FLORA.

57. Jahrgang.

№ 28. Regensburg, 1. Oktober 1874.

Inhalt. E. Fleischer: Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. (Schluss).

Beiträge zur Embryologie der *Monokotylen* und *Dikotylen*.

Von **E. Fleischer.**

(Schluss.)

Bereits längere Zeit vor der Samenreife hört der hypokotyle Keimlingstheil auf, seiner ganzen Länge nach ein gleichmässig entwickelter Körper zu sein; die eintretende Verschiedenheit kommt auf Rechnung des Pleroms, und speciell des Markparenchyms. Die wenigen Reihen desselben vermehren sich im untersten Theil, etwa dem untersten Viertel des hypokotylen Theiles nicht; in dem obern Theil dagegen strecken sie sich lebhaft in die Breite, und erfahren mehrere Längstheilungen, nach welchen sie indess immer wieder ihre Zellen breit tafelförmig gestalten. Dadurch wird das Mark des obern Theils ein ziemlich dicker, nach unten hin kegelförmig abfallender Cylinder, während das des untern Theils ein sehr dünner Strang bleibt. Die Grenze zwischen beiden Theilen ist ziemlich scharf; der obere Theil ist das hypokotyle Glied, der untere die Radicula, wie sich auch aus dem Verhalten der Epidermis der betreffenden Theile nach der Keimung ganz deutlich ergiebt; jedoch liegt die nach diesem physiologischen Moment bestimmte Grenze meist ein klein wenig höher, als die nach dem Bau des Gefässsystems bestimmte.

Der Ansicht Reinkes, dass die Wurzel von *Helianthus* kein Mark enthalte, kann ich nicht beipflichten; es finden sich nicht nur in der Wurzel des Embryo selbst noch dicht über dem Vegetationspunkt einige Reihen weiter Zellen, welche sich bestimmt von dem sie umgebenden Procambium unterscheiden, sondern auch lange nach der Keimung durchziehen den Gefäss-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0435-4

strang der Wurzel einige Reihen von weiten und dünnwandigen Zellen, welche man als Mark bezeichnen muss.

Hinwiederum ist das Pericambium in dem embryonalen Zustand der Pflanze nicht ausschliesslich der Wurzel eigen, sondern setzt sich in das hypokotyle Glied hinein fort, und verliert seinen scharf ausgesprochenen Character erst im obersten Theil desselben.

Während dieser Vorgänge im untern Theil erlangt auch der Hauptvegetationspunkt bereits eine weitergehende Entwickelung. Jene flache, neutrale Zone zwischen den Kotyledonen, welche ihn bezeichnet, erhebt sich in der Mitte ein wenig, doch kaum merklich; an den äusseren Seiten dieser Erhebung, welche die Axe darstellt, treten darauf zwei querverlaufende Höcker auf, welche sich rasch vergrössern. Diese sind die beiden ersten Stengelblätter; sie stehen so, dass sie einander opponirt sind, und mit den Kotyledonen alterniren; wir haben also eine Stellung in decussirten Paaren vor uns. Unter dem von allen Seiten her durch die Kotyledonen ausgeübten Druck berühren sich diese beiden Blätter bald mit ihren Innenflächen oberhalb der Axe, und für letztere bleibt nur ein schmaler Raum zwischen ihrer Basis. In diesem Raume erscheint sie abermals als sehr geringe Erhebung von ovaler Gestalt, weil eben von den Seiten der ersten Stengelblätter her zusammengedrückt; doch diesmal natürlich so, dass die grosse Axe des Ovals die gemeinsame Ebene der beiden sich berührenden Kotyledonen unter rechtem Winkel schneidet. Kurz vor der Reife treten gewöhnlich noch die entgegengesetzten Seiten dieses Ovals als leichte Höcker hervor, so dass sie als ein neues decussirtes Blattpaar, das dritte und vierte Stengelblatt, zu erkennen sind. Zwei zunächst unter der Epidermis gelegene Reihen des Meristems, welches die Axen-Erhebung zusammensetzt, sind ziemlich regelmässig angeordnet, und tragen den Character des Periblems an sich.

Das Procambium ist unterdessen kein ringsum gleichförmig entwickelter Mantel geblieben; gewisse Längsstreifen dieses Mantels haben sich stärker entwickelt, als die zwischen ihnen liegenden Streifen, und sind als Anlagen von Fibrovasalsträngen kenntlich. Dies ist in der Radicula mit vier Streifen, im hypokotylen Glied mit sechs der Fall; in derselben Höhe, wo die zahlreichen Markzellreihen des hypokotylen Gliedes sich ziemlich plötzlich auf die sehr wenigen in der Wurzel reduciren, wo also die innere Weite des Procambiummantels schnell auf ein sehr geringes Mass herabsinkt, wird letzterer nahezu kreisförmig,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0436-0

während er oberhalb sechskantig ist, und zwei gegenüberliegende der sechs stärker entwickelten Procambiumstreifen hören auf; die vier hingegen, welche die vierkantige Säule des Wurzel-Gefässsystems zusammensetzen, kann man als die Fortsetzung der vier übrigen bezeichnen, obgleich sie nicht völlig ungestört durch das Collum hindurch sich fortsetzen.

Aus den vier Procambiumsträngen der Wurzel entwickelt sich zunächst der Xylemtheil des Wurzel-Gefässsystems; während und nach der Keimung werden etwas weiter nach aussen, den Zwischenräumen zwischen jenen vier entsprechend, vier Phloëmstreifen angelegt; eine Cambiumzone zieht sich zwischen diesen beiden Theilen des Gefässsystems hin.

Je zwei der sechs Procambiumstränge des hypokotylen Gliedes biegen in den entsprechenden Kotyledon ein, und verlaufen im untern Theil desselben parallel zu beiden Seiten seiner Medianebene. Die beiden übrigen liegen in dem hypokotylen Glied so, dass ihre geradlienige Fortsetzung gerade in die Berührungsebene der Kotyledonen, in die Spalte zwischen denselben, hineinfallen würde; sie können also eine solche Fortsetzung nicht haben, sondern spalten sich ein wenig unterhalb der Ursprungsstelle der Kotyledonen, und in jeden der letzteren tritt, sich stark nach aussen biegend, je ein Ast von ihnen, welcher näher dem äussern Rande der Keimblätter parallel mit den beiden mittleren Strängen aufsteigt. Jeder Kotyledon hat also zwei mittlere und zwei seitliche Stränge in seiner Basis; je einer dieser seitlichen Stränge ist die Hälfte eines Stranges im hypokotylen Glied, dessen andere Hälfte auf der entsprechenden Seite in dem anderen Kotyledon verläuft. Die Reinke'sche Darstellung (a. a. O. S. 6), welche die Stränge des hypokotylen Gliedes bis auf die Wurzel hinab Blattspurstränge, und die Kotyledonen dreispurig nennt, stimmt hiermit nicht ganz überein; es scheint mir unter den gegebenen Verhältnissen gerathener, dem hypokotylen Glied ein eigenes und eigenthümliches Gefässsystem zuzuschreiben, mit welchem aber die Stränge der Kotyledonen unmittelbar an deren Basis in enger Verbindung stehen. Diese Auffassung wird durchaus überzeugend dadurch, dass an der nämlichen Stelle von allen sechs Strängen des hypokotylen Gliedes Aeste abgehen, welche in die Terminalknospe eintreten, und in deren Basis, dem ersten Internodium, das nämliche Sechseck wiederholen. Hat sich später die Knospe weiter entwickelt, so erscheinen diese Aeste durchaus als die directe Fortsetzung der hypo-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0437-6

kotylen Stränge, und die davon ab- und in die Kotyledonen einbiegenden als untergeordnete, als Aeste.

Es erübrigt nun noch nach der Entstehungsweise der Procambiumbündel zu fragen. Diese weist uns sowohl in der Wurzel, als auch im hypokotylen Glied auf das Pericambium hin. In der Wurzel sind es gewöhnlich auf dem Querschnitt viermal je zwei nebeneinanderliegende Zellen desselben, welche sich durch tangentiale Wände theilen. Die äussern beiden der so entstandenen Zellen bleiben Pericambiumzellen, und strecken sich wieder in radialer Richtung; die innern theilen sich durch Längswände in eine grössere Anzahl enger Procambiumzellen. Auf diese Weise bilden sich an vier Seiten des Anfangs cylindrischen Procambiums längsverlaufende Leisten, welche durch Wiederholung des nämlichen Processes immer dicker werden, und dabei das sie abscheidende Pericambium immer weiter nach aussen drängen.

In dem hypokotylen Glied geschieht an sechs Stellen des Umfangs ganz dasselbe; nur ist es eine grössere Anzahl von Pericambiumzellen, welche sich gleichzeitig an derselben Stelle des Querschnittes tangential theilt; die in der Mitte dieser Gruppe gelegenen Zellen theilen sich am häufigsten, und so springt nach einiger Zeit eine breite, nach aussen bogenförmig begrenzte Leiste, immer wieder von dem Pericambium überzogen, an sechs Stellen des Umfangs des Procambiumcylinders nach aussen vor. Auch die zwischen den sechs Längsleisten gelegenen Theile des Pericambiums haben an einzelnen Stellen schon vor der Samenreife angefangen, durch die nämliche Theilungsweise Interfascicularcambium zu liefern.

In dem obersten Theil des hypokotylen Gliedes verliert das Pericambium seinen Character, indem die dasselbe fortsetzenden Reihen sich von den übrigen, parenchymatischen, nicht unterscheiden, und deswegen entstehen hier, wie auch in den Keimblättern, die Procambiumstränge auf etwas andere Weise. Nachdem das regellose Urmeristem, welches auf den frühesten Stadien diese Theile bildet, sich in Reihen geordnet hat, zerfallen eine Anzahl von diesen, welche dort gelegen sind, wo später ein Fibrovasalstrang liegt, durch Spalttheilung in mehrere engere Reihen, welche nun einen Procambiumstrang bilden. Diese Reihen unterscheiden sich vorher in keiner Weise von den übrigen, parenchymatisch bleibenden Zellreihen. Man kann sogar beobachten, dass eine einzelne Reihe parenchymatischer Zellen, welche

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0438-2

ihren Nachbarn vorher vollkommen gleicht, sich in eine Anzahl enger Reihen spaltet, und so ganz allein einen dünnen Procambiumstrang liefert, wie solche in den Zwischenräumen zwischen den grössern Strängen angelegt werden, und als deren Verzweigungen auftreten.

Mit dem Zustande, welcher aus den geschilderten Vorgängen in den verschiedenen Theilen der Pflanze resultirt, schliesst nun die Entwickelung des Embryo durch die eintretende Samenreife ab.

Rückblick,

und Verhältniss zu Hansteins Resultaten.

Es sei jetzt gestattet, die wesentlichsten Ergebnisse vorstehender Untersuchungen zusammenzustellen, und namentlich hierbei zu erörtern, in welchem Verhältniss dieselben zu den bisherigen Anschauungen über den Gegenstand stehen; vor Allem also, inwieweit die von Hanstein aus der Entwickelung der von ihm untersuchten Pflanzen abstrahirten allgemeinen Sätze auch auf die hier behandelten Pflanzen anwendbar sind.

Wie von vorn herein zu vermuthen, gelten die meisten dieser Sätze auch für die Mehrzahl der von mir untersuchten Entwickelungsreihen; eine Anzahl jener Sätze aber ist nur in modificirter Form, oder überhaupt nicht auf dieselben anwendbar, so dass von ihrer Allgemeingiltigkeit für das Gebiet, auf welches sie sich ursprünglich beziehen, abgesehen werden muss.

1. Was die Eintheilung der embryonalen Entwickelungsperiode betrifft, so dürfte sich eine solche in vier Abschnitte empfehlen; dieselben würden umfassen:

a, die Entwickelung einer Zellkugel;

b, die Anlegung der Kotyledonen;

c, ein blosses Wachsthum mit Weiterausbildung der vorhandenen Glieder;

d, die Entwickelung der Terminalknospe, die Differenzirung von Wurzel und hypokotylem Glied, und die Anlegung des Gefässsystems.

Nicht jede Pflanze durchläuft vor der Samenreife sämmtliche vier Phasen; es giebt sogar solche, welche nicht einmal die erste ganz durchlaufen, vielleicht schon in deren Anfang stehen bleiben, wie z. B. *Monotropa*, welche (nach Hofmeisters Angabe) bei der Samenreife nur aus zwei Zellen besteht; die Orchideen bleiben gleichfalls in der ersten Phase, die Mehrzahl der Dikotylen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0439-0

bleibt in der dritten stehen. Da indess eine Anzahl von Pflanzen (S. oben *Helianthus*) die hier in den vierten Abschnitt gestellten Vorgänge noch in die embryonale Entwickelung verlegt, so erscheint es immerhin wünschenswerth, dass letztere auch in der Eintheilung dieser Periode, welche ja auf alle der betr. Gruppe angehörigen Pflanzen passen soll, einen Platz finden.

Den dritten und vierten Abschnitt zu vereinigen, dürfte nicht rathsam sein, weil die Processe, welche in dem vierten Abschnitt zusammengefasst sind, von denen des zweiten durch einen langen Zeitraum getrennt sind, während dessen der Embryo sich sehr vergrössert und verändert, aber ohne neue Glieder anzulegen.

2. Zwischen den Monokotylen und Dikotylen giebt es in Bezug auf die embryonale Entwickelung nur einen Unterschied, welcher durchschlagend ist: nämlich dass die Monokotylen ein, die Dikotylen zwei Keimblätter bilden, und deshalb bei letzteren die Terminalknospe in der geometrischen Axe des Keimlings, bei ersteren dagegen seitlich gelegen ist. Natürlich muss man in Bezug auf diese Unterscheidung noch absehen von einigen sich anormal entwickelnden Dikotyledonen, welche eines ihrer Keimblätter entweder gar nicht, oder nur rudimentär entwickeln, wie *Cyclamen*, *Corydalis*, und *Trapa natans*. Alle andern Unterschiede sind theils nur quantitativer Natur, theils erstrecken sie sich nicht durch das ganze Gebiet, auf das sie sich beziehen sollten.

a. In Bezug auf die Abgliederung des Embryo vom Vorkeim, und die ersten Theilungsvorgänge kommen zwischen den beiden extremen Typen, von welchen der eine vorzugsweise den Monokotylen, der andere vorzugsweise den Dikotylen zukommt, verschiedene Uebergangsformen vor. Es finden sich Monokotylen, welche den vorzugsweise den Dikotylen zukommenden Typus der frühsten Entwickelung fast rein an sich tragen (*Ornithogalum nutans*); andere, welche davon wenigstens das anfängliche Anschwellen von nur einer Vorkeimzelle als Keimmutterzelle zeigen, und diese entweder ebenfalls in vier Quadrantenzellen theilen (*Hemerocallis lutea*), oder gleich von vorn herein Theilungen durch schräge, in ihrer Richtung minder fest bestimmte Wände vornehmen (*Atherurus ternatus*, Orchideen). Hinwiederum giebt es unter denjenigen Dikotylen, welche jene Zelle zuerst horizontal theilen, solche, bei denen diese Theilung bereits zu einer Zeit eintritt, in welcher diese Zelle sich von den übrigen Vorkeimzellen nur wenig (*Nicotiana Tabacum*), oder noch so gut wie

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0440-1

gar nicht unterscheidet (*Asclepias Cornuti*, *Tropaeolum*), ja sogar noch einige Zeit nachher mit diesen weiteren Vorkeimzellen ein ganz gleiches Schicksal ihrer Tochterzellen zeigt, indem alle diese Zellen in gleicher Weise senkrecht getheilt werden; also Dikotylen, in Bezug auf welche man guten Grund hat, zu sagen, dass drei endständige Vorkeimzellen in die Bildung des Embryo eingehen. Noch mehr nähern sich manche dieser Dikotylen dem monokotylen Verfahren dadurch, dass noch vor der Dermatogenbildung eine weitere Quertheilung dieser drei, nun längsgetheilten Zellen in zwölf Halbscheibenzellen stattfindet.

Also auch der Zeitpunkt der Dermatogenabgliederung begründet keinen durchgreifenden Unterschied; denn während bei den soeben erwähnten Dikotylen dasselbe später zu Stande kommt als bei den meisten übrigen, ist es bei manchen Monokotylen sehr früh schon gesondert (*Ornithogalum* u. A.).

b. Es giebt zwei wesentlich verschiedene Verfahrungsweisen des Keimaufbaues in Bezug auf die Differenzirung. Das eine Verfahren besteht darin, dass jeder einzelnen Zelle, sobald sie als Zellindividuum existirt, bereits für sie und ihre Nachkommenschaft eine ganz bestimmte Stelle und Aufgabe in dem gegenwärtigen und spätern Organismus zugewiesen ist; dass z. B. das Plerom des hypokotylen Theils aus den vier innersten von denjenigen zwölf Zellen hervorgeht, welche in einem sehr frühen Stadium diesen Theil zusammensetzen. Das Plerom des hypokotylen Theils besteht also für die ganze Lebensdauer der Pflanze aus vier Zellfamilien; nennen wir deshalb dieses Verfahren, welches ja für die übrigen Gewebe in derselben Weise angewendet wird, die Familienwirthschaft. Der am vollkommensten durchgeführte Typus desselben ist die Entwickelung von *Capsella* nach der Beschreibung Hansteins; aber auch die übrigen von Hanstein behandelten Dikotylen, sowie noch viele andere, z. B. *Helianthus annuus*, *Stellaria media*, führen dieses Verfahren durch, allerdings mit mehr oder weniger Regelmässigkeit in der Theilungsfolge, und in verschiedenen Varianten, deren dasselbe, bei treuer Festhaltung des Princips, sehr wohl fähig ist.

Das Wesen des zweiten Verfahrens, welches in der Entwickelung des thierischen Eies die weiteste Ausbildung erfährt, besteht darin, dass zunächst die Absicht der nach Ort, Zahl, Richtung und Folge durchaus unbestimmten Zelltheilungen lediglich dahin geht, eine grössere Anzahl indifferenter Zellen als Baumaterial des künftigen Organismus herzustellen. Erst später werden in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0441-7

bestimmten Regionen dieser Masse bestimmte Zelltheilungsrichtungen vorherrschend, dann alleinherrschend, und dadurch treten die sich bildenden Descendenzen von grösseren Gruppen bereits vorhandener Zellen zu einer speciellen Gewebeform, und damit zu gemeinschaftlicher Arbeit zusammen. Dabei bleibt ihre, überhaupt längst schon nicht mehr festzustellende Abstammung unberücksichtigt, so dass Zellen derselben Familie verschiedenen Gewebeformen, und Zellen verschiedener Familien derselben Gewebeform zugetheilt werden. Wir wollen dieses Verfahren mit Hanstein Genossenschaftswesen nennen. Der ausgeprägteste Typus desselben ist *Leucojum aestivum*; ferner tritt es auf in der Entwickelung von *Iris Gueldenstädtiana*, *Juncus glaucus*, im mittlern und obern Keimtheil von *Ornithogalum nutans* während der zweiten und dritten Entwickelungsperiorde, und bei den Orchideen; unter den von Hanstein beschriebenen Entwickelungen besonders bei *Funkia*, *Antherurus* und *Brachypodium*. Im Allgemeinen also ist die Familienwirthschaft bei den Dikotylen, das Genossenschaftswesen bei den Monokotylen vorherrschend. Aber einerseits giebt es zwischen beiden Verfahrungsarten Uebergänge und Mittelformen; andererseits tritt auch entweder in einzelnen Entwickelungsperioden, oder in einzelnen Theilen des Embryo bei den Dikotylen das Genossenschaftswesen, bei den Monokotylen die Familienwirthschaft ganz rein auf. Die kotyle Keimetage aller Dikotylen entwickelt sich mit Ausnahme ihres Dermatogens durchgängig nach dem Genossenschaftsprincip; aber während eines langen Zeitraumes tritt dasselbe bei *Asclepias Cornuti* auch in der zweiten Keimetage und dem aus der Anschlusszelle stammenden Theil auf; und auch bei *Oxalis Valdiviensis* ist die Familienwirthschaft nicht rein durchgeführt. Die Differenzirung des Procambiums und Markparenchyms aus dem Plerom erfolgt, wie an *Helianthus* gezeigt, gleichfalls nach dem Genossenschaftsprincip. Andererseits bietet Hansteins gründliche Darstellung der Entwickelung von *Alisma* ein Beispiel von reiner Familienwirthschaft in der Ausbildung des ganzen hypokotylen Theils einer monokotylen Pflanze; desgleichen herrscht die Familienwirthschaft bei *Ornithogalum* in der frühesten Entwickelungsperiode allenthalben, in den weiteren in den Descendenzen der Anschlusszelle. Der Gegensatz zwischen diesem und jenem Verfahren zeigt sich meist am schärfsten in der Ausbildung des untern Dermatogens.

Der Vorkeim, welcher selbst in seiner Gestaltung und Zelltheilungsweise meist sehr variabel ist und unbestimmt verfährt,

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0442-3

scheint hierauf von Einfluss zu sein; denn je massiger derselbe sich entwickelt, und mit je breiterer Basis er sich dem Embryo anschliesst, desto mehr entbehrt im Allgemeinen letzterer in seinem unteren Theil eines bestimmten, specialisirten Theilungsgesetzes, d. h. desto mehr neigt er der Entwickelung auf dem Wege des Genossenschaftswesens zu (*Asclepias*, *Fritillaria*, Gramineen, Orchideen).

3. Die Orchideen nehmen in Bezug auf Keimentwickelung im Gebiet der Monokotylen, ja der Phanerogamen überhaupt eine ganz exceptionelle Stellung ein; die Hansteinschen Sätze sind auf sie, mit Ausnahme einiger weniger, welche sich auf den Anfang der Entwickelung beziehen, gar nicht anwendbar. Ihr Embryo entwickelt sich vor der Samenreife nur als regellose Zellmasse; während der Keimung geht er in ein Knöllchen über, welches assimilirt, aus der inzwischen gebildeten Epidermis des obern Theils Wurzelhaare treibt, und aus einer, oder auch mehreren an seiner Oberfläche entwickelten Knospen, oder von diesen aus gebildeten Axillarknospen entweder eine gewöhnliche beblätterte Axe, oder ihm selbst ähnliche Knöllchen austreibt. Der Embryo bildet keine Hauptwurzelanlage, keinen Kotyledon, und gelangt zu keiner symmetrischen innern Differenzirung. Der untere Theil, d. i. der Keimanhang, geht nach einiger Zeit zu Grunde.

4. Dass der Vegetationspunkt der Monokotylen in allen Fällen an der Grenze der ersten und zweiten Keimetage liege, wird durch die Entwickelung von *Juncus glaucus* sehr unwahrscheinlich gemacht.

5. Es giebt Monokotyledonen, deren Plerom kein selbständiges Gewebesystem ist. Dasselbe ist in diesen Fällen (*Juncus*, *Luzula*) nicht nur nicht bestimmt gegen das Periblem abgegrenzt, sondern besitzt auch keine eignen Initialen im Wurzelvegetationspunkt; sondern eine gleichmässige Initialengruppe liefert nach oben hin gleichmässig gebildete Zellreihen, deren mittelste sich in grösserer oder geringerer Entfernung vom Vegetationspunkt in engere Zellreihen spalten, und zwar die central gelegene Reihe zuerst. Später wandelt sich eine dieser so gebildeten engen Zellreihen in ein Gefäss um; mehrere andere folgen, und bilden einen axilen Strang; bei *Juncus* bleibt es allerdings theils bei einem, theils zwei oder drei Gefässen. In frühen Entwickelungsperioden finden sich auch bei solchen Monokotylen, welche später ein selbständiges Plerom besitzen, ähnliche Verhältnisse,

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0443-8

und die phylogenetische Entwickelung des Pleroms muss man sich jedenfalls als auf diesem Wege erfolgt vorstellen. Die Bildung des Pleroms in den Kotyledonen erfolgt übrigens überall auf analoge Weise.

6. Die Wurzelhaube ist nicht in allen Fällen eine „Wucherung des Dermatogens," wie Reinke dieselbe nennt. Bei *Juncus* und *Luzula* ist sie durch eine Cuticula von dem Dermatogen getrennt, und wird durch ihre eigene innerste Schicht, welche an jener Cuticula anliegt, und ein ächtes Kalyptrogen ist, regenerirt. Das Dermatogen theilt sich niemals tangential. Auch im embryonalen Zustand wird die Wurzelhaube nicht von dem Dermatogen abgeschieden, sondern sie entsteht aus derjenigen Gewebepartie, welche bereits unterhalb des untern Dermatogens vorhanden ist, wenn dieses sich constituirt, und löst sich leicht von diesem Dermatogen ab. Auch bei *Funkia*, *Leucojum*, *Iris* und vielen andern Monokotylen, ja sogar bei *Asclepias* ist bereits eine Wurzelhaube vorhanden, wenn das untere Dermatogen aus der indifferenten Zellenmasse erst herausgestaltet wird; nur wird sie in den meisten dieser Fälle später durch dieses Dermatogen, nicht durch ein Kalyptrogen, regenerirt.

Beide Bildungsweisen der Wurzelhaube sind keineswegs unvermittelt; denkt man sich an dem von Reinke gewählten Beispiel der Hauptwurzel von *Helianthus* die Tangentialtheilung des untern Dermatogens eingestellt, und lediglich die Vegetation der innersten von denjenigen, sich gleichfalls häufig tangential theilenden Schichten, welche Reinke „Säule der Wurzelhaube" nennt, lebhaft fortgesetzt, so würde diese Schicht gleichfalls ein ächtes Kalyptrogen, und jene Bildungsweise der Wurzelhaube in diese übergeführt sein.

7. *Juncus glaucus* besitzt nicht nur als ruhender Embryo, sondern auch noch längere Zeit nach der Keimung keine Hauptaxenanlage, und vegetirt bis zu deren Herstellung als ein äusserlich und innerlich gleichförmig gebautes, cylindrisches Gebilde mit einer Hauptwurzel, also als Thallom. Aber auch nachdem letzteres sich in Kaulom und Phyllom, in hypokotyles Glied und Kotyledon differenzirt hat, indem von einer kurz oberhalb des Wurzelhalses gelegenen Stelle der Oberfläche eine Weiterentwikkelung ausging, besitzt die Pflanze keinen Vegetationskegel, überhaupt keine selbständige Fortbildungsregion; sondern letztere ist auf eine sehr kleine Zellgruppe reducirt, welche in die Bildung des jeweilig jüngsten Blattes mit eingeht, und einen inte-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0444-4

grirenden Theil desselben darstellt, welcher am Grunde an seiner innern Seite gelegen ist. Jedes neue Blatt geht aus dem Grunde des vorigen auf ganz dieselbe Weise hervor, wie das erste (den Kotyledon nicht mitgezählt) aus dem Grunde jenes cylindrischen Thalloms. Das jeweilig jüngste Blatt ist also stets als Thallom zu betrachten, denn sein oberer Theil wird später Blatt, während die Region unmittelbar an seiner Basis Axe wird. Dieser Vorgang scheint mir den Schlüssel zum Verständniss der Bildung aller monokotylen Embryonen zu enthalten; denn es wiederholt sich hier nur zu verschiedenen Malen das, was bei der ersten Anlage der Terminalknospe jeder monokotylen Pflanze geschieht, aber nur einmal geschieht. Die Bildung des obern Vegetationspunktes aus dem ursprünglichen Thallom heraus ist hier ganz dieselbe, wie bei jeder monokotylen Pflanze; aber auch die Bildung des zweiten Blattes aus dem ersten heraus ist dieselbe, u. s. f. Jeder monokotyle Embryo ist bis zu einem gewissen Stadium ein Thallom, ein homogenes Gebilde, welches Blatt und Axe zugleich ist, und sich später in diese beiden Theile zerlegt, gerade so, wie auch die junge *Juncus*-Pflanze noch eine Weile nach der Keimung ein solches Thallom ist, welches von dem obern Ende bis zum Collum durchaus seinem ganzen Baue nach als morphologische Einheit aufgefasst werden muss; aber auch jedes weitere Blatt ist bei *Juncus* in der frühesten Zeit ein solches Thallom. Bei allen Monokotylen ist diejenige Zellgruppe, welche den obern Vegetationspunkt darstellt, zuerst ein integrirender Theil jenes Thalloms, an der Seitenfläche desselben gelegen; aber bei den meisten nimmt sie schon bei der Anlage des ersten Blattes eine selbständige Entwickelung, und wölbt sich entweder als Vegetationskegel vor, oder bleibt wenigstens eine selbständige, flache Region, an welcher seitlich die neuen Blätter hervorsprossen, welche aber nicht in deren Bildung mit eingeht. Bei *Juncus* unterbleibt diese selbständige Entwickelung der Region des Vegetationspunktes, mindestens vorläufig, ganz; aber auch bei den übrigen Monokotylen tritt sie nicht überall gleich schnell und gleich prägnant auf; bei vielen ist die Entwickelung des ersten Stengelblattes dem Vorgang bei *Juncus* noch ganz ähnlich. So z. B. erhebt sich bei *Leucojum*, *Ornithogalum*, *Alisma*, *Brachypodium* aus der seitlich am Embryo entstandenen Vertiefung ein Höcker, welcher später in zwei zerfällt; der äussere, bei Weitem grössere von diesen wird das erste Stengelblatt, der innere, viel kleinere, der Vegetationskegel; solange also jener erste Höcker

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0445-0

noch ungetheilt ist, ist er dem grössten Theil seiner Masse nach das erste Blatt (S. Fig. 6). Bei *Leucojum* entsteht auch das zweite Blatt noch auf ganz ähnliche Weise; d. h. jener kleinere, innere Höcker ist wiederum seiner Hauptmasse nach das zweite Blatt, und nur seinem kleineren Theile nach Axe; aber bei der Weiterentwickelung gewinnt der Vegetationskegel den jeweilig jüngsten Blättern gegenüber immermehr an Ausdehnung und Selbständigkeit.

Die Art und Weise des Axenwachsthums von *Juncus glaucus* bildet einen extremen Fall solchen Wachsthums, nämlich denjenigen, welcher den Uebergang bildet zu einer blos thallomatischen Vegetationsweise, ohne Differenzirung in Blatt und Axe, wie wir in tieferstehenden Pflanzenclassen Beispiele genug für eine solche finden. Denken wir uns ein Thallom, aus welchem seitlich ein anderes hervorsprosst, welches später aus einer, in Beziehung auf jenes erste bestimmten, Stelle seiner Oberfläche ein drittes erzeugt, so haben wir ein Bild der Vorgänge bei *Juncus*; aber in dieser Fixirung desjenigen Punktes, von welchem die Weiterentwickelung ausgehen soll, ist bereits der erste Schritt zu einer Vegetationsweise mit Axe geschehen; nimmt nun die Region dieses Punktes eine selbständige Entwickelung, durch welche sie in Gegensatz zu den Blättern tritt, so erlangt diese Vegetationsweise eine immer vollkommnere Ausbildung.

Nun stellt sonder Zweifel das Thallomwachsthum eine tiefere und somit frühere Stufe in der Entwickelungsreihe des Pflanzenreiches dar, als das Axenwachsthum; denn erst aus der weitern Differenzirung von Thallomen konnten Kaulome und Phyllome hervorgehen. Die in irgend welcher früheren Periode lebenden Vorfahren unserer mit Axe wachsenden Pflanzen sind also jedenfalls blosse Thallompflanzen gewesen. Da nun die ontogenetische Entwickelung jedes Organismus eine gedrängte Wiederholung der phylogenetischen Entwickelung seiner Art darstellt, so müssen wir es ganz natürlich finden, dass jede monokotyle Pflanze sich in ihrer frühesten Periode nach dem Princip des Thallomwachsthums entwickelt, und dass erst darnach, und zwar bei der einen Art früher, bei der andern später, das Princip des Axenwachsthums zum Durchbruch kommt, welches die höhere Entwickelungsform darstellt, welche erst von den späteren Generationen der Vorfahren erreicht werden konnte; müssen es also auch natürlich finden, wenn bei einer verhältnissmässig tiefstehenden Art wie *Juncus*, letzteres Princip während der ganzen Jugendperiode der Pflanze nur in seinen ersten Anfängen zur Anwendung kommt. (Die späteren

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0446-6

Lebensperioden von *Juncus* habe ich leider noch nicht untersuchen können.) [1])

Hiermit scheint mir ein besserer Gesichtspunkt für das Verständniss des monokotylen Embryo gewonnen zu sein, als derjenige ist, welchen Strassburger [2]) geltend gemacht hat. Strassburger betrachtet als den Urtypus der Phanerogamen den Embryo der Archispermen; dieser ist bis zu einem gewissen Punkte der Entwickelung gleichfalls als Thallom zu betrachten, und dem monokotylen Embryo ähnlich; aber an ihm wird das obere Ende zum Vegetationskegel, die Keimblätter sprossen darunter hervor, wie an jeder vegetativen Knospe, und das ursprüngliche Thallom nimmt somit seiner ganzen Länge nach den Character des Kauloms an, weil es nun im Verhältniss zu den seitlich hervorgetretenen Blättern die Rolle der Axe spielt. Da sich nun Strassburger sowohl den monokotylen, als den dikotylen Embryo aus diesem Typus entwickelt denkt, und zwar ersteren so, dass eines jener seitlich hervorsprossenden Keimblätter durch überwiegende Entwickelung den Vegetationspunkt bei Seite drängte, und den sichtbar werdenden Beginn seiner Thätigkeit immer mehr verspätete, so erklärt er die ontogenetische Entwickelung des monokotylen Keimes für einen Fall von „verfälschter Entwickelung" welche seiner phylogenetischen nicht entspreche, und durch „nachträgliche Anpassung" entstanden sei. Dieser Deutung widerspricht nicht nur der Umstand, dass der spätere Kotyledon mit dem

1) Es dürfte hier die Bemerkung eine passende Stelle finden, dass auch in Bezug auf Embryoentwickelung sich in tieferstehenden Gruppen des Pflanzenreichs sehr in die Augen springende Analogien zu den Phanerogamen finden. Dies ist besonders bei den Lebermoosen der Fall. Die Eizelle von vielen derselben (z. B. ***Pellia epiphylla, Metzgeria furcata, Frullania Dilatata)*** wird durch eine horizontale Wand in zwei Theile zerlegt, deren unterer den Fuss des spätern Sporogoniums, das Analogon des Vorkeims, oder noch besser des Keimanhangs der Gräser und Orchideen, aus sich entwickelt; die obere Halbkugelzelle theilt sich mehr oder minder genau in Quadranten-, dann in Octantenzellen; ihre Nachkommenschaft hat zwar längere Zeit hindurch ein bevorzugtes Spitzenwachsthum, aber nicht mit einer, sondern mit vier Scheitelzellen; stellen letztere ihr bevorzugtes Wachsthum ein, so gehen aus ihnen meist in ganz derselben Weise, wie bei den Dikotylen das Dermatogen des kotylen Keimtheils, durch eine der Aussenfläche parallele Wand die Mutterzellen der Kapselwand hervor. Mittlere Alterstufen dieser Sporogonien sind vielfach, äusserlich und innerlich, gleich alten Embryonen der Gräser oder Orchideen zum Verwechseln ähnlich. Man vergleiche hierüber besonders die Abhandlung von Kienitz-Gerlof, Bot. Zeitung 1874, No. 11 ff.

2) Strassburger, über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. (Antrittsrede). Jena, 1874. S. 15.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0447-2

spätern hypokotylen Glied eine morphologische Einheit bildet, welche derjenigen der Archispermen, die später in ihrer ganzen Ausdehnung zum Kaulom wird, vollkommen entspricht; dass also von einem seitlichen Hervorsprossen des Kotyledon aus der präexistenten Axe auch nicht die geringste Spur zu finden ist; sondern wir haben diese Deutung, welche unter allen Umständen sehr viel Ungewöhnliches und Unwahrscheinliches behalten würde, gar nicht nöthig. Es giebt von dem primitiven Thallom aus zwei verschiedene Wege, zu einem Axenwachsthum zu gelangen. Auf dem einen Wege übernimmt der obere Endpunkt die Rolle des Vegetationspunktes, die Keimblätter sprossen als secundäre Organe seitlich unterhalb desselben hervor, und das ganze Thallom wird zum Kaulom; dies ist der Weg der Archispermen. Im andern Falle übernimmt ein an der Seitenfläche gelegener Punkt die Rolle des Vegetationspunktes, ein neues, dem ersten gleichwerthiges Organ erzeugend; das ursprüngliche Thallom zerfällt in Kaulom und Phyllom, und letzteres, das Keimblatt, ist Primärorgan; dies ist der Weg der Monokotylen. Einer thallomatischen Pflanzenform, welche vorzugsweise ein unbegrenztes Spitzenwachsthum besass, musste der erstere Weg der höhern Entwickelung näher liegen; eine solche, welche bei begrenztem Spitzenwachsthum vorzugsweise durch wiederholte seitliche Sprossungen wuchs, musste den zweiten Weg einschlagen. Wir würden also bei dieser Betrachtungsweise die Embryoentwickelung von jeder dieser beiden grossen Gruppen als ein gedrängtes Bild ihrer historischen Entwickelung ansehen können. Die Bildung des dikotylen Embryo schlägt einen Mittelweg ein. Auch dieser ist Anfangs ein Thallom, denn er hat keinen obern Vegetationspunkt; ein Vegetationspunkt, welcher noch nicht vegetirt, ist eben keiner, oder höchstens ein zukünftiger. Will man nun die Anlegung der Keimblätter bereits einer Thätigkeit des obern Vegetationspunktes zuschreiben, so sind die Keimblätter Secundärorgane, welche aus dem primären Kaulom hervorsprossen, und die Entwickelungsweise lässt sich ohne Weiteres auf den Typus der Entwickelung der Archispermen zurückführen; betrachtet man dagegen die Kotyledonen als dem hypokotylen Theil gleichbürtige Primärorgane (was mir angemessener erscheint), so datirt die Thätigkeit des obern Vegetationspunktes erst von seiner Hervorwölbung als Vegetationskegel, oder der Anlegung der ersten Stengelblätter ab; der ganze Embryo muss bis zu diesem Zeitpunkte als Thallom aufgefasst werden, und die ganze Ent-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0448-7

wickelungsweise tritt dem zweiten der oben behandelten Typen weit näher.

Die Frage, ob bei den Monokotylen (je nachdem auch bei den Dikotylen) die Axe, ob der Kotyledon präexistent sei, ist durch das Gesagte eigentlich bereits erledigt. Dass die Axe vor dem Kotyledon existire, kann nicht behauptet werden, denn ihr fehlt der obere Vegetationspunkt; etwas wie ein Umwachsen der vorher vorhandenen Axenspitze durch den Kotyledon habe ich nirgends gesehen. Hingegen lässt sich nicht leugnen, dass der Kotyledon bereits vor dem Beginn der Thätigkeit des Vegetationspunktes existirt; er ist z. B. in dem prägnanten Fall von *Juncus* bereits vor dieser Zeit ein langes, cylindrisches Gebilde, welches assimilirt und sich durch intercalares Wachsthum vergrössert, und nach dieser Zeit weder äusserlich noch innerlich eine wesentliche Veränderung erfährt; er existirt also vorher: er existirt aber nicht als Kotyledon, sondern als Theil eines Thalloms, welcher erst durch den Eintritt der Thätigkeit des Vegetationspunktes zum Kotyledon, d. i. zum Phyllom, zum hörigen Organ wird, weil er erst jetzt in einen Gegensatz tritt zum untern Theil des früheren Thalloms, dem nunmehrigen hypokotylen Glied, welches durch denselben Vorgang die Kaulomnatur erlangt. —

Erklärung der Figuren.

Die Figuren sind mittelst Prisma gezeichnet. Alle Figuren, bei welchen nicht etwas Anderes besonders bemerkt ist, stellen den optischen medianen Längsschnitt in der Hauptansicht dar. Die Vergrösserung aller ist $\frac{250}{1}$. Die zur Bezeichnung in den Figuren gewählten Abkürzungen sind die von Hanstein gebrauchten; zu diesen kommen noch hinzu:

kal: Kalyptrogen.
wh: Wurzelhaar, oder dazu bestimmte Zelle.
cu: Cuticula.
g: Zu einer gallertartigen Masse aufgequollene Membran.
ic: Intercellularraum.

Ornithogalum nutans.

1. Vorkeim kurz vor dem Anschwellen der Keimmutterzelle.
2. Meridiantheilung der Keimmutterzelle.
3. Quadrantentheilung derselben.
4. Dermatogen, Periblem und Plerom sind vorläufig geschieden, die Anschlusszelle einmal quergetheilt.
5. Nach einigen unregelmässigen Theilungen.

Leucojum aestivum.

6. Die Umgebung des Vegetationspunktes des Embryo einige Zeit vor der Reife. Schnitt.

Iris Gueldenstaedtiana.

7. Keimling zur Zeit der Dermatogenbildung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0449-6

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Fleischer Emil

Artikel/Article: Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen 433-447