reifen Asci befestigt sind; in dieser Schicht verästeln sie sich in centrifugaler Richtung in dem

1) Das Folgende nach De Bary's Darstellung seiner eigenen und der Untersuchungen von Schwendener und Fuisting.

Maasse als der Rand des Excipulums wächst und senden neue Asci zwischen die neuen Paraphysen. Die ersten Asci treten im Centrum des Apotheciums auf; ein genetischer Zusammenhang zwischen den Schlauchfasern und den übrigen Hyphen ist nach Schwendener nicht zu finden, beide bilden gesonderte, nur durcheinander geflochtene Systeme.« Die Schicht, in welcher die Schlauchfasern verlaufen, wird als Subhymenialschicht bezeichnet; das Hymenium selbst besteht aus den Paraphysen und den Ascis. Als Hypothecium wird die durch späteres Wachsthum oft mächtig entwickelte unter der subhymenialen Schicht liegende Fasermasse bezeichnet; sie besteht aus Hyphen, deren Aeste im Hymenium als Paraphysen endigen und aus den Resten des primären Knäuels; sie ist im fertigen Zustand von dem Excipulum kaum noch zu unterscheiden. — Das sich vergrössernde Apothecium wölbt sich später immer mehr hervor und durchbricht die es bedeckende Thallusschicht, das Hymenium und der Rand des Excipulums treten über die Thallusfläche hervor, oder die den Umfang des Excipulums umgebende Thallusmasse erhebt sich und wächst mit diesem, einen napfartigen Rand bildend, fort. Zwischen den das Apothecium umgebenden Markhyphen treten bei vielen Flechten später zahlreiche Gonidien auf, so dass eine Gonidienzone unter dem Apothecium hinläuft. Bei Peltigera und Solorina ist schon das junge Apothecium flächenförmig ausgebreitet, seine Paraphysen ragen senkrecht gegen die Thallusfläche empor und die sie bedeckende Thallusschicht wird endlich als dünner Schleier abgehoben und zerstört. Bei Baeomyces, Calycium u. a. entwickelt sich die Basalportion des Hypotheciums zu einem hohen Stiel, der das Apothecium trägt.

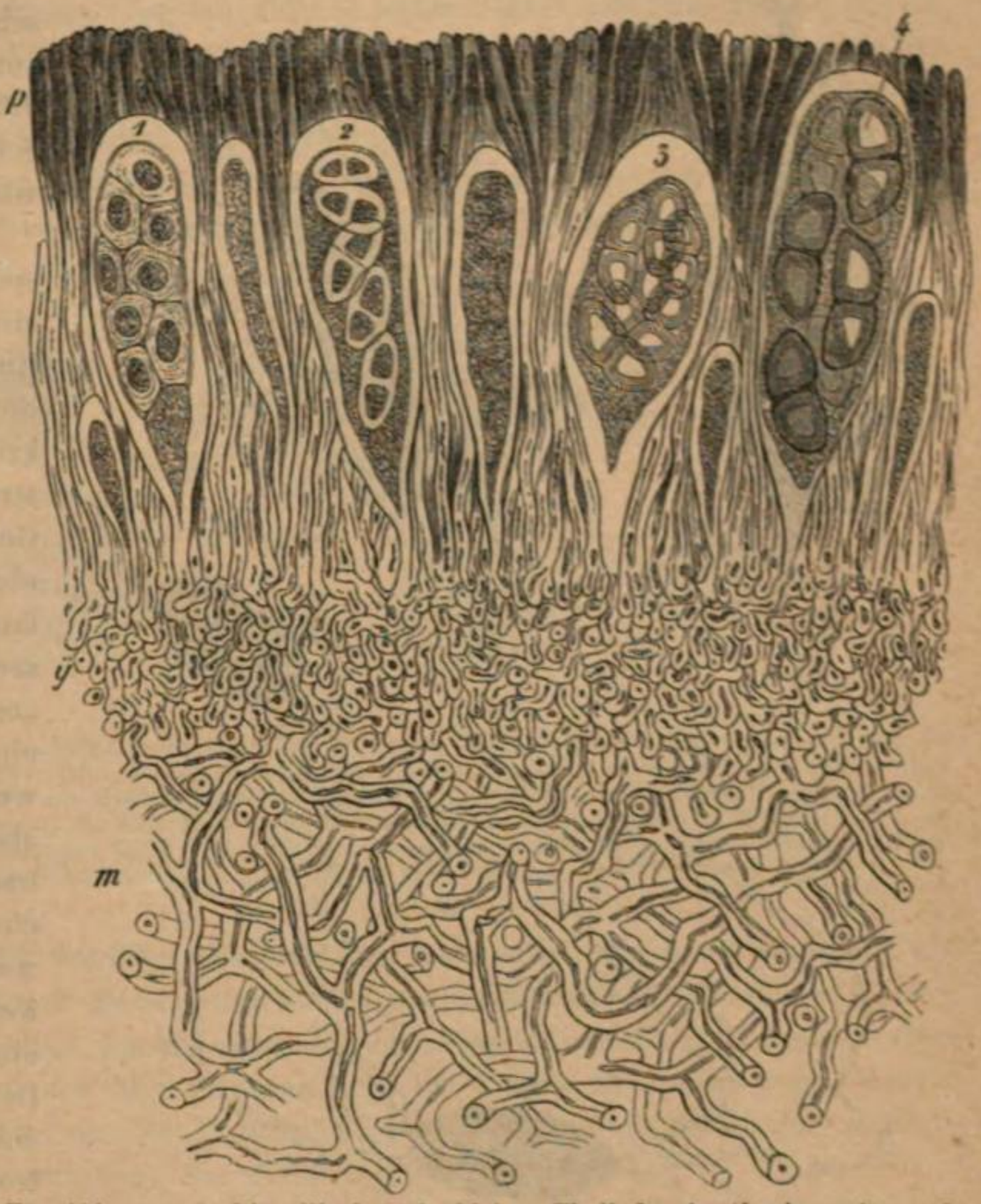


Fig. 194. Anaptychia ciliaris; ein kleiner Theil des Apotheciums im senkrechten Durchschnitt (550); *m* die Markschicht des Thallus; *y* das Hypothecium (sammt der Subhymenialschicht); *p* die Paraphysen des Hymeniums, deren obere Enden gebräunt sind; dazwischen die Asci in verschiedenen Entwickelungsgraden; bei 1 die jungen noch nicht septirten Sporen, 2—4 weitere Entwickelung der Sporen; das Protoplasma, in welcher diese eingelagert sind, ist durch Eintrocknung der Flechte vor der Präparation zusammengezogen.

Das Apothecium der angiocarpen Flechten ist in seiner Entwickelung und im fertigen Zustand dem Perithecium der Xylarien so ähnlich, dass hier eine eingehendere Beschreibung unterbleiben kann.

Die keulenförmigen Sporenschläuche der Flechten gleichen in jedem wesentlichen Punkt denen der Pyreno- und Discomyceten; ihre Wandung ist oft sehr dick und quellungsfähig; die Sporen (Fig. 194) entstehen wie dort simultan durch freie Zellbildung, indem ein oft bedeutender Theil des Protoplasmas unverbraucht bleibt. Die normale Zahl der Sporen ist 8;

indessen zuweilen nur 1—2 (bei Umbilicaria, Megalospora), 2—3 oder 4—6 bei mehreren Pertusarien; in die Hunderte geht ihre Zahl in einem Schlauch bei Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne. — Der Bau der Sporen ist sehr mannigfaltig, dem der Ascomyceten im Allgemeinen gleich; sehr häufig sind sie septirt, mehrzellig; das Epispor meist glatt und oft verschieden gefärbt.

Die Sporen werden bei eintretender Durchfeuchtung des Hymeniums entleert; sie sind in der den Schlauch erfüllenden Flüssigkeit suspendirt und werden mit dieser durch den aufreissenden Scheitel des Ascus hinausgeschleudert, was wahrscheinlich durch den Druck der aufquellenden Paraphysen und der quellungsfähigen Haut des Schlauches selbst bewirkt wird.

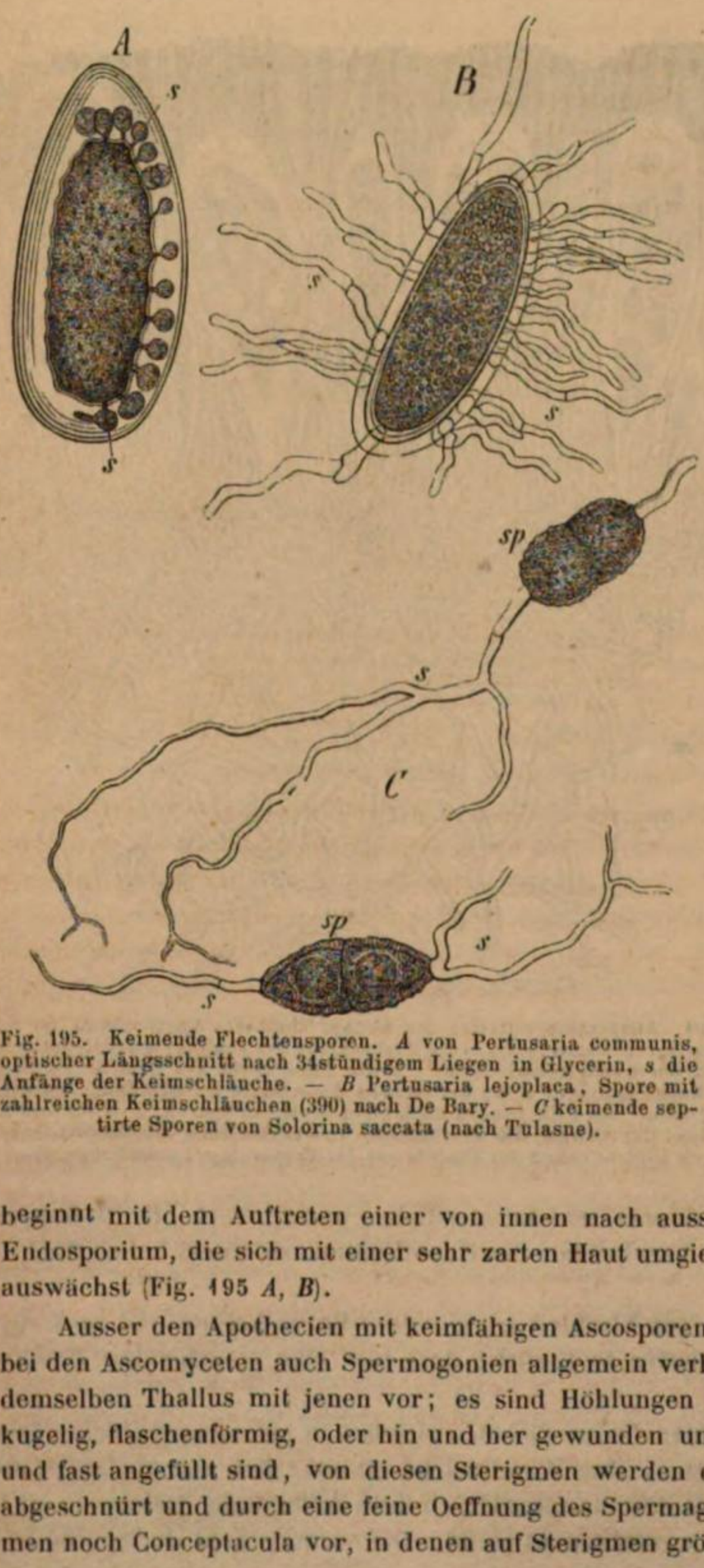


Fig. 195. Keimende Flechtensporen. *A* von Pertusaria communis, optischer Längsschnitt nach 34stündigem Liegen in Glycerin, *s* die Anfänge der Keimschläuche. — *B* Pertusaria lejoplaca, Spore mit zahlreichen Keimschläuchen (390) nach De Bary. — *C* keimende septirte Sporen von Solorina saccata (nach Tulasne).

Die Keimung der Flechtensporen besteht in dem Austreiben eines Hyphenschlauches aus dem Endosporium jeder Sporenzelle; die Hyphe verästelt sich und kriecht auf dem feuchten Substrat hin. Das Auftreten der ersten Gonidien ist bei den Aussaaten niemals beobachtet worden, doch fanden sich zuweilen bei den Aussaaten Tulasne's auf dem Hyphengespinnst später Gonidiengruppen ein, selbst kleine Thallusanlagen wurden beobachtet, ohne dass aber der genetische Zusammenhang dieser mit den Keimschläuchen ersichtlich wurde. — Abweichend von allen übrigen ist die Keimung der sehr grossen Sporen einiger Gattungen: Megalospora, Ochrolechia und Pertusaria. Sie sind einfach, unseptirt, mit Oeltropfen dicht erfüllt (Fig. 195 *A*, *B*): Jede Spore treibt beim Keimen zahlreiche, bis 100 Keimschläuche, aus verschiedenen Theilen ihres Umfangs hervor. Die Bildung des einzelnen Schlauchs beginnt mit dem Auftreten einer von innen nach aussen sich erweiternden Höhlung im Endosporium, die sich mit einer sehr zarten Haut umgiebt und nach aussen schlauchförmig auswächst (Fig. 195 *A*, *B*).

Ausser den Apothecien mit keimfähigen Ascosporen sind bei den Flechten ähnlich wie bei den Ascomyceten auch Spermogonien allgemein verbreitet; gewöhnlich kommen sie auf demselben Thallus mit jenen vor; es sind Höhlungen im Thallus (Conceptacula), welche kugelig, flaschenförmig, oder hin und her gewunden und mit Sterigmen dicht ausgekleidet und fast angefüllt sind, von diesen Sterigmen werden die Spermatien in sehr grosser Zahl abgeschnürt und durch eine feine Oeffnung des Spermagoniums entleert. — Zuweilen kommen noch Conceptacula vor, in denen auf Sterigmen grössere, mehr sporenähnliche Gebilde

abgeschnürt werden; derartige Behälter werden Pycniden genannt. Die Bedeutung jener wie dieser ist noch unbekannt.

Geschlechtliche Verhältnisse, Conjugation u. dgl. sind bei den Flechten noch unbekannt; nach der Analogie mit den Discomyceten könnte man die Vermuthung hegen, dass das Apothecium selbst das Resultat einer im Thallus stattfindenden sexuellen Function sei.

Neben den Sporen besitzen die meisten Flechten Organe einer sehr ausgiebigen Vermehrung in den Soredien; so nennt man nämlich einzelne Gonidienzellen oder Gonidiengruppen, welche von Hyphen umsponnen, aus dem Thallus ausgestossen werden und im Stande sind, ohne Weiteres zu einem neuen Flechtenthallus auszuwachsen. Die Soredien treten bei den nicht gallertartigen Flechten als ein feines Pulver aus dem Thallus hervor, zuweilen dicke Polster oder Wülste bildend (Usnea, Ramalina, Evernia, Physcia, Parmelia, Pertusaria u. a.). Im heteromeren Thallus entstehen die Soredien in der Gonidienschicht, indem einzelne, oft zahlreiche Gonidien von Hyphenzweigen umsponnen werden, die sich ihnen dicht anschmiegend eine Faserhülle bilden; die Gonidien theilen sich wiederholt, und jede Theilzelle wird von Neuem umsponnen; indem dieser Vorgang sich oft wiederholt,

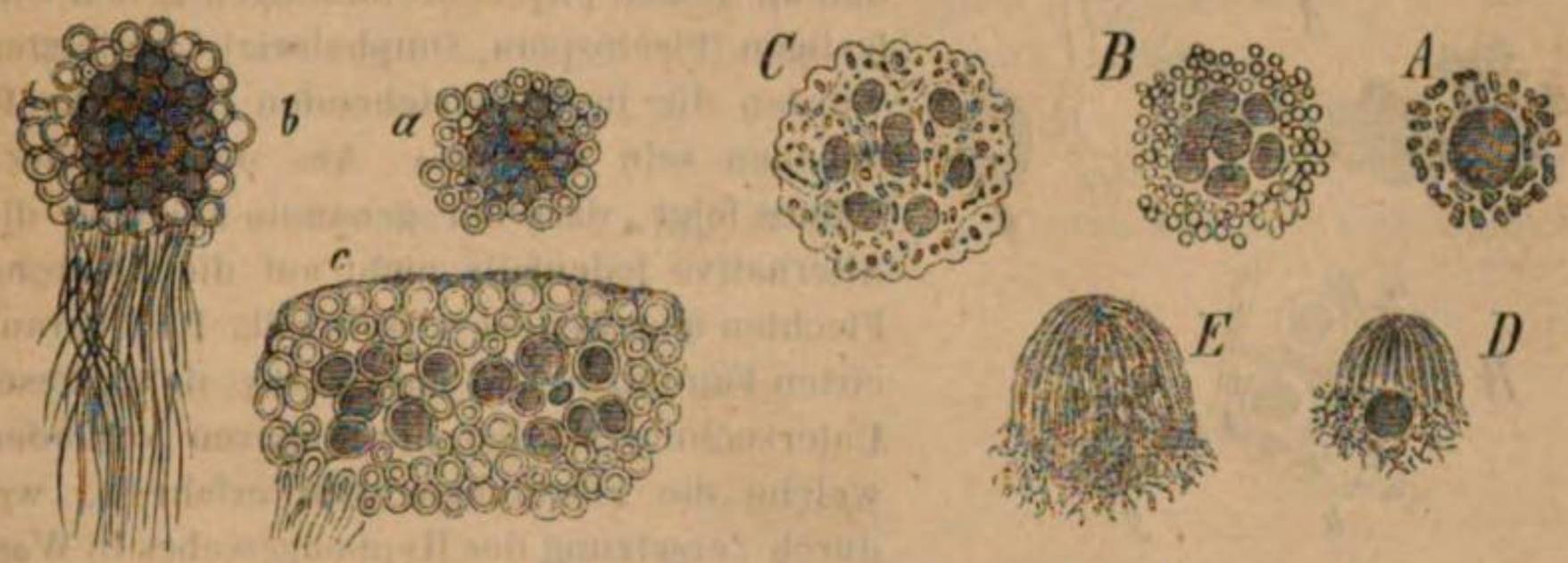


Fig. 196. *A—D* Soredien von Usnea barbata; *A* ein einfaches Soredium, bestehend aus einem Gonidium, welches von Hyphen umsponnen ist; *B* ein Soredium, dessen Gonidium sich durch Theilung vermehrt hat; *C* eine Gruppe, einfacher Soredien, durch Eindringen der Hyphen zwischen die Gonidien entstanden. — *D* und *E* keimende Soredien, die Hyphen bilden einen Scheitel, die Gonidien vermehren sich; — *a—c* Soredien von Physcia parietina; *a* ein solches mit pseudoparenchymatischer Hülle; *b* die Hülle erzeugt Haftfasern; *c* ein junger Thallus, der aus einem Soredium entstanden ist (500). Nach Schwendener copirt.

häufen sich die Soredien in der Gonidienzone stark an, bis endlich die Rinde zerreisst; auf diese Weise entleert, können sich die Soredien auch ausserhalb des Thallus noch vermehren; unter günstigen Bedingungen aber wächst entweder das einzelne Soredium oder ein Conglomerat von solchen zu einem neuen Thallus heran (Fig. 196); diess kann nach Schwendener bei Usnea barbata auch schon zu der Zeit stattfinden, wo das Soredium noch in dem mütterlichen Thallus festsitzt; wodurch sogen. Soredialäste erzeugt werden.

Wenden wir uns nun zu der Betrachtung des anderen Formelements, aus welchem neben den Pilzhyphen der Flechtenthallus sich aufbaut, zu den Gonidien, so wurde schon oben darauf hingewiesen, dass sie nichts Anderes sind, als Algen, welche von den betreffenden Ascomyceten befallen und umwachsen sind und ihnen, denen die Fähigkeit der Assimilation unorganischer Stoffe mangelt, als Ernährer dienen. Jeder flechtenbildende Pilz wählt sich eine bestimmte Algenform, wie auch andere Schmarotzer meist nur ganz bestimmte Nährpflanzen aufsuchen (so z. B. die Hypodermier). Das Eigenthümliche des Parasitismus der Flechtenpilze liegt darin, dass sie ihrer Nährpflanze nicht an irgend einer Stelle äusserlich ansitzen, auch nicht in die Zellen selbst eindringen, sondern sie umspinnen und so in ihr Hyphengewebe aufnehmen; hier aber treten zuweilen doch Verwachsungen ein, indem einzelne Hyphenäste sich an die Haut einzelner Algenzellen (Gonidien) dicht anlegen (Fig. 197 *Ag*, *Bg*, *Cg*), eine Erscheinung, die früher zu der Annahme führte, die Gonidien seien selbst Producte der Hyphen, deren Zweige stellenweise kugelig anschwellen und Chlorophyll bilden; auch die Annahme, dass umgekehrt die Hyphen aus den Gonidien hervorwachsen könnten, wurde gelegentlich (z. B. von mir Bot. Zeitg. 1855 bei Collema) vertreten. Allein

diese immerhin seltenen Vorkommnisse lassen sich jetzt einfacher als blosse Verwachsungen von Hyphenzweigen und Gonidienzellen erklären, keinesfalls liegt darin ein Hinderniss, die Gonidien als echte Algen anzusprechen, da die Beweise hierfür geradezu überwältigend sind. Uebergehen wir die Ansichten älterer Lichenologen, die man übrigens in den hier unten zu nennenden Schriften Baranetzky's und Schwendener's ausführlich zusammengestellt findet, so ist hier zunächst hervorzuheben, dass schon De Bary (Handbuch der physiol. Botanik. II, 291) in Betreff der Gallertflechten, Epheben und ähnlicher Formen zu der Alternative kam: »Entweder sind die in Rede stehenden Lichenen die vollkommen entwickelten, fructificirenden Zustände von Gewächsen, deren unvollständig entwickelte Formen als Nostocaceen, Chroococcaceen bisher unter den Algen standen; oder die Nostocaceen und Chroococcaceen sind typische Algen; sie nehmen die Formen der Collemen, Epheben u. s. w. an, dadurch dass gewisse parasitische Ascomyceten in sie eindringen, ihr Mycelium in dem fortwachsenden Thallus ausbreiten und an dessen phycochromhaltigen Zellen öfters befestigen (Plectospora, Omphalaria). Im letzteren Fall würden die in Rede stehenden Gewächse Pseudolichenen sein u. s. w.« Aus dem Schluss dieses Citates folgt, dass der genannte Forscher die letzte Alternative jedenfalls nicht auf die heteronomeren Flechten angewendet wissen will. Bald darauf publicirten Famintzin und Baranetzky, dann dieser allein Untersuchungen über die weiteren Veränderungen, welche die Flechtengonidien erfahren, wenn sie durch Zersetzung des Hyphengewebes in Wasser frei gemacht werden[1]). Der Letztgenannte kommt zu dem Resultat: »Die Gonidien der heteromeren, chlorophyllhaltigen Flechten (Physcia, Evernia, Cladonia), so wie der heteromeren phycochromhaltigen (Peltigera) und der Gallertflechten (Collema) sind eines ganz selbständigen Lebens ausserhalb des Flechtenthallus fähig. Mit dem Freiwerden scheinen die Flechtengonidien ihren Lebenscyclus zu erweitern; so bilden die frei vegetirenden Gonidien der Physcia, Evernia, Cladonia Zoosporen; auch fand er einstweilen, dass sämmtliche Zellen der aus Peltigera-Gonidien gebildeten Kugeln sich später auf die Weise verändern, dass sie den Interstitialzellen eines Nostoc äusserst ähnlich werden und er zweifle nicht, dass er in diesem Stadium Dauerzellen vorstelle. — Einige, vielleicht auch viele von den bisher als Algen beschriebenen Formen sind als selbständig vegetirende Flechtengonidien zu betrachten; so einstweilen die Formen Cystococcus, Polycoccus und Nostoc«. — Die zum Theil schon in frühere Zeit fallenden, z. Th. gleichzeitig und später fortgeführten ausführlichen Untersuchungen Schwendener's führen zu dem entgegengesetzten Schluss, dass die Gonidien in der That Algen sind, welche durch

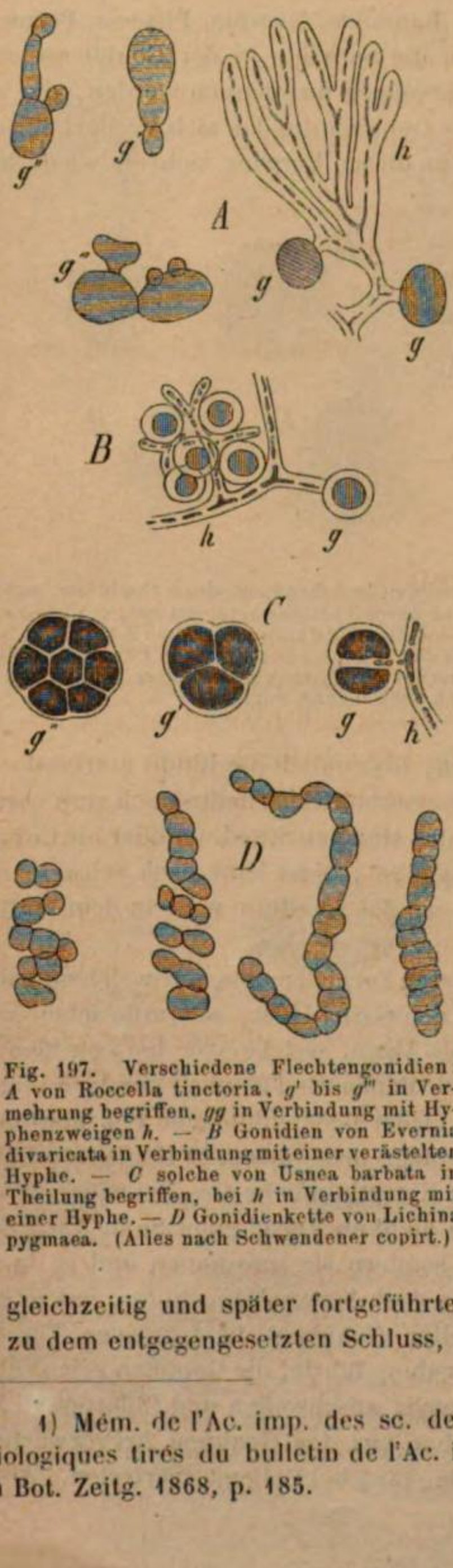


Fig. 197. Verschiedene Flechtengonidien: *A* von Roccella tinctoria, *g'* bis *g'''* in Vermehrung begriffen, *gg* in Verbindung mit Hyphenzweigen *h*. — *B* Gonidien von Evernia divaricata in Verbindung mit einer verästelten Hyphe. — *C* solche von Usnea barbata in Theilung begriffen, bei *h* in Verbindung mit einer Hyphe. — *D* Gonidienkette von Lichina pygmaea. (Alles nach Schwendener copirt.)

1) Mém. de l'Ac. imp. des sc. de St. Petersbourg. Série VII, T. XI, No. 9 und Mélanges biologiques tirés du bulletin de l'Ac. imp. de St. Petersbourg. T. VI, 1867. — Auch Itzigsohn in Bot. Zeitg. 1868, p. 185.

den auf ihnen schmarotzenden Pilz in ihrer Lebensweise mehr oder minder gestört werden; er hat diess zuerst unumwunden und in klarster Weise in seiner Abhandlung: »Ueber die Algentypen der Flechtengonidien« (Basel 1869) für alle Flechten ausgesprochen. In dieser denkwürdigen Arbeit, welche den Flechten fortan ihre systematische Stellung unter den Ascomyceten sichert, giebt er eine Uebersicht derjenigen Algengattungen, welche bisher als Ernährer von Flechtenpilzen, als Gonidien, erkannt worden sind:

I. Algen mit blaugrünem Inhalt (Nostochinae).

Namen der Algengruppe:	Name der Flechte, in welcher jene als Gonidien vorkommen:
1) Sirosiphoneen	Ephebe, Spilonema, Polychidium.
2) Rivularieen	Thamnidium, Lichina, Racoblenna.
3) Scytonemeen	Heppia, Porocyphus.
4) Nostocaceen	Collema, Lempholemma, Leptogium, Pannaria, Peltigera.
5) Chroococcaceen	Omphalaria, Euchylium, Phylliscum.

II. Algen mit chlorophyllgrünem Inhalt.

6) Confervaceen	Coenogonium und Cystocoleus.
7) Chroolepideen	Graphideen, Verrucarieen, Roccella.
8) Palmellaceen	Viele Strauch- und Laubflechten
z. B. [1]) Cystococcus humicola	in Physcia, Cladonia, Evernia, Usnea, Bryopogon, Anaptychia.
Pleurococcus . . .	in Endocarpon und verschiedenen Krustenflechten.

Anhang.

Die Myxomyceten [2]).

So bezeichnet man eine formenreiche Gruppe von Organismen, die in vielen Beziehungen von allen vegetabilischen Gebilden weit abweichen, durch ihre Sporenbildung aber den Pilzen am nächsten stehen, desshalb hier anhangsweise behandelt werden. Die Myxomyceten sind besonders dadurch ungemein merkwürdig, dass sie während ihrer Vegetations- und Ernährungszeit keine Zellen oder Gewebe bilden, indem das Protoplasma, welches freilich auch bei anderen Pflanzen der allgemeine Motor der Lebenserscheinungen ist, hier zeitweise ganz frei sich bewegt, in beträchtlichen Massen ansammelt und durch ihm selbst innewohnende Kräfte mannigfach gestaltet, ohne dabei in kleine, mit Zellhäuten sich umgebende Portionen (Zellen) sich zu gliedern und zu befestigen. Erst wenn das Protoplasma durch Ungunst äusserer Verhältnisse in Ruhezustände übergeht, oder wenn es seine Vegetation durch Fruchtbildung abschliesst, wobei seine innere und äussere Bewegung aufhört, zerfällt es in kleine, sich mit Zellhäuten umgebende Portionen, ohne indessen jemals ein Gewebe im eigentlichen Sinne des Wortes zu bilden.

Die Myxomyceten bewohnen faulende und verwesende Pflanzenreste, Lohe, alte vermodernde Stämme u. dergl. Während ihres beweglichen Zustandes

---

1) Vergl. Schwendener in Nägeli's Beitr. Heft VI. 1868, p. 110 u. 111.

2) De Bary, Die Mycetozoen in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X (1859), Separat 2. Aufl. Leipzig 1863 (es ist die für die ganze Gruppe grundlegende Arbeit). — Cienkowski in Jahrb. f. wiss. Bot., III, p. 325 u. 400. Ferner Oscar Brefeld: über Dictyostelium mucoroides (Abh. der Senkenbergisch. Ges. Frankfurt 1869, Bd. VII.

kriechen sie entweder auf der Oberfläche des Substrates hin, oder sie wohnen im Inneren desselben in Lücken und Poren; zum Zweck der Fruchtbildung aber kommen sie immer auf die Oberfläche. — Wenn ein Myxomycet in den Fruchtzustand übergeht, so verwandelt sich sein ganzer Protoplasmakörper (das Plasmodium) in Sporangien oder in grosse Fruchtkörper. Die Sporenbehälter stellen bei den meisten Myxomyceten runde, längliche, gestielte oder sitzende, einen bis mehr Millimeter grosse Blasen dar, seltener horizontal liegende, cylindrische oder platte Schläuche. Die Wand dieser Sporangien ist in ihrer Structur den Pflanzenzellhäuten ähnlich, zuweilen ähnlich wie diese mit Verdickungen und mit Schichtung versehen; sie ist farblos, violett, braun, roth, gelb gefärbt, je nach der Species. Bei manchen wird der Innenraum des Sporangiums ausschliesslich von den kleinen Sporen erfüllt (Licea, Cribraria), gewöhnlich aber befindet sich ausser den Sporen ein sogen. Capillitium im Sporangium; dieses besteht zuweilen aus

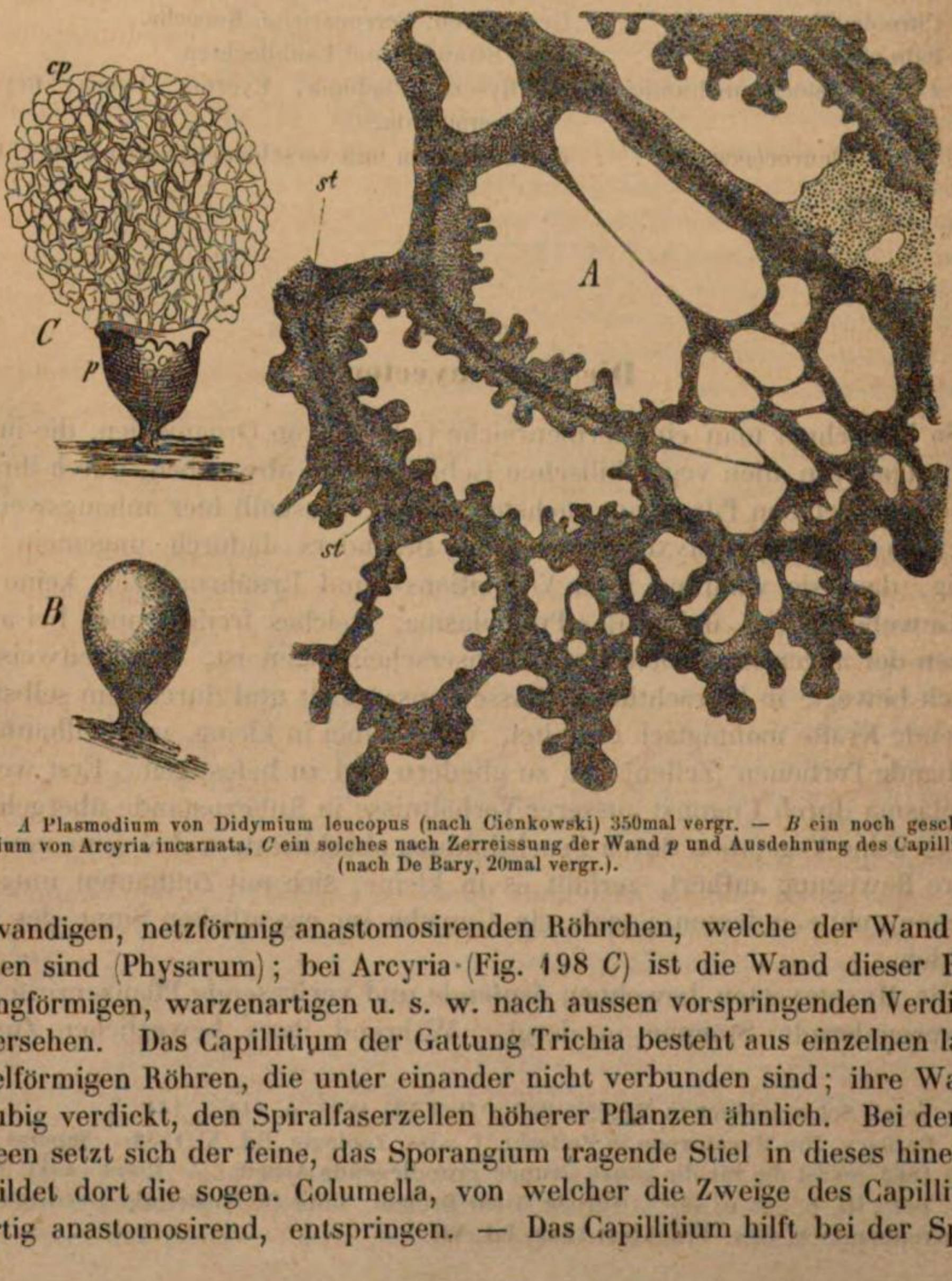


Fig. 198. *A* Plasmodium von Didymium leucopus (nach Cienkowski) 350mal vergr. — *B* ein noch geschlossenes Sporangium von Arcyria incarnata, *C* ein solches nach Zerreissung der Wand *p* und Ausdehnung des Capillitiums *cp* (nach De Bary, 20mal vergr.).

dünnwandigen, netzförmig anastomosirenden Röhrchen, welche der Wand angewachsen sind (Physarum); bei Arcyria (Fig. 198 *C*) ist die Wand dieser Röhren mit ringförmigen, warzenartigen u. s. w. nach aussen vorspringenden Verdickungen versehen. Das Capillitium der Gattung Trichia besteht aus einzelnen langen, spindelförmigen Röhren, die unter einander nicht verbunden sind; ihre Wand ist schraubig verdickt, den Spiralfaserzellen höherer Pflanzen ähnlich. Bei den Stemoniteen setzt sich der feine, das Sporangium tragende Stiel in dieses hinein fort und bildet dort die sogen. Columella, von welcher die Zweige des Capillitiums, netzartig anastomosirend, entspringen. — Das Capillitium hilft bei der Sporen-

aussaat die Wand des Sporangiums sprengen und die Sporen fortschleudern, indem seine im unreifen Zustand vielfach gebogenen Fasern sich beim Austrocknen mehr gerade strecken; nach dem Zerreissen der Sporangiumwand tritt es in vielen Fällen als ungemein zierliches Netzwerk zu Tage (Fig. *C*). — Anders sind die Fruchtkörper der Aethalien, Spumarien, Didymien gebaut. Die von Aethalium (der sogen. Lohblüthe) sind kuchenförmig, nicht selten 1 Fuss breit und lang, bis über 1 Zoll dick, oft aber auch kleiner, ihrem Substrat (besonders häufig Lohe) fest aufliegend. Der Kuchen ist von einer einige Millimeter dicken, spröden Rinde umgeben, welche anfangs lebhaft gelb, später bräunlich ist und sich im Umkreis auf die Unterlage fortsetzt. Das Innere des Kuchens ist eine schwarzgraue, leicht zu pulverisirende Masse (Sporen), die von gelben Adern durchsetzt ist. Diese innere Masse des Fruchtkörpers besteht aus Röhren, welche nach allen Richtungen verflochten und netzförmig verbunden sind, im Uebrigen genau die Structur, auch das Capillitium der Physarumsporangien besitzen. Die Rinde besteht aus dicht verflochtenen, unregelmässigen Strängen oder eigentlich collabirten Röhren, welche innerhalb der Membran ungeheure Mengen von Kalkkörnern (die auch in den oben genannten Sporangien vorkommen) nebst gelbem Pigment enthalten. Der Aethaliumkuchen ist somit ein Geflecht schlauchförmiger, von der kalkigen Rinde umgebener Physarumsporangien (De Bary).

Die Fruchtkörper von Lycogala epidendron haben einige Aehnlichkeit mit denen mancher Gastromyceten (der Lycoperdaceen). Sie sind von einer papierartigen Rinne umgeben, die aus zwei Schichten besteht; die innere ist eine homogene, geschichtete, hellbraune Haut, die äussere, viel dickere besteht aus einem Geflecht ästiger, hohler Fasern, welche mit spaltenförmigen Tüpfeln versehen oder netzförmig verdickt sind; diese Verdickungen treten nach aussen vor. Zahlreiche derartige Fasern dringen, die innere Haut durchbohrend, nach innen, wo sie das Capillitium bilden; auf der Oberfläche des Pilzes liegen derbe, grosse mit körnigem Inhalt erfüllte Blasen.

Die Sporen der Myxomyceten, welche alle Zwischenräume des Capillitiums erfüllen, ähneln in ihrer Form, durch die netzförmigen Leisten ihrer Oberfläche oder ihrer Warzen den Sporen mancher Tuberaceen und Gastromyceten; manchmal sind sie auch glatt.

Die Sporen können sofort nach der Aussaat keimen, trocken aufbewahrt bleiben sie aber auch jahrelang keimfähig. Die mit Wasser durchtränkte Spore öffnet sich und ihr ganzer Protoplasmakörper tritt als rundliche, hautlose Masse aus. Nach wenigen Minuten nimmt er aber eine andere Gestalt an; er wird lang, an einem Ende zugespitzt, hier mit einer langen Cilie versehen; er hat sich zur Schwärmspore ausgebildet; diese kann entweder rotirend sich bewegen oder ihre Umrisse ändernd wie eine Amöbe fortkriechen. Diese Schwärmer vermehren sich durch Theilung. Am zweiten oder dritten Tage aber beginnt ein neuer Process; die Schwärmer theilen sich nicht mehr, sondern sie vereinigen sich, indem ihrer zwei und mehr verschmelzen, nachdem sie in die Amöbenform übergegangen sind, zu einem homogenen, sich ebenfalls amöbenartig bewegenden Protoplasmakörper, Plasmodium; dieses vergrössert sich, indem es immer mehr Schwärmer in sich aufnimmt und mit anderen Plasmodien verschmilzt. Diese Plasmodien kriechen nun auf der Oberfläche des ernährenden Substrats herum (Fig. 198 *A*); die Bewegungen sind im Wesentlichen dieselben, wie die des Protoplasmas, wel-

ches in grossen Pflanzenzellen circulirt, nur sind sie freier und mannigfaltiger. Die Ortsbewegung, das Kriechen, wird dadurch bewirkt, dass aus dem Rande des Plasmodiums armartige Ausstülpungen hervortreten, die sich vergrössern, indem die Substanz von hinten her in sie einfliesst; diese Arme oder Zweige verschmelzen seitlich, anastomosiren vielfach und bilden neue hinausfliessende Arme. Wenn diess längere Zeit in derselben Richtung geschieht, so ändert das ganze Plasmodium seinen Ort. Ausserdem werden kleinere (tentakelartige) Arme, in welche die innere körnige Protoplasmasubstanz nicht eindringt, aus dem Umfang hervorgestreckt und wieder eingezogen. Endlich findet im Inneren der grösseren Arme oder der plattenförmigen Ausbreitungen des Plasmodiums eine strömende Bewegung statt, deren Richtung mannigfach wechseln kann. Die im Innern strömende Substanz ist wasserreicher und körnig; der Umfang des Plasmodiums wird aber von einer körnchenfreien, hyalinen, anscheinend dichteren Schicht gebildet (der Randschicht), die sich zuweilen noch mit einer Schleimlage umgiebt; diese letztere ist nicht Protoplasma und wird bei dem Kriechen wie der Schleim einer Schnecke zurückgelassen.

Die meisten Plasmodien sind farblos, viele gelb (Aethalium septicum), rothgelb; manche sind sehr klein, mit blossem Auge kaum sichtbar, andere nehmen im erwachsenen Zustand einige Quadratzoll ein, und die von Aethalium septicum sammeln sich auf der Oberfläche der Lohe zuweilen in handgrossen und noch grösseren Massen von $^1/_2$—1 Zoll Dicke an, und können in diesem Zustand kugelige oder clavarienähnliche, aufrechte Formen bilden, die aber aus weichem, rahmenähnlichem Protoplasma bestehen. In diesem Zustand kann das Aethalium von der Lohe weg auf Pflanzen, selbst einige Fuss hoch hinaufkriechen und sich oben auf den Blättern anhäufen.

Die Plasmodien nehmen fremde, feste Körper in sich auf, indem sie dieselben umschliessen; De Bary vermuthet, dass sie sich auf diese Weise ernähren; dazu scheint indessen die Quantität der aufgenommenen Stoffe doch wohl zu gering; die Residuen derselben werden später wieder ausgestossen, zumal dann, wenn das Plasmodium in Zellenzustände übergeht.

Schon die Schwärmer können bei ungünstigen Lebensbedingungen sich wieder in Zellen verwandeln, indem sie sich mit einer Haut umgeben (Microcysten); sie bleiben in diesem Zustand monatelang im Trockenen lebensfähig, wieder in Wasser gebracht kehren sie in den beweglichen Zustand zurück. — Junge Plasmodien bilden unter ähnlichen Verhältnissen »derbwandige Cysten«, indem sie sich in Stücke von ungleicher Grösse theilen, die sich abrunden und mit Häuten umgeben; bei feuchter Wärme kriecht das Plasmodium aus diesen Cysten wieder aus. Die erwachsenen Plasmodien endlich bilden Ruhezustände, welche De Bary Sclerotien nennt, wenn die Feuchtigkeit und Temperatur abnimmt; das Plasmodium zieht vorher seine Fortsätze ein, bildet eine siebartige Platte oder unregelmässige Knöllchen, und die ganze Substanz zerfällt in eine grosse Zahl rundlicher oder polyëdrischer Zellen von $^1/_{40}$—$^1/_{30}$ Mm. Durchmesser; der daraus bestehende Körper ist wachsartig spröde und trocken. In Wasser gebracht, lösen sich die Zellhäute wieder auf, und das Sclerotium wird wieder zu einem beweglichen Plasmodium.

Wenn die ausgewachsenen Plasmodien auf der Oberfläche des Substrats einige Zeit gelebt und sich bewegt haben, so nehmen sie festere Consistenz an, und nach-

dem sich die netzartig geordnete Masse gesammelt hat, bildet sie entweder einen Kuchen, wie bei Aethalium, oder aufstrebende (noch immer weiche) Auswüchse von der Form der zukünftigen Sporangien. Auf der Aussenseite bildet sich die starre Haut, im Inneren das Capillitium und die Sporen. Enthielt das Plasmodium Kalk, so wird dieser in Körnchen im Capillitium oder an der Sporangiumwand abgelagert. Diese Gestaltungsvorgänge vollenden sich meist in einigen Stunden, bei Aethalium genügen oft 1—2 Stunden, um das noch bewegliche Plasmodium in den Fruchtkuchen umzuwandeln; das in jenem enthaltene Wasser wird z. Th. flüssig ausgestossen, das übrige verdunstet nachträglich.

Zweite Gruppe.

Die Characeen[1]).

Classe 3.

Die Characeen.

Die Characeen sind untergetauchte, im Boden angewurzelte, aufrecht wachsende, chlorophyllreiche Wasserpflanzen, welche $^1/_{10}$ bis 1 Meter Höhe erreichen; sie haben einen sehr schlanken Wuchs, da sie bei dieser Höhe nur $^1/_2$ bis 2 Mm. dicke Stämme und Blätter bilden; bei einen algenähnlichen Habitus zeigen sie eine zarte Structur, die zuweilen durch Kalkablagerung auf ihrer Oberfläche mehr Festigkeit gewinnt. Sie leben herdenweise in meist dichtgedrängten Rasen am Grunde von Süsswasserseen, Gräben und Bächen; manche wachsen in tiefen, andere in seichten, manche in stagnirenden, andere in schnell fliessenden Gewässern; neben einjährigen Arten finden sich auch ausdauernde unter ihnen.

Bei der grossen Anzahl von Arten, welche über alle Welttheile verbreitet sind, herrscht dennoch eine so grosse Uebereinstimmung, dass sie sämmtlich in zwei Gattungen eingereiht werden können, die mancherlei Uebergangsformen zeigen, während sie andererseits von allen anderen Pflanzenclassen so verschieden sind, dass wir sie als eine besondere Gruppe neben den Thallophyten und Muscineen aufführen. Unter den Thallophyten würden sie sich am ehesten gewissen Algengruppen anschliessen, sie weichen aber von allen Thallophyten durch die Form ihrer Spermatozoiden ab und gleichen darin den Muscineen, von denen sie wiederum durch den Bau der Antheridien und der weiblichen

---

1) A. Braun, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1852 u. 1853. — Pringsheim, Ueber die nacktfüssigen Vorkeime der Charen, in dessen Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. 1863. — Nägeli, Die Rotationsströmung der Charen, in dessen Beiträgen zur wiss. Bot. II. 1860, p. 61. — Thuret, Sur les antheridies des cryptogames. Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI, p. 19. — Montagne, Multiplication des charagnes par division. Ibidem 1852. T. XVIII, p. 65. — Göppert u. Cohn, Ueber die Rotation in Nitella flexilis. Bot. Zeitg. 1849.

Befruchtungsorgane, so wie durch den vegetativen Aufbau völlig verschieden sind.

Aus der Centralzelle der Sporenfrucht entwickelt sich bei Chara (bei Nitella ist dies noch nicht beobachtet) nicht unmittelbar die geschlechtliche, blätterbildende Pflanze, sondern ein nur geringe Dimensionen erreichender Vorkeim, der aus einer einfachen Zellreihe mit begrenztem Spitzenwachsthum besteht; aus einer rückwärts von der Spitze desselben liegenden Gliederzelle wächst unter einem beinahe rechten Winkel aus der Vorkeimaxe der Stamm der blättertragenden Geschlechtspflanze hervor. Das unbegrenzte Spitzenwachsthum derselben wird vermittelt durch eine Scheitelzelle (Fig. 200 *t*), von welcher durch Querwände Segmente abgeschnitten werden. Jedes Segment theilt sich alsbald nochmals durch eine Querwand in zwei übereinander liegende Zellen, deren untere *g* jedesmal ohne weitere Theilung zu einem (nicht selten 5—6 Ctm.) langen Internodium heranwächst, während die obere sich kaum verlängernde zunächst durch eine senkrechte Wand halbirt und in jeder Hälfte durch weitere succedane Wände ein Quirl von peripherischen Zellen *b*, *b* gebildet wird. Aus diesem so constituirten Knoten entwickeln sich die Blätter, je eines aus einer der peripherischen Zellen, und die normalen Seitenzweige, jedesmal aus der Axel des ersten oder der beiden ersten Blätter des succedanen Quirls. Die 4—10 Blätter eines solchen wiederholen in ihrer Entwickelung die Wachsthumsvorgänge des Stammes in modificirter Weise, ihr Spitzenwachsthum ist aber begrenzt, nach Bildung einer bestimmten Zahl von Gliedern hört die Scheitelzelle auf sich zu theilen und wächst zu der meist zugespitzten Terminalzelle des Blattes aus (Fig. 200 *A*, *b''*); aus diesen Blättern können Seitenblättchen (secundäre Strahlen) entstehen auf ganz ähnliche Art, wie jene aus dem Stamme sich bildeten, und die secundären Strahlen des Quirls können wieder solche von höherer Ordnung produciren. Die successiven Quirle eines Stammes alterniren, und zwar so, dass die ältesten Blätter der Quirle, in deren Axeln die Zweige stehen, in eine den Stamm umwindende Schraubenlinie geordnet sind. In derselben Richtung erfährt gewöhnlich auch jedes Internodium eine nachträgliche Torsion. — Die Seitensprosse, von denen sich bei Chara immer einer in der Axel des ältesten, bei Nitella je einer in den Axeln der beiden ältesten Blätter des Quirls entwickelt, wiederholen den Hauptstamm in allen Verhältnissen (Fig. 211). — Es wurde schon erwähnt, dass die Blätter eine dem Stamm ähnliche Gliederung erfahren; auch sie bestehen aus anfangs sehr niedrigen (Fig. 200 *B γ*) später aber lang gestreckten Internodien,

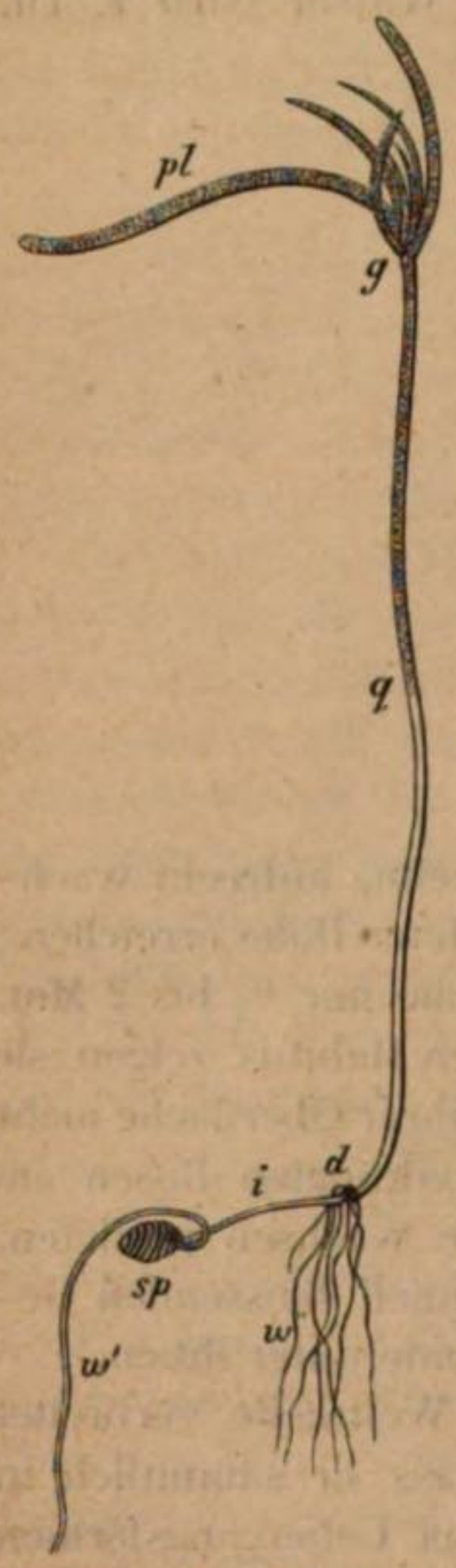


Fig. 199. Chara fragilis; keimende Spore *sp*; *t*, *d*, *q*, *pl* bilden zusammen den Vorkeim (*pl* ist gegliedert, was hier nicht deutlich ist); bei *d* die Rhizoiden *w*; *w'* die sogen. Hauptwurzel; bei *g* die ersten Blätter (kein Quirl) der Laubpflanze, der zweiten Generation (nach Pringsheim etwa 4mal vergr.).

welche durch niedrige Querscheiben, die Blattknoten, getrennt sind; aus diesen treten die Blättchen (Seitenstrahlen) in succedanen Quirlen hervor, welche am Hauptstrahl jedoch geradlinig über einander stehen, nicht alterniren (β in Fig. 201). Jedes Blatt beginnt mit einem Knoten (Basilarknoten)[1]), durch den es mit dem Stammknoten verbunden ist, ebenso jedes Blättchen an seinem Hauptblatt. Diese Basilarknoten sind die Ausgangspunkte für die Bildung der Rinde, welche bei der Gattung Chara die Internodien des Stammes überzieht, die aber den Nitellen fehlt. Von dem Basilarknoten jedes Blattes läuft ein morphologisch individualisirter Rindenlappen abwärts und einer aufwärts[2]) (Vergl. Fig. 200, r, r', r'' und Fig. 202); in der Mitte jedes Internodiums treffen daher ebenso viele absteigende Rinden-

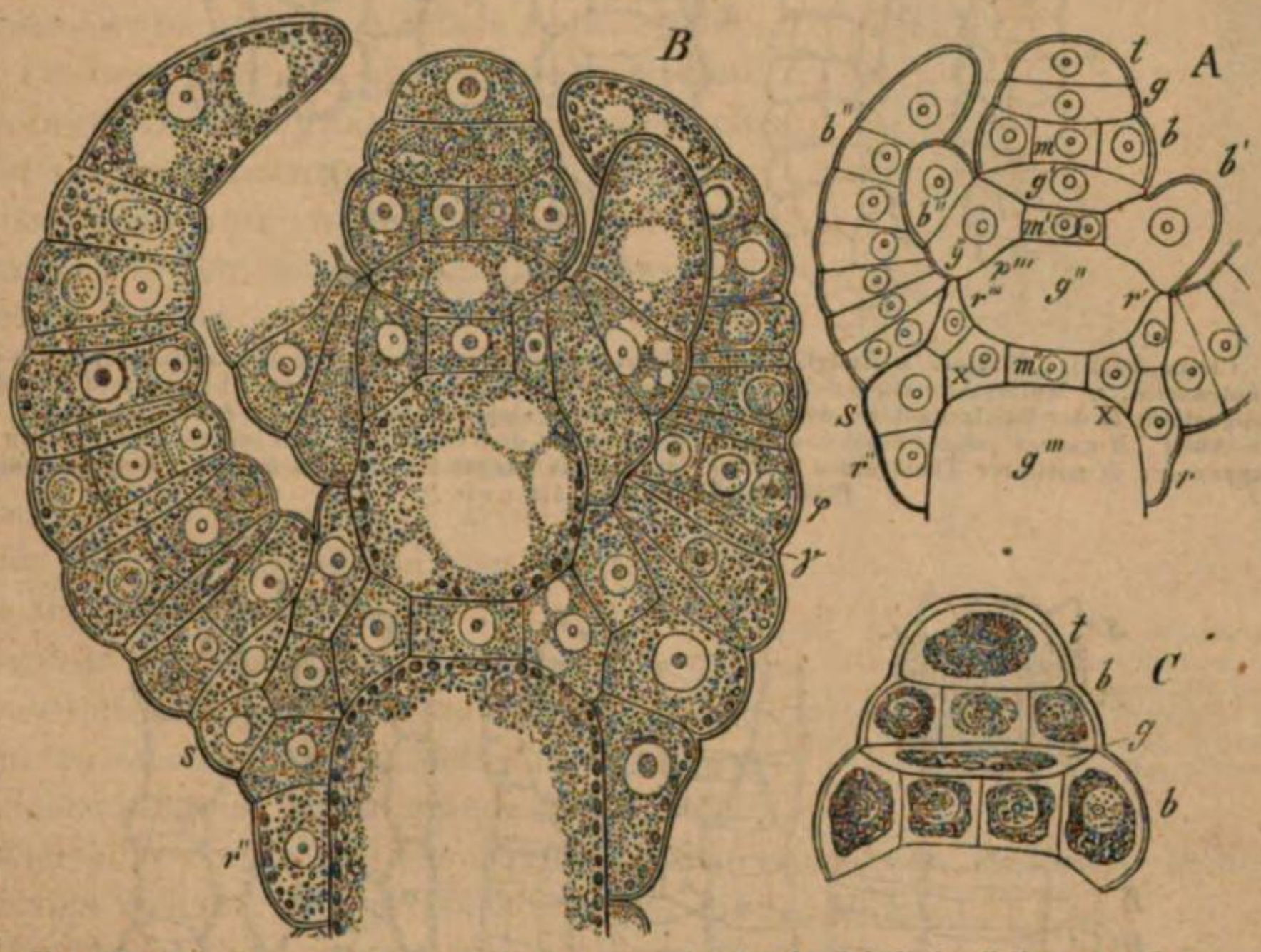


Fig. 200. Chara fragilis, Längsschnitt durch die Knospe; bei *A* ist der Inhalt der Zellen weggelassen, bei *B* ist die feinkörnige Substanz Protoplasma, die grösseren Körnchen Chlorophyll; man bemerkt die Vacuolenbildung; bei *C* ist der Inhalt der Zellen durch Iodlösung contrahirt (500).

lappen, als Blätter im Quirle sind, mit dem vom nächst unteren Quirl aufsteigenden Rindenlappen zusammen; die Zahl der letzteren ist jedoch um einen geringer, weil das Blatt, in dessen Axel der Seitenspross entsteht, keinen aufsteigenden Lappen bildet. Die Rindenlappen schliessen seitlich zusammen und bilden eine geschlossene Hülle um das Internodium, in der Mitte desselben schieben sich die auf- und absteigenden prosenchymatisch in einander. Die Berindung entsteht so früh, dass das sich verlängernde Internodium von Anfang an berindet ist, die

---

1) Die Zelle x in Fig. 200 *A* kann aber auch als erstes Internodium des Blattes aufgefasst werden; dann bestände der Stammknoten nur aus der mittleren Scheibe m, welche durch eine Längswand halbirt wird. Die Vergleichung mit Muscineen und Gefässkryptogamen führt aber auch zu der Annahme, dass die ganze aus y hervorgehende Zellgruppe $x\,S\,r''\,r'''$ dem Stamm und Blatt gemeinsam zukommt.

2) Das erste Internodium jedes Zweiges und Blattes berindet sich nur durch absteigende Rindenlappen des nächst oberen Knotens.

Rindenlappen folgen genau seiner Ausdehnung in Länge und Dicke. Jeder Rindenlappen wächst gleich dem Stamme mittelst einer Scheitelzelle fort, dieselbe bildet Quersegmente, aus deren jedem durch nochmalige Quertheilung eine Rindenlappeninternodialzelle und eine Rindenlappenknotenzelle hervorgeht; letztere theilt sich durch successive Wände in eine innere, dem Stamminternodium anliegende

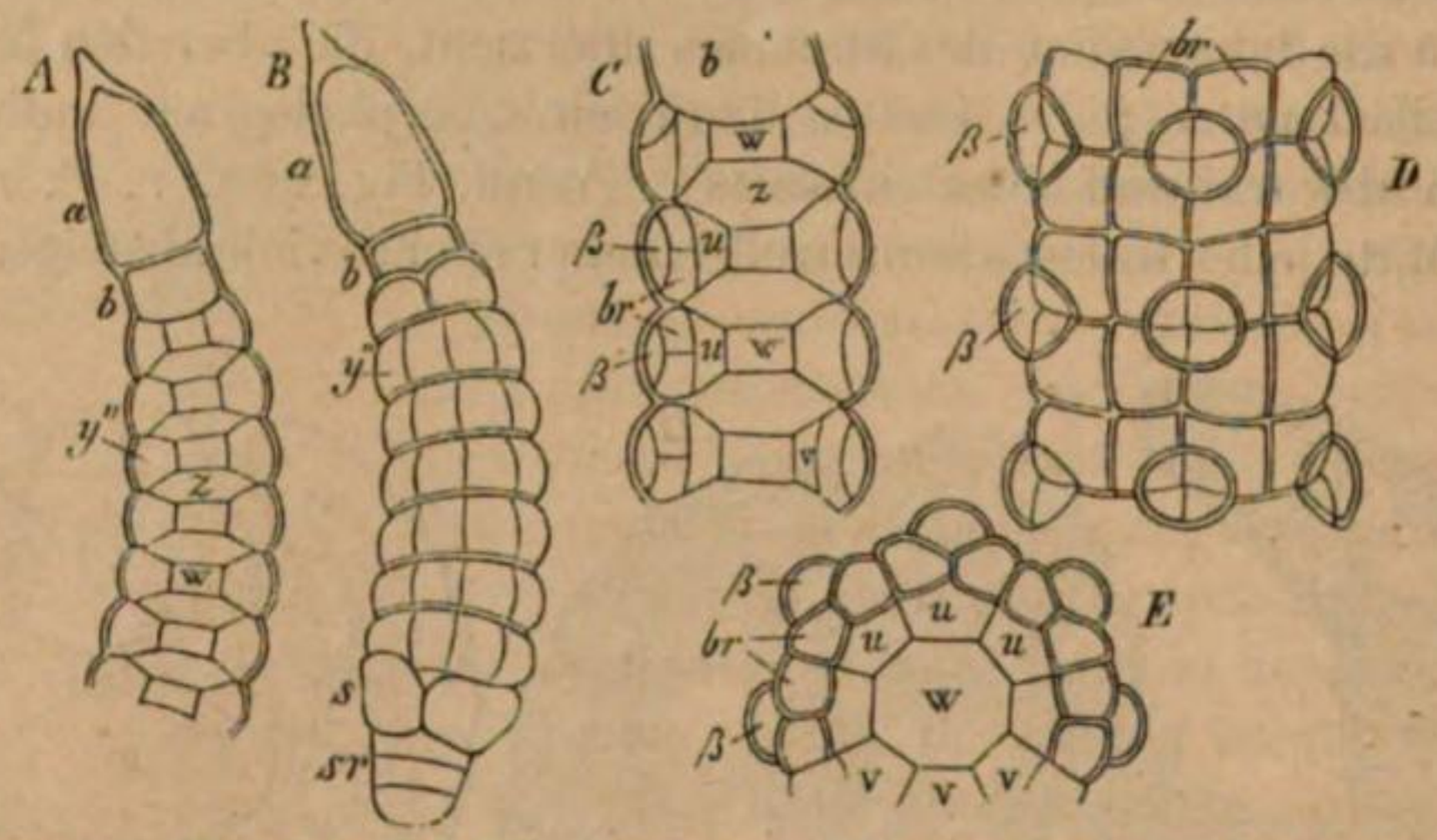


Fig. 201. Chara fragilis, Blätter. *a* Endglied, *b* vorletztes Glied eines Blattes; *z* Internodialzellen des Blattes; *w* Blattknotenzelle; *y''* Mutterzelle eines Seitenstrahls und seines Basilarknotens, aus ihr entsteht *v* und *u* (das Verbindungsglied) *br* der Basilarknoten, der vier einfache Rindenlappen liefert, und *β* der Seitenstrahl. *A* und *C* im Längsschnitt, *B* ganzes junges Blatt von aussen gesehen mit dem Stipulus *s* und seinem absteigenden Stamm-Rindenlappen *sr*; *D* mittlerer Theil eines älteren, doch noch jungen Blattes von aussen; *E* Querschnitt eines Blattknotens von dem Alter wie *D*.

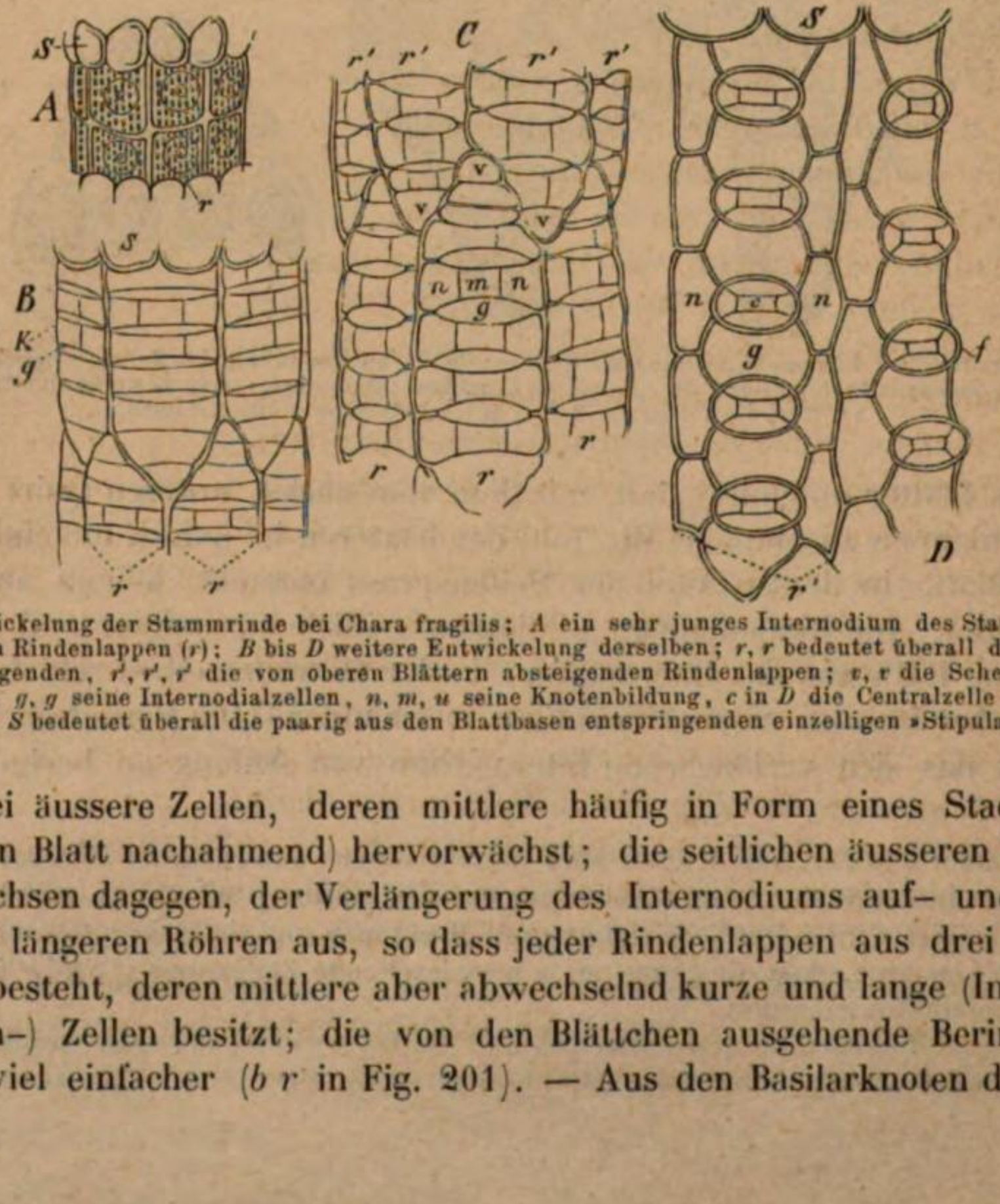


Fig. 202. Entwickelung der Stammrinde bei Chara fragilis; *A* ein sehr junges Internodium des Stammes mit den noch einzelligen Rindenlappen (*r*); *B* bis *D* weitere Entwickelung derselben; *r*, *r* bedeutet überall die von unteren Blättern aufsteigenden, *r'*, *r'*, *r'* die von oberen Blättern absteigenden Rindenlappen; *r*, *r* die Scheitelzelle jedes Rindenlappens; *g*, *g* seine Internodialzellen, *n*, *m*, *u* seine Knotenbildung, *c* in *D* die Centralzelle eines Rindenknotens. — *S* bedeutet überall die paarig aus den Blattbasen entspringenden einzelligen »Stipulargebilde«.

und in drei äussere Zellen, deren mittlere häufig in Form eines Stachels oder Knopfes (ein Blatt nachahmend) hervorwächst; die seitlichen äusseren Zellen der Knoten wachsen dagegen, der Verlängerung des Internodiums auf- und abwärts folgend, zu längeren Röhren aus, so dass jeder Rindenlappen aus drei parallelen Zellreihen besteht, deren mittlere aber abwechselnd kurze und lange (Internodial- und Knoten-) Zellen besitzt; die von den Blättchen ausgehende Berindung der Blätter ist viel einfacher (*b r* in Fig. 201). — Aus den Basilarknoten der Charen

entspringen auch noch andere, blattähnliche Gebilde, die Braun als Stipulae bezeichnet, sie sind immer einzellig, bald sehr kurz, bald lange Schläuche, die sowohl auf der Innen- als Aussenseite des Blattgrundes hervortreten (S in Fig. 200).

Die Knoten sind die Bildungsherde aller seitlichen Glieder der Characeen. Die wurzelartigen Gebilde (Rhizoiden) entspringen aus den äusseren Zellen der unteren Knoten der Hauptsprosse; sie bestehen aus langen, hyalinen, schief abwärts wachsenden Schläuchen, die nur an der Spitze sich verlängern. Sie bilden sich durch Auswachsen platter Zellen am Umfang des Stammknotens, sie sitzen also mit breitem Fusse diesem auf; diese Wurzelfüsse der stärkeren »Wurzeln« theilen sich aber selbst noch weiter, indem sie besonders am oberen Rande kleinen platten Zellen den Ursprung geben, aus welchen sich dünne »Wurzeln« entwickeln. Die Rhizoidenschläuche bilden nur wenige und weit hinter der fortwachsenden Spitze liegende Querwände, die gleich anfangs schief gestellt sind. Hier stossen die beiden benachbarten Glieder wie zwei mit ihren Sohlen in entgegengesetzter Richtung sich berührende menschliche Füsse zusammen. Die Verzweigung geht immer nur von dem unteren Ende des oberen Gliedes (Fig. 203 *B*) aus; es bildet sich hier eine Anschwellung, welche durch eine Wand sich abschliessend durch weitere Theilung mehrere Zellen erzeugt, die nun zu Zweigen auswachsen; diese stehen daher büschelweise auf einer Seite. Die Schlauchglieder der Rhizoiden erreichen eine Länge von mehreren Millim. bis zu mehr als 2 Ctm., bei einer Dicke von $^1/_{40}$ bis $^1/_{10}$ Millim.

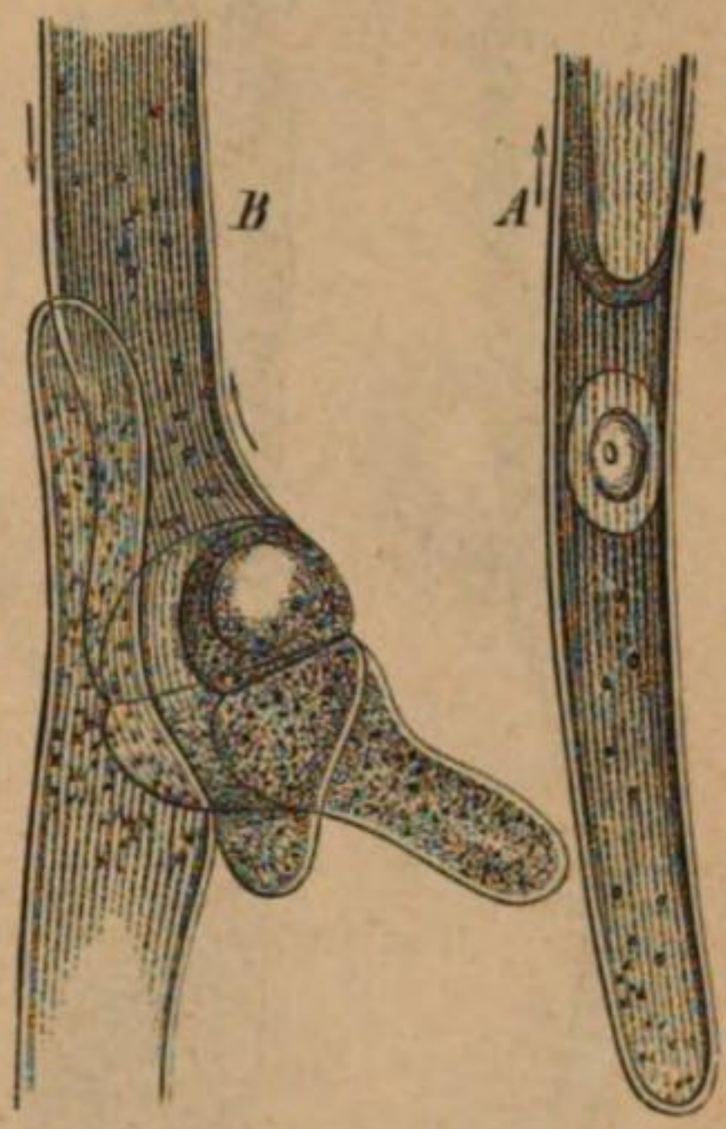


Fig. 203. Rhizoiden von Chara fragilis; *A* Ende eines wachsenden Schlauches, *B* ein sogen. Gelenk; der untere Theil des oberen Schlauches verzweigt sich (nach Pringsheim, 240mal vergr.). Die Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasmas.

Die vegetative (nicht geschlechtliche) Vermehrung der Characeen geht ebenfalls von den Knoten aus und zeigt dreierlei Modificationen: 1) knollenähnliche Bildungen; die sogen. Amylumsterne bei Chara stelligera; es sind isolirte unterirdische Knoten mit sehr verkürzten Blattquirlen von zierlicher Regelmässigkeit, ihre Zellen mit Stärke und anderen Bildungsstoffen dicht erfüllt; sie erzeugen durch Sprossung neue Pflanzen. 2) Die nacktfüssigen Zweige (Pringsheim): sie bilden sich an überwinterten alten oder an abgeschnittenen Stammknoten von Chara aus den Axeln nicht nur der ältesten, sondern auch der jüngeren Blätter (eines Quirls) und sind im Grunde von den normalen Zweigen nur wenig verschieden; vorzugsweise durch die mangelhafte oder ganz fehlende Berindung des unteren Internodiums und des ersten Blattquirls; die von dem ersten Knoten des Zweiges abwärts gehenden Rindenlappen trennen sich oft von dem Internodium ab und wachsen frei, sich aufkrümmend, fort; die Blätter des untersten Quirls bilden oft keine Knoten. 3) Die Zweigvorkeime; sie entspringen neben den vorigen aus den Knoten des Stammes, sind aber von den Zweigen wesentlich verschieden und den aus der Spore hervorgehenden Vorkeimen gleich gebaut; sie sind gleich jener nur an Ch. fragilis (von Pringsheim) beobachtet worden. Eine Zelle des

Stammknotens erhebt sich und wächst zu einem Schlauch aus, dessen Spitze sich durch eine Querwand abgliedert. In der fortwachsenden Endzelle treten noch weitere Theilungen ein, bis die aus ihr hervorgehende »Vorkeimspitze« aus einer 3—6gliedrigen Zellreihe besteht. Unterhalb der Vorkeimspitze (*ab* in *C* Fig. 204) schwillt der Schlauch an, und die erweiterte Stelle schliesst sich durch eine Querwand als Zelle ab, die Pringsheim den Knospengrund nennt (in Fig. 204 *C* die Theile *v* bis *d* umfassend). Diese Zelle wird nun durch zwei schiefe Wände in drei Zellen getheilt, deren mittlere (*q*) sich schlauchartig (wie ein Internodium) verlängert, während die obere und untere kurz bleiben. Aus der unteren bildet sich später ein bewurzelter, blattloser Knoten (*d* in Fig. 204 u. Fig. 199), während die obere, welche zwischen der Vorkeimspitze *ab* und der verlängerten Zelle *q* liegt, zur Axe der neuen Generation sich umgestaltet; sie wölbt sich auf der einen Seite nach aussen und theilt sich succedan in die Zellen *I*, *II*, *III* und *v*. Jede der Zellen *I*, *II*, *III* verwandelt sich durch Theilungen in eine Zellenscheibe, einen Uebergangsknoten, deren also drei, ohne zwischenliegende Internodien, über einander stehen; die seitlichen Zellen derselben wachsen rechts und links hervor und bilden unvollkommene Blätter von verschiedener Länge; die am meisten auswärts liegende Zelle *v* (Fig. 204 *C*) dagegen beginnt nun eine Zelltheilungsfolge zu zeigen, die der eines normalen blättertragenden Sprosses entspricht; sie ist die Mutterzelle und zugleich die erste Scheitelzelle der neuen Generation, d. h. der aus dem Vorkeim entstehenden geschlechterbildenden Laubpflanze. Die in Fig. 204 *C* angedeutete Verschiebung bewirkt später, dass die Vorkeimspitze rückwärts gedrängt wird, und da dieselbe einem einfachen, unberindeten Blatte ähnlich sieht, so entsteht bei weiterer Ausbildung der aus den Zellen *I*, *II*, *III* hervorsprossenden seitlichen Blätter der Schein, als ob diese verschiedenen

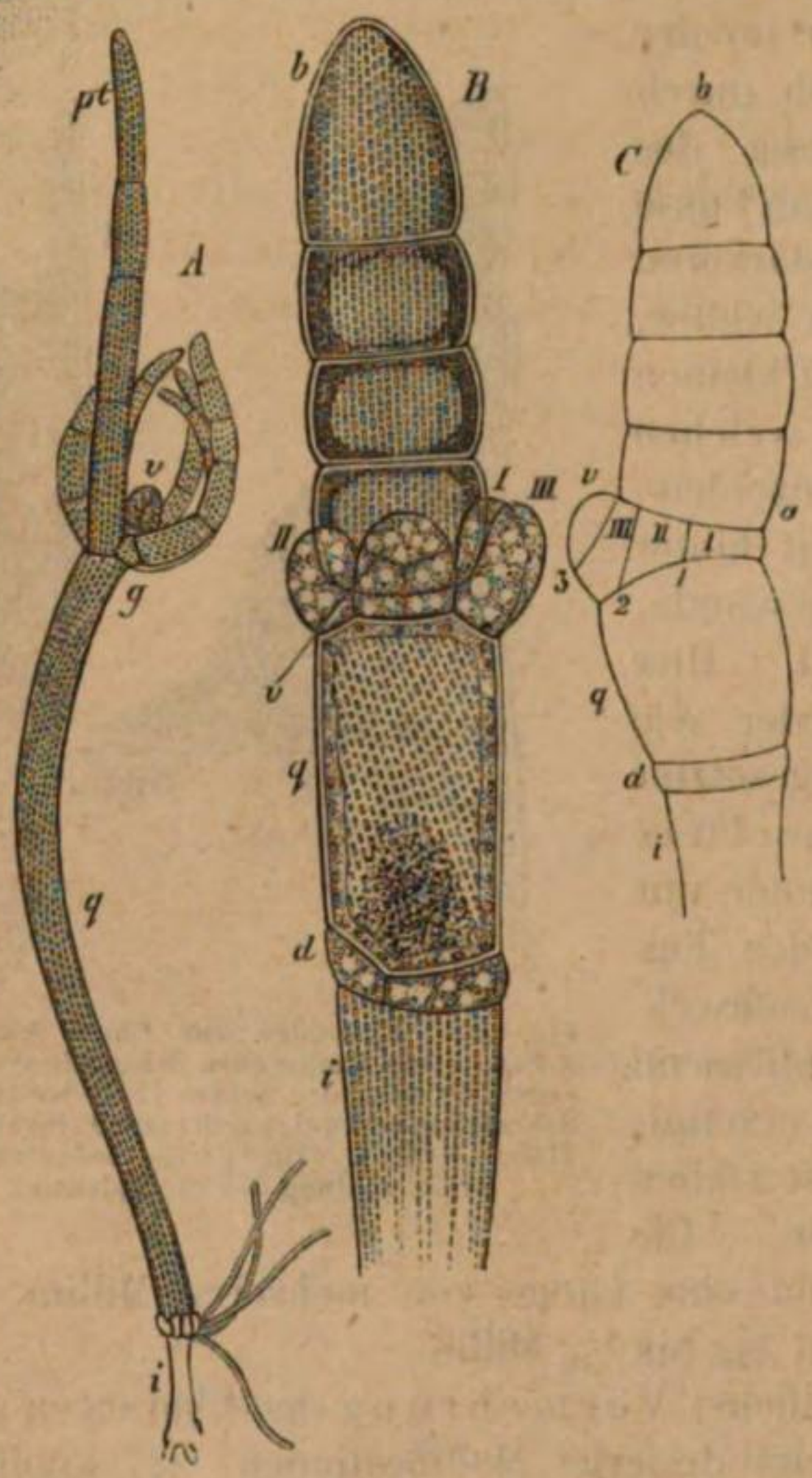


Fig. 204. Ch. fragilis; *A* ein ganzer Zweigvorkeim, *i* das unterste blasse Glied unter dem Wurzelknoten; *q* das lange, aus der Mittelzelle des Knospengrundes entstandene Glied; *pt* die Vorkeimspitze; bei *g* der Scheinquirl der Blätter, *v* die Knospe der zweiten Generation der Laubpflanze; *B* oberer Theil eines jüngeren Zweigvorkeims: *i*, *d*, *q* wie vorhin, *b* = *pt* des Vorigen; *I*, *II*, *III* die jungen Blättchen der Uebergangsknoten, *v* die Knospe, des Laubstammes; *C* noch jüngerer Zweigvorkeim; *i*, *d*, *q*, *b* wie bei *B* und *A*; *I*, *II*, *III* die Zellen, aus denen die Uebergangsknoten entstehen; *v* die Scheitelzelle der Stammknospe (nach Pringsheim, *B* ist 170mal vergr.).

Glieder zusammen einen Quirl bildeten; die Knospe des Seitensprosses kommt dabei scheinbar in die Mitte dieses Scheinquirls zu stehen (Fig. 204 *A*). — Vergleicht man nun die aus der keimenden Spore hervortretenden Gebilde mit den Zweigvorkeimen, so findet man mit Pringsheim eine vollständige Analogie der einzelnen Theile, welche der Leser durch die gleichen Buchstaben in Fig. 199 u. Fig. 204 angedeutet findet; der Vorkeim der Spore hat aber noch einen kleinen Knoten an der Sporenöffnung, aus welchem ein Rhizoid, die sogenannte Hauptwurzel der Charen entspringt (Fig. 199 *w'*).

Die geschlechtliche Fortpflanzung wird durch Organe vermittelt, die in ihrer Entwickelung und definitiven Form nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse sich weder mit denen der Thallophyten, noch mit denen der Muscineen oder anderer Kryptogamen irgendwie vergleichen lassen; die männlichen Organe können, wie bei allen Kryptogamen, auch hier als Antheridien bezeichnet werden; die weiblichen aber sind weder Oogonien, noch Trichogynen, noch sind es Archegonien; es erscheint daher passend, ihnen mit A. Braun einstweilen den Namen Sporenknospen beizulegen, da derselbe wenigstens keine falsche Analogie bezeichnet. — Antheridien und Sporenknospen stehen jederzeit auf den Blätttrn; die Antheridien sind immer das metamorphosirte Endglied eines Blattes oder Seitenblättchens, die Sporenknospen entspringen bei den monöcischen Arten dicht neben ihnen aus dem Basilarknoten des betreffenden Blättchens (Chara) oder aus dem letzten Knoten des mit einem terminalen Antheridium gekrönten Hauptstrahls (Nitella), die Sporenknospen stehen daher bei den monöcischen Nitellen unter, bei den Charen über oder neben dem Antheridium. Bei diöcischen Arten fallen zwar diese nachbarlichen Beziehungen weg, aber die morphologische Bedeutung und Stellung bleibt dieselbe. Wir betrachten beiderlei Organe zunächst im entwickelten Zustand.

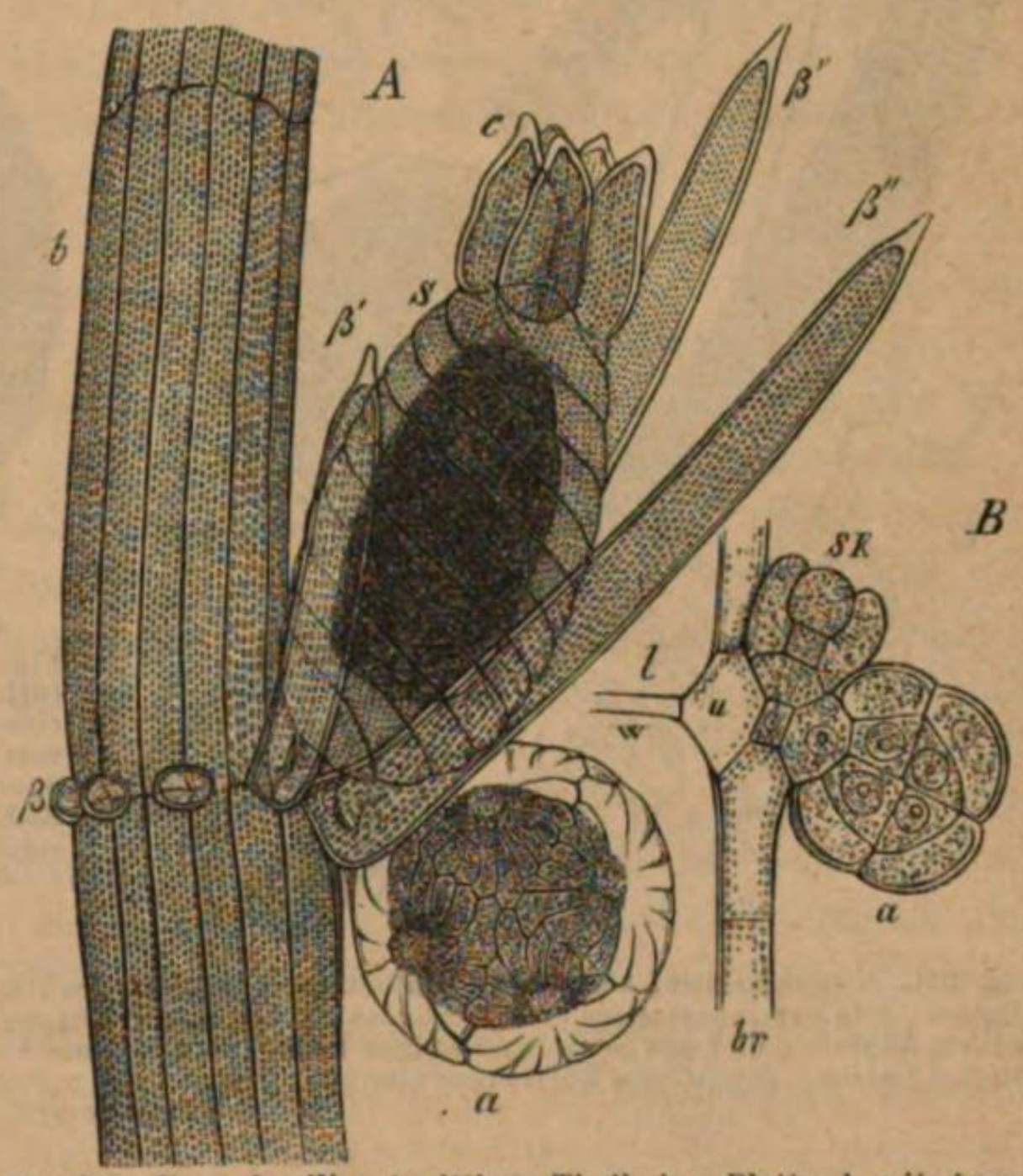


Fig. 205. Chara fragilis; *A* mittlerer Theil eines Blattes *b*, mit einem Antheridium *a* und einer Sporenknospe *S*, *c* deren Krönchen; *β* sterile Seitenblättchen, *β'* grössere Seitenstrahlen neben der Frucht, *β''* die Bracteolen, aus dem Basilarknoten der Geschlechtsorgane entspringend (etwa 50mal vergr.). *B* ein junges Antheridium *a* mit einer noch jüngeren Sporenknospe *sk*; *w* die Knotenzelle des Blattes, *u* die Verbindungszelle zwischen jener und dem Basilarknoten des Antheridiums; *l* Lumen des Blattinternodiums; *br* Berindungszellen des Blattes (350). Vergl. Fig. 211.

Die Antheridien sind kugelig, von $^1/_2$—1 Millim. Durchmesser, anfangs grün, dann roth gefärbt. Die Wandung besteht aus acht flachen Zellen, von denen vier, um den freien Pol der Kugel gelagert, dreieckig sind, während die vier um die Basis gelagerten viereckig, abwärts verschmälert sind; jede dieser Zellen stellt ein Stück der Kugelschale dar; sie werden als Schilder bezeichnet;

im unreifen Zustand ist die innere Wandung derselben mit grünen Chlorophyllkörnern bedeckt, die bei der Reife sich roth färben; da die äusseren Wände frei davon sind, so erscheint der Umfang der Kugel hell, durchsichtig (Fig. 205 *A*); von den Seitenwänden aus dringen mehrere Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte jedes Schildes ein, wodurch dieses strahlig gelappt erscheint. Von der Mitte der Innenwand jedes Schildes ragt eine cylindrische Zelle nach innen, beinahe bis zum Mittelpunkt der Hohlkugel, diess sind die sogen. Griffe oder Manubrien; zwischen

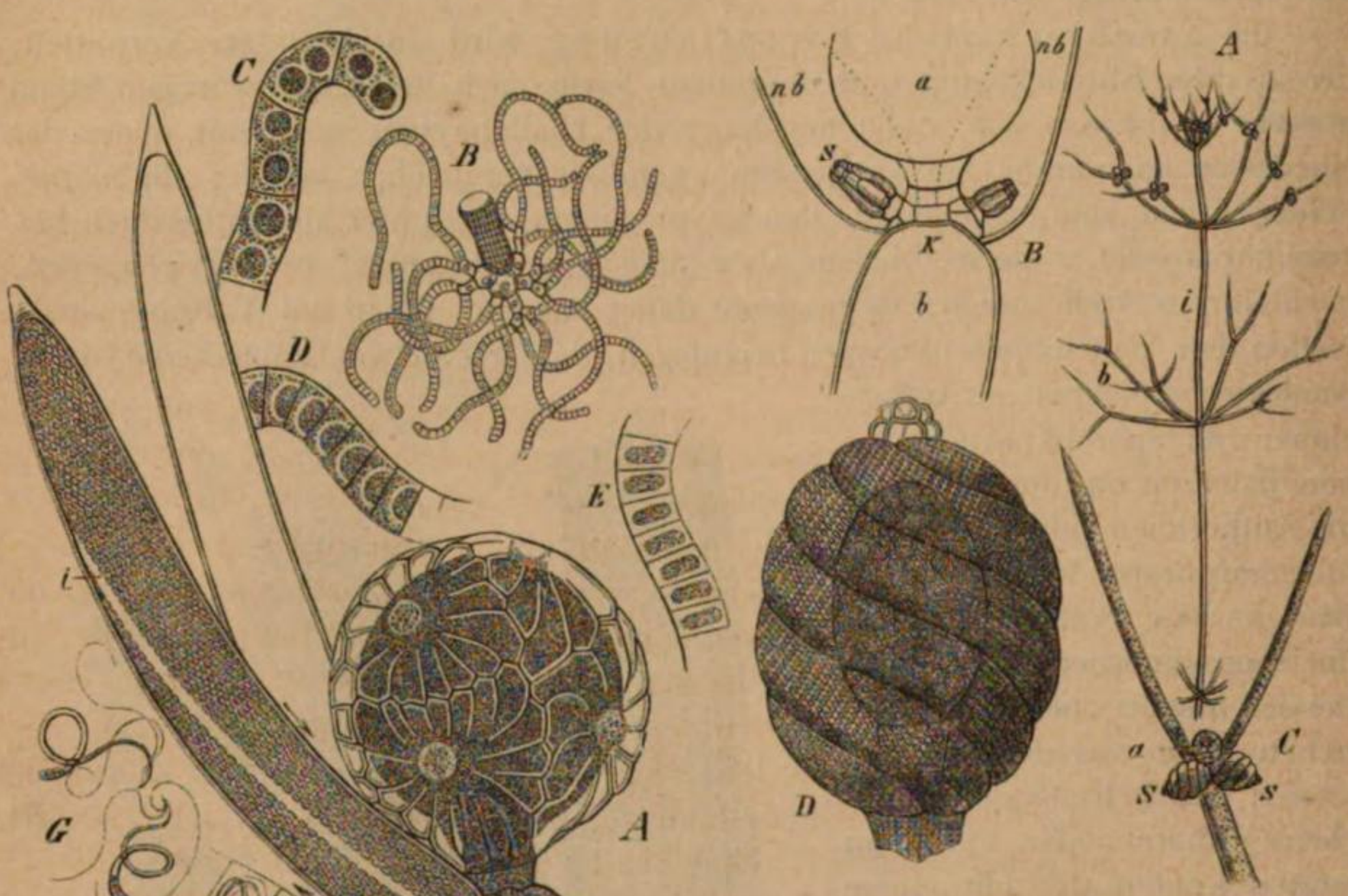


Fig. 207. Nitella flexilis: *A* fertiler Zweig in natürl. Gr.; *i* Internodium, *b* Blätter; *B* oberer Theil eines fertilen Blattes *b* mit dem Knoten *K*, an diesem zwei Seitenstrahlen *nb* und zwei sehr junge Sporenknospen *S*; *a* das Antheridium; *C* älteres Blatt mit zwei Seitenstrahlen, einem reifen Antheridium *a* und zwei unreifen Sporenknospen *S*. — *D* eine halbreife Sporenknospe stärker vergr.

Fig. 206. Nitella flexilis; *A* fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, *i* Interferenzstreifen; Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protaplasmas. — *B* ein Manubrium mit seinem Köpfchen und den peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, *C* Ende eines solchen jungen Fadens; *D* mittlerer Theil eines älteren; *E* noch älter; *F* reifer Antheridienfaden mit Spermatozoiden *G*. (*C*—*G* 550mal vergr.).

den vier unteren Schildern drängt sich auch die flaschenförmige Trägerzelle des Antheridiums nach innen; am centralen Ende jedes der acht Manubrien sitzt eine rundliche, hyaline Zelle, das Köpfchen; diese 25 Zellen bilden das Gerüste des Antheridiums. — Jedes Köpfchen trägt (im Mittel) sechs kleinere Zellen (secundäre Köpfchen), aus deren jeder (im Mittel) vier lange peitschenförmige dünne Fäden hervorwachsen, welche vielfach gewunden, den Innenraum des Antheridiums ausfüllen (Fig. 206 *B*). Jeder dieser Fäden (deren Zahl also ungefähr 200 beträgt) besteht selbst wieder aus einer Reihe kleiner scheibenförmiger Glieder (*D*, *E*, *F*), deren Zahl auf 100—200 steigt. In jeder dieser 20,000—40,000 Zellen entsteht ein Spermatozoid; ein dünner, hinten verdickter, schraubig gewundener

Faden, der an seinem spitzen Ende zwei lange, feine Cilien trägt (Fig. 206 *G*). Bei völliger Reife fallen die acht Schilder aus einander, indem sich ihre sphärischo Krümmung vermindert; die Spermatozoiden verlassen ihre Mutterzellen und schwärmen im Wasser umher; das Aufbrechen scheint gewöhnlich Morgens zu geschehen, die Spermatozoiden schwärmen einige Stunden, auch bis zum Abend.

Die Sporenknospe ist mehr oder minder lang ellipsoidisch; auf einem kurzen einzelligen Stiel, der nur bei Nitella äusserlich zu sehen ist, sitzt zunächst eine kurze, schmale Trägerzelle, auf deren Ende eine grosse, eirunde Zelle, die Centralzelle, befestigt ist. Diese ist umwunden von fünf langen Schläuchen (Fig. 207 *D*), die einer, von aussen gesehen, links aufsteigenden Schraubenlinie folgen und einander seitlich berühren, so dass sie eine völlig geschlossene Hülle um die Centralzelle bilden; über den Scheitel der letzteren richten sich die Enden der Schläuche auf und bilden zusammen das sogen. Krönchen, welches einen engen, zur Centralzelle hinabführenden Canal umschliesst; bei Chara (Fig. 205, *A c*) sind die Theile des Krönchen ziemlich gross und durch eine Querwand von den gewundenen Schläuchen abgetrennt, bei Nitella ist jedes Stück der Coronula zweizellig, die untere Zelle mit einem nach innen vorspringenden fingerförmigen Fortsatz versehen; die fünf Fortsätze bilden im Canal eine Art Reuse, durch welche wahrscheinlich die Spermatozoiden eingelassen, aber dann zurückgehalten werden (Fig. 210, *D k*). — Die Sporenknospe kann mit einem eigenthümlich entwickelten Zweig verglichen werden; die Trägerzelle wäre dessen unteres Internodium, die zwischen ihr und der Centralzelle eingeschobene Zelle gleicht einem sehr einfachen Knoten, der die fünf Hüllschläuche als Blätter trägt; diese Blätter sind bei Chara zwei-, bei Nitella dreigliedrig (siehe unten die Entwickelungsgeschichte), die Bedeutung der Centralzelle ist dagegen noch zweifelhaft. — Die Befruchtung ist bisher nicht beobachtet worden; sie findet aber wahrscheinlich zu der Zeit statt, wo das Krönchen einen offenen Canal bildet, der sich später schliesst; die erwähnte Reuse bei Nitella kann kaum eine andere als die genannte Bedeutung haben; später schliessen die Zellen des Krönchens dicht zusammen, die Wände der Hüllschläuche bedecken sich mit Chlorophyllkörnern, die später röthlichgelb werden; die mächtig heranwachsende Centralzelle erfüllt sich mit Stärke, Oel und Protoplasma. Mit zunehmender Reife wird die Windung der Hüllschläuche immer niedriger, die Zahl der Windungen immer grösser; endlich verdickt sich ihre der Centralzelle anliegende Wand und verholzt, indem sie zugleich schwarz wird; so wird die Centralzelle endlich von einer harten, schwarzen Schale umgeben; in diesem Zustande fällt die Sporenfrucht ab, um im nächsten Herbst oder nach dem Winter zu keimen.

Die Characeen sind durch die Grösse ihrer Zellen und durch die einfachen Beziehungen der einzelnen Zellen zum Aufbau des ganzen Körpers ausgezeichnet. Alle jungen Zellen enthalten Kerne, die anfangs immer im Centrum des die ganze Zelle erfüllenden Protoplasmas liegen, jeder Zweitheilung der Zellen geht die Auflösung des Kerns und die Neubildung zweier Kerne voraus. Mit dem Wachsthum der Zellen bilden sich im Protoplasma Vacuolen, die endlich in eine einzige grosse (den Saftraum) zusammenfliessen; das nun die Wandung als dicker Beleg auskleidende Protoplasma beginnt jetzt seine rotirende Bewegung, die immer dem längsten Weg in der Zelle folgt; der Zellkern löst sich um diese Zeit auf, während Chlorophyllkörner sich bilden. Mit dem Wachsthum der ganzen Zelle wachsen

auch diese und vermehren sich durch wiederholte Zweitheilung. Die Chlorophyllkörner kleben an der Innenseite der äussersten, dünnen, ruhenden Protoplasmaschicht, sie nehmen keinen Theil an der Rotation der weiter nach innen liegenden Protoplasmaschichten. Das rotirende Protoplasma differenzirt sich mit zunehmendem Wachsthum der Zelle in eine sehr wasserreiche und in wasserärmere dichtere Portionen; jene erscheint wie hyaliner Zellsaft, in welchem diese, in Form rundlicher, kleiner und grosser Klumpen schwimmen. Indem diese dichteren Körper von dem rotirenden, wasserhellen Protoplasma passiv mit fortgeschweift werden, was man an ihren sich überstürzenden Bewegungen erkennt, entsteht der Schein, als ob der Zellsaft die rotirende Bewegung ausführte. Neben den dichteren Protoplasmaklumpen von mehr unregelmässiger Form finden sich auch viele kugelige, die mit zarten Stacheln besetzt sind und Wimperkörperchen genannt werden; auch sie bestehen aus Protoplasma. Die Strömung ist, wie Nägeli zeigt, nächst der ruhenden Wandschicht am schnellsten und wird nach innen immer langsamer, daher überstürzen sich die Kugeln und Ballen, welche in dem dünnen rotirenden Protoplasma schwimmen, weil sie mit verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche in Schichten von verschiedener Geschwindigkeit eintauchen. Die Chlorophyllkörner sind der Stromrichtung entsprechend an der ruhenden Schicht in Längsreihen geordnet und so dicht gelagert, dass sie eine Schicht bilden; nur an den sogen. Interferenzstreifen (*i* in Fig. 206) fehlen sie; diese Interferenzstreifen bezeichnen die Linie, wo der auf- und der absteigende Theil des rotirenden Protoplasmas einer Zelle neben einander in entgegengesetzter Richtung hinlaufen, wo also Ruhe herrscht. Die Richtung der rotirenden Bewegung in jeder Zelle steht in gesetzmässiger Beziehung zu derjenigen aller übrigen Zellen der Pflanze und somit zum morpholopischen Aufbau derselben, wie A. Braun gezeigt hat.

Von den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen hebe ich hier nur noch die der Antheridien und Sporenknospen hervor.

Antheridien. Die Zellenfolge bei ihrer Entstehung wurde schon von A. Braun an Nitella syncarpa und Chara Baueri erschöpfend beschrieben; sie stimmt mit der von Nitella flexilis und Chara fragilis überein. — Bei Nitella wird das Endglied des Blattes (Hauptstrahl eines Quirls) zum Antheridium; das älteste Blatt eines Quirls bildet sein Antherium zuerst, die anderen folgen ihrem Alter nach; die Antheridien werden schon in frühester Jugend des Blattquirls kenntlich. — Fig. 208 *A* zeigt den Längsschnitt durch die Spitze eines Zweiges, dessen Scheitelzelle *t* ist; das zuletzt gebildete Segment derselben hat sich schon durch eine Querwand getheilt in eine Knotenmutterzelle *K* und eine unter ihr liegende Internodialzelle; unter dieser liegt der Stammknoten mit dem letzten Blattquirl; *b* ist sein jüngstes Blatt, *bK* der Basilarknoten des ältesten, welches bereits aus den Segmenten *I, II, III* besteht; *a* ist das zum Antheridium sich umbildende Endglied dieses Blattes. Während die Antheridiumkugel sich aufbaut, erfährt auch das Blatt noch weitere Veränderung, die wir zuerst betrachten wollen. Das Segment *III* (Fig. 208 *A*) wird zum ersten Internodium des Blattes, *II* zu einem Knoten, der die Seitenblättchen *n b* in *C* und *D* entwickelt. Die Zelle *I* theilt sich in zwei (*C* bei *I*), deren untere kurz bleibt, während die obere zur flaschenförmigen Zelle *f* in Fig. 208 *D* und Fig. 209 auswächst.

Die kugelige Mutterzelle des Antheridiums (*A, a*) theilt sich zuerst durch eine zum Stammzweig radial gestellte, senkrechte Wand in zwei Halbkugeln; durch auf der vorigen rechtwinkelige, senkrechte Wände werden diese in 4 Quadranten zerlegt; in jedem der letzteren erfolgt (gleichzeitig in allen vieren) eine dritte Theilung horizontal und rechtwinkelig auf den beiden vorigen Wänden; das Antheridium besteht nun aus 4 oberen und 4 unteren Kugeloctanten. (Contraction durch Glycerin zeigt deutlich, dass bei jeder dieser

Theilungen vor dem Erscheinen der Cellulosewand der Protoplasmakörper schon völlig getheilt ist (Fig. 208 *B*); selbst die 2. Theilung erfolgt, bevor die Wand zwischen den beiden zuerst entstandenen Hälften da ist; es gelingt die 4 Quadranten sich contrahiren zu lassen, ohne dass zwischen ihnen eine Wand sichtbar wird; in Fig. 208 *B* ist soeben die dritte Theilung erfolgt, die 2. senkrechte Wand ist schon gebildet, die beiden hier sichtbaren Quadranten sind bereits getheilt, es ist aber noch keine horizontale Wand entstanden. Fig. 208 *A*, *a* zeigt die 8 Octanten sammt ihren Kernen perspectivisch.) — Jeder Octant wird nun zunächst in eine äussere und in eine innere Zelle zerlegt (Fig. 208 *C*); die letztere wird nochmals in allen 8 Octanten getheilt (*D*); so dass nun jeder Octant aus einer äusseren, mittleren, inneren Zelle besteht (*D*, *e*, *m*, *i*). — Bis hierher bleibt die Kugel solid, alle Zellen schliessen dicht zusammen; nun aber beginnt ein ungleichförmiges Wachsthum und mit diesem die Bildung von Intercellularräumen (Fig. 209). Die 8 äusseren Zellen (*e*) sind die jungen Schilder, deren Seitenwände die erwähnte radiale Einfaltung schon früher zeigen; sie wachsen stärker in tangentialer Richtung als die inneren Zellen, die Kugeloberfläche vergrössert sich rascher als der Inhalt; die mittleren Zellen (*m*), welche die Manubrien bilden, bleiben den Schildern in deren Mitte angewachsen, werden aber durch das tangentiale Wachsthum der Seitentheile der Schilder von einander getrennt; sie wachsen langsam in radialer Richtung; die innerste Zelle *i* jedes Octanten rundet sich ab und wird zum Köpfchen.

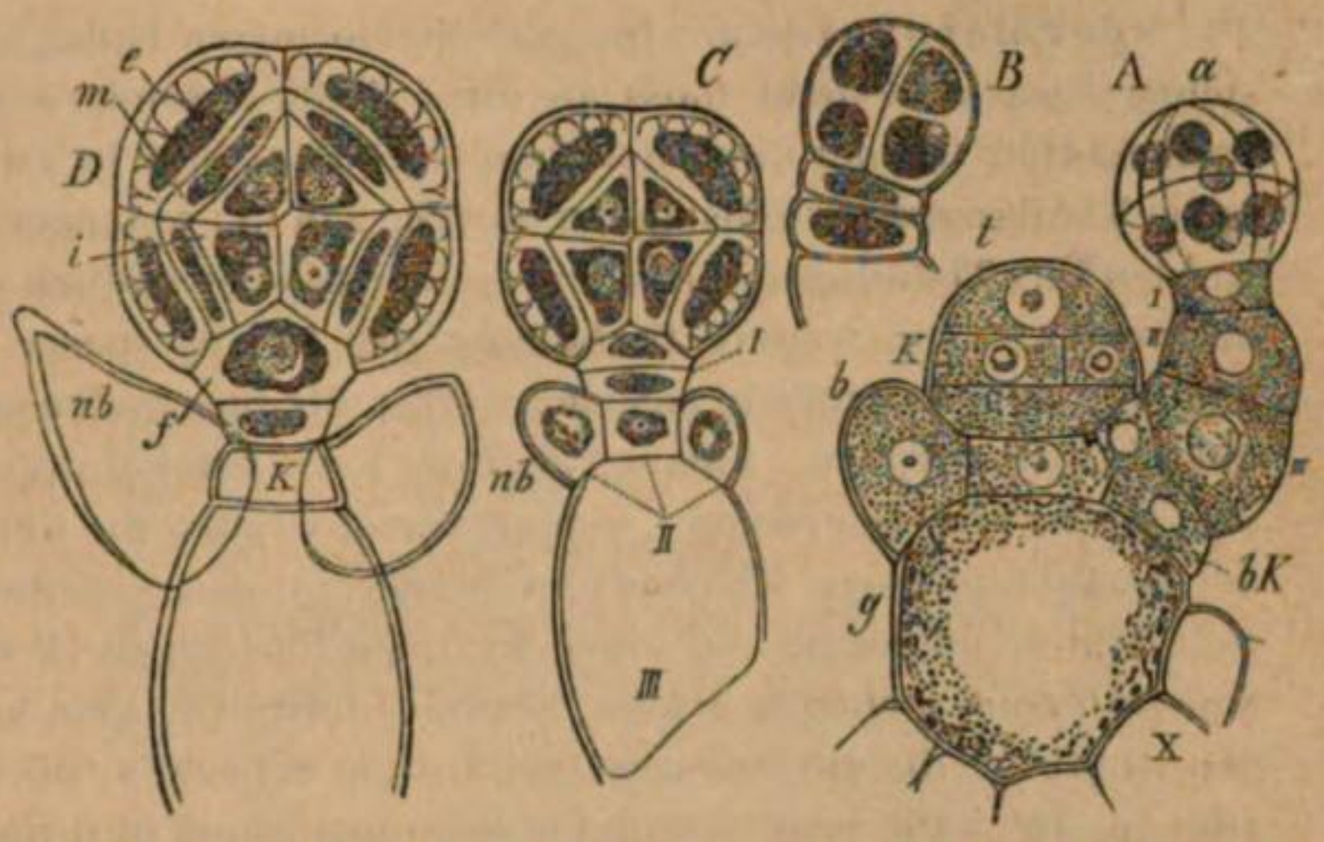


Fig. 208. Nitella flexilis, Entwickelung der Antheridien. Bei *B*, *C*, *D* ist das Protoplasma durch Einwirkung von Glycerin contrahirt.

Auch die Zelle *f* in Fig. 208 *D* wächst nun rasch heran und drängt sich zwischen den unteren 4 Schildern in's Innere der Kugel, sie wird zur flaschenförmigen Zelle, auf deren Scheitel die 8 Köpfchen ruhen. Fig. 209 zeigt diesen Zustand des Antheridiums im optischen Längsschnitt; wo die Wände der Köpfchenzellen an die nun entstandenen, mit Flüssigkeit erfüllten Intercellularräume angrenzen, treiben sie Zweige (*c*), welche sich durch Querwände abgliedern und abermals verzweigen; diese Zweige verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch zahlreiche Querwände getheilt. Die untersten Glieder derselben schwellen rundlich an und bilden die secundären Köpfchen, auf denen die cylindrischen Fäden stehen, deren scheibenförmige Glieder die Mutterzellen der Spermatozoiden sind (vergl. Fig. 209 mit Fig. 206 *B*).

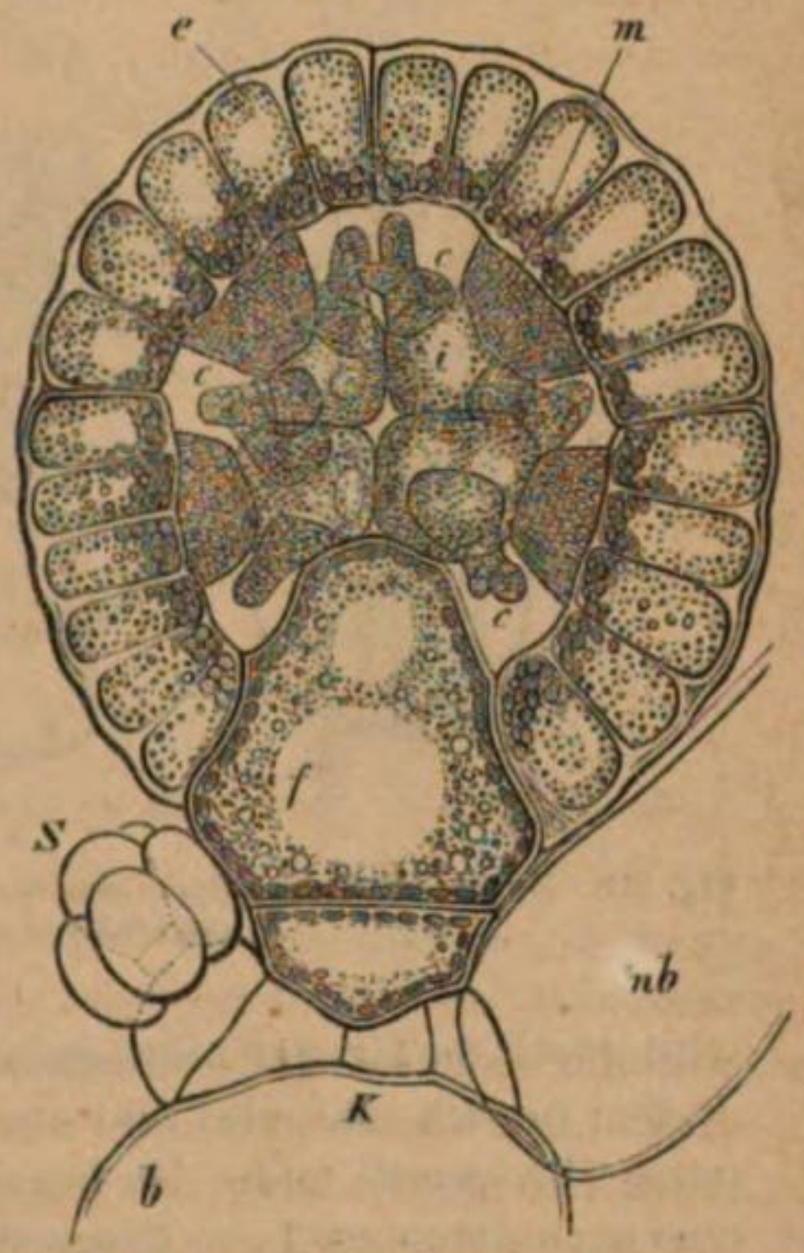


Fig. 209. Weiter entwickeltes Antheridium von Nitella flexilis (etwa 500mal vergrössert).

Die Antheridien von Chara fragilis entstehen durch Metamorphose derjenigen Seitenstrahlen, welche die innerste Reihe an einem Blatte (Hauptstrahl) bilden, und zwar schreitet,

wie Fig. 211 zeigt, die Entwickelung an diesem abwärts fort. Die Zellenfolge und das Wachsthum zeigen von denen der Nitellen keine nennenswerthen Abweichungen; die flaschenförmige Trägerzelle sitzt hier auf einer kleinen, zwischen die Rindenzellen eingekeilten Zelle, der Centralzelle des Basilarknotens des Seitenstrahls, die nach Braun auch bei sterilen Blättern vorkommt, wo ich sie indessen nicht fand.

Spermatozoiden. Die peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, wachsen nicht bloss an ihrer Spitze, sondern auch intercalar, diess zeigen die verlängerten Glieder (inmitten junger Fäden), mit je zwei Kernen, zwischen denen noch keine Theilungswand entstanden ist (Fig. 206 *C*); je länger die Fäden werden, desto häufiger werden ihre Theilungen, bis die einzelnen Glieder endlich als ziemlich schmale Querscheiben erscheinen. Die weitere Umbildung des Inhalts dieser Mutterzellen der Spermatozoiden läuft von dem Fadenende aus rückwärts; die Spermatozoiden entstehen in basipetaler Ordnung in jedem Faden. Anfangs liegt der Kern jeder Mutterzelle in deren Mitte, später legt er sich an die eine Querwand; sodann verschwinden die Kerne, ihre Substanz mischt sich mit der des Protoplasmas, welches nun einen centralen, scheibenförmigen Klumpen in der Mutterzelle bildet, umgeben von einer hyalinen Flüssigkeit (*E* Fig. 206); aus ihm bildet sich das Spermatozoid, neben welchem, wenn es fertig ist, kein körniges Protoplasma mehr zu finden ist (vergl. die entgegengesetzte Ansicht Schacht's: die Spermatozoiden im Pflanzenreich, 1864, p. 30). Die Spermatozoiden beginnen schon in ihrer Zelle zu rotiren, um dann nach dem Zerfallen des Antheridiums aus ihnen zu entweichen; der fadenförmige Körper zeigt bei Nitella 2—3, bei Chara 3—4 Windungen; das hintere dickere Ende enthält einige glänzende Körnchen.

Auch die Entwickelung der Sporenknospen wurde schon von A. Braun ausführlich beschrieben; ich habe sie ebenfalls an Nitella flexilis und Chara fragilis studirt. Bei Nitella flexilis entspringt die Sporenknospe aus dem Blattknoten unter dem Antheridium (Fig. 207 *B* und *C*), sie wird viel später angelegt als dieses. Fig. 210 *A* zeigt eine sehr junge Sporenknospe, deren Trägerzelle *b* die kleinere Knotenzelle mit den fünf Hüllschlauchanlagen *h* (von denen hier nur 2 in Längsschnitt zu sehen sind) trägt; über der Knotenzelle liegt die Scheitelzelle *s* des Sprosses, als welcher die Sporenknospe zu deuten ist; der weitere Verlauf der Entwickelung wird durch die Fig. 210 hinreichend klar; die Hüllschläuche sind anfangs gerade, erst später drehen sie sich schraubig; ihr oberes fortwachsendes Ende wird zweimal getheilt; die vorletzte Gliederzelle bildet den fingerförmigen Fortsatz nach innen; die fünf Fortsätze stellen eine nach unten geöffnete Reuse dar in dem jetzt noch offenen Canal, den die fünf Hüllschläuche umgrenzen (*K* in *C* und *D*). Wenn später (nach der Befruchtung) die Hüllschläuche niedrigere und zahlreichere Windungen machen, bleiben die oberen Zellen gerade und bilden das scharf abgegrenzte Körnchen. Welche Zelle innerhalb der Sporenknospen befruchtet wird, ist bis jetzt nicht sicher ermittelt; die Scheitelzelle derselben erleidet noch 2—3 Theilungen, durch welche die von Braun als Wendungszellen bezeichneten Stücke (*x* Fig. 210) abgeschnitten werden. Indessen weichen meine Beobachtungen von denen

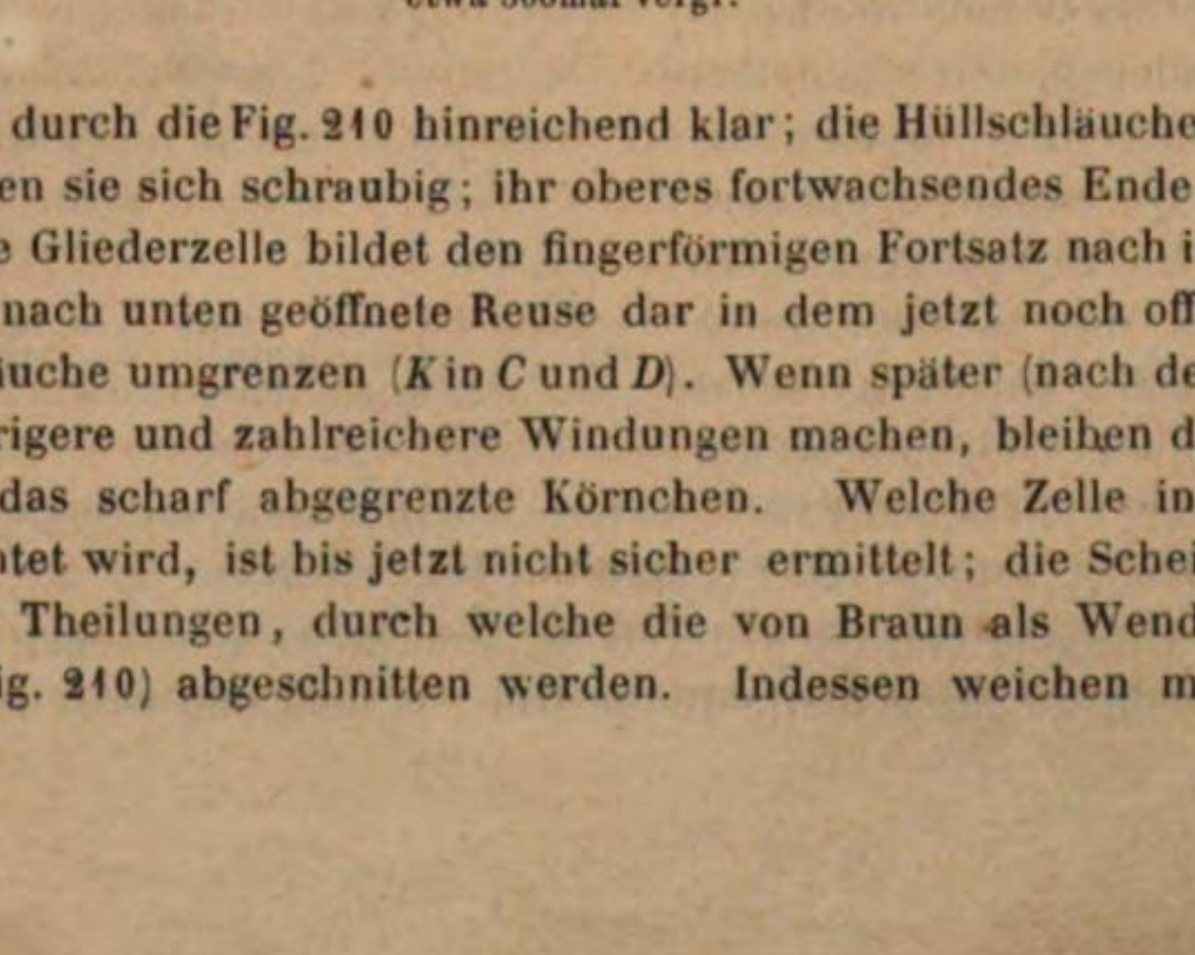


Fig. 210. Entwickelung der Sporenknospe von Nitella flexilis (s. den Text) etwa 300mal vergr.

Braun's in Bezug auf Zeit und Art dieser Theilungen sehr ab. Für eine kritische Auseinandersetzung ist aber hier kein Raum (vergl. Braun l. c. p. 78). Auch innerhalb der grossen Centralzelle, von der es nach A. Braun zweifelhaft ist, ob sie wirklich die Scheitelzelle des weiblichen Sprosses ist, konnte ich keine weiteren Neubildungen von Zellen, etwa durch freie Zellbildung, erkennen.

Bei Chara zeigt die Sporenknospe einige Abweichungen von der der Nitellen; in ihrer Centralzelle wird nach Braun nur eine Wendungszelle gebildet, und ebenso unterbleibt am Gipfel der Hüllschläuche die zweite Theilung, das Krönchen wird von fünf einzelnen, aber grösseren Zellen gebildet; etwas dem Reusenapparat Aehnliches konnte ich hier nicht finden.

A. Braun's Beschreibung des morphologischen Orts der Sporenknospe von Chara wird durch unsere Fig. 211 *A* vollkommen bestätigt. Zur Orientirung sei vorher gesagt, dass diese das untere Stück eines jungen, fertilen Blattes von Chara fragilis nebst dem angrenzenden Stengelstück und einer Axillarknospe im Längsschnitt darstellt; *m* ist die halbe Knotenzelle des Stammes, *i* das obere, *i'* das untere Internodium desselben; *sr* ein absteigender Rindenlappen, *y* ein aufsteigender; *sr'* der von unserem Blatt absteigende Rindenlappen des unteren Internodiums, *rK* ein Knoten desselben; *i''* ist das erste Internodium der Axillarknospe, welches auf der Zelle *n* ruht, die den Stammknoten *m* mit dem Basilarknoten des Blattes verbindet. — Das Blatt zeigt uns seine drei unteren Internodien *z*, *z*, *z*, diese noch ziemlich kurz, sie erreichen die 6—8fache Länge; dazwischen die Blattknotenzellen *w*, *w*; *v*, *v* sind die Verbindungszellen des Blattknotens mit dem Basilarknoten des Blättchens *β*, auf der Rückseite des Blattes; *a* die entsprechenden Zellen auf der Innenseite des Blattes; *br* die Rindenlappen des Blattes, deren von jedem Blättchen (*β*) zwei aufwärts und zwei abwärts gehen; das unterste Internodium des Blattes wird jedoch nur von absteigenden Lappen berindet, neben einem derselben steht die Stipula *s*. — *x*, *x* sind die absteigenden Rindenlappen der Blattinternodien auf deren Innenseite, wo die Blättchen in Antheridien *a*, *a* umgewandelt sind; die aufsteigenden Rindenlappen des Blattes fehlen hier, weil aus dem Basilarknoten des Blättchens je eine Sporenknospe entspringt (vergl. hiermit Fig. 205 *A* u. *B*). Bezüglich der Entstehung der Sporenknospe sagt nun Braun (l. c. p. 69), wie der Zweig aus dem Basilarknoten des Blattes, so entspringt die Sporenknospe aus dem Basilarknoten eines

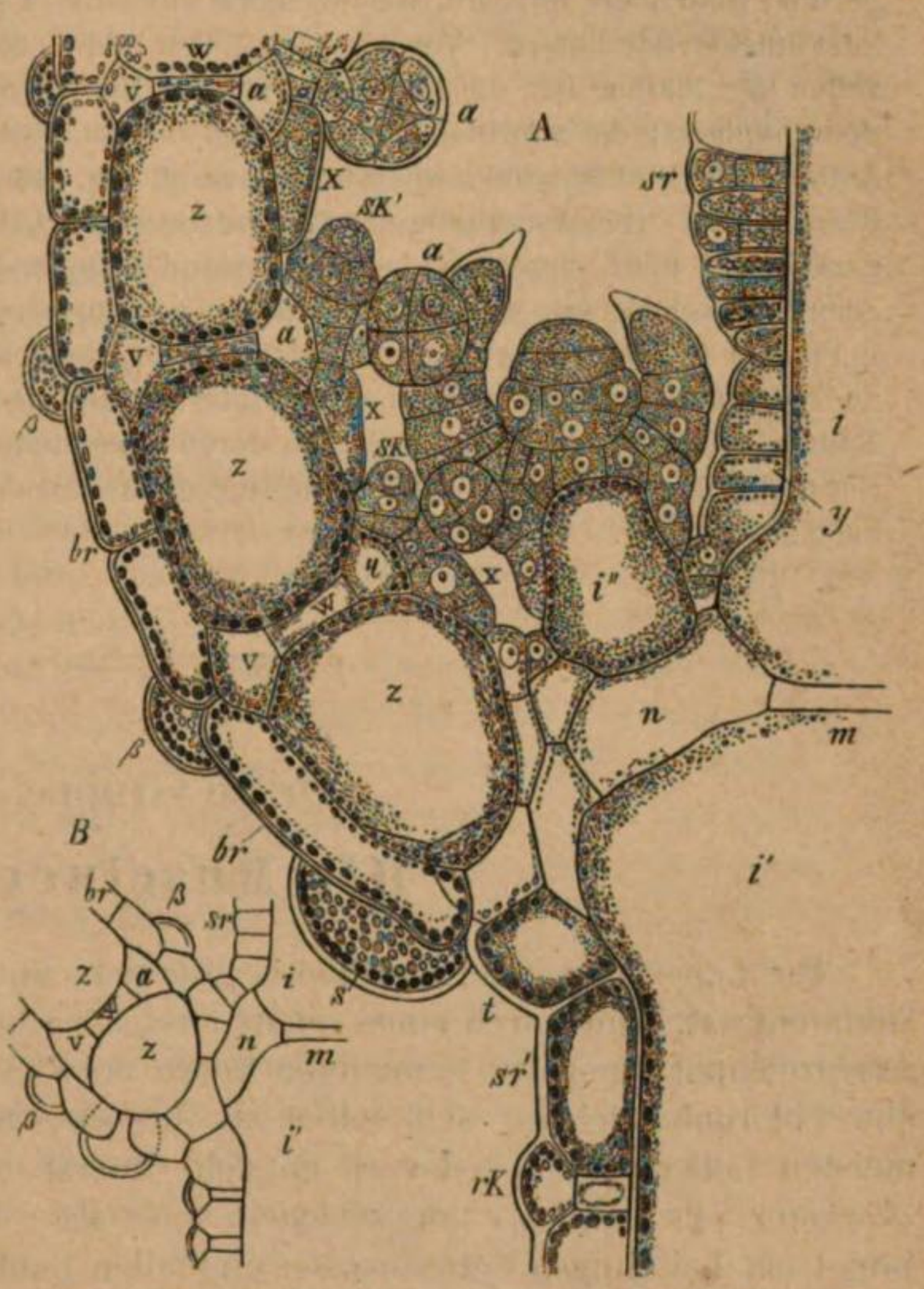


Fig. 221. Chara fragilis; *A* unterer Theil eines fertilen Blattes, aus dessen Axel ein Seitenspross entsteht (s. den Text); *B* unterer Theil eines sterilen Blattes ohne Axelsprosse. Im Längsschnitt.

Blättchens (bei Ch. fragilis eines Antheridiums, welches an Stelle eines Blättchens steht); wie dem zweigtragenden Blatt der nach oben gehende Berindungslappen fehlt, so fehlen auch dem Blättchen, welches die Sporenknospe trägt, die nach oben sich erstreckenden Berindungszellen; wie es das erste Blatt des Quirls am Stengel ist, das einen Zweig in der Axel erzeugt, so ist es auch das erste (innere) Blättchen des Quirls am Blatt, an welches die Entstehung der Sporenknospe geknüpft ist. Der Basilarknoten des Antheridiums bei Ch. fragilis hat nach A. Braun nicht bloss 4 peripherische Zellen, wie bei sterilen Blättchen, sondern 5; eine obere unpaare, welche zuerst entsteht; 2 seitliche, die nachfolgen; und 2 zuletzt entstehende untere. Von diesen 5 Zellen bilden sich nur die 2 unteren zu Berindungszellen (der Blätter) aus, die obere, den sterilen Basilarknoten fehlende ist die Mutterzelle der Sporenknospe; die 2 seitlichen aber bilden sich zu Blättchen aus, welche seitlich zwischen Antheridium und Sporenknospe stehen (vergl. Fig. 205 β''); letztere bezeichnet Braun als Bracteolen. — Die Mutterzelle der Sporenknospe wächst nun aus der Axel des Antheridiums hervor und theilt sich durch eine Querwand in eine obere, äussere Gipfelzelle und in ein Segment, welches seinerseits durch eine der vorigen parallele Wand in 2 Scheiben zerfällt (*sK* in Fig. 211 *A*); die untere theilt sich nicht weiter, sie stellt den verborgenen Stiel der Sporenknospe dar und entspricht dem ersten Internodium eines Zweiges, die obere aber hat die Natur einer Knotenzelle, sie theilt sich durch tangentiale Wände in einen Kranz von 5 äusseren und in eine innere Zelle (*SK'*) jene sind die Anfänge der Hüllschläuche, ihrer Entstehung nach also Blätter.

Dritte Gruppe.

Die Muscineen.

Die Lebermoose und Laubmoose, die man unter dem Namen Muscineen zusammenfasst, sind durch einen scharf ausgesprochenen Generationswechsel ausgezeichnet; aus der keimenden Spore entwickelt sich entweder unmittelbar eine chlorophyllreiche, sich selbst ernährende, geschlechtliche Generation, (die meisten Lebermoose), oder es entsteht zuerst ein confervenähnlicher Thallus (Vorkeim, Protonema), aus welchem jene als seitliche Sprossung sich hervorbildet (so bei einigen Lebermoosen und allen Laubmoosen). In dem weiblichen Geschlechtsorgan dieser ersten Generation entsteht durch die Befruchtung als neue Generation ein Gebilde von ganz anderer Form, welches ausschliesslich zur Erzeugung der Sporen auf ungeschlechtlichem Wege bestimmt ist; ohne mit der vorigen Generation organisch verbunden zu sein, wird dieses Gebilde doch von ihr ernährt und erscheint bei äusserlicher Betrachtung blos als Frucht derselben; es wurde daher auch mit diesem Namen bezeichnet, auch wohl Sporangium genannt; da es indessen ein Organismus ganz eigener Art ist, so dürfte es sich empfehlen, ihm einen besonderen Namen beizulegen, der jede falsche Analogie sofort ausschliesst; ich schlage dazu den Namen Sporogonium vor.

Die der Spore unmittelbar oder durch Vermittelung eines Vorkeims entsprossene Geschlechtsgeneration der Muscineen ist entweder ein blattloses flaches Thallom, wie bei vielen Lebermoosen oder ein belaubter, oft vielfach verzweigter dünner Stengel; in beiden Fällen, die durch sanft abgestufte Uebergänge verbunden sind, werden gewöhnlich zahlreiche Wurzelhaare gebildet, welche den

Thallus oder den Stamm an die Unterlage befestigen. In manchen Fällen erreicht dieser Vegetationskörper kaum 1 Mill. Länge, in anderen aber erhebt er sich zu reich gegliederten Formen von 10—30 Ctm. Länge und selbst mehr; die Lebensdauer desselben ist nur bei einigen und den kleinsten auf einige Wochen oder Monate beschränkt, bei den meisten ist sie sozusagen eine unbeschränkte, indem der Thallus oder der blättertragende Stamm an der Spitze oder durch Erneuerungsprocesse (Innovationen) beständig fortwächst, während die ältesten Theile von hinten her absterben. Dadurch werden auch die Zweige schliesslich zu selbständigen Pflanzen; diess, sowie die Vermehrung durch Brutkörner, Ausläufer, abfallende Zweigknospen, die Umwandlung der Haare in Vorkeime (bei Laubmoosen) u. s. w. trägt nicht nur dazu bei, die Zahl der Individuen auf ungeschlechtlichem Wege ausserordentlich zu vermehren, sondern es ist auch die nächste Ursache des geselligen Wuchses dieser Pflanzen; zumal viele Laubmoose, selbst solche, die nur selten sich befruchten, können auf diese Weise dichte und über weite Landstrecken hin ausgedehnte Rasen bilden (Sphagnum, Hypnum, Mnium u. a.).

Die Geschlechtsorgane sind Antheridien und Archegonien; das fertige Antheridium ist ein kurz oder lang gestielter Körper von sphärischer, ellipsoidischer oder keulenförmiger Gestalt, dessen äussere Zellschicht eine sackartige Wandung bildet, während die darin enthaltenen kleinen und sehr zahlreichen, dicht gedrängten Zellen je ein Spermatozoid entwickeln; durch Zerreissung der Antheridiumwand am Scheitel werden die Spermatozoiden frei; sie sind schraubig gewundene Fäden mit dickerem Hinterende und fein zugespitztem Vorderende, an letzterem sitzen 2 feine lange Cilien, deren Schwingungen die Bewegung der Spermatozoiden vermitteln. — Die weiblichen Organe, die man seit Bischoff Archegonien nennt, sind im befruchtungsfähigen Zustand flaschenförmig, auf schmaler Basis ausgebaucht und oben in einen langen Hals auslaufend, der aus einer axilen Zellreihe, umgeben von einer aus vier bis sechs Längsreihen zusammengesetzten Wandschicht besteht, die ihrerseits continuirlich abwärts in die Bauchwand übergeht. Die axile Halsreihe ruht auf der Centralzelle des Bauches, deren Inhalt vor der Befruchtung in eine obere kleinere (der Canalzelle der Gefässkryptogamen entsprechende) und in eine untere grössere Portion zerfällt; diese letztere rundet sich, von der Wand zurücktretend, zu einer Primordialzelle, welche das Ei darstellt (Fig. 216 und 235); die obere Inhaltsportion der Centralzelle wird, gleich der axilen Halsreihe in Schleim verwandelt, der aufquellend den Hals am Scheitel öffnet und ausgestossen wird; so entsteht ein offener, von der Halsmündung zur Eizelle hinabführender Canal, durch den die Spermatozoiden eindringen.

Antheridien und Archegonien werden gewöhnlich in grösser Zahl, dicht neben einander erzeugt, bei den thallosen Formen der Lebermoose meist von späteren Auswüchsen des Thallus umhüllt; bei den blättertragenden Jungermannien und Laubmoosen werden mehrere Archegonien gewöhnlich von einer aus Blättern gebildeten Hülle umstanden, die man Perichaetium nennt; bei den Laubmoosen wird meist auch eine männliche Blüthe (zuweilen eine gemischte) auf diese Weise gebildet, während die Antheridien der Jungermannien und Sphagnen vereinzelt axillär oder neben den Blättern stehen. Häufig, zumal bei den blättertragenden Formen bilden sich in der männlichen und weiblichen Blüthe neben den Geschlechtsorganen Paraphysen, gegliederte Fäden oder

blattähnliche schmale Zellflächen. Ausser den genannten Umhüllungen ist bei den Lebermoosen (nicht bei den Laubmoosen) oft noch ein sogen. Perianthum (oder Kelch) vorhanden, welches erst nach der Befruchtung neben der Basis des Archegoniums als Ringwall heranwächst und es schliesslich als offener Sack überragt.

Die ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; unter wiederholten Zelltheilungen wird es zunächst in einen ovoidischen Embryo umgebildet, der an seinem dem Archegoniumhals zugewendeten Pol, dem Scheitel, fortwächst. Die endliche Form desselben ist bei den verschiedenen Abtheilungen sehr verschieden; auf der niedrigsten Stufe (bei Riccia) ist es eine Kugel, deren äussere Zellschicht die Wandung darstellt, während sämmtliche innere Zellen Sporen bilden. In allen übrigen Fällen differenzirt sich das Sporogonium äusserlich in einen dünnen Stiel, der sich in den Grund des Archegoniums, selbst in das unterliegende Gewebe eindrängt, und in eine dem Archegoniumhals zugekehrte Kapsel, in der die Sporen entstehen; neben letzteren werden bei den meisten Lebermoosen noch lange, mit Schraubenbändern verdickte Zellen, die Schleudern (Elateres) erzeugt; die innere Differenzirung des Sporenbehälters ist übrigens eine sehr verschiedene und erreicht zumal bei den Laubmoosen einen sehr hohen Grad.

Während das Sporogonium sich ausbildet, wächst auch der Bauch des Archegoniums noch fort; unter reichlicher Vermehrung seiner Zellen erweitert er sich, das junge Sporogonium umschliessend; in diesem Zustand wird er als Calyptra bezeichnet. Das Verhalten derselben ist für die grösseren Gruppen sehr charakteristisch; bei den niedersten Lebermoosen (Riccien) bleibt das Sporogonium für immer in der Calyptra eingeschlossen, bei den höheren Lebermoosen tritt es erst nach erfolgter Sporenreife hervor, indem sein Stiel sich plötzlich streckt und die Kapsel aus der zerrissenen Calyptra zum Zweck der Sporenaussaat hervortritt; jene umgiebt die Basis des Sporogoniumstiels als kelchartiges häutiges Gebilde; bei den typischen Laubmoosen dagegen nimmt das junge Sporogonium zunächst die Form eines sich sehr verlängernden spindelförmigen Körpers an, der noch vor der Ausbildung der Kapsel an seinem oberen Ende die Calyptra mit seinem Scheitel emporstösst, sie löst sich an ihrer Basis ab und wird unter verschiedener Form von dem jungen Sporogonium emporgehoben; der Fuss des letzteren drängt sich tief in das Gewebe des Stammes hinab, von dem er scheidenartig umwachsen wird (Vaginula).

Die Sporen der Muscineen entstehen zu je vier nach angedeuteter Zweitheilung durch Viertheilung von Mutterzellen, die vorher unter sich und mit den umgebenden Zellschichten gewebeartig verbunden waren, sich aber noch vor der Sporenbildung isolirten; die Zahl der Mutterzellen und der Ort ihrer Entstehung im Sporogonium hängt wesentlich von der inneren Differenzirung des letzteren ab. Die reifen Sporen zeigen eine dünne, mit kleinen Excrescenzen versehene Cuticula (Exosporium), welche bei der Keimung von der inneren Zellhautschicht (dem Endosporium) durchbrochen wird. Ihr Inhalt besteht, neben farblosem Protoplasma, aus Chlorophyllkörnern, Stärke und fettem Oel.

Die Gewebebildung der Muscineen ist zwar mannigfaltiger, die Differenzirung bedeutender als bei den Algen, aber doch geringer als bei den Gefässkryptogamen. Fibrovasalstränge treten nicht auf, nur im Stamm und Blattnerven der vollkommeneren Laubmoose differenzirt sich ein axiler Strang gestreckter

Zellen, den man für eine schwache Andeutung des fibrovasalen Systems halten könnte. Dagegen zeigen die Marchantieen auf der Oberseite ihres thallusähnlichen Stammes und die Laubmoose auf ihrer Urne eine deutlich differenzirte Epidermis, die gewöhnlich auch Spaltöffnungen bildet. — Die Zellwände der Muscineen sind im Allgemeinen derb, häufig dick und zäh elastisch, in diesem Falle oft braun, schön roth oder violett gefärbt; die bei den Thallophyten so allgemeine Neigung zu Gallert- und Schleimbildung kommt bei den Muscineen, gewisse Vorgänge in den Sporenmutterzellen ausgenommen, nicht vor. Mannigfaltige Verdickungsformen sind nicht selten, zumal in der Sporenkapsel, wie die Schraubenbänder der Elateren der Lebermoose, die Epidermis und Peristombildung der Urne der Laubmoose zeigen.

Systematische Charakteristik der Muscineen.

Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus der Spore, gewöhnlich nach vorausgegangener Bildung eines Vorkeims; sie ist der meist langlebige, sich selbst ernährende Vegetationskörper dieser Pflanzen, der entweder einen dichotomisch verzweigten flachen Thallus oder thallusähnlichen Stamm oder einen fadenförmigen, zwei bis vielreihig beblätterten Stengel darstellt. Echte Fibrovasalstränge werden nicht erzeugt. Die Archegonien und Antheridien sind, mit Ausnahme der einfachsten thallösen Formen, gestielte, freie Gewebekörper, wenn auch zuweilen durch nachträgliche Wucherung benachbarter Gewebemassen in diese eingesenkt. Die Centralzelle des Archegoniumbauches erzeugt durch Verjüngung ihres Protoplasmakörpers zu einer Primordialzelle das Ei. Die Spermatozoiden sind schraubig oder spiralig gewundene Fäden mit zwei Cilien am vorderen spitzen Ende. — Die zweite, ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, entsteht aus dem Ei innerhalb des lebhaft mitwachsenden Archegonium-Bauches, der sich so zur Calyptra umbildet. Das Sporogonium wird von der Geschlechtspflanze ernährt, ist also unselbständig und erscheint äusserlich als Anhängsel derselben; gewöhnlich ist es eine gestielte Kapsel, in welcher (mit Ausnahme von Archidium) immer zahlreiche Gewebezellen sich in Sporenmutterzellen umbilden, aus denen die Sporen nach eingeleiteter, aber nicht ausgeführter Zweitheilung durch Viertheilung entstehen.

1) Lebermoose: die erste, geschlechtliche Generation entsteht entweder direct aus der Spore oder unter Vermittelung eines kleinen unbedeutenden Vorkeims; sie entwickelt sich als dichotomisch verzweigter, flacher Thallus oder thallusähnlicher Stamm oder endlich als fadenförmiger, zwei- bis dreireihig beblätterter Stengel; gewöhnlich ist dieser Vegetationskörper dem Boden oder einer sonstigen Unterlage breit aufgelagert, angeschmiegt oder bei frei wachsenden Stengeln doch die Neigung zur Bildung einer Ober- und Unterseite deutlich ausgesprochen; der Wuchs ist daher fast immer entschieden bilateral. — Die zweite Generation, das Sporogonium, bleibt bis zur Sporenreife von der Calyptra umgeben; gewöhnlich wird diese endlich am Scheitel durchbrochen und bleibt als offene Scheide an der Basis des Sporogoniums sitzen, während die freie Sporenkapsel über ihrem Scheitel longitudinal aufspringt, um die Sporen zu entlassen. Die Sporenmutterzellen entstehen entweder aus sämmtlichen von der einschichtigen Kapselwand umgebenen Gewebezellen, oder es bilden sich gewöhnlich zwischenliegende Gewebezellen zu Elateren um.

2) Laubmoose. Die erste, geschlechtliche Generation entwickelt sich aus der Spore unter Vermittelung eines Vorkeims, der aus verzweigten Zellreihen besteht und oft lange Zeit selbständig fortvegetirt, selbst dann, wenn er bereits durch seitliche Knospung beblätterte Moosstengel erzeugt hat. Der Vegetationskörper ist hier immer ein Cormophyt, ein fadenförmiger zwei-, drei- oder vielreihig beblätterter Stengel, meist ohne bestimmt ausgesprochene Bilateralität und gewöhnlich monopodial, niemals dichotomisch verzweigt. — Die zweite Generation, das Sporogonium, bildet sich nur anfangs in der Calyptra, später wird diese gewöhnlich unten (an der Vaginula) abgerissen und von dem Scheitel des Sporogo-

niums, diesen als Mütze bedeckend, emporgehoben; die erst jetzt sich ausbildende Kapsel erzeugt die Sporen aus einer inneren Gewebeschicht, während eine umfangreiche innere Gewebemasse steril bleibt und die Columella darstellt. Die Kapselwand wird von einer kräftig ausgebildeten Epidermis umhüllt, deren oberer Theil gewöhnlich in Form eines Deckels von dem unteren (der Urne) sich ablöst, um die Sporen zu entlassen.

Classe 4.

Die Lebermoose [1]).

1) Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus der keimenden Spore bei manchen Gattungen unmittelbar, indem schon die ersten Theilungen derselben zur Bildung einer Zellfläche oder eines Gewebekörpers führen, der sich durch Wurzelhaare befestigt und an seinem Scheitel fortwachsend den Thallus erzeugt, wie bei Anthoceros und Pellia; oder der aus den Theilungen der Spore hervorgehende Keim bildet erst eine schmale bandartige Zellfläche, deren Scheitelzelle aber später zur Scheitelzelle eines Stammes wird, und deren Segmente Blätter bilden, wie bei Jungermannia bicuspidata (Hofmeister), oder es bricht sofort die Knospe eines blättertragenden Stengels aus der Spore hervor (Frullania dilatata); in anderen Fällen dagegen wird ein Vorkeim gebildet; das schlauchförmig auswachsende Endosporium erzeugt einen kurzen, gegliederten Zellfaden, an welchem die ersten Anfänge des Thallus (Aneura palmata, Marchantia) als seitliche Sprossen sich bilden, ähnlich wie die Blattknospe der Laubmoose am Protonema; bei Radula entsteht sogar, an andere Erscheinungen der Laubmoose erinnernd, aus der Spore zunächst eine kuchenartige Zellfläche, aus welcher die erste Knospe des Laubstengels seitlich hervorsprosst (Hofmeister).

Ihrer äusseren Gliederung nach ist die so angelegte erste Generation vieler Lebermoose entweder ein völlig blattloser, gewöhnlich flach ausgebreiteter Thallus (Anthoceros, Pellia, Metzgeria u. a.), oder es treten auf der Unterseite desselben einreihig (Riccia) oder zweireihig alternirend geordnete Lamellen hervor (Marchantia, Blasia), die ihrer morphologischen Bedeutung nach kaum für etwas Anderes als für Blätter gehalten werden können. Der flache blattlose Thallus ist selten aus einer Zellschicht (Metzgeria), gewöhnlich aus mehreren gebildet und zeigt häufig in seiner Längsaxe einen aus zahlreicheren Zellschichten und länger gestreckten Zellen gebildeten Mittelnerven. Gewöhnlich bildet der Thallus oder der thallusähnliche, unterseits beblätterte Stamm am fortwachsenden Ende eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung, in deren tiefster Stelle der Vegetationspunkt liegt; hier werden die neuen Zellen zur Verlängerung und Verbreiterung des Ganzen und hier auch die normalen Verzweigungen gebildet, die sämmtlich in derselben Ebene liegen. — In der Tiefe der Einbuchtung liegt entweder eine einzige Scheitelzelle, die sich durch rechts und links geneigte Wände (senkrecht auf

---

1) G. W. Bischof in Nova Acta Acad. Leopoldinae Carolinae 1835, Vol. XVII pars 2 (schöne Abbildungen, Text veraltet). — C. M. Gottsche: ibidem Vol. XX pars 1. — Gottsche, Lindenberg und Esenbeck: Synopsis Hepaticarum, Hamburg 1844 (Systematik aller damals bekannten Lebermoose. — Hofmeister: Vergl. Unters. 1851 (hier die Grund legenden Arbeiten für die morphol. Kenntniss der ganzen Classe). — Kny, Entw. der laubigen (thallösen) Lebermoose in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 64, und Entwickel. der Riccien, ibidem V, p. 359 (für die Morphologie sehr wichtig). — Thuret (Antheridien) in Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI.

der Thallusfläche) theilt (Metzgeria, Aneura), oder es sind hier mehrere gleichwerthige, neben einander liegende Scheitelzellen vorhanden, deren jede durch wechselnd auf- und abwärts geneigte Segmente gebildet wird (Riccia u. a.). Der Scheitel kommt in die tiefe Einbuchtung zu liegen, weil die aus dem Segmenten der Scheitelzellen hervorgehenden Gewebezellen rechts und links vom Scheitel schneller in Länge und Breite wachsen, als die in der Mittellinie des Sprosses. — Die Verzweigung ist ihrer Anlage nach entweder wirklich dichotomisch oder doch von echter Dichotomie kaum zu unterscheiden. Ist nur eine Scheitelzelle vorhanden, so erfolgt die Gabelung entweder durch Längstheilung derselben in zwei Scheitelzellen oder dadurch, dass in einem eben erst gebildeten, der Scheitelzelle noch dicht anliegenden Segment eine neue Scheitelzelle gebildet wird; beide erzeugen nun nach rechts und links hin Segmente, welche in der Mittellinie des Sprosses zunächst einen vorgewölbten Thalluslappen bilden, der bei weiterem Wachsthum in die inneren Randpartieen der beiden Gabelsprosse übergeht; (Metzgeria, Aneura); wo die Tiefe der Einbuchtung eine ganze Reihe gleichwerthiger Scheitelzellen enthält, da findet die Gabelung nach Kny, dem ich diese Angaben entlehne, einfach dadurch statt, dass die mittleren Scheitelzellen diesen Charakter aufgeben und in der Gewebebildung aufgehen; es entsteht ein sich hervordrängender

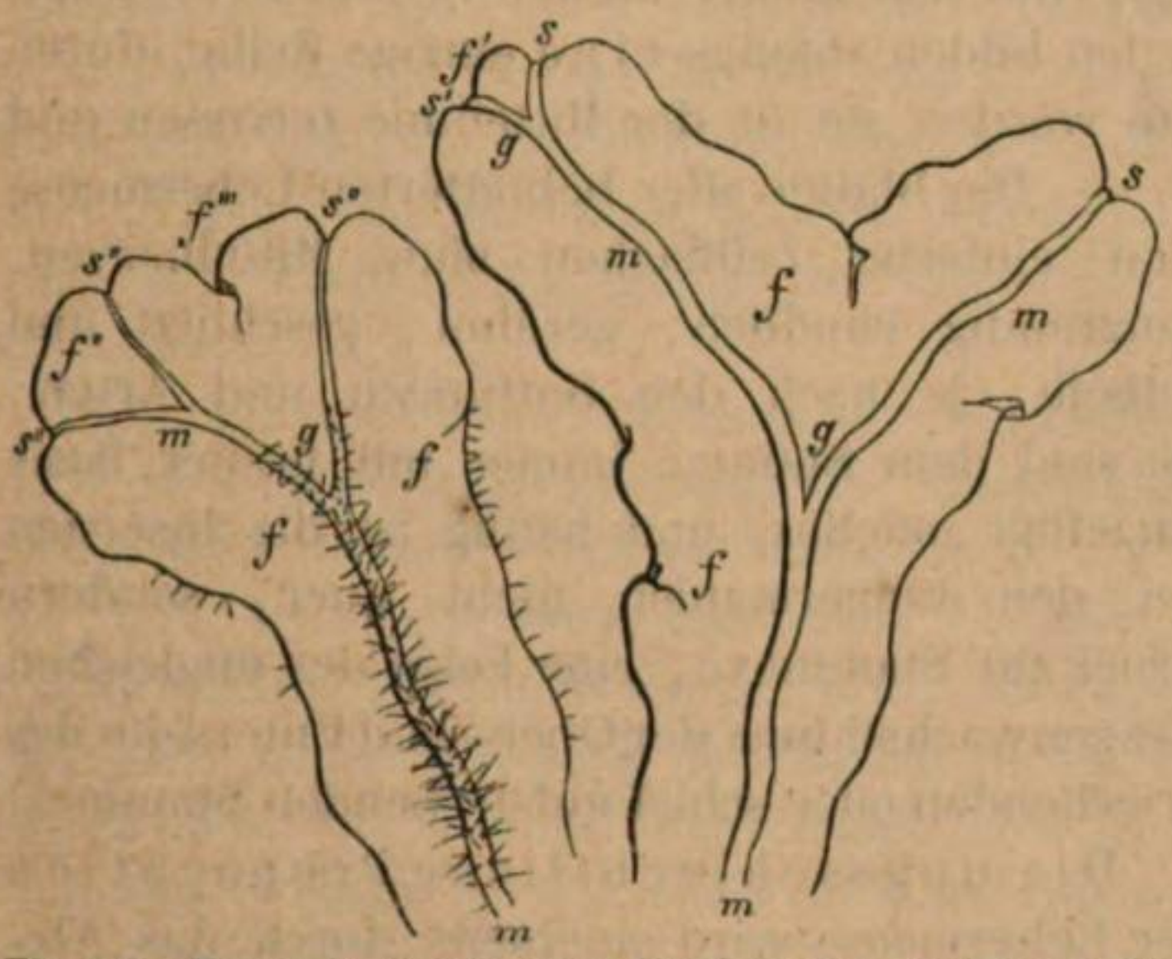


Fig. 212. Metzgeria furcata (etwa 10mal vergr.), rechts von der Oberseite, links von unten gesehen. *m* der Mittelnerv, *s*, *s'*, *s''* die Scheitelregion; *f f* flügelförmige, einschichtige Ausbreitung, *f'*, *f''*, *f'''* Entwickelung derselben bei der Verzweigung.

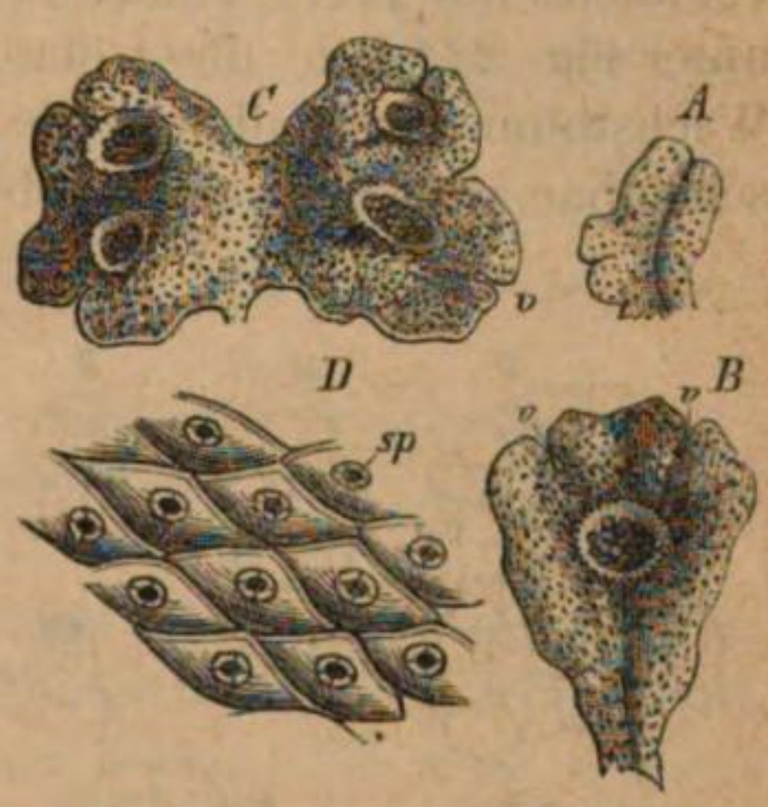


Fig. 213. Marchantia polymorpha, wenig vergrössert. *A*, *B* junge Sprossen, *C* die zwei aus einer Brutknospe entstehenden Sprosse mit Brutknospenbehältern;, *v v* die eingebuchtete Scheitelregion; *D* ein Stück Epidermis von oben gesehen, *sp* Spaltöffnungen auf den rhombischen Feldern (stärker vergr.).

Gewebelappen, der die Einbuchtung gewissermassen halbirt, in den Winkeln rechts und links neben ihm liegen dann die Gruppen der noch übrigen Scheitelzellen, die nun nach zwei Richtungen hin fortwachsend die Gabelsprosse bilden (Pellia epiphylla, Riccia, wahrscheinlich auch Marchantia); die Zahl dieser Scheitelzellen wird vor jeder Gabelung durch Längstheilungen vermehrt; eine solche Vermehrung findet auch schon deshalb statt, weil die seitlichen Scheitelzellen in der Gewebebildung der vorstehenden Thallusränder aufgehen.

Bei den beblätterten Jungermannien mit fadenförmigem Stamm endigt dieser in einer Scheitelzelle, welche vorn gewölbt, rückwärts von drei flachen Wänden, wie eine umgekehrte, dreiseitige Pyramide eingeschlossen wird; parallel zu diesen Wänden erfolgen die Theilungen der fortwachsenden Scheitelzelle, so dass die

succesiv gebildeten in drei Orthostichen geordneten Segmente wie die Stufen einer Wendeltreppe zu liegen kommen, eine Lagerung, die übrigens sehr bald durch weitere Wachsthums- und Theilungsvorgänge verwischt wird; in typischen Fällen bildet jedes Segment ein Blatt, die Blätter stehen dreizeilig (Frullania dilatata, Madotheca u. a.), bei anderen nur zweizeilig, obgleich ebenfalls drei Reihen von Segmenten von der Scheitelzelle abgelegt werden; die Segmente der einen Reihe erzeugen dann keine Blätter, dafür aber zuweilen Haare (Plagiochila aspleniodis, Jungermannia bicuspidata; diess nach Hofmeister). [1]) Die Art der Verzweigung dieser blättertragenden Stämme der Jungermannieen ist noch nicht näher bekannt; im ausgebildeten Zustand können die Zweigsysteme gegabelt oder monopodial erscheinen.

Die Blätter der Lebermoose werden gleich denen der Laubmoose dadurch angelegt, dass die Segmente der Scheitelzelle sich aus- und aufwärts wölbend eine Papille bilden, die durch eine Wand abgetrennt wird; das innere untere Stück des Segments bildet einen Theil des Stammgewebes, das äussere wächst unter zahlreichen Zelltheilungen zum Blatt heran; bei den Riccien bildet jedes untere Segment des horizontalen Stammes eine Blattpapille, die seitlich mit denen der benachbarten Scheitelzellen verwächt; es wird so eine unter dem Scheitel hervorwachsende breite Lamelle erzeugt, die sich immer weiter vorschiebt; (vergl. unter Fig. 222*A*, *b*) diese Blattlamellen bilden anfangs eine einzige Reihe, durch Wachsthum des Thallus in die Breite werden sie in der Mittellinie zerrissen und scheinbar zwei Blattreihen gebildet. — Die Blätter aller beblätterten Lebermoose sind einfache Zellflächen ohne Mittelnerven, ganzrandig rundlich, gezähnt, geschlitzt und getheilt, je nach den Gattungen und Arten; sie sind dem Stamme immer mit breiter Basis eingefügt (stiellos) und häufig ist die Insertion bei den Jungermanien nicht quer, sondern schief zur Stammaxe, eine Folge des ungleichen Längenwachsthums der Ober- und Unterseite des kriechenden oder schief aufstrebenden Stammes.

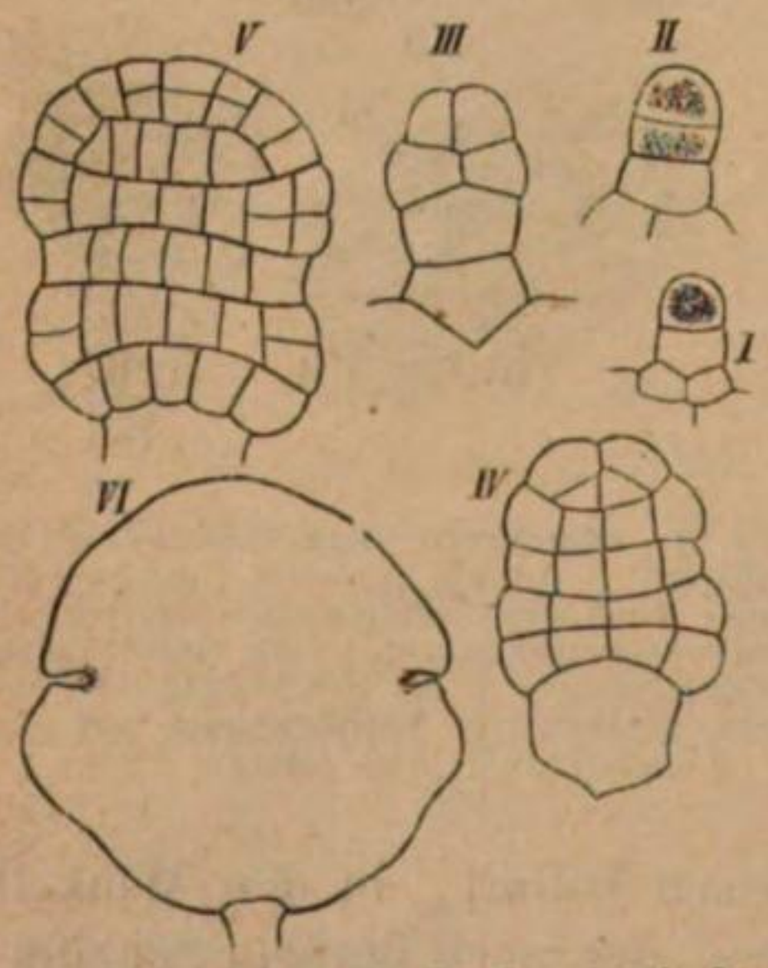


Fig. 214. Entstehung der Brutknospen in den Behältern von Marchantia polymorpha, Reihenfolge der Entwickelung nach den Zahlen *I* - *VI* (550).

Die ungeschlechtliche Propagation der Lebermoose wird einerseits durch das Absterben des Thallus oder Stammes von hinten her bewirkt, indem dadurch die Glieder der Zweigsysteme ihren Zusammenhang verlieren; seitliche Adventivsprossen derartiger Gattungen lösen sich auch schon vorher ab, um selbständig fortzuleben. Sehr häufig aber ist die Propogation durch Brutknospen. Diese entstehen bei den Anthoceroten im Inneren des Thallus, indem eine der Unterseite nähere Gewebezelle um ihren contrahirten Protoplasmakörper eine neue Haut bildet, sich theilt und einen kleinen Gewebekörper darstellt, der durch die acropetale Verwesung des umgebenden Mutterkörpers frei wird (Hofmeister). Bei anderen thallösen Formen, wie Aneura pinnatifida, verwandeln sich ältere Zellen

1) Aehnlich sind die Verhältnisse nach Hanstein bei Marsilia (s. Rhizocarpeen).

des Thallusrandes, indem sie sich stärker mit Inhaltsstoffen füllen und durch Theilungen die Natur eines Sprossendes annehmen, in Brutknospen; dasselbe findet am Blattrande vieler foliosen Jungermannien statt (z. B. Madotheca). Auf der Oberseite von Marchantia und Lunularia werden besondere Behälter gebildet, auf deren Grund die gestielten Brutknospen in grosser Zahl entstehen; diese Behälter sind bei Lunularia halbmondförmig, vorn offen, bei Marchantia gleichen sie einem flachen Körbchen (Fig. 213); die Umzäunung des Behälters ist in beiden Fällen eine Excrescenz der noch jungen Epidermis, die auch den Grund des Behälters bildet und hier in einem jugendlichen Zustande verharrt. Die Brutknospen entstehen als papillöse Auswüchse, die sich von der sie bildenden jungen Epidermiszelle abgrenzen und dann nochmals quertheilen; die untere Zelle bildet den Stiel, die obere theilt sich wiederholt und erzeugt eine in der Mitte aus mehreren Schichten bestehende Scheibe, deren Rand rechts und links eine Einbuchtung annimmt, in welcher die Vegetationspunkte liegen; jede Brutknospe von Marchantia liefert also zwei nach entgegengesetzten Richtungen hin wachsende Sprossen, die aber bezüglich der Knospenaxe als opponirte Seitensprosse zu betrachten sind (vergl. Fig. 213 *C* und Fig. 214). Blasia pusilla, eine Jungermannie mit flachem, unterseits zweireihig beblättertem Stamm bildet ähnlich wie Anthoceros im Innern des Stammgewebes auf der Unterseite Brutknospen, ausserdem aber flaschenförmige Becher auf der Oberseite, in denen ähnlich wie bei Marchantia gestielte Brutknospen entstehen, die sich später, wie dort, von ihrem Stiel ablöseu und aus dem Behälter herausfallen. Bei Calypogeia Trichomanis trägt eine blattlose Erhebung des Stengels ein aus Brutknospen bestehendes Köpfchen.

Der grossen Verschiedenheit der Wachsthumsverhältnisse entsprechend, ist auch die Entstehungsweise und der morphologische Ort der Geschlechtsorgane der Lebermoose sehr verschieden.

Die Antheridien entstehen bei den Anthoceroten unter der oberen Epidermis des Thallus in einem zu diesem Zweck gebildeten Intercellularraum aus einzelnen Zellen, welche den Boden dieses Raumes bilden; in allen übrigen Fällen sind es oberflächliche Zellen des Thallus oder Stammes, welche auswachsend die Antheridien erzeugen, deren Stellung und Umhüllung eine sehr wechselnde ist. Mit Ausnahme der Riccien, wo das Antheridium so gut wie stiellos ist, besteht es im fertigen Zustand aus einem dünnen Stiel und dem kugeligen oder länglichen Behälter der Spermatozoidenzellen. Der Stiel ist entweder eine einfache Zellenreihe oder aus 2—4 Reihen zusammengesetzt; die Wand des Behälters besteht immer aus einer Zellschicht, an deren Innenwänden Chlorophyllkörner liegen, die sich bei der Reife gelblich färben; der ganze interstitienlose innere Raum des Behälters ist von sehr kleinen kubischen Zellen erfüllt, deren jede ein Spermatozoid erzeugt. Jede dieser kleinen Zellen scheint ihre Wand in 2 Schichten zu sondern, deren äussere als Intercellularsubstanz verschleimt, während die innere, sehr feine Schicht als Bläschen das Spermatozoid bis zur Ent-

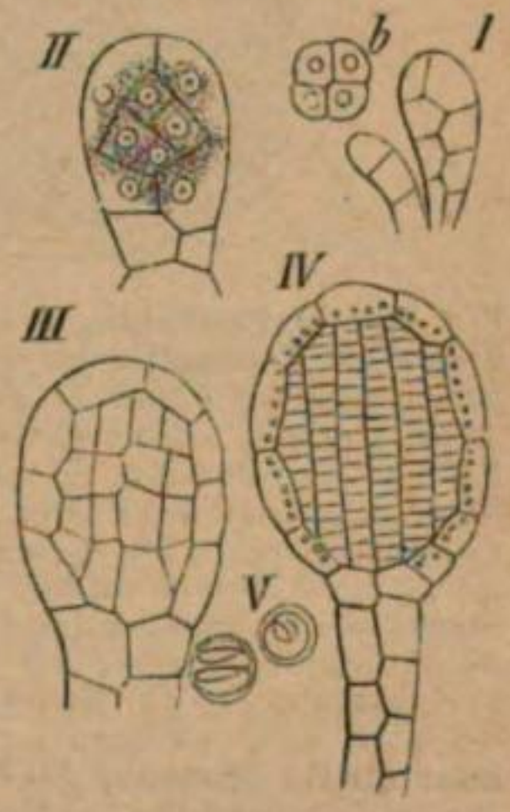


Fig. 215. Antheridienentwickelung von Anthoceros punctatus nach Hofmeister (300); *b* die Oberansicht von *I*. *V* Spermatozoiden in ihren Bläschen eingeschlossen (600).

leerung umhüllt; die Entleerung findet bei Zutritt von Wasser durch Auseinanderweichen der Scheitelzellen des Behälters statt, bei Fossombronia fallen diese Zellen geradezu aus einander; die ruckweise in grosser Masse entleerten Spermatozoiden vereinzeln sich, während jedes noch in seiner Blase eingeschlossen ist, diese wird dann durchbrochen, und das Spermatozoid schwimmt davon, es hat 2—3 Windungen. — Die Zellenfolge bei der Entstehung des Antheridiums scheint bei verschiedenen Gruppen namhaften Schwankungen zu unterliegen.

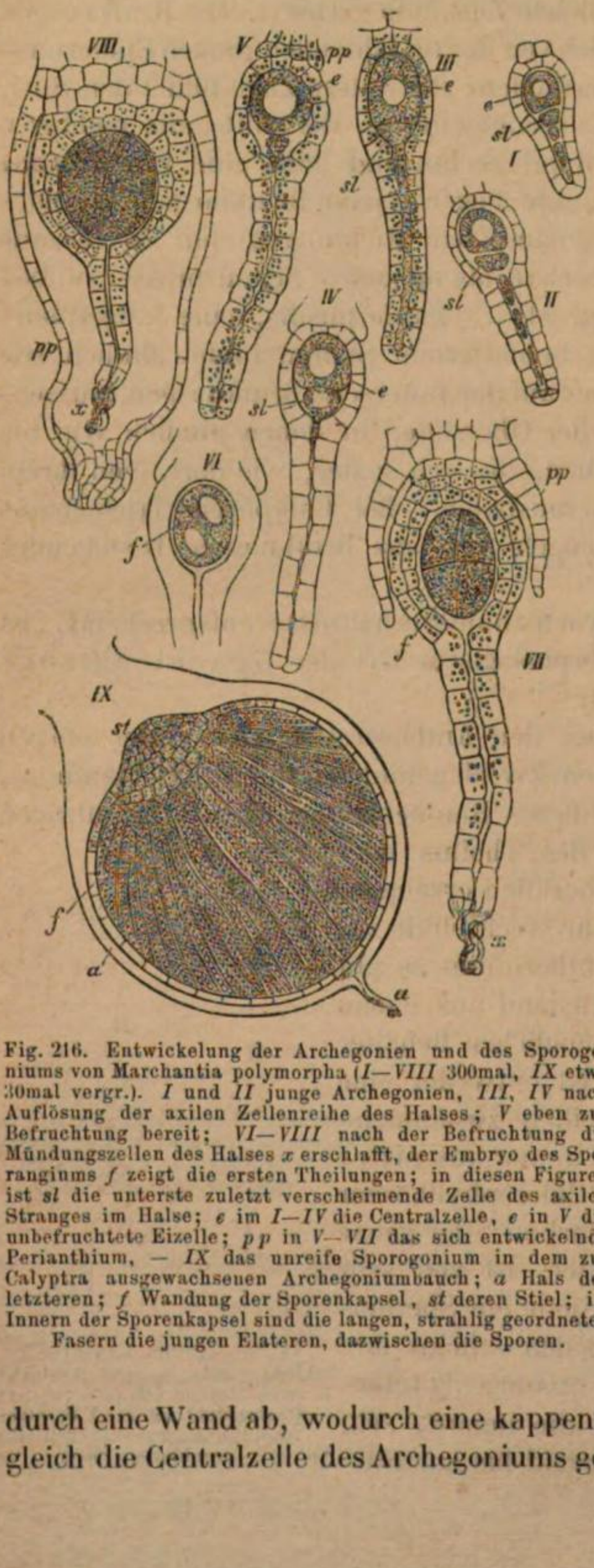


Fig. 216. Entwickelung der Archegonien und des Sporogoniums von Marchantia polymorpha (*I—VIII* 300mal, *IX* etwa 30mal vergr.). *I* und *II* junge Archegonien, *III*, *IV* nach Auflösung der axilen Zellenreihe des Halses; *V* eben zur Befruchtung bereit; *VI—VIII* nach der Befruchtung die Mündungszellen des Halses *x* erschlafft, der Embryo des Sporangiums *f* zeigt die ersten Theilungen; in diesen Figuren ist *sl* die unterste zuletzt verschleimende Zelle des axilen Stranges im Halse; *e* im *I—IV* die Centralzelle, *e* in *V* die unbefruchtete Eizelle; *p p* in *V—VII* das sich entwickelnde Perianthium, — *IX* das unreife Sporogonium in dem zur Calyptra ausgewachsenen Archegoniumbauch; *a* Hals des letzteren; *f* Wandung der Sporenkapsel, *st* deren Stiel; im Innern der Sporenkapsel sind die langen, strahlig geordneten Fasern die jungen Elateren, dazwischen die Sporen.

Die Archegonien entstehen bei Anthocerus durch Metamorphose bestimmter Gruppen von Gewebezellen der Oberseite des Thallus; bei allen übrigen Formen durch Theilungen einer oberflächlichen, papillös auswachsenden Zelle des Thallus oder Stammes dicht hinter seinem Scheitel. Die Papille der jungen Epidermiszelle wird, durch eine Querwand abgeschnitten, zur Mutterzelle des Archegoniums. Auch hier scheinen die maassgebenden Zelltheilungsfolgen bei verschiedenen Gruppen verschieden zu sein. Die beistehende Figur mag zur Orientirung über die späteren Zustände des weiblichen Organs dienen.

Nach Kny bildet sich bei den Riccien das Archegonium folgendermaassen: Dicht hinter dem fortwachsenden Scheitel, wo der Thallus seine Zelltheilungen zur Vermittelung des Dickenwachsthums erst zum kleinsten Theil vollendet hat, wölbt sich eine der jüngsten Aussenzellen über ihre Nachbarinnen bedeutend hervor und gliedert ihren freien kugeligen Theil durch eine Querwand ab; die Basalzelle liegt ganz in der Epidermis eingeschlossen und bleibt zunächst noch ungetheilt. Die obere Zelle aber wird successive durch 4 auf der Epidermisfläche senkrechte, excentrische Wände in fünf Zellen, eine mittlere und 4 seitliche, sie umhüllende, getheilt; die mittlere Zelle gliedert hierauf ihren oberen Theil durch eine Wand ab, wodurch eine kappenförmige Deckzelle entsteht; damit ist zugleich die Centralzelle des Archegoniums gebildet, die somit von vier seitlichen und

einer oberen (Deckzelle) umgeben ist; nach unten hin ruht die Centralzelle auf der Basalzelle, die zwischen Epidermiszellen liegt. Damit ist das Archegonium in seinen wesentlichen Theilen angelegt. Die peripherischen vier Zellen verlängern sich unter Quertheilungen, wodurch der Bauch und Hals des Archegoniums angelegt und die Deckelzelle emporgehoben wird; diese zerfällt in 4 Zellen. Indem in einer oder einigen der vier Zellreihen des Halses radiale Längswände auftreten, wird die Zahl der Zellreihen auf 6 oder 7 gesteigert. Unterdessen rundet sich die Centralzelle ab; sie wächst auch im Umfange, während der sie umgebende Bauchtheil des Archegoniums durch radiale Wände seine Zellenzahl vermehrt, aber einschichtig bleibt. Durch Auseinanderweichen der 4 Deckelzellen öffnet sich der Halscanal des nun flaschenförmigen Archegoniums, der also nach Kny's Darstellung durch Auseinandertreten der Halszellen entsteht. Dagegen wird bei Marchantia, Pellia und anderen Lebermoosen der Körper des Archegoniums aus fünf Zellreihen aufgebaut, deren eine, axile von den 4 anderen umgeben ist (Fig. 216 *I—III*); die unterste Zelle der axilen Reihe wird zur Centralzelle, während die anderen durch Verflüssigung ihrer Wände den Halscanal bilden. (Vergl. jedoch Strasburger: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 410.)

Die Geschlechtsorgane der Lebermoose werden gewöhnlich auch dann, wenn sie äusserlichen Ursprungs sind, auf verschiedene Weise umhüllt. Die Antheridien der Riccien und Marchantien werden schon während ihrer Ausbildung von dem umgebenden Gewebe überwallt, so dass sie dem Thallus tief eingesenkt erscheinen; bei den foliosen Jungermannien sind sie von den dicht stehenden Blättern bedeckt. Mannigfaltiger ist dieses Verhalten bei den Archegonien; auch sie versinken sozusagen in das sie umgebende Gewebe bei den Riccien; bei einer Abtheilung der Jungermannien, den Geocalyceen, entspringen sie auf kurzen Seitenzweigen, welche sich abwärts senken und, einer Feige ähnlich, aushöhlen, so dass die Archegonien in einem seitlich am Stamme hängenden Kruge enthalten sind; ein ähnliches Gebilde entsteht bei Aneura multifida durch sehr massige Ausbildung des Archegoniums (der Calyptra) selbst. In anderen Fällen, zumal bei den Jungermannien und Marchantieen erheben sich die den Archegoniumgrund unmittelbar umgebenden Zellen in Form eines Ringwalles, der sich zu einem aus einer Zellschicht bestehenden krugförmigen oder sackartig gestalteten Behälter ausbildet (vergl. Fig. 216, *V*, *VI*); diess ist das Perianthium; dasselbe umschliesst entweder nur ein Archegonium, wie bei Marchantia, oder deren mehrere, wie bei Frullania und anderen Jungermannien. Bei Pellia epiphylla wird die hinter dem fortwachsenden Scheitel des Thallus gebildete Archegoniengruppe durch eine Gewebelamelle von hinten her überwachsen. In besonderer Mannigfaltigkeit treten diese Umhüllungen bei den verschiedenen Gattungen der Marchantieen auf.

Fig. 217. Vorderrand des jungen männlichen Hutes von Marchantia polymorpha (300, nach Hofmeister); *r* der fortwachsende Rand, *a*, *a*, *a* die Antheridien in verschiedenen Entwickelungsgraden; *sp* die Spaltöffnungen über den Lufthöhlen zwischen den Antheridien.

2) Die zweite Generation, das Sporogonium, entsteht und bildet sich vollständig aus innerhalb des fortwachsenden Archegoniumbauches, der von

nun an den Namen Calyptra führt. Das Sporogonium bleibt immer scharf begrenzt, es verwächst nirgends mit dem umgebenden Gewebe der ersten Generation, selbst dann nicht, wenn sich sein Stiel in dasselbe eindrängt (Fig. 216 *IX* u. 221).

Die äussere Form und innere Gliederung des Sporogoniums ist je nach den Gruppen sehr verschieden; bei den Anthoceroten ist es im fertigen Zustande eine langgezogene, aus dem Thallus hervorragende, zweiklappig aufspringende Schote, bei den Riccien eine dünnwandige Kugel, ganz mit Sporen erfüllt und sammt der Calyptra dem Thallus eingesenkt, bei den Marchantieen ist es eine kurzgestielte Kugel, die neben Sporen noch Elateren umschliesst und sich unregelmässig zerreissend oder durch einen Ringschnitt mit einem abfallenden Deckel öffnet, nachdem es die Calyptra durchbrochen hat; bei den Jungermannien reift es ebenfalls innerhalb der Calyptra, durchbricht diese aber und erscheint nun als Kugel auf langem zartem Stiel; der Behälter besteht hier wie bei den Marchantieen und Riccien im reifen Zustand aus einer Zellenschicht, zerreisst aber in vier kreuzförmig gestellte Lappen, an denen die Elateren hängen bleiben. Diese sind hier wie bei den Marchantieen lange, spindelförmige Zellen, deren zarte, farblose Aussenschicht innen 1—3 braune Schraubenbänder als Verdickungen trägt.

Die Anlage des Sporogoniums wird ebenfalls auf verschiedene Weise gebildet; jederzeit wird die befruchtete Eizelle im Archegonium zuerst in zwei Zellen getheilt, deren obere, dem Hals zugekehrte die fortwachsende Scheitelzelle darstellt; diese aber theilt sich in ganz verschiedener Weise bei den verschiedenen Gruppen; bei Anthoceros durch schiefe, nach 4 Richtungen hin geneigte Wände, bei den Marchantieen und Riccieen durch wechselnd nach 2 Richtungen geneigte Wände, während die Sporogoniumanlage der Jungermannieen schon in frühester Jugend 4 wie Kugeloctanten neben einander liegende Scheitelzellen erhält, die sich gleichzeitig durch horizontale Querwände theilen. — Wenn auf diese Weise das junge Sporogonium seine bestimmte Höhe erreicht hat, z. Th. schon vorher, finden in den Segmenten der Scheitelzelle zahlreiche verschiedene Theilungen statt, wodurch der Aufbau vollendet wird; die Wandung des Sporenbehälters differenzirt sich von dem inneren Gewebe, aus welchem die Sporenmutterzellen hervorgehen sollen; werden Schleudern gebildet, so entstehen diese aus demselben Gewebe, indem die betreffenden Zellen früher aufhören sich querzutheilen, daher lang bleiben, während die zwischenliegenden sich abrunden und Sporenmutterzellen ergeben (Hofmeister).

Auch die Art der Viertheilung der letzteren ist verschieden. Die Mutterzellen von Anthoceros bilden erst 2, nach der Auflösung 4 neue Kerne (neben dem primären Kern), die sich tetraëdrisch ordnen; von aussen nach innen fortschreitend, treten die Theilungswände auf, wodurch die kugelige Mutterzelle in 4 tetraëdrisch gestellte Sporen zerfällt; bei Pellia und Frullania dagegen beginnt die Theilung der Mutterzellen durch 4 tretraëdrisch geordnete Aussackungen derselben, wodurch sie eine vierlappige Form erhält; durch Abschnürung zerfallen endlich die 4 Lappen, deren jeder einen Kern enthält, und bilden ebenso viele Sporen; bei Pellia theilen sich diese unmittelbar darauf mehrmals und bilden somit die Anlage der Keimpflanze.

Die systematische Gliederung der Classe der Lebermoose führt zur Aufstellung von fünf Gruppen, nämlich:

1) Anthoceroten,
2) Riccieen,
3) Marchantieen,
4) Monocleen,
5) Jungermannieen,

von denen die ersten vier nur wenige Gattungen, die letzte sehr viele artenreiche Gattungen zählt; diese füuf Gruppen bilden wahrscheinlich nur zwei gleichberechtigte Reihen, nämlich:

1. Reihe:	2. Reihe:
Anthoceroten,	Riccieen,
Monocleen,	Marchantieen.
Jungermannieen.	

Indem ich wegen der allgemeinen diagnostischen Charakteristik dieser Gruppen auf die Synopsis hepaticarum verweise, wird es dem Zwecke diesses Buches besser entsprechen, die wichtigsten Unterschiede an einigen Beispielen darzustellen, wobei ich die genannten Arbeiten, besonders die von Hofmeister und Kny zu Grunde lege.

1) Anthoceroten. Die bei uns im Sommer auf lehmigem Boden wachsenden Anthoceros laevis und punctatus entwickeln einen völlig blattlosen, bandartig flachen Thallus, dessen ziemlich unregelmässig ausgebildete Verzweigungen eine Kreisscheibe darstellen; die Regelmässigkeit der (dichotomischen) Verzweigung wird zumal durch Adventivsprosse gestört, welche aus dem Thallusrande, bei A. punctatus sogar aus der Oberfläche hervortreten. Der Thallus ist mehrschichtig und die in den vorderen Einbuchtungen liegenden Scheitelzellen der Zweige theilen sich durch wechselnd auf- und abwärts geneigte Wände (Fig. 218 *C*). In den Thalluszellen, deren obere Schicht sich nicht als Epidermis differenzirt,

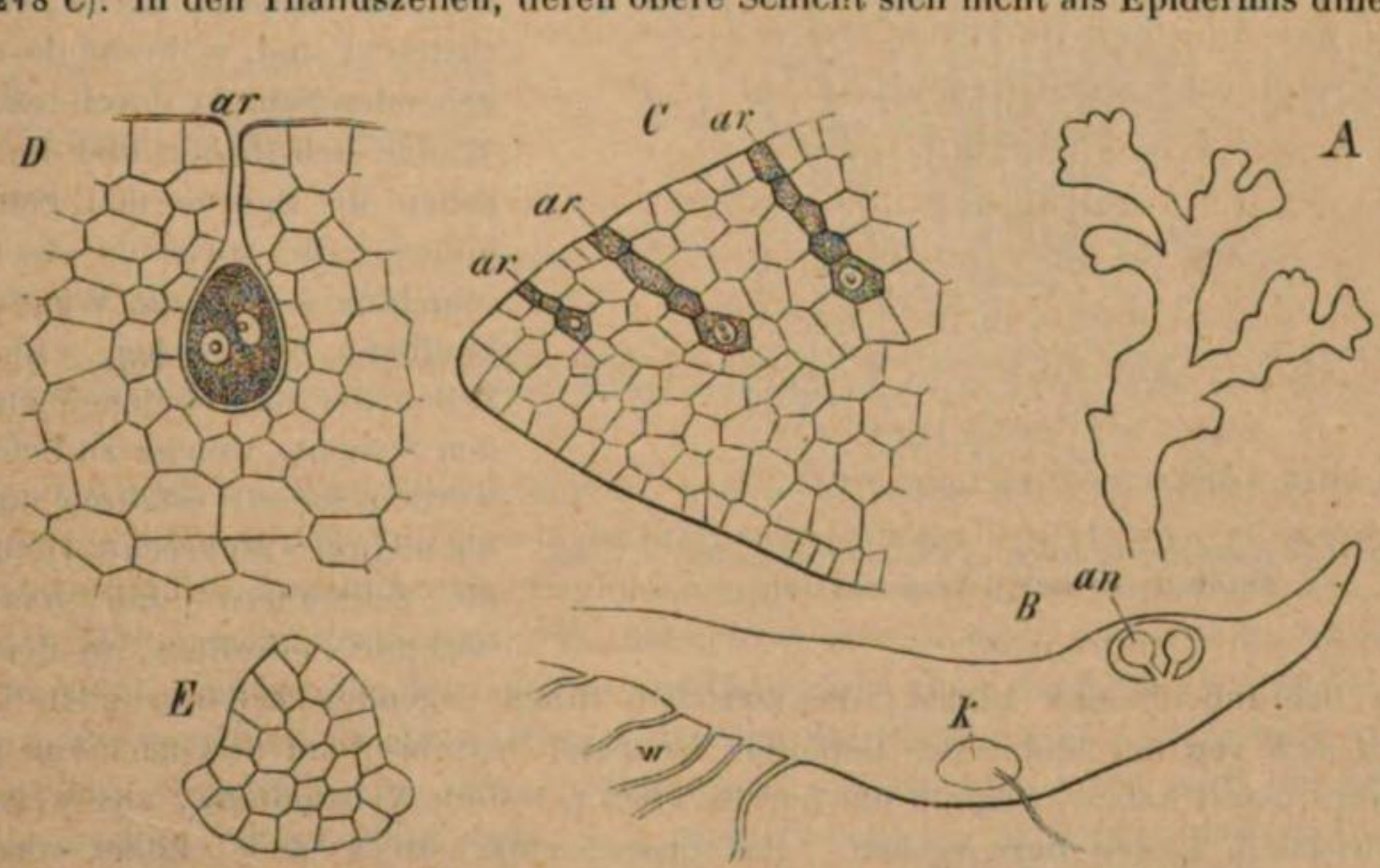


Fig. 218. Anthoceros laevis nach Hofmeister; *A* ein verzweigter Thallus; *B* Längsschnitt eines Sprosses (40mal vergr.). *an* Antheridien unter der Deckzellenschicht, *k* Brutknospe. — *C* Längsschnitt durch den Scheiteltheil eines Sprosses, *ar* Archegoniumanlagen (500); *D*, *ar* befruchtetes Archegonium im Längsschnitt eines Sprosses, mit zweizelligem Embryo. — *E* mehrzelliger Embryo des Sporangiums.

bildet sich nur ein Chlorophyllkörper, der den Zellkern umgiebt. — Die Antheridien und Archegonien entstehen anscheinend regellos auf der Oberseite des Thallus, beide im Innern desselben. Die Anlage der Antheridien wird eingeleitet dadurch, dass sich eine kreisförmige Gruppe von Zellen der Aussenschicht abhebt, es entsteht ein breiter Intercellularraum, von dessen unteren Grenzzellen nach einigen senkrechten Theilungen sich

mehrere papillös erheben und die Antheridien bilden, deren Lage durch Fig. 218 *an*, deren Bildungsweise durch Fig. 215 veranschaulicht ist; erst wenn die Chlorophyllkörnchen in den Antheridienwandungen sich gelb färben und ihre Spermatozoiden reif sind, zerreisst die Decke der Höhlung, die Antheridien entlassen, an der Spitze sich öffnend, ihren Inhalt. — Noch abweichender von allen übrigen Lebermoosen entstehen die Archegonien (Fig. 218 *C*, *ar*), eine von aussen nach innen ragende Zellreihe, hervorgegangen aus den Theilungen eines oberen Segments der Scheitelzelle des Sprosses, füllt sich mit Protoplasma, die unterste Zelle dieser Reihe schwillt an und wird zur Centralzelle des Archegoniums; während diese heranwächst und sich rundet, lösen sich die anderen Zellen der Reihe auf, es entsteht so der in's Innere führende Halscanal (*ar* Fig. 218 *D*), umgeben von sechs Zellreihen. Nach der Befruchtung wird die Eizelle zuerst durch eine schiefe Waud getheilt, in der oberen der beiden Zellen, die zur Scheitelzelle wird, treten noch einige alternirend rechts und links geneigte Wände auf; sodann aber treten die letzteren nach vier Richtungen hin alternirend auf. Während sich nun die Anlage des Sporogoniums zu einem vielzelligen unten verbreiterten Körper umgestaltet (Fig. 218 *E*), wächst das umgebende Gewebe des Thallus unter zahlreichen Theilungen zu einem aufwärts emporgewölbten Involucrum heran, welches später von dem sich verlängernden Sporogonium durchbrochen wird; dieses, bisher aus homogenem Gewebe bestehend, differenzirt sich nun; es wird die aus 12—16 Zellreihen bestehende cylindrische Mittelsäule angelegt, deren Zellen axil gestreckt sind, während die der umgebenden Schicht durch horizontale Wände sich theilen und die Mutterzellen die Sporen und Schleudern bilden; die äusseren 4—5 Zellschichten stellen die Wandung der künftigen Schote her. Diejenigen Zellen der das Säulchen umgebenden Schicht, welche zu Schleudern werden sollen, erfahren noch eine bis mehrere senkrechte Theilungen; die Schleudern sind hier querliegende Zellreihen, in denen sich keine Schraubenbänder bilden; die zwischen ihnen liegenden Zellen runden sich ab, isoliren sich von der Spitze des Behälters basipetal fortschreitend und nachdem sie sich noch vergrössert haben, beginnt die bereits oben erwähnte Viertheilung, aus welcher die tetraëdrischen Sporen hervorgehen. Das Sporogonium streckt sich, bildet einen etwa 15—20 Mill. hohen Stift, dessen braune Wandung von oben nach unten fortschreitend in zwei Klappen aufspringt.

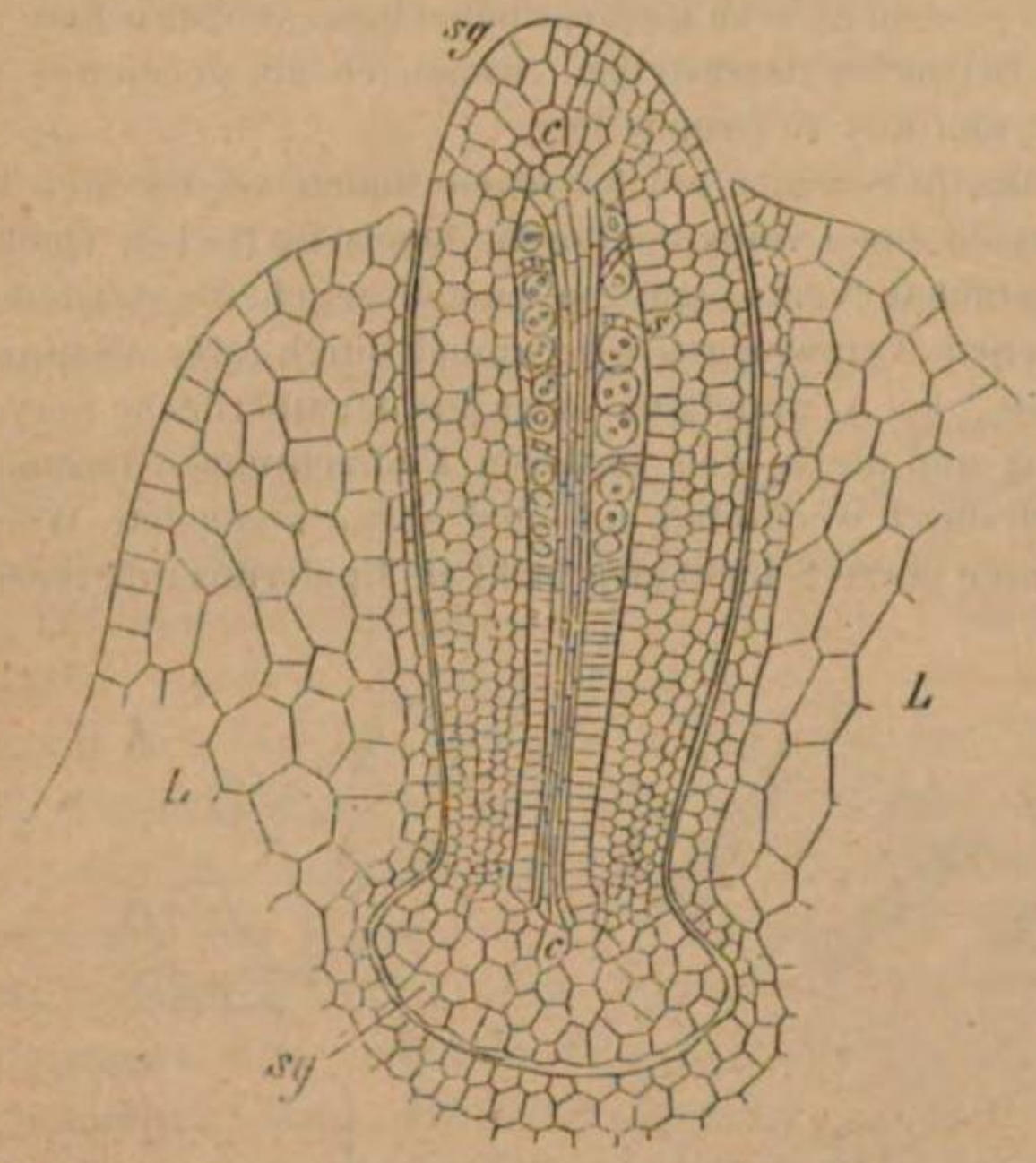


Fig. 219. Das junge Sporogonium *sg* von Anthoceros laevis, *L* das Involucrum; nach Hofmeister (150).

2) Die Abtheilung Monocleae scheint nach den Angaben der Synopsis hep. Uebergangsformen von den Anthoceroten zu den Jungermannieen zu enthalten; das lange Sporogonium hat longitudinale Debiscenz, keine Columella, die erste Generation ist entweder thallös oder folios.

3) Die Jungermannieen; ihr Sporogonium ist eine meist langgestielte rundliche Kapsel, deren Wandung in der Jugend zweischichtig ist, durch Resorption der inneren Zellschicht aber bei der Reife einschichtig wird; sie zerreisst bei der Sporenaussaat in vier

(selten mehr) longitudinale Lappen und enthält Elateren mit 1—3 Schraubenbändern. Ein Perianthium ist nicht immer vorhanden (Gymnomitrium). Das Sporogonium erhält seine volle Ausbildung innerhalb des zur Calyptra umgewandelten Archegoniumbauches, der vor der Sporenaussaat durch Streckung des Stiels zerrissen wird. Nach dem Wuchs der ersten Generation zerfällt die Abtheilung in zwei Gruppen, in thallöse und foliose. Die wichtigeren thallosen Formen, Pellia, Aneura, Metzgeria wurden schon oben mehrfach genannt; Blasia und Fossombronia bilden Uebergänge zu den mit dünnem beblättertem Stamm versehenen echten Jungermannieen. Der Stengel derselben ist kriechend oder aufstrebend, hat also eine Ober- und Unterseite; die grösseren, mannigfach geformten Blätter sitzen in zwei Reihen dem Stengel rechts und links mit breiter Basis auf; ihre Insertion ist schief und zwar entweder die vordere oder die hintere Hälfte nach unten gerichtet (unterschlechtige und oberschlechtige Blätter); eine dritte, nicht immer vorhandene Blattreihe, die Amphigastrien, steht auf der Unterseite des Stammes mit quergestellter Insertion und löst sich zuweilen in zwei seitliche Reihen auf. Die seitlichen Blätter haben die Neigung, ihre ventrale

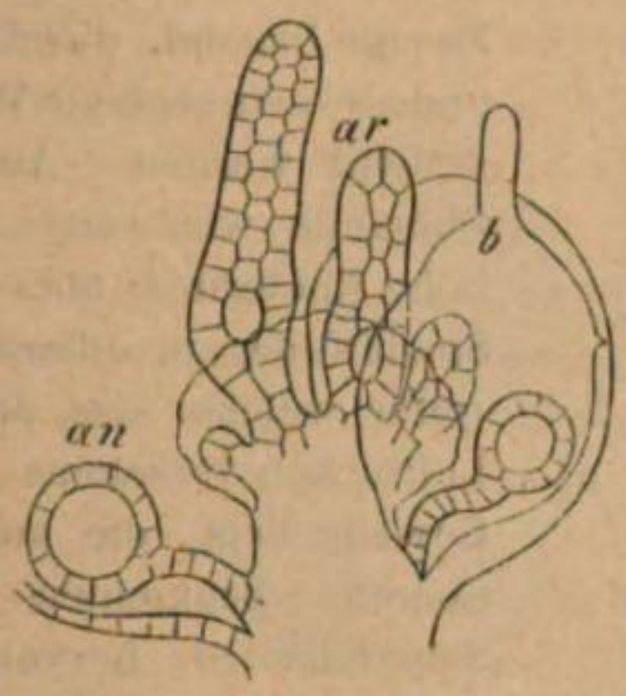


Fig. 220. Inflorescenz von Radula complanata; *ar* Archegonium, *an* Antheridien, *b* Blatt, nach Hofmeister.

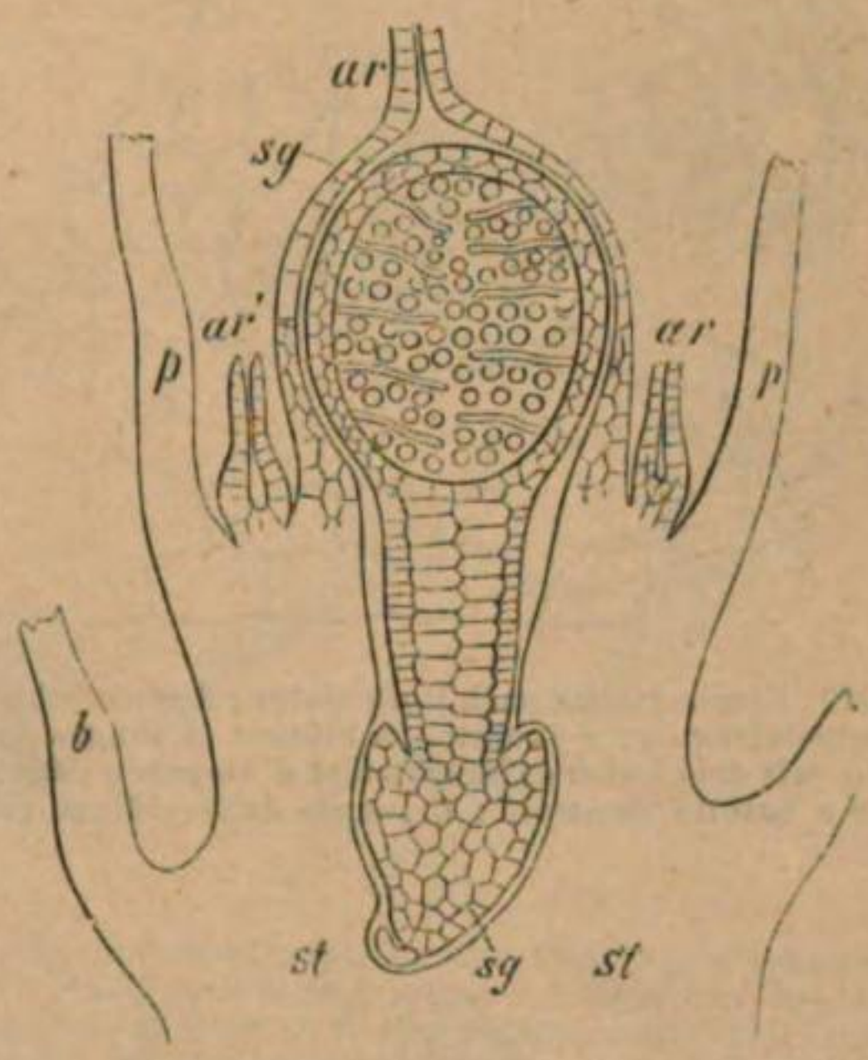


Fig. 221. Jungermannia bicuspidata, Längsschnitt des unreifen Sporogonium *sg*, umgeben von der Calyptra *ar*; *ar'* unbefruchtete Archegonien: *p* Basis des Perianthiums, *st* Stengel, *b* Blatt. (200) nach Hofmeister.

Hälfte anders als die dorsale auszubilden, jene nicht selten mit verschieden geformten Anhängseln. — Die Antheridien sind meist blattwinkelständig, einzeln oder zu mehreren, nur selten extraaxillär (Fossombronia, Haplomitrium). Die Archegonien sind bei den eben genannten Gattungen blattwinkelständig, bei den meisten übrigen endständig, oft an kurzen Seitenzweigen, die bei den Geocalyceen und Calypogeia einen der Erde eingesenkten Becher bilden. Bei der Mehrzahl der Gattungen werden die befruchteten Archegonien von einem Perianthium eingehüllt. Bei den von Hofmeister untersuchten Arten wird die befruchtete Eizelle zuerst durch eine Querwand, d. h. rechtwinkelig zur Archegoniumaxe getheilt. Nur die obere, dem Archegoniumhals zugewendete der beiden Zellen theilt sich weiter, sie ist die Scheitelzelle des Sporogoniums, die sich zuweilen erst noch ein- bis zweimal quertheilt; dann tritt in ihr eine Längswand auf, es entstehen zwei Scheitelzellen, die sich demnächst in vier Scheitelzellen, welche neben einander liegen wie die Octanten einer Halbkugel, umwandeln.

Der Basaltheil des heranwachsenden Sporogoniums verdickt sich rübenförmig und drängt sich in das Stengelgewebe hinab, von diesem (als Vaginula) fest umschlossen und ernährt. — Wenn das junge Sporogonium einen vielzelligen oder verdickten Körper darstellt, so beginnt die Differenzirung der Kapselwand von dem inneren Gewebe, welches

Sporen und Schleudern bilden soll; bei Frullania ist es eine einzige quergestellte, kreisförmige Platte von Zellen unter der Kuppel der jungen Kapsel, aus denen die senkrecht stehenden Schleudern und durch weitere Theilungen die Sporenmutterzellen hervorgehen, ein Verhalten, welches an die Lagerung der Sporenmutterzellen bei Sphagnum erinnert; bei den meisten echten Jungermannieen ist es dagegen eine aus senkrechten Zellreihen bestehende Säule von Gewebe (umgeben von der zweischichtigen Kapselwand) aus welcher die Schleudern und Sporen hervorgehen; jene liegen in diesem Falle horizontal, von der idealen Längsaxe der Kapsel zur Wandung hin ausstrahlend (Fig. 221). — Bei Pellia bildet nach Differenzirung der Kapselwand das innere fertile Gewebe eine Halbkugel, aus deren Zellen die Sporen und die von unten nach oben ausstrahlenden Schleudern entstehen, erinnernd an die Verhältnisse bei den Marchantien.

4) Die Riccien bilden einen flachen, schwimmenden, oder auf der Erde angewurzelten, dichotomisch verzweigten thallusähnlichen Stamm, dessen Scheitelzellen, zu mehreren neben einander in der vorderen Einbuchtung der Zweige liegend, durch auf- und abwärts geneigte Wände getheilt werden. Auf der Oberseite wird eine deutliche Epidermis, aber ohne Spaltöffnungen, differenzirt, unter welcher das oft mit Luftlücken versehene grüne Gewebe liegt, das aus den oberen Segmenten der Scheitelzellen hervorgeht; die Unterseite ist mit einer Längsreihe quergestellter Lamellen besetzt, die aus den unteren Segmenten unmittelbar hervorgehend, als Blätter zu betrachten sind; später zerreissen sie der Länge nach und bilden zwei Reihen; zwischen ihnen entstehen zahlreiche Wurzelhaare mit nach innen vorspringenden zapfenartigen Verdickungen.

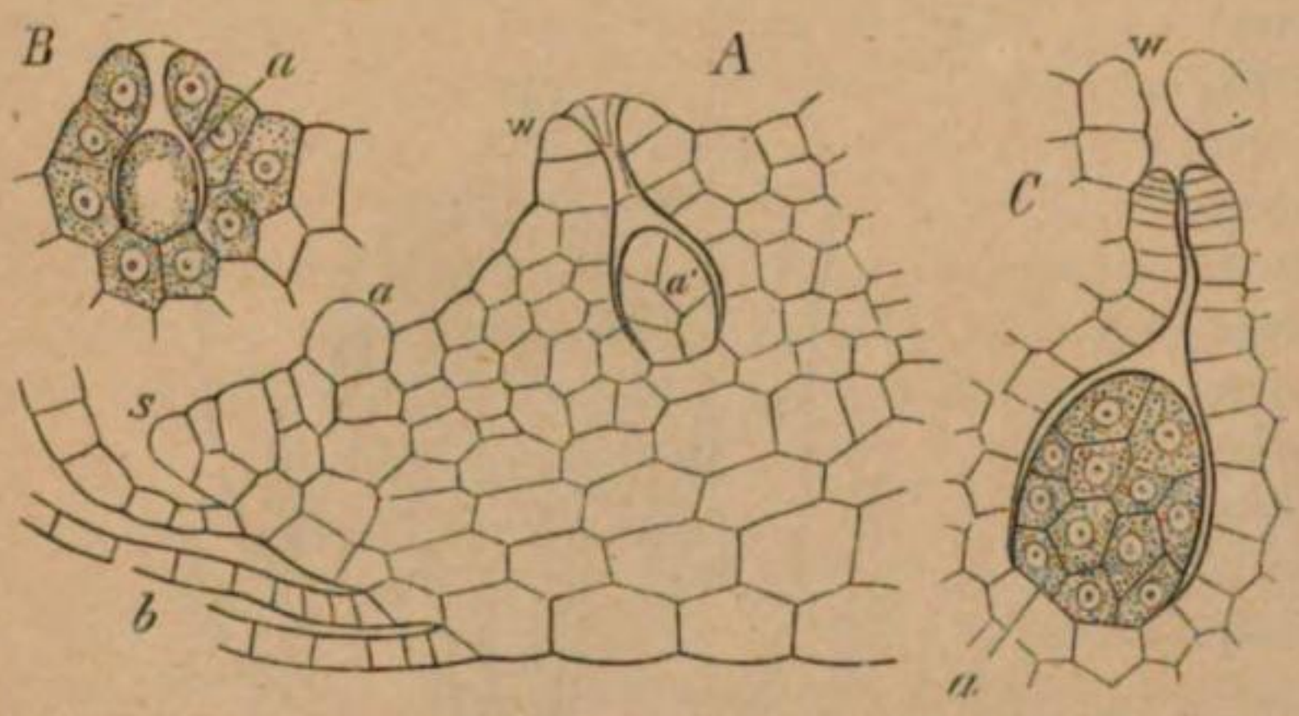


Fig. 222. Riccia glauca nach Hofmeister; *A* senkrechter Längsschnitt durch die Scheitelregion; *s* Scheitel, *b* Blätter, *a* junges Antheridium, *a'* älteres bereits mit dem Ueberwallungswulst *w* umgeben (500); *B* eine Antheridiumanlage *a* bereits überwallt; *C* junges Antheridium *a* im Längsschnitt (500).

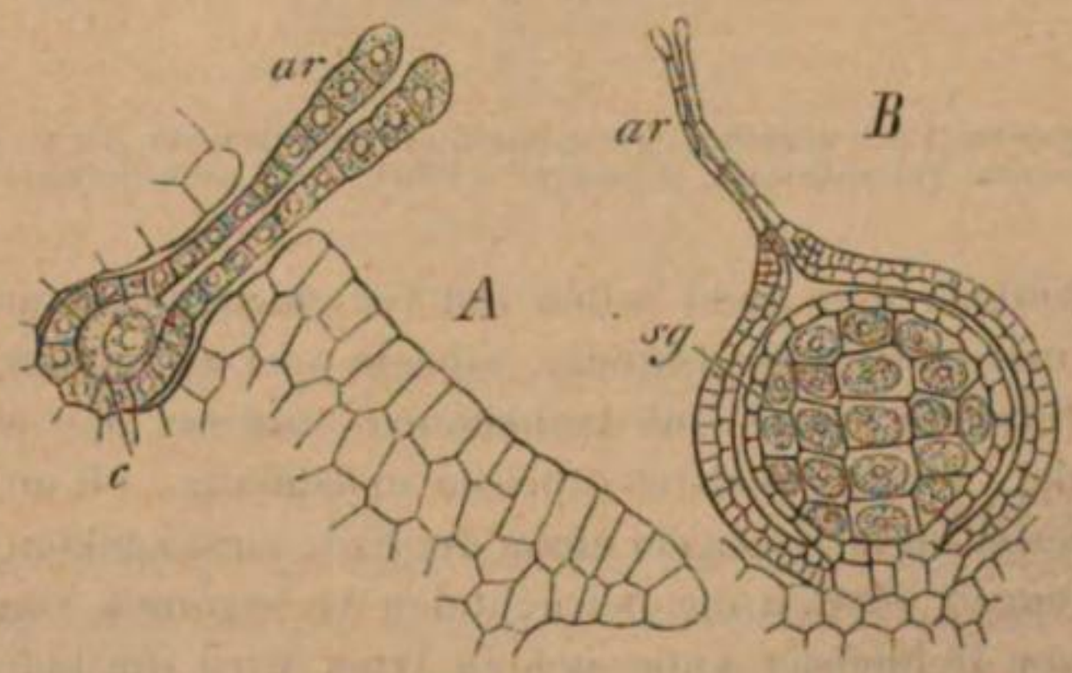


Fig. 223. Riccia glauca nach Hofmeister; *A* Scheitelregion im senkrechten Längsschnitt; *ar* Archegonium, *c* Centralzelle (500). — *B* das unreife Sporogonium *sg* von der Calyptra umgeben, die noch den Archegoniumhals *ar* trägt (300).

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf der Oberseite aus papillenartig hervorwachsenden jungen Epidermiszellen und werden bei ihrer Ausbildung von dem umgebenden Gewebe überwallt (Fig. 222); über den sitzenden Antheridien bildet dieses Involucrum zuweilen einen hoch emporragenden Hals. Die Antheridiumpapille wird durch Querwände in Scheiben zerlegt, die durch senkrechte Theilungen ein kleinzelliges Gewebe, die Mutterzellen der Spermatozoiden, liefern; am reifen Antheridium ist keine Wandung zu unterscheiden. Die Archegonien, deren Entwickelung schon geschildert wurde, ragen zur Befruchtung noch über die Epidermis empor, werden dann überwallt und erzeugen aus ihrer

Centralzelle das kugelige, nicht gestielte Sporogonium mit einschichtiger Wand und ganz mit Sporen, ohne Schleudern, erfüllt. Die Sporen werden durch Verwesung des umgebenden Gewebes frei. Bei manchen kommen Brutknospen vor.

3) Die Marchantieen haben sämmtlich einen auf der Erde flach ausgebreiteten thallusähnlichen Stamm; dieser ist bandartig, dichotomisch verzweigt, mit Mittelnerv, immer mehrschichtig; die Unterseite bildet neben zahlreichen Haaren mit zapfenartigen, einwärts vorspringenden Verdickungen, die einer schraubigen Einschnürung des Haarschlauches aufsitzen, auch zwei Reihen blattähnlicher Lamellen, ähnlich wie die Riccien. Die Oberseite ist mit einer sehr scharf differenzirten Epidermis bedeckt, welche von grossen eigenthümlich geformten Spaltöffnungen durchbohrt ist; jede derselben steht bei Marchantia, Lunularia u. a. in der Mitte eines rhomboidalen Feldes; diese Felder sind Stellen der Epidermis, welche grosse Luftlücken überwölben, aus deren Boden die chlorophyllhaltigen Zellen confervenähnlich hervorsprossen, während das übrige Gewebe chlorophyllfrei ist und aus langen, horizontalen, interstitienlosen Zellen besteht (vergl. p. 72, Fig. 64).

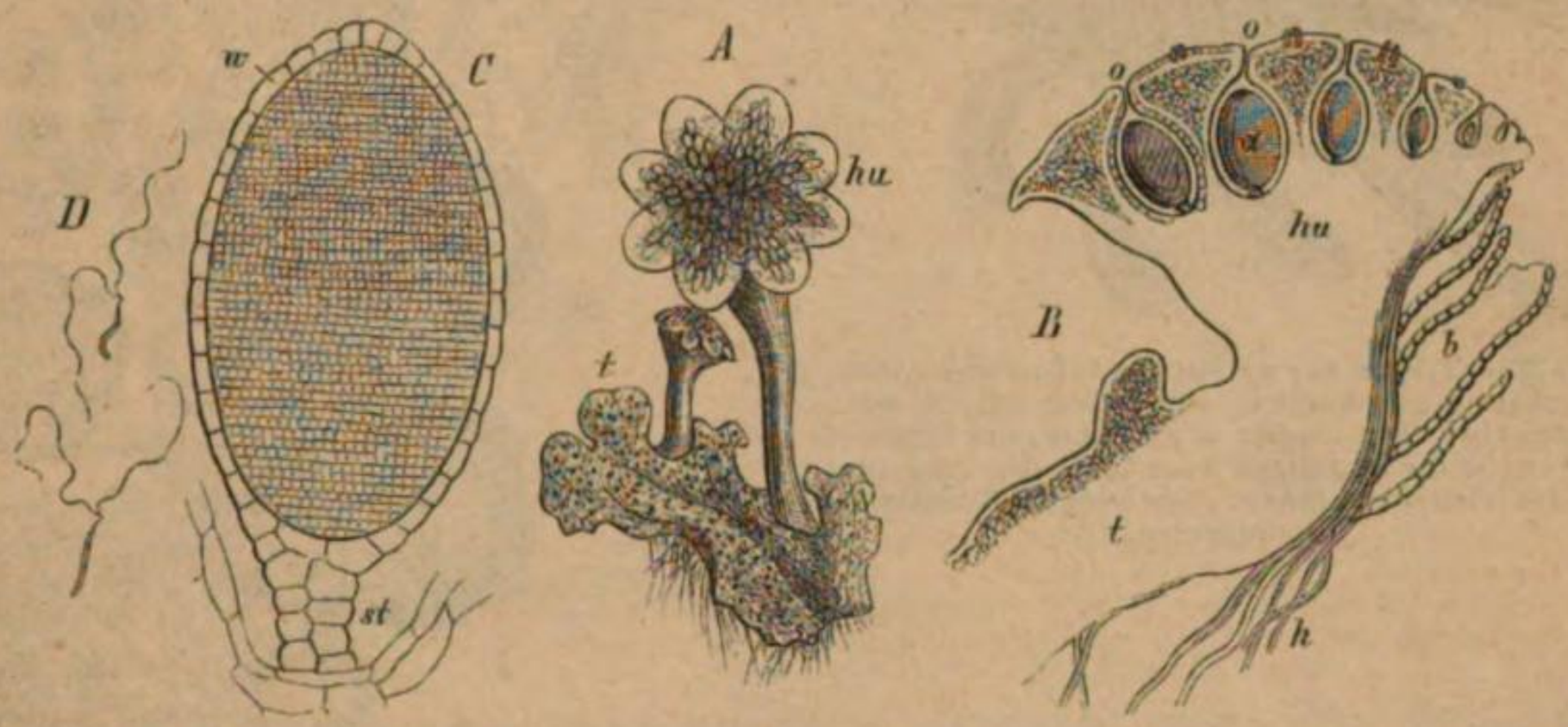


Fig. 224. Marchantia polymorpha: *A* ein horizontaler Zweig *t* mit zwei aufstrebenden Zweigen, welche Antheridienstände tragen (*hu*); *B* senkrechter Längsschnitt durch einen noch fortwachsenden Antheriumträger *hu* und den Theil des flachen Sprosses *t*, aus welchem er entspringt; *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in einer Bauchrinne des Antheridienträgers; *o o* die Oeffnungen der Höhlen, in denen die Antheridien *α* sitzen. — *C* ein beinahe reifes Antheridium, *st* dessen Stiel, *w* die Wandung. — *D* zwei Spermatozoiden, diese 800mal vergr.

Die Geschlechtsorgane der Marchantieen bilden monöcische oder diöcische Inflorescenzen. Die Antheridien, obwohl aus oberflächlichen Zellen, ähnlich wie bei Riccia entstehend, sind der Oberseite des thallusähnlichen Stammes eingesenkt, von dem umgebenden Gewebe überwallt; sie befinden sich zu mehreren oder sehr vielen dicht beisammen auf Receptakeln, welche scheibenförmig oder schildförmig, sitzend oder gestielt und eigenthümlich umgeformte Zweige sind. Die Archegonien sind nur bei den Targionieen dem Scheitel eines gewöhnlichen Sprosses eingefügt, bei den übrigen bilden sie sich auf einem metamorphosirten Zweige, der sich stielartig erhebt und seinen Gipfel in verschiedener Weise ausbildet. Ihm entspriessen die Archegonien nach unten oder auswärts gekehrt. Mit der sehr verschiedenen Form des Archegonien tragenden Theils geht eine ebenso mannigfaltige Art der Umhüllung der Archegonien durch Involucren oder Perianthien Hand in Hand. Da es nicht möglich ist, diese Verhältnisse in Kürze darzulegen, so mag die in dieser Hinsicht am vollkommensten ausgestattete Marchantia polymorpha als Beispiel dienen. Die Figurenerklärung wird hinreichen, wenigstens das Wesentlichste klar zu machen. Ausführliches findet man bei Hofmeister (Vergl. Unters.) und bei Mirbel (Recherches anatomiques et physiologiques sur le March. polym. in Mém. de l'Acad. des sciences de l'institut de France T. XIII).

Die meist kurz gestielte Kapsel des Sporogoniums der Marchantieen enthält Schleuderzellen, die vom Grunde aus nach der Peripherie hin ausstrahlen (vergl. Fig. 216 *IX*); sie

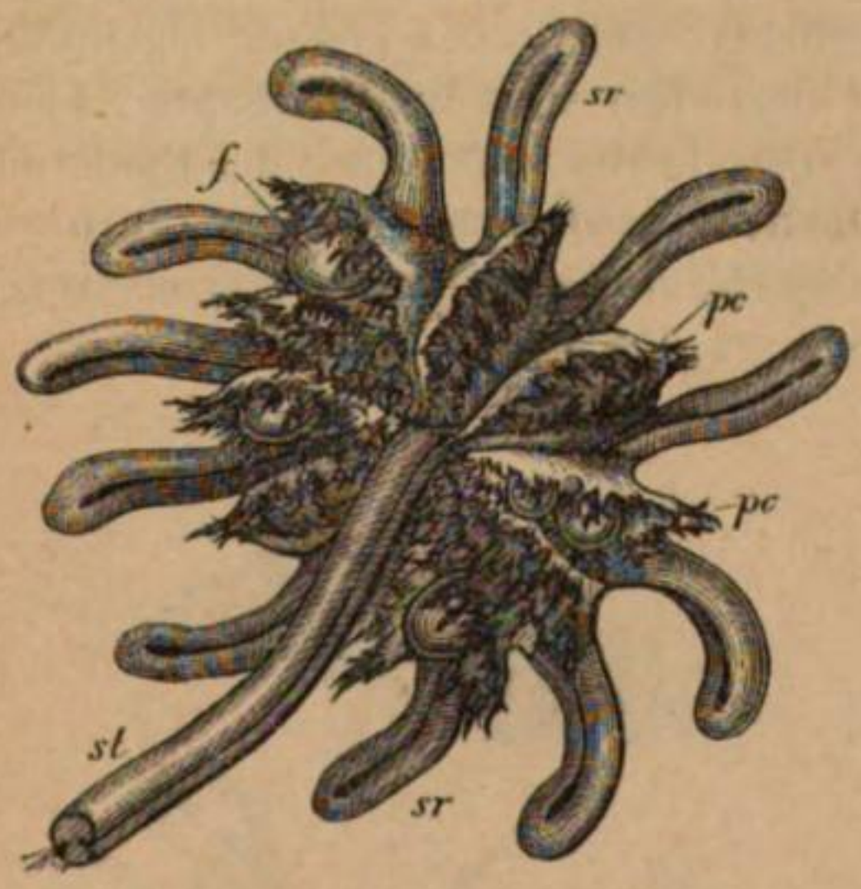


Fig. 225. Träger der weiblichen Inflorescenz von Marchantia polymorpha, von unten seitlich gesehen, etwa 6mal vergr.; *st* Stiel mit zwei Bauchrinnen; *sr* die strahligen Auswüchse des Trägers, *pc* die zwischen ihnen stehenden Hüllblätter; *f* Sporogonien.

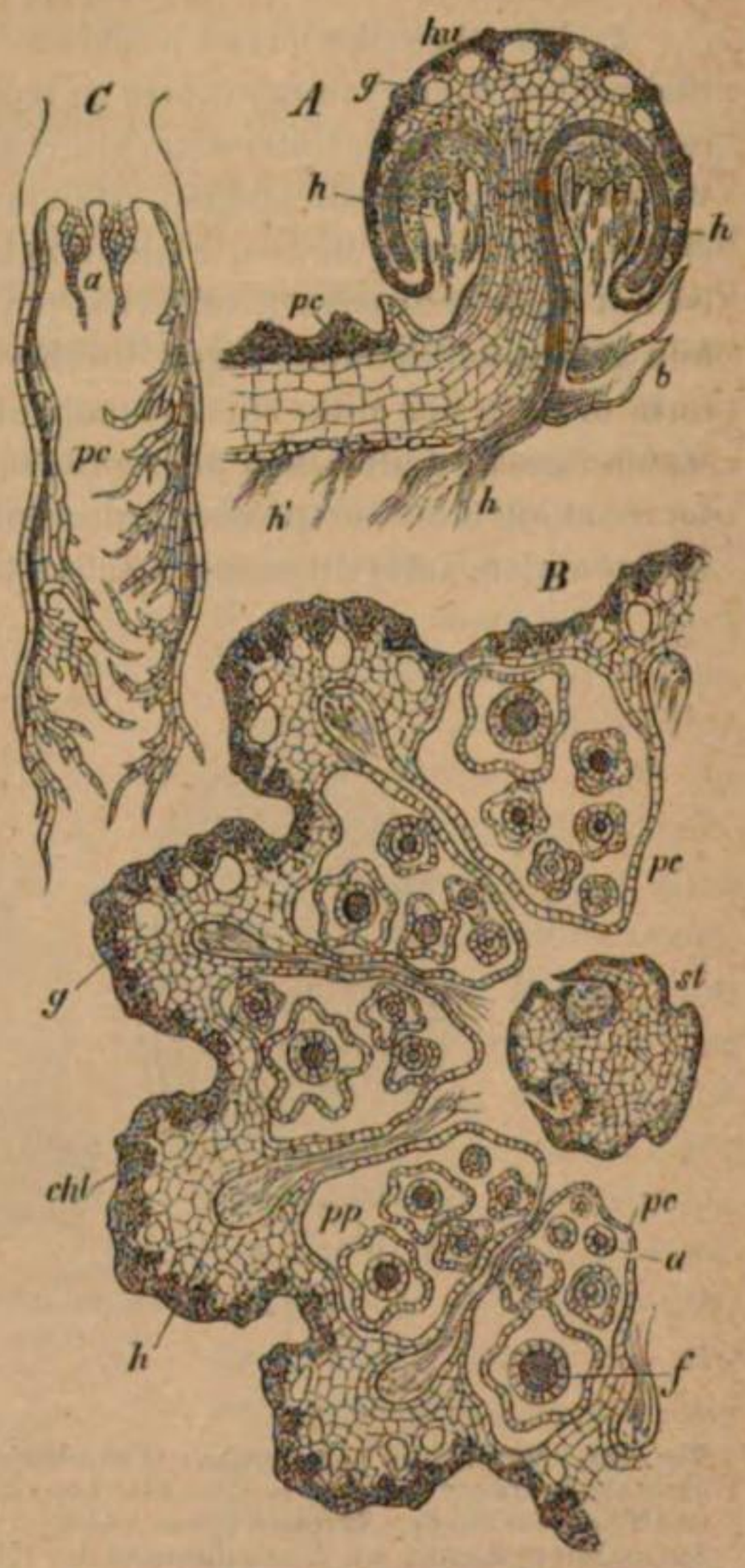


Fig. 226. Marchantia polymorpha. *A* senkrechter Längsschnitt durch einen weiblichen Hut *hu*; *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in seiner Bauchrinne, *g* grosse Zellen zwischen den Lufthöhlen der Oberseite. — *B* Grundriss eines älteren Hutes (halb) und seines Stieles *st*; *chl* das chlorophyllhaltige Gewebe des Hutes, *g* grosse hyaline Zellen; *pc* die gemeinschaftlichen Hüllblätter (*pc* in Fig. 225), *a* unbefruchtete Archegonien, *p p* die Perianthien der befruchteten Archegonien. — *C* senkrechter Tangentialschnitt durch den Hut; *a* zwei Archegonien, *pc* gemeinsame Hülle der Archegonien.

zerreisst entweder am Scheitel mit zahlreichen Zähnen, zuweilen vierlappig, wie bei den Jungermannieen, oder es löst sich der obere Theil durch einen ringförmigen Riss als Deckel ab. Der eigenthümlichen Brutknospen und ihrer Behälter wurde schon oben gedacht.

Classe 5.

Die Laubmoose[1]).

Die Spore erzeugt einen confervenartigen Thallus, den Vorkeim oder das Protonema, aus welchem durch seitliche Sprossung die eigentliche Laubmoos-

---

1) W. P. Schimper: Recherches anat. et physiol. sur les Mousses (Strassburg 1848). — Lantzius-Beninga: Beiträge zur Kenntniss des Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, ins-

pflanze, mit Differenzirung von Stamm und Blatt entsteht, an der sich die Geschlechtsorgane bilden; aus der Eizelle des befruchteten Archegoniums geht das Sporogonium hervor, in welchem die Sporen aus einem kleinen Theil des inneren Gewebes entstehen.

1) Das Protonema entsteht als schlauchförmige Ausstülpung der inneren Sporenhaut, die sich durch Spitzenwachsthum unbegrenzt verlängert und durch Querwände gliedert; die Gliederzellen erfahren keine intercalaren Theilungen, bilden aber unmittelbar hinter den Querwänden Zweige, die sich durch Querwände gliedern und gewöhnlich ein begrenztes Spitzenwachsthum zeigen; sie können ihrerseits Verzweigungen höherer Ordnung produciren. Der dem Keimschlauch gegenüberliegende Theil des Endosporiums kann sich zu einem hyalinen

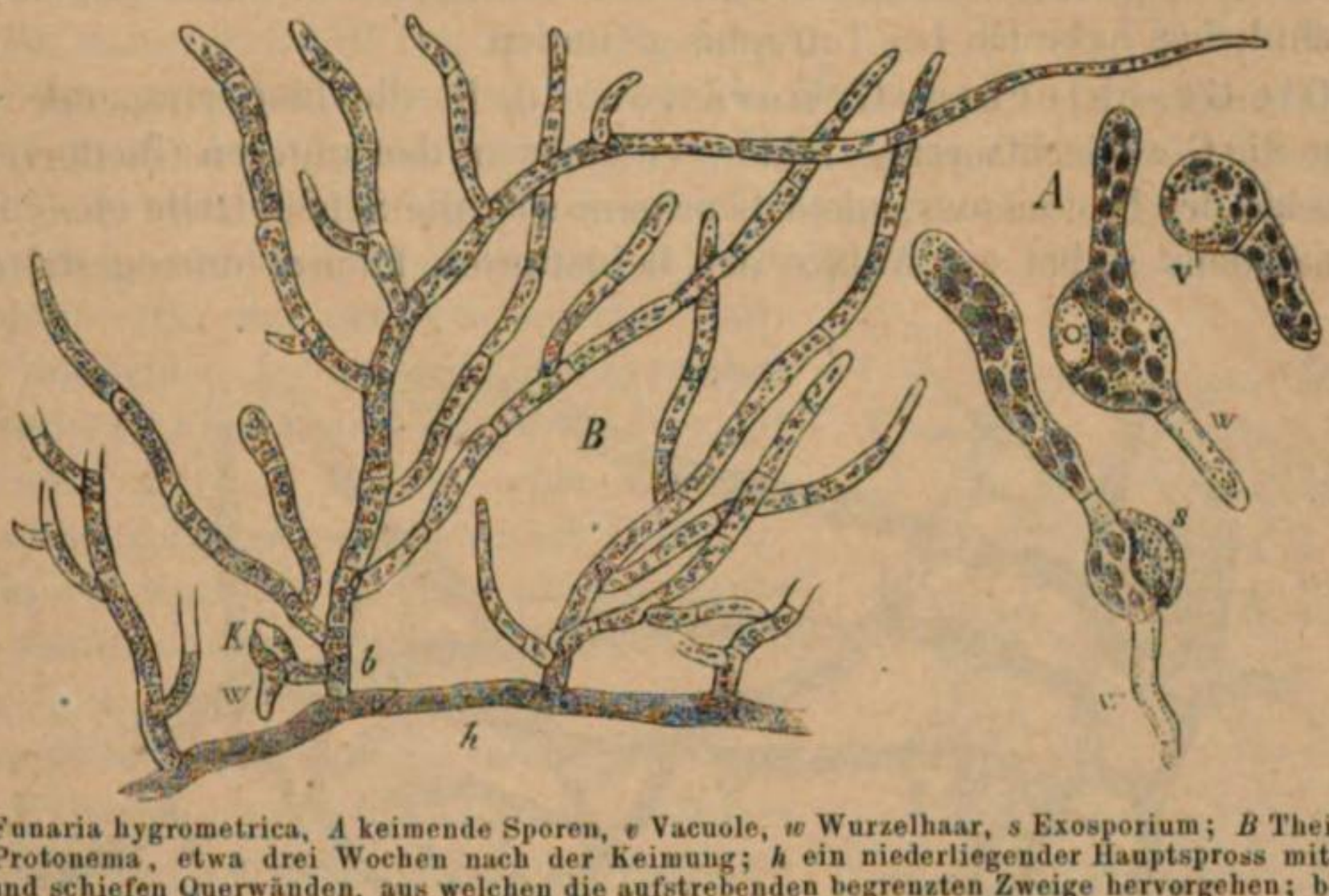


Fig. 227. Funaria hygrometrica, *A* keimende Sporen, *v* Vacuole, *w* Wurzelhaar, *s* Exosporium; *B* Theil eines entwickelten Protonema, etwa drei Wochen nach der Keimung; *h* ein niederliegender Hauptspross mit gebräunter Wandung und schiefen Querwänden, aus welchen die aufstrebenden begrenzten Zweige hervorgehen; bei *K* Anlage einer blättertragenden Axe mit Wurzelhaar *w* (*A* 550mal, *B* etwa 90mal vergr.).

Rhizoid entwickeln, welches in den Boden eindringt. Die Zellhäute der Protonemafäden sind anfangs farblos, die Hauptaxen aber legen sich auf den Boden oder dringen selbst in diesen ein, und dann nehmen ihre Häute eine braune Färbung an, während die vorher rechtwinkelig zur Wachsthumsaxe gestellten Querwände schief werden und nach verschiedenen Richtungen hin geneigte Lagen annehmen (Fig. 227 *B*, *h*); die oberirdischen Gliederzellen entwickeln reichlich Chlorophyllkörner, das Protonema ernährt sich daher selbständig durch Assimilation und gewinnt nicht nur bei manchen Gattungen eine bedeutende Grösse,

---

besondere des Peristoms (mit prächtigen Abbildungen). Nova Acta Acad. Leopold. 1847. — Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. — Hofmeister in: Berichte der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1854. — Derselbe: Entwickelung des Stengels der beblätterten Muscineen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III). — Unger: Ueber den anat. Bau des Moosstammes (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 43, p. 497. — Karl Müller: Deutschlands Moose (Halle 1853). — Lorentz: Moosstudien (Leipzig 1864). — Lorentz: Grundlinien zu einer vergl. Anat. der Laubmoose (in Jahrb. f. wiss. Bot. VI. und Flora 1867). — Leitgeb: Wachsthum des Stämmchens von Fontinalis antip. und von Sphagnum, sowie Entwickelung der Antheridien derselben (in Sitzungsber. d. K. Akad. der Wiss. Wien 1868 und 1869). — Nägeli: pflanzenphys. Unters. I. Heft, p. 75.

indem es Flächen von einem bis mehreren Quadratzollen mit seinem dichtverwirrten Fäden rasenartig überzieht, sondern auch seine Lebensdauer ist zuweilen eine sozusagen unbegrenzte; bei den meisten Laubmoosen verschwindet es allerdings, nachdem es die belaubten Stämme als Seitenknospen erzeugt hat; wo diese letzteren aber sehr klein bleiben und kurze Lebensdauer besitzen, wie bei den Phascaceen, Pottia, Physcomitrium u. a., da bleibt das Protonema auch dann noch lebenskräftig, wenn es die belaubten Pflanzen erzeugt hat, und wenn auf diesen das Sporogonium bereits ausgebildet ist; in solchen Fällen hat man gleichzeitig alle drei Formen des Entwickelungskreises im organischen Zusammenhange vor sich. Von den übrigen Laubmoosen weicht die Gattung Sphagnum insofern ab, als hier das Protonema, wenn es auf fester Unterlage sich entwickelt, einen flächenförmigen verzweigten Vorkeim erzeugt, auf dem sich die Blattknospen bilden; etwas Aehnliches habe ich bei Tetraphis gefunden.

2) Die Geschlechts-Generation, d. h. die blättertragende Pflanze, die später die Geschlechtsorgane bildet, entsteht an den unteren Gliederzellen der Seitenzweige des Protonemas, niemals scheint sich die Scheitelzelle eines längeren Protonemafadens selbst zur Anlage der beblätterten Pflanze umzugestalten. Wo

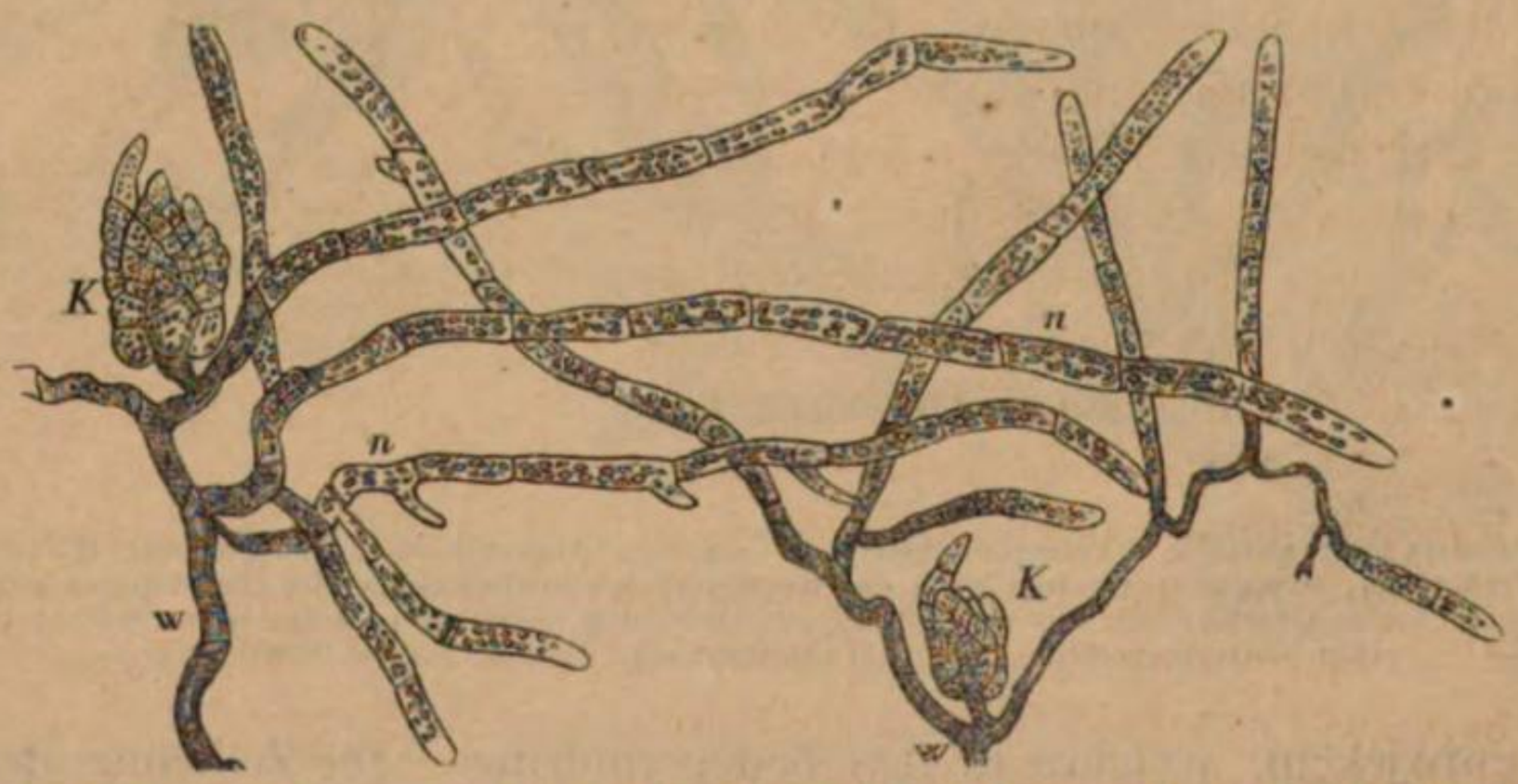


Fig. 228. Protonematischer Wurzelausschlag von Mnium hornum mit blattbildenden Knospen *k*; *w w* die Wurzelhaare eines umgekehrten Rasens, aus denen die Protonemafäden *n n* hervorsprossen (90).

eine solche entstehen soll, da tritt aus einer unteren Gliederzelle ein kurzer Schlauch hervor, der nach Abgrenzung durch eine Querwand noch eine oder zwei solche bildet, und dessen Scheitelzelle nun sofort zur Scheitelzelle der Moosknospe wird, indem sie sich durch rasch aufeinanderfolgende, sich gegenseitig schneidende Wände theilt. Die Scheitelzelle des Stengels ist bei Schistostega und Fissidens zweischneidig und erzeugt zwei gerade Reihen alternirender Segmente; bei Fontinalis, Polytrichum, Sphagnum und wahrscheinlich bei den meisten Laubmoosen ist sie dreiseitig pyramidal mit aufwärts gewölbter Grundfläche (Fig. 106); jedes Segment der Scheitelzelle wölbt sich als breite Papille nach aussen und oben; diese wird durch eine Längswand (Blattwand nach Leitgeb) abgeschnitten und wächst unter weiteren Theilungen zu einem Blatte aus, während der untere innere Theil des Segments durch weitere Theilungen ein Stück des inneren Stengelgewebes erzeugt. Da nun jedes Segment ein Blatt bildet, so ist die Blattstellung durch die Lage der consecutiven Segmente gegeben; bei Fissidens werden so zwei

gerade Reihen alternirender Blätter, bei Fontinalis drei gerade Reihen nach der Divergenz $^1/_3$ gebildet, indem hier die Segmente selbst in drei geraden Reihen nach $^1/_3$ liegen, weil jede neu auftretende Hauptwand der viertletzten (welche beide zu einem Segment gehören) parallel ist; bei Polytrichum und Sphagnum dagegen greift jede neue Hauptwand auf der einen (anodischen) Seite im Sinne der Blattspirale weiter vor, die Hauptwände eines Segments sind nicht parallel, die Segmente selbst liegen schon ihrer Entstehung nach (ohne dass dabei eine Torsion des Stengels mitwirkte) nicht in drei geraden Reihen, sondern in drei, die Stammaxe umwindenden Schraubenlinien über einander, und die consecutiven Segmente und ihre Blätter divergiren um Winkel, welche nach dem Gesagten grösser als $^1/_3$ sein müssen, die Blattstellung ist $^2/_5$, $^3/_8$ u. s. w. (Man vergl. darüber die obengenannten Arbeiten Leitgeb's, Lorentz', Hofmeister Morphol. p. 494, auch Müller bot. Zeitg. Taf. VIII). [1])

Das unterhalb des Vegetationspunktes in Dauergewebe übergehende Urmeristem des Stammes differenzirt sich gewöhnlich in eine innere und eine peripherische Gewebemasse, die meist nicht scharf gegen einander abgegrenzt sind; die peripherischen, zumal die äussersten Schichten haben gewöhnlich stark verdickte und lebhaft roth oder gelbroth gefärbte Zellwände; die Zellen des inneren Grundgewebes haben weitere Lumina und dünnere, weniger gefärbte oder farblose Wände. Bei manchen Laubmoosstengeln hat es mit dieser Differenzirung in ein äusseres mehrschichtiges Haut- und ein dünnwandiges Grundgewebe sein Bewenden (z. B. Gymnostomum rupestre, Leucobryum glaucum, Hedwigia ciliata, Barbula aloides, Hylocomium splendens u. a. nach Lorentz), während bei sehr vielen anderen noch ein axiler Strang sehr dünnwandiger und sehr enger Zellen (der Centralstrang) sich aussondert (Grimmia, Funaria, Bartramia, Mnium, Bryum u. a. m.) [1]); nur bei Polytrichum, Atrichum und Dawsonia treten im Centralstrang starke Wandverdickungen auf, und zwar so, dass zahlreiche, sonst dünnwandige Zellgruppen jede für sich von einer dicken Wandung umgeben den Strang bilden; bei Polytrichum commune kommen ausserdem noch extraaxile ähnliche, dünnere Stränge vor. Zuweilen verlaufen von der Basis der Blattnerven aus Stränge dünnwandiger Zellen schief abwärts durch das Stammgewebe bis zum Centralstrang, die Lorentz als Blattspurstränge bezeichnet (z. B. bei Splachum luteum, Voitia nivalis u. a.). — Wenn man beachtet, dass auch bei manchen Gefässpflanzen Fibrovasalstränge von höchst einfachem Bau vorkommen und die Aehnlichkeit der Cambiformzellen echter Fibrovasalstränge mit dem Gewebe des Centralstranges

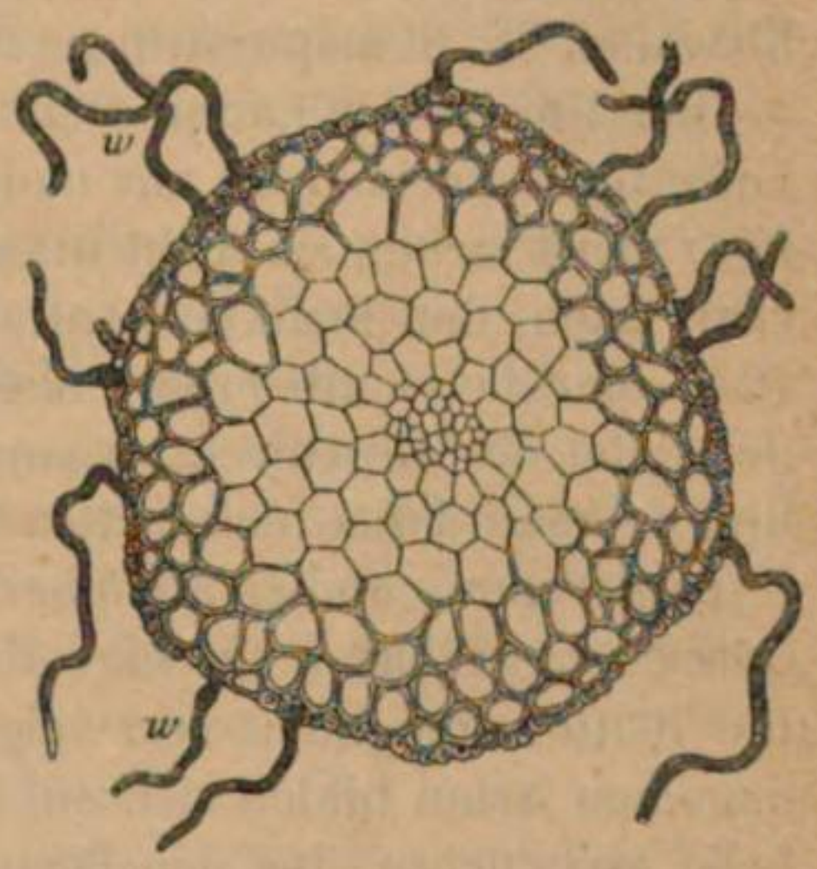


Fig. 229. Stammquerschnitt von Bryum roseum mit Wurzelhaaren *w* (90).

---

1) Fasst man die Lage jeder vierten Theilung der Scheitelzelle in's Auge, so macht es den Eindruck, als ob die Scheitelzelle langsam um ihre Axe rotire, während sie blattbildende Segmente erzeugt.

2) Der Stiel des Sporogoniums ist nach Lorentz immer mit einem derartigen Centralstrang versehen.

und der Blattspuren der Moose gelten lässt, so können diese letzteren immerhin als rudimentäre Fibrovasalstränge einfachster Art betrachtet werden.

Wie oben erwähnt wurde, geht aus der breiten papillösen Vorwölbung der Segmentzelle, die durch eine Längswand abgegrenzt wird, das Blatt hervor, jedoch wird noch ein unterer (basilärer) Theil dieser Zelle zu Bildung äusserer Gewebeschichten des Stammes verwendet; der apicale Theil der Papille ist die Scheitelzelle des Blattes; sie bildet zwei Reihen von Segmenten, durch Theilungswände, welche senkrecht auf der Blattfläche stehen. Die Zahl der Blattsegmente, d. h. das Spitzenwachsthum des Blattes ist begrenzt und die aus den Segmentzellen hervorgehende Gewebebildung schreitet dann in basipetaler Richtung fort, um an der Basis schliesslich aufzuhören. Das ganze Blattgewebe ist zuweilen (z. B. bei Fontinalis) eine einfache Zellenschicht, sehr häufig aber bildet sich von der Basis gegen die Spitze hin ein Nerv, d. h. ein mehr oder minder breiter Strang, der die einschichtige Lamina in eine rechte und linke Hälfte theilt und selbst aus mehreren Zellschichten besteht; der Nerv ist zuweilen aus gleichartigen, gestreckten Zellen zusammengesetzt, häufig aber differenziren sich in ihm verschiedene Gewebeformen, unter denen besonders Züge oder Bündel enger, dünnwandiger Zellen sich oft ähnlich verhalten wie der Centralstrang des Stengels und bisweilen als Blattspurstränge zu diesem hin sich fortsetzen (vergl. Lorentz l. c.). — Der Umriss der Laubmoosblätter wechselt vom fast kreisrunden, durch breitlancettliche Formen bis zur nadelförmigen; sie sind immer ungestielt, breit inserirt; meist stehen sie dicht über und nebeneinander, nur an den Stolonen mancher Arten, den Brutknospenträgern von Aulacomnion und Tetraphis sowie an der Basis mancher Laubsprosse bleiben sie sehr klein (Niederblätter) und spärlich, in der Nähe der Geschlechtsorgane bilden sie meist dichte Rosetten oder Knospen und nehmen dabei nicht selten besondere Formen und Farben an. Bei Racopilum, Hypopterigium und Cyathophorum sind zweierlei Blätter vorhanden, eine Reihe grösserer auf der einen, eine Reihe kleinerer auf der anderen Seite des Stengels. Die Blätter sind nicht verzweigt, ganzrandig, gezähnt, selten geschlitzt. — Bei manchen Arten bilden sich auf der Innen- (Ober-) fläche der Blätter eigenthümliche Auswüchse, bei den Barbulae aloideae articulirte, mit Köpfchen versehene Haare. Dfe Lamina, welche sonst sich rechts und links von der Medianebene ausbreitet, ist bei Fissidens aus einer fast scheidigen Basis hervorgehend in der Medianebene selbst ausgebreitet. — Das Blattgewebe ist, abgesehen von dem Mittelnerv, meist gleichartig, aus chlorophyllführenden Zellen zusammengesetzt, die zuweilen als Mamillen auf der Fläche vorspringen; bei den Sphagneen und Leucobryen differenzirt sich das Gewebe in lufthaltige und saftige, grüne Zellen von bestimmter Lagerung.

Die Verzweigung des Laubmoosstengels ist, wie es scheint, niemals dichotomisch, aber wahrscheinlich auch niemals axillär, obgleich an die Blätter gebunden; auch bei reichlicher Verzweigung ist die Zahl der Seitensprosse indessen meist viel geringer als die der Blätter; in vielen Fällen haben die Seitenzweige ein bestimmt begrenztes Wachsthum, was zuweilen zur Bildung von bestimmt geformten, gefiederten Blättern ähnlichen Verzweigungssystemen führt (Thuidium, Hylocomium); wenn der Hauptspross am Gipfel eine Blüthe bildet, so erstarkt nicht selten unterhalb derselben ein Seitenspross, der die Vegetation fortsetzt; durch solche Innovationen werden Sympodien gebildet. — Nicht selten sind Ausläufer,

nackte oder kleinblätterige Sprosse, die auf oder in der Erde hinkriechend, sich später erheben und aufrechte vollbelaubte Sprosse erzeugen. Ueberhaupt ist die Verzweigung eine sehr mannigfaltige und mit der Lebensweise eng verknüpft. — Der morphologische Ort der Entstehung seitlicher Sprosse wurde von Leitgeb bei Fontinalis und Sphagnum sorgfältig untersucht und vortrefflich beschrieben. Da die beiden Gattungen sehr verschiedenen Abtheilungen angehören, so dürften die dort gefundenen Resultate allgemeine Geltung für die Classe beanspruchen. Sie stimmen darin überein, dass die Mutterzelle (zugleich Scheitelzelle) eines Zweiges unterhalb des Blattes aus demselben Segment wie dieser hervorgeht (Fig. 106); bei Fontinalis entsteht der Zweig unter der Mediane des Blattes, bei Sphagnum aber unter der kathodischen Hälfte desselben; in Folge der weiteren Ausbildung des Muttersprosses scheint später der Seitenspross bei Sphagnum neben dem Rande eines älteren Blattes zu stehen, und ähnlich dürfte die frühere Angabe von Mettenius, wonach auch bei Neckera complanata, Hypnum triquetrum, Racomitrium canescens u. a. die Seitensprosse neben den Blatträndern stehen, zu deuten sein. Entsteht der Spross unter der Mediane eines Blattes, so kann bei geradreihiger Blattstellung wohl auch durch weiteres Wachsthum des Stengels der Schein entstehen, als ob jener über der Mediane eines älteren Blattes (axillär) entstanden wäre. — In den Blattaxeln oder vielleicht richtiger auf der Basis der Oberfläche der Blätter entstehen nach Leitgeb bei den genannten Gattungen gegliederte Haare.

Die Dimensionen, bis zu denen die blättertragenden Axen und Axensysteme sich entwickeln, zeigen einen grossen Spielraum; bei den Phascaceen, Buxbaumien u. a. erreicht der einfache Stamm kaum 1 Millimeter Höhe, bei den grössten Hypneen und Polytricheen wird er nicht selten 2—3 und mehr Decimeter lang, wenn auch nicht in einer Axe, doch durch Innovation und Sympodienbildung noch länger (Sphagnum), weniger wechselt die Dicke des Stammes: $^1/_{10}$ Millimeter bei den kleinsten, dürfte sie nicht leicht 1 Millimeter bei den dicksten überschreiten, Dafür ist sein dichtes, äusserlich gefärbtes Gewebe aber sehr fest; oft steif, immer sehr elastisch, der Verwesung lange Widerstand leistend.

Die Wurzelhaare (Rhizoiden) spielen in der Oekonomie der Laubmoose eine ungemein wichtige Rolle; nur bei der auch sonst vielfach abweichenden Abtheilung der Sphagna sind sie sehr spärlich und kümmerlich entwickelt, bei den meisten anderen aber treten sie in grosser Anzahl wenigstens aus der Basis des Stammes hervor, oft überkleiden sie ihn gänzlich mit einem dichten rothbraunen Filz. In morphologischer Beziehung sind die Rhizoiden [1]) von dem Protonema nicht streng zu scheiden, und wir werden unten sehen, dass sie gleich diesem fähig sind, neue belaubte Stämmchen zu bilden; sie entstehen als schlauchförmige Ausstülpungen der oberflächlichen Zellen des Stengels, verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch schiefe Querwände gegliedert; am fortwachsenden Ende ist die Wand hyalin und verwächst im Boden mit dessen Körnchen; später fallen diese ab, die Wand wird dicker und braun, letzteres auch bei den ober-

1) Die Wurzelhaare scheinen sich von dem Protonema nur durch den Mangel des Chlorophylls und durch die Neigung, abwärts zu wachsen, zu unterscheiden; das Protonema bildet gewisse Zweige als Rhizoiden aus, und die Rhizoiden ihrerseits können einzelne Zweige als chlorophyllhaltiges, aufwärts wachsendes Protonema entwickeln.

irdischen Würzelhaaren. Die Glieder enthalten viel Protoplasma und Oeltropfen (Fig. 230 *B*); hinter den Querwänden treten Zweige aus den Gliederzellen hervor, oft büschelig gestellt, und in diesem Falle sind einzelne Fäden sehr dünn. Die Verzweigung der Wurzelhaare im Boden ist bei vielen Laubmoosen eine sehr reichliche, sie bilden oft einen dichten, unentwirrbaren Filz; ein solcher kann selbst oberhalb des Bodens im dichten Rasen entstehen und künftigen Generationen als Boden dienen. Bei Atrichum und anderen Polytrichaceen wickeln sich die dickeren Rhizoiden wie die Fäden eines Taues um einander, die von ihnen ausgehenden Zweige thun dasselbe, nur die feineren letzten Verzweigungen bleiben frei.

Fig. 230. *A* junges Pflänzchen einer Barbula (*m*), mit den Wurzelhaare *h*, deren fortwachsende Enden *v v* mit Körnchen des Bodens verwachsen sind; bei *p* treibt ein oberflächlich hinziehendes Wurzelhaar chlorophyllhaltige Zweige, d. h. Protonema; bei *k* sitzt eine knollenförmige Knospe an einem unterirdischen Haarzweige; dieselbe ist in *B* stärker vergrössert (*A* 20mal, *B* 300mal vergr.).

Die vegetative Propagation der Laubmoose ist so mannigfaltig und ausgiebig, wie sie wohl bei keiner anderen Abtheilung des Pflanzenreichs angetroffen wird. Sie bietet dabei die Eigenthümlichkeit, dass jederzeit der Entstehung eines neuen blättertragenden Stämmchens eine Protonemabildung vorausgeht, auch dann, wenn die Propagation durch Brutknospen beblätterter Stämmchen eingeleitet wird. — Ausgenommen sind nur die wenigen Fälle, wo Blattknospen sich ablösen und unmittelbar fortwachsen.

Auf die verschiedenen Fälle im Einzelnen eingehend, ist nun zunächst hervorzuheben, dass sowohl das aus der Spore selbst hervorgegangene Protonema als auch die demselben entsprossenen Laubstämmchen verschiedener Propagationen fähig sind. Das ursprüngliche Protonema ist schon insofern ein Vermehrungsorgan, als es auf seinen Zweigen nach und nach oder gleichzeitig mehrere, oft sehr viele Laubstämmchen erzeugen kann; zuweilen fallen die einzelnen Gliederzellen der Protonemazweige, nachdem sie sich kugelig abgerundet haben, aus einander, bekommen dickere Wände und werden für einige Zeit unthätig (Funaria hygrometrica), um wahrscheinlich später von Neuem Protonemafäden zu bilden. — Secundäres Protonema kann sich nun aber auch aus jedem Wurzelhaar, wenn es dem Licht ausgesetzt und feucht gehalten ist, bilden; ob die Scheitelzelle stärkerer Rhizoiden unter solchen Umständen selbst die Verwandlung einleiten kann, ist unbekannt, gewiss aber, dass die Gliederzellen der Wurzelhaare Zweige bilden, die sich dem der Spore entsprossenen Protonema ganz gleich verhalten, Chlorophyll bilden und vor Allem neue Laubpflanzen er-

zeugen (vergl. Fig. 217 und Fig. 230 *p*); bei manchen Arten (von Mnium, Bryum, Barbula u. a.) genügt es, einen Moosrasen mit seinem Wurzelfilz nach oben gekehrt einige Tage lang feucht zu halten, um Hunderte von neuen Pflanzen auf diese Weise entstehen zu sehen. Manche, scheinbar annuelle Arten, z. B. von Phascum, Funaria, Pottia, perenniren vermöge ihres Wurzelfilzes; die Pflanzen verschwinden nach der Sporenreife von der Oberfläche des Bodens vollständig bis zum nächsten Herbst, wo der Wurzelfilz wieder neues Protonema und auf diesem neue Stämmchen erzeugt.

Derartige Wurzelausschläge sind nach Schimper auch die Protonemarasen einiger Polytrichen (P. nanum, aloides) an den Böschungen von Hohlwegen und die von Schistostega osmundacea in dunkelen Höhlen. — Die Wurzelhaare können aber auch unmittelbar Blattknospen erzeugen, und verhalten sich in dieser Hinsicht dem Protonema völlig gleich; entstehen die Knospen an unterirdischen Verzweigungen der Wurzelhaare (Fig, 230 *B*), so bleiben sie als knollige, mit Reservestoffen erfüllte Körperchen von mikroskopischer Grösse so lange in Ruhezustand, bis sie gelegentlich an die Bodenoberfläche kommen, um sich hier weiter zu entwickeln (z. B. Barbula muralis, Grimmia pulvinata, Funaria hygrometrica, Trichostomum rigidum, Atrichum). Aber auch die oberirdischen Wurzelhaare können nicht nur chlorophyllhaltiges Protonema, sondern auch unmittelbar Blattknospen produciren, und Schimper führt das merkwürdige Factum an, dass bei Dicranum undulatum auf diese Weise in den perennirenden Rasen der weiblichen Pflanzen annuelle männliche Pflanzen gebildet werden, welche jene befruchten.

Selbst die Blätter vieler Laubmoose erzeugen Protonema, indem ihre Zellen einfach auswachsen und die so gebildeten Schläuche sich gliedern; so bei Orthotrichum Lyelli und obtusifolium; bei Ort. phyllanthum entstehen an den Blattspitzen pinselförmige Büschel keuliger, kurzgliedriger Protonemaansätze; hier sind auch noch Grimmia trichophylla, Syrrhopodon und Calymperes zu nennen. Bei Oncophorus glaucus bildet sich auf dem blühenden Gipfel der Pflanzen ein dichter Filz verschlungener Protonemafäden, die ihn am weiteren Wachsthum hindern, dafür aber später neue Rasen junger Pflanzen produciren. Bei Buxbaumia, zumal B. aphylla bilden die Randzellen der Blätter ein sie und den Stengel umstrickendes Protonema. — Endlich können auch abgeschnittene, feuchtgehaltene Blätter, z. B. von Funaria hygrometrica, Protonema austreiben lassen.

Brutknospen, welche gleich denen der Marchantien gestielte Zellkörper von zweispitziger oder linsenförmiger Gestalt darstellen, kommen bei Aulacomnion androgynum auf dem Gipfel einer blattlosen Verlängerung des belaubten Stämmchens (Pseudopodien) vor, bei Tetraphis pellucida eingehüllt von einem mehrblättrigen zierlichen Kelch, aus welchem sie später herausfallen; diese letzteren treiben dann protonematische Fäden, die zuerst einen flächenförmigen Vorkeim erzeugen, auf dem endlich neue Laubknospen entstehen (Fig. 231 u. 232).

Schliesslich können als Vermehrungsorgane noch die abfallenden Zweigknospen von Bryum annotinum und die sich ablösenden Zweige von Conomitrium julianum und Cinclidotus aquaticus (nach Schimper) angeführt werden.

Die Geschlechtsorgane der Laubmooso finden sich gewöhnlich zahlreich am Ende einer Laubaxe [1]) umgeben von oft besonders geformten Hüllblättern und vermischt mit Paraphysen; eine solche Vereinigung kann der Kürze wegen eine Blüthe genannt werden. Die Blüthe der Laubmoose begrenzt entweder eine Hauptaxe (acrocarpe Moose), oder diese ist unbegrenzt, und die Blüthe tritt am Ende einer Axe 2. oder 3. Ordnung auf (pleurocarpische Moose). Innerhalb einer

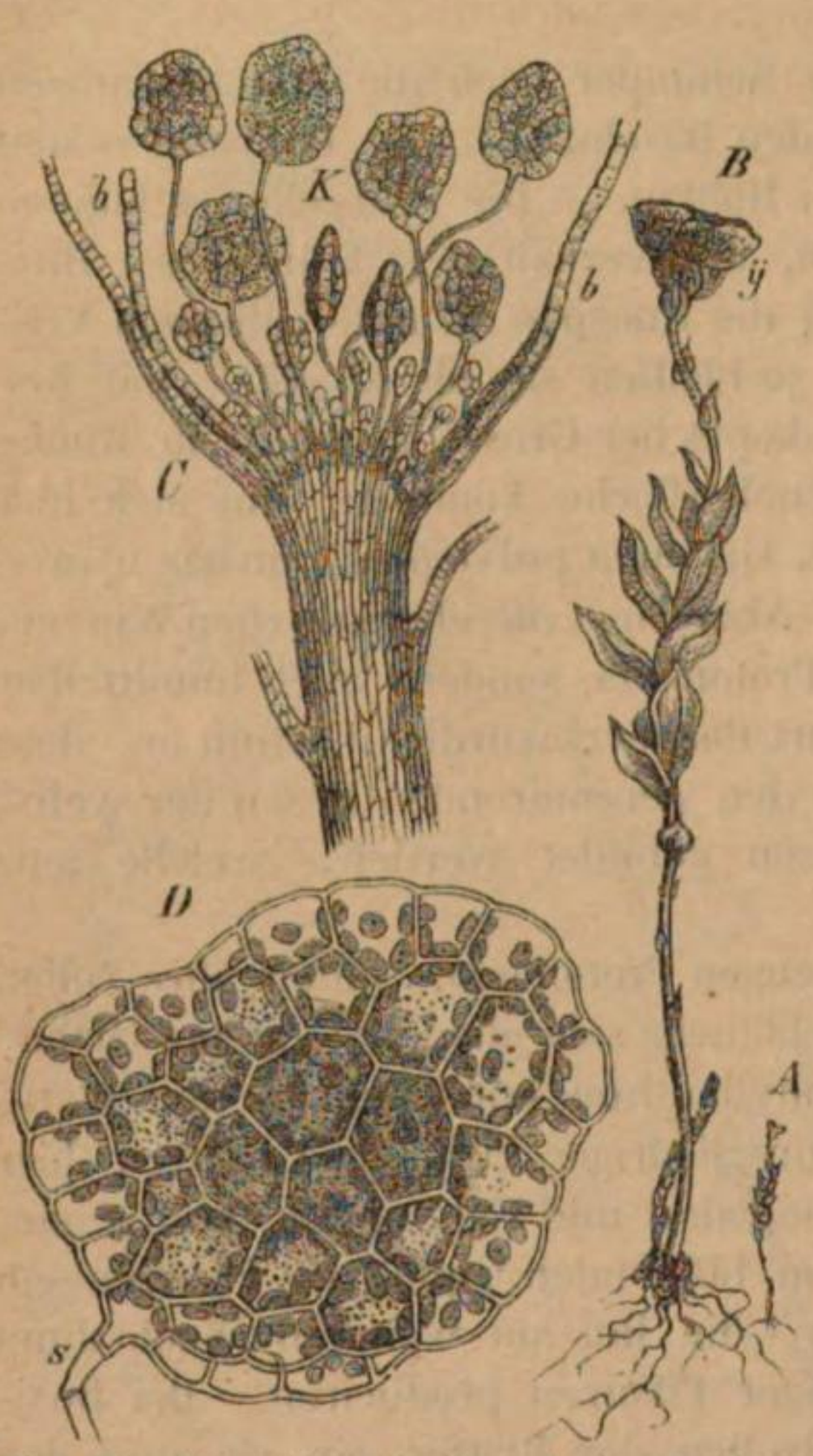


Fig. 231. Tetraphis pellucida: *A* eine Brutknospen bildende Pflanze in natürl. Grösse; *B* dieselbe vergr.; *y* der Kelch, in welchem die Brutknospen sich sammeln; *C* Längsschnitt durch den Gipfel des vorigen, *b* die Kelchblätter, *k* die Brutknospen in den verschiedensten Entwickelungsgraden; durch den jüngeren Nachwuchs werden die älteren von ihren Stielen abgerissen und über den Kelchrand hinausgedrängt. — *D* eine reife Brutknospe 500mal vergr., am Rande aus einer, in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehend.

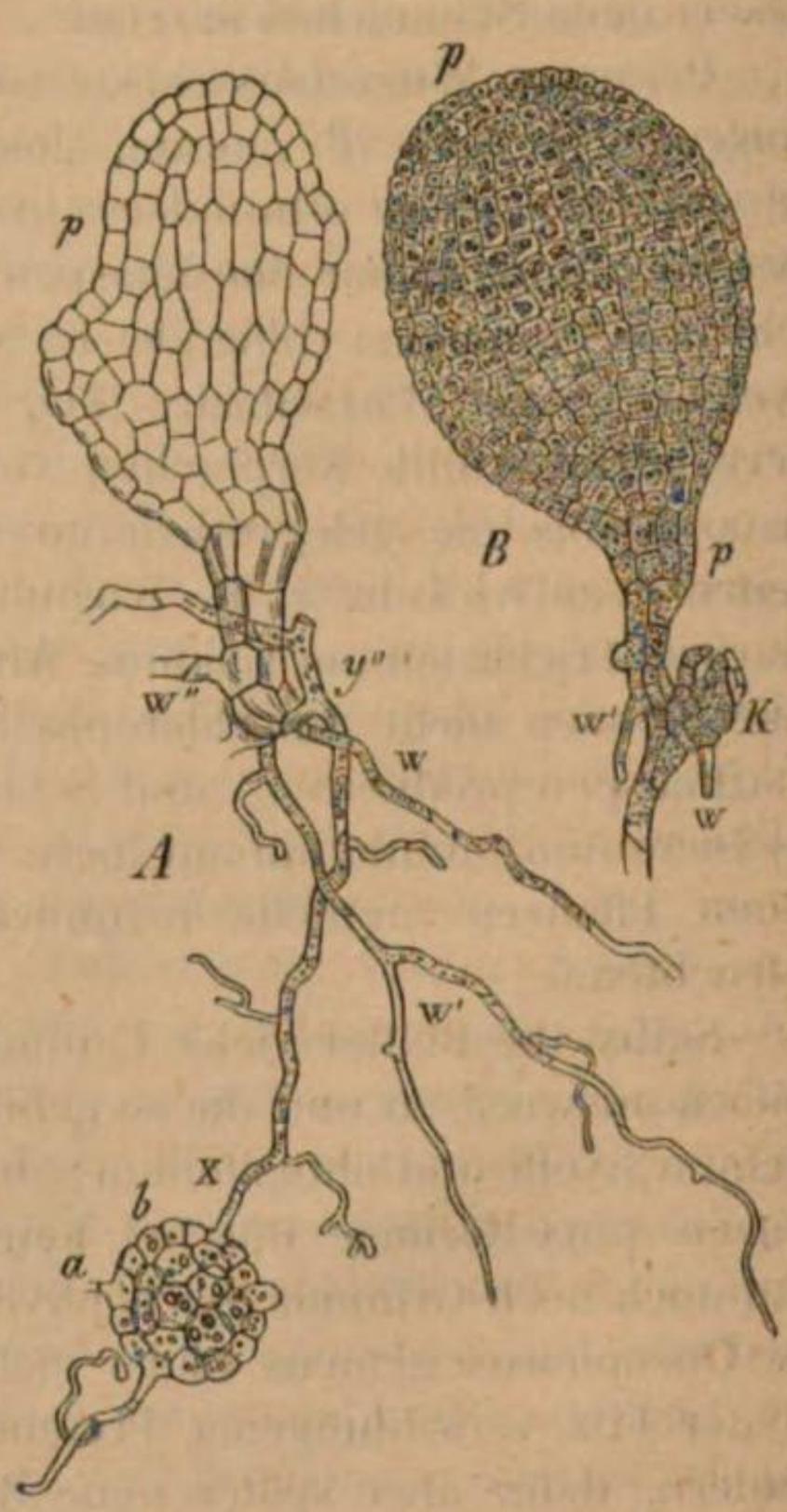


Fig. 232. *A* zeigt eine Brutknospe *b*, deren Stiel bei *a* abgerissen ist; durch Auswachsen einer Randzelle der Brutknospe hat sich der Protonemafaden *xy* gebildet, aus welchem das Flächengebilde *p* als seitliche Sprossung hervorging; dieses hat die Wurzelhaare *w*, *w'*, *w''* getrieben (100); *B* ein Flächenvorkeim *p*, aus dessen Basis eine Blattknospe *k* und Wurzelhaare *w*, *w'* hervorsprossen; oft treibt die Basis des Flächenvorkeims zahlreiche neue Flächenvorkeime aus, bevor es zur Bildung einer Blattknospe kommt. (Diese Vorgänge waren bisher unbekannt).

Blüthe können Antheridien mit Archegonien auftreten (bissexuelle Blüthen), oder sie enthält nur eine Art von Geschlechtsorganen, und dann können die Blüthen monöcisch oder diöcisch sein, zuweilen erscheinen die männlichen auf kleineren Pflänzchen von kürzerer Lebensdauer (Funaria hygrometrica, Dicranum undulatum u. a.). Ihrem äusseren Ansehen nach sind die bissexuellen Blüthen den weiblichen ähnlich, während die männlichen einen anderen Habitus zeigen. In den

1) Ausnahme machen die männlichen Zweige von Sphagnum (s. unten).

ersteren finden sich die Archegonien und Antheridien entweder neben einander auf dem Gipfel des Stammes im Centrum der Hülle (Perichaetium) oder in zweierlei Gruppen oder getrennt durch besondere Hüllblätter und dann stehen die Antheridien in den Axeln derselben in einer Schraubenlinie geordnet, die centrale Gruppe der Archegonien umgebend. — Die Form der Blüthenhülle ist bei den weiblichen und bissexuellen die einer verlängerten, fast geschlossenen Knospe, von mehreren Umgängen der Blattspirale gebildet; diese Blätter sind den Laubblättern ähnlich und werden nach innen kleiner, um nach der Befruchtung desto stärker zu wachsen. Die männliche Blüthenhülle (Perigonium) besteht aus breiteren, derberen Blättern und zeigt dreierlei Formen; gewöhnlich ist sie knospenförmig und ähnelt der weiblichen Blüthe, sie ist aber kürzer und dicker, ihre Blätter oft roth gefärbt und an Grösse nach aussen abnehmend; diese Blüthen sind immer seitenständig; die köpfchenförmigen sind dagegen immer terminal an einem stärkeren Spross, sie sind kugelig, ihre Blätter breit, an der Basis scheidig, verdünnt und zurückgebogen am oberen Theil, sie werden nach innen kleiner und lassen das Centrum der Blüthe mit den Antheridien frei; diese Blüthen werden zuweilen von einem nackten Stiel, einer Verlängerung des Stengels getragen (Splachnum, Tayloria); endlich bestehen die scheibenförmigen männlichen aus Hüllblättern, welche von den Laubblättern sehr verschieden sind; die Hüllblätter sind breiter und kürzer, am oberen Theil horizontal ausgebreitet, zart und blassgrün, orange oder purpurroth gefärbt, sie werden immer kleiner, je mehr sich die Blattspirale dem Centrum nähert, die Antheridien stehen in ihren Axeln (Mnium, Polytrichum, Pogonatum, Dawsonia). — Die Paraphysen stehen zwischen oder neben den Geschlechtsorganen, sie sind in der weiblichen Blüthe immer articulirte Fäden, in der männlichen bald fadenförmig, bald spatelförmig, am oberen Theil aus mehreren Zellreihen bestehend.

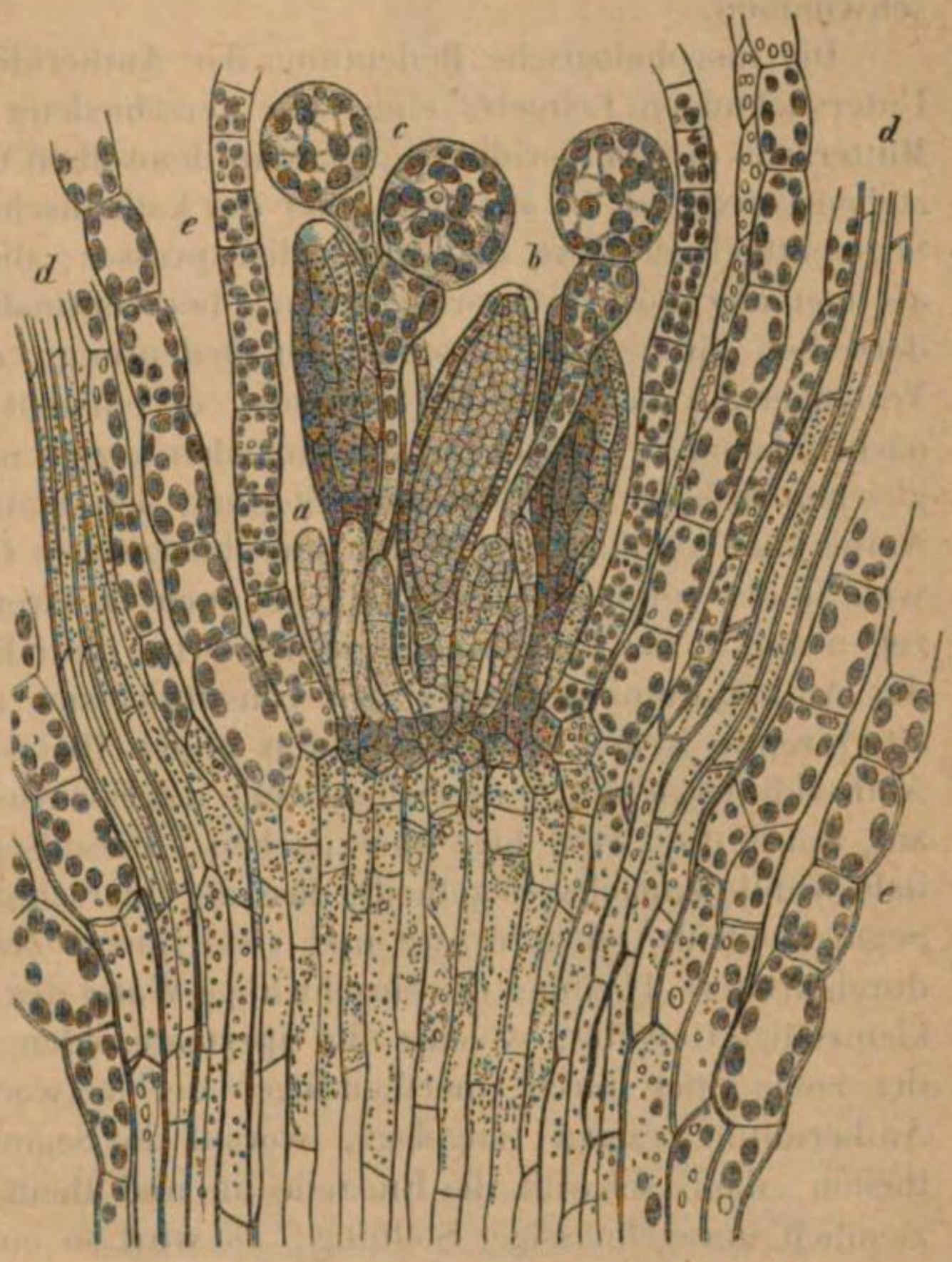


Fig. 233. Längsschnitt des Gipfels eines sehr kleinen männlichen Pflänzchens von Funaria hygrometrica (300); *a* junges, *b* fast reifes Antheridium im Längsschnitt, *c* Paraphysen; *d* Blätter im Mittelnerv durchschnitten, *e* Blätter in der Lamina durchschnitten.

Die Antheridien sind im fertigen Zustande gestielte Säcke mit einschichtiger Wandung, deren Zellen Chlorophyllkörner enthalten, die aber bei der Reife sich gelb oder roth färben. Bei den Sphagnen und Buxbaumia sind die Antheridien beinahe sphärisch, sonst aber bei den Laubmoosen lang keulenförmig; sie öffnen sich bei den Sphagnen ähnlich wie die der Lebermoose, bei den übrigen Abtheilungen durch einen Riss über dem Scheitel, durch welchen die Spermatozoiden in ihren Bläschen als dicker schleimiger Brei hervortreten. Sie sind anfangs noch in eine schleimige Zwischenmasse eingebettet, die aber in Wasser zerfliesst, während die Spermatozoiden sich aus dem Bläschen freimachen und fortschwimmen.

Die morphologische Bedeutung der Antheridien ist nach den sorgfältigen Untersuchungen Leitgeb's eine sehr verschiedene: bei Sphagnum entsteht die Mutterzelle des Antheridiums genau an demselben Ort, wo sonst ein Spross entstehen würde, d. h. aus dem unter der kathodischen Hälfte des Blattes liegenden Segmenttheil der Axe des Antheridiensprosses; die Antheridien können hier also als metamorphosirte Sprosse gelten; bei Fontinalis dagegen sind sie innerhalb derselben Blüthe von verschiedener Bedeutung: das erste ist die unmittelbare Verlängerung der Axe des Sprosses, er entsteht aus seiner Scheitelzelle; die nächstfolgenden entwickeln sich aus den letzten normalen Segmenten derselben, gleichen also nach Anlage und Stellung den Blättern; die zuletzt auftretenden Antheridien endlich zeigen den morphologischen Charakter von Trichomen, sowohl in der veränderlichen Zahl, als auch in ihrer Entwickelung aus Oberhautzellen und in der Unbestimmtheit des Ortes ihrer Entstehung. — Die Mutterzelle des Antheridiums von Fontinalis constituirt sich als Scheitelzelle, welche zwei alternirende Reihen von Segmenten bildet (bei dem scheitelständigen ältesten Antheridium giebt also die Scheitelzelle des Sprosses ihre dreireihige Segmentirung auf, um in die zweireihige überzugehen. Diese Segmente werden durch tangentiale Wände zunächst so getheilt, dass der Querschnitt des jungen Organs (der zwei Segmente trifft) vier äussere und zwei innere Zellen zeigt; aus jenen entsteht durch weitere Theilung die einschichtige Wand des Antheridiums, aus diesen das kleinzellige Gewebe, welches die Spermatozoiden erzeugt. Bei Sphagnum wird der lange Stiel durch Quertheilungen der fortwachsenden Papille, welche das Antheridium erzeugt, angelegt, worauf die Segmentscheiben sich über's Kreuz theilen; dann schwillt die Endzelle an und theilt sich durch schiefe Wände von ziemlich unregelmässiger Stellung; es wird so ein Gewebekörper gebildet, der später ebenfalls aus einer einschichtigen Wand und einem inneren, sehr kleinzelligen Gewebe besteht, das die Spermatozoiden erzeugt.

Das Archegonium besteht vor der Befruchtung aus einem massiven Fuss, der den ovoidisch gerundeten Bauch trägt; über diesem erhebt sich ein langer dünner Hals (Fig. 235). Der Hals besteht aus einer axilen Reihe gestreckter Zellen und einer Wandschicht, die aus einer oder sechs Längsreihen zusammengesetzt, unten in die Bauchwand übergeht, die aber schon vor der Befruchtung zweischichtig wird. — Auf der Centralzelle des Bauches ruht die axile Zellreihe des Halses; ihr protoplasmatischer Inhalt zerfällt durch Quertheilung in zwei ungleiche Portionen, deren untere sich contrahirend zu einer nackten Primordialzelle wird, welche das Ei darstellt, während die obere kleinere Portion gleich den axilen Zellen des Halses verschleimt; der so entstandene Schleimstrang drängt die vier

Scheitelzellen (Deckelzellen) des Halses aus einander und tritt aus; durch den nun geöffneten und zur Eizelle hinabführenden Canal können die Spermatozoiden eintreten. — Ueber die morphologische Bedeutung der Archegonien ist wenig Sicheres bekannt; nach Leitgeb ist aber das zuerst entstehende innerhalb der weiblichen Blüthe von Sphagnum eine unmittelbare Verlängerung der Sprossaxe, es entsteht aus der Scheitelzelle derselben.

Fig. 234. Funaria hygrometrica; *A* aufplatzendes Antheridium, *a* die Spermatozoiden (350); *B* letztere stärker vergr., *b* im Bläschen; *c* freies Spermatozoid von Polytrichum (800).

Fig. 235. Funaria hygrometrica: *A* Längsschnitt des Gipfels einer schwachen weiblichen Pflanze (100); *a* Archegonien, *b* Blätter; *B* ein Archegonium 550mal vergr.; *b* Bauch mit der Centralzelle, *h* Hals, *m* Mündung, noch geschlossen; die Zellen des axilen Stranges beginnen zu verschleimen (Präparat nach dreitägigem Liegen in Glycerin); rechts unten der Mündungstheil des Halses eines befruchteten Archegoniums mit dunkelroth gefärbten Zellwänden.

3) Das Sporogonium, welches aus der befruchteten Eizelle entsteht, erreicht bei Sphagnum seine fast volle Entwickelung innerhalb des lebhaft mitwachsenden Archegoniumbauches, der sich zur Calyptra umbildet; bei den übrigen Laubmoosen wird aber die Calyptra meist lange vor der Ausbildung der Sporenkapsel durch das sich streckende Sporogonium an ihrer Basis von der Vaginula abgerissen und (mit Ausnahme von Archidium und Verwandten) als Mütze emporgehoben. Der Hals des Archegoniums, dessen Wände sich tief rothbraun färben, krönt noch lange Zeit den Scheitel der Calyptra. Das Sporogonium aller Laubmoose besteht aus einem Stiel (der Seta) und dem Sporenbehälter (Kapsel, Urne); der erstere ist aber bei Sphagnum, Andreaea und Archidium sehr kurz, in den meisten anderen Fällen lang oder sehr lang und mit seiner Basis dem Gewebe des

Stammes eingepflanzt, welches nach der Befruchtung unter und neben dem Archegonium wuchernd einen scheidenartigen Wall, die Vaginula, bildet; auf ihrer äusseren Böschung sieht man noch oft die unbefruchteten Archegonien, da in einer Blüthe meist nur eines befruchtet wird oder doch nur das zuerstbefruchtete seinen Embryo vollständig ausbildet. — Die Kapsel besitzt bei allen Laubmoosen eine aus mehreren Zellschichten gebildete Wandung mit deutlicher Epidermis, welche zuweilen Spaltöffnungen erzeugt; niemals wird das ganze innere Gewebe zur Sporenbildung verwendet, wenn auch bei Archidium später durch die Sporen verdrängt; innen bleibt ein grosser Theil des mittleren Gewebes als sogen. Columella übrig, in deren Umfang die Sporenmutterzellen entstehen. Der Bau der ausgebildeten Kapsel, und zumal die zum Zweck der Sporenaussaat getroffenen Einrichtungen, sind aber bei den Hauptabtheilungen der Laubmoose so verschieden, dass es besser ist, sie im Einzelnen näher zu betrachten, und diess um so mehr, als wir dadurch zugleich die Charakteristik der grösseren natürlichen systematischen Gruppen gewinnen werden.

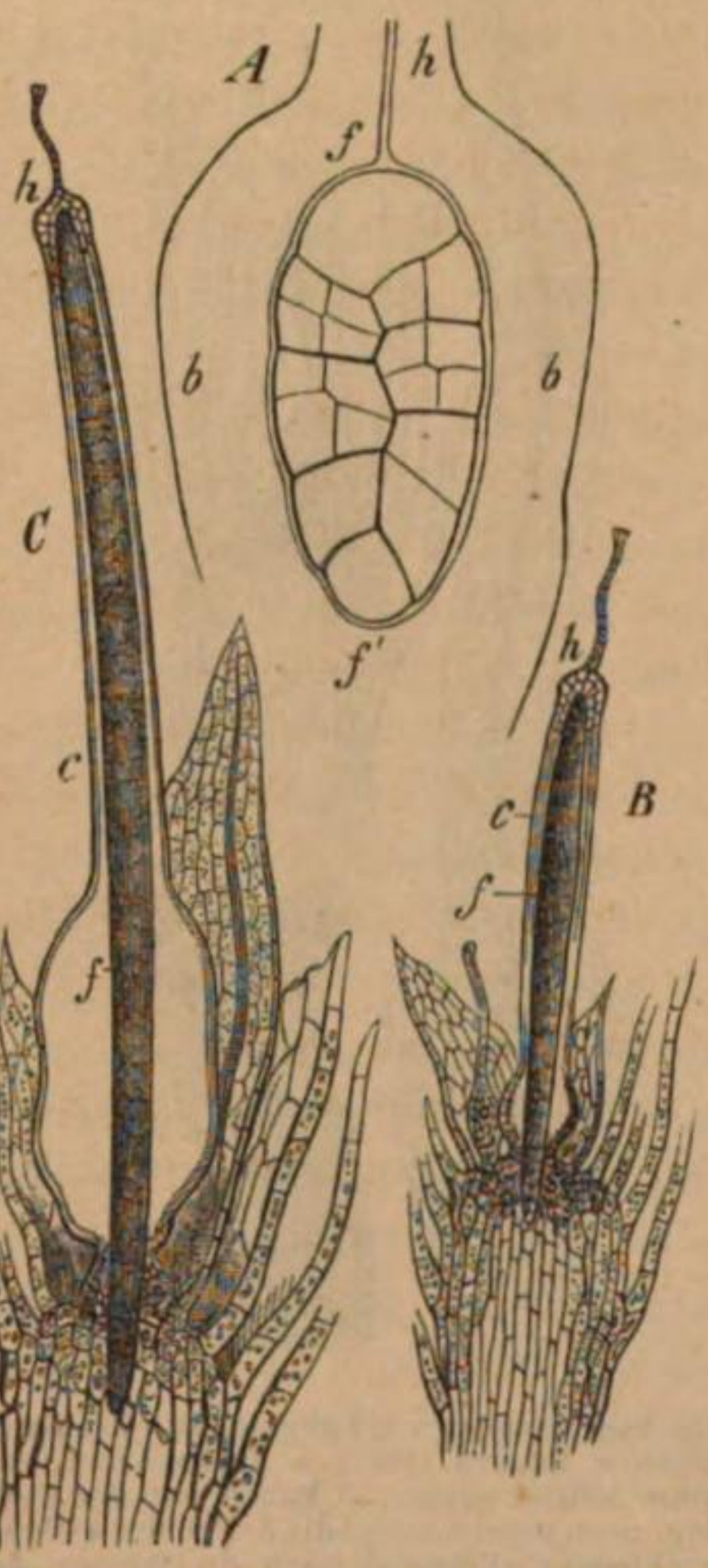


Fig. 236. Funaria hygrometrica: *A* Anlage des Sporogoniums *f f'* im Bauche *b b* des Archegoniums (optischer Längsschnitt, 500). — *B*, *C* verschiedene weitere Entwickelungsgrade des Sporogoniums *f* und der Calyptra *c*; *h* Hals des Archegoniums (ungefähr 40mal vergr.).

Weniger verschieden ist, wie zu erwarten, die erste Anlage des Sporogoniums: das befruchtete Ei umkleidet sich zunächst mit einer Zellhaut, wächst noch bedeutend heran und theilt sich dann durch eine (horizontale? oder) schwach geneigte Wand; bei Bryum argenteum theilt sich nach Hofmeister die obere (dem Hals zugekehrte) Zelle noch 1—2mal durch Querwände, erst dann erfolgt die erste schiefe Theilung der Scheitelzelle, die bei Phascum, Funaria, Fissidens schon in der oberen der beiden ersten Theilzellen eintritt. Die Scheitelzelle bildet nun durch alternirend geneigte Scheidewände zwei Reihen von Segmenten, die zunächst durch radiale senkrechte Wände getheilt werden, denen nun weitere, zumal zahlreiche Quertheilungen folgen. So wird das junge Sporogonium am Scheitel fortwachsend in einen meist spindelförmigen vielzelligen Körper verwandelt, dessen unteres Ende sich an dem Längenwachsthum nicht betheiligt. Eine Anschwellung dieses unteren Endes, wie sie bei den Lebermoosen gewöhnlich vorkommt, findet bei Sphagnum und Archidium statt. Der Sporenbehälter entsteht durch eine unterhalb des unthätig werdenden Scheitels des Sporogoniums eintretende kugelige, eiförmige, cylindrische, oft unsymmetrische Anschwellung, die bei den typischen Laubmoosen erst nach der Streckung

des spindelförmigen oder cylindrischen Sporogoniums und nach Emporhebung der Calyptra angelegt wird. Die innere Differenzirung dieses anfangs homogenen Gewebekörpers liefert die mannigfaltigen Gewebebildungen, durch welche die Urne der Laubmoose ausgezeichnet ist und besonders die Sporenmutterzellen, die sich vor der Sporenbildung isoliren und dann je 4 Sporen durch Theilung bilden. Zuerst wird im Inhalt der Mutterzelle eine Zweitheilung angedeutet, aber meist nicht ausgeführt, indem die Viertheilung sofort eintritt. Die Vorbereitung zur Sporenbildung erfolgt innerhalb derselben Kapsel überall gleichzeitig. Die reifen Sporen sind rundlich oder tetraëdrisch, mit einem dünnen, feingranulirten Exospor umgeben, welches gelblich, bräunlich, purpurn gefärbt ist. Neben Protoplasma enthalten sie Chlorophyll und Oel. Ihre Grösse ist bei Archidium, wo nur 16 in einer Kapsel sich bilden, etwa $^1/_5$ Mill., bei der hochausgebildeten Dawsonia kaum $^1/_{200}$ Mill. (Schimper). Die Sporen bleiben trocken aufbewahrt oft lange keimfähig, im Feuchten keimen sie oft nach wenigen Tagen, bei Sphagnum nach 2—3 Monaten.

Die zur Ausbildung des Sporogoniums nöthige Zeit ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden, aber im Verhältniss zur Kleinheit des Körpers, um den es sich handelt, meist sehr lang. Die Pottien blühen im Sommer und reifen ihre Sporen im Winter, die Funarien blühen beständig und haben beständig Sporogonien in allen Entwickelungsgraden, sie brauchen wahrscheinlich 1—2 Monate, Phascum cuspidatum entwickelt sich im Herbst aus seinem unterirdischen perennirenden Protonema und reift seine Sporen in wenigen Wochen vor dem Winter. Dagegen blühen die Hypnen der Sümpfe (H. giganteum, cordifolium, cuspidatum, nitens u. a.) im August und September und reifen ihre Sporen im Juni des nächsten Jahres, sie brauchen oft 10 Monate zur Ausbildung ihrer Sporogonien; H. cupressiforme hat im Herbst gleichzeitig Blüthen und reife Sporen, braucht also ein Jahr, ebensolange brauchen manche Bryum und Philonotis, auch manche im Mai und Juni blühende Polytrichen (Klinggräff, Bot. Zeitung 1860, p. 344).

Die Classe der Laubmoose kann naturgemäss eingetheilt werden in vier gleichwerthige, neben einander stehende Gruppen

1) Sphagnaceen,
2) Andreaeaceen,
3) Phascaceen,
4) Echte Laubmoose (Bryinae).

von denen 1) nur eine Gattuug, 2) und 3) nur wenige Gattungen, 4) alle übrigen ungemein zahlreichen Gattungen umfasst; die ersten 3 Gruppen erinnern in mancher Hinsicht an die Lebermoose, selbst die echten Laubmoose beginnen ihre Reihe mit einigen Gattungen, die noch Anklänge an jene zeigen; die niedrigsten Formen aller Gruppen zeigen manche Aehnlichkeiten, die den höchstentwickelten fehlen, es sind also 4 divergirende Reihen.

1) Die Sphagnaceen[1]) umfassen nur die eine Gattung: Sphagnum; wenn die Sporen im Wasser keimen, so entwickeln sie ein verzweigtes Protonema, an welchem die Blattknospen unmittelbar seitlich erscheinen (Fig. 237 *C*); auf fester Unterlage dagegen bildet das kurze Protonema zunächst einen sich verzweigenden Flächenvorkeim (Fig. 238), auf welchem, (ähnlich wie bei Tetraphis) die Blattknospen hervortreten; die beblätterten Stengel erzeugen nur in ihrer Jugend feine Wurzelhaare, die reiche Protonemabildung echter Laubmoose

1) W. P. Schimper: Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart 1858 (mit vielen prachtvollen Tafeln).

fehlt ihnen gänzlich. — Der erstarkte Stamm bringt seitlich neben jedem vierten Blatt einen Zweig hervor, der sich schon in frühester Jugend wieder mehrfach verzweigt; es entstehen also regelmässig gestellte Zweigbüschel, die am Gipfel des Stammes ein Köpfchen bilden, tiefer abwärts aber weiter aus einander rücken. Die einzelnen Zweige entwickeln sich in verschiedener Weise; unter dem Gipfel tritt jedes Jahr nach der Fruchtreife einer hervor, der sich dem Hauptstamme gleich ausbildet und neben dessen Fortsetzung emporwächst, so dass der Stamm jährlich eine falsche Gabelung bekommt; durch langsam von unten her fortschreitendes Absterben der Pflanzen werden diese Innovationssprosse später abgetrennt und selbständige Pflanzen. Von den Zweigen jedes Büschelastes dagegen wenden sich einige abwärts, sie werden lang und dünn, fein zugespitzt und legen sich dicht an den Haupt-

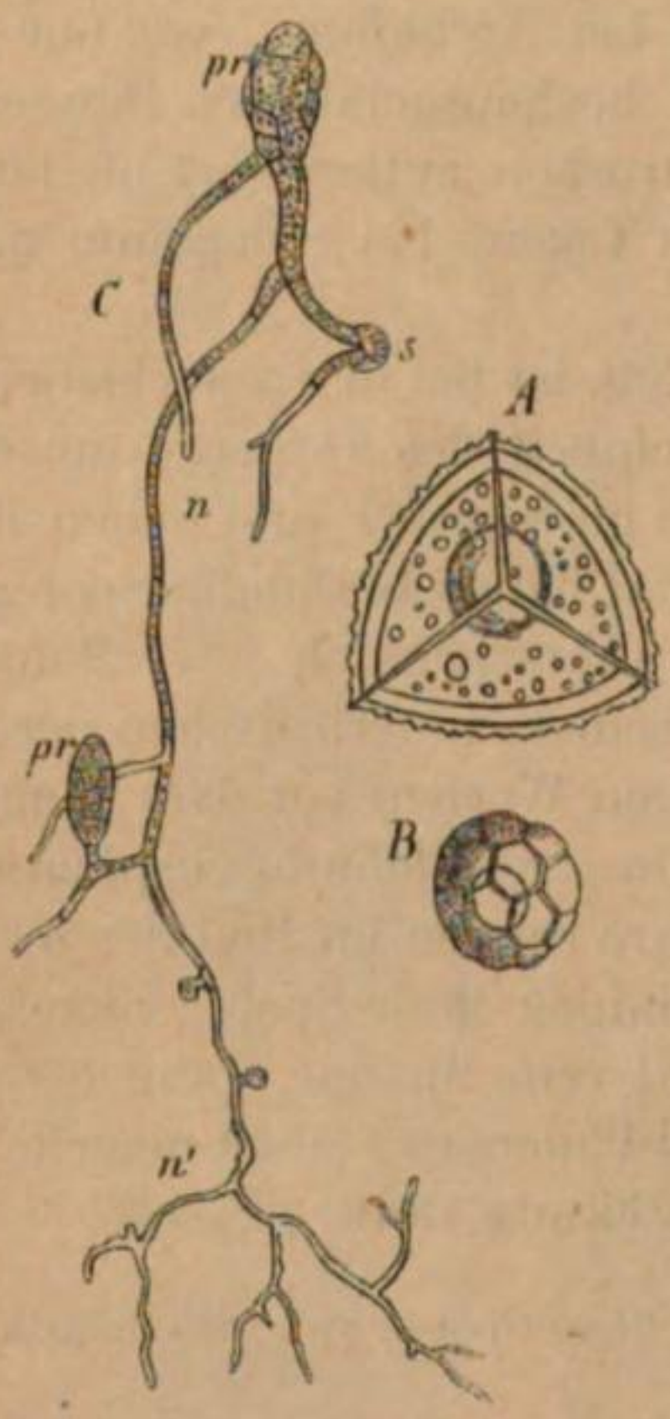


Fig. 237. Sphagnum acutifolium nach Schimper: *A* eine grosse Spore, vom Scheitel aus gesehen; *B* eine Mikrospore; *C* ein Protonema, *n*, *n'* aus der Spore *s* entstanden, bei *pr* die Anfänge junger Pflanzen.

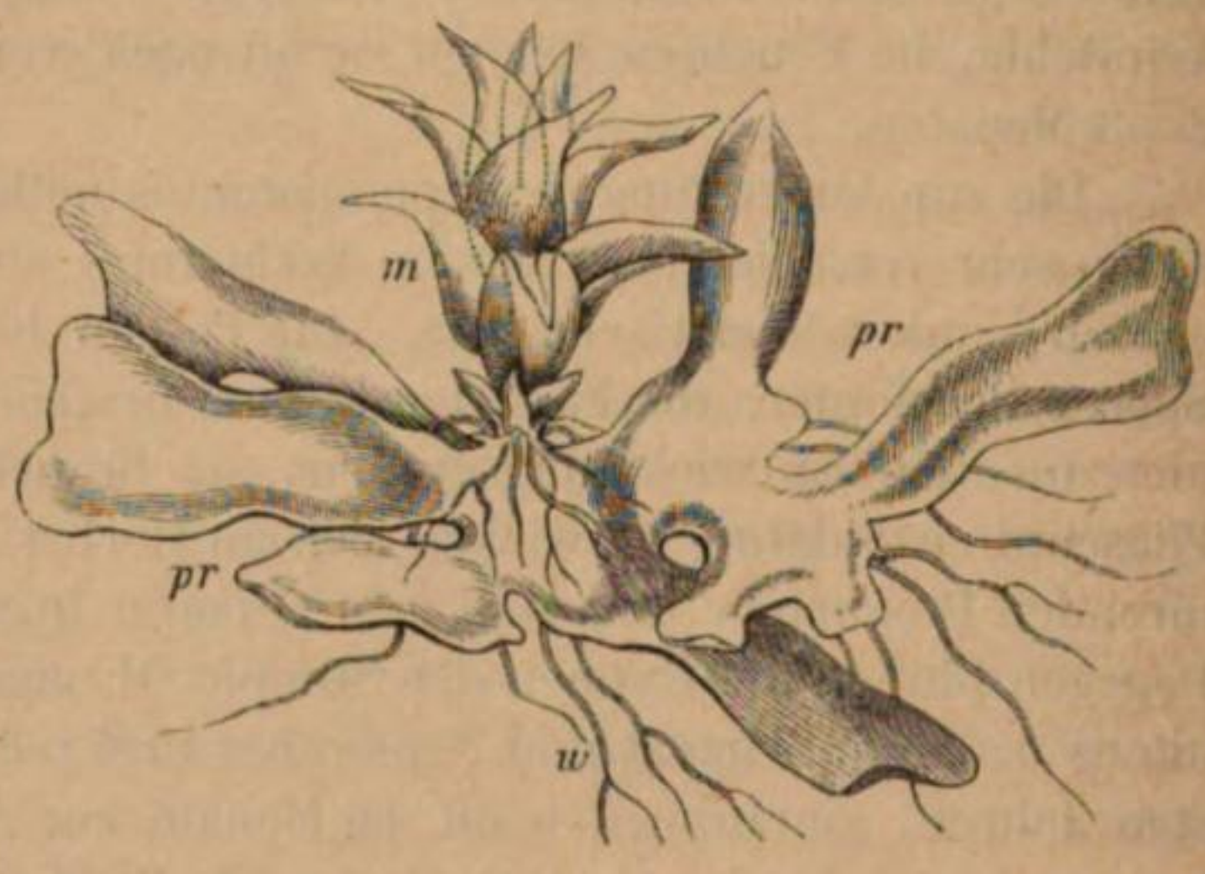


Fig. 238. Der Flächenvorkeim *pr* mit einem jungen belaubten Stämmchen *m*, etwa 20mal vergr. (nach Schimper).

stamm abwärts an, eine dicht anliegende Hülle um ihn bildend; andere Zweige jedes Büschels wenden sich auswärts und aufwärts. — Die mit breiter Basis dem Stamm und den Zweigen aufsitzenden, meist nach der Divergenz $^2/_5$ geordneten Blätter sind zungenförmig oder vorn zugespitzt und, mit Ausnahme der ersten am jungen Stamm, aus zweierlei, regelmässig angeordneten Zellen zusammengesetzt; das junge Blatt besteht selbstverständlich aus gleichartigem Gewebe, bei der weiteren Ausbildung differenziren sich aber die Zellen der nervenlosen Lamina in grosse, weite, ungefähr lang rhombische und in enge, schlauchartige, die zwischen jenen hinlaufen, sie begrenzen und unter sich netzartig verbunden sind; sie sind zwischen jenen gewissermaassen eingeklemmt; die grossen Zellen verlieren ihren gesammten Inhalt, erscheinen daher farblos, ihre Wände zeigen unregelmässige, weitläufig gewundene schmale Schraubenbänder, ausserdem grosse Tüpfel, deren jedes mit einer Verdickungsleiste umrandet ist, während die das Tüpfel verschliessende Hautstelle resorbirt wird; so entstehen grosse, meist kreisrunde Löcher in der Membran der farblosen Zellen. Die dazwischen liegenden schlauchförmigen, engen Zellen behalten ihren Inhalt, bilden Chlorophyllkörner und stellen also das ernährende Blattgewebe dar, dessen Gesammtfläche aber geringer ist, als die des farblosen Gewebes (Fig. 240). — Die Axen bestehen aus drei

Gewebeschichten, deren innerste einen axilen Cylinder dünnwandiger, farbloser, parenchymatischer langgestreckter Zellen darstellt; er ist umhüllt von einer Schicht dickwandiger, getüpfelter, in den Wänden braun gefärbter, fester (verholzter?) prosenchymatischer Zellen; das Hautgewebe der Axen endlich besteht aus 1—4 Schichten sehr weiter, dünnwandiger, inhaltsloser Zellen, die bei Sph. cymbifolium ähnlich denen der Blätter Spiralfasern und runde Löcher besitzen (vergl. Fig. 69, p. 78). Diese farblosen Zellen, sowohl der Blätter als der Hautschicht des Stammes und der Zweige, dienen der Pflanze als Capillarapparate, durch welche das Wasser der Sümpfe, auf denen sie wächst, emporgehoben und den Gipfeltheilen zugeleitet wird; daher kommt es, dass die beständig aufwärts wachsenden Sphagnen, auch dann, wenn ihre Rasen schon hoch über dem Niveau des Wassers stehen, doch bis zum Gipfel hinauf schwammartig durchwässert sind.

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf Zweigen der Büscheläste, so lange diese noch dem Gipfel des Hauptstammes nahe sind, dem Köpfchen des Gipfels angehören. Die Blüthezeit fällt meist in den Herbst und Winter, ohne indessen ausschliesslich darauf beschränkt zu sein. Antheridien und Archegonien sind immer auf verschiedene Zweige vertheilt, zuweilen auch diöcisch, und in diesem Falle bilden männliche und weibliche Pflanzen abgesonderte grössere Rasen. Wenn während der Ausbildung der Sporogonien bei trockenem Wetter kein weiteres Wachsthum des Hauptstammes eintritt, so findet man diese später noch an dem Gipfelköpfchen vor, erfolgt aber bei hinreichendem Wasservorrath starkes Längenwachsthum, so rücken die fertilen Zweige aus einander und erscheinen tiefer am Stamm, die Sporogonien und älteren Antheridienkätzchen sind also von dem Gipfel entfernt, obgleich sie zur Blüthezeit diesem nahe standen. Die antheridientragenden Zweige zeichnen sich gewöhnlich schon äusserlich durch ihre dicht gedrängten, schöne Orthostichen oder schraubige Parastichen bildenden Blätter aus, die sich dachziegelartig decken und häufig gelb, schön roth oder besonders dunkelgrün gefärbt sind und daran leicht erkannt werden (Fig. 239 *a*, *a*). Die Antheridien stehen am ausgebildeten Spross n e b e n den Blättern; da sie niemals gipfelständig sind, und nur im mittleren Theil des männlichen Zweiges neben jedem Blatte eine steht, so kann dieser am Gipfel später fortwachsen und in einen gewöhnlichen Flagellenast übergehen. Schon durch diese Stellung der Antheridien, noch mehr durch deren rundliche Form und den langen Stiel, sind die Sphagneen manchen Jungermannieen ähnlich; die Art, wie sie sich öffnen (s. die Fig. 241) erinnert ebenfalls mehr an die Lebermoose, als an die Laubmoose. — Die Archegonien entstehen auf dem stumpfen Ende des weiblichen Zweiges, dessen obere Blätter eine knospenartige Hülle bilden; innerhalb dieser sind aber zur Befruchtungszeit noch die jungen Perichaetialblätter enthalten, die sich später weiter entwickeln. Die Archegonien gleichen vollständig denen

Fig. 239. Sphagnum acutifolium nach Schimper; Stammstück unterhalb des Gipfels; *a* die männlichen Zweige, *b* Blätter des Hauptstammes, *ch* Perichaetialäste mit alten, noch eingeschlossenen Sporogonien (5—6mal vergr.).

der übrigen Lanbmoose, meist werden ihrer mehrere in einem Perichaetium befruchtet, aber nur eines bringt sein Sporogonium zur Ausbildung. Diese findet innerhalb des Perichaetiums statt; erst dann erhebt sich der Gipfel des Zweiges, um zu einem langen nackten Träger auszuwachsen und das in seiner Calyptra befindliche Sporogonium hoch über das Perichaetium emporzuheben; dieses sogen. Pseudopodium darf also durchaus nicht mit der Seta anderer Moose verwechselt werden. Fig. 242 *B* zeigt das innerhalb der Calyptra entwickelte Sporogonium im Längsschnitt, fast reif. Sein unterer Theil bildet einen dicken Fuss, der in das zur Vaginula umgebildete Ende des Pseudopodiums eingesenkt ist. Zur Anlage der Sporenmutterzellen wird eine kugelkappenförmige Zellenschicht unter dem Scheitel der kugeligen Kapsel verwendet; der darunter befindliche Theil des inneren Gewebes bildet eine niedrige, ungefähr halbkugelige Säule, die man auch hier als Columella (Mittelsäulchen bezeichnet, obgleich sie sich von der der echten Laubmoose dadurch unterscheidet, dass sie nicht bis zum Scheitel der Kapsel emporreicht. — Die Sporenbildung aus den Mutterzellen gleicht der der echten Laubmoose; es kommen aber ausser den gewöhnlichen (grossen) Sporen in besonderen kleineren Sporogonien noch kleinere Sporen vor, welche einer weitergehenden Theilung der Mutterzellen ihre Entstehung verdanken (vergl. Fig. 237 *B*). Die Sporenkapsel öffnet sich durch Ablösung eines Deckels, des oberen Segments der Kugel, welches zuweilen durch stärkere Convexität sich auszeichnet. Die Calyptra, welche das heranwachsende Sporogonium als feine Hülle dicht umgiebt, wird unregelmässig zerrissen.

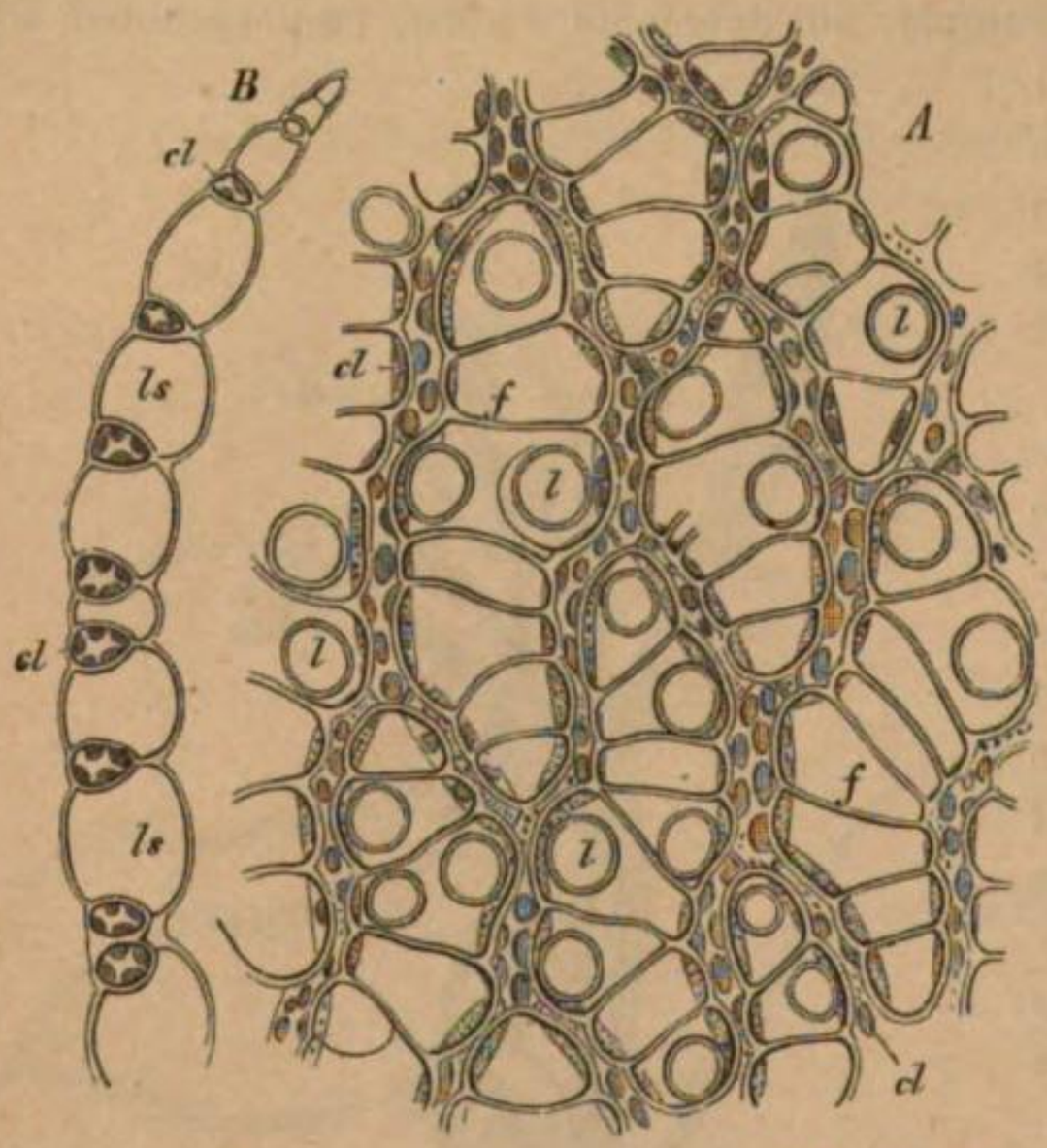


Fig. 240. Sphagnum acutifolium: *A* ein Theil der Blattfläche von oben gesehen, *cl* chlorophyllhaltige schlauchförmige Zellen; *f* die Schraubenbänder, *l* die Löcher der leeren, grossen Zellen. — *B* Querschnitt des Blattes; *cl* die chlorophyllhaltigen, *ls* die grossen, leeren Zellen.

2) Die Andreaeaceen sind rasenbildende, kleine, reich beblätterte und verzweigte Moose, deren sehr kurz gestielte Kapsel, ähnlich wie bei den Sphagnen, auf einem blattlosen, hier aber kurzen Pseudopodium über das Perichaetium emporgehoben wird. Die längliche, oben zugespitzte Kapsel zerreisst die Calyptra unregelmässig und springt dann durch 4 Längsspalten auf; die 4 Klappen bleiben aber am Scheitel vereinigt und umschliessen eine Columella. Genauere Untersuchungen fehlen noch.

3) Die Phascaceen sind kleine Moose, deren niedrige Stengel bis zur Sporenreife dem Protonema aufsitzen; sie können als die niedrigste Stufe der folgenden Gruppe betrachtet werden, zu welcher die Gattung Phascum den Uebergang macht; sie unterscheiden sich aber sämmtlich dadurch, dass ihre Sporenkapsel sich nicht durch einen Deckel öffnet, sondern durch Verwesung zerstört, die Sporen entlässt. Während die Gattung Phascum und Ephemerum [1]) die innere Differenzirung der Sporenkapsel in einer den echten Laubmoosen wesentlich entsprechenden Weise, wenn auch in einfacheren Abstufungen zeigt, weicht die Gattung Archidium schon bedeutender ab. Sie mag als interessante Uebergangsform etwas näher betrachtet werden [2]). Der sehr kurze Stiel des Sporogoniums schwillt ähnlich wie bei

---

1) J. Müller in Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. Bd. VI, p. 237.
2) Hofmeister in Bericht d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1854. 22. April.

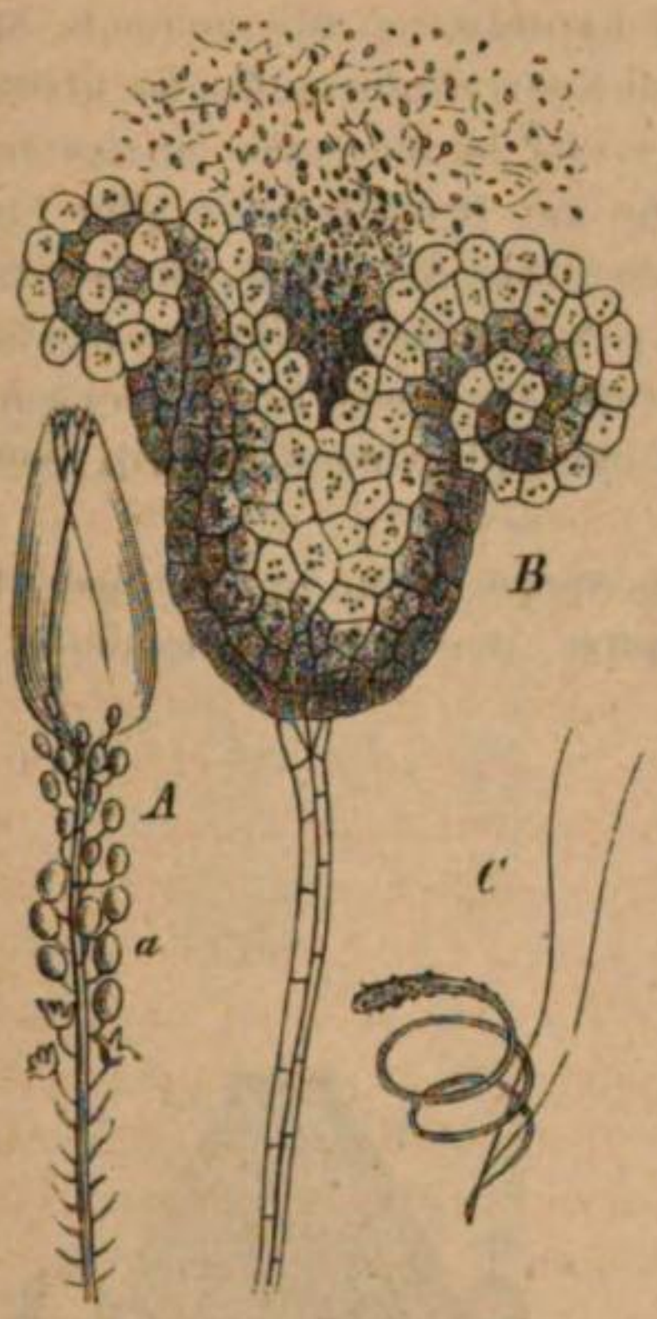


Fig. 241. Sphagnum acutifolium: *A* ein männlicher Zweig, theilweise entblättert, um die Antheridien *a* zu zeigen; *B* ein geöffnetes Antheridium sehr stark vergr.; *C* freies, bewegliches Spermatozoid (nach Schimper).

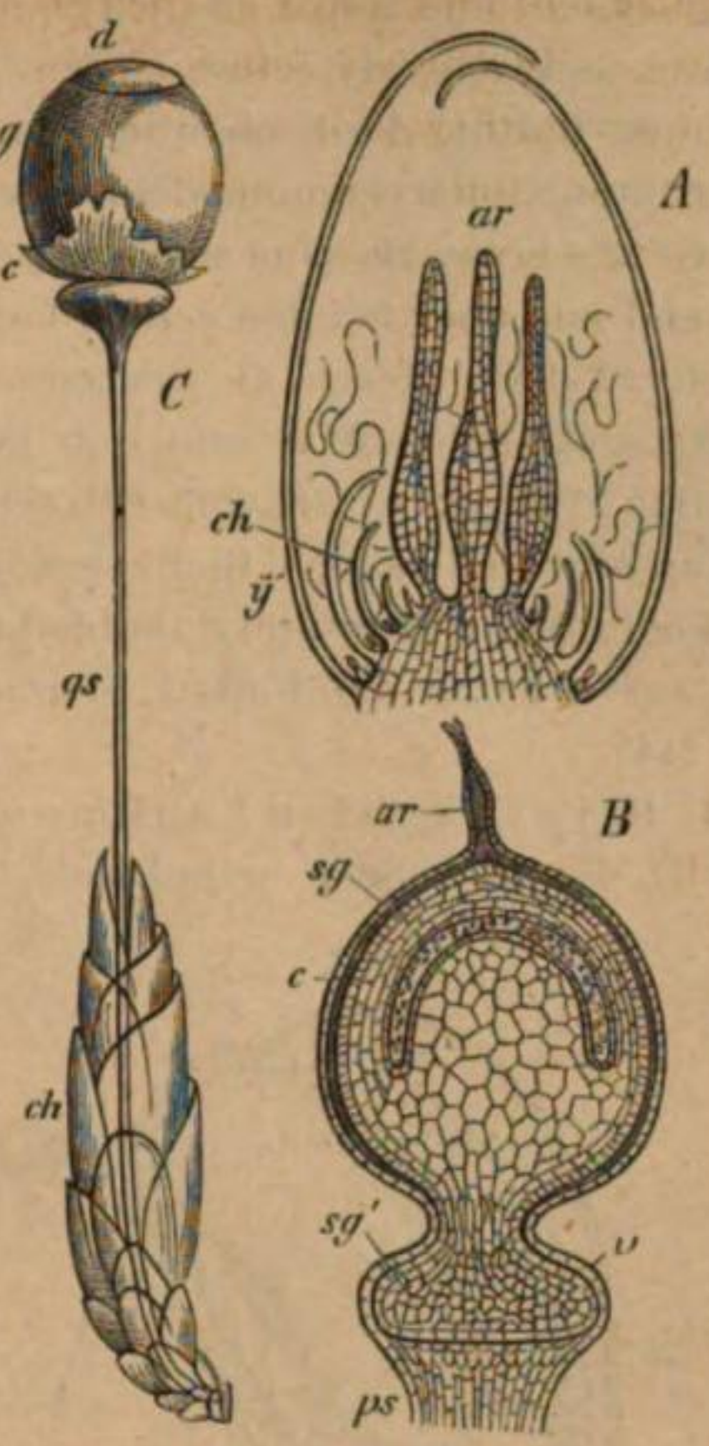


Fig. 242. Sphagnum acutifolium: *A* Längsschnitt der weiblichen Blüthe, *ar* Archegonien, *ch* Perichaetialblätter, noch jung, *y* die letzten Blätter des sogen. Perigynium. *B* Längsschnitt des Sporogoniums *sg*, dessen breiter Fuss *sg'* in der Vaginula *v* steckt, während die Kapsel von der Calyptra *c* umgeben ist, auf dieser Archegoniumhals *ar*. *ps* das Pseudopodium. — *C* Sphagnum squarrosum, reifes Sporogonium *sg* mit dem Deckel *d*, der zerrissenen Calyptra *c*; *qs* das gestreckte Pseudopodium aus dem Perichaetium *ch* hervorwachsend (nach Schimper).

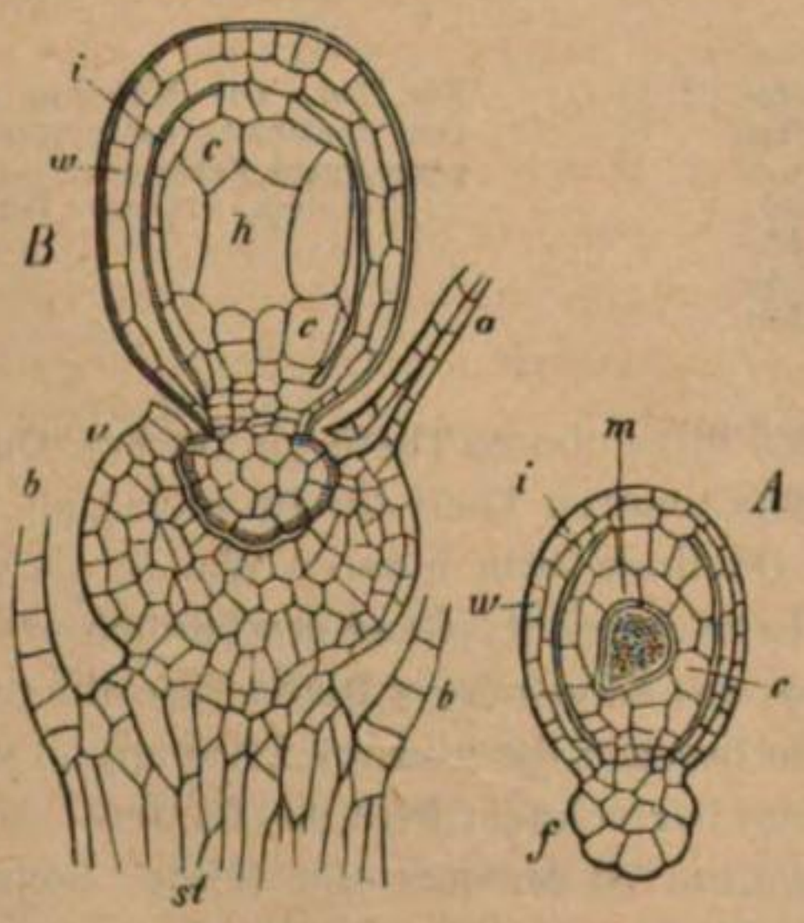


Fig. 243. Archidium phascoides: *A* Längsschnitt des jungen Sporogoniums, die Mutterzelle *m* der Sporen zeigend; *B* Längsschnitt durch das junge Sporogonium sammt der Calyptra und Vaginula; Fuss des Sporogoniums, *w* Wand der Kapsel, *i* der Intercellularraum, *c* Columella, *h* Höhlung, aus welcher die Sporenmutterzelle in *B* herausgefallen; *v* Vaginula, *st* Stamm, *b* Blätter; *a* Archegoniumhals (nach Hofmeister). 200.

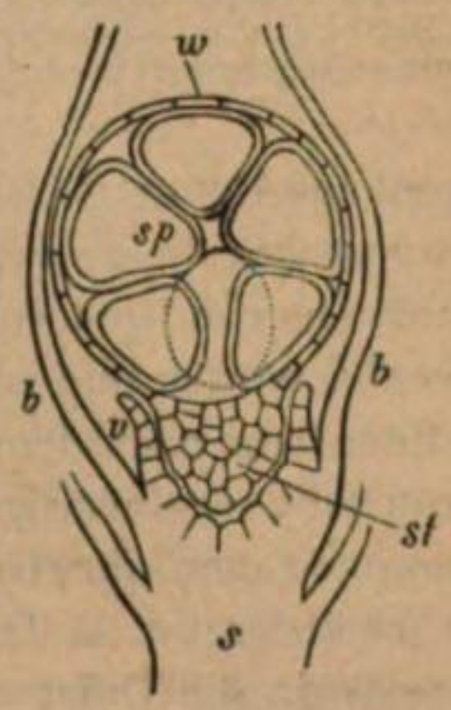


Fig. 244. Archidium phascoides, Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium, dessen Wandung *w*, dessen Sporen *sp*; *v* die Vaginula, *b* Blätter des Stammes *s* (nach Hofmeister). 100.

den Sphagnen, und selbst an die Lebermoose erinnernd, an; die rundliche Kapsel sprengt die Calyptra seitwärts ab, ohne sie als Mütze emporzuheben. Mit den echten Laubmoosen stimmt Archidium darin überein, dass in der Kapsel ein ihrer Seitenfläche parallel verlaufender Intercellularraum entsteht, der die Wandung von der inneren Gewebemasse abtrennt; letztere erscheint als eine am Fuss und Scheitel in die Kapselwand übergehende Säule. Während nun aber bei den echten Laubmoosen eine jenem Intercellularraum gleichlaufende Zellschicht der letzteren die Sporenmuttercellen producirt, ist es hier eine einzige in der inneren Gewebemasse excentrisch liegende Zelle, welche zur Urmutterzelle aller Sporen wird (Fig. 243 *A*); sie schwillt beträchtlich an und verdrängt ihre Nachbarn, bis sie frei in der Kapselhöhle liegt; sie theilt sich in vier Zellen, deren jede ihrerseits 4 Sporen producirt. Die Membran der Urmutterzelle bleibt erhalten, während die 16 Sporen heranwachsen und den ganzen Raum der Kapsel, deren innere Zellschicht ebenfalls aufgelöst wird, erfüllen (Fig. 244).

4) Bei den echten Laubmoosen (Bryinae) ist das Sporogonium immer (meist lang) gestielt; der Stiel (Seta) cylindrisch, unten stumpf zugespitzt, der Vaginula eingekeilt; die

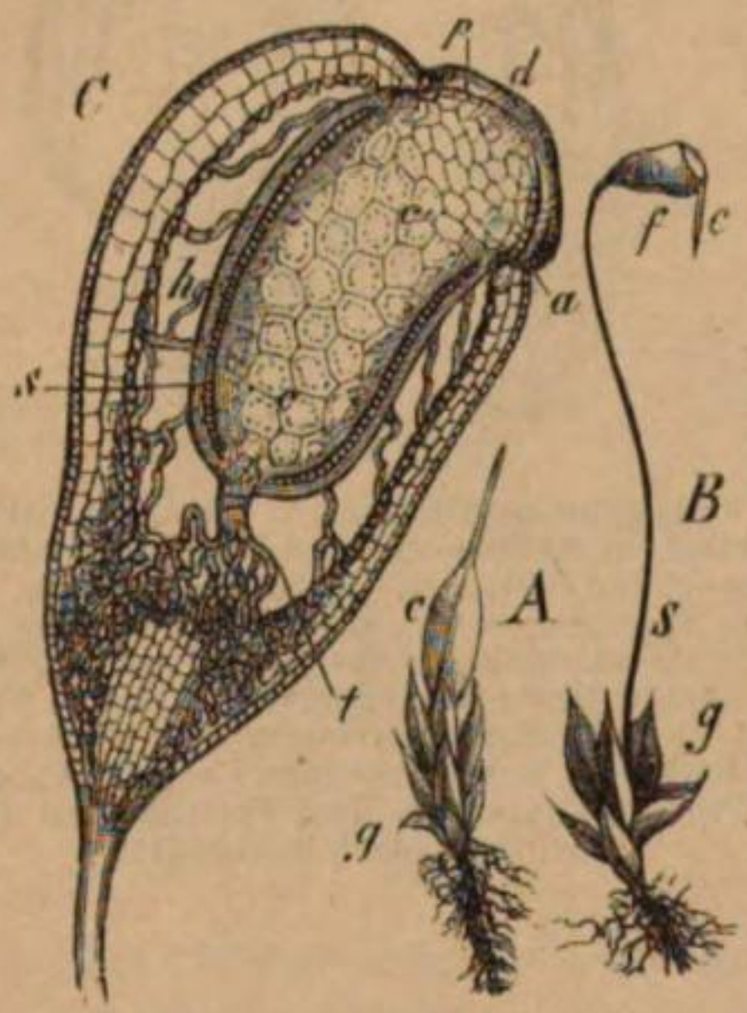


Fig. 245. Funaria hygrometrica: *A* ein belaubtes Stämmchen *g*, mit der Calyptra *c*; *B* eine Pflanze *g* mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta *s*, Kapsel *f*, Calyptra *c*, *C* symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel; *d* Deckel, *a* Annulus, *p* Peristom, *c*, *c'* die Columella, *h* Luftraum, *s* die Urmutterzellen der Sporen; bei *A* ist das Gewebe der Columella gelockert in confervenartige Fäden verwandelt.

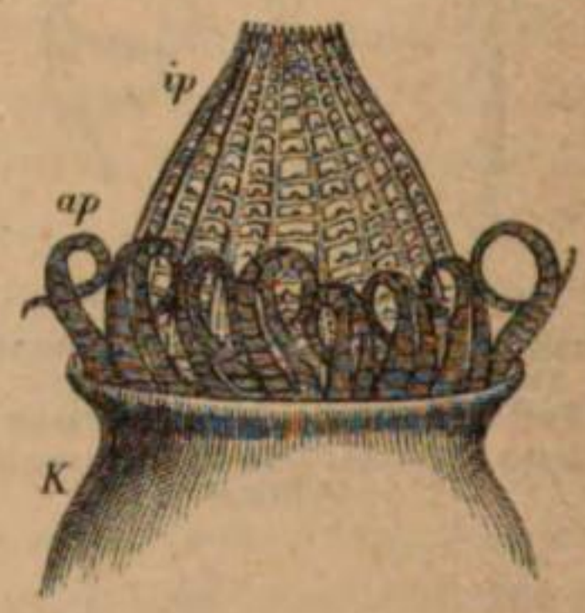


Fig. 246. Die Mündung der Urne von Fontinalis antipyretica 50mal vergr. nach Schimper; *ap* äusseres Peristom, *i* inneres Peristom.

Sporenkapsel öffnet sich immer durch Abwerfen ihres oberen Theils als Deckel (Operculum); dabei löst sich dieser entweder einfach von dem unteren Theil der Urne glatt ab, oder eine Ringschicht von Epidermiszellen wird durch Quellung ihrer inneren Wände als sogen. Annulus abgeworfen und so der Deckel von der Urne getrennt. Ganz gewöhnlich erscheint der Rand der Urne nach dem Abwerfen des Deckels mit einer oder 2 Reihen geordneter Anhängsel von sehr regelmässiger und zierlicher Form besetzt; die einzelnen Anhängsel werden als Zähne und Cilien, ihre Gesammtheit als Peristom bezeichnet; fehlt das letztere, so heisst die Urne nacktständig. — Die Kapsel des Sporogonium ist anfangs eine solide, homogene Gewebemasse; die Differenzirung ihres Inneren beginnt mit der Bildung eines ringförmigen Intercellularraums, der die aus mehreren Zellschichten bestehende Kapselwand abtrennt; letztere bleibt aber unten und oben mit dem Gewebe der Basis und des Scheitels der Columella in Verbindung; der Intercellularraum wird von Zellreihen durchsetzt, welche von der Kapselwand zur inneren Gewebemasse hinübergespannt sind; sie gleichen meist protonematischen oder Algen-Fäden, sind aber durch blosse Differenzirung des Kapselgewebes ent-

standen. Sie enthalten gleich den inneren Zellschichten der Wandung Chlorophyllkörner; die äussere Schicht der Kapselwand bildet sich zu einer sehr charakteristischen, aussen stark cuticularisirten Epidermis aus. — Die dritte oder vierte Zellschicht der inneren Gewebemasse, welche also durch 2 oder 3 Zellschichten (die den Sporensack bilden) von dem ringförmigen Luftraum getrennt ist, liefert die Mutterzellen der Sporen; sie zeichnen

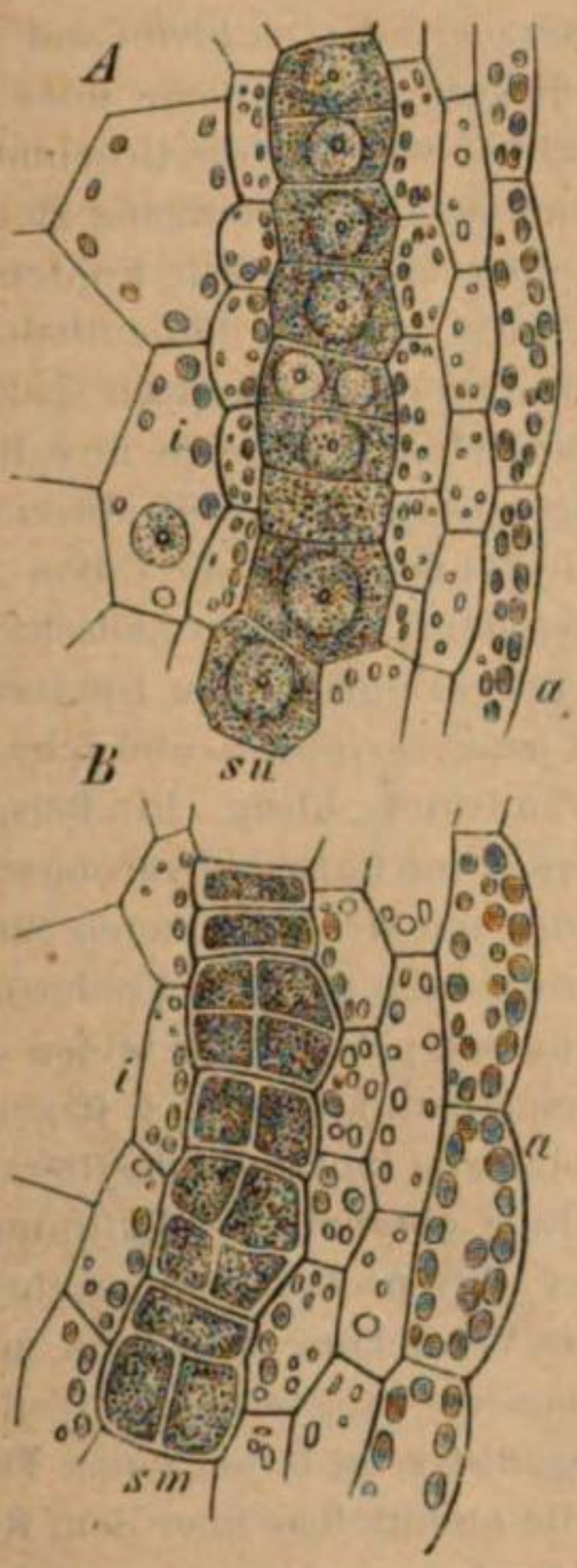


Fig. 247. Funaria hygrometrica: Querschnitte durch den Sporensack, bei *A* die Urmutterzellen *su*, bei *B* die noch nicht isolirten Sporenmutterzellen *sm* umfassend; *a* Aussenseite, *i* Innenseite des Sporensackes (550).

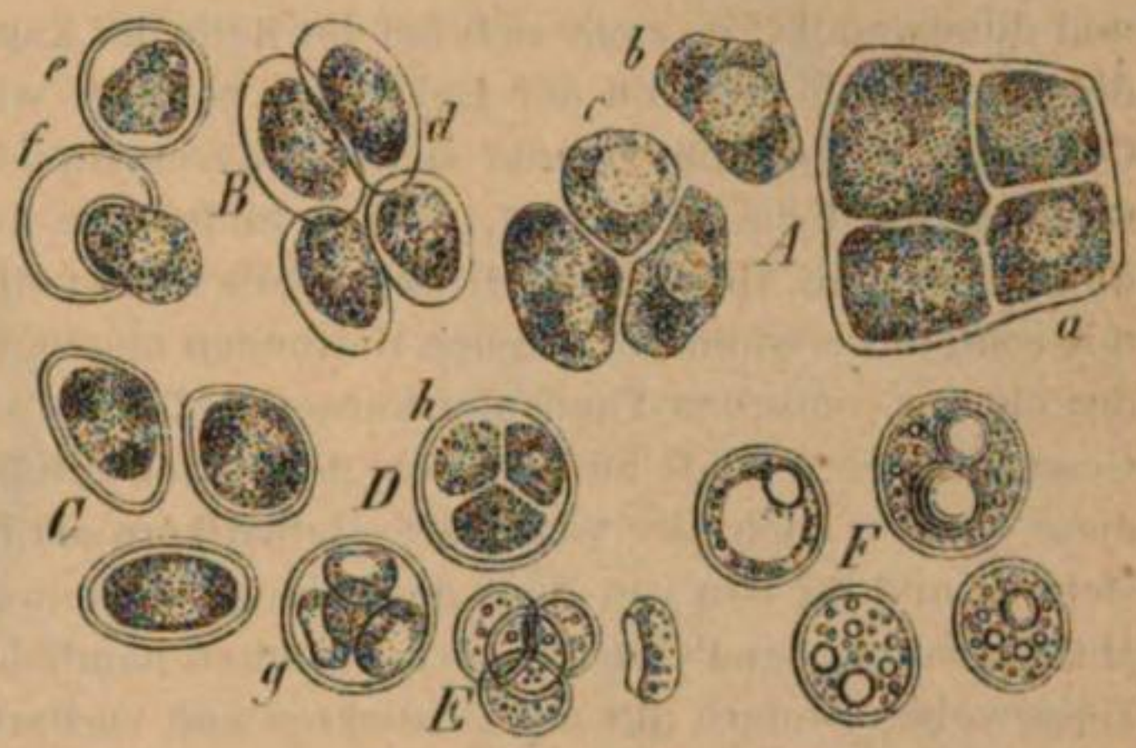


Fig. 248. Entwickelung der Sporen von Funaria hygrometrica, in sehr verdünntem Glycerin beobachtet; *A* Mutterzellen, bei *a* noch vereinigt, bei *b* und *c* beginnende Isolirung; *B* isolirte und mit Zellhaut umkleidete Mutterzellen, bei *f* den Protoplasmakörper entleerend; *C* Mutterzellen mit angedeuteter Vorbereitung zur Zelltheilung des Inhalts; *D* der Inhalt hat sich in vier Protoplasmaklumpen getheilt, diese noch umgeben von der Mutterzellhaut, sie selbst sind nackt; *E* die Sporen mit Zellhaut umhüllt; *F* reifende Sporen (550).

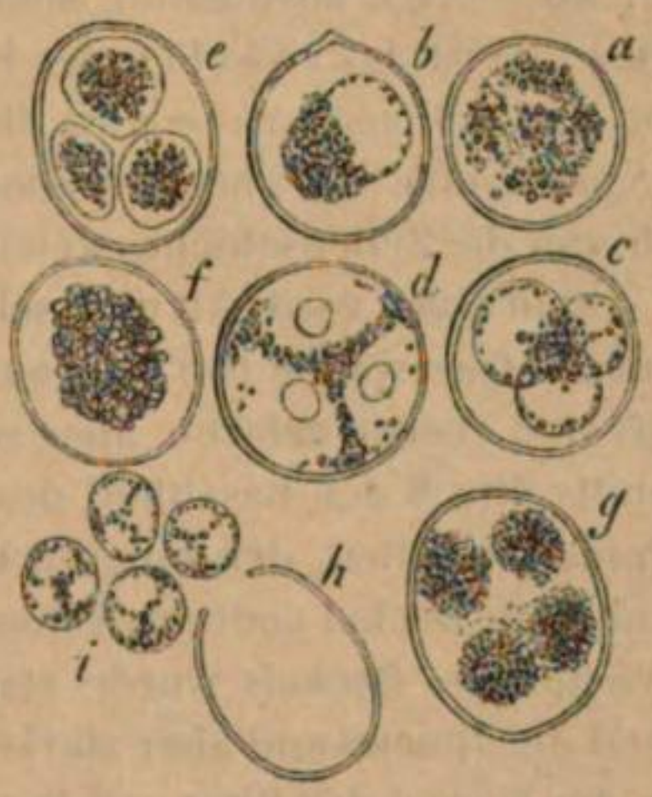


Fig. 249. Theilungszustände der Mutterzellen in Wasser beobachtet, fortschreitende Entwickelung nach den Buchstaben *a*—*i*.

sich zunächst durch ihre dichte Erfüllung mit Protoplasma, in welchem ein grosser centraler Kern liegt, aus und sind interstitienfrei mit dem umgebenden Gewebe parenchymatisch verbunden. Aus ihrer Theilung gehen die Sporenmutterzellen hervor, die sich durch Verflüssigung der Häute isoliren, und nun in dem mit Flüssigkeit erfüllten Raume des Sporensackes schwimmen, bis sie durch abermalige Theilung die Sporen selbst bilden. Als Sporensack bezeichnet man nämlich die Zellschichten, durch welche der grosse Luftraum von den Sporenmutterzellen getrennt wird; es erscheint zweckmässig, auch die den Sporenraum nach der axilen Seite hin (Fig. 247 *i*) begrenzenden Schichten mit zum Sporensack zu rechnen; seine Zellen enthalten beiderseits stärkebildende Chlorophyllkörner. Das innere chlorophyllarme, grosszellige Gewebe, welches also vom Sporensack rings umgeben ist, wird als Columella unterschieden. Bei dem Abwerfen des Deckels wird der Sporensack zer-

rissen, die Columella bleibt vertrocknend stehen und bei den Polytrichen bleibt ausserdem eine im Deckelraum horizontal ausgebreitete Zellschicht mit den Spitzen der Zähne verbunden, von diesen über die Oeffnung der Urne getragen, das Epiphragma.

Von den oben angedeuteten Structurverhältnissen müssen wir die Entstehung des Peristoms noch etwas näher in's Auge fassen. Bei den Gattungen, welche wie Gymnostomum kein Peristom bilden, ist das den Innenraum des Deckels erfüllende Parenchym gleichförmig und dünnwandig; es zieht sich bei der Reife der Kapsel vertrocknend im Grunde des Deckels, der wesentlich nur von der Epidermis gebildet wird, zusammen, oder es bleibt mit der Columella in Verbindung und stellt an deren Gipfel eine Verdickung dar, welche über die Oeffnung der Urne emporragt, oder es bildet eine Art Diaphragma, welches die Urnenmündung nach dem Abfallen des Deckels verschliesst (Hymenostomum). Den Uebergang zu den mit echtem Peristom versehenen Gattungen macht Tetraphis; hier fällt die feste Epidermis des oberen conischen Theils der Kapsel als Deckel ab, während das ganze in ihm enthaltene Gewebe, dessen beide äussere Schichten dickwandig sind, kreuzweise in 4 Lappen spaltet; diese werden auch hier von den Systematikern als Peristom bezeichnet, obgleich ihre Entstehung und ihr Bau von dem des echten Peristoms der übrigen Gattungen weit abweicht. Mit Ausnahme der Polytrichaceen bestehen nämlich weder die Zähne, noch die Cilien aus Zellgewebe, sondern nur aus verdickten und verhärteten Stellen der Häute einer Zellschicht, welche durch einige zartwandige Zellschichten von der als Deckel abfallenden Epidermis getrennt ist; indem die letzteren sowohl als die zarten Stellen jener zerreissen und schwinden, bleiben nach dem Abfallen des Deckels die verdickten Wandstücke übrig. Ein Beispiel wird dieses klar machen: Fig. 250 stellt einen Theil des die Kapsel von Funaria hygrometrica symmetrisch halbirenden Längsschnittes dar, entsprechend der mit *a* bezeichneten Stelle bei Fig. 245 *C*; *e e* ist die auf der Aussenseite stark verdickte, rothbraun gefärbte Epidermis; an der Stelle, wo sie sich ausbuchtet, sind ihre Zellen eigenthümlich geformt, sie bilden den Ring (Annulus); *se* ist das zwischen der Epidermis der Urne und dem Luftraum *h* liegende Gewebe; das grosszellige Gewebe *p* ist die Fortsetzung der Columella innerhalb des Deckelraums, bei *S* sieht man die obersten Sporenmutterzellen; gerade oberhalb des Luftraumes *h* erhebt sich nun die Zellenschicht, welche das Peristom bildet; ihre nach aussen gekehrten Wandungen *a* sind stark verdickt und schön roth gefärbt, die Verdickung setzt sich noch theilweise auf die Querwände fort; die auf der axilen Seite gelegenen Längswände derselben Zellschicht (*i*) sind ebenso gefärbt, aber weniger verdickt. Fig. 251 zeigt ferner einen Theil des Querschnitts durch den Basaltheil des Deckels; *r r* sind die unmittelbar über dem Ring gelegenen Epidermiszellen, den unteren Rand des Deckels bildend; *a* und *i* die verdickten Stellen der mit dem Deckel concentrischen Zellschicht, die das Peristom bilden. Ein Schnitt nahe dem Scheitel des Deckels würde statt der breiten Verdickungsmassen *i*, *i'*, *i''* nur den mittleren Theil der Innenwand aber stärker verdickt zeigen. Stellt man sich nun vor, dass bei der Reife der Kapsel der Ring und Deckel abfallen, die Zellen *p* und die zwischen *a* und *e* (Fig. 250) liegenden Zellen schwinden, dass ebenso die dünnen Zellenhautstücke, zwischen *a*, *a' a''* und zwischen *i*, *i' i''* in Fig. 251 zerstört werden, so bleiben die rothen dicken Wandstücke allein übrig; sie bilden 16 Paar zahnartiger, oben zugespitzter Lappen, die in 2 concentrischen Kreisen den Rand der Urne krönen; die äusseren werden als Zähne, die inneren als Cilien bezeichnet. Die verdickten Zellen bei *t* in Fig. 250 verbinden die Basis der Zähne mit dem Rand der Urne. Je nachdem nun die das Peristom bildende Zellschicht im Querschnitt aus mehr oder weniger Zellen besteht, je nachdem innerhalb einer dieser Zellen eine oder zwei verdickte Zellen sich bilden, wird die Zahl der Zähne und Cilien wechseln; sie beträgt aber immer ein Multiplum von 4, gewöhnlich 16, 32. In vielen Fällen bleibt die Verdickung bei *i* weg, alsdann ist das Peristom einfach und nur von den Zähnen der äusseren Reihe gebildet. Häufig sind die Verdickungen bei *a* viel mächtiger als bei Funaria, die Zähne also dicker. Die verdickten Wandstellen können auch seitlich unter einander ganz oder stellenweise verschmelzen, dann bilden die Theile des Peristoms entweder unten oder oben eine Haut, die Zähne scheinen oben gespalten, das Endostom, statt aus

Cilien, aus einem Gitter von Längs- oder Querleisten zusammengesetzt (Fig. 246), u. s. w. Es tritt hier eine Mannigfaltigkeit auf, deren Verfolgung selbst dem Anfänger leicht wird,

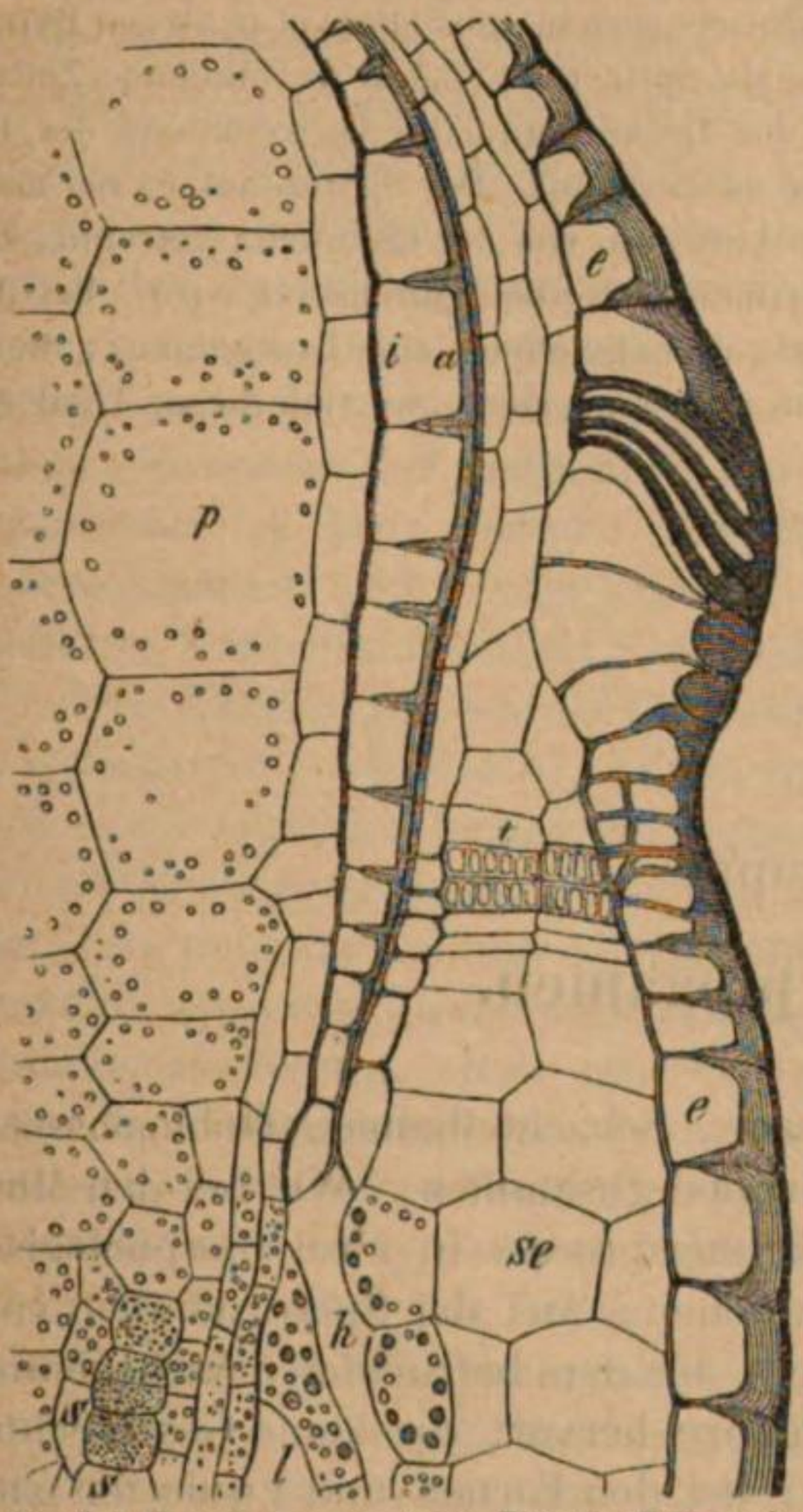


Fig. 250. Funaria hygrometrica, Theil des Längsschnitts der unreifen Kapsel.

Fig. 251. Theil des Querschnitts durch den Deckel von Funaria hygrometrica (vergl. den Text).

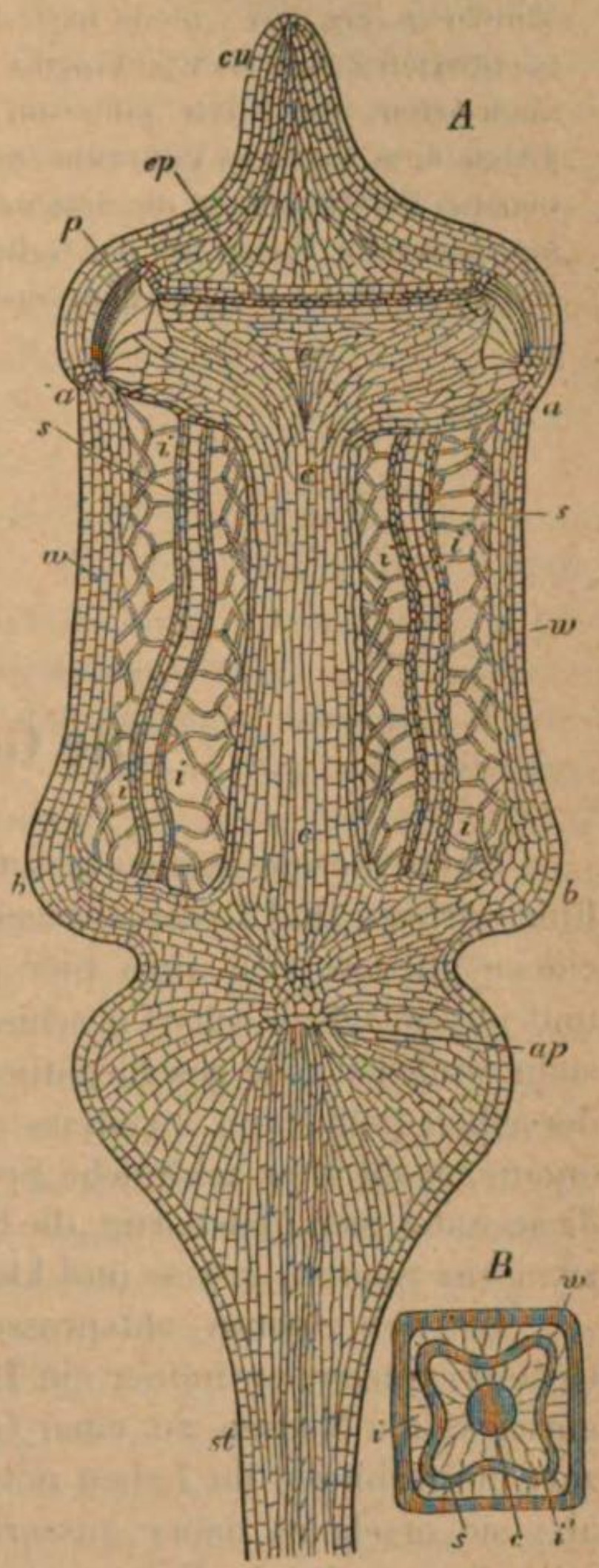


Fig. 252. *A* Längsschnitt der Kapsel von Polytrichum piliferum nach Lantzius-Beninga, 15mal vergr.; *B* der Querschnitt etwa 5mal vergr.; *w* Wandung der Kapsel, *cu* Deckel; *c c* Columella, *p* Peristom, *ep* Epiphragma, *a a* der Annulus; *i i* die Lufträume durchzogen von algenähnlichen Zellfäden, *s* Sporensack, die Urmutterzellen enthaltend; *st* die Seta, deren oberer Theil *ap* die Apophyse bildet.

wenn er sich das Princip klar gemacht hat. — Die innere und äussere Seite der Peristomzähne ist verschieden hygroskopisch, durch wechselnde Luftfeuchtigkeit krümmen sie sich daher bald einwärts, bald auswärts, zuweilen schraubig um einander (Barbula).

Die Polytrichen, zu denen die grössten und die vollkommensten Moose gehören, weichen im Bau ihrer Kapsel mehrfach von den übrigen ab. Die Zähne des Peristoms werden hier nicht blos von einzelnen Membranstücken, sondern von Bündeln verdickter Faserzellen gebildet; diese Bündel sind hufeisenförmig, die aufwärts gerichteten Schenkel je zweier Bündel bilden zusammen einen der 32—64 Zähne. Eine die Spitzen der Zähne verbindende Zellenschicht *ep* (Fig. 252), bleibt nach dem Abfallen des Deckels und der Vertrocknung der benachbarten Zellen als Epiphragma über der Urne ausgespannt. Der Sporensack ist bei manchen Arten, wie Polytr. piliferum, durch einen Luftraum von der Columella getrennt, der gleich dem äusseren Luftraum von confervenartigen Zellreihen durchsetzt wird. Bei den meisten Polytrichen ist die Seta unter der Kapsel angeschwollen, eine Erscheinung, die in etwas anderer Weise bei der Gattung Splachnum sich wiederholt, wo sich dieser Theil zuweilen als flache Scheibe qüer ausbreitet.

Vierte Gruppe.

Die Gefässkryptogamen.

Unter diesem Namen fassen wir die Farne, Schachtelhalme, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen in eine Gruppe zusammen. Wie bei den Muscineen gliedert sich auch hier der Entwickelungsprocess in zwei morphologisch und physiologisch scharf geschiedene Generationen: aus der Spore nämlich entsteht zunächst eine geschlechtliche Generation; aus dem befruchteten Archegonium derselben geht dann zweitens eine neue Pflanze hervor, die keine Geschlechtsorgane, wohl aber zahlreiche Sporen bildet; bei den Farnen und Equiseten sind diese unter sich gleichartig, die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen erzeugen dagegen zweierlei Sporen, grosse und kleine, Macro- und Microsporen.

Die den Sporen entsprossene Geschlechtsgeneration bleibt bei den Gefässkryptogamen immer ein Thallus, sie erhebt sich niemals, wie bei den höher entwickelten Moosen zu einer Gliederung in Stamm und Blatt, bleibt klein und zart und schliesst ihr Leben mit beginnender Ausbildung der zweiten Generation ab; sie erscheint daher äusserlich als ein blosser Vorläufer der weiteren Entwickelung, als ein Uebergangsgebilde zwischen der keimenden Spore und der mannigfach gegliederten zweiten Generation; daher der Name Prothallium für die erste Geschlechtsorgane erzeugende Generation der Gefässkryptogamen.

Betrachtet man nun die fünf Classen in der oben aufgeführten Reihenfolge; so zeigt sich die merkwürdige und für weitere Betrachtungen wichtige Thatsache, dass das Prothallium von den Farnen bis zu den Lycopodiaceen hin eine immer einfachere Entwickelung und geringere morphologische Gliederung darbietet. Bei den Farnen und den Equiseten ist das Prothallium dem Thallus der niedrigsten Lebermoose ähnlich. Diese Prothallien wachsen zuweilen lange Zeit fort, sie enthalten viel Chlorophyll und bilden zahlreiche Wurzelhaare; nachdem sie so durch selbständige Ernährung hinreichend erstarkt sind, erzeugen sie die Archegonien und Antheridien, meist in grösserer Anzahl; dabei macht sich, obgleich aus

gleichartigen Sporen hervorgegangen, bei diesen Prothallien bereits ein Streben zum Diöcismus geltend, wenn auch nicht selten beiderlei Geschlechtsorgane auf einem derselben entstehen. Bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen dagegen ist die Scheidung der Geschlechter schon durch die zweierlei Sporen vorgebildet: die Macrosporen sind nämlich weiblich, insofern sie ein sehr kleines Prothallium entwickeln, welches ausschliesslich Archegonien, zuweilen nur ein einziges, producirt; das weibliche Prothallium der Rhizocarpeen tritt als kleines, im Innern angelegtes, später hervortretendes Anhängsel der grossen Spore auf und wird von dieser ernährt; bei den Selaginellen und Isoëten, die zu den Lycopodiaceen gehören, entwickelt sich dagegen das Prothallium in der Spore selbst, diese mit einem Gewebekörper erfüllend, nur die Archegonien treten durch Spalten der Sporenhaut zu Tage hervor. Die Microsporen dieser Abtheilung erzeugen die Spermatozoiden nach vorhergehenden endogenen Zellbildungen, die als ein rudimentäres Prothallium sammt Antheridium zu deuten sind.

Die Archegonien der Gefässkryptogamen sind gleich denen der Muscineen Gewebekörper, bestehend aus einem Bauchtheil, der die Eizelle umschliesst, und einem aus vier Längsreihen zusammengesetzten (meist kurzen) Hals; eine Verschiedenheit der beiden Gruppen liegt darin, dass das Gewebe der Bauchwand hier von dem Prothallium selbst gebildet wird, der Archegoniumbauch also im Gewebe der ersten Generation eingeschlossen ist, während nur der Hals über dasselbe hervorragt. Hals und Centralzelle entstehen aus einer oberflächlichen Zelle des Prothalliums; der Protoplasmakörper der Centralzelle theilt sich auch hier in zwei ungleiche Portionen: die untere grössere verjüngt sich zur nackten primordialen Eizelle, während die obere kleinere Portion (Canalzelle) sich zwischen die Zellreihen des Halses eindrängt und verschleimt (nachdem sie bei den Farnen eine axile Zellreihe wenigstens andeutungsweise erzeugt hat: Strasburger); der so im Hals erzeugte Schleim quillt endlich beträchtlich auf, sprengt die vier Scheitelzellen des Halses und wird ausgestossen; so entsteht ein offener Canal, der von aussen zum Ei hinführt; der ausgetretene Schleim scheint eine wichtige Rolle bei der Hinleitung der schwärmenden Spermatozoiden zur Halsöffnung zu spielen. Die Befruchtung wird überall durch Wasser vermittelt, dessen Zutritt die Antheridien und Archegonien sich zu öffnen veranlasst und als Vehikel für die Spermatozoiden dient. Das Vordringen dieser letzteren bis zur Eizelle, selbst ihr Eintritt in diese und ihre Verschmelzung mit dem Protoplasma derselben wurde bei verschiedenen Classen direct beobachtet. Die Spermatozoiden sind, denen der Muscineen ähnlich, schraubig gewundene Fäden mit meist zahlreichen feinen Wimpern an den vorderen Windungen; sie entstehen in den bis jetzt bekannten Fällen aus einem peripherischen Theil des Protoplasmas ihrer kleinen Mutterzellen, wobei ein centrales Protoplasmabläschen (Stärkekörner enthaltend) übrig bleibt, welches einer hinteren Windung des Spermatozoids adhärirend von diesem oft mit fortgeschleppt, vor dem Eintritt in's Archegonium aber abgestreift wird. Die Mutterzellen der Spermatozoiden entstehen bei den Farnen und Equiseten in Antheridien, welche als rundliche Gewebekörper frei aus dem Prothallium hervorragen, bei den Ophioglossen in dieses eingesenkt sind; unter den Rhizocarpeen bildet Salvinia ein aus der Microspore hervortretendes, sehr einfaches Antheridium, während die Marsiliaceen und Selaginelliden ihre Spermatozoen innerhalb der Mikrospore selbst erzeugen, bei letzteren jedoch erst, nachdem sich in dieser ein

wenigzelliger Gewebekörper gebildet hat, der als rudimentäres Prothallium zu deuten ist (Millardet).

Die zweite, ungeschlechtliche, Sporen erzeugende Generation entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; bei den Farnen, Equiseten und Rhizocarpeen lassen schon die ersten Theilungen derselben, die Anlage der ersten Wurzel, des ersten Blattes und des Stammscheitels erkennen, während zugleich ein seitlicher Gewebeauswuchs des Embryos, der sogen. Fuss, sich am Grund des Archegoniumbauches anlegt und dem Prothallium die erste Nahrung für den Keim entzieht. — Der Bauch des Archegoniums wächst (wie es scheint mit Ausnahme der Selaginelliden) anfangs lebhaft fort, den Embryo einhüllend, bis dieser endlich frei hervortritt, um aber noch einige Zeit den Fuss als Saugorgan darin zu lassen. Dieses Verhalten bietet eine unzweifelhafte Analogie mit der Bildung der Calyptra der Muscineen. Während jedoch die sporenerzeugende Generation der Muscineen ein blosses Anhängsel der Geschlechtspflanze bleibt, gewissermaassen als Frucht derselben erscheint, entwickelt sich dagegen die entsprechende Generation der Gefässkryptogamen zu einer stattlichen, hoch organisirten, selbständigen Pflanze, die schon in früher Jugend von dem Prothallium sich frei macht und sich selbst ernährt. Diese zweite Generation ist es, was man gewöhnlich schlechthin ein Farnkraut, einen Schachtelhalm u. s. w. nennt, sie besteht jederzeit aus einem blättertragenden, meist zahlreiche echte Wurzeln erzeugenden Stamm; doch können die Wurzeln gelegentlich ganz fehlen, wie bei manchen Hymenophyllen, Psilotum und Salvinia. In vielen Fällen, zumal bei Farnen, Equiseten und (den vorweltlichen) Lycopodiaceen erreicht die sporentragende Generation grossartige Dimensionen bei unbegrenzter Lebensdauer, nur wenige Arten sind (wie Salvinia) einjährig.

Die Blätter sind entweder einfach, ungegliedert oder mannigfaltig verzweigt (Farne, Ophioglosseen); bei derselben Pflanze pflegt jedoch noch keine so grosse Mannigfaltigkeit der Blattformen durch Metamorphose aufzutreten, wie bei den Phanerogamen.

Die Wurzeln entstehen gewöhnlich in acropetaler Folge am Stamm (oder an Blattstielen, manche Farne) und verzweigen sich monopodial oder dichotomisch; sie bleiben unter einander gleichwerthig, niemals gewinnt die erste Wurzel die Bedeutung einer Pfahlwurzel wie bei den Phanerogamen.

Die Differenzirung der Gewebesysteme tritt bei dieser Pflanzengruppe zum ersten Male in grosser Vollkommenheit hervor; Epidermis, Grundgewebe und Fibrovasalstränge sind immer deutlich geschieden und in mannigfaltigen Zellformen entwickelt. Die Fibrovasalstränge sind geschlossene, ihr Phloëm umgiebt meist wie eine Scheide den Xylemkörper des einzelnen Stranges.

Die Verzweigung des Stammes der Gefässkryptogamen ist bei den verschiedenen Classen sehr verschieden und wird bei diesen behandelt werden; hier sei nur bemerkt, dass axilläre Verzweigung in dem Sinne wie bei den Phanerogamen wahrscheinlich nicht vorkommt.

Die Erzeugung der Sporogonien ist in den meisten Fällen deutlich eine Function der Blätter, in einigen Fällen (Pilularia) ist dieser Ursprung jedoch noch zweifelhaft. In ihrer Form und Umhüllung durch benachbarte Organe zeigen die Sporangien in dieser Gruppe beträchtliche Verschiedenheiten, innerhalb jeder Classe aber sind diese Verhältnisse sehr constant.

Es leuchtet nach allem bisher Gesagten ein, dass die Sporangien der Gefässkryptogamen zwar physiologisch, nicht aber morphologisch mit dem Sporogonium der Moose äquivalent sind; das letztere stellt für sich allein die ganze letzte Generation der Moose dar, während das Sporangium der Gefässkryptogamen ein verhältnissmässig kleiner Auswuchs eines Blattgebildes der aus Stamm, Blatt und Wurzel bestehenden zweiten Generation ist. Auch ist die Entstehung der Sporenmutterzellen hier eine andere als bei den Muscineen. Innerhalb des Sporangiums wird schon in früher Jugend eine einzige centrale Urmutterzelle angelegt (auch bei den Ophioglosseen?), aus deren wiederholten Theilungen die Mutterzellen hervorgehen. Die Entstehung der Sporen selbst aus den Mutterzellen hat mehr Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen der Muscineen. Die Mutterzellen isoliren sich auch hier aus dem ursprünglichen Gewebeverband und theilen sich in vier Sporen, wobei der Viertheilung gewöhnlich die Andeutung einer Zweitheilung vorausgeht. Der Unterschied von Macro- und Microsporen bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen entwickelt sich erst nach der Viertheilung der Mutterzellen, die vorher für beiderlei Sporen gleichartig waren.

Die Gefässkryptogamen sind eine durch deutliche Verwandtschaftsbande zusammengehaltene Gruppe, die sich aber in fünf neben einander hinlaufende und divergirende Reihen oder Classen spaltet. Durch ihre Prothalliumbildung lehnen sich zumal die Farne und Equiseten an die niedrigsten Entwickelungsstufen der Muscineen an, die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen entfernen sich auch in dieser Beziehung schon weit von der genannten Gruppe; sie vermitteln dafür durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung den Uebergang zu den Phanerogamen, von den Sporenpflanzen zu den Samenpflanzen, wie bei der allgemeinen Charakteristik dieser gezeigt werden wird.

Der Nachweis dafür, dass die sogen. Moosfrucht das Sporogonium der Moose nach seiner Stellung im Generationswechsel das Aequivalent der ganzen belaubten und bewurzelten sporentragenden Pflanze der Gefässkryptogamen ist, wurde schon von Hofmeister 1851 (Vergleichende Untersuchungen p. 139) erbracht. Es ist diess in Verbindung mit den von ihm aufgedeckten Beziehungen der Lycopodiaceen zu den Coniferen eine der folgenreichsten Entdeckungen, die jemals auf dem Gebiete der Morphologie und Systematik gemacht wurden. Die mit grossem Scharfsinn und tiefer Einsicht geführten Untersuchungen Pringsheim's und Hanstein's über die Entwickelung der Rhizocarpeen, Nägeli's und Leitgeb's über die Wurzeln der Gefässkryptogamen, Cramer's über das Scheitelwachsthum des Stammes der Equiseten und Lycopodien (denen sich neuere unter Nägeli's Leitung gemachte Arbeiten von Rees anschliessen), haben nicht nur zu einer tieferen Kenntniss dieser Pflanzengruppe beigetragen, sondern die morphologischen Fundamentalbegriffe überhaupt geklärt; seit dem Erscheinen der ersten Auflage des vorliegenden Buches wurden durch Millardet's Entdeckung des männlichen Prothalliums bei den Lycopodiaceen unsere Kenntniss des Generationswechsels bereichert, durch die Arbeiten von Millardet, Strasburger und Kny die Entwickelung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung selbst im Einzelnen tiefer erforscht.

Zur vorläufigen Orientirung in dem nun vor uns liegenden Gebiete der Gefässkryptogamen diene zunächst folgende systematische Uebersicht.

Gefässkryptogamen.

Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus den Sporen und ist ein Thallusgebilde von geringer Grösse; die Archegonien sind dem Prothallium mit dem Bauchtheile eingesenkt;

die Spermatozoiden sind schraubig gewundene Fäden, am spitzen Vorderende gewöhnlich mit zahlreichen Wimpern besetzt. — Die zweite, aus dem befruchteten Ei im Archegonium entstehende Generation bildet die Sporen und differenzirt sich in Stamm, Blätter und Wurzeln; die Verzweigung des Stammes ist nicht axillär; das Gewebe differenzirt sich in Epidermis, Grundgewebe und geschlossene Fibrovasalstränge; die Sporangien sind Producte der Blätter; die Sporenmutterzellen entstehen durch wiederholte Zweitheilung aus einer centralen Zelle des Sporangiums (Ophioglosseen?) und bilden durch Viertheilung (nach angedeuteter Zweitheilung) die Sporen.

I.
Isospore Gefässkryptogamen.

Es wird nur eine Art von Sporen erzeugt; das Prothallium vegetirt längere Zeit unabhängig von der Spore und bildet Antheridien und Archegonien.

1) Farne: Prothallium oberirdisch, grün, monöcisch; Verzweigung des Stammes der Anlage nach wahrscheinlich dichotomisch, exogene Adventivknospen aus Blättern: die Sporangien sind Haargebilde der gestielten, meist grossen und verzweigten Blätter, die sich durch langdauerndes Spitzenwachsthum auszeichnen.
2) Equiseten: Prothallium grün, oberirdisch, monöcisch oder diöcisch; Verzweigung des Stammes ausschliesslich durch endogene quirlständige Seitenknospen; Blätter sehr einfach, quirlständig, Scheiden bildend; die Sporangien entstehen zu mehreren am Rande metamorphosirter Blätter, die einen terminalen Fruchtstand bilden.
3) Ophioglosseen: Prothallium in den beiden bekannten Fällen unterirdisch, nicht grün, monöcisch; Verzweigung des Stammes findet, wie es scheint, nicht statt; die Blätter bilden aus scheidigem Grund eine gestielte Lamina; die Sporangien entstehen auf einer Auszweigung des Blattes, die eine Rispe oder Aehre bildet.

II.
Heterospore Gefässkryptogamen.

Es werden Macro- und Microsporen erzeugt; die Macrospore bildet das weibliche Prothallium, und ernährt dasselbe, letzteres wird niemals selbständig; die Microsporen bilden ein rudimentäres, nicht frei werdendes Prothallium, in welchem die Spermatozoiden entstehen.

4) Rhizocarpeen: Das weibliche Prothallium tritt aus dem Sporenraum hervor und bleibt mit seiner Unterseite der Macrospore angeheftet; seine Massenentwickelung ist geringer als die der Spore. — Die Sporangien entstehen zahlreich im Inneren hohler Behälter (Sporenfrüchte) und bilden entweder eine einzige Macrospore oder zahlreiche Microsporen. Die Sporenfrüchte sind Blattanhängsel.
5) Lycopodiaceen: Die Macrosporen sind nur bei zwei Abtheilungen, den Selaginellen und Isoëten bekannt; das Prothallium erfüllt hier den Raum der Macrospore und tritt nur mit dem Archegonien tragenden Theil hervor. — Endverzweigung des Stammes dichotomisch, oder es findet keine Verzweigung statt (Isoëtes). — Die Sporangien entstehen auf der Oberseite, nahe der Basis der Blätter, einzeln; die Macrosporangien bilden wenige Macrosporen, die Microsporangien zahlreiche Microsporen.

Classe 6.

Die Farne[1]).

1) Die erste oder geschlechtliche Generation ist ein Thallus, dessen Entwickelung auffallende Aehnlichkeiten mit dem der einfacheren Lebermoose erkennen lässt. Bei der Keimung der Sporen, die gewöhnlich erst nach längerer Ruhezeit beginnt, wird das cuticularisirte, meist mit Leisten oder Buckeln oder Stacheln versehene Exosporium zersprengt, wenn das chlorophyllhaltige Endospor schlauchartig sich verlängernd hervortritt. Bei manchen Hymenophyllaceen wächst der Keimschlauch zu einem protonemaähnlichen, verzweigten, gegliederten Faden aus, dessen Zweige mit je einer Scheitelzelle fortwachsen, die sich quer theilt; erst später entstehen an diesem Vorkeim einzelne einschichtige Gewebeflächen, welche die Antheridien und Archegonien am Rande tragen (Näheres s. unten). Bei den anderen Abtheilungen wird an dem kurzen Vorkeimfaden schon früh ein mehr oder minder lebhaftes Breitenwachsthum eingeleitet; es entsteht so eine zunächst einschichtige Gewebeplatte, welche bei Osmunda bandartig schmal, bei den andern meist breit herz- oder nierenförmig wird und in einer vorderen Einbuchtung ihren fortwachsenden Scheitel besitzt. Dieser sowohl wie einzelne Randzellen können Sprossungen erzeugen, die bei alten Prothallien von Osmunda regalis oft längere Zeit als einfache Zellreihen fortwachsen, um sich erst später am Ende zungenförmig zu verbreitern. Antheridien und Wurzelhaare werden bei Osmunda aus Randzellen des Prothalliums erzeugt, und nur, wo dieses besonders breit wird, bildet es in seiner Mediane einen mehrschichtigen, auf der Unterseite Wurzelhaare treibenden Mittelnerven; gewöhnlich treten jedoch die Wurzelhaare nur auf der Schattenseite oder Unterseite des hinteren Theils der Prothalliumplatte hervor, zwischen ihnen zahlreiche Antheridien, die hier nur ausnahmsweise randständig sind; die Archegonien werden gewöhnlich auf einem mehrschichtigen Polster, welches hinter der vorderen Einbuchtung liegt, auf der Unter- oder Schattenseite erzeugt; bei Ceratopteris thalictroides entstehen mehrere archegonientragende Polster hinter Einbuchtungen des Randes; bei Osmunda regalis erscheinen bis über hundert Archegonien in zwei Längsbändern an der Unterseite des Mittelnerven. — Die Prothallien sind reich an Chlorophyllkörnern, die sich durch Theilung vermehren; sie wachsen bei sehr geringer Lichtintensität, ähnlich wie viele Lebermoose und Laubmoosprotonemen; auch das haben sie mit manchen Lebermoosen gemein, dass sie ihre fortwachsende Scheitelregion dem

---

1) H. v. Mohl: Ueber den Bau des Stammes der Baumfarne (Vermischte Schriften p. 108). Hofmeister: Ueber Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne (Abhandl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. V.). — Derselbe: Ueber die Verzweigung der Farne (Jahrb. f. wiss. Bot. III, 278). — Mettenius: Filices horti botan. Lipsiensis (Leipzig 1856). — Derselbe: Ueber die Hymenophyllaceen (Abhandl. der königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1864. VII.). — Wigand: Bot. Unters. (Braunschweig 1854). — Dippel: Ueber den Bau der Fibrovasalstränge in dem Berichte deutscher Naturf. u. Aerzte in Giessen 1865, p. 142). — Rees: Entwickelung des Polypodiaceensporangiums (Jahrb. f. wiss. Bot. V. 5. 1866). — Strasburger: Befruchtung der Farnkräuter (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. 1869). — Kny: Ueber Entwickelung des Prothalliums und der Geschlechtsorgane in den Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde in Berlin, 1868 am 21. Januar und 17. Novbr. — Kny: Ueber Bau und Entwickelung des Farnantheridiums (Monatsber. der k. Akad. d. Wiss. Berlin 1869, Mai).

Schatten zukehren; wenn sie aufrecht wachsen, so steht die eine breite Fläche dem Lichte zugekehrt, die andere, die Schattenfläche, producirt allein Wurzelhaare und Geschlechtsorgane. — Die Wurzelhaare sind einfache, nicht gegliederte Schläuche, welche als Ausstülpungen der Rand- oder Flächenzellen entstehend, an der Spitze fortwachsen und an ihren älteren Wandungen sich bräunen: bei den Hymenophyllaceen sind sie kurz, am Ende gelappte Haftscheiben bildend oder sich verzweigend, bei den anderen meist lange Schläuche.

Die Prothallien zeigen eine Hinneigung zum Diöcismus, die sich auch darin ausspricht, dass zuweilen ganze Aussaaten nur Antheridien tragende Prothallien hervorbringen (wie bei Osmunda regalis), während in anderen Fällen die Archegonien später und spärlicher erscheinen, um von den Antheridien jüngerer Prothallien befruchtet zu werden.

Die Antheridien sind ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome; sie entstehen ähnlich den Wurzelhaaren als Auswüchse der Randzellen oder äusserlichen Flächenzellen des Prothalliums, bei den Hymenophyllaceen sogar auch an den protonematischen Fäden. Die Ausstülpung wird von der Mutterzelle meist durch eine Querwand abgetrennt und schwillt sofort oder nach Bildung einer Stielzelle kugelig an; in manchen Fällen können die Spermatozoidzellen in dieser Kugelzelle sofort entstehen, gewöhnlich aber erfährt dieselbe erst noch weitere Theilungen,[1]) durch welche das Antheridium eine nur aus einer Zellschicht bestehende Wandung erhält, deren Zellen an der Innenwand Chorophyllkörner bilden, während die Centralzelle des Antheridiums durch weitere Theilungen die Mutterzellen der Spermatozoiden liefert, die nicht sehr zahlreich sind. Die Entleerung des reifen Antheridiums erfolgt durch rasche Wasserauf-

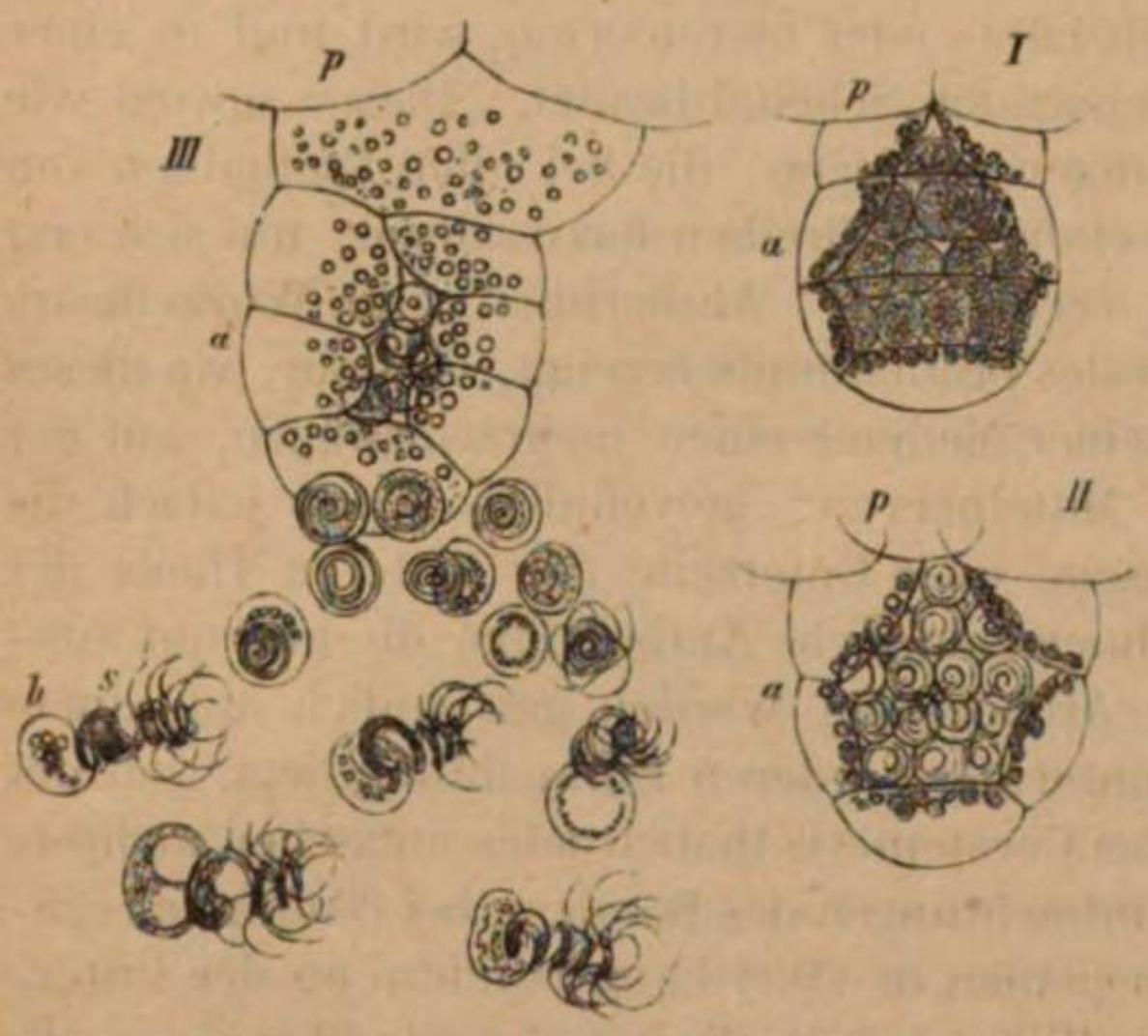


Fig. 253. Antheridien von Adianthum capillus veneris (550), im optischen Längsschnitt gesehen. *I* noch unreif, *II* die Spermatozoiden schon fertig ausgebildet; *III* geplatztes Antheridium, die Wandungszellen in radialer Richtung stark aufgeschwollen, die Spermatozoiden zumeist ausgetreten. — *p* Prothallium, *a* Antheridium, *s* Spermatozoid, *b* dessen Blase, Stärkekörnchen enthaltend.

1) Diese Theilungen finden in sehr merkwürdiger Art statt; in der halbkugelig vorgewölbten Mutterzelle des Antheridiums entsteht bei Aneimia hirta eine gewölbte Wand, durch welche sie in eine innere halbkugelige und eine äussere, diese glockenartig überdeckende Zelle getheilt wird; letztere zerfällt dann durch eine ringförmige Wand in eine obere deckelartige und eine untere hohlcylindrische Zelle; die ganze Wand besteht also aus zwei Zellen. Aehnlich ist es bei Ceratopteris; in anderen Fällen, wie bei Asplenium alatum bildet sich in der halbkugeligen Mutterzelle des Antheridiums eine trichterförmige Wand, deren weiterer Umfang sich an die der Mutterzelle oben anlegt; der obere Theil der letzteren wird durch eine ebene Querwand als Deckelzelle abgeschnitten; es können sich auch nach einander zwei, selbst drei trichterförmige Wände bilden, so dass die Wandschicht des Antheridiums aus zwei oder drei sie quer umlaufenden, übereinander liegenden Zellen und der Deckelzelle besteht, wie Fig. 253, (Weiteres s. bei Kny l. c.).

nahme in die Wandungszellen, die stark aufschwellend den Inhalt drücken, bis die Antheridienwandung am Scheitel zerreisst; dort treten die Spermatozoidzellen hervor, aus deren jeder sich ein drei- bis viermal korkzieherartig gewundenes Spermatozoid frei macht; das feinere Vorderende ist mit zahlreichen Cilien besetzt, das dickere Hinterende schleppt oft ein mit farblosen Körnchen versehenes Bläschen nach, das indessen später abfällt und ruhig liegen bleibt, während der Faden allein davoneilt. — Dieses Bläschen entsteht nach Strasburger aus einem centralen Theil des Inhalts der Mutterzelle, deren wandständiges Protoplasma den Faden und seine Cilien bildet; das Bläschen ist also nicht eigentlich ein Theil des Spermatozoids, es klebt ihm nur an und schwillt durch Endosmose im Wasser stark auf, wie die Fig. 253 zeigt.

Das Archegonium entsteht aus einer oberflächlichen Zelle des Prothalliums, die sich zunächst nur schwach hervorwölbt und durch eine der Oberfläche parallele Wandung getheilt wird; die innere der so entstandenen Zellen ist die Centralzelle des Archegoniums, die äussere erzeugt durch weitere Theilungen den Hals, der im fertigen Zustande aus vier in der Axe zusammenstossenden Zellreihen besteht. Durch Theilungen der die Centralzelle umgebenden Gewebezellen des Prothalliums wird eine Zellenlage gebildet, die der Bauchwand des Muscineen-Archegoniums entspricht. Die weiteren Veränderungen innerhalb der Centralzelle und die Bildung des Halscanals werden in einer neueren Arbeit Strasburger's (l. c.) meinen früheren Beobachtungen entsprechend beschrieben, so dass die schon in der ersten Auflage mitgetheilte Abbildung Fig. 255 hier beibehalten werden kann; sie wird ergänzt durch die von Strasburger entlehnte Fig. 254, welche jüngere Entwickelungszustände darstellt. Der Inhalt der Centralzelle theilt sich in zwei ungleiche Portionen; die basale grössere (*e*) ist anfangs breit, fast scheibenförmig und rundet sich später ab; es ist die Eizelle. Die andere anfangs kleinere Portion wächst zwischen die vier Halszellreihen, diese aus einander drängend, hinein (*k* Fig. 254); es wird so ein mit schleimigem Protoplasma erfüllter Canal gebildet, in welchem eine Reihe von Zellkernen auftritt, ohne dass indessen die entsprechenden Zelltheilungen stattfinden. Die Substanz dieser sogen. Canalzelle verschleimt endlich vollständig, drängt aufquellend die Scheitelzellen des Halses aus einander und tritt explodirend heraus, um dann vor der Halsöffnung liegen zu bleiben. Die Spermatozoiden sammeln sich, durch den Schleim aufgehalten, in grosser Zahl vor dem Archegonium, viele dringen in den Halscanal, diesen endlich oft verstopfend ein; einzelne gelangen bis zur Eizelle, dringen in diese ein und verschwinden in ihr. Der Eintritt erfolgt an einem helleren, dem Hals zugekehrten Fleck der Eizelle, der als Empfängnissfleck bezeichnet wird (vgl. die Oogonien der Algen).[1] Nach der Befruchtung schliesst sich der Hals.

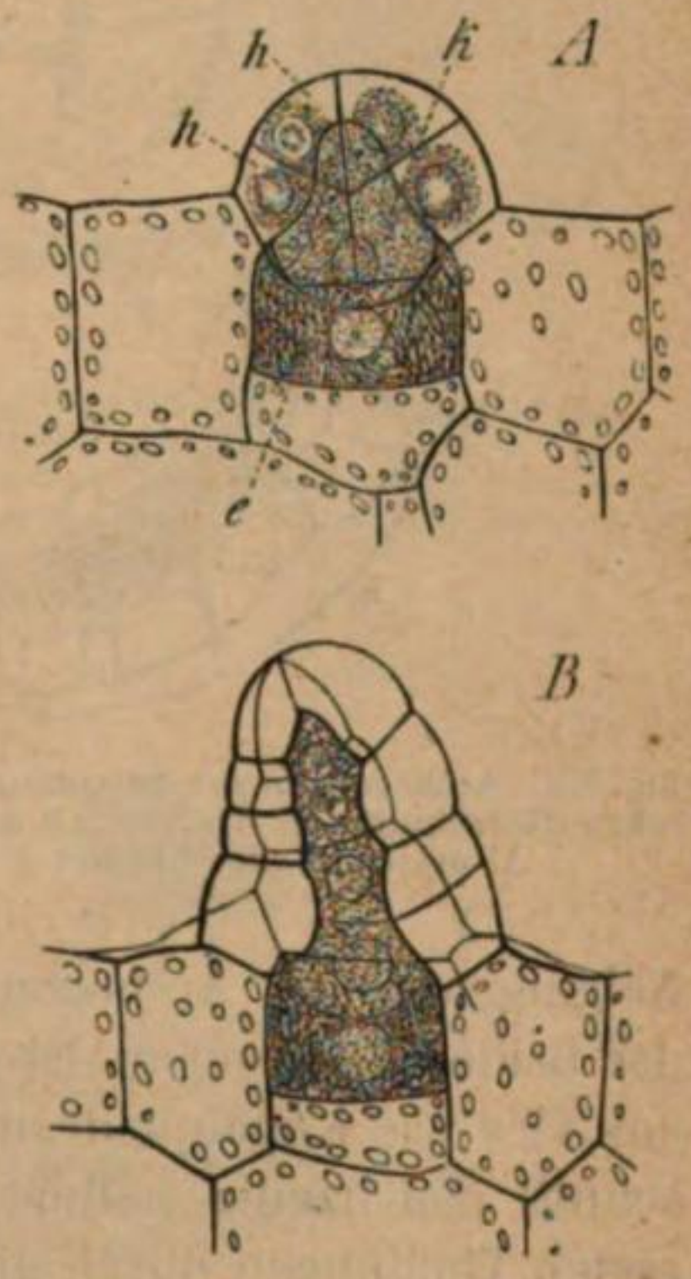


Fig. 254. Junge Archegonien von Pteris serrulata, nach Strasburger. — *e* die Eizelle, *h h* Hals, *k* die Canalzelle.

1) Nach Strasburger ist der Befruchtungsact besonders deutlich bei Ceratopteris zu

2) Die zweite Generation, das Farnkraut entwickelt sich aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums; anfangs hält das umgebende Gewebe des Prothalliums mit der Vergrösserung des Embryos gleichen Schritt, dieser bleibt längere Zeit in einer auf der Unterfläche vorspringenden Protuberanz eingeschlossen, bis das erste Blatt und die erste Wurzel hervorbrechen. Die ersten Theilungsvorgänge am Embryo sind nach Hofmeister's Angaben für Pteris aquilina und Aspidium filix mas nicht ganz gleichartig bei verschiedenen Farnen. Gewiss ist, dass die erste Theilungswand der Eizelle zur Längsaxe des Prothalliums quergestellt und zu dieser schief geneigt ist; wie Fig. 255 *E* zeigt, ist ihre

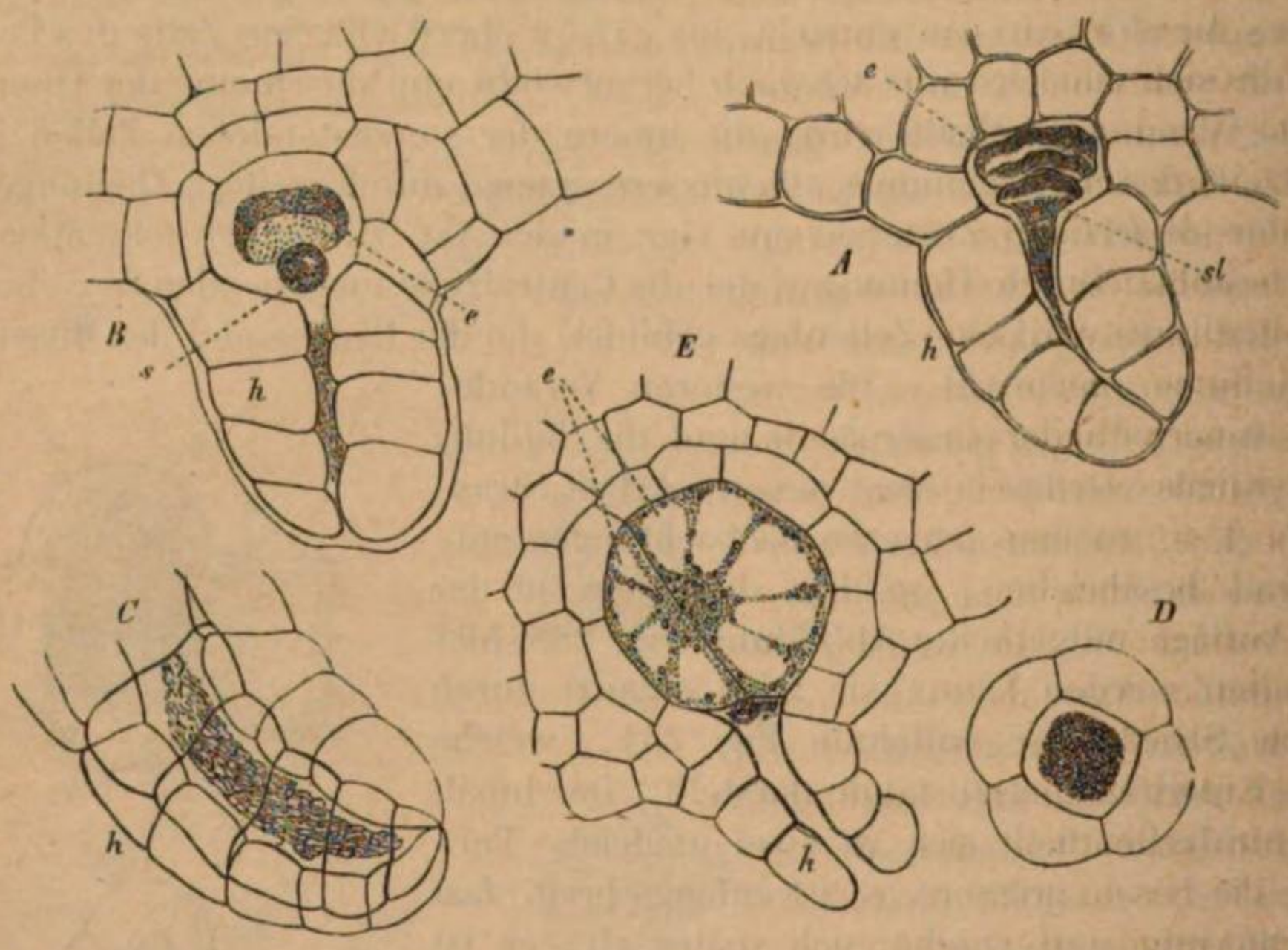


Fig. 255. Archegonium von Adianthum Capillus Veneris (800); *A*, *B*, *C*, *E* im optischen Längsschnitt, *D* im optischen Querschnitt; *A*, *B*, *C* vor, *E* nach der Befruchtung. — *h* Hals des Archegoniums, *st* Schleimmassen; *e* die Centralzelle oder Eizelle; *e* bei *E* der zweizellige Embryo. Nach eintägigem Liegen in Glycerin.

Neigung der des Archegonienhalses gleichsinnig; es ist ferner gewiss, dass jede der beiden Theilzellen alsbald noch einmal getheilt wird, so dass der Embryo nun aus vier wie Kugelquadranten gelagerten Zellen besteht, die durch einen Längsschnitt gleichzeitig halbirt werden; in der nebenstehenden Fig. 256 sind diese ersten Theilungen durch dickere Striche angedeutet, wobei der Embryo im Längsschnitt gesehen ist. Die Figurenerklärung zeigt die Deutung, die Hofmeister den vier ersten Zellen des Embryos von Pteris aquilina giebt, die der Leser einstweilen mit den entsprechenden Vorgängen bei Salvinia und Marsilia vergleichen mag, wobei nicht zu übersehen ist, dass der Farnembryo so zu sagen auf dem Rücken liegt. Ohne hier auf weitläufige Darlegungen eingehen zu können, ist es doch nöthig, auf die Aehnlichkeit des Farnembryos mit dem der Rhizocarpeen hinzuweisen.

---

beobachten; das Eindringen der Spermatozoiden bis zur Eizelle wurde schon früher von Hofmeister gesehen.

Sehen wir einstweilen ab von etwaigen Zweifeln an der Bedeutung jeder einzelnen der ersten vier Zellen des Embryos, so ist es gewiss, dass eine hintere untere[1]) derselben zur Mutterzelle der ersten Wurzel wird, dass eine vordere untere zur Mutterzelle des ersten Blattes wird, dass unmittelbar vor und über der Blattbasis die Scheitelzelle des Stammes liegt, und dass der obere Theil des Embryos, zwischen Stammscheitel und Wurzelbasis zu einem besonderen Organe, dem Fuss, sich umbildet, durch den der Embryo dem Gewebe des Prothalliums sich anheftet, um ihm Nahrung zu entziehen, während die ersten Wurzeln und Blätter nach aussen treten; dieser Fuss oder Saugapparat, den ich für ein seitliches Gebilde halte, wird von Hofmeister als die erste Wachsthumsaxe, als Hauptaxe des Farnkrautes bezeichnet, an welcher die blättertragende Axe als Seitenspross hervortrete; auch hier glaube ich indessen den Ansichten des berühmten Morphologen gegenüber die Analogie mit den von Pringsheim an Salvinia dargelegten Verhältnissen festhalten zu müssen und verweise auf die bei den Rhizocarpeen gegebene Darstellung der Orientirung des Embryos im Archegonium.

Die ersten Stammtheile, Wurzeln und Blätter, die sich nun nach und nach aus dem Embryo entwickeln, sind sehr klein und bleiben es, die später hervortretenden werden immer grösser, die Form der Blätter wird immer complicirter, der Bau des Stammes bei zunehmender Dicke der neuen durch Längenzuwachs entstehenden Theile immer verwickelter; die ersten Stammtheile enthalten gleich

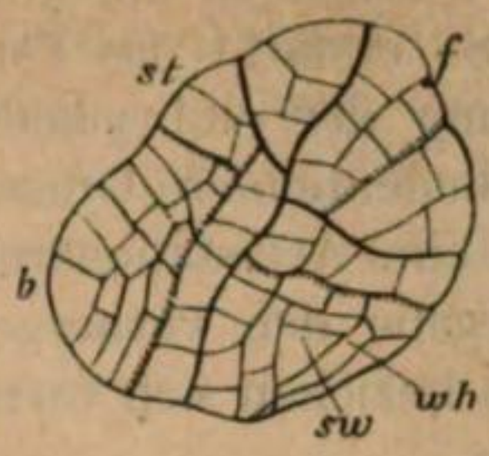


Fig. 256. Senkrechter Längsschnitt des Embryos von Pteris aquilina nach Hofmeister (Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne p. 607); die dickeren Linien sind die Durchschnitte der ersten drei Theilungswände, durch welche der Embryo vierzellig wurde; die vordere untere Zelle bildet nach Hofmeister das Blatt *b* und die Stammspitze *st*; aus der hinteren unteren Zelle entsteht die Wurzel, deren Scheitelzelle *sw* und Wurzelhaube *wh* ist; der Fuss *f* entsteht bei Pteris nach Hofmeister aus den beiden oberen der vier ersten Zellen. Bei Aspidium filix mas würden diese Verhältnisse nach ihm von denen der Rhizocarpeen noch weiter abweichen.

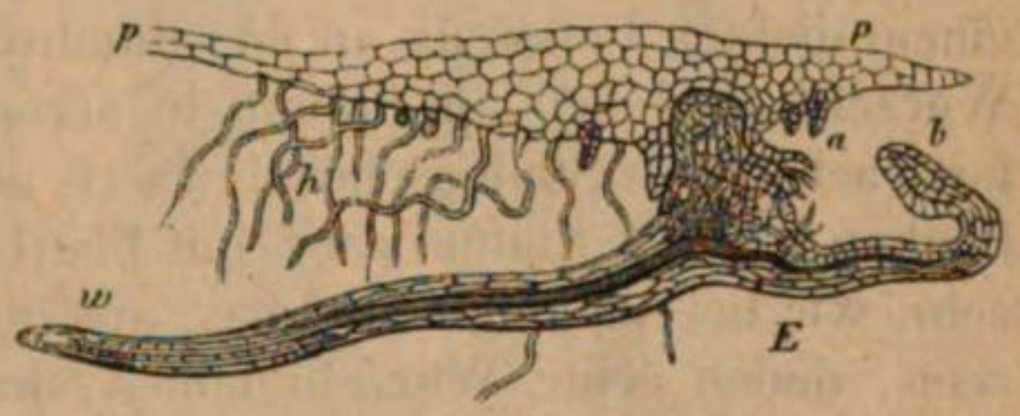


Fig. 257. Adianthum Capillus Veneris, senkrechter Längsschnitt durch das Prothallium *p p* und das junge Farnkraut *E*; *h* Wurzelhaare, *a* Archegonien des Prothalliums, *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel des Embryos (etwa 10mal vergr.).

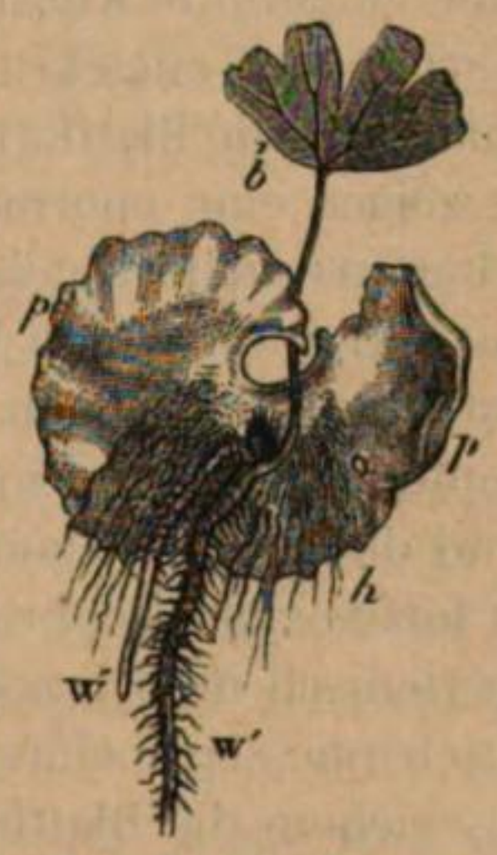


Fig. 258. Adianthum Capillus Veneris. Das von unten gesehene Prothallium *p p* mit dem an ihm festsitzenden jungen Farnkraute, dessen erstes Blatt *b*, dessen erste und zweite Wurzel *w'*, *w''*; *h* Wurzelhaare des Prothalliums (etwa 30mal vergr.).

1) Die Bezeichnung hinten, vorn, unten oben bezieht sich gleichzeitig auf das Prothallium dessen Scheitel vorn, dessen archegonientragende Fläche unten liegt.

den ersten Blattstielen nur je einen axilen Fibrovasalstrang, die späteren deren mehrere. So erstarkt das Farnkraut nach und nach, nicht durch nachträgliche Vergrösserung der embryonalen Theile, sondern dadurch, dass jeder folgende Theil eine bedeutendere Grösse und Ausbildung als die vorhergehenden erreicht, bis endlich eine Art stationären Zustandes erreicht wird, wo die neu hinzukommenden Organe den vorhergehenden ungefähr gleich sind; die folgenden Betrachtungen beziehen sich vorzugsweise auf diesen »erwachsenen« Zustand unserer Pflanzen.

Das erwachsene Farnkraut ist bei manchen Hymenophyllaceen ein kleines zartes Pflänzchen, welches die Dimensionen grosser Muscineen nicht beträchtlich übersteigt; bei den übrigen Abtheilungen sind die vollwüchsigen Exemplare meist stattliche Staudengewächse, manche Arten der Tropen und südlichen Hemisphäre nehmen einen palmenähnlichen Habitus an (Baumfarne). — Der Stamm kriecht entweder auf oder unter der Erde (Polypodium, Pteris aquilina), oder klettert an Felsen und Stämmen empor, bei manchen erhebt er sich schief aufstrebend (Aspidium filix mas), bei den Baumfarnen steigt er säulenartig senkrecht empor; die Bewurzelung ist meist sehr reichlich, bei den Baumfarnen wird der Stamm von einem dichten Ueberzug an ihm hinabwachsender Wurzeln oft ganz bedeckt; die Wurzeln entstehen am Stamm in acropetaler Folge, zuweilen dicht hinter dem fortwachsenden Stammscheitel (Pteris aquilina); wenn die Internodien sehr kurz bleiben und der Stamm ganz mit Blattbasen bedeckt ist, so entstehen die Wurzeln, wie bei Aspidium filix mas, aus den Blattstielen. Bei vielen Hymenophyllaceen, denen echte Wurzeln fehlen, nehmen Stammzweige eine wurzelähnliche Bildung an. — Die Blätter sind bei kriechenden und kletternden Formen durch deutliche oder selbst sehr lange Internodien getrennt, bei dicken, aufstrebenden und senkrechten Stämmen sind die Internodien meist unentwickelt und die Blätter so dicht gestellt, dass keine freie Stammfläche oder nur ein sehr unbeträchtlicher Theil derselben übrig bleibt. — Die Blätter der Farne sind allgemein ausgezeichnet durch die eingerollte Knospenlage; der Mittelnerv und die Seitennerven sind von hinten nach vorn eingekrümmt, erst mit dem letzten Wachsthum rollen sie sich aus einander. Die Blattformen gehören zu den vollkommensten des Pflanzenreichs. Sie zeigen eine enorme Mannigfaltigkeit des Gesammtumrisses, gewöhnlich ist die Lamina vielfach gelappt, verzweigt, gefiedert. Sie sind im Verhältniss zum Stamm und den dünnen Wurzeln meist sehr gross und erreichen zuweilen ausserordentliche Dimensionen, Längen von 10—20 Fuss (Pteris aquilina, Cibotium, Angiopteris); sie sind immer gestielt und wachsen lange Zeit am Ende fort, der Stiel und die unteren Laminatheile sind oft schon völlig entfaltet, wenn die Spitze noch fortwächst (Nephrolepis), nicht selten ist dieses Wachsthum der Blattspitze ein periodisch unterbrochenes (s. unten); bei Lygodium wird der Blattstiel oder die Mittelrippe sogar einem schlingenden, lange Zeit fortwachsenden Stengel ähnlich, an welchem die Blattfiedern wie Blätter erscheinen. — Die Metamorphose der Blätter ist jedoch eine unbedeutende, an derselben Pflanze wiederholen sich immer dieselben Blattformen, meist Laubblätter; schuppenförmige Blätter finden sich an unterirdischen Ausläufern (Struthiopteris germanica), und in vielen Fällen nehmen die fertilen Blätter (die mit Sporangien besetzten) besondere Formen an; so enorme Abweichungen in der Ausbildung der Blätter einer Pflanze, wie bei den meisten Phanerogamen kommen nicht vor; doch ist Platycerium alcicorne zu

erwähnen, wo die Laubblätter periodisch wechselnd als breite, der Unterlage angedrückte Scheiben und als lange dichotomisch verzweigte bandartige aufrechte Blätter sich ausbilden. — Unter den verschiedenen Haargebilden der Farne sind besonders die sogen. Spreuhaare oder Spreublätter auffallend durch ihre grosse Zahl und oft blattähnlich flächenförmige Ausbildung; meist sind die jüngeren Blätter von ihnen ganz bedeckt und verhüllt.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wenden wir uns nun zur Betrachtung des Wachsthums der einzelnen Glieder.

Das fortwachsende Stammende eilt zuweilen dem Anheftungspunct der jüngsten Blätter weit voraus und erscheint dann nackt, wie bei Polypodium vulgare, sporodocarpum und anderen kriechenden Farnen; ebenso bei Pteris aquilina, wo es bei alten Pflanzen (nach Hofmeister) oft mehrere Zoll weit blattlos fortwächst; bei vielen Hymenophyllaceen hat man nach Mettenius derartige blatt-

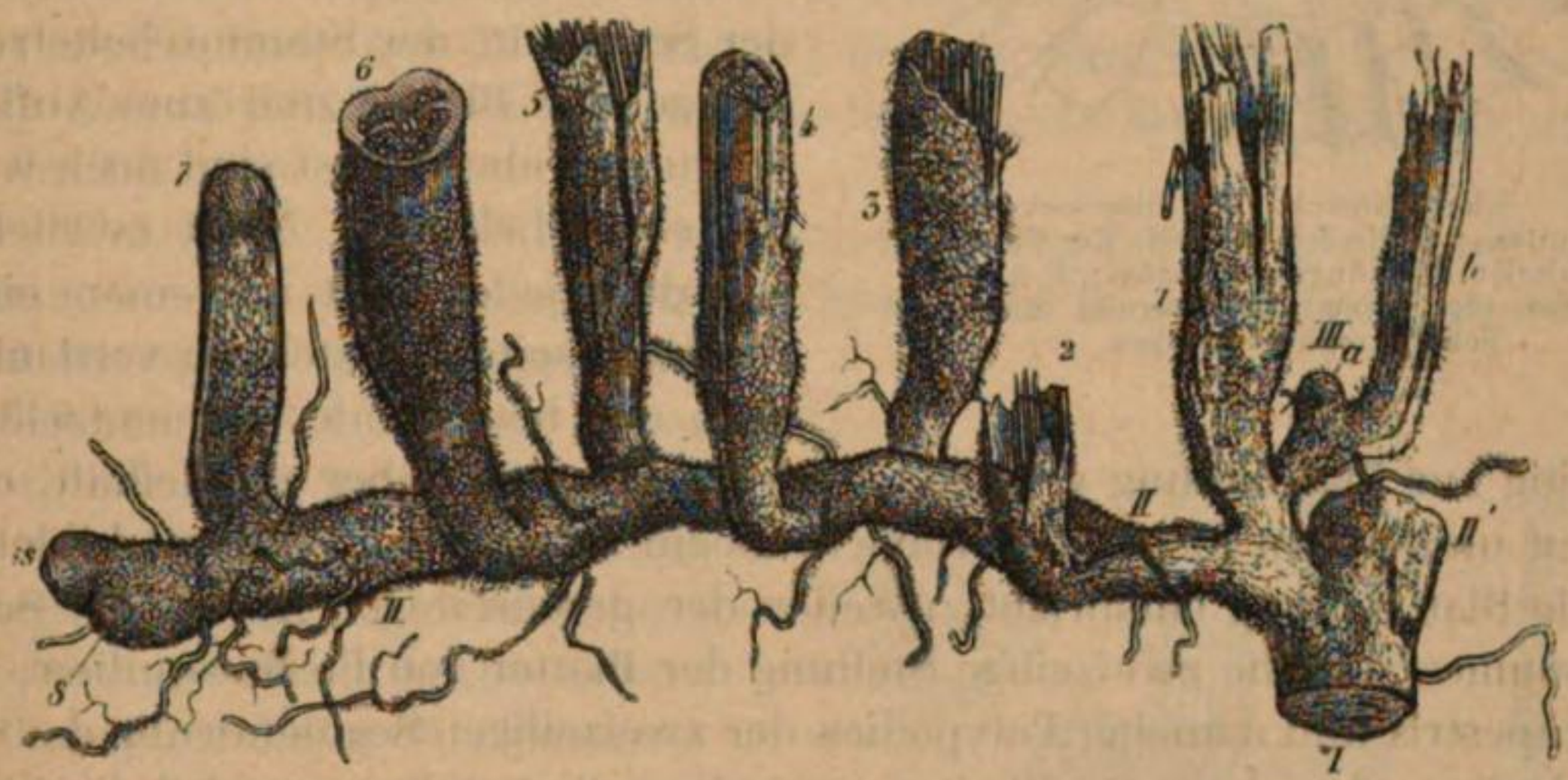


Fig. 259. Pteris aquilina, ein Theil des unterirdischen Stammes mit Blättern und Blattstielbasen in $^1/_2$ der natürl. Grösse. — *I* älteres Stammstück, es trägt die beiden Gabeläste *II* und *II'*; *ss* der Scheitel des schwächeren Gabelastes *II*, neben ihm die jüngste Blattanlage *s*; — 1—7 die Blätter dieses Gabelastes, deren je eines in einem Jahr sich ausbildet; 1—5 die Blätter früherer Jahre, bis auf einige Entfernung vom Stamm bereits abgestorben, 6 das diessjährige Blatt mit entfalteter Lamina, der Stiel abgeschnitten; 7 das junge Blatt für's nächste Jahr, am Scheitel des Stiels ist die noch sehr kleine Lamina durch Haare ganz umhüllt. — Der Blattstiel 1 trägt eine Knospe *III a*, die ein bereits abgestorbenes Blatt *b* entwickelt hat und dann in Ruhe übergegangen ist. — Die dünneren Fäden sind Wurzeln. — Alle in der Figur sichtbaren Theile sind unterirdisch.

lose Verlängerungen von Stammaxen für Wurzeln gehalten. In anderen Fällen dagegen besonders bei aufrecht wachsenden Farnen ist das Längenwachsthum des Stammes viel langsamer, sein Ende bleibt in einer Blattknospe verborgen. Der Stamm endigt häufig mit flachem Scheitel, zuweilen, wie bei Pteris, ist dieser sogar einer trichterförmigen Erhebung des älteren Gewebes eingesenkt (Fig. 261 *E*). Der Stammscheitel wird immer von einer deutlich unterscheidbaren Scheitelzelle eingenommen, die sich entweder durch alternirend geneigte Wände theilt und dann in der Ansicht von oben dem Querschnitt einer biconvexen Linse gleicht, oder sie ist dreiseitig pyramidal, mit convexer Vorderfläche und drei schiefen Seitenflächen, die sich hinten schneiden. Die Umrisse der Segmente, die im ersten Fall zweireihig, im anderen dreireihig oder nach complicirteren Divergenzen angelegt werden, verschwinden bald unter dem Einfluss zahlreicher Zelltheilungen und der Verzerrungen, welche das Wachsthum der den Scheitel umgebenden Gewebemassen und Blattstiele bewirken. — Zweischneidig keilförmig ist z. B. die Scheitelzelle bei Pteris aquilina (wo die Segmente am horizontalen Stamme

eine rechte und eine linke Reihe bilden; die Schneiden der Scheitelzelle sind nach oben und unten gekehrt, (Fig. 260), ferner nach Hofmeister bei Niphobolus chinensis, rupestris, Polypodium aureum, punctulatum, Platycerium alcicorne; bei Polypodium vulgare ist sie nach ihm bald zweischneidig, bald dreiseitig pyramidal; die letztgenannte Form hat sie bei Aspidium filix mas, Marattia cicutaefolia u. a. Als Regel darf man wohl bis auf Weiteres annehmen, dass kriechende Stämme mit bilateraler Ausbildung eine zweischneidige, aufrechte oder aufstrebende, welche allseitig ausstrahlende Blattrosetten tragen, eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle haben.

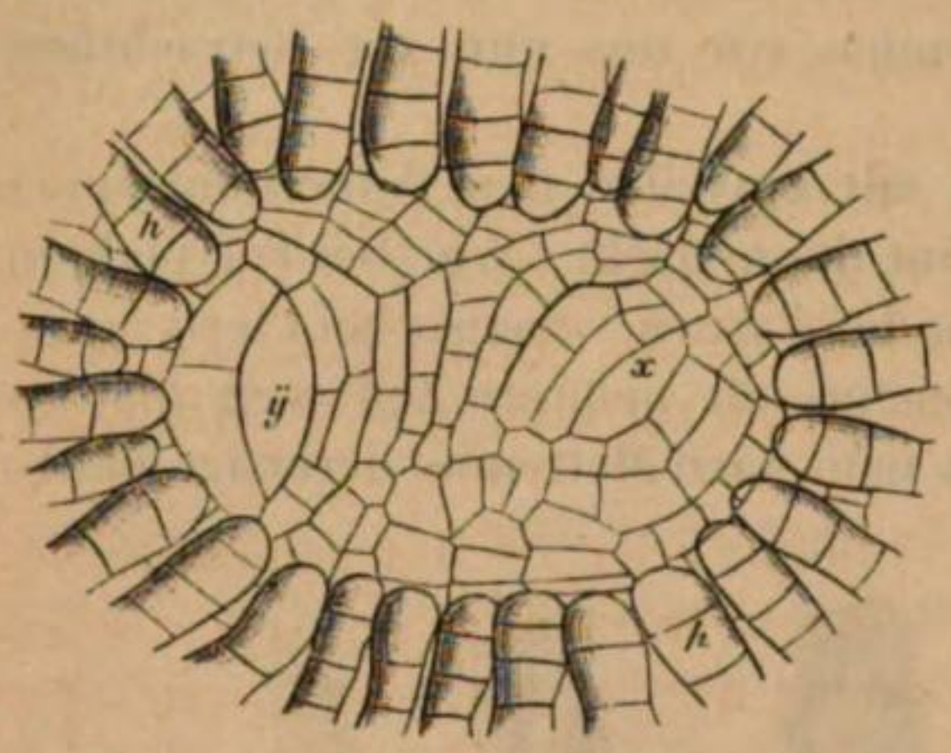


Fig. 260. Scheitelansicht des Stammendes von Pteris aquilina; *y* die Scheitelzelle des Stammes; *x* Scheitelzelle des jüngsten Blattes; *h*, *h* Haare, welche die von einem Gewebewulst umgebene Scheitelregion bedecken.

Die weiteren genetischen Beziehungen der Segmente der Stammscheitelzelle zur Anlage der Blätter und zum Aufbau des Stammgewebes selbst sind noch wenig im Einzelnen bekannt. Nicht zweifelhaft ist es, dass jedes Blatt nur einem einzelnen Segment seine Entstehung verdankt, und dass die betreffende Segmentzelle schon frühzeitig zur Blattbildung verwendet wird; es scheint aber zweifelhaft, ob jedes Segment und, wenn nicht, das wievielte Segment jedesmal ein Blatt bildet.

Die Blattstellung entspricht zuweilen der geradreihigen Anlage der Segmente des Stammes: so die zweizeilige Stellung der Blätter von Pteris aquilina, Niphobolus rupestris und mancher Polypodien der zweizeiligen Segmentirung der Stammscheitelzelle; aber bei verwickelter, spiraliger Blattstellung und dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle, wie bei Aspidium filix mas, mögen ähnliche Vorgänge wie bei den vielseitig beblätterten Moosen mit dreiseitiger Scheitelzelle (z. B. Polytrichum) stattfinden.[1])

Die Endverzweigung des Stammes bezeichnet Hofmeister bei allen Farnen als Dichotomie. Die Zweige treten sehr nahe dem Stammende hervor und sind wenigstens anfangs zuweilen diesem gleich, so dass eine Gabelung entsteht; dass sie unabhängig von den Blättern sind, folgert der genannte Forscher aus der Thatsache, dass die oft mehrere Zoll langen blattlosen Stammenden von Pteris aquilina sich regelmässig gabeln; diese Gabelzweige sind hier und in vielen anderen Fällen nicht axillär, und wo sie bei anderen Farnen axillär erscheinen, da lässt sich mit Hofmeister annehmen, dass die Gabelung unmittelbar vor einem jüngsten Blatt stattgefunden hat, und dass der vor dem Blatte stehende Gabelzweig sich weniger entwickelte, während der andere (den Hauptstamm fortsetzend) kräftiger ausgebildet wurde; es würde sich also, mit anderen Worten, die scheinbar axilläre Verzweigung mancher Farne als eine Folge der sympodialen Ausbildung dichotomischer Verzweigungen, die in der Insertionsebene der Blätter stattfinden, auffassen lassen. Die Verzweigung am Ende des Stammes braucht auch nicht in derselben Ebene mit der Insertion des nächstvorhergehenden Blattes ein-

1) Vergl. Hofmeister: Allgem. Morphologie, p. 509.

zutreten; alsdann steht der Zweig seitlich neben dem Blatt am Stamme; dahin würde die extraaxilläre Zweigbildung der Hymenophyllaceen mit zweireihigen Blättern (nach der Beschreibung von Mettenius) gehören. — Was die Farne von den axillär verzweigten Phanerogamen, zumal den Angiospermen, unterscheidet, ist die Seltenheit der Endverzweigungen; während bei diesen jede Blattaxel wenigstens in der vegetativen Region eine Knospe trägt, finden sich auch die scheinbar axillären Zweige kriechender Farne mit langen Internodien meist nur in grösseren Entfernungen, mit Uebergehung oft zahlreicher zwischenliegender Blätter; bei Farnen mit langsamer Verlängerung des Stammes und beträchtlichem Umfang der Scheitelregion, also vorwiegend bei den aufstrebenden oder aufrechten, wie Aspidium filix mas und den Baumfarnen, ist die Endverzweigung des Stammes auf ein Minimum reducirt, sie findet gar nicht oder nur in abnormen Fällen statt.

Von der normalen Endverzweigung des Stammes ist zu unterscheiden die Bildung neuer Sprosse aus Blattstielbasen, die mit dem Stamme selbst genetisch Nichts zu thun hat, ebenso wenig wie die Bildung der Adventivsprosse aus der Lamina der Blätter (s. unten).

Das Wachsthum des Blattes ist ein streng basifugales Spitzenwachsthum, dem auch die weitere Ausbildung in basifugaler Richtung folgt; zuerst wird der Stiel angelegt, am Scheitel desselben beginnt die Lamina erst später sich zu zeigen, ihre untersten Theile werden zuerst, ihre höheren der Reihenfolge nach basifugal angelegt. Sehr merkwürdig ist die ausserordentliche Langsamkeit dieses Wachsthums, die nur noch bei den Ophioglosseen ihres Gleichen findet. Bei älteren Pflanzen von Pteris aquilina wird das Blatt volle zwei Jahre vor seiner Entfaltung angelegt; im Anfang des zweiten Jahres ist nur erst der etwa einen Zoll hohe Stiel vorhanden, der bisher mit einer Scheitelzelle (die sich durch alternirend schiefe Wände theilt) fortwuchs; im Sommer des zweiten Jahres erst entsteht am Scheitel dieses stabförmigen Körpers die Lamina, die man dann als ein winziges Plättchen unter den langen Haaren verborgen findet; sie biegt mit ihrer Spitze sofort abwärts, und hängt wie eine Schürze von dem Scheitel des Stiels herab (Fig. 261, *B*, *C*, *D*); sie wächst nun unterirdisch so weit heran, dass sie im dritten Frühjahr, wenn sie durch die Streckung des Stiels über den Boden erhoben wird, sich nur zu entfalten braucht. — Auch die sämmtlichen Blätter einer Rosette von Aspidium filix mas sind schon zwei Jahre vor ihrer Entfaltung angelegt; auch hier

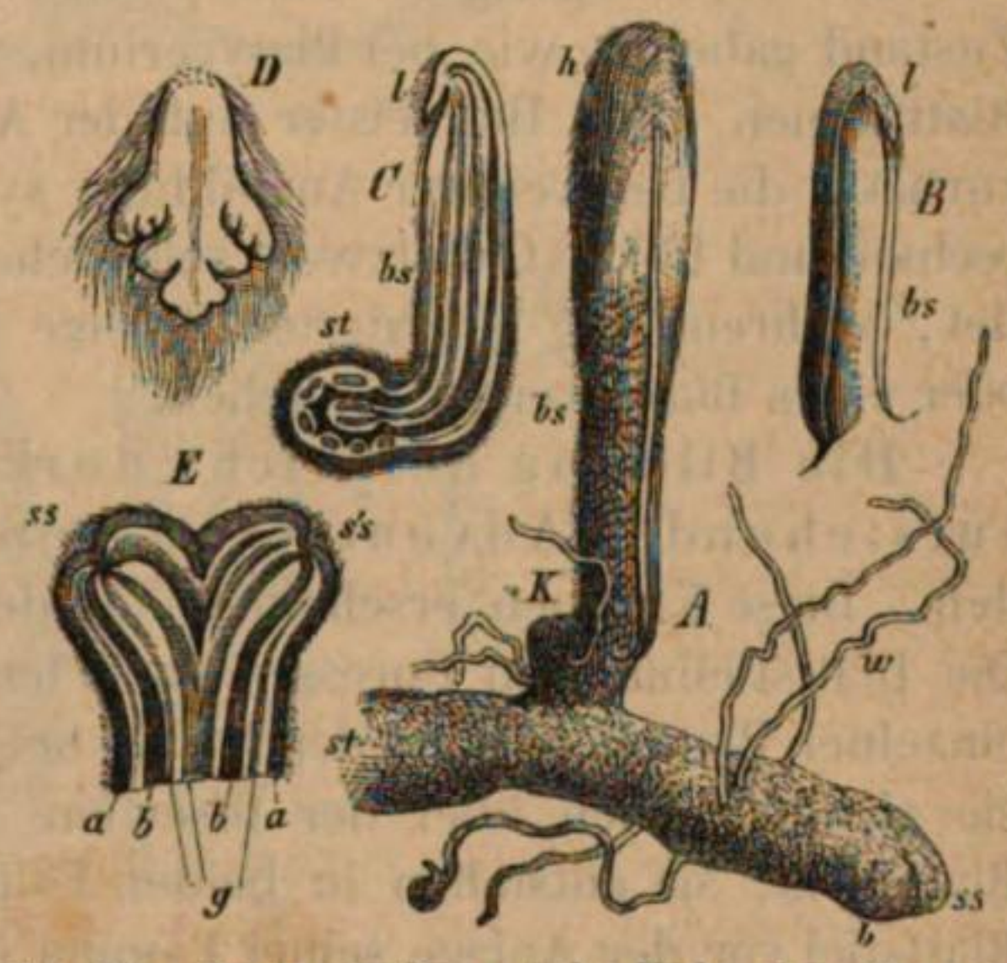


Fig. 261. Pteris aquilina: *A* das Ende eines Stammes *st*, dessen Scheitel bei *ss* liegt, neben diesem bei *b* eine junge Blattanlage; *bs* der Stiel eines Blattes im zweiten Jahre, bei *h* dessen durch Haare verhüllte Lamina; *k* eine Knospe am Rücken des Blattstiels; *w* Wurzeln. — *B* junges Blatt im zweiten Jahre, *bs* sein Stiel, *l* seine kleine Lamina von den Haaren befreit. — *C* Längsschnitt eines solchen Blattes mit dem Querschnitt des Stammes *st* zusammenhängend, *bs* und *l* wie bei *B*. — *D* die etwa 5mal vergr. Lamina eines Blattes im zweiten Jahre von vorn (d. h. von der Oberseite) gesehen; es sind die ersten Lacinien angelegt. — *E* der horizontale Längsschnitt einer Gabelung des Stammes: *ss ss'* die beiden Scheitel, *a a* braunes Hautgewebe, *b b* braunes Sclerenchym, *g* Fibrovasalstränge (*A*, *B*, *C* in natürl. Gr.).

bildet sich im ersten Jahr der Blattstiel und an den ältesten Blättern der jungen Rosette die erste Anlage der Lamina.

Am auffallendsten tritt aber das basifugale Spitzenwachsthum der Lamina der Farnblätter dann hervor, wenn es ohne einen bestimmten Abschluss zu erreichen lange Zeit stetig fortschreitet, während die unteren Theile der Lamina schon längst völlig entwickelt sind, wie bei Nephrolepis. Die schon oben erwähnte periodische Unterbrechung des Spitzenwachsthums der Lamina findet sich bei vielen Gleichenien und Mertensien, wo die Entwickelung der Blätter über dem ersten Fiederpaar (und zwar bei vielfacher Fiederung oft in mehreren Graden der Verzweigung wiederholt) stehen bleibt, so dass die Spitze, scheinbar eine Knospe in der Gabeltheilung bildend, entweder für immer unentwickelt zurückbleibt oder erst in einer folgenden Vegetationsperiode und dann auf dieselbe Weise wieder nur unvollständig sich entwickelt; es scheint sich diese absatzweise Entwickelung der Blätter auf viele Jahre hinaus erstrecken zu können (Braun: Verjüngung 123). Nach Mettenius ist die Spreite mancher Hymenophyllaceen einer unbegrenzten Fortbildung fähig und innovirt alljährlich; auch die primären Zweige der Blattspreite von Lygodium bleiben nach der Bildung von je zwei Fiedern zweiter Ordnung am Ende in einem knospenähnlichen Zustand, während die Mittelrippe des Blattes unbegrenzt fortwachsend einen schlingenden Stengel nachahmt.

Die Verzweigung der Blattspreiten der Farne ist nicht selten im entwickelten Zustand gabelig, wie bei Platycerium, Schizaea u. a.; aber auch die gefiederten Blattformen führt Hofmeister auf der Anlage nach dichotomische Verzweigungen zurück, die bei weiterer Ausbildung sympodial werden, indem abwechselnd ein rechter und linker Gabelzweig schwächer wächst und die seitlichen Lacinien bildet, während die geförderten Zweige als Scheinaxe die Mittelrippe des Blattes oder eines Blattzweiges darstellen.[1])

Die Bildung der nicht durch Endverzweigung des Stammes entstehenden Adventivknospen ist bei den Farnen an die Blätter gebunden. Diese Knospen erscheinen auf dem Blattstiel oder auf der Lamina selbst. Die blattstielbürtigen Sprossen von Pteris aquilina (Fig. 261) stehen am Rücken einzelner Blattstiele nahe der Basis; bei Aspidium filix mas (Fig. 262) entspringen sie ziemlich hoch über der Insertion meist an einer der seitlichen Kanten des Blattstiels; sie entstehen in beiden Fällen nach Hofmeister schon an dem jungen Blattstiel vor der Anlage seiner Lamina und vor der Differenzirung seiner Gewebe; eine einzige, oberflächliche Zelle des Blattstiels ist die Mutterzelle des neuen Sprosses; indem das umgebende Blattstielgewebe wallartig sie umwuchert, können sie bei Pteris in eine tiefe Einsenkung sich zurückziehen, wo sie zuweilen längere Zeit ruhen; der Blattstiel bleibt auch dann, wenn das Blatt längst abgestorben ist, bis über die Knospe hinaus saftig und mit Nährstoffen erfüllt, und bei Aspidium filix mas findet man nicht selten kräftige Stämme mit zahlreichen Blättern an ihrem Hinterende noch verbunden mit dem Blattstiel eines älteren Stammes. In manchen Fällen, wie bei Struthiopteris germanica, werden die blattstielbürtigen Knos-

---

1) Es ist hierbei übrigens zu beachten, dass der gen. Autor den Begriff der Dichotomie in einem viel weiteren Umfang anwendet, als es sonst geschieht; neue Untersuchung zahlreicherer Arten wäre sowohl bezüglich der Blattbildung wie der Endverzweigung des Stammes sehr zu wünschen.

pen zu langen unterirdischen Ausläufern, die mit Schuppenblättern besetzt am Ende sich aufrichten und eine Laubblattkrone über dem Boden entfalten; bei Nephrolepis undulata schwellen sie am Ende knollig an. — Aus der Lamina entspringen Adventivknospen, besonders bei vielen Asplenien; bei Aspl. furcatum z. B. oft in grosser Zahl mitten aus der oberen Fläche der Lacinien, bei Aspl. decussatum aus der Basis der Fiedern (oder axillär an der Mittelrippe?); Ceratopteris thalictroides erzeugt nicht selten in allen Winkeln der zertheilten Blätter Knospen, die zumal

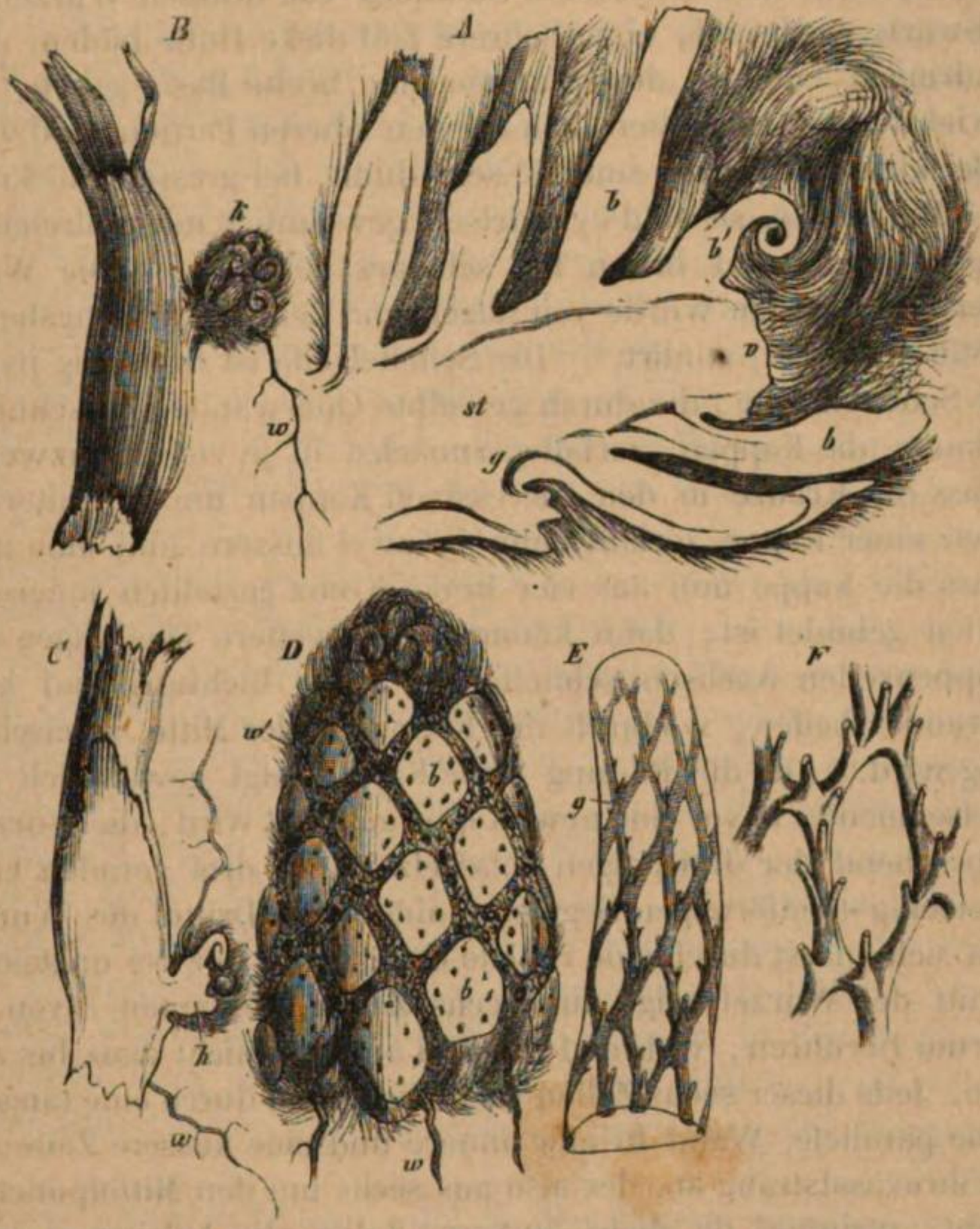


Fig. 262. Aspidium filix mas: *A* Längsschnitt durch ein Stammende; *v* die Gegend des Scheitels des Stammes *st*; *b b* die Blattstiele, *b'* ein junges noch eingerolltes Blatt, die übrigen durch lange Spreuhaare verhüllt; *g* Fibrovasalstränge. — *B* ein Blattstiel derselben Pflanze abgebrochen, bei *k* eine mit mehreren Blättern versehene Knospe tragend; *w* eine Wurzel dieser Knospe. — *C* ein ähnlicher Blattstiel längs durchschnitten, bei *w* eine Wurzel, bei *h* eine Knospe tragend. — *D* ein Stammende, dessen Blattstiele abgeschnitten sind (nur die jüngsten Blätter der Endknospe sind erhalten), um die Anordnung der Blätter zu zeigen; zwischen Stielen *b b* sind die Räume mit zahlreichen Wurzeln *w*, *w'* erfüllt, die sämmtlich aus den Stielen selbst entspringen. — *E* ein Stammende, dessen Rinde abgeschält ist, um das Netz von Fibrovasalsträngen *g* zu zeigen. — *F* eine Masche dieses Netzes wenig vergrössert; man sieht die Basalstücke der in die Blätter austretenden Stränge.

dann, wenn man das abgeschnittene Blatt auf feuchten Boden legt, rasch austreiben und zu kräftigen Pflanzen heranwachsen. Nach Hofmeister entstehen auch diese Knospen aus oberflächlichen Zellen des Blattes. — Lange, herabhängende Blätter mancher Farne legen ihre Spitze auf die Erde, bewurzeln sich und treiben auch hier zuweilen neue Sprossen (Chrysodium flagelliferum, Woodwardia u. a.)

Die Wurzeln. Im Allgemeinen bildet der Stamm, indem er fortwächst, auch in acropetaler Folge immer neue Wurzeln, die bei den kriechenden Arten ihn sofort an der Unterlage befestigen; bei Pteris aquilina erscheinen die neuen Wurzeln dicht hinter dem Scheitel, und hier wie bei Aspidium filix mas treten sie auch aus dem noch sehr jungen »Adventivknospen« der Blattstiele hervor. Es wurde auch oben schon erwähnt, dass bei der letztgenannten Pflanze, wenn im erwachsenen Zustand ihr Stamm mit Blattstielen völlig bedeckt ist, sämmtliche Wurzeln aus diesen, nicht aus dem Stamme entspringen; bei den Baumfarnen ist zumal der untere Theil des aufrechten Stammes von dünnen Wurzeln ganz bedeckt, die abwärts wachsend, eine mehrere Zoll dicke Hülle bilden, bevor sie in die Erde eindringen, und so dem Stamme eine breite Basis geben, obgleich er gerade hier viel dünner ist; aber auch an den oberen Partien sind die Wurzeln zahlreich. Bei kleinen Pflanzen sind sie sehr dünn, bei grossen Stöcken erreichen sie etwa 1—3 Mill. Dicke, sie sind cylindrisch, gewöhnlich mit zahlreichen Wurzelhaaren filzig bekleidet und braun bis schwarz gefärbt. — Die Wachsthumsgeschichte der Farnwurzeln wurde von Nägeli und Leitgeb (Sitzungsber. bayr. Ak. der Wiss. 1866. 15. Dec.) studirt.[1]) Die Scheitelzelle ist dreiseitig pyramidal mit gleichseitiger Scheitelfläche; die durch gewölbte Querwände abgeschnittenen Segmente der Haube (die Kappen) zerfallen zunächst in je vier kreuzweise gestellte Zellen, so dass die Kreuze in den successiven Kappen um 45° alterniren; jede der vier Zellen einer Kappe zerfällt dann in zwei äussere und eine innere (centrale), so dass die Kappe nun aus vier in ein Kreuz gestellten inneren und acht äusseren Zellen gebildet ist; dann können noch weitere Theilungen folgen; die mittleren Kappenzellen wachsen schneller in axiler Richtung und können sich durch Querwände theilen, wodurch die Kappe in der Mitte zweischichtig oder mehrschichtig wird. Auf die Bildung einer Kappe folgt gewöhnlich die Bildung dreier Wurzelsegmente, bevor eine neue Kappe gebildet wird; die Wurzelsegmente liegen, entsprechend der dreiseitigen Scheitelzelle, in drei geraden Längsreihen. Jedes der dreieckig tafelförmigen Segmente nimmt ein Drittel des Wurzelumfangs ein und theilt sich zuerst durch eine radiale Längswand in zwei ungleiche Hälften; der Querschnitt der Wurzel zeigt nun sechs Zellen (Sextanten), von denen drei sich im Centrum berühren, während die drei anderen nicht ganz bis zum Mittelpunct reichen. Jede dieser sechs Zellen theilt sich dann durch eine tangentiale (mit der Oberfläche parallele) Wand in eine innere und eine äussere Zelle; die innere gehört dem Fibrovasalstrang an, der also aus sechs um den Mittelpunct gelagerten Zellen entsteht, während die sechs äusseren Zellen die Anlagen der Rinde darstellen. — Wird die Wurzel dick, so theilen sich die sechs Rindenzellen durch radiale Wände, bleibt sie dünn, so unterbleibt diese Theilung; die sechs oder zwölf Rindenzellen theilen sich nun durch eine tangentiale Längswand; der Fibrovasalstrang ist jetzt von zwei Zellschichten umschlossen, deren äussere die Epidermis, deren innere das Grundgewebe der Rinde bildet. Meist bleibt die Epidermis einschichtig, indem sie sich blos durch Wände senkrecht auf der Oberfläche theilt; bei einigen Farnen aber, (Polypodium, Blechnum, Cystopteris) verdoppelt sich die Lage der Epidermiszellen. — Die Zellschichten zwischen Epidermis und

1) Vergl. für das Folgende das bei den Equiseten mitgetheilte Wurzelschema, welches der Hauptsache nach auch für die Farne und Rhizocarpeen gilt, und ferner p. 120.

axilem Strang verdoppelt sich, es entsteht durch weitere Theilungen eine äussere und eine innere Rinde; bei den Farnen ist indessen meist kein Unterschied der beiden Schichten an der ausgewachsenen Wurzel wahrzunehmen, bei manchen aber besteht die innere Rinde aus dickwandigen, langen, die äussere aus dünnwandig kurzen Zellen.

Der Fibrovasalstrang besteht anfangs, wie erwähnt, aus sechs Zellen im Querschnitt; sie zerfallen gleichzeitig durch eine tangentiale Wand in je eine äussere tafelförmige und eine innere Zelle. Aus den weiteren Theilungen der äusseren geht ein Gewebe hervor, welches Nägeli und Leitgeb als Pericambium bezeichnen, und dessen Zellen in der ausgewachsenen Wurzel durch ihre dünnen Wände und ihren schleimig granulösen Inhalt sich auszeichnen, sie sind weit, aber kurz; aus den sechs inneren Zellen geht die Fortsetzung des eigentlichen Fibrovasalstranges hervor; sie theilen sich nach allen Richtungen, wobei die Theilungen in centrifugaler Folge fortschreiten; die peripherischen Zellen sind nach beendigter Theilung bedeutend kleiner als die inneren. Die Gefässbildung beginnt mit je einem Gefäss an zwei oder drei Puncten des Umfangs auf der Innenseite des Pericambiums, die einander diametral gegenüber liegen; sie schreitet entweder zuerst nach rechts und links (tangential) fort oder wendet sich sogleich nach innen, wodurch eine diametrale Gefässreihe gebildet wird. Bei dünnen Wurzeln kann es auch bei dem ersten Gefäss sein Bewenden haben; bei dickeren Wurzeln liegen im Centrum ein oder mehr weite Gefässe, die erst spät verholzen. Die peripherischen und zwischen den Gefässsträngen liegenden engen Zellen bilden, ihre Wände verdickend, die Phloëmschicht des Stranges. Die Farnwurzeln verzweigen sich nur monopodial, die Seitenwurzeln entstehen in acropetaler Folge auf der Aussenseite der primordialen Gefässstränge, also meist zweireihig, selten drei- und vierreihig. Die Mutterzellen der Seitenwurzeln gehören der innersten Rindenschicht an und sind von dem Gefässstrang der Mutterwurzel durch das Pericambium getrennt; die Wurzelanlagen treten schon nahe dem Scheitel auf, wenn die Gefässe noch nicht vorhanden sind. Adventive Seitenwurzeln (hinter schon vorhandenen entstehend) giebt es nicht. Die Mutterzelle einer Seitenwurzel bildet zunächst durch drei schiefe Theilungen ihre dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, dann wird von dieser die erste Haubenkappe gebildet. Entstehen in der Seitenwurzel zwei Primordialgefässstränge, so liegen sie bezüglich der Mutterwurzel rechts und links. Die Rinde der Mutterwurzel wird einfach durchbrochen, eine Wurzelscheide nicht gebildet.

Die Fibrovasalstränge, die in den Wurzeln immer als einzelne und axile auftreten, thun dies auch bei sehr dünnen, fadenförmigen Stämmen, wie denen der Hymenophyllaceen, und in den jugendlichen Pflanzen robusterer Arten. Wenn die Stämme der letzteren und ihre Blattstiele erstarkend dicker werden, so tritt an die Stelle des axilen Stranges ein Netzwerk unter sich anastomosirender Stränge, welches in den typischen Fällen einen weitmaschigen Hohlcylinder darstellt, durch den das Grundgewebe des Stammes in eine äussere Rinden- und eine innere Markschicht zerfällt (Fig. 262 *A* und *E*); nicht selten aber treten ausserdem noch isolirt verlaufende Stränge auf; so bei Pteris aquilina zwei mächtige breite stammeigene innerhalb des Markes (*ig* Fig. 263 *A*), bei den Baumfarnen zahlreiche feine fadenförmige Stränge, im Mark zerstreut, die durch die Maschen

der Hauptstränge in die Blattstiele eintreten.[1]) Die das erwähnte hohlcylindrische Netz bildenden Hauptstränge sind meist bandförmig, breit und bei den Baumfarnen häufig mit den Rändern nach aussen gekrümmt. Von diesen Rändern entspringen die dünneren, fadenförmigen Stränge, welche in den Blattstiel eintreten und um so zahlreicher sind, je dicker dieser ist; auch sie können seitlich zu verschieden geformten Platten verschmelzen (Pteris aquilina) oder einzeln neben einander hinlaufen. Der Blattstiel steht immer auf einer Maschenöffnung des Hohl-

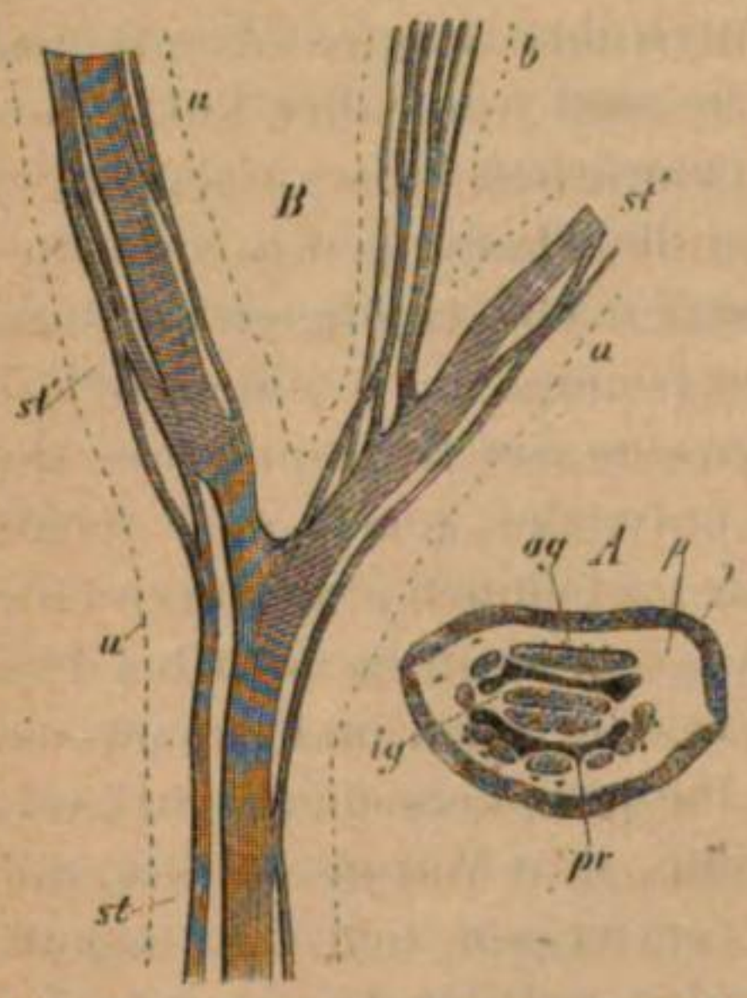


Fig. 263. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des Stammes: *r* dessen braune Schale (Sclerenchymschicht unter der Epidermis); *p* farbloses weiches Parenchym des Grundgewebes; *pr* braune Sclerenchymschichten des Grundgewebes; *ig* innere Fibrovasalstränge; *og* oberer breiter Hauptstrang der äusseren Bündel. — *B* der frei präparirte obere Fibrovasalstrang des Stammes *st* und seiner Gabeläste *st'* und *st''*; *b* Stränge des Blattstiels; *u u* Umriss der Stammtheile (natürl. Gr.).

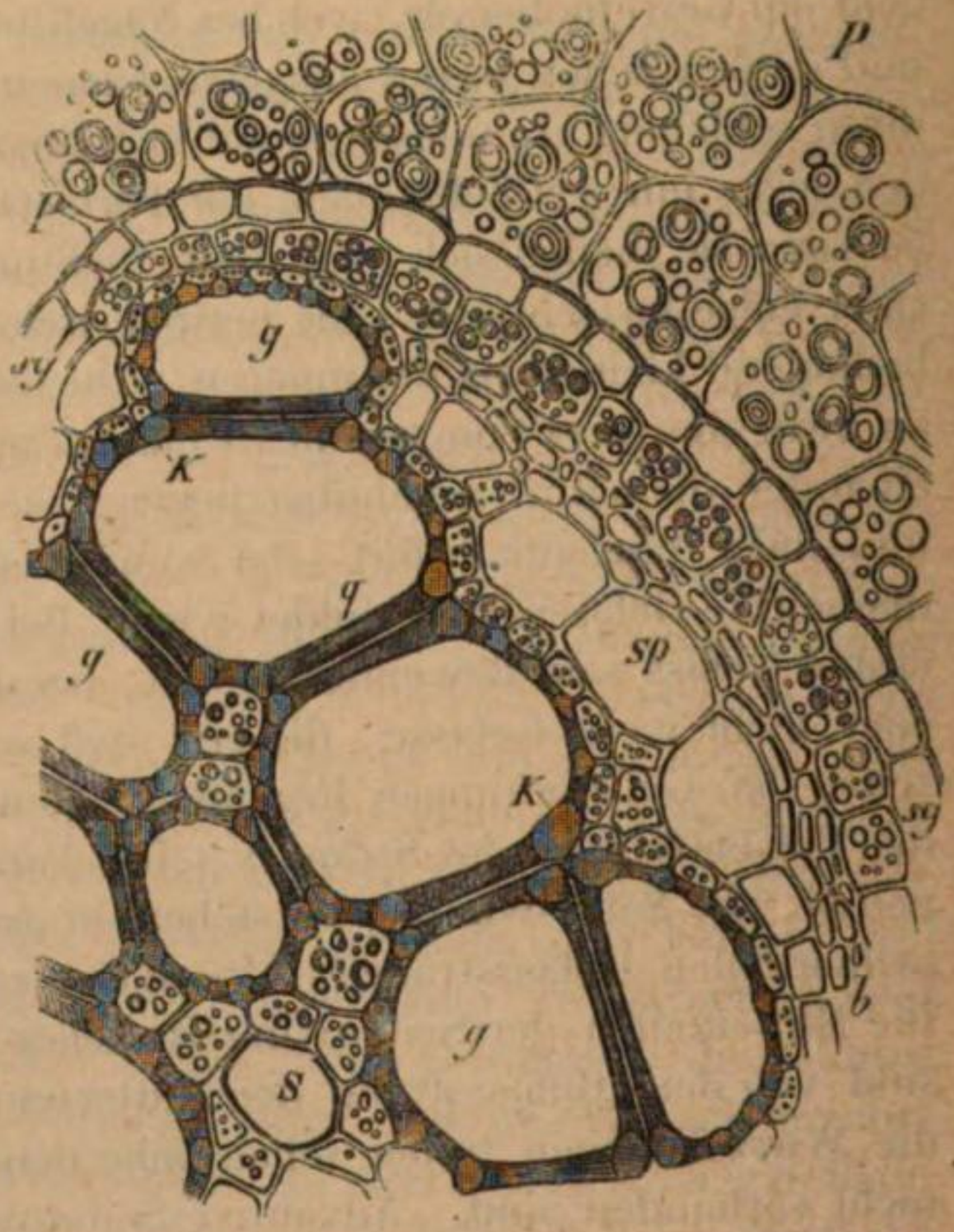


Fig. 264. Ein Viertel des Querschnitts eines Fibrovasalstranges im Stamm von Pteris aquilina mit dem benachbarten stärkeführenden Parenchym *P P*. — *sg* die Gefässbündelscheide; *b* die Bastschicht, *sp* die grossen Siebröhren; *g g* die weiten, leiterförmig verdickten Gefässe; *S* ein Spiralgefäss, umgeben von stärkeführenden Zellen (300).

cylinders der Hauptstränge. — Die im Stamm verlaufenden dicken Stränge scheinen sämmtlich stammeigene zu sein; bei Pteris aquilina fand Hofmeister, dass sie auch an den blattlosen, weit vorgeschobenen Stammenden dieselbe Vertheilung wie an beblätterten Stammstücken zeigen, ein Beweis, dass jene nicht von den Blättern abhängt, wie bei den Phanerogamen; auch lässt sich das Ende der Stränge bis nahe zur Scheitelzelle des Stammes hin verfolgen, an Stellen, wo die nächsten Blattstiele noch keine Stranganlagen besitzen.

Die Fibrovasalstränge der Farne sind gleich denen aller Gefässkryptogamen geschlossene; sie bestehen aus einem Xylemkörper, der ringsum von einer Phloëmschicht eingehüllt ist. Neben einigen engen, in den Brennpuncten des ellipsoidischen Querschnitts liegenden Spiralgefässen, besteht das Xylem aus gehöft ge-

---

1) Specielleres siehe bei Mettenius über Angiopteris in der Abh. der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1864. VI.

tüpfelten Gefässzellen, deren Tüpfel meist querliegenden Spalten gleichen (leiterförmige Gefässe), und deren Enden meist schief abgeschnitten oder spindelförmig zugespitzt sind. Zwischen den Gefässen liegen enge, dünnwandige, im Winter stärkeführende Zellen. Das Phloëm enthält neben den letztgenannten ähnliche Zellen, weite Siebröhren oder Gitterzellen und an der Peripherie enge, bastähnliche, dickwandige Fasern. Der ganze Strang ist meist von einer deutlichen Scheide von engeren Zellen (Gefässbündelscheide) umschlossen; die letzteren zeigen oft, nicht immer, ihre dem Strang zugewendeten Wände stark verdickt und dunkelrothbraun gefärbt.

Das Grundgewebe des Stammes und der Blattstiele besteht bei manchen Arten (Polypodium aureum, P. vulgare, Aspidium filix mas) ganz aus dünnwandigem Parenchym; bei anderen, wie Gleichenia, Pterisarten und Baumfarnen differenziren sich strangartige, band- oder fadenförmige Partien des Grundgewebes, deren Zellen sich stark verdicken, braunwandig, hart und prosenchymatisch werden; Mettenius bezeichnet sie treffend als Sclerenchym; im Stamm von Pteris aquilina Fig. 263 *A* ziehen zwei solcher dicker Sclerenchymbänder *pr* zwischen den inneren und äusseren Fibrovasalsträngen hin, feine Sclerenchymfäden erscheinen auf dem Querschnitt des farblosen Parenchyms als dunkle Puncte; in anderen Fällen, wie bei Polypodium vaccinifolium und den Baumfarnen bilden dunkele Sclerenchymschichten, deren Natur hier zuerst von Mohl richtig erkannt wurde, Scheiden um die Fibrovasalstränge. — Auch die äussere unter der Epidermis liegende Schicht des Grundgewebes dickerer Stämme und Blattstiele wird oft dunkelbraun und sclerenchymatisch, eine harte, feste Schale bildend; so z. B. wieder bei Pteris aquilina (Fig. 263 *A*, *r*) und den Baumfarnen. Um trotz dieses festen Panzers die Communication der äusseren Luft mit dem inneren, an assimilirten Stoffen reichen Parenchym zu erleichtern, ist diese harte Schale bei Pteris aquilina an den beiden Seitenlinien des Stammes unterbrochen, dort tritt das farblose Parenchym bis an die Oberfläche hervor; bei den Baumfarnen dagegen treten an den Blattkissen Gruben auf, wo das Sclerenchym durch lockeres, pulveriges Gewebe ersetzt ist (Mohl).

Als eine vereinzelte, histologische Eigenthümlichkeit ist hier nebenbei zu erwähnen, dass bei Aspidium filix mas im Grundgewebe des Stammes nach Schacht gestielte, rundliche Drüsen vorkommen, die ich auch im grünen Parenchym der Blätter und an den Sporangienstielen derselben Pflanze (Fig. 266 *C*, *d*) aufgefunden habe.

Die Blattspreite besteht nur bei den Hymenophyllaceen aus einer einzigen Zellenschicht, ähnlich wie bei den Laubmoosen; bei allen anderen Farnen ist sie mehrschichtig, zwischen oberer und unterer Epidermis liegt ein schwammiges, chlorophyllreiches Parenchym, das Mesophyll, durchzogen von den Fibrovasalsträngen, welche die Nervatur des Blattes bilden. — Die Epidermis der Farnblätter ist durch ihren Chlorophyllgehalt und durch die schon in der Gewebelehre (I. Buch) hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten der Spaltöffnungen ausgezeichnet. — Der Verlauf der Nerven ist sehr verschieden: zuweilen verlaufen sie, unter spitzen Winkeln dichotomisch verzweigt, fächerähnlich von unten nach oben und seitwärts, ohne zu anastomosiren und ohne einen stärkeren Mittelnerv zu bilden; häufiger wird die ganzrandige Lamina oder eine Lacinie des gelappten, zertheilten oder gefiederten Blattes von einem deutlichen, wenn auch schwach her-

vorspringenden Medianus durchzogen, von welchem schwächere Stränge, die sich selbst wieder monopodial oder gabelig verzweigen, entspringen und zu den Seitenrändern hinlaufen; häufig anastomosiren die feineren Nerven ähnlich wie bei den meisten Dicotylenblättern, und theilen die Fläche in Areolen von characteristischem Aussehen.

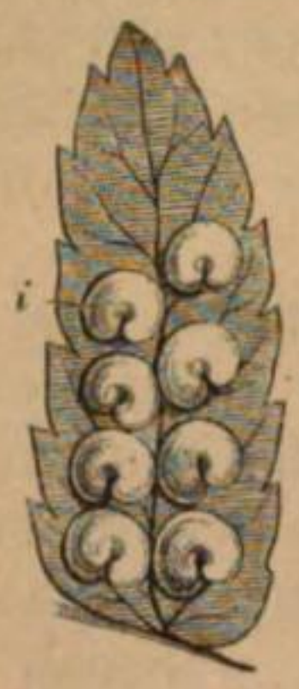


Fig. 265. Aspidium filix mas; Unterseite einer Lacinie der Lamina, acht Indusien zeigend (*i*); 2mal vergr.

Sehr mannigfaltig sind die Trichome der Farne gebildet; nicht nur an den Würzeln selbst, sondern auch an unterirdischen Stämmen und Blattstielbasen entstehen echte Wurzelhaare, einfache, ungegliederte Schläuche (Pteris aquilina, Hymenophyllaceen); an oberirdisch kriechenden Stämmen und ihren Blattstielen fallen die zahlreichen, meist bräunlich oder dunkelbraun gefärbten, bald absterbenden (rauschenden) flächenförmigen, vielzelligen Haare auf, die als Spreuhaare bezeichnet wurden, die Knospentheile oft ganz verhüllen und 1—6 Centim. Länge erreichen (Polypodium, Cibotium u. a.); auf der Lamina erscheinen zuweilen lange starke Borsten (Acrostichum crinitum), häufig feine, zarte Gliederhaare; endlich sind die Sporangien selbst Trichome.

Die Sporangien der Farne sind ihrer morphologischen Bedeutung nach Haargebilde der Blätter; sie entstehen aus Epidermiszellen und sind gestielte Kapseln, deren Wand im reifen Zustand aus einer Zellenschicht besteht; häufig ist eine quer oder schief oder längslaufende Zellreihe der Kapselwand eigenthümlich ausgebildet und wird

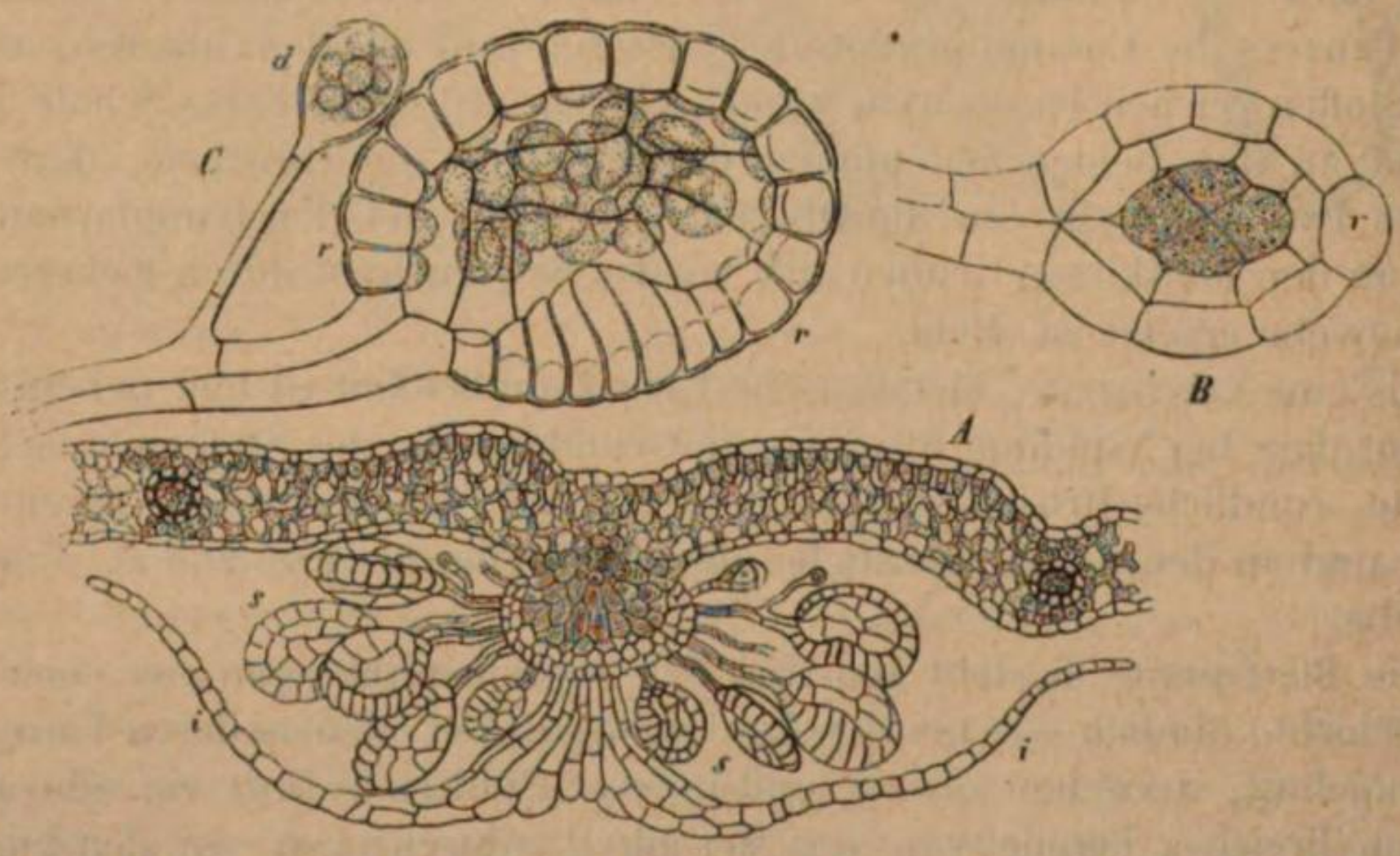


Fig. 266. Aspidium filix mas. — *A* Querschnitt des Blattes mit einem aus den Sporangien *s* und dem Indusium *i i* bestehenden Sorus; rechts und links im Mesophyll des Blattes je ein kleiner Fibrovasalstrang, dessen Gefässbündelscheide an den nach innen gekehrten Wänden die dunkelbraunen Verdickungen zeigt. — *B* junges Sporangium, der Ring desselben steht senkrecht auf der Papierebene, *r* seine oberste Zelle; im Inneren sind vier Zellen sichtbar, die aus der Theilung der Centralzelle entstanden sind. — *C* Seitenansicht eines fast reifen Sporangiums, *r r* der Ring, *d* die gestielte, dieser Art eigenthümliche Drüse; in der Kapsel scheinen die jungen, eben gebildeten Sporen durch.

dann als Ring bezeichnet, durch dessen Contraction bei der Austrocknung die Kapsel (rechtwinkelig zur Ebene des Ringes) aufreisst; oder es ist statt des Ringes eine scheitelständige oder seitliche Gruppe von Wandungszellen der Kapsel in ähnlicher Weise ausgebildet.

Die Sporangien sind gewöhnlich in Gruppen vereinigt, jede Gruppe wird als Sorus bezeichnet; der Sorus enthält entweder eine geringe, bestimmte Anzahl oder eine grosse, unbestimmte Zahl von Sporangien und zwischen diesen häufig noch zarte gegliederte Haare, die Paraphysen; häufig wird der ganze Sorus von einer Excrescenz der Epidermis, dem echten Indusium, bedeckt, in anderen Fällen besteht das unechte Indusium aus einem Auswuchs des Blattgewebes selbst und ist dann mehrschichtig, selbst Spaltöffnungen tragend, oder die Bedeckung des Sorus kommt einfach dadurch zu Stande, dass der Blattrand sich über ihn zurückschlägt oder einrollt; bei den Lygodien ist jedes einzelne Sporangium von einer taschenförmigen Wucherung des Blattgewebes, wie von einer Bractee verhüllt [1]). — Sori bilden sich gewöhnlich nicht auf allen Blättern der erwachsenen Pflanze, zuweilen wechseln Gruppen fertiler mit Gruppen steriler Blätter in regelmässiger Periodicität, wie bei Struthiopteris germanica; zuweilen sind die Sori in gleichartiger Weise über die ganze Lamina vertheilt, in anderen Fällen an bestimmte Abschnitte derselben gebunden. Die fertilen Blätter können den sterilen im Uebrigen gleich sein oder sich von diesen auffallend unterscheiden; Letzteres wird nicht selten dadurch bewirkt, dass die Entwickelung des Mesophylls zwischen und neben den fertilen Nerven ganz oder theilweise unterbleibt; das fertile Blatt oder der fertile Theil eines solchen erscheint dann wie eine mit Sporangien besetzte Aehre oder Rispe (Osmunda, Aneimia). — Gewöhnlich entstehen die Sporangien aus der Epidermis der Blattnerven und zwar auf der Unterseite der Lamina; bei den Acrostichaceen aber nehmen sie ihren Ursprung sowohl von den Nerven, wie von dem Mesophyll; sie bedecken bei Olfersia beide Blattflächen zu den Seiten der Mittelrippe oder nur die Unterseite, wie bei Acrostichum. —

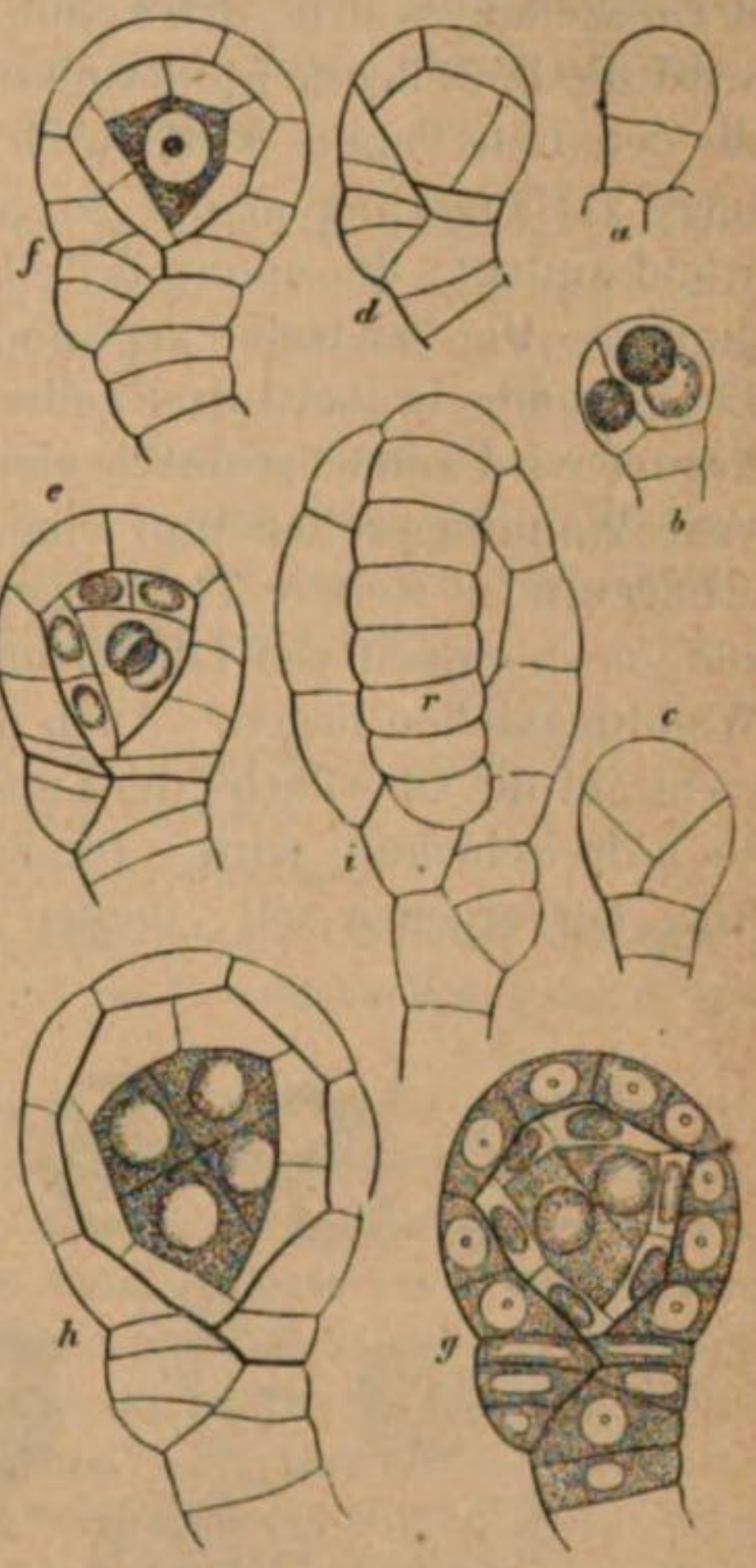


Fig. 267. Entwickelung des Sporangiums von Asplenium Trichomanes; Reihenfolge nach den Buchstaben *a* bis *i*. — Bei *i* ist *r* der Ring, die anderen Figuren sind im optischen Längsschnitt gesehen, ihr Ring würde senkrecht auf dem Papier stehen (Vergr. 550).

Wenn, wie gewöhnlich, die Nerven die alleinigen Träger der Sporangien sind, so können diese dem sterilen Nerven gleich sein, oder die fertilen Nerven erfahren an den Stellen, wo sie die Sori tragen, verschiedene Veränderungen, sie schwellen polsterartig an (bilden ein Receptaculum), oder sie treten über den Blattrand vor,

---

1) Obgleich die systematische Botanik diese Verhältnisse zur Charakteristik der Familien benutzt, ist doch die Morphologie derselben noch wenig bekannt; vor Allem wäre eine Entwickelungsgeschichte der aus verwachsenen Sporangien bestehenden Sori von Marattia, Kaulfussia, Danaea zu wünschen.

wie bei den Hymenophyllaceen. Der Sorus kann dem Ende eines Nerven aufsitzen, der dann nicht selten zwei Gabeläste treibt, in deren Winkel der Sorus sitzt, oder er tritt als dorsaler Sorus hinter dem Nervenende hervor, oder der Sorus läuft an der Seite des Nerven auf längere Strecken hin; zuweilen verlaufen die fertilen Nerven dicht neben dem Blattrande, in anderen Fällen neben der Mittelrippe der Lamina u. s. w.

Die Entwickelung des Sporangiums [1]) ist nur bei den Polypodiaceen genauer bekannt; es entsteht aus einem papillenförmigen Auswuchs einer der Epidermiszellen, welche den Keimboden des Sorus bilden. Vor der Sporangiumanlage wird die betreffende Epidermiszelle nach Rees erst noch einmal kreuzweis getheilt; die genannte Papille wird durch eine Querwand abgeschnitten, worauf nach weiterer Verlängerung in der so gebildeten Mutterzelle des Sporangiums eine Querwand auftritt; die untere Zelle liefert den Stiel, die obere die Kapsel des Sporangiums. Die Stielzelle verwandelt sich durch intercalare Quertheilungen und Längswände in meist drei Zellreihen; die ungefähr halbkugelige Mutterzelle der Kapsel wird zunächst durch vier successive, schiefe Theilungen in vier planconvexe Wandungszellen und eine tetraëdrische Innenzelle umgewandelt; in jenen erfolgen noch weitere Theilungen senkrecht zur Oberfläche, während die Innenzelle noch einmal vier tafelförmige Segmente bildet, welche parallel den äusseren Wandungszellen liegen. Auch diese inneren Wandungszellen theilen sich senkrecht auf die Oberfläche der Kapsel, deren Wandung also zweischichtig (nach Rees auch dreischichtig) wird. Die Zellen der äusseren Wandschicht, aus denen der Ring hervorgehen soll, theilen sich noch weiter durch auf der Oberfläche des Sporangiums und auf der Mittellinie des Ringes senkrechte, unter sich parallele Wände, bis die bestimmte Zellenzahl des Ringes erreicht ist; sie treten dann über die Oberfläche der Kapsel gewölbt hervor. Während nun ferner die tetraëdrische Centralzelle durch successive Zweitheilungen die Mutterzellen der Sporen bildet, werden die Zellen der inneren Wandschichten aufgelöst, der innere Raum des Sporangiums dadurch und durch das Flächenwachsthum der äusseren Wandschicht bedeutend erweitert, so dass der Complex der Mutterzellen (nach Rees sind es immer zwölf) ganz frei in der das Sporangium erfüllenden Flüssigkeit schwimmt (Fig. 266). Ueber die weiteren Einzelnheiten ist Rees' cit. Arbeit nachzusehen; die Abbildungen Fig. 266 und Fig. 267 waren bereits in Holz geschnitten, als seine ausführlicheren Untersuchungen erschienen und bestätigen seine Angaben in allen wesentlichen Puncten. Von Entstehung der Sporenmutterzellen durch freie Zellbildung, wie früher behauptet wurde, kann gar keine Rede sein. — Jede Mutterzelle (Fig. 268 *I*) ist bei Aspidium

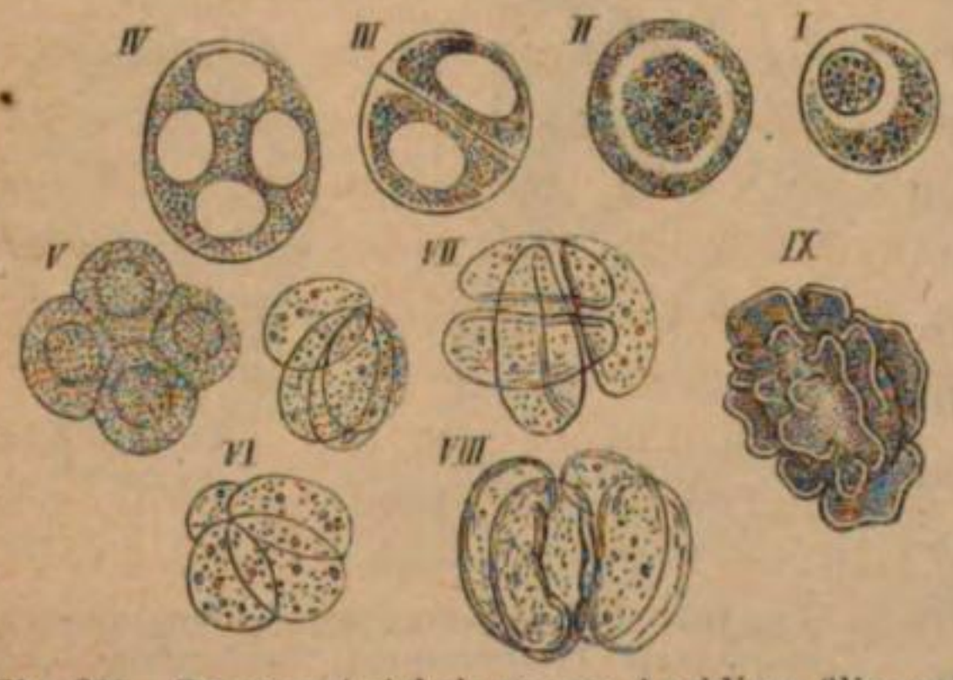


Fig. 268. Sporenentwickelung von Aspidium filix mas (550). Vergl. den Text.

1) In demselben Sorus findet man, wenn die ersten Sporangien reifen, alle Entwickelungsgrade der jüngeren daneben.

filix mas mit einem deutlichen Kern versehen, nach dessen Auflösung (*II*) zwei neue grosse, helle Kerne auftreten (*III*), zwischen denen zuweilen eine deutliche Trennungslinie zu sehen ist. Nach Auflösung dieser eine beginnende Zweitheilung andeutenden Kerne erscheinen vier neue kleinere Kerne (*IV*), worauf die Mutterzelle in vier Sporenzellen zerfällt (*V*), deren gegenseitige Lagerung, wie Fig. *VI*, *VII*, *VIII* zeigt, verschieden ist. Die Spore umkleidet sich nun mit ihrer Haut, die sich in ein aus Zellstoff bestehendes Endosporium und ein cuticularisirtes, braunes, mit Leisten versehenes Exosporium differenzirt (*IX*); der Inhalt der Spore bildet Chlorophyll. — Die Sporen vieler Polypodiaceen sind durch lange dauernde Keimfähigkeit, aber auch durch langsame Keimung ausgezeichnet, die der Hymenophyllaceen beginnen ihre Keimung oft schon in der Kapsel.

Die systematische Eintheilung der Farne, wie sie in den Handbüchern gewöhnlich gegeben wird, ist künstlich auf die Form des fertigen Sporangiums und Sorus gegründet; genauer bekannt sind nur die oben mehrfach genannten Gruppen, und es scheint gewiss, dass die Hymenophyllaceen die niedrigsten, mit den Muscineen am nächsten verwandten Formen enthalten; die verwandtschaftliche Verknüpfung der übrigen Familien mit dieser und unter einander ist unbekannt; wahrscheinlich bilden aber die Hymenophyllaceen den Ausgangspunct für zwei oder mehr Reihen von Familien. — Mettenius (Fil. horti bot. Lips.) unterscheidet folgende Familien, die ich in einer veränderten Reihenfolge aufführe:

1) Hymenophyllaceen.

2) Gleicheniaceen,
3) Schizaeceen,
4) Osmundaceen,
5) Marattiaceen,
6) Cyatheaceen,
7) Polypodiaceen.

Bei der nun folgenden Charakteristik der Familien, folge ich den Diagnosen von Mettenius, hebe aber zugleich einzelne Thatsachen hervor, die zur Vervollständigung der obigen morphologischen Angaben dienen mögen.

1) Hymenophyllaceen: Die Sporangien haben einen schiefen oder querliegenden, vollständigen Ring, springen daher mit einem Längsriss auf und entstehen auf einer über den Blattrand hinausragenden Verlängerung der fertilen Nerven (der Columella), welche von einem becherförmigen Indusium umgeben ist. — Diese Familie weicht in vielen Beziehungen von den übrigen Farnen ab und zeigt gleichzeitig mannigfache Aehnlichkeiten mit den Muscineen. — Der Inhalt der Sporen wird schon vor der Keimung in drei im Centrum zusammentreffende Zellen getheilt, oder es werden, wie bei manchen Trichomanesarten, an drei peripherischen Puncten kleine Zellen abgeschnitten, während eine grössere mittlere übrig bleibt. Die Zellen wachsen, das Exosporium sprengend, nach drei Richtungen hin in Keimschläuche aus, die an der Spitze sich verlängernd durch Querwände gegliedert werden, also Zellenfäden darstellen, von denen aber gewöhnlich nur einer sich kräftiger entwickelt, während die anderen bald haarähnlich abschliessen; bei Hymenophyllum Tunbridgense geht jener nicht selten alsbald am Ende in eine Zellfläche über, bei anderen aber bildet er ein vielfach verzweigtes, confervenähnliches Protonema, an welchem flächenförmige Prothallien von 2—6 Linien Länge und ½—1½ Linien Breite als seitliche Sprossungen auftreten. Jede Zelle des Fadens kann einem Zweige den Ursprung geben, der hinter der vorderen Querwand hervortretend, alsbald durch eine Querwand abgegrenzt wird; manche dieser Zweige wachsen gleich dem Mutterspross unbegrenzt fort, andere werden durch eine haarähnliche Bildung abgeschlossen, eine geringe Zahl bildet sich zu den genannten Flächengebilden um, der grösste Theil aber entwickelt sich zu Wurzelhaaren, hin und wieder kann die Anlage eines Fadenzweiges zu einem Antheridium oder selbst zu einem Archegonium werden. Am Scheitel der Flächengebilde entstehen bei Trichomanes incisum auf flaschenförmig ausgewachsenen Randzellen kugelige Zellen, die wahrscheinlich als Propagationsorgane zu deuten sind; nur die Randzellen der Flächenprothallien können zu Wurzelhaaren und neuen Protonema-

fäden aber auch zu neuen Flächensprossen auswachsen. — Die Wurzelhaare sind meist kurz, braunwandig, am Ende lappige Haftscheiben oder Zweigschläuche bildend. — Die Antheridien und Archegonien entstehen vorzugsweise an den Flächenprothallien und zwar aus deren Randzellen, für letztere wird ein mehrschichtiges Basalpolster angelegt. — Das Mesophyll der Blätter besteht meist aus einer einzigen Zellenschicht und ist dann selbstredend frei von Spaltöffnungen, die aber bei Loxosoma auf dem mehrschichtigen Blatt sich finden.— Der häufig kriechende Stamm ist meist sehr dünn und mit einem axilen Fibrovasalstrange versehen. — Echte Wurzeln treten nicht bei allen Arten auf; wo sie fehlen, ist der Stamm selbst mit Wurzelhaaren bekleidet; als wurzellos wurden von Mettenius eine grosse Zahl von Trichomanesarten erkannt, und in diesen Fällen nehmen die Verzweigungen des Stammes ein täuschend wurzelähnliches Aussehen an. Die Axen eilen der Entwickelung der Blätter weit voraus, gewöhnlich haben mehrere Internodien ihr Wachsthum völlig abgeschlossen, während die zugehörigen Blätter noch sehr klein sind, solche scheinbar (oder wirklich?) blattlose Sprossen verzweigen sich oft noch vielfach. — Auch die Gewebebildung dieser Familien zeigt viel Eigenthümliches, worüber Mettenius (Hymenophyllaceae l. c.) nachzusehen ist. — Das fertile, über den Blattrand hinausragende Ende der Blattnerven (die Columella) verlängert sich durch intercalares Wachsthum, und dem entsprechend werden die neu hinzukommenden Sporangien in basipetaler Folge erzeugt; sie sind schraubenlinig an der Columella angeordnet. — Die sitzenden (?) Sporangien sind biconvex, mit der einen Convexität der Columella angeheftet; der beide Convexitäten trennende Ring ist meist schräg und theilt den Umfang in ungleiche Hälften, er springt wulstartig hervor; bei Loxosoma sind die Sporangien birnförmig und deutlich gestielt. Paraphysen kommen nur bei manchen Hymenophyllumarten vor.

2) Die Gleicheniaceen haben sitzende Sporangien mit vollständigem, transversalem Ring, daher longitudinale Dehiscenz; die Sori sind dorsal, ohne Indusium, meist von wenigen, zuweilen nur von drei oder vier Sporangien gebildet. Die Innovation der Blattspreite wurde oben erwähnt. Blattstiel nicht articulirt.

3) Schizaeaceen: Die ei- oder birnförmigen Sporangien sind sitzend oder kurz gestielt; der Ring bildet eine scheitelständige, kappenähnliche Zone und geht rings um (ist vollständig); die Dehiscenz ist demnach longitudinal. Der Blattstiel aller Arten enthält nur einen Fibrovasalstrang. Bei den Ligodien ist der unbegrenzt fortwachsende Blattstiel windend, die primären Auszweigungen desselben sind begrenzt durch eine nicht aufgerollte (knospenähnliche) Spreite, die sich bei L. tenue zu einem unbegrenzt fortwachsenden Blattstiel umbilden kann; die beiden Blattfiedern am Grunde jedes primären Blattzweiges haben begrenzte, flächig ausgebreitete Lamina. Die fertilen Lacinien sind ährenförmig, sie tragen auf der Unterseite je zwei Reihen von Sporangien, deren jedes in einem taschenförmigen Auswuchs des Blattgewebes steckt. Hierher gehört auch Schizaea und Aneimia.

4) Osmundaceen: Sporangien kurz gestielt, unsymmetrisch rundlich, auf der einen Seite statt des Ringes mit einer eigenthümlich ausgebildeten Zellgruppe unter dem Scheitel; auf der anderen Seite longitudinal aufspringend. Bei Osmunda sind die fertilen Blätter oder Blattstiele contrahirt, d. h. ihr Mesophyll nicht entwickelt, bei Todea den sterilen ähnlich.

5) Marattiaceen: die Sori enthalten eine bestimmte Zahl von Sporangien, die keinen Ring besitzen; sie sind entweder frei und springen auf der Innenseite longitudinal auf (Angiopteris) oder unter sich verwachsen, einen mehrfächerigen Sorus bildend dessen Loculamente sich durch Poren (Kaulfussia, Danaea) oder durch einen Riss (Marattia) öffnen. Diese Familie enthält vorzugsweise mächtig entwickelte Arten, z. Th. mit dickem knolligem Stamm und sehr grossen Blättern. Angiopteris und Marattia haben an der Basis der articulirten Blattstiele mächtige Stipulae, welche das junge Blatt bedecken.

6) Cyatheaceen: die Sporangien haben einen vollständigen, schiefen, excentrischen Ring und transversale Dehiscenz: Indusien verschieden oder keines, Sorus häufig auf einem stark entwickelten Receptaculum. Blattstiel nicht articulirt, continuirlich in den Stamm

übergehend. Die Gattungen Cibotium, Balantium, Alsophila, Hemitelia, Cyathea enthalten Arten mit säulenförmigem Stamm, mit grossen, oft vielfach gefiederten Blättern.

7) Polypodiaceen: Sporangien mit einem verticalen (d. h. longitudinalen) unvollständigen Ring, daher quer aufspringend; dieses die artenreichste Familie der Farne. Mettenius unterscheidet folgende Unterabtheilungen:

a) Acrosticheen: der Sorus bedeckt Mesophyll und Nerven der Unterseite oder beider Seiten oder sitzt auf einem verdickten Receptaculum, welches am Nerven hinläuft; ohne Indusium. (Acrostichum, Polybotrya.)

b) Polypodieen: der Sorus occupirt entweder den Längsverlauf der Nerven oder besondere Anastomosen derselben oder den Rücken oder das verdickte Ende eines Nerven; der Sorus ist nackt, sehr selten mit seitlichem Indusium. (Polypodium, Adianthum, Pteris).

c) Asplenieen: Sorus einseitig am Lauf der Nerven, durch ein seitliches Indusium gedeckt, selten ohne Indusium; oder der Sorus überschreitet an der Spitze den Rücken der Nerven und wird von einem diesem entspringenden Indusium bedeckt, oder der Sorus occupirt eigenthümliche Anastomosen der Nerven und ist einseitig mit einem an der Nervenseite freien Indusium bedeckt; Blattstiel nicht articulirt. (Blechnum, Asplenium, Scolopendrium).

d) Aspidieen: der Sorus ist dorsal, mit Indusium, selten terminal und ohne Indusium. (Aspidium, Phegopteris).

e) Davallieen: Sorus terminal oder gabelständig, mit Indusium oder an einem intramarginalen anastomotischen Nervenbogen und mit einem am äusseren Rande freien becherförmigen Indusium bedeckt. (Davallia, Nephrolepis).

Classe 7.

Die Schachtelhalme [1]).

1) Geschlechtliche Generation, Prothallium. Die soeben gereiften Sporen der Equiseten (die ihre Keimfähigkeit nur wenige Tage behalten) zeigen, auf Wasser oder feuchten Boden gesäet, die ersten Vorbereitungen zur Keimung schon nach wenigen Stunden; im Verlauf einiger Tage entwickelt sich das Prothallium zu einem mehrzelligen Lappen, dessen weiteres Wachsthum indessen sehr langsam fortschreitet. — Die mit einem Zellkern und Chlorophyllkörnern versehene Spore vergrössert sich mit beginnender Keimung, wird birnförmig und theilt sich in zwei Zellen, deren eine kleinere fast nur farblosen Inhalt in sich aufnimmt und bald zu einem langen hyalinen Wurzelhaar auswächst (Fig. 269 *I*, *II*, *III w*), während die vordere grössere die sich durch Theilung mehrenden

---

1) G. W. Bischoff: Die kryptogamischen Gewächse (Nürnberg 1828). — W. Hofmeister: Vergl. Unters. (1851). — Derselbe: Ueber die Keimung der Equiseten (Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1855. IV, 168). — Derselbe: Ueber Sporenentwickelung der Equiseten (Jahrb. f. wiss. Bot. III, p. 283). — Thuret (in Ann. des sciences nat. 1851. XVI, 31). — Sanio: Ueber Epidermis und Spaltöffn. der Equis. (Linnaea Bd. 29, Hft 4). — C. Cramer: Längenwachsthum und Gewebebildung bei Equ. arvense und sylvaticum (Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer. III. 1855). — Duval-Jouve: Histoire naturelle des Equisetum (Paris 1864). — H. Schacht: Die Spermatozoiden im Pflanzenreich (Braunschweig 1864). — Max Rees: Entwickelungsgeschichte der Stammspitze von Equis. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. VI, 209). — Milde: Monographia equisetorum in Nova acta Acad. Leop. Carolinae. XXXV. 1867. Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln (Beitr. zur wissensch. Bot. von Nägeli. Heft IV. München 1867). — Pfitzer: über die Schutzscheide (Jahrb. VI. 297).

Chlorophyllkörner der Spore in sich aufnimmt und unter weiteren Theilungen den an der Spitze fortwachsenden, sich bald verzweigenden ersten Prothalliumlappen erzeugt (*III—VI*). Die Zellenvermehrung ist dabei eine anscheinend sehr unregelmässige; schon die ersten Theilungen sind verschieden: bald ist die erste Wand in der chlorophyllhaltigen primären Scheitelzelle wenig geneigt gegen die Längsaxe des Pflänzchens (bei E. Telmateja zuweilen dichotomirend); in anderen Fällen dagegen wächst diese Zelle in einen längeren Schlauch aus, dessen Scheiteltheil durch eine Querwand abgeschnitten wird (zuweilen bei L. arvense). Das fernere Wachsthum wird durch eine oder mehrere Scheitelzellen vermittelt, die sich durch Querwände theilen, während in den Segmenten Längswände in schwer erkennbarer Ordnung auftreten; durch Ausstülpung seitlicher Zellen werden Verzweigungen angelegt, die dann in ähnlicher Weise fortwachsen; dabei findet beständige Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung in den sich vermehrenden Zellen statt. Die jungen Prothallien sind bei E. Telmateja gewöhnlich schmal, bandartig, aus einer Zellschicht gebildet. Die älteren Prothallien sind bei anderen Arten und wohl auch bei jener unregelmässig lappig verzweigt, einer der Lappen gewinnt eher oder später die Oberhand, wird dicker, fleischig mehrschichtig und treibt auf seiner Unterseite Wurzelhaare.

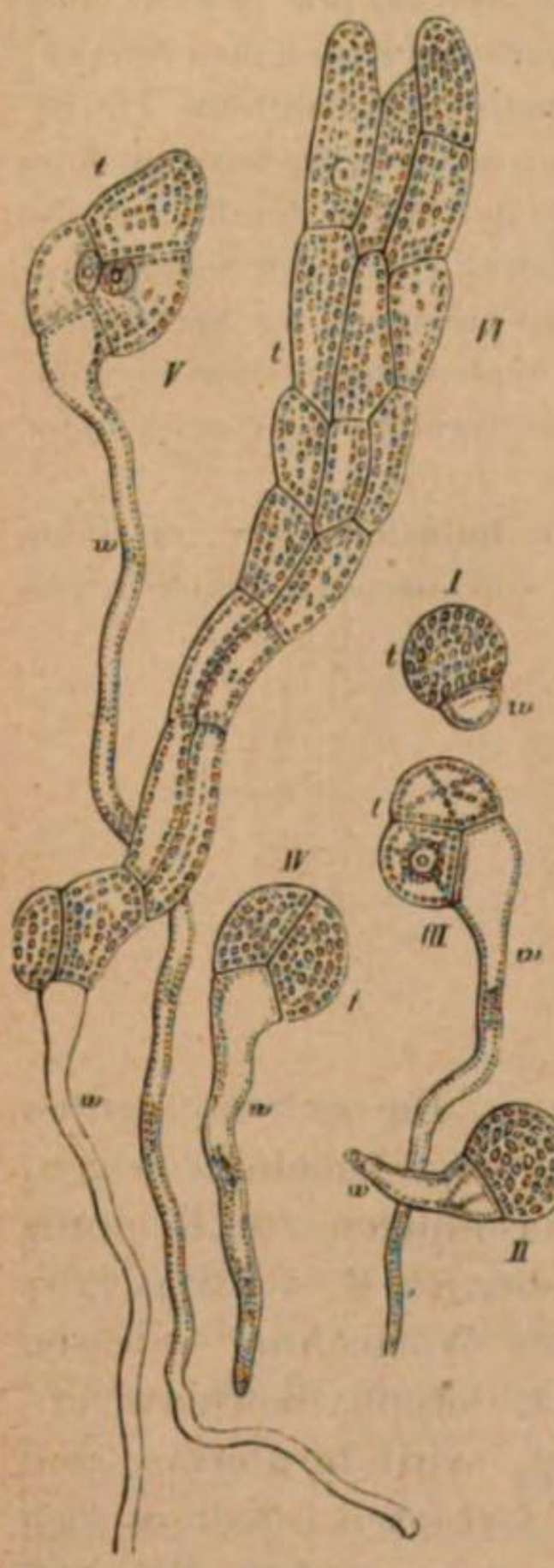


Fig. 269. Erste Entwickelungsstadien des Prothalliums von Equisetum Telmateja; *w* überall das erste Wurzelhaar, *t* die Anlage des Thallus; Entwickelungsfolge nach den Nummern *I—VI*. (Vergr. ungef. 200).

Die Prothallien der Equiseten sind vorwiegend diöcisch; die männlichen bleiben kleiner und erreichen einige Millimeter Länge, nur an spät erscheinenden Sprossen bilden sie in Ausnahmefällen Archegonien (Hofmeister); die weiblichen werden viel grösser (bis $^1/_2$ Zoll); Hofmeister vergleicht sie mit dem Thallus von Anthoceros punctatus, Duval-Jouve mit einem krausen Endivienblatt. Nach dem letztgenannten Autor erscheinen die Antheridien etwa fünf Wochen nach der Keimung, die Archegonien weit später. Diese Angaben beziehen sich vorzugsweise auf E. arvense, limosum, palustre, nach Duval-Jouve sind die Prothallien von E. Telmateja und sylvaticum breiter und weniger verzweigt, die von ramosissimum und variegatum mehr schmächtig und verlängert.

Die Antheridien entstehen am Ende oder am Rand der grösseren Lappen des männlichen Prothalliums. Die Scheitelzellen der Hüllschicht des Antheridiums enthalten wenig oder kein Chlorophyll, sie weichen (ähnlich wie bei den Lebermoosen) bei Wasserzutritt aus einander, um die noch in Bläschen eingeschlossenen Spermatozoiden, deren Zahl 100—150 ist, zu entlassen. Von den zwei bis drei Windungen des Spermatozoids, welches hier grösser ist, als bei anderen Krypto-

gamen, trägt die hintere dickere einen Anhang auf der Innenseite, den Hofmeister als undulirende Flosse, Schacht als dünnwandige Protoplasmablase bezeichnet, in welcher Stärkekörnchen und Saft enthalten sind (vergl. die Farne und Lycopodiaceen).

Die Archegonien entstehen aus der Vermehrung einzelner Zellen des Vorderrandes der dickfleischigen Lappen des weiblichen Prothalliums; indem der Thallus unter ihnen fortwächst, kommen sie, ähnlich wie bei Pellia, auf seine Oberseite zu stehen. Die Mutterzelle der Archegonien wird nach beträchtlicher

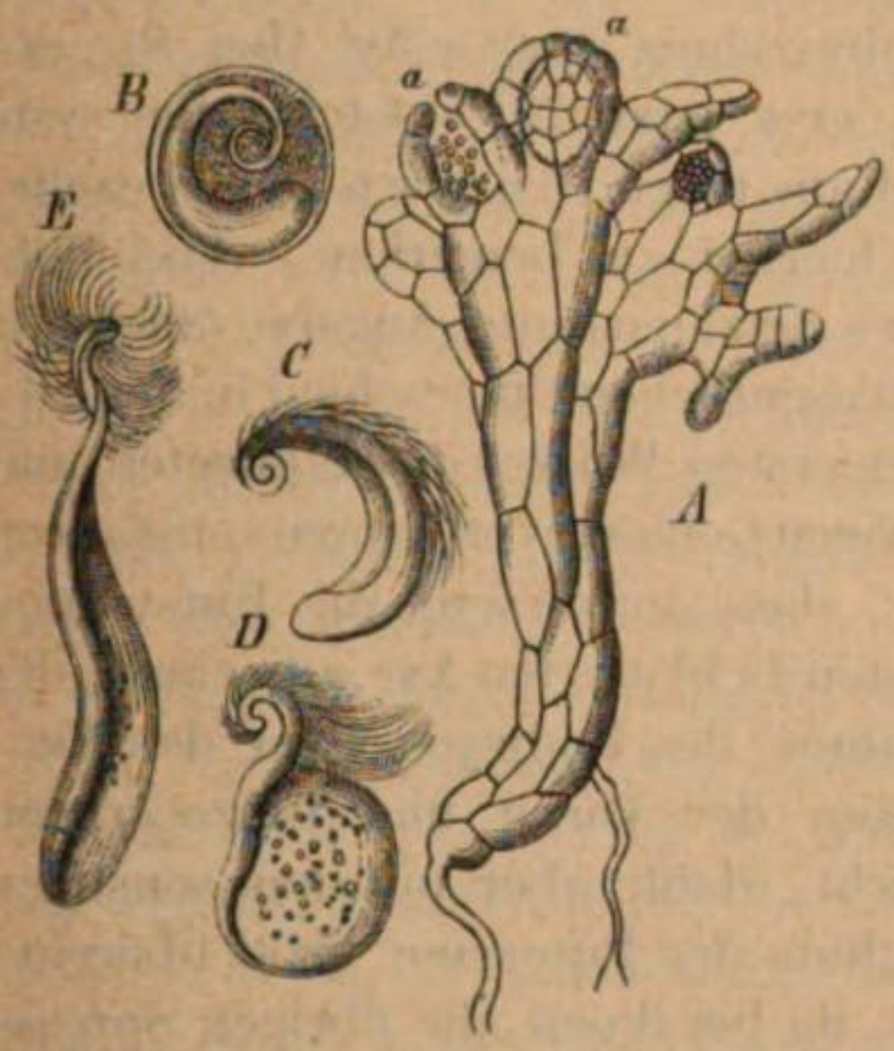


Fig. 270. *A* männliches Prothallium mit den ersten Antheridien *a* von Equisetum arvense nach Hofmeister (200); *B—E* Spermatozoiden von Equisetum Telmateja nach Schacht.

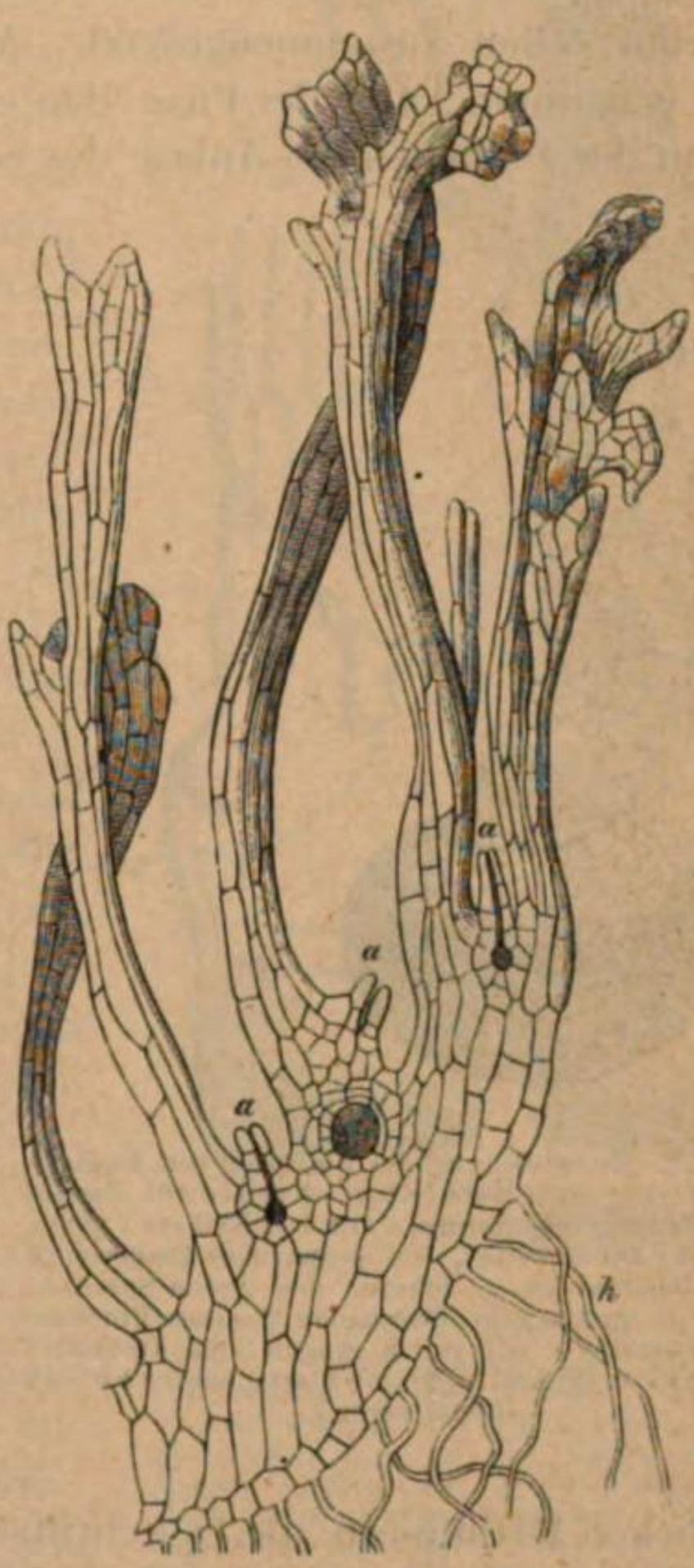


Fig. 271. Senkrecht durchschnittener Lappen eines starken weiblichen Prothalliums von Equisetums arvense nach Hofmeister; bei *a a a* zwei fehlgeschlagene und ein befruchtetes Archegonium; *h* Wurzelhaare (Vergr. ungefähr 60).

Auswölbung durch eine der Thallusfläche parallel laufende Wand getheilt; die untere beider Tochterzellen, dem Gewebe völlig eingesenkt, wird zur Centralzelle, aus der äusseren bildet sich der Hals, der später aus vier parallelen Zellreihen besteht. Die oberen vier Zellen werden sehr lang, die mittleren vier bleiben kürzer, die vier unteren strecken sich kaum und tragen gleich den die Centralzelle umgebenden Zellen des Thallus durch ihre Vermehrung zur Bildung der ein- bis zweischichtigen Bauchwand des Archegoniums bei. In der Centralzelle entsteht das Ei. Die vier oberen langen Halszellen biegen sich, wenn der Halscanal ent-

steht, halbkreisförmig radial nach aussen, einem vierarmigen Anker ähnlich [1]). — Unmittelbar nach der Befruchtung schliesst sich der Halscanal, die Eizelle, deren Kern verschwindet, vergrössert sich, die Zellen der sie umgebenden Bauchwand des Archegoniums beginnen sich lebhaft zu vermehren.

2) Entwickelung der sporenbildenden Generation, des Schachtelhalms. Die Bildung des Embryos aus der Eizelle erfolgt durch Theilungen, deren erste zur Axe des Archegoniums geneigt ist, worauf in jeder der beiden Zellen nach Hofmeister eine der ersten Wand senkrecht aufgesetzte Theilungswand folgt; der Embryo erscheint aus vier wie Kugelquadranten gelagerten Zellen zusammengesetzt. Aus dem unteren Quadranten entsteht nach dem genannten Autor der Fuss (den er auch hier als primäre Axe bezeichnet), aus einem der seitlichen die Anlage des ersten Sprosses, der sich bald aufrichtet und einen Ringwulst als erste Blattanlage, die dann dreizähnig auswächst (bei *B*), erzeugt; erst jetzt (?) entsteht die erste Wurzel aus einer inneren Gewebezelle. Es ist hierbei zu bemerken, dass Hofmeister's letztgenannte Angabe einerseits einen wesentlichen Unterschied in der Anlage der ersten Wurzel der Equiseten und der übrigen Gefässkryptogamen constatiren würde, dass andrerseits die Entstehung der ersten beblätterten Axe aus einem der Quadranten des Embryos zwar den Verhältnissen der Farne und Rhizocarpeen entspricht, dafür aber mit dem sonstigen Wachsthum der Equiseten nicht übereinstimmt, da bei ihnen alle übrigen Sprosse aus inneren Gewebezellen hervorgehen. Dem gegenüber behauptet Duval-Jouve in der That, dass die erste blättertragende Axe im Innern des bereits vielzelligen Embryos seitlich angelegt wird, so dass also auch der erste Spross der Equiseten endogener Bildung wäre. Bei den unerklärlichen Irrthümern dieses Schriftstellers bezüglich des Scheitelwachsthums ist allerdings auf seine Aussage Hofmeister'n gegenüber wenig Werth zu legen; die Frage ist aber jedenfalls neuer Untersuchungen werth.

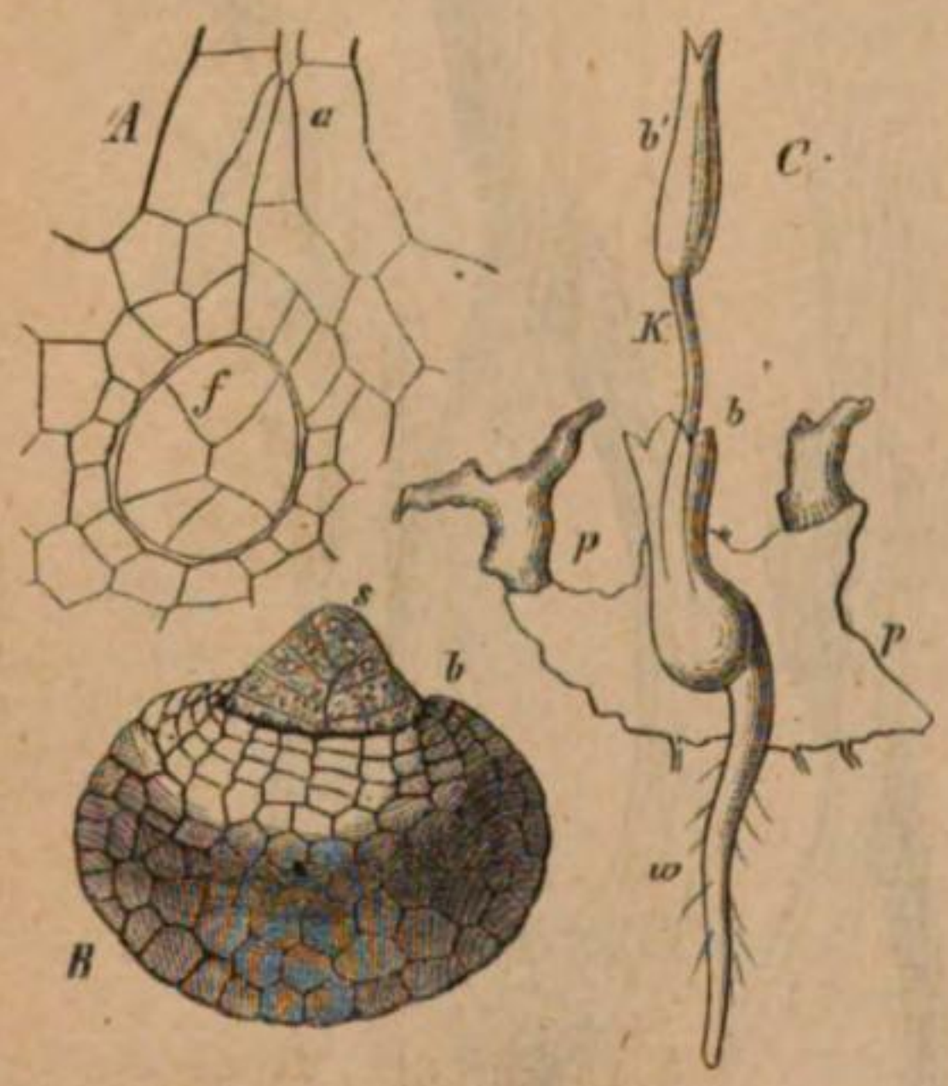


Fig. 272. Entwickelung des Embryos von Equisetum arvense nach Hofmeister; *A* senkrecht durchschnittenes Archegonium *a* mit dem Embryo *f* (200); *B* weiter entwickelter, frei präparirter Embryo; *b* erste Blattanlage, *s* Scheitel des ersten Sprosses (200); *C* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappens *p p* mit einem jungen Schachtelhalm, dessen erste Wurzel *w*, dessen Blattscheiden *b b* sind (10mal vergr.).

Der erste, Blätter tragende Spross wächst aufwärts und bildet 10—15 Internodien mit dreizähnigen Scheidenblättern; bald erzeugt er an seiner Basis einen neuen stärkeren Spross mit vierzähnigen Scheiden (E. arvense, pratense, variegatum; Hofmeister), der seinerseits neuen Sprossgenerationen den Ursprung giebt, die immer dickere Stengel und zahlreichere Scheidenzähne entwickeln; zuweilen

---

1) Neuere Beobachtungen nach den bei den Farnen und Rhizocarpeen gewonnenen Gesichtspunkten fehlen; nach der Analogie darf man auch hier die Bildung einer »Canalzelle« und was damit zusammenhängt, vermuthen.

schon der dritte oder einer der folgenden Sprosse dringt abwärts in den Boden ein, um das erste perennirende Rhizom zu bilden, welches nun seinerseits von Jahr zu Jahr neue unterirdische Rhizome und aufstrebende Laubsprosse erzeugt.

Um das Verständniss des Wachsthums des Stammes und der Blätter zu erleichtern, ist es nöthig, zuvor einen Blick auf ihre Architectur im fertigen Zustand zu werfen. Jeder Equisetenspross besteht aus einer Reihe meist hohler, an ihrer Basis durch eine dünne Querwand geschlossener Axenglieder (Internodien), deren jedes oben in eine das nächste Internodium umfassende Blattscheide übergeht, die ihrerseits am oberen Rande in drei, vier, meist mehr Zipfel sich spaltet; aus jedem Scheidenzipfel läuft ein Fibrovasalstrang in das Internodium hinab, geradlinig bis zum nächstälteren Knoten, parallel mit den übrigen Strängen desselben Internodiums; am unteren Ende spaltet sich jeder Strang in zwei kurze, divergirende Schenkel, durch welche er sich mit den zwei benachbarten Strängen des nächst unteren Internodiums, da wo sie aus ihren Scheidenzipfeln in dieses hinabsteigen, verbindet; die Stammglieder und ihre Quirle (Blattscheiden) alterniren nämlich, und da in jedem Glied die Anordnung der Stränge, Blattzipfel, vorspringenden Längsleisten und Thäler (Rillen) genau regelmässig im Querschnitt sich wiederholt, so treffen immer die Bildungen eines Gliedes in die Zwischenräume der homologen Bildungen des nächst oberen und nächst unteren Gliedes. Zeigt das Internodium auf seiner Oberfläche vorspringende Längsleisten, so läuft je eine solche aus der Spitze jedes Blattzipfels, parallel mit den anderen, bis zur Basis des Internodiums hinab; zwischen je zwei Blattzipfeln beginnt eine Rille oder Rinne, die sich ebenfalls bis zur Basis des Internodiums fortsetzt. Die vorspringenden Leisten liegen auf denselben Radien, wie die Fibrovasalstränge, deren jeder einen Luftcanal (wesentliche Lacune) enthält, die Thäler oder Rinnen liegen auf denselben Radien mit den Lacunen des Rindengewebes (die zuweilen fehlen) und alterniren mit den Fibrovasalsträngen. — Die Zweige und Wurzeln entspringen ausschliesslich innerhalb der Basis der Blattscheide. Wie diese ein Quirl ist, so sind auch Zweige und Wurzeln in Quirlen geordnet. Die Zweige sind sämmtlich endogener Entstehung, sie entspringen im Innern des Basalgewebes der Blattscheide, auf einem Radius des Stammes, der zwischen die Fibrovasalstränge, also auch zwischen die Blattzipfel der Scheide trifft; unter jeder Zweig-

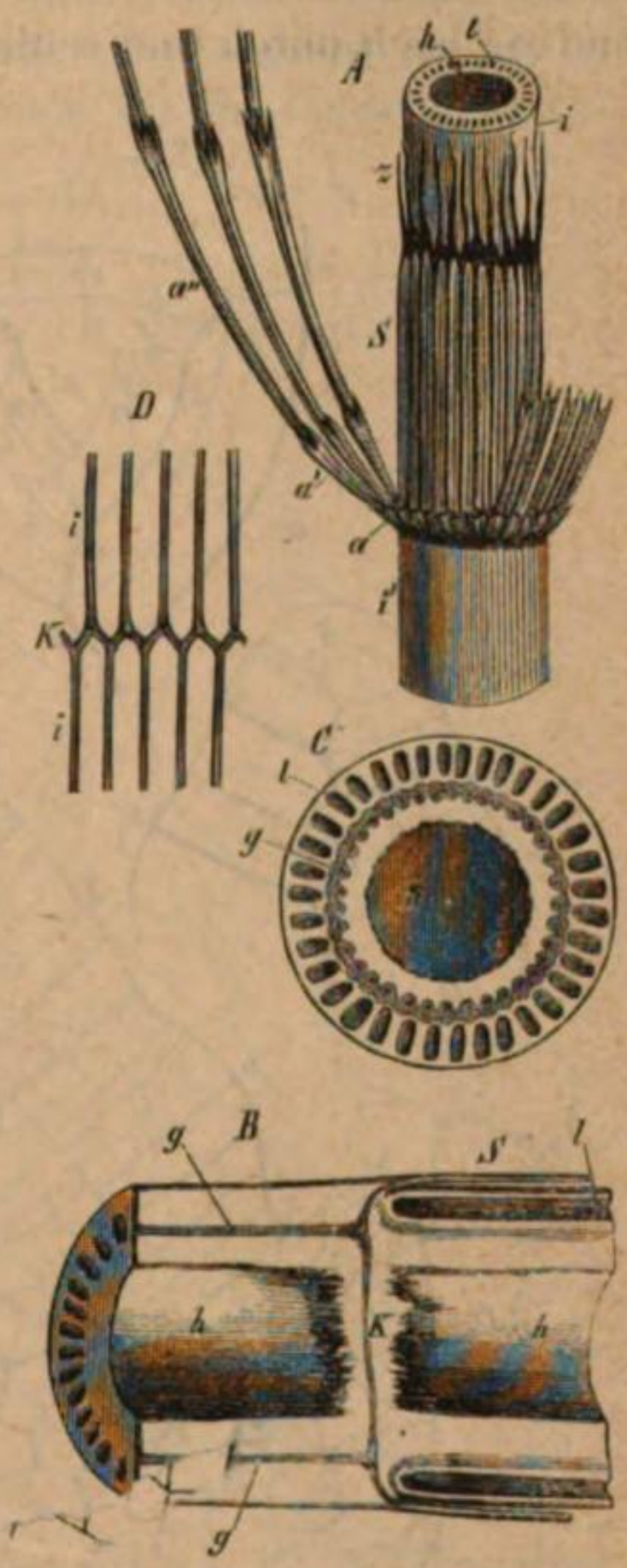


Fig. 260. Equisetum Telmateja: *A* Stück eines aufrechten Stammes in nat. Gr. *i*, *i'* Internodien; *h* Centralhöhle derselben, *l* Lacunen der Rinde; *S* Blattscheide, *z* deren Gipfel; *a*, *a'*, *a''* die unteren Glieder dünner Laubsprosse. — *B* Längsschnitt eines Rhizoms etwa 2mal vergr.; *k* Querwand zwischen den Höhlungen *h h*, *g* Fibrovasalstränge, *l* Rindenlacunen, *S* Blattscheide. — *C* Querschnitt eines Rhizoms, etwa 2mal vergr.; *g* und *l* wie vorhin. — *D* Fibrovasalstrangverbindungen *k* eines oberen und eines unteren Internodiums *i*, *i'*, bei *K* der Knoten.

knospe kann eine Wurzel entstehen; beide durchbrechen die Blattscheide an ihrer Basis. — In diesen Verhältnissen stimmen alle Stammglieder überein, sie mögen als unterirdische Rhizome, als Knollen, als aufstrebende Stengel, als Laubzweige oder als Sporangienträger entwickelt sein.

Das von zahlreichen jüngeren Blattscheiden umhüllte Stammende gipfelt in einer grossen Scheitelzelle, deren obere Wandung kugelig gewölbt ist, während sie nach unten und seitlich von drei fast planen Wänden begrenzt wird; die

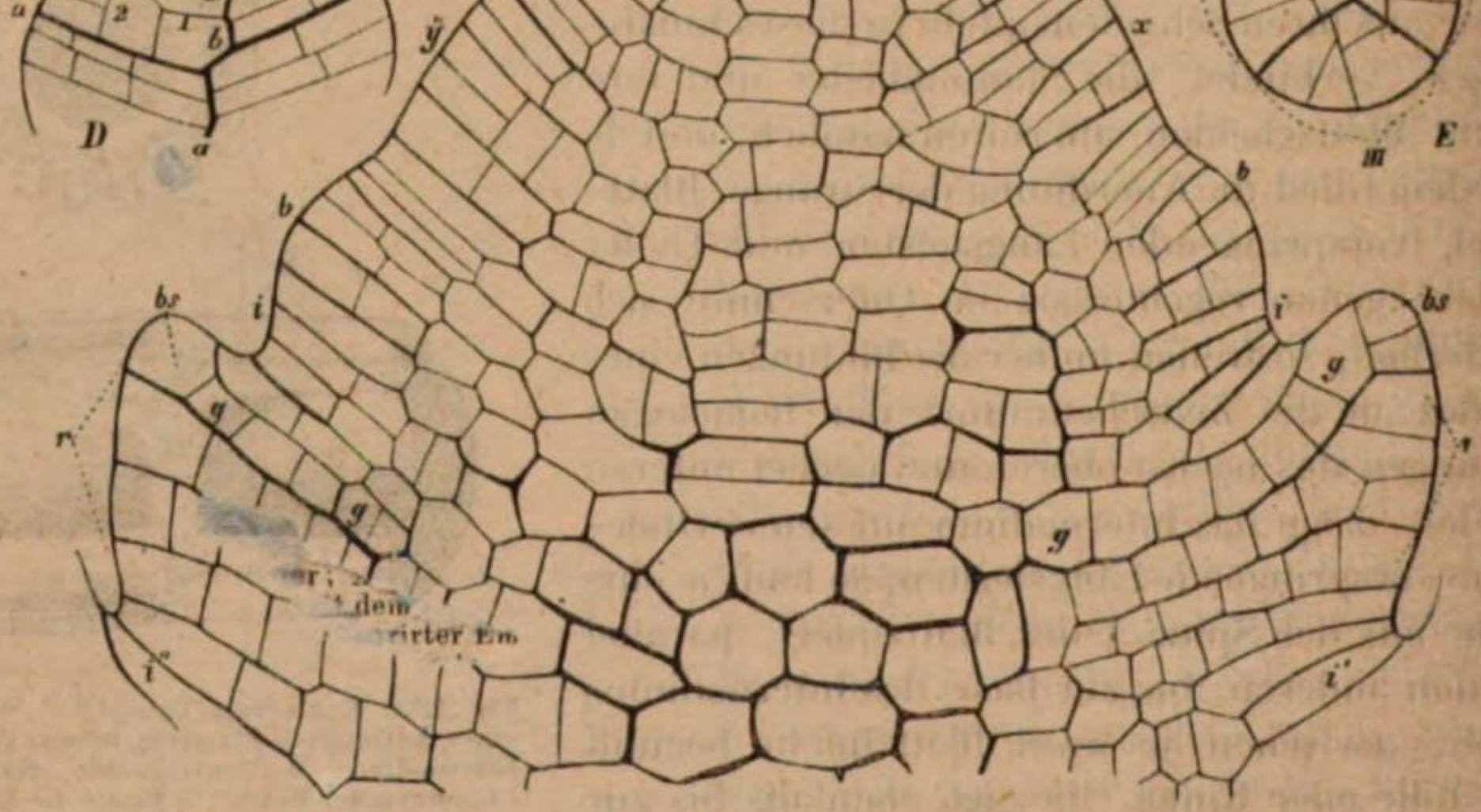


Fig. 273. *A* Längsschnitt des Stammendes einer unterirdischen Knospe von Equisetum Telmateja: *S* Scheitelzelle; *x y* erste Andeutung eines Ringwalles zur Blattbildung, *b b* ein älterer solcher; *bs bs* die Scheitelzellen eines schon stark hervorgetretenen Blattwulstes; *r r* Anlage des Rindengewebes der Internodien, *g g* Zellreihen, aus denen das Blattgewebe und dessen Fibrovasalstrang hervorgeht; *i i* die unteren Zellschichten der Segmente, die sich an der Blattbildung nicht betheiligen (nach der Natur). — *B* Horizontalprojection der Scheitelansicht eines Stammendes von Equisetum Telmateja; *s* Scheitelzelle, *I—V* die successiven Segmente, die älteren weiter getheilt. — *C*, *D*, *E* nach Cramer; *C* Horizontalprojection der Scheitelansicht von Equisetum arvense; *D* optischer Längsschnitt eines sehr schmächtigen Stammendes; *E* Querschnitt des Stammendes nach dem Auftreten der Sextantenwände und ersten Tangentialwände. Die römischen Ziffern bezeichnen die Segmente, die arabischen die in ihnen auftretenden Wände ihrer Reihenfolge nach; die Buchstaben die Hauptwände der Segmente.

Scheitelzelle hat somit die Form einer dreiseitigen umgekehrten Pyramide, deren aufwärts gekehrte Basalfläche ein beinahe gleichseitiges sphärisches Dreieck ist. Die Segmente werden durch Wände abgeschnitten, welche den schiefen Seiten der Scheitelzelle, d. h. den jüngsten Hauptwänden der Segmente parallel sind; die schraubenlinig nach $^1/_3$ geordneten Segmente liegen zugleich in drei graden Reihen. — Jedes Segment hat die Form einer dreiseitigen Tafel mit einer oberen

und unteren dreiseitigen Hauptwand, einer rechts und einer links liegenden vierseitigen Seitenwand und einer äusseren gekrümmten vierseitigen Wand. Jedes Segment theilt sich, wie Cramer und Rees gezeigt haben und ich bestätigt fand, zunächst durch eine den Hauptwänden parallele Wand (Halbirungswand) in zwei gleiche auf einander liegende Tafeln von der halben Höhe des Segments; dann wird im regelmässigsten Falle jede Segmenthälfte durch eine beinahe radiale, senkrechte Wand (Sextantenwand) nochmals halbirt; das Segment besteht nun aus vier Zellen, von denen zwei übereinander liegende bis ins Centrum reichen, die zwei anderen nicht, weil die Sextantenwand nicht eigentlich radial steht, sondern im Innern an eine der Seitenwände des Segmentes (an die anodische Wand) sich ansetzt (Fig. 273, *E*). In den vier Zellen jedes Segmentes folgen nun noch ohne strenge Regel Theilungen parallel den Haupt- und Seitenwänden, und bald treten auch tangentiale Theilungen ein, wodurch das Segment in Innen- und Aussenzellen zerfällt, in denen nun weitere Theilungen erfolgen; jene liefern das Mark, welches bei der Streckung des Stammes bis auf die Querwand an der Basis jedes Internodiums bald zerstört wird, diese erzeugen die Blätter und das gesammte Gewebe der hohlen Internodien. — Die Segmente sind, wie erwähnt, ihrer Anlage nach in einer Schraubenlinie nach $^1/_3$ geordnet, und da jedes Segment ohne Ausnahme (wie bei den Moosen) ein Blatt oder doch einen Theil einer Blattscheide erzeugt, so müssten auch die Blätter der Equiseten einer den Stamm umlaufenden Schraubenlinie eingefügt sein; das ist nun in der That zuweilen so bei abnormem Wachsthum; bei normalem Wuchs aber findet schon frühzeitig eine kleine Verschiebung statt, der Art, dass immer drei Segmente, welche einen Umlauf bilden, sich zu einer Querscheibe des Stammes anordnen, wobei ihre Aussenflächen eine Ringzone darstellen; nach Rees, der dies Verhalten entdeckt hat, werden die drei Segmente eines Umlaufs rasch hinter einander gebildet, während zwischen dem letzten Segment des vorhergehenden und dem ersten des folgenden Umlaufs eine längere Zeit vergeht. So entsteht also durch verschiedenes Wachs-

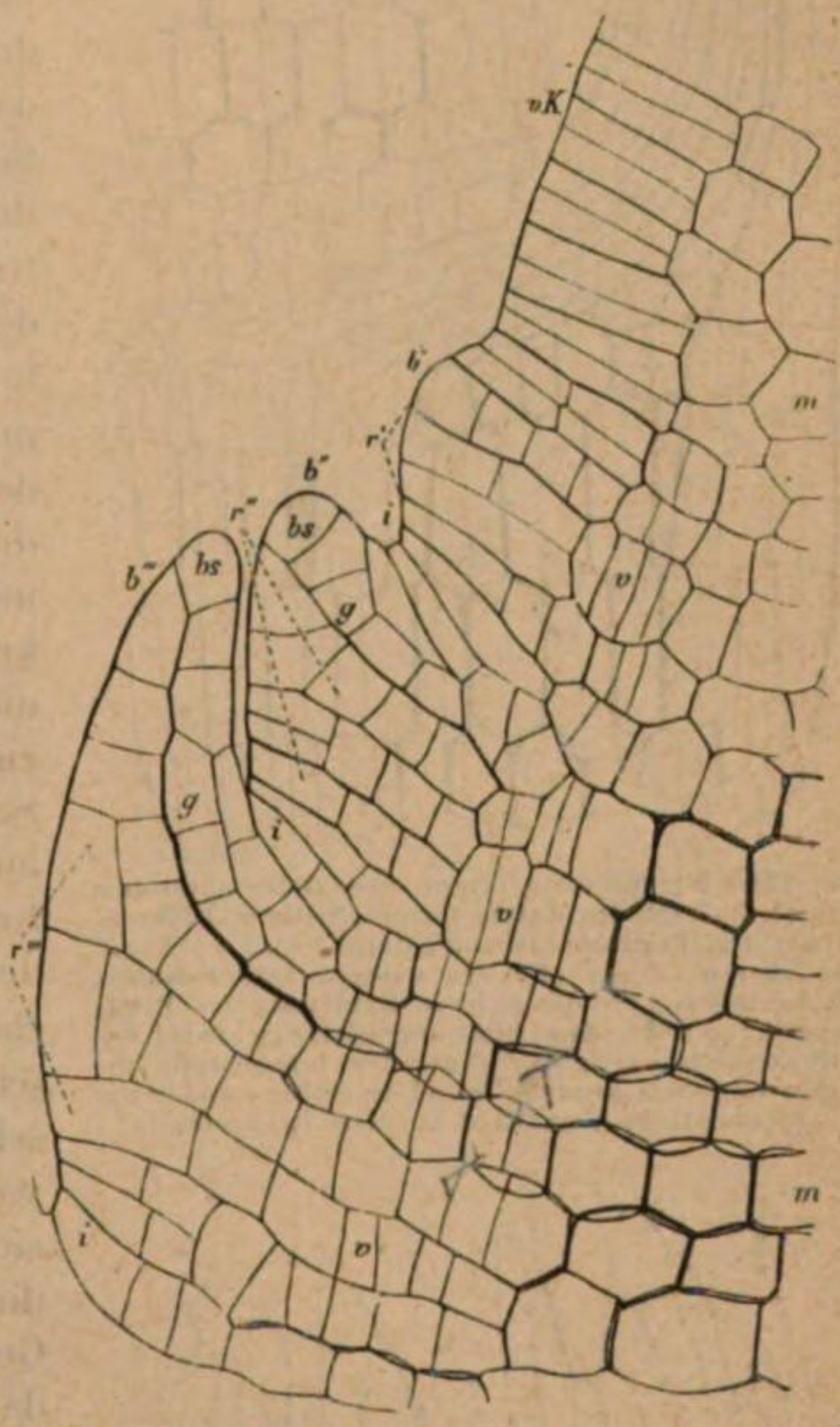


Fig. 274. Equisetum Telmateja, linke Hälfte eines radialen Längsschnittes unterhalb des Scheitels einer unterirdischen Knospe (im September); *vk* unterer Theil des Vegetationskegels; *b'*, *b''*, *b'''* Blätter, *bs* deren Scheitelzellen; *r'*, *r''*, *r'''* Rindengewebe der entsprechenden Internodien; *m*, *m* Mark; *v v v* Verdickungsring; *g g* Zellschicht, aus welcher der Fibrovasalstrang des Blattzipfels entsteht.

thum der Segmente in der Längsrichtung aus jedem Umlauf der Wendeltreppe, welche durch die Segmente dargestellt wird, die Anlage eines Quirls, der somit streng genommen ein unechter, weil durch nachträgliche Verschiebung entstandener Quirl ist. — Jeder Segmentquirl bildet nun eine Blattscheide und das darunter liegende Internodium des Stammes. — Während der Anordnung dreier Segmente in eine Querscheibe finden die oben erwähnten Theilungen in ihnen statt, wobei jedes Segment in einen vier- bis sechsschichtigen Zellkörper übergeht. Sobald ihr Umfang eine Querzone bildet, beginnt die Entwickelung der Blattanlage durch das Wachsthum der Aussenzellen der Segmente; sie bilden einen Ringwall; eine der oberen Zellschichten des Segments tritt am stärksten nach aussen vor, bildet den Scheitel (die kreisförmige Scheitellinie) des Walles (*b s* in Fig. 273, 274, *b*) und ihre am meisten nach aussen liegenden Zellen (Scheitelzellen) theilen sich durch abwechselnd der Stammaxe zu- und abgeneigte Wände, während die kreisförmige Scheitellinie sich immer mehr erhebt und so der Ringwall selbst zu einer das Stammende umhüllenden Scheide wird. Dieselbe Zellschicht, deren äusserste Zellen die Scheitellinie des Ringwalles darstellen, bildet im Innern der Scheide ein Theilungsgewebe, in welchem die Fibrovasalstränge der Blattscheide entstehen. Die unteren Zellschichten des Segmentquirls wachsen nur wenig nach aussen und oben, theilen sich durch senkrechte, später lebhaft durch Querwände und liefern so das Gewebe des Internodiums, welches in das Blattgewebe continuirlich übergeht; eine innerhalb liegende senkrechte (hohlcylindrische) Schicht dieses Gewebes (Fig. 274 *v v*) zeichnet sich durch zahlreiche Längstheilungen aus, sie bildet einen Meristemring (oder Verdickungsring im Sinne Sanio's), in welchem die senkrecht absteigenden Fibrovasalstränge des Internodiums angelegt werden; die letzteren bilden die Verlängerungen der Stränge der Blattzipfel, mit denen sie wie Fig. 275 *g*, *g'* zeigt, in einem stumpfen Winkel zusammentreffen und dann bogenförmig zur Bildung gemeinsamer Stränge verschmelzen. Die ausserhalb dieses die Stränge erzeugenden Meristemringes liegenden Zellschichten erzeugen die Rinde des Internodiums, zwischen ihren Zellen treten bald luftführende Interstitien auf. — Auf

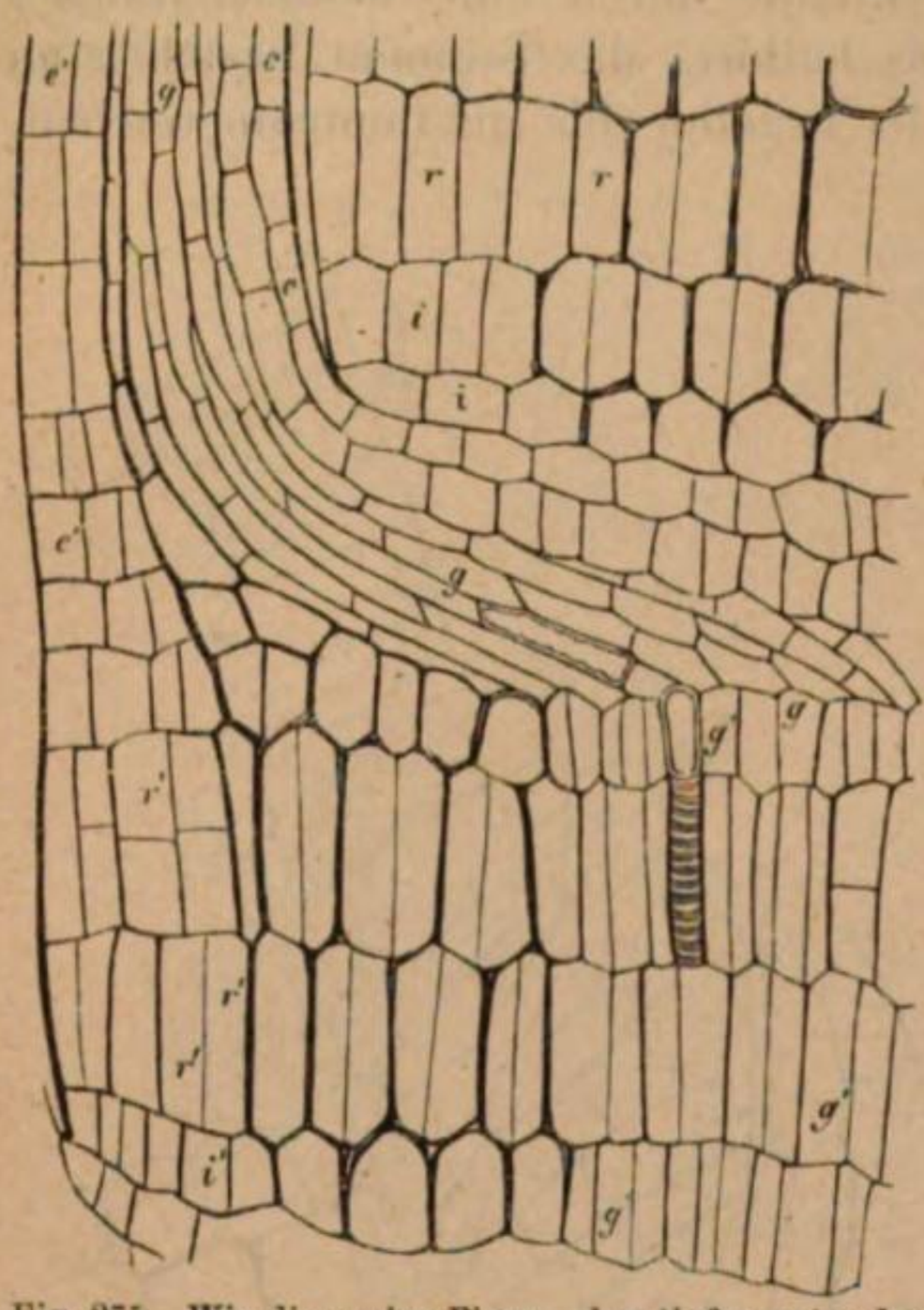


Fig. 275. Wie die vorige Figur, aber tiefer unter dem Scheitel; zeigt die weiter fortgeschrittene Differenzirung von Blattscheide und Internodium; *r r* Rinde des oberen, *r' r' r'* die des unteren Internodiums; *e e* die innere, *e' e'* die äussere Epidermis der Blattscheide; *g g* der dem Blatt angehörige Schenkel des Fibrovasalstranges, *g' g' g'* der dem Internodium angehörende absteigende Schenkel desselben; wo sie zusammentreffen, entsteht das erste Ringgefäss.

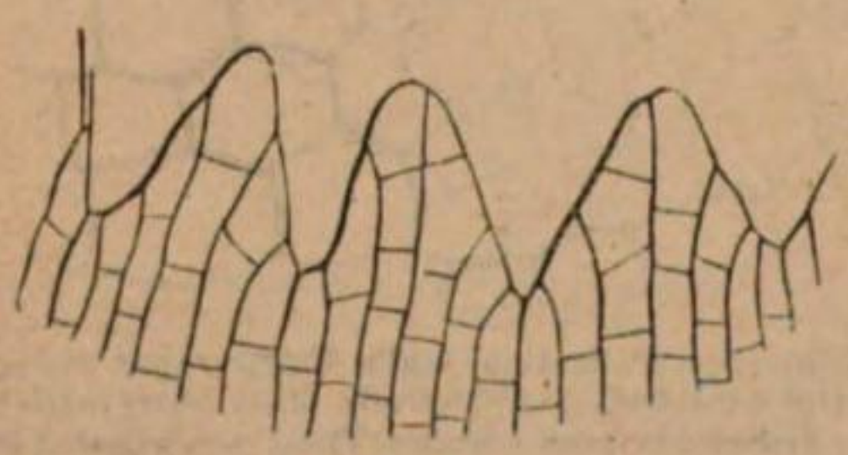


Fig. 276. Aussenansicht dreier Zipfel einer jungen Blattscheide von Equisetum Telmateja.

der Scheitellinie des Ringwalles, der eine Blattscheide bildet, treten schon frühzeitig an mehreren regelmässig vertheilten Puncten die Anlagen der Blattzähne (Scheidenzähne) als Protuberanzen hervor, deren jede in ein oder zwei Scheitelzellen endigt (Fig. 276). [1])

Die Equiseten sind die einzige Pflanzenclasse, deren Verzweigung ausschliesslich auf der Bildung endogener Seitenknospen beruht. Sie entstehen im Gewebe der jüngsten Blattwülste, schon lange vor der Differenzirung der Fibrovasalstränge an den Stellen, welche senkrecht unter dem Winkel zwischen je zwei Scheidenzähnen liegen, mit diesen also alternirend. Der morphologische Ort ihrer Entstehung ist noch nicht genau präcisirt; wahrscheinlich ist es eine Zelle derjenigen Schicht, welche auch den Fibrovasalsträngen den Ursprung giebt, aus welcher sich eine Knospe entwickelt. Hofmeister zeigte zuerst, dass jede Knospe aus einer Zelle des inneren Gewebes hervorgeht, und wenn ich selbst auch keine einzelligen Zustände gesehen habe, so fand ich doch Zweiganlagen, die erst aus zwei bis vier Zellen bestanden; sie zeigten, dass schon die ersten drei Theilungen der Zweigmutterzelle nach drei Richtungen so geneigt sind, dass dadurch sofort eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle zu Stande kommt; die ersten drei Theilungen bilden also die ersten drei Segmente. Seitliche Knospen der Rhizome von E. Telmateja und arvense im Spätherbst oder zeitigen Frühjahr längs durchschnitten, zeigen gewöhnlich alle Entwickelungsgrade der endogenen Knospen; nachdem sie mehrere Blattwülste gebildet haben, ihr Scheitel von einer festen Scheidenhülle bedeckt ist, durchbrechen sie die Basis der Blattscheiden. Sie können auch längere Zeit ruhen, wie der Umstand zeigt, dass Knospen hervorbrechen, wenn die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme dem Lichte ausgesetzt werden. Man darf annehmen, dass der Anlage nach immer so viel Knospen wie Scheidenzähne vorhanden sind; an den aufrechten Laubstämmen von E. Telmateja, arvense u. a. gelangen sie auch sämmtlich zur Ausbildung, sie erzeugen die dünnen, zahlreichen, grünrindigen Belaubungssprosse dieser Arten; bei anderen Arten ist die Zweigentwickelung

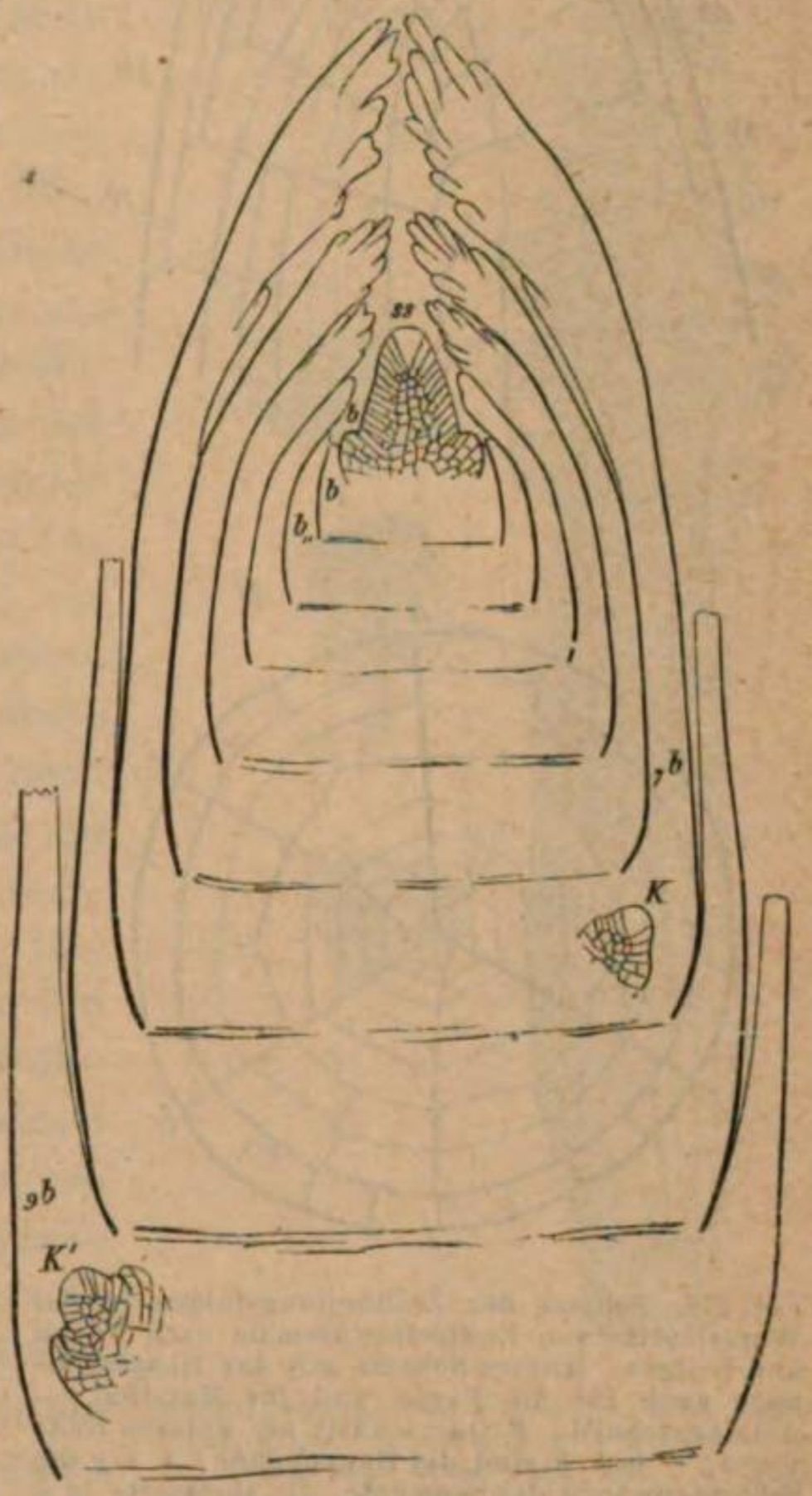


Fig. 277. Längsschnitt durch eine unterirdische Knospe von Equisetum arvense; *ss* Scheitelzelle des Stammes; *b* bis *9b* die Blätter; *K*, *K'* zwei Knospen; die Querlinien im Stamm deuten die Lage der Diaphragmen an.

1) Ueber die ursprüngliche Zahl und spätere Vermehrung der Scheidenzähne u. s. w. vergl. Hofmeister und Rees l. c.

spärlicher, manche, wie E. hyemale, bilden gewöhnlich gar keine oberirdischen Seitensprosse, wohl aber, wenn die Endknospe des Halmes beschädigt wird, wo dann der nächstuntere Knoten aussprosst. An den Rhizomen treten sie meist nicht als vollzählige Quirle hervor, sondern zu zwei bis drei, dafür aber desto kräftiger, um entweder neue Rhizome oder aufstrebende Stämme zu bilden. Da in den erstgenannten Fällen die Anlegung der Knospen in streng acropetaler Folge, der Blattbildung entsprechend fortschreitet, so darf man annehmen, dass in solchen Fällen, wo die Sprossen erst später durch zufällige Verhältnisse hervorgelockt werden, ihre Knospen im Innern bis dahin geruht haben.

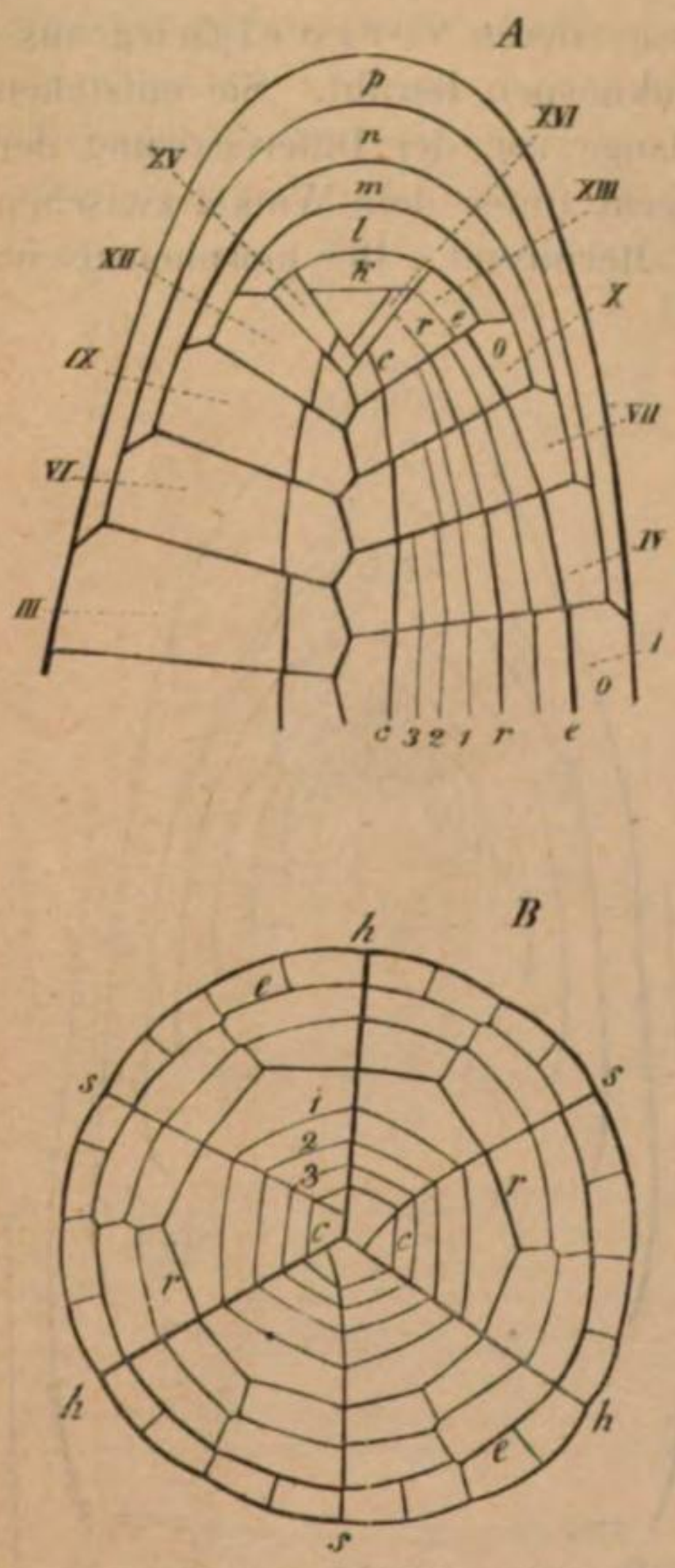


Fig. 278. Schema der Zelltheilungsfolgen in der Wurzelspitze von Equisetum hiemale nach Nägeli und Leitgeb. (Dieses Schema gilt der Hauptsache nach auch für die Farne und für Marsilia). — *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt am unteren Ende von *A*. — *h, h, h* sind die Hauptwände, *s, s, s* die Sextantenwände der Segmente, die ihrerseits in *A* mit *I* bis *XVI* bezeichnet sind; *k, l, m, n, q* die Kappen der Wurzelhaube, mit Weglassung aller weiteren Theilungen; im Wurzelkörper bedeutet *c, c* die Cambiumwände, durch welche der primordiale Fibrovasalstrang von der Rinde geschieden wird; *e* die Grenzwand zwischen Epidermis (*o*) und Rinde (Epidermiswand); *r, r* Grenzwand zwischen äusserer und innerer Rinde (Rindenwand); 1, 2, 3 die aufeinanderfolgenden tangentialen Wände, durch welche die innere Rinde mehrschichtig wird (mit Weglassung der radialen Theilungen).

Die Wurzeln entstehen in Quirlen, je eine unmittelbar unter einer Knospe, doch kommen auch sie nicht immer zur Entwickelung, können aber selbst an oberirdischen Knoten durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgerufen werden (Duval-Jouve). Ihre Entwickelung wurde von Nägeli und Leitgeb studirt (l. c.), sie gleicht in den frühesten Stadien, welche durch Fig. 278 schematisch dargestellt sind, wesentlich der der Farnwurzeln, die Rinde differenzirt sich in eine innere und eine äussere Schicht; jene bildet luftführende Intercellularräume, welche anfangs gleich den Zellen selbst in radiale und concentrische Reihen geordnet sind, durch Zerreissen der Zellen vereinigen sie sich später zu einem grossen, den Fibrovasalstrang umgebenden Luftraum. Bei der Ausbildung des Fibrovasalstrangs der Wurzel theilen sich von den sechs primären Zellen desselben (im Querschnitt gesehen) zunächst die drei den Mittelpunkt erreichenden durch je eine tangentiale Wand, so dass die Gefässbündelanlage nun aus drei inneren und sechs äusseren Zellen besteht; die sechs äusseren Zellen erzeugen ein cambiales Gewebe, in welchem von zwei oder drei peripherischen Punkten ausgehend die Gefässbildung nach innen fortschreitend beginnt; eine der drei inneren Zellen bildet zuletzt ein weites centrales Gefäss; im Umfang des Gefässbündels entsteht Phloëm. — Die Verzweigung der Wurzeln ist wie bei den Farnen streng monopodial oder acropetal, da hier aber ein »Pericambium« fehlt, so entspringen die Seitenwurzeln dicht an den äusseren Gefässen.

Die Sporangien der Equiseten sind Auswüchse eigenthümlich metamorphosirter Blätter, welche in meist zahlreichen Quirlen am Gipfel gewöhnlicher oder speciell zu diesem Zwecke bestimmter Sprosse auftreten. Ueber der letzten sterilen Blattscheide der fertilen Axe wird zunächst eine unvollkommen ausgebildete Blattscheide, der Ring (Fig. 279 *a*), ein den Hochblättern der Phanerogamen ungefähr entsprechendes Gebilde, erzeugt; der Ring ist bald mehr, bald weniger blattartig entwickelt; über ihm werden nun, wie bei der gewöhnlichen Blattbildung der Equiseten in acropetaler Folge Ringwülste unter dem fortwachsenden Sprossende angelegt, die aber nur wenig vorspringen; den Zähnen gewöhnlicher Blattscheinen entsprechend, tritt aus jedem dieser Wülste eine grössere Zahl von Protuberanzen hervor; so entstehen mehrere, dicht über einander liegende Wirtel halbkugeliger Hervorragungen, die, an ihrem äusseren Theil stärker in die Dicke wachsend, sich gegenseitig drücken und so (da die Wirtel alterniren) sechsseitig werden, während das Basalstück jeder Protuberanz dünner bleibt und den Stiel des sechsseitigen Schildes darstellt. Die Aussenfläche der Schilder ist zur Axe (Spindel des Fruchtstandes) tangential; auf der Innenseite, der Axe zugekehrt, entstehen die Sporangien zu fünf bis zehn auf einem Schild. Jedes Sporangium entwickelt sich nach Hofmeister aus einer oberflächlichen Zelle zu einem stumpfen vielzelligen Wärzchen, in welchem bald eine innere grössere Zelle als Urmutterzelle der Sporen, zunächst umgeben von einer Wandzellenschicht, kenntlich wird. Während jene Centralzelle durch Theilungen einen Gewebecomplex bildet, treten in den Wandungszellen des jungen Sporangiums tangentiale Theilungen auf, durch welche die Wandung dreischichtig wird; durch senkrecht zur Oberfläche des Sporangiums gestellte Wände mehrt sich die Zellenzahl auch in der Richtung der Wandoberfläche. Während nun die aus der Centralzelle hervorgegangenen, bis dahin gewebeartig verbundenen Mutterzellen sich isoliren, lösen sich die beiden inneren Zellschichten der Sporangienwand (ähnlich wie bei Farnen) auf; die Mutterzellen der Sporen, in Gruppen von je vier oder acht zusammenhangend, schwimmen nun frei in einer den Sporangiumsack erfüllenden, mit Körnchen durchstreuten Flüssigkeit. Die Vorgänge in den Mutterzellen bis zur Anlage der Sporen wurden schon im ersten Capitel bei Fig. 10 ausführlich geschildert; es wurde schon dort gezeigt, wie auch bei den Equiseten, dem entsprechenden Vorgang der Farne analog, die Viertheilung der Mutterzellen durch eine vorher angedeutete Zweitheilung eingeleitet wird. — Das

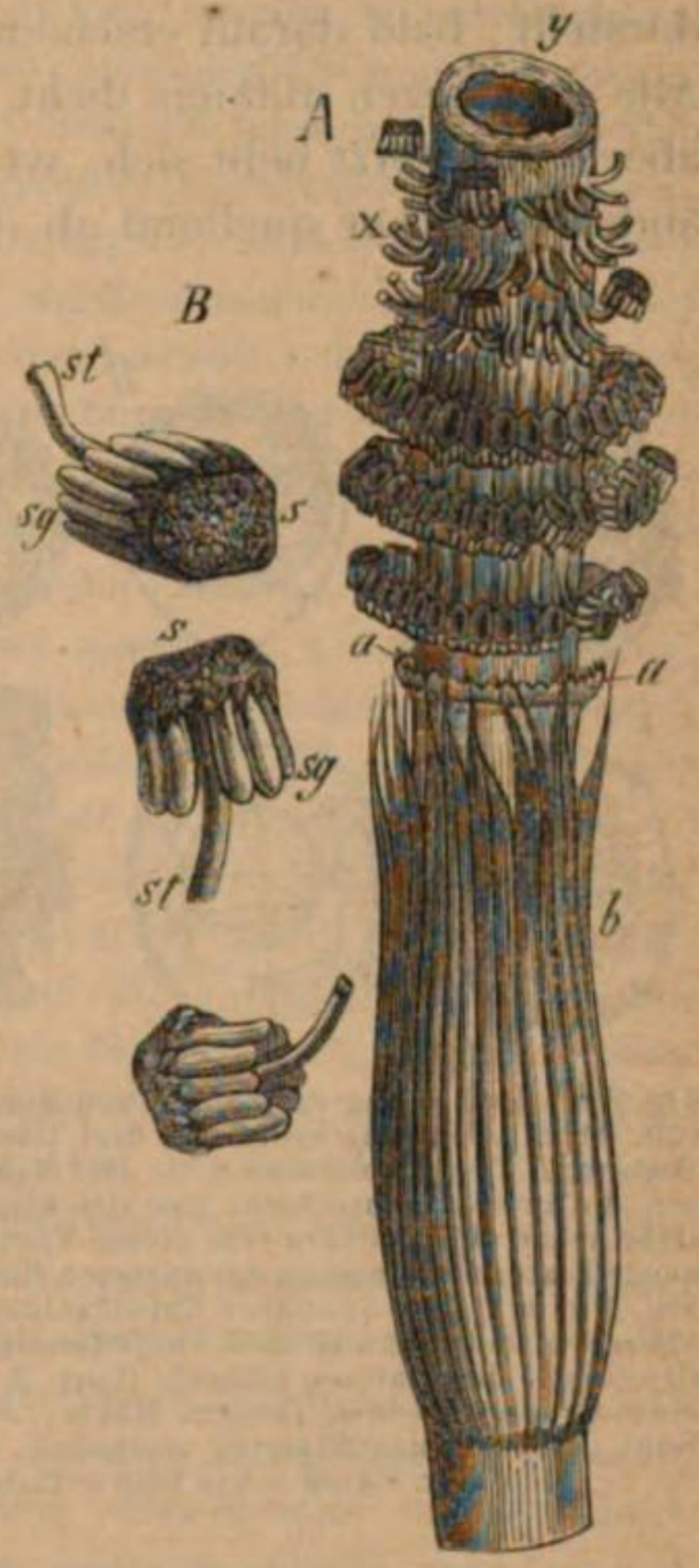


Fig. 279. Equisetum Telmateja. *A* der obere Theil eines fertilen Stengels mit der unteren Hälfte der Aehre (nat. Gr.); *b* Blattscheide, *a* der sogen. Ring (Hochblatt); *x* die Stiele abgeschnittener Sporangialblätter; *y* Querschnitt der Aehrenspindel. — *B* Schilder (Sporangialblätter) in verschiedenen Lagen, wenig vergr.: *st* der Stiel, *s* der Schild, *sg* die Sporangien.

reife Sporangium öffnet sich durch einen Längsriss auf seiner dem Stiel des Schildes zugekehrten Seite. Die sehr dünnwandigen Zellen der Wandung bilden vorher auf der Rückenseite schraubige, an der Bauchseite des Sporangiums ringförmige Verdickungsleisten, die nach Duval-Jouve bei E. limosum unmittelbar vor der Dehiscenz ausserordentlich schnell entstehen. — Die Ausbildung der Equisetensporen, nachdem sie durch Viertheilung ihrer Mutterzellen als nackte Primordialzellen entstanden sind, zeigt die Eigenthümlichkeit einer wiederholten Hautbildung. Jede Spore bildet zunächst eine äussere, nicht cuticularisirte, quellungsfähige Haut, die später, in zwei Schraubenbänder aufreissend, die sogen. Elateren (Schleudern) darstellt; bald darauf erscheinen nach einander noch eine zweite und dritte Haut. Alle drei liegen anfangs dicht auf einander, wie Schichten (Schalen) einer Haut; aber schon jetzt hebt sich, wenn die Spore im Wasser liegt, die äussere von den anderen stärker quellend ab (Fig. 280 *B*). Auch an der ganz frischen, eben in destillirtes Wasser gelegten Spore sind die drei Häute leicht zu unterscheiden (*A*), indem die äussere (1) farblos, die zweite (2) hellblau, die dritte (3) gelblich erscheint (E. limosum). Bei weiterer Entwickelung hebt sich die äussere Haut wie ein weites Hemd von dem Körper der Spore ab (*C*, *d*, *e*), und zugleich treten nun die ersten Anzeichen der Elaterenbildung auf. Der optische Längsschnitt zeigt, dass die schraubigen Verdickungsbänder dieser Haut nur durch sehr schmale, sehr dünne Hautzellen getrennt sind (*D* und *E*); diese dünnen Streifen verschwinden endlich ganz und die dickeren Partien treten (in trockener Umgebung) als zwei Schraubenbänder aus einander; diese beiden Bänder bilden im aufgerollten Zustand ein vierarmiges Kreuz, sie sind in der Mitte vereinigt, und an dieser Stelle der zweiten Haut angeheftet; diese Stelle ist es wahrscheinlich, die man schon an der unreifen Spore in Form einer nabelartigen Verdickung bei *n A*, *B* erkennt. Die ausgebildeten Elateren lassen eine äussere, sehr dünne cuticularisirte Schicht erkennen, sie sind ungemein hygroskopisch und rollen sich in feuchter Luft um die Spore, beim Austrocknen rollen sie sich wieder auf; wenn diess rasch wechselt (z. B. bei leisem Anhauchen unter dem Mikroskop), so gerathen die Sporen vermöge der Krümmungen der Elateren in lebhafte Bewegung. — Lässt man Sporen, deren äussere Haut noch nicht in die Elateren gespalten ist, die entsprechenden Differenzirungen aber schon zeigt (*D*, *E*), in Glycerin längere Zeit liegen, so zieht sich die Spore von ihrer dritten Haut umgeben bedeutend zusammen, während die zweite cuticularisirte Haut sich faltenwerfend von ihr abhebt. Die dritte Haut differenzirt sich in ein äusseres, körneliges, cuticularisirtes Exospor und eine innere Zellstoffschicht (Endospor).

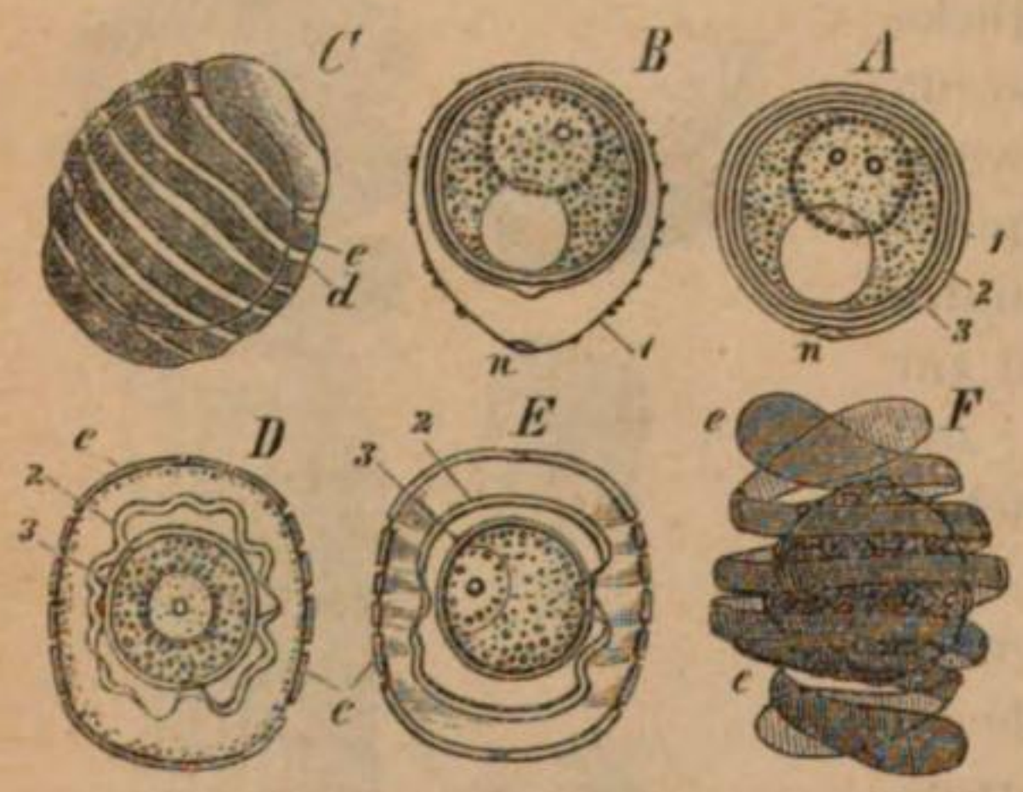


Fig. 280. Ausbildung der Sporen von Equisetum limosum (800). *A* unreife Spore mit drei Häuten frisch in Wasser; *B* dieselbe nach zwei bis drei Minuten in Wasser, die äussere Hautschicht hat sich abgehoben; man sieht neben dem Zellkern eine grosse Vacuole; *C* beginnende Elaterenbildung an der äusseren Haut *e* (*e* = 1 in Fig. *A* u. *B*); *D*, *E* ähnliches Entwickelungsstadium im optischen Durchschnitt nach zwölfstündigem Liegen in Glycerin, *e* die Elateren bildende Haut, 2 und 3 die von einander abgehobenen inneren Häute; *F* die äussere Haut in schraubige Elateren zerspalten, diese durch Chlorzinkiod schön blau gefärbt.

Ueber die Systematik der Schachtelhalme ist hier wenig zu sagen, da alle jetzt lebenden Formen einander hinreichend nahe stehen, um in eine einzige Gattueg (Equisetum) zusammengefasst zu werden; selbst die Equiseten früherer geologischer Zeitalter, die Calamiten, zeigen in dem Wenigen, was von ihrer Organisation noch kenntlich ist, die grösste Uebereinstimmung mit den jetzt lebenden Formen.

Der Habitus der Equiseten ist wie ihre morphologische Natur scharf umschrieben; bei allen perennirt der Pflanzenstock durch unterirdisch kriechende Rhizome, aus denen sich jährlich senkrecht aufstrebende Sprosse über die Erdoberfläche erheben, um dort meist nur während einer Vegetationszeit, seltener während mehrerer Jahre auszudauern; die Sporangienstände erscheinen entweder am Gipfel dieser zugleich die Assimilation vermittelnden Axen oder an besonderen fertilen Sprossen, die, wenn sie chlorophyllfrei und unverzweigt sind, nach der Sporenaussaat absterben (E. arvense, Telmateja) oder nur den fertilen Gipfel abwerfen und sich dann wie vegetative Sprosse verhalten (E. sylvaticum, pratense). Die fruchtbaren Axen entwickeln sich aus den unterirdischen Internodien der vegetativen aufrechten Axen; sie verharren, während des Sommers, wo diese entfaltet sind, unter der Erde im Knospenzustand, entwickeln aber ihren Fruchtstand schon während dieser Zeit, entweder so weit, dass im nächsten Frühjahr einfach die Streckung und Aussaat stattzufinden braucht (E. arvense, pratense, Telmateja u. a.) oder die Aehren erlangen erst im Frühjahr nach der Streckung der sie tragenden Axen ihre volle Ausbildung (E. limosum). Die Tracht der oberirdischen Sprosse wird vorzugsweise durch die Zahl und Länge der quirlständigen, meist sehr dünnen Seitenzweige bestimmt; bei manchen, wie E. trachyodon, ramosissimum, hyemale, variegatum fehlen sie für gewöhnlich ganz, bei anderen, wie palustre, limosum, sind sie ziemlich spärlich, bei wieder anderen endlich, wie E. arvense, Telmateja, sylvaticum, in grosser Fülle entwickelt. Die Höhe dieser Laubstengel ist bei unseren Arten meist 1—3 Fuss, bei E. Telmateja, wo die aufstrebende Axe der sterilen Sprosse chlorophyllfrei, farblos ist, erreicht diese 4—5 Fuss Höhe bei etwa $^1/_2$ Zoll Dicke, während die schlanken Belaubungszweige auch hier kaum $^1/_2$ Linie dick werden; die höchsten Stämme treibt E. giganteum in Südamerika, sie werden bis 36 Fuss hoch, aber nur etwa Daumens dick und durch benachbarte Pflanzen in aufrechter Stellung erhalten; die Calamiten wurden wohl eben so hoch und bis zu einem Fuss dick. — Die Rhizome kriechen meist in einer Tiefe von 2—4 Fuss unter der Oberfläche und verbreiten sich über Flächenräume von 10—50 Fuss Durchmesser, doch werden sie auch in viel grösserer Tiefe gefunden; sie bewohnen gern nassen, kiesigen oder lehmigen Grund; ihre Dicke wechselt von 1—2 Linien bis zu $^1/_2$ Zoll und mehr. Die Oberfläche der Rhizominternodien ist bei manchen Arten (E. Telmateja, sylvaticum u. a.) mit einem Filz von braunen Wurzelhaaren bedeckt, der auch die Blattscheiden selbst der unterirdischen Theile aufstrebender Stengel überzieht, ein Verhalten, welches an die Farne erinnert; bei anderen, wie E. palustre und limosum, ist die Oberfläche glatt, glänzend, bei noch anderen matt. Die Riefen und Rillen der oberirdischen Stengel sind an den unterirdischen meist wenig entwickelt, zuweilen sind die Rhizome drehrund; die Centralhöhle der Internodien fehlt hier zuweilen; die Lacunen der Fibrovasalstränge (Carinalhöhlen) und im Rindenparenchym (Vallecularhöhlen) sind hier immer vorhanden; durch sie wird den unterirdischen Organen die nöthige Luft, die in dem meist sehr bindigen Boden fehlt, von der Oberfläche aus zugeführt. — So wie die Fruchtstände, werden auch die Verzweigungen der Laubstengel schon im vorhergehenden Jahr in der unterirdischen Knospe ganz oder doch zum grössten Theil angelegt, so dass im Frühjahr nur die Streckung der Internodien der aufstrebenden Axe und die Entfaltung der dünnen Seitenzweige stattfindet, was besonders bei E. Telmateja leicht zu verfolgen ist; alle wichtigeren Zellbildungen und die morphologisch entscheidenden Vorgänge finden bei diesen Pflanzen also unterirdisch statt; die oberirdische Entfaltung hat hauptsächlich nur den Zweck der Sporenaussaat und der Assimilation durch die chlorophyllreiche Rinde der Laubtriebe am Licht. Die rasche Streckung der aufrechten Stengel im Frühjahr wird wohl vorzugsweise durch die blosse Verlängerung der schon angelegten

Internodialgewebezellen bewirkt, doch kommt auch dauerndes intercalares Wachsthum der Internodien und zwar an deren Basis innerhalb der Scheiden vor; dort bleiben die Gewebe oft lange Zeit jugendlich und bei E. hyemale schieben sich die noch kurzen Internodien mit hellerer Farbe nach überstandenem Winter aus den Blattscheiden hervor, um so mehr, je kürzer sie vor dem Winter waren.

Besondere Organe für vegetative Propagation, wie bei den Moosen, finden sich bei den Equiseten ebenso wenig wie bei den Farnen; dafür ist aber jedes Rhizomstück und die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme zur Production neuer Stöcke geeignet. Bei manchen Arten schwellen einzelne unterirdische Sprosse zu eirunden (E. arvense) oder birnförmigen (E. Telmateja), etwa haselnussgrossen Knollen an; sie kommen nach Duval-Jouve auch bei E. palustre, sylvaticum, littorale vor, sind aber bei anderen (pratense, limosum, ramosissimum, hyemale, variegatum) noch nicht beobachtet. Die Knolle wird durch starkes Dickenwachsthum eines Internodiums erzeugt, an dessen Ende die Stammknospe sitzt, diese kann wiederholt knollige Internodien bilden, so dass die Knollen perlschnurförmig werden, oder einfach als Rhizom auswachsen, oder es bildet sich zuweilen ein mittleres Internodium eines Rhizoms knollig aus. Das Parenchym dieser Knollen ist mit Stärke und anderen Nahrungsstoffen erfüllt, sie können, wie es scheint, lange ruhen und bei günstiger Gelegenheit neue Stöcke bilden.

Von den Gewebeformen der Equiseten ist vorzugsweise das Hautsystem und das Grundgewebe mannigfaltig ausgebildet; die Fibrovasalstränge, die bei den Farnen so dick und zumal in ihrem Xylemtheil so hoch organisirt sind, erscheinen bei den Equiseten weniger begünstigt, sie sind dünn, die Verholzung (wie bei vielen Wasser- und Sumpfflanzen) im Xylemtheil sehr gering; die Festigkeit des Baues wird hier vorzugsweise durch das Hautsystem mit seiner hochausgebildeten Epidermis und die subepidermalen Faserstränge bewirkt. Das Folgende bezieht sich zunächst auf die Internodien; die Blattscheiden verhalten sich in ihrem unteren und mittleren Theil meist ähnlich, an den Zipfeln wird die Gewebebildung abweichender und einfacher.

Die Epidermiszellen sind in Richtung der Axe meist langgestreckt und in Längsreihen geordnet, deren Glieder mit queren oder wenig schiefen Wänden auf einander treffen; die Grenzwände benachbarter Zellen sind häufig undulirt. Die Epidermis der unterirdischen Internodien ist fast immer frei von Spaltöffnungen und besteht entweder aus dickwandigen oder dünnwandigen, meist braunwandigen Zellen, die bei manchen Arten, wie Telmateja und arvense, in zarte Wurzelhaarschläuche auswachsen. Die Epidermis der hinfälligen fertilen Stengel der obengenannten Arten ist der der Rhizome ähnlich, sie ist ohne Spaltöffnungen, ähnlich verhält sich auch der sterile aufrechte, farblose Stamm von E. Telmateja. Bei allen übrigen oberirdischen (mit Chlorophyllgewebe versehenen) Internodien und Blattscheiden (so wie auf der Aussenfläche der Schilder) bildet die Epidermis zahlreiche Spaltöffnungen, die immer in den Rillen, niemals auf den Riefen liegen und in einzelne oder dicht neben einander liegende Längsreihen geordnet sind; auf den Riefen sind die Epidermiszellen lang, in den Rillen zwischen den Spaltöffnungen kürzer. Sämmtliche Zellen, auch die der Spaltöffnungen sind an ihren Aussenwänden stark verkieselt, sehr häufig zeigen sie auf der Aussenfläche Protuberanzen von mannigfaltiger Form, die ebenfalls und zwar besonders stark verkieselt sind; diese Protuberanzen gleichen feinen Körnchen oder Buckeln, Rosetten, Ringen, Lappen, Querbändern, Zähnen und Stacheln; auf den Schliesszellen finden sich derartige Prominenzen meist in Form von Leisten, rechtwinkelig zum Porus verlaufend. Die Schliesszellen werden gewöhnlich von den benachbarten Epidermiszellen theilweise überragt. Die fertige Spaltöffnung erscheint aus zwei Paar übereinander liegender Schliesszellen gebildet; nach Strasburger entstehen diese vier Zellen aus einer Epidermiszelle und liegen anfangs in einer Querreihe neben einander; erst später werden die beiden inneren (die eigentlichen Schliesszellen) von den beiden äusseren, die stärker wachsen, einwärts gedrückt und von ihnen überragt. — Unter der Epidermis sowohl der Rhizome als aufrechten Stämme und Belaubungssprosse derselben sind (mit Ausnahme der hinfälligen Fruchtträger) Stränge

oder Schichten fester, dickwandiger Zellen (subepidermale Gewebe) bei den Equiseten allgemein verbreitet; in den Rhizomen bilden sie eine continuirliche mehrschichtige Lage braunwandigen Sclerenchyms, in den oberirdischen Internodien sind sie farblos und vorzugsweise in den vorspringenden Riefen stark entwickelt.

Das Grundgewebe der Internodien besteht der Hauptmasse nach aus einem farblosen, dünnwandigen Parenchym, welches in den Rhizomen, hinfälligen Fruchtträgern (und dem farblosen sterilen Stamme von E. Telmateja) allein vorkommt; die grüne Färbung der übrigen Sprossen wird bewirkt durch 1—3schichtige Lagen chlorophyllhaltigen Parenchyms (dessen Zellen quer liegen). Dieses grüne Gewebe liegt vorzugsweise innerhalb der Rillen, entsprechend den Spaltöffnungen an der Oberfläche derselben, und bildet auf dem Querschnitt meist bandartige, aussen concave Figuren; in den dünnen Belaubungszweigen, wo die Riefen zuweilen einen sternförmigen Umriss des Querschnitts bewirken (arvense), überwiegt das chlorophyllhaltige Gewebe. — Die Lacunen, welche mit den Rillen auf denselben Radien liegen, entstehen im Grundgewebe durch Auseinanderweichen zum Theil durch Zerreissung der Zellen, sie können in den dünnen Belaubungszweigen fehlen.

Die Fibrovasalstränge sind auf dem Querschnitt der Internodien ähnlich wie bei den Dicotylen in einen Kreis gestellt, je einer auf demselben Radius mit einer Riefe der Oberfläche, zwischen den Lacunen der Rinde, oder der Axe näher liegend. In der Spindel des Fruchtstandes, wo die Diaphragmen fehlen, verlaufen sie ebenso und biegen in die Stiele der Schilder einzeln (wie in die Blattzipfel) aus. Die Stränge eines Sprosses sind unter einander sämmtlich parallel, jeder Strang entsteht aus der Verschmelzung zweier Schenkel, einer derselben gehört der Blattscheide an und bildet sich in der Mittellinie eines Zahnes derselben von unten nach oben, der andere Schenkel bildet sich im Internodium selbst von oben nach unten; an dem Winkel, wo beide Schenkel zusammentreffen, beginnt in beiden die Gefässbildung, um in den entgegengesetzten Richtungen fortzuschreiten; das untere Ende jedes Stranges geht durch zwei seitliche Commissuren zu den beiden nächsten mit ihm alternirenden Bündeln des nächst unteren Internodiums die Equiseten haben also ausschliesslich »gemeinsame« Stränge. — Im Querschnitt ähneln dieselben den Fibrovasalsträngen der Monocotylen, zumal der Gräser; die zuerst gebildeten, der axilen Seite angehörigen Ring-, Schrauben- oder netzartigen Gefässe, sammt den zartwandigen zwischen ihnen liegenden Zellen werden später zerstört, an ihrer Stelle bleibt eine den Fibrovasalstrang auf seiner axilen Seite durchziehende Lacune übrig; rechts und links von dieser, nach aussen hin liegen einige nicht sehr weite netzartig verdickte Gefässe; radial nach aussen, vor der Lacune, liegt der Phloëmtheil des Stranges, aus einigen weiten Siebröhren und engen Cambiformzellen, an der Peripherie aus einigen dickwandigen, engen, bastähnlichen Zellen gebildet. Diese Gewebeformen sind umhüllt von einem prosenchymatischen Gewebe. — Eine sogen. Gefässbündelscheide umgiebt entweder (nach den Species verschieden) den einzelnen Strang oder umläuft continuirlich den Kreis der sämmtlichen Stränge.

Classe 8.

Die Ophioglosseen [1]).

1) Geschlechtsgeneration. Das Prothallium ist bis jetzt nur bei Ophioglossum pedunculosum und bei Botrychium Lunaria bekannt; in beiden Fällen entwickelt es sich unterirdisch, ist es chlorophyllfrei und stellt es einen parenchymatischen Gewebekörper dar, der bei der erstgenannten Art nach Mettenius zuerst

---

1) Mettenius: Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig, 1856. p. 119. — Hofmeister: Abhandl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. p. 657.

die Form eines kleinen runden Knöllchens besitzt, aus welchem später ein cylindrisch wurmförmiger, unterirdisch aufrecht wachsender Spross sich entwickelt, der sich nur selten spärlich verzweigt und an der Spitze durch eine einzige Scheitelzelle fortwächst; wenn das Ende über den Boden hervortritt und ergrünt, so wird es lappig und hört auf zu wachsen; das Gewebe dieses Prothalliums ist in einen axilen Strang von gestreckteren und eine Rinde von kürzeren Parenchymzellen differenzirt, die Oberfläche mit Wurzelhaaren bekleidet; bei einem Querdurchmesser von $^1/_2$—$1^1/_2$ Linien erreicht es eine Länge von zwei Linien bis zu zwei Zollen. — Das Prothallium von Botrychium Lunaria ist nach Hofmeister eine eiförmige Masse festen Zellgewebes, deren grösster Durchmesser nicht über eine halbe Linie, oft noch viel weniger beträgt (Fig. 281 *A*); aussen lichtbraun, innen gelblich weiss, allseitig mit spärlichen, mässig langen Wurzelhaaren besetzt. — Diese Prothallien sind monöcisch, jedes erzeugt zahlreiche Antheridien und Archegonien, die über seine ganze Oberfläche ziemlich gleichmässig vertheilt sind, bei O. ped. mit Ausnahme des primären Knöllchens; bei Botrychium trägt die der Bodenoberfläche zugekehrte Seite vorzugsweise Antheridien. — Die Antheridien sind Höhlungen in dem Gewebe des Prothalliums, äusserlich von wenigen Zellschichten bedeckt, und bei Ophioglossum nur wenig vorgewölbt; hier gehen die Mutterzellen der Spermatozoiden aus einer bis zwei Zellen des inneren Gewebes (von einer bis zwei Zelllagen aussen bedeckt) durch wiederholte Theilungen hervor; sie bilden eine die Deckschichten nach unten wenig vortreibende Gewebemasse rundlichen Umfangs und erzeugen, wie bei Botrychium, die Spermatozoiden, die denen der Polypodiaceen ähnlich geformt, aber grösser sind; sie treten durch eine enge Oeffnung der Antheridiumdecke heraus. — Die Archegonien scheinen sich in ähnlicher Weise wie die der anderen Gefässkryptogamen zu entwickeln; Mettenius sah bei Ophioglossum Zustände, wo dieselben aus zwei Zellen, einer oberflächlichen und einer darunter liegenden, bestanden; diese wird nach ihm zur Centralzelle, jene liefert den Halstheil des Archegoniums, indem sie zunächst vier kreuzweise gelagerte Deckzellen der Centralzelle bildet, die dann durch weitere Theilungen in vier verticale Reihen von je zwei oder mehr Zellen sich umbilden und so den Hals darstellen. Die die Centralzelle umgebende Bauchwand wird durch Theilungen der sie umgebenden Gewebezellen des Prothalliums gebildet. Der Bauch ist also auch hier vollständig eingesenkt, und nur der meist sehr kurze Hals tritt über die Oberfläche hervor. Bei Ophioglossum dringt nach Mettenius ein Fortsatz des Keimbläschens (wahrscheinlich also eine Canalzelle wie bei den Farnen und Rhizocarpeen) in den unteren Theil des Halses ein.

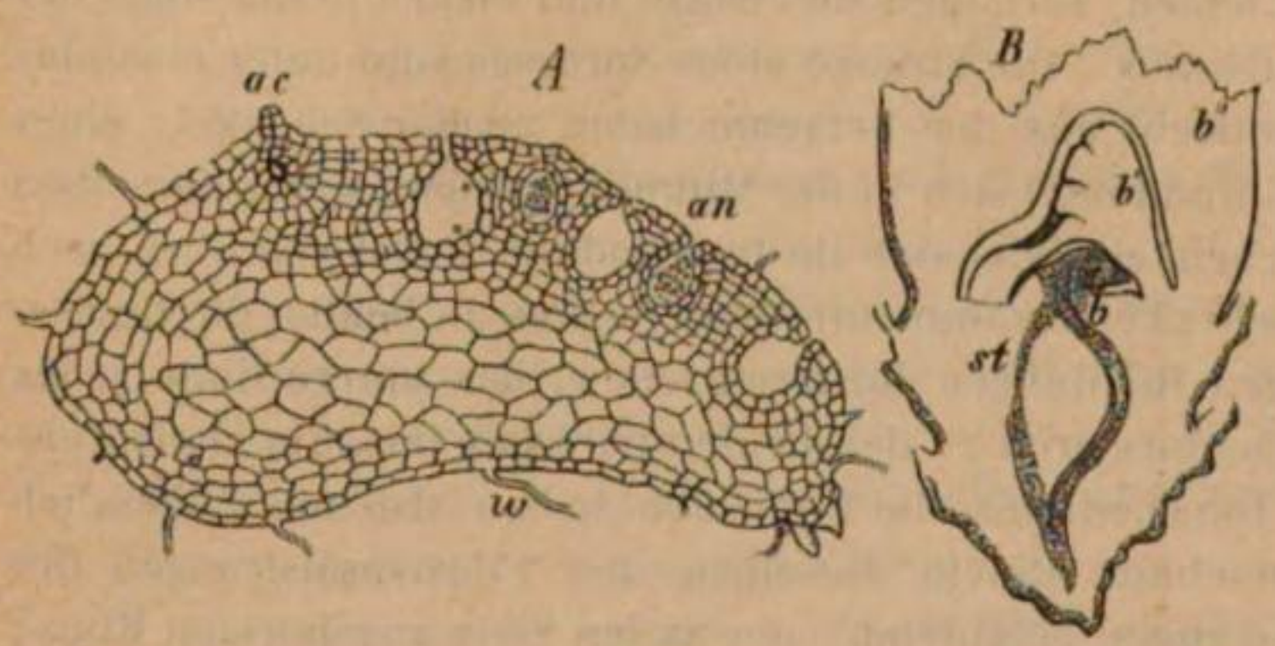


Fig. 281. Botrychium Lunaria: *A* Prothallium im Längsschnitt (50), *ac* ein Archegonium, *an* Antheridien; *w* Wurzelhaare. — *B* Längsschnitt des unteren Theils einer im September ausgegrabenen jungen Pflanze (20); *st* Stamm, *b*. *b'*, *b''* Blätter (nach Hofmeister).

2) Sporenbildende Generation. Die ersten Theilungen der Eizelle sind nicht bekannt; die Orientirung des Embryos aber weicht, wie aus vorgerückteren Zuständen geschlossen wird, von der der Farne ab; Mettenius sagt, bei Ophioglossum pedunculosum wachse das der Prothalliumspitze zugekehrte Ende des Embryos zum ersten Blatte aus, das entgegengesetzte Ende liefere die erste Wurzel; abweichend von den Farnen sei die concave Oberseite des ersten Blattes dem Hals des Archegoniums zugewendet; auf der dem Grunde des Archegoniums zugekehrten Seite des Embryos liege aber trotzdem die Anlage des Stammes (die Mettenius als »ursprüngliche Anlage des Embryos« bezeichnet); diesen Angaben gegenüber giebt Hofmeister für Botrychium an: »Die Lage des Embryos zum Prothallium weicht weit ab von der bei Polypodiaceen und Rhizocarpeen vorkommenden; Botrychium schliesst in dieser Beziehung sich an diejenigen Gefässkryptogamen an, deren Prothallium, gleich dem der Ophioglosseen, chlorophylllos ist (Isoëtes, Selaginella). Der Vegetationspunkt des Embryos liegt nahe dem Scheitelpunkte der Centralzelle des Archegoniums; die ersten Wurzeln entstehen unter ihm, nach dem Grunde des Archegoniums hin«.

Fig. 282. *A* Ophioglossum vulgatum; *B* Botrychium Lunaria, beide in natürl. Gr. *w* Wurzeln, *st* Stamm, *bs* Blattstiel, *x* die Stelle der Verzweigung des Blattes, wo die sterile Lamina *b* von der fertilen *f* sich trennt.

Die Wachsthumsverhältnisse der entwickelten Pflanze sind noch nicht mit der Sicherheit wie bei anderen Gefässkryptogamen ermittelt. Bei Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria scheint der tief in der Erde verborgene aufrechte Stamm, der sehr langsam in die Länge wächst, sich niemals zu verzweigen; auch an den verhältnissmässig dicken Wurzeln kommen nur selten Verzweigungen vor, von denen es noch unbekannt ist, ob sie monopodial oder dichotomisch angelegt werden. — Das flache, von den Blattinsertionen umwallte Stammende ist tief in den Blattscheiden verborgen und zeigt bei Oph. vulgatum nach Hofmeister eine

von oben gesehen dreiseitige Scheitelzelle. Die Blätter haben eine scheidenförmige Basis und jedes jüngere ist in dem nächst älteren völlig eingeschlossen, wie Fig. 283 für Botrychium zeigt; bei Ophioglossum werden die räumlichen Verhältnisse am Stammende noch complicirter dadurch, dass schon frühzeitig aus den einander einschachtelnden Blattanlagen Ligulargebilde hervorgehen, die unter einander so verwachsen, dass jedes Blatt in eine Art Kammer eingeschlossen erscheint, die durch Verwachsung der Ligulartheile verschieden alter Blätter zu Stande kommt, was an ähnliche Verhältnisse bei Marattia erinnert. Diese Verwachsungen sind aber derart, dass am Scheitel jeder Kammer eine freie Oeffnung übrig bleibt; der Scheitel des Stammes ist daher durch einen engen Canal mit der Atmosphäre im Contact (Hofmeister).

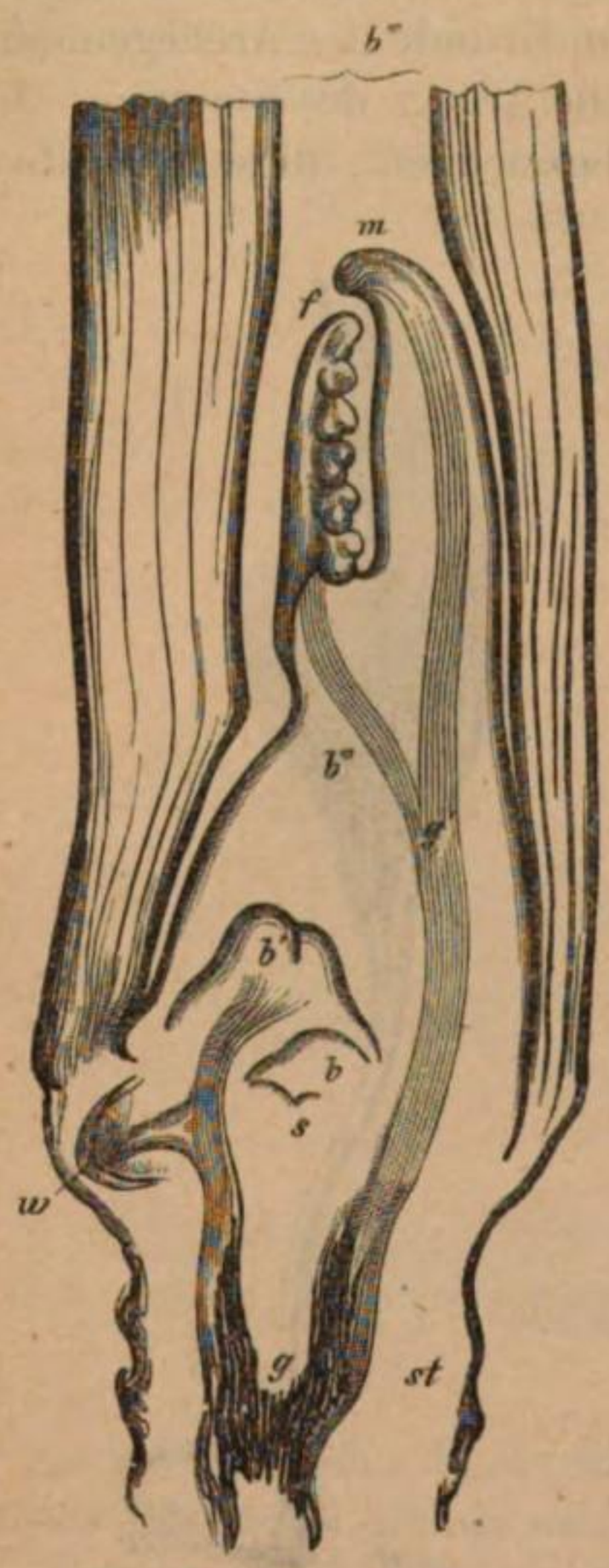


Fig. 283. Längschnitt durch den unteren Theil einer entwickelten Pflanze von Botrychium Lunaria: *st* Stamm, *g g'* die Fibrovasalstränge, *w* eine junge Wurzel, *s* Stammscheitel; *b*, *b'*, *b''*, *b'''* die vorhandenen vier Blätter, *b'''* in diesem Jahre entfaltet; *b''* zeigt die erste Andeutung der Verzweigung des Blattes, in *b''* ist diese schon weit vorgeschritten; *m* ist der Medianus der sterilen Lamina, die rechts und links schon ihre hier nicht sichtbaren Lacinien besitzt, *f* ist die fertile Lamina mit den jungen Auszweigungen, an denen die Sporangien sich bilden werden. (Ungef. 10mal vergr.).

Sobald die Pflanze ein gewisses Alter erreicht hat, trägt jedes Blatt einen Sporangienstand, der eine der axilen Seite des Blattes entspriessende Verzweigung desselben darstellt (bei Oph. palmatum bilden sich zwei oder mehr solcher »fertiler Segmente«). Bei der Gattung Ophioglossum ist sowohl der äussere sterile, als auch der fertile Zweig des Blattes unverzweigt oder nur gelappt (Oph. palmatum), bei der Gattung Botrychium sind beide wieder und zwar in parallelen Ebenen verzweigt (Fig. 282, *A* und *B*). Die frühere Annahme einer Verwachsung der beiden Blattstiele eines fertilen und eines sterilen Blattes wird durch die Entwickelungsgeschichte (Fig. 283) sofort beseitigt und würde zu sehr complicirten Annahmen von Astbildungen des Stammes hinführen, von denen Nichts zu sehen ist; vielmehr zeigt die Entwickelung, wie Hofmeister zuerst nachwies, dass der Sporangienstand auf der Innenseite des Blattes hervorsprosst. Im entwickelten Zustand trennt sich der fertile Blattzweig von dem sterilen (grünen) entweder an dessen Laminarbasis ab, oder er entspringt aus der Mitte der Lamina (O. pendulum), oder die beiden Zweige des Blattes erscheinen bis tief hinab zur Insertion getrennt (O. Bergianum), oder endlich der Sporangienstand entspringt aus der Mitte des Blattstiels (Botrychium rutaefolium und dissectum).

Die Sporangien der Ophioglosseen sind von denen der Farne und Rhizocarpeen so grundverschieden, dass sie schon desshalb in keine dieser Classen eingereiht werden können; ob sie auch von denen der Equiseten und Lycopodiaceen ebenso sehr abweichen, wird die Entwickelungsgeschichte noch nachzuweisen

haben. In dem einen Punkte, dass sie nämlich Blättern angehören, stimmen sie mit den Sporangien aller Gefässkryptogamen überein. Ihre Entwickelungsgeschichte ist noch nicht hinreichend bekannt, aber aus den halbreifen Zuständen, die ich bei Botr. Lunaria und Oph. vulg. untersuchen konnte, geht hervor, dass die Sporangien nicht Erzeugnisse einzelner Epidermiszellen, wie bei Farnen und Rhizocarpeen sein können, dass sie vielmehr, ähnlich wie die Pollensäcke der Antheren vieler Angiospermen entstehen; jedes Sporangium ist bei Botrychium ein ganzer Blattlappen, dessen inneres Gewebe die Mutterzellen der Sporen liefert. — Ein Längsschnitt durch die unreife sogen. Aehre von O. vulgatum (Fig. 284) zeigt, dass die äussere Wandungsschicht der Sporangien eine continuirliche, mit Spaltöffnungen besetzte Fortsetzung der Epidermis ist, die den ganzen fertilen Blattzweig überzieht; an den Stellen, wo später der seitliche Querriss an jedem Sporangium entsteht, sind diese Epidermiszellen radial gestreckt und die ganze Schicht liegt in einer (anfangs kaum merklichen) Einkerbung. Die kugeligen Höhlungen, welche die Sporenmasse enthalten, sind dem Gewebe des Organs eingebettet, überall von dem Parenchym desselben umgeben; dieses ist auch auf der Aussenseite, wo später der Querriss entsteht, in einigen Schichten vorhanden; der mittlere Theil des Parenchyms ist von drei Fibrovasalsträngen durchlaufen, die unter sich in langen Maschen anastomosiren und zwischen je zwei Sporangienhöhlen ein Bündel quer aussenden. — Bei Botrychium sind diese Verhältnisse ähnlich, wenn man die einzelnen sporangientragenden Zweige der Rispe mit der Aehre der Ophioglossen vergleicht; an ihnen sitzen die Sporangien ebenso wie hier zweireihig und alternirend, nur treten sie mehr kugelig hervor, weil das Gewebe des Trägers zwischen je zwei Sporangien mehr zurückweicht. — An Spiritusexemplaren findet man die jungen noch zu je vier zusammenhängenden Sporen beider Gattungen in einer farblosen, körnigen, geronnenen Gallertmasse eingebettet, die offenbar im Leben der Flüssigkeit gleicht, in welcher die Sporen der übrigen Gefässkryptogamen vor der Reife schwimmen; die Sporen sind tetraëdrisch, bei Botrychium schon in der Jugend mit knopfartigen Vorsprüngen auf dem cuticularisirten Exosporium.

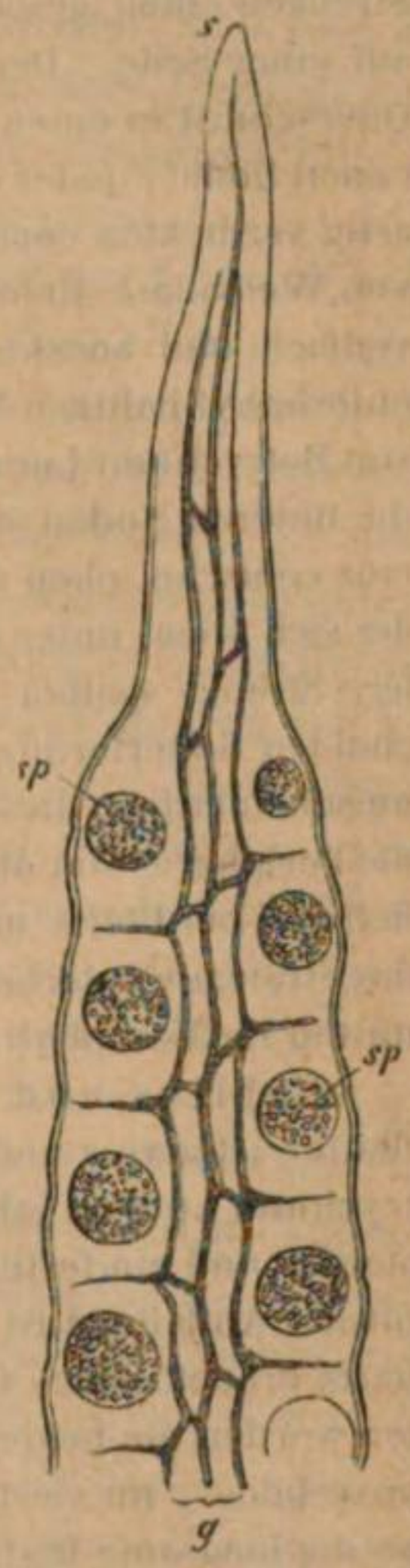


Fig. 284. Längsschnitt des oberen Theils der fertilen Lamina von Ophioglossum vulgatum; *s* deren freie Spitze, *sp* die Sporangienhöhlungen, bei *r* die Stelle, wo diese quer aufreissen; *g g g* die Fibrovasalstränge (etwa 10mal vergr.).

Unter den Gewebeformen der Ophioglosseen ist das parenchymatische Grundgewebe vorherrschend; es besteht zumal im Blattstiel aus langen, fast cylindrischen, dünnwandigen, saftreichen Zellen mit geraden Querwänden und grossen Intercellularräumen; in der Lamina sind die letzteren bei Oph. vulgatum sehr gross, das Gewebe schwammig. Das Hautgewebe bei Ophioplossum vulgatum und Botrychium Lunaria besitzt nirgends subepidermale Schichten, eine wohl ausgebildete Epidermis mit zahlreichen Spaltöffnungen auf

der Ober- und Unterseite der Blätter überzieht unmittelbar die äusseren Schichten des Grundgewebes. — Die Fibrovasalstränge von Ophioglossum vulgatum bilden im Stamm, an welchem die Blätter nach $^2/_5$ spiralig geordnet sind, nach Hofmeister ein hohlcylindrisches Netz, von dessen Maschen je eine einem Blatte entspricht und diesem die Blattstränge aus ihrem Scheitelwinkel abgiebt; häufig wandelt sich das ganze die Maschen des Netzes erfüllende Gewebe in leiterförmige Gefässe um, so dass dann der Stamm auf beträchtliche Strecken einen geschlossenen Hohl-Cylinder von solchen zeigt, oder es geschieht dies nur auf einer Seite. Der Blattstiel wird von 5—8 dünnen Strängen durchlaufen, die auf dem Querschnitt in einen Kreis geordnet sind und zwischen denen das Grundgewebe weitere Lacunen bildet; jeder dieser Stränge hat auf seiner axilen Seite ein starkes Bündel von netzartig verdickten engen Gefässen, von denen auf der peripherischen Seite ein breites Bündel von Weichbast (Phloëm) liegt; in der sterilen Lamina verzweigen sich die dünnen Stränge vielfach und anastomosiren, ein Netz mit zahlreichen Maschen bildend; sie verlaufen im chlorophyllhaltigen Mesophyll, ohne vorspringende Nerven zu bilden. — Der dünne Stamm von Botrychium Lunaria verhält sich dem vorigen ähnlich, seine Gefässstränge scheinen nur die unteren Enden der Blattstränge zu sein (vergl. Fig. 283); in jeden Blattstiel, der unten eine conische, oben obliterirende Höhlung besitzt, treten zwei breite, bandartige Stränge ein, die sich oben, unter der Theilung des Blattes in die fertile und sterile Lamina, in vier schmälere Stränge spalten; jeder dieser Stränge besteht aus einem axilen breiten Bündel von Tracheiden (leiterförmig oder netzartig verdickt), welches von einer dicken Phloëmschicht rings umscheidet ist; diese Schicht zeigt eine innere Lage von engen Cambiformzellen, während die Peripherie von dickwandigem, weichem, bastähnlichem Prosenchym gebildet wird (ähnlich wie bei Pteris und anderen Farnen); in den Lacinien der sterilen Lamina spalten sich die Stränge wiederholt dichotomisch und verlaufen, ohne vorspringende Nerven zu bilden, mitten im Mesophyll.

Habitus und Lebensweise. Die Zahl der jährlich zum Vorschein kommenden Blätter ist gering und für die Species constant: so entfaltet Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria jährlich nur ein einziges Blatt, Botrychium rutaefolium jährlich zwei, ein steriles und ein fertiles; Ophioglossum pedunculosum entfaltet jährlich 2—4 Blätter (Mettenius). Auffallend ist die ungemein langsame Entwickelung der Blätter; bei Botrychium Lunaria braucht jedes vier Jahre, von denen es die drei ersten unterirdisch zubringt, im zweiten werden die beiden Zweige (die sterile und die fertile Lamina) angelegt, im dritten weiter ausgebildet, im vierten kommen sie erst über die Erde empor (Fig. 283), es erinnert dies an die langsame Blattbildung von Pteris aquilina; ähnlich ist es bei Ophioglossum vulgatum. — Vegetative Propagation findet bei Ophioglossum durch Adventisknospen aus den Wurzeln statt; Ophioglossum pedunculosum ist insofern monocarpisch, als es nach Production fertiler Blätter in der Regel abstirbt, es erhält sich aber perennirend durch die Wurzelknospen (Hofmeister). — Die meisten Arten werden nur, von der Stammbasis bis zur Blattspitze gerechnet, 5—6 Zoll hoch. einzelne fusshoch, Botrychium lanuginosum in Indien soll nach Milde drei Fuss hoch werden, das Blatt ist hier drei- bis vierfach gefiedert, der Stiel enthält 10—17 Bündel.

Classe 9.

Die Rhizocarpeen [1]).

1) Die geschlechtliche Generation der Rhizocarpeen entwickelt sich aus zweierlei Sporen; die kleinen Sporen erzeugen mittelbar oder unmittelbar die Spermatozoiden, sind also männlichen Geschlechts; die grossen, welche jene an Masse um das Mehrhundertfache übertreffen, erzeugen ein kleines Prothallium, welches sich von ihnen niemals trennt und ein oder mehrere Archegonien bildet; die Macrosporen können daher selbst als weiblich hezeichnet werden.

Die Entwickelung der Spermatozoiden wird bei der Gattung Salvinia durch die Bildung eines sehr rudimentären, männlichen Prothalliums eingeleitet. Die Microsporen liegen hier in einer, das ganze Microsporangium erfüllenden Masse körnigen, verhärteten Schleims eingebettet und werden nicht entleert; jede von ihnen treibt aber aus ihrem Endosporium einen Schlauch, der den Schleim und die Wandung des Sporangiums durchbohrt und an seinem gekrümmten Ende eine Querwand bildet (Fig. 285 *A* und *B*); die so erzeugte Endzelle des Schlauchs theilt sich nochmals durch eine schiefe Wand, worauf in den beiden Zellen (die Pringsheim zusammen als Antheridium bezeichnet) das Protoplasma sich zusammenzieht und durch wiederholte Zweitheilung in vier rundliche Primordialzellen zerfällt, deren jede ein Spermatozoid bildet; ausserdem bleibt in jeder der beiden Zellen ein kleiner Theil des Inhalts träge liegen. Durch Querrisse werden die Antheridiumzellen geöffnet, sie klappen auf und entlassen ihre Spermatozoiden. Der schraubiggewundene Körper des Spermatozoides liegt in (?) einem Bläschen, welches er nach Pringsheim, selbst während des Schwärmens nicht verlässt. — Bei Marsilia und Pilularia werden die Spermatozoiden im Innern der Microsporen selbst erzeugt; der protoplasmatische Inhalt derselben contrahirt sich zu einem länglich runden, excentrisch gelagerten Klumpen, der sich durch drei succedane, auf einander senkrechte Theilungen in acht Primordialzellen sondert; jede der letzteren theilt sich in vier tetraëdrisch gelagerte Portionen. Die so entstandenen 32 kleineren Primordialzellen umgeben sich mit dünnen Häuten und sind die Mutterzellen der Spermatozoiden (Hanstein). — Diesen die Spermatozoiden erzeugenden Zellenkörper nennt Millardet das Antheridium, indem er zugleich den safterfüllten Raum zwischen ihm und dem Endosporium (in welchem anfangs zahlreiche Stärkekörnchen liegen) als rudimentäre Andeutung eines männlichen Prothalliums betrachtet, eine Ansicht die, so sonderbar sie klingt, doch durch das Verhalten der Microsporen von Isoëtes und Selaginella gerechtfertigt erscheint. — Wie bei den Farnen wird auch hier nur ein Theil des Inhalts der

---

1) G. W. Bischoff: Die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen. (Nürnberg 1828). — W. Hofmeister: Vergl. Untersuchungen. 1851. p. 103. — Derselbe: Ueber die Keimung der Salvinia natans (Abh. d k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. p. 665). — Pringsheim: Zur Morphologie der Salvinia natans (Jahrb. f. wiss. Bot. III. 1863). — J. Hanstein: Ueber eine neuholl. Marsilia (Monatsber. der Berliner Akad. 1862). — Derselbe: Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865). — Derselbe: Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata (Bonn 1866). — Nägeli und Leitgeb: Ueber Entstehung und Wachsthum der Wurzeln bei den Gefässkryptogamen (Berichte der bayerischen Akad. der Wissensch. 1866. 15. December und Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. IV. 1867). — Millardet: le prothallium male des Cryptogames vasculaires (Strasbourg 1869).

Mutterzelle zur Bildung des Spermatozoids verwendet; dieses bildet sich (nach Millardet) [1]) im Umkreis eines trüben, aus Protoplasma und Stärkekörnchen bestehenden rundlichen Klumpens, der während der Entstehung des Spermatozoids immer heller wird, und bei dem Austritt der letzteren aus der Mutterzelle eine Blase darstellt, die aus dem nicht verwendeten Protoplasma und darin liegenden Stärkekörnchen besteht. Bei Pilularia, wo das Spermatozoid ein 4 – 5 mal gewundener Faden ist, bleibt diese Blase in der Mutterzelle stecken, bei Marsilia

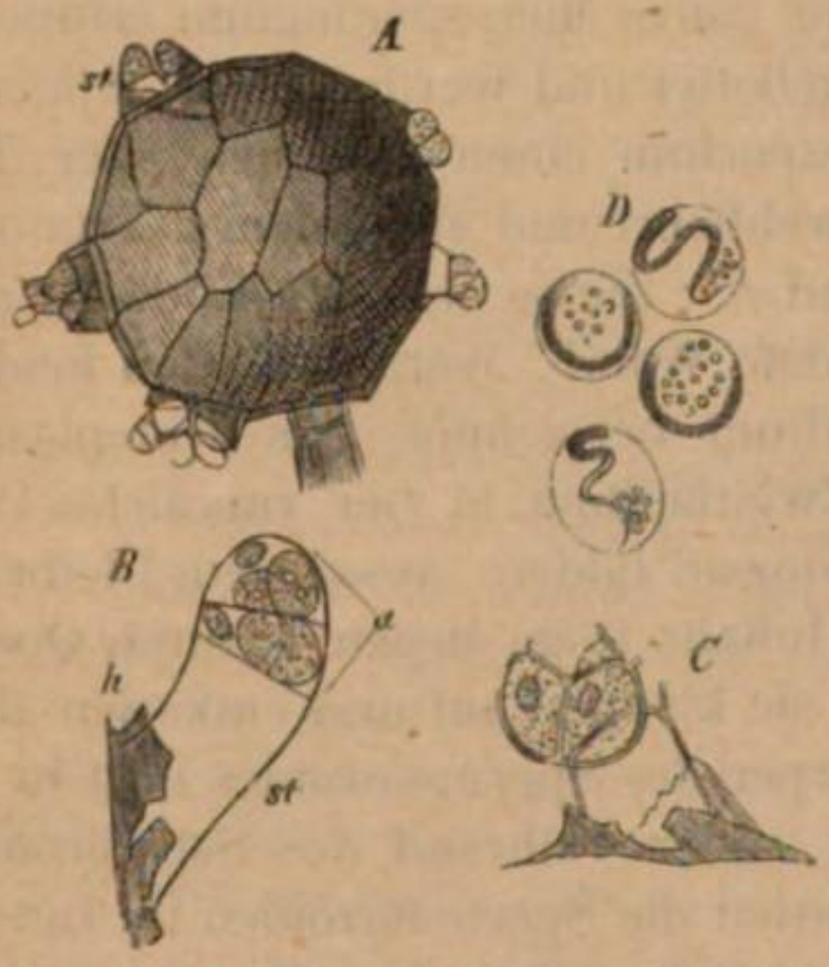


Fig. 285. Salvinia natans: *A* ein ganzes Microsporangium mit durchbrechenden Microsporenschläuchen *st*, etwa 100mal vergr. — *B* einer dieser Schläuche *st* aus der Microsporangienhülle *h* hervortretend und ungefähr 200mal vergr.; *a* das Antheridium noch geschlossen. — *C* Schlauch mit entleertem Antheridium. — *D* Spermatozoiden (580) (nach Pringsheim).

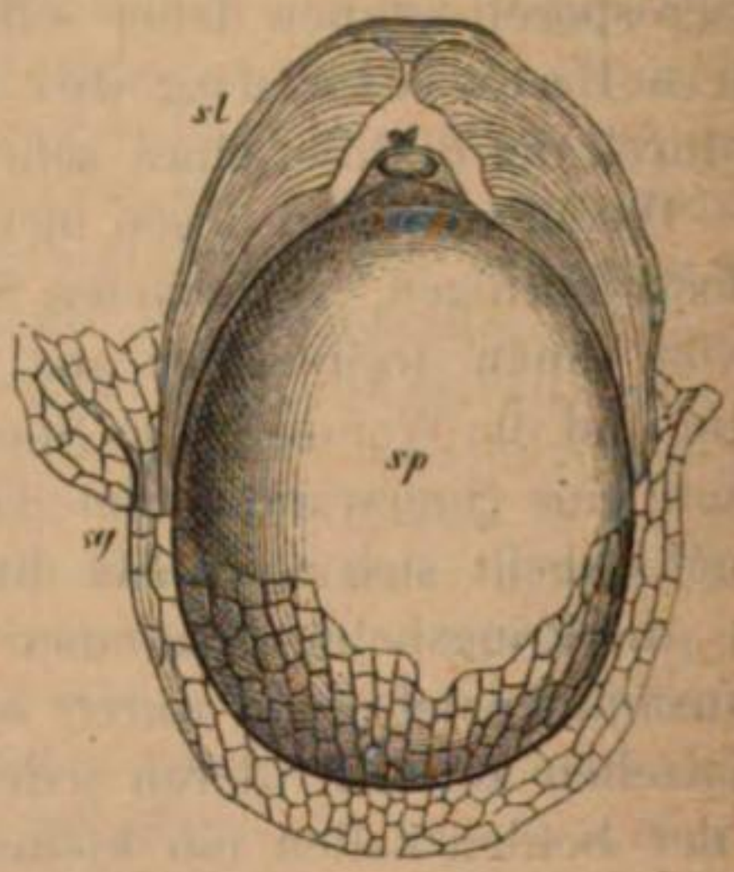


Fig. 286. Marsilia salvatrix; die obere Figur: Macrospore *sp* mit ihrer Schleimhülle *sl* und der im Trichter derselben emporragenden Scheitelpapille, in dieser ein breiter gelblicher Tropfen; *sg* die zerrissene Wand des Macrosporangiums (Vergr. etwa 30mal). — Untere Figur: geplatzte Microspore nach Entleerung der Spermatozoiden; *ex* das Exosporium, *dl* das ausgetretene Endosporium, Körnchen enthaltend; *z z* die schraubigen Körper der Spermatozoiden, *y y* deren Blasen mit Stärkekörnchen. Die Gallerthülle der Microspore ist nicht mehr vorhanden, ihr Exosporium zeigt nicht die hier fälschlicher Weise angedeutete Anordnung der Protuberanzen (550).

dagegen adhärirt sie den hinteren Windungen des 12—13 mal korkzieherartig gewundenen Spermatozoids, wird bei dessen schwärmender Bewegung oft längere Zeit mitgeschleppt, um aber endlich abgestreift zu werden. — Sind die Spermatozoiden in ihren Mutterzellen gebildet, so wird das Endosporium am Scheitel zersprengt, das Endospor quillt als hyaline Blase hervor, die endlich zerreissend, die Spermatozoiden entlässt (Fig. 286 unten).

---

1) Die abweichende Ansicht Hanstein's vergl. l. c.

Das weibliche Prothallium wird innerhalb der Scheitelpapille der Macrospore aus einem kleinen Theil ihres Protoplasmas gebildet und tritt erst später theilweise aus dem Sporenraum hervor, bleibt aber, mit seiner Basalfläche den letzteren schliessend, mit ihm in Verbindung, um die dort angehäuften Nährstoffe (Stärkekörner, fettes Oel und Eiweissstoffe) auszunutzen. Die einzelnen Vorgänge bei der ersten Anlage des Prothalliums sind noch in mancher Hinsicht unklar; gewiss ist, dass es aus einer Ansammlung von Protoplasma im Raum der Papille entsteht; dieses Protoplasma zerfällt alsbald in mehrere Zellen, die sich nach Hanstein (bei Marsilia und Pilularia) erst später mit Häuten bekleiden und so einen Gewebekörper darstellen. Die weiteren Vorgänge glaube ich nach Pringsheim's, Hanstein's, Hofmeister's Angaben verglichen mit meinen eigenen Beobachtungen an Marsilia salvatrix kurz dahin zusammenfassen zu können, dass der Gewebekörper des Prothalliums zu einer gewissen Zeit in der Scheitelpapille der Macrospore völlig eingeschlossen ist, oben bedeckt von den Hautschichten des Sporenscheitels selbst, unten und innen abgeschlossen gegen den Sporenraum durch eine Zellhautlamelle, welche wie ein Diaphragma quer ausgespannt ist und sich im Umfang an das Endosporium ansetzt. — Durch das weitere Wachsthum des Prothalliums werden die Hautschichten der Papille oben zerrissen, der Rücken des Prothalliums tritt hervor in den Raum, den die äusseren dicken Hautschichten der Macrospore hier frei lassen (in den Trichter); und später wölbt sich das Diaphragma convex nach aussen, wodurch das Prothallium noch weiter nach aussen geschoben wird. Diess einstweilen zur Orientirung über die Lage des Prothalliums zur Macrospore (Man vergl. die Figurenerklärungen weiter unten).

Das Prothallium von Salvinia natans[1]) erreicht eine weit beträchtlichere Grösse als das der beiden anderen genannten Gattungen, es ist chlorophyllreich und bildet mehrere, selbst zahlreiche Archegonien in bestimmter Stellung. Nachdem es die Häute der Papille durchbrochen hat, erscheint es zwischen den drei Lappen des Exosporiums von oben gesehen dreiseitig; eine dieser Seiten ist die Vorderseite, die beiden Hinterseiten treffen rückwärts in einem spitzen Winkel zusammen; eine Linie von hier aus zur Mitte der Vorderseite läuft über den sattelartig erhabenen Rücken des Prothalliums und wird als Mittellinie bezeichnet; die Vorderseite ragt höher empor als der Rücken, und da, wo sie mit den beiden Hinterseiten zusammentrifft, wachsen die beiden Ecken später zu langen, flügelartig neben der Macrospore hinabhängenden Fortsätzen aus. Das erste Archegonium erscheint auf der Mittellinie des erhabenen Rückens unmittelbar hinter der fortwachsenden Vorderseite des Prothalliums; dann treten ohne Ausnahme noch zwei Archegonien rechts und links neben jenen auf, so dass sie in einer der Vorderseite (Scheitellinie) parallelen Querreihe stehen. Wird eines dieser Archegonien befruchtet, so hat es damit sein Bewenden, geschieht es nicht, so wächst das Prothallium an seiner Vorderseite weiter, und es werden noch 1—3 neue Querreihen von Archegonien erzeugt, deren jede 3—7 Archegonien enthalten kann. Die längliche Centralzelle jedes Archegoniums liegt schief im Gewebe des Prothalliums, so zwar, dass ihr äusseres (Hals-) Ende nach hinten zieht, ihr inneres tieferes Ende der Vorderfläche zugekehrt ist; an dieser letzteren Stelle liegt später die Scheitelzelle des embryonalen Stammes. Junge Archegonien zeigen den

---

1) Alles hier über Salvinia Gesagte nach Pringsheim l. c.

Scheitel ihrer Centralzelle mit vier kreuzweise gestellten oberflächlichen Zellen bedeckt; in jeder dieser letzteren tritt eine von aussen oben nach innen unten geneigte Wand auf, der in jeder inneren Zelle noch eine solche folgt (Fig. 288 *I*, *a*, *bc*); durch das folgende Wachsthum werden diese Zellen in vier Reihen von je drei über einander liegenden Gliedern verwandelt (*II*, *III*), deren untere als Schlusszellen, die oberen Paare als »Hals« bezeichnet werden (*III*, *h* Hals). Unterdessen entsteht am Scheitel der Centralzelle eine neue Zelle, die sich, conisch zugespitzt, zwischen die Schlusszellen einschiebt (*I d*, *III d*) und die hier zuerst von Pringsheim entdeckte Centralzelle darstellt; sie verwandelt sich in Schleim, welcher aus dem durch Abwerfen des »Halstheils« geöffneten Canal austritt. Der ganze Inhalt der Centralzelle (*I*, *II*, *III e*) wird zur »Befruchtungskugel« (Ei). Nach erfolgter Befruchtung schliesst sich der Canal durch die sich querdehnenden Schlusszellen wieder. — Das Prothallium von Marsilia und Pilularia tritt als halbkugeliger Gewebekörper aus der Scheitelpapille der Macrospore hervor, nachdem es die Sporenhäute an dieser Stelle zerrissen (Fig. 290 *A*, *B*) hat, und bleibt in der Tiefe des von den äusseren Hautschichten der Macrospore gebildeten Trichters verborgen. Schon frühzeitig, vor seinem Durchbruch, erkennt man nach Hanstein in ihm die grosse Centralzelle, die in ihrem ganzen Umfang wenigstens anfänglich nur von einer einzigen Lage von Zellen umgeben ist, so dass das Prothallium hier seiner Anlage nach eigentlich nur ein einziges Archegonium darstellt. Die Centralzelle ist auch hier von vier kreuzweise gestellten Zellen bedeckt, die zugleich den Scheitel des ganzen Prothalliums darstellen, durch einen ähnlichen Vorgang wie

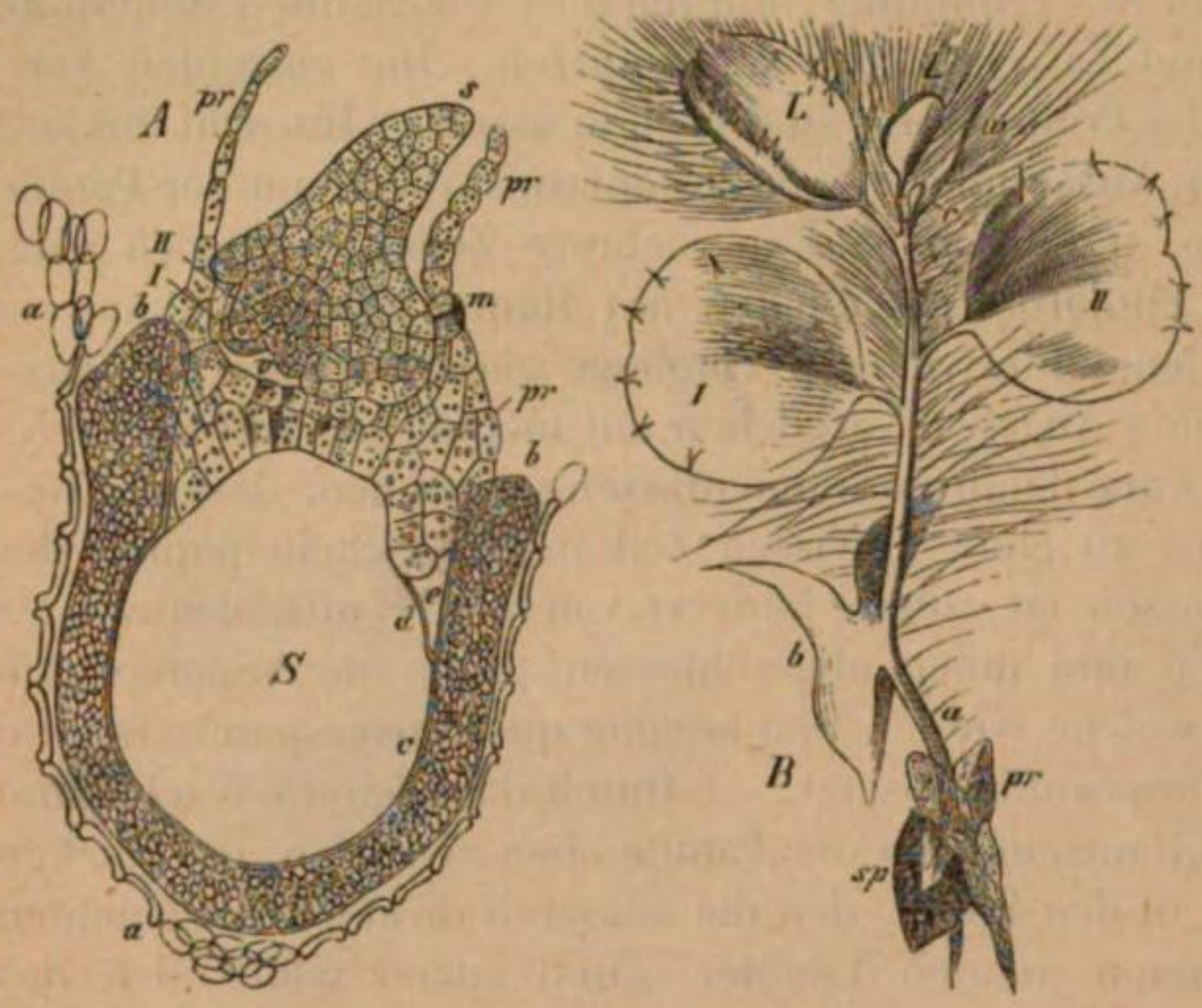


Fig. 287. Salvinia natans nach Pringsheim: *A* Längsschnitt durch Macrospore, Prothallium und Embryo in der Mittellinie des Prothalliums geführt (ungef. 70mal vergr.): *a* Zellschicht des Sporangiums, *b* Exosporium, *c* Endosporium, *e* dessen Fortsetzung, *d* das oben erwähnte Diaphragma, welches das Prothallium vom Sporenraum trennt; *pr* Prothallium, bereits vom Embryo durchbrochen; *I*, *II* die beiden ersten Blätter desselben, *o* dessen Stammscheitel; *s* das Schildchen. — *B* eine ältere Keimpflanze mit der Spore *sp*, dem Prothallium *pr* (20mal vergr.): *a* das Stielchen, *b* Schildchen, *I*, *II* erstes und zweites einzelnes Blatt, *L*, *L'* Luftblätter des ersten Quirls, *w* dessen Wasserblatt.

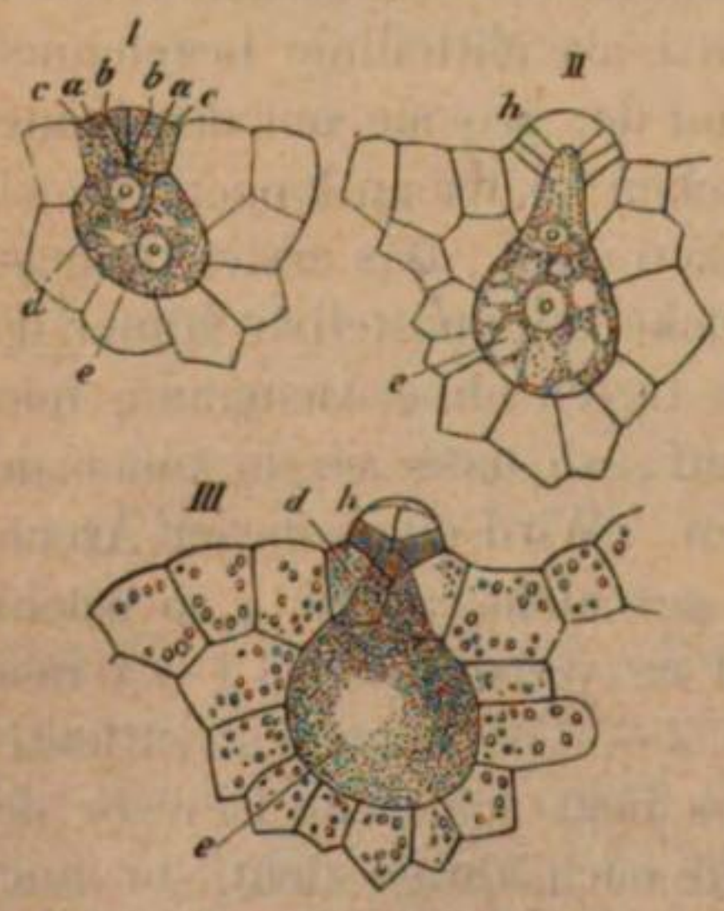


Fig. 288. Archegonienentwickelung von Salvinia natans nach Pringsheim (150).

bei Salvinia bilden sie den freien Halstheil (der bei Marsilia nur wenig, bei Pilularia hoch emporragt) und die Schlusszellen des Archegoniums; über der Centralzelle, deren Protoplasma sich contrahirt, wird nach Hanstein auch hier eine kleine zwischen die Schlusszellen sich eindrängende Canalzelle sichtbar, die sich ähnlich wie bei Salvinia verhält. Auch Hanstein konnte innerhalb der Centralzelle keine weitere Zellbildung erkennen, der ganze Protoplasmakörper derselben wird zum Ei (Befruchtungskugel). Nach der Befruchtung verdoppelt sich die die Centralzelle umgebende Gewebeschicht des Prothalliums, es entstehen einige Chlorophyllkörnchen in demselben, und die äusseren Zellen wachsen bei Marsilia salvatrix (Fig. 291) zu langen Wurzelhaaren aus, die zumal dann stark wuchern, wenn keine Befruchtung erfolgt. Zur Zeit der Empfängniss sammeln sich die Spermatozoiden bei Marsilia salvatrix in grosser Zahl in dem Trichter über dem Prothallium und dringen in den Archegoniumhals ein (Weiteres hierüber bei Hanstein Jahrb. IV.).

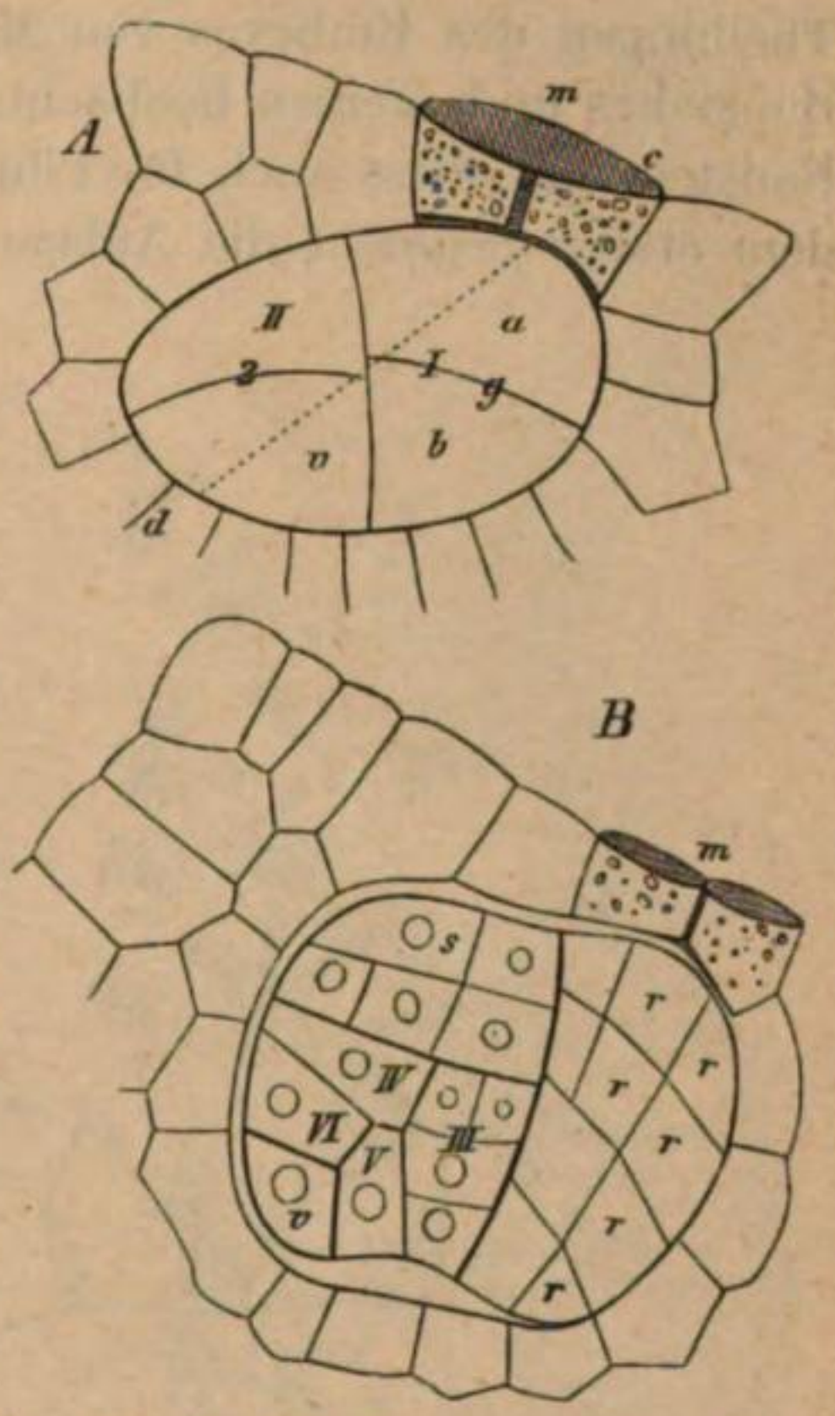


Fig. 289. Salvinia natans, mediane Längsschnitte durch das Prothallium und den jungen Embryo: *A* nach den ersten drei Theilungen der Eizelle, *I* das erste Segment durch die Wand *g* in die Zellen *a* und *b* getheilt; *II* das zweite Segment, durch die Wand 2 von der Scheitelzelle *v* abgeschnitten; *c d* Wachsthumsaxe. — *B* weiter entwickelter Embryo: *r r r* die ersten Anlagen des Stielchens, *s* Scheitelzelle des Schildchens, *III—VI* folgende Segmente, *v* Scheitelzelle des Stammes. — *m* in *A* und *B* die Schlusszellen des Archegoniums (nach Pringsheim).

2) Entwickelung der zweiten, sporenbildenden Generation. Die ersten Theilungsvorgänge, durch welche die Eizelle nach der Befruchtung bei Salvinia sich zum Embryo umbildet, sind von Pringsheim in elegantester Weise dargestellt worden. Die erste Theilung erfolgt durch eine Wand, welche das hintere Stück der Centralzelle, über welchem die Archegonienmündung sitzt, von dem vorderen, meist grösseren Stück scheidet; sie ist senkrecht zur Mittellinie des Prothalliums und zur Basalfläche desselben; die vordere Zelle theilt sich nun durch eine auf der vorigen nahezu senkrechte Wand. Halbirt man den Winkel, den diese beiden Wände einschliessen, durch eine gerade Linie (Fig. 289 *A*, *c d*), so stellt diese die Wachsthumsaxe des Stammes dar; das zuerst abgeschnittene hintere Stück des Embryos ist das erste Segment (*A*, *I*), die durch die zweite Wand abgeschnittene Zelle das zweite Segment der nun nach vorn und unten liegenden Stammscheitelzelle (*A*, *v*); in dieser letzteren treten nun abwechselnd auf- und abwärts geneigte Wände auf, wodurch die zwei Reihen von Segmenten gebildet werden, aus denen der Stamm von Salvinia sich auch fernerhin aufbaut; Fig. 289 *B* zeigt in *III*, *IV*, *V*, *VI* diese schon weiter sich theilenden Segmentzellen. Eine Wurzel wird jetzt so wie später nicht gebildet, Salvinia ist absolut wurzellos. Für das Verständniss der weiteren Vorgänge ist Fig. 287 mit Fig. 289 zu vergleichen; der heranwachsende Embryo sprengt das Prothallium: aus dem ganzen ersten Segment (*r r r* in *B* Fig. 289) entsteht das sogen. Stielchen (besser

Fuss) der jungen Pflanze (*a* in Fig. 287); aus dem ganzen zweiten Segment bildet sich ein eigenthümliches, von allen folgenden Blättern abweichendes Blattgebilde, das Schildchen (*b* in Fig. 287 *B*), durch dessen Wachsthum die Stammknospe hinabgedrückt wird (Fig. 287 *A*, *v*). Der Vordertheil des Embryos ist der Vorderseite, sein Hintertheil der Hinterseite des Prothalliums zugekehrt, seine Wachsthumsaxe liegt in einer Ebene mit der Mittellinie des letzteren. — Die ersten Theilungen des Embryos von Marsilia salvatrix stimmen im Wesentlichen nach Hanstein's und meinen Beobachtungen mit denen bei Salvinia überein, und nach Hanstein gilt diess auch für Pilularia, doch tritt bei beiden Gattungen sofort in dem ersten Segment die Anlage der ersten Wurzel hervor; zur Orientirung sei

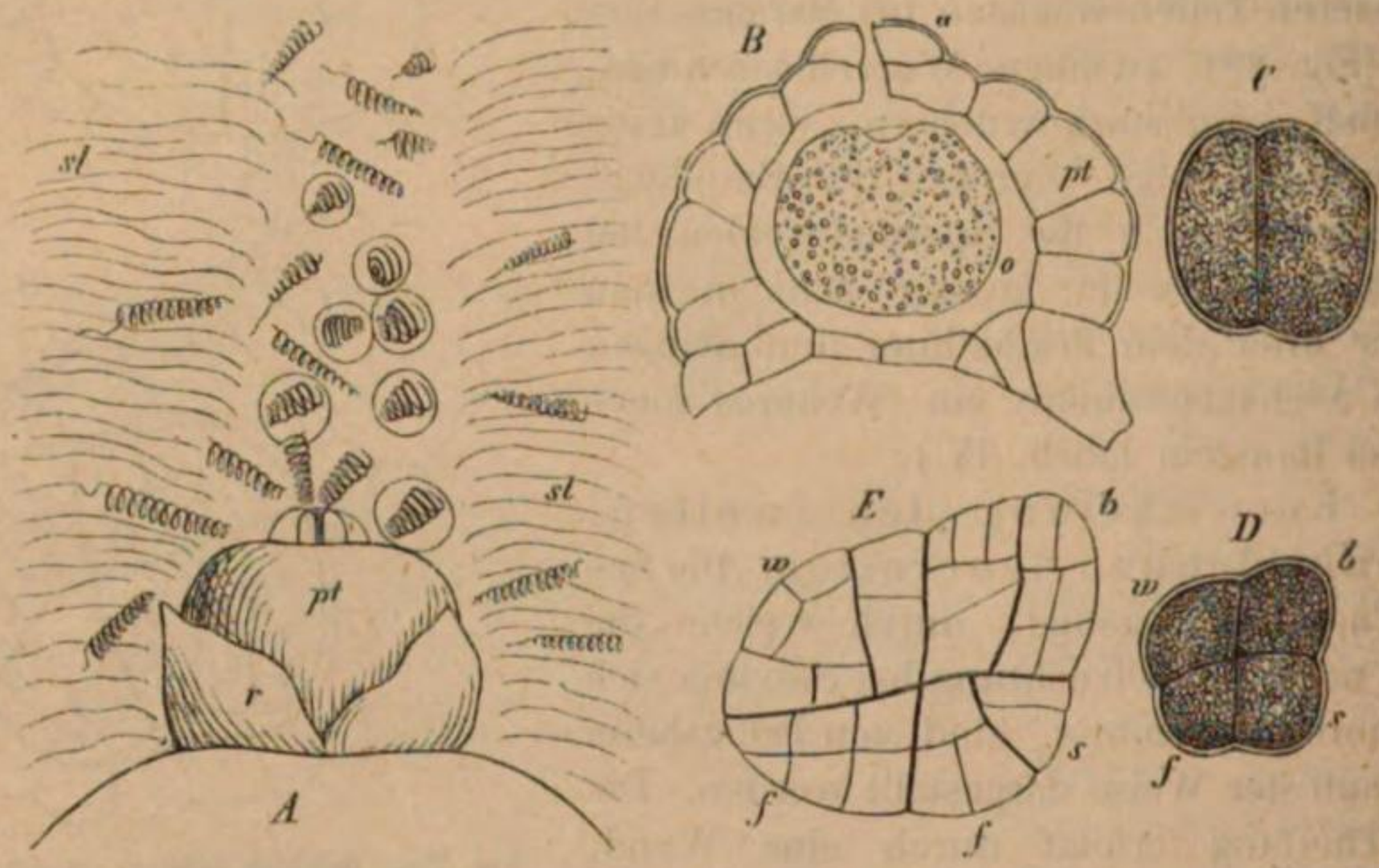


Fig. 290. Marsilia salvatrix: *A* das Prothallium *pt*, aus zerrissenen Hauttheilen *r* der Spore hervorragend, *sl* die den Trichter bildenden Schleimschichten mit zahlreichen Spermatozoiden. — *B*—*E* nach Hanstein: *B* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliums *pt* mit dem Archegonium *a* und der Eizelle *o*; *C*, *D*, *F* junge Embryonen: *s* Stammscheitel, *b* Blatt, *w* Wurzel, *f* Fuss.

vorläufig bemerkt, dass auch hier der Stamm von Anfang an horizontal kriecht oder schwimmt, wie bei Salvinia, und dass er hier in acropetaler Folge zahlreiche Wurzeln bildet. Fig. 290 zeigt die ersten Theilungen des Embryos von Marsilia salvatrix; die Eizelle wird durch eine beinahe senkrechte Wand in eine vordere grössere und eine hintere kleinere Zelle getheilt; jene zerfällt durch eine fast horizontale Wand in ein oberes Segment, welches das erste Blatt bildet; diese (die hintere Zelle, nach dem Vorbild von Salvinia das erste Segment des sich constituirenden Stammes) zerfällt ebenfalls in zwei über einander liegende Zellen, deren obere die erste Wurzel erzeugt. Die Verbindung zwischen Embryo und Prothallium wird hergestellt durch den Fuss, der sich aus dem hinteren unteren Quadranten und aus dem dritten abwärts gekehrten Segment des Stammes bildet (Fig. 290 *E*). Die Scheitelzelle des Stammes liegt also nach der Bildung der ersten drei Segmente zwischen dem Vorderrand des ersten Blattes und dem des Fusses; noch spät, in dem durch Fig. 291 dargestellten Stadium erkennt man diese Herkunft des ersten Blattes, der ersten Wurzel und des Fusses aus der Anordnung der Zellen.

Das weitere Wachsthum der drei in ihrem Habitus sonst sehr verschiedenen Gattungen stimmt zunächst darin überein, dass die schon im Embryo ausgesprochene Bilateralität im Zusammenhang mit dem entschieden horizontalen Wuchs festgehalten wird, obgleich die Lage der Scheitelzelle und ihrer Segmente, wie wir sehen werden, sich ändert. Im Unterschied gegen die Muscineen und Equiseten, aber übereinstimmend mit den Farnen, wird bei den Rhizocarpeen nicht aus jedem Stammsegment ein Blatt erzeugt, es bleiben vielmehr bestimmte Segmente steril, die dann zur Bildung der Internodien verwendet werden. Die Blätter wachsen wie die der Farne und Ophioglossen basifugal durch Vermittlung einer Scheitelzelle, die zweireihig alternirende Segmente ablegt. — Bevor die Entwickelung einen constanten Verlauf annimmt, findet eine Erstarkung der Keimpflanze statt, die sich in der Vergrösserung der Blätter und Vervollkommnung ihrer Formen, so wie in einer Aenderung der Stellungsverhältnisse ausspricht; um diess jedoch klar zu machen, ist es nöthig die Salvinia einerseits und die Marsiliaceen (Marsilia und Pilularia) anderseits gesondert zu betrachten.

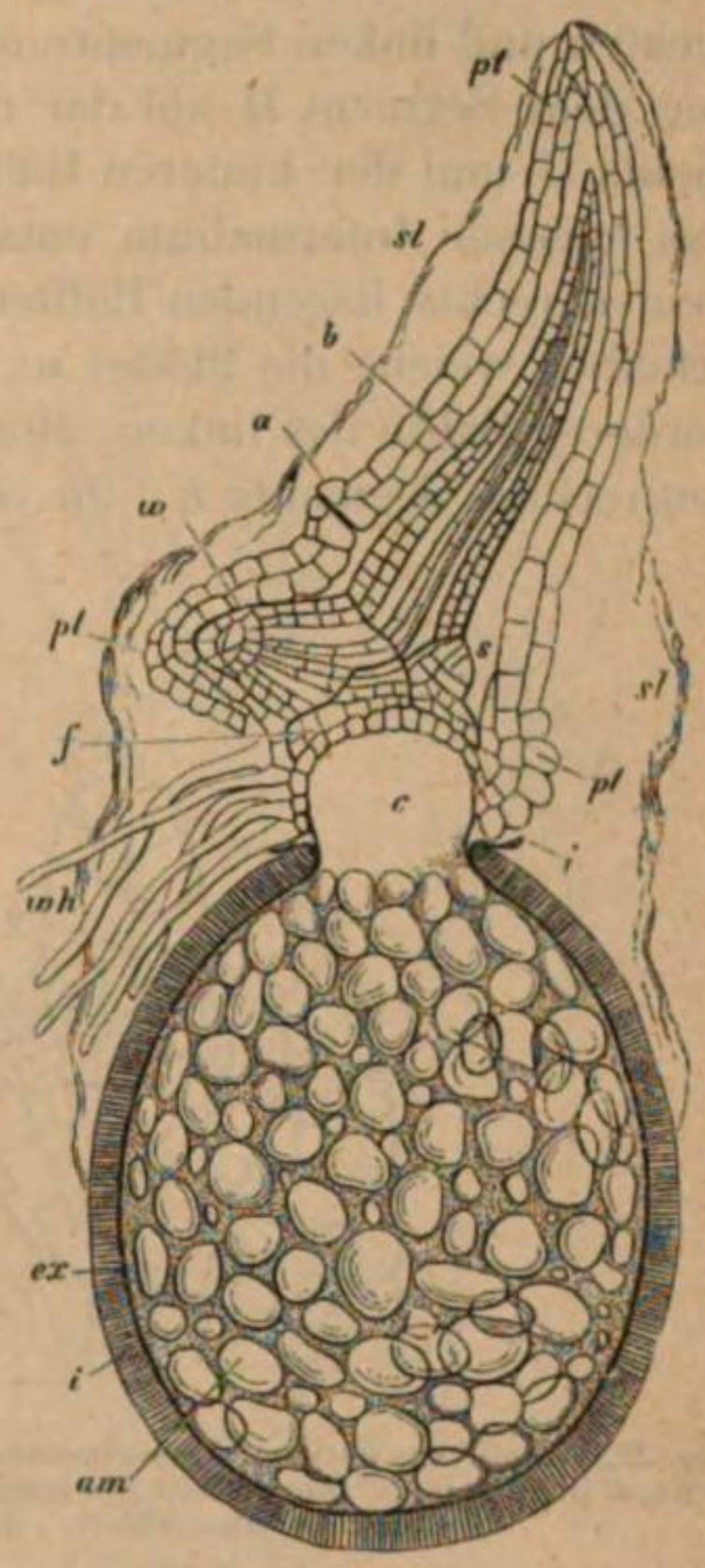


Fig. 291. Marsilia salvatrix, Längsdurchschnitt der Spore, des Prothalliums und des Embryos, ungef. 60mal vergr. *am* Stärkekörner der Spore, *i* innere Sporenhaut, oben lappig zerrissen, *ex* das aus Prismen bestehende Exosporium; *c* der Raum unter dem hinaufgewölbten Diaphragma, auf welchem die Basalschicht des Prothalliums sitzt; *pt* das Prothallium, *wh* dessen Wurzelhaare; *a* das Archegonium; *f* der Fuss des Embryos, *w* dessen Wurzel, *s* dessen Stammscheitel, *b* dessen erstes Blatt durch welches das Prothallium ausgedehnt wird; *sl* die Schleimhülle der Sporen, welche anfangs den Trichter über der Papille bildet und noch jetzt das Prothallium umhüllt; 50 Stunden nach der Aussaat der Sporenfrucht.

Der Embryo von Salvinia bildet, wie wir oben sahen, so lange er im Prothallium eingeschlossen ist, die Segmente seiner Scheitelzelle alternirend oben und unten; wenn aber bei weiterer Verlängerung des Stammes der Scheitel frei heraustritt, so erfolgt eine Drehung um 90°, so dass die beiden alternirenden Segmentreihen der Scheitelzelle fortan rechts und links liegen, ein Verhalten, welches von Hofmeister auch bei Pteris aquilina beobachtet wurde. Das erste Blatt ist das oben erwähnte Schildchen, welches median dorsal gestellt ist, darauf folgt dann noch ein zweites und drittes einzeln stehendes Luftblatt, bevor endlich die definitive Quirlstellung der Blätter am vierten Knoten eintritt; jeder Blattquirl besteht fortan aus einem auf der Bauchseite (rechts oder links) entspringenden Wasserblatt, welches alsbald sich verzweigend einen Büschel langer, in das Wasser hinabhängender Fäden darstellt, während zwei andere Blätter mit ganzer flacher Spreite auf dem Rücken entspringen und nur mit ihrer Unterseite das Wasser berühren (Fig. 295). Diese dreigliedrigen Blattquirle alterniren und bilden somit zwei Reihen ventraler Wasserblätter und vier Reihen dorsaler Luftblätter; ihre Altersfolge im

Quirl und die Stellung der (unter sich antidromen) Quirle wurde schon bei Fig. 142 (auf p. 168) angedeutet. Der Knoten des Stammes, welcher einen Blattquirl erzeugt, wird, wie Pringsheim zeigte, von einer Querscheibe des langen Vegetationskegels gebildet, welche ihrer Länge (Höhe) nach einem halben Segment entspricht, während jedes Internodium eine ganze Segmenthöhe einnimmt. Eine Knotenscheibe sowohl wie jedes Internodium besteht aus verschieden alten Zellen der rechten und linken Segmentreihe: in Fig. 142 z. B. wird ein Internodium gebildet von dem Segment *H* auf der rechten Seite, der vorderen Hälfte des älteren Segments *G* und der hinteren Hälfte des jüngeren Segments *J* auf der linken Seite; das folgende Internodium entsteht aus dem linken ganzen Segment *L* und den beiden rechts liegenden Hälften von *K* und *H*; die dazwischen liegende Knotenscheibe, welche die Blätter w, L_1, L_2 (Fig. 142) bildet, besteht dagegen aus der vorderen Hälfte des linken, älteren Segments *J* und der hinteren Hälfte des jüngeren rechten Segments *K*; im vorhergehenden und nachfolgenden Knoten sind die

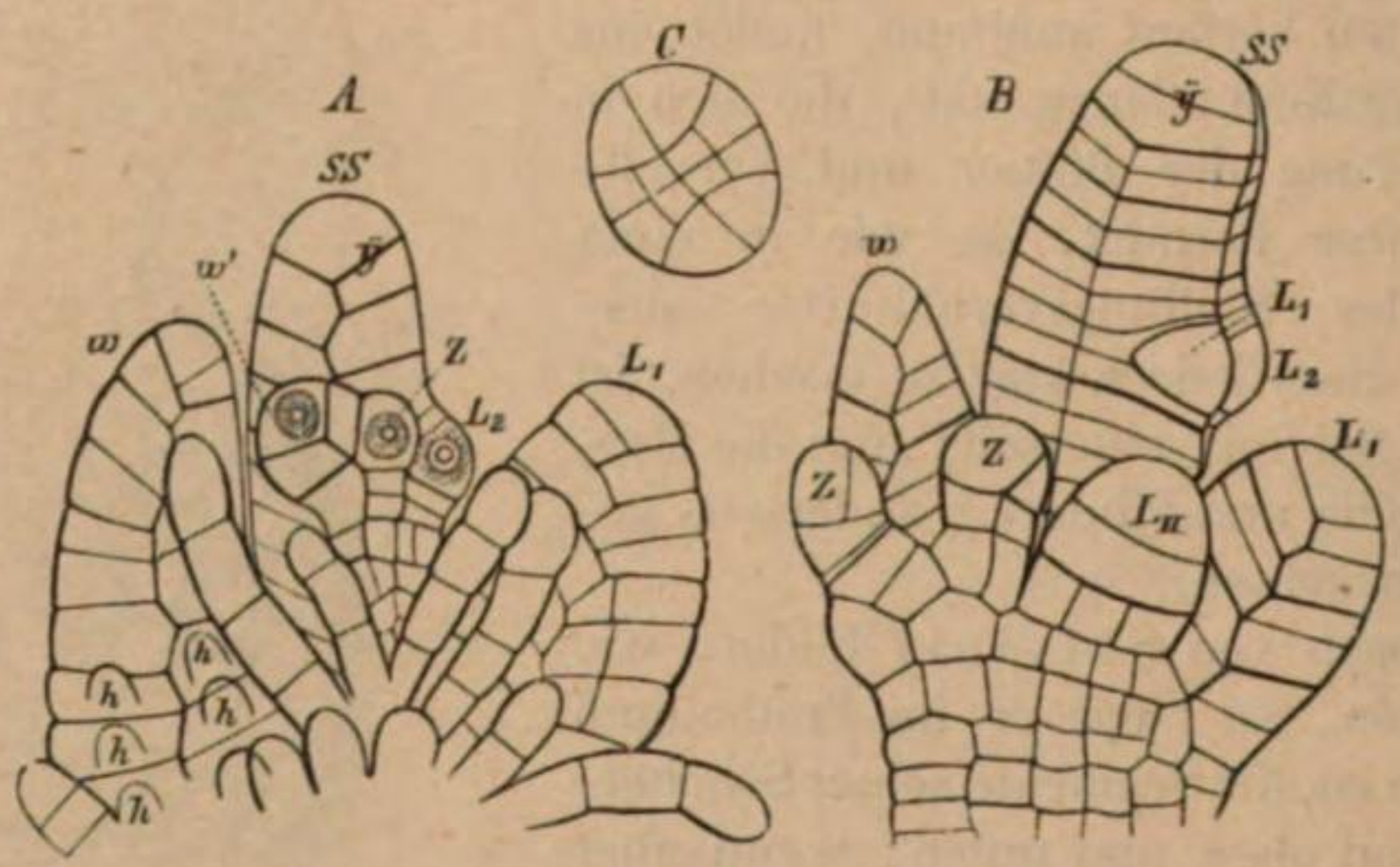


Fig. 292. Gipfel des horizontal schwimmenden Stammes von Salvinia nach Pringsheim. — *A* Unter- oder Bauchseite, *B* linke Seite, *C* Querschnitt des langen Vegetationskegels. – *ss* Stammscheitelzelle, *y* letzte Theilungswand derselben; *w* Wasserblatt, *z* dessen seitliche Zipfel; *L*, *L* die Luftblätter, *h h* die Haare.

Verhältnisse mit Vertauschung von rechts und links dieselben. In jedem Quirl ist das Wasserblatt das älteste, das ihm fernere Luftblatt das zweite, das nähere Luftblatt das zuletzt entstehende. Jedes Blatt entsteht aus einer Zelle von bestimmter Lage, die sich hervorwölbt (Fig. 292 *B*, L_1, L_2) und als Scheitelzelle des Blattes nach zwei Seiten hin Segmente bildend fortwächst.

Auch bei Marsilia ist nach dem oben Mitgetheilten die Scheitelzelle des Embryos so orientirt, dass anfangs durch auf- und abwärts geneigte Wände dorsale und ventrale Segmente zweireihig entstehen; dem entspricht auch das aus dem ersten dorsalen Segment hervorgehende dorsal mediane Blatt; bald aber tritt mit der Erstarkung der Pflanze eine andere Anordnung ein, indem die Stammscheitelzelle dreireihig geordnete Segmente nach $^1/_3$ Divergenz bildet, und zwar so, dass eine Segmentreihe unten (ventral) zu liegen kommt, während die beiden anderen Segmentreihen den Rücken des Stammes bilden; die Bauchseite des Stammes bildet Wurzeln in streng acropetaler Folge, die jüngsten derselben findet man nahe am Stammscheitel; auf der Rückenseite des Stammes entstehen die Blätter in zwei alternirenden Reihen, indem zugleich gewisse dorsale Segmente steril bleiben

und zur Internodienbildung dienen. Auf das erste spreitenlose, median gestellte Blatt des Embryos folgt in der nun eintretenden zweireihigen Anordnung eine Anzahl Jugendblätter mit kurzem Stiel und ganzer, dann zwei-, dann viertheiliger Spreite, dann erst folgen normale Blätter mit langem Stiel und viertheiliger, anfangs eingerollter Spreite. — In den oben hervorgehobenen Verhältnissen

Fig. 293. Marsilia salvatrix, vorderer Theil des Stammes mit Blättern in $^1/_2$ der natürl. Gr.; *k* Endknospe, *b b* Blätter, *ff* die Sporenfrüchte, bei *x* aus den Blattstielen entspringend.

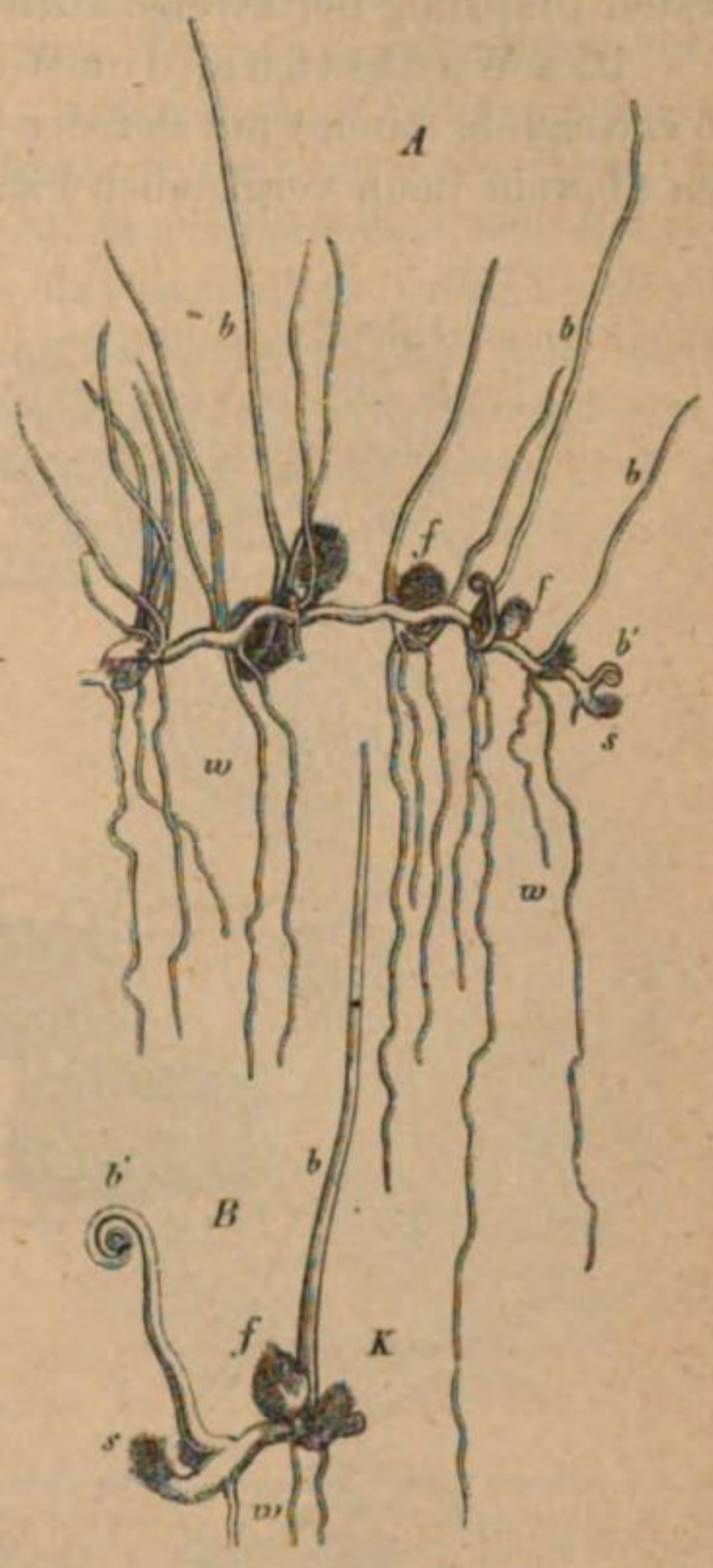


Fig. 294. Pilularia pilulifera: *A* in natürl. Gr.; *B* Ende vergrössert, *s* die Endknospe des Stammes, *b b'* Blätter; *w* Wurzeln, *f* Früchte, *k* Seitenknospe.

stimmt Pilularia mit Marsilia nach Hanstein überein; doch bleiben hier sämmtliche Blätter spreitenlos (Fig. 294), sie sind lang, conisch, fadenförmig, anfangs nach vorn spiralig eingerollt.

Die Verzweigung der Rhizocarpeen ist der der Farne ähnlich: bei Salvinia kommt nach Pringsheim niemals Endverzweigung des Stammes vor; neue Sprosse entstehen vielmehr ausschliesslich aus dem unteren Theile der Wasserblätter, und zwar bildet jedes Wasserblatt einen Spross auf seiner dem näheren Luftblatt zugekehrten Seite; jeder Zweig erzeugt sofort einen dreizähligen Quirl. — Die Verzweigung der Marsiliaceen wird von Hanstein zwar als axillär bezeichnet, eine Auffassung, der ich mich jedoch nicht anschliessen kann; die Seitensprosse scheinen allerdings aus dem Stamme selbst zu entspringen und sehr nahe den

Blättern, doch erscheinen sie später seitwärts neben den Blättern, nicht axillär, und was ihre erste Anlage betrifft, die noch nicht genau ermittelt ist, so möchte ich manche Abbildungen Hanstein's und eigene Beobachtungen zunächst eher auf Dichotomie des Stammes deuten, die bei sympodialer wickelartiger Ausbildung der Gabeläste recht wohl zu der genannten Anordnung älterer Theile hinführen könnte; doch sind neue directe Beobachtungen hier wie bei den Farnen über den ersten Ursprung der Zweige abzuwarten.

Das Wachsthum der Wurzeln der Marsiliaceen und deren monopodiale Verzweigung stimmt mit der der Farne und Equiseten in allen wichtigeren Punkten überein (man vergl. auch Fig. 112).

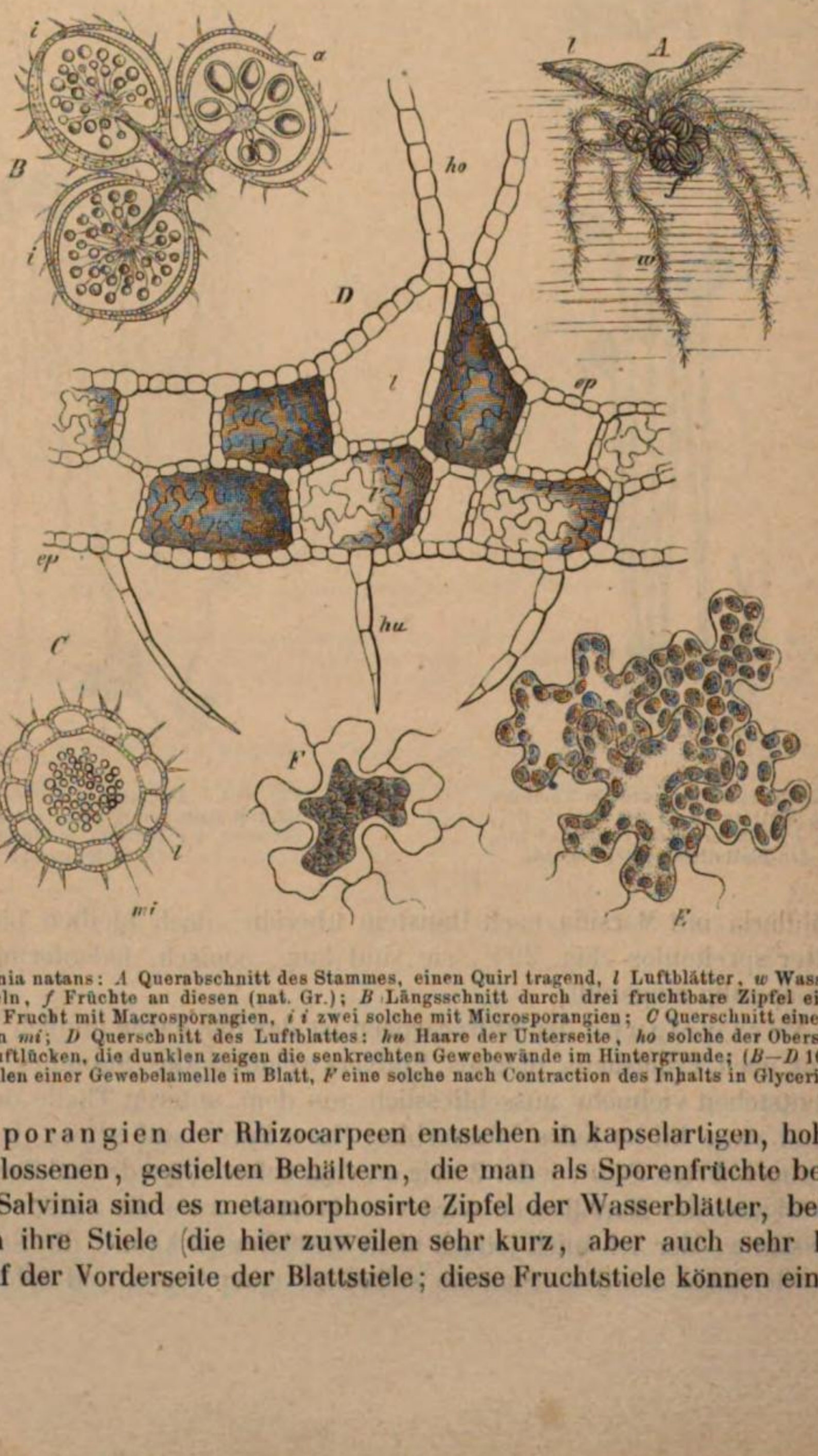


Fig. 295. Salvinia natans: *A* Querabschnitt des Stammes, einen Quirl tragend, *l* Luftblätter, *w* Wasserblatt, mit mehreren Zipfeln, *f* Früchte an diesen (nat. Gr.); *B* Längsschnitt durch drei fruchtbare Zipfel eines Wasserblattes; *a* eine Frucht mit Macrosporangien, *i i* zwei solche mit Microsporangien; *C* Querschnitt einer Frucht mit Microsporangien *mi*; *D* Querschnitt des Luftblattes: *hu* Haare der Unterseite, *ho* solche der Oberseite; *ep* die Epidermis; *l* Luftlücken, die dunklen zeigen die senkrechten Gewebewände im Hintergrunde; (*B—D* 10mal vergr.); *E* Zellen einer Gewebelamelle im Blatt, *F* eine solche nach Contraction des Inhalts in Glycerin.

Die Sporangien der Rhizocarpeen entstehen in kapselartigen, hohlen, allseitig geschlossenen, gestielten Behältern, die man als Sporenfrüchte bezeichnen kann. Bei Salvinia sind es metamorphosirte Zipfel der Wasserblätter, bei Marsilia entspringen ihre Stiele (die hier zuweilen sehr kurz, aber auch sehr lang sein können) auf der Vorderseite der Blattstiele; diese Fruchtstiele können einfach und

einfrüchtig, oder gabeltheilig und mehrfrüchtig sein; ihr Ursprung aus dem Blattstiel kann hoch oben an diesem oder tief unten stattfinden, so dass im letzten Fall der Fruchtstiel axillär zu sein scheint. Dieses Verhalten findet seine Analogie bei den Ophioglosseen, die Fruchtstiele der Marsilien können mit dem »fertilen Segmente« der Ophiogloseenblätter verglichen werden. Jedenfalls sind also die Früchte der Salvinien und Marsilien phyllogenen Ursprungs; bei Pilularia scheinen die kurzgestielten Sporenfrüchte axillär oder auf der ventralen Seite der Blattinsertion, ihre Fibrovasalstränge aus den Axeln der Blattstränge zu entspringen; diese Verhältnisse hindern aber keineswegs die Annahme, dass genauere Untersuchungen auch hier den Ursprung der Früchte aus den Blättern nachweisen werden; in einem morphologisch so höchst wichtigen Merkmal darf einstweilen eine Uebereinstimmung so lange angenommen werden, bis das Gegentheil völlig bewiesen ist, was hier nur durch die frühesten Entwickelungszustände möglich sein wird. Auf welche Weise der hohle Fruchtkörper selbst entsteht, ist noch unbekannt; selbst sehr junge Zustände haben keine klare Einsicht gestattet; soviel aber ist gewiss, dass die Sporangien selbst aus einzelnen Zellen der die Fruchthöhlen auskleidenden Gewebeschicht entstehen (bei Pilularia in basifugaler Folge), dass sie also gleich denen der Farne als Trichomgebilde zu deuten sind. Uebrigens zeigt der Bau der Sporenfrüchte bei den drei Gattungen erhebliche Unterschiede: bei Salvinia (Fig. 295 *B*) enthalten sie eine einzige geräumige Höhlung; aus der Basis derselben tritt ein Stiel hervor, der im Centrum der Fruchthöhle kugelig anschwillt und eine Fortsetzung des axilen Fibrovasalstranges des Blattzipfels, dessen Ende die Frucht ist, enthält; auf der kugeligen Anschwellung entspringen zahlreiche Sporangien, die entweder Macrosporen oder nur Microsporen innerhalb einer Frucht erzeugen. Der Geschlechtsunterschied der Sporen greift also hier schon bis auf die Früchte selbst zurück. — Bei Pilularia ist die Fruchthöhle in senkrechte (d. h. axil parallele) Fächer getheilt; bei P. minuta ist sie zweifächerig, bei P. pilulifera vierfächerig; jedes Fach trägt an seiner peripherischen Seite einen von der Basis zum Scheitel der Frucht verlaufenden, nach innen vorspringenden Wulst, hinter welchem ein Fibrovasalstrang verläuft; auf diesem Wulst (Placenta) entspringen zahlreiche Sporangien, von denen die unteren Macrosporen, die oberen Microsporen erzeugen. Ein solcher mit Sporangien besetzter Wulst kann einstweilen mit einem Sorus der Farne verglichen werden; noch verwickelter werden die Verhältnisse bei Marsilia. Die Frucht hat hier die Gestalt einer Bohne, an deren einer Kante der Fruchtstiel hinaufläuft (Fig. 293). Das Innere der Frucht kann etwa mit zwei parallel neben einander gestellten, durch eine Wand von einander getrennten Büchergestellen, oder mit einer Kiste, in der zwei Reihen von Säcken über einander geschichtet sind, verglichen werden; jedes

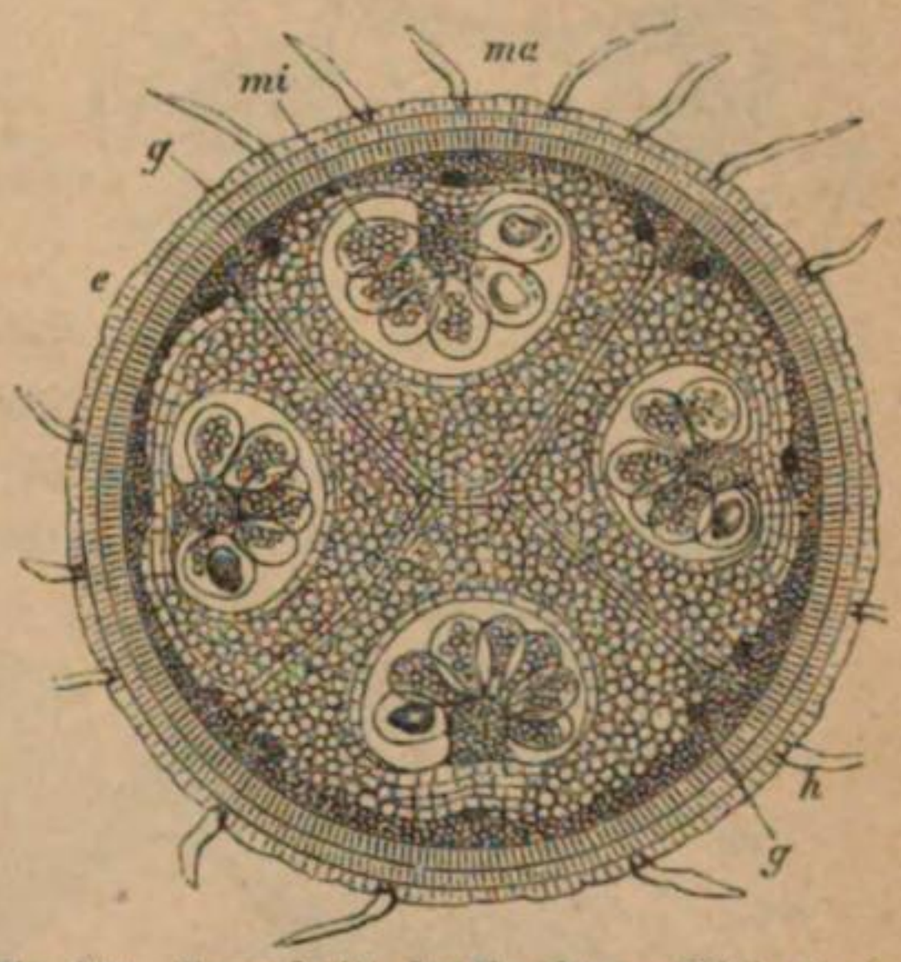


Fig. 296. Querschnitt der Frucht von Pilularia pilulifera unter der Mitte, wo die Macro- und Microsporangien gemengt sind (*ma* und *mi*); *g* die Fibrovasalstränge, *h* Haare, *r* die Epidermis der Aussenfläche.

der kleinen Querfächer enthält einen Sorus, dessen Placenta an seiner Aussenseite vom Rücken zur Bauchkante der Frucht verläuft und leistenförmig vorspringt; auf der Kante trägt dieselbe eine Reihe von Macrosporangien, rechts und links davon Reihen von Microsporangien (über das Verhalten dieser Fächer bei der Keimung s. unten). Jeder Placenta entsprechend verläuft auf der Innenseite der Fruchtschale ein Fibrovasalstrang, der aus dem den Rücken umlaufenden Hauptstrange entspringt und nach der Bauchkante hin sich verzweigt.

Die Sporangien entstehen, wie schon erwähnt, aus einzelnen Oberflächenzellen der Placenta oder des Trägers des Sorus. Nach meinen noch nicht ganz abgeschlossenen Beobachtungen ist die Zellenfolge im jungen Sporangium bei Pilularia pilulifera der der Polypodiaceen sehr ähnlich: nach Anlage des Stieles und der Mutterzelle der Kapsel erfolgen in dieser zwei Umgänge schiefer Theilungen, wodurch eine doppelte Wandungsschicht und eine tetraëdrische Centralzelle des Sporangiums gebildet wird; während jene durch radiale Wände in zahlreichere Zellen zerfallen und der Umfang der Kapsel wächst, theilt sich die Centralzelle erst in zwei, dann durch successive Zweitheilungen in acht Sporenmutterzellen, die sich in dem mit körniger Flüssigkeit erfüllten Raum des Sporangiums isoliren und abrunden. Die innere Wandungsschicht bleibt bis zur Zeit der Sporenbildung ein zartes Epithel, verschwindet aber bei der Sporenreife, so dass auch hier die Sporangienwand zuletzt einschichtig ist; sie bleibt bei Marsilia und Pilularia, wo die Fruchtwand sehr hart ist, zart und farblos, die Sporangien stellen hyaline Säckchen dar; bei Salvinia, wo die Fruchtwand zart und dünn ist, nehmen die Zellen der Sporangienwand mit der Reife grössere Consistenz und braune Färbung an, ähnlich wie bei den Farnen. Bis zur beginnenden Viertheilung der Sporenmutterzellen verhalten sich alle Sporangien gleich; die Differenzirung in Macro- und Microsporangien tritt, wenigstens nach den Beobachtungen an Pilularia, erst jetzt in folgender Weise auf: handelt es sich um ein Microsporangium, so werden sämmtliche Mutterzellen in je vier tetraëdrische Sporen zerlegt, die sich sämmtlich als Microsporen ausbilden; in dem Macrosporangium dagegen bleiben die Mutterzellen bis auf eine ungetheilt; diese eine theilt sich zunächst gerade so, wie die Mutterzellen der Microsporen (Fig. 298 *I*), aber nur eine der vier Tochterzellen bildet sich weiter aus; zwar beginnt in den

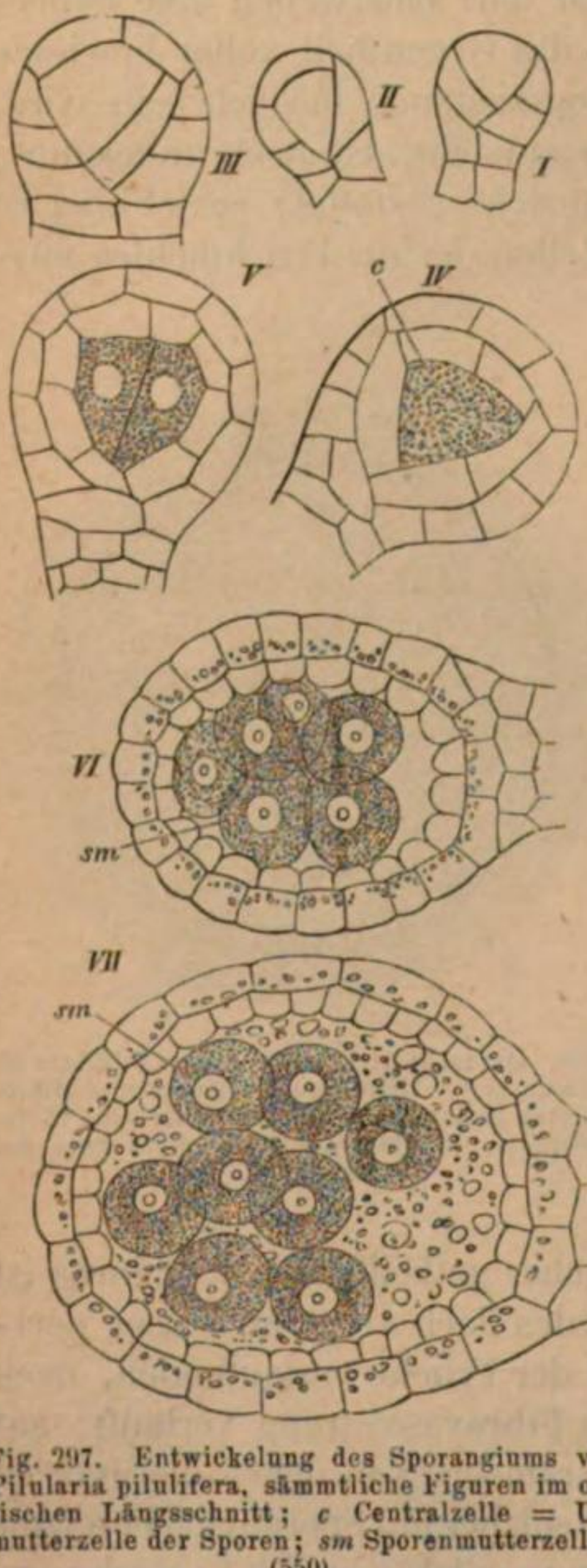


Fig. 297. Entwickelung des Sporangiums von Pilularia pilulifera, sämmtliche Figuren im optischen Längsschnitt; *c* Centralzelle = Urmutterzelle der Sporen; *sm* Sporenmutterzellen (550).

drei anderen die Anlage eines rauhen Exosporiums innerhalb einer äusseren Gallertschicht; diese letztere aber löst sich bald auf, die drei abortirenden Sporen bilden sich nicht weiter aus (Fig. 298 *II*, *III*), während die vierte ihren Umfang alsbald rasch vergrössert und zu einem eiförmigen, anfangs dünnwandigen Sack heranwächst, der das Volumen der drei Schwesterzellen um das Mehrhundertfache übertrifft; gewöhnlich bleiben die Reste der einschrumpfenden Schwesterzellen noch lange Zeit an dem Scheitel der Macrospore hängen, selbst an reifen Macrosporen sind sie nicht selten noch zu finden. Die Macrospore von Pilularia ist anfänglich mit einer, wenn sie ungefähr ein Drittel ihrer definitiven Länge erreicht hat, mit zwei Hautschichten ringsum bekleidet, einer inneren derben, braunen, und einer äusseren glashellen. Während die Spore heranwächst, bildet diese glashelle Haut eine kuppelförmige Ausstülpung auf dem Scheitel der Spore (Fig. 299 *b'*) und zugleich entsteht eine dritte Hautschicht (*c*), die sehr deutlich aus radial gestellten prismatischen Stücken zusammengesetzt ist; diese Prismen sind kurz auf dem unteren Theil der Spore, viel länger unter dem Scheitel; hier bilden sie einen Kragen, der die vorhin genannte Ausstülpung (*b'*) umgiebt; auch auf dieser

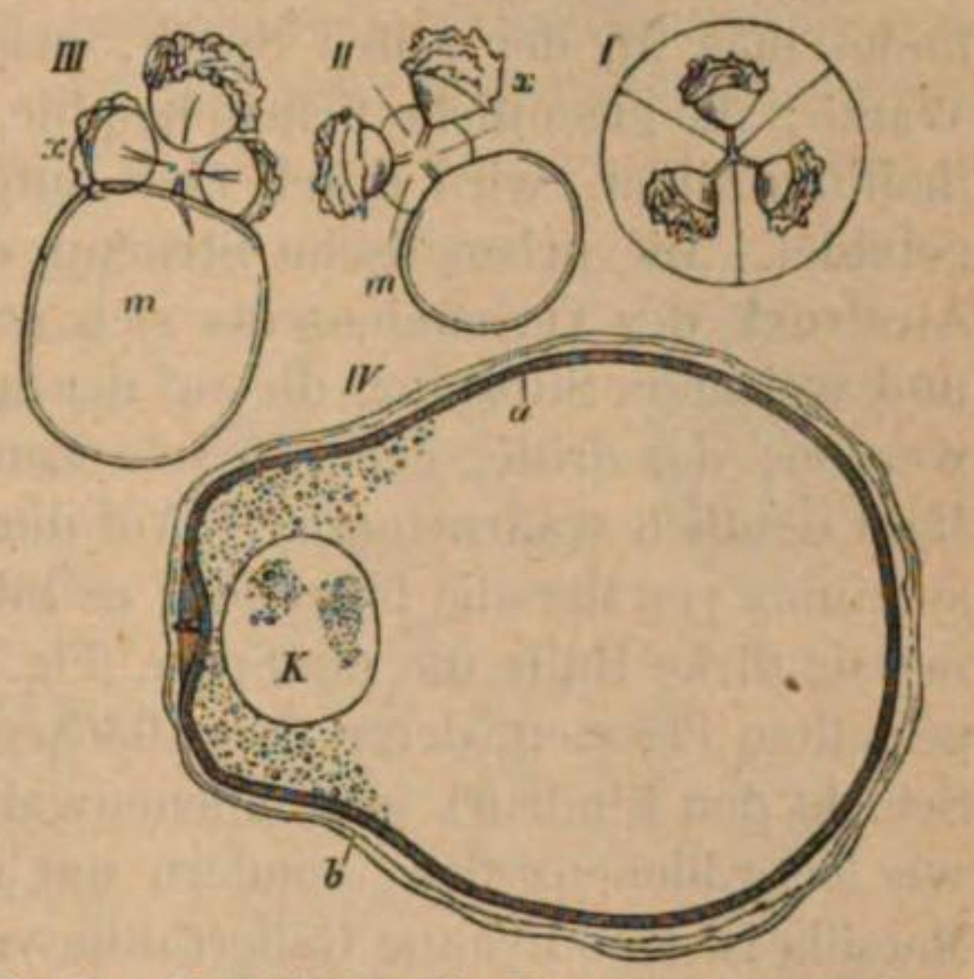


Fig. 298. Entwickelung der Macrospore von Pilularia pilulifera. *x* die abortirenden Schwesterzellen, *m* die Macrospore, *k* deren Zellkern; *a* ihre innere, *b* ihre zweite Zellhautschicht (550).

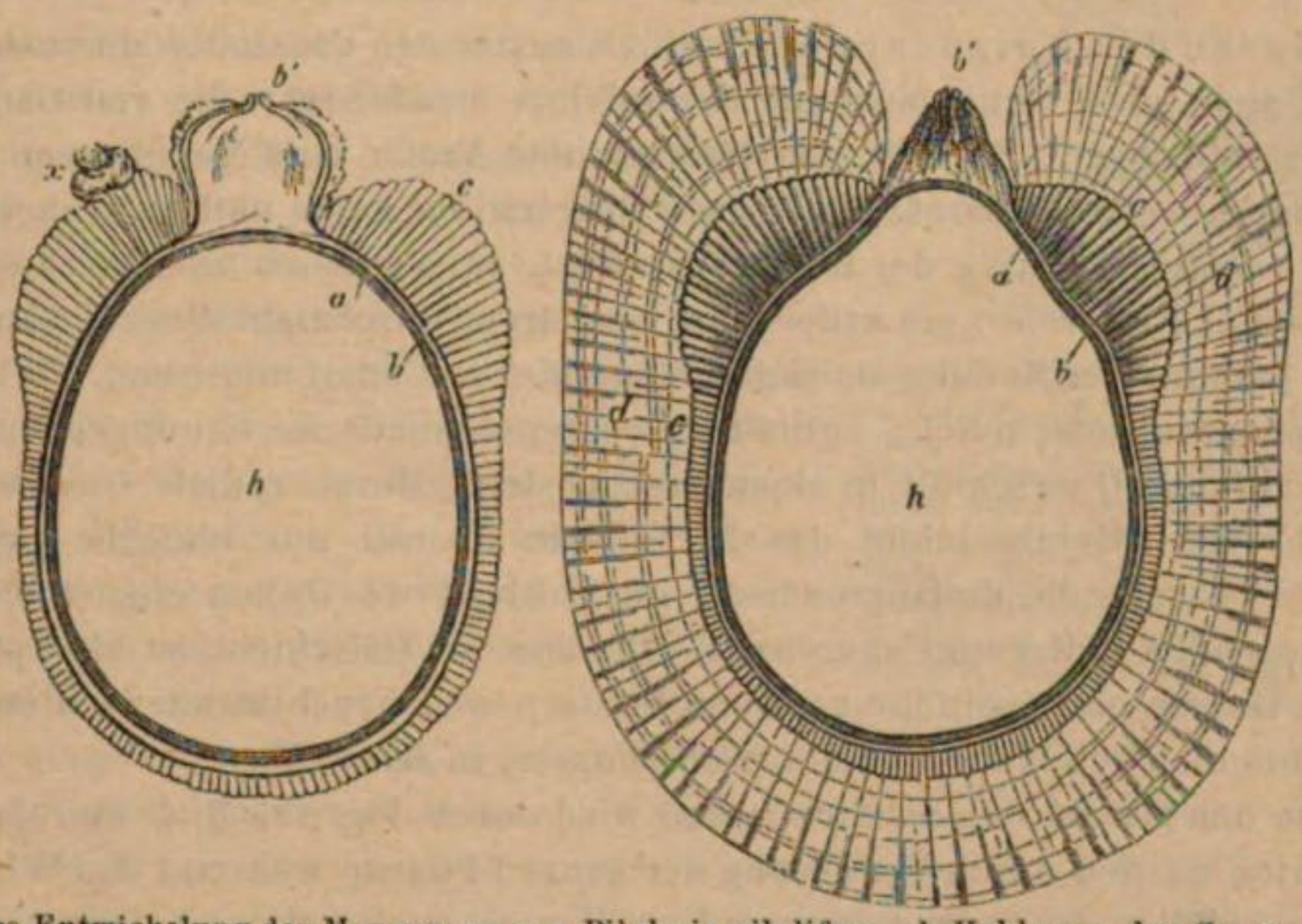


Fig. 299. Weitere Entwickelung der Macrospore von Pilularia pilulifera. *h* Hohlraum der Spore, *a* innere erste, *b* die zweite, *c* dritte, *d* vierte Hautschicht (80).

letzteren erscheint eine dünne gallertartige Schicht mit prismatischer Structur, die indessen wenig deutlich ist. Endlich, wenn die Spore schon fast ausgewachsen ist, umgiebt sie sich mit einer vierten, sehr dicken, hyalinen, gallertartigen Haut, die ebenfalls prismatische Structur erkennen lässt (*d*), zugleich aber auch con-

centrische Schichtung zeigt; auch diese Haut lässt den Scheitel frei und bildet, ihn ringsum überragend, den äusseren Theil des trichterförmigen Eingangs zum Scheitel der Spore; um diese Zeit scheint die kuppelförmige, blasige Erweiterung der zweiten Haut (*b'*) am Scheitel zu zerplatzen und sich zu entleeren; statt ihrer findet man an der reifen Spore, wie Fig. 299 *b'*) zeigt, eine faltige konische Warze; die eigentliche Scheitelpapille, in welcher sich bei der Keimung das Prothallium bildet, wird durch eine nun eintretende Vorwölbung der inneren Haut gebildet. Die prismatische Structur der beiden äusseren Sporenhäute kann als Ausdruck des Vorhandenseins sich schneidender Lamellensysteme von dichterer und weicherer Substanz, die auf der Sporenoberfläche senkrecht stehen, betrachtet werden; das dritte, concentrische Lamellensystem ist hier nur an der äusseren Haut deutlich wahrnehmbar. Auf dieselbe Art lässt sich auch der Bau des Exosporiums von Marsilia begreifen; es bildet mit Ausnahme des Scheitels eine gleichmässig dicke Hülle um die Spore (Fig. 291 *ex*) und besteht aus deutlichen, radial gestellten Prismen, deren Grenzflächen jedoch viel dichter sind, so dass die ganze Schicht den Eindruck einer Bienenwabe macht; die Prismen sind aber nicht hohl, wie leere Bienenzellen, sondern mit minder dichter Substanz gefüllt. Auch bei Marsilia ist eine hyaline Gallerthülle vorhanden, welche den Scheitel freilässt, im Umkreis desselben aber sich hoch erhebt und so den tiefen Trichter bildet; sie lässt vorzugsweise die concentrische Schichtung erkennen (Fig. 286 *s l*). Ich zweifle nicht, dass auch die Structur des dicken Exosporiums von Salvinia nur ein Ausdruck complicirterer Dichtigkeitsdifferenzen ist. — Die Microsporen sind den Macrosporen insofern ähnlich, als auch sie eine feste innere Schicht des Exospors besitzen, die cuticularisirt ist und eine auf Dichtigkeitsdifferenzen beruhende innere Structur erkennen lässt; diese Schicht ist bei Marsilia von einer dicken, bei Pilularia von einer dünnen, hyalinen, quellbaren Hülle umgeben.

Die Classe der Rhizocarpeen enthält ausser den genannten nur noch die Gattung Azolla, die sich (noch wenig bekannt) der Salvinia anschliesst; die vier Gattungen bilden demnach zwei Gruppen, Salviniaceen (Salvinia und Azolla) und Marsiliaceen (Marsilia und Pilularia), deren weitere Charakteristik nach Obigem hier kaum nöthig erscheint.

Die Gewebebildung der Rhizocarpeen ist, im Vergleich zu ihrer äusseren Gliederung, eine ziemlich einfache: ein axiler Fibrovasalstrang durchzieht Wurzel, Stamm und Blattstiel in der Lamina von Marsilia vielfach dichotomirt und anastomosirend. Wie bei Wasser- und Sumpfpflanzen gewöhnlich, enthält das parenchymatische Grundgewebe grosse Luftcanäle, die auf dem Querschnitt in einen Kreis gestellt, durch radiale Gewebelamellen getrennt sind. Bei Salvinia bildet das Parenchym überall nur einfache Gewebelamellen (Fig. 295 *D*), welche die umfangreichen, im Luftblatt wie Zellen einer Bienenwabe über einander liegenden Lufträume abgrenzen. Die äussere Zellschicht ist als Epidermis differenzirt mit Haaren und Spaltöffnungen auf Blättern und Fruchtwänden, diese bei Salvinia sehr eigenthümlich gebildet und klein (Strassburger, in Jahrb. V).

Der Bau der Frucht von Salvinia natans wird durch Fig. 295 *B*, *C* hinreichend erklärt; die Sporangien werden durch Verwesung der ganzen Pflanze während des Winters frei, die Macrosporen erfüllen das Sporangium und streifen es auch bei der Keimung nicht ab. Der Fruchtbau der Marsiliaceen (die genannten Arten perenniren) bedingt zugleich die ungemein merkwürdigen Vorgänge bei der Sporangienaussaat derselben, und soll noch kurz erläutert werden. Unter der anfangs stark behaarten, mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis der Fruchtwand liegen 2—3 Schichten radial gestreckter, verdickter und verholzter Zellen, die eine sehr harte, bei Marsilia von Wasser kaum durchdringbare Fruchtschale bilden (vergl. Fig. 296 und Fig. 300). Darunter liegen Zellenschichten von parenchymatischer Natur, in

denen die Fibrovasalstränge der Frucht verlaufen: bei Pilularia pilulifera im ganzen zwölf, meridianartig von der Basis zum Scheitel emporsteigend, je einer unter einer Placenta und je zwei rechts und links neben den vier Scheidewänden der Frucht; bei Marsilia verläuft der Strang des Fruchtstiels in der Rückenkante der Frucht und sendet rechts und links querlaufende anastomosirende Zweige, den Placenten entsprechend, bis zur Bauchkante; sie liegen im Parenchym unter der harten Schale. Die scheinbare mittlere Längswand der Frucht von Marsilia ist keine selbständige Bildung, sie besteht vielmehr aus den in der Mediane sich berührenden Wänden der Sorusfächer; diese selbst sind aus grossen Zellen zusammengesetzt, deren äussere Hautschicht dünn und fest, deren innere Wandmasse aber verschleimt und qnellungsfähig ist. Die Sorusfächer der Frucht sind längliche, in dieser zweireihig quer und übereinander liegende Säckchen, die mit ihrem hinteren und vorderen Ende einem Gewebewulst angewachsen sind, der den Winkel an der Rücken- und Bauchkante der Frucht ausfüllt, diesen innen umläuft; auch die Zellen dieses Wulstes haben äusserst quellungsfähige innere Hautschichten; wird nun nach Verletzung der steinharten Fruchtschale dem Wasser der Zutritt ermöglicht, so beginnt die Quellung des Wulstes und der Wände der Sorusfächer in kurzer Zeit (10 Min.) mit so grosser Kraft, dass dadurch zunächst die Fruchtwand längs der Bauchkante in zwei Klappen aufspaltet, worauf sich der Wulst von der Innenseite der Schale ablöst, sich durch Quellung verlängert und in Form eines Ringes aus dem Riss hervortritt (Fig. 300 *B*); die Sorusfächer sind diesem Ringe auf seiner inneren Peripherie angewachsen, sie reissen aber, indem dieser sich immer fort ausdehnt, an einer Seite sämmtlich ab, und nun dehnt sich der Ringwulst auf eine enorme Länge aus, dabei immer dicker werdend, gewöhnlich zerreisst er später wie in Fig. 300 *C* und streckt sich nun mehr gerade oder wurmförmig aus, die paarweise genäherten alternirenden Sorusfächer tragend. Jedes dieser letzteren enthält an seiner Aussenseite, aber im Inneren die vorspringende Leiste, auf welcher die Sporangien sitzen (*D*, *E*); die Macrosporen sowohl wie die Microsporen treten aus den Sporangien und aus den sie umhüllenden Sorussäckchen hervor, indem ihre äussere, das Exosporium umgebende Gallerthülle aufquillt; so ihr Volumen vergrössernd gleiten sie hervor und treten in's freie Wasser hinaus, wo nun die Keimung bei Marsilia salvatrix ausserordentlich schnell beginnt und verläuft; bei günstiger Sommertemperatur werden Spermatozoiden und empfängnissfähige Archegonien binnen 12—18 Stunden gebildet. — Hanstein hat zuerst diese Vorgänge genau beschrieben, ich habe sie an Früchten, die ich ihm verdankte, selbst wiederholt gesehen: ihm verdankt man auch die Kenntniss eines ähnlichen, doch mannigfach abweichenden Vorganges bei Pilularia pilulifera: die Früchte liegen hier auf oder in der Erde; sie springen vom Scheitel aus vierklappig auf und entlassen einen hyalinen zähen Schleim, der wenn die Früchte in der Erde verborgen sind, allein hervortritt und einen runden sich tagelang vergrössernden Tropfen

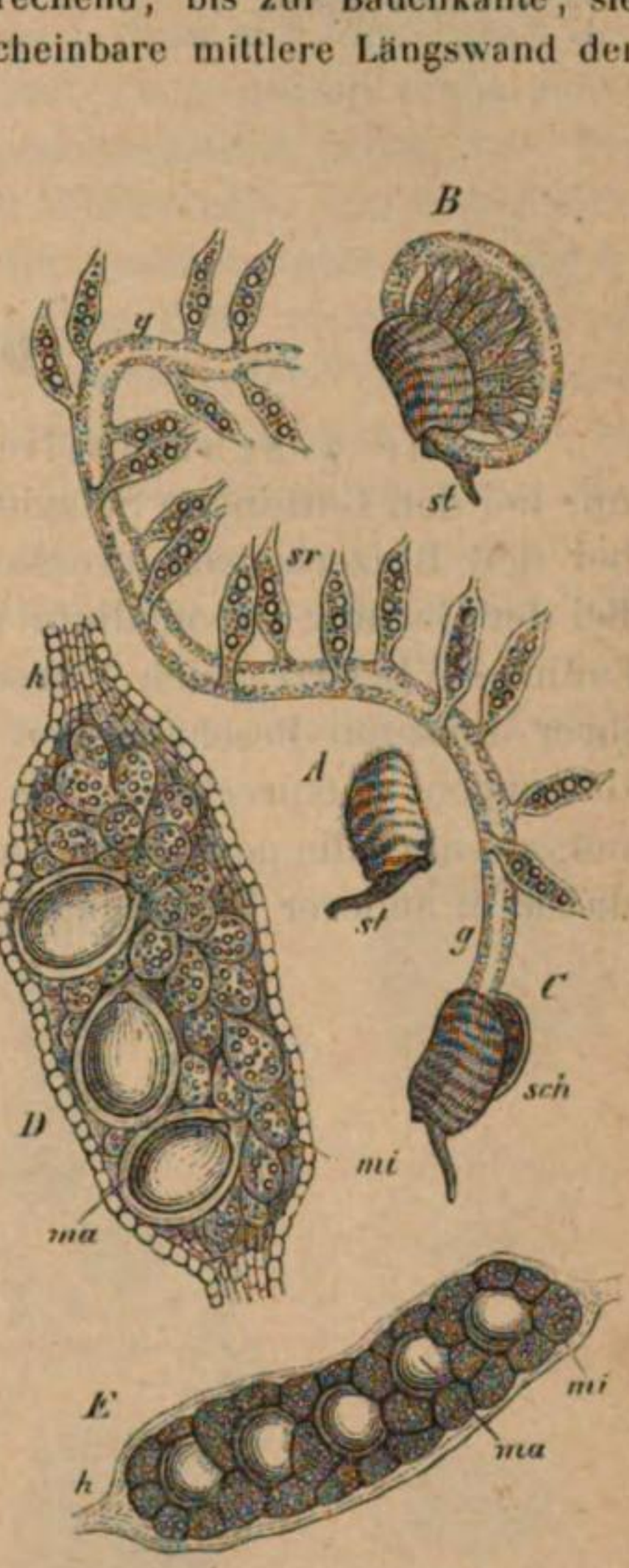


Fig. 300. Marsilia salvatrix: *A* eine Frucht in natürl. Gr.; *st* der obere Theil ihres Stiels; *B* eine im Wasser aufgesprungene Frucht lässt den Gallertring hervortreten (diess nach Hanstein); *C* der Gallertring *y* ist zerrissen und ausgestreckt, *sr* die Sorusfächer, *sch* Fruchtschale; *D* ein Säckchen (Fach) mit seinem Sorus aus einer unreifen Frucht; *E* ein solches aus einer reifen Frucht; *mi* Microsporangien, *ma* Macrosporangien.

bildet; in diesem Schleimtropfen steigen die Macro- und Microsporen empor, hier keimen sie, und erst nach stattgehabter Befruchtung zerfliesst der Schleimtropfen, die befruchteten Macrosporen bleiben auf dem Boden liegen und werden einstweilen durch die Wurzelhaare der Prothallien an ihm befestigt, bis die ersten echten Wurzeln der Embryonen in den Boden eindringen.

Classe 10.

Die Lycopodiaceen [1]).

1) Die geschlechtliche Generation der Lycopodiaceen ist bis jetzt nur bei den Gattungen Selaginella und Isoëtes bekannt; hier werden, ähnlich wie bei den Rhizocarpeen grosse weibliche und kleine männliche Sporen erzeugt. Bei der Gattung Lycopodium ist nur der Anfang der Keimung (bei einer Art) bekannt, sie besitzt gleich Tmesipteris und Psilotum nur einerlei Sporen, die aber in ihrer äusseren Beschaffenheit den (männlichen) Microsporen der erstgenannten Gattungen entsprechen. Bis zur weiteren Aufklärung über dieses Verhalten müssen aber die genannten Gattungen sämmtlich in einer Classe vereinigt bleiben, da sie in anderer Beziehung wesentlich übereinstimmen.

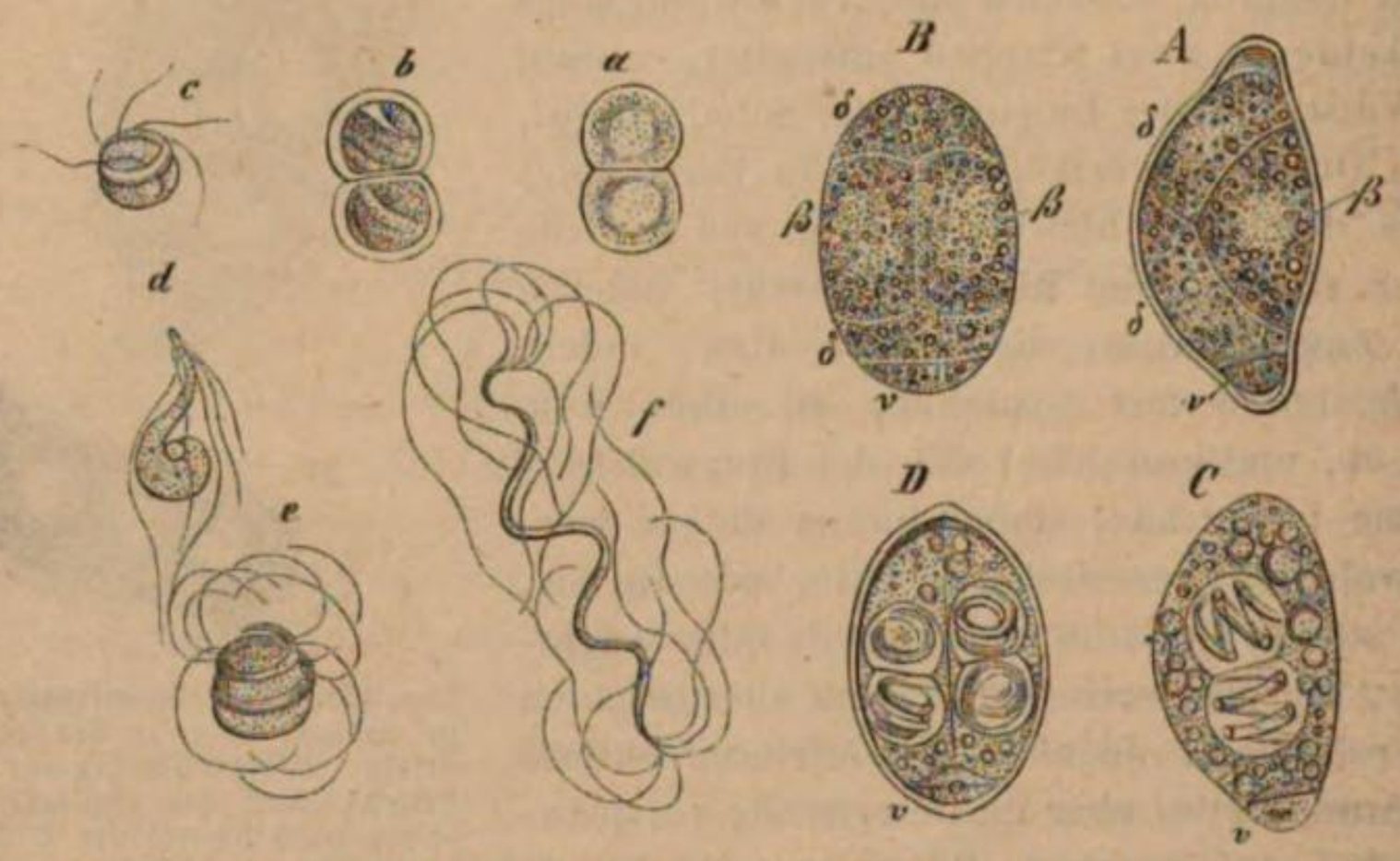


Fig. 301. Keimung der Microsporen von Isoëtes lacustris nach Millardet. — *A* und *C* Microsporen von der rechten Seite, *B* und *D* von der Bauchseite gesehen; in *A* und *B* die Bildung des Autheridiums: *δ δ* dessen Rückenzellen, *β β* dessen Bauchzellen; in *C* und *D* die Spermatozoidenbildung, die *δ* und *β* wieder verwischt; *v* ist in *A* bis *D* die vegetative Zelle (Prothallium Millardet's). — *a* bis *f* Entwickelung der Spermatozoiden (*A—D*, *a—d* ist 580mal, *e* und *f* 700mal vergr.).

---

1) Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. — Mettenius: Filices horti bot. Lipsiensis 1856. — C. Cramer: Ueber Lycopod. Selago (in Nägeli's und Cramer's pfl. phys. Unters. Heft 3. 1855). — Hofmeister: Entwickelungsgesch. d. Isoëtes lacustris (Abhandl. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. IV, 1855). — De Bary: Ueber die Keimung der Lycopodien (Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br. 1858. Heft IV). — Nägeli u. Leitgeb: Ueber Entstehung u. Wachsth. der Wurzeln bei den Gefässkryptog. (Sitzungsber. d. königl. bayer. Akad. München 1856, 15. Dec. und in Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot, Heft IV. 1867. — Milde: Filices Europae et Atlantidis (Leipz. 1867). — H. v. Mohl: Ueber den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris (in Verm. Schriften. 1845). — Mettenius über Phylloglossum (Bot. Zeitung 1867). — Millardet: le prothallium male des Kryptogames vasculaires (Strasbourg 1869).

Die Microsporen von Isoëtes und Selaginella erzeugen in ihrem Inhalt nicht unmittelbar die Mutterzellen der Spermatozoiden, wie man früher glaubte; der vortrefflichen Arbeit Millardet's: le prothallium male des Kryptogames vasculaires verdankt man die Kenntniss der für die Verwandtschaft der höheren Kryptogamen mit den Gymnospermen wichtige Thatsache, dass sich der Inhalt der Microsporen zunächst in einen Gewebekörper umformt, von dessen nicht zahlreichen Zellen nur zwei als Urmutterzellen der Spermatozoiden gelten. — Die reife Microspore wird bei Isoëtes lacustris nach der Winterruhe, bei Selaginella Kraussiana im Inneren des Sporangiums lange vor der Aussaat durch Theilung in eine sehr kleine und eine verhältnissmässig sehr grosse Zelle zerlegt; jene (in Fig. 301 und 302 mit *v* bezeichnet) erleidet fortan keine namhaften Veränderungen mehr und wird von Millardet als rudimentäres Prothallium betrachtet; sie ist durch eine feste Zellstoffwand von der grossen Zelle der Microspore getrennt, die durch weitere Theilungen bei Isoëtes einen vierzelligen, bei Selaginella einen achtzelligen Gewebekörper bildet, den Millardet als Antheridium bezeichnet (Fig. 301 *δ*, *β*, Fig. 302 bei *C*, *D*, *E*); diese Zellen werden nicht durch feste Wände von einander getrennt, sie bleiben im primordialen Zustand, um später bei Isoëtes wieder zusammenzufliessen, bei Selaginella aber von den Spermatozoidmutterzellen resorbirt und verdrängt zu werden (Fig. 301 *C*, *D*, Fig. 302 *E*, *F*). — Bei Isoëtes entsteht in jeder der beiden Bauchzellen des Antheridiums durch freie Bildung eine runde Zelle (Fig. 301 *β*, *β*), die sich alsbald theilt (Fig. 301 *C*, *D*); so entstehen zwei Paare von Mutterzellen, deren jede ein Spermatozoid erzeugt. — Die Art, wie die beiden Zellen sich bilden, von denen bei Selaginella die Erzeugung der Spermatozoidmutterzellen ausgeht, konnte nicht bestimmt ermittelt werden; sie liegen im Centrum der Microspore (Fig. 302 *C*, die innere dunkle Masse), durch wiederholte zahlreiche Theilungen entsteht ein vielzelliger Klumpen, der sich vergrössernd die umgebenden Antheridiumzellen verdrängt, bis er den Raum der Microspore ausfüllt (Fig. 302 *E*, *F*); in jeder dieser Zellen entsteht ein Spermatozoid. — Bei Isoëtes sind die Spermatozoiden lang und dünn, an beiden Enden sich verdünnend und beiderseits in einen Pinsel dünner langer Cilien zerspalten; bei Selaginella sind sie viel kürzer, hinten dick, nach vorn fein ausgezogen und dort in zwei feine, sehr lange Cilien getheilt; im vollständig entwickelten Zustand, während des Schwärmens, sind die Spermatozoiden gestreckt schraubig oder spiralig kurz zusammengerollt. — Die Entstehung der Spermatozoiden in ihren Mutterzellen ist nach Millardet in beiden Gattungen die gleiche und

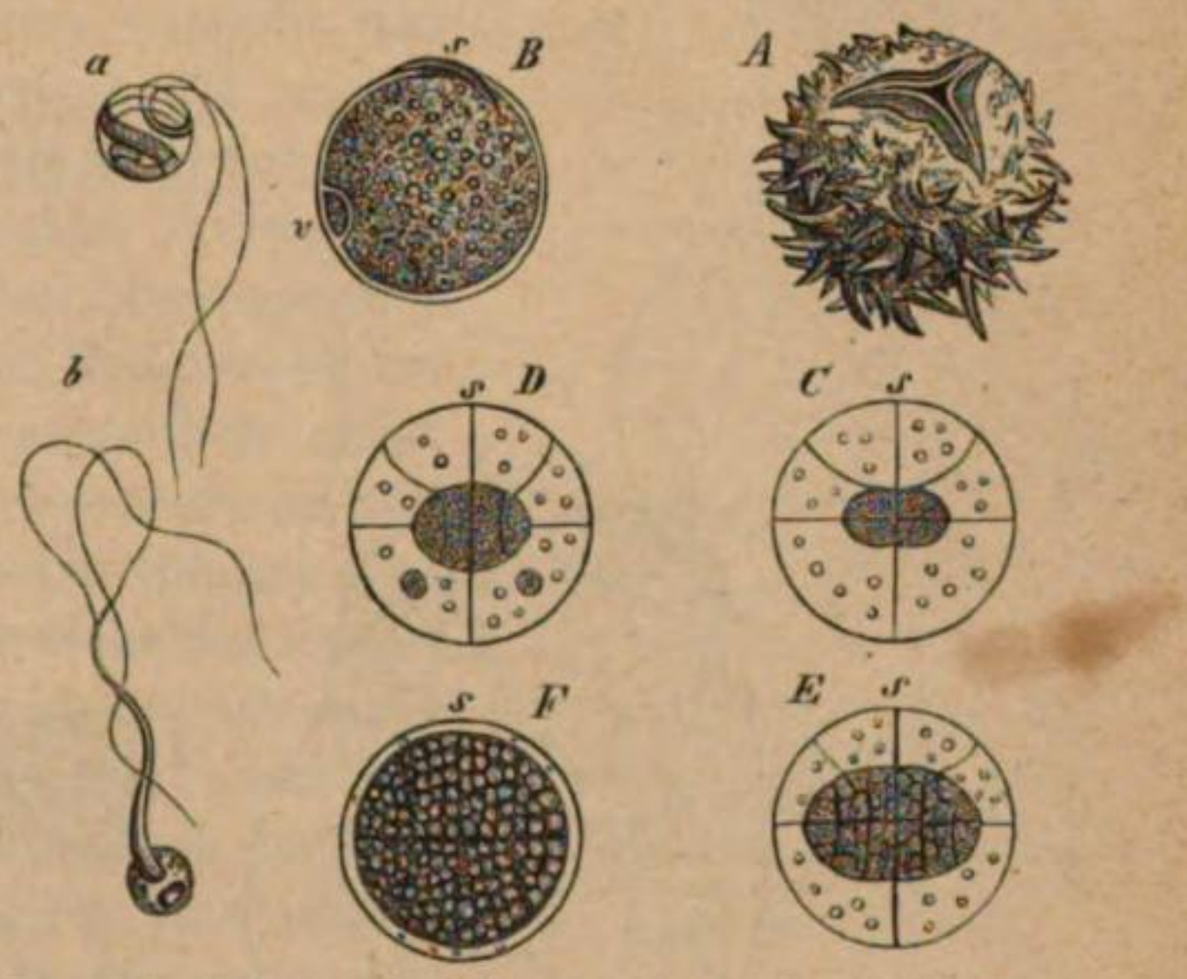


Fig. 302. Keimung der Microsporen von Selaginella Kraussiana nach Millardet. — *A* reife Microspore von aussen gesehen; *B* eine solche von dem Exospor befreit, bei *v* die vegetative Zelle. — *C* bis *F* Zellbildungen in der Microspore, halbschematisch, die einfachen Linien bedeuten die Zellwände des Antheridiums, die innere dunkele Parthie die Zellen aus dem die Spermatozoidzellen hervorgehen (400). — *a* und *b* Spermatozoiden (1000).

scheint mit der von Strasburger bei den Farnen beschriebenen übereinzustimmen, wenn man der verschiedenen Ausdrucksweise der beiden Beobachter Rechnung trägt. Ein Zellkern ist zur Zeit der Anlage des Spermatozoids in seiner Mutterzelle nicht vorhanden, ihr Inhalt ist vollkommen homogen; das Spermatozoid entsteht im Umfang einer glänzenden, kaum granulirten Protoplasmamasse, welche die Mutterzelle erfüllt (Fig. 304 *a*—*e*); die Cilien des einen Endes bilden sich zuerst, der schraubige Körper entsteht von vorn nach hinten fortschreitend (par une différentiation suivant une ligne spirale de la matière protoplasmique); der Körper, anfangs granulirt, wird glatt und glänzend, von vorn nach hinten fortschreitend. Der (centrale) Ueberrest von Protoplasma, der nicht zur Bildung des Spermatozoids verwendet wurde, bildet eine Blase, um welche jenes innerhalb der Mutterzelle gerollt ist, und die zuweilen auch nach dem Ausschwärmen ihm noch adhärirt; gewöhnlich zerreisst diese Blase (offenbar durch Endosmose) und ihre Reste bleiben an verschiedenen Stellen des Spermatozoids, meist aber am hinteren Ende hängen. — Die Bewegung dauert bei denen von Isoëtes nicht länger als fünf Minuten, bei Selaginella $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde. — Vom Beginn der Keimung bis zur vollständigen Entwickelung der Spermatozoiden sind bei Isoëtes ungefähr drei Wochen, dieselbe Zeit ist bei Selaginella von der Sporenaussaat an gerechnet, nöthig.

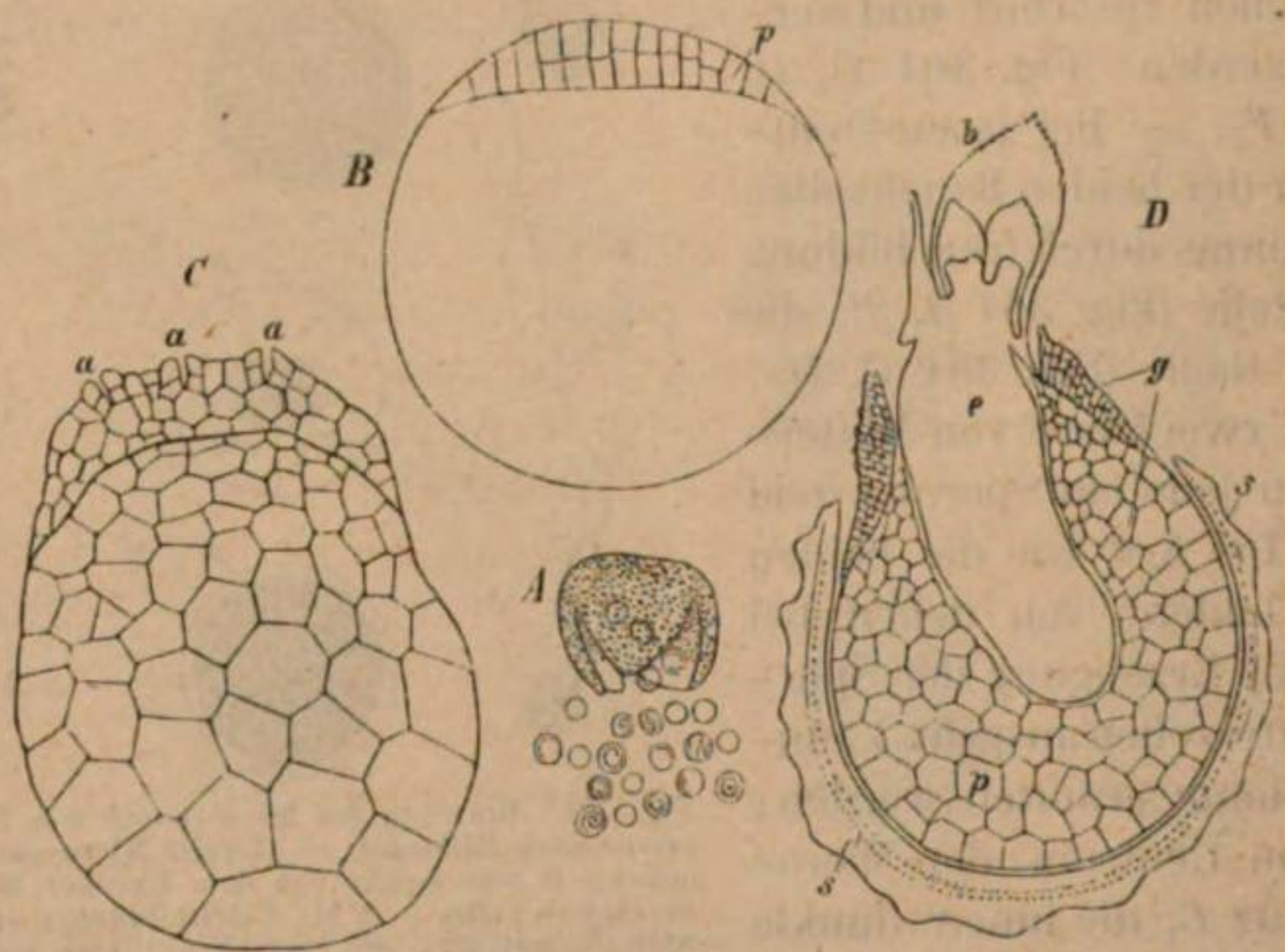


Fig. 303. Keimung von Selaginella: *A* Microspore $5^1/_2$ Monate nach der Aussaat von Selaginella helvetica (400); *B* Macrospore kurz nach der Aussaat längs durchschnitten von Selaginella helvetica (200); *C* Prothallium von Selaginella Martensii sechs Monate nach der Aussaat. *D* Macrospore, Prothallium und Embryo von Selaginella denticulata. — *p* überall Prothallium, *a a* Archegonien, *e* Embryo, *b* Blatt, *s* Exosporium (nach Hofmeister).

Die Macrosporen erzeugen das weibliche Prothallium. In noch höherem Grade als bei den Rhizocarpeen ist dieses ein endogenes Gebilde; es zeigt in dieser Hinsicht und in der Art seiner Entstehung eine noch grössere Aehnlichkeit mit dem Endosperm der Coniferen und der Samenpflanzen überhaupt. Wahrscheinlich entstehen die ersten Zellen des Prothalliums durch freie Zellbildung (was auch bei den Marsiliaceen nach Hanstein geschieht) aus einer Ansammlung von Protoplasma im Scheitelwinkel der Spore, wo äusserlich die Kanten des Exosporiums zusammentreffen. Bei den Selaginellen findet man schon zu der Zeit, wo die Macro-

sporen noch in den Sporangien liegen, die Scheitelregion ihres inneren Raumes von einem kleinzelligen Gewebe ausgekleidet (Fig. 303 *B*, *p*), dessen Zellen mit Protoplasma und Oeltropfen dicht erfüllt sind; bei Selaginella lepidophylla gelang es mir häufig, durch Erwärmen in Kalilösung die Exosporien zu sprengen und die ziemlich derben Endosporien als sphärische Säcke austreten zu lassen; sie sind um die genannte Zeit an ihrem ganzen Umfang bereits mit einem zartwandigen Gewebe ausgekleidet, während der Innenraum der Macrosporen noch mit grossen Oeltropfen erfüllt ist. Die weitere Entwickelung des Prothalliums der Selaginellen findet nach Hofmeister erst nach dem Ausfallen der Macrosporen statt und schreitet bei S. helvetica so langsam fort, dass die Geschlechtsreife erst nach sechs bis sieben Monaten eintritt. Um diese Zeit erscheint der Innenraum der Spore mit einem ziemlich grosszelligen Gewebe theilweise oder ganz erfüllt, die Scheitelkanten des Exosporiums springen auf und lassen den oberen kleinzelligen Theil des Prothalliums unbedeckt. (Bei S. Martensi und anderen tropischen Arten »keimen die grossen Sporen schon wenige Wochen nach der Aussaat«. Hofm.) Auf dem Scheitel des freigelegten Theils des Prothalliums entsteht das erste Archegonium, die späteren treten seitlich an der Böschung auf. — Bei Isoëtes lacustris sind die Vorgänge ähnlicher Art: wenige Wochen nach dem Freiwerden der Macrosporen aus dem verwesenden Macrosporangium beginnt ihr Innenraum sich mit Zellgewebe zu füllen, dessen Zellen anfangs noch sämmtlich nackt (hautlos) sind; erst wenn der ganze Sporenraum mit Zellen erfüllt ist, erscheinen sie von festen Häuten umkleidet. Unterdessen verdickt sich die Haut des Endosporiums, differenzirt sich in Schichten und nimmt feinkörniges Ansehen an, Erscheinungen, die, wie Hofmeister hervorhebt, in gleicher Weise am Embryosack der Coniferen auftreten. Indem nun das kugelige Prothallium sich dehnt, springen die drei Kanten des Exosporiums der Länge nach auf und lassen so drei im Scheitel zusammentreffende spitz dreieckige Spalten entstehen, an denen das Prothallium nur noch von dem Endosporium überzogen ist; auch dieses »blättert sich ab«, erweicht sich und lässt endlich die genannten Partien des Prothalliums frei zu Tage treten. Auf dem Scheitel desselben erscheint das erste Archegonium, wird dieses nicht befruchtet, so können noch mehrere andere seitlich sich bilden.

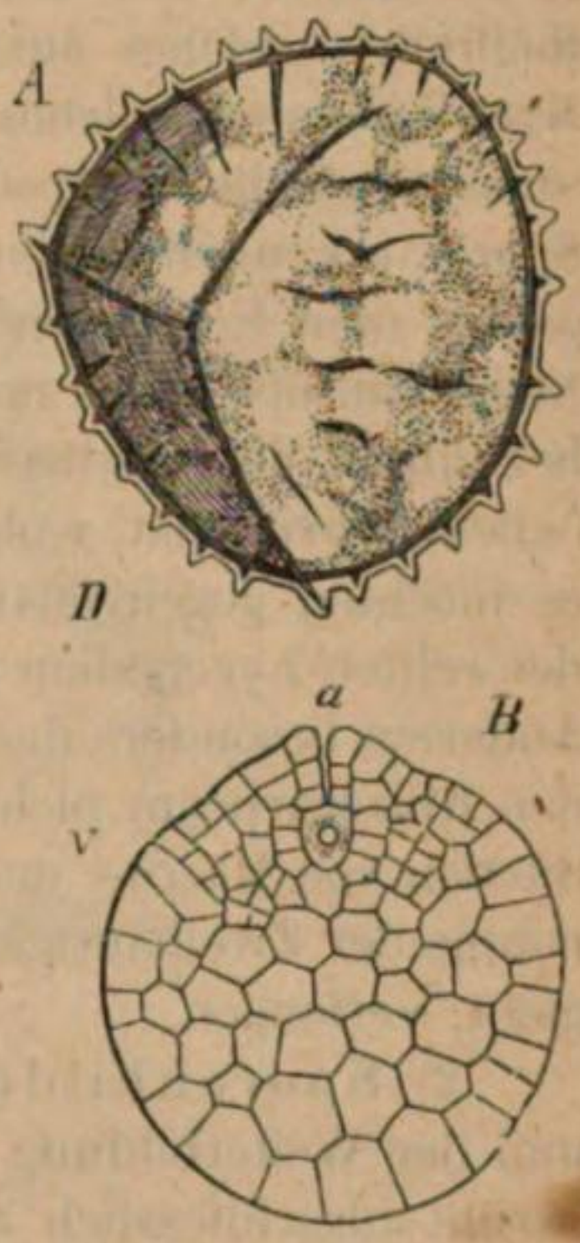


Fig. 304. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: *A* Macrospore zwei Wochen nach der Aussaat, in Glycerin durchsichtig gemacht (60); *B* Längsschnitt des Prothalliums, vier Wochen nach der Aussaat, *a* Archegonium (40).

Das Archegonium wird nach Hofmeister bei beiden Gattungen durch Theilung einer Oberflächenzelle parallel der Oberfläche angelegt; die untere, innere Tochterzelle wird zur Centralzelle, die obere, äussere liefert den Halstheil des Archegoniums. Dieser wird von vier kurzen Längsreihen gebildet, deren Scheitelzellen allein über die Oberfläche des Prothalliums papillenartig hervortreten.

Die Keimung der Spore von Lycopodium inundatum wurde von De Bary beobachtet. Das Endosporium dehnt sich aus und tritt als ungefähr kugelige Blase aus dem tief dreilappig aufgerissenen Exosporium hervor. Jenes theilt sich durch

eine ebene Scheidewand in eine halbkugelige Basalzelle, die sich nicht weiter verändert, und eine äussere Zelle, die als Scheitelzelle fortwachsend durch nach zwei Seiten geneigte Wände zwei kurze Reihen alternirender Segmente bildet; jedes Segment wird durch eine tangentiale Wand in eine innere und eine äussere Zelle zerlegt, so dass das Prothallium endlich aus vier kurzen, eine axile Reihe darstellenden Zellen besteht, die von zwei Reihen seitlicher Zellen, der Basalzelle und der Scheitelzelle umgeben sind. Weitere Entwickelungsstufen aufzufinden, gelang nicht, es ist daher noch unmöglich, über die wahre Natur dieses Gebildes zu urtheilen; möglich wäre es ja, dass sich die Lycopodien zu den Selaginellen etwa so verhielten, wie Salvinia zu den Marsiliaceen; auch Salvinia bildet ein Prothallium, welches ausserhalb der Spore noch kräftig fortwächst, während die Marsiliaceen ein solches Wachsthum nicht zeigen. Viel auffallender ist die Thatsache, dass die Lycopodieen (Lycop. Tmesipteris, Psilotum) eben nur eine Art von Sporen erkennen lassen; sie desshalb zu der ersten Abtheilung der Gefässkryptogamen (den Isosporeen) zu stellen, wäre gewiss ungerechtfertigt, denn die blosse Nichtkenntniss eines noch so wichtigen Verhältnisses kann niemals die zahlreichen bekannten Verwandtschaftsbande zwischen den Selaginellen und Lycopodien aufheben. Spring hat, wohl aus ähnlicher Erwägung, sogar die Ansicht ausgesprochen, es möchten gegenwärtig die weiblichen, mit Macrosporen versehenen Exemplare der echten Lycopodien ganz ausgestorben sein, eine Ansicht, gegen die sich unter Anderem besonders das einwenden lässt, dass die Selaginellen und Isoëten (gleich den Rhizocarpeen) nicht zweihäusig, sondern einhäusig sind bezüglich der Production von Macro- und Microsporen; jene Hypothese würde aber auch die Annahme der Zweihäusigkeit, für die es keine hinreichend nahe liegende Analogie giebt, verlangen.

2) Sporenbildende Generation. Unsere Kenntniss der ersten Anlage und der Weiterbildung des Embryos im Prothallium von Selaginella und Isoëtes beruht ausschliesslich auf den Angaben Hofmeister's, denen zufolge die Orientirung des Embryos im Prothallium wesentlich abweicht von der aller anderen Gefässkryptogamen. Zunächst wäre schon in der ersten Theilung der Eizelle ein wichtiger Unterschied insofern gegeben, als dadurch nicht eine vordere und eine hintere, sondern eine obere und eine untere Zelle gebildet wird; die erste Wand ist nach Hofmeister bei Isoëtes gegen die Längsaxe des Archegoniums nur »etwas geneigt«; dann wird jede der beiden Zellen rechtwinkelig zur vorigen Wand getheilt; der Embryo besteht dann aus vier Quadranten bei ellipsoidischem Gesammtumriss. Wie diese vier Zellen bei der Entstehung der ersten Wurzel, des ersten Blattes, der Axe und des Fusses (den Hofmeister auch hier für die primäre Axe hält) sich verhalten, ist mir nicht klar geworden. Der Embryo liegt später so, dass seine Wurzel rechts oben neben dem Archegonienhals, das erste Blatt links unten zu finden ist; der Fuss ist dem Grunde des Prothalliums zugekehrt, woraus der Leser das Weitere folgern kann, um die Vergleichung der homologen Theile von Salvinia und Marsilia zu bewerkstelligen. — Noch viel abweichender verhalten sich die Selaginellen und zugleich zeigt hier die Embryoanlage eine auffallende Aehnlichkeit mit der der Phanerogamen: die obere der beiden ersten Embryonalzellen theilt sich nicht weiter, sondern streckt sich abwärts in Richtung der Archegoniumaxe, die untere wächst als Scheitelzelle in derselben Richtung fort, durch Quertheilungen einen kurzen Zellenfaden (den Vorkeim) bildend,

der in das Gewebe des Prothalliums sich einbohrt. Die abwärts gerichtete Scheitelzelle dieses Vorkeimes erzeugt dann einen Gewebekörper, den Hofmeister als primäre Axe bezeichnet, die also abwärts gerichtet ist; ihre Entwickelung hört frühe auf, und seitlich aus ihr sprosst die erste blättertragende Axe hervor, die sich aufwärts wendet und aus dem Prothallium hervorwächst, wie Fig. 304 *D*, *e* in einem schon vorgerückteren Zustande es darstellt. Noch bevor der Scheitel zu Tage tritt, bilden sich unter ihm die ersten beiden opponirten Blätter, darauf erfolgt die erste Gabeltheilung des jungen Stammes.

Die äussere Gliederung der Lycopodiaceen ist bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden. Bei Isoëtes ist das Längenwachsthum des Stammes ein höchst beschränktes, Internodien werden gar nicht gebildet, dabei findet ein lange dauerndes Dickenwachsthum des Grundgewebes statt, besonders längs zweier oder dreier Längslinien des Stammes, so dass hier zwei oder drei breite Lappen seitlich und abwärts hervortreten, zwischen denen ebenso viele Furchen liegen. Dieser kurze und breite Stamm endigt oben in einer Scheitelzelle, welche bei den zweifurchigen Arten zweischneidig, bei den dreifurchigen Arten dreiseitig pyramidal ist. Das Ende des Stammes ist seiner mit Blättern dicht besetzten Peripherie tief eingesenkt. Die Blätter erheben sich aus scheidiger Basis als lange, oben zugespitzte Kegel, die unmittelbar über ihrer concaven Basis eine Ligula tragen; sie werden bei I. lacustris ungefähr ein Jahr vor ihrer Entfaltung angelegt. — Wurzeln werden innerhalb des kurzen Stammes successive in grosser Zahl in acropetaler Ordnung erzeugt und treten längs der Furchen reihenweise hervor (vergl. Hofm. und Mohl l. c.). Die Wurzeln verzweigen sich gabelig, während der Stamm der Isoëten sich niemals weder durch normale Endverzweigung, noch durch Adventivknospen verästelt, was hier wie in anderen ähnlichen Fällen, mit dem geringen Längenwuchs zusammenzuhängen scheint.

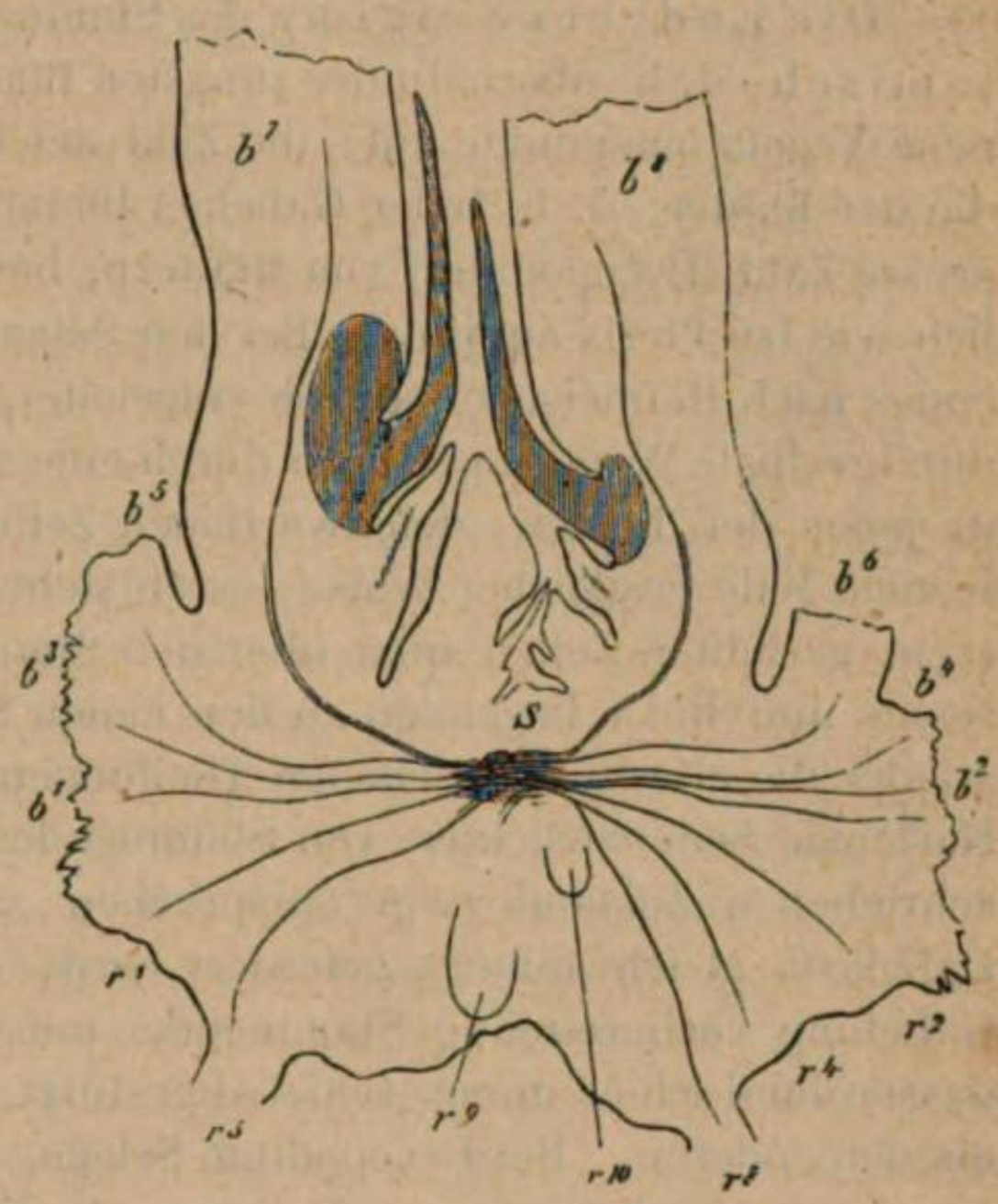


Fig. 305. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: Längsschnitt rechtwinkelig zur Stammfurche, 10 Monate alt. *S* Stamm, b^1 bis b^8 Blätter, r^1 bis r^{10} Wurzeln (30). Die Ligula der zwei entwickelten Blätter ist schraffirt.

Bei den Selaginellen, Lycopodium und Psilotum bleibt der Stamm dünn, verlängert sich aber rasch und bildet meist deutliche Internodien zwischen den zahlreichen und kleinen Blättern. Das Stammende der Selaginellen erhebt sich als schlanker Kegel über die jüngsten Blätter und endigt in einer Scheitelzelle, aus welcher nach Hofmeister zwei Reihen alternirender Segmente hervorgehen; auch die jungen Blätter wachsen durch eine Scheitelzelle fort, die sich durch alternirend auf- und abwärts geneigte Wände theilt. Bei Lycopodium clavatum endi-

gen die Sprosse nach Nägeli und Leitgeb in einer kleinen Scheitelzelle, von der es ungewiss ist, ob sie zweischneidig geformt ist und zwei Segmentreihen bildet oder ob sie vierseitig pyramidal gestaltet vier Reihen von Segmenten erzeugt; für Lycopodium Selago liegt dagegen eine ältere Angabe Cramer's vor, wonach die Sprosse an ihrem flachen Ende keine Scheitelzelle erkennen lassen, also ein ähnliches Scheitelwachsthum wie die meisten Phanerogamen zeigen. Bei Psilotum triquetrum wurden von Nägeli und Leitgeb in dieser Hinsicht die unterirdischen, wurzelähnlichen Sprosse untersucht, die eine verhältnissmässig kleine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle zeigen, deren Theilungen aber (ähnlich wie bei Polytrichum und Sphagnum) den vorhandenen Wänden nicht parallel sind, sondern in anodischer Richtung divergiren.

Die Endverzweigung des Stammes der genannten Gattungen ist dichotomisch, d. h. oberhalb des jüngsten Blattes treten an Stelle des bisherigen zwei neue Vegetationspunkte auf; die Zahl der Dichotomieen ist aber viel geringer als die der Blätter, d. h. jeder Gabelast bildet erst eine grössere, zuweilen eine sehr grosse Zahl (Lycopodium) von Blättern, bevor eine neue Dichotomie auftritt, ähnlich wie bei Pteris aquilina. Bei den Selaginellen wird die Gabelung des Stammendes nach Hofmeister dadurch eingeleitet, dass die Scheitelzelle, statt wie sonst durch schiefe Wände, plötzlich durch eine senkrechte halbirende Wand sich theilt; in jeder der beiden gleichwerthigen Zellen erfolge die Theilung noch ein oder wenige Male in gleicher Weise; es entstehe eine Querreihe von tafelförmigen, aufrecht gestellten Zellen quer über den Stammscheitel, von denen die am meisten rechts und links liegenden zu den neuen Scheitelzellen werden, indem in ihnen wieder die alternirend schiefen Theilungen auftreten. Ich habe wiederholt an S. Martensii Seitenansichten von Stammenden vor mir gehabt, die dem eben beschriebenen Zustand zwar entsprechen; es scheint aber, dass der eine beider Gabeläste gleich anfangs gefördert wird, der andere zurückbleibt: das sich zur Gabelung vorbereitende Stammende müsste quer abgestutzt erscheinen, statt dessen fand ich es immer schief abgestutzt, den einen neuen Scheitel höher liegend als den anderen. Bei Lycopodium Selago, wo eine Scheitelzelle nicht zu erkennen ist, treten nach Cramer auf dem quer abgeflachten Stammende zwei papillenförmige Erhebungen des Gewebes als erste Anfänge der neuen Gabelzweige auf; die successiven Dichotomieen liegen hier nicht in einer Ebene, sondern können alle möglichen Winkel unter einander machen; es scheint diess auch bei anderen Arten dieser Gattung so zu sein, während die sämmtlichen Dichotomieen der meisten Selaginellen in eine Ebene fallen, die ihrerseits rechtwinkelig zum einfallenden Licht oder horizontal liegt. — Die Gabeläste der Selaginellen erfahren meist eine sympodiale Ausbildung, indem bei den successiven Dichotomieen bald der Zweig der einen, bald der der anderen Seite zurückbleibt, während der andere stärker wächst; indessen pflegt die so entstehende Scheinaxe noch lange Zeit zickzackförmig hin und her geknickt zu sein und so ihren wahren Ursprung zu verrathen (z. B. Selaginella Martensii); bei Psilotum triquetrum wachsen dagegen die Dichotomieen meist zu gleichstarken Gabelzweigen aus. — Die später abfallenden Brutknospen oder Bulbillen von Lyc. Selago sind wahrscheinlich Erzeugnisse der Blätter, nicht des Stammes, sie stehen scheinbar axillär, aus Cramer's Beschreibung und Abbildungen scheint aber hervorzugehen, dass sie der Basis des betreffenden Blattes selbst entspringen, wenigstens weist darauf auch der Umstand

hin, dass die Gefässbündel der Adventivknospe nicht aus dem des Stammes, sondern aus dem des Blattes entspringen. Der weitere Umstand, dass sich an den ersten Blättern eines Jahrestriebes (der Jahre lang ohne zu dichotomiren fortwachsen kann) Sporangien, an den späteren Bulbillen entwickeln, scheint ferner die Annahme zu rechtfertigen, dass diese letzteren morphologisch denselben Ort einnehmen wie die Sporangien, die bei Lycopodium unzweifelhaft blattbürtig, aber nicht axillär sind. — Bei Phylloglossum endlich erhebt sich aus einem Knollen der kurze Laubstengel, mit mehreren in einen (Schein-) Quirl gestellten Blättern, verlängert sich darauf zu einem schlanken, blattlosen Schaft, der oben eine sechszeilige Sporangienähre trägt; eine echte Verzweigung scheint nach Mettenius an dieser Axe nicht vorzukommen; es bildet sich aber an einem der Laubblätter eine Ersatzknospe, deren Basis knollig anschwillt; gegenüber dieser Knospe entsendet der Stamm eine Wurzel.

Die Blätter der Lycopodiaceen sind ungestielt, aus breiter Basis sich zuspitzend; bei Isoëtes wird die Basis scheidig umfassend, bei den echten Lycopodien geht die Unterseite des Blattgewebes continuirlich in die Rindenschicht des Stammes über, die äussere Partie des Stammgewebes erscheint geradezu als von den Blättern gebildet, während bei den Selaginellen eine schärfere Abgrenzung des Internodial- und Blattgewebes eintritt, auch ist hier die breite Blattbasis nur mit ihrer Mitte dem Stamm inserirt. Die Insertion ist quer zum Stamm, bei den Selaginellen machen aber die Blätter zweier Reihen häufig eine Drehung, so dass ihre Lamina der Stammaxe parallel liegt, eine Erscheinung, die mit der bilateralen Ausbildung der Zweigsysteme solcher Arten zusammenhängt. — Bei Isoëtes und Selaginella bildet jedes Blatt auf seiner Innenseite nahe seiner Basis einen breiten, häutigen Auswuchs, eine Ligula. — Eine Metamorphose der Blätter in dem Sinne, wie wir sie bei den Phanerogamen, zumal den Angiospermen ausgesprochen finden, tritt auch bei dieser höchst entwickelten Classe der Kryptogamen nur in geringem Grade auf; die Hunderte und Tausende von Blättern, die an einem Lycopodienstock nach und nach entstehen, sind einander völlig gleich, bei den Isoëten ist es ähnlich; die Selaginellen bilden zwei Reihen grössere und zwei Reihen kleinere Blätter, in jeder Reihe bleiben sie aber gleichartig; nur die Sporangien tragenden Blätter der fertilen Sprosse sind häufig auch in ihrer äusseren Erscheinung verändert, bei mehreren Lycopodien werden sie mehr gelblich gefärbt, das fertile Ende des Sprosses erhebt sich bei L. Chamaecyparissus, clavatum u. a. auf einem Axentheil, der mit kleineren und weiter von einander entfernten Blättchen besetzt ist; bei anderen Lycopodien ist dergleichen nicht vorhanden; ähnlich sind die Verhältnisse bei den Selaginellen; bei Isoëtes sind die periodisch wechselnden sterilen und fertilen Blattcyclen einander gleich oder jene auf ihre Vagina reducirt (Phylladen, Milde l. c.). Die sehr kleinen Blätter von Psilotum sind einspitzig, wenn sie Sporangien tragen zweitheilig; grösser ist der Unterschied bei Phylloglossum, wo der basale Wirtel aus grossen langen Laubblättern, die fertile gipfelständige Aehre aus sehr kurzen, breiten Blättchen besteht.

Die Blattstellung ist noch nicht auf die Wachsthumsvorgänge am Stammende zurückgeführt; es ist nicht bekannt, ob jedes Segment der Scheitelzelle ein Blatt bildet, oder welche Segmente diess thun; bei vielen Selaginellen stehen die Blätter in vier geraden alternirenden Längsreihen, deren genetische Beziehung zu den zweireihigen Segmenten des Stammes noch nicht hinreichend aufgeklärt

scheint. Bei Is. lacustris stehen die Blätter der jungen Pflanze zweizeilig, entsprechend der zweizeiligen Segmentirung der Scheitelzelle, bei den dreifurchigen Arten dreizeilig, den drei Segmentreihen der Scheitelzelle entsprechend (Hofm.), die Blätter älterer Pflanzen aber stehen in einer Spirale mit den Divergenzen $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, ohne dass eine entsprechende Drehung des Stammes, die an seinen Längsfurchen leicht kenntlich wäre, vorkommt. — Die erstarkten Aeste von Lycop. Selago besitzen acht- oder zehnzeilig gestellte Blätter, je vier oder fünf Blätter bilden einen Scheinquirl, die Quirle alterniren also; die Gabeläste beginnen mit dreigliedrigen Quirlen, auf diese folgen viergliedrige, und häufig zum Schluss noch fünfgliedrige; kräftige Zweige fangen auch gleich mit viergliederigen Quirlen an und fahren mit fünfgliedrigen fort. Alle diese Quirle sind aber nur scheinbare, also durch ungleiches Längenwachsthum des Stammes entstanden, die Blätter entstehen in schraubiger Folge; an den beiden Aesten einer Dichotomie kann die Windung der Schraube mit der des Fusses der Gabel homodrom sein, oder sie ist an dem einen Ast antidrom.

Die Wurzeln der Lycopodiaceen zeigen sehr merkwürdige morphologische Verhältnisse: es sind die einzigen bis jetzt bekannten Wurzeln, deren Verzweigung eine (anscheinend oder wirklich) gabelige ist; die successiven Gabelungen liegen in sich kreuzenden Ebenen; eine zweite Merkwürdigkeit sind die Wurzelträger der Selaginellen und die wurzelähnlichen Sprosse von Psilotum. Alle diese Verhältnisse sind von Nägeli und Leitgeb (l. c.) untersucht.

Psilotum triquetrum ist ein völlig wurzelloser Strauch, der aber zahlreiche unterirdische Sprosse bildet, welche den Dienst der Wurzeln versehen und diesen ungemein ähnlich sind. An den der Bodenoberfläche näher hinziehenden Rhizomsprossen bemerkt man mit der Lupe winzig kleine Blätter von weisslicher Farbe und pfriemlicher Gestalt; die tiefer liegenden, wurzelähnlichen Sprosse haben ein stumpferes Ende und lassen auch mit der Lupe keine Spur von Blättern erkennen; während bei jenen der anatomische Bau noch dem der echten Stammaxen dieser Pflanze entspricht, sind bei den letztgenannten die Gefässstränge, wie bei echten Wurzeln in eine axile Gruppe vereinigt. Die noch mit sichtbaren Blattrudimenten versehenen Sprosse können sich aufwärts wenden, ergrünen und in gewöhnliche Laubsprosse sich umwandeln, die wurzelähnlichen Triebe, die sonst dünner sind, können sich ebenfalls aufwärts wenden, dabei dicker werden und das Ansehen gewöhnlicher, oberflächlicher Rhizomsprosse annehmen. In diesem Punkte also unterscheiden sie sich schon von echten Wurzeln, noch mehr aber durch den Mangel einer Wurzelhaube; sie endigen in einer Scheitelzelle, die nach verschiedenen Richtungen hin alternirend schiefe Segmente bildet. Das Wichtigste aber ist, dass diese Sprosse wirklich Blattanlagen besitzen, diese bestehen aber nur aus wenigen Zellen, die nicht über die Oberfläche hervorragen, sondern im Gewebe versteckt bleiben. Man erkennt sie am besten im Längsschnitt, wo sie aus einer Scheitelzelle und aus zwei bis fünf Zellen in der charakteristischen Anordnung der Blätter bestehen. Solche wenigzellige Blattanlagen kommen auch an den gewöhnlichen Rhizomsprossen vor, wo sie sich aber weiter entwickeln, zumal wenn das Sprossende über den Boden hervortritt. Die wurzelähnlichen Sprosse verzweigen sich wie die gewöhnlichen, es wird aus einer der Scheitelzelle zunächst liegenden Zelle durch eine schiefe Wand eine Zelle abgeschnitten, welche der Anfang des neuen Sprosses ist. Vergleicht man diese wurzelähnlichen Sprosse

mit denen der Hymenophylleen (nach Mettenius) und mit den echten Wurzeln der Neottia nidus avis, die an ihrer Spitze später in eine blattbildende Knospe übergehen, so kann man kaum noch zweifeln, dass die echten Wurzeln metamorphosirte, blattlos gewordene Sprossaxen sind, die sich schliesslich noch mit einer Wurzelhaube bedeckt haben; diese ersetzt den Schutz, den die jungen Blätter dem fortwachsenden Scheitel unterirdischer Sprosse sonst gewähren. — Zu demselben Schluss führt die Betrachtung der Wurzelträger mancher Selaginellen. Die Arten dieser Gattung besitzen sämmtlich echte Wurzeln, bei einigen Arten aber, zu denen S. Martensii und Kraussiana gehören, entstehen die echten Wurzeln erst an einem Gebilde, welches Nägeli Wurzelträger nennt, und dem die Wurzelhaube noch fehlt. Bei S. Kraussiana entspringen die Wurzelträger auf der Oberseite des Stengels ziemlich genau am Grunde des schwächeren Gabelzweiges jeder Dichotomie, wenden sich bogenförmig herum und wachsen dann abwärts; nur ausnahmsweise entspringen hier zwei dieser Organe neben einander; S. Martensii dagegen bildet an jeder Gabelung der Anlage noch zwei Wurzelträger, einen auf der Ober- und einen auf der Unterseite (gekreuzt mit der Ebene der Dichotomie), aber meist nur der letztere entwickelt sich weiter, während der obere gewöhnlich als kleiner Höcker verharrt. Die Wurzelträger entstehen sehr nahe am Vegetationspunkt, wahrscheinlich sogar gleichzeitig mit den Gabelästen und sind (abweichend von den Wurzeln) exogene Gebilde, welche in der Jugend eine deutliche, wahrscheinlich zweischneidige Scheitelzelle besitzen, die aber bald aufhört Segmente zu bilden, worauf das weitere Wachsthum durch intercalare Theilungen der Segmente und Streckung der daraus hervorgehenden Gewebezellen bewirkt wird. Nach dem Aufhören des Scheitelwachsthums schwillt das Ende des noch sehr kurzen Wurzelträgers kugelig an, seine Zellen verdicken sich, und im Inneren der Anschwellung entstehen bereits die ersten Anlagen echter Wurzeln, die aber erst dann hervorbrechen, wenn der Wurzelträger durch das intercalare Wachsthum soweit verlängert ist, dass sein angeschwollenes Ende in den Boden eindringt; die Zellen des letzteren desorganisiren sich, verfliessen in einen homogenen Schleim, aus welchem nun die echten Wurzeln in den Boden hineinwachsen. — Bei Selaginella laevigata, cuspidata u. a. sind keine Wurzelträger vorhanden; hier entspringen an den dem Boden nächsten Gabelungsstellen des Stengels unmittelbar Wurzeln, die gleich den Wurzelträgern von S. Martensii sich gabeln, noch bevor sie den Boden erreichen; auch diese Wurzeln werden sehr früh, doch nahe am Vegetationspunkt, wahrscheinlich gleichzeitig mit den Gabelästen des Stengels angelegt. — Diese unmittelbar aus dem Stengel sowohl als die aus den Wurzelträgern entspringenden Wurzeln verzweigen sich dichotomisch, und zwar gewöhnlich so, dass die aufeinander folgenden Gabelungen sich kreuzen. Die Verzweigungen der Wurzeln folgen sehr rasch auf einander, sie erscheinen am Ende der Mutterwurzel dicht gedrängt; die Scheitelzelle ist schwer zur Anschauung zu bringen, aber wahrscheinlich gleich der des Stengels und des Wurzelträgers zweischneidig; sie hört bald auf, Segmente zu bilden, die Verlängerung jedes Gabelzweiges der Wurzel wird daher fast ausschliesslich durch intercalares Wachsthum bewirkt. — Aehnlich verhalten sich die aus den Stammfurchen von Isoëtes hervorbrechenden Wurzeln, die sich drei bis viermal in gekreuzten Ebenen dichotomiren, und an denen Nägeli und Leitgeb eine durch Grösse und Form ausgezeichnete Scheitelzelle nicht fanden, obgleich sie das Vorhandensein einer zweischnei-

digen Scheitelzelle für wahrscheinlich halten. — Bei Lycopodium clavatum entspringen die Wurzeln aus der Unterseite des kriechenden Stammes ohne bestimmte Regel; sie gabeln sich, wenn sie 3—4 Centim. lang geworden sind und wahrscheinlich immer erst, wenn sie den Boden berühren; ihre Theilungsebene steht (wie bei Sel. cuspidata und laevigata) rechtwinklig zur Längsaxe des Stammes (bei Isoëtes ist die erste Theilung dagegen parallel zur Stammaxe); die folgenden Verzweigungen der beiden ersten Gabeläste sind entweder auch gabelig oder sympodial der Art, dass die wirklichen oder scheinbaren Seitenzweige entweder in decussirten Paaren oder einzeln nach $^1/_2$ oder $^1/_4$ Divergenz vertheilt erscheinen; die Stellung dieser Seitenwurzeln auf den Verlauf der Fibrovasalstränge der Mutterwurzel zurückzuführen gelang nicht. Diess zusammen mit dem Umstand, dass die jungen Verzweigungen in grosser Zahl am Ende einer Mutterwurzel dicht gedrängt sind, scheint die Annahme einer monopodialen Verzweigung auszuschliessen, und jedenfalls ist das Verhalten dem der Selaginellen und von Isoëtes ähnlicher. Ausserhalb des Bodens sind diese Wurzeln lebhaft grün gefärbt. Die Existenz einer Scheitelzelle ist bei ihnen schwer nachzuweisen, doch schliessen die genannten Forscher, dass eine solche vorhanden ist, welche die Form einer vierseitigen Pyramide besitzt, deren Segmentirung dann Einfluss auf die eigenthümliche Stellung der Wurzelzweige nehmen könnte.

Die Sporangien der Lycopodiaceen sind Erzeugnisse der Blätter. Für Isoëtes, Tmesipteris und Lycopodium Chamaecyparissus kann diess keinem Zweifel unterliegen, und wenn sie bei anderen, zumal den Selaginellen schon frühzeitig axillär erscheinen, so ist diess nur so zu verstehen, dass sie sehr tief unten an der Blattbasis auftreten. Jedes Blatt erzeugt nur ein Sporangium auf seiner Oberseite. Nach Hofmeister ist es sowohl bei Isoëtes als bei Selaginella eine einzige Oberflächenzelle, aus welcher das Sporangium hervorgeht, in diesem Puncte würden demnach die Lycopodiaceen mit den Farnen, Equiseten und Rhizocarpeen übereinstimmen, während das Sporangium der Ophioglosseen einer ganzen Lacinie des fertilen Blattsegmentes entspricht. — Die Sporangien der Lycopodiaceen zeigen bei den verschiedenen Gattungen nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten; bei Isoëtes sind sie sitzend und durch Querbalken unvollständig vielfächerig, die Macrosporangien bilden zahlreiche Macrosporen; bei Selaginella sind beiderlei Sporangien kurz gestielt, einfächerig, die Macrosporangien bilden nur vier Macrosporen, von denen zuweilen nur eine (S. inaequalifolia) gedeiht und dann das ganze Macrosporangium erfüllt; sie entstehen unmittelbar unterhalb der eigenthümlichen Ligula, und bei Isoëtes werden sie von einer Emergenz des Blattgewebes (dem Schleier) rings umhüllt. Die beiden Gattungen stimmen auch darin überein, dass die ersten fertilen Blätter vorzugsweise Macrosporangien, die jüngeren Microsporangien erzeugen; bei Isoëtes sind es also die äusseren der fertilen Blattcyclen, bei Selaginella die unteren Blätter der Aehre, welche Macrosporen tragen. Die Sporangien der übrigen Gattungen sind von einerlei Art und gleichen viel eher den Microsporangien der vorigen; bei den Lycopodien sind sie denen der Selaginella ähnlich, bei Tmesipteris dagegen zweifächerig, bei Psilotum dreifächerig. Auch die Sporenaussaat ist verschieden: die von Isoëtes werden durch Verwesung der Sporangienwand frei, bei den anderen Gattungen springt die letztere auf und zwar bei Lycopodium und Selaginella durch einen Querriss parallel der Blattoberfläche über den Scheitel, bei Psilotum durch loculicide Dehiscenz.

Die äussere Form der Sporangien ist bei Selaginella tetraëdrisch herzförmig, bei Lycopodium nierenförmig (Anheftung in der Concavität), bei Psilotum bilden die drei Fächer drei kugelige Ausbuchtungen.

Die Entwickelung der Sporangien ist nur bei Isoëtes und Selaginella, z. Th. auch bei Lycopodium bekannt.

Bei Isoëtes lacustris bilden (nach Hofmeister) die im dritten Jahr nach der Keimung angelegten, im vierten Jahr zur Entfaltung kommenden Blätter die ersten Sporangien, die schon in frühester Jugend ihrer Mutterblätter angelegt werden. Unter der Insertion der Ligula, die ebenfalls sehr zeitig auftritt, liegt anfangs nur

Fig. 306. Selaginella inaequalifolia: *A* fertiler Zweig (²/₁), *B* Gipfel derselben im Längsschnitt, links Micro-, rechts Macrosporangien tragend.

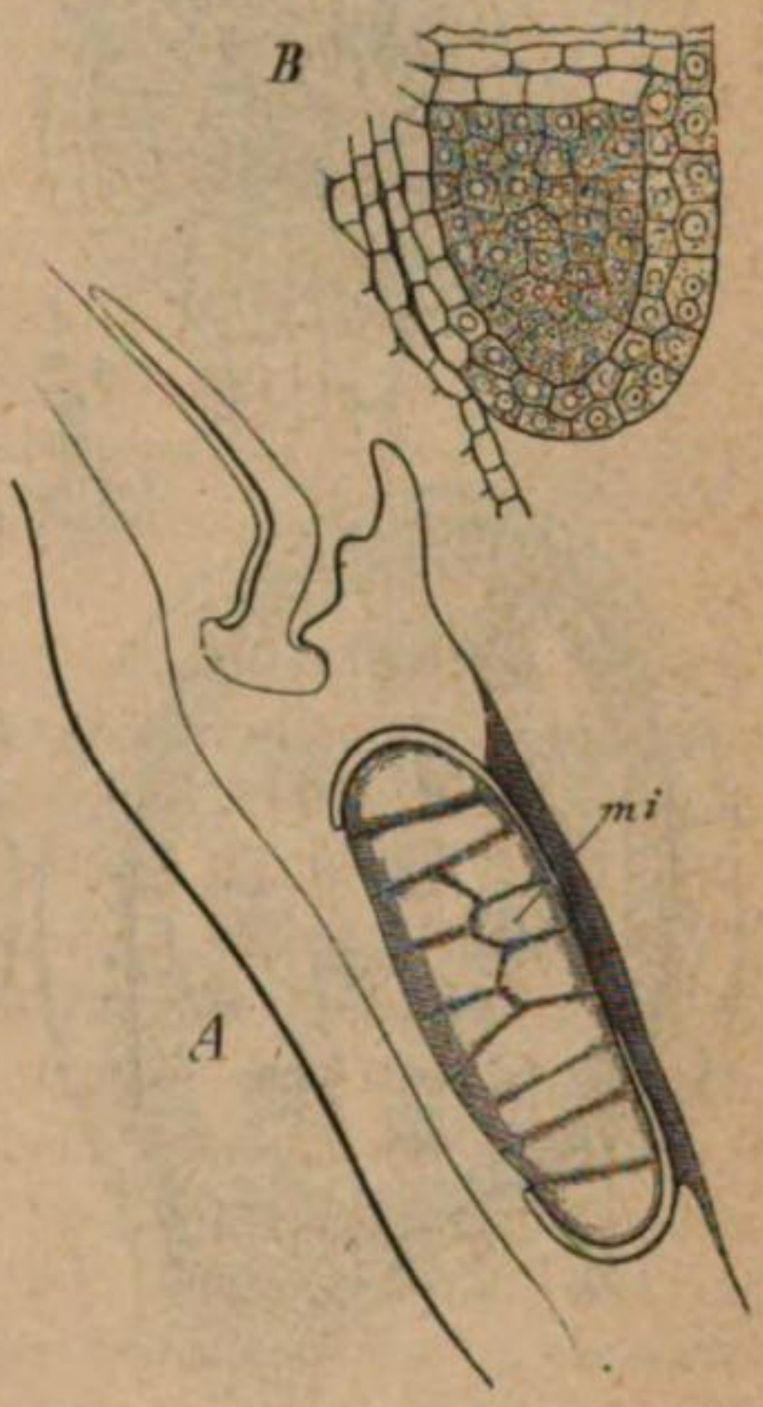


Fig. 307. Isoëtes lacustris nach Hofmeister. *A* Längsschnitt durch die Basis eines Blattes mit seinem Microsporangium *mi* (dieses noch unreif); *B* Längsschnitt des unteren Theils eines jungen Sporangiums (300).

eine Zelle, die durch eine Querwand getheilt wird; die obere beider Zellen wird zu einer die Basis der Ligula deckenden Schuppe, die untere zur Urmutterzelle des Sporangiums. Während der Basaltheil des Blattes durch intercalares Wachsthum sich verlängert, verwandelt sich diese Urmutterzelle in einen ovalen Gewebekörper, dessen Längslinie mit der des Blattes zusammenfällt. Das Sporangium wird binnen Kurzem zu einer eiförmigen Zellenmasse, die mit verhältnissmässig kleiner Grundfläche dem Blatt ansitzt. Indem das Blattgewebe im Umkreis der Anfügungsstelle des Sporangiums dieses überwuchert, bildet sich der häutige Schleier (Fig. 307 *A*). Schon vorher differenzirt sich das homogene Gewebe des jungen

Sporangiums; zwei äussere Zellschichten desselben werden zur Wandung, querlaufende Stränge von Zellen bilden sich zu den Balken um, die das Sporangium scheinbar vielfächerig machen; die zwischen letzteren liegenden zahlreichen Zellen bleiben noch im Gewebeverband, vermehren sich und bilden die Mutterzellen der Sporen; diese treten dann aus dem Zusammenhang, runden sich ab; in den Microsporangien ist ihre Zahl grösser als in den anderen. Die Bildung der Sporen aus den Mutterzellen wird gewöhnlich durch eine wiederholte Zweitheilung in sich kreuzenden Ebenen bewirkt, seltener ist die erste Theilung nur durch zwei wieder schwindende Kerne angedeutet, auf welche die Viertheilung um vier neue Kerne erfolgt; meist ist die Anordnung nicht tetraëdrisch bei den kleinen Sporen, wohl aber bei den Macrosporen. Die Haut der fertigen Sporen besteht aus einem dicken Exosporium (wie Fig. 304 zeigt) und einem dünnen Endosporium, welches den ölhaltigen eiweissreichen Inhalt umgiebt.

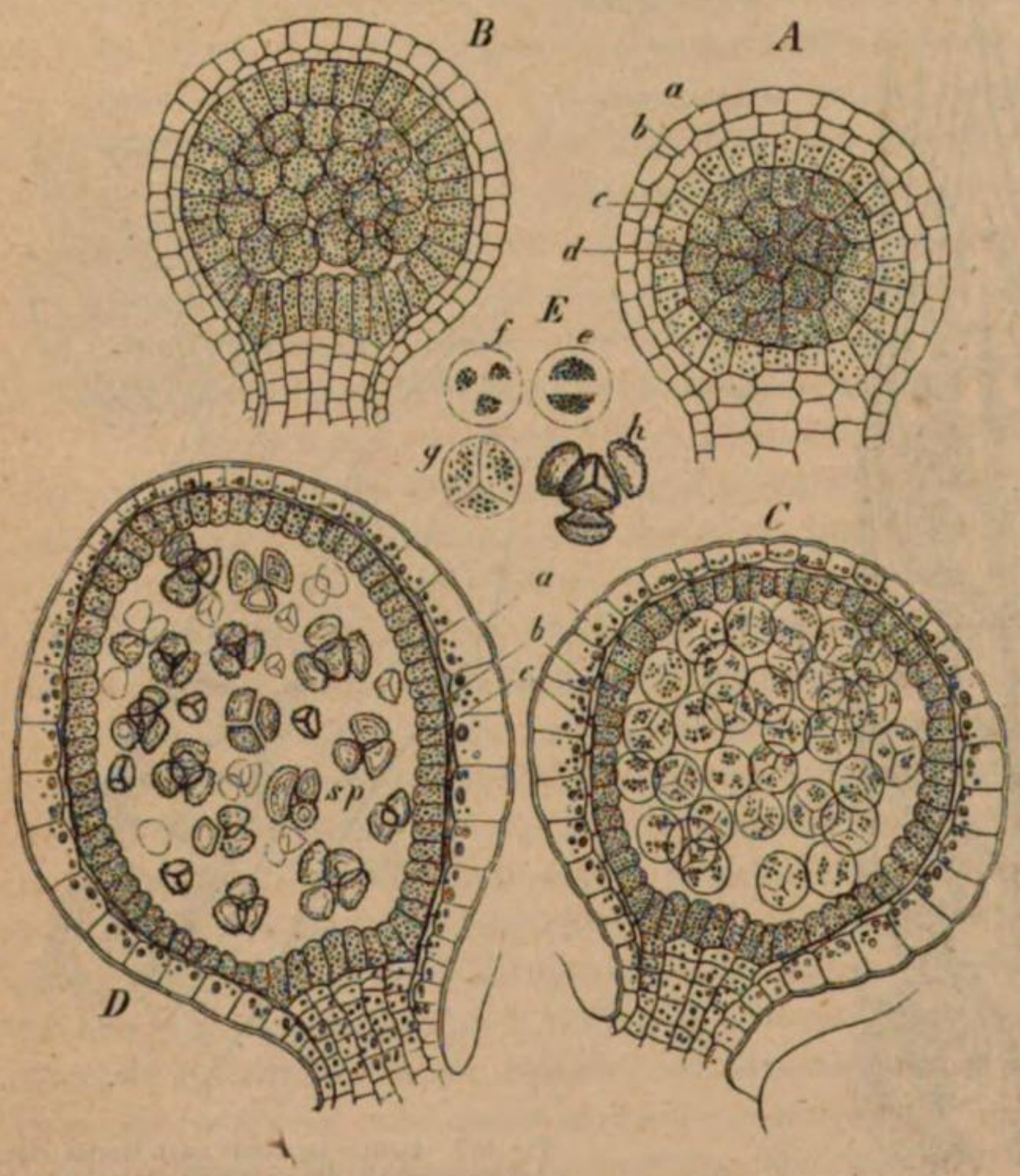


Fig. 308. Sporangien- und Sporenentwickelung von Selaginella inaequalifolia, Reihenfolge nach den Buchstaben *A*—*D*; *A*, *B* gilt für alle Sporangien, *C*, *D* für Microsporangien; *E* Theilung der Microsporenmutterzellen, *h* vier fast reife Sporen; in *A*, *C* und *D* ist *a*, *b*, *c* die dreischichtige Wand des Sporangiums, *d* die Urmutterzellen (*A*, *B*, *E* 500; *C*, *D* 200).

Die Urmutterzelle des Sporangiums von Selaginella soll nach Hofmeister dem Stammumfang angehören; mir ist es zwar nicht gelungen, den einzelligen Zustand aufzufinden, aber die jüngsten von mir gesehenen Sporangien von Selaginella inaequalifolia sind unzweifelhaft dem Blatte eingefügt; so wie bei Isoëtes läuft auch hier der Fibrovasalstrang des Blattes aus dem Stamme ausbiegend unter dem Sporangium hin, ohne an dieses einen Zweig abzugeben. — Nach Hofmeister wird ein Zustand der Sporangien kenntlich, wo diese aus einer Centralzelle umhüllt von einer einfachen Zellschicht und einem kurzen Stiel bestehen. Aus der Centralzelle entwickelt sich eine centrale Gruppe gewebeartig verbundener Zellen, während die einfache Wandschicht in drei Zellschichten zerfällt, deren Zellenzahl im Umfang sich entsprechend vermehrt, wobei der dicke Stiel sich ver-

längert (Fig. 308). Die Zellen der centralen Gruppe isoliren sich später, runden sich kugelig ab, und wenn es sich um Microsporangien handelt, so theilen sie sich sämmtlich, nach vorläufiger Andeutung einer Zweitheilung (Fig. 308 *E*, *e*) in je vier tetraëdrisch geordnete Sporen, die meist bis zur Reife diese Anordnung behalten. In den Macrosporangien dagegen wächst eine jener Mutterzellen stärker, theilt sich tetraëdrisch und liefert die vier Macrosporen, während alle übrigen Mutterzellen ungetheilt bleiben, sich aber (wenigstens bei Selaginella inaequalifolia) noch lange Zeit neben den mächtig heranwachsenden Macrosporen erhalten; diese bleiben bis zur Aussaat tetraëdrisch vereinigt. Gleich den Microsporen bilden sie ein dickes Exosporium, aus welchem Stacheln, Buckeln, Leisten hervorwachsen; es ist meist gelb gefärbt (das Exosporium der Misrosporen von Selaginella lepidophylla ist schön roth). Sehr häufig findet man krankhafte Macrosporen in sonst ganz normalen Sporangienähren: das Endosporium bräunt sich, und zieht sich zusammen, eine Blase in dem oft sehr verdickten Exospor bildend; der Inhalt solcher Sporen schwindet völlig. Die drei Wandungsschichten des Sporangiums erhalten sich bis zur Reifezeit, während die inneren Schichten bei den Farnen bekanntlich schon während der Sporenbildung zerstört werden.

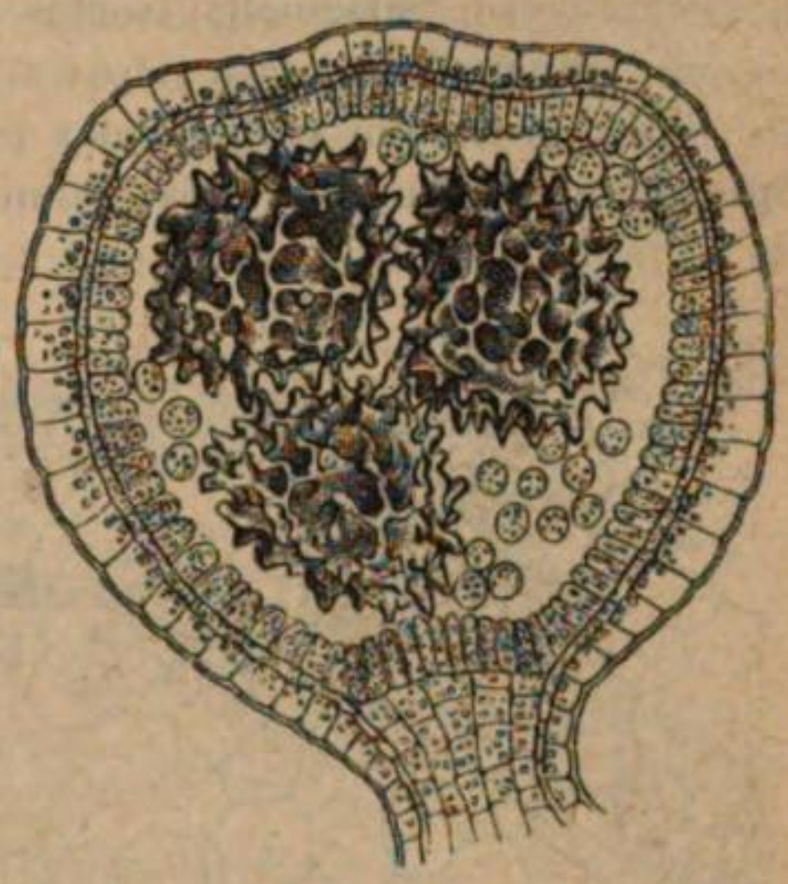


Fig. 309. Selaginella inaequalifolia, ein fast reifes Macrosporangium, die hinten liegende vierte Spore nicht mitgezeichnet (100).

Die jüngsten Sporangiumanlagen, welche ich bei Lycopodium Chamaecyparissus auffinden konnte, die ich aber zahlreich sah, erscheinen als breite, anfangs sehr flache Protuberanz der Oberseite des jungen Blattes und ganz bestimmt nicht der Axel oder dem Stamme selbst angehörig; unter ihnen zieht der Fibrovasalstrang des Blattes hin. Es scheint, dass hier nicht eine einzelne Zelle der Oberfläche dem Sporangium den Ursprung giebt: in den jüngsten und selbst in älteren Zuständen, wo es bereits als flacher Kugelabschnitt hervortritt, setzt sich die Epidermis des Blattes continuirlich über das Sporangium hin fort, wo sie dessen Wandschicht darstellt; während jenes sich immerfort weiter hervorwölbt, erfährt diese zahlreiche Theilungen senkrecht zur Oberfläche. Schon in den jüngsten Zuständen erkennt man unter der noch flachen Vorwölbung der Epidermis eine Gewebeschicht, aus der sich, wenn die Protuberanz hervorwächst, eine kugelige, grosszellige Gewebegruppe bildet, die offenbar die Mutterzellen der Sporen erzeugt, indem sich ihre Zellen nach allen Richtungen theilen. So erscheinen die Verhältnisse auch dann noch, wenn das Sporangium bedeutend herangewachsen ist und im Radialschnitt fast kugelig erscheint; dann sieht man hin und wieder eine tangentiale Theilung in der Wandschicht, die im fertigen Zustand offenbar wenigstens zweischichtig ist. Aeltere Entwickelungszustände stehen mir nicht zu Gebote, denn das hier Mitgetheilte stützt sich auf einige in Glycerin aufbewahrte Längsschnitte durch sehr junge Aehren.

Die systematische Eintheilung der Lycopodiaceen muss, bis man über die Keimung der übrigen Gattungen im Klaren ist, für provisorisch gelten; wie schon aus dem Bisherigen folgt, können sie einstweilen in zwei Gruppen eingetheilt werden:

A) Lycopodieen: mit einerlei Sporen.
Lycopodium, Tmesipteris, Phylloglossum, Psilotum.

B) Selaginelleen: mit zweierlei Sporen.
Selaginella, Isoëtes.

Bemerkungen über Gewebebildung der Lycopodiaceen.[1])

Die im Stamm verlaufenden Fibrovasalstränge sind stammeigene, sie lassen sich im procambialen Zustand in das Stammende, bis dicht unter die Scheitelzelle und über die jüngsten Blätter hinauf verfolgen; so finde ich es bei Selaginella inaequalifolia und Martensii, so auch bei Lycopodium Chamaecyparissus und nach Nägeli ist der Fibrovasalkörper von Psilotum ebenfalls stammeigen, denn die Blätter nehmen hier gar keine Stränge in sich auf (Nägeli, Beitr. p. 52). Geht man vom Stammende weiter abwärts, so findet man, dass die schon weiter vorgeschrittenen Blätter je einen procambialen Strang bilden, der sich an den des Stammes anlegt; an dem Winkel, wo sie zusammentreffen, beginnt die Bildung von Spiralgefässen, die im Stammstrang abwärts, in dem ausbiegenden Blattast aufwärts fortschreitet; der procambialen Anlage nach sind also die Fibrovasalstränge von Lycopodium und Selaginella stammeigene und blatteigene, aber die Bildung der ersten Spiralgefässe erfolgt so, als ob sie gemeinsame wären (vergl. Equisetum). Die ersten Spiralgefässe des Stammstranges entstehen nahe an dessen Kanten, von ihnen aus schreitet die Bildung der leiterförmig verdickten weiteren Gefässe auf dem Querschnitt des Stammstranges in centripetaler Richtung fort; es geschieht diess in verschiedener Art, je nach der Natur des Stammstranges. Sehr einfach ist derselbe bei Selaginella denticulata (Fig. 310 *A*), Kraussiana und S. Martensii; er ist hier im Querschnitt langelliptisch; die ersten engen Schraubengefässe entstehen ungefähr in den beiden Brennpunkten der Ellipse, von da aus bilden sich jederseits zwei (alternirende) Reihen von

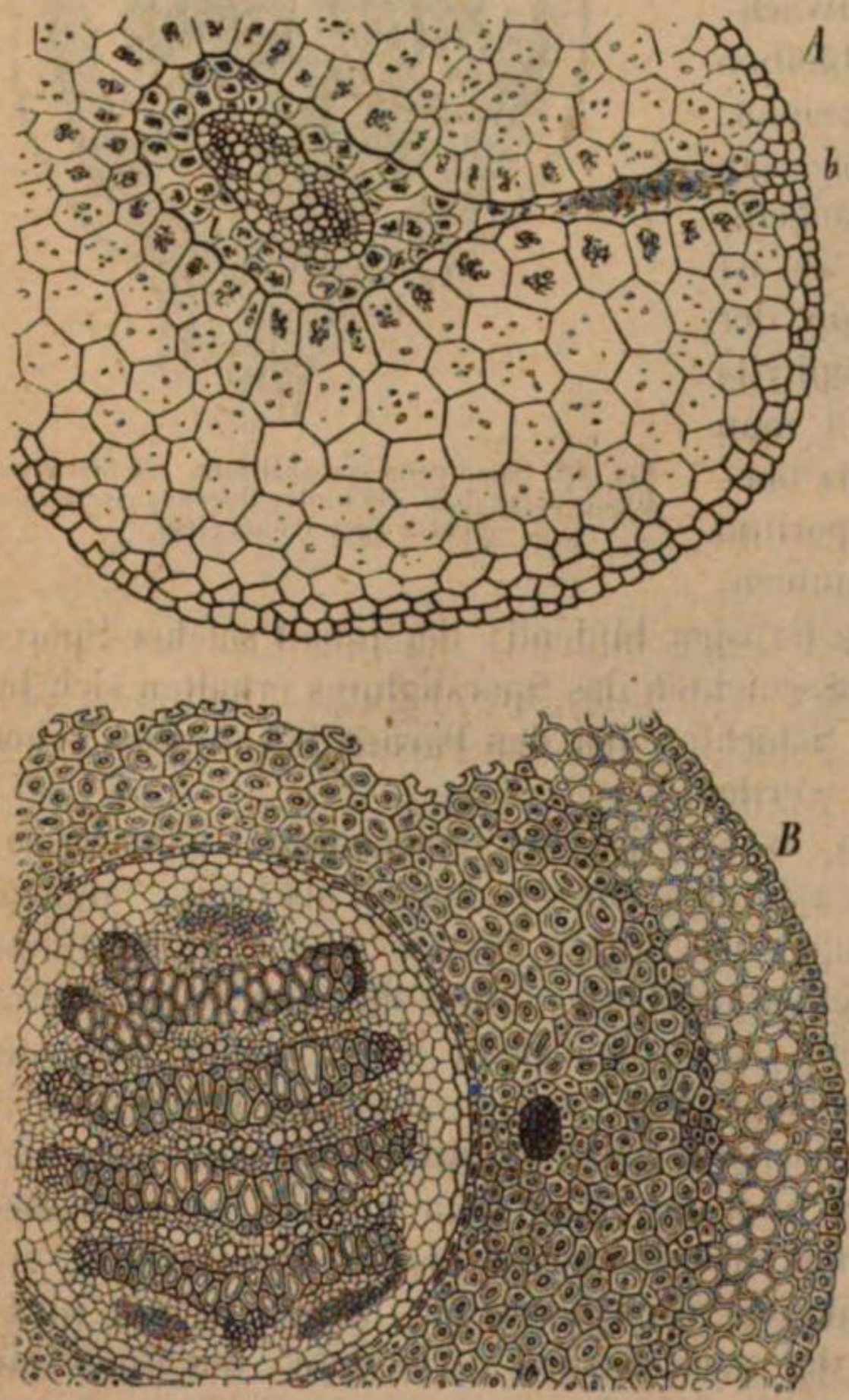


Fig. 310. *A* Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata, die mittleren Gefässe des Stranges noch nicht verholzt; *B* Querschnitt des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus (150).

1) Ueber die Ausbildung der Gewebe in den Wurzeln, besonders über die excentrische Lagerung der Fibrovasalstränge in denen von Isoëtes vergl. Nägeli und Leitgeb: Beitr. zur wissensch. Bot. 1867, Heft IV.

viel weiteren leiterförmigen Gefässen, deren Verholzung sehr langsam fortschreitet, bis innerhalb des Fibrovasalstranges eine bandförmige Doppelreihe von verholzten Gefässen liegt; die äusseren viel engeren gestreckten Zellen des Stranges verholzen nicht, sie sind das Phloëm, dessen äusserste peripherische Schicht aus viel weiteren Zellen besteht. Bei Selaginella inaequalifolia (Fig. 311) liegen im Stamme drei Fibrovasalstränge neben einander in einer Reihe, jeder derselben gleicht dem einzelnen Strange der vorigen Arten. Bei Lycopodium Chamaecyparissus (Fig. 310 *B*) ist ein einziger axiler Fibrovasalkörper von beinahe kreisrundem Querschnitt im Stamm vorhanden; in ihm liegen vier parallele Querbänder von Xylem, deren jedes aus einer Doppelreihe von weiten Leitergefässen besteht, rechts und links an seiner Kante aber enge Schraubengefässe besitzt; jedes dieser Querbänder entspricht genau in allen Beziehungen dem Vasalkörper eines einzelnen Stranges von Selaginella; der ganze cylindrische dicke Strang im Stamm von Lycopodium ist demnach eine Verschmelzung von vier Fibrovasalsträngen; dem entsprechend ist das gesammte nicht verholzte Gewebe, welches die Zwischenräume der Gefässstränge ausfüllt und dieselben im Umkreis einhüllt, eine Verschmelzung von ebenso vielen Phloëmschichten, jeder Gefässstrang ist von seiner Phloëmschicht eingehüllt; zwischen je zwei Querbändern von Xylem liegt daher eine Reihe von weiteren Zellen, die sich auf dem Längsschnitt als Siebröhren zu erkennen geben, ebenso ist der Umkreis des ganzen Phloëms von weiteren Zellen gebildet; es ist also unzweifelhaft, dass der dicke cylindrische Strang von Lycopodium Chamaecyparissus aus mehreren parallelen Fibrovasalsträngen besteht [1]; denkt man sich die drei Stränge im Stamm von Selaginella inaequalifolia dicht neben einander gelegt und seitlich verwachsen, so müssten sie ein ganz ähnliches Bild gewähren. Bei Lycopodium Selago ist ein ähnlicher axiler Strang vorhanden, aber die Gefässgruppen bilden hier nicht parallele Bänder, sondern mehr verwickelte Figuren im Querschnitt; im Uebrigen aber stimmen alle Verhältnisse mit Lycopodium Chamaecyparissus vollkommen überein (vergl. Cramer a. a. O.). Bei Lycopodium clavatum liegen zwei Querbänder von Gefässen im Querschnitt des axilen Stranges, zwischen ihnen eine diametrale Reihe von weiteren Zellen (Siebröhren); die Gefässbänder biegen mit ihren Kanten auswärts, sind beinahe hufeisenförmig, aus der nach aussen gewendeten Concavität tritt eine Gefässgruppe an jedem nach aussen vor: zwischen den drei Armen jedes Stranges liegt ebenfalls wieder je eine Reihe weiterer Zellen (Siebröhren) während alles übrige Phloëm, welches die Räume zwischen den Gefässsträngen erfüllt, aus sehr engen, gestreckten Zellen besteht. — Der einzelne Fibrovasalstrang von Selaginella gleicht in hohem

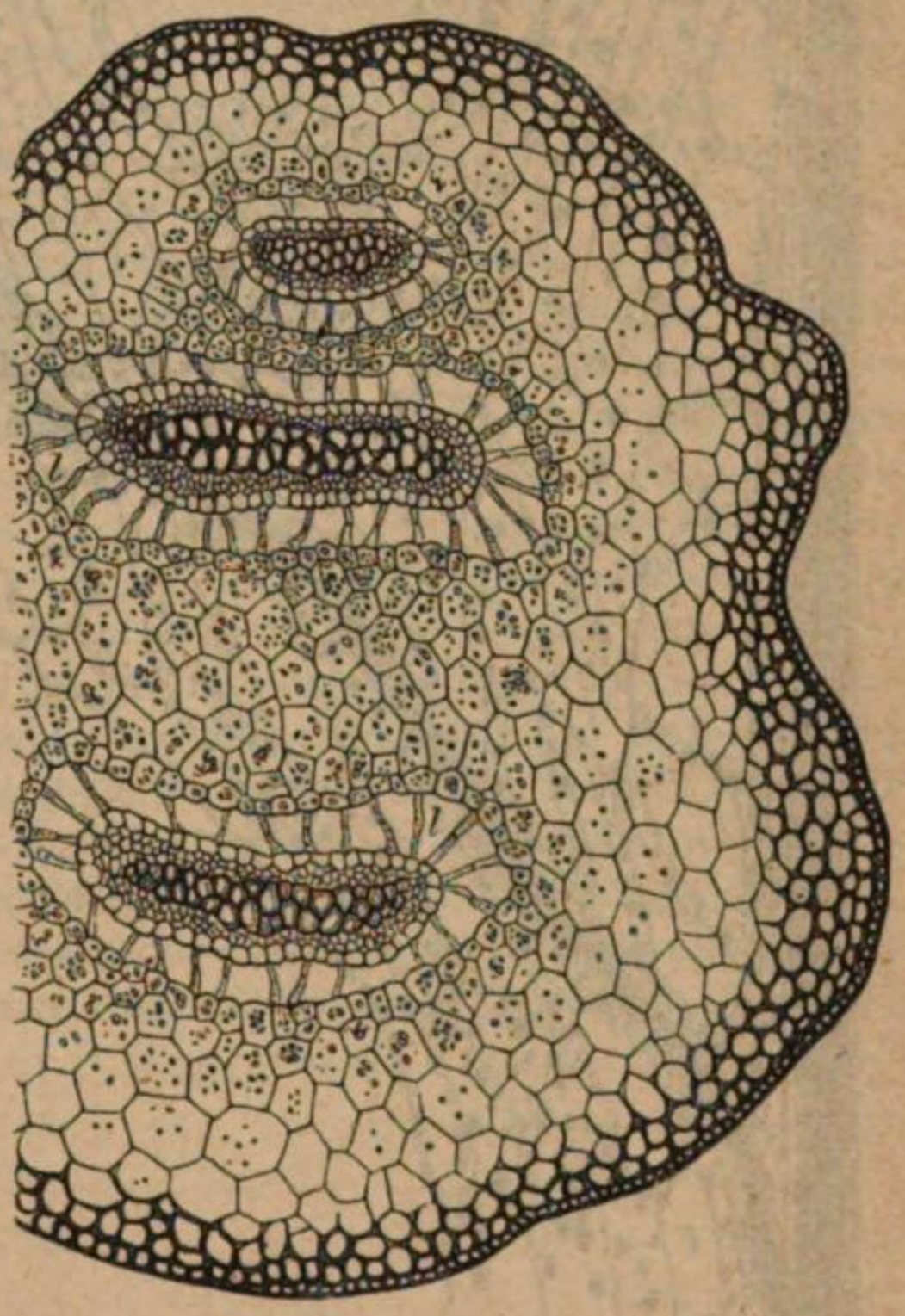


Fig. 311. Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes (150).

1) Eine ähnliche Deutung würde auch der complicirte Fibrovasalkörper der dickeren Wurzeln von Lycopodium clavatum, wie ihn Nägeli und Leitgeb beschreiben, zulassen.

Grade dem der Farne (z. B. Pteris aquilina), wie schon Dippel hervorhob; diese Aehnlichkeit ist bei Lycopodium nur z. Th. verwischt durch die seitliche Verschmelzung mehrerer ganzer Fibrovasalstränge[1]).

In jedes Blatt biegt nur ein Strang aus, der als axiles Bündel den Mittelnerven bei Selaginella und Lycopodium durchzieht und nach dem oben Gesagten sich mit der äusseren Kante eines Stammstranges vereinigt.

Bei den Selaginellen sind die Fibrovasalstränge ven grossen luftführenden Räumen umgeben, in denen querliegende Zellreihen, wie Strebepfeiler vom umgebenden Grundgewebe aus zum Strang hinübergehen; bei den Lycopodien fehlt dieser Luftraum. Das Grundgewebe beider Gattungen besteht aus axil gestreckten Zellen, die mit schiefen Querwänden, prosenchymatisch in einander greifen; bei Selaginella sind die Wände dünn, die Lumina weit und keine Intercellularräume vorhanden, bei Lycopodium sind die Wandungen des Grundgewebes meist stark verdickt, zumal in der Umgebung des axilen Stranges; bei Lycopodium Chamaecyparissus ist diese Verdickung der Wände ausserordentlich stark (Fig. 310 *B*).

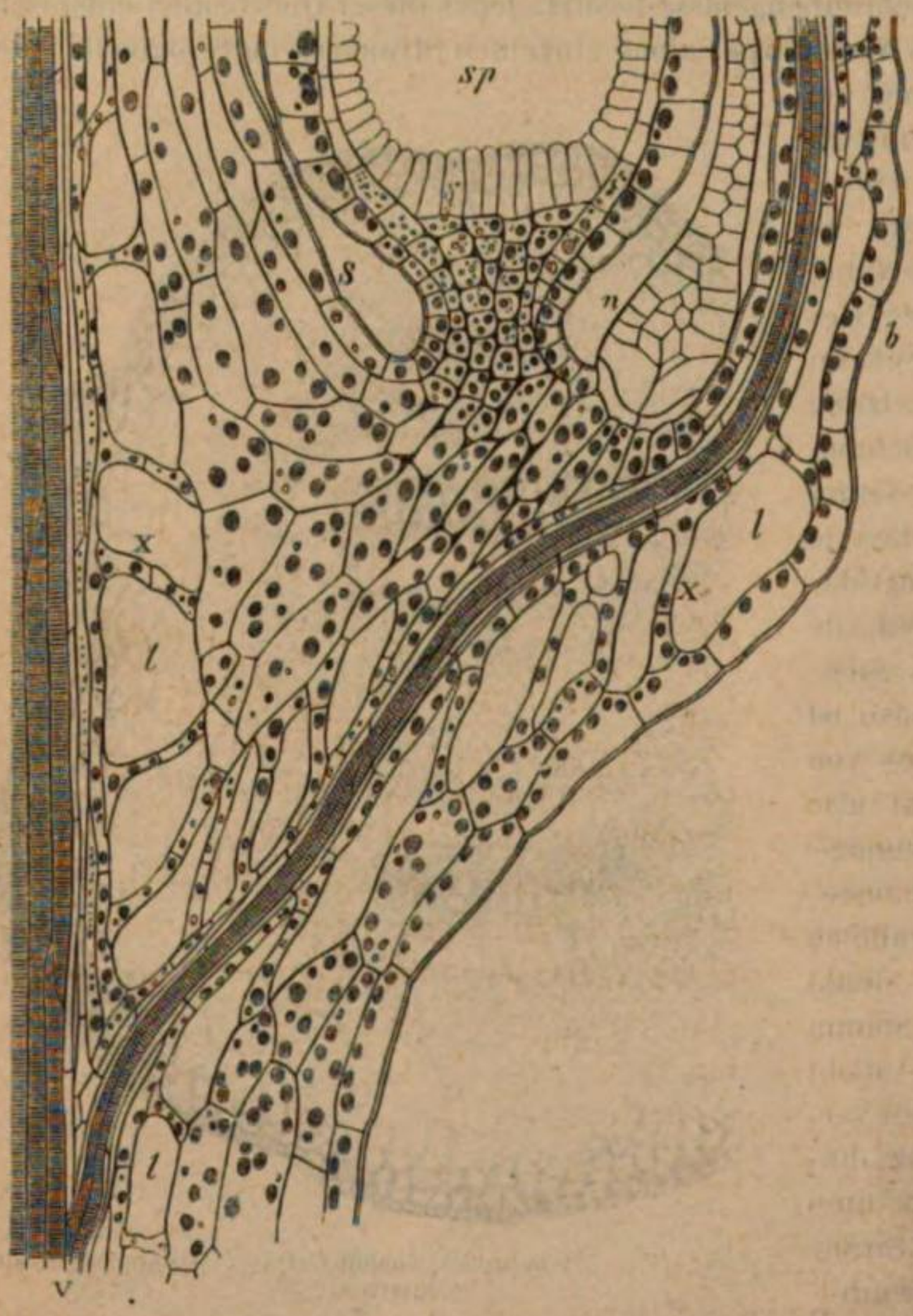


Fig. 312. Selaginella inaequalifolia: Längsschnitt durch die rechte Seite der Aehrenspindel *s*, der Blattbasis *b*, der Ligula *n* und des Sporangiums *sp*. *v* Vereinigungsstelle der Stränge des Stammes und des Blattes, *l* luftführende Intercellularräume, *x* querliegende Zellreihen in diesen (120).

Die Epidermis des Stammes besteht bei den Selaginellen aus langen prosenchymatischen Zellen und bildet keine Spaltöffnungen, die sich auf der Unterseite der Blätter auch nur rechts und links vom Mittelnerven in einigen Reihen vorfinden; am Blatt besteht sie aus chlorophyllhaltigen Zellen, deren Seitenwände zierlich geschlängelt sind. Bei Lycopodium Selago dagegen sind die grossen und wenig zahlreichen Spaltöffnungen auf der ganzen Unterseite des Blattes verbreitet. Das Chlorophyll in den Blattzellen von Selaginella bildet oft nur wenige, zuweilen nur 1—2 Klumpen von veränderlicher Form, den Blattrand nimmt bei dieser Gattung eine Reihe von Zellen ein, die wie bei den Laubmoosen zahnartig oder haarähnlich auswachsen. —

---

1) Ich fand einen Stamm von Pteris aquilina, wo die zwei inneren stammeigenen Stränge seitlich mit einander so verschmolzen sind, dass sie einen Hohlcylinder bilden, der einen Theil des parenchymatischen Grundgewebes als Mark einschliesst.

Diesen kurzen Andeutungen sind noch einige Worte über Isoëtes beizufügen. Der kurze Stamm der erwachsenen Pflanze enthält einen axilen, kaum als Strang zu bezeichnenden Xylemkörper, der aus kurzen, rundlichen, locker verbundenen Gefässzellen besteht, die schraubige oder netzartige Verdickungsbänder besitzen. Von hier aus ziehen die Fibrovasalstränge je einer in eines der zahlreichen Blätter (Fig. 305) und in die Wurzeln. Trotz der naturgetreuen Beschreibung H. v. Mohl's (l c.), der Angaben Hofmeister's und meiner eigenen Untersuchungen ist es noch nicht möglich, diesen sonderbaren Fibrovasalkörper mit dem der Lycopodien und Selaginellen morphologisch zu vergleichen. Gegen die Angabe aber, dass die ihn umgebende Gewebeschicht ein Cambium sei, dass dieses eine Aehnlichkeit mit dem Cambium der Dicotylen und Coniferen habe, ist einzuwenden, dass diese den Fibrovasalkörper umhüllende dicke Meristemschicht nach aussen hin ausschliesslich parenchymatisches Grundgewebe erzeugt, wodurch die jährlich absterbenden, sich bräunenden äusseren Parenchymmassen ersetzt werden; darin gleicht dieses Gewebe eher dem Verdickungsring der Dracaenen, der ebenfalls nach aussen hin neues Rindeparenchym, nach innen neue Fibrovasalstränge bildet; das echte Cambium der Dicotylen dagegen erzeugt sowohl nach aussen als nach innen fibrovasale Gebilde, nach aussen Phloëm, nach innen Xylem. Wahrscheinlich aber besitzt der Stamm von Isoëtes gar keinen eigenen Fibrovasalstrang; aus der Lagerung der Gefässzellen scheint vielmehr zu folgen, dass der axile Vasalkörper nur aus den unteren (inneren) Anfängen der Blattstränge besteht, die hier dicht zusammengedrängt sind; ebenso besteht der basale kuchenförmige Xylemkörper wohl nur aus den dicht gedrängten Anfängen der Wurzelstränge. Ist diese Ansicht richtig, so bietet die Classe der Lycopodiaceen zwei Extreme, das eine bei Psilotum, wo bei geringer Blattbildung gar keine Blattstränge (nach Nägeli) vorhanden sind, der gestreckte Stamm aber einen eigenen Fibrovasalstrang bildet, das andere bei Isoëtes, wo der kurze Stamm keinen Fibrovasalstrang erzeugt, und nur die mächtig entwickelten Blätter je einen solchen bilden. Die Structur der Blätter variirt, je nachdem die Isoëten submerse Wasserpflanzen, amphibische Sumpfpflanzen oder Trockenlandpflanzen sind; im ersten Falle sind die Blätter lang kegelförmig, von vier durch Querwände gekammerten Lufträumen durchzogen, in der Axe ein schwaches Gefässbündel, die Epidermis ohne Spaltöffnungen; im zweiten Falle ähnlich, aber mit Spaltöffnungen und subepidermalen Fasersträngen (fasciculis fibrosis peripheric is); im dritten Falle ist die Epidermis ebenfalls mit Spaltöffnungen versehen, die Basaltheile der abgestorbenen Blätter bilden einen festen schwarzen Stachelpanzer um den Stamm (Milde l. c.)

Fünfte Gruppe.

Die Phanerogamen.

Der Generationswechsel versteckt sich bei den Phanerogamen in der Bildung des Samens, der, wenigstens der ursprünglichen Anlage nach, aus drei Theilen besteht: 1) der Samenschale, die ein Theil der Mutterpflanze ist, 2) dem Endosperm [1]),

---

1) Die reifen Samen vieler Dicotylen enthalten nur desshalb kein Endosperm, weil dieses schon vor der Samenreife von dem mächtig heranwachsenden Embryo aufgesogen und verdrängt wird, was bei den anderen erst nach der Samenruhe bei der Keimung (d. h. hier bei der Entfaltung des Embryos) geschieht; in selteneren Fällen ist die Endospermbildung schon der Anlage nach rudimentär.

welches das weibliche Prothallium vertritt, und 3) dem Embryo, der durch die Befruchtung aus der Eizelle entsteht.

Wir sahen schon bei den Gefässkryptogamen die aus der Spore unmittelbar entstehende sexuelle Generation, das Prothallium, den Charakter einer selbständigen Pflanze mehr und mehr verlieren; bei den Farnen, Equiseten und Ophioglosseen vegetirt es unabhängig von der Spore, oft lange Zeit; bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen, wo männliche und weibliche Sporen gebildet werden, entsteht es im Innern der Spore; das weibliche Prothallium wird bei jenen noch aus dem Raum der Microspore hinausgedrängt, bleibt aber mit diesem verbunden, bei den Selaginellen und Isoëten aber erfüllt es das Innere der Macrospore als eine Gewebemasse, welche die Sporenhaut nur zersprengt, um die Archegonien den Spermatozoiden zugänglich zu machen. Bei den Cycadeen und Coniferen geht diese Metamorphose nun noch einen Schritt weiter: das Prothallium, das hier als Endosperm bezeichnet wird, bleibt in der Macrospore, dem Embryosack, für immer eingeschlossen; es erzeugt vor der Befruchtung archegoniumähnliche Gebilde (die Corpuscula), in denen die Eizellen entstehen [1]); bei allen Phanerogamen bleibt aber nicht blos das Prothallium im Embryosack, sondern auch dieser in der Samenanlage (Samenknospe) eingeschlossen, und der durch die Befruchtung entstandene Embryo theilt, im Endosperm liegend, dieses Loos; der Same, der diese Dinge enthält, fällt als Ganzes ab und erst später, wenn die weitere Entwickelung des Embryos beginnt, werden seine Umhüllungen geöffnet; wie das Prothallium der Kryptogamen, so ernährt hier das Endosperm den Embryo noch mehr oder minder lange Zeit. — Bei den Mono- und Dicotylen weicht die Endospermbildung schon viel weiter von der des Prothalliums ab; das Endosperm entsteht hier erst nach der Befruchtung im Embryosack (= Macrospore), eine Andeutung der Archegonien, wie sie durch die Corpuscula der Gymnospermen gegeben ist, unterbleibt hier ganz, und die Eizelle wird sogar vor dem Endosperm als Tochterzelle des Embryosackes durch freie Bildung erzeugt. [2]) Die Reihenfolge der Entwickelung ist also gestört, und in manchen Fällen ist die Endospermbildung sogar eine ganz rudimentäre und vorübergehende. — Wenn nun das Endosperm das morphologische und physiologische Aequivalent des Prothalliums, der Embryosack der Vertreter der Macrospore ist, so muss derjenige Theil der Samenknospe, in welchem der Embryosack entsteht (der Knospenkern) als ein Aequivalent des Macrosporangiums aufgefasst werden. So wie aber bei der Samenbildung der Mono- und Dicotylen gewisse Entwickelungsvorgänge (die Bildung der Archegonien oder Corpuscula) als nunmehr unwesentlich übersprungen werden und die Erzeugung der Eizelle dem Embryosack als dem Analogon der Macrospore unmittelbar zufällt, so ist auch die Entstehung des Embryosackes aus dem Gewebe des Knospenkerns der Samenknospe eine mehr unmittelbare; er

---

1) Die Analogie des Endosperms mit dem Prothallium der höheren Kryptogamen wurde zuerst von Hofmeister (Vergleichende Untersuchungen, 1851, am Schluss) nachgewiesen.

2) Der Umstand, dass das Endosperm der Angiospermen erst nach der Befruchtung entsteht, raubt demselben Nichts von seiner morphologischen Bedeutung, da bei den Orchideen sogar die Samenknospen oft erst in Folge der Bestäubung sich bilden. — Uebrigens scheinen die sog. »Antipoden der Keimbläschen« (Hofmeister's) im unbefruchteten Embryosack der Angiospermen das wahre Aequivalent des Endosperms der Gymnospermen zu sein (vergl. unten bei den Angiospermen).

entsteht ohne Weiteres durch Vergrösserung einer inneren Gewebezelle des Knospenkerns, der hier das Sporangium vertritt.

Vergleicht man andrerseits die Microsporen der Selaginellen und Isoëten mit den Pollenkörnern der Phanerogamen, so zeigt sich auch hier wieder eine Reihe von Analogien, welche durch die Gymnospermen vermittelt und verständlich gemacht werden. Das männliche Prothallium und Antheridium wird dort, wie Millardet gezeigt hat, durch einige Zelltheilungen angedeutet, die in noch vereinfachter Weise auch im Pollenkorn der Gymnospermen wieder zu erkennen sind, bei den Angiospermen aber nicht mehr auftreten. So wie die Microsporen enthalten auch die Pollenkörner das männliche, befruchtende Princip, welches in die Eizelle übertretend, diese zur Bildung des Embryos veranlasst; in der Art aber, wie die Uebertragung des Befruchtungsstoffes vermittelt wird, macht sich eine grosse Verschiedenheit geltend; bei den Kryptogamen wird der befruchtende Stoff in Form von Spermatozoiden beweglich gemacht und so befähigt, unter Vermittlung des Wassers durch den offenen Archegoniumhals in die Eizelle einzudringen; bei den Phanerogamen, wo die Eizelle im Embryosack und Knospenkern eingeschlossen, wo sie bei den Angiospermen noch von dem Fruchtgehäuse umgeben ist, würde eine derartige Uebertragung des befruchtenden Elements nicht mehr zum Ziel führen; die Pollenkörner selbst werden hier durch fremde Kräfte, durch Wind, mechanische Vorrichtungen in den Blüthen, am häufigsten durch Insecten, auf die weiblichen Organe übertragen, wo sie, wie Sporen keimend, den Pollenschlauch austreiben, der durch die Gewebemassen des weiblichen Organs sich Bahn brechend, endlich bis zum Embryosack hinwächst und durch Diffusion den formlosen (gelösten) Befruchtungsstoff in die Eizelle übergehen lässt. — Desto reiner tritt die Analogie der Pollenkörner mit den Sporen hervor, wenn wir die Entstehung beider vergleichen. Der Gewebekörper, in welchem sich der Pollen bildet, der Pollensack, zeigt nicht nur in seinen morphologischen, sondern auch in seinen anatomischen Verhältnissen auffallende Aehnlichkeiten mit dem Sporangium der Gefässkryptogamen; wie in diesem die Sporenmutterzellen durch Isolirung vorher verbundener Gewebezellen im Innern entstehen, so auch die Mutterzellen des Pollens; wie jene durch Viertheilung, meist nach vorhergegangener Andeutung einer Zweitheilung die Sporen selbst erzeugen, so werden auch in ähnlicher Weise die Pollenzellen aus ihren Mutterzellen hervorgebracht. Auch in den eben angedeuteten Beziehungen treten die Gymnospermen wieder als Vermittler zwischen den Kryptogamen und Angiospermen auf, die Pollensäcke der Cycadeen und mancher Coniferen ahmen in Form und Stellung ohne Weiteres die Sporangien mancher Gefässkryptogamen nach.

Als Hauptresultat dieser Betrachtungen ergiebt sich nun, dass die phanerogame Pflanze mit ihren Pollenkörnern und Embryosäcken der sporenerzeugenden Generation der heterosporen Gefässkryptogamen aequivalent ist, dass das Endosperm aber dem weiblichen Prothallium entspricht. Wie nun aber bei den Gefässkryptogamen die geschlechtliche Differenzirung zuerst (bei Farnen und Equiseten) an dem Prothallium allein, dann (bei Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) an den Sporen selbst schon auftritt, so geht es bei den Phanerogamen noch einen Schritt weiter, die geschlechtliche Differenz wird hier noch weiter zurückverlegt, indem sie sich nicht nur in der Bildung von Embryosack und Pollen, sondern auch in der Verschiedenheit von Samenknospe und Pollensack, und noch weiter zurück-

greifend in der Verschiedenheit männlicher und weiblicher Blüthen oder gar diöcischer Pflanzen ausspricht [1]).

Die befruchtete Eizelle der Phanerogamen bildet sich nicht ohne Weiteres zum Embryo aus; sie erzeugt zunächst, gegen den Grund des Embryosackes hinwachsend und sich theilend einen Vorkeim, den Embryoträger, an dessen Scheitel eine zunächst meist rundliche, kleinzellige Gewebemasse entsteht, aus der sich der Embryo entwickelt. Dieser bildet sich gewöhnlich schon vor der Samenreife soweit aus, dass die ersten Blätter, die primäre Axe und die erste Wurzel deutlich zu unterscheiden sind; nur bei den chlorophyllfreien Parasiten und Humusbewohnern unter den Dicotylen bleibt der Embryo meist bis zur Samenaussaat rudimentär, ohne erkennbare äussere Gliederung, während bei den chlorophyllhaltigen Phanerogamen nicht selten der Embryo eine sehr beträchtliche Grösse und weitgehende äussere Gliederung gewinnt (Pinus, Zea, Aesculus, Quercus, Fagus, Phaseolus u. s. w.). Abgesehen von Krümmungen, die der Embryo nicht selten macht, liegt seine primäre Stammspitze der Anlage nach immer dem Grunde des Embryosackes (der Basis des Knospenkerns) zugewendet; die erste Wurzel (Hauptwurzel) fällt in die rückwärtsgehende Verlängerung des primären Stammes, sie ist dem Scheitel (Micropylen-Ende) des Embryosackes zugewendet und von entschieden endogener Entstehung, insofern ihre erste Anlage am Hinterende des Embryos wenigstens von den nächsten Zellen des Vorkeims bedeckt ist.

Die Scheitelzelle des Vegetationspunkts, welche bei vielen Algen, den Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten und Rhizocarpeen als Urmutterzelle des Gewebes leicht zu erkennen ist, verliert, wie wir gesehen haben, schon bei den Lycopodiaceen an Bedeutung; das Scheitelwachsthum der phanerogamischen Sprossaxen, Blätter und Wurzeln lässt sich nicht mehr auf die Thätigkeit einer einzigen Scheitelzelle, aus welcher das ganze Urmeristem hervorginge, zurückführen; selbst in solchen Fällen, wo eine (doch an Grösse nicht hervorragende) Zelle den Scheitel einnimmt und eine Anordnung der oberflächlichen Zellen des Vegetationspunkts auf sie als die Urmutterzelle hinzuweisen scheint, ist doch keineswegs der Nachweis geführt, dass aus ihr sämmtliche Zellen, zumal auch die innere Masse des Urmeristems hervorgehen. Das Urmeristem der Vegetationspunkte besteht aus sehr zahlreichen, meist sehr kleinen Zellen, die mehr oder minder deutlich in concentrische Schichten gelagert sind: eine äussere einfache Schicht (das Dermatogen) giebt sich als unmittelbare Fortsetzung der Epidermis älterer Theile zu erkennen und überzieht continuirlich auch den Scheitel des Vegetationspunkts; unter ihr liegt eine zweite, meist aus einigen Zellanlagen bestehende Gewebeschicht, die den Scheitel unterwölbt und rückwärts in die Rinde übergeht (das Periblem); sie umhüllt eine dritte innere Gewebemasse (das Plerom), welche unter dem Scheitel als einzelne Zelle [2]) (Hippuris u. a.) oder als Zellgruppe endigt, und aus welcher entweder ein axiler Fibrovasalkörper (Wurzeln und Stämme von Wasserpflanzen) oder die absteigenden Schenkel der Fibrovasalstränge hervorgehen. — Auch die erste Anlage seitlicher Gebilde, der Blätter,

---

1) Man vergl. hiermit das im III. Buch über die Dichogamie Gesagte.

2) Wie in so vielen anderen Verhältnissen, nähern sich auch in dieser Beziehung die Isoëten den Phanerogamen, wie aus den Angaben Nägeli's und Schwendener's über das Spitzenwachsthum der Wurzeln hervorgeht (vergl. p. 136 in Nägeli's Beiträgen, 1867, Heft IV).

Sprosse und Wurzeln, lässt sich bei den Phanerogamen noch nicht auf eine einzelne Zelle in dem Sinne, wie bei den Kryptogamen zurückführen; sie werden zuerst als Protuberanzen bemerklich, die aus mehreren oder vielen und kleinen Zellen bestehen; die Protuberanz, welche einen Spross oder ein Blatt bilden soll, zeigt schon bei ihrer ersten Vorwölbung eine innere Gewebemasse, welche mit dem Periblem des erzeugenden Vegetationskegels zusammenhängt und von einer Fortsetzung des Dermatogens überzogen ist.

Die normale Verzweigung am fortwachsenden Ende der Sprosse, Blätter und Wurzeln ist mit wenigen Ausnahmen monopodial; das erzeugende Axengebilde wächst als solches fort und erzeugt die seitlichen Glieder (Sprosse, seitliche Blattauszweigungen, Seitenwurzeln) unterhalb seines Scheitels; aus dichotomischer Verzweigung sollen jedoch nach einer neueren Angabe (Kaufmann's) die wickelartigen Inflorescenzen der Borragineen hervorgehen, deren vegetative Verzweigungssysteme übrigens der allgemeinen Regel der Phanerogamen folgen. Dagegen wäre es möglich, dass bei den Cycadeen die Verzweigung sowohl des Stammes, wie der Wurzeln und Blätter auf Dichotomie sich zurückführen liesse[1]. — Die monopodiale Verzweigung der Sprossaxen ist gewöhnlich axillär, d. h. die neuen Sprossanlagen erscheinen oberhalb der Mediane sehr junger (keineswegs immer der jüngsten) Blätter in dem Winkel, den diese mit der Sprossaxe bilden, oder etwas höher an dieser; bei den Gymnospermen bringt gewöhnlich nicht jede Blattaxel einen Spross, zuweilen ist hier (Cycadeen) die Auszweigung des Stammes überhaupt auf ein Minimum beschränkt, bei den Angiospermen dagegen ist es Regel, dass jede Axel eines vegetativen (nicht zur Blüthe gehörigen) Blattes einen Seitenspross (zuweilen auch mehrere neben oder über einander) producirt; häufig bleiben aber die einmal angelegten Axelknospen unthätig, oder sie entwickeln sich erst in späteren Vegetationsperioden. — Abgesehen von dem oben genannten Falle wahrscheinlicher Dichotomie sind nur bei den Angiospermen einige Fälle wirklicher oder scheinbarer extraaxillärer Verzweigung bekannt, die bei der Charakteristik dieser Abtheilung noch erwähnt werden. —

Die Phanerogamen zeichnen sich vor den Kryptogamen durch eine ausserordentlich vielseitige und weitgehende Metamorphose morphologisch gleichnamiger Glieder aus; was mit der fast unendlichen Mannigfaltigkeit der Lebensweise und der strenger durchgeführten Theilung der physiologischen Arbeit dieser Pflanzen zusammenhängt; und ähnlich verhält es sich mit der Differenzirung der Gewebe, die bei den Phanerogamen selbst die der Farne weit übertrifft. Auch in diesen Beziehungen nehmen die Gymnospermen eine mittlere Stufe zwischen den Kryptogamen und den übrigen Phanerogamen ein.

Das eben Mitgetheilte soll einerseits die Unterschiede zwischen Kryptogamen und Phanerogamen, andrerseits das Uebereinstimmende, die Verwandtschaft beider in ihren Hauptumrissen hervorheben. — Um aber dem Anfänger das Verständniss der unten folgenden Charakteristik der einzelnen Klassen der Phanerogamen zu erleichtern, müssen wir vorläufig noch einige Eigenheiten derselben, die oben nur kurz berührt wurden, in's Auge fassen und die zum Theil veraltete, den neueren Anschauungen oft nicht mehr entsprechende Nomenclatur festzustellen suchen.

1) Die Blüthe im weitesten Sinne des Worts wird gebildet von den Geschlechtsorganen und dem sie tragenden Axengebilde; sind die unmittelbar unter den Geschlechts-

1) Das auf p. 454 unten Gesagte wäre demnach bezüglich dieser Fälle einzuschränken.

organen an derselben Axe stehenden Blätter durch ihre Stellung, Form, Färbung, Structur von den übrigen Blättern der Pflanze verschieden, und zeigen sie physiologische Beziehungen zur Befruchtung und ihren Folgen, so werden sie mit zur Blüthe gerechnet und im Allgemeinen Blüthenhülle (Blume, Perianthium) genannt. — Von dem Blüthenstand (der Inflorescenz) unterscheidet sich die einzelne Blüthe dadurch, dass sie nur eine Axe mit ihren Geschlechtsorganen und deren Hüllen umfasst, während die Inflorescenz ein Axensystem mit mehreren Blüthen ist. — Die Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe wird (nach Röper) als Androeceum, die der weiblichen als Gynaeceum bezeichnet. Enthält eine Blüthe beiderlei Geschlechtsorgane, so heisst sie zwitterig (hermaphroditisch), enthalten die Blüthen einer Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe, sind sie also eingeschlechtig, so werden sie diclinisch genannt; sind die diclinischen Blüthen auf einem Exemplar der Pflanze zu finden, so ist diese monöcisch, sind sie auf verschiedene Exemplare vertheilt, so ist diese Pflanzenspecies diöcisch. — Gewöhnlich hört das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe auf, sobald die Anlage der Geschlechtsorgane bemerklich wird, nicht selten schon vorher; der Scheitel der Blüthenaxe ist dann im Centrum der Blüthe verborgen, oft tief eingesenkt; in abnormen Fällen aber (und normal bei Cycas) beginnt das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe von neuem, sie producirt abermals Blätter, zuweilen selbst eine neue Blüthe; so entsteht eine durchwachsene Blüthe. — Die Geschlechtsorgane und Hüllblätter der Blüthe sind gewöhnlich dicht zusammengedrängt (rosettenartig, schraubig oder quirlig geordnet); der sie tragende Theil der Blüthenaxe bleibt sehr kurz, Internodien sind an ihm gewöhnlich nicht zu unterscheiden, und nicht selten verbreitert er sich kolbig oder tellerartig, oder er höhlt sich aus; dieser Theil der Blüthenaxe wird Blüthenboden oder Torus genannt; bei den Coniferen und Cycadeen (zuweilen auch bei Angiospermen) ist er jedoch nicht selten so verlängert, dass die Geschlechtsorgane längs einer Spindel »kätzchenartig« locker angeordnet erscheinen. Unterhalb des Blüthenbodens ist die Axe häufig verlängert und dünner, entweder ganz nackt oder mit 1 bis 2 kleinen Blättchen (Vorblättern, Bracteolen) besetzt; dieser Theil der Blüthenaxe ist der Blüthenstiel (pedunculus); ist er sehr kurz, so heisst die Blüthe sitzend. — Aus den Axeln der Blüthenblattgebilde entstehen gewöhnlich keine Sprosse, auch wenn sonst die Pflanze in allen Blattaxeln solche erzeugt; doch kommt es in abnormen Fällen (die bei Blüthen überhaupt nicht selten sind) vor, dass auch innerhalb der Blüthe axilläre Verzweigung eintritt.

Die männlichen Geschlechtszellen (Pollenkörner), welche den Mikrosporen der höheren Kryptogamen äquivalent sind, entstehen in Behältern, die ihrerseits den Sporangien jener entsprechen und im Allgemeinen als Pollensäcke bezeichnet werden können; sie sind anfangs solide Gewebekörper, in welchen sich, ähnlich wie bei den Sporangien, eine innere Zellenmasse als Mutterzellen der Pollenkörner (zunächst durch stärkeres Wachsthum der einzelnen Zellen) differenzirt, während die umgebenden Gewebeschichten sich zur Wandung des Pollensackes ausbilden. Es wurde schon erwähnt, dass die Mutterzellen des Pollens sich isoliren, ihren Gewebeverband aufgeben (was freilich zuweilen Ausnahmen erleidet) und dann nach wirklicher oder doch angedeuteter Zweitheilung die Pollenzellen durch Viertheilung erzeugen; Specielleres über diese Vorgänge ist in der Charakteristik der einzelnen Klassen zu finden; hier aber ist noch über die morphologische Natur der Pollensäcke Einiges vorauszuschicken. Wie die Sporangien der meisten Gefäss-Kryptogamen sind auch die Pollensäcke der Phanerogamen gewöhnlich Erzeugnisse von Blättern, die hier aber meist eine auffallende Metamorphose erleiden, gewöhnlich auch viel kleiner bleiben als die anderen Blätter; ein Blatt, welches Pollensäcke trägt, mag als Staubblatt (Androphyllon), bezeichnet werden; durch neuere Untersuchungen sind auch Fälle bekannt geworden, wo die Pollensäcke an der verlängerten Blüthenaxe selbst entstehen, so nach Magnus bei Najas, nach Kaufmann bei Casuarina, nach Rohrbach bei Typha; es ist in diesen Fällen freilich noch unentschieden, ob die Pollensäcke nicht etwa die einzigen Ueberreste sonst vollständig abortirter Staubblätter sein könnten.[1]) — Bei den Cycadeen sind die

[1]) Vergl. das p. 200 über den Abortus Gesagte.

Pollensäcke einzeln oder in Gruppen auf der Unterseite der verhältnissmässig grossen Staubblätter, oft in sehr grosser Zahl zu finden, ähnlich wie die Sporangien auf den Farnblättern; bei den Coniferen verlieren die Staubblätter schon mehr das Aussehen gewöhnlicher Blätter, sie bleiben klein und bilden auf der Unterseite der meist noch deutlichen Lamina mehrere oder nur zwei verhältnissmässig grosse Pollensäcke. Bei den Angiosporen ist das Staubblatt gewöhnlich zu einem zarten, stielartig dünnen (oft sehr langen) Träger reducirt, der als Filament bezeichnet wird, und an seinem oberen Ende oder beiderseits unterhalb desselben zwei Paar Pollensäcke trägt, die unter dem Namen: Anthere (Staubbeutel) als ein Ganzes zusammengefasst werden; die Anthere besteht daher gewöhnlich aus zwei Längs-Hälften, die durch einen Theil des Trägers (Filaments) zugleich verbunden und getrennt sind, welcher Theil als Connectiv bezeichnet wird. Die beiden Pollensäcke einer Antherenhälfte sind der Länge nach mit einander verwachsen und nicht selten auch beide Antherenhälften zu einem Ganzen verschmolzen. Die einzelnen Pollensäcke erscheinen dann als Fächer der Anthere, und diese selbst wird in diesem Fall vierfächerig genannt, im Gegensatz zu solchen (selten vorkommenden) Antheren, bei denen jede Hälfte selbst nur aus einem Pollensack besteht, die also zweifächerig sind.

Der Embryosack (das Analogon der Macrospore) entsteht durch sehr beträchtliche Vergrösserung einer inneren Zelle des Kerns der Samenknospe, der seinerseits dem Macrosprangium der heterosporen Kryptogamen entspricht; er ist ein kleinzelliger Gewebekörper von meist eirunder Gestalt und mit seltenen Ausnahmen noch von einer oder zwei Hüllen umgeben, deren jede aus einigen Gewebeschichten besteht; diese Hüllen (»Eihüllen«, Integumente) umwachsen den jungen Knospenkern von seiner Basis her und bilden am Scheitel desselben (der sogen. Kernwarze) sich zusammenneigend und ihn oft hoch überragend einen canalartigen Zugang, die Micropyle, durch welche der Pollenschlauch eindringt, um zur Kernwarze und endlich zum Scheitel des Embryosackes zu gelangen. Sehr häufig sitzt der von seinen Integumenten umgebene Knospenkern auf einem stielartigen Träger, dem Nabelstrang (funiculus), zuweilen aber fehlt dieser, und die Samenknospe ist dann sitzend. — Der Stiel der Samenknospe[1]) ist mit seltenen Ausnahmen (Orchideen) von einem axilen Fibrovasalstrang durchzogen, der gewöhnlich an der Basis des Knospenkernes aufhört. — Die äusseren Formen der zur Befruchtung bereiten Samenknospe sind sehr verschieden; abgesehen von mancherlei Auswüchsen am Funiculus und den Integumenten, sind besonders die Richtungsverhältnisse des Kerns (sammt den Hüllen) zum Nabelstrang wichtig. Die Samenknospe ist grade (atrop), wenn der Kern als grade Verlängerung des Stiels sich darstellt, der Scheitel des Knospenkerns als Scheitel der ganzen Samenknospe erscheint; viel häufiger ist sie anatrop, d. h. der Scheitel des Knospenkerns, also auch die ihn überragende Micropyle, ist der Basis des Nabelstrangs zugewendet, dieser läuft der Länge nach neben jenem hinauf, die Samenknospe erscheint an der Basis des Knospenkerns scharf umgebogen, und die Integumente (oder wenigstens das äussere) sind mit dem aufsteigenden Funiculus verwachsen, und soweit diess der Fall ist, wird der letztere als Raphe bezeichnet; der Knospenkern selbst ist hier grade; viel seltener ist die campylotrope Samenknospe, wo der Knospenkern selbst (sammt seinen Hüllen) gekrümmt, mit seinem Scheiteltheil (also auch der Micropyle) zu seiner Basis hingeneigt ist; eine seitliche Verwachsung mit dem

---

1) Der Anfänger wird wohl thun, sich durch den Namen Samenknospe nicht zu der Annahme verleiten zu lassen, als ob sie eine Knospe im Sinne eines unentwickelten Sprosses wäre, vielmehr soll in Ermangelung eines besseren Wortes der Zusatz »Knospe« nur andeuten, dass wir es hier mit einem Jugendzustand eines später entwickelten Gebildes, des Samens, zu thun haben. Der alte Sprachgebrauch, der die Samenknospen als Eier (noch beliebter Eichen) bezeichnet, sollte durchaus aufgegeben werden, da er seine Entstehung einer durchaus unrichtigen Auffassung älterer Botaniker verdankt, während das Wort Ei oder Eizelle sehr zweckmässig ausschliesslich auf die durch Befruchtung zum Embryo sich umbildende Zelle im ganzen Pflanzenreich sich anwenden lässt.

Funiculus findet dabei nicht statt. Das sind indessen nur die auffallendsten Formen, die durch Uebergänge verbunden sind. — Der Ort, aus welchem die Samenknospen entspringen, heisst Placenta, die ihrerseits der Blüthenaxe, oder gewöhnlicher den Fruchtblättern selbst angehören kann. Die Placenten zeigen oft keine besonderen Wachsthumserscheinungen, häufig aber springen sie als Wülste vor und können so das Ansehen besonderer Organe, die sich endlich von der Umgebung ablösen, annehmen. — Während nach der Befruchtung im Embryosack das Endosperan und der Embryo sich ausbilden, pflegt jener noch bedeutend an Umfang zuzunehmen und die umliegenden Gewebeschichten des Knospenkerns (zuweilen selbst des inneren Integuments) zu verdrängen; das nicht verdrängte Gewebe der Integumente, oder meist nur bestimmte Schichten desselben, bilden sich dabei zur Samenschale aus. Bleibt ein Theil von dem Gewebe des Knospenkerns, mit Nährstoffen erfüllt, bis zur Samenreife erhalten, so wird er als Perisperm unterschieden; die Nährstoffe desselben, obgleich ausserhalb des Embryosackes liegend, werden bei der Entfaltung des Embryos von diesem aufgesogen, das Perisperm kann also in physiologischer Hinsicht als Vertreter des Endosperms fungiren. Perispermhaltig sind z. B. die Samen der Cannaceen und Piperaceen. Zuweilen wird die Samenknospe während ihrer Ausbildung zum Samen noch von einer neuen Hülle von unten her umwachsen, die ihrerseits die derbe Samenschale gewöhnlich als weicher Mantel umgiebt und Mantel oder Arillus genannt wird (ein solcher ist die rothe Pulpa, welche den hartschaligen Samen von Taxus baccata umgiebt; dieselbe Bedeutung hat die sogen. Macis der Muscatnuss, des Samens von Myristica fragrans).

Beachtet man die morphologische Natur derjenigen Gebilde, aus denen die Samenknospe unmittelbar entspringt, so ergiebt sich eine beträchtliche Mannigfaltigkeit: nur selten erscheint die grade Samenknospe als Verlängerung, als Schlussgebilde der Blüthenaxe selbst, so dass der Knospenkern gradezu den Vegetationskegel der letzteren darstellt, wie bei Taxus, Polygoneen; häufiger ist es schon, dass die Samenknospe seitlich unter dem Scheitel der Blüthenaxe hervorwächst, also in der Stellung einem Blatte entspricht, wie bei Juniperus, den Primulaceen und Compositen. Der häufigste Fall aber ist der, dass die Samenknospen aus unzweifelhaften Blättern, den Carpellen (Fruchtblättern) entspringen und zwar gewöhnlich aus dem Rande derselben, wie Fiederblättchen aus dem Blatt (so z. B. sehr deutlich bei Cycas), seltener aus ihrer Ober- (Innen-) Seite (wie bei Butomus, Akebia, Nymphaea u. a.). — Wendet man auf diese Verhältnisse die allgemeinen morphologischen Grundbegriffe an, so hätten wir im ersten obengenannten Fall Samenknospen von axiler Natur, sie wären hier metamorphosirte Caulome; wo sie unter dem Scheitel der Blüthenaxe entspringen, wären sie als metamorphosirte ganze Blätter, wo sie seitlich aus Fruchtblatträndern hervorgehen, wären sie als metamorphosirte Fiederblättchen zu betrachten; für die aus der Oberfläche von Fruchtblättern entspringenden fehlt es an einer deutlichen Analogie mit rein vegetativen (nicht der Befruchtung dienenden) Gebilden, wohl aber wäre hier an die Sporangien der Lycopodiaceen zu erinnern; es scheint aber sogar möglich, manche Samenknospen, wie z. B. die der Orchideen als metamorphosirte Trichome aufzufassen (ähnlich wie die Sporangien der Farne und Rhizocarpeen). Die scheinbar axillär an Fruchtblättern stehenden Samenknospen mancher Cupressineen endlich sind noch nicht hinreichend betreffs ihrer wahren Stellung untersucht. — In manchen dieser Fälle wird die aus den Stellungsverhältnissen abgeleitete morphologische Deutung durch stufenweise Missbildungen, die nicht selten vorkommen, unterstützt; Cramer, dem wir eine vortreffliche Bearbeitung dieser Frage [1]) verdanken, zeigte, dass die seitlich unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehenden Samen-

1) Cramer: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies (Zürich 1864); Cramer ist geneigt, sämmtliche Samenknospen als metamorphosirte Blätter oder Blatttheile zu betrachten, wogegen ich schon in der 1. Aufl. dieses Buches einige Zweifel beibrachte; die im Text hier gegebene, von der früheren abweichende, Darstellung hält sich möglichst nahe an die unmittelbare Beobachtung (Weiteres s. in der Einleitung zu den Angiospermen unter 8.).

knospen der Primulaceen und Compositen sich nach und nach abnormer Weise in ganze Blätter von üblicher Form umwandeln, dass ebenso die seitlich aus Fruchtblatträndern entspringenden Samenknospen von Delphinium, Melilotus und Daucus sich wie gewöhnliche Blattspreitentheile (Lacinien oder Foliola) ausbilden können. Dem gegenüber scheint es bedeutungsvoll, dass Aehnliches noch nicht beobachtet ist bei den oben als metamorphosirte Axentheile oder als Trichome gedeuteten Samenknospen. — Uebrigens zeigt sowohl die Entwickelung normaler, wie noch deutlicher die abnormer Samenknospen, dass zwischen dem Knospenkern einerseits und dem Funiculus sammt den Integumenten andererseits ein morphologischer Unterschied hervortritt. Bei jenen anatropen Samenknospen, die so eben als metamorphosirte Blätter oder Blatttheile bezeichnet wurden, erscheint nämlich der Knospenkern als seitliche Neubildung an dem Körper der Samenknospe, und wenn dieser sich blattartig ausbildet, so erscheint er als Auswuchs der Blattfläche. Dieses Verhalten, welches zuerst von Cramer morphologisch gewürdigt wurde, ist jedoch nicht allgemein, wie vor Allem die Entwickelung der Samenknospen der Orchideen zeigt, deren Knospenkern unzweifelhaft dem Scheitel der ganzen Samenknospe entspricht, obwohl er durch spätere Krümmung rückläufig (anatrop) wird; noch weniger scheint es möglich, den Kern der graden Samenknospen bei Taxus und den Polygoneen als seitliche Bildungen zu betrachten, da er als Verlängerung des Scheitels der Blüthenaxe sichtbar wird (vergl. Angiospermen).

Die Fruchtblätter (Carpelle) sind die in der nächsten genetischen und functionellen Beziehung zu den Samenknospen stehenden Blattgebilde der Blüthe; sie sind entweder die Erzeuger und Träger der Samenknospen oder auch dazu bestimmt, diese mit einem Gehäuse, dem Fruchtknoten (Ovarium) zu umgeben und den Empfängnissapparat für den Pollen (die Narbe, Stigma) zu bilden. Diese ganz verschiedene morphologische Bedeutung der Fruchtblätter tritt besonders lebhaft hervor, wenn man die Gattungen Cycas und Juniperus vergleicht; dort sind die Fruchtblätter gewöhnlichen Blättern dieser Pflanzen ähnlich, an ihren Rändern entstehen die Samenknospen, die hier ganz frei zu Tage liegen bleiben, bei Juniperus entspringen diese aus der Blüthenaxe selbst, ihrer Stellung nach selbst einem Blattquirl entsprechend, der nächst untere Blattquirl aber, die Fruchtblätter schwellen nach der Befruchtung an, hüllen die Samen in eine pulpöse Masse, das beerenartige Fruchtgehäuse dieser Pflanze ein. Bei den Primulaceen entspringen die Samenknospen aus der verlängerten Blüthenaxe selbst, entsprechen also ihrer Stellung nach ganzen Blättern, sie werden aber schon bei ihrer Entstehung von einem Gehäuse (dem Fruchtknoten) umhüllt, das aus den Carpellen besteht und oben stielartig verlängert die Narbe trägt: bei den meisten anderen Dicotylen und Monocotylen aber sitzen die Samenknospen an den nach innen geschlagenen Rändern der zu einem Fruchtgehäuse verwachsenen Carpelle, die hier also zugleich Erzeuger und Behälter der Samenknospen sind. Bei diesen sehr erheblichen morphologischen Verschiedenheiten stimmen die Fruchtblätter physiologisch darin überein, dass sie durch die Befruchtung und während der Entwickelung der Samen zu weiterer Ausbildung angeregt werden und an den Schicksalen des Samens einen gewissen Antheil nehmen.

2) Bestäubung und Befruchtung. Bei dem Zusammenwirken des Pollens und der im Embryosack vorgebildeten Eizelle der Phanerogamen sind zwei Momente von hervorragender Bedeutung und von einander wohl zu unterscheiden: die Bestäubung und die Befruchtung. Unter Bestäubung versteht man die Uebertragung des Pollens aus den Antheren auf die Narbe der Angiospermen oder auf den Knospenkern der Gymnospermen, dort wird der Pollen durch klebrige Stoffe, oft auch durch Haare festgehalten und zum Austreiben des Pollenschlauchs veranlasst, der bei den Gymnospermen sogleich das Gewebe des Knospenkerns durchdringt, bei den Angiospermen aber durch das Narbengewebe und den oft sehr langen Griffel hinabwächst, um zu den Samenknospen zu gelangen; hier dringt er in die Micropyle ein und bis zum Embryosack vor; erst wenn er diesen berührt (bei den Gymnospermen aber noch tiefer eingedrungen ist), erfolgt die Befruchtung der Eizelle. Zwischen Bestäubung und Befruchtung vergeht oft längere Zeit, zuweilen Monate, häufig indessen nur Tage oder Stunden.

Die Bestäubung wird nur selten einfach durch den Wind vermittelt, in diesem Falle werden grosse Massen von Pollen erzeugt, um das Resultat zu sichern, so bei vielen Coniferen, in seltenen Fällen wird der Pollen durch das Aufplatzen der Antheren auf die Narben geschleudert (manche Urticaceen); gewöhnlich aber werden die Insecten dazu benutzt, die Bestäubung zu vermitteln. Zu diesem Zweck sind besondere, oft höchst verwickelte Einrichtungen getroffen, um die Insecten anzulocken und sie zum Besuch der Blüthen einzuladen; zugleich wird dabei noch der Zweck verfolgt, den Pollen einer Blüthe womöglich immer auf die Narben einer anderen Blüthe (auch bei Hermaphroditen) zu übertragen. Mit Rücksicht auf diese Zwecke nehmen nun die Blüthentheile bestimmte Formen und Stellungen an, die wir im III. Buch weiter verfolgen wollen; hier sei nur erwähnt, dass die Insecten vorzugsweise durch den in den Blüthen abgesonderten Nectar zum Besuch derselben eingeladen werden; dieser gewöhnlich süsse Saft wird meist tief unten zwischen den Blattgebilden der Blüthe erzeugt, und die Form der Blüthentheile ist im Allgemeinen so berechnet, dass das Insect, indem es den Nectar aufsucht, ganz bestimmte Körperstellungen einnehmen muss, wobei es einmal den Pollen aus den Antheren abstreift, ein andermal ihn an den Narben einer anderen Blüthe wieder hängen lässt. Auf diesen Verhältnissen beruht vorzugsweise die Mannigfaltigkeit der Blüthenformen, bei verhältnissmässig einfachem Bildungsplane, der ihnen allen zu Grunde liegt. — Die Organe, welche den Nectar absondern, die Nectarien, haben demnach für die Existenz der meisten Phanerogamen eine ausserordentliche Wichtigkeit; nichtsdestoweniger sind sie meist sehr unscheinbar und, was für das Verhältniss der Morphologie und Physiologie sehr bezeichnend ist, die Nectarien sind trotz ihrer enormen physiologischen Bedeutung an kein morphologisch bestimmtes Glied der Blüthe gebunden, fast jeder beliebige Blüthentheil kann als Nectarium fungiren; dieses Wort bezeichnet also keinen morphologischen, sondern einen rein physiologischen Begriff. Häufig ist es nur eine kleine Stelle an der Basis der Carpelle (Nicotiana) oder der Staubfäden (Rheum) oder der Blumenblätter (Fritillaria), die, ohne weiter hervorzutreten, den Nectar bildet, nicht selten sind es drüsige Protuberanzen der Blüthenaxe zwischen den Insertionen der Staubfäden und Blumenblätter (Cruciferen, Fnmariaceen): oft verwandelt sich zur Absonderung und Aufbewahrung des Nectars ein Organ, z. B. ein Blumenblatt in einen hohlen Behälter, indem es eine spornartige Aussackung bildet (Viola), oder alle Blumenblätter bilden sich hohl, krugförmig als Nectarien aus, so bei Helleborus, oder sie nehmen die wunderlichsten Formen an, wie die in Nectarien verwandelten Corollenblätter von Aconitum.

Häufig treten schon in Folge der Bestäubung, noch vor der Befruchtung, auffallende Veränderungen an den Blüthentheilen, zumal am Gynaeceum ein, und besonders dann, wenn die betreffenden Theile von zarter Structur sind; so welken häufig die Narben, Griffel, Corollen, der Fruchtknoten schwillt an (Gagea, Puschkinia) u. dgl. Die auffallendste Wirkung der Bestäubung macht sich bei vielen Orchideen dadurch geltend, dass sogar die Samenknospen erst in Folge der Bestäubung sich bilden.

Energischer und mannigfaltiger aber sind die Veränderungen, welche durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Embryosack, durch die Befruchtung also, angeregt werden; die Eizelle bildet den Embryo; das Endosperm, bei den Gymnospermen schon vorher gebildet, wird bei den Angiospermen erst in Folge der Befruchtung angelegt, die Samenknospen wachsen sammt dem Fruchtknoten, ihre Gewebeschichten differenziren sich, verholzen, werden pulpös, trocknen etc.; die oft enorme Vergrösserung des Ovariums (z. B. bei Cocos, Cucurbita u. a. um das Mehrtausendfache des Volumens) zeigt auffallend, dass die Folgen der Befruchtung sich auch auf die übrige Pflanze erstrecken, insofern diese die Nährstoffe liefert. Auffallende Gestalt-, Structur- und Volumenänderungen treten meist nur an den Carpellen, Placenten und Samen nach der Befruchtung ein, aber sehr häufig finden solche auch an anderen Theilen statt: so z. B. ist es der Blumenboden, welcher die pulpöse Anschwellung bildet, die man als Erdbeere bezeichnet, und auf deren Oberfläche die kleinen eigentlichen Früchte sitzen; bei den Maulbeeren sind es die Hüllblätter der Blüthe, [welche anschwellend die saftige Hülle der Frucht bilden, ¡bei Taxus ist es ein becherförmiger Aus-

wuchs der Axe unter der Samenknospe (Samenmantel), der den nackten Samen mit einer fleischigen, rothen Hülle umgiebt u. s. w. Der populäre Sprachgebrauch pflegt alle diejenigen Theile, welche in Folge der Befruchtung eine auffallende Veränderung zeigen, unter dem Namen Frucht zusammenzufassen, besonders dann, wenn sie sich als ein Ganzes von der Mutterpflanze ablösen; ihm ist die Erdbeere, ebenso wie der mit seinem Samenmantel umhüllte Same von Taxus, ebenso wie die Feige und Maulbeere eine Frucht. Der botanische Sprachgebrauch indessen schränkt den Umfang des Begriffes Frucht in engere Grenzen ein, die freilich auch nicht scharf gezogen sind. Mit möglichst genauer Anlehnung an den botanischen Sprachgebrauch könnte man das ganze in Folge der Befruchtung reifgewordene Gynaeceum als Frucht bezeichnen; besteht dasselbe aus unter sich verwachsenen Carpellen oder einem unterständigen Fruchtknoten, so bildet die Blüthe eine einzelne ganze Frucht, sind die Carpelle nicht verwachsen, so bildet jedes eine Theilfrucht oder ein Früchtchen; indessen hat auch diese Eingrenzung des Begriffs oft ihr Unbehagliches, und besser schiene es, den Begriff bei bestimmten Abtheilungen besonders zu definiren.

Für den Anfänger ist vor Allem das hervorzuheben, dass die Frucht morphologisch genommen nichts Neues an der Pflanze ist; alle morphologisch bestimmbaren Theile der Frucht sind schon vor der Befruchtung angelegt und morphologisch charakterisirt, in Folge der Befruchtung werden die Glieder des Gynaeceums nur physiologisch verändert. Morphologisch Neues wird nur in der Samenknospe erzeugt, das Endosperm und der Embryo.

3) Blüthenstand (Inflorescenz). Endigt ein Spross, der vorher zahlreichere vegetative Blätter bildet, besonders ein kräftiger Hauptspross, mit einer Blüthe, so wird diese als terminale bezeichnet; entwickelt sich dagegen ein seitlicher Spross sofort zur Blüthe, unterhalb derselben höchstens ein oder einige kleine Vorblätter bildend, so wird die Blüthe seitlich (lateral) genannt. Nicht selten endigt schon die erste, aus dem Embryo hervorgegangene Hauptaxe mit einer Blüthe, häufiger aber wächst diese fort oder ihr Wachsthum erlischt ohne eine Blüthe zu bilden, erst Seitensprosse erster oder zweiter oder höherer Ordnung schliessen dann mit Blüthen ab; im ersten Fall kann die Pflanze bezüglich ihrer Blüthenbildung als einaxig, in den anderen Fällen als zwei-, dreiaxig bezeichnet werden. — Wenn eine Pflanze nur terminale Blüthen erzeugt oder wenn die seitlichen Blüthen aus den Axeln einzelner, grosser Laubblätter entspringen, so erscheinen sie zerstreut, vereinzelt. Sind dagegen die blüthentragenden Zweige dicht beisammen, sind die Blätter, innerhalb dieser Verzweigungsregion kleiner, anders geformt und gefärbt, als die anderen, oder fehlen sie hier ganz, so entsteht ein Blüthenstand (Inflorescenz) im engeren Sinne des Worts, der meist von dem ihn tragenden, vegetativen Stock scharf abgegränzt erscheint und nicht selten sehr eigenthümliche Formen annimmt, die einer besonderen Nomenklatur bedürfen; indessen tritt diess bei den Gymnospermen nur selten hervor, während die Bildung reichblüthiger, eigenartig geformter Inflorescenzen für die höher entwickelte Gliederung der Angiospermen charakteristisch ist und daher scheint es zweckmässig, erst dort die Eintheilung und Benennung der Blüthenstände ausführlicher vorzutragen.

4) Auch bezüglich der Gewebebildung will ich hier nur Eines hervorheben, worin die Gymnospermen und Angiospermen übereinstimmen: Die Fibrovasalstränge der Phanerogamen zeigen die hervorragende Eigenthümlichkeit, dass jeder in ein Blatt ausbiegende Strang nur der obere Schenkel eines abwärts in den Stamm verlaufenden Stranges ist: mit anderen Worten, es sind gemeinsame Stränge vorhanden, deren jeder einen aufsteigenden, in's Blatt ausbiegenden, und einen absteigenden, im Stamm verlaufenden Schenkel hat; der letztere wird nach Hanstein Blattspurstrang genannt. In den einfachsten Fällen (z. B. bei den meisten Coniferen) biegt nur ein Strang in jedes Blatt aus, ist aber die Insertion des Blattes breit, oder dieses überhaupt gross und kräftig entwickelt, so treten mehrere bis viele Stränge aus dem Stamm in das Blatt hinüber, wo sie sich, wenn dieses breit ist, verzweigen; man hat daher einsträngige und mehrsträngige Blattspuren. — Die Blattspurstränge sind meist an der Stelle, wo sie aus dem Stamm in's Blatt übergehen (am Bogen)

dicker als in ihrem tieferen Verlauf; jeder Blattspurstrang kann entweder nur durch ein Internodium abwärts verlaufen, oder er durchsetzt deren mehrere, ein Internodium, über welchem mehrere Blätter stehen, hat dann in sich die unteren Theile von Strängen, die oben in verschieden hohe, verschieden alte Blätter ausbiegen. — Der absteigende Blattspurstrang endigt unten nur selten frei, gewöhnlich legt er sich seitlich an den mittleren oder oberen Theil eines tieferen (älteren) Blattspurstranges an: es kann diess dadurch geschehen, dass der Strang sich unten in zwei Schenkel spaltet, die mit den tieferen Strängen anastomosiren, oder die von oben herabkommenden dünnen Strangenden schieben sich zwischen die oberen Theile der Blattspuren älterer Blätter ein, oder jeder Strang macht eine Biegung nach rechts oder links und legt sich endlich an einen tieferen Strang an. Auf diese Weise werden die ursprünglich isolirten Blattspuren im Stamm in ein zusammenhängendes System vereinigt, welches bei hinreichender Ausbildung den Eindruck machen kann, als ob es durch Verzweigung entstanden wäre, während es thatsächlich aus einzelnen Stücken nachträglich verschmilzt.

Ausser den Blattspuren oder absteigenden Schenkeln der gemeinsamen Stränge können im Stamm der Phanerogamen aber auch noch andere Stränge auftreten; zunächst werden häufig in den Knoten des Stammes durch horizontal laufende Stränge Netze (wie bei den Gräsern) oder gürtelförmige Verbindungen (wie bei den Rubiaceen, Sambucus) hergestellt. Ferner können im Stamm längsläufige Stränge sich differenziren, die mit den Blättern Nichts zu thun haben, und die Entstehung dieser stammeignen Stränge kann eine sehr verschiedene sein: entweder sie entstehen frühzeitig im Urmeristem des Stammes unmittelbar nach den Blattspuren im Mark (Begonien, Piperaceen, Cycadeen), oder sie werden erst viel später bei fortgesetztem Dickenwachsthum des Stammes im Umfang desselben, ausserhalb der Blattspurstränge erzeugt, wie bei den Menispermaceen, Aloineen, Dracaenen.

Das weitere Verhalten der Blattspurstränge ist nun bei den Monocotylen einerseits und den Gymnospermen und Dicotylen andererseits verschieden; bei jenen sind sie geschlossen, bei diesen bleibt eine Schicht fortbildungsfähigen Cambiums übrig, die sich bei stark in die Dicke wachsenden und verholzenden Stämmen, meist frühzeitig durch Ueberbrückung der primären Markverbindungen zu einem vollständigen Ringe (Mantel) schliesst und dann nach aussen beständig neue Phloëmschichten, nach innen Xylemschichten erzeugt. Auch in den Hauptwurzeln und kräftigeren Seitenwurzeln der Gymnospermen und Dicotylen tritt durch nachträgliche Constituirung eines geschlossenen Cambiumringes ein Dickenwachsthum auf, welches den Kryptogamen ebenso wie das des Stammes fremd ist und häufig zur Bildung mächtiger ausdauernder Wurzelsysteme führt, die bei den Monocotylen häufiger durch Rhizome, Knollen und Zwiebeln physiologisch vertreten werden. Mit dem langandauernden Dickenwachsthum hängt endlich die lebhafte und ausgiebige Korkbildung, die meist in Borkebildung, eine ebenfalls den Kryptogamen und Monocotylen fremde Erscheinung, übergeht, zusammen. Auch in Bezug auf diese Verhältnisse wird es zweckmässiger sein, die Darstellung des Specielleren in die Charakteristik der einzelnen Abtheilungen aufzunehmen.

Systematische Uebersicht der **Phanerogamen.**

Das auszeichnende Merkmal gegenüber den Kryptogamen liegt in der Bildung des Samens; er entsteht aus der Samenknospe, die in ihrem wesentlichen Theil, dem Knospenkern, den Embryosack und in diesem das Endosperm und die Eizelle erzeugt, welch letztere durch den Pollenschlauch, einen Auswuchs des Pollenkorns, befruchtet wird und, zunächst zu einem Vorkeim auswachsend, den Embryo bildet. — Die in Stamm, Blätter, Wurzeln, Haare gegliederte phanerogame Pflanze entspricht der sporenbildenden Generation der Gefässkryptogamen, der Embryosack der Macrospore, das Pollenkorn der Microspore; das Endosperm ist dem weiblichen Prothallium aequivalent und der Same vereinigt wenigstens zeitweilig in sich beide Generationen, das Prothallium (Endosperm) sammt der jungen Pflanze der zweiten Generation (dem Embryo).

I.

Phanerogamen mit nackter Samenknospe.

Die Samenknospen sind vor der Befruchtung nicht von einem durch Verwachsung von Fruchtblättern entstandenen Gehäuse (Fruchtknoten) umschlossen; das Endosperm entsteht vor der Befruchtung und bildet Archegonien (= Corpuscula), in welchen die Eizellen entstehen; die Pollenkörner erleiden vor der Bildung des Pollenschlauchs Theilungen ihres Inhalts, entsprechend den Microsporen der Selaginellen.

1) Gymnospermen. Die Blattbildung des Embryos beginnt mit einem zwei- oder mehrzähligen Quirl.
   a) Cycadeen: Verzweigung des Stammes sehr selten oder ganz unterdrückt, Blätter gross, verzweigt.
   b) Coniferen: axilläre Verzweigung reichlich, aber nicht aus allen Blattaxeln; Blätter klein, nicht verzweigt.
   c) Gnetaceen: Wuchs sehr verschieden, Blüthen, denen der Angiospermen in mancher Hinsicht ähnlich.

II.

Phanerogamen mit Fruchtknoten.

Die Samenknospen entstehen im Innern eines von verwachsenen Fruchtblättern (oft nur eines mit seinen Rändern verwachsenen Carpells) gebildeten Gehäuses, des Fruchtknotens, der oben die Narbe trägt, auf welcher die Pollenkörner keimen. — Das Endosperm wird nach der Befruchtung, gleichzeitig mit dem Embryo gebildet; jenes bleibt zuweilen rudimentär. Der Pollen erleidet keine Theilung seines Inhalts. — Verzweigung fast immer axillär und aus sämmtlichen Axeln vegetativer Blätter; selten extraaxillär.

2) Monocotyledonen: Der Embryo beginnt mit alternirender Blattstellung. — Endosperm meist gross, Embryo klein.

3) Dicotyledonen: Die ersten Blätter des Embryos bilden einen zweigliedrigen Quirl. — Endosperm häufig rudimentär, oft vor der Samenreife vom Embryo aufgesogen.

Classe 11.

Die Gymnospermen.

Diese Classe umfasst in den Ordnungen der Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen Pflanzen von auffallend verschiedenem Habitus, die aber durch ihre morphologischen Verhältnisse, die Eigenthümlichkeiten der Gewebebildung und vor Allem durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung sich als zusammengehörig erweisen und zugleich zwischen den Gefässkryptogamen und Angiospermen eine vermittelnde Stellung einnehmen, indem sie sich, besonders in ihrer anatomischen Structur, den Dicotylen unter den letzteren annähern.

Die Pollenkörner verrathen eine Verwandtschaft mit den Microsporen der Selaginellen, indem sie zur Zeit der Verstäubung eine oder mehre Theilungen ihres Inhalts in Zellen erfahren, welche ein sehr rudimentäres männliches Prothallium nachahmen; eine dieser Zellen wächst zum Pollenschlauch aus, wenn das Pollenkorn auf den Kern der Samenknospe gelangt. — Die Entstehung des Pollens in den Pollensäcken und die erste Anlage dieser selbst ist leider noch nicht genauer untersucht; die Pollensäcke sind hier immer Auswüchse der Unterseite

unzweifelhafter Blattgebilde (Staubblätter) und gleichen in vielen Fällen ganz auffallend den Sporangien mancher Gefässkryptogamen; sie entstehen entweder in grosser Anzahl oder zu mehreren oder endlich zu zweien auf einem Staubblatt, ohne unter sich zu verwachsen.

Die fast immer gerade und meist nur mit einem Integument versehene Samenknospe erscheint entweder als das metamorphosirte Ende der Blüthenaxe selbst, oder sie entspringt seitlich unter deren Scheitel, oder scheinbar axillär, oder endlich aus der Oberseite oder den Rändern der Carpelle, die hier niemals vor der Befruchtung durch Verwachsung einen echten Fruchtknoten bilden, wohl aber oft während der Samenreife beträchtlich heranwachsend zusammenschliessen und die Samen verbergen, bis sie zur Reifezeit meist wieder aus einander weichen, um die Samen ausfallen zu lassen; doch sind auch die Fälle nicht selten, wo die Samen von Anfang bis zu Ende ganz nackt bleiben. — Der Embryosack bildet sich in dem kleinzelligen Knospenkern tief unter dessen Kernwarze, nahe an seiner Basis, und bleibt bis zur Befruchtung von einer dicken Lage des Kerngewebes umschlossen. Zuweilen beginnt die Bildung mehrerer Embryosäcke in einem Knospenkern, aber nur einer gelangt zur vollen Entwickelung. — Schon lange vor der Befruchtung entsteht in dem durch seine derbe Wandung ausgezeichneten Embryosack das Endosperm durch Bildung freier Zellen, die aber bald zu einem Gewebe zusammenschliessen und sich durch Theilung vermehren. Innerhalb dieses, dem endogenen Prothallium der Selaginellen analogen Gewebekörpers entstehen die Archegonien (oder Corpuscula) in mehr oder minder grosser Anzahl. Nach Strasburger bildet sich je eines aus einer dem Scheitel des Embryosackes anliegenden Endospermzelle, die beträchtlich heranwachsend, durch Theilung den Hals und die Centralzelle des Archegoniums erzeugt; nach dem genannten Beobachter wird selbst ein kleiner oberer Theil der grossen Centralzelle unter dem Halse als Canalzelle abgesondert. — Ob der ganze Inhalt der Centralzelle, wie Strasburger angiebt, als Eikörper zu betrachten ist, oder ob in jenem die Eizellen durch freie Bildung erst entstehen, wie Hofmeister will, mag einstweilen dahingestellt bleiben, doch würde die erstgenannte Angabe der auch sonst so ausgesprochenen Analogie mit den heterosporen Gefässkryptogamen mehr entsprechen (Näheres hierüber bei der Ordnung der Coniferen). — Nachdem der Pollenschlauch das Gewebe des Knospenkerns durchwachsen hat, und bis zum Corpusculum (Archegonium) eingedrungen ist, wo er durch Diffusion den befruchtenden Stoff an die Centralzelle desselben abgiebt, bildet sich in dieser letzteren der Vorkeim durch Theilung einer in ihrem unteren Theil liegenden Zelle. Von den anfangs niedrigen Vorkeimzellen wachsen sodann die mittleren oder oberen zu langen Schläuchen aus, welche, die unteren vor sich herschiebend, das Corpusculum unten durchbrechen und in eine erweichte Partie des Endosperms vordringen. Zuweilen trennen sich die neben einander entstehenden Vorkeimschläuche, und jeder erzeugt an seinem Scheitel eine kleinzellige Embryoanlage; aus diesem Grunde und weil oft mehrere Archegonien in einem Endosperm befruchtet werden, enthält der unreife Same mehrere rudimentäre Embryonen (er ist polyembryonisch), von denen aber gewöhnlich nur einer kräftig heranwächst, während die anderen verkümmern.

Während der Ausbildung des Embryos nimmt das Endosperm, mit Nahrungsstoffen sich füllend, an Umfang beträchtlich zu, der es umschliessende Embryo-

sack wächst mit und verdrängt das umliegende Gewebe des Knospenkerns endlich ganz; das Integument oder eine innere Schicht desselben bildet sich zur harten Samenschale aus, während nicht selten (bei frei liegenden Samen) die äussere Gewebemasse desselben fleischig pulpös wird und dem Samen das Ansehen einer pflaumenartigen Frucht verleiht (Cycas, Salisburya); nicht selten erstrecken sich die Wirkungen der Befruchtung auch auf die Carpelle oder andere Theile der Blüthe, die dann mächtig heranwachsen, fleischige oder holzige Umhüllungen der Samen oder Polster unterhalb derselben bilden. —

Der reife Same ist immer mit Endosperm erfüllt, in welchem der deutlich in Stamm, Blätter und Wurzel gegliederte Embryo liegt; er erfüllt eine axile Höhlung des Endosperms, ist immer gerade ausgestreckt, seine Wurzelspitze dem Micropylenende, seine Blattspitzen dem Samengrund zugekehrt. Die ersten Blätter, welche der embryonale Stamm erzeugt, stehen in einem Quirl, der meist aus zwei opponirten, aber auch nicht selten aus drei, vier, sechs, neun und mehr Gliedern besteht. Bei der Entfaltung des Embryos, der Keimung, tritt zuerst die Wurzelspitze aus der aufspringenden Samenschale hervor; durch Verlängerung der Cotyledonen (der ersten Blätter) wird auch die Knospe, die sich nun zwischen diesen am Scheitel des Stämmchens bildet, hinausgeschoben, während die Keimblätter noch im Endosperm stecken bleiben und so lange darin verweilen, bis die Nährstoffe desselben aufgesogen, in die Keimtheile übergeführt sind; zuweilen bleiben sie als nutzlos gewordene Organe dort verborgen, bei den Coniferen aber werden sie durch die Streckung des Keimstengels herausgezogen und über die Erdoberfläche gebracht, wo sie sich als erste Laubblätter entfalten. Die Keimblätter der Coniferen ergrünen schon innerhalb des Samens, in tiefer Finsterniss; es findet hier, wie bei den Farnen, Chlorophyllbildung ohne Mithilfe des Lichtes statt; ob diess auch bei den Cycadeen und Gnetaceen geschieht, ist unbekannt. — Die von dem Samen befreite junge Pflanze besteht nun aus einem senkrechten Stämmchen, das unten ohne scharfe Grenze in die erste senkrecht hinabwachsende kräftige Pfahlwurzel übergeht, aus welcher bald zahlreiche Nebenwurzeln in acropetaler Ordnung hervortreten, die schliesslich ein meist mächtiges Wurzelsystem bilden. Der Keimstamm wächst senkrecht aufwärts, und gewöhnlich ist sein Wachsthum nicht nur unbegrenzt, sondern auch viel kräftiger, als das aller Seitensprosse, auch wenn solche sich, wie bei den Coniferen reichlich bilden; bei der merkwürdigen Gnetacee Welwitschia hört das Scheitelwachsthum des Stammes jedoch frühzeitig ganz auf, und selbst die Erzeugung neuer Laubsprosse unterbleibt hier, wie auch gewöhnlich bei den Cycadeen.

Terminale Blüthen am Hauptstamm kommen nur bei den Cycadeen (und auch hier nicht ausschliesslich) vor; sonst sind es kleine Seitensprosse, meist von höherer Ordnung, die sich zu Blüthen ausbilden. Die Blüthen sind immer diclinisch, die Pflanzen selbst monöcisch oder diöcisch. Die männliche Blüthe besteht aus einer meist stark verlängerten dünnen Axe, an welcher die Staubblätter meist zahlreich spiralig oder in Quirlen angeordnet sind. Die weiblichen Blüthen sind in ihrer äusseren Erscheinung ausserordentlich verschieden und denen der Angiospermen meist sehr unähnlich; nur bei den Gnetaceen tritt eine Art Perigon von zarteren Blättern auf, bei den Cycadeen und Coniferen fehlt es, oder es ist durch Schuppen vertreten; was aber auch die weiblichen Blüthen derselben, abgesehen von dem Mangel des Fruchtknotens, besonders fremdartig macht, ist die Verlän-

gerung der Blüthenaxe, an welcher die Blattgebilde nicht in concentrischen Kreisen, wie bei den Angiospermen, sondern in deutlich aufsteigender schraubiger Anordnung oder in alternirenden Quirlen auftreten, wenn sie zahlreich sind; wo nur wenig Samenknospen an einem nackten oder kleinblättrigen Blüthenspross erzeugt werden, wie bei Podocarpus und Salisburya, da hört meist auch die letzte Spur einer habituellen Aehnlichkeit mit den Angiospermenblüthen auf. Zur Orientirung auf diesem Gebiet braucht man aber nur an der gegebenen Definition, dass eine Blüthe eine mit Geschlechtsorganen besetzte Sprossaxe ist, festzuhalten, um immer im Klaren darüber zu sein, was man hier eine Blüthe nennen soll.

Ueber die Gewebebildung der Gymnospermen vergl. den Anhang zu der ganzen Classe.

A. Die Cycadeen [1]).

Der in dem grossen Endosperm eingeschlossene Embryo besitzt zwei ungleich grosse opponirte Cotyledonarblätter, die mit ihren Innenflächen gerade an einander liegen und hier gegen die Spitze hin verwachsen; die Neigung der späteren Laubblätter sich zu verzweigen tritt zuweilen schon an diesen Keimblättern hervor, indem sich am grösseren eine rudimentäre Lamina mit Andeutung von Fiederlappen bildet, wie bei Zamia (Fig. 313 *B*). Der in feuchter Erde liegende Same keimt erst nach längerer Zeit; die Samenschale springt am Hinterende auf und entlässt die anfangs kräftig abwärts fortwachsende Hauptwurzel, die später zuweilen rübenartig erstarkt, oder ein System dickerer Fadenwurzeln erzeugt. Nach der von Schacht entlehnten Fig. 313 *C* scheint die Verzweigung der Hauptwurzel allerdings seitlich monopodial stattzufinden, Miquel giebt aber wiederholt für die dünneren Wurzeln älterer Pflanzen von Cycas glauca und Encephalartos gabelige Theilungen an, was im Vergleich mit der Verzweigung des Stammes und der Blätter von Bedeutung sein dürfte. — Durch die Verlängerung der im Endosperm verharrenden und dort die Nahrung aufsaugenden Cotyledonen werden auch deren Basaltheile und die dazwischen liegende

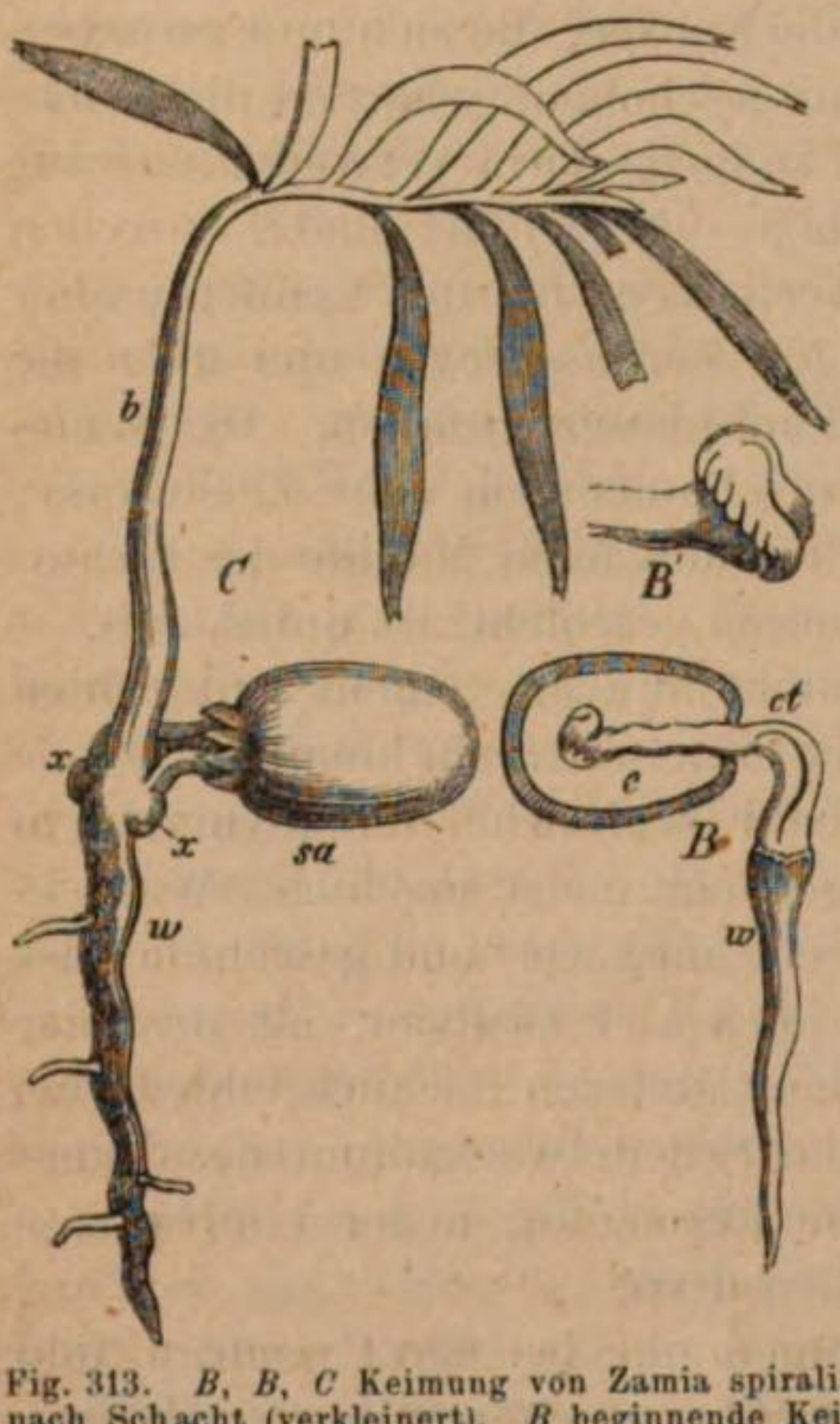


Fig. 313. *B*, *B*, *C* Keimung von Zamia spiralis nach Schacht (verkleinert). *B* beginnende Keimung, *ct* die Cotyledonen, oberhalb ihrer verlängerten Basis verwachsen, einer von beiden an der Spitze mit Andeutung einer gefiederten Lamina (*B'*); *C* Keimpflanze, sechs Monate alt. — Es bedeutet: *sa* Same, *ct* Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *b* das erste gefiederte Blatt; *x x* die Anlagen der später aufwärts wachsenden Seitenwurzeln.

1) Miquel: Monographia Cycadearum. 1842. — Karsten: organogr. Betracht. über Zamia muricata (Berlin 1857). — Mohl: Bau des Cycadeenstammes (dessen verm. Schriften, p. 195). — Mettenius: Beitr. zur Anat. der Cycadeen (Abh. der k. Sächs. Ges. der Wissensch. VII. 1861). — Ueber Structur des Pollens vergl. Schacht (in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 142 ff.). — Kraus: Ueber den Bau der Cycadeenfiedern (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV).

Keimknospe (Plumula) aus dem Samen hinausgeschoben. Nicht nur das die Cotyledonen tragende Axenstück, sondern auch die oberhalb derselben sich fortbildende Axe bleibt sehr kurz, während schon unter dem Scheitel eine beträchtliche Umfangszunahme durch massenhafte Entwickelung parenchymatischen Gewebes eintritt; so gewinnt der Stamm die Form eines rundlichen Knollens, die er bei manchen Arten auch später beibehält, bei den meisten aber verlängert er sich im Lauf der Jahre zu einer aufrechten, ziemlich plumpen Säule, die zuweilen einige Meter Höhe erreicht. Mit dieser sehr langsamen Verlängerung bei beträchtlicher Dicke am fortwachsenden Ende hängt auch hier, wie in ähnlichen Fällen (Isoëtes, Ophioglossen, Aspidium filix mas u. a.) die Abneigung gegen Verzweigung des Stammes aus der Knospe zusammen; der Stamm der Cycadeen bleibt gewöhnlich ganz einfach, doch sollen alte Stämme von Cycas zuweilen sich in gleich starke Aeste theilen; auch wo mehrere Blüthen am Gipfel auftreten, beruht diess offenbar auf Verzweigung, und soweit man nach Abbildungen urtheilen darf, ist es wahrscheinlich, dass diese eine dichotomische ist. — Bei alten oder kränklichen Pflanzen finden sich an der Basis des Stammes unter- oder oberirdisch nicht selten kleine zwiebel- oder knollenähnliche Brutknospen, deren morphologische Natur noch unsicher ist; nach Aeusserungen Miquel's wäre es nicht unmöglich, dass sie aus alten Blattschuppen selbst entspringen, mit der Verzweigung des Stammes also Nichts zu thun haben.

Die ganze Oberfläche des Stammes ist mit spiralig geordneten Blättern besetzt, Internodien sind nicht zu unterscheiden. Die Blätter aber sind von zweierlei Art; trockene, braune, behaarte, sitzende, lederartige Schuppen von verhältnissmässig geringer Grösse, und grosse gestielte, einfach gefiederte oder fiedertheilige Laubblätter. Schuppen und Laubblätter werden periodisch gebildet; in jedem oder jedem zweiten Jahre entsteht eine Rosette von grossen Laubblättern, zwischen denen sich nun die Terminalknospe des Stammes mit Schuppen umhüllt, unter deren Schutz der neue Laubblattcyclus langsam sich heranbildet. Dieser Wechsel beginnt bei Cycas u. a. schon mit der Keimung, indem auf die (laubblattähnlichen) Cotyledonen eine Anzahl von Schuppenblättern folgt, welche die Knospe der Keimpflanze umhüllen; aus dieser entwickelt sich dann gewöhnlich nur ein gefiedertes noch kleines Laubblatt, worauf wieder Schuppen folgen. Erst mit zunehmender Erstarkung der mehrjährigen Pflanze treten auch die Laubblätter, und deren immer grössere, in Cyclen auf, um dann, nachdem die älteren abgestorben sind, die jedesmalige palmenähnliche Blattkrone darzustellen, während gleichzeitig die darüber stehenden Schuppen die Stammknospe einschliessen. In dieser werden die Laubblätter soweit vorgebildet, dass sie schliesslich, wenn sie die Knospe sprengen, sich nur noch zu entfalten haben, was dann in kurzer Zeit geschieht, während bis zur Entfaltung der nächsten Blattrosette ein bis zwei Jahre vergehen. Die aus der Knospe hervortretenden Laubblätter sind bei Cycas u. a. gleich denen der Farne von hinten nach vorn eingerollt, bei anderen ist nur die Blattspindel eingerollt, bei einigen, wie Dioon endlich, wächst das Blatt gerade heraus, auch seine Seitenblättchen sind vor der Ausbreitung gerade. Die Entfaltung findet wie bei den Farnen in basifugaler Folge an jedem Blatte statt und wahrscheinlich ist dem entsprechend auch ein dauerndes Spitzenwachsthum mit basifugaler Verzweigungsanlage der Spreite vorhanden. Die meist einfachen Lacinien stehen meist alternirend an der oft 1 – 2 Meter langen Blattspindel; die Art,

wie die Spreite oben endigt, deutet auf dichotomische Verzweigung des Blattes, dessen Spindel dann als ein aus den Fussstücken der successiven Gabelungen hervorgegangenes Sympodium aufzufassen wäre, während die Seitenblättchen die im Wachsthum zurückbleibenden schwächeren und dann flächig gewordenen Gabeläste der Blattspreite darstellen; das ganze Blatt wäre somit ein als Wickel ausgebildetes dichotomisches Verzweigungssystem. Hier wie bei der Verzweigung des Stammes und der Wurzel sind jedoch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen nöthig.

Fig. 314. Ein Fruchtblatt (Carpell) von Cycas revoluta, ungefähr $^1/_2$ der nat. Gr. — *f* die Lacinien des laubblattähnlichen Carpells, *sk* Samenknospen an Stelle der unteren Fiedern; *sk'* eine weiter entwickelte Samenknospe.

Die Blüthen der Cycadeen sind immer diöcisch, die Pflanzen selbst also männlich oder weiblich; beiderlei Blüthen erscheinen am Gipfel des Stammes, entweder einzeln, wie bei Cycas, als Terminalblüthe des Hauptstammes, oder zu zwei und mehr, wie bei Zamia muricata und Macrozamia spiralis vielleicht als metamorphosirte Gabelzweige des Stammes. Die Blüthe besteht aus einer kräftigen und zapfenartig verlängerten Axe, die unten zuweilen einen nackten Stiel darstellt, sonst aber mit zahlreichen spiralig geordneten Geschlechtsblättern (Staubblättern, Fruchtblättern) dicht besetzt ist.

Bei Cycas ist die weibliche Blüthe eine nur wenig metamorphosirte Laubblattrosette des Stammes, dessen Scheitel über derselben wieder zunächst Schuppenblätter und dann neue Laubblattcyclen bildet; der Stamm durchwächst hier also die weibliche Blüthe. Die einzelnen Fruchtblätter (Fig. 314) sind zwar viel kleiner als die gewöhnlichen Laubblätter, aber im Wesentlichen ebenso geformt wie diese; die unteren Fiederblättchen sind in Samenknospen umgewandelt, die schon vor der Befruchtung die beträchtliche Grösse einer reifen mittelgrossen Pflaume erreichen; der befruchtete reife Same gewinnt die Dimensionen und das Aussehen eines mittelgrossen Apfels, der ganz frei am Fruchtblatt hängt. — Ob auch die männliche Blüthe von Cycas durchwachsen wird, ist mir unbekannt und unwahrscheinlich; ihre sehr zahlreichen Staubblätter sind viel kleiner, 7—8 Ctm. lang und nicht gegliedert, aus schmälerer

Basis nach vorn verbreitert und endlich zugespitzt; auf ihrer Unterseite mit zahlreichen Pollensäcken dicht besetzt; die ganze Blüthe 30—40 Ctm. lang.

Die weiblichen und männlichen Blüthen der anderen Cycadeengattungen gleichen äusserlich ungefähr den Tannenzapfen: auf einem kurzen nackten Stiel erhebt sich die relativ dünne Blüthenaxe als Spindel, an welcher die zahlreichen Carpell- oder Staubblätter dicht gedrängt sitzen (Fig. 315), um endlich mit nacktem, nicht weiter fortwachsendem Scheitel abzuschliessen (Fig. 315 *D*). Die Staubblätter sind zwar immer nur klein im Vergleich zu den Laubblättern derselben Pflanzen, aber doch die grössten und massivsten Staubblätter, die überhaupt bei Phanerogamen vorkommen: bei Macrozamia wie bei Cycas bis 6—8 Ctm. lang und bis 3 Ctm. breit; sie sitzen mit ziemlich schmaler Basis auf der Blüthenaxe, verbreitern sich dann zu einer Art Lamina und spitzen sich vorn einfach zu (Macrozamia), oder theilen sich in zwei hackige Spitzen (Ceratozamia); oder aber der untere Theil des Staubblatts ist dünner, stielartig und trägt eine schildförmige Verbreiterung (Zamia). Von den Staubblättern der meisten anderen Phanerogamen unterscheiden sich diese auch durch ihrer Dauerbarkeit, sie verholzen und werden oft sehr hart. — Die zahlreichen Pollensäcke auf der Unterseite der Staubblätter sind meist in kleine Gruppen, zu zwei bis fünf, dem Sorus der Farne ähnlich, zusammengestellt, die ihrerseits wieder grössere Gruppen auf der rechten und linken Blattseite bilden. Die Pollensäcke sind rund oder ellipsoidisch, meist etwa 1 Millim. gross, und sitzen der Unterseite des Staubblattes mit schmaler Basis an, bei Zamia spiralis sind sie nach Karsten sogar gestielt; sie springen mit einem Längsriss auf und gleichen in allen Verhältnissen weit mehr den Sporangien der Farne als den Pollensäcken der anderen Phanerogamen, von denen sie sich auch durch die Festigkeit und Härte ihrer Wandung unterscheiden. Ihre Entwickelung ist unbekannt, ebenso wie die des Pollens, der im fertigen Zustand aus einzelnen rundlichen oder ellipsoidischen Zellen besteht, in denen vor dem Austreiben des Pollenschlauchs Zellbildungen, wie bei den Coniferen und Gnetaceen auftreten, die aber bis jetzt noch nicht genügend beschrieben sind (vergl. Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II. Taf. 17. Fig. 27).

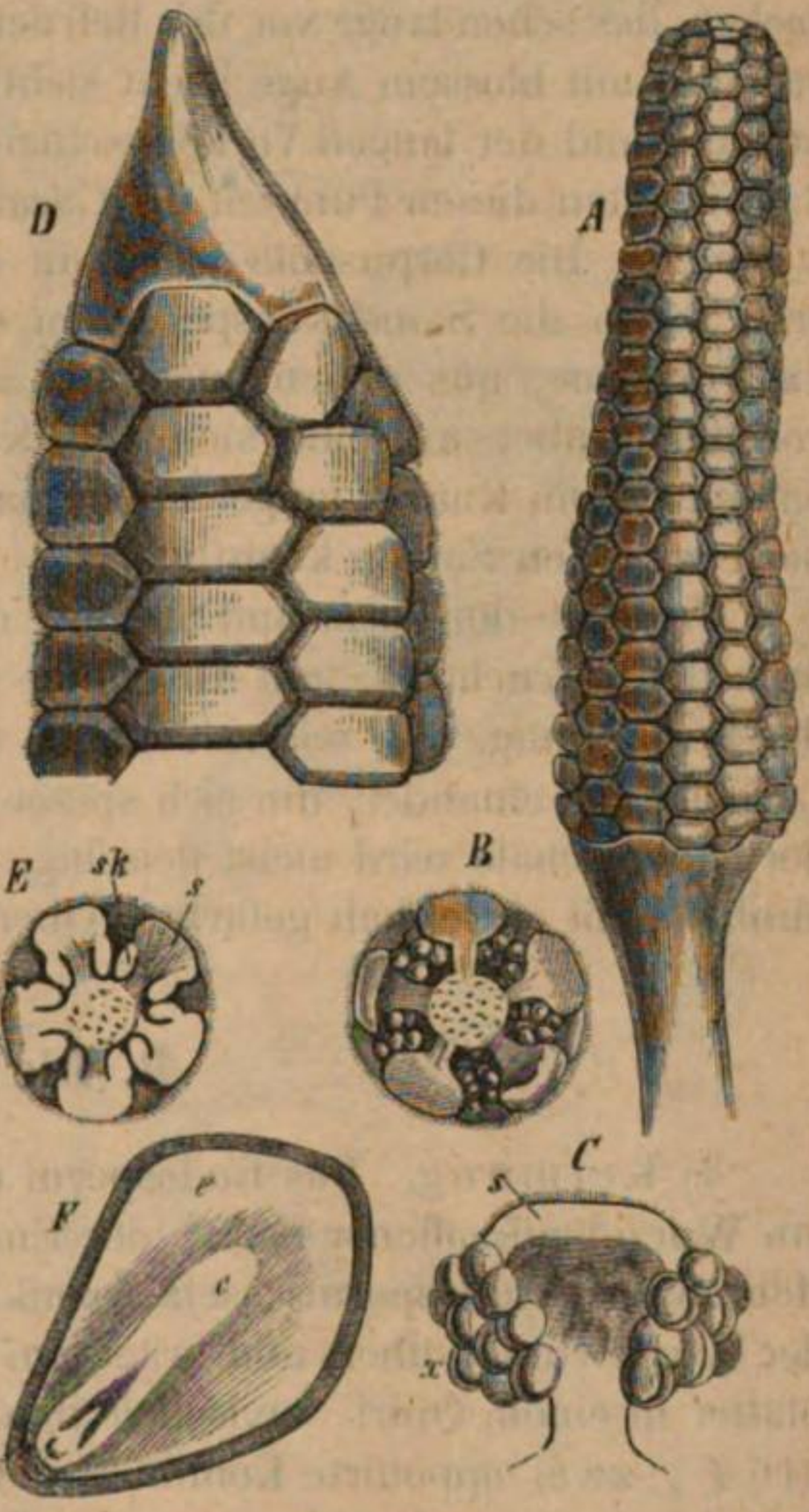


Fig. 315. Zamia muricata nach Karsten. *A* eine männliche Blüthe in nat. Gr.; *B* Querschnitt derselben; *C* ein Staubblatt derselben mit den Pollensäcken *x* und dem schildförmigen Träger *s* (von unten gesehen). *D* der obere Theil einer weiblichen Blüthe in nat. Gr. *E* Querschnitt derselben, *s* die schildförmigen Träger der Samenknospen *sk*. — *F* reifer Same im Längsschnitt, *e* Endosperm, *c* Cotyledonen, bei *x* der zusammengewickelte Embryoträger.

Die Fruchtblätter stehen spiralig oder anscheinend verticillirt, dicht gedrängt an der Axe der weiblichen Blüthe. Die von Cycas wurden oben schon beschrieben; bei Zamia, Encephalartos, Macrozamia und Ceratozamia sind die Carpelle viel kleiner und tragen nur je zwei Samenknospen, eine rechts und eine links an dem schildartigen vorderen Theil, der von einem dünnen Basalstück (Stiel) getragen wird (Fig. 315). — Die Samenknospe ist immer gerade (atrop) und besteht aus einem massiven Knospenkern und einem dicken massiven Integument, welches (abweichend von anderen Phanerogamen) von zahlreichen Fibrovasalsträngen in seiner inneren Schicht durchzogen wird. — Ueber die Entstehung des Embryosackes, des schon lange vor der Befruchtung mächtig entwickelten Endosperms, der grossen, mit blossem Auge leicht sichtbaren (bei Cycas 3—4 Millim. langen) Corpuscula und der langen Vorkeimschläuche ist nur wenig bekannt; Hauptsache ist, dass in allen diesen Punkten die Cycadeen mit den Coniferen wesentlich übereinstimmen. Die Corpuscula treten in einem Endosperm in grosser Zahl auf und erst, wenn die Samenknospe schon eine sehr beträchtliche Grösse erreicht hat; die Vorkeime, aus denen auch hier anfangs mehrere Embryoanlagen entstehen, von denen aber nur eine sich zum Keim entwickelt, lassen sich noch im reifen Samen als ein Knäuel langer Fäden nachweisen, auch die Corpuscula selbst sind noch im reifen Samen kenntlich.

Vermöge der Form und Stellung der Carpelle sind die Samenknospen vor und nach der Befruchtung (mit Ausnahme von Cycas) verdeckt und versteckt, zur Zeit der Bestäubung, die, wie es scheint, durch Insecten vermittelt wird, weichen die Carpelle aus einander, um sich später wieder zu schliessen. Die äussere Schicht der Samenschale wird meist fleischig, die innere hart, der Same also einer Pflaume ähnlich, mit oft lebhaft gefärbter Oberfläche.

B. Die Coniferen [1]).

1) Keimung. Das Endosperm umgiebt den Embryo wie ein dickwandiger, am Wurzelende offener Sack; der Embryo liegt gerade gestreckt in der centralen Höhlung des Endosperms; sein Axenkörper geht hinten continuirlich in die Anlage der Hauptwurzel über und trägt am Vorderende zwei oder mehr Cotyledonarblätter in einem Quirl, zwischen denen er mit rundlichem Scheitel endigt (Fig. 316 *I*); zwei opponirte Keimblätter haben die Taxineen, meisten Cupressineen und Araucarien; doch kommen bei den Cupressineen auch drei- und neungliedrige, bei Araucarien auch viergliedrige Cotyledonarquirle vor, während bei den Abietineen selten zwei, häufiger vier oder mehr (bis 15) Keimblätter auftreten; diese grössere Cotyledonenzahl auf Theilung zweier opponirter zurückzuführen, wie Duchartre will, widerspricht den sonstigen Blattbildungsverhältnissen dieser Pflanzen durchaus, zumal dem häufigen Auftreten mehrgliedriger Quirle an der fortwachsenden Keimaxe.

---

1) Ueber die Blüthenbilduug: Rob. Brown, Verm. Schriften. IV, 75. — H. v. Mohl, Vermischte Schriften p. 53 ff. — Schacht, Lehrbuch der Anat. und Phys. II, 433. — Eichler in Flora 1863, p. 530. — Ueber die Befruchtung: Hofmeister in Vergl. Unters. 1851 und Jahrb. f. wiss. Bot. I, 167. — Strasburger, Die Befr. der Coniferen (Jena 1869). — Ueber den Pollen: Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 142.

Im feuchten Boden liegend schwillt das Endosperm an, sprengt die Samenschale am Wurzelende des Keims, welches zunächst durch Verlängerung der Axe hinausgeschoben wird und dann zu einer kräftigen absteigenden Pfahlwurzel heranwächst, aus welcher in acropetaler Reihenfolge rasch nach einander Seitenwurzeln hervortreten, die sich später weiter verzweigen; so wird der Grund zu dem meist mächtigen und dauerhaften Wurzelsystem der Coniferen gelegt. — Nach Austritt des Wurzelendes strecken sich auch die Cotyledonen, schieben ihre Basen und das dazwischen liegende Axenende hinaus, bleiben aber selbst noch so lange im Endosperm, bis dieses ausgesogen ist; bei Araucaria brasiliensis bleibt das hypocotyle Axenglied kurz und die Cotyledonen im Samen stecken, bei den meisten Coniferen aber verlängert sich jenes endlich stark, macht dabei eine scharfe Krümmung, die den Boden durchbricht und endlich die Cotyledonen nachzieht; sobald diese am Tageslicht sind, streckt sich das hypocotyle Glied gerade, der Cotyledonarquirl breitet sich aus, und die schon unter der Erde ergrünten Blätter desselben fungiren nun als erste Laubblätter der Keimpflanze, deren Axenscheitel unterdessen eine Knospe mit neuen Blättern gebildet hat (Fig. 316).

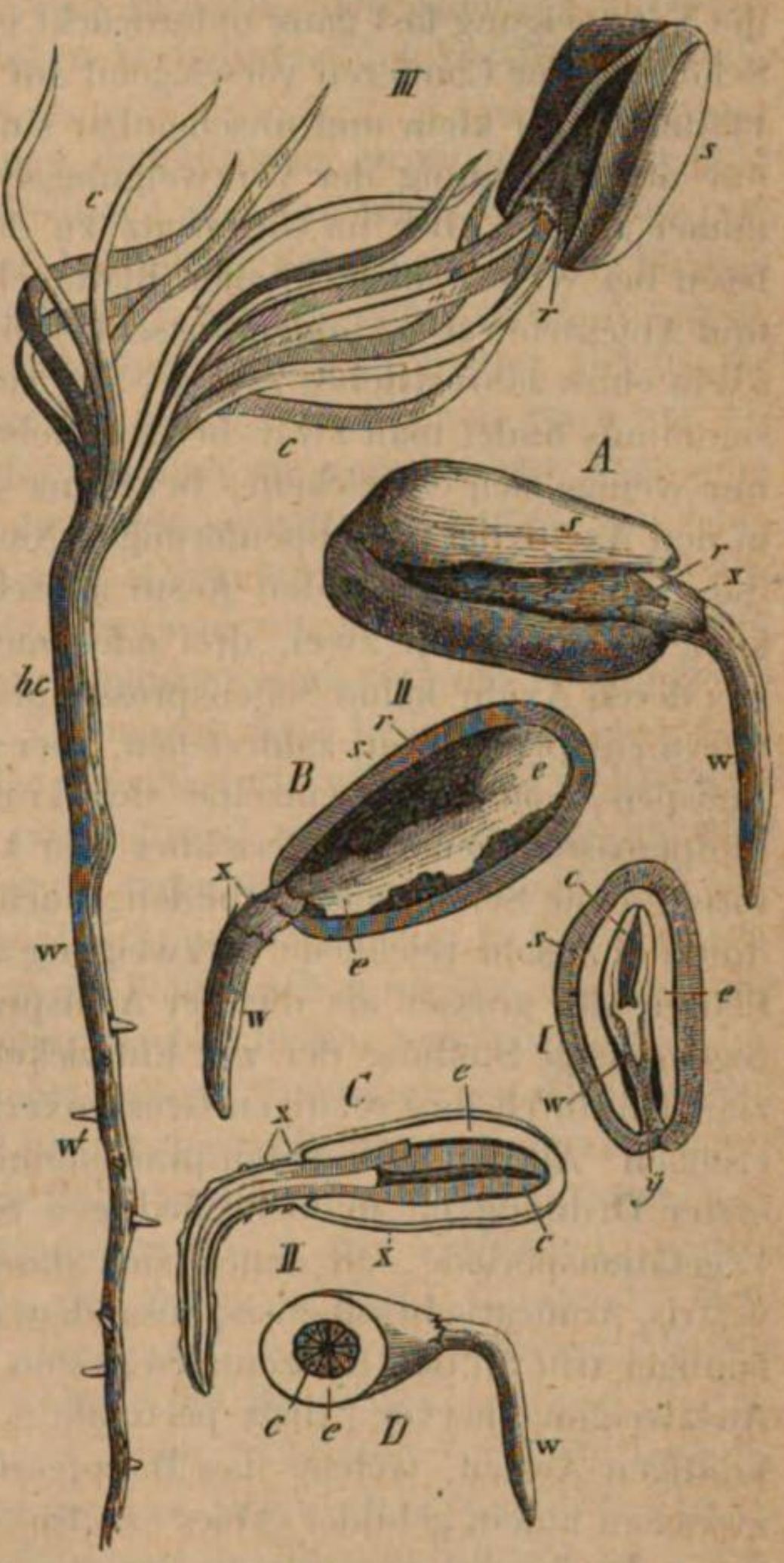


Fig. 316. Pinus Pinea: *I* medianer Längsschnitt des Samens, bei *y* dessen Micropylenende; *II* beginnende Keimung, Austritt der Wurzel, *III* Ende der Keimung, nach Aussaugung des Endosperms (der Same lag zu seicht im Boden und wurde desshalb von den Cotyledonen bei Streckung des Stammes mit emporgehoben). — *A* zeigt die gesprengte Stammschale *s*, *B* zeigt das Endosperm *e* nach Wegnahme der einen Schalenhälfte, *C* Längsschnitt des Endosperms und Keims, *D* Querschnitt desselben bei beginnender Keimung. — *c* die Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *x* der von dieser ausgestülpte Embryosack (bei *B x* zerrissen): *hc* hypocotyles Glied der Axe, *w'* Nebenwurzeln; *r* rothe Haut innerhalb der harten Samenschale.

2) Wachsthum und äussere Gliederung. Die Terminalknospe des Keimstengels wächst, wenn auch oft mit Unterbrechungen, kräftiger fort als jeder der später auftretenden Seitensprosse. Sie erzeugt so als directe Fortsetzung der Keimaxe den Hauptstamm, der niemals mit einer Blüthe abschliesst, sondern am Gipfel unbegrenzt fortwächst, durch die Thätigkeit eines Cambiummantels sich entsprechend verdickt und so zu einem schlanken Kegel wird, der nicht selten 100, selbst 200 und mehr Fuss Höhe, bei 2—3, selbst 20 Fuss Durchmesser an seiner Basis erreicht. An dieser grossartig entwickelten Keimaxe entstehen die Seitenaxen erster Ordnung, oft periodisch in gipfelständigen Rosetten (Scheinquirlen) oder unregelmässiger vertheilt, um sich

in ähnlicher Weise weiter zu verzweigen; im Allgemeinen zeigt jede relative Mutteraxe einen kräftigeren Wuchs als ihre Seitenaxen, die Gesammtform des Verzweigungssystems ist daher, so lange die Hauptaxe kräftig fortwächst, die einer Rispe von conischem oder pyramidalem Umriss. — Während bei den Cycadeen die Verzweigung fast ganz unterdrückt ist, beruht die eigenthümliche Tracht und Schönheit der Coniferen vorwiegend auf ihr, und diess um so mehr, als hier die Blätter immer klein und unscheinbar sind, für den Gesammteindruck der Pflanze nur als Bekleidung der Verzweigungssysteme figuriren. — Die Verzweigung ist immer axillär, aber im Gegensatz zu den Angiospermen entstehen bei den Coniferen bei Weitem nicht in allen Blattaxeln Knospen: bei den Araucarien, Taxus- und Abiesarten u. a. bilden ausschliesslich oder vorwiegend nur die letzten Blattaxeln eines Jahrestriebes Zweige, die sich dann kräftig fortbilden, bei Juniperus communis findet man zwar in den meisten Blattaxeln Knospen, von denen aber nur wenige sich entwickeln; bei Pinus silvestris und Verwandten bilden sich nur in den Axeln der schuppenförmigen Niederblätter, welche der Hauptstamm und die verholzten, dauernden Aeste ausschliesslich tragen, Sprosse, die aber sehr kurz bleiben und je zwei, drei oder mehr Laubblätter (Nadelbüschel) erzeugen, aus deren Axeln keine Seitensprosse hervorkommen; bei Laxis, Cedrus, Salisburya entspringen aus zahlreichen, aber bei Weitem nicht aus allen Laubblattaxeln Knospen, von denen einzelne sich kräftig verlängern und zur Fortbildung des Hauptgeästes dienen, andere aber sehr kurz bleiben und jährlich eine neue Blattrosette ohne Seitenknospen bilden; auch bei den Thujen und Cypressen, die sich durch eine sehr reichliche Verzweigung auszeichnen, ist doch die Zahl der kleinen Blätter viel grösser als die der Axelsprosse. — Viele Coniferen zeigen eine sehr regelmässige Stellung der zur Entwickelung kommenden Aeste und Zweige, die zugleich durch ihre relativen Grössenverhältnisse die Regelmässigkeit des Ganzen erhöhen: An dem aufrechten praedominirenden Hauptstamm entstehen die Zweige erster Ordnung oft in mehrgliedrigen Scheinquirlen, je einer am Schluss einer Vegetationsperiode, an denen sich dasselbe nicht selten wiederholt (Pinus silvestris, Araucaria brasiliensis, besonders auch Phyllocladus trichomanoides u. v. a.); häufiger tritt an den horizontalen Aesten erster Ordnung die Neigung zu bilateraler Auszweigung hervor (Abies pectinata), und nicht selten werden ausser diesen kräftigen Aesten, welche das Hauptgerüst des Baumes aufbauen, noch kleinere zwischen hinein gebildet (Abies excelsa). In vielen Fällen ist Stellung und Wachsthum der Zweige unregelmässiger, am meisten entfernen sich von jenem Typus aber die Cupressineen, zumal Cupressus, Thuja, Libocedrus, bei denen die schon am Hauptstamm hervortretende Neigung zu bilateraler Verzweigung[1]) an den Seitensprossen zu voller Geltung kommt; Zweigsysteme von 3—4 Sprossordnungen entwickeln sich in einer Ebene und zwar so, dass ein derartiges System einen bestimmten Gesammtumriss und ungefähr das Ansehen eines mehrfach gefiederten Blattes annimmt; bei Taxodium entstehen die Laubblätter zweireihig an dünnen, wenige Zoll langen Zweigen, welche bei T. distichum im Herbst sammt ihren Blättern abfallen, wodurch sie selbst gefiederten Blättern noch ähnlicher

---

1) Auch bei vielen Abies- und Pinus-Arten tritt die Neigung zu bilateraler Ausbildung an den horizontalen Seitensprossen hervor, indem die spiralig gestellten Blätter derselben sich nach rechts und links überneigen und so zwei kammförmige Reihen bilden.

werden; Phyllocladus endlich erzeugt an allen quirlig gestellten Sprossen nur kleine farblose Schuppenblättchen, aus deren Axeln aber unterhalb der Terminalknospen Quirle von Sprossen mit begrenztem Wachsthum entspringen, die ihre bilateralen Seitensprosse in Form flacher, gelappter Laubblätter entwickeln. Diese Andeutungen, so dürftig sie auch sind, mögen genügen, den Anfänger auf diese der Betrachtung übrigens leicht zugänglichen Verhältnisse der Verzweigung aufmerksam zu machen.

Die Blätter sind (abgesehen von denen der Blüthen) an einer Pflanze entweder sämmtlich chlorophyllhaltige Laubblätter, wie bei Araucaria, Juniperus, Thuja u. a.; oder sämmtlich farblose oder bräunliche Schuppen wie bei Phyllocladus, wo die Laubblätter durch blattähnliche Sprosse (Phyllocladen) ersetzt werden; oder endlich kommen häufig Schuppen und Laubblätter gleichzeitig vor; und zwar an denselben Sprossen wie bei Abies, wo die Schuppen nur als Knospenhüllen fungiren, oder beide Blattformen sind auf verschiedene Axen vertheilt, wie bei den echten Kiefern, deren dauernde verholzende Sprosse nur häutige Schuppen, aus den Axeln derselben aber sterile kurze, später absterbende Laubsprosse erzeugen. — Die Laubblätter der Coniferen sind meist klein, sehr einfach geformt und kaum gegliedert; am kleinsten und zugleich zahlreichsten sind sie bei den Cupressineen, wo sie die Zweigaxen dicht bedecken (Thuja, Cupressus u. a); grösser, an der Axe schärfer abgegliedert, schmal und verhältnissmässig dick, meist prismatisch kantig (nadelförmig) sind sie bei den meisten Abietineen, Taxus, Juniperus; Mittelformen zwischen diesen Nadeln und den breitaufliegenden Blättern der Thujen sind bei Araucaria excelsa u. a. zu finden. Bei den Podocarpen und Dammara werden die Blätter schon breiter, flächig, und bei Salisburya werden die gestielten, breiten, flachen Blätter sogar zweilappig mit tief eingebuchteter Spitze wie durch dichotomische Theilung. — Nicht selten, zumal bei den Cupressineen sind die Laubblätter der verlängerten Keimaxe anders geformt als die derselben Axe in grösserer Höhe und an den Seitensprossen, jene z. B. bei Thuja, Juniperus virginiana, Cupressus u. a. frei abstehend, nadelförmig, ziemlich gross, diese sehr klein, der Zweigaxe dicht anliegend; nicht selten treten diese Jugendblätter auch an einzelnen Zweigen erwachsener Pflanzen auf. — Die Sprossaxe ist innerhalb der Knospe mit Blattbasen so dicht besetzt, dass eine freie Oberfläche der Axe zwischen ihnen nicht zum Vorschein kommt; wenn nun bei der Entfaltung der Knospe die Axe sich auch beträchtlich streckt, so wachsen doch gewöhnlich die Blattbasen derart in Länge und Breite mit, dass sie auch des gestreckten Sprosses Oberfläche ganz bedecken, sie mit einer grünen Rinde bekleiden, an deren Felderung man die zu den einzelnen Blättern gehörigen Theile leicht erkennt; es tritt diess besonders deutlich bei den Araucarien, vielen Pinusarten, aber auch sonst sehr allgemein hervor; bei den Thujen, Cupressen, Libocedrus u. a. ist die Sprossaxe ebenfalls mit diesen Blattkissen vollständig bedeckt, die freien Theile der Blätter sind aber sehr klein und springen oft nur als kurze Spitzen oder Höcker hervor. — Die Blattstellung ist bei den Abietineen, Taxineen, Araucarien, Podocarpen u. a. spiralig; die Cupressineen bilden Quirle, die oberhalb der Cotyledonen meist drei- bis fünfzählig sind, höher an der Hauptaxe meist weniger Glieder enthalten, die Seitenaxen beginnen gewöhnlich sogleich mit decussirten Paaren, die bei bilateralen Sprossen abwechselnd kleiner und grösser sind (Callitris, Libocedrus); bei Juniperus und Frenela sind die Quirle

auch der Seitenaxen 3—5zählig und alternirend; die Blattpaare von Dammara kreuzen sich unter spitzem Winkel. — Die Laubblätter der meisten Coniferen sind sehr dauerhaft und können viele Jahre alt werden, indem ihre Blattkissen der Umfangszunahme der Axen lange Zeit folgen; bei Larix und Salisburya fallen die Blätter allein, bei Taxodium distichum sammt ihren Tragaxen im Herbst ab.

3) Die Blüthen der Coniferen sind immer diclinisch und zwar entweder monöcisch wie bei den Abietineen, Thuja, oder diöcisch wie bei Taxus, Salisburya, Juniperus communis, gewöhnlich sind die männlichen weit zahlreicher als die weiblichen. Sie sind niemals am Hauptstamm terminal, wodurch sie sich von denen der Cycadeen unterscheiden, selbst die grösseren verholzenden Zweige tragen nur selten, wie bei Abies excelsa, terminale (hier nur weibliche) Blüthen; gewöhnlich sind es kleine Laubsprosse letzter Ordnung, welche die Blüthen terminal bilden, oder kräftigere Laubsprosse, aus deren Blattaxeln sie entstehen; bei Thuja z. B. treten männliche und weibliche Blüthen am Ende kleiner kurzer

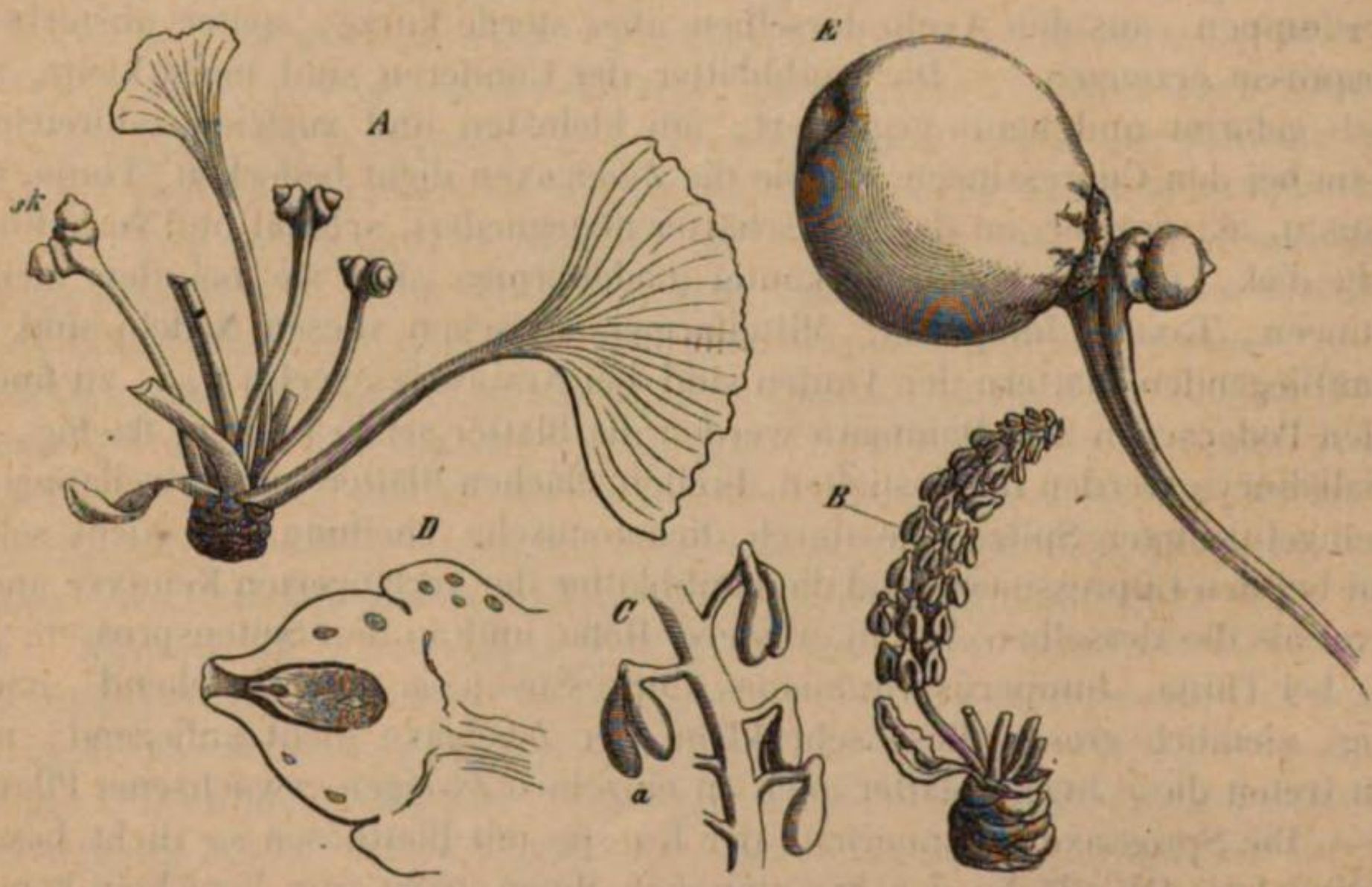


Fig. 317. Salisburya adiantifolia (nat. Gr.). *A* ein seitlicher kurzer Laubspross mit weibl. Blüthen, an deren nackten Axen die Samenknospen *sk* sitzen; *B* eine männliche Blüthe. *C* ein Theil dieser vergrössert, *a* die Pollensäcke; *D* Längsschnitt einer Samenknospe von *A* vergr. — *E* ein reifer Same neben einem abortirten auf der Blüthenaxe.

Laubsprosse der bilateralen Sprosssysteme auf, bei Taxus und Juniperus erscheinen sie dagegen in den Laubblattaxeln grösserer Sprosse; bei Abies pectinata erscheinen beide auf der Unterseite von Sprossen höherer Ordnung am Gipfel älterer Bäume, beide in den Axeln von Laubblättern, die weiblichen vereinzelt, die männlichen zahlreich; die Blüthen von Pinus silvestris und verwandten Arten treten an Stelle der kleinen Laubzweige (Blattbüschel) in den Axeln der Niederblätter fortwachsender Holztriebe auf, die männlichen meist zahlreich, einen vom Mutterspross durchwachsenen Blüthenstand darstellend, die weiblichen gewöhnlich mehr vereinzelt. Bei Salisburya erscheinen die Blätter ausschliesslich an den seitlichen Kurztrieben, welche jährlich neue Blattrosetten bilden, in den Axeln der Laubblätter oder der inneren Knospenschuppen (Fig. 317 *A* und *B*).

Der unter den Geschlechtsorganen befindliche Theil der Blüthenaxe ist bei dem weiblichen Taxus, Juniperus u. a. mit Schuppen- oder Laubblättern dicht besetzt (Fig. 318. 319), bei den Abietineen, Salisburya, dem männlichen Taxus, bei Podocarpus u. a. aber als nackter Stiel entwickelt, (Fig. 317 *A*, *B*). Mit der Blüthe der Cycadeen theilt die der Coniferen die Eigenschaft, dass die Axe, auch

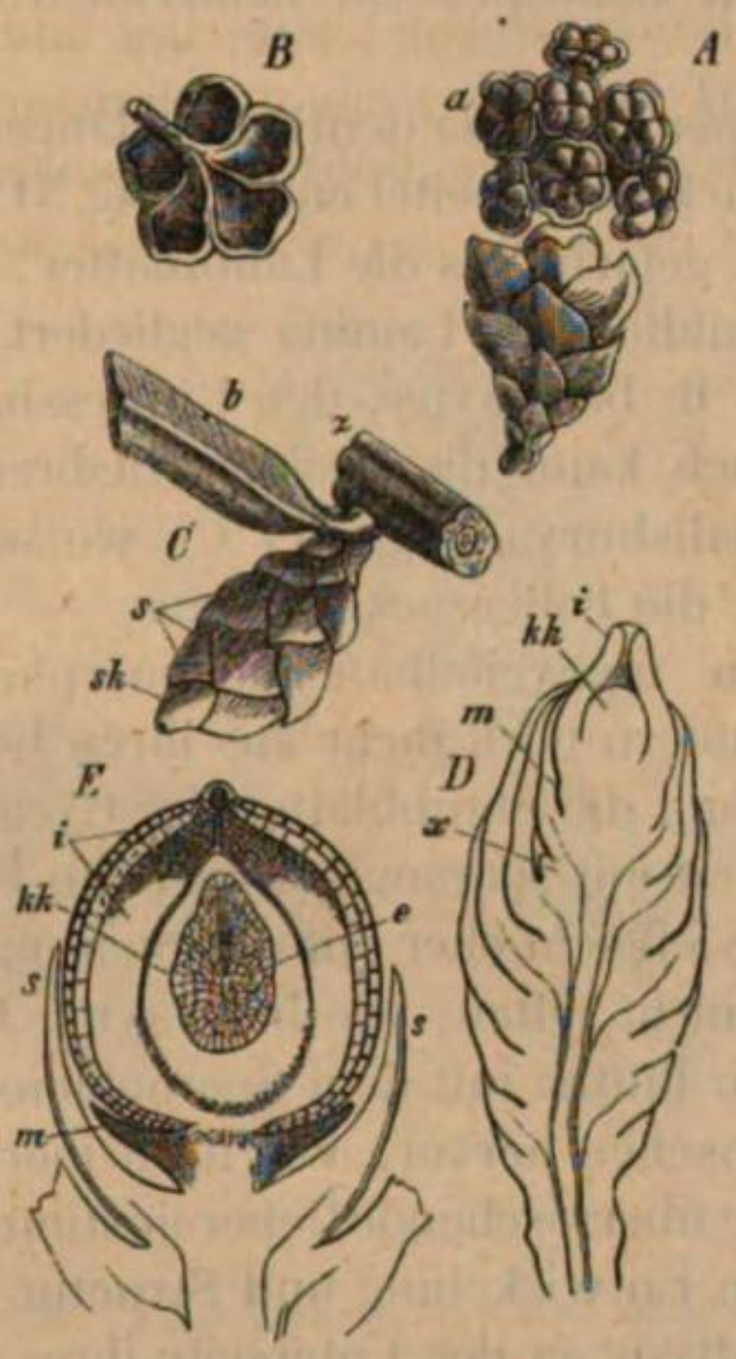


Fig. 318. Taxus baccata: *A* männliche Blüthe (vergr.), bei *a* die Pollensäcke; *B* ein Staubblatt von unten mit geöffneten Pollensäcken; *C* Stück eines Laubsprosses mit Laubblatt *b*, aus dessen Axel die weibliche Blüthe entspringt; *s* dessen Schuppenhülle, *sk* die terminale Samenknospe; *D* Längsschnitt desselben, vergr.; *i* Integument, *kk* Kern der Samenknospe, bei *x* eine axilläre rudimentäre Samenknospe: *E* Längsschnitt durch eine weiter entwickelte Samenknospe vor der Befruchtung: *i* Integument, *kk* Knospenkern, *e* Endosperm, *m* Arillus, *s* obere Hüllblätter.

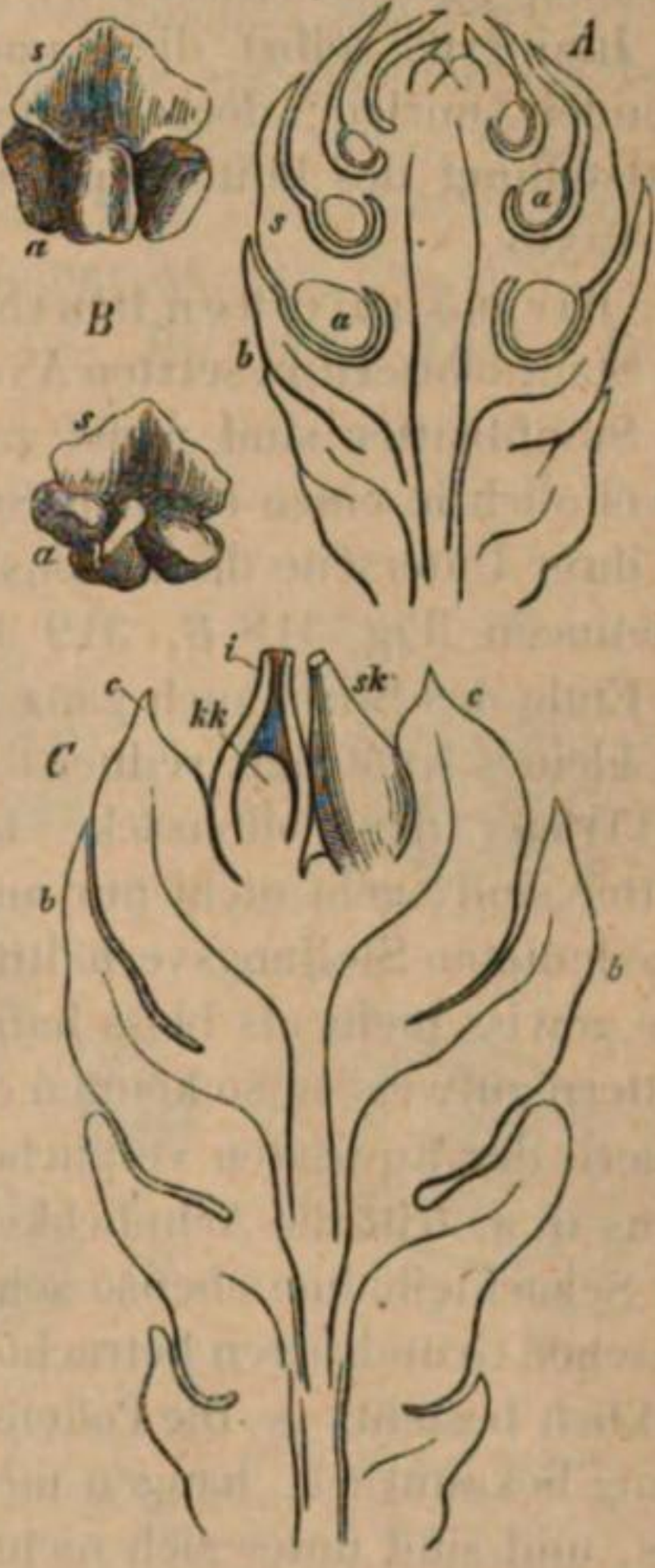


Fig. 319. Juniperus communis. *A* Längsschnitt der männlichen Blüthe, *B* ein Staubblatt von vorn und aussen (die obere Fig.) und eines von innen und hinten (die untere Figur) gesehen; *C* Längsschnitt der weiblichen Blüthe. — *a* die Pollensäcke, *s* die schildförmige Lamina des Staubblattes, *b* untere Blätter der Blüthenaxe, *c* Carpelle, *sk* Samenknospe, *kk* Knospenkern, *i* das Integument (*A* und *C* etwa 12mal vergr.).

wo sie mit Geschlechtsorganen besetzt ist, sich verlängert; sind diese zahlreich, so erscheint die ganze Blüthe lang zapfenförmig, äusserlich einem sogen. Blüthenkätzchen (Amentum) ähnlich, und von dem oberflächlichen Sprachgebrauch vieler Systematiker wird sie in der That so bezeichnet, obwohl das Amentum mancher Dicotylen eine Inflorescenz, das scheinbare Kätzchen der Coniferen eine einzelne Blüthe ist. — Während bei den Angiospermen der Blüthenspross gewöhnlich von vorn herein eine sehr eigenthümliche Ausbildung erfährt, das die Blüthentheile tragende Axenstück (der Blüthenboden) sehr kurz bleibt, sich verbreitert, die

Blüthenblätter und Geschlechtsorgane in Stellungen auftreten, welche von denen der vegetativen Blätter meist weit abweichen, ist dagegen der Unterschied der Blüthe und eines vegetativen Sprosses bei den Coniferen weit geringer; es tritt diess besonders in den Stellungsverhältnissen der Blätter hervor; sind die der vegetativen Zweige spiralig geordnet, so sind es auch meist die der Blüthe, so z. B. bei den Abietineen; sind jene dagegen, wie bei den Cupressineen, in alternirenden Quirlen vorhanden, so stehen auch die Staubblätter und Fruchtblätter, bei Juniperus selbst die Samenknospen (als Vertreter ganzer Blätter) in alternirenden Quirlen; doch machen sich zuweilen auch grössere Unterschiede in der Blattstellung des Blüthensprosses gegenüber den Laubsprossen bemerklich, wie bei Taxus.

Die männlichen Blüthen bestehen immer aus einer deutlich verlängerten, mit Staubblättern besetzten Axe, die oben mit nacktem Scheitel endigt (Fig. 319 *A*). Die Staubblätter sind meist zarter und anders gefärbt als die Laubblätter, und gewöhnlich in einen dünnen Stiel und eine schildförmige Lamina gegliedert, die auf ihrer Unterseite die Pollensäcke trägt; so z. B. bei Taxus, den Cupressineen, Abietineen (Fig. 318 *B*, 319 *A*, *B*, 320 *A*); doch kann die flächige Ausbreitung am Ende des Stiels auch ganz fehlen, wie bei Salisburya (Fig. 317 *C*), wo sie auf ein kleines Knötchen reducirt ist, an welchem die Pollensäcke hängen. — Dass die Träger der Pollensäcke bei den Coniferen unzweifelhaft metamorphosirte Blätter sind, geht nicht nur aus ihrer Form, sondern noch mehr aus ihren bereits angedeuteten Stellungsverhältnissen hervor. Wenn die Staubblätter der Cycadeen eine gewiss mehr als bloss habituelle Aehnlichkeit mit sporangientragenden Farnblättern aufweisen, so können die der Coniferen vielleicht eher mit den Sporangienträgern der Equiseten verglichen werden, und nicht selten, wie bei Taxus, Juniperus u. a. tritt die Aehnlichkeit der männlichen Blüthe mit dem Sporangienstand der Schachtelhalme ebenso sehr im äusseren Ansehen hervor, wie nach morphologischen Grundsätzen betrachtet in der That eine überraschende Uebereinstimmung wirklich besteht. — Die Pollensäcke, über deren Entwickelung und Structur noch wenig bekannt ist, hängen meist mit schmaler Basis an der Unterseite ihres Trägers, und sind unter sich nicht verwachsen; ihre Zahl ist immer viel geringer als bei den Cycadeen, aber viel variabler als bei den Angiospermen: bei Taxus baccata trägt der schildförmige Theil des Staubblattes 3—8, bei Juniperus communis und den meisten Cupressineen drei rundliche Pollensäcke (Fig. 318, 319); die von Abies, Pinus und Verwandten liegen zu je zwei parallel oder schief neben einander, rechts und links unter dem Schildchen am Träger hinablaufend, der hier dem Connectiv der Angiospermen ähnlich ist; bei Araucaria und Dammara dagegen hängen die langen, wurstförmigen Pollensäcke in grösserer Zahl neben einander unter dem Schildchen frei herab. — Die gewöhnlich zarte Wand der Pollensäcke springt endlich der Länge nach auf und entlässt die Pollenkörner, die hier in ausserordentlich grosser Zahl erzeugt werden, da es meist darauf ankommt, dass sie durch den Wind auf die weiblichen Organe desselben, oder eines anderen Baumes hingeweht werden, wobei nothwendig die meisten ihr Ziel verfehlen; um das specifische Gewicht für diesen Zweck zu verringern, sind bei Pinus rechts und links an jedem Pollenkern hohle, dünnhäutige, mit Luft gefüllte Blasen vorhanden, die offenbar nur Auftreibungen der Cuticula (Exine) sind (Fig. 321, *A*, *bl*). Da auf die Hülfe der Insecten zur Uebertragung des Pollens auf die weiblichen Organe

bei den Coniferen nicht, wie bei den meisten Angiospermen gerechnet ist, so fehlen hier auch die Nectarien und die mannigfachen Einrichtungen mechanischer Art, durch welche die Angiospermenblüthe oft so merkwürdig wird; doch fehlt es wohl noch an genaueren Untersuchungen bei den Coniferen, und die Insectenhilfe mag auch hier wohl nicht überall ausgeschlossen sein.

Die schon erwähnten Theilungen im reifen Pollenkorn der Coniferen sind noch immer ziemlich mangelhaft bekannt, und besonders jetzt, wo wir durch Millardet's Arbeiten das männliche Prothallium der Selaginellen und Isoëten näher kennen, wären erneute Untersuchungen dieser Vorgänge zur genaueren Vergleichung mit jenem erwünscht. — Nach Schacht entsteht bei Taxus, Thuja, Cupressus nur eine Theilungswand (Fig. 321 *A*), quer zum Längsdurchmesser des Korns und so, dass die eine Tochterzelle viel kleiner ist, als die andere; die grössere von beiden wächst zum Pollenschlauch aus. Bei Larix, Pinus, Abies,

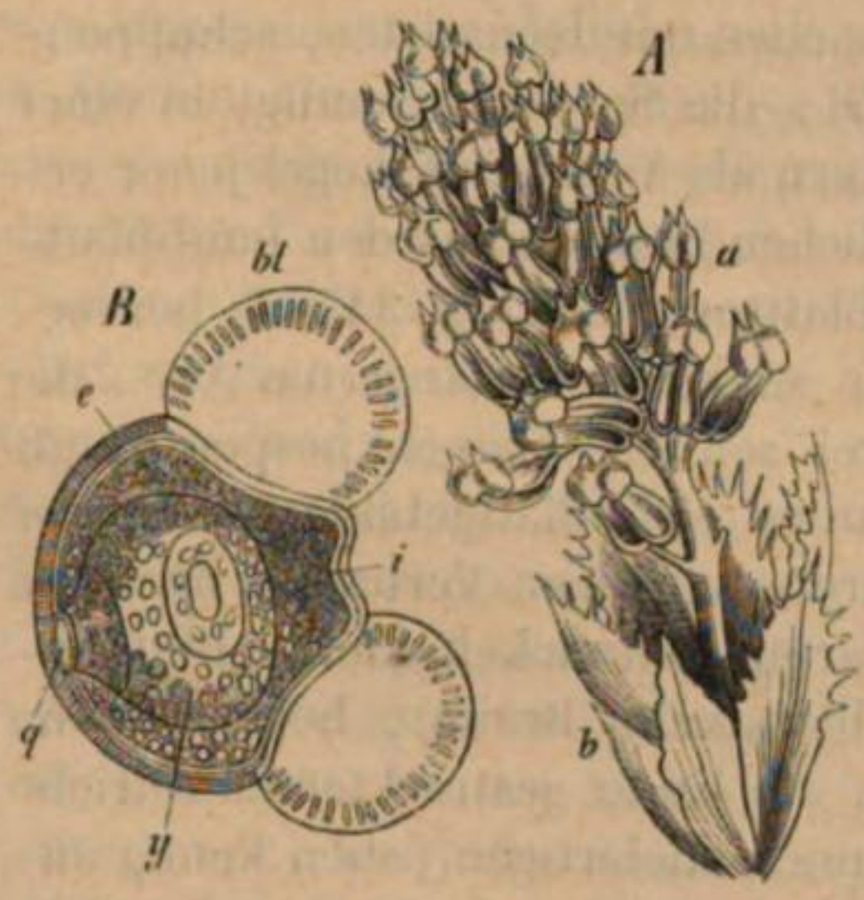


Fig. 320. Abies pectinata: *A* eine männliche Blüthe, *b* zarte Knospenschuppen, ein Perigon darstellend, *a* die Staubblätter. *B* ein Pollenkorn nach Schacht: *e* Exine desselben, welche die beiden grossen blasigen Aufschwellungen *bl* bildet.

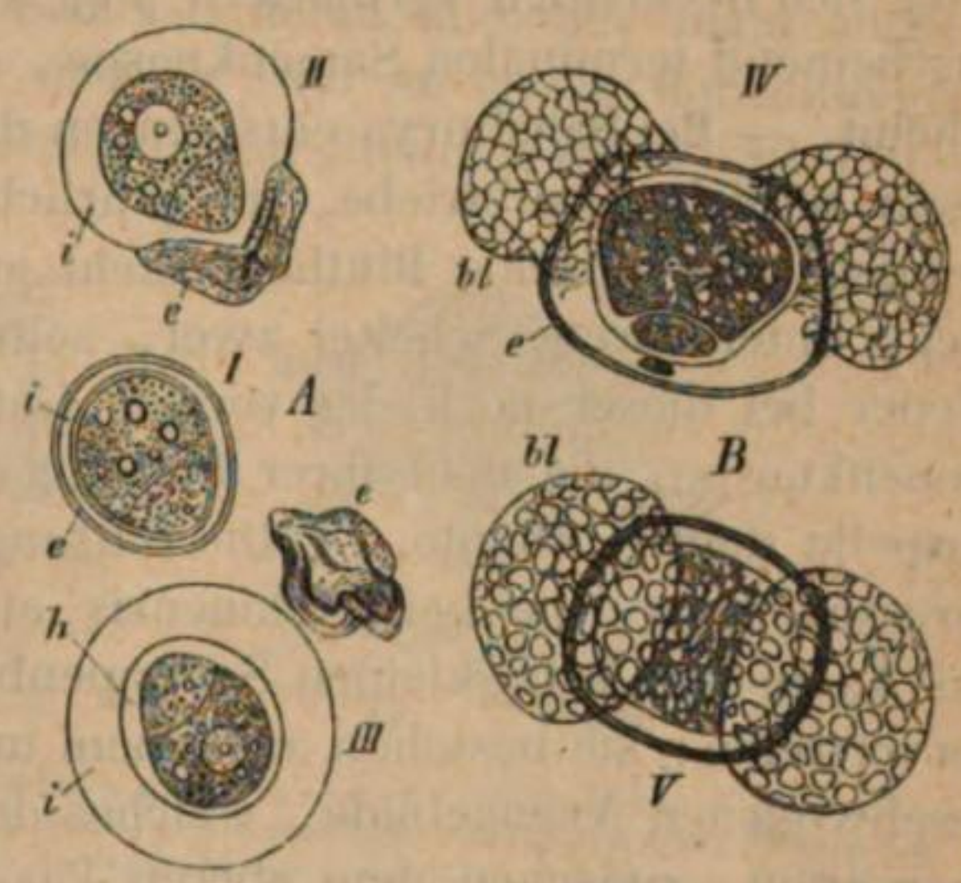


Fig. 321. *A* Pollen von Thuja orientalis vor dem Verstäuben; *I* frisch, *II*, *III* in Wasser liegend, wo die Exine *e* durch Quellung der Intine *i* abgestreift wird. — *B* Pollen von Pinus Pinaster vor dem Verstäuben; *e* die Exine mit ihren blasigen Aufschwellungen *bl* (550).

Podocarpus bilden sich zuerst ebenfalls zwei Theilzellen von sehr verschiedener Grösse; die Querwand aber wölbt sich in den Raum der grösseren hinein; der ausgewölbte Theil (die Papille der kleineren Zelle) wird nun durch eine Querwand abgeschnitten, und so eine dritte, im Raum der grossen Theilzelle liegende Zelle erzeugt, die am Scheitel fortwächst und sich nochmals theilt; es entsteht so im Raum des Pollenkorns ein 3—4 zelliger Körper (Zellreihe), der mit sehr kleiner Basalzelle der Pollenwand ansitzt, dessen anschwellende Scheitelzelle (Fig. 320 *y*) endlich zum Pollenschlauch auswächst. Die Basalzellen dieses Körpers erscheinen, nachdem sie ihren Inhalt verloren haben, (bei Pinus, Abies) als enge Spalten in der dicken Haut des Korns, ein Verhalten, welches wohl noch der weiteren Aufklärung bedarf (vergl. Fig. 320 *B*, *q* und 321 *IV* neben *e*). — Eine das Pollenkorn der Coniferen von dem der Angiospermen unterscheidende Eigenthümlichkeit liegt in der Zerreissung und endlichen Abstreifung der Exine (cuticula) durch die aufquellende Intine desselben (Fig. 321 *I*, *II*, *III*); auch in dieser scheinbar

unbedeutenden Thatsache macht sich wieder eine Aehnlichkeit mit den Microsporen, und speciell mit denen der Marsiliaceen bemerklich, bei denen das aufquellende Endosporium ebenfalls aus dem Exospor hervortritt.

Der Bau der weiblichen Blüthen ist in den verschiedenen Abtheilungen der Coniferen sehr verschieden, und in manchen Fällen ist man selbst über die Deutung der einzelnen Theile in Zweifel; besonders ist die Stellung der Samenknospen, soweit man aus vorgerückteren Entwickelungszuständen urtheilen kann, sehr variabel, und damit hängt wieder zusammen, dass man über das, was hier Carpell zu nennen sei, verschiedener Meinung sein kann. Die folgende Darstellung dieser Verhältnisse, die sich bei der gebotenen Kürze jeder eingehenden Discussion enthalten muss, schliesst sich der Beobachtung vorgerückterer Entwickelungszustände unmittelbar an; möglich, dass die directe Beobachtung der frühesten Anlagen Manches daran ändern wird.

Taxineen. Die weiblichen Blüthen von Taxus entspringen aus Laubblattaxeln gestreckter Holztriebe in Form kurzer Sprösschen mit decussirten, schuppenartig sich deckenden Vorblättern (Fig. 318 *C*, *D*); die Sprossaxe endigt in einer anscheinend terminalen Samenknospe, deren Kern als Vegetationskegel jener erscheint. — Bei Salisburya entspringen die weiblichen Blüthen aus den Laubblattaxeln seitlicher Kurztriebe, die jährlich neue Blattrosetten (Fig. 317 *A*) hervorbringen; die einzelne Blüthe besteht aus einer stielartig verlängerten Axe, die dicht unter ihrem Scheitel zwei, seltener drei seitliche Samenknospen trägt. Weder bei dieser noch der vorigen Gattung finden sich Blattgebilde neben der Samenknospe, die man ihrer Stellung oder ihrem sonstigen Verhalten nach als Carpelle deuten könnte. — Die Gattung Podocarpus entwickelt kleine Blüthensprösschen, welche bei P. chinensis aus Laubblattaxeln (Braun), bei P. chilena aus Axeln von sehr kleinen Schuppenblättchen am Ende gestreckter Laubtriebe hervortreten; sie bestehen aus einem unten dünnen stielartigen, oben keulig angeschwollenen Axengebilde, welches drei Paar decussirter, sehr kleiner Schüppchen trägt; zwischen dem oberen Paar endigt die Blüthenaxe, aus den Axeln des mittleren entspringen die hier anatropen Samenknospen, mit ihrer abwärts gekrümmten Micropyle der Blüthenaxe zugewendet; gewöhnlich abortirt jedoch die eine, und die Blüthe bleibt einsamig. — Bei Phyllocladus verwandeln sich die unteren Seitenzweige der blattartig bilateral verzweigten Sprosssysteme in weibliche Blüthen, die sich auf einem Stiel erhebend oben keulig anschwellen, wo in den Axeln kleiner Blättchen die grossen Samenknospen stehen (diess nach einer Abbildung bei Decaisne und Maout). Bei diesen beiden Gattungen können die kleinen Schuppen, aus deren Axeln die Samenknospen entspringen, als Carpelle betrachtet werden, wenn man es für nöthig hält, solche überhaupt anzunehmen.

Cupressineen. Die Samenknospen von Juniperus communis (Fig. 319 *C*) stehen als dreigliedriger Wirtel unter dem nackten Axenende der Blüthe, die als kleines Sprösschen aus einer Laubblattaxel entspringt und deren Axe dreigliedrige Blattquirle trägt; die Samenknospen alterniren anscheinend mit dem oberen dreigliedrigen Blattquirl und würden so ihrer Stellung nach selbst als metamorphosirte Blätter zu betrachten sein; die Blätter des oberen mit ihnen alternirenden Quirls schwellen nach der Befruchtung an, werden unter sich verwachsend fleischig, und bilden die Pulpa der blauen Wacholderbeere, in welcher die reifen Samen gänzlich eingeschlossen sind, sie können daher als Carpelle bezeichnet wer-

den. — Bei den anderen Cupressineen besteht die Blüthe aus decussirten (zwei- oder dreigliedrigen) Quirlen von Blättern, die nach der Befruchtung kräftig heranwachsend eine beträchtliche Grösse erreichen und die Samen einhüllend, ein Fruchtgehäuse darstellen, die man daher mit Recht als Carpelle oder Fruchtblätter bezeichnen kann; bei Sabina ist das Gehäuse wie bei Juniperus fleischig, beerenartig, bei anderen (Thuja, Cupressus, Callitris, Taxodium) dagegen verholzen die Carpelle und bilden sich in Form gestielter Schilder oder seitlich longitudinal zusammenschliessender Klappen (Frenela) aus, die während der Samenentwickelung sich dicht an einander legen, später aber aus einander weichen, um die reifen Samen ausfallen zu lassen. Die Samenknospen der Cupressineen stehen zuweilen scheinbar in den Axeln der Carpelle, es ist aber zuweilen deutlich, dass sie aus diesen selbst, tief unten an ihrer Insertion, oder auch höher oben entspringen; sie sind aufrecht gestellt; bei Sabina und Callitris quadrivalvis (Fig. 322) sind nur zwei Paar gekreuzter Carpelle während der Blüthezeit asternförmig auseinandergeschlagen; die Samenknospen stehen bei Sabina zu zwei in den Axeln der beiden unteren Carpelle, rechts und links von deren Mediane, nicht selten abortiren einige; bei Callitris quadrivalvis sind je zwei an einem der unteren Carpelle und zwei höher stehende vorhanden, deren Stellung durch die Entwickelungsgeschichte noch aufgeklärt werden muss. Bei Thuja, Cupressus sind 3—4 Paar gekreuzter Carpelle, bei Taxodium mehr vorhanden; an der Basis der mittleren Carpellpaare sitzen bei Thuja und Taxodium je zwei rechts und links von der Mediane entspringende, aufrechte Samenknospen, bei Cupressus ist ihre Zahl auf jeder Carpellbasis beträchtlich. Bei Arceuthos drupacea und Frenela verrucosa bestehen die Früchte (der Würzburger Sammlung) aus alternirend dreigliedrigen Quirlen von Carpellen, welche bei der letzteren Art nach der Samenreife wie eine sechsklappige Kapsel sich öffnen; jedes Carpell ist hier auf seiner Innenseite zu einer von der Basis bis zur Spitze emporsteigenden dicken Placenta angeschwollen, welche zahlreiche, geflügelte Samen, je drei neben einander, in einer Querreihe trägt; solcher Querreihen sind 4—6 an einem Carpell, dessen ganze Innenseite bis nahe zur Spitze hin also Samen trägt.

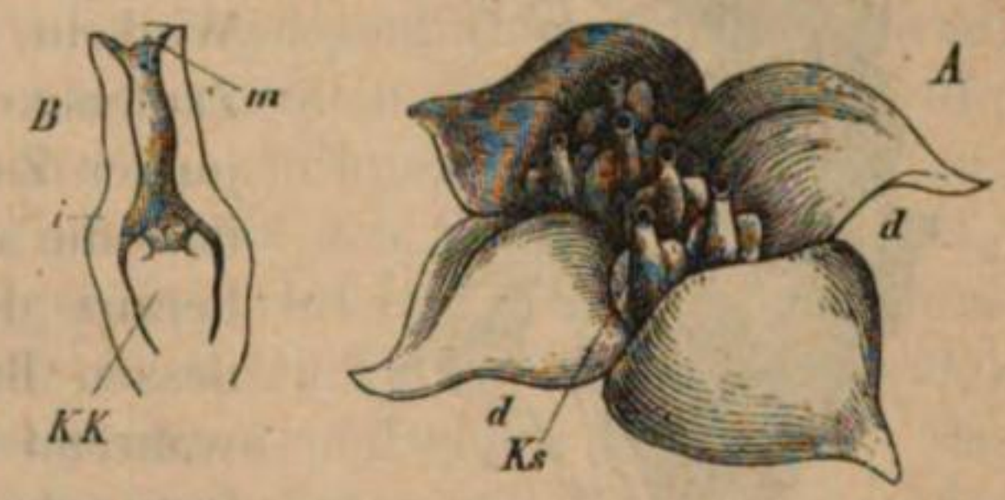


Fig. 322. Callitris quadrivalvis: *A* die weibliche Blüthe, vergrössert; *d d* zwei Paar decussirter Blätter (die Carpelle), in deren Axeln sechs Samenknospen *Ks* sitzen. — *B* eine der Samenknospen senkrecht auf ihre breitere Seite längs durchschnitten; *k k* der Knospenkern, noch ohne Embryosack, *i* das röhrenförmig verlängerte Integument mit der Micropyle *m*.

Soweit die Stellungsverhältnisse der Blüthentheile, ohne auf die frühesten Zustände zurückzugehen, gedeutet werden können, zeigt sich also schon in den beiden Familien der Taxineen und Cupressineen eine grosse Mannigfaltigkeit; die Samenknospe ist terminal bei Taxus, lateral unter dem Axenscheitel bei Salisburya, Fruchtblätter scheinen ganz zu fehlen; bei Podocarpus und Phyllocladus sind solche wohl als kleine Schüppchen, aus deren Axeln die Samenknospen entspringen, angedeutet, aber sie bleiben klein und bilden auch später kein Fruchtgehäuse; ein solches entsteht in Form einer Beere oder einer holzigen gefächerten Frucht bei den Cupressineen nach der Befruchtung indem die fleischigen Car-

pelle wirklich verwachsen, (Juniperus, Sabina) oder die verholzenden seitlich dicht mit ihren schildartigen Verbreiterungen zusammen schliessen (Cupressus, Thuja, Callitris) oder wie die Klappen einer einfächerigen Kapsel sich verhalten (Frenela); die Carpelle sind aber anfangs auch hier ganz offen; bei Juniperus communis bilden die Samenknospen einen mit ihnen alternirenden Quirl, bei den anderen stehen sie zu zwei oder mehr auf der Basis der Carpelle oder deren ganze Innenseite bedeckend (Frenela).

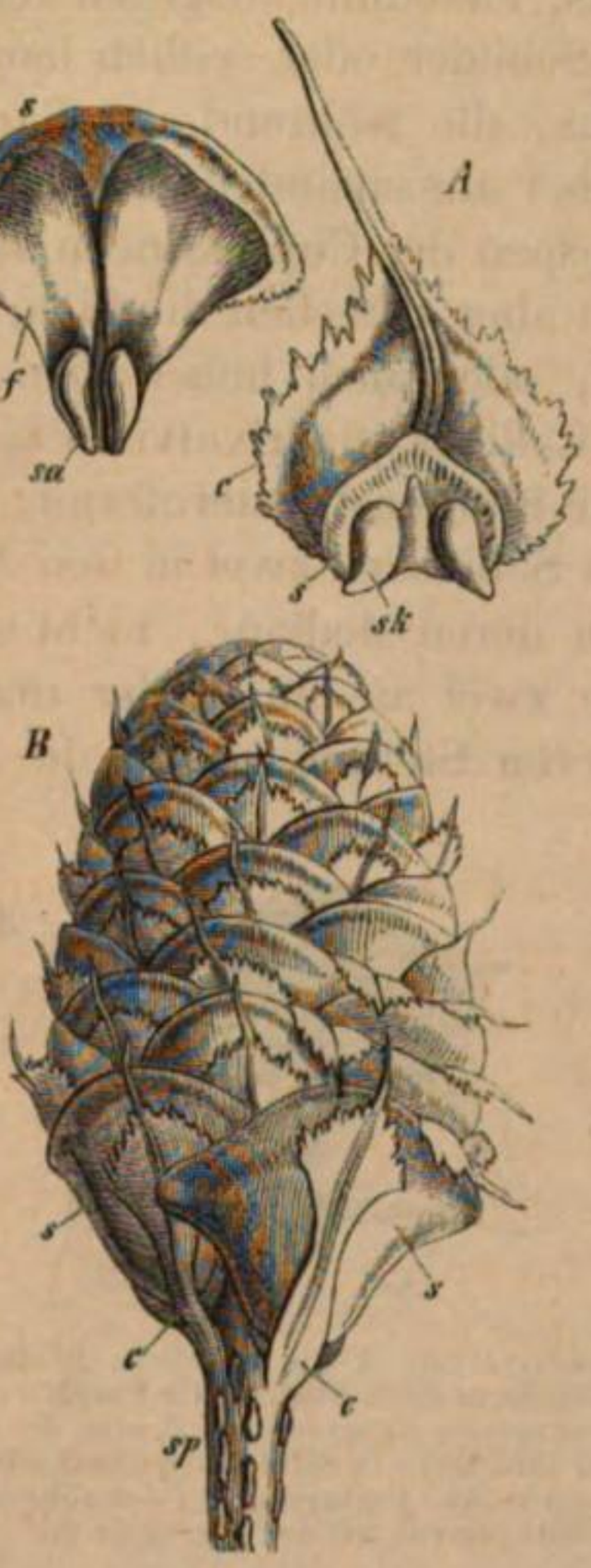


Fig. 323. Abies pectinata (nach Schacht): *A* ein von der weiblichen Blüthenaxe abgelöstes Blatt von oben gesehen, mit der samentragenden Schuppe *s*, an dieser die Samenknospen *sk* (vergr.); *B* oberer Theil der weiblichen Blüthe (des Zapfens) im ausgewachsenen Zustande; *sp* Spindel des Zapfens (Blüthenaxe), *c* Blätter derselben, *s* die sehr vergrösserten samentragenden Schuppen. — *C* eine reife samentragende Schuppe *s* mit den beiden Samen *ss* und ihren Flügeln *f* (verkleinert).

Bei den Abietineen sind die bekannten Zapfen (Tannenzapfen, Kieferzapfen) die weiblichen Blüthen (resp. Früchte). Der Zapfen ist ein metamorphosirter Spross, dessen Axe zahlreiche, dichtgedrängte, schraubig gestellte, verholzende Schuppen trägt, an denen die Samenknospen selten zu je einer, meist zu zweien, zuweilen zu mehreren entstehen. Bei den Abietineen im engeren Sinne (Abies, Picea, Larix, Cedrus, Pinus) sind die samentragenden Schuppen (Fig. 323 *A*, *B*, *s*) scheinbar axilläre Gebilde in den Winkeln kleiner Blätter (*c*), welche aus der Zapfenaxe entspringen: die Beobachtung sehr junger Zapfen von Abies pectinata zeigt aber, dass die samentragende Schuppe als eine Protuberanz des sogen. Deckblattes (*c*) selbst an dessen Basis entsteht, also nicht axillär ist; während dieses später nur wenig oder gar nicht fortwächst, vergrössert sich diese seine Excrescenz gewaltig und erzeugt auf ihrer Oberseite die beiden Samenknospen, die ihr mit der einen Seite angewachsen sind und ihre Micropyle der Zapfenaxe zukehren; die samentragende Schuppe dieser Gattungen ist daher als eine mächtig entwickelte Placenta zu betrachten, welche aus einem an sich kleinen oder selbst verkümmernden Fruchtblatt (Carpell *c* in Fig. 323) hervorwächst[1]); demnach ist der ganze Zapfen eine Blüthe mit zahlreichen, kleinen, offenen Carpellen (den bisher sogen. Deckblättern), die von (Schuppen) im Wachsthum weit überholt werden. — Auch bei den anderen Abietineen, deren weibliche Blüthen ich nicht

1) Caspary und mit ihm Eichler betrachten die samentragende Schuppe bei Pinus und Abies selbst als eine Blüthe, d. h. als eine mit ihren beiden Fruchtblättern verschmolzene kurze Axe, die in der Axel des Deckblattes (*c* unserer Fig.) stehen soll. Demnach wäre der Zapfen dieser Gattungen, abweichend von dem der anderen Coniferen und Cycadeen eine Inflorescenz (vergl. Caspary in Ann. des sc. nat. IV. Serie. XIV, p. 200 und Flora 1862, p. 377), wogegen ich mich bereits in der 1. Aufl., p. 427 ausführlicher ausgesprochen habe — Die samentragende Schuppe selbst als ein Carpell zu betrachten, hätte bei Pinus und Abies keinen Sinn.

zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist nach den Beschreibungen zu urtheilen, der Zapfen eine Einzelblüthe mit zahlreichen, schraubig angeordneten, samentragenden Schuppen, die aber nicht von Tragblättern gestützt sind, sondern aus der Zapfenaxe unmittelbar hervorwachsen und daher selbst Blätter und zwar Fruchtblätter (Carpelle) sind. »Die Schuppen eines Zapfens sind bei ihnen sämmtlich gleicher Art, sie bilden nur einzelne offene Carpelle, und, wenn man nicht den Begriff der Blüthe verwirren will, so muss man die Vereinigung aller auf der nämlichen Axe, den ganzen Zapfen also, als eine Einzelblüthe betrachten, wie diess auch bei den Araucarien, den Cupressineen und den männlichen Kätzchen sämmtlicher Coniferen[1]) gefordert werden muss« sagt Eichler (a. a. O. p. 377) in Bezug auf Dammara, Cuninghamia, Arthrotaxis und Sequoia. Bei Araucaria trägt jede Schuppe (Carpell) nur eine Samenknospe, die von ihr, nach Eichler, so umhüllt wird, dass nur die der Zapfenaxe zugekehrte Micropyle einen offenen Zugang behält; bei Cuninghamia sind drei, bei Anthrotaxis drei bis fünf, bei Sequoia fünf bis sieben Samenknospen, bei Sciadopitys selbst sieben bis acht auf einer Schuppe vorhanden; sie kehren auch hier die Micropyle der Zapfenaxe zu. Bei Dammara trägt die Schuppe nur eine Samenknospe, welche, gleich denen von Sequoia und Sciadopitys (nach Endlicher) nahe der Spitze entspringt und frei herabhängt.

Die Samenknospen sind, wie schon gelegentlich angedeutet wurde, bei den Podocarpen anatrop und mit zwei Integumenten versehen; die der übrigen Coniferen sind grade (atrop) und besitzen nur ein Integument; bei den Cupressineen und Taxineen stehen sie frei aufrecht, bei den Abietineen umgekehrt, mit der Micropyle der Basis der Tragschuppe zugekehrt und dieser gewöhnlich einerseits angewachsen; ein Funiculus fehlt in diesen Fällen, und die Samenknospe besteht nur aus dem kleinzelligen Knospenkern und einem Integument, das ihn meist hoch überragend einen verhältnissmässig weiten und langen Micropylecanal bildet, durch den die Pollenkörner bis auf den, zuweilen eingesenkten Scheitel des Knospenkerns gelangen (Fig. 317, 318, 319, 322). Durch seitliche Auswüchse des Integuments erscheint die Samenknospe und später der Same nicht selten beiderseits geflügelt, wie bei Callitris quadrivalvis (Fig. 322), Frenela u. a.; der flügelartige Anhang des Samens von Pinus und Abies dagegen entsteht durch Ablösung einer Gewebeplatte von der samentragenden Schuppe, die in Zusammenhang mit dem reifen Samen sich von dieser trennt.

Der Embryosack entsteht durch bedeutende Vergrösserung einer Gewebezelle des Knospenkerns, die ungefähr in der Axe desselben und gewöhnlich tief unten, weit entfernt von der Kernwarze liegt; bei den Abietineen und Juniperus entsteht der Embryosack sogar unterhalb der Stelle, wo das Integument vom Knospenkern sich trennt; hier ist es auch gewöhnlich nur eine Zelle, die sich zum Embryosack umgestaltet, während bei Taxus nach Hofmeister immer mehrere Embryosäcke angelegt werden, indem einige über einander liegende Zellen einer kurzen axilen Reihe sich vergrössern, isoliren und mit Protoplasma füllen, gewöhnlich wächst aber nur eine derselben weiter fort, um den bleibenden Embryosack zu bilden. — Der Kern des Embryosackes wird bald resorbirt, worauf in dem wandständigen Protoplasma neue Kerne auftreten, um welche sich freie

---

1) Eichler glaubt hiervon Cephalotaxus und Podocarpus ausnehmen zu müssen.

Zellen bilden; bald schliessen diese Zellen seitlich an einander, sie wachsen in radialer Richtung und theilen sich so, dass der Embryosack mit einem parenchymatischen Gewebe erfüllt wird. Bei den Coniferen mit zweijähriger Samenreife, wie Pinus sylvestris und Juniperus communis wird das im ersten Sommer gebildete Endosperm im Frühjahr wieder aufgelöst, die Protoplasmakörper der primären Endospermzellen isoliren sich durch Verflüssigung ihrer Zellwände und bilden durch Theilung neue zahlreiche Zellen, die den unterdess stark an Umfang zunehmenden Embryosack von Neuem mit parenchymatischem Gewebe erfüllen (im Mai des zweiten Jahres).

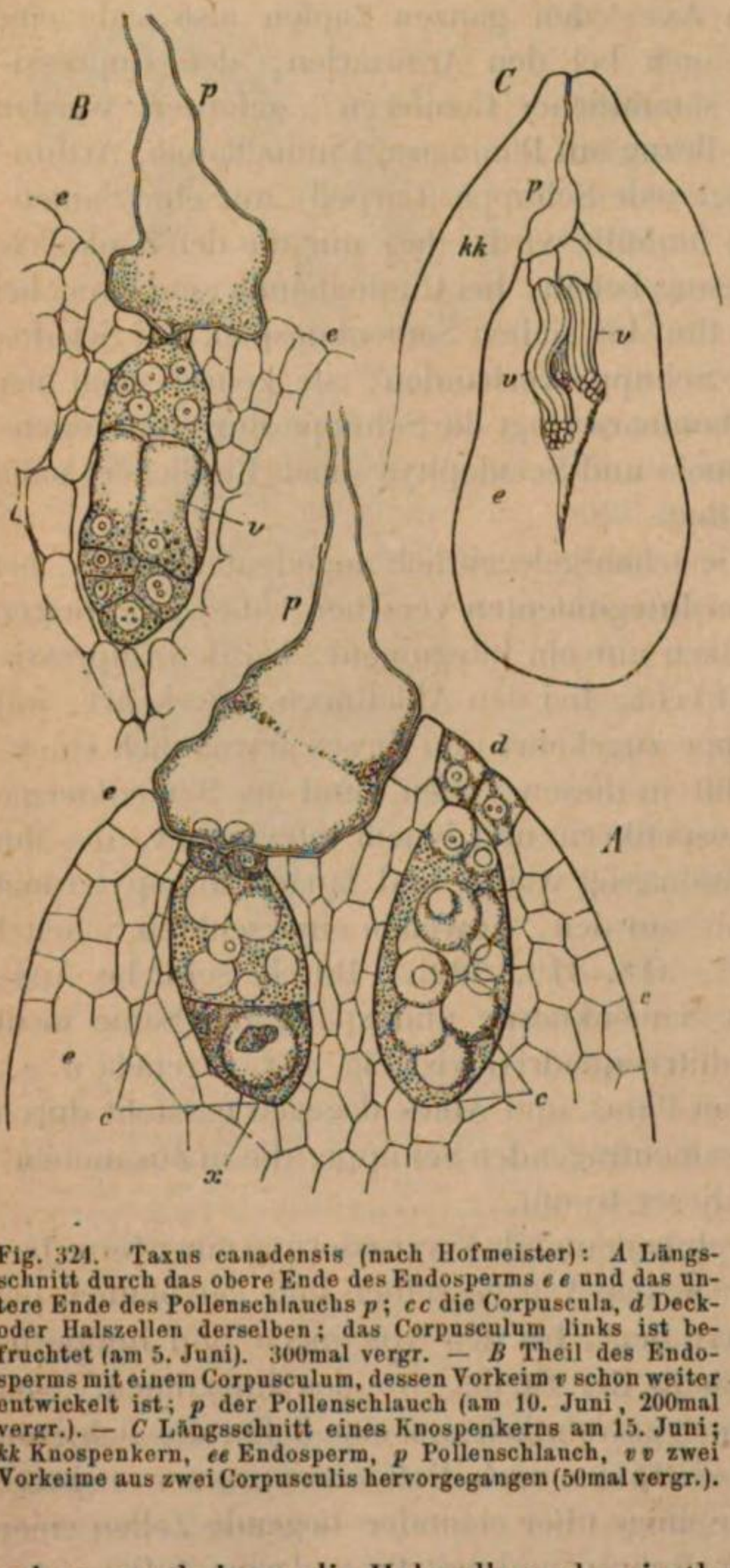


Fig. 324. Taxus canadensis (nach Hofmeister): *A* Längsschnitt durch das obere Ende des Endosperms *e e* und das untere Ende des Pollenschlauchs *p*; *c c* die Corpuscula, *d* Deck- oder Halszellen derselben; das Corpusculum links ist befruchtet (am 5. Juni). 300mal vergr. — *B* Theil des Endosperms mit einem Corpusculum, dessen Vorkeim *v* schon weiter entwickelt ist; *p* der Pollenschlauch (am 10. Juni, 200mal vergr.). — *C* Längsschnitt eines Knospenkerns am 15. Juni; *kk* Knospenkern, *ee* Endosperm, *p* Pollenschlauch, *v v* zwei Vorkeime aus zwei Corpusculis hervorgegangen (50mal vergr.).

So wie die ersten Endospermzellen entstehen nach den neuen Untersuchungen Strasburger's auch die Mutterzellen der Archegonien (Corpuscula) durch freie Zellbildung im Embryosack, in ihnen unterbleiben aber die Quertheilungen, durch welche jene zu einem vielzelligen Gewebekörper heranwachsen; sie vergrössern sich dagegen stärker und theilen sich nahe an dem Ende, wo sie den Embryosack berühren; es entsteht so eine grosse innere (untere) Zelle, die Centralzelle des Archegoniums, und eine obere kleine, dem Embryosack anliegende, aus welcher der Halstheil des Archegoniums sich bildet [1]); dieser bleibt bei Abies canadensis einfach, einzellig, und verlängert sich beträchtlich, der Umfangszunahme des umgebenden Endosperms entsprechend; gewöhnlich aber theilt sich die ursprüngliche Halszelle in mehrere Zellen, die entweder nur in einer Fläche liegen (Fig. 324 *d*, 325 *d*), oder mehrere über einander liegende Etagen bilden (wie bei Abies excelsa und Pinus Pinaster); von oben gesehen erscheinen die Halszellen als viertheilige oder, wie bei Abies excelsa, als achttheilige Rosette. Die durch die älteren Untersuchungen Hofmeister's bereits constatirte Analogie der Corpuscula mit dem Archegonium der Gefässkryptogamen

1) Eine etwas abweichende Beschreibung der Entstehung des Corpusculums giebt Hofmeister (Vergl. Unters. 129).

wurde neuerdings von Strasburger noch einen Schritt weiter gefördert, insofern dieser Beobachter auch die Bildung einer Canalzelle ermittelte; nach ihm wird der Theil des protoplasmatischen Inhalts der grossen Centralzelle, welcher unmittelbar unter dem Halstheil (den sog. Deckzellen) liegt, durch Theilung von dem übrigen abgesondert, und so, kurz vor der Befruchtung (d. h. vor dem Eintreffen des Pollenschlauchs am Endosperm) eine kleine Zelle erzeugt, die der bei den Gefässkryptogamen mehrfach erwähnten, später verschleimenden Canalzelle offenbar aequivalent ist [1]); bei Abies canadensis und excelsa, sowie bei Pinus Larix ist diese Canalzelle nach Strasburger sehr deutlich, dagegen nur schwach abgegrenzt vom übrigen Inhalt der Centralzelle bei den Cupressineen (Thuja, Juniperus, Callitris). — Wie im Umfang der Centralzelle auch bei den Gefässkryptogamen mit eingesenktem Archegoniumbauch die umgebenden Gewebezellen des Prothalliums sich durch weitere Theilungen zu einer die Centralzelle umgebenden Wandschicht umbilden, so auch bei dem Corpusculum im Endosperm der Coniferen. — Bei den Abietineen ist jedes Archegonium von dem nächstbenachbarten durch mindestens eine, oft durch sehr viele Zellschichten getrennt; die der Cupressineen dagegen berühren einander seitlich (Fig. 325 *cp*);

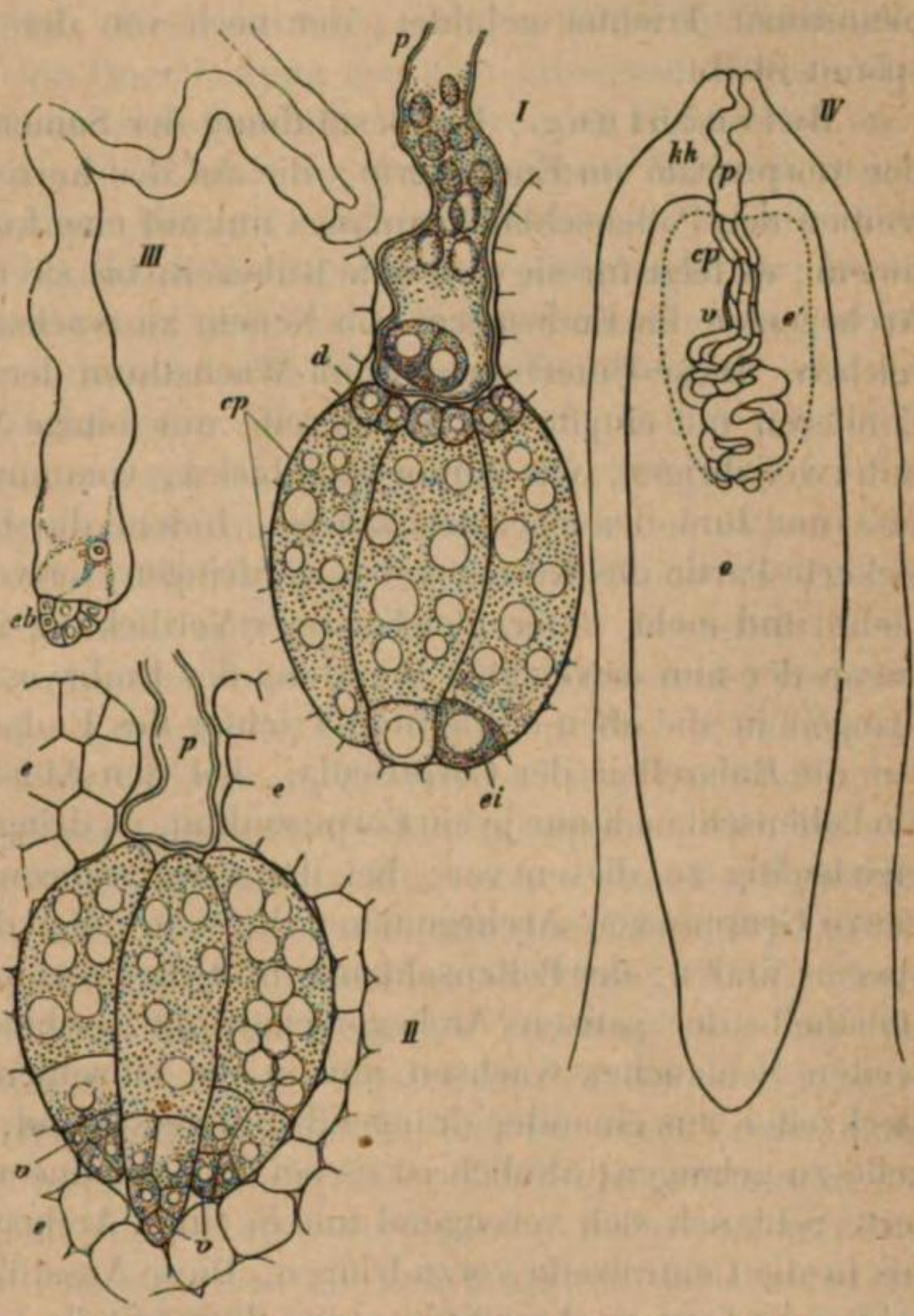


Fig. 325. Juniperus communis (nach Hofmeister). *I* drei Corpuscula dicht neben einander (*cp*), bei zweien derselben ist die (befruchtete) Eizelle *ei* dem unteren Ende eingelagert; *d* Deckzellen, *p* Pollenschlauch (28. Juli, 300mal vergr.). *II* ähnliches Präparat, *e e* das Endosperm, *v v* die Vorkeime. — *III* unteres Ende einer der Längsreihen von Zellen eines Vorkeims mit der Embryoanlage *eb*. — *IV* Längsschnitt des Knospenkerns *kk*; *e* das Endosperm, *e'* aufgelockerte Region des Endosperms; *p* Pollenschlauch, *cp* die Corpuscula, *v* die Vorkeime (Anfang August, 80mal vergr.).

die Corpuscula von Taxus sind kurz, bei denen der Abietineen ist die Centralzelle lang gestreckt, die bei den Cupressineen durch den Druck ihrer Nachbarn sogar kantig wird. — Die Zahl der unter dem Scheitel des Embryosackes im Endosperm entstehenden Archegonien ist sehr verschieden, bei den Abietineen nach Hofmeister

---

1) In Fig. 324 und 325, die aus der 1. Aufl. herübergenommen sind, ist die Canalzelle nicht angedeutet.

und Strasburger 3—5, bei den Cupressineen 5—15 (nach Schacht selbst bis 30), bei Taxus baccata 5—8. — Durch fortdauerndes Wachsthum des umliegenden Endosperms bilden sich trichterartige Einbuchtungen desselben über den Archegonien, die bei manchen Abietineen nur flach, bei Pinus Pinaster, P. strobus u. a. tief und eng sind; hier führt jeder Trichter nur auf einen Archegonienhals hinab; bei den Cupressineen (Callitris, Thuja, Juniperus), wo die Archegonien dicht in einem Haufen liegen, wird dieser von dem Endosperm umwallt und so ein gemeinsamer Trichter gebildet, der noch von der Haut des Embryosackes überspannt bleibt.

Befruchtung. Die Bestäubung der Samenknospen erfolgt vor der Anlage der Corpuscala im Endosperm; die auf der Kernwarze angelangten Pollenkörner treiben den Pollenschlauch anfangs nur auf eine kurze Strecke in das Kerngewebe hinein; es folgt für sie nun eine Ruhezeit, bis sie nach vollendeter Ausbildung der Archegonien im Endosperm von Neuem zu wachsen beginnen, um diese zu erreichen. Diese Unterbrechung im Wachsthum der Pollenschläuche dauert bei den Coniferen mit einjähriger Samenreife nur einige Wochen bis Monate, bei denen mit zweijähriger, wie Juniperus sibirica, communis, Pinus silvestris, P. strobus bis zum Juni des nächsten Jahres. Indem die Pollenschläuche durch eine gelockerte Partie des Kerngewebes vordringen, erweitern sie sich am unteren Ende mehr und mehr unter gleichzeitiger Verdickung ihrer Zellwand, endlich treffen sie an der nun erweichten Wandung des Embryosackes ein, durchbrechen diese, dringen in die oben erwähnten Trichter des Endosperms vor und legen sich fest auf die Halszellen der Corpuscula. Bei den Abietineen und Taxineen befruchtet ein Pollenschlauch nur je ein Corpusculum, es dringen daher einige Pollenschläuche gleichzeitig zu diesen vor; bei den Cupressineen dagegen genügt einer für die ganze Gruppe von Archegonien, die sich unter dem weiten Trichter des Endosperms finden; der Pollenschlauch füllt diesen ganz aus und legt sich breit auf die Halstheile der ganzen Archegoniengruppe; schmale, kurze Ausstülpungen des weiten Schlauches wachsen nur in die einzelnen Archegonienhälse hinein, die Deckzellen aus einander drängend und zerstörend, um endlich bis an die Centralzelle zu gelangen; ähnlich ist es bei den Abietineen und Taxineen, wo der erweiterte Schlauch sich verengend nur in einen Archegoniumhals eintritt, um endlich bis in die Centralzelle vorzudringen. Diese Ausstülpung des dickwandigen Pollenschlauchs lässt an ihrer Spitze eine dünne Stelle (ein Tüpfel) erkennen, die offenbar den Uebertritt der befruchtenden Substanz durch Diffusion erleichtert, was wahrscheinlich noch durch einen von dem höher liegenden Gewebe auf die ausserhalb des Corpusculums liegende Partie des Schlauchs geübten Druck unterstützt wird. — Nach Hofmeister bilden sich in dem Pollenschlauchende zuweilen einige freie Primordialzellen (Fig. 325 *I*), die man geneigt wäre, für rudimentäre Andeutungen von Spermatozoidmutterzellen zu halten (etwa entsprechend denen bei Salvinia); allein Strasburger negirt die Existenz derartiger Bildungen und giebt nur die Gegenwart zahlreicher Stärkekörner im Protoplasma des Pollenschlauchendes zu. — Auch bezüglich der Vorgänge in der Centralzelle des Archegoniums weichen die Angaben beider Beobachter von einander ab. Nach Hofmeister entstehen im Protoplasma derselben zahlreiche Primordialzellen, die er sämmtlich als »Keimbläschen« (Eizellen) betrachtet; jedoch unterscheide sich eines derselben schon vor der Befruchtung durch Grösse und Inhalt, es liege im oberen oder

mittleren Theil der Centralzelle, sinke aber nach der Befruchtung auf den Grund derselben hinab und schmiege sich diesem ein, den unteren Theil der Centralzelle als Embryoanlage erfüllend, während die übrigen »Keimbläschen« zerstört werden. Strasburger betrachtet dagegen den ganzen protoplasmatischen Inhalt der Centralzelle als Eikörper und lässt Hofmeister's zahlreiche Keimbläschen nur als Vacuolen (Protoplasmabläschen) gelten; die Wirkung der Befruchtung mache sich in der Centralzelle zunächst durch Trübung des Protoplasmakörpers und körnige Bildungen in diesem geltend; diese sammeln sich im unteren Theile der Centralzelle, der dann durch eine Quertheilung von dem grösseren übrigen abgesondert wird und die Vorkeimanlage darstellt. Unsere von Hofmeister entlehnten Abbildungen (Fig. 324 *x* und 325 *I ei* die eben erwähnte Vorkeimanlage) lassen sich nach beiden Auffassungen deuten; die von Strasburger schliesst sich aber den Verhältnissen im Archegonium der höchsten Kryptogamen sowohl als denen im Embryosack der Angiospermen, und beide vermittelnd, näher an; meine eigenen Beobachtungen reichen indessen nicht hin, mich für die eine oder die andere Ansicht bestimmt zu entscheiden.

Die weitere Entwickelung der Vorkeimanlage (*x* in Fig. 324 *A* und *ei* in Fig. 325 *I*) wird durch sich kreuzende Längstheilungen eingeleitet, denen bald Quertheilungen folgen, durch welche ein aus gewöhnlich drei Etagen von Zellen gebildeter Körper im Grunde der Centralzelle entsteht; durch eine beträchtliche Streckung der obersten (Taxus, Juniperus) oder der mittleren Zellen des Vorkeims (Abietineen) wird der Grund der Centralzelle durchbrochen (Fig. 324 *B v*), die genannten Zellen verlängern sich zu Schläuchen, die fortwachsend Quertheilungen erfahren (Fig. 325 *IV v*) und in die erweichte Partie des Endosperms, sich hin und her krümmend, eindringen. Bei Taxus bleiben die längs neben einander liegenden Schläuche des Vorkeims verbunden, der seinerseits nur eine kleinzellige Keimanlage am Scheitel erzeugt (Fig. 324 *B, C*), während bei Abietineen (Abies, Pinus) und Cupressineen (Thuja, Juniperus) die Schläuche des Vorkeims sich von einander trennen, gesondert fortwachsen und jeder für sich am Scheitel eine Embryoanlage bilden (Fig. 325 *IV v, III*)[1]. Demnach können hier aus einer Eizelle mehrere Embryonen hervorgehen, deren Zahl innerhalb eines Endosperms noch dadurch gesteigert wird, dass gleichzeitig mehrere Archegonien befruchtet werden; die Polyembryonie, die bei den Angiospermen nur selten auftritt, ist also bei den Coniferen (überhaupt den Gymnospermen) typisch; doch nur der Anlage nach, denn von den Embryoanlagen entwickelt sich gewöhnlich nur eine zu einem kräftigen Keim, der schon oben beschrieben wurde. Während seiner Ausbildung wächst auch das Endosperm noch kräftig fort, seine Zellen erfüllen sich mit Reservenahrung (Fett und Eiweissstoffe), der es umgebende Embryosack wächst mit und verdrängt endlich das Gewebe des Knospenkerns, während gleichzeitig das Gewebe des Integuments zur Samenschale erhärtet; bei Salisburya bildet aber eine äussere mächtige Gewebeschicht desselben die pulpöse Umhüllung, durch welche der Same einer Pflaume (drupa) ähnlich wird. Die Vorkeimschläuche verschwinden bei diesen Vorgängen gewöhnlich, sollen aber nach Schacht bei Larix erhalten bleiben.

---

1) Vergl. übrigens noch Schacht: Lehrbuch d. Anat. u. Phys. II, 402.

Während der Samenreife erfahren auch die Träger der Samenknospe und die Carpelle weiteres Wachsthum und Consistenzveränderungen: bei Taxus umwächst ein später roth und pulpös werdender Samenmantel (arillus) den reifenden Samen (Fig. 318, *m*), bei Podocarpus wird der die Schüppchen und Samen tragende schon vorher angeschwollene Theil der Blüthenaxe pulpös, bei Juniperus und Sabina sind es die Carpelle, welche sich zur blauen Wachholderbeere ausbilden, die die Samen einhüllt; bei den meisten anderen Cupressineen wachsen die Carpelle, seitlich zusammenschliessend heran und verholzen, dasselbe geschieht bei den »Abietineen ohne Deckschuppe« (den Cuninghamieen s. oben), während es bei Pinus, Abies, Cedrus, Larix die Placentarschuppen sind, welche nach der Befruchtung mächtig heranwachsend die wahren Carpelle (Deckschuppen) überwachsen und verholzend den reifen Zapfen bilden. In allen diesen Fällen (mit Ausnahme von Podocarpus, Salisburya und Taxus) wird der reifende Same durch die Carpelle oder Placentarschuppen fest und eng eingeschlossen, er reift im Inneren der Frucht, deren Theile sich erst nach vollendeter Reife wieder aus einander schlagen oder abfallen (wie bei Abies pectinata), um die Aussaat der Samen zu vermitteln.

So lange über die Natur der weiblichen Blüthe mancher Gattungen noch Zweifel bestehen, kann auch die systematische Gliederung der Coniferen nur als vorläufig gelten; mit Endlicher (Synopsis coniferarum. Sangalli 1847) unterscheiden wir folgende Familien:

Fam. 1. Cupressineen: Blätter, auch die der Blüthe, opponirt oder in mehrgliedrigen Quirlen (bei der Abth. e einzeln), Blüthen monöcisch oder diöcisch; Staubblätter vorn schildförmig, Pollensäcke zu (zwei) drei oder mehr am Schildchen; die weibliche Blüthe besteht aus alternirenden Quirlen von Carpellen, welche an ihrer Basis oder auf ihrer Innenfläche ein, zwei oder viele aufrechte Samen tragen (bei Juniperus communis alterniren die Samenknospen an der Blüthenaxe mit den drei Carpellen). Embryo mit 2, selten 3 oder 9 Cotyledonen.

a) Juniperinae: Frucht beerenartig (Juniperus, Sabina).
b) Actinostrobeae: Carpelle klappig zusammengelegt, später als 4- oder 6strahliger Stern aus einander geschlagen (Widdringtonia Frenela, Actinostrobus Callitris, Libocedrus).
c) Thujopsideae: Carpelle einander theilweise deckend (Biota, Thuja, Thujopsis).
d) Cupressineae verae; Carpelle vorn schildförmig polygonal (Cupressus, Chamaecyparis).
e) Taxodineae: Carpelle schildförmig oder deckend; Blätter alternirend (Taxodium, Glyptostrobus, Cryptomeria).

Fam. 2. Abietineen: Blätter meist lang nadelförmig, spiralig gestellt, einzeln oder an besonderen Kurztrieben, zu 2, 3 oder in Rosetten. — Blüthen monöcisch, selten diöcisch. — Staubblätter zahlreich, mit 2 oder mehr langen Pollensäcken. — Die weibliche Blüthe besteht aus zahlreichen schraubig gestellten, schuppenartigen Samenträgern, die entweder selbst Carpelle sind oder aus kleinen Carpellen hervorwachsen und verholzen. — Samenknospen mit der Micropyle der Basis des Trägers zugekehrt. — Embryo mit 2 bis 15 Cotyledonen.

a) Abietineae verae: Samen zu je zwei auf einer schuppenförmigen Placenta, die aus einem kleinen offenen Fruchtblatt entspringt (Pinus, Tsuga, Abies, Larix, Cedrus).
b) Araucarieae: Same einzeln auf dem Carpell, von diesem eingehüllt (Araucaria).
c) Cunighamieae: Samen zu ein bis vielen auf einem Carpell (Dammara, Cuninghamia, Arthrotaxis, Sequoia, Sciadopitys).

Fam. 3. Podocarpeen: Blätter nadelförmig oder breiter, schraubig gestellt. — Blüthen diöcisch oder monöcisch. — Staubblätter kurz, mit zwei rundlichen Pollensäcken. — Die weibliche Blüthe besteht aus einer oben anschwellenden Axe mit kleinen Schuppenblättern, aus deren Axeln (?) die Samenknospen entspringen. — Embryo mit 2 Cotyledonen:

Podocarpus (Dacrydium, Microcachrys).

Fam. 4. Taxineen: Blätter schraubig gestellt, nadelförmig, öfter verbreitert oder sehr breit; Phylloclädus ohne Laubblätter, diese durch blattähnliche Zweige ersetzt. — Blüthen immer diöcisch. — Staubblätter verschieden geformt, 2, 3, 4 bis 8 hängende Pollensäcke tragend. — Weibliche Blüthe aus einer nackten oder mit kleinen Blättchen besetzten Axe, welche die aufrechten Samenknospen terminal oder seitlich trägt, bestehend. — Der reife Same von einem fleischigen Arillus umwachsen, oder mit fleischiger Aussenschicht der Samenschale. — Embryo mit 2 Cotyledonen:

Phyllocladus, Salisburya, Cephalotaxus, Torreya, Taxus.

C. Die Gnetaceen.

Diese Abtheilung umfasst drei Gattungen von auffallend verschiedenem Habitus: die Ephedrae sind Sträucher ohne Laubblätter, mit dünnen, langen, cylindrischen, grünrindigen Zweigen, an deren Gliederungen je zwei opponirte, winzig kleine Blättchen sitzen, die zu einer zweizähnigen Scheide verwachsen, und aus deren Axeln die Seitenzweige entspringen; bei Gnetum sind die Blätter ebenfalls opponirt an den gegliederten Axen, aber gross, gestielt, mit breiter, lanzettlicher Lamina und fiederiger Nervatur. Die auch sonst sehr merkwürdige Welwitschia mirabilis endlich besitzt überhaupt nur zwei Laubblätter (wahrscheinlich die Cotyledonen) von ungeheurer Grösse; sie sind im Alter zerschlitzt und auf dem Boden hingestreckt: der Stamm bleibt kurz, ragt nur wenig aus der Erde, ist oben breit mit einer Furche über den Scheitel und geht rübenartig unten in die Pfahlwurzel über. (Weiteres über diese sonderbare Pflanze siehe in Flora 1863. p. 459.)

Die Blüthen der Gnetaceen sind eingeschlechtlich in diöcischen (Ephedra) oder monöcischen Inflorescenzen; diese haben eine scharf umgrenzte Form und entspringen bei Ephedra und Gnetum aus den opponirten Blattaxeln. Die männliche Blüthe dieser Gattungen besteht aus einem zweitheiligen kleinen Perigon, in dessen Mitte ein stielartiger Träger hervorragt, der bei Gnetum oben zweitheilig ist und zwei zweifächerige Antheren, bei Ephedra deren eine grössere Zahl in ein Köpfchen zusammengedrängt trägt. Auch die weibliche Blüthe hat (nach Eichler, Flora 1863. p. 463, 531) bei Gnetum, wie bei Ephedra ein Perigon, bei jener flaschenförmig, bei dieser dreitheilig; es umhüllt eine Samenknospe von centraler Stellung, die bei Ephedra ein, bei Gnetum zwei Integumente besitzt, deren inneres griffelartig verlängert ist. Die genauere Morphologie dieser Blüthen ist noch zweifelhaft. Das Endosperm von Ephedra soll nach Schacht nur ein Corpusculum erzeugen und die Theilungen des Inhalts des länglichen Pollenkerns sich ähnlich wie bei den Abietineen verhalten. — Bei Gnetum besteht die aus der Laubblattaxel entspringende Inflorescenz aus einer gegliederten Axe mit verticillirten Blättern, in deren Axeln die Blüthen, männliche und weibliche, angehäuft sind. — Die Inflorescenzen von Welwitschia mirabilis sind dichotomisch verzweigte Cymen von fast einem Fuss Höhe; sie entstehen oberhalb der Insertion der beiden mächtigen Blätter im Umkreis des breiten Stammscheitels. Die Zweige der Inflore-

scenzen sind stielrund, gegliedert, entspringen aus den Axeln der Hochblätter und tragen aufrechte, länglich cylindrische Zapfen; diese sind mit 70—90 breit eirunden, vierreihig dicht über einander stehenden Schuppenblättern besetzt, in deren Axen die einzelnen Blüthen sitzen, männliche und weibliche auf verschiedene Zapfen vertheilt. Die männlichen Blüthen sind scheinbar hermaphrodit, besitzen ein Perigon von zwei Paar decussirten Blättchen; die unteren sind ganz frei, sichelförmig gekrümmt, spitz, die oberen breit spatelförmig und an der Basis in eine zusammengedrückte Röhre verwachsen. Innerhalb dieser Röhre finden sich sechs am Grunde monadelphisch verwachsene Staubgefässe, mit cylindrischen Trägern und endständigen kugeligen, dreifächerigen Antheren, die über den Scheitel mit einer dreischenkeligen Spalte aufspringen; die Pollenkörner sind einfach (?) und elliptisch. Das Centrum der Blüthe nimmt eine einzige, aufrechte, orthotrope (atrope), mit breiter Basis sitzende Samenknospe ein, ohne weitere Umhüllung als ein einfaches Integument, das in eine griffelähnliche Röhre mit scheibenförmig ausgebreitetem Rand ausgezogen ist; dem Knospenkern fehlt jedoch der Embryosack, er ist steril. — Bei den weiblichen Blüthen ist das Perigon schlauchförmig, stark zusammengedrückt, etwas geflügelt und ganz ungetheilt; jede Andeutung männlicher Organe fehlt; die Samenknospe (hier natürlich mit Embryosack) ist gänzlich vom Perigon umschlossen und von derselben äusseren Form wie die in der männlichen Blüthe, nur mit dem Unterschied, dass die ausgezogene Spitze des Integuments bloss einfach geschlitzt, nicht aber tellerartig ausgebreitet ist. — Zur Reifezeit wird der Zapfen gegen zwei Zoll lang und scharlachroth; die Schuppen bleiben stehen, das Perigon vergrössert sich beträchtlich und wird breit geflügelt, seine Höhlung ist oben in einen feinen Canal verengert, durch den die Spitze des Integuments hindurchgeht. Der Same von derselben Form wie die unbefruchtete Samenknospe enthält reichlich Endosperm, in welchem der dicotyle Embryo axil liegt; er ist an seinem Wurzelende dick und hier an dem sehr langen, schraubig gewundenen Embryoträger befestigt. — Im Embryosack findet bereits vor der Befruchtung Endospermbildung statt, es werden Corpuscula gebildet, die aus dem Embryosack zu 20—60 herauswachsen und in canalartige Lücken des Knospenkerns vordringen; dann werden sie von den ihnen entgegenwachsenden Pollenschläuchen befruchtet, worauf sich im unteren Theil der Corpuscula die Vorkeime bilden, deren Embryoträger bis drei Zoll lang werden (gewunden); bei 2—8 befruchteten Corpusculis kommt doch nur ein Embryo zur Ausbildung (Flora l. c.).

Anhang. Ueber die Gewebebildung der Gymnospermen.

Aus dem reichen, aber noch nicht gesichteten Material will ich hier nur Einzelnes, was zur Charakteristik dieser Abtheilung beiträgt, hervorheben.

Die Fibrovasalstränge[1] verhalten sich im Allgemeinen ähnlich wie die der Dico-

---

1) Mohl: Bau des Cycadeenstammes (Verm. Schr. p. 195). — Kraus: Bau der Cyc.-Fiedern (Jahrb. f. w. Bot. IV, p. 329). — Geyler: Ueber Gefässbündelverlauf bei Coniferen (ibid. VI, p. 68). — Thomas: Vergl. Anat. des Conif.-Blattes (ibid. IV, p. 43). — Mohl: Ueber die grossen getüpfelten Röhren von Ephedra (Verm. Schr. 269). — Hooker über Welwitschia (übers. in Flora 1863, p. 474). — Dippel: Histologie der Coniferen (Bot. Zeitg. 1862 und 1863). — Rossmann: Bau des Holzes (Frankfurt a. M. 1865).

tylen; es ist ein System gemeinsamer Stränge vorhanden, deren absteigende Blattspuren im Stamm sich in einen Kreis ordnen, wo durch Interfascicularcambium ein geschlossener Cambiumring entsteht, der nun das dauernde Dickenwachsthum vermittelt; der aufsteigende Schenkel jeder Blattspur, der in's Blatt selbst ausbiegt, nimmt bei den Cycadeen mehr oder minder den Charakter eines geschlossenen Stranges an, während er im Blatt vieler Coniferen wenigstens das Ansehen eines offenen Stranges behält. — Ausser den Blattspuren werden im Stamm der Coniferen und Ephedra keine (stammeigenen) Stränge erzeugt, bei den Cycadeen aber und bei Welwitschia treten im älteren Stamm Stränge auf, die allerdings nur Abzweigungen der Blattspurstränge sind, sich aber in hohem Grade unabhängig von diesen weiter entwickeln; so kommen bei manchen Cycadeen im Markgewebe dünne, isolirte Stränge vor, in der Rinde aber entwickelt sich bei manchen ein System dicker Strangzweige, die im Alter sogar einen oder mehr scheinbare Holzringe in der Rinde bilden können. Nach der unklaren Schilderung Hooker's finden sich in der Rinde von Welwitschia Stränge, die einer den ganzen Stamm umhüllenden Meristemschicht ihre Entstehung verdanken. — Die Coniferen, wie erwähnt, besitzen bloss gemeinsame Stränge, deren Blattspurstränge durch eine Anzahl Internodien hinabsteigen und sich dann einseitswendig oder auch, indem sie sich in zwei Schenkel spalten, nach beiden Seiten hin an ältere, tiefere Blattspurstränge anlegen. — Die Blätter erhalten bei den Coniferen, wo sie schmal sind, nur einen Fibrovasalstrang aus dem Stamm, der sich dann gewöhnlich in dem Blatt in zwei neben einander hinlaufende Hälften spaltet (p. 86), sind die Blätter breiter, so treten zwei (Salisburya, Ephedra) oder selbst drei Stränge ein; bildet das Blatt eine flache, breite Lamina, wie bei Salisburya, Dammara, so verzweigen sich die Stränge in dieser, ohne aber netzartige Anastomosen zu bilden; bei Salisburya sind sie hier wiederholt dichotomisch verzweigt. Diese Stränge bilden bei den Coniferen in der Lamina meist keine hervortretenden Nerven, sie verlaufen vielmehr mitten im Blattgewebe. In die mächtigen beiden Laubblätter von Welwitschia treten zahlreiche Bündel ein, deren parallele Verzweigungen in der mittleren Gewebeschicht verlaufen. Auch in die grossen gefiederten Blätter der Cycadeen treten mehrere Stränge ein, die innerhalb der Stammrinde fast horizontal bogig verlaufen und im Blattstiel, wenn dieser dick ist, sich in zahlreiche starke Bündel spalten, die auf dem Querschnitt zierlich angeordnet sind (bei Cycas revoluta z. B. in Form eines umgekehrten Ω); sie verlaufen parallel in der Spindel des gefiederten Blattes und geben Zweige in die Pinnen ab, wo sie entweder in der mittleren Gewebeschicht parallel (Dioon) oder dichotomirend (Encephalartos) verlaufen, bei Cycas aber einen unten vorspringenden Mittelnerven bilden. — Der Verlauf der Stränge im Blatt zeigt demnach entschiedene Aehnlichkeit mit dem vieler Farne.

Der Holzkörper des Stammes entsteht aus den absteigenden, anfangs völlig isolirten Blattspuren, die aber bald durch Cambiumüberbrückungen der Markverbindungen zu einem geschlossenen Ring (Cylindermantel) verschmelzen. Der primäre Xylemtheil, die sogen. Markscheide, welche aus den Xylembündeln der einzelnen Blattspuren besteht, enthält bei allen Gymnospermen, so wie bei den Dicotylen, lange und enge Gefässe mit ringförmigen oder spiraligen Verdickungsbändern, weiter nach aussen treten netzförmig verdickte oder leiterförmige Gefässe auf. Das secundäre, vom Cambiumring nach dem Aufhören des Längenwuchses erzeugte Holz besteht bei den Cycadeen und Coniferen aus langen, prosenchymatisch in einander geschobenen Tracheïden (vergleiche p. 96) mit wenigen gehöften, grossen Tüpfeln, die wenigstens im späteren Holz meist kreisrund sind; zwischen diesen Tracheïden (p. 26) und den Spiralgefässen der Markscheide finden sich alle möglichen Uebergangsformen. Das secundäre Holz der Cycadeen und Coniferen unterscheidet sich von dem der Dicotylen auffallend dadurch, das es nur aus dieser einen prosenchymatischen [1]) Zellform zusammengesetzt ist, dass ihm die weiten getüpfelten, kurzgliedrigen Gefässe fehlen, welche die dichte, engzellige Holzmasse der Dicotylen durchsetzen. In jüngeren Cycadeenstämmen haben die

1) Holzparenchym wird nicht oder in geringer Menge gebildet.

Tracheïden mit breiten gehöften Tüpfeln, also mit mehr oder minder leiterförmiger Wand keine geringe Aehnlichkeit mit den langen prosenchymatischen Gefässzellen der Gefässkryptogamen, und diese Aehnlichkeit erstreckt sich selbst auf die Tracheïden der Coniferen, insofern diese entschieden prosenchymatisch sind, wenn auch die geringere Zahl und runde Form der gehöften Tüpfel schon weiter von jenen abweicht (vergl. p. 26—28). Gewöhnlich sind die gehöften Tüpfel der Coniferen nur auf der den Markstrahlen zugekehrten Wandfläche entwickelt, in einer oder zwei Reihen, bei Araucaria auch in mehreren und hier dicht gedrängt. — Wie die Gnetaceen sich in ihrem Blüthenbau und Habitus den Dicotylen annähern, so auch im Bau des secundären Holzes; bei Ephedra finden sich in diesem neben den gewöhnlichen Tracheïden im inneren Theil der Holzringe weite Gefässröhren, deren Glieder aber durch schiefe Querwände getrennt, also noch prosenchymatisch und mit mehreren rundlichen Löchern durchbrochen sind; ihre Seitenwände zeigen gehöfte Tüpfel, wie die Tracheïden; sie zeigen schlagend, dass die echten Gefässe im secundären Holze der Dicotylen mit den aus prosenchymatischen Gliedern bestehenden Gefässen der Gefässkryptogamen durch Uebergänge verbunden sind (p. 97). — Dem Holz der Welwitschia sollen die Tracheïden mit doppelt gehöften Tüpfeln ganz fehlen, dafür soll es dickwandige »poröse Gefässe« führen.

Die Xylemstrahlen des secundären Holzkörpers sind bei den Coniferen sehr schmal, oft nur eine Zelle breit; ihre Zellen sind stark verholzt und mit geschlossenen Tüpfeln den benachbarten Tracheïden angelagert. Bei den Cycadeen sind die Xylemstrahlen breiter, und ihr Gewebe gleicht mehr dem Parenchym des Markes und der Rinde; vermöge ihrer Zahl und Breite erscheint der ganze Holzkörper locker, seine parenchymatischen Elemente auf dem Tangentialschnitt stark hin und her gebogen. Der Phloëmtheil der Fibrovasalmassen der Gymnospermen ist dem der Dicotylen ähnlich; er ist meist aus echten, starkverdickten Bastfasern, Cambiform, Gitterzellen und parenchymatischen Elementen zusammengesetzt, die bei den Coniferen nicht selten in wechsellagernden Schichten gebildet werden. Im Allgemeinen herrscht der Weichbast vor.

Das Grundgewebe im Stamm der Gymnospermen wird durch den Holzring in Mark und in primäre Rinde geschieden. Beide sind bei den Cycadeen sehr mächtig entwickelt, zumal das Mark, und bestehen aus echtem Parenchym, während der Holzkörper an Masse sehr zurücktritt. Auch bei Welwitschia scheinen die parenchymatischen Gewebe vorzuwiegen, ihre überwiegende Masse dürfte aber aus dem erwähnten Meristemmantel des Stammes entstehen. Bei dieser so merkwürdigen Pflanze findet sich in allen Organen eine grosse Zahl der sogen. Spicularzellen zerstreut; sie sind spindelförmig oder verzweigt, sehr stark verdickt, in ihrer Zellhaut sind zahlreiche schön ausgebildete Krystalle dicht neben einander eingebettet.

Das parenchymatische Grundgewebe der Coniferen tritt mit zunehmendem Alter des Stammes (und der Wurzel) sehr zurück; mit Ausnahme des hier dünnen Markes besteht der Stamm schliesslich ganz aus den Producten des Cambiumringes, da die primäre Rinde, später sogar die äusseren, immer nachwachsenden Schichten der secundären Rinde zur Borkebildung verbraucht werden. Bei den Cycadeen, deren Dickenwachsthum unbedeutend ist, tritt auch die Korkbildung sehr zurück, bei Welwitschia scheint sie (Flora 1863, p. 475) ganz zu fehlen (?).

Saftführende Intercellulargänge sind bei den Gymnospermen sehr verbreitet; ihr Bau ist im Allgemeinen der auf p. 73 und p. 112 erläuterte. Bei den Cycadeen durchziehen sie alle Organe in grosser Zahl und enthalten Gummi, welches auf Querschnitten in dicken zähen Tropfen ausquillt; bei den Coniferen dagegen enthalten sie Terpentinöl und Harz; sie finden sich hier im Mark des Stammes, im ganzen Holzkörper und in der primären und secundären Rinde, sowie auch in den Blättern (p. 86) verbreitet, immer der Längsrichtung der Organe folgend, gleich den Gummigängen der Cycadeen; bei vielen Coniferen mit kurzen Blättern finden sich in diesen aber auch rundliche Harzdrüsen (Callitris, Thuja, Cupressus, nach Thomas); bei Taxus fehlen die Harzgänge gänzlich.

Die Laubblätter der Cycadeen und Coniferen sind mit einer meist stark cuticularisirten derben Epidermis überzogen, in der sich zahlreiche Spaltöffnungen mit je zwei Schliesszellen finden. Bei den ersteren sind sie mehr oder weniger tief eingesenkt, nur auf der Unterseite der Lamina vorhanden und hier entweder ordnungslos zerstreut oder reihenweise zwischen den Nerven angeordnet (Kraus). — Die Schliesszellen liegen auch bei den Coniferenblättern nach Hildebrandt (Bot. Zeitg. 1869, p. 149) immer in die Epidermis eingesenkt, es ist somit immer ein Vorhof der Spaltöffnung vorhanden (vergl. p. 85). Die Spaltöffnungen sind bei den Coniferen entweder auf beiden oder nur auf einer Seite des Blattes entwickelt; ist dieses breit (Dammara, Salisburya) so sind sie ordnungslos zerstreut, sind die Blätter nadelförmig, so liegen sie meist in Längsreihen, auch auf den grossen Blättern der Welwitschia sind sie reihenweise geordnet. — Ihre derbe Beschaffenheit verdanken die Cycadeen- und Coniferenblätter einer oft mächtig entwickelten subepidermalen Hautschicht (p. 86), die aus stark verdickten, häufig langen, faserartigen, der Oberfläche parallel liegenden Zellen besteht (Hypoderm, Kraus), im Blatt von Welwitschia besteht dieses Hypoderma aus lockerem, saftigem, von Faserbündeln durchzogenem Gewebe (Flora 1863, p. 490), welches durch eine Masse von Spicularzellen Festigkeit gewinnt. — Das Chlorophyllgewebe der Blätter liegt unter den subepidermalen (hypodermen) Schichten und ist bei den Cycadeen- und breiteren Coniferenblättern auf der Oberseite als sogen. Pallisadengewebe entwickelt, d. h. seine Zelten sind senkrecht zur Blattfläche verlängert und dicht gedrängt; bei den Gattungen Pinus, Larix, Cedrus zeigen die chlorophyllhaltigen Zellen die schon p. 68 erwähnten Einfaltungen der Haut. — Die mittlere Schicht des Blattgewebes, in welcher auch die Fibrovasalstränge verlaufen, ist bei den Gymnospermen gewöhnlich eigenthümlich ausgebildet; bei den Cycadeen und Podocarpeen besteht sie aus quer zur Blattaxe und zu den Strängen gestreckten, den Blattflächen parallelen Zellen, die grosse Intercellularräume übrig lassen (Querparenchym, Thomas); in den Nadeln der Abietineen wird der gespaltene Fibrovasalstrang von einem farblosen Gewebe umhüllt, welches gegen das umgebende Chlorophyllgewebe (Fig. 78 *gb* p. 86) scharf abgegrenzt ist. Es ist parenchymatisch und durch die zahlreichen eigenthümlichen tüpfelähnlichen Bildungen, die übrigens auch an den gefalteten Wänden des Chlorophyllgewebes vorkommen, ausgezeichnet. Diese in Fig. 326 mit *t* bezeichneten Gewebe werden von den Schriftstellern einfach als Tüpfel bezeichnet; sie sind bei flüchtiger Betrachtung den gehöften Tüpfeln allerdings ähnlich; ihre Entwickelung ist unbekannt, aber die fertigen Zustände scheinen eher darauf hinzuweisen, dass hier die einfache Zellhautlamelle zwischen zwei benachbarten Zellen sich stellenweise in zwei Lamellen spaltet, und dass die getrennten Lamellen dann stärker in die Fläche wachsen und sich so nach innen vorwölben, indem sie einen linsenförmigen Raum einschliessen; gewöhnlich zeigt die vorgewölbte Stelle ein oder zwei einfache kleine Tüpfel, vielleicht sind es wirkliche Löcher (*t'* Fig. 326).

Fig. 326. Pinus Pinaster; zwei Zellen des farblosen Parenchyms in der Umgebung des Fibrovasalstranges des Blattes; bei *tt* die tüpfelähnlichen Bildungen im Durchschnitt, bei *t'* von der Fläche aus gesehen.

Die Angiospermen [1]).

1) Die Mono- und Dicotylen unterscheiden sich von den Gymnospermen darin, dass ihre Samenknospen im Inneren eines Gehäuses, des Fruchtknotens, entstehen,

1) Von *ἀγγεῖον*, Behälter (Fruchtknoten) und *σπέρμα*, der Same.

das Endosperm im Embryosack erst nach der Befruchtung angelegt wird, dass das Pollenkorn ohne vorhergehende Zellbildungen den Pollenschlauch als Auswuchs seiner inneren Haut hervortreibt; Merkmale, auf deren weitgreifende Beziehungen schon in der allgemeinen Einleitung zu den Phanerogamen hingewiesen wurde. Zugleich treten aber auch im ganzen Aufbau dieser Pflanzen Eigenheiten hervor, welche sie von den anderen Gefässpflanzen vielfach unterscheiden, und dies gilt besonders von der Blüthen- und Fruchtbildung, in der die sonst üblichen morphologischen Verhältnisse so eigenthümliche Combinationen und Abänderungen erfahren, dass eine ausführlichere Darstellung derselben der speciellen Charakteristik der beiden Classen vorausgehen muss.

2) Die Blüthe im Ganzen[1]). Die Angiospermenblüthe ist nur selten in dem Sinne terminal, dass schon der aus der Keimaxe sich entwickelnde Hauptstamm mit einer Blüthe abschliesst, die Pflanze also einaxig ist; in diesem Falle pflegt dann eine sympodiale (cymöse) Inflorescenz sich zu entwickeln, indem unterhalb der ersten Blüthe neue Sprosse mit Endblüthen hervortreten; häufiger sind es aber erst Sprosse der zweiten, dritten oder höherer Generation, die mit einer Blüthe endigen, so dass die Pflanze in dieser Beziehung als zwei-, drei- oder mehraxige bezeichnet werden kann.

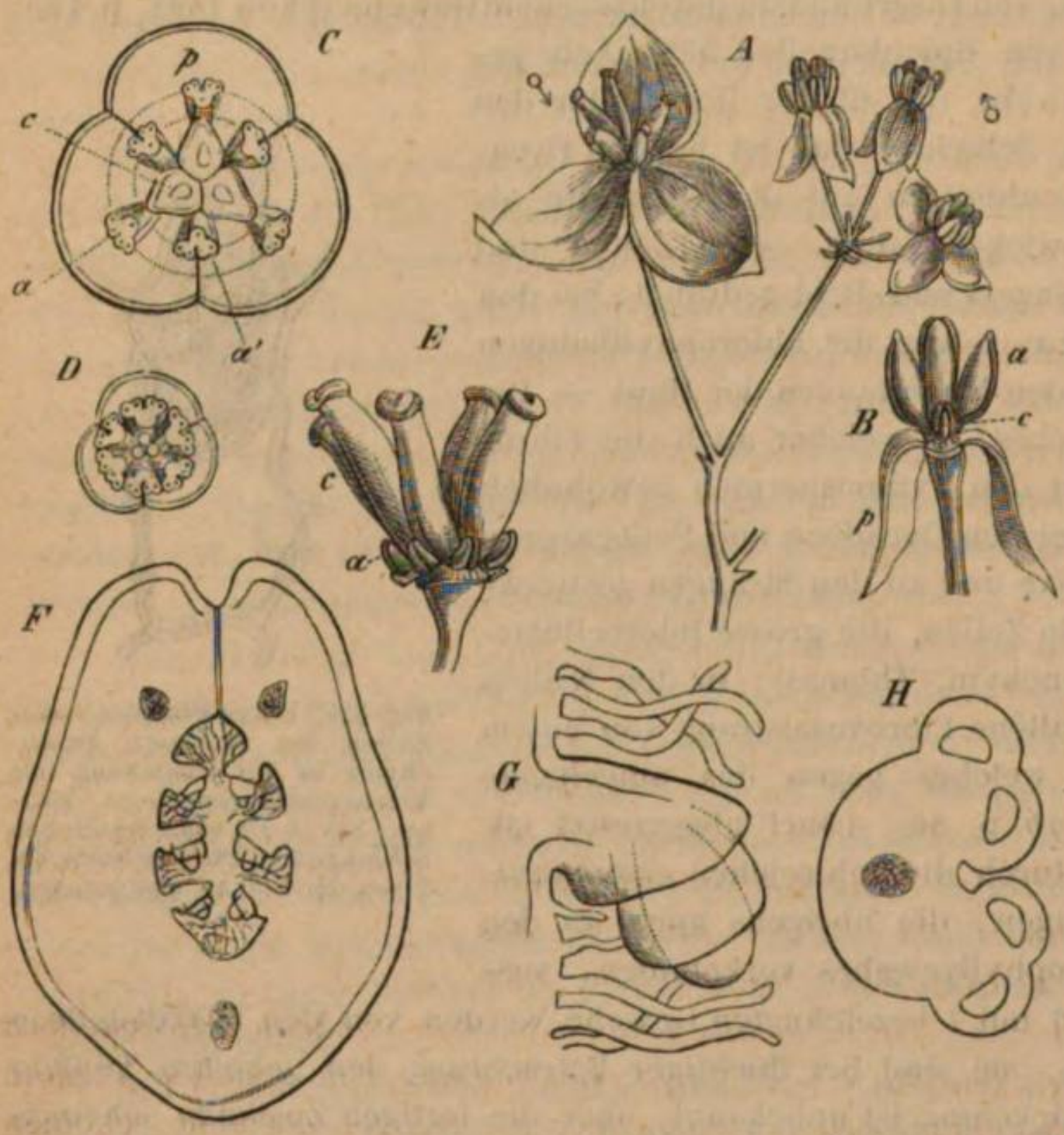


Fig. 327. Akebia quinata: *A* ein Theil der Inflorescenz, ♀ weibliche, ♂ männliche Blüthen; *B* längs durchschnittene männliche Blüthe, *c* deren sterile Carpelle; *C* Querschnitt einer weiblichen Blüthe vergrössert, *D* der männlichen Blüthe; *E* das Gynaeceum der weiblichen Blüthe mit den kleinen Staubgefässen *a*; *F* ein Fruchtknoten quer durchschnitten; *G* eine Samenknospe, *H* Querschnitt einer Anthere. — *a* äussere, *a'* innere Staubgefässe, *c* Carpelle, *p* Perigon.

Während bei den Gymnospermen die Blüthen typisch getrennten Geschlechts (diclinisch) sind, herrscht bei den Angiospermen entschieden der Hermaphroditismus vor, obgleich auch monöcische und diöcische Arten, Gattungen und Familien nicht gerade selten sind. Die männlichen Blüthen sind von den weiblichen zuweilen wesentlich verschieden gebaut (Copuliferen, Cannabineen), meist aber kommt die Diclinie nur durch theilweisen oder vollständigen Abortus des Androeceums der einen, des Gynaeceums der anderen Blüthen zu Stande, die übrigens nach demselben Typus gebaut sind (vergl. Fig. 327 *A*); in solchen Fällen kommt es denn auch vor, dass neben

1) Die wichtigste und umfassendste Bearbeitung der Angiospermenblüthe ist Payer's Traité d'organogénie de la fleur (Paris 1857) mit 154 prachtvollen Kupfertafeln und vortrefflichem Text.

den männlichen und weiblichen Blüthen auch noch hermaphroditische sich ausbilden (Polygamen z. B. Fraxinus excelsior, Saponaria ocymoides, Acer u. a.). Aber selbst in den meisten Fällen, wo männliche und weibliche Organe in den hermaphroditischen Blüthen vollkommen ausgebildet und functionsfähig sind, findet die Befruchtung doch durch Uebertragung des Pollens der einen Blüthe auf das Gynaeceum anderer Blüthen oder selbst anderer Pflanzen derselben Art statt, weil entweder die Bestäubung innerhalb derselben Blüthe durch die Einrichtung derselben unmöglich ist (Dichogamen), oder weil der Pollen nur auf Samenknospen einer anderen Blüthe befruchtend einwirkt (Orchideen, Corydalis u. a.); Verhältnisse, auf die wir im III. Buch bei der Physiologie der Sexualität ausführlicher eingehen werden.

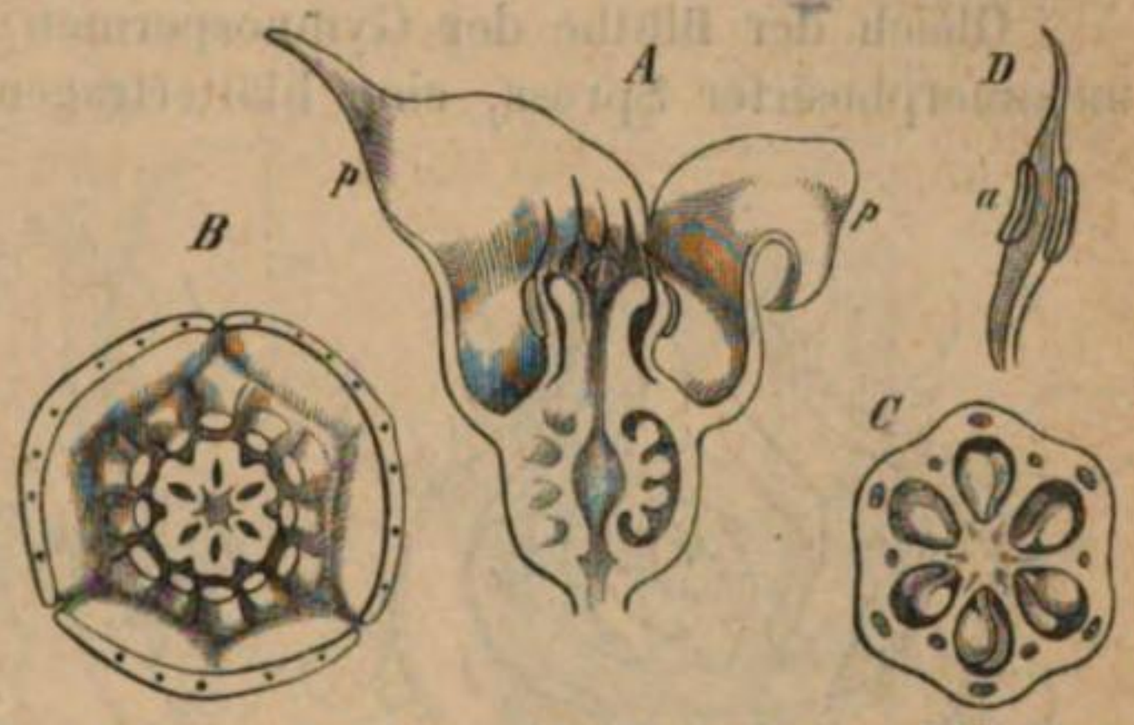


Fig. 328. Asarum canadense: *A* die Blüthe längs durchschnitten, *p* das Perigon; *B* Querschnitt der Blüthe über dem Fruchtknoten, *C* Querschnitt des sechstheiligen Fruchtknotens; *D* ein Staubgefäss mit den seitlichen Antherenhälften *a*.

Bei den Gymnospermen fanden wir die Blüthenaxe meist so verlängert, dass die Geschlechtsorgane, zumal wenn sie zahlreich sind, deutlich über einander in alternirenden Quirlen oder aufsteigenden Schraubenlinien angeordnet erscheinen; bei den Angiospermen ist dagegen die Blüthenaxe, soweit sie die Hüllen und die Geschlechtsorgane trägt, so verkürzt, dass der Raum für die Insertion der verschiedenen Blattgebilde durch eine entsprechende Verbreiterung (Umfangszunahme) des Blüthenbodens (torus) gewonnen werden muss; dieser schwillt schon vor und während der Anlage der Blüthenphyllome keulig an, wird nicht selten tellerartig flach und häufig sogar becherförmig ausgehöhlt, derart, dass der Scheitel der Blüthenaxe den tiefsten Punkt der Höhlung einnimmt (vergl. p. 199), während der so gebildete Becher die Carpelle umschliesst (perigynische Blüthen), oder selbst an der Bildung des in diesem Falle unterständigen Fruchtknotens sich betheiligt (vergl. Fig. 328). Für die äusserliche Betrachtung macht sich dieses Verhalten besonders dadurch geltend, dass die einzelnen Blüthentheile gewöhnlich nicht sowohl über einander, als vielmehr in concentrischen Kreisen oder in kaum aufsteigenden Schraubenlinien (Spiralen) angeordnet erscheinen, weshalb gerade hier die Verdeutlichung der Stellungsverhältnisse durch Diagramme in dem p. 165 angegebenen Sinne als die nächstliegende erscheint. — Diese Verkürzung des Blüthenbodens ist offenbar auch die nächste Ursache der zahlreichen Verwachsungen und Verschiebungen, welche nirgends so häufig wie in der Angiospermenblüthe angetroffen werden, und da die geringe Längenentwickelung der Blüthenaxe selbst auf einem frühen Erlöschen ihres Spitzenwachsthums beruht, so kann unter Mitwirkung intercalar auftretender Wachsthumszonen sogar die acropetale (centripetale) Entstehungsfolge der Blattgebilde der Blüthe gestört werden [1]), obwohl selbst in diesen Fällen die Störung

1) Die von Hofmeister (allgem. Morphol. § 10) angeführten Fälle nicht streng acropetaler Entstehung von Blattgebilden gehören sämmtlich in diese Kategorie (vergl. auch oben p. 130 sub 2).

der allgemeinen Gesetzmässigkeit eine unbeträchtliche bleibt. Doch ist die acropetale Entstehungsfolge in den meisten Fällen auch hier streng festgehalten, und nicht selten dauert das Spitzenwachsthum der Blüthenaxe lange genug, um die Blattgebilde in deutlich über einander gestellten Kreisen oder in aufsteigender Schraubenlinie hervortreten zu lassen (Magnolien, Ranunculaceen, Nymphaeaceen). Hin und wieder sind auch innerhalb der Blüthe einzelne Axenglieder stark verlängert, wie bei Lychnis (Fig. 330 *bis*) zwischen Kelch und Corolle, bei Passiflora zwischen Corolle und Staubblättern, bei den Labiaten zwischen Androeceum und Fruchtknoten.

Gleich der Blüthe der Gymnospermen ist auch die der Angiospermen ein metamorphosirter Spross, eine blättertragende Axe; was aber diese Abtheilung besonders auszeichnet, das ist der hohe Grad der Metamorphose des Blüthensprosses, die ganz eigenthümlichen Qualitäten und abweichenden Stellungsverhältnisse der Blattgebilde gegenüber denen der rein vegetativen Sprosse; für die rein sinnliche Betrachtung erscheint daher die Blüthe der Angiospermen eher wie ein ganz eigenartiges Gebilde, das sich als ein Ganzes von dem übrigen Organismus scharf abgliedert. Dazu trägt neben dem eigenthümlichen Verhalten der Blüthenaxe besonders auch die Gegenwart der Blüthenhülle, vor Allem aber der Umstand bei, dass die Blattgebilde der Blüthe mit seltenen Ausnahmen rosettenartig angeordnet sind, auch dann, wenn die Blätter vegetativer Sprosse vereinzelt, entfernt von einander, zweireihig u. s. w. stehen; gewöhnlich ist jede Formation der appendiculären Organe der Blüthe, nämlich die Hülle, die Staubblätter und die Carpelle, durch mehre Glieder vertreten und diese in concentrische Kreise oder eng gewundene Spiralen geordnet, so dass innerhalb eines oder mehrerer Hüllkreise zunächst ein oder mehre Staubblattkreise und auf diese im Centrum der Blüthe das Gynaeceum folgt; doch kann bald der eine, bald der andere dieser Kreise fehlen, oder einzelne Formationen sind nur durch je ein Glied vertreten, wie bei Hippuris (Fig. 330), wo innerhalb eines kaum entwickelten Perigons nur ein Staubfaden und nur ein Carpell zur Entwickelung kommt; nur selten ist die ganze Blüthe auf nur ein einziges Geschlechtsorgan reducirt, wie die weibliche Blüthe der Piperaceen, die weibliche und männliche mancher Aroideen; viel häufiger ist aber der Fall, dass die von aussen nach innen (unten nach oben) auf einander folgenden Kreise gleichzählig oder in verschiedenen Multiplen einer Zahl vertreten sind und rosettenartig allseitig vom Centrum ausstrahlen, ein Ver-

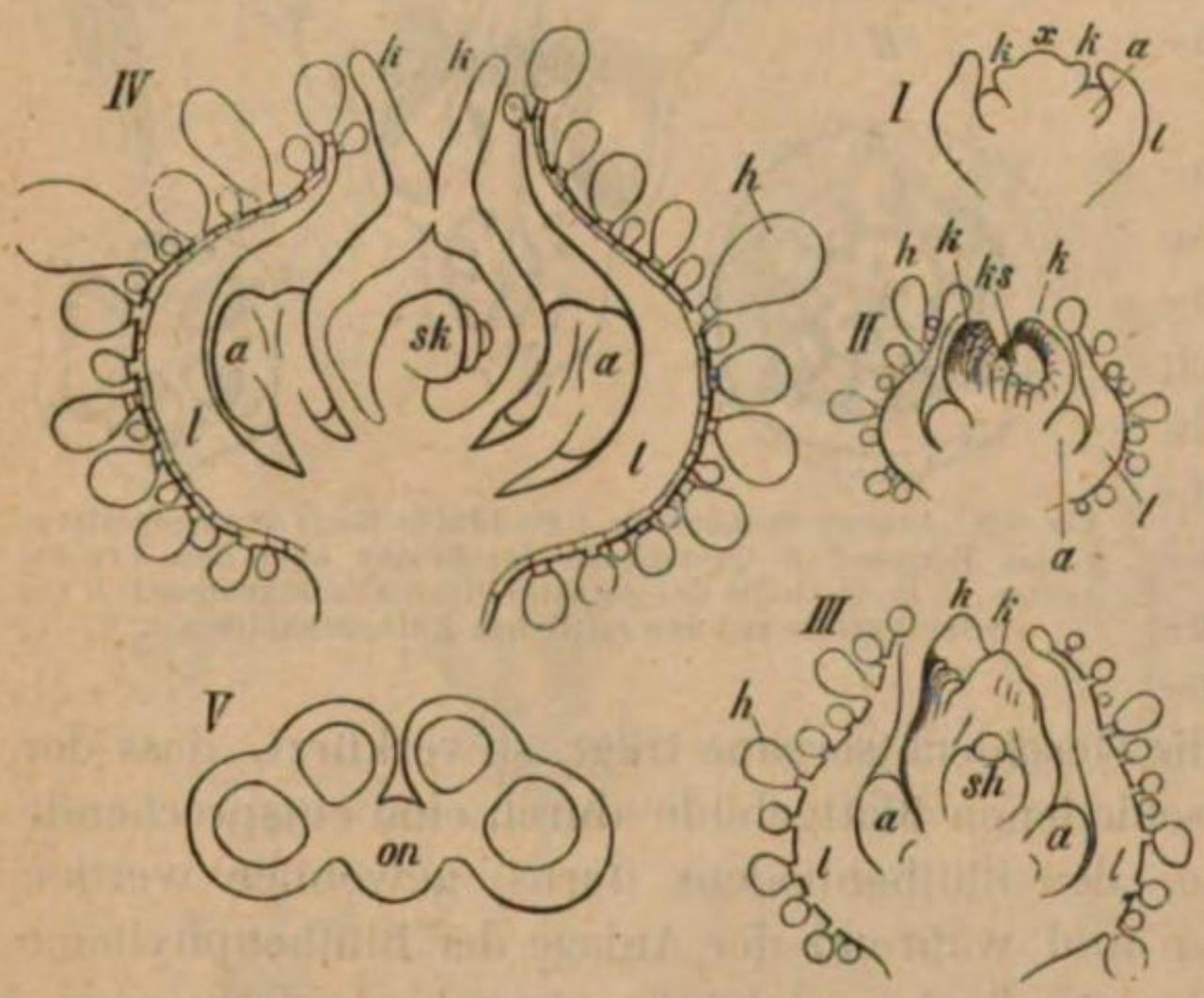


Fig. 329. Chenopodium Quinoa: *I—IV* Entwickelung der Blüthe (Längsschnitt): *l* der Kelch mit Drüsenhaaren *h* besetzt, *a* Antheren, *k k* Carpell, *sk* Samenknospe, *x* Scheitel der Blüthenaxe. *V* Querschnitt einer Anthere mit vier Pollensäcken am Connectiv *on* (stark vergr.).

halten, das nicht selten durch die spätere bilaterale Ausbildung und durch Abortus theilweise verdeckt wird.

3) Die Blüthenhülle (Perigon, Perianthium) fehlt nur selten gänzlich, wie bei den Piperaceen und vielen Aroideen; häufiger ist sie einfach, d. h. sie besteht aus nur einem Kreise von zwei, drei, vier, fünf, selten mehr Blättern (wie bei Fig. 327 und 328); in diesem Falle ist das Perianth häufig unscheinbar, aus kleinen grünen Blättchen gebildet, wie bei den Chenopodiaceen und Urticaceen, zuweilen aber auch gross, von zarter Structur und bunt gefärbt (corollinisch), wie bei Aristolochia, Mirabilis u. a. In beiden Angiospermenclassen ist aber die

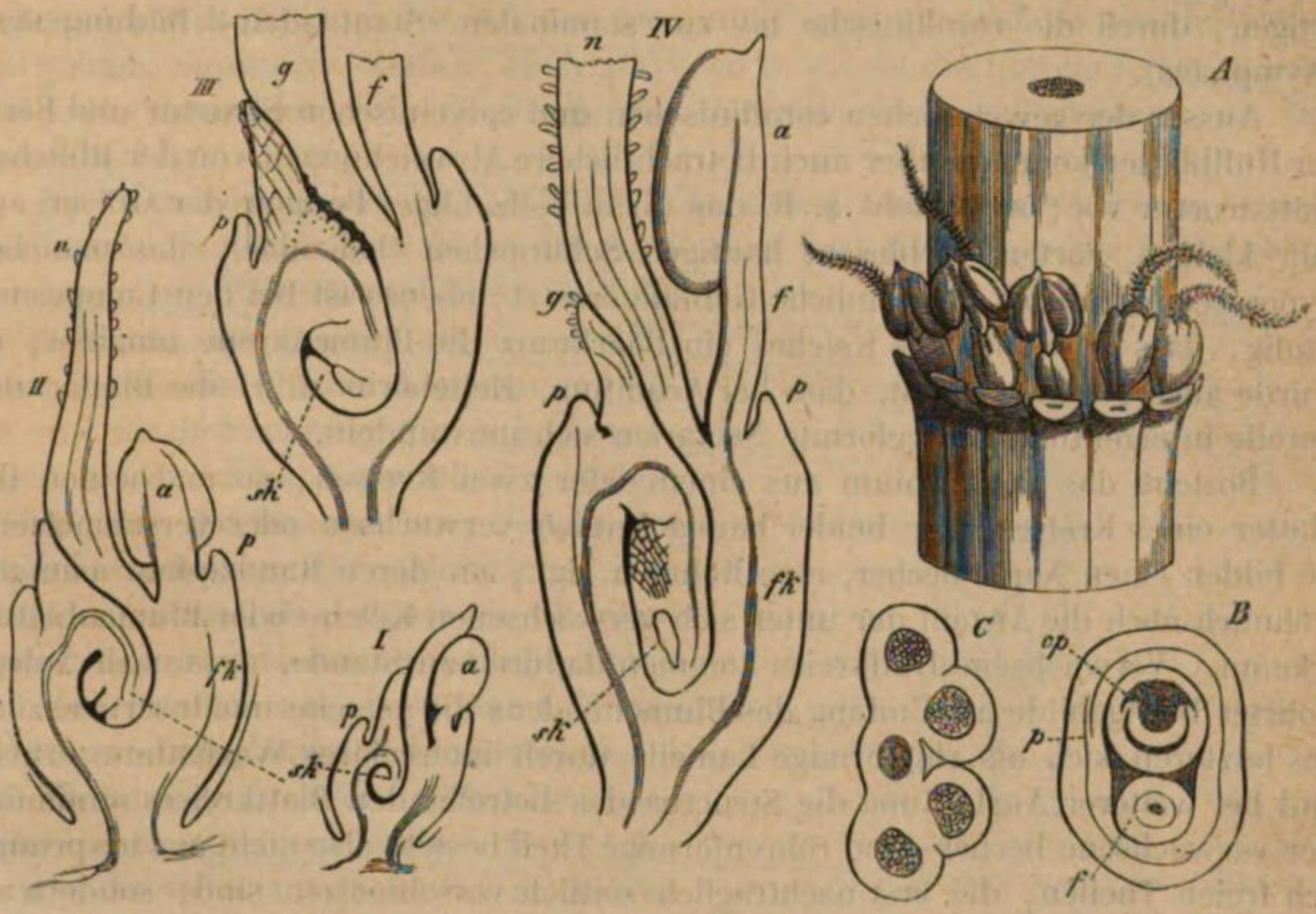


Fig. 330. Hippuris vulgaris: *A* ein Stück des aufrechten Stammes, die Blätter des Quirls sind abgeschnitten, in ihren Axeln stehen die Blüthen; *B* Querschnitt einer Blüthe oberhalb des Fruchtknotens; *C* Querschnitt der Anthere. *I* bis *IV* Längsschnitte durch Blüthen verschiedener Entwickelungsstufen. — *a* Anthere, *f* Filament, *n* Narbe, *g* Griffel (stilus), *p* Perigon, *fk* der unterständige Fruchtknoten, *sk* die hängende und anatrope Samenknospe; *cp* bei *B* das Carpell.

Blüthenhülle gewöhnlich aus zwei gleichzähligen, alternirenden Kreisen zusammengesetzt, deren jeder zwei, drei, vier, fünf, selten mehr Glieder zählt. Die qualitative Ausbildung beider Kreise gestaltet sich bei den meisten Dicotylen und vielen Monocotylen verschieden: der äussere, aus derberen, grünen, meist kleineren Blättern bestehende wird dann Kelch (calyx), der innere von zarter Structur, mit farblosen oder bunten, meist grösseren Blättern Blumenkrone (corolla) genannt; es ist jedoch zweckmässig, wie bereits Payer vorschlug, auch in solchen Fällen, wo beide Hüllkreise von gleicher Structur sind, den inneren als Corolle, den äusseren als Kelch zu bezeichnen, da man auf diese Art eine kürzere Ausdrucksweise gewinnt [1]), und dies um so mehr, als die genannte Structurverschie-

1) Die Substantive: Kelch und Corolle bezeichnen dann die Stellung der Kreise, die Adjective: kelchartig (calycinisch) und corollinisch die Qualität der Structur.

denheit häufig gar nicht besteht, insofern entweder beide Kreise kelchartig (Juncaceen) oder beide corollinisch (Lilien) sein können; bei Helleborus, Aconitum u. a. wird sogar der äussere Hüllkreis (Kelch) allein corollinisch, während der innere (die Corolle) in Nectarien umgebildet ist. — Bei manchen Dicotylen besteht die Blüthenhülle nicht aus alternirenden Kreisen, sondern aus einigen oder mehreren, selbst vielen Umläufen einer spiraligen Anordnung von Blättern, deren Zahl dann gewöhnlich eine grosse, aber unbestimmte (indefinirte) ist; die äusseren (unteren) Blätter der spiraligen Anordnung können auch in diesem Fall kelchartig, die inneren allein corollinisch sein (Opuntia), oder sie sind sämmtlich corollinisch (Epiphyllum, Trollius), oder es findet ein allmähliger Uebergang von der kelchartigen, durch die corollinische bis zur staminalen (Staubfaden-) Bildung statt (Nymphaea).

Ausser der gewöhnlichen corollinischen und calycinischen Structur und Form der Hüllblätter kommen aber auch beträchtlichere Abweichungen von der üblichen Blattstructur vor; so besteht z. B. das (nicht vollzählige) Perigon der Gräser aus sehr kleinen, zarten, farblosen, häutigen Schüppchen (lodiculae), das mancher Cyperaceen ist durch haarähnliche Gebilde ersetzt; ebenso ist bei den Compositen häufig, dass an Stelle des Kelches ein Haarkranz die Blumenkrone umgiebt; es wurde auch schon erwähnt, dass bei Aconitum, Helleborus u. a. die Blätter der Corolle in eigenthümlich geformte Nectarien sich umwandeln.

Besteht das Perianthium aus einem oder zwei Kreisen, so erscheinen die Blätter eines Kreises oder beider häufig seitlich verwachsen oder verschmolzen; sie bilden einen Napf, Becher, eine Röhre u. dgl., an deren Randzipfeln man gewöhnlich noch die Anzahl der unter sich verwachsenen Kelch- oder Blumenblätter erkennt. Verwachsene Hüllkreise kommen dadurch zu Stande, dass nach Anlage isolirter Blattgebilde am Umfang des Blumenbodens die gemeinsame Insertionszone des letzteren sich als ringförmige Lamelle durch intercalares Wachsthum erhebt und bei weiterer Ausbildung die Structur des betreffenden Blattkreises annimmt. Der verwachsene becher- und röhrenförmige Theil besteht also nicht aus ursprünglich freien Theilen, die erst nachträglich seitlich verschmolzen sind, sondern er wächst sogleich als ein Ganzes hervor, das gewissermaassen an der Basis der Hüllblätter eingeschoben wird; die anfangs freien Blätter sind nach Entstehung des gemeinsamen Basalstückes die Randzipfel desselben. Da man mit dem Ausdruck sepalum ein Kelchblatt, mit petalum ein Blumenblatt bezeichnet, so wird ein aus verwachsenen Blättern bestehender Kelch calyx gamosepalus, eine aus verwachsenen Kronenblättern bestehende Krone corolla gamopetala genannt; sind die Blätter der Hüllkreise nicht verwachsen, sondern frei, so wird dies durch die Ausdrücke eleutherosepal, eleutheropetal bezeichnet (polysepal und polypetal ist verwerflich, da diese Ausdrücke den Gegensatz nicht richtig wiedergeben; noch schlechter sind für die verwachsenblättrigen Kreise die Ausdrücke monosepal und monopetal, weil sie die Thatsache, um die es sich handelt, gar nicht treffen). Ist nur ein Hüllkreis vorhanden, soll bezeichnet werden, dass dieser aus verwachsenen oder freien Blättern besteht, so empfehlen sich die termini: perianthium gamophyllum und eleutherophyllum; doch kommt es auch vor, dass zwei Hüllkreise vorhanden, aber wie ein Kreis verwachsen sind, so dass z. B. zwei alternirende dreigliedrige Kreise in eine sechszipfelige Röhre verschmelzen (Hyacinthus, Muscari u. a.).

Sind die Blätter der äusseren und inneren Hülle frei, nicht verwachsen, und tritt die kelchartige und corollinische Ausbildung scharf ausgeprägt hervor, so lassen sich neben den oben genannten Structurunterschieden gewöhnlich noch gewisse Formverschiedenheiten wahrnehmen: die Kelchblätter haben meist eine breitere Basis, sind ungestielt, gewöhnlich von sehr einfachem Umriss, vorn zugespitzt; die Corollenblätter haben meist schmalere Basis, ihr vorderer Theil ist oft sehr breit und nicht selten tritt eine Gliederung in Stiel (Nagel) und Spreite hervor; nicht selten ist die Spreite getheilt oder sonst wie gegliedert; an der Stelle, wo die Spreite von dem stielartigen Theil abbiegt, treten häufig auf der Innenseite (Oberseite) Ligulargebilde auf, die im Complex einer Blüthe dann als Ganzes unter dem Namen Nebenkrone (coronula) zusammengefasst werden, wie bei Lychnis, Saponaria, Nerium, Hydrophylleen u. a.; ist die Corolle selbst gamopetal, so verwachsen auch die Theile der Coronula wie bei Narcissus, wo sie sehr gross ist.

Die Gesammtform der Blüthenhülle steht zumal dann, wenn sie entschieden corollinische Structur und beträchtliche Grösse besitzt, immer in bestimmter Beziehung zur Bestäubung durch Mithilfe der Insecten, und grosse, schön gefärbte, zarte, riechende Blumen kommen nur da vor, wo die Befruchtung durch jene vermittelt wird; diese Eigenschaften haben die Aufgabe, die Insecten zum Besuch der Blüthen einzuladen; die unendlich mannigfaltige, oft wunderbare Form des Perianthiums aber ist vorwiegend darauf berechnet, den Insecten von bestimmter Grösse und Species bestimmte Körperstellungen und Bewegungen beim Aufsuchen des Nectars aufzunöthigen, wobei die Uebertragung des Pollens von Blüthe zu Blüthe von diesen unwillkürlich ausgeführt wird. Wir kommen auf diese physiologischen Verhältnisse im III. Buch ausführlich zurück.

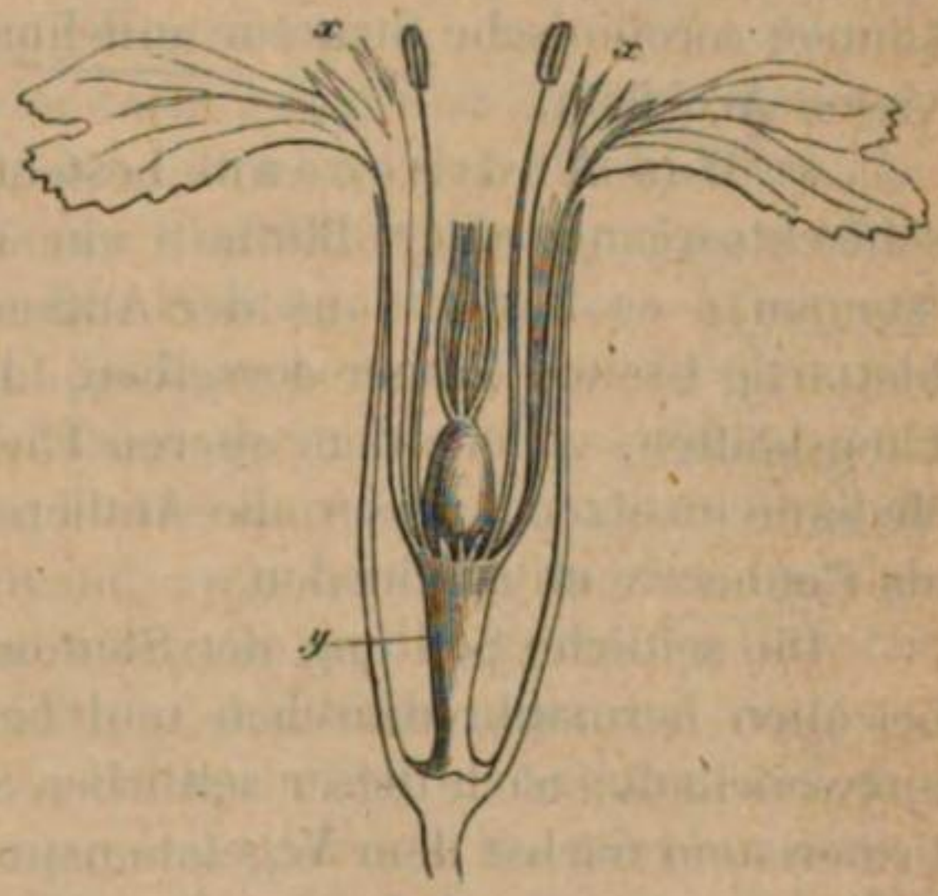


Fig. 330 bis. Längsschnitt der Blüthe von Lychnis flos Jovis; *y* das verlängerte Axenglied zwischen Kelch und Corolle; *x* Ligula der Petala (Nebenkrone.)

Die multilaterale oder bilaterale Symmetrie der Blüthenhülle steht meist in Verbindung mit der der übrigen Blüthentheile und soll daher unten im Zusammenhang mit diesen behandelt werden.

Ausser der bisher betrachteten Blüthenhülle im engeren Sinne treten nicht selten noch weitere Umhüllungen einzelner Blüthen auf. Bei den Malvaceen und in einigen anderen Fällen erscheint der eigentliche Kelch noch von einem zweiten Kelch (Hüllkelch, calyculus) umgeben, der aber eine morphologisch andere Bedeutung hat; bei Malope trifida z. B. repräsentiren die drei Theile des Calyculus ein subflorales Hochblatt mit seinen beiden Nebenblättern (stipulis), bei Kitaibelia vitifolia dagegen entsteht ein sechstheiliger Calyculus aus zwei solchen subfloralen Blättern mit ihren vier stipulis (Payer). Der Calyculus kann aber auch ein bloss scheinbarer sein, indem die echten Kelchblätter Stipulargebilde erzeugen, wie bei den Rosen und Potentillen. Bei Dianthus Caryophyllus u. a. entsteht eine Art Calyculus durch zwei decussirte Paare kleiner Hochblätter, die sich unmittelbar

unter dem Kelch befinden; bei den terminalen Blüthen der Anemonen steht ein Quirl von Laubblättern nahe unter der Blüthe, der sich bei der verwandten Eranthis hyemalis zu einer Art von Hüllkelch gestaltet. Von besonderem Interesse ist der Hüllkelch der kleinen Dipsaceenblüthen, deren jede innerhalb der dichtgedrängten Inflorescenz noch von einem häutigen Sack, den hier der Calyculus bildet, umgeben ist. — Wenn sich unter der Blüthe, nachdem deren Perianth und Geschlechtstheile angelegt sind, eine zunächst ringwulstförmige Erhebung des Blüthenstiels bildet, die später napfartig oder becherförmig emporwächst und schuppige oder stachelförmige Emergenzen erzeugt, so wird ein derartiges Gebilde als Cupula bezeichnet; eine solche ist der Napf, in welchem die Eichel der Quercusarten sitzt [1]); hier umgiebt die Cupula nur eine Blüthe, bei Castanea und Fagus dagegen umhüllt sie eine kleine Inflorescenz, diese stachelige Cupula springt später von oben her klappig aus einander, um die in ihr gereiften Früchte zu entlassen. — Umgiebt sich eine Inflorescenz mit einem eigenthümlich ausgebildeten Quirl oder einer Rosette von Blättern, so wird sie als Involucrum bezeichnet (Umbelliferen, Compositen u. a.), umhüllt ein einziges scheidenförmiges Blatt einen zu seiner Axe gehörigen Blüthenstand, so ist es eine Spatha. Involucrum wie Spatha können corollinische Structur annehmen, jenes z. B. bei Cornus florida, diese bei vielen Aroideen.

4) Das Androeceum besteht aus der Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe; ein einzelnes derselben heisst ein Staubgefäss (stamen); es besteht aus der Anthere und dem meist fadenförmigen, zuweilen blattartig breiten Träger derselben, dem Filament; die Anthere besteht aus zwei Längshälften, welche dem oberen Theil des Filaments rechts und links von dessen Mediane ansitzen; dieser die Antherenhälften tragende Theil des Filaments wird als Connectiv unterschieden.

Die seitliche Stellung der Stamina an der Blüthenaxe (dem Blüthenboden) ist bei allen hermaphroditischen und bei den meisten rein männlichen Blüthen ganz unzweifelhaft; nach dieser seitlichen Stellung, ihrer exogenen Entstehung aus dem Urmeristem nächst dem Vegetationspunkt der Blüthenaxe, ihrer acropetalen Entwickelungsfolge und den häufigen Monstrositäten, in denen die Stamina mehr oder minder die Natur von Blumenblättern oder selbst Laubblättern annehmen, müssen sie im morphologischen Sinne als Blattgebilde betrachtet und können zweckmässig als Staubblätter bezeichnet werden, und zwar in dem Sinne, dass das Filament sammt dem Connectiv für ein Blatt zu nehmen ist, an welchem die beiden Antherenhälften als Anhängsel auftreten. Morphologisch ist es dabei gleichgiltig, ob der Träger, das eigentliche Blatt, an Masse überwiegt, oder neben der der Anthere weit zurücktritt. — Erst in neuester Zeit sind drei Fälle bekannt geworden, wo die Anthere als Product der Blüthenaxe selbst erscheint, wo der dem Filament entsprechende Träger die Blüthenaxe selbst ist; nach Magnus [2]) wird bei Najas der Vegetationskegel der männlichen Blüthenaxe durch das Auftreten von Pollenmutterzellen in vier peripherischen Längsstreifen seines Gewebes zur vierfächerigen Anthere; Kaufmann hatte etwas Aehnliches schon vorher für die Anthere von Casuarina beschrieben, und nach Rohrbach [3]) wächst bei Typha der Scheitel

1) Ueber die Entwickelung derselben vergl. Hofmeister, allgem. Morph. 465.
2) Magnus, Bot. Zeitg. 1869, p. 771.
3) Rohrbach in Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde in Berlin. 16. Novbr. 1869.

der Blüthenaxe entweder selbst zur Anthere aus, oder er verzweigt sich zunächst und bildet dann auf jedem Zweig eine Anthere. Es würde hier zu weit führen, den schon oben (p. 402) angedeuteten Zweifel, ob diese Thatsachen zur Feststellung der axilen Natur dieser Antheren hinreichen, zu begründen, und so mögen diese Fälle einstweilen als Ausnahmen von der Blattnatur der Stamina gelten. — Uebrigens ist auch die morphologische Bedeutung der einzelnen Theile der gewöhnlichen Staubblätter noch nicht ganz sicher gestellt, da es an genaueren entwickelungsgeschichtlichen Studien in dieser Richtung fehlt. Cassini und Röper betrachteten die beiden Antherenhälften als die angeschwollenen Seitenhälften der Lamina des Staubblattes selbst, die Loculamente derselben wären demnach blosse Aushöhlungen im Blattgewebe, die Pollenmutterzellen würden im Inneren des jungen Blattgewebes sich differenziren, ähnlich wie die Sporenmutterzellen im fertilen Blattsegment der Ophioglosseen. Dieser Anschauung gemäss würde die Furche zwischen den beiden Pollensäcken einer Antherenhälfte (vergl. Fig. 327 *H*) dem Rande des Staubblattes entsprechen, was indessen nach den Beobachtungen v. Mohl's wenigstens nicht immer der Fall sein dürfte [1]: wenn bei Rosen, Mohn, Nigella damascena u. a. die Staubblätter (bei sogen. Füllung der Blüthe) sich in Blumenblätter umwandeln, so erkennt man mit Bestimmtheit, dass die vorderen und die hinteren Antherenloculamente einander nicht gegenüber stehen, was der Fall sein müsste, wenn jene der Ober-, diese der Unterseite des Staubblattes angehörten, sondern dass sich beide auf der oberen Blattfläche bilden, das vordere Antherenloculament näher an der Mittellinie des Blattes, das hintere näher am Rande desselben; ferner dass die beiden Loculamente eines »Antherenfachs« (Antherenhälfte) nicht immer unmittelbar neben einander stehen, sondern dass sie häufig durch ein ziemlich breites Stück des Blattes von einander getrennt sind, und dass dieses Mittelstück sich zur Scheidewand zwischen den beiden Loculamenten contrahirt. Auf diese Beobachtungen Mohl's ist um so grösseres Gewicht zu legen, als hier die abnorme Ausbildung nur das deutlicher hervortreten lässt, was bei normalen Staubblättern oft genug ein Querschnitt der Anthere und des Connectivs zeigt, dass nämlich die Loculamente einer Antherenhälfte offenbar einer Seite des Staubblattes angehören; es scheint aber, dass sie in manchen Fällen der Unterseite (Fig. 327 *C*, *H*), in anderen der Oberseite (Fig. 330 *c*) zuzuweisen sind. — Die Entstehung der Pollenmutterzellen und die Ausbildung der Wand der einzelnen Pollensäcke erinnert in allen wichtigeren Zügen so lebhaft an die entsprechenden Vorgänge im Sporangium der Lycopodiaceen und selbst der Equiseten, dass man, bis genauere Beobachtungen etwa Anderes zu Tage fördern, annehmen darf, dass jeder Pollensack (d. h. jedes Loculament mit seiner Wandung) einem Sporangium und somit auch einem einzelnen Pollensack der Cycadeen und Cupressineen entspricht, dass also die Anthere aus gewöhnlich vier neben einander, auf der Hinter- oder Vorderseite eines Staubblattes entspringenden Pollensäcken besteht, die paarweise rechts und links am Connectiv so dicht beisammen liegen, dass sie mehr oder minder seitlich verschmelzend eine Antherenhälfte darstellen. — Bevor wir indessen zur Betrachtung der Pollensäcke und ihres Inhalts übergehen, kehren wir noch einmal zur Betrachtung des ganzen Staubblatts und des Androeceums zurück.

---

1) H. v. Mohl: Vermischte Schriften, p. 42.

Der Träger der Anthere (Filament sammt Connectiv) ist entweder ungegliedert (einfach) oder gegliedert; der einfache Träger kann fadenförmig (Fig. 329), oder verbreitert, blattähnlich (Fig. 328), zuweilen sogar sehr breit (wie bei den Asclepiadeen und Apocyneen) sein; oder er ist unten (Fig. 332 *f*) oder oben angeschwollen; gewöhnlich hört er zwischen den beiden Antherenhälften auf, nicht selten aber verlängert er sich oberhalb (Fig. 328 *D*) als Spitze oder in Form eines langen Fortsatzes, wie beim Oleander. Ist der obere Theil des Trägers, das Connectiv, breit, so sind die beiden Antherenhälften deutlich getrennt (Fig. 328, 331), ist es schmal, so liegen sie dicht neben einander. — Die Gliederung des Trägers erfolgt sehr häufig so, dass das Connectiv von dem Filament durch eine tiefe Einschnürung scharf abgesetzt erscheint; die Verbindung beider ist dann durch ein so dünnes Stück vermittelt, dass die Anthere sammt dem sie zusammenhaltenden Connectiv (als Ganzes) auf dem Filament schwankend, drehbar ist (anthera versatilis); dabei kann der Verbindungspunkt am unteren Ende des Connectivs, in der Mitte desselben (Fig. 332) oder oben liegen; zuweilen gewinnt das abgegliederte Connectiv eine beträchtliche Grösse, es bildet Fortsätze ausserhalb der Anthere (Fig. 333 *A*, *x*), oder es entwickelt sich zwischen den beiden Antherenhälften als Querbalken, so dass Filament und Connectiv ein T bilden, wie bei der Linde, in viel höherem Grade bei Salvia, wo das quergestreckte Connectiv nur an dem einen Arm eine Antherenhälfte trägt, während der andere steril und für andere Zwecke bestimmt ist. — Von der Verbindung des Connectivs mit den beiden Antherenhälften hängt es ab, ob diese parallel neben einander liegen, dann sind sie dem Connectiv gewöhnlich in ihrer ganzen Länge angewachsen, oder ob die beiden Hälften nur unten zusammenhängen, oben getrennt sind, oder ob sie umgekehrt unten getrennt (frei), oben aber verwachsen sind, in welchem Falle sie sich so aus einander schlagen können, dass beide Hälften über der Spitze des Filaments in eine Flucht zu liegen kommen wie bei vielen Labiaten. — Das Filament hat nicht selten Anhängsel, so z. B. rechts und links unten häutige Ausbreitungen oder Anhängsel, welche Nebenblättern gleichen (Allium), oder einen kapuzenförmigen Auswuchs auf der Hinterseite, wie bei den Asclepiadeen, oder Ligulargebilde auf der Vorderseite, wie bei Alyssum montanum, oder hackenartige Fortsätze an einer Seite unter der Anthere, wie bei Crambe, oder an beiden, wie bei Fig. 331 *x*.

Fig. 331. Staubblatt von Mahonia Aquifolium; *B* mit geöffneter Anthere.

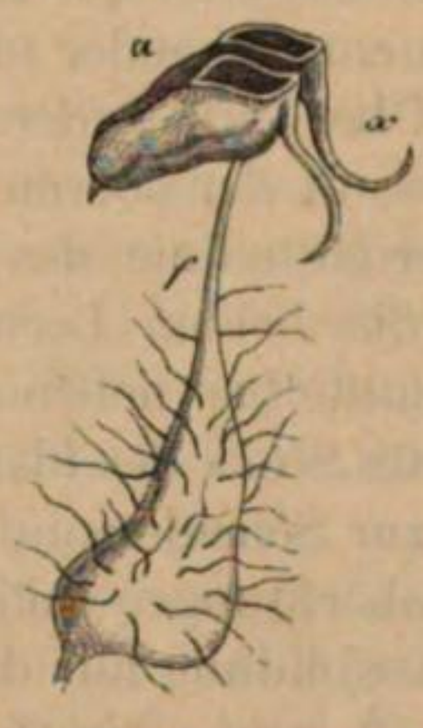


Fig. 332. Staubblatt von Arbutus hybrida, Anthere geöffnet; *x* Anhängsel.

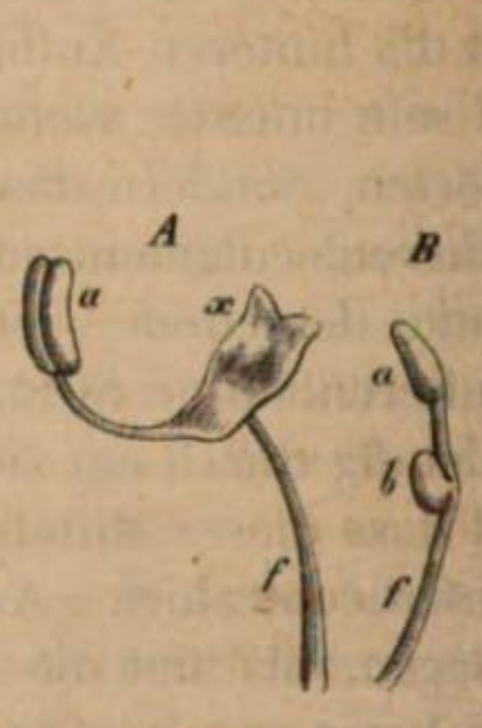


Fig. 333. Staubblätter von Centradenia rosea; *A* ein grösseres fertiles, *B* ein kleineres steriles derselben Blüthe.

Eine Erscheinung von grösster Wichtigkeit für das morphologische Verständniss der Blüthen ist die bei vielen Dicotylen vorkommende Verzweigung der Staubblätter, die von den älteren Botanikern irrthümlicherweise mit der Ver-

Fig. 334. Längsschnitt der Blüthe von Calothamnus, einer Myrtacee: *f* der Fruchtknoten, *s* der Kelch, *p* Petala, *g* der Griffel, *st* verzweigte Staubblätter.

Fig. 335. Theile einer längs durchschnittenen männlichen Blüthe von Ricinus communis; *ff* die Fussstücke der vielfach verzweigten Staubblätter, *a* deren Antheren.

wachsung derselben vielfach verwechselt wurde, obgleich beide grundverschieden sind. — Zuweilen erfolgt die Verzweigung der Staubblätter ähnlich wie bei den Laubblättern bilateral in einer Ebene, rechts und links von der Mediane, so dass das verzweigte Stamen gefiedert erscheint, wie bei Calothamnus (Fig. 334 *st*), wo jede Fieder eine Anthere trägt; zuweilen aber erfolgt die Verzweigung nach Art einer Polytomie wie bei Ricinus (Fig. 335), wo die einzelnen Staubfäden in Form einfacher Protuberanzen aus dem Blüthenboden heraustreten, worauf jede wiederholt neue Protuberanzen erzeugt, die endlich durch intercalares Wachsthum sich zu einem vielfach und wiederholt verzweigten Filament entwickeln, dessen freie Zweigenden sämmtlich

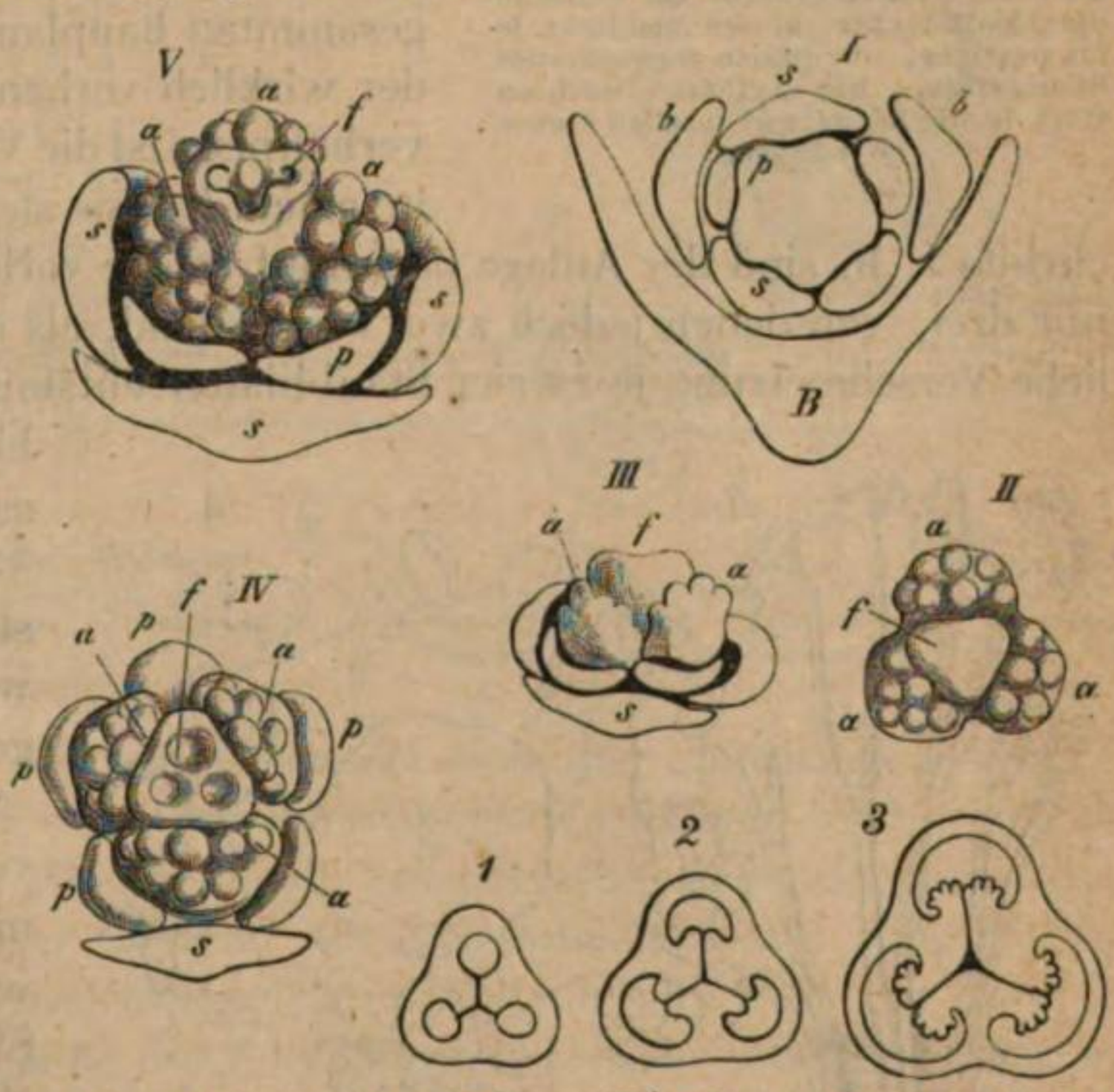


Fig. 336. Entwickelung der Blüthe von Hypericum perforatum. *I* junge Blüthenknospe in der Axel ihres Deckblattes *B*, mit ihren beiden Vorblättern *b b*; *s* die Kelchblätter, *p* erste Andeutung der Petala. *II* Mittlerer Theil einer etwas älteren Knospe, *f* Anlage des Fruchtknotens, *a a a* die drei Stamina mit ihren als Protuberanzen auftretenden Zweiganlagen; *III* eine Blüthenknospe von fast gleichem Alter wie *II*, aber von der Seite gesehen; *s* ein Kelchblatt, *a a* die Stamina, *f* der Fruchtknoten. *IV* und *V* weiter vorgerückte Blüthenknospen, die Buchstaben von derselben Bedeutung wie bei *I*, *II*, *III*. — 1, 2, 3 Fruchtknoten in verschiedenen Entwickelungszuständen quer durchschnitten.

Antheren tragen. — Bei den Hypericineen treten nach Anlage der Blumenkrone drei oder fünf mächtige, breite Protuberanzen aus dem Umfang der Blüthenaxe hervor (Fig. 336 *II—V*, *a*), deren jede nach und nach, von ihrem Scheitel nach der Basis hin kleinere, rundliche Höcker entwickelt; diese letzteren sind die Filamente, deren jedes eine Anthere trägt, und die an der Basis in der primordialen Protuberanz, deren Zweige sie sind, zusammenhängen. Ein Querschnitt durch die Blüthenknospe vor dem Aufblühen (Anthese) zeigt, zumal bei Hypericum calycinum, die zahlreichen zu einem Primordium gehörigen Filamente in ein Bündel dicht zusammengedrängt. In diesem und vielen ähnlichen Fällen bleibt das gemeinsame primordiale Fussstück des Staubblattes sehr kurz, die Zweigfilamente aber verlängern sich stark und erscheinen später wie ein aus dem Blumenboden entspringender Büschel, dessen wahre Natur nur durch die Entwickelungsgeschichte erkannt wird; verlängert sich dagegen der primordiale Basaltheil wie bei Calothamnus und Ricinus, so ist das ganze Staubblatt auch im fertigen Zustand leicht als ein verzweigtes zu erkennen.

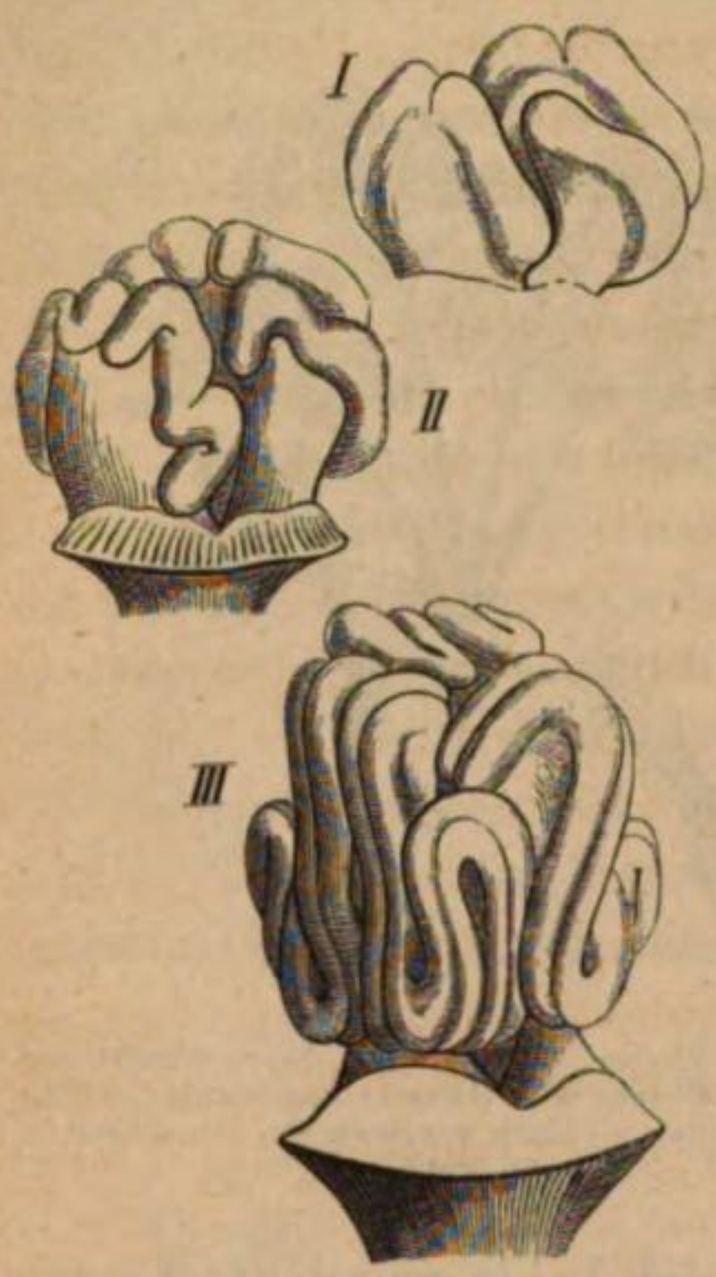


Fig. 337. Cucurbita Pepo, Entwickelung des Androeceums nach Payer; in allen drei Figuren steht das einfache Staubblatt rechts, hinten und links je ein paariges, aus zweien verwachsenes Staubgefäss. Die Antheren wachsen stark in die Länge und machen krause Windungen.

Nicht minder wichtig für die Erkennung des gesammten Bauplans einer Blüthe und besonders der wirklich vorhandenen Zahlen- und Stellungsverhältnisse ist die Verwachsung der neben einander in einem Kreise stehenden Staubgefässe; bei Cucurbita z. B. sind der Anlage nach fünf solche vorhanden, man findet aber später nur drei, von denen jedoch zwei breiter sind, als das dritte; sie sind durch seitliche Verschmelzung je zweier Staubblätter entstanden; die Filamente legen sich hier zu einer centralen Säule zusammen, an welcher (wie Fig. 337 *III* zeigt) die Pollensäcke stärker als jene in die Länge wachsend, darmartige Windungen beschreiben.

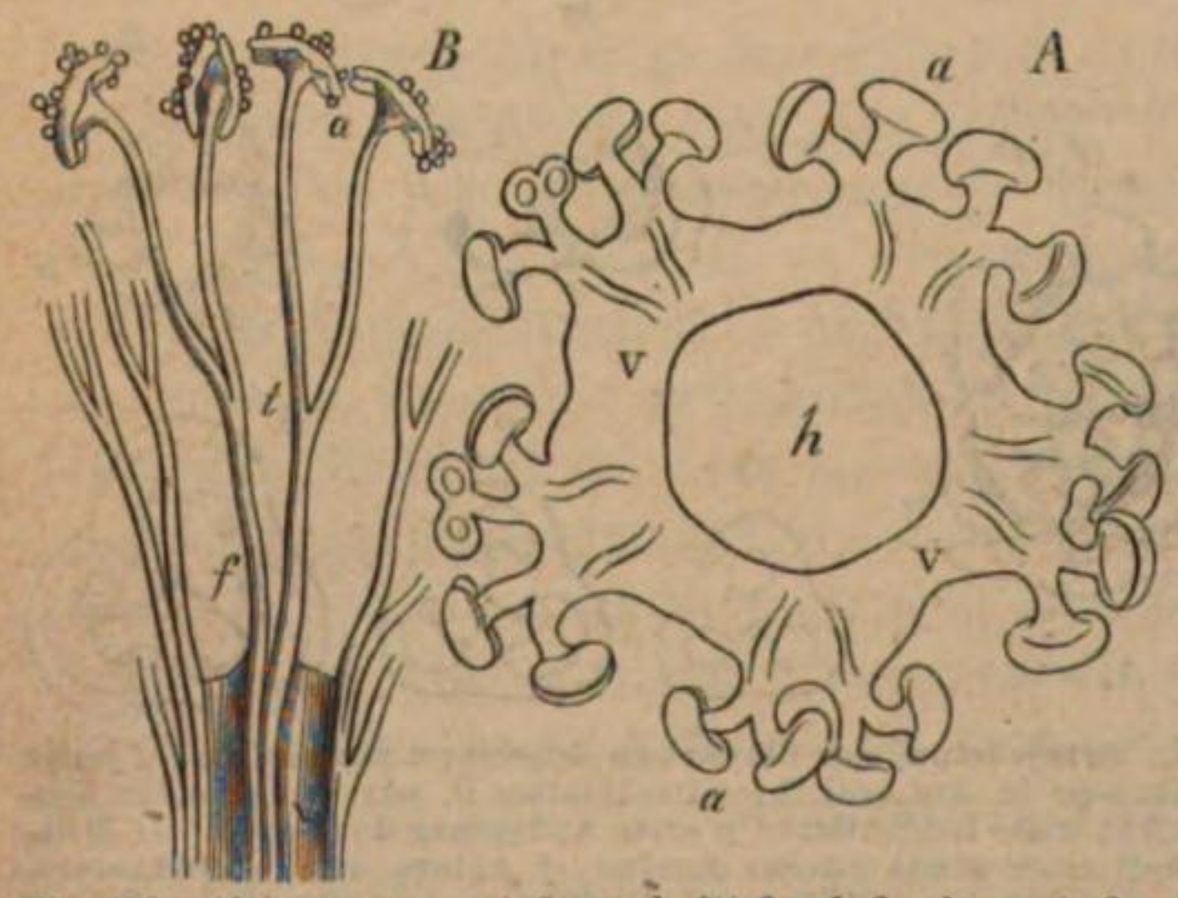


Fig. 338. Althaea rosea: *A* Querschnitt durch das junge Androeceum; *B* ein Stück der Röhre eines reifen Androeceums mit einigen Staubfäden; *h* Hohlraum der Röhre, *v* Substanz der Röhre, *a* die Antheren; *t* die Stelle, wo das Filament sich theilt, *f* die Stelle, wo zwei Filamente aus der Röhre entspringen. (*A* ist viel stärker vergr. als *A*).

Verwickelter und schwerer verständlich werden die Verhältnisse, wenn gleichzeitig Verwachsung und Verzweigung der Staubblätter eintritt, wie bei den Malvaceen. Bei Althaea rosea z. B. bildet das Androeceum eine häutige rings geschlossene Röhre, welche das Gynaeceum vollständig einhüllt; auf der Aussenseite dieser Röhre stehen fünf senk-

rechte unter sich parallele Doppelreihen von langen Filamenten, deren jedes (vergl. Fig. 338 *B*) sich selbst wieder in zwei Schenkel spaltet (*t*); jeder derselben trägt eine Antherenhälfte. Die Entwickelungsgeschichte und die Vergleichung mit verwandten Formen zeigt nun, dass die erwähnte Röhre aus fünf Staubblättern durch seitliche Verschmelzung entsteht; die mit einander verschmelzenden Ränder aber erzeugen Doppelreihen von seitlichen Auszweigungen, nämlich von Filamenten, die sich dann selbst wieder zweischenkelig spalten; der Querschnitt der jungen Androeceumröhre bei Fig. 338 *A* zeigt diese Doppelreihen gespaltener Filamente deutlich; der zwischen zwei solchen liegende Theil *v* ist als der Körper eines Staubblattes zu betrachten, dessen Ränder rechts und links je eine einfache Reihe von Filamenten als Lacinien oder Auszweigungen tragen [1]); bei Tilia, wo die fünf primordialen Staubblätter sich ebenfalls an den Rändern verzweigen und an den Auszweigungen die Antheren bilden, bleiben die Staubblätter unter sich frei, im Uebrigen sind die Verhältnisse aber ganz ähnlich (vergl. Payer l. c.).

Die Staubgefässe erleiden durch intercalares Wachsthum des Gewebes des Blüthenbodens in der Gegend ihrer Insertion nicht selten auffallende Verschiebungen, die ebenfalls gewöhnlich als Verwachsungen bezeichnet werden. Auf diese Art verwachsen sie häufig mit dem Perianthium oder der Corolle; im fertigen Zustand scheinen dann die Filamente aus der Innenfläche der Hüllblätter zu entspringen; die frühesten Entwickelungszustände zeigen jedoch, dass die Hüllblätter

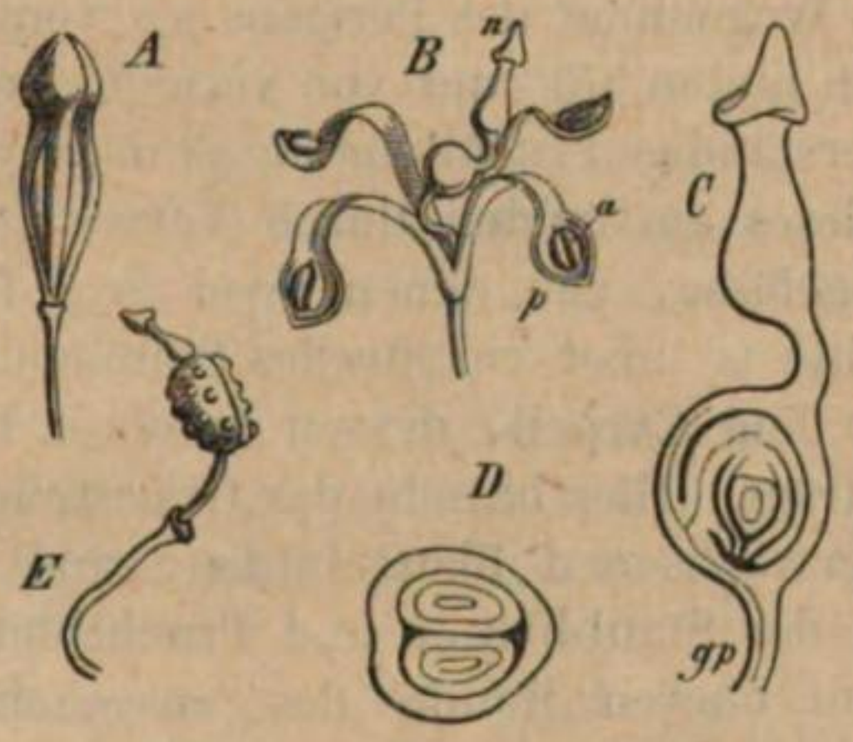


Fig. 339. Blüthe von Manglesia glabrata (einer Proteacee): *A* vor dem Aufblühen; *B* entfaltet, *C* das Gynaeceum, *gp* Gynophorum, *D* Querschnitt des Fruchtknotens, *E* reifende Frucht auf ihrem Stiel.

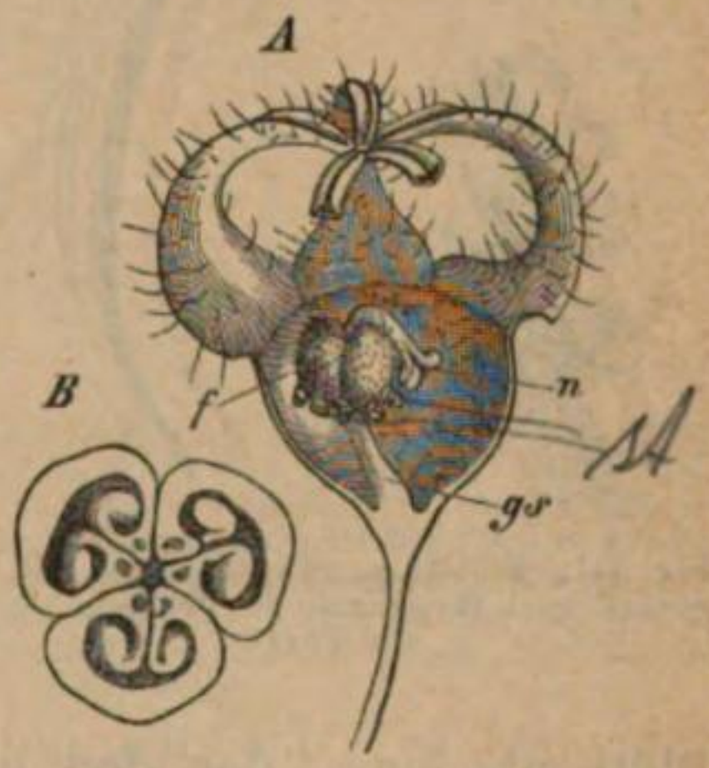


Fig. 340. Blüthe von Sterculia Balanghas: *gs* das Gynophorum, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe; *B* der Querschnitt des Fruchtknotens.

und Staubgefässe nach einander und gesondert aus dem Blüthenboden hervortreten; erst später beginnt dann ein intercalares Wachsthum an derjenigen Stelle des Blüthenbodens, aus welcher beide entspringen; so wächst nun eine Lamelle hervor, welche in ihrer Structur als das Basalstück des betreffenden Hüllblattes sich darstellt, und welche zugleich das Staubblatt trägt, so dass es aussieht, als ob dieses aus der Mitte der Innenfläche desselben entspringe, wie in Fig. 339 *B*, wo *p* ein Perigonblatt, *a* eine an diesem sitzende Anthere ist; beide

---

1) Das Fremdartige dieser Auffassung wird schwinden, wenn man sich das Verhalten eines Fruchtknotens mit klappig verwachsenen Carpellen vorstellt, wo die Samenknospen in Doppelreihen an den Verwachsungsrändern (Placenten) entstehen; was hier nach innen, bezüglich der Samenknospen, geschieht dort nach aussen bei der Bildung der Filamente.

standen anfangs getrennt über einander an dem jungen Blüthenboden, das unterhalb *a* und *p* liegende Blattstück ist erst viel später durch intercalares Wachsthum entstanden und hat gleichzeitig das eigentliche Perigonblatt *p* und das Staubgefäss *a* emporgehoben. Besonders häufig ist diese Art der Verwachsung in solchen Blüthen, deren Corollentheile auch unter sich seitlich zu einer Röhre verwachsen sind (Compositen, Labiaten, Valerianeen u. s. w.). — Andrerseits können die Staubblätter aber auch mit dem Gynaeceum in verschiedener Weise »verwachsen«; bei Sterculia Balanghas (Fig. 340 *A*) ist das Verhältniss nur ein scheinbares, es beruht hier einfach darauf, dass die kleinen dicht unter dem Fruchtknoten sitzenden Staubgefässe sammt diesem durch Streckung eines Theils des Blüthenbodens mit emporgehoben werden; ihrer Kleinheit wegen erscheinen sie als blosses Anhängsel des grossen Fruchtknotens; der beiderlei Organe tragende Theil, das Gynophorum, ist hier also ein Internodium der Blüthenaxe. Viel complicirter gestaltet sich die Bildung des echten Gynostemiums, welches oberhalb eines unterständigen Fruchtknotens sich bildet, wie bei den Aristolochien und noch mehr bei den Orchideen, wo diese Verwachsungen und Verschiebungen der Blüthentheile noch mit Abortus gewisser Glieder verbunden sind; da diese Verhältnisse im Anhang noch erläutert werden, so mag hier die Betrachtung der Fig. 341 genügen, welche die Blüthe von Cypripedium nach Wegnahme des Perigons *p p* von der Seite (*A*), von hinten (*B*) und von vorn (*C*) zeigt; *f* ist der unterständige Fruchtknoten, *gs* das Gynostemium, dieses entstanden durch Verwachsung dreier Staubgefässe, von denen zwei (*a a*) fertil sind, das dritte (*s*) aber ein steriles Staminodium darstellt mit dem Carpell, dessen vorderer Theil die Narbe *n* trägt. Hier besteht das Gynostemium ganz aus verwachsenen Blattgebilden, aus den Basalstücken der Staubblätter und Fruchtblätter, die beide am oberen Rande des ausgehöhlten Blüthenbodens, der den unterständigen Fruchtknoten (*b*) bildet, entspringen (vergl. unten die Entwickelung und Deutung der Orchideenblüthe).

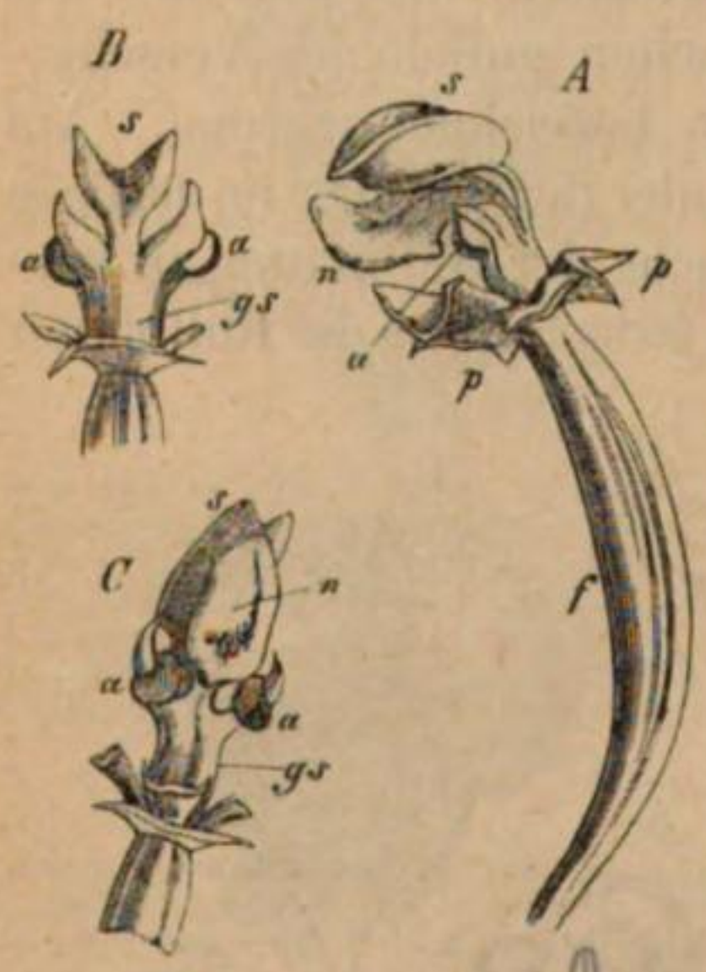


Fig. 341. Blüthe von Cypripedium Calceolus, nach Wegnahme des Perigons *p p* (s. den Text).

Die Grösse und Form der Staubgefässe ist nicht selten innerhalb einer und derselben Blüthe verschieden; so sind z. B. bei den Cruciferen zwei kürzere und vier längere, bei den Labiaten zwei kürzere und zwei längere Staubfäden vorhanden; die Androecien werden in diesen Fällen als tetradynamisch und didynamisch bezeichnet; bei Centradenia sind sie, wie Fig. 333 *A* und *B* zeigt, nicht nur verschieden gross, sondern auch verschieden gegliedert. — Gestützt auf die Entwickelungsgeschichte und die Vergleichung der Stellungs- und Zahlenverhältnisse verwandter Blüthen ist man aber sogar berechtigt, auch von Staubblättern ohne Anthere zu reden, denen also das physiologisch charakteristische Merkmal fehlt; so finden sich bei Geranium zwei Kreise fertiler Staubgefässe, bei dem nahe verwandten Erodium sind aber die des einen Kreises ohne Antheren; gewöhnlich erleiden solche sterile Staubblätter oder Staminodien weitere Metamorphosen, wodurch sie den fertilen unähnlich, nicht selten corollinisch werden, wie die

innersten Staubblätter bei Aquilegia, oder sie nehmen ganz besondere Formen an, wie bei Cypripedium Fig. 344 *s*; bei manchen Gesneraceen tritt an Stelle des einen, hinteren Staubgefässes ein drüsenartiges Gebilde, ein Nectarium auf (vergl. die Abbildung von Columnea weiter unten). Derartige Metamorphosen können als erste Schritte zur Herstellung des Abortus gelten, der dahin führt, dass endlich an der Stelle, wo ein Staubgefäss erscheinen sollte, ein leerer Platz in der Blüthe übrig bleibt, wie bei den mit den Gesneraceen nahe verwandten Labiaten, wo an der Stelle jenes Staminodiums überhaupt keinerlei Neubildung mehr stattfindet; statt der fünf Staubblätter, auf welche der Bauplan der Blüthe hinweist, sind also nur vier vorhanden, selbst die erste Anlage des fünften (hinteren) unterbleibt ganz, wie Fig. 342 zeigt. Derartige Vorkommnisse rechtfertigen durchaus die Annahme des Abortus auch in solchen Fällen, wo das fehlende Organ nicht erst während der Entwickelung schwindet, sondern von vorn herein ausbleibt, wenn nur die Vergleichung mit den Zahlen- und Stellungsverhältnissen nahe verwandter Pflanzen die Annahme, dass hier Etwas ausfällt, rechtfertigt; ihre sichere Basis gewinnt die Annahme eines derartigen Abortus aber erst durch die Descendenztheorie.

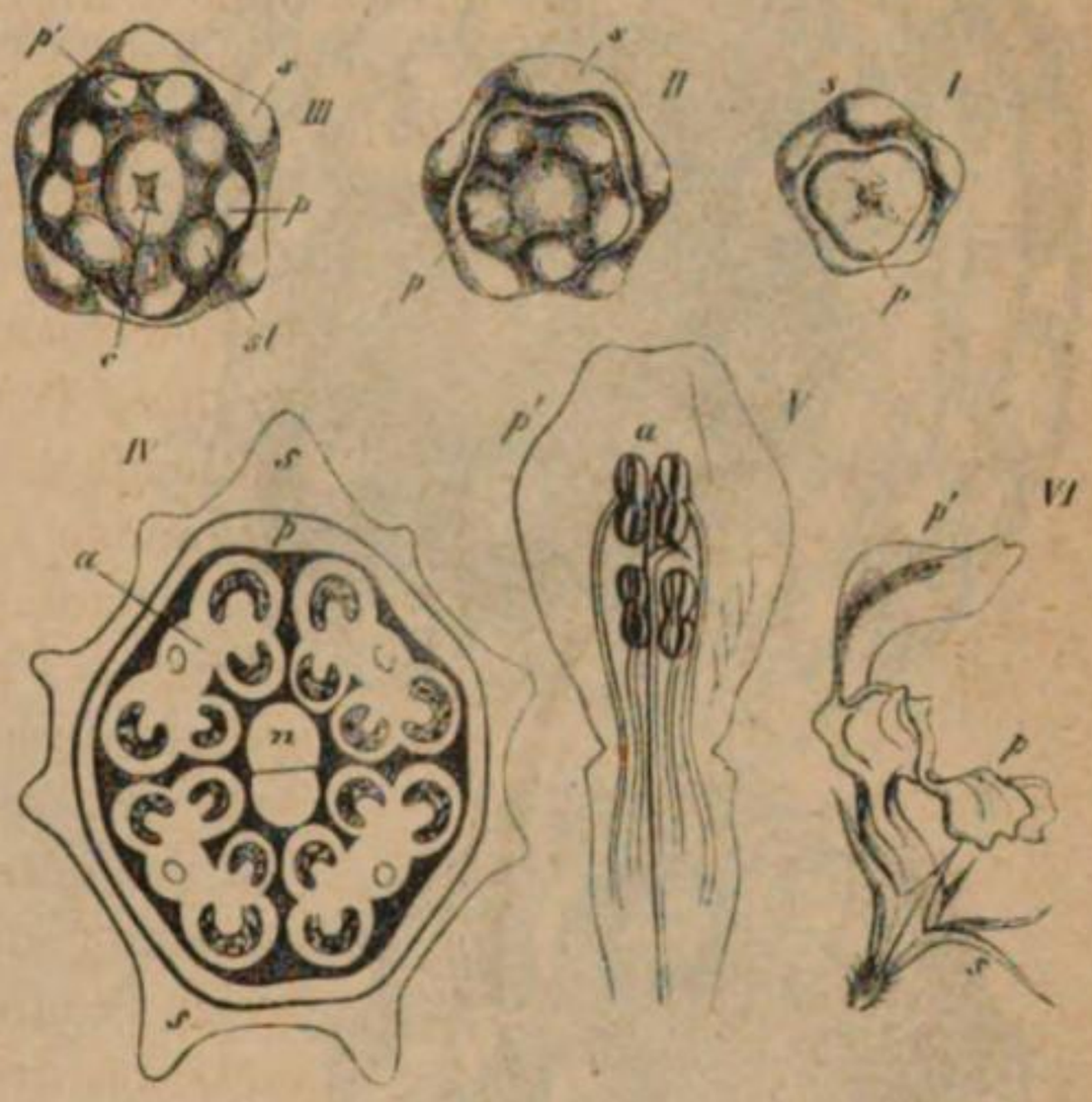


Fig. 342. Entwickelungszustände der Blüthe von Lamium album. *I*, *II*, *III* von oben gesehen, sehr junge Knospen: *I* nach Anlage der Sepala *s*, *II* nach der der Petala *p*, *III* nach Anlage der Stamina *st* und der Carpelle *c*; *IV* Querschnitt einer älteren Knospe; *s* die Röhre des gamosepalen Kelches, *p* der gamopetalen Corolle, *a* Antheren, *n* Narben; *V* Oberlippe der Corolle mit den epipetalen Staubgefässen, *VI* ganze Blüthe von der Seite.

Die Zahl der Staubgefässe in einer Blüthe beschränkt sich nur selten auf eines oder zwei, gewöhnlich sind sie gleich den Hüllblättern in grösserer Zahl vorhanden und dann rosettenförmig, entweder in spiraliger Stellung oder in Quirlen angeordnet. Sind die Hüllblätter spiralig gestellt, so sind es auch gewöhnlich die Staubblätter, und ihre Zahl pflegt dann eine sehr beträchtliche und unbestimmte zu sein, wie bei Nymphaea, Magnolia, Ranunculus, Helleborus, sie kann aber auch in diesem Falle definirt und gering sein.

Viel häufiger sind aber die Staubblätter in einen oder mehrere Quirle geordnet, die dann meist unter sich und mit denen der Hülle gleichzählig sind und alterniren, doch kommen zahlreiche Abweichungen von dieser Regel vor, nicht selten veranlasst durch Abortus einzelner Glieder oder ganzer Quirle, aber auch durch Vermehrung derselben oder durch Superposition consecutiver Quirle; nicht selten treten an Stelle eines einzelnen dicht neben einander zwei oder selbst mehr Staubgefässe auf (Dédoublement); Verhältnisse, die nicht selten schwierig zu ermitteln, für die Bestimmung der natürlichen Verwandtschaft aber von grossem Werth sind und unten noch näher beleuchtet werden sollen.

5) Entwickelung des Pollens und der Antherenwand[1]). Die hier zunächst folgende Darstellung trifft einstweilen nur die gewöhnlichen Fälle, wo der Pollen in vier Antherenfächern (Loculamenten) entsteht und vereinzelte Körner bildet, welche aus der sich öffnenden Anthere ausfallen; einige der wichtigeren Ausnahmen werden weiter unten noch erwähnt.

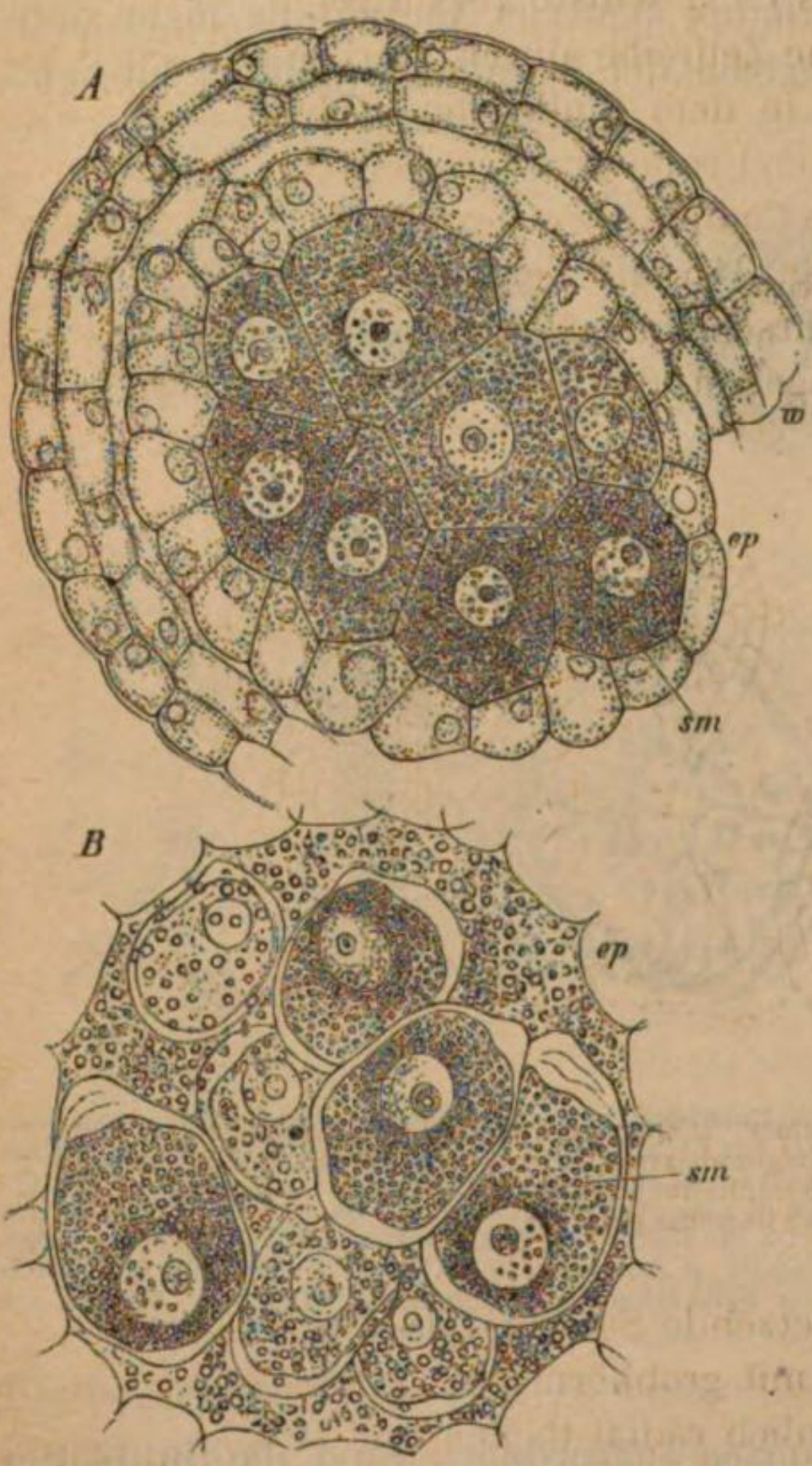


Fig. 343. Funkia cordata: *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* das Epithel, welches das Loculament auskleidet; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung des Epithels (500). Die weitere Entwickelung der Pollenmutterzellen und des Pollens vergl. Fig. 344 und 345.

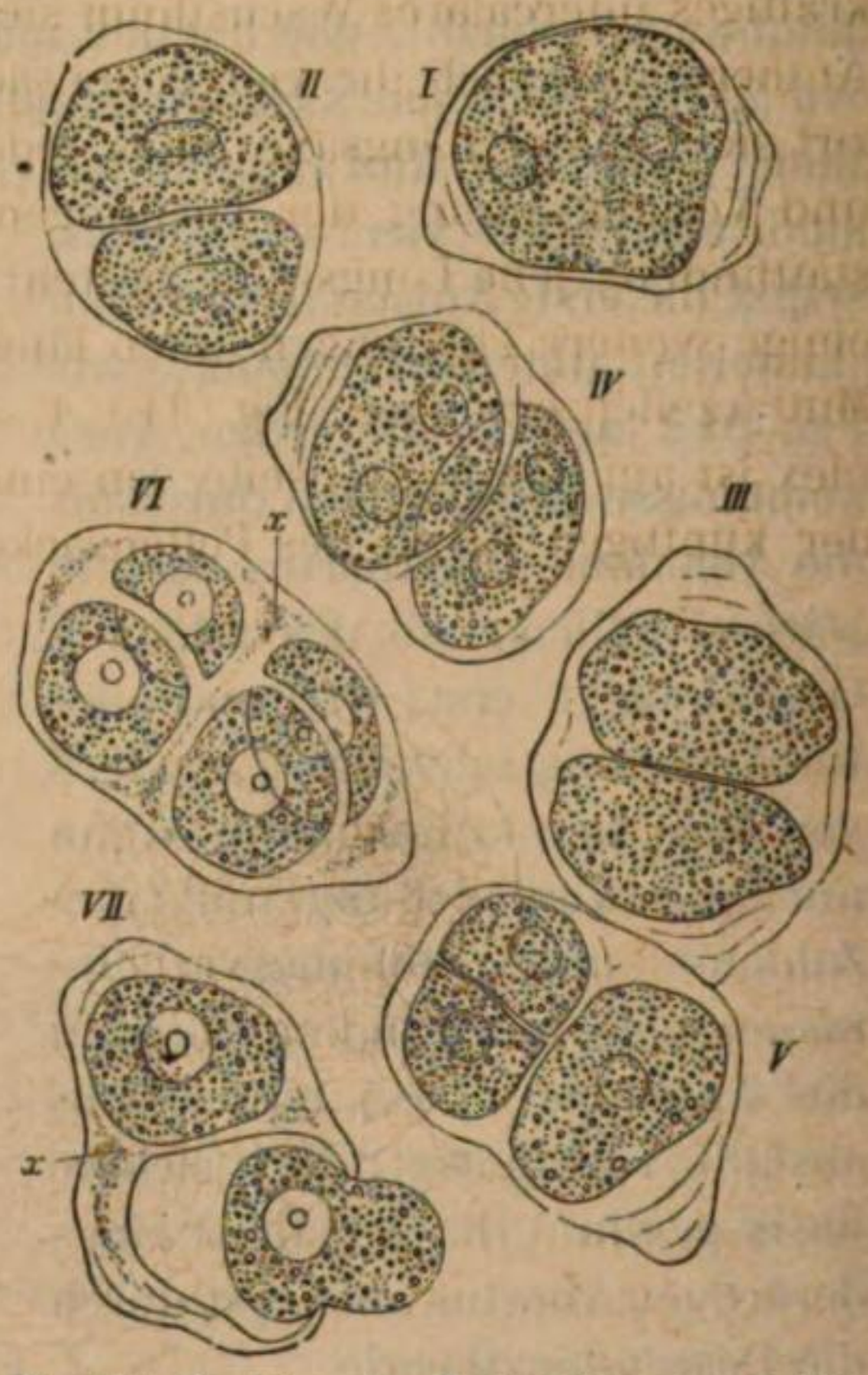


Fig. 344. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550-mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

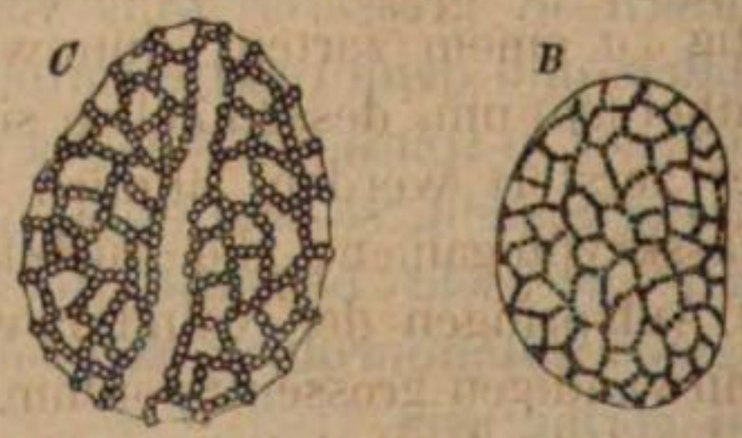


Fig. 345. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

Unmittelbar nach dem ersten Sichtbarwerden der Hüllblätter oder des innersten Kreises derselben als rundliche Protuberanzen am Umfang des Blüthenbodens treten die Anlagen der Staubblätter in ähnlicher Form hervor, gewinnen aber

---

1) Nägeli: zur Entwickelungsgesch. des Pollens. Zürich 1842, und Hofmeister: neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen.

meist einen beträchtlichen Vorsprung im Wachsthum vor der Corolle, die nicht selten längere Zeit in einem sehr rudimentären Zustand verweilt. Sehr bald zeigt der aus homogenem Urmeristem bestehende Körper die Umrisse der beiden durch das Connectiv verbundenen Antherenhälften, das Filament ist dann noch sehr kurz, es wächst auch später noch langsam, um endlich vor dem Aufblühen durch kräftiges intercalares Wachsthum sich rascher zu verlängern. Wenn an der jungen Anthere äusserlich die vier Pollensäcke als Längswülste hervortreten, so differenzirt sich in der Längsaxe eines jeden eine Zellreihe durch stärkeres Wachsthum und Verlangsamung der Theilungen, die in dem umliegenden Meristem rascher stattfinden; jene Längsreihe besteht aus den Urmutterzellen des Pollens, die durch einige weitere Theilungen einen länglichen Complex von gewebeartig verbundenen Mutterzellen erzeugen (Fig. 343 *A*, *sm*, Fig. 346 *m*), der ganze grosszellige Complex ist auf der Aussenseite von einer mehrschichtigen, kleinzelligen Gewebelage, der künftigen Wand des Pollensackes umgeben (Fig. 343 *A*); die innerste, um

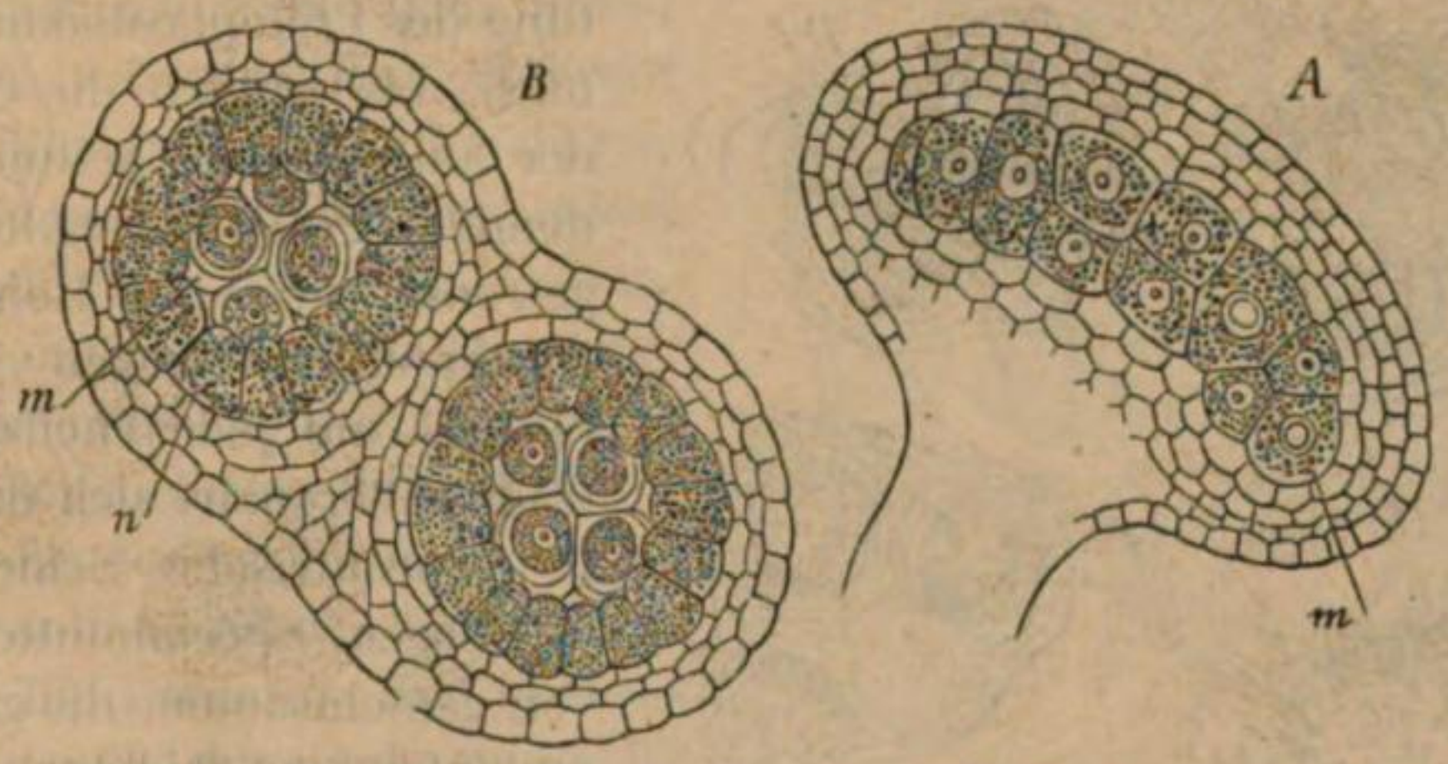


Fig. 346. Althaea rosea: *A* Pollensack von der Seite gesehen, *B* Querschnitt einer Antherenhälfte, die beiden Pollensäcke zeigend; *m* die Pollenmutterzellen, in *A* noch gewebeartig verbunden, in *B* schon in je vier Pollenzellen getheilt; *n* das Epithel des Loculaments. (Jede Antherenhälfte aus zwei Pollensäcken bestehend, wird hier von einem langen Ast des Filaments getragen).

den ganzen Mutterzellencomplex sich fortsetzende Schicht bildet sich schon frühzeitig zu einem zarten, dünnwandigen, mit grobkörnigem Protoplasma erfüllten Epithel (*ep*) um, dessen Zellen sich gewöhnlich radial theilen und strecken, später aber zerstört werden, ähnlich wie die innere Zellenschicht im Sporangium der Gefässkryptogamen; die Ausbildung der äusseren Zellschichten, welche später das Aufspringen der Wand bewirken, erfolgt erst viel später. — Die anfangs dünnwandigen grossen Sporenmutterzellen (*sm* Fig. 343 *A*) verdicken ihre Wandungen sehr beträchtlich und gewöhnlich ungleichmässig (Fig. 344, 347 *A*), die Verdickungsmasse ist meist deutlich geschichtet. Bei vielen Monocotyledonen trennen sich nun die Mutterzellen vollständig, das Loculament erweitert sich, und jene schwimmen einzeln oder in Gruppen zusammenhängend in einer den Hohlraum erfüllenden körnigen Flüssigkeit, wie Fig. 343 *B* zeigt, ein Verhalten, welches lebhaft an die Sporenbildung der Gefässkryptogamen erinnert. In anderen Fällen jedoch, z. B. bei vielen Dicotyledonen (Cucurbita, Tropaeolum, Althaea u. a.) isoliren sich die sehr dickwandigen Mutterzellen nicht, sie erfüllen das Loculament vollständig, können aber gewöhnlich nach Zerreissung der Antherenwand in Wasser aus einander fallen. — Mit der Zellhautverdickung ist eine

Abrundung des Protoplasmakörpers verbunden, dessen centraler grosser Zellkern sich auflöst, wenn die Vorbereitung zur Bildung der Pollenzellen eingeleitet wird. Statt des verschwundenen (aufgelösten) treten nun entweder zunächst zwei neue Kerne auf, denen sofort eine simultane Zweitheilung folgt (wie in Fig. 344 *I*, *II*), oder sie lösen sich wieder auf und an ihrer Stelle treten vier Kerne auf, die dann die simultane Viertheilung einleiten, Fälle, die zumal unter den Monocotylen bei den Liliaceen beobachtet werden, — oder aber, und zumal bei den Dicotylen, es entstehen sofort nach Auflösung des Mutterzellkerns simultan vier neue Kerne, die sich in Punkte einer Fläche oder nach den Ecken eines Tetraëders lagern, worauf sich der Protoplasmakörper vierlappig einschnürt, so dass je ein Kern das Centrum eines der Lappen bildet; während dieser Einschnürung wächst die dicke Mutterzellhaut von aussen nach innen der Einfaltung des Protoplasmakörpers folgend nach, bis endlich die vier während der succedanen Theilung sich rundenden Protoplasmaklumpen ganz getrennt in vier Höhlungen der Mutterzellhaut liegen (Fig. 347 *A* bis *E*); um jede Theilzelle der Tetrade differenzirt sich die Hautmasse in concentrische Schichtensysteme (die sogen. Specialmutterzellen), die von gemeinsamen, die ganze Tetrade umlaufenden Schichten umhüllt werden (Fig. 347 *E*, 348); liegen die Tetraden einige Zeit in Wasser, so platzen häufig die Schichtencomplexe, die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen werden durch den Riss hinausgestossen und runden sich sphärisch ab (Fig. 344 *VII* und Fig. 347 *F*, *G*). Bald nach der Umbildung der Pollenmutterzelle zu einer Tetrade umkleidet sich jeder Protoplasmakörper mit einer neuen anfangs sehr dünnen Zellhaut, welche mit der innersten Schicht des Complexes nicht zusammenhängt, wie ihre Ablösung durch Contraction in Alkohol deutlich zeigt; diess ist die eigentliche Pollenzellhaut, die sich nun rasch verdickt, sich in eine äussere cuticularisirte und eine innere reine Zellstoffschale, die Exine und Intine, differenzirt; jene bedeckt sich auf ihrer Aussenseite mit Stacheln (Fig. 348 *ph*), Warzen (Fig. 345), Leisten, Kämmen u. s. w, während diese oft an bestimmten Stellen beträchtliche nach innen vorspringende Verdickungen bildet (Fig. 348 *v*), die später bei der Bildung des Pollenschlauchs sich betheiligen. Während dieser Vorgänge lösen sich nun

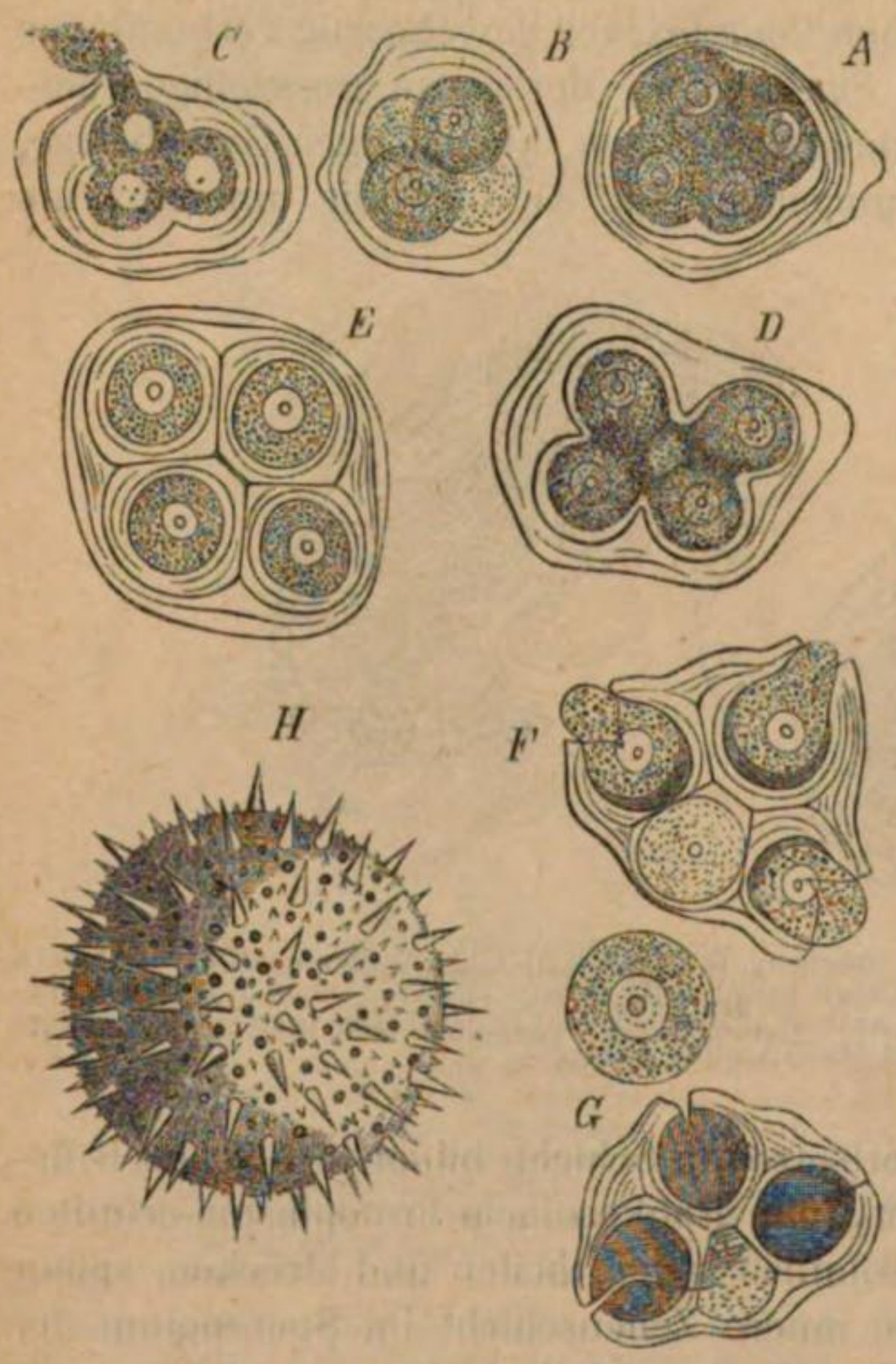


Fig. 347. Althaea rosea: Viertheilung der Pollenmutterzellen *A*—*E*; bei *F* und *G* eine Tetrade, deren Specialmutterzellhäute unter Einfluss des Wassers platzen und die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen austreten lassen. *H* ein ausgewachsenes Pollenkorn von aussen gesehen bei gleicher Vergr. (Vergl. Fig. 11. p. 15).

die Schichtencomplexe der Tetrade langsam auf, in dem ihre Substanz verschleimt und ihre Form endlich verschwindet; es kann ihre Desorganisation im Inneren der Mutterzellhaut (wie bei Fig. 344 *VII*, *x*) oder aussen an derselben (Fig. 348 *sg*) beginnen. Durch die Auflösung des Gehäuses, in welchem die jungen Pollenzellen bisher eingeschlossen waren, werden sie nun frei, sie fallen aus einander und schwimmen in der das Antherenfach ausfüllenden körnigen Flüssigkeit, innerhalb welcher sie ihre definitive Ausbildung und Grösse erlangen, wobei die erwähnte Flüssigkeit verbraucht wird, so dass schliesslich die reifen Pollenkörner als staubartige Masse den Raum des Antherenfaches erfüllen.

Das reife Pollenkorn der Angiospermen [1]) erfährt keine Theilungen mehr, wie das der Gymnospermen; es bleibt einzellig, der Pollenschlauch entwickelt sich auf der Narbe des weiblichen Geschlechtsorgans unmittelbar als eine Ausstülpung der Intine, welche die Exine an meist bestimmten, vorgebildeten Stellen durchbricht; nicht selten sind solcher Austrittstellen mehrere oder selbst sehr zahlreiche (Fig. 349 *a*, 350 *o*) vorhanden und die Möglichkeit zur Bildung eben so vieler Pollenschläuche aus einem Korn gegeben, doch wächst meist nur einer kräftig fort, um die Befruchtung zu vermitteln. Abgesehen von der erwähnten Sculptur der Exine selbst hängt die äussere Form und Hautstructur der Pollenkörner vorwiegend davon ab, wie viele Ausschnittstellen und in welcher Anordnung sie sich bilden, ob die Exine an diesen Stellen bloss dünner ist und die Intine hier warzenartig vortritt (Fig. 349), oder ob sich hier rundliche Stücke derselben wie Deckel ablösen (Cucurbitaceen, Passiflora), oder ob sie durch spiralige Risse sich in Bänder spaltet, wie bei Thunbergia (Fig. 38, p. 36) u. s. w. An den Austrittstellen ist die Intine meist dicker, oft bildet sie hier halbkugelige Protuberanzen, die bei der Bildung des Pollenschlauchs das erste Material liefern (Fig. 350 *i*), oder die Exine bildet nur dünnere Längsstreifen, die sich am trockenen Pollenkorn einfalten (Gladiolus, Yucca, Helleborus u. a.). — Häufig ist die Intine auch gleichmässig und continuirlich verdickt, wie bei Canna, Strelitzia, Musa, Persea, und in diesem Falle scheinen (nach Schacht) bestimmte Austrittstellen für den Pollenschlauch nicht vorgebildet. Die Zahl der eigenthümlich organisirten Austrittstellen ist bei jeder Pflanzenart, oft bei ganzen Gattungen und Familien bestimmt: eine bei der Mehrzahl der Monocotylen und wenigen Dicotylen; zwei bei Ficus, Justicia u. a.;

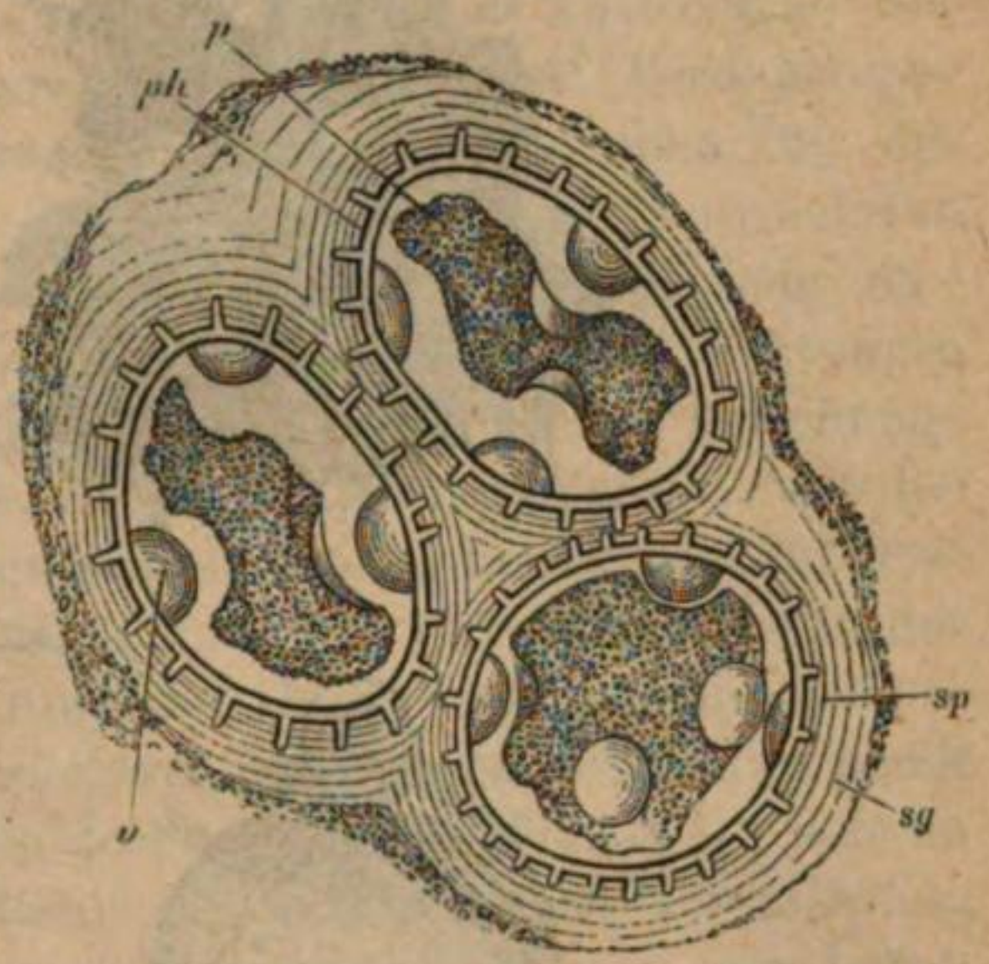


Fig. 348. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo; *sg* die in Auflösung begriffenen äusseren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, *sp* die sogen. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben; auch sie werden später aufgelöst; *ph* die Haut der Pollenzelle, ihre Stacheln wachsen nach aussen und durchbohren die Specialmutterzelle; *v* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen. 550).

1) Specielleres bei Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 149 und Luerssen, ibidem VII, p. 34.

drei bei den Onagrarieen, Proteaceen, Cupuliferen, Geraniaceen, Compositen, Borragineen; vier bis sechs bei Impatiens, Astrapaea, Alnus, Carpinus; viele bei den Convolvulaceen, Malvaceen, Alsineen u. a. (Schacht l. c.). — Die Exine ist seltener glatt, meist auf der Aussenseite mit den erwähnten Sculpturen besetzt. Ist sie sehr dick, so lässt sie nicht selten Schichten von verschiedener Structur und Consistenz erkennen, und zuweilen treten in radialer Richtung, die Dicke der Exine durchsetzend, Differenzirungen auf (Fig. 350), die ihr manchmal das Ansehen geben, als ob sie aus stabförmigen, prismatischen Stücken oder wabenartig verbundenen Lamellen u. s. w. bestände; Structurverhältnisse, welche an die des

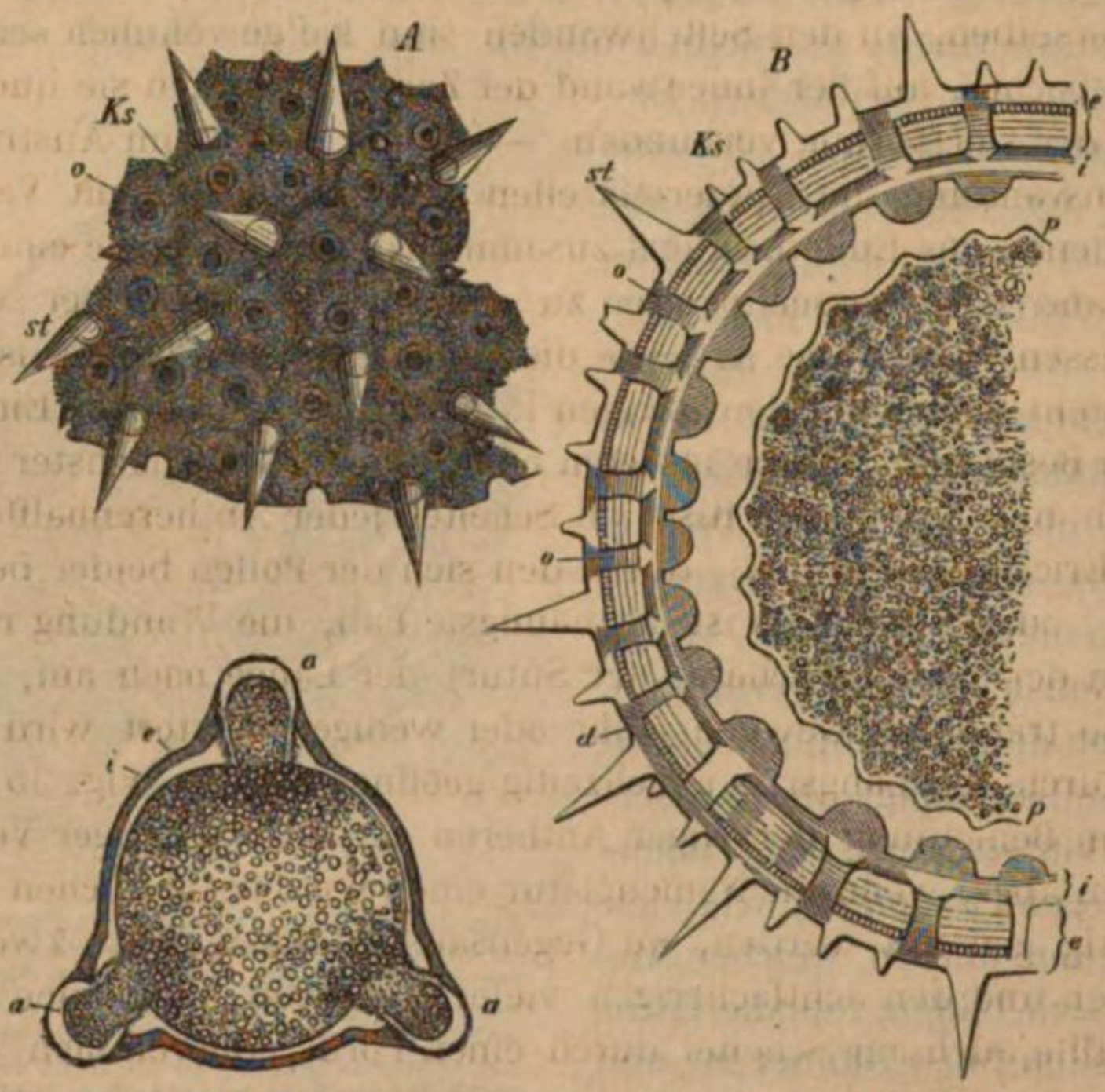


Fig. 349. Fig. 350.

Fig. 349. Pollenkorn von Epilobium angustifolium im optischen Durchschnitt: *a a a* die Austrittsstellen für die Intine *i*, die dort verdickt ist, während sich die Exine *e* daselbst verdünnt (500).

Fig. 350. Pollenkorn von Althaea rosea: *A* ein Stück der Exine von aussen gesehen, *B* die Hälfte eines sehr dünnen äquatorialen Durchschnitts des Korns: *st* grosse Stacheln, *ks* kleine Stacheln der Exine, *o* Löcher der Exine; *e* die Exine, *i* die Intine; *p* der Protoplasmakörper des Pollenkorns von der Intine zurückgezogen (800).

Exosporiums der Marsiliaceen erinnern und wie bei diesen wahrscheinlich nur auf einer weiteren Ausbildung der radialen Streifung beruhen, vielleicht mit späterer Auflösung der weichen Areolen und Verhärtung der dichteren Stellen (p. 31). — Der Inhalt des reifen Pollenkorns, die Fovilla der älteren Botaniker, besteht gewöhnlich aus dichtem grobkörnigem Protoplasma, in welchem Stärkekörnchen und Oeltröpfchen sich nachweisen lassen; platzt das Korn in Wasser, so tritt die Fovilla in schleimig cohärenten, oft darmartig gewundenen Massen hervor. — Auf der Oberfläche der Exine findet sich häufig gelb oder anders gefärbtes Oel, oft in deutlichen Tröpfchen, welches den Pollen klebrig, für die Uebertragung durch Insecten von Blüthe zu Blüthe geeignet macht, nur in ziemlich seltenen Fällen ist er ganz trocken und staubig, wie bei den Urticaceen und vielen Gräsern, wo er aus den Antheren hinausgeschleudert wird oder einfach hinabfällt.

Wenn die Pollenkörner sich der Reife nähern und die Blüthenknospe sich zum Aufblühen vorbereitet, dann bildet sich auch die Wandung der Antherenfächer weiter aus[1]). Die äussere Zellschicht (Epidermis) bleibt immer glattwandig (s. Fig. 354 unten), die inneren Schichten (das Endothecium) sind ebenfalls glatt, wenn die Anthere nicht aufspringt; bilden sich dagegen Klappen (wie bei Fig. 334 *k*), so sind an diesen allein die inneren Zellschichten mit Verdickungsbändern besetzt (fibrös), während da, wo die Antherenfächer längs aufspringen, ihr Endothecium überall fibröse Zellen enthält; meist ist nur eine solche Schicht vorhanden, zuweilen mehrere, bei Agave americana sogar 8—12. — Die nach innen protuberirenden Verdickungsbänder der fibrösen Zellen fehlen meist auf der Aussenwand derselben, an den Seitenwänden sind sie gewöhnlich senkrecht zur Oberfläche des Faches, auf der Innenwand der Zellen verlaufen sie quer und sind hier netzartig oder sternförmig verbunden. — Indem sich beim Austrocknen der reifen Antherenwandung die Epidermiszellen stärker als die mit Verdickungsbändern versehenen des Endotheciums zusammenziehen, üben sie einen Zug, der die Antherenwand nach aussen concav zu machen und sie an der schwächsten Stelle zu zerreissen strebt. Die Art, wie die Pollensäcke sich öffnen, ist sehr verschieden und steht immer mit den übrigen in der Blüthe getroffenen Einrichtungen zum Zweck der Bestäubung durch Insecten oder ohne diese in nächster Beziehung: bald bildet sich nur ein kurzer Riss am Scheitel jeder Antherenhälfte, wie bei Solanum, den Ericaceen (Fig. 332), durch den sich der Pollen beider benachbarter Fächer entleert, oder, und diess ist der häufigste Fall, die Wandung reisst in der Rinne zwischen den beiden Fächern (der Sutur) der Länge nach auf, indem zugleich das diese trennende Gewebe mehr oder weniger zerstört wird und somit beide Fächer durch den Längsriss gleichzeitig geöffnet werden (Fig. 351), was zu der sonderbaren Benennung derartiger Antheren als zweifächeriger Veranlassung gab; sie müssen aber, wenn die Nomenclatur einen wissenschaftlichen Sinn haben soll, vierfächerig genannt werden, im Gegensatz zu den wirklich zweifächerigen der Asclepiadeen und den achtfächerigen vieler Mimoseen. Zuweilen öffnet sich die Antherenhälfte auch am Scheitel durch einen Porus, der einfach durch Zerstörung einer kleinen Gewebepartie an dieser Stelle entsteht (Hofmeister). Uebrigens fehlt es an einer ausführlichen und vergleichenden Bearbeitung dieser physiologisch sehr wichtigen und höchst verschiedenen Vorgänge, und hier mag nur noch hervorgehoben werden, dass die Systematik Werth darauf legt, ob sich die Antherenhälften nach innen (gegen das Gynaeceum) oder nach aussen öffnen, was indessen von der Lage der Sutur und somit von der Lage der Pollensäcke auf der Innen- oder Aussenseite des Trägers abhängt.

In mehreren Familien der Mono- und Dicotylen kommen mehr oder minder beträchtliche Abweichungen[2]) von dem oben geschilderten Entwickelungsgang des Pollens und seiner endlichen Structur vor. Najas und Zostera weichen nur insofern ab, als die Wandverdickung der Mutterzellen unterbleibt und auch die Pollenzellen selbst sehr dünnwandig sind, die letzteren gewinnen bei Zostera ein

---

1) Vergl. H. v. Mohl, Verm. Schriften, p. 62.

2) Vergl. bezüglich des Folgenden: Hofmeister's neue Beiträge. II. (Abh. d. K. sächs. Ges. VII), ferner Reichenbach: de pollinis orchidearum genesi (Leipzig 1852) und Rosanoff, über den Pollen der Mimosen in Jahrb. f. wiss. Bot. VI, 441.

sehr fremdartiges Aussehen dadurch, dass sie statt der gewöhnlichen gerundeten Form die langer dünner, parallel neben einander in der Anthere liegender Schläuche annehmen. Beträchtlicher sind die Abweichungen bei der Bildung der zusammengesetzten Pollenkörner; sie kommen dadurch zu Stande, dass entweder nur die vier Tochterzellen (Pollenzellen) einer Mutterzelle mehr oder minder innig vereinigt bleiben, wie die Pollentetraden (Vierlingskörner) mancher Orchideen, von Fourcoya, Typha, Annona, Rhododendron, oder es bleiben die sämmtlichen Nachkommen einer Urmutterzelle ungetrennt und bilden eine Pollenmasse von 8, 12, 16, 32, 36 mit einander verbundenen Pollenzellen, wie bei vielen Mimosen und Acacien [1]; in diesen Fällen ist die Cuticula (Exine) auf der freien Aussenseite der am Umfang der Masse liegenden Theilkörner stärker entwickelt und überzieht das Ganze als continuirliche Haut, von der aus nach innen, zwischen den einzelnen Zellen, nur dünne Leisten derselben sich einziehen. Bei den verschiedenen Abtheilungen der Orchideen kommen alle Abstufungen von den gewöhnlichen vereinzelten Pollenkörnern der Cypripedien durch die Vierlingskörner der Neottien bis zu den Ophrydeen vor, wo die sämmtlichen aus je einer Urmutterzelle entstandenen Pollenzellen vereinigt bleiben und so in einem Antherenfach zahlreiche Pollenmassen (massulae) liegen und endlich bis zu den Pollinarien der Ceriorchideen, wo sämmtliche Pollenkörner eines Antherenfachs in parenchymatischem Verbande bleiben; hier wie bei den Asclepiadeen mit nur zweifächeriger Anthere, wo die Pollenkörner jedes Faches durch eine wachsartige Substanz fest verbunden sind, findet der Natur der Sache nach keine Verstäubung des Pollens, auch kein freiwilliges Ausfallen der Pollenmassen aus den Antheren statt, sondern ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile bewirken es, dass die honigsuchenden Insecten die Pollinarien oder unter sich verklebten Pollenmassen aus den Antherenfächern herausziehen und an der Narbe anderer Blüthen derselben Species wieder abstreifen (vergl. im III. Buch über Sexualität).

6) Der weibliche Geschlechtsapparat [das Gynaeceum [2]] der Angiospermenblüthe besteht aus einem oder mehreren geschlossenen Gehäusen, in denen die Samenknospen sich bilden; der untere, hohle, aufgeschwollene Theil jedes einzelnen Samengehäuses, der die Samenknospen umschliesst, wird Fruchtknoten (germen, ovarium) genannt; der Ort oder die Gewebemasse, aus der Samenknospen im Fruchtknoten unmittelbar entspringen, ist eine Placenta. Oberhalb des Fruchtknotens verengt sich das Samengehäuse in ein oder mehrere dünne stielartige Gebilde, Griffel (stilus), welche die Narben (stigmata) tragen; es sind dies drüsige Anschwellungen oder Ausbreitungen von verschiedener Form, welche den auf sie übertragenen Pollen festhalten und durch die von ihnen abgeschiedene Narbenfeuchtigkeit zum Austreiben der Pollenschläuche veranlassen.

Das Gynaeceum ist immer das Schlussgebilde der Blüthe: bei hinreichend verlängerter Blüthenaxe nimmt es den höchsten Theil derselben ein, ist jene flach, tellerartig ausgebreitet, so steht es im Centrum der Blüthe, ist sie ausgehöhlt,

---

1) Bei vielen Mimoseen ist die Anthere nach Rosanoff achtfächerig, indem je zwei Paare kleiner Fächer in einer Antherenhälfte entstehen; die Pollenzellen jedes Faches bleiben in einer Masse vereinigt.

2) Man vergl. darüber die in einigen wesentlichen Punkten abweichenden Ansichten Payer's (organogénie de la fleur, p. 725).

becherförmig, so steht das Gynaeceum in der Tiefe der Höhlung, in deren Centrum der Scheitelpunkt der Blüthenaxe liegt; im Diagramm der Blüthe (Fig. 351 *I*, 353 *B*), wo jeder äussere Kreis einen genetisch tieferen, jeder weiter innen liegende einen morphologisch höheren Querschnitt repräsentirt, erscheint das Gynaeceum daher immer als das innerste, centrale Gebilde der Blüthe, indem die longitudinalen Verschiebungen an der Blüthenaxe bei der Construction des Diagramms beseitigt werden.

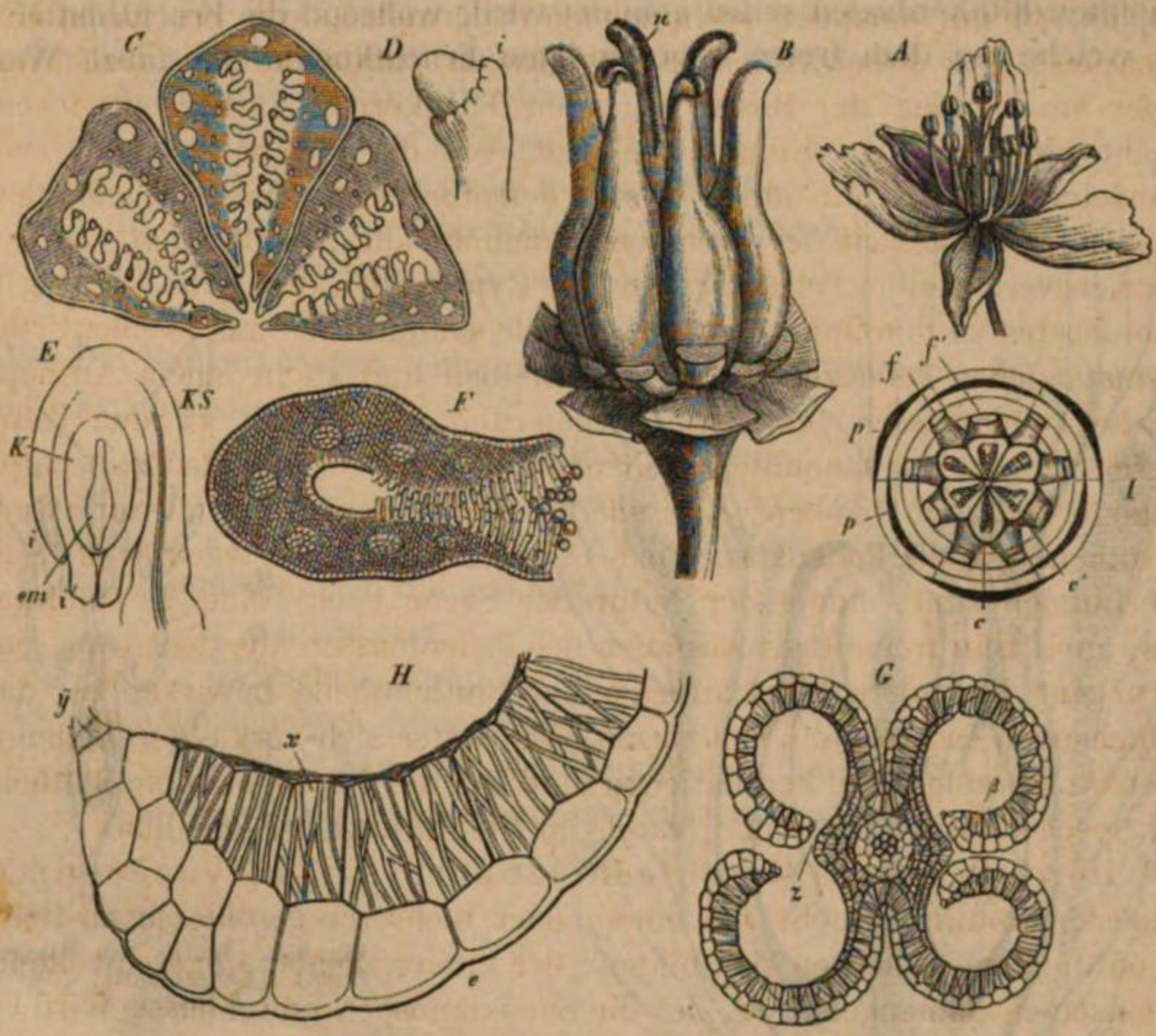
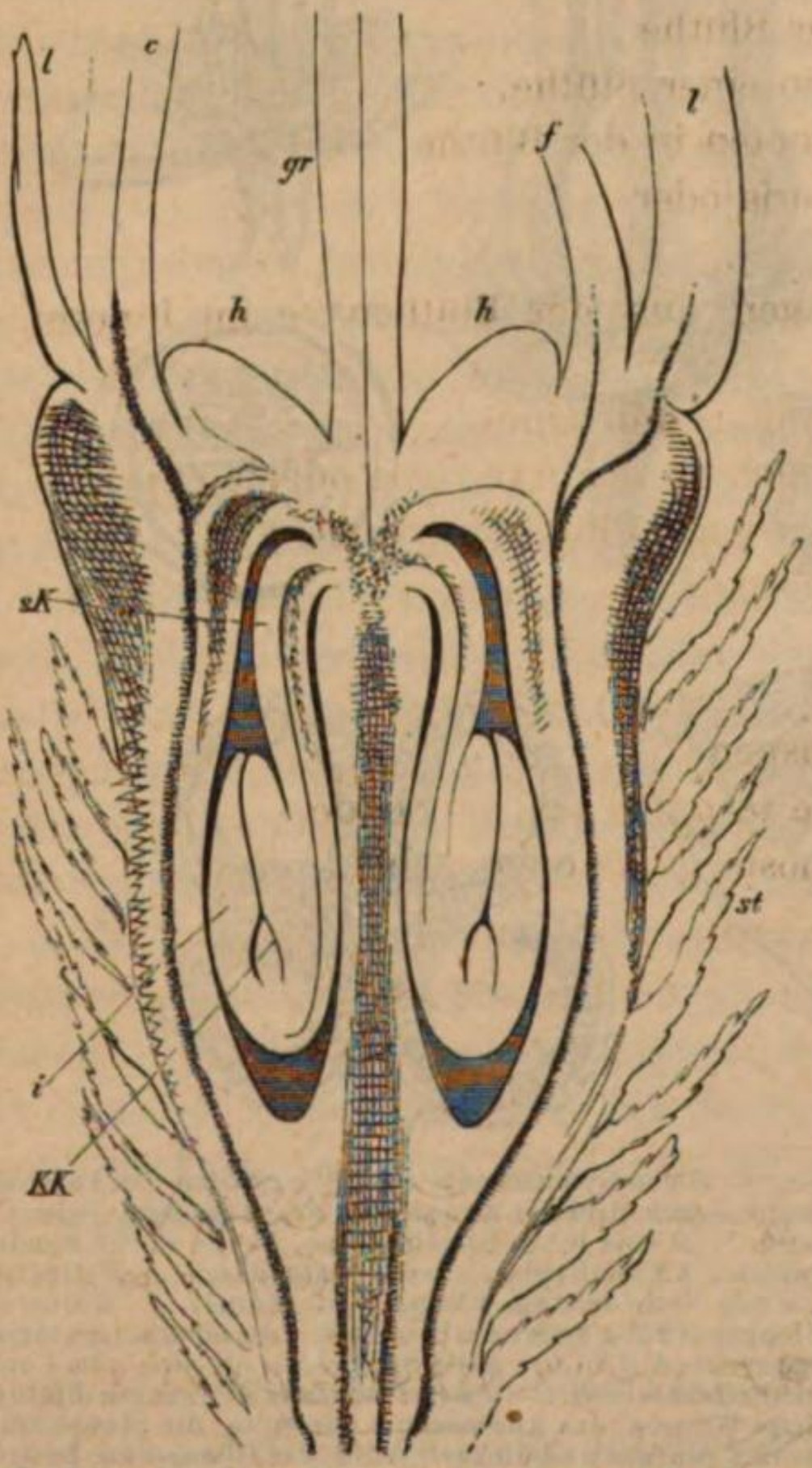


Fig. 351. Butomus umbellatus: *A* Blüthe in natürl. Gr. — *B* das Gymnaeceum nach Wegnahme des Perigons und der Staubblätter vergr.; *n* die Narben. — *C* Querschnitt durch drei der monomeren Fruchtknoten, jedes Carpell auf der Innenseite mit zahlreichen Samenknospen besetzt. — *D* eine junge Samenknospe, *E* eine solche unmittelbar vor der Befruchtung; *i i* die Integumente, *K* Knospenkern, *KS* die Raphe, *em* der Embryosack. — *F* Querschnitt durch den Narbentheil eines Carpells stärker vergr.; an den Narbenhaaren hängen Pollenkörner. — *G* Querschnitt einer Anthere; sie ist vierfächerig, die Ablösung der Klappen *β* bei *z* findet aber so statt, dass sie dann zweifächerig erscheint. — *H* Theil einer Klappe der Anthere (entsprechend *β* in *G*); *y* die Stelle, wo sie sich vom Connectiv abgelöst hat, *e* die Epidermis, *x* die fibröse Zellschicht (Endothecium). — *I* das Diagramm der ganzen Blüthe: das Perigon *p p* besteht aus zwei alternirenden dreigliedrigen Wirteln, das Androeceum ebenfalls, die Staubblätter des äusseren Wirtels sind aber verdoppelt (*f*), die des inneren *f'* einfach und dicker. Auch das Gynaeceum besteht aus zwei dreizähligen Quirlen, einem äusseren *c* und einem inneren *c'*. Es sind also sechs alternirende dreigliedrige Wirtel mit Verdoppelung der Glieder im ersten Staubblattwirtel vorhanden.

Erhebt sich der Axentheil der Blüthe (Blüthenboden, torus, receptaculum) im Centrum so weit, dass die Basis des Gynaeceums deutlich oberhalb der Stamina oder wenigstens in der Mitte des Androeceums liegt, so wird das Perianthium und Androeceum (oder auch die ganze Blüthe) hypogynisch genannt (Fig. 351); ist dagegen der Blüthenboden napfartig oder becherförmig ausgehöhlt, trägt er auf dem ringförmigen Rande das Perianth und die Staubfäden, während in seiner Tiefe das Gynaeceum entspringt (Fig. 353 *A*), so heisst die Blüthe perigynisch; es leuchtet ein, dass zwischen den ausgeprägt hypo- und perigynischen Blüthen

Mittelformen möglich sind, die in der That häufig (zumal bei den Rosifloren) vorkommen. — In diesen beiden Blüthenformen ist das Gynaeceum frei, das Receptaculum betheiligt sich nicht an der Bildung der Fruchtknotenwand, obgleich es bei manchen perigynischen Blüthen (z. B. Pyrus, Rosa) äusserlich zuweilen so aussieht. — Epigynisch ist endlich die Blüthe, wenn sie einen wirklich unterständigen Fruchtknoten (ovarium inferum) besitzt; der letztere unterscheidet sich aber von dem in das Receptaculum der perigynischen Blüthe eingesenkten dadurch, dass seine Wandung von dem becherförmig oder sogar lang schlauchförmig ausgehöhlten Blüthenboden selbst gebildet wird, während die Fruchtblätter (Carpelle), welche bei dem freien oberständigen Fruchtknoten die ganze Wandung



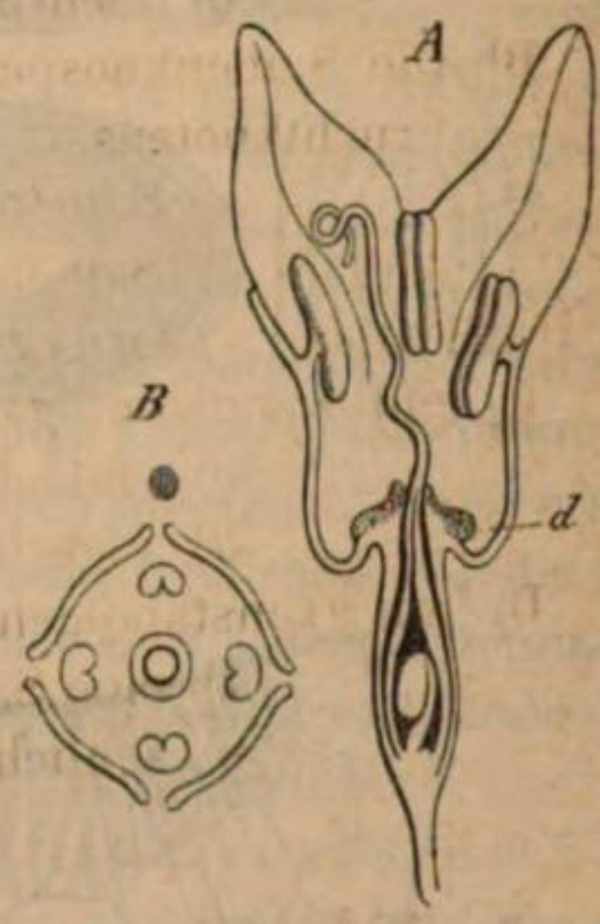


Fig. 353. Blüthe von Eleagnus fusca: *A* Längsschnitt, *d* Discus, *B* Diagramm.

Fig. 352. Längsdurchschnitt des unterständigen Fruchtknotens von Eryngium campestre: *l* Sepala, *c* Corolle, *f* Filament, *gr* Griffel, *h* Discus; *KK* Kern der Samenknospe, *i* Integument.

bilden, hier (gleich dem Perianth und dem Androeceum) aus dem Rande des hohlen Receptaculums entspringen und die Höhlung nur oben verschliessen, um sich dann als Griffel zu erheben und die Narben zu tragen (Fig. 352). Auch zwischen dem oberständigen Fruchtknoten hypogynischer und dem unterständigen epigynischer Blüthen sind Uebergangsformen nicht selten; der Fruchtknoten kann z. B. in seiner unteren Hälfte vom Receptaculum, in seiner oberen von den verwachsenen Fruchtblättern gebildet sein; derartige Uebergänge finden sich zumal bei den Saxifragen.

Bildet das Gynaeceum einer Blüthe nur einen Fruchtknoten, so entsteht auch nur eine Frucht, und die Blüthe kann dann als einfrüchtig, monocarpisch (Fig. 352, 353) bezeichnet werden im Gegensatz zu den polycarpischen Blüthen, deren Gynaeceum mehrere isolirte Fruchtknoten und aus diesen ebenso viele oder weniger Früchte bildet (Fig. 351).

Das Verständniss der verschiedenen Formen des Gynaeceums wird erleichtert, wenn wir die Hauptformen gesondert betrachten; ich unterscheide für den vorliegenden Zweck:

I. Das oberständige Gynaeceum (Blüthe hypo- oder perigynisch).
  A) die Samenknospen entspringen aus den Carpellen selbst.
    a) monomere Fruchtknoten
      α) nur einer in einer Blüthe
      β) zwei oder mehr in einer Blüthe.
    b) ein polymerer Fruchtknoten in der Blüthe
      γ) dieser ist einfächerig oder
      δ) mehrfächerig.
  B) Die Samenknospen entspringen aus der Blüthenaxe im Inneren des Fruchtknotens.
      ε) Samenknospe terminal (nur eine)
      ζ) Samenknospe seitlich an der Axe (eine oder mehr).

II. Das unterständige Gynaeceum (Blüthe epigynisch):
  C) mit wandständigen Samenknospen
      η) einfächerig,
      ϑ) mehrfächerig.
  D) mit axenständigen Samenknospen:
      ι) eine Samenknospe terminal am Axenende,
      κ) seitliche Samenknospe (eine oder mehr).

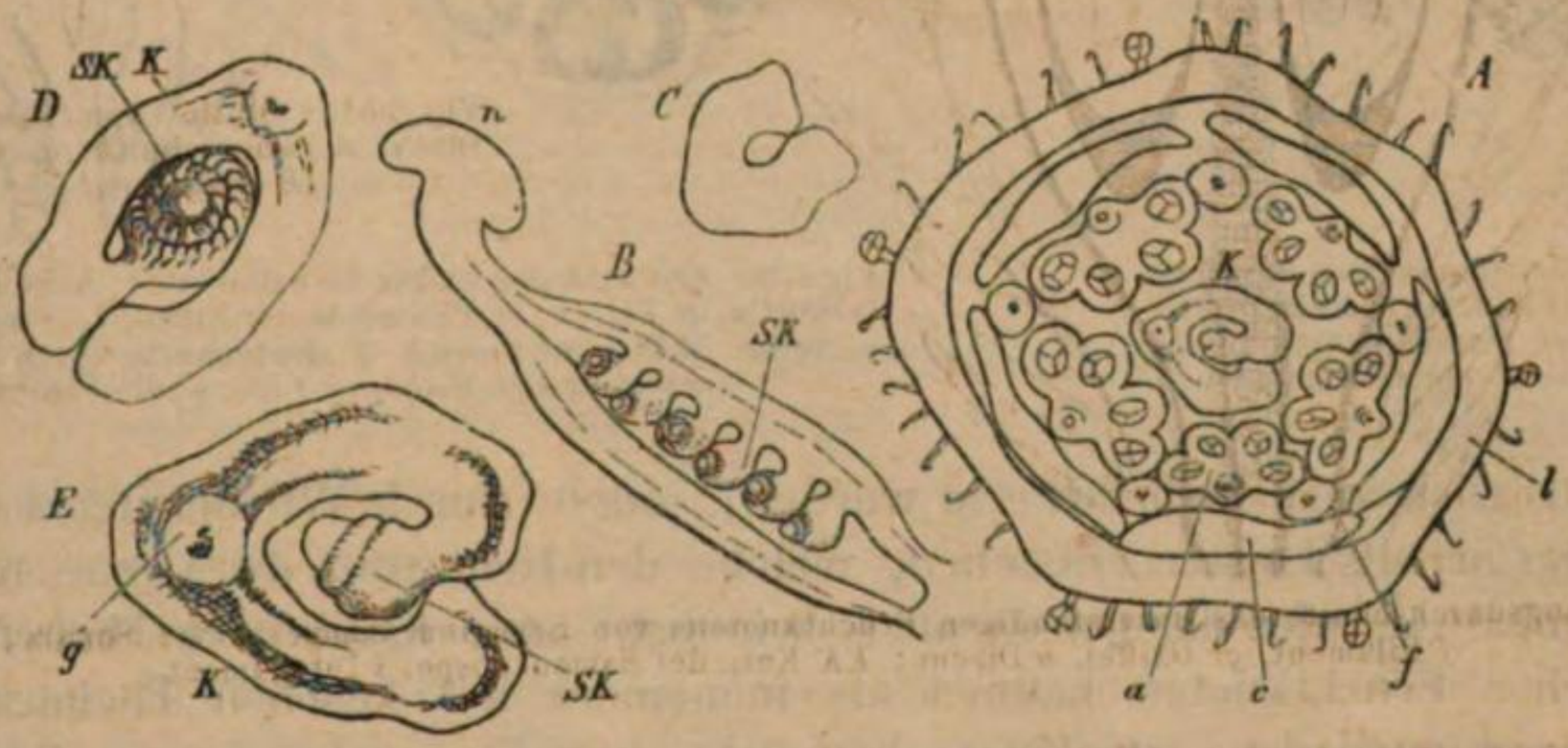


Fig. 354. Phaseolus vulgaris: *A* Querschnitt der Blüthenknospe (*l* Kelchröhre, *c* Corolle, *f* Filamente des äusseren, *a* Antheren des inneren Staubblattkreises, *k* Carpell. — *B* Längsschnitt des Carpells, mit den Samenknospen *sk* und der Narbe *n*. — *C*, *D*, *E* Querschnitte verschieden alter Carpelle, *sk* deren randständige Samenknospen, *g* Mittelnerv des Carpells.

Das oberständige Gynaeceum wird wesentlich von einer eigenthümlichen Blattformation, den Fruchtblättern oder Carpellen gebildet, welche meist auch die Samenknospen erzeugen; diese entspringen gewöhnlich aus den Rändern der Fruchtblätter, wie bei Fig. 354, nicht selten aber auch auf der ganzen Innen-

fläche, wie bei Fig. 327 *F* und Fig. 354 *C*. Der Fruchtknoten ist monomer, wenn er nur von einem Carpell gebildet wird, dessen Ränder, unter concaver Einkrümmung der Ober- oder Innenseite, sich dicht zusammenlegen und verwachsen, so dass der Mittelnerv am Rücken hinläuft, während ihm gegenüber die Samenknospen, wenn sie randständig sind, eine Doppelreihe bilden; doch können die eingeschlagenen Ränder des Fruchtblatts, zu dickeren Placenten anschwellend (wie in Fig. 355), auch zahlreichere Reihen von Samenknospen erzeugen, und andrerseits beschränkt sich die Zahl derselben nicht selten nur auf zwei (Amygdalus) oder es kommt gar nur eine zur Entwickelung (Ranunculus). In monocarpen Blüthen findet sich nun bloss ein solches Fruchtblatt, wie bei Fig. 353 und 354, in polycarpen können deren zwei, drei oder mehr, selbst sehr viele auftreten; ist ihre Zahl zwei, drei oder fünf, so stehen sie gewöhnlich in einem Quirl, sind ihrer vier, sechs oder zehn vorhanden, so ordnen sie sich gewöhnlich in zwei alternirende Kreise (vergl. Fig. 323 und Fig. 354 *B*, *I*); wenn die Zahl der monomeren Fruchtknoten in einer Blüthe beträchtlich wird, wie bei den Ranunculaceen, Magnolien u. a., so verlängert sich gewöhnlich auch der sie tragende Axentheil (sehr bedeutend z. B. bei Myosurus), und ihre Anordnung wird eine schraubige. Der monomere Fruchtknoten ist seiner Anlage nach immer einfächerig, doch kann

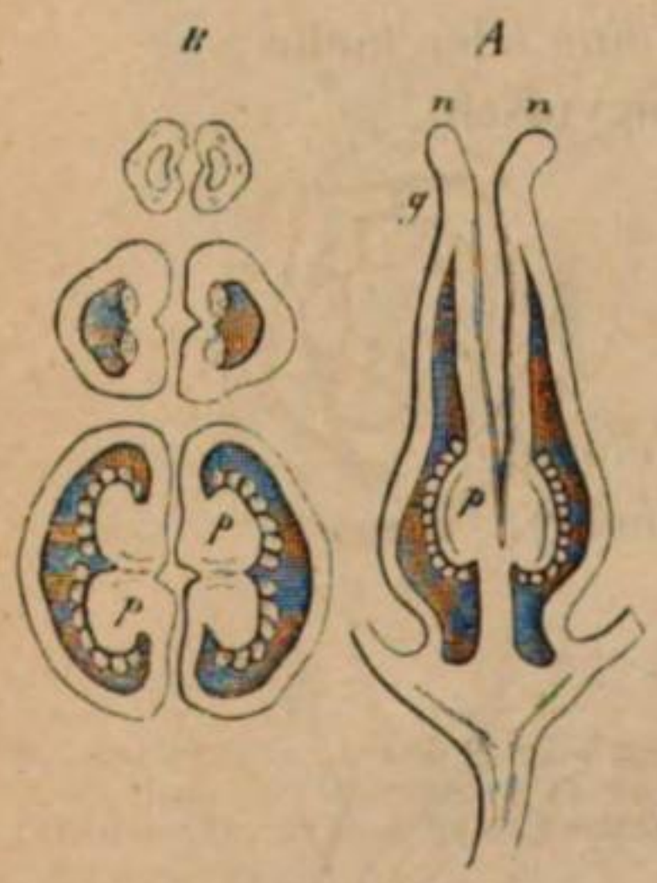


Fig. 355. Gynaeceum von Saxifraga cordifolia: *A* im Längsschnitt (*g* Griffel, *n* Narbe), *B* Querschnitte in verschiedenen Höhen (*p* Placenten).

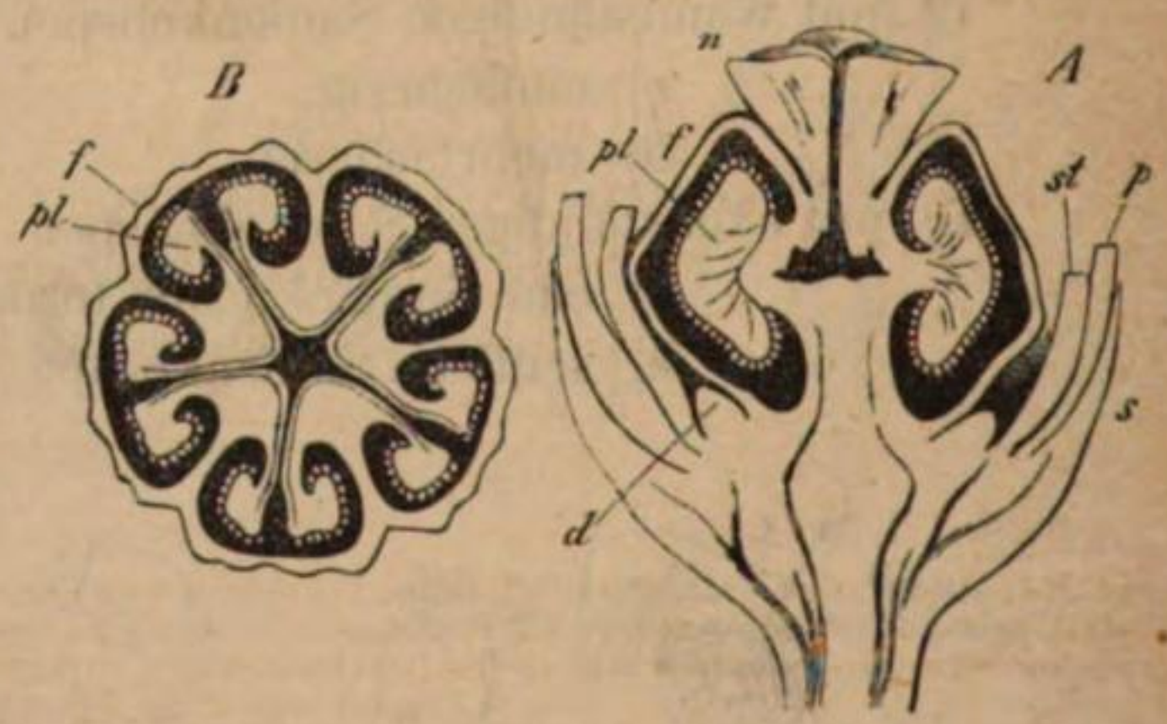


Fig. 356. Gynaeceum von Pyrola umbellata: *A* im Längsschnitt (*s* Sepala, *p* Petala, *st* Filamente der Stamina, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe, *d* Nectardrüsen); *B* Querschnitt durch den Fruchtknoten, dessen Wandung *f* ist; *pl* die Placenten.

er nachträglich auch mehrfächerig werden, indem durch Wucherung der Innenseite des Carpells Leisten entstehen, welche den Hohlraum der Länge nach (wie bei Astragalus), oder der Quere nach (wie bei Cassia fistula), in Fächer theilen. Dergleichen Fruchtknoten können als monomere mit falschen Fächern (loculis spuriis) unterschieden, sie dürfen aber nicht als polymere bezeichnet werden.

Entsteht ein polymerer Fruchtknoten, so vereinigen sich zu seiner Bildung immer sämmtliche Carpelle der Blüthe, die in diesem Fall meist zu zwei, drei, vier, fünf in einem Kreis angelegt werden, in dessen Mitte die Blüthenaxe endigt. Bleiben die einzelnen Carpelle offen und verwachsen sie so, dass der rechte Rand des einen mit dem linken des anderen verschmilzt (klappige Verwachsung), so entsteht ein polymerer, einfächeriger Fruchtknoten; dieser besitzt wandständige Placenten, wenn die verwachsenen Ränder nur wenig nach innen vorspringen,

wie bei Reseda, Viola u. a. Springen die verwachsenen Carpellränder weiter nach innen vor, so wird der Hohlraum des Fruchtknotens mehrkammerig, die Kammern sind aber in der Mitte gegen einander geöffnet, wie bei Papaver, wo die unvollständigen Theilungswände beiderseits mit zahlreichen flächenständigen Samenknospen bedeckt sind. — Ein polymerer zwei- oder mehrfächeriger Fruchtknoten entsteht dadurch, dass die Carpelle ihre Seitenränder so weit nach innen vorschieben, dass sie sich in der Axe des Fruchtknotens oder im Umkreis derselben berühren oder verwachsen, wobei nicht selten die verlängerte Blüthenaxe

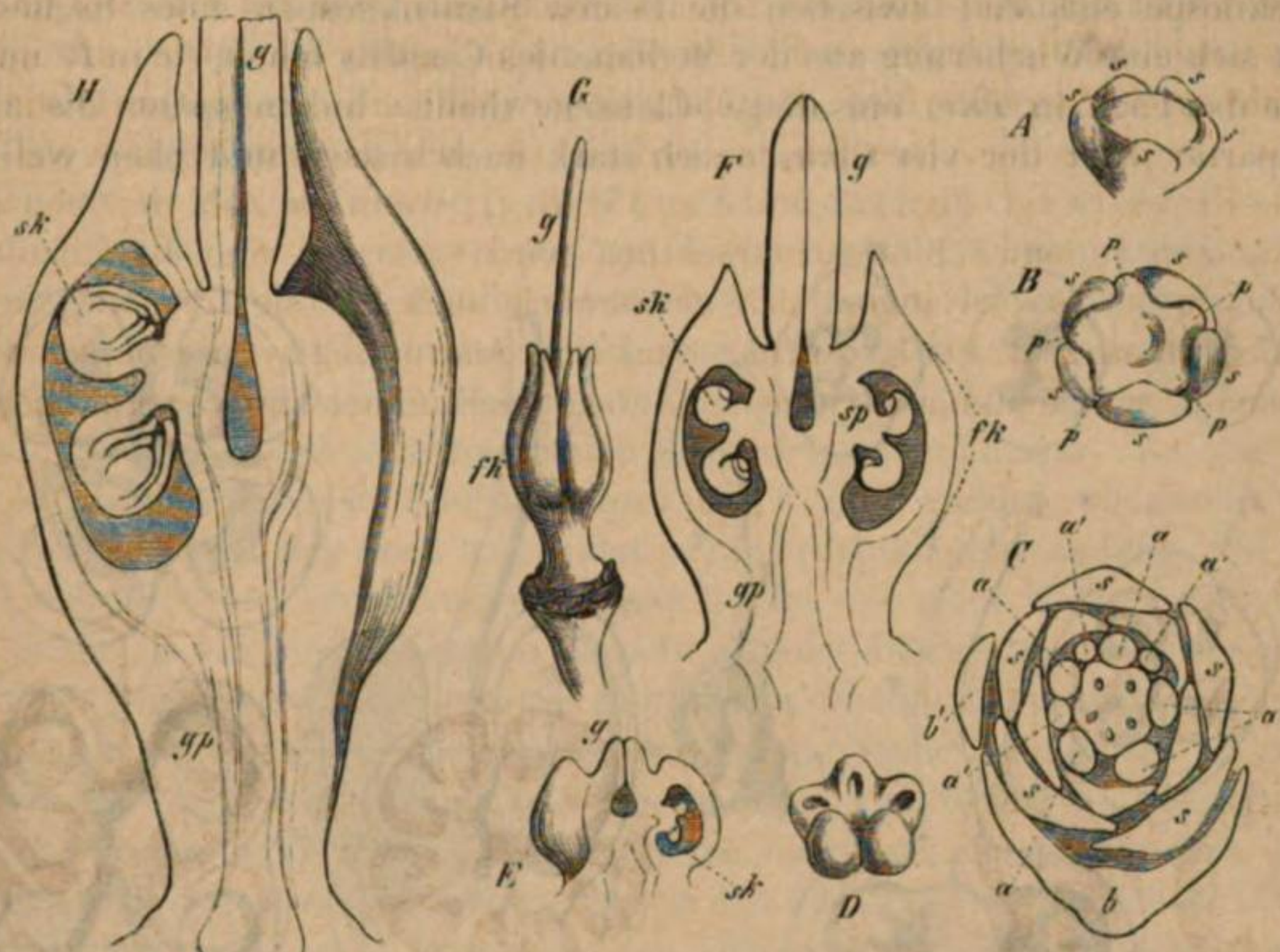


Fig. 357. Dictamnus Fraxinella: *A* junge Blüthenknospe nach Anlage der Sepala *s*; *B* ältere nach Anlage der Petala *p*; *C* noch ältere Knospe, die fünf Staubblätter *a* sind angelegt, zwischen ihnen treten noch fünf neue *a'* auf, von denen erst drei sichtbar sind (*b* das Deckblatt, *b'* ein Vorblatt). — *D* bis *H* Entwickelung des Fruchtknotens *fk*; *sk* Samenknospen, *gp* Gynophorum, *g* Griffel.

im Centrum mitwirkt. Die Art der Verwachsung der Carpelle im vielfächerigen Fruchtknoten kann übrigens eine sehr verschiedene sein, je nachdem diese ihrer ganzen Länge nach ihre eingeschlagenen Ränder verschmelzen, oder nur unten, während die oberen Partieen sich eher wie ein Kreis von monomeren Fruchtknoten verhalten (Fig. 355, 356, 357, 358). — Indem die eingeschlagenen Carpellränder im Centrum des Fruchtknotens sich als Placenten ausbilden, erscheinen auch die Samenknospen in den centralen Winkeln der Fächer, wie bei Fig. 357; die bis zum Centrum eingeschlagenen Carpellränder spalten sich aber häufig wieder in zwei zurückgekrümmte Lamellen, die nun erst mitten in den Fachräumen zu Placenten anschwellen, wie Fig. 356 zeigt; es leuchtet ein, dass die beiden Placenten innerhalb

Fig. 358. Reife Frucht von Dictamnus Fraxinella, das vordere Carpell ist weggenommen, zwei seitliche geöffnet (nat. Gr.).

eines Faches den Rändern desselben Carpells entsprechen, welches die Aussenwand des Faches darstellt.

Wie im monomeren, können auch im polymeren Fruchtknoten falsche Scheidewände entstehen; ist der polymere Fruchtknoten zweifächerig, so kann er auf diese Weise vierfächerig werden, ist er fünffächerig, so kann er zehnfächerig werden. Der erstgenannte Fall ist bei den Labiaten und Borragineen allgemein; Fig. 359 zeigt, dass der Fruchtknoten aus zwei Carpellen verwächst, deren Ränder nach innen vordringend (*I* bis *IV*), eine rechte und eine linke Placenta (*pl*) bilden, an der, jedem Carpellrand entsprechend, je eine hintere und eine vordere Samenknospe entsteht; zwischen die beiden Samenknospen eines Faches aber drängt sich eine Wucherung aus der Mediane des Carpells hinein (*x* in *IV* und *VI*), welche das Fach in zwei einsamige »Clausen« theilt. Indem später die äussere Wandpartie jeder der vier Clausen sich stark nach aussen und oben wölbt (*B*),

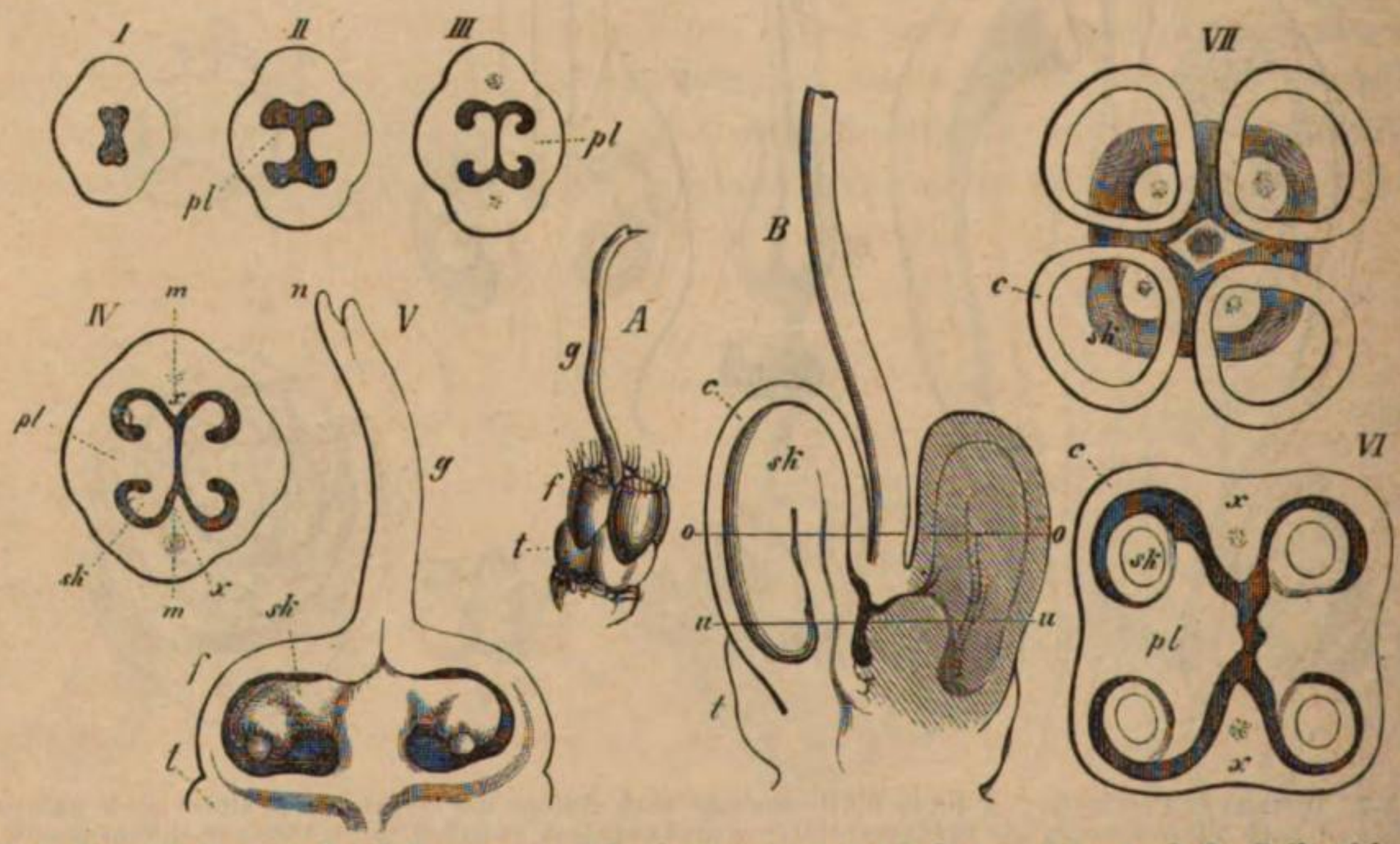


Fig. 359. Entwickelung des Fruchtknotens von Phlomis pungens (einer Labiate). Alter nach der Reihenfolge von *I* bis *VII*; *V* ist Längsschnitt, die anderen sind Querschnitte. — *A* ist ein befruchtungsfähiges Gynaeceum von aussen gesehen, *B* ein solches im Längsschnitt. — Die Linien *o* und *u* bei *B* entsprechen den Querschnitten *VII* und *VI*. — Es bedeutet *pl* die Placenta, *x* die falschen Scheidewände, *f* Fächer des Fruchtknotens, *sk* Samenknospe, *c* die Wand des Carpells; *t* der Discus; *n* die Narbe.

wird die Trennung des aus zwei Carpellen bestehenden Fruchtknotens in vier einzelne Partien noch auffallender, und schliesslich trennen sich diese sogar als einsamige Theilfrüchte, was bei den Borragineen noch stärker hervortritt. — Nur unvollständig ist dagegen die Theilung der fünf Fächer im Fruchtknoten von Linum durch falsche Scheidewände in je zwei falsche Fächer, da die von den Medianen der Carpelle vordringenden Leisten das Centrum des Fruchtknotens nicht erreichen.

Bevor ich zur Betrachtung der Ovarien mit axiler Placenta übergehe, ist zu erwähnen, dass es auch Fälle giebt, wo sich nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntniss noch nicht mit Sicherheit unterscheiden lässt, ob die Samenknospen aus dem Axengebilde oder aus den damit verschmolzenen Carpellrändern entstehen, und diese zweifelhaften Fälle sind vielleicht häufiger als man glaubt. Bei den Caryophylleen erhebt sich, nach den Beobachtungen Payer's an Cerastium und Malachium das umfangsreiche Ende der Blüthenaxe beträchtlich, noch bevor

die Carpelle angelegt werden; sie erscheinen dann in einem Quirl, mit ihren Rändern verschmolzen und mittels dieser an der emporragenden Axe angewachsen; jedes bildet so zu sagen eine neben der Axe hängende Tasche; indem der Axenkörper sich erhebt, bilden die Carpellränder an ihm longitudinal aufsteigende, radiale Scheidewände zwischen den zu Fächern sich erweiternden Taschen; die Carpelle überwachsen aber schliesslich den Axenscheitel, die Scheidewände erheben sich über diesen bei Cerastium u. a. als freie, in der Mitte nicht zusammentreffende Lamellen, so dass der Fruchtknoten unten fünffächerig ist, oben aber einfächerig bleibt. Auf der axilen Seite jedes Faches, die anscheinend von dem Axenkörper selbst gebildet wird, entstehen die Samenknospen in je zwei parallelen Reihen. In der Familie der Caryophylleen finden sich nun Gattungen, wo es wahrscheinlicher wird, dass die Placenta axil ist, und andere, wo sie eher den Carpellen anzugehören scheint.

Unter den oberständigen Fruchtknoten mit axiler Placenta sind zunächst die der Piperaceen, die von Typha und Najas hervorzuheben [1]), wo die sehr einfache weibliche Blüthe (abgesehen von dem durch Haare vertretenen Perigon von Typha) eben nur aus einem zum Fruchtknoten mit centraler Samenknospe umgebildeten kleinen Seitenspross besteht. Die Axe dieses Sprösschens wird am Scheitel selbst zum terminalen Kern der Samenknospe, die von einem unter ihr hervortretenden Ringwall umwachsen und endlich überwölbt wird; diese Hülle schliesst sich oben und bildet so die Fruchtknotenwandung; bei Typha erhebt sich über dem Fruchtknoten nur ein Griffel mit einer Narbe, man könnte jenen daher als aus einem einzigen Carpell gebildet betrachten, welches sich in Form eines Ringwalles zuerst aus der Blüthenaxe erhebt; bei den Piperaceen aber ist die auf dem Scheitel des Fruchtknotens sitzende Narbe nicht selten mehrlappig oder schief gestellt, was ebenso wie die zwei bis vier Griffel auf dem Ovarium von Najas [2]) darauf hindeutet, dass dasselbe nicht von einem, sondern einigen Carpellen gebildet wird, die anfangs, gleich den Blattscheiden der Schachtelhalme, als einheitlicher Ringwulst vortreten, um sich erst später am oberen Rande in Zipfel aufzulösen; diese Annahme erscheint um so zulässiger, als auch bei anderen Angiospermen, wo man nach verwandten Formen berechtigt ist, eine Mehrzahl verwachsener Carpelle anzunehmen, diese doch sogleich als ein ungetheilter Ringwall auftreten, der sich zum Fruchtknoten und über diesem zum Griffel und der Narbe ausbildet, wie bei den Primulaceen (Fig. 361). Bei den Polygoneen dagegen, wo der Fruchtknoten später ebenfalls einen die centrale Samenknospe umgebenden Sack darstellt (Fig. 360), ist die Verwachsung desselben aus zwei bis drei Carpellen nicht nur an der entsprechenden Zahl der Griffel und Narben erkennbar, sondern die einzelnen Carpelle erscheinen an der Blüthenaxe anfangs gesondert und verschmelzen erst im weiteren Wachsthum zu einem Ganzen, indem sich ihre Insertionszone als Ringwall erhebt. Da in all diesen Fällen die Fruchtknotenwand keine Placenten bildet, aus deren Zahl und Lage man sonst die

---

1) Magnus: zur Morphologie der Gattung Najas (Bot. Zeitg. 1869, p. 772). — Rohrbach über Typha (in Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin, 16. Novbr. 1869). — Hanstein und Schmitz: über Entwickelung der Piperaceenblüthen (Bot. Zeitg. 1870, p. 38).

2) Mir ist nicht ersichtlich, warum Magnus die Umhüllung der Samenknospe als Perigon gedeutet wissen will.

Zahl und Lage der Carpelle leichter erkennt, so ist man hier auf directe Beobachtung der ersten Entwickelungszustände und auf die Zahlenverhältnisse der Griffel und Narben angewiesen: übrigens handelt es sich hier um morphologische Verhältnisse, die trotz der vielen Arbeiten über Blüthenentwickelung noch keineswegs hinreichend klargestellt sind.

Ausser der Zahl der zum Fruchtknoten verwachsenen Carpelle ist in dieser Abtheilung noch die Frage von Interesse, ob in einem gegebenen Falle die Samenknospe als Terminalgebilde der Blüthenaxe oder seitlich an dieser auftritt. Dass da, wo nur eine an der Basis des Fruchtknotens entspringende Samenknospe vorhanden ist, diese ein Schlussgebilde der Blüthenaxe sein könne, leuchtet sofort

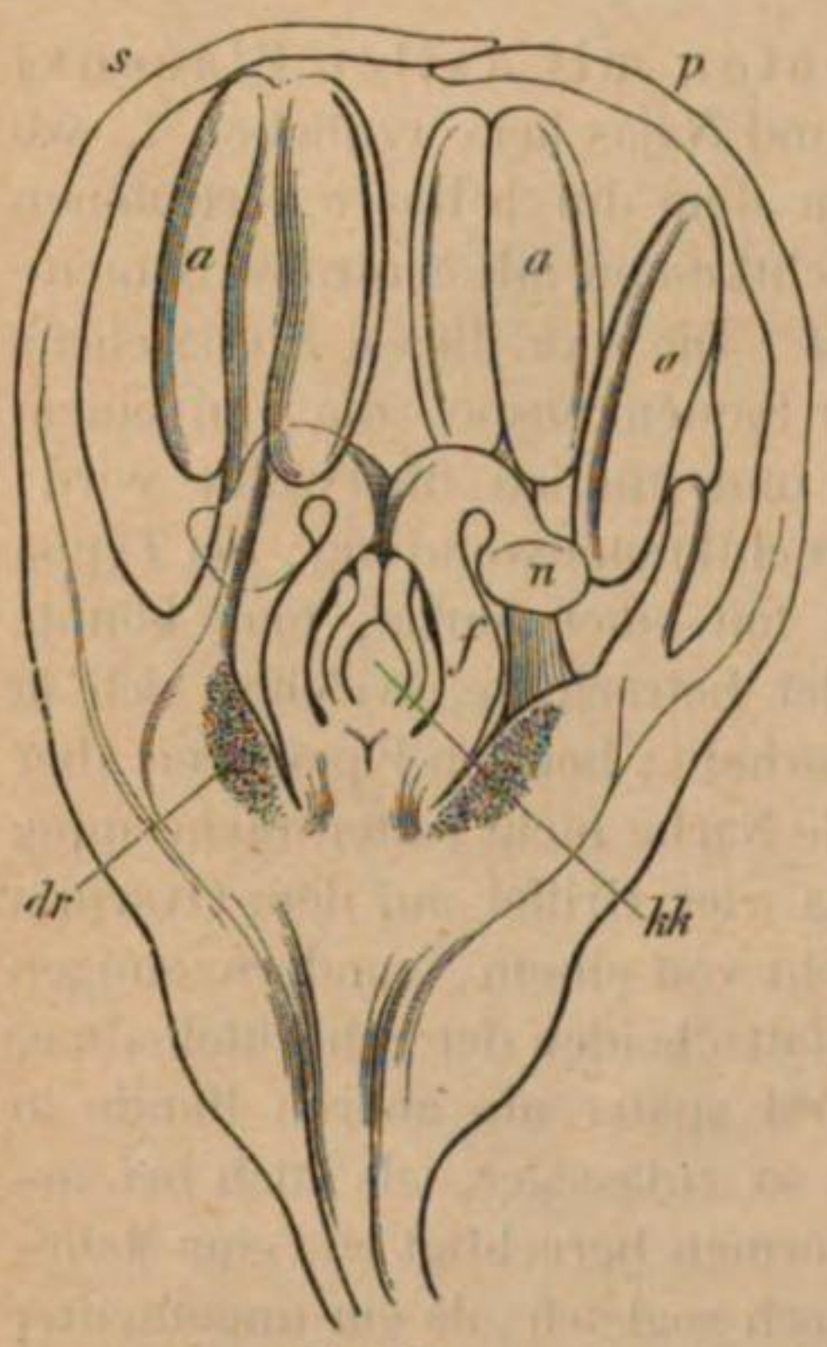


Fig. 360.

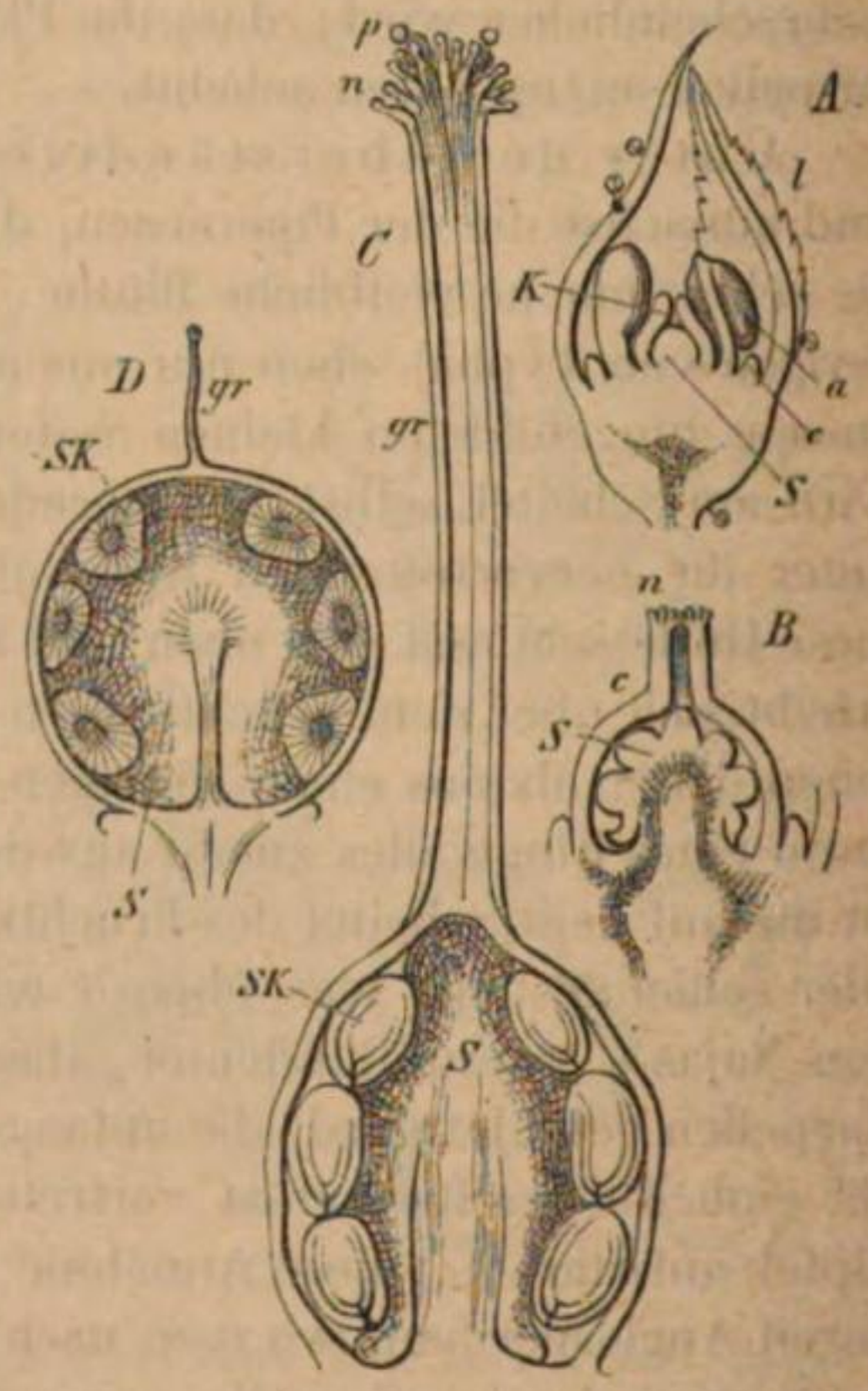


Fig. 361.

Fig. 360. Rheum undulatum, Längsschnitt der Blüthe: *s* Blatt des äusseren Hüllkreises, *p* ein solches des inneren; *a a* die Antheren (von den neun vorhandenen nur drei zu sehen); *f* der Fruchtknoten, *n* die Narben. *kk* Kern der Samenknospe. — *dr* Drüsengewebe am Fusse der Filamente, die Nectarien darstellend.

Fig. 361. Anagallis arvensis: *A* junge Blüthenknospe im Längsschnitt, *l* Kelchblätter, *c* Corolle, *a* Antheren, *k* Carpell, *S* der Scheitel der Blüthenaxe. — *B* das weiter entwickelte Gynaeceum nach Anlegung der Narbe *n* und der Samenknospen am axilen Träger *S*. — *C* das zur Befruchtung reife Gynaeceum; *p* Pollenkörner auf der Narbe *n*, *gr* Griffel, *S* der axile Träger der Samenknospen *Sk*. — *D* unreife Frucht; der Samenträger *S* ist pulpös geworden und so angeschwollen, dass er die Räume zwischen den Samen *SK* ausfüllt.

ein; für die Piperaceen, Najas, Typha, Polygoneen u. a. ist auch in der That durch die Untersuchungen von Hanstein und Schmitz, Magnus, Rohrbach, Payer der Beweis erbracht, dass nicht nur die Samenknospe als Ganzes, sondern der Knospenkern selbst als ein terminales Gebilde zu betrachten ist. Uebrigens darf aber daraus noch nicht gefolgert werden, dass jede aus der Basis der Fruchtknotenhöhle entspringende Samenknospe auch nothwendig die Spitze der Blüthenaxe repräsentire, denn es ist denkbar, dass diese selbst zwar nicht weiter hervortritt, aber doch neben ihrem Scheitel eine Samenknospe producire, ein Fall, dem wir unten in dem unterständigen Fruchtknoten der Compositen begegnen

werden. — Nicht zahlreich sind die Fälle, wo die Blüthenaxe sich innerhalb der geräumigen Ovariumhöhle frei erhebt und mehrere, seitlich aus ihr hervortretende Samenknospen producirt, wie es bei den Primulaceen (Fig. 361) und den Amaranthaceen (Celosia nach Payer) geschieht.

Der unterständige Fruchtknoten epigynischer Blüthen entsteht durch Verlangsamung oder völliges Erlöschen des Scheitelwachsthums der jungen Blüthenaxe, deren peripherisches Gewebe sich als Ringwall erhebt und auf ihrem freien Rande die Blüthenhüllen, die Stamina und die Carpelle erzeugt (Fig. 362, 363); das so entstehende, oben zunächst noch offene Hohlgebilde wird von den über der Höhlung sich zusammenneigenden Carpellen überdacht und verschlossen; der Scheitelpunkt der Blüthenaxe liegt in der Tiefe der becherförmigen oder schlauchartig verlängerten Höhlung. Trotz dieser auffallenden Verschiebung der Axentheile gleicht der Bau des unterständigen Fruchtknotens dem des freien, polymeren fast in allen Verhältnissen: er kann wie dieser einfächerig oder mehrfächerig sein; ist er einfächerig, so kann die Placentation basilär oder seitlich auftreten. Bei basilärer Placentation erscheint die Samenknospe zuweilen geradezu als Schlussgebilde des Axenscheitels, so z. B. die aufrechte Samenknospe der Inglandeen; bei den Compositen dagegen ist die einzige anatrope Samenknospe nicht terminal, sondern seitlich gestellt, der Scheitel der Blüthenaxe ist oft deutlich als kleiner Hügel neben dem Funiculus erkennbar und wächst in abnormen Fällen als blättertragender Spross weiter [1]). — Bei Samolus erhebt sich der Axenscheitel innerhalb des einfächerigen unterständigen Fruchtknotens ähnlich wie im oberständigen der anderen Primulaceen (Fig. 361) und bildet zahlreiche seitliche Samenknospen. — Sind die Placenten des einfächerigen unterständigen Ovariums wandständig, so laufen sie als zwei, drei, vier, fünf oder mehr Wülste longitudinal von oben nach unten oder von unten nach oben und tragen Doppelreihen oder mehrfache Reihen von Samenknospen (Orchideen, Opuntia); diese mehr oder minder nach innen vorspringenden Placenten können als die an der Innenseite der Fruchtknotenwand hinablaufenden Verlängerungen der Carpellränder betrachtet werden. Dasselbe gilt von den longitudinalen Scheidewänden des mehrfächerigen unterständigen Fruchtknotens, an denen die oben bereits für den oberständigen geschilderten Verschiedenheiten auftreten, indem sie entweder

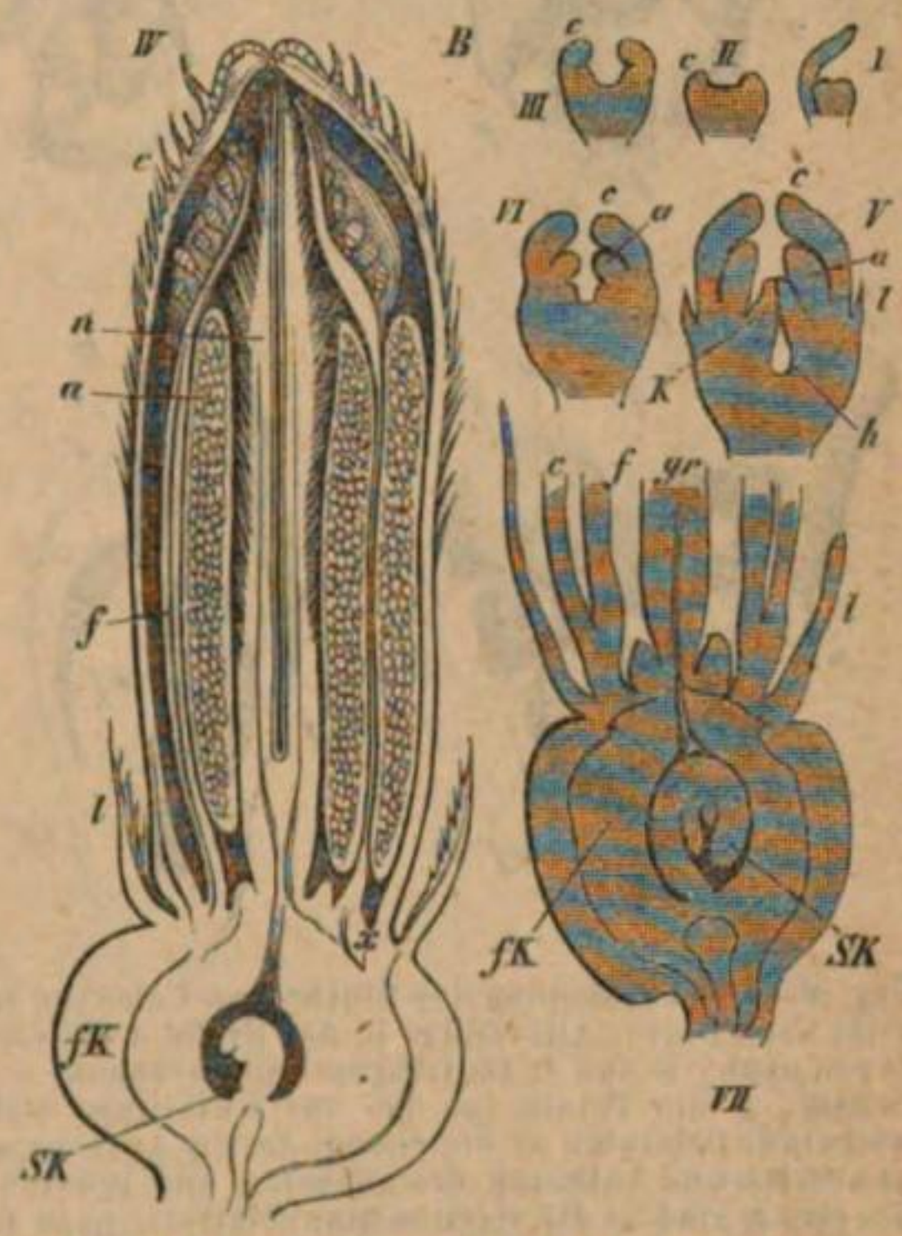


Fig. 362. Entwickelung der Blüthe von Helianthus annuus; Altersfolge in der Reihenfolge *I* bis *VII* (*IV* und *VI* sind in der Fig. verwechselt). — *c* Corolle, *l* Kelch, *f* Filamente der Staubblätter, *a* deren Anthere; *x* das Basalstück, welches sich später zum unteren Theil der Blumenröhre, der die epipetalen Stamina trägt, entwickelt; *fk* der unterständige Fruchtknoten; *sk* die Samenknospe; *k* Carpelle, *gr* Griffel.

1) Cramer: Bildungsabweichungen und morph. Bedeutung des Pfl.-Eies (Zürich 1864) und Köhne: Die Blüthenentwickelung der Compositen (Berlin 1869).

in der Mitte zusammentreffend ihre Placenten in den axilen Winkeln der Fächer entwickeln (Fig. 328), oder sich in zwei Lamellen spaltend zurückbiegen und die Samenknospen in der Mitte der Fachräume bilden (Cucurbitaceen). Gewöhnlich betheiligen sich an der Bildung des oberen Theils des unterständigen Fruchtknotens zwei, drei oder mehr Capelle, deren verlängerte Ränder, wie schon erwähnt, abwärts laufend die wandständigen Placenten oder die Scheidewände der vielfächerigen bilden; in solchen Fällen muss der unterständige Fruchtknoten gleich dem entsprechend gebauten oberständigen als polymer bezeichnet werden, da sich diese Bezeichnung nur auf die Anzahl der Carpelle bezieht; Beispiele eines monomeren unterständigen Fruchtknotens scheinen dagegen sehr selten zu sein; Hippuris vulgaris (Fig. 330) bietet einen solchen Fall dar, es ist nur ein Carpell und in diesem nur eine anatrope hängende Samenknospe vorhanden.

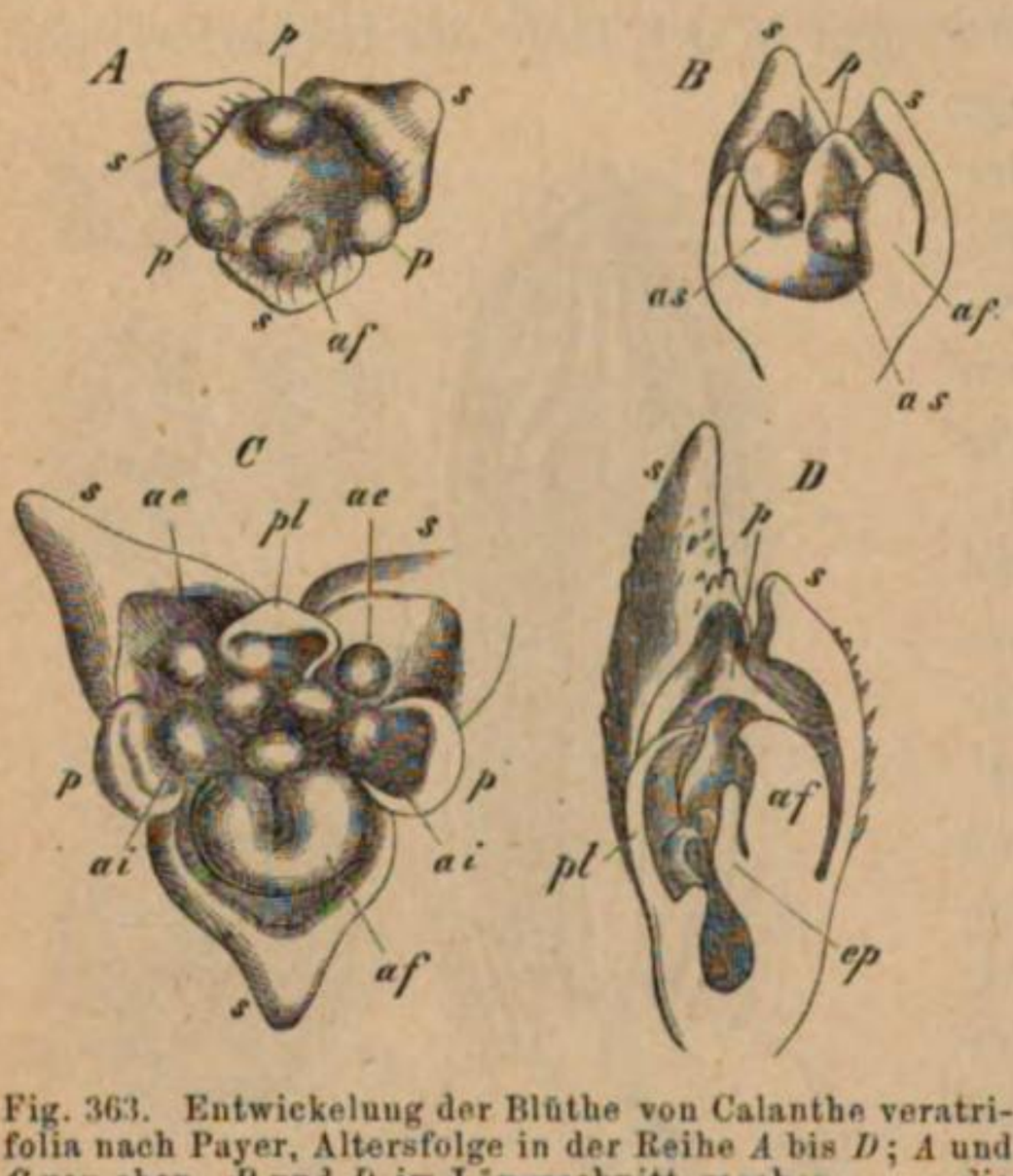


Fig. 363. Entwickelung der Blüthe von Calanthe veratrifolia nach Payer, Altersfolge in der Reihe *A* bis *D*; *A* und *C* von oben, *B* und *D* im Längsschnitt gesehen. — *s* die Sepala, *p* die Petala (*pl* das zur Unterlippe sich entwickelnde Petalum); *af* die einzige fertile Anthere, *ae* und *ai* abortirende Antheren des äusseren und inneren Kreises (bei *B* sind *as* die sterilen Staubblätter); *ep* in *D* eines der drei Carpelle.

Der Griffel (stylus) wird von dem oberhalb des Fruchtknotens verlängerten Carpell gebildet; bei monomerem Fruchtknoten ist daher nur ein Griffel (der aber verzweigt sein kann) vorhanden (Fig. 351, 353); ist der Fruchtknoten polymer, so besteht der Griffel aus so vielen Theilen, als Fruchtblätter vorhanden sind; diese Theile können unmittelbar über dem Fruchtknoten schon frei sein (Fig. 355), oder sind oberhalb desselben noch auf eine Strecke verwachsen und trennen sich erst weiter oben, oder endlich sind sie ihrer ganzen Länge nach verwachsen (Fig. 357 *G*, Fig. 359). Obgleich der Stylus aus dem Scheitel des jungen Carpells entsteht, kann er doch später an der (axilen) Seite des monomeren Fruchtknotens stehen, indem das Carpell durch stärkeres Wachsthum seines Fruchtknotentheils an dessen Rückenseite sich beträchtlich ausbaucht (Fragaria, Alchemilla); geschieht dasselbe an den einzelnen Carpellen eines polymeren Fruchtknotens, so erscheint dieser selbst in der Mitte vertieft, und aus der Vertiefung steigt der Stylus empor (Fig. 356, 357); bei den Labiaten und Borragineen ist dies Verhältniss besonders gesteigert, indem hier die vier erwähnten Clausen des zweitheiligen Fruchtknotens sich sehr stark nach oben ausbauchen (Fig. 359 *A*, *B*), so dass der Griffel schliesslich zwischen vier anscheinend kaum zusammenhängenden Fruchtknotentheilen zu entspringen scheint (stylus gynobasicus).

Der Griffel kann hohl, d. h. von einem Längscanal einer engen Verlängerung des Fruchtknotenraumes durchzogen sein, wie bei Butomus (Fig. 351 *B*, *F*), wo er oben sogar offen an der behaarten Narbenfläche ausmündet; ebenso bei Viola, wo der Canal weit ist und oben in die hohlkugelige, offene Narbenhöhlung mündet;

in anderen Fällen ist er anfangs hohl, wie bei Anagallis (Fig. 361 *B*), um später durch Wucherung des Gewebes ausgefüllt zu werden. Gewöhnlich ist im Griffel des befruchtungsfähigen Gynaeceums kein Canal aufzufinden, oder wenigstens nicht im oberen Theil desselben; dafür ist er dann von einer gelockerten Gewebemasse, dem leitenden Gewebe, durchzogen, in welchem nach der Bestäubung die Pollenschläuche hinabwachsen, bis sie in die Höhlung des Fruchtknotens gelangen. — Die äussere Form des Griffels ist meist die langcylindrische, faden- oder säulenförmige, zuweilen prismatisch, auch flach bandartig; bei den Irideen erlangt er meist eine beträchtliche Grösse, sehr lang, oben dreitheilig und an jedem Theil tief becherartig ausgehöhlt bei Crocus, drei freie blumenblattartige, breite, gefärbte Griffel zeichnen die Gattung Iris aus. Zuweilen verzweigt sich jeder zu einem Carpell gehörende Griffeltheil, so z. B. bei den Euphorbiaceen, wo den drei Carpellen ein dreitheiliger, oben aber in sechs Zweige gespaltener Griffel entspricht. Nicht selten bleibt der Griffel sehr kurz, er erscheint dann als blosse Einschnürung zwischen Fruchtknoten und Narbenkörper, wie bei Vitis u. a.

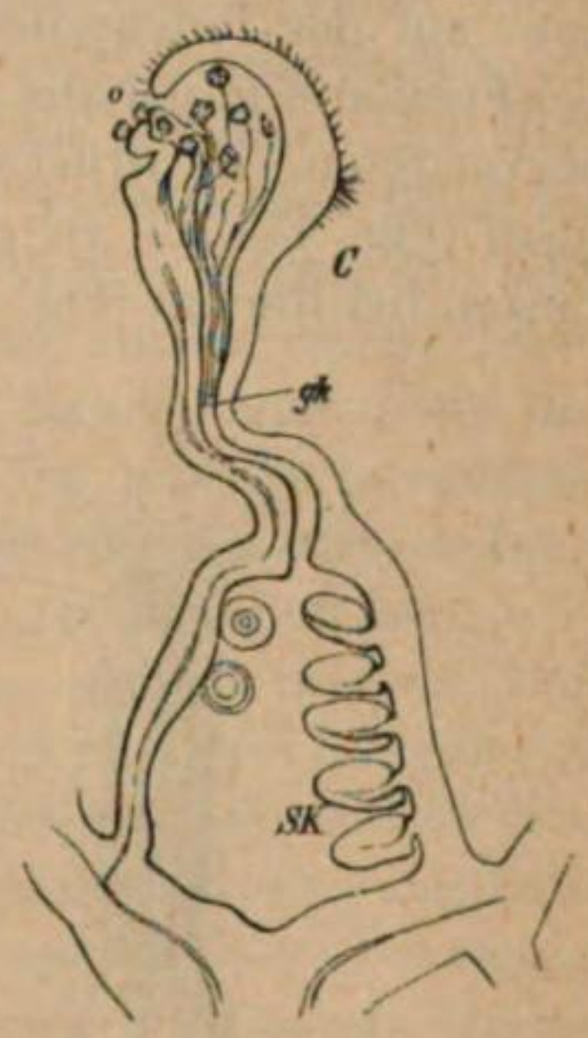


Fig. 364. Längsschnitt durch das Gynaeceum von Viola tricolor: *SK* Samenknospen, *gk* Griffelcanal, *o* Oeffnung desselben; in der Höhlung des Narbenkopfes, die mit Narbenfeuchtigkeit erfüllt ist, finden sich Pollenkörner, die ihre Schläuche austreiben.

Die Narbe (stigma) im engeren Sinn ist der zur Aufnahme des Pollens bestimmte Theil des Griffels; sie ist zur Zeit der Bestäubung mit einer klebrigen Ausscheidung und gewöhnlich mit zarten Haaren oder kurzen Papillen bedeckt, ein drüsiges Gebilde, welches sich bald nur als ein besonders ausgebildetes Flächenstück des Stylus, bald als ein besonderes Organ an diesem von sehr variabler Form darstellt, die ihrerseits immer im nächsten Zusammenhang mit der Art der Pollenübertragung durch Insecten oder sonstwie zusammenhängt und nur unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse verstanden und gewürdigt werden kann; einige besonders interessante Fälle werden wir im III. Buch noch betrachten, hier sei nur erwähnt, dass die Narbenfläche den Ausgang des offenen Griffelcanals darstellt, wenn ein solcher vorhanden ist; ist der letztere geschlossen oder fehlt er ganz, so erscheint die Narbe als oberflächliche Drüsenbildung am Scheitel oder unter dem Scheitel des Griffels oder seiner Theile; sind diese lang und dünn, mit langen Haaren bedeckt, so erscheinen die Narben pinselförmig, oder federbuschartig wie bei den Gräsern; bei den Solaneen und Cruciferen überzieht die feuchte Narbenfläche eine knopfartige eingekerbte Verdickung am Ende des Griffels, bei Papaver bildet sie einen mehrstrahligen Stern auf dem lappig getheilten Griffel. Zuweilen schwillt der narbentragende Theil des letzteren massig an, wie bei den Asclepiadeen, wo die beiden monomeren und sonst getrennten Fruchtknoten mit diesen »Narbenköpfen« verwachsen, die eigentliche Narbenfläche, in welche die Pollenschläuche eindringen, liegt hier auf der Unterseite des Narbenkörpers sehr verborgen.

7) Nectarien. Ueberall, wo die Bestäubung durch Insecten vermittelt wird, finden sich in den Blüthen drüsige Secretionsorgane, welche riechende und schmeckende (meist süsse) Säfte ausscheiden oder doch innerhalb ihres zarten

Zellgewebes enthalten, aus welchem sie leicht ausgesogen werden können. Diese Säfte werden unter dem Namen Nectar, die sie erzeugenden Organe als Nectarien zusammengefasst. Vertheilung, Form und morphologische Bedeutung der Nectarien sind sehr verschieden und stehen jederzeit in unmittelbarer Beziehung zu den specifischen Einrichtungen der Blüthe zum Zweck der Bestäubung durch Insecten. Nicht selten sind die Nectarien weiter Nichts als drüsig ausgebildete Gewebestellen an den Blättern oder Axentheilen der Blüthe, häufig springen sie als Wülste zarteren Gewebes hervor, oder sie nehmen die Form von sitzenden oder gestielten Protuberanzen an, oder ganze Blattgebilde des Perianthiums, des Androeceums oder selbst des Gynaeceums verwandeln sich in eigenthümliche Gebilde zur Ausscheidung und Aufsammlung des Nectars. Da eine allgemein morphologische Behandlung dieser Organe ganz unthunlich ist, so mögen einige Beispiele den Anfänger darauf hinweisen, wo er in verschiedenen Blüthen die Nectarien zu suchen hat: auf der Innenseite der Hüllblätter über der Basis finden sich die Nectarien bei Fritillaria imperialis als seichte Gruben, aus denen grosse klare Nectartropfen hervortreten, als drüsiger Ringwulst in dem gamophyllen Perigon von Eleagnus fusca (Fig. 353 *d*), an der Basis der Staubfäden als drüsige schwache Protuberanzen bei Rheum (Fig. 360 *dr*), an der Basis des oberständigen Fruchtknotens

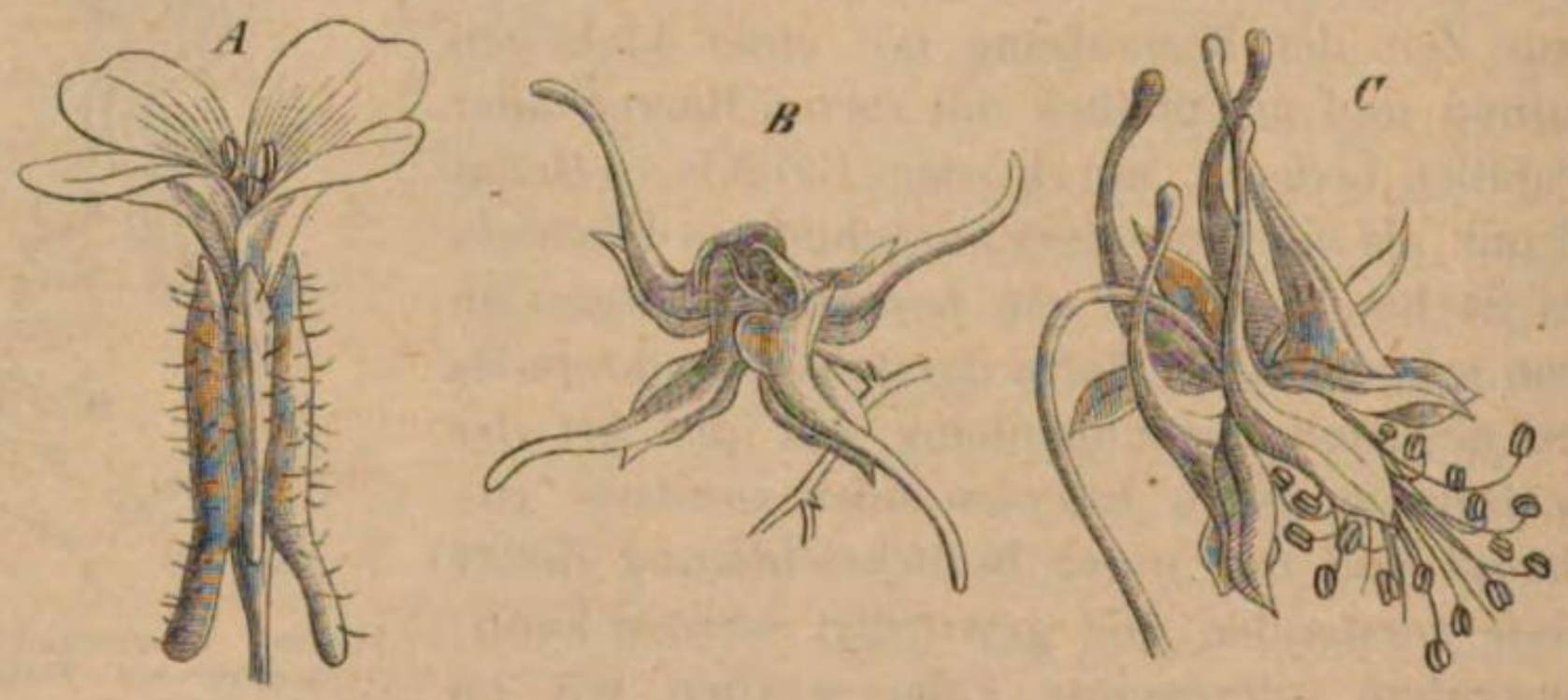


Fig. 365. Blüthen mit Spornbildungen an den Kelchblättern (*A*) und den Corollenblättern (*B*, *C*); *A* Biscutella hispida, *B* Epimedium grandiflorum, *C* Aquilegia canadensis.

aussen als ringförmige Schwiele bei Nicotiana, als fleischiges Polster auf der Aussenseite der über dem unterständigen Fruchtknoten zusammengewölbten Carpellbasen bei den Umbelliferen (Fig. 352 *h*, *h*), ähnlich an der Basis des Griffels bei den Compositen (Fig. 362); als Wucherung der Blüthenaxe (des Torus) erscheint das Nectarium in Form eines Ringwalls unter dem Fruchtknoten bei Citrus, Cobaea scandens, den Labiaten, Ericacaceen (Fig. 356 *d*, 359 *A*, *x*) u. a., in Form von vier oder sechs rundlichen oder keuligen Auswüchsen oder Warzen bei den Cruciferen, Fagopyrum zwischen den Filamenten u. s. w.; ein abortirtes Staubblatt wird zu einem Nectarium bei den Gesneraceen, das ganze Androeceum der weiblichen, das Gynaeceum der männlichen Blüthe ist ersetzt durch ein Nectarium bei Cucumis Melo u. a. — Im Allgemeinen finden sich die Nectarien tief unten zwischen den anderen Blüthentheilen, und wenn sie Saft ausscheiden, so sammelt er sich im Grund der Blüthe an (Nicotiana, Labiaten); nicht selten sind aber für diesen Zweck besondere hohle Behälter ausgebildet, so vor Allem häufig die Aussackungen von Perigonblättern (Fig. 365), die sogen. Sporne; bei Viola bildet nur

ein Blumenblatt einen hohlen Sporn, in welchen die beiden Auswüchse zweier Staubblätter hinabragen, die den Nectar abscheiden. Die becherförmigen gestielten Petala von Helleborus, die ungefähr schuhförmigen von Nigella scheiden am Grunde ihres Hohlraumes Nectar ab, der sich in diesem ansammelt u. s. w.

8) Die Samenknospe der Angiospermen besteht gewöhnlich aus einem deutlich entwickelten, zuweilen selbst sehr langen Stiel oder Funiculus (Opuntia, Plumbagineen), der aber auch zuweilen ganz fehlt (Gramineen), und einem oder zwei Integumenten, welche den Knospenkern umgeben; ein Integument haben die meisten gamopetalen Dicotyledonen u. a.; zwei fast sämmtliche Monocotyledonen; nicht selten entsteht später noch eine dritte Hülle, der Samenmantel (arillus z. B. bei Myristica, Evonymus, Asphodelus luteus, Aloë subtuberculata). — Gerade oder atrop ist die Samenknospe oft dann, wenn sie als Schlussgebilde der Blüthenaxe auftritt und der Funiculus kurz bleibt, wie bei den Piperaceen, Polygoneen; verhältnissmässig selten ist sie campylotrop, d. h. der Knospenkern sammt seinen Hüllen selbst gekrümmt, wie bei den Gramineen, Fluviales, Caryophylleen u. a.; ihre gewöhnliche Form bei den Angiospermen ist aber die anatrope, der Kern sammt den Hüllen rückläufig, vom Ende des Funiculus gegen dessen Basis hin gewendet, dieser die Micropyle zukehrend (Fig. 351 *E*, 352); in diesem Fall wird der an der einen Seite der Samenknospe hinlaufende und mit ihr verwachsene Funiculus als Raphe bezeichnet. — Die Micropyle wird häufig, zumal bei den Monocotylen nur von dem den Knospenkern überragenden inneren Integument gebildet, nicht selten, besonders bei den Dicotylen, wächst aber das äussere Integument noch über die Mündung des inneren hinauf und der Micropylecanal wird dann am äusseren Ende (Exostom) von dem äusseren, an seinem inneren Theil (Endostom) vom inneren Integument gebildet. — Sind zwei oder drei Integumente vorhanden, so entsteht immer das innerste zuerst, dann das äussere, und endlich, meist viel später das dritte, der Arillus, die Entstehungsfolge ist also bezüglich der Axe der Samenknospe basipetal. — Die Querzone, aus welcher das einzige oder die beiden eigentlichen Integumente entspringen, wird als Chalaza (besser als Knospengrund) bezeichnet. —

Die Integumente sind meist nur wenige Zellschichten dick und erscheinen besonders dann, wenn sie einen umfangreichen Knospenkern umhüllen, als Häute (Fig. 351 *E*); entwickelt sich aber nur ein Integument, so bleibt der Knospenkern gewöhnlich sehr klein, während das Integument dick, massig wird, den Kern weit überragt und vor der Befruchtung die Hauptmasse der Samenknospe darstellt, wie bei Hippuris (Fig. 330), den Umbelliferen (Fig. 352) und Compositen (Fig. 362).

Ueber die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Theile der Samenknospe bestehen noch manche Zweifel; als sicher oder sehr wahrscheinlich lässt sich Folgendes angeben: bei der Bildung aufrechter, gerade, atroper Samenknospen erhebt sich das Axenende der Blüthe innerhalb des Fruchtknotens als eine rundliche oder conisch-eiförmige Protuberanz, die an sich schon den Knospenkern darstellt, und aus deren Basis zunächst ein Ringwall hervorwächst, der schliesslich jenen ganz umhüllt und ihn als Integument überragt; kommt noch ein zweites (äusseres) Integument hinzu, so entsteht dieses auf ähnliche Weise unterhalb des ersten und umwächst dieses (Piperaceen, Polygoneen u. a.). — Die später anatrope Samenknospe kann anfangs einen geraden oder nur wenig gekrümmten Gewebezapfen

darstellen, wie Fig. 366 *I*, der sich aber an der Stelle, wo das erste oder einzige Integument aus ihm hervorsprosst, alsbald deutlich einkrümmt (*II*, *III*, *IV*); der von den Integumenten umfasste Scheiteltheil bildet dann den Kern, während der unter jenen liegende Basaltheil den Funiculus darstellt. Bei der weiteren Ausbildung der Integumente wird die Krümmung immer stärker, der Kern endlich rückläufig, noch bevor das äussere ganz ausgebildet ist, dem entsprechend entwickelt sich dieses auch an der der Raphe zugekehrten Seite nicht, sondern legt sich auf die freien Theile der Samenknospe, rechts und links an der Raphe hinwachsend (Fig. 366 *V*, *VI*, *VII*). — Cramer hat zuerst hervorgehoben, dass

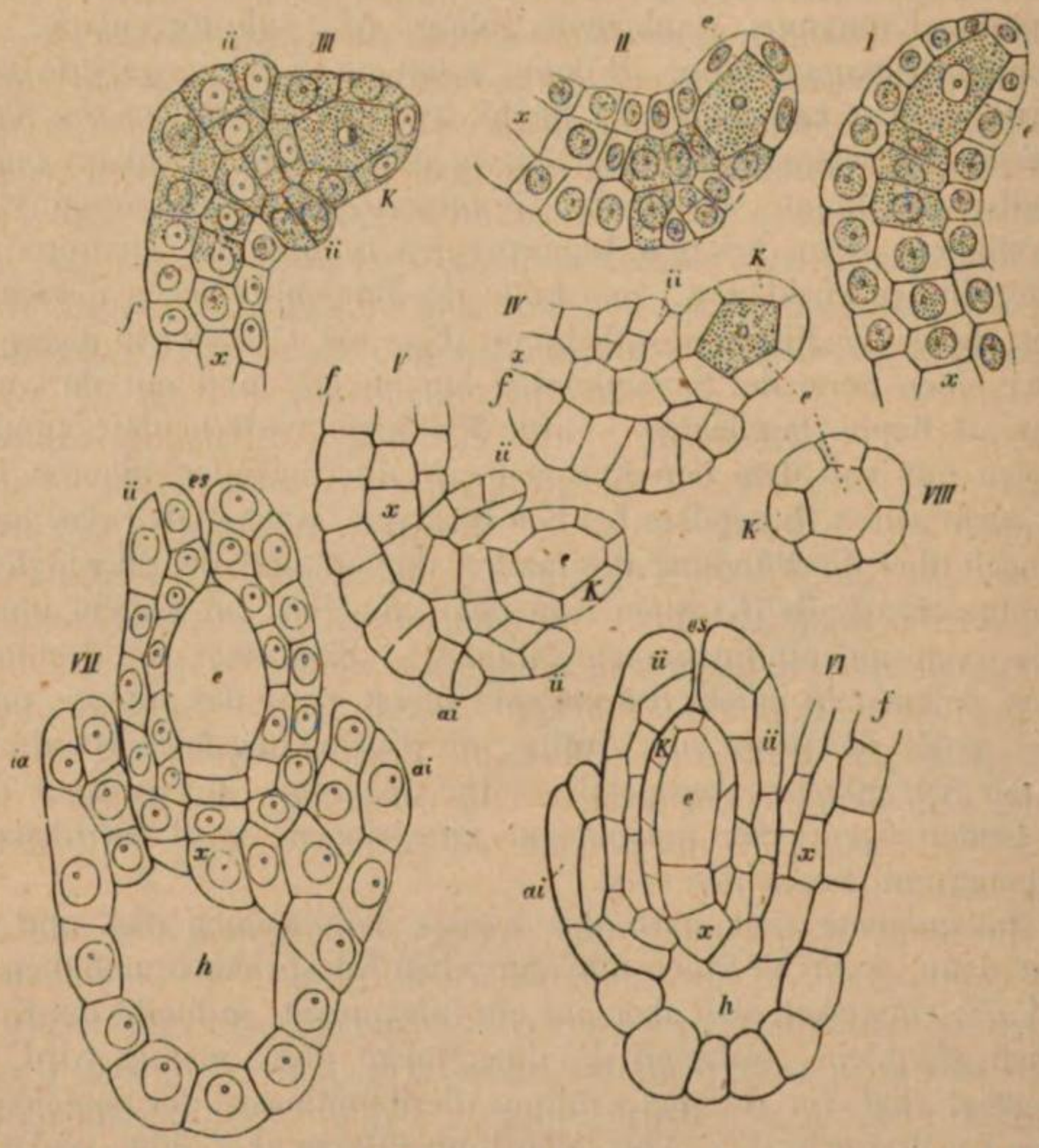


Fig. 366. Orchis militaris: Entwickelung der Samenknospen (550); die Entwickelungsfolge in der Reihenfolge der Zahlen *I*—*VII*. — *VIII* ist Querschnitt von *I*. — *I*—*VI* sind von der Seite und im optischen Längsschnitt gesehen, *VII* von vorn, der Funiculus würde hinten liegen. — Es bedeutet *x x* die axile Zellreihe, die obere Zelle derselben wird zum Embryosack *e*; *f* der Funiculus; *i i* das innere, *ia* das äussere Integument; *k* der Knospenkern *es* die Micropyle. — *h* ein Intercellularraum. — Bei *VII* hat der Embryosack *e* die Gewebeschicht des Knospenkerns völlig verdrängt.

anatrope Samenknospen auch auf andere Art entstehen können (und wahrscheinlich ist diess der gewöhnliche Fall), indem der Knospenkern unter dem Scheitel des jungen zapfenartigen Trägers (Funiculus) als seitliches secundäres Zäpfchen hervorwächst, um sich später nach der Basis des ersteren zurückzukrümmen; diese stärkere Rückwärtskrümmung erfolgt, während das einzige oder innere Integument vom Gipfel des Funiculus aus den Kern umwächst, worauf das zweite Integument, wenn ein solches sich bildet, vom Scheitel des Trägers her den freien

Theil umhüllt (vergl. Fig. 367 *B*, *C*). Zwar äussert Köhne [1]) Zweifel über die wirklich seitliche Entstehung des Knospenkerns, nicht nur bei den Compositen, sondern auch bei Solanum, Hedera, Fuchsia, Begonia u. a.); ich hatte aber wie früher, auch neuerlich bei Untersuchungen Gregorieff's an Compositen Gelegenheit, zahlreiche diesbezügliche Entwickelungszustände zu sehen und mich nicht nur davon zu überzeugen, dass der Funiculus neben dem Scheitel der Blüthenaxe entsteht, sondern auch davon, dass der Knospenkern bei seinem ersten Sichtbarwerden seitlich unter dem Scheitel des Funiculus steht. Möglich, dass die Auffindung besonders günstiger Objecte die letzten Zweifel in dieser Frage lösen wird. Für eine Reihe anderer Fälle hat Cramer nachgewiesen, dass bei monströser Blüthenentwickelung mannigfach abgestufte Metamorphosen von Samenknospen vorkommen, welche auch auf diesem Wege zu dem Schluss führen, dass der Knospenkern in diesen Fällen ein seitliches Gebilde am Träger der Samenknospe ist. Delphinium elatum, dessen Samenknospen aus den Carpellrändern

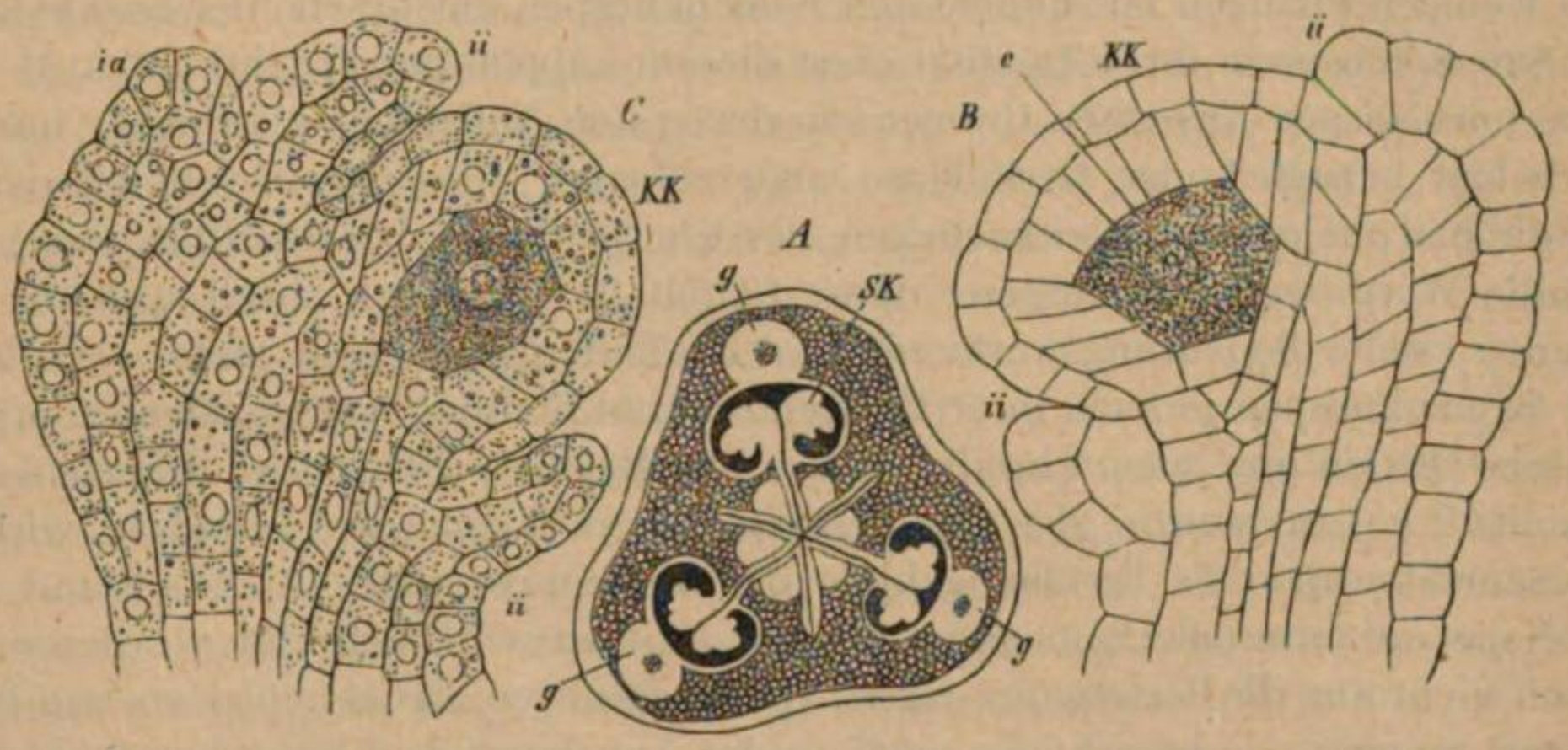


Fig. 367. Funkia cordata. *A* Querschnitt des jungen oberständigen Fruchtknotens, dieser ist dreifächerig, in jedem Fach sind zwei Samenknospen *sk* sichtbar, die aus den umgeschlagenen Carpellrändern hervorwachsen (*g* Gefässbündel von hellem Parenchym umgeben). — *B* und *C* zwei auf einander folgende Jugendzustände der Samenknospe im optischen Längsschnitt derselben; *KK* Gewebe des Knospenkerns, *ii* inneres Integument, *ia* äusseres Integument, *e* Embryosack. *A* ist schwach, *B*, *C* sehr stark vergr.

entspringen, zeigt bei Missbildungen, wie das Carpell sich in ein offenes, flaches, fiedertheiliges Blatt umwandelt, dessen Lappen die metamorphosirten Samenknospen sind: der Knospenkern entspringt hier auf der Ober- (Innen-) seite des Blattlappens, der den veränderten Funiculus sammt dem Integument darstellt; Aehnliches fand er bei Melilotus, Primula chinensis und den Umbelliferen [2]). Gestützt auf diese und andere Thatsachen und unter der Annahme, dass die Samenknospe überhaupt niemals ein Terminalgebilde der Blüthenaxe sei, kam Cramer [3]) zu der Ansicht: das Pflanzenei (die Samenknospe) ist entweder ein metamorphosirtes Blatt oder ein metamorphosirter Blatttheil (Blattzipfel oder ein

---

1) Köhne: über die Blüthenentwickelung bei den Compositen (Berlin 1866).

2) Vergl. auch H. v. Mohl: vermischte Schriften. Taf. I, Fig. 27—29.

3) Cramer: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morph. Bedeutung des Pflanzeneies (Zürich 1869, p. 120), wo auch die Literatur dieses Gegenstandes sorgfältig behandelt ist.

Auswuchs der Blattoberfläche); er halte für ein ganzes Blatt die Samenknospe der Primulaceen und der grossen Familie der Compositen und vermuthe, das Nämliche werde sich bei genauerem Nachsehen auch für andere Pflanzen darthun lassen, besonders für solche, die ein einziges, »angeblich terminales Ei« in der Blüthe besitzen sollen, wie Urtica (Taxus), vielleicht auch für die Dipsaceen u. s. w. Der Eikern sei in diesem Falle eine Neubildung auf dem Ovularblatt, der Funiculus entspreche der Basis, die Integumente entsprechen dem ein- oder zweimal becher- oder kapuzenförmig um den Knospenkern erhobenen oberen Theil desselben; dagegen halte er für blosse Blatttheile (Blattzipfel oder Auswüchse der Blattoberfläche) alle diejenigen Samenknospen, die einzeln oder zu mehreren am Rande oder auf der Oberfläche von Carpellarblättern entspringen, wie bei den Cycadeen, Abietineen (?), Liliaceen, Umbelliferen, Ranunculaceen, Resedaceen, Cruciferen, Leguminosen u. s. w.; hier sei der Knospenkern eine Neubildung an diesem Lappen, der Funiculus entspreche der Basis, die Hüllen entsprechen dem ein- bis zweimal becherförmig um den Eikern erhobenen oberen Theil desselben; nur bei den wenigen Pflanzen mit hüllenlosen Samenknospen entspreche der nackte Kern, die Samenknospe in ihrer Totalität eben diesem Lappen des Fruchtblattes. — Ich habe mich diesen Ansichten Cramer's in der ersten Auflage dieses Buchs, nur mit Vorbehalt bezüglich der Orchideen, angeschlossen, besonders weil ich damals auf die morphologische Gleichartigkeit des Knospenkerns bei allen Phanerogamen glaubte Werth legen zu müssen; dieser Grund hat für mich, nach weiterer Erwägung, seine Bedeutung verloren, und ich finde mich um so mehr veranlasst, den Samenknospen je nach ihrer Entstehung und Stellung verschiedene morphologische Bedeutung zuzuschreiben, als von Magnus, Rohrbach, Hanstein und Schmitz [1]) gezeigt wurde, dass bei den Piperaceen, Typhaceen, Najadeen wirklich die Samenknospen als Terminalgebilde der Blüthenaxe sich entwickelt und dass bei Najas die terminale Samenknospe sogar anatrop wird; ich finde in diesen Angaben nicht nur die Bestätigung eigener Beobachtungen an Chenopodeen und Polygoneen, sondern sie berechtigen auch zu der Annahme, dass die schon früher von Payer als terminal beschriebenen Samenknospen wirklich solche sind. — Da es sich indessen hier nicht um eine ausführliche Begründung theoretischer Sätze handelt, so genüge es einstweilen, die verschiedenen Vorkommnisse übersichtlich zusammenzustellen [2]).

Bezüglich der Stellungsverhältnisse sind zunächst zu unterscheiden:

I. Carpellbürtige Samenknospen, welche aus den Fruchtblättern entspringen, und zwar als:
   1) randständige, aus den eingeschlagenen Rändern der Carpelle (Fig. 354, 355, 356, 359);
   2) flächenständige, aus der Innenfläche der eingeschlagenen Fruchtblatthälften hervorwachsend, wie es scheint immer mit Freilassung des Mittelnerven des Fruchtblatts (so z. B. Fig. 327, 351);

II. Axenbürtige Samenknospen, welche aus der Verlängerung der Blüthenaxe innerhalb des Fruchtknotens entspringen, wobei die Carpelle selbst steril sind; und zwar sind jene:

---

1) Diese Arbeiten sind weiter oben citirt.
2) Vergl. p. 404.

3) lateral, wenn sie neben oder unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehen, die sich entweder als Säule erhebt und zahlreiche Samenknospen trägt, wie bei Fig. 361, oder nach Bildung einer solchen zu wachsen aufhört, so dass diese scheinbar terminal sein kann (wie bei Fig. 362);

4) terminal, wenn die Scheitelregion der Blüthenaxe selbst zum Knospenkern wird (wie in Fig. 360, ferner bei Piperaceen, Najas, Typha u. a.).

Es muss nun in jedem einzelnen Falle entschieden werden, welchem dieser Typen die Samenknospen einer gegebenen Pflanze angehören; jedenfalls sind die carpellbürtig randständigen bei den Angiospermen die bei weitem häufigsten, während die flächenständigen so wie die axenbürtigen nur einzelnen Familien oder Gattungen angehören. Vergleicht man diese Vorkommnisse mit denen bei den Gymnospermen, so gehören die Samenknospen der Cycadeen zu den blattbürtig randständigen, die vieler Cupressineen zu den flächenständigen, ferner sind axenbürtig terminal die von Taxus, lateral die von Salisburya.

Mit den Stellungsverhältnissen ist nun im Allgemeinen auch die morphologische Bedeutung der Samenknospen gegeben: die terminalen sind eben als Schlussgebilde der Axe, die lateralen als Aequivalente ganzer Blätter, die randständigen als Blattverzweigungen (als Lacinien, Fiedern, Lappen) zu betrachten; die flächenständigen können in die Kategorie solcher Blattauswüchse, wie sie bereits in Form der Sporangien bei den Lycopodiaceen auftreten, gerechnet werden. — Die Samenknospen der Orchideen aber dürften (gleich den Sporangien der Farne und Rhizocarpeen) in die Kategorie der Trichome gehören, insofern sie aus einzelnen Oberflächenzellen der wandständigen Placenten (nach Hofmeister) entstehen und des Fibrovasalstrangs im Funiculus entbehren. Mit diesen Deutungen stimmt das Vorkommen der Missbildungen in sofern überein, als die axenbürtig lateralen und die blattbürtig randständigen Samenknospen oft genug in Blattgebilde von gewöhnlicher Form sich umwandeln, was bei den terminalen Samenknospen, den flächenständig carpellbürtigen und denen der Orchideen nicht vorzukommen scheint.

Diese Bemerkungen betreffen einstweilen nur die Samenknospe als Ganzes; es wurde aber schon oben bei der Theorie Cramer's auf das morphologisch verschiedene Verhalten des Knospenkerns und der übrigen Theile (Funiculus und Integument) hingewiesen: Missbildungen, welche in dieser Beziehung sogar lehrreicher sind als die normale Entwickelung, führten Cramer zu dem Resultat, dass da, wo die Samenknospe als seitliche Auszweigung eines Blattes oder selbst als Aequivalent eines ganzen Blattes erscheint, der Träger (Funiculus) und die Integumente zusammen dem Blattgebilde entsprechen, an welchem der Knospenkern als seitlicher Auswuchs hervortritt, während die Integumente als kapuzenförmig über diesen hinwachsende Lamina des Blattes sich geltend machen. Dem entsprechend wäre dann das Integument einer terminalen Samenknospe als ein ringförmiges Blatt an dem axilen Knospenkern zu deuten[1]) (vergl. übrigens Hanstein und Schmitz l. c.), Verhältnisse, auf welche hier indesssen nicht weiter eingegangen werden soll.

---

1) Und in diesem einen Fall wäre die Samenknospe eine Knospe im gewöhnlichen Sinne des Worts, d. h. der Jugendzustand einer blatttragenden Axe.

Zuweilen sind die Samenknospen rudimentär; denen der Balanophoren und Santalaceen fehlen die Integumente, der Kern ist nackt und bei manchen Arten selbst nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt. Bei den Loranthaceen kommt es überhaupt nicht mehr zur Bildung einer äusserlich begrenzten, abgegliederten Samenknospe: hier hört das Ende der Blüthenaxe auf fortzuwachsen, sobald die Carpelle angelegt sind, die unter einander so verwachsen, dass von einer Fruchtknotenhöhle kaum noch die Rede sein kann; nur die Entstehung der Embryosäcke in dem axilen Theil des Gewebes des unterständigen Fruchtknotens zeigt, dass diese Stelle der Samenknospe entspricht, und da mehr als ein Embryosack entsteht, bleibt es sogar zweifelhaft, ob diese Gewebemasse als Aequivalent einer oder zweier Samenknospen zu betrachten ist.

9) Der Embryosack[2]) entsteht durch frühzeitig eintretende Vergrösserung einer ungefähr im Centrum des jungen Knospenkerns liegenden Zelle, während das sie umgebende Gewebe kleinzellig bleibt und noch lange im Zustande des Urmeristems verharrt, um das noch fortdauernde Wachsthum der ganzen Samenknospe zu vermitteln. Bei den Orchideen, wo sie sehr einfach gebaut ist (Fig. 366), besteht die junge Samenknospe aus einer einfachen Zellenschicht, welche eine axile Zellreihe umhüllt; die vorderste Zelle dieser letzteren bildet sich zum Embryosack um und beginnt schon sich zu vergrössern, noch bevor die Integumente aus der peripherischen Schicht hervorwachsen; Hofmeister ist geneigt, dieses Schema auf sämmtliche Samenknospen anzuwenden und den Embryosack überall aus einer Zelle einer axilen die Samenknospe durchziehenden Zellreihe hervorgehen zu lassen. Der Nachweis einer solchen axilen Zellreihe ist indessen bei den sehr kleinzelligen Samenknospen besonders der Dicotylen sehr schwierig und selbst unter den Monocotylen scheint das Orchideenschema nicht überall zu passen, wie Fig. 367 für Funkia wahrscheinlich macht. — An die Verhältnisse bei Taxus unter den Gymnospermen erinnernd, kommt auch bei Angiospermen der Fall vor, dass anfangs mehrere Embryosäcke angelegt werden; so nach Tulasne bei den Cruciferen, wo aber doch auch nur einer zu voller Ausbildung gelangt. Die Mehrzahl der Embryosäcke im Fruchtknoten von Viscum kann nicht ohne Weiteres hierher gerechnet werden, da man bei dem Mangel aller Abgliederung der Samenknospe nicht weiss, ob die betreffende Gewebemasse des Fruchtknotens als Aequivalent von einer oder mehr Samenknospen zu betrachten sei.

Das weitere Verhalten des Embryosackes der Angiospermen ist von dem der Gymnospermen vielfach verschieden; bei jenen bleibt er bis nach der Befruchtung von einer dicken Lage des Knospenkerngewebes umgeben, er ist dort verhältnissmässig klein und von einer mächtig entwickelten Kernwarze überragt; bei den Angiospermen zeigt der Embryosack schon vor der Befruchtung ein lebhaftes Wachsthum; er verdrängt das ihn umgebende Gewebe des Knospenkerns gewöhnlich so weit, dass er nur von einer dünnen Lage desselben umgeben bleibt oder mit der Innenfläche des inneren Integumentes selbst in Berührung kommt, wie bei den Orchideen (Fig. 366 *VII*); in solchen Fällen bleibt oft noch das Gewebe der Kernwarze erhalten (Aroideen u. a.), nicht selten aber tritt der Scheitel

---

1) Hofmeister: Neue Beiträge I. (Abh. der K. sächs. Ges. d. Wiss. VI).

2) Das Folgende meist mit Zugrundelegung von Hofmeister's Neuen Beiträgen (Abh. der K. sächs. Ges. der Wiss. VI und VII).

des Embryosackes dieses zerstörend frei hervor; er ragt dann in die Micropyle hinein (Crocus, Labiaten) oder wächst selbst aus dieser als langer Schlauch hinaus (Santalum). Häufig greift auch der mittlere und untere Theil des Sackes noch weiter um sich; bei vielen gamopetalen Dicotyledonen treibt er blinddarmartige Fortsätze, welche in das Gewebe des Integuments zerstörend eindringen, wie bei manchen Labiaten, Rhinanthus, Lathraea. — Während dieser Wachsthumsvorgänge wird das anfangs den ganzen Sack erfüllende Protoplasma vacuolig, es entsteht ein grosser Saftraum, umgeben von einer wandständigen Protoplasmamasse, die sich besonders in der Scheitelwölbung und im Grunde des Embryosackes anhäuft; von dem den Zellkern einhüllenden Protoplasma strahlen Stromfäden aus.

Nach Eintritt dieses Zustandes, aber noch lange vor der Befruchtung und selbst vor der Ausbildung der Eizellen, entstehen bei vielen Angiospermen im Grunde des Sackes durch freie Zellbildung einige oder mehrere Zellen, die Hofmeister als »Antipoden der Keimbläschen« bezeichnet; ihr Auftreten ist selbst innerhalb enger Verwandtschaftskreise inconstant; sie betheiligen sich nicht an der späteren Bildung des bleibenden Endosperms, sondern werden von diesem ein- oder ausgeschlosssen (Ranunculaceen, Mirabilis u. a.) oder aufgelöst (Crocus, Colchicum). Schon in der 1. Auflage dieses Buchs sprach ich die Ansicht aus, diese wenigen Zellen möchten als das wahre Aequivalent des Endosperms der Gymnospermen zu betrachten sein, eine Ansicht, welche durch die wiederholte Endospermbildung der Coniferen mit zweijähriger Samenreife noch eine weitere Stütze gewinnt.

In der Protoplasmaansammlung, welche die Scheitelwölbung des Embryosackes erfüllt, entstehen durch freie Zellbildung diejenigen Körper, welche durch die Befruchtung zur Embryobildung veranlasst und gewöhnlich als Keimbläschen bezeichnet werden. In selteneren Fällen entsteht nur ein solches, wie bei Rheum undulatum, wo es eine runde Primordialzelle mit grossem Kern darstellt und in der engen Scheitelwölbung des Embryosackes verborgen ist; da sich aus dieser Zelle nach der Befruchtung sofort der Vorkeim und an diesem der Embryo bildet, so muss sie ohne Weiteres als Eizelle in dem Sinne wie bei den Kryptogamen aufgefasst werden. Gewöhnlich aber entstehen zwei Keimbläschen oder Keimkörper dicht neben einander im Embryosack, und in diesem Falle sind sie meist nicht rund, sondern länglich, eiförmig, selbst stark verlängert, gewöhnlich mit dem einen schmaleren Ende der Haut des Sackes dicht angeschmiegt, an dem anderen gerundeten kernhaltigen Ende frei, in den Raum desselben hineinragend. In einigen, nicht zahlreichen Gattungen sind die beiden Keimbläschen besonders stark verlängert und eigenthümlich organisirt: so bei Watsonia, Santalum, Gladiolus, Crocus, Zea, Sorghum [1]); während ihr unteres den Zellkern enthaltendes, nacktes Ende sich abrundet und das gewöhliche Aussehen einer Primordialzelle darbietet, ragt das andere Ende (besonders auffallend bei Watsonia und Santalum) als dünne schlauch- oder schwanzartige Verlängerung in die Micropyle hinein oder selbst über diese hinaus; an diesem Anhang beobachtet man eine stark hervortretende Längsstreifung, die, wie es scheint, aus Zellstoff besteht, über deren Natur aber noch Zweifel herrscht: Schacht hält den gestreiften Anhang der Keimbläschen für ein besonderes Organ, welches er Fadenapparat nennt, und dem er eine vermit-

1) Schacht: Jahrb. f. wiss. Bot. I u. IV; Hofmeister l. c. Bd. VII, p. 675.

telnde Rolle bei der Befruchtung zuschreibt; nach ihm ragen die beiden Fadenapparate aus der durchbohrten Spitze des Embryosackes hinaus, während Hofmeister annimmt, sie seien noch von einer Ausstülpung des letzteren überzogen, und die Streifung sei eine eigenthümliche Verdickung dieser Hautstelle des Embryosackes selbst, eine Ansicht, die jedoch wenigstens für Watsonia und Santalum kaum haltbar scheint. Nur der untere, gerundete Theil der beiden Befruchtungskörper verhält sich nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs an den Fadenapparaten derselben wie eine Eizelle; bei Santalum kommt es nach Schacht ebenso oft vor, dass beide, wie dass nur einer zur Embryobildung fortschreitet; gewöhnlich aber verkümmert der eine ganz, die Fadenapparate betheiligen sich nicht an der durch die Befruchtung hervorgerufenen Entwickelung; sie werden nach Schacht bei Santalum album sogar durch eine im Embryosackscheitel auftretende Querwand von den unteren Theilen abgetrennt. Pringsheim und Strasburger haben darauf hingewiesen, dass der Fadenapparat der Canalzelle im Archegonium der Kryptogamen entspreche; bei dieser auch mir wahrscheinlichen Deutung würde also jedes des beiden »Keimbläschen« dem wesentlichen Inhalt eines Archegoniums (vergl. z. B. Salvinia) entsprechen, der untere, gerundete, entwickelungsfähige Theil der Eizelle, der obere Anhang der Canalzelle, die hier erst nach der Befruchtung von jener sich abtrennt; das sehr vereinzelte Vorkommen des Fadenapparats bei den Angiospermen würde kaum einen Einwand gegen diese Deutung begründen, da es sich hier, wie bei den »Antipoden der Keimbläschen« um rudimentär gewordene Organe handelt, bei denen auch sonst starke Variaton und Inconstanz des Vorkommens beobachtet wird. — Bei der weit überwiegenden Mehrzahl der Mono- und Dicotylen fehlt der Fadenapparat der »Keimbläschen«, die auch hier fast immer in Zweizahl (selten zu dreien) auftreten; sie liegen gewöhnlich schief über einander, eines in die Scheitelwölbung des Embryosackes dicht eingeschmiegt, das andere weiter abwärts und seitwärts, aber jenem mit breiter Fläche angedrückt, beide mit ihrem peripherischem Ende der Haut des Sackes adhärirend. Der befruchtende Pollenschlauch trifft, wie die Abbildungen Hofmeister's und Schacht's zeigen, gewöhnlich (vielleicht immer) auf das scheitelständige Keimbläschen, aber gerade dieses entwickelt sich nicht weiter, es geht zu Grunde, während das tiefer seitlich liegende, das der Pollenschlauch gar nicht berührt, den Vorkeim und an diesem den Embryo erzeugt; es scheint also, dass hier eines der beiden Keimbläschen die Function des Fadenapparats oder der Canalzelle übernimmt, während das andere die Eizelle darstellt; ja zuweilen ist das eine sogen. Keimbläschen, wie bei Funkia cordata (Fig. 368 *x*)

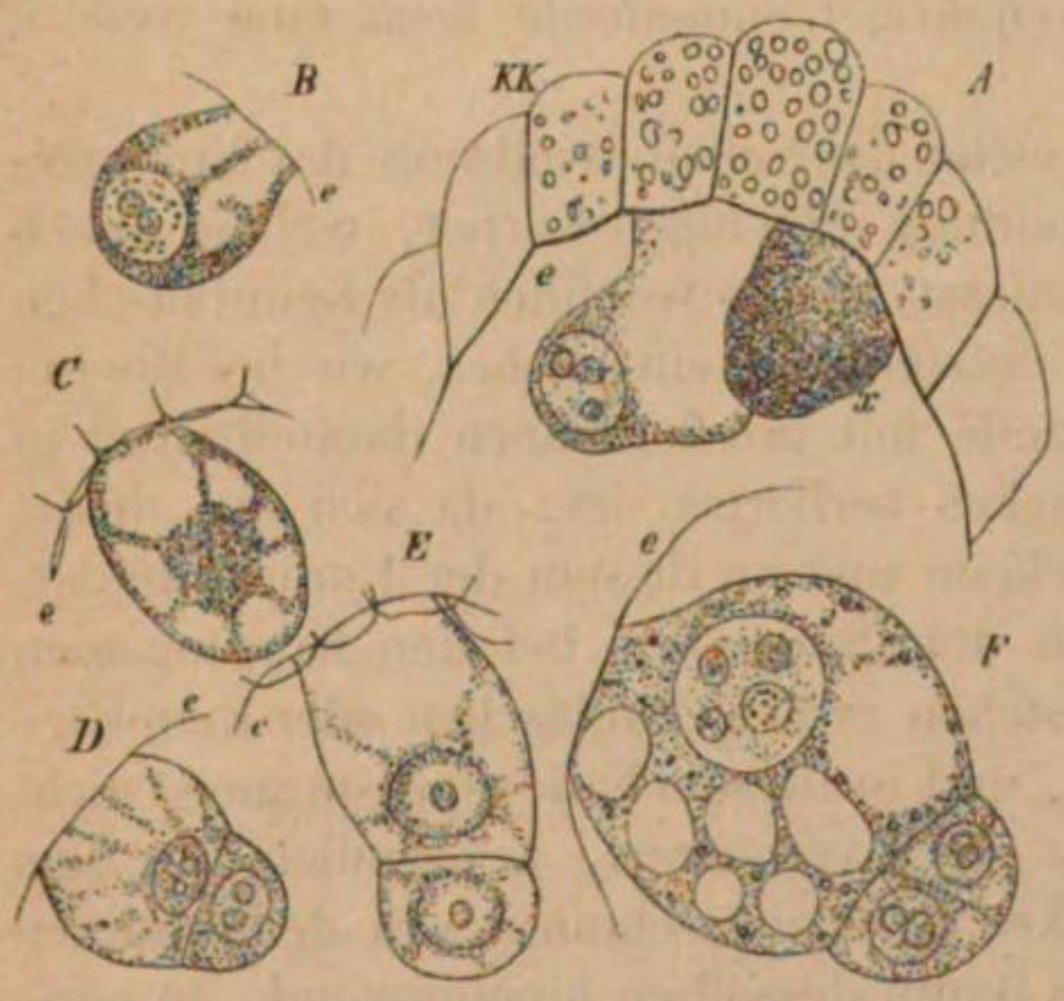


Fig. 368. Funkia cordata: *A* Scheitel des Embryosackes *e* bedeckt mit einer Zellenanlage des Knospenkerns *KK*; *x* das nicht befruchtungsfähige »Keimbläschen«, daneben die eigenthümlich geformte Eizelle mit ihrem Kern. — *B*, *C* Eizellen vor, *D*, *E* solche nach der ersten Theilung; *F* der kugelige Vorkeim mit der zweizelligen Embryoanlage (500).

schon vor der Befruchtung desorganisirt: es gleicht einen Klumpen körnigen zähen Schleims und nach den Abbildungen Hofmeister's zu urtheilen, scheint Aehnliches auch sonst vorzukommen. Jedenfalls kann nur die eine, den Embryo erzeugende Zelle als Ei gelten, da die andere nicht nur zufällig, sondern regelmässig mit der Embryobildung überhaupt Nichts zu thun hat; ihre Function scheint wesentlich nur in der Ueberführung des befruchtenden Stoffs aus dem Pollenschlauch in die entwickelungsfähige Eizelle zu bestehen. Mit dieser zunächst nur die Function betreffenden Bemerkung ist indessen über die morphologische Deutung noch Nichts entschieden, und es bleibt einstweilen dahin gestellt, ob in diesen Fällen beide sogen. Keimbläschen den beiden von Santalum und Watsonia entsprechen, oder ob nicht vielleicht das eine, der Destruction anheimfallende als abgetrennte Canalzelle, das andere als die zugehörige Eizelle aufzufassen sei.

In einzelnen Fällen findet sich auch bei den Angiospermen Polyembryonie, die aber auf andere Weise zu Stande kommt als bei den Gymnospermen; im Embryosack entstehen vor der Befruchtung bei Funkia caerulea, Scabiosa (nach Hofmeister) und bei Citrus zahlreiche Eizellen im wandständigen Protoplasma; sie werden durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Scheitel des Embryosackes zur Embryobildung angeregt, aber von den vielen Embryoanlagen, deren Zahl besonders bei Citrus sehr beträchtlich ist, gelangen nur wenige zur Keimfähigkeit.

10) Befruchtung. Die auf der Narbe keimenden Pollenkörner treiben ihre Schläuche durch den Griffelcanal, wenn ein solcher vorhanden ist, oder gewöhnlicher durch das lockere leitende Gewebe im Innern des soliden Griffels hinab bis in die Fruchtknotenhöhle; nicht selten sowohl bei grundständig aufrechten (Fig. 360), wie bei hängend anatropen Samenknospen liegt die Micropyle so dicht am Grunde des Griffels, dass der herabsteigende Pollenschlauch sofort in jene eintreten kann; häufiger indessen müssen die Pollenschläuche nach ihrem Eintritt in die Fruchtknotenhöhle noch weiter fortwachsend die Mündungen der Samenknospen aufsuchen, wobei sie durch verschiedene Vorrichtungen auf den rechten Weg geleitet werden; oft sind es papillöse Epithelien der Placenten oder anderer Wandstellen des Fruchtknotens, an denen die Pollenschläuche hinwachsen, bei unseren Euphorbien leitet sie ein Haarbüschel von der Basis des Griffels zur nahe gelegenen Micropyle, bei den Plumbagineen bildet das leitende Griffelgewebe eine abwärts wachsende zapfenförmige Wucherung, die den Pollenschlauch bis in die Micropyle hinabführt u. s. w.

Da jede Samenknospe zu ihrer Befruchtung einen Pollenschlauch aufnehmen muss, so richtet sich die Zahl derselben, die in den Fruchtknoten eindringen, im Grossen und Ganzen nach der Zahl der Samenknospen, welche dieser enthält; doch ist im Allgemeinen die Zahl der eindringenden Pollenschläuche grösser als die der Samenknospen; wo diese sehr zahlreich sind, ist daher die Zahl der Pollenschläuche eine grosse, so z. B. bei den Orchideen, wo man sie als seidenglänzende weisse Bündel selbst mit unbewaffnetem Auge im Fruchtknoten sehen kann.

Die Zeit, welche zwischen der Bestäubung und dem Eintreffen des Pollenschlauchs in der Micropyle vergeht, hängt nicht bloss von der oft sehr beträchtlichen Länge des Wegs (z. B. bei Zea, Crocus), sondern auch von specifischen Eigenschaften der Pflanze ab; so brauchen nach Hofmeister die Pollenschläuche

von Crocus vernus, um den 5—10 Ctm. langen Griffel zu durchsetzen, nur 24 bis 72 Stunden, die von Arum maculatum, die kaum einen Weg von 2—3 Millim. zurückzulegen haben, mindestens 5 Tage, die der Orchideen 10 Tage, oder selbst einige Wochen und Monate, während welcher Zeit sich im Fruchtknoten erst die Samenknospen ausbilden oder oft selbst erst angelegt werden.

Der Pollenschlauch ist gewöhnlich sehr eng und dünnwandig, so lange er sich rasch verlängert; in die Micropyle eingedrungen verdickt sich seine Wand meist rasch und sehr beträchtlich, wie es scheint vorwiegend durch Quellung, so dass das Lumen nur einen engen Canal darstellt; Hofmeister vergleicht ihn in diesem Zustand mit einer Thermometerröhre (so z. B. bei Lilien, Cacteen, Malven); zuweilen erweitert sich auch das Lumen des Schlauchs (Oenotheren, Cucurbitaceen). Der Inhalt besteht aus körnigem Protoplasma, meist gemengt mit zahlreichen Stärkekörnchen.

Innerhalb der Micropyle trifft der Pollenschlauch entweder direct auf den nackten Scheitel des Embryosackes oder gar, wie bei Watsonia und Santalum auf die hinausragenden Fadenapparate der Eizellen; sehr häufig ist aber noch ein Theil des Gewebes der Warze des Knospenkerns erhalten, durch welches er sich nun noch den Weg bis zum Embryosack zu bahnen hat. Die Haut am Scheitel des letzteren ist oft erweicht und wird nicht selten von dem vordringenden Ende des Pollenschlauchs eingestülpt, bei Canna sogar durchbrochen.

Die Berührung des Schlauchs mit dem Scheitel des Embryosackes oder mit dem Fadenapparat der Eizellen genügt zur Uebertragung des Befruchtungsstoffes, deren Folgen gewöhnlich schon nach kurzer Zeit im Verhalten des Kerns des Embryosackes und der Eizelle bemerklich werden. Es kommt jedoch nicht selten vor, dass nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs lange Zeit vergeht, bis die dadurch angeregte Entwickelung beginnt: mehrere Tage, selbst mehrere Wochen bei vielen Holzpflanzen, wie Ulmus, Quercus, Fagos, Inglans, Citrus, Aesculus, Acer, Cornus, Rolinia, fast ein Jahr sogar bei americanischen Eichen (mit zweijähriger Samenreife); bei Colchicum autumnale trifft der Pollenschlauch spätestens Anfang Novembers am Embryosack ein, aber erst im Mai des nächsten Jahres beginnt die Embryobildung (Hofmeister).

Schon das Eindringen der Pollenschläuche in das leitende Griffelgewebe und in die Fruchtknotenhöhle bringt oft weitgreifende Veränderungen in der Blüthe hervor; ist diese mit zartem Perigon versehen, so verliert es gewöhnlich schon um diese Zeit seine Turgescenz, es welkt, um später ganz abzufallen; unter den Liliaceen ist es eine verbreitete Erscheinung, dass schon vor der Befruchtung der Samenknospen der Fruchtknoten lebhaft zu wachsen beginnt (Hofmeister); bei den Orchideen wird durch die Bestäubung nicht nur der Fruchtknoten zu einem lebhaften, oft lange dauernden Wachsthum veranlasst, sondern die Samenknospen selbst werden erst in Folge dessen befruchtungsfähig, in manchen Fällen sogar erst ihre Entstehuug aus den sonst steril bleibenden Placenten eingeleitet (Hildebrand; vergl. über Sexualität im III. Buch).

11) Folgen der Befruchtung im Embryosack; Bildung des Endosperms und des Embryos. Die erste im Embryosack sichtbar werdende Folge der Befruchtung ist (wie Hofmeister gezeigt hat) das Verschwinden des Kerns desselben; erst später wird auch an der Eizelle (s. oben) die Wirkung des Pollenschlauchs bemerklich; sie umgiebt sich mit einer Zellstoffhaut, falls sie

eine solche nicht schon vor der Befruchtung besass, wie es nach dem genannten Forscher zuweilen (Nuphar, Tropaeolum, Chrianthus, Funkia, Crocus) vorkommt. — Sehr häufig noch vor der Theilung der Eizelle, spätestens während der Umbildung derselben in den Vorkeim, beginnt die Endospermbildung: bei allen Monocotyledonen und den meisten Dicotylen entstehen die Endospermzellen durch freie Zellbildung, gleichzeitig in grosser Zahl innerhalb des protoplasmatischen Wandbelegs des Sackes; sie sind anfangs kugelig und ohne Zusammenhang unter einander (Fig. 370); wenn sie sich vergrössern, können diese primären Endospermzellen den Sack sofort ausfüllen, indem sie seitlich sich berühren und in der Mitte zusammentreffen (Asclepiadeen, Solaneen), oder es entstehen innerhalb der ersten wandständigen Zellenschicht nochmals neue Endospermzellen durch freie Bildung, während jene schon in Vermehrung durch Theilung begriffen sind; sie lagern sich diesen innen an, bis der ganze Raum des Sackes ausgefüllt ist; nimmt dieser an Umfang sehr beträchtlich zu, wie z. B. bei grosssamigen Papilionaceen, Ricinus u. a., so tritt die Erfüllung mit Endosperm erst spät ein, die Mitte des Sackes ist mit einer klaren Vacuolenflüssigkeit im unreifen Samen erfüllt; in dem zu ungeheurer Grösse heranwachsenden Embryosack der Cocosnuss bleibt diese Flüssigkeit (die sogen. Cocosmilch) sogar bis zur vollen Samenreife erhalten, indem das Endospermgewebe nur eine mehrere Millimeter dicke Schicht darstellt, welche die Innenseite der Samenschale auskleidet. — Sehr enge gestreckte Embryosäcke kleinsamiger Pflanzen werden schon durch eine einfache Längsreihe frei entstandener Zellen ausgefüllt, wie bei Pistia und Arum. Bei einer grossen Zahl dicotyler Pflanzen (z. B. Lorantha-

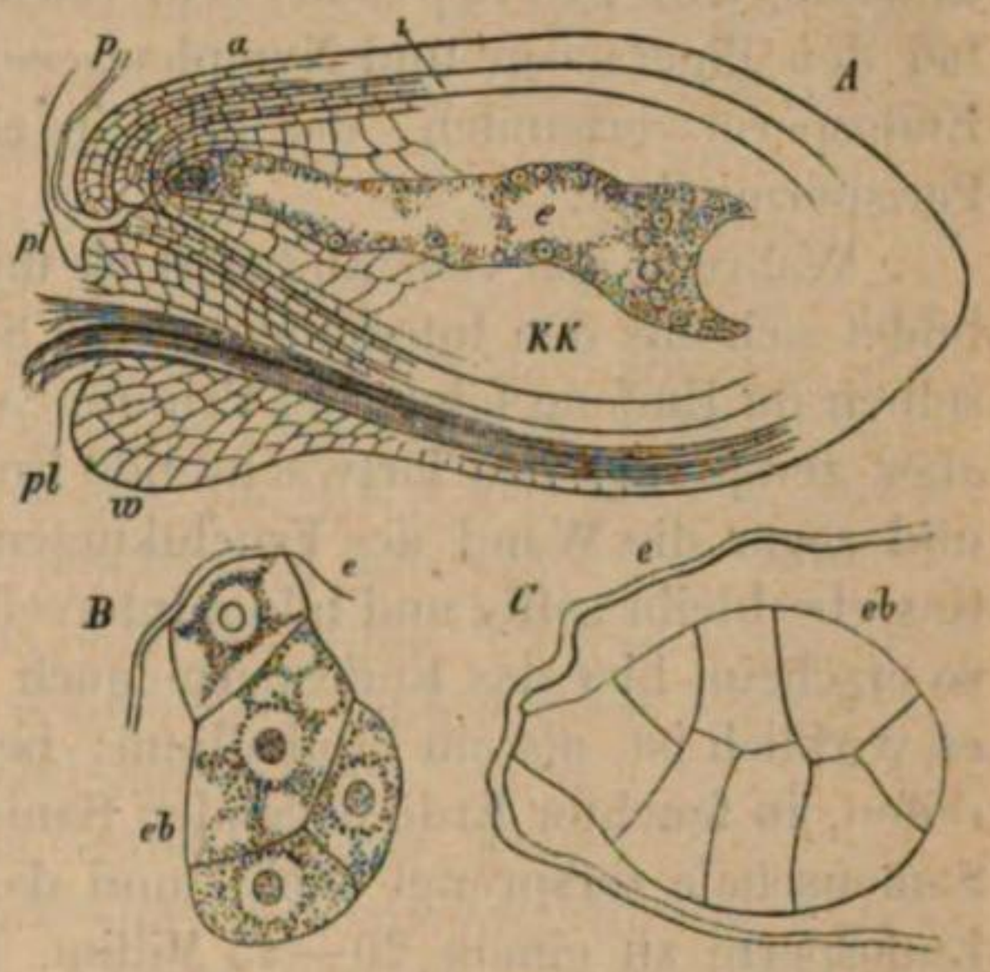


Fig. 369. Viola tricolor: *A* Längsschnitt der anatropen Samenknospe nach der Befruchtung; *pl* die Placenta, *w* Wulst an der Raphe, *a* äusseres, *i* inneres Integument; *p* der in die Micropyle eingedrungene Pollenschlauch, *e* der Embryosack, er enthält (links) den Embryo und zahlreiche junge Endospermzellen. — *B* und *C* die Scheitelwölbung zweier Embryosäcke *e*, mit dem daran gehefteten Embryo *eb*, dessen Embryoträger in *B* zweizellig ist.

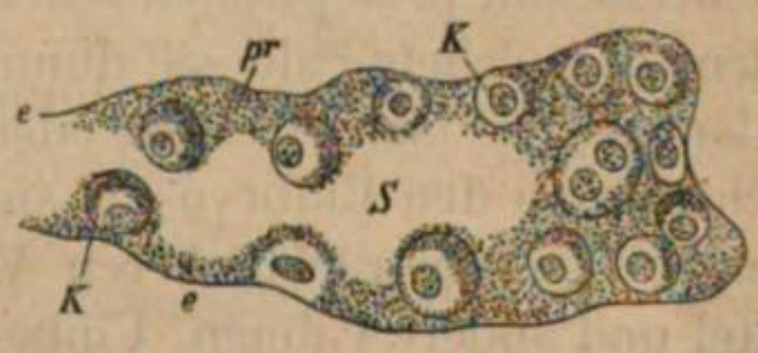


Fig. 370. Viola tricolor, hinterer Theil des Embryosackes; *e* die Haut desselben, *S* der Saftraum, *K* junge Endospermzellen, im Protoplasma *pr* entstanden.

ceen, Orobanchen, Labiaten, Campanulaceen u. a.) mit engen, schlauchförmig langen Embryosäcken theilt sich der Raum des Embryosackes zunächst durch zwei Querwände, worauf in allen oder einzelnen der so durch Theilung entstandenen Zellen weitere Theilungen eintreten, aus denen das Endospermgewebe hervorgeht, das hier nicht selten nur bestimmte Stellen des Embryosackes erfüllt, oder der Sack theilt sich durch eine Querwand in zwei Tochterzellen, deren obere die Embryoanlage enthält und durch freie Zellbildung Endosperm im geringen Quantum erzeugt (Nymphaea, Nuphar, Ceratophyllum, Anthurium) [1]. — Nur bei

1) Weiteres über diese von Hofmeister beschriebenen Verhältnisse s. unten in der Charakteristik der Dicotyledonen.

wenigen Familien ist die Endospermbildung rudimentär, auf das vorübergehende Erscheinen einzelner freier Zellkerne oder Zellen beschränkt, so bei Tropaeolum, Trapa, Najadeen, Alismaceen, Potamogetoneen, Orchideen; bei Canna scheint selbst diese rudimentäre Endospermbildung zu unterbleiben.

Während der Endospermbildung vergrössert sich gewöhnlich der Umfang des Embryosackes, er verdrängt dabei das ihn etwa noch umgebende Gewebe des Knospenkerns; nur in einzelnen Fällen bleibt letzteres ganz oder theilweise erhalten; es füllt sich mit Nahrungsstoffen, gleich dem Endosperm und vertritt dieses als Reservestoffbehälter für den Keim: bei den Scitamineen (Canna) ist dieses Gewebe, das Perisperm, sehr reichlich entwickelt, das Endosperm fehlt ganz; bei den Piperaceen und Nymphaeaceen ist dagegen im reifen Samen ein kleines Endosperm vorhanden, das aber in einer Ausbuchtung des viel massenhafteren Perisperms liegt.

Während das vom Embryosack umgebende Endosperm an Umfang zunimmt, bildet sich aus den Integumenten die Samenschale, welche dem Wachsthum desselben im Umfang folgt; bei Crinum capense (und einigen anderen Amaryllideen) aber zersprengt das fortwachsende Endosperm nach Hofmeister die Samenschale und sogar die Wand des Fruchtknotens, seine Zellen erzeugen Chlorophyll, das Gewebe bleibt saftig und bildet Intercellularräume (was sonst nicht geschieht), und so erscheint hier das Endosperm auch äusserlich und physiologisch als das, was es wirklich ist, als ein Prothallium; bei Ricinus erfolgt erst bei der Keimung des reifen, in feuchter Erde liegenden Samens ein ähnliches Wachsthum, welches die Samenschale zersprengt (Mohl) und das vorher eirunde etwa 8—10 Millim. lange Endosperm zu einem 20—25 Millim. langen flachen breiten Sack umformt, der die heranwachsenden Keimblätter so lange umgiebt, bis diese ihm sämmtliche Nährstoffe entzogen haben.

Bei den Monocotyledonen und vielen Dicotyledonen bleibt der Embryo innerhalb des Endosperms klein, von ihm umhüllt oder seitlich berührt (Gräser); seine ohne Intercellularräume zusammenschliessenden Zellen erfüllen sich bis zur Samenreife mit protoplasmatischer Substanz und fettem Oel oder Stärke oder mit beiden, in welchem Falle sie dünnwandig bleiben; das Endosperm erscheint dann als der mehlige (stärkereiche) oder fettige Kern des reifen Samens, neben oder in welchem man den Embryo zu suchen hat; nicht selten aber wird es hornartig vermöge einer beträchtlicheren Verdickung seiner (quellungsfähigen) Zellwände (Dattel und andere Palmen, Umbelliferen, Caffee u. a.); wird diese ausserordentlich stark, so kann das Endosperm als steinharte Masse die Samenschale erfüllen, wie bei Phytelephas (dem vegetabilischen Elfenbein); in solchen Fällen dient dann die Verdickungsmasse der Endospermzellen, welche während der Keimung aufgelöst wird, neben dem protoplasmatischen und fettigen Inhalt derselben, dem Keim zur ersten Nahrung. — Das reife Endosperm, wenn reichlich entwickelt, hat gewöhnlich die Form des ganzen reifen Samens, von dessen Schale es gleichmässig überzogen wird; seine äussere Form ist daher meist einfach, häufig gerundet; doch kommen nicht selten, zumal bei den Dicotylen, beträchtliche Abweichungen von diesem Verhalten vor; so ist es z. B. bei Coffea die bekannte Caffeebohne, welche mit Ausnahme des winzigen Embryos, der in ihm verborgen ist, ganz aus dem hornigen Endosperm besteht; dieses aber ist, wie ein Querschnitt zeigt, eine mit ihren Rändern zusammengeschlagene Platte. — Das

marmorirte Endosperm, welches den Kern der sogen. Muscatnuss (Samens von Myristica fragrans) sowie der Areconnuss (des Samens der Arecapalme) darstellt, verdankt seine Marmorirung dem Umstand, dass eine innere dunkele Schicht der Samenschale von aussen her in Form strahlig gestellter Lamellen in enge falten-artige Einbuchtungen des hellen Endosperms hineinwuchert. — Das reife Endosperm ist entweder ein ganz solider Gewebekörper, oder es besitzt eine innere Höhlung, die z. B. bei der Brechnuss (Same von Strychnos nux vomica) einen flachen, engen, breiten Spalt darstellt; offenbar eine Folge davon, dass das von dem Umfang des Embryosackes aus nach innen wachsende Endosperm einen mittleren Raum frei lässt, der, wie schon erwähnt, bei der Cocosnuss sehr gross und mit Saft erfüllt ist; in solchen Fällen ist also das Endosperm ein hohler dickwandiger Sack, mit rundlichem oder spaltenförmigem Lumen.

In sehr zahlreichen Familien der Dicotyledonen wachsen die ersten Blätter des Embryos (Keimblätter, Cotyledonen) vor der Samenreife zu so umfangreichen Körpern heran, dass sie das bereits vorhandene Endosperm verdrängen und schliesslich den ganzen vom Embryosack und der Samenschale umschlossenen Raum erfüllen, während der Axentheil des Keims und die zwischen den Cotyledonarbasen liegende Knospe desselben auch hier ein nur unbeträchtliches Volumen erlangen; in diesen dicken, fleischigen oder laubblattähnlichen und dann meist gefalteten Cotyledonen häuft sich die sonst im Endosperm aufgespeicherte Reservenahrung von protoplasmatischer Substanz und Stärke oder Fett an, um während der Entfaltung der Keimtheile verbraucht zu werden. Diese Anfüllung der Cotyledonen mit so reichlichen Mengen von Reservenahrung scheint durch Aufnahme derselben aus dem Endosperm stattzufinden, und so liegt der Unterschied dieser im reifen Zustand endospermfreien Samen von den endospermhaltigen wesentlich nur darin, dass bei ihnen die Reservenahrung des Endosperms schon vor der Keimung in den Embryo übergeht, was bei jenen erst während derselben geschieht. Das Vorkommen endospermhaltiger und endospermfreier reifer Samen ist innerhalb grösserer Formenkreise mehr oder minder constant und daher systematisch verwerthbar; endospermfrei sind z. B. von den bekannteren Familien die Compositen, die Cucurbitaceen, die Papilionaceen, die Cupuliferen (Eiche, Buche) u. a. Zuweilen vergrössert sich der Embryo auch nur so weit, dass das Endosperm als eine ihn umgebende ziemlich dünne Haut erscheint.

Wir kehren nun noch einmal zu der eben befruchteten Samenknospe zurück, um die Bildung des Embryos zu verfolgen. So wie bei den Gymnospermen verwandelt sich auch bei den Angiospermen die Eizelle nicht unmittelbar in den Embryo; ihr der Micropyle zugekehrtes Ende verwächst mit der Haut der Scheitelwölbung des Embryosackes, sie verlängert sich sodann, ihr freies Ende nach dem Grund der Samenknospe hingekehrt und erleidet dabei eine oder einige Quertheilungen. Der so gebildete Vorkeim bleibt gewöhnlich kurz (Fig. 369), zuweilen, wie bei Funkia, schwillt seine Basalzelle kugelig auf (Fig. 368), in anderen Fällen dagegen verlängert sich schon die Eizelle vor der Theilung zu einem langen, engen Schlauch, wie bei Loranthus (nach Hofmeister), wo dieser bis in den erweiterten Grund des langen schlauchförmigen Embryosackes vordringt, um dort innerhalb des Endosperms an seinem Scheitel die Embryonalkugel zu bilden. Bei den Dicotylen, deren Endosperm nur an bestimmten, tieferen Stellen des Embryosackes durch Theilung entsteht, ist eine solche, wenn auch nicht so beträchtliche

Verlängerung der Eizelle gewöhnlich (Pedicularis, Catalpa, Labiaten). — Die dem Grund des Embryosackes, also auch der Samenknospe zugekehrte Scheitelzelle des aus zwei oder mehr Zellen bestehenden Vorkeims ist sphärisch abgerundet, in ihr tritt zuerst eine longitudinale oder nur wenig schief gestellte Theilungswand auf, womit die Bildung des Embryos beginnt (vergl. auch p. 17, Fig. 14); indem derselbe unter rasch wiederholten Zweitheilungen fortwächst, entsteht ein kugeliger oder eiförmiger kleinzelliger Gewebekörper, an welchem später die ersten Blattgebilde (Cotyledonen) hervortreten, während die Anlage der ersten Wurzel an der Grenze von Vorkeim und Embryo durch Differenzirung des Gewebes bemerklich wird. — Die ersten Zellen im Embryokörper erscheinen nicht selten so gelagert, als ob sie aus schiefen Theilungen einer Scheitelzelle nach zwei oder drei Richtungen hin hervorgegangen wären (Fig. 369 *C*), eine Auffassung, zu der ganz besonders die erste schief gestellte Wand der Scheitelzelle am Vorkeim auffordert, auch fand ich bei Rheum Scheitelansichten junger Embryonen, die auf

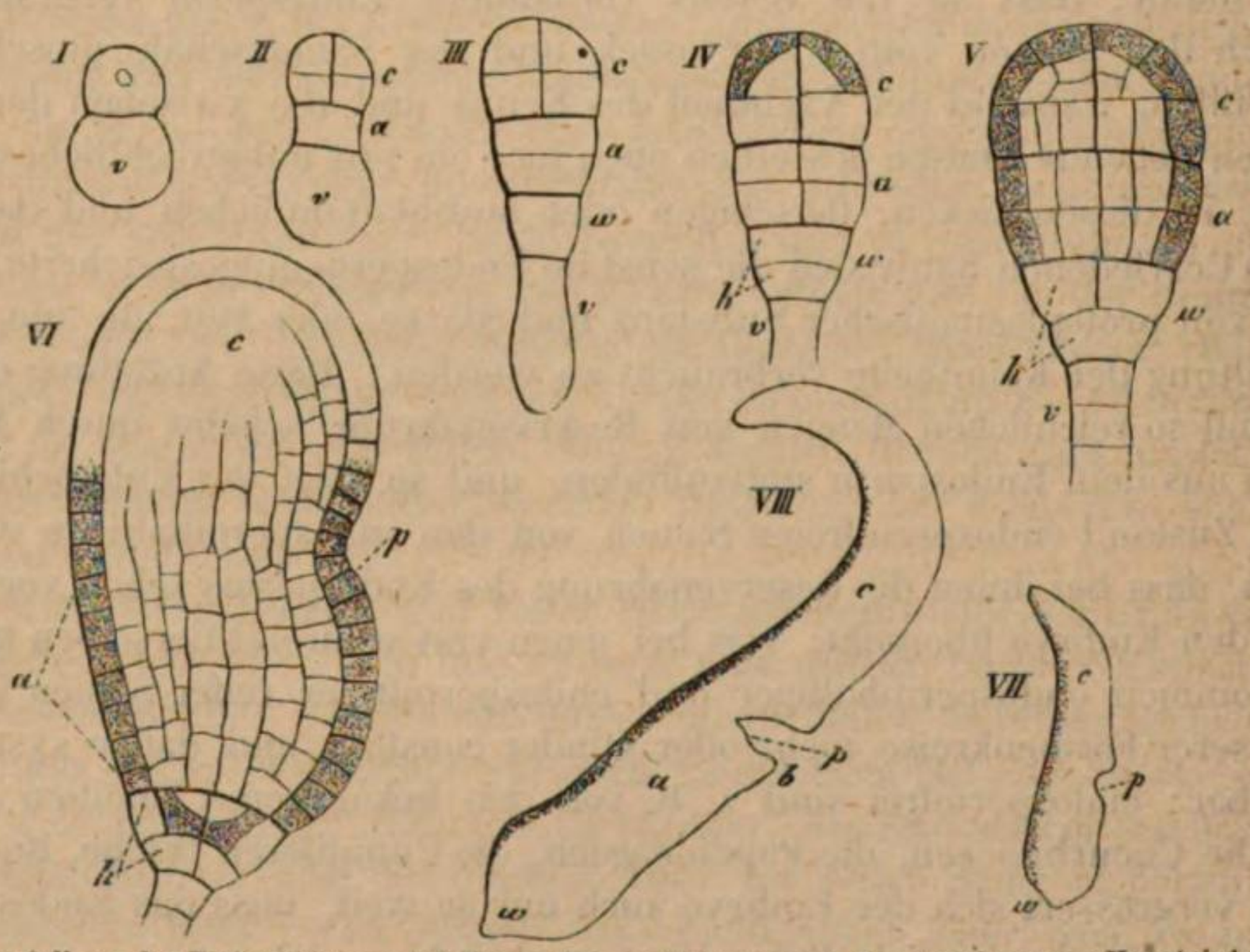


Fig. 371. Darstellung der Embryobildung bei Monocotylen (Alisma) nach Handzeichnungen Hanstein's. Entwickelungsfolge nach den Zahlen *I* bis *VIII*; *v* überall der Vorkeim; *h* die Hypophyse; *w* Region, in welcher die Wurzel; *p* in welcher die Knospe entsteht, *c* Cotyledon; *b* erstes Blatt. (*VII* und *VIII* viel weniger vergrössert als die anderen.) Das Dermatogen ist dunkel gehalten.

das Vorhandensein einer dreiseitigen Scheitelzelle hinwiesen. Nach neueren und fortgesetzten Beobachtungen Hanstein's ist der Vorgang jedoch ein wesentlich anderer; nach ihm liegt die erste Längswand, auch wenn sie schief zur letzten Querwand steht, doch in der Mediane des sich bildenden Keimkörpers und nicht selten ist sie auf der letzten Querwand senkrecht, also in der Wachsthumaxe des Vorkeims gelegen [1]). Mit dem Auftreten dieser medianen Längswand in der pri-

1) Das im Text Folgende nach den vorläufigen Publicationen Hanstein's (Monatsber. der niederrheinischen Ges. f. Natur- und Heilkunde. 15. Juli und 2. August 1869), sowie nach ausführlichen brieflichen Mittheilungen; Prof. Hanstein hatte die Gefälligkeit, mir auch zahlreiche Abbildungen zur Ansicht zu übersenden, und mit seiner Erlaubniss sind die Fig. 371, 372, 373 u. 374 danach copirt; auch hatte ich im Sommer 1869 Gelegenheit, bei Hanstein Präparate wie in Fig. 372 selbst zu sehen

mären Keimzelle ist aber die Möglichkeit einer Scheitelzelle mit zwei- oder mehrreihiger Segmentirung ausgeschlossen. — Die Constituirung des Monocotylenkeims wird nach Hanstein's brieflichen Mittheilungen besonders klar bei Alisma beobachtet; Fig. 371 zeigt in *II* über der Vorkeimzelle *v* noch zwei andere über einander liegende Zellen *a* und *c*, deren letzte bereits durch eine Längs- und eine Querwand in vier wie Kugelquadranten gelagerte Zellen getheilt ist; die Vergleichung der Zustände *II* bis *V* ergiebt, dass die weitere Ausbildung zunächst in basipetaler Folge fortschreitet, zumal tritt noch eine durch intercalare Theilung entstandene Zelle $w = h$ zwischen dem Ende des Vorkeims und dem bereits vorhandenen Keimkörper *ac* auf, aus der sich später die Wurzel bildet; Hanstein nennt sie und das aus ihr hervorgehende Gewebe die Hypophyse. Noch bevor es zu einer äusseren Gliederung des Keimkörpers kommt, sondert sich sein Urmeristem in eine einschichtige peripherische Lage, welche in der Zeichnung schattirt ist, und in ein inneres Gewebe; jene ist die primäre Epidermis, das Dermatogen, welches fortan nur noch in die Fläche wächst und ausschliesslich radiale Theilungen erfährt; die Figuren *IV* bis *VI* zeigen, dass das Dermatogen durch tangentiale Theilungen und in basipetaler Folge fortschreitend von den primären Zellen des Keims abgetrennt wird. Die innere Gewebemasse lässt bald darauf eine weitere Differenzirung erkennen; durch vorwiegend longitudinale Theilungen sondert sich ein axiler Gewebestrang aus, der das Plerom, also das die späteren Fibrovasalstränge erzeugende Gewebe darstellt, während das zwischen ihm und dem Dermatogen liegende, durch häufigere Quertheilungen charakterisrte Urmeristem das Periblem, d. h. das primäre Rindengewebe ist. Erst wenn in dem oberen Theil *ac* des Keims diese Gewebedifferenzirung angedeutet ist, beginnt sie auch in der Hypophyse *h*, deren untere Schicht sich an der Bildung des Dermatogens nicht betheiligt, während die obere Hypophysenschicht eine Fortsetzung des Dermatogens und des Periblems des Keimkörpers hervorbringt (*VI*), womit, wie unten noch gezeigt werden soll, die Wurzel als hinterer Anhang des Keims constituirt ist. Hanstein bezeichnet den Scheiteltheil *c* des Embryos als erstes Keimblatt (Cotyledon), an dessen Basis bei *p* der Scheitel des Stammes sich erst nachträglich seitlich bildet; ist der Cotyledon aber wirklich das Scheitelgebilde des Keims, was mir noch nicht hinreichend sicher scheint, so kann er unmöglich als Phyllom gelten, wenn er auch nachträglich ganz das Aussehen eines Laubblattes (wie bei Allium) annimmt.

Viel klarer als bei den Monocotylen, unter denen besonders die Gräser Schwierigkeiten veranlassen, treten die einzelnen Momente bei der Constituirung des Keims aus den ersten Zellen bei den Dicotylen hervor, unter denen Hanstein besonders Capsella bursa pastoris ausführlich schilderte. Fig. 372 zeigt zunächst, dass und wie sich der Keimkörper aus der sphärischen Scheitelzelle an dem mehrgliedrigen Vorkeimfaden *v* entwickelt, während auch hier eine am Keimkörper basale Zelle *h* die Hypophyse darstellt, aus welcher die Wurzelanlage hervorgeht. Die sphärische primäre Zelle des Keimkörpers theilt sich zuerst durch eine Längswand 1, 1, worauf in jeder der beiden Hälften eine Quertheilung 2, 2 erfolgt, so dass auch hier der Keimkörper zunächst aus vier Kugelquadranten besteht, deren jeder demnächst noch eine tangentiale Theilung erleidet, durch welche vier äussere Zellen als Anlage des Dermatogens und vier innere Füllzellen entstehen (*II*); während erstere nur noch in die Fläche wachsen und Radialtheilungen

erfahren, wächst der innere Gewebekörper allseitig und erleidet Theilungen, aus denen schon frühzeitig die Differenzirung von Plerom (in der Zeichnung dunkel gehalten *III*, *IV*, *V*) und Periblem hervorgeht; unter lebhafter Zellenvermehrung vergrössert sich der aus der Urzelle des Keims hervorgegangene Gewebekörper, und bald treten neben dem Scheitel (*s* in *V*) zwei umfangreiche Protuberanzen (*c*, *c*) die ersten Blätter, die Cotyledonen hervor; der Stammscheitel ist einstweilen nur als das Ende der Längsaxe des Keims vorhanden, erst später bildet sich hier ein zwischen den Cotyledonen tief eingeschlossener Gewebehügel, der Vegetationskegel des Stammes. Das hintere (basale) Ende des Keimstammes ist nach der

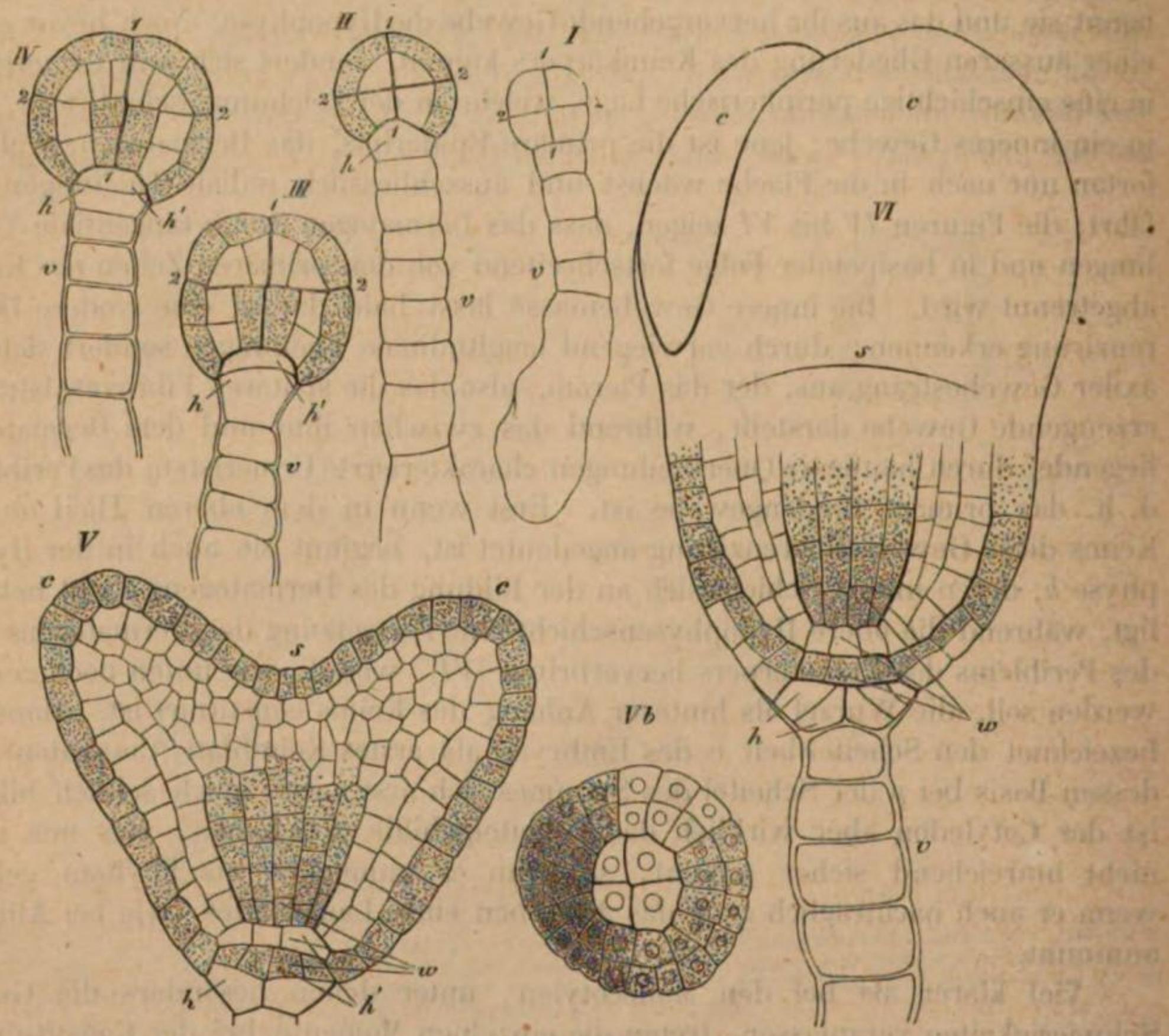


Fig. 372. Darstellung der Keimbildung von Capsella bursa pastoris nach Handzeichnungen Hanstein's. — Entwickelungsfolge von *I* bis *VI* (*Vb* Wurzelende von unten gesehen); 1, 1—2, 2 die ersten Theilungen der Scheitelzelle des Vorkeims; *h h'* die Hyphophyse, *v* Vorkeim, *c* die Cotyledonen, *s* Scheitel der Axe, *w* die Wurzel. Dermatogen und Plerom sind dunkel gehalten.

Differenzirung seines Urmeristems in Dermatogen, Periblem und Plerom so zu sagen offen (Fig. *II*, *III*, *IV*), so lange die Hypophyse *h* dieser Differenzirung noch entbehrt; schliesslich tritt sie auch hier ein und zwar so (wie bei Fig. 371), dass die obere ihrer beiden Zellen in zwei Schichten zerfällt, deren äussere sich als Dermatogen an das des Stammes anschliesst (*Vh'*), während die innere eine Fortsetzung des inneren Gewebes des letzteren liefert. Die untere Hypophysenzelle *h* theilt sich kreuzweis (Fig. *Vb* von unten gesehen) und kann als ein Uebergangsgebilde zwischen Vorkeim und Wurzel (Wurzelanhang) oder auch als erste Kappe

der Wurzelhaube betrachtet werden. Von ganz besonderem Werth ist Hanstein's auch von Reinke bestätigte Darstellung des Wachsthums der Wurzelhaube der Phanerogamen, die, wie Fig. 373 und 374 zeigt, einfach als eine Wucherung des Dermatogens bezeichnet werden kann; diese peripherische Gewebeschicht, die sonst einfach bleibt und in Dauergewebe übergehend die Epidermis darstellt, wächst da, wo sie den Vegetationspunkt der Wurzel überzieht, auch in die Dicke und erfährt periodisch wiederkehrend tangentiale (Flächen-) Theilungen; von den jedesmal entstehenden zwei Schichten wird die äussere zu einer Kappe der Wurzelhaube (*wh* in Fig. 373 und 2 in Fig. 374), die innere bleibt Dermatogen und wiederholt demnächst denselben Vorgang; dieses den Vegetationskegel der Wurzel überziehende Dermatogen verhält sich also ähnlich wie eine Phellogenschicht, wenn auch darin ein Unterschied besteht, dass die vom Corkcambium erzeugten Zellen sofort Dauerzellen werden, während die der Kappe noch theilungsfähig bleiben, so dass aus der einfachen, vom Dermatogen abgetrennten Schicht eine

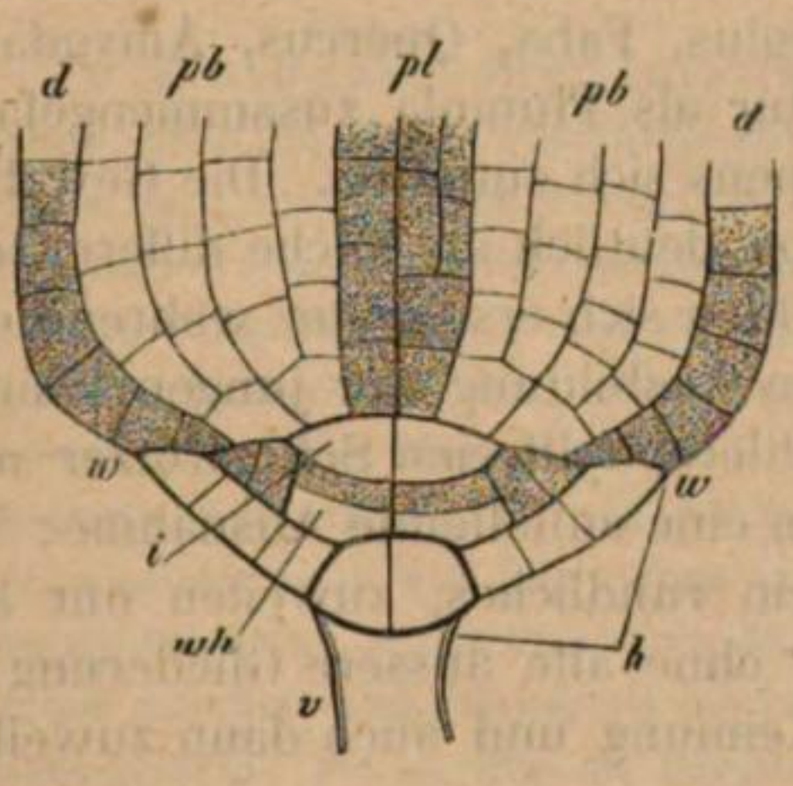


Fig. 373. Schematische Darstellung der Entstehung der Hauptwurzel bei Monocotyledonen und ihres Zusammenhangs mit dem Stamm nach einer Handzeichnung Hanstein's: *v* Vorkeim, *h* Hypophyse, *w w* Grenze von Wurzel und Stamm; *wh* Wurzelhaubenkappe; *d* Dermatogen, *pb* Periblem, *pl* Plerom.

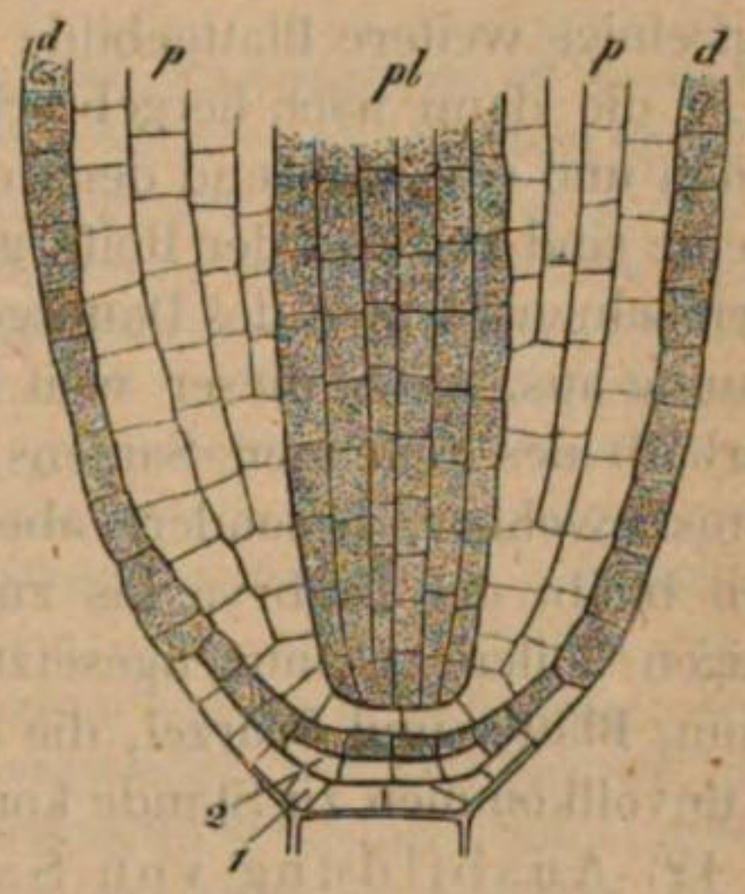


Fig. 374. Aehnliches Schema für einen dicotylen Embryo (nach Hanstein). 1 und 2 die ersten Kappen der Wurzelhaube; *p* Periblem, sonst wie Fig. 373.

mehrschichtige Kappe der Wurzelhaube entsteht, deren Wachsthum im Centrum am lebhaftesten ist und nach dem Umfang hin erlischt. Die Spaltung des Dermatogens in je zwei Lamellen schreitet gewöhnlich vom Scheitel nach dem Umfang des Wurzelendes hin fort, bei den Nebenwurzeln von Trapa geschieht nach den genannten Beobachtern das Gegentheil.

Nicht selten entstehen im Embryo schon vor der Samenreife neben der bis jetzt betrachteten Hauptwurzel auch Seitenwurzeln, so z. B. bei vielen Gräsern und manchen Dicotylen, wie bei Impatiens nach Hanstein und Reinke, bei Cucurbita nach meinen Beobachtungen; bei Trapa natans abortirt die Hauptwurzel frühzeitig, aus dem hypocotylen Axenstück entstehen aber frühzeitig Seitenwurzeln.

Die Seitenwurzeln der Angiospermen entstehen nach den gen. Beobachtern aus dem Pericambium im Sinne Nägeli's (vergl. das bei Fig. 110 Gesagte); ihre Entwickelung wurde bei mehreren Pflanzen übereinstimmend gefunden; bei Trapa natans z. B. ist sie folgende: eine Gruppe von Zellen des einschichtigen Pericambiummantels theilt sich radial, die neu entstandenen Zellen strecken sich in der-

selben Richtung und theilen sich dann tangential; die äussere der beiden Schichten liefert das Dermatogen, die innere den Wurzelkörper, durch dessen Wachsthum jenes hervorgewölbt wird. Das Dermatogen erzeugt in der oben angegebenen Art die Wurzelhaube, das von ihm bedeckte Gewebe des sehr jungen Wurzelkörpers differenzirt sich in Plerom und Periblem. Ebenso ist es bei Pistia und wahrscheinlich auch bei den Gräsern; Hanstein und Reinke finden »nirgends eine Scheitelzelle, welche das Wachsthum einleitet, wie bei den Kryptogamen, stets folgt eine Gruppe von Zellen dem gemeinsamen, einheitlichen Gestaltungstrieb.«

Die verschiedene Grösse, welche der Embryo im reifen Samen der Angiospermen erreicht, wurde schon bei Gelegenheit des Endosperms erwähnt. Die äussere Gliederung beschränkt sich zuweilen auf die Anlage der Wurzel am hinteren Ende des Keimstammes und auf die Cotyledonen (Cucurbita, Helianthus, Allium Cepa u. a.), zwischen denen der nackte Vegetationspunkt liegt. Nicht selten aber wächst dieser letztere schon vor der Samenreife weiter fort und erzeugt einige weitere Blattgebilde (Gräser, Phaseolus, Faba, Quercus, Amygdalus u. a.), die dann nach hergebrachter Nomenclatur als Plumula zusammengefasst werden und erst während der Keimung des Samens sich entfalten. Die Gewebesysteme sind zur Zeit der Reife gewöhnlich schon deutlich als solche differenzirt, die einzelnen Formen des Dauergewebes aber bilden sich erst später während der Keimung aus. Von dieser weit fortschreitenden Ausbildung der jungen Pflanze innerhalb des reifenden Samens machen die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, besonders aber die Orchideen eine auffallende Ausnahme; bei ihnen bleibt der Embryo bis zur Samenreife ein rundliches, zuweilen nur aus wenigen Zellen zusammengesetztes Körperchen ohne alle äussere Gliederung in Stamm, Blätter und Wurzel, die erst nach der Keimung und auch dann zuweilen nur unvollkommen zu Stande kommt.

12) Ausbildung von Same und Frucht. Während im Embryosack das Endosperm und der Embryo sich ausbilden, wächst nicht nur die Samenknospe, sondern auch die sie umgebende Fruchtknotenwand. Indem aus gewissen Zellschichten der Integumente oder aus dem ganzen Gewebe derselben sich die Samenschale bildet, deren Bau ein äusserst verschiedener sein kann, wird die Samenknospe mit ihrem durch die Befruchtung entstandenen Inhalt zum Samen; die Fruchtknotenwand, die Placenten und Scheidewände des Ovariums nehmen nicht nur an Volumen zu, sondern erfahren die mannigfaltigsten Veränderungen der äusseren Umrisse und noch mehr der inneren Structur; sie stellen mit dem Samen zusammen die Frucht dar; die veränderte Fruchtknotenwand führt fortan den Namen Pericarpium; ist eine äussere Hautschicht besonders differenzirt, so heisst diese Epicarpium, die innere Endocarpium; nicht selten liegt zwischen beiden eine dritte Schicht, das Mesocarpium. Je nach der ursprünglichen Form des Fruchtknotens und der Structur seines Gewebes im reifen Zustand unterscheidet man eine Reihe typischer Fruchtformen, deren Nomenclatur unten im Anhang aufgeführt werden soll. Nicht selten erstreckt sich aber die lange Reihe tiefgreifender Veränderungen, welche die Befruchtung hervorruft, auch auf Theile, welche nicht zum Fruchtknoten, selbst auf solche, die nicht einmal zur Blüthe gehören; da sie aber in physiologischer Hinsicht mit zur Frucht gehören und gewöhnlich mit dieser zusammen ein Ganzes darstellen, welches von den

übrigen Theilen der Pflanze sich scharf abgrenzt, so mag ein derartiges Gebilde (z. B. die Feige, Erdbeere, Maulbeere) als Scheinfrucht bezeichnet werden.

Zu einer gewissen Zeit löst sich entweder die Frucht sammt ihrem Samen von der übrigen Pflanze ab, oder der Same allein trennt sich von der aufgesprungenen Frucht; diess ist die Zeit der Reife. Bei vielen Species stirbt mit der Reife der Früchte die ganze Pflanze ab; eine solche Species wird monocarpisch (nur einmal Früchte tragend) genannt; die monocarpischen Pflanzen sind zu unterscheiden in solche, die schon in der ersten Vegetationsperiode fructificiren (annuelle Pflanzen), oder erst in der zweiten (bienne Pflanzen), oder endlich erst nach mehreren oder vielen Vegetationsperioden (monocarpisch perennirend, z. B. Agave americana). Die meisten Angiospermen sind aber polycarpisch, d. h. die Lebensfähigkeit des Exemplars wird durch die Fruchtreife nicht erschöpft, die Pflanze wächst fort und fructificirt periodisch von Neuem; sie ist polycarpisch perennirend.

---

1) Blüthenstände (Inflorescenzen). Bei den Angiospermen ist es ziemlich selten, dass die Blätter vereinzelt am Gipfel der Hauptsprosse oder in den Axeln der Blätter auftreten; viel häufiger entstehen am Ende der Hauptsprosse oder aus den Axeln ihrer Laubblätter eigenthümlich ausgebildete Verzweigungssysteme, welche die Blüthen meist in grösserer Anzahl tragen und vermöge ihrer Gesammtform von dem übrigen »vegetativen Stock« sich unterscheiden, bei polycarpischen Pflanzen nach der Fruchtreife sogar abgeworfen werden: die Blüthenstände oder Inflorescenzen. Der Habitus dieser Verzweigungssysteme hängt nicht bloss von der Zahl, Form und Grösse der von ihnen getragenen Blüthen ab, sondern auch von der Länge und Dicke der Sprossglieder, ferner von der Ausbildung der Stützblätter, aus deren Axeln die Zweige entspringen; diese sind gewöhnlich viel einfacher gestaltet und kleiner als die Laubblätter, nicht selten bunt (d. h. nicht grün) oder gar nicht gefärbt; sie werden als Hochblattformation unterschieden, der man auch die an den Blüthenstielen entspringenden, oft keine Axensprosse tragenden Vorblätter zuzählt; zuweilen fehlen derartige Blätter innerhalb der Inflorescenz ganz oder an gewissen Stellen, die Blüthenaxen oder deren Mutteraxen sind dann nicht axillär (Aroideen, Cruciferen u. m. a.) und bei den Borragineen sollen die sehr eigenthümlichen Blüthenstände nach neueren Beobachtungen Kaufmann's sogar aus dichotomischer Verzweigung hervorgehen, obgleich am vegetativen Stock die gewöhnliche axillär monopodiale Verzweigung auch hier stattfindet.

Indem die angedeuteten und andere Eigenthümlichkeiten in verschiedener Weise sich vereinigen, entstehen sehr mannigfaltige Formen von Blüthenständen, deren jede bei einer bestimmten Pflanzenspecies constant ist, oft eine ganze Gattung oder Familie charakterisirt; die Form der Inflorescenz ist oft nicht nur für den Habitus der Pflanze entscheidend, sondern auch als systematisches Argument verwerthbar.

Die Eintheilung der Blüthenstände wird zweckmässiger Weise vor Allem von den Verzweigungsverhältnissen auszugehen haben; indem diese, weniger variabel als die übrigen Eigenschaften, sich auf wenige Typen zurückführen lassen, liefern sie die unterscheidenden Merkmale der Hauptgruppen, die dann nach der Länge und Dicke der einzelnen Axen und nach anderen Merkmalen in Unterabtheilungen zerfallen.

Bezüglich der Verzweigung ist nun zunächst zu beachten, dass jeder Blüthenstand seine Entstehung der normalen Endverzweigung fortwachsender Axen verdankt; diese ist aber bei den Angiospermen (mit der bereits erwähnten Ausnahme, der sich vielleicht noch andere zugesellen) monopodial, d. h. die Zweige treten seitlich unter dem Scheitel des fortwachsenden Muttersprosses hervor; sind an diesem die Blätter (hier Stützblätter, Deckblätter, Bracteen) deutlich entwickelt, so entspringen die Seitenzweige aus ihren Axeln, sind sie undeutlich oder abortirt, so sind die Axen des Blüthenstandes zwar nicht axillär, ihre

Verzweigungs- und sonstigen Wachsthumsverhältnisse bleiben aber dieselben, wie wenn jene vorhanden wären und braucht man bei Aufstellung der Abtheilungen auf diesen Umstand kein besonderes Gewicht zu legen (vergl. p. 152); practisch genommen ist aber die Gegenwart der Stützblätter allerdings von Werth, sie erleichtert die Erkennung des wahren Verzweigungsverhältnisses auch an fertig entwickelten Inflorescenzen, insofern der axilläre Spross immer ein Seitenspross ist; ohne dieses Merkmal ist es aber nicht selten schwierig, zu sagen, was Mutteraxe und Seitenaxe sei, da die letztere nicht selten ebenso stark oder viel stärker fortwächst als jene. — In der allgemeinen Morphologie § 24 wurden die Principien festgestellt, nach denen die Verzweigungssysteme überhaupt einzutheilen sind; sie gelten in jeder Hinsicht auch für die Inflorescenzen, und auf ihnen basirt die Unterscheidung der grossen Gruppe in der folgenden Eintheilung; von den zahlreichen einzelnen Formen der Blüthenstände führe ich hier indessen nur die gewöhnlicheren auf, für welche die beschreibende Botanik bereits eine Nomenklatur besitzt [1]).

A) Racemöse (monopodiale) Inflorescenzen im weitesten Sinne des Worts kommen dadurch zu Stande, dass eine und dieselbe Axe als Hauptaxe oder Spindel des Verzweigungssystems nach einander mehr oder minder zahlreiche Seitensprosse in acropetaler Ordnung erzeugt, deren Entwickelungsfähigkeit geringer oder doch nicht grösser ist als diejenige des über ihrer Insertion liegenden Theils der Hauptaxe.

a) Aehrige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenaxen erster Ordnung sich nicht weiter verzweigen und sämmtlich Blüthenaxen sind; die Spindel endigt mit oder ohne Blüthe;

α) ährige Blüthenstände mit verlängerter Spindel:

1) Die Aehre (spica): Blüthen sitzend, Spindel dünn (z. B. das sog. Aehrchen der Gräser);

2) Der Blüthenkolben (spadix): Blüthen sitzend, an einer dicken, fleischigen langen Spindel; meist von einem langen Scheidenblatt (spatha) umhüllt; die Deckblätter gewöhnlich nicht entwickelt (Aroideen).

3) Die Traube (racemus) mit langgestielten Blüthen (z. B. Cruciferen, hier ohne Deckblätter; Berberis, Menyanthus, Campanula mit Terminalblüthe an der Spindel).

β) ährige Blüthenstände mit verkürzter Spindel:

4) Das Blüthenköpfchen (capitulum): die verkürzte Spindel ist conisch, oder kuchenförmig, oder selbst napfartig ausgehöhlt und mit sitzenden Blüthen dicht besetzt; die Deckblätter fehlen nicht selten (Compositen, Dipsaceen u. a.).

5) Die einfache Dolde (umbellula): eine Rosette langgestielter Blüthen entspringt aus einer sehr verkürzten Spindel (z. B. Hedera Helix u. a.).

b) Rispige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenzweige erster Ordnung sich wieder verzweigen und Spindeln zweiter und höherer Ordnung entstehen; jede Axe kann mit Blüthe schliessen, oder nur die der letzten Ordnung thun es; gewöhnlich nimmt die Entwickelungsfähigkeit von unten nach oben an der Hauptspindel wie an den Seitenspindeln ab.

α) rispige Blüthenstände mit verlängerten Spindeln:

6) die echte Rispe (panicula): Spindeln und Blüthenstiele verlängert (Crambe, Weintraube).

7) aus Aehren zusammengesetzte Rispe: die verlängerten Seitenspindeln tragen sitzende Blüthen (Veratrum, Spiraea Aruncus u. a., die sogen. Aehre von Triticum, Secale).

---

1) Vergl. die abweichenden Darstellungen in Ascherson's Flora der Provinz Brandenburg (Berlin 1864) und Hofmeister's allgemeiner Morphologie § 7.

β) Rispige Blüthenstände mit verkürzten Spindeln:

8) Zusammengezogene ährenförmige Rispe: an einer verlängerten Hauptspindel sitzen sehr kurze Seitenspindeln mit ihren Blüthen (hierher gehört die sogen. Aehre von Hordeum, Alopecurus u. s. w.).

9) Die zusammengesetzte Dolde (umbella) besteht aus einer sehr verkürzten Spindel, aus welcher eine dichtgedrängte Rosette meist lang gestielter Döldchen (vergl. 5) entspringt; ist die Dolde von einer Blattrosette umgeben, so wird diese als Involucrum, ist das Döldchen von einer solchen umgeben, so wird sie als Involucellum bezeichnet; beide können fehlen.

B) Cymöse Inflorescenzen[1]) entstehen durch Auszweigung unmittelbar unter der ersten Blüthe derart, dass jeder subflorale Spross selbst mit Blüthe abschliesst, nachdem er ein oder mehr subflorale Sprosse erzeugt hat, die auch wieder mit Blüthe abschliessen und das System in ähnlicher Art fortsetzen; die Entwickelung jedes Seitensprosses ist also kräftiger als die seiner Mutteraxe oberhalb seiner Insertion (vergl. Fig. 127 u. 128 auf p. 156).

a) Cymöse Blüthenstände ohne eine Scheinaxe: unter jeder Blüthe der Inflorescenz entwickeln sich zwei oder mehr subflorale Sprosse mit Endblüthe, aus deren subfloralen Sprossen weiterer Ordnung sich das System fortbaut.

10) Die Spirre (anthela): an jeder mit Blüthe endigenden Axe bilden sich subflorale Sprosse in unbestimmter Zahl; die geförderten überragenden Seitensprosse entwickeln sich so, dass kein bestimmter Gesammtumriss der ganzen Inflorescenz zu Stande kommt; so z. B. bei Juncus lamprocarpus, tenuis, alpinus, Gerardi, Luzula nemorosa u. a.[2]) Die Anthela dieser Gattungen, sowie von Scirpus und Cyperus zeigt zahlreiche verschiedene Uebergangsformen zur Rispe und selbst zur Aehre, andrerseits aber auch zur Bildung cymöser Inflorescenzen mit Scheinaxe (z. B. Juncus bufonius); hierher rechne ich u. a. auch die Inflorescenz von Spiraea ulmaria.

11) Die cymöse Dolde (Doldencyma): unterhalb der ersten Blüthe entspringt ein Quirl dreier oder mehr gleichstarker Sprosse, die ihrerseits wieder unterhalb ihrer Endblüthe einen Quirl von Seitensprossen erzeugen, der sich ähnlich fortsetzt (vergl. Fig. 140 auf p. 166); das ganze System ist einer echten Dolde im Habitus ähnlich; sehr klare Beispiele bieten die Euphorbien, zumal E. helioscopia, E. Lathyris; diese Form der Cyma ist von der folgenden, den Dichasium nicht wesentlich verschieden und häufig geht die cymöse Dolde in den höheren Sprossgenerationen zur dichasialen Verzweigung über, bei Periploca graeca z. B. sogar schon in den ersten Auszweigungen.

12) Das Dichasium: jeder mit Blüthe endigende Spross der Inflorescenz erzeugt ein Paar opponirter oder doch fast opponirter Seitensprosse, die mit Blüthe schliessen, nachdem sie wieder ein Paar subfloraler Sprosse erzeugt haben u. s. w.; das ganze System scheint wie aus Gabelungen zusammengesetzt, zumal dann, wenn die älteren Blüthen bereits abgefallen sind; viele Sileneen, manche Euphorbien, Labiaten u. s. w.; das Dichasium geht gern in der ersten oder folgenden Generation von Seitensprossen zur sympodialen Ausbildung über.

b) Cymöse Blüthenstände mit einer Scheinaxe (sympodiale Inflorescenzen): es wird an jedem mit Blüthe schliessenden Spross immer nur ein

---

1) Sie werden auch als centrifugale, die racemösen als centripetale Inflorescenzen bezeichnet.

2) Vergl. die sorgfältige Darstellung Buchenau's in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 393 ff. und die Tafeln 28—30.

subfloraler Seitenspross entwickelt, ein Verhalten, welches sich durch mehrere Sprossgenerationen wiederholt. Die unter den consecutiven Auszweigungen gelegenen Fussstücke der aus einander hervorgehenden Axengenerationen können sich mehr oder minder in eine Flucht legen und stärker verdicken als die Blüthenstiele (oberhalb der Verzweigung); auf diese Art kommt eine hin und her gebogene oder gerade Scheinaxe (Sympodium) zu Stande, an welcher die Blüthen scheinbar als seitliche Sprossungen hervortreten (vergl. p. 156 Fig. 128 *A, B, D*); ist das Sympodium deutlich ausgebildet, so ähnelt es einer Aehre oder Traube, von der es aber leicht zu unterscheiden ist, wenn Deckblätter vorhanden sind, denn diese sind dann den Blüthen scheinbar opponirt (Helianthemum); nicht selten aber auch durch Verschiebung anders gestellt (Sedum).

13) Die Schraubel (bostryx oder helicoide unipare Cyma) ist eine sympodiale Cyma, bei welcher die Mediane jedes folgenden das System fortbauenden Sprosses nach derselben Seite hin von der des vorigen abweicht, d. h. jeder neue Blüthenspross steht immer rechts oder immer links von der Mediane des vorigen (vergl. Fig. 128 *D*); so z. B. in den Hauptstrahlen der Inflorescenz von Hemerocallis fulva, flava, in den einzelnen selbst rispig angeordneten Inflorescenzen von Hypericum perforatum (Hofmeister).

14) Der Wickel (cicinnus, scorpioide unipare Cyma) entsteht, wenn die consecutiven Auszweigungen des Systems so erfolgen, dass abwechselnd je ein Spross rechts, je einer links von der Mediane seines Muttersprosses auftritt (Fig. 128 *A*); so z. B. bei Helianthemum, Drosera, Scilla bifolia, Tradescantia (Hofmeister). — In diese Abtheilung gehören auch die Inflorescenzen der Borragineen, von denen Kaufmann[1]) die von Symphitum peregrinum, Myosotis palustris, Anchusa officinalis entwickelungsgeschichtlich untersuchte; »er überzeugte sich, dass hier der Cicinnus durch wiederholte Dichotomie des Scheitels einer Axillarknospe entsteht, von den zwei Gabelzweigen bildet der eine eine Blüthe, während der andere sich von Neuem dichotomisch theilt und dieselbe Entwickelung fortsetzt; die Ebenen, in denen diese Dichotomieen erfolgen, bleiben nicht einander parallel, sondern sind wechselnd nach rechts und links geneigt; daraus folgt, dass die alternirenden Blüthen in zwei Reihen angeordnet sein müssen; ausserdem weichen diese Ebenen immer nahe von der Scheitelaxe der ursprünglichen Axillarknospe ab, wodurch die Einrollung der gemeinsamen Axe aller Blüthen (Scheinaxe) hervorgerufen wird« u. s. w.

Wie schon aus dem Gesagten folgt, können innerhalb einer aus mehreren Sprossgenerationen aufgebauten Inflorescenz nicht nur verschiedene Formen einer Abtheilung, sondern auch Formen aus beiden Abtheilungen (A und B) auftreten und gemischte Inflorescenzen erzeugen; so kann z. B eine Rispe in ihren letzten Auszweigungen Dichasien bilden (manche Silenen), ein dichasialer Blüthenstand kann Köpfchen tragen (Silphium); das Dichasium kann schon in seinen ersten oder in Seitenstrahlen höherer Ordnung in Schraubel oder Wickel übergehen (Caryophylleen, Malvaceen, Solaneen, Lineen, Cynanchum, Gagea, Hemerocollis u. s. w.). Im Allgemeinen ist die Form der Verzweigung im Blüthenstand von der des vegetativen Stockes verschieden, nicht selten sprungweise von dieser in jene übergehend, häufig aber auch durch Uebergangsformen der Zweigbildung vermittelt.

Die ältere Nomenclatur führt noch manche andere Blüthenstandnamen auf, wie Knäuel, Blüthenschwanz, Ebenstrauss u. a., die aber sämmtlich nur den Habitus oder äusseren

---

1) Kaufmann, Bot. Zeitg. 1869, p. 886.

Umriss des Systems bezeichnen, und bei wissenschaftlicher Beschreibung auf eine der obigen Formen oder auf Combinationen derselben zurückzuführen sind.

2) Stellungsverhältnisse und Zahl der Blüthentheile. Wie die Verzweigungsformen innerhalb der Inflorescenzen meist von denen am vegetativen Stock abweichen, so treten auch an dem die Blüthe darstellenden Spross bei den Angiospermen gewöhnlich andere Blattstellungen auf als ausserhalb der Blüthe derselben Pflanze. Durch das Aufhören des Scheitelwachsthums des Blumenbodens, seine starke Verbreiterung oder selbst Aushöhlung vor und während der Anlage des Perianths und der Geschlechtsblätter, wird die Entstehungsfolge und die Divergenz der letzteren beeinflusst. Da aber bei der ausserordentlichen Variation aller übrigen Formverhältnisse die wahre, oft schwer zu constatirende Stellung der Blattgebilde der Blüthe verhältnissmässig nur wenig variirt, so ist ihre Kenntniss für die Feststellung der Verwandtschaften, also für die Systematik oft von grossem Werth, zumal dann, wenn man gleichzeitig dem hier so häufig eintretenden Abortus einzelner Glieder, der Vermehrung derselben unter bestimmten Umständen, der Verzweigung und Verwachsung Rechnung trägt.

Um die Darstellung derartiger Verhältnisse zu erleichtern, ist es nöthig, gewisse Constructionen und Bezeichnungen einzuführen.

Zunächst ist es wichtig, die Stellung sämmtlicher Blüthentheile zur Mutteraxe des Blü hensprosses zu bezeichnen; zu diesem Zweck nennt man die der Mutteraxe zugekehrte Seite der Blüthe die hintere, die von jener abgewendete die vordere; denkt man sich nun eine von vorn nach hinten gerichtete Ebene (Längsschnitt) so gelegt, dass sie die Blüthenaxe und die Axe des Muttersprosses derselben in sich aufnimmt, so ist diess die Mediane (Medianebene, Medianschnitt) der Blüthe; durch sie wird die letztere in eine rechte und eine linke Hälfte getheilt. Blattgebilde der Blüthe, sowie Samenknospen und Placenten, welche durch die Mediane der Länge nach halbirt werden, sind median gestellt; median hinten oder median vorn. — Denkt man ferner eine Ebene recktwinkelig zur vorigen so gelegt, dass sie ebenfalls die Axenlinie der Blüthe in sich aufnimmt, so kann sie als Seitenschnitt (Lateralebene) bezeichnet werden; sie theilt die Blüthe in eine vordere und eine hintere Hälfte, und Blüthentheile, welche durch sie longitudinal halbirt werden, sind genau links oder rechts gestellt. — Zwei Ebenen, welche die rechten Winkel zwischen der Median- und Lateralebene halbiren, mögen Diagonalebenen und die von ihnen halbirten Blüthentheile diagonalgestellte heissen. — Gewöhnlich finden sich Blattgebilde in den Blüthen, welche genau hinten oder vorn stehen, seltener sind schon genau rechts und links, oder genau diagonal stehende; gewöhnlich muss man noch andere Ausdrücke, wie schief hinten, schief vorn zu Hilfe nehmen.

Beachtet man ferner die Stellung der Blüthentheile unter sich, so sind dieselben, wie schon oben hervorgehoben wurde, entweder spiralig oder in Kreisen (cyclisch) angeordnet. —

Die spiraligen Blüthen sind verhältnissmässig selten und wie es scheint auf gewisse Abtheilungen der Dicotylen (Ranunculaceen, Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Calycantheen) beschränkt; sie können nach Braun als acyclische bezeichnet werden, wenn der Uebergang von einer Blattformation zur anderen (von Kelch zu Corolle, von dieser zum Androeceum) nicht mit bestimmten Umläufen der Spirale zusammenfällt (Nymphaeaceen, Helleborus odorus); ist diess der Fall, so nennt sie Braun hemicyclische, ein Ausdruck, der auch beibehalten werden kann, wenn einzelne Blattformationen wirklich cyclisch. die anderen spiralig geordnet sind, wie z. B. bei Ranunculus, wo Kelch und Blumenkrone zwei alternirende Quirle darstellen, auf welche die spiralig geordneten Geschlechtsblätter folgen. Die spiralig geordneten Blüthentheile sind zuweilen in geringer bestimmter, häufiger in grosser und unbestimmter Anzahl vorhanden.

Sind sie dagegen in Quirle gestellt, so ist nicht nur die Zahl dieser, sondern auch die Zahl der Glieder in jedem Quirl eine für die betreffende Pflanzenart bestimmte und in mehr oder minder umfangreichen Verwandtschaftskreisen constant. — Sind die Quirle einer

Blüthe gleichzählig und so über einander gestellt, dass die zu verschiedenen Quirlen gehörigen Glieder über einander, also in Orthostichen stehen, so nenne ich sie mit Payer superponirt (statt opponirt, wie es meist geschieht); sind Stamina dem Kelch oder der Corolle superponirt, so werden sie als episepale und resp. epipetale bezeichnet; fallen die Glieder eines Quirls zwischen die Medianen der Glieder eines nächst höheren oder nächst tieferen, so sind die Quirle alternirend, und Braun nennt Blüthen mit lauter gleichzähligen und alternirenden Quirlen eucyclische. Es kommt jedoch auch vor, dass zwischen den Gliedern eines bereits vorhandenen Quirls noch neue gleichartige Glieder nachträglich entstehen, wie z. B. fünf spätere Staubfäden zwischen den fünf früheren bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 357) und wahrscheinlich bei vielen eucyclischen Blüthen mit 10 Staubfäden; solche in einen Quirl nachträglich eingeschobenen Glieder mögen interponirte heissen (Weiteres darüber s. unten).

Von der Betrachtung der Stellungsverhältnisse ist die der Zahl der Blüthentheile nicht zu trennen; bevor wir indessen auf diese näher eingehen, mag die Construction des Diagramms der Blüthen noch besprochen werden.

Das Blüthendiagramm wird, je nach der Absicht der es dienen soll, verschieden construirt. Manche behandeln es als eine freiere Zeichnung eines wirklichen Querschnitts und verzeichnen darin nicht bloss die Zahl und Stellung, sondern annähernd auch die Form, Verwachsung, Grösse, Deckung u. s. w. der Blüthentheile; die so verfolgte Absicht wird aber offenbar am besten erreicht, wenn man von wirklich vorliegenden Querschnitten der Blüthenknospe möglichst genaue Abbildungen fertigt, die dann allerdings Vieles enthalten, was für gewisse Betrachtungen als überflüssig erscheint. Kommt es aber darauf an, auschliesslich die Zahl und Stellung der Blüthentheile so zu versinnlichen, dass die Vergleichung zahlreicher Blüthen in dieser Hinsicht möglichst erleichtert wird, so thut man am besten, alle anderen Verhältnisse völlig zu ignoriren und sämmtliche Diagramme nach einem und demselben möglichst einfachen Schema so zu entwerfen, dass ausschliesslich die Zahlen- und Stellungsverhältnisse in ihren Verschiedenheiten hervortreten. Diesen Zweck ausschliesslich haben die im Folgenden mitgetheilten Diagramme, von denen Fig. 375—377 einstweilen als Beispiele dienen mögen; sie sind nach der bereits p. 165 beschriebenen Regel construirt: der Punkt oberhalb des Diagramms giebt immer die Lage der Mutteraxe der Blüthe an, der

Fig. 375. Diagramm der Liliaceenblüthe.

Fig. 376. Diagramm der Blüthe von Celastrus (nach Payer).

Fig. 377. Diagramm von Hypericum calycium.

abwärts gekehrte Theil ist also der vordere. Obgleich blosse Punkte zur Bezeichnung der Zahl und Stellung der Blüthentheile vollkommen hinreichen, wurden dennoch, um dem Auge die rasche Orientirung zu erleichtern, für die verschiedenen Blattformationen verschiedene Zeichen gewählt; die Blätter der Hülle sind durch Kreisbogen dargestellt, an denen des äusseren Kreises oder des Kelches eine Art Mittelrippe angedeutet, diess bloss zu dem Zweck, um sie auf den ersten Blick von den inneren unterscheiden zu können; das Zeichen für die Staubblätter ist einem Antherenquerschnitt ähnlich gewählt, jedoch auf die Lage der Pollensäcke und auf ihre Oeffnung nach innen oder aussen keine Rücksicht genommen; sind verzweigte Staubblätter vorhanden, so ist dieses dadurch ausgedrückt, dass das Staubblattzeichen in Gruppen auftritt, wie in Fig. 377, wo die fünf Gruppen den fünf verzweigten Staubblättern entsprechen. Das Gynaeceum ist wie ein vereinfachter Quer-

schnitt des Fruchtknotens behandelt, weil es so sich am leichtesten von den übrigen Theilen unterscheidet; die Punkte oder Knoten innerhalb der Fruchtknotenfächer bedeuten die Samenknospen, die aber nur in solchen Fällen angedeutet sind, wo ihre Stellung sich in so einfachem Schema wirklich ausdrücken liess. Auf Verwachsung, Grösse, Form der einzelnen Theile ist überall keine Rücksicht genommen. — Der Construction dieser Diagramme wurden z. Th. eigene sorgfältige Untersuchungen, meist aber die entwickelungsgeschichtlichen Studien Payer's (Organogénie), ferner Beschreibungen anderer Autoren (Döll, Eichler, Braun) zu Grunde gelegt.

Ich unterscheide zwischen dem empirischen und theoretischen Diagramm; das empirische giebt nur die Zahlen- und Stellungsverhältnisse so wieder, wie man sie in der Blüthe bei genauer Untersuchung unmittelbar findet; enthält das Diagramm aber auch die Bezeichnung der Orte, wo Glieder abortirt sind, was durch Entwickelungsgeschichte und durch Vergleichung mit verwandten Pflanzen zu constatiren ist, enthält es überhaupt Bezeichnungen von Verhältnissen, die nur durch theoretische Betrachtungen zu gewinnen sind, so nenne ich es ein theoretisches Diagramm. Zeigt sich nun bei der Vergleichung von zahlreichen Diagrammen, dass sie, obgleich empirisch verschieden, doch dasselbe theoretische Diagramm ergeben, so nenne ich dieses gemeinsame theoretische Diagramm den Typus (das typische Diagramm), nach welchem jene gebildet sind. Ich halte die sorgfältige Feststellung solcher Typen für eine wichtige Aufgabe, deren Lösung für die Systematik der Angiospermen sehr förderlich werden kann. — Ist der Typus einmal ermittelt, so kann man die theoretischen Diagramme, welche demselben entsprechen, als abgeleitete Formen behandeln, in welchen einzelne Glieder verschwunden oder durch eine Mehrzahl von Gliedern ersetzt sind. Stellt man sich auf den Boden der Descendenztheorie, so entspricht der Typus einer noch existirenden oder bereits verschwundenen Blüthenform, aus welcher die Blüthen mit abgeleiteten Diagrammen durch Degeneration (d. h. durch Abortus [1]) oder Vermehrung der Glieder) entstanden sind.

Einige Beispiele werden das Gesagte veranschaulichen. Die zwischen den Spelzen (Deckblatt und Vorblatt) sitzende Blüthe der Gräser lässt sich unter Annahme von Abortus verschiedener Theile aus dem durch Fig. 375 repräsentirten Blüthentypus, der selbst das empirische Diagramm der Liliaceen darstellt, ableiten, wie Fig. 378 zeigt; *A* zeigt das Diagramm von Bambusa, welches nur dadurch vom Typus abweicht, dass ihm der äussere Perigonkreis fehlt, was durch Punkte angedeutet ist; bei den meisten anderen Gräsern (*B*) fehlt aber ausserdem das hintere Blatt des inneren Perigons (welches letztere hier überhaupt nur in Form kleiner farbloser Schüppchen erscheint), der ganze innere Kreis des Androeceums und endlich das vordere Carpell; bei Nardus (*C*) ist dagegen das letztere allein vorhanden; alle fehlenden Theile sind durch Punkte angedeutet, die Diagramme insofern also theoretische; lässt man die Punkte weg, so erhält man die empirischen Diagramme (die Zahl und Stellung der Carpelle ist hier aus Zahl und Stellung der Narben erschlossen).

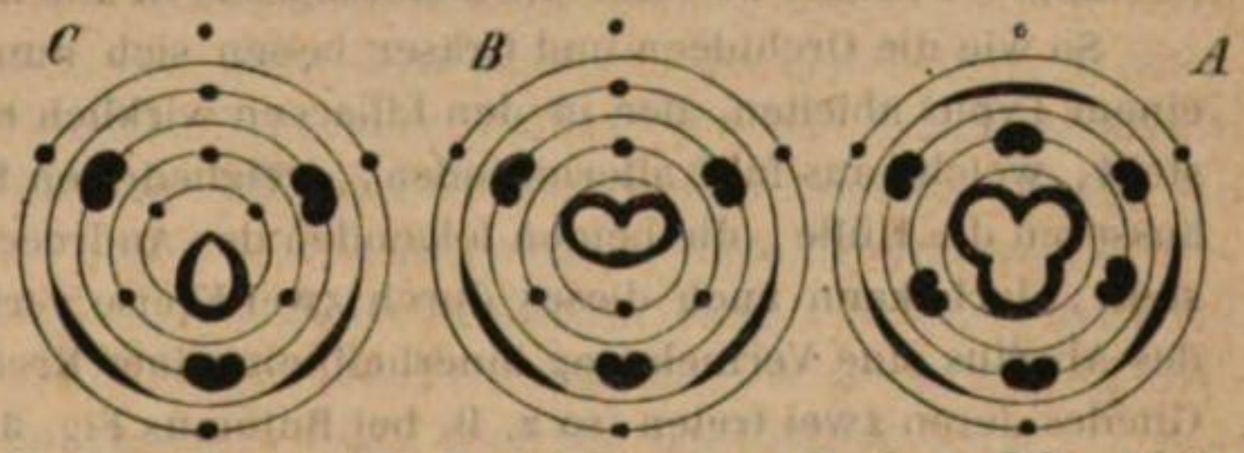


Fig. 378. Diagramm der Grasblüthen: *A* von Bambusa, *B* der meisten Gramineen, *C* von Nardus (nach Döll, Flora von Baden. I, p. 105 und 133).

---

1) Grade bei der Construction der Diagramme zeigt sich, dass die Annahme von Abortus auch da, wo die jüngsten Blüthenknospen keine Andeutung des verschwundenen Gliedes mehr zeigen, gerechtfertigt ist, wenn die Zahl und Stellung der vorhandenen Theile auf eine solche Annahme bestimmt hinweisen. Wer den Abortus in diesem Sinne nicht zugiebt, der dürfte auch nicht »Vermehrung«, Ersatz einzelner Glieder durch mehrere annehmen; beides hat nur vom Standpunkt der Descendenztheorie aus einen Sinn, dann aber einen sehr bestimmten.

Wie die Gramineenblüthe lässt sich auch die der Orchideen, obgleich äusserlich so ausserordentlich von jener verschieden, aus dem in Fig. 375 dargestellten Typus ableiten, der, wie schon erwähnt, zugleich das empirische Diagramm der Liliaceen ist. Während bei den Gräsern vor Allem das Perigon verkümmert oder theilweise abortirt, ist es hier in beiden Kreisen corollinisch entwickelt und gleich der ganzen Blüthe zygomorph (monosymmetrisch s. unten) ausgebildet; von dem typisch aus zwei alternirenden dreigliedrigen Kreisen bestehenden Androeceum kommt bei den meisten Orchideen nur ein einziges Staubgefäss und zwar das vordere des äusseren Kreises zur Ausbildung (*A*), die anderen abortiren; von ihnen treten aber zuweilen in der jungen Knospe noch Andeutungen auf, wie bei Calanthe veratrifolia (nach Payer vergl. Fig. 363), wo wenigstens die zwei hinteren des äusseren und die zwei vorderen des inneren Kreises (nicht das hintere desselben) als kleine Höcker erscheinen, die aber bald wieder verschwinden; bei Cypripedium dagegen steht an Stelle des sonst fertilen Staubgefässes vorn in der Blüthe ein grosses Staminodium (Fig. 344), während die beiden seitlich vorderen Antheren des inneren Kreises sich fertil entwickeln (Fig. 379 *B*); an Stelle dieser bei Cypripedium fruchtbaren Stamina finden sich bei Ophrydeen zwei kleine Staminodien neben dem Gynostemium (vergl. Fig. 387 *D. st*); bei Uropedium werden sogar alle drei inneren Staubgefässe ausgebildet (Döll). Die mit dem Androeceum zum Gynostemium verwachsenen Carpelle sind zwar unter sich verschieden ausgebildet, eine Differenz, die indessen am unterständigen Fruchtknoten meist nicht bemerklich wird und im Diagramm daher nicht angedeutet ist. Der Anfänger, der diese Verhältnisse nachuntersuchen will, hat zu beachten, dass der lange unterständige Fruchtknoten der meisten Orchideen zur Blüthezeit Torsionen erfährt, wodurch die Hinterseite der Blüthe nach vorn zu liegen kommt; Querschnitte auch von älteren Knospen zeigen jedoch die wahre Stellung der Blüthe zu ihrer Abstammungsaxe deutlich.

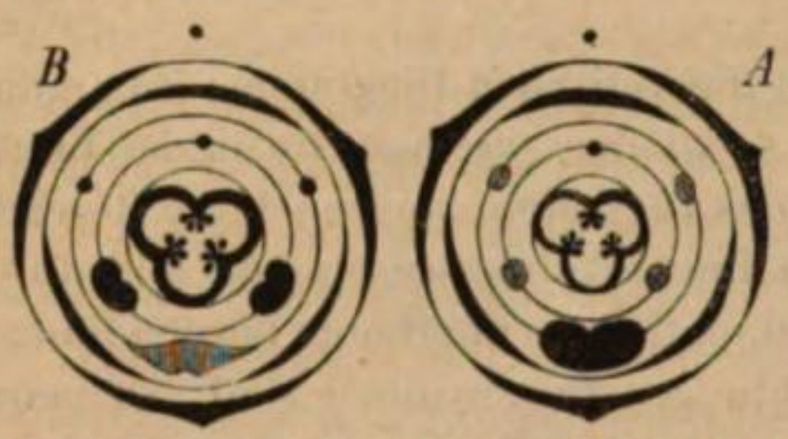


Fig. 379. Diagramme von Orchideen: *A* der gewöhnlichen Form, *B* von Cypripedium (vergl. Fig. 341 und Fig. 363); die Punkte bedeuten vollständig fehlende, die schraffirten Figuren angelegte, dann abortirte oder als Staminodien ausgebildete Stamina (vergl. den Text).

So wie die Orchideen und Gräser lassen sich nun die meisten Monocotylenblüthen aus einem Typus ableiten, der in den Liliaceen wirklich beobachtet wird und eine Blüthe darstellt, welche aus fünf alternirenden, dreigliedrigen Kreisen besteht, von denen die zwei äusseren die Hülle, die beiden folgenden das Androeceum, der letzte das Gynaeceum darstellt; doch kann auch dieses durch zwei Kreise vertreten sein und zuweilen findet statt des Abortus eine Vermehrung innerhalb einzelner Kreise dadurch statt, dass an Stelle eines Gliedes deren zwei treten (so z. B. bei Butomus Fig. 351).

Die Vermehrung der typischen Gliederzahl eines Blüthenkreises kann auf verschiedene Art eintreten, wie die folgenden Beispiele zeigen. Nach den ausführlichen Untersuchungen Eichler's[1]) lassen sich die Blüthen der Fumariaceen auf einen Typus zurückführen, in welchem sechs zweigliedrige, decussirte Paare vorhanden sind, nämlich:

Fig. 380. Diagramm der Fumariaceenblüthe (nach Eichler).

zwei median gestellte Kelchblätter,
zwei laterale untere (äussere) } Blumenblätter,
zwei mediane obere (innere) }
zwei laterale Staubblätter,
zwei mediane (stets abortirte) Staubblätter,
zwei laterale Fruchtblätter.

Die beiden lateralen Staubblätter sind aber bei manchen Fumariaceen

1) A. W. Eichler: Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen in Flora 1865, No. 28 bis 35 und 1869, p. 1.

(Dicentra, Corydalis) durch zwei Gruppen von je drei Staubfäden vertreten; jede Gruppe besteht aus einem mittleren und zwei seitlich neben ihm befindlichen Staubfäden, jener hat eine vierfächerige (ganze) Anthere, diese tragen je eine zweifächerige (halbe), ein Verhalten, welches Eichler durch die Annahme erklärt, dass die seitlichen Staubfäden nur Stipulargebilde (also Verzweigungen aus der Basis) des mittleren sind; bei den Hypocoeen nimmt Eichler eine Verwachsung von je zwei gegenüberstehenden Stipularstaubfäden an, so dass ein scheinbar viergliedriger Staubblattquirl entsteht.

Nach demselben Autor lassen sich die Blüthen der Cruciferen und Cleomeen (eine Abtheilung der Capparideen) von einem Typus ableiten, der durch Fig. 381 *A* dargestellt ist und bei Cleome droserifolia, Arten von Lepidium, Senebiera, Capsella als empirisches Diagramm auftritt. Diese typische Blüthe besteht aus

zwei medianen unteren, zwei lateralen oberen } Kelchblättern,
vier diagonal gestellten Corollenblättern in einem Kreis,
zwei lateralen unteren, zwei medianen oberen } Staubblättern,
zwei lateralen Carpellen.

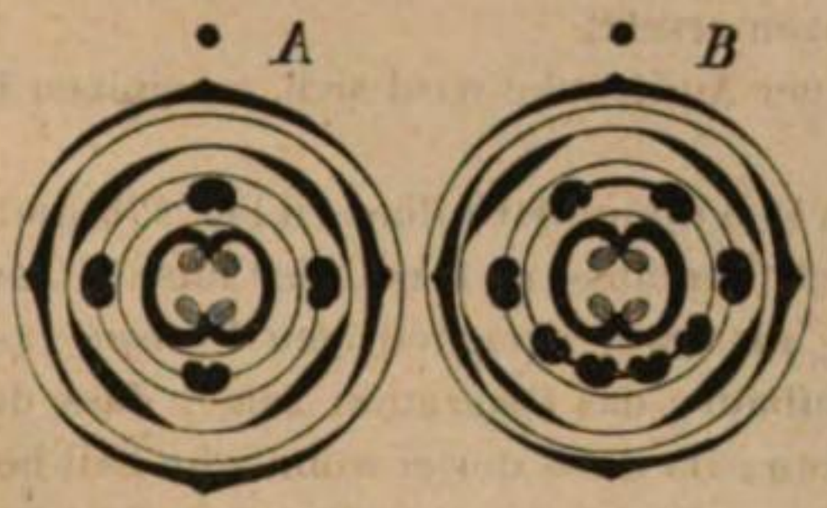


Fig. 381. Diagramme von Capparideen: *A* Cleome droserifolia, *B* Polanisia gravealens (nach Eichler).

Fig. 382. Diagramm der Cruciferenblüthe.

Abweichungen von diesem Typus werden nur dadurch hervorgebracht, dass an Stelle je eines der oberen (inneren) Staubfäden deren zwei oder mehr auftreten, bei den Cruciferen meist zwei (Fig. 382), bei den Cleomeen bald zwei, bald mehr (Fig. 381 *B*). Ein derartiger Ersatz eines Staubfadens durch zwei oder mehrere wird von Payer als Dedoublement, von Eichler u. A. als collaterale Chorise bezeichnet und scheint als eine sehr frühzeitig eintretende Verzweigung betrachtet werden zu können; darauf weist in diesem Falle z. B. die Thatsache hin, dass bei Atelanthera (einer Crucifere) die medianen Staubblätter nur gespalten, die beiden Hälftenpaare mit halben Antheren versehen sind, während bei Crambe jeder der vier inneren Staubfäden einen sterilen seitlichen Zweig treibt, was als Beginn einer noch weiteren Vermehrung der Staubblätter gedeutet werden könnte, die bei der Crucifere Megacarpaea wie bei vielen Cleomeen wirklich vorkommt. Mag indessen die Vermehrung der typischen Zweizahl des inneren Staubblattkreises mechanisch und entwickelungsgeschichtlich auch noch dunkel sein, so scheint doch gewiss, dass gerade die Unbeständigkeit der Gliederzahl dieses Androeceumquirls darauf hinweist, dass bei den Cruciferen und Cleomeen in diesem Theil der Blüthe eine Abweichung von der ursprünglichen typischen Zweizahl eingetreten ist, während die anderen Blüthenkreise eine auffallende Constanz bewahren; nur im Gynaeceum macht sich bei den Cruciferen Tetrapoma, Holargidium eine Abweichung darin geltend, dass ausser den beiden lateralen noch zwei mediane Carpelle auftreten, welche einen vierklappigen Fruchtknoten bilden.

Eine wesentlich andere Art der Vermehrung der typischen Gliederzahl eines Blüthenkreises kann dadurch herbeigeführt werden, dass zwischen den bereits vorhandenen Gliedern innerhalb der noch sehr jungen Knospe neue gleichartige Glieder auf derselben Zone des Blumenbodens entstehen, dass also, wie es schon oben genannt wurde, neue Glieder

interponirt werden. So fand ich es z. B. bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 363); im Diagramm Fig. 383 ist dieses Verhalten dadurch ausgedrückt, dass die später auftretenden Staubblätter nicht schwarz gehalten sind, wie die zuerst entstandenen, sondern nur schraffirt. Aus den Abbildungen und Beschreibungen Payer's glaube ich schliessen zu dürfen, dass bei der nahe verwandten Ruta und den in denselben Verwandtschaftskreis gehörigen Familien der Oxalideen, Zygophylleen, Geraniaceen derselbe Vorgang stattfindet, dass auch hier nachträglich fünf Staubfäden zwischen die schon angelegten fünf eingeschaltet (interponirt) werden. Denkt man sich die fünf interponirten Staubfäden beseitigt, so bleibt eine regelmässig pentamere Blüthe mit vier fünfgliedrigen, alternirenden Kreisen übrig, wie sie bei den nahe verwandten Lineen und Balsamineen sich findet [1].

Fig. 383. Diagramm von Dictamnus Fraxinella (vergl. Fig. 363).

Blüthenformeln. Das Diagramm kann unter Umständen wenigstens zum Theil durch einen aus Buchstaben und Zahlen zusammengesetzten Ausdruck ersetzt werden; in einer solchen Blüthenformel lassen sich zwar die Stellungsverhältnisse nicht immer genau ausdrücken, sie hat aber den Vorzug, dass sie sich mit gewöhnlichen Typen drucken lässt, und, was vielleicht höher anzuschlagen, sie ist einer weitgehenden Verallgemeinerung fähig, indem man die bestimmten Zahlen durch Buchstaben, als allgemeine Zahlenbezeichnungen ersetzt.

Die Construction und Anwendung derartiger Ausdrücke wird sich an einigen Beispielen leicht verständlich machen lassen [1].

Die Formel $K3C3A3+3G3$ entspricht dem Diagramm der Liliaceen Fig. 375 und bedeutet also, dass jeder der beiden Hüllkreise, nämlich der äussere K und der innere C aus 3 Gliedern besteht, dass sich das Androeceum A aus zwei dreigliedrigen Kreisen (3+3), das Gynaeceum wieder nur aus einem solchen aufbaut; das Diagramm zeigt, dass diese dreigliedrigen Kreise ohne Unterbrechung alterniren; da diess der gewöhnliche Fall bei Blüthen ist, so wird es nicht besonders bezeichnet. — Die Formel $K3C3A3^2+3G3+3$ giebt die Zahlenverhältnisse der Blüthe von Butomus umbellatus (Fig. 351); sie unterscheidet sich von der vorigen dadurch, dass das Gynaeceum G aus zwei dreigliedrigen Kreisen von Carpellen (3+3) besteht und dass im Androeceum A die typischen drei Stamina des äusseren Kreises durch je zwei Stamina ersetzt sind, was durch 3^2 ausgedrückt ist. — Die Formel $K0C3A3+3G3$ entspricht dem Diagramm der Blüthe von Bambusa (Fig. 378 *A*) und unterscheidet sich von den ersten nur durch den Partialausdruck $K0$, welcher bedeutet, dass der äussere Perigonkreis abortirt ist. — Die Zahlenverhältnisse der Orchideenblüthe Fig. 379 *A* würden sich durch die Formel $K3C3A\ddot{1}+0G3$ ausdrücken lassen, in welcher das Zeichen $A\ddot{1}+0$ bedeutet, dass der innere Kreis des Androeceums in allen Gliedern abortirt, dass dagegen im äusseren Kreise nur die beiden hinteren fehlschlagen, während das vordere äussere Stamen sich vollständig entwickelt; die Stellung der beiden Punkte über der Zahl 1 ($\ddot{1}$) soll bedeuten, dass die abortirenden Glieder die hinteren sind, wären es vorn stehende Glieder, so würde man die Punkte unter die Zahl setzen wie in der Formel $K0C\dot{2}A3+0G\dot{2}$, welche der gewöhnlichen Grasblüthe und dem Diagramm Fig. 378 *B* entspricht. — Die Formel $K2C2A2+2G2$ giebt die Zahlenverhältnisse der aus decussirten Paaren aufgebauten Blüthe

---

1) Döll (Flora des Grhzth. Baden. III, p. 1175, 1177) und Andere nehmen an, es sei zwischen Corolle und Fruchtknoten ein Kreis bei den Rutaceen, Oxalideen abortirt, eine Annahme, die von der Entwickelungsgeschichte nicht unterstützt und durch das oben Gesagte überflüssig wird; den Abortus bloss desshalb zu fordern, weil gewisse Kreise nicht alterniren, scheint mir zu weit zu gehen. Uebrigens dürften auch die 10 Staubgefässe der Epacrideen und Rhodoraceen nicht zweien, sondern nur einem Kreis angehören, in welchem fünf früher entstehen und fünf interponirt werden (vergl. Payer: Organogénie, Taf. 118).

2) Schon Griesebach (Grundriss der syst. Bot. Göttingen 1854) hat die Zahlenverhältnisse der Blüthen in ähnlicher Weise bezeichnet, indem er die Zahlen der Quirlglieder einfach hinter einander schrieb, auch Verwachsungen durch Striche andeutete.

von Majantemum bifolium, die Formel $K4\,C4\,A4+4\,G4$ oder auch $K5C5A5+5G5$ die Zahlenverhältnisse der aus vier- oder fünfgliedrigen Kreisen bestehenden von Paris quadrifolius wieder. Diese und die meisten anderen Formeln von Monocotylenblüthen lassen sich nun in einen allgemeinen Ausdruck

$$KnCnAn+nGn(+n)$$

vereinigen, welcher aussagt, dass die zu diesem Typus gehörigen Blüthen gewöhnlich aus fünf gleichzähligen, alternirenden Quirlen sich aufbauen, wovon zwei als Hüllkreise, zwei als Staminalkreise, gewöhnlich einer als Carpellkreis entwickelt; die Klammer $(+n)$ am Schluss der Formel bedeutet, dass zuweilen noch ein zweiter Carpellkreis vorkommt; die allgemeine Zahl n kann, wie die mitgetheilten Beispiele zeigen, den Werth 3 oder 2, oder 4, oder 5 haben; gewöhnlich ist $n = 3$. Tritt in einem Kreise eine beträchtliche Vermehrung der Gliederzahl ein und ist diese Zahl, wie gewöhnlich in solchen Fällen eine schwankende, so kann diess durch das Zeichen ∞ ausgedrückt werden; so ist z. B. für Alisma Plantago $K3C3A3+3G\infty$.

Es wurde schon erwähnt, dass die Stellung der Kreise nicht weiter bezeichnet wird, wenn sie alterniren; tritt eine Abweichung von dieser Regel ein, so kann diess durch verabredete Zeichen mehr oder minder genau ausgedrückt werden: so würde z. B. in der Formel der Cruciferenblätter (Fig. 382) $K2+2C\times4\,A2+2^2G2\,(+2)$ das Zeichen $C\times4$ bedeuten, dass den decussirten Paaren des Kelchesdie Corolle als viergliedriger Quirl folgt, dessen Glieder aber zu den vorigen diagonal gestellt sind; um die Superposition zweier auf einanderfolgender Quirle auszudrücken, könnte man einen senkrechten Strich hinter die Zahl des ersten setzen z. B. $K5C5 \mid A5^{v}G5$; in dieser für Hypericum calycinum geltenden Formel würde $\mid A5^{v}$ bedeuten, dass das Androeceum aus fünf verzweigten (5^{v}) Staubblättern besteht, welche den Gliedern der Corolle superponirt ($C5 \mid A$) sind; soll endlich angezeigt werden, dass zwischen die Glieder eines Quirls die eines zweiten auf gleicher Höhe interponirt sind, so könnte man die Zahl der neu hinzu kommenden Glieder einfach neben die des ursprünglichen Quirls setzen: also dem Diagramm Fig. 383 entsprechend $K5C5A5\cdot5G5$.

Bei den bisher aufgeführten Formeln wurden etwaige Verwachsungen nicht beachtet; man kann sie aber unter Umständen leicht durch verabredete Zeichen andeuten; so würde in der Formel für Convolvulus $K5\widehat{C5}A5\,\widehat{G2}$ die Bezeichnung $\widehat{C5}$ eine fünfgliedrige gamopetale Corolle, $\widehat{G2}$ einen zweigliedrigen (aus zwei Carpellen verwachsenen) Fruchtknoten bedeuten; in der Blüthenformel der Papilionaceen $K\widehat{5}C5\widehat{A5+4}+1G1$ würde dagegen der Ausdruck $\widehat{A4+4}+1$ besagen, dass die fünf Stamina des äusseren und vier des inneren Kreises zu einer Röhre verwachsen sind, während das hintere des inneren Kreises frei bleibt.

Die Art der Formelschreibung wird nach dem Zweck, den man eben verfolgt, verschieden ausfallen müssen; je mehr Beziehungen man ausdrücken will, desto complicirter wird die Formel werden und man hat dann darauf zu achten, dass sie nicht etwa durch Ueberladung mit vielen Zeichen ihre Uebersichtlichkeit verliert.

Die bisher mitgetheilten Formeln bezeichnen sämmtlich cyclische Blüthen; spiralig gestellte Blüthentheile könnte man durch ein vorgesetztes $\sim$ als solche kenntlich machen und ihrer Zahl auch den Divergenzbruch beifügen; so könnte z. B. die Formel $K\sim{}^{2}/_{5}5C\sim{}^{3}/_{8}8A\sim{}^{8}/_{21}\infty G\sim3$ die Stellungs- und Zahlenverhältnisse von Aconitum nach Braun's Angaben ausdrücken und bedeuten, dass alle Blattformationen dieser Blüthe spiralig gestellt sind, und dass der Kelch aus 5 Blättern nach ${}^{2}/_{5}$ Divergenz, die Corolle aus 8 nach ${}^{3}/_{8}$ Divergenz, das Androeceum aus unbestimmt vielen Staubblättern nach ${}^{8}/_{21}$ Divergenz besteht; es würde aber auch genügen, das Zeichen der spiraligen Stellung, da es in allen Formationen wiederkehrt, nur einmal und vor die ganze Formel zu setzen, also:

$$\sim K^{2}/_{5}5\cdot C^{3}/_{8}8A^{8}/_{21}\infty G3.$$

Bei den cyclisch geordneten Blüthen ist die Angabe der Divergenz im Allgemeinen überflüssig, da die Glieder jedes Quirls gewöhnlich gleichzeitig entstehen und so gestellt sind, dass sie den Kreis in gleiche Theile theilen; entstehen sie ungleichzeitig nach einer be-

stimmten Divergenz im Kreise fortschreitend, wie die meisten drei- und fünfgliedrigen Kelche, so kann diess durch Angabe der Divergenz hinter der Gliederzahl angedeutet werden, z. B. bei den Lineen: $K5^2/_5C5A5G5\widehat{\ }$; entstehen dagegen die Glieder eines Quirls von vorn nach hinten fortschreitend, so kann dies ein aufrechter Pfeil ↑ anzeigen; z. B. Papilionaceen $K5\uparrow C5\uparrow A5\uparrow + 5\uparrow G1$, entstehen sie von hinten nach vorn, so wird der Pfeil nach unten gerichtet; z. B. Reseda $Kn\downarrow Cn\downarrow Ap\downarrow + q\downarrow Gr$, wo wegen der Variabilität der Zahlen in den Kreisen Buchstaben gesetzt sind (vergl. Payer, organogénie und unten sub 3).

3) Entstehungsfolge der Blüthentheile. Wie an anderen Sprossaxen entstehen auch an der Axe des Blüthensprosses die Blattgebilde in acropetaler Ordnung unterhalb des fortwachsenden Scheitels; bei der Blüthenbildung ist es aber nicht selten, dass das Scheitelwachsthum der Axe erlischt oder doch sich sehr verlangsamt, während das Axengewebe (der Blüthenboden) noch an Umfang zunimmt und zugleich Querzonen intercalaren Längenwachsthums hervortreten. Unter solchen Umständen wird die acropetale Entwickelungsfolge gestört und es können zwischen den schon gebildeten Blattkreisen neue eingeschaltet werden. Aber auch innerhalb desselben Blüthenkreises können die einzelnen Glieder in sehr verschiedener Reihenfolge auftreten, je nachdem die blattbildende Zone des Blüthenbodens ringsum gleichmässig sich verhält (bei polysymmetrischen Blüthen) oder auf der Vorderseite oder Hinterseite in ihrer Entwickelung vorauseilt (besonders bei monosymmetrischen, zygomorphen Blüthen).

Bei den spiraligen Blüthen[1]) machen sich derartige Störungen der acropetalen Entwickelungsfolge um so weniger geltend, je zahlreicher die spiralig geordneten Glieder sind und je länger das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe andauert; die spiralig (schraubig) geordneten Glieder entstehen eines nach dem anderen in aufsteigender Ordnung; die Divergenz kann dabei constant bleiben oder sich ändern. So entstehen nach Payer bei den Ranunculaceen und Magnolien die Hüllblätter und Staubfäden zwar in continuirlicher Spirale, aber jeder Cyclus der letzteren ist aus einer grösseren Zahl von Gliedern gebildet als bei jener; bei Helleborus odorus z. B., wo alle Organe der Blüthe spiralig geordnet sind, enthält der corollinische Cyclus nur 13, jeder staminale 21 Glieder. Nach Braun ist bei Delphinium Consolida der Kelch ein Cyclus der $^2/_5$-Stellung[2]), dann erleidet die Divergenz eine kleine Aenderung, ohne aber von $^2/_5$ auffallend abzuweichen, der erste Cyclus dieser veränderten Stellung ist die Blumenkrone, die drei folgenden sind die Staubblätter, den Schluss macht ein Carpell; bei Nigella, Abtheilung Garidella, ist der erste $^2/_5$-Cyclus Kelch, der zweite die Blumenkrone, dann folgt eine etwas veränderte $^3/_8$-Stellung, von welcher die Staubblätter einen bis zwei Cyclen einnehmen, den Schluss machen drei bis vier Carpelle; bei Delphinium, Abtheilung Delphinellum, ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyclus, dann folgen zwei bis drei Cyclen einer Annäherungsstellung an $^3/_8$ als Staubblätter, die Spirale schliesst mit drei Carpellen; bei Delphinium, Abtheilung Staphisagria, und Aconitum ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyclus, die Staubblätter stehen in ein bis zwei Cyclen $^8/_{21}$- oder der $^{13}/_{34}$-Divergenz; drei bis fünf, selten mehr Fruchtblätter machen den Schluss. Man hat bei diesen Stellungsverhältnissen zu beachten, dass die Glieder auf einander folgender Cyclen in Orthostichen stehen, wenn die Divergenz constant bleibt, dass die Orthostichen aber in schiefe Reihen übergehen, wenn sich die Divergenz um einen geringen Betrag ändert.

Bei cyclischen Blüthen hat man zunächst die Entstehungsfolge der Kreise unter sich und dann die Entstehung der Glieder innerhalb eines Kreises zu unterscheiden, obgleich beides thatsächlich eng zusammenhängt. Eine Störung der acropetalen Reihenfolge in der Entstehung der Kreise macht sich z. B. dann geltend, wenn die Carpelle bereits angelegt

---

1) Vergl. Payer: organogénie, p. 707 ff. und Braun: Jahrb. f. wiss. Bot. I.: über den Blüthenbau der Gattung Delphinium.

2) Man vergl. jedoch das unten über die nach $^1/_3$- und $^1/_5$-Divergenz entstehenden Sepala und Petala.

werden, bevor sämmtliche (tiefer als sie stehende) Staubblätter hervorgetreten sind (Rubus, Potentilla, Rosa) [1]), oder wenn die Corolle erst nach dem Androeceum entsteht (Hypericum calycinum Hofmeister), oder wenn der Kelch erst nach der schon weit vorgeschrittenen Ausbildung der Corolle, selbst erst nach Anlage der Stamina und Carpelle bemerklich wird, wie bei den Compositen, Dipsaceen, Valerianeen, Rubiaceen.

Innerhalb eines Blüthenkreises können, zumal dann, wenn die Blüthen selbst sich später zygomorph ausbilden, die einzelnen Glieder nach und nach von vorn nach hinten oder umgekehrt fortschreitend entstehen: so entsteht z. B. bei den Papilionaceen das vordere mediane Kelchblatt zuerst, dann gleichzeitig rechts und links eines, endlich die beiden hinteren; noch bevor diese letzten hervortreten, entstehen die beiden vorderen Petala, auf welche nach hinten rechts und links fortschreitend die anderen vier folgen; ebenso scheint auch das Androeceum (aus zwei fünfzähligen alternirenden Kreisen bestehend) von vorn nach hinten successive angelegt zu werden. Bei den Resedaceen (Reseda und Astrocarpus) dagegen entstehen die Petala, Stamina und Carpelle nach Payer von hinten anfangend, beiderseits fortschreitend nach vorn (vergl. p. 164, Fig. 137).

Wenn der Kelch aus Blattpaaren besteht, so bilden sich, wie Payer hervorhebt, die Sepala eines Paares gleichzeitig; ist der Kelch jedoch ein drei- oder fünfzähliger Kreis, so entstehen seine Glieder gewöhnlich nach einander und nach der Divergenz $^1/_3$ oder resp. $^2/_5$ fortschreitend; die darauf folgenden Kreise (Corolle, Stamina, Carpelle) pflegen dann aber (abgesehen von den genannten und noch zu nennenden Ausnahmen) als simultane Quirle aufzutreten. Es mag hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Entstehungsfolge nach einer bestimmten Divergenz, z. B. $^1/_3$ oder $^2/_5$ von einem Punkte aus fortschreitend, an sich noch kein Beweis dafür ist, ob die Stellung eine spiralige sei [2]); sie kann dabei ebenso gut ein Quirl sein; es hängt das eben davon ab, ob die betreffenden Blattgebilde auf gleicher Höhe (in gleicher Distanz vom Blüthencentrum) oder nicht entstehen; ist jenes der Fall, so ist es ein Quirl; wenn die Glieder jedoch in acropetaler Ordnung in verschiedenen Höhen (dem Blüthencentrum sich mit jedem Divergenzschritt nähernd) auftreten, so ist es eine spiralige Anordnung; letzteres scheint bei vielen Kelchen wirklich der Fall zu sein, ob diess aber immer da, wo die Sepala nach $^1/_3$ oder $^2/_5$ Divergenz entstehen, zutrifft, ist sehr fraglich.

Hier sind nun auch die schon oben genannten Fälle nochmals hervorzuheben, wo zwischen den Gliedern eines Kreises auf gleicher Höhe mit diesen neue Glieder entstehen. Bei den Oxalideen, Geraniaceen, Rutaceen, Zygophyllen wird so ein ganzer fünfgliedriger Kreis zwischen die schon vorhandenen Stamina interponirt; bei Peganum Harmala wird nach Payer sogar ein Kreis von 10 Staubfäden gebildet, die paarweise nicht zwischen den ersten fünf, sondern tiefer als diese, an den Basen der Petala entstehen; ob die später entstehenden Stamina auf gleicher Höhe mit den ersten oder tiefer als diese hervortreten, richtet sich offenbar danach, wo bei den Formveränderungen des wachsenden Blüthenbodens gerade mehr Raum frei wird. Eine noch weiter gehende Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten findet sich bei den Acerineen, Hippocastaneen, Sapindaceen, wo nach Payer zuerst ein fünfgliedriger Staminalwirtel alternirend mit der Corolle entsteht, in welchen dann nachträglich ein unvollständiger Kreis von zwei bis vier Staubfäden auf gleicher Höhe eingeschaltet wird, wie die Abbildungen des genannten Autors zeigen. Bei Tropaeolum entstehen dagegen nach Payer und Rohrbach [3]) nach Anlage der Petala zunächst drei Stamina, zwischen

---

1) Vergl. Hofmeister, allgem. Morph. p. 463 ff., wo auch die betreffenden Beobachtungen Payer's zusammengestellt sind.

2) Vergl. die succedanen, echten Quirle der Charen u. Salvinien.

3) Rohrbach (Bot. Zeitg. 1869, No. 50, 51) deutet indessen diese Beobachtungen anders, als oben angedeutet ist; die gleiche oder selbst grössere Entfernung der späteren Staubfäden vom Blüthencentrum beweist entschieden, dass hier eine von aussen nach innen fortschreitende Entstehung in spiraliger Anordnung nicht angenommen werden kann.

denen dann noch fünf neue auftreten, deren Entfernung vom Blüthencentrum aber eher grösser als die der drei primären ist.

4) Symmetrie der Blüthe. Wendet man die in der allgemeinen Morphologie p. 181 dargestellten Betrachtungen auf die Blüthensprosse an, so zeigt sich, dass bei ihnen viel häufiger als bei anderen Sprossen wirkliche Symmetrie und entschiedene Bilateralität vorkommt. Abweichend von dem laxen Sprachgebrauch vieler Botaniker verstehe ich auch hier unter symmetrischen Gebilden solche, die sich in Hälften theilen lassen, von denen die eine als genaues Spiegelbild der anderen erscheint; ist eine Blüthe nur durch eine einzige Ebene in dieser Art theilbar, so nenne ich sie einfach symmetrisch oder monosymmetrisch; lässt sie sich durch zwei oder mehr Schnitte jedesmal symmetrisch theilen, so heisst sie doppelt oder resp. mehrfach symmetrisch (polysymmetrisch); der schon von Braun angewendete glückliche Ausdruck »zygomorph« kann gleichzeitig für monosymmetrische und solche doppelt symmetrische Blüthen gelten, deren mediane Theilung ganz anders geformte Hälften ergiebt als die laterale Theilung (z. B. Dicentra). Regelmässig nenne ich eine polysymmetrische Blüthe nur dann, wenn die symmetrischen Hälften, welche die eine Theilung liefert, gleich oder sehr ähnlich sind den symmetrischen Hälften, welche jede andere Theilung liefert, oder was dasselbe bedeutet, wenn man durch zwei, drei oder mehr Längsschnitte eine Blüthe in vier, sechs oder mehr gleiche oder ähnliche Ausschnitte (Sectoren) theilen kann.

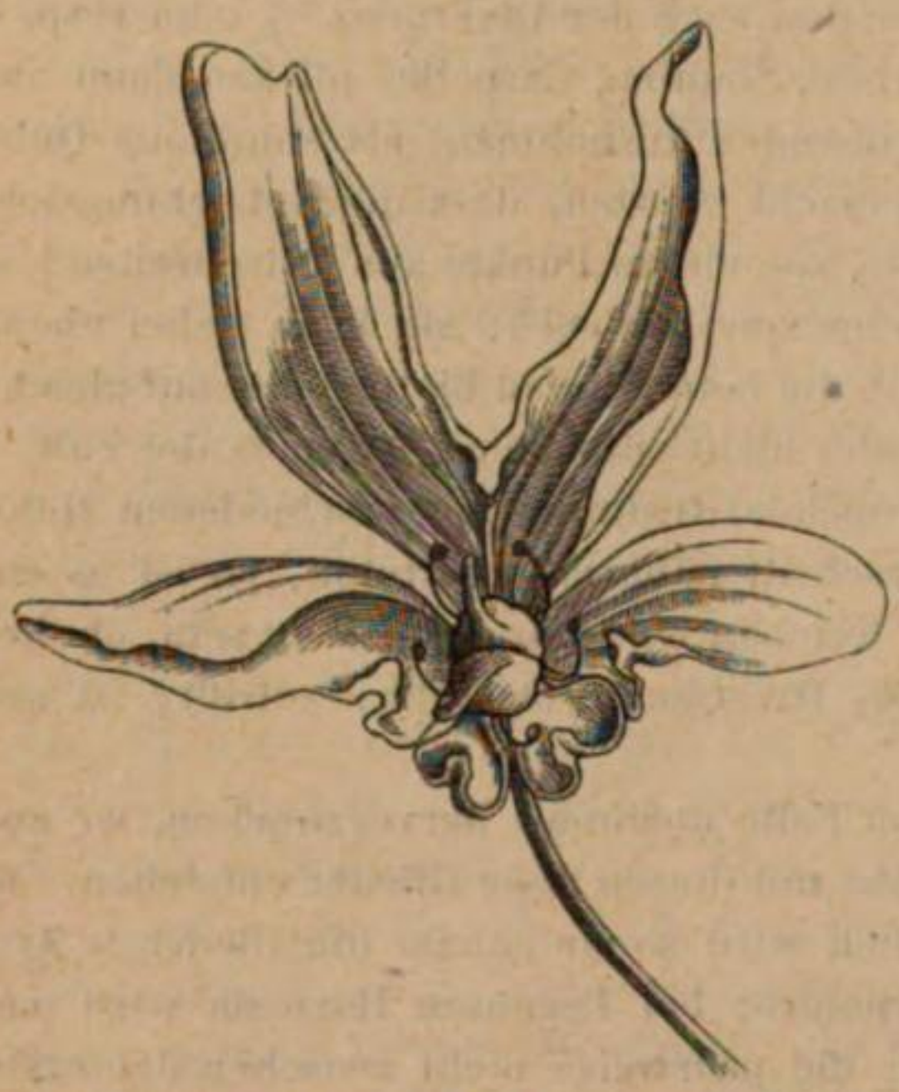


Fig. 384. Blüthe von Heracleum pubescens mit zygomorpher Corolle.

Bei der genauen Bestimmung der Symmetrieverhältnisse einer Blüthe hat man zunächst zwischen den Stellungsverhältnissen, wie sie das Diagramm darstellt, und der Gesammtform der Blüthe, wie sie sich in der Ausbildung der Organe verwirklicht, zu unterscheiden.

Beachtet man zunächst nur die Stellungsverhältnisse, so leuchtet ein, dass diese in rein spiralig aufgebauten Blüthen niemals symmetrisch vertheilt sein können, dass aber in hemicyclischen wenigstens die cyclisch geordneten Glieder auch möglicherweise symmetrisch vertheilt sind. — Sind die Blüthentheile dagegen sämmtlich im Kreise geordnet, so sind sie auch gewöhnlich mono- oder polysymmetrisch auf dem Blüthenboden vertheilt; so ist z. B. das Diagramm Fig. 375 durch drei Ebenen, das Fig. 376 durch vier, das Fig. 377 durch fünf Ebenen symmetrisch theilbar und unregelmässig; dagegen lässt sich Fig. 378 *B* u. *C* ebenso wie Fig. 379 nur durch eine Ebene symmetrisch halbiren und diese ist zugleich der Medianschnitt. Das Diagramm Fig. 380 lässt sich durch den Medianschnitt in zwei symmetrische Hälften zerlegen, die von denen, welche der Lateralschnitt liefert, verschieden sind [1]; das Diagramm ist zygomorph gleich denen in Fig. 378 *B*, *C* und in Fig. 379, diese aber sind einfach, jenes doppelt symmetrisch.

Die Symmetrie der fertigen entfalteten Blüthe hängt zwar gewöhnlich mit den Symmetrieverhältnissen des Diagramms (welches nur Zahl und Stellung der Theile repräsentirt) genetisch zusammen, wie z. B. aus Fig. 385 und 387 verglichen mit Fig. 379 *A* einleuchtet; insofern aber die Gesammtform der fertigen Blüthe wesentlich von den Umrissen, Dimen-

1) Der Anfänger kann sich diese Verhältnisse leichter klar machen, wenn er eine Spiegelplatte mit der glattgeschnittenen Kante senkrecht auf das Papier, die Figur des Diagramms durchschneidend aufstellt.

sionen, Drehungen, Biegungen und Krümmungen der einzelnen Blüthentheile bestimmt wird, nehmen diese Momente auch auf die Symmetrieverhältnisse der entfalteten Blüthe vorwiegend Einfluss und zwar in dem Grade, dass selbst Blüthen mit spiralig gestellten Blattgebilden bezüglich ihrer Gesammtform monosymmetrisch zygomorph werden können, wie diess z. B. bei Aconitum und Delphinium in hohem Grade der Fall ist; es ist jedoch zu beachten, dass hier die zygomorphe Gesammtform vorwiegend oder ausschliesslich durch Kelch und Blumenkrone vermittelt wird, deren spiralige Anordnung vielleicht noch in Zweifel gezogen werden könnte, die aber jedenfalls auf einer so schmalen Zone des Blüthen-

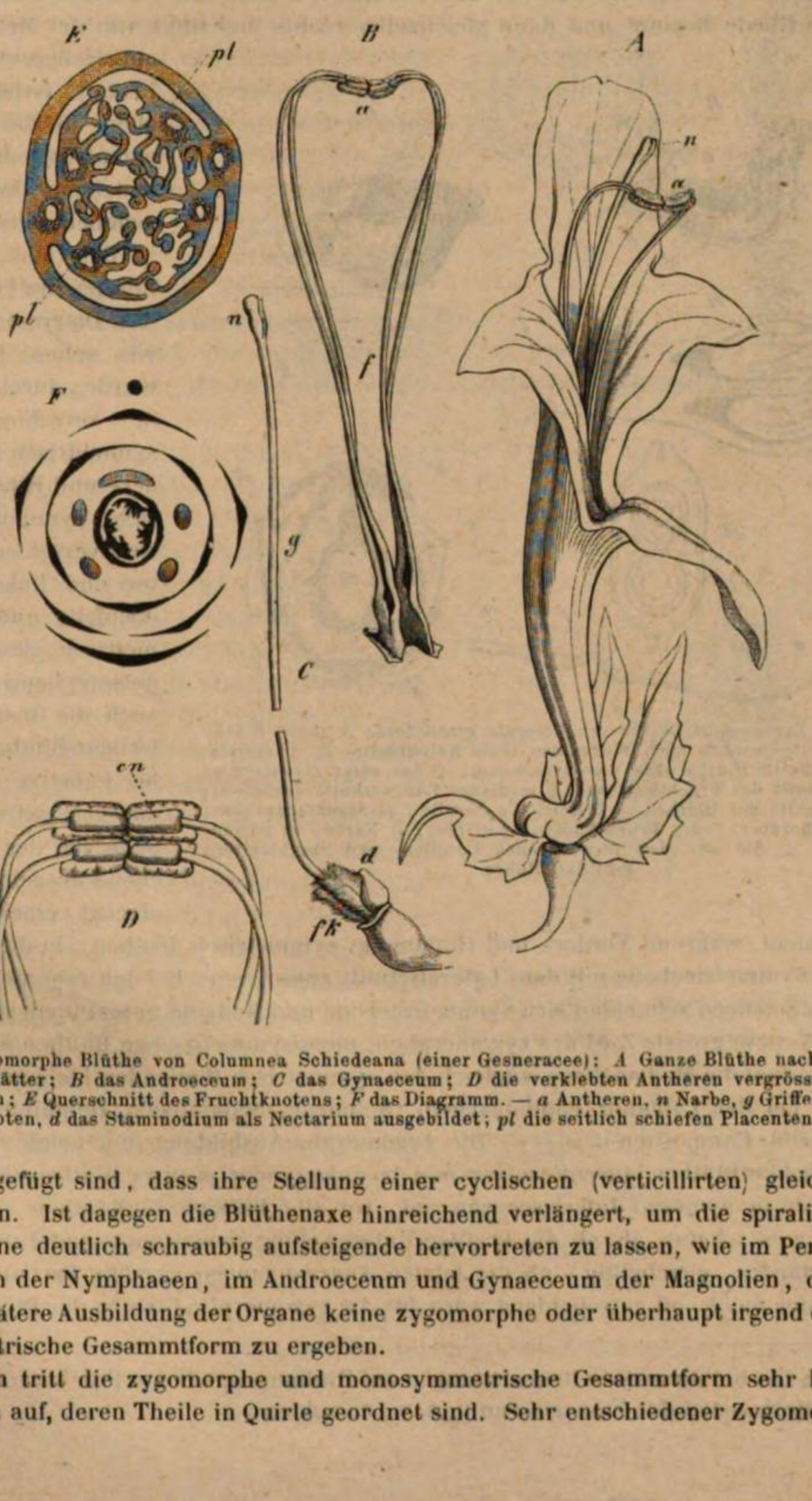


Fig. 385. Zygomorphe Blüthe von Columnea Schiedeana (einer Gesneracee): *A* Ganze Blüthe nach Wegnahme zweier Kelchblätter; *B* das Androeceum; *C* das Gynaeceum; *D* die verklebten Antheren vergrössert und von hinten gesehen; *E* Querschnitt des Fruchtknotens; *F* das Diagramm. — *a* Antheren, *n* Narbe, *g* Griffel, *fk* Fruchtknoten, *d* das Staminodium als Nectarium ausgebildet; *pl* die seitlich schiefen Placenten.

bodens eingefügt sind, dass ihre Stellung einer cyclischen (verticillirten) gleichgeachtet werden kann. Ist dagegen die Blüthenaxe hinreichend verlängert, um die spiralige Anordnung als eine deutlich schraubig aufsteigende hervortreten zu lassen, wie im Perianth und Androeceum der Nymphaeen, im Androecenm und Gynaeceum der Magnolien, da scheint auch die spätere Ausbildung der Organe keine zygomorphe oder überhaupt irgend eine wirklich symmetrische Gesammtform zu ergeben.

Dagegen tritt die zygomorphe und monosymmetrische Gesammtform sehr häufig bei den Blüthen auf, deren Theile in Quirle geordnet sind. Sehr entschiedener Zygomorphismus

ist nicht selten mit theilweisem oder völligem Abortus gewisser Glieder verbunden, wie bei Columnea (Fig. 385) und anderen Gesneraceen, wo das hintere Staubblatt sich in ein kleines Nectarium umwandelt, während es bei den Labiaten vollständig fehlt; noch viel weiter geht diess bei den Orchideen, wo von den sechs typischen Staubblättern nur das median vordere äussere, oder zwei seitlich vordere innere zur Entwickelung kommen. Zuweilen wird die spätere monosymmetrische Gesammtform schon bei der ersten Anlage der Blüthentheile in der Entstehungsfolge derselben gewissermassen vorbereitet, insofern diese nicht gleichzeitig in einem Quirl und nicht nach einer bestimmten Divergenz im Kreise fortschreitend, sondern so angelegt werden, dass die Entwickelung mit einem vorderen oder einem hinteren Gliede beginnt und dann gleichzeitig rechts und links von der Mediane nach der entgegengesetzten Seite des Kreises fortschreitet, wie oben für die Papilionaceen einerseits, die Resedaceen anderseits bereits hervorgehoben wurde.

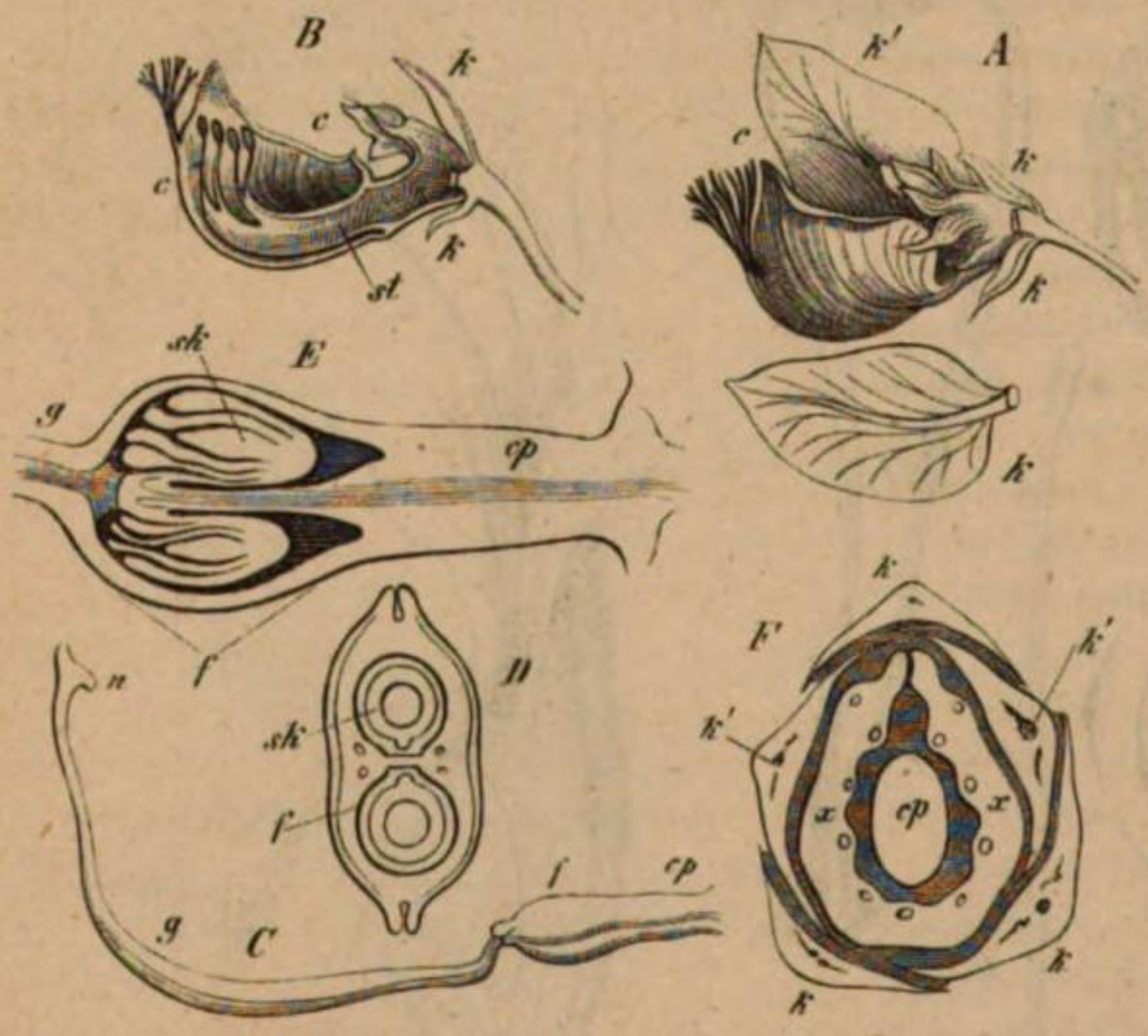


Fig. 386. Zygomorphe Blüthe von Polygala grandiflora: *A* ganze Blüthe von der Seite gesehen nach Wegnahme eines Kelchblattes *k*; *B* symmetrisch getheilte Blüthe ohne das Gynaeceum; *C* das vergr. Gynaeceum; *D* Querschnitt des Fruchtknotens; *E* medianer Längsschnitt desselben; *F* Querschnitt der Blüthe. — *k* Kelch, *c* Corolle, *st* Staubfadenröhre; *cp* Gynophorum; *f* der Fruchtknoten; *g* Griffel, *n* Narbe; *sk* Samenknospen; *xx* die aus den verwachsenen Corollen- und Staubblättern gebildete Röhre.

Bei den zygomorphen Blüthen der Fumariaceen ist das Diagramm (Fig. 380), wie schon hervorgehoben wurde, durch zwei Ebenen in verschiedener Weise symmetrisch theilbar: Vorder- und Hinterhälfte unter sich symmetrisch gleich, sind verschieden von rechter und linker Hälfte, die ebenfalls unter sich symmetrisch gleich sind; dem entsprechend verhält sich auch die Gesammtform der fertigen Blüthe bei Dicentra; bei Fumaria und Corydalis dagegen wird die rechte Seite von der linken abweichend ausgebildet, die eine erzeugt einen Sporn, die andere nicht, während Vorder- und Hinterseite symmetrisch bleiben; in diesem Falle fällt also die Symmetrieebene mit dem Lateralschnitt zusammen; bei den zygomorphen Blüthen mancher Solaneen schneiden sich Symmetrieebene und Mediane unter einem spitzen Winkel; die bei Weitem grösste Zahl der zygomorphen, monosymmetrischen Blüthen aber ist so ausgebildet, dass die Medianebene zugleich den symmetrisch theilenden Längsschnitt darstellt, so z. B. bei den Labiaten, Papilionaceen, Orchideen, Scitamineen, Delphinium, Aconitum, Lobeliaceen, Compositen u. a.[1]) — Die zygomorphe Ausbildung findet sich vorwiegend bei den seitlichen Blüthen ährenförmiger und traubiger oder rispiger Blüthenstände; sie tritt aber auch in cymösen Inflorescenzen auf, wo alle Blüthen Endblüthen sind (Labiaten, Echium); es scheint, als ob die kräftige Entwickelung einer Hauptspindel des gesammten Blüthenstandes, gleichgiltig, ob die letzten Auszweigungen cymöse Partialinflorescenzen liefern oder nicht, oft entscheidend wäre für die zygomorphe Bildung der Blüthen, wie die

1) Man hat bei derartigen Beobachtungen auf Drehungen, wie am Fruchtknoten der Orchideen, am Blüthenstiel der Fumariaceen u. s. w. zu achten.

Labiaten, Aesculus und Scitamineen zeigen; eine ähnliche Wirkung scheint die Bildung einer kräftigen Scheinaxe sympodialer Inflorescenzen zu üben (Echium).

5) Die Frucht der Angiospermen ist der in Folge der Befruchtung herangewachsene und physiologisch veränderte, die reifen Samen enthaltende Fruchtknoten. Oft fallen die Griffel und Narben ab (Cucurbita, Gräser u. v. a.); nicht selten gehen von den Samenknospen einzelne zu Grunde, die Zahl der Samen ist also geringer als die der Samenknospen; wenn sämmtliche Samenknospen eines oder mehrerer Fächer eines mehrfächerigen Fruchtknotens bei der Reife verschwinden, so wächst nur das fertile Fach weiter, die anderen werden theilweise oder ganz verdrängt und mehr oder minder unkenntlich, der mehrfächerige Fruchtknoten liefert also einfächerige, oft nur einsamige Frucht: so entsteht aus dem dreifächerigen, zwei Samenknospen in jedem Fach enthaltenden Fruchtknoten von Quercus eine einsamige, einfächerige Frucht, die Eichel; weniger vollständig ist die Verdrängung von zwei bis vier Fächern sammt ihren Samenknospen bei dem drei- bis fünffächerigen Fruchtknoten der Linde, deren Frucht meist einsamig ist.

Andrerseits erleiden auch Theile, die nicht zum Gynaeceum oder selbst nicht einmal zur Blüthe gehören, in Folge der Befruchtung Veränderungen; das ganze so entstandene Gebilde kann als eine Scheinfrucht bezeichnet werden, die also zusammengesetzt ist aus einer Frucht oder einer Mehrheit echter Früchte und den eigenthümlich ausgebildeten Theilen der Umgebung: so ist z. B. die Erdbeere eine Scheinfrucht, bei welcher der die echten, kleinen Früchte tragende Axentheil der Blüthe fleischig (pulpös) angeschwollen ist, während bei der Hagebutte (Rosenfrucht) der urnenförmig ausgehöhlte Blüthenstiel (das Receptaculum) die reifen Einzelfrüchte als rothe oder gelbe saftige Hülle umgiebt; in demselben Sinne ist auch der Apfel eine Scheinfrucht; die Maulbeere entsteht aus einer ganzen Blüthenähre, indem die Perigonblätter jeder einzelnen Blüthe fleischig anschwellen und die kleine trockene Frucht umgeben; bei der Feige ist es der ausgehöhlte, auf der Innenseite mit Früchten besetzte Stiel der ganzen Inflorescenz, der die Scheinfrucht darstellt.

Fig. 387. Die zygomorphe Blüthe von Orchis maculata: *A* Knospe, median symmetrisch getheilt; *B* Querschnitt der Knospe; *C* Querschnitt des Fruchtknotens; *D* ganze Blüthe, völlig entwickelt, nach Wegnahme eines seitlichen Perigonblattes. — *x* die Mutteraxe der Blüthe, *b* Deckblatt, *s* äussere, *p* innere Perigonblätter, deren hinteres zum Labellum *l* wird; *a* die einzige Anthere; *st* Staminodien; *gs* Gynostemium; *pl* Pollinarium; *h* dessen Klebscheibe; *sp* Sporn des Labellum; *f* der unterständige in *D* gedrehte Fruchtknoten (vergl. das Diagramm Fig. 379).

Geht man von der Definition, dass jeder reife Fruchtknoten eine Frucht darstellt, aus, so können aus einer Blüthe mehrere Früchte entstehen, wenn nämlich in der Blüthe mehrere oder viele monomere Fruchtknoten vorhanden sind, oder was dasselbe bedeutet, wenn die Blüthe eine polycarpische ist; man hat das reif gewordene Gynaeceum in diesem Fall als fructus multiplex bezeichnet, viel besser wäre der Ausdruck Syncarpium; so bilden z. B. die kleinen Früchte einer Blüthe von Ranunculus oder Clematis, die grösseren in einer

Blüthe von Paeonia oder Helleborus zusammen ein Syncarpium; auch die Brombeere ist ein solches, gebildet von zahlreichen pflaumenähnlichen Früchten einer Blüthe; ebenso umschliesst das pulpöse Receptaculum der Hagebutte ein Syncarpium, dessen Einzelfrüchte hier aber trocken, nicht pulpös sind. Das Syncarpium ist nicht zu verwechseln mit dem zu einer Scheinfrucht umgebildeten Blüthenstand, wie ihn die bereits genannte Maulbeere und Feige, ebenso die Ananas und die Scheinfrucht von Benthamia fragifera darstellen.

Der einzige mehrfächerige Fruchtknoten einer Blüthe kann sich so umgestalten, dass aus ihm zwei oder mehr samenhaltige Theile hervorgehen, deren jeder scheinbar eine gesonderte Frucht darstellt und als Mericarpium oder Theilfrucht zu bezeichnen ist; es kann diese Sonderung schon frühzeitig bei beginnender Fruchtbildung eintreten, wie bei Tropaeolum, wo jedes Fach, einen Samen umschliessend, sich abrundet und von den anderen endlich als eine geschlossene Theilfrucht sich trennt und bei den Borragineen und Labiaten, wo jedes der beiden Carpelle zwei einsamige Auswölbungen erzeugt, die sich endlich als vier gesonderte, den Griffel umstehende Theilfrüchte (hier Clausen genannt) trennen. Oder die Sonderung findet erst durch Spaltung und Zerreissung gewisser Gewebeplatten der Frucht bei voller Reife statt, wie bei den Umbelliferen und Acer, wo die Frucht durch Längstheilung der Scheidewand in zwei einsamige Hälften (Mericarpien) zerfällt; die fünffächerige Frucht von Geranium spaltet sich in fünf einsamige Theilfrüchte.

Die echten einzelnen Früchte sind nun im Allgemeinen einfächerig oder mehrfächerig, je nachdem es der Fruchtknoten war; der einfächerige Fruchtknoten kann aber durch falsche Scheidewände (d. h. solche, die nicht als eingeschlagene Ränder der Carpelle zu betrachten sind) eine mehrfächerige Frucht liefern, deren Fächer entweder über oder neben einander liegen (z. B. die Gliederhülsen mancher Leguminosen und von Cassia fistula mit über einander liegenden, die zweifächerige Hülse von Astragalus mit zwei neben einander liegenden falschen Fächern); der mehrfächerige Fruchtknoten dagegen kann durch Verdrängung eines oder mehrerer Fächer eine einfächerige Frucht ergeben, wie bei der Eiche und Linde; die Eintheilung der Früchte in monomere und polymere lässt sich daher nicht wie bei den Fruchtknoten durchführen; diese Ausdrücke würden hier einen anderen Sinn annehmen.

Die Wandung des Fruchtknotens wird später zur Fruchtwand: Pericarpium; wird dieses hinreichend dick, so lässt es meist zwei bis drei Schichten von verschieden ausgebildetem Gewebe erkennen; die äussere (oft nur die Epidermis) heisst dann das Epicarp, die innere Endocarp; liegt zwischen beiden noch eine dritte, so wird diese als Mesocarp, und im Falle sie fleischig (pulpös) ist, als Sarcocarp bezeichnet.

Je nachdem das Pericarp im reifen Zustand fleischige, saftige Schichten besitzt oder nicht, je nachdem die reife Frucht sich öffnet, um die von den Placenten sich ablösenden Samen zu entlassen oder nicht, kann man, an die hergebrachte Nomenclatur anknüpfend, zwei Hauptformen mit je zwei Unterformen von echten Früchten unterscheiden, nämlich:

A. Trockene Früchte: das Pericarp ist holzig oder lederartig zäh, der Zellsaft verschwindet aus allen Zellen desselben.

1) Trockene Schliessfrüchte: das Pericarp springt nicht auf, es umhüllt den Samen bis zur Keimung, die Samenschale ist dünn und hautartig, wenig ausgebildet.

a) Einsamige trockene Schliessfrüchte:

Die Nuss: das trockene Pericarp ist dick und hart, es besteht aus verholzten sklerenchymatischem Gewebe; z. B. die Haselnuss.

Caryopse oder Achaene: das trockene Pericarp ist dünn, lederartig zäh, dem Samen dicht anliegend, von der Samenschale trennbar oder nicht: Frucht der Gräser, Compositen, echte Castanie.

b) Zwei- oder mehrfächerige trockene Schliessfrüchte; sie zerfallen meist in Mericarpien, deren jedes einer Nuss oder einem Achaenium gleicht (Umbelliferen, Geraniaceen; bei Acer ist das Mericarpium geflügelt und wird Samara genannt).

2) Trockene Springfrüchte, Capseln: das Pericarp zerreisst oder zerspringt bei vollständiger Reife und entlässt die Samen, die hier selbst mit einer kräftiger ausgebildeten, meist harten oder zähen Schale bekleidet sind; gewöhnlich mehrsamige Früchte.

a) Capseln mit longitudinaler Dehiscenz.

Die Balgfrucht (folliculus) besteht aus einem Carpell, welches längs der verwachsenen, Samen tragenden Ränder (Sutur, Nath) aufspringt, wie bei Paeonia, Illicium anisatum; bei Asclepias löst sich auch die dicke Placenta ab.

Die Hülse (legumen) besteht ebenfalls aus einem Carpell, das aber nicht nur an der Sutur, sondern auch längs seiner Rückenlinie aufspringt und somit in zwei Längshälften spaltet (Phaseolus, Pisum).

Die Schote (siliqua) besteht aus zwei Carpellen, die mit einer Längsscheidewand eine zweifächerige Frucht bilden; die beiden Längshälften des Pericarps lösen sich von der stehen bleibenden Scheidewand ab (Brassica, Matthiola, Thlaspi und andere Cruciferen).

Die Capsel (capsula) im engeren Sinne entsteht aus einem einfächerigen polymeren oder einem mehrfächerigen Fruchtknoten und zerspaltet der Länge nach in zwei oder mehr Klappen (valvae), die entweder vom Scheitel her nur zum Theil nach abwärts sich trennen (wie bei Cerastium) oder bis zur Basis aus einander weichen. Erfolgen die Längsrisse so, dass die Scheidewände selbst gespalten werden, so ist es eine Capsel mit septicider Dehiscenz (Colchicum); erfolgt die Spaltung dagegen in der Mitte zwischen je zwei Scheidewänden, so ist diess loculicide Dehiscenz (Tulipa, Hibiscus); in diesem Fall kann je eine ganze Scheidewand an der Mitte einer Klappe sitzen; bleibt dagegen ein Theil jeder Scheidewand oder bleiben die ganzen Scheidewände an einer mittelständigen (im letzten Fall geflügelten) Säule vereinigt, von der sich die Klappen ablösen, so nennt man den Vorgang die septifrage Dehiscenz (Rhododendron). — Ist die Capsel aus einem einfächerigen polymeren Fruchtknoten entstanden, so kann die Trennung der Klappen in den Suturen erfolgen (entsprechend der septiciden Dehiscenz), wie bei Gentiana, oder in der Mitte zwischen diesen (der loculiciden Dehiscenz entsprechend) wie bei Viola.

b) Capseln mit transversaler Dehiscenz.

Die Capsula circumscissa oder das Pyxidium öffnet sich durch Abtrennung eines oberen Theils des Pericarps, der wie ein Deckel abfällt, während der untere wie eine Urne auf dem Blüthenstiel stehen bleibt (Plantago, Hyoscyamus, Anagallis).

c) Als Porencapseln kann man solche Capseln bezeichnen, bei denen durch Ablösung kleiner Lappen an bestimmten Stellen des Pericarps Oeffnungen von geringem Umfang entstehen, aus denen die kleinen Samen durch den Wind herausgeschüttelt werden; so bei Papaver, Antirrhinum.

B. Saftige Früchte. Das Gewebe des Pericarps oder gewisse Schichten desselben bleiben bis zur Reifezeit saftig oder nehmen eine pulpöse, mussartige Beschaffenheit an.

3) Saftige Schliessfrüchte: das saftige Pericarp springt nicht auf, die Samen werden nicht entlassen.

Die Pflaume (Steinfrucht, drupa): innerhalb eines dünnen Epicarps liegt ein meist dickes Mesocarp von pulpöser Beschaffenheit; das Endocarp bildet eine harte dicke Schicht (den Stein), welche gewöhnlich nur einen weichschaligen Samen umschliesst (Pflaume, Kirsche, Pfirsich).

Die Beere (bacca): innerhalb eines mehr oder minder zähen oder harten Epicarps entwickelt sich das übrige Gewebe des Pericarps als saftige Pulpa, in welche die Samen, von fester oder selbst harter Schale umgeben, eingebettet liegen; die Beere unterscheidet sich von der Steinfrucht allgemein

durch den Mangel eines harten Endocarps und ist gewöhnlich mehrsamig (Ribes, Kürbis, Granatapfel, Kartoffelbeere), zuweilen einsamig (Dattel). — Mit der Beere verwandt ist die Frucht der Citrusarten (das sog. hesperidium), deren Pericarp aus einer zähen festen Aussenschicht und einer markartigen Innenschicht besteht; aus der innersten Gewebeschicht der Wandung des mehrfächerigen Fruchtknotens entwickeln sich schon frühzeitig mehrzellige Protuberanzen, welche nach und nach als isolirte, aber dicht zusammengedrängte saftige Gewebelappen den Hohlraum der Fruchtfächer erfüllen und hier die Pulpa darstellen.

4) Saftige Springfrüchte: das zwar saftige aber nicht pulpöse Pericarp springt auf und entlässt die Samen, deren Schale meist kräftig ausgebildet ist.

Als saftige Capseln könnte man solche Früchte bezeichnen, deren saftiges Pericarp sich klappig öffnet und die Samen entlässt, wie bei Aesculus, Balsamina.

Der Steinfrucht entspricht dagegen die Frucht von Juglans, deren äussere saftige Schicht abspringt, während ein steinhartes Endocarp den dünnschaligen Samen umgiebt. Mehr einer Beere ähnlich ist die Frucht von Nuphar, sie unterscheidet sich aber durch das Aufspringen der äusseren derberen Schicht des Pericarps, wodurch bei Nuphar advena eine innere Auskleidung jedes Fruchtfaches frei wird, welche die Samen zunächst noch als ein auf dem Wasser heranschwimmender Sack enthält.

Die hier gegebene Aufzählung enthält übrigens nur die gewöhnlicheren Fruchtformen; viele andere passen nicht genau in eine der aufgestellten Kategorien und führen auch keine besonderen Namen.

6) Der reife Same hängt bezüglich seiner äusseren Beschaffenheit von der Ausbildung des Pericarps ab; die Samenschale wird im Allgemeinen um so dicker, härter und fester, je weicher die Fruchtwand ist, besonders aber dann, wenn diese aufspringt und die Samen ausgestreut werden; ist die Fruchtwand dagegen zähe, holzig, umschliesst sie den Samen bis zur Keimung (Caryopsen, Nüsse, Steinfrüchte, Mericarpien), so bleibt die Samenschale dünn und weich, ebenso wenn ein reichlich entwickeltes Endosperm sehr hart wird und den kleinen Embryo umschliesst (Dattel, Phytelephas u. a.). — Die Schale ausfallender Samen ist gewöhnlich mit einer deutlich differenzirten Epidermis bekleidet, von deren Configuration es abhängt, ob der Same glatt erscheint (Bohne, Erbse), oder verschiedene Sculpturen: Grübchen, Warzen, Leisten u. dgl. erkennen lässt (Datura, Hyoscyamus, Papaver, Nigella); nicht selten wachsen die Epidermiszellen zu Haaren aus, die Baumwolle besteht z. B. aus den langen Wollhaaren, welche die Samen von Gossypium bekleiden; in manchen Fällen entwickelt sich nur ein pinselförmiger Büschel langer Haare, wie bei Asclepias syriaca. Die Epidermiszellen mancher Samen (Plantago psyllium, arenaria, Cynops, Linum usitatissimum, Cydonia vulgaris) enthalten verschleimte Zellhautschichten, welche, mit Wasser stark aufquellend, heraustreten und den befruchteten Samen in eine Schleimschicht einhüllen. Pericarpien, die sich nicht öffnen und kleine Samen umschliessen, nehmen nicht selten die Beschaffenheit an, die sonst der Schale ausfallender Samen zukommt, es ist diess besonders bei Achaenen und Caryopsen der Fall, die daher vom populären Sprachgebrauch auch als Samen bezeichnet werden: die Haarkronen, welche bei manchen ausfallenden Samen als Flugapparate für die Aussaat dienen, entwickeln sich bei manchen Caryopsen als Anhängsel des Pericarps (Pappus der Compositen, der eigentlich den oberständigen Kelch vertritt); die demselben Zweck entsprechenden Flügel, in welche die Schale mancher ausfallender Samen auswächst (sehr schön z. B. bei den Bignonien), kehren bei nicht ausfallenden am Pericarp wieder, wie bei Acer; die schleimbildende Epidermis der oben genannten auffallenden Samen kehrt an der Epidermis der Mericarpien von Salvia und anderen Labiaten wieder u. s. w. Diese und zahlreiche andere Verhältnisse beweisen, dass es bei der Ausbildung der Pericarpien sowohl wie der Samenschalen wesentlich nur darauf

ankommt, Mittel zu schaffen, durch welche die Aussaat der Samen in mannigfaltigster Weise bewerkstelligt werden kann, wobei morphologisch ganz verschiedene Gebilde die gleiche, morphologisch gleichartige die verschiedenste physiologische Ausbildung gewinnen. Eine ausführlichere Aufzählung ist daher auch mehr Gegenstand der Physiologie und Biologie, als der Morphologie und Systematik.

Zur Ergänzung der Nomenclatur ist schliesslich noch zu bemerken, dass man die am ausgefallenen Samen meist leicht kenntliche Stelle, wo er sich vom Funiculus abgelöst hat, als Nabel (hilus, umbilicus) bezeichnet. Häufig ist auch die Micropyle noch kenntlich, sie liegt bei anatropen und campylotropen Samen dicht neben dem Hilus (Corydalis, Faba, Phaseolus), gewöhnlich als eine in der Mitte vertiefte Warze. Finden sich am Samen Auswüchse, wie bei Chelidonium majus, Asarum, Viola u. a. längs der Raphe, oder als Wulst die Micropyle bedeckend, wie bei den Euphorbien, so werden diese crista, strophiola, caruncula genannt. Der Arillus, der als fleischiger saftiger Mantel die Basis des reifen Samens oder diesen ganz umhüllt, und von der festen eigentlichen Samenschale sich leicht abhebt, wurde schon oben mehrfach erwähnt.

Classe 12.

Die Monocotyledonen.

1) Der Same enthält gewöhnlich ein stark entwickeltes Endosperm und einen verhältnissmässig kleinen Embryo, was besonders bei den grossen Samen (Cocos, Phoenix, Phytelephas, Crinum u. a.) auffallend hervortritt; bei den Najadeen, Juncagineen, Alismaceen, Orchideen fehlt das Endosperm schon der Anlage nach, und bei den Scitamineen, wo es ebenfalls fehlt, ist es durch reichliches Perisperm ersetzt.

2) Der Embryo ist meist grade cylindrisch, zapfenförmig, zuweilen beträchtlich verlängert und dann auch spiralig gekrümmt (Potamogeton, Zanichellia); nicht selten ist er conisch oder umgekehrt conisch, durch beträchtliche Verdickung des Cotyledons am oberen Ende. Die Axe des Embryos ist gewöhnlich sehr kurz und im Verhältniss zum Cotyledonarblatt klein, bei den

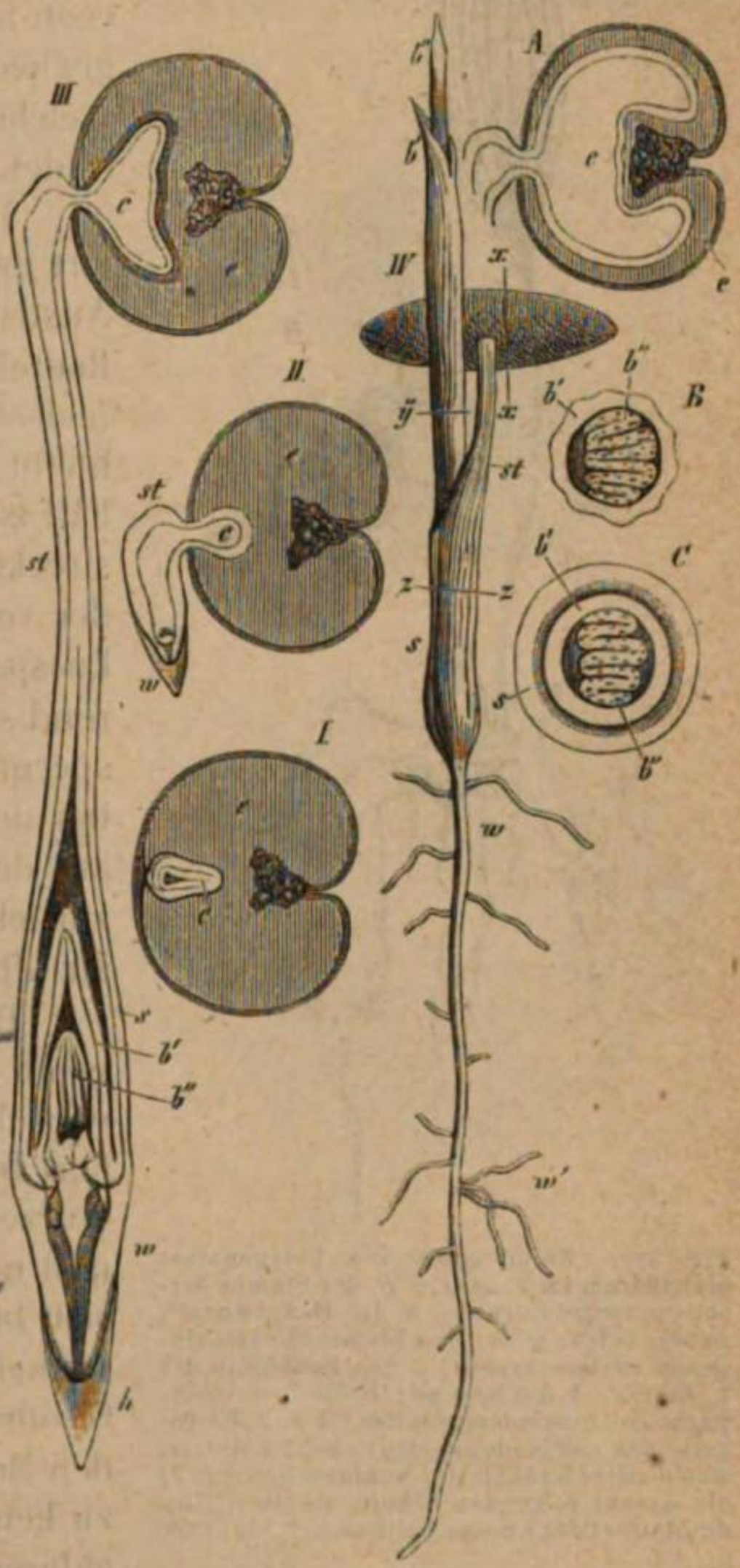


Fig. 388. Keimung von Phoenix dactylifera: *I* Querschnitt des ruhenden Samens; *II*, *III*, *IV* Keimungszustände, *IV* in natürlicher Grösse, *A* Querschnitt des Samens von *IV* bei *xx*, *B* Querschnitt von *IV* bei *xy*, *C* ebenso bei *zz*. *e* das hornige Endosperm; *s* Scheide des Cotyledonarblattes, *st* dessen Stiel, *c* Gipfeltheil desselben als Saugorgan entwickelt, welches nach und nach das Endosperm aufsaugt und dessen Raum endlich einnimmt; *w* die Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *b'*, *b''* die auf das Cotyledonarblatt folgenden Blätter, *b''* wird erstes Laubblatt, bei *B* und *C* dessen gefaltete Lamina im Querschnitt.

Helobien bildet dagegen der Axenkörper die Hauptmasse (embryo macropus). Am Hinterende der Axe sitzt die Anlage der Hauptwurzel, neben welcher bei den Gräsern noch zwei oder mehr seitliche Wurzeln angelegt sind, welche gleich der mittleren von einem Beutel umschlossen werden (Fig. 114); der Embryo der Gräser ist ausserdem durch das Scutellum ausgezeichnet, einen Auswuchs der Axe unterhalb des Cotyledonarblatts, welcher den ganzen Keim mantelartig umhüllt und auf der Rückseite, wo es dem Endosperm anliegt, eine schildförmige dicke Platte bildet. Bei den Orchideen, Apostasieen und Burmanniaceen ist der Embryo im reifen Samen noch ungegliedert, ein rundlicher Gewebekörper, an welchem erst bei der Keimung die Knospe sich bildet.

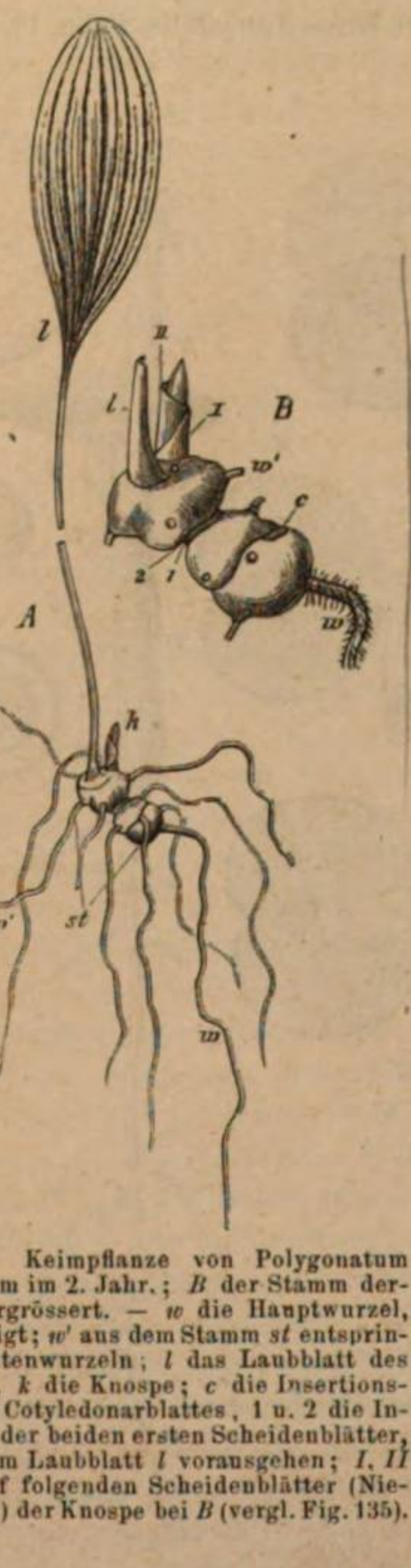


Fig 389. Keimpflanze von Polygonatum multiflorum im 2. Jahr.; *B* der Stamm derselben vergrössert. — *w* die Hauptwurzel, unverzweigt; *w'* aus dem Stamm *st* entspringende Seitenwurzeln; *l* das Laubblatt des 2. Jahres, *k* die Knospe; *c* die Insertionsnarbe des Cotyledonarblattes, 1 u. 2 die Insertionen der beiden ersten Scheidenblätter, welche dem Laubblatt *l* vorausgehen; *I*, *II* die darauf folgenden Scheidenblätter (Niederblätter) der Knospe bei *B* (vergl. Fig. 135).

3) Die Keimung[1]) beginnt entweder sofort mit Verlängerung der Wurzeln, durch deren Austritt bei den Gräsern der sie umschliessende Beutel zerrissen wird und als Wurzelscheide (coleorrhiza) mit der Keimaxe in Verbindung bleibt (Fig. 113) oder, was der gewöhnlichere Fall ist, die untere Partie des Cotyledonarblattes streckt sich und schiebt das Wurzelende sammt der von der Cotyledonarscheide umhüllten Keimknospe aus dem Samen hinaus (Fig. 388), während seine obere Partie als Saugorgan im Endosperm stecken bleibt, bis dieses aufgesogen ist; bei den Gräsern tritt jedoch die ganze Knospe aus dem Samen, in welchem nur das Scutellum zurückbleibt, um die Endospermstoffe dem Keim zuzuführen.

Die Hauptwurzel der Monocotylen, auch wenn sie sich während der Keimung kräftig entwickelt, wie bei den Palmen, Liliaceen, Zea u. a. hört bald zu wachsen auf; dafür treten Seitenwurzeln auf, welche aus der Axe entspringen und um so stärker sind, je höher sie in dieser sich bilden. Ein aus der Hauptwurzel sich entwickelndes dauerndes Wurzelsystem, wie es die Gymnospermen und viele Dicotylen haben, fehlt den Monocotylen; zuweilen kommt es überhaupt zu keiner Wurzelbildung, so z. B. bei manchen chlorophyllfreien Humusbewohnern unter den Orchideen (Epipogum, Corallorrhiza), die beständig wurzellos bleiben.

Die Knospe des Embryos wird von einem einzigen, ersten, scheidenförmigen Blattgebilde, dem Cotyledon, meist vollständig umschlossen, welches sich entweder zu einem scheidenförmigen Niederblatt oder sofort zum ersten grünen

1) Vergl.: Sachs, Bot. Zeitung 1862 u. 1863.

Laubblatt der jungen Pflanze (Allium) entwickelt. Gewöhnlich ist innerhalb des Cotyledons noch ein zweites, zuweilen (Gräser) noch ein drittes und viertes Blatt vorhanden, die bei der Keimung aus der Cotyledonarscheide sich hervorschieben, indem sie an ihrer Basis intercalar fortwachsen; diese und die neu hinzu kommenden Blätter werden um so grösser, je später sie an der erstarkenden Axe auftreten. Diese bleibt während der Keimung meist sehr kurz, ohne deutlich erkennbare Internodien zu bilden (Allium, Palmen u. a.), oder sie streckt sich stärker und gliedert sich in deutliche Internodien (Zea und andere Gräser).

4) Die Erstarkung der Pflanze kann unter kräftigem Wachsthum der Keimaxe selbst fortschreiten, so dass diese schliesslich den Hauptstamm der erwachsenen und geschlechtfreien Pflanze darstellt; so z. B. bei den meisten Palmen, Aloën, Zea u. s. w.; bleibt diese erstarkende Keimaxe sehr kurz, so kann sie beträchtlich in die Dicke wachsen und einen Knollen (Fig. 389), oder wenn die Blattbasen sich verdicken (Allium Cepa) einen Zwiebelkuchen bilden. Wenn die Keimaxe selbst zum Hauptstamm erstarkt, mag sie aufrecht oder als Rhizom kriechend sich ausbilden, so nimmt sie zunächst die Form eines umgekehrten Kegels an, der je nach der Länge der Internodien gestreckt oder niedrig ist; es beruht diese Eigenschaft, welche die Monocotylen mit den Farnen gemein haben, auf dem Mangel des nachträglichen Dickenwachsthums; die zuerst gebildeten Stammglieder behalten ihren Umfang, während jeder folgende umfangreicher wird; die Stammquerschnitte sind also um so dicker, je näher sie dem Scheitel liegen; so lange diess fortgeht, ist der Stamm in der Erstarkung begriffen; eher oder später kommt aber eine Zeit, wo jedes folgende Stammglied dieselbe Dicke annimmt wie die vorigen, dann wächst der Stamm cylindrisch, oder wenn er breit gedrückt ist (wie manche Rhizome), doch in gleichmässiger Stärke fort; ähnlich verhalten sich auch die Seitensprosse, wenn sie tief unten am Hauptstamm entspringen (Aloë u. a.). — Nicht selten aber geht der aus dem Keim entstandene primäre Spross bald zu Grunde, nachdem er Seitensprosse erzeugt hat, die sich kräftiger als er entwickeln, um dann auch ihrerseits die weitere Fortbildung auf neue Sprosse zu übertragen, die nun von Generation zu Generation immer dickere Axen, grössere Blätter, stärkere Wurzeln erzeugen, bis endlich auch hier ein statischer Zustand eintritt, wo jede folgende Sprossgeneration gleich kräftige

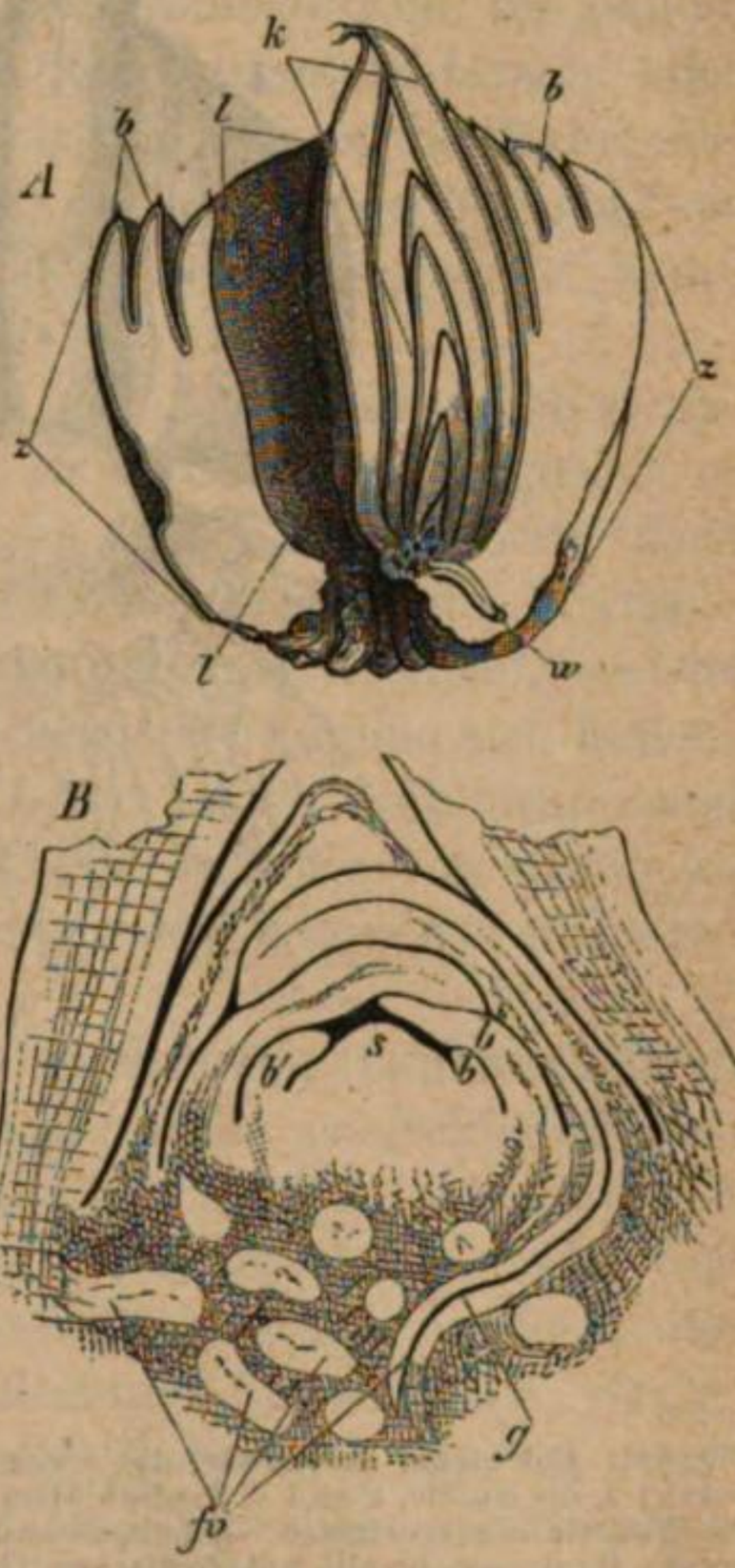


Fig. 390. Zwiebel von Fritillaria imperialis im November; *A* Längsschnitt der ganzen Zwiebel verkleinert; *zz* die verwachsenen unteren Partieen der Zwiebelschalen, *b b* deren freie obere Theile, dieselben umschliessen einen Hohlraum *l*, der den abgefaulten Blüthenstengel enthielt; in der Axel des innersten Zwiebelblattes ist die Ersatzknospe *k* für's nächste Jahr entstanden; ihre ersten Blätter werden die neue Zwiebel bilden, während sich ihr Stamm als Blüthenstengel entwickelt; aus der Axe dieser Knospe entspringt die Wurzel *w*. — *B* Längsschnitt der Scheitelregion der Ersatzknospe, *s* Stammscheitel, *b b' b''* jüngste Blätter.

Sprosse erzeugt. Bleiben dabei die Axenstücke der Sprosse unterhalb der Ursprungsstellen ihrer Tochtersprosse erhalten, so entstehen Sympodien, wie Fig. 135; oft geht dagegen jeder Spross, nachdem er einen Ersatzspross erzeugt hat, vollständig zu Grunde, so z. B. bei unseren einheimischen knollenbildenden Orchideen (Fig. 150), bei der Kaiserkrone (Fig. 390) und der Herbstzeitlose (Fig. 391) [1].

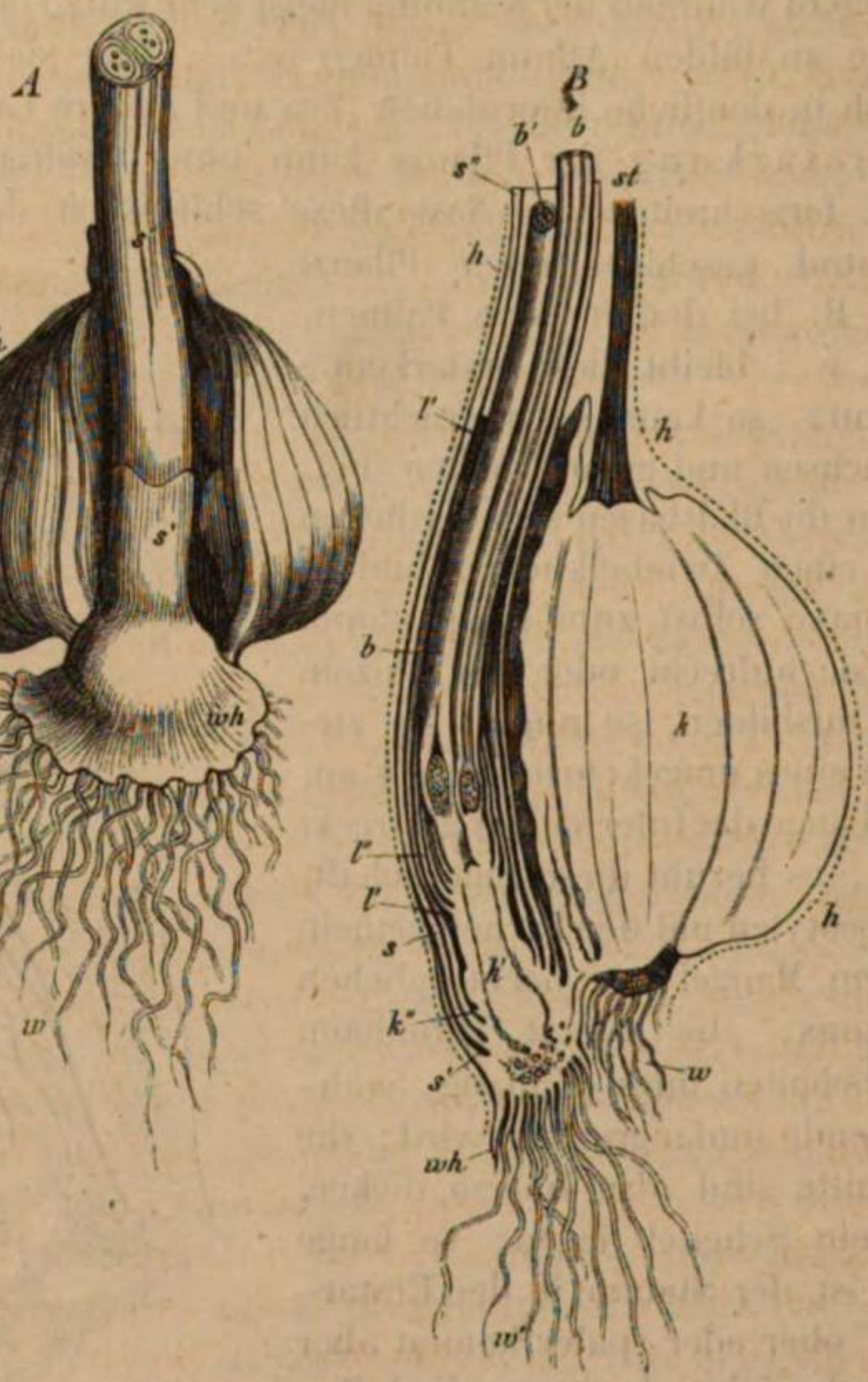


Fig. 391. Colchicum autumnale, die unterirdischen Theile einer blühenden Pflanze: *A* von vorn und aussen gesehen; *k* die Knolle, *s'* und *s''* Niederblätter, welche den Blüthenstengel umhüllen, *wh* dessen Basis, aus welcher die Wurzeln *w* hervortreten. *B* Längsschnitt des vorigen (Ebene des Schnitts senkrecht auf dem Papier); *h h* eine braune Haut, welche alle unterirdischen Theile der Pflanze umhüllt; *st* der vorjährige Blüthen- und Laubstengel er ist abgestorben und nur seine zur Knolle *k* angeschwollene Basalportion noch als Reservestoffbehälter für die neue, jetzt eben blühende Pflanze vorhanden; die letztere ist ein Seitenspross aus der Basis der Knolle *k*, sie besteht aus der Axe, aus deren Basis die Wurzeln *w'* kommen und deren mittleres Stück *k'* im nächsten Jahr zur Knolle anschwillt, während die alte Knolle *k* schwindet; die Axe trägt die Scheidenblätter *s*, *s'*, *s''*, die Laubblätter *l'*, *l''*; in den Axeln der obersten Laubblätter stehen die Blüthen *b*, *b'*, zwischen denen die Axe selbst frei endigt. Die Laubblätter sind zur Blüthezeit noch klein, sie treten im nächsten Frühjahr sammt den Früchten über die Erde hervor, das Axenstück *k'* schwillt alsdann zur neuen Knolle auf, an welcher sich die Axelknospe *k''* zur neuen blühbaren Pflanze entwickelt, während die Scheide des untersten Laubblattes zu der umhüllenden braunen Haut sich umbildet.

5) Die normale Verzweigung der Monocotylen ist immer monopodial und meist axillär [2]; gewöhnlich entsteht in jeder Blattaxel eine Zweigknospe, die

1) Ausführliche Darstellungen dieser sehr mannigfaltig modificirten Wachsthumsverhältnisse findet man bei Irmisch: Knollen und Zwiebelgewächse (Berlin 1850) und: Biologie und Morphol. der Orchideen (Leipzig 1853).

2) Nach Magnus (Bot. Zeitg. 1869, p. 770) steht die Blüthe von Najas genau an Stelle des ersten Blattes am Zweig; nach p. 771 scheint es aber, als ob sie und der sie tragende Spross die Gabeln einer Dichotomie wären.

aber oft nicht zur Entfaltung gelangt, so dass die Zahl der sichtbaren Zweige oft viel kleiner ist als die der Blätter (Agaven, Aloë, Dracaenen, Palmen, viele Gräser u. a.). Zuweilen entstehen aber in einer Blattaxel mehrere Knospen und zwar, entsprechend der breiten Blattinsertion, neben einander, wie bei vielen Zwiebeln (Fig. 122); bei Musa stehen sogar zahlreiche Blüthen neben einander in der Axel einer Bractee und bei Musa ensete sogar zwei Reihen über einander. Bei den Spadicifloren fehlen die Bracteen häufig genug [1]); die Blüthen stehen ohne Deckblatt an der Spindel der Inflorescenz, sie sind aber entschieden seitlichen Ursprungs; das Letztere gilt auch von der Verzweigung der Lemna, die überhaupt keine vegetativen Blätter bildet; der Vegetationskörper besteht hier aus chlorophyllreichen scheibenförmigen oder dick anschwellenden Axenstücken, die seitlich aus einander hervorsprossen und nur durch zarte Stiele zusammenhängen oder sich bald trennen; die Verzweigungsebene fällt mit der Wasseroberfläche, auf der sie schwimmen, zusammen; jeder Spross erzeugt nur einen oder nur ein Paar gegenständiger Seitensprosse, die Verzweigung ist daher entschieden cymös, sympodial oder wie bei Lemna trisulca dichasial.

Ausser der Sprossbildung durch Verzweigung der Axe kommen aber zuweilen auch Adventivsprosse auf Blättern vor, die als Brutknospen fungiren; so z. B. bei Hyacinthus Pouzolsii und manchen Orchideen an den Blatträndern (nach Döll: Flora p. 348); besondere Erwähnung verdienen die grossen und sehr regelmässig auftretenden Brutknospen von Atherurus ternatus (einer Aroidee), welche an der Grenze von Blattscheide und Stiel und an der Basis der Lamina sich finden. Die kleinen Brutzwiebeln am oberirdischen Stengel von Lilium bulbiferum sind dagegen normale Axelsprosse, und wahrscheinlich gilt dasselbe von denen im Blüthenstand mancher Alliumarten. — Adventivknospen aus Wurzeln werden bei Epipactis microphylla von Hofmeister angegeben.

6) Die Blätter der Monocotylen sind selten quirlständig (Laubblätter von Elodea, Hochblätter von Alisma); sehr häufig ist dagegen die zweireihig alternirende Anordnung (Gramineen, Irideen, Phormium, Clivia, Typha u. v. a.), die entweder den ganzen Spross sammt seinen Nebensprossen beherrscht, oder nur anfangs auftritt, um später in spiralige Stellungsverhältnisse überzugehen, die sehr häufig zur Bildung allseitig ausstrahlender Rosetten führen (Aloë, vergl. p. 170, Palmen, Agaven u. s. w.); viel seltener ist die $^1/_3$-Stellung, die bei manchen Aloëarten, Carex, Pandanus u. a. vorkommt; auch spiralige Anordnungen mit Divergenzen kleiner als $^1/_3$ finden sich zuweilen, so z. B. bei Musa (Musa rubra mit Laubblättern nach $^3/_7$, Bracteen nach $^4/_{11}$: Braun) und Costus (Laubblätter nach $^1/_4$—$^1/_5$) u. a. — Die Axelsprosse der Monocotylen beginnen gewöhnlich mit einem der Mutteraxe anliegenden, ihr den Rücken zukehrenden, meist zweikieligen Vorblatt; als ein solches ist z. B. auch die obere Spelze der Grasblüthe zu betrachten, die selbst ein Axelspross der unteren Spelze ist; bei zweizeilig alternirender Blattstellung der successiven Sprossgenerationen hat dieses Verhältniss zur Folge, dass ein ganzes Sprosssystem bilateral, durch eine die Blätter halbirende Ebene theilbar wird (Potamogeton, Typha u. a.).

Die Insertion der Nieder- und Laubblätter, häufig auch der Hochblätter (z. B. der so häufig vorkommenden Spatha) ist gewöhnlich ganz oder zum grossen

1) Vergl. das bei den Dicotylen unter 5) Gesagte.

Theil stengelumfassend, der untere Theil des Blattes dem entsprechend scheidig, womit offenbar der Mangel der Stipulae, die bei den Dicotylen so häufig sind, zusammenhängt. Die Niederblätter und viele Hochblätter sind meist auf diesen Scheidentheil reducirt, der bei den Laubblättern meist unmittelbar in die grüne Lamina übergeht; bei den Scitamineen, Palmen, Aroideen u. a. entwickelt sich jedoch zwischen Lamina und Scheide ein verhältnissmässig dünner, langer Stiel. Wenn der Blattstiel fehlt und die Lamina von der Scheide scharf absetzt, so ist nicht selten an der Grenze beider eine Ligula vorhanden, wie bei den Gramineen und Allium Fig. 394.

Die Lamina ist gewöhnlich ganzrandig und von sehr einfachem Umriss, häufig lang und schmal, bandförmig, selten rundlich scheibenförmig (Hydrocharis) oder herz- oder pfeilförmig (Sagittaria, manche Aroideen); Verzweigung der Lamina ist bei den Monocotylen eine ziemlich seltene Ausnahme, sie ist dann entweder durch breit verbundene Lappen angedeutet, oder seltener durch tiefe Theilung, wie bei manchen Aroideen (Amorphophallus Fig. 160, Atherurus, Sauromatum);

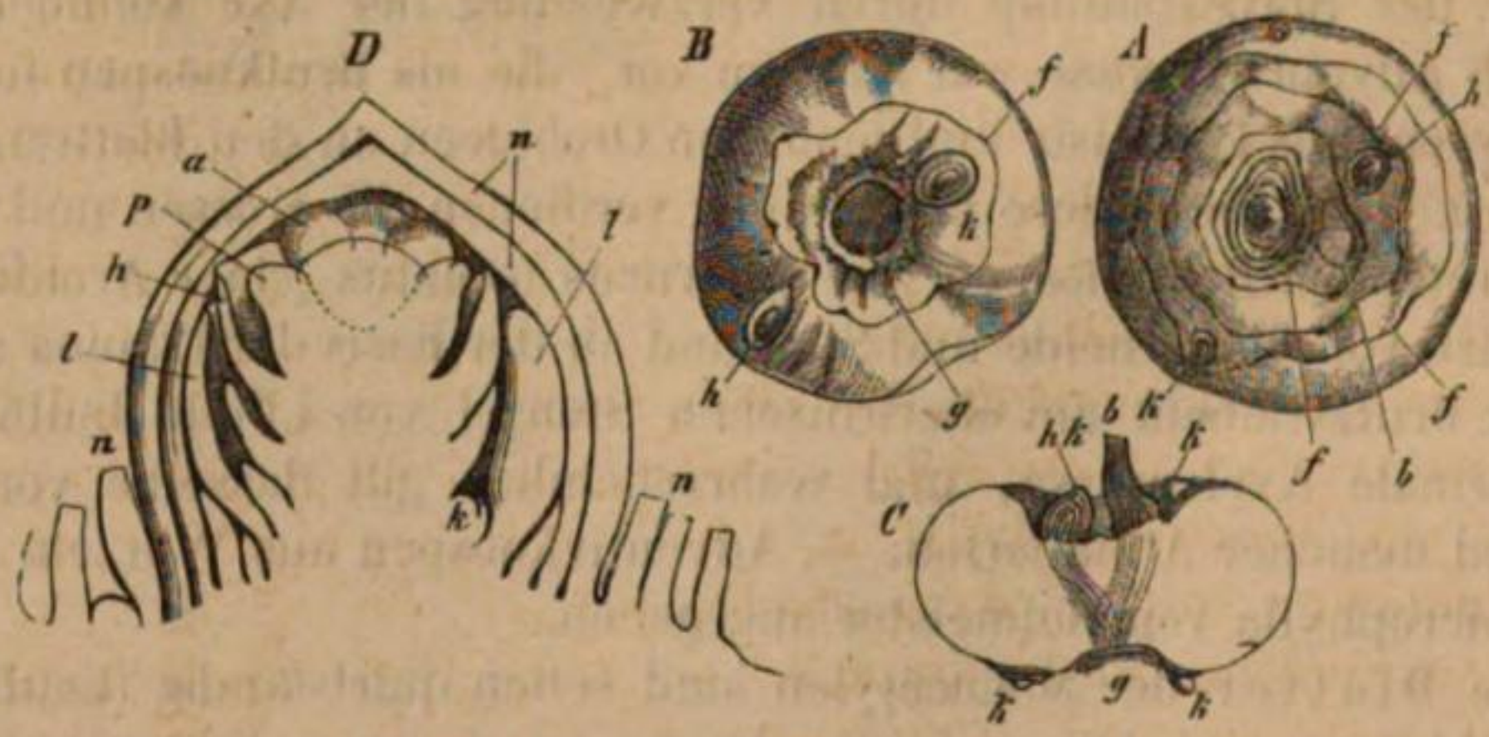


Fig. 392. Crocus vernus: *A* der knollenförmige Stamm von oben gesehen, *B* von unten, *C* von der Seite im Längsschnitt; man sieht die kreisförmig geschlossenen Insertionslinien der Niederblätter *f f f*, und die zu diesen Blättern gehörigen Axillarknospen *k k*; *b* die Basis des abgestorbenen Laub- und Blüthenstengels, neben ihm *hk* (in *C*) die Ersatzknospe, aus der eine neue Knolle und ein neuer Blüthenstengel entsteht. — Längsschnitt durch diese Ersatzknospe; *n n* deren Niederblätter, *l* Laubblätter, *h* Hochblatt, *p* Perigon, *a* die Antheren der Blüthe; *k* eine Knospe in der Axel eines Laubblattes.

die gefächerten und gefiederten Blätter der Palmen verdanken ihre Zertheilung nicht einer in früher Jugend statthabenden Auszweigung, sondern einer bei der Entfaltung eintretenden Zerreissung, welche durch Vertrocknung bestimmter Gewebestreifen innerhalb der ganzen, anfangs scharf gefalteten Lamina eingeleitet wird; auf wirklicher Verzweigung des Blattstiels scheint dagegen die Bildung der Ranken von Smilax zu beruhen.

Die Nervatur der Laubblätter weicht von der der meisten Dicotylen darin ab, dass die schwächeren Nerven auf der Unterseite des Blattes gewöhnlich nicht vortreten, sondern im Mesophyll verlaufen; kleineren Laubblättern fehlt auch ein vorspringender Mittelnerv, der aber bei den grossen gestielten der Spadicifloren und Scitamineen kräftig entwickelt und von zahlreichen Fibrovasalsträngen durchzogen ist. Ist das Blatt bandförmig und breit inserirt, so laufen die Fibrovasalstränge fast parallel neben einander hin, bei breiteren Blättern ohne deutlichen Mittelnerven beschreiben sie von der Mittellinie zu den Rändern hin Bögen (Convallaria); ist aber ein starker Mittelnerv in breiter Lamina vorhanden, wie bei

Musa u. a., so geben die in ihm verlaufenden Stränge dünne Bündel seitlich ab, die in grosser Zahl parallel zum Blattrand hin überlaufen; solche parallele querlaufende Nerven sind zuweilen durch grade kurze Anastomosen zu einem gitterartigen Netz verbunden (Alisma, Costus, Ouvirandra, bei welcher letzteren das Mesophyll in den Maschen fehlt); nur selten gehen von dem Mittelnerven vorspringende Seitennerven ab, von welchen eine feinere netzartige Nervatur entspringt (manche Aroideen).

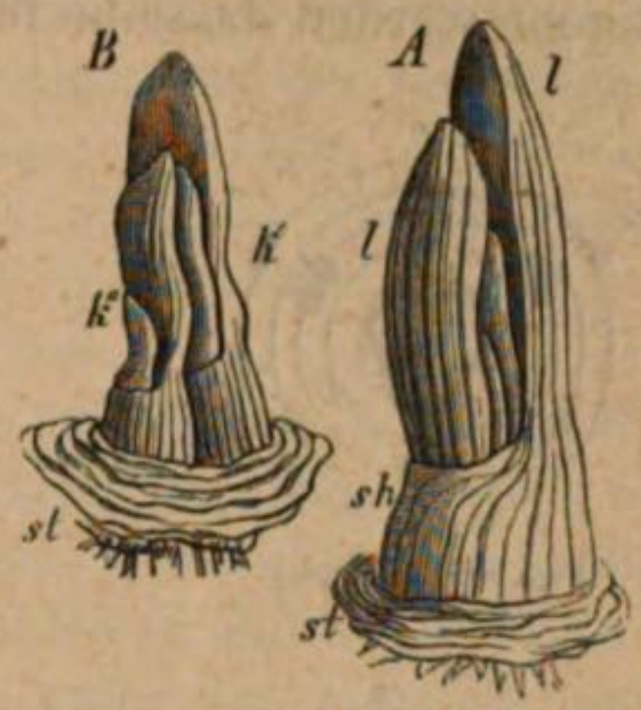


Fig. 393. Allium Cepa: Knospe im Inneren der Zwiebel, nach Wegnahme der Zwiebelschalen; *st* der breite kurze Stammtheil (Zwiebelkuchen), an dem die Zwiebelschalen inserirt sind; *A* zeigt bei *l* die Lamina, bei *sh* die noch kurze Scheide der Laubblätter; bei *B* sind die äusseren Blätter von *A* weggenommen, es kommt neben der Endknospe *k'* noch eine Axillarknospe *k''* zum Vorschein.

7) Die Blüthe der Monocotylen besteht gewöhnlich aus fünf alternirenden, gleichgliedrigen Blattquirlen, nämlich einem äusseren und einem inneren Perigon, einem äusseren und einem inneren Staubblattwirtel, und einem Carpellkreis, auf den nur in den polycarpischen Blüthen der Alismaceen und Juncagineen noch ein zweiter folgt. Die typische allgemeinste Blüthenformel ist daher $KnCnAn+nGn(+n)$. Nur bei den Hydrocharideen und einigen vereinzelten anderen Fällen wird die Zahl der Staubblattkreise vermehrt; wo sonst, wie bei Butomus, eine Steigerung der typischen Zahl der Staubblätter auftritt, da geschieht es ohne Vermehrung der Quirle, durch Verdoppelung (Dedoublement Fig. 400 *A*).

Nur in vereinzelten Fällen, die sich in den verschiedensten Familien zerstreut finden, ist die Gliederzahl der Kreise: 2 ($K2C2A2+2G2$ z. B. Majanthemum, manche Enantioblasten) oder: 4, selbst 5 (Paris quadrifolius, manche Orontiaceen). Die gewöhnliche Gliederzahl der Kreise ist aber 3 und dem entsprechend die typische Formel $K3C3A3+3G3(+3)$.

In der grossen Abtheilung der Liliifloren, bei manchen Spadicifloren, vielen Enantioblasten, Juncagineen und Alismaceen ist diese Blüthenformel unmittelbar empirisch gegeben; bei den meisten anderen fehlen einzelne Glieder oder Kreise, deren Abortus aber aus der Stellung der vorhandenen meist leicht zu erkennen ist.

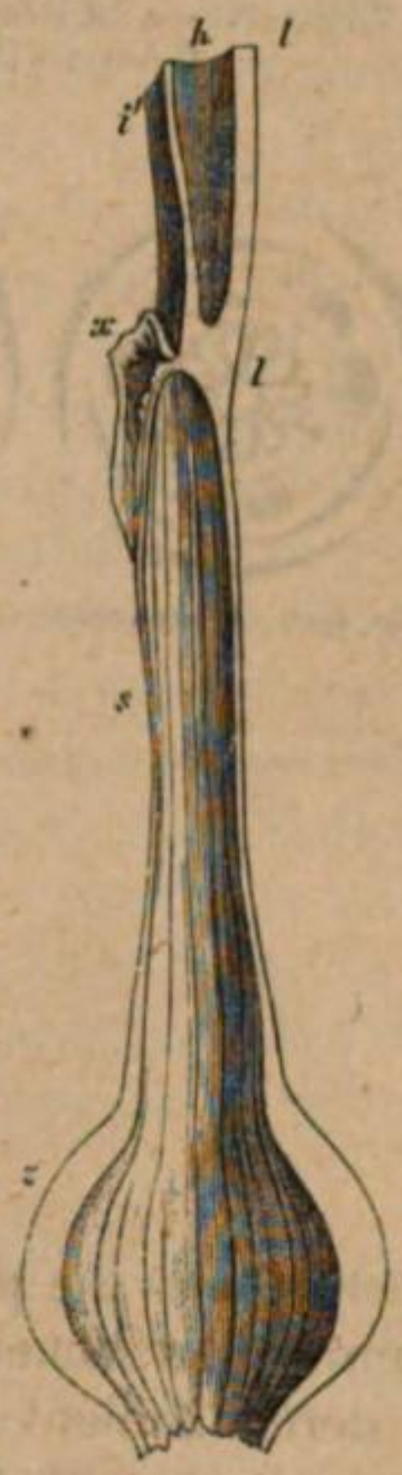


Fig. 394. Ein Blatt von Allium Cepa, der Länge nach halbirt; *z* die verdickte Basis der Scheide, die später nach dem Absterben der oberen Blatttheile als Zwiebelschale zurückbleibt; *s* der häutige Theil der Scheide, *l* die hohle Lamina; *h* Höhlung, *i'* Innenseite der Lamina; *x* die Ligula.

Bei den Scitamineen mit nur einer oder selbst nur einer halben Anthere (Fig. 398, 399) fehlen die übrigen Glieder des Androeceums nicht oder nur zum Theil,

die vorhandenen sind in corollinische Staminodien umgewandelt. — Wie sich die Blüthe der Gramineen und Orchideen auf den pentacyclisch trimeren Typus zurückführen lässt, wurde schon oben angedeutet, die hier folgenden theoretischen Diagramme werden dasselbe für einige der wichtigeren anderen Familien darthun.

Fig. 395. Scirpus.

Fig. 396. Irideen.

Fig. 397. Musaceen.

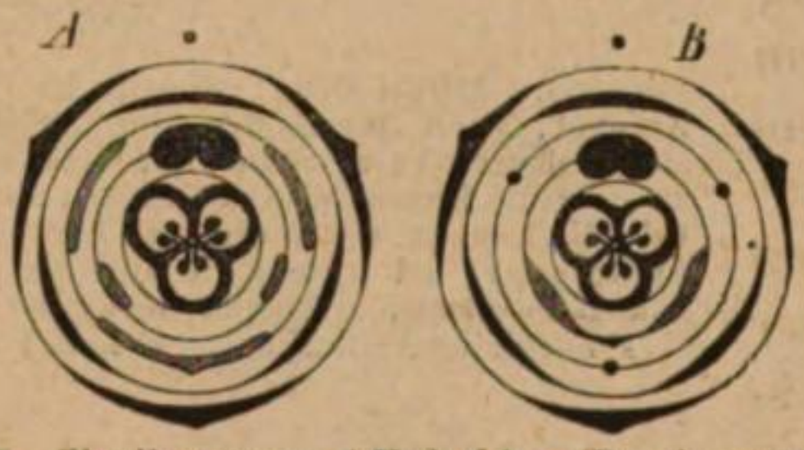


Fig. 398. Zingiberaceen: *A* Hedychium (Decaisne und Maout), *B* Alpinia (Payer).

Fig. 399. Cannaceen (nach Payer).

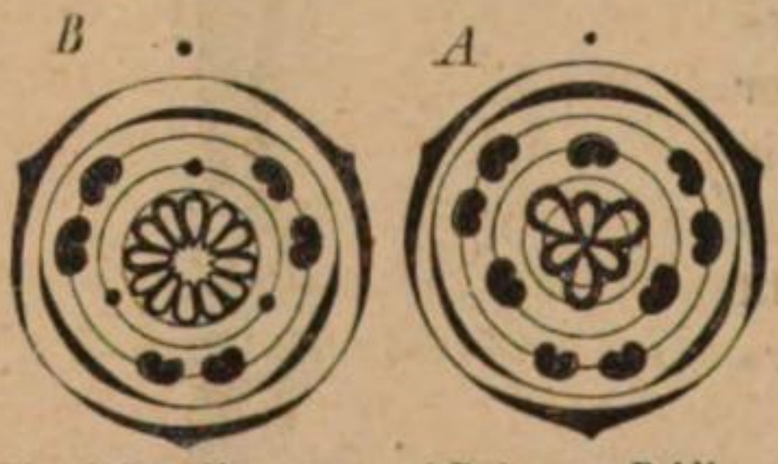


Fig. 400. Alismaceen: *A* Butomus, *B* Alisma.

Fig. 401. Juncagineen (Triglochin).

Fig. 402. Gymnostaechys (nach Payer).

Betrachtet man die pentacyclische Blüthe von der Formel $KnCnAn+nGn(+n)$ als die typische der Monocotyledonen, so zeigt sich, dass die grosse Mehrzahl der Familien, deren Zahlenverhältnisse von diesem Typus abweichen, diess nur in sofern thun, als einzelne Glieder oder ganze Kreise fehlen, ohne dass dadurch die typischen Stellungsverhältnisse der vorhandenen gestört sind; der Abortus [1]) ist es daher in dieser Klasse ganz vorwiegend, durch dessen Wirkung die Mannigfaltigkeit der Blüthenformen mit bestimmt wird; dem entsprechend sind unter

1) Vergl. das p. 200 und in der Einleitung zu den Angiospermen über den Abortus Gesagte.

den Monocotylen auch die Fälle nicht selten, wo der Abortus in dem Grade um sich greift, dass schliesslich von der ganzen Blüthe Nichts übrig bleibt als ein einzelner, nackter Fruchtknoten oder ein einzelnes Staubgefäss, wie es bei den Aroideen vielfach vorkommt, bei denen eine derartige Deutung der Blüthenverhältnisse durch das Vorkommen wirklich typisch gebauter Blüthen und der verschiedensten Uebergänge (durch nur partiellen Abortus veranlasst) erleichtert und nahe gelegt wird; vorwiegend sind es die kleinen, dicht gedrängt stehenden Blüthen, bei denen eine weitgehende Reduction der typischen Gliederzahl beobachtet wird (Spadicifloren, Glumifloren u. a.), während bei den grossen, mehr vereinzelt stehenden Blüthen die Kreise meist vollzählig, selbst überzählig (Butomus, Hydrocharis) sind und Abweichungen vorwiegend darauf beruhen, dass an Stelle fertiler Staubblätter Blumenblätter (corollinische Staminodien) sich bilden (Scitamineen). Mit Rücksicht auf den so weit gehenden Abortus in kleinen Blüthen kann es unter Umständen selbst zweifelhaft werden, ob man in einer Zusammenstellung von Staubfäden und Carpellen eine einzelne Blüthe oder eine mehrblüthige durch Abortus vereinfachte Inflorescenz vor sich habe, wie z. B. bei Lemna.

Wenn die beiden Perigonkreise überhaupt entwickelt sind, so haben sie gewöhnlich gleichartige Structur; diese ist bei grossen Blüthen meist zart, corollinisch, mit mangelnder oder bunter Färbung (Liliaceen, Orchideen u. a.), bei kleinen Blüthen dagegen derb, trocken, häutig (»spelzenartig«) wie bei den Juncaceen, Eriocauloneen u. a. Zuweilen ist indessen der äussere Perigonkreis grün, kelchartig, der innere grössere zart, corollinisch (Canna, Alisma, Tradescantia); bei den sehr kleinen und dichtgedrängten Blüthen der Glumaceen nehmen die Perigonblätter, soweit sie überhaupt vorhanden sind, die Form von Haaren (Fig. 395) oder kleiner häutiger Schüppchen an (Gräser).

Die Staubgefässe bestehen gewöhnlich aus einem fadenförmigen Filament und einer vierfächerigen Anthere; doch kommen vielfache Abänderungen zumal in der Form des Filaments und Connectivs vor. Zu den auffallendsten gehören die corollinischen Staminodien der Cannaceen und Zingiberaceen. Dass die Blattnatur der Staubgefässe bei den Najadeen (zunächst Najas) nach den Angaben von Magnus und bei Typha nach Rohrbach wahrscheinlich eine Ausnahme erleidet, wurde schon früher angedeutet. — Verzweigung der Staubblätter, die bei den Dicotylen so oft vorkommt, fehlt bei den Monocotylen fast immer, was dem gewöhnlichen Mangel der Verzweigung auch der übrigen Blattformationen entspricht; wenn das nach Payer's Angaben entworfene Diagramm der Cannablüthe (Fig. 399) richtig ist, so sind die corollinischen Staminodien verzweigt, bei Typha ist nach Rohrbach auch der (axile) Staubfaden verzweigt.

Das Gynaeceum besteht gewöhnlich aus einem dreifächerigen Fruchtknoten; seltener ist er einfächerig trimer; in beiden Fällen kann er oberständig oder unterständig sein; Letzteres nur bei grossblüthigen Pflanzen (Hydrocharis, Irideen, Amaryllideen, Scitamineen, Gynandrae). Die Bildung dreier oder mehrer monomerer Fruchtknoten, also polycarpischer Blüthen, ist auf den Formenkreis der Juncagineen und Alismaceen beschränkt, bei denen zugleich die gewöhnliche Zahl der Glieder und Kreise des Gynaeceums überschritten wird (was an die Polycarpicae unter den Dicotylen erinnert).

Verwachsungen und Verschiebungen sind in der Blüthe der Monocotylen nicht so häufig und meist nicht so verwickelt wie bei den Dicotylen; zu den auf-

fallendsten Erscheinungen dieser Art gehört die Bildung des Gynostemiums der Orchideen, die Verwachsung der sechs gleichartigen Perigonblätter in eine Röhre bei Hyacinthus, Convallaria, Colchicum u. a., die epipetale und episepale Stellung der Stamina bei denselben Pflanzen und manchen anderen; die letztgenannten Verhältnisse treten hier auch weit weniger constant in bestimmten Familien auf als bei den Dicotylen.

Am belaubten Hauptspross sind terminale Blüthen bei den Monocotylen sehr selten (Tulipa), dagegen sind terminale Blüthenstände häufiger.

Die Gesammtform der Blüthe gewinnt besonders mit zunehmender Grösse derselben die Neigung zum Zygomorphismus, der oft nur schwach angedeutet ist, bei den Scitamineen und Orchideen aber in höchster Ausbildung auftritt.

8) Die Samenknoepen der Monocotylen entspringen gewöhnlich aus den Carpellrändern, selten auf der Innenfläche der Carpelle (Butomus); durch Umwandlung des Endes der Blüthenaxe selbst entsteht die einzige gerade Samenknospe bei Najas (nach Magnus) und Typha (nach Rohrbach); auf dem Boden der einfächerigen Fruchtknotenhöhle stehen eine oder mehrere Samenknospen bei manchen Aroideen und bei Lemna. — Die vorherrschende Form ist die anatrope; bei den Scitamineen, Gräsern und sonst kommen auch campylotrope Samenknospen vor; atrop (aufrecht oder hängend) sind sie bei den Enantioblasten und einzelnen Aroideen. — Fast ausnahmslos ist der Knospenkern mit zwei Hüllen umgeben (nicht bei Crinum).

9) Der Embryosack[1]) bleibt bis zur Befruchtung gewöhnlich mit einer Schicht des Kerngewebes umgeben; zuweilen wird die Kernwarze zerstört und tritt der Embryosack hervor (Hemerocallis, Crocus, Gladiolus u. a.); andrerseits bleibt aber nicht selten gerade die Kernwarze als eine den Scheitel des Embryosackes bedeckende Gewebekappe erhalten (manche Aroideen und Liliaceen); bei den Orchideen zerstört der wachsende Embryosack die ihn einhüllende Gewebeschicht sammt der Kernwarze vollständig; dasselbe geschieht bei allen anderen (endospermbildenden) Monocotylen nach der Befruchtung und zuweilen greift dann der Embryosack sogar in das innere Integument zerstörend ein (Allium odorans, Ophrydeen).

Bei der Mehrzahl der Monocotylen erfolgt rasch nach der Befruchtung eine reichliche Entwickelung von Endospermzellen, die sich allerwärts im wandständigen Protoplasma frei und gleichzeitig bilden; liegen sie nahe beisammen, so schliessen sie bald zu einer Gewebeschicht und während sie sich tangential theilen, entstehen neue Zellen durch freie Bildung auf der Innenseite der primären Schicht, die sich ähnlich verhalten, bis endlich der Embryosack mit radialen (durch Theilung entstandenen) Zellreihen erfüllt ist. Enge Embryosäcke werden schon durch das Wachsthum der ersten frei entstandenen Endospermzellen gefüllt; zuweilen bilden die im Wandbeleg entstandenen freien Zellen einen den Embryosack erfüllenden losen Brei, der sich erst nachträglich zum Gewebe schliesst (Loucojum, Gagea); der enge Embryosack von Pistia wird mit einer Reihe breiter scheibenförmiger Zellen erfüllt, die wie Querfächer in ihm liegen und vielleicht durch Theilung des Sackes selbst entstehen. — Die Erfüllung nur eines Theils des

---

1) Vergl. Hofmeister: Neue Beiträge (Abhandlungen d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. VII.).

Embryosackes mit Endosperm, das Leerbleiben des anderen kommt bei den Aroideen vor.

Nach Erfüllung des Sackes wächst das Endosperm noch fort, während der Same, den es erfüllt, an Umfang zunimmt; es wurde schon erwähnt, wie beträchtlich dies Wachsthum bei Crinum ist.

Bei allen Endosperm bildenden Monocotylen schliesst sich dieses zu einem continuirlichen, den Embryo umhüllenden Gewebe, bevor dessen Wachsthum beendigt ist; indem er sich vergrössert, wird daher ein Theil des ihn umgebenden Endosperms wieder verdrängt; auf solcher Verdrängung beruht die seitliche Lage des Embryo der Gräser neben dem Endosperm und der Mangel des letzteren bei manchen Aroideen; bei den anderen endospermfreien Monocotylen aber, den Najadeen, Potamogetoneen, Juncagineen, Alismaceen, Cannaceen, Orchideen unterbleibt die Endospermbildung ganz, oder es treten nur vorübergehende Vorbereitungen dazu auf.

Ueber die erste Anlage des Embryo ist das in der Einleitung zu den Angiospermen Gesagte zu vergleichen; die Hervorbildung der Knospe, des Scutellums (bei den Gräsern), der Wurzel aus dem ursprünglichen kleinzelligen Gewebekörper des Embryos ist noch vielfach zweifelhaft.

---

a) Bezüglich der Gewebebildung[1]) unterscheiden sich die Monocotylen von den Dicotylen und Gymnospermen vorwiegend durch den Verlauf der Fibrovasalstränge im Stamm und durch den Mangel einer echten Cambiumschicht. Die gemeinsamen Stränge, aus den breit inserirten Blättern zahlreich neben einander in den Stamm eintretend, dringen schief abwärts tief in diesen ein, um wieder auswärts biegend und absteigend sich weiter unten der Stammoberfläche zu nähern; an der tief im Stammgewebe liegenden Biegung ist der gemeinsame Strang meist am dicksten und am vollständigsten ausgebildet; während der in's Blatt aufbiegende Schenkel nach oben, der Blattspurstrang oder absteigende Schenkel nach unten sich verdünnt und vereinfacht; ein Querschnitt des Stammes, der die verschiedenen Blattspuren in verschiedenen Höhen ihres Verlaufs trifft, zeigt daher Bündel von verschiedenem Bau und Umfang; ein radialer Längsschnitt durch die Knospe oder durch ausgebildete Stämme mit kurzen Internodien (Palmen, dicke Rhizome, Zwiebelkuchen u. s. w.) zeigt, wie die aus verschiedenen Blättern absteigenden Stränge, deren Biegungen in verschiedenen Höhen liegen, sich in radialer Richtung kreuzen, indem die einen dort nach innen biegen, wo die anderen bereits sich auswärts wenden. In langgestreckten Internodien, z. B. denen der Grashalme, manchen Palmen (Calamus), den langen Schäften von Allium u. s. w. verlaufen die Stränge nahezu parallel unter sich und mit der Oberfläche; die in dem Knospenende auch solcher Stämme leicht kenntlichen Bugstellen und Kreuzungen der Stränge sind dann in den nicht gestreckten Querplatten zwischen je zwei Internodien (in den Knoten) vorhanden, wo nicht selten ein Netzwerk horizontaler Stränge zwischen ihnen liegt (sehr deutlich bei Zea Mais).

Durch den angedeuteten Verlauf der Stränge ist die Scheidung des Grundgewebes des Stammes in Mark und Rinde, in dem Sinne wie bei Coniferen und Dicotylen ausgeschlossen; das parenchymatische Grundgewebe erfüllt die Zwischenräume der meist zahlreichen Stränge gleichmässig; doch tritt nicht selten eine Scheidung desselben in eine äussere, peripherische Schicht und eine innere Masse ein, indem sich zwischen beiden eine Gewebe-

---

1) Mohl: Bau des Palmenstammes in Vermischte Schriften, p. 129. — Nägeli: Beiträge z. wiss. Bot. Heft I. — Millardet: mém. de la société imp. des sc. nat. de Cherbourg. T. XI. 1865.

schicht bildet, deren Zellen eigenthümlich verdickt und verholzt sind (so z. B. in den meisten dickeren Rhizomen, im hohlen Schaft von Allium u. s. w.).

Vermöge ihres nicht parallelen Verlaufs und ihrer zerstreuten Vertheilung auf den Querschnitt sind die Blattspurstränge im Stamm der Monocotylen ungeeignet, durch Cambiumüberbrückungen (Interfasciculararcambium) zu einem geschlossenen Mantel zu verschmelzen, wie bei den anderen Phanerogamen; dem entsprechend fehlt ihnen auch die fortbildungsfähige Cambiumschicht zwischen Phloëm und Xylem; es sind geschlossene Stränge; mit Beendigung des Längenwachsthums eines Stammtheils verwandelt sich das ganze Gewebe der Stränge in Dauergewebe (vergl. z. B. Fig. 83), ein nachträgliches Dickenwachsthum findet daher gewöhnlich nicht statt; jeder einmal gebildete Stammtheil behält seinen Umfang, den er bereits innerhalb der Knospe, nahe am Stammscheitel, gewonnen hatte. Bei den Dracaenen, Aloën, Yucca (Liliaceen) beginnt jedoch weit entfernt von dem Knospende des Stammes später ein erneutes Dickenwachsthum, welches selbst Jahrhunderte fortdauern kann und beträchtliche, wenn auch langsame Umfangszunahme bewirkt; dieses nachträgliche Dickenwachsthum findet aber in ganz anderer Weise statt, als bei den Gymnospermen und Dicotylen; eine der Stammoberfläche parallele Schicht des Grundgewebes nämlich verwandelt sich in Theilungsgewebe, welches beständig neue geschlossene Fibrovasalstränge und zwischen diesen parenchymatisches Dauergewebe erzeugt (Fig. 90); es wird so ein mehr oder minder deutlich geschichtetes Netzwerk dünner anastomosirender Stränge gebildet, deren Lagerung und Zusammenhang an verwitterten Stämmen, wo das die Zwischenräume erfüllende Parenchym verwest ist, leicht zu erkennen ist. Dieses Netzwerk von dicht gelagerten, geschlossenen Fibrovasalsträngen bildet nun eine Art secundären Holzes, das als Hohlcylinder den Raum umgiebt, in welchem die ursprünglichen Stränge des Stammes, die Blattspuren, vereinzelt und locker als lange Fäden verlaufen. Dem secundären Holzkörper der Coniferen und Dicotylen gleicht diese Verdickungsmasse der genannten baumförmigen Monocotylen darin, dass sie ganz dem Stamme angehört, in keiner genetischen Verbindung mit den Blättern steht, im Gegensatz zu den ursprünglichen gemeinsamen Strängen. — Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Bau der Monocotylen machen die submersen Wasserpflanzen (Hydrilleen, Potamogeton), bei denen nach Sanio [1]) ein stammeigener axiler Strang im Stamm sich continuirlich verlängert, während die blatteigenen Stränge erst nachträglich sich mit ihm verbinden, ein Verhalten, das sich auch bei einigen dicotylen Wasserpflanzen wiederfindet und an die entsprechenden Vorgänge bei den Selaginellen erinnert.

---

b) Die systematische Aufzählung der Unterabtheilungen folgt hier nach dem System von A. Braun (in Flora der Provinz Brandenburg von Ascherson. Berlin 1864), mit der Abänderung jedoch, dass die dort aufgeführte Ordnung Helobiae in eine Reihe von Ordnungen aufgelöst, die folgenden Ordnungen in Reihen zusammengefasst wurden. Die kurzen Ordnungsdiagnosen sollen nur auf einige der systematisch wichtigeren Merkmale hinweisen, wobei die eingeklammerten Zahlen die Bezifferung derjenigen Familien bedeuten, denen innerhalb der Ordnung die genannten Merkmale fehlen oder zukommen. — Eine Charakteristik der einzelnen Familien der Monocotylen wäre in dem hier zu Gebote stehenden Raume wohl noch thunlich, da dasselbe Verfahren jedoch für die Classe der Dicotylen den Raum dieses Lehrbuchs weit überschreiten müsste, so mag der Gleichförmigkeit wegen auch hier die blosse Nennung der Familien genügen.

Reihe I. Helobiae.

Wasserpflanzen mit spärlichem oder ohne Endosperm, mit stark entwickelter hypocotyler Axe am Embryo (embryo macropus) und meist vom Typus der Monocotylen abweichenden Zahlenverhältnissen der Blüthe.

---

1) Sanio: Bot. Zeitg. 1864, p. 223 und 1865, p. 184.

Ordnung 1. Centrospermen (benannt nach der centralen Stellung der Samen bei (1) und bei Najas). Blüthen unvollständig, sehr einfach, meist ohne Perigon: bei (1) eine Zusammenstellung von zwei Staubfäden mit einem einfächerigen Fruchtknoten (der eine bis sechs bodenständige Samenknospen enthält) umgeben von einer Scheide (Perigon oder Spatha): Same mit wenig Endosperm; bei (2) einfächerige, gewöhnlich einsamige Fruchtknoten. — Die Lemnaceen haben schwimmende, blattlose, verzweigte, kleine Vegetationskörper meist mit echten hinabhängenden Wurzeln; die Najadeen sind dünnstengelige, verzweigte, langblätterige submerse Pflanzen; diese Familie ist systematisch nicht definirbar und sollte in mehrere gespalten werden. (Die Lemnaceen sind vielleicht den Aroideen anzureihen).

Familien: 1) Lemnaceen.
2) Najadeen.

Ordnung 2. Polycarpische. Blüthen pentacyclisch oder hexacyclisch (2, 3); Kreise bei (1) zweigliedrig decussirt, mit vier diagonal gestellten, monomeren Fruchtknoten, bei (3, 4) dreigliedrig, im Androeceum und Gynaeceum auch mehrgliedrig (vergl. p. 516); Gynaeceum aus drei oder mehr monomeren Fruchtknoten bestehend; diese einsamig oder mehrsamig; ohne Endosperm. — Ausdauernde schwimmende Wasser- oder aufrechte Sumpfpflanzen, mit grossen, gitternervigen oder langen schmalen (2) Blättern.

Familien: 1) Potamogetoneen,
2) Juncagineen,
3) Alismaceen.

Ordnung 3. Hydrocharideen. Blüthen diöcisch oder polygamisch, mit dreigliedrigen Kreisen, zwei Perigonkreise: Kelch und Corolle; männliche Blüthe: ein bis vier fruchtbare Staubblattkreise, und innerhalb derselben mehrere Kreise von Staminodien; weibliche Blüthe mit unterständigem, dreitheiligem oder sechsfächerigem (3) Fruchtknoten, vielsamig; ohne Endosperm. — Ausdauernde, submerse oder schwimmende Wasserpflanzen mit spiralständigen oder verticillirten (1) Blättern.

Familie: Hydrocharideen mit den Abtheilungen:
1) Hydrilleen,
2) Vallisnerieen,
3) Stratioteen.

Reihe II. Micranthae.

Land- oder Sumpfpflanzen; die einzelnen Blüthen gewöhnlich sehr unscheinbar und klein, aber in reichblüthige Inflorescenzen zusammengestellt; fast immer auf den pentacyclisch trimeren oder binären Typus zurückführbar.

Ordnung 4. Spadiciflorен. Blüthenstand ein Spadix oder eine Rispe mit dicken Zweigen (4), gewöhnlich von einer grossen, zuweilen corollinischen (1) Spatha umhüllt; die Bracteen sind klein oder fehlen ganz; das Perigon ist niemals corollinisch, meist unscheinbar oder ganz verkümmert (1—3); Geschlechter meist diclinisch, durch Abortus: die immer oberständige Frucht oft sehr gross (2, 4), Same meist gross oder sehr gross und endospermreich; Keim klein, gerade. — In der Mehrzahl robuste, grosse Pflanzen, mit kräftiger, meist oberirdischer Stammbildung, grossen zahlreichen Laubblättern, die bei 1, 3, 4 breite, verzweigte oder scheinbar gefiederte oder fächerförmige Lamina, Stiel und Scheide besitzen, bei 2 ungestielt sehr lang und schmal sind.

Familien: 1) Aroideen,
2) Pandaneen,
3) Cyclantheen,
4) Palmen.

Ordnung 5. Glumaceen. Inflorescenz ährig oder rispig ohne Spatha; Blüthen sehr klein und unscheinbar, meist zwischen dicht gestellten trockenen Hochblättern (Glumen, Spelzen) versteckt (2, 3); das Perigon fehlt oder ist durch haarartige Bildungen oder

Schüppchen ersetzt; eine oberständige, kleine, einsamige, trockene Schliessfrucht; Embryo bei (1) in der Axe des Endosperms und lang, bei 2) neben diesem und sehr klein, bei 3) ebenfalls neben dem Endosperm, sehr ausgebildet und mit Scutellum. — Dauernde, unterirdische, gestreckte Rhizome, aufrechte oberirdische Sprosse mit langen dünnen Internodien und langen schmalen, zweireihigen oder dreireihigen (2) Laubblättern (Fam. 1 vielleicht besser in die 4. Ordnung).

Familien: 1) Typhaceen,
2) Cyperaceen,
3) Gramineen.

Ordnung 6. Enantioblasten. Blüthen in gedrängten (bei 4) cymösen Inflorescenzen, unscheinbar (1, 2) oder ansehnlich (3, 4), pentacyclisch, meist trimer, bei 1, 2 oft binär; Perigonkreise spelzenähnlich bei 1, 2, als Kelch und Corolle entwickelt bei 3, 4; oberständige zwei- oder dreifächerige Kapsel mit loculicider Dehiscenz; Samenknospe gerade, daher der Embryo (*βλάστη*) der Basis des Samens gegenüber (*ἐναντίος*) liegt. — Pflanzen mit grasähnlichem Habitus (1—3) oder saftige Stauden (4).

Familien: 1) Restiaceen,
2) Eriocauloneen,
3) Xyrideen,
4) Commelyneen.

Reihe III. Corollifloren.

Die beiden Perigonkreise deutlich, meist gross und corollinisch entwickelt; die beiden Staminalkreise vollständig ausgebildet oder zum Theil durch Abortus und Staminodienbildung mangelhaft; ein Carpellkreis; die fünf Kreise mit einzelnen Ausnahmen dreigliedrig.

Ordnung 7. Liliiflorен. Inflorescenzen sehr verschieden racemös oder cymös; grosse Blüthen zuweilen vereinzelt. Mit einzelnen Ausnahmen zweizähliger, vier- oder selbst fünfzähliger Kreise sind die pentacyclischen Blüthen dreizählig; bei den Irideen fehlt der innere Staubblattkreis; die Perigonkreise sind gleichartig, bei (1) unscheinbar, spelzenartig, meist aber beide corollinisch (2, 3, 5—8) oft gross; zuweilen alle sechs Blätter röhrig verwachsen (6 und sonst), oft mit epipetalen und episepalen Staubfäden; Fruchtknoten oberständig bei (1, 2), sonst unterständig, meist eine dreifächerige Capsel oder Beere bildend. Embryo vom Endosperm umschlossen. — Pflanzen von sehr verschiedenem Habitus; kräftige oberirdische holzige Stämme mit Dickenwachsthum bei Dracaenen, Aloë, Yucca (zu 2 gehörig), häufiger unterirdische Rhizome, Knollen, Zwiebeln, aus denen krautige Jahrestriebe entspringen; Blätter meist schmal und lang, bei (4) mit breiter Lamina und dünnem Stiel.

Familien: 1) Juncaceen,
2) Liliaceen,
3) Irideen,
4) Dioscoreen,
5) Taccaceen,
6) Haemodoraceen,
7) Pontaderiaceen.

Ordnung 8. Ananasinen. Blüthen aus den typischen fünf dreizähligen Kreisen bestehend, äusseres Perigon als Kelch, inneres als Corolle entwickelt; der dreifächerige vielsamige Fruchtknoten ober- oder unterständig; Embryo neben dem Endosperm. — Blätter lang, oft sehr schmal.

Familie: Bromeliaceen.

Ordnung 9. Scitamineen. Die dreigliedrigen Blüthenkreise sind zygomorph entwickelt; beide Perigonkreise oder nur der innere (2, 3) corollinisch; von den Staubblättern abortirt bei (1) das hintere des inneren Kreises, welches bei (2, 3) allein fruchtbar wird (bei 3 nur mit halber Anthere), während die anderen corollinische Staminodien darstellen (vergl. Fig. 397—399); Frucht unterständig, dreifächerig; Beere oder Kapsel. Kein Endosperm,

reichliches Perisperm. — Meist stattliche, oft colossale (1) krautige Stauden aus dauerndem Rhizom, mit grossen Blättern, die meist in eine breite Lamina, Stiel und Scheide gegliedert sind.

Familien: 1) Musaceen,
2) Zingiberaceen,
3) Cannaceen.

Ordnung 10. Gynandrae. Die ganze Blüthe nach Anlage und Ausbildung zygomorph; durch Drehung des langen unterständigen Fruchtknotens (1) wird die Vorderseite der entwickelten Blüthe gewöhnlich nach hinten gekehrt; die beiden dreigliedrigen Perigonkreise corollinisch, das hintere Blatt des inneren (Labellum) meist mit einem Sporn versehen; von den typischen sechs Staubgefässen der beiden Kreise kommen nur die vorderen zu weiterer Ausbildung, und zwar wird bei den Orchideen (mit Ausnahme der Cypripedien) das vordere des äusseren Kreises allein fertil mit grosser Anthere, die beiden vorderen des inneren bilden kleine Staminodien; gerade diese letzteren aber werden bei den Cypripedien fertil, das vordere äussere ein grosses Staminodium; bei den Apostasieen ebenso, oder die vorderen drei sind fertil. Die Filamente der fertilen und sterilen Staubblätter mit den drei Griffeln zu einem Gynostemium verwachsen; Pollen in vereinzelten Körnern, Tetraden, Massen oder Pollinarien; Fruchtknoten unterständig, einfächerig, mit wandständigen (Orchideen) oder dreifächerig mit centralen Placenten (Apostasieeen); Samenknospen anatrop; Samen sehr zahlreich, sehr klein ohne Endosperm, mit ungegliedertem Embryo. — Kleine Kräuter oder grössere Stauden; die tropischen Orchideen oft auf Bäumen mit eigenthümlichen Luftwurzeln befestigt; die einheimischen mit unterirdischen Rhizomen oder Knollen perennirend; manche Orchideen sind chlorophyllfreie Humusbewohner, einige sogar wurzellos (Epipogum, Corallorrhiza).

Familien: 1) Orchideen,
2) Apostasieen.

Die Burmanniaceen mit cymöser Inflorescenz, drei epipetalen oder sechs fruchtbaren Staubgefässen, dreitheiligem freiem Griffel und ein- oder dreifächerigem, unterständigem Fruchtknoten schliessen sich den Gynandrae durch ihren kleinen endospermfreien Samen und den ungegliederten Embryo an; auch unter diesen meist kleinen Pflänzchen finden sich chlorophyllfreie Humusbewohner.

Classe 13.

Die Dicotyledonen.

1) Der reife Same der Dicotylen enthält entweder ein grosses Endosperm und einen kleinen Embryo (Euphorbiaceen, Coffea, Myristica, Umbelliferen, Ampelideen, Polygoneen, Caesalpineen u. a.), oder dieser ist verhältnissmässig gross und das Endosperm nimmt einen kleinen Raum ein (Plumbagineen, Labiaten, Asclepiadeen u. v. a.), oder endlich das Endosperm fehlt ganz und der Embryo erfüllt allein den von der Samenschale umschlossenen Raum, wobei der reife Embryo häufig eine sehr beträchtliche Grösse erreicht (Aesculus, Quercus, Castanea, Juglans, Cucurbita, Tropaeolum, Phaseolus, Faba), in kleinen Samen aber auch von mässigem Umfang bleibt (Cruciferen, Compositen, Rosifloren u. a.). Der Mangel des Endosperms beruht gewöhnlich auf

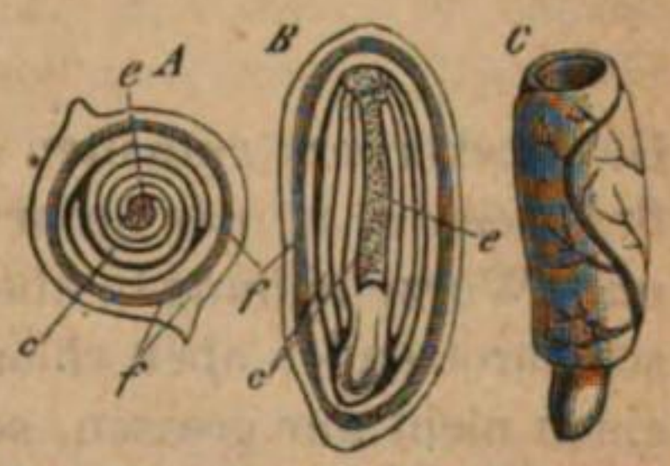


Fig. 103. Chimonanthus fragrans: *A* Querschnitt der noch nicht ganz reifen Frucht; *B* Längsschnitt derselben: *f* die dünne Fruchtschale; *e* Ueberrest des Endosperms, *c* Cotyledonarblätter; *C* der Embryo aus dem Samen genommen, zeigt die um einander gewickelten Cotyledonen, unten das Wurzelende.

der Verdrängung desselben durch den vor der Samenreife rasch heranwachsenden Embryo, nur in vereinzelten Fällen ist es bei den Dicotylen schon der Anlage nach rudimentär (Tropaeolum, Trapa); bei den Nymphaeaceen und Piperaceen bleibt der Embryo und das ihn umgebende Endosperm klein, der übrige Raum innerhalb der Samenschale ist von Perisperm erfüllt.

2) Der Embryo erlangt bei den chlorophyllfreien, kleinsamigen Schmarotzern und Humusbewohnern bis zur Samenreife meist eine sehr geringe Grösse und bleibt ungegliedert; bei Monotropa bleibt er sogar zweizellig und selbst bei der chlorophyllhaltigen Pyrola secunda wird er nur acht- bis sechzehnzellig (Hofmeister); einen sehr kleinen noch ungegliederten Embryo in Form eines rundlichen

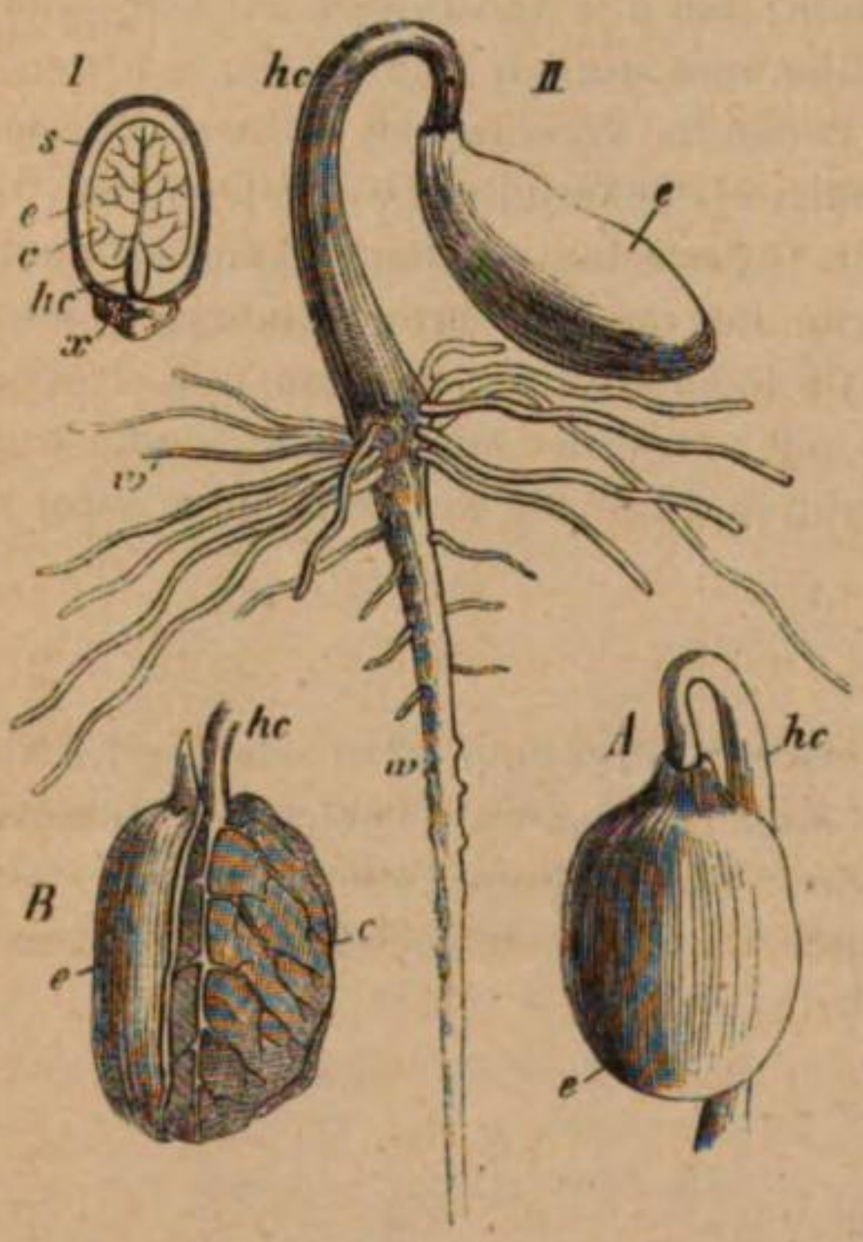


Fig. 404. Ricinus communis: *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens (Caruncula).

Fig. 405. Vicia Faba: *A* Same nach Wegnahme des einen Cotyledons, der andere ist noch erhalten *c*, *w* Wurzelende, *kn* Knospe des Embryo, *s* Samenschale; *B* keimender Same; *s* Schale, *l* abgerissener Lappen derselben, *n* Nabel; *st* Stiel eines Cotyledons, *k* Krümmung des epicotylen Axenglieds *i*, *hc* das sehr kurze hypocotyle Glied, *h* die Hauptwurzel, *ws* deren Spitze, *kn* Axelknospe des einen Cotyledons.

Gewebekörpers enthalten die reifen Samen der Orobanchen, Balanophoren, Rafflesiaceen u. a.; der Embryo von Cuscuta ist zwar ziemlich gross und lang, Blatt- und Wurzelbildung[1]) aber an der fadenförmigen Axe unterdrückt. Die zwar schmarotzende, aber chlorophyllreiche Mistel (Loranthaceen) entwickelt dagegen einen nicht nur grossen, sondern auch wohl ausgebildeten Embryo.

Ist der Embryo des reifen Samens, wie gewöhnlich, gegliedert, so besteht er aus einem Axenkörper und zwei opponirten ersten Blättern, zwischen denen jener

1) Nach Uloth (Flora 1860, p. 265) fehlt sogar die Wurzelhaube. — Ueber die Schmarotzer überhaupt vergl. Solms-Laubach in Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 509 ff.

als nackter Vegetationskegel endigt (Cucurbita) oder eine zuweilen mehrblättrige Knospe trägt (Phaseolus, Faba, Fig. 405, Quercus u. a.); nicht selten bildet sich statt der beiden opponirten Cotyledonen ein dreigliedriger Quirl von solchen bei Pflanzen, die normal nur zwei besitzen (Phaseolus, Quercus, Amygdalus u. v. a.) [1]). Die opponirten Cotyledonen sind gewöhnlich gleichartig geformt und gleich stark; bei Trapa bleibt jedoch der eine viel kleiner als der andere, und es finden sich selbst einzelne Fälle, wo überhaupt nur ein Cotyledonarblatt vorkommt; so bei Ranunculus Ficaria [2]), wo es unten scheidig ist, und bei Bulbocapnos (einer Section von Corydalis). — Die beiden Cotyledonen bilden gewöhnlich die weit überwiegende Masse des reifen Embryos, so dass der Axenkörper nur als ein kleines zapfenförmiges Anhängsel zwischen ihnen erscheint; dieses Verhalten ist besonders dann auffallend, wenn im endospermfreien Samen der Embryo eine sehr bedeutende absolute Grösse erreicht und die Cotyledonen zu zwei dicken, fleischigen Körpern anschwellen, wie bei Aesculus, Castanea, Quercus (Fig. 407), Amygdalus, Vicia Faba, Phaseolus, Bertholletia excelsa (Paranuss) u. v. a.; gewöhnlicher sind übrigens die Cotyledonen dünn, einfach geformten kurz gestielten Laubblättern ähnlich (Cruciferen, Euphorbiaceen, Tilia, letztere mit drei- bis fünflappiger Cotyledonarspreite); häufig liegen sie mit ihren Innenflächen platt an einander (Fig. 404, 405), nicht selten sind sie aber auch gefaltet oder knitterig hin und her gebogen (so z. B. Theobroma mit dicken, Acer, Convolvulaceen u. a. mit dünnen Cotyledonen), seltener spiralig um einander gewickelt (Fig. 403).

Die Axe des Embryos ist unterhalb der Cotyledonen gewöhnlich zapfenartig verlängert und wird in dieser Form von der beschreibenden Botanik als Würzelchen (radicula) bezeichnet. Der zapfenförmige Körper besteht jedoch in seinem oberen, meist grösseren Theil aus dem hypocotylen Stammglied, und nur das untere, hintere, oft sehr kurze Endstück ist die Anlage der Hauptwurzel (Fig. 406); im Gewebe der letzteren sind zuweilen schon die ersten Nebenwurzelanlagen kenntlich (Cucurbita und nach Reinsch bei Impatiens).

3) Die Keimung wird, nachdem die Samenschale oder bei trockenen Schliessfrüchten das Pericarp durch das Anschwellen des Endosperms oder der Cotyledonen selbst geöffnet worden ist, meist dadurch eingeleitet, dass das hypocotyle Glied sich soweit verlängert, um die Wurzel aus dem Samen hinauszuschieben, worauf diese selbst rasch zu wachsen beginnt und gewöhnlich eine beträchtliche Länge erreicht und Nebenwurzeln in acropetaler Folge bildet, während Cotyledonen und Keimknospe noch im Samen verweilen (Fig. 404, 405, 406). Dicke, fleischige Cotyledonen bleiben während der Keimung gewöhnlich im Samen stecken und gehen, nachdem sie ausgesogen sind, endlich zu Grunde (Phaseolus multiflorus, Vicia Faba: Fig. 405, Quercus: Fig. 407); in diesem Fall strecken sich die Cotyledonarstiele so weit, dass dadurch die zwischen ihnen eingeschlossene Keimknospe hinausgeschoben wird (Fig. 407), die nun aufrecht emporwächst, so dass der Same sammt den Cotyledonen als seitliches Anhängsel der Keimaxe erscheint. Gewöhnlich aber sind die Cotyledonen, zumal dann, wenn sie dünn sind, zu weiterer Entwickelung bestimmt, sie bilden die ersten Laubblätter der Pflanze; um sie und die zwischen ihnen liegende Keimknospe aus dem Samen zu

---

1) Zahlreiche andere Fälle siehe Bot. Zeitung 1869, p. 875.

2) Irmisch: Beiträge zur vergl. Morphol. d. Pfl. Halle 1854, p. 12.

befreien, streckt sich das hypocotyle Glied beträchtlich in die Länge, was zunächst eine aufwärts gerichtete Krümmung desselben (Fig. 404) veranlasst, da die Cotyledonen noch im Samen festgehalten sind, das untere Ende aber durch die Wurzel im Boden befestigt ist; endlich wird durch eine letzte Streckung des unteren hypocotylen Stückes der obere Theil desselben sammt den Cotyledonen in hängender Stellung aus dem Samen hervorgezogen und über die Erde gebracht, um sich hier gerade zu strecken und die Cotyledonen in der Luft auszubreiten, zwischen denen die nun schon weiter fortgebildete Keimknospe emporstrebt; die so an's Licht gebrachten Cotyledonen wachsen nun meist rasch und beträchtlich und bilden die ersten einfach geformten grünen Blätter der jungen Pflanze (Cucurbita, Cruciferen, Acer, Convolvulaceen, Euphorbiaceen u. v. a.). Enthält der Same Endosperm, so werden die Cotyledonen erst nach Aufsaugung desselben herausgezogen (Fig. 404). Zwischen den hier geschilderten verschiedenen Keimungsarten kommen manche Uebergangsformen vor, zuweilen treten, durch besondere Lebensverhältnisse veranlasst, eigenthümliche Erscheinungen dabei auf; bei Trapa z. B. bleibt die Hauptwurzel, die der Anlage nach schon rudimentär ist, ganz unentwickelt, das hypocotyle Glied krümmt im Wasser, auf dessen Grund der Same keimt, sein unteres Ende bei beträchtlicher Verlängerung aufwärts, aus ihm treten frühzeitig Reihen zahlreicher Seitenwurzeln hervor, welche die Pflanze im Boden befestigen.

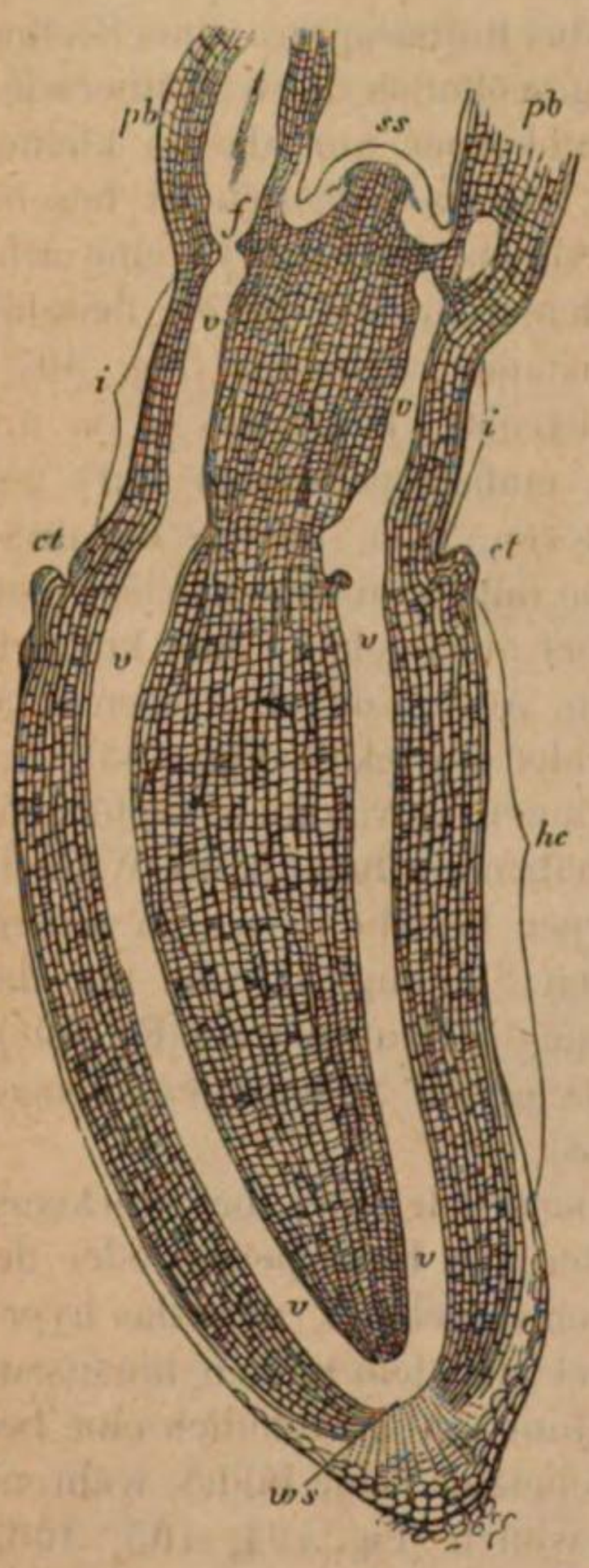


Fig. 406. Phaseolus multiflorus: Längsschnitt der Keimaxe des reifen Samens, parallel den Cotyledonen, etwa 30mal vergr. *ss* Stammscheitel, *ws* Wurzelspitze; *hc* das hypocotyle Stammstück; *ct* Wülste neben der Insertion der Cotyledonen; *i* das erste Internodium, *pb* die Stiele der ersten Laubblätter (Primordialblätter), *v v f* das Procambium der Fibrovasalstränge.

4) Die Erstarkung der Keimpflanze kann unter kräftiger Fortbildung der primären Keimaxe stattfinden; indem diese (gewöhnlich aufrecht) fortwächst, wird der aus der Keimknospe sich entwickelnde Spross zum Hauptstamm der Pflanze, der am Gipfel sich verlängernd, meist schwächere Seitensprosse erzeugt (Helianthus, Vicia, Populus, Impatiens u. a.); bei ausdauerndem Hauptstamm pflegt eher oder später der Gipfel desselben seine weitere Entwickelung einzustellen, oder die ihm nächsten Seitensprosse werden ebenso kräftig als er, es entsteht, indem die unteren Zweige absterben, der Hauptstamm sich »reinigt«, eine Baumkrone oder der primäre Stamm wächst als Sympodium aufrecht fort (Linde, Ricinus), oder es entstehen schon früh an der Basis des Hauptsprosses Seitentriebe, die ebenso kräftig wie er sich entwickeln und einen Strauch bilden. — Wenn der Keimstamm sich kräftig entwickelt, so pflegt auch die Hauptwurzel des Keims in absteigender Richtung stark zu

wachsen [1]), eine sogen. Pfahlwurzel zu bilden, aus welcher, so lange sie selbst noch in die Länge wächst, die Seitenwurzeln in acropetaler Richtung zahlreich hervortreten; hört später ihr Längenwachsthum auf, so entstehen auch Adventivwurzeln zwischen den vorigen aus ihr, die gleich diesen sich kräftig entwickeln

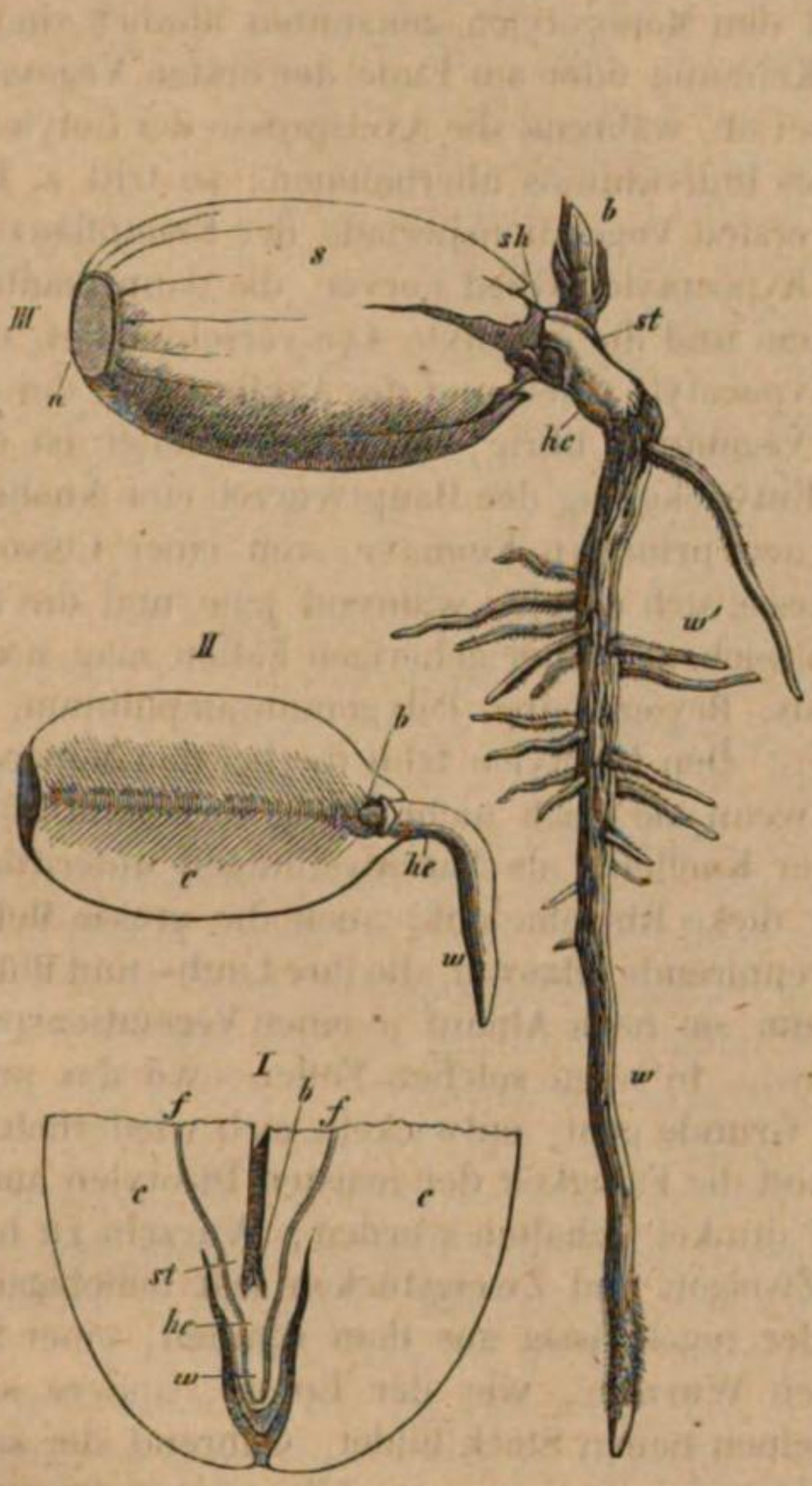


Fig. 407. Quercus robur: *I* Längsschnitt des Embryos vergr., nach Wegnahme der vorderen Hälfte beider Cotyledonen *c*, *c*; das hypocotyle Glied *hc*, sammt Hauptwurzel *w* und Keimknospe *b* ist zwischen die Basaltheile der dicken Cotyledonen eingeschlossen; *st* Stiele der letzteren; *II* beginnende Keimung; Fruchtschale und ein Cotyledon sind entfernt, das hypocotyle Glied und die Wurzel *w* haben sich verlängert (nat. Gr.). — *III* weiter fortgeschrittene Keimung nach Austritt der Keimknospe *b* aus der Samenschale *sh* und der Fruchtschale *s* durch Streckung der Cotyledonarstiele *st*; *w* Hauptwurzel, *w'* deren Nebenwurzeln.

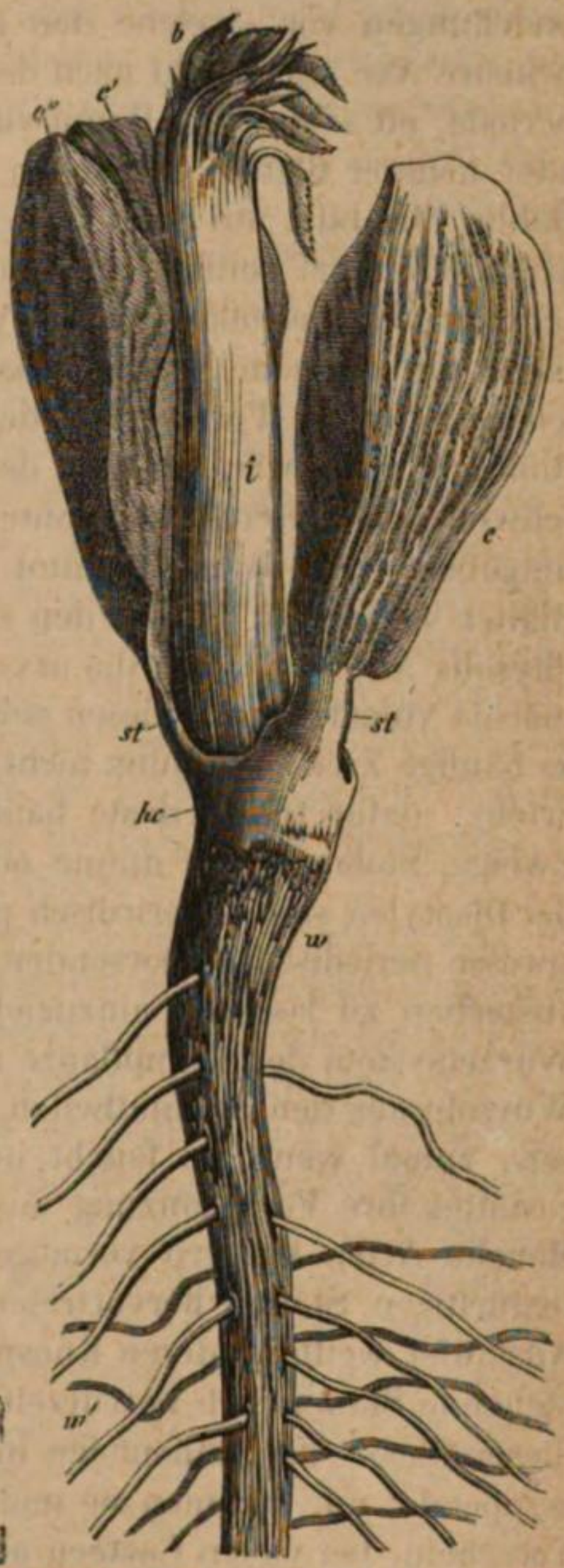


Fig. 408. Keimende Mandel (der eine Cotyledon gespalten *c' c''*); Buchstaben wie bei voriger Fig.; *i* das sehr kräftig entwickelte erste Internodium.

und Seitenwurzeln in mehreren Generationen erzeugen können; so entsteht ein mächtiges Wurzelsystem, dessen Centrum die primäre Hauptwurzel des Keims ist, und welches ebenso lange andauert wie der Stamm selbst; durch nachträgliches

1) Eine der entschiedensten Ausnahmen bietet die Gattung Cuscuta ohne Hauptwurzel, deren hinteres Axenende bei der Keimung zwar in den Boden eindringt, aber bald abstirbt, wenn der obere fadenförmige Axentheil eine Nährpflanze umschlungen und sich an dieser durch Saugwurzeln befestigt hat, um später kräftig fortzuwachsen und sich zu verzweigen.

Dickenwachsthum nimmt der Hauptstamm (wie dessen Zweige) die Form eines schlanken aufrechten Kegels an, dessen Basis auf der Basis des umgekehrten Kegels ruht, den die ebenfalls sich verdickende Hauptwurzel darstellt. Während diese, hier in schematischer Einfachheit angedeuteten Vorgänge bei den Coniferen fast ausnahmslos auftreten, kommen dagegen bei den Dicotylen auch häufig Abweichungen vor, welche den bei den Monocotylen genannten ähnlich sind; die primäre Axe stirbt bald nach der Keimung oder am Ende der ersten Vegetationsperiode, oft sammt der Hauptwurzel ab, während die Axelsprosse der Cotyledonen oder höherer Blätter das Leben des Individuums übernehmen; so tritt z. B. bei Dahlia variabilis am Schluss der ersten Vegetationsperiode der Keimpflanze eine kräftige Wurzel seitlich aus dem hypocotylen Glied hervor, die dann knollig anschwillt; das primäre Wurzelsystem und die epicotyle Axe verschwindet, und es bleibt nur die neue Wurzel, das hypocotyle Glied und die Axelknospen der Cotyledonen für die Fortsetzung der Vegetation übrig; noch auffallender ist es bei Ranunculus Ficaria, wo nach der Entwickelung der Hauptwurzel eine knollig anschwellende Seitenwurzel unter der primären Keimaxe (von einer Coleorrhize umgeben) entsteht und sammt dieser sich erhält, während jene und die ersten Blätter verderben. Unter den zahlreichen hierher gehörigen Fällen mag noch auf Physalis Alkekengi, Mentha arvensis, Bryonia alba, Polygonum amphibium, Lysimachia vulgaris hingewiesen sein [1]). Den Dicotylen fehlt die bei den Monocotylen so häufige Zwiebelbildung nicht, wenn sie auch nicht häufig vorkommt (Oxalisarten), dafür treten desto häufiger Knollen, als Anschwellungen unterirdischer Zweige, Stolonen oder dünne oder dicke Rhizome auf; auch die grosse Mehrzahl der Dicotylen sind unterirdisch perennirende Pflanzen, die ihre Laub- und Blüthensprosse periodisch emporsenden, um sie nach Ablauf je einer Vegetationsperiode absterben zu lasssen (»einzuziehen«). In allen solchen Fällen, wo das primäre Wurzelsystem der Keimpflanze zu Grunde geht, entwickeln sich wiederholt neue Wurzeln aus den Stammtheilen, und die Fähigkeit der meisten Dicotylen aus diesen, zumal wenn sie feucht und dunkel gehalten werden, Wurzeln zu bilden, gestattet ihre Fortpflanzung aus Zweigen und Zweigstücken fast beliebiger Art. Manche Arten klettern vermöge der regelmässig aus dem dünnen, einer Stütze bedürftigen Stamm hervortretenden Wurzeln, wie der Epheu, andere senden Ausläufer weithin, deren Knospe einen neuen Stock bildet, während der so entstehende Stamm sich bewurzelt (Fragaria) u. s. w.; im Allgemeinen ist auch in dieser Classe die Reihenfolge im Auftreten neuer Wurzeln aus dem Stamm eine acropetale, nur kommen sie meist erst weit hinter der fortwachsenden Knospe zum Vorschein, bei vielen Cacteen aber nicht selten dicht unter dieser.

5) Die normale Verzweigung am Ende fortwachsender Sprosse ist gewöhnlich monopodial, die Zweige treten seitlich unter dem Scheitel des Vegetationspunktes hervor; bis jetzt ist nur ein Fall dichotomischer Verzweigung und zwar mit sympodialer Ausbildung der Gabelsprosse bekannt; auf dieser Entwickelung beruht, wie schon früher erwähnt wurde, die Bildung der (wickeligen) Inflorescenz der Borragineen nach Kaufmann. — Die normale monopodiale Auszweigung ist axillär, die Seitensprosse entspringen in dem Winkel, den die

---

1) Das Obige nach Irmisch's ausführlichen Darstellungen in dessen Beiträgen zur vergl. Morphol. der Pfl. Halle 1854, 1856, Botanische Zeitung 1861 und anderwärts.

Mediane des Blattes mit dem darüber stehenden Internodium bildet; innerhalb des vegetativen Stockes wird in jeder Blattaxel wenigstens ein Seitenspross angelegt, wenn auch bei weitem nicht sämmtliche Axelknospen zur Entfaltung gelangen; zuweilen entstehen über dem eigentlichen ursprünglichen Axelspross noch andere in einer Längsreihe, so z. B. über den Laubblattaxeln bei Aristolochia Sipho, Gleditschia, Lonicera [1]), über den Axeln der Cotyledonen von Juglans regia, des geförderten Cotyledons von Trapa. Bei Holzpflanzen wird nicht selten die zur Ueberwinterung bestimmte Axelknospe von der Basis des Blattstiels so umwachsen, dass sie erst nach dem Abfallen desselben sichtbar wird, wie bei Rhus typhium, Virgilia lutea, Platanus u. a. (intrapetiolare Knospen). — Ausser der gewöhnlichen axillären Verzweigung sind einige Fälle zwar seitlicher, monopodialer, aber extraaxillärer Verzweigung bei Dicotylen bekannt: dahin gehört die Entstehung der Rankenzweige von Vitis und Ampelopsis, welche unterhalb des Vegetationspunktes, dem jüngsten Blatte gegenüber, etwas später als dieses aus dem Muttersprosse hervortreten (nach Nägeli und Schwendener); bei Asclepias syriaca u. a. steht unterhalb der terminalen Inflorescenz ein vegetativer Seitenzweig zwischen den Insertionen der Laubblätter, die selbst noch Axelsprosse stützen. Nach Pringsheim [2]) entstehen auf der concaven Seite des langen, spiralig eingekrümmten Vegetationskegels von Utricularia vulgaris seitliche Sprossungen, die er für extraaxilläre Zweige (Rankenzweige) hält, während in den Axeln der zweireihig am convexen Rücken des Sprosses stehenden Blätter oder neben diesen »normale« Sprosse auftreten; es scheint mir jedoch die Annahme gestattet, dass jene extraaxillären Gebilde der concaven Seite des Muttersprosses eigenthümlich geformte Blätter [3]) sind; in ihren Axeln bilden sich Inflorescenzen.

Das nicht seltene Fehlen der Deckblätter in den Inflorescenzen darf nicht in dieselbe Kategorie mit den genannten Fällen extraaxillärer Verzweigung gestellt werden, dort sind in der Nähe der extraaxillären Seitenzweige grosse Blätter vorhanden, in deren Axeln wirklich auch Zweige entstehen; hier dagegen wie bei den Cruciferen, im Köpfchen vieler Compositen, ist die Blattbildung der sich verzweigenden (die Blüthen oder Inflorescenzzweige tragenden) Axe selbst überhaupt unterdrückt, es sind keine Blattaxeln vorhanden, neben denen die Zweige stehen könnten; sie entstehen aber so, als ob Blätter wirklich da wären, und es lassen sich Gründe anführen für die Annahme, dass man es hier mit einem Abortus der Deckblätter in demselben Sinne zu thun hat, wie bei dem Fehlen des hinteren Staubgefässes der Labiaten (p. 451), der Musaceen (Fig. 397) u. s. w.; da überhaupt die Hochblätter innerhalb des Blüthenstandes gern sehr klein bleiben, früh verkümmern, so kann es nach den Anschauungen der Descendenztheorie nicht auffallen, dass endlich derartige functionslose Organe ganz ausfallen, dass ihre Entwickelung in gewissen Fällen ganz unterbleibt, während die zugehörigen (im Sinne der Descendenztheorie typisch axillären) Seitenzweige sich kräftig entwickeln.

---

1) Vergl. Guillard: Bull. Soc. bot. de France. IV. 1857, p. 939 (cit. bei Duchartre, Eléments de Bot., p. 408).

2) Zur Morphologie der Utricularien: Monatsber. der k. Akad. der Wiss. Febr. 1869.

3) Es kommt natürlich darauf an, was man überhaupt ein Blatt und was man einen Spross zu nennen habe; das ist aber nicht bloss Sache der Beobachtung, sondern noch mehr Sache zweckmässiger, conventioneller Begriffsbestimmung.

Adventivsprosse gehören, wie bei den Phanerogamen überhaupt, auch bei den Dicotylen zu den Seltenheiten; sehr bekannt sind die gewöhnlich an den Blatträndern (in deren Einkerbungen) von Bryophyllum calycinum exogen entstehenden, die dann als Brutknospen einer weiteren Entwickelung fähig sind; bei Begonia coriacea finden sich zuweilen Adventivknospen in Form kleiner Zwiebeln auf der schildförmigen Blattfläche da, wo die Hauptnerven ausstrahlen (nach Peterhausen [1]);. Ueber die Adventivsprosse an den Blättern von Utricularia vergl. Pringsheim's cit. Abhandlung. — Häufiger entspringen Adventivsprosse aus Wurzeln (Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus tremula, Pyrus mulus u. v. a. Hofmeister). Die aus der Rinde älterer Baumstämme hervortretenden Sprosse dürfen nicht ohne Weiteres für Adventivknospen gehalten werden, da sich die zahlreichen ruhenden Knospen der Holzpflanzen lange versteckt lebensfähig erhalten können.

6) Die Blätter der Dicotylen zeigen in ihren Stellungs- und Formverhältnissen eine grössere Mannigfaltigkeit, als die aller anderen Pflanzenclassen zusammengenommen. — Das gewöhnlich mit einem zweigliedrigen Cotyledonarquirl der Keimpflanzen beginnende Stellungsverhältniss setzt sich entweder in decussirten Paaren fort, oder geht in alternirend zweizeilige, oder in mehrgliedrig verticillirte oder in schraubige Stellungen der verschiedensten Divergenzen über. Einfachere Stellungsverhältnisse, zumal die Decussation zweigliedriger Quirle, sind gewöhnlich in ganzen Familien constant, complicirtere Verhältnisse meist inconstant. Die Axelsprosse beginnen gewöhnlich mit einem Paare opponirter oder verschieden hoch entspringender Blätter, die rechts und links von der Mediane des Mutterblattes stehen.

Von den Blattformen, auch abgesehen von den Formationen der Schuppen (Niederblätter an unterirdischen Stammtheilen und Hüllschuppen der Dauerknospen), Hochblätter und Blüthenphyllome, in Kürze einen Ueberblick zu geben, ist einfach unmöglich; hier mögen nur einige derjenigen Formverhältnisse der Laubblätter genannt werden, die den Dicotylen allein oder vorwiegend eigenthümlich sind. Gewöhnlich gliedern sich die Laubblätter in einen dünnen Stiel und eine flache Lamina; diese ist sehr häufig verzweigt, d. h. gelappt, gefiedert, zusammengesetzt, zertheilt; auch wo sie eine einheitliche Platte darstellt, ist die Neigung zur Verzweigung gewöhnlich durch Einkerbungen, Zähne, Ausschnitte am Rande angedeutet. Die Verzweigung der Lamina ist gewöhnlich entschieden monopodial angelegt; sie kann sich aber in cymöser Weise fortentwickeln, indem rechts und links von einem Mitteltheile des Blattes je eine schraubelartige Folge seitlicher Lappen entsteht (so z. B. bei Rubus, Helleborus). — Die scheidenförmige, stengelumfassende Basis ist bei den Dicotylenblättern nicht häufig (Umbelliferen), dafür treten desto öfter Nebenblätter (stipulae) auf. Als besonders eigenthümlich ist die nicht seltene Verschmelzung opponirter Blätter in eine vom Stengel durchbohrte Lamelle zu erwähnen (Laminum amplexicaule, Dipsacus fullonum, Silphiumarten, Lonicera Caprifolium, manche Eucalyptus u. a.), ebenso die rechts und links von der Blattinsertion hinablaufenden Laminastreifen, durch welche die

---

1) Beiträge zur Entw. der Brutknospen (Hameln 1869), wo auch verschiedene Beispiele von Axelsprossen, die sich zu abfallenden Brutknospen bei Dicotylen entwickeln, besprochen sind; so Polygonum viviparum, Saxifraga granulata, Dentaria bulbifera, Ranunculus Ficaria.

geflügelten Stengel von Verbascum thapsiforme, Onopordon u. a. ausgezeichnet sind; auch das nicht selten vorkommende schildförmige Laubblatt (folium peltatum) findet sich kaum in einer anderen Classe in so ausgeprägter Form (Tropaeolum, Victoria regia u. a.). Die Fähigkeit der Dicotylen, ihre Laubblätter den verschiedensten Lebensverhältnissen entsprechend zu Organen der verschiedensten Function auszubilden, zeigt sich besonders auffallend in dem so häufigen Vorkommen von Blattranken und Blattdornen, noch mehr in der Ascidienbildung der Nepenthen, Cephaloten, Saracenien.

Die Nervatur der Laubblätter (abgesehen von den dicken Blättern der Fettpflanzen) ist durch die zahlreichen auf der Unterseite vortretenden Nerven und durch die zahlreichen, krummlinigen Anastomosen derselben mittels feiner, im Mesophyll selbst verlaufender Fibrovasalstränge ausgezeichnet. Der Mittelnerv, der das Btatt meist in zwei symmetrische, zuweilen jedoch auch in sehr unsymmetrische Hälften theilt, giebt nach rechts und links seitliche Nerven ab, oft entspringen von der Basis der Lamina aus rechts und links vom Medianus noch je ein, zwei, drei starke Nerven, die sich ähnlich wie jener verhalten. Das ganze System der vorspringenden Nerven eines Laubblattes verhält sich wie ein monopodial angelegtes, in einer Fläche entwickeltes Verzweigungssystem, dessen Zwischenräume mit grünem Mesophyll ausgefüllt sind, in welchem die zu einem kleinmaschigen Netzwerk verbundenen Anastomosen liegen; innerhalb der Maschen entspringen meist noch feinere Bündel, die dann im Mesophyll blind endigen. Bei den schuppenförmigen oder häutigen Niederblättern, Hochblättern und Hüllblättern der Blüthe fehlen die vorspringenden Nerven meist, die Nervatur ist einfacher und gleicht mehr der der Monocotylen.

7) Die Blüthe [1]). Bei der grossen Mehrzahl der Dicotylen sind die Blüthentheile in Kreise geordnet, die Blüthen cyclische, nur bei einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Familien (Ranunculaceen, Magnoliaceen, Calycantheen, Nymphaeaceen, Nelumbieen) sind sie sämmtlich oder zum Theil spiralig gestellt (acyclisch oder hemicyclisch) [2]).

Die cyclischen Blüthen haben meist fünfgliedrige, seltener viergliedrige Kreise, die beide innerhalb derselben natürlichen Verwandtschaftsgruppen angetroffen werden; drei- und zweigliedrige Blüthenkreise, oder Zusammenstellungen von zwei- und viergliedrigen sind weit seltener als die fünfgliedrigen und gewöhnlich charakteristisch für kleinere Gruppen des natürlichen Systems.

Fünf- oder viergliedrige Blüthen bestehen gewöhnlich aus vier Kreisen, die als Kelch, Corolle, Androeceum, Gynaeceum ausgebildet sind; bei drei- und zweigliedrigen Blüthen ist die Zahl der Kreise viel variabler, nicht selten werden dann zwei- oder mehr Kreise auf je eine Formation verwendet, während bei den erstgenannten die Vermehrung der Kreise fast nur auf das Androeceum beschränkt ist.

Nicht selten fehlt die Corolle, die Blüthen heissen dann apetale.

---

1) Die hier folgenden Blüthendiagramme sind z. Th. nach eigenen Untersuchungen, vorwiegend aber nach den entwickelungsgeschichtlichen Angaben Payer's und mit Benutzung der Flora von Döll entworfen. — Die unter den Diagrammen stehenden Figuren sollen Zahl und Verwachsung der Carpelle sowie die Placentation bei Pflanzen andeuten, deren Diagramm im Uebrigen dasselbe ist.

2) Vergl. p. 493 und p. 500.

Sind Kelch und Corolle vorhanden, so bestehen sie fast immer (nicht z. B. bei Papaver) aus gleicher Gliederzahl, aber ohne Rücksicht auf die Zahl der Kreise (es kann z. B. der Kelch aus zwei zweigliedrigen decussirten, die Corolle aus einem viergliedrigen Kreis bestehen: Cruciferen). Sind Androeceum und Hülle (gleichgiltig, ob diese nur aus dem Kelch oder aus Kelch und Corolle besteht) in

Fig. 409. Caprifoliaceen: *A* Leycesteria, *a* Lonicera, *b* Symphoriacarpus.

Fig. 410. Parnassia.

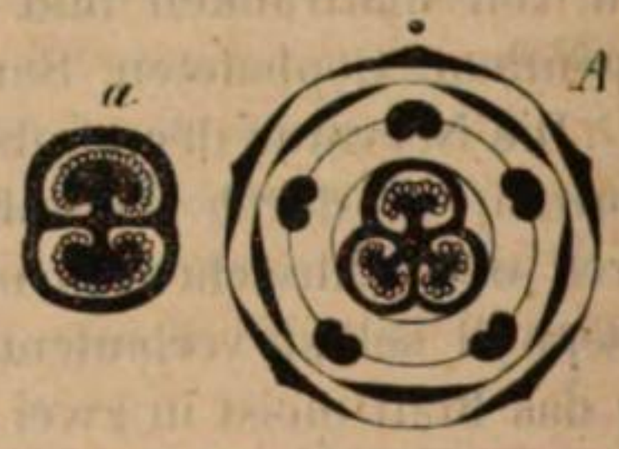


Fig. 411. *A* Campanula, *a* Lobelia.

Fig. 412. Valerianeen: *A* Valeriana, *B* Centranthus.

Fig. 413. Cucurbita.

Fig. 414. Compositen.

Fig. 415. Manche Rubiaceen.

Fig. 416. Plantagineen.

Fig. 417. Oleaceen.

Fig. 418. Menispermeen.

Fig. 419. Cinnamomum.

einer Blüthe vorhanden, so sind sie meist gleichzählig (isostemone Blüthen), häufig sind aber auch mehr, seltener weniger Staubfäden als Hüllenglieder vorhanden (anisostemone Blüthen). Bei fünf- und viergliedrigen Blüthen ist die Zahl der Carpelle meist kleiner als fünf oder vier, bei drei- und zweigliedrigen so wie bei spiraligen sind nicht selten mehr Carpelle vorhanden.

Man sieht schon aus diesen wenigen Andeutungen, dass die Zahlen- und Stellungsverhältnisse in den Blüthen der Dicotylen sehr mannigfaltig sind, sie lassen sich nicht, wie die Monocotylen mit wenigen Ausnahmen, auf einen Typus zurückführen. Selbst die Aufstellung verschiedener Typen für ebenso viele grössere Gruppen ist mit manchen Unsicherheiten verbunden, da es für die Zurückführung mancher Blüthenformen auf allgemeinere Formeln oft an der Kenntniss der Entwickelung fehlt; zudem hat die viel zu weit gehende Anwendung der Spiraltheorie der Blattstellung auch auf cyclische Blüthen das Verständniss derselben vielfach erschwert und Zweifel geschaffen, wo solche ohne jene Theorie nicht zu finden sind.

Für die grosse Mehrzahl der Dicotylen lässt sich die Blüthenformel: $KnCnAn(+n+\cdots)Gn(-m)$ aufstellen; sie gilt für die meisten fünfgliedrigen und echten viergliedrigen (und achtgliedrigen z. B. Michauxia) Blüthen, so dass also $n = 5$ oder $n = 4$ (resp. 8) ist; im Androeceum ist eine unbestimmte Anzahl von (alternirenden) Kreisen angenommen, $An(+n+\cdots)$, um auch die grosse Zahl von Blüthen, deren Androeceum mehr als einen Kreis enthält (z. B. Fig. 420), mit zu umfassen; die Bezeichnung des Gynaeceums $Gn(-m)$ soll andeuten, dass sehr häufig weniger als 5, resp. 4 (oder 8) Carpelle vorhanden sind; m kann alle Werthe von 0 bis n haben. Sehr häufig, bei der Mehrzahl der Gamopetalen und anderwärts sind nur zwei Carpelle vorhanden; sie stehen in diesem Fall median hinten und vorn; unter der Annahme, dass das Gynaeceum typisch fünfgliedrig alternirend und nur durch Abortus zweigliedrig geworden ist, müsste aber höchstens eines median vorn, das andere schief hinten stehen; eine ähnliche Schwierigkeit ergiebt sich auch zuweilen bei dreigliedrigem und eingliedrigem Gynaeceum; es würde zu weit führen, die Gründe zu entwickeln, die mich dennoch bestimmen, die aufgestellte Formel auch für das Gynaeceum derartiger Blüthen gelten zu lassen, es sei nur erwähnt, dass in den verschiedensten Familien und Ordnungen, wo sonst weniger als fünf Carpelle vorkommen, auch Arten oder Gattungen mit den typischen fünf auftreten.

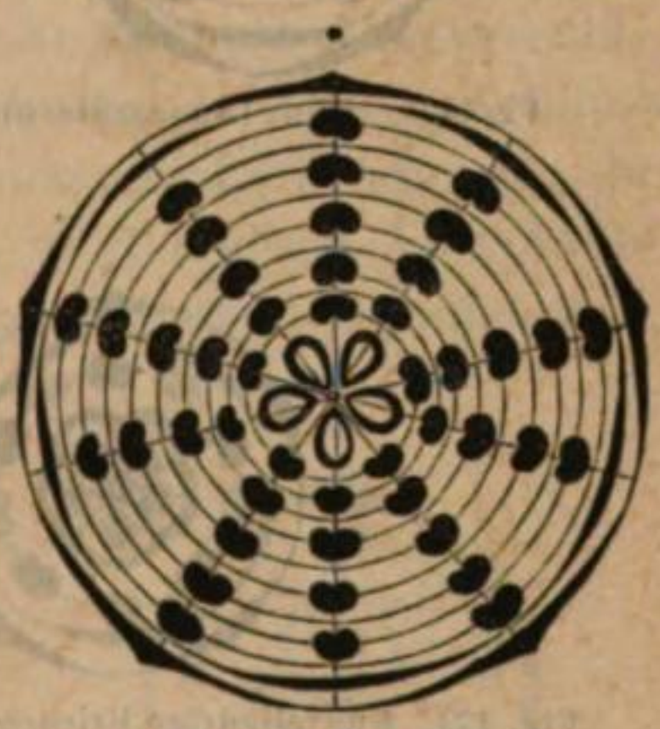


Fig. 420. Aquilegia.

Die Diagramme Fig. 409—417 bieten eine Auswahl von Fällen, welche sich, wenn man auf die eben angedeuteten Bedenken keine weitere Rücksicht nimmt, der allgemeinen Formel unterordnen, die hier den einfacheren Ausdruck $KnCnAnGn(-m)$ annimmt; dass die durch Punkte in den drei äusseren Kreisen angedeuteten leeren Stellen abortirten Gliedern (in dem schon mehrfach angegebenen Sinne) entsprechen, kann nach der Vergleichung mit nahe verwandten Formen kaum zweifelhaft sein, wenn auch die betreffenden Glieder so vollständig fehlen, dass selbst frühe Entwickelungszustände der Blüthe Nichts mehr von ihnen aufweisen; es gilt diess auch von den zur typischen Anzahl fehlenden Carpellen; doch kommen andere Fälle vor, wo wie bei Rhus Fig. 421 gewisse Glieder, hier zwei, von den drei erscheinenden Carpellen erst während der weiteren Entwickelung schwinden; besonders lehrreich bezüglich der hier einschlägigen Verhältnisse ist Crozophora tinctoria Fig. 422, deren Blüthen dadurch diclinisch werden, dass

bei den einen (den weiblichen) die Stamina als sterile Staminodien sich ausbilden (was als der erste Schritt zum Abortus zu betrachten ist), während bei den anderen (den männlichen Blüthen) die drei Carpelle durch drei fruchtbare Staubblätter ersetzt werden (Payer).

In der Einleitung zu den Angiospermen wurde schon auf die Interponirung eines Kreises von Staubfäden zwischen die Glieder eines früher aufgetretenen

Fig. 421. Rhus (Anacardieen).

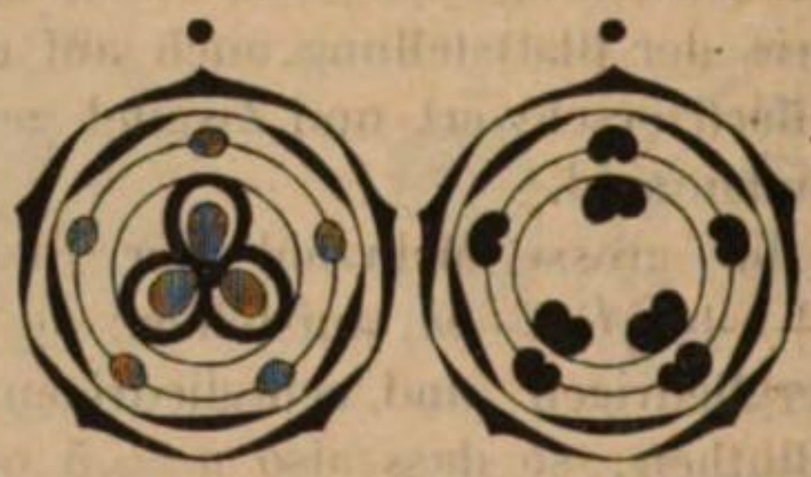


Fig. 422. Crozophora, links weiblich, rechts männlich (Euphorbiaceen).

Fig. 423. Fünfgliedrige Ericaceen, Epacrideen.

Fig. 424. Aesculus (Hippocastaneen).

Staminalkreises hingewiesen und erwähnt, dass der interponirte Kreis zuweilen nicht vollzählig ist; diese Erscheinungen kehren in verschieden grossen Gruppen der Dicotylen wieder [1]); Fig. 423 zeigt die grau angedeuteten interponirten Stamina der zehnmännigen Blüthen aus der Gruppe der Bicornes als einen vollzähligen Kreis in den ersten Staminalkreis eingeschaltet; ebenso ist es bei den meisten Gruinales, unter denen die Balsamineen aber nur die typischen fünf, die Lineen und die Gattung Erodium zwischen diesen noch fünf rudimentäre interponirte Stamina aufweisen, während bei Peganum Harmala und Monsonia die Glieder des interponirten und weiter nach aussen stehenden Kreises sich verdoppeln; von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Ordnung der Aesculineen, insofern in verschiedenen Familien derselben der interponirte Staminalkreis unvollständig bleibt (Acerineen, Hippocastaneen Fig. 424), so dass die Gesammtzahl der Staubfäden also kein Multiplum der typischen Grundzahl (hier fünf) ist. Unter den fünfgliedrigen Blüthen sind noch die Lythrarieen, Crassulaceen und Papilionaceen, unter den viergliedrigen die Oenothereen zu erwähnen, bei denen die Interponirung je eines vollzähligen Staubblattkreises stattfindet.

Eine der merkwürdigsten Abweichungen von den gewöhnlichen Verhältnissen macht sich bei nicht wenigen Familien der Dicotylen darin geltend, dass

---

1) Wie aus den Abbildungen Payer's hervorgeht; zuweilen steht der interponirte Kreis, obgleich später entstanden, doch weiter nach aussen als der typische; Hauptsache ist, dass sich die Stellung und Zahl der anderen Blüthentheile ganz so verhält, als ob der interponirte Kreis gar nicht vorhanden wäre.

der einfache Staubblattquirl dem der Corolle superponirt ist, wie in Fig. 425, 426 (ausserdem bei den Rhamneen, Celastrineen, den fünfmännigen Hypericineen, Tilia); Pfeffer [1]) zeigte, dass die beiden superponirten Kreise bei den Ampelideen gesondert und in acropetaler Ordnung entstehen, dass sie dagegen bei den Primulaceen in Form von fünf Höckern auftreten, deren jeder erst später nach aussen ein Blumenblatt, nach innen ein Staubblatt hervorwachsen lässt. In diesen Fällen hat man keine hinreichende Ursache zu der Annahme, dass ein alternirender Kreis zwischen den beiden superponirten ausgefallen sei, in anderen Fällen ist diese Annahme jedoch gerechtfertigt oder sehr wahrscheinlich; so kommen in der Ordnung der Caryophyllinen Familien, Gattungen und Arten vor, denen die Blumenkrone fehlt und wo die Staubblätter den Kelchblättern superponirt sind; da in derselben Verwandtschaftsgruppe auch Pflanzen mit Blumenkrone vorkommen, so darf man annehmen,

Fig. 425. Primulaceen.

Fig. 426. Vitis (Ampelideen).

Fig. 427. Phytolacca.

Fig. 428. Scleranthus.

Fig. 429. Celosia.

dass sie da, wo sie fehlt, abortirt ist; das Diagramm dieser Pflanzen wird ausserdem dadurch complicirt, dass eine Neigung zur Verdoppelung der Stamina (Fig. 427, 428) und selbst der Carpelle sich geltend macht.

Wenn in einer Blüthe mehr Stamina als Kelch- oder Corollenglieder vorkommen, so kann diess, wie bereits erwähnt, einerseits durch Vermehrung der Staminalkreise wie in Fig. 420 stattfinden, oder durch Interponirung eines voll-

Fig. 430. Candollea (Dilleniaceen).

Fig. 431. Citrus (Aurantiaceen).

Fig. 432. Tilia americana.

ständigen oder unvollständigen Kreises in den typischen, oder durch Verdoppelung der Stamina (dédoublement) wie Fig. 427; diese Fälle sind wohl zu unterscheiden

1) Pfeffer: Bot. Zeitg. 1870, p. 443.

von denen, wo eine grössere Zahl von Staubfäden durch Verzweigung primordialer Staubblätter entsteht, ein Vorgang, der bei den Dicotylen in verschiedenen Abtheilungen, zuweilen in ganzen Familien constant vorkommt; so z. B. bei den Dilleniaceen Fig. 430, den Aurantiaceen Fig. 431, den Tiliaceen Fig. 432, wo jede Gruppe von Antherenzeichen zu einem staminalen Primordium gehört; in diesen Fällen ist die Zahl der Primordien gleich der der Corollen- und Kelchglieder; doch kommt es vor, dass sie kleiner wird als diese (wie bei Hypericum perforatum mit drei Staubbündeln in der pentameren Blüthe), dass also eine Vermehrung der Staubfäden mit einer Verminderung der typischen Zahl der Staubblätter verbunden ist.

Viel seltener als die Verzweigung der Stamina ist die der Carpelle; sehr deutlich ausgesprochen findet sie sich bei den Malvaceen, wo typisch fünf Carpelle vorkommen, die sich auch häufig genug (z. B. bei Hibiscus) als solche ausbilden; bei manchen Gattungen jedoch (Malope, Malva, Althaea u. a.) entstehen zunächst fünf primordiale Carpellanlagen in Form niederer Wülste, die aber sehr frühe schon jeder eine grössere Zahl von neben einander liegenden Auswüchsen bilden, deren jeder einen Griffel und eine einsamige Nische des eigenthümlich geformten Gynaeceums erzeugt (vergl. Payer, organogénie Taf. 6—8).

Diese kurzen Andeutungen werden genügend zeigen, welcher Abänderungen die Zahlen- und Stellungsverhältnisse fähig sind, die sich unter den Ausdruck: $KnCnAn(+n+\cdot\cdot)Gn(+m)$ zusammenfassen lassen, der, wie schon erwähnt, vorwiegend die Blüthen mit fünfgliedrigen und echten viergliedrigen Kreisen umfasst; den rein tetrameren Blüthen schliessen sich nicht nur die achtgliedrigen (wie Michauxia), sondern auch solche mit zweigliedrigen Quirlen an, unter denen besonders die Oenotheren zu nennen sind; unter diesen ist z. B. Epilobium nach der Formel $K2+2K\times4A4\cdot4G4$, Circaea nach der $K2C2A2G2$ gebaut; auch Trapa mit $K2+2C\times4A4G2$ ist hierher zu rechnen; obgleich bei Epilobium und Trapa der Kelch von zwei Kreisen gebildet wird, so folgen auf diesen aus zwei decussirten Paaren dargestellten Scheinquirl die folgenden Kreise doch gerade so, als ob es ein echter viergliedriger Quirl wäre. — Bei anderen zwei- und viergliedrigen Blüthen tritt aber schon eine beträchtlichere Abweichung ein, insofern auf zwei zweigliedrige Hüllkreise, die sich gleichartig als viergliedriger Kelch oder Corolle ausbilden, sogleich ein Staubblattwirtel folgt, der diesem aus zwei decussirten Paaren zusammengesetzten Scheinquirl superponirt ist, wie bei Urtica und anderen Urticaceen und den Proteaceen mit der Formel $K2+2A4G1$ (Fig. 339).

Unter den zweigliedrigen und den dreigliedrigen Blüthen der Ordnungen: Polycarpicae und Cruciflorae, wo sie vorzugsweise vollkommen entwickelt sind, herrscht eine Neigung, zur Bildung des Kelches, der Corolle, des Androeceums und zuweilen selbst des Gynaeceums mehr als je einen Kreis zu verwenden, was sich durch die allgemeine Formel: $Kp(+p+\cdot\cdot)Cp(+p+\cdot\cdot)Ap(+p+\cdot\cdot)Gp(+p+\cdot\cdot)$ ausdrücken lässt; z. B.

Fumariaceen: $K2+2A2+:G2$

Berberideen:

Epimedium: $K2+2C2+2A2+2G1$

Berberis: $K3+3C3+3A3+3G1$

Podophyllum: $K3C3+3^2A3^3+3G1$.

Cruciferen: $K2+2C\times4A2+2^2G2(+2)$.

Sehr mannigfaltige Beispiele für diese allgemeine Formel bietet die Familie der Menispermeen, bei denen die Kreise bald drei–, bald zweigliedrig sind, zuweilen sogar in einer Blüthe zwei– und dreigliedrige vorkommen, und wo fast jedes beliebige Glied durch Abortus verschwinden kann [1]).

Neben den hier genannten dreigliedrigen Blüthen giebt es aber auch solche, die sich der zuerst betrachteten allgemeinen Formel $KnCnAn(+n)Gn(-m)$ anschliessen, wie z. B. Rheum mit $K3C3A3^2+3G3$; noch andere dreigliedrige Blüthen scheinen aber einem dritten Typus anzugehören, wie Asarum mit $K3A3+6G6$.

Wenn die Anzahl der Kreise im Androeceum sich beträchtlich steigert, so geschieht es nicht selten, dass dann auch die Gliederzahl der Kreise sich ändert und verwickelte Alternation derselben eintritt; Blüthen von sonst ganz verschiedenem Bau verhalten sich in dieser Beziehung ähnlich, wie die Papaveraceen einerseits (Fig. 433), die Cistineen und viele Rosaceen (Fig. 152) andrerseits zeigen.

Fig. 433. Papaveraceen: *A* Chelidonium, *a* Papaver.

Wie bei den Monocotylen geht auch bei vielen Dicotylen die Vereinfachung der Blüthen oft so weit, dass jede einzelne entweder nur aus einem Fruchtknoten mit einem oder einigen Staubgefässen, oder bei diclinischer Ausbildung gar nur aus je einem Fruchtknoten und je einem oder mehreren Staubgefässen besteht, während das Perigon entweder ganz fehlt, wie bei den Piperaceen (Salix), oder auf ein napfartiges Gebilde (Populus, Cannabineen ♀), oder auf haarähnliche Schuppen zwischen den verschiedene Blüthen repräsentirenden Geschlechtstheilen reducirt ist (Platanus). Derartige Blüthen sind gewöhnlich sehr klein und meist in reichblüthige Inflorescenzen (Köpfchen, Aehren, Kätzchen) dicht zusammengedrängt. In manchen Fällen kann es selbst fraglich scheinen, ob man einen Blüthenstand oder eine einzelne Blüthe vor sich hat, wie bei der Gattung Euphorbia (vergl. Payer l. c. p. 529).

Die Ausbildung der einzelnen Blüthentheile und die Gesammtform der Blüthen im entwickelten Zustand ist so mannigfaltig, dass sich kaum etwas Allgemeines darüber aussagen lässt. Den Dicotylen eigenthümlich ist das Auftreten perigynischer Blüthen und, was auf ähnlichen Wachsthumsvorgängen basirt, das Vorkommen ausgehöhlter Inflorescenzaxen (Feige und ähnliche Bildungen) und der Cupula in einzelnen Familien.

8) Die Samenknospen zeigen bei den verschiedenen Abtheilungen der Dicotylen alle die Verschiedenheiten, welche in der Einleitung p. 471 ff. bereits erwähnt worden sind; häufig ist hier, zumal bei den Gamopetalen, der Knospenkern nur mit einem Integument umhüllt, das dann oft vor der Befruchtung sehr dick ist; andrerseits kommt aber auch das dritte Integument, der Samenmantel, hier weit häufiger vor, als bei den Monocotylen; sind zwei Integumente vorhanden, so betheiligt sich, abweichend von den meisten Monocotylen, das äussere an der Bildung der Micropyle, es umschliesst den Eingang zu dieser, das Exostom. — Bei manchen Schmarotzern sind die Samenknospen rudimentär, bei vielen Bala–

1) Eichler über die Menispermaceen: Denkschrift der K. bayer. Ges. Regensburg 1864, sowie Payer, organogénie. Taf. 45–49 und Eichler, Flora. 1865, No. 2—8 ff.

nophoren auf einen nackten, wenigzelligen Knospenkern reducirt, bei den Loranthaceen mit dem Gewebe der Blüthenaxe im unterständigen Fruchtknoten verschmolzen.

9) Der Embryosack[1]) verhält sich bei der Mehrzahl der Dicotylen vor und nach der Befruchtung ähnlich wie bei den Monocotylen, das Endosperm wird meist durch freie Zellbildung angelegt und durch wiederholte Theilungen der so entstandenen primären Zellen zu einem mehr oder minder massigen Gewebe umgebildet, welches entweder sehr frühe schon, vor Entstehung des vielzelligen Embryokügelchens, oder erst später den Embryosack erfüllt. Bei einer sehr beträchtlichen Anzahl von Familien, welche ganz verschiedenen Gruppen angehören, zeigt aber der Embryosack einerseits auffallende Wachsthumserscheinungen, oft vor der Befruchtung namhafte Verlängerung bis zur dünnen Schlauchform und nach der Befruchtung das Austreiben einzelner oder zahlreicher blinddarmartiger Aussackungen, welche seitlich in das Gewebe des Kerns und der Integumente zerstörend eindringen oder selbst frei aus der Samenknospe hervortreten (Pedicularis, Lathraea, Thesium u. a.); andrerseits wird bei derartigen Pflanzen das Endosperm durch Theilung angelegt; dabei treten nach Hofmeister folgende Verschiedenheiten hervor: »der ganze Innenraum des Embryosackes verhält sich als Anfangszelle des Endosperms bei den Asarineen, Aristolochiaceen, Balanophoreen, Pyrolaceen, Monotropeen; die erste Theilung des Sackes erfolgt durch eine ihn in zwei ziemlich gleiche Hälften scheidende Wand, deren jede einen Zellkern einschliesst, und deren jede mindestens noch einmal Tochterzellen bildet. — Dagegen nimmt die Anfangszelle des Endosperms das obere Ende des Embryosackes ein; es erscheint der eben befruchtete Embryosack durch eine Querwand in zwei Hälften geschieden, deren obere durch eine Reihe von Zweitheilungen zum Endosperm sich umwandelt, während in der unteren keine solche Zelltheilung stattfindet bei Viscum, Thesium, Lathraea, Rhinanthus, Mazus, Melampyrum, Globularia; — sie (die Anfangszelle des Endosperms) füllt die Mittelgegend des Embryosackes aus bei Veronica, den Labiaten, Nemophila, Pedicularis, Plantago, Campanula, Loasa; das untere Ende desselben bei Loranthus, Acanthus, Catalpa, Hebenstreitia, Verbena, Vaccinium.« — Bei Nymphaea, Nuphar, Ceratophyllum wird das obere Ende des Embryosackes bald nach der Befruchtung durch eine Querwand von dem übrigen Raum abgeschieden und nur in jenem oberen, auch die »Keimbläschen« einschliessenden Theile findet die weitere Bildung von Tochterzellen (Endosperm) statt; diese Endospermbildung ist aber von der der oben aufgezählten Pflanzen dadurch verschieden, dass sie in der oberen Theilhälfte des Embryosackes durch freie Zellbildung eingeleitet wird (Hofmeister).

Mit Ausnahme von Cuscuta, deren Endosperm durch freie Zellbildung entsteht, gehört zu den Pflanzen, deren Endosperm durch Theilung gebildet wird, die weit überwiegende Mehrzahl der echten Parasiten und der Humusbewohner.

Nur schwache Andeutungen von Endospermbildung finden sich bei Tropaeolum und Trapa (nach Hofmeister).

10) Die Embryobildung der Dicotylen wurde schon in der Einleitung zu den Angiospermen bei Fig. 372 nach den neueren Untersuchungen Hanstein's

T.496

---

1) Hofmeistor: Jahrb. f. wiss. Bot. I, p. 185 und Ahhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. VI, p. 586.

im Wesentlichen erläutert; hier ist nur noch hervorzuheben, dass bei den chlorophyllfreien Schmarotzern und einigen Humusbewohnern die Samenreife eintritt, bevor der Embryo über den Zustand eines äusserlich noch ungegliederten rundlichen Gewebekörperchens hinausgediehen ist (Monotropa, Pyrola, Balanophoren, Rafflesiaceen, Orobanche).

a) Bezüglich der Gewebebildung[1]) beschränke ich mich auch hier auf die Darstellung des Verhaltens der Fibrovasalstränge und des Dickenwachsthums im Stamme.

Abgesehen von einigen einfach gebauten Wasserpflanzen, bei denen ein axiler Fibrovasalcylinder den Stamm durchläuft und im Gipfel desselben sich als stammeigener Strang fortbildet, an welchen sich die später entstehenden Stränge der Blätter anlegen (Hippuris, Aldrovandia, Ceratophyllum, z. Th. auch Trapa nach Sanio) ist es die allgemeine Regel, dass zuerst gemeinsame Stränge entstehen, deren aufsteigende Schenkel in kräftigere Laubblätter meist in Mehrzahl eintreten, um im Blattstiel und Mittelnerv derselben meist isolirt neben einander zu verlaufen[2]), und in der Lamina die Stränge für die Nervatur abzugeben. — Die in den Stamm hinabsteigenden Schenkel, die Blattspurstränge, laufen meist durch mehrere Internodien abwärts, indem sie sich zwischen die oberen Partieen älterer Blattspuren einschieben und zuweilen (Fig. 434) spalten, bevor sie sich an die letzteren tiefer unten seitlich anlegen und mit ihnen verschmelzen. Zuweilen (z. B. bei Iberis) erfährt dabei jeder Strang im Stamme eine Drehung immer nach derselben Seite hin, so dass die sympodial verschmolzenen Blattspuren verschieden hoher Blätter innerhalb der Stammrinde schraubig gewunden emporsteigen; häufig aber laufen sie parallel mit der Axenlinie des Stammes, bis sie am unteren Ende mit tieferen Strängen anastomosiren. — Die Blattspurstränge biegen nicht tief in das innere Gewebe des Stammes ein, sie wenden sich nach abwärts und verlaufen unter sich parallel und von der Stammoberfläche überall gleich weit entfernt, so dass sie in einer mit dieser letzteren concentrischen Schicht liegen, die im Querschnitt als ein Ring erscheint, durch welchen das Grundgewebe in Mark und primäre Rinde geschieden wird; die zwischen den Strängen liegenden Partien des Grundgewebes erscheinen im Querschnitt als radiale Verbindungen beider, als sogen. Markverbindungen oder primäre Markstrahlen. Findet ein nachträgliches Dickenwachsthum nicht statt,

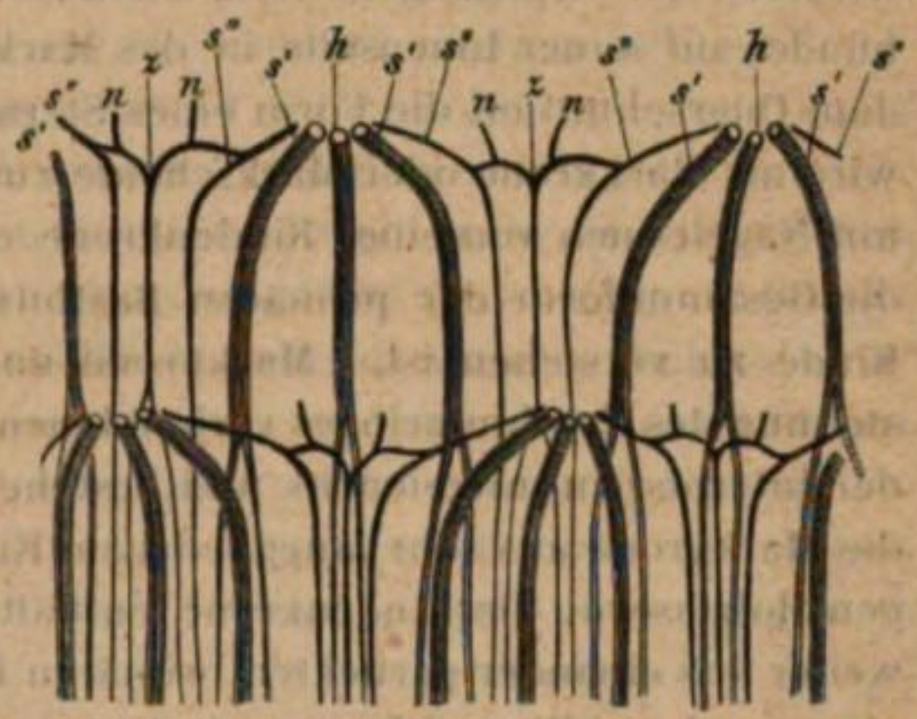


Fig. 434. Sambucus Ebulum: die Blattspurstränge in zwei Internodien; sie liegen in einer Cylinderfläche, die hier auf eine Ebene ausgebreitet ist; jedes Internodium trägt zwei opponirte Blätter, jedes Blatt empfängt aus dem Stamme je einen mittleren Strang *h h* und je zwei starke seitliche Stränge *s' s'*; die absteigenden Stränge spalten sich unten, und ihre Schenkel treten in die Zwischenräume der tieferen Stränge ein. Ausserdem sind dünnere Stränge *s'' s''* vorhanden, die durch horizontale Zweige verbunden sind, aus diesen steigen Stränge *n n* in die Nebenblätter auf. (Nach Hanstein).

1) Vergl. Hanstein: Jahrb. f. wiss. Bot. I, p. 233 ff. und die gürtelförmigen Gefässstrangverbindungen (Abh. d. Berliner Akad. 1857, 1858). — Nägeli: Beiträge z. wiss. Bot. Leipzig. Heft I. 1858; ferner: Dickenwachsthum und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. München 1864. — Sanio: Bot. Zeitg. 1864, p. 193 ff. und 1865, p. 165 ff. — Eichler: Denkschrift d. K. bayer. bot. Ges. Bd. V, Heft I, p. 20 (Regensburg 1864).

2) Wenn in einen Blattstiel mehrere Stränge eintreten, so bleiben sie für gewöhnlich durch Grundgewebe weit getrennt; zuweilen aber, wie bei Ficus carica ordnen sich die Stränge im Querschnitt des Blattstiels in einen Kreis und bilden einen geschlossenen Hohlcylinder, der das Grundgewebe des Blattstiels in Mark und Rinde scheidet; im Mark des Blattstiels verlaufen bei der Feige sogar noch vereinzelte Bündel, wie in manchen Dicotylenstämmen.

so hat es bei diesem Verhalten sein Bewenden; gewöhnlich aber, auch bei einjährigen (Helianthus, Brassica u. a.) und immer bei mehrjährigen verholzenden Stämmen und Zweigen, beginnt nach der Streckung der Internodien das nachträgliche Dickenwachsthum; zwischen dem nach aussen liegenden Phloëm und dem der Stammaxe zugekehrten Xylem der Blattspurstränge bildet sich je eine Cambiumschicht; die in einem Ring neben einander liegenden Cambiumlagen der anfangs noch durch die Markverbindungen getrennten Stränge vereinigen sich zu einem geschlossenen Cambiumring (Cambiummantel), indem durch Theilungen der zwischenliegenden Zellen der Markverbindungen Interfascicularcambium entsteht, welches die Zwischenräume zwischen den einzelnen Lagen des Fascicularcambiums überbrückt (vergl. Fig. 84, p. 93). Der so entstandene Cambiumring erzeugt nach aussen hin Phloëm-, nach innen hin Xylemschichten, indem er selbst beständig an Umfang zunimmt; alles vom Cambiumring auf der Rindenseite gebildete Gewebe kann nun als secundäre Rinde, alles nach innen hin gebildete Xylem als secundäres Holz bezeichnet werden, im Gegensatz zu der primären (nur aus Grundgewebe bestehenden) Rinde und andrerseits zu dem primären Holz, welches aus den isolirten Xylembündeln der Blattspurstränge besteht, die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhanden waren; während das aus dem letzteren hervorgegangene Holz einen Hohlcylinder darstellt, springen jene primären Xylembündel auf seiner Innenseite in das Mark hinein als Leisten vor und ertheilen diesem auf dem Querschnitt oft die Form eines Sternes; die Gesammtheit dieser primären Xylembündel wird als Markkrone oder Markscheide zusammengefasst, und man darf in demselben Sinne mit Nägeli auch von einer Rindenkrone oder Rindenscheide reden, mit welchem Ausdruck die Gesammtform der primären Bastbündel an der Grenze von primärer und secundärer Rinde zu verstehen ist. Markkrone und Rindenkrone haben als die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhandenen fibrovasalen Gewebemassen das Längenwachsthum der Internodien mitgemacht und bestehen daher aus meist sehr langen Elementargebilden; die Markkrone aus sehr langgliedrigen Ring-, Spiral- und Netzgefässen untermischt mit langen Holzfasern, die Rindenkrone enthält in ihren durch die Umfangszunahme des Stammes weiter aus einander gerückten primären Phloëmbündeln lange Bastfasern, oft stark verdickt, aber geschmeidig und lang; mit diesen oder ohne sie lange Cambiformzellen und langgliedrige Bastgefässe (Gitter- uud Siebröhren). Die aus dem Cambium entstandenen Elemente der secundären Rinde wie des secundären Holzes sind kürzer; dem letzteren fehlen die Ring- und Spiralgefässe, die fortan durch kurzgliedrige, weitere gehöftgetüpfelte Gefässe ersetzt sind, umgeben von Holzfasern, untermischt mit Holzparenchym (vergl. p. 96). Die secundäre Rinde bildet entweder wiederholt Schichten von dickwandigen Bastfasern neben dünnwandigen, z. Th. parenchymatischen Phloëmmassen, oder nur diese letzteren, oder die mannigfaltigsten Gemenge beider; durch Periderm- und Borkebildung wird schliesslich gewöhnlich die primäre Rinde sammt der Epidermis beseitigt, doch können diese zuweilen auch einem beträchtlichen Dickenwachsthum durch Umfangszunahme verbunden mit radialen Längstheilungen folgen (Viscum, Helianthus annuus u. a.). — Die durch die Thätigkeit des Cambiumringes entstandenen Holz- und Phloëmmassen zeigen sich durch secundäre Markstrahlen in radialer Richtung longitudinal zerklüftet; sie bestehen aus horizontal liegenden Zellen, welche im Holz nicht immer verholzt, in der secundären Rinde meist weich und parenchymatisch sind, dort Xylemstrahlen, hier Phloëmstrahlen heissen und immer zur Aufnahme assimilirter Stoffe geeignet sind; in dem Grade als der Cambiumring an Umfang zunimmt, mehrt sich ihre Zahl, die späteren Holzlagen sind von immer zahlreicheren Strahlen durchklüftet; eine oder mehrere Zellschichten dick, stellen sie dünne, oben und unten ausgekeilte Platten dar, die auf dem Längsschnitt als radiale bandartige Gebilde (Spiegelfasern) erscheinen; auf dem Tangentialschnitt sieht man die longitudinal verlaufenden Fibrovasalmassen ihnen ausweichen, ein Netzwerk langgezogener Maschen bilden (besonders schön z. B. an ausgefaulten Kohlstämmen u. a.); die Strahlen wachsen gleich den Fibrovasalmassen durch den Cambiumring nach aussen und innen, und indem dieser an Umfang zunimmt, erzeugt er zwischen den schon vorhandenen neue.

Wenn das Dickenwachsthum des Stammes periodisch erlischt und wieder mit der neuen Vegetationsperiode neu auflebt, wie bei unseren Holzpflanzen, so wird in jeder Vegetationsperiode eine Holzschicht (meist auch eine secundäre Rindenschicht) gebildet, die sich von der des vorigen und des folgenden Jahres scharf abgrenzt und Jahresring des Holzes genannt wird. Gewöhnlich sind die Jahresringe mit blossem Auge sehr deutlich zu erkennen, weil die im Beginn jeder Vegetationsperiode gebildete Holzmasse ein anderes Aussehen hat (lockerer, bei Laubhölzern meist gefässreicher ist) als die im Herbst gebildete (dichtere). Das Frühjahrsholz besteht aus weiteren Zellen als das Herbstholz, besonders ist der radiale Durchmesser der im Frühjahr gebildeten Zellen grösser als derer des Herbstes; die letzteren erscheinen von innen nach aussen zusammengedrückt und tangential breit; ihre Lumina sind kleiner, ihre Wandungsmasse also bei gleichem Querschnitt mehr vorwiegend, ein gegebenes Volumen von Herbstholz also dichter als ein gleiches Volumen Frühjahrsholz [1]). Während durch diese Art des Dickenwachsthums die Dicotylen von den Monocotylen weit abweichen, stimmen sie dagegen eben hierin mit den Gymnospermen fast genau überein, nur dass diesen im secundären Holz die kleinporigen, kurzgliedrigen weiten Gefässe fehlen, in welcher Hinsicht jedoch Ephedra den Uebergang zu den Dicotylen vermittelt (Mohl); auch zeigt sich eine gewisse Bevorzugung der Organisation der Dicotylen in der grösseren Mannigfaltigkeit der Zellformen, aus denen Xylem und Phloëm sich zusammensetzen.

Von diesem normalen Verhalten weichen nun zunächst die Sapindaceen in sehr auffallender Weise ab. Manche unter ihnen sind normal gebaut, bei anderen aber zeigt der Querschnitt des Stammes ausserhalb des gewöhnlichen Holzringes noch mehrere in der secundären Rinde liegende, kleinere in sich geschlossene Holzringe von verschiedenem Umriss; jeder der letzteren wächst gleich jenem durch eine ihn umgebende Cambiumschicht in die Dicke fort. Nägeli nimmt an, die erste Ursache dieses Verhaltens liege darin, dass die primären Fibrovasalstränge des Stammes auf dem Querschnitt nicht in einem Kreise liegen, sondern gruppenweise mehr nach aussen oder innen. Wenn nun die Cambiumüberbrückungen im Grundgewebe sich bilden, so werden die isolirten Stränge, je nach ihrer Gruppirung auf dem Querschnitt, zu einem (Paullinia) oder mehreren (Serjana) geschlossenen Ringen verbunden.

Eine grössere Zahl von verschiedenen Abweichungen des normalen Stammbaues wird aber bei verschiedenen Familien dadurch herbeigeführt, dass ausser den Blattspursträngen im Stamm noch andere stammeigene Stränge von späterem Ursprung auftreten, und zwar entweder innerhalb des primären Markes oder ausserhalb des Ringes, in welchem die Blattspurstränge liegen. Die genauere Kenntniss dieser Fälle verdankt man z. Th. Nägeli, ganz besonders aber den sehr ausführlichen Arbeiten Sanio's, auf welche ich vorzugsweise neben eigenen Beobachtungen, die hier folgenden kurzen Andeutungen stütze, ohne auf weitläufige Einzelheiten eingehen zu können; besonders muss ich es mir versagen, das Verhalten des Sanio'schen Verdickungsringes oder Nägeli'schen Meristemringes, in welchem die Bündel entstehen, genauer darzulegen, da diess ohne grosse Weitläufigkeiten nicht angeht.

---

1) Die Ursache dieser Verschiedenheit ist bisher nicht bekannt, ich vermuthe jedoch, dass sie einfach auf dem veränderlichen Druck beruht, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt; dieser Druck ist im Frühjahr geringer uud steigert sich bis zum Herbst immer mehr; ich habe dafür keine directen Messungen, schliesse es aber daraus, dass die Längsrisse der Borke im Februar und März sich erweitern, wie man deutlich an Quercus, Acer, Populus, Juglans u. a. sieht; worauf diess beruht, will ich hier nicht erörtern, aber jedenfalls wird die Borke, deren Längsrisse im Winter sich erweitert haben, im Frühjahr einen geringeren Druck auf das Cambium üben, die Holzzellen können sich also radial leichter ausdehnen; durch die Verdickung des Holzringes einerseits, durch die Austrocknung der Borke im Sommer andererseits, muss der Druck, den sie auf das Cambium übt, immerfort steigen und das radiale Wachsthum der jungen Herbstholzzellen beeinträchtigen. Weitere Untersuchungen, die ich mir vorbehalte, werden zeigen, ob meine Theorie richtig ist. (Anm. aus der 1. Aufl. p. 409).

Die hierher gehörigen Vorkommnisse lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, je nachdem die secundären, stammeigenen Stränge innerhalb des Kreises der Blattspurstränge oder ausserhalb desselben entstehen; Sanio nennt jenes die endogene, dieses die exogene Bildung.

Erste Gruppe: die stammeigenen secundären Stränge bilden sich ausserhalb der Blattspurstränge (exogen).

a. Die Blattspuren liegen nahe der Stammaxe und bleiben mehr oder weniger isolirt, während die stammeigenen secundären Stränge einem geschlossenen, nach aussen fortwachsenden Cambiumringe (ursprünglich einem Verdickungsringe in Sanio's Sinne) angehören; so bei Mirabilis, Amaranthus, Atriplex, Phytolacca.

b. Die Blattspuren liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und wachsen durch einen geschlossenen Cambiumring fort, der aber bald erlischt; es tritt dann ausserhalb des erloschenen Cambiumringes ein neuer auf, nach dessen Erlöschen abermals weiter aussen ein neuer Cambiumring sich constituirt; es entstehen somit mehrere, nach und nach an Zahl zunehmende Kreise von Fibrovasalsträngen; bei vielen Menispermen (z. B. Cocculus) bildet sich der neue äussere Gefässbündelkreis sammt seinem Cambiumringe in einem Meristemringe, der in der primären Rinde, also ausserhalb des primären Bastes liegt, ein Vorgang, der sich in der immer fortwachsenden primären Rinde wiederholt (Nägeli); bei Phytolacca dagegen und (nach Eichler) auch bei den Dilleniaceen, Bauhinien, Polygaleen (Securidaca, Comesperma), Cissus und Phytocrene entstehen die successiven Bündelkreise in der secundären Rinde (Epenrinde Nägeli's). Phytolacca schliesst sich ausserdem noch an die unter a. genannten Fälle dadurch an, dass die ersten Bündel (nach Nägeli l. c. 14, also doch wohl die Blattspuren) im Mark isolirt liegen, und dass schon der erste geschlossene, sie umgebende Ring ein secundäres Erzeugniss des Dickenwachsthums ist.

Zweite Gruppe: Die secundären stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig nach den Blattspursträngen weiter einwärts von dieser, näher der Stammaxe (endogen).

a. Sowohl die Blattspuren, wie die secundären endogenen Stränge bleiben isolirt, sie werden nicht durch einen geschlossenen Cambiumring verbunden, anastomosiren aber mit einander; so bei Cucurbita, Nymphaeaceen, Papaver (?), der Querschnitt des Stammes ähnelt mehr oder weniger dem eines monocotylen, besonders bei Nymphaeaceen.

b. Die Blattspurstränge (also die primären Bündel) liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und sind durch einen Cambiumring verbunden, die secundären, stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig schon im Mark und bleiben isolirt, auf dem Querschnitt zerstreut, in den Stammknoten anastomosiren sie unter sich und mit den Blattspursträngen: Piperaceen, Begoniaceen, Aralia (Sanio).

Die Zellformen des Phloëms und Xylems der Dicotylen wurden schon p. 96 ff. im Allgemeinen charakterisirt. Hier sei nur zweier eigenthümlichen Vorkommnisse gedacht: bei den Cucurbitaceen, manchen Solaneen, Nerium (in gewissem Sinne auch bei Tecoma radicans) u. a. findet sich nicht nur auf der Aussenseite, sondern auch auf der Innenseite der Fibrovasalstränge ein Phloëmtheil, der besonders bei den Cucurbitaceen stark entwickelt ist. — Die markständigen, isolirten, von dem Holzring umschlossenen Stränge zeigen zuweilen eine abweichende Anordnung ihres Phloëm- und Xylemtheils; so zeigt Aralia racemosa nach Sanio innerhalb des äusseren, durch einen Cambiumring sich fortbildenden Kreises einen inneren (endogenen) Kreis von geschlossenen Fibrovasalsträngen, deren Xylem der Peripherie, deren Phloëm der Axe des Stammes zugekehrt ist. Die isolirten Stränge im Mark von Phytolacca dioica dagegen bestehen nach Nägeli auf dem Querschnitt aus einem Hohlcylinder von Holz, der das Phloëm allseitig umgiebt und selbst von Xylemstrahlen durchbrochen ist. Auch die markständigen isolirten Stränge in der Inflorescenzspindel von Ricinus communis bestehen aus einem dünnen axilen Strang von Phloëm (?), welcher von einer Scheide strahlig angeordneter Zellen (Xylem?) umgeben wird.

Eine Collenchymschicht unter der Epidermis der Internodien und Blattstiele ist bei den Dicotylen sehr verbreitet.

b) Die systematische Gruppirung der Dicotylen ist gegenwärtig so weit befriedigend durchgeführt, dass die als Familien[1]) bezeichneten kleineren Gruppen, die meist sehr nahe verwandte Gattungen umfassen, in grössere Gruppen oder Ordnungen vereinigt sind, so dass nur wenige Familien noch vereinzelt dastehen. Auch die Mehrzahl der Ordnungen lässt sich wieder in umfassendere Gruppen zusammenstellen, die offenbar durch wirkliche Verwandtschaft zusammengehalten werden; wie viele solcher Verwandtschaftskreise aufzustellen sind, welches die Hauptgliederung der ganzen Classe nach den Anforderungen der wissenschaftlichen Systematik sei, darüber ist aber bis jetzt eine Einigung nicht erzielt: die von De Candolle und Endlicher[2]) angenommene Gruppirung aller Dicotylen in drei Abtheilungen: Apetalae, Gamopetalae und Eleutheropetalae ist jetzt ziemlich allgemein aufgegeben, wenn auch in Rücksicht auf practische Zwecke noch vielfach in Gebrauch; A. Braun[3]) hat den grössten Theil der früheren Apetalen den Eleutheropetalen eingereiht, und J. Hanstein[4]) auch noch den Rest unter diese vertheilt, so dass die ganze Classe nur noch zwei Unterclassen: Gamopetalae und Eleutheropetalae enthält. Durch diese Theilung wird jedoch der Frage, ob eine dicotyle Pflanze eine gamopetale oder eleutheropetale Corolle besitzt, eine allzugrosse Bedeutung eingeräumt, wenn man bedenkt, dass andererseits innerhalb der Abtheilung der Eleutheropetalen selbst Blüthenbildungen vorkommen, die nicht nur in dieser Hinsicht, sondern auch in jeder anderen Beziehung weit von einander abweichen, während gleichzeitig zwischen einzelnen Abtheilungen der Eleutheropetalen und den Gamopetalen die intimsten Verwandtschaftsverhältnisse obwalten. Ich halte es daher für zweckmässig, bei der Feststellung der grössten Abtheilungen unserer Classe andere Eintheilungsgründe geltend zu machen, und das von der Verwachsung oder Nichtverwachsung der Petala hergenommene Argument für die Unterabtheilung der grössten, mit zwei Hüllkreisen versehenen Gruppe zu verwenden. Bei der hier folgenden Eintheilung erscheint die Classe ohne Weiteres in fünf systematisch oder morphologisch gleichberechtigte Abtheilungen gespalten, die man sich nicht sowohl in einer Reihe hinter einander, als vielmehr in Form mehrerer neben einander hinlaufender Reihen zu denken hätte. Diese Eintheilung hat, wie ich glaube, auch einen practischen Vorzug, indem die ausserordentlich grosse Zahl der Familien und Ordnungen von dem Gedächtniss und der Phantasie leichter bewältigt wird, wenn sie sofort in mehreren umfassenden gleichberechtigten Gruppen auftreten.

Dicotyledonen.

I. Juliflorен:
- A) Piperinen,
- B) Urticinen,
- C) Amentaceen.

II. Monochlamydeen:
- A) Serpentarien,
- B) Rhizantheen.

III. Aphanocyclische:
- A) Hydropeltidinen,
- B) Polycarpen,
- C) Crucifloren.

---

1) Für das Studium der Familiendiagnosen ist sehr zn empfehlen: Traité général de Botanique descriptive et analytique par Maout et Decaisne (Paris 1868, mit sehr vielen Abbildgn.).

2) Endlicher, Genera plantarum secundum ordines nat. disposita. Vindobonae 1836—1840, und Enchiridion botanicum. Lipsiae—Viennae 1841.

3) A. Braun: Uebersicht des nat. Systems in der Flora der Provinz Brandenburg von Ascherson (1864).

4) Hanstein: Uebersicht des nat. Pflanzensystems. Bonn 1867, der ich in der 1. Aufl. dieses Buches mit geringen Abweichungen gefolgt bin. — Vergl. auch Griesebach: Grundriss der system. Botanik.

IV. Tetracyclische:
α) Gamopetalen:
A) Anisocarpe,
B) Isocarpe.
β) Eleutheropetalen:
C) Eucyclische,
D) Centrospermen,
E) Discophoren.
V. Perigynische:
A) Calycifloren,
B) Corollifloren.

Die mit grossen Buchstaben versehenen Abtheilungen entsprechen z. Th. einzelnen Ordnungen, z. Th. auch ganzen Reihen von Ordnungen der oben genannten Systeme.

I. Julifloren.

Sehr kleine oder unscheinbare Blüthen in dichten Inflorescenzen, Aehren, Köpfchen, seltener Rispen, oft von sehr eigenthümlicher Form zusammengedrängt. Die Blüthen nackt oder mit einfacher, kelchähnlicher Hülle, meist diclinisch, die männlichen und weiblichen oft verschieden. — Die Blätter einfach.

A) Piperinen: Blüthen sehr klein, in dichten Aehren, von Deckblättern gestützt, ohne Perigon; der kleine Embryo liegt von Endosperm umgeben in einer Vertiefung des reichlichen Perisperms. — Kräuter und Sträucher, oft mit verticillirten Blättern.

Familien: 1) Piperaceen,
2) Saurureen,
3) Chlorantheen.

B) Urticinen: Mit kelchartigem, einfachem, 3—5theiligem, zuweilen fehlendem Perigon; Staubblätter den Perigontheilen superponirt; Blüthen zwitterig oder diclinisch und dann männliche und weibliche verschieden (3), meist in dicht gedrängten Blüthenständen, diese ährig, doldig, Köpfchen (2), zuweilen rispig (3), nicht selten zu eigenthümlichen Scheinfrüchten sich entwickelnd (Morus, Ficus, Dorstenia, Artocarpus). Frucht meist ein-, selten zweifächerig, Fächer mit einer, selten zwei Samenknospen. Meist mit Endosperm. — Kräftige Stauden oder Bäume, Blätter gestielt, meist mit Nebenblättern.

Familien: 1) Urticaceen
Urticeen,
Moreen,
Artocarpeen,
2) Plataneen,
3) Cannabineen,
4) Ulmaceen (incl. Celtideen).

C) Amentaceen: Blüthen diclinisch; epigynisch; in zusammengezogenen Rispen (Scheinähren), die weibliche wenigblüthige Inflorescenz bei 2) mit einer Cupula umgeben (2). Frucht eine einsamige, trockene Schliessfrucht, ohne Endosperm. — Bäume, mit abfallenden Nebenblättern.

Familien: 1) Betulaceen,
2) Cupuliferen.

II. Monochlamydeen.

Die ansehnlichen, grossen oder sehr grossen Blüthen bestehen aus einem einfachen mehr oder minder corollinischen, meist gamophyllen Perigon, einem oder mehr Staminalkreisen und einem polymeren Fruchtknoten, der aus ebenso viel oder doppelt so vielen Theilen besteht als das Perigon. Die Gliederzahl der Kreise richtet sich nach den Grundzahlen zwei, drei, vier, fünf und nimmt im Allgemeinen nach innen zu. Der meist unterständige Fruchtknoten trägt eine kurze dicke Griffelsäule, mit welcher in zwitterigen Blüthen

die Staubgefässe meist ganz oder theilweise verwachsen sind; oft sind die Blüthen diclinisch. Samen zahlreich.

A) Serpentarien: Kriechende oder schlingende dünnstengelige Pflanzen mit grossen, einfachen Laubblättern; Blüthenkreise zwei- und viergliedrig (1) oder drei- und sechsgliedrig; Perigontheile frei (1) oder zu einer Röhre verwachsen; Fruchtknoten vier- oder sechsfächerig; Embryo klein, aber gegliedert.

Familien: 1) Nepentheen,
2) Aristolochieen,
3) Asarineen.

B) Rhizantheen: Chlorophyllfreie Wurzelschmarotzer ohne Laubblätter, mit meist deformirtem Vegetationskörper und vereinzelten sehr grossen Blüthen oder kleinen Blüthen in dichtem Stand (1); Kreise zwei- bis achtgliedrig (1), dreigliedrig (2) oder fünf- und zehngliedrig (3); Fruchtknoten einfächerig oder achtfächerig (1) mit sehr eigenthümlicher Placenten- und Antherenbildung; sehr viele kleine Samen mit rudimentärem Embryo.

Familien: 1) Cytineen,
2) Hydnoreen,
3) Rafflesiaceen.

III. Aphanocyclische.

Spiralig gebaute, hemicyclische oder cyclische Blüthen, mit meist freien, unter sich nicht oder nur im Gynaeceum verwachsenen Blattgebilden, die der Hülle meist deutlich in Kelch und Corolle gesondert; die Zahlenverhältnisse in den vier Blattformationen der Blüthe sehr variabel, meist mehr Staubblätter als Hüllblätter, Carpelle gewöhnlich (einen,) mehrere oder sehr viele monocarpe Fruchtknoten bildend, bei C ein zwei- oder vieltheiliger oberständiger Fruchtknoten. Samenknospen in den drei Abtheilungen hin und wieder aus der Innenfläche der Carpelle entspringend.

A) Hydropeltidinen: Wasserpflanze mit seitlichen, vereinzelten, meist grossen Blüthen, deren Hüllblätter und Stamina in variabler Zahl spiralig geordnet sind; mehrere monomere (1, 2) oder ein polymerer, vielfächeriger Fruchtknoten; Embryo klein, von spärlichem Endosperm umgeben in einer Vertiefung des Perisperms.

Familien: 1) Nelumbieen,
2) Cabombeen,
3) Nymphaeaceen.

B) Polycarpen: Spiralig oder cyclisch geordnete Blüthentheile, bei cyclischen Blüthen meist zwei- oder dreigliedrige Kreise, von denen auf jede Formation meist mehr als einer verwendet wird; selten tetracyclisch pentamer (2); Gynaeceum aus einem, mehreren oder vielen monomeren Fruchtknoten gebildet; diese ein- bis vielsamig; Embryo klein, Endosperm reichlich oder sehr gross (9).

Familien: 1) Ranunculaceen,
2) Dilleniaceen,
3) Schizandreen,
4) Annonaceen,
5) Magnoliaceen,
6) Berberideen,
7) Menispermeen,
8) Laurineen,
9) Myristiceen.

C) Cruciferen: Hüllkreise zweigliedrig, bei 3, 4 eine viergliedrige, diagonal gestellte Corolle; zwei oder mehr Staubblattkreise, diese selbst zweigliedrig oder durch zwei theilbar; ein zwei-, vier- oder mehrtheiliger Fruchtknoten. Same mit (1, 2) oder ohne Endosperm.

Familien: 1) Papaveraceen,

2) Fumariaceen,
3) Cruciferen,
4) Capparideen.

IV. Tetracyclische.

Blüthentheile immer streng cyclisch geordnet; typisch sind vier Kreise vorhanden, wovon je einer auf Kelch, Corolle, Androeceum und Gynaeceum kommt; die Kreise sind typisch fünf-, selten viergliedrig (sehr selten zwei- oder achtgliedrig); jeder Kreis kann ganz fehlen, oder einzelne Glieder abortiren; meist trifft diess die Stamina oder Carpelle. — Vermehrung der Stamina findet meist durch Interponirung eines vollzähligen oder unvollständigen Kreises zwischen die Glieder des typischen oder etwas auswärts von diesen statt, oder durch Verdoppelung der Glieder, oder durch Verzweigung der primordialen Staubblätter; Vermehrung der Staminalkreise selbst ist selten. Gewöhnlich alterniren die Kreise sämmtlich, doch sind nicht selten die Stamina den Corollentheilen superponirt. — In allen Abtheilungen herrscht Neigung zur Verminderung der Carpellzahl unter die der Hüllkreise, sehr häufig sind nur zwei, ein vorderes und ein hinteres, vorhanden. — Fast immer ein polymerer Fruchtknoten, unter- oder oberständig, einfächerig oder vielfächerig[1]).

α) Gamopetalen (Sympetalen).

Die Blumenblätter am Grunde zu einer Röhre verwachsen; die Corolle fehlt niemals.

A) Anisocarpe Gamopetalen: Niemals Vermehrung der typischen Gliederzahl oder Kreiszahl; zuweilen abortirt der Kelch oder einzelne Staubgefässe und gewöhnlich sind nur zwei Carpelle (ein hinteres und vorderes) oder drei vorhanden und zu einem Fruchtknoten verbunden.

a) Hypogyne. Ordnung 1. Tubifloren.

Familien: 1) Convolvulaceen incl. Cuscuteen.
2) Polemoniaceen,
3) Hydrophylleen,
4) Borragineen,
5) Solaneen.

Ordnung 2. Labiatifloren.

Familien: 1) Scrophularieen,
2) Bignonieen,
3) Acanthaceen,
4) Gesneraceen,
5) Orobanchen,
6) Ramondieen,
7) Selagineen,
8) Globularieen,
9) Plantagineen,
10) Verbenaceen,
11) Labiaten.

Ordnung 3. Diandrae.

Familien: 1) Oleaceen,
2) Jasmineen.

Ordnung 4. Contorten.

Familien: 1) Genetianeen,
2) Loganiaceen,
3) Strychnaceen,
4) Apocyneen,
5) Asclepiadeen.

---

1) Die Untera theilungen dieser Gruppe vorwiegend nach Braun und Hanstein.

b) Epigyne. Ordnung 5. Aggregaten.

Familien: 1) Rubiaceen,
2) Caprifoliaceen,
3) Valerianeen,
4) Dipsaceen.

Ordnung 6. Synandrae.

Familien: 1) Cucurbitaceen,
2) Campanulaceen,
3) Lobeliaceen,
4) Goodeniaceen,
5) Stylidieen,
6) Calycereen,
7) Compositen.

B) Isocarpe Gamopetalen: Mit Ausnahme von Od. 1. F. 1, wo nur zwei mediane Carpelle vorhanden sind, giebt es ebensoviel Carpelle, wie Kelch- und Corollentheile (meist fünf, selten vier), die zu einem meist oberständigen Fruchtknoten verwachsen. Verminderung der Staubgefässzahl findet (mit Ausnahme von Od. 1. F. 1) nicht statt, bei Od. 2 u. 3 wird dagegen gewöhnlich ein vollzähliger Staminalkreis interponirt; bei Od. 1 sind die Stamina der Corolle superponirt, und mehre Samen an einer emporragenden Axenplacenta im einfächerigen Fruchtknoten vorhanden, der bei Od. 2 u. 3 vielfächerig und vielsamig ist

Ordnung 1. Primulinen.

Familien: 1) Lentibularieen,
2) Plumbagineen,
3) Primulaceen,
4) Myrsineen.

Ordnung 2. Diospyrinen.

Familien: 1) Sapotaceen,
2) Ebenaceen (incl. Styraceen).

Ordnung 1. Bicornes.

Familien: 1) Epacrideen,
2) Pyrolaceen,
3) Monotropeen,
4) Rhodoraceen,
5) Ericaceen,
6) Vaccinieen.

β) Eleutheropetalen (Dialypetalen).

Die Glieder der Corolle frei, zuweilen fehlschlagend.

C) Eucyclische Eleutheropetalen. Corolle fast immer vorhanden; Stamina sehr häufig durch Interponirung eines vollzähligen oder selbst verdoppelten Kreises (Od. 6, 7) zwei- bis dreimal so viel als Blumenblätter, oder durch Einschiebung eines unvollständigen Kreises anderszählig, als die Corolle (Od. 5); zuweilen Superponirung des isostemonen Androeceums (Od. 4) oder Verzweigung der primordialen Staubblätter (besonders Od. 2, 3, 8). Zahl der Carpelle oft gleich der der Kelch- und Blumenblätter (Od. 7, 8), häufig geringer (zwei, drei, vier). Fruchtknoten einfächerig, mit wandständigen Placenten bei Od. 1, sonst mehrfächerig. Samen meist ohne Endosperm.

Ordnung 1. Parietalen.

Familien: 1) Resedaceen,
2) Violaceen,
3) Frankeniaceen,
4) Loasaceen,
5) Turneraceen,

6) Papayaceen,
7) Passifloreen,
8) Bixaceen,
9) Samydeen,
10) Cistineen.

Ordnung 2. Guttiferen.

Familien: 1) Salicineen,
2) Tamariscineen,
3) Réaumuriaceen,
4) Hypericineen,
5) Clusiaceen,
6) Marcgraviaceen,
7) Ternstroemiaceen,
8) Chlaenaceen,
9) Dipterocarpeen.

Ordnung 3. Hesperiden.

Familien: 1) Aurantiaceen,
2) Meliaceen (incl. Cedrelaceen),
3) Humiriaceen,
4) Erythroxyleen.

Ordnung 4. Frangulinen.

Familien: 1) Ampelideen,
2) Rhamneen,
3) Celastrineen,
4) Staphyleaceen,
5) Aquifoliaceen,
6) Hippocrateaceen,
7) Pittosporeen.

Ordnung 5. Aesculinen.

Familien: 1) Malpighiaceen,
2) Sapindaceen:
a) Acerineen,
b) Sapindeen,
c) Hippocastaneen,
3) Tropaeoleen,
4) Polygaleen.

Ordnung 6. Terebinthinen.

Familien: 1) Terebinthaceen:
a) Anacardieen,
b) Burseraceen,
c) Amyrideen,
2) Rutaceen:
a) Ruteen,
b) Diosmeen,
c) Xanthoxyleen,
d) Simarubeen,
3) Ochnaceen.

Ordnung 7. Gruinales.

Familien: 1) Balsamineen,
2) Limnantheen,
3) Lineen,
4) Oxalideen,

5) Geramiaceen,
6) Zygophylleen.

Ordnung 8. Columniferen.
Familien: 1) Sterculiaceen,
2) Büttneriaceen,
3) Tiliaceen,
4) Malvaceen.

Ordnung 9. Tricoccae (vielleicht nicht hierher gehörig).
Familien: 1) Euphorbiaceen:
a) Euphorbieen,
b) Acalypheen,
2) Phyllanthaceen:
a) Phyllantheen,
b) Buxineen.

D) Centrosperme Eleutheropetalen (Caryophyllinen). Die Corolle fehlt gewöhnlich, Stamina weniger oder meist mehr als Kelchtheile, im letzten Falle häufig doppelt so viel (4—6); Fruchtknoten meist oberständig einfächerig, mit einer oder mehr grundständigen, oft campylotropen Samenknospen, seltener mehrfächerig mit centraler Placentation.
Familien: 1) Nyctagineen,
2) Chenopodiaceen,
3) Amarantaceen.
4) Phytolaccaceen,
5) Portulaccaceen,
6) Caryophylleen:
a) Paronychieen,
b) Scleranthеen,
c) Alsineen,
d) Sileneen.

E) Discophore Eleutheropetalen. Fruchtknoten unterständig (Od. 1) oder halb unterständig oder selbst oberständig und dann bei Od. 2, F. 5 sogar polycarpisch monomer; Carpelle ebensoviel oder weniger als Hüllkreisglieder (oft zwei); bei unterständigem oder halb unterständigem Fruchtknoten bildet sich meist eine Nectarscheibe zwischen den Griffeln und Staubfäden; Stamina in der Zahl der Hüllkreisglieder (Od. 1) oder doppelt so viel oder selbst noch mehr; Kelch bei Od. 1 meist rudimentär. Samen meist mit reichlichem Endosperm. — (Die mit ? bezeichneten Familien sind hier wahrscheinlich am unrechten Ort.)

Ordnung 1. Umbelliflorен.
Familien: 1) Umbelliferen,
2) Araliaceen,
3) Corneen.

Ordnung 2. Saxifraginen.
Familien: 1) Saxifrageen
incl. Hydrangeaceen,
Escallonieen,
Cunoniaceen,
2) Grossularieen (?),
3) Philadelpheen (?),
4) Francoaceen (?),
5) Crassulaceen (?).

V. Perigynen.

Vorherrschende Neigung zur Bildung perigyner Blüthen; ein Ringwall erhebt sich aus der Blüthenaxe, der die Hüllblätter und Staubgefässe trägt und das Gynaeceum als teller-

förmiges, napfartiges oder urnenförmiges Perigynium oder Receptaculum umhüllt, oder den Carpellen äusserlich anwächst (Pomaceen); bei einigen vorläufig hierher gezogenen Familien findet sich ein wirklich unterständiger Fruchtknoten (Od. 3, F. 4—6).

A) Calycose Perigynen (Thymelaeinen): Die einfache meist viertheilige Blüthenhülle ist calycinisch oder corollinisch, das röhrige Perigynium nimmt gewöhnlich dieselbe Beschaffenheit an, und bei den Proteaceen ist es, den vier Hülltheilen und den ihnen superponirten Staubfäden entsprechend, selbst viertheilig (vergl. Fig. 339); Stamina weniger, ebensoviel oder doppelt soviel als Hüllentheile; ein monomerer (selten ein zweifächeriger) Fruchtknoten mit einer oder wenigen Samen, diese mit wenig oder keinem Endosperm.

Familien: 1) Thymelaeaceen,
2) Elaeagneen,
3) Proteaceen.

B) Corolliflore Perigynen: Kelch, Corolle und Androeceum auf einem flachen (Od. 1), oder napfartig oder tief urnenförmig ausgehöhlten (Od. 2, z. Th. 3) Perigynium, welches (bei Od. 2) nicht selten dick, saftig wird (Apfel, Hagebutte u. a.); Kelchtheile frei oder verwachsen (Od. 1); Corolle immer dialypetal, die beiden Hüllkreise meist fünf-, zuweilen viergliedrig mit isostemonem oder diplostemonem (Od. 1) oder sehr reichgliedrigem (Od. 2) Androeceum; Stamina bei Od. 3, F. 3 häufig verzweigt; das Gynaeceum besteht aus einem (Od. 1, z. Th. Od. 2) oder mehreren oder sehr vielen monomeren Fruchtknoten, oder es ist (bei Od. 3) ein polymerer und dann zuweilen unterständiger Fruchtknoten vorhanden.

Ordnung 1. Leguminosen.

Familien: 1) Mimoseen,
2) Swartzieen,
3) Caesalpinieen,
4) Papilionaceen.

Ordnung 2. Rosifloren.

Familien: 1) Calycantheen,
2) Pomaceen,
3) Rosaceen,
4) Sanguisorbeen,
5) Dryadeen,
6) Spiraeaceen,
7) Amygdaleen,
8) Chrysobalaneen.

Ordnung 3. Myrtifloren.

Familien: 1) Lythrarieen,
2) Melastomaceen,
3) Myrtaceen,
vielleicht auch { 4) Combretaceen, 5) Oenothereen, 6) Halorrhagideen. }

Familien von unbekannter oder sehr zweifelhafter Verwandtschaft.

Balanophoren.	Hippurideen.	Polygoneen.	Elatineen.
Santalaceen.	Callitricheen.	Begoniaceen.	Casuarineen.
Loranthaceen.	Ceratophylleen.	Mesembryanthemeen. Tetragonieen.	Myricaceen.
Podostemoneen.	Empetreen.	Cacteen.	Juglandeen.

Drittes Buch.

Physiologie.

Erstes Kapitel.

Die Molecularkräfte in der Pflanze.

§ 1. Aggregatzustand organisirter Gebilde[1]). Die Zellhäute, Stärkekörner und protoplasmatischen Gebilde bestehen in ihrem natürlichen Zustande an jedem mikroskopisch sichtbaren Punkte aus einem Gemenge von fester Substanz und Wasser. Je nachdem diese organisirten Gebilde sich in einer wasserentziehenden Umgebung oder im Contact mit wässerigen Lösungen von bestimmter chemischer Beschaffenheit und Temperatur befinden, kann ihnen ein Theil ihres Wassergehaltes entzogen werden oder sie nehmen neue Wassermengen in sich auf. Mit dem wechselnden Wassergehalt ändert sich das Volumen: Wasserverlust bewirkt Verkleinerung (Zusammenziehung), Wasseraufnahme eine entsprechende Vergrösserung (Quellung). Da bei der Wasseraufnahme eine beträchtliche Wärmemenge frei wird (lufttrockene Stärke erwärmt sich mit Wasser von gleicher Temperatur um 2 bis 3° C.), so darf man annehmen, dass das eindringende Wasser sich verdichtet[2]). — Innerhalb gewisser Grenzen können diese Schwankungen des Wassergehalts stattfinden, ohne dass eine dauernde Veränderung der Molecularstructur bewirkt wird; sinkt aber der Wassergehalt unter ein gewisses Minimum oder übersteigt er unter Mitwirkung höherer Temperatur und chemischer Einflüsse ein gewisses Maximum, so treten bleibende, nicht mehr zu reparirende Veränderungen der inneren Structur ein, die innere Organisation des Körpers wird theilweise oder ganz zerstört.

Diese Thatsachen im Zusammenhang mit vielen anderen Erscheinungen führten zuerst Nägeli zu der Annahme, dass die organisirten Körper aus kleinen, auch bei stärksten Vergrösserungen nicht unterscheidbaren, festen relativ unveränderlichen und isolirten Theilchen, Molekülen, bestehen, zwischen welche das Wasser eindringt; jedes Molekül eines durchtränkten (imbibirten) organisirten

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie p. 398 ff. — Nägeli und Schwendener: »Das Mikroskop« II, p. 402 ff. — Man vergl. auch im vorliegenden Buche p. 30 u. p. 32 ff.

2) Jungk in Pogg. Ann. 1865. Bd. 125, p. 292 ff.

Körpers ist dann mit Wasserschichten umgeben, durch welche die Moleküle von einander vollständig und allseitig getrennt sind. Die Moleküle können verschieden gross gedacht werden und es leuchtet a priori ein, dass bei gleicher Dicke ihrer Wasserhüllen grössere Moleküle eine dichtere, kleinere eine minder dichte Substanz darstellen werden und man darf daher umgekehrt schliessen, dass die verschieden dichten Schichten und Lamellen organisirter Körper (zumal der Stärke und der Zellhaut) von verschieden grossen Molekülen zusammengesetzt sind, und der Unterschied des Wassergehalts in solchen Fällen führt sodann zu der Annahme, dass die dichteste Substanz aus Molekülen besteht, die mehrere tausend Mal grösser sind, als die der wasserreichen; bei zunehmender Grösse der Moleküle wird übrigens die Dichtigkeit der ganzen Substanz noch durch die grössere Annäherung derselben unter sich gesteigert, so dass grössere Moleküle durch dünnere Wasserschichten von einander getrennt sind. — Die Volumenveränderungen der organisirten Körper unter dem Einfluss der Wasserentziehung und Quellung beruht nun nach dieser Vorstellungsweise darauf, dass bei der Quellung die Moleküle von dem zwischen sie eindringenden Wasser weiter aus einander gedrängt werden, wogegen sie bei der Wasserentziehung (Austrocknung) in dem Maasse zusammenrücken, wie das Wasser aus den Zwischenräumen sich entfernt.

Die Kräfte, welche im Inneren eines organisirten Körpers sich in Bezug auf diese Vorgänge geltend machen, sind nun zunächst von dreierlei Art: 1) die Cohaesion innerhalb jedes einzelnen (für Wasser undurchdringlichen) Moleküls, welches selbst wieder aus kleineren Molekülen und Atomen besteht; 2) die Anziehung der benachbarten Moleküle unter einander, vermöge deren sie sich gegenseitig zu nähern suchen; und 3) die Anziehung der Molekülobefläche zu dem imbibirten Wasser, wodurch dem Annäherungsstreben der benachbarten Moleküle entgegengewirkt wird.

Bei den Stärkekörnern, Zellhäuten und z. Th. den Krystalloiden wird das imbibirte Wasser nicht nach allen Richtungen hin gleichartig eingelagert, vielmehr werden die Moleküle nach bestimmten Richtungen hin stärker aus einander gedrängt, wie man aus der Formveränderung des Ganzen, aus der Bildung von Rissen u. s. w. deutlich erkennt. Einer der auffallendsten Effecte der dadurch im Innern hervorgerufenen Spannungen ist die Thatsache, dass bei der Quellung einzelne Dimensionen sich verkleinern können, so z. B. verkürzen sich die Schichten der Bastfasern sehr bedeutend, wenn sie unter dem Einfluss von schwefelsaurem Wasser aufquellen, indem die Windungen der Spiralstreifung niedriger und umfangreicher werden; die quellenden Krystalloide verändern ihre Winkel um viele Grade. Diese Erscheinungen sind nur erklärlich, wenn man annimmt, dass die Molekularkräfte im Inneren der organisirten Substanzen nach verschiedenen Richtungen hin verschiedene Intensitäten haben und dieses wieder ist nur dann begreiflich, wenn man die Form der Moleküle als nicht kugelig annimmt. Eine tiefere Einsicht in diese Verhältnisse gewannen Nägeli und Schwendener durch eine sehr ausführliche Betrachtung der Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in den Zellhäuten, Stärkekörnern und Krystalloiden hervorruft [1]). Sie schliessen daraus auf eine krystallinische Structur der einzelnen Moleküle;

---

1) Zu ganz anderen Folgerungen, denen ich nicht beitrete, kommt Hofmeister: Handb der phys. Bot. I, p. 348.

diese sind doppelbrechend und zwar optisch zweiaxig und wenigstens der Mehrzahl nach so orientirt, dass die eine Axe der Aetherdichtigkeit innerhalb des einzelnen Molekülś der Stärkekörner und Zellhäute radial, die beiden anderen Aetherdichtigkeitsaxen aber tangential gestellt sind; bei den Krystalloiden liegen die Krystallmolekülе wahrscheinlich ähnlich, wie in einem echten Krystall, aber auch hier getrennt durch isotrope Wasserschichten.

Das Verhalten der Chlorophyllkörper und des farblosen Protoplasmas sowohl gegen polarisirtes Licht, wie bei der Quellung und Wasserentziehung ist noch wenig bekannt und eine bestimmtere Vorstellung von der Form ihrer Molekülе daher noch nicht möglich (vergl. jedoch Sachs, Handb. p. 443 ff.).

Ihrer chemischen Natur nach sind die festen, durch Wasserhüllen getrennten Molekülе eines und desselben organisirten Körpers immer verschieden so zwar, dass chemisch verschiedene Molekülе an jedem sichtbaren Punkt neben und zwischen einander liegen, getrennt durch die Schichten des Imbibitionswassers. Bei den Stärkekörnern, Zellhäuten und Krystalloiden schliesst man diess aus dem Umstande, dass bei Anwendung gewisser Lösungsmittel bestimmte Stoffe ausgezogen werden, während andere Stoffe in Form eines sogenannten Skeletes zurückbleiben; das letztere ist natürlich minder dicht, und es zeigt sich, dass die Extraction an allen sichtbaren Stellen stattgefunden hat, ohne dass die äussere Form und innere Structur wesentliche Aenderungen erlitten hätte; so bleibt z. B. ein Zellstoffskelet zurück, wenn man aus Holzfasern den Holzstoff mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali extrahirt, oder es bleibt ein Kieselskelet mit den optischen Eigenschaften der Zellhaut zurück, wenn man die organische Substanz derselben verbrennt; ebenso hinterlässt das Stärkekorn ein sehr substanzarmes Skelet, wenn die Granulose durch Speichel oder durch andere Mittel extrahirt wird; auch aus den Krystalloiden lässt sich durch Auflösung eines Theils ihrer Substanz, besonders auch des in ihnen enthaltenen Farbstoffs ein substanzarmes Skelet im angegebenen Sinne darstellen. Die Eigenschaften dieser Skelete zeigen, dass die zurückbleibenden, nicht gelösten Molekülе noch im Wesentlichen dieselbe Lagerung und dieselben Kräfte besitzen, wie früher; es ist daher wahrscheinlich, dass die extrahirte Substanz vorher zwischen diesen Molekülen lag, nicht aber in diesen selbst enthalten war. Mehr oder minder wahrscheinlich ist diese Ansicht auch für die Chlorophyllkörper und das Protoplasma; bei jenen bleibt die protoplasmatische Grundsubstanz als (sehr substanzreiches) Skelet zurück, wenn durch Aether, Alkohol, fettes Oel u. s. w. der grüne Farbstoff extrahirt wird; im Protoplasma sind unzweifelhaft sehr verschiedene Substanzen gemengt, und wenn eine nackte Primordialzelle eine Zellhaut ausscheidet, so kann man annehmen, dass die zellhautbildenden Molekülе vorher zwischen denen des Protoplasmas lagen und nur ihren Ort geändert haben, als sie zur Bildung der Zellhaut ausgeschieden wurden; das zurückbleibende Protoplasma behält seine früheren Eigenschaften im Wesentlichen bei; ähnlich ist es, wenn im Protoplasma Stärkekörner oder Chlorophyllkörner entstehen. Im Protoplasma ist offenbar eine Grundsubstanz vorhanden, welche die wesentlichen Eigenschaften des Protoplasmas immer beibehält, zwischen deren Molekülе aber verschiedene andere Stoffe eindringen, um später wieder auszutreten, was besonders bei der Bildung der Zygosporen und Schwärmsporen sich geltend macht.

Die Ernährung und das Wachsthum der organisirten Gebilde findet, wie

schon im ersten Buch gezeigt wurde, durch Intussusception statt, die ernährende Lösung dringt zwischen die bereits vorhandenen Moleküle ein und bewirkt dort entweder eine Vergrösserung der einzelnen Moleküle (durch Apposition), oder es werden in den wassererfüllten Räumen neue kleine Moleküle erzeugt, die sich dann durch Niederschlag an ihrer Oberfläche vergrössern, oder es findet an verschiedenen Stellen im Innern Beides statt; die Umfangszunahme des ganzen Körpers (Zellhaut, Stärkekorn u. s. w.) wird also dadurch bewirkt, dass die Moleküle von innen her aus einander gedrängt werden. Mit dem Wachsthum des vorhandenen und der Bildung neuer Moleküle hängt eine beständige Störung des endosmotischen Gleichgewichts zwischen der inneren und umspülenden Flüssigkeit (Zellsaft im weitesten Sinne p. 60) zusammen, die dahin wirkt, immer neue gelöste Partikeln aus der Umgebung in das Innere des wachsenden Körpers einzuführen.

Mit diesen Vorgängen des Wachsthums sind auch immer chemische Processe im Inneren des wachsenden Gebildes verbunden; die ernährende, von aussen eindringende Flüssigkeit enthält zwar das Material zur Bildung der Moleküle von bestimmter chemischer Natur, aber dieses Material ist chemisch verschieden von den Molekülen, die es erzeugt: so ernähren sich die Stärkekörner aus einer Flüssigkeit, die offenbar keine gelöste Stärke enthält, ebenso wächst die Zellhaut durch Aufnahme von Stoffen aus dem Protoplasma, die nicht gelöster Zellstoff sind; der Chlorophyllfarbstoff entsteht im Innern des Chlorophyllkörpers, und die Stoffe aus denen das Protoplasma sich durch Intussusception ernährt, werden offenbar erst im Inneren des Protoplasmas zubereitet, wie besonders die nackten Plasmodien und die einzelligen Algen und Pilze zeigen. — Das Wachsthum durch Intussusception ist also nicht nur mit einer beständigen Störung des molecularen Gleichgewichts, sondern auch mit chemischen Processen im Inneren des wachsenden Gebildes verbunden. Zwischen den Molekülen des organisirten Körpers treffen chemische Verbindungen der verschiedensten Art zusammen und wirken zersetzend auf einander ein. Es ist gewiss, dass alles Wachsthum nur so lange stattfindet, als die wachsenden Zellentheile von atmosphärischer Luft durchtränkt sind, der Sauerstoff der letzteren wirkt oxydirend auf die Verbindungen innerhalb der organisirten Gebilde ein, es wird bei jedem Wachsthum Kohlensäure gebildet und ausgeschieden; auch hierdurch wird das Gleichgewicht der chemischen Kräfte beständig gestört, es wird nothwendig Wärme erzeugt, aber auch elektrische Wirkungen mögen sich dabei geltend machen. Die Bewegungen der Atome und Moleküle innerhalb eines wachsenden organisirten Körpers repräsentiren eine bestimmte Arbeitsgrösse, zu welcher die Kräfte durch chemische Veränderungen frei gemacht werden. Gerade darin liegt nun das Wesen der Organisation und des Lebens, dass die organisirten Gebilde einer beständigen inneren Veränderung fähig sind, dass, so lange sie sich mit Wasser und sauerstoffhaltiger Luft in Berührung befinden, in ihrem Inneren selbst nur ein Theil der Kräfte in's Gleichgewicht kommt und so die Form des Ganzen, das Gerüste bildet, während zwischen den Molekülen und in diesen selbst durch chemische Veränderungen immer wieder Kräfte frei werden, welche weitere Veränderungen bewirken. Es beruht diess wesentlich auf dem eigenthümlichen Molecularbau, der es erlaubt, dass an jedem Punkte des Inneren gelöste und gasförmige (absorbirte) Stoffe von aussen her eindringen und wieder nach aussen geschafft werden können.

Ihren höchsten Grad erreicht diese innere Veränderlichkeit bei den Chlorophyllkörpern und dem Protoplasma. In den ersteren finden unter dem Einflusse des Lichts chemische Processe, wie die Bildung des grünen Farbstoffs und der Stärke, mit grosser Energie und Ausgiebigkeit statt, und bei Abwesenheit des Lichts treten sofort andere chemische Vorgänge auf, die erst mit der völligen Zerstörung des ganzen Chlorophyllkörpers endigen. — Die wunderbaren Eigenschaften des Protoplasmas, die wir schon in der Zellenlehre von verschiedenen Seiten kennen lernten, gipfeln in seiner spontanen, autonomen Beweglichkeit, in der Fähigkeit, verschiedene Formen anzunehmen, seine Umrisse und seine inneren Zustände zu verändern, also auch innere Kräfte zur Wirkung zu bringen, ohne dass entsprechende Anstösse von aussen her beobachtet werden. Eine in's Einzelne gehende Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache ist gegenwärtig unmöglich; sie wird aber wenigstens im Allgemeinsten einigermaassen begreiflich, wenn man überlegt, dass im Protoplasma sowohl die molecularen wie die chemischen Kräfte niemals in's Gleichgewicht kommen, dass in ihm die verschiedensten Elementarstoffe in den verschiedensten Verbindungen vorhanden sind, dass durch die chemischen Wirkungen des Sauerstoffs der Luft beständig erneute Anstösse zur Störung des inneren Gleichgewichts gegeben werden, dass beständig auf Kosten der Protoplasmasubstanz selbst Kräfte frei gemacht werden, welche in dem complicirten Bau zu den verwickeltsten Wirkungen hinführen müssen; jeder Eingriff von aussen, auch wenn er unmerkbar ist, wird ein verwickeltes Spiel von inneren Bewegungen hervorrufen, von denen wir nur den letzten Effect allein als äussere Formveränderungen wahrnehmen.

Die Zerstörung der Molecularstructur organisirter Gebilde kann in sehr verschiedener Weise stattfinden und gewährt noch weitere Einsicht in manche physiologische Verhältnisse.

Es sind vorzugsweise verschiedene Temperaturgrade, chemische Reagentien und energisch Wasser anziehende Mittel, durch welche der Molecularzustand dauernd verändert wird; diese Einflüsse wirken aber im Allgemeinen erst dann zerstörend, wenn sie einen bestimmten Grad der Intensität überschreiten, und nicht selten bewirken verschiedene Temperaturgrade und verschiedene Concentrationen der Reagentien nicht nur dem Grade, sondern auch der Art nach verschiedene Erscheinungen an den organisirten Gebilden. — Der Effect der meisten Einwirkungen hängt übrigens in hervorragender Weise von der chemischen Natur des Stoffes ab, der vorzugsweise das Baumaterial und das Moleculargerüst eines organisirten Gebildes darstellt; daher unterscheiden sich Zellhaut [1]) und Stärke einerseits von den Krystalloiden, Chlorophyllkörnern und dem Protoplasma andererseits, insofern jene vorwiegend aus in Wasser unlöslichen Kohlehydraten, diese vorwiegend aus eiweissartigen Stoffen aufgebaut sind.

Von dem reichen und noch lange nicht erschöpften Beobachtungsmaterial sollen hier nur einige der auffallenderen Erscheinungen angeführt werden.

a) Die Temperatur bewirkt im Allgemeinen erst dann eine auffallende und dauernde Veränderung (Zerstörung) der Organisation, wenn sie über 50° C., zuweilen selbst erst dann, wenn sie über 60° C. steigt und der betreffende Körper von Wasser reichlich durchdrungen ist; lufttrockene organisirte Körper ertragen gewöhnlich viel höhere Temperaturen ohne Schaden. So verwandelt sich z. B. die dichte, wasserarme Substanz eines durchtränkten Stärkekorns erst bei 65° C., die wasserreichere aber schon bei 55° C. in Stärkekleister (Nägeli), wobei die Aufnahmsfähigkeit für Wasser und dem entsprechend das Volumen sich

---

1) Die Zellhaut nehme ich hier und im Folgenden als nicht cuticularisirt, nicht verholzt und nicht verschleimt an.

enorm steigert; nach Payen ist die Volumenzunahme der Stärke im Wasser von 60° C. = 142 Proc., bei 70—72° C. = 1255 Proc.; während die unveränderte Stärke nach Nägeli nur 40—70 Proc. Wasser enthält; lufttrockene Stärke muss bis fast 200 C. erhitzt werden, bevor eine wesentliche Steigerung ihrer Quellbarkeit eintritt; dabei wird sie aber chemisch verändert, in Dextrin verwandelt. Für die Zellhaut sind die entsprechenden Temperaturwirkungen noch nicht näher bekannt, aber jedenfalls abweichend von den eben genannten.

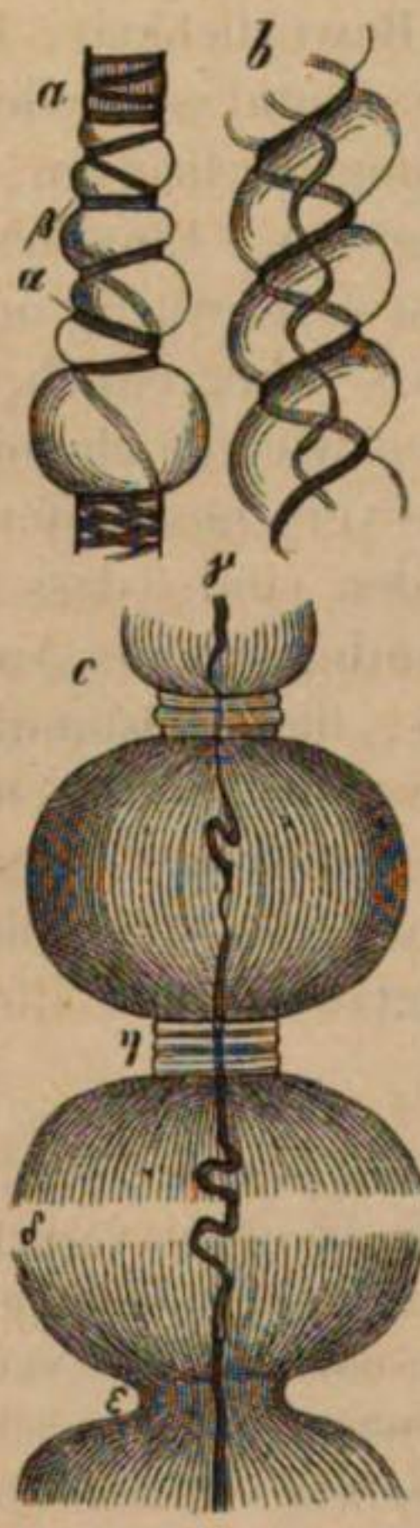


Fig. 435. Bastzellen aus dem Blatt von Hoja carnosa (vergl. p. 30, Fig. 32), bei *a* und *b* nach beginnender Einwirkung von Iod und verdünnter Schwefelsäure, bei *c* weiter fortgeschrittene Quellung in verdünnter Schwefelsäure. — In *a* ist *α* und *β* die dunkelblau gefärbte äusserste, nicht quellungsfähige Hautschicht, welche hier etwas unregelmässig, in *b* aber sehr regelmässig in ein schraubiges Band zerreisst, während die inneren quellenden Hautschichten dazwischen hervorquellen, sie sind (durch Iod) hellblau gefärbt. — Bei *c* ist *γ* der Hohlraum der Bastfaser, bei *ε* und *η* Einschnürungen an den Stellen, wo die äussere Hautschicht besonders fest ist, bei *δ* beginnt die stark gequollene Substanz sich aufzulösen. (800).

— Aehnlich wie die Eiweisstoffe werden auch die aus ihnen vorzugsweise bestehenden Protoplasmagebilde im durchtränkten Zustande schon zwischen 50° und 60° C. zur Gerinnung gebracht, während sie lufttrocken weit höhere Temperaturen ohne Zerstörung ihrer Molecularstructur ertragen [1]). — Nicht zu übersehen ist der auffallende Unterschied in der Wirkung der Temperatur auf durchtränkte Stärke einerseits und auf durchtränkte Protoplasmakörper andererseits; bei jener wird die Quellungsfähigkeit enorm gesteigert, sie wird dadei gelockert und chemischen Einwirkungen leichter zugänglich, während die Gerinnung der letzteren ihre Quellungsfähigkeit beeinträchtigt, die Verschiebbarkeit der Molecüle vermindert und sie gegen chemische Einwirkungen resistenter macht. Diese Verschiedenheit tritt auch dann hervor, wenn die Veränderung der Molecularstructur durch Säuren bewirkt wird, und in diesem Falle verhält sich die normale Zellhaut der Stärke ähnlich.

b) Säuren (zumal Schwefelsäure) mit Wasser sehr verdünnt, bewirken an Stärkekörnern und Zellhäuten bei gewöhnlicher Temperatur eine stärkere Quellung als reines Wasser, ohne indessen die Organisation zu zerstören; nach Auswaschung der Säure kehrt der frühere Zustand zurück; bei höherer Concentration der Säure dagegen tritt eine heftige Quellung bei Stärkekörnern und Zellstoffhäuten ein; sie werden in einen kleisterähnlichen Zustand übergeführt; die protoplasmatischen Gebilde dagegen gerinnen, ähnlich wie unter dem Einflusse der höheren Temperatur. Concentrirte Schwefelsäure endlich zerstört den Molecularbau vollständig unter mehr oder minder weit gehender, chemischer Veränderung der Substanz bei diesen wie jenen; sie werden verflüssigt.

c) Kalilösung verhält sich bei den Stärkekörnern bezüglich der Quellungserscheinungen ähnlich wie Schwefelsäure; ihre Wirkung auf Protoplasmagebilde ist dagegen sehr verschieden von der der Säure; bei geringer Concentration der Kalilösung quellen sie in dieser stark auf oder sie verflüssigen sich, besonders das Protoplasma und der Kern sehr junger Zellen (in alten Zellen sind sie oft sehr resistent); in hochconcentrirter Kalilösung aber behalten die Protoplasmagebilde oft ihre Form und scheinbar ihre Structur, sie erstarren nicht, noch zerfliessen sie; die trotzdem stattfindende gründliche Zerstörung ihrer Molecularstructur tritt aber darin hervor, dass sie auf nun folgenden reichlichen Wasserzusatz sofort zerfliessen.

---

1) Vergl. Handbuch der Exp. Phys. p. 63 ff.

d) Mechanische Eingriffe, wie Druck, Stoss, Zerrungen von geringer Intensität werden von den organisirten Gebilden ohne Beschädigung ertragen; sie sind entweder hinreichend elastisch, wie die Stärkekörner und Zellhäute, um die so bewirkte Veränderung ihrer äusseren Form und inneren Spannungen wieder auszugleichen, oder sie sind unelastisch, wie das Protoplasma und die Chlorophyllkörper, und können dann passive, geringe Formveränderungen auf andere Art ausgleichen. Starker Druck, Stoss, Zerrung aber bewirkt Zerreissungen, d. h. Trennungen der Molecüle, die nicht wieder auszugleichen sind; dabei kann indessen der Molecularbau der einzelnen getrennten Stücke vollkommen erhalten bleiben, wie einzelne Bruchstücke von Stärkekörnern und Zellhäuten zeigen; noch deutlicher tritt diess bei dem beweglichen Protoplasma hervor, wo einzelne abgetrennte Stücke des vorher zusammenhängenden Körpers sich wie eben so viele Individuen verhalten und sich selbstständig bewegen können; so z. B. abgetrennte Stücke von Plasmodien, die von einander abgeschnürten Hälften des durch Zuckerlösung contrahirten rotirenden Protoplasmas in Wurzelhaaren von Hydrocharis u. dgl. Dem entsprechend können sich zwei oder mehr individualisirte Protoplasmakörper zu einem Ganzen vereinigen, wie bei der Entstehung der grossen Plasmodien, der Zygosporen, der Befruchtung der Oogonien. — Völlige Zerstörung auf rein mechanischem Wege wird erst durch Zerreiben bewirkt, d. h. durch zahlreiche Risse, Trennungen der Molecüle und willkürliche oder zufällige Vermengung derselben. In diesem Falle pflegt bei den Protoplasmagebilden alsbald eine chemische Veränderung der mechanischen Zerstörung des Molecularbaues zu folgen. Bei manchen Zellhäuten bewirkt schon die blosse Unterbrechung der Continuität durch einen Schnitt auffallende Veränderungen der benachbarten und entfernteren Theile; so ziehen sich nach Nägeli durchschnittene Zellhäute von Schizomeris zusammen und verdicken sich dabei in sehr auffallendem Grade.

e) Die Aenderungen der Molecularstructur der organisirten Zellentheile durch schädliche Einflüsse (Tödtung) machen sich oft durch auffallende Veränderungen ihrer Diffusionseigenschaften geltend. Für Stärke und Zellhaut ist darüber noch wenig bekannt, desto merkwürdiger sind die Erscheinungen an dem Protoplasma (sammt dem Zellkern). Das normale lebende Protoplasma nimmt z. B. aus einer umspülenden Lösung keine Farbstoffe in sich auf, sobald es aber durch Wärme oder chemische Einflüsse getödtet ist, dringt der gelöste Farbstoff nicht bloss ein, sondern er sammelt sich hier an, und zwar so, dass das getödtete Protoplasma viel tiefer gefärbt erscheint, als die umgebende Farbstofflösung. Stärke und Zellhaut dagegen nehmen aus einer Iodlösung auch im frischen unveränderten Zustande verhältnissmässig weit mehr Iod als Lösungsmittel in sich auf und färben sich viel tiefer als die umgebende Lösung (auch ist die Färbung eine andere, meist blau, während die umgebende Lösung gelbbraun ist). — Das auf irgend eine Weise, durch Frost, Hitze, chemische Mittel getödtete Protoplasma, welches die Zellen auskleidet, wird permeabler (ob auch zugleich die Zellhaut, ist unbekannt); es lässt den Zellsaft, der in lebenden und wachsenden Zellen immer unter hohem Drucke steht, ausfiltriren, als ob es poröser geworden wäre; es ist diess besonders deutlich daran zu erkennen, wenn erfrorene oder über 50° C. erhitzte farbstoffhaltige Zellen oder Gewebe im Wasser liegend ihren farbigen Saft ausfliessen lassen, während lebende diess nicht thun.

f) Die wahre Natur der Veränderung, welche die Molecularstructur organisirter Gebilde durch Erwärmung im feuchten Zustand über 50—60° C., sowie durch starkes Aufquellen in Säuren und Alkalien erfährt, findet Nägeli in einer Zertrümmerung der krystallinischen Moleküle. Bei Stärkekörnern und Zellhäuten sprechen für diese Ansicht einige Thatsachen, die bisher auf andere Weise nicht zu erklären sind. Die Steigerung der Wasseraufnahme unter den genannten Umständen wird hiernach insofern begreiflich, als durch die Zertrümmerung der Moleküle die Zahl der wasseranziehenden Partikeln vergrössert, die Grösse derselben verringert wird, was nothwendig mit einer Steigerung des Wassergehalts und entsprechender Volumenzunahme verbunden ist; besonders ist hier die Thatsache zu erwähnen,

dass die dichteren Schichten der Stärkekörner und Zellhäute bei starker Quellung unter den genannten Umständen den weichsten und wasserreichsten Schichten gleichartig werden; da nun wahrscheinlich jene aus grossen, diese aber aus kleinen Molekülen bestehen, so lässt sich diese Thatsache dadurch erklären, dass die grossen Moleküle der dichten Substanz in zahlreiche kleine Moleküle zertrümmert und so denen der weichen Substanz ähnlich werden. — In demselben Sinne lässt sich die Wahrnehmung deuten, dass mit der Zerstörung der Organisation durch starke Quellung die optischen Eigenschaften der Stärke und der Zellhaut verändert werden, ihre frühere Wirkung auf polarisirtes Licht verschwindet für immer; es wird auch dies erklärlich, wenn man annimmt, dass unter den genannten Einflüssen die optisch wirksamen Moleküle ihre Form verlieren, dass ihre Bruchstücke unregelmässig durch einander geworfen werden.

In wie weit diese Anschauungen auch auf die Protoplasmagebilde und ihre Gerinnung übertragbar sind, bleibt einstweilen dahingestellt.

g) Die Zerstörung der Molecularstructur der organisirten Gebilde kann gradweise gesteigert werden und wenn sie eine gewisse Grenze überschreitet, so entsteht aus dem anfangs organisirten Material ein neuer Körper, dessen Molecularzustand seit Graham als colloidal bezeichnet wird. Bei der Aehnlichkeit der organisirten und krystallisirten Körper, wie sie nach Nägeli und Schwendener besteht, kann es nicht auffallen, dass auch Mineralsubstanzen, die sonst krystallinisch auftreten, unter gewissen Umständen colloidal werden, wie die Kieselsäure[1]). — Die organisirten Körper nehmen Wasser (und andere Flüssigkeiten) unter Volumenzunahme bis zu einem gewissen Maximum auf, dann sind sie gesättigt, die krystallinischen Körper lösen sich in einem bestimmten Minimum von Wasser und bilden eine gesättigte Lösung, die nach Willkür zu verdünnen ist. Die colloidalen zeigen in dieser Beziehung ein mittleres Verhalten: sie sind mit Wasser in allen Verhältnissen mischbar; es giebt für sie kein Minimum noch Maximum des Wassergehalts. Bei den organisirten und krystallisirten Körpern bewirken Lösungsmittel einen plötzlichen Uebergang aus dem geformten in den flüssigen Zustand. Die colloidalen Körper gehen aus dem trockenen in den gelösten Zustand (wenn sie überhaupt löslich sind) durch alle Stufen der Erweichung über; sie sind in einem gewissen wasserarmen Zustand hart, dann breiartig, dann schwerflüssig zäh, endlich mit hinreichendem Wasser leichtflüssig; auch im flüssigen Zustand sind sie schleimig, cohaerent und adhäriren stark an organisirten, weniger an krystallisirten Körpern; auch bei starker Verdünnung diffundiren sie sehr langsam, und manche von ihnen scheinen organisirte Häute (Zellhäute) überhaupt nicht durchdringen zu können. Bei der Eintrocknung liefern sie eine homogene Substanz, deren Quellung und optische Eigenschaften von dem Molecularbau der Krystalle und der organisirten Gebilde weit abweichen; diesen gegenüber können die colloidalen Körper als innerlich amorph, wie sie es auch äusserlich sind, betrachtet werden. — Innerhalb der Pflanze treten die colloidalen Körper häufig als Zerstörungsproducte der organisirten auf, und unter Umständen liefern sie auch das Bildungsmaterial zum Aufbau neuer organisirter Körper; so entstehen das Bassoringummi und vielleicht auch das Arabin, ebenso der Quitten- und Leinsamenschleim durch Desorganisation von Zellhäuten; vielleicht ist auch die Bildung der Cuticularsubstanz hierher zu rechnen; das Viscin soll aus verwandelten Zellhäuten hervorgehen; der Ursprung des colloidalen Pectins und des Kautschuks ist noch unbekannt; alle diese Stoffe finden in der Pflanze keine weitere Verwendung mehr[2]). Dagegen verwandelt sich das Protoplasma in den reifenden Samen, in z. Th. lösliche Colloide (z. B. Casein der Leguminosen u. a.), die bei der Keimung abermals das Material zur Bildung von Protoplasma liefern; auch der Schleim in den Siebröhren scheint nicht organisirt, sondern colloidal zu sein und enthält offenbar die Stoffe, aus denen sich später neues Protoplasma bildet (p. 99).

---

1) Vergl. unter Anderem Th. Graham in Ann. der Chemie und Pharm. 1865. Bd. 135, p. 65 ff.

2) Beispiele siehe p. 37, 111, 379.

§ 2. Gewebespannung[1]. Jedes wachsende Glied einer Pflanze besteht aus äusseren und inneren Schichten, deren Wachsthum gewöhnlich während einer gewissen Zeit mit verschiedener Geschwindigkeit in derselben Richtung fortschreitet. Die nothwendige Folge ist eine entsprechende Spannung der verschiedenen Schichten gegen einander: die rascher wachsenden werden an der ihrem Wachsthum entsprechenden Ausdehnung nach bestimmten Richtungen hin gehindert (comprimirt), bewirken aber ihrerseits eine Dehnung der langsamer wachsenden Schichten, welche diese durch ihre Elasticität auszugleichen suchen. Es leuchtet a priori ein, dass die durch das ungleichartige Wachsthum hervorgerufenen Schichtenspannungen noch fortbestehen können, wenn das Wachsthum aufhört, die Spannung kann aber auch durch ein verändertes Wachsthumsverhältniss oder durch bleibende Aenderung der Elasticitäten wieder aufgehoben werden.

Von der Existenz und Art der Spannung überzeugt man sich leicht durch vollständige Isolirung der Schichten von einander[2]; die rascher gewachsenen, daher comprimirten dehnen sich nun aus, die langsamer gewachsenen ziehen sich elastisch zusammen; jene werden z. B. länger als das ganze untersuchte Organ (etwa ein Internodium), während diese sich verkürzen; diese Veränderung tritt fast momentan im Augenblick der Trennung ein. Oft genügt auch eine theilweise Trennung der Schichten; schlitzt man z. B. einen rasch wachsenden Stengel der Länge nach kreuzweise auf, so krümmen sich die Streifen concav nach aussen, indem sich die inneren Gewebeschichten dehnen und unter den hier obwaltenden Umständen convex werden[3].

Derartige Schichtenspannungen können nun sowohl in der einzelnen Zellhaut, wie in Geweben vorkommen, sie können an jener wie in diesen unterbleiben oder verschwinden.

An der einzelnen, im Wachsthum begriffenen Zelle ist gewöhnlich die äusserste Zellhautschicht, zumal dann, wenn sie sich zeitig cuticularisirt, von den inneren, rascher wachsenden Schichten passiv gedehnt; die letzteren sind dem entsprechend durch die Elasticität der Cuticula comprimirt. Ist Dehnbarkeit und Elasticität der äusseren Schicht oder aber das active Dehnungsstreben der inneren nach irgend einer Richtung vorwiegend, so wird auch die Spannung nach verschiedenen Richtungen hin verschieden gross sein. — Eine Trennung der einzelnen Zellhautschichten ist nicht wohl möglich, man überzeugt sich aber von der Existenz der Spannungen z. B. dadurch, dass man dünne Querschnitte (in radialer Richtung) durch die ganze Zellhaut herstellt; von den reifen Pollenkörnern von Cucurbita und Althaea genommen, krümmen sich diese sehr kräftig nach aussen, die Cuticula (Exine) wird concav, die wachsthumsfähige Intine convex; die

---

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, wo auch die Arbeiten Hofmeister's genannt sind; ferner Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop II. p. 407 ff. und Kraus in Bot. Zeitung 1867. Nr. 14—18; besonders diese letzte Abhandlung ist dem Anfänger zur ersten Orientirung zu empfehlen; ebenso dessen vortreffliche Abhandlung: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 209.

2) Die Intensität der Spannung wird auf diese Weise aber nicht gemessen; bei gleicher Längendifferenz der isolirten Gewebe kann das unverletzte Organ die verschiedensten Spannungsintensitäten haben, wie weiter unten ersichtlich wird.

3) Zur Demonstration auch vor einem grösseren Hörerkreis eignen sich die Blattstiele von Rheum, grossen Heracleen, Aroideen, Compositen: Taraxacum etc.

letztere war also vorher in den tangentialen Richtungen comprimirt, die Exine in gleichem Sinne passiv expandirt. Die reifen Pollenkörner und Sporen zeigen auch, dass die durch das ungleiche Wachsthum erzeugten Spannungen auch nach dem Aufhören desselben noch fortbestehen. Verlängert sich eine Zelle durch Scheitelwachsthum zu einem Schlauch (mit oder ohne folgende Quertheilungen), so hat die Haut am Scheitel und hinter diesem oft keine oder nur sehr geringe Schichtenspannung, diese steigert sich aber weiter rückwärts, wo das intercalare Längenwachsthum energischer ist, erreicht an einer Stelle ein Maximum und kann noch weiter rückwärts, wo das Wachsthum aufgehört hat, auf ein Minimum herabsinken, wie sich aus dem Verhalten von Wurzelhaaren und einfachen Rhizoiden (z. B. der Charen) unter dem Einfluss der Schwerkraft und des Lichtes erkennen lässt (s. unten). — Während nun zwischen den Hautschichten selbst an verschieden alten Stellen verschiedene Spannungen bestehen, wird die ganze Haut in toto durch den Druck des Zellsaftes gespannt, der natürlich als hydrostatischer Druck überall in derselben Zelle denselben Werth hat, und man erkennt leicht, wie complicirt diese Spannungsverhältnisse schon in der einzelnen Zelle sein können.

In vieler Hinsicht ähnlich, aber mannigfaltiger verhalten sich die aus Gewebemassen bestehenden Pflanzenorgane. So lange sie sich im Zustande des Urmeristems befinden (z. B. an Wurzelspitzen, Stammspitzen, sehr jungen Blättern), sind die noch gleichartigen Gewebeschichten nicht oder unmerklich gegen einander gespannt; die ganze protoplasmareiche Gewebemasse mit ihren dünnen Zellwänden verhält sich im gewissen Sinne wie ein dickflüssiger Brei. — Aber auch ältere Gewebemassen können diesen Zustand bewahren, wie z. B. die Lamellen und Röhren, welche das Hymenium der Hutpilze tragen; gleich den Spitzen rasch wachsender Wurzeln folgen sie dem Zug der Schwere, wie erweichtes Wachs oder Siegellack.

Treten die Gewebe eines wachsenden Organes aus dem Zustand des Urmeristems hervor, beginnen die sich nicht mehr oder seltener theilenden Zellen rasch zu wachsen, so treten gewöhnlich kräftige Spannungen auf, weil einzelne Gewebeschichten rascher wachsen als andere. Es kann diess innerhalb morphologisch gleichartiger Gewebemassen eintreten, wie in den Strünken der Hutpilze (z. B. Amanita muscaria), wo die inneren Schichten des Hyphengewebes sich oft so stark expandiren, dass die äusseren quer zerreissen. — Tritt eine Differenzirung der Gewebe in Haut, Fibrovasalstränge und Grundgewebe ein, so kann zuweilen, wenigstens anfangs, das Wachsthum ohne stärkere Spannungen fortschreiten, wie die abwärts wachsenden Rhizome von Cordylline, Typha u. a. zeigen. Gewöhnlich aber beginnt mit der Streckung der Organe und ihrem Hervortreten aus dem Knospenzustand ein sehr ungleichmässiges Wachsthum der Gewebe in gleicher Richtung, dementsprechend tritt dann lebhafte Gewebespannung ein. Diese steigert sich anfangs, erreicht später ein Maximum und sinkt endlich auf Null herab, wenn das Wachsthum aufhört. In allen diesen Fällen wächst das parenchymatische Grundgewebe am raschesten in die Länge und meist auch in die Breite, die Epidermis am langsamsten, indem ihre Dehnbarkeit sich mindert, ihre Elasticität sich steigert; zwischen beiden besteht daher im Allgemeinen die grösste Spannung, geringer pflegt sie zwischen Parenchym und Fibrovasalsträngen zu sein. Indessen sind auch die verschiedenen Schichten des Parenchyms oft unter

sich gespannt und zwar die inneren positiv, die äusseren negativ[1]), so dass im Allgemeinen die Spannung von aussen nach innen (bis zur Wachsthumsaxe) wächst. Hört das Längenwachsthum der Internodien, Wurzeln und Blattstiele endlich auf, so verschwindet die Spannung, indem das Ausdehnungsstreben des Parenchyms erlischt, die Holzbündel durch stärkere Verholzung ihre Dehnbarkeit verlieren, steif und fest werden und die Epidermis ungefähr dieselbe Länge annimmt, wie sie. — Viele Blattstiele dagegen oder eigenthümlich ausgebildete Blattorgane (Knotenpolster der Grasblattscheiden, die Kissen beweglicher Blätter) behalten die während des Wachsthums erworbenen Gewebespannungen auch nach beendigtem Wachsthum bei; die hier bestehenden Spannungen pflegen sehr gross zu sein und derartige Organe haben die Eigenschaft, später unter bestimmten Umständen (bei veränderter Lage gegen die Richtung der Schwerkraft) nochmals zu wachsen und zwar auf verschiedenen Seiten verschieden stark (z. B. sehr ausgezeichnet die Knoten der Gräser).

Die durch das ungleichförmige Längenwachsthum der Gewebeschichten hervorgerufenen Spannungen wirken vorzugsweise in longitudinaler Richtung, parallel der Wachsthumsaxe; tritt aber nach beendigtem Längenwachsthum ein dauerndes Dickenwachsthum ein, wie bei den holzigen Stämmen und Wurzeln der Gymnospermen und Dicotylen, so entspricht dem radialen Wachsthum auch eine in radialer und tangentialer Richtung wirkende Spannung, die vorzugsweise dadurch entsteht, dass die Rindengewebe im Umfang langsamer wachsen, als der Holzbildung in radialer Richtung entspricht; die Rinde wird zu enge für den Holzkörper; löst man einen Ring derselben vom Stamm ab und schlitzt ihn an einer Seite auf, so zieht er sich in tangentialer Richtung zusammen und umschliesst nun nicht mehr den ganzen Holzcylinder, seine Ränder klaffen aus einander (Kraus). Die Ursache dieser Querspannung ist, wie man leicht einsieht, eine andere, als die während des Längenwachsthums ebenfalls vorkommende, die als Folge der Compression des Marks und der passiven Dehnung der Epidermis sich geltend macht und bei diametral halbirten Querscheiben zuweilen an der Verwölbung des Parenchyms deutlich erkannt wird.

Von der Schichtenspannung, welche aus der Verschiedenheit des Wachsthums der Zellhäute und Zellhautschichten der Gewebe oder einzelnen Zellen hervorgeht, ist der Turgor[2]) der einzelnen Zelle, so wie ganzer Gewebemassen zu unterscheiden, obgleich Schichtenspannung und Turgor, wenigstens da, wo es sich um die Spannungen innerhalb vielzelliger Gewebeschichten handelt, in engster Beziehung zu einander stehen. — Der Turgor ist der hydrostatische Druck des Zellsaftes auf die Zellwand, oder, was dasselbe bedeutet, der Druck der elastischen Zellwand auf den gesammten Zellsaft; er bleibt offenbar derselbe, ob inner-

---

1) Positiv gespannt mag ein Gewebe heissen, wenn es an seinem Ausdehnungsstreben gehindert (comprimirt), negativ gespannt, wenn es von anderen Geweben passiv gedehnt wird. Die positiv gespannten Gewebe kann man auch kurz als schwellende (erectile), die negativ gespannten als elastische (retractive) bezeichnen.

2) Man hat oft die Ausdrücke Gewebespannung und Turgescenz als ungefähr gleichbedeutend verwendet und so die gegenseitige Verständigung sehr erschwert; ich verstehe unter Turgor ausschliesslich den hydrostatischen nach allen Richtungen gleichen Druck des Zellsaftes auf die gesammte Zellwand; ein Missverständniss ist nach dieser Begriffsbestimmung kaum noch möglich.

halb der Zellwand Schichtenspannungen bestehen oder nicht; hervorgerufen wird der Turgor dadurch, dass die im Zellsaft gelösten Stoffe endosmotisch einwirken auf das die Zelle umgebende oder ihr überhaupt von aussen zuführbare Wasser; indem sich das Wasser durch die endosmotische Anziehung im Zellraum anhäuft, drückt es von innen her auf die Zellhaut, diese wird gespannt und drückt vermöge ihrer Elasticität auf das in der Zelle enthaltene Wasser. Ist die endosmotische Anziehung sehr gross, so kann sie die Festigkeit der Zellhaut überwinden, es dringt dann so lange Wasser ein, bis diese platzt. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass Zellen mit offenen Tüpfeln wohl Schichtenspannung innerhalb der Haut, aber keinen Turgor haben können.

Wird eine turgescirende Zelle von aussen her in einer Richtung zusammengedrückt, so behält das Wasser sein Volumen, es weicht aber dem einseitigen Drucke aus und überträgt ihn in allen Richtungen auf die Zellwand; die Zelle ändert wenn möglich ihre Form und dehnt sich in allen Richtungen, ausser in der des äusseren Druckes aus; wobei jedoch vorausgesetzt wird, dass die Zelle noch nicht das Maximum des Turgors erreicht hatte, dass die Haut also noch dehnbar, die Zelle einer Formenveränderung fähig ist. Auch leuchtet ein, dass, um eine bestimmte Formveränderung der Zelle zu bewirken, ein um so grösserer Druck von aussen nöthig ist, je grösser der Turgor schon war; ist die Zellwand durch das endosmotisch aufgenommene Wasser des Zellsaftes zwar schon gespannt, aber noch weit von der Grenze ihrer Elasticität und Festigkeit entfernt, so wird ein äusserer Druck um so leichter eine bestimmte Formveränderung bewirken, je dehnbarer sie ist. — Ebenso wird ein von aussen her auf die Zellwand wirkender Zug, der die Zelle in einer Richtung zu verlängern sucht, diess nur insofern bewirken, als die Zelle, bei gleichbleibendem Volumen sich in anderen Richtungen zusammenzuziehen im Stande ist, was ebenfalls wieder von dem Grade der vorhandenen Turgescenz und der Dehnbarkeit der Zellhaut abhängt. — In beiden Fällen, sowohl bei dem Druck, wie bei dem Zug, werden die Formveränderungen der ganzen Zelle ausserdem davon abhängen, ob die Wandung nach allen Richtungen hin gleiche oder verschiedene Dehnbarkeit und Elasticität besitzt, und insofern von den dadurch bewirkten inneren Spannungen auch das Wachsthum beeinflusst wird, kann der Turgor für sich allein oder in Verbindung mit äusserem Druck auf die Art des Zellhautwachsthums, die Gesammtform der Zelle, und auf die sich dabei bildenden Schichtenspannungen einwirken.

Von den Folgerungen, welche sich aus diesen Betrachtungen ergeben, will ich hier indessen nur eine hervorheben, die den Einfluss des wechselnden Turgors auf die Schichtenspannung der Gewebe betrifft.

Die Zellen eines wachsenden, mit starken Gewebespannungen versehenen Organs sind mit Wasser prall gefüllt, sie turgesciren. Auf jede Parenchymzelle wirkt ein longitudinaler Druck, auf jede Epidermiszelle ein longitudinaler Zug. Da das die Zellen erfüllende Wasser für die hier in Betracht kommenden Kräfte weder merklich compressibel noch dehnbar ist, so kann die Gewebespannung nur Formveränderungen an den Zellen bewirken: die des Parenchyms werden in axiler Richtung verkürzt und dem entsprechend in den radialen Richtungen erweitert, die Zellen des Hautgewebes werden verlängert und dabei entsprechend in tangentialer und radialer Richtung contrahirt. Trennt man die Gewebeschichten von einander, so erfolgt augenblicklich die der Aufhebung des Druckes und Zuges

entsprechende Formänderung der Zellen; die des Parenchyms werden, wie die Beobachtung zeigt, länger und müssen dem entsprechend enger werden; die der Hautgewebe werden kürzer und müssen sich also in entsprechendem Maasse quer erweitern. Es zeigt diess zunächst, dass jede longitudinale Gewebespannung nothwendig mit Querspannungen verbunden ist: weil die Epidermis zu kurz ist, ist sie auch zu eng, weil das Parenchym zu lang ist, ist es auch zu dick für die Epidermis, und Beides um so mehr, je mehr die einzelnen Zellen einer Formänderung durch Druck uud Zug fähig sind. — Mit diesen Formänderungen der ganzen Zellen wird auch eine Aenderung in der Dicke ihrer Wandungen nothwendig verbunden sein; diese kann auch noch gesteigert werden durch eine möglicherweise stattfindende Umlagerung des Imbibitionswassers, die auch den Umfang der Haut verändern könnte. Thatsächlich ist aber über diese Vorgänge nichts Näheres bekannt.

Das Gesammtresultat des Zusammenwirkens des verschiedenen Wachsthums der Zellwände, ihrer Dehnbarkeit, Elasticität und des Turgors ist ein bestimmter Grad von Steifheit oder Schlaffheit des ganzen Organs, durch deren Messung man also einen Ausdruck für die Gesammtspannung des Organs in einem gegebenen Zeitpunkt gewinnt. Die Gesammtspannung wird z. B. vermindert, das Organ also schlaffer und biegsamer werden, wenn durch Wasserverlust der Turgor sinkt, oder wenn die Elasticität der gedehnten Zellwände sich verkleinert, oder wenn diese dehnbarer werden oder wenn die Ungleichheit des Wachsthums verschiedener Gewebeschichten sich mindert. Erfolgt eine derartige Aenderung einseitig an einem Organ, so wird nicht bloss die Gesammtspannnng vermindert, sondern auch eine entsprechende Krümmung hervorgebracht; tritt eine die Gesammtspannung verkleinernde Aenderung allseitig auf, so wird das Organ z. B. kürzer oder länger werden, je nachdem die Erschlaffung auf einer Verminderung des Ausdehnungsstrebens des Parenchyms oder auf einer Verminderung der Elasticität der Epidermis beruht. — Beobachtet man nun umgekehrt eine Krümmung, Verkürzung, Verlängerung oder Aenderung der Steifheit eines Organs, so kann diess auf sehr verschiedenen mechanischen Veränderungen beruhen, ganz verschiedene Aenderungen können ähnliche Effecte erzeugen, und es ist somit jedesmal Aufgabe einer besonderen Untersuchung, die mechanischen Vorgänge im Inneren eines Organes kennen zu lernen, wenn irgend eine Krümmung, Vergrösserung oder Verkleinerung der Gesammtspannung eintritt.

Diese Betrachtungen gelten nur für den Fall, dass die Zellen des betreffenden Organs turgesciren. In diesem Zustand wird das endosmotisch aufgenommene Wasser nicht nur auf die Zellwand drücken, er wird auch zwischen die Zellhautmoleküle hineingedrückt und strebt herauszufiltriren. Abgesehen von anderen Folgerungen darf man hiernach jedenfalls annehmen, dass die Wandung einer turgescirenden Zelle mindestens so viel Wasser enthält, als sie durch Imbibition unter gleichen Umständen aufnehmen kann, dass sie aber wahrscheinlich mehr Wasser enthält. Es ist nun aber auch möglich, dass sich die Imbibitionsfähigkeit einer Zellhaut, somit auch ihr Volumen, ihre Dicke und ihr Umfang ändern kann und dass auf diese Weise die Gesammtspannung verändert würde. Aber nicht nur die theoretische, sondern auch die experimentale Darlegung der hierdurch veranlassten Veränderungen sind bis jetzt nicht gelungen; theoretische Betrachtungen kaum möglich, weil die Beziehung der Volumenzunahme, Dehnbarkeit und

Elasticität einer Zellhaut zum Quantum des imbibirten Wassers, noch nicht experimentell festgestellt ist; es ist diess bei der Betrachtung lebender turgescirender Pflanzentheile und ihrer Spannungsänderungen desshalb ein um so wichtigerer Factor, als Aenderungen im Quantum des Imbibitionswassers im Allgemeinen auf Kosten des Zellsaftes stattfinden, dessen Volumen dabei sich ändert, was auf den Turgor zurückwirkt. — Nur in einem Falle treten die Wirkungen der Imbibition ganz klar und ohne die übrigen Factoren der Gewebespannung hervor; nämlich bei den todten nicht mehr turgescirenden Geweben; so z. B. an den Pericarpien trockener aufspringender Früchte; die Krümmungen und sonstigen Formveränderungen derartiger Gewebemassen, durch welche die mannigfaltigen Arten des Aufspringens bewirkt werden, sind Folge der verschiedenen Dimensions- und Volumensänderungen verschiedener Zellhäute unter dem Einfluss der Vermehrung oder Verminderung des Imbibitionswassers [1]).

Das bisher Gesagte soll den Anfänger nur auf die wichtigeren Ausgangspunkte der Erforschung dieses Gebietes und auf die Schwierigkeiten, denen man hier begegnet, aufmerksam machen; irgend etwas Abschliessendes und Erschöpfendes lässt sich gegenwärtig nicht, am allerwenigsten mit der hier erforderlichen Kürze des Ausdruckes sagen.

Unter den zahlreichen Lebenserscheinungen der Pflanzen, welche durch Gewebespannungen und Störungen derselben hervorgerufen werden, mögen hier vorzugsweise nur die durch unsymmetrische Aenderungen des Längenwachsthums und der Längenspannung hervorgerufenen Krümmungen kurz charakterisirt werden [2]).

a) Als Nutation bezeichnet man Krümmungen, welche im Längenwachsthum befindliche Organe ohne äussere Veranlassung, successive nach verschiedenen Richtungen hin annehmen. Indem das Längenwachsthum bald auf der einen, bald auf der anderen Seite des Organs überwiegt, wird dieses auf der gegenüberliegenden concav; die Steigerung des Längenwachsthums kann von einer Seite auf die andere überspringen und blosses Hin- und Herkrümmen bewirken, oder aber sie schreitet am Umfang des Organs stetig nach einer Richtung hin fort und bewirkt somit eine rotirende Bewegung des freien, überhängenden Theils, der in beiden Fällen endlich gerade werden oder eine Krümmung beibehalten kann. Diese Vorgänge sind mit bisher nicht genauer erforschten Aenderungen der Gewebespannung verbunden.

Fig. 436. Nutation der Staubfäden von Dictamnus Fraxinella; die mit noch nicht geöffneten Antheren sind abwärts, die mit geöffneten aufwärts gekrümmt.

Beispiele der Nutation an Stämmen: Die Blüthenschäfte von Allium Porrum und Cepa krümmen sich, bevor sie ihre definitive Länge erreichen, langsam hin und her, der emporwachsende Blüthenstengel von Brassica (besonders im Finstern) zeigt rotirende Nutation und streckt sich

1) Vergl. auch Cramer's Angaben in »Die sogenannten Asthygrometer« (Zürich 1867, von Prof. Wolf).

2) Ausser den schon oben p. 559 und in meinem Handbuch genannten Arbeiten ist hier als später erschienene zu nennen: Ch. Darwin: on the movements and habits of climbing plants (Journal of the Linnean society 1865. Vol. IX).

endlich gerade. Die rotirende Nutation ist allgemein bei schlingenden Stämmen, soweit sie noch keine Stütze umwunden haben (Humulus, Phaseolus z. B.) und kommt vor bei Pflanzen, deren Blätter in Ranken verwandelt sind (Pisum).

Die Nutation der Blätter bewegt sich meist in einer zum Stamm radialen Ebene, welche durch den Insertionsmittelpunkt geht; die Auszweigungen des Blattes verhalten sich zu dem Stiel oder der Mittelrippe, wie diese zum Stamm. Die Knospenlage nämlich wird durch stärkeres Wachsthum der Blatthinterseite bewirkt, das spätere Auseinanderschlagen bei der Entfaltung durch stärkeres Wachsthum der Oberseite; bevor das Blatt seine definitive Stellung annimmt, krümmt es sich oft erst rückwärts (Phaseolus). Bei den Farnblättern ist das Wachsthum der Hinterseite anfangs so überwiegend, dass sie in der Knospenlage nach vorn spiralig eingerollt sind; dasselbe ist bei manchen Blattranken (Cucurbitaceen) der Fall, andere sind schon anfangs gerade (Pisum u. a.); jene strecken sich vor Vollendung des Wachsthums nicht nur gerade, sondern bei ihnen und allen Ranken überwiegt schliesslich die Verlängerung auf der Oberseite so sehr, dass sie sich rückwärts spiralig oder schraubig einrollen (wenn sie vorher eine Stütze gefasst haben, so macht der zwischen Stütze und Stamm liegende Theil der Ranke in Folge des einseitig stärkeren Längenwachsthums eben so viele Windungen nach rechts wie nach links, oder es sind drei bis fünf und mehr Wendungspunkte der Spirale und antidrome Stücke derselben vorhanden) [1]; vor Beendigung des Längenwachsthums, so lange sie fast gerade sind, können Ranken und manche rankenähnliche Blattstiele (Clematis microphylla, Darwin) auch rotirende Nutation zeigen. — Als blosse Nutation im oben angegebenen Sinne ist auch die Krümmung vieler Staubfäden zur Narbe hin oder neben dieser vorbei (Tropaeolum) u. s. w. zu betrachten; auch Griffel und Narben zeigen Nutation (besonders deutlich bei Nigella). — Die Nutationskrümmung scheint im Allgemeinen an der Stelle der stärksten Gewebespannung der Internodien und Blätter einzutreten.

b) Als Appression will ich in Ermangelung eines anderen, hinreichend allgemeinen Ausdruckes, alle diejenigen Erscheinungen bezeichnen, welche darauf beruhen, dass longitudinal wachsende Organe durch dauernde seitliche Berührung mit einem festen Körper (Stütze) diesem sich anschmiegen. Die Berührung des wachsenden Organs mit einem festen Körper bewirkt offenbar einen Druck rechtwinkelig zur Wachsthumsrichtung und wahrscheinlich immer eine longitudinale Reibung. Der Einfluss dieser Ursache auf die Gewebespannung ist nicht genauer studirt; es scheint aber, dass man die hierher gehörigen Vorkommnisse einstweilen in zwei Gruppen eintheilen kann, nämlich:

α) Appression spannungsloser oder schwach gespannter Organe; den einfachsten Fall bieten viele schlauchförmige, am Scheitel fortwachsende Zellen; kommt das Ende eines solchen Schlauches in Berührung mit einem festen Körper, so legt er sich dicht an und die fortwachsende Endpartie bleibt diesem beständig angeschmiegt, wie ein adhärirender Tropfen, der an einem festen Körper hingleitet. So z. B. die Rhizoidschläuche von Vaucheria an Glaswänden, die Pollenschläuche an Narbenhaaren und an der Innenseite der Fruchtknotenwand. Da der hydrostatische Druck des Zellsaftes offenbar auf der berührten und freien Seite gleich ist,

---

1) Darwin hat schon gezeigt, dass diese Umwendung der Windungen nur bei Ranken, die mit dem vorderen Theile eine Stütze gefasst haben, vorkommt und hier vorkommen muss. — Klebt man zwei Kautschukstreifen auf einander, von denen der eine sich selbst überlassen, der andere während des Aufklebens stark gedehnt ist, so rollt sich das Ganze, wenn es frei gelassen wird, wie eine Ranke spiralig ein, fasst man beide Enden und streckt den Streifen erst gerade, nähert man dann die Hände einander, so zeigt der Streifen gerade so viel Rechts- wie Linkswindungen, gleich einer Ranke unter den genannten Verhältnissen. Es ist leicht, dieses Experiment zur Erklärung der Erscheinungen bei letzterer zu verwerthen; die Umwendung der Windungen an einer beiderseits befestigten Ranke ist keine Eigenthümlichkeit des Wachsthums, sondern eine nothwendige Folge des Umstandes, dass sie sich einseitig stärker verlängert und dabei an beiden Enden befestigt ist.

so kann die Anschmiegung nur durch eine Verschiedenheit des Zellhautwachsthums und entsprechende Spannungen bewirkt werden. — Ganz ähnlich verhalten sich die Luftwurzeln der Orchideen und Aroideen, wenn sie an Wänden dicht angeschmiegt hinwachsen; in diesem Falle wird offenbar das Längenwachsthum der angedrückten Seite verlangsamt, während die freie Seite schon an der Wurzelspitze rascher fortzuwachsen strebt, aber auch sie wird an der Verlängerung behindert, wie daraus erhellt, dass solche Wurzeln überhaupt sich weniger verlängern als die frei herabhängenden [1]). — Das Anschmiegen der Epheuzweige an Baumstämme, Mauern, Felsen wird zunächst dadurch eingeleitet, dass die älteren Internodien (durch negativen Heliotropismus s. unter f.) sich diesen Stützen concav zuwenden, wodurch das Zweigende an diese angedrückt wird; das letztere selbst macht aber (durch positiven Heliotropismus) eine leichte Krümmung convex gegen die Stütze und legt sich mit der Convexität fest an diese an; hier treten nun die Haftwurzeln hervor, welche das angedrückte Stengelstück an der Stütze befestigen; wenn diese Stelle nun älter wird, so tritt die entgegengesetzte Gewebespannung in ihr ein, sie sucht sich convex nach aussen zu krümmen, woran sie durch die Haftwurzeln verhindert wird; man erkennt diese Verhältnisse leicht, wenn man einen rasch wachsenden Zweig, der sich an einer ebenen Stütze fest angeschmiegt hat, von dieser ablöst und unten abschneidet; er nimmt dann sofort eine langgezogene S-krümmung an, und es bedarf einiger Kraft, den älteren gegen die Stütze concav werdenden Theil wieder an diese anzudrücken.

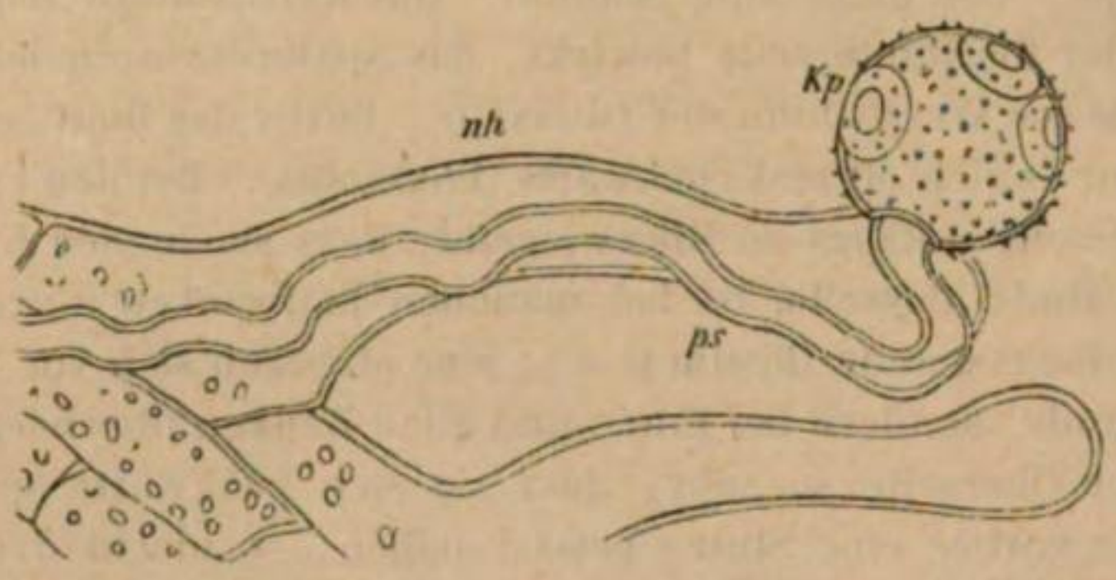


Fig. 437. Campanula rapunculoides: *nh* Narbenhaare, *Kp* Pollenkorn mit Deckeln an den Austrittsstellen, *ps* der Pollenschlauch an dem Narbenhaar fest angeschmiegt hinwachsend. (550).

β) Appression stärker gespannter Organe: Das Schlingen und Winden um dünne Stützen. Die volubilen Stengel der Schlingpflanzen zeigen rotirende Nutation; ihr überhängender Gipfeltheil macht kreisende Bewegungen; kommt die bei der Bewegung vordere (vorausgehende) Seite mit einem Stabe, Faden oder sonst hinreichend dünnen Körper in Berührung, so wird er diesem vermöge der Nutationsbewegung zunächst angedrückt, wobei sich der angedrückte Theil anfangs ganz passiv verhält; der Druck und die hier gewiss stattfindende Reibung bewirkt (wie zuerst von H. v. Mohl gezeigt wurde), dass sich der Stengeltheil an der Berührungsstelle concav krümmt, also auf der freien Seite convex wird; dadurch kommt aber sofort eine näher zum Scheitel liegende Stelle des Organs mit der Spitze in Berührung, der so bewirkte Druck erzeugt auch hier die Krümmung, und so schreitet diese mit dem Wachsthume des Stengels aufwärts fort, derselbe windet, sich fest anschmiegend, um die Stütze. Die Windungen sind in diesem Falle immer schraubig und aufsteigend, weil der für Berührung empfindliche Theil hinreichende Gewebespannung besitzt, um unter dem Einflusse der Schwerkraft (s. unten) sich gleichzeitig schief aufwärts zu krümmen. — Die Ranken sind vor ihrer Einrollung rückwärts auf der Unterseite für dauernde Berührung (Reibung) empfindlich; werden sie

1) Die an Wänden von Gewächshäusern angeschmiegten Wurzeln der Monsteren und Philodendren verzweigen sich auch, während die frei herabhängenden und an der Spitze unverletzten einfach bleiben; erst im Boden, wo ihr Längenwachsthum sich verlangsamt, verzweigen sie sich.

durch ihre Nutationsbewegung mit ihrer Unterseite einer Stütze passiv angedrückt, so krümmen sie sich ähnlich wie die schlingenden Stengel und schmiegen sich in Schraubenwindungen der Stütze dicht an. Anderweitige Wachsthumsverhältnisse bewirken hier wie bei der freiwilligen Einrollung (Nutation), dass die Windungen nicht spiralig, sondern schraubig sind. — Die Beobachtung zeigt, dass Stengel und Ranken, die sich noch nicht um eine Stütze gewunden haben, deutliche Gewebespannung zwischen Epidermis und Parenchym besitzen; unmittelbar nach Umwindung einer Stütze ist die convexe, freie Seite länger als die concave (Berührungs-) Seite und die Spannung zwischen Parenchym und Epidermis ist auf jener schwächer als auf dieser. — Der Unterschied zwischen diesen und den unter *α*) genannten Erscheinungen liegt darin, dass hier die sich anschmiegende Stelle des Organs deutliche Gewebespannung besitzt und von dem Scheitel entfernter liegt, und dass die volubilen Stengel und Ranken nur um hinreichend dünne Stützen sich fest anschmiegen, während die unter *α*) genannten Organe es an schwachen Convexitäten, an Ebenen und selbst Concavitäten thun.

c) Reizbarkeit, d. h. Erschlaffung gespannter Organe durch Erschütterung und damit verbundene Krümmungen.

α) Reizbarkeit wachsender Organe für wiederholte und starke Erschütterung. Die von Hofmeister entdeckte Thatsache, dass die noch in rascher Verlängerung begriffenen Internodien und Blattstiele der verschiedensten Pflanzen sich krümmen und dabei erschlaffen, wenn sie stark geschüttelt oder wiederholt angeschlagen oder gestossen werden, ist neuerdings von Prillieux [1]) zum Gegenstand einer anziehenden Abhandlung gemacht worden; wird der Spross unten, wo er aus fertigen Internodien von geringer oder erloschener Spannung besteht, befestigt und wiederholt mit einem Stabe von einer Seite her angeschlagen, so dass die Schläge den unteren steifen Theil treffen, so erfolgt eine Krümmung der jüngeren, höheren Theile in der Ebene, in welcher die Stösse eintreffen, und zwar ist die Krümmung concav gegen diese letzteren; die Internodien erschlaffen dabei und verkürzen sich ein wenig (wie P. den früheren Angaben Hofmeister's entgegen nachweist); werden dagegen wiederholte Stösse von einer Richtung her gegen den Gipfel des Sprosses geführt, so neigt sich dieser endlich convex gegen die Stossrichtung, und auch hier liegt diese in der Krümmungsebene. Die so erzeugten Krümmungen werden durch das darauf folgende Längenwachsthum bald wieder ausgeglichen. Ein auf einem festen, steifen Ständer oben befestigter dünner Bleidrath verhält sich, wie Prillieux zeigt, ebenso wie der Spross; wird der Ständer angeschlagen, so krümmt sich der Drath concav, wird der Gipfel des Drathes angeschlagen, so krümmt sich dieser convex gegen die Richtung der eintreffenden Stösse.

β) Reizbarkeit ausgewachsener Organe für starke Erschütterung; hierher gehört die Krümmung, welche ausgewachsene Blattflächen, fertig ausgebildete Stielpolster der Blättchen von Oxalis acetosella, Robinia pseudoacacia u. a. durch heftiges und wiederholtes Schütteln erfahren; die Krümmung erfolgt bei den Stielpolstern periodisch beweglicher Organe in dem Sinne, wie durch Verdunkelung und wird (ohne nachfolgendes Wachsthum) nach einiger Zeit wieder ausgeglichen und in die entgegengesetzte übergeführt.

γ) Reizbarkeit ausgewachsener Organe für schwache Erschütterung, Reibung, Berührung. Die Fähigkeit, auf einfache Berührung sich nach einer Seite hin zu krümmen oder sich beträchtlich zu verkürzen beruht auf der Coincidenz mehrerer Eigenthümlichkeiten der Organisation, wie es scheint besonders darauf, dass das Organ von einem axilen elastischen Strang durchzogen wird, der allseitig von sehr stark erectilem Parenchym eingehüllt ist; das Aus-

---

1) Prilleux, Ann. des sciences nat. 2me Série. T. IX, 2e Cahier.

dehnungsstreben dieses letzteren wird durch geringe Erschütterung beeinträchtigt; der frühere, reizbare Zustand tritt gewöhnlich nach mehreren Minuten von selbst wieder ein. Unter den wenigen Organen, welche für sehr schwache Anstösse reizbar sind und gewöhnlich allein als die reizbaren bezeichnet werden, sind aber noch zwei Fälle zu unterscheiden: einerseits nämlich die Staubfäden der Cynareen (z. B. Centaurea Scabiosa, Cynara), welche nach Cohn auf allen Seiten reizbar sind, sich bei jeder Berührung auf der berührten Seite concav einkrümmen, dabei zugleich eine sehr beträchtliche Verkürzung und Verdickung (radial zur Blüthenaxe nach Unger) erfahren. Es scheint, dass hier die Spannung im ungereizten Zustand vorwiegend zwischen Parenchym und Epidermis (Cuticula) besteht, und dass Verkürzung und Krümmung vorwiegend auf einer Formänderung der Zellen beruhen, die sich ziemlich langsam vollzieht und in einer der Verkürzung entsprechenden Verbreiterung der einzelnen Zellen besteht. — Andrerseits sind die Filamente der Berberideen, das Gynostemium von Stylidium, die haarähnlichen Anhängsel der Droserablätter, die Mittelrippe des Blattes von Dionaea u. a. dadurch ausgezeichnet, dass jeder Reiz eine Krümmung nach einer und derselben Richtung hin hervorruft, eine schwache Berührung wirkt nur dann reizend, wenn sie auf der immer concav werdenden Seite des Organs angebracht wird; unter den hierher gehörigen Organen sind neben den Filamenten von Berberis besonders die Bewegungsorgane am Grunde des Blattstiels von Mimosa pudica genauer untersucht; die hier bei jeder Reizung concav werdende Unterseite verliert durch schwache Berührung ihre Expansibilität, und das Ausdehnungsstreben der Oberseite des Organs drückt es concav hinab, wodurch das von ihm getragene Blatt hinabsinkt; das gereizte Organ ist merklich schlaffer als das nicht gereizte; der reizbare Zustand tritt nach kurzer Zeit wieder ein, indem das Gewebe der Unterseite wieder sich ausdehnt, straffer wird und das Blatt aufrichtet. Die Erschlaffung des erectilen Gewebes der Unterseite wird, wie ich in meinem Handbuch der Exp. Phys. p. 482 wahrscheinlich gemacht habe, dadurch bewirkt, dass durch leise Erschütterung ein Theil des in den Zellen enthaltenen Wassers in den axilen Strang und durch diesen in das Holz des Stammes übertritt; daher kann die Reizung auch dadurch bewerkstelligt werden, dass man mit einem sehr scharfen Messer ohne Erschütterung in den Stamm bis in das Holz einschneidet; enthält dieses so viel unter Druck stehendes Wasser, dass es aus der Wunde als Tropfen sofort hervorquillt, so wird dadurch das Gleichgewicht des Wassers auch in den Bewegungsorganen der Blätter gestört, und diese senken sich, als ob sie berührt worden wären [1]).

δ) Ranken und rankenähnliche Organe sind zu der Zeit, wo sie rotirende Nutation zeigen, oder später, aber bevor sie sich rückwärts eingerollt oder eine Stütze gefasst haben, für einfache und schwache Berührung oder sehr leichte Reibung empfindlich; die berührte Seite wird nach einigen, meist erst nach mehreren Minuten concav, später streckt sich die gebogene Ranke wieder gerade, womit auch die Reizbarkeit wieder eintritt, was besonders leicht an den dünnen Ranken von Passiflora gracilis zu beobachten ist; concav gebogene Ranken sind nur auf der concaven Seite reizbar, andere (Cobaea, Cissus discolor) sind es allseitig (Darwin). Die durch die Berührung hervorgerufene Aenderung der Gewebespannung ist noch unbekannt, dürfte aber wohl am ehesten auf einer Erschlaffung des Schwellgewebes auf der berührten Seite beruhen.

---

1) Vergl. Paul Bert: recherches sur les mouvements de la sensitive. Paris 1867. — Für die Mechanik der Reizbewegungen ist die Angabe Borščow's (mél. biol. tirés du bullet. de l'Acad imp. des sc. St. Petersbourg. T. VI. 1867) von grossem Interesse, wonach das bewegliche, strömende Protoplasma in den Haaren von Hyoscyamus, Datura durch Erschütterung starr, unbeweglich wird, um seine Bewegung nach 10—15 Minuten wieder aufzunehmen.

d) Periodische Aenderungen der Gewebespannung und damit verbundene Krümmungen der betreffenden Organe. Organe, in denen überhaupt Gewebespannung besteht, sie mögen noch im Wachsthum begriffen sein oder nicht, zeigen fortwährende Veränderungen ihres Spannungszustandes in entgegengesetztem Sinne. Unter normalen Lebensverhältnissen, wo die Pflanzen dem Wechsel von Tag und Nacht unterworfen sind, sinkt die Spannungsintensität von Morgens bis nach Mittag und steigt dann wieder während der Nacht bis zu einem Maximum am Morgen. Wird die Pflanze dem Wechsel von Licht und Finsterniss entzogen, beständig dunkel gehalten, so ist die Spannung überhaupt grösser, schwankt aber beständig in kürzeren Perioden (Kraus). — Bei den reizbaren Organen der Mimosen, Oxalideen und den nicht für Berührung empfindlichen verwandten Pflanzen, die aber einen ähnlichen Bau besitzen (Blattkissen der Papilionaceen, auch von Marsilia u. a.), machen sich diese periodischen Schwankungen durch sehr kräftiges Auf- und Abwärtskrümmen auffallend bemerkbar. Am schönsten und unabhängigsten von äusseren Einflüssen zeigt sich die periodische Bewegung an den Seitenblättchen des Blattes von Hedysarum gyrans und am Labellum von Megaclinium falcatum, wo die Auf- und Abwärtskrümmungen in Perioden von wenigen Minuten wechseln.

Jedenfalls beruhen diese Krümmungen auf periodisch wechselnder Verlängerung oder Verkürzung der einen und dann der anderen Seite des Bewegungsorgans und entsprechenden Spannungsänderungen; bei Phaseolus scheint diess nach Unger hauptsächlich auf einer entsprechenden Formveränderung zu beruhen, die Zellen des schwellenden Parenchyms werden bald auf der einen, bald auf der anderen Seite des Organs länger und enger oder kürzer und weiter; bei Oxalis dagegen ist die Verkürzung der einen, die Verlängerung der anderen Seite so bedeutend, dass eine blosse Formveränderung der Zellen nicht mehr ausreichen dürfte, wahrscheinlich findet eine periodische Volumenänderung der Gewebetheile unter Zu- und Abfluss von Wasser statt (Sachs, Bot. Ztg. 1857. Taf. XIII). Die periodischen Bewegungen der Mimosenblätter waren in neuester Zeit Gegenstand einer ausgezeichneten Untersuchung Millardet's[1]; seinen Resultaten entnehme ich in Kürze hier nur Folgendes: alle periodischen Spannungsänderungen treten gleichzeitig in den Stammtheilen und Bewegungsorganen der Blätter ein, sie sind aber an letzteren leichter bemerklich; die Spannung ist Nachts grösser als am Tage, oscillirt jedoch beständig und zwar in einer grossen täglichen Periode, deren Maximum gegen das Ende der Nacht, deren Minimum um die Mitte des Tages eintritt, zwischen hinein finden kurze periodische, ungefähr stündliche Aenderungen statt. Die Lagenänderungen der Blätter sind nur der Ausdruck dieser periodischen Spannungsänderungen, vermittelt durch die eigenthümliche Organisation der Bewegungsorgane: die Steigerung der Spannung verräth sich in der Hebung, die Verminderung in der Senkung der primären Blattstiele; sowohl die Steigerung wie die Minderung der Spannung tritt gleichzeitig in der oberen und unteren Längshälfte des Bewegungsorgans ein, aber die Aenderung ist jedesmal ausgiebiger in der unteren; die Verminderung der Spannung muss daher eine Abwärtskrümmung, die Steigerung eine Aufwärtskrümmung des ganzen Bewegungsorgans, d. h. eine Senkung oder Hebung des von ihm getragenen Stiels bewirken. — Das Eigenthümliche dieser periodischen Bewegungen liegt darin, dass sie anscheinend von äusseren Ursachen unabhängig sind; nur der bewegliche Zustand selbst, nicht aber die einzelne Bewegung ist von der Temperatur, dem Licht, dem Wassergehalt des Gewebes insofern abhängig, als diese Agentien in dem Gewebe einen Zustand von Spannung erhalten, der an sich die nächste Ursache der Beweglichkeit ist (vergl. unter e und § 9 über den Phototonus). — Auch manche Blumen, wie die der Tulpen, Kartoffeln schliessen und öffnen sich periodisch unter anscheinend gleich bleibenden äusseren Einflüssen durch Krümmung der betreffenden Blattgebilde an bestimmten Stellen.

---

1) Millardet: Nouvelles recherches sur la périodicité de la Tension etc. (Strasbourg 1869) enthält neben sehr zahlreichen vortrefflichen Beobachtungen eine sehr sorgfältige und lichtvolle Bearbeitung der einschlägigen Literatur.

e) Als paratonische Lichtkrümmungen habe ich diejenigen Krümmungen periodisch beweglicher Organe bezeichnet, welche dann eintreten, wenn sie abwechselnd einer grösseren oder geringeren Helligkeit ausgesetzt werden; während die periodischen Bewegungen von dem Wechsel äusserer Einflüsse anscheinend unabhängig sind, wird durch blossen Wechsel der Helligkeit an denselben (vielleicht auch an anderen) Organen eine Krümmung hervorgerufen; so bewirkt z. B. plötzliche Verdunkelung, dass die Bewegungsorgane der Blättchen von Phaseolus sich abwärts, die von Trifolium sich aufwärts krümmen; plötzlich eintretende Beleuchtung oder Steigerung der Helligkeit erzielt den entgegengesetzten Effect. — Von den heliotropischen Krümmungen (unter f.) unterscheiden sich die paratonischen dadurch, dass bei jenen die Krümmungsebene immer in der Ebene des wirksamen Lichtes liegt, während bei den paratonischen Krümmungen eine solche Beziehung nicht obwaltet, die Organe krümmen sich auf- und abwärts, das Licht mag von dieser oder jener Seite einfallen. — Damit eine Pflanze befähigt sei, periodische und paratonische Krümmungen zu machen, muss sie sich in einem besonderen Zustand befinden, der durch vorhergehende länger dauernde Beleuchtung hervorgerufen wird, dann aber im Finstern einige Tage lang andauert, ein Zustand, den ich als Phototonus bezeichne, auch muss die Temperatur hinreichend hoch und das Gewebe hinreichend wasserreich sein.

f) Heliotropismus. Werden Organe mit merklicher oder starker longitudinaler Gewebespannung auf der einen Seite stärker beleuchtet als auf der gegenüberliegenden, so krümmen sie sich in einer Ebene, welche von der Seite der stärksten Beleuchtung durch die Axe des Organs zur Seite der schwächsten Beleuchtung hinübergelegt zu denken ist. Liegt die Concavität des gekrümmten Organs auf der stärkst beleuchteten Seite, so ist das Organ positiv heliotropisch, ist die Concavität der Schattenseite zugewendet, so ist es negativ heliotropisch; das erstgenannte Verhalten zeigen die allermeisten im Wachsthum begriffenen aufrechten Internodien, Blattstiele und viele Wurzeln, welche in Luft oder Wasser wachsen (Zea, Callitriche, Lemna, Beta, Allium Cepa u. a.); negativ heliotropisch sind dagegen die schon älteren Internodien von Hedera Helix, Tropaeolum majus, die Ranken von Vitis, Ampelopsis u. a., die Wurzeln von Dracaena vivipara u. a. — Bei der heliotropischen Krümmung wird das Organ nicht verkürzt, sondern entweder beiderseits oder wenigstens auf der convexen Seite verlängert; die Verlängerung geschieht beim positiven Heliotropismus durch wirkliches Wachsthum der Gewebeschichten, was auf der convexwerdenden Schattenseite überwiegt; Epidermis und Parenchym der Schattenseite verlängern sich stärker, als die gleichnamigen Gewebe der Lichtseite, und zugleich wird die Spannung zwischen Epidermis und Parenchym auf jener geringer, als auf dieser. Auch einzellige Schläuche (Characeen, Vaucherien) sind heliotropisch; bei ihnen versteht es sich von selbst, dass nur eine ungleichseitige Veränderung der Zellhaut, nicht aber des Turgors, Ursache der Krümmung ist. Wie diese mechanische Veränderung durch ungleichseitige Beleuchtung zu Stande kommt, ist noch unbekannt; die Bedingungen des negativen Heliotropismus und die mit ihm verbundene Aenderung der Gewebespannung harren ebenfalls noch einer genauen Untersuchung. — Der positive Heliotropismus der Internodien pflegt allseitig gleichartig zu sein, die Blattstiele und Blattnerven dagegen verhalten sich auf der Oberseite anders als auf der Unterseite zum einfallendem Licht; darauf beruht die Fähigkeit der meisten Blätter, sich nicht nur dem Licht entgegen zu beugen, sondern auch oft durch sehr complicirte Krümmungen die Oberseite ihrer Lamina so zu stellen, dass sie möglichst intensiv beleuchtet wird.

g) Geotropismus. Organe, welche im Längenwachsthum begriffen oder (nach geschehener Lagenveränderung) einer Wiederaufnahme desselben fähig sind, streben sich so zu stellen, dass ihre Wachsthumsaxe mit dem Erdradius, d. h. mit der Richtung der Schwerkraft an einem gegebenen Ort zusammenfällt. Dabei tritt ein ganz entgegengesetztes Verhalten ein, je nachdem der wachsende Theil aus spannungslosen oder aus gespannten Schichten besteht; denkt man sich ein derartiges Gebilde (Spross, Wurzel, Blatt) horizontal gelegt, an dem einen Ende befestigt, am anderen frei, so erfolgt eine Krümmung in verticaler Ebene, und zwar richtet sich das freie Ende nach unten, wenn die krümmungsfähige Stelle

aus spannungslosen, es richtet sich nach oben, wenn diese aus gespannten Schichten be steht; das Resultat ist dasselbe, mag das betreffende Gebilde aus nur einem Zellschlauch, einer Zellreihe oder aus Gewebeschichten bestehen. Die Abwärtskrümmung des freien Endes erfolgt z. B. bei einzelligen oder aus Zellreihen bestehenden Wurzelhaaren von Thallophyten und Muscineen, den meisten echten Wurzeln und bei vielen unterirdischen und manchen oberirdischen Sprossen der Gefässpflanzen; in diesen Fällen liegt die krümmungsfähige Stelle immer nahe hinter dem fortwachsenden Scheitel, wo noch keine Schichtenspannung eingetreten ist; sie kann aber auch auf eine Querzone intercalaren Wachsthums beschränkt sein, wie bei der Cotyledonarscheide von Allium und Phönix (Fig. 388) bei Beginn der Keimung. — Die Aufrichtung des freien Endes erfolgt in den mit kräftiger Gewebespannung versehenen Internodien, welche vom Scheitel weiter entfernt sind, in Blattstielen und selbst in Wurzeln hinter dem Stück, welches die Abwärtskrümmung vermittelt; die Fähigkeit, sich aufwärts zu krümmen, verschwindet meist mit völliger Entwickelung der Organe; nicht selten aber bleiben bestimmte Stellen für diesen Zweck in einem besonderen, jugendlichen Zustand, so vor Allem die Knoten der Gräser (Basalzone der Blattscheide) und die Bewegungsorgane der periodisch beweglichen Blätter; aber auch Internodien und Blattstiele, welche in ihrer normalen Stellung sich nicht weiter verlängern, können horizontal gelegt, wenigstens auf ihrer Unterseite von Neuem in die Länge wachsen und so eine Aufrichtung des freien Endes bewirken.

Auf den angedeuteten Vorgängen beruht nun nicht bloss die verticale Richtung auf- und abwärts wachsender Organe, sondern auch die viel häufiger vorkommende schiefe oder horizontale Richtung der Seitenwurzeln, Seitenzweige, Blätter; in diesen Fällen wird das Streben zur Verticalrichtung durch Nebenumstände beeinflusst, so dass die nicht verticale Richtung als eine resultirende mehrerer Componenten zu betrachten ist. Ist z. B. das spannungslose Ende einer Wurzel von einer steifen Wurzelhaube, das eines Sprosses von einer dicken Lage von Knospenblättern eingehüllt, so hindern diese das Hinabsinken; findet sich dagegen an dem Ende eines Sprosses, der sich aufrichten soll, eine hinreichend grosse Last von Blättern u. s. w., so kann diese mit den aufrichtenden Kräften bei verschiedenen Graden der Schiefheit in's Gleichgewicht treten.

In Bezug auf die Mechanik dieser geotropischen Krümmungen habe ich nachgewiesen, dass die Aufwärtskrümmung horizontal gelegter Theile durch ein verstärktes Längenwachsthum der unteren Längshälfte und Verminderung der Schichtenspannung auf dieser Seite veranlasst wird (vergl. mein Handb. der Exp. Phys. p. 505 ff.). Die Mechanik der Abwärtskrümmung ist dagegen in der letzten Zeit Gegenstand vielfacher Controversen gewesen[1]; da ich selbst die Frage anders auffasse, als es bisher geschehen ist, und da eine ausführliche Darlegung meiner Ansichten hier unthunlich ist, auch weitere Beobachtungen nöthig sind, so enthalte ich mich hier eines jeden Urtheils, um nicht zu neuen Missverständnissen Anlass zu geben.

b) Wirkung der Centrifugalkraft. Wenn ganze Pflanzen (z. B. Keimpflanzen) oder geeignete Pflanzentheile an die Peripherie eines rotirenden Körpers befestigt werden, der sich um eine horizontale oder verticale Axe so schnell dreht, dass eine merkliche Centrifugalkraft zur Geltung kommt, so wirkt diese richtend auf die Pflanzentheile ein[2]; nennt man die vom Befestigungspunct der Pflanze zum Rotationscentrum gezogene Linie den Rotationsradius, so suchen sich die verschiedenen Pflanzentheile zu dem Rotationsradius gerade so zu orientiren, wie sie es sonst in Bezug auf den Erdradius thun, die Richtung der

---

1) Nachdem ich in meinem Handbuch (1865) die ältere Literatur zusammengestellt, genüge es hier die neueren Schriften anzuführen: Frank, Beiträge z. Pfl. Phys. (Leipzig 1868). — Hofmeister, Bot. Zeitg. 1868, No. 16, 17. — Müller ebenda 1869, No. 29. — Hofmeister ebenda 1869, No. 3 ff. — Speschneff ebenda 1870, No. 5.

2) Der Widerstand der Luft muss dadurch beseitigt werden, dass die Pflanze in einem am Rotationsradius befestigten und verschlossenen Gefäss sich befindet.

Centrifugalkraft (die mit dem Rotationsradius zusammenfällt), gewinnt für die Pflanze dieselbe Bedeutung, wie sonst die Richtung der Schwerkraft (Erdradius). Ganz rein tritt diese Thatsache nur dann hervor, wenn die Rotationsebene vollkommen vertical steht, weil dann die Wirkungen der Schwere, die soeben unter g. erwähnt wurden, sich gegenseitig vernichten; es zeigt sich nun, dass die Wurzeln und andere sonst dem Erdcentrum sich zuwendenden Organe, der Richtung der Centrifugalkraft folgen und sich nach aussen wenden, sie stellen sich innerhalb der Rotationsebene in die auswärts gehende Verlängerung des Rotationsradius, die entgegengesetzte Richtung nehmen die mit Gewebespannung versehenen Organe an; waren sie vorher schief zum Rotationsradius gerichtet, so krümmen sie sich diesem concav zu, bis das freie Ende des Stengels z. B. nach dem Rotationscentrum hingerichtet ist. Die spannungslosen Gewebekörper, die sonst der Schwere folgen, werden also hinausgeschleudert, die gespannten erleiden ein stärkeres Wachsthum auf der aufwärts gerichteten Seite, wie sonst auf der nach unten gerichteten.

Steht die Rotationsebene, innerhalb deren der Befestigungspunkt der Pflanze liegt, dagegen horizontal, liegt also auch die Richtung der Centrifugalkraft an jedem Punkte der Peripherie horizontal (rechtwinkelig zur Schwerkraft), so wendet jeder rotirende Pflanzentheil immerfort dieselbe Seite dem Erdcentrum zu, die Wirkungen der Schwere summiren sich also in der Zeit in gleichem Sinne; zugleich aber macht sich auf dieselben Organe die Centrifugalkraft nach dem vorhin angegebenen Gesetz geltend und somit nimmt jeder Pflanzentheil eine Richtung an, welche aus der Richtung und Intensität beider Kräfte (Schwere und Centrifugalkraft) resultirt. Da die Schwerkraft hier als unveränderlich zu betrachten ist, so ist nur die andere Componente, die Schleuderkraft, variabel, je rascher die Drehungsgeschwindigkeit wird, desto energischer tritt ihre Wirkung hervor; wenn z. B. bei einer gegebenen Rotationsgeschwindigkeit die Axe der rotirenden Pflanze sich unter einem Winkel von 45^0 zum Erdradius (also auch zum Rotationsradius) neigt, so wird ihre Neigung grösser z. B. 50^0 werden (also dann zum Rotationsradius von 40^0), wenn die Drehung sich beschleunigt und demzufolge die Schleuderkraft wächst. Die Wachsthumsaxe der Pflanze kann also, wenn sie an einer horizontal rotirenden Scheibe befestigt ist, jede beliebige Neigung zum Horizont annehmen, je nach der Drehungsgeschwindigkeit.

§ 3. Bewegung des Wassers in der Pflanze[1]). Das Wachsthum der Pflanzenzellen ist immer mit Wasseraufnahme verbunden, nicht nur insofern es sich um die Vergrösserung des Saftraumes handelt, sondern auch das Wachsthum der Haut und anderen organisirten Gebilde findet unter entsprechender Einschiebung von Wasserpartikeln zwischen die festen Moleküle statt. Den wachsenden Zellen und Geweben muss also Wasser zugeführt werden, und wenn die das Wasser von aussen aufnehmenden Organe fern liegen, so wird die Bewegung in Folge des Wachsthums sich weit über die Verbrauchsorte hin erstrecken müssen. Ebenso wird in den Assimilationsorganen Wasser verbraucht, indem es den Wasserstoff zur Bildung der organischen Verbindungen liefert; den Reservestoffbehältern, in denen die assimilirten Verbindungen zeitweilig aufgespeichert werden, muss ebenfalls Wasser zugeführt werden, wenn es darauf ankommt, diese Stoffe wieder aufzulösen, damit sie den wachsenden Wurzelspitzen, Blättern und Stammspitzen als Baumaterial zuströmen können. Alle diese mit der Ernährung und dem Wachsthum nothwendig verbundenen Wasserbewegungen gehen langsam vor sich, wie das Wachsthum selbst; ihre Richtung wird im Allgemeinen be-

---

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimentalphysiologie p. 196 ff. und Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop II, p. 364 ff. — Müller: über den Durchgang von Wasserdampf durch die geschlossene Epidermiszelle (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. 1868).

stimmt durch die gegenseitige Lage der das Wasser verbrauchenden und der es aufnehmenden und abgebenden Organe.

Bei den unter Wasser oder unter der Erde wachsenden Pflanzen, bei denen ein Verlust von Wasser nicht oder in ganz unerheblichem Grade stattfindet, hat es mit diesen Vorgängen sein Bewenden; fast ebenso ist es bei manchen Landpflanzen, die durch eine besondere Organisation vor der Verdunstung des einmal aufgenommenen Wassers beinahe vollständig geschützt sind, wie die Cactusarten, die cactusähnlichen Euphorbien, die Stapelien u. a., die eben desshalb an den trockensten Orten zu leben befähigt sind. Die grosse Mehrzahl der Pflanzen aber breitet ihre Belaubung mit grosser Flächenentwickelung in der Luft aus; sind die Blätter dabei zart, wie bei den meisten rasch wachsenden Pflanzen, so wird ihnen durch die Verdunstung ein sehr bedeutender Theil des Zellsaftwassers binnen kurzer Zeit entzogen, so dass im Laufe einer Vegetationsperiode die durch Ausdünstung entweichende Wassermenge das Vielfache von dem Gewicht und Volumen der Pflanze selbst betragen kann. Es versteht sich von selbst, dass diess nur insofern möglich ist, als der Verlust durch Aufnahme entsprechender Wasserquantitäten durch die Wurzeln gedeckt und das den Blättern entzogene diesen von dort her wieder ersetzt wird; so lange die Gewebe der transpirirenden Pflanze turgescent bleiben, muss die Zufuhr den Verdunstungsverlust nahezu gleich sein; so lange daher die Verdunstung an den Blättern oder sonstigen Verdunstungsflächen continuirlich fortschreitet, wird auch eine beständige Wasserströmung von der Wurzel zu den Blättern hin stattfinden; bei Aufhören der Verdunstung (in sehr feuchter Luft, bei Benetzung der Blätter durch Thau und Regen, nach Abfall der Blätter u. s. w.) wird auch die Wasserströmung aufhören, sobald die etwa erschlafften Gewebe wieder turgescent geworden sind. Da die Verdunstung durch die höhere Temperatur der Luft, durch Trockenheit derselben und vor Allem durch Sonnenschein beschleunigt wird und diese Umstände wechseln, so ist auch die Geschwindigkeit der Wasserströmung einem beständigen Wechsel unterworfen und es scheint sogar, als ob auch hier ausserdem eine von jenen Umständen unabhängige tägliche Periode sich geltend machte.

Die durch die Verdunstung hervorgerufene Wasserströmung hat, wie man sieht, keine unmittelbare Beziehung zu den Wachsthums- und Ernährungsprocessen; die Rosskastanien und andere Bäume, Sträucher und Stauden, die im Frühjahr nur eine bestimmte Anzahl von Blättern entwickeln und den Sommer über keine weitere Vermehrung der Belaubung erfahren, transpiriren gerade während dieser Zeit am lebhaftesten, und gerade um diese Zeit ist die Wasserströmung am ausgiebigsten in ihnen; im Winter steht zugleich das Wachsthum und die Verdunstung und mit letzterer auch das Wasser im Gewebe still; bei dem Austreiben der Knospen geräth das Wasser zunächst nur insoweit in Bewegung, als es die Vergrösserung der wachsenden Organe verlangt, mit zunehmender Flächenentwickelung der letzteren steigert sich aber auch wieder die Verdunstung und die Strömung beginnt von Neuem.

Während die für die Wachsthums- und Ernährungsprocesse nöthige Wasserbewegung nothwendig in den verschiedensten Gewebeformen stattfinden muss, im Parenchym und selbst im Urmeristem der Wurzelspitzen und Knospen sich vollzieht, ist es dagegen gewiss, dass die durch Verdunstung hervorgerufene Wasserströmung ausschliesslich im Holzkörper der Fibrovasalstränge sich bewegt;

alles übrige Gewebe kann an irgend einer Stelle zerstört werden, ohne dass die Wasserströmung aufhört, wenn nur das Holz erhalten bleibt. Bei den Coniferen und Dicotylen mit einem compacten Holzkörper bewegt sich in Wurzel und Stamm ein einziger mächtiger Strom, der sich in den Zweigen und Blättern in immer engere Bahnen zertheilt; bei den Farnen und Monocotylen dagegen bewegt sich das strömende Wasser auch im Stamm schon in einzelnen engeren Bahnen, dem Verlauf der von einander isolirten Holzstränge entsprechend. — Dass gerade die verholzten Elemente des Xylems der Fibrovasalstränge die Strombahn darstellen, folgt nicht nur aus directen Beobachtungen, sondern auch aus der Thatsache, dass die Holzbildung um so mehr gefördert ist, je ausgiebiger die Verdunstung und je mächtiger der Wasserstrom einer Pflanze; bei den nicht verdunstenden submersen und subterranen Pflanzen unterbleibt die Verholzung des Xylems beinahe oder ganz; bei den Dicotylen und Coniferen, wo mit dem zunehmenden Alter die Verdunstungsfläche sich steigert, wird auch durch Verdickung des Holzkörpers die Strombahn jährlich erweitert. Die Blattkrone der Palmen behält von einer gewissen Zeit ab ungefähr dieselbe Grösse und dementsprechend behalten der Stamm und die in ihm verlaufenden Strombahnen (Holzbündel) ihren Querschnitt unverändert.

Die durch das Wachsthum sowohl, wie die durch Verdunstung hervorgerufenen Wasserbewegungen haben das Gemeinsame, dass sie nach den Orten des Verbrauchs hin gerichtet sind. Beginnt das Wachsthum oder die Verdunstung zu einer gewissen Zeit an einem bestimmten Punkt, so werden zunächst die nächstliegenden Gewebetheile ihr Wasser hergeben, dann entferntere, dann noch entferntere, bis endlich die entferntesten Organe, im Allgemeinen die Wurzeln, das Wasser von aussen her aufnehmen müssen; die Bewegung greift also rückwärts von ihrem Ziel immer weiter um sich, schliesslich selbst über die Pflanze hinaus; die Form der Bewegung kann also, auch abgesehen einstweilen von den wahren Ursachen derselben, als eine saugende bezeichnet werden. Es tritt diess besonders deutlich an abgeschnittenen belaubten Stämmen und Aesten hervor, welche mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, durch den Holzkörper so viel Wasser aufsaugen, als eben zur Transpiration und Entfaltung neuer Blätter verbraucht wird; ein Druck von hintenher wirkt hierbei nicht mit.

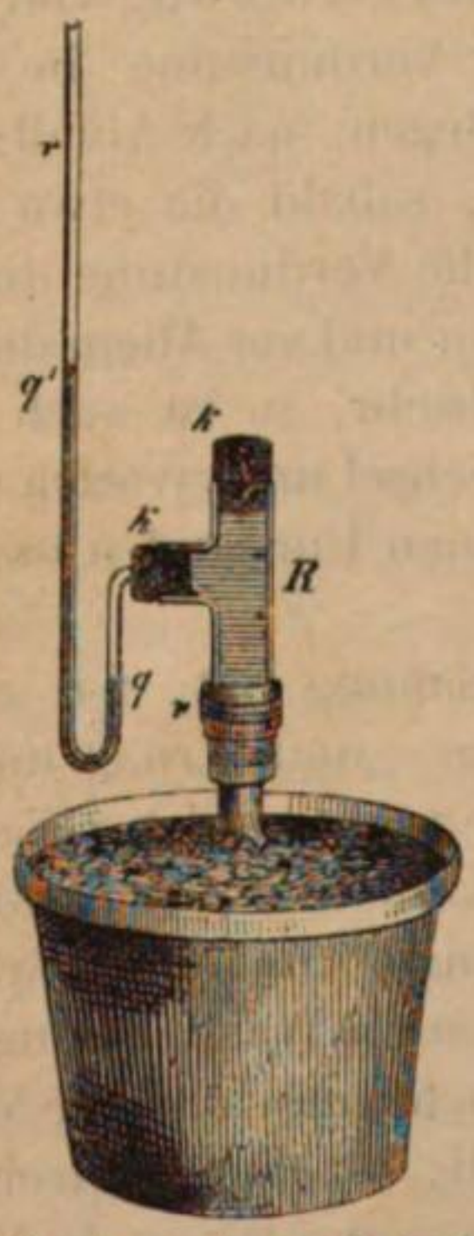


Fig. 438. Apparat zur Beobachtung der Kraft, mit welcher das Wasser durch den Wurzeldruck getrieben aus dem Querschnitt des Stammes bei *r* austritt; es wird zuerst die Glasröhre *R* auf diesen dicht aufgebunden, dann die Steigröhre *r* mit dem Kork *k* fest eingesetzt; *R* mit Wasser völlig gefüllt, der obere Kork *k* aufgesetzt und endlich in *r* Quecksilber eingegossen, so dass es gleich anfangs bei *q'* höher als bei *q* steht; je nach der Grösse des Wurzeldruckes steigt das Niveau *q'* über *q*. Die Vorrichtung ist viel bequemer als die bisher gebräuchlichen zu handhaben.

Eine andere Bewegungsform des Wassers, die nicht auf Saugung, sondern auf einem Druck von hinten her beruht, wird dagegen von den Wurzeln vermittelt und zwar ganz unabhängig von dem Verbrauch des Wassers zum Zweck des Wachsthums oder der Verdunstung. Durchschneidet man den holzigen Stamm einer Landpflanze über der Wurzel, und ist diese mit dem Boden in normaler Weise verwachsen, der Boden feucht und hinreichend warm, so tritt

aus dem Querschnitt des Stammes Wasser hervor, es strömt Tage lang fort und die ausfliessenden Mengen können ein Vielfaches von dem Volumen des Wurzelstockes betragen. Dieser im Holz und zwar vorzugsweise in den Hohlräumen der Gefässröhren aufsteigende Wasserstrom kann nur durch einen in den tieferen Theilen der Wurzel thätigen Druck bewirkt werden. Befestigt man ein Manometer von geeigneter Form an den Querschnitt, so zeigt sich, dass selbst bei kleineren und holzarmen Pflanzen (Tabak, Zea Mais, Urtica dioica u. a.) das austretende Wasser unter einem Drucke steht, der einer Quecksilbersäule von mehreren Centimetern Höhe das Gleichgewicht hält, bei manchen Holzpflanzen, wie z. B. der Rebe, kann dieser Druck 76 Ctm. Quecksilber (einen sogenannten Atmosphärendruck) erreichen. Es leuchtet ein, dass diese von den tieferen Wurzeltheilen ausgehenden Druckkräfte schon vor dem Durchschneiden des Stammes thätig waren; das Wasser konnte aber aus der unverletzten Pflanze nicht ausfliessen, insofern der Gegendruck der Gewebemassen den Druckkräften der Wurzel das Gleichgewicht hielt.

Bei vielen Pflanzen von geringer Höhe macht sich dieser Wurzeldruck dadurch bemerklich, dass an bestimmten Punkten der Blätter Wasser in Form von Tropfen herausgepresst wird, vorausgesetzt, dass nicht etwa durch lebhafte Verdunstung der innere Wasservorrath vermindert und so der Druck aufgehoben wird. So treten an den Blatträndern und Blattspitzen vieler Gräser (besonders auffallend bei Zea Mais), Aroideen, Alchemillen u. a. Wassertropfen reichlich und wiederholt hervor[1]), wenn durch Verdunkelung und Abkühlung der Luft die Transpiration vermindert, durch warmen, feuchten Boden die Thätigkeit der Wurzeln gesteigert wird. Bei manchen Pflanzen, wie Nepenthes, Cephalotus u. a. finden sich am Ende der Blätter wunderbare krugförmige Gebilde, an deren Grunde das Wasser ausgeschieden und in denen es angesammelt wird. Auch bei einzelligen oder aus Zellreihen bestehenden Pflanzen, wie den Mucorineen (Pilobolus crystallinus), Penicillium glaucum und grösseren Pilzen (Merulius lacrimans) wird Wasser in tropfbarer Form an den oberen Theilen ausgepresst, was durch die unteren wie Wurzeln fungirenden Theile aufgenommen und hinaufgedrückt wurde.

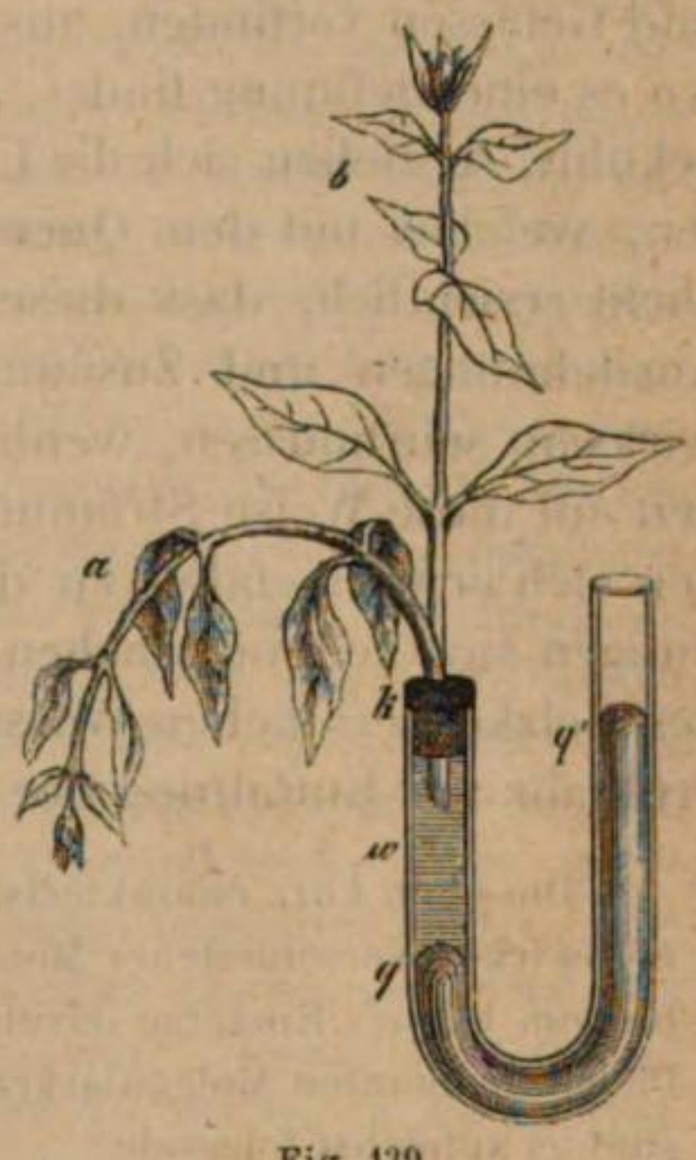


Fig. 439.

Bei grossblättrigen Sprossen, deren Holzkörper noch nicht hinreichend entwickelt, deren Transpiration aber sehr beträchtlich ist (Helianthus, Solanum tuberosum u. v. a.) genügt die Saugung am Querschnitt der Axe oft nicht, den Transpirationsverlust zu ersetzen, sie welken daher; Fig. 439 zeigt diesen Zustand

---

1) Nach Duchartre, de la Rue und Rosanoff findet die Tropfenausscheidung gewöhnlich durch Spaltöffnungen statt, die entweder eigenthümlich entwickelt, sehr gross oder bei gewöhnlicher Form an den betreffenden Stellen gehäuft sind. De Bary bemerkt bei dieser Gelegenheit: »Wenn man bei einem Zweig einer geeigneten Pflanze, z. B. Fuchsia globosa, Wasser durch den mässigen Druck einer Quecksilbersäule in das Holz einpresst, so treten alsbald Wassertropfen aus den grossen Stomata hervor« (Bot. Zeitg. 1869, No. 52, p. 883).

eines solchen Sprosses bei a; er ist durch den Kautschukpfropf k in das U-förmige weite Rohr eingelassen, das anfangs nur mit Wasser w gefüllt war; giesst man nun soviel Quecksilber ein, dass das Niveau q' um 8—10 Ctm. über q steht, so wird der Spross binnen 10 Minuten bis $^1/_2$ Stunde turgescent, wie in b, und nicht selten, zumal bei schwacher Beleuchtung, treten nun auch Tropfen aus den Blatträndern und Spitzen hervor (Solanum tuberosum, Zea Mais, Aroideenblätter u. a.), ein weiterer Beweis, dass dieses Phänomen bei eingewurzelten Pflanzen durch den Auftrieb des Wassers aus der Wurzel (Fig. 438) bewirkt wird [1]).

Indessen tritt tropfbare Flüssigkeit nicht selten auch an Stellen hervor, an denen sich ein von der Wurzel ausgehender Druck nicht mehr bethätigen kann; so scheiden die Nectarien der Blüthen, z. B. die von Fritillaria imperialis, auch dann noch Safttropfen aus, wenn der Stengel von der Wurzel abgeschnitten und einfach in Wasser gestellt ist; in diesem Falle müssen die Druckkräfte erst in den oberen Gewebemassen, vielleicht in der Blüthe selbst, zu Stande kommen, denn dem abgeschnittenen Stengel wird das Wasser nicht durch Druck, sondern durch Saugung zugeführt.

Nicht zu vergleichen mit diesen Erscheinungen ist das sogenannte Bluten abgeschnittener Holztheile im Winter; es tritt nur dann ein, wenn der abgeschnittene Ast oder das Stammstück vorher kalt und reichlich mit Wasser in den Hohlräumen des Holzes durchdrungen war; wird das Holzstück rasch erwärmt, so dehnen sich die Luftblasen, welche sich neben dem Wasser in den Holzzellen und Gefässen vorfinden, aus, das Wasser entweicht dem so entstehenden Drucke, wo es eine Oeffnung findet, also am Querschnitt; wird das Holzstück wieder abgekühlt, so ziehen sich die Luftblasen im Inneren desselben znsammen, das Wasser, welches mit dem Querschnitt in Berührung steht, wird eingesogen. Es ist leicht ersichtlich, dass diese durch Erwärmung und Abkühlung hervorgerufenen Ausdehnungen und Zusammenziehungen der Luftblasen im Holze auch dann wirksam sein müssen, wenn der Holzkörper eines Baumes unverletzt ist; es werden auf diese Weise Strömungen des in den Hohlräumen enthaltenen Wassers von den sich erwärmenden zu den sich abkühlenden Stellen hin eintreten und Spannungen sich geltend machen; das Alles aber nur so lange, als in den Hohlräumen des Holzkörpers neben Wasser auch Luftblasen sich finden, wie es im Winter und Frühjahr vor Entfaltung der Blätter und beginnender Verdunstung der Fall ist.

Die oben kurz charakterisirten Erscheinungen beruhen auf einem complicirten Zusammenwirken verschiedener Molecularkräfte; es ist aber bisher nicht oder nur zum Theil gelungen, bis in's Einzelne darüber Rechenschaft zu geben. Versucht man es, unter den der Physik bekannten Molecularkräften die hier möglicherweise wirksamen herauszuheben, so sind es zunächst folgende:

1) Die Diffusionskräfte (im engeren Sinn), d. h. die Anziehungen gelöster oder löslicher Stoffe zum Wasser, besonders in dem Falle, dass das Wasser und der gelöste Stoff auf verschiedenen Seiten einer permeablen Membran sich befinden.

2) Die Anziehung organisirter Körper, wie der Zellhaut, des Protoplasmas u. s. w. zum Wasser, also die Imbibitionskräfte; es handelt sich hierbei um das Eindringen des Wassers zwischen die Moleküle des festen Körpers, die dadurch aus einander gedrängt werden, nicht um das Eindringen in leere Hohlräume.

---

1) Ich habe den Versuch in oben beschriebener Form im Sommer 1869 in meinem Colleg gezeigt; als Collegienversuch sehr zu empfehlen.

3) Die Anziehung der Wandoberfläche messbarer Hohlräume auf Wasser, welches hier adhärirend eine concave Oberfläche annimmt und in den Hohlraum vordringt; Capillarität (im gewöhnlichen Sinn).

Unter den in der Pflanze gegebenen Verhältnissen müssen diese Kräfte sich mit der Dehnbarkeit und Elasticität der Zellhäute combiniren, Spannungen zwischen Wasser und Zellhäuten hervorrufen, die endlich zur Filtration des Wassers durch die gespannte Haut führen können; bei der verschiedenen Gewebespannung und endosmotischen Eigenschaft verschiedener Gewebeschichten müssen ziehende und drückende Effecte auch auf grosse Wasser- und Gewebemassen sich geltend machen. Die Wirkungen der Diosmose und Imbibition hängen wesentlich von der Molekularstructur der Zellhäute und des Protoplasmas ab, die in dieser Hinsicht noch wenig bekannt ist; zumal die ganz eigenthümlichen, mit nichts Anderem vergleichbaren Diffusions- und Imbibitionseigenschaften des Protoplasmas sind noch viel zu wenig aufgeklärt, als dass man auch nur die Vorgänge in einer einzelnen Zelle viel weniger die in einem differenzirten Gewebesystem in's Einzelne verfolgen könnte.

Die durch die neueren Forschungen gebotene Aufklärung über die oben genannten Vergänge besteht weit weniger in einer Zerlegung der complicirten Erscheinungen in ihre einfachen Einzelvorgänge, als vielmehr in der Beseitigung früherer Irrthümer und in der engeren Umgrenzung des hier Möglichen, was hier des Näheren angedeutet werden soll.

a) Die langsamen Bewegungen des Wassers, wodurch dieses den assimilirenden (Wasser zersetzenden) und den wachsenden Zellen und Gewebemassen zugeführt wird, können theils auf die Anziehung der in den Zellen gelösten Stoffe zum umgebenden Wasser oder zu dem Zellsaftwasser benachbarter Zellen zurückgeführt werden; aber auch die Imbibition der Zellhäute und des Protoplasmas, die sich mit dem Alter und den chemischen Veränderungen in ihnen ändert, werden hier nothwendig mitwirken. Alle Diffusions- und Imbibitionsbewegungen beruhen auf der Störung des molekularen Gleichgewichts, die in den assimilirenden Zellen vorzugsweise durch den chemischen Process, in den wachsenden Organen vorwiegend durch die Erzeugung fester Substanz aus vorher gelöster bewirkt wird; der Anstoss zu den betreffenden Bewegungen wird durch den chemischen Process und die Wachsthumsvorgänge selbst gegeben, die so bewirkte, zunächst auf einen Ort beschränkte Störung pflanzt sich auf immer weitere Entfernungen durch die Gewebe hin fort. — Es können aber auch Kräfte mitwirken, welche, an entfernteren Theilen der Pflanze thätig, dahin streben, Wasser in die wachsenden und assimilirenden Zellen hineinzupressen; bei Pflanzen von geringer Stammhöhe wird der Wurzeldruck in diesem Sinne thätig sein, bei Pflanzen mit einem wasserreichen und zugleich luftführenden Holzkörper wird die Ausdehnung der Luft durch Erwärmung das Wasser unter Umständen gegen die genannten Orte hintreiben können (Bäume im Frühjahr). — Die von den auswachsenden Knospen selbst angeregte Bewegung des Wassers macht sich besonders deutlich dann geltend, wenn blättertragende Sprosse und Wurzeln aus gefällten Baumstämmen, in freier Luft liegenden abgewelkten Kartoffeln, Zwiebeln u. s. w. hervorwachsen, indem sie nicht nur die assimilirten Baustoffe, sondern auch das zum Wachsthum nöthige Wasser den älteren Gewebetheilen (Reservestoffbehältern) entziehen. Andererseits lässt sich aber auch durch das Experiment feststellen, dass ein künstlich angebrachter, von unten her wirkender Druck, der das Wasser in die Knospen zu treiben strebt, deren Entfaltung begünstigt und beschleunigt; es ist nicht zu bezweifeln, dass der Auftrieb des Wassers von der Wurzel her in gleichem Sinne wenigstens bei Pflanzen mit niedrigem Stamm wirkt, wenn auch für höhere Bäume ein derartiger unmittelbarer Einfluss der Wurzelkraft auf das Wachsthum der Gipfeltheile nicht anzunehmen ist.

b) Die durch Verdunstung angeregte, meist raschere Wasserströmung im Holzkörper kann nicht auf die Capillarität der Hohlräume der Holzzellen und Gefässe zurückgeführt werden, wenngleich diese Hohlräume vermöge ihrer Communication durch offene gehöfte Tüpfel ein continuirliches Capillarsystem von grosser Wirksamkeit für andere Zwecke darstellen. Das zur Deckung des Transpirationsverlustes aufsteigende Wasser bewegt sich

aber nicht in den Hohlräumen des Holzes[1]), die gerade zur Zeit der stärksten Verdunstung, also der raschesten Strömung, fast nur Luft führen, sondern in der festen Substanz der Holzzellhäute selbst; die strömende Bewegung des aufsteigenden Wassers findet zwischen den festen Molekülen der organisirten Zellhäute statt, man könnte es eine intermoleculare Bewegung nennen; es ist das von den Zellhäuten imbibirte Wasser, welches wir uns als im Holzkörper aufwärts strömend denken müssen; indem die transpirirenden Gewebe der Blätter ihren Wasserverlust aus den nächsten Holzbündeln ersetzen, nehmen diese ein entsprechendes Quantum aus den nächst unteren Holzzellhäuten in sich auf, die ihrerseits wieder tiefer liegenden Wasser entziehen; so pflanzt sich die nach oben gerichtete Bewegung abwärts fort, bis endlich die untersten Holztheile ihren Wasserverlust aus den Wurzelsäften decken oder, wenn es ein abgeschnittener Ast ist, das Wasser an der Schnittwunde aufnehmen. Die ganze Bewegung wirkt also abwärts saugend. Indessen ist damit noch keine vollständige Einsicht gewonnen; der ganze Vorgang findet nämlich nur so lange statt, als die Pflanze oder der einzelne Ast lebendig ist; getödtet vertrocknen sie von oben her; das Holz eines durch Erfrieren, Vergiftung oder durch übermässige Wasserentziehung getödteten Baumes ist nicht mehr im Stande, das an den oberen Theilen ausdunstende Wasser in der eben genannten Weise emporzusaugen. Zwar haben die Untersuchungen Jamin's, Nägeli's und Schwendener's gezeigt, dass Holz, ebenso wie festgestampfte Stärkekörner (in einer Röhre oder dergl.) das Wasser mit einer Kraft einsaugen, die einem Druck von 5—6 Atmosphären[2]) das Gleichgewicht hält, eine Kraft, die vollkommen hinreicht, es bis in die Gipfeltheile sehr hoher Bäume zu heben, allein die aufsteigende Bewegung des imbibirten Wassers ist nach den sinnreichen Versuchen Nägeli's und Schwendener's so langsam, dass es nicht im Stande ist, die der Verdunstung ausgesetzten Theile vor völliger Austrocknung zu schützen. Was nun aber den Holzkörper der lebenden Pflanze befähigt, das Wasser mit der genügenden Geschwindigkeit nachzuleiten, wodurch sich in dieser Hinsicht die lebende und todte Pflanze unterscheiden, das ist bis jetzt völlig unbekannt.

Wenn die Capillarität der Hohlräume für die Wasserströmung als unmittelbar unwirksam betrachtet werden muss, so kommt sie doch für andere, mit der Wasserbewegung in der Pflanze zusammenhängende Verhältnisse in Betracht. Im Winter und wohl auch bei anhaltend nassem Wetter im Sommer findet sich nämlich auch in den Hohlräumen des Holzes ziemlich viel Wasser, neben Luftblasen, welche die weiteren Räume einnehmen. Wie dieses Wasser in die höheren Theile der Bäume gelangt, ist noch unbekannt, festgehalten wird es aber entschieden durch capillare Kräfte. Wären alle Hohlräume des Holzes mit Wasser völlig erfüllt, so würde dieses auf die Wandungen der untersten Holztheile eines hohen Baumes einen sehr bedeutenden hydrostatischen Druck ausüben und bei Durchschneidung des Stammes ausfliessen[3]); dass Beides meist nicht geschieht, das Wasser aus den Hohlräumen nicht ausfliesst, beruht auf der Gegenwart der Luftblasen; das Wasser in den Holzcapillaren bildet nicht continuirliche Fäden, es ist vielmehr durch die Luftblasen und durch die eigenthümliche Form der Capillaren zerstückelt, und Jamin (vor ihm schon Mongolfier) hat gezeigt, dass, wenn in einem Capillarrohr eine durch Luftblasen zerstückelte Wassersäule enthalten

---

1) Hierdurch ist natürlich auch jeder Gedanke daran, als ob die Endosmose das Wasser im Holzkörper emporhebe, ausgeschlossen; es folgt dies auch daraus, dass die Wasserströmung im Holz auch in umgekehrter Richtung stattfindet, z. B. wenn man einen belaubten Ast mit dem oberen Querschnitt in Wasser stellt.

2) Wahrscheinlich ist die Kraft der Imbibition viel grösser; trockene Stärkekörner erwärmen sich, wenn sie Wasser von gleicher Temperatur imbibiren, um 2—3° C.; (siedendes) Wasser wird durch einen Druck von 10 Atmosphären nur um 0,078° C. erwärmt. Da nun die Erwärmung durch Imbibition wahrscheinlich auf Verdichtung des Wassers beruht, so erlauben diese Angaben einen Schluss auf die enorme Kraft der Imbibition.

3) So ist es in manchen Fällen wirklich, bei manchen tropischen Schlingpflanzen, bei der Rebe im Frühjahr.

ist, diese einen hohen Grad von Unbeweglichkeit annimmt, einseitigem Druck und Zug kräftig widersteht. Zugleich erklärt sich aus den genannten Umständen das Bluten abgeschnittener kalter Holztheile, wenn sie erwärmt werden, oder angebohrter Stämme von Birken, Zuckerahorn u. a., aus denen das Wasser so lange fliesst, als eine Temperatursteigerung stattfindet; in diesen Fällen wird das capillar festgehaltene Wasser durch die Ausdehnung der Holzluft ausgetrieben, der Ausfluss hört auf, wenn diese sich durch Abkühlung zusammenzieht.

c) Der Auftrieb des Wassers aus der Wurzel in den Stamm dürfte wohl die complicirteste der hier betrachteten Erscheinungen sein; es handelt sich darum, zunächst zu erklären, wie aus den offenbar saugenden Wirkungen der Wurzeloberfläche eine Druckkraft zu Stande kommt, welche hinreicht, das Gewicht einer Wassersäule von einigen Ctm. bis zu mehr als zehn Metern Höhe zu tragen. Es ist nun zunächst gewiss, dass das an der Schnittwunde des Stammes oder des Wurzelstockes ausfliessende Wasser sich in den Gefässen und sonstigen Hohlräumen des Holzes bewegt, es ist selbstverständlich, dass die Capillarität derselben einem Ausfluss eher hindernd entgegenwirkt, ihn aber nicht veranlassen kann, dass also das oben ausquellende Wasser durch eine Vis a tergo herausgetrieben wird. Es leuchtet ferner ein, dass das aus dem Holz ausfliessende Wasser aus dem Parenchym und Epidermiszellen der Wurzelrinde stammt, die es schliesslich aus dem Wasser des umgebenden Erdreiches aufsaugen. Die Frage lässt sich also dahin zuspitzen: wie geschieht es, dass das an der Wurzeloberfläche aufgesogene Wasser, aus den aufsaugenden Zellen in die tiefer liegenden Parenchymzellen übergehend, endlich in die offenen Holz- und Gefässzellen austritt und sogar noch mit bedeutender Kraft in diese hinausgepresst wird. — Zur Beantwortung dieser Frage würde man zunächst annehmen können, dass irgend ein Körper in den Epidermis- und Parenchymzellen vorhanden sei, welcher das Bodenwasser mit sehr bedeutender Gewalt durch die Zellhäute einsaugt, die Zellen in den höchsten Turgor versetzt; man kann ferner annehmen, dass die Zellwände nach der Oberfläche der Wurzel hin anders organisirt sind, als auf der dem Gefässstrang zugekehrten (inneren) Seite; dass die Aussenseite jeder Zelle wohl den endosmotischen Strom hindurchlässt, dabei aber einen viel grösseren Filtrationswiderstand bietet, als die Innenseite derselben Zellhaut; vermöge des Turgors würde dann die Spannung zwischen Zellhaut und Zellsaft in einer Zelle allseitig gleich sein, aber nur auf der äusseren Seite würde Wasser eintreten, nur auf der inneren austreten können. Der Annahme einer derartig verschiedenen Molecularstructur an verschiedenen Stellen einer Zellhaut steht allerdings gegenwärtig Nichts entgegen, erwiesen aber ist sie freilich nicht. — Diess zugegeben, käme es nun darauf an, den Körper innerhalb der Zellen kennen zu lernen, der das Bodenwasser mit so grosser Kraft anzieht, dass dadurch der hier verlangte hohe Turgor eintritt; die Anziehung, die Einsaugung des Wassers in die Zellen muss offenbar so stark sein, dass sie nicht nur den Filtrationswiderstand der Zellhaut auf der Innenseite, sondern auch noch den Druck der in den Gefässen stehenden Wassersäule überwindet. Ob man den fraglichen Körper als einen in Zellsaft gelösten betrachten darf, ist jedenfalls fraglich, zumal bei der anscheinend meist sehr geringen Concentration des Zellsaftes des Wurzelparenchyms erscheint eine endosmotische Wirkung von so grosser Kraft zweifelhaft; man könnte hier in Ermangelung genauerer Kenntnisse einstweilen mit Recht an die eigenthümlichen, allerdings noch wenig gekannten Eigenschaften des Protoplasmas denken, was hier übrigens nicht weiter begründet werden kann.

Dass der hier angedeutete Gedankengang sich nicht allzuweit von der Wahrheit entfernt, das zeigen die Tropfenausscheidungen an den oberen Theilen wenigzelliger Pilze, wie z. B. bei Pilobolus crystallinus, und bis zu einem gewissen Grade gelingt es sogar, die wichtigste Voraussetzung, nämlich die Filtration unter dem Drucke des endosmotisch aufgesogenen Wassers durch das Experiment zu bestätigen (Sachs: Handbuch der Experim.-Physiol. p. 207).

§ 4. Bewegungen der Gase in den Pflanzen. Jede wachsende oder sonst in Lebensthätigkeit begriffene Pflanzenzelle nimmt beständig atmosphärischen Sauerstoff in sich auf und giebt dafür ein ungefähr gleiches Volumen Kohlensäure zurück. Die chlorophyllhaltigen Zellen haben zudem noch die Fähigkeit, unter dem Einflusse des Sonnenlichts Kohlensäure von aussen her in sich aufzunehmen und gleichzeitig ein fast gleiches Volumen Sauerstoff (gemengt mit Stickstoff) abzuscheiden. Entsprechend der Ausgiebigkeit der chemischen Processe, welche innerhalb der Zellen stattfinden, sind die dadurch veranlassten Bewegungen der Gase von sehr verschiedener Geschwindigkeit; die Bildung von Kohlensäure auf Kosten des atmosphärischen Sauerstoffs findet zwar beständig und in allen Zellen statt, aber die Quantitäten, um die es sich hier handelt, sind gering im Vergleich zu den grossen Mengen von Kohlensäure, welche in den grünen Geweben zersetzt werden, und für welche gleiche Volumina Sauerstoff austreten; eine Vorstellung von der Ausgiebigkeit des letztgenannten Vorgangs gewinnt man durch Beachtung der Thatsache, dass ungefähr die Hälfte des Trockengewichts der Pflanzen aus Kohlenstoff besteht, der seinerseits durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure in den chlorophyllhaltigen Geweben unter Mitwirkung des Lichts gewonnen wird.

Sauerstoff und Stickstoff sind bekanntlich permanente Gase, die Kohlensäure ist es innerhalb der Grenzen der Vegetationstemperatur und noch weit unterhalb derselben; der Wasserdampf (Wassergas) dagegen wird innerhalb dieser Grenzen aus flüssigem Wasser erst erzeugt und selbst unter Umständen wieder in flüssiges Wasser zurückverwandelt; abgesehen von diesem Unterschiede, verhält sich der Wasserdampf übrigens bezüglich der hier zu betrachtenden Verhältnisse ähnlich wie jene Gase.

Je nachdem es sich nun darum handelt, ob die Gase eine geschlossene Zellhaut durchdringen, sich im Zellsaft verbreiten, in das Protoplasma, die Chlorophyllkörner u. s. w. eindringen oder aus ihnen austreten, oder ob sie im elastischen Zustande die Intercellularräume, Gefässröhren, saftfreie Zellen oder grosse Lufträume zwischen den Geweben erfüllen, ist die Form ihrer Bewegung entweder eine moleculare Diffusionsbewegung oder eine ausschliesslich auf der Expansivkraft beruhende Massenbewegung; jene Diffusionsbewegungen streben dahin, Gleichgewichtszustände herbeizuführen, welche von dem jeweiligen Absorptionscoëfficienten des Gases für eine bestimmte Zellflüssigkeit, von dem Molecularzustand der Zellhaut u. s. w., von der Temperatur, dem Luftdruck abhängen; diese Bedingungen aber ändern sich beständig, und noch mehr wird das etwa erzielte Gleichgewicht durch die chemischen Umsetzungen, auf denen der Stoffwechsel, die Assimilation und das Wachsthum beruht, beständig gestört, so dass Ruhezustände nur selten eintreten können; der gewöhnliche Zustand der in den Zellen diffundirten Gase in der Pflanze ist der der Bewegung.

Aber auch die in den Hohlräumen der Pflanze befindlichen Gasmassen sind für gewöhnlich nicht in Ruhe; durch die Entbindung von Kohlensäure oder Sauerstoff in den Zellen, oder durch deren Absorption wird das Gleichgewicht auch in den benachbarten Hohlräumen gestört, ebenso wirken Aenderungen des

---

1) Sachs: Handbuch der Experm.-Physiol. p. 243. — Müller: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 145.

Luftdruckes und der Temperatur; auch die Biegungen der Stengel und Blattstiele unter dem Winde bewirken Pressungen und Dilatationen der die Hohlräume erfüllenden Gase, die ihrerseits zu Gasströmungen im Innern Anlass geben. Die Geschwindigkeit der Bewegung in den Hohlräumen wird je nach der Weise derselben eine sehr verschiedene sein; innerhalb der sehr engen Intercellularräume des gewöhnlichen Parenchyms wird die Bewegung selbst unter namhaftem Druck eine langsame und wenig ausgiebige sein, gegenüber den raschen Strömungen, die in den grossen Intercellularen der meisten Laubblätter und ähnlicher Organe, oder gar in den weiten Luftcanälen hohler Stengel oder in den Lacunen des Gewebes der Wasserpflanzen möglich sind.

Versucht man es, von diesen allgemeinen Gesichtspunkten ausgehend, die gewöhnlicheren Vorkommnisse in bestimmteren Umrissen darzustellen, so wäre ungefähr Folgendes hervorzuheben:

a) Die einzelne Zelle, sowie die Glieder einer Zellreihe, Zellfläche, wie man sie bei Algen, Pilzen, Moosen findet, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie unmittelbar an ihrer Oberfläche mit der Luft oder mit dem gashaltigen umgebenden Wasser sich in Berührung finden. Es kommt hier also wesentlich nur darauf an, dass die Gase durch Diffusionsbewegungen in die Zelle ein- und aus ihr wieder austreten. Ist z. B. eine derartige chlorophyllreiche Zelle dem Sonnenlichte ausgesetzt, so wird die von ihr absorbirte Kohlensäure zersetzt, es dringt daher beständig neue Kohlensäure von aussen ein, weil so die Sättigung der Zellsäfte mit diesem Gase verhindert wird, dagegen wird immerfort Sauerstoff entbunden, der Zellsaft empfängt mehr als er halten kann und giebt den Ueberschuss durch Diffusion nach aussen hin ab; so stellen sich also unter den genannten Bedingungen zwei entgegengesetzte, moleculare Strömungen her, welche die Zellhaut, das Protoplasma und den Zellsaft durchsetzen; indem sich kohlenstoffhaltige Producte in der Zelle auf Kosten der zersetzten Kohlensäure bilden, ist zugleich diese Zersetzung selbst die Ursache, dass immer neue Mengen von Kohlensäure in die Zelle hineindiffundiren; je schneller die Zersetzung derselben, desto rascher ist auch der Ersatz. — Aehnlich, aber entgegengesetzt, gestalten sich die Verhältnisse bei der chlorophyllhaltigen Zelle im Finstern, und bei chlorophyllfreien Zellen jederzeit, indem sie Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure bilden, nur ist der Vorgang ein viel langsamerer, viel weniger ausgiebig. — Die Zelle wirkt wie ein Anziehungscentrum für das Gas, welches in ihr zersetzt, wie ein Abstossungscentrum für das Gas, welches in ihr erzeugt wird. — Diese Regel gilt nun auch für die einzelnen Zellen eines Gewebekörpers, nur dass in diesem Falle die Verhältnisse complicirter werden, insofern die Diffusionsströmungen der Gase nicht mehr zwischen den Zellen und einer verhältnissmässig unendlich grossen äusseren Gasmasse, sondern zwischen Zellen und Zellen einerseits, zwischen Zellen und beschränkten inneren Lufträumen andererseits stattfinden.

b) Unter den aus Gewebemassen bestehenden Pflanzen sind zunächst die submersen Wasserpflanzen desshalb von besonderem Interesse, weil bei ihnen die Intercellularräume nicht durch zahlreiche Spaltöffnungen nach aussen münden, sondern mit grossen Hohlräumen communiciren, welche im Innern des Gewebes durch Auseinanderweichen ausgedehnter Zellschichten, oder durch Zerreissung entstehen; ähnlich verhalten sich auch die unterirdischen Stämme der Equiseten und vieler Sumpfpflanzen. Unverletzte Pflanzen dieser Art sind nach aussen hin luftdicht abgeschlossen, die in den Hohlräumen sich sammelnden Gase können nur aus den umgebenden Geweben stammen, die ihrerseits aus dem umspülenden Wasser Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure durch Gasdiffusion aufnehmen; diese Gase werden nicht ohne Weiteres durch die Gewebeschichten hindurch diffundiren, sondern innerhalb derselben verändert; einmal in den Binnenräumen angesammelt, werden sie noch ferner von den chemischen Processen in den umgebenden Geweben beeinflusst. Eine chlorophyllhaltige submerse Wasserpflanze nimmt z. B. unter dem Einflusse des

Sonnenlichts von aussen her Kohlensäure auf, und wenigstens ein Theil des abgeschiedenen Sauerstoffs sammelt sich in den Binnenräumen; bei eintretender Verdunkelung hört dieser Vorgang auf, der angesammelte Sauerstoff wird nun von den Gewebeflüssigkeiten absorbirt und nach und nach in Kohlensäure verwandelt, die ihrerseits in die Hohlräume zurück, aber auch zum Theil durch die Gewebeschichten hindurch in das umgebende Wasser diffundiren kann. Diess, sowie die verschiedenen Diffusionsverhältnisse der Gase bewirken, dass die in den Binnenräumen enthaltene Luft im Allgemeinen eine ganz andere quantitative Zusammensetzung hat, als die des umgebenden Wassers, dass diese Zusammensetzung einem beständigen Wechsel unterworfen ist. Aber nicht blos die chemische Zusammensetzung des Gases in den Hohlräumen wird auf diese Weise verändert, auch der Druck unterliegt Schwankungen; sammelt sich bei hinreichender Beleuchtung in den Hohlräumen der aus den grünen Geweben entbundene Sauerstoff rasch an, so geräth das Gas unter hohen Druck, es entweicht bei Verletzung der umgebenden Gewebeschichten mit Gewalt. Die grössere Diffusionsgeschwindigkeit der Kohlensäure und ihre langsamere Entstehung im Gewebe unter den hier obwaltenden Verhältnissen lässt dagegen eine stärkere Spannung derselben in den Hohlräumen der verdunkelten Pflanze nicht leicht zu Stande kommen.

In mehr untergeordneter und secundärer Weise betheiligt sich das atmosphärische Stickgas an allen diesen Vorgängen; zwar fehlt es der in den Hohlräumen enthaltenen Luft niemals, gewöhnlich ist es in grossen Quantitäten neben Kohlensäure und Sauerstoff vorhanden; so namhaften und raschen Schwankungen und Bewegungen wie diese unterliegt es aber nicht, da es bei dem Stoffwechsel im Gewebe weder verbraucht noch entbunden wird.

c) Die Landpflanzen unterscheiden sich von den Wasserpflanzen dadurch, dass ihre inneren Hohlräume, sofern sie vorhanden sind [1]), durch die Spaltöffnungen der Epidermis mit der Atmosphäre unmittelbar communiciren. Die anatomischen Befunde zeigen unmittelbar, dass diese Organe nur die Ausführungsgänge der Intercellularräume sind, die in der ganzen Pflanze zusammenhängen; Versuche haben gelehrt, dass diese ihrerseits mit den Hohlräumen der Gefässe und Holzzellen stellenweise in offener Verbindung stehen. Die grossen, auch bei Landpflanzen (hohlen Stengeln, Blättern, Früchten u. s. w.) häufigen Lufthöhlen, die Holzröhren (Gefässe), Holzzellen, die meist äusserst engen capillaren Intercellularräume des Parenchyms bilden also ein System unter sich communicirender lufterfüllter Hohlräume, die sämmtlich unten an der Wurzel geschlossen sind, oben aber an den Blättern, Internodien u. s. w. durch unzählige, äusserst enge capillare Oeffnungen, die Spaltöffnungen, nach aussen münden.

Was unter b) von den Veränderungen der Binnenluft in den Hohlräumen der Wasserpflanzen gesagt wurde, gilt im Allgemeinen auch von der der Landpflanzen, aber die Ausgleichung der Druckdifferenzen an verschiedenen Stellen eines grossen Pflanzenkörpers wird hier durch die Gefässröhren, die Ausgleichung zwischen innerer und äusserer Luft durch die Spaltöffnungen begünstigt. Allein diese Ausgleichung geht im Allgemeinen ungemein langsam von Statten, weil die Spaltöffnungen bei ihrem sehr geringen Durchmesser in kurzer Zeit nur geringe Gasvolumina durchströmen lassen; es können daher trotz der offenen Verbindung, die sie herstellen, doch zeitweilig namhafte Druckdifferenzen und grosse Verschiedenheiten in der Mischung der inneren und äusseren Gase vorhanden sein, ähnlich wie bei den Wasserpflanzen. Uebrigens ist nicht zu verkennen, dass Gewebeschichten, in denen ein rascher Gasaustausch vor sich geht, mit einer an Spaltöffnungen reicheren Epidermis überzogen sind, als solche, die bei langsamen Wachsthum und Stoffwechsel einen minder ausgiebigen Gasaustausch brauchen; dazu kommt noch, dass Organe mit dünner Cuticula

---

1) Grosse Pilzkörper und Flechten sind zwar ohne Spaltöffnungen, ihre innere Luft (zwischen den Hyphen) steht aber gewiss wenigstens stellenweise durch Lücken zwischen den oberflächlichen Hyphen mit der umgebenden Luft in Verbindung; die Laubmoosstengel besitzen weder innere Hohlräume noch Spaltöffnungen, die Sporenkapsel derselben Beides.

besser befähigt sind, ihren Gaswechsel durch Gasdiffusion zu bewirken, als solche, deren Epidermis eine dickere Cuticula besitzt, welche den Gasdiffusionsstrom verlangsamt; daher erklärt es sich, dass die Wurzeln keine Spaltöffnungen brauchen, da sie bei langsamer Massenzunahme und bei der dünnwandigen, schwach cuticularisirten Epidermis den Austausch von Sauerstoff und Kohlensäure durch Diffusion allein bestreiten können, während die Laubblätter bei dicker Cuticula zahlreiche Spaltöffnungen brauchen, um die grossen Volumina von Kohlensäure gegen eben so grosse von Sauerstoff im Sonnenscheine schnell auszutauschen. Auch rasch wachsende chlorophyllfreie Schmarotzer und Blüthen besitzen, wenn auch spärlicher, Spaltöffnungen, weil sie viel Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure ausscheiden. — Wenn an älteren Stammtheilen und Wurzeln die Epidermis durch Korkperiderm ersetzt wird, so sind sie äusserlich (abgesehen von etwaigen Rissen) nicht nur im gewöhnlichen Sinne luftdicht abgeschlossen, sondern auch der Gasaustausch durch Diffusion hört dann so gut wie ganz auf; dieser Fall tritt aber nur bei solchen Pflanzentheilen ein, deren Fibrovasalstränge luftführende Gefässe, meist auch luftführende Holzzellen bilden, durch welche also von innen her ein Gasaustausch mit dem von Kork umhüllten Parenchym vermittelt wird; so ist es zumal bei den Stämmen der holzigen Dicotylen und Coniferen. — Diese Betrachtungen beziehen sich zunächst auf den Austausch von Kohlensäure und Sauerstoff, sie gelten aber auch zum grossen Theil für den Wasserdampf. Die Verdunstung des Vegetationswassers, deren Folgen für die Wasserströmung wir im vorigen Paragraph kennen lernten, wird durch Korkperiderm und Borke fast vollständig verhindert, durch cuticularisirte Epidermiszellen wenigstens sehr verlangsamt; da die in der Luft befindlichen Pflanzentheile mit einem oder dem anderen dieser Hautgebilde bedeckt sind, so wird die Verdunstung überhaupt im Allgemeinen nur nebenbei von der Oberfläche derselben ausgehen; der grössere Theil des Wasserdampfes, den diese Pflanzentheile verlieren, entsteht offenbar aus den durchtränkten Zellwänden im Inneren des Gewebes, da wo jene an Intercellularräume und an grössere Luftlücken angrenzen; sind diese Räume mit Wasserdampf gesättigt, so hört die Verdunstung auf; ist aber die äussere Luft relativ trocken, so diffundirt der Wasserdampf durch die Spaltöffnungen hinaus, die inneren Zellhäute können von Neuem Wasserdampf in die Binnenräume abgeben und so fort; wird das verdunstende Gewebe z. B. durch Sonnenschein stärker erwärmt, so erfolgt die Dampfbildung im Inneren rascher, und die höhere Dampfspannung bewirkt ein rascheres Ausströmen des Dampfes durch die Intercellularen und Spaltöffnungen.

Solche Oberflächen von Pflanzenorganen, welche mit Wasser in beständiger Berührung stehen, können keinen Wasserdampf aus so feinen Oeffnungen, wie die der Hautporen, unter den hier geltenden Temperaturverhältnissen entlassen; die Spaltöffnungen fehlen daher auch aus diesem Grúnde an submersen Pflanzen, oder sie kommen doch nur gelegentlich vor; besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die auf Wasser schwimmenden Blätter, z. B. der Nymphaeen u. a., die auf der benetzten Seite keine oder sehr wenige, auf der der Luft zugewendeten Oberseite viele Spaltöffnungen besitzen; es fällt diess um so mehr auf, als die ganz in der Luft befindlichen Laubblätter gewöhnlich auf der Unterseite mehr Spaltöffnungen haben als auf der oberen, wo sie zuweilen ganz fehlen.

Zweites Kapitel.

Chemische Vorgänge in der Pflanze.

§ 5. Die Elementarstoffe der Pflanzennahrung[1]). Wenn man das jeden lebenden Pflanzenkörper durchtränkende Wasser bei 100 bis 110° C. so lange verflüchtigt, bis kein weiterer Gewichtsverlust mehr bemerkt wird, so bleibt die gewöhnlich zerreibliche, pulverisirbare Trockensubstanz zurück, welche bei reifen Samen meist ungefähr $^8/_9$, bei Keimpflanzen nach Verbrauch der Reservestoffe meist unter $^1/_{10}$ des Lebendgewichts beträgt, im späteren Verlauf der Vegetation gewöhnlich auf $^1/_5$ bis $^1/_3$ des Gewichts der lebenden Pflanze steigt, bei untergetauchten Wasserpflanzen und manchen Pilzen aber oft weniger als $^1/_{10}$, zuweilen selbst nur $^1/_{20}$ desselben erreicht. Diese hier nur angedeuteten Werthe wechseln je nach der Natur und dem Alter der Pflanze und einzelner Organe in weiten Grenzen.

Wird die Trockensubstanz der Pflanze unter Zutritt von Sauerstoffgas der Glühhitze ausgesetzt, so verbrennt der bei weitem grösste Theil derselben und als Verbrennungsproducte entweichen vorwiegend Kohlensäure und Wasserdampf; der nun abermals zurückbleibende Rest, ein meist feines, weisses Pulver, ist die Asche, welche gewöhnlich nur wenig Procente der Trockensubstanz ausmacht; ein Verhältniss, welches ebenfalls mit der specifischen Natur der Pflanze, der Art und dem Alter der einzelnen Organe grossen Schwankungen unterliegt.

Die chemische Analyse des verbrennlichen Theils der Trockensubstanz zeigt nun, dass er bei allen Pflanzen aus Kohlenstoff, Wasserstoff. Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel besteht; der letztere bleibt aber bei der Verbrennung in Form von Schwefelsäure an die Basen der Asche gebunden in dieser zurück.

In der Asche findet man ausserdem ohne Ausnahme Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor; — gewöhnlich auch Natrium, (Lithium?), Mangan, Silicium, Chlor; — bei Meerespflanzen ausserdem auch Iod und Brom.

Diesen Bestandtheilen ist zuweilen, in seltenen Fällen oder unter besonderen Umständen in sehr kleinen Quantitäten beigemengt: Aluminium, Kupfer, Zink, Kobald, Nickel, Strontium, Barium.

Auf die Gegenwart sehr kleiner Mengen von Fluor in den Pflanzen schliesst man aus der Anhäufung von Fluorcalcium in den thierischen Körpern, die sich sämmtlich mittelbar oder unmittelbar von den Pflanzen ernähren.

Als Nährstoffelemente hat man nun selbstredend nur diejenigen zu betrachten, welche für den Ernährungsprocess einer Pflanze unumgänglich nöthig sind, während Stoffe, welche die Analyse in den Pflanzen zwar nachweist, die aber auch fehlen können, ohne dass die Ernährung gestört wird, als zufällige Beimengungen gelten.

---

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, Abhandl. V und VI. — Von der dort genannten Literatur ist dem Anfänger besonders Franz Schulze's »Lehrbuch der Chemie f. Landwirthe« (Leipzig 1853) und Rochleder's »Chemie und Physiologie der Pflanzen« (Heidelberg 1858) zu empfehlen. — Sehr brauchbar ist auch E. Wolff's »Die mittlere Zusammensetzung der Asche aller land- und forstwirthsch. wichtigen Stoffe« (Stuttgart 1865).

Als unentbehrliche eigentliche Nährstoffe sind aber in erster Linie die Elemente der verbrennlichen Substanz, die in allen Pflanzen ohne Ausnahme vorkommen, der Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel zu nennen, weil sie zur chemischen Formel des Zellstoffs und der Eiweissstoffe, die das Protoplasma bilden, gehören, weil also ohne diese Stoffe die Pflanzenzelle selbst undenkbar wäre.

Dass ferner auch Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor unentbehrliche Elemente der Pflanzennahrung sind, ist aus ihrem ganz allgemeinen Vorkommen in den Pflanzen und noch mehr aus der durch Vegetationsversuche festgestellten Thatsache zu schliessen, dass die Ernährung und das Wachsthum jeder bisher darauf untersuchten Pflanze unmöglich oder abnorm wird, wenn eines dieser Elemente in dem Nährstoffgemenge fehlt.

Für das Natrium, Mangan, Silicium ist dieser Beweis noch nicht erbracht, es scheint eher, dass sie für den Chemismus der Ernährung entbehrlich sind. — Die Unentbehrlichkeit des Chlors für die vollständige Ernährung von Polygonum Fagopyrum wurde von Nobbe und Siegert durch Vegetationsversuche dargethan. Ob Iod (und Brom) für die Meerespflanzen, in denen sie vorkommen, die Bedeutung echter Nährstoffe haben, ist noch nicht ermittelt. — Die oben zuletzt genannten Stoffe können bei der Art ihres Vorkommens einstweilen als hier unerheblich bei Seite gelassen werden.

Man hat es demnach bei allgemeineren Betrachtungen über die Ernährung der Pflanzen vorwiegend mit folgenden Elementen zu thun:

Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel;
Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen;
Phosphor, Chlor;

denen unter Umständen noch Natrium und Silicium beizuzählen sind.

Die physiologische Bedeutung dieser Elementarstoffe ist nun verschieden; die in der ersten Reihe genannten setzen, wie erwähnt, den grössten Theil der Pflanzensubstanz zusammen, sie bilden vorwiegend den organisirten und organisirbaren Theil des Pflanzenleibes, jeder einzelnen Zelle; ihre Bedeutung liegt also zunächst und im Allgemeinen darin, dass sie die eigentlichen Baustoffe für den Gestaltungsprocess der Pflanze liefern. Die Aschenbestandtheile dagegen treten schon ihrer weit geringeren Menge wegen in dieser Hinsicht mehr zurück und ihre Bedeutung scheint im Allgemeinen wesentlich darin zu liegen, dass sie bei den chemischen Umsetzungen in der Pflanze, bei der Assimilation und dem Stoffwechsel bestimmte chemische Zersetzungen und Verbindungen einleiten, in deren Folge das weit massenhaftere, verbrennliche Baumaterial aus den erstgenannten fünf Elementen gebildet wird.

Der Kohlenstoff ist in jeder organischen Verbindung enthalten; je nach der Art derselben in verschiedenem Quantum; von der Gesammtmasse der Trockensubstanz der ganzen Pflanze besteht aber gewöhnlich ungefähr die Hälfte des Gewichts aus Kohlenstoff. Zieht man die ausserordentlich grosse Menge der Pflanzensubstanz in Betracht, welche jährlich neu gebildet wird, so wird die Thatsache um so merkwürdiger, dass diese ungeheuere Menge von Kohlenstoff aus der Kohlensäure der Atmosphäre stammt, in welcher im Mittel nur 0,0004 Kohlensäure enthalten ist. — Nur die chlorophyllhaltigen Zellen, und auch diese nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts haben die Fähigkeit, die von ihnen auf-

genommene Kohlensäure zu zersetzen und, unter Abscheidung eines gleichen Volumens Sauerstoff, aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers organische Verbindungen zu erzeugen (zu assimiliren). Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei diesem Vorgange die Kohlensäure nur die Hälfte ihres Sauerstoffs verliert, während der andere Theil des ausgeschiedenen Sauerstoffs von zersetztem Wasser herstammt.

Es ist unzweifelhaft, zum Theil durch Vegetationsversuche unmittelbar festgestellt, zum Theil aus den Umständen abzuleiten, unter denen viele Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen leben, dass die meisten chlorophyllreichen Pflanzen (z. B. unsere Getreidearten, Bohnen, Tabak, Sonnenrosen, viele steinbewohnende Flechten, Algen und viele andere Wasserpflanzen) die ganze Masse ihres Kohlenstoffs durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure gewinnen; sie bedürfen zu ihrer Ernährung keiner anderen Kohlenstoffverbindung von aussen her. — Nun giebt es aber auch chlorophyllfreie Pflanzen, denen also das Organ der Kohlensäurezersetzung fehlt: sie müssen den zu ihrem Aufbau nöthigen Kohlenstoff demnach in anderen Verbindungen aufnehmen; da nun die chlorophyllfreien Pflanzen entweder Schmarotzer oder Humusbewohner sind, so nehmen sie ihren Kohlenstoff in Form organischer Verbindungen auf, welche von anderen, chlorophyllhaltigen Pflanzen unter Zersetzung von Kohlensäure erzeugt worden sind; die Schmarotzer entziehen diese Assimilationsproducte ihren Nährpflanzen unmittelbar, die Humusbewohner (wie Neottia nidus avis, Epipogum Gmelini, Corallorrhiza innata, Monotropa, viele Pilze u. s. w.) benutzen die bereits in Zersetzung befindlichen Körper anderer Pflanzen zu gleichem Zweck; selbst die Nahrung der auf und in Thieren schmarotzenden Pilze stammt aus den Assimilationsproducten der chlorophyllhaltigen Pflanzen, insofern auch das ganze Thierreich mit seiner Ernährung auf diese angewiesen ist. — Die auf der Erde ursprünglich vorkommende Kohlenstoffverbindung ist die Kohlensäure, und die einzig ausgiebig wirkende Ursache ihrer Zersetzung und der Verbindung des Kohlenstoffs mit den Elementen des Wassers ist die chlorophyllhaltige Zelle; daher stammen alle derartige Kohlenstoffverbindungen, sie mögen sich in Thieren oder Pflanzen oder in deren Zersetzungsproducten vorfinden, mittelbar von den chlorophyllhaltigen Organen der Pflanzen ab.

Der Wasserstoff ist gleich dem Kohlenstoff in jeder organischen Verbindung vorhanden; bei der Kleinheit seines Aequivalentgewichts tritt er indessen als Gewichtsbestandtheil der Trockensubstanz der Pflanze weit zurück, nur wenige Gewichtsprocente derselben bestehen aus Wasserstoff. Dass derselbe sehr wahrscheinlich durch Zersetzung von Wasser in den chlorophyllhaltigen Zellen am Sonnenlicht zuerst in die Verbindung mit Kohlenstoff eintritt, wurde schon erwähnt; nur ein sehr kleiner Theil des in den stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen enthaltenen Wasserstoffs dürfte in Form von Ammoniak in die Pflanze eingeführt werden.

Der Sauerstoff ist in den organischen Verbindungen immer in geringerer Menge vorhanden, als dass er hinreichte, den vorhandenen Wasserstoff und Kohlenstoff derselben zu Wasser und Kohlensäure zu verbrennen, eben weil die organischen Verbindungen aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung eines Theils des Sauerstoffs entstehen; übrigens ist der Sauerstoffgehalt der Pflanzenstoffe sehr verschieden, und manche derselben enthalten dieses Element über-

haupt nicht. Die Gesammtmasse des Sauerstoffs bildet aber nach dem Kohlenstoff den grössten Gewichtstheil der Trockensubstanz. — Eingeführt wird der Sauerstoff in die Pflanze in Form von Wasser, Kohlensäure, Sauerstoffsalzen in grösserer Menge als irgend ein anderes Element; während bei der Assimilation in den grünen Organen ausserordentlich grosse Sauerstoffquantitäten nach aussen abgeschieden werden, nehmen alle übrigen Pflanzenorgane auch das atmosphärische Sauerstoffgas in sich auf, sie erzeugen dabei langsam Kohlensäure (und Wasser) auf Kosten der assimilirten Substanzen. Neben dem sehr ausgiebigen Desoxydationsprocesse in den chlorophyllhaltigen Zellen besteht ein dem thierischen Athmungsprocesse vergleichbarer, gewöhnlich nicht sehr ausgiebiger Oxydationsvorgang, durch den ein Theil der assimilirten Substanz wieder zersetzt wird.

Der Stickstoff, ein wesentlicher Bestandtheil der das Protoplasma bildenden Eiweissstoffe, der Pflanzenalkaloide und des Asparagins macht immer nur einen geringen Bruchtheil der Trockensubstanz der Organe aus, oft weniger als ein, selten mehr als drei Procent derselben. Der in den genannten chemischen Verbindungen enthaltene Stickstoff wird aus Ammoniak- und Salpetersäure-Verbindungen gewonnen, Parasiten und Humusbewohner nehmen vielleicht auch organische Stickstoffverbindungen von aussen her auf; dagegen ist es nach zahlreichen Vegetationsversuchen, zumal denen Boussingault's, gewiss, dass den Pflanzen die Fähigkeit mangelt, das atmosphärische, freie Stickstoffgas zur Erzeugung ihrer stickstoffhaltigen Verbindungen zu benutzen. Werden Pflanzen auf künstlichem Wege mit allen übrigen Nährstoffen versorgt, wird ihnen aber die Aufnahme von Ammoniak oder Salpetersäureverbindungen als Stickstoffnahrung unmöglich gemacht, so findet keine Vermehrung der Eiweissstoffe, überhaupt keine Vermehrung stickstoffhaltiger Verbindungen statt, obgleich der Pflanze das atmosphärische Stickgas in so reichem Maasse zu Gebote steht und dieses die Intercellularräume erfüllt und in die Gewebesäfte diffundirt.

Der Schwefel, der ein Bestandtheil der Eiweissstoffe, des Schwefelallyls, des ätherischen Senföls ist, wird in Form löslicher schwefelsaurer Salze, vorwiegend wohl immer als schwefelsaurer Kalk aufgenommen; wahrscheinlich wird dieses Salz, wie Holzner zuerst andeutete[1]), durch die in der Pflanze selbst entstehende Oxalsäure zersetzt und so der unlösliche oxalsaure Kalk gebildet, während die Schwefelsäure den Schwefel an die genannten organischen Verbindungen abgiebt.

Das Eisen (oft von sehr schwankenden Mengen von Mangan begleitet), ist für die Ausbildung des grünen Chlorophyllfarbstoffs unentbehrlich, wie Vegetationsversuche zeigen, und da nur die grünen chlorophyllhaltigen Organe aus Wasser und Kohlensäure organische Substanz bilden (assimiliren), so ist die Bedeutung dieses Elements für das Leben der Pflanze eine sehr hervorragende, obgleich es zu dem genannten Zwecke in ausserordentlich geringer Menge genügt, die von der Pflanze in Form von Eisenchlorid oder schwefelsaurem Eisenoxydul, oder auch in anderen Verbindungen aufgenommen werden kann; verbreiten sich grössere Quantitäten von Eisenlösungen im Gewebe, so sterben die Zellen rasch ab. Obgleich geringe Eisenmengen für das Ergrünen des Chlorophylls unent-

---

1) Holzner: über die Bedeutung des oxalsauren Kalkes (Flora 1867) und Hilgers in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 1.

behrlich sind, ist es dennoch ungewiss, ob der grüne Farbstoff selbst Eisen als integrirenden Bestandtheil seiner chemischen Formel enthält.

Für den Phosphor, das Chlor, das Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium ist eine so bestimmte Beziehung zu einem bestimmten physiologischen Zwecke noch nicht bekannt; doch weist das constante Vorkommen phosphorsaurer Verbindungen in der Gesellschaft der Eiweisstoffe, der Kalisalze in den an Stärke und Zucker reichen Organen auf bestimmte Beziehungen derselben zu denjenigen chemischen Processen hin, welche den Gestaltungsvorgängen in der Pflanze unmittelbar vorhergehen. Ein grosser Theil des von den Pflanzen aufgenommenen Kalkes wird, wie erwähnt, durch Oxalsäure niedergeschlagen und bleibt unthätig liegen; die Bedeutung des Kalkes wäre demnach zum Theil darin zu suchen, dass er als Träger der Schwefel- und Phosphorsäure bei der Nährstoffaufnahme dient und dann die für die Pflanze selbst giftige Oxalsäure bindet und unschädlich macht.

Die eben genannten Elemente werden von der Pflanze aufgenommen, wenn sie ihr als phosphorsaure, oder schwefelsaure, oder salpetersaure Salze, oder als Chloride dargeboten werden.

Das Silicium endlich wird in Form wässeriger, sehr verdünnter Kieselsäurelösung von sehr vielen Pflanzen aufgenommen, von manchen in grösserer Menge als alle übrigen Aschenbestandtheile. Der bei Weitem grösste Theil der Kieselsäure geht innerhalb der Zellwände in den unlöslichen Zustand über und bleibt nach Zerstörung der organischen Substanz derselben neben Kalk (Magnesia und Kali?) als ein Skelet von der Structur der Zellhaut übrig; bei den Landpflanzen sind es vorzugsweise, wenn auch nicht ausschliesslich, die der Verdunstung ausgesetzten Gewebe und besonders die cuticularisirten Epidermiswände, in denen sie sich anhäuft; bei den Diatomeen, deren Zellwand sehr stark verkieselt, fällt diese Beziehung natürlich weg. — Da es gelingt, durch künstliche Ernährung sonst kieselsäurereiche Pflanzen (wie den Mais) fast kieselsäurefrei und dabei ohne merkliche Abnormität wachsen zu lassen, so scheint die Kieselsäure für die chemischen und organisatorischen Vorgänge von sehr untergeordneter Bedeutung zu sein, auch findet ihre Einlagerung in die Zellwände vorwiegend erst dann statt, wenn diese sonst schon ausgebildet sind.

Die Nährstoffverbindungen müssen innerhalb der Gewebe neben ihren chemischen Veränderungen und in Folge derselben auch fortschreitenden Ortsveränderungen unterliegen. Durch Zersetzung eines Salzes wird das Diffusionsgleichgewicht gestört; in der unmittelbaren Umgebung des Orts, wo diess stattfindet, wird die Gewebeflüssigkeit an Molecülen der betreffenden Verbindung ärmer, die entfernteren Molecüle desselben gelösten Salzes bewegen sich daher nach dem Verbrauchsorte hin. Jede ein bestimmtes Salz zersetzende Zelle wirkt daher auf die sie umgebenden Gewebeflüssigkeiten wie ein Anziehungscentrum, nach welchem das fragliche Salz hinströmt. Dieser Vorgang ist aber zunächst für jedes andere, in derselben Gewebeflüssigkeit gelöste Salz gleichgiltig; wenn z. B. in irgend einer Zelle schwefelsaurer Kalk zersetzt, oxalsaure Kalkkrystalle gebildet werden, so liegt darin wohl eine Ursache dafür, dass entferntere Gypsmolecüle jener Zelle zuströmen, aber es ist diess kein Grund für die gleichzeitig vorhandenen Salpetermolecüle, sich eben dahin zu bewegen. Jeder gelöste Stoff des Gewebesaftes bewegt sich nur, insofern für ihn das Diffusionsgleichgewicht, die gleichmässige Vertheilung seiner Molecüle gestört wird. Es folgt daraus sofort, dass von einer continuirlichen, einheitlichen Bewegung eines sogenannten »Nahrungssaftes« im Allgemeinen keine Rede sein kann; nur wenn viele Nährstoffverbindungen an einem

Orte, z. B. von der Wurzel, aufgenommen und an einem anderen Orte, z. B. in den Knospen und grünen Blättern, zersetzt werden, wird für alle die Bewegungsrichtung ungefähr dieselbe sein, aber auch in diesem Falle wird die Geschwindigkeit, mit der sich die Molecüle jedes einzelnen Salzes fortbewegen, verschieden sein, weil sie von der Geschwindigkeit des Verbrauchs am Ziele der Bewegung und der jeder Verbindung eigenthümlichen Diffusionsgeschwindigkeit abhängt. — Nur wenn Druckkräfte die Gewebeflüssigkeit in Masse nach einer Seite hintreiben, wird die Bewegung für verschiedene Stoffe eine gleichartige, vorausgesetzt, dass sich die Flüssigkeit in offenen Bahnen bewegt, wie z. B. in Milchsaftgefässen und Siebröhren; verursacht der Druck aber Filtration durch geschlossene Zellwände, so werden auch in diesem Falle die Molecüle verschiedener Salze mit verschiedener Geschwindigkeit fortgeschoben, weil die Filtrationsgeschwindigkeit verschiedener Lösungen eine verschiedene ist und die Filtrate verschiedener Lösungen mit ungleicher Concentration austreten.

Dieselben Principien gelten auch für die Aufnahme der Nährstoffverbindungen von aussen her in die aufnehmenden Organe. Es wurde schon im vorigen Paragraph gezeigt, wie die Zersetzung der Kohlensäure in einer chlorophyllhaltigen Zelle am Licht dahin führt, dass immerfort neue Kohlensäuremengen in diese Zelle eintreten, gleichgiltig einstweilen, ob dieses Gas in Wasser gelöst oder in der Luft vorhanden ist. Fände in der Zelle keine Zersetzung der Kohlensäure statt, so würde sich ihr Saft mit dem Gase nach Maassgabe des Druckes und der Temperatur sättigen, und jede Ursache einer weiteren Bewegung wäre damit aufgehoben; die Zersetzung aber schafft immer wieder Raum für den Eintritt neuer Kohlensäuremolecüle, und diese, obgleich in der Umgebung der Pflanze so dünn gesäet, sammeln sich hier und liefern das Material zur Bildung compacter Massen von Kohlenstoffverbindungen.

Aehnlich wirkt eine Wasserpflanze auf die in dem umgebenden Wasser gelösten Salze; das umspülende Wasser und der innere Zellsaft sind durch die in den Zellhäuten imbibirte Flüssigkeit zu einem Continuum verbunden; denkt man die chemischen Processe innerhalb der Pflanze ruhend, so wird nach Massgabe der obwaltenden Umstände sich ein Diffusionsgleichgewicht zwischen der äusseren und inneren Flüssigkeit herzustellen suchen; die chemischen Vorgänge im Innern aber stören dieses Gleichgewicht beständig in dem Sinne, dass die betreffenden Salzmolecüle beständig von aussen her nach den inneren Verbrauchsorten hinströmen. Sind in dem umspülenden Wasser die Molecüle von phosphorsaurem Kalk auch sehr dünn gesät, so wird doch nach und nach eine dichte Anhäufung nicht von phosphorsaurem Kalk, sondern von anderen Phosphorsäure- und Kalkverbindungen in der Pflanze stattfinden, weil eben durch die Trennung der Phosphorsäure vom Kalk, also durch den chemischen Vorgang, das moleculare Gleichgewicht beständig gestört wird: bliebe der phosphorsaure Kalk innerhalb der Pflanze phosphorsaurer Kalk, so würde die Bewegung aufhören, sobald das Diffusionsgleichgewicht hergestellt wäre. Aus der Beachtung dieser Verhältnisse wird sofort verständlich; dass einerseits die Anhäufung bestimmter Stoffe im Innern der Pflanze davon abhängt, ob ihre im umspülenden Wasser vorhandene Verbindung in der Pflanze zersetzt wird, dass ferner die Bestandtheile verschiedener Verbindungen sich in verschiedenen Massen in der Pflanze anhäufen müssen, je nach ihrem Verbrauch in dieser, dass endlich die quantitative Zusammensetzung der betreffenden Stoffe innerhalb der Pflanze keine Aehnlichkeit mit der des umspülenden Wassers zu haben braucht. So können Stoffe, welche in diesem als höchst verdünnte Lösungen vorhanden sind, sich in der Pflanze in überwiegender Menge finden, während andere, die in jenem überwiegen, hier zurücktreten; so nehmen die Meerespflanzen viel mehr Kali in sich auf und weniger Natron, als der Zusammensetzung des Meerwassers entspricht; so sammeln die Fucusarten beträchtliche Mengen von Iod, welches im Meerwasser nur in äusserst verdünnten Lösungen vorkommt. — Da ferner verschiedene Pflanzen dieselben Verbindungen mit verschiedener Geschwindigkeit zersetzen, so erklärt es sich auch, dass verschiedene Pflanzen, welche ihre Nährstoffe aus demselben Wasser ziehen, eine ganz verschiedene Zusammensetzung ihrer Asche zeigen.

Complicirter werden die Verhältnisse, wenn eine Landpflanze die salzartigen Nährstoffverbindungen aus dem wasserarmen Boden aufzunehmen hat. Die allermeisten Landpflanzen gedeihen nämlich nur in einem Boden, der für gewöhnlich weit weniger Wasser enthält, als er enthalten könnte, dessen Porèn fast ganz mit Luft erfüllt sind; das wenige vorhandene Wasser adhärirt den kleinen Bodentheilchen vollständig und fliesst eben deshalb nicht ab; dieses adhärirende Wasser überzieht offenbar als feine Schicht die Oberfläche der Bodenpartikeln. Die Wurzeln können dieses Wasser nur dann aufsaugen, wenn sie mit den Bodentheilchen in engster Berührung stehen; daher welken frisch eingesetzte Pflanzen selbst in ziemlich feuchtem Boden so lange, bis die neugebildeten Wurzeltheile mittels neuer Wurzelhaare mit einer hinreichenden Anzahl von Bodenpartikeln verwachsen sind. An diesen Stellen innigster Berührung der Wurzelhaare und des Bodens steht das adhärirende Wasser des letzteren mit den Zellsäften der Wurzel unmittelbar in Continuität, vermöge des Imbibitionswassers der Zellhäute der Wurzelhaare. Auf diese Weise wird es nun der Wurzel möglich, zunächst das Wasser des Bodens aufzusaugen; indem dieses an den Verwachsungsstellen eintritt, wird das Gleichgewicht der Wasserschichten der einander berührenden Bodentheilchen zerstört, das capillar festgehaltene Bodenwasser bewegt sich, von den Flächenanziehungen geleitet, nach den Verwachsungsstellen hin, ein Vorgang, der sich von jeder Wurzel aus centrifugal ausbreitet und so nach und nach auch die entfernteren Stellen des Bodens der Pflanze tributär macht. Sind nun in den die Bodenpartikeln überziehenden Wasserschichten Salze, z. B. schwefelsaurer Kalk gelöst, so werden diese den Bewegungen der Wasserschichten folgen und endlich an den Verwachsungsstellen der Wurzelhaare eintreten.

Allein ein grosser Theil der Nährstoffe, besonders Ammoniak-, Kali-, Phosphorsäure-Verbindungen, sind im Boden in einem unbeweglichen Zustande vorhanden, absorbirt, wie es gewöhnlich genannt wird; sie werden selbst von sehr grossen Wassermassen aus dem Boden nicht herausgespült; dennoch nimmt die Wurzel diese Stoffe mit Leichtigkeit aus dem Boden auf. Man kann sich nun jedenfalls vorstellen, die absorbirten Nährstoffe seien als ungemein feiner Ueberzug an den Bodenpartikeln vorhanden; sie können daher nur an den Verwachsungsstellen der Wurzelhaare mit diesen aufgenommen werden; löslich gemacht werden sie hier durch den sauren Saft, der die Haut der Wurzelhaare durchtränkt, zum Theil wohl auch durch die von den Wurzeln ausgeathmete Kohlensäure. Diese Wirkung der Wurzel auf die absorbirten Stoffe beschränkt sich auf die Verwachsungsstellen, nur diejenigen unbeweglichen absorbirten Stofftheilchen, welche mit den Wurzelhaaren unmittelbar in Berührung kommen, werden hier gelöst und aufgesogen; da aber bei jeder wachsenden Landpflanze die Zahl und Länge der Wurzeln sehr bedeutend ist, da sie sich beständig verlängernd auch beständig neue Wurzelhaare bilden, so kommt das Wurzelsystem nach und nach mit unzähligen Bodenpartikeln in Berührung und kann so die nöthige Quantität der fraglichen Stoffe aufnehmen. — Diese Fähigkeit der Wurzeln, vermöge des sauren, auch ihre oberflächlichen Zellhäute durchtränkenden Saftes Stoffe aufzunehmen, die in reinem Wasser nicht löslich sind, macht sich in ungemein anschaulicher Weise geltend, wenn man, wie ich zuerst gezeigt habe, polirte Platten von Marmor, Dolomit, Osteolith (phosphorsaurem Kalk) mit Sand etwa handhoch bedeckt und in diesem Samen keimen lässt; die abwärts wachsenden Wurzeln treffen bald auf die polirte Fläche des Minerals und wachsen auf dieser, dicht anliegend, hin; nach wenigen Tagen findet man ein Bild des Wurzelsystems in rauhen Linien auf der glänzenden Fläche eingeätzt; jede Wurzel löst an den Berührungsstellen einen kleinen Theil des Minerals mittels des sauren Imbibitionswassers ihrer äusseren Zellhäute auf.

Sowohl bei der Aufnahme der absorbirten wie der in grösseren Stücken vorhandenen in Wasser unlöslichen Mineralstoffe wird also die Auflösung zunächst von der Pflanze selbst bewirkt, und sofort tritt an der Stelle, wo die Lösung der geringen Stoffmenge an der Wurzeloberfläche beginnt, auch die Aufsaugung durch Endosmose ein. Trotz dieser Complication bleiben aber auch hier dieselben Principien für die Stoffaufnahme in Kraft, die oben für

die Aufnahme aus einer Lösung angedeutet wurden. Auch hier ist es der Verbrauch, die Zersetzung der Verbindungen in der Pflanze, welche die Aufnahme der Stoffe regelt; daher hat die Zusammensetzung der Asche in quantitativer Hinsicht keine Aehnlichkeit mit der des Bodens, daher können Pflanzen verschiedener Art, die dicht beisammen denselben Boden aussaugen, ganz verschiedene Aschenzusammensetzungen zeigen. Allerdings macht sich nebenbei auch noch die Zusammensetzung des Bodens in der Pflanzenasche bis zu einem gewissen Grade geltend, indem z. B. Pflanzen derselben Art, wenn sie auf einem kalkreichen Boden wachsen, mehr Kalk aufnehmen, als auf einem kalkarmen Boden, was selbstredend dem genannten Principe nicht widerspricht, sondern nur zeigt, dass die Zersetzung eines Salzes in der Pflanze in um so reicherem Maasse stattfinden kann, je leichter ihr die Aufnahme desselben gemacht ist.

§ 6. Assimilation und Stoffwechsel[1]). Die von aussen her in die Pflanze aufgenommenen Nährstoffe sind (mit wenigen Ausnahmen) Sauerstoffverbindungen mit dem höchstmöglichen Sauerstoffgehalt; die assimilirten Stoffe dagegen, welche die überwiegende Masse der Trockensubstanz darstellen, sind sauerstoffarm, manche selbst sauerstofffrei; es folgt daraus, dass die Assimilation ein Desoxydationsprocess sein muss; die Ueberführung der sauerstoffreichen Nährstoffverbindungen in sauerstoffarme Pflanzensubstanz ist nothwendig mit Sauerstoffausscheidung verbunden, und da wir bereits wissen, dass die letztere in den chlorophyllhaltigen Zellen und nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts stattfindet, so ist damit zugleich Ort, Bedingung und Zeit der Assimilation bezeichnet; sämmtliche chlorophyllfreie Organe assimiliren nicht, im Finstern oder bei zu geringer Lichtintensität fehlt auch dem chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane die Fähigkeit, aus Wasser und Kohlensäure unter Mithülfe anderer Nährstoffverbindungen organische Substanz zu erzeugen, ein Vorgang, den wir fortan ausschliesslich als Assimilation bezeichnen wollen.

Die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Zellen können nun in diesen selbst oder nach ihrem Uebertritt in andere Organe mannigfaltige chemische Metamorphosen erfahren; deren Gesammtheit wir als Stoffwechsel von der Assimilation unterscheiden. Es ist wichtig, dass man sich über die Verschiedenheit beider Vorgänge, sowohl was ihre äusseren Bedingungen, als ihre Leistungen betrifft, vollkommen klar sei; man halte vor Allem Folgendes fest: 1) Die Assimilation geschieht nur in den chlorophyllhaltigen, der Stoffwechsel in sämmtlichen Organen; 2) die Assimilation findet nur unter dem Einflusse des Lichtes statt, der Stoffwechsel ebensowohl im Finstern; 3) jene ist nothwendig mit Elimination von vielem Sauerstoff verbunden, dieser findet gewöhnlich unter Aufnahme geringer Sauerstoffmengen und unter Aushauchung kleiner Kohlensäurequanta statt; 4) durch die Assimilation wird das Trockengewicht der Pflanze vermehrt, durch den Stoffwechsel nur die Qualität der assimilirten Stoffe verändert, und gewöhnlich erleiden diese eine Verminderung ihrer Masse, insofern mit der für den Stoffwechsel nöthigen Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure die Zerstörung eines Theils der organischen, assimilirten Verbindungen nothwendig verbunden ist; 5) die Gewichtszunahme einer chlorophyllhaltigen Pflanze beruht darauf, dass der Gewinn an assimilirter Substanz in den chlorophyllhaltigen Organen während der Zeit der Beleuchtung grösser ist, als der Verlust an

---

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, den Abschnitt »Stoffmetamorphosen«.

Trockengewicht, der mit der Ausathmung von Kohlensäure bei dem Stoffwechsel in allen Organen und zu jeder Zeit der Vegetation verbunden ist; 6) chlorophyllfreie Organe und ganze chlorophyllfreie Pflanzen (Schmarotzer und Humusbewohner) assimiliren nicht, sie nehmen assimilirte Substanzen in sich auf; in ihnen findet nur Stoffwechsel statt, und da dieser mit Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure verbunden ist, so vermindern sie den Gesammtvorrath von assimilirten Stoffen.

Das Wachsthum, d. h. die Bildung und Vergrösserung der Zellen, findet immer auf Kosten vorher assimilirter Stoffe statt, die dabei jederzeit chemischen Veränderungen unterliegen.

Das Wachsthum ist nur in Folge der Assimilation möglich, aber beide Vorgänge brauchen weder zeitlich noch räumlich zusammenzufallen. Die assimilirten Stoffe können mehr oder minder lange Zeit in der Pflanze liegen bleiben, ohne zum Wachsthum von Zellhäuten oder zur Bildung protoplasmatischer Körper (Protoplasma, Chlorophyllkörner) verwendet zu werden; in diesem Falle bezeichnet man sie als Reservestoffe; jede Zelle, jedes Gewebe, jedes Organ, in welchem gleichzeitig assimilirte Stoffe für späteren Verbrauch aufbewahrt werden, heisst dann ein Reservestoffbehälter. Die assimilirende Zelle selbst kann als Reservestoffbehälter dienen (einzellige Algen, Blätter der immergrünen Pflanzen), gewöhnlich aber tritt eine Vertheilung der physiologischen Arbeiten im Pflanzenkörper der Art ein, dass die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Organe anderen Gewebemassen oder Organen zugeführt werden, welche als Reservestoffbehälter dienen und den zur Bildung neuer Organe bestimmten Theilen (Knospen, Wurzelanlagen, Cambium) die Reservestoffe übergeben; bei Moosen, Gefässkryptogamen und holzbildenden Phanerogamen ist gewöhnlich das Gewebe des Stammes zugleich der Reservestoffbehälter, bei perennirenden Kräutern und Stauden sind es vorwiegend die ausdauernden Zwiebeln, Knollen und Rhizome. Die keimungsfähigen Sporen der Kryptogamen nehmen immer ein kleines Quantum von Reservestoffen mit, auf deren Kosten die ersten Keimungsvorgänge, bei Rhizocarpeen und Lycopodiaceen die ganze Prothallium- und Embryobildung stattfinden; die Samen der Phanerogamen entnehmen der Mutterpflanze weit grössere Quantitäten von Reservestoffen, die sich entweder im Endosperm oder in den Cotyledonen anhäufen; je grösser die Masse derselben ist, desto mehr und desto grössere Stammtheile, Wurzeln und Blätter kann die Keimpflanze erzeugen, bevor sie zu assimiliren beginnt; man vergleiche z. B. das winzige Keimpflänzchen von Nicotiana und Campanula mit den mächtigen Keimpflanzen grosser Bohnen, Mandeln, Eicheln u. s. w. — Da im Finstern keine Assimilation stattfindet, so braucht man Samen, Knollen, Zwiebeln, Rhizome u. s. w. nur im Finstern keimen und austreiben zu lassen, um ungefähr zu erfahren, wie viel und wie grosse Organe sich aus den Reservestoffen derselben bilden können.

Die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane sind von den Reservestoffbehältern und den wachsenden Knospen und Wurzeln entfernt; die Assimilationsproducte müssen demnach den Orten des Verbrauchs und der zeitweiligen Ablagerung zugeführt werden; das Wachsthum und die Ablagerung von Reservestoffen ist daher nothwendig mit entsprechenden Bewegungen der Producte der Assimilation und des Stoffwechsels verbunden.

Alle diese Sätze lassen sich beweisen, ohne dass man die Stoffe selbst näher

kennt, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen durch Assimilation entstehen und das Material für den Stoffwechsel liefern. Bevor wir aber zu dieser Frage übergehen, wollen wir uns erst die andere vorlegen, ob sämmtliche Producte des Stoffwechsels für den Aufbau neuer Organe unmittelbar verwendbar sind, und wenn nicht, welche Stoffe es sind, die das Material zur Bildung der Zellhäute, des Protoplasmas, der Chlorophyllkörner liefern. — Unter der ausserordentlich grossen Zahl von Stoffwechselproducten, welche die chemische Analyse in den verschiedenen Pflanzen nachweist, findet sich nun eine verhältnissmässig kurze Reihe von Stoffen, deren Verhalten bei dem Wachsthum der Organe und deren allgemeine Verbreitung im Pflanzenreich deutlich zeigt, dass sie das Material zum Wachsthum der Zellhäute und anderen organisirten Gebilde liefern; diese Stoffe wollen wir zunächst, ohne Rücksicht auf ihre chemische Beschaffenheit, als Baustoffe bezeichnen; als Baustoffe der Zellhaut sind die Stärke, die Zuckerarten, das Inulin und die Fette zu betrachten; als Baustoffe des Protoplasmas und der Chlorophyllkörper treten die Eiweissstoffe auf.

Unter den übrigen Producten des Stoffwechsels finden sich einige, die zur Bildung des Zuckers in genetischer Beziehung stehen, die Glycoside, zu denen auch gewisse Gerbstoffe gehören; das Asparagin entsteht auf Kosten der Eiweissstoffe der Reservestoffbehälter und scheint wieder zur Bildung von Eiweissstoffen verwendet zu werden.

Als Degradationsproducte kann man alle diejenigen organischen Verbindungen der Pflanze bezeichnen, welche durch nachträgliche Veränderung der Substanz organisirter Gebilde entstehen und keine weitere Verwendung zum Aufbau neuer Zellhäute und Protoplasmagebilde erfahren. So ist das Bassorin ein Degradationsproduct von Zellhäuten, ebenso der Quitten- und Leinsamenschleim; wahrscheinlich sind auch die die Verholzung, die Verkorkung und die Cuticularisirung bewirkenden Stoffe aus einer theilweisen Degradation des Zellstoffs derselben Zellhäute hervorgegangen. — Von dem Protoplasma älterer Parenchymzellen bleibt oft ein Ueberrest bis zum Absterben derselben erhalten, der als Degradationsproduct gelten kann, ebenso bleibt von den Chlorophyllkörnern der im Herbst absterbenden Blätter ein kleiner Rest in Form winziger gelber Körnchen übrig, die keine weitere Verwendung finden; auch die rothen und gelben Körner, welche die Färbung reifer Früchte, der Antheridien der Charen und Moose bewirken, entstehen durch Degradation der Chlorophyllkörner und finden weiter keine physiologisch-chemische Verwendung.

Als Nebenproducte des Stoffwechsels kann man solche Stoffe bezeichnen, welche während des Stoffwechsels entstehen, aber keine weitere Verwendung für den Aufbau neuer Zellen finden, vielmehr an den Orten ihrer Entstehung unthätig liegen bleiben; so entstehen bei der Keimung vieler Samen (Dattel, Ricinus, Phaseolus, Faba) in bestimmten Zellen gerbstoffähnliche Verbindungen, in vielen Fällen rothe Farbstoffe, welche, ohne eine wahrnehmbare Veränderung zu erfahren, in diesen Zellen verbleiben, während die übrigen Stoffe der Keimpflanze die mannigfaltigsten chemischen Wandlungen und Ortsveränderungen im Interesse des Wachsthums erfahren. Ebenso verhalten sich die ätherischen Oele in den Drüsen der Blätter, der Kautschuk in den Milchsaftröhren, die Harze und harzbildenden Stoffe in den Harzgängen, wohl auch die gummiähnlichen Verbindungen in den Gummigängen so vieler Pflanzen. In diese Kategorie

dürfte wohl auch ein grosser Theil der Pflanzensäuren und mancher Alkaloide gehören. — Irgend eine Bedeutung dieser Stoffe für die innere Oekonomie der Pflanze ist bis jetzt nicht bekannt; für den oxalsauren Kalk wurde schon die Theorie Holzner's erwähnt, wonach er als Nebenproduct entsteht, wenn die an den Kalk gebundene Schwefelsäure durch Oxalsäure ausgetrieben wird, um dann weiteren Zersetzungen zu unterliegen, während die für weitere Stoffbildungen überflüssige Basis des Salzes, verbunden mit der als Nebenproduct entstandenen Oxalsäure, als oxalsaurer Kalk in Krystallform unthätig und unbenutzt da liegen bleibt, wo die Verbindung entstand. — Von den Farbstoffen ist eine Beziehung zum Chemismus in der Pflanze nur für den grünen Chlorophyllfarbstoff bekannt, ohne dessen Gegenwart keine Sauerstoffabscheidung, also auch keine Assimilation erfolgt.

Von einer langen Reihe anderer Stoffe, vielen Farbstoffen, Säuren, Alkaloiden, Wachs, Gerbstoffen, Pectinstoffen u. a. ist weder eine Beziehung zu den übrigen Vorgängen des Stoffwechsels, noch irgend eine physiologische Bedeutung für das Pflanzenleben bekannt.

In manchen Fällen werden Stoffe, die für das Wachsthum selbst und für den damit verbundenen Stoffwechsel bedeutungslos geworden sind, doch für andere Zwecke der Vegetation wichtig, unentbehrlich; so werden an den Nectarien zuckerhaltige Säfte ausgeschieden, die der Pflanze nur insoweit dienen, als sie von Insecten gesucht werden, die bei dieser Gelegenheit die Uebertragung des Pollens vermitteln; zu ähnlichem Zwecke wird ein Theil des Antherengewebes der Orchideen in eine schmierige, klebrige Substanz verwandelt, durch welche die Pollinarien am Rüssel der Insecten hängen bleiben; so sind ferner die wohlschmeckenden und nahrhaften Stoffe in den Pericarpien für das Wachsthum der Samen unmittelbar verloren, aber sie vermitteln die Aussaat durch Thiere, welche die Früchte geniessen und die Samen ausstreuen u. s. w.

Wenden wir uns nun, nach dieser vorläufigen Orientirung über die verschiedene Bedeutung der Stoffwechselproducte für das Leben der Pflanze, nochmals zu der wichtigsten Gruppe organischer Verbindungen, die oben als Baustoffe bezeichnet wurden.

Die Entscheidung darüber, ob eine chemische Verbindung zu den Baustoffen der Zellhaut und Protoplasmagebilde gehört, hängt von ihrem Verhalten bei dem Wachsthume, von ihrer chemischen Zusammensetzung, ihrem Erscheinen und Verschwinden in wachsenden Zellen und Geweben oder neben diesen und ihren chemischen Beziehungen zu anderen Stoffen, zumal zu dem Zellhautstoffe und den Protoplasmagebilden ab. — Die Sporen, Samen, Zwiebeln, Knollen, Rhizome, die ausdauernden Theile der Holzpflanzen und andere Reservestoffbehälter enthalten nun jederzeit organische Verbindungen aus zweierlei Gruppen; einerseits ist nämlich immer stickstoffhaltige Substanz in Form von Eiweissstoffen (oft mehreren verschiedenen, wie in den Getreidekörnern) vorhanden, die in chemischer Hinsicht von dem Protoplasma kaum abweicht und in saftigen Reservestoffbehältern auch die Form des Protoplasmas darbietet; man darf schon aus dieser Uebereinstimmung, noch mehr aber, wenn man die Wanderungen dieser Stoffe und andere Verhältnisse berücksichtigt, den Schluss ziehen, dass in ihnen das Material zur Bildung des Protoplasmas in den neuzubildenden Organen gegeben ist. Andererseits enthalten alle diese Reservestoffbehälter eine oder mehrere stickstofffreie Verbindungen aus den Reihen der Kohlehydrate und Fette; in den Samen und

Sporen ist gewöhnlich sehr viel Fett und keine oder wenig Stärke, in vielen Samen aber sehr viel Stärke neben wenig Fett vorhanden: in den Knollen, vielen Zwiebeln, Rhizomen, Stämmen ist meist viel Stärke neben wenig Fett aufgespeichert, in manchen Knollen (Dahlia, Helianthus tuberosus) ist die Stärke durch Inulin vertreten, in der Zwiebel von Allium Cepa durch eine dem Traubenzucker ähnliche Substanz, in der Wurzel der Runkelrübe durch krystallisirbaren Rohrzucker; geringe Beimengungen von Fett scheinen niemals zu fehlen, und in manchen Fällen, zumal in vielen Samen ist es allein (ohne Kohlehydrate) vorhanden (Ricinus, Kürbis, Mandel u. a.).

Neben den Eiweissstoffen, Kohlehydraten und Fetten können noch verschiedene andere Verbindungen in den Reservestoffbehältern vorkommen; aber die Beschränkung derartiger Stoffe auf bestimmte Pflanzenarten zeigt schon, dass ihnen nicht die Bedeutung wie jenen zukommt, sie können für das Wachsthum der betreffenden Species sehr wichtig sein, aber Genaueres ist darüber noch in keinem Falle bekannt.

Da man nun Samen, Knollen und andere mit Reservestoffen erfüllte Pflanzentheile zur Entfaltung von Knospen, dem Wachsthum der Wurzeln, oft selbst zur Bildung von Blüthen und Fruchtanlagen veranlassen kann, indem man ihnen reines Wasser und sauerstoffhaltige Luft zuführt, während die Bedingungen der Assimilation (Chlorophyll, Licht) ausgeschlossen sind, so folgt ohne Weiteres, dass die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe das Material zum Wachsthum der neuen Blätter, Wurzeln, Blüthen liefern; dem entsprechend entleeren sich auch die Reservestoffbehälter in dem Maasse, wie das Wachsthum der neuen Organe fortschreitet; sind sie endlich völlig entleert, so hört das weitere Wachsthum auf, wenn nicht Licht und Chlorophyll zusammenwirken, um neues Baumaterial durch Assimilation zu bilden. Es ist ferner leicht, die Reservestoffe durch mikrochemische Reactionen auf ihrem Wege aus den Behältern zu den wachsenden Organen hin in den leitenden Geweben zu verfolgen und ihre Beziehung zum Wachsthum bestimmter Gewebe zu erkennen; zunächst führt ein in's Einzelne gehendes Studium zu der Ueberzeugung, dasss die Eiweissstoffe der Reservestoffbehälter als solche wiedererscheinen in dem Protoplasma der neugebildeten Organe, sie haben, abgesehen von vorübergehenden qualitativen Veränderungen, nur ihren Ort gewechselt; andererseits zeigt sich, dass das Fett und die Kohlehydrate, welche in den Reservestoffbehältern aufgehäuft waren, endlich als solche ganz oder bis auf kleine Reste (Fett) verschwinden; dafür ist dann aber eine Masse neuer Zellhäute vorhanden, die früher nicht da waren, und das Material zu ihrer Bildung kann unter den gegebenen Umständen nur aus den Kohlehydraten, oder wo diese fehlen, aus den Fetten, die nun verschwunden sind, hergeleitet werden. Wenn man so zu der Ueberzeugung kommt, dass Stärke, Zucker, Inulin, Fett die zellhautbildenden Stoffe der Pflanze sind, zunächst, insofern sie sich aus einem Reservestoffbehälter ernährt, so ist damit keineswegs gesagt, dass der ganze Vorrath derselben ausschliesslich zur Zellhautbildung benutzt werde; vielmehr entstehen während des Wachsthums verschiedene andere Stoffe, Pflanzensäuren, Gerbstoffe, Farbstoffe, die wahrscheinlich ebenfalls von jenen stickstofffreien Reservestoffen abzuleiten sind; es wird auch ein Theil der stickstofffreien Substanz ganz zerstört, zu Kohlensäure und Wasser verbrannt, ein Vorgang, der bei Samen, die im Dunkeln keimen, einen

Gewichtsverlust von 40, selbst 50 Procent der organischen Substanz herbeiführen kann.

Vergleicht man die Reservestoffe, welche in verschiedenen Samen, Knollen, Zwiebeln u. s. w. aufbewahrt sind, so ergiebt sich, dass mit Rücksicht auf den Hauptzweck, die Bildung neuer Organe, Stärke, Zuckerarten, Inulin und Fette physiologisch gleichwerthig sind, insofern diese Stoffe einander vertreten können; so bilden sich die Zellhäute des Samenkeims von Allium Cepa auf Kosten des fetten Oels im Endosperm, die Zellhäute der Blätter und Wurzeln aber, welche aus der Zwiebel von Allium Cepa hervorwachsen, nehmen ihr Baumaterial offenbar aus dem glycoseartigen Stoff, der die Zwiebelschalen als Lösung erfüllt; zu demselben Zwecke wird aber in der Runkelrübe Rohrzucker, in der Dahlienknolle Inulin, in der Kartoffelknolle, Tulpenzwiebel u. s. w. Stärke angehäuft und dann verbraucht. In den meisten Samen sind aber alle diese Kohlehydrate durch Fett vertreten, und es ist nicht zweifelhaft, dass dieses bei der Bildung der neuen Organe das Material zum Wachsthum der Zellhäute hergiebt.

In die Reihe dieser physiologisch gleichwerthigen Stoffe gehört endlich der Zellstoff selbst; auch er kann als Reservestoff in grosser Menge abgelagert werden; so im Endosperm der Dattel, deren harter Kern zum grössten Theil aus Zellstoff besteht, der in Form getüpfelter Verdickungsmassen der Endospermzellhäute vorhanden ist; diese werden unter dem Einflusse des Saugorgans am Cotyledon des Keimes aufgelöst, ihre Lösungsproducte in die wachsenden Keimtheile eingeführt, um hier schliesslich das Material zu dem Wachsthume der neuen Zellwände herzugebeu.

Vergleicht man dagegen die Stoffe, welche in den ruhenden Samen, Knollen, Zwiebeln und anderen Reservestoffbehältern vorhanden sind, mit den Stoffen, welche in den leitenden Geweben und wachsenden Organen der Keimtriebe und jungen Wurzeln auftreten, und von denen wir schon wissen, dass sie nothwendig aus jenen entstehen müssen, weil kein anderes Material vorhanden ist, so ergiebt sich, dass die Reservestoffe während ihres Verbrauchs zum Wachsthum und während ihrer Wanderung zu den wachsenden Organen, wiederholten Metamorphosen unterliegen, bevor die stabile Form des Zellstoffes erreicht wird. So tritt in allen ölhaltigen Samen während der Keimung vorübergehend Zucker und Stärke auf, oft in grossen Massen sich anhäufend, bis sie endlich am Ende der Keimung verschwinden; in dem Grade, wie sie entstehen, mindert sich das ursprünglich vorhandene Fett, in dem Grade, wie sie wieder verschwinden, mehrt sich der Zellstoff der Zellhäute. Die Stärke anderer Reservestoffbehälter wandert aus diesen in wachsende Organe unter Auftreten von Zucker, es bildet sich in den wachsenden Geweben selbst vorübergehend wieder feinkörnige Stärke, die endlich mit dem Wachsthume der Zellhäute wieder verschwindet. Diese transitorische Stärkebildung in den wachsenden Geweben selbst ist eine ungemein verbreitete Erscheinung, gleichgiltig, ob die Reservestoffbehälter mit Fett, Inulin, Zucker, Stärke oder Zellstoff gefüllt waren. Die transitorische Stärke erscheint in den Parenchym- und Epidermiszellen junger Organe, nur selten in denen der Fibrovasalstränge, nachdem sie sich eben aus dem Urmeristem differenzirt haben und verschwindet, wenn das letzte rasche Längenwachsthum sich vollzieht, gewöhnlich unter Auftreten und baldigem Verschwinden von Zucker (Glycose).

Auch bei dem Verbrauche und der Fortschaffung der in den Reservebehältern aufgespeicherten Eiweissstoffe scheinen entsprechende Metamorphosen vorübergehend einzutreten, obgleich sich dieselben nicht wie die der Fette und Kohlehydrate durch mikrochemische Beobachtungen verfolgen lassen. So geht ein Theil des Caseïns in den Cotyledonen der Leguminosen während der Keimung in Albumin über; der in Wasser unlösliche Weizenkleber (im Endosperm) wird gelöst und in die Keimpflanze übergeführt. Auch tiefer greifenden Zersetzungen scheinen die Eiweissstoffe der Samen bei der Keimung zu unterliegen; das in den Keimtheilen vorübergehend auftretende Asparagin kann nur unter theilweiser Zersetzung der Eiweissstoffe sich bilden, nach Hosäus entsteht sogar Ammoniak [1]), und in diesem Falle ist auch die Bildung von Schwefelsäure auf Kosten des in den Eiweissstoffen enthaltenen Schwefels denkbar. Es scheint aber, dass diese unter dem Einflusse der energischen Oxydation, welcher der keimende Same unterliegt, entstehenden Zersetzungsproducte der Eiweissstoffe später, d. h. in den wachsenden Keimtheilen wieder zur Bildung von Eiweissstoffen verbraucht werden.

Das bisher Gesagte bezog sich auf Wachsthumsvorgänge, welche unter Verbrauch der in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe verlaufen; untersucht man nun in ähnlicher Weise Pflanzen, deren Reservenahrung aufgezehrt ist, deren grüne Blätter unter Mitwirkung des Lichts assimiliren, und die zum Wachsthum der Knospen, Wurzeln u. s. w. nöthigen Stoffe bilden, so findet man in den leitenden Geweben der Blattnerven, Blattstiele, Internodien bis zu den Knospen und Wurzelspitzen hin dieselben Stoffe in ähnlicher Vertheilung und unter ähnlichen Metamorphosen, wie in den Keimtrieben. Daraus folgt nun, dass die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane für die wachsenden Theile der Pflanze dieselbe Bedeutung haben, wie die Reservestoffbehälter für die Keimtriebe, nur mit dem Unterschiede, dass jene die Baustoffe erst neu erzeugen, während sie in den Reservestoffbehältern nicht erzeugt, sondern nur aufbewahrt werden.

Fig. 440. Längsdurchschnitt der Keimknospe von Quercus robur (vergl. p. 527); die Schattirung bedeutet die Vertheilung der transitorischen Stärke in dem Parenchym der wachsenden Stammtheile; in dem Urmeristem der Knospen (*s* und *k*) fehlt sie noch, aus den bereits ausgewachsenen unteren Schuppenblättern *b b* ist sie bereits verschwunden; die jungen Fibrovasalstränge *v v* führen keine Stärke, sie sind mit Eiweissstoffen erfüllt.

Die organischen Verbindungen, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen unter Zersetzung von Kohlensäure und Wasser im Licht ursprünglich entstehen, sind gewöhnlich Kohlehydrate, und zwar meist Stärke, seltener Zucker, zuweilen

1) Bei der Aehnlichkeit der chemischen Vorgänge der Keimung mit denen der Ernährung der chlorophyllfreien Pflanzen ist die von Lehmann entdeckte, von Borščow genau untersuchte Aushauchung freien Ammoniaks durch Pilze von Bedeutung und hier zu erwähnen (Borščow: Mélanges biologiques tirés du bulletin de l'Acad. imp. des sc. nat. de St. Petersbourg. T. VII. 1868).

vielleicht Fett. Ich habe gezeigt, dass die in den Chlorophyllkörpern normal vegetirender Pflanzen so gewöhnlich vorkommenden Stärkeeinschlüsse (p. 47) nur dann entstehen, wenn die Pflanze den bekannten Bedingungen der Assimilation unterliegt, wenn sie unter Einfluss des Lichts Kohlensäure und Wasser zersetzt; Keimpflanzen, welche durch Wachsthum im Finstern ihren Vorrath an Reservestoffen völlig erschöpft haben und dann der Einwirkung des Lichts ausgesetzt werden, bilden zunächst ihr Chlorophyll aus, und die ersten Stärkekörner, welche man einige Zeit später in der Pflanze auffindet, sind die im Chlorophyll, anfangs klein, dann immer mehr wachsend; erst später findet man Stärke auch in den leitenden Geweben der Blattstiele und Internodien bis zu den Knospen hin, die dann von Neuem zu wachsen anfangen. Ich habe ferner gezeigt, dass diese in den Chlorophyllkörnern entstehenden Stärkeeinschlüsse im Finstern verschwinden, d. h. aufgelöst und in die leitenden Gewebe übergeführt werden. Bei Allium Cepa bildet das Chlorophyll keine Stärke, in den grünen Blättern dieser Pflanzen entsteht aber eine dem Traubenzucker ähnliche Substanz in grosser Menge, die sich durch alle Gewebe der Pflanze verbreitet; wo man im Chlorophyll Fetttropfen findet, da scheinen diese erst auf Kosten der dort gebildeten Stärke zu entstehen, wie namentlich aus den Vorkommnissen bei Spirogyra hervorzugehen scheint.

Die mikrochemische Verfolgung der Assimilationsproducte in den leitenden Geweben führt nun auch hier wieder zu dem Schluss, dass die in den chlorophyllhaltigen Zellen entstandene Stärke mannigfachen chemischen Metamorphosen unterliegt, bevor sie in die wachsenden Gewebe und in die Reservestoffbehälter gelangt. Zunächst ist zu erwähnen, dass auch während der eigentlichen Vegetationszeit die den wachsenden Theilen zugeleiteten Stoffe innerhalb des jungen Parenchyms, sobald es sich aus dem Urgewebe differenzirt, zur Bildung feinkörniger Stärke Anlass geben, welche sich hier zeitweilig, transitorisch anhäuft, um bei dem letzten raschen Wachsthum der Zellen zu verschwinden; in den ausgewachsenen Blättern wird dann von Neuem Stärke u. s. w. durch Assimilation erzeugt, in den leitenden Geweben treten später wieder Stärke und Stoffwechselproducte derselben auf, nicht um hier verwendet, sondern nur, um den noch jüngeren Theilen zugeleitet zu werden. — Die Metamorphosen der Baustoffe, welche aus den Assimilationsorganen den Reservestoffbehältern zufliessen, zeigen im Allgemeinen die umgekehrte Reihenfolge, wie bei der Keimung; die in den Blättern erzeugte Stärke verwandelt sich bei der wachsenden Runkelrübe in den Blattstielen in Glycose, aus welcher in der anschwellenden Wurzelknolle krystallisirbarer Rohrzucker entsteht, bei Helianthus tuberosus in Inulin, welches durch den Stamm den unterirdischen Knollen zugeleitet wird, bei der Kartoffel, deren fertige Blätter Stärke bilden, findet man in den leitenden Geweben vorwiegend eine der Glycose ähnliche Substanz, die sich bis in die wachsenden Knollen hineinzieht und dort offenbar das Material zur Bildung der grossen Stärkemassen liefert; in den reifenden Früchten und Samen findet man gewöhnlich reichlich Glycose, welche mit der Reife aus dem Samen verschwindet, indem sich die Stärke in deren Reservestoffbehältern bildet; bei Ricinus entsteht das Fett des Endosperms offenbar auf Kosten der dem Samen zugeleiteten zuckerartigen Substanz; im Embryo derselben Pflanze, sowie der Cruciferen wird vorübergehend feinkörnige Stärke gebildet, welche mit der Reife verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird.

Ob nun auch die eiweissartigen Stoffe schon in den assimilirenden, chlorophyllhaltigen Zellen entstehen, oder nur hier entstehen können, ist eine noch ungelöste Frage; dass sie in den chlorophyllhaltigen Zellen der Algen entstehen, ist nicht fraglich, ob sie aber bei Pflanzen mit differenzirten Geweben auch nur in den chlorophyllhaltigen Zellen sich bilden können, ist darnach nicht zu entscheiden; jedenfalls zeigen die Versuche über künstliche Ernährung der Hefepilze, dass diese im Stande sind aus Zucker und einem Ammoniak- oder salpetersauren Salz (unter Assistenz der Aschenbestandtheile) nicht nur Zellstoff, sondern auch Eiweisstoffe zu bilden, wie aus der Vermehrung des Protoplasmas der sich rasch vermehrenden Zellen folgt; können diess nun die farblosen Hefezellen, so darf man bis auf Weiteres glauben, dass auch die nicht chlorophyllhaltigen Zellen anderer Pflanzen Eiweissstoffe erzeugen, wenn ihnen nur von den Blättern her Kohlehydrate oder Fette (oder beides) und von der Wurzel her Ammoniak- oder salpetersaure Salze zugeführt werden. Dass die Bildung eiweissartiger Stoffe in dieser Weise wahrscheinlich innerhalb der leitenden Gewebe der Blattstiele und der Internodien stattfindet, darf aus der Ablagerung des oxalsauren Kalkes in diesen Geweben geschlossen werden, insofern bei der Bildung des letzteren die Schwefelsäure von dem Kalk getrennt wird, deren Schwefel in die chemische Formel der Eiweissstoffe eintritt (vergl. mein Handbuch der Experimental-Physiologie p. 345).

Wenn mit dem Schluss der Vegetationsperiode die Blätter sich entleeren, die einjährigen Theile absterben, so wird nicht nur die in jenen zuletzt gebildete Stärke, sondern auch die Substanz der Chlorophyllkörner selbst aufgelöst und durch die Blattstiele den Reservestoffbehältern zugeführt; die Blätter entleeren sich, alle noch nutzbaren Stoffe werden den dauernden Organen einverleibt; sie entfärben sich; gewöhnlich bleibt als Rest der aufgelösten Chlorophyllkörner eine Anzahl sehr kleiner, gelber, glänzender Körnchen in den Mesophyllzellen zurück, die herbstlich entleerten Blätter sind dann gelb, und wenn sie roth erscheinen, rührt diess von einem rothen Safte her, der neben jenen Körpern die Zellen erfüllt; ausserdem bleiben in den abfallenden Blättern oft enorme Mengen von oxalsauren Kalkkrystallen übrig; die für die Pflanze werthvolleren Aschenbestandtheile, Phosphorsäure und Kali besonders, wandern mit der Stärke und den protoplasmatischen Gebilden in die dauernden Theile über; so dass also die abfallenden Blätter nur noch aus einem Gerüst von Zellhäuten und den für die Pflanze werthlosen Nebenproducten des Stoffwechsels bestehen.

Der Transport der assimilirten Stoffe in der Pflanze ist seiner Richtung nach dadurch bestimmt, dass er einerseits von den Assimilationsorganen aus zu den wachsenden Theilen und zu den Reservestoffbehältern hin stattfindet, während des Erwachens der neuen Vegetation aber von den Reservestoffbehältern aus zu den wachsenden Organen; da neue Organe gewöhnlich ober- und unterhalb der Reservestoffbehälter und der assimilirenden Blätter entstehen, so versteht es sich von selbst, dass gleichzeitig auch die Bewegung der assimilirten Stoffe in entgegengesetzten Richtungen erfolgt.

Als leitende Gewebe für den Transport der Baustoffe dienen bei Pflanzen mit differenzirten Gewebesystemen einerseits das Parenchym, andererseits die dünnwandigen Zellen des Phloëms der Fibrovasalstränge; in dem immer sauer reagirenden Parenchym des Grundgewebes werden die Kohlehydrate und

Fette, in dem Weichbast die eiweissartigen, schleimigen, alkalisch reagirenden Stoffe fortgeführt; nur bei sehr rascher Fortleitung, wie bei der Entleerung der Blätter im Herbst und bei sehr schnell wachsenden Pflanzen (Kürbis, Ricinus) werden kleine Mengen von Stärke auch in den Siebröhren aufgefunden. — Wo Milchsaftgefässe vorhanden sind, da stellen diese eine offene Verbindung zwischen allen Organen der Pflanze her; sie enthalten Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette, aber auch Nebenproducte des Stoffwechsels, wie Kautschuk und giftige Stoffe.

Ihrer Form nach ist die Bewegung der assimilirten Stoffe gewöhnlich eine moleculare, d. h. Diffusionsbewegung, überall wo es sich um den Transport durch geschlossene Zellen handelt; der durch Gewebespannung und Turgor verursachte Druck strebt ausserdem dahin, die Säfte nach der Richtung des geringsten Widerstandes hin, der immer an den Verbrauchsorten liegt, zu treiben. In dem Systeme durchbohrter Siebröhren und in den Milchsaftgefässen wird die Bewegung der Stoffe nothwendig eine Massenbewegung sein, veranlasst durch ungleichen Gewebedruck an verschiedenen Stellen und durch die Zerrungen und Krümmungen, welche der Wind bewirkt.

So weit es sich um Diffusionsbewegungen handelt, gilt auch hier die Regel, dass jede Zelle, welche einen Stoff zersetzt, unlöslich macht, zum Wachsthum verbraucht, auf die gelösten Molecüle dieses Stoffes in der Nachbarschaft wie ein Anziehungscentrum einwirkt, die Molecüle strömen den Verbrauchsorten zu, weil durch den Verbrauch das moleculare Gleichgewicht der Lösung zerstört wird; andererseits wird jede Zelle, welche eine neue lösliche Verbindung erzeugt, wie ein Abstossungscentrum auf die gelösten Molecüle wirken, weil die beständig wachsende Concentration am Erzeugungsorte ein Hinströmen der Molecüle nach den Orten geringerer Concentration, die zumal an den Orten des Verbrauchs beständig sinkt, veranlasst. — Wenn solchergestalt Verbrauch und Erzeugung bestimmter Verbindungen die Diffusionsbewegung veranlassen, so muss in den Stoffmetamorphosen selbst, also in dem chemischen Process die nächste Ursache der molecularen Bewegung der gelösten Stoffe liegen. Die Metamorphosen finden, wie wir sahen, nicht nur an den Orten des Verbrauchs zum Wachsthum, sondern schon in den leitenden Geweben statt, und diese Erzeugung transitorischer Verbindungen muss die Bewegung nach den Orten der Ablagerung und des Wachsthums hin begünstigen. Ganz besonders ist in diesem Sinne die Bildung der unlöslichen Stärke eine wichtige Thatsache. Kommt es z. B. darauf an, die in den Blättern der Kartoffel erzeugte Stärke in die Knollen zu transportiren, so muss sie nothwendig in eine lösliche Form übergehen, die wir in den leitenden Geweben des Stammes als Glycose vorfinden; würde sich aber diese Glycose in den Knollen nicht weiter verändern, so würde sich eine Glycoselösung von immer steigender Concentration in den leitenden Geweben und der Knolle gleichförmig vertheilen, eine vollständige Ansammlung des Reservestoffes in der Knolle allein, wäre unmöglich; allein die Glycose wird in der Knolle verbraucht zur Bildung von Stärkekörnern, es kann also beständig ein neues Quantum nachströmen, und so wird nach und nach die ganze Masse des in den Blättern erzeugten Materials in die Reservestoffbehälter übertragen; die Stärke wird erst in Glycose, diese wieder in Stärke verwandelt, und eben in diesem chemischen Processe liegt das Vehikel der Bewegung. Gewöhnlich wird schon in dem leitenden Parenchym transitorische

Stärke gebildet, die natürlich nicht als solche von Zelle zu Zelle wandert, sondern dadurch sich fortbewegt, dass die Körner in der einen Zelle sich lösen, das Lösungsproduct diffundirt in die nächste Zelle und wird dort zur Bildung von Stärkekörnern verbraucht, die sich dann wieder lösen u. s. w. — Wenn sich ferner in den Knollen der Runkelrübe Rohrzucker bildet, so wird dadurch die Bewegung der Glycose, welche aus der im Chlorophyll assimilirten Stärke entsteht, nach der Knolle hin gefördert; jedes Glycosetheilchen wird, wenn es in die Knolle gelangt, chemisch verändert, verbraucht und somit das moleculare Gleichgewicht der Glycoselösung zerstört, die Wurzel wirkt wie ein anziehender Körper auf die Glycose in den Blattstielen, die beständige Entstehung von Glycoselösung in den Blättern aber auf Kosten der Stärke bewirkt dort ein Steigen der Concentration und ein Fortströmen der Molecüle gegen die Wurzel hin, wo die Concentration der Glycose beständig sinkt, indem die des Rohrzuckers steigt. — Denselben Sinn hat offenbar die Bildung des Inulins in den Dahlien- und Topinamburknollen, die Bildung der Fette in den reifenden Samen auf Kosten des ihnen zuströmenden Zuckers.

Die Mitwirkung des Druckes, den die Gewebespannung auf die Zellsäfte ausübt, zur Bewegung nach den Verbrauchsorten hin, folgere ich, auch wo es sich um geschlossene Zellen handelt, aus der Thatsache, dass an den Querschnittsflächen saftiger Organe namhafte Mengen von Gewebeflüssigkeit, sowohl aus dem Parenchym, wie aus den Cambiformzellen hervortreten, die offenbar durch innere Druckkräfte hervorgepresst werden. Da nun in den Knospen und Wurzelspitzen die Gewebespannung und der Turgor immer geringer ist als an den älteren Theilen, so wird von diesen aus das Streben zur Filtration der Säfte nach jenen hin vorhanden sein und in gleichem Sinne wie die Diffusion wirken.

Dass auch der Inhalt der durchbohrten Siebröhren und Milchsaftgefässe unter bedeutendem Druck von Seiten der umgebenden Gewebe steht, zeigt das massenhafte Ausquellen dieser Säfte bei Durchschneidung der Organe. Die dem Druck unterliegende Flüssigkeit wird innerhalb dieser Röhren dahin auszuweichen suchen, wo der Druck geringer ist, also wieder in die Knospen- und Wurzelspitzen; zugleich werden die Krümmungen und Zerrungen der Organe durch den Wind bewirken, dass die Inhaltsflüssigkeit der Siebröhren und Milchsaftgefässe von den sich krümmenden älteren Theilen aus gegen die spannungslosen Knospentheile hin gedrückt wird.

Das hier in gedrängter Kürze Mitgetheilte stützt sich auf eine Reihe ausführlicher mikrochemischer und experimenteller Untersuchungen, welche ich in der Bot. Zeitung 1859, 1862, 1863, 1864, 1865, ferner in Pringsheim's Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. III, p. 183 ff., ferner in der Flora 1862, p. 129, 289 und Flora 1863, p. 33 und 193 beschrieben und in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie in der Abtheilung »Stoffmetamorphosen« im Zusammenhange dargestellt habe. Die Begründung der hier mitgetheilten Anschauungen wird der Leser in diesen Schriften finden, hier mögen dagegen einige Beispiele zur besseren Veranschaulichung des über die Stoffmetamorphosen und über die Wanderung der assimilirten Stoffe Gesagten dienen, wobei im Voraus zu bemerken ist, dass ich unter Traubenzucker, oder Zucker schlechthin, eine im Zellsaft gelöste, Kupferoxyd leicht reducirende, in starkem Alkohol leicht lösliche Substanz verstehe, die indessen nicht immer genau dem Traubenzucker der Chemiker entsprechen mag, worauf bei dem hier verfolgten Zweck wenig ankommt.

1) Die Zwiebelschalen der Tulpe, d. h. die 4—5 farblosen, dicken, als Reservestoffbehälter dienenden Blätter, enthalten, so lange die Pflanze ruht, neben beträchtlichen

Mengen schleimiger, eiweissartiger Substanz, sehr viel grobkörnige Stärke in ihrem Parenchym. Zucker lässt sich um diese Zeit auf mikrochemischem Wege nicht nachweisen. Sobald die im Innern der Zwiebel verborgene Knospe des Laub- und Blüthenstengels, die sammt allen Blüthentheilen schon im vorigen Sommer angelegt ist, im Februar zu treiben beginnt und die Wurzeln aus dem Zwiebelkuchen austreten, findet man im Parenchym der Zwiebelschalen neben der Stärke auch kleine Mengen von Zucker; das ganze Parenchym und die Epidermis des Laubstengels, der jungen Laubblätter, des Perigons, der Antheren, Filamente und der Carpelle erfüllt sich mit feinkörniger Stärke, deren Substanz offenbar aus den Zwiebelschalen abstammt, wo die Stärkekörner sich in Zucker umwandeln, welcher in die wachsenden Organe hinüber diffundirt und dort, soweit er nicht unmittelbar verbraucht wird, wieder zur Bildung von Stärkekörnern das Material liefert.

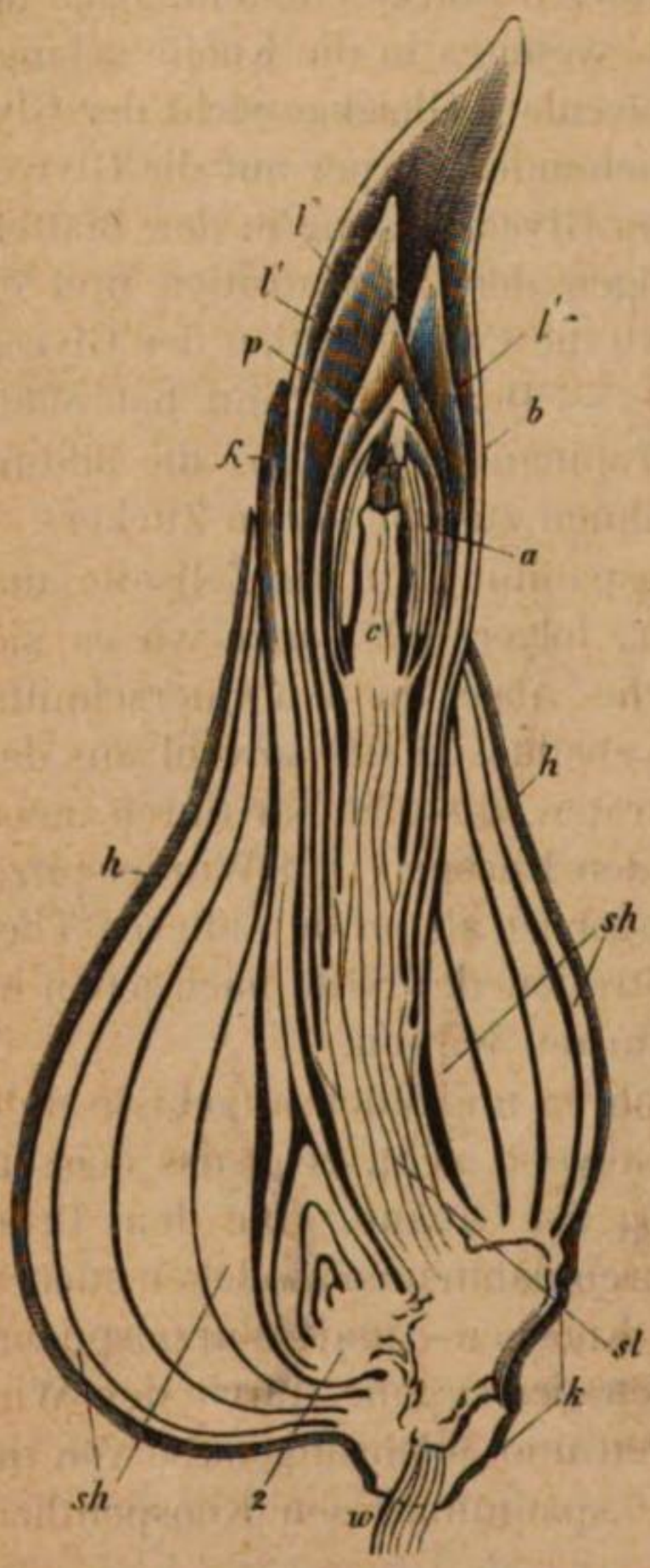


Fig. 441. Längsschnitt einer austreibenden Zwiebel von Tulipa praecox; *h* braune, die Zwiebel überziehende Häute; *k* der Zwiebelkuchen, d. h. der die Zwiebelschalen (Niederblätter) *sh sh* tragende Stammtheil; *sl* der verlängerte, die Laubblätter *l' l''* tragende Stammtheil, der oben in die terminale Blüthe übergeht; *c* der Fruchtknoten, *a* Antheren, *p* Perigon. — 2 Seitenknospe (junge Zwiebel) in der Axel der jüngsten Zwiebelschale; bei *λ* die Spitze des ersten Blattes dieser Seitenknospe, die sich als Ersatzknospe zur nächstjährigen Zwiebel ausbildet. — *w* die Wurzeln, welche an den Fibrovasalsträngen des Zwiebelkuchens entspringen.

Neben dem Verbrauch zu dem anfangs langsamen Wachsthum der Zellhäute dauert diese transitorische Stärkebildung, auf Kosten der in den Zwiebelschalen enthaltenen, in den jungen Internodien, Laubblättern und Blüthentheilen anfangs fort; die Zellen vergrössern sich und erfüllen sich immer mehr mit feinkörniger Stärke bis zu der Zeit, wo die Knospe über den Boden kommt (Fig. 444); alsdann erfolgt die rasche Streckung des Stengels, die Laubblätter breiten sich aus, die Blüthenknospe entfaltet sich; bei der raschen und beträchtlichen Vergrösserung der Zellen, welche diese Entfaltung bedingt, verschwindet nun in allen diesen Theilen die feinkörnige Stärke unter vorübergehendem Auftreten von Zucker; sie liefert das Material zum Wachsthum der Zellhäute; wenn sich alle oberirdischen Theile vollkommen entfaltet haben, sind ihre nun viel grösseren Zellen stärkeleer. Der entsprechende Verlust, den die Zwiebelschalen bis dahin erfahren, macht sich an der Verminderung ihrer Stärkekörner deutlich bemerkbar, man findet sie in allen Stadien der Auflösung begriffen; gleichzeitig nimmt auch der Turgor der Zwiebelschalen ab, sie werden runzelig; die Zuckerbildung in ihnen auf Kosten der Stärke dauert noch fort, auch wenn die oberirdischen Theile ihr Wachsthum bereits beendigt haben; die in den Zwiebelschalen aufgespeicherte Stärke findet nämlich noch eine andere Verwendung; während sich der Blüthenstengel entfaltet, beginnt auch schon die Ersatzknospe in der Axel der obersten Zwiebelschale sich rasch auszubilden (angelegt war sie bereits im vorhergehenden Sommer); ihre Niederblätter schwellen an und füllen sich mit Stärke; der zum Wachsthum des Blüthenstengels nicht verbrauchte Rest derselben wandert aus den Schalen der Mutterzwiebel durch den Zwiebelkuchen in die junge Zwiebel (2 in Fig. 441); jene werden nach und nach völlig entleert, während die grünen Laubblätter am Licht assimiliren und zum Wachsthum der neuen Zwiebel das Ihrige beitragen, schrumpfen sie völlig zusammen; mit dem Verluste

an assimilirten Stoffen geht der des Wassers Hand in Hand; die Schalen der blühenden Mutterzwiebel vertrocknen endlich zu dünnen braunen Häuten (auch der Blüthenstengel stirbt später ab), welche nun als schützende Hülle für die herangewachsene Tochterzwiebel dienen; die sich in letzterer sammelnden Reservestoffe stammen zum Theil von denen der Mutterzwiebel ab, sie werden aber durch die Assimilationsproducte der grünen Blätter des Blüthenstengels vervollständigt. Ist dieser dann auch abgestorben, so bleibt von der ganzen Pflanze Nichts übrig als die Ersatzknospe, die sich zur neuen Zwiebel ausgebildet hat und einstweilen keine neuen Organe entfaltet, sie ruht scheinbar; allein im Innern wächst das Stammende langsam weiter, erzeugt neue Blattanlagen und die Blüthenknospe für's nächste Jahr, wo sich dann der beschriebene Process wiederholt.

Es wurde bisher nur die Beziehung der Stärke und des aus ihr entstandenen Zuckers zum Wachsthum angedeutet; nebenher entstehen aber auch, und wahrscheinlich ebenfalls auf Kosten dieser Kohlehydrate, noch andere Stoffe, die Farbstoffe der Blüthe, das fette Oel in den Pollenkörnern u. a. Die in den Zwiebelschalen anfangs enthaltenen Eiweissstoffe entfernen sich aus ihnen ebenfalls, sie liefern das Material zur Bildung des Protoplasmas in den jungen Zellen des wachsenden Blüthenstengels, ein grosser Theil wird offenbar als Bildungsmaterial der Chlorophyllkörner in den ergrünenden Laubblättern verwendet, deren Aufgabe es nun ist, durch Assimilation mindestens ebenso viel Stoffe zu erzeugen, als zum Aufbau des wieder absterbenden Blüthenstengels verwendet worden sind, und diese an die neue Zwiebel abzuliefern.

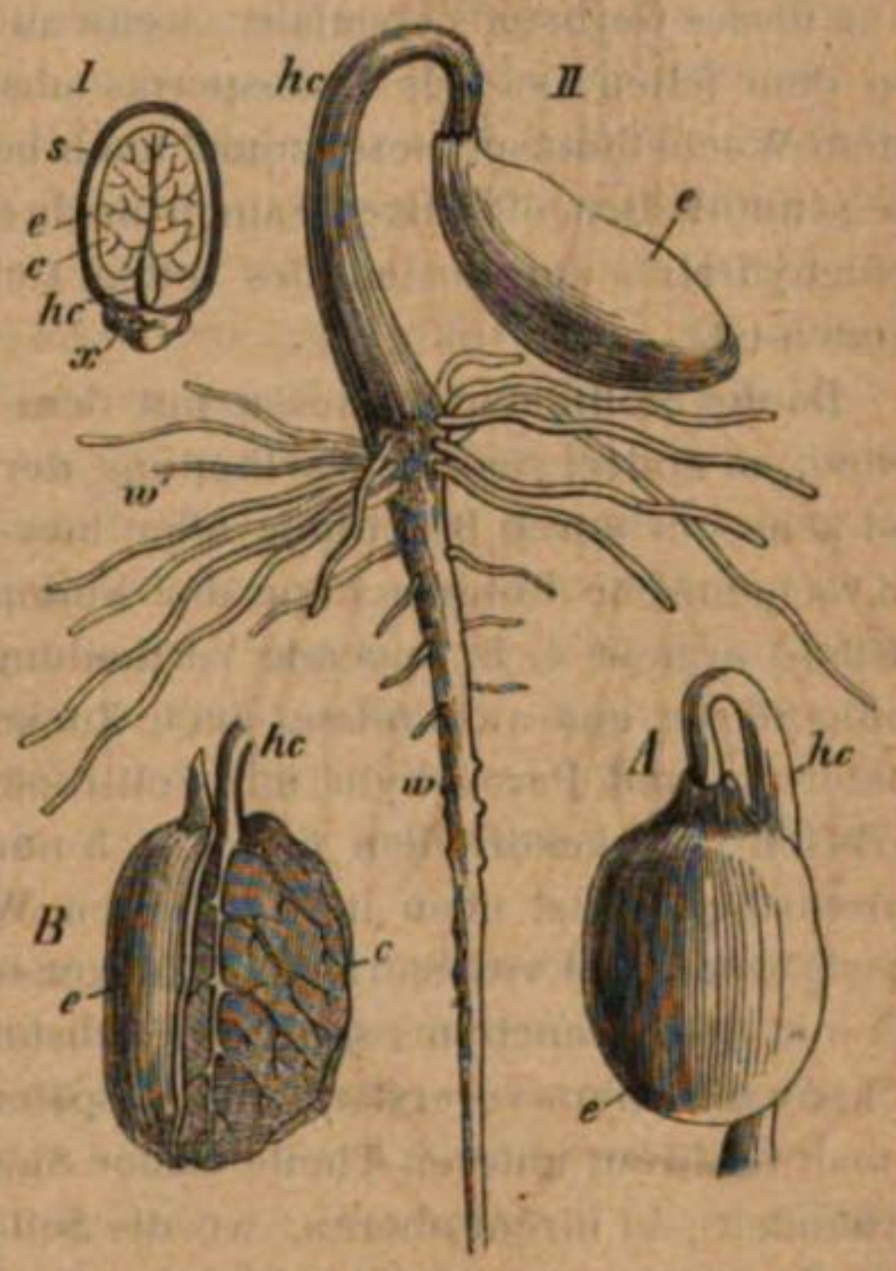


Fig. 404. Ricinus communis: *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens.

2) Der reife Same von Ricinus communis enthält einen Embryo von sehr geringer Masse inmitten eines reichlich entwickelten Endosperms; beide enthalten keine Stärke, auch keinen Zucker oder andere Kohlehydrate, wenn man von der sehr geringen Gewichtsmenge des Zellstoffs der dünnen Zellwände absieht. — Die Reservenahrung besteht aus sehr viel fettem Oel (bis zu 60 Proc.) und eiweissartigen Stoffen, deren Mengung und Gestaltverhältnisse schon p. 54 dargestellt wurden. — Das sehr geringe im Embryo enthaltene Quantum derartiger Stoffe würde nur für eine erste und höchst unbedeutende Entwickelung der Keimtheile ausreichen, die enorme Vergrösserung derselben bei der Keimung muss daher fast ganz auf die Rechnung der im Endosperm abgelagerten Substanzen gesetzt werden. Das Endosperm von Ricinus wächst während der Keimung um ein sehr Beträchtliches, wie Mohl zuerst zeigte, das dazu verbrauchte Stoffquantum wird also dem Keime entzogen. Die beiden dünnen breiten Cotyledonen bleiben, mit ihren Oberflächen an einander liegend, im Endosperm stecken, nachdem die Wurzel und das hypocotyle Stammstück längst aus dem Samen ausgetreten sind; sie berühren mit ihren Rückenflächen das Endospermgewebe, das sie allseitig umgiebt und nehmen die Reservestoffe aus ihm auf, indem sie sich langsam vergrössernd seinem Wachsthum folgen. Wenn die Keimtheile schon eine sehr beträchtliche Vergrösserung erfahren haben, die Wurzel viele Seitenwurzeln ent-

wickelt hat, streckt sich das hypocotyle Glied derart, dass die Cotyledonen aus dem nun völlig entleerten, zu einem dünnhäutigen Sack zusammengeschrumpften Endosperm herausgezogen, über die Erde emporgehoben und am Licht ausgebreitet werden, wo sie noch beträchtlich fortwachsen und ergrünen, um fortan als erste Assimilationsorgane zu dienen.

Wie bei der Keimung aller ölhaltigen Samen entsteht auch hier im Parenchym jedes wachsenden Theils Stärke und Zucker, die erst nach vollendeten Wachsthum der betreffenden Gewebecomplexe aus diesen verschwinden. Da auch das Endosperm hier selbständig wächst, so wird, der allgemeinen Regel folgend, in ihm transitorisch Stärke und Zucker erzeugt. Die Cotyledonen nehmen das fette Oel, wie es scheint, als solches aus dem Endosperm in sich auf, und von hier verbreitet es sich in dem Parenchym des hypocotylen Gliedes und der Wurzel, um erst in den wachsenden Geweben selbst als Material zur Bildung von Stärke und Zucker zu dienen, die ihrerseits nur Vorläufer der Zellhautbildung sind. Bei diesen Wachsthumsvorgängen entsteht aber auch Gerbstoff, der keine weitere Verwendung erfährt, er bleibt in den vereinzelten Zellen, wo er sich sammelt, bis nach beendigter Keimung anscheinend unverändert liegen; es ist kaum zweifelhaft, dass das Material zur Bildung dieses Gerbstoffs ebenfalls, wenn auch vielleicht erst nach vielfachen Metamorphosen, von dem fetten Oel des Endosperms abstammt. — Die Sauerstoffaufnahme, welche bei jedem Wachsthumsprocess, zumal auch bei allen Keimungen unentbehrlich ist, hat hier und bei sämmtlichen ölhaltigen Samen noch eine weitere Bedeutung, insofern die Bildung von Kohlehydraten auf Kosten des fetten Oels mit Sauerstoffaufnahme in die Substanz verbunden ist.

Da die Stoffmetamorphosen mit dem Wachsthum der einzelnen Theile gleichen Schritt halten, so ändert sich die Vertheilung der Stoffwechselproducte in den Geweben beständig und kann nur durch Beachtung aller hier obwaltenden Umstände verstanden werden. Die mikrochemische Untersuchung der Keimpflanze in dem durch Fig. 442 *II* repräsentirten Zustand ergiebt z. B. folgende Vertheilung: im Endosperm findet sich neben vielem Fett wenig Stärke und am Umfang auch Zucker; in den langsam wachsenden Cotyledonen ist Epidermis und Parenchym mit Fetttropfen erfüllt, zahlreiche Epidermiszellen enthalten Gerbstoff, Stärkekörnchen finden sich nur im Parenchym der Blattnerven; das hypocotyle Stammstück, jetzt eben im raschesten Wachsthum begriffen, enthält neben verhältnissmässig wenig Oel viel Stärke und Zucker im Parenchym, und zahlreiche Zellen der Epidermis und des Parenchyms sind mit Gerbstoff erfüllt. Die Hauptwurzel hat ihr Längen- und Dickenwachsthum vorerst vollendet (später, nach der Keimung, beginnt es von Neuem), sie enthält in ihrem unteren Theile weder Stärke noch Zucker (erstere ist in der Wurzelhaube vorhanden), in ihrem oberen, wo die Seitenwurzeln entspringen, und in diesem selbst ist noch Zucker vorhanden, der hier den fortwachsenden Spitzen der letzteren zugeleitet wird. — Wenn später das hypocotyle Glied sich gerade aufgerichtet hat und vorerst nicht mehr wächst, so sind in ihm Oel, Stärke, Zucker fast ganz verschwunden, dafür sind die Zellhäute gross geworden, die Gefässe und ersten Holz- und Bastzellen bereits verdickt u. s. w.; nach Aufrichtung des Keimstengels breiten sich die Cotyledonen stark wachsend aus, auch in ihnen verschwindet nun der Rest des fetten Oels, das sie aus dem Endosperm aufgenommen hatten, sammt der Stärke und dem Zucker. Somit ist die Keimpflanze nun in einen Zustand eingetreten, wo die stickstofffreien Reservestoffe verbraucht sind, dafür ist ein Gerüste fester und umfangreicher Zellhäute entstanden, als Nebenproduct ein Quantum von Gerbstoff in zahlreichen Zellen, sowie verschiedene andere im Samen nicht vorhandene Stoffe zurückgeblieben.

Die eiweissartigen Stoffe, welche im reifen Samen ein so eigenthümliches und inniges Gemenge mit dem Fett bilden und zum Theil in Form von Krystalloiden in den Aleuronkörnern des Endosperms enthalten sind, werden während der geschilderten Vorgänge ebenfalls aus dem Endosperm in die Keimtheile übergeführt, wo sie zur Bildung des Protoplasmas dienen; während der ganzen Keimungszeit findet man die Zellen der Fibrovasalstränge, später nur die des Phloëms mit eiweissartigen Schleim dicht erfüllt; in ihnen

bewegen sich diese Stoffe offenbar zu den Wurzelspitzen hin, wo beständig neue Zellen gebildet werden; jede jüngste Anlage einer Seitenwurzel macht sich bei den Reactionen als eine Anhäufung eiweissartiger Substanz neben dem Fibrovasalstrange der Hauptwurzel bemerklich. Ein sehr namhafter Theil dieses Materials bleibt aber in dem oberen Stammtheile des Keimes, wo sich neue Blätter bilden, und noch mehr in den Cotyledonen selbst, um das Material zur Bildung der zahlreichen Chlorophyllkörner zu liefern.

Nach dem Verbrauch der Reservestoffe am Ende der Keimung sind die Zellen mit Ausnahme der jüngsten Knospentheile und Wurzelspitzen frei von bildungsfähigem Stoff, bei grossem Volumen und Wassergehalt besitzt die Pflanze sehr geringes Trockengewicht, dieses ist sogar geringer als das des Samens, weil ein Theil der Substanz durch den Athmungsprocess zerstört ist. Aber aus dem früheren unthätigen Stoffvorrath sind lebensfähige Organe entstanden, die Wurzeln nehmen Wasser und gelöste Nährstoffe auf, die ergrünten Cotyledonen beginnen zu assimiliren, sie erzeugen Stärke in ihrem Chlorophyll, später findet sich diese auch in dem Parenchym der Stiele und im Stengel bis in die Knospe hinein, deren junge Blätter von den Assimilationsproducten des Chlorophylls fortwachsen; anfangs ist die Entfaltung neuer Blätter, die Verdickung und Verlängerung von Stamm und Wurzel sehr langsam; aber mit jedem neu entwickelten Blatt, jeder neuen aufsaugenden Wurzel ist die Arbeitskraft der Pflanze gesteigert, an jedem folgenden Tage kann sie mehr Baumaterial erzeugen, als an jedem vorhergehenden, und so steigert sich auch die Geschwindigkeit des Wachsthums.

Untersucht man eine Ricinuspflanze zur Zeit der kräftigsten Vegetation, wo die grünen Blätter das Material für den Stoffwechsel in allen Organen liefern, so findet man in ihrem Chlorophyll Stärke, die sich von hier aus durch das Parenchym der Blattnerven, Blattstiele in den Stamm abwärts bis in die Wurzel, aufwärts bis in die jungen noch nicht assimilirenden Blätter verbreitet; der Ueberschuss, der nicht unmittelbar zum Wachsthum verbraucht wird, lagert sich in reichlicher Menge im Mark und in den Markstrahlen ab; hier ist die Stärke (ausser im Chlorophyll) überall von Zucker begleitet, offenbar ist er es, der die Diffusion von Zelle zu Zelle vermittelt und zugleich immer wieder das Material zur Bildung neuer Stärkekörner liefert; der Zucker ist das in Diffusion befindliche, bewegliche, die Stärkekörner das vorübergehend ruhende Product.

Die Vertheilung von Stärke und Zucker zeigt ferner, dass sie vom Hauptstamme aus durch die Spindel der Inflorescenz und die Blüthenstiele in den parenchymatischen Geweben sich fortbewegend, in die jungen Gewebe der Blüthentheile, der wachsenden Frucht und der Samenknospen eindringen, um dort zur Bildung von Zellstoff verbraucht zu werden; zumal in der nächsten Nähe derjenigen Zellschichten, die später das harte Endocarp und die feste Samenschale bilden, sammelt sich die zugeleitete Stärke in reichlicherer Menge für den hier ausgiebigeren Verbrauch, um nach völliger Ausbildung dieser Gewebeschichten auch hier zu verschwinden.

Durch den Samenträger wird Stärke und Zucker den Samenknospen zugeführt; sie verbreiten sich in den Integumenten und im Umfang des Knospenkerns; in das heranwachsende Endosperm tritt reichlich Zucker ein, der das Material zur Bildung des fetten Oels liefert, welches nach und nach, während immer neue Zuckermengen von aussen eintreten, sich anhäuft. Im heranwachsenden Embryo erfüllen sich die Zellen zu einer gewissen Zeit mit feinkörniger Stärke, die dann völlig verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird. Alles weist darauf hin, dass das Fett des reifen Ricinussamens aus der Stärke und dem Zucker entsteht, die ihm während der Reifezeit aus den Assimilationsorganen zugeführt wurden, aber auch das harte holzige Pericarp und die Samenschale haben ihr Bildungsmaterial in jenen Stoffen gefunden. Die in den jungen Blättern sich ansammelnden Eiweisstoffe, aus denen die Chlorophyllkörner sich bilden, sowie diejenigen Quantitäten dieser Substanzen, welche im Samen sich als Reservenahrung anhäufen, werden in den Siebröhren und Cambiformzellen der Fibrovasalstränge aus dem Stamme herbeigeleitet.

Die Aufnahme assimilirter Stoffe in der Pflanze von aussen her findet bei Keimpflanzen, deren Reservestoffe im Endosperm enthalten sind, bei Parasiten[1]) und den chlorophyllfreien Humusbewohnern statt. — Die Keimpflanzen, in dieser Beziehung am besten bekannt, zeigen, wie die Reservestoffe des Endosperms in die aufnehmenden Organe (hier fast immer Blattgebilde) übergehen können, ohne dass eine wirkliche Verwachsung des Saugorgans mit dem Endosperm vorhanden ist; sie liegen einander nur dicht an und können leicht, ohne irgend eine Verletzung von einander abgehoben werden (z. B. bei Ricinus Fig. 442). Es ist unzweifelhaft, dass die Stoffmetamorphosen im ernährenden Endosperm in das aufsaugende Organ, durch den Keim selbst hervorgerufen werden; das Verhalten des Endosperms der keimenden Dattel, welches von dem zarten Gewebe des zum Cotyledonarblatt gehörenden Saugorgans aufgesogen wird, zeigt deutlich, dass die harten Verdickungsschichten der Endospermzellhäute unter dem Einflusse dieses Organs erst aufgelöst (in Zucker verwandelt) und dann aufgesogen werden; offenbar geht aus dem Saugorgane ein Stoff in das Endosperm hinüber, der diese Metamorphose des Zellstoffs bewirkt. Gleichzeitig werden auch Fett und Eiweissstoffe des Endosperms in den Keim aufgenommen, wo alle leitenden Parenchymtheile mit Zucker und transitorischer Stärke erfüllt sind, so lange das Endosperm noch nicht ganz ausgesogen ist. — Ebenso gehen vielleicht auch bei den Gräsern Stoffe aus dem Keim in das Endosperm über, die dort die Lösung und chemische Metamorphose der Stärke und Eiweisstoffe erst bewirken, bevor diese von dem Scutellum, welches nicht in die Höhlung des Endosperms vordringt, aufgesogen werden. Es ist jedoch auch denkbar, dass hier im Endosperm selbst Bedingungen vorhanden sind, welche die Lösung der Stärke und des Klebers unabhängig von einer chemischen Einwirkung des Keims, bei Zutritt von Wasser vermitteln.

Die Saugwurzeln der Parasiten dringen in das Gewebe der Nährpflanzen ein und verwachsen mit diesem oft auf das innigste; dass auch hier die Anregung zum Uebertritt der Assimilationsproducte der Nährpflanze in den Parasiten von diesem selbst ausgeht, ist gewiss nicht zweifelhaft; der Parasit wirkt auf die leitenden Gewebemassen der Nährpflanze wie eine wachsende Knospe der letzteren selbst; weil er die Stoffe verbraucht und ändert, dringen sie in ihn ein.

Die von dem Saugorgan der Keimpflanzen ausgehende lösende und chemisch verändernde Wirkung auf die Endospermstoffe giebt uns einen Fingerzeig für das Verständniss der Nahrungsaufnahme der chlorophyllfreien Humusbewohner; ihre aufsaugenden Organe bewirken wahrscheinlich erst die Lösung und chemische Umänderung der organischen, verwesenden Bestandtheile des Humus. Ebensowenig, wie man mit Wasser den Zellstoff des Endosperms der Dattel, oder die Stärke des Endosperms der Gräser, oder das Fett des Ricinussamens extrahiren kann, ebensowenig giebt das verwesende Laub, in welchem Monotropa, Epipogum und Corallorrhiza wachsen, seine noch vorhandenen nutzbaren Stoffe an Wasser ab; aber diese Pflanzen ernähren sich dennoch von diesen Stoffen. Auffallend und merkwürdig ist dabei der Umstand, dass die Wurzeln der chlorophyllfreien Humuspflanzen eine so geringe Zahl und Länge erreichen, wie bei

---

1) Chlorophyllreiche Parasiten, wie die Loranthaceen, können selbst assimiliren und brauchen daher ihrer Nährpflanze nur Wasser und Mineralstoffe zu entziehen. Vergl. Pitra in Bot. Zeitung 1864, p. 63.

Neottia, oder ganz fehlen, wie bei den zwei letztgenannten; diese Pflanzen wachsen bis zum Aufblühen in dem ernährenden Substrat verborgen und mögen mit ihrer ganzen Oberfläche auf die Umgebung wirken; auch sei hier darauf hingewiesen, dass bei den Keimpflanzen die aufsaugende Fläche eine in Anbetracht der grossen Leistung sehr geringe ist, und so ist es auch bei den Saugwurzeln der Cuscuta, Orobanche u. a.

§ 7. Die Athmung der Pflanzen[1]) besteht, wie bei den Thieren, in der beständigen Aufnahme von atmosphärischem Sauerstoff in die Gewebe, wo derselbe Oxydationen und in deren Folge noch andere chemische Veränderungen der assimilirten Stoffe bewirkt; Bildung und Aushauchung von Kohlensäure, deren Kohlenstoff aus der Zersetzung organischer Verbindungen herrührt, wird dabei jederzeit beobachtet, die Erzeugung von Wasser auf Kosten der organischen Substanz in Folge des Athmungsprocesses wird aus der Vergleichung der Elementaranalysen ungekeimter und keimender Samen gefolgert. — Vegetationsversuche zeigen, dass das Wachsthum und der damit nothwendig verbundene Stoffwechsel in den Geweben nur so lange stattfindet, als Sauerstoffgas von aussen her in die Pflanze eindringen kann; in einer sauerstofffreien Atmosphäre findet kein Wachsthum statt, und wenn die Pflanze längere Zeit in einem solchen Raume verweilt, so stirbt sie endlich ab. Je energischer das Wachsthum und die chemischen Veränderungen in den Geweben sind, desto mehr Sauerstoff wird aufgenommen, desto mehr Kohlensäure ausgehaucht; daher sind es vorzugsweise die rasch keimenden Samen, die sich entfaltenden Blatt- und Blüthenknospen, an denen eine energische Athmung beobachtet wird; sie verbrauchen in kurzer Zeit das Mehrfache ihres Volumens an Sauerstoff zur Kohlensäurebildung; aber auch alle anderen Organe, alle einzelnen Zellen athmen beständig in dieser Weise, und nicht blos die mit dem Wachsthum zusammenhängenden chemischen Veränderungen sind von der Gegenwart freien Sauerstoffs in den Geweben abhängig, sondern auch die Bewegungen des Protoplasmas hören in einer dieses Gases beraubten Umgebung auf und die Fähigkeit der periodisch beweglichen und der reizbaren Organe, sich zu bewegen, verschwindet, wenn ihnen das Sauerstoffgas entzogen wird, geschieht diess nur für kürzere Zeit, so kehrt die Beweglichkeit nach abermaligem Zutritt des Sauerstoffs zurück.

Die Athmung der Pflanzen ist wie die der Thiere mit einem Verlust an assimilirter Substanz verbunden, der bei assimilirenden Pflanzen allerdings viel geringer ist, als der Gewinn an solcher durch die Thätigkeit der chlorophyllhaltigen Zellen am Licht; wenn aber, wie bei der Keimung der Samen ein energisches Wachsthum mit ausgiebiger Athmung verbunden ist, ohne dass gleichzeitig neue Assimilationsproducte den Verlust ersetzen, so kann der letztere sehr bemerklich werden, die wachsende Pflanze wird leichter; im Finstern keimende Samen können auf diese Weise fast die Hälfte ihres Trockengewichts verlieren, und es scheint, dass dieser Verlust ausschliesslich durch Zersetzung der stickstofffreien Reservestoffe, durch Verbrennung derselben zu Kohlensäure und Wasser bewirkt wird.

---

1) Die speciellen Nachweisungen für alles hier Gesagte siehe in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie IX: Die Wirkungen des atmosphärischen Sauerstoffs. — Von neueren Arbeiten sei hervorgehoben: Borščow, über das Verh. der Pfl. im Stickoxydalgase (Mélanges biologiques tirés du bullet. de l'Acad. imp. des sc. nat. de St. Petersbourg. T. VI. 1867).

Besteht übrigens die stickstofffreie Reservenahrung aus fettem Oel, also aus sehr sauerstoffarmer Substanz, so verbleibt ein Theil des eingeathmeten Sauerstoffs in der keimenden Pflanze, indem sich auf Kosten des Fettes die sauerstoffreicheren Kohlehydrate, Stärke und Zucker bilden.

Der mit der Athmung verbundene Verlust an assimilirter Substanz müsste zwecklos erscheinen, wenn es überhaupt nur auf eine Anhäufung der Assimilationsproducte ankäme; allein diese selbst werden ja nur für die Zwecke des Wachsthums und aller Lebensveränderungen erzeugt; das ganze Leben der Pflanze besteht in complicirten Bewegungen der Molecüle und Atome, und die zu diesen Bewegungen nöthigen Kräfte werden durch die Athmung frei gemacht; indem der Sauerstoff einen Theil der assimilirten Substanz zersetzt, werden weiter gehende chemische Veränderungen in dem übrigen Theile eingeleitet, die ihrerseits zu Diffusionsströmungen Anlass geben, diese bewirken das Zusammentreffen solcher Stoffe, die wieder chemisch auf einander einwirken u. s. w. Ganz augenfällig macht sich die Abhängigkeit der Bewegungen von der Athmung an dem Protoplasma und den beweglichen Blättern geltend, die, wie erwähnt, ihre Beweglichkeit verlieren, wenn ihnen der Sauerstoff entzogen ist. Diese Erwägungen führen zu dem Schluss, dass die Athmung für die Pflanze wesentlich dieselbe Bedeutung hat, wie für das Thier, durch sie wird beständig das chemische Gleichgewicht der Stoffe gestört und die innere Bewegung erhalten, die das Wesen des Lebens ausmacht; die Athmung ist zwar eine Quelle des Verlustes an Substanz, aber sie ist dafür auch die beständige Quelle, aus welcher die zu den inneren Bewegungen nöthigen Kräfte fliessen.

Die Verbindung des eingeathmeten Sauerstoffs mit einem Theil des Kohlenstoffs der assimilirten Substanz zu Kohlensäure ist wie jede Verbrennung mit Erzeugung eines entsprechenden Wärmequantums verbunden, was aber nur selten zu einer wahrnehmbaren Temperaturerhöhung der Gewebemassen führt, weil die Athmung und somit die Wärmebildung im Allgemeinen nicht sehr ausgiebig, die Abkühlung (der Wärmeverlust) bei der Pflanze aber sehr begünstigt ist. Auch in dieser Beziehung lassen sich die Pflanzen mit den kaltblütigen Thieren vergleichen. — Wenn in den Zellen durch den Athmungsprocess ein Wärmequantum frei wird, so vertheilt es sich zunächst auf die grosse Wassermasse, welche die Zelle und die ganze Pflanze durchtränkt; ist diese eine Wasserpflanze, so wird jeder kleinste Temperaturüberschuss sofort von dem umgebenden Wasser ausgeglichen, ist es eine Landpflanze, so wirkt die Verdunstung an den oberirdischen Theilen stark abkühlend, ganz ungerechnet die Wirkung der Wärmeausstrahlung, die durch die grosse Flächenentwickelung, der meisten Pflanzen, durch die Behaarung besonders begünstigt wird; bei diesen Ursachen starken Wärmeverlustes kann es nicht auffallen, dass die in der Luft ausgebreiteten Pflanzentheile sogar kälter sind als diese, obgleich ihre Athmung beständig kleine Wärmemengen erzeugt. Werden die Ursachen des Wärmeverlustes beseitigt, so gelingt es aber, die mit der Athmung verbundene Temperaturerhöhung mit dem Thermometer zu beobten; es geschieht diess schon durch Zusammenhäufung rasch wachsender und athmendender Keimpflanzen, wie die bedeutende Erwärmung der Gerstenkeime bei der Malzbereitung zeigt, die von Göppert auch für viele andere keimende Samen, Knollen und Zwiebeln nachgewiesen wurde; schwieriger ist dieser Nachweis bei den mit grünen Blättern versehenen Pflanzen.

Bei manchen Blüthen und Inflorescenzen ist die Bildung von Kohlensäure unter Einathmung von Sauerstoff sehr energisch, zugleich durch geringere Flächenbildung der Organe und schützende Hüllen die Ausstrahlung der erzeugten Wärme vermindert, und in solchen Fällen werden dann sehr namhafte Temperaturerhöhungen der Gewebemassen beobachtet; so vor Allem am Spadix der Aroideen zur Zeit der Befruchtung, der (zumal bei warmer Luft) einen Temperaturüberschuss von 4—5° C., oft selbst von 10° C. und mehr erkennen lässt; auch an den Einzelblüthen von Cucurbita, Bignonia radicans, Victoria regia u. a. sind minder beträchtliche Selbsterwärmungen beobachtet worden.

In den wenigen Fällen, wo bis jetzt Lichtentwickelung (Phosphorescenz) an lebenden Pflanzen beobachtet wurde, hängt diese merkwürdige Erscheinung von der Sauerstoffathmung ab; für Agaricus olearius (in der Provence) wurde diess von Fabre bestimmt nachgewiesen; dieser Pilz leuchtet nur, so lange er lebt, und hört sofort zu leuchten auf, wenn ihm der Sauerstoff entzogen wird; die Athmung ist auch hier eine sehr ausgiebige. Ausser dem genannten Pilz sind noch Agaricus igneus (Amboina), A. noctilucens (Manilla), A. Gardneri (Brasilien) und die Rhizomorphen als selbstleuchtend bekannt; die Angaben über das Leuchten verschiedener Blüthen sind von höchst zweifelhaftem Werth.

Drittes Kapitel.

Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.

§ 8. Die Abhängigkeit der Vegetation von den Wärmezuständen[1]) kann in wissenschaftlicher Weise nur dann erkannt werden, wenn man die Einwirkungen bestimmter und verschiedener Temperaturgrade auf die einzelnen Lebenserscheinungen der Pflanzen, auf die einzelnen Vorgänge der Assimilation und des Stoffwechsels, der Diffusionen, des Wachsthums, der Aenderungen des Turgors und der Gewebespannung, der Protoplasmabewegungen und der Krümmungen reizbarer und periodisch beweglicher Organe u. s. w. untersucht.

Die Feststellung der darauf bezüglichen Thatsachen hängt aber davon ab, dass man in jedem gegebenen Falle die Temperatur der Pflanze, oder besser des fraglichen Pflanzentheils, in welchem der zu untersuchende Process verläuft, wirklich kennt, was häufig mit grossen Schwierigkeiten verbunden, zuweilen kaum möglich ist. — Abgesehen von den meist unerheblichen Temperaturveränderungen, welche durch die Athmung im Innern der Pflanze veranlasst werden, hängt nämlich die Temperatur jeder Zelle von ihrer Lage in der Gewebemasse und den Temperaturschwankungen der Umgebung ab; zwischen dieser und der Pflanze selbst findet ein beständiger Wärmeaustausch durch Leitung und Strahlung statt, welcher ganz wesentlich die Temperatur eines Pflanzentheils zu einer gegebenen Zeit bedingt.

---

1) Speciellere Nachweisungen vergleiche in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie p. 48 ff.

Bezüglich der Wärmeleitung ist nun zunächst hervorzuheben, dass alle Pflanzentheile schlechte Leiter sind, die Temperaturdifferenzen zwischen ihnen und der sie berührenden Luft, Erde oder dem Wasser gleichen sich auf diese Weise nur langsam aus; ferner ist die Leistungsfähigkeit nach verschiedenen Richtungen wahrscheinlich immer verschieden, sie verhält sich z. B. in der Längs- und Querrichtung des trockenen Holzes wie 1,25 : 1 bei Acacie, Buxbaum, Cypresse, wie 1,8 : 1 bei Linde, Erle, Kiefer.

Die Wärmestrahlung ist dafür bei den meisten Pflanzentheilen eine sehr ausgiebige und rasch wirkende Ursache der Temperaturänderungen, die vorzugsweise dahin gerichtet sind, Unterschiede im Wärmezustand der Pflanze und ihrer Umgebung hervorzurufen, besonders dann, wenn die Pflanzentheile bei geringer Masse eine grosse und haarige Oberfläche besitzen, wie viele Blätter und Internodien. Es ist hierbei zu beachten, dass das Emissionsvermögen eines Körpers seinem Absorptionsvermögen für Wärmestrahlen gleich ist, dass die Strahlung nicht bloss von der Temperatur, sondern auch der Diathermanität des umgebenden Mediums abhängt.

Bei den oberirdischen in Luft befindlichen Pflanzentheilen kommt zu diesen Ursachen noch die Verdunstung des Vegetationswassers als energisch wirkende Ursache der Abkühlung hinzu, insofern das verdunstende Wasser die dazu nöthige Wärmemenge der Pflanze selbst entzieht und sie somit kälter macht.

Diese Verhältnisse, deren speciellere Darstellung uns hier zu weit führen würde, müssen bei Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf einzelne Vegetationsprocesse immer in erster Linie berücksichtigt werden. Im Allgemeinen darf man annehmen, dass unter ihrem gemeinsamen Einflusse die kleinen Wasserpflanzen und unterirdischen Pflanzentheile gewöhnlich ungefähr dieselbe Temperatur haben, wie das sie umgebende Medium, wenn die Temperatur in diesem selbst nicht zu sehr schwankt; dass dagegen Blätter und dünne Stengeltheile in freier Luft meist kälter sind als diese, während massive Stämme von Holzpflanzen vermöge ihrer langsamen Wärmeleitung bald wärmer, bald kälter als diese sein können. Wie bedeutend sich flächenreiche Pflanzentheile durch Wärmestrahlung unter die Temperatur der Luft abkühlen können, zeigt die Thatsache, dass in hellen Nächten ein in den Rasen einer der Ausstrahlung ausgesetzten Wiese gehängtes Thermometer mehrere Grade weniger zeigt, als in der darüber befindlichen Luft; hat die letztere nur wenige Grade über 0^0, so kann auf diese Weise die Belaubung einer Pflanze unter 0^0 sinken und der Gefahr des Erfrierens ausgesetzt werden. Die Thaubildung in Sommernächten und der Reif, der sich zumal im Spätherbst in so grosser Masse auf Pflanzen absetzt, zeigen die Wirkung der Abkühlung durch Ausstrahlung auffallend genug. — Sehr verwickelt wird aber das Verhältniss der Temperatur der Pflanze zu der der Umgebung, wenn es sich um massive Gebilde, wie dickere Baumstämme, handelt, weil hier die Längsleistung im Holz, die davon verschiedene Querleitung und andere Verhältnisse mit der Wirkung der Ausstrahlung und Strahlenabsorption durch die Rinde zusammenwirken; im Allgemeinen ist, wie aus den schönen Untersuchungen von Krutzsch hervorgeht, der Baumstamm während des Tages kälter, Abends und in der Nacht aber wärmer als die umgebende Luft.

Ueber die Volumenänderungen der Gewebemassen und einzelner Zellentheile bei schwankender Temperatur ist so gut wie Nichts bekannt; selbst die Verkür-

zung oder Verlängerung irgend einer Dimension noch ganz unsicher bestimmt. Die von Caspary als Wärme-Ausdehnungscoëfficienten des Holzes bezeichneten Zahlen beruhen auf unzulässigen Beobachtungen und völligem Missverstehen der Vorgänge in den beobachteten Objecten [1]; wenn bei Temperaturen tief unter 0° Krümmungen an Blattstielen und Baumästen eintreten, so ist das natürlich nicht allein (wenn überhaupt) Folge verschiedener Wärmeausdehnungscoëfficienten verschiedener Gewebeschichten, sondern zunächst und vorwiegend Folge des Umstandes, dass das Vegetationswasser gefriert, die Zellhäute wasserärmer werden und demnach sich zusammenziehen, je nach ihrem Imbibitions- und Verholzungszustand mehr oder weniger; die Erscheinung beruht also zunächst auf der Aenderung der Quellungszustände und des Turgors bei verschiedener Temperatur (vergl. den Schluss dieses Paragraphen).

Besseres und mehr, wenn auch sehr lückenhaft, ist über den Einfluss verschiedener Temperaturgrade auf die Lebenserscheinungen der Pflanzen bekannt; es ist in dieser Beziehung zunächst die wichtige Thatsache hervorzuheben, dass jede Function in bestimmte Temperaturgrenzen eingeschlossen ist, innerhalb deren sie allein stattfindet; d. h. jede Function tritt erst dann ein, wenn die Temperatur der Pflanze oder des betreffenden Pflanzentheils einen bestimmten Grad über dem Gefrierpunkt der Säfte erreicht, und sie hört auf, wenn eine bestimmte höchste Temperatur eintritt, die, wie es scheint, niemals dauernd über 50° C. betragen darf, so dass des Pflanzenleben, d. h. der Verlauf der Vegetationsprocesse zwischen die Grenzwerthe 0° und 50° C. im Allgemeinen eingeschlossen zu sein scheint; dabei ist aber zu beachten, dass gleichnamige Functionen bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedene Grenzwerthe haben können, und dass dasselbe für verschiedene Functionen der Pflanze gilt. Einige Beispiele mögen diess erläutern.

Da die Zellsäfte als wässrige, oft recht concentrirte Lösungen bei 0° noch nicht zu gefrieren brauchen, so ist es immerhin denkbar, dass einzelne Wachsthumsvorgänge bei dieser Temperatur der Umgebung stattfinden können, obwohl die Thatsachen selbst noch nicht hinreichend festgestellt sind; so sollen manche höhere Pflanzen bereits unter einer Schneedecke im zeitigen Frühjahr zu wachsen beginnen, Protococcus nivalis und andere Organismen, die den »rothen Schnee« bilden, im Schnee eingesenkt leben. — Die Angaben verschiedener Beobachter über die höchste Temperatur des Wassers, in welchem noch manche niedere Algen wachsen, weichen unter einander sehr ab, und vielleicht ist Regel's Angabe, wonach das Wasser unter 40° C. warm sein muss, wenn Pflanzen darin wachsen sollen, die wahrscheinlichste; ich habe mich davon überzeugt, dass sehr verschiedene Pflanzen einen Aufenthalt von nur 10 Minuten im Wasser von 45—46° C. mit dem Leben bezahlen, während in Luft befindliche Phanerogamen 48° bis 49° C. längere Zeit ertrugen, bei 51° C. aber schon nach 10 bis 30 Minuten ihre Lebensfähigkeit verloren (wobei natürlich eine etwaige Beschädigung durch Austrocknung vermieden wurde).

Das Wachsthum der Keimtheile auf Kosten der Reservestoffe beginnt nach

---

1) The international horticultural Exhibition and botanical congress held in London 1866, p. 116.

meinen Untersuchungen [1]) bei Weizen und Gerste schon unterhalb 5° C., bei Phaseolus multiflorus und Zea Mais mit 9,4° C., bei Cucurbita Pepo mit 13,7° C. Sind aber die Reservestoffe des Samens verbraucht, so muss, wie es scheint, immer eine höhere Temperatur eintreten, damit das Wachsthum auf Kosten neu assimilirter Substanz fortgesetzt werde. Die höchsten von mir beobachteten Keimungstemperaturen lagen für Phaseolus multiflorus, Zea Mais, Cucurbita Pepo bei ungefähr 42° C., für Weizen, Gerste, Erbsen bei ungefähr 37—38° C.

Die niedrigste Temperatur für das Ergrünen der Chlorophyllkörner liegt für Phaseolus multiflorus und Zea Mais bestimmt oberhalb 6° C. und wahrscheinlich unter 15° C., bei Brassica Napus oberhalb 6° C., bei Pinus Pinea zwischen 7° und 11° C. Die höchstmögliche Temperatur für das Ergrünen der schon vorhandenen (noch gelben) Blätter liegt für die erstgenannten Pflanzen oberhalb 33° C., für Allium Cepa oberhalb 36° C.

Die Sauerstoffabscheidung und dem entsprechend die Assimilation beginnt bei Potamogeton in Wasser zwischen 10 und 15° C., (nach Cloëz und Gratiolet) bei Vallisneria oberhalb 6° C. Bei vielen Moosen, Algen und Flechten mag die Assimilation vielleicht auch schon bei niedrigeren Temperaturen stattfinden; eine Maximaltemperatur für diese Function ist nicht bekannt.

Die Reizbarkeit und periodische Bewegung der Mimosenblätter tritt erst ein, wenn die Temperatur der umgebenden Luft 15° C. übersteigt; die periodischen Schwingungen der seitlichen Blättchen von Hedysarum gyrans finden erst bei Temperaturen über 22° C. statt. Die obere Temperaturgrenze für die Reizbarkeit der Mimosenblätter hängt von der Dauer der Erwärmung ab, in Luft von 40° C. werden sie binnen einer Stunde, in solcher von 45° C. binnen einer halben Stunde, in solcher von 40—50° C. binnen wenigen Minuten starr, können dann aber bei sinkender Temperatur wieder reizbar werden; dagegen bewirken 52° C. dauernde Unbeweglichkeit und den Tod.

Die untere Temperaturgrenze für die Beweglichkeit des strömenden Protoplasmas von Nitella syncarpa liegt nach Nägeli bei 0°; dagegen für das der Haare von Cucurbita nach meinen Beobachtungen bei einer Lufttemperatur von 10 bis 11° C. — Die obere Temperaturgrenze für die Protoplasmaströmungen liegt bei Nitella syncarpa nach Nägeli bei 37° C., bei den Haaren von Cucurbita steht die Strömung, wenn sie in Wasser von 46—47° C. getaucht sind, binnen zwei Minuten still, in Wasser von 47—48° C. binnen einer Minute; in Luft können diese Haare zehn Minuten lang 49 bis 50,5° C. ertragen, ohne dass die Strömung aufhört; die in den Filamenthaaren von Tradescantia hört in Luft von 49° C. binnen drei Minuten auf, um bei niedrigerer Temperatur wieder zu beginnen.

Auch die Wasseraufnahme durch die Wurzeln hängt von bestimmten Temperaturgrenzen ab; so fand ich, dass die Wurzeln von Tabak und Kürbis aus einem feuchten Boden von 3 bis 5° C. nicht mehr so viel Wasser aufnahmen, um einen schwachen Verdunstungsverlust zu ersetzen; Erwärmung des Bodens auf 12 bis 18° C. genügte, um ihre Thätigkeit hinreichend zu steigern; die Wurzeln von Brassica Napus und Brassica oleracea dagegen nehmen auch aus einem nahe zu 0° C. kalten Boden noch die zur Deckung eines mässigen Transpirationsverlustes nöthigen Wassermengen auf.

---

1) Vergl. A. De Candolle in Bibliotheque universelle de Genève 1865. T. XXIV, p. 243 ff.

Eine zweite Folgerung aus den bisher gemachten Beobachtungen lässt sich dahin formuliren, dass die Functionen der Pflanze beschleunigt und in ihrer Intensität gefördert werden, wenn die Temperatur von der unteren Grenze anfangend, steigt; dass bei Erreichung eines bestimmten höheren Temperaturgrades ein Maximum der Leistung der Function eintritt, und dass diese bei noch weiterer Steigerung der Temperatur wieder abnimmt, bis bei der oberen Temperaturgrenze der Stillstand eintritt; eine Proportionalität zwischen der Intensität der Function und der Temperatur besteht also nicht.

So erreicht nach meinen Beobachtungen z. B. die Wachsthumsgeschwindigkeit der Keimwurzeln von Zea Mais ihr Maximum bei 27,2° C., von Pisum sativum, Triticum und Hordeum vulgare bei 22,8° C.; eine Steigerung der Bodentemperatur bis zu den oben genannten Grenzen bewirkt Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit.

Die Reizbarkeit der Mimosenblätter ist bei 16 bis 18° C. ziemlich träge, bei 30° C. scheint sie ein Maximum zu erreichen; die periodisch beweglichen Seitenblättchen von Hedysarum gyrans machen nach Kabsch eine Schwingung bei 35° C. in 85 bis 90 Secunden, bei 28 bis 30° in 180 bis 280 Secunden, bei niedrigeren Temperaturen werden die Schwingungen unvollständig und bei 23 bis 24° C. fast unmerklich.

Die Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung in Nitella syncarpa erreicht nach Nägeli ihr Maximum bei 37° C., bei weiterer Erwärmung hört die Bewegung auf. In den Haaren von Cucurbita, Solanum Lycopersicum und Tradescantia, sowie im Parenchym von Vallisneria fand ich die Bewegung des Protoplasmas bei 12 bis 16° C. langsam, bei 30 bis 40° C. sehr lebhaft, bei 40 bis 50° C. wieder verlangsamt.

Werden die oben genannten Temperaturgrenzen, die untere durch weitere Erniedrigung, die obere durch weitere Steigerung der Temperatur überschritten, so können die Functionen je nach Umständen einfach zur Ruhe kommen, um bei Rückkehr günstiger Temperaturgrade wieder einzutreten, oder aber die Ueberschreitung der Temperaturgrenze ruft bleibende Veränderungen, Beschädigung und Tödtung der Zellen hervor.

Die durch zu starke Erwärmung oder durch Erfrieren getödteten Zellen zeigen im Allgemeinen dieselben Veränderungen, wie die durch Gift, Elektricität u. s. w. getödteten; das Protoplasma wird unbeweglich, die Turgescenz hört auf, weil die Resistenz der Zellhäute (sammt dem Protoplasmaschlauch) nachlässt und das Herausfiltriren des Saftes gestattet, die Gewebe werden schlaff, secundäre chemische Veränderungen der Säfte bewirken eine dunkle Färbung, wie an ausgepressten Säften, und die rasche Verdunstung bewirkt bald ein völliges Austrocknen der getödteten Gewebe.

Die Beschädigung in Folge zu hoher und zu niederer Temperatur kann unter Umständen eine mittelbare und langsam eintretende sein, nämlich dann, wenn unter den gegebenen Verhältnissen eine Function zu sehr gesteigert oder geschwächt und so das harmonische Ineinandergreifen der verschiedenen Lebensvorgänge gestört wird; so kann durch zu hohe Vegetationstemperatur das Wachsthum so beschleunigt werden, dass die Assimilation (zumal bei mangelhafter Beleuchtung) nicht hinreicht, das nöthige Baumaterial zu liefern; die Transpiration der Blätter kann dabei so gesteigert werden, dass die Thätigkeit der Wurzeln den Verlust nicht zu ersetzen vermag. Andererseits kann z. B. eine zu niedere Bodentemperatur die Thätigkeit der Wurzeln so herabdrücken, dass selbst kleine Transpirationsverluste der Blätter nicht mehr ersetzt werden.

Im Folgenden abstrahiren wir von derartigen Fällen und halten uns an die unmittelbar durch zu hohe Temperatur und durch Frost und Aufthauen bewirkten Beschädigungen der Zellen.

1) Die Tödtung der Zellen durch zu hohe Temperatur hängt wesentlich von dem Wassergehalt derselben ab. Während saftige Gewebe schon unterhalb oder bei 50° C. getödtet werden, können lufttrockene Samen von Pisum sativum selbst über 70° C. während einer Stunde aushalten, ohne ihre Keimkraft zu verlieren; von Weizen- und Maiskörnern, die auf 65° C. eine Stunde lang erwärmt wurden, keimten noch 98, resp. 25 Proc. — Mit Wasser vollgesogene Erbsen eine Stunde lang der Temperatur 54 bis 55° C. ausgesetzt, waren sämmtlich getödtet, Roggen, Gerste, Weizen, Mais schon bei 53 bis 54° C. — Die Ursache der Tödtung mag zum Theil in der Gerinnung der Eiweissstoffe liegen, welche das Protoplasma zusammensetzen, auch diese hängt vom Wassergehalt derselben und anderen Umständen insofern ab, als diese eine verschieden hohe Temperatur zur Gerinnung nöthig machen. Die Desorganisation der Zellhaut scheint erst bei höheren Temperaturen merklich zu werden, und die der Stärke, die erst bei 55 bis 60° C. erfolgt, kommt hier insofern nicht in Betracht, als auch stärkefreie Zellen durch Ueberschreitung der Temperatur von 50° C. getödtet werden.

2) Das Erfrieren oder die Tödtung der Zellen durch Erstarrung ihres Saftwassers zu Eis und durch nachheriges Aufthauen des letzteren hängt ebenfalls in erster Linie vom Wasserreichthum der Zellen ab. Lufttrockene Samen scheinen jeden Kältegrad ohne Beschädigung ihrer Keimkraft zu überdauern; die Winterknospen der Holzpflanzen, deren Zellen sehr reich an assimilirten Stoffen, aber wasserarm sind, überdauern die Winterkälte und oft wiederholtes rasches Aufthauen, während die jungen, in der Entfaltung begriffenen Blätter im Frühjahr einem leichten Nachtfrost erliegen. — Ein mindestens eben so wichtiges Moment aber liegt in der specifischen Organisation der Pflanze; manche Varietäten derselben Pflanzenart unterscheiden sich nur durch den Grad ihrer Resistenz gegen die Kälte und das Aufthauen. Manche Pflanzen, wie die Flechten, Laub- und Lebermoose, manche Pilze von lederartiger Consistenz, die Mistel u. a. scheinen überhaupt niemals zu erfrieren, während manche Phanerogamen aus südlicher Heimath schon durch rasche Temperaturschwankungen um den Eispunkt getödtet werden.

Ob ein Pflanzengewebe durch die blosse Thatsache, dass sein Zellsaftwasser zu Eiskrystallen erstarrt, schon getödtet werden könne, ist ungewiss; sicher dagegen ist es, dass bei sehr vielen Pflanzen die Tödtung erst durch die Art des Aufthauens bewirkt wird; dasselbe Gewebe, welches nach dem Gefrieren des Saftwassers bei langsamem Aufthauen lebensfrisch bleibt, wird desorganisirt, wenn es, bei gleicher Kälte gefroren, rasch aufthaut; demnach erfolgt bei solchen Pflanzen die Tödtung nicht beim Gefrieren, sondern erst beim Aufthauen.

Bei der Eisbildung in einem Pflanzengewebe kommen zweierlei Verhältnisse zuerst in Betracht: Das Wasser, welches gefrieren soll, ist einerseits in einem Lösungsgemenge, dem Zellsafte enthalten, andererseits wird es von den Adhäsionskräften in den Molecularporen der Zellhaut und der Protoplasmagebilde als Imbibitionswasser festgehalten. — Nun ist es eine in der Physik festgestellte Thatsache, dass eine gefrierende Lösung sich scheidet in reines Wasser, welches zu Eis erstarrt, und in eine concentrirtere Lösung, deren Gefrierpunkt tiefer liegt (Rüdorff in Pogg. Ann. 1861, Bd. 114, p. 63 und 1862, Bd. 116, p. 55). Es wird also durch das Gefrieren eines Theils des Zellsaftwassers der noch nicht gefrorene Theil des Saftes concentrirter, es können dadurch möglicherweise chemische Veränderungen eingeleitet werden, da Rüdorff nachweist, dass in einer gefrierenden Lösung wirklich neue Verbindungen auftreten. In wie weit dieses Moment bei der Tödtung der Zellen durch Gefrieren und Aufthauen in Betracht kommt, lässt sich jetzt noch nicht entscheiden.

Etwas Aehnliches wie bei einer gefrierenden Lösung macht sich nun auch bei dem Gefrieren eines imbibirten, quellungsfähigen, organisirten Körpers geltend; auch hier gefriert bei einem bestimmten Kältegrade nur ein Theil des imbibirten Wassers, der andere bleibt als Imbibitionswasser zwischen den Molecülen des Körpers, der dem entsprechend sein

Volumen vermindert, sich zusammenzieht, während der gefrierende Theil des Imbibitionswassers von den Molecülen des imbibirten Körpers sich trennt, die Wassermolecüle werden losgerissen, um sich zu Eiskrystallen zu gruppiren. — Bei dem gefrorenen Stärkekleister tritt diess auffallend hervor; vor dem Gefrieren eine homogene Masse, erscheint er nach dem Aufthauen als ein schwammiges, grobporöses Gebilde, aus dessen groben Hohlräumen das aufthauende Wasser klar abläuft; ähnlich verhält sich geronnenes Eiweiss bei dem Aufthauen; in diesen Fällen wird offenbar eine dauernde Veränderung durch das Gefrieren eines Theils des imbibirten Wassers hervorgerufen; die bei der Eisbildung im Kleister und im geronnenen Eiweiss zu einem wasserarmen Netzwerk sich gruppirenden Molecüle der Substanz ordnen sich bei dem Aufthauen nicht mehr mit den bei dem Gefrieren von ihnen abgetrennten Wassertheilen zu einem homogenen Ganzen zusammen; der aufgethaute Kleister ist eben kein Kleister mehr.

Auch bei dem Gefrieren lebender saftiger Gewebe trennt sich ein Theil des imbibirten Wassers ab und gefriert als reines Wasser zu Eis, ein Rest bleibt als Imbibitionswasser im Protoplasma und den Zellhäuten zurück, wenigstens so lange die Temperatur nicht sehr tief sinkt. Blätter und saftige Stengel bei 5 bis 10° C. gefroren, lassen leicht erkennen, dass nur ein Theil des Wassers in Form von Eiskrystallen vorhanden ist; ein anderer Theil desselben durchtränkt die noch geschmeidigen Zellhäute, die nicht starr sind. Findet das Gefrieren langsam statt, so tritt das gefrierende Wasser in Form von Eiskrusten, die aus dichtgedrängten kleinen Eiskrystallen bestehen, auf der Oberfläche der saftigen Gewebe hervor. Diese Krystalle stehen rechtwinkelig auf der Gewebeoberfläche und verlängern sich durch Zuwachs an ihrer Basis. Auf diese Weise kann ein sehr grosser Theil des Gewebewassers in Form von Eiskrusten hervortreten, während das an Wasser ärmer werdende Gewebe sich entsprechend zusammenzieht[1]) und seinen Turgor verliert. Ausserordentlich schön tritt diese Erscheinung an den mächtigen Blattstielen der Artischocken auf, wenn sie langsam gefrieren; das saftige Parenchym trennt sich dabei von der Epidermis ab, die jenes wie ein locker aufliegender Sack umgiebt; das Parenchym selbst zerreisst im Innern, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymhülle umschlossen bleibt; die Fig. 443 zeigt, wie die Eiskrusten aus den Parenchymmassen hervorgetreten sind. Ich habe von Blattstielstücken, die 396 Gramm wogen, 99 Gramm reines Eis gesammelt, welches nach dem Schmelzen zur Trockene abgedampft, nur geringe Spuren fester Substanz (etwa 1 pro Mille) hinterliess[2]). Aehnliche Verhältnisse habe ich vielfach bei anderen Pflanzen beobachtet; oft ist aber die Eisbildung nicht so regelmässig wie bei den Artischocken; man findet dann in den Lücken des innerlich zerrissenen Gewebes (z. B. in saftigen Stämmen von Brassica oleracea) kleine unregelmässige Eisschollen; zuweilen tritt auch das Eis in Form von Kämmen, die Epidermis zerreissend, über die Oberfläche saftiger Stengel hervor (Caspary). Ich habe früher schon gezeigt, dass man auf durchschnittenen saftigen Pflanzentheilen, z. B. Runkelrüben, wenn man sie vor Verdunstung geschützt, langsam frieren lässt, continuirliche, die

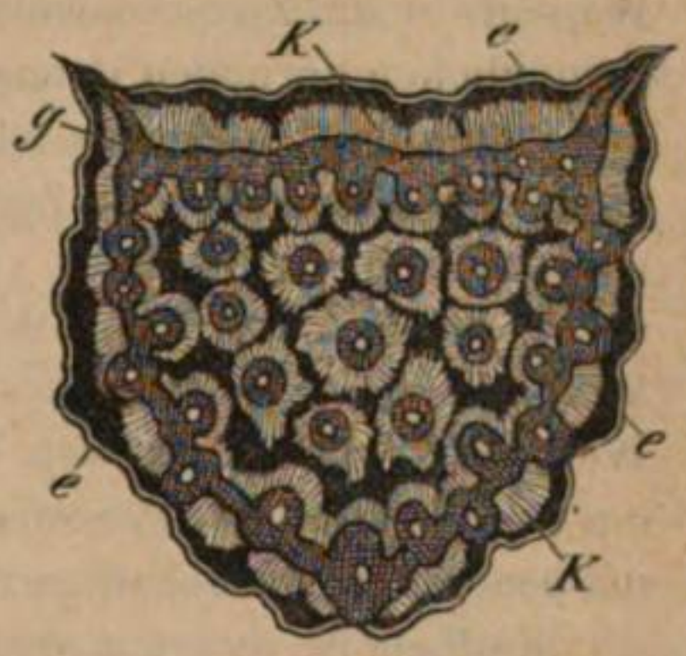


Fig. 443. Querschnitt eines langsam gefrorenen Blattstiels von Cynara Scolyurus: *e* die abgelöste Epidermis; *g* das Parenchym, in welchem die weissgelassenen Querschnitte der Fibrovasalstränge liegen; es bildet eine zähe geschmeidige Masse und ist während des Gefrierens zerrissen, es hat sich eine peripherische Schicht abgesondert von mehreren inneren Partieen, welche die Stränge umhüllen. Jede freie Oberfläche der Parenchymtheile ist mit Eiskrusten *K K* überzogen, diese bestehen aus dicht gedrängten Prismen. Die Hohlräume des zerrissenen Gewebes sind in der Figur ganz schwarz gehalten.

---

1) Geschieht diess auf verschiedenen Seiten eines Blattes oder Astes in verschiedenem Grade, so treten selbstverständlich Krümmungen ein, die man auch wirklich häufig beobachtet. Die Frostspalten der Bäume beruhen wahrscheinlich auch nur auf derartigen Veränderungen.

2) Eine genauere Publication darüber behalte ich mir vor.

Schnittfläche bedeckende Eiskrusten bekommt, die aus an der Basis wachsenden Eisprismen bestehen. — Die Entstehung und das Wachsthum dieser Eiskrystalle lässt sich so auffassen, dass zunächst bei Eintritt eines bestimmten Kältegrades im Gewebe eine äusserst feine Wasserschicht gefriert, welche die unverletzten Zellhäute äusserlich überzieht; es tritt dann sofort aus der Zellhaut eine neue sehr dünne Wasserschicht an die Oberfläche und gefriert ebenfalls, die schon vorhandene Eisschicht verdickend, und so geht es fort; die Zellhaut nimmt von innen her immerfort Zellsaftwasser in sich auf, durchtränkt sich damit und lässt die äusserste Molecularschicht ihres Imbibitionswassers gefrieren; die ersten dünnen Eisschichten auf der Aussenseite der unverletzten Zellen bilden polygonale, an einander grenzende Tafeln; jede Tafel wird durch Zuwachs an ihrer Unterseite zu einem Eisprisma; die dicht gedrängten Prismen bilden eine leicht zu zerbröckelnde Eiskruste. Bei diesem Vorgange wird der Zellsaft eine immer concentrirtere Lösung, die Zellhaut und das Protoplasma immer wasserärmer. — Es lässt sich nun auch einigermaassen verstehen, warum ein rasches Aufthauen die Zellen tödtet, langsames nicht; findet nämlich das Aufthauen langsam statt, so schmelzen die Eiskrystalle an ihrer Basis, wo sie die Zelle berühren, das flüssig werdende Wasser wird sofort in die Zelle eingesogen, die ursprünglichen Verhältnisse der Zellsaftlösung und der Imbibition der Zellhaut und des Protoplasmas können sich wieder herstellen, wenn sie nicht während des Gefrierens schon beschädigt worden sind. Thaut dagegen die Eiskruste oder Eisscholle sehr schnell auf, so läuft ein Theil des sich bildenden Wassers in die Zwischenräume des Gewebes, bevor es aufgesogen werden kann; die ursprünglichen normalen Concentrationsverhältnisse und Imbibitionszustände können sich in den Zellen nicht wieder herstellen, was unter Umständen tödtlich wirken kann, je nach der chemischen Natur der im Zellsaft gelösten Stoffe und nach der Molecularstructur des Protoplasmas und der Zellhaut. Es erklärt sich aus der hier geltend gemachten Anschauung auch, warum der grössere Wassergehalt die Gefahr des Erfrierens steigert; denn je wasserärmer das Gewebe ist, desto concentrirter sind die Zellsäfte, ein desto grösserer Theil des Wassers ist dann auch von den Imbibitionskräften festgehalten, demnach kann dann nur ein kleiner Theil des Wassers Eiskrystalle bilden und bei dem Aufthauen derselben werden die genannten Störungen geringere Werthe haben.

Endlich ist es auch erklärlich, warum manche Pflanzen dann durch zu rasches Aufthauen getödtet werden, wenn sie bei sehr tiefen Kältegraden gefroren waren, während das Gefrieren bei geringer Kälte unschädlich ist; denn je tiefer die Temperatur sinkt, ein desto grösserer Theil des Zellsaft- und Imbibitionswassers wird in Eis verwandelt, die Störung der Saftconcentration und der Imbibitionszustände wird mit zunehmender Kälte immer grösser, die Wiederherstellung des normalen Zustandes bei dem Aufthauen also immer schwieriger. Dass die oben genannten Zerreissungen ganzer Gewebeschichten während des Gefrierens für das Fortleben des Organs nach dem Aufthauen eine sehr geringe Bedeutung haben, zeigt die Thatsache, dass selbst die Blattstiele der Artischocken, deren gefrorener Zustand durch Fig. 443 dargestellt ist, nach langsamem Aufthauen bis in den folgenden Sommer hinein unbeschädigt blieben. Diese inneren Zerreissungen haben mit dem Kältetod der Zellen ebenso wenig zu thun, wie Frostspalten der Bäume, die bei stark sinkender Temperatur durch peripherische Zusammenziehung der Rinde und äusseren Holzschichten entstehen und sich bei steigender Temperatur wieder schliessen.

§ 9. Wirkungen des Lichts auf die Vegetation[1]). a) Wachsthum.

Die Gesammtheit des Pflanzenlebens hängt von der Einwirkung des Lichts auf die chlorophyllhaltigen Zellen ab, insofern dadurch die Neubildung organischer

---

1) Vergl. Sachs: Handb. der Experimental-Physiologie und Bot. Zeitung 1863 (Beilage), 1864 und 1865. — A. Famintzin in Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Petersbourg VIII, Nr. 15 (1865); Mélanges biologiques tirés du bulletin de l'acad. imp. des sc. de St. Petersbourg, T. V, 1865, T. VI, 1866 und 1867; einige andere neuere Arbeiten siehe weiter unten.

Verbindungen aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers bedingt wird. — Die dabei abgeschiedene Sauerstoffmenge ist nahezu gleich derjenigen, welche zur Verbrennung der Pflanzensubstanz nöthig ist, und der Arbeitswerth der bei dieser Verbrennung entstehenden Wärme giebt ein Maass für die Grösse der Arbeit, welche das Licht in den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen leistet.

Ist durch den Assimilationsprocess unter Einwirkung des Lichts ein gewisses Quantum assimilirter Substanz entstanden, so kann nun eine lange Reihe von Vegetationsvorgängen auf Kosten derselben ohne directe Mitwirkung des Lichts stattfinden; das Wachsthum neuer Organe und der damit verbundene, durch die Athmung unterhaltene Stoffwechsel in den nicht chlorophyllhaltigen Theilen ist ganz oder bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Licht und kann sich in tiefer Finsterniss vollziehen, wie die Keimung der Samen, Knollen, Zwiebeln zeigt; auch belaubte Pflanzen, welche am Licht ein hinreichendes Quantum von Reservestoffen aufgespeichert haben, bilden, dann in's Finstere gebracht, Sprosse, selbst Blüthen und Früchte. Wie die unterirdischen oder sonstwie dem Licht entzogenen Theile chlorophyllhaltiger und lichtbedürftiger Pflanzen sich von den am Licht erzeugten Assimilationsproducten ernähren, so leben auch, wie schon früher hervorgehoben wurde, die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner von der im Licht verrichteten Arbeit chlorophyllhaltiger Zellen anderer Pflanzen und sind insofern mittelbar vom Licht abhängig, wenn sie auch zuweilen ihre ganze Entwickelung in unterirdischer Finsterniss vollenden, wie die Tuberaceen, oder doch erst am Ende der Entwickelung hervortreten, um die schon unterirdisch angelegten Blüthen in freier Luft zu entfalten und die Samen auszustreuen, wie die Neottia nidus avis, Limodorum abortivum, Epipogum, Corallorrhiza innata, Monotropa, Lathraea, Orobanche u. a. Auch viele chlorophyllhaltige, von unorganischer Nahrung lebende Pflanzen vollbringen ihre Gestaltungsvorgänge und die dabei nöthigen chemischen Processe in tiefster unterirdischer Finsterniss, während sie nur zu bestimmten Zeiten ihre grünen Blätter an das Licht hervorstrecken, um zu assimiliren und einen neuen Vorrath bildungsfähiger Substanz unterirdisch anzuhäufen; so die Herbstzeitlose, Tulpe, Kaiserkrone, unsere einheimischen Orchideen und viele andere, zumal zwiebel- und knollenbildenden Pflanzen. — Führt man das fortwachsende Ende des Stammes oder eines Zweiges einer grünbelaubten Pflanze (Cucurbita, Tropaeolum, Ipomaea u. a.) in einen undurchsichtigen Recipienten ein, während die grünen Blätter dem Licht ausgesetzt bleiben, so entwickeln sich in dem finsteren Raume die Knospen weiter, neue Blätter und Blüthen werden angelegt und die im Finstern entwickelten Blüthen erreichen die volle Grösse und Farbenpracht, sie sind fruchtbar und erzeugen Früchte und selbst keimfähige Samen auf Kosten der in den grünen Blättern am Licht assimilirten, ihnen durch den Stamm zugeführten Substanz.

Diese und zahlreiche andere Thatsachen zeigen, dass das Wachsthum, d. h. die Gestaltungsvorgänge und der damit verbundene Stoffwechsel vieler Organe von dem unmittelbaren Einfluss des Lichts nicht oder nur in ganz untergeordneter Weise unmittelbar abhängig sind, wenn nur vorher das dazu nöthige Quantum organischer und organisirbarer Substanz unter dem Einflusse des Lichts erzeugt wurde.

Die erste Anlage der Organe, besonders insoweit sie mit Zelltheilungen verbunden ist, scheint sogar durch Abwesenheit des Lichts oder doch durch Be-

schattung begünstigt zu werden; an im Finstern fortwachsenden Stämmen von Cactus, Tropaeolum u. a. entstehen zahlreiche Wurzeln, wo sie im Licht sich niemals bilden. Bei den einfachen, kleineren Algen findet eine zeitliche Vertheilung der Assimilation und der Gestaltungsvorgänge statt; am Tage allseitig durchleuchtet, assimiliren sie, Nachts treten die Zelltheilungen ein, die Schwärmsporen werden gebildet, um erst mit Eintritt des Lichts auszuschwärmen (Spirogyra, Vaucheria, Hydrodictyon, Ulothrix u. a.). Auch bei manchen Pilzen, wie Pilobolus crystallinus findet die Sonderung des Protoplasmas des Sporangiums in zahlreiche Sporen nur während der Dunkelheit der Nacht statt. Bei den höher organisirten Pflanzen ist diese Vertheilung der Assimilation und der Gestaltungsvorgänge vorwiegend eine räumliche; während sich die fertigen Laubblätter und grünen Internodien am Licht mit der Assimilation beschäftigen, entstehen die neuen Organe in den Knospen unter der verdunkelnden Umhüllung der äusseren Knospentheile, oder sie bilden sich unterirdisch, oder wie das Gewebe im Dickenwachsthum befindlicher Holzstämme unter dem Schutze der undurchsichtigen Borke.

Während nun die erste, mit Zelltheilungen und freier Zellbildung (im Embryosack u. s. w.) verbundene Anlage neuer Organe sehr allgemein des Lichtes, wenigstens intensiveren Lichtes nicht bedarf und das fernere Wachsthum sehr vieler chlorophyllfreier Organe im Finstern auch normal vollendet wird (Wurzeln, Knollen, selbst Blüthen u. s. w.), sind dagegen die chlorophyllbildenden Internodien und Blätter von dem directen Einflusse des Lichts insofern abhängig, als ihre Grössenzunahme und definitive Gestalt von dem unmittelbaren Einflusse des Lichts bestimmt wird; im Finstern, überhaupt bei mangelhafter Beleuchtung zeigen sie abnormes Wachsthum, und sie werden dann als étiolirte Pflanzentheile bezeichnet. Internodien von mittlerem Längenwuchs im Licht verlängern sich im étiolirten Zustande in abnormer Weise, oft um das 10—20fache; sind die Internodien im normalen Zustande sehr kurz oder wie die der Schlingpflanzen ohnehin schon sehr lang, so findet im Finstern keine erhebliche Abnormität des Längenwachsthums statt; ähnlich verhält es sich mit den im normalen Zustand kleinen Schuppenblättern einerseits, den langen und schmalen Laubblättern vieler Dicotylen (Gräser, Allium Cepa) andererseits; die im normalen Wuchs breiten und verzweigten Laubblätter der Dicotylen und Farne dagegen bleiben im Finstern oft ausserordentlich klein; die Lamina der Blätter von Tropaeolum erreicht kaum $^1/_{20}$—$^1/_{30}$ ihrer normalen Fläche, die der Farne bleibt in ihrer Knospenlage und erreicht oft kaum $^1/_{100}$, selbst $^1/_{1000}$ ihrer Flächenentwickelung am Lichte.

Die grössere Längenentwickelung vieler Internodien im Finstern beruht wahrscheinlich darauf, dass die Epidermis sich weniger cuticularisirt, die Holzbündel weniger verholzen; beide bleiben dehnsamer und hindern das wachsende Parenchym weniger sich zu verlängern als im Licht; dementsprechend ist auch die Gewebespannung in étiolirten Internodien geringer [1]). — Das Flächenwachsthum wird bei Laubblättern im Finstern besonders dann beeinträchtigt, wenn sie unter normalen Verhältnissen schon frühzeitig aus der Knospe hervortreten und

---

1) Ihre Bestätigung findet diese Ansicht in den ausführlichen Untersuchungen von Kraus: Ueber die Ursachen der Formänderung étiolirender Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 209. 1869).

gestielt sind. Nach Kraus (l. c.) sind solche Blätter darauf angewiesen, bei normalem Wachsthum schon frühzeitig zu assimiliren und das Bildungsmaterial zur Vergrösserung ihrer Zellen am Licht selbst zu erzeugen, was im Finstern unterbleibt. Weniger begreiflich scheint es, warum die Sporen der Farne [1]) im Finstern nicht keimen, da sie (neben Protoplasma) reichlich mit fettem Oel versehen sind; ähnlich ist es bei den Brutknospen der Marchantien und wahrscheinlich auch den Sporen der Moose.

b) Die Bewegungen des Protoplasmas, auf denen die Zellbildung beruht, werden also, wie das oben Gesagte zeigt, nicht unmittelbar durch das Licht veranlasst [2]), viel eher scheint dieses störend auf diese Thätigkeit des Protoplasmas einzuwirken. Die strömende Bewegung des letzteren in älteren Zellen findet im Licht wie in tiefer dauernder Finsterniss statt. Bei dem Plasmodium von Aethalium und den schwärmenden Algenzellen bestimmt das Licht jedoch die Bewegungsrichtung; ist das Plasmodium noch sehr beweglich und von der Sporenbildung entfernt, so tritt es im Finstern auf die Oberfläche der Lohe hervor; im Licht (an einem nicht sonnigen Fenster) kriecht es wieder in die dunklen Räume der Lohe zurück, ein Vorgang, den man an einem Tage mehrmals veranlassen kann; erst wenn sich das Plasmodium in dicken, consistenten Massen sammelt (bei der Vorbereitung zur Sporenbildung) kommt es auch bei stärkerem Licht über die Oberfläche des Substrats hervor; die Sporen bilden sich dann unter der verdunkelnden dicken Hüllschicht.

Zu den Protoplasmabewegungen ist auch das Schwärmen der Zoosporen zu rechnen, die sich nur so lange bewegen, als sie noch nackte Protoplasmakörper sind; ihre Bewegungsorgane, die schwingenden Cilien, sind, wie es scheint, selbst nur dünne Protoplasmafäden, durch deren Bewegung die Schwärmspore zugleich in Rotation um ihre eigene Axe und zu einer fortschreitenden Bewegung veranlasst wird. Die Rotationsaxe ist die spätere Wachsthumsaxe der Zoospore; ihr bei der fortschreitenden Bewegung vorderes Ende (meist schmäler, hyalin und mit den Cilien besetzt) wird zur Basis der Wachsthumsaxe, wenn die Spore zur Ruhe kommt. Zum Licht stehen diese Bewegungen der chlorophyllhaltigen Zoosporen ihrer Richtung nach in bestimmter Beziehung; nach Cohn richtet sich das vordere Ende dem Lichte zu; die Rotation ist nach diesem Beobachter »gleichläufig der Rotation der Erde, wenn der Nordpol als oben (soll wohl heissen: vorn) betrachtet wird«. Bei Euglena und Chlamydomonas, die sich wie Schwärmsporen verhalten, hängt übrigens die Richtung, in welcher sie vorwärts schwimmen, von der absoluten, nicht blos von der relativen Lichtintensität und manchen Nebenumständen ab, wie Famintzin gezeigt hat, und nach Cienkowsky schwimmen die jungen Volvox globator dem dunkeln, wenn sie aber in den unbeweglichen Zustand übergehen, dem lichten Theil des Gefässes zu, sie würden sich also in dieser Beziehung dem kriechenden Plasmodien von Aethalium ähnlich verhalten.

---

1) S. Borodin: Mélanges biologiques tirés du bulletin de l'acad. imp. de St. Petersbourg. T. VI, 1867.

2) Zuweilen scheint das einseitig stärkere Licht bestimmend auf die Theilungsrichtungen zu wirken, wie aus der Stellung der zygomorphen Mooskapseln zum Licht hervorgeht (vergl. Bot. Zeitung 1863, Beilage von Sachs, p. 7). — Den oben ausgesprochenen Satz glaube ich auch gegenüber den neueren Untersuchungen Famintzin's (Mélanges phys. et chim. tirés du bullet. de l'Acad. de St. Petersbourg. T. VII, 1868) an Spirogyra noch als giltig betrachten zu müssen.

c) Bei der Chlorophyllbildung differenzirt sich das Protoplasma in einen farblosen, zusammenhängenden Theil, der den Wandbeleg der Zelle bildet und oft Rotation oder Circulationsbewegung besitzt, und in sich grün färbende Portionen, die Chlorophyllkörper, die jenem farblosen Theil eingelagert bleiben (p. 47). Dieser Vorgang ist, soweit es sich um die Gestaltung der sich differenzirenden Massen handelt, vom Licht unabhängig, wenigstens bei den Phanerogamen, wo in den Zellen der Laubblätter auch im Finstern die Chlorophyllkörner entstehen. Der chemische Process dagegen, durch welchen der grüne Farbsstoff zu Stande kommt, steht in einer verwickelten Beziehung zum Licht. In den Cotyledonen der Coniferen und in den Laubblättern der Farne bildet sich nämlich auch der grüne Farbstoff (vorausgesetzt, dass die Temperatur hinreichend hoch ist) vollständig im Finstern wie unter Lichteinfluss aus; bei den Mono- und Dicotylen dagegen bleiben die im Finstern entstandenen Chlorophyllkörner gelb gefärbt, sie ergrünen aber, sobald sie einem auch nur wenig intensiven Licht ausgesetzt werden [1]), wenn die Temperatur hoch genug ist, und je mehr sich die Temperatur einem bestimmten Maximum (25—30° C.) nähert, desto rascher ergrünt das Chlorophyll der Angiospermen am Licht. Man kann also sagen: vorausgesetzt, dass die Temperatur günstig ist, bedarf das Chlorophyll der Coniferenkeime und Farnblätter zum Ergrünen des Lichtes nicht, das der Angiospermen bedarf des Lichtes; bei zu niederer Temperatur unterbleibt das Ergrünen in beiden Fällen.

Die im Finstern entstandenen gelben Chlorophyllkörner der Angiospermen sind klein, nach ihrem Ergrünen am Licht vergrössern sie sich bedeutend, der Umfangszunahme ihrer Mutterzellen entsprechend; erst nach dem Ergrünen und bei fortgesetzter Lichtwirkung, also wenn die Bedingungen der Assimilation hergestellt sind, beginnt in den Chlorophyllkörpern die Bildung der Amylumeinschüsse. Werden die Zellen, deren Chlorophyll am Licht Stärke erzeugt hat, wieder dem Licht entzogen, so löst sich zunächst wieder die Stärke auf, sie verschwindet aus den Chlorophyllkörpern endlich vollständig und um so rascher, je höher (bis zu einem gewissen Maximum) die Temperatur ist; wird das Licht darauf wieder zugelassen, so entsteht von Neuem Stärke in denselben Chlorophyllkörpern, wo sie zuerst entstanden und dann verschwunden war: die Stärkebildung im Chlorophyll ist also eine Function des beleuchteten, die Auflösung der Stärke eine Function des nicht beleuchteten Chlorophylls. Diese Vorgänge, die ich zuerst an Phanerogamenblättern dargethan habe, lassen sich viel leichter an Spirogyren wiederholen, wo nach Famintzin die Stärkebildung schon nach halbstündiger Beleuchtung durch Kerasin-Lampen bemerklich wird; bei den Untersuchungen von Dr. Kraus (1867) wurde schon nach 10 Minuten langer Insolation Stärke im Chlorophyll der vorher durch Verdunkelung stärkefrei gemachten Spirogyren beobachtet.

---

1) Es ist bei Untersuchungen dieses Verhaltens zu beachten, dass die Bildung des grünen Farbstoffs in allen Fällen auch von einer bestimmten Temperatur über 0° abhängt; die Laubblätter bleiben daher trotz der Lichtwirkung gelb, wenn sie sich bei einer zu niederen Temperatur entwickeln; die Chlorophyllkörner der Cotyledonen von Pinus Pinea ergrünen in tiefster Finsterniss bei 15—20° C., sie bleiben gelb bei 7° C.; im Finstern erwachsene gelbe Blätter von Zea Mais und Phaseolus multiflorus blieben 15 Tage lang dem Licht ausgesetzt gelb, als die Temperatur nicht über 6° C. betrug, sie wurden bei 25—30° C in wenigen Stunden grün, wenn Licht mitwirkte, blieben aber auch bei dieser Temperatur gelb, wenn kein Licht zugelassen wurde.

Bei länger fortgesetzter Verdunkelung wird gewöhnlich auch das Chlorophyll selbst zerstört, zunächst deformirt, dann aufgelöst, endlich verschwindet es sammt dem farblosen Protoplasma aus den Zellen; so bei den Blättern rasch wachsender Mono- und Dicotylen, nach einigen Tagen bei höherer Sommertemperatur; langsam wachsende Cactusstämme und die Blätter der Selaginellen dagegen bleiben im Finstern Wochen, selbst Monate lang grün.

d) Einfluss des Lichts auf die Lagerung der Chlorophyllkörner. Die für das unbewaffnete Auge homogene grüne Färbung chlorophyllhaltiger Organe wird merklich heller (minder gesättigt), wenn diese intensivem Sonnenlicht ausgesetzt sind, was oft schon nach wenigen Minuten zu beobachten ist, besonders wenn man Pflanzen zur Beobachtung wählt, die nur im Schatten wachsen, oder wenn man an volles Tageslicht gewöhnte Pflanzen vorher längere Zeit im Schatten verweilen liess. Wird dann ein Blatt z. B. zur Hälfte beschattet, die andere Hälfte dem directen Sonnenlicht ausgesetzt, so erscheint nach einigen Minuten jene dunkler grün, wird dann auch die im Licht heller gewordene Stelle beschattet, so wird sie in wenigen Minuten wieder dunkler und der schon vorher beschatteten gleich. Nachdem schon Böhm an Crassulaceenblättern und Famintzin an denen des Mooses Mnium die Abhängigkeit der Lagerung der Chlorophyllkörner vom Licht beobachtet hatten, wurde von Borodin gezeigt, dass dieses Verhalten nicht nur bei Moosen und Gefässkryptogamen (z. B. auch bei Prothallien und den Brutkrospen der Marchantien) [1]), sondern auch bei Phanerogamen (Lemna, Callitriche, Stellaria) [2]) verbreitete Erscheinung ist, und dass die Lagenveränderung der Chlorophyllkörner jenen Wechsel der Sättigung der grünen Färbung für das freie Auge bei wechselnder Beleuchtung verursacht: im zerstreuten Tageslicht nämlich bedecken die Chlorophyllkörner die der Oberfläche des Pflanzentheils parallelen Zellwände, was in der Flächenansicht eine sattgrüne Färbung bedingt; im directen Sonnenlicht dagegen und minder rasch in der Dunkelheit wandern sie an die Seitenwände (und nach ungefähr einstündiger Insolation bilden sie an diesen einzelne Gruppen), was für die Flächenansicht mit unbewaffnetem Auge eine geringere Sättigung der grünen Färbung bedingt. — Ich habe bereits in der 1. Aufl. dieses Buches darauf hingewiesen, dass diese Wanderungen der Chlorophyllkörner wahrscheinlich auf Bewegungen des farblosen Protoplasmas beruhen, dem sie eingelagert sind, und welches selbst von der Beleuchtung afficirt wird; ob dabei die Chlorophyllkörner ganz passiv sind, wird von Borodin jedoch bezweifelt. —

e) Der Einfluss des Lichts auf die Gewebespannung wurde schon § 2 (III. Buch) zum Theil beschrieben; die heliotropischen Organe krümmen sich in der Ebene des stärksten einfallenden Lichts, diesem sich zu oder seltener sich abwendend, wonach sie als positiv und negativ heliotropisch unterschieden werden; die periodisch beweglichen Blätter haben ausserdem die Eigenschaft, durch steigende Helligkeit die gewöhnliche Tagsstellung, durch sinkende Helligkeit die Nachtstellung anzunehmen, eine Erscheinung, die von der periodischen Bewegung derselben Blätter eben dadurch verschieden ist, dass sie durch den

---

1) Borodin's oben cit. Abhandlung.

2) Borodin in Mélanges biologiques tirés du bullet. de l'Acad. des sc. de St. Petersbourg. T. VII, 1869. — Vergl. auch Micheli, Quelques observ. s. la matière color. Archives des sc. de la biblioth. universelle de Genève. Mai 1867.

Wechsel der Helligkeit veranlasst wird, während die eigentlich periodische Bewegung gerade bei constanter Finsterniss und constanter Beleuchtung ungehindert sich geltend macht. Jene durch die wechselnde Helligkeit hervorgerufenen Krümmungen der Bewegungsorgane der Blätter habe ich als paratonische von den periodischen unterschieden [1]); bei den meisten periodisch beweglichen Blättern ist der paratonische Einfluss des Lichts so stark, dass er die periodische Bewegung hindert, bei den Seitenblättchen von Hedysarum gyrans dagegen sind die Ursachen der periodischen Schwingungen so kräftig, dass sie die paratonische Reizung überwinden, diese Blättchen machen daher auch trotz der wechselnden Beleuchtung ihre raschen Bewegungen auf- und abwärts. — Die paratonischen Lichtreizkrümmungen der Bewegungsorgane und die durch Erschütterung bewirkten Krümmungen der reizbaren Organe der Mimosen u. s. w. unterscheiden sich von den heliotropischen Krümmungen dadurch, dass sie in einer durch die Organisation bestimmten Ebene stattfinden, und ferner dadurch, dass sie nur dann eintreten, wenn die Pflanze (oder das Organ) in einem bestimmten, durch das Licht inducirten Zustand, dem Phototonus, sich befindet. Die heliotropische Krümmung erfolgt, mag das Organ im Licht oder im Finstern verweilt haben, im letzteren Falle häufig sogar am kräftigsten; sie hängt allein von dem unmittelbaren Lichteinfluss ab; die periodische, paratonische und die gewöhnlich sogenannte Reizbewegung dagegen wird gewöhnlich dadurch bedingt, dass die Pflanze vorher schon längere Zeit dem Einflusse eines hinreichend intensiven Lichts unterworfen war, dass sich die Pflanze in einem bestimmten Zustande, dem Phototonus, befindet, der nur durch länger dauernde Beleuchtung erzeugt wird, dann aber auch längere Zeit im Finstern fortdauert; eine durch vorausgehende intensive Beleuchtung phototonische Mimose z. B. ist im Finstern ein bis zwei Tage lang reizbar für Stoss, periodisch beweglich und für paratonische Lichteinflüsse (Helligkeitswechsel) empfänglich, aber ein längeres Verweilen im Finstern oder auch nur in tiefem Schatten macht die Bewegungsorgane starr und unempfindlich; es bedarf einer mehrere Stunden anhaltenden Beleuchtung, um die Beweglichkeit der Blätter wieder herbeizuführen.

Die Nutationsbewegungen wachsender Stengel und Ranken können durch den Lichteinfluss theilweise behindert oder verändert werden, wenn das betreffende Organ zugleich heliotropisch ist; die wirklich stattfindende Bewegung ist dann die Resultante aus zwei Componenten, der Nutation und dem Heliotropismus. Die Nutation tritt daher bei dem Wachsthum im Finstern regelmässiger und ungehinderter ein, als im Tageslicht, dessen Intensität gewöhnlich ungleichseitig vertheilt ist; die rasch emporwachsenden Stengel zeigen im Finstern meist stärkere Krümmungen bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hin; die Ranken rollen sich anfangs gerade auf und dann rückwärts ein.

Die Reizbarkeit der Ranken und schlingenden Stengel für Berührung, in deren Folge sie sich um dünne Stützen winden; war bei den von mir untersuchten Pflanzen, Ipomaea purpurea, Phaseolus multiflorus, Cucurbita, Bryonia dioica auch dann vorhanden, wenn diese Organe sich im Finstern entwickelt hatten, und H. v. Mohl hatte diess schon früher gezeigt. Nach Duchartre [2]) schlingt dagegen der

---

1) Vergl. auch Millardet's oben cit. Abh.: Nouvelles recherches etc.
2) Duchartre: Comptes rendus 1865. T. LXI, p. 1142.

Stamm von Dioscorea Batatas und Mandevilla suaveolens im Finstern nicht; ich kenne die Verhältnisse bei diesen Pflanzen nicht, finde mich aber durch die Angaben Duchartre's nicht ganz orientirt, da sie über einige den Versuch beeinflussende Umstände keine Auskunft geben.

f) Verschiedene Wirkung der verschiedenen Helligkeitsgrade. So wie die von der Wärme abhängigen Functionen der Pflanze in bestimmte Temperaturgrenzen eingeschlossen sind und innerhalb dieser Grenzwerthe eine Steigerung der Leistungen mit steigender Temperatur nur bis zu einem gewissen Maximum der letzteren stattfindet und bei noch weiterer Steigerung die Leistung der Function wieder abnimmt oder abnorm wird, so beginnen auch die vom Licht abhängigen Functionen erst dann, wenn die Lichtintensität und Helligkeit einen gewissen niederen Grad übersteigt, mit steigender Lichtintensität steigert sich dann auch die Function bis zu einem gewissen Maximum, wird dieses überschritten, so wird die Function oft beeinträchtigt oder doch auffallend verändert. Leider lassen sich diese Verhältnisse nicht so kurz und klar bezeichnen, wie in Betreff der Temperatur, da man keine Scala von Graden für die Lichtintensitäten besitzt, die sich ohne Weiteres auf die Beobachtungen der Pflanzen anwenden liesse (vergl. mein Handbuch der Experimental-Physiologie p. 4), es wurde desshalb im Obigen immer nur von Licht und Finsterniss gesprochen, in demselben Sinne etwa, wie man statt von verschiedenen Wärmegraden einfach von Wärme und Kälte spricht. — Begnügen wir uns nun in Ermangelung einer brauchbaren Helligkeitsscala mit allgemeineren, unbestimmteren Bezeichnungen, so können folgende Thatsachen beispielsweise zur Erläuterung des oben Gesagten angeführt werden:

Das Ergrünen des Chlorophylls der Mono- und Dicotylen findet nicht statt in der Finsterniss, wie man sie in wohl verschlossenen dickwandigen Holz- oder Metallbehältern, oder in einem fensterlosen Keller wahrnimmt; das Ergrünen beginnt aber bei einer Dunkelheit, die das Lesen eines Buches kaum noch gestattet; steigert sich die Beleuchtung bis zur gewöhnlichen Tageshelle eines sonnigen Sommertags, so nimmt die Geschwindigkeit des Ergrünens zu; im directen Sonnenlicht aber ist sie geringer, wie étiolirte Keimpflanzen von Lepidium sativum und Zea Mais zeigen. (Famintzin l. c.).

Die zur Chlorophyllbildung genügende geringste Lichtintensieät reicht nicht zur Assimilation und Stärkebildung im Chlorophyll hin; Pflanzen (Dahlia, Faba, Phaseolus, Cucurbita u. a.), welche in dem diffusen Licht an der Hinterwand eines Zimmers im Sommer rasch ergrünen, bilden keine Stärke im Chlorophyll, sie thun es aber am Fenster, wo sie im besten Fall nur die Hälfte des reflectirenden Tages- und directen Sonnenlichts geniessen; dem entsprechend ist aber auch die Assimilation dieser Pflanzen an einem Fenster viel weniger ausgiebig als im vollen Tageslicht im Freien. Eine etwas deutlichere Vorstellung giebt folgendes Versuchsresultat: je vier Pflanzen von Tropaeolum majus aus Samen erwachsen und dann bei 110° C. getrocknet, ergeben im Finstern und im Schatten des Zimmers nach vollendeter Keimung ein geringeres Trockengewicht als die Samen, sie hatten nicht assimilirt und gingen nach Aufzehrung der Reservestoffe zu Grunde, obgleich die im Zimmerschatten grüne Blätter hatten. Vier andere gleichzeitig gekeimte Pflanzen wuchsen drei Monate lang fort, während sie täglich nur sieben Stunden lang das diffuse Himmelslicht an einem Westfenster Vormittags bekamen,

sie erzeugten beinahe 5 Gramm Trockensubstanz; vier andere Pflanzen, welche täglich von ein Uhr nach Mittag ab bis über Nacht am Westfenster standen und dort meist von Sonnenschein getroffen wurden, assimilirten ebenfalls nur 5 Gramm Trockensubstanz, während in derselben Zeit vier andere Pflanzen, welche Tag und Nacht am Westfenster standen, beinahe 20 Gramm Trockensubstanz erzeugten.

Dass im diffusen Tageslicht eines Zimmers am Fenster Sauerstoff aus chlorophyllhaltigen Zellen abgeschieden wird, folgt ohne Weiteres aus der Gewichtszunahme der obigen Pflanzen, aber auch dass diess nur mit geringer Ausgiebigkeit geschieht (ein Theil der assimilirten Substanz ging aber durch das tägliche siebzehnstündige Verweilen im Finstern durch Athmung verloren, die 5 Gramm sind nur der Rest). Dasselbe zeigt die Beobachtung, dass Vallisneria spiralis, von einem ziemlich kleinen Theile des nördlichen Himmels an hellen Tagen beleuchtet, Gasblasen abscheidet; die Sauerstoffentwickelung wird aber im directen Sonnenlicht viel energischer. Bei den meisten im vollen Tageslichte wachsenden Pflanzen, zumal unseren Culturpflanzen, wird die Gewichtszunahme durch Assimilation sehr verringert, wenn sie an einem Fenster erzogen werden, im Innern eines Zimmers pflegen sie endlich bei mangelhafter Assimilation sich durch ihr eigenes Wachsthum zu erschöpfen, jene reicht nicht hin, die beim Wachsthum verbrauchten Stoffe zu ersetzen, die Pflanzen verkümmern endlich. Dagegen gehen viele an tiefen Schatten gewöhnte Moose und Waldpflanzen verschiedener Art (Oxalis acetosella) zu Grunde, wenn sie dem vollen Tageslichte ausgesetzt bleiben; bei ihnen scheint also die Sauerstoffabscheidung und Assimilation auch durch zerstreutes Licht genügend angeregt zu werden; dafür zeichnen sich aber derartige Schattenpflanzen durch geringe und langsame Massenproduction gegenüber den im vollen Tageslicht wachsenden aus.

Stengelglieder, welche in tiefer Finsterniss abnorme Längen erreichen, bleiben im Schatten eines Zimmers schon merklich kürzer, noch geringer ist ihre Verlängerung an einem Fenster, am geringsten bei vollem Licht im Freien. Umgekehrt ist es bei den Laubblättern der Dicotylen und Farne; im Finstern winzig klein, werden sie im tiefen Schatten schon bedeutend grösser, noch mehr an einem hellen Fenster; hier scheinen sie bei manchen Pflanzen sogar ein Maximum ihres Flächenwachsthums zu erreichen, während sie im Freien kleiner bleiben (Phaseolus, Begonia).

In Bezug auf die Einwirkung verschiedener Helligkeitsgrade auf die Bewegungen der Pflanzen sind Famintzin's Angaben (l. c.) über Oscillatoria insignis und die den Schwärmsporen ähnlichen Chlamydomonas und Euglena von besonderem Interesse; diese Organismen bewegen sich nach dem Orte einer gewissen mittleren Helligkeit hin, indem sie sowohl tiefen Schatten, als intensives Sonnenlicht fliehen. Bezüglich der Lagerung der Chlorophyllkörner wurde schon unter d) erwähnt, dass sie im Finstern sich ähnlich wie im Sonnenlicht an die Seitenwände, im diffusen Tageslicht an die der Oberfläche parallelen Wände hinziehen.

g) Wirkung farbigen Lichtes. Das Tageslicht besteht bekanntlich aus einem Gemenge sehr verschiedener Lichtarten, die sich durch ihre Brechbarkeit, für das Auge durch ihre Farbe unterscheiden. Die Wirkungen dieser verschiedenen einzelnen Bestandtheile des Tageslichts auf die Vegetationsvorgänge ist nun sehr verschieden. Nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen in dieser

Richtung scheint es, dass die chemischen Vorgänge in der Pflanze vorwiegend oder ausschliesslich durch die hellleuchtenden und minder brechbaren Strahlen (Roth, Orange, Gelb, Grün), die Bewegungserscheinungen im Allgemeinen dagegen durch die stark brechbaren, minder leuchtenden Strahlen (Blau, Violett, Ultraviolett), beeinflusst werden [1]).

Der wichtigste chemische Vorgang in der Pflanze, die Sauerstoffabscheidung in chlorophyllhaltigen Zellen, findet in einem Gemenge von rothen, orangen, gelben, grünen Lichtstrahlen, welches auf photographisches Papier nur wenig und sehr langsam einwirkt, fast eben so energisch statt, wie im weissen Tageslicht; die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen desselben [welche photographisches Papier sofort tief bräunen [2])] haben für die Sauerstoffabscheidung keine, oder nur sehr geringe Wirkung [vergl. Sachs, Bot. Zeitung 1864, Nr. 47 ff. [3])]; dasselbe Abhängigkeitsverhältniss hat Famintzin für die Stärkebildung im Chlorophyll der Spirogyren nachgewiesen; die schon im Chlorophyll gebildete Stärke verschwindet in gemengtem blauem Licht, wie im Finstern. — Das Ergrünen des Chlorophylls der Mono- und Dicotylen kann zwar durch alle Theile des Spectrums bewirkt werden, wie aber Gardner und Guillemain zuerst zeigten, ist die Wirkung der gelben Strahlen die bei weitem kräftigste, minder wirksam sind schon die rothen und grünen, sehr langsam wirken die blauen, violetten und ultravioletten. Eine ähnliche Abhängigkeit zeigt die Zerstörung des grünen Farbestoffs in alkoholischer oder ätherischer Lösung; das seiner sogenannten chemischen Strahlen beraubte Licht wirkt sehr rasch, das blaue, violette und ultraviolette langsam.

Die Einwirkung des Lichts auf die Aenderung der Gewebespannung, durch welche die positiv heliotropischen Krümmungen veranlasst werden, geht dagegen von den stark brechbaren Strahlen, den blauen, violetten und ultravioletten aus, die rothen, orangen, gelben und grünen Strahlen scheinen völlig unwirksam zu sein. Die rothen und gelben Strahlen verhalten sich auch bei der paratonischen Reizung und periodischen Bewegung der Blätter von Phaseolus und Oxalis, wie tiefe Finsterniss, d. h. sie sind unwirksam, während ein Licht, welches aus Blau, Violett und Ultraviolett gemischt ist (bezüglich der einzelnen Farben ist nichts Sicheres bekannt), sich wie Tageshelligkeit verhält. — Auch bei der Bewegung der Schwärmsporen verhalten sich nach Cohn die minder brechbaren Strahlen wie Dunkelheit, während die Richtung der Bewegung durch die blauen (und wohl auch höher brechbaren) bestimmt wird. — Die oben genannten, wohl auf Bewe-

---

1) Es ist eine hergebrachte Ausdrucksweise, die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen als die chemisch wirksamen zu bezeichnen, weil sie die Vereinigung von Chlor und Wasserstoff zu Salzsäure bewirken, Silbersalze zersetzen u. s. w. Da nun aber die chemischen Vorgänge in der Pflanze vorwiegend von den rothen, gelben, grünen Strahlen bewirkt werden, so ist jene Bezeichnung jedenfalls als unpassend aufzugeben.

2) Ein Gemenge von rothem, orangem, gelbem, grünem Licht erhält man, wenn man das Sonnenlicht durch eine ungefähr einen Centimeter dicke, gesättigte Lösung von doppelchromsaurem Kali fallen lässt; das durch eine dunkelblaue Lösung von Kupferoxyd gedrungene Licht besteht dagegen aus Blau, Violett, Ultraviolett.

3) Vergl. Müller: Jahrb. f. wiss. Bot. VI. Unters. über die Diffusion der atm. Gase in der Pfl. und die Gasausscheidg. unter versch. Beleuchtungsbedingungen. — Es ist hier nicht der rechte Ort, noch erlaubt es der Raum, die von Herrn Müller in dieser Abhandlung angerichtete Verwirrung und Entstellung meiner Angaben zu würdigen.

gungen des farblosen Protoplasmas beruhenden Wanderungen der Chlorophyllkörner werden nach Borodin ebenfalls von den stärker brechbaren Strahlen (Gemenge von Blau, Violett) hervorgerufen; aus Roth, Orange, Gelb, Grün gemengtes Licht verhält sich auch hier wie Dunkelheit; die in der Chininlösung fluorescirenden Strahlen sind nach Borodin für die Bewegung entbehrlich.

Den trefflichen Arbeiten Borsčžow's verdankt man die genaue Kenntniss der Veränderungen, welche das gemischt rothe und das gemischt blaue Licht (s. d. Anm. 2) in dem farblosen und dem grünen Protoplasma einiger Pflanzen hervorruft. Das bewegliche, strömende Protoplasma der Brennhaare von Urtica urens [1]) zieht sich bei stellenweiser Beleuchtung durch rothes Licht von diesen Stellen zurück, sammelt sich dagegen an den von blauem Licht getroffenen Stellen der Haarzelle; wird diese in ihrer ganzen Ausdehnung dem rothen Licht ausgesetzt, so verlangsamt sich die Protoplasmabewegung binnen wenigen Minuten, und in 1—1 $^1/_2$ Stunde stirbt es ab, indem es sich verdichtet, starr wird, sich in Kugeln ballt und Vacuolen bildet, ähnlich wie unter dem Einfluss inducirter electrischer Ströme (s. unten); dagegen dauert die Bewegung im blauen Licht stundenlang regelmässig fort. — Auch in den Spirogyrazellen treten im rothen Licht ähnliche Strömungen des farblosen Protoplasmas ein, wie bei Urtica urens; ausserdem erfolgt aber in den Chlorophyllbändern eine sehr rasche und übermässige Stärkebildung (nach $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden), auf welche dann bald lebhafte Zelltheilungen unter Auflösung der Stärke und endlich völlige Deformirung und Zerstörung der Chlorophyllbänder und der Tod der Zellen folgen [2]).

Das Wachsthum der Zellen, welches einerseits auf molecularen Bewegungen der assimilirten Nährstoffe, andererseits aber auch auf den chemischen Vorgängen des Stoffwechsels beruht, macht in Bezug auf die Einwirkung der verschiedenen Lichtfarben ein verwickelteres Verhalten geltend; Samenkeime, in dem aus Roth, Orange, Gelb, Grün gemischten Licht erwachsen, haben im Allgemeinen mehr Aehnlichkeit mit den in tiefem Schatten entwickelten, im gemischten blauen Licht tritt eine grössere Aehnlichkeit mit den im weissen Licht erwachsenen hervor, doch fehlt es hier noch an einer hinreichenden Zahl genauer Beobachtungen. Die vom Licht abhängige Keimung der Farnsporen wird nach Borodin ausschliesslich durch die minder brechbaren Strahlen hervorgerufen, blaues Licht verhält sich wie Dunkelheit.

Das Licht irdischer Lichtquellen, wie von Lampen verschiedener Art und das im electrischen Strom glühender Körper, scheint nach den vorliegenden Beobachtungen (zumal den von Famintzin und Borodin mit Kerasinlampen angestellten) dieselben Wirkungen zu haben, wie Sonnenlicht, vorausgesetzt, dass Intensität und Brechbarkeit der Strahlen übereinstimmen.

Wie bei den Untersuchungen über die Abhängigkeit bestimmter Vegetationsvorgänge von der Temperatur zunächst immer erst gefragt werden muss, welcher Temperaturgrad in einem gegebenen Falle im Innern des untersuchten Pflanzenorgans herrscht, ebenso muss auch bei genaueren Untersuchungen über die Lichtwirkungen zunächst festgestellt werden, nicht bloss, welche Lichtintensität im Innern der betreffenden Zellen wirklich zur Geltung

---

1) Borsčžow: Mél. biol. tirés du bull. de l'Acad. des sc. de St. Petersbourg. T. VI. 1867; im Wesentlichen bestätigt von Lürssen in dessen Dissertation: über den Einfl. des rothen und blauen Lichts auf die Strömung des Protopl. Bremen 1868.

2) Vergl. Borsčžow's sinnreiche Erklärung dieser Erscheinungen mél. biol. etc. VI. 1867.

kommt, sondern auch welche Brechbarkeiten (Farben) das bis zu den fraglichen Zellen vordringende Licht darbietet. Abgesehen von den unterirdischen Pflanzentheilen, den mit Borke umhüllten Stämmen, den in dichten grossen Blattknospen eingeschlossenen jungen Organen u. dergl. sind die wachsenden und assimilirenden Organe durchleuchtet; je tiefer das Licht eindringt, desto mehr verliert es an Helligkeit, und die Beobachtung zeigt zugleich, dass im Allgemeinen die stärkstbrechbaren Strahlen schon in den oberflächlichen Gewebeschichten absorbirt werden, während das rothe Licht am tiefsten in die Gewebe eindringt; von den verschiedenen Gewebeschichten eines Apfels, einer Kürbisfrucht, eines dicken saftigen Stengels u. s. w. empfängt nur die äusserste das unveränderte, auffallende Licht (abgesehen von der Spiegelung an den Oberflächen), jede tiefere Schicht wird von einem minder intensiven und von einem anders zusammengesetzten Licht als jede vorhergehende durchleuchtet. Die Veränderung in der Zusammensetzung des Lichts wird vorzugsweise durch Farbstoffe und zumal durch das Chlorophyll herbeigeführt, insofern diese Strahlen bestimmter Brechbarkeit vorwiegend absorbiren, andere durchlassen; ausserdem wird eine Aenderung in der Färbung und Mischung des Lichts im Innern durch die Fluorescenz hervorgebracht, und auch in dieser Beziehung ist das Chlorophyll besonders wirksam.

Mit Hilfe eines einfachen Instrumentes (Handbuch der Experimental-Physiologie, p. 6) überzeugte ich mich, dass z. B. das von einer weissen (von der Sonne beschienenen) Wolke auffallende Licht durch vier dunkelgrüne Kirschenblätter mit wahrnehmbarer Helligkeit hindurchdringt, ebenso durch sieben Blätter von Sonchus asper; dass es mit namhafter Helligkeit 3 Centimeter tief in das Gewebe eines unreifen Apfels oder das einer Kohlrabiknolle eindringt. Mit Hilfe eines kleinen mit schwefelsauer Chininlösung gefüllten Glascylinders überzeugt man sich auch leicht, dass die ultravioletten (unsichtbaren) Strahlen von chlorophyllhaltigen Gewebeschichten energisch absorbirt werden. — Analysirt man das durch die Gewebe hindurchdringende Sonnenlicht mit Hilfe eines geeigneten Spectroskops (Handbuch p. 7), so überzeugt man sich zunächst, dass der in den Chlorophyllkörnern lebender Zellen enthaltene grüne Farbstoff auf das durchfallende Licht ebenso einwirkt, d. h. dieselben Strahlen absorbirt und durchlässt, wie es eine entsprechend dunkle alkoholische oder ätherische Lösung dieses Farbstoffes thut; es werden vorwiegend und höchst energisch die ultravioletten, violetten und blauen Strahlen, bestimmte Theile des rothen, orangen und hellgelben Lichts absorbirt[1]). Die Absorptionserscheinungen zumal im chlorophyllhaltigen Gewebe sind desshalb besonders wichtig, weil man annehmen darf, dass die wirksamen Strahlen gerade da, wo sie wirken, absorbirt, d. h. in andere Bewegungsformen (in physiologische Arbeit) umgesetzt werden.

§ 10. Elektricität[2]). Die chemischen Vorgänge innerhalb der einzelnen Pflanzenzelle, die mit dem Wachsthum der Zellhäute und Protoplasmagebilde verbundenen Molecularbewegungen, die inneren Veränderungen, auf denen die Thätigkeit des Protoplasmas bei der Zellbildung und bei seiner Circulation und Rotation beruht, sind wahrscheinlich mit Störungen des elektrischen Gleichgewichts verbunden, deren thatsächlicher Nachweis durch Experimente bis jetzt aber noch nicht gelungen ist. — Die chemisch verschiedenen Säfte benachbarter Gewebezellen, die Diffusion der Salze und assimilirten Verbindungen von Zelle zu Zelle und ihre Zersetzung muss ebenfalls elektromotorisch wirken; aber auch diess ist noch nicht direct beobachtet; selbst die bei der Sauerstoffabscheidung aus chlorophyllhaltigen Zellen, bei der Kohlensäurebildung in wachsenden Organen (z. B. den Keimpflanzen) und bei der Transpiration der Landpflanzen wahrscheinlich

---

1) Eine ausführliche Untersuchung der Absorptionserscheinungen im Chlorophyllspectrum hat Askenasy in Bot. Zeitung 1867, Nr. 29 mitgetheilt.

2) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, p. 74 ff.

angeregten elektrischen Strömungen sind, obwohl von einigen Physikern untersucht, bis jetzt doch nicht thatsächlich festgestellt oder genauer bestimmt. — Nach den sorgfältigen Beobachtungen von Buff, die von Jürgensen und Heidenhain bestätigt wurden, verhält sich das innere Gewebe der Landpflanze zu ihrer stärker cuticularisirten Oberfläche dauernd negativ elektrisch, die Wurzeloberfläche, von Gewebesäften durchtränkt (wie ein Querschnitt des Gewebes) verhält sich ebenfalls negativ zu der Oberfläche der Stengelglieder und Blätter. Wird eine Pflanze oder ein abgeschnittener Pflanzentheil unter den hier nöthigen Vorsichtsmassregeln in den Schliessungskreis eines sehr empfindlichen Multiplicators eingeschaltet, so geht ein Strom von der cuticularisirten Oberfläche durch den Leitungsdraht zur Wundfläche oder zur Wurzeloberfläche; es ist diess die Folge der Berührung des Zellsafts der Wurzeloberfläche oder einer Schnittwunde mit dem zur Schliessung des Kreises angewandten reinen Wasser. — Die alkalischen Säfte des dünnwandigen Phloëms der Fibrovasalstränge sind von den sauren Säften des Parenchyms umgeben und mit ihnen wohl durch Diffusionsströme verbunden; dieses elektromotorisch gewiss wirksame Verhältniss ist bis jetzt leider noch nicht in diesem Sinne untersucht.

Die im Boden eingewurzelte Landpflanze bietet mit ihren Blättern und Zweigen der Luft eine grosse Oberfläche dar, das Gewebe der ganzen Pflanze ist mit elektrolytischen Flüssigkeiten durchtränkt; diess sind Verhältnisse, durch welche der Körper der Landpflanze geeignet scheint elektrische Differenzen zwischen der Erde und der Luft auszugleichen, durch Ströme, welche das Gewebe der Pflanze durchsetzen. Da nun die Luft für gewöhnlich eine andere elektrische Spannung zeigt, als die Erde, und dieses Verhältniss mit dem Wetter mannigfach wechselt, so darf man annehmen, dass wahrscheinlich beständig elektrische Ausgleichungen durch die Pflanze hindurch stattfinden; ob diese nun auf die Vegetationsprocesse begünstigend einwirken, ist, so wie das ganze hier angedeutete Verhalten, ebenfalls noch nicht wissenschaftlich untersucht. Die höchst gewaltsamen und zerstörenden Ausgleichungen der Elektricität der Luft und der Erde, welche bei Blitzschlägen durch Bäume hindurch stattfinden, zeigen wenigstens, dass auch geringere Elektricitätsdifferenzen zwischen Luft und Erde sich durch die Pflanzen ausgleichen werden.

Die Untersuchungen über die Einwirkung elektrischer Erregungen auf die Bewegungen des Protoplasmas und der durch Gewebespannung beweglichen Blätter haben bis jetzt zu keinem Resultate von physiologisch sehr erheblichem Werthe geführt, obgleich ausgezeichnete Beobachter sich mit diesem Thema beschäftigt haben. Im Allgemeinen lässt sich nur sagen, dass sehr schwache constante Ströme oder Inductionsschläge (während kurzer Zeiten) keine sichtbaren Effecte hervorbringen, dass bei einer gewissen Stärke der elektromotorischen Einflüsse Strömungen am Protoplasma und den beweglichen Gewebekörpern auftreten, die den durch hohe Temperatur und durch mechanische Eingriffe bewirkten ähnlich sind, dass bei einer noch weiter gehenden Steigerung der Stromstärke endlich das Protoplasma getödtet, die Beweglichkeit der Blätter (hier zuweilen ohne Tödtung derselben) bleibend zerstört wird.

Jürgensen liess die Ströme einer Batterie kleiner Grove'scher Elemente, deren Kraft durch ein Rheochord normirt wurde, auf das Blattgewebe von Vallisneria spiralis unter dem Mikroskop einwirken; der constante Strom brachte, aus einem Element entwickelt, keine

sichtbare Wirkung hervor, der volle Strom von 2—4 Elementen bewirkte eine Verlangsamung der Strömung in den Zellen, bei länger dauernder Einwirkung Stillstand; wird die Leitung unterbrochen, wenn die Bewegung nur verlangsamt war, so stellt diese sich nach Verlauf einiger Zeit wieder her, hatte die Protoplasmabewegung in den Zellen ganz aufgehört, so tritt auch bei sofortiger Oeffnung der Kette keine Bewegung mehr ein. Bei dem Aufhören der Bewegung häufen sich die von dem sehr wässerigen Protoplasma fortgeführten Chlorophyllkörner an verschiedenen Stellen zusammen. — Ein durch 30 Elemente erregter Strom bewirkt dauernden Stillstand bei nur momentaner Schliessung. — Die inducirten Ströme wirken ähnlich wie die constanten; die Zahl der in einer Zeiteinheit durch die Zellen gehenden Inductionsschläge soll aber keinen erheblichen Einfluss auf die Wirkung haben.

Die Formveränderungen des Protoplasmas unter dem Einflusse hinreichend starker elektrischer Ströme sind nach den Beobachtungen Heidenhain's, Brücke's, Max Schultze's, Kühne's, denen ähnlich, welche hohe Temperatur nahe an der oberen Grenze und bei Ueberschreitung derselben hervorbringt. Aus den Beobachtungen Kühne's scheint hervorzugehen, dass das Protoplasma ein sehr schlechter Leiter elektrischer Ströme ist, und dass auch die durch solche an bestimmten Stellen des Protoplasmas bewirkten Erregungszustände nicht leicht auf andere Stellen fortgepflanzt werden.

Auf die reizbaren Organe der Mimosenblätter, der Staubfäden von Berberis und Mahonia, Centaurea Scabiosa, das Gynostemium von Stylidium graminifolium wirken nach Cohn, Kabsch u. A. schwächere Inductionsschläge wie Erschütterung oder Berührung, die Organe machen die solchen Eingriffen entsprechende Bewegung. Stärkere Inductionsströme, welche die ganze Pflanze durchlaufen, bewirken nach Kabsch an dem Gynostemium von Stylidium Unempfindlichkeit auch für mechanische Reize, nach einer halben Stunde aber trat die Beweglichkeit (Reizbarkeit) wieder ein. — Beachtenswerth ist die Angabe von Kabsch, dass durch stärkere Inductionsschläge, welche die Blättchen von Hedysarum gyrans noch nicht tödten, dennoch die Beweglichkeit derselben für immer vernichtet wird.

§ 11. Wirkungen der Schwerkraft auf die Pflanzen[1]). In dem Paragraphen über die Gewebespannung wurde schon gezeigt, dass die spannungslosen, jungen und weichen Gewebekörper, wenn sie nicht von festen Umhüllungen geschützt sind, dem Zug der Schwere folgen, dass darin zunächst der Grund liegt, warum die Spitzen kräftig wachsender Wurzeln, besonders der Hauptwurzeln, senkrecht hinabwachsen, dass unter Umständen dieser Zug abwärts, durch Nebenumstände beeinflusst, dahin führen kann, dass die Wurzeln horizontal oder schief fortwachsen, wie es die meisten Nebenwurzeln thun, dass ferner manche, zumal unterirdische Sprosse in gewissen Wachsthumsstadien sich wie Wurzeln verhalten (Typha, Equisetum u. a.), und dass zuweilen bei der Keimung die Abwärtskrümmung nicht an der Wurzel, sondern am ersten Keimblatt erfolgt (Dattel, Allium Cepa), wodurch die Hauptwurzel, deren Wachsthum hier erst später beginnt, mit ihrer Spitze abwärts gerichtet wird. Die mit starken Gewebespannungen versehenen Organe dagegen zeigen die merkwürdige Eigenschaft, dass sie, horizontal oder schief gelegt, sich mit dem freien Ende aufrichten, indem sich eine noch wachsthumsfähige Stelle des Organs auf der Unterseite stärker verlängert und concav aufwärts krümmt. Diesem Vorgang verdanken die aufwärts wachsenden Stämme, Blätter (selbst manche Wurzeln) ihre Richtung; ist aber das Aufwärtsstreben bei geringerer Gewebespannung gering, ist die Steifheit des Organs unbedeutend, und krümmt es sich leicht unter der Last eines Gewichts

---

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, p. 89 ff. und p. 509 und die oben § 2 unter g genannte Literatur.

an der überhängenden Spitze, so kann das Aufwärtsstreben ganz oder theilweise überwogen werden; daher können Sprossen und Blätter die mannigfaltigsten Winkel mit dem Horizont bilden und in den verschiedensten Richtungen fortwachsen.

Dass gleich dem Hinabsinken spannungsloser, weicher Gewebemassen auch die Aufwärtskrümmung steifer und gespannter Pflanzentheile von der Schwerkraft veranlasst wird, folgt aus der Thatsache, dass gleichartige Pflanzentheile unter gleichen Umständen aller Orten auf der Erdoberfläche dieselben Winkel mit dem Horizont und mit dem Erdradius des betreffenden Ortes bilden, also eine ganz bestimmte Beziehung zur Richtung der Schwerkraft zeigen.

Mit diesen Wirkungen der Schwere auf die Wachsthumsrichtungen der Pflanzentheile ist aber ihr Einfluss auf die Vegetation noch keineswegs erschöpft. Da jedes kleinste Stofftheilchen in der Pflanze ein Gewicht hat und hinabzusinken strebt, so kommt die Schwerkraft auch bei allen Bewegungen des Wassers und der gelösten Stoffe in der Pflanze mit in Betracht. Bei allen inneren Bewegungen, sofern sie aufwärts gerichtet sind, muss das Gewicht der zu bewegenden Massentheilchen überwunden werden; die Kräfte z. B., welche das Wasser in einer transpirirenden Landpflanze von der Wurzel aus durch den Stamm zu den Blättern emporheben, müssen so vertheilt und angeordnet sein, dass diese oft enormen Wassermassen, trotz ihres Gewichtes der Richtung des Falls entgegen aufwärts steigen.

Da die Schwerkraft ununterbrochen und auf jeden Theil der Pflanze wirkt, so müssen auch alle Einrichtungen der vegetabilischen Organisation darauf berechnet sein; die Festigkeit und Elasticität des Holzes aufrechter Stämme, die gleichmässige Vertheilung der Last des Laubes und der Aeste nach allen Seiten hin, die Ranken und schlingenden, für Berührung reizbaren Internodien dünner Stämme, die sich unter der Last ihrer Belaubung nicht aufrecht halten können, die verschiedenen Vorrichtungen zum Klettern bei anderen, die Schwimmapparate schwimmender Wasserpflanzen, z. B. die lufterfüllten Blasen im Gewebe der Fucusarten, im Blattstiel von Pontederia und Trapa u. a., die Flugapparate der Samen und trockener Früchte und viele andere Organisationsverhältnisse haben doch nur einen Sinn, insofern es darauf ankommt, das Gewicht der Pflanzentheile, ihr Niederfallen, wo diess den sonstigen Functionen zuwider wäre, zu verhindern (vergl. das V. Kapitel). — Eine nähere Beleuchtung dieser Verhältnisse würde übrigens hier zu weitläufig werden, und so mag es genügen, sie wenigstens kurz angedeutet zu haben.

Hofmeister hat eine lange Reihe von Erscheinungen zusammengestellt[1]), in denen sich Beziehungen der Richtung der Schwerkraft zu den Wachsthumsrichtungen der Pflanzentheile zu erkennen geben; für manche dieser Fälle müsste jedoch meiner Ansicht nach durch weitere experimentelle Untersuchungen noch bestimmt werden, welchen Antheil neben der Wirkung der Schwerkraft das Licht, die einseitige Berührung und ganz besonders die von diesen Einflüssen unabhängigen Symmetrieverhältnisse des Wachsthums (vergl. p. 184 ff.) im Einzelnen an dem Zustandekommen der betreffenden Erscheinungen nehmen. Unter den von ihm genannten Erscheinungen ist die Bewegungsrichtung der Phasmodien von hervorragendem Interesse; sie wurde auch von Rosanoff[2]) durch zahlreiche Experimente untersucht,

1) Hofmeister: Allgem. Morphologie, Leipzig 1868, § 23.
2) Rosanoff in Mém. de la société imp. des sc. nat. de Cherbourg. T. XIV. 1869.

welche zeigen, dass das Phasmodium von Aethalium septicum auf horizentaler Unterlage (feuchter Glasplatte u. dgl.) nach allen Seiten hin sich gleichartig in anastomosirenden Stromfäden vorwiegend radial ausbreitet, dass dagegen an geneigten oder verticalen Unterlagen die Bewegungsrichtung nach aufwärts energisch sich bethätigt, dass sich das Phasmodium also ähnlich verhält wie zellige Gebilde mit Schichtenspannung, was auch durch den Nachweis constatirt wurde, dass es sich auf einer rotirenden Unterlage, unter dem Einfluss der Centrifugalkraft, von der Peripherie nach dem Rotationscentrum hin bewegt.

Die Beobachtungen und Experimente J. Wiesner's [1]) über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter zeigen, dass paarige Blätter (z. B. von Sambucus, Acer, Fraxinus, Staphylea u. a.), wenn sie gegen den Horizont gleich geneigt sind, auch gleiche Masse haben, dass dagegen ungleich geneigte um so mehr Masse gewinnen, je mehr sie sich nach unten kehren; das abwärts gerichtete Blatt eines Paares ist immer schwerer als das aufwärts gerichtete und beides um so mehr, je mehr sich die Richtung der verticalen nähert; dasselbe wurde für mehrgliedrige Wirtel und für einzeln stehende Blätter schiefer Zweige (Catalpa, Broussonetia, Quercus u. a.) constatirt; bei Goldfussia isophylla gelang es, die sonst gleichen Blätter eines Paares an künstlich schief gehaltenen Zweigen zu ungleicher Entwickelung zu bringen, wogegen die sonst sehr ungleichen Blätter eines Paares bei G. anisophylla bei künstlich vertical gehaltenen Zweigen, wenn auch nicht gleich, doch weniger ungleich wurden. An den symmetrischen Blättern von Fagus sylvatica ist die abwärts gekehrte Hälfte schwerer als die aufwärts gerichtete, bei den asymmetrischen Blättern von Facus sylvatica ist die abwärts gekehrte Hälfte schwerer als die aufwärts gerichtete, bei den asymmetrischen Blättern von Ulmus campestris und Celtis australis, wo die grössere Hälfte nach oben liegt, wird die Asymmetrie durch die Lage zum Erdradius gesteigert oder verringert, in dem die Masse der mehr abwärts gekehrten Hälfte zunimmt [2]).

Anhang zum 3. Kapitel.

In Ermanglung einer passenden Stelle mag hier die Beschreibung eines Apparates folgen, der bei vielen Beobachtungen über die Geschwindigkeit des Längenwachsthums, der Periodicität und Abhängigkeit desselben von Temperatur und Lichthelligkeit, Feuchtigkeit und Trockenheit u. s. w. zu verwerthen ist. Zwar sind meine damit angestellten Beobachtungen noch nicht so weit gediehen, um hier Ausführliches mittheilen zu können; hervorheben möchte ich nur die grosse Ungleichförmigkeit des Längenwachsthums in kurzen Zwischenräumen und die von Temperatur und Beleuchtung unabhängige tägliche Periode desselben. — Der Apparat, der jedenfalls noch bedeutender Vervollkommnung fähig ist, erlaubt Beobachtungen von 10 zu 10 Minuten und kann zu Demonstrationen in Collegien benutzt werden, wie ich es bereits im Jahre 1869 gethan habe.

An den im Längenwachsthum befindlichen Pflanzentheil *a* (Fig. 444) wird an geeigneter Stelle, deren Wahl vom Zweck des Versuchs abhängt, das Häkchen *b* eingestochen; dieses ist an einen wachsdurchtränkten Seidenfaden (besser wäre Bindedraht) befestigt, der über die leichtbewegliche Rolle *d* läuft und durch *f* auf die Rolle *g* übergeht, wo er in der Fig. links in der Rinne befestigt ist. Die Rolle *g* trägt den sehr leichten langen Zeiger *z* (ich benutze dazu lange Internodien von Grasinflorescencen) und das Gewicht *i*, welches durch den Faden *h*, der oben über die Rolle läuft, an der hier linken Seite derselben befestigt ist. Das Gewicht *i* muss hinreichend schwer sein, um nicht nur den Zeiger zu äquilibriren, sondern auch dem Faden *c f* eine sichere Spannung zu geben. Es leuchtet ein, dass, wenn

---

1) J. Wiesner in Sitzungsber. der K. Acad. d. Wiss. Bd. LVIII. I. Abth. Nov. 1868.

2) Ueber die Form des Querschnitts aufrechter und schiefer Axen vergl. Hofmeister und Wiesner a. a. O.; gerade hier scheint der directe Einfluss der Schwere noch nicht hinreichend constatirt.

die Pflanze *a* sich verlängert, die Spitze der Zeigers emporsteigt; sie läuft an einer Kreistheilung *n* hin, ohne diese zu berühren. Verlängert sich nun die Pflanze unterhalb *b* z. B. um 0,1 Millim., so wird auch der Befestigungspunkt des Fadens *f* an der Rolle sich so weit drehen, um einen Bogen von der Länge 0,1 Mill. zu beschreiben; ist die Zeigerspitze aber 10 mal so weit als dieser Punkt entfernt von dem Mittelpunkt der Rolle *g*, so wird sie auch einen 10 mal so langen Bogen beschreiben, ist sie 30 mal so weit entfernt, so wird sie in unserem Fall einen Bogen von 3 Mill. Länge beschreiben. Kennt man also das Verhältniss der Entfernungen des Anheftungspunkts des Fadens *f* und der Zeigerspitze von dem

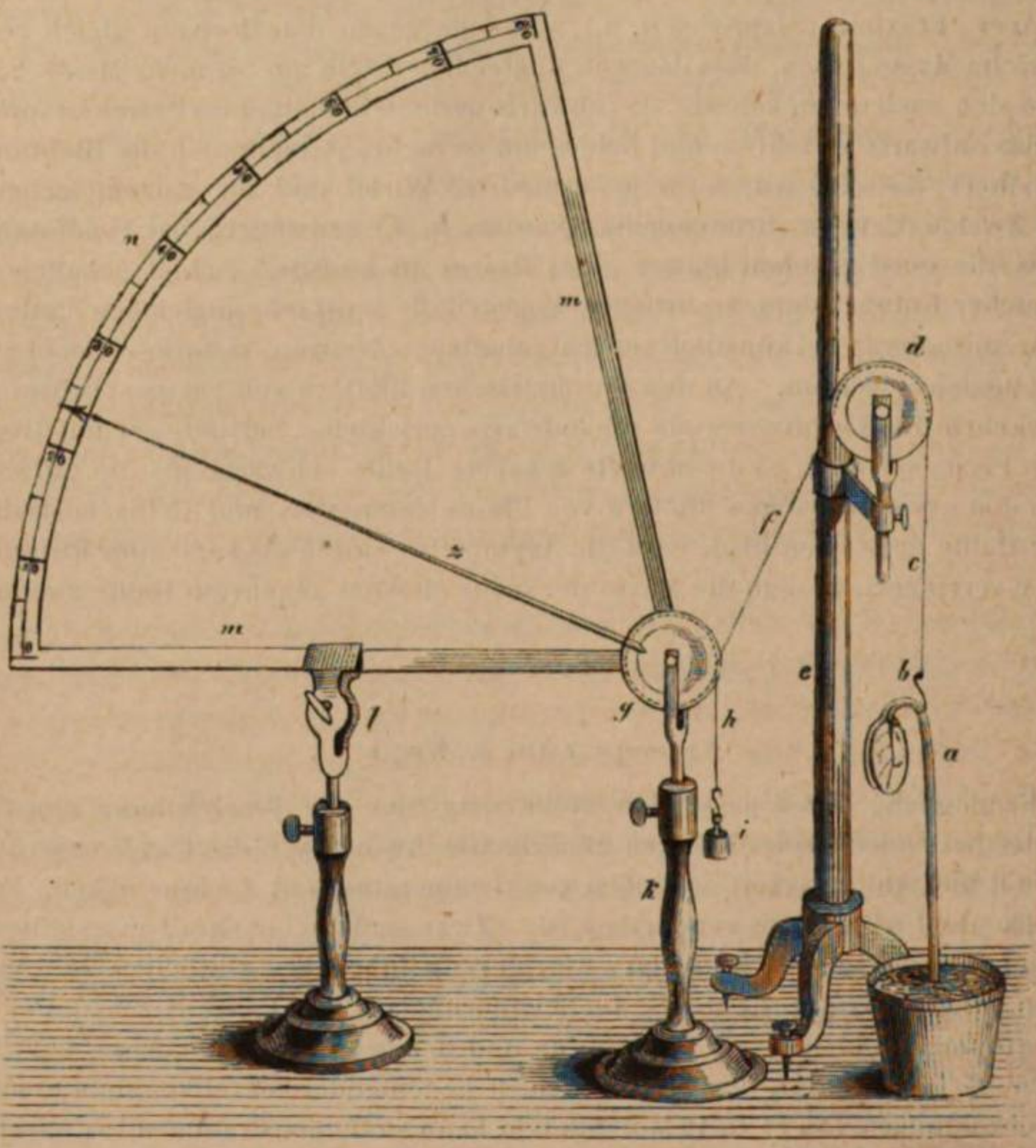


Fig. 444.

Mittelpunkt der Rolle *g*, so ist es leicht, aus den Bogenlängen, welche die Spitze beschreibt, die absolute Verlängerung von *a* unter *b* zu berechnen. Da es indess für die meisten Versuche nur auf die relative Geschwindigkeit des Längenwachsthums ankommt, so genügt es meist, die Anzahl von Bogengraden abzulesen, die der Zeiger in gleichen Zeiten nach und nach durchläuft. Die Empfindlichkeit des Apparates, die Möglichkeit auch sehr kleine Zuwachse noch zu messen, hängt natürlich von der Länge des Zeigers ab, wenn die Rolle *g* dieselbe bleibt; damit vermehren sich aber auch die Fehler der Beobachtung. Auf die nothwendigen Fehlerquellen näher einzugehen, verschiebe ich auf eine andere Gelegenheit. — Um ungefähr eine Vorstellung von der Grösse meines Apparates zu geben, will ich nur anführen, dass die Rolle *g* einen Radius von weniger als 18, die Kreistheilung von ungefähr 600 Mill. besitzt.

Viertes Kapitel.

Die Sexualität.

§ 12. Das Wesen der Sexualität liegt darin, dass im Verlauf der Entwickelung der Pflanze zweierlei Zellen erzeugt werden, die einzeln für sich nicht weiter entwickelungsfähig sind, aus deren materieller Vereinigung aber ein entwickelungsfähiges Product hervorgeht.

In verhältnissmässig nur wenigen Fällen und nur bei sehr einfach gebauten Pflanzen, wie den Desmidieen und Mesocarpeen (auch Pandorina p. 216) sind die beiden sich vereinigenden Zellen von gleicher Entstehung, gleicher Grösse, Form und gleichem Verhalten bei der Verschmelzung [1]); dennoch sind sie wahrscheinlich auch hier innerlich verschieden, da sonst die Nothwendigkeit ihrer Vereinigung zu einem entwickelungsfähigen Product (hier der Zygospore) nicht einzusehen wäre; bei manchen anderen Conjugaten, wie den Spirogyren, tritt dieser innere Unterschied wenigstens darin zu Tage, dass die eine der conjugirenden Zellen zu der anderen unbeweglichen hinübergleitet; gewöhnlich aber, und schon bei vielen Algen (Vaucheria, Oedogonium, Coleochaete, Fucus u. a.) und Pilzen (Saprolegnieen), ferner bei allen Charen, Muscineen und Gefässpflanzen macht sich eine vielseitige Verschiedenheit der Sexualzellen in Grösse, Form, Beweglichkeit, Entstehung und Betheiligung an der Bildung des sexuellen Products geltend, eine Verschiedenheit, die zumal bei den Algen in den mannigfaltigsten Abstufungen hervortritt, so dass zwischen der Conjugation gleichartiger Zellen und der Befruchtung der Eizellen durch Spermatozoiden Uebergänge bestehen, die jede Grenze als künstlich und unnatürlich erscheinen lassen; auch die Differenz der Sexualzellen bildet sich wie die äussere und innere Gliederung der Pflanzen nur nach und nach und schrittweise heraus, und es ist gerade deshalb wahrscheinlich, dass auf den niedersten Stufen des Pflanzenreichs (z. B. bei den Nostocaceen) überhaupt noch keine Sexualität besteht, oder dass es wenigstens einmal Pflanzen der einfachsten Organisation gab, bei denen sie noch nicht bestand.

Ueberall, wo eine äussere Verschiedenheit der beiden Sexualzellen wahrnehmbar ist, verhält sich die eine bei der Vereinigung activ, sie verliert aber dabei ihre selbständige Existenz; die andere erscheint bei der Vereinigung passiv, sie nimmt die Substanz jener in sich auf und liefert die meist weit überwiegende Masse des ersten Bildungsmaterials für das unmittelbare Product der Vereinigung; jene wird als männliche, diese als weibliche Zelle (Eizelle, Ei) bezeichnet.

Gewöhnlich [2]) befindet sich die weibliche Zelle während des Geschlechtsactes im Zustand einer hautlosen, nackten Primordialzelle; sie entsteht entweder durch blosse Contraction des Protoplasmakörpers einer vorher schon mit Zellhaut umkleideten Zelle (Oogonium der Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeten, bei den Muscineen und Gefässkryptogamen), oder durch Theilung des Protoplasmas einer

1) Vergl. De Bary: »Die Familie der Conjugaten«, p. 57 (Leipzig 1858); auch ich betrachte die Conjugation als eine, und zwar als die einfachste Form der Sexualität.

2) Die Florideen und Pezizen, sowie die Sporenknospe der Characeen berücksichtige ich hier nur nebenbei, wie es sich eben ohne weitläufige Auseinandersetzungen thun lässt.

solchen unter Contraction und Abrundung (Saprolegnieen, Fucaceen), oder durch freie Zellbildung, wie im Corpusculum der Coniferen (?) und im Embryosack der Angiospermen. In diesen Fällen ist die Eizelle kugelig oder ellipsoidisch, nur bei den Angiospermen zuweilen von grösserer Länge; im Allgemeinen hat sie die einfachste Form, welche die Pflanzenzelle anzunehmen im Stande ist, mit der äusseren Abrundung ist auch der Mangel innerer Differenzirung verbunden, wenigstens erscheint diese, wo sie vorhanden ist (Chlorophyll und körnige Einschlüsse bei Oedogonien und anderen Algen) als ein für die Befruchtung selbst nebensächliches Moment. — Die Eizelle ist niemals activ beweglich, auch wenn sie, wie bei den Fucaceen, nach aussen entleert wird und durch die anhängenden Spermatozoiden in Rotation geräth; gewöhnlich bleibt sie in der sie erzeugenden Mutterzelle (Oogonium bei Algen und Pilzen, Centralzelle des Archegoniums der Muscineen und Gefässkryptogamen, Corpusculum der Gymnospermen, Embryosack der Angiospermen) eingeschlossen, wo sie die Befruchtung durch die männliche Zelle erwartet. Während die letztere durch die Vereinigung als Zelle zu Grunde geht, wird die Eizelle zu einer vollständigeren Individualisirung angeregt, die sich zunächst überall durch Bildung einer Zellstoffhaut ausspricht, auch dann, wenn die Eizelle durch blosse Contraction des Protoplasmas eines Oogoniums entstand, in dessen Zellhaut sie noch eingeschlossen liegt, wie bei den Oedogonien und Vaucherien; auch in dieser Hinsicht verhält sich die Zygospore der Conjugaten und Mucorineen wie eine befruchtete Eizelle.

Die männlichen Zellen zeigen in ihrer Form und ihrem Verhalten bei der Befruchtung grössere Verschiedenheiten. Sie bewegen sich immer zu der ruhenden Eizelle hin; passiv vom Wasser getragen bei den Florideen, activ schwimmend bei den Fucaceen, Vaucherien, Oedogonien und anderen Algen, bei manchen Saprolegnieen, bei allen Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen; oder die männliche Zelle wächst zur weiblichen hin (Antheridienschläuche mancher Saprolegnieen), oder sie wird passiv auf das Conceptionsorgan übertragen, wie das Pollenkorn der Phanerogamen und wächst dann bis zur Eizelle hin. — Die grosse Verschiedenheit der Gestalt der männlichen Zellen tritt hinreichend hervor, wenn man die rundlichen, schwärmsporenähnlichen Spermatozoiden der Oedogonien und Coleochaeten mit den fadenförmigen der Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen und mit dem Pollenschlauch der Phanerogamen vergleicht; offenbar ist die Form wesentlich darauf berechnet, die richtige Bewegung zu vermitteln, den befruchtenden Stoff in einer den jeweiligen Verhältnissen entsprechenden Weise zur weiblichen Zelle hinzutragen, während für die Befruchtung der letzteren selbst wohl nur die Qualität des Stoffes in Betracht kommt. — Nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtungen darf man annehmen, dass die Befruchtung immer in einer Vermischung der befruchtenden Substanz der männlichen Zelle mit dem Protoplasma der weiblichen besteht; bei der Conjugation ist die Vermischung durch die Verschmelzung beider Zellen gegeben, bei der Befruchtung der Oedogonien und Vaucherien wurde von Pringsheim das Eindringen des Spermatozoids in das Protoplasma der Eizelle und seine Auflösung in diesem beobachtet; die Spermatozoiden der Muscineen und Farne wurde von Hofmeister, die der Marsilien von Hanstein bis in die Archegonien, die der Farne von Strasburger bis in die Eizelle hinein verfolgt; dass nun auch bei den Phanerogamen eine Vermischung gewisser durch Diffusion übertretender Stoffe des Pollen-

schlauchs mit der Eizelle stattfindet, darf aus der Analogie geschlossen werden; es wäre sonst unerklärlich, wie die blosse Berührung des oft dickwandigen Pollenschlauchs mit dem Embryosack diese befruchten sollte, während bei jenen eine so vollständige Verschmelzung der männlichen und weiblichen Zelle dazu nöthig ist.

Die Sexualzellen derselben Pflanze sind nicht bloss äusserlich verschieden; die Unfähigkeit jeder einzelnen für sich, einen neuen Entwickelungsprocess einzuleiten, während beide zusammen ein lebensfähiges Product liefern, zeigt, dass einer jeden gewisse Eigenschaften fehlen, welche die andere besitzt und ergänzt. Diese Verschiedenheit der Sexualzellen, die sexuelle Differenz, wird auf einem mehr oder minder langem Wege vorbereitet, durch den Geschlechtsact ausgeglichen, das geschlechtlich erzeugte Product verdankt seine Entstehung der Ausgleichung der sexuellen Differenz. Bei den Conjugaten u. a., wo die sexuelle Differenz äusserlich gering, oft selbst unmerklich ist, sind auch die vorausgehenden Entwickelungsprocesse gleichartig, die Mutterzellen und Urmutterzellen der beiden Sexualzellen sind äusserlich nicht verschieden. Wo aber die sexuelle Differenz grösser wird, da erscheint sie schon in den vorausgehenden Entwickelungsprocessen vorbereitet; so ist die Mutterzelle der Spermatozoiden der Oedogonien anders geformt als die Mutterzelle des Eikörpers; die Verschiedenheit in der Vorbereitung macht sich bei den Oedogonien mit Zwergmännchen besonders auffallend geltend. Bei den Vaucherien sind die Zweige, welche zu Antheridien werden, schon frühzeitig von denen verschieden, welche das Oogonium bilden; die geschlechtliche Differenz der Characeen wird in der ganz verschiedenen Entwickelung der Sporenknospen und Antheridien weit ausholend vorbereitet, auch die Stellung beider Geschlechtsorgane am Blatt ist hier eine constant verschiedene; ebenso wird bei den Muscineen und Gefässkryptogamen die Entstehung der Spermatozoiden und die der Eizellen durch die Bildung der Antheridien und Archegonien in verschiedener Weise vorbereitet; bei den Phanerogamen sind Pollen- und Eizellen immer Producte verschiedener Gebilde, der Antheren und Samenknospen, deren Verschiedenheit lange vor der Anlage der Geschlechtszellen selbst hervortritt. — Die Vorbereitung beschränkt sich aber nicht auf die Verschiedenheit der Organe, welche die Sexualzellen unmittelbar produciren, sie greift in den verschiedenen Classen oft so weit zurück, dass die ganze Pflanze als männliche oder weibliche Pflanze sich ausbildet, indem sie nur männliche oder nur weibliche Geschlechtszellen erzeugt; so schon bei manchen Algen, Characeen, Moosen, den Prothallien der Gefässkryptogamen; bei den Phanerogamen wird die Blüthe eine männliche oder eine weibliche, oder die ganze Pflanze bringt nur männliche oder weibliche Blüthen.

Dieses Zurückgreifen der Sexualdifferenz auf weit vorausgehende Entwickelungsprocesse, diese weit ausholende Vorbereitung zeigt, wie gross die Kluft sein muss, die schliesslich zwischen den Eigenschaften der männlichen und weiblichen Zelle liegt. Sehr merkwürdig ist dabei die Thatsache, dass die sexuelle Vorbereitung selbst über die durch den Generationswechsel gegebenen Wendepunkte in der Entwickelung des Individuums hinausgreift; bei den Algen, Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten stellt sich der Generationswechsel so dar, dass die eine der Wechselgenerationen während ihrer Entwickelung die Geschlechtsdifferenz ausbildet, dass dagegen in der folgenden Generation die sexuelle Differenz

ausgeglichen ist; man hat also in diesen Fällen eine geschlechtliche und eine ungeschlechttiche (neutrale) Generation im Entwickelungsgang des Individuums; die ungeschlechtliche Generation ist das Product der Ausgleichung der sexuellen Differenz der Geschlechtsgeneration; beide Generationen sind zumal bei den Muscineen und Gefässkryptogamen morphologisch wesentlich verschieden, sie folgen ganz verschiedenen Entwickelungsgesetzen, einer der Wendepunkte tritt dabei immer in der befruchteten Eizelle ein; das aus der ungeschlechtlichen (neutralen) Spore entwickelte Prothallium der Farne und Equiseten z. B. ist morphologisch ein Thallus ohne Blätter und ohne Wurzeln, physiologisch ist seine Bedeutung durch die Erzeugung der Antheridien und Archegonien bestimmt; die befruchtete Eizelle des Archegoniums dagegen bildet das Farnkraut, morphologisch charakterisirt durch die Differenzirung in Stamm, Blatt, Wurzel; in geschlechtlicher Beziehung aber ist diese morphologisch differenzirte Pflanze indifferent, neutral, sie entwickelt keine männlichen und weiblichen Zellen, aber ungeschlechtliche Sporen. Vergleicht man nun mit diesen Verhältnissen den Entwickelungsgang der Rhizocarpeen und Selaginellen, so zeigt sich, dass die beiden Generationen, Prothallium und sporenbildende Laubpflanze, noch wesentlich in demselben Verhältniss zu einander stehen, wie bei den Farnen und Equiseten, allein die sexuelle Differenz greift hier schon auf die Spore selbst zurück, die Sporen sind von zweierlei Art, grosse weibliche, welche das kleine weibliche Prothallium erzeugen, und kleine männliche, welche nur Spermatozoiden bilden. Die Vorbereitung dieser sexuellen Differenz macht sich schon innerhalb der ungeschlechtlichen Generation dadurch geltend, dass Sporangien von bestimmter Stellung nur weibliche, andere nur männliche Sporen bilden; bei Salvinia greift die Vorbereitung noch weiter zurück, insofern jede ganze Sporenfrucht nur weibliche, andere nur männliche Sporangien erzeugt. Es wurde nun schon früher gezeigt, wie bei den Phanerogamen der Embryosack der grossen, das Pollenkorn der kleinen Spore der heterosporen Gefässkryptogamen, wie ferner das Endosperm dem Prothallium derselben entspricht. Das Endosperm (Prothallium) erscheint hier nicht mehr als selbständiger Organismus, sondern nur noch als Theil der vorhergehenden Generation, bei den Angiospermen ist es oft schon der Anlage nach rudimentär, zuweilen fehlt es, die weibliche Geschlechtszelle (Eizelle, Keimbläschen) ist hier das unmittelbare Product des Embryosackes, der der grossen Spore entspricht; die eigentliche Geschlechtsgeneration tritt also immer mehr zurück, sie wird als solche bedeutungslos, aber die sexuelle Differenz greift auf die sporenbildende Generation zurück, diese selbst bildet in sich, d. h. an ihren Staubblättern und Samenknospen die Geschlechtsorgane, und wo die phanerogame Pflanze eine diöcische ist, da trifft die sexuelle Differenz das ganze Individuum, es ist entweder weiblich oder männlich; bei allen Kryptogamen dagegen ist es immer nur die eine Generation im Entwickelungsgange des Individuums, welche diöcisch auftreten kann.

Diese hier nur angedeuteten Betrachtungen zeigen, dass die sexuelle Differenz bei verschiedenenen Pflanzenclassen in einem ganz verschiedenen Verhältniss zu der morphologischen Differenzirung steht, welche sich im Generationswechsel ausspricht. Damit hängt die fernere Thatsache innig zusammen, dass das Product der befruchteten Eizelle bei verschiedenen Pflanzen die verschiedenste morphologische Bedeutung hat. Bei den Conjugaten ist es eine Zygospore, aus der sich später Zellengenerationen entwickeln, die den Mutter-

zellen der Zygospore gleichen, bei den Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeten ist das Product der Sexualzellen die Oospore, aus der sich eine ungeschlechtliche Generation entwickelt, die aber auf verschiedene Weise aus der Oospore hervorgeht; bei den Muscineen ist das neutrale Product der befruchteten Eizelle die sogenannte Moosfrucht, bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen ist es die belaubte und bewurzelte Pflanze.

Der durch die Vereinigung der Sexualzellen, durch die Befruchtung hervorgerufene Entwickelungsprocess beschränkt sich gewöhnlich nicht bloss auf den erzeugten Embryo, sondern auch in der Mutterpflanze selbst finden mannigfaltige Veränderungen statt; bei den Coleochaeten ist die Berindung der Oospore eine solche, bei den Characeen wachsen nach der Befruchtuug die Hüllschläuche der Sporenknospe, ihre Windungen werden zahlreicher, ihre Häute verholzen auf der Innenseite; bei den Lebermoosen entstehen verschiedene Umhüllungen aus der Mutterpflanze, welche die in der Calyptra eingeschlossene Frucht umgeben; bei den Laubmoosen ist die Bildung der Vaginula, bei allen Muscineen die Ausbildung der Calyptra selbst hierher zu rechnen. Das den heranwachsenden Farnembryo umgebeude Gewebe des Prothalliums wächst anfangs lebhaft mit; bei den Phanerogamen beruht die ganze Ausbildung des Samens und der Frucht auf den in der Mutterpflanze durch die Befruchtung in der Eizelle hervorgerufenen Veränderungen. Die beiden merkwürdigsten Fälle finden sich aber bei den Florideen (und Pezizen) einerseits und den Orchideen andererseits. Bei jenen bewirkt die Befruchtung überhaupt nicht unmittelbar die Bildung eines Embryos, sondern Wachsthumsvorgänge an der Mutterpflanze, in deren Folge das Cystocarp der Florideen, der Fruchtkörper der Pezizen entsteht. Bei den Orchideen dagegen machen sich schon vor der Befruchtung die Wirkungen der Pollenschläuche auf die Mutterpflanze geltend; Hildebrand [1]) zeigte, dass bei allen untersuchten Orchideen zur Zeit der Bestäubung die Samenknospen noch nicht conceptionsfähig sind, bei manchen (Dendrobium nobile) sind sie noch nicht einmal angelegt; erst durch das Wachsthum der Pollenschläuche im Gewebe der Narbe und des Griffels bilden sich die Samenknospen so weit aus, dass endlich die Befruchtung stattfinden kann; bei den Orchideen ist die Entstehung der weiblichen Zelle ein Resultat der Bestäubung, sie entsteht durch die Wirkung des männlichen Pollenschlauches auf das Gewebe der Mutterpflanze.

Wenn der Embryo sich innerhalb der Mutterpflanze ausbildet, wie bei den Muscineen und Gefässkryptogamen, so entzieht er dieser seine Nährstoffe, was bei letzteren mit völliger Erschöpfung und dem Absterben des Prothalliums verbunden ist; bei den Phanerogamen wird nicht nur der Embryo meist schon innerhalb der Frucht weit ausgebildet, sondern auch durch die Auhäufung von Reservenahrung im Samen, durch die Ausbildung der Frucht eine grosse Masse von Assimilationsproducten der Mutterpflanze entzogen; in vielen Fällen wird diese auch hier völlig erschöpft, sie giebt alle disponiblen Bildungsstoffe an die Samen und Früchte und stirbt ab (monocarpe Pflanzen). Es leuchtet ein, dass alle diese Veränderungen, die mannigfaltigsten Bewegungen der Stoffe in der Mutterpflanze, welche mit jenen Vorgängen verbunden sind, Folgen der Befruchtung sind, weit greifende Folgen, welche durch die Vereinigung mikroskopisch kleiner, für die beste Wage unwägbarer Zellen hervorgerufen werden.

§ 13. Einfluss der Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung. Die männlichen und weiblichen Zellen oder die sie erzeugenden Organe entstehen entweder dicht neben einander oder weiter entfernt auf derselben Pflanze, oder sie entstehen auf verschiedenen Exemplaren derselben Pflanzenart; die Sexualzellen derselben Pflanzenart können also ihrer Abstammung nach mehr oder minder nahe verwandt sein, sie können sich zu einander verhalten wie Geschwister, wie Geschwisterkinder oder wie deren Enkel und Urenkel u. s. w. — Es fragt sich nun, welchen Einfluss diese Verwandt-

1) Hildebrand in Bot. Zeitung 1863, p. 341.

schaft in der Abstammung der männlichen und weiblichen Zellen auf den Erfolg der Befruchtung geltend macht. Gegenwärtig lässt sich zwar in dieser Beziehung kein allgemeines Gesetz aussprechen, aber die weit überwiegende Mehrzahl der Erscheinungen deutet darauf hin, dass die geschlechtliche Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen für die Erhaltung der Pflanzen nachtheilig ist, und zwar im Allgemeinen um so mehr, je weiter die morphologische und sexuelle Differenzirung fortschreitet. Nur bei wenigen niederen Pflanzen kommt es vor, dass die sich fruchtbar vereinigenden Sexualzellen Schwesterzellen sind; so z. B. bei Rhynchonema unter den Conjugaten; aber schon bei den meisten anderen Algen und Pilzen sind die Sexualzellen derselben Pflanze von entfernterer Verwandtschaft (Spirogyra, Oedogonien, Fucus platycarpus u. a.), und überall da, wo die Befruchtung durch activ oder passiv bewegliche Spermatozoiden vermittelt wird, ist wenigstens die Möglichkeit gegeben, dass sie mit Eizellen von entfernterer Abkunft zusammentreffen; schon bei den Vaucherien, wo das Antheridium die Schwesterzelle des Oogoniums ist, deutet die Krümmung der ersteren und die Richtung, in welcher die Spermatozoiden entleert werden, darauf hin, dass die Befruchtung gewöhnlich nicht zwischen den neben einander stehenden, sondern zwischen entfernteren Organen oder selbst zwischen denen verschiedener Exemplare stattfindet. Das Streben, nur Sexualzellen von möglichst entfernter Verwandtschaft der Abstammung innerhalb derselben Art der Befruchtung zuzulassen, macht sich durch sehr verschiedene Einrichtungen geltend, in einfachster Weise zunächst dadurch, dass auf jedem geschlechtlichen Exemplar der Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe erzeugt werden; zwischen den beiden zur Vereinigung kommenden Sexualzellen liegt also der ganze Entwickelungsprocess der beiden betreffenden Pflanzen, wenn sie von derselben Mutterpflanze, und eine noch längere Entwickelungsreihe, wenn die betreffenden Pflanzen selbst von verschiedenen Mutterpflanzen abstammen. Diese Vertheilung der Geschlechter, die wir allgemein als diöcische bezeichnen können, findet sich nun in allen Classen und Ordnungen des Pflanzenreichs verbreitet, und eben diese Verbreitung weist darauf hin, dass es eine für die Erhaltung der verschiedensten Arten nützliche Einrichtung ist; so finden wir den Diöcismus bei vielen Algen, z. B. den meisten Fucaceen, bei manchen Saprolegnieen, bei manchen Characeen (Nitella syncarpa u. a.), bei vielen Muscineen, am Prothallium mancher Farne (Osmunda regalis), der meisten Equiseten, ferner bei vielen Gymnospermen und Angiospermen.

Ist der Pflanzenkörper, welcher die Sexualorgane producirt, an sich schon gross oder doch reich gegliedert, so wird eine weit entfernte Verwandtschaft der beiderlei Sexualzellen schon dadurch erreicht, dass sich die männlichen auf anderen Zweigen als die weiblichen entwickeln; auch dieses Verhältniss, welches allgemein als Monöcismus bezeichnet werden kann, ist im Pflanzenreiche weit verbreitet [manche Algen, viele Muscineen, sehr viele Gymnospermen und Angiospermen [1]].

---

1) Auch die als Polygamie bezeichnete Geschlechtervertheilung ist unter den Einrichtungen zu nennen, welche die beständige Selbstbefruchtung einer Blüthe oder eines Individuums verhindern.

Aber auch das für den oben ausgesprochenen Satz scheinbar ungünstigste Verhältniss ist im Pflanzenreich häufig realisirt, indem die Geschlechtsorgane dicht beisammen entstehen, die Sexualzellen also von naher, wenn auch nicht immer nächster Abstammung sind; so producirt derselbe Zellenfaden der Oedogonien männliche und weibliche Zellen, derselbe Vaucherienschlauch dicht neben einander Antheridien und Oogonien, dasselbe Receptaculum von Fucus platycarpus erzeugt Eizellen und Spermatozoiden, die Sporenknospe der meisten Characeen entsteht ganz dicht neben dem Antheridium auf demselben Blatt, die Archegonien und Antheridien mancher Moose (Bryumarten) sind zu Zwitterblüthen zusammengestellt, die Prothallien vieler Farne produciren beiderlei Geschlechtsorgane nahe neben einander, bei den Angiospermenblüthen ist der Hermaphroditismus typisch und sehr allgemein. Allein in allen diesen Fällen, wo es scheinbar darauf abgesehen ist, die Vereinigung von Sexualzellen naher Verwandtschaft zu begünstigen, sind zugleich Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass die männlichen Zellen mit den neben ihnen erzeugten weiblichen zusammentreffen, oder es ist doch dafür gesorgt, dass diess nicht immer zu geschehen braucht; eine Thatsache, die zuerst von Conrad Sprengel (1793) erkannt und von Darwin, Hildebrand und Anderen in neuerer Zeit erweitert wurde[1]). Gerade an den hermaphroditen Blüthen und den ihnen ähnlichen Geschlechtervertheilungen der Kryptogamen zeigt es sich sehr schlagend, dass das Zusammenwirken von Sexualzellen naher Verwandtschaft für den Bestand der meisten Pflanzen schädlich sein muss, da so verschiedene, oft ganz erstaunliche Mittel angewendet werden, um die Befruchtung innerhalb eines hermaphroditen Geschlechtsapparates zu vermeiden.

Eines der gewöhnlichsten und einfachsten Mittel ist die Dichogamie, d. h. die ungleichzeitige Entwickelung der beiden Geschlechtsorgane innerhalb eines und desselben hermaphroditen Geschlechtsapparates, so dass die dicht neben einander erzeugten (nahe verwandten) Sexualzellen zu verschiedener Zeit functionsfähig werden, also nicht zusammenwirken können, die männliche Zelle muss mit der weiblichen eines andern hermaphroditen Geschlechtsapparates sich vereinigen. So ist es ganz gewöhnlich bei den hermaphroditen Blüthen der Angiospermen, aber auch bei den meisten bissexuellen Farnprothallien und bei den nicht diöcischen Characeen, wo die Sporenknospe zwar dicht neben dem Antheridium entsteht, aber später als dieses seine sexuelle Reife erlangt (sehr auffallend z. B. bei Nitella flexis). Bei den dichogamen Phanerogamenblüthen werden zur Uebertragung des Pollens auf die Narbe anderer Blüthen die Insecten verwendet, zu welchem Zweck ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile vorhanden sind, die wir später noch näher betrachten wollen; bei den dichogamen Nitellen und Farnprothallien genügt die Bewegung der Spermatozoiden, die bei dichtem Wuchs der Pflanzen leicht auf die Archegonien benachbarter Prothallien oder auf

---

1) Conrad Sprengel (Das neu entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793, p. 43) sprach zuerst den folgenreichen Gedanken aus: »Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechts und wahrscheinlich wenigstens eben so viele Zwitterblumen Dichogamisten sind, so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle«. — Darwin (On the various centrivances by which Orchids are fertilised, p. 359) sagt: »Nature tells us in the most emphatic manner, that she abhors perpetual self-fertilisation« und ferner: »No hermaphrodite fertilises itself for perpetuity of generations«.

die Sporenknospen anderer Nitellenblätter, oder selbst anderer Pflanzen dieser Art gelangen. Ob bei den oben genannten Algen und manchen Muscineen Dichogamie vorhanden ist, ist fraglich, jedenfalls ist aber durch die Beweglichkeit der Spermatozoiden und die sonstigen hier obwaltenden Verhältnisse die Möglichkeit gegeben, dass jene auf die Eizellen anderer Pflanzen oder anderer Zweige derselben Pflanze treffen.

Bei den Angiospermen kommen aber neben der häufigen Dichogamie noch ganz andere Einrichtungen vor, welche ausschliesslich den Zweck verfolgen, mit Hilfe der Insecten den Pollen hermaphroditer Blüthen auf die Narbe anderer Blüthen, oft selbst der Blüthen anderer Pflanzen übertragen zu lassen. Bei den meisten Orchideen, Asclepiaden, Viola u. a. entwickeln sich die Geschlechtsorgane jeder einzelnen Blüthe zwar gleichzeitig, aber es sind zur Zeit der Geschlechtsreife mechanische Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe kommt, er muss von Insecten auf andere Blüthen übertragen werden.

In anderen Fällen, wie bei Corydalis cava (von Hildebrand nachgewiesen) fällt der Pollen wirklich auf die Narbe derselben Blüthe, er ist aber hier ohne Wirkung, er wirkt nur dann befruchtend, wenn er auf die Narbe einer andern Blüthe, und nur dann vollkommen befruchtend, wenn er auf die Blüthen einer Pflanze derselben Art übertragen wird; diese Pflanze ist also nur morphologisch hermaphrodit, physiologisch in Bezug auf die Geschlechtsfunction aber diöcisch; ähnlich verhält sich nach John Scott Oncidium microchilum, insofern der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe übertragen nicht befruchtend wirkt, während er ein anderes Individuum zu befruchten vermag und auch das weibliche Organ durch einen fremden Pollen befruchtet wird[1]). Pollen und Narbe derselben Blüthe sind also functionsfähig, aber nur für die Organe einer fremden Blüthe. Aehnliche Verhältnisse wurden von Gärtner an Lobelia fulgens und Verbascum nigrum, an Bignonien von Fritz Müller[2]) beobachtet.

Nicht minder merkwürdig und auf die gegenseitige Befruchtung verschiedener Pflanzen derselben Art mit hermaphroditen Blüthen berechnet, ist die Heterostylie; die Exemplare derselben Pflanzenart sind in diesem Falle bezüglich ihrer Geschlechtsorgane verschieden; das eine Exemplar bildet ausschliesslich Blüthen mit langem Griffel (hochstehender Narbe) und kurzen Filamenten (tiefstehenden Antheren), das andere Exemplar dagegen Blüthen mit tiefstehender Narbe und hochstehenden Antheren; man hat also in diesem Fälle innerhalb derselben Pflanzenart Exemplare mit macrostylen und solche mit microstylen Blüthen; so z. B. bei Linum perenne, Primula sinensis und anderen Primulaceen; es kommt aber auch, wie bei vielen Oxalisarten und Lythrum Salicaria vor, dass dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare derselben Art auftreten, ausser der Blüthenform mit macrostylen und der mit microstylen Blüthen findet sich noch eine mit mesostylen Blüthen. Für diese Fälle der Heterostylie haben nun Darwin und Hildebrand nachgewiesen, dass die Befruchtung nur dann möglich ist (Linum perenne) oder doch nur dann den

---

1) Nach Fritz Müller (Bot. Zeitung 1868, p. 114) wirken Pollenmassen und Narbe desselben Stockes bei verschiedenen Oncydiumarten geradezu giftig tödtend auf einander.

2) Fritz Müller: Bot. Zeitung 1868, p. 629.

besten Erfolg hat, wenn der Pollen der macrostylen Blüthe auf die microstyle Narbe einer anderen Pflanze und der Pollen der microstylen Blüthe auf die macrostyle Narbe einer anderen Pflanze übertragen wird; wo dreierlei Griffellängen vorhanden sind, da schlägt die Befruchtung nach derselben erweiterten Regel am besten an, wenn der Pollen auf diejenige Narbe übertragen wird, die in einer andern Blüthe auf derselben Höhe steht, wie die Anthere, aus welcher der Pollen stammt.

Während bei den zahlreichen Diclinen, Dichogamen und den später genannten Phanerogamen die Insecten den Pollen von einer Blüthe in die andere tragen, kommt es verhältnissmässig nur selten vor, dass die Bestäubung auch ohne Insectenhilfe von einer Blüthe auf andere hin stattfindet; so z. B. bei manchen Urticeen wie Pilea und Moreen wie Broussonetia, wo die aus der Knospenlage plötzlich hervorschnellenden Antheren ihren leichten Pollen als zartes Staubwölkchen in die Luft streuen, die es den weiblichen Organen anderer Blüthen zuweht; noch einfacher ist es bei dem Roggen; die Blüthen der Roggenähre öffnen sich einzeln, meist morgens; die sich rasch verlängernden Filamente stossen die reifen Antheren aus den Spelzen hervor; die Antheren hängen dann an den langen Filamenten abwärts, öffnen sich sofort und lassen den schweren Pollen hinunterfallen; er fällt auf die Narben tiefer stehender Blüthen derselben Aehre oder benachbarter Aehren, wobei die Schwankungen der Halme unter dem Winde mitwirken.

Bei dem schon unter den Kryptogamen, noch mehr unter den Phanerogamen so deutlich ausgesprochenen Streben, die Befruchtung innerhalb desselben bissexuellen Geschlechtsapparates (Selbstbefruchtung) zu vermeiden, ist es eine sehr auffallende Thatsache, dass unter den Angiospermen mehrere Pflanzen vorkommen, welche zweierlei hermaphrodite Blüthen bilden, nämlich grosse, die gewöhnlich der Befruchtung durch den Pollen anderer Blüthen zugänglich sind, und kleine mehr oder minder verkümmerte, zuweilen unterirdische Blüthen, die sich niemals öffnen, deren Pollen aus den Antheren unmittelbar seine Schläuche nach der Narbe hinsendet und die Samenknospen befruchtet; es kommen hier also an demselben Exemplar einer Pflanzenart Blüthen vor, von denen die einen der Fremdbestäubung, die anderen ausschliesslich der Selbstbestäubung zugänglich[1]) sind; so z. B. bei Oxalis acetosella, wo die kleinen am Boden verborgenen Blüthen auftreten, wenn die grossen Blüthen ihre Früchte schon reifen, ferner bei Impatiens nolitangere, Lamium amplexicaule, Specularia perfoliata und vielen Violaarten (V. odorata, elatior, canina, mirabilis u. a.), Ruellia clandestina, bei manchen Papilionaceen (Amphicarpaea, Voandzeia), Commelina bengalensis u. a. Wo in diesen Fällen die grossen, typisch ausgebildeten Blüthen fruchtbar sind, da können und müssen wenigstens gelegentlich im Laufe der Generationen Kreuzungen mit anderen Blüthen derselben Art eintreten, und dann erscheinen die kleinen, verkümmerten, sich selbst befruchtenden Blüthen mehr als eine nebenhergehende Einrichtung, deren Zweck und Bedeutung allerdings unbekannt ist; merkwürdig und der allgemeinen Regel anscheinend widersprechender ist es aber, dass die grossen typischen Blüthen zuweilen eine Neigung zur Unfruchtbarkeit haben (Violaarten), oder ganz unfruchtbar sind (Voandzeia), so dass die Fortpflanzung in solchen

---

1) H. v. Mohl: »Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen« in Bot. Zeitung 1863, Nr. 42, 43.

Fällen auf den sich selbst befruchtenden abnormen Blüthen vorwiegend oder allein beruht. Da indessen noch manche Fragen, die hier zu lösen wären, ihrer Beantwortung entgegensehen, so können diese immerhin selteneren Vorkommnisse die allgemeine Regel nicht umstossen.

In anderen Fällen, wie bei den meisten Fumariaceen, Canna indica, Salvia hirta, Linum usitatissimum, Draba verna, Brassica Rapa, Oxalis micrantha und sensitiva kommt (nach Hildebrand) vermöge der Lage der Geschlechtstheile der Pollen unmittelbar auf die Narbe derselben Blüthe und wirkt auch befruchtend; aber in solchen Fällen ist, da die Blüthen von Insecten besucht werden, wenigstens eine gelegentliche Kreuzung mit anderen Blüthen nicht vermieden. Selbst unter den Orchideen, wo sonst die wunderbarsten Vorrichtungen zur Vermeidung der Selbstbestäubung vorkommen, findet sich bei Cephalanthera grandiflora nach Darwin der Fall, dass die Pollenkörner ihre Schläuche von der Anthere aus in die Narbe hineinsenden; nach Darwin's Versuchen ist aber der Ertrag an guten Samen geringer, wenn die Pflanzen allein dieser Selbstbestäubung überlassen sind, als wenn man sie mit Hilfe der Insecten der Kreuzung, der Bestäubung mit fremdem Pollen aussetzt.

Ein klares Verständniss der oben kurz angedeuteten Verhältnisse der Dichogamie, Heterostylie und sonstigen Einrichtungen zur Fremdbestäubung der Blüthen ist nur durch ein sorgfältiges Studium zahlreicher, einzelner Fälle zu gewinnen; man vergleiche darüber: Chr. Conrad Sprengel: »Das neuentdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen« mit 25 Kupfertafeln (Berlin 1793). — Darwin: »Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insecten und über die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung» (übers. von Bronn, Stuttgart 1862). — Fr. Hildebrand: »Die Geschlechtervertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung« (Leipzig 1867).

Mehr als bei irgend einer anderen Gelegenheit tritt es bei der Befruchtung der Blüthen hervor, wie genau die Ausbildung der Organe ganz bestimmten Lebensverhältnissen der Pflanze, der Erfüllung ganz bestimmter Zwecke angepasst (adaptirt) ist. Jede Pflanze hat ihre ganz besonderen Einrichtungen zum Zweck der Uebertragung des Pollens auf die Narbe einer anderen Blüthe; viel Allgemeines lässt sich daher nicht sagen; nur Folgendes sei bemerkt.

Zuerst ist zu beachten, dsss die Insecten unwillkürlich und unbewusst die Uebertragung des Pollens bewirken, indem sie den Nectar der Blüthen aufsuchen, der ausschliesslich zu diesem Zwecke gebildet wird; Blüthen, welche von Insecten nicht besucht werden, und die Kryptogamen, die ihrer nicht bedürfen, sondern auch keinen Nectar ab. — Die Lage der meist tief unten im Grunde der Blüthen versteckten Nectarien, sowie die Grösse, Form, Stellung und oft auch die Bewegung der Blüthentheile während der Zeit der Bestäubung, sind immer darauf berechnet, dass das Insect, oft ein solches von bestimmter Art, bestimmte Stellungen einnehmen, bestimmte Bewegungen bei dem Aufsuchen des Nectars machen muss, damit an seinen Haaren, seinen Füssen oder am Rüssel die Pollenmassen hängen bleiben, die es dann bei ähnlichen Stellungen in einer anderen Blüthe an den Narben abzustreifen hat. Bei den Dichogamen kommen hierbei noch die Bewegungen der Staubblätter und der Griffel oder Narbenschenkel zu Hilfe; sie finden häufig in der Art statt, dass zu einer gewissen Zeit die geöffneten Antheren dieselbe Steltung in der Blüthe einnehmen, welche die empfängnissfähigen Narben zu einer andern Zeit haben, so dass das Insect mit demselben Körpertheil, bei gleicher Bewegung in der einen Blüthe die geöffneten Antheren, in der anderen Blüthe die offenen Narben trifft. Dasselbe Princip wird auch bei den heterostylen Blüthen verwerthet, insofern bei diesen die Bestäubung dann den günstigen Erfolg hat, wenn Antheren und Narben, die in den verschiedenen Blüthen gleiche (dauernde)

Stellung haben, mit Hilfe der Insecten zusammenwirken. — Ausserdem kommen aber noch die mannigfaltigsten, oft geradezu erstaunlichen Einrichtungen zum Zweck der Pollenübertragung durch Insecten vor. Einige Beispiele mögen nun zu bestimmteren Vorstellungen führen.

1) Die Dichogamen sind entweder protandrische oder protogynische; bei jenen entwickeln sich die Staubblätter zuerst, ihre Antheren öffnen sich zu einer Zeit, wo die Narben noch unentwickelt, noch nicht empfängnissfähig sind; die Narbenflächen öffnen sich erst später, meist erst dann, wenn der Pollen aus den Antheren derselben Blüthe von Insecten fortgetragen ist, sie können alsdann nur noch vom Pollen jüngerer Blüthen bestäubt werden. So verhalten sich die Geranien und Pelargonien, Ebilobien, Malven, die Umbelliferen, Compositen, Campanulaceen, Lobiaceen, Digitalis u. a. Die Beobachtung der genannten Verhältnisse, zumal auch die der vorhin erwähnten Bewegungen der Staubblätter und Narben

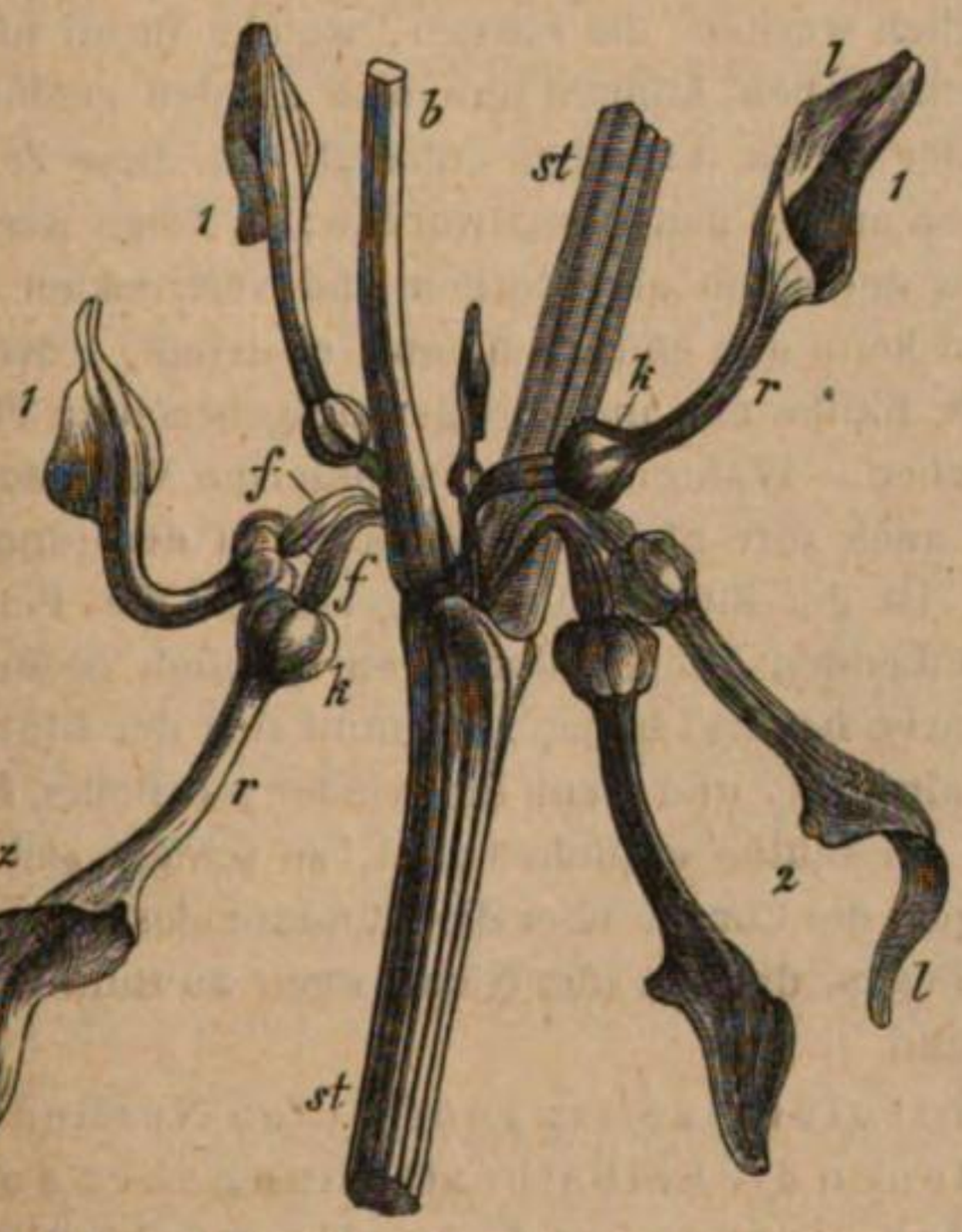


Fig. 445. Aristolochia Clematitis: ein Stammstück *st* mit Blattstiel *b*, in dessen Axel neben einander verschieden alte Blüthen stehen; 1, 1 junge noch unbefruchtete, 2, 2 befruchtete, abwärts gewendete Blüthen; *k* kesselförmige Erweiterung der Blumenröhre *r*; *f* der unterständige Fruchtknoten (natürliche Grösse).

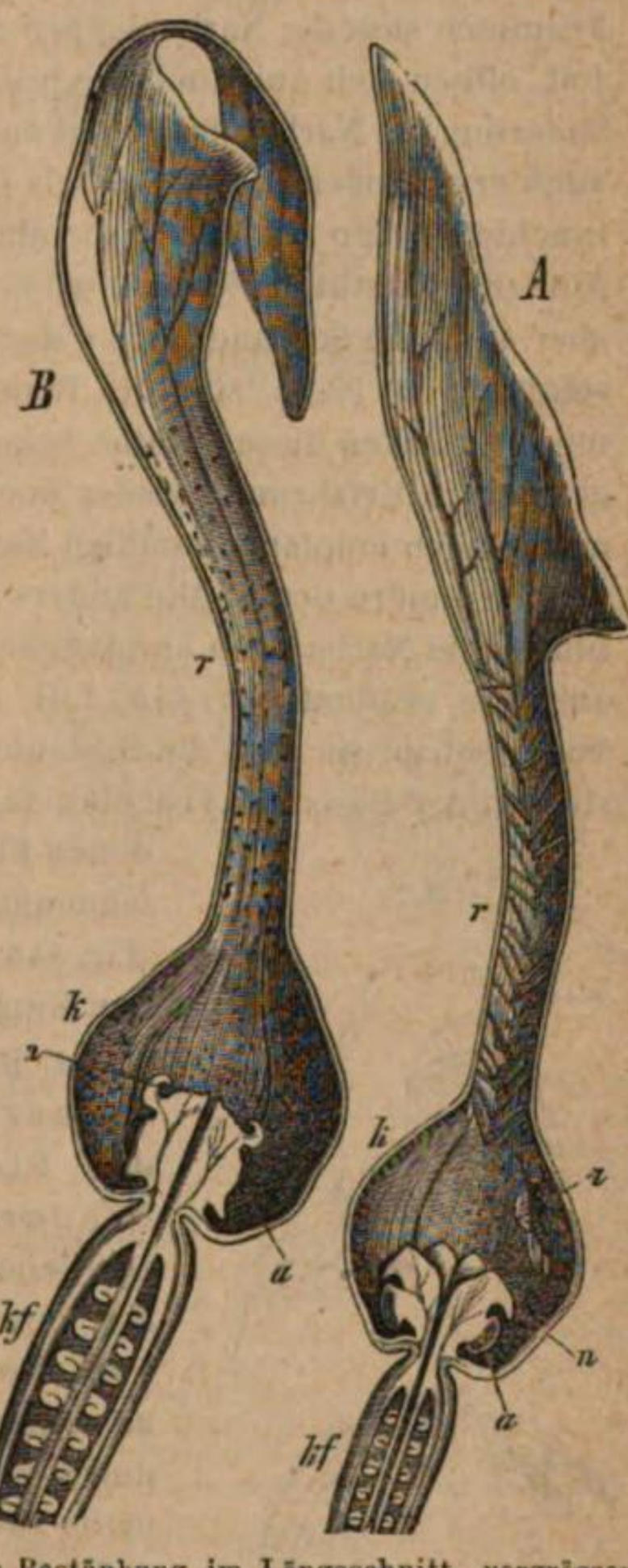


Fig. 446. Aristolochia Clematitis, Blätter *A* vor und *B* nach der Bestäubung im Längsschnitt, vergrössert (siehe den Text).

sind hier, z. B. bei Geranium, Althaea, so leicht zu machen, das eine in's Einzelne gehende Beschreibung kaum nöthig erscheint. — Bei den protogynischen Dichogamen wird die Narbe empfängnissfähig zu einer Zeit, wo die Antheren derselben Blüthe noch nicht reif sind; wenn diese später sich öffnen und den Pollen entlassen, ist die Narbe schon von fremdem Pollen bestäubt oder selbst schon verwelkt und abgefallen (z. B. Parietaria diffusa); der Pollen dieser Blüthe kann also nur noch für jüngere Blüthen verwendet werden; so bei Scrophularia nodosa, Mandragora vernalis, Scopolia atropoides, Plantago media, Luzula

pilosa, Anthoxanthum odoratum u. a. (nach Hildebrand). Unter den protogynischen Dichogamen ist Aristolochia Clematitis durch besonders auffallende und eigenthümliche Einrichtungen ausgezeichnet.

Figur 446 *A* zeigt eine jüngere Blüthe im Längschnitt; die Narbenfläche *n* ist so eben im befruchtungsfähigen Zustand, die Antheren aber noch geschlossen; eine kleine Fliege *i*, die auf ihrem Rücken einen Haufen Pollen aus einer älteren Blüthe mitgebracht hat, ist so eben durch den engen Schlund der Blüthe eingedrungen und treibt sich in der kesselförmigen Erweiterung *k* derselben herum; nicht selten findet man 6—10 solcher Fliegen in einer Blüthe; sie sind abgesperrt und können nicht wieder fort, denn der Schlund der Blüthe *r* ist mit langen, wie in einem Charnier beweglichen Haaren besetzt, welche zwar dem Hereinschlüpfen der Fliege kein Hinderniss bereiten, ihnen aber wie eine Reuse den Ausgang wehren. Während sich nun die Thiere im Kessel herumbewegen, kommt ihr mit Pollen beladener Rücken mit der Narbenfläche in Berührung, diese wird bestäubt, in Folge dessen krümmen sich die Narbenlappen aufwärts, wie in Figur 446 *B*, *n*. Sobald dies stattgefunden hat, öffnen sich nun auch die bisher geschlossenen Antheren, die zugleich durch die Veränderung der Narben freigelegt und durch die Collabirung der Haare an dem Grunde des nun auch erweiterten Blumenkessels frei zugänglich werden; die Fliegen, welche ihren mitgebrachten Pollen auf der Narbenfläche abgesetzt haben, können nun also zu den geöffneten Antheren hinunterkriechen, wo sich ihnen der Pollen derselben anhängt; um diese Zeit ist aber auch die Schlundröhre *r* der Blüthe nach aussen gangbar geworden; in Folge der Bestäubung der Narbe sind die Reusenhaare in derselben abgestorben und vertrocknet; das mit dem Pollen dieser Blüthe beladene Insect kann nun endlich hinaus, es dringt, trotz der gemachten Erfahrung, wieder in eine jüngere Blüthe ein, um dort den mitgebrachten Pollen an die noch empfängnissfähige Narbe abzugeben. Während der geschilderten Veränderungen im Innern der Blüthe ändert sich aber auch ihre Stellung; so lange in der jüngeren Blüthe die Narbe noch empfängnissfähig ist, ist der Blüthenstiel aufgerichtet, das Perigon auswärts geöffnet (Fig. 445, 1 1), die ankommenden Fliegen finden ein gastlich geöffnetes Thor; sobald sie aber die Bestäubung der Narbe bewirkt haben, krümmt sich der Blüthenstiel an der Basis des Fruchtknotens scharf abwärts, und wenn die wieder mit Pollen beladenen Fliegen aus der Blüthe entflohen sind, so schlägt sich der fahnenförmige Lappen der Corolle über die Mündung des Schlundes (Fig. 446 *B*), den Fliegen, die nun hier Nichts mehr zu thun haben, den Eingang wehrend.

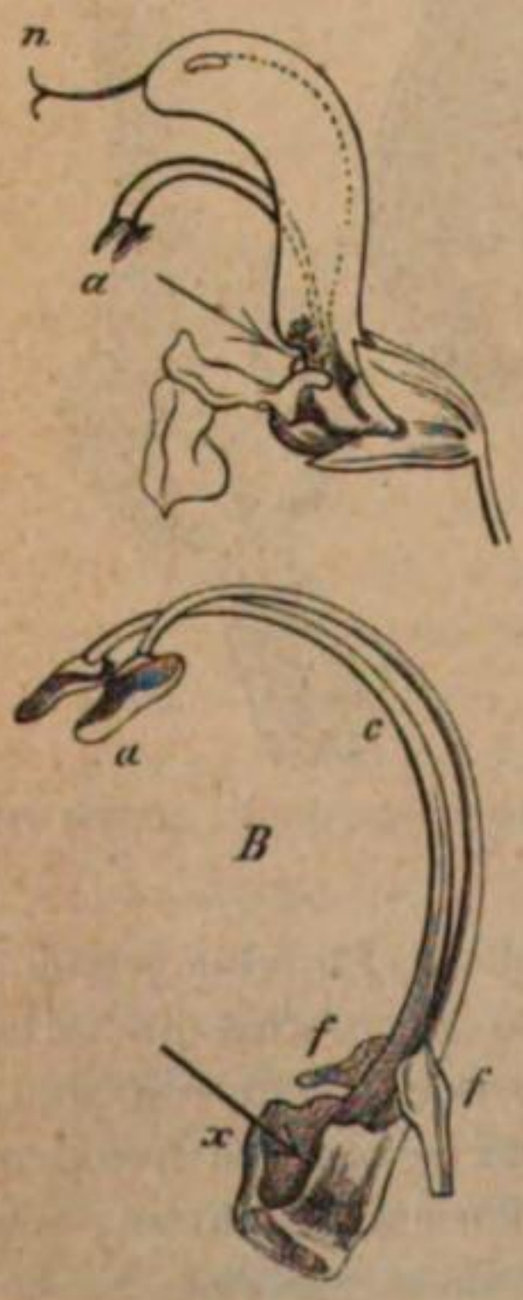


Fig. 447.

2) Blüthen mit gleichzeitig geöffneten Narben und Antheren, bei denen die Selbstbestäubung aber durch die Stellung der Organe und durch mechanische Hindernisse unmöglich gemacht oder erschwert ist. Die Uebertragung des Pollen auf die Narbe ist auch hier gewöhnlich den Insecten anvertraut, meist in der Art, dass eine Narbe nur durch Pollen einer anderen Blüthe bestäubt werden kann, zuweilen (wie bei den Asclepiadeen) ist indessen die Bestäubung durch den Pollen derselben Blüthe neben der Fremdbestäubung nicht ganz ausgeschlossen. Die Einrichtungen sind hier ausserordentlich mannigfaltig und zuweilen so verwickelt, dass ihre Bedeutung nur durch eingehende Untersuchungen erkannt wird. Es gehören in diese Abtheilung z. B. die Irisarten, Crocus, Pedicularis, viele Labiaten, ferner Melastomaceen, Passifloren, Papilionaceen; zu den interessantesten gehören die Asclepiadeen, bei denen sich diese Verhältnisse aber nur durch zahlreiche Abbildungen und weitläufige Beschreibungen erklären lassen, weshalb ich auf Robert Brown (observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae in Transactions of the Linnean

society, London 1833) und auf Hildebrand in Botanische Zeitung 1867, Nr. 34 verweise. — Ungemein zierlich und leicht verständlich ist die mechanische Vorrichtung zur Vermeidung der Selbstbefruchtung und zur Sicherung der Kreuzung zwischen verschiedenen Blüthen derselben Art bei unserer Salvia pratensis und manchen anderen Species dieser Gattung[1]). Fig. 447 *A* zeigt eine Blüthe der genannten Art von der Seite gesehen, bei *n* die empfängnissfähige zweilippige Narbe, und im Innern der Oberlippe der Corolle durch eine punktirte Linie angedeutet, die Lage eines der beiden Staubfäden. Sticht man mit einer Nadel in der Richtung des Pfeils in den Blüthenschlund, so springen beide Staubfäden hervor, wie bei *a*; thut dasselbe eine Hummel mit ihrem Rüssel, um dort Honigsaft zu saugen, so treffen die geöffneten Antheren auf ihren Rücken und streifen dort ihren Pollen an einer bestimmten Stelle ab; kommt das Insect in derselben Stellung nun an eine andere Blüthe, so streift es mit dem pollentragenden Rücken an der Narbe desselben hin und bestäubt diese. Die Ursache des Hervorschwellens der Staubbeutel wird durch Fig. 447 *B* hinreichend klar; sie zeigt die kurzen eigentlichen Filamente *ff*, welche mit ihren Basen den Seiten des Blumenschlundes angewachsen sind, während sie andererseits die langen Connective *cx* tragen, welche sich an ihrer Anheftung hin und her schaukeln lassen; nur der obere lange dünne Arm jedes Connectivs *c* trägt eine Antherenhälfte *a*, der untere kurze Arm bei *x* ist ohne Anthere und mit dem des anderen Staubfadens so verbunden, dass beide zusammen eine Art Lehnstuhl bilden; trifft nun der Honig suchende Rüssel in Richtung des Pfeils in diesen Apparat, so wird der Schenkel hinter gedrückt, und die oberen Arme der Connective *c* bewegen sich nach vorn. — Auf ganz anderen mechanischen Einrichtungen beruht die Unmöglichkeit der Selbstbestäubung bei Viola tricolor. Fig. 448 *A* und *B* zeigt hier die Lage und Anordnung der Blüthentheile. Durch die Antheren und den Fruchtknoten, den sie umgeben, wird der von den Blumenblättern umschlossene Blüthengrund vollkommen ausgefüllt, mit Ausschluss des sackförmigen Anhangs (Sporns) des unteren Blumenblattes, in welchem sich der von den Anhängseln der beiden unteren Staubblätter ausgeschiedene Nectar sammelt. Der Eingang zu diesem also hinter den Geschlechtstheilen liegenden Nectarium ist nur durch eine tiefe, mit Haaren besetzte Rinne des unteren Blumenblattes möglich; die seitlichen und oberen Blumenblätter neigen sich vor dem von den Antheren umgebenen Fruchtknoten über der Rinne so zusammen, dass der Eingang von dem Narbenkopf *n* (in *B*) ganz ausgefüllt wird; derselbe sitzt auf einem biegsamen Griffel (*gr* in *C*), ist hohl und öffnet sich durch ein Loch, welches der haarigen Rinne des unteren Blumenblattes zugekehrt ist; der hintere untere Rand dieser Oeffnung ist

Fig. 448. Viola tricolor: *A* Längsschnitt der Blüthe in natürl. Gr.; *B* der schon befruchtete und geschwollene Fruchtknoten sammt den Antheren freigelegt; die Filamente sind abgerissen und die Antheren durch den wachsenden Fruchtknoten vorgezogen. *C* der Narbenkopf mit seiner Oeffnung *o* und Lippe *lp*, auf dem Griffel *gr* (vergrössert). — Es bedeutet *l* Kelchblatt, *ls* Anhängsel am Grunde der Kelchblätter, *c* die Blumenblätter, *cs* hohler Sporn des unteren Blumenblattes, als Nectarbehälter; *fs* die Anhängsel der beiden unteren Staubblätter, in den Sporn hinterragend, sie sondern nach Hildebrand den Nectar ab; *a* die Antheren, *n* der Narbenkopf; *v* Vorblätter des Blüthenstiels. — *D* Querdurchschnitt des Fruchtknotens mit den drei Placenten *sp* und den Samenknospen *sk*; *E* Querschnitt einer unreifen Anthere.

---

1) Ausführliches bei Hildebrand: Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865, p. 1.

mit einem lippenförmigen Anhängsel versehen. Die Antheren öffnen sich von selbst, und der Pollen sammelt sich unter und hinter dem Narbenkopf als gelber Staub zwischen den Haaren der genannten Rinne. Ein Insect, welches bereits von einer anderen Blüthe Pollen an seinem Saugrüssel mitbringt, schiebt letzteren, um zum Nectar zu gelangen, unter dem Narbenkopf durch die Rinne in das Nectarium hinter; dabei wird der am Rüssel hängende fremde Pollen an der Lippe des Narbenkopfes abgestreift, er bleibt zugleich an dem klebrigen Narbensaft, der die Höhlung des Narbenkopfes erfüllt, hängen und treibt später seine Schläuche durch den Griffelcanal hinab. Während nun das Insect den Nectar im Sporn hinten aussaugt, bleibt der in der Rinne hinter dem Narbenkopf liegende Pollen dieser Blüthe an dem Rüssel hängen; wird dieser dann hervorgezogen, so kommt dieser anhängende Pollen mit dem Narbensaft nicht in Berührung, indem die Lippe durch die Bewegung des Rüssels vorgezogen wird und die Oeffnung des Narbenkopfes von hinten und unten deckt. Der aus dieser Blüthe mitgenommene Pollen wird nun in der bereits angegebenen Weise in einer anderen Blüthe beim Einschieben des Rüssels in die Oeffnung des Narbenkopfes abgestreift. Würde das Insect seinen Rüssel wiederholt in das Nectarium derselben Blüthe einschieben, so müsste auch der Pollen derselben in ihre eigene Narbenöffnung kommen, aber die Insecten, wie Hildebrand bemerkt, thun diess (wie auch sonst) gewöhnlich nicht, sondern fahren nur einmal hinter, saugen den Nectar auf und besuchen dann eine andere Blüthe; mit einer spitzen, dünnen Nadel, die man unter dem Narbenkopf in die Rinne hinterschiebt und wieder vorzieht, kann man die Manipulation der Insecten nachahmen und die Narbenhöhle mit Pollen (der Blüthe eigenem oder fremdem) anfüllen. — Die ebenso mannigfaltigen als complicirten und sinnreichen Einrichtungen zur Fremdbestäubung hei den meisten Orchideen sind von Darwin in dem oben genannten Buche ausführlich beschrieben[1]); einer der einfacheren und in seinen Hauptzügen gewöhnlicheren Fälle mag hier an Epipactis latifolia kurz erläutert werden. Zur Zeit der Geschlechtsreife steht die Blüthe vermöge einer Drehung des Blüthenstiels so, dass das eigentlich hintere der sechs Perigonblätter nach vorn und unten hängt; es ist an seinem Basalstück kesselförmig vertieft und so zu einem Behälter für den selbst erzeugten Nectar umgebildet (*B*, *D* bei *l*). Der Geschlechtsapparat, getragen von dem Gynostemium *S* (in *C*), ragt schief über dieses Nectarium hin; die Narbe bildet eine mehrlappige, in der Mitte vertiefte und klebrige Scheibe, deren Fläche schief über den Nectariumkessel des Labellums hingeneigt ist. Rechts und links, oben, neben und hinter der Narbe stehen die beiden verkümmerten, drüsigen Staubblätter *x x*; über der Narbe, sie wie ein Dach überragend, liegt die einzige fruchtbare Anthere von bedeutender Grösse, die selbst wieder von ihrem polsterartigen Connectiv (*cn*) überdacht ist Die Seitenwände der beiden Antherenhälften springen rechts und links der Länge nach aut,

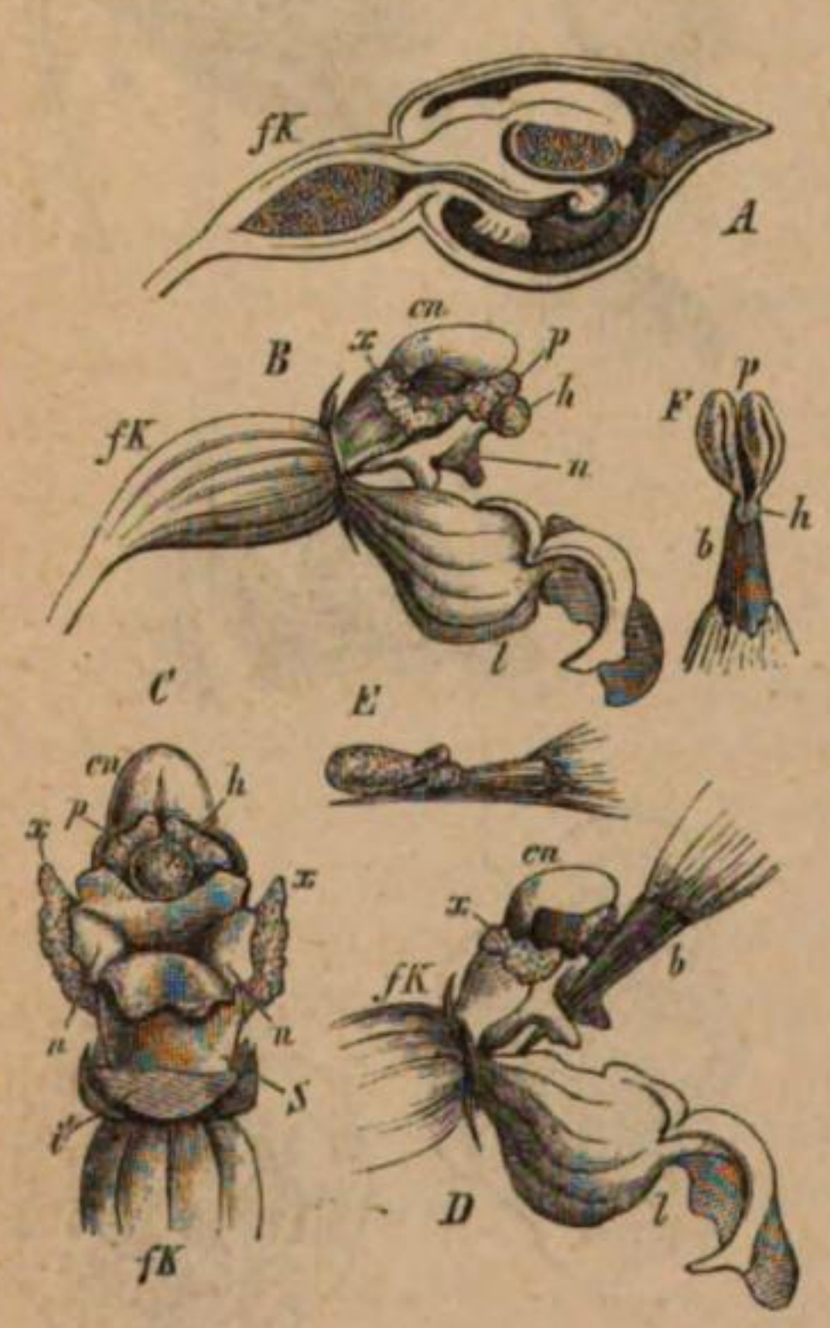


Fig. 449. Epipactis latifolia: *A* Längsschnitt einer Blüthenknospe, *B* ganz offene, frische Blüthe nach Wegnahme der Perigontheile mit Ausnahme des Labellums *l*; *C* der Geschlechtsapparat nach Wegnahme aller Perigontheile von unten nach vorn gesehen; *D* wie *B*; eine Bleistiftspitze nach Art eines Insectenrüssels eingeführt; *E* und *F* mit daran hängen gebliebenen Pollinarien. — *fK* Fruchtknoten, *l* Labellum, dessen kesselförmige Vertiefung als Nectarium fungirt, *n* die breite Narbe; *cn* das Connectiv der einen fertilen Anthere; *p* Pollinarien, *h* der Halter, Haftscheibe; *x x* die beiden abortirten seitlichen, drüsig ausgebildeten Staubblätter; i' Insertion des abgeschnittenen Labellums; *s* die Griffelsäule (in *C*).

1) Man vergl. auch Wolff: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Orchideenblüthe in Jahrbuch f. wiss. Bot. IV, 1865.

so dass die Pollenmassen theilweise frei gelegt werden; die Pollenkörner hängen mittels eines klebrigen Stoffes unter einander zusammen. Mitten vor der Anthere und über der Narbenfläche findet sich das sogenannte Rostellum *h*, ein eigenthümlich metamorphosirter Theil des Narbenkörpers (vergl. *A*); das Gewebe des Rostellums ist in eine klebrige Substanz verwandelt, die nur von einem dünnen Oberhäutchen überzogen ist. — Die Blüthe von Epipactis, sich selbst überlassen, wird nicht befruchtet, die Pollenmassen fallen nicht von selbst aus der Anthere und würden in diesem Falle auch gar nicht an die Narbenfläche kommen; sie müssen von Insecten weggeholt und auf die Narbe anderer Blüthen übertragen werden. Wie diess stattfindet, kann man mit Hilfe einer Bleistiftspitze sich klar machen; führt man eine solche nach dem Grunde des Labellums unter der Narbenfläche hin zielend in die Blüthe ein, drückt man sie dann ein wenig an das Rostellum an und zieht sie in dieser Lage wieder langsam zurück (*D*), so bleibt die klebrige Masse des Rostellums, die Haftscheibe an dem Bleistift kleben, während ihr die Pollenmassen anhaften; diese werden nun bei dem Zurückziehen des Bleistifts aus den beiden Antherenhälften vollkommen herausgezogen, wie *E* und *F* zeigt. Schiebt man nun die Bleistiftspitze sammt den Pollinien wieder in eine andere Blüthe nach dem Grunde des Labellums zielend hinein, so kommen die Pollinien mit dem klebrigen Theile der Narbenfläche nothwendig in Berührung und haften dort fest; zieht man wieder zurück, so bleiben sie, ganz oder theilweise, vom Stift abreissend dort sitzen. Vermöge der Form und Stellung der Blüthentheile wird also ein Insect, welches sich auf dem vorderen Theile des Labellums niederlässt, in den Grund des Nectariums hinabkriechen können, ohne das Rostellum zu streifen, nach Aufsaugung des Nectars herauskriechend, stösst es an dieses an und nimmt die Pollinien mit; kriecht es in eine zweite Blüthe, so kommen diese an die klebrige Narbenfläche und bleiben dort sitzen. — Bei anderen Orchideen sind die Verhältnisse weit verwickelter.

§ 14. Hybridation [Bastardbefruchtung[1]]. In den beiden vorigen Paragraphen wurde nur von der Vereinigung der Sexualzellen derselben Pflanze oder zweier systematisch gleichnamiger Pflanzen gesprochen. Die Erfahrung zeigt aber, dass auch systematisch verschiedene Pflanzen sich mit Erfolg sexuell verbinden können; eine solche Verbindung nennt man Hybridation oder Bastardirung, das Product derselben den Bastard; je nachdem sich verschiedene Varietäten einer Species, verschiedene Species einer Gattung, zwei Species verschiedener Gattungen sexuell verbunden haben, kann das daraus hervorgehende hybride Product als Varietätenbastard, Speciesbastard und Gattungsbastard bezeichnet werden.

Von Kryptogamen sind nur wenige Bastarde mit Sicherheit bekannt; Thuret (Ann. des sc. nat. 1855) erhielt hybride Keimpflanzen, als er die Eier von Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus vermischte. In einigen anderen Kryptogamenabtheilungen hat man Formen gefunden, aus deren Eigenschaften man auf ihren hybriden Ursprung schliesst; so führt A. Braun (Verjüngung, p. 329) Bastarde an von den Laubmoosen: Physcomitrium pyriforme mit Funaria hygrometrica und Physcomitrium fasciculare mit Funaria hygrometrica, ferner Farnkrautbastarde von Gymnogramme chrysophylla und Gymnogramme

---

1) J. G. Kölreuter: Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betr. Vers. und Beob. Leipzig 1761, Fortsetzungen dazu 1763, 1764, 1766. — William Herbert: Amaryllidaceae preceded by etc. and followd by a treatise of crossbred vegetables (London 1837. 8). — Gärtner: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche (Stuttgart 1849). — Wichura: Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden (mit zwei Tafeln in Naturselbstdruck; Breslau 1865.

calomelaena, Gymnogramme chrysophylla mit Gymnogramme distans, von Aspidium filix mas mit Aspidium spinulosum.

Für wissenschaftliche Betrachtungen über die Hybridation, die zugleich das Wesen der Sexualität überhaupt deutlicher erkennen lässt, sind indessen vorzugsweise die durch künstliche Uebertragung des Pollens gewonnenen Bastarde der Phanerogamen werthvoll. Nägeli [1]) hat die Resultate von vielen Tausenden von Bastardirungen zusammengestellt, welche von Kölreuter schon im vorigen Jahrhundert, später von Knight, Gärtner, Herbert, Wichura und anderen Beobachtern ausgeführt worden sind; dieser kritisch gesichteten Zusammenstellung Nägeli's entnehme ich vorzugsweise die hier folgenden Angaben.

1) Nur solche Pflanzenformen, die systematisch nahe verwandt sind, können mit einander Bastarde bilden; am leichtesten und vollständigsten schlägt die Bastardbefruchtung gewöhnlich an zwischen verschiedenen Varietäten derselben Species; schwieriger, wenn auch in sehr vielen Fällen möglich, ist die Erzeugung von Bastarden zwischen zwei verschiedenen Species derselben Gattung; nur wenige Fälle sind von Bastarden solcher Species bekannt, welche in verschiedene Gattungen gestellt werden, und es ist wahrscheinlich, dass solche Species, deren eine die andere mit Erfolg befruchtet, in dieselbe Gattung zusammenzustellen sind. — Die Fähigkeit der Species Bastarde zu bilden, ist übrigens bei verschiedenen Ordnungen, Familien und Gattungen der Angiospermen in sehr verschiedenem Grade vorhanden; der Bastardirung günstig sind im Allgemeinen die Liliaceen, Irideen, Nyctagineen, Lobeliaceen, Solanaceen, Scrophularineen, Gesneriaceen, Primulaceen, Ericaceen, Ranunculaceen, Passifloreen, Cacteen, Caryophylleen, Malvaceen, Geraniaceen, Oenothereen, Rosaceen, Salices. Die hybride Befruchtung der Arten gelang gar nicht oder nur ausnahmsweise bei den Gramineen, Urticaceen, Labiaten, Convolvulaceen, Polemoniaceen, Ribesiaceen, Papaveraceen, Cruciferen, Hypericineen, Papilionaceen. — Auch die Gattungen derselben Ordnung oder Familie verhalten sich verschieden. Unter den Caryophylleen lassen sich die Arten von Dianthus leicht, diejenigen von Silene schwer bastardiren; unter den Solanaceen sind die Arten von Nicotiana und von Datura zu hybrider Befruchtung geneigt, nicht aber diejenigen von Solanum, Physalis, Nycandra; unter den Scrophularineen die Arten von Verbascum, Digitalis, nicht aber Pentastemon, Linaria, Antirrhinum, unter den Rosaceen die Arten von Geum, nicht aber Potentilla.

Hybridation zwischen verschiedenen Gattungen wurde beobachtet zwischen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azalea, Rhododendron und Rhodora, Azalea und Rhodora, Rhododendron und Kalmia, Rhododendron und Menziesia, Aegilops und Triticum; Echinocactus, Cereus und Phyllocactus; wozu noch einige wildwachsende, wahrscheinlich als Gattungsbastarde zu deutende Formen kommen.

2) Ausser der nahen systematischen Verwandtschaft entscheidet über die Möglichkeit der Bildung von Bastarden noch ein bestimmtes Verhältniss der betreffenden Pflanzen zu einander, welches sich nur durch den Erfolg der Bastardbefruchtung ausspricht und mit Nägeli als sexuelle Affinität bezeichnet werden kann. Die sexuelle Affinität geht mit der äusseren Aehnlichkeit der Pflan-

---

1) Nägeli; Sitzungsber. der k. bayer. Akad. der Wiss. in München 1865, 15. Decbr. u. 1866, 13. Jan.

zen nicht immer parallel; so ist es z. B. noch nicht gelungen, Bastarde von Apfel- und Birnbaum, von Anagallis arvensis und caerulea, von Primula officinalis und elatior, von Nigella damascena und sativa und anderen systematisch sehr ähnlichen Species derselben Gattung zu erzielen, während in anderen Fällen sehr unähnliche Formen sich vereinigen, so z. B. Aegilops ovata mit Triticum vulgare, Lychnis diurna mit Lychnis flos cuculi, Cereus speciosissimus und Phyllocactus Phyllanthus, Pfirsich und Mandel. In noch auffallenderer Weise wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und systematischen Verwandtschaft dadurch bewiesen, dass zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder theilweise unfruchtbar sind, z. B. Silene inflata var. alpina mit var. angustifolia; var. latifolia mit var. litoralis u. a.

3) Wenn eine sexuelle Vereinigung zweier Species *A* und *B* möglich ist, so kann gewöhnlich *A* mit dem Pollen von *B* und ebenso *B* mit dem Pollen von *A* Bastarde liefern (reciproke Hybridation); es giebt aber auch Fälle, wo die Species *A* nur als Vater, die Species *B* nur als Mutter möglich ist, indem die Bestäubung von *A* mit dem Pollen von *B* erfolglos bleibt. So fand Thuret, dass, wie schon erwähnt, Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus Bastarde liefert, während die Vermischung der Eier von Fucus serratus mit den Spermatozoiden von Fucus vesiculosus erfolglos bleibt; nach Gärtner ist Nicotiana paniculata mit den Pollen von Nicotiana Langsdorfii zur Bildung hybrider Samen sehr geneigt, während Nicotiana Langsdorfii mit dem Pollen von Nicotiana paniculata keine Samen bildet. Kölreuter konnte von Mirabilis Jalappa mit dem Pollen von Mirabilis longiflora leicht Samen gewinnen, aber mehr als 200 Bestäubungen von Mirabilis longiflora durch Mirabilis Jalappa während acht Jahren blieben erfolglos.

4) Die sexuelle Affinität bietet die verschiedensten Abstufungen dar; das eine Extrem liegt in der völligen Erfolglosigkeit der Bestäubung mit Pollen einer anderen Varietät oder Species, derart, dass nicht einmal die Pollenschläuche in die Narbe eindringen und die bestäubte Blüthe sich wie eine nicht bestäubte verhält; das andere Extrem zeigt sich in der Bildung von zahlreichen Bastarden, welche sich nicht nur kräftig entwickeln, sondern auch geschlechtlich fortpflanzen. Zwischen beiden Extremen kommen die mannigfaltigsten Abstufungen und Uebergänge vor. Die geringsten Grade der Einwirkung andersartigen Pollens liegen darin, dass nur an den Blüthentheilen der Mutterpflanze selbst verschiedene Veränderungen stattfinden, indem der Fruchtknoten, oder dieser und die Samenknospen wachsen, ohne dass ein Embryo gebildet wird; ein höherer Grad der Wirkung macht sich in der Bildung reifer, normaler Früchte mit embryohaltigen Samen bemerklich, die Embryonen sind aber nicht keimungsfähig; eine Steigerung tritt dann ferner bezüglich der Anzahl reifer entwickelungsfähiger Embryonen in dem bestäubten Fruchtknoten ein (vergl. Hildebrand: Bastardirungsversuche an Orchideen in Bot. Zeitung 1865, Nr. 31).

5) Wenn gleichzeitig verschiedene Arten von Blüthenstaub auf dieselbe Narbe übertragen werden, so wirkt nur eine Pollenart befruchtend, es ist diejenige, der man die grösste sexuelle Affinität zuschreiben darf. Da nun im Allgemeinen der Pollen auf die Befruchtung einer anderen Blüthe derselben Species am günstigsten einwirkt, da mit anderen Worten die sexuelle Affinität zwischen den Blüthen oder Individuen derselben Species ein Maximum erreicht (vergl. § 13), so wirkt bei gleichzeitiger Bestäubung der Narbe mit Pollen derselben und dem einer

anderen Species nur ersterer befruchtend; da andererseits die Bastardirung zwischn Varietäten zuweilen günstiger wirkt, als die Befruchtung einer Varietät mit sich selbst, so kann in diesem Falle der andersartige Pollen den eigenartigen von der Befruchtung ausschliessen. — Kommen verschiedene Arten von Pollen ungleichzeitig auf eine Narbe und ist der später hinzutretende von grösserer sexueller Affinität, so kann er nur dann noch befruchtend wirken, wenn der zuerst eingedrungene noch nicht befruchtend oder störend eingewirkt hat; Bastardbefruchtung kann bei Nicotiana schon nach zwei Stunden, bei Malva und Hibiscus schon nach drei Stunden, bei Dianthus nach fünf bis sechs Stunden nicht mehr durch den eigenen Pollen verhindert werden.

6) Der Bastard steht seinen systematischen Merkmalen nach zwischen den verschiedenen elterlichen Formen; meist hält er ziemlich die Mitte, seltener ist er einer der beiden Stammformen ähnlicher als der anderen, was bei den Varietätbastarden auffallender vortritt, als bei den Artbastarden; daraus folgt, dass bei reciproken Bastarden der Arten *A* und *B*, der Bastard *AB* dem Bastard *BA* im Allgemeinen äusserlich gleich ist, doch können beide innerlich gewisse Verschiedenheiten zeigen; so ist nach Gärtner der Bastard Nicotiana paniculato–rustica fruchtbarer als der recipoke Bastard Nicotiana rustico–paniculata [1]); eine innere Verschiedenheit reciproker Bastarde spricht sich auch darin aus, dass der eine variabler ist als der andere; so ist nach Gärtner die Nachkommenschaft von Digitalis purpureo–lutea variabler als diejenige von D. luteo–purpurea, diejenige von Dianthus pulchello–arenarius variabler als die von D. arenario–pulchellus.

Wenn zwei Arten *A* und *B* Bastarde bilden und die eine Art *A* übt auf die Form und Eigenschaften des Bastards einen grösseren Einfluss als die andere Art *B*, so muss der Bastard bei seiner und seiner Nachkommen Befruchtung durch *A* rascher in die Stammform *A* übergeführt werden, als er durch die Befruchtung mit *B* in die Stammform *B* übergeht; so wurde nach Gärtner der Bastard von Dianthus chinensis und Dianthus caryophyllus bei wiederholter Befruchtung durch letzteren nach 3—4 Generationen in D. caryophyllus übergeführt, während die Befruchtung mit Dianthus chinensis erst nach fünf bis sechs Generationen Nachkommen von der Form des Dianthus chinensis lieferte.

7) Die Merkmale der Stammformen werden in der Regel so auf den Bastard übertragen, dass in jedem Merkmal sich der Einfluss beider Eltern kundgiebt, es findet eine gegenseitige Durchdringung (Fusion) der verschiedenen Merkmale statt; bei den Speciesbastarden ist diess entschiedener als bei den Varietätbastarden ausgesprochen; bei letzteren treten zuweilen gewisse unwesentliche Merkmale der Eltern getrennt neben einander auf, statt einer entsprechenden Mischfarbe der Blüthen z. B. verschiedenartige Streifen und Flecken; ein Bastard, den Sageret aus Cucumis Chate (weiblich) mit Cucumis Melo Cantalupus (der eine netzförmige Schale besass) erzog, zeigte gelbes Fruchtfleisch, netzförmige Zeichnung der Schale, ziemlich starke Rippen wie der Vater, weissen Samen und sauren Geschmack wie die Mutter, ein anderer Bastard dieser beiden Arten hatte dagegen den süssen Geschmack und das gelbliche Fruchtfleisch des Vaters, die weissen Samen und die glatte Fruchtschale der Mutter. In diese Kategorie gehört

---

1) Bei dieser Bezeichnungsweise steht der Name des Vaters vorn, Nic. rustico-paniculata ist also durch den Pollen von N. rustica in der Mutterpflanze N. paniculata erzeugt.

auch der Bastard von Cytisus Laburnum mit Cytisus purpureus, dessen Zweige bald der einen, bald der anderen Stammform ganz oder theilweise gleichen. Ich fand ein sehr wahrscheinlich hybrides Antirrhinum majus, dessen Blüthenstand auf der einen Seite der Spindel nur einförmig dunkelrothe, auf der anderen nur gelbe Blüthen trug; zwischen beiden Hälften der Inflorescenz stand eine Blüthe, die halb roth und halb gelb gefärbt war.

8) Neben den ererbten Eigenschaften besitzt der Bastard gewöhnlich noch neue Merkmale, durch die er sich von beiden Stammformen unterscheidet; eine neue Eigenschaft des Bastards, zumal des Varietätbastards, ist z. B. die Neigung stärker zu variiren, als es die Stammformen thun; die Speciesbastarde sind in ihrer Sexualität meist geschwächt, die von nahe verwandten Species sind dabei in ihrem Wuchs oft kräftiger als die beiden Stammformen, während die Bastarde entfernterer Arten sich kümmerlicher entwickeln. Das luxurirende Wachsthum von Bastarden nahe verwandter Arten spricht sich in der Bildung zahlreicherer und grösserer Blätter, höherer und kräftigerer Stengel, reicherer Bewurzelung, zahlreicherer Sprosse (Stolonen, Ableger) u. s. w. aus. Die Bastarde haben auch die Neigung eine längere Lebensdauer anzunehmen, aus ein- und zweijährigen Eltern entstehen mehr- und vieljährige Bastarde, diess wahrscheinlich aber infolge der meist geringeren Samenbildung; ausserdem zeichnen sich die Bastarde dadurch aus, dass sie früher zu blühen anfangen, dass sie es länger und reichlicher thun als die Stammformen; zuweilen bilden sie ausserordentliche Mengen von Blüthen, welche zudem grösser, auch wohlriechender, intensiver gefärbt und von längerer Dauer sind; die Blüthen der Bastarde haben eine Neigung sich zu füllen, ihre Geschlechtsblätter zu vermehren und sie corollinisch auszubilden. — Neben diesem luxurirenden Wuchs ist die Sexualität meist geschwächt und zwar in den verschiedensten Abstufungen: »Die Staubgefässe sind bei den einen äusserlich zwar vollkommen ausgebildet, aber ganz oder theilweise unfruchtbar, indem die Pollenkörner nicht die gehörige Ausbildung erreichen; bei anderen sind die ganzen Staubgefässe verkümmert und auf kleine Rudimente reducirt. — Die Stempel (Carpelle, Gynaeceum) der Bastarde lassen sich in den meisten Fällen äusserlich von denen der elterlichen Arten nicht unterscheiden, aber ihre Ovula haben keine oder nur geringe Conceptionsfähigkeit; es werden keine Keimbläschen gebildet, oder der Embryo, der aus den Keimbläschen sich zu entwickeln beginnt, stirbt früher oder später ab. Im günstigsten Falle, wenn keimfähige Samen gebildet werden, so sind sie in geringerer Menge vorhanden, und sie bekunden in der langsamen Keimung und in der kürzeren Dauer der Keimfähigkeit eine gewisse Schwäche« (Nägeli). Die Schwächung der Sexualität ist bei manchen Varietätbastarden kaum bemerklich, bei anderen gering, sie steigert sich im Allgemeinen um so mehr, je entfernter die systematische Verwandtschaft und sexuelle Affinität der Eltern ist. Wenn die Artbastarde durch Selbstbestäubung Samen zu bilden vermögen, so vermindert sich bei fortgesetzter Selbstbestäubung die Fruchtbarkeit meist von Generation zu Generation, eine Erscheinung, die vielleicht weniger auf der sexuellen Schwäche der Bastarde, als vielmehr auf dem Umstande beruht, dass man wahrscheinlich die Blüthen der Bastarde oft mit sich selbst, statt mit anderen Blüthen oder mit anderen Individuen gleicher Bastarde befruchtet hat. — Im Allgemeinen kann nach Nägeli die Regel gelten, dass die männlichen Organe der Speciesbastarde in höherem Grade geschwächt sind als die weiblichen, doch giebt es Ausnahmen.

9) »Im Allgemeinen variiren die Bastarde in der ersten Generation um so weniger, je weiter die elterlichen Formen in der Verwandtschaft von einander entfernt sind, also die Artbastarde weniger als die Varietätbastarde; jene zeichnen sich oft durch eine grosse Einförmigkeit, diese durch eine grosse Vielförmigkeit aus. Wenn die Bastarde sich selbst befruchten, so vermehrt sich die Variabilität in der zweiten und den folgenden Generationen um so mehr, je vollständiger sie in der ersten mangelte; und zwar treten um so sicherer, je weiter die Stammformen aus einander liegen, drei verschiedene Varietäten auf: eine, die dem ursprünglichen Typus entspricht, und zwei andere, die den Stammformen ähnlicher sind. Diese Varietäten haben aber, wenigstens in den nächsten Generationen, wenig Constanz, sie verwandeln sich leicht in einander; ein wirkliches Zurückschlagen zu einer der beiden Stammformen (bei reiner Inzucht), findet vorzüglich dann statt, wenn die Stammformen sehr nahe verwandt sind, also bei den Bastarden der Varietäten und der varietätähnlichen Arten. Wenn es bei anderen Speciesbastarden vorkommt, so scheint es auf diejenigen Fälle beschränkt zu sein, wo eine Art einen überwiegenden Einfluss bei der hybriden Befruchtung ausgeübt hat« (Nägeli).

10) Wird ein Bastard mit einer seiner Stammformen, oder mit einer anderen Stammform, oder mit einem Bastarde anderer Abstammung sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, der seinerseits wieder mit einer der Stammformen oder mit Bastarden anderer Abstammung vereinigt werden kann. Findet die Vereinigung eines Bastards mit einer seiner Stammformen statt, und wird der so erhaltene abgeleitete Bastard wieder mit derselben Stammform vereinigt und diess durch mehrere Generationen fortgesetzt, so nehmen die abgeleiteten Nachkommen immer mehr von den Eigenschaften der einen Stammform in sich auf und werden dieser endlich vollkommen gleich, der abgeleitete Bastard kehrt in die zur Ableitung benutzte Stammform zurück; je nachdem die eine oder die andere der beiden Stammformen zur Ableitung benutzt wird, sind mehr oder minder viele Generationen nöthig, damit der abgeleitete Bastard der einen Stammform gleich werde; aus diesem Verhalten hat Nägeli numerische Ausdrücke (Erbschaftsformeln) abgeleitet, welche in Zahlen angeben, wie gross der Einfluss einer Art bezüglich der Vererbung der Eigenschaften bei der Bastardirung ist. In dem Maasse, wie der abgeleitete Bastard sich der einen Stammform nähert, nimmt seine Bastardnatur mehr und mehr ab und zumal steigert sich seine Fruchtbarkeit.

Wird ein Bastard mit einer neuen Stammform oder mit einem Bastarde anderer Art sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, in welchem drei, vier oder mehr Species (oder Varietäten) verschmolzen sind; Wichura hat selbst sechs verschiedene Weidenarten zu einem abgeleiteten Bastarde vereinigt. Derartige Bastarde, die man wohl besser als combinirte Bastarde bezeichnen könnte, folgen bezüglich ihrer Form und ihres sonstigen Verhaltens im Allgemeinen den Regeln, welche für die einfachen Bastarde angegeben wurden; die combinirten Bastarde werden um so steriler, je mehr verschiedene Stammformen in ihnen vereinigt sind, auch sind sie gewöhnlich sehr variabel; Wichura zeigte aus seinen und aus Gärtner's Beobachtungen, dass die Zeugungsproducte des hybriden Pollens variabler (vielgestaltiger) als die des Pollens echter Arten sind.

Die Erfolge der Hybridation sind für die Theorie der Sexualität deshalb wichtig, weil eine Grenze, ein wesentlicher Unterschied zwischen der Befruchtung reiner Arten oder Varietäten mit sich selbst und mit anderen Arten oder Varietäten nicht besteht, und weil im letzteren Falle, also bei der Hybridation, manche Eigenthümlichkeiten der sexuellen Differenzirung und Vereinigung deutlicher hervortreten. Die beiden Extreme bezüglich der Möglichkeit einer fruchtbaren Vereinigung von Sexualzellen liegen weit aus einander, sind aber durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge und Mittelbildungen verbunden; dass eine Extrem fanden wir bei der Gattung Rhynchonema und bei manchen Saprolegnieen, wo die sexuelle Vereinigung zwischen Schwesterzellen mit Erfolg und regelmässig stattfindet, das andere Extrem bieten die Gattungsbastarde, wo die sich vereinigenden Sexualzellen sehr verschiedenen Pflanzenformen angehören, deren Abstammung von einer gemeinsamen Urform einer weit zurückliegenden Vergangenheit angehört. Die grosse Mehrzahl der Vorkommnisse im Pflanzenreich zeigt aber, dass die sexuelle Vereinigung meist dann den besten Erfolg hat, wenn die Sexualzellen weder in einer zu nahen, noch in einer zu entfernten Verwandtschaft zu einander stehen; die Selbstbefruchtung wird in den allermeisten Fällen eben so sorgfältig vermieden, wie die Bastardirung verschiedener Arten oder Gattungen. Die Erscheinungen lassen sich in den Satz zusammenfassen, dass wahrscheinlich die ursprüngliche Form der sexuellen Differenzirung in der gleichzeitigen Bildung männlicher und weiblicher Organe dicht neben einander auf derselben Pflanze besteht, dass aber die sexuelle Vereinigung wirksamer und für die Erhaltung des Pflanzenlebens günstiger ist, wenn nicht die dicht beisammen entstandenen Sexualzellen sich vereinigen, sondern solche von verschiedener Abstammung, wobei aber ein gewisses mittleres Maass der Verschiedenheit der Abstammung als das günstigste sich herausstellt; dieses mittlere Maass der Verschiedenheit der Abstammung mit dem Maximum der sexuellen Leistung ist gegeben, wenn die Sexualzellen von verschiedenen Individuen (Stöcken) einer und derselben Pflanzenspecies abstammen. Die im vorigen Paragraph betrachteten Organisationsverhältnisse, welche sich in der Polygamie, Diclinie, Dichogamie, Heterostylie, der Impotenz des Pollens auf der Narbe derselben Blüthe (Corydalis, Oncidium), in der mechanischen Unmöglichkeit der Selbstbestäubung (viele Orchideen, Aristolochia Clematitis u. a.) aussprechen, sind verschiedene Mittel und Wege, die Bastardirung der Individuen von morphologisch (systematisch) gleicher Art zu begünstigen oder allein möglich zu machen.

Fünftes Kapitel.

Die Entstehung der Pflanzenformen.

§ 15. Entstehung der Varietäten. Die Eigenschaften der Pflanzen gehen auf ihre Nachkommen über, sie werden vererbt; neben den angeerbten Eigenschaften können an einzelnen oder vielen Nachkommen einer Pflanze aber auch neue Merkmale auftreten, welche an den Vorfahren noch nicht zu bemerken waren; so erhielt z. B. Descemet 1803 bei einer Aussaat der Samen von Robinia Pseudo-Acacia [1]) ein Exemplar, dem die Stacheln fehlten; Duchesne 1761 bei einer Aussaat von Fragaria vesca [2]) ein Exemplar, dessen Blätter nicht gedreit,

---

1) Verg. Chevreul in Ann. des sc. nat. 1846. VI, 157.
2) Ausführlich in Usteri's Annalen der Botanik, Bd. V, 40.

sondern einfach sind: unter den Sämlingen von Datura Tatula fand Godron einen mit völlig glatter Kapsel, während sie bei dieser Art sonst stachlig ist[1])

Die neuen an einzelnen Nachkommen auftretenden Eigenschaften sind oft nur individuell, d. h. sie werden nicht auf die ferneren Nachkommen vererbt; so liefern z. B. die Samen der stachellosen Robinie wieder stachlige Pflanzen, die also nicht der Mutter- sondern der Urmutterpflanze gleichen; in anderen Fällen ist dagegen die neue Eigenschaft erblich und zwar gewöhnlich anfangs nur theilweise, indem sie nur an einzelnen oder vielen Nachkommen der neuen Form auftritt, während die anderen zur Stammform zurückschlagen, wie bei der einblätterigen Erdbeere Duchesne's.

Wenn eine neue Eigenschaft wiederholt auf neue Generationen von Nachkommen vererbt wird, so nimmt die Zahl der zur Urform zurückkehrenden Exemplare oft von Generation zu Generation ab, die Erblichkeit der neuen Eigenschaften steigert sich, sie werden nach und nach constanter, oder selbst gerade so constant, wie die Eigenschaften der Stammform. Die befestigte neue Pflanzenform ist eine Varietät (Beispiele s. bei Hofmeister: allgem. Morph. p. 565).

Eine und dieselbe Stammform kann gleichzeitig oder nach und nach mehrere oder zahlreiche, zuweilen viele Hunderte von Varietäten erzeugen, was besonders bei cultivirten Pflanzen vielfach geschieht; die an Farbe, Form und Grösse der Blüthen und im Wuchs verschiedenen überaus zahlreichen Varietäten von Dahlia variabilis sind seit dem Jahre 1802 in den Gärten aus der einfachen, gelb blühenden Stammform entstanden; die mannigfaltigen, zumal durch ihre Blüthenfärbung verschiedenen Varietäten des Gartenstiefmütterchens sind seit 1687 durch die Cultur aus der kleinblüthigen, meist einfach gefärbten Viola tricolor unserer Felder hervorgegangen[2]). Noch viel mannigfaltiger sind die Varietäten von Cucurbita pepo nicht nur bezüglich ihrer Fruchtformen, sondern auch in allen übrigen Merkmalen, ähnlich ist es bei Brassica oleracea (Kohl) und vielen anderen Culturpflanzen der verschiedensten Art.

Manche Pflanzenformen sind zur Variation sehr geneigt; unter den wildwachsenden z. B. die strauchigen Rubusformen, die Rosen und Hieracien; andere zeichnen sich durch grosse Constanz ihrer sämmtlichen Merkmale aus, so z. B. der Roggen, der trotz langer Cultur noch keine erheblichen Varietäten geliefert hat, während der ihm nahe verwandte Weizen (zumal Triticum vulgare, amyleum und Spelta) zahlreiche alte Varietäten hat und deren immer noch neue liefert.

Die allermeisten erblichen Varietäten entstehen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung; bei den Phanerogamen derart, dass die neuen Eigenschaften plötzlich an einzelnen Sämlingen auftreten, die sich dadurch von der Mutterpflanze unterscheiden. Es kommt aber auch vor, dass einzelne Knospen sich anders entwickeln, als die übrigen Sprosse desselben Stockes; es sind hierbei zwei verschiedene Fälle sorgfältig zu unterscheiden, da sie eine ganz verschiedene Bedeutung haben; in dem einen Falle nämlich sind die abweichenden Sprosse eines Stockes, der selbst einer Varietät angehört, der Stammform gleich, sie schlagen

---

1) Bei Naudin in Comptes rendus, 1867, Bd. 64, p. 929.

2) Darwin: Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestication, übers. von Carus (Stuttgart 1868) I, p. 469 u. 471.

also in die alte Form zurück, und man hat es demnach nicht mit Erzeugung einer neuen Form, sondern mit der Zerstörung einer solchen zu thun; im Münchener botanischen Garten steht z. B. eine Buche mit zerschlitzten Blättern (die also einer Varietät angehört), an welcher ein Ast gewöhnliche, ungetheilte, ganzrandige Blätter trägt, der also in die Stammform zurückschlägt. — Im anderen Falle dagegen treten an einzelnen Sprossen eines Stockes wirklich neue, vorher noch nicht dagewesene Eigenschaften auf; so findet man zuweilen einzelne Sprosse mit alternirend dreigliederigen Blattquirlen bei Myrtus communis; solche abnorme Sprosse erzeugen aber aus ihren Blattaxeln, wie ich fand, wieder die gewöhnlichen Zweige mit decussirten Blättern; Knight (Darwin l. c. p. 479) beobachtete an einer Kirsche (May Duke) einen Zweig, dessen Früchte länglich waren und immer später reiften; von der gemeinen Moosrose ist es nach Darwin (l. c. p. 485) wahrscheinlich, dass sie durch »Knospenvariation« aus einer Centifolie entstand; die gestreifte Moosrose erschien 1788 als Schössling an der gemeinen rothen Moosrose; nach Rivers ergeben die Samen der einfachen rothen Moosrose fast stets wieder Moosrosen.

Von der Variation sind die blossen Ernährungszustände der Pflanzen und solche Veränderungen zu unterscheiden, die unmittelbar durch äussere Einflüsse hervorgebracht werden. Reichlich oder kümmerlich ernährte Exemplare derselben Pflanzenform unterscheiden sich oft auffallend in der Grösse und Zahl der Blätter, Sprosse, Blüthen, Früchte; tiefer Schatten bewirkt bei Pflanzen, die sonst im Sonnenlicht wachsen, oft die auffallendsten Habitusveränderungen; aber diese Veränderungen werden nicht erblich; die Nachkommen solcher Individuen nehmen bei normaler Ernährung und Beleuchtung die früheren Eigenschaften wieder an.

Diejenigen Eigenschaften dagegen, welche im Stande sind erblich zu werden, Varietäten zu begründen, treten unabhängig von der unmittelbaren Einwirkung des Bodens, Standorts, Klimas und überhaupt äusserer Einflüsse auf; sie kommen scheinbar ohne alle Ursache zum Vorschein: man muss daher annehmen, dass entweder ganz unmerkliche äussere Anstösse den an sich ohnehin höchst complicirten Entwickelungsprocess erst unmerklich ablenken, und dass sich diese Aberration nach und nach steigert, bis sie bemerklich wird, oder aber man kann sich vorstellen, dass die Vorgänge im Innern der Pflanze selbst derart auf einander einwirken, dass eher oder später eine Veränderung auch äusserlich hervortritt.

Die Thatsache, dass wildwachsende Pflanzen, wenn sie in Cultur genommen werden, gewöhnlich erbliche Varietäten zu bilden beginnen, zeigt, dass die Veränderung der äusseren Lebensbedingungen den herkömmlichen Entwickelungsprocess gewissermaasen erschüttert, sie zeigt aber nicht, dass etwa bestimmte äussere Einflüsse bestimmte ihnen entsprechende und erbliche Varietäten produciren, denn unter denselben Culturbedingnngen entstehen aus derselben Stammform gleichzeitig oder nach und nach die verschiedensten Varietäten, und so ist es auch im Freien bei den wildwachsenden Pflanzen; auf demselben Standort unter ganz gleichen Lebensbedingungen kommt oft die Stammform neben ihren verschiedenen Varietäten vor, und oft findet man eine und dieselbe Varietät an den verschiedensten Localitäten [1]). — Ebendarum, weil die Varietäten in so

1) Weitere Ausführungen über dieses sehr wichtige Thema bei Nägeli in Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. der Wiss. 1865, 15. Dec.

hohem Grade von äusseren Einflüssen unabhängig sind, werden sie erblich; eine durch Feuchtigkeit oder Schatten u. s. w. verursachte Veränderung einer Pflanze wird eben deshalb nicht erblich, weil ihre Nachkommen unter anderen Lebensbedingungen sofort wieder andere vergängliche Eigenschaften annehmen. Dass die erblichen Eigenschaften oder solche, die es werden können, nicht von äusseren elementaren Einflüssen hervorgerufen werden, folgt am bestimmtesten daraus, dass Samen aus derselben Frucht verschiedene Varietäten oder eine Varietät neben der erblichen Stammform liefern.

Wenn nun auch die Entstehung und Form der Varietäten von den unmittelbaren äusseren Einflüssen nicht bewirkt wird, so kann doch die fernere Existenz einer Varietät von den letzteren bestimmt werden; ist eine Varietät entstanden, so frägt es sich, ob sie auf trockenem oder feuchtem Bodon, auf sonnigen oder schattigen Stellen u. s. w. gedeihen wird, ob sie sich dort fortpflanzen kann oder ob sie daselbst zu Grunde geht. Man kommt zu dem Schluss, dass die erblichen Varietäten unabhängig von directen äusseren Einflüssen entstehen, dass aber die Möglichkeit ihrer ferneren Existenz von den äusseren Einflüssen abhängt; eine auf einem bestimmten Standort allein vorkommende Varietät ist nicht von den Einwirkungen des Standorts erzeugt, sondern dieser bietet ihr nur die specifisch für sie nöthigen Lebensbedingungen, während andere hier auftauchende Varietäten zu Grunde gehen.

Es wurde schon in § 14 darauf hingewiesen, dass die Bastarde im Allgemeinen zur Bildung von Varietäten geneigt sind; indem sich im Bastard zweierlei erbliche Naturen vereinigen, wird der Anstoss zur Bildung neuer Eigenschaften gegeben, die ebenfalls mehr oder minder erblich sein können. Für die Pflanzenzüchter ist die Bastardirung daher einer der wichtigsten Hebel, die Constanz ererbter Eigenschaften zu erschüttern und aus zwei discreten erblichen Formen zahlreiche Varietäten zu erzeugen [1]). Aber auch die gewöhnliche sexuelle Vereinigung zweier Individuen einer Species, wie sie bei den Diöcisten, Dichogamen, Heterostylen und anderen Pflanzen vorkommt, kann als eine Art der Bastardirung betrachtet werden; auch hier sind die zusammenwirkenden Individuen ohne Zweifel verschieden, denn sonst würde ihre Kreuzung nicht erfolgreicher sein, als die Selbstbefruchtung; auch in diesen Fällen treffen also im Nachkommen zweierlei, wenn auch wenig verschiedene Naturen zusammen, und wenn in dem Bastard verschiedener Pflanzenformen eine starke Neigung zur Variation auftritt, so wird die Befruchtung zweier verschiedener Exemplare einer und derselben Pflanzenform wenigstens eine schwache Neigung zur Variation hervorrufen hönnen. Es ist daher wahrscheinlich, dass in der sexuellen Vereinigung verschiedener Individuen, die in der Natur überall auch bei Hermaphroditen angestrebt wird, eine beständig wirkende Ursache zum Variiren der Pflanzen gegeben ist; es ist dies aber jedenfalls nicht die einzige Ursache des Variirens, wie schon die Thatsache der »Knospenvariation« zeigt und wie aus der Erwägung hervorgeht, dass ja die Verschiedenheit der Individuen, die ein variables Product erzeugen, selbst schon auf schwacher Variation beruht.

---

1) Vergl. auch Naudin in Comptes rendus des séances de l'Acad. des sc. 1864. T. 59, p. 837.

Zahlreiche Thatsachen und Gründe sprechen dafür, dass fast jede Pflanze die Neigung hat, beständig und in verschiedener Weise zu variiren, während zugleich jede nicht unmittelbar durch äussere Einflüsse entstandene neue Eigenschaft erblich zu werden strebt; wenn trotzdem viele wildwachsende Pflanzen und manche cultivirte eine grosse Constanz erlangen und keine äusserlich unterscheidbaren Varietäten erzeugen, so beruht dies wohl meist darauf, dass die entstehenden neuen Varietäten unter den gerade gegebenen Lebensbedingungen nicht existenzfähig sind oder doch bald wieder zu Grunde gehen, worauf ich weiter unten noch ausführlicher zurückkomme. — Die Erblichkeit neuer Eigenschaften tritt besonders dann in einem recht eigenthümlichen Lichte hervor, wenn die letzteren, wie bei der Knospenvariation, nicht einmal dem ganzen Stocke der erzeugenden Pflanze, sondern nur einem Sprosse zukommen; einen noch merkwürdigeren Fall constatirte Kencely Bridgman; er fand, dass die Sporen von dem normal geformten unteren, inneren Theil der Lamina der Blätter von Scolopendrium vulgare laceratum und Scolopendrium vulgare Cristagalli durchgängig Pflanzen der normalen Stammform lieferten, während die Sporen, welche auf dem abnorm gebildeten peripherischen Blatttheil erzeugt waren, die genannten Varietäten reproducirten (Nägeli in Ber. d. k. bayr. Akad. der Wiss. 1866, 13. Jan., p. 274).

§ 16. Accumulation neuer Eigenschaften bei der Fortpflanzung der Varietäten. Die Differenz einer neu entstandenen Varietät und ihrer Stammform oder die Differenz zwischen den Varietäten einer gemeinsamen Stammform ist anfangs meist ziemlich gering, oft bezieht sie sich nur auf einzelne Merkmale. Aber die Varietät kann in ihrem Nachkommen selbst wieder variiren, und dadurch können die neuen Merkmale weiter ausgebildet und ausserdem neue Merkmale anderer Art hinzugefügt werden; auf diese Weise wird der Betrag der Differenz zwischen Stammform und Varietät und zwischen den Varietäten derselben Stammform gesteigert; nimmt mit der wachsenden Differenz der Eigenschaften auch die Erblichkeit der letzteren zu, so wird die Varietät der Stammform endlich so entfremdet, dass ihre genetische Zusammengehörigkeit nur noch historisch oder durch Uebergangsformen zu erweisen ist; so verhält es sich mit vielen unserer Culturpflanzen, z. B. der Birne, die schon im wilden Zustand gern variirt, in der Cultur aber ihren Wuchs, Blattform, Blüthen und zumal die Früchte in einem Grade verändert hat, dass wir die edelsten Birnsorten niemals für Abkömmlinge der wilden Pyrus communis halten dürften, wenn nicht Decaisne durch das Studium der Uebergangsformen diese genetische Zusammengehörigkeit erwiesen hätte (Darwin l. c. 444). Ebenso ist es kaum zweifelhaft, dass die sämmtlichen cultivirten Stachelbeeren von der in Central- und Nordeuropa wildwachsenden Ribes grossularia abstammen, und für sie führt Darwin den historischen Nachweis, wie die Grösse der Früchte seit 1786 durch die Cultur beständig zugenommen hat, bis sie 1852 das Gewicht von 5 Loth erreichten; Darwin fand, dass ein Apfel von $6^1/_2$ Zoll Umfang dasselbe Gewicht hatte. — Die verschiedenen Kohlvaritäten stammen vielleicht von einer, vielleicht auch nach A. de Condolle von zwei oder drei nahe verwandten noch jetzt in den Mittelmeergegenden lebenden Stammformen ab; im letzteren Falle hat jedenfalls Bastardirung mitgewirkt; die Varietäten sind zum grossen Theil erblich, aber noch ohne strenge Constanz; wie gross der Betrag der Variation während der Cultur geworden ist, zeigt einerseits die Existenz baumartiger Formen mit verzweigten holzigen Stämmen von 10—12, selbst 16 Fuss Höhe, neben dem Kopfkohl mit niederem Stamm und einem kugeligen oder spitzen oder breiten Kopf, der aus den über einander gelegten Blättern besteht; daneben der savoyer Kohl mit seinen blasigen, krausen

Blättern, die Kohlrabi mit ihrem unten kugelig angeschwollenen Stamm, der Blumenkohl mit seinen dicht gedrängten monströsen Blüthen u. s. w. [1]) Von vielen Culturpflanzen kennt man die ursprünglich wildwachsenden Formen nicht; möglich, dass diese in einzelnen Fällen verschwunden sind, aber wahrscheinlicher ist es, dass die in der Cultur entstandenen Varietäten so viele neue Eigenschaften nach und nach erworben (accumulirt) haben, dass ihre Aehnlichkeit mit der wildwachsenden Stammform nicht mehr zu erkennen ist; so ist es wahrscheinlich bei den cultivirten kürbisartigen Pflanzen, den Kürbissen, Flaschenkürbissen, Melonen und Wassermelonen, deren Hunderte von Varietäten Naudin auf drei Stammformen, nämlich Cucurbita pepo, maxima und moschata zurückführt, die aber im wilden Zustand nicht bekannt sind; diese Stammformen sind aus den Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten der zahllosen Varietäten gewissermaassen herausconstruirt und nur ideal vorhanden; es ist die Frage, ob irgend eine derselben jemals reell existirt hat, oder ob diese idealen Stammformen nicht bloss dreien Hauptvarietäten entsprechen, die aus einer vielleicht noch jetzt existirenden Stammform, oder aus der Bastardirung einiger solchen entstanden sind. Viele von diesen Varietäten sind vollkommen erblich, und alle Organe zeigen die weitgehendsten Verschiedenheiten; wie gross und mannigfaltig diese sind, erhellt schon daraus, dass Naudin die Formengruppe, die er unter dem Namen C. pepo zusammenfasst, in sieben Sectionen eintheilt, von denen eine jede wieder untergeordnete Varietäten umfasst (Darwin l. c. p. 455) [2]); die Frucht der einen Varietät übertrifft die einer andern um mehr als das Zweitausendfache der Grösse; die Stammform der Frucht ist wahrscheinlich eiförmig, sie wird aber bei manchen Varietäten in einen Cylinder ausgezogen, bei anderen in eine flache Scheibe verkürzt; die Färbung der Fruchtschale ist bei den verschiedenen Varietäten fast unendlich verschieden; manche haben harte, andere weiche Schale, manche süsses, andere bitterliches Fruchtfleisch; die Samen differiren von 6—7 bis auf 25 Millimeter Länge; bei manchen sind die Ranken monströs, bei anderen fehlen sie ganz; eine Varietät bildet ihre Ranken in Zweige um, welche Blätter, Blüthen und Früchte bringen. Selbst Merkmale, welche sonst in ganzen Ordnungen des Systems constant sind, werden bei den Kürbissen höchst variabel; so führt Naudin (Comptes rendus 1867. T. 64, p. 929) eine chinesische Varietät von C. maxima an, die einen gänzlich freien (oberständigen) Fruchtknoten besitzt, während er sonst bei den Cucurbitaceen und näher verwandten Familien unterständig ist [3]). — Die Varietäten der Melone theilt Naudin in 10 Sectionen ein; auch differiren nicht nur die Früchte, sondern auch die Blätter und der ganze Wuchs (Tracht, Habitus); manche Melonenfrüchte sind nur so gross wie kleine Pflaumen; andere wiegen bis 66 Pfund; eine Varietät hat eine scharlachrothe Frucht, eine andere hat nur einen Zoll Querdurchmesser, ist aber 3 Fuss lang und windet sich schlangenförmig nach allen Richtungen, auch andere Organe dieser Varietät verlängern sich

---

1) Vergl. Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde, Frankfurt a. M. 1841, p. 1000 und Darwin l. c. 404.

2) Vergl. auch Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde, Frankfurt a. M. 1841, p. 692.

3) Eine Begonia frigida producirte in Kew nach Hooker neben männlichen und weiblichen Blüthen (mit unterständigem Ovarium) auch hermaphroditische Blüthen mit oberständigem Ovarium; diese Variation wurde durch die Samen aus normalem Blüthen reproducirt (Darwin l. c. 466).

stark; die Früchte einer Melonenvarietät sind von Gurken äusserlich und kaum zu unterscheiden; eine algerische Melone zerfällt bei der Reife pl Stücke (Darwin l. c. 458).

Aehnlich wie die Gattung Cucurbita verhält sich Zea; die cultivirten Maisvarietäten stammen wahrscheinlich nur von einer wildwachsenden Urform ab, die schon vor sehr langer Zeit in Amerika in Cultur genommen wurde; es erscheint aber fraglich, ob die in Brasilien wildwachsende (die einzige wildwachsende bekannte) Art, mit langen, die Körner umhüllenden Spelzen die Stammform ist; ist sie es nicht, so kennt man gegenwärtig keine Pflanze, die man als Stammform unserer zahlreichen und höchst verschiedenen Maisvarietäten betrachten könnte. Auch hier hat sich durch die fortgesetzte Cultur der Betrag der Differenzen der verschiedenen Varietäten unter sich, also auch zwischen ihnen und der Urform ausserordentlich gesteigert, und die einzelnen Varietäten unterscheiden sich nicht bloss durch einzelne, sondern durch zahlreiche Merkmale; manche erreichen nur $1^1/_2$ Fuss Höhe, andere werden 15—18 Fuss hoch; die Früchte stehen bei den verschiedenen Varietäten in 6—20 Längsreihen am Kolben, sie sind bald weiss, bald gelb, roth, orange, violett, schwarz gestrichelt, blau oder kupferroth; ihr Gewicht variirt um das Siebenfache; die Formen der Früchte sind höchst verschieden, es giebt Varietäten mit dreierlei verschieden geformten und gefärbten Früchten in einem Kolben; und zahlreiche andere Verschiedenheiten finden sich [1]). Diese Beispiele mögen hier genügen, um zu zeigen, wie hoch der Betrag der Abweichungen der Varietäten einer Stammform in der Cultur sich steigern kann; weiteres Material findet man in Darwin's genanntem Werk, bei Metzger und De Candolle (Géographie botanique) angehäuft.

Viel schwieriger, z. Th. unmöglich ist es, direct zu beweisen, wie hoch sich der Betrag der Variation wildwachsender Stammformen ausserhalb der Cultur steigern kann, weil hier im Allgemeinen historische Nachweisungen unthunlich oder nur auf weiten Umwegen und unter Zuhilfenahme von Hypothesen zu erreichen sind; da aber die Gesetze der Variation bei cultivirten und wilden Pflanzen unzweifelhaft dieselben sind, wenn sie auch in beiden Fällen unter verschiedenen Bedingungen wirken, so können wir einstweilen wenigstens als wahrscheinlich annehmen, dass die Pflanzen im wilden Zustand ebenso stark variiren, wie im domesticirten. Wir werden aber im Folgenden verschiedene und schwerwiegende Betrachtungen kennen lernen, welche zu der Folgerung führen, dass die Variation bei der Entstehung der verschiedenen wildwachsenden Pflanzenformen unendlich grössere Wirkungen hervorgebracht hat, als wir sie an den Culturvarietäten wahrnehmen.

Die Variation der Culturpflanzen zeigt, dass es nur eine Ursache der inneren und äusseren, erblichen Aehnlichkeit verschiedener Pflanzen giebt, diese Ursache ist der gemeinsame Ursprung der ähnlichen Formen aus einer und derselben Stammform; wenn wir nun unter den wildwachsenden Formen entsprechenden Verhältnissen begegnen, wenn wir finden, dass dort, wie bei den Culturpflanzen

---

1) Vergl. Darwin l. c. 400 und Metzger l. c. 207; auf die Ergebnisse der Culturversuche mit Rücksicht auf Variation und Constanz der Varietäten ist nicht viel Werth zu legen, da die Bastardirung nicht ausgeschlossen war; manche Varietäten des Mais sollen freilich schwer bastardiren.

zahlreiche verschiedene Formen durch Mittelformen, durch Uebergänge verbunden sind, ähnlich wie wir sie zwischen den Stammformen der Culturpflanzen und ihren abweichendsten Varietäten vorfinden, so müssen wir auch bei den wildwachsenden Pflanzen ähnliche Abstammungsverhältnisse als die einzige Ursache der Aehnlichkeit verschiedener Formen betrachten. Die ausserordentlich zahlreichen Formen der vielverbreiteten Gattung Hieracium z. B. verhalten sich in vieler Beziehung wie die cultivirten Kürbisse, Kohlarten u. s. w. Neben zahlreichen Formen, die als Species bezeichnet werden, finden sich noch zahlreichere Zwischenformen, die nur zum Theil Bastarde, meist Varietäten von vollkommener Fruchtbarkeit sind. Nägeli [1]), der diese Gattung einem ausführlichen Studium unterwarf, sagt: »wenn man die Typen, die durch Uebergangsformen von vollkommener Fruchtbarkeit verbunden sind, in eine einzige Art vereinigen wollte, so bekäme man für alle einheimischen Hieracien nur drei Species, die von einzelnen Autoren auch schon als Gattungen getrennt worden sind: Pilosella (= Piloselloiden), Hieracium (Archieracium) und Chlorocrepis (Hier. staticifolium). Zwischen den drei Gruppen mangeln wenigstens in Europa die Uebergänge vollständig. Mit Unrecht hat man zwischen Piloselloiden und Archieracium Bastarde angenommen; die angeblichen Hybriden sind reine Piloselloiden oder reine Archieracien«. — »Nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft, sagt Nägeli, sehe er keine andere Möglichkeit als die Annahme, es seien die Hieracium-Arten durch Transmutation entweder aus untergegangenen oder aus noch bestehenden Formen entstanden, und es sei ein grosser Theil der Zwischenglieder noch vorhanden, welche sich bei der Spaltung einer ursprünglichen Art in mehrere neue Arten naturgemäss mitbildeten, oder die bei der Umwandlung einer noch lebenden Art in eine von ihr sich abzweigende Species durchlaufen wurden. Es hätten sich also bei den Hieracien die Arten noch nicht durch Verdrängung der Zwischenglieder so vollständig getrennt, wie es bei den meisten anderen Gattungen der Fall ist« u. s. w.

Unter dam Namen Art oder Species fasst man die Gesammtheit aller Pflanzenindividuen zusammen, deren constante Merkmale gleich sind und sich von den constanten Merkmalen anderer ähnlicher Pflanzenformen unterscheiden; aus dem bisher Gesagten leuchtet nun ein, dass ein Unterschied zwischen constant gewordenen Varietäten einer bekanten Stammform und den wildwachsenden Species einer Gattung nur insofern besteht, als man bei jenen die Abstammung kennt, bei diesen nicht. Die verschiedenen constant gewordenen Culturvarietäten einer Stammform sind durch Mittelformen verbunden, in denen sich der fortschreitende Process der Accumulation neuer Varietäteigenschaften kundgiebt; diese Mittelformen können aber auch verschwinden, und dann liegt eine mehr oder minder breite Kluft zwischen den verschiedenen Varietäten selbst und zwischen ihnen und der Stammform andererseits. Beides findet man bei den wildwachsenden Pflanzen wieder; bei manchen Gattungen, wie Hieracium, sind sehr verschiedene Species durch zahlreiche Mittelformen, die mit ihnen zugleich vorkommen, verbunden; man ist nach der Analogie mit den Culturpflanzen berechtigt. diese Mittelformen, (insofern es nicht Bastarde sind) als die schrittweise weiter fortgebildeten Varietäten zu betrachten, von denen einzelne Nachkommen in der Accumulation neuer Eigenschaften am weitesten fortgeschritten sind; gewöhnlich aber sind die Mittelformen, die gewissermaassen die Brücke zwischen den Stammformen und den abgeleiteten Formen darstellen, verschwunden; in diesem Falle sind die Species derselben Gattung von einander isolirt, die Verschiedenheit ihrer Merkmale ist unvermittelt; die Arten

1) Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss. 1866, 10. März.

einer Gattung stimmen aber unter sich durch zahlreiche erbliche Merkmale überein, sie unterscheiden sich von einander nur durch einzelne constante Merkmale, der Betrag der Aehnlichkeiten ist viel grösser, als der Betrag der Differenzen; es findet also zwischen verschiedenen Arten einer Gattung dasselbe Verhältniss, nur in gesteigertem Grade statt, wie zwischen sehr verschiedenen Varietäten derselben Stammform, und da man für dieses Verhältniss keine andere Erklärung kennt, als eben die gemeinsame Abstammung mit Variation und Erblichkeit der neuen Eigenschaften, so ist man berechtigt, die Arten einer Gattung als die weiter ausgebildeten und constant gewordenen Varietäten einer gemeinsamen Stammform zu betrachten, die vielleicht wirklich verschwunden oder als solche nicht mehr zu erkennen ist. Eine natürliche Grenzlinie zwischen Varietät und Species besteht also nicht; beide sind nur durch den Betrag der Differenzen der Merkmale und durch den Grad der Constanz verschieden; so wie zahlreiche Varietäten in den Begriff einer Species eingeschlossen werden, insofern man bei der Feststellung der Species von den Differenzen der Varietäten absieht, so werden mehrere Species, indem man ein Maximum von gemeinsamen Eigenschaften derselben zusammenfasst, in eine Gattung vereinigt. Da man nun gerade die wichtigsten Eigenschaften der Pflanzen weder messen noch wägen kann, so ist es schwer, zum Theil selbst unmöglich, zu bestimmen, d. h. durch Uebereinkunft festzustellen, welcher Betrag von Differenzen dazu gehört, um zwei verschiedene, aber ähnliche Pflanzenformen nicht als Varietäten, sondern als Species zu charakterisiren; ebenso ist es in hohem Grade dem persönlichen Ermessen (dem sogenannten Tact) überlassen, ob man zwei ähnliche aber verschiedene Formengruppen nur als zwei Species mit Varietäten oder aber als zwei Gattungen mit ihren Species bezeichnen soll. — Für die sinnliche Anschauung existirt nur das Individuum (oft nicht einmal dieses ganz); die Begriffe Varietät, Species, Gattung werden abstrahirt und bedeuten ein Maass von Verschiedenheiten der Individuen, welches bei der Varietät gering, bei der Species grösser, bei der Gattung noch grösser ist; in allen drei Fällen ist aber neben den Verschiedenheiten ein überwiegender Betrag von Aehnlichkeiten vorhanden, und da wir bei der Variation erfahren, dass aus gleichen Formen durch stetig fortschreitende Abweichungen ähnliche, aber immer verschiedener werdende Formen hervorgehen, so nehmen wir an, dass auch die höheren Grade der Verschiedenheit ähnlicher Formen, wie wir sie durch die Begriffe Species und Gattung ausdrücken, nur auf Accumulation neuer Eigenschaften bei der Variation aus einer Stammform entstanden sind.

§ 17. Ursachen der fortschreitenden Ausbildung der Varietäten. Die Eigenschaften der cultivirten Varietäten einer Stammform zeigen, wie Darwin zuerst hervorhob, immer eine auffallende und merkwürdige Beziehung zu den Zwecken, um deren willen der Mensch die betreffenden Pflanzen cultivirt; die Varietäten des Weizens unterscheiden sich nur wenig in der Form des Halmes und der Blätter, die dem Menschen im Allgemeinen ziemlich gleichgiltig sind, sie unterscheiden sich aber vielfach und in hohem Grade durch Form, Grösse, Stärke und Klebergehalt der Körner, d. h. durch Eigenschaften desjenigen Organes, um dess willen der Weizen cultivirt wird, und durch solche Eigenschaften dieses Organs, welche unter verschiedenen Umständen besonders werthvoll für den Menschen sind; die Varietäten des Kohls dagegen lassen kaum einen Unterschied in den Samenkörnern, selbst kaum in den Schoten und Blüthen erkennen, deren äussere Eigenschaften dem Menschen gleichgiltig sind, die inneren sind nur insofern werthvoll, als der Same die Varietät fortzupflanzen hat; dagegen unterscheiden sich die Kohlvarietäten durch die Ausbildung derjenigen Organe, welche man als Gemüse geniesst und auf welche die Cultur daher achtet; es kommt darauf an, bei ähnlichem Geschmack und ähnlicher Wirkung auf die Ernährung des Menschen bald die Zartheit des Gewebes zu steigern, bald eine möglichst grosse Masse zu erzielen, bald die Zeit, wo das Gemüse brauchbar wird,

zu ändern u. s. w.; das und manches Andere leisten die verschiedenen Varietäten in erwünschter Weise. Die Varietäten der Runkelrübe unterscheiden sich nur wenig in den Blüthen, schon mehr in den Blättern, je nachdem sie als Zier-Blattpflanzen in Gärten oder als landwirthschaftliche Producte cultivirt werden; letztere weichen unter einander ab durch Grösse der Knollen, Zuckergehalt und Form derselben, Eigenschaften, welche die Rüben bald werthvoller für die Fütterung, bald für die Zuckerfabrikation machen; die Wurzeln, Blätter, Blüthen und Stämme der Obstvarietäten gleicher Species unterscheiden sich dagegen im Allgemeinen nur wenig, aber die Grösse, Form, Farbe, Geruch, Geschmack, Reifezeit, Dauerbarkeit der Früchte sind ausserordentlich verschieden, je nach dem speciellen Zweck, je nach der herrschenden Mode in der Verwendung der Früchte; bei den Gartenblumen sind es im Allgemeinen die Blüthen, zumal die Corollen und die Inflorescenzen, die sich bei den Varietäten einer Species unterscheiden, weil die meisten Gartenblumen nur mit Rücksicht auf Form, Grösse, Färbung, Geruch der Blüthe cultivirt werden, u. s. w.

Dieses Verhältniss der Culturvarietäten zu den Bedürfnissen der Menschen erklärt sich daraus, dass anfangs unbewusst, später bewusst von den verschiedenen Varietäten der cultivirten Pflanzen nur diejenigen zur weiteren Cultur verwendet wurden, an denen eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft stärker hervortrat, als an anderen Varietäten; man suchte diejenigen Individuen heraus, die einem bestimmten Bedürfniss am meisten entsprechen, sie allein wurden weiter cultivirt, die betreffende Eigenschaft trat an einzelnen Nachkommen wieder besonders stark hervor, und nur diese wurden zur Fortpflanzung ausgewählt; so steigerte sich die eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft immer mehr; andere Eigenschaften derselben Pflanze variirten unterdessen auch, sie wurden aber nicht beachtet und die betreffenden Exemplare nicht fortgepflanzt, eine Steigerung derselben von Generation zu Generation konnte daher nicht eintreten.

Es ist das grosse Verdienst Darwin's, gezeigt zu haben, dass auch die wildwachsenden Pflanzen beständig solchen Lebensbedingungen unterliegen, deren Effect darin besteht, dass von den Varietäten einer Stammform nur gewisse erhalten bleiben und eine Steigerung erfahren, während andere zu Grunde gehen. Das Verhältniss der variirenden wildwachsenden Pflanze zu ihrer Umgebung im weitesten Sinne des Wortes ist aber ein anderes als das der cultivirten Pflanze zum Menschen; dieser schützt seine Pfleglinge, um sie auszubeuten, er macht ihnen das Leben leicht, damit die ihm werthvollen Eigenschaften sich frei ausbilden können; die wildwachsende Pflanze dagegen muss sich selbst gegen jede Unbill nach aussen schützen, beständig wird sie durch andere Pflanzen, Thiere, elementare Ereignisse in ihrer Existenz bedroht, in diesem Kampf um's Dasein, wie es Darwin so treffend nennt, werden nur diejenigen Exemplare, die den schädlichen Einflüssen am besten widerstehen, sich erhalten, nur diejenigen Varietäten, die zufällig besser dazu geeignet sind, werden sich fortpflanzen und ihre neuen Eigenschaften weiter ausbilden. Daher zeigen die Eigenschaften der wildwachsenden Pflanzen, soweit sie nicht rein morphologischer Natur sind, immer ganz bestimmte Beziehungen zu den Umständen, unter denen sie leben, die Formen und andere Eigenschaften der Organe zielen wesentlich darauf ab, die Existenz der Pflanze unter den localen Bedingungen ihrer Heimath, ihres Standortes zu sichern; Varietäten und Arten, die nicht dazu ausgerüstet sind,

den Kampf um's Dasein zu bestehen, gehen unter. Der Kampf um die Existenz wirkt daher im gewissen Sinne ähnlich, wie die Auswahl des Züchters; so wie der letztere nur fortbildet, was seinen eigenen Zwecken entspricht, so bleiben im Kampf um's Dasein nur diejenigen Varietäten erhalten und fortbildungsfähig, die durch irgend eine Eigenschaft besser befähigt sind, den Kampf zu bestehen; so entstehen schliesslich durch unmerkliche Variation, durch Zerstörung der nicht bestandsfähigen, durch weitere Ausbildung der nützlichen Eigenschaften, mit einem Wort, durch das, was man metaphorisch die natürliche Auswahl durch den Kampf um's Dasein nennen kann, Pflanzenformen, die dem Zweck der Selbsterhaltung ebenso genau, ja viel genauer angepasst (adaptirt) sind als die Culturpflanzen den Zwecken des Menschen. Durch die unbewussten Wirkungen und Gegenwirkungen der Pflanzen und ihrer lebenden und leblosen Umgebung entstehen endlich Organisationsverhältnisse, die für die Selbsterhaltung einer Pflanzenart unter ganz bestimmten localen Bedingungen kaum zweckmässiger gedacht werden können, die den Eindruck machen, als ob sie das Resultat klügster, umsichtigster Berechnung wären.

Um sich darüber klar zu werden, wie der Kampf um's Dasein es bewirkt, dass die bestehenden wilden Pflanzenformen ihren specifischen Lebensbedingungen so ungemein genau angepasst sind, muss man beachten, dass jede Pflanze beständig in sehr geringem Grade variirt, dass die Variation alle Organe und alle Eigenschaften derselben trifft, wenn auch meist nur in äusserlich unmerklichem Grade, dass andrerseits der Kampf um die Existenz bei den Pflanzen (ebenso wie bei den Thieren) ein immerwährender, nie ruhender ist, in welchem auch der kleinste Vortheil, den die Pflanze durch Variation in irgend einer Beziehung gewinnt, für ihre Existenz entscheidend werden kann.

Der Kampf, den die Pflanze mittels ihrer Fähigkeit zu variiren führt, bietet zwei sehr verschiedene Seiten dar; einerseits nämlich kommt es darauf an, dass die Organisation sich ganz allseitig den Bedingungen der Ernährung und des Wachsthums, welche durch das Klima und den Boden gegeben sind, anpasse; es versteht sich von selbst, dass eine submerse Wasserpflanze anders organisirt sein muss als eine Landpflanze, dass die Assimilationsorgane bei einer im tiefen Waldesschatten lebenden Pflanze anders eingerichtet sein müssen, als bei einer dem Sonnenlicht täglich ausgesetzten u. s. w. Für alle Pflanzen der Hochgebirge und Polarländer sind die Lebensbedingungen andere als für die Tieflandbewohner der Tropen und gemässigten Zonen. Wenn es sich allein um diese allgemeinen Lebensbedingungen der Pflanzen handelte, so wäre der Kampf um's Dasein ein relativ einfacher Vorgang; man kann sich vorstellen, wie unter den Varietäten einer Stammform, die im Wasser wächst, einzelne sich finden, die zuweilen ein Sinken des Wassers vertragen, wie diese Nachkommen erzeugen, welche nach und nach wie Sumpfpflanzen, endlich wie Landpflanzen sich verhalten [man vergl. Nasturcium amphibium, Polygonum amphibium u. a. [1])]; man kann sich ebenso vorstellen, dass gewisse Nachkommen einer Pflanze ein wenig resistenter gegen das Erfrieren sind, dass diese Eigenschaft sich steigert, dass also eine Pflanzenform, die nur ein mildes Klima erträgt, nach und nach Varietäten erzeugt, die auch

---

1) Von besonderem Interesse sind in dieser Beziehung Hildebrand's Beobachtungen an Marsilia. Bot. Zeitung 1870, No. 1.

ein härteres, endlich selbst das härteste ertragen u. s. w. Schon diese relativ einfachen Verhältnisse würden aber zu einer grossen Mannigfaltigkeit der von einer Grundform abstammenden Varietäten hinführen müssen, denn jede Anpassung an neue klimatische und Standortsverhältnisse würde sich auf verschiedene Weise bewirken lassen, d. h. Varietäten verschiedener Art würden den Kampf gegen die elementaren Einwirkungen in verschiedener Weise aufnehmen und durchführen.

Viel mannigfaltiger aber gestaltet sich der Kampf um das Dasein und die dadurch bewirkte Veränderung der Organisation dadurch, dass jede Pflanze, indem sie sich für die elementaren Lebensbedingungen einzurichten sucht, auch noch gleichzeitig gegen zahlreiche andere Pflanzen und gegen die Angriffe der Thiere sich zu wehren hat, oder, was noch interessanter ist, die Pflanze benutzt vermöge ihrer Variation einzelne günstige Bedingungen, welche ihr andere Pflanzen und Thiere darbieten, um davon Vortheil zu ziehen, wie die Schmarotzer von ihren Nährpflanzen, die Dichogamen und andere Blüthenpflanzen von dem Besuch der Insecten. Die Mannigfaltigkeit in diesen Verhältnissen ist eine geradezu endlose und kann nur an Beispielen klar gemacht werden. Eine Bemerkung, die ebenfalls schon von Darwin herrührt, muss hier aber besonders hervorgehoben werden; die Individuen derselben Pflanzenform treten als Concurrenten, als Mitbewerber um den Platz, die Nahrung, das Licht u. s. w. auf; gerade die Gleichartigkeit der Bedürfnisse gleichartiger Pflanzen bewirkt zwischen ihnen einen Kampf um die Existenz; in etwas geringerem, aber noch immer in hohem Grade findet diess zwischen verschiedenen Varietäten derselben Stammform, noch weniger zwischen verschiedenen Species und Gattungen statt. Der Erfolg dieser Verhältnisse zeigt sich einerseits darin, dass bei gesellig lebenden Pflanzen, wesentlich nur die kräftigsten Keimpflanzen zur vollen Entwickelung kommen, während die schwächeren unterdrückt werden, wie jeder junge Hochwald zeigt; andrerseits können sehr verschiedene Arten und Gattungen dicht neben einander gedeihen, weil sie verschiedene Bedürfnisse haben und die Concurrenz unter ihnen eine geringere ist.

Aus der Thatsache nun, dass Pflanzen von verschiedener Organisation wegen der verminderten Concurrenz unter ihnen leichter neben einander auf demselben Boden gedeihen, wurde von Darwin der so wichtige und folgereiche Schluss gezogen, dass bei der Fortbildung der Varietäten einer Stammform in wildem Zustand vorzugsweise diejenigen neuen Formen sich erhalten müssen, die von der Stammform und unter sich am meisten abweichen, während die Mittelformen nach und nach verdrängt werden; es liegt darin die Ursache, warum zwischen den verschiedenen Arten einer Gattung so häufig die Mittelformen fehlen, obgleich man zu der Annahme berechtigt ist, dass sie durch Variation aus einer Stammform und Fortbildung der Varietäten entstanden sind.

In seinen gröberen Zügen (aber gerade deshalb sehr anschaulich) macht sich der Kampf um das Dasein zwischen verschiedenen Pflanzenformen, die Concurrenz um den Raum, um Nahrung und Licht bemerklich, wenn man die Zudringlichkeit der sogenannten Unkräuter in den Gärten und auf den Feldern betrachtet. Die Culturpflanzen unserer Gärten und Felder sind im Stande unser Klima zu ertragen, der Boden gewährt ihnen, was sie zu üppigem Gedeihen brauchen; allein zahlreiche wild wachsende Pflanzen sind für unser Klima noch besser ausgerüstet, sie wachsen auf dem cultivirten Boden noch kräftiger, rascher und üppiger als die

Culturpflanzen, ihre Samen oder Rhizome sind in enormer Menge überall verbreitet. Werden nun die Culturpflanzen nicht sorgfältig vor den Unkräutern geschützt, so bemächtigen sich diese sehr bald des Raumes, der für jene bestellt war. Jedes Land, jeder Boden hat seine eigenthümlichen Unkräuter, d. h. unter bestimmten äusseren Bedingungen sind es immer bestimmte Pflanzenformen, welche gerade hier am kräftigsten gedeihen und den Culturpflanzen den Rang ablaufen. Gewissermaassen ein Maass für die Grösse des Uebergewichts der Unkräuter über die Culturpflanzen hat man an dem Betrage der Arbeit, welche der Mensch zur Vernichtung der Unkräuter anwenden muss, um seine Schützlinge zu retten und zu erhalten. Die Stammformen unserer Culturpflanzen sind meist in anderen Gegenden zu Hause; dort sind sie nicht nur für das Klima hinreichend ausgerüstet, sondern auch im Stande die Concurrenz mit ihren Nachbarn aufzunehmen.

Die Anzahl von Pflanzenarten und von Individuen jeder Art, die wir auf einer Wiese, in einem Sumpfe u. s. w. vorfinden, ist nicht das Werk des Zufalls, sie hängt nicht bloss davon ab, ob von der einen oder anderen Art mehr Samen dahin gekommen sind, ob die eine oder andere Art mehr Samen bildet u. s. w. Jede einzelne dieser Pflanzenarten würde, wenn sie allein vorhanden wäre, oder wenn sie durch Cultur geschützt würde, den betreffenden Bodenraum binnen kurzer Zeit ganz allein bedecken; dennoch stellt sich ein bestimmtes Verhältniss unter den sich selbst überlassenen vermischten Arten her, ein Verhältniss, welches auf der specifischen Fähigkeit jeder einzelnen Art beruht, im Kampf mit den anderen sich zu behaupten.

Wie verwickelt das Verhältniss auch nur zweier nahe verwandter Pflanzenformen in ihrem Kampf um die Existenz auf bestimmten Localitäten sich gestalten kann, hat Nägeli ebenso eingehend als anschaulich an verschiedenen Alpenpflanzen dargestellt. »Der Vernichtungskrieg, sagt er[1]), ist selbstverständlich am heftigsten zwischen den Arten und Racen nächster Verwandtschaft, weil dieselben auf die gleichen Existenzbedingungen angewiesen sind. Achillea moschata verdrängt Achillea atrata oder wird von ihr verdrängt; man findet sie selten neben einander. Dagegen wächst die eine oder die andere mit Achillea Millefolium zusammen. Offenbar machen Achillea moschata und atrata, wie sie einander auch äusserlich höchst ähnlich sind, analoge Ansprüche an die Aussenwelt; Achillea Millefolium dagegen, welche beiden ferner steht, concurrirt nicht eigentlich mit ihnen, weil sie auf andere Existenzbedingungen angewiesen ist. Noch weniger concurriren die Pflanzen anderer Gattungen und Ordnungen«. — »Im Bernina-Heuthal (im Oberengadin) kommen Achillea moschata, A. atrata und A. Millefolium in Menge vor; A. moschata und A. Millefolium auf Schiefer, A. atrata und Millefolium auf Kalk. Wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer A. moschata auf und A. atrata beginnt. Es sind also hier die beiden Arten streng bodenstet; und so habe ich es an verschiedenen Orten in Bündten betrachtet, wo sie beide vorkommen. Mangelt aber eine Art, so ist die andere bodenvag. Achillea atrata bewohnt dann ohne Unterschied Kalk und Schiefer; und ebenso findet man A. moschata, obgleich dieselbe, wie es scheint, nicht so leicht auf den Kalk wie jene auf den Schiefer geht, doch neben dem Urgebirge auch auf ausgesprochener Kalkformation mit der dieser eigenthümlichen Vegetation. Im Bernina-Heuthal traf ich mitten auf dem Schiefer, der mit A. mochata bevölkert war, einen grossen herabgestürzten Kalkblock, kaum mit zolldicker Bodenkrume bedeckt; auf demselben hatte sich eine Colonie von A. mochata angesiedelt, weil hier die Concurrenz der A. atrata ausgeschlossen war«. — »Ein ähnliches Ausschliessungsverhältniss wird in gewissen Gegenden zwischen Rhododendron hirsutum und Rhododendron ferrugineum, Saussurea alpina und Saussurea discolor, ferner zwischen Arten der Gattungen Gentiana, Veronica, Erigeron, Hieracium u. a. beobachtet.« — Den naheliegenden, aber auf unrichtigen Vorstellungen beruhenden Einwurf, dass von einem Kampf zweier Pflanzenformen doch nicht die Rede sein könne, so lange auf dem betreffenden Areal noch freier Raum vorhanden sei, entkräftet Nägeli folgendermaassen: »auf einem Schieferabhange stehen eine Million von Stöcken der Achillea moschata; sie nimmt selbstverständlich nicht

1) Nägeli in Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1865, 15. Dec.

allen Raum ein, denn es hätten hundert Millionen und mehr daselbst Platz; der übrige Raum wird von anderen Gewächsen occupirt. Es ist dies ein Gleichgewichtszustand, der sich mit Rücksicht auf die Bodenbeschaffenheit und die vorausgehenden klimatischen Einflüsse gebildet hat. Die Zahl von einer Million giebt uns also das Verhältniss, in welchem sich Achillea moschata gegenüber der anderen Vegetation zu behaupten vermag, und es ist ein ganz ungereimter Einwurf, wenn man sagt, es wäre ja noch viel Raum für Achillea atrata da. Wenn derselbe den Achilleen überhaupt zugänglich wäre, so würde er von der vorhandenen und jedenfalls bevorzugten Achillea moschata eingenommen. Denken wir uns nun den Fall, es befänden sich einmal auf dem genannten Schieferabhange, vielleicht in Folge künstlicher Anpflanzung, Achillea moschata und Achillea atrata gemengt, jede in der halben Individuenzahl, nämlich von 500,000. Von den beiden Arten gedeiht Achillea moschata hier, also auf der kalkarmen Unterlage, besser als Achillea atrata; letztere ist schwächlicher, ihre Gewebe sind weniger ausgereift; sie vermag in Folge dessen den äusseren schädlichen Einflüssen weniger zu widerstehen, wie den Sommerfrösten oder lang andauerndem Regenwetter oder anhaltender Trockenheit u. s. w. Nehmen wir beispielsweise an, es trete alle 20 bis 50 Jahre ein heftiger Frost zur Blüthezeit ein, welcher die Hälfte der Pflanzen von Achillea atrata tödtet, während demselben die stärkere Achillea moschata widersteht. Die Lücken werden durch Besamung wieder ausgefüllt, es gehen aber mehr Achillea moschata auf, als atrata, schon deswegen, weil jene nach dem Frost in der Zahl von 500,000, diese bloss von 250,000 Individuen vorhanden ist. Es sind also in der Folge unter der Million Achilleen, die auf dem ganzen Abhange vorkommen, Achillea moschata vielleicht mit 670,000, Achillea atrata mit 330,000 Individuen vertreten. Nach einem zweiten Froste, welcher wieder die Hälfte von Achillea atrata vernichtet, kommen schon nahezu 800,000 Exemplare von Achillea moschata auf 200,000 von Achillea atrata. So nimmt mit jedem aussergewöhnlichen Sommerfroste die Zahl der letzteren ab, bis sie endlich ganz von dem Standorte verschwunden ist, auf welchem eine verwandte stärkere Art auf ihre Kosten sich ausgebreitet hat«. — Zum Schluss soll hier noch folgende Bemerkung desselben Autors reproducirt werden: »Man könnte aus der oben gemachten Deduction (es bezieht sich diess nicht unmittelbar auf Obiges, gilt aber auch dafür) vielleicht den Schluss ziehen wollen, dass ein solches Resultat immer eintreten und von zwei Pflanzen die eine verdrängt werden müsse, weil beide kaum je von ganz gleicher Stärke seien. Diess wäre jedoch unrichtig, denn es gilt nur für Pflanzen von möglichst gleichen Existenzbedingungen. Wir können uns einen anderen Fall denken, wo die beiden Arten durch ganz ungleiche äussere Einflüsse (z. B. die eine durch Frühlingsfröste, die andere durch trockene Hitze) leiden, so dass bald die Individuenzahl der einen, bald die der andern sich vermindert, wo ferner die Samenbildung und das Keimen der Samen durch ungleiche äussere Einwirkungen gefördert wird, so dass bald die eine, bald die andere sich besonders vermehrt und die leer gewordenen Stellen ausfüllt. Hier muss das numerische Verhältniss der beiden Arten ein schwankendes sein; aber keine vermag die andere zu verdrängen».

So wie sich der Kampf zwischen zwei Arten aus ihrem mehr oder minder guten Gedeihen auf einem Boden von bestimmter chemischer Beschaffenheit entspinnt, so kann auch das Bedürfniss nach mehr oder weniger Wasser, mehr oder weniger Licht, Wärme u. s. w. die Art des Kampfes der daraus hervorgehenden Vorkommensverhältnisse bestimmen. Nägeli giebt auch für Ersteres einige Beispiele. Wenn Primula officinalis und Primula elatior in einer Gegend zusammen vorkommen, so schliessen sie sich zuweilen sehr genau von einander ab, indem Primula officinalis die trockenen, Primula elatior die feuchten Stellen bewohnt. Jede ist auf ihrem Standort die stärkere und vermag die andere zu verdrängen. Ist aber nur eine Art vorhanden, so zeigt sie sich nicht so wählerisch; Primula officinalis vermag für sich feuchtere, Primula elatior für sich allein trocknere Stellen zu bewohnen, als wenn sie in Gesellschaft sind; ähnlich verhalten sich Prunella vulgaris und grandiflora, in Bezug auf mageren und fruchtbaren Boden auch Rhinanthus Alectorolophus und Rhinanthus minor, Hieracium Pilosella und Hieracium Hoppeanum.

Diese Beispiele mögen genügen, zu zeigen, was man sich unter dem Kampf um's Dasein zu denken hat. Man behalte aber im Auge, dass ein solcher sich in Bezug auf jede Lebensäusserung der Pflanze, in Bezug auf jedes Verhältniss zur Aussenwelt, zumal auch zur Thierwelt entspinnen muss, dass der Verlauf desselben für dieselbe Pflanze an verschiedenen Orten ein anderer ist u. s. w. Das Verständniss der Descendenztheorie, vor Allem die Einsicht in die Ursachen der so vollkommenen Einrichtungen der Organisation für ganz bestimmte, oft rein locale Lebensbedingungen der Pflanzen, hängt wesentlich von dem Verständniss des Kampfes um's Dasein ab.

§ 18. Verhältniss der morphologischen Natur der Organe zur Anpassung derselben an die Lebensbedingungen der Pflanzen.

Jede Pflanze ist den Bedingungen und Umständen, unter denen sie wächst und sich fortpflanzt, sehr genau (aber nicht absolut genau) angepasst; ihre Organe haben die dazu nöthige Form, Grösse, Entwickelungsweise, Beweglichkeit, chemische Eigenschaften u. s. w.; wäre das nicht der Fall, so würde die Pflanze im Kampf um das Dasein unfehlbar zu Grunde gehen. Nun sind aber die Lebensbedingungen ungemein mannigfaltig, sie ändern sich im Lauf der Zeiten und können in's Endlose wechseln. Dieser unendlichen Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen entspricht die Mannigfaltigkeit der Eigenschaften der Pflanzen, und doch sind es selbst bei den höher differenzirten Classen nur drei bis vier morphologisch verschiedene Gliederungen, die Axengebilde, Blätter, Wurzeln und Trichome, welche unter Beibehaltung ihres constanten morphologischen Charakters durch unzählige Abänderungen ihrer physiologischen Eigenschaften diesen Bedingungen genügen. Es wurde schon im dritten Kapitel des ersten Buches dieses Verhältniss als die Metamorphose der morphologischen Glieder der Pflanze bezeichnet, indem wir unter Metamorphose die physiologisch verschiedene Ausbildung morphologisch gleichnamiger Glieder verstanden. Die verschiedene physiologische Ausbildung richtet sich nach den Lebensbedingungen der Pflanzen, und insofern ist die Metamorphose gleichbedeutend mit dem, was wir hier bereits Anpassung, Adaptation genannt haben, und was man ebenso gut als Accommodation bezeichnen kann. Wenn man von der Zweckmässigkeit im Bau der Pflanzen redet, so ist damit thatsächlich auch nur gemeint, dass die Form und sonstigen Eigenschaften der Organe den Lebensbedingungen angepasst sind, was sich aus der Existenz der Pflanze im Kampf um das Dasein ohne Weiteres von selbst ergiebt; die Ausdrücke Zweckmässigkeit, Adaptation und Metamorphose bezeichnen also dieselbe Thatsache, sie können daher als Synonyme gebraucht werden, was an verschiedenen Stellen des vorliegenden Buches auch schon mehrfach geschehen ist.

Für die im nächsten und letzten Paragraphen zu behandelnde Frage ist es nun sehr wichtig, von dem Verhältniss der Adaptation zur morphologischen Natur der Organe, von der grossen Constanz der morphologischen Charaktere und der unendlichen Mannigfaltigkeit der Metamorphose eine möglichst klare Vorstellung zu haben; denn gerade dieses Verhältniss ist es, welches allein durch die Descendenztheorie und durch keine andere Theorie sich erklärt.

In seinen allgemeinsten Zügen tritt das Verhältniss der Adaptation zur morphologischen Natur der Organe hervor, wenn man beachtet, dass jedes morphologisch bestimmte Glied die allerverschiedensten Functionen und diese wieder in der verschiedensten Weise ausführen kann, dass also mit anderen Worten die

morphologische Natur der Glieder einer Pflanze von ihrer Function unmittelbar nicht bestimmt wird, dass andrerseits auch die Function eines Organes von seiner morphologischen Natur unmittelbar nicht abhängt; so zeigt sich z. B., dass die Haargebilde (Trichome) bald als schützende Hüllen (meist in Knospen), bald als Drüsen, bald als aufsaugende Organe (als Wurzelhaare), bald als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane (bei den Farnen als Sporangien) u. s. w. auftreten; so sind die Blätter gewöhnlich als chlorophyllreiche Assimilationsorgane ausgebildet, aber sie werden auch als schützende, chlorophyllfreie Hüllen für Winterknospen (bei den meisten einheimischen Holzpflanzen), als Reservestoffbehälter bei Keimpflanzen der Phanerogamen, oder bei den Zwiebeln benutzt; bei den Gefässkryptogamen produciren sie die Sporangien, die Geschlechtsorgane und ihre Hüllen sind bei den Phanerogamen eigenthümlich ausgebildete (metamorphosirte) Blätter; bei vielen dünnstengeligen Angiospermen verwandeln sich die Blätter in Ranken, um den dünnen Stamm an benachbarten Ranken emporzuziehen und zu befestigen; die Blätter der Nepenthen erzeugen an ihrer Spitze ein Anhängsel, das einen mit beweglichem Deckel versehenen, sich mit selbst ausgeschiedenem Wasser füllenden Krug darstellt, manche in den Blüthen enthaltene Blätter sind als Nectarien ausgebildet, also ihrer physiologischen Bedeutung nach Drüsen; nicht selten verwandeln sich die Blätter in holzige harte Dornen; in anderen Fällen sind sie für Reize empfindlich, beweglich u. s. w. — Die Axentheile sind in ihrer Ausbildung kaum minder mannigfaltig, bald schlingen sie um aufrechte Stützen, bald sind sie verholzt und können sich selbst aufrecht erhalten; bald bilden sie dünne, schwankende Halme, bald fleischige dicke saftige Massen (Cactus), oder rundliche, mit Reservestoffen gefüllte Knollen, oder sie werden zu Ranken (Vitis) oder Stacheln (Gleditschia); zuweilen nehmen sie die Form von Laubblättern an, wie bei Ruscus und Xylophylla u. s. w. — Weniger mannigfaltig sind die Adaptationen der Wurzeln; meist fadenförmig, dünn cylindrisch und mit Wurzelhaaren zur Aufsaugung des Wassers und der Mineralstoffe besetzt, werden sie knollige Reservestoffbehälter bei der Georgine; ihr Gewebe wird locker, lufthaltig und sie selbst Schwimmblasen ähnlich bei Jussiaea; sie erscheinen als blosse Haftorgane am Stamm des Epheus, des Ficus repens u. a., oder sie verhalten sich ähnlich wie Ranken bei Vanilla aromatica; niemals aber erzeugen sie Sporangien oder Geschlechtsorgane.

Nach der vorhin gegebenen Definition der Zweckmässigkeit in der Organisation der Pflanzen kann man sich das Verhältniss der Adaptation zu der morphologischen Natur der Organe auch in der Weise klar machen, dass man zunächst den Zweck, d. h. das im Kampf um's Dasein günstigste Verhalten der Pflanzen in's Auge fasst und die Mittel beachtet, welche zur Erreichung dieses Zweckes benutzt, d. h. welche Glieder der Pflanze und mit welchen Metamorphosen dieselben dazu adaptirt werden. Einige Beispiele mögen auch diess erläutern [1]).

Es ist offenbar für die Mehrzahl der Phanerogamen zweckmässig, d. h. im Kampf um das Dasein förderlich, dass sich ihr Stamm rasch zu einer gewissen Höhe emporrichtet, weil auf diese Weise die Bedingungen der Assimilation

---

1) Ich muss mich bei den Beispielen auf Angabe der wichtigsten Punkte beschränken; die Adaptationen sind meist so vielseitig und verwickelt, dass ihre ausführliche Darstellung schon bei einer Pflanze viel Raum erfordert.

(Beleuchtung, Erwärmung) sehr vollkommen erfüllt und weil, was vielleicht noch wichtiger ist, die Blüthen leichter von fliegenden Insecten aufgefunden und die einen mit dem Pollen der anderen befruchtet werden; auch wo (wie bei vielen Coniferen u. a.) der leichte Pollen durch den Wind auf die weiblichen Pflanzen geführt wird, kann diess besser erreicht werden, wenn die Blüthen sich in grösserer Höhe über dem Boden befinden; endlich wird auf diese Art die Aussaat der Samen ebenfalls durch den Wind, oder durch Vögel, welche die Früchte verzehren, oder die Fortschleuderung der Samen aus aufspringenden Früchten erleichtert. Dass zumal diese die Fortpflanzung vermittelnden Verhältnisse durch den aufrechten Wuchs der Stengel begünstigt werden, scheint besonders durch die grosse Zahl von Pflanzen bestätigt, die ihre Belaubung in einer bodenständigen Rosette ausbilden oder auf dem Boden hinkriechen, um erst vor der Entfaltung der Blüthenknospen einen rasch aufstrebenden Blüthenstengel zu bilden; noch auffallender tritt diess bei den unterirdisch vegetirenden und oberirdisch blühenden Humusbewohnern und Schmarotzern (Orobanchen, Neottia u. a.) hervor. — Diese und noch andere speciellere Zwecke des aufrechten Wuchses zugegeben, ist es nun von Interesse zu sehen, auf wie verschiedene Weise dieser eine Zweck bei verschiedenen Pflanzenarten erreicht wird. Bei vielen Stauden ist der sich erhebende Stamm durch hinreichende Festigkeit und Elasticität geeignet, die Last der Blätter, Blüthen, Früchte aufrecht zu tragen; wird er zufällig umgeworfen, oder muss er sich, vorher kriechend, erst erheben, so ist die Gewebespannung gross genug, um unter dem Einflusse der Schwerkraft ihn aufzurichten; die schwanken Halme der Gräser sind aber nicht selbst mit dieser Fähigkeit begabt, sondern das Basalstück jeder Laubblattscheide bildet einen dicken Ring (Knoten, Fig. 450 *p*), dessen Gewebe lange Zeit wachsthumsfähig bleibt; wird der Halm vom Winde geknickt, oder liegt er in der Jugend auf der Erde, so geschieht die Aufrichtung dadurch, dass sich die nach abwärts gekehrte Seite des Knotens rasch und kräftig verlängert; es entsteht eine knieförmige Krümmung, durch welche der Gipfeltheil des Halms emporgerichtet wird. — Wenn der Stamm dagegen ausdauert und ein grosses Gewicht von Zweigen, Blättern und Früchten zu tragen hat, so würden derartige Mittel nicht mehr genügen, dann verholzt das Gewebe; nimmt das Gewicht der Krone jährlich zu, so wird auch der Stamm jährlich dicker (dicotyle Bäume und Coniferen); bleibt das Gewicht der Belaubung gleich, wie bei den Palmen, so bleibt auch der Stamm gleich dick. In solchen Fällen ist eine bedeutende Masse assimilirter Substanz nöthig, um den massiven festen Stamm zu bilden; in vielen anderen Fällen wird aber die Aufrichtung mit einem sehr geringen Aufwande von organischer Substanz erreicht, nämlich bei den kletternden, windenden, schlingenden Pflanzen, die sich in den verschiedensten Familien der Angiospermen finden [1]). Pflanzen mit windendem Stamm, wie der Hopfen, setzen im Allgemeinen die Existenz und Nachbarschaft anderer selbstständig aufrecht wachsender Pflanzen voraus, um welche sie sich winden; damit eine benachbarte Stützpflanze leichter und sicherer ergriffen werde, ist der dünne Stengel schlingender Pflanzen mit rotirender

1) Ausführliches darüber in der bahnbrechenden Arbeit Mohl's: Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827, und in der schönen Abhandlung Darwin's: On the movements and habits of klimbing plants in: the Journal of the Linnean society, London 1865, V. IX. (Deutsch in Flora, 1866).

Nutation ausgestattet, durch welche der überhängende Gipfeltheil im Kreise herumgeführt und gelegentlich an den Stengel einer aufrechten Pflanze angedrückt wird; dann tritt die Reizbarkeit des schlingenden Stengels in Action und das Winden beginnt; da es aber Aufgabe des Windens ist, dass die Blätter, Blüthen und Früchte in der rechten Höhe über dem Boden sich entfalten, so besitzt der überhängende windende Gipfel eine hinreichende Gewebespannung, um unter dem Einflusse der Schwerkraft immer während des Windens schief nach oben gerichtet zu bleiben; so ist der Stengel gezwungen, aufwärts die Stütze zu umwinden, an horizontalen oder schief abwärts hängenden Zweigen der Stützpflanzen geht er vorbei.

Auch die meisten mit Ranken versehenen Pflanzen sind, damit sie sich emporranken können, an die Nachbarschaft aufrechter Pflanzen gebunden; sie zeichnen sich durch eine ungemeine Sparsamkeit in Verwendung organischer

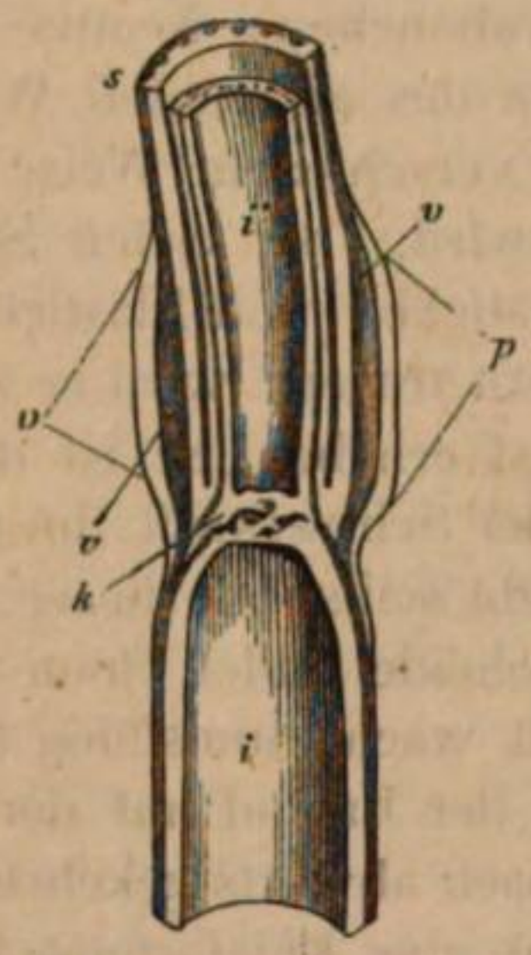


Fig. 450. Stengelknoten von Hordeum hexastichum im Längsschnitt; *i i* die Höhlungen im unteren und oberen Internodium, welche durch die Knotenplatte *k* getrennt sind; *s* Blattscheide, deren ringförmige Basis *p p* polsterartig angeschwollen ist und aus wachsthumsfähigem Gewebe besteht; *v* Fibrovasalstränge.

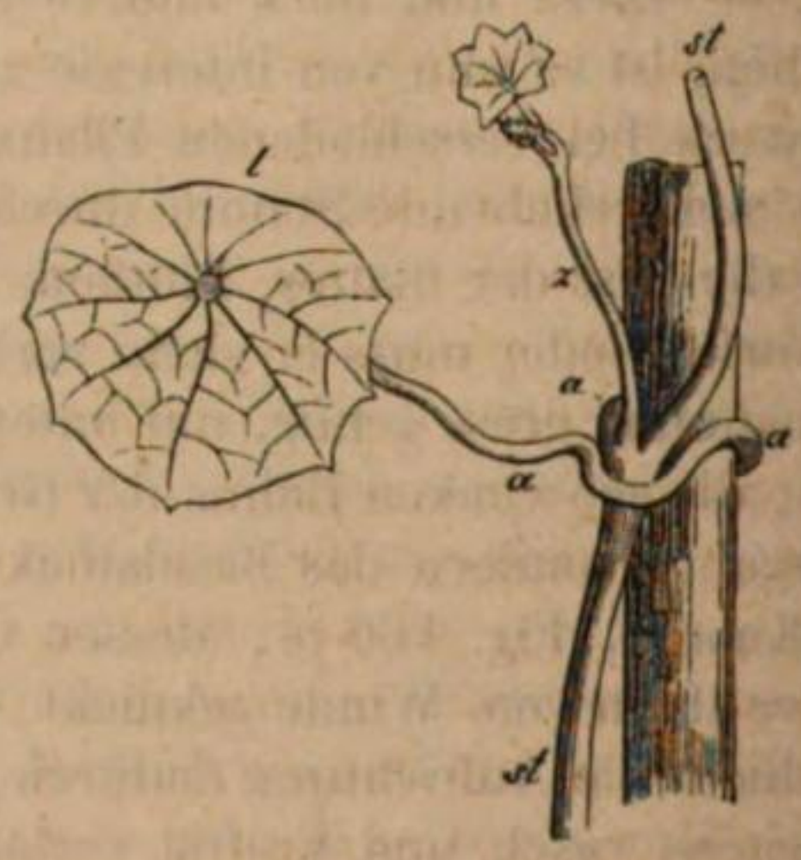


Fig. 451. Tropaeolum minus; der lange Stiel *a*, *a*, *a* des Laubblatts *l* ist für dauernde Berührung empfindlich und hat sich um eine Stütze und um den eigenen Stamm *st* so gewunden, dass dieser an jene festgebunden erscheint; *z* der Axelspross dieses Blattes.

Substanz für den Zweck des aufrechten Wuchses aus. Zuweilen, wie bei dem Weinstock, sind die Ranken Axengebilde, mit kleinen Blättchen besetzt und aus deren Axeln verzweigt; viel häufiger aber übernehmen Blattstiele (Clematis, Tropaeolum Fig. 451 u. a.), oder die verzweigte, schmaltheilige Lamina (Funaria), am häufigsten die metamorphosirten Gipfeltheile der Laubblätter (Pisum und andere Papilionaceen, Cobaea scandens) die Function der Ranken, indem sie sich fadenförmig ausbilden; die morphologische Bedeutung der Ranken der Cucurbitaceen ist noch nicht ganz sicher gestellt, wahrscheinlich sind es aber metamorphosirte Zweige. — Die Ranken kommen nur bei Pflanzen vor, deren Stamm nicht im Stande ist, das Gewicht der Belaubung, Blüthen und Früchte aufrecht zu tragen, in der Gattung Vicia z. B. haben alle dünnstengeligen Arten Blattranken, bei der dickstämmigen, aufrechtwachsenden Vicia Faba aber sind diese rudimentär. — Die Aufgabe der Ranken ist es nun, sich um dünne Zweige und Blätter anderer benachbarter Pflanzen zu winden und so den emporwachsenden Gipfel des Stam-

mes wie mit Tauen nach verschiedenen Seiten hin zu befestigen. Die Ausbildung der Ranken, d. h. die zweckentsprechende Ausstattung mit nützlichen Eigenschaften ist nun, wie Darwin gezeigt hat, eine nicht nur sehr verschiedenartige, sondern sie zeigt auch sehr verschiedene Grade der Vollkommenheit, ähnlich wie die windenden Stämme; manche Ranken leisten nur geringen Nutzen, zuweilen sind sie mehr zur Aushilfe für einen schlecht windenden Stamm vorhanden (Bignoniaarten). Wo aber die Rankenpflanzen vollkommen adaptirt sind, da treffen verschiedene Eigenschaften in wunderbarer Weise zusammen, um diese Art der Adaptation zum Nutzen der Pflanze fast auf ein Maximum zu steigern; die Ranken stehen ausgestreckt nach verschiedenenen Richtungen hin am fortwachsenden Gipfelspross; dieser macht rotirende Nutationsbewegungen, durch welche die Ranken in die verschiedensten Lagen kommen, aber diese selbst machen Nutationen, so dass sie innerhalb eines gewissen, oft nicht kleinen Umkreises unzählige Lagen annehmen, wodurch sie fast nothwendig auf eine innerhalb dieses Umkreises liegende Stütze (Zweig, Blatt u. s. w.) treffen müssen; die Stütze wird so zu sagen sorgfältigst aufgesucht; wird eine solche von einer Ranke berührt, so wird diese durch den leichten Druck zur Krümmung gereizt und windet sich fest in engsten Windungen um die Stütze; wenn mehrere Ranken diess in verschiedenen Richtungen vom Stamme aus thun, so hängt er nun schwebend zwischen den Stützpunkten; allein wenn es dabei bliebe, so wäre die Befestigung eine sehr schwankende, das Emporrichten würde nur langsam stattfinden; die ganze Einrichtung wird aber sinnreich vervollständigt; haben die Ranken mit ihren Enden sich befestigt, so verkürzen sie die Entfernung zwischen ihrem umwundenen Stützpunkt (Fig. 452 *x*) und dem Stamm, aus dem sie entspringen, sie ziehen den Stamm zur Stütze hin, indem sie sich schraubig drehen; thun diess mehrere Ranken in verschiedenen Richtungen, so wird der zwischen ihnen hängende Stamm straff gespannt und zugleich wird die Haltbarkeit der Ranken durch diese Drehung bedeutend erhöht; viele Ranken, zur Zeit ihrer Reizbarkeit sehr zart, werden später noch fest, holzig, manche verdicken sich auch beträchtlich (sehr auffallend bei Clematis glandulosa und Solanum jasminoides). Die überraschendste Adaption aber zeigen die Ranken des wilden Weins (Ampelopsis hederacea), der

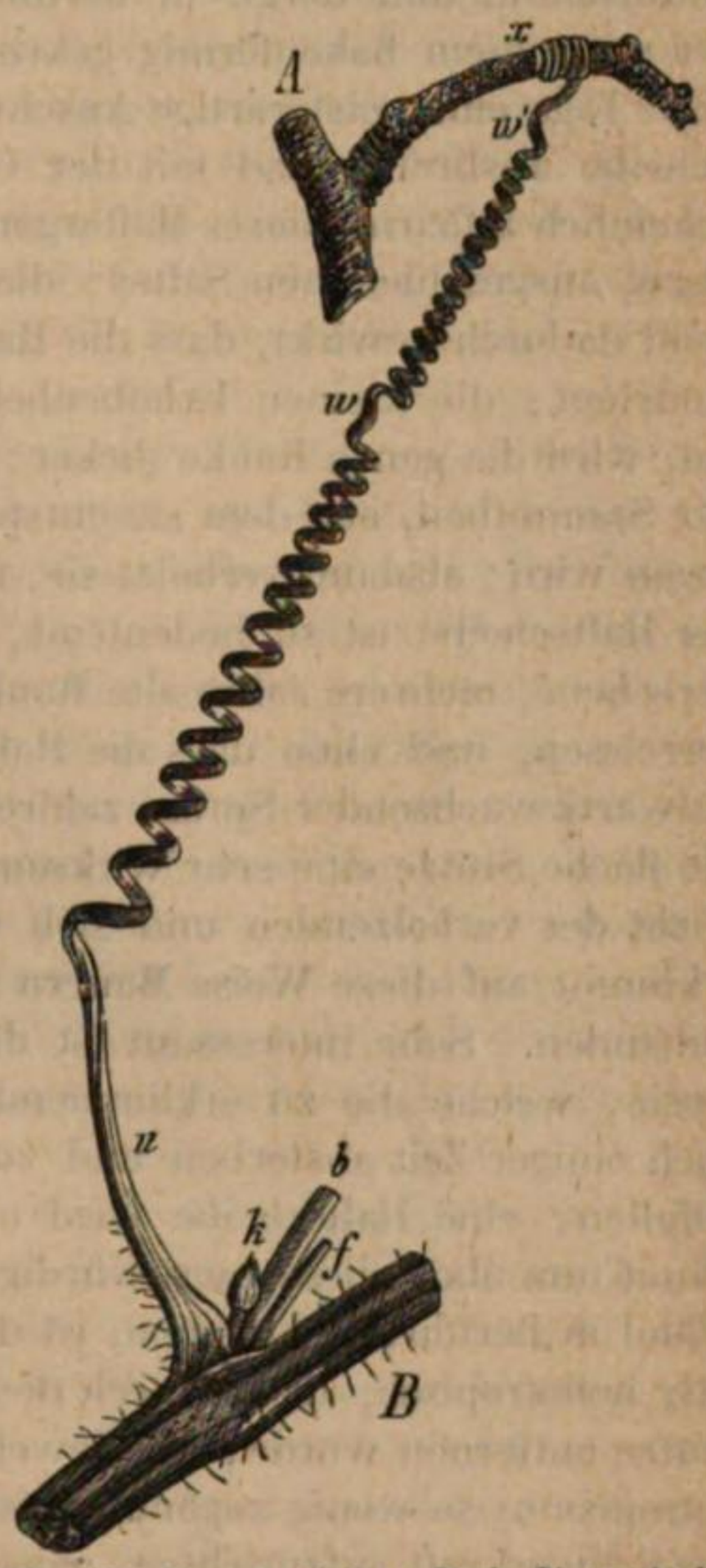


Fig. 452. Bryonia dioica: *B* ein Stammstück, aus welchem neben dem Blattstiel *b* und der Knospe *k* die Ranke entspringt, deren unteres Stück *u* steif (nicht rankenartig), deren oberes Stück *x* sich um einen Zweig *A* gewunden hat; der zwischen dem steifen Basalstück *u* und dem Stützpunkt *x* liegende lange Mitteltheil der Ranke hat sich schraubig gewunden und dabei das Stammstück *B* entsprechend gehoben; *w* und *w'* die Wendepunkte der Schraubenkrümmung, über welche auf p. 565 gesprochen wurde.

Bignonia capreolata und einiger anderen Pflanzen. Am vollständigsten ist sie bei Ampelopsis hederacea durchgeführt. Die Ranken dieser Pflanze sind, wie bei der Weinrebe, verzweigte Axengebilde und in weit höherem Grade, als bei jener Art, negativ heliotropisch; ihre Fähigkeit, um dünne Stützen zu winden, ist wenig ausgebildet; kommen sie aber, was durch den negativen Heliotropismus bewirkt wird, mit einer Mauer, oder im wilden Zustande mit einer Felswand, einem Baumstamm und dergl. in Berührung, so bildet sich an jedem Rankenzweig, der mit seinem hakenförmig gekrümmten Ende die Spitze berührt, im Lauf weniger Tage eine polsterartige Anschwellung, die sich später zu einer flachen rothen Scheibe ausbreitet und mit der Oberfläche der Stütze innig verwächst; wahrscheinlich adhärirt dieses Haftorgan zunächst vermöge einer dünnen Schicht klebrigen, ausgeschiedenen Saftes; die Befestigung an der Stütze wird aber vorwiegend dadurch bewirkt, dass die Haftscheibe in alle Vertiefungen des Stützpunktes eindringt, die kleinen Erhabenheiten umwächst; nachdem diess stattgefunden hat, wird die ganze Ranke dicker; sie zieht sich schraubig zusammen, wodurch der Stammtheil, aus dem sie entspringt, zu der Mauer, Felswand u. s. w. hingezogen wird; alsdann verholzt sie, und die Festigkeit ihres Gewebes, das Anhaften der Haftscheibe ist so bedeutend, dass nach Darwin eine mit fünf Haftscheiben versehene, mehrere Jahre alte Ranke zehn Pfund tragen konnte, ohne selbst zu zerreissen, und ohne dass die Haftscheibe sich von der Mauer ablöste. Da ein aufwärts wachsender Spross zahlreiche Ranken bildet, so ist diese Anheftung an die flache Stütze eine sehr wirksame und geeignet, das jährlich zunehmende Gewicht des verholzenden und sich verdickenden Stammes zu tragen; die Pflanze erklimmt auf diese Weise Mauern und Dächer von mehr als hundert Fuss hohen Gebäuden. Sehr interessant ist die Thatsache, dass solche Ranken der Ampelopsis, welche die zu erklimmende Mauer, Felswand u. s. w. nicht berühren, nach einiger Zeit absterben und zu dünnen Fäden zusammentrocknen, die dann abfallen; eine Haftscheibe wird ohne Berührung mit der Stütze nicht gebildet. Damit nun aber diese merkwürdigen Ranken leichter mit der zu erklimmenden Wand in Berührung kommen, ist der aufrecht wachsende Spross selbst kaum positiv heliotropisch, da er durch diese Eigenschaft sich und seine Ranken von der Stütze entfernen würde; die Gewebespannung des jungen Sprosses, die dem Heliotropismus so wenig zugänglich ist, reicht dagegen hin, ihn unter dem Einflusse der Schwerkraft aufzurichten, ohne diese Eigenschaft des Sprosses hätte die ganze Einrichtung der Ranken keinen Zweck.

Ganz äusserlich betrachtet, hat die Art, wie der wilde Wein an Felsen, Mauern, dicken Bäumen emporklimmt, eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Klettern des Epheus; allein factisch sind beide ganz verschieden adaptirt; es wurde schon früher gezeigt, wie durch den negativen Heliotropismus die belaubten Epheuzweige an die Stütze angedrückt werden, wie der Gipfel des Zweiges anfangs schwach positiv heliotropisch ist und sich mit einer schwachen Convexität der Stütze dicht anlegt; an dieser angedrückten Stelle entstehen später die Reihen der Haftwurzeln (nicht in Folge des Druckes, denn sie kommen auch an frei hängenden Zweigen zum Vorschein), die mit den Unebenheiten der Rinde des Baumes oder der Felswand, welche als Stütze dient, innig verwachsen und so den Epheustamm befestigen. Andere schwachstengelige Pflanzen erreichen den Zweck, ihre assimilirenden und fertilen Sprosse emporzuheben, durch anscheinend viel

einfachere Mittel; so die Brombeeren, Rosen, manche klimmenden Palmen (Calamus) u. s. w., deren lange Triebe sich über benachbarte Pflanzen hinlegen, sich von diesen tragen lassen, wobei ihnen hakenförmige Stacheln u. dergl. zu Hilfe kommen.

Für viele Pflanzen ist es im Kampf um die Existenz nützlich, dass sie den einmal occupirten Platz im Boden hartnäckig festhalten, ohne dass sie desshalb wie die Bäume und Sträucher grosse Holzmassen zu bilden brauchen; sie perenniren unterirdisch und senden in jeder Vegetationsperiode einzelne Sprosse hinauf an's Licht und in die freie Luft, um dort zu assimiliren, zu blühen und die Samen auszustreuen. Das Perenniren unterirdischer Theile hat den Vortheil, dass die Pflanze, obgleich sie nur zu bestimmten Jahreszeiten assimilirt und wächst, doch nicht nöthig hat, jährlich einen neuen Standort zur Keimung ihrer Samen zu suchen, wie die annuellen; durch Ansammlung der Reservestoffe unter der Erde erstarkt die Pflanze, sie bildet ihre Knospen unterirdisch so weit aus, dass sie dann zur rechten Zeit rasch emporwachsen können auf Kosten eines reichlichen Vorraths von Reservestoffen. Mit grosser Kraft treten die Triebe in jedem Jahr hervor, während bei der annuellen Pflanze jährlich zahlreiche schwache Samenkeime zu Grunde gehen, bevor einige unter ihnen die Stärke erreichen, um sich vor der Verdunkelung und Verdumpfung durch die Nachbarn zu schützen. Die unterirdisch perennirenden Pflanzen haben vor Allem aber die Fähigkeit, grossem und langem Frost, den heftigsten Temperaturschwankungen zu widerstehen, weil diese in der Tiefe sich nur langsam geltend machen; daher gehören so viele Alpenpflanzen und Polarpflanzen in diese Kategorie; sie können auch Orte bewohnen, die viel zu trocken sind, um die Keimung annueller Pflanzen zu sichern, weil in der Tiefe die Feuchtigkeit sich länger hält; und zahlreiche andere Vortheile liessen sich nennen, die bei den annuellen jährlich aus Samen sich entwickelnden Arten natürlich durch andere Adaptationen aufgewogen werden.

Das Perenniren unter der Erde wird nun in der mannigfaltigsten Weise erreicht; bald sind es dünne unterirdisch hinkriechende Sprosse, in denen sich die Reservestoffe ansammeln und die zur bestimmten Zeit selbst über die Erde hervortreten, wie bei vielen Gräsern, oder deren Seitenknospen die Laubstengel entwickeln, wie bei den Schachtelhalmen, oder es sind dicke robuste Stämme, deren Sprosse jährlich an demselben Platz erscheinen; derartige unterirdisch vegetirende Stämme mit kleinen Blättern und meist zahlreiche Wurzeln werden Rhizome genannt. In manchen Fällen erneuert sich die ganze Pflanze jährlich; die im Vorjahr vorhandenen Theile sterben sämmtlich ab, und es vollzieht sich unterirdisch eine völlige Verjüngung des Individuums; bei der Kartoffel und Helianthus tuberosus bleiben nur die knollig angeschwollenen Gipfeltheile der unterirdischen Seitensprosse für's nächste Jahr übrig, der ganze diessjährige Stock verschwindet; bei vielen unserer einheimischen Orchideen findet die Verjüngung in einer der p. 197 dargestellten ähnlichen Weise statt; einen der interessantesten Fälle der jährlichen Erneuerung bietet Colchicum autumnale dar, worüber die Erklärung zu Fig. 391, p. 512 zu vergleichen ist. In diesen Fällen (mit Ausnahme der Orchideen) sind es unterirdische Axentheile, in denen sich die Reservenahrung ansammelt; in anderen Fällen sammelt sie sich in den anschwellenden Wurzeln, die mit einem unterirdischen Theil des Stammes, der die Ersatzknospen trägt, in Verbindung bleiben, so bei dem Hopfen, der Dahlia, der Zaunrübe. Bei den

Zwiebeln dagegen sammelt sich die Reservenahrung in den Blättern (Zwiebelschalen), welche die entwickelungsfähigen Knospen umgeben; oft sind es besonders ausgebildete Niederblätter, bei Allium Cepa dagegen sind es die Basaltheile der Laubblattscheiden, in denen sich die Reservenahrung sammelt, und welche den Winter überdauern, nachdem die oberen Theile derselben Blätter abgestorben sind.

Auf die mannigfaltigen Einrichtungen, die den Zweck verfolgen, die Selbstbefruchtung der Pflanzen ganz oder theilweise zu verhindern, um durch das sexuelle Zusammenwirken verschiedener Individuen eine kräftigere und zahlreichere Nachkommenschaft zu erzielen, wurde schon im vorigen Kapitel hingewiesen und einige Fälle an Beispielen erläutert. So wie die äussere Form, Grösse, Farbe, Stellung, Bewegung der Blüthentheile fast überall wesentlich darauf berechnet ist, die Uebertragung des Pollens von einer Blüthe auf die andere, meist durch Insecten, zu ermöglichen, oft auch die Selbstbestäubung unmöglich zu machen, wie daraus eine grosse Verschiedenheit selbst solcher Blüthenformen, die nach einem und demselben morphologischen Typus gebaut sind, hervorgeht, so sind die Eigenschaften der reifen Samen und Fruchthüllen nicht minder darauf berechnet [1]), die Aussaat zu vermitteln; morphologisch ganz ähnliche Früchte können desshalb physiologisch ganz verschiedene Eigenschaften annehmen und morphologisch sehr verschiedene Formen durch ihre Adaptation an die Bedingungen der Aussaat einander ähnlich werden. Was die Insecten für die Befruchtung der dichogamen, diclinen, heterostylen und vieler anderer Blüthen leisten, das thun die Vögel bei der Aussaat vieler Samen, die in fleischigen, nahrhaften Fruchthüllen verborgen sind; in manchen Fällen ist eine Aussaat, anders als durch Vögel, welche die Beeren geniessen, kaum denkbar, wie bei der Mistel. Trockene Früchte oder Samen, die aus trockenen Früchten fallen, sind oft mit Flugapparaten versehen, deren morphologische Bedeutung die allerverschiedenste sein kann; die Flügel am Samen der Abiesarten sind eine oberflächliche Gewebeschicht der Samenschuppe, die am Samen von Bignonia muricata entstehen aus dem Integument der Samenknospe, die Flügel der nicht aufspringenden Früchte von Acer, Ulmus sind Auswüchse des Pericarps; die Haarkrone am Samen der Asclepias syriaca leistet offenbar ähnliche Dienste, wie der Pappus vieler Compositen, der einer Metamorphose des Kelches entspringt; in diesen Fällen ist es darauf abgesehen, dass der Wind die Samen oder Früchte forttrage, in anderen Fällen werden grössere Thiere wider ihren Willen dazu gebraucht, indem sich die hakigen oder rauhen Früchte ihnen anhängen und anderwärts abfallen u. s. w.

Die meisten dieser Adaptationen lassen sowohl ihren Zweck, wie die mechanischen Einrichtungen zur Erreichung desselben leicht erkennen; nicht selten aber erfordern die letzteren auch hier genauere Beobachtung und einiges Nachdenken, um verständlich zu werden; unter vielen anderen derartigen Fällen sei hier nur einer, den jeder leicht selbst beobachten kann, angeführt. Die Frucht von Erodium gruinum und anderen Geraniaceen [2]) löst sich in fünf Mericarpien

---

1) Dass diese Ausdrucksweise bei dem hier vertretenen Standpunkt nur einen metaphorischen Sinn hat und nur der Bequemlichkeit wegen gebraucht wird, bedarf wohl kaum besonderer Erwähnung.

2) Vergl. Hanstein: Sitzungsber. der niederrhein Ges. in Bonn 1868.

auf, deren jedes einen unten zugespitzten Conus darstellt, der den Samen enthält und oben eine lange Granne trägt; im feuchten Zustand ist diese gerade ausgestreckt; trocknet sie nun, auf dem Erdreich liegend, aus, so zieht sich die Aussenseite der Granne stärker zusammen, das obere Ende beschreibt einen sichelförmigen Bogen und stemmt sich mit der Spitze auf den Boden, wobei der Conus sich auf seine untere Spitze stellt; der untere Theilder Granne beginnt nun sich in enge Schraubenwindungen zusammen zu ziehen, wobei der Conus sich um seine Axe dreht und in den Boden eingebohrt wird; die an ihm sitzenden etwas aufgerichteten Haare halten ihn hier wie Widerhaken fest; nach dem Eindringen des Conus bohrt sich nun auch der korkzieherförmige Theil der Granne selbst ein, jenen samenhaltigen Theil immer tiefer in den Boden hineintreibend. Wird das Ganze von Neuem befeuchtet, so sucht sich die Schraube zu strecken, ihre Windungen aber stemmen sich, aufwärts unterstützt von den auf der Convexität stehenden Haaren, an die Bodentheile, so dass auch diese Bewegung dazu beiträgt, den unteren Conus noch tiefer in den Boden einzutreiben; der Mechanismus wirkt also bei zu- und abnehmender Feuchtigkeit in gleichem Sinne, um den samenhaltigen Theil des Mericarpiums in die Erde zu bringen.

Manche Einrichtungen an Pflanzen haben etwas ungemein Auffallendes durch das Zusammentreffen der verschiedensten Eigenschaften zur Erreichung eines ganz bestimmten, nur gewissen specifischen Lebensverhältnissen entsprechenden Zweckes, so die Ausstattung der Ampelopsis zum Emporklimmen an senkrechten Wänden, die Einrichtung der Blüthe von Aristolochia Clematitis (p. 643), das Aufspringen der Früchte von Momordica elaterium und tausend andere Vorkommnisse. Derartige exquisite Fälle sind gewöhnlich durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge oder Mittelformen mit den gewöhnlichen Vorkommnissen oder selbst mit anderen extremen Fällen verbunden; diese Uebergangsbildungen wurden von Darwin für die Schling- und Kletterpflanzen und für die Befruchtung der Orchideen in seinen schon genannten Schriften, für die Befruchtung der Salviaarten von Hildebrand i. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV. 1865 ausführlich beschrieben.

§ 19. **Die Descendenztheorie.** Die in den vorhergehenden Paragraphen mehr angedeuteten als dargestellten Thatsachen und Folgerungen sind die Grundlagen der Descendenztheorie; dieselbe besteht in der Annahme, dass die verschiedensten Pflanzenformen in einem ähnlichen Verhältniss zu einander stehen, wie die fortgebildeten Varietäten einer Stammform zu dieser und unter einander; sie nimmt an, dass die verschiedenen Arten einer Gattung fortgebildete Varietäten einer Stammform sind, dass ebenso die verschiedenen Gattungen einer Familie ihre gemeinsamen Eigenschaften ihrer Abstammung von einer und derselben, älteren Stammform, ihre Verschiedenheiten aber der Variation und Accumulation neuer Eigenschaften der Nachkommen in langen Generationsreihen verdanken; die Descendenztheorie geht noch weiter und nimmt dieselbe gegenseitige Verwandtschaftsbeziehung zwischen den verschiedenen Familien einer Klasse, zwischen den verschiedenen Klassen einer Gruppe und endlich zwischen den verschiedenen Gruppen unter einander an. Die Descendenztheorie betrachtet die Variation bei der Fortpflanzung als die Ursache aller Verschiedenheit der Pflanzen, die Erblichkeit der Varietäteigenschaften als die Ursache der Uebereinstimmung, welche auch zwischen den verschiedensten Pflanzenformen herrscht; das, was wir das gemeinschaftliche Wachsthumsgesetz einer Klasse oder auch wohl ihren Typus nennen, verdanken alle Pflanzen dieser Klasse ihrer Abstammung von einer

Stammform (Archetypus, Darwin); was man seit langer Zeit als Verwandtschaft der Pflanzenformen in einem bloss metaphorischen Sinne bezeichnet, ist demnach für die Descendenztheorie eine wirkliche Verwandtschaft, Blutsverwandtschaft in den verschiedensten Graden; die Verschiedenheiten sind im Laufe sehr langer Zeiten, d. h. durch sehr zahlreiche Generationen dadurch entstanden, dass die Nachkommen desselben Archetypus fortfuhren zu variiren, das verschiedene Nachkommen in verschiedener Weise variirten, dass die verschiedenen Varietäten unter verschiedenen klimatischen Bedingungen, besonders aber unter den verschiedenen Bedingungen, welche der Kampf um das Dasein darbot, ihre Verschiedenheiten immerfort steigerten und steigern mussten, um existenzfähig zu bleiben, während zahllose Varietäten, Species, Gattungen nach und nach zu Grunde gingen, weil sie für den Kampf um das Dasein unter neuen Verhältnissen, wie sie die geologischen Veränderungen und das Auftreten anderer besser adaptirter Arten mit sich brachten, nicht genügend ausgerüstet waren.

Ihre wissenschaftliche Berechtigung gewinnt die Descendenztheorie dadurch, dass sie allein im Stande ist, alle gegenseitigen Beziehungen der Pflanzen unter einander, ihre Beziehungen zu dem Thierreich und zu den Thatsachen der Geologie und Palaeontologie, ihre Vertheilung auf der Erdoberfläche zu verschiedenen Zeiten u. s. w. auf sehr einfache Weise zu erklären, indem sie keine anderen Voraussetzungen braucht, als die Variation mit Erblichkeit und den beständigen Kampf um das Dasein, welcher nur die mit nützlichen Eigenschaften hinreichend ausgerüsteten Formen bestehen lässt, die anderen eher oder später vernichtet; beide Voraussetzungen aber stützen sich auf unzählige Thatsachen. In der Descendenztheorie ist nur eine Hypothese, d. h. nur eine Voraussetzung, die sich nicht unmittelbar als Thatsache beweisen läst, enthalten, nämlich die Annahme, dass der Betrag der Variationen ein beliebig grosser in beliebig langer Zeit werden könne. Da nun aber die Descendenztheorie, in welcher diese Hypothese involvirt ist, hinreicht, die Thatsachen der Morphologie und Adaptation zu erklären, und da keine andere wissenschaftliche Theorie dieses leistet, so ist damit auch die Berechtigung der genannten Hypothese erwiesen.

Die Descendenztheorie lässt es begreiflich erscheinen, wie die Pflanzen zu ihrer ausserordentlich zweckmässigen Ausrüstung für den Kampf um's Dasein gelangt sind; der Kampf um's Dasein selbst hat sie so ausgerüstet, indem er unter den neuentstandenen, mit verschiedenen Talenten begabten Varietäten immer nur die bestehen und sich fortpflanzen liess, welche für das Klima und die Concurrenz der Mitbewerber, gegen die Angriffe der Thiere u. s. w. am besten ausgestattet waren; so mussten aus schwachen, unmerklichen Anfängen nach und nach durch Accumulation nützlicher Eigenschaften Adaptationen sich entwickeln, die das Werk sorgfältigster, umsichtigster Berechnung und Ueberlegung, zuweilen aber auch grausamer Laune (wie bei der Bestäubung von Apocynum androsaemifolium durch Fliegen, die dabei zu Tode gemartert werden) zu sein scheinen.

Die Thatsache, dass morphologisch gleichartige Glieder für die verschiedensten Functionen ausgerüstet sind, wird erklärlich, wenn man bedenkt, dass die morphologischen Verhältnisse im Aufbau der Pflanzen eben diejenigen sind, welche am sichersten auf die Nachkommen sich vererben, weil sie für den Kampf um's Dasein entweder bedeutungslos sind, oder weil sie bei den verschiedensten

Lebensverhältnissen sich als nützlich erweisen, wie die Gliederung in Stamm, Blatt, Wurzel, die Differenzirung in verschiedene Gewebesysteme u. s. w., durch welche die Theilung der physiologischen Arbeiten, die Erwerbung mannigfaltigster Eigenschaften für den Kampf um's Dasein erleichtert wird. Die Thallophyten, Characeen und Lebermoose zeigen, dass diese Differenzirungen, diese morphologischen Gliederungen anfangs, bei den niedersten, ersten Pflanzen nicht da waren, dass sie sich nach und nach entwickelten; als sie aber einmal ausgebildet waren, wurden sie bei weiteren Variationen festgehalten, weil sie niemals ein Hinderniss, wohl aber oft ein Vortheil für die Adaptation waren.

Die strenge Erblichkeit morphologischer Verhältnisse führt zu einer der merkwürdigsten Erscheinungen, zur Erzeugung von Gliedern ohne Function; es kam offenbar vor, das erbliche Eigenschaften unter neuen Lebensverhältnissen der Nachkommen keine Verwendung mehr fanden, weil die betreffenden physiologischen Bedürfnisse der Pflanzen durch andere Mittel, durch veränderte Adaptationen gedeckt wurden. Dahin gehören z. B. die mikroskopisch kleinen Blättchen an den wurzelähnlichen Sprossen von Psilotum, die Bildung des Endosperms im Embryosack vieler Dicotylen, deren Embryo später so stark wächst, dass er das Endosperm verdrängt, während er sich mit Reservestoffen füllt, die sonst das Endosperm der Keimpflanze darbietet; am auffallendsten ist aber das Verhalten der chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, die sich in verschiedenen Pflanzenabtheilungen vorfinden, und deren nahe Verwandte chlorophyllhaltige, grosse, grüne Blätter bilden, während jene zwar Blätter in morphologisch ähnlicher Weise erzeugen, die aber weder grün noch gross sind, bisweilen bis zum Unkenntlichen verkümmern; die Descendenztheorie wird nicht anstehen zu behaupten, dass die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner die veränderten Nachkommen chlorophyllhaltiger, belaubter Vorfahren sind, die sich nach und nach angewöhnten, die assimilirten Nährstoffe anderer Pflanzen oder die brauchbaren Zersetzungsproducte derselben aufzunehmen, und je mehr sie das thaten, desto überflüssiger wurde für diese Pflanzen die eigene Assimilation, damit wurden die grünen Blätter bedeutungslos, das Chlorophyll derselben hörte auf sich zu bilden; die chlorophyllfreien Blätter aber hatten für die neuen Pflanzenform wenig oder gar keinen Nutzen, und so wurde auf ihre Ausbildung möglichst wenig Substanz aufgewendet, sie wurden also mit zunehmender Ausartung immer kleiner.

Vom Standpunkt der Descendenztheorie aus gesehen, stellt das natürliche Pflanzensystem die Verwandtschaft, d. h. die Abstammungsverhältnisse der Pflanzen dar; eine Species besteht aus allen Varietäten, die aus einer Stammform zuletzt hervorgingen, eine Gattung besteht aus allen Species die aus einer älteren Stammform entstanden und im Lauf der Zeiten sich weiter differenzirten, eine Familie umfasst die Gattungen, die aus einer noch älteren Stammform durch Variation hervorgingen, die erste Stammform für die Klassen einer Gruppe gehört einer noch älteren Vergangenheit, und schliesslich muss es einen Anfang gegeben haben, wo die ersten Pflanzen den Anfang der ganzen Entwickelungsreihe machten und durch ihre variirenden Nachkommen die Urtypen der späteren Formen wurden. — Die im II. Buch ausführlicher dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen der Klassen und Gruppen des Pflanzenreichs könnte man durch Linien versinnlichen, die sich den Verwandtschaften entsprechend an einander

anschliessen; man würde so ein System divergirender Linien erhalten, ähnlich einem unregelmässig ausgebildeten Verzweigungssystem. Man würde bei dieser Construction von den niedersten Algen ausgehend verschiedene Linien (Abstammungsreihen) nach den verschiedenen höchst entwickelten Algen hinziehen müssen; von den Siphoneen aus würde sich ein Zweig abbiegen, der mit den Phycomyceten beginnt und selbst mannigfach verzweigt zu den verschiedenen Pilzformen hinführt; an eine höhere Algenabtheilung würde sich eine Linie anschliessen, die uns die Characeen repräsentirt, und in deren Nähe würde ein anderer Ast abbiegen der, in zwei Zweige spaltend die Muscineen (Lebermoose und Laubmoose) darstellt; in derselben Gegend könnte sich die Linie ansetzen, welche uns die Stammeltern der Gefässkryptogamen vorführt, und aus diesem Aste des Stammbaums würden die Farne, Equiseten, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen als vielfach verzweigte Aeste hervorgehen; da, wo der Ast für die heterosporen Gefässkryptogamen entspringt, würden auch wohl die Stammformen der Phanerogamen liegen, die mit den Cycadeen beginnend sich weiter verzweigen und die Coniferen, Monocotylen und Dicotylen erzeugen. Vieles ist in diesem Schema noch unbestimmt; aber je weiter die Forschung an der Hand einer strengeren Methode und im Licht der Descendenztheorie fortschreitet, desto mehr wird es gelingen, den Stammbaum zu vervollständigen, ihn zu einem klaren Bilde zu gestalten.

Die Descendenztheorie verlangt, dass die verschiedenen Pflanzenformen zu verschiedenen Zeiten entstanden sind, dass die Urformen der einzelnen Klassen und Gruppen früher da waren, als die abgeleiteten, und die palaeontologischen Forschungen, obgleich sie nur über sehr ungenügendes Material verfügen, entsprechen dieser Forderung.

Ebenso ist es eine nothwendige Consequenz der Descendenz, dass jede Pflanzenform an einem bestimmten Orte zuerst entstand, und dass sie sich von dort nach und nach weiter ausbreitete, dass sie im Lauf der Zeiten wanderte; dass ihre Wanderung von klimatischen Verhältnissen, der Concurrenz der Mitbewerber abhing, dass sie auf Hindernisse stiess oder Transportmitteln begegnete, durch die sie sich rascher ausbreiten konnte. [1]) Die Pflanzengeographie hat bereits für manche Formen die Orte auf der Erdoberfläche bestimmt, von denen ihre Verbreitung und Wanderung ausging (Verbreitungscentra), sie hat gezeigt, wie die Verbreitung bald durch das Klima, bald durch Gebirgszüge, bald durch Meere verhindert wird, wie später entstandene Inseln sich von benachbarten Continenten aus mit Pflanzen bevölkerten, die zu Stammformen neuer Arten wurden [2]), wie manche Arten, auf einem für sie neuen Boden (z. B. europäische Pflanzen in Amerika, und umgekehrt) zuweilen den Kampf um's Dasein mit den dort ein-

---

1) Was sich in dieser Richtung leisten lässt, zeigt A. Kerner beispielsweise an den Verwandtschaftsverhältnissen, der geographischen Verbreitung und Geschichte der Cytisusarten aus dem Stamme Tubocytisus (die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Clima und Boden: Innsbruck 1869): eine Abhandlung, welche wie wenige der Beweis liefert, das auch das reichhaltigste Material neuer Beobachtungen und tiefes Wissen sich in sehr ansprechender Form darstellen lässt.

2) Vergl. Dalton Hooker: considérations sur les flores insulaires (Ann. des sc. nat. 5. Série. IV, p. 266).

heimischen Arten siegreich aufnahmen und sich enorm vermehrten; es gelingt sogar, in der Vertheilung der gegenwärtig existirenden Pflanzen, z. B. der Alpenpflanzen, die Wirkungen der letzten grossen geologischen Veränderungen, des Eintritts und Wiederverschwindens der Eiszeit und früherer Epochen, noch zu erkennen.

Wenn man bedenkt, wie viele Generationen unsere Culturpflanzen durchlaufen müssen, bevor ein erheblicher Betrag von neuen Eigenschaften an ihren Varietäten sichtbar wird, wie lange es oft dauert, bevor die neuen Eigenschaften erblich werden, und wenn man bedenkt, wie ausserordentlich gross die Verschiedenheiten der erblichen Eigenschaften der Pflanzen sind, so kommt man zu dem Schluss, dass seit dem Erscheinen der ersten Pflanzen auf der Erde eine undenkbar lange Zeit vergangen sein muss; aber auch die Geologie und die Physik des Erdkörpers verlangen derartige Zeiträume zur Erklärung anderer Thatsachen, und auf einige Millionen von Jahren mehr oder weniger kommt ohnehin Nichts an, wenn es sich um Erklärung solcher Thatsachen handelt, die erst im Laufe der Zeit sich bis zu einem gegebenen Betrage steigern können.

Die ersten Anfänge der Descendenztheorie, die ebenso für das Thierreich, wie für das Pflanzenreich gilt, finden sich bei Lamarck am Anfang des Jahrhunderts (Zoologie philosophique 1809), sie wurde später von Geoffroy St. Hillaire vertheidigt, hat sich aber erst durch Darwin's Werk: on the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life (London 1860) derart Bahn gebrochen, dass sie fortan als ein integrirender Theil der Wissenschaft bestehen wird. Darwin's grosses Verdienst ist es, den Kampf um's Dasein, den alle lebenden Wesen zu kämpfen haben, als Thatsache festgestellt und seine Wirkung auf die Zerstörung oder Erhaltung neuer Varietäten dargethan zu haben; erst durch den Kampf um's Dasein ist das treibende Princip erkannt, die Descendenztheorie befähigt worden, das grosse Problem zu lösen, warum morphologisch gleichartige Organismen so verschiedene Anpassungen haben, und umgekehrt; zu zeigen, wie überhaupt die Zweckmässigkeit in der Organisation und zugleich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzen unter einander sich erklären lassen. Darwin betrachtet die »natürliche Auswahl«, welche der Kampf um's Dasein bewirkt, als die einzige Ursache der steigenden Differenzirung der variirenden Pflanzen; er geht von der Ansicht aus, dass jede Pflanze nach allen Richtungen hin variirt, ohne irgend eine bestimmte Tendenz, sich nach irgend einer bestimmten Richtung weiter auszubilden; er überlässt es dem Kampf um's Dasein allein, einer oder einigen Varietäten unter den unzähligen, die sich bilden, die weitere Existenz zu sichern, und ist überzeugt, dass auf diese Weise nicht nur eine vollständige Adaptation der neuen Formen zu Stande kommt, sondern auch die morphologische Gliederung sich immer weiter fortbildet. Nägeli [1]) nimmt dagegen an, dass schon in jeder Pflanze selbst die Tendenz liege, nach einer bestimmten Richtung hin zu variiren, die morphologische Differenzirung zu steigern, oder, wie man es gewöhnlich nennt, sich zu vervollkommnen; die grossen rein morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenklassen und kleinerer Abtheilungen könnten dann diesem inneren Trieb zu höherer und verschiedenartiger Differenzirung ihr Dasein verdanken, während der Kampf um die Existenz die Adaptation der einzelnen Formen bewirkt. — Es lassen sich schwerwiegende Gründe für und wider beibringen, ich glaube aber, dass es bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft noch unthunlich ist, sich für oder wider Nägeli's Annahme zu entscheiden; die grossen Leistungen der Descendenztheorie bleiben im einen wie im andern Fall bestehen, denn die Ansicht Nägeli's schliesst die Darwin's nicht aus, sondern diese schliesst jene als einen specielleren Fall in sich.

---

1) Nägeli: »Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art« (München 1865).

Die ersten und einfachsten Pflanzen hatten keine Eltern, sie entstanden durch Urzeugung; ob dieses nur einmal stattfand, ob gleichzeitig nur eine oder zahlreiche Urpflanzen sich bildeten und im letzteren Fall zu verschiedenen Entwickelungsreihen Anlass gaben, ob, wie Nägeli annimmt, zu jeder Zeit und noch jetzt Urzeugung stattfindet und durch diese der Anfang neuer Entwickelungsreihen gegeben wird, sind noch zu lösende Fragen, die wir hier aber nicht weiter verfolgen.

BIBLIOTECA REGIA MONACENSIS

Druckfehler:

p. 132 in der 2. Zeile von unten lies: entwickelten.
p. 159 in der 22. Zeile von unten lies: wickelähnlich.
p. 203 in der 17. Zeile von unten lies: Mono- statt Moose.

Register.

Abgeleitete Bastarde 652.
Abies 423.
Abietineen 426, 432.
Abortus 196, 200, 451, 529.
Absorbirte Nährstoffe 590.
Abstammung der Sexualzellen 637.
Acalypheen 549.
Acanthaceen 546.
Acarospora 262.
Acerineen 501, 534, 548.
Acetabularia 223.
Achaene 506.
Achillea 665.
Achlya 12, 13.
Aconitum 499, 500.
Acrocarpe Moose 306.
Acropetal 147.
Acrostichaceen 345.
Actinostrobeae 432.
Acyclische Blüthen 493.
Adaptation 667.
Adianthum 328, 329.
Adventive Bildungen 147, 149, 334, 513, 530.
Aecidium 242.
Aehre 490.
Aesculineen 548.
Aesculus 534.
Aethalium 267.
Agaricus 244.
Agave 457.
Aggregaten 546.
Aggregatzustand organisirter Gebilde 551.
Akebia 438.
Aleuron 51.
Algen 206.
Alisma 484.
Alismaceen 516, 519, 521.
Allium 17, 109, 515.
Aloë 170, 520.
Alsineen 549.
Alsophila 345.
Althaea 44, 81, 448, 453, 456.
Amanita 244.
Amarantaceen 549.
Amarantus 542.
Amaryllideen 522.
Amentaceen 544.
Amoeba 267.
Amorphophallus 160.
Ampelideen 548.
Ampelopsis 672.
Amphicarpaea 641.
Amygdaleen 550.
Amygdalus 527.
Amylumsterne 273.
Amyrideen 548.
Anacardieen 548.
Anagallis 466.
Ananasinae 522.
Anaptychia 260, 265.
Anatrop 403.
Anchusa 492.
Andreaea 309, 312.
Androeceum 402, 444.
Androsporen 226.
Aneimia 84, 326, 344.
Aneura 286, 291.
Angiopteris 330, 344.
Angiospermen 437.
Annona 458.
Annonaceen 545.
Anordnung der Blätter 164, 271, 288, 302, 332, 351, 369, 387, 413, 419, 513.
Anthela 491.
Anthere 403, 445, 452.
Antherenwand 457.
Antheridium 210, 275, 289, 308, 326, 346, 360.
Anthoceros 286, 289, 292, 293.
Anthoceroten 293.
Anthurium 481.
Antipoden des Keimbläschens 477.
Apetal 531.
Apfel 505.
Aphanocyclische 545.
Apocyneen 546.
Apostasieen 523.
Apothecium 259.
Appression 565.
Aquifolieen 548.
Aquilegia 470, 533.
Aralia 160, 542.
Araliaceen 549.
Araucarieen 432.
Arbutus 446.
Archegonium 283, 290, 309, 321, 327, 347, 360, 368, 410, 428.
Archetypus 676.
Archidium 311. 315.
Arcyria 266.
Areca 483.
Arillus 404, 471.
Aristolochia 529, 643.
Aristolochieen 545.
Aroideen 517, 518, 521.
Artocarpeen 544.
Asarineen 545.
Asarum 439, 509.
Asche 584.
Asclepiadeen 458, 481, 546.
Ascobolus 253.
Ascomyceten 249.
Ascosporen 235.
Ascus 236, 249.
Asparagin 593.
Asphodelus 471.
Aspicilia 259.
Aspidieen 345.
Aspidium 328, 330, 333, 335, 340, 342.
Asplenieen 345.
Asplenium 326, 335.
Assimilation 591.
Asymmetrie 181.
Atherurus 513.
Athmung 607.
Atrichum 301, 304, 305.
Atriplex 48, 542.
Aufnahme assimilirter Stoffe von aussen 606.
Aulacomnion 302.
Aurantiaceen 508, 548.
Aussaat 674.
AusweichendeAnordnung165.
Axe des Wachsthums 180.
AxillăreVerzweigung151,418.

Bactrospora 262.
Balanophoreen 476, 524, 550.
Balgfrucht 507.
Balsamia 249.
Balsamina 508.
Balsamineen 498, 548.
Bambusa 498.

Barbula 301, 302, 304, 305.
Bartramia 301.
Basidiomyceten 243.
Basidiosporen 236.
Basifugales Wachsthum 135.
Basis 184.
Bastardbefruchtung 647.
Batrachospermum 230.
Bauhinia 542.
Baumfarne 330, 339.
Baustoffe 593, 595.
Beere 507.
Befruchtung 202, 405, 430, 479, 633.
Begonia 24, 187.
Begoniaceen 542, 550.
Benthamia 506.
Berberideen 536, 545.
Berberis 568.
Bestäubung 405.
Betulaceen 544.
Bewegung des Protoplasmas 40, 44, 267.
— der Nährstoffe 588, 599.
Bignoniaceen 508, 546.
Bilaterales Wachsthum 181.
Biscutella 470.
Bixaceen 548.
Blase am Spermatozoid 327.
Blasia 286, 289.
Blastocolla 111.
Blatt 129, 159, 188, 272, 302, 333, 387, 419, 513.
—bildende Sprosse 140.
—nerven 190, 514.
—ranke 192.
—spur 132, 408.
—stellung 163, 513.
—wand 300.
Blechnum 345.
Blüthe 401, 420, 438, 531.
Blüthenaxe 402, 439.
—diagramme 494.
—formel 498, 515.
—hülle 441.
—stand 407, 489.
—typus 495.
Blumenkrone 441.
Bluten 576.
Borragineen 492, 546.
Bostryx 157, 492.
Botrychium 360.
Botrydium 222.
Bractea 489.
Brombeere 506.
Bromeliaceen 522.
Broussonetia 38.
Brutknospe 148, 289, 306, 513.
Bryinae 316.
Bryonia 671.
Bryophyllum 149.
Bryopogon 265.
Bryopsis 222.
Bryum 301.
Burmanniaceen 523.
Büttneriaceen 549.
Bulbochaete 226.
Burseraceen 548.
Butomus 459, 498.
Buxbaumia 305.
Buxineen 549.

Cabombeen 545.
Cacteen 550.
Caesalpinieen 550.
Calamus 519.
Calanthe 469.
Callitricheen 550.
Callitris 425.
Calothamnus 447.
Calycantheen 550.
Calycereen 547.
Calycium 261.
Calyculus 443.
Calypogeia 289.
Calyptra 284, 291, 309.
Calyx 441.
Cambiform 98.
Cambium 75, 91, 93, 105, 435, 540.
Campanula 532.
Campanulaceen 547.
Campylotrop 403.
Canalzelle 283, 321, 368.
Candollea 535.
Cannabineen 544.
Cannaceen 516, 519, 523.
Capillarität 577.
Capillitium 266.
Capitulum 490.
Capparideen 545.
Caprifoliaceen 532, 547.
Capsel 507.
Capsella 486.
Carpell 405, 461.
Caruncula 509.
Caryophylleen 465, 549.
Caryopse 506.
Cassia 506.
Castanea 444.
Casuarineen 550.
Caulerpa 208, 223.
Caulom 127, 134.
Cedrelaceen 548.
Celastrineen 548.
Celastrus 494.
Celosia 535.
Celtideen 544.
Centradenia 446.
Centralstrang 301.
Centralzelle 308.
Centranthus 532.
Centrifugalkraft (Wirkungen derselben) 571.
Ceratophylleen 550.
Centrospermae 549.
Ceramiaceen 231.
Ceratonia 37, 38.
Ceratopteris 149, 325, 335.
Ceratozamia 415.
Cercis 185.
Ceriorchideen 458.
Chalaza 471.
Chara 129.
Characeen 269.
Chelidonium 509, 537.
Chemische Vorgänge 554.
Chenopodiaceen 549.
Chenopodium 440.
Chimonanthus 523.
Chlaenaceen 548.
Chlor 585.
Chloranthaceen 544.
Chlorophyll 4, 10, 40, 47, 49, 555, 620.
Chorise 497.
Chroococcus 214, 265.
Chroolepus 256, 265.
Chrysobalaneen 550.
Chrysodium 335.
Cibotium 330, 345.
Cichoraceen 105.
Cichorium 23.
Cicinnus 157, 492.
Cilien 40.
Cinnamomum 532.
Circaea 536.
Circulation 40.
Cissus 542.
Cistineen 548.
Citrus 110, 508, 535.
Cladonia 256, 264, 265.
Clausen 464, 506.
Clavaria 253.
Claviceps 251.
Clematis 151.
Cleomeen 497.
Closterium 217.
Clusiaceen 548.
Cocos 481.
Coenogonium 255, 265.
Coffea 482.
Cohaesion 552.
Colchicum 480, 512.
Coleochaete 228.
Coleorrhize 141.
Collema 256, 264, 265.
Collenchym 24.
Colleteren 111.
Colloide 558.
Columella 317.
Columnea 502.
Columniferen 549.
Combinirte Bastarde 652.
Combretaceen 550.
Commelyna 641.
Commelyneen 522.
Compositen 107, 467, 483, 501, 532, 547.
Confervaceen 265.
Coniferen 416.
Conjugaten 217, 633.
Conjugation 9.
Connectiv 444.
Contorten 546.
Convolvulaceen 546.
Convolvulus 499.
Corallorrhiza 510.

Coriaria 164.
Coriarieen 548.
Cormophyten 127.
Cornaceen 549.
Corolle 441.
Corolliflorae 522.
Coronula 443.
Corpusculum 398, 410, 428.
Corrosion durch Wurzeln 590.
Corydalis 497.
Cosmarium 218.
Costus 513.
Cotyledonen 411, 417, 483, 525.
Crassulaceen 549.
Cribraria 266.
Crinum 482.
Crocus 477, 480, 514.
Crozophora 534.
Crucibulum 65, 246.
Cruciferen 476, 497, 536, 546.
Crucifloren 545.
Cucurbita 25, 34, 38, 48, 99, 448, 455, 525, 658.
Cucurbitaceen 532, 547.
Culturpflanzen 661.
Cuninghamieen 432.
Cunoniaceen 549.
Cupressineen 424, 432.
Cupula 444.
Cupuliferen 483, 544.
Cuscuta 524, 546.
Cuticula 35, 36. 106.
Cyatheaceen 344.
Cyathophorum 302.
Cycadeen 412.
Cycas 414.
Cyclantheen 521.
Cyclische Blüthen 493, 500.
Cyclomyces 244.
Cydonia 508.
Cyma 155, 491.
Cyperaceen 522.
Cypripedium 450, 496.
Cysten 268.
Cystocarpien 231.
Cystococcus 265.
Cystocoleus 265.
Cystolithen 38.
Cystopus 239.
Cytineen 545.

Daedalea 244.
Dahlia 528.
Danaea 344.
Davallia 345.
Dawsonia 311.
Deckblätter 489.
Decussirte Stellung 164.
Dédoublement 497.
Degradation des Chlorophylls 48, 593.
Degradationsproducte 593.
Dehiscenz 507.
Delesseria 231.
Delphinium 500.
Dermatogen 123, 400.
Descendenztheorie 675.
Desmidieen 217.
Diagonale Stellung 493.
Diagramm 165, 494.
Dialypetalen 547.
Diandrae 546.
Dianthus 443.
Diatomeen 219.
Dichasium 156, 491.
Dichogamen 639.
Dichotomie 145, 153, 184, 386, 401, 528.
Dickenwachsthum der Zellhaut 23.
— des Stammes 88.
Diclinische Blüthen 402.
Dicentra 497.
Dicotyledonen 523.
Dicranum 305.
Dictamnus 151, 462, 498.
Dictyota 153.
Didymium 266.
Differenzirung der Gewebe 134.
Diffusion 576.
Dilleniaceen 542, 545.
Diöcisch 402.
Dioscoreen 522.
Diosmeen 548.
Diospyrinae 547.
Dipsaceen 501, 547.
Dipsacus 530.
Dipterocarpeen 548.
Discomyceten 252.
Divergenz 165.
Dolde 490, 491.
Dorn 192, 195.
Dracaena 104, 519.
Drehung 173.
Drupa 507.
Drüsen 110.
Dryadeen 550.
Dudresnaya 233.
Durchleuchtung 627.

Ebenaceen 547.
Echium 505.
Eiche 506.
Einlagerung 33.
Eisbildung 614.
Eisen 587.
Eiweissstoffe 41, 599.
Eizelle 202, 210, 283, 308, 403, 478, 479, 634.
Elaeagneen 550.
Elaeagnus 460.
Elaphomyces 249.
Elateren 284, 356.
Elatineen 550.
Electricität 627.
Elementarstoffe 584.
Eleutheropetalen 547.
Elodea 513.
Embryo 17, 203, 310, 328, 348, 483, 509.
Embryosack 398, 403, 427, 476. 481, 518, 538.
Empetreen 550.
Empfängnissfleck 327.
Enantioblasten 522.
Encephalartos 412.
Endocarp 488, 506.
Endocarpon 265.
Endogene Bildungen 146.
Endosmose 578.
Endosperm 34, 203, 397, 398, 480, 509, 518, 538.
Endosporium 34.
Endverzweigung 153, 332.
Entstehungsfolge der Blüthentheile 500.
Epacrideen 534, 547.
Epenchym 101.
Ephebe 255, 258, 265.
Ephedra 433.
Epicarp 488, 506.
Epidermis 35, 36, 79, 105.
Epigynische Blüthe 459.
Epilobium 456, 536.
Epimedium 470, 536.
Epipactis 646.
Epiphragma 318.
Epipogum 510.
Equisetum 14, 150, 346.
Equiseten 324.
Erblichkeit 677.
Erdbeere 199.
Erfrieren 614.
Ericaceen 534, 547.
Erigeron 665.
Eriocauloneen 522.
Erschütterung 567.
Erstarkung 511, 526.
Eryngium 460.
Erysiphe 254.
Erythroxyleen 548.
Escallonieen 549.
Euchylium 265.
Eucyclische Blüthen 494.
Eudorina 216.
Euphorbia 166.
Euphorbiaceen 549.
Everina 264, 265.
Evonymus 471.
Excipulum 260.
Exine 456.
Exogene Bildungen 146.
Exosporium 34.
Extraaxilläre Verzweigung 333, 529.

Fadenapparat 477.
Fagus 38.
Faltung der Zellhaut 68.
Farbstoffe 41.
Farne 324.
Farnkraut 328.
Feige 198.
Fette 39.
Fibrovasalstränge 76, 89, 132

337, 352, 394, 407, 434, 519, 539.
Ficaria 525.
Filament 403, 446.
Fissidens 300, 302.
Fistulina 244.
Flächenvorkeim 306, 312.
Flächenwachsthum der Zellhaut 21.
Flechten 254.
Florideen 230.
Folliculus 507.
Fontinalis 130, 300, 303, 308, 316.
Fortpflanzungszelle 201.
Fossombronia 290.
Fovilla 456.
Fragaria 505.
Francoaceen 549.
Frangulinen 548.
Frankeniaceen 549.
Freie Zellbildung 11.
Frenela 425.
Fritillaria 2, 169, 511.
Frucht 407, 488, 505.
—blatt 405.
—knoten 458.
—träger 443, 450.
Frullania 286, 292.
Fumariaceen 496, 504, 536, 545.
Funaria 79, 299, 304, 305, 309, 310, 317.
Funiculus 403, 471.
Funkia 23, 452, 472, 478.
Fuss 322.

Gabelsprosse 154.
Gamopetal 442.
Gamopetalen 546.
Gamosepal 442.
Gasbewegung 580.
—diffusion 581.
Gastromyceten 246.
Gefässbündelscheide 99.
Gefässe 16, 97.
Gefässkryptogamen 320.
Generationswechsel 200, 636.
Genetische Spirale 167.
Gentiana 665.
Gentianeen 546.
Geographische Vertheilung der Pflanzen 678.
Geotropismus 570.
Geraniaceen 498, 548.
Germen 458.
Geschlechtsgeneration 201.
Geschlechtszelle 201.
Gesneraceen 546.
Geum 199.
Gewebespannung 559.
Gewebesysteme 74.
Gitterzellen 98.
Gleba 248.
Gleichenia 334.
Gleicheniaceen 344.
Glieder 128.
Gliederhülsen 506.
Gliederung des Blattes 189.
Globularieen 546.
Gloeocapsa 214.
Glumaceen 521.
Glycoside 593.
Gnetaceen 433.
Gonidium 255.
Gonium 215.
Goodeniaceen 547.
Gramineen 495, 511, 522.
Granulose 59.
Graphideen 265.
Graphis 256, 265.
Grasblüthe 498.
Griffel 458, 468.
—kanal 469.
Grimmia 301, 305.
Grossularieen 549.
Gruinales 548.
Grundgewebe 100, 339.
Gummigänge 73, 110.
Guttiferen 548.
Gymnospermen 409.
Gymnostachys 516.
Gymnostomum 301.
Gynaeceum 402, 458.
Gynandrae 523.
Gynophorum 443, 450.
Gynostemium 450.

Haare 44, 80, 136.
Habitus 188.
Haemodoraceen 522.
Halorrhagideen 550.
Halszelle 428.
Haplomyceten 234.
Harzgänge 73, 111.
Hauptschnitt 182.
—wurzel 139.
Hautschicht des Protoplasmas 39.
Hautgewebe 76.
Hedera 73.
Hedwigia 301.
Helianthemum 492.
Helianthus 43, 63, 105, 131, 467.
Helligkeit (Wirkung derselben) 623.
Helvella 253. 570.
Heliotropismus
Helleborus 500.
Helobiae 520.
Hemicyclisch 493.
Hemitelia 345.
Heppia 265.
Heracleum 502.
Hermaphroditisch 402.
Herminium 197.
Herpothamnium 233.
Hesperiden 548.
Hesperidium 508.
Heteroecie 241.
Heteromere Flechten 257.
Heterospore Gefässkryptogamen 324.
Heterostylie 640.
Hieracium 660, 665.
Hildebrandtia 230.
Hipericum 447.
Hippocastaneen 501, 548.
Hippocrateaceen 548.
Hippuris 132, 441.
Hippurideen 550.
Hoja 30, 556.
Holargidium 497.
Holz 26, 90, 93, 96, 103, 112.
HomoeomerischeFlechten257.
Hüllkelch 443.
Hülse 507.
Humiriaceen 548.
Humusbewohner 606.
Hyacinthus 71, 82.
Hybridation 647.
Hydnobolites 249.
Hydnoreen 545.
Hydnum 244.
Hydrangeaceen 549.
Hydrilleen 520.
Hydrocharideen 521.
Hydrodictyon 214.
Hydropeltidinen 545.
Hydrophylleen 546.
Hylocomium 302.
Hymenium 235.
Hymenogaster 250.
Hymenomyceten 244.
Hymenophyllaceen 325, 343.
Hymenostomum 318.
Hypecoum 497.
Hypericineen 548.
Hypericum 494, 499.
Hyphe 234.
Hypnum 303.
Hypoderm 437.
Hypodermier 241.
Hypogynische Blüthe 459.
Hypophyse 486.
Hypopterigium 302.
Hypothecium 260.

Jahresring 541.
Jasmineen 546.
Imbibition 576.
Impatiens 525, 641.
Indusium 341.
Inflorescenz 407, 489.
Innovation 302.
Insertion 164.
Integumente 403.
Intercalares Wachsthum 22, 135.
Intercellularräume 67, 72, 111.
Intercellularsubstanz 70.
Interfascicularcambium 540.
Internodien 132.
Interponirte Quirle 474, 498.
Intine 34, 456.
Intrapetiolare Knospen 529.
Intussusception 32, 58, 554.

Inulin 63.
Involucrum 444.
Irideen 516, 522.
Isatis 152.
Isoëtes 158, 380, 383, 385, 389, 397.
Isospore Gefässkryptogamen 324.
Juglandeen 550.
Juglans 508.
Julifloren 544.
Juncaceen 522.
Juncagineen 516, 519, 521.
Jungermannia 286.
Jungermannieen 295.
Juniperus 421, 424, 429.

Kalium 588.
Kalk 38, 64.
Kampf um's Dasein 662.
Kapsel 507.
Kartoffel 58.
Kaulfussia 344.
Keimbläschen 478.
Keimung 511, 525, 606.
Kelch 441.
Kern der Zelle 2, 5, 39.
Kernkörperchen 40.
Kernwarze 403.
Kieselsäure 38.
Knolle 193.
Knospe 132.
Knoten der Gräser 670.
Kohlenstoff 585.
Kork 86.
Krustenflechten 255.
Krystalle 38, 48, 62.
Krystalloide 50, 552.

Labiaten 504, 508, 546.
Labiatifloren 546.
Lacunen 349.
Lamium 451, 641.
Lateralschnitt 493.
Lateralität 181.
Lathraea 50.
Laubblatt 191.
Laubflechten 255.
Laubmoose 298.
Laurineen 545.
Lebermoose 286.
Legumen 507.
Leguminosen 550.
Leimzotten 111.
Leitende Gewebe für assimilirte Stoffe 599.
— für Pollenschlauch 479.
Leiterförmige Gefässe 28.
Lejolisia 232.
Lemnaceen 513, 521.
Lempholemma 265.
Lentibularieen 547.
Lenticellen 89.
Leptogium 258, 265.
Leucobryum 301.
Leycesteria 532.
Libriform 97.
Lichina 264, 265.
Lichtfarben 624.
Lichtintensität 623.
Lichtwirkungen 614.
Licea 266.
Ligula 190.
Liliaceen 494, 498, 522.
Liliifloren 522.
Limnantheen 548.
Linde 506.
Lineen 498, 548.
Linum 508.
Loacaceen 547.
Lobeliaceen 532, 547.
Lodiculae 442.
Loganiaceen 546.
Loranthaceen 476, 481, 550.
Luft im Holz 576.
Lunularia 289.
Lupinus 53.
Lupulin 111.
Lycogala 267.
Lycopodiaceen 324, 380.
Lycopodium 66, 103, 384, 386, 389.
Lygodium 195, 330, 334, 341, 344.
Lythrarieen 550.
Lythrum 640.

Macrospore 320, 377.
Macrozamia 416.
Madotheca 289.
Magnesium 585.
Magnoliaceen 545.
Mahonia 446.
Majanthemum 499.
Malope 443.
Malpighiaceen 548.
Malvaceen 536, 549.
Manglesia 449.
Männliche Zelle 202.
Marattia 332.
Marattiaceen 344.
Marchantia 23, 72, 85, 286, 288, 290, 297.
Marcgrafiaceen 548.
Mark 103, 123.
—scheide 540.
—strahl 104.
—verbindung 104.
Marsilia 139, 161, 366, 370, 373, 379.
Massulae 458.
Maulbeere 505.
Medianschnitt 165, 483.
Megalospora 262.
Melastomaceen 550.
Meliaceen 548.
Melobesiaceen 231.
Menispermeen 532, 542, 545.
Mericarpium 506.
Meristem 75.
Mertensia 334.
Mesembryanthemeen 550.
Mesocarpeen 217.
Mesocarp 488, 506.
Mesophyll 190.
Metamorphose der Glieder 128.
— der Baustoffe 596.
Metzgeria 116, 158, 286.
Micranthae 521.
Microcysten 268.
Micropyle 403, 471.
Microspore 320, 380.
Milchsaftgefässe 105.
Mimosa 569.
Mimoseen 457, 458, 550.
Mineralstoffe 590.
Mirabilis 542.
Mittellamelle 26, 37, 66.
Mittelnerv 190.
Mnium 148, 300.
Molecularkräfte 551.
Molecüle 551.
Monocarpe Pflanzen 489.
Monochlamydeen 544.
Monocleae 294.
Monocotyledonen 499, 509.
Monöcisch 402.
Monopodium 153.
Monotropa 524.
Monotropeen 547.
Morchella 253.
Moreen 544.
Mucor 241.
Multilaterale Bildung 182.
Musa 513.
Musaceen 516, 523.
Muscari 151.
Muscineen 282.
Mutterkorn 252.
Myosotis 492.
Myricaceen 550.
Myristica 471, 483.
Myristiceen 545.
Myrsineen 547.
Myrtaceen 550.
Myrtifloren 550.
Myxoamöben 267.
Myxomyceten 265.

Nabelstrang 471.
Nährstoffe 584.
Najadeen 457, 465, 519, 521.
Narbe 469.
Narcissus 443.
Natrium 585.
Nebenblatt 190.
Nebenproducte des Stoffwechsels 593.
Neckera 303.
Nectarien 110, 406, 469.
Nelumbieen 545.
Neottia 458.
Nepentheen 545.
Nephrolepis 330, 345.
Nervatur 190, 514, 530.
Netzförmige Verdickung 23.
Niederblatt 192.
Niphobolus 332.

Nitella 270, 276.
Nitophyllum 231.
Nostochaceen 212, 265.
Nuphar 508.
Nuss 506.
Nutation 564.
Nyctagineen 549.
Nymphaeaceen 524, 549, 545.

Ochnaceen 548.
Octaviania 248.
Oedogonium 3, 9, 22, 226.
Oenothereen 550.
Oleaceen 532, 546.
Olfersia 341.
Omphalaria 265.
Oncidium 640.
Oncophorus 305.
Oogonium 210.
Oospore 3, 12, 210.
Ophioglosseen 324, 359.
Ophioglossum 359, 361.
Ophrydieen 458.
Orchidieen 458, 476, 488, 496, 498, 519, 523.
Orchis 48, 472, 505.
Organe 126, 128.
Organisationswasser 33.
Orobanche 481, 524, 546.
Orthostichen 165.
Orthotrichum 305.
Oscillatoria 212.
Osmunda 325, 341.
Osmundaceen 344.
Ouvirandra 515.
Ovarium 405, 458.
Oxalideen 501, 548.
Oxalis 528, 640.
Oxalsaurer Kalk 62, 594.

Paeonia 506.
Palmellaceen 265.
Palmen 521.
Pandaneen 521.
Pandorina 216.
Pannaria 265.
Papaver 108, 542.
Papaveraceen 537, 545.
Papayaceen 547.
Papilionaceen 481, 499, 500, 501, 550.
Pappus 508.
Paraphysen 253, 283.
Parasiten (Ernährung) 606.
Parastichen [illegible]1.
Paratonische Krümmung 570.
Parenchym 75, 98, 101.
Parietalen 547.
Paris 165, 499.
Parnassia 532.
Paronychieen 519.
Passifloreen 547.
Paullinia 541.
Pediastrum 64, 214.
Peganum 501.
Pellia 286, 291, 292.
Peltigera 48, 256, 261, 265.
Perenniren 489, 673.
Perianthium 291, 441.
Periblem 123, 400.
Pericarpium 488, 506.
Perichaetium 283.
Peridie 246.
Perigon 441
Perigynae 549.
Perigyne Blüthen 459.
Periodicität der Gewebespannung 569.
Perisperm 404, 482.
Peristom 316.
Perithecium 250.
Peronospora 239.
Pertusaria 256, 262.
Petalum 442.
Peziza 11, 253.
Pflaume 507.
Phallus 248.
Phanerogamen 397.
Phascum 314.
Phaseolus 24, 122, 142, 461, 526.
Phegopteris 345.
Phellogen 87.
Phelloderma 88.
Philadelpheen 549.
Phloëm 91, 98.
Phlomis 464.
Phoenix 509.
Phosphor 588.
Phycocyan 214.
Phycomyceten 238.
Phycophaein 224.
Phycoxanthin 214.
Phyllanthaceen 549.
Phylliscum 265.
Phyllocladus 424, 433,
Phylloglossum 380, 387.
Phyllom 127.
Phyllophoraceen 231.
Physarum 266.
Physcia 263, 265.
Phytocrene 542.
Phytolacca 535, 542.
Phytolaccaceen 549.
Pilularia 32, 373, 375, 377.
Pilze 234.
Pinus 26, 31, 66, 68, 85, 86, 417.
Piperaceen 465, 524, 542, 544.
Piperinen 544.
Pittosporeen 548.
Placenta 404, 458, 465.
Plantagineen 532, 546.
Plantago 508.
Plasmodium 266, 267.
Plataneen 537, 544.
Platycerium 332.
Plerom 123, 400.
Pleurocarpe Moose 306.
Pleurococcus 265.
Pleurosigma 220.
Plocamium 231.
Plumbagineen 547.
Plumula 413, 488.
Podocarpeen 424, 433.
Podophyllum 536.
Podostemoneen 550.
Polarisirtes Licht 551.
Polemoniceen 546.
Pollen 399, 402, 423, 452.
Pollenbildung 15, 16, 34.
Pollensack 402, 422, 445.
Pollenschlauch 34, 399, 430.
Polybotrya 345.
Polycarpen 545.
Polycarpische Pflanzen 489.
— Monocodylen 521.
Polychidium 265.
Polyembryonie 410.
Polygaleen 504, 548.
Polygamen 439.
Polygonatum 162, 510.
Polygoneen 550.
Polypodiaceen 345.
Polypodium 330, 339.
Polyporus 244.
Polysymmetrie 182.
Polytrichum 300, 305, 320.
Pomaceen 550.
Pontederia 138.
Pontederieen 522.
Porocyphus 265.
Portulaccaceen 549.
Potamogetoneen 519, 520, 521.
Primordialschlauch 43.
Primulaceen 535, 547.
Primulinen 547.
Procambium 90.
Propagation 304.
Prosenchym 75, 102.
Proteaceen 536, 550.
Prothallium 320, 367, 380.
Protonema 282, 299, 303, 304.
Protoplasma 2, 39, 42, 265, 553, 555.
Psilotum 380, 384, 386.
Psoralea 109.
Pteris 24, 28, 29, 31, 37, 86, 90, 95, 120, 329, 331, 333, 338, 345.
Puccinia 241.
Pycniden 263.
Pyrenomyceten 251.
Pyrola 462, 524.
Pyrolaceen 547.
Pyxidium 507.

Quellung 37, 379, 551.
Quercus 38, 527.
Querparenchym 437.
Querspannung 561.
Quincunx 165, 167.
Quincunciale Stellung 165.
Quirl 164.

Racemöse Verzweigung 155.
Racemöse Inflorescenzen 490.
Racemus 490.
Racoblenna 265.

Racomitrium 303.
Racopilum 302.
Radula 286, 295.
Rafflesiaceen 545.
Ramondieen 546.
Ranken 192, 565, 670.
Ranunculaceen 545.
Ranunculus 505.
Raphiden 63, 109.
Reaumüriaceen 548.
Reciproke Bastarde 649.
Regelmässige Blüthen 502.
Reizbarkeit 567.
Reseda 164, 500, 501.
Resedaceen 547.
Reservestoffe 592.
Restiaceen 522.
Rhamneen 534, 548.
Rheum 466.
Rhizantheen 545.
Rhizinen 255.
Rhizocarpeen 324, 365.
Rhizocarpon 259.
Rhizoiden 144, 273, 303.
Rhizom 194.
Rhodoraceen 547.
Rhus 534.
Ribes 88.
Riccia 290, 296.
Ricinus 54, 93, 94, 103, 104, 159, 481, 482, 524, 542, 603.
Rinde 271.
Ringgefässe 23.
Rispe 490.
Rivularia 265.
Robinia 653.
Roccella 264, 265.
Rosa 199.
Rosaceen 550.
Rosifloren 550.
Rotation des Protoplasmas 44.
Rubiaceen 501, 532, 546.
Ruellia 641.
Rutaceen 501 548.

Sabal 167.
Saftbläschen 43.
Sagittaria 68.
Salicineen 548.
Salisburya 420.
Salvia 508, 644.
Salvinia 168, 366, 369, 374.
Sambacus 539.
Same 397, 488, 509.
Samenknospe 398, 403, 427, 471, 518.
Samydeen 548.
Sanguisorbeen 550.
Santalaceen 550.
Santalum 477.
Sapindaceen 501, 541, 548.
Sapotaceen 547.
Saprolegnia 238.
Sarcocarp 506.
Sarcogyne 262.
Sauerstoff 586.
Saurureen 544.
Saxifraga 462.
Saxifrageen 549.
Schachtelhalme 118, 345.
Schalenbildung d. Zellhaut 35.
Scheinaxe 155.
Scheinfrucht 505.
Scheitellinie 352.
Scheitelwachsthum 130.
Scheitelzelle 114, 292, 310, 331, 385, 400.
Schichtung der Zellhaut 30.
Schilder der Equiseten 355.
Schistostega 303.
Schizaea 334.
Schizaeaceen 344.
Schizandreen 545.
Schlauchgefässe 107.
Schleier 244.
Schliessfrucht 506.
Schlingende Stämme 195.
Schleudern 284.
Schmarotzer (Ernährung) 606.
— (Entstehung) 677.
Schote 507.
Schraubel 157, 492.
Schraubige Anordnung 167.
Schwärmsporen 5, 9, 13, 209, 268.
Schwefel 587.
Schwerkraft 185, 629.
Scirpus 516.
Scitamineen 522.
Scitonema 265.
Scleranthaceen 535, 549.
Sclerenchym 37, 75, 339.
Scleroderma 248.
Sclerotium 235, 252, 268.
Scolopendrium 345.
Scorzonera 105.
Scrophularineen 546.
Scutellum 140.
Securidaca 542.
Segmente der Scheitelzelle 114, 350.
Selagineen 546.
Selaginella 47, 74, 102, 381, 391.
Sepalum 442.
Serpentarien 545.
Seta 309.
Sextantenwand 119.
Sexualität 201, 633.
Sexuelle Affinität 648.
Siebplatte 25, 99.
Siebröhren 25, 99.
Sileneen 549.
Silicium 588.
Siliqua 507.
Simarubeen 548.
Sirosiphon 265.
Skelette 38.
Solaneen 197, 481, 546.
Solorina 262.
Soredialast 263.
Soredium 263.
Sorus 341.
Spadicifloren 521.
Spadix 490.
Spaltöffnungen 71, 82, 84.
Spaltung der Zellhaut 69, 71.
Spatha 444, 490.
Specialmutterzelle 34, 454.
Specularia 641.
Spelzen 495.
Spermatien 251.
Spermatozoiden 222, 225, 227, 230, 233, 276, 283, 297, 309, 321, 326, 347, 365, 380.
Spermogonien 241, 262.
Sphacelia 252.
Sphaeria 251.
Sphagnum 78, 300, 303, 308, 311.
Sphaerokrystalle 63.
Spilonema 265.
Spiraeaceen 550.
Spiralfaser 23.
Spiralige Anordnung 167, 178.
—Blüthen 493, 500.
Spirogya 10, 18, 217.
Spitzenwachsthum 135.
Splachnum 301.
Sporangium 340, 355, 361, 375, 390.
Sporastatia 259.
Sporen 201, 342, 356.
Sporenknospe 275.
Sporidien 243.
Sporn 136.
Sporogonium 282, 284, 292, 309.
Springfrüchte 507.
Spumaria 267
Stamen 444.
Stamm 129.
—ranke 195.
Stärke 47, 55, 551, 555.
Stärkering 93.
Staminodien 450.
Staphyleaceen 548.
Staubblätter 159, 402, 444.
Staubgefäss 444.
Steinfrucht 507.
Stephanosphaera 216.
Sterculia 449.
Sterculiaceen 549.
Stickstoff 587.
Sticta 257.
Stigma 469.
Stipula 190.
Stoffwechsel 591.
Stolo 194.
Stratioteen 521.
Strauchflechten 255.
Streckung 136.
Streifung der Zellhaut 30, 32, 36.
Strömung des Protoplasmas. 44.
Strophiola 509.
Struthiopteris 330.

Strychnaceen 546.
Strychnos 483.
Stylidieen 547.
Stylosporen 236.
Stylus 458, 468.
Stypocaulon 114.
Styraceen 547.
Subepidermale Gewebe 77.
Superponirte Quirle 164, 494, 535.
Swartzieen 550.
Symmetrie 481.
Symmetrie der Blüthe. 502.
Sympetalae 546.
Symphytum 492.
Sympodium 155, 162.
Synandrae 547.
Syncarpium 505.
System (natürliches) 677.
Syzygites 241.

Taccaceen 522.
Tamariscineen 548.
Taxineen 424, 433.
Taxodium 432.
Taxus 421, 428.
Teleutosporen 242.
Temperaturgrenzen 640.
Temperaturwirkungen 555.
Terebinthaceen 548.
Ternströmiaceen 548.
Tetracyclische 546.
Tetragonieen 550.
Tetraphis 302, 306.
Tetrapoma 497.
Tetrasporen 231.
Thallophyten 127, 205.
Thallus 127.
Thamnidium 265.
Theilfrucht 586.
Thuja 186, 423.
Thuidium 302.
Thujopsideae 432.
Thunbergia 36.
Thymeleen 550.
Tiliaceen 335, 549.
Tmesipteris 580, 384.
Torus 459.
Tracheiden 96.
Trama 245.
Transitorische Stärke 596.
Transpiration 573.
Trapa 487, 524, 526, 536.
Traube 490.
Trichia 266.
Trichogyne 231, 232.
Trichom 127, 136, 340.
Trichomanes 343.
Trichophor 232.
Trichostomum 305.
Tricoccae 549
Trockensubstanz 584.
Tropaeoleen 524, 348.
Tropaeolum 501, 670.
Tuberaceen 249.
Tubifloren 546.
Tulipa 602.
Tüllen 27.
Tüpfel 24, 26, 27.
Turgor 561.
Turneraceen 547.
Typha 458, 465.
Typhaceen 522.

Udotea 223.
Ulmaceen 544.
Umbelliferen 549.
Umbilicaria 262.
Unkraut 665.
Uredineen 241.
Uredo 242.
Urmeristem 113.
Urne 309.
Uropedium 496.
Urticaceen 108, 544.
Usnea 256, 258, 263, 264, 265.
Utricularia 529.

Vaccinieen 547.
Vacuolen 39, 43.
Vaginula 310.
Valerianeen 501, 532, 546.
Vallisnerieen 521.
Variation der Bastarde 652.
Varietät 652
Varietätbastard 647.
Vasa propria 99.
Vaucheria 42, 220.
Vegetationspunkt 114.
Velum 244.
Verbenaceen 546.
Verdickungszweig 104.
Verholzung 35.
Verjüngung der Zelle 9.
Veronica 665.
Verrucaria 265.
Verschiebung 196.
Verschleimung 35, 37, 246.
Verwachsung 196.
Verwandtschaft 676.
Verzweigung 145.
— der Blätter 149.
— des Stammes 161, 386, 401, 512, 528.
— der Wurzel 158, 389.
Vicia 524.
Viertheilung 13, 292.
Vierlingskörner 458.
Viola 469, 481, 509, 641, 645.
Violaceen 547.
Viscum 476, 524.
Vitis 529, 535.
Voandseia 641.
Voitia 301.
Volvocineen 215.
Vorkeim 204, 270, 273, 400, 411, 483.

Wachsthum der Zellhaut 19.
— der Stärke 57.
Wachsthumsaxe 180.
Wärmebildung 608.
Wärmeleitung 610.
Wärmestrahlung 610.
Wärmewirkungen 609.
Wasserausscheidung 575.
Wasserpflanzen 574, 581.
Wasserstoff 586.
Wasserströmung 573.
Watsonia 477.
Weichbast 99.
Welwitschia 433.
Wickel 157, 492.
Woodwardia 335.
Wurzel 96, 110, 120, 138, 336, 354, 389.
Wurzeldruck 574, 579.
Wurzelhaube 120, 124, 138, 487.
Wurzelscheide 141.
Wurzelstellung 173.
Wurzelträger 144.

Xanthoxyleen 548.
Xylem 91, 96.
Xylaria 250.
Xylophylla 195.
Xyrideen 522.

Yucca 520.

Zamia 415.
Zea 23, 43, 60, 67, 92, 124, 131, 140, 144, 477, 519.
Zelle 1, 5, 6, 8.
Zellfamilien 65, 207, 216.
Zellfusion 100.
Zellhaut 3, 10, 12, 15, 18, 19, 378.
Zellkern 2, 14, 17. 18, 39.
Zellsaft 60.
Zerstörung der Molecularstructur 588.
Zingiberaceen 516, 523.
Zoosporen 13, 209.
Zostera 457.
Zweckmässigkeit 667.
Zweigsysteme 153.
Zweigvorkeim 273.
Zwiebel 193.
Zygomorph 181, 502.
Zygonema 46.
Zygophylleen 498, 501, 548.
Zygospore 11, 210.

BIBLIOTHECA REGIA MONACENSIS

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.