

Phyt.

609

58

ÜBER DIE
ANORDNUNG DER ZELLEN
IN JÜNGSTEN
PFLANZENTHEILEN.

VON

J. SACHS.

(Mit einer lith. Tafel).

WÜRZBURG.

DRUCK UND VERLAG DER STAHEL'SCHEN BUCH- & KUNSTHANDLUNG

1877.

Phyt. 609 ^{sk}₌

Sachs

C
ÜBER DIE
ANORDNUNG DER ZELLEN
IN JÜNGSTEN
PFLANZENTHEILEN.

~~~~~  
VON

J. SACHS.

(Mit einer lithographirten Tafel.)

(Sep.-Abdr. aus den Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. N. F. XI. Bd.)

—————  
WÜRZBURG.

DRUCK UND VERLAG DER STAHEL'SCHEN BUCH- & KUNSTHANDLUNG

1877.



Seit 1845, wo *Nägeli* zuerst die Thatsache bekannt machte, dass bei den Kryptogamen am Scheitel fortwachsender Organe sehr häufig eine einzige Zelle (Scheitelzelle) liegt, aus deren Theilungsproducten, den Segmenten, das gesammte Zellengewebe durch räumlich und zeitlich bestimmte Zelltheilungsfolgen entsteht, sind diese Vorgänge von zahlreichen Beobachtern, vor Allen aber von ihrem Entdecker selbst, mit einer Sorgfalt und Genauigkeit untersucht worden, wie wenig andere Vegetationsercheinungen.

Versucht man es nun, die gegenwärtig anerkannten allgemeineren Ergebnisse dieser Untersuchungen zusammenzustellen, so dürften sich dieselben in folgenden Sätzen zusammenfassen lassen.

1) Scheitelzellen im oben bezeichneten, engeren Sinne kommen nur bei Kryptogamen vor; den Phanerogamen fehlen sie.

2) Wo Scheitelzellen vorhanden sind, können dieselben durch Querwände oder durch schiefe Wände so getheilt werden, dass zwei oder drei Reihen von Segmenten entstehen, aus denen das Gewebe des Organs sich aufbaut; oder endlich, die Scheitelzelle erfährt Quer- und Längstheilungen (*Fucus*.)

3) Wie die Segmentirung der Scheitelzelle selbst, so ist auch die räumliche und zeitliche Ordnung der Zelltheilungen in ihren Segmenten bei jedem gegebenen Fall gewöhnlich constant; doch sind Fälle bekannt, wo die Art der Segmentirung sich ändert (z. B. Moosblätter.)

4) Die aus Sporen und befruchteten Eizellen hervorgehenden jüngsten Entwicklungszustände können sofort mit dem der späteren Scheitelzelle entsprechenden Theilungsmodus beginnen. (*Delesseria Hypoglossum* *Nägeli*), oder dieser tritt erst später

ein (z. B. Farnprothallien); ebenso kann die vorhandene Scheitelzelle später verschwinden und ein anderer Theilungsvorgang eintreten.

5) Räumlich und zeitlich geregelte Zelltheilungsfolgen finden sich häufig auch da, wo eine Scheitelzelle nicht fungirt; z. B. bei den Keimscheiben mancher Algen, bei den Sporogonien der Moose, bei Archegonien und Antheridien, bei Embryonen und Haaren der Phanerogamen.

6) Fest bestimmt sind gewöhnlich nur die ersten Theilungsschritte; die späteren zeigen individuelle Abweichungen.

7) In den Vegetationspunkten der Phanerogamen findet man das kleinzellige Gewebe geschichtet und reihenweis angeordnet und zwar so, dass die Schichten und Reihen auf einige am Scheitel liegende Zellen, wie auf ihren gemeinsamen Ursprung hinzuweisen scheinen (Hansteins Initialen und Scheitelzellgruppen.)

8) Die Frage, ob ein principieller Gegensatz oder nur ein gradueller Unterschied zwischen Wachstum mit und ohne Scheitelzelle besteht, ist nicht entschieden.

9) Die Beziehungen der äusseren Form eines Organs zu der Anordnung seiner Zellen sind von Hofmeister, jedoch unklar und flüchtig, angedeutet, aber nicht näher begründet worden (Lehre von der Pfl.-Zelle p. 130.)

Eine die hierhergehörigen Erscheinungen umfassende Theorie ist bisher nicht aufgestellt worden; ich habe daher auch in den vier Auflagen meines Lehrbuches der Botanik die wichtigeren Zelltheilungsfolgen, dem Stande der Literatur entsprechend, einfach bei den betreffenden Pflanzengruppen aufgeführt. Mir konnte dabei jedoch nicht entgehen, wie unbefriedigend eine derartige Behandlung von Thatsachen ist, die ganz offenbar allgemeineren Gesetzen unterliegen und statt der gewöhnlichen, nur morphologischen Behandlung vielleicht eine physiologisch-mechanische zulassen und verlangen.

Mit der Vorbereitung einer fünften Auflage des genannten Buches beschäftigt, scheint es mir vor Allem nöthig, dieses wichtige Capitel der Wachsthumsvorgänge einer in sich zusammenhängenden, theoretisch durchsichtigen Darstellung zugänglich zu machen. In wieweit mir dies bis jetzt gelungen, darüber sollen vorläufig folgende Zeilen Rechenschaft geben, in der Hoffnung, dass auch Andere auf meinen Gedankengang eingehen und die

theoretische Bearbeitung dieses Beobachtungsgebietes fördern helfen.

Bei den Schwierigkeiten, denen man hier begegnet, ist es nöthig, sich zuerst auf diejenigen Fälle zu beschränken, wo die Zelltheilungsfolgen genau studirt sind und da die theoretische Bearbeitung derselben sofort erkennen lässt, dass es sich vorwiegend um Beziehungen zwischen der äusseren Form der Organe und der Anordnung ihrer Zellen handelt, so schliesse ich auch einstweilen diejenigen Organe aus, deren rasche und complicirte Formänderungen die Erkenntniss dieses Zusammenhangs erschweren.

Bei der räumlichen Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen kommt es darauf an, zwei einander gewissermassen widersprechende Anforderungen zu befriedigen und zu vereinigen. Einerseits folgt nämlich die Zelltheilung überhaupt allgemeinen Gesetzen, welche am reinsten da hervortreten, wo freiliegende Mutterzellen sich in freiliegende, oder doch nicht gewebeartig verbundene Tochterzellen theilen. Andererseits ist das Wachstum eines vielzelligen Organs ein einheitliches; Wachstum und Theilungen seiner einzelnen Zellen werden durch das Gesamtwachstum des Organs bedingt; die Gesetze der Zelltheilung, wie sie bei freien Zellen auftreten, werden hier also nothwendig gewisse Einschränkungen erfahren müssen; diese sind jedoch geringer, als man etwa erwarten möchte und eben darauf beruht es, dass die so mannigfaltigen Anordnungsweisen der Zellen in jüngsten Organen sich auf einige verhältnissmässig einfache Regeln zurückführen lassen.

Da die hier in Betracht kommenden Zelltheilungsgesetze bisher meines Wissens von Niemanden ausdrücklich ausgesprochen worden sind, will ich das zum Verständniss des Folgenden Nöthige hervorheben.

1) Volumengleichheit der Schwesterzellen. Bei der Theilung einer Mutterzelle entstehen, wenn keine Hindernisse obwalten, Tochterzellen, welche einander an Volumen gleich sind. Diese Erfahrung ist so allgemein, dass jede etwa vorkommende Ausnahme sofort als etwas Ungewöhnliches auffällt. Hat die Mutterzelle die Form einer Kugel, eines Ellipsoids, eines Cylinders, Prismas, einer runden Scheibe, eines Würfels, so kann die Volumengleichheit ihrer Tochterzellen sofort aus der Lage der ebenen Theilungswand erschlossen werden; ist der Umriss

der Mutterzelle dagegen tetraëtrisch, linsenförmig, theils krumm-theils ebenflächig u. s. w., so bedarf es zunächst einer geometrischen Orientirung darüber, ob die grade oder krumme Theilungswand eine Halbirung des Volumens bewirkt. Es ist dies zumal bei der Segmentirung der Scheitelzellen und bei den späteren Theilungsschritten kugelig oder ovaler Organe zu beachten; hier können die in einem optischen Durchschnitt gesehenen Schwesterzellen einander an Volumen gleich sein, ohne dass es dem Auge sofort einleuchtet.

Andererseits können aber Fälle eintreten, wo in Folge des Gesamtwachsthums eines Organs die Volumengleichheit der Schwesterzellen unmöglich wird.

Bei der Aufstellung der Regel ist natürlich das Volumen der Schwesterzellen im Augenblick der Theilung in Betracht gezogen; unmittelbar nach derselben kann die Gleichheit durch ungleiches Wachsthum gestört werden und dies ist in wachsenden Organen fast immer und um so mehr der Fall, je rascher und ungleichförmiger das Wachsthum ist. Da jedoch in Vegetationspunkten und sehr jungen Embryonen das Wachsthum (die Volumenzunahme) äusserst langsam stattfindet, so tritt hier die aufgestellte Regel meist deutlich sichtbar hervor.

2) Weniger häufig, als die Volumengleichheit der Schwesterzellen ist ihre Symmetrie; sie können einander nur dann spiegelbildlich gleich sein, wenn die Mutterzelle selbst symmetrisch geformt ist; bei freilebenden Zellen trifft dies gewöhnlich zu; wo es sich dagegen um Zellen im Gewebeverband handelt, wird häufig die Symmetrie der einzelnen Zellen der des ganzen Complexes geopfert. (Vergl. Fg. 10—13), worin übrigens an und für sich schon der Beweis vorliegt, dass die einzelne Gewebezelle kein selbstständiges Leben führt, sondern nur ein untergeordneter Theil des Ganzen ist.

3) Rechtwinkelige Schneidung der Theilungsflächen. Wenn freilebende Zellen (einzellige Algen, manche Sporen- und Pollenmutterzellen u. a.) wiederholter Zweitheilung in aufeinanderfolgenden Zellgenerationen unterliegen, so pflegen die Ebenen der successiven Theilungen, sofern sie nicht unter sich parallel sind, rechtwinkelig auf einander zu stehen. Auch im Gewebeverband treten in den aufeinander folgenden Tochter- und Enkelzellen die Wände entweder parallel oder unter rechtwinkliger Schneidung auf. Liegen, wie in den Vegetations-

punkten gewöhnlich, die aus einer Urmutterzelle hervorgegangenen Zellen reihenweise neben einander, so fällt die rechtwinkelige Schneidung der Scheidewände meist sofort in die Augen. Es leuchtet aber ein, dass unter Umständen die rechtwinkelige Schneidung nur dadurch zu erzielen ist, dass statt ebener, gekrümmte Wände entstehen, wie in Fg. 10—13. Und da in der That gekrümmte Wände in den Fällen, wo es die rechtwinkelige Schneidung erfordert, gewöhnlich entstehen, so darf man schliessen, dass es sich hier um ein tief im Wesen der Zelltheilungen liegendes Gesetz handelt. Wahrscheinlich ist die rechtwinkelige Schneidung succedan auftretender Wände selbst nur ein specieller Fall eines allgemeineren Gesetzes der Zelltheilung, wonach die zwischen beliebig vielen Schwesterzellen simultan auftretenden Theilungsflächen unter sich sämmtlich gleiche Winkel bilden: eine Folge des Umstands, dass die die Theilung bewirkenden Kräfte um die Centra (Schwerpunkte) der entstehenden Schwesterzellen gleich gross und symmetrisch geordnet sind. Entstehen daher durch simultane Theilung einer kugeligen Mutterzelle vier Tochterzellen (teträdrische Theilung), so schneiden die sechs Wände einander unter gleichen Winkeln, die grösser als Rechte sind, die Oberfläche der Mutterzelle aber unter rechten Winkeln.

Wir dürfen annehmen, dass dieselben Ursachen, welche die rechtwinkelige Kreuzung der successiven Theilungsflächen freilebender Zellen bewirken, auch im Gewebeverband thätig sind hier aber gewinnen dieselben noch eine weitere mechanische Bedeutung, insofern die Art, wie die Wände in Vegetationspunkten und jüngsten Organen sich kreuzen, zugleich den Anforderungen der Festigkeit und Stabilität entsprechen.

Ich unterlasse es hier, noch ausführlicher auf den Nachweis des Gesagten einzugehen, da die weiter unten folgenden Betrachtungen über die Anordnung der Zellen ohnehin, wie ich glaube, sehr umfassende Beweise für die Allgemeinheit der rechtwinkeligen Schneidung successiver Theilungsflächen liefern. Wenn trotzdem auch hier Ausnahmen vorkommen, so beweist dies nur, dass zuweilen andere Ursachen die Wandrichtung und Krümmung mit beeinflussen.

4) Specifische und relative Zellengrösse. Bei den freilebenden Zellen der Algen und Pilze, bei Sporen und Pollenkörnern tritt die Thatsache sehr deutlich hervor, dass die abso-

lute Grösse der Zellen eine, wenn auch innerhalb gewisser Grenzen schwankende, doch sehr constante Eigenschaft der Species, ja ganzer Formenkreise ist. Ganz dasselbe zeigen die Gewebezellen der hochorganisirten Pflanzen: man braucht zu diesem Zweck nur die grosszelligen Gewebe des Kürbis und der Balsamine mit dem Kleinzelligen von *Linum*, *Quercus* u. a. zu vergleichen. Für meinen hier verfolgten Zweck ist es aber wichtiger, auf den Unterschied zu verweisen, der zwischen den kleinzelligen Vegetationspunkten der Phanerogamen und den grosszelligen mancher Kryptogamen besteht.

Für die Anordnung der Zellen in den Vegetationspunkten und jüngsten Organen kann es nun nicht gleichgiltig sein, in welchem Verhältniss die absolute specifische Grösse der Zellen zu dem Umfang des ganzen in Zelltheilung begriffenen Complexes steht. Das Bild, welches sich dem Beobachter darbietet, wird ein anderes sein, wenn ein schlanker Vegetationspunkt von grossen, als wenn ein umfangreicher Vegetationspunkt von sehr kleinen Zellen gebildet wird; und nicht nur das Bild ändert sich, sondern auch die mechanischen Bedingungen, denen in einem und im anderen Fall durch das Zellhautgerüst entsprochen werden muss.

Wenn sich nun zeigen sollte, dass die Form der Zellwandnetze in Vegetationspunkten und jüngsten Organen und Organtheilen den soeben aufgestellten Gesetzen der Zelltheilung wirklich entspricht, so wäre damit schon ein gewisses Verständniss der ersteren erzielt, man hätte einige der Ursachen erkannt, welche es bewirken, dass in einem gegebenen Fall das jugendliche Zellwandgerüst gerade diese und keine andere Form hat. Dass dem aber wirklich so ist, wird, wie ich glaube, die sorgfältige Betrachtung von Präparaten und der zahlreichen von den verschiedensten Beobachtern publicirten Bilder zeigen, besonders dann, wenn man den durch das Wachsthum veranlassten Verschiebungen und Brechungen der Wände Rechnung trägt.

In manchen einfacheren Fällen ergibt sich aus den aufgestellten Gesetzen auch ohne Weiteres die Beziehung zwischen der äusseren Form eines Organs und der Construction seines Zellwandgerüsts, oder da die äussere Form eines Organs der Ausdruck seines bisherigen Wachsthums ist, zwischen diesem und der Anordnung der Zellwände. So entsprechen z. B. die Theilungen der Mutterzellen der Vierlingssporen der Florideen

einfach den genannten Gesetzen, wenn lange, fast cylindrische Mutterzellen durch drei parallele, runde aber durch rechtwinklig gekreuzte successive Wände, oder endlich tetraëdrisch simultan getheilt werden. Dass Pollenmutterzellen eines und desselben Faches simultan tetraëdrische oder succedane Kreuztheilung erfahren, scheint mir ebenfalls wesentlich auf der Form der Mutterzelle (ob sie mehr kugelig oder scheibenförmig ist), zu beruhen. Die bei befruchteten runden Eizellen so gewöhnlich wiederkehrende Theilung in Quadranten und Octanten, sowie die Zerlegung dieser in weitere Tochterzellen entspricht durchaus den allgemeinen Gesetzen der Zelltheilung, wie unten gezeigt werden soll.

Wenn in diesen und sehr zahlreichen anderen Fällen die Abhängigkeit der Zellenanordnung von der äusseren Form ohne Weiteres aus den Zelltheilungsgesetzen abgeleitet werden kann, so gelingt dies doch nicht so leicht in complicirteren Fällen, zumal bei Vegetationspunkten von Thallomen, Wurzeln und Stämmen. Statt hier auf deductivem Wege<sup>1)</sup> die obwaltenden Verhältnisse aufzuklären, halte ich es daher für besser, aus der Betrachtung der Vegetationspunkte selbst die Regeln inductiv abzuleiten, nach denen ihre Zellwandnetze construirt sind.

Ich sehe hierbei einstweilen von der zeitlichen Reihenfolge in der Entstehung der Wände ab und denke mir den Vegetationspunkt, dessen Zellenanordnung ich betrachte, zunächst nicht wachsend, sondern ruhend, indem ich nur die Beziehungen betrachte, welche zwischen der Gesamtförmigkeit des Organs und der Anordnung seiner Zellen erkennbar sind. Hierbei ist aber leicht zu erkennen, dass die Verschiebungen und Brechungen der Zellwände das Bild stören und der gestellten Aufgabe fremd sind; wie sehr dies der Fall ist, haben die Schriftsteller dieses Gebiets lebhaft gefühlt, wie die grade hier übliche Schematisirung beweist. Ich glaube jedoch, dass diese bei den kleinzelligen Vegetationspunkten der Phanerogamen nicht hinreichend durchgeführt wurde und dass manche Beobachter die Zellwandbrechungen in ihren Bildern sogar stärker betont haben, als ein ganz unbefangener Blick auf derartige Objekte verlangt.

---

<sup>1)</sup> Da die äussere Umgrenzung der Organe von Zellhäuten gebildet wird, so gilt das Gesetz der rechtwinkeligen Schneidung auch zwischen diesen und den Fachwänden des inneren Raumes, woraus die Beziehung der Zellenanordnung zur Form des Organs sofort einleuchtet.

Ich finde z. B. in den Wurzelspitzen der Gräser, an den Hauptwurzeln vieler Embryonen in reifen Samen, an Vegetationspunkten von Coniferenknospen, Hippuris u. a. die Zellen so deutlich in Reihen und Schichten geordnet, dass diese durch Zellwandbrechungen fast gar keine Störung erleiden. Derartige Objekte, wie die bekannten Abbildungen von Hanstein<sup>1)</sup> und Janczewski<sup>2)</sup> u. a. zeigen, dass die in basifugaler Richtung aufsteigenden Zellenzüge auf ein im Scheitelraum liegendes Krümmungscentrum hinweisen, wie ein „Büschel confocaler Parabeln oder Hyperbeln“ auf ihren gemeinsamen Focus.

Die Oberflächenansicht kegelförmiger Vegetationspunkte sowohl, wie die medianen Längsschnitte derselben lassen aber ausserdem oft ganz deutlich ein zweites System von Curven erkennen, welche den vorigen entgegengesetzt gekrümmt sind und sie anscheinend rechtwinkelig schneiden. Auch sie machen bei sorgfältiger Auffassung des Bildes den Eindruck einer Schaar confocaler Curven, deren Axe und Brennpunkt mit dem der vorigen zusammenfällt. Aber grade in der Gegend des gemeinsamen Krümmungscentrums werden die Curvensysteme undeutlicher, wie auch kaum anders zu erwarten ist, da hier alle Curven die stärkste Krümmung haben, so dass selbst in der ganz idealen Fig. 1, welche diesen Curvenstystemen entspricht, Reihen- und Schichtenbildung in der Nähe des Krümmungscentrums dem Auge entschwindet; in den fraglichen Objekten selbst glaubt man an dieser Stelle eine ungeordnete Zellengruppe zu sehen (vergl. Hanstein l. c. Fig. 1, 2, 3), worauf ich weiterhin zurückkomme.

Hat man diese Verhältnisse einmal an den kleinzelligen Vegetationspunkten der Phanerogamen erkannt, so ist es leicht, wahrzunehmen, dass auch da, wo Scheitelzellen vorhanden sind, die nach und nach auftretenden Zellwände der Segmente einzelne Stücke von Wandzügen darstellen, welche, wenn man sich dieselben ergänzt denkt, den beiden confocalen Systemen nahezu rechtwinkelig sich schneidender Curven entsprechen, wie die idealen Figuren 2 und 3 im Vergleich mit Fig. 1 zeigen.

Um nun diese Wahrnehmungen weiter zu klären und zu verwerthen, muss ich mir vorerst erlauben, eine meinem Vor-

1) „Die Scheitelzellgruppe im Veget.-Punkt der Phanerog.“

2) Recherches sur l'accroissement etc. Ann. des sc. nat. 5. Serie T. XX. Taf. 13—20.

haben entsprechende Nomenklatur der Wandrichtungen einzuführen, da die bisher gebräuchliche grade die wichtigsten Beziehungen sprachlich verwischt. Mit „radialen“ und „tangentialen Längswänden“ und mit „Querwänden“ kommt man wohl bei cylindrischen Organen aus, nicht aber bei Vegetationspunkten, Embryonen u. dgl., welche von beliebig gekrümmten Flächen begrenzt sind.

Ich glaube, dass die wichtigsten Beziehungen zwischen der äusseren Form des Organs und den Wandrichtungen besser hervortreten, wenn man folgende vier Arten von Wänden oder Wandrichtungen unterscheidet; nämlich pericline und anticline, radiale und transversale Wände, von denen die beiden ersten gekrümmt, die beiden anderen eben sind.

1) Pericline Wandrichtungen sind diejenigen eines Vegetationspunktes oder irgend eines mit Zelltheilung beschäftigten Pflanzentheils, welche in gleichem Sinne wie die Oberfläche gekrümmt sind; sie sind in den idealen Figuren unserer Tafeln mit P und p bezeichnet, je nachdem sie als primäre oder secundäre Wände auftreten. In den unteren Theilen eines Vegetationskegels, wie Fig. 1—3, sind die periclinen Wände das, was man bisher tangentiale Längswände nannte, in der Nähe des Scheitels aber laufen sie so entschieden schief, selbst quer zur Wachstumsaxe, dass man sie dann unmöglich noch als Längswände bezeichnen kann, obgleich sie nur die Fortsetzungen jener sind.

2) Anticline Wandrichtungen sind solche, deren Krümmung derjenigen der Oberfläche des Organs, sowie den periclinen Richtungen entgegengesetzt ist, indem sie diese rechtwinkelig schneiden, also ein System orthogonaler Trajectorien für jene darstellen; sie sind in den Figuren überall mit A und a bezeichnet, je nachdem sie als primäre oder secundäre auftreten. Die Betrachtung von Fig. 1—3 zeigt ohne Weiteres, dass die Anticlinen mit zunehmender Entfernung vom Scheitel eines Vegetationskegels immer mehr zu Quer- (Transversal-) Wänden werden, am Scheitel selbst aber theilweise als Längswände sich darstellen; ebenso verhält es sich bei Fig. 5 und 6, wo der Vegetationspunkt nicht convex, sondern concav gekrümmt ist. Grade hierbei leuchtet die Nützlichkeit dieser Bezeichnungsweise ein, da ohne sie eine leicht übersichtliche Vergleichung verschieden geformter Vegetationspunkte und junger Organe kaum möglich sein dürfte.

3) Radiale (R und r wie oben) sind solche ebene Wände oder Wandrichtungen, welche die Wachstumsaxe in sich aufnehmen und die Oberfläche des Organs rechtwinkelig schneiden. Es ist dabei zu beachten, dass auch kugelige Organe eine Wachstumsaxe haben können und dass nicht bloß bei Querscheiben eines Cylinders, sondern auch bei anderen Flächengebilden die Axe vertical auf der Fläche stehen kann (Fig. 4, Fig. 10, wo die Wachstumsaxe vertical auf der Papierebene zu denken ist.)

4) Transversal oder quergestellt (T und t) nenne ich endlich solche ebene Wände oder Wandrichtungen, welche die Wachstumsaxe und die Oberfläche des Organs gleichzeitig rechtwinkelig scheiden. Es leuchtet sofort ein, dass die anticlinen Wände eines Vegetationskegels (Fig. 1—3) da, wo derselbe rückwärts in den cylindrischen oder prismatischen Theil des Organs übergeht, sich in ebene Transversalwände verwandeln; ebenso können, wie Fig. 13 I u. II zeigt, ebene Transversalwände in anticline übergehen, wenn ein cylindrisches Gebilde zu einem kugeligen oder scheibenförmigen auswächst.

Soweit es sich nur um die ebenen Radial- und Transversalwände handelt, sind ihre Beziehungen zu den oben aufgestellten Zelltheilungsgesetzen einerseits und zu der äusseren Form des Organs andererseits gewöhnlich so leicht zu erkennen, dass das soeben Mitgetheilte einstweilen genügt. Dagegen ist es nöthig, noch Einiges über die gekrümmten periclinen und anticlinen Wände zu sagen.

Wenn die oben angedeuteten Beziehungen zwischen allgemeinen Zelltheilungsgesetzen und der Bildung eines Zellhautgerüsts innerhalb eines Vegetationspunktes oder sonstigen jungen Organs richtig sind, wenn ganz besonders die rechtwinkelige Schneiden der Wände eines der wesentlichen Momente dabei ist, so muss es gelingen, für eine gegebene äussere Form das Zellhautnetz theoretisch annähernd richtig zu construiren, wenn auch vielleicht nur in seinen Hauptzügen.

Ich will in dieser Beziehung zunächst die Vegetationspunkte in Betracht ziehen und zuerst den gewöhnlichen und einfachsten Fall voraussetzen, dass ein ungefähr cylindrisches oder flachlinealisches Organ, Thallom, Wurzel, Stamm, Blatt einen gewölbten Vegetationspunkt trägt (Fig. 1—3). Unter dieser Voraussetzung

können <sup>1)</sup> die den Fucus im Scheitel umlaufenden Periclinen confocale Curven sein, welche rückwärts divergiren und endlich nahezu parallel werden. Im Uebrigen können diese Curven, je nach der Form des Vegetationskegels Linien und Flächen von verschiedener geometrischer Natur sein, es wird sich immer ein System von Anticlinen denken lassen, welche jene Curven überall rechtwinkelig schneiden, also die orthogonalen Trajectorien der Periclinen darstellen und durch Construction derselben wird man ein Netzwerk von Linien erhalten, welches mit dem Zellhautnetz eines Vegetationskegels im Längsschnitte gesehen eine gewisse Aehnlichkeit haben muss, da sich der Forderung der rechtwinkeligen Schneidung und den anderen Zelltheilungsgesetzen bei der Construction mindestens in demselben Grade Rechnung tragen lässt, wie es in der Natur geschieht. Wenn sich nun zeigt, dass manche Vegetationspunkte einer solchen Construction nicht oder nur theilweise entsprechen, so wird man nach den Ursachen dieser Abweichungen zu suchen haben. Nun ist es aber nicht oder nur mit grosser Mühe annähernd möglich, in ein System unbekannter confocaler Curven ein anderes System ebenfalls confocaler Curven einzuzichnen, welche jene überall rechtwinkelig scheiden. Um daher theoretisch construirte Bilder zu gewinnen, welche den natürlichen sich annähern und doch geometrisch bekannt sind, daher leicht nach bestimmten Regeln construiert werden können, nehme ich an, der mediane Längsschnitt des Vegetationspunkts sei irgend ein Kegelschnitt, Kreis, Ellipse, Parabel, Hyperbel. Im ersten Fall sind die Periclinen ein System concentrischer Kreise, deren Radien in diesem Falle die Anticlinen vertreten; es scheint nicht, dass solche Vegetationspunkte vorkommen. Dagegen zeigen die meisten Vegetationskegel Umrisse, welche die Form von Ellipsen, Hyperbeln und Parabeln mehr oder minder genau darbieten; und nimmt man nun willkürlich an, man habe es mit Vegetationskegeln von wirklich elliptischem, parabolischem oder hyperbolischem Längsschnitt zu thun, so lässt sich in jedem Fall die Form der Periclinen und Anticlinen im Voraus bestimmen. Ist z. B. die Wölbung des Scheitels eine Ellipse (Fig. 8), so bilden die Periclinen eine Schaar von confocalen Ellipsen, die

<sup>1)</sup> Bei vielen Wurzelhauben und in manchen anderen Fällen sind die Peri- und Anticlinen nicht confocale Curven, worauf ich in meiner späteren Bearbeitung zurückkomme.

nach innen immer gestreckter erscheinen und die zugehörigen Anticlinen sind confocale Hyperbeln, deren Brennpunkte und Axen mit denen der Periclinen zusammenfallen. Ist umgekehrt der Vegetationskegel hyperbolisch, so bilden die Periclinen eine Schaar confocaler Hyperbeln, welche nach innen immer gestreckter (deren Parameter immer kleiner) werden und die zugehörigen Anticlinen sind eine Schaar confocaler Ellipsen, deren Brennpunkte und Axen mit denen der Hyperbeln zusammenfallen. — Den einfachsten und für die Construction von Bildern bequemsten Fall hat man jedoch dann, wenn der Vegetationskegel ein Paraboloid ist. Hier bilden die Periclinen einen Büschel confocaler Parabeln, deren Anticlinen ebenfalls einen Büschel confocaler Parabeln darstellen und zwar so, dass diese mit jenen den Fucus und die Axe gemein haben. Für alle diese Fälle lässt sich beweisen, dass die Curven, welche die Anticlinen darstellen, die anderen, d. h. die Periclinen überall rechtwinkelig schneiden.<sup>1)</sup> Aus den Kegelschnitten construirte Bilder werden also wenigstens betreffs der rechtwinkligen Schneidung<sup>2)</sup> ideale Schemata darstellen, welche von der Natur nicht überboten werden können und wenn sich zeigt, dass die so construirten Bilder der Natur entsprechen, so ist diess ein Beweis, dass die rechtwinkelige Schneidung ein durchgreifendes Gesetz bei dem Aufbau des Zellhautgerüsts in Vegetationspunkten ist. Da es nun für meine allgemeine Betrachtung einstweilen ganz gleichgültig ist, ob man ellipsoidische, hyperboloidische oder paraboloidische Vegetationspunkte annimmt, so halte ich mich hier an den letztgenannten Fall, der auch durch unsere Figuren 1—7 vertreten ist. Zur Construction dieser Bilder wurden eine Anzahl von Parabeln verschiedenen Parameters auf dickem Carton nach bekannten Methoden gezeichnet, und

1) Ich bin meinem Collegen, Herrn Dr. Selling, Prof. der Mathematik daher, zu Dank verbunden, dass ich ihm diese geometrische Erwägungen zur Begutachtung vortragen durfte, wobei er mich auf einige allgemeinere Beziehungen und von den Mathematikern benutzte Ausdrücke aufmerksam machte, die hier mitbenutzt worden sind.

2) Auf die Volumengleichheit der Schwesterzellen ist bei der Construction der Zeichnungen keine Rücksicht genommen; da die Bilder, als Durchschnitte der Objecte gedacht, über das Volumen ohnehin keine Auskunft geben können; und ist das Gesetz der Wandrichtungen einmal bekannt, so wird sich immer eine Fläche diesem gemäss so denken lassen, dass sie die betreffende Zelle in volumengleiche Schwesterzellen theilt.

nachdem Parameter und Axe mit Bleistiftlinien bezeichnet waren, sorgfältig ausgeschnitten. Da alle Anti- und Periclinen eines Bildes Parabeln sind, welche den Focus und die Axe gemein haben, so genügt es, auf dem Papier zwei sich rechtwinkelig kreuzende Linien  $xx$  und  $yy$  zu ziehen, deren Durchschnittspunkt den Focus bezeichnet, während die eine Linie  $xx$  die gemeinsame Axe aller Parabeln, die andere  $yy$  deren Parameter aufnimmt. Legt man nun die Cartonmodelle so, dass jedesmal ihre Parameter mit  $yy$ , ihre Axe mit  $xx$  zusammenfällt, so braucht man dann nur mit dem Bleistift zu umfahren, um die sämtlichen Anti- und Periclinen als confocale Parabeln zu verzeichnen, wie es in Fig. 1—3 geschehen ist.

Dieselben Erwägungen gelten nun aber auch für den Fall, dass der Scheitel des Organs nicht convex emporragt, sondern concav eingesenkt ist, wie bei Fig. 5, 6, wo der Einfachheit wegen angenommen ist, dass die concave Form der Vegetationspunkte ebenfalls wieder parabolisch ist.

Wären nun in den Figuren 2 und 3 sämtliche Anticlinen und Periclinen so wie in Fig. 1 ausgezogen, so wären die drei Figuren unter sich identisch; ebenso wäre Fig. 5 und 6 vollkommen gleich. Dass dies nicht der Fall ist und dass Fig. 2, 3 und 6 bekannten Zellennetzen mit Scheitelzellen  $S$  verschiedener Art sehr ähnlich sind, wurde nur dadurch erzielt, dass in der Nähe des Krümmungscentrums aller Peri- und Anticlinen die Constructionslinien nicht ausgezogen wurden, wobei jedoch in Fig. 3 noch eine andere Abweichung vom Constructionspan eintritt.

Die Scheitelzellen unserer idealen Bilder sind also Lücken im Constructionssystem, die sich bei Fig. 2 und 6 ohne irgend eine Störung des Principis ausfüllen lassen. Und was könnte uns hindern, auch die wirklichen Scheitelzellen als solche Lücken, d. h. als unfertige Stellen im Zellgerüst des Vegetationspunkts aufzufassen? Wenn die Ansicht neu und fremdartig erscheint, so kommt es, wie ich glaube, nur daher, dass man bisher die zeitliche Reihenfolge der Erscheinungen vom Scheitel abwärts allein im Auge behielt. Ich gehe vielmehr von dem Gesamtplan aus, finde das Gerüst von Zellwänden entfernt vom Scheitel fertig ausgezimmert und je näher dem Scheitel desto unfertiger und lückenhafter. Dass grade diejenigen Theile des Fachwerkes nicht sofort ausgebildet werden, welche das Krümmungscentrum

des Vegetationspunktes umlaufen sollten, wird vielleicht einigermaßen verständlich, wenn man beachtet, dass grade an dieser Stelle die vollständige Ausführung der Construction mechanisch unnöthig, im Interesse der Festigkeit entbehrlich scheint, während anderseits grade hier, wo die Constructionstheile die stärksten Krümmungen haben würden, auch die stärksten und complicirtesten Verschiebungen durch das Wachsthum eintreten müssten. Die Scheitelzelle als Lücke betrachtet, erscheint also als eine Vereinfachung der Aufgabe, ein nach bestimmtem Plan sich aufbauendes Zellhautgerüst so zu construiren, dass es an einer gegebenen Stelle (am Scheitel) immer weiter geführt werden kann. Dass diess bei den Phanerogamen sich anders verhält, könnte vielleicht auf die geringe specifische und relative Zellgrösse derselben zurückgeführt werden.

Für die Scheitelzellen wie in Fig. 2 und 6 mag die hier vertretene Auffassung einstweilen wenigstens plausibel gefunden werden. Grössere Schwierigkeiten bieten aber die zwei- und dreireihig segmentirten Scheitelzellen der Moose und Gefässkryptogamen. Statt einfacher, anticliner Segmentirungswände, wie in Fig. 2 treten hier gebogene oder grade Wände auf, welche zwar die Oberfläche, aber nicht die Wachsthumaxe rechtwinkelig schneiden. Das Auftreten dieser Segmentirungswände scheint, (Fig. 3) in den Gesamtplan des übrigen jugendlichen Zellhautgerüsts kaum zu passen; aber weiter abwärts vom Scheitel finden wir dieselben Wände grade so gekrümmt und gelagert, wie in Fig. 2 und um die Aehnlichkeit vollständig zu machen, entstehen in den Segmenten alsbald neue Wände (a, a), welche jene (A, A) zu vollständigen Anticlinen ergänzen; <sup>1)</sup> die Periclinen entstehen ohnehin, wie in Fig. 2 — Es mag hier nebenbei bemerkt werden, dass die bekannte Veränderung der Gestalt und Lage der Segmente vom Scheitel abwärts bei dem hier vertretenen Standpunkt einfach als Folge der Gesamtform des Vegetationskegels bei rechtwinkliger Schneiden der Wände erscheint, wobei die von *Nägeli* und *Leitgeb* <sup>2)</sup> darüber gegebenen Auseinandersetzungen mit ihrem ganzen Gewicht bestehen bleiben.

<sup>1)</sup> In einer späteren ausführlichen Bearbeitung gedenke ich auf diese Verhältnisse näher einzugehen.

<sup>2)</sup> Entstehung und Wachsthum der Wurzeln p. 91 ff.

Für meine Auffassung der Scheitelzelle als einer unfertigen Lücke im Zellwandgerüst des Vegetationspunkts scheint auch die Thatsache zu sprechen, dass, wenn die Scheitelzelle zu wachsen aufhört, die Lücke durch entsprechende Constructionsheile ausgefüllt wird, indem in der Scheitelzelle Wände auftreten, welche ihren Raum in kleinzelliges Gewebe umwandeln.<sup>1)</sup> Um das fragliche Verhalten an unseren Figuren klar zu machen, nehme man an, der Vegetationspunkt Fig. 3 nehme die Form Fig. 5 an. So geschieht es bei älteren Farnprothallien nach Abbildungen von *Kny* (Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. Taf. II. Fig. 8) und *Bauke* ibid. X. Taf. VI. Fig. 20). In diesen und ähnlichen Fällen nimmt man zwar an, die Scheitelzelle werde, wenn sie in eine tiefe Einbuchtung des Randes zu liegen kommt, in eine Reihe fortwachsender Randzellen aufgelöst, durch welche eine Art Scheitelwachsthum fortgeführt werde. Mir scheint dies Weiterwachsen jedoch sehr fraglich; directe Beobachtungen (Messungen) darüber fehlen und ich halte es für wahrscheinlich, dass, wenn in der Einbuchtung noch Scheitelwachsthum stattfände, eine Scheitelzelle von der Form wie Fig. 6, S sich bilden müsste; diese Form der Scheitelzelle fand *Rostafinski* in dem tief eingebuchteten Scheitel von *Fucus vesiculosus*.

Sind die periclinen, anticlinen und radialen Wände auch in der Nachbarschaft des Krümmungscentrums im Scheitel ausgebildet, so ist keine Scheitelzelle vorhanden, sondern das, was *Hanstein* „die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen“ genannt hat. An seinen l. c. gegebenen Abbildungen ist der Verlauf der Periclinen und Anticlinen ohne Weiteres deutlich zu erkennen. Während aber das übrige Gewebe des Vegetationspunkts in Reihen und Schichten geordnet ist, macht die innere Scheitellzellgruppe selbst den Eindruck einer mehr ungeordneten Masse; es wurde schon oben angedeutet, dass diess eine nothwendige Folge der starken Krümmung der sich kreuzenden confocalen Curvensysteme ist. Schon an der ganz idealen Fig. 1 tritt diess deutlich hervor; machen sich dabei aber noch die gewöhnlichen Brechungen der Zellwände bemerklich, so ent-

<sup>1)</sup> So z. B. die in Winterruhe übergehenden Scheitelzellen von *Cladostephus* vert. nach *Pringsheim*: „Sphacelarienreihe“ Taf. III. Fig. 3, 4.

schwindet dem Auge die gesetzliche Anordnung ganz. Es leuchtet aber auch ein, dass diess nicht an der Oberfläche des Scheitels, sondern in einer gewissen Tiefe stattfindet, die um so beträchtlicher sein muss, je flacher die Scheitelwölbung sich gestaltet, was ebenfalls an *Hanstein's* cit. Bildern deutlich wahrnehmbar ist. Schreitet die Gewebedifferenzirung in dem Vegetationspunkt bis zum gemeinsamen Focus (dem „Nabel“) der Anti- und Periclinen fort, und bildet sich ein von inneren gestreckten Periclinen begrenzter Gewebestrang zu einem axilen Fibrovasalkörper aus; wie in den Wurzeln und den Stämmen mancher Wasserpflanzen, so wird das „procambiale“ Ende desselben das Krümmungscentrum der Constructionslinien enthalten und grade den anscheinend ungeordneten Theil der Scheitelzellgruppe in sich aufnehmen, wie mit Hilfe unserer Fig. 1, meiner im Lehrbuch (IV. Aufl. p. 166) gegebenen Abbildung einer Maiswurzel und der Figuren von *Janczewski* (Ann. des sc. 1874 T. XX.) leicht klar zu machen ist. Hierbei kann es sich nun ereignen, dass die den Fibrovasalkörper umgrenzende Pericline dicht über dem Focus umwendet (vergl. die innerste PP unserer Fig. 1) und dicht unterhalb desselben von einer Anticline geschnitten wird. Der durch solche Wände begrenzte Raum, eine Zelle, erscheint nun also als die Endzelle des axilen Fibrovasalstranges. Es ist bekannt, dass *Sanio* diesen Fall im Stammende von *Hippuris* beschrieben hat und nach *Janczewski's* cit. Abbildungen scheinen ähnliche Fälle bei Wurzeln nicht allzuseiten zu sein.

Der auf der rechtwinkeligen Schneidung der Wände beruhende Verlauf der Anti- und Periclinen, von denen die ersteren nach oben, die anderen nach unten divergiren, würde bewirken, dass die Zellen abwärts vom Scheitel an Volumen rasch zunehmen, wenn überall nur die den Focus umlaufenden Wandrichtungen vertreten wären. Es scheint eine Folge der specifischen Zellgrösse und der Rücksicht auf die Festigkeit zu sein, dass dies vermieden wird, und zwar dadurch, dass in einiger Entfernung vom Focus anti- und pericline Wände auftreten (pp). Da diese unvollständigen secundären Periclinen zwischen den primären (PP) eingeschaltet werden, so entsteht der Eindruck, dass die die innere Scheitelzellgruppe umlaufenden periclinen Zellenschichten sich abwärts fächerartig theilen; oder mehrere von unten aufsteigende Zellreihen gehen an der Scheitelwölbung in eine einzige zusammen, deren Zellen nun als die „Initialen“ jener erscheinen.

Das soeben über Scheitelzellen und Scheitelzellgruppen Gesagte soll nur auf einige der nächstliegenden Folgerungen hinweisen, welche sich aus meiner Auffassung ergeben. Auf eine erschöpfende Darstellung aller hier einschlägigen Vorkommnisse will ich hier nicht eingehen, gedenke jedoch demnächst ausführlicher darauf zurückzukommen.

Dagegen möchte ich schon hier auf die Folgerungen betreffs der Begriffe Scheitel, Bildungscentrum und Wachsthumsaxe hinweisen.

Dass der Scheitel eines wachsenden Organs, wenn es überhaupt einen solchen hat, nicht, wie man gewöhnlich sagt, der Ort des lebhaftesten, sondern vielmehr der des langsamsten<sup>1)</sup> Wachstums ist, glaube ich aus meinen Messungen über die Vertheilung des Wachstums an Stämmen und Wurzeln folgern zu müssen. Daraus geht aber auch ohne Weiteres hervor, dass der Scheitel nicht der Ort der raschesten Aufeinanderfolge von Zelltheilungen sein kann; wenn, wie ich nicht zweifle, hier das Wachstum äusserst langsam ist, so ergibt sich aus der Grösse der Zellen am Scheitel und weiter abwärts, dass hier die Zelltheilungen nicht häufiger, wahrscheinlich sogar langsamer aufeinanderfolgen als in grösserer Entfernung vom Scheitel. Vielmehr scheint mir das wesentliche Merkmal des Scheitels darin zu liegen, dass er der Ort der stärksten Krümmung der Oberfläche des Organs ist, gleichgültig, ob diese Krümmung eine convexe, wie bei Fig. 1—3, oder eine concave, wie bei Fig. 5 und 6 ist. Wird die Krümmung im Verlauf der Entwicklung flacher und flacher, so verschwindet auch der Scheitel, als eine für die Wachstumsvorgänge massgebende Region; war anfangs eine Scheitelzelle vorhanden, so verschwindet diese gewöhnlich, indem die Peri- und Anticlinen mehr und mehr graden Linien sich nähern. Lehrreiche Beispiele bieten die Blätter von *Marsilia* (*Hanstein* Jahrb. f. wiss. Bot. IV. Tf. XIV.) und *Ceratopteris* (*Kny*: *Parkeriaceen*

---

<sup>1)</sup> Bei der ersten Anlage eines Vegetationspunkts, so lange noch keine in „Streckung begriffene“ Zonen da sind, ist allerdings der Scheitel der Ort des raschesten Wachstums, weil andere wachsende Theile derselben Sprossung noch nicht vorhanden sind; hat jedoch der Vegetationspunkt bereits eine gewisse Höhe erreicht, so steigert sich das Wachstum in diesen bis zu einer gewissen Entfernung vom Scheitel, wo ein Maximum eintritt, um in weiteren Entfernungen wieder abzunehmen und endlich zu erlöschen.

1875 Taf. XXIV); man vergl. auch *Prantl*: Unters. z. Morph. der Gef. krypt. I Taf. I und *Treub*: *Selaginella Martensii* Taf. III. 27—29 und Taf. IV. 1—8. — Ist in solchen Fällen die Krümmung der Oberfläche oder des Randes nicht nur gering, sondern auch auf weitere Strecken gleichförmig, also einem Kreisbogen sich nähernd, nehmen also auch, wie in Fig. 4 die Periclinen dieselbe Krümmung an, so erscheinen die Anticlinen nunmehr als radiale Wände. Wächst das Organ am Rande fort, so treten schwach gekrümmte pericline („tangential“) Wände abwechselnd mit radialen auf und es kommt nur darauf an, wie häufig die einen und die anderen sich bilden, um den Character des so entstehenden Gewebes zu bestimmen. (Vgl. z. B. Fig. 4 rechts und links.)

Als Bildungscentrum eines Vegetationspunktes betrachte ich den gemeinsamen Focus aller Periclinen und Anticlinen, der in Fig. 1—9 mit einem stärkeren schwarzen Punkt bezeichnet ist. Bei convexen Vegetationspunkten wie Fig. 1—3 fällt das Bildungscentrum nothwendig in die Substanz des Gewebes und wenn eine Scheitelzelle vorhanden ist, in diese; bei concavem Scheitel kann es dagegen, wie in Fig. 5, 6 ausserhalb der Substanz des Gewebes liegen. — Es scheint sogar der Fall vorzukommen, dass das Bildungscentrum eines Organs an der Basis liegt, während an der Spitze eine Scheitelzelle sich findet. Wenn ich das Zellnetz wachsender Moosblätter und zumal die Zeichnungen *Nägeli's* von *Sphagnum*blättern (*Pflanzenphys.* Unter. I. Taf. IX.) nicht etwa unrichtig auffasse, so dürfte dieser Fall hier vorliegen, für den ich einstweilen das Schema Fig. 7 entworfen habe. Auf den Verlauf der Constructionslinien dieser Figuren komme ich sogleich noch zurück.

Als Wachsthumsaxe eines Organs habe ich, im Gegensatz zu einer unrichtigen Definition Hofmeisters, in meinem Lehrbuch (IV. Aufl. p. 206) diejenige Linie bezeichnet, in welcher die organischen Mittelpunkte aller Querschnitte liegen; indem ich diese Auffassung festhalte, kann ich nunmehr nach dem Vorigen auch sagen, die Wachsthumsaxe ist diejenige Linie, welche das Bildungscentrum des Vegetationspunktes bei seiner Wachsthumsbewegung beschreibt.

Die Wachsthumsaxe oder der Weg, den das organische Centrum des Vegetationspunktes bei fortschreitendem Wachsthum zurücklegt, fällt gewöhnlich mit der gemeinsamen Axe der Peri-

clinen und Anticlinen zusammen (Fig. 1—3, 5, 6 wo der Pfeil die Richtung der Wachstumsaxe, die Linie  $x x$  die Axe der Curven bezeichnet). Es scheint jedoch auch der Fall vorzukommen, dass die Wachstumsaxe die Axe der Constructionscurven rechtwinkelig schneidet, wie in Fig. 7, 9, wo  $x x$  wieder diese letztere, der Pfeil aber die Wachstumsaxe darstellt. Ich muss jedoch eingestehen, über diese Fälle noch nicht zu der erwünschten Klarheit gelangt zu sein; ich führe sie hier vielmehr nur deshalb an, weil ich einstweilen für die jungen Blätter von *Sphagnum* (s. oben) kein anderes Schema als Fig. 7; für den Thallus von *Metzgeria furcata* (nach Kay's Darstellung, Jahrbücher f. wiss. Bot. IV. Taf. V.) kein anderes Schema als Fig. 9 finde. Die beiden Schemata sind mit denselben Parabelmodellen wie Fig. 1, 2, 3, 5, 6 construirt, doch so, dass alle Parabelaxen rechtwinkelig auf der Wachstumsaxe stehen. Stellt hierbei Fig. 7 das Schema eines jungen *Sphagnum*blattes dar, so leuchtet ein, dass jede der Curven zugleich als pericline und als anticline Linie auftritt, in sofern die Blattränder selbst von zwei einander rechtwinkelig schneidenden gleichartigen Curven dargestellt werden. — Dieselbe Beziehung betreffs der äusseren Umrisse lässt sich zunächst bei *Metzgeria* jedoch noch nicht nachweisen, wobei freilich das mächtige *intercalare* Wachstum des Randes störend eingreift. —

Ich wende mich nun zur Betrachtung der Anordnung der Zellen in scheibenförmigen, kugeligen und ellipsoidischen Gebilden.

Sei zunächst Fig. 10 eine niedrige Scheibe von kreisförmigem Umfang, welche in eine Gewebeschicht zerlegt werden soll. Es leuchtet sofort ein, dass der rechtwinkligen Schneidung der Wände, sowie der Volumengleichheit der Schwesterzellen Rechnung getragen wird, wenn die beiden rechtwinkelig sich kreuzenden Radialwände  $RR$  entstehen, durch welche die Scheibe in gleiche Quadranten zerlegt wird. Soll die Theilung weiter fortschreiten, so kann nunmehr jeder Quadrant durch eine pericline Wand (ungefähr  $pp$ ) halbirt werden. Wollte man dagegen verlangen, dass die Halbierung der Quadranten abermals durch Radialwände erfolge, so würden die so entstehenden Octanten im Centrum spitzwinklig werden; dieser dem Gesetz der rechtwinkligen Schneidung der Wände widersprechende Fall kommt wie es scheint niemals vor. Vielmehr entstehen in den Quadranten gebogene Wände ( $AA$ ), welche sowohl die Peripherie

der Scheibe, wie die primären Radialwände rechtwinkelig schneiden; solche Wände sind aber anticline, was besonders deutlich dann hervortritt, wenn sie paarweise wie in unserer Figur aufeinandertreffen, was jedoch keineswegs immer der Fall ist, *mutatis mutantis* z. B. nicht in Fig. 12. — Die weitere Zerlegung der so entstandenen Octanten kann nun durch abwechselnd ähnlich gekrümmte Anticlinen und durch Periclinen fortgesetzt werden. Gehen dabei die Anticlinen nicht bis in's Innere, sondern von der Peripherie aus nur bis zu geringer Tiefe, so erscheinen sie als secundäre Radialwände (wie *rr* in Fig. 11).

Es ist leicht zu erkennen, dass die Anti- und Periclinen unserer Kreisscheibe nicht selbst Kreislinien sein können, wenn sie überall rechtwinkelige Schneidungen bewirken sollen; dies zeigt sofort der Anblick von Fig. 10, wo sie willkürlich mit dem Zirkel eingetragen sind und, wie man bemerkt, spitzwinkelige Zellen erzeugen. Sollen also rechtwinkelige Schneidungen zu Stande kommen, so müssen die Anticlinen, oder diese und die Periclinen krumme Linien (Flächen) von anderer Natur sein. — Will man auch hier einen bestimmten leicht zu übersehenden Fall in's Auge fassen, so braucht man nur anzunehmen, die Scheibe sei nicht kreisförmig, sondern elliptisch wie Fig. 8; alsdann wird die rechtwinkelige Schneidung aller Wände erzielt, wenn die Periclinen eine Schaar confocaler Ellipsen, die Anticlinen aber zwei um die Brennpunkte derselben gruppirte Schaaren von confocalen Hyperbeln darstellen, deren Axen mit der grossen Axe der Ellipse zusammenfallen. Dieser Fall Fig. 8 scheint bei verschiedenen scheibenförmigen Gebilden wirklich realisirt zu sein, so z. B. in den Keimscheiben von *Coleochaete* und *Melobesia*, im Stammquerschnitt von *Salvinia* und *Azolla*, soweit sich nach den Bildern der Autoren urtheilen lässt. Da ich hier Stammquerscheiben erwähne, so mag gleich bemerkt werden, dass unsere eben gemachten Betrachtungen auf diese ebenso anwendbar sind, wie auf freie scheibenförmige Gebilde und dass in Vegetationspunkten von kreisförmigem oder elliptischem Querschnitt auch nur zwei oder drei Radialwände bis zur Axe vordringen können, während die anderen anscheinenden Radialwände im Grunde longitudinale Anticlinen im Sinne von Fig. 8 und Fig. 10 sind. Offenbar wird an unseren Betrachtungen auch nichts geändert, wenn die erste Radialwand der Querscheibe eines Vegetationspunkts aus der Brechung einer Segmentwand der

Scheitelzelle hervorgeht, wie bei *Salvinia* und *Azolla* und selbst dann ist das Verhältniss nicht wesentlich geändert, wenn die Querscheiben des Stammes aus den drei Segmentreihen einer dreiseitigen Scheitelzelle hervorgehen, wo dann die gleich anfangs dreitheilige Querscheibe (Fig. 12 betreffs der peri- und anticlinen Wände) sich grade so verhält, wie Fig. 8 und 10.

Je nachdem nun die anticlinen oder periclinen Wände einer Querscheibe früher entstehen, oder vollständiger vertreten sind, wird natürlich das entwicklungsgeschichtliche Bild, welches dem Beobachter sich darstellt, verschieden ausfallen, ohne dass deshalb im Wesen der Sache selbst etwas geändert wäre, wie die beiden Hälften von Fig. 8 zeigen. Beachtet man diess, so ist es leicht, in den Bildern, welche die Autoren von freien Querscheiben und von Querschnitten von Organen der verschiedensten morphologischen Bedeutung geben, den durch Fig. 8, 10, 11, 12 dargestellten Theilungsplan immer wieder zu erkennen, wie der Leser leicht erkennen wird, wenn er folgende bekannte Abbildungen nachschlagen und mit dem hier Gesagten vergleichen will.

Auf das Schema Fig. 10 sind zurückzuführen:

- 1) Keimscheibe von *Coleochaete* (Jahrb. f. wiss. Bot. II. Taf. II. Fig. 5).
- 2) Keimscheibe von *Melobesia* (*Rosanoff* rech. s. les mélob. Taf. I.).
- 3) Stammquerschnitt von *Schizomeris* und *Cladostephus* (*Nägeli* und *Schwendener* Mikroskop p. 571, 572).
- 4) Stammquerschnitt von *Salvinia* (Jahrb. f. wiss. Bot. III. Taf. 24. Fig. 6).
- 5) Stammquerschnitt von *Azolla* (*Strassburger*: über „*Azolla*“ Taf. I. 16).
- 6) Querschnitt der Sporogoniums  
 von *Andreaea* (*Kühn*, Dissert. Taf. VIII. 57).  
 von *Frullania* (*Kienitz-Gerloff*, bot. Ztg. 1874, Tf. IV. 33).  
 von *Blasia* (*Leitgeb* „*Lebermoose*“ Taf. III. 10).  
 anderer Lebermoose (*Leitgeb* *ibid.* Heft II, Taf. I. 22, Taf. VI, 20, Taf. X, 11).
- 7) Haare von *Hippuris*, *Shepherdia*, *Humulus* u. a. (*Rauter*, *Entwick. einiger Trichome* Tf. I 28—31, Tf. VIII, 8 u. s. w.).

Mit nicht paarweise gestellten Anticlinen, sonst wie Fig. 10.

8) Kappen der Wurzelhaube von Gefässkryptogamen (*Nägeli* und *Leitgeb*, „Entstehung und Wachsthum der Wurzeln“ und *Strassburger* „Azolla“).

9) Haare von *Ribes*, *Hieracium*, *Dictamnus*, *Humulus* (*Rauter*, l. c).

Ursprünglich dreitheilige Querscheiben, wie Fig. 12.

10) Querschnitt der Kryptogamenwurzeln (*Nägeli* und *Leitgeb* l. c. und *Strassburger* l. c.)

11) Querschnitt des Stammes von *Equisetum*, (*Cramer*, pflanzenphys. Unters. Heft III. Taf. 33, — *Rees*).

12) Basis des Prothalliums von *Marsilia* (*Hanstein*, Jahrb. f. wiss. Bot. IV. Taf. X. 27.)

Freie scheibenförmige Gebilde, die später mit Scheitelzelle fortwachsen, erst wie Fig. 10, dann wie Fig. 11.

13) Prothallium von *Osmunda* (*Koy*, Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. Taf. I.)

14) Keimscheiben von *Duvalia*, *Grimaldia*, *Rebonillia*, (*Leitgeb* Keimung der Leberm. in Beziehung z. Licht).

Wenn ferner ein kugelförmiges oder ellipsoidisches Gebilde, wie manche Sporen und die befruchteten Eizellen der Fucaceen, Moose, Gefässpflanzen in Zellen zerlegt wird, so treten bezüglich der Wandrichtungen ganz ähnliche Betrachtungen ein, wie vorhin. Gewöhnlich zerfällt die Kugel durch drei aufeinander senkrechte Theilungen in Octanten; es können nun zunächst in diesen pericline Wände eintreten, wie im Antheridium der Charen (*Sachs*, Lehrb. IV. Aufl. Fig. 14.), im Embryo von *Capsella* (*Westermaier* Flora 1876); bei ersteren entstehen gar keine Anticlinen, bei *Capsella* theilweise ausgebildete in den Aussenzellen; die Richtung der neuen Wände in den Innenzellen ist mir nach *Westermaier's* Abbildungen nicht ganz klar. — Je nachdem die in den Octanten auftretenden Anti- und Periclinen mehr oder weniger vollständig ausgebildet sind, erscheint auch hier das durch Fig. 10 (im Medianschnitt) gegebene Schema mehr oder weniger deutlich repräsentirt, wie z. B. in Fig. 11. Das für eine ganze Kugel Gesagte, gilt natürlich auch für die Halbkugel, was in solchen Fällen in Betracht kommt, wo z. B. Embryonen einen

gestreckten Basaltheil (Vorkeim) besitzen, der oben (am entwicklungsfähigen Theil) kugelig abgerundet ist, wie bei *Fucus* (*Rostafinski* l. c), den Sporogonien vieler Moose (nach *Kühn, Leitgeb, Kienitz-Gerloff* l. c). — Wenn der anfangs kugelige oder halbkugelige Embryo Scheitelzellen für Stamm, Blatt, Wurzel zu bilden beginnt, so geschieht dies an Stellen, wo verschieden gerichtete Anticlinen der Kugel sich schneidend, Aussenzellen begrenzen, wie in Fig. 11 bei b, st, w. Indem diese nun über den Umfang der Kugel (oder des Ellipsoids) protuberiren, treten immer neue Anticlinen in ihnen auf, die dann von Periclinen (bezüglich der Protuberanz) und Radialen geschnitten werden. — Denkt man sich den Embryo von *Marsilia* (nach eigenen Beobachtungen und *Hanstein* Jahrb. f. wiss. Bot. Taf. XI, 21, XII, 1), der um diese Zeit schon beträchtlich von der Kugelgestalt abweicht, sphärisch contrahirt und dann nach dem Hauptschnitt zerlegt, so liefert er ein Bild, welches leicht auf unsere Fig. 11 zurückzuführen ist. Dasselbe würde mit der von Pfeffer gegebenen Abbildung des Embryos von *Selaginella* (bot. Abhand. *Hanstein* Taf. 3, Fig. 3. a) gelingen.

Sollte es mir gelungen sein, durch diese sehr fragmentarischen Ausführungen und Hinweise die Ansicht plausibel gemacht zu haben, dass die Anordnung der Zellen in Vegetationspunkten und jüngsten Organen, soweit nachträgliches Wachstum noch keine allzustörende Verschiebungen bewirkt hat, wesentlich von den Eingangs aufgestellten Gesetzen der Zelltheilung und eben deshalb auch von der äusseren Form der Organe beherrscht wird, so komme ich schliesslich zu der Folgerung, dass die von den Autoren bisher beschriebenen Zelltheilungsfolgen in jungen Organen, im Allgemeinen den grossen genealogischen, also auch systematischen Werth nicht besitzen, den sie bisher zu beanspruchen schienen. Wenn sich aus den angeführten Beispielen ergibt, dass Organe der allerverschiedensten morphologischen Bedeutung nach ganz gleichen Theilungsgesetzen ihr Zellhautgerüst bilden, so wird man nur in ganz besonderen Fällen diese Theilungsgesetze zur Begründung von Verwandtschaftsverhältnissen herbeiziehen dürfen; und da die Anordnung der Zellen jüngster Organe so wesentlich von der äusseren Form derselben abhängt, so wird diese Letztere für die Systematik ungefähr denselben Werth haben, wie jene.

Aber gerade der Nachweis, dass Organe von gleicher äusserer

Form für gewöhnlich auch dieselbe Zellenanordnung (im jüngsten Zustand) darbieten, lässt gewisse Vorkommnisse systematisch und morphologisch bedeutungsvoll erscheinen. Dass die kugeligen Mutterzellen der Archegonien der Moose, die Sporangien und Antheridien der Farne, so auffallend andere Theilungen zeigen, als sonst Organe von ähnlicher Form, dass ebenso die Querscheiben der Stämme von Florideen und Characeen in ihren Zelltheilungen sehr bedeutend abweichen können von den sonst so gewöhnlichen Vorgängen in Querscheiben u. s. w., dies Alles zeigt, dass wir es hier mit Vorgängen zu thun haben, welche nicht einfach und ausschliesslich den aufgestellten Gesetzen gehorchen, sondern neben diesen noch von anderen Ursachen mitbedingt sind. Bleiben diese nun auch einstweilen unbekannt und hindern sie uns eben darum, die Wachstumsvorgänge auf ganz allgemeine Gesetze zurückzuführen, so können derartige unbekanntere Ursachen doch innerhalb gewisser Verwandtschaftsreihen constant auftreten und ebendeshalb als eigenartige Merkmale derselben für die Erkennung der Verwandtschaften nützlich sein.

Es könnte scheinen, als ob durch diese Bemerkungen der wissenschaftliche Werth der so mühsam studirten Zelltheilungsfolgen herabgedrückt werde; das ist jedoch nicht meine Meinung; vielmehr glaube ich, dass ihr etwaiger und doch nur scheinbarer Verlust an morphologisch-systematischer Bedeutung reichlich aufgewogen wird, wenn es gelingt, Thatsachen, die bisher Zusammenhanglos nebeneinander standen, auf allgemeinere Gesetze zurückzuführen, welche später auch diese Erscheinungen in das Gebiet der Mechanik des Wachstums aufzunehmen gestatten.

W ü r z b u r g , den 26. März 1877.







