Zur Embryologie der Selaginellaceen.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit 67 Abbildungen im Text.)

In dieser Abhandlung wird nach einer kurzen Einleitung (pag. 180) das Prothallium der großen Sporen von Selaginella denticulata (pag. 184), von S. rubricaulis (pag. 185) und von S. Galeottei (pag. 186) besprochen und dann eine Vergleichung der Prothallien (pag. 189) untereinander und mit schon bekannten Formen angefügt. Darauf folgt die Darstellung der Keimesentwicklung von S. denticulata (pag. 192), S. rubricaulis (pag. 198), S. Galeottei (pag. 201) und eine vergleichende Zusammenstellung der gewonnenen Ergebnisse (pag. 209). Endlich führt die Untersuchung auf eine parthenogenetische Keimesentwicklung bei den Selaginellen (pag. 212), welche namentlich bei der S. rubricaulis (pag. 214), aber auch bei der S. spinulosa A. Br. (pag. 220) erkannt wurde. Den Schluß bildet eine kurze Aufzählung der hauptsächlichsten Ergebnisse (pag. 223) dieser Untersuchungen.

Die geschlechtliche Generation der Selaginellen beider Sporenarten tritt uns nicht in einem für alle Arten dieser Gattung gültigen, einheitlichen Gepräge entgegen, wie man anfangs nach den Darstellungen von Mettenius (1850), Hofmeister (1851) und Pfeffer (1871) annahm.

Die Mikrosporen sind den Untersuchungen Belajeff's[1]) zufolge nach ihrem Bau und den Keimungsvorgängen in zwei Gruppen einzuteilen, die sich in der Anzahl der Sporenhäute und in der zur Entwicklung kommenden Antheridienzahl unterscheiden. Bei der einen Gruppe (Beispiele sind S. Kraussiana und S. Poulteri) finden sich drei Sporenhäute vor, und es werden vier Antheridien erzeugt. Bei der anderen Gruppe (Beispiele sind S. cuspidata, S. caulescens und S. Martensii) sind zwei Sporenhäute vorhanden, und es entstehen auch nur zwei Antheridien. Aber in der Ausbildung einer kleinen, linsenförmigen Zelle, der rudi-

---

1) Belajeff, Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodiaceen. Bot. Zeitg. 1885, Bd. XLIII, pag. 793—802.

mentären Rhizoidzelle, die an einer der drei Sporennähte entsteht, und in der Anlage weniger, steriler Prothalliumzellen stimmen alle sehr reduzierten männlichen Prothallien überein.

Die neueren Untersuchungen über das weibliche Prothallium führen auch auf eine Unterscheidung von zwei Gruppen. Bei der einen (Beispiele sind auch hier S. Kraussiana und S. Poulteri) wird das peripherische, unbedeckte und die Archegonien erzeugende, kleinzellige Gewebe durch eine getüpfelte Grenzschicht, das Diaphragma, von dem darunter liegenden Nährgewebe, dem Endosperm, geschieden. Bei der anderen Gruppe (Beispiele sind S. spinulosa, S. Martensii u. a. m.) gehen Archegonial- und Nährgewebe in ununterbrochener Folge in einander über. Alle Prothallien der großen Sporen bleiben chlorophyllos und treten nur wenig über die drei gesprengten Nähte der Sporenschale hervor. Durch drei in den Winkeln der Sporenrisse hervorwachsende Rhizoidhöcker mit Rhizoiden suchen sie zum Zwecke der Nahrungsaufnahme Verbindung mit der Außenwelt. Und es scheint nahe zu liegen, daß diese Rhizoidhöcker des Prothalliums der Makrospore und die rudimentäre Rhizoidzelle des sehr reduzierten Prothalliums der Mikrospore wohl als einander entsprechende, homologe Organe gelten dürften.

Auch bei der ungeschlechtlichen Generation führten die Untersuchungen über die Keimesentwicklung von mehreren Selaginellaarten auf eine Unterscheidung von zwei Gruppen dieser Gattung, die sich aus der verschiedenen Anordnung der Organe an den Keimlingen ergaben [1]). Die Keimlinge der einen Gruppe (Beispiele sind wieder S. Kraussiana und S. Poulteri) haben die Haustorien (gemeint sind Embryoträger und Fuß) unterständig. Also sind der Sproß des Keimlings und sein erster Keimwurzelträger über die Haustorien gestellt. Die Keimlinge der anderen Gruppe (Beispiel: S. Martensii) entwickeln die Haustorien zwischenständig. Es treten also Embryoträger und Fuß zwischen dem Keimlingssproß und dem ersten Keimwurzelträger auf.

Somit stellen sich die beiden Arten der artikulierten Selaginellen S. Kraussiana und S. Poulteri sowohl durch die Prothallien beider Sporenarten als auch durch ihren Embryo in einen auffallenden Gegensatz zu den übrigen, den nicht artikulierten Arten. Ob sich nun auch die anderen Formen der Artikulaten dieser zuerst von Spring aufgestellten und von A. Braun [2]) als eine vollkommen naturgemäße gekennzeichnete

---

1) Bruchmann, Vom Prothallium der großen Spore und von der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten. Flora 1908, Bd. XCIX.

2) A. Braun, Monatsberichte der Kgl. Akademie zu Berlin 1865, pag. 195

Gruppe von allen übrigen Nichtartikulaten in gleicher Weise unterscheiden, haben weitere Untersuchungen aufzuklären.

Zur Förderung unserer Kenntnisse über die sehr wichtige und umfangreiche Gattung der Selaginellen sollen hier Studien an den drei Arten S. denticulata, S. rubricaulis und S. Galeottei folgen. Diese drei dorsiventrale und anisophylle Arten stehen einander nicht nahe im System, was sie schon durch ihre verschiedenen Blütenformen zum Ausdruck bringen. Sie tragen platystische Blüten in nicht inverser (S. denticulata) und inverser Form (S. rubricaulis), ferner auch tetrastiche (S. Galeottei).

Das größte Interesse hätten wir wohl der europäischen Form, der S. denticulata, zuzuwenden. Ihr Name wird zwar in der botanischen Literatur mehrmals angeführt, aber meistens wurde die schon vom Anfang dieses Jahrhunderts an bis in die neueste Zeit in den Gewächshäusern kultivierte, südafrikanische S. Kraussiana fälschlich als S. denticulata bezeichnet. So beziehen sich die von Brotero[1]), Salisbury[2]), ferner auch die von Bischoff[3]) veröffentlichten Untersuchungen über die Keimung der großen Sporen von Lycopodium (Selaginella) denticulatum auf S. Kraussiana. Bischoff's Abbildungen der großen Sporen dieser Art als sog. „Sporenknöllchen (Tubercula sporoidea)" für sich und in Verbindung mit Keimpflanzen bringen die Sporen verhältnismäßig groß und, was wichtig ist, die Sporenschale deutlich mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten. Er zeichnete also die Netzreliefsporen der S. Kraussiana. Die großen Sporen der echten S. denticulata sind feinhöckerig punktiert und verhältnismäßig klein von nur 0,35 mm Durchmesser (Fig. 1), während die der vorher genannten Art etwa 0,75 mm Durchmesser haben, demnach etwa achtmal so groß sind.

Auch die Angaben Hofmeister's[4]) über S. denticulata im Texte und in den Zeichnungen galten in Wirklichkeit der S. Kraussiana.

So scheint es denn endlich an der Zeit zu sein, daß die vielfach nur irrig genannte europäische Art selbst einmal einer näheren Beachtung unterzogen wird. Durch ihre genaue Kenntnis dürfte sich ergeben, daß

---

1) Brotero, Transact. of the Linn. soc., Vol. V, pag. 162.

2) Salisbury, Ebenda, Tome XII. Auch in Isis 1820, Heft 5, pag. 451 u. Taf. IV.

3) Bischoff, Die kryptogamen Gewächse, 1828, 2. Lief., pag. 125, Taf. XI, Fig. 38—43.

4) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen, pag. 122 f., Taf. XXVI, Fig. 12—25.

sie zum maßgebenden Beispiel und zum charakteristischen Vertreter einer ganzen Selaginellen-Gruppe hingestellt werden kann.

Ob die keimenden Sporen der echten S. denticulata, dieser in der ganzen Flora des Mittelmeeres sehr verbreiteten Art, überhaupt schon beobachtet worden sind, ist sehr fraglich. Ich säte solche Sporen, welche im Frühjahr in Sizilien geerntet waren, im Monat Mai auf gut ausgekochtem Torfe aus. Sie keimten aber erst zwei Jahre darauf in reicher Anzahl. Es hatten also auch die Mikrosporen nach 2 Jahren noch Keimfähigkeit. Allein eine 2jährige Sporenruhe dürfte doch vielleicht nicht den natürlichen Lebensvorgängen entsprechen; denn schon nach einem Jahre zeigten sich die großen Sporen im Keimbette stark aufgetrieben, und es konnten in der geschlossenen Spore an den in Entwicklung begriffenen Prothallien deutlich mehrere ausgebildete Archegonien erkannt werden.

Für die Sporen der Selaginellen dürfte Torf ein nicht geeignetes, vielmehr ein die Keimung hemmendes Substrat sein, was ich aus mehreren mißglückten Keimungsversuchen erfuhr. Die Sporen der gleichen Art, welche von Pflanzen, die in einem Gewächshause gezogen, im Monat Januar geerntet und auf Fließpapier in Petrischalen ausgesät wurden, keimten zu einem kleinen Teile schon nach 4, in größerer Zahl nach 14 Monaten. Somit steht ihre natürliche Periodizität, welche wohl eine 1jährige sein dürfte, noch in Frage. Ob nicht gewisse Reizmittel eine frühe Auslösung der Keimung solcher Sporen ermöglichen, wäre noch festzustellen.

Die keimenden Sporen der S. rubricaulis, welche mir auch Studienmaterial lieferten, fand ich bei einem Besuche der Gewächshäuser des Heidelberger botanischen Gartens auf der Erdoberfläche eines Topfes vor, in dem eine größere Pflanze dieser Art wuchs. Dieses mir sehr willkommene Untersuchungsmaterial wurde mir gütigst von der Gartendirektion überlassen. Ich vervollkommnete dasselbe durch eigene Aussaaten derselben Sporenart, die, auf Fließpapier in Petrischalen gesät, schon nach etwa 18 Wochen die ersten Keimpflanzen zeigte.

Da die beiden artikulaten Formen der S. Kraussiana und S. Poulteri, welche zwar leicht zu kultivieren und für eine Untersuchung immer recht bequem sind, eine sehr unklare Entwicklung ihres Embryos zum Ausdruck bringen, so schien es mir dringend wünschenswert, bei anderen Formen dieser Gruppe bessere Einsicht zu erlangen. Die deutlich als artikulate Form gekennzeichnete S. Galeottei verhalf hierzu. Von einer älteren Pflanze dieser Art, die ich selbst gezogen hatte, säte ich deren Sporen im Oktober aus. Sie keimten nicht so schnell wie die von S. Kraussiana

und S. Poulteri. Die ersten Keimpflanzen traten erst nach 7 Monaten hervor.

Von den Prothallien der großen Sporen.

1. Selaginella denticulata.

Die tetraedrischen Makrosporen werden kurz vor ihrem Aufspringen durch eine birnförmige Auftreibung ihres Scheitels eiförmig (Fig. 1), und das Prothallium, dessen Anlage bereits in der noch nicht ausgestreuten Spore begonnen hat, weist kurz vor der Sprengung der Spore mehrere fertig angelegte Archegonien auf. Auch findet sich das Prothallium schon beim Aufbrechen der Spore durch feine Zellwände bis zum Sporengrunde angelegt, und das Archegonialgewebe fleißig in engere Zellen geteilt.

Die drei Rhizoidhöcker der Prothallien, welche ich zuerst in den Winkeln der dreiklappig aufgerissenen Sporenschalen der S. spinulosa als drei Rhizoide tragende Gewebewülste vorfand[1]) und ferner auch mehr oder weniger ausgebildet bei anderen Arten antraf, sind hier meist wenig bemerkbar entwickelt (Fig. 2). Bei einzelnen keimenden Sporen schienen überhaupt keine Rhizoide hervorzutreten. Dagegen bei solchen am Standorte dieser Pflanzen aufgefundenen Sporen waren sie deutlicher erkennbar. Die Notwendigkeit der besseren Ausbildung dieser Höcker mit langen Rhizoiden dürfte für dieses Prothallium in dem feuchtgehaltenen, künstlichen Keimbette nicht so vorhanden sein wie an den natürlichen Aussaatstellen.

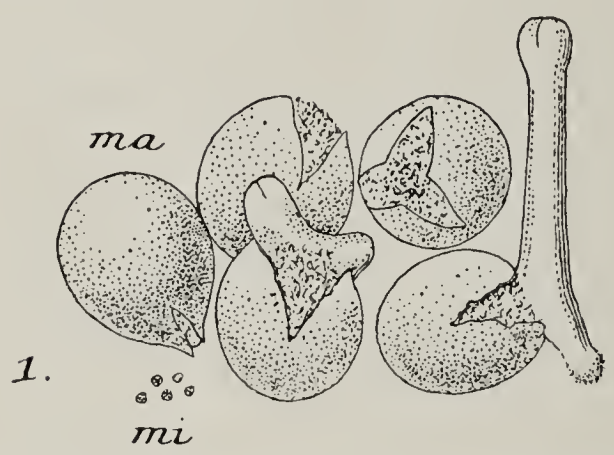


Fig. 1. S. denticulata. Keimende Sporen. *mi* männliche, *ma* weibliche Sporen. Vergr. 30.

Ein Längsschnitt durch das Prothallium weist in demselben kein Diaphragma auf, was auch nicht erwartet wurde (Fig. 2).

Archegonien werden am Scheitel des Prothalliums in ziemlich reicher Anzahl erzeugt, die namentlich während des Aufbrechens der Sporenschalen und beim gesteigerten Wachstum des Archegonialgewebes, zuweilen selbst noch während der Ausbildung eines Embryos entstehen.

---

1) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897.

Die zuerst entwickelten Archegonien erreichen, wie auch bei anderen Arten, größere Formen als die späteren; die letzteren bringen es kaum auf den halben Durchmesser der ersteren (Fig. 2). Alle Archegonien erlangen auch nicht, wie es scheint, ihre vollständige Reife und Öffnung der Halszellen.

Der Bau der Archegonien weicht nicht von dem bekannten anderer Arten ab (Fig. 3). Der Hals erhält zwei Stockwerke von Zellen, und die Entwicklung der zentralen Zellreihe führt auf eine dreizellige Schicht, auf die Halskanal-, die Bauchkanal- und die Embryonalzelle, d. i. die Eimutterzelle, welche das Ei einschließt (Fig. 3).

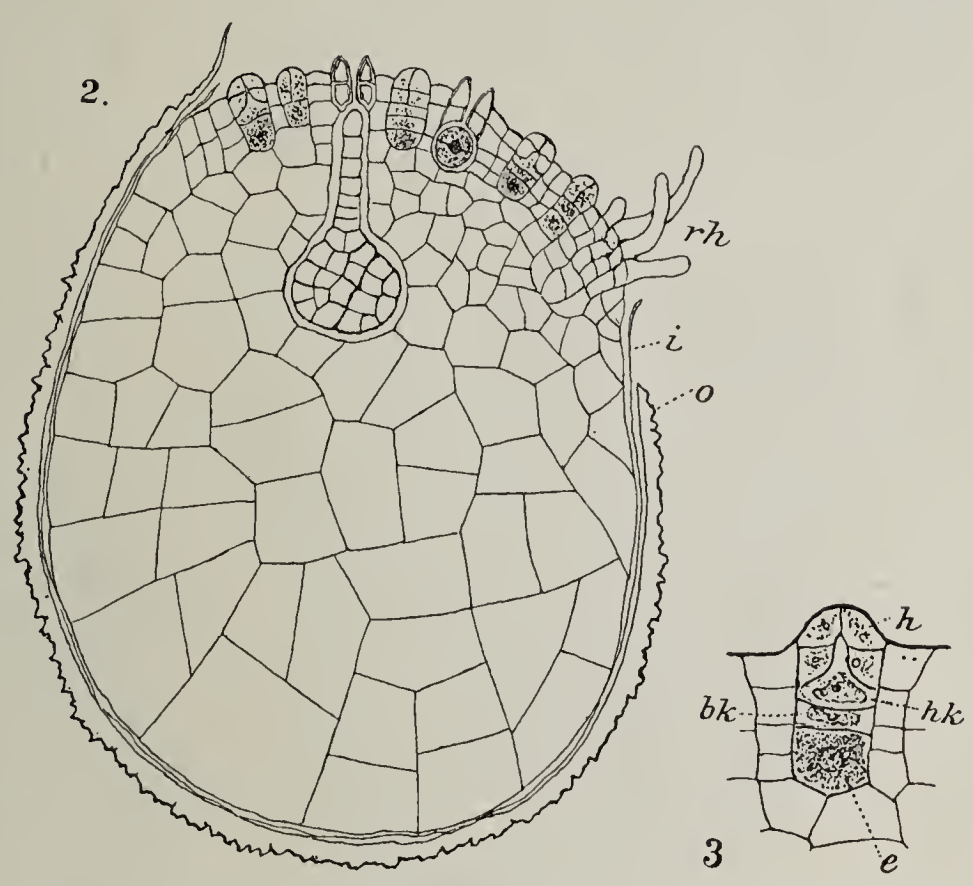
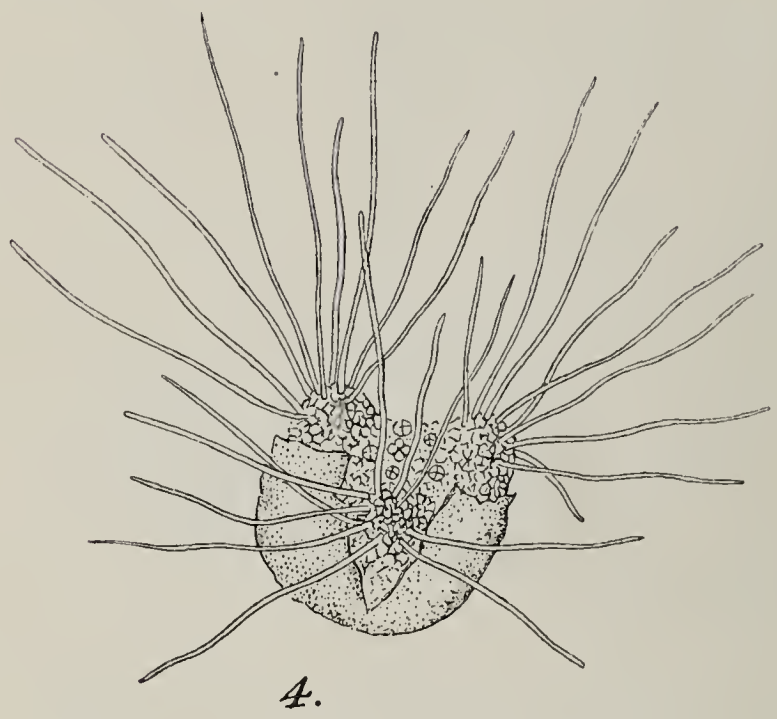


Fig. 2 u. 3. S. denticulata. Fig. 2. Prothallium mit Embryo und Archegonien im Längsschnitt. *o* äußere, *i* innere Sporenschale, *rh* Rhizoidhöcker. Vergr. 140. — Fig. 3. Reifes Archegonium. *h* Halszellen, *hk* Halskanal-, *bk* Bauchkanal-, *e* Eimutterzelle. Vergr. 205.

2. Selaginella rubricaulis.

Die sehr kleinen, gelben Muttersporen von nur etwa 0,22 mm Durchmesser beginnen erst nach ihrer Ausstreuung den Aufbau ihres Prothalliums. Sehr bemerkbar machen sich bei den gekeimten Sporen die drei hier verhältnismäßig stark hervortretenden Rhizoidhöcker mit ihren langen, nach allen Seiten in das Substrat eindringenden Haarwurzeln, welche auch im feuchten Substrate Längen erreichen, die den mehrfachen Durchmesser der Spore übertreffen (Fig. 4). Höchst wahrscheinlich werden diese Rizoide, die mit den Teilen des Substrates sehr innig verwachsen können, dem Prothallium außer Wasser noch andere Nährsubstanzen zuführen. Hervorzuheben ist noch, daß sie an ihrer Basis meist sehr auffällig keulig ausgeweitet sind (Fig. 5), auch in ihrem weiteren Verlaufe in einzelnen Fällen unregelmäßig aufgetrieben, ja mehrfach verzweigt angetroffen werden können (Fig. 5). In solcher unregelmäßigen Form aber erreichen die Haarwurzeln nur geringe Länge.

Im Prothallium gehen die Zellen des Archegonialgewebes ohne Abgrenzung in das Nährgewebe über und sind bei dem kleinen Prothallium verhältnismäßig groß (Fig. 5). Auch die Archegonien erreichen ansehnliche Größe und können in einer Anzahl von 6—10 Stück auf dem Prothalliumscheitel angetroffen werden. Jedes Prothallium bringt es zur Entwicklung eines Embryos. Zuweilen sind deren auch mehrere in ungleicher Ausbildung anzutreffen, doch sah ich nie mehr als eine Keimpflanze aus der Spore hervorgehen. In allen Fällen findet die Entwicklung der Embryonen hinter geschlossenen Archegonien statt.



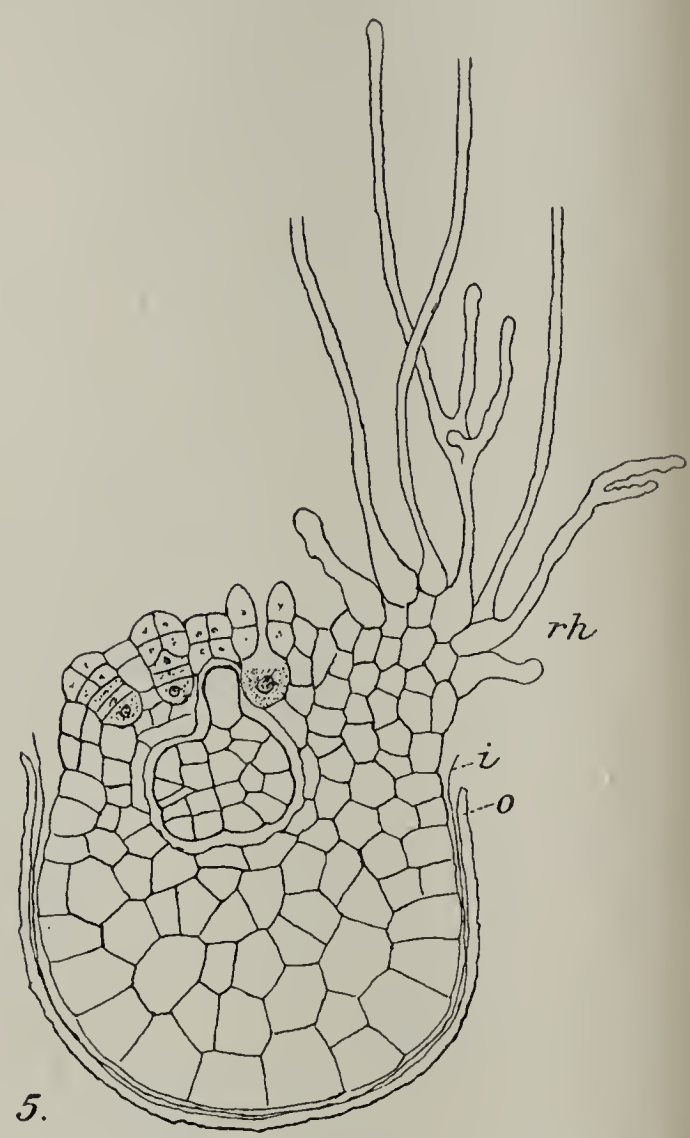


Fig. 4 u. 5. S. rubricaulis. Fig. 4. Keimende große Spore. Vergr. 70. — Fig. 5. Prothallium mit Embryo und Archegonien im Längsschnitt. *rh* Rhizoidhöcker, *o* äußere, *i* innere Sporenschale. Vergr. 135.

3. Selaginella Galeottei.

Die großen Sporen haben mit denen von S. Kraussiana und S. Poulteri übereinstimmende Form und Größe. Sie treiben aber bei ihrer Keimung ein mächtigeres Prothallium aus der gesprengten Sporenschale hervor wie jene (Fig. 6). Der mit Archegonien in reicher Zahl ausgestattete Gipfel des Prothalliums wird von drei sehr auffallend großen, aus den Winkeln der Sporenklappen aufstrebenden Rhizoidhöckern mit ihren Rhizoiden überragt (Fig. 6). Diese flachen, im Querschnitt schmal elliptischen Auswüchse (Fig. 8) sind radial zur Prothalliumachse gerichtet und erscheinen nach dieser hin etwas gekrümmt (Fig. 7). Eine keimende

Spore dieser Art mit ihren drei flachen Rhizoidhöckern gleicht einem vasenartigen Gefäße mit drei undurchbrochenen Henkelansätzen (Fig. 6).

Die Höcker sind aus großlumigen Zellen aufgebaut, welche in deren Längsrichtung die größere Ausdehnung erhielten und nach dem Rande hin etwas kleinlumiger sind. Sie führen wässerigen Inhalt und werden durch eine Zuleitung der von den Haarwurzeln aufgenommenen Stoffe dem Prothallium für die Ausbildung eines Embryos dienstbar. Eine Ergrünung auch bei den Kulturen der Prothallien am freien Tageslicht trat nicht ein. Jede Oberflächenzelle dieser Höcker kann zu einer Haarwurzel auswachsen. Die Rhizoide treten namentlich an den Gipfeln der Höcker in großer Anzahl auf und strahlen nach allen Richtungen hin aus. In ihrem Gewirre hat sich auch eine Anzahl von Mikrosporen gefangen. In Figur 6 sind nur drei Stück dargestellt. Es kann dabei nicht übersehen werden, daß diese drei Rhizoidhöcker, welche die derben, klemmenden Netzreliefsporenschalen aufgesperrt erhalten, besonders aber im Dienste der Ernährung des Prothalliums stehen, auch über dessen Gipfel durch Adhäsion einen Miniatursee zu bilden und zu erhalten vermögen, der eine sichere Befruchtung der Archegonien durch Spermatozoiden der von den Rhizoiden festgehaltenen Mikrosporen vermitteln kann.

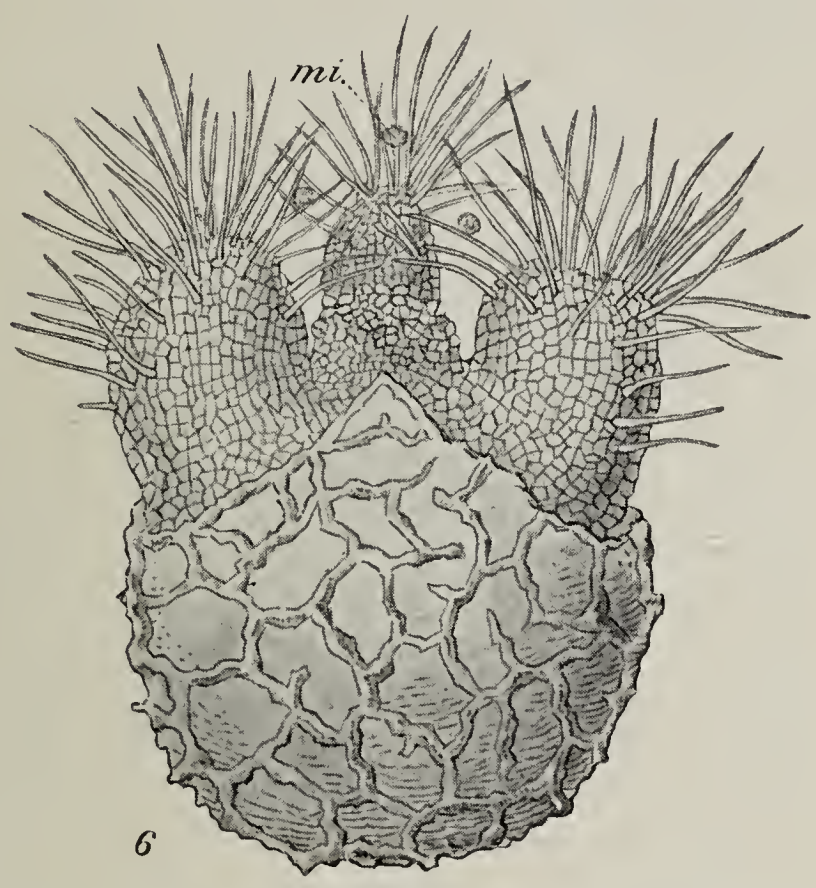


Fig. 6. S. Galeottei. Keimende große Spore und Mikrosporen (*mi*). Vergr. 205.

Kurz vor dem Aufspringen der Sporenschalen zeigen sich fertige Archegonien, und unter deren Nähten treten peripherische Zellen hervor, welche nach der Schalenöffnung zwischen deren Spalten kammartig hervortreiben und durch Rand- und Interkalarwachstum die beschriebenen Gewebehöcker des Prothalliums ausbilden. Zuweilen werden auch in einer Schalenspalte zwei hintereinander gestellte Höcker erzeugt, wobei dann dem oberen die bedeutungsvollere Ausbildung zukommt.

Die Rhizoide entspringen mit keuliger Basis, haben meist starre Form und sind nicht sehr lang.

Beim inneren Bau vermißt man das in den Prothallien der Artikulaten vorausgesetzte Diaphragma. Dafür aber tritt uns in ihm ein eigenartiger Zellenaufbau mit unverkennbarem technisch-mechanischen Gepräge entgegen (Fig. 7). Ein vollständig aufgebautes Prothallium zeigt vom Sporengrunde aus bis zu seinem Gipfel das Zellgewebe aus übereinander gelagerten, kugelschalförmigen Schichtungen angeordnet, welche, in Längsschnitten gesehen, bogenförmig erscheinen (Fig. 7). Sie sind meist durch etwas verdickte Membranpartielinien voneinander geschieden und auf die Seitenwandung der Spore gestützt. Von den dichten und engzelligen Gipfelpartien nach abwärts wird das Prothalliumgewebe in seiner kugelschaligen Anordnung allmählich weitlumiger und erreicht am Sporengrunde die größte Zellausdehnung. Wir haben hier also nicht eine stark verdickte Abgrenzung, das sog. Diaphragma, wie z. B. S. Kraussiana (Fig. 9), sondern deren eine ganze Anzahl in allerdings schwächerer Verdickung.

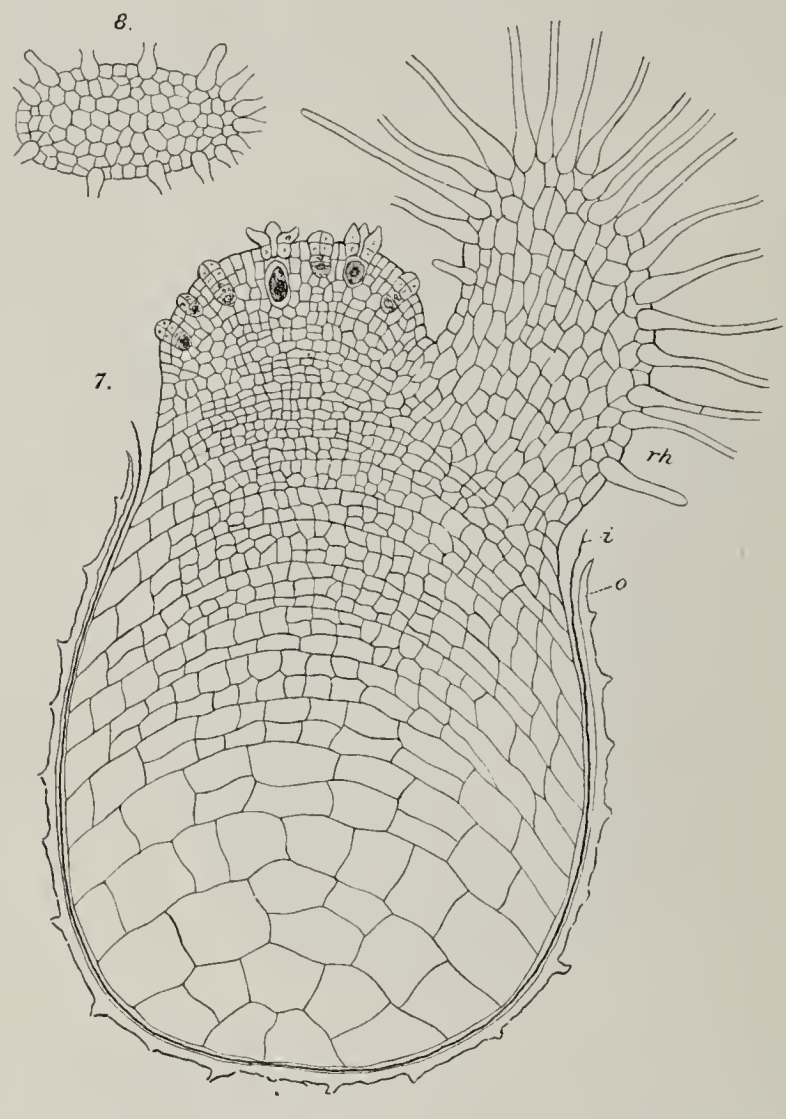


Fig. 7. u. 8. S. Galeottei. Fig. 7. Prothallium mit Archegonien und jungem Embryo im Längsschnitt. *rh* großer Rhizoidhöcker, *o* äußere, *i* innere Sporenschale. — Fig. 8. Rhizoidhöcker im Querschnitt. Vergr. 75.

Die Prothalliumbildung in den großen Sporen beginnt bei dieser Art erst nach deren Ausstreuung. Kurz vor dem Aufbrechen der Spore findet man das archegoniale Gipfelgewebe fertig gestellt, welches dann auch mit einer Zellanordnung in Kugelschalenform anhebt. Es gilt, so scheint es mir, mit einem so zu gewinnenden Festigkeitsbau die durch ihre Netzreliefverdickung stark klemmende Sporenschale aufzudrücken und, den Gegendruck abwehrend, aufgedrückt zu erhalten. Zur Hülfe wachsen ja, wie schon angeführt, zwischen den eben geöffneten Sporen klappen die Rhizoidhöcker hervor.

Am weiteren Ausbau wird der Prothalliumgipfel mehr herausgetrieben, und im Sporeninneren treten im Anschluß an den fertigen Teil

nach unten fortschreitend kugelige Membranschalen auf, welche in parallelen Bogen von der Sporenmitte nach den Seiten führen und eine Voreinteilung des Sporenraumes vornehmen, worauf dann der Raum zwischen den Bogen sekundär durch dünnwandige kleinere Zellen mit mehr oder weniger bogiger Anordnung zerlegt wird, bis so schließlich der ganze Sporenraum ausgefüllt ist, was aber erst spät, erst während der Erziehung des Embryos eintritt.

Vergleichung der bekannten Prothallien der großen Sporen.

Die Keimung der Sporen stellt bekanntlich einen anderen Entwicklungsvorgang aus dem Pflanzenleben vor als bei den Phanerogamen die der Samen, und der Keimungsprozeß der Selaginellasporen mit ihren zum Teil im Schutze der Sporenschale verbleibenden Prothallien ist von ganz besonderer Art.

Der erste Entwicklungasbschnitt der Sporenkeimung von Mikro- und Makrosporen geht in geschlossener Sporenschale und in den meisten Fällen schon vor deren Ausstreuung aus den Sporangien, seltener nach derselben vor sich. Es bildet sich aus einer Sporenzelle nach und nach ein mehrzelliges Prothallium. Die Keimung wird an den ausgestreuten Sporen äußerlich an der durch das innere Prothallium veranlaßten Sprengung der drei Sporennähte am Sporenscheitel bemerkbar.

Dem Keimungsvorgang der Mikrosporen, welcher mit der Entlassung der Spermatozoiden abschließt, entspricht bei der Makrospore der Keimungsverlauf bis zur Entwicklung reifer Archegonien. Aber erst mit der Keimbildung und der Ernährung auch der schon aus dem Prothallium hervorgetretenen Keimpflanze ist der sehr umfassende Keimungsprozeß der großen Spore beendet.

Als äußerlich erkennbares Merkmal der Sporenkeimung dieser Gattung wird die Sprengung der dreiklappigen Sporenschale und die Freilegung des Prothalliumgipfels bei der Mutterspore gelten dürfen. Die Gewinnung eines Embryos ist ja noch von anderen Umständen abhängig.

Die weiblichen Prothallien aller bis dahin bekannten Arten suchen nach der Sprengung der Sporenschale durch ihren freigelegten Gipfel mittels dreier Rhizoidhöcker Verbindung mit dem Substrate zu gewinnen. Diese Rhizoidhöcker treten als kleinere oder größere Gewebewülste stets an denselben Stellen, nämlich in den Winkeln der dreiklappig geöffneten Sporenschale auf. Bei den keimenden Farnsporen tritt nur an einer solchen Stelle ein Rhizoid hervor, und die Mikrosporen der Selaginellen

bringen es nur zur Anlage einer rudimentären Rhizoidzelle an dem entsprechenden Orte ihres Prothalliums.

Die größte Form der Rhizoidhöcker fand ich bis dahin an den Prothallien von S. Galeottei (Fig. 6 und 7), wo sie wie drei große, über den Prothalliumgipfel hervorragende Urnenhenkel gestaltet werden und durch die vielen aus den oberflächlichen Zellen auswachsenden Rhizoide einen Haarfilz über dem Prothallium bilden. Bei den verwandten Arten S. Kraussiana und S. Poulteri dagegen sind diese Höcker klein und treten mehrfach auch ohne Rhizoide auf. Zuweilen finden sich auch zwei hintereinandergestellte Wülste in dem Winkel eines Sporenrisses vor. Unscheinbar sind auch die drei Rhizoidhöcker der Prothallien von S. denticulata, aber nicht übersehbar die von S. Martensii, S. rubricaulis und S. spinulosa.

Auf die physiologische Bedeutung dieser Rhizoidhöcker für das Prothallium habe ich schon hingewiesen[1]). Wenn sie bereits in der geschlossenen Spore angelegt werden, wie z. B. bei S. spinulosa, so helfen sie, da sie ja unter je einer Sporennath entstehen, durch ihren Druck bei der Öffnung der Sporenschale; sie sind Sprenghöcker. In jedem Falle aber verhindern sie das Wiederzusammenklappen der geöffneten Sporenschale, da sie zwischen den Rissen derselben hervorwachsen. Sie dienen daher als Sperrhöcker und schützen so den Gipfel des Prothalliums mit den Archegonien, welche sonst bei einem etwaigen Schrumpfen desselben durch die zusammenfallenden Sporenklappen beschädigt würden. Durch die Rhizoide, welche von den Zellen ihrer Oberfläche aus in das Substrat dringen, werden Beiträge für die Ernährung des den Embryo erziehenden Prothalliums gewonnen und dienen daher als Ernährungsorgan. Dann auch als Haftorgan, da ein durch Rhizoide an das Substrat gebundenes Prothallium nicht leicht durch Wind und Wasser aus der Lage gebracht wird. Endlich können diese Rhizoidhöcker durch das Festhalten von Mikrosporen und Wasser dem Befruchtungsakte der Archegonien dienstbar werden. Somit können die drei Rhizoidhöcker mit ihren Haarwurzeln dem Prothallium in mannigfacher Hinsicht nützlich sein.

Obgleich die Prothallien der Selaginellen fast ganz im Schutze der Sporenschale verbleiben, treten doch im inneren Bau derselben bemerkenswerte Verschiedenheiten hervor. Einige Arten führen den Bau des Prothalliums schon vor der Befruchtung bis zum Grunde der Spore aus

---

1) Bruchmann, Untersuchungen über S. spinulosa, pag. 45. — Ders., Vom Proth. der gr. Spore einiger Selaginella-Arten, pag. 14 f.

(z. B. S. denticulata), andere schreiten erst während der Entwicklung des Embryos dazu (z. B. S. Galeottei. Anm.: Das Prothallium dieser Art habe ich in Figur 7 deswegen vollständig dargestellt, um eine Übersicht über seine ganze Bauart zu zeigen. In Wirklichkeit würde es bei solchem Alter kaum die halbe Spore ausfüllen).

Übereinstimmend haben alle weiblichen Prothallien der Selaginellen eine kleinzellige Scheitelregion, das Primär- oder Archegonialgewebe, welches zuerst und schon bei geschlossener Spore angelegt wird. An dieses schließt sich nach dem Grunde der Spore zu und in sich steigernder Zellengröße ein sekundäres oder Nährgewebe. Geschieht dies in ununterbrochener Folge, wie ich es zuerst vom Prothallium der S. spinulosa und ferner auch von S. Martensii, S. denticulata und S. rubricaulis darstellte, so haben wir es mit dem verbreitetsten Prothalliumtypus zu tun, der höchstwahrscheinlich der aller Nichtartikulaten ist.

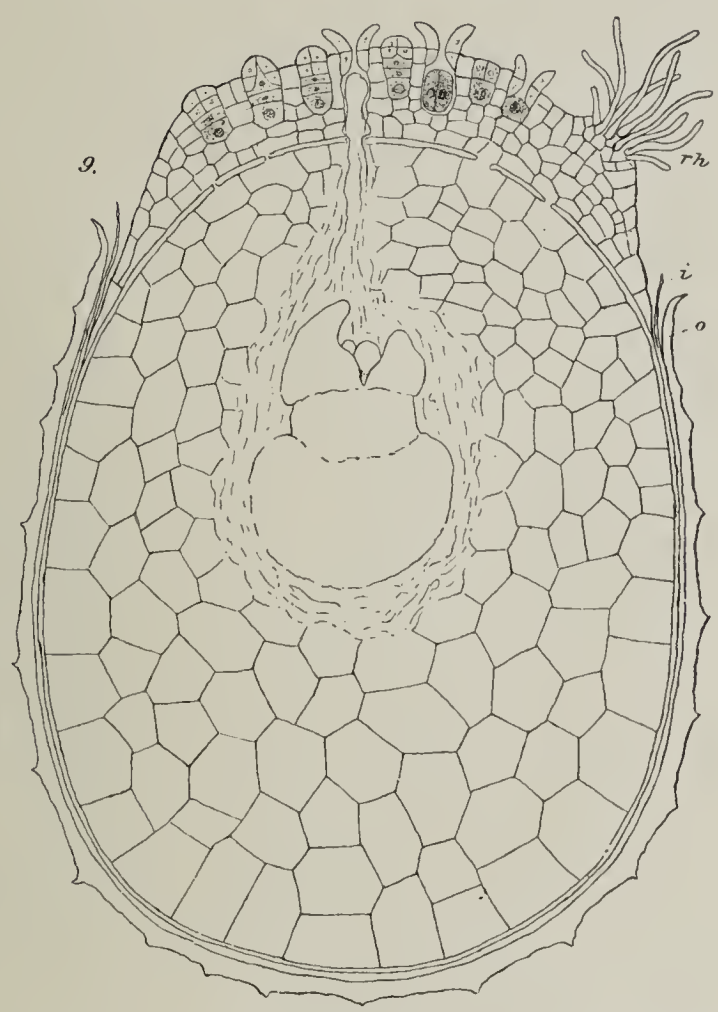


Fig. 9. S. Kraussiana. Prothallium mit Embryo und Archegonien im Längsschnitt. *rh* Rhizoidhöcker, *o* äußere, *i* innere Sporenschale. Vergr. 112.

Im Bau der Artikulaten sind bis jetzt zwei Typen auseinander zu halten, einmal der S. Poulteri-Typus (Fig. 9). Das großzellige, den ganzen Innenraum der Spore ausfüllende Endospermgewebe des Prothalliums wird von einer stark verdickten Wand umschlossen und so gipfelwärts von dem zuerst gebildeten, ihm aufsitzenden, kleinzelligen Archegonialgewebe deutlich geschieden, wo sie als getüpfelte Zwischenwand (Diaphragma) erscheint. (Beispiele: S. Poulteri und S. Kraussiana.) Der Aufbau erfolgt in zwei Etappen. Dann ist noch der S. Galeottei-Typus hervorzuheben (Fig. 7), bei welchem das Prothallium mit sich wölbenden Schichtungen und in ununterbrochener Entwicklungsfolge aufgebaut wird. Die Prothallien der Artikulaten erhalten durch ihre Bauweise eine Verstärkung ihrer Druckkraft, da bei diesen großen Formen der einfache Turgor des Binnengewebes allein nicht auszureichen scheint, um die aufgesprengte Sporenschale geöffnet zu erhalten.

Es sind zurzeit somit drei weibliche Prothallien-Typen bei den Selaginellen zu unterscheiden.

Die Entwicklung des Keimes von

1. Selaginella denticulata.

Bei allen Embryonen bis zur mittleren Entwicklungsgröße findet sich eine deutliche, äußerlich und innerlich hervortretende, quere Zerteilung des Zellkörpers in einen Sproß- und Grundteil ausgeprägt. Eine quere Scheidewand nämlich (Fig. 16 *b—b*), die, im Längsschnitt des Embryos gesehen, sich aus einem Zellwandzuge aneinander gereihter, kurzer, etwas verdickter Zellwandelemente zusammensetzt, führt von einer etwas eingeschnürten Stelle der konvexen Embryoseite, der Fußseite, quer durch den Embryo zu der konkaven, der Gegenfußseite, oberhalb des Embryoträgers. Es gewinnt den Anschein, als trete hier schon früh eine materielle Sonderung in dem so geschiedenen Sproß- und Haustorialgewebe ein.

Bei solcher Erscheinung lag es nahe, zu vermuten, daß diese quere Scheidewand im Embryo auf eine früh in der Eizelle entstehende Haupt- und Urwand, auf die Basalwand zurückgeführt werden könne, und wenn dies der Fall sei, S. denticulata einen neuen Embryotypus darstelle, nämlich einen solchen, der durch eine bessere Ausnutzung der hypobasalen Eihälfte den Farnen näher kommt, als S. Martensii, bei welcher dieser Teil nur dem Embryoträger seine Entstehung gibt. Wir haben daher die Entwicklungsweise des Embryos von unserer europäischen Form mit einigem Interesse zu verfolgen.

Nachdem sich das Ei durch eine Membran von der Eimutterzelle gesondert und selbständig gemacht hat, wird es zuerst durch die Basalwand (*b* in Fig. 10) quer zur Achse des Archegoniums in eine dem Archegoniumhalse zugekehrte hypobasale und eine ihm abgekehrte epibasale Hälfte zerlegt. Hierauf streckt sich die hypobasale Hälfte in der Richtung der Archegoniumachse dem Inneren des Prothalliums zu in die Länge und geht eine Anzahl querer, parallel zur Basalwand verlaufender Teilungen ein (Fig. 10 u. 11). Es wird aus diesem Embryoteile ein für unsere Art recht charakteristischer Embryoträger ausgebildet, der durch seine Anzahl gleichartiger, scheibenförmiger Zellen Konfervenfäden ähnlich erscheint und auch durch einen dichten plasmatischen Inhalt der Zellen sehr von solchen Organen anderer Arten, z. B. von dem der S. Martensii, abweicht. Dieser Embryoträger haftet mit seinem ältesten Teile meist recht fest am Archegonium, so daß freipräparierte Embryonen nur selten mit ihrem ganzen Träger gewonnen werden können.

Während der Längsdehnung der hypobasalen Embryohälfte bewahrt die epibasale ihre halbkugelige Form und führt die ersten Teilungen genau in derselben Weise aus, wie sie von S. Martensii dargelegt worden sind. Zunächst wird dieser Teil des Keimlings durch die Transversalwand (*b* in Fig. 11) in zwei Quadranten zerlegt, worauf dann in einem derselben durch die schief zur Transversalwand gerichtete Wand *a* die Mutterzelle der Stammknospe zur Anlage kommt (*s* in Fig. 11 *a*). Durch diese Anlage tritt auch hier die bemerkenswerte Differenzierung der Längshälften früh hervor. Die Seite des in Figur 11 *a* noch ungeteilten Quadranten (die rechte) wird zur Fußseite ausgebildet, und der Quadrant selbst hat dem ersten Keimblatt den Ursprung zu geben. Der andere Quadrant hat außer der Stammknospe auch das zweite Keimblatt entstehen zu lassen, und diese Seite (die linke) wird stets die Gegenfußhälfte darstellen. Daß auch die Medianwand diesen Embryo in gleicher Weise wie den von S. Martensii teilt, soll kurz erwähnt werden.

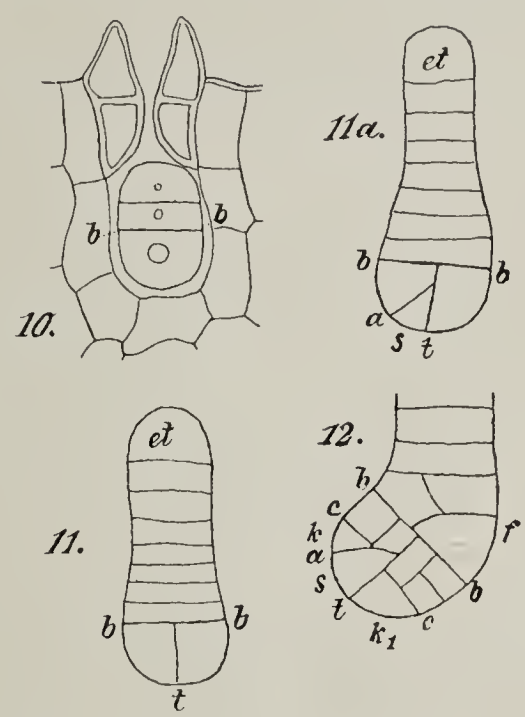


Fig. 10—12. S. denticulata. Junge Entwicklungsstadien des Embryos. *b* Basal-, *t* Transversalwand. *a* die den Stammscheitel *s* abteilende Wand, *c* die die Keimblätter k_1 und *k* abteilenden Wände, *et* Embryoträger. Vergr. 350.

In solcher länglichen, für ein Hineinwachsen in das Prothallium praktischen Form des Keimlings schreitet das Epibasal durch die Ausbildung der Wände *c* (Fig. 12) auch noch zur Anlage der Mutterzellen des ersten und zweiten Keimblattes (k_1 und *k*), und eine erste Abgrenzung des zentralen Pleroms von der Rinde im Hypokotyl kommt ebenfalls zum Ausdruck.

Von besonderer Wichtigkeit erscheint an diesem Keimlinge die erste Umlegung seines Sproßteiles, weil an ihr der Ursprung des Fußgewebes erkannt wird. Das Fußorgan, welches bei S. Martensii aus der epibasalen Embryohälfte entsteht, geht hier aus dem Hypobasal hervor.

Schon bei geringer Ausbildung des Sproßteiles beginnt dessen Umlegung. Eine der Basalwand angrenzende, meist scheibenförmige Zelle des Hypobasals wird nach der Seite des ersten Keimblattes hin keilförmig und aufgetrieben gewölbt, worauf dann in ihr eine von der Außenfläche schief auf die Transversalwand führende Teilungswand auftritt (Fig. 12 *f*). Weiter folgt darauf an dieser Stelle eine beträchtliche Volumenzunahme der Zellen und eine starke Vermehrung derselben

namentlich an der nunmehr stark konvex auftreibenden Seite des Keimes (man vergleiche Fig. 12 u. 13). Durch diese einseitige Zellvermehrung wird zwar die epibasale Embryohälfte umgelegt, aber in ihrer halbkugeligen Form und in ihrem Zellengefüge nicht gestört (s. Fig. 12 u. 13). Auch der plasmatische Inhalt der Umlegezellen entspricht von allem Anfange an dem der Embryoträgerzellen, welcher sich durch seine Struktur für die haustoriale, der Ernährungstätigkeit des Keimes dienende Aufgabe von dem des Sproßteiles unterscheidet.

Lassen wir uns unsere Erörterungen über den ersten Entwicklungsgang des Keimes der S. denticulata auch durch eine fortgeschrittenere Entwicklungsphase desselben bestätigen, deren Zellenanordnung noch klar die früh gesonderten Organanlagen zu erkennen gibt (Fig. 13). Aus Prothallienlängsschnitten mit solcher Embryoform trennen wir diese von ihrem festhaftenden Embryoträger, so daß sie unter dem Mikroskope frei bewegt und in jeder gewünschten Lage studiert werden kann.

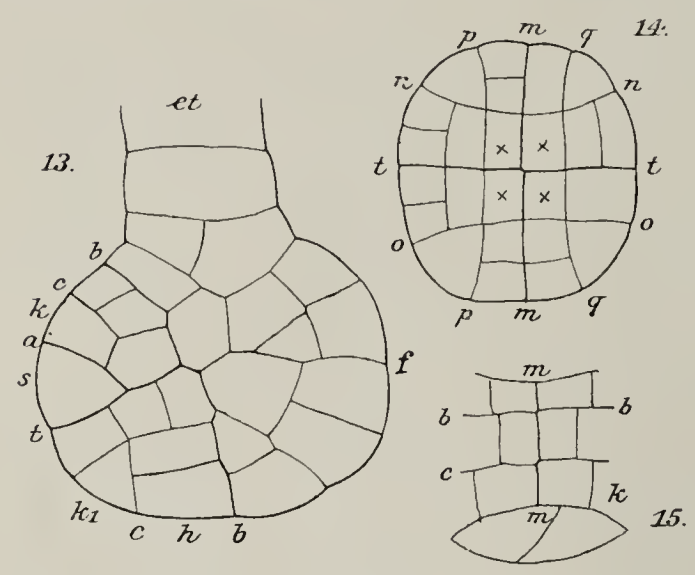


Fig. 13—15. S. denticulata. Vergr. 370. Fig. 13. Junger Embryo in seiner Medianebene liegend. *b* Basal-, *t* Transversalwand, auch die weiteren Bezeichnungen wie in Fig. 12. — Fig. 14. Der Embryo im Querschnitt seines Hypokotyls gesehen. *t* Transversal-, *m* Medianwand, *n*, *o*, *p* und *q* Wände, welche die erste Differenzierung des mit ×× bezeichneten Pleroms verursachen. — Fig. 15. Ansicht der Gegenfußseite des Embryos. *b* Basal-, *m* Medianwand, *k* Entstehungsstelle des zweiten Keimblattes, *c* Grenzwand desselben.

In seine Medialebene gelegt, zeigt ein solcher Keimling deutlich seine erste Teilung durch die etwas verstärkte Basalwand an (*b* in Fig. 13) und läßt auch erkennen, daß seine Umlegung lediglich durch eine der Basalwand angrenzende, einseitige, hypobasale Zellenwucherung hervorgebracht wurde (*f* in Fig. 13), wobei die umgelegte epibasale Hälfte in ihrem Aufbau ungestört geblieben ist.

Die epibasale Hälfte mit der Sonderung ihrer vier Organe zeigt gipfelwärts im ersten Quadranten die Anlage des ersten Keimblattes (k_1 in Fig. 13) und den Beginn seines Randwachstums durch eine antikline Teilung. In dem zweiten Quadranten ist die Zelle *s* die Anlagezelle des Stammes, welche von oben gesehen (Fig. 15) ihre erste, schief zu den Seitenwänden gerichtete Teilungswand aufweist, und die wenig hervortretende Zelle *k* (Fig. 13) die Anlage des zweiten Keimblattes. Der zylindrische Teil dieser Hälfte zwischen *c*—*b* stellt das Hypokotyl (*h*)

vor, welches im Querschnitt gesehen (Fig. 14) durch je zwei, zu beiden Seiten der Transversal- und Medianwand parallel verlaufende Wände (*n*, *o*, *p* u. *q* in Fig. 14) das achsile Stranggewebe (in Fig. 14 mit × bezeichnet) von dem der Rinde absondert.

In der Ebene der Transversalwand gesehen, zeigt der Keimling auch die deutliche Teilung durch die Mediane (*m* in Fig. 15), welche in der Ansicht der Gegenfußseite gesehenen Darstellung von der Stammanlagezelle bis zum Embryoträger führt und die Anlage des ersten Keimblattes (*k* in Fig. 15), sowie das Hypokotyl symmetrisch zerlegt.

Es tritt somit bei der Entwicklung des Keimes von S. denticulata die gleiche und frühe Anlage und Sonderung der Sproßorgane, nämlich die des Stammes, der beiden Keimblätter und des Hypokotyls auf,

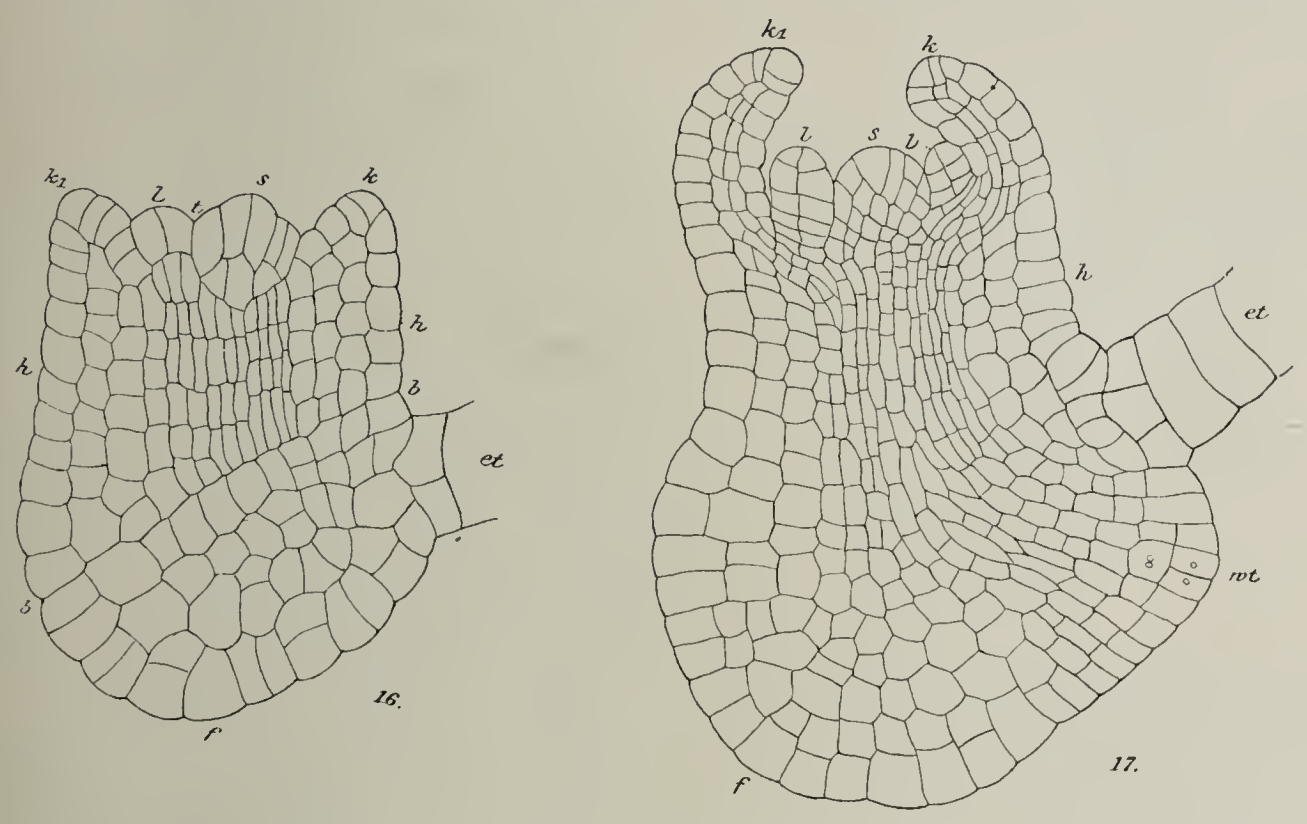


Fig. 16 u. 17. S. denticulata. Mediane Längsschnitte durch zwei Embryonen. k_1 erstes, *k* zweites Keimblatt, *l* Ligula, *s* Stammscheitel, *h* Hypokotyl, *b* Basalwand, *f* Fuß, *wt* erster Keimwurzelträger, *et* Embryoträger. Vergr. 370.

wie bei der S. Martensii, was bei den Selaginellen deswegen besonders hervorzuheben ist, da solche frühe Selbständigmachung der einzelnen Organe bei diesen Keimlingen stattfindet, obgleich sie inmitten sehr reicher Reservestoffe der Prothallien Ausbildung finden, gegenüber den Farnkeimlingen, von welchen Goebel[1]) als biologischen Grund ihrer frühen Organsonderung den zu ihrer Entwicklung vorhandenen geringen Vorrat an Reservestoffen im Mutterprothallium annimmt. Bei den Selaginellen zeigt vielleicht der innere Trieb des Keimes zum

1) Goebel, Organographie, pag. 450.

frühen Selbständigwerden seiner Sproßorgane die Notwendigkeit einer assimilierten Zukost zu den gespeicherten Reservestoffen an.

Die Weiterentwicklung der Embryonen bis zu ihrer Durchbruchsreife aus dem Prothallium ergibt sich leicht aus der Vergleichung der Figuren 16—18. Zunächst tritt eine stärkere Entwicklung des Hypokotyls hervor, wobei eine deutliche Scheidung zwischen Sproß- und Haustorialgewebe zunächst noch erhalten bleibt (*b* in Fig. 16), dann aber durch die Hervorwölbung des Fußes (*f* in Fig. 17), sowie durch die Anlage des ersten Keimwurzelträgers und seines prokambialen Anschlußgewebes an den Sproßteil verloren geht (Fig. 17 *wt*).

Hervorzuheben ist von dieser Entwicklung noch besonders für den Sproßteil die Ausweitung des Keimlings durch Vermehrung seiner Rindenschichten, ferner auch das energische Randwachstum der beiden Keimblätter und das frühe Auftreiben der Ligula des ersten Keimblattes. Im hypobasalen Teile wird durch die einseitige Wucherung des Grundgewebes die embryonale Achse nach und nach zur Achse des Embryoträgers und gleichzeitig zu der des Prothalliums in einem spitzen Winkel umgelegt, und wenn nun aus diesem Keimteile nahe dem Embryoträger der erste Keimwurzelträger hervortritt (Fig. 17 u. 18 *wt*), erhält der Embryo die gleiche charakteristische Form wie der von S. Martensii, nämlich eine solche, welche Fuß und Embryoträger zwischen Sproßteil und Keimwurzelträger angeordnet aufweist, obgleich ihre Haustorialorgane, Fuß und Keimwurzelträger, nicht von homologen Teilen der Eizelle abstammen.

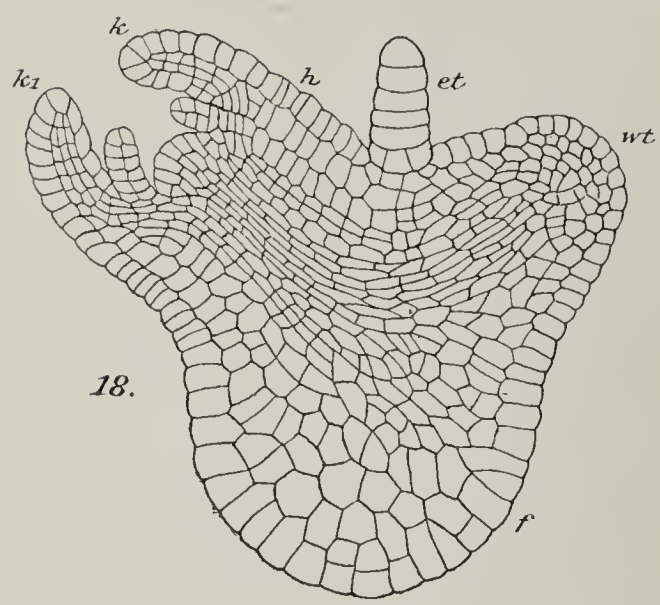


Fig. 18. S. denticulata. Ein zum Hervorbrechen aus der Spore reifer Embryo im medianen Längsschnitt. *f* Fuß, *h* Hypokotyl, *wt* erster Keimwurzelträger mit Wurzelanlage, *et* Embryoträger, k_1 erstes Keimblatt mit Ligula, *k* zweites Keimblatt. Vergr. 150.

Der erste Keimwurzelträger nimmt eine gleiche, sekundäre Entstehung am Keimling wie der von S. Martensii (Fig. 17 *wt.*); er erreicht hier aber eine geringere Ausdehnung. Meist noch vor dem Durchbruche des Keimlings entsteht schon die Wurzelanlage in ihm (Fig. 18 *wt.*).

Über die Entwicklung der Stammknospe soll noch einiges angeführt werden. Die Stammutterzelle wird, wie schon hervorgehoben, während ihrer Zerlegung allmählich von der Seite her auf die Mitte

der embryonalen Achse gerückt (vgl. Fig. 13 u. 16). Daß sie ein besonderes Organ des Embryos darstellt, zeigen auch bei dieser Art einmal ihr dichter plasmatischer Inhalt, in welchem die Zellteilungen schwer erkennbar sind, dann auch ihre eigenen, zu ihren Seitenwänden meist schief gerichteten Teilungen, die zu anderen Teilungen des Embryos keine Beziehungen haben.

Wie bei S. Martensii sind auch hier gesetzmäßig übereinstimmende Teilungen nicht hervorzuheben. Die erste Teilung, schief zu den Seiten gerichtet (Fig. 19 *A*), geht nicht immer durch die Mitte der Stammmutterzelle. Die weiteren schiefen und parallel zu den Seiten gerichteten Zerlegungen führen auch hier in einzelnen Fällen vorübergehend auf die Anlage einer dreiseitigen Scheitelzelle für die Organmitte (Fig. 19 *C*). In anderen Fällen wird solche Zelle nicht gefunden (Fig. 19 *D*); doch zeigen sich immer einige Zellen der Mitte, in der Medianebene des Embryos gesehen, keilförmig zugeschnitten.

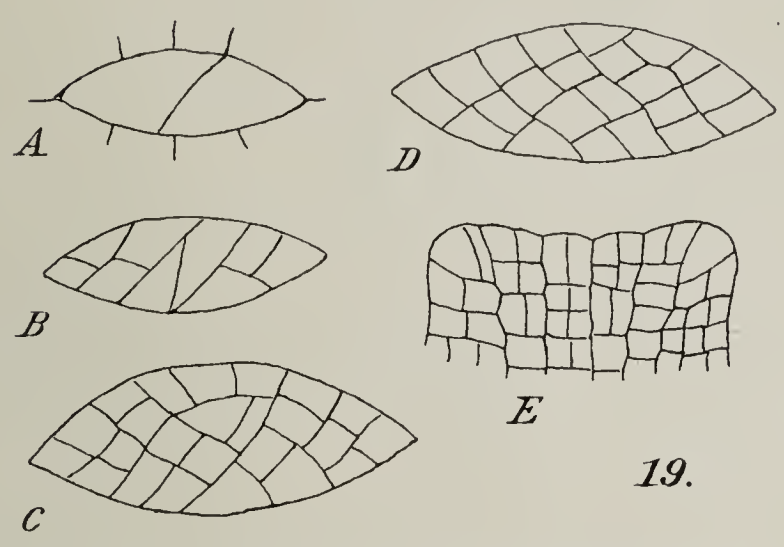


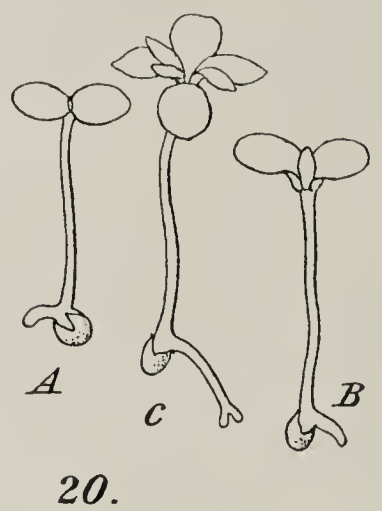
Fig. 19. S. denticulata. Scheitelansichten von Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien. *A—D* Vergr. 550. *E* Längsschnitt durch eine junge Dichotomieanlage. Vergr. 300.

Der aus der zerlegten Stammmutterzelle gebildete Zellkörper wölbt sich während seiner Teilungen zwischen den ihn schnell überwachsenden Keimblättern langsam wulstig hervor, ohne als einachsiger Stammscheitel eine besonders deutliche Ausprägung zu erhalten. Vielmehr macht sich eine frühe Scheitelgabelung in der Ausbildung zweier seitlicher Wachstumszentren geltend, so daß der Embryo bei seiner Durchbruchsreife hier wie auch bei S. Martensii die fertig angelegte Scheiteldichotomie mit den charakteristischen dreiseitigen Scheitelzellen an den beiden Vegetationspunkten zeigt (Fig. 19 *E*).

Die schönen Keimpflanzen dieser Art, von welchen ich hier vier verschiedene Entwicklungsformen abbilde (Fig. 20 u. 21), besitzen zwei große, abgerundete und ganzrandige Keimblätter, die sich von den anderen Blättern, welche zugespitzt und gezähnelt sind, unterscheiden (Fig. 20 u. 21). Beide Gabeläste der Keimpflanze werden gleichmäßig entwickelt (Fig. 20 *C* und 21). Das Hypokotyl ist radiär wie bei anderen

Arten gebaut, und die dorsiventrale Ausbildung der Zweige beginnt erst mit der Gabelung der Pflanze.

Von den drei zu erwartenden Keimwurzelträgern mit ihren Wurzeln werden des öfteren nur zwei entwickelt. Der dritte kann aber durch Zerstörung eines vorhergehenden zur Anlage und Hervorbildung veranlaßt werden. Stengel und Wurzeln wachsen mit Scheitelzellen. Die Wurzeln bringen Rhizoide hervor.



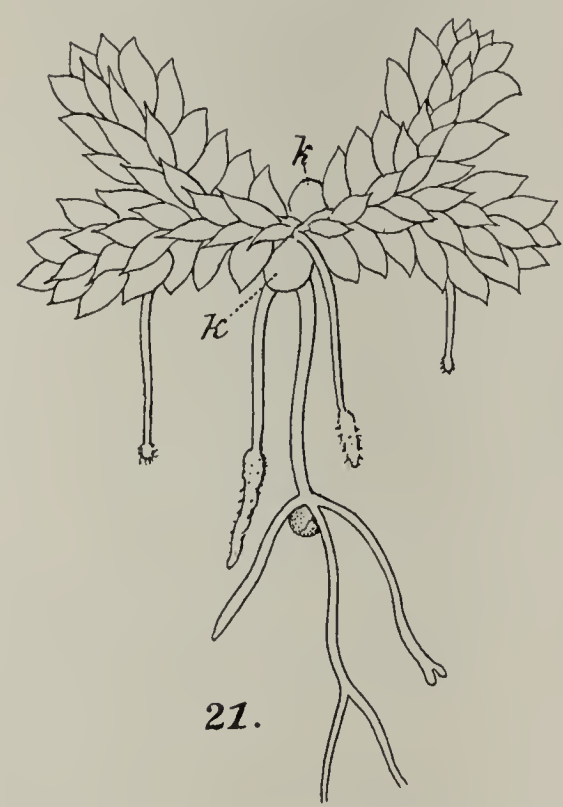


Fig. 20 u. 21. S. denticulata. Junge Keimpflanzen in verschiedenen Entwicklungsformen. *k* die beiden Keimblätter. Vergr. 6.

2. Selaginella rubricaulis.

Auch hier tritt an Embryonen mittlerer Entwicklungsgröße die bereits an der vorigen Art hervorgehobene quere Scheidung zwischen den epibasalen Sproßorganen und den hypobasalen Haustorialorganen deutlich hervor (Fig. 28). Diese Abgrenzung ist hier äußerlich durch eine Einschnürung, innerlich durch die etwas verdickte ursprüngliche Basalwand, ferner auch durch den unterschiedlichen plasmatischen Inhalt in den Zellen der geschiedenen Embryoteile besonders gut ausgeprägt, und wir gewinnen an diesem Keimlinge einen besten Vertreter des schon hervorgehobenen neuen Embryotypes der Selaginellen.

Die verhältnismäßig große Eizelle teilt sich zuerst durch die senkrecht zur Achse des Archegoniums verlaufende Basalwand, worauf dann jede der beiden Embryohälften durch die Transversalwand, ganz wie bei dem Farnkeimling, in vier Quadranten zerlegt werden kann (Fig. 61 *a* auf Seite 217). Dehnt sich darauf der junge Embryo aus und schiebt ihn der aus einem Quadranten der hypobasalen Hälfte auswachsende Embryoträger ein wenig in das kleine Prothallium hinein,

so wird durch solche Längsteilung mittels der Transversalwand die Fußhälfte (in den Zeichnungen die rechte) mit den Quadranten des ersten Keimblattes und des Fußes von der Gegenfußhälfte (der linken) mit den Quadranten der Stammknospe sowie des zweiten Keimblattes und dem Embryoträger geschieden (Fig. 22).

Man trifft aber auch Fälle an, bei welchen der Embryo gleich nach der Teilung durch die Basalwand besonders in seiner hypobasalen Hälfte vergrößert wird und der Embryoträger vor dem Auftreten der Transversalwand auswächst (Fig. 61 auf pag. 217). Der Embryoträger erhält nur geringe Ausdehnung und bleibt meist auf eine besonders aufgetriebene Zelle beschränkt (*et* in den Fig. 22—27).

Die Umlegung der embryonalen Achse wird auch hier namentlich durch ein reges Wachstum in dem hypobasalen Fußquadranten früh begonnen (Fig. 23—26).

Besonders klar treten epibasal die frühen Anlagen der Sproßorgane hervor, so die Anlage der Stammknospe *s* durch die Wand *a* (Fig. 23), auch die Scheidung des epibasalen Gipfels durch die Scheidewände *c* (Fig. 24), wodurch dann die Anlage der beiden Keimblätter vollendet und auch deren nicht gleichwertiger Ursprung gekennzeichnet erscheint. Es wurde schon hervorgehoben, daß das erste Keimblatt, nämlich das der Fußseite, von dem ganzen Gipfel des entsprechenden Quadranten fundiert wird und das zweite nur aus dem Rest des entsprechenden Quadrantengipfels, der nach dem Abteilen der Stammutterzelle erübrigt wurde (Fig. 24).

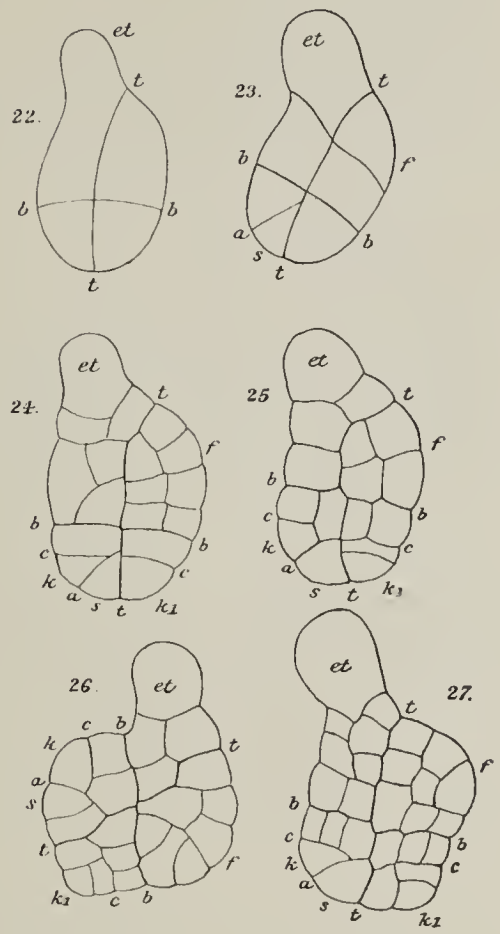


Fig. 22—27. S. rubricaulis. Junge Entwicklungsstadien des Embryos. *b* Basal-, *t* Transversalwand, *et* Embryoträger, *f* Fuß, *a* die den Stammscheitel (*s*) abteilende Wand, *c* die die beiden Keimblätter k_1 und *k* abteilenden Wände. Vergr. 275.

Somit haben wir auch hier die schon bei der S. Martensii gesehene und auch für S. denticulata hervorgehobene frühe Entstehung der Sproßorgane, welche auch genau die gleiche Wachstumsweise aufnehmen (Fig. 25—28), wobei die frühe Differenzierung der Ligula des ersten Keimblattes namentlich in den Zeichnungen von Fig. 26, 27, 28, 31 und 32 deutlich erkennbar wird.

Die Verfolgung der Teilungen in der Stammutterzelle bestätigen nur Bekanntes. Die beiden ersten Teilungen in ihr (Fig. 29) sind schiefe, diesem Organe eigene, welche weder mit der Median- (*m*) noch Tangentialwand (*t*) im Einklang stehen. Sie führen auch hier nicht in allen Fällen auf eine vorübergehend herrschende, dreiseitige Scheitelzelle (Fig. 30 u. 31) und bringen es früh, bevor noch an der Stammknospe eine Blattanlage sichtbar wird, zur dichotomischen Ausbildung der Stammscheitelanlage. Bei der Durchbruchsreife des Embryos (Fig. 32) vollzieht sich die dichotomische Zerlegung des Stammscheitels in zwei Höcker mit dreiseitigen Gipfelzellen, die kreuzständig zur Keimblätterebene divergente Wachstumsrichtung anstreben.

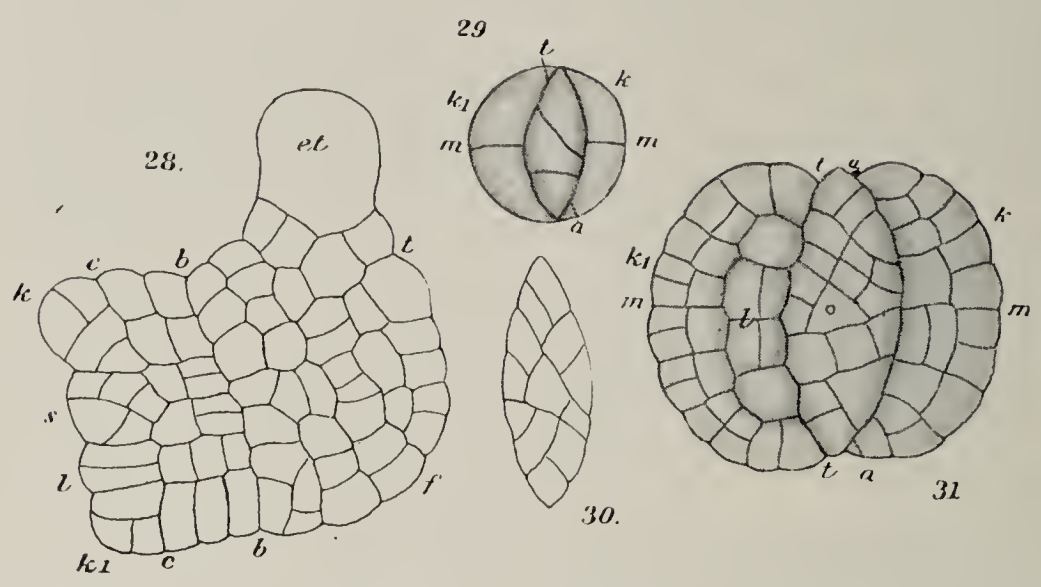


Fig. 28—31. S. rubricaulis. Vergr. 370. Fig. 28. Junger Embryo im Längsschnitt seiner Medianebene gesehen. — Fig. 31. Scheitelansicht desselben. — Fig. 29 u. 30. Scheitelansichten von jugendlichen Entwicklungsstadien. Die Bezeichnungen wie an vorher gebrachten Beispielen.

Das hypobasale Gewebe hat sich bei der Durchbruchsreife dieses kleinen Embryos kaum zu einem wenig hervortretenden Fuße ausgebildet

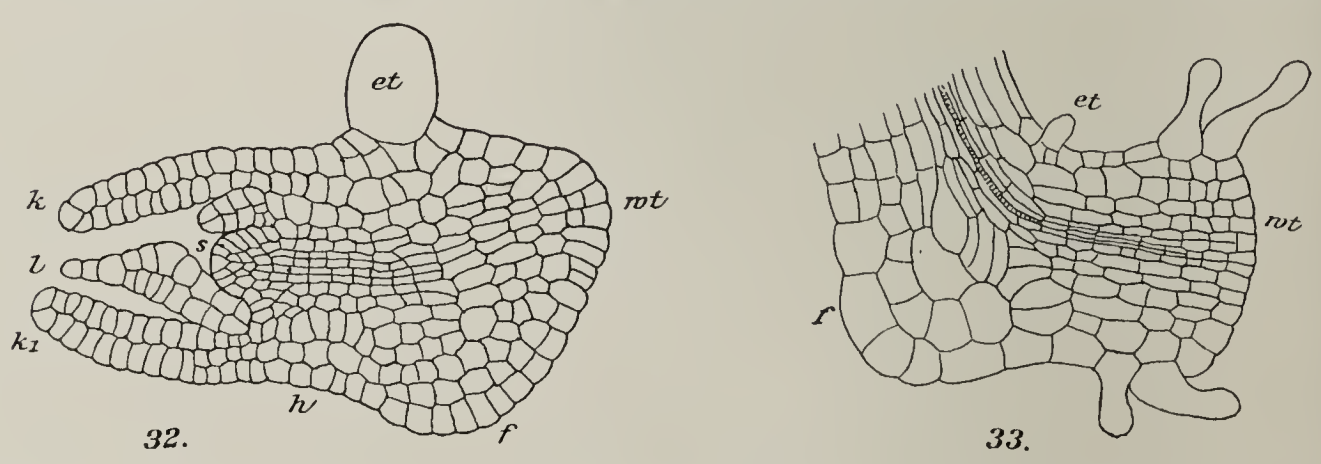


Fig. 32. S. rubricaulis. Ein zum Hervorbrechen aus dem Prothallium reifer Embryo. Die Bezeichnungen wie vorher. Vergr. 150.
Fig. 33. S. rubricaulis. Der untere Teil einer jungen Keimpflanze. *f* Fuß, *et* Embryoträger, *wt* Wurzelträger. Vergr. 100.

(Fig. 32 *f*), und der erste Keimwurzelträger findet auch hier neben dem Embryoträger als ein sekundär hervortretendes Keimlingsorgan seine Anlage (Fig. 32 *wt.*). Er erhält durch ein gut hervortretendes Scheitelwachstum ein besonders klares Gepräge und erreicht an diesem

kleinen Embryo ansehnliche Größe, oft die doppelte der in Fig. 33 gezeichneten. Erst nach dem Hervortreten der Keimpflanze aus dem Prothallium zeigt sich die Wurzelanlage. Als Vorbereitung hierzu wachsen oberflächliche Zellen an den Seiten des Wurzelträgerscheitels zu Haarwurzeln aus (Fig. 33), und später, wenn die Wurzel aus ihrem Träger hervorgetreten, treibt noch jede seiner Oberflächenzellen interkalar zu Rhizoiden aus. Auch die eigentlichen Wurzeln, welche mit dreiseitigen Scheitelzellen wachsen, entbehren der Haarwurzeln nicht.

Der zweite Keimwurzelträger wird stets entwickelt (Fig. 35), aber der dritte kommt selten zur Anlage.

An der Keimpflanze erlebt man wieder, daß, wie bei S. Martensii nur der eine der beiden Gabeläste zum kräftigen Wachstum gelangt, während der andere als schlummernde Knospe zurückbleibt (Fig. 34 und 35 *ga* der zurückbleibende Gabelast). Das Hypokotyl der Keimpflanze erhält auch, wie dies für andere hervorgehoben, den radiären Bündelbau, dessen Dorsiventralität erst in den Gabelästen beginnt. Die beiden Keimblätter der Keimpflanze unterscheiden sich durch eine abgerundete Form von den folgenden Blättern, welche zugespitzt erscheinen.

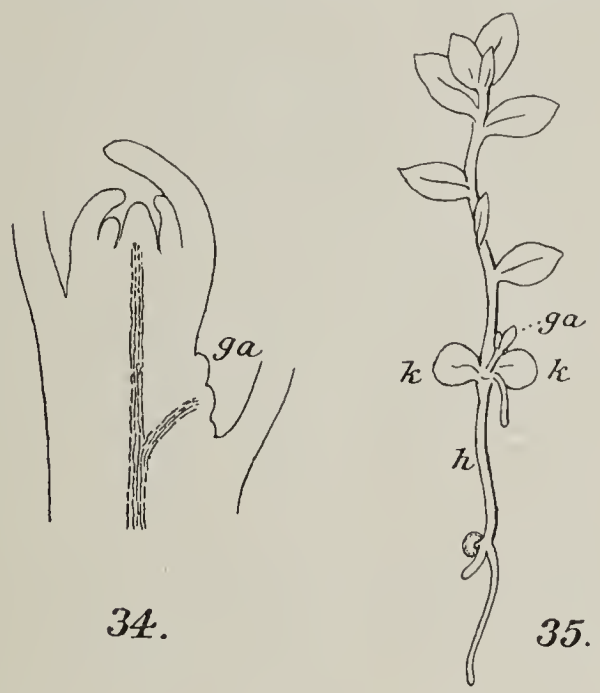


Fig. 34 u. 35. S. rubricaulis. Fig. 34. Oberer Teil einer jungen Keimpflanze. *ga* zurückbleibender Gabelast. Vergr. 80. — Fig. 35. Keimpflanze. *h* Hypokotyl, *k* Keimblätter, *ga* zurückgebliebener Gabelast. Vergr. 5.

Bemerken will ich noch, daß die beiden Arten S. denticulata und S. rubricaulis, die ihrer Merkmale wegen im System einander nicht nahe kommen, dennoch einen embryonalen Entwicklungsverlauf aufweisen, welcher sich von dem der S. Martensii namentlich in der Ausbildung des Hypobasals wesentlich unterscheidet. Vielleicht darf man aus solcher Erfahrung folgern, daß der embryonale Typus der S. rubricaulis der häufiger vorkommende sein könnte und der von S. Martensi auf deren Gruppe beschränkt sei.

3. Selaginella Galeottei.

Bei dieser Art tritt uns eine eigenartige, höchst interessante Pflege des Keimes und Entwicklung desselben entgegen.

Das befruchtete und mit der Erziehung des Embryos beschäftigte Prothallium weist stets im Inneren seines Gipfels einen durch eine Auf-

lösung von Zellen gebildeten Hohlraum auf (Fig. 36). Öffnet man ein solches Prothallium, so findet man diese Höhlung mit einer ziemlich klaren und sehr schwach sauer reagierenden Flüssigkeit angefüllt, in welcher degenerierte Zellen und Zellrudimente schwimmen. Am Grunde dieser Höhlung zeigen sich ein, nicht selten auch mehrere Embryonen von ungleicher Entwicklung, in langen Schläuchen eingeschlossen, deponiert, wo sie meist von Zellrudimenten dicht umdrängt erscheinen, ja sich in solche eingeschoben oder eingebort haben (Fig. 36).

Solch ein im Innern der Prothalliumkuppe durch den Abbau und die Auflösung gerade der dichtesten Zellmassen gewonnener Hohlraum reicht immer nur bis zur Basis oder den Ursprungsstellen der Rhizoidhöcker; auch bleibt er während der ganzen Entwicklungszeit des Embryos auf den oberen Teil des Prothalliums beschränkt. In diesem Raume erreicht der Keimling seine ganze Ausbildung bis zur Durchbruchsreife. Auch wird sein Sproßteil bei seinem Bestreben, hervorzubrechen, noch einige Zeit von den sich ausdehnenden peripherischen Zellschichten der Kuppe in Form einer Kalyptra schützend umschlossen.

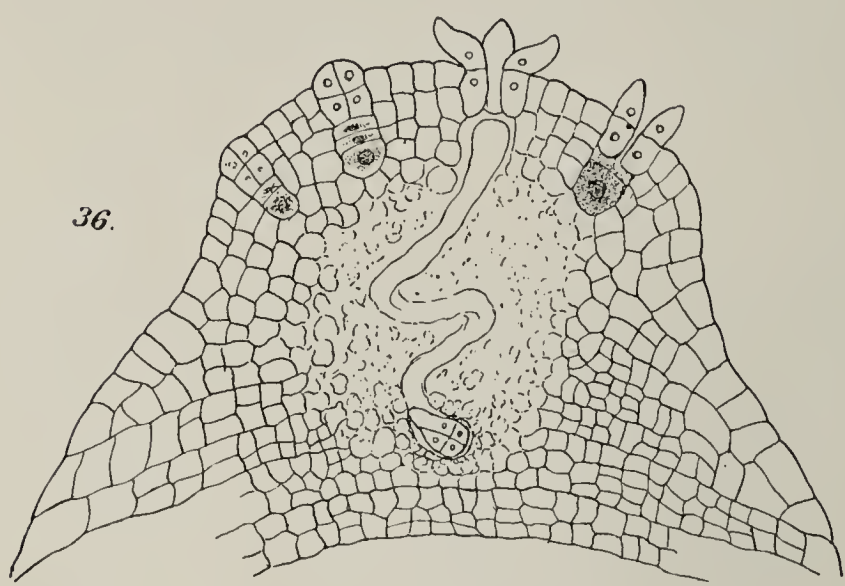


Fig. 36. S. Galeottei. Längsschnitt durch den Gipfel des Prothalliums, der die Rhizoidhöcker nicht getroffen, mit jungem Embryo im Embryoschlauch. Vergr. 150.

Erst nach der Durchbruchsreife der Keimpflanze beginnt deren Fuß mit seinem charakteristischen Wachstum zur Ausbeutung auch des unteren, eigentlichen Nährgewebes tiefer in das Prothallium einzudringen und die ganze Spore zu erfüllen.

Selbst die jüngsten Entwicklungsstadien des Keimlings lassen sich mit Hilfe von Färbemitteln in dieser eigenartigen Embryowiege, in diesem Wust von Zelltrümmern leicht durch eine intensivere Aufnahme des Farbstoffes erkennen. Namentlich hat mir wässerige Safraninlösung für die Erkennung des Embryos im Prothallium gute Dienste getan. Wir unterrichten uns nun über den bemerkenswerten, von Bekanntem sehr abweichenden Entwicklungsgang dieses Keimlings.

Das für eine Befruchtung reife Archegonium zeigt einen geöffneten Hals, aus dem die verschleimten Kanalzellen ausgetreten sind und die

Eimutterzelle nach dem Grunde des Halskanals hin ausgeweitet wurde (Fig. 50). Ob diese wichtige, das Ei einschließende Zelle nach dem Kanale des Archegoniums hin auch während der Befruchtung eine feine, den Zutritt der Spermatozoiden zum Ei nicht hemmende Membran behält, also das Ei nicht entblößt der Befruchtung darbietet, vermochte ich nicht mit Sicherheit festzustellen. Aber diese Membran tritt gleich nach der Befruchtung und Sonderung des Eies in dieser Zelle deutlich hervor (Fig. 50).

Während das befruchtete Ei mit einer Zellhaut umkleidet wird und seine erste Teilung eingeht, beginnt die den jungen Embryo umschließende Membran seiner Mutterzelle (*em* in Fig. 50) nach abwärts, dem Innern des Prothalliums zu, sich auszustülpen und weiter zu einem langen Schlauche auszuwachsen (Fig. 37), der mit dem Embryo an seinem Grunde abwärts drängt. Man erkennt schon beim Beginn des Vordringens dieses askogonen Sackes mit seinem Embryo, daß die diesem entgegenstehenden Zellen des Prothalliums durch ausgeschiedene, zellauflösende Sekrete aus ihrem Zusammenhange gelockert und zerstört werden. So entsteht in der Prothalliumkuppe der hohle, mit einem Chaos von Zellrudimenten erfüllte Raum, welcher von einem oder mehreren aus Eimutterzellen hervorgegangenen Embryoschläuchen in unregelmäßigen Krümmungen und Weiten durchzogen wird. Diese Schläuche besitzen eine außerordentlich feine Membran, erscheinen auch in der Nähe des Keimlings mit Plasma erfüllt, dehnen sich mit der Vergrößerung des Embryos entsprechend aus und zerfallen endlich.

Es tritt bei diesem Befunde klar hervor, daß dieser schlauchartige Embryosack dem jungen Embryo genau dieselben Dienste erweist, welche bei anderen Arten der Embryoträger zu verrichten hat, nämlich durch zellauflösende Enzyme den Zellanbau des Prothalliums in der Umgebung des Keimes zu lockern, ihn tiefer in das Innere des Prothalliums zu führen und für seine erste Ernährung zu sorgen. Somit wird bei dem Embryo von S. Galeottei ein Embryoträger überflüssig, der denn auch stets nur in verkümmerter Form als ein Rudiment desselben auftritt (man vgl. z. B. Fig. 41, 43, 49 u. a.).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die geschilderte eigenartige Erscheinung bei der embryonalen Entwicklung in diesem Prothallium lediglich von den chemisch-physiologischen Einwirkungen des jungen Embryos auf seine Umgebung hervorgerufen wird, welche die Schlauchbildung aus der Membran der Eimutterzelle veranlaßt und die enzymatischen Zellauflösungen bewirkt. Die Entwicklung dieses Embryos soll nunmehr Darstellung finden.

Die befruchtete Eizelle teilt sich im Archegonium zuerst durch eine Ebene, die in der Richtung der archegonialen Achse verläuft (Fig. 7 u. 50), was schon eine wesentliche Abweichung von der ersten Teilung der Eizelle bei den anderen Typen ausmacht. Diese Wand ist, wie aus dem Verlaufe der weiteren Entwicklung ersichtlich wird, die Transversalwand (Fig. 37, 38, 39 u. a.). Hierauf streckt sich der Keimling (Fig. 7) und wird in dieser Entwicklungsform durch seinen schlauchartigen Embryosack in das Prothallium geführt, wobei er eine birnen-, auch keulenförmige Gestalt annimmt (Fig. 37—39). Sein konisch verjüngtes Ende, welches meist nach dem Prothalliumscheitel gerichtet erscheint, aber auch in anderen Richtungen angetroffen werden kann (z. B. in Fig. 38), stellt den zwar früh hervortretenden, aber rudimentär bleibenden Embryoträger dar.

Wie sich aus dem Vergleiche eines solchen Entwicklungs-

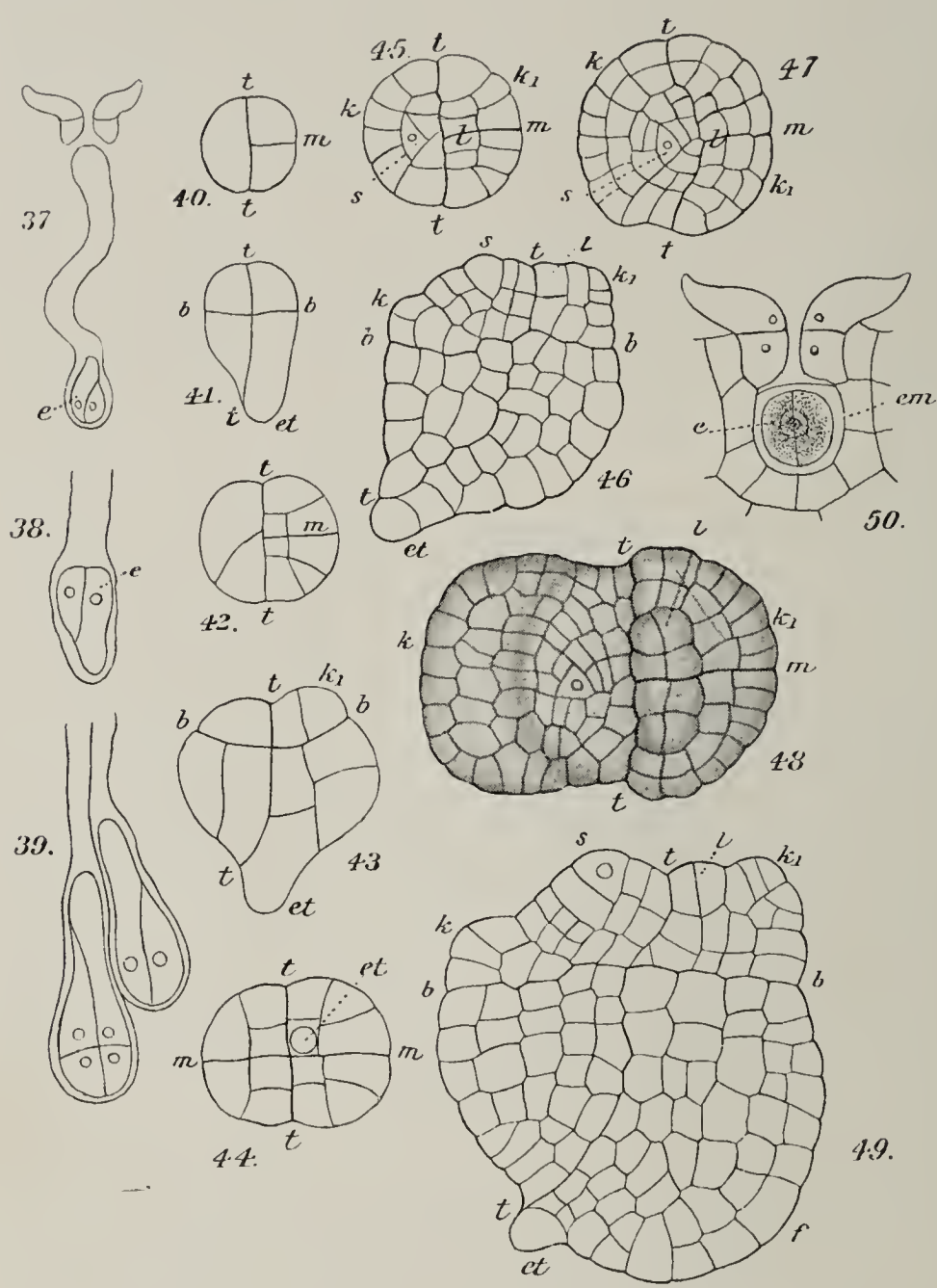


Fig. 37—50. S. Galeottei. In den Figuren ist *b* Basal-, *t* Transversal-, *m* Medianwand, *et* Embryoträger, k_1 erstes und *k* zweites Keimblatt, *s* Stammscheitel, *l* Ligula. Fig. 38—49 Vergr. 230. — Fig. 37. Junger Embryo (*e*) im Embryoschlauch. Vergr. 150. — Fig. 38—39. Junge Embryonen mit ihren ersten Teilungen im Grunde ihres Embryoschlauches. — Fig. 40. Junger Embryo in der Scheitelansicht mit der Medianteilung (*m*) im Quadranten des ersten Keimblattes. — Fig. 41. Junger Embryo im Längsschnitt. — Fig. 42—44 sind von demselben Embryo Scheitelansicht, Ansicht im Längsschnitt und Ansicht von unten her. — Fig. 45 u. 47. Scheitelansichten von zwei verschiedenen Embryonen. — Fig. 46. Embryo mit den Anlagen der Sproßorgane im Längsschnitt. — Fig. 48 u. 49. Ein weiter entwickelter Embryo in der Scheitelansicht (Fig. 48) und im medianen Längsschnitt (Fig. 49). — Fig. 50. Geöffnetes Archegonium mit Eizelle in erster Teilung. *em* Membran der Embryomutterzelle. Vergr. 370.

zustandes mit denen fortgeschrittener Formen ergibt, ist die mit dem Embryoträger ausgestattete Längshälfte die des ersten Keimblattes und Fußes, die Keimblattfußhälfte, die andere, mithin die des zweiten Keimblattes, die Gegenfußhälfte; letzterer gehört der Embryoträger nicht zu, was somit wieder eine Abweichung von anderen Embryotypen ausmacht.

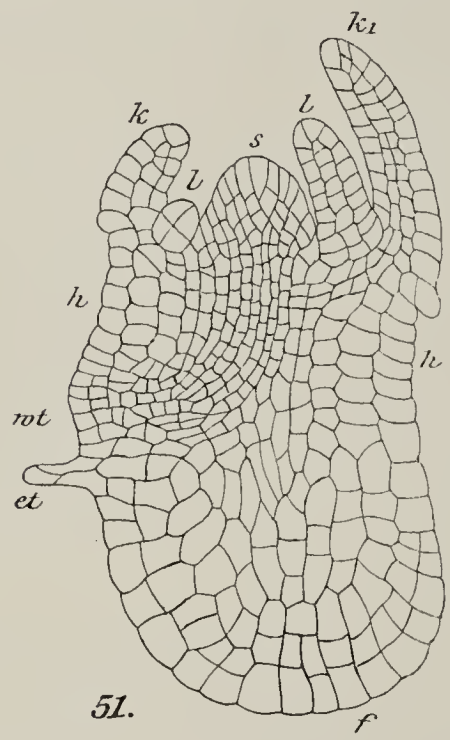
Die zweite Teilungswand, welche senkrecht zur ersten auftritt, erhält der Embryo während seiner Abwärtsführung oder an seiner Ruhelage (Fig. 39 u. 36), seltener schon im Archegonium. Diese Basalwand (Fig. 41 *b*) zerlegt den Embryo in einen tiefen, hypobasalen, und einen flacheren, epibasalen Teil. Sie vollzieht also die Zerlegung in die vier embryonalen Quadranten (Fig. 41). Hierauf kann auch gleich die symmetrische Medianteilung bemerkt werden (Fig. 40 *m*), welche die Oktantenbildung bringt, diese aber nicht in allen Teilen des Embryos ausführt. Die Medianwand (*m*) teilt von der epibasalen Hälfte den Quadranten des ersten Keimblattes, läßt aber den ganzen zweiten unzerlegt (Fig. 40) und schneidet das ganze Hypobasal, ohne den Embryoträger zu treffen (Fig. 44).

Nach dieser Teilung erleidet der Embryo ein auffallendes Wachstum in die Dicke (Fig. 43, 46 u. 49) und schreitet dabei zur Anlage seiner Sproßorgane. Man erkennt nun leicht, daß in der Aufteilung der Eizelle der epibasale Teil sehr gering fortgekommen ist. Die Basalwand (*b*) hat hier nur gipfelwärts soviel abgetrennt, als beim vorigen Typus die Wände *c* abschnitten (man vgl. z. B. Fig. 13 oder 26 u. 28 mit 46 oder 49), nämlich nur die Sproßorgane k_1, S und k ohne das Hypokotyl, welches dem hypobasalen Embryoteile zugehörig wird.

Wir prüfen das durch Figur 43 dargestellte Entwicklungsstadium. Der ganze, in der Zeichnung nach rechts gelegte Quadrant der epibasalen Häflte wird für das erste Keimblatt (k_1) ganz aufgebraucht. Die erste Teilungswand in ihm, welche parallel zur Transversalwand läuft, gibt schon die Grundlage zur Ligula dieses Blattes ab. Von oben gesehen zeigt ein solcher Embryo (Fig. 42) in diesem Quadranten die Medianwand (*m*), die Abgrenzung der Ligula und erste Teilungen zur Einleitung des Randwachstums, was dann in der weiteren Gestaltung die Figuren 45 und 46 besser zu erkennen geben.

Der zweite, zunächst noch auffallend zurückbleibende, in den Zeichnungen linksseitige Quadrant dieses Keimteiles (Fig. 43 *b—t*) zeigt von oben gesehen nicht die Medianteilung (vgl. auch Fig. 40) wie der Nachbarquadrant. Wir vermissen auch in ihm die bei anderen Typen bekannte frühe Sonderung der Stammutterzelle in Form eines der

Transversalwand zugeschnittenen Kugelzweiecks. Die erste Teilungswand hier, dem ganzen Quadranten zugehörig, verläuft schief zur Transversalwand (*t*) (Fig. 42), die zweite ebenfalls (Fig. 45), und darauf erst wird aus diesem Quadranten durch mehrere kleine Zellwände eine halbkreisförmige Stammscheitelpartie, der Transversalwand angrenzend, abgeteilt (Fig. 45 *s*), und der konzentrische Rand bleibt für das zweite Keimblatt übrig (*k* in Fig. 45). Es wird hier also auf demselben mit anderen Typen übereinstimmenden Gebiete ein anderer Weg zur Sonderung der Stammscheitelpartie eingeschlagen. Die abteilenden Zellwände sind innerhalb des Embryos schief zur Transversalwand gerichtet. Der weitere Ausbau des Stammscheitels unterscheidet sich nicht von Bekanntem. Auch hier führt er meist auf eine für kurze Zeit herrschende, dreiseitige Scheitelzelle (Fig. 47 u. 48), worauf dann auch die Auflösung



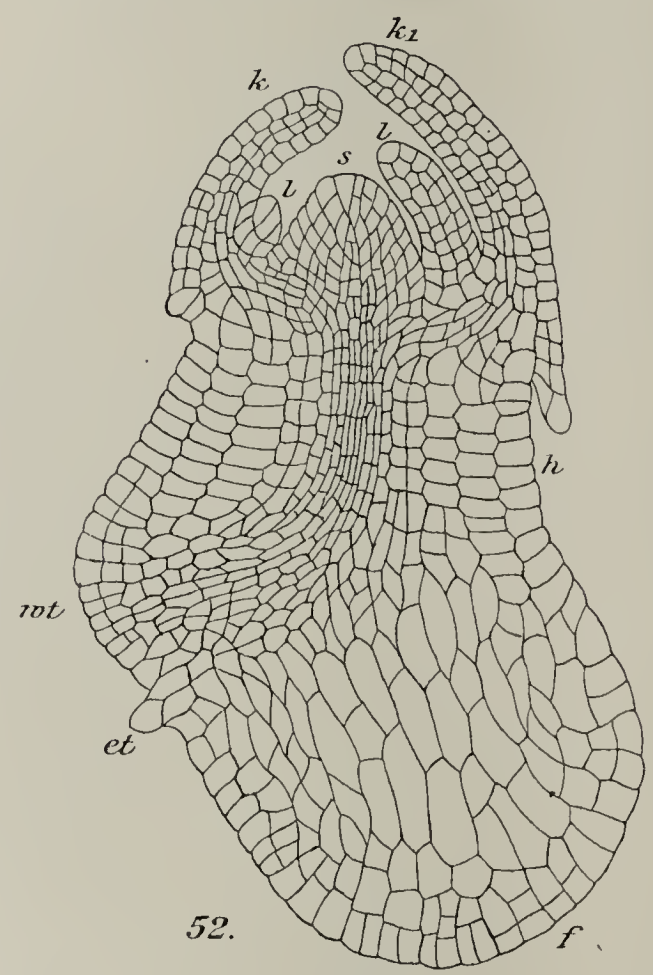


Fig. 51 u. 52. S. Galeottei. Mediane Längsschnitte durch Embryonen, bei denen die Anlage des ersten Keimwurzelträgers (*wt*) hervortritt. — Fig. 52. Ein zum Hervorbrechen aus dem Prothallium reifer Embryo. Vergr. 150.

derselben eintritt und die Anbahnung der Gabelung mit divergenten Wachstumsrichtungen folgt.

Der schon in jugendlicher Form voluminöseste, hypobasale Teil des Emrbyos (vgl. 41 u. 43) zeigt in seinen ersten Zerlegungen nahe der Basalwand Teilungen, die ganz einer frühen Sonderung des zentralen Pleroms entsprechen (Fig. 44). Dieser Teil wird ja auch, wie schon hervorgehoben, das Hypokotyl des Keimlings. An dieser Ansicht des Hypobasals vom rudimentären Embryoträger (*et*) aus (Fig. 44) interessiert

auch der Verlauf der Medianwand, welche zwar diesen Embryoteil halbiert, aber den Embryoträger selbst nicht trifft (Fig. 44, *et*), mithin derselbe nur einem Oktanten des Hypobasals angehört.

In der weiteren Ausbildung des hypobasalen Embryoteiles tritt namentlich die Bevorzugung der Fußseite hervor, wodurch der Sproßteil aufgerichtet und der junge Embryo recht bald gut fundiert erscheint (Fig. 46 u. 49). Darauf macht auch der Sproßteil wesentliche Fortschritte in der Entwicklung der Keimblätter und deren Ligula durch ein ergiebiges Randwachstum (Fig. 51). Auch der Stammscheitel erhebt sich und bahnt in der Entwicklungsphase der Fig. 51 die Scheitelgabelung an. Namentlich aber wird die rege Ausgestaltung des Hypokotyls durch eine interkalare Zellenvermehrung und eine deutlichere Differenzierung des zentralen Bündelgewebes von der Rinde (Fig. 51 *h*) bemerkenswert.

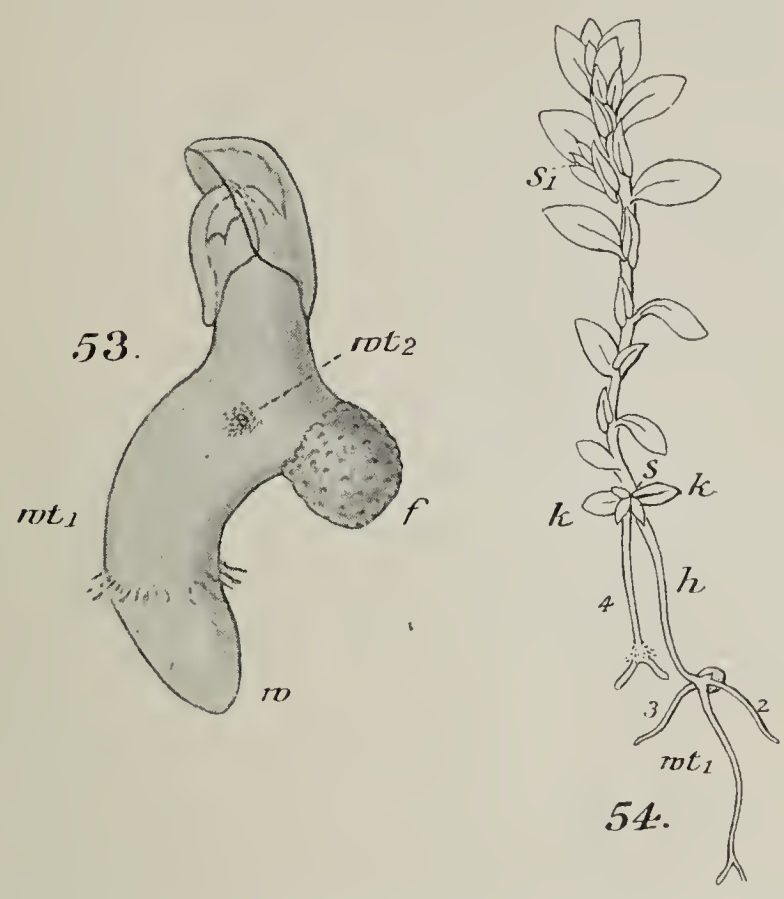


Fig. 53 u. 54. S. Galeottei. Junge Keimpflanze. Fig. 53. Eine Keimpflanze kurz nach ihrem Austritt aus dem Prothallium. *f* Fuß, wt_1 erster Keimwurzelträger mit seiner Wurzel (*w*), wt_2 Anlagestelle des zweiten Wurzelträgers. Vergr. 45. — Fig. 54. Keimpflanze mit den drei Keimwurzelträgern ($wt_{1,2,3}$) und dem aus der Gabelung hervortretenden Träger (4). *k* die beiden Keimblätter, *h* Hypokotyl und *s* auch s_1 zurückgebliebene Auszweigungen. Vergr. 3.

Bei solcher Entwicklungsform unseres Keimlings tritt endlich auch die sekundäre Anlage des ersten Keimwurzelträgers in Erscheinung (Fig. 51 *wt*), der hier, wie sein Auftreten bei dem rudimentären Embryoträger feststellen läßt, über Fuß und Embryoträger seinen Ursprung findet. Den gleichen Entstehungsort habe ich schon für die artikulaten Formen S. Kraussiana und S. Poulteri angegeben, während bei den Nichtartikulaten der erste Keimwurzelträger zwischen den genannten Haustorialorganen hervortritt. Die Art und Weise der Anlage und des Wachstums dieses Organes stimmt mit Bekanntem überein (Fig. 52 *wt*), und wir erhalten hier bei einem durchbruchsreifen Embryo (Fig. 52) die gleiche schon von S. Poulteri in demselben Entwicklungsstadium gezeichnete Form[1]).

1) Bruchmann, a. a. O. pag. 43, Fig. 40.

Die junge Keimpflanze (Fig. 53) ist von denen der S. Kraussiana und S. Poulteri nicht wesentlich verschieden. Früh schon macht sich auch hier die Anlage des zweiten Keimwurzelträgers auf der einen Seite (Fig. 53 wt_2) und die des dritten auf der entgegengesetzten bemerkbar. Hervorzuheben ist auch die starke Ausbildung des Fußes an der jungen Keimpflanze, der namentlich nach dem Durchbruche des Keimlings eine rege Tätigkeit entfaltet. Mit einem ergiebigen Oberflächenwachstum bildet er sich zu einem kopfförmigen Gewebekörper aus, der schließlich die ganze Spore ausfüllt und selbst für große Keimpflanzen von der Fig. 54 noch nützlich wirkt.

Während die jungen Keimpflanzen von S. Kraussiana und S. Poulteri beide Gabeläste gleich stark hervortreiben, kommt bei S. Galeottei meist nur einer zur Entwicklung (Fig. 54); auch treten an ihr im weiteren Wachstumsverlaufe anfänglich gern noch weitere schlummernde Knospen auf (s_1 in Fig. 54).

Das Hypokotyl zeigt den bekannten monarchisch radiären Bündelbau, dessen Mitte die Erstlingstracheiden einnehmen. Darauf erhalten die Internodien der ersten Verzweigung ein Bündel mit zwei lateralen Erstlingstracheiden, aus welchem dann für die weiteren Verzweigungen die für diese Art charakteristischen zwei lateralen Bündelstränge hervorgehen.

Die bei der erwachsenen Pflanze besonders gut hervortretenden Artikulationen sind an der ersten Auszweigung der Keimpflanze nicht zu erkennen. Sie treten aber schon bei der zweiten schwach und bei den weiteren immer deutlicher auf. Ihre biologische Bedeutung wird auch durch die Keimpflanze nicht klar. Sie dürfte aber hauptsächlich darin bestehen, für die Auszweigungen gute Gelenkfestigkeit herzustellen und der Zirkulation der Säfte an solchen Orten guten Spielraum zu geben.

Die zweiten und dritten Keimwurzelträger treten an den Keimpflanzen der S. Galeottei hervor, wie dies auch für die von S. Kraussiana und S. Poulteri bemerkt wurde (Fig. 11). Während aber die Bündel der Wurzelträger der letztgenannten Arten monarchisch zentralen Bau haben, werden die von S. Galeottei monarchisch kollateral entwickelt.

Besonders wertvoll erscheint mir das von S. Galeottei neu gewonnene Faktum des eigenartigen Aktes der Embryopflege mittels eines Embryoschlauches. Nun stimmen aber die erwachsenen Embryonen von S. Poulteri und S. Kraussiana in bezug auf Form und Organanordnung mit denen von S. Galeottei überein; auch unterliegt die systematische Zusammengehörigkeit der genannten Arten keinem Zweifel. Daher darf

vermutet werden, daß auch bei S. Kraussiana, S. Poulteri und überhaupt bei allen Artikulaten die Führung des Embryos vom Archegonium fort in das Nährgewebe des Prothalliums hinein durch die zu einem Schlauche auswachsende Eimutterzelle übernommen wird, welche Dienstleistung bei den Nichtartikulaten ein dem Embryo selbst zugehöriges Organ, der Embryoträger, ausführt. Der Embryoträger der Artikulaten-Keimlinge wird daher nur in einer rudimentären Form vorkommen und somit kund tun, daß diese Form der Embryopflege eine sekundäre ist, und also die Artikulaten eine neuere, aus den Nichtartikulaten hervorgegangene Selaginellen-Gruppe darstellen.

Den Grund zu solcher abweichenden Art der Einführung des Embryos in das Nährgewebe dürfte man in den allen Artikulaten zukommenden großen und tiefen Muttersporenformen suchen. Da hier die Eimutterzelle die wichtige Aufgabe übernommen, welche in anderen Fällen der Embryo selbst ausführt, so bleibt ihm offenbar eine erhebliche Energie für weitere Bauzwecke erhalten.

Die bis dahin vorliegenden Arbeiten über die Embryologie von S. Kraussiana geben allerdings noch keinen Anhalt für obige Annahme. Die äußerst unklaren und schwer zu ermittelnden ersten Entwicklungsstadien dieser Art wie auch die der S. Poulteri täuschen außerordentlich; aber eine wiederholte, auf Grund der an S. Galeottei gewonnenen Resultate ausgeführte Untersuchung wird Klarheit verschaffen.

Vergleichende Zusammenstellung der gewonnenen Ergebnisse.

Die Keimesentwicklungen schon weniger Arten der Gattung Selaginella lassen auffallende Verschiedenheiten erkennen, welche in einem so engen Verwandtschaftskreise bei anderen Gattungen der Pteridophyten nicht bekannt geworden sind. Diese bemerkenswerten Abweichungen der Keimlinge in den zu unterscheidenden Typen bestehen einmal darin, daß deren Organe aus verschiedenen Teilen der Eizelle hervorgehen, und weiter, daß auch diese Organe in verschiedentlicher Anordnung zueinander auftreten.

Die Anzahl der embryonalen Organe dürfte bei allen Arten die gleiche sein, wenn auch bei einigen Arten einzelne haustoriale Organe in rudimentärer Form vorkommen. Die Organe des Embryos lassen sich in Sproß- und Saug- oder Haustorialorgane unterscheiden. Zu ersteren sind zu rechnen: Das immer einem ganzen Quadranten entstammende erste Keimblatt, die Stammknospe und das zweite Keimblatt, welche beide stets gemeinschaftlich von einem Quadranten entstehen, und das bei den Selaginellen sehr hervortretende Hypokotyl.

Als Haustorialorgane sind zu nennen: Der Embryoträger, der Fuß und die drei, stets sekundär hinzukommenden Keimwurzelträger. Der Embryoträger tritt in rudimentärer Form bei S. Galeottei (und vielleicht auch bei allen anderen Artikulaten) auf und der Fuß bei S. spinulosa.

Die Zurückführung der Organe auf die Hauptteile der Eizelle ergibt nach den vorliegenden Untersuchungen die Unterscheidung folgender dreier Typen:

Typus I. Aus der epibasalen Eihälfte gehen hervor: beide Keimblätter mit Stammknospe, Hypokotyl, Fuß und Keimwurzelträger.
Aus der hypobasalen Eihälfte: Embryoträger.
Beispiel: S. Martensii.

Typus II. Aus der epibasalen Eihälfte gehen hervor: beide Keimblätter mit Stammknospe und Hypokotyl.
Aus der hypobasalen Eihälfte: Embryoträger, Fuß und Keimwurzelträger.
Beispiele: S. denticulata, S. rubricaulis.

Typus III. Aus der epibasalen Eihälfte gehen hervor: beide Keimblätter mit Stammknospe.
Aus der hypobasalen Eihälfte: Hypokotyl, Embryoträger, Fuß, Keimwurzelträger.
Beispiel: S. Galeottei (vielleicht auch die anderen Artikulaten).

Nur die Polorgane der Eizelle bleiben die gleichen. Es sind bei den Typen die beiden Keimblätter mit Stammknospe stets epibasal und der Embryoträger stets hypobasal. Die zwischen diesen Polorganen entstehenden anderen Organe erhalten sehr verschiedenen Ursprung. Demnach sind die zwischen den Polen der Eizelle liegenden Teile, veranlaßt durch eine innere Gestaltungskraft, in erzeugenden Ausgleich getreten.

Zu einem näheren Vergleiche denken wir uns Beispiele der Keimlinge dieser drei aufgestellten Typen so in ihre Medianebene gelegt, daß das erste, das Hauptkeimblatt, nach links gerichtet ist (Fig. 55, 56 und 57). In diesen Darstellungen wurde das durch die Basalwand (*b*) abgegrenzte Hypobasal schattiert; auch können durch die Einzeichnung der Transversalwand (*t*) die Keimlingsquadranten auseinandergehalten werden, von welchen 1 und 2 die epibasalen und 3 und 4 die hypobasalen darstellen mögen.

Aus dem ersten Quadranten entsteht in jedem Typus das erste Keimblatt, dieses nur allein im Typus III. Im Typus II kommen noch die entsprechende hypobasale Hälfte und im Typus I noch Fuß und Keimwurzelträger hinzu. Aus dem zweiten Quadranten gehen stets das zweite Keimblatt mit der Stammknospe hervor und zwar diese Organe allein bei Typus III, während bei den Typen II und I noch die entsprechenden Hypokotylteile hinzuzurechnen sind.

Der dritte und vierte Quadrant werden bei Typus I rudimentär und beschränken sich auf die Erzeugung des Embryoträgers. Im Typus II entwickeln sich aus dem dritten Quadranten Fuß und Keimwurzelträger, aus dem vierten nur der Embryoträger. Bei Typus II gehen aus dem

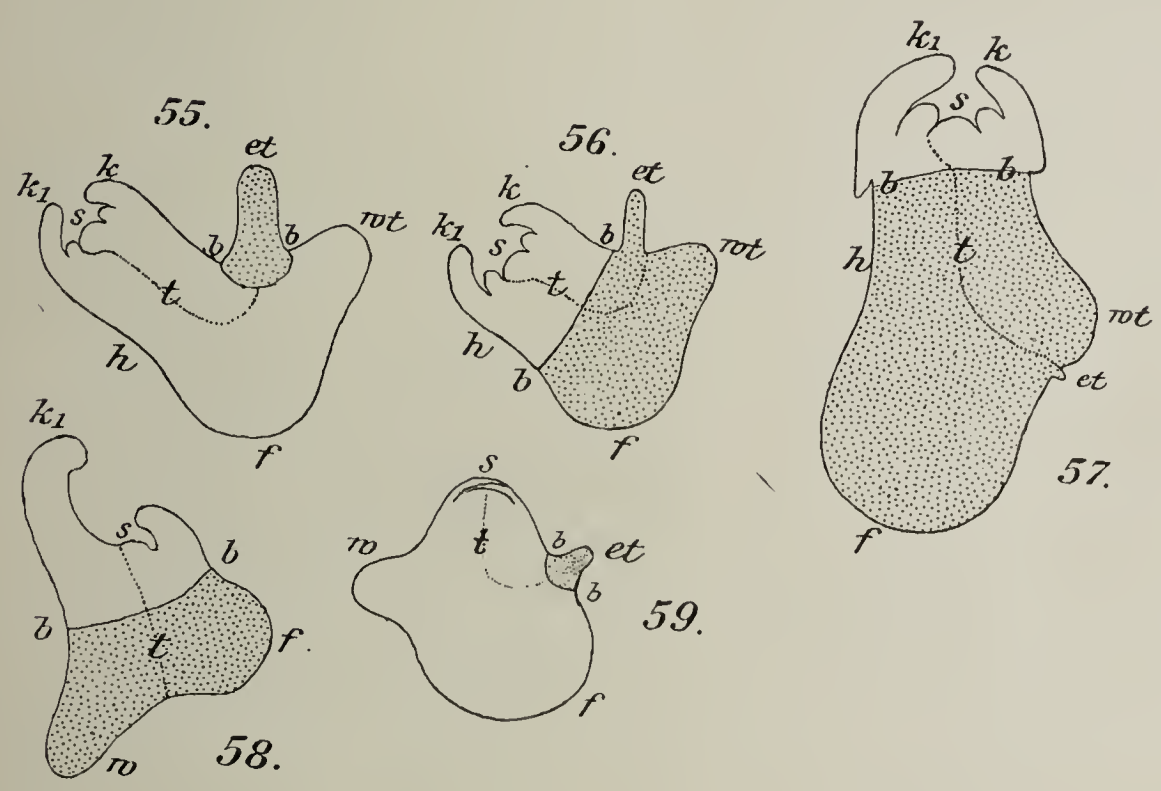


Fig. 55—59. Vergleichende Zusammenstellung einiger Arten von Embryonen im medianen Längsschnitt. Es bedeuten *s* Scheitel, k_1 erstes und *k* zweites Keimblatt, *h* Hypokotyl, *et* Embryoträger, *f* Fuß, *wt* Wurzelträger, *w* Wurzel, *b* die den Embryo in den epibasalen und hypobasalen Teil scheidende Basalwand, *t* die Quadrantenteilung vornehmende Tangentialwand. — Fig. 55. Embryo von S. Martensii, Fig. 56 von S. denticulata, Fig. 57 von S. Galeottei, Fig. 58 ein Farnembryo und Fig. 59 von L. clavatum.

dritten Quadranten Hypokotylteil, Fuß und Embryoträger, aus dem vierten Hypokotylteil und Keimwurzelträger hervor.

In bezug auf die Anordnung der Organe stimmen Typus I und II am meisten überein. Es nehmen hier an derselben Seite in der durch die Transversalwand geschaffenen Längshälfte des Keimlings so ziemlich dieselben Organe ihren Ursprung. Auch die äußere Form der Keimlinge wird die gleiche. Dagegen sind im Typus III an der transversalen Längshälfte der einen Seite wohl erstes Keimblatt und Fuß entstanden, doch

kommt noch der rudimentäre Embryoträger hinzu, während der hier fehlende Keimwurzelträger auf der anderen Hälfte hervortritt.

Was für innere Triebe diese unter übereinstimmenden Verhältnissen erzogenen Keimlinge derselben Gattung zu einer in verschiedener Weise veränderten Entwicklung geführt haben mögen. bleibt rätselhaft. Es läßt sich auch keiner dieser Embryotypen mit Sicherheit für den ursprünglichen ausgeben. Die wirtschaftlich natürlichste Ausnutzung der Teile der Eizelle liegt im Typus II insofern vor, als hier epibasal die Sproßorgane und hypobasal die Haustorialorgane entstehen. Vielleicht kommt diesem Typus die größte Verbreitung zu. Er erinnert zwar an den Embryotypus der Farne, allein die Vergleichung beider (Fig. 56 u. 58) ergibt eine verschiedene Anordnung der hypobasalen Saugorgane, und dann ist die Farnwurzel einem Eiteile entsprungen, während das entsprechende Organ bei den Selaginellen stets als ein sekundäres entsteht.

Auch bei den Embryonen der Lycopodien lassen sich keine naheliegenden verwandtschaftlichen Beziehungen ablesen. Der Embryo von Lycopodium (Fig. 59) entspricht mehr dem Typus I von Selaginella, weil beider hypobasale Eiteile sich auf die Hervorbringung des Embryoträgers beschränken (Fig. 55 u. 59). Bei Lycopodium aber bricht das gleichfalls sekundäre Wurzelorgan über den Hausterialorganen hervor.

Die vergleichende Embryologie der Pteridophyten legt uns viele Rätsel vor, welche die Selaginellen noch vermehren. Bower[1]), der sich mit diesen Fragen befaßte, hebt hervor, daß aus der Unbeständigkeit in den Beziehungen der Teilungen zu der Entstehung der Organe und deren Anordnung am Keimling die Embryologie keine brauchbare Kunde über die Phylogenie ergibt. Doch wollen wir hoffen, daß weitere Forschungen auch weitere Klarheit auf diesem Gebiete verbreiten werden.

Die Parthenogenese bei den Selaginellen.

Aus der verschiedenartigen Anordnung beider Sporangienarten an den Blüten der Selaginellen hat man Schlüsse auf die Keimungsverhältnisse der Sporen zu ziehen versucht. Es lehrte uns Goebel[2]) an solchen Blüten Einrichtungen kennen, welche eine Befruchtung der Prothallien der großen Sporenarten durch Spermatozoiden aus derselben Blüte erschwerten oder verhinderten. Goebel wies den Schleudermecha-

---

1) Bower, The embryologie of pteridophytes. Rep. Brit. Assoc. 87. Meetg. Leicester 1907, pag. 686—687, London 1908.

2) Goebel, Archegoniatenstudien IX, Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.

nismus der Sporangien in dem anatomischen Bau ihrer Wände nach, und da derselbe bei den Makrosporangien für eine kräftigere Wirksamkeit entwickelt ist als bei den Mikrosporangien, so können die großen Sporen trotz ihrer größeren Schwere viel weiter geschleudert werden als die kleineren. Somit wird durch die ungleiche Ausschleuderung eine Trennung der beiden Sporenarten derselben Blüte herbeigeführt.

Als weitere Einrichtungen gegen eine „Selbstbefruchtung" bei den Selaginellen hebt Goebel auch die basale Stellung der Muttersporen an den Blüten hervor, die dadurch früher als die männlichen Sporen zur Reife und Ausschleuderung gelangen. Endlich ist noch die ungleiche Keimung der beiden Sporenarten von derselben Blüte anzuführen, welche z. B. schon Hofmeister[1]) für die Sporen von S. helvetica geltend machte und die auch als eine für die Kreuzung wichtige Einrichtung gilt.

In dem Aufsatze über die Sporenausstreuung bei den beiden europäischen Arten S. helvetica und S. spinulosa bringt Neger[2]) Studien, welche er an den Standorten dieser Pflanzen gemacht hat. Er gewinnt aus dem Blütenstande die folgenden weiteren Ergebnisse. Die Spitzen der Blüten dieser Arten tragen meistens Mikrosporen, die Mitten teils Mikro-, teils Makrosporen oder beide Arten gemischt, die Basen wieder häufig Mikrosporen. Die gipfelständigen Mikrosporen stäuben nach Negers Beobachtungen zuerst aus, darauf die Arten der Mitte, wenn die grundständigen Mikrosporen noch fest geschlossen sind. Hieraus schließt Neger: „Die genannten Selaginella-Arten sind zuerst protandrisch; da aber nach der Entleerung sämtlicher Makrosporangien immer noch unentleerte Mikrosparongien vorhanden sind, so könnte man die Blüten gleichzeitig als hysterandrisch bezeichnen."

Wenn aber in Wirklichkeit die beiden Sporenarten dieser einheimischen alpinen Arten ihre Beziehungen zu einander aufgegeben haben, also deren Makrosporen ein drittes Geschlecht darstellen und entweder steril sind oder nur parthogenetische Keimesentwicklung aufweisen, was gelten dann die Deutungen ihrer Blütenstände? Sehr wünschenswert wäre es, wenn praktische Keimungsversuche mit den Sporenarten angestellt würden. Namentlich erscheint es mir nicht unwichtig, die natürlichen Verhältnisse der Sporenkeimung unserer einheimischen Arten an ihren Standorten zu ergründen. Die Erfahrungen

---

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entstehung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851, pag. 124.

2) Neger, Die Sporenausstreuung bei Selaginella helvetica und S. spinulosa. Flora 1911, N. F. Bd. III.

bei deren künstlicher Keimung sind wenig brauchbar, da Zimmerkulturen in bezug auf Substrat und Pflege nicht einwandfrei verlaufen.

1. Selaginella rubricaulis.

An dieser Stelle möchte ich die Aufmerksamkeit namentlich auf die Blüten der S. rubricaulis A. Br. lenken, welche Art auch unter dem Namen S. molliceps Spring in einigen Gewächshäusern gezogen wird. Diese durchweg dorsiventral gebaute Pflanze erzeugt viele und verhältnismäßig lange Ähren in umgekehrter Dorsiventralität der Sporophylle. Bei den größeren, gekielten und an der Oberseite stehenden Sporophyllen finden sich keine oder nur unvollständig entwickelte Sporangien vor. Nur die kleinen Sporophylle der Unterseite der Blüten weisen in ihren Achseln vollständige Sporangien auf. Diese inversdorsiventralen Blüten bringen nur an ihrer Unterseite zwei lange Reihen weiblicher Sporangien mit je vier kleinen hellgelben Makrosporen hervor. Man findet an den Enden der Zweige kräftiger Pflanzen dieser Art 1½, selbst 2 cm lange Blüten mit nur Makrosporangien. Zuweilen sind auch einige Sporangien darunter, die mit einer größeren Anzahl (bis 12 Stück) sehr kleiner, gelblicher, aber tauber Sporen angefüllt sind.

An solchen Blüten baut diese Pflanze fortgesetzt neue Makrosporangien auf, wenn auch der Blütengrund die weiblichen Sporen schon längst ausgestreut hat. Nach langer Entwicklungsdauer und der Erzeugung von etwa 50 Makrosporangien treten endlich auch verhältnismäßig wenige, mennigrote Mikrosporangien an der Spitze der Blüten auf.

Wie man bei Baker[1]) und Hieronymus[2]) findet, gehört unsere Art zu der großen Gruppe der Selaginella suberosa, von der alle Arten eine große Zahl inversdorsiventraler Blüten mit reichen Mengen von Makrosporangien hervorbringen. Die Anzahl ihrer Mikrosporangien ist gering und bei einer Anzahl Arten unbekannt. Wie soll man solche Blütenverhältnisse deuten?

Da bei diesen Arten die große Anzahl der weiblichen Sporen nicht nutzlos erzeugt werden dürfte, sie aber meist einen Anschluß an eine Befruchtung durch Spermatozoiden nicht erreichen können, so erschien eine parthenogenetische Keimbildung speziell bei den hier in Betracht kommenden großen Sporen der S. rubricaulis sehr leicht möglich zu sein.

---

1) Baker, Handbook of the Fern-Allies, pag. 114 u. 120.

2) Hieronymus, Selaginellaceae, pag. 696. — Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Abt. Pteridophyta.

Den Beweis dafür hatten Keimversuche mit solchen Sporen zu erbringen.

Wedel der S. rubricaulis, welche mir von den botanischen Gärten der Universitäten Heidelberg und Jena in dankenswerter Weise überlassen wurden, und die in ihren Blüten nur weibliche Sporangien aufwiesen, ließ ich zwischen Zeitungsblättern trocknen und die Sporen ausstreuen. Dann säte ich diese weiblichen Sporen auf feuchtem Fließpapier in Petrischalen aus. Nach etwa 12—15 Wochen zeigten sich die ersten Keimpflanzen, und in den weiteren Wochen und Monaten keimten diese Sporen so reich, daß jede Spore, ausgenommen nur die ganz kleinen und unvollständig ausgebildeten, eine einwandfreie Keimpflanze erzeugte. Solche Versuche wurden mit gleichen Resultaten wiederholt, und dadurch der Beweis erbracht, daß diese in so großer Anzahl erzeugten großen Sporen die Fähigkeit besitzen, Keimpflanzen auf ungeschlechtlichem Wege zu erzeugen. Da man diese in Frage stehende Selaginellenart schon über 40 Jahre in europäischen Gewächshäusern in Kultur hat, so ist es auffallend, daß solche wichtige Eigenschaft der S. rubricaulis nicht schon früher entdeckt wurde.

Die mikroskopische Untersuchung dieser Erscheinung der Embryobildung in den keimenden Sporen führt unser Interesse natürlich auf deren Prothallium, welches uns schon durch Fig. 5 bekannt wurde. Die Vergleichung einer Anzahl von Längsschnitten lehrt alsbald, daß hier nur die vornehmste und wichtigste Zelle des Prothalliums, die Eizelle, den Embryo entwickelt. Jede andere Prothalliumzelle ist davon ausgeschlossen.

Für eine nähere Würdigung dieses Vorganges beachten wir vor allem die weiblichen Geschlechtsorgane, die Archegonien, welche in unserem schon bekannten kleinen Prothallium in verhältnismäßig großer Form und nicht vereinzelt vorkommen (Fig. 5). Entwicklung und Aufbau derselben gleichen denen anderer Arten. Das fertige Archegonium besteht hier somit aus 11 Zellen, nämlich aus einem Halse von zwei Stockwerken, von je vier Zellen, unter welchen drei aus der Zentralzelle hervorgegangene Zellen liegen, die beiden oberen, flacheren, die Hals- und Bauchkanalzelle, und die untere, mit dichterem Inhalte und größerem Zellkerne ausgerüstete Eimutterzelle.

Bei einer Anzahl von Archegonien unseres Prothalliums tritt nach deren Aufbau auch die bekannte reifende Weiterentwicklung ein. Die oberen Halszellen wölben sich hervor (Fig. 63 *a*), und es drängt sich von unten her zwischen die Halszellen die Halskanalzelle hinein (Fig. 62 *a*). Darauf verschleimen Hals- und Bauchkanalzelle und treiben unter Wasser-

aufnahme nach außen. Zuletzt weichen die vier Zellen des Halsscheitels bei Wasseraufnahme auseinander, wobei sie sich zugleich vergrößern und durch eine Mehrausdehnung ihrer inneren Wandmembrane sich trichterförmig nach auswärts legen (Fig. 62 *a*).

So werden bei jedem Prothallium dieser Art durch vollständig ausgereifte und geöffnete Archegonien eine Anzahl Eizellen für eine Befruchtung durch Spermatozoiden scheinbar vorbereitet (Fig. 62 *a*). Aber alle Eizellen der geöffneten Archegonien gehen zugrunde, da eine Befruchtung nicht eintritt. Auch wird kein Ei derselben für eine parthenogenetische Keimbildung auserlesen. Wenn sich die oberen Halszellen eines in Entwicklung begriffenen Archegoniums kugelig über die Umgebungszellen hervorwölben, wie es die mit *a* bezeichneten Archegoniumbilder von Fig. 62 und 63 zeigen, so führt dessen Weiterentwicklung hier stets auf ein sich öffnendes und das Ei bloßlegendes Sexualorgan ohne Erfolge.

Nur Eizellen scheinbar unreifer und geschlossener Archegonien, deren obere Halszellen fast gar nicht über die Oberfläche des Prothalliums hervorgewölbt werden, gehen eine parthenogenetische Keimesentwicklung ein (in den Fig. 60—64 sind die parthenogenetischen Archegonien mit *ap* bezeichnet), und alle in den Längsschnitten solcher Prothallien gefundenen Keimlinge führen mit ihren Embryoträgern auf geschlossene Archegonium-Halszellen.

Nicht selten trifft man auch mehrere parthenogenetisch entstandene Keimentwicklungen in demselben Prothallium an; aber diese kleinen Prothallien bringen nur einen Embryo zur Durchbruchsreife. Nie sah ich zwei Keimpflanzen aus einer Spore hervorwachsen.

Eine Vergleichung der verschiedenen Entwicklungsstadien dieser Embryobildung lehrt uns folgenden Entwicklungsgang erkennen.

Die Archegonien, welche solche Keimanlagen hervorbringen, schreiten in ihrer Entwicklung in jedem Falle bis zur vollständigen Anlage der vier übereinander gelagerten Zellschichten mit zusammen 11 einzelnen Zellen vor (Fig. 60 *ap*) wie auch die anderen, und wie schon hervorgehoben, unterbleibt eine die Archegonien frühzeitig kennzeichnende, sehr bemerkbare Hervorwölbung der vier Halszellen des Gipfels. Ferner weichen auch die Zellen der zweiten Halsschicht nicht auseinander, und die Halskanalzelle drängt sich nicht zwischen denselben vor. Auch kommt es zu keiner Verschleimung beider Kanalzellen.

Somit tritt bei den für eine parthenogenetische Keimesentwicklung bestimmten Archegonien eine Entwicklungshemmung ihrer 10 physiologischen Hilfszellen ein. Dafür macht sich aber frühzeitig eine bevorzugte

Ausbildung der Eimutterzelle selbst bemerkbar, die größer und inhaltsreicher wie bei sich öffnenden Archegonien hervortritt (Fig. 60 u. 61 *ap*), und in der sich auch bald das Ei durch eine feine Membran in kugeliger Form von seiner Mutterzelle absondert. Dieses unbefruchtete Ei hinter dem fest verschlossenen Halskanale seines Archegoniums hätte selbst bei der Gegenwart von Spermatozoiden keine Befruchtung erlangt. Es teilt sich also ohne solche zuerst quer zur Archegoniumachse, treibt dann die dem Archegoniumhalse zugewandte Hälfte papillenartig zum Embryoträger aus (Fig. 61), worauf der junge Embryo die Zerlegung in Quadranten erleidet, welche Teilung auch gleich am Anfang der Ent-

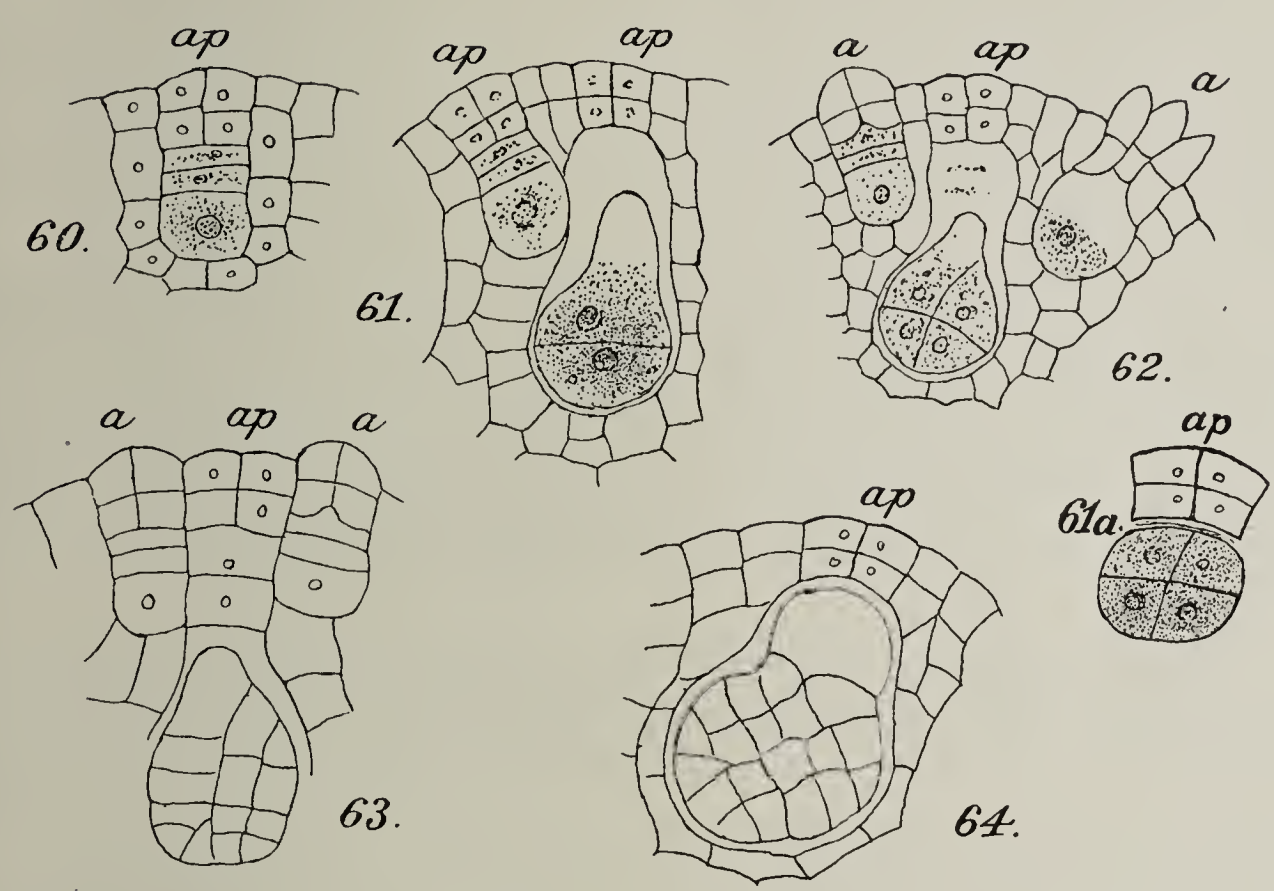


Fig. 60—64. S. rubricaulis. Durchschnitte durch parthenogenetisch entstehende Keimanlagen von verschiedener Entwicklungsstufe. *a* Archegonien mit ungehemmter Entwicklung, *ap* Archegonien mit geschlossenem, in der Entwicklung gehemmtem Halse und parthenogenetisch entstehenden Keimanlagen. Vergr. 310.

wicklung bemerkt wurde (Fig. 61 *a*). Die Keimesgeschichte wurde oben schon dargestellt.

Die beiden Kanalzellen der Archegonien mit ungeschlechtlicher Keimbildung verschwinden nach der Differenzierung der Eizelle und deren ersten Teilungen sehr bald. Sie werden von den auflösenden Enzymen, welche der Embryo, besonders dessen Embryoträger schon frühzeitig ausscheidet, zerstört und verdaut (Fig. 62), und nur die auch bei der ferneren Entwicklung des Keimlings fest verschlossen gebliebenen Halszellen geben immer sichere Kunde über die Entstehungsart des unter

ihnen wachsenden Embryos (Fig. 61—64). Nur bei einem, durch Fig. 63 abgebildeten Falle fanden sich selbst noch bei der fortgeschritteneren Keimesentwicklung die beiden Halszellen des in Frage kommenden Archegoniums erhalten.

Nachdem ich die ungeschlechtliche Keimbildung bei den von mir ausgesäten Sporen der S. rubricaulis (resp. S. molliceps) erkannt hatte, stellte ich auch fest, daß die keimenden Sporen dieser Art, die ich auf dem Erdreich von Topfkulturen solcher Pflanzen in dem Heidelberger botanischen Garten angetroffen, und an welchen ich zuerst die Keimesentwicklung untersuchte, auch nur parthenogenetische Keime erzeugten. Das Substrat dieser Sporen enthielt zwar auch die durch ihre rote Farbe nicht leicht zu übersehenden Mikrosporangien und Mikrosporen derselben Art, allein die für eine Befruchtung geöffneten Archegonien auch dieser Gamophyten entbehrten der Keimlinge, und alle vorgefundenen Embryonen führten mit ihren Trägern auf geschlossene Halszellen (Fig. 5).

Eine normale Befruchtung, so scheint es, wird bei der S. rubricaulis selbst dann nicht möglich, wenn auch alle Faktoren für eine solche zusammen treffen. Schwärmende Spermatozoiden der gekeimten Mikrosporen bei geöffneten Archegonien des Gamophyten bringen dennoch das Resultat einer ungeschlechtlichen Embryobildung aus unbefruchteter Eizelle.

Erwähnen will ich noch, daß ich eine reiche Anzahl von keimenden großen Sporen der S. rubricaulis zu anderen Arten dieser Gattung ins Keimbett legte, in welchem schwärmende Spermatozoiden vorhanden waren. Aber auch so wurden nur die aus diesen Sporen schon bekannten, ungeschlechtlichen Keimpflanzen gewonnen. Kreuzungen konnte ich nicht erzielen. Ob die geöffneten Archegonien der S. rubricaulis noch chemotaktische Reize ausüben können, und ob deren Spermatozoiden noch reizbar sind, sind Fragen, die ebenso der Beantwortung harren, wie auch die Frage nach der Ursache solcher Keimbildung.

Kommen wir nach solchen Erfahrungen wieder auf die Blüten der S. rubricaulis zurück und suchen bei ihnen nach äußeren Zeichen für ihre parthenogenetische Keimbildung, so wird diese lediglich durch die reiche Anzahl von erzeugten großen Sporen zum Ausdruck gebracht. Und somit kommen nunmehr alle Selaginella-Arten, deren Blüten viele Makrosporen hervorbringen, in den Verdacht einer parthenogenetischen Keimesbildung.

Ich habe nicht festgestellt, ob die Zellkerne der Prothallien und Eizellen von S. rubricaulis haploid oder diploid sind und will auch nicht

behaupten, daß wir es bei dieser Pflanze mit einer echten Parthenogenese zu tun haben. Es dürfte vielmehr dieser Fall, sowie die noch anzuführenden anderen, ja alle Fälle einer ungeschlechtlichen Keimbildung bei den Selaginellen ganz mit der von Strasburger[1]) sehr eingehend behandelten Apogamie bei Marsilia Drumondii übereinstimmen, wo auch die ungeschlechtliche Keimbildung von der Eizelle hinter geschlossenem Archegonium vorgenommen wird. Bei Marsilia Drumondii vollzieht sich schon die Entwicklung in den Sporenmutterzellen der Sporokarpien teils diploid, teils gemischt, und aus den Makrosporen werden nur diploide Prothallien gebildet, während bei den anderen Arten der Gattung Marsilia die Sporenentwicklung stets in haploider Weise auftritt.

Sicher wird auch bei der S. rubricaulis der Unterschied in der Zahl der Chromosome zwischen Gamophyt und Sporophyt aufgehoben sein, also schon die Sporenentwicklung in diploider Weise vor sich gehen. Wenn unter solcher Voraussetzung dann bei den Prothallien eine Anzahl Archegonien in ungehemmter Entwicklung sich, wie bei einer notwendigen Befruchtung für ihre Eizelle öffnen, so wird, auch wenn Spermatozoiden vorhanden sind, keine Kopulation eintreten können, da ein diploides Ei dazu keine Neigung hat. Während nun das diploide Ei geöffneter Archegonien wahrscheinlich dadurch, daß es äußeren Einflüssen ausgesetzt, einer Degeneration verfällt, schreitet ein solches hinter dem Schutzwall eines in der Entwicklung gehemmten, geschlossenen Archegoniumhalses zu einer ungeschlechtlichen Keimanlage.

Strasburger legt Wert darauf, die Bildung von Sporophyten aus unbefruchteten, diploiden Eizellen solchen aus gewöhnlichen, diploiden Prothalliumzellen gleichzustellen und als apogamische aufzufassen. Allein, er gibt auch zu, daß man sich auf den Standpunkt stellen könne, den Vorgang, bei welchem die morphologisch und physiologisch besonders hervortretende Eizelle solche Entwicklung eingeht, als Parthenogenesis zu bezeichnen[2]), was als das richtigere erscheint, da die Eizelle keiner anderen Zelle des Prothalliums gleichwertig gerechnet werden kann. Man folgt am besten in diesen Bezeichnungen dem Beispiele Winklers[3]), der zwei Unterarten der Parthenogenese unterscheidet,

---

1) Strasburger, Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. XCVII, 6 Taf.

2) a. a. O. pag. 170.

3) Winkler, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei bot. 1908, Tome II, pag. 293—454.

eine somatische und eine generative, je nachdem die Kerne der Eizellen die volle oder die halbe, reduzierte Chromosomenzahl führen, also diploid oder haploid sind. Es dürfte wohl für die Keimbildung der angeführten Selaginella die für Marsilia Drummondii gültige, die somatische Parthenogenese anzunehmen sein.

Bis dahin war bei den Gefäßkryptogamen somatische Parthenogenese nur von M. Drummondii bekannt geworden, bei welcher Pflanze das aktive Prothallium aus einer Spore entsteht. Mit diesem Beispiele dürften alle bei den Selaginellen vorkommenden Fälle übereinstimmen.

Zwei Fälle von somatischer Parthenogenese, die sich bei den eigentlichen Farnen finden und durch Farmer und Digby untersucht wurden, sind hier noch anzuführen[1]). Sie betreffen Athyrium felix-femina var. clarissima Bolton und Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae. Aber diese Fälle unterscheiden sich insofern von den anderen, als deren Prothallien nicht aus Sporen, sondern aposporisch aus Farnblättern entstehen. An diesen Prothallien werden auch beide Arten der Sexualorgane in reicher Anzahl erzeugt; und obgleich sich die Archegonien öffnen und durch ihren Inhalt die lebhaft schwärmenden Spermatozoiden bis in ihren Bauch hinein anziehen, soll doch die Entstehung des Embryos in solchen geöffneten Archegonien apogam, aus unbefruchteter Eizelle hervorgehen.

Nach der für die Selaginellen an S. rubricaulis gewonnenen Offenbarung scheint hier die Entstehung des Embryos hinter einem geschlossenen Archegoniumhalse als wichtiges und untrügliches Merkmal für eine parthenogenetische Keimbildung zu gelten, und solche wird bei einer Anzahl Arten nachgewiesen werden können.

2. Selaginella spinulosa.

Schon 1897 sah ich solche Entwicklung des Embryos hinter geschlossenem Archegoniumhalse bei S. spinulosa, ohne dieselbe aber richtig zu deuten. Da ich an den Prothallien dieser Art geöffnete Archegonien vorfand und weiter den Embryo nur im geschlossenen Archegonium

---

1) Farmer and Digby, Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. of Bot. 1907, Vol. XXI, pag. 161—199.

entstehen sah, so vermutete ich, daß sich nach dem Befruchtungsvorgange die Halszellen wieder schlössen[1]).

Eine Nachuntersuchung an aufbewahrtem Spiritusmaterial von gekeimten Sporen dieser Art ließ Bilder gewinnen, welche mit Gewißheit für eine mit S. rubricaulis übereinstimmende parthenogenetische Keimesentwicklung sprechen. Blieb doch nur noch festzustellen, ob die geschlossenen Halszellen eines sich zur Keimesentwicklung anschickenden Prothalliums vorher geöffnet waren.

Das Archegonium des Prothalliums von S. spinulosa hat drei Stockwerke von Halszellen, also eins mehr wie andere bekannte Arten (Fig. 65). Die Gipfelschicht des geschlossenen Halses solcher Archegonien, welche Embryonen besitzen, wölbt sich mehr über die Oberfläche des Prothalliums hervor als bei S. rubricaulis. Fig. 65 zeigt ein vollständiges Archegonium, in welchem das Ei bereits durch eine Membran von seiner Mutterzelle isoliert wurde und seine Entwicklung begann. Die beiden Kanalzellen, sowie die Halszellschichten in ihrem ursprünglichen, festen Gefüge lassen nicht einmal den Versuch einer Halsöffnung erkennen. In Fig. 66 hat das vergrößerte Ei seine erste Teilung vollzogen. Unter dem festverschlossenen Archegoniumhalse aber fehlen die beiden Kanalzellen, welche aufgelöst und absorbiert wurden, und der in seiner Entwicklung gehemmte Hals des Archegoniums zeigt sein ursprüngliches Zellgefüge, durch welches ein Vordringen der Spermatozoiden nie möglich ward. Bei älteren Embryonen findet man aber nicht selten das feste Gefüge der Halszellen von innen her gestört. Der sich ausdehnende Embryoträger drängt sich vielfach zwischen die unteren Halszellen des Archegoniums, die oberen aber bleiben in ihrem Verschlusse ungestört

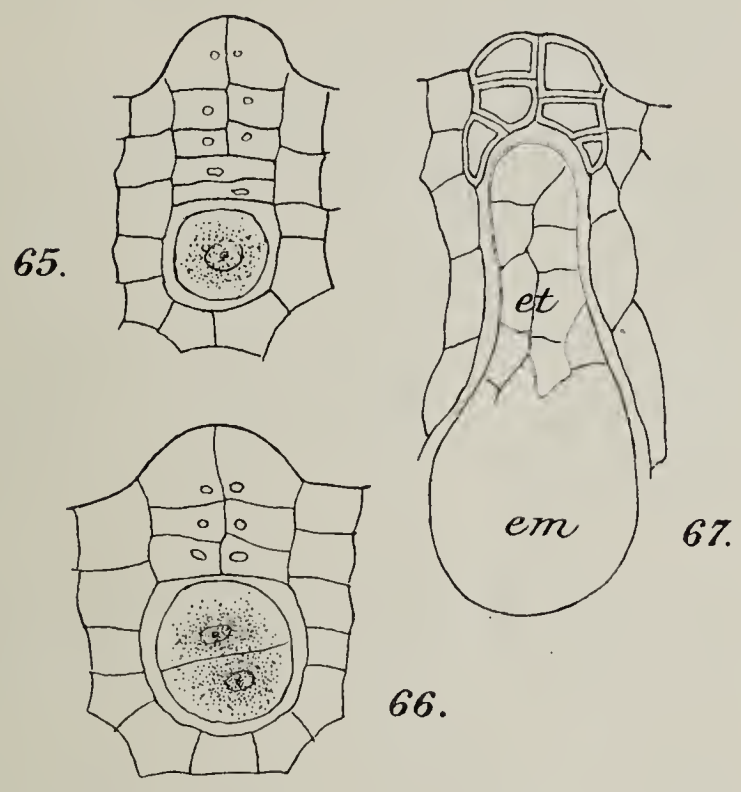


Fig. 65—67. S. spinulosa. Durchschnitte durch parthenogenetisch entstehende Keimanlagen in verschiedenem Entwicklungsgrade. Vergr. 310.

1) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897, pag. 48.

(Fig. 67 *et*). Die unvollendet entwickelten, engverschlossenen Halszellen der Archegonien sind auch bei S. spinulosa nicht etwa Beispiele eines sekundären Halsverschlusses, wie ich seinerzeit annahm, sondern Zeugen für die parthenogenetische Keimesentwicklung.

Es dürfte für alle Pteridophyten die Tatsache gelten, daß der einmal für eine Befruchtung geöffnete Hals der Archegonien sich nicht wieder schließen kann. Er vermag nachträglich wohl enger zu werden, allein die bei der Halsöffnung ausgedehnten und trichterförmig nach auswärts gekrümmten vier Gipfelzellen können undenkbar die vor ihrer Öffnung besessene Form und Lage wieder einnehmen. Die große Anzahl der in den Blüten der S. spinulosa erzeugten Makrosporen trifft auch bei dieser Art mit ihrer jungfräulichen Keimeserzeugung zusammen.

So wäre bei einer unserer drei europäischen Selaginella-Arten eine parthenogenetische Keimesentwicklung erkannt, und zwar bei der alpinen S. spinulosa. Ob die andere derartige Form S. helvetica auch solche aufzuweisen hat, bleibt noch zu entscheiden. Ihre Blüten erzeugen eine reiche Anzahl Makrosporangien, so daß die Vermutung einer mit S. spinulosa gleichsinnigen Keimesentwicklung nahe gelegt, vielleicht auch durch den ähnlichen Standort wahrscheinlich gemacht wird.

An den Blüten von S. rupestris fiel Hieronymus[1]) das konstante Fehlen der Mikrosporangien bei der Entwicklung einer großen Anzahl von Makrosporangien mit je 1—2 Makrosporen von ungewöhnlicher Größe auf. Nach diesem Befunde erschien es ihm wahrscheinlich, daß diese Makrosporen auch ohne Mikrosporen in zweckmäßiger Weise der Vermehrung dieser Art dienstbar seien und entweder parthenogenetische oder apogame Keimesentwicklung eingingen. Goebel[2]) prüfte diese Annahme durch Aussaatversuche mit 1870 in Cambridge gesammelten und 1909 ausgesäten Makrosporen. Er erzielte nur zwei Keimpflanzen, bei welchen es sich, wie angenommen wird, um Keime schon vorher befruchteter Eizellen handeln könne. Nämlich nach der Darstellung von Miß Lyon[3]) über höchst merk-

---

1) Hieronymus, Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Pteridophyten, pag. 660.

2) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, pag. 675 ff.

3) F. A. Lyon, A study on the Sporangia Gametophytes of Selaginella, apus and Selaginella rupestris. Bot. gazette 1901, Vol. XXXII.

würdige Erscheinungen bei S. rupestris sollen die Makrosporen schon in ihren Sporangien Befruchtung finden können und Keimpflanzen erzeugen, so daß die Ähnlichkeit solcher Sporangien mit den Samen höherer Pflanzen nahe liege. Viel einfacher noch könnten aber die zumeist in den Makrosporangien verbleibenden Sporen durch parthenogenetische Keimesentwicklung zu ihrer Keimpflanze kommen. Die in den Blüten von S. rupestris in so reicher Anzahl erzeugten Makrosporen dürften auch hier, wie bei S. rubricaulis, der Ausdruck für eine parthenogenetische Entstehung des Embryos sein.

Hauptsächliche Ergebnisse.

Alle bis dahin von mir untersuchten weiblichen Prothallien der Selaginellen zeigen in den drei Winkeln ihrer Sporenrisse Rhizoidkörper, welche bei S. denticulata wenig, bei S. rubricaulis stark und bei S. Galeottei in überraschender Größe hervortreten.

Im inneren Bau dieser drei Prothalliumarten fehlt das Diaphragma, dafür zeigt sich bei S. Galeottei eine Anordnung der Zellen in Form von kugelschalförmigen Gewölbeschichtungen, welche vom Prothalliumgipfel ausgehen und die ganze Spore ausfüllen.

Die Embryonen werden bei S. rubricaulis (wie bei S. spinulosa) hinter geschlossenem, bei S. denticulata und S. Galeottei hinter geöffnetem Archegoniumhalse entwickelt.

Die Embryonen von S. denticulata und S. rubricaulis erzeugen die Sproßorgane epibasal und die Haustorialorgane hypobasal, nützen also die hypobasale Eihälfte besser aus, als wie es von S. Martensii bekannt wurde.

Die Form der Keimlinge, sowie die Anordnung ihrer Organe aber stimmt mit S. Martensii überein.

Die Embryoträger der Keimlinge von S. Galeottei haben eine rudimentäre Form. Die Abwärtsführung der Embryonen im Prothallium, die enzymöse Gewebeauflösung in demselben und die erste Ernährung des Keimlings führt an Stelle des Embryoträgers ein Embryoschlauch aus, der aus der Membran der Eimutterzelle hervorwächst.

Die Entwicklung des Embryos von S. Galeottei, wie auch seiner Organe ist von den vorher genannten abweichend. Epibasal ent-

springen nur die Sproßorgane; das Hypokotyl dagegen, wie auch die Haustorialorgane sind aus dem hypobasalen Teile der Eizelle abzuleiten.

Der erste Keimwurzelträger, der bei den anderen Formen zwischen den Haustorialorganen hervortritt, entspringt hier oberhalb derselben.

Beispiele einer somatisch parthenogenetischen Keimesentwicklung, welche bei den Selaginellen ziemlich verbreitet sein dürfte, stellen S. rubricaulis und S. spinulosa dar. Der Embryo entsteht bei ihnen aus einer Eizelle und findet hinter geschlossenem Archegoniumhalse Ausbildung.

Gotha, im November 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 104

Autor(en)/Author(s): Bruchmann Hellmuth

Artikel/Article: Zur Embryologie der Selaginellaceen 180-224