Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien.

Von **Isaburo-Nagai.**

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Bei der Entwicklung der Prothallien von Farnen lassen sich vier Abschnitte unterscheiden: 1. Die Keimung der Spore, 2. das Auswachsen derselben zu einem Prothallium, 3. die Entwicklung von Rhizoiden und Sexualzellen, Archegonien und Antheridien, und 4. die Verwandlung von Thalluszellen in Adventivsprosse.

Die folgende Abhandlung bringt über diese Erscheinungen einige physiologische Beobachtungen und Versuche, die während des Winter- und Sommersemesters 1912/13 im Botanischen Institut zu Heidelberg ausgeführt wurden. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Prof. Dr. Klebs, der mich mit der Ausführung obigen Themas betraute, möchte ich an dieser Stelle für sein stets freundliches Entgegenkommen und seine ständige Unterstützung meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Den Stoff teile ich in folgende drei Abschnitte ein:

1. Die Geschlechtsorganbildung.
2. Die Adventivsprosse.
3. Die Keimung und das Wachstum.

I. Die Geschlechtsorganbildung.

A. Historisch-kritisch.

Die Physiologie der Fortpflanzungsorgane bei einigen Algen und Pilzen, z. B. bei Vaucheria und Hydrodyction, Saprolegnia und Sporodinia ist durch eingehende Untersuchungen von Klebs (1890, 1892, 1898, 1899, 1900) aufgedeckt worden. Das Gleiche geschah für einige weitere Pilze durch die Arbeiten von verschiedenen anderen Forschern [1]). Sie lehren uns alle, daß wir die Fortpflanzungsvorgänge als ein Produkt der formativen Reize der Außenwelt betrachten können.

---

1) Siehe Klebs 1904, pag. 487. Livingston 1900, 1901. Freund 1907.

Unter dieser Lehre von den formativen Reizen versteht man, daß „ein Entwicklungsvorgang durch das Zusammenwirken mehrerer äußerer Bedingungen veranlaßt wird“ (Klebs 1904, pag. 452). Nach der Auffassung von Klebs „liegt demgemäß der entscheidende Grund für das Auftreten von Fortpflanzungsorganen an Stelle des vorhergehenden Wachstums in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsprozesse wichtigen, allgemeinen äußeren Bedingungen“ (pag. 487). Klebs analysiert solche formative, äußere Bedingungen der Entwicklungsvorgänge bei niederen Pflanzen folgendermaßen: 1. Verringerung des Salzgehaltes im Außenmedium, 2. Verringerung der Lichtintensität, 3. Verringerung des Sauerstoffgehaltes, 4. Verringerung der Temperatur, 5. Verringerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 6. Verringerung der Feuchtigkeit beim Übergang aus Wasser in Luft oder aus feuchter in trockenere Luft, 7. Verringerung der organischen Nährstoffe im Substrat bei gleichzeitiger Einwirkung der Luft, 8. Verringerung der organischen Nährstoffe im Substrat bei gleichzeitiger Einwirkung der Luft und des Lichtes, 9. Verringerung der anorganischen Nährsalze im Außenmedium bei gleichzeitiger Mitwirkung hellen Lichtes, 10. Steigerung des Nährsalzgehaltes im Außenmedium, 11. Steigerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 12. Steigerung der Feuchtigkeit beim Übergang aus Luft in Wasser oder aus relativ trockenerer in feuchtere Luft, 13. Steigerung des Sauerstoffgehaltes, 14. Steigerung der Temperatur (pag. 457—485).

Tatsächlich spielen diese Faktoren eine wichtige Rolle bei der Bestimmung des Geschlechtes der Prothallien, so daß wir die Monöcie oder Diöcie nicht als eine fixierte Eigenschaft der Spezies ansehen können. Perrin (1908) hat recht, wenn er sagt: „l'influence des conditions extérieures sur le développement et la sexualité des prothalles de Polypodiacées est manifeste et indiscutable; aussi ne doit-on pas considérer comme des formes fixées et nettement définies celles que l'on obtient par les cultures en serre; il serait donc imprudent de faire état de ces formes pour chercher à établir par les prothalles une classification rationelle des Polypodiacées.“

Bei einem Überblick über die Literatur findet man Ausbildung und Anzahl der Antheridien und Archegonien direkt abhängig von: 1. Qualität und Quantität der Mineralsalze in dem Substrat (Prantl, Woronin, Buchtien, Heim, Reed, Perrin), 2. Intensität der Beleuchtung und den verschiedenen Strahlen des Lichtes (Klebs, Heim, Perrin), 3. Temperatur (Perrin), 4. Feuchtigkeit (Heim, Perrin) und 5. Zeit der Aussaat (Perrin).

Prantl (1881) stellte in seinen wichtigen Untersuchungen an den Prothallien von Osmunda regalis, Polypodium vulgare und Aspidium Filix mas, die er bei N-Mangel in Nährlösungen kultivierte, ameristisches Wachstum und nur Antheridienbildung fest; dagegen in der vollständigen Nährlösung meristisches Wachstum und Antheridien- sowie Archegonienbildung. Er konnte solche ameristische Prothallien in meristische überführen, wenn er sie aus der N-freien in eine vollständige Nährlösung übertrug und vice versa. So konnte er willkürlich die Bildung der Geschlechtsorgane verändern, da das ameristische Prothallium männlich und das meristische monöcisch ist. Enthielten aber die Sporen reichlich Reservestoffe, z. B. die von Ceratopteris thalictroides, so bildeten sie in der N-freien Nährlösung anfangs ein meristisches Prothallium ähnlich wie bei vollständig normaler Ernährung, nach einigem Wachsen war aber das Meristem verschwunden und aus den meristischen waren ameristische Prothallien entstanden, die dicht mit Antheridien bedeckt waren, während diejenigen von Osmunda nur vereinzelte Antheridien trugen und einige Individuen von ihr sie sogar völlig entbehrten. So schloß er, daß das „Auftreten von Antheridien an den ameristischen Prothallien begreiflicherweise von der Anwesenheit geeigneten, stofflichen Materials abhängig ist.“

Reed (1904) fand, daß die Prothallien von Gymnogramme, welche in Ca-freier Nährlösung kultiviert werden, keine Archegonien, doch zahlreiche Antheridien bilden, dagegen bei vollständiger Ernährung sowohl Antheridien als auch Archegonien. Die Prothallien wachsen in normaler Weise in Mg-freier Lösung und bilden beide Sexualorgane, so daß er das Magnesium als Reservestoff der Sporen für ausreichend hält.

Im allgemeinen sind ungünstige Wachstumsbedingungen günstig für die Antheridienbildung, aber nicht für die Archegonienbildung, die nur unter günstigen Bedingungen oder auf normal ausgebildeten Prothallien stattzufinden vermag. Bauke (1878b) beobachtete diese Erscheinung bei Platycerium, Lygodium und Gymnogramme und vermutet, daß „bei Farnen die Antheridien morphologisch ein Abortivstellvertreter der Archegonien darstellen“. Woronew (1894) sah bei ungünstigen Kulturbedingungen, wie dichter Aussaat, Austrocknen usw. vorzeitige Bildung von Antheridien schon an solchen Vorkeimen, die nur aus drei bis vier Zellen bestanden. Bei Schizaeaceen (Bauke 1878a) ist das Wachstum und die „Entwicklung des Gewebepolsters nicht notwendig mit der Erzeugung von Archegonien verknüpft“ und „unter Verhältnissen, wo jenes sich noch als vollständig entwicklungsfähig erweist, werden schon keine weiblichen Organe mehr gebildet“.

Ferner hört unter „ungünstigen Verhältnissen die Produktion von Archegonien an dem Polstersproß auf, während der letztere sein Wachstum ungestört fortsetzt und die Unterseite an Stelle der weiblichen Organe sich mit Antheridien bedeckt“ (pag. 641). In dieser Weise ist die Eingeschlechtigkeit des Prothalliums von den äußeren Ernährungsbedingungen wesentlich abhängig und man sieht mit Perrin (1908), daß die männlichen Organe normal erscheinen, wenn in einer wenig konzentrierten Nährlösung das Wachstum langsam ist, während die Archegonien spät auftreten und oft vollständig fehlschlagen, selbst bei den sonst keine Neigung zur Eingeschlechtigkeit zeigenden Arten, wie Polystichum ereopteris, Blechnum spicant und Polypodium vulgare. Buchtien (1887) verpflanzte archegonientragende Prothallien von Equisetum pratense von fruchtbarem Lehmboden auf mageren Sand. Nach Verlauf einer Woche wurden die ersten Antheridien sichtbar und schließlich wurden von den verpflanzten Prothallien (etwa 200) nur noch Antheridien gebildet. Selbst an denen, die zur Zeit der Verpflanzung schon befruchtet waren, traten noch Antheridien auf. Hier wurden also weibliche Prothallien in männliche umgewandelt.

Die Wirkung der Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge soll nach den Angaben einiger Autoren eine Rolle bei der Archegonienbildung spielen. Die Untersuchungen von Heim (1896) und von Perrin (1908) zeigen, daß die Archegonienbildung unmöglich ist, wenn die Prothallien unter den gelben Strahlen kultiviert werden, daß dagegen unter den blauen und violetten Strahlen ebenso wie im weißen Lichte sowohl Archegonien- als auch Antheridienbildung stattfindet. Die Prothallien von Doodya caudata, welche 7 Monate lang unter gelbem Licht kultiviert worden waren, hatten nach Heim die Herzbucht kaum ausgebildet und Antheridien waren in großer Anzahl vorhanden; nach weiteren 4 Monaten, während welcher Zeit sie dem Tageslicht ausgesetzt waren, hatten sich bereits unterhalb der Herzbucht junge Archegonien entwickelt. Dagegen zeigten die Kulturen unter blauem Licht von vornherein gutes Wachstum, die Herzform und ebenso die Keimpflanzen waren gut ausgebildet. Unter gedämpftem Licht hatte sich die Entwicklung wesentlich verlangsamt, die Prothallien wuchsen bedeutend in die Länge, weniger in die Breite und beiderlei Geschlechtsorgane waren vorhanden. In den Kulturen unter Chinin- (nur eine kleine Menge ultravioletter Strahlen kann hindurch passieren) und Aeskulinlösung (sämtliche ultravioletten Strahlen werden absorbiert) war das Wachstum gut, die Form normal und Archegonien und Antheridien waren vorhanden. Nach Perrin's Beobachtungen ruft die Einwirkung von blauen Strahlen

Kulturen von mittlerer Vegetation hervor, gelbe Strahlen erzeugen verkrüppelte Kulturen mit zahlreichen, eingeschlechtigen Prothallien, rote Strahlen erzeugen massige Kulturen mit starker Tendenz zur Eingeschlechtigkeit, violette Strahlen begünstigen sogleich die Entwicklung und das Ergrünen.

Sehr wichtig erwies sich der Einfluß der Intensität der Beleuchtung auf das Wachstum und die Bildung der Geschlechtsorgane. Perrin beobachtete, daß im vollen Sonnenlicht erwachsene Prothallien gewöhnlich eingeschlechtig und zwar männlich waren. Aber es ist schwer festzustellen, ob starke Beleuchtung ein besonders prohibitiver Faktor für die Archegonienbildung ist oder ob sie nur indirekt wirkt, insofern sie ungünstige Bedingungen für das Wachstum des Prothalliums an und für sich hervorruft in ähnlicher Weise, wie arme Ernährung Eingeschlechtigkeit im Gefolge hat.

Blakeslee (1900) bringt eine Darstellung von Klebs: "When the amount of light is increased to a certain extent, antheridia alone are produced from the sterile Prothalli, but that to obtain archegonia, they must be exposed to a still greater illumination" (pag. 172). Borodin (1868) beobachtete bei Prothallien von Allosorus die Bildung von Antheridien im Dunkeln, aber Woronew (1894) konnte bei der gleichen Pflanze die Borodin'schen Resultate nicht wieder erhalten. Derselbe Autor beobachtete, daß Trockenheit und Feuchtigkeit der Luft die Bildung der Antheridien auf der Oberseite hervorrufen. Klebs (1893) beobachtete bei Polypodium aureum, das er auf Torf aussäte, in hellem Lichte die herzförmigen Blättchen, auf welchen später die Geschlechtsorgane erschienen. Brachte er aber von diesen Kulturen in schwaches Licht, so entwickelte sich nach einiger Zeit eine große Menge von Adventivsprossen durch Auswachsen von Randzellen.

Die Prothallien von Todea, welche in Wasser im Dunkeln gewachsen waren, konnten nach Boodle (1908) auch Antheridien bilden. Weiter hat er eine interessante Erscheinung bei Todea Fraseri und T. hymenophylloides festgestellt. Die Sporen von diesen, welche im Innern von Sporangien gekeimt hatten, bildeten ganz kleine („dwarf") Prothallien. Der Gametophyt war bis auf zwei vegetative Zellen reduziert und schloß seine Entwicklung mit der Ausbildung einer dritten Zelle als Antheridium ab. Wenn die Sporen dagegen außerhalb des Sporangiums gekeimt hatten, wurden keine solche männlichen Zwergprothallien entwickelt, sondern normale Prothallien, jedoch während der Dauer des Experiments ohne jede Bildung von Geschlechtsorganen. Er bemühte sich die Ursache der Antheridienbildung bei solchen

abortiven Prothallien auf eine mechanische Hemmung des Wachstums des Prothalliums zurückzuführen. Am Schluß sagt er „The mechanical hindrance to the growth of the prothalli caused by the pressure of the wall of the sporangium probably causes concentration of certain organic food substances. This may lead to special nutrition of the protoplasm, and this again may cause the precocious formation of sexual organs. Scarcity of water in the sporangium may have a similar influence“ (pag. 241).

Nach Perrin (1909) liegt das Optimum der Temperatur für Wachstum bei ungefähr 25° C. Höhere Temperatur begünstigt die schnelle Entwicklung des vegetativen Apparates und vermehrt die Zahl der Eingeschlechtigkeiten.

Der vorliegende Überblick zeigt, daß die Bedingungen für Sexualorganbildung, besonders für Antheridien, sehr mannigfaltig sind.

B. Eigene Untersuchungen.

Die Wirkung der Ernährung.

Die Sporen von Ceratopteris thalictroides keimen, wenn sie in schwacher Knop'scher Lösung bei sehr hoher Temperatur (27—30° C) und unter schwacher Beleuchtung ausgesät werden, sehr schnell und bilden zahlreiche Antheridien schon innerhalb der ersten 2 oder 3 Wochen. Die Antheridieninitialzellen erscheinen bereits 10 Tage nach der Aussaat der Sporen unter den Randzellen des Prothalliums. Später wird die Antheridienbildung langsamer, während der vegetative Teil sich sichtbar vermehrt. Auf einem Teile dieser meristischen Prothallien beginnt schließlich bei einer bestimmten Größe die Archegonienbildung neben den Antheridien, während sie auf den anderen unterbleibt. Man sieht also eine Neigung zur Diöcie, aber man kann nicht gerade sagen, daß diese Spezies außerordentlich stark zur Diöcie neigt (Engler u. Prantl, 1902, pag. 340), da ja auch die weiblichen Prothallien unter den Randzellen viele Antheridien tragen. Die Zahl der auch Archegonien tragenden Prothallien und damit die Zahl der Archegonien selbst im Verhältnis zu den rein männlichen Prothallien und den Antheridien ist sehr viel geringer. Die Bildung von Spermatozoiden bei Ceratopteris ist sehr reichlich; ihr zahlreiches Schwärmen wurde sehr oft beobachtet.

Die größte Anzahl der Antheridien wurde in den Kulturen auf Moorboden gefunden, wo das Wachstum etwas langsamer, aber dafür die Zahl der Antheridien und der Archegonien, namentlich die der letzteren, viel größer war als in den Kulturen mit Nährlösungen. Im

Anfang der früheren Stadien des Wachstums auf Moorboden trugen die Prothallien zwar weniger Archegonien als in den Kulturen mit Nährlösungen, aber später ging dafür die Bildung der Archegonien viel lebhafter vor sich.

Die Bildung von Antheridien und Archegonien ist direkt von der Konzentration der Knop'schen Nährlösung abhängig. Die größte Zahl von Antheridien unter den Kulturen verschiedener Konzentration zwischen 0,5 bis 0,001 % fällt in die Konzentration 0,5 % und die nächste ist 0,1 %. In schwächeren Nährlösungen erfolgt die Keimung schneller als in stärkeren, aber die Bildung der Antheridien und Archegonien wird gehemmt. Bei der Konzentration von 0,01 % Knop'scher Lösung bei schwacher Beleuchtung unter hoher Temperatur (30° C) werden keine Archegonien gebildet; ihre Ausbildung ist dagegen bei einer Verstärkung der Lichtintensität möglich. Die folgende Tabelle I zeigt die Zahl der Antheridien und Archegonien auf den Prothallien von Ceratopteris thalictroides, die unter schwachem Licht bei hoher Temperatur kultiviert worden waren (die angegebene Zahl der Prothallien aus einer größeren Menge wahllos herausgegriffen). Die Sporen wurden in 0,01 %iger Knop'scher Lösung ausgesät und nach 9 Tagen die jungen Prothallien in verschiedene Konzentrationen übergeführt; die Zählung wurde 47 Tage nach der Aussaat der Sporen vorgenommen.

Tabelle I.

Wirkung der Konzentration (Ceratopteris).

Nr.	Konzentration	Zahl der Prothallien	Antheridien: Summe an allen Prothallien	Antheridien: Durchschnitt pro Prothallium	Archegonien	Keimpflanzen
1	Knop 0,01 %	21	32	1,5	—	—
2	„ 0,1 %	26	246	9,45	4	1
3	„ 0,5 %	35	593	16,9	4	11
4	„ 0,1 %	31	633	20,4	4	6

Der Unterschied in der Antheridienbildung bei hoher und schwacher Konzentration der Nährlösungen ist ganz deutlich. Wie man aus der Tabelle ersieht, beträgt die durchschnittliche Zahl der Antheridien bei 0,5 % 11 mal soviel als bei 0,01 %. Die Kultur 2 und 4 hat dieselbe Konzentration, aber 2 ist aus der schwachen Konzentration von 1 am 9. Tage nach der Aussaat in die stärkere Konzentration 2 übertragen worden; dagegen wurden die Sporen in der Kultur 4 von vornherein

in 0,1 %ige Nährlösung gebracht; ihre Aussaat erfolgte allerdings erst am Tage der Übertragung der Prothallien von 1 in 2, also 8 Tage später als die Kultur 2 ausgesät wurde. Die Zahl der Antheridien ist in dieser Kultur 4 sogar größer als in 0,5 %iger Lösung. Das zeigt, daß eben die verschiedene Konzentration der Nährlösung während der ersten 8 Tage des Wachstums des Prothalliums einen großen Einfluß auf die Bildung der Sexualorgane hat.

Die Wirkung des Lichtes.

Die starke Beleuchtung ist einer von den Faktoren, welche die Bildung zahlreicher Antheridien bewirken. Die sehr jungen Prothallien, welche in Knop'scher Nährlösung von 0,01 % bei schwachem Licht gekeimt hatten, wurden 10 Tage nach der Aussaat in verschiedene Konzentration übergeführt und hellem Licht ausgesetzt. Die Prothallien wuchsen in dem stärkeren Licht schnell, aber 1 Monat später war das Wachstum infolge der übermäßigen Lichtintensität unterbrochen und sie starben ab. Dagegen lebten die in dem schwächeren Lichte normal. Die Tabelle II stellt die Unterschiede in der Zahl der Antheridien bei starker und schwacher Beleuchtung dar. Beide Versuchsreihen waren während der Dauer von 28 Tagen immer der gleichen Temperatur (durchschnittlich 31,3° C) ausgesetzt.

Tabelle II.

Wirkung der Lichtintensität (Ceratopteris).

Knop in %	Zahl der Prothallien	Schwache Beleuchtung:		Starke Beleuchtung:	
		Zahl der Antheridien	Antheridien pro Prothallium	Zahl der Antheridien	Antheridien pro Prothallium
0,01	20	20	1,0	234	11,7
0,1	20	133	6,0	406	21,0
0,5	20	262	13,2	588	29,4
ohne Phosphor 0,1	20	194	9,1	283 [1])	12,3

Die Wirkung des Lichtes ist ganz klar. Bei schwächerer Konzentration der Nährlösung ist seine Wirkung verhältnismäßig stärker, d. h. die Bildung der Antheridien ist reichlicher. So verhält sich bei einer Konzentration von 0,01 % die durchschnittliche Antheridienzahl

1) Zahl der Prothallien 23.

pro Prothallium im Hellen gegenüber der Kultur im Dunkeln wie 1 : 11,7. Bei Zunahme der Konzentration des Nährmediums sinkt aber rasch dieses Verhältnis, so bei 0,1 % auf 1 : 3,5; bei 0,5 % auf 1 : 2,3.

Starkes Licht spielt eine wichtige Rolle bei der Antheridienbildung von normal wachsenden Prothallien. Schädlich ist es bei der Keimung der Sporen und dem Wachstum der noch sehr jungen Keimlinge. Der Prozentsatz der überhaupt zur Keimung gelangenden Sporen ist sehr gering und die Prothallien können sich nicht in normaler Weise entwickeln, denn die Zellen sind sehr klein und chlorophyllarm. Die Prothallien an und für sich sind sehr verzweigt und nie findet normales Wachstum statt. Auch wird die Antheridienbildung fast gänzlich unterdrückt. Nur einige tragen sehr wenige Antheridien, während die Mehrzahl überhaupt steril bleibt. Man kann einen interessanten Vergleich zwischen den kleinen, soeben beschriebenen Prothallien und denjenigen ziehen, die bei N-Mangel und schwachem Licht kultiviert wurden. Beide hatten sehr kleinen Thallus, aber die bei N-Mangel gezogenen Prothallien trugen viele Antheridien und sehr lange Rhizoiden, dagegen keine Archegonien, waren also stets männlich-eingeschlechtig. Die abortiven Prothallien dagegen blieben im hellen Lichte in vollständiger Nährlösung meistens steril und trugen nur kurze Rhizoiden.

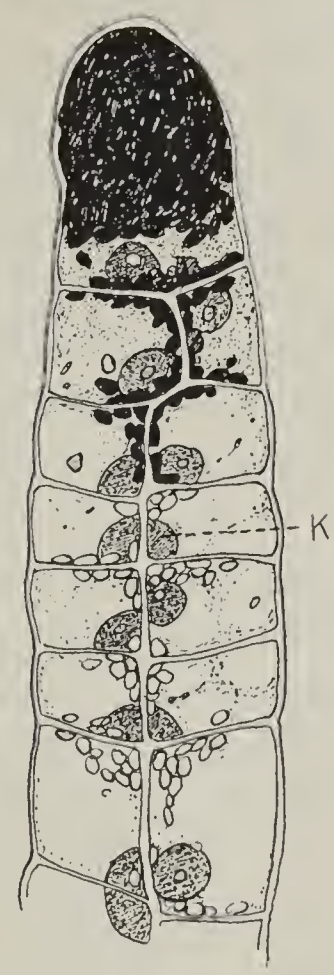

Fig. 1. Eine Spitze des Prothalliums von Ceratopteris thalictroides im Dunkeln gekeimt in Pepton 0,05%; 58 Tage alt. Nach Behandlung mit Chloraljod. *K* Kern. Vergr. 445.

Bei Ceratopteris ist demnach das Licht für die Keimung der Sporen nicht erforderlich, absolut notwendig dagegen für die Bildung der Archegonien und Antheridien.

Unabhängig von dem Licht erfolgt auch die Stärkebildung. Die Sporen wurden in 0,05 %ige Lösungen von Knop und Asparagin und Pepton im Dunkeln bei 22—25° C ausgesät. Nach 27 Tagen hatte in allen Kulturen die Keimung der Sporen stattgefunden und die Prothallien hatten fünf bis sechs Zellen entwickelt. Die Zellen waren sehr verlängert, aber an der Spitze nur sehr kurz und enthielten reichlich Plasma und Chlorophyll. Nach 43 Tagen erreichten die Prothallien im Dunkeln 20—30 Zellen, aber es hatte sich keine Thallusfläche entwickelt. Das Wachstum erfolgte nur apikal, so daß die Prothallien sehr lang und

fadenförmig wurden. Solche fadenförmigen Prothallien (Fig. 1) bestehen aus zwei oder drei Reihen von chlorophyllarmen Zellen, welche durch antiklinale Teilung gebildet werden. Die jungen Zellen, besonders die ersten drei bis vier Apikalzellen, enthalten Chlorophyll in großer Menge und werden bei Behandlung mit Chloraljod ganz schwarz gefärbt. Die Stärkebildung im Dunkeln bei Ceratopteris wurde schon von Schulz und Kny festgestellt und Laage hat auch ihre Bildung bei Osmunda bei Kultur in Wasser und in verschiedenen Nährlösungen nachgewiesen.

Die fadenförmigen Prothallien bleiben ganz steril. Werden aber normal entwickelte Prothallien von Ceratopteris, welche Antheridienmutterzellen tragen, aus dem Hellen ins Dunkle gebracht, so entwickeln sich die Spermatozoiden aus diesen Antheridien in normaler Weise. Die frei schwimmenden Spermatozoiden wurden in diesen Kulturen wiederholt beobachtet.

An denselben Prothallien kann auch im Dunkeln ein besonders schraubiges oder gekrümmtes Wachstum stattfinden, wodurch die Prothallien drei- oder vierfach gekrümmt werden. Im Lichte konnte ich nie etwas Ähnliches beobachten.

Die sehr jungen, fadenförmigen Prothallien von Polypodium aureum und von Adiantum macrophyllum, welche auf dem Agar (2 % mit Sachs'scher Nährlösung von 0,05 %) gekeimt hatten, bildeten ebensowenig wie Ceratopteris im Dunkeln Antheridien. Ebenfalls im Dunkeln, aber in Knop'scher Nährlösung, unterblieb ihre Bildung an den eben erst gekeimten Prothallien von Allosorus.

Die Wirkung von farbigem Licht wurde bei Prothallien von Balantium antarcticum und Aspidium Filix mas untersucht. Diese Prothallien vermögen im rotgelben (Kaliumbichromat) und blauen Licht (Kupferoxydammoniak) Antheridien und Archegonien zu bilden. Die jungen Prothallien, die in weißem Lichte auf dem Boden kultiviert worden waren und hier nur wenige Antheridien und gar keine Archegonien gebildet hatten, wurden in gelbes und blaues Licht gebracht. Nach 41 Tagen hatten sie die normale Herzform erreicht und zahlreiche Archegonien und Antheridien gebildet. Bei einem Exemplar eines Balantiumprothalliums konnten nicht weniger als 40 Archegonien gezählt werden.

Aus diesem Resultate sieht man, daß die rotgelben und blauen Strahlen keine spezifische Wirkung auf die Archegonienbildung ausüben und es ist sehr wahrscheinlich, daß die erzielten Resultate von Heim und Perrin (vgl. pag. 284) auf die Verschiedenheit in der Lichtintensität und nicht auf die verschiedenen Wellenlängen des Lichtes zurückzuführen sind (vgl. Klebs 1905, pag. 222).

Die Wirkung der Nährstoffe.

Die Fähigkeit der Antheridienbildung bei Ceratopteris kann nur auf dem Vorhandensein von Reservestoffen in den Sporen beruhen, da ein Zusatz von Mineralsalzen unnötig ist. Denn die Sporen keimen

Fig. 2. Ceratopteris thalictroides. *A* eine zerdrückte, ruhende Spore mit einem großen Tropfen Öl nebst zahlreichen Körperchen. Vergr. 235. *B* Protein- (?) Körperchen nach Weglösen des Öls durch Behandlung mit Äther. Vergr. 445.

und bilden viele Antheridien in destilliertem Wasser. Werden reife Sporen unter dem Deckglase zerdrückt, so tritt ein großer Tropfen Öl heraus, der eine Menge kleiner Tröpfchen und Körperchen, die wahrscheinlich Proteinkörnchen sind, umschließt (Fig. 2). Der große Öltropfen färbt sich bei Behandlung mit Osmiumsäure schwarz, mit Alkanintinktur rot und löst sich rasch in Äther und Chloroform. Die Körperchen dagegen bleiben und werden durch Dahlia violettblau, durch Jod braun gefärbt und durch Kalilauge gelöst.

Ein Prothallium, das schon fünf Zellen ausgebildet hat, enthält noch einen Tropfen Öl zwischen dem Keimling und der Innenseite der Sporenschale. Es scheint, daß die „Protein"körperchen bald nach der Keimung aufgebraucht werden, weil sie sich nach der Keimung in dem bleibenden Öltropfen nicht mehr nachweisen ließen.

Fig. 3. Ceratopteris thalictroides, in N-freier Sandkultur gekeimt. 37 Tage alt. *a* Antheridien. Vergr. 74.

Die Prothallien von Ceratopteris entwickeln bei N- oder P- oder Ca-Mangel sowohl in Nährlösung als auch in Quarzsandkulturen Antheridien in normaler Weise aus (Fig. 3). Die Archegonien werden dagegen bei P- und Ca-, aber nicht bei N-Mangel gebildet. Im Gegensatz zu meinem Resultat bei Ceratopteris konnte Reed (1907) bei Gymnogramme in Nährlösung mit Ca-Mangel keine Archegonien-, doch reichliche Antheridienbildung feststellen.

In den bei N-Hunger gewachsenen Prothallienzellen wurde eine abnorme Menge Stärke gebildet. Die Chlorophyllköner waren ganz mit Stärke vollgefüllt, deswegen sie ganz farblos erschienen. In den Zellen mit P-Hunger ist die Stärkebildung nicht so üppig. Die Prothallien bleiben immer hellgrün und die Chlorophyllkörner enthalten nur zwei oder drei kleine Stärkekörnchen. Die Zellen bei Ca-Hunger bilden auch Stärke, aber nur in sehr geringer Menge. Demgegenüber vermögen nach Reed die Zellen von Gymnogramme bei Ca-Hunger gar keine Stärke zu bilden. Das ist jedoch nach meinen Erfahrungen bei Ceratopteris nicht der Fall. In der folgenden Tabelle III ist zum Vergleich die Zahl der Archegonien eingetragen. Die Prothallien wurden bei hoher Temperatur (durchschnittlich 31,3° C) kultiviert. Die Zählung wurde 37 Tage nach der Aussaat der Sporen ausgeführt. Die Sporen wurden von Anfang an unter gleichen Bedingungen gehalten mit Ausnahme von Nr. 4, bei der sie aus Flüssigkeit nach 12 Tagen auf den Sand ausgesetzt wurden, wo sie die folgenden 25 Tage verblieben.

Tabelle III.

Wirkung unvollständiger Nährlösungen (Ceratopteris).

Nr.	0,1 % Knop's Nährlösung. Mangel von	Nährsubstrat	Antheridien: Durchschnitt	Antheridien: Gesamtzahl	Archegonien	Zahl der Prothallien	Stärkegehalt
1	Stickstoff [1])	Sandkultur	1,66	75	—	45	sehr viel
2	„ [1])	Flüssigkeit	1,72	90	—	58	„ „
3	Phosphor [2])	Sandkultur	10,5	455	13	43	wenig
4	„ [2])	„	2,2	138	—	32	„
5	Calcium [2])	„	8,6	423	13	49	sehr wenig
6	„ [2])	Flüssigkeit	12,6	307	—	24	„ „
7	Kontrolle (normal)	Moorboden	14,3	545	61	38	viel
8	„	Knop 0,1	20,4	633	4 + 6 Keimpflanzen	31	wenig

Die Prothallien von Balantium bilden bei N- und P-Mangel weder in Lösungen noch in Sandkulturen Archegonien, wohl aber Antheridien, allerdings auch nur auf wenigen Prothallien. Die Mehrzahl bleibt vollkommen steril. Dieses abweichende Verhalten Ceratopteris gegenüber in bezug auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane dürfte wohl

1) $MgSO_4$ 0,5 % + $CaSO_4$ 0,7 % + K_2HPO_4 0,5 % + NaCl 0,2 % + K_2SO_4 0,5 %.
2) 3—6 Knop modifiziert (ohne P und Ca).

auf die verschiedene Größe der Sporen zurückzuführen sein. Denn bei Balantium sind sie sehr klein, bei Ceratopteris gestattet aber ihre Größe die Anhäufung einer großen Menge von Reservestoffen. — Das Wachstum ist in diesem Hungerzustande nur ameristisch und Stärke wird in großer Menge erzeugt. Normales Wachstum und Entwicklung der Sexualorgane findet nur in vollständiger Nährlösung statt.

Die ameristischen, kleinen Prothallien von Balantium, welche in Nährlösungen (0,1 %) bei N-Mangel seit Anfang März bei Zimmertemperatur im hellen Lichte kultiviert worden waren, wurden am Ende desselben Monats in Lösungen ohne P-, in solche ohne Ca- und in vollständige Knop'sche Nährlösung (0,1 %) übergeführt. Bis Anfang Juli hatte keine von diesen Kulturen Archegonien gebildet. Sie blieben männlich, eingeschlechtig. Das Wachstum war aber in den neuen Lösungen besser als zuvor bei N-Mangel. Die Prothallien in den N-Hungerkulturen waren ganz hellgelb, während dieselben in Ca- und P-Hungerkulturen hellgrün wurden und ihre Größe gegenüber N-Mangel zugenommen hatte. Die in Knop'sche Lösung übergeführten Prothallien wuchsen natürlich sehr gut. Das ameristische Wachstum war in meristisches übergegangen und sie trugen viel mehr Antheridien als die anderen. Ein bedeutender Unterschied in der Zahl der Antheridien zwischen den P- und Ca-freien Kulturen war dagegen nicht bemerkbar. Aus diesem Resultat kann man ersehen, daß die Kultur in Nährlösung bei Balantium keine günstige Bedingung für die Archegonienbildung ist, wie wir schon bei Ceratopteris gesehen haben (vgl. Tabelle III). Dagegen bilden die Prothallien von Balantium auf Moorboden zahlreiche Archegonien und Antheridien sowohl in normalem, weißem, als auch in gelbem und blauem Lichte. Die Sandkultur mit Knop-Lösung vermag in gleicher Weise Archegonien zu bilden, so daß wahrscheinlich der Mangel der Transpiration bei Nährlösungskulturen hemmend auf die Bildung der Archegonien einwirkt. Ein ähnlicher Unterschied ist auch in Sand- und Lösungskulturen von Aspidium Filix mas, Alsophila australis und Asplenium Nidus zu erkennen. Immer ist das Wachstum besser in einer Sandkultur als in einer Flüssigkeit.

Die jungen Prothallien von Asplenium Nidus und Alsophila australis entwickeln sich in Nährlösung (0,5 %) bei N-Mangel im hellen Licht nicht normal. Das Wachstum hört nach Bildung von 15—20 Zellen gänzlich auf. Die Zellen sind sehr klein und stärkereich. Bei A. Nidus bilden sich sehr wenige Antheridien und auch nur auf sehr wenigen Prothallien, die Mehrzahl bleibt ganz steril. Da bei der Aussaat der Sporen möglicherweise etwas organische Substanz der

N-freien Lösung Spuren von N zugeführt haben konnte, wurde bei einigen Kulturen kurz nach der Keimung die Lösung durch neue, N-freie Lösung ersetzt. Es bildeten sich nun keine Antheridien mehr. Daraus scheint hervorzugehen, daß mit der Zunahme des N-Mangels in den Nährlösungen die Fähigkeit der Antheridienbildung abnimmt. Wurden aber diese abortiven, sterilen Prothallien in vollständige Nährlösung gebracht, so bildeten sie Antheridien und apogame Keimpflanzen.

Apogamie.

Apogamie wurde bei einigen Kulturen von Asplenium Nidus beobachtet (Fig. 4 u. 5). Auf den jungen Prothallien, welche auf Agar-Agar-Boden mit Nährlösung ausgekeimt hatten, waren nach 4 Monaten apogame Höcker hervorgesproßt. Während dieser Monate hatten die Kulturen etwas

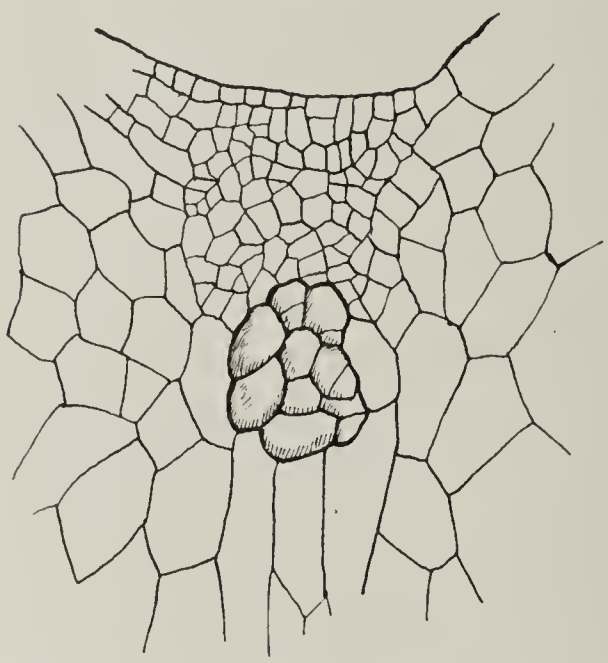

Fig. 4. Asplenium Nidus. Frühstadium des apogamen Wachstums. Vergr. 46.

Fig. 5. Asplenium Nidus Späteres Stadium. Vergr. 46.

trocken gestanden im hellen Lichte und bei Zimmertemperatur. An Prothallien, die auf dem Boden kultiviert waren, hatte ich niemals apogame Höcker gefunden. Woronin (1907) hat teleologisch vermutet, daß die Apogamie bei Pellaea und Nothochlaena durch die Trockenheit hervorgerufen werde, da diese Arten Bewohner von tropischen Kalkfelsen seien, wo die Temperatur ziemlich hoch und die Befruchtung durch Spermatozoiden infolge der Trockenheit unmöglich sei. Wahrscheinlich spielt die Trockenheit eine Rolle bei dem apogamen Wachstum. Aber ich habe beobachtet, daß Prothallien, die auf ziemlich feuchten Agar-Agar-Boden und auch auf mit Nährlösung gesättigtem Filtrierpapier kultiviert worden waren, ebenso die apogamen Höcker zeigten. Andererseits fehlten sie auf dem ziemlich trockenen Agar-

Agar-Boden in sehr starker Beleuchtung und bei hoher Temperatur, so daß die Trockenheit zum mindesten nicht als einziger, für die Erscheinung der Apogamie ausschlaggebender Faktor gelten kann.

Die Höckerbildung geht in ähnlicher Weise wie bei Pteris cretica vor sich. Erst teilen sich einige Zellen in der Nähe der Einbuchtung des Prothalliums nach allen Richtungen und es tritt bald nach außen ein zylindrischer Zellkörper hervor. Dieser austretende Zylinder besteht aus langgestreckten Zellen und von seiner Oberfläche wachsen viele, mehrzellige Haare aus. Schließlich entwickelt sich dieser Höcker weiter zu einem Keimblättchen. Die Wurzel entsteht erst später als das Blatt.

Neben der Apogamie bilden die sexuellen Verhältnisse dieser Prothallien eine sehr interessante Erscheinung. De Bary (1878) hat schon festgestellt, daß bei den apogamen Prothallien von Pteris cretica immer Geschlechtslosigkeit herrscht; so sah er niemals „sexual und apogam entstandene Pflanzen an ein und demselben Prothallium". An den apogamen Prothallien von Doodya caudata dagegen kommen nach Heim beiderlei Geschlechtsorgane — normale und anormale — nebeneinander vor; die Entstehung der Pflänzchen vollzieht sich teils auf sexuellem Wege, teils durch Sprossung. Auch bei den Prothallien von Aspidium spinulosum werden zahlreiche Sexualorgane angelegt und meist normal ausgebildet. Bei Scolopendrium vulgare var. ramulosissimum entstehen auf dem apogamen, zylindrischen Fortsatz des Prothalliums zuerst zahlreiche, normale Archegonien, während man Antheridien nur auf ameristischen Lappen desselben oder auch des Prothalliums selbst vorfindet (nach Engler, 1902).

Starke Eingeschlechtigkeit konnte ich bei apogamen Prothallien von Asplenium Nidus feststellen. Die Prothallien, welche ursprünglich in N-freier und P-freier Nährlösung gewachsen waren, wurden auf Flußsand [1]), der mit P-freier Nährlösung gesättigt war, übergeführt und in hellem Lichte bei etwas höherer Temperatur (25° C) sich selbst überlassen. Nach 2 Monaten hatten sich daraus wieder apogame oder ameristische männliche Prothallien entwickelt. Die Prothallien waren tiefgrün und ich konnte keine Abnormität in bezug auf das Wachstum beobachten, aber die apogamen Prothallien waren meristisch ohne alle Geschlechtsorgane, die ameristischen dagegen trugen zahlreiche Antheridien und keinen apogamen Fortsatz. Eine Kultur mit nährlösunghaltigem

1) Gekocht mit konzentrierter Salzsäure und gewaschen erst mit gewöhnlichem, dann mit destilliertem Wasser.

Filterpapier, auf welchem die Prothallien kultiviert wurden, zeigte genau das gleiche Resultat: Apogame, weder Antheridien noch Archegonien tragende Prothallien einerseits, ameristische, männliche andererseits. Ebenso verhielt sich Pteris cretica. Deswegen können sich die Prothallien bei Asplenium Nidus, die unter normalen Bedingungen, d. h. auf Boden kultiviert werden, durch Befruchtung — Archegonien und Antheridien —, bei Kultur unter ungünstigen Bedingungen oder bei unbekanntem, inneren, physiologischen Zustand der Zellen durch Apogamie vermehren. Im letzten Falle ist die Archegonienbildung ganz durch die Apogamie ersetzt.

Das Wachstum und die Sexualität.

Wenn die Prothallien unter schwachem Licht bei sehr hoher Temperatur und sehr guter Ernährung kultiviert werden, weicht das Wachstum ebenfalls von dem unter normalen Bedingungen ab. Z. B. können die Prothallien von Pteris cretica, Asplenium Nidus und Balantium antarcticum, welche auf 2 % Agar-Agar mit Sachs'scher Nährlösung (0,5 %) ausgesät und bei schwachem Licht und Temperatur von 27 bis 30° C gewachsen sind, nicht mehr die normal herzförmige oder schuppenförmige Gestalt ausbilden, sondern es entstehen zahlreiche, fadenförmige Auswüchse durch Adventivsprossung der Randzellen nach allen Richtungen. Manchmal bilden diese fadenförmigen Auswüchse an ihrem Ende eine fünf- bis sechszellige Zellfläche aus, von der wiederum andere fadenförmige Fortsätze auswachsen, so daß das Prothallium eine ganz unregelmäßige, fadenförmige, komplizierte Gestalt annimmt. Diese Prothallien bilden keine Archegonien und nur sehr wenig Antheridien aus. Zu Beginn ihres üppigen Wachstums entstehen bei Pteris cretica (Fig. 6) die Antheridien auf den fadenförmigen Auswüchsen in bedeutender Menge, aber später werden diese Prothallien rein vegetativ und entbehren bis auf einen beobachteten Fall der Bildung von apogamen Fortsätzen, die sonst bei dieser Art eine gewöhnliche Erscheinung sind.

Es lehrt uns dieser Fall, daß die Bildung von Geschlechtsorganen bei Prothallien von der Intensität des Wachstums abhängig ist. Ist das Wachstum sehr üppig, findet keine Anlage von Sexualzellen statt, so lange die Prothallien meristisch sind.

Eine interessante Tatsache ergibt sich aus einem Vergleich des Ortes der Differenzierung der Sexualzellen aus den Thalluszellen mit den dort vorhandenen, inneren Bedingungen derselben. Die Archegonien werden bekanntlich immer an einem besonderen Teil des Prothalliums, nämlich in der Bucht des normal herzförmigen Prothalliums

ausgebildet, aber nicht von dem dort befindlichen Meristem selbst, sondern auf der Unterseite einige Zellreihen direkt dahinter. Dagegen bilden sich die Antheridien überall auf jedem Teil des Prothalliums; für gewöhnlich treten sie an seinem Basalteil auf, seltener auf den Lappen und am Rande oder bei N-Mangel an der Spitze. Warum sind für die Archegonienbildung meristische Prothallien und dazu besondere Zellen derselben notwendig, während die Antheridienbildung viel unabhängiger davon erfolgt?

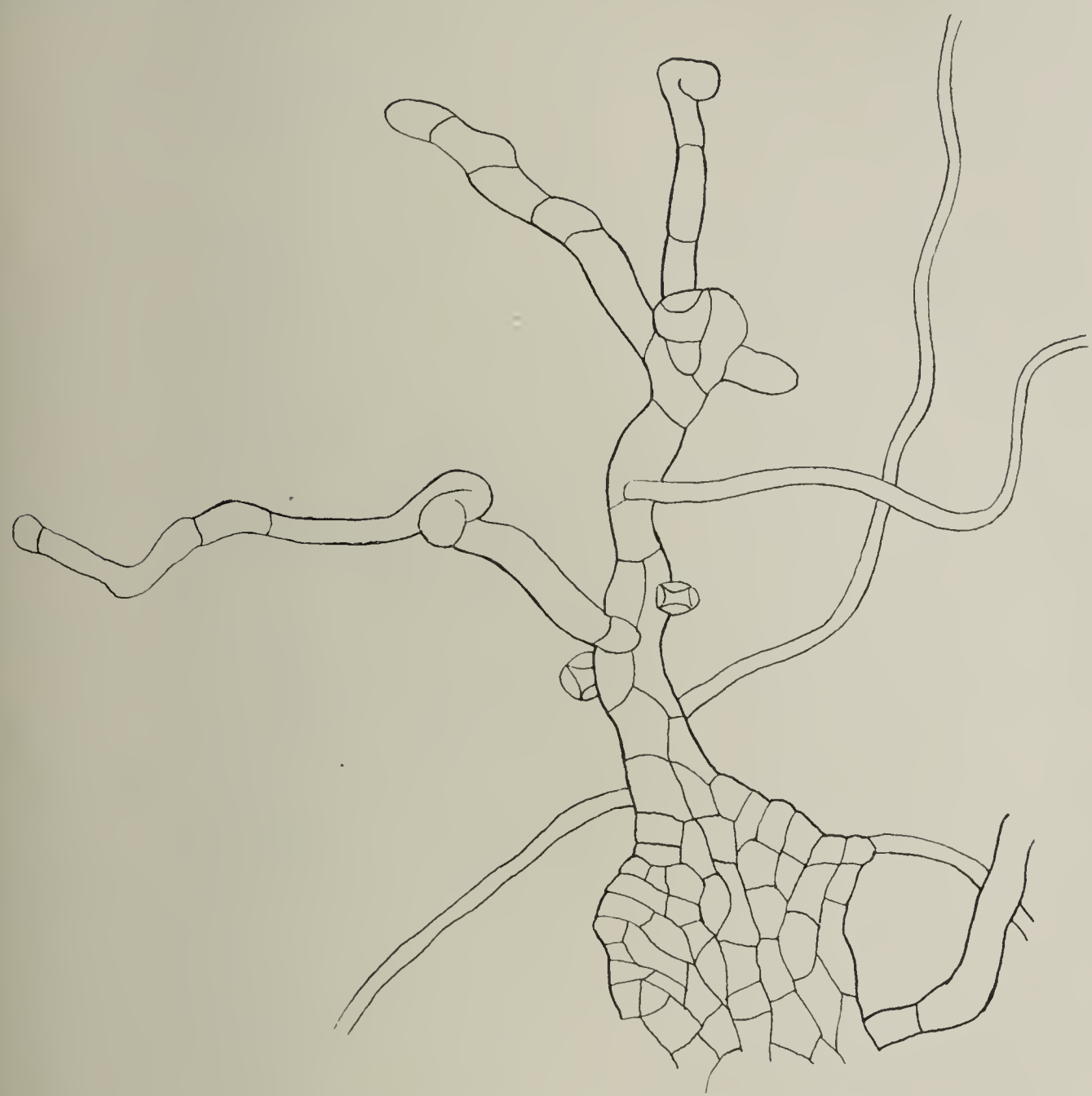

Fig. 6. Pteris cretica. Ein Teil des Prothalliums in Knop 0,01 % bei höherer Temperatur und in schwachem Licht kultiviert. Vergr. 74.

Zacharias (1887) sagt darüber: „Vergleicht man die männlichen mit den weiblichen Sexualzellen, zunächst bei den Farnen, so ergeben sich erhebliche Verschiedenheiten insbesondere in der Beschaffenheit des Zellkerns. Der Kern der männlichen Zellen enthält keinen Nukleolus und besteht anscheinend aus einer homogenen, im wesentlichen aus Nuklein zusammengesetzten Masse. Der Kern der weiblichen Zelle hingegen

besitzt große Nukleolen, während sich Nuklein nicht in ihm nachweisen läßt, sondern ein Netzwerk oder Gerüst mit den Reaktionen des Plastin.“ „Der Eikern enthält demnach bei Pteris serulata ein Plastinnetzwerk, in welchem sich kein Nuklein nachweisen läßt. Der Eikern stammt von den nukleinhaltigen Kernen der Prothalliumzellen ab.“ Zacharias vermutet weiterhin, „daß das ursprünglich im Eikern vorhandene Nuklein während der erheblichen Vergrößerung, welche der Kern bei der Ausbildung des Eies erfährt, sich mehr und mehr im Kern verteilt, ohne zuzunehmen, so daß schließlich ein Kern resultiert, dessen prozentiger Gehalt an Nuklein so gering ist, daß derselbe sich auf mikrochemischem Wege nicht mehr nachweisen läßt“. So kann man mit Zacharias annehmen, daß die besondere Quantität des Nuklein, Eiweißes und Plastin die Bestimmung der Archegonien- und Antheridienbildung beeinflußt.

Die Archegonienmutterzellen, welche große Mengen Plastin und Eiweiß erhalten, können nur bei guter N-Ernährung der Prothallien zur Entwicklung gelangen. Dagegen vermögen die Antheridienmutterzellen sich auch bei schlechter Ernährung zu entwickeln. Man kann vermuten, daß das Nuklein, das man reichlich im Spermakern vorfindet, für die vollständige Ausbildung der Antheridien notwendig und allein vielleicht schon ausreichend ist. Da die Archegonienbildung auf einen besonderen Teil an der Bucht des Prothalliums beschränkt ist, muß man notwendigerweise eine Beziehung zwischen dem Bildungsorte der Archegonien und dem Inhalt der sie liefernden Zellen vermuten.

Alle meristischen Zellen besitzen reichen Plasmagehalt und große Kerne. Die zur Archegonienbildung befähigten Zellen liegen direkt hinter diesen meristischen Zellen und werden wahrscheinlich von ihnen reichlich mit Eiweiß oder anderen für die Archegonienbildung notwendigen Substanzen versehen. Man kann vermuten, daß die Archegonienbildung nur deshalb an diese bestimmte Stelle gebunden ist, weil die hier befindlichen Zellen quantitativ oder qualitativ einige Substanzen enthalten, die sie allein zur Eikernbildung zu befähigen vermögen. Weiter kann man denken, daß die „notwendigen Substanzen“ für die Archegonienbildung d. h. Eiweiß und Plastin (?) nur in den Zellen von gut wachsenden Prothallien entstehen. Wenn das Prothallium in Lösungen bei N- oder P-Mangel kultiviert wird, so kann dasselbe die „notwendigen Substanzen“ unmöglich bilden, zum mindesten nicht in genügender Menge, so daß die Archegonienbildung auf diesen Prothallien gehemmt oder unterdrückt wird. Für die Antheridienbildung dagegen vermag anscheinend das Prothallium die „notwendigen Substanzen“, vielleicht nur Nuklein, in allen Zellen zu bilden.

II. Über die Adventivsprossung.

Allgemeines.

Die Adventivsprossung bei den Prothallien ist eine ganz gewöhnliche Lebenserscheinung. Sie findet meistens statt, wenn die Prothallien alt oder die Lebensbedingungen ungünstig geworden sind. Zahlreiche Adventivsprosse entwickeln sich auf alten Prothallien an deren Basalteil und bei den noch jungen Prothallien, die unter ungünstigen Bedingungen kultiviert werden, auf verschiedenen Teilen, z. B. auf den Lappenzellen oder auf den Randzellen. Ein Überblick über die Literatur wird die Allgemeinheit dieser Erscheinung dartun.

A. Historisch.

Zuerst wurde die Adventivsprossung von Hofmeister (1849) bei den abortiven Prothallien von Nothochlaena, Allosorus und Gymnogramme häufig aufgefunden. Bei diesen Prothallien wachsen in der Regel mehrere einzelne Zellen des Saumes zu einem im allgemeinen gestreckt-spateligen, sehr schlank gebauten Adventivsproß mit nur einzelliger Basis aus. Sie trennen sich häufig schon früh vom Prothallium, welches sie erzeugte, durch Absterben und Auflösen der verbindenden Zellen und stellen dann selbständige, sehr schmale Prothallien dar, die häufig sehr zahlreiche Antheridien tragen. Wigand (1854) beobachtete bei Cibotium Schiedei, daß aus einzelnen Punkten der Fläche junge, spatelförmige Vorkeime entspringen, sich loslösen und so zur Vermehrung dienen. Ferner sah er Exemplare, bei denen die ganze Oberfläche mit schmalen Läppchen bedeckt war. Meistens findet die Sprossung oberseits, doch auch unterseits statt. Besondere Neigung zur Sprossung zeigt Acrostichum crinitum, auch Aspidium trifoliatum, Pteris serrulata usw.

Mit der Sprossung ist Teilung verwandt; der Vorkeim der Farne teilt sich nämlich oft, z. B. bei Alsophila villosa und Blechnum spec. freiwillig am vorderen Ende in zwei Lappen, von denen sich jeder als selbständiger Vorkeim verhält und mitunter wieder teilt, so daß aus einem Exemplar 2, 4, 6 usw. herzförmige, nur mit der Basis zusammenhängende, jeder mit Triebfähigkeit versehene Lappen entstehen.

Im ersten Jahre sterilbleibende Prothallien von Chrysodium crinitum treiben nach Stange eine große Menge dicht aneinandergereihter Sprosse aus den Seitenrändern hervor, die im 2. Jahre Pflänzchen zur Entwicklung bringen. Die alten Prothallien, deren mittlere Teile sich nicht mehr in voller Lebenskraft befinden, bilden

häufig am Rande neue Prothallien aus, die nach und nach die Gestalt der Mutterprothallien annehmen und mit der Zeit neue Pflanzen erzeugen.

Bei Hymenophyllaceen (Mettenius 1864) besitzen die Randzellen der blattartigen Ausbreitungen der im übrigen confervenartigen Vorkeime die Fähigkeit, außer Haarwurzeln neuen Sproßenden Ursprung zu geben. Janczewski und Rostafintski (1875) beobachteten dagegen bei dem Vorkeimen von Hymenophyllum Tunbridgense nie confervenartige Beschaffenheit, sondern eine bandförmige oder verzweigte, einfache Zellschicht ohne Zellkissen [1]).

Kny (1892) beobachtete bei Osmunda regalis besonders bei gedrängtem Wachstum, daß die Prothallien oft sehr zahlreich nebeneinander und fast nur am Rande auftreten. Sie können sich ablösen und selbständig fortentwickeln.

Bei Aneimia spricht Burck (1875) davon, daß manche Vorkeime keine hohe Stufe der Entwicklung erreichen, vielmehr auf einen jugendlichen Stadium verharren oder sich etwas abweichend entwickeln. Sie sind alle ausschließlich männlich ohne Zellpolster, oft mehr gelappt oder bringen sich verzweigende Zellreihen hervor. Nie kommen Aussprossungen aus Flächenzellen vor; dagegen können die verzweigten Zellreihen sich ablösen. Die großen, zweigeschlechtigen oder rein weiblichen Vorkeime von Aneimia erzeugen keine Auszweigungen, können aber infolge des Absterbens einzelner Zellreihen in mehrere Stücke zerfallen.

Der Vorkeim von Gymnogramme leptophylla bringt nach Goebel (1877) außer schraubenförmig oder dichasial angeordneten Normalästen, die sich später voneinander trennen und selbständig weiter wachsen können, sehr häufig Adventivsprosse hervor. Die flächenständigen Adventivsprosse verwandeln sich in der Folge in rundliche Knöllchen, die mit schmaler Basis dem Prothallium aufsitzen und auf ihrer Oberfläche zahlreiche Antheridien oder einen zweilappigen, sekundären Vorkeim hervorbringen, zwischen dessen Lappen darauf ein sogenannter Fruchtsproß mit Archegonien, umgeben von Antheridien, auftritt.

Bei den Cyatheaceen wie bei den Polypodiaceen kommen nach Bauke (1876) auf den archegonientragenden Vorkeimen Sprossungen im allgemeinen nur ausnahmsweise vor, während sich die männlichen

---

1) Diese Zellschicht vermag aus Randzellen Adventivsprosse zu produzieren, deren Zellteilung sehr unregelmäßig ist (dieselben Autoren).

Vorkeime vielfach auf diese Weise vermehren. Es ist also hier ganz anders als bei den Osmundaceen, wo nach Kny und Lürßen die Bildung von Seitensprossen an den archegonientragenden Prothallien allgemeine Regel ist. Solches ist auch fast regelmäßig bei Aneimia und Mohria an den Gewebepolstern älterer Vorkeime der Fall, und zwar bei Aneimia, wie es scheint, immer nur auf der Unterseite, bei Mohria dagegen auch auf der Oberseite.

Adventivsprosse sind bei Marattiaceen ebenfalls nach Jonkmann (1878) häufig, verleihen ihnen ein sehr unregelmäßiges Aussehen und lösen sich oft ab, um sich selbständig fortzuentwickeln.

De Bary (1878) beobachtete an den kleinen, männlichen Prothallien von Pteris cretica die Neubildung accessorischer oder adventiver Auszweigungen sukzessiver Ordnungen, welche die Eigenschaften von neuen Prothallien annehmen können und alsdann nicht selten durch Absterben und Verwesung der Zellen ihrer Insertionsstelle von dem Mutterprothallium völlig getrennt werden. Er sagt weiter, daß die meisten dieser sekundären Bildungen ihrer Entstehung und ihren anfänglichen Eigenschaften nach den akzessorischen oder adventiven Auszweigungen gleich sind, welche an regulären, monözischen oder männlichen Farnprothallien häufig vorkommen und mehrfach beschrieben worden sind. Wie bei diesen entstehen sie sehr oft durch Auswachsen einzelner Zellen des Randes oder auf der Fläche zu einer fadenförmigen Zellreihe, die sich dann zum flachen Körper weiterbildet, oder aber sie entstehen durch Auswachsen eines größeren, vielzelligen Randabschnittes und sitzen dann dem Mutterprothallium mit breiter Basis an. Die Form, welche diese Körper annehmen, ist ungemein mannigfaltig. Die einen bleiben schmal, relativ wenigzellig, einschichtig, den männlichen, primären Zwergprothallien ähnlich; andere erhalten an ihrem freien Rande eine typisch wachsende Herzbucht und schließlich die Gesamtstruktur und Form regelmäßig gewachsener, primärer Prothallien. Alle diese Verzweigungsformen können sich in alten, gut kultivierten, zumal von Anfang an dichten Aussaaten in unglaublicher Zahl derart entwickeln, daß die Bodenoberfläche von einem dichten Rasen großer und kleiner Sekundärprothallien bedeckt wird.

Heim (1896) kultivierte die Prothallien von Lygodium japonicum, Balantium antarcticum, Alsophila australis und Doodya caudata unter gelbem Glas und diese bildeten hier ameristische Adventivprothallien. Unter Chinin- und Aeskulinlösung (vgl. pag. 284) hatten alle Prothallien von Lygodium Adventivprothallien getrieben. In der Kultur unter 0,6 cm dicker Wasserschicht waren nur bei Also-

phila australis, „welche Spezies zur Anlage solcher Organe besonders geeignet zu sein scheint“, Adventivprothallien vorhanden.

An den Prothallien von Ophioglossum vulgatum beobachtete Bruchmann (1904), daß Adventivsprossung sowohl nahe dem Vegetationspunkt als auch aus alten, bereits braungefärbten Körperteilen aufzutreten vermag. Pseudoadventivknospen werden von den Prothallien

Fig. 7. Asplenium Nidus. Knop 0,1 % bei schwachem Licht kultiviert. Mit langem, schlauchförmigem Adventivsproß. Vergr. 110.

Fig. 8. *A* Asplenium Nidus. Adventivsprosse unter Bedingungen wie Fig. 7. Vergr. 235. — *B* Aspidium Filix mas. Adventives Wachstum einer Apikalzelle: kultiviert in Knop 0,1 % unter schwachem Licht. Vergr. 235.

von Lycopodium complanatum gebildet, von denen die erste schon vom Embryo im Prothallium angelegt wird (Bruchmann 1908). Diese Sprossungen der Prothallien nehmen an der Peripherie des Meristems in einer interkalaren Vegetationszone ihren Ursprung und die oberen Teile der Sprossung schreiten zur Entwicklung der ersten Sexualorgane und beschließen damit ihr Wachstum.

Stephenson (1908) fand bei Dicksonia und Cyathea, besonders bei ersterer, Adventivsprosse. Studien von Lagerberg (1908) über einige schwedische Farne, sowie über Polypodium vulgare, Aspidium, spinulosum, Asplenium trichomanes, A. ruta muraria, Cystopteris fragilis und Scolopendrium vulgare zeigen, daß Adventivsprosse nicht nur in Kulturen, sondern auch im Freien sehr häufig sind. Die nach Verletzungen oder Zerstückelungen auftretenden, „reparativen Sprosse“ sind sehr mannigfaltig und andersartig wie die in Kulturen sich entwickelnden Formen.

B. Eigene Beobachtungen.

Im allgemeinen gibt es zwei verschiedene Formen der Adventivsprossung. Die erste beobachtet man häufig bei Aspidium Filix mas, Adiantum tenerum und Asplenium Nidus, wenn deren Prothallien unter schwachem Licht kultiviert werden (Fig. 7 u. 8). Die Sprossung beginnt mit dem Streckungswachstum einer Randzelle. Die betreffenden Zellen erreichen manchmal bedeutende Länge und werden schlauchförmig. Die Spitzen der Auswüchse enthalten dichtes Zytoplasma und viele Chlorophyllkörner, während ihr Basalteil nur wenig Zellsubstanz enthält oder ganz inhaltslos erscheint.

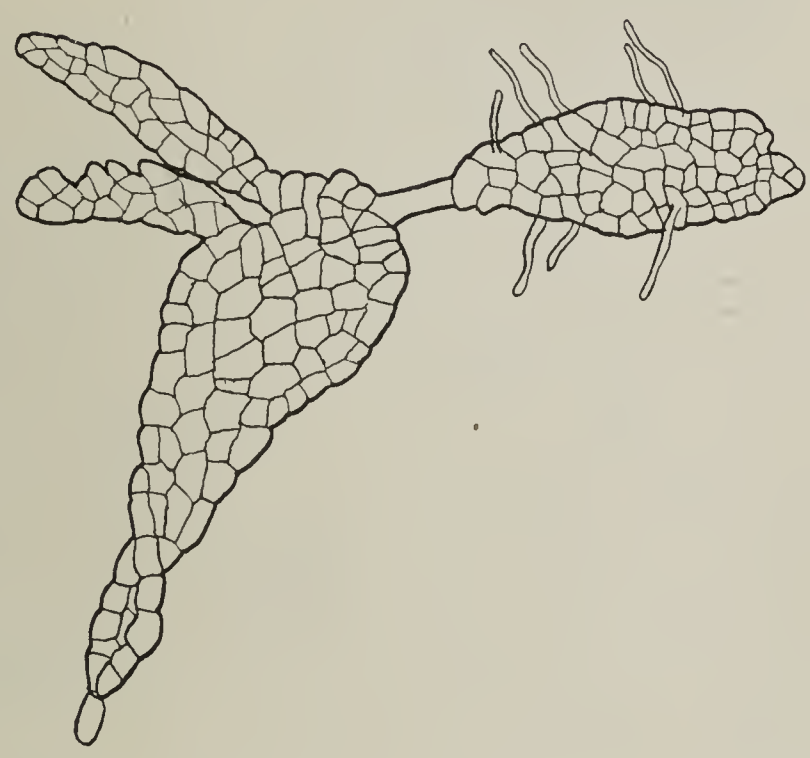

Fig. 9. Alsophila australis. Unter P-Mangel bei höherer Temperatur und im hellen Licht kultiviert. Vergr. 46.

Die Auswüchse teilen sich schließlich und bilden eine Reihe von langgestreckten Zellen. In anderen Fällen bilden solche schlauchförmigen Auswüchse einen Zellkomplex und schließlich geht daraus ein sehr unregelmäßig gestaltetes Adventivprothallium hervor.

Auf einem Prothallium von Aspidium Filix mas, welches in Knop'scher Nährlösung unter normalem Licht bei Zimmertemperatur kultiviert worden war, traten zahlreiche, schuppenförmige Adventivprothallien auf, die nach und nach den ganzen Rand des Prothalliums bedeckten. Einige von diesen Adventivprothallien wurden von dem Mutterprothallium abgeschnitten. Die isolierten Sprosse bildeten viele

der verletzten Stelle benachbarte Zellen in Rhizoiden um und außerdem gelangte ein normales Meristem zur Entwicklung. Die Antheridien wurden auf den Adventivsprossen stets ausgebildet, einerlei, ob diese losgelöst waren oder nicht. Dagegen konnte ich keine Archegonien auf den nicht von dem Mutterprothallium losgelösten Adventivsprossen feststellen, wohl aber auf den isolierten. Ebenfalls beobachtete ich auf einem losgelösten, selbständigen Adventivprothallium, das aus vollständiger Nährlösung in N-freie übergeführt worden war, normale Archegonienbildung. Nach einigen Tagen wurden an diesem Prothallium zahlreiche Rhizoiden gebildet und die Chlorophyllkörner enthielten Stärke in großer

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 10. Alsophila australis. Kultiviert in Knop 0,5 % bei hoher Temperatur unter hellem Licht. Vergr. 74.

Fig. 11. Alsophila australis. Das Prothallium von Fig. 10: Älteres Stadium der Adventivsprosse. Vergr. 74.

Menge. Später erschienen Archegonien in großer Zahl, aber auffallender Weise keine Antheridien.

Der zweite Typus der Adventivsprossenbildung verhält sich ganz anders als der soeben beschriebene. Während dieser durch das schlauchförmige Streckungswachstum einiger Randzellen charakterisiert ist, findet bei jenem das Wachstum auf der Fläche des Prothalliums statt und auch nur in stark beleuchteten Kulturen. Die Zellen wachsen nie schlauchförmig, sondern teilen sich sukzessiv direkt auf der Oberfläche des Prothalliums und bilden durch diese lebhafte Teilung vielzellige Knöllchen (Fig. 10).

Geht dieses Wachstum lebhaft vor sich, so wird die ganze Oberfläche des Prothalliums mit solchen Knöllchen bedeckt; später entwickeln sich aus den adventiven Knöllchen normale, herzförmige Adventivprothallien (Fig. 11) und schließlich lösen sie sich von dem Mutterprothallium los.

Man findet die Knöllchen sowohl unter Kulturen mit normaler Knop'scher Lösung als auch bei N- und P-Mangel (Fig. 9). Starkes Licht scheint aber immer für diese Art von Wachstum ein notwendiger Faktor zu sein.

Nach meinen Beobachtungen tritt die Erscheinung besonders bei Alsophila australis, Balantium antarcticum und bei Asplenium Nidus auf. Nie habe ich beobachtet, daß die zwei so verschiedenen Typen der Adventivsproßbildung auf ein und demselben Prothallium zusammen vorkommen. Denn ersterer Typus findet sich ja, wie erwähnt, in schwachem Lichte, während letzterer nur im hellen Lichte auftritt.

C. Die künstliche Adventivsprossung durch Narkotika und Plasmolyse.

Einen interessanten Fall der künstlichen Adventivsprossung beobachtete Heilbronn (1910). Er hatte die Prothallien von Asplenium einer Mischung von äther- und chloroformhaltiger Luft ausgesetzt, wodurch die Prothalliumzellen adventiv auswuchsen. Ich konnte aber dieselben Resultate nicht wieder erhalten.

Die Prothallien von Athyrium Filix femina, welche in Nährlösungen, in destilliertem Wasser oder auch auf dem Moorboden kultiviert worden waren, wurden mit chloroform- resp. ätherhaltiger Luft (2700 ccm Luft + 5 ccm Narkotikum) ausgelegt. Die Kulturen blieben in beiden Mischungen 3 Stunden. Bei länger als 6 Stunden dauernder Einwirkung starben die Zellen stets ab. Die so behandelten Zellen haben in meinen Versuchen nie Adventivsprosse gebildet, sondern ihr Wachstum wurde nur etwas angeregt.

In der Plasmolyse dagegen fand ich einen Reiz für die Adventivsprossenbildung. Ich hatte nämlich in einer Kultur von Asplenium Nidus, welche lange Zeit in Knop'scher Lösung gewachsen war, beobachtet, daß die Zellen stark plasmolysiert waren, da die Konzentration der Nährflüssigkeit durch die Verdunstung sich so sehr gesteigert hatte, daß sich schon Kristalle von KNO_3 abgeschieden hatten. Als ich wieder schwache Nährlösung zusetzte, sah ich, daß die Plasmolyse nach und nach zurückging. Nach einigen Tagen fand ich, daß aus diesen plasmolisierten Zellen Adventivsprosse ausgewachsen waren. Dies führte mich zu weiteren Untersuchungen und ich fand, daß die Plasmolyse

eine Ursache des Adventivwachstums der Prothalliumzellen ist. Das Resultat meiner Untersuchung lehrt, daß die Sprossung bei Plasmolyse eine allgemeine Erscheinung unter den daraufhin untersuchten Arten ist, d. h. bei Alsophila australis, Balantium antarcticum, Asplenium Nidus, Aspidium Filix mas, Athyrium Filix femina, Ceratopteris thalictroides und Adiantum tenerum. Namentlich die ersten drei Art bilden leicht und viele Adventivsprosse.

Fig. 12. Ceratopteris thalictroides. Adventivsprosse auf den Lappenzellen eines plasmolysierten Prothalliums, mit viel Stärke. Plasmolysiert mit $^1/_2$ N KNO_3, kultiviert in Knop 0,1 %, 25 Tage nach Behandlung. Vergr. 235.

Um die Rolle, die die Plasmolyse bei dieser Adventivsproßbildung spielt, feststellen zu können, habe ich folgende Fragen zu lösen versucht:

1. Die Wirkung der Plasmolyse selbst.

2. Die Wirkung der verschiedenen, die Plasmolyse hervorrufenden, hypertonischen Lösungen.

3. Die Wirkung der Nährlösungen nach erfolgter Plasmolyse.

Versuch I.

Zur Frage, ob nur die Plasmolyse oder die Wirkung der zur Plasmolyse benützten Lösung eine Rolle bei dem Adventivwachstum spielt, wurden folgende Versuche ausgeführt.

Die jungen Prothallien von Balantium antarcticum wurden in $^1/_2$, $^1/_4$, und $^1/_8$ Normallösungen von KH_2PO_4 und in 1, $^1/_2$, $^1/_4$, und $^1/_8$ Normallösungen von Saccharose gebracht. Nach 20 Minuten wurden die Prothallien wieder aus den Lösungen herausgenommen und mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Dann brachte ich sie in Knop'sche Lösung (0,5 %). Die $^1/_2$ N-Lösungen von KH_2PO_4 und die 1 N- und $^1/_2$ N-Lösungen von Saccharose riefen die stärkste Plasmolyse hervor.

Auch von $^1/_4$ N KH_2PO_4-Lösung wurden die meisten Zellen plasmolysiert, aber einige meristische Zellen blieben normal. $^1/_8$ N KH_2PO_4 plasmolysierte dagegen gar nicht.

Nur die plasmolysierten Zellen können unter sonst normalen Bedingungen adventiv auswachsen (Fig. 13 *A*). Denn die Zellen, welche in gleicher Weise mit zu schwachen, hypertonischen Lösungen behandelt worden waren und infolgedessen keine Plasmolyse gezeigt hatten, blieben normal (Fig. 13 *B*). Die Tabelle IV gibt den Prozentsatz der auswachsenden Zellen aller Prothallien zusammengenommen an. Die Zählung wurde 23 Tage nach der Plasmolyse ausgeführt.

Fig. 13. Balantium antarcticum. *A* durch Zucker plasmolysiertes Prothallium mit zahlreichen Adventivsprossen. Vergr. 74. — *B* Prothallium ohne Plasmolyse. *A* und *B* in Knop 0,5 %. 36 Tage nach Behandlung. Vergr. 74.

Tabelle IV.

Plasmolysierte Prothallien von Balantium antarcticum.

Konzentrationen	Plasmolysiert durch:	
	$C_{12}H_{22}O_{11}$	KH_2PO_4
1 N	62 %	—[1])
$^1/_2$ „	32 %	50
$^1/_4$ „	10 %	30
$^1/_8$ „	—	keine
Ohne Behandlung	keine	keine

1) — bedeutet: Nicht ausgeführt.

An den plasmolysierten Prothallien findet die Adventivsprossung auf beiden Seiten statt. Das Wachstum scheint aber auf der Unterseite des Prothalliums stärker zu sein, da sich die Prothallien nach ein paar Tagen in der Nährlösung aufwärts krümmten und auf der hohlen Oberfläche zahlreiche Sprosse entwickelten (Fig. 14).

Bei Athyrium Filix femina kann die Antheridienbildung auch auf den Adventivsprossen stattfinden. Die Prothallien wurden mit KNO_3 und Saccharose-Lösungen plasmolysiert und nachher in Knop 0,1 % kultiviert. Ihre Veränderung 24 Tage nach erfolgter Behandlung zeigt Tabelle V.

Tabelle V.

Wirkung der Plasmolyse mit KNO_3 auf Athyrium Filix femina.

Nr.	Plasmolysiert durch KNO_3	Verhalten der Prothallien:			
		Adventivsprosse	Archegonien	Wachstum des Prothalliums	Antheridien
1	$^1/_2$ N	viele (13 %)	vorhanden	—	vorhanden
2	$^1/_4$ „	„ (22 %)	?	—	„
3	$^1/_8$ „	sehr wenig	vorhanden	stark	„
4	$^1/_{16}$ „	keine	„	—	„
5	ohne Behandl.	„	—	gut	—

Fig. 14. Aspidium Filix mas. Adventivsprosse auf beiden Seiten des Prothalliums ausgewachsen. Nach Plasmolyse kultiviert in Knop 0,5 %. Vergr. 46.

Ein großer Unterschied besteht zwischen den Kulturen von 2 und 3. $^1/_8$ Normallösung plasmolysiert die Zellen nicht, dagegen $^1/_4$ Normallösung stark. Die so behandelten, unplasmolysierten Zellen wachsen sehr üppig in der Nährlösung und ihre Größe nimmt merklich zu. Die plasmolysierten dagegen wachsen keineswegs ebenso gut.

Die Wirkung der KNO_3-Lösung auf die Plasmamembran erfolgt sehr schnell. Die Kontraktion des Plasmas findet gleich nach der Überführung statt. Die Zuckerlösung dagegen wirkt etwas langsamer, denn man beobachtet, wie die Zellen erst ihren Turgor verlieren, eine Abhebung des Plasmas von der Zellwand dagegen nicht so rasch erfolgt wie bei Einwirkung von KNO_3. Die Zelle verhält sich bei Plasmolyse mit Zucker ebenso wie beim Austrocknen, da auch hier in ähnlicher Weise das Plasma einige Minuten noch mit der Zellhaut vollkommen in Berührung bleibt, bis es sich schließlich von der Membran als eine runde Masse abhebt.

In Parallelkulturen habe ich die Prothallien von Athyrium Filix femina statt mit KNO_3 mit Saccharose behandelt. Sie blieben in der hypertonischen Lösung ebensolange als die von Tabelle V. Die Wirkung auf die Prothallien ist aus Tabelle VI zu ersehen. Bei Athyrium scheint auch die Antheridienbildung durch die Plasmolyse begünstigt zu werden. Ba-

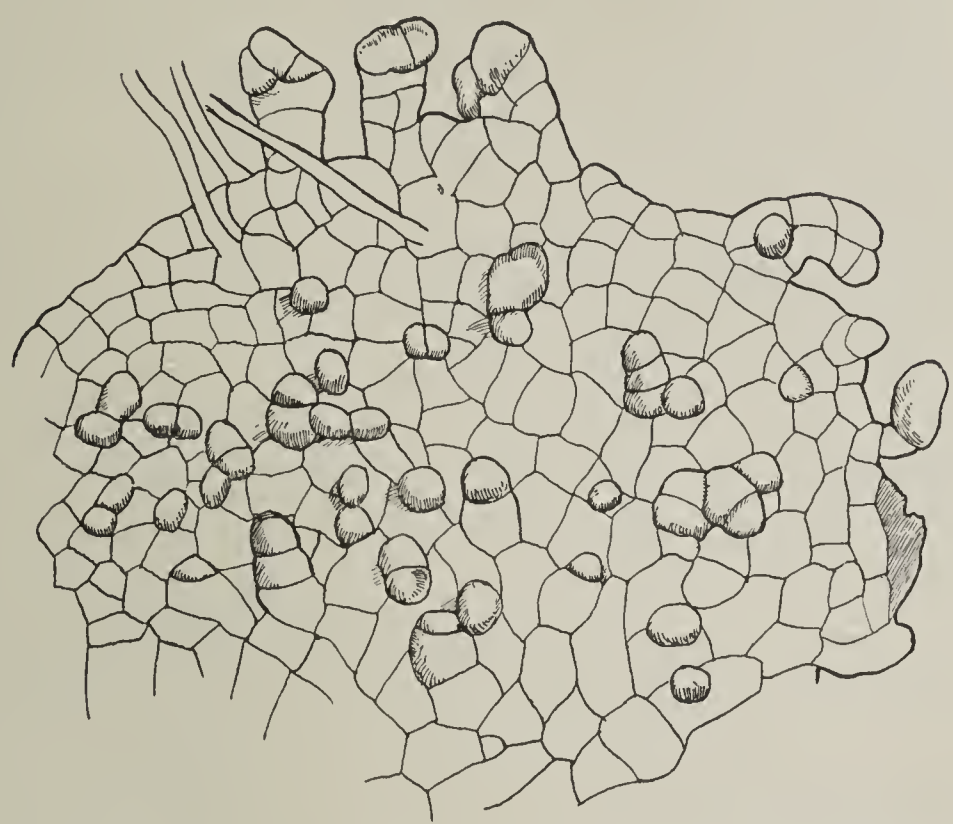

Fig. 15. Balantium antarcticum. Prothallium mit Adventivsprossen; plasmolysiert durch ½ Normal-Saccharose. Kultiviert in Knop 0,1 %; 31 Tage nach der Behandlung. Vergr. 74.

Tabelle VI.

Wirkung der Plasmolyse mit $C_{12}H_{22}O_{11}$ auf Athyrium Filix femina.

Nr.	Konzentration $C_{12}H_{22}O_{11}$	Nährlösung	Verhalten: Adventivknospen	Verhalten: Antheridien
1	½ N	Knop 0,1 %	zahlreich, je 3—4zellig	vorhanden
2	¼ „	Knop 0,1 %	keine	zahlreich
3	¼ „	Glukose 0,1 %	„	„
4	⅛ „	Knop 0,1 %	„	wenige
5	⅛ „	Glukose 0,1 %	„	„
6	ohne Behandlung	Knop 0,1 %	„	ganz wenig

lantium und Alsophila bildeten dagegen nach der Plasmolyse nur Adventivsprosse und keine Antheridien.

Sehr wahrscheinlich hängt die Antheridien- und Adventivsprossenbildung bei plasmolysierten Zellen von der Konzentration der Nährlösung ab. Zu dieser Vermutung führte mich das Ergebnis des folgenden Versuches. Die jungen Prothallien von Aspidium Filix mas waren mit $^1/_2$ Normal-KH_2PO_4-Lösung plasmolysiert worden, und darauf wurde Wasser der hypertonischen Lösung zugesetzt, so daß nach und nach die Plasmolyse wieder zurückging. Dann brachte ich die Prothallien in 1 %, 0,5 %, 0,1 % und 0,01 % Knop'sche Nährlösung. Nach 5 Tagen zeigte sich das erste Adventivwachstum und nach 27 Tagen fand ich, daß die Adventivsprosse sich in den Kulturen mit höher konzentrierter Knop'scher Lösung zahlreicher gebildet hatten als in niederer Konzentration, daß sich dagegen in den letzteren viele resp. mehr Antheridien entwickelt hatten als bei höherer Konzentration. Bei hoher Konzentration geht das Sproßwachstum schneller vor sich und die Sprosse werden größer als in schwacher Konzentration, wo sie sehr klein bleiben. Man möge das Verhalten der Prothallien in Tabelle VII vergleichen.

Tabelle VII.

Wirkung der Konzentration der Nährlösung nach Rückgang der Plasmolyse (Aspidium Filix mas).

Nr.	Lösung	Verhalten:	
		Adventivsprosse	Antheridien
1	Knop 1,0 %	zahlreich	keine
2	„ 0,5 %	viele	viele
3	„ 0,1 %	wenige	wenige
4	„ 0,01 %	ganz wenige	zahlreiche

Versuch II.

Bei diesem Versuch fand ich, daß die Verschiedenheit der zur Plasmolyse benutzten Lösungen als Reizmittel zur Sprossung keine Rolle spielt. Ob die Plasmolyse mit Lösungen von Elektrolyten oder Nichtelektrolyten ausgeführt wird, ist in der Wirkung ganz gleich. Es ist vielmehr nur notwendig, die Zellen mit einer ungiftigen Lösung zu plasmolysieren, damit sie später in Nährlösungen zur Bildung von Adventivsprossen veranlaßt werden.

Die Prothallien von Athyrium Filix femina wurden mit $^1/_2$ Normallösungen von $CaCl_2$, KNO_3, $MgSO_4$, KH_2PO_4 und $C_6H_{12}O_6$ plasmolysiert; alsdann wurden sie mit destilliertem Wasser ausgewaschen und in 0,1 %ige Knop'sche Nährlösung resp. Glukose gebracht. In beiden Nährlösungen wuchsen die Zellen adventiv aus. In den Glukoselösungen erfolgte das Auswachsen aber nicht so reichlich wie in der Knop'schen Lösung, und ebenso wurde in Zucker das Wachstum der Sprosse bald unterbrochen. Im Grunde genommen ist aber das Resultat das Gleiche, da es ja im wesentlichen auf das spätere Auswachsen nach der Plasmolyse ankommt. Die in Zuckerlösung gebildeten Zellen enthielten Stärke in großer Menge, während die in Knop'scher Lösung gebildeten keine Stärke in so abnormer Weise aufwiesen. In Knop'scher Lösung entwickelten auch die Adventivsprosse kleine, schuppenförmige Prothallien. Genauere Zahlen bringt Tabelle VIII. Die adventiv auswachsenden Zellen wurden 13 Tage nach Behandlung gezählt.

Tabelle VIII.

Wirkung der verschiedenen, hypertonischen Lösungen auf die Adventivsprossung (Athyrium Filix femina).

Nr.	Plasmolysiert durch ½ Normal-Lösung von	Nach der Plasmolyse übergeführt in Knop 0,1 %		in Glukose 0,1 %	
		Zahl der Zellen	Adventiv ausgewachsene Zellen in %	Zahl der Zellen	Adventiv ausgewachsene Zellen in %
1	KH_2PO_4	725	32,0	?	25,0
2	$MgSO_4$	650	9,1	400	7,7
3	KNO_3	1226	22,8	abgestorben	—
4	$CaCl_2$	1180	22,3	700	7,1
5	$C_6H_{12}O_6$	865	24,4	795	12,4
6	ohne Behandlung	—	—	—	—

In ähnlicher Weise wurden die Prothallien von Alsophila australis mit $^1/_2$ Normallösungen von KH_2PO_4, $MgSO_4$, K_2HPO_4, KNO_3, $CaCl_2$ und mit $C_{12}H_{22}O_{11}$ plasmolysiert und in Knop'scher Nährlösung kultiviert. Gleichmäßig bildeten alle Kulturen Adventivsprosse. Die größte Menge fand ich ebenfalls bei den mit KH_2PO_4 behandelten Prothallien.

Versuch III.

Wir haben schon in Versuch II gesehen, daß die chemische Beschaffenheit der hypertonischen Lösungen bei der Hervorrufung der Plasmolyse und nachfolgender Adventivsprossung keine Rolle spielt. Es ist nun noch die Frage zu beantworten, ob das Wachstum nur in vollständiger Nährlösung stattfinden kann und nicht auch in unvollständiger.

Aus diesem Grunde habe ich die plasmolysierten Prothallien von Alsophila australis in verschiedene Nährlösungen gebracht. Die Zellen waren durch Normal-Saccharoselösung plasmolysiert und mit destilliertem Wasser ausgewaschen worden. Alsdann wurden sie in folgende Nährlösungen gebracht (je 0,1 %): Knop'sche Lösung, Ca-freie, N-freie, P-freie Lösung und „Balancierte" Lösungen [1]). Schon nach 15 Tagen bildeten die Prothallien in Kulturen mit Knop'scher Lösung, N-freier und Ca-freier Lösung Adventivsprosse aus. In balancierter Lösung II waren die Prothallien abgestorben, während sie in balancierter Lösung I und bei P-Mangel die Sprossung noch nicht begonnen hatten, aber noch lebend waren.

Gleichzeitig wurden die Prothallien von Ceratopteris thalictroides mit Normal-Glukoselösung plasmolysiert und in folgende Lösungen gebracht: 0,1 % Knop, N-freie, P-freie, Ca-freie, Mg-freie, „Balancierte" Lösung und in (nochmals mit Tierkohle) destilliertes Wasser.

Der osmotische Druck der Prothalliumzellen von Ceratopteris ist sehr schwach. Wurden die Zellen eben von 0,125 Normallösung von KNO_3 plasmolysiert, wobei sie infolge ihres geringen, osmotischen Druckes in ihrer Aktivität ziemlich geschädigt wurden und darauf 15 Tage in vollständiger Nährlösung kultiviert, so blieben sie trotzdem weiterhin geschädigt. Sie waren nur hellgrün und die Chlorophyllkörner enthielten Stärke in anormaler Menge. Die Adventivsprossung fand trotzdem, wenn auch spärlich, in allen Kulturen statt mit Ausnahme von denjenigen mit „Balancierter" Lösung I und bei Mg-Mangel, wo die Zellen abgestorben waren.

Die Bildung von Archegonien konnte man auf den plasmolysierten Prothallien in Knop'scher Lösung und in reinem Wasser beobachten.

---

1) Balancierte Lösungen (Osterhaut 1907):

I.	1000 ccm	NaCl	3 $^{n}/_{160}$	II.	1000 ccm	NaCl	3 $^{n}/_{160}$
	22 „	KCl	3 $^{n}/_{160}$		18 „	$MgCl_2$	3 $^{n}/_{160}$
	10 „	$CaCl_2$	3 $^{n}/_{160}$		10 „	$CaCl_2$	3 $^{n}/_{160}$

Die Prothallien von Balantium wurden mit $C_{12}H_{22}O_{11}$-Normallösung plasmolysiert, mit destilliertem Wasser ausgewaschen und dann in 0,1 %ige Lösungen von Knop, N-freier, Ca-freier Lösung, KH_2PO_4, KNO_3, $(NH_4)NO_3$ und „Balancierte" Lösung I gebracht. Nach 21 Tagen waren in allen Kulturen mehr oder weniger Adventivsprosse entstanden. Meistens wuchsen sie auf den Randzellen und fehlten in der Regel den Flächenzellen (Fig. 16). Die folgende Tabelle IX ist die Zusammenfassung der vorliegenden Resultate.

Tabelle IX.

Wirkung von Nährlösungen verschiedener Zusammensetzung nach Rückgang der Plasmolyse.

Nr.	Nährlösung 0,1 %	A. australis	Ceratopteris	Balantium
1	Knop 0,1 %	sehr wenig Adventivsprosse	viele Adventivsprosse auf Randzellen, wenige auf Flächenzellen	sehr wenige Adventivsprosse
2	N-frei	Adventivsprosse vorhanden	viele Sprosse aus Randzellen	sehr wenig Adventivsprosse, neue Archegonien gebildet
3	P-frei	?	—[1])	sehr wenige Adventivsprosse
4	Ca-frei	Adventivsprosse aus Flächenzellen	Adventivsprosse auf Randzellen	—
5	Balanciert I	?	wenige Adventivsprosse	abgestorben
6	„ II	—	—	—
7	Destilliertes Wasser	—	—	Adventivsprosse und neue Archegonien gebildet
8	KNO_3	—	viele Adventivsprosse aus Randzellen und wenige aus Flächenzellen	—
9	KH_2PO_4	—	wenige Adventivsprosse aus Randzellen	—
10	$(NH_4)NO_3$	—	wenige Adventivsprosse aus Randzellen	—

Aus dem Verhalten von Balantium geht deutlich hervor, daß die Prothallien in reinem Wasser Adventivsprosse zu bilden vermögen und daß die äußere Ernährung nur insofern eine Rolle spielt, als die Prothallien bei guter Ernährung üppigere Sprossung zeigen. Die

1) — bedeutet: Nicht ausgeführt.

plasmolysierten Prothallien von Ceratopteris wurden in verschiedenen Konzentrationen von Knop'scher Lösung in schwachem Licht und bei hoher Temperatur kultiviert und nach 7 Tagen folgende Zahlen von Adventivsprossen festgestellt: Bei 1 % Knop 100; bei 0,5 % 99; bei 0,1 % 77; bei 0,01 % 42; bei 0,001 % 22.

Das Adventivwachstum findet auch auf dem Agar-Agar-Boden statt. Die plasmolysierten Prothallien von Athyrium Filix femina wurden auf Agar-Boden (2 %) ausgesetzt. 14 Tage darnach waren

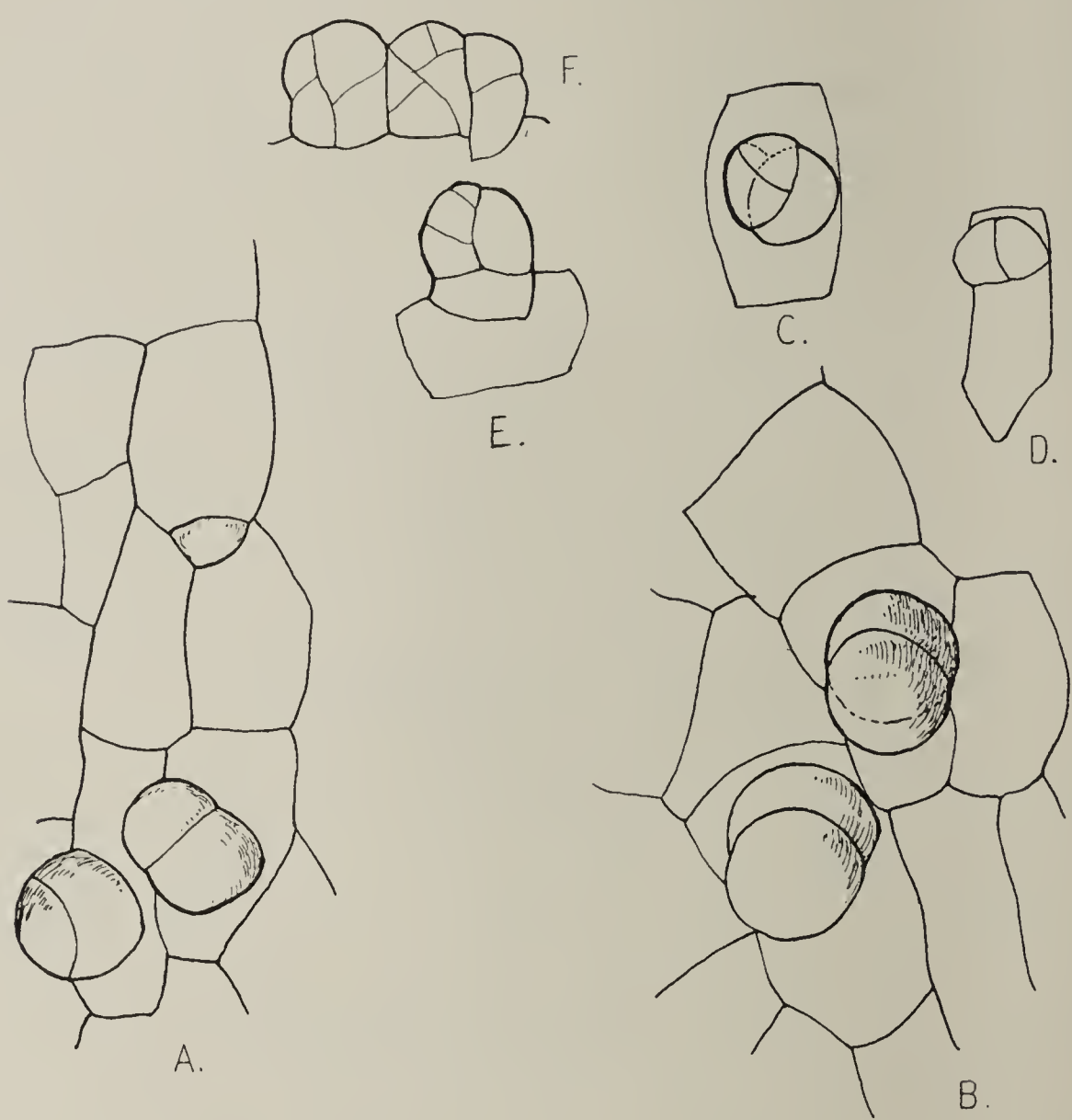

Fig. 16. Alsophila australis. Adventivsproßbildung: *A—D* auf Flächenzellen, *E* und *F* auf Randzellen. Vergr. 235.

10 % von 1400 Zellen adventiv ausgewachsen. Die kleinen Sprosse wuchsen senkrecht in die Luft und schließlich bildeten sich kleine, herzförmige Prothallien. Dagegen blieben die nicht behandelten Prothallien, die gleichzeitig auf dem Agar-Boden ausgesetzt waren, ohne Adventivsproßbildung; sie wuchsen in normaler Weise.

Im Dunkeln vermögen die plasmolysierten Zellen nicht adventiv auszuwachsen. Dagegen erhielt ich unter dem blauen und rotgelben

Strahlen bei den behandelten Prothallien von Athyrium Filix femina wieder die Adventivsprossung eben so gut als in weißen Strahlen.

Die Adventivsprosse entwickelten sich in folgender Weise. Nach der Plasmolyse ging die Kontraktion der Zellmembran in den hypotonischen Lösungen schnell zurück, meistens schon innerhalb der ersten 20 Minuten und der Zellraum wurde wieder von dem Zellinhalte ganz erfüllt. Für einige Tage blieb aber der Zustand der Zellen sehr schlecht. Die Chlorophyllkörner fingen an, Stärke in bedeutender Menge zu erzeugen. Man erinnert sich, daß unter ungünstigen Bedingungen, z. B. bei N- oder P-Hunger die Stärkebildung sehr reichlich stattfindet (vgl. pag. 292). Nach und nach wurde aber in den plasmolysierten Zellen bei vollständiger Nährlösung die Stärke wieder zurückgebildet, und sie zeigten wieder normales Wachstum. Alsdann setzte lebhafte Zellteilung ein

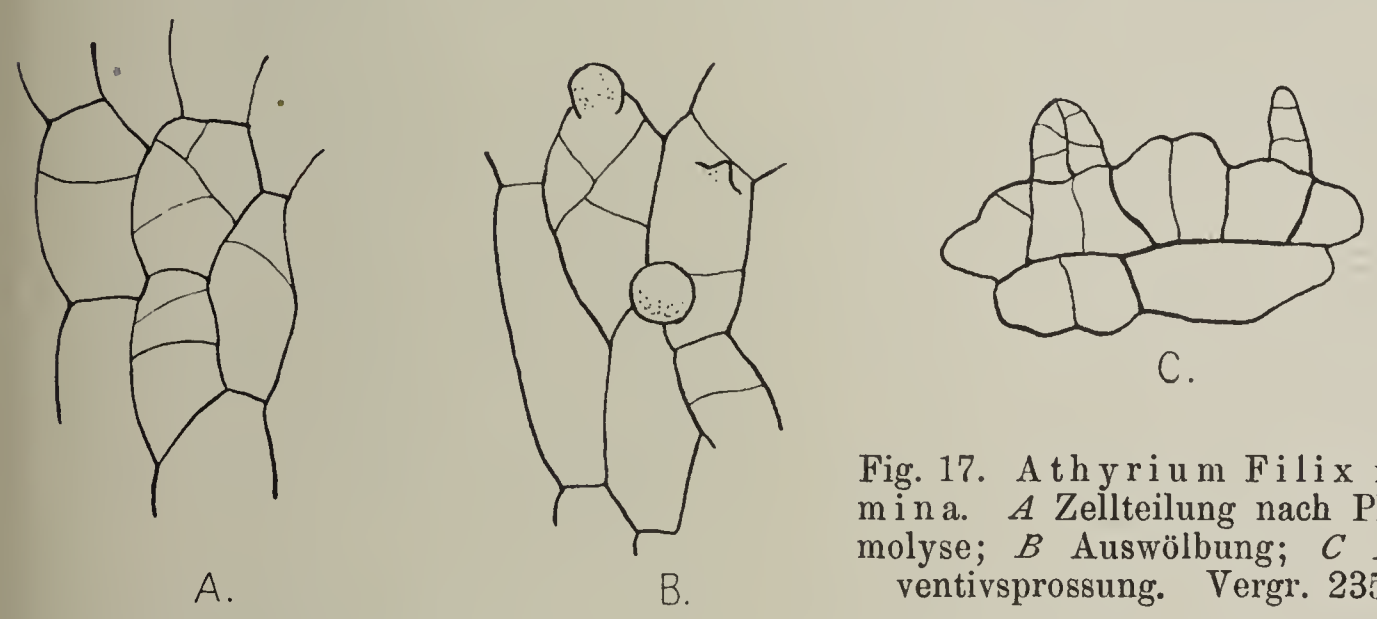

Fig. 17. Athyrium Filix femina. *A* Zellteilung nach Plasmolyse; *B* Auswölbung; *C* Adventivsprossung. Vergr. 235.

und schließlich bildete sich auf der jüngsten oder nächstjüngsten Zelle eine Vorwölbung, aus welcher die Initialzelle der Adventivsprosse hervorging. Die Vorwölbung erhielt reichlich Zytoplasma und Chlorophyll und wurde schließlich durch eine Membran von der Mutterzelle abgetrennt; dann fing sie an, sich antiklinal zu teilen und bildete so einen Sproß aus (Fig. 17).

Die Bildung der Sprosse weicht jedoch oft von diesem Modus ab. So fiel manchmal lebhafte Zellteilung nach der Plasmolyse weg und die plasmolysierte Zelle bildete direkt die Vorwölbung und daraus wieder den Adventivsproß. Die Teilung der Initialzellen der Sprossung kann immer antiklinal sein oder nach den ersten tritt periklinale Teilung auf und jeder der periklinalen Teile teilt sich antiklinal weiter. Auch Bruchstücke von Prothallien sind imstande, adventiv auszuwachsen.

Auf Grund der Resultate vorgenannter Versuche scheint die Annahme berechtigt, daß der Reiz der Plasmolyse für die Adventivsprossung rein physikalischer und nicht chemischer Natur ist, und daß Verschiedenheit der zur Plasmolyse benutzten, chemischen Substanzen keine Rolle spielt. Denn gleichmäßig wachsen die Zellen aus, wenn sie durch ganz verschiedene, hypertonische Lösungen plasmolysiert werden, so lange diese nicht giftig wirken.

Dieses Verhalten scheint dafür zu sprechen, daß der Vorgang hauptsächlich physikalisch ist, d. h. in der Entnahme von Wasser aus der Zelle besteht. Wenn dies richtig wäre, müßten die Prothallien, welche bei starker Transpiration ihren Wassergehalt zum großen Teil verloren haben, auch die Adventivsprossung zeigen. Zur Nachprüfung dieser Folgerung hatte ich die Prothallien von Athyrium Filix femina und Balantium antarcticum in trockener Luft gelassen. Nach 10 Minuten waren die Zellen ihres Turgors beraubt, aber die Kontraktion fand nicht statt. Dann brachte ich dieselben, wie früher, in Knop'sche Lösungen. Aber diese Behandlung wirkte durchaus nicht als Reiz für adventives Wachstum, denn die Zellen wuchsen nicht aus. Weiterhin hatte ich die Prothallien von Athyrium Filix femina, welche auf Moorboden kultiviert worden waren, 2 Tage lang starkem Licht und Trockenheit ausgesetzt, so daß alle Prothallien stark ausgetrocknet waren, jedoch ohne Plasmolyse zu zeigen. Dann brachte ich sie in Knop'sche Lösung; aber auch hier wurde keine Adventivsprossung gebildet, obwohl sie sehr gut wuchsen.

Man beobachtet manchmal, daß in gewöhnlichen Kulturen bei Verletzung die Nachbarzellen adventives Wachstum zeigen. Es war die Möglichkeit vorhanden, daß einige Zellen der Prothallien beim Plasmolysieren absterben, und daß die Überlebenden in ähnlicher Weise wie bei mechanischer Verletzung zu Adventivwachstum angeregt werden.

Um diese Vermutung zu prüfen, habe ich die Prothallien von Balantium mit einer feinen Nadel vielfach angestochen, so daß verschiedene Teile des Prothalliums mechanisch verletzt wurden. Die behandelten Prothallien wurden in 0,5 % Knop kultiviert, aber das Resultat war negativ. Wohl ging das Wachstum üppig vor sich und die Nachbarzellen suchten die durch die Verletzung hervorgerufene Verwundung nach und nach zu schließen, aber keine Adventivsprosse wuchsen aus den Nachbarzellen der Verletzungsstelle hervor.

Aus diesen negativen Ergebnissen muß man folgern, daß die Plasmolyse nicht nur rein physikalisch durch Entzug des Wassers wirkt,

sondern wohl auch auf das Protoplasma einen besonderen Einfluß haben kann. Nach unserer heutigen Kenntnis (Küster 1908) können dikotyle Pflanzen und Farne nach der Plasmolyse keine neue Membran mehr bilden bis auf wenige Ausnahmen. So hat Klebs (1888) festgestellt, daß bei Prothallien von Gymnogramme, Blättern von Funaria und Elodea in 16—20%iger Rohrzuckerlösung nach der Plasmolyse eine neue Zellhaut gebildet wurde, aber bei den Prothallien von Ceratopteris, Blättern von Vallisneria und von Lemna konnte er sie nicht erhalten. Er sagt im Anschluß daran: „Überhaupt hängt auch die Neubildung von spezifischen Eigentümlichkeiten ab. So entstand an den plasmolytischen Zellen der Prothallien von Gymnogramme spec. die Zellhaut sehr schnell und allgemein, während bisher vergeblich die Versuche mit den Prothallien von Blechnum spec., Ceratopteris thalictroides sich erwiesen, bei welch' letzteren in 20%igem Rohrzucker und 0,05%igem chromsauren Kali sich einige Zellen 4 Wochen lebend erhielten" (pag. 504).

Aus meinen Versuchen an den obengenannten Formen geht hervor, daß die Zellen wieder in lebhafte Teilung überzugehen vermögen, nachdem die Plasmolyse wieder rückgängig gemacht worden ist. So konnten die Zellen von Athyrium Filix femina, die 187 Stunden in normaler Zuckerlösung geblieben waren, nach Überführung in 0,5% Knop lebhaft Adventivsprosse bilden.

Eine zur Erklärung dieser Erscheinung brauchbare Ansicht hat bereits Klebs (1888) gegeben. Nach ihm tritt im Wachstum der Zelle ein Stillstand deshalb ein, weil „die Zunahme des Zellsaftes bei der Vergrößerung der Zelle im Verhältnis zu dem immer dünner werdenden Plasmabeleg Bedingungen schafft, die die gesamte Lebenstätigkeit mehr und mehr einschränken" und weil „im Zellsaft sich allmählich schädliche Stoffwechselprodukte ansammeln, die den weiteren Stoffwechsel hemmen" (pag. 188). „Man kann sie — Klebs meint die ausgewachsenen Zellen — mit Hilfe der Plasmolyse in einzelne kernhaltige Stücke zerlegen; bisher war es nicht möglich, diese zu einem neuen Wachstum zu bringen" (pag. 168).

Wir sehen nun, daß plasmolysierte Zellen, wenn sie in normale Lösung übergeführt wurden, gerade lebhaftes Wachstum zeigten. Durch die Plasmolyse war also der im normalen Leben hemmende Faktor beseitigt. Würde diese Hemmung nach der Auffassung von Klebs in der Ansammlung von Stoffwechselprodukten bestehen, so müßte man folgern, daß die Stoffe entweder durch die Plasmolyse herausgetreten seien oder

daß die Konzentration des Zellsafts in eine unschädliche Form umgewandelt worden sei. Es könnte auch etwas Anderes entscheidender sein, wie Klebs jetzt vermutet. Die Zellen im normalen Prothallium stehen wahrscheinlich durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung, die älteren Zellen werden durch die jungen, wachsenden Zellen in ihrem Weiterwachsen gehemmt [1]). Nach der Plasmolyse ist die direkte Verbindung durch die Plasmodesmen gelöst, die älteren Zellen können von neuem das Wachstum aufnehmen.

III. Über die Keimung der Sporen im Dunkeln und das Wachstum des Prothalliums.

A. Historisch.

Die Notwendigkeit des Lichtes für die Keimung der Sporen wurde zum ersten Male von Borodin (1868) untersucht. Er stellte fest, daß bei den Sporen von Aneimia, Allosorus, Aspidium, Polypodium, Phegopteris und Asplenium unter Lichtabschluß keine Keimung zu erfolgen vermag. Weitere Untersuchungen von Goeppert (1870), Schmidt (1870), Kny (1872), Schelting (1875), Arcangeli (1876), Leitgeb (1876), Sadebeck (1877), Beck (1878), Woronew (1894), Burgerstein (1901), Schulz (1902), Treboux (1905), Laage (1906), Life (1907) und Boodle (1908) stellten dagegen einstimmig die Tatsache fest, daß das Licht nicht immer notwendig ist. Ihre Untersuchungen lehren uns, daß die Keimfähigkeit im Dunkeln von den spezifischen Eigenschaften der Spezies und den besonderen, äußeren Bedingungen abhängig ist. Unter den 36 Arten, welche von den genannten Forschern untersucht wurden, waren 16 im Dunkeln keimfähig, 18 dagegen nicht und von den 2 letzten wurden von den verschiedenen Forschern gegenteilige Resultate angegeben.

Woronew (1894) beobachtete, daß „das Licht für das Keimen der Sporen unbedingt notwendig“ ist. Höhere Temperatur vermag es nicht zu ersetzen. Sporen (von Aneimia), die in Nährflüssigkeit bei höherer Temperatur (28° C) längere Zeit im Dunkeln verweilt hatten, keimten im Licht langsamer als die bei niedriger Temperatur gehaltenen. Die Sporen von Pilularia und Marsilia dagegen keimten rasch in der Dunkelheit, wobei in den weiblichen Vorkeimen sogar Chlorophyll erzeugt wurde. Die Weiterentwicklung geht anfänglich im Dunkeln rascher vor sich als im Licht, besonders bei Gymnogramme, aber nach Bildung von drei oder noch weniger Zellen hört das Wachs-

1) Vgl. auch Goebel (1896), pag. 470 ff.

tum der Keime auf. Heald (1898) stellte fest, daß höhere Temperatur bei der Keimung in Dunkelheit eine wichtige Rolle spielt; denn bei gewöhnlicher Temperatur konnte die Keimung in Dunkelheit nicht stattfinden. Weiter fand er, daß das Vorhandensein organischer Stoffe für die Keimung in Dunkelheit notwendig ist. Unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. bei gewöhnlicher Temperatur und anorganischer Ernährung sind weder Moos- noch Farnsporen in völliger Dunkelheit zu keimen imstande. Moossporen keimen im Dunkeln (wie schon Goebel gefunden hatte), in einer Lösung von Traubenzucker und häufig, wenn auch schlecht, in Peptonlösung.

Jedenfalls konnte Laage (1906) die Resultate Heald's nicht wiedererhalten. Höhere Temperatur (25—30° C) wirkt auf die Keimung sämtlicher von ihm untersuchten Polypodiaceen in völliger Dunkelheit nachteilig ein. Bei 30° C hat er bei Pteris aquilina, Aspidium Filix mas und bei Polypodium Dryopteris eine Verhinderung, bei Balantium antarcticum wenigstens eine Verlangsamung der Keimung beobachtet.

Life (1907) sah, daß auch bei höherer Temperatur (30—33°.C) die Sporen von Aneimia phyllitidis, Dicksonia apiifolia, Alsophila pruinata, Gymnogramme calomelanos und Mertensii, die auf Lauberde sowie in Knop'scher Nährlösung ausgesät worden waren, nicht keimen konnten.

Nach Laage (1906) ist die Keimung im Licht und in der Dunkelheit zwar von der osmotischen Wirkung der einzelnen, chemischen Substanzen etwas abhängig, wird aber besonders vom chemischen Charakter der einzelnen Agentien beeinflußt. Kohlehydrate und besonders Glukose haben auf keine der untersuchten Arten eine sonderlich fördernde Wirkung. Er fand weiter, daß auch die üblichen, chemischen Reizmittel — Fe_2Cl_6 und $FeSO_4$ in stark verdünnter Lösung (0,001 %), Fe- und Ca-Wasser — nicht imstande sind, die nach seinen Erfahrungen im Dunkeln nicht keimfähigen Arten (Alsophila australis, Asplenium lucidum und Polypodium aureum) zum Keimen zu bringen. Ebenso beobachtete er, daß sich eine auffallende Steigerung im Wachstum bei der Entwicklung der Keimpflanzen aus den Sporen sowohl bei Osmunda als auch bei den meisten übrigen Farnarten durch Zusatz gewisser organischer Eisensalze: Ferr. Ammoniumcitrat, Ferr. Kaliumtartrat und Ferr. Natriumtartrat erzielen läßt. Die folgende Tabelle gibt eine Zusammenfassung der Resultate der verschiedenen Forscher über Sporenkeimung im Dunkeln.

Tabelle X.

Sporen von	Keimung im Dunkeln	Forscher	Jahr	Bemerkungen (Temperatur)
Filicales.				
Cyatheaceae.				
1. Balantium antarcticum · ·	nicht	Laage	1906	
2. Alsophila Loddigesii · ·	Keimung	Heald	1898	32° C
3. „ australis · · ·	nicht	Laage	1906	
4. „ pruinata · · ·	„	Life	1907	30—33° C
5. Dicksonia apiifolia · · ·	„	„	1907	
Polypodiaceae.				
6. Allosorus sagittatus · · ·	„	Borodin	1868	
7. Aspidium spinulosum · ·	„	„	1868	
„ „ · ·	„	Laage	1907	
8. „ violascens · ·	„	Schmidt	1870	
9. „ Filix mas · · ·	„	„	1870	
„ „ „ · · ·	Keimung	Schelting	1875	hohe Temperatur
„ „ „ · · ·	„	Laage	1906	
10. „ falcatum · · ·	„	Schelting	1875	
11. „ aculeatum · ·	nicht	Laage	1906	
12. Asplenium lasiopteris · ·	„	Borodin	1868	
13. „ molle · · · ·	„	„	1868	
14. „ lucidum · · ·	„	Laage	1906	
15. „ spec.? · · · ·	„	Borodin	1868	
16. Pteris aquilina · · · · ·	Keimung	Schelting	1875	
„ „ · · · · ·	„	Laage	1906	sehr gut
17. „ cretica · · · · · ·	„	„	1906	
18. Polypodium aureum · · ·	nicht	„	1906	
19. „ Dryopteris ·	Keimung	„	1906	
20. „ repens · · ·	nicht	Borodin	1868	
21. Gymnogramme chrysophylla	„	Schulz	1901	30—35° C
22. „ calomelanos Mertensii	Keimung	Life	1907	30—33°, Knop 0,5% Blatterde
23. Scolopendrium officin. · ·	„	Laage	1906	geringer
24. „ vulgare · ·	nicht	Beck	1878	
25. Phegopteris effusa · · ·	„	Borodin	1868	
Parkeriaceae.				
26. Ceratopteris thalictroides	Keimung	Heald	1898	32° C
„ „	„	Schulz	1902	30—35° C
Schizaeaceae.				
27. Aneimia phyllitides · · ·	nicht	Borodin	1868	
„ „ · · ·	Keimung	Schelting	1875	Temperat. höher als Zimmer
„ „ · · ·	nicht	Schulz	1902	30—35° C
„ „ · · ·	„	Life	1907	auf Blatterde
„ „ · · ·	„	„	1907	30—33° C
Osmundaceae.				
28. Todea Fraseri · · · · ·	Keimung	Boodle	1908	16—21° C
29. Osmunda regalis · · · ·	„	Kny	1872	
„ „ · · · ·	„	Laage	1906	

Tabelle X (Fortsetzung).

Sporen von	Keimung im Dunkeln	Forscher	Jahr	Bemerkungen (Temperatur)
30. Osmunda gracilis · · · ·	Keimung	Kny	1872	
31. „ spec. ? · · · ·	„	Goeppert	1869	
Marsiliaceae.				
32. Marsilia spec. ? · · · ·	„	Woronew	1894	
33. Pilularia „ · · · ·	„	„	1894	
„ „ · · · ·	„	Arcangeli	1876	
Ophioglossaceae				
34. Botrychium spec. ? · · ·	„	Hofmeister	1901	
Equisetales.				
Equisetaceae.				
35. Equisetum spec. ? · · ·	„	Sadebeck	1877	
36. „ arvense · · ·	„	Heald	1898	
Bryophyta.				
Musci.				
Funaria hygrometrica · ·	„	Goebel	1896	organ. Ernährung (auch auf Agar ohne org. Stoffe)
„ „ · ·	„	Heald	1898	hohe Temperatur
„ „ · ·	„	Treboux	1905	organ. Ernährung
Ceratodon purpureus · ·	„	„	1905	
Physcomitrium pyriforme	„	„	1905	
Webera nutans · · · · ·	„	„	1905	
Brachythecium rutabulum	„	Heald	1898	do.
Bryum argenteum · · ·	„	Treboux	1905	
„ intermedium · · ·	„	„	1905	
„ pseudotriquetrum ·	„	„	1905	
„ pallens · · · · ·	„	„	1905	
„ alpinum · · · · ·	„	„	1905	
„ pendulum · · · ·	„	Heald	1898	do.
„ caespititium · · ·	„	Treboux	1905	
„ spec. ? · · · · ·	„	„	1905	
Plagiobryum Zierii ? · ·	„	„	1905	
Polytrichum commune · ·	„	„	1905	
„ strictum · ·	„	„	1905	
„ juniperinum	„	„	1905	
Amblystegium subtile · ·	„	„	1905	
Dicranum undulatum · ·	„	„	1905	
„ cerviculata · ·	„	„	1905	
Sphagnum spec. ? · · · ·	„	„	1905	
Mnium cuspidatum · · ·	„	Heald	1898	do.
Hepaticae.				
Marchantia polymorpha ·	„	Treboux	1905	
Pellia epiphylla · · · ·	nicht	„	1905	
Reboulia hemisphaerica ·	„	„	1905	

B. Eigene Untersuchungen.

Die Sporen von folgenden Arten wurden in Knop'sche Lösung (0,5 %) und auf Agar-Agar-Boden mit Sachs'scher Nährlösung (0,5 %) ausgesät. Die Kulturen von Knop'scher Nährlösung wurden bei gewöhnlicher Temperatur (Zimmertemperatur ungefähr 15° C) und die Agar-Bodenkulturen bei höherer Temperatur (25—27° C) kultiviert:

Polypodiaceae.

Adiantum tenerum
„ fulvum
Adiantum peruvianum
„ macrophyllum
Nephrodium Molle
Asplenium bulbiferum
„ Belangeri
Polypodium aureum
Woodwardia radicans
Nephrolepis davallioides
„ exaltata
„ Piersoni

Cyatheaceae.

Cibotium Schiedei
Balantium antarcticum.

Diese Kulturen blieben in völliger Dunkelheit und wurden erst nach 87 Tagen wieder ins Licht gebracht. Während dieser Zeit hatten die Sporen nicht gekeimt; aber schon 10 Tage nach Überführung in Licht begannen Nephrolepis und Woodwardia in Knop bei gewöhnlicher Temperatur und alle Arten auf Agarboden bei hoher Temperatur zu keimen. Nach 26 Tagen hatten in Knop'scher Lösung auch die Sporen von Adiantum fulvum, Nephrolepis Piersoni, Nephr. exaltata, Woodwardia radicans, Cibotium Schiedei, Balantium antarcticum, und nach 35 Tagen von Adiantum Belangeri, Ad. macrophyllum und Nephrolepis davallioides gekeimt. Die Sporen von Ad. peruvianum keimten dagegen erst nach 46 Tagen, und an demselben Tage war noch keine Keimung bei Ad. tenerum, Aspl. bulbiferum und bei Pol. aureum eingetreten.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Sporen in Knop'scher Lösung abgestorben waren, und zwar deshalb, weil die Atmung sehr schlecht ist. Dagegen findet regelmäßig die Keimung auf dem Agarboden viel besser statt, da hier die Sporen den Sauerstoff von der Luft bekommen, so daß sich die Keimfähigkeit bei diesen Sporen erhalten kann.

Die Sporen von Aspidium Filix mas und von Ad. fulvum konnten unter Lichtabschluß weder in organischen noch anorganischen Nährlösungen keimen. Sporen dieser Arten wurden in 0,5% ige Lösung von Pepton, Asparagin und Knop bei 22—25° C ausgesät. Noch nach 43 Tagen war kein Auskeimen der Sporen erfolgt. Sporen von Ceratopteris thalictroides dagegen keimten, obwohl denselben Bedingungen ausgesetzt, schon nach 27 Tagen in organischen und anorganischen Nährlösungen und bildeten lange fadenförmige Prothallien (vgl. I. Teil, pag. 289—290).

C. Das Wachstum in den verschiedenen Nährlösungen.

Der Einfluß der verschiedenen Nährlösungen von:

Knop	Sachs	Molisch
4 Teile $Ca(NO_3)_2$	1,0 g KNO_3	250 g H_2O
1 Teil KH_2PO_4	0,5 g NaCl	0,2 g $(NH_4)_2HPO_4$
1 „ KNO_3	0,5 g $CaSO_4$	0,1 g KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$	0,5 g $MgSO_4$	0,1 g $MgSO_4$
	0,5 g $Ca_3(PO_4)_2$	0,1 g $CaSO_4$
(Küster, pag. 102)	Spur Eisenchlorid auf 1000 g Wasser	Spur Eisenvitriol (Ferrosulfat), 2 Tropfen einer 1 %igen Lösung

auf das Wachstum wurde bei den Sporen von Asp. Filix mas, Alsoph. australis, Aspl. Nidus, Balantium antarcticum und Nephr. davallioides untersucht. Die Konzentration dieser Nährlösungen war 0,5 %. Die Lösungen von Knop und Molisch gaben mit Lakmus schwach sauere, die Sachs'sche neutrale Reaktion.

Man findet, daß die verschiedenen Nährlösungen nur einen sehr geringen Unterschied erzielen, mit Ausnahme von Balantium, welches in Molisch's Lösung die ersten Stadien seines Wachstums schneller durchläuft. Bei Aspl. Nidus besteht kein Unterschied zwischen Molisch und Knop, aber Sachs ist nicht ebensogut als die anderen. Bei Aspl. Filix mas ist Knop am besten und Sachs kommt zunächst; bei Alsoph. australis ist das beste Wachstum in Molisch, dann kommt Knop; bei Nephrolepis gibt es keinen merkbaren Unterschied in allen drei Lösungen. So sieht man, daß die verschiedenen Arten in verschiedenen Nährlösungen verschieden gut gedeihen. Aber dieser Unterschied ist sehr gering und spielt keine wichtige Rolle. Später wachsen die Prothallien sehr langsam und man kann keinen wichtigen Unterschied zwischen den verschiedenen Nährlösungen beobachten.

Die Sporen, welche auf Torf oder Moorboden ausgesät wurden, brauchten lange Zeit für die Keimung, aber sie erreichten schneller das Stadium, in dem ein Meristem und die Geschlechtsorgane gebildet werden. Die Keime in den Nährlösungen bleiben dagegen sehr lange im Jugendstadium und neigen sehr zu schuppenförmigem oder unregelmäßig ameristischem Wachstum. Daraus ergibt sich, daß die Differenzierung der Prothallienzellen in Nährlösung nicht so schnell erfolgt als bei Boden- oder Sandkulturen, wo das Meristem früher gebildet wird und die übrigen Zellen ihren embryonalen Zustand früher verlieren.

Einige Arten wachsen sehr leicht in Nährlösung, andere dagegen nicht. Z. B. wachsen Asp. Filix mas, Ad. tenerum, Bal. antarcticum, Alsoph. australis, Aspl. Nidus, Ceratop. thalictroides und Allosorus sagittatus sehr leicht auf der Oberfläche der Flüssigkeit. Innerhalb 10 Tagen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (15—20° C) keimen bereits die ersten vier Arten in Nährflüssigkeit, die übrigen brauchen etwas längere Zeit für die Keimung, etwa 2 Wochen. Bei Ceratopteris ist die Keimung sehr langsam (bei gewöhnlicher Temperatur). Aber bei höherer Temperatur erfolgt sie sehr schnell (innerhalb 8 Tagen) und das Wachstum der Keime geht sehr schnell vor sich.

Die Bildung der Geschlechtsorgane in der Nährlösung geht nicht Hand in Hand mit der Keimung. So ist z. B. bei den genannten Arten, mit Ausnahme von Ceratopteris, die Archegonienbildung sehr schwierig, wenn sie in Nährlösung kultiviert werden, trotzdem sie leicht darin keimen und wachsen. Dagegen ist die Keimung sehr langsam bei Gymnogramme Laucheana, während die Archegonien- und Antheridienbildung sehr leicht ist.

Die Sporen von Asp. Filix mas, Alsoph. australis keimen leicht in destilliertem[1]) Wasser. Der Prozentsatz der Keimung war über 95 und sie bildeten zwei- oder dreizellige, kleine Prothallien mit langen Rhizoiden. Stärke wurde sehr reichlich in den Chlorophyllkörnern gebildet, aber weiteres Wachstum war gehemmt. Zusatz von Nährsalzen ist bis auf Ceratopteris bei diesen Arten zum Wachstum unbedingt notwendig (vgl. Ceratopteris pag. 291).

Die jungen Prothallien können in sehr verschiedener Konzentration der Flüssigkeit leben. So vermochten junge Prothallien von Asp. Filix mas, die vorher in Knop'scher Lösung (0,5 %) kultiviert worden

1) Wie in den anderen Versuchen mit Tierkohle wiederholt destilliert, da das gewöhnliche, destillierte Wasser giftig wirkte.

waren, 4 Monate in 2,5%iger Knop'scher Lösung zu leben. Die Zellen waren sehr klein und rundlich und gelbgrün geworden. Das Wachstum des Prothalliums wurde gehemmt und keine Geschlechtsorgane, wohl aber Adventivsprosse gebildet. Die Prothallien in 2%iger Knop'scher Lösung wuchsen dagegen normal, das Chlorophyll war tiefgrün, Antheridien- und Adventivsprossenbildung hatte stattgefunden.

D. Die Rhizoidbildung.

Deformierte Rhizoiden waren von Schwarz (1883) und Laage (1906) beobachtet worden. Laage erhielt sie bei Pteris aquilina in sehr verdünnten Lösungen (Aqua destillata) oder besonders hoher Konzentration Knop-scher Nährlösung.

In meinen Kulturen von Asp. Filix mas in 0,5% Molisch's Nährlösung traten bei gewöhnlicher Temperatur und sehr schwacher Beleuchtung 40 Tage nach der Keimung abnorme, am Ende breite oder kegelförmige Rhizoiden auf, aber nicht in Knop-scher und Sachs-scher Nährlösung.

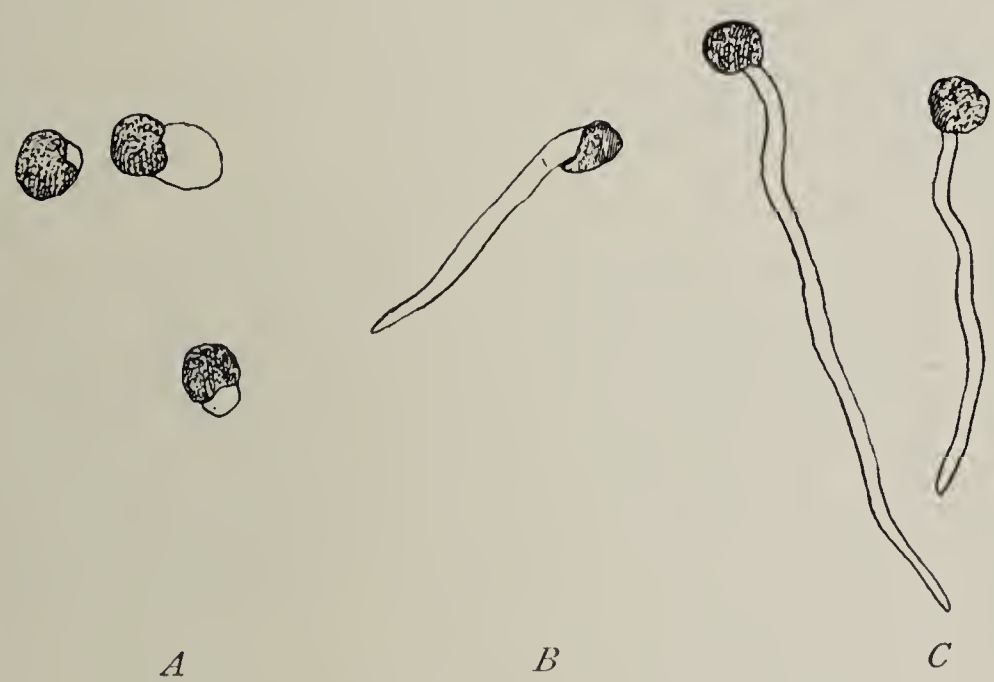

Fig. 18. Allosorus rotundifolia. Vergleich der Länge der Rhizoiden. *A* Keime in Knop 0,5%; *B* in N-Mangel; *C* in reinem Wasser. 10 Tage nach der Aussaat. Vergr. 110.

Die Keimpflanzen von Asp. Filix mas, Alsoph. australis, Aspl. Nidus und Allos. rotundifolia bildeten im destillierten Wasser sehr lange Rhizoiden, aber alle waren normal ausgebildet.

Man beobachtet die Bildung auffallend langer und zahlreicher Rhizoiden bei den Keimen in destilliertem Wasser und in N-freier Nährlösung (Fig. 18 *B* u. *C*). In den Kulturen mit Sand bei N- und P-Hunger findet man z. B. bei Gymnogramme und Asp. Nidus zahlreiche sehr lange, weiße Rhizoiden, die in dem Sand verankert sind. Den Unterschied in der Länge der Rhizoiden in den Kulturen von destilliertem Wasser, N-freier und Knop'scher Nährlösung (je 0,5%) kann man aus Fig. 18 ersehen.

Die Rhizoidenbildung bei Equisetum-Prothallien ist geringer in stärkeren Nährlösungen oder unterbleibt ganz, wogegen sie in Flußwasser eine relativ bedeutende Länge erreichen, wie Buchtien (1887) feststellte. Benecke (1903) wies darauf hin, daß bei den kleinen Brutknospen von Lunularia cruciata und bei Riccia natans massige und lange Rhizoiden in den N-freien Lösungen und in Wasser gebildet werden. Es halten Sproß und Rhizoiden in den P-freien Kulturen etwa „die Mitte zwischen vollständig ernährten und unter N-Hunger erwachsenen" Prothallien.

Schoene (1906) fand dieselbe Verlängerung der Chloronema-Rhizoiden[1]) bei Funaria hygrometrica in N-freier Nährlösung, aber eine „Hemmungsbildung" durch Erzeugung kürzerer Rhizoiden in vollständiger Nährlösung bei Bryum, Bartramia und Polytrichum. In den P-freien Nährlösungen bildete Funaria eine geringe Menge verlängertes, bei Bryum dagegen kürzeres Chloronema als in vollständiger Nährlösung.

Ergebnisse.

1. Die Prothallien von Ceratopteris thalictroides können aus ihren Reservestoffen Antheridien bilden, Zusatz von Nährsalzen ist nicht nötig. Bei mit Tierkohle destilliertem Wasser — physiologisch ungiftig — oder N- oder P- oder Mg- oder Ca-freien Nährlösungen können sie ebenfalls Antheridien bilden; desgleichen Archegonien bei P- oder Ca- oder Mg-Mangel. Bei N-Mangel dagegen findet keine Archegonienbildung statt.

2. Das Licht ist bei Ceratopteris zur Antheridien- und Archegonienbildung unbedingt notwendig, aber nicht zur Keimung und Stärkebildung. Sind die Antheridienmutterzellen im Licht entstanden, so können sich die Antheridien selbst später im Dunkeln in normaler Weise daraus entwickeln.

3. Die Antheridien- und Archegonienbildung bei Ceratopteris ist direkt von der Konzentration der Knop'schen Nährlösung abhängig. Bei höherer Temperatur und unter schwachem Licht können sich in Knop'scher Lösung (0,01 %) keine Archegonien entwickeln, wohl aber bei etwas stärkerer Beleuchtung. In den Konzentrationen zwischen 0,5 und 0,001 % findet lebhafte Antheridienbildung bei 0,5 % Knop

---

1) Correns bezeichnet damit das mit quergestellten Scheidewänden, reichlichem Chlorophyllgehalt und unveränderten Membranen versehene, grüne Protonema. (Correns nach Schoene, pag. 278.)

statt. Bei schwächerer Konzentration wird auch die Zahl der Antheridien geringer.

4. Die Prothallien von Balantium antarcticum, Alsophila australis, Asplenium Nidus können bei N- oder P- oder Ca-Mangel keine Archegonien bilden, dagegen aber Antheridien, wenn auch in geringer Menge.

5. Zusatz von Nährlösung für Wachstum und Geschlechtsorganbildung ist im Gegensatz zu Ceratopteris notwendig für Aspidium Filix mas, Alsophila australis, Asplenium Nidus und Gymnogramme Laucheana.

6. Unter Wirkung höherer Temperatur und schwachen Lichtes bei guter Ernährung wachsen die Prothallien von Asplenium Nidus und Pteris cretica üppig, und zwar vegetativ, wodurch die Sexualorganbildung gehemmt wird.

7. Durch Apogamie kann sich Asplenium Nidus vermehren.

8. Adventivsproßbildung kann man künstlich durch Plasmolyse hervorrufen. Wenn die Prothallien von Alsophila australis, Balantium antarcticum, Asplenium Nidus, Aspidium Filix mas, Athyrium Filix femina, Adiantum tenerum und Ceratopteris thalictroides durch hypertonische Lösungen von Zucker ($C_{12}H_{22}O_{11}$, $C_6H_{12}O_6$) und von verschiedenen Mineralsalzen [NaCl, $MgSO_4$, $CaCl_2$, KH_2PO_4, K_2HPO_4, KNO_3, $(NH_4)NO_3$] plasmolysiert und nach der Plasmolyse in hypotonischen Nährlösungen kultiviert werden, so wachsen die plasmolysierten Zellen zu Adventivsprossen aus.

9. Als solche hypotonische Lösungen kann man verwenden: destilliertes Wasser, vollständige, N-, P-, Ca-, Mg-freie, KNO_3-, KH_2PO_4-Lösungen in Flüssigkeitskulturen sowie auf festem Agar-Agarboden.

10. Die Sporen von Adiantum tenerum, Ad. fulvum, Ad, peruvianum, Ad. macrophyllum, Asplenium bulbiferum, Aspl. Belangeri, Woodwardia radicans, Nephrolepis davallioides, Nephr. exaltata, Cibotium Schiedei und von Balantium antarcticum können im Dunkeln nicht keimen.

Literaturverzeichnis.

Arcangeli, G. (1876), Sulla Pilularia globulifera e Salvinia natans. Nuovo Giornale botan. ital., Fasc. VIII, No. 3, pag. 336. (Botan. Jahresber., Bd. LXXVI, pag. 331.)

Bauke, H. (1876), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. X, pag. 49—116, Taf. VII—X.

Bauke, H. (1878a), Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen. Daselbst, Bd. XI, pag. 601—650, Taf. XXXVIII—XLI.

Ders. (1878b), Zur Kenntnis der sexuellen Generation bei den Gattungen Platycerium, Lygodium und Gymnogramme. Botan. Ztg., Bd. XLVIII, pag. 752 bis 759, 768—779.

Beck, G. (1878), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Scolopendrium vulgare. Daselbst, Bd. XXXVI, pag. 780—781.

Beneck, W. (1903), Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata. Daselbst, Heft 2, pag. 19—46.

Blakeslee, A. F. (1900), Differenciation of sex in thallus Gametophyte and Sporophyte. Botan. Gazette, Bd. XLII, pag. 161.

Boodle, L. A. (1908), On the Production of Dwarf Male Prothalli in Sporongia of Todea. Ann. of Botan., Bd. XXII, pag. 231—243, Pl. XVI.

Borodin, J. (1868), Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Petersbourg, Bd. XII, pag. 432—438.

Bruchmann, H. (1904), Über das Prothallium und die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum. Botan. Ztg., Bd. LXII, pag. 227—247.

Ders. (1908), Das Prothallium von Lycopodium complanatum. Daselbst, Bd. LXVI, pag. 169—181, Textfig. 47.

Buchtien, O. (1887), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Equisetum. Bibl. Botan., Bd. VIII, pag. 49, Taf. VI.

Burgerstein (1901), Keimen Farnsporen bei Lichtabschluß? Wiener illustr. Gartenztg., 26. Jahrg., pag. 92.

Burck, W. (1875), Sur le Dével. du Prothall. des Aneimia. Arch. Neerland de sc. exact. et nat., Tome X, pag. 417—442.

Conard, H. Sh. (1908), The Structure and Life-History of the Hay-scented Fern. Carnegie Inst. of Washington Publication, No. 94, pag. 56, Taf. XXV.

de Bary, A. (1878), Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Botan. Ztg., Bd. XXXVI, pag. 449—487.

Freund, H. (1907), Neue Versuche über die Wirkungen der Außenwelt auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen. Flora, Bd. XCVIII, pag. 1—60.

Goebel, K. (1877), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla. Botan. Ztg., No. 42—44, mit 1 Tafel.

Ders. (1896), Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. Kgl. Bayr. Akad. d. Wissensch. 1896.

Goeppert (1870), Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Schmidt, Breslau, pag. 20. (Botan. Zentralbl., Bd. LXXXVIII, pag. 105.)

Heald, F. (1898), Conditions for the Germination of Fern and Moos Spores. Botan. Gazette, Vol. XXVI, pag. 25—45.

Heilbronn, A. (1910), Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora, N. F. Bd. I, pag. 1—42. 43 Textfig.

Heim, C. (1896), Untersuchungen über Farnprothallien. Flora, Bd. LXXXII, pag. 329—372.

Janczewski, Ed. u. Rostafinski, J. (1875), Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum tunbridgense. Mémoires de la soc. nation. de sc. nat. de Cherbourg, Tome XIX.

Jonkman, H. F. (1878), Über die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen. Botan. Ztg., No. 9/10, pag. 129, Taf. V—VI.

Klebs, G. (1888), Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuchungen a. d. botan. Inst. zu Tübingen, Bd. II, pag. 489—568.

Ders. (1890), Über die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Flora, Bd. XLVIII, pag. 351—410.

Ders. (1892), Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis. Verhandl. d. naturf. Ges. Basel, Bd. X.

Ders. (1893), Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Zentralbl., Bd. XIII, pag. 641—656.

Ders. (1898), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. Sporodinia grandis. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, pag. 1—70.

Ders. (1899), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Saprolegnia mixta. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, pag. 513—593.

Ders. (1900), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. Daselbst, Bd. XXXV, pag. 80—203.

Ders. (1904), Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, pag. 8—9, 14—15, 257—267, 289—305, 444—614. Sonderabdruck Georg Thieme, Leipzig.

Ders. (1905), Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLII, pag. 155—320.

Kny, L. (1872), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter. I. Entwicklung des Vorkeimes von Osmunda regalis L. Daselbst, Bd. VIII, pag. 1—14.

Küster, E. (1907), Kultur der Mikroorganismen, pag. 1—187. Leipzig.

Ders. (1908), Aufgabe und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Progr. rei Botan., Vol. II, pag. 455—558.

Laage, A. (1906), Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Inaug.-Diss., Halle a. S., pag. 44.

Lagerberg, T. (1908), Morphologisch-biologische Bemerkungen über die Gamophyten einiger schwedischen Farne. Svensk Botan. Tidskr., Bd. II, pag. 229 bis 276.

Leitgeb, H. (1876), Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. LXXIV. (Bot. Jahresber., Bd. LXXVII, pag. 560.)

Life, A. C. (1907), Effect of Light upon the Germination of Spores and the Gametophyte of Ferns. Eighteenth ann. Report, Missouri Botan. Garden, St. Louis, pag. 109—122.

Livingston, B. E. (1900), On the Nature of the Stimulus which cause the Change of Form in Polymorphic Green Algae. Botan. Gazette, Vol. XXX, pag. 289 bis 317, Taf. XVIII.

Ders. (1901), Further Notes on the Physiology of Polymorphism in Green Algae. Daselbst, Vol. XXXII, pag. 292—302.

Mettenius (1864), Über die Hymenophyllaceen. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. VII, Nr. 2.

Osterhout, W. J. W. (1907), On the Importance of Physiologically Balanced Solutions for Plants. Botan. Gazette, Vol. XLIV, pag. 259—272.

Perrin, G. (1908), Influence des conditions extérieures sur le développement et la sexualité des Prothalles de Polypodiacées. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Tome CXLVII, pag. 433—435.

Prantl, K. (1881), Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Verteilung der Sexualorgane. Botan. Ztg., Sep.-Abdr. Leipzig.

Reed, H. Sp. (1907), The Value of Certain Nutritive Elements to the Plant Cells. Ann. of Botan., Vol. XXI, pag. 501—543.

Sadebeck, R. (1877), Über die Entwicklungsgeschichte der Prothallien und die Embryologie der Schachtelhalme. Botan. Ztg., Bd. XXXV, pag. 44—45.

Schelting, A. (1875), Einige Fragen betreffend die Entwicklungsgeschichte der Farnkräutervorkeime. Schriften d. Kais. Neuruss. Univ. in Odessa, Bd. XVII. (Botan. Jahresber., Bd. LXXV, pag. 328.)

Schmidt, P. (1870), Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Breslau.

Schoene, K. (1906), Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Flora, Bd. XCVI, pag. 276—321.

Schulz, N. (1902), Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beihefte z. botan. Zentralbl., Bd. XI, pag. 181.

Schwarz, Fr. (1883), Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, pag. 135—188, Taf. I.

Stephenson, B. G. (1908), Young Stage of Dicksonia and Cyathea. Transact. New Zealand. Inst., Vol. IX, pag. 1—16. (Botan. Jahresber., pag. 739.)

Treboux, G. (1905), Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XXIII, pag. 397—401.

Wigand, A. (1854), Botanische Untersuchungen.

Woronew (1894), Über den Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Entwicklung des Vorkeimes der Farne. Protokolle der Warschauer naturf. Ges. 1891/92, Nr. 7, pag. 9—12. (Botan. Jahresber., p. 176.)

Woronin, H. (1907), Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora, Bd. XCVIII, pag. 101—162.

Zacharias, E. (1887), Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Ztg., Bd. XLV, pag. 313—319, 329—337, 345—356, 361—372, 377 bis 388, Taf. IV.

Ders. (1900), Beiträge zur Kenntnis der Sexualzellen. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XIX, pag. 379—396.

Ders. (1909), Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei Botan., Vol. III, pag. 67—258.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 106

Autor(en)/Author(s): Isaburo-Nagai

Artikel/Article: Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien 281-330