

Bav. 2469 / 1866, 2

Sitzungsberichte

der

königl. bayer. Akademie der Wissenschaften
zu München.

Jahrgang 1866. Band II.

München.

Akademische Buchdruckerei von F. Straub.

1866.

In Commission bei G. Franz.

2

60 6

Herr Nägeli spricht ferner:

„Ueber die Entstehung und das Wachsthum der Wurzeln bei den Gefässcryptogamen.“

In den Jahren 1864 — 1866 wurden von Herrn Prof. Leitgeb, der sich zweimal mit Urlaub in München befand, und mir gemeinsam mikroskopische Untersuchungen über die Entstehung und das Wachsthum der Wurzeln bei den Gefässpflanzen angestellt. Nachdem dieselben im September dieses Jahres zum Abschluss gelangt sind, theile ich die wichtigsten Ergebnisse betreffend die Gefässcryptogamen hier vorläufig mit. Eine weitläufigere durch zahlreiche Tafeln erläuterte Darstellung wird später im vierten Heft meiner Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik veröffentlicht werden.

Ich beginne mit einer Pflanze, welche wie alle andern Gefässpflanzen in der Erde wurzelt, ohne dass sie merkwürdiger Weise Wurzeln besitzt. Es ist die Gattung *Psilotum*. Ehe ich diese Verhältnisse erörtere, dürfte es zweckmässig sein, eine Bemerkung über das, was man unter Wurzel versteht, einzuschalten.

Es gab eine Zeit, wo man so ziemlich alle unterirdischen Theile einer Pflanze, Wurzeln nannte, und wo man ausserdem einige oberirdische Theile, die offenbar mit den unterirdischen grosse Analogie zeigen, ebenfalls als Wurzeln bezeichnete. Indessen erkannte man, dass die unterirdischen Theile morphologisch ungleichwerthig sind und dass die einen derselben die grösste Aehnlichkeit mit dem Stengel und den Aesten besitzen, indem sie ebenfalls Blätter und in deren Achseln Knospen bilden. Man beschränkte also den Begriff der Wurzel auf die übrigen Organe, welche keine Blätter und Axillarknospen tragen.

Es war wohl nicht gerechtfertigt, die Benennung, die bis-

her für eine Kategorie von Dingen gegolten hatte, auf einmal bloss für einen Theil derselben anzuwenden. Desswegen hat auch die botanische Terminologie im Leben sich keine Geltung verschaffen können. Der Landwirth und der Gärtner nennen immer noch alle unterirdischen Organe zusammen die Wurzel. Die Agrikulturchemie folgt diesem Beispiel, und selbst mancher Systematiker bedient sich in seinen Pflanzenbeschreibungen noch des Wortes *Radix* in der alten Bedeutung.

Die botanische Terminologie hat, indem sie den Begriff der Wurzel veränderte, einen Fehler begangen, der von der einseitigen morphologischen Wissenschaft später noch öfter wiederholt worden ist. Man bedachte nicht, dass die unterirdischen Theile einer Pflanze zusammen ein Ganzes bilden, das den oberirdischen entgegengesetzt ist, zwar nicht morphologisch aber doch physiologisch; — dass man daher den unterirdischen Theilen nicht ihren Namen nehmen durfte, ohne ihnen einen andern zu geben. Denn dieser Name, wenn er auch für die Pflanzenbeschreibungen nicht nothwendig ist, kann doch im praktischen Leben und bei physiologischen Erörterungen nicht entbehrt werden.

Das einzig Rationelle wäre gewesen, dem Ausdrucke Wurzel die hergebrachte, in der Wissenschaft und im Leben eingebürgerte Bedeutung zu lassen, und für die Theile, die man morphologisch unterschied, eine neue Benennung zu wählen. Die Missachtung dieser einfachen logischen Forderung führte den unvermeidlichen Uebelstand herbei, dass nun Wurzel für zwei verschiedene Begriffe gebraucht wird; und dieser Uebelstand wird wohl dauern, solange die Botanik an ihrer Terminologie festhält. Das Ungereimte des jetzigen Verfahrens wird recht handgreiflich, wenn man, wie bei *Psilotum*, auf eine Pflanze trifft, die, wie ich schon sagte, in der Erde wurzelt, ohne „Wurzeln“ zu besitzen, — die ein Organ besitzt, welches in seinen physiologischen Funktionen sich wie eine Wurzel verhält, welches nach unten

wächst, welches das Aussehen und den Bau einer Wurzel hat, welches zur Befestigung und Nahrungsaufnahme dient, aber nicht „Wurzel“ genannt werden darf, weil es morphologisch einen andern Charakter trägt.

Das Charakteristische der morphologischen Wurzel besteht nun darin, dass ihr Vegetationskegel von einer Wurzelhaube bedeckt ist, dass sie keine Blattanlagen erzeugt, und dass sie wohl immer im Innern des Gewebes entsteht. Andere Unterschiede, sei es im Bau, sei es in der Wachstumsrichtung, sei es in der Funktion, existiren nicht, oder haben nur für gewisse Fälle Geltung. Damit soll nicht geleugnet werden, dass die morphologische Wurzel ein sehr ausgeprägtes und von den übrigen Theilen des Pflanzenstockes wesentlich verschiedenes Organ sei. Ich will nur hervorheben, dass sie sich bloss durch wenige, vielleicht durch ein einziges überall gültiges Merkmal zu erkennen giebt, wie diess übrigens auch bei den andern morphologischen Begriffen z. B. beim „Blatt“ der Fall ist, welches sich ebenfalls weder durch den Bau, noch durch die Form, noch durch das Wachsthum, noch durch die Funktion vom Stengel unterscheidet ¹⁾).

1) Die Benennung Blatt hat eine ähnliche Geschichte wie die Benennung Wurzel. Im täglichen Leben, wie früher in der Wissenschaft, versteht man darunter die grünen Blätter; es ist diess zugleich ein sehr wichtiger und markirter physiologischer Begriff. Die Botanik fand nun, dass mit den grünen Blättern in gewissen morphologischen Beziehungen verschiedene andere Organe übereinstimmen, welche im äussern Ansehen, in der innern Structur und in den Verrichtungen nicht die geringste Aehnlichkeit mit ihnen besitzen. In Folge dessen trug man den Ausdruck „Blatt“ auf alle diese Organe, sie mögen Schuppen, Warzen, Stacheln oder Ranken sein, über, statt wie es wohl richtiger und praktischer gewesen wäre, für den neuen Begriff des morphologischen Blattes auch eine neue Benennung etwa „Phyllom“ aufzustellen. So kommt es, dass Blatt selbst in der Wissenschaft eine doppelte Bedeutung hat, die allgemeine in der

Betrachten wir nun die unterirdischen Theile von *Psilotum* etwas näher. Dieselben können dem äussern Ansehen nach nicht von denen der andern Gefässpflanzen unterschieden werden. Man sieht ferner ebenfalls, dass sie aus zwei verschiedenen Organen bestehen und man glaubt daher, wie bei so vielen krautartigen Gewächsen Verzweigungen des Wurzelstockes und ächte Wurzeln (im morphologischen Sinne) vor sich zu haben. Eine genauere mikroskopische Untersuchung weist aber nach, dass alle unterirdischen Theile Verzweigungen des Wurzelstockes sind. Ich will daher die einen als die gewöhnlichen, die andern als die wurzelähnlichen Rhizomsprosse bezeichnen.

Die gewöhnlichen Sprosse des Wurzelstockes sind etwas stärker; sie haben eine mehr oberflächliche Lage. Mit Hülfe der Lupe bemerkt man an ihren Spitzen einzelne winzige „Blätter“ von weisslicher Farbe und pfriemlicher Gestalt. Mit Rücksicht auf ihre anatomische Structur bestehen diese Rhizomsprosse aus einer parenchymatischen Rinde und einem centralen marklosen Gefässcylinder, in welchem ein Kreis von 3 oder mehreren getrennten Gefässgruppen (Vasalsträngen) sich befindet.

Die wurzelähnlichen Rhizomsprosse sind etwas schwächer und haben im Allgemeinen eine tiefere Lage. An ihren mehr gestutzten Enden lassen sich auch mit Hülfe des Vergrösserungsglases nie blattartige Organe erkennen. In dem centralen marklosen Gefässcylinder sind die Gefässe in eine einzige den Mittelpunkt einnehmende Gruppe vereinigt.

Dass die gewöhnlichen Sprosse des Rhizoms Stengelorgane im morphologischen Sinne sind, sieht man schon deut-

Morphologie und die beschränkte als grünes Blatt in der Physiologie und in der Systematik, wo *Folium* den Gegensatz von *Bractea*, *Squama*, *Palea* etc. bildet.

lich aus dem Umstande, dass einzelne derselben schief nach oben wachsen und dann aufsteigend in oberirdische mit grünen Blättern besetzte Stengel sich verlängern. Dass die wurzelähnlichen Sprosse die gleiche morphologische Bedeutung haben, wird schon durch die mit blossem Auge zu beobachtende Thatsache sicher angedeutet, dass einzelne derselben, statt wie gewöhnlich abwärts zu wachsen, mit ihren Spitzen sich schief empor richten, dass sie dabei an Dicke zunehmen und in gewöhnliche Rhizomsprosse sich umwandeln. Dem entsprechend findet man nicht selten gewöhnliche Rhizomsprosse, welche in ihrem untern Theile das Aussehen und den Bau der wurzelähnlichen Sprosse mit einer einzigen Gefässgruppe im Mittelpunkt des Gefässcylinders zeigen.

Diese Andeutungen werden durch die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte bestätigt. Erstlich ist hervorzuheben, dass den wurzelähnlichen Rhizomsprossen das Hauptmerkmal der morphologischen Wurzeln, nämlich die Wurzelhaube mangelt. Ihr Scheitelwachsthum ist ganz das nämliche wie bei den gewöhnlichen Wurzelsprossen und bei den oberirdischen Stengeln der gleichen Pflanze. An dem nackten Scheitel beobachtet man die Scheitelzelle, welche sich, wie bei den übrigen Gefässcryptogamen und bei den Moosen, durch schiefe Wände, die nach verschiedenen Richtungen alterniren, theilt.

Eine zweite eben so wichtige Thatsache ist die, dass die wurzelähnlichen Rhizomsprosse, wenn auch nicht winzige reduzierte „Blätter“ wie die gewöhnlichen Sprosse, doch zahlreiche Blattanlagen besitzen. Aber diese Anlagen bestehen bloss 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 2—5 Zellen in der nämlichen charakteristischen Anordnung wie um die Scheitelzelle des Sprosses bestehen. Solche wenigzellige Blattanlagen kommen in gleicher

Menge auch an den gewöhnlichen Rhizomsprossen vor; hier aber entwickeln sich einzelne weiter. Erst wenn die gewöhnlichen Sprosse des Wurzelstockes an die Erdoberfläche treten, so bildet sich die Mehrzahl der Anlagen oder auch alle zu deutlich sichtbaren Blättern aus.

Diese Beobachtung ist auch deshalb bemerkenswerth, weil sie wohl den ersten Fall darbietet, wo das Vorhandensein von „Blättern“ als Zellgruppen, die nicht über das Gewebe des Stengels vortreten, nachgewiesen werden kann. Die Morphologie nimmt zwar nicht selten an, dass an gewissen Stellen, namentlich in den Blüthen, einzelne Blätter oder ganze Blattkreise verkümmert seien, ohne eine Spur ihres Daseins zu hinterlassen. Thatsächliche Beweise für solche Annahmen mangeln bis jetzt. Es dürfte vielleicht auch da bei wiederholten Untersuchungen gelingen, Zellencomplexe aufzufinden, welche die wirkliche Anwesenheit der supponirten Organe darthun.

Die wurzelähnlichen Rhizomsprosse sind also mit Rücksicht auf die zwei entscheidenden Merkmale (Mangel der Wurzelhaube und Anwesenheit von Blattanlagen) ganz sicher Stengelorgane. Sie können im morphologischen Sinne keine Wurzeln sein. Es ist von keinem grossen Belange, weitere Analogien zwischen ihnen und den gewöhnlichen Rhizomsprossen aufzuzählen. Doch mag zur Erhärtung der grossen Verwandtschaft angeführt werden, dass beide in allen wichtigen Erscheinungen des Wachstums vollkommen übereinstimmen, so namentlich auch darin, dass sie die Verzweigungsanlagen in der nämlichen Weise bilden. Es wird nämlich, wie bei der Entstehung der Blätter, aus einer der Scheitelzelle zunächst liegenden Zelle durch eine schiefe Scheidewand eine Zelle abgeschnitten, welche der Anfang des neuen Sprosses ist.

Die Uebereinstimmung, welche die wurzelähnlichen Rhizomsprosse mit den ächten Wurzeln anderer Pflanzen haben,

besteht darin, dass sie das nämliche Bestreben zeigen, nach unten zu wachsen, dass sie die gleichen Funktionen vollführen, und dass sie eine ähnliche Tendenz haben, die Gefässe auf einem möglichst kleinen Querschnitt in der Axe des Organs zu vereinigen.

Wir lernen somit den morphologischen Stengel in einer neuen Modifikation kennen, welche noch eine Stufe tiefer steht als die Niederblattregion der übrigen Gefässpflanzen und welche man wohl mit dem Namen Rhizoid bezeichnen könnte. Das ganze Stammgerüste von *Psilotum* besteht aus 4 Regionen:

1) Die blattlose oder Rhizoid-Region. Die Sprosse sind unterirdisch, bloss mit wenigzelligen nicht vortretenden Blattanlagen versehen, wachsen nach unten und functioniren wie Wurzeln.

2) Die Niederblattregion. Die Sprosse sind unterirdisch, mit spärlichen und winzigen Niederblättern an den Enden; sie wachsen im Allgemeinen horizontal.

3) Die Laubblattregion. Die Sprosse erheben sich aufrecht über die Erde und sind mit grössern grünen Blättern besetzt.

4) Die Hochblatt- oder Fruchregion.

Die Sprosse der Rhizoid- und Niederblattregion bilden eine unterirdische, abwärts sich ausbreitende und verzweigende Krone, die Sprosse der Laubblatt- und Hochblattregion bilden die oberirdische Krone.

Ein Analogon zu *Psilotum* bietet uns die verwandte Gattung *Selaginella*. Zwar besitzen alle Selaginellen ächte Wurzeln (in morphologischem Sinne); und viele haben keine andern abwärts wachsenden Organe als die ächten Wurzeln. Indessen giebt es einige Arten (es gehören dazu *S. hortensis*, *S. Martensii* etc.), welche zwischen dem Stämmchen und den Wurzeln ein eigenthümliches Organ einschieben. Wir haben es Wurzelträger genannt.

Die Wurzelträger entspringen zu zwei an den Gabeltheilungen des Stämmchens, einer an der obern, einer an der untern Seite, so dass sie also opponirt sind. Meistens jedoch mangelt der eine derselben und zwar bald der untere, bald der obere. Die Wurzelträger haben ganz das Aussehen der Wurzeln, sie wachsen nach unten, sind bleich (oder auch roth gefärbt) und blattlos. Dass es jedoch keine eigentlichen Wurzeln im morphologischen Sinne sind, geht vornehmlich aus der Thatsache hervor, dass ihnen die Wurzelhaube mangelt. Sie wachsen wie die Spitze des Stämmchens mit einer unbedeckten Scheitelzelle, welche sich ebenfalls durch alternirend rechts- und linksgeneigte Wände theilt. Auch ist bemerkenswerth, dass sie unmittelbar am Scheitel des Stämmchens fast gleichzeitig mit der Gabeltheilung des letztern entstehen.

Die Wurzelträger sind bald unverzweigt, bald theilen sie sich einmal oder mehrmals gabelig. Wenn sie die Erde mit ihren Enden berühren, so schwellen diese kopfförmig an, wobei das Gewebe aufgelockert und die Zellwandungen dick und gallertartig werden. Zugleich entwickeln sich die eigentlichen Wurzeln, die schon vor einiger Zeit im Innern der Trägerenden angelegt wurden und jetzt das aufgelockerte Gewebe durchbrechen.

Offenbar ist der Wurzelträger von *Selaginella* morphologisch das nämliche Organ wie die wurzelähnlichen Rhizomspresse von *Psilotum* und somit ebenfalls als Rhizoid zu bezeichnen. Von den Wurzeln der gleichen Species unterscheidet er sich durch den Mangel der Wurzelhaube somit durch ein anderes Scheitelwachsthum, und dadurch dass er nicht im Innern des Gewebes angelegt wird, somit durch eine andere Entstehungsweise. Ob die Wurzelträger, wie das Rhizoid von *Psilotum*, Blattanlagen besitze, konnten wir wegen der Kleinheit der Zellen und wegen des frühen

Aufhörens der Theilung in der Scheitelzelle nicht mit Gewissheit ermitteln.

Wenn auch der Wurzelträger von *Selaginella* die gleiche morphologische Bedeutung hat, wie das Rhizoid von *Psilotum*, so stimmen beide Organe doch nicht in ihren Verrichtungen überein. Denn der erstere betheiligt sich bei der Aufnahme der mineralischen Nährstoffe in keiner Weise. Er hat nur die Funktion, Wurzeln zu bilden, dieselben mit dem Stämmchen in Kommunikation zu setzen und vielleicht auch bis zu dem Zeitpunkt, wo die Wurzeln sich entwickeln, tropfbar flüssiges Wasser aufzunehmen.

Ein Hauptvorwurf unserer Untersuchungen war das Wachsthum der Gefässcryptogamen-Wurzeln. Sie beziehen sich auf *Equisetum*, die Polypodiaceen, *Marsilia*, *Lycopodium*, *Selaginella* und *Isoëtes*.

Ich muss sogleich bemerken, dass sich darunter zwei ziemlich scharfgeschiedene und charakteristische Typen unterscheiden lassen. Dem einen gehören *Equisetum*, die Polypodiaceen und *Marsilia*, dem andern *Lycopodium*, *Selaginella* und *Isoëtes* an. Man könnte sie nach dem in die Augen fallendsten Merkmal, mit welchem offenbar die andern mehr oder weniger innig zusammenhängen, die monopodial-getheilten und die gabelig-getheilten nennen. Die erstern zeichnen sich auch dadurch aus, dass sie theils wegen der Grösse ihrer Zellen, theils wegen besonderer Eigenthümlichkeiten des Wachsthums leicht zu studiren sind und ohne besondere Mühe sichere Resultate geben, während die letztern der Untersuchung die grössten Schwierigkeiten darbieten.

Bei allen ohne Ausnahme findet das Scheitelwachsthum

durch eine Scheitelzelle von pyramidaler Form statt. Dieselbe theilt sich durch schiefe mit ihren Seitenflächen parallele Wände, wodurch Segmente abgeschnitten werden, und durch quere, zur Wurzelachse rechtwinklige Wände, wodurch Kappen abgeschnitten werden. Die Segmente bilden den Wurzelträger, die Kappen die Wurzelhaube²⁾.

Die Bildungsgeschichte der Wurzelhaube ist bei der ersten Gruppe (*Equisetum*, *Polypodiaceen*, *Marsilia*) vollkommen klar. Von der Fläche betrachtet (auf Querschnitten durch die Wurzelspitze), sieht man, dass die ziemlich rundliche primäre Kappenzelle („Kappenmutterzelle“) zuerst durch Kreuztheilung in 4 Quadranten zerfällt. Von hier an wird die Zellentheilung mit jeder folgenden Generation weniger constant. Der nächste Schritt besteht zwar in der ungeheuren Mehrzahl der Fälle darin, dass jeder Quadrant durch zwei Theilungen in eine die innere Ecke einnehmende und zwei äussere Zellen zerfällt. Doch giebt es hievon schon einzelne Ausnahmen. — In der Regel findet man also in diesem Stadium 4 durch eine kreuzweise Wand geschiedene Zellen, welche um das Centrum gelagert sind und von 8 Zellen umschlossen werden. Jene 4 Zellen theilen sich zuweilen nicht weiter und sind dann auch noch in den spätern Stadien zu erkennen. Gewöhnlich aber erfolgt weitere Zelleneildung in allen Zellen, wobei man in günstigen Fällen noch längere Zeit das centrale Kreuz wahrnimmt. — Mit Rücksicht auf die Lage der ersten Kreuztheilung in der Kappe, bemerke ich noch, dass dieselbe in den aufeinander folgenden Kappen regelmässig alternirt. Es hat also das erste

2) Hofmeister hatte früher angenommen, dass die Scheitelzelle der Wurzeln bei den Gefässcryptogamen sich bloss durch Querwände theile, welche abwechselnd dem Wurzelkörper und der Wurzelhaube genähert seien und somit dem einen und dem andern neue Glieder beifügen. Er hat diese Annahme für einige Fälle geändert. Sie ist aber sicher für alle zu verwerfen.

Kreuz die gleiche Lage mit dem dritten und schneidet das zweite unter einem Winkel von 45° .

Betrachtet man die Wurzelhaube auf Längsschnitten der Wurzelspitze, so sieht man die übereinander liegenden Kappen derselben und bemerkt, dass dieselben in der Mitte stärker in die Dicke wachsen als an den Seiten. Es strecken sich also die mittlern Zellen einer Kappe in der Richtung der Wurzelachse. Dabei kommt es zuweilen vor, dass sie sich theilen und dass die Kappe in der Mitte zweischichtig wird. Sie kann auch gänzlich in zwei Schichten zerfallen, wobei die Mitte gewöhnlich drei- und vierschichtig wird.

Von der zweiten Gruppe (*Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoëtes*) konnten wir trotz aller Mühe bloss so viel herausbringen, dass die Entwicklungsgeschichte der Wurzelhaube möglicher Weise die nämliche ist, indem nichts beobachtet wurde, was mit der ersten Gruppe im Widerspruche wäre. Einzelne Zustände konnten als identisch nachgewiesen werden.

Eine wichtige Verschiedenheit zwischen den beiden Gruppen besteht aber in der Form und Theilung der Scheitelzelle. Dieselbe ist bei den monopodial-getheilten Wurzeln (*Equisetum*, *Polypodiaceen*, *Marsilia*) im Querschnitt dreieckig und gleichseitig. Die Divergenz der schiefen Wände beträgt, da diese den Seitenflächen parallel sind, 120° . Die Segmentspirale ist meistens rechtsläufig. Die Segmente liegen in drei Längsreihen. Auf die Bildung von je 3 Segmenten folgt in der Regel die Bildung einer Kappe. Zuweilen indess tritt die Kappenbildung auch schon nach der Entstehung von bloss 2 Segmenten ein.

Eine besondere Sorgfalt und ein ungewöhnlicher Zeitaufwand wurde auf die Scheitelzelle der gabelspaltigen Wurzeln (*Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoëtes*) verwendet. Der Erfolg war ein verhältnissmässig geringer. Soviel ist jedoch sicher, dass eine Scheitelzelle vorhanden ist und dass sie im Querschnitte keine dreieckige Gestalt zeigt. Ohne

- Zweifel ist sie zweiseitig und bei *Lycopodium* vielleicht auch vierseitig, so dass die Segmente in zwei oder vier Längsreihen liegen.

Die Entstehung des Wurzelkörpers aus den Segmentzellen lässt sich bei den monopodial-getheilten Wurzeln sehr schön verfolgen. Die dreieckig-tafelförmigen Segmente, von denen eines den dritten Theil des Querschnittes einnimmt, theilen sich zuerst durch eine radiale Längswand in zwei ungleiche Hälften. Der Querschnitt der Wurzel zeigt nun 6 Zellen (Sextanten), von denen drei sich im Centrum berühren, während die drei andern nicht ganz bis zum Mittelpunkt reichen. Jede dieser 6 Zellen theilt sich dann durch eine tangentiale (mit der Oberfläche parallel laufende) Wand in eine innere und eine äussere Zelle. Die innere Zelle gehört dem Cambiumcylinder an, der also, mit Rücksicht auf den einzelnen Querschnitt, aus 6 um den Mittelpunkt herum liegenden Zellen entsteht, während die 6 äussern Zellen die Anlage für die Rinde darstellen.

Verfolgen wir nun zuerst die Entstehung der Rinde. Die primären Rindenzellen, welche in der Zahl von 6 den jungen Cambiumcylinder umlagern, können sich, im Querschnitte der Wurzel gesehen, in doppelter Weise theilen. Ist die Wurzel dazu bestimmt eine beträchtlichere Dicke zu erreichen, so wächst auch der junge Cambiumcylinder rasch an. Dadurch wird der Ring der 6 primären Rindenzellen auf einen grössern Durchmesser ausgedehnt, und in Folge dessen theilen sich dieselben, entweder alle oder nur die einen, durch radiale Längswände. In den dünnern Wurzeln unterbleibt diese Theilung.

Die Zahl der primären Rindenzellen, welche den Cambiumcylinder ringförmig umschliessen, beträgt somit schliesslich in den verschiedenen Wurzeln 6 bis 12. Dieselben theilen sich je durch eine tangentiale (mit der Oberfläche parallele) Längswand.

Der Querschnitt zeigt uns jetzt den Cambiumcylinder von zwei concentrischen Zellschichten umschlossen. Der innere Ring ist die Anlage für die Rinde, der äussere für die Epidermis. Die Zellen des äussern Ringes theilen sich in den meisten Fällen nicht mehr tangential. Die Epidermis bleibt einschichtig. Sie vermehrt ihre Zellenzahl bloss durch Wände, welche die Oberfläche rechtwinklig berühren, also durch radiale Längswände und durch Querwände.

Bei einigen Filices dagegen (*Polypodium*, *Blechnum*, *Cystopteris*) theilen sich die Zellen des äussern Ringes als bald nach ihrer Entstehung durch eine tangentiale Wand in eine äussere und eine innere Zelle. Die Epidermis ist zweischichtig geworden; die Wurzel besitzt eine äussere und eine innere Epidermis. Beide bleiben fortwährend einander ähnlich; beide vermehren ihre Zellenzahl ziemlich in dem nämlichen Maasse³⁾.

Der einfache Zellenring zwischen Epidermis und Cambiumcylinder, theilt seine Zellen zunächst durch eine tangentiale Wand, und zerfällt somit in zwei ringförmige Zellschichten. Aus der äussern entwickelt sich die äussere, aus der innern die innere Rinde. Jene kann im ausgewachsenen Zustande aus 1—5, diese aus 1—8 concentrischen Zellschichten bestehen.

3) Der Ausdruck Epidermis wurde hier in morphologischem Sinne genommen. In diesem Sinne nennen wir Epidermis die Zellschichte, welche in der Spitze der Wurzel (sowie des Stammes und des Blattes) nach Anlage des Cambiumcylinders (und Markes) von dem umgebenden Zellenringe nach aussen abgeschieden wird, und alles, was aus dieser Zellschichte hervorgeht. Die Epidermis wäre demnach allerdings meistens einschichtig, allein sie könnte auch zwei und mehrschichtig sein. — Passender indess und mit dem Sprachgebrauch übereinstimmender möchte wohl sein, immer bloss die äusserste Schicht Epidermis zu nennen und, wo eine oder mehrere Schichten hinzukommen, die den gleichen Ursprung haben, dieselben mit einem besondern Namen (etwa Endodermis) zu bezeichnen.

Diese beiden Rindentheile, die durch die Anlage scharf geschieden sind, geben sich auch in ihrem fernern Verhalten durch verschiedene Eigenthümlichkeiten als besondere Gebilde zu erkennen. So geschieht die Zellentheilung durch tangentielle Wände, wodurch die concentrischen Schichten vermehrt werden, in der äussern Rinde in centrifugaler, in der innern Rinde in centripetaler Folge, so dass also in jener die äussersten, in dieser die innersten Zellen die jüngsten sind. Die radialen Längswände dagegen, wodurch die Zellenzahl in einer concentrischen Schicht vermehrt wird, bilden sich in der ganzen Rinde von aussen nach innen, so dass in jüngern Stadien, wo die Zellen noch in radiale Reihen geordnet sind, diese Reihen sich nach aussen dichotomisch theilen.

Ein anderer Unterschied zwischen äusserer und innerer Rinde besteht ferner darin, dass die Zellen der erstern schon frühe ungeordnet erscheinen, indem namentlich die ursprünglich sichtbaren radialen Reihen gänzlich undeutlich werden, während die Zellen der innern Rinde noch längere Zeit eine regelmässige Anordnung in radiale Reihen und concentrische Ringe zeigen. In manchen Wurzeln ist dieser Gegensatz zeitlebens sichtbar.

Eine merkwürdige Verschiedenheit zeigt sich endlich darin, dass in der innern Rinde häufig intercellulare Luftgänge auftreten, welche der äussern Rinde immer mangeln. Diese Luftgänge sind, wie die Zellen selber, in radiale und concentrische Reihen geordnet, und vereinigen sich in den Wurzeln von *Equisetum* späterhin durch Zerreißen der Zellen. Die innersten Luftgänge befinden sich zwischen dem innersten und zweitinnersten Zellenring der innern Rinde, die äussersten zwischen dem äussersten Zellenring der innern und dem innersten der äussern Rinde. Die letztern vergrössern sich bei *Marsilia* stark und vereinigen sich mit den nächstfolgenden. Man beobachtet nun auf dem Querschnitt der Wurzel einen Kreis von grossen Luftgängen, welche mit

den äussersten Zellen der innern Rinde alterniren. Diese Zellen werden in radialer Richtung verlängert, und jede theilt sich in eine radiale Reihe von 2—4 Zellen, wobei die Scheidewände in centrifugaler Richtung sich folgen.

Diese Unterschiede zwischen äusserer und innerer Rinde gelten in aller Strenge für die Wurzeln von *Equisetum* und *Marsilia*, während die Wurzeln der Farne sich etwas abweichend verhalten. Zwar zeigen manche derselben an ausgewachsenen Wurzeln ebenfalls zwei verschiedene Rindentheile und es entsteht die ganze Rinde ebenfalls aus zwei ursprünglichen einfachen Zellenringen, von denen der äussere ein vorzugsweise centrifugales, der innere ein vorzugsweise centripetales Dickenwachsthum einleitet. Allein es ist nach unsern Beobachtungen nicht sicher, ob die Grenze der beiden Rindentheile im ausgewachsenen Zustande mit der Scheidewand, durch welche die primären Rindenzellen in zwei hintereinander liegende Zellen zerfielen, genau zusammentrifft.

Auch sind die Unterschiede zwischen den beiden ausgewachsenen Rindentheilen bei den Farnen anderer Art. Der innere besteht nämlich aus dickwandigen und langen, der äussere aus dünnwandigen und kurzen Zellen. Dabei ist der innere oft kleinmaschiger als der äussere, indem seine Zellen sich länger theilten. In beiden Beziehungen macht jedoch die innerste Zellschicht der innern Rinde eine Ausnahme, indem sie zartwandig und von den radialen Theilungen der übrigen Schichten verschont bleibt. Diese spätern radialen Theilungen in der innern Rinde folgen vorzugsweise in centrifugaler Richtung auf einander, im Gegensatz zu den frühern, welche centripetal verliefen.

Die Entwicklungsgeschichte des Cambiumcylinders zeigt uns bei den monopodial-verzweigten Wurzeln zwei Typen. Dem einen folgt *Equisetum*, dem andern die *Filices* und *Marsilia*. In der ersten Anlage besteht bei Allen, wie bereits gesagt wurde, der Cambiumcylinder auf dem Quer-

schnitte aus 6 Zellen, welche dem innern Theil der Sextanten entsprechen. Drei dieser 6 primären Cambiumzellen berühren sich im Mittelpunkt der Wurzel. Dieselben theilen sich bei *Equisetum* zunächst je durch eine tangentiale ziemlich halbirende Wand in eine innere und eine äussere Zelle, so dass der Querschnitt des Cambiumcylinders jetzt aus 9 Zellen, 3 inneren und 6 äusseren besteht. Jene theilen sich häufig nicht weiter; jedenfalls bleibt eine derselben immer ungetheilt. Dieselbe vergrössert sich rasch, und wird zum centralen weiten Gefäss, das man in allen ausgewachsenen Wurzeln (mit Ausnahme der allerdünnsten) beobachtet. In den 6 äussern Zellen beginnt ein Theilungsprocess, welcher vorzugsweise durch schiefe Wände vor sich geht und im Ganzen einen centrifugalen Charakter hat. In Folge dessen sind zuletzt die äussersten Zellen des Cambiumcylinders am kleinsten.

Bei den *Filices* und *Marsilia* theilen sich alle 6 primären Cambiumzellen gleichzeitig durch eine tangentiale Wand in zwei ungleiche Zellen. Die äussere von ziemlich schmal tafelförmiger Gestalt bildet die Anlage für ein eigenthümliches Gewebe, welches wir das Pericambium genannt haben, und welches das eigentliche Cambium als 1, 2 oder auch 3 schichtiger Mantel umhüllt. Die 6 primären Pericambiumzellen theilen sich auf dem Querschnitt der Wurzel zunächst ein- oder mehrmal durch radiale Wände, worauf tangentiale und radiale Wände abwechseln können. Die Pericambiumzellen der ausgewachsenen Wurzeln unterscheiden sich von den Zellen des eigentlichen Gefässcylinders durch ihre dünnen Wandungen und durch den schleimig-granulösen Inhalt. Auf dem Querschnitt übertreffen sie die Zellen des Gefässcylinders meistens beträchtlich an Grösse, während sie auf dem Längsschnitt durch ihre Kürze sich auffallend vor den angrenzenden Zellen der Rinde und des Gefässcylinders auszeichnen.

Das eigentliche, innerhalb des Pericambiums gelegene Cambium besteht anfänglich aus 6 Zellen, welche sich in ähnlicher Weise theilen wie die 6 primären Cambiumzellen bei *Equisetum*. Auch hier schreitet der Theilungsprocess, welcher, auf dem Querschnitt der Wurzel beobachtet, durch radiale, tangentiale und schiefe Wände stattfindet, vorzugsweise in centrifugaler Richtung fort. Wenn die Theilung aufgehört hat, sind die peripherischen Zellen bedeutend kleiner als die innersten.

Die Gefässbildung beginnt in allen monopodial-verzweigten Wurzeln in den äussersten Zellen des eigentlichen Cambiums. Bei *Equisetum* grenzen daher die ersten Gefässe unmittelbar an die innerste Rindenschicht, bei den *Filices* und *Marsilia* dagegen an das Pericambium. Diese ersten Gefässe, welche die „primordialen Stränge“ darstellen, befinden sich meist auf zwei diametral gegenüber liegenden Punkten, zuweilen auf 3 gleichmässig über den Umfang vertheilten Punkten. Im letztern Falle beträgt der Abstand zwischen je zweien 120° . Es kommt auch vor, dass von den 3 Primordialsträngen einer ausfällt; die zwei übrigbleibenden sind dann so gestellt, dass die Abstände nahezu 120° und 240° betragen. Seltener treten die ersten Gefässe an 4 kreuzweis gestellten Punkten auf.

Die Gefässbildung, die je mit einem einzigen Gefäss beginnt, schreitet zuweilen zuerst nach rechts und links fort, so dass sich 2—5 tangential neben einander liegende Gefässe bilden. Nachher verläuft sie in centripetaler Richtung. Sie kann aber auch von dem ersten Gefäss aus sogleich sich nach dem Mittelpunkt wenden, wodurch sich eine einfache radiale Reihe von Gefässen bildet. Sie kann in dünnen Wurzeln mit dem ersten Gefäss schon zu Ende gehen, so dass die Primordialstränge nur je aus einem einzigen Gefäss bestehen. — Im Centrum des Gefässcyinders befinden sich 1 oder

mehrere weite Gefässe, welche erst spät verholzen. In den allerdünnsten Wurzeln mangeln sie.

Gleichzeitig mit dem ersten Sichtbarwerden der primordialen Vasalstränge treten zwischen denselben und in alternirender Stellung mit ihnen dickwandige kleinmaschige Zellgruppen auf. Sie gehören dem Bastkörper (Phloëm) des Gefässcylinders an, und grenzen ebenfalls entweder unmittelbar an die innere Rinde oder an das Pericambium. Die Ausbildung dieser Phloëmstränge geht ebenfalls von aussen nach innen.

Die morphologische Deutung der verschiedenen Elemente eines Gefässcylinders, d. h. ihre genetische Beziehung zu den ursprünglichen Zellen des Cambiumcylinders lässt sich nur an dünnen und sehr einfach gebauten Wurzeln ermitteln. Es ergibt sich dabei als allgemeines Resultat, dass die Umbildung der Cambiumzellen in Gefässe und in Bastzellen nicht nach morphologischen sondern nach physiologischen Gesichtspunkten erfolgt.

Die physiologischen Ursachen bedingen eine gleichmässige Vertheilung über den Querschnitt, die morphologischen Ursachen dagegen würden Zellen, welche im Aufbau des Organs die gleiche Rolle spielen, ein analoges weiteres Verhalten zuweisen. Wenn drei primordiale Gefässgruppen und drei damit alternirende Phloëmstränge regelmässig über den Umfang des Cambiumcylinders vertheilt sind, so haben die gleichnamigen Gewebetheile auch die gleiche morphologische Bedeutung. Diese Fälle lassen daher die Frage unentschieden. Sind dagegen zwei opponirte oder vier ins Kreuz gestellte Primordialstränge vorhanden, so müssen sie morphologisch ungleichwerthig sein. Denn der Cambiumcylinder entsteht aus 3 grösseren Sextantenzellen, welche sich im Centrum berühren, und aus 3 kleineren Sextantenzellen, welche nicht bis zum Mittelpunkt reichen und die gewöhnlich mit den drei erstern regelmässig alterniren. Hat eine

Wurzel opponirte Gefässgruppen, so ist eine davon aus einem grössern, die andere aus einem kleineren Sextanten entstanden; und ebenso verhält es sich mit den damit ins Kreuz gestellten Baststrängen. In ganz dünnen Wurzeln, wo sich im Ganzen bloss zwei Gefässe ausbilden, die einander gegenüber liegen, lässt sich mit Bestimmtheit nachweisen, dass das eine davon einem ungetheilten kleinen Sextanten, das andere dagegen der äussern Hälfte eines einmal getheilten grössern Sextanten entspricht. In etwas dickern Wurzeln entstehen die beiden ersten oder einzigen Primordialgefässe aus Zellen späterer Generationen, die durch ein oder mehrmalige Theilung aus den genannten zwei Zellen (nämlich aus einer kleineren Sextantenzelle und der äusseren Tochterzelle einer grösseren Sextantenzelle) hervorgegangen sind.

Die gabeltheiligen Wurzeln (von *Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoëtes*) unterscheiden sich, wie bereits angegeben wurde von den monopodial-verzweigten einmal dadurch, dass von der Scheitelzelle nicht nach 3, sondern nach 2 und vielleicht auch nach 4 Richtungen Segmente abgeschnitten werden. Ein anderer Unterschied besteht darin, dass in den gabeltheiligen Wurzeln die Segmente sehr rasch anwachsen und durch wiederholte Theilungen in sehr reichzellige Complexe sich umwandeln, ferner dass die Theilungen der Scheitelzelle sehr bald aufhören, indess die intercalaren Theilungen noch lange andauern und somit fast ausschliesslich das Längenwachsthum bedingen. Die natürliche Folge dieses Verhaltens ist, dass die Theilungsvorgänge in der Scheitelzelle und in den Segmenten nur mit der grössten Mühe und auch dann nur unvollständig und unsicher ermittelt werden können, obgleich die zwei- und vierzeilige Anordnung der Segmente für die Untersuchung viel günstiger wäre als die dreizeilige ⁴⁾.

4) Bei den monopodial-verzweigten Wurzeln dauert das Scheitel-

Gänzlich unklar sind uns die Theilungsvorgänge in den Segmenten und das Verhalten der spätern Gewebepartieen zu den Segmenten geblieben. Selbst bei *Isoëtes*, wo die Zustände etwas deutlicher sind, liess sich die Entwicklungsgeschichte mit vollkommener Sicherheit nur bis dahin zurückführen, wo Epidermis, äussere Rinde und innere Rinde je als eine einfache Schicht und der Cambiumcylinder als ungetheilte Zelle auftreten. Letzteres ist eine sehr bemerkenswerthe Thatsache. In den Wurzeln mit dreiseitiger Scheitelzelle besteht die erste Anlage des Cambiumcylinders aus 6, in einzelnen Fällen vielleicht auch bloss aus 3 Zellen, jedenfalls aber nicht aus weniger, da er von 3 Segmenten abstammt. Die einzellige Anlage des Cambiumcylinders bei *Isoëtes* beweist uns, dass er hier nur von einem Segment erzeugt wird. Die in zwei Zeilen befindlichen Segmente sind nämlich alternirend ungleich gross, so dass alle grösseren zusammen eine senkrechte Reihe bilden, ebenso die kleineren. Jene liegen auf der äussern (dem Schwesterzweige der Dichotomie abgekehrten) diese auf der innern (zugekehrten) Seite der Gabelzweige. Der Cambiumcylinder gehört der grössern Segmentreihe an.

Die Anordnung der Zellen in den jüngsten und ein-

wachsthum unbegrenzt; man findet an der Spitze derselben immer eine theilungsfähige Scheitelzelle. Ferner ist das Wachsthum der Scheitelzelle entweder demjenigen der Segmente an Intensität gleich oder wird nur wenig von demselben übertroffen; und mit dem Wachsthum hält die Theilung gleichen Schritt. Es ist daher die Scheitelzelle von einer beträchtlichen Zahl von Segmenten umgeben, welche von den ersten Anfängen aus allmählich an Grösse zunehmen und dem entsprechend auch stufenweise mehr Wände zeigen. Dadurch sind Scheitelzelle und Segmente immer leicht kenntlich und das Studium der Entwicklungsgeschichte findet in jeder Wurzelspitze die nöthigen Anhaltspunkte, um zu entscheiden, wie die spätern Stadien aus den frühern hervorgehen.

fachsten Wurzeln spricht dafür, dass ein grösseres Segment, das im Querschnitt der Wurzel halbkreisförmig erscheint, sich zunächst in drei Zellen theile, von denen die beiden seitlichen eine dreieckige, kreisausschnittähnliche Gestalt haben, die mittlere das Centrum berührende Zelle aber von viereckiger Form ist. Die letztere theilt sich durch eine tangentielle Wand in eine äussere und eine innere Zelle, von denen die letztere die Anlage des Cambiumcylinders ist. Ganz auf die nämliche Weise scheint sich das kleinere Segment in 3 Zellen zu theilen, so dass der Cambiumcylinder von 6 Zellen umschlossen wird. Gemäss seiner Entstehungsweise ist er anfänglich viereckig, später wird er sechseckig.

Nach der Anordnung der Zellen ist es ferner sehr wahrscheinlich, dass die 6 den Cambiumcylinder ursprünglich umgebenden Zellen zunächst in eine äussere und in eine innere Zellschicht zerfallen. Jene wird zur Epidermis, diese theilt sich abermals concentrisch und bildet dadurch die einschichtigen Anlagen der äussern und innern Rinde. Durch weitere tangentielle Theilungen verwandeln sich diese einschichtigen Anlagen jede in mehrere Zellschichten, wobei der Zellenbildungsprozess in der innern Rinde deutlich einen centripetalen Verlauf hat.

Entsprechend der Thatsache, dass der Querschnitt aus zwei ungleichen Segmenten entsteht, zeigt er auch fortwährend eine ungleichseitige Ausbildung. Namentlich wächst die innere Rinde auf der Seite des stärkeren Segments viel lebhafter als auf der gegenüberliegenden. Schon sehr früh bilden sich in der innern Rinde luftführende Intercellularräume, und zwar in centripetaler Folge. Dieselben vereinigen sich dann in radialer Richtung, und später verwandeln sie sich in der stärkeren Hälfte der Wurzel durch Zerreißen der Zellen zu einer einzigen grossen Luftlücke, die sich durch starkes Flächenwachsthum der äussern Rinde bedeutend aus-

dehnt. In dieser grossen Höhlung ist der Gefässcylinder auf der einen Seite wandständig.

In den Wurzeln von *Lycopodium* beobachtet man hinter der Scheitelzelle ein ziemlich grossmaschiges Meristem, welches durch ungleiche Theilungen in den kleinzelligen Cambiumcylinder und die grösserzellige Rinde zerfällt. Doch ist keine deutliche Grenze zwischen den beiden Geweben erkennbar. Der Zellenbildungsprozess in der Rinde hört, auf dem Querschnitt gesehen, von aussen nach innen auf; die tangentialen und radial-senkrechten Theilungen dauern in dem innern Theil länger an und erzeugen eine kleinmaschige innere Rinde. Die Quertheilungen dagegen treten in der äussern Rinde häufiger ein, so dass auf Längsschnitten ihre Zellen auch viel kürzer sind als die engen prosenchymatischen Zellen der innern Rinde.

Später beginnt in der Rinde ein Verdickungsprozess der Zellwandungen, welcher die 2 oder 3 innersten Schichten unberührt lässt, von hier aus in centrifugaler Richtung fortschreitet und allmählich die ganze Rinde ergreift. Doch verdicken sich die Membranen der innern Rinde viel stärker als die der äussern. Zuletzt löst sich die äussere Rinde von der innern durch Zerreissung der Zellen los; und ebenso trennt sich die innere Rinde von dem Gefässcylinder, indem ihre unverdickt gebliebenen 2—3 innersten Zellschichten zerissen werden.

Der Cambiumcylinder hat in den Wurzeln von *Lycopodium* eine bedeutende Mächtigkeit. Am Umfange desselben sondern sich mehrere (z. B. 6—8) gleichmässig vertheilte, hellere Stellen aus, welche sich centripetal zu Radien verlängern und in der Mitte sich in verschiedener Weise vereinigen. Sie bestehen aus wasserhellen nicht mehr theilungsfähigen Zellen, indess die seitwärts gelegenen mit trübem Inhalte gefüllten Cambiumzellen sich noch theilen. Am äussern Rande jeder dieser hellen Stellen beginnt in der

Mitte die Gefässbildung, welche zuerst tangential nach rechts und nach links, nachher in centripetaler Richtung fortschreitet. Es bildet sich also zunächst eine Querreihe von 8—12 Gefässen, auf welche dann in unmittelbarer Berührung eine zweite und dritte folgen kann. Dann entstehen, indem der Verholzungsprocess nach innen fortschreitet, abwechselnd Holzzellen und Gefässe.

Gleichzeitig mit dem ersten Sichtbarwerden der primordialen Gefässgruppen beobachtet man alternirend mit denselben und nur sehr wenig weiter einwärts gelegene Gruppen von kleinen, dickwandigen Zellen, welche als Bastzellen zu bezeichnen sind. Auch dieser Verholzungsprozess schreitet nach dem Centrum hin fort und bildet somit, abwechselnd mit den Xylemstrahlen, eben so viele Phloëmstrahlen. Wenn derselbe schon ziemlich weit vorgerückt ist, so beginnt die Verholzung auch an der Aussenseite der Phloëmstrahlen; sie geht hier nach aussen und nach beiden Seiten und bedeckt auch die primordialen Vasalgruppen mit einer oder zwei Schichten von dickwandigen Zellen.

In den Wurzeln von *Selaginella* und *Isoëtes* beginnt die Gefässbildung nur an einem einzigen Punkte, welcher an der Peripherie des Cambiumcylinders oder innerhalb derselben gelegen ist, und geht von da nach dem Mittelpunkt. Der primordiale Vasalstrang liegt in den Gabelzweigen auf der innern (dem Schwesterzweige zugekehrten) Seite. In den Wurzeln von *Isoëtes* ist also die Stelle, wo die Gefässbildung anhebt, dem kleinern Segment zugekehrt; sie bewegt sich gegen das grössere Segment.

Ein dritter allgemeiner Gegenstand unserer Beobachtungen betraf die Entstehung der Wurzeln bei den Gefässcryptogamen. Da die Anlegung derselben innerhalb des Stengels für die Untersuchung allzugrosse Schwierigkeiten und überdem eine äusserst geringe Aussicht auf Erfolg darbot, so wurde dieser Weg bald verlassen und wir beschränkten uns auf die Erforschung der Art und Weise, wie die Wurzeln zweiter und späterer Ordnungen innerhalb der Wurzeln selber angelegt werden.

In dieser Beziehung treffen wir bei den Gefässcryptogamen wieder zwei ganz verschiedene Typen. Dieselben trennen die nämlichen zwei Gruppen, welche auch schon durch ein verschiedenes Scheitelwachsthum charakterisirt wurden, nämlich die monopodial-verzweigten und die gabelig-getheilten. Ich will zuerst von jenen sprechen.

Bei allen monopodial-verzweigten Wurzeln (*Equisetum* Polypodiaceen, *Marsilia*), und nur bei diesen, entstehen die Seitenwurzeln der Länge nach an einer Hauptwurzel, und zwar am Umfange des Gefässcylinders, wo sie genau den primordialen Vasalsträngen entsprechen. Da diese meist opponirt, seltener zu drei oder vier vorhanden sind, so finden wir auch meist zwei, seltener drei oder vier Zeilen von Seitenwurzeln.

Was nun die Zellen betrifft, welche die Wurzelanlagen bilden, so gehören sie nicht etwa, wie man erwarten möchte, dem Cambiumcylinder, sondern der innersten Rindenschicht an. Die Wurzelanlagen stossen also bei *Equisetum* unmittelbar an das primordiale Gefäss an; bei den *Filices* und bei *Marsilia* sind sie von demselben durch das ein- oder mehrschichtige Pericambium getrennt.

Die Wurzelanlagen treten meist in grosser Menge und sehr frühe auf, nämlich schon zu einer Zeit, wo die Gefässe noch nicht vorhanden sind. Sie reichen also bis nahe an den Scheitel der Mutterwurzel. Die Entstehungsfolge in jeder

Zeile ist eine streng akropetale, d. h. die jüngste Anlage befindet sich immer zunächst dem Scheitel; zwischen schon vorhandenen Anlagen bilden sich keine neuen. Die Wurzelverzweigung folgt also in dieser Beziehung dem Beispiel der Blattbildung. Adventive Wurzelverzweigungen giebt es bei den monopodial-verzweigten Wurzeln der Gefässcryptogamen nicht.

Alle einer Zeile angehörigen Wurzelanlagen entstehen aus einer Längsreihe von innersten Rindenzellen, nämlich aus derjenigen, welche vor dem primordialen Gefäss liegt. Diese wurzelbildenden Längsreihen sind zuweilen ausgezeichnet, so dass man sie auf dem Querschnitte erkennt, auch wenn sie daselbst keine Anlagen erzeugen. Bei den einen Pflanzen nämlich sind sie deutlich grösser als die übrigen Zellen der gleichen concentrischen Schicht. Bei andern, wo die innere Rinde eine kleinzellige Scheide mit verdickten Zellwandungen bildet, sind alle auf dem gleichen Radius mit den Primordialsträngen befindlichen innern Rindenzellen weit und dünnwandig und zeigen somit deutlich die Zellen an, aus denen Wurzelanlagen hervorgehen können. Diese wurzelbildenden Zellen entsprechen sehr häufig einem der ursprünglichen Sextanten, indem z. B. zwei gegenüberstehende Sextanten in der innersten Rindenschicht radial ungetheilt bleiben, während die andern daselbst sich radial theilen und 2 oder 3 nebeneinander liegende Zellen erzeugen.

Die wurzelbildenden Zellenreihen zeichnen sich auf dem Längsschnitt zuweilen vor den übrigen Zellen der innern Rinde durch die Kürze ihrer Glieder aus. Ist die Zelle, aus welcher eine Wurzelanlage entstehen soll, nicht schon vorher ziemlich isodiametrisch, so treten zuerst einige Quertheilungen ein, so dass die Breite und Dicke der Länge ungefähr gleich kommen. Ist ferner die Zelle klein, so vergrössert sie sich zunächst rasch nach allen Seiten. Darauf beginnen in der hinreichend grossen und ziemlich isodiame-

trischen Zelle die schiefen Theilungen, deren Wände nach der Achse der Mutterwurzel convergiren, nach der Peripherie auseinander weichen.

Die erste schiefe Wand in der Wurzelanlage, also diejenige, durch welche das erste Segment abgeschnitten wird, ist grundwärts gelegen (dem Scheitel der Mutterwurzel abgekehrt); die zweite und dritte liegen rechts und links. Damit ist die Scheitelzelle der Wurzelanlage dreieckig geworden; eine Ecke des Dreieckes schaut nach dem Scheitel, eine Seite nach der Basis der Mutterwurzel. Das erste Segment liegt quer, das zweite und dritte schief zur Achse der Mutterwurzel.

Nachdem durch die drei ersten schiefen Theilungen die Scheitelzelle der jungen Wurzel die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, die sie später immer behält, erlangt hat, theilt sie sich durch eine Querwand und bildet somit die erste Kappe der Wurzelhaube. Von hier an verfolgt das Scheitelwachsthum seinen regelmässigen Gang.

Die Theilung der Segmente geschieht ebenfalls von Anfang an nach der Norm, die späterhin eingehalten wird. So theilt sich jedes Segment in zwei Sextanten, und der Cambiumcylinder, welcher aus den innersten Theilen der Sextanten gebildet wird, ist von Anfang an sechseckig. Dieses Sechseck kehrt, entsprechend seinem Ursprung, eine Ecke dem Grunde und die gegenüberstehende dem Scheitel der Mutterwurzel zu. Eine Ausnahme hievon machen die Wurzeln von *Equisetum*, wo der sechsseitige Cambiumcylinder am Grunde einer Seitenwurzel um 30° gedreht ist, so dass zwei opponirte Seiten desselben die eine grundwärts, die andere scheitelwärts liegen.

Wenn zwei primordiale Gefässgruppen in der jungen Wurzel entstehen, was der gewöhnliche Fall ist, so liegen sie bezüglich der Achse der Mutterwurzel rechts und links. Sie befinden sich also jeder vor einer Seitenwand des sechseckigen

Cambiumcylinders und sie sind aus den zwei Segmentreihen entsprungen, welche schief zur Mutterwurzel gerichtet sind und der das zweite und dritte Segment angehören, während diejenige Segmentreihe, welche zur Achse der Mutterwurzel rechtwinklig gestellt ist und das erste Segment enthält, keine Gefässe erzeugt. Bei *Equisetum* befinden sich die zwei primordialen Gefässe in den zwei rechts und links liegenden Ecken des Cambiumcylinders.

Wenn das Pericambium mangelt, so berühren die Gefässe der jungen Wurzel unmittelbar diejenigen der Mutterwurzel (so bei *Equisetum*). Ist ein Pericambium vorhanden, so verwandeln sich einige Zellen desselben in kurze Gefässzellen, welche die Verbindung vermitteln.

Indem die junge Wurzel in die Länge wächst, drückt sie die ausserhalb gelegenen Rindenzellen zusammen. Nur die zunächst liegende Rindenschichte folgt zuerst dem gegebenen Anstoss; sie stülpt sich nach aussen und vermehrt dabei durch radiale Theilung ihre Zellenzahl. Später aber wird sie ebenfalls zusammengedrückt und sammt den übrigen Zellschichten durchbrochen.

Vergleichen wir nun mit der Verzweigung der monopodialen, diejenige der gabeligen Wurzeln (von *Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoëtes*). Leider treffen wir bei den letztern auf die nämlichen, scheinbar fast unüberwindlichen Schwierigkeiten, mit denen die Erforschung der Entwicklungsgeschichte bei ihnen überhaupt zu kämpfen hat. Die Vorgänge in der Scheitelregion konnten trotz der zahlreichen und gelungenen Präparate nicht klar zur Anschauung gebracht werden. Die Ursache davon liegt theils in dem undeutlichen Gewebe, theils vorzugsweise in der unmittelbar in der Scheitelregion rasch sich wiederholenden Verzweigung, so dass man sowohl auf Querschnitten als auch auf Längsschnitten die Wurzelanlagen und ihre Mutterstrahlen, nach denen sie beurtheilt werden müssen, entweder

beide zusammen oder doch die einen in schiefer Stellung vor sich hat, so dass die Anordnung der Zellen nicht ent-räthselt werden kann.

Die gabelig-getheilten Wurzeln stimmen mit den monopodial-verzweigten darin überein, dass die Wurzelanlagen in streng basifugaler Richtung entstehen, dass somit grundwärts von einer schon vorhandenen Verzweigung sich keine neue Verzweigung mehr bildet. Die Verschiedenheit aber beruht darin, dass bei den monopodial-getheilten Wurzeln die Anlagen immer in einer gewissen, wenn auch geringen Entfernung vom Scheitel auftreten und unter einander selbst durch merkliche Abstände getrennt sind, während sie bei den gabeligen Wurzeln in der Scheitelregion selbst zusammengedrängt, sozusagen zusammen geknäuel sind.

Dieser Differenz entspricht ein in morphologischer Beziehung ungleicher Ursprung. Bei den monopodial-verzweigten Wurzeln bilden sich die Verzweigungsanlagen im Innern des Wurzelkörpers, nämlich aus den innersten Zellen der in allen Schichten angelegten Rinde. Bei den gabelig-getheilten Wurzeln entstehen sie in der Scheitelzelle selbst oder in den noch ungetheilten Segmenten. Sie befinden sich deshalb an der Oberfläche des Wurzelkörpers, bloss von dessen Wurzelhaube bedeckt.

Von dieser verschiedenen Entstehungsweise wird ein ungleicher Verzweigungscharakter bedingt. Bei den monopodial-getheilten Wurzeln stehen die Seitenwurzeln in 2 oder 3 (4) Längsreihen vor den primordialen Vasalsträngen. Bei den dichotomen Wurzeln findet meistens wirkliche Gabelung statt. Zuweilen indess haben die Wurzelverzweigungen stellenweise ein monopodiales Ansehen, aber dann stehen die Zweige nicht in Zeilen, die den Primordialsträngen entsprechen, sondern ohne Rücksicht auf die letztern in alternirenden (kreuzweise gestellten) Paaren oder einzeln mit der Divergenz $\frac{1}{4}$. Da nun die Wurzeln von

Lycopodium, *Selaginella* und *Isoëtes* entweder durchaus oder wenigstens in gewissen Regionen gegabelt sind und da ihr zuweilen und theilweise auftretendes monopodiales Aussehen möglicher Weise auf einem sympodialen Aufbau beruht, so glaubten wir, dass sie doch mit Recht als dichotome gegenüber dem wirklichen Monopodium mit vollkommener Abwesenheit von Gabelung bei *Equisetum*, *Marsilia* und den *Filices* bezeichnet werden können.

Da wir im Unklaren blieben, ob die Verzweigungsanlagen bei den gabeligen Wurzeln in der Scheitelzelle selbst oder in den Segmenten gebildet werden, so war es selbstverständlich auch unmöglich zu bestimmen, ob die beiden Gabelzweige in ihrem Ursprunge gleichwerthig seien oder nicht, ob also die Dichotomie in genetischer Beziehung eine ächte oder eine falsche sei. Wir haben nämlich die drei Möglichkeiten, a) dass die Anlagen der beiden Gabelzweige aus der Scheitelzelle, b) aus den beiden gegenüber liegenden letzten Segmenten entstehen und c) dass der eine Gabelzweig die Fortsetzung des frühern Strahls, der andere dagegen eine Neubildung aus einem Segment sei. Die beiden ersten Entstehungsweisen würden die wahre, die letztere die falsche Dichotomie anzeigen.

Bei *Lycopodium* kommen an den nämlichen Wurzeln dichotome und monopodiale Verzweigungen vor. Da es nun im höchsten Grade wahrscheinlich ist, dass sie alle genetisch gleich seien, so ist damit der Ursprung in der Scheitelzelle ausgeschlossen. An den Monopodien entstehen alle Zweiganlagen aus den Segmenten, welche entsprechend der vierzeiligen Zweigstellung wahrscheinlich ebenfalls in 4 Zeilen stehen, und von den beiden Gabelzweigen wird entweder nur einer oder beide (im letztern Falle mit Unterdrückung der Scheitelzelle) in den letzten Segmenten angelegt.

Für *Isoëtes* bieten sich zwei Möglichkeiten dar. Entweder sind die Scheitelzellen, wie es die Querschnitte durch

die Wurzelspitzen oft zu zeigen scheinen, zweisehnidig. Dann müssen, wegen der Stellung der Segmente in den Gabelzweigen und wegen der kreuzweisen Stellung der auf einander folgenden Dichotomieen, die Anlagen der Gabeläste in der Scheitelzelle gebildet werden, und es muss die Theilungsrichtung der Scheitelzelle in den auf einander folgenden Verzweigungsordnungen je um 90° wechseln. — Oder die Scheitelzelle hat (wie es auch für *Lycopodium* wahrscheinlich ist) eine vierseitige Gestalt und die Segmente liegen in vier Zeilen. Dann können die Gabelzweige aus den Segmenten entstehen, wobei wahrscheinlich von jedem Zweig nur vier Segmente gebildet werden, wovon die zwei letzten die Verzweigungsanlagen bilden. Denn bei allen dichotomen Wurzeln folgen die Verzweigungen in der Scheitelregion so dicht auf einander und das intercalare Wachsthum hat so sehr, gegenüber dem Scheitelwachsthum, die Oberhand, dass sehr wahrscheinlich in jedem Falle das Gewebe eines Gabelzweiges aus nicht mehr als einem einzigen Segmentumlauf hervorgeht.
