Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Marsiliaceen.

Von **Fritz Schneider.**

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Die Marsiliaceen sind schon wiederholt Gegenstand eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen. Vor allem ist die Embryologie von verschiedenen Autoren ausführlich geschildert worden. Die Entwicklung der Seitenorgane wird behandelt in Arbeiten von v. Hanstein (1865) für Blatt, Blattstiel und Blattspreite, von Nägeli und Leitgeb (1858, 1868) für die Wurzel und ihre Seitenwurzeln, mit denen sich auch van Tieghem und Douliot (1888) beschäftigt haben. Die neuesten Arbeiten sind die von Johnson (Marsilia 1898, Pilularia 1898), der die Blatt- und Sporokarpentwicklung studierte und zu wertvollen Ergebnissen gelangte. Über die Entwicklung des Stammscheitels ist jedoch außer den Angaben über die Form der Scheitelzelle und ihre Segmentierung nichts bekannt. Dieser Mangel und die sich oft widersprechenden Ergebnisse der Autoren, die über den Gegenstand gearbeitet haben, lassen eine neue entwicklungsgeschichtliche Untersuchung berechtigt erscheinen.

Methodisches.

Das Material stammt aus dem Königlichen Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem. Pilularia globulifera L. wuchs in einem fast ständig unter Wasser gehaltenen Bassin. Die untersuchten Marsilia-Arten (M. quadrifolia L. ed. 1, M. hirsuta R. Br., M. strigosa W., M. aegyptiaca W., M. Drummondii A. Br., M. elata A. Br., M. diffusa Lepr.) waren meist in Töpfen untergebracht, die nicht sehr feucht gehalten wurden. M. quadrifolia erhielt ich außerdem aus einem Beet mit sehr feuchter, oft unter Wasser gesetzter Heideerde. Alle Arten von Marsilia hatten nur Luftblätter gebildet.

Die Fixierung wurde mit Juel'scher Flüssigkeit (Zinkchlorid 20 g, Eisessig 20 ccm, Alkohol 50 % 960 ccm) oder Chromessigsäure (Chrom-

säure 5 g, Eisessig 15 ccm, Wasser 1000 g) vorgenommen, und zwar 18—30 Stunden lang. Chromessigsäure war zwar schwer auszuwaschen, gab aber bei weitem bessere Resultate als Juel'sche Flüssigkeit. Die Objekte wurden dann durch Alkoholstufen von 10 zu 10 % steigender Konzentration in absoluten Alkohol und durch vier Alkohol-Chloroform- bezw. Alkohol-Xylolstufen in Paraffin übergeführt und verblieben 3 bis 14 Tage lang im Thermostaten. Es mußte wegen der Härte der Objekte zur Erzielung guter Serien Paraffin vom Schmelzpunkt 60° angewandt werden. Gefärbt wurde meist mit Heidenhain'schem Hämatoxylin-Eisenalaun, und, um die Zellwände gut sichtbar zu machen, mit Eosin-Nelkenöl stark nachgefärbt. Die Schnittdicke betrug 6, 10 und 13 μ.

Erster Teil.

Die Entwicklung der Achse.

1. Allgemeine Orientierung, Scheitelwachstum und Segmentierung.

Die Marsiliaceen, vertreten durch die Gattungen Marsilia, Regnellidium und Pilularia, stimmen in ihrem Aufbau weitgehend überein. Sie besitzen eine dünne, auf dem Boden kriechende Achse, die aus kurzen Knoten und gestreckten Internodien besteht. Die Internodien werden gegen den Scheitel zu kürzer. Am Scheitel selbst kann man nur erkennen, daß sich die jüngsten Blätter ihm anlegen und ihn zusammen mit den zahlreich vorhandenen Haaren völlig bedecken. Die Knoten tragen je ein Blatt, einen Seitenzweig, eine Haupt- und meist mehrere Adventivwurzeln. Die fruktifizierenden Exemplare besitzen ein oder mehrere Sporokarpien an den Blattstielen. Die Blätter stehen in zwei Reihen, abwechselnd links und rechts von einer durch die Achse gelegt gedachten Medianen. Unter jeder Blattbasis entspringt eine Seitenachse, die ihrerseits dieselben Verzweigungsverhältnisse zeigt wie die Hauptachse. Die Wurzeln stehen in zwei Reihen, links und rechts von der Medianen, auf der ventralen Seite der Achse. Sitzt das Blatt auf der linken Seite des Sprosses, so sitzt auch die Wurzel links, sitzt es rechts, so sitzt auch die Wurzel rechts von der Medianen. Diese Verhältnisse sind bereits von verschiedenen Autoren klargelegt (Bower 1884, Campbell 1905, Lotsy 1909, Mettenius 1846, Meunier 1887).

Im großen ganzen ist der Aufbau außerordentlich regelmäßig und gleich bei allen untersuchten Marsilia-Arten und bei Pilularia. Es lag somit die Vermutung nahe, daß diese Übereinstimmungen entwicklungsgeschichtlich begründet seien. Ich will vorausschicken, daß sich diese

Annahme bestätigt hat. Die folgenden Betrachtungen gelten für die oben angegebenen Marsilia-Arten und für Pilularia.

Zur allgemeinen Orientierung mögen die Figuren 1 und 11 dienen. Sie stellen einen vertikalen Längsschnitt dar, der die Pflanze in zwei ungefähr symmetrische Hälften zerlegt. Es fällt auf, daß die ganze Scheitelregion stark aufgekrümmt ist, und zwar oft um mehr als 90°. Die Spitze des Sprosses wird von einer Scheitelzelle eingenommen, von der die ganze Entwicklung ausgeht. Etwas oberhalb der Mitte des Bildes verläuft ungefähr horizontal eine Zickzacklinie (Fig. 11). Die sie zusammensetzenden Geraden bilden in der Nähe des Scheitels fast rechte Winkel miteinander. Nach rückwärts werden die Winkel größer und erreichen bald den Betrag von 2 Rechten, so daß sich die Zickzacklinie mit zunehmender Entfernung vom Scheitel mehr und mehr ausreckt und schließlich in eine Gerade übergeht. Im allgemeinen läßt sie sich nur ein Stück weit, bis zu einem größeren Internodium, verfolgen. Hier tritt sie aus der Ebene heraus (Fig. 1), da die Achse in der Horizontalebene schwach zickzackförmig hin und her gebogen ist. Die konvexe, dem Boden zugekehrte Seite, möge als die ventrale, die konkave als die dorsale bezeichnet werden.

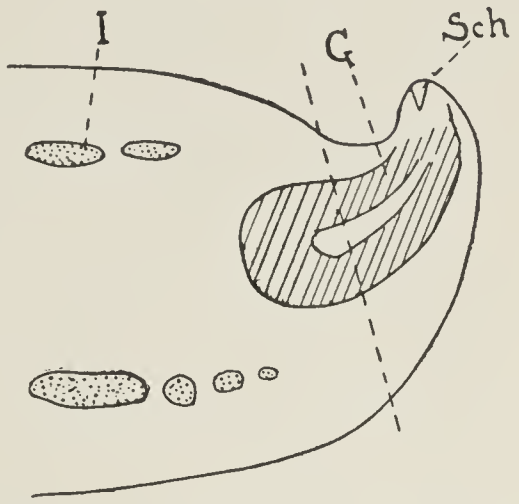


Fig. 1. Marsilia quadrifolia. Vertikaler Längsschnitt durch den Sproß. (Stark vergrößert in Fig. 11.) *G* Gefäßbündel, *Sch* Scheitelzelle, *I* Interzellularen. Die gestrichelte Linie stellt die untere Grenze von Fig. 11 dar. Vergr. 42.

Ich will nun die Vorgänge am Stammscheitel beschreiben. Aufschluß über die Gestalt der Scheitelzelle erhalten wir auf einem ungefähr horizontalen Längsschnitt, der ja wegen der Aufkrümmung des Stammes die Scheitelregion quer trifft. Da der Grad der Aufkrümmung für die verschiedenen Scheitel ganz verschieden ist, und sich in keinem Fall makroskopisch feststellen läßt, weil die Seitenorgane der jungen Knoten und die Haare ihn decken, so muß es dem Zufall überlassen

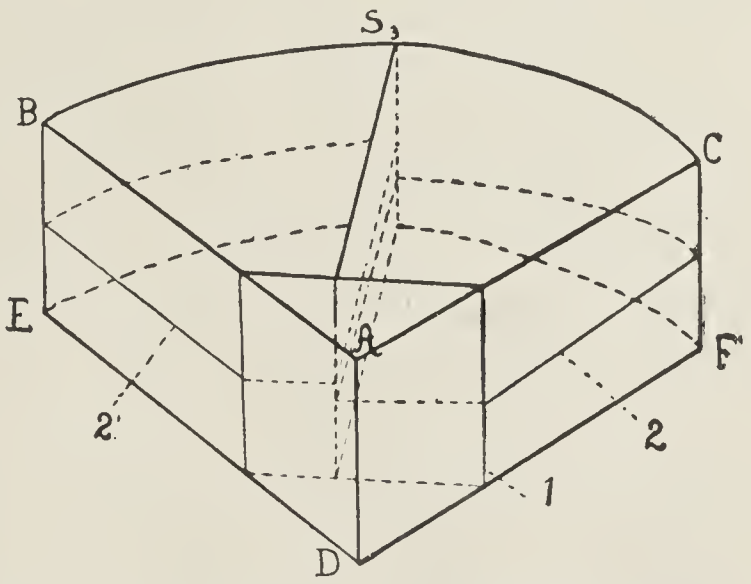


Fig. 2. Schema für die Aufteilung eines Stammsegments, Typus 3. (Erklärung im Text.)

bleiben, daß man den gewünschten Schnitt erhält. Die Scheitelzelle hat in der Aufsicht die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks, ist also dreischneidig. Ihre körperliche Gestalt ist die einer dreiseitigen Pyramide mit gewölbter Grundfläche. Ihre Lage ist so, daß eine plane Fläche dem Boden zugekehrt ist, und die dieser Fläche gegenüberliegende Kante in die Mediane der dorsalen Seite fällt. Der Winkel, unter dem je zwei Kanten der Pyramidenspitze gegeneinander geneigt sind, beträgt bei Marsilia 50—70°. Bei Pilularia ist er meist etwas kleiner.

In der Scheitelzelle entstehen durch ebene Wände, die abwechselnd parallel den drei Seitenflächen der Pyramide, der unteren und den beiden seitlichen, eingeschaltet werden, keilförmige Segmente. Die der Scheitelzelle zugekehrte dreieckige Fläche sei die obere (Fig. 2, $A\,B\,C$), die abgekehrte die untere Grundfläche (Fig. 2, $D\,E\,F$), die beiden seitlichen mögen Seitenflächen, und die Gerade, in der sie sich schneiden (Fig. 2, $A\,D$), die Innenkante des Segments genannt werden. Nach der Abgliederung vergrößert sich jedes Segment und schreitet bald zur Zerlegung in Zellen, während die Scheitelzelle zu ihrem ursprünglichen Volumen heranwächst und sich von neuem teilt.

2. Die Zerlegung der Segmente in Zellen.

Die Art der Aufteilung innerhalb der einzelnen Segmente ist im großen ganzen dieselbe für die lateralen und die ventralen Segmente. Diese, die wegen der Krümmung der Achse länger sind, schieben nur einige Querwände mehr ein (Fig. 11, Wand *a*, *b*, *c*, Segment XI).

Um die ziemlich verwickelten Verhältnisse, die schon bei der Ausbildung der ersten Wände auftreten, klarzulegen, verweise ich auf die schematischen Figuren 2—4. Figur 2 zeigt, daß nach einigen Aufteilungen das Segment aus einer zentralen und vier paarweise neben- und übereinander liegenden Zellen besteht. Dieser Zustand kann auf verschiedene Weisen erreicht werden.

1. Typus: Figur 3 *a* und *b*. Die zuerst aufgetretene Wand ist die Sextantwand (s_1). Sie verläuft von der Mitte der Außenwand bogenförmig zur einen Seitenwand; das Segment besteht aus zwei nebeneinander liegenden, ungleich großen Zellen (Fig. 3 *a*). Von der größeren schneidet die nun folgende Wand 1 eine zentrale Zelle ab. Das Segment besteht nunmehr aus einer zentralen und zwei gleichgroßen peripheren Zellen. In diesen erfolgt durch Wand 2 und 2′, die den Grundflächen parallel verlaufen, eine Aufteilung in zwei Etagen.

Wand 1 kann auch folgenden Verlauf haben (Fig. 3 *b*): In der größeren der durch die Sextantwand gebildeten Zellen tritt eine Bogen-

wand 1 auf, und auf sie stößt Wand 1′, wodurch wiederum eine zentrale Zelle gebildet ist. Gleichzeitig hat aber Wand 1 die ursprünglich größere Zelle in zwei Etagen zerlegt. In der ursprünglich kleineren erfolgt derselbe Vorgang durch Wand 2′, die wie in Figur 2 *a* verläuft.

Fig. 3 *a*. Fig. 3 *b*.

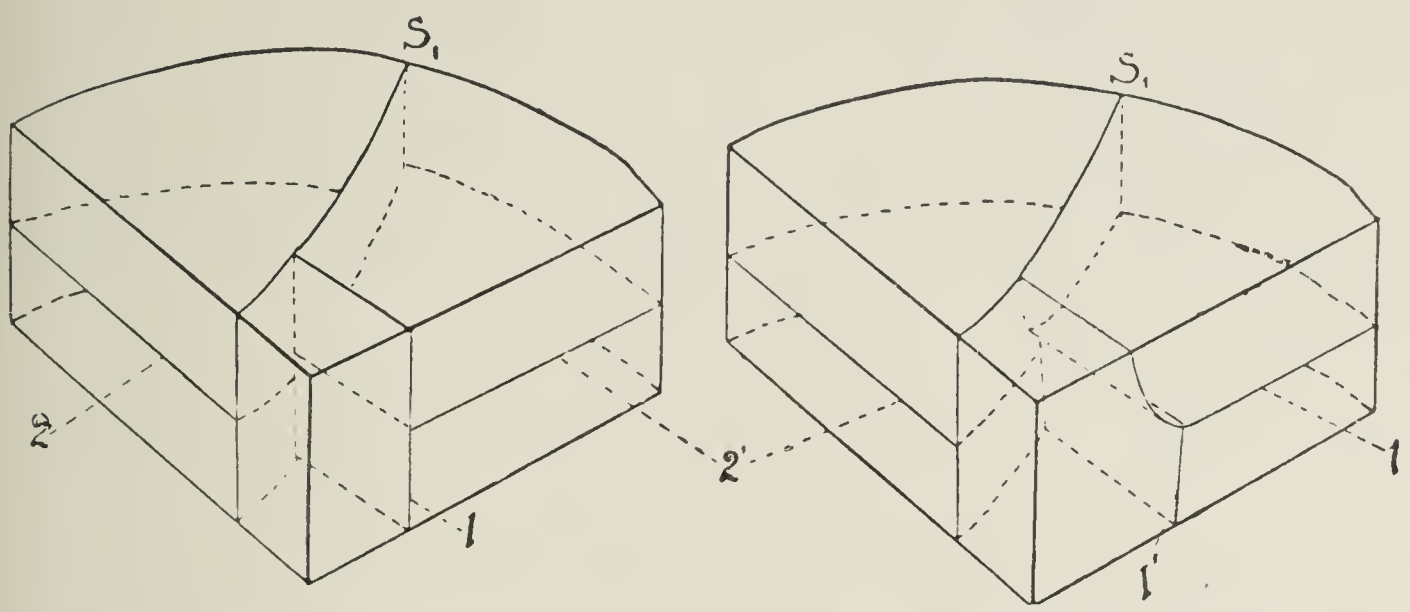


Fig. 3 *a* u. *b*. Schema für die Aufteilung eines Stammsegments, Typus 1. (Erklärung im Text.)

2. Typus: Figur 4 *a* und *b*. Die ersten Teilungswände sind gegenüber denen des Typus 1 um 90° gedreht.

Figur 4 *a*. Die zuerst auftretende Wand s_2 schneidet senkrecht zur Wand s_1 der Figur 3 *a* ein. Das Segment besteht aus zwei über-

Fig. 4 *a*. Fig. 4 *b*.

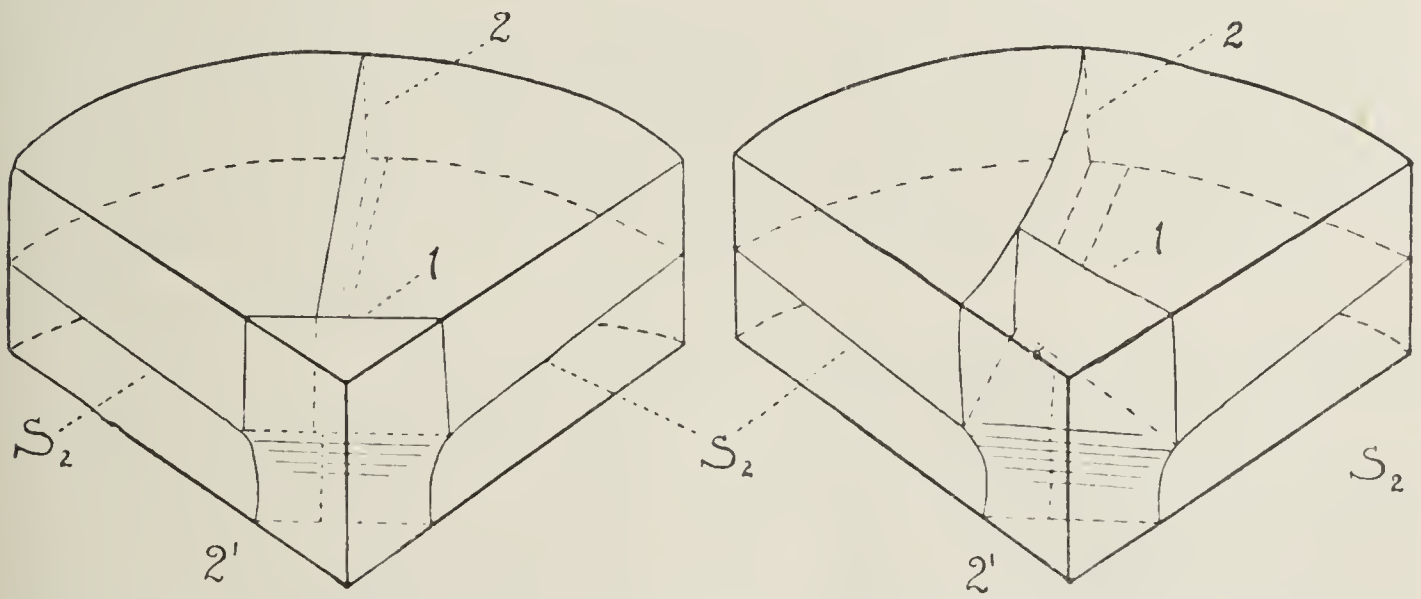


Fig. 4 *a* u. *b*. Schema für die Aufteilung eines Stammsegments, Typus 2. (Erklärung im Text.)

einander liegenden ungleich großen Zellen. Aus der größeren werden durch Wand 1 eine zentrale und eine periphere Zelle gebildet. Durch Wand 2 und 2′, die senkrecht zu den ebenso bezeichneten der Figur 3 *a* verlaufen, wird der in Figur 2 angegebene Zustand hergestellt.

Figur 4 *b* zeigt, daß bei der Abgrenzung der zentralen Zelle in der größeren Zelle die Teilungen in einer der Figur 3 *b* entsprechenden Weise verlaufen können.

3. Typus: Die Figur 2 stellt einen dritten Typus dar. Er ist gekennzeichnet durch das Fehlen der Sextantwand. Die zuerst abgeschnittene Zelle ist die Zentrale. Die Aufteilungen in den peripheren Zellen erfolgen durch drei Wände (s_3, 2, 2′).

Es kann noch der der Fall eintreten, daß das Segment durch eine der Grundfläche parallele Wand in zwei gleiche übereinander liegende Zellen geteilt wird. Jede Hälfte verhält sich bei ihren weiteren Aufteilungen wie ein selbständiges Segment.

Die weiteren Teilungen vollziehen sich zunächst in den peripheren Zellen. Sie zerfallen in vier Etagen. Jede Etage wird durch die Sextantwand oder die ihr entsprechende, in zwei nebeneinander liegende Hälften zerlegt. Wand 3, 4 und 5 teilen jede Hälfte in fünf Zellen (Fig. 9), so daß eine Etage aus 10 Zellen besteht. Im Verlauf der Wände 3—6 treten dieselben Unterschiede in der zeitlichen Aufeinanderfolge und in der Anordnung auf, wie sie im Typus 1—3 für die zuerst auftretenden Wände beschrieben wurden. (Vgl. Fig. 7—13.)

Fig. 5 *a*. Fig. 5 *b*.

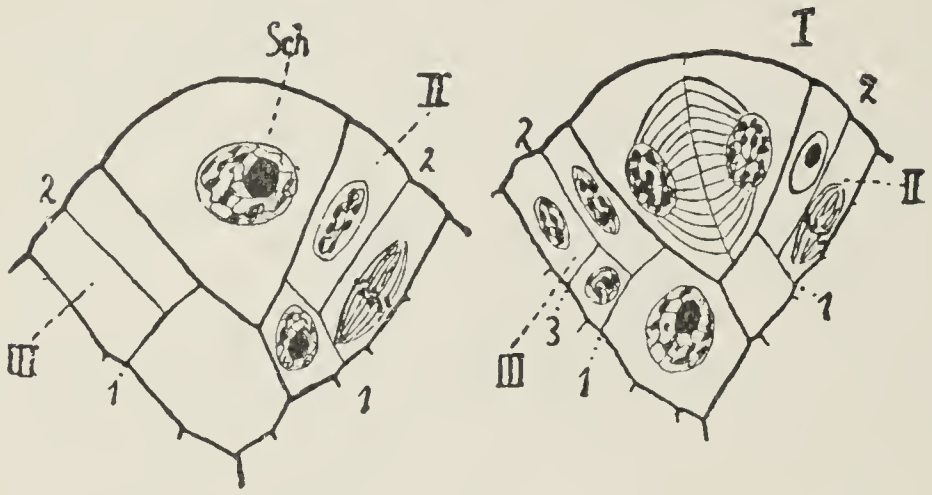


Fig. 5 *a* u. *b*. Marsilia quadrifolia. Transversaler Längsschnitt. *a* bei hoher, *b* bei tiefer Einstellung. *Sch* Scheitelzelle; *I*, *II*, *III* = 1., 2., 3. Segment; *1* Wand (3. Segm.) nach Typus 1 oder 3. Geht die Teilung nach Typus 1, so kann sie als s_1, oder als 1 (Fig. 3 *a*) bezeichnet werden. Durch Wand 2 erfolgt die Zerlegung in zwei Etagen. Vergr. 583.

Bevor ich zum Beweis dieser Ansichten durch die nach Präparaten angefertigten Zeichnungen schreite, mache ich darauf aufmerksam, daß an einem Schnitt, sei er nun längs oder quer, in keinem Falle etwas über den räumlichen Verlauf der Wände ausgesagt werden kann. Figur 3 *a* und *b* stimmen in der Aufsicht unter sich und mit Figur 4 *b* völlig überein. Die Längsschnitte, in denen der Wandverlauf im großen ganzen so ist, wie er auf den Seitenflächen der Figuren 2—4 zum Ausdruck kommt, zeigen oft dieselben Bilder, wie man sich leicht durch Vergleich der Figuren 2 mit 3 *a* und *b* überzeugen kann. Im Zusammenhang damit weise ich darauf hin, daß die Bezeichnungsweise der Wände

bei den Figuren 5—13 und 18 eine mehr oder weniger willkürliche ist. Es ist eben nicht zu entscheiden, ob z. B. einer Wand nach den schematischen Figuren die Bezeichnung *s* oder 1 oder 1′ zukommt.

Um mediane Schnitte durch die Achse zu erhalten, kann man wegen der Aufkrümmung auf zwei Weisen verfahren. Man kann zunächst die Achse parallel zur Symmetrieebene, die vertikal steht, in Schnitte zerlegen (Fig. 1, 11 und 13) [vertikaler Längsschnitt]. Schneidet man senkrecht zu dieser Richtung in den jungen aufgekrümmten Teil der Achse, so trifft man — von der ventralen zur dorsalen Seite fortschreitend — zuerst das ventrale und schließlich die beiden dorsalen Segmente [transversaler Längsschnitt].

Fig. 6 *a*. Fig. 6 *b*.

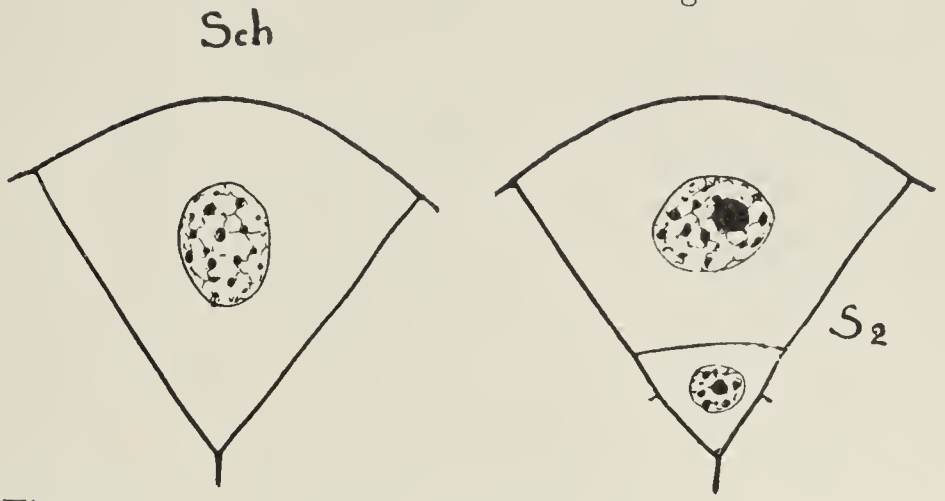


Fig. 6 *a* u. *b*. Marsilia quadrifolia. Transversaler Längsschnitt. *a* bei tiefer, *b* bei hoher Einstellung. Bildung der ersten Wand s_2 nach Typus 2. Vergr. 583.

Der Winkel, den die Seitenflächen eines eben abgeschnittenen Segmentes miteinander bilden, ist naturgemäß so groß, wie der zwischen den entsprechenden Flächen der Scheitelzelle und beträgt 50—70°. Nachdem das Segment etwas herangewachsen ist, schreitet es zur ersten Teilung, die nach einem der oben beschriebenen Typen verläuft. Der Unterschied zwischen den schematischen Figuren und den dargestellten Objekten besteht lediglich darin, daß in ihnen hier und da schon weitere, sekundäre Teilungen aufgetreten sind, die im Schema nicht mit berücksichtigt wurden. Die Bezeichnungsweise der Wände ist dieselbe für die Figuren und die daraus abgeleiteten Schemata. Man vergleiche an ihrer Hand die Querschnitte bzw. Aufsichten (Figuren 5—10), mit den Längsschnitten (Figuren 11—13). Es lassen sich dann die oben geschilderten Verhältnisse verfolgen.

Fig. 7. Fig. 8.

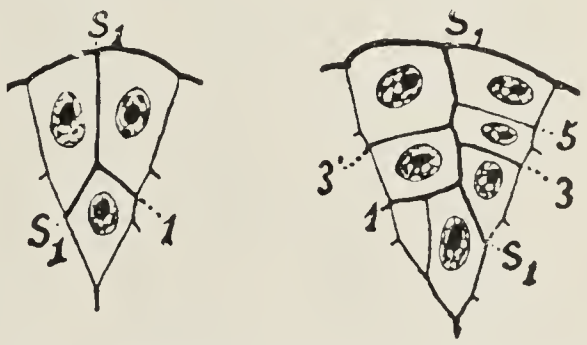


Fig. 7. Pilularia globulifera. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. Die zentrale Zelle wird abgeschnitten durch Wand 1. s_1, s_1 Sextantwand (Typus 1). Vergr. 583.

Fig. 8. Pilularia globulifera. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. s_1, s_1 Sextantwand (Typus 1), 3, 3_1 Pleromwand. Vergr. 583.

Wenn das in Schema Figur 2 dargestellte Stadium erreicht ist (Fig. 11, Segment IV), hat sich das Segment fast noch nicht verbreitert.

Figur 9 zeigt noch einen Winkel von etwa 50°. Bald wachsen jedoch die Zellen heran, und in Figur 10 erkennt man, daß das Segment bereits den Umfang eines Drittelkreises erreicht hat.

Fig. 9 *a*. Fig. 9 *b*.

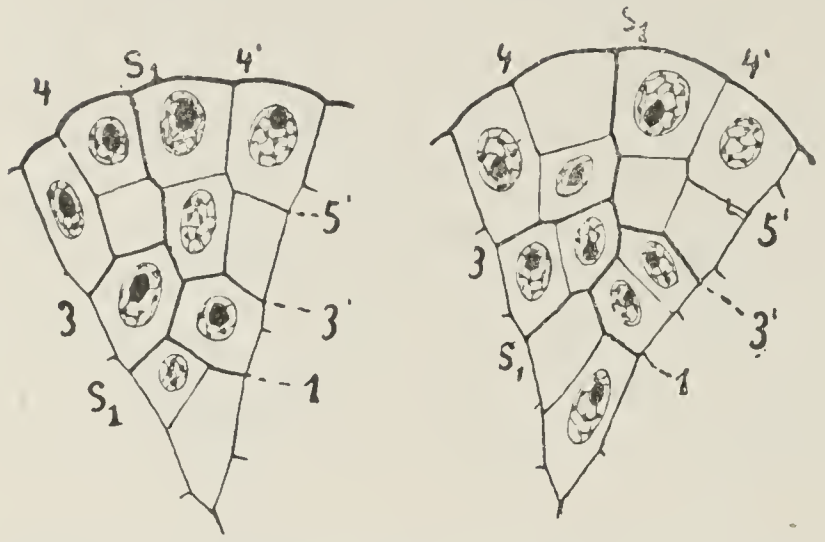


Fig. 9 *a* u. *b*. Pilularia globulifera. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. Dasselbe Segment bei hoher (Fig. 9 *a*) und tiefer (Fig. 9 *b*) Einstellung. s_1, s_1 Sextantwand nach Typus 1. Vergr. 583.

Durch die Aufkrümmung ist eine Verschiedenheit in der Ausbildung der dorsalen und ventralen Segmente bedingt. Die dorsalen Segmente liegen mit einer Seitenfläche in der Region stärkster Krümmung. Diese Fläche ist dann entsprechend kürzer, wie die der ventralen Seite zugekehrte. Aus Figur 10 geht deutlich der Unterschied zwischen den beiden Kanten, in denen die dorsale und ventrale Fläche geschnitten sind, hervor. Figur 18 stellt ein ventrales Segment dar, und es ist dementsprechend keine Längenverschiedenheit der Kanten festzustellen.

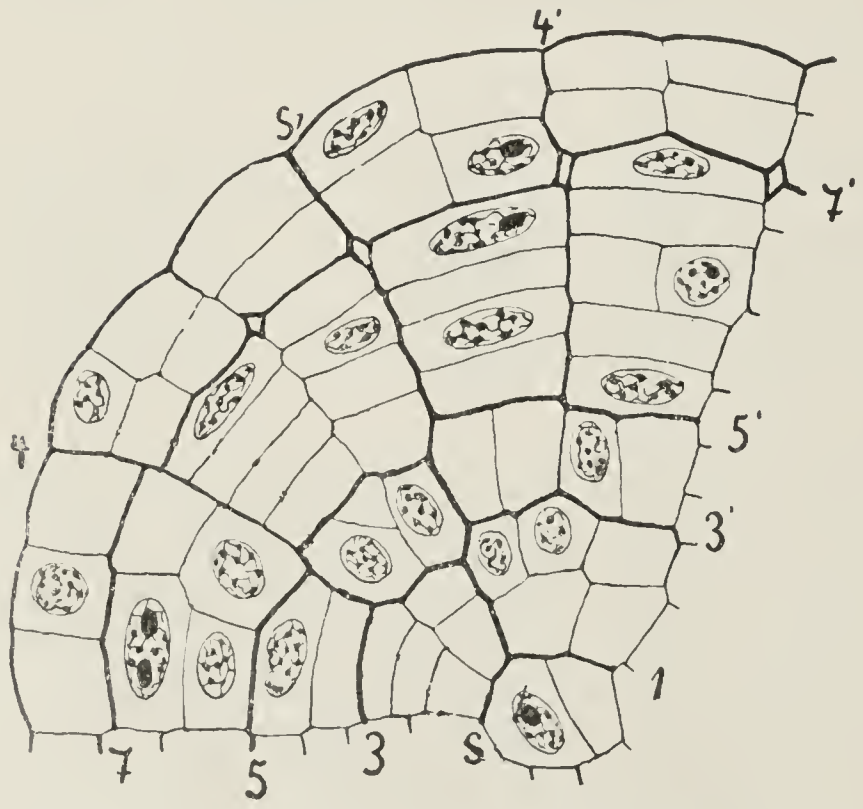


Fig. 10. Marsilia quadrifolia. Querschnitt durch die Achse. Zu beachten die zahlreichen sekundären Aufteilungen. Vergr. 583.

Auch die Längsansicht (Fig. 11) zeigt, daß die Zickzacklinie, in der sich die Segmente berühren, nach der Rückenseite zu verschoben ist.

3. Die Begrenzung und Ausbildung der Gewebe.

Bevor ich zur Schilderung der Vorgänge schreite, die zur Begrenzung und Ausbildung der Gewebe führen, will ich kurz ihre allgemeine Anordnung im ausgebildeten Stamm besprechen (Potonié 1887, Russow 1872). An die Epidermis grenzen mehrere Schichten Rindenparenchym. Darauf folgen 20—30 mehr oder weniger große Inter-

zellularen (bei den von mir untersuchten Landformen durchweg sehr klein), die mit ebensovielen radialen Trägern[1]) abwechseln. Dann kommen viele Schichten stark verdickter, oft stärkehaltiger Zellen, die durch eine Endodermis gegen das konzentrische Gefäßbündel abgegrenzt



Fig. 11. Marsilia quadrifolia. Vergleiche mit Fig. 1. Vertikaler medianer Längsschnitt. Zu beachten die Aufteilungen nach Kombinationen von Typus 1 bis 3. — *a*, *b*, *c* Segment XI, Erklärung im Text. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den vorhergehenden Figuren. *tr* Haar. Vergr. 466.

---

1) Als Träger bezeichne ich der Kürze des Ausdrucks wegen die zwischen den Interzellularen befindlichen Parenchymlamellen, die zur Aussteifung der Rinde dienen, aber selbstverständlich mit den I-Trägern des mechanischen Systems in biegungsfesten Organen nicht zu verwechseln sind.

sind. Dieses besteht aus zwei konzentrischen Leptomringen, die einen ebenfalls konzentrischen — an den Stellen, wo keine Seitenorgane ansetzen, völlig herumlaufenden — Ring aus Hadromelementen einschließen. Innerhalb des inneren Leptomringes liegt, abermals von einer Endodermis, der inneren Endodermis, umgeben, ein massiver Zylinder gestreckter, oft verdickter Elemente, das Mark.

Der erste Schritt zur Bildung eines inneren Zellkomplexes geschah durch die Bildung der zentralen Zelle (Fig. 5—9; Längsschnitte Fig.

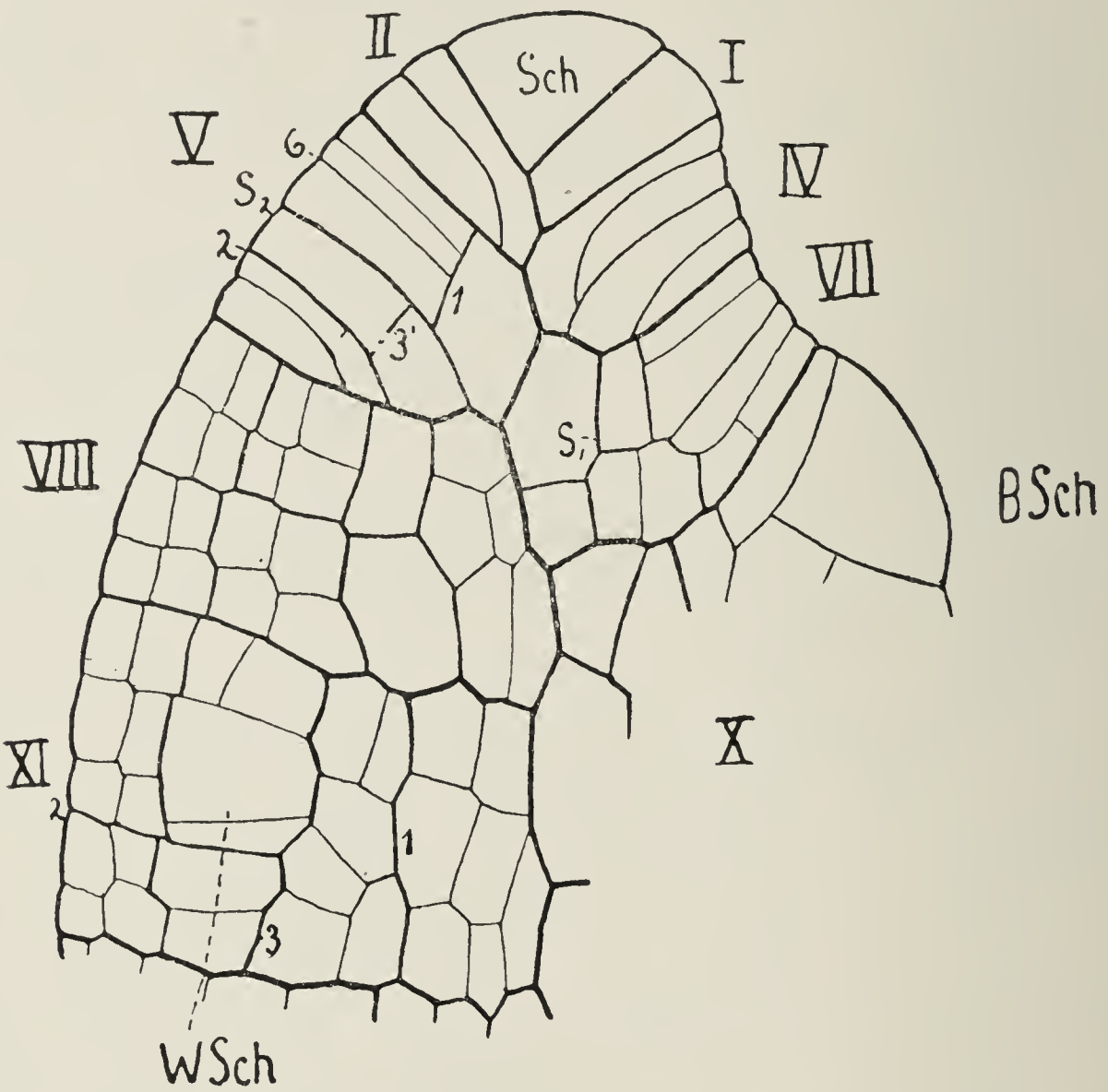


Fig. 12. Marsilia strigosa. Transversaler Längsschnitt durch die Achse. Bezeichnungen wie in Fig. 11 u. 13. Vergr. 466.

11—13). Diese Längsschnitte lassen erkennen, daß damit das Mark abgegrenzt ist (Wände 1, 1′, *ss*). An denselben Schnitten und an dem Querschnitt (Fig. 18) sieht man, daß die Wände 3, 3′ die Grenze für das äußere, das Gefäßbündel liefernde, Plerom bilden. Die Mutterzelle für die Epidermis und die ihr anliegenden Zellen wird relativ spät durch Wand 7 (Fig. 10—13 und 18) abgegliedert, während die primäre Rinde mit den radialen Trägern von den durch Wand 5 (s. dieselben Figuren) gebildeten beiden Zellen geliefert wurde.

Es treten nunmehr zahlreiche weitere Teilungen auf, die außen ungefähr kubische Zellen erzeugen. Die äußersten bilden die Epidermis. Die Epidermiszellen gliedern durch eigenartige Wände die Haarmutterzellen ab, ganz in derselben Weise, wie es Johnson (1898) für das Blatt beschrieben hat.

Die primäre Rinde erzeugt in ihrer innerstən Schicht die Endodermis; es läßt sich dies an den Schnitten Figur 12, 13 und 18 erkennen, wo die Wurzelmutterzelle außerhalb und angelehnt der Pleromwand liegt. Bekanntlich gehen ja bei den Gefäßkryptogamen die Wurzeln aus der Endodermis hervor. Die an die Endodermis nach außen anschließenden Schichten werden — wie schon bemerkt wurde — stark verdickt. Die äußersten Schichten liefern die radialen Träger durch Einschieben zahlreicher perikliner Wände. Die Interzellularen entstehen in der von Johnson für das Blatt beschriebenen Weise.

Das Plerom spaltet sich in zahlreiche Zellen auf. Auf dem Längsschnitt (Fig. 11) zeigt es sich, daß seine Elemente eine starke Streckung in der Längsrichtung erfahren. Die Art der Anlage von Protohadrom und Protoleptom wurde zuerst von Russow (1872) festgestellt.

Zweiter Teil.

Die Entstehung und Ausbildung der Seitenorgane.

1. Das Blatt.

Die Entstehung und Ausbildung der Blätter ist besonders in zwei Arbeiten von Johnson (Pilularia 1898, Marsilia 1898) ausführlich geschildert worden, und auch bei v. Hanstein finden sich Angaben darüber. Meine Beobachtungen stimmen mit denen von Johnson bis auf eine prinzipielle Abweichung, die Lage der Blattscheitelzelle am Stamm, überein, und ein Teil unserer Figuren deckt sich innerhalb der Grenzen der individuellen Abweichung völlig.

1. Die Anlage der Blattscheitelzelle.

Die Blätter entstehen aus den lateralen Segmenten. Es sollen nun die Teilungen in den Segmenten, die einem Blatt den Ursprung geben, geschildert werden.

Ich muß zunächst darauf eingehen, wie die Orientierung der Schnitte sein muß, um günstige Bilder zu liefern. Ein völlig medianer vertikaler Längsschnitt, wie ihn Fig. 11 zeigt, trifft keine Anlagen von Seitenorganen. Er geht auf der dorsalen Seite des Sprosses gerade durch die Grenze der beiden lateralen Segmente, und auf der ventralen

Seite schneidet er keine Wurzeln an, da die Anlagen dieser Organe — wie noch gezeigt werden wird — links oder rechts von der medianen Sextantwand des ventralen Segments entstehen. Weicht jedoch der Schnitt — wie das meist der Fall ist — etwas von der Medianen ab, so werden oft Anlagen von Blatt und Wurzel getroffen. Da sich in der Nähe des Scheitels die Segmentgrenzen und der Verlauf der ersten Teilungswände im Segment noch bestimmen lassen, so besteht die Möglichkeit, den Zusammenhang zwischen der Segmentierung und Blatt-



Fig. 13. Marsilia strigosa. Vertikaler Längsschnitt durch die Achse. Nicht völlig median. *BSch* Blattscheitelzelle; *B I*, *B II* Blattsegmente 1 und 2; *WSch* Wurzelscheitelzelle. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 466.

stellung festzustellen. Die Fig. 13 stellt einen Längsschnitt dar, der Blatt- und Wurzelanlagen getroffen hat.

Es gibt aber noch einen anderen brauchbaren Weg, sich über den Ort der Blattanlagen Klarheit zu verschaffen. Man stellt transversale Längsschnitte durch die aufgekrümmte Region der Achse her, in der meist schon Blattanlagen vorhanden sind, indem man das Messer senkrecht zur Richtung der ausgebildeten Achse führt. Man trifft dann, von der ventralen zur dorsalen Seite fortschreitend, zuerst auf die An-

lagen der Wurzeln, und nachdem das ventrale Segment durchschnitten ist, erhält man Schnitte, die rechts und links die Anlagen junger Blätter zeigen.

Man sieht dann folgendes: Das Segment wird nach einer der oben beschriebenen Teilungsweisen zerlegt, bis der in Fig. 2 dargestellte Zustand erreicht ist. Wand 6 (Fig. 13) bildet aus jeder Etage zwei, so daß vier übereinander liegende Zellen vorhanden sind. Nachdem noch Wand 5 aufgetreten ist, und außerdem schon zahlreiche sekundäre Teilungen stattgefunden haben, schreitet eine der zwei mittleren Etagen direkt zur Bildung der Blattscheitelzelle, durch abwechselnd gegen den Scheitel und die Basis geneigte Wände. In Fig. 13 ist es die obere der mittleren Etagen, in zahlreichen anderen Fällen, von denen keiner abgebildet ist, die untere. Dieser Vorgang vollzieht sich immer in der dorsalen Hälfte des Segments. Die Scheitelzelle ist zweischneidig. Es bestätigen sich also die Angaben von Meunier (1887) und Johnson (1898), entgegen denen von Campbell (1893), der für das Blatt eine dreischneidige Scheitelzelle angibt.

Auf Längsschnitten durch den Stammscheitel sieht man, daß die Längsachse der Grundfläche der Blattscheitelzelle quer zur Längsrichtung des Stammes liegt. Diese Angaben widersprechen denen von Bower (1884) und Johnson (1898). Es kann jedoch nach meinen zahlreichen Präparaten kein Zweifel sein, daß die Lagerung so ist, wie oben angegeben wurde.

Das junge Blatt wächst dadurch, daß von der Scheitelzelle abwechselnd nach dem Scheitel und der Basis des Sprosses Segmente abgeschnitten werden, die sich strecken. Alsbald wölbt es sich als kleiner Höcker über das umgebende Gewebe empor. Das Wachstum schreitet relativ schneller fort als das des Stammscheitels, und bald ragt das kleine konische Organ über den Stammscheitel hinaus. Dabei vollzieht sich das Wachstum nicht in einer Ebene, sondern es treten Drehungen auf, und nachdem die Einrollung an der Spitze begonnen hat, bekommt man auf einem Querschnitt durch den Stamm ein Bild, wie es Johnson in seiner Figur 24 (Marsilia) darstellt, und wonach es den Anschein hat, als ob die Längsachse der Grundfläche der Blattscheitelzelle in der Richtung des Stammes liege.

2. Die Zerlegung der Segmente in Zellen.

Über die Zerlegung der Segmente in Zellen liegen eingehende Beobachtungen von Johnson vor (1898, Pilularia und Marsilia), die ich bestätigen kann. Eine unwesentliche Abweichung ergab sich nur

beim Marsiliablatt. Ich glaube jedoch, das dies lediglich davon herrührt, daß Johnson Wasserblätter und ich Luftblätter untersuchte.

Ich muß ganz kurz auf die Art und Weise der Aufteilung eingehen, um die von mir beobachteten Abweichungen beschreiben zu können. Ich halte mich dabei an die Arbeiten von Johnson, und verweise auf sie betreffs der Einzelheiten, die dort sehr genau beschrieben sind.

Die nach rechts und links abgeschnittenen, im Querschnitt halbkreisförmigen Segmente treffen sich in einer Zickzacklinie, die Johnson „median wall“ (Fig. 14 *mw*) nennt. Von dieser ausgehend erfolgt die weitere Zerlegung in der Weise, daß in den einzelnen Segmenten die „sections“ von Johnson abgeschnitten werden. Die erste „section“ ist dabei doppelt so groß wie die folgenden.

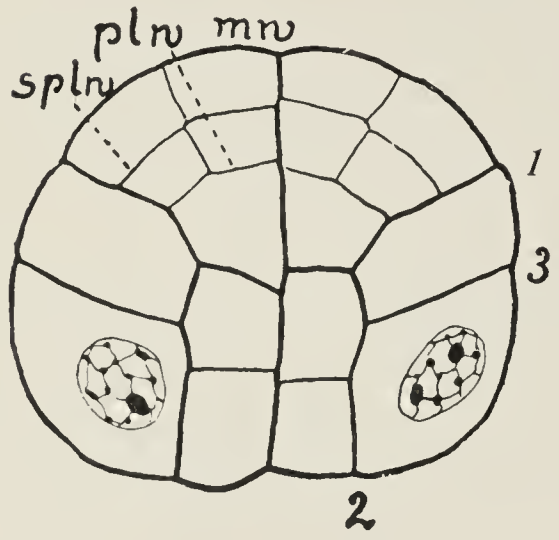


Fig. 14. Marsilia diffusa. Querschnitt durch ein junges Blatt. Bezeichnungen nach Johnson: *mw* median wall; *plw* plerom wall; *splw* secundary-plerom wall. Vergr. 583.

Im Blatt von Pilularia treten drei solcher Wände auf, und das ganze Segment ist damit in vier Teile zerlegt. In der „section“ 1 tritt eine nochmalige Aufspaltung ein, und jeder der so entstandenen fünf Abschnitte liefert — nachdem durch perikline Wände Plerom und Dermatogen abgetrennt sind — einen radialen Träger. Das ausgebildete Blatt von Pilularia zeigt also zweimal fünf radiale Träger (Fig. 6—8 von Johnson. Pilularia).

Im Blatt von Marsilia treten außer den oben beschriebenen drei „section“ Wänden nach Johnson noch zwei weitere auf, bevor die Marginalzelle durch eine perikline Wand zerlegt wird, so daß dem ausgebildeten Blatt 14 radiale Träger zukommen. Ein anderer Unterschied gegenüber Pilularia besteht darin, daß die erste in der „section“ 1 auftretende Wand (Fig. 14 *plw*) nicht die Grenze für das Plerom bildet, sondern daß erst eine zweite perikline Wand (Fig. 14 u. 15 *splw*) diese Grenze darstellt. Diese Beobachtung konnte ich bestätigen (vgl. Fig. 7—10 von Johnson. Marsilia.).

Der Unterschied, den ich fand, besteht nun darin, daß bei den von mir untersuchten Marsilien außer den von Johnson beobachteten fünf „section“ Wänden immer noch zwei weitere auftraten, so daß die Zahl der radialen Träger 18 betrug. Im übrigen können in diesen Trägern sekundär noch Aufspaltungen stattfinden (Fig. 10, Johnson. Marsilia), so daß eine größere Anzahl entsteht.

Es galt noch festzustellen, wodurch die Einrollung des Blattes zustande kommt. Sie hat dieselbe Ursache, wie die Aufkrümmung des Stammes. Es findet auf der Seite, wo die „section“ 1 liegt, ein

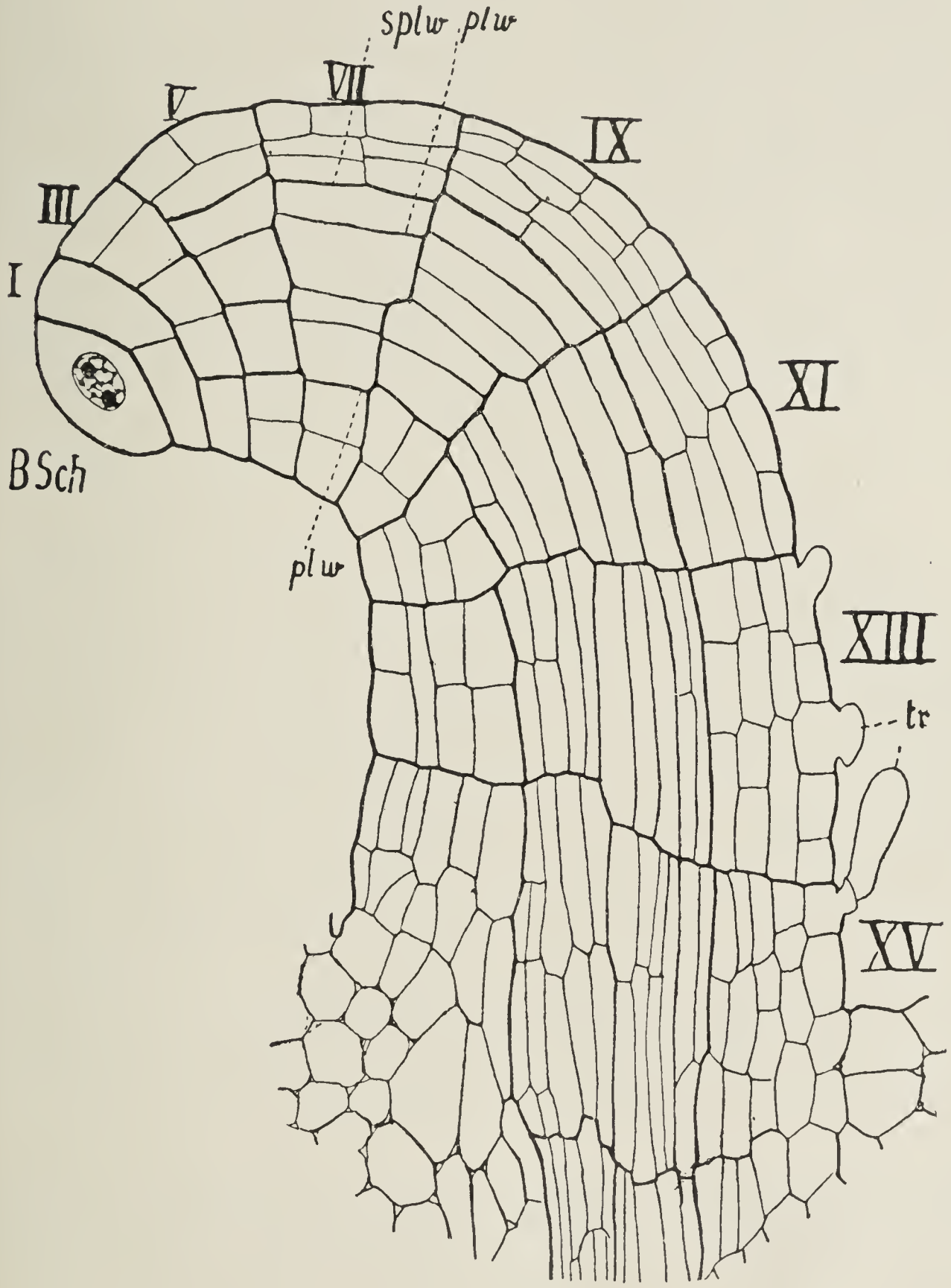


Fig. 15. Marsilia diffusa. Längsschnitt durch das Blatt parallel der „median wall“. *tr* Haar. Sonstige Bezeichnungen wie vorher. Zu beachten, daß auf der dorsalen Seite bedeutend mehr Wände, als auf der ventralen gebildet werden. Vergr. 466.

stärkeres Längenwachstum statt, im Verlauf dessen in horizontaler Richtung einige Wände mehr eingeschoben werden.

3. Die Spreitenbildung.

Die Frage nach der Art der Spreitenbildung ist im Prinzip durch die Arbeiten von v. Hanstein (1865), A. Braun (1870) und Johnson (Marsilia 1898) gelöst. Ein wichtiger Punkt, der in diesen Arbeiten diskutiert, aber in keiner gelöst wurde, ist der nach dem Schicksal der Blattscheitelzelle. Johnson spricht zwar die Vermutung aus, daß sie durch eine perikline Wand aufgeteilt werde, sich also verhalte, wie die Scheitelzelle des Sporokarps, aber es gelang ihm nicht, Präparate davon zu erhalten. Meine Figur 16 stellt einen Schnitt dar, der erkennen läßt, daß Johnson mit seinen Vermutungen Recht hat.

Im einzelnen vollzieht sich der Vorgang der Spreitenbildung so, daß in den Segmenten der Blattanlage, die zur Spreitenbildung schreiten,

Fig. 16.

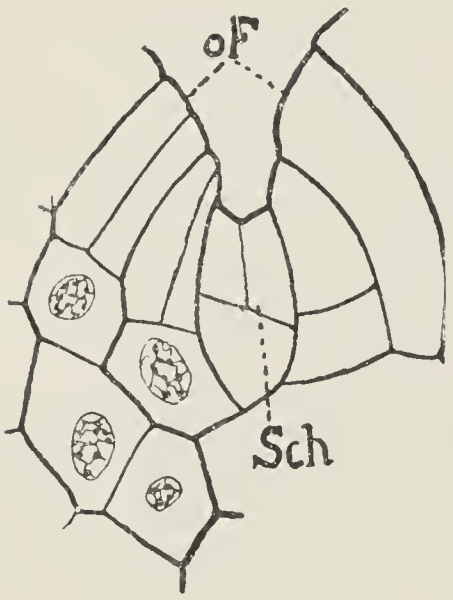


Fig. 17.

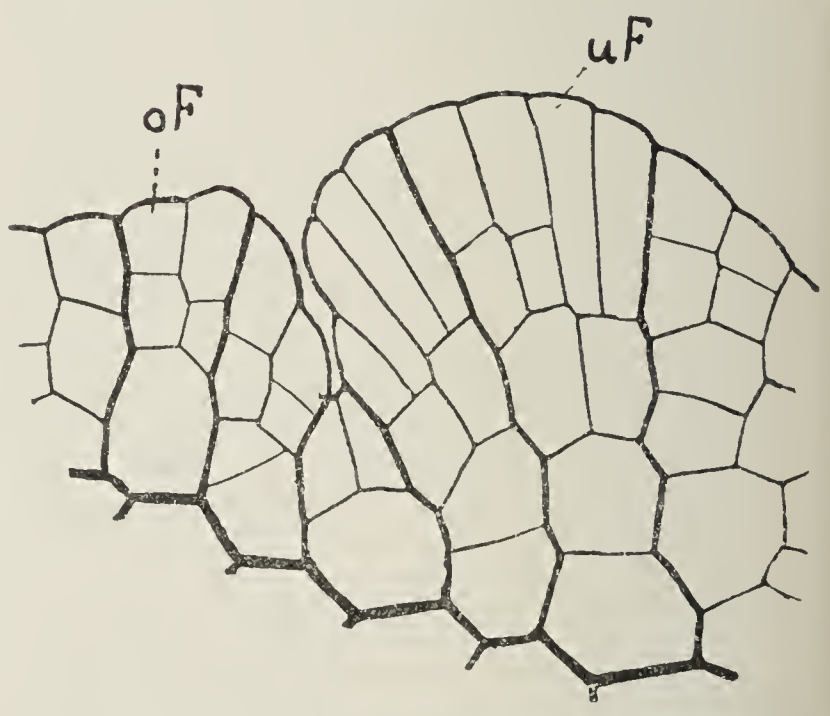


Fig. 16. Marsilia spec.? Aufsicht auf das obere Fiederpaar (*oF*). *Sch* Scheitelzelle des Blattes (aufgeteilt). Vergr. 583.

Fig. 17. Marsilia hirsuta. Aufsicht auf zwei Fiederpaare. *uF* untere Fieder, *oF* obere Fieder. Vergr. 583.

„section“ 7 nicht durch eine perikline Wand aufgeteilt wird, sondern fortfährt, abwechselnd parallel den älteren „section“ Wänden Wände einzuschieben (Fig. 20 u. 21 Johnson, Marsilia, Querschnitte). In der Aufsicht auf die Fläche der jungen Spreite kann man die Anzahl der Segmente feststellen, die an der Spreitenbildung beteiligt sind, und außerdem das abwechselnde Auftreten perikliner und antikliner Wände sehen, durch deren Tätigkeit die fächerartige Verbreiterung der Spreite zustande kommt. Nachdem auf diese Weise das ältere, untere Fiederpaar gebildet ist, wird beiderseits ein Segment übersprungen, und in

den scheitelwärts folgenden Segmenten vollziehen sich dieselben Erscheinungen, wie die, welche zur Bildung des unteren Fiederpaares geführt haben. Im Verhalten der Blattscheitelzelle ist zu dieser Zeit eine Änderung noch nicht eingetreten. Sie liegt in einer tiefen Bucht zwischen den sich vorwölbenden beiden oberen Fiedern. Erst jetzt tritt eine perikline Wand auf, womit die Tätigkeit der Scheitelzelle beendet ist. Die äußere der beiden Tochterzellen wird dann median antiklin halbiert (Fig. 16). Bei Pilularia war in Blättern, die schon zwei Spiralwindungen ausgeführt hatten, noch keine Aufteilung der Scheitelzelle zu beobachten.

Wie schon oben bemerkt wurde, erfolgt die Vergrößerung der Fiedern durch das abwechselnde Auftreten perikliner und antikliner Wände (Fig. 17). Johnson's Figuren 20 und 21 (Marsilia) lassen außerdem erkennen, daß in der Abgrenzung der Gewebe ein Unterschied zwischen Fieder und Blattstiel vorhanden ist, insofern als in der Fieder die die Rindenschichten abgrenzenden Wand zuerst auftritt.

Jedes Fiedersegment liefert drei Schichten nach oben und nach unten. Aus den inneren Schichten werden kleinere oder größere Gefäßbündel, aus den mittleren auf der Oberseite durch einmalige Teilung die langen schlauchförmigen Pallisaden und eine Lage von Sammelzellen; auf der Unterseite erfährt die mittlere Schicht ebenfalls eine Teilung und liefert zwei Schichten Schwammparenchym. Die Epidermis ist auf ihrer Ober- und Unterseite mit zahlreichen eingesenkten Spaltöffnungen versehen, deren Mutterzellen durch bogige Wände von den betreffenden Protodermzellen abgegliedert werden. Zwischen der Epidermis und dem unter ihr liegenden Gewebe bilden sich kleinere, im Assimilationsgewebe größere Interzellularen. Die Lage der Gefäßbündel steht nicht in bestimmter Beziehung zur Lage der Segmente. Die Bündel verzweigen sich dichotom, jedoch so, daß der eine Ast mehr oder weniger gefördert wird.

Die Blattfiedern sind so angeordnet, daß das obere jüngere Paar einen kleineren Divergenzwinkel besitzt als das ältere untere. Daher hüllen die unteren Fieder die oberen ein.

II. Der Seitenzweig.

Die Anlage eines Seitenzweiges erfolgt in derselben Höhe der Achse wie die des zugehörigen Blattes, jedoch erst, nachdem das Blatt schon einige Segmente gebildet hat. Es war sehr schwierig, einen

Schnitt zu erzielen, der in diesem Stadium die Segmentgrenzen noch erkennen ließ. Es gelang nicht, auf einem Längsschnitt die Verhältnisse klarzulegen. An Querschnitten erkennt man, daß je ein Blatt aus der dorsalen Hälfte eines lateralen Segments gebildet wird, während die ventrale den Seitenzweig liefert. Auf die Pleromwand der Achse setzt sich eine schief nach außen gehende Wand auf, und auf diese stoßen zwei weitere Wände, von denen durch den Schnitt nur eine getroffen werden kann. Damit ist die dreischneidige Scheitelzelle ausgebildet, und nach Einschiebung neuer Wände wölbt sich der junge Seitenzweig bald hervor. Er schreitet sehr früh zur Bildung einer Wurzel, und die zweite Wurzel, die an dem Knoten steht, gehört meist ihm an. Die Ausbildung der Segmente und der Seitenorgane am Seitenzweig ist dieselbe, wie



Fig. 18. Marsilia quadrifolia. Ältere Achse quer. *WSch* Wurzelscheitel, *WH* Wurzelhaube. Vergr. 466.

bei der Hauptachse. Das erste Blatt steht immer in der Achsel gegen den Sproßscheitel zu, so daß ein Seitensproß der linken Seite sein erstes Blatt rechts, einer der rechten Seite das seine links hat.

III. Die Wurzel.

1. Die Anlage der Wurzelscheitelzelle.

Führt man einen Schnitt so, daß er durch die aufgekrümmte Scheitelregion geht, so erblickt man die Außenflächen der ventralen Segmente, oder man erhält Schnitte parallel diesen Flächen. Die Wurzelanlagen stehen abwechselnd links und rechts von der die Außenfläche halbierenden Sextantwand.

Bevor ich zur Beschreibung der Teilungsvorgänge im einzelnen übergehe, verweise ich auf Fig. 18. Sie zeigt uns, daß zur Bildung der Wurzelmutterzelle ein geringerer Teil des Segmentquerschnittes verbraucht wird, als zur Blatt- und Seitenzweigbildung. Jedes dieser beiden Organe beanspruchte die Hälfte der Segmentbreite. Aus dem oben Gesagten geht außerdem hervor, daß die Wurzelmutterzelle in aufeinanderfolgenden Sproßsegmenten abwechselnd links und rechts von der das Segment halbierenden Sextantwand liegt. Außerdem kann die Wurzel oberhalb (Fig. 12, Segment XI) oder unterhalb (Fig. 13) der Wand 2 angelegt werden.

Die Teilungen der ventralen Segmente gehen so vor sich, daß zunächst der in Fig. 2 dargestellte Zustand erreicht wird. Es erfolgt dann (Fig. 13) eine weitere Aufteilung in vier Etagen (Wand 6), und es vollziehen sich die Abgrenzung von Plerom und Rinde, sowie weitere sekundäre Teilungen. Die Wurzel wird aus einer der zwei mittleren Etagen gebildet. In dieser unterbleibt an einer Stelle (Fig. 18) die Ausbildung von Wand 5. Diese Zelle ist die Wurzelmutterzelle. Es treten Teilungen in ihr auf, die direkt zur Bildung der dreischneidigen Scheitelzelle führen. Auf Wand 1 der Wurzelanlage (Fig. 13, 18) folgt eine zweite Wand und eine dritte in der Ebene der Zeichnung, und damit ist die Scheitelzelle gebildet. Sie schiebt abwechselnd parallel den drei Seitenflächen und der Basis Wände ein. Die nach der Basis zu abgeschnittenen bilden die Wurzelhaube, die seitlichen den Wurzelkörper. Die Segmente sind im allgemeinen nicht so stark aufgerichtet, wie die des Stammes, und man kann schon in verhältnismäßig jungen Stadien auf dem Querschnitt feststellen, daß je zwei Seitenflächen unter einem Winkel von 120° zusammenstoßen.

2. Die Zerlegung der Segmente in Zellen.

Hierüber haben schon Nägeli und Leitgeb (1858 und 1868) und Douliot und van Tieghem (1888) eingehende Beobachtungen veröffentlicht.

Die zuerst auftretende Wand ist die Sextantwand (Nägeli und Leitgeb [1868]). Dann wird die Rinde abgegrenzt, wie schon van Tieghem und Douliot (1888) entgegen Nägeli und Leitgeb (1868) feststellten. Diese beiden Forscher nahmen an, es werde zuerst die Pleromwand gebildet. Die Bildung dieser Wand erfolgt aber erst an zweiter Stelle. Im ausgebildeten Zustand besteht die Epidermis aus einer Lage; auf sie folgt noch eine Schicht. Dann kommen die radialen

Träger, die mit der gleichen Zahl großer Interzellularen abwechseln, und schließlich die übrigen Rindenlagen mit ihrer innersten Schicht, der Endodermis. Sie besteht auf dem Querschnitt aus 10 Zellen, von denen zwei einander gegenüberliegende die übrigen an Größe bedeutend übertreffen. Es sind die Mutterzellen für die Seitenwurzeln (rhizogene Zellen). Jeder Endodermiszelle entspricht ein radialer Träger, den Mutterzellen der Seitenwurzeln deren zwei, so daß die Gesamtzahl der Träger sich auf 12 beläuft.

Die Ausbildung des Gefäßbündels erfolgt in einfachster Weise durch einige antikline und perikline Wände. Die ersten Hadromelemente entstehen in den Sextanten, die auch die rhizogenen Zellen liefern, die Leptomelemente in den übrigen Sextanten.

Die junge Wurzel bleibt in einer Tasche, gebildet von der Epidermis des Stammes, eingeschlossen. Schließlich werden diese Schichten zerrissen, und sie tritt aus dem Gewebe der Achse heraus. Sie spreizt nicht immer unter einem Winkel von 90° von ihr ab; meist wurde beobachtet, daß sie sich in der Längsrichtung der Achse gegen den Stammscheitel zu etwas aufbog, und oft fast parallel der Richtung der Achse orientiert war.

Über die Teilungen der Wurzelhaube möge bei Nägeli und Leitgeb (1868) nachgelesen werden. Hier sei nur bemerkt, daß die ersten Wände kreuzweise angeordnet sind.

Schlußbemerkungen.

I. Die Verzweigung.

Es wurde lange versucht festzustellen, ob eine bestimmte Beziehung zwischen Segmentierung und Blatt-, Seitensproß- und Wurzelstellung bestehe, etwa wie bei Salvinia nach Pringsheim (1863) und Zawidzki (1912), oder bei Azolla nach Strasburger (1873). Es gelang nicht, dies nachzuweisen. Scheinbar liefert jedes Segment der ventralen Seite eine Wurzel. Damit stimmt die Beobachtung überein, daß auf der dorsalen Seite je links und rechts ein Segment bei der Blattbildung übersprungen wird. Aufschlüsse über diese Verhältnisse zu erlangen, gelingt nur auf transversalen Längsschnitten. Solche Schnitte lassen selten mehr als zwei Knoten erkennen, und dabei liegen die Segmentverhältnisse meist unklar. Es muß einer nochmaligen — meiner Ansicht nach fast aussichtslosen — Untersuchung überlassen werden, Klarheit in diese Verhältnisse zu bringen.

II. Abnormitäten.

Unter den beobachteten Stammscheiteln befanden sich drei, die eine Abweichung in der Form der Scheitelzelle zeigten. Bei einem von ihnen lagen die Verhältnisse ganz klar. Die dreischneidige Scheitelzelle war durch eine Wand, die auf einer ihrer Flächen bogenförmig ansetzte und sie in bogigem Verlauf wieder erreichte, in eine zweischneidige übergegangen. Die Verhältnisse lagen genau so, wie bei dem von Klein in Figur 9 (1884) abgebildeten Scheitel. Segmente hatte die zweischneidige Scheitelzelle nicht gebildet. Die beiden anderen Fälle lagen nicht klar genug, um eine Entscheidung treffen zu können.

Die Schneide der Blattscheitelzelle lag nicht immer genau quer zur Längsrichtung des Stammes. Es traten kleine Verschiebungen auf. In einem Falle scheint es sogar zu einer Drehung um 90° gekommen zu sein. Doch war dies nicht sicher zu entscheiden.

Zusammenfassung.

1. Untersucht wurden einige Marsilia-Arten (s. S. 1) und Pilularia globulifera L. Sie zeigen eine große Übereinstimmung im anatomischen Bau und weichen nur in unwichtigen Merkmalen voneinander ab. Es ist anzunehmen, daß auch die anderen Arten von Marsilia und Pilularia, sowie Regnellidium (Lindman [1901]) dieselbe Entwicklungsgeschichte haben.

2. Die mit ihrer Spitze stark aufgekrümmte Achse wächst mit dreischneidiger Scheitelzelle, die so orientiert ist, daß sie eine Seitenfläche dem Boden zukehrt. Es sind also eine ventrale und zwei dorsolaterale Segmentreihen vorhanden.

3. Es gelang, die Aufteilung der Segmente genau zu verfolgen, und die Grenzen der Gewebe auf die ältesten Wände zurückzuführen. Bezüglich der Einzelheiten muß auf den Text und die Figuren verwiesen werden.

4. Die zweischneidige Blattscheitelzelle entsteht in der dorsalen Hälfte einer der mittleren Etagen eines dorsalen Stammsegmentes; sie wird dann gebildet, wenn das Segment aus vier Etagen besteht und nimmt ein Achtel der Segmentoberfläche ein.

5. Die Blattscheitelzelle liegt so, daß die Längsachse ihrer Grundfläche quer zur Längsrichtung des Sprosses orientiert ist.

6. Nach erfolgter Spreitenbildung wird die Blattscheitelzelle von Marsilia durch eine perikline Wand aufgeteilt und so außer Funktion gesetzt. Bei Pilularia konnte dies nicht beobachtet werden.

7. Der Seitenzweig entsteht aus der ventralen Hälfte derjenigen dorsalen Segmente, die auch ein Blatt bilden. Er wird in gleicher Höhe wie das Blatt angelegt.

8. Die Wurzeln werden aus den ventralen Segmenten gebildet und stehen abwechselnd links und rechts von der Medianen. Die Wurzelmutterzelle bildet sich zu der Zeit, in der das Segment aus vier Etagen besteht, und zwar in einer der mittleren Etagen. Sie entsteht aus einem kleineren Teil des Segmentumfanges wie Blatt und Seitenzweig.

9. Es war nicht möglich, eine bestimmte Beziehung zwischen der Stellung der Seitenorgane und der Lage der Segmente festzustellen. Es soll jedoch hiermit nicht gesagt sein, daß keine vorhanden ist.

Die Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institut der Universität angefertigt. Herrn Geheimen Regierungsrat Haberlandt und vor allem Herrn Prof. Dr. P. Claussen fühle ich mich für manche Anregung und Unterstützung zu Dank verpflichtet, desgleichen der Direktion des botanischen Gartens zu Berlin-Dahlem für die Überlassung des Materials.

Berlin NW 7, Dorotheenstr. 6. Im April 1912.

Literatur.

1890. Andrews, M. W., Apical growth in roots of Marsilia quadrifolia and Equisetum arvense. Bot. Gaz., Vol. XV.

1884. Bower, F. O., Comparative morphology of the leaf of the vascular Cryptogams and Gymnosperms. Philosophical Transactions, 175.

1870. Braun, A., Über Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. Berliner Akad.

1888. Campbell, D. H., The development of Pilularia globulifera L. Ann. of Bot., Vol. II.

1893. Ders., The development of the sporocarp of Pilularia americana. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. XX (zitiert nach Johnson).

1905. Ders., The structure and development of Mosses and Ferns. New-York.

1865. v. Hanstein, J., Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia. Pringsheim's Jahrb., Bd. IV.

1866. Ders., Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata. Bonn.

1898. Johnson, D. S., On the leaf and Sporocarp of Marsilia quadrifolia. Ann. of Bot., Vol. XII.
1898. Ders., The leaf and Sporocarp of Pilularia. Bot. Gaz., Vol. XXVI.
1884. Klein, L., Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Ztg., Nr. 42.
1901. Lindmann, C. A. M., Regnellidium, nov. gen. Marsiliacearum. Arkiv för Botanik, Bd. III.
1909. Lotsy, J. P., Botanische Stammesgeschichte. Bd. II. Jena.
1846. Mettenius, Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M.
1887. Meunier, A., Étude anatomico-génétique du sporocarpe chez la Pilularia globulifera. La Cellule, Tome IV.
1858. Nägeli, C. und Leitgeb, H., Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft 4, pag. 54 ff.
1868. Ders., Ebenda, Heft 4, pag. 73 ff.
1887. Potonié, H., Aus der Anatomie lebender Pteridophyten und von Cycas revoluta. Abhandlung zur geologischen Spezialkarte von Preußen und den Thüringischen Staaten, Bd. VII.
1863. Pringsheim, N., Gesammelte Abhandlungen, Bd. II. Zur Morphologie der Salvinia natans.
1872. Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. Mémoires de l'Académie Impériale de Saint-Pétersbourg, Tome XIX.
1873. Strasburger, E., Über Azolla.
1888. van Tieghem, Ph. et Douliot, H., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. d. Sc. nat. 7e Série, Tome VIII.
1912. Zawidzki, S., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salvinia natans. Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. XXVIII.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Schneider Fritz

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Marsiliaceen. 347-359