Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben.

Von **E. Hannig.**

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

Trotz der weiten Verbreitung der Tapeten bzw. Periplasmodien sind echte Perisporien bisher nur für die Hydropteriden und Equisetaceen nachgewiesen, sie fehlen mit Sicherheit bei allen Lycopodiaceen und Ophioglossaceen, ferner bei den Moosen, Cycadeen, Koniferen und Angiospermen. Für einen Teil der Pteridophyten, die Eufilicinen, stehen aber entscheidende Untersuchungen noch aus (Hannig 1911, III).

Es wird allerdings in den neueren Handbüchern (Sadebeck 1902, pag. 14, Campbell 1905) angegeben, daß ein Endospor, Exospor und Perispor vorhanden sei. Diese Angabe beruht aber, wie unten gezeigt werden soll, auf irrtümlicher Auffassung des Baues der fertigen Spore. Die Entwicklung der Sporenmembran der Eufilicinen ist überhaupt nur selten Gegenstand speziellerer Untersuchungen gewesen. Aus der Arbeit von Fischer von Waldheim (1865) ist zu ersehen, daß bei Cibotium die Sporentetraden fast bis zur Reife in den Sporenmutterzellen eingeschlossen bleiben. Eine direkte formative Beteiligung des Periplasmas am Aufbau der Sporenhülle, mit anderen Worten, die Entstehung eines Perispors, ist demnach hier ausgeschlossen. Dagegen zeigen Fischer's Abbildungen der Sporen von Scolopendrium officinarum und Aspidium filix mas kompliziert gebaute äußere Hüllen, die bei Scolopendrium als durchlöchert, bei Aspidium als flügelartig abgehoben bezeichnet werden und ganz den Eindruck erwecken, als seien es echte Perisporien, wie sie unten für Aspidium trifoliatum beschrieben werden sollen. Einige Daten über die Entwicklung der Osmunda-Sporen hat Kny (1872) gegeben und an den Sporen eine Exine und eine Intine, kein Perispor, verzeichnet. Etwas ausführlicher hat im gleichem Jahre Russow (1872) die Entstehung der Sporenmembran von Polypodium vulgare verfolgt. Nach ihm bleiben (vgl. seine Fig. 112, Tafel VI) die Sporen dieses Farnkrautes (wie nach Fischer von Waldheim diejenigen von Cibotium) fast bis zur völligen Reife von den Sporenmutterzellen umschlossen. Wenn sie ca. $^3/_4$ ihrer definitiven Größe erreicht haben, wird

ihre Oberfläche uneben und erzeugt allmählich warzenartige Erhebungen auf dem Exospor. Danach kann auch bei Polypodium vulgare kein Perispor vorhanden sein. Russow gibt nun an, daß Polypodium Phyllitidis und Aspidium filix mas sich ebenso verhalten. Nach der zitierten Abbildung von Fischer von Waldheim und weiterhin mitzuteilenden eigenen Beobachtungen trifft diese Annahme bezüglich Aspidium filix mas nicht zu. — Die ausführlichsten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Farnsporen hat Tschistiakoff in einer ausgedehnten, aber von den späteren Autoren übersehenen Arbeit, niedergelegt (1873, 1874). Er gibt an, daß die Polypodiaceen, ausgenommen P. aureum, drei Membranen besitzen (1875, pag. 2): 1. ein Perispor (von ihm Epispor genannt), das mit einem braunen Farbstoff imprägniert, aber nicht kutikularisiert ist; 2. ein Exospor, das aus zwei oder drei Schichten besteht, kutikularisiert ist und niemals (vom ersten Auftreten an) Zellulosereaktion gibt; 3. ein farbloses, aus Zellulose bestehendes Endospor. Über die Entstehung des Perispors bei Aspidium falcatum schreibt Tschistiakoff (1874, pag. 87): „Les spores se présentent comme enveloppeés d'une couche unie plasmatique, très faiblement attachée à la membrane de la spore. Avec l'apparition de l'huile la couche extérieure de cette enveloppe durcit et prend deux contours, et tandis qu'auparavant cette substance toute entière se ramollit et se détruit sous l'influence de la potasse caustique, maintenant cette couche extérieure est si solide qu'elle resiste très bien à l'influence de cet agent. — Bientôt, et avec telle rapidité que je n'ai pas pu saisir le procédé, cette couche forme des plis irréguliers et l'endurcissement de cette substance s'avance jusqu'à la membrane propre de la spore.“ Die Sporen entwickeln sich also hier nicht wie bei Cibotium und Polypodium vulgare noch innerhalb der Sporenmutterzellen, sondern sind sehr früh in das Periplasma eingebettet, aus dem die faltige äußere Hülle gebildet werden soll. — Später haben noch H. Fischer (1891) und Kny (1895) Angaben über den Bau der Farnsporenmembran gemacht. H. Fischer nimmt an, daß in gewissen Fällen die äußerste Hülle ein Perispor ist und stellt nun, je nach der Ausbildung des Exospors (ob glatt, stachelig, mit Netzstruktur usw.) und dem Fehlen oder Vorhandensein des Perispors 10 Gruppen von Farnsporen auf, für deren jede er einige Vertreter angibt. Kny beschreibt die Entwicklung der Sporen von Aspidium filix mas und den Bau des in Falten abgehobenen Perispors, ohne aber die Entwicklung des letzteren zu verfolgen. Ferner gibt, wie schon erwähnt, Sadebeck in der Bearbeitung der Filices in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien (1902) an, daß die Farnsporen ein Endospor, Exospor und Perispor be-

sitzen. In der zugehörigen Textfigur bildet er aber als Beleg dafür die Spore von Polypodium vulgare ab, von der schon Russow gezeigt hatte, daß sie kein Perispor besitzen kann und bezeichnet als Perispor (bei ihm Epispor) eine Lamelle, von der im zweiten Teil dieser Untersuchung gezeigt werden wird, daß sie die äußerste Lamelle des Exospors darstellt. Die Angaben Campbell's (1905) gründen sich anscheinend auf die zitierte Abbildung von Sadebeck. Luerssen schließlich (1884, pag. 25) und Lotsy (1909 pag. 18) sprechen nur von einem Exospor und Endospor.

Da also, wie sich aus der Übersicht der Literatur ergibt, die Entwicklung der Sporenmembran der Eufilcinen nur unvollständig verfolgt ist und somit die Frage, ob ein Perispor vorkommt oder nicht, noch offen ist, war es nötig, die Entstehung der Sporenmembran einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Es wurden zu diesem Zwecke zwei Beispiele aus den Polypodiaceen herausgegriffen, die als Vertreter der beiden Sporentypen der Eufilicinen gelten können, Aspidium trifoliatum und Polypodium aureum. Von diesen beiden Farnen besitzt das erste eine besonders auffällige, weit abgehobene, stark faltige äußere Hülle und darunter ein Exospor, das dicht mit feinen, spitzen Stacheln besetzt ist, während das andere nur ein warziges Exospor aufweist.

Die Sporenentwicklung wurde teils an frischem Material, teils an Sporangien, die mit Juel'scher Lösung (1907) oder Alkohol fixiert waren, verfolgt. Mikrotomschnitte fanden hauptsächlich zum Studium der jüngeren Entwicklungsstadien Verwendung, bei älteren war, wie nebenbei bemerkt sei, ein Eindringen des Paraffins in die Annuluszellen nur mit Chloroform (nicht mit Xylol oder Äther) als Lösungsmittel zu erreichen.

I. Aspidium trifoliatum.

Bau der reifen Spore. An der Sporenhülle sind zwei Hauptteile zu unterscheiden: 1. die eigentliche Sporenmembran, das Exospor; 2. das weitabstehende Perispor. Das Exospor ist regelmäßig ellipsoidisch, dicht mit feinen Stacheln besetzt, das Perispor stellt einen weit abstehenden, stark und unregelmäßig gefalteten Mantel dar, der aus einer

---

1) Tschistiakoff (1874, pag. 75 und 1875, pag. 2), Fischer (1891, pag. 130) und Sadebeck (1902, pag. 14) geben an, daß die Farnsporen auch ein Endospor besitzen. Es handelt sich aber dabei wohl nur um die innerste der drei Schichten des Exospors, die nach meinen Beobachtungen (an Aspidium trifoliatum und Polypodium aureum) von vornherein als Differenzierung des Exospors vorhanden ist und nicht erst nach Anlage des Exospors als selbständige Lamelle entsteht.

feinkörnigen, dünnen, durchscheinenden Membran besteht, die auf ihrer Außenseite vereinzelte Stacheln tragen kann. Beide Hüllen sind an den reifen Sporen braun gefärbt. Die Länge der äußeren Hülle, des Perispors, schwankt zwischen 50 und 65 μ, die Breite zwischen 40 und 48 μ, die Durchmesser der inneren Spore des Exospors liegen zwischen 30 und 40 μ. Das ca. 1—5 μ dicke Exospor ist dicht mit ungefähr 2 μ langen Stacheln besetzt und trägt auf einer etwas abgeflachten Längsseite eine 2—3 μ hohe Dehiszenzleiste.

Das Exospor ist so dünnn, daß man auch an Gummiglyzerinschnitten nicht mit Sicherheit eine Differenzierung erkennen kann. Mit Immersionssystem stellt sich der Querschnitt der Membran als heller Streifen dar, der beiderseits von einer dunklen Linie begrenzt ist. Wahrscheinlich entspricht dieses optische Bild der chemischen Differenzierung der Membran, die sich am besten in jüngeren Stadien auf folgende Weise zur Anschauung bringen läßt: Sporen aus einem Sporangium, dessen Annuluszellen erst schwach gelb gefärbt sind, werden zuerst mit Chlorzinkjod behandelt, wobei sich das Exospor braun färbt. Setzt man dann H_2SO_4 konz. zu, so schmelzen sogleich die mit Jod braun gefärbten Plasmareste weg, dann schwillt die Spore plötzlich zu einer Kugel von $1^1/_2$ mal größerem Durchmesser an. Dabei hebt sich ein dünnes äußeres Häutchen von einer inneren Lamelle des Exospors ab. Dieses Häutchen ist einen Augenblick violett gefärbt, zeigt also vorübergehend Zellulosereaktion und bedeckt sich schließlich unter Verlust der Violettfärbung mit zahlreichen, winzig kleinen Jodkristallen. Die innere Lamelle bleibt anfangs farblos, später nimmt sie, ebenso wie die äußere, intensiv braungelbe Färbung an. Das Auseinanderrücken der beiden Lamellen beruht auf dem Verquellen einer zwischen ihnen liegenden Substanz. Das zeigt sich, wenn man die Sporen 1—2

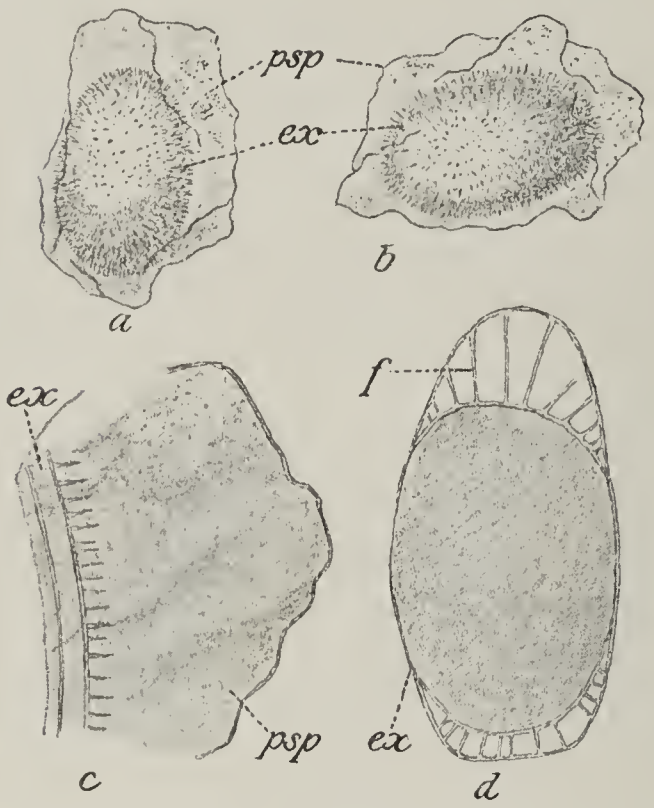


Fig. 1. Aspidium trifoliatum. *a* und *b* reife Sporen mit stacheligem Exospor und sackartig abgehobenem, durchscheinendem Perispor; Vergr. 1 : 450. *c* Teil der Sporenmembran vergrößert; *Ex* Exospor mit drei Lamellen und Stacheln; *psp* gefaltetes Perispor. *d* Verquellung des Exospors in $J + H_2SO_4$; *f* Fäden, welche die innere und äußere Lamelle verbinden.

Stunden in $J + H_2SO_4$ konz. liegen läßt. Man sieht dann, daß die beiden Lamellen durch feine Fäden miteinander verbunden sind, die von der verquollenen Substanz herrühren und schwach gelb gefärbt erscheinen (Fig. 1 *d'*). Diese drei Lamellen können auch bei reifen Sporen auf etwas anderem Wege nachgewiesen werden. Die Sporen werden zu diesem Zweck längere Zeit (12—18 Stunden) mit H_2SO_4 konz. behandelt, mit Wasser ausgewaschen,mit Eau de Javelle entfärbt und mit verdünnter (1 %iger) HCl neutralisiert. Wenn dann Chlorzinkjod zugesetzt wird, quillt das Exospor und läßt drei scharf charakterisierte Schichten erkennen: eine dünne äußere, von der die Stacheln entspringen, eine verquollene mittlere und eine innere Lamelle, die sich in feine Falten legt. Alle drei Lamellen färben sich braun. Die angeführten Reaktionen sprechen für eine Art Kutisierung der innersten und äußersten Lamelle des Exspors; in der äußersten sind außerdem noch Spuren von Zellulose nachzuweisen.

Das körnige, in gleicher Weise wie das Exspor braungefärbte Perispor läßt sich chemisch ebenfalls nicht scharf charakterisieren. Es erleidet im Wasser, Glyzerin, H_2SO_4 konz. (bis 24 Stunden), Chloralhydrat und KOH keine Veränderung. Bei Behandlung mit $J + H_2SO_4$ nimmt seine Färbung einen dunkleren Ton an. Dagegen löst es sich in 50 %iger Chromsäure schon nach 1—1½ Stunden vollständig auf und wird ferner durch Eau de Javelle zerstört. Läßt man die Spore ca. 1 Stunde in dem letztgenannten Reagens, dann wird sie entfärbt, bleibt im übrigen aber (mitsamt den Stacheln) scheinbar unverändert. Setzt man aber jetzt Wasser zu, dann zerfließt das Perispor sofort, während die Lösung desselben ohne Behandlung mit Wasser erst nach 3—6 Stunden stattfindet.

Der braune Farbstoff, der Exospor und Perispor in gleicher Weise imprägniert, scheint mit dem Vagin A. Meyer's[1]) verwandt zu sein. In Chloralhydrat, KOH und verdünnten Säuren bleibt der Farbstoff auch nach mehrtägiger Einwirkung der Reagentien unverändert, in H_2SO_4 schlägt das Braun des Perispors nach etwa eintägiger Behandlung in

---

1) Bäsecke (1908, pag. 57) gibt für diese Substanz folgende Reaktionen an: 1. Schwefelsäure wirkt auch nach tagelanger Behandlung nicht auf die braunen Membranen ein. 2. Chromsäure greift die braunen Membranen an und löst sie nach einiger Zeit. 3. Eau de Javelle löst den braunen, häufig fast schwarzen Farbstoff meist schon nach kurzer Einwirkung heraus. 4. Alkoholische oder wässerige Kalilauge, auch in erhitztem Zustande, verändern die braunen Farbstoffe in den Membranen nicht. 5. Eisenchlorid verursacht eine Schwärzung der Membranen.

rotbraun um, läßt sich aber nicht entfernen. Nur Eau de Javelle zerstört den Farbstoff. Die Bleichung beginnt nach 2—3 Stunden, Kutikula-, Holz- usw. Reaktionen lassen sich aber dann nicht mehr anstellen, da, wie erwähnt, die Perisporien beim Auswaschen sofort zerfallen. Die von A. Meyer angegebene Reaktion mit Eisenchlorid tritt ebenfalls ein, ist aber wenig ausgesprochen.

Entwicklung der Sporenmembran. Die ersten Entwicklungsstadien der Sporangien wurden an Mikrotomschnitten verfolgt. Da sie aber bis zur Ausbildung des Periplasmodiums gegenüber der Beschreibung bei Kny nichts Neues bieten, brauchen wir hier auf die Einzelheiten der Zellbildung nicht weiter einzugehen.

Der einzige Punkt, der während dieser Entwicklungsperiode für uns Bedeutung hat, ist das Verhalten der Sporenmutterzellen. Wir haben schon in der Einleitung hervorgehoben, daß bei manchen Filices die Entwicklung der Sporen noch innerhalb der Sporenmutterzellen fast vollständig abgeschlossen wird und deshalb von einer formativen Beteiligung des Periplasmodiums am Aufbau der Sporenmembran nicht die Rede sein kann. Bei Aspidium trifoliatum konnten an dem fixierten Material nach Bildung der Tetraden nur einmal Sporenmutterzellwände aufgefunden werden, sonst war nie eine Spur davon zu sehen. Die Membran der Sporenmutterzellen wird also sehr bald aufgelöst und ist sonst nur in den jüngsten Entwicklungsstadien vorhanden. Sobald die Sporen eine erkennbare eigene Membran haben, sind sie isoliert und allseitig vom Periplasmodium umgeben.

Aus der Existenz eines Periplasmodiums können wir nun nicht ohne weiteres auf die Bildung eines Perisporiums schließen. Es wurde schon hervorgehoben, daß die Lycopodiaceen, Ophioglossaceen und Pollenkörner der Gymnospermen und Angiospermen kein Perispor besitzen, obwohl sie ein typisches Periplasmodium ausbilden. Es ist daher in jedem Falle speziell zu untersuchen, ob das Periplasmodium die Bausteine zu der äußersten Sporenhülle direkt liefert, oder ob es nur, direkt oder indirekt, eine von dem Exospor stammende Lamelle ernährt und dadurch zu starkem Wachstum befähigt. Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten, weil die Anlage des Perispors im allgemeinen ein Häutchen darstellt, das in seinen Anfängen bis auf eine nicht mehr erkennbar dünne Schicht zurückgehen kann. Findet man also als erste nachweisbare Anlage der äußersten Sporenhaut eine sehr feine vom Exospor abstehende Lamelle, so darf man daraus noch nicht ohne weiteres folgern, daß diese Lamelle vom Periplasma gebildet ist.

Nur wenn die Verhältnisse besonders günstig liegen, wie bei Aspidium trifoliatum und Polypodium aureum läßt sich, wie wir sehen werden, die Frage nach dem Ursprung der äußeren Sporenhülle zur sicheren Entscheidung bringen.

Das Studium lebenden Materials führte bei Aspidium trifoliatum allerdings nicht zum Ziel. In gewissen jüngeren Stadien, in denen innerhalb der Sporen die Ausscheidung größerer Öltropfen beginnt, ist das Periplasmodium der Hauptmasse nach dünnflüssig, nur um die Sporen zieht sich ein sehr feiner Saum einer zähflüssigen Substanz, die nicht überall gleichmäßig dick aufgelagert zu sein scheint. Bei der Zartheit der Schicht ist aber nicht zu entscheiden, ob ein geschlossenes Häutchen oder nur hängengebliebenes Periplasma vorliegt. Der Periplasmaüberzug wird bei Zusatz von Chlorzinkjod körnig und färbt sich wie das junge Exospor dunkelgelb. Es liegt auf der Hand, daß unter solchen Umständen nicht festzustellen ist, ob der hyaline Saum um die Spore einer Verquellung des Exospors oder einer Ausscheidung aus dem Periplasma seinen Ursprung verdankt.



Fig. 2. Aspidium trifoliatum. Schnitt durch ein fixiertes junges Sporangium. *ex* Exospor, *vh* Vakuolenhaut, *PK* Periplasmodiumkerne, *Pp* dünnflüssiges Periplasma.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn statt des frischen Materials fixierte Sporangien untersucht werden. Hier zeigt sich, daß in Sporangien, deren Annulus kaum gelbliche Wandungen besitzt, die Periplasmasubstanz zu schaligen Hüllen um die einzelnen Sporen koaguliert ist, die dicht aneinander liegen (Fig. 3 *a*). Die Zwischenräume zwischen den Schalen schließen zerstreute Plasmaflocken und außerdem auffallend große Plasmodiumkerne ein (Fig. 2). Die erwähnten Schalen sind nach der von der Spore abgewendeten Seite durch die körnigen Ausfällungen des Periplasmas rauh (Fig. 3 *sch* in *b* und *c*), während sie nach der entgegengesetzten Seite von einer scharfen dünnen Lamelle, die man als Vakuolenhaut bezeichnen muß, begrenzt sind (Fig. 2 *vh* und Fig. 3 *vh* in *b* und *c*). Diese Vakuolenhaut scheint anfangs homogen

zu sein — wenigstens lassen sich körnige Einschlüsse wegen des angrenzenden körnigen Plasmas nicht einwandsfrei nachweisen — und ist so spröde, daß sie beim Schneiden (Handschnitte durch das Sporangium) oft in zahlreiche Schalenstücke zerbricht (Fig. 3 *b* und *c*). Sie ist an den fixierten Präparaten deshalb besonders scharf zu erkennen, weil Spore und Periplasma weit von einander abgesetzt sind (Fig. 2). Dieser Umstand ist zugleich entscheidend für die Beurteilung der Herkunft des genannten Häutchens. Wäre das Häutchen ein Abspaltungsprodukt des Exospors, dann müßte es an fixierten Anfangsstadien entweder am Exospor anliegen oder würde höchstens hier und da in geringem Abstand oder gefaltet auf dem Exospor aufsitzen und vom Periplasma getrennt sein. Das ist aber nicht der Fall. Das Häutchen steht vielmehr in der ersten Zeit seines Auftretens überall in organischem Zusammenhang mit dem stark kontrahierten Periplasmodium und löst sich, wie wir sehen werden, erst spät von diesem los. Es zeigt ferner auch insofern Übereinstimmung mit dem Periplasmodium, als beide in Eau de Javelle innerhalb weniger Minuten gelöst werden, während das Exospor keine Veränderung erkennen läßt. Umgekehrt ist das Exospor in H_2SO_4 konz. quellbar, die Perisporanlage dagegen nicht. Mit Jod färben sich Periplasmodium und Perisporanlage gelb, in Millon'schem Reagens bleiben sie beide unverändert (nur der Sporeninhalt wird schwach violett). Die Perisporanlage stimmt also in ihren Eigenschaften mit dem Periplasmodium, nicht mit dem Exospor, überein, was als weitere Stütze dafür gelten kann, daß die Anlage eine Verdichtung des Periplasmodiums nicht eine Abspaltung des Exospors darstellt.

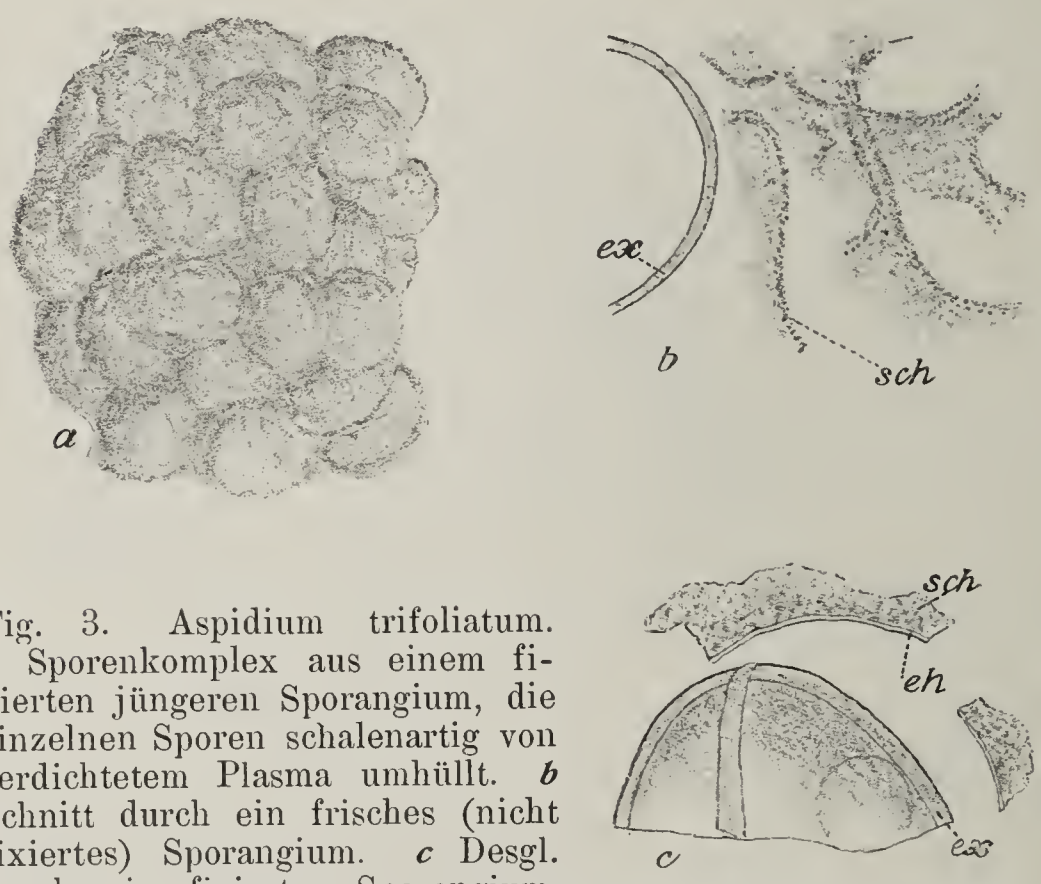


Fig. 3. Aspidium trifoliatum. *a* Sporenkomplex aus einem fixierten jüngeren Sporangium, die einzelnen Sporen schalenartig von verdichtetem Plasma umhüllt. *b* Schnitt durch ein frisches (nicht fixiertes) Sporangium. *c* Desgl. durch ein fixiertes Sporangium. *ex* Exospor, *sch* Schale aus verdichtetem Periplasma, *vh* Vakuolenhaut.

Es lag nahe, den Versuch zu machen, ob die „Vakuolenhaut“ nicht auch mittels Plasmolyse sichtbar gemacht werden könnte. Diese Methode ist aber nicht anwendbar, da die Sporangien zu undurchsichtig erscheinen, als daß man nach Plasmolyse feinere Strukturen im Periplasma erkennen könnte; und wenn die Sporangien erst einmal gewaltsam geöffnet sind, ist der Inhalt so weit zerstört, daß sich keine Plasmolyse mehr erzielen läßt.

Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Beobachtungen am frischen und am fixierten Material können wir also sagen, daß das Periplasma um jede einzelne Spore herum eine relativ dichte homogene Vakuolenhaut ausscheidet, während der Rest des Periplasmodiums aus einer dünnflüssigeren Substanz besteht, die beim Fixieren als stark körnige Masse ausfällt und sich zum größten Teil um die Spore herum anhäuft.

Auf der Oberfläche der Vakuolenhaut treten des weiteren zahlreiche Mikrosomen auf, die man an lebenden Plasmodien in ein- bis zweifacher ungefärbter Schicht schalenartig um die Spore lagern sieht (Fig. 3 *b* in *sch*). Diese Schalen sind von überraschend fester Beschaffenheit, denn auch bei vollständigem Zerdrücken der Sporen bleiben sie in zusammenhängenden Bruchstücken erhalten. Unter dieser Körnerschicht erkennt man die Vakuolenhaut, die nach innen vollständig scharf konturiert ist, gegen die Körnerschicht dagegen nur undeutlich abgegrenzt erscheint (Fig. 3 *c*).

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird die Vakuolenhaut feinkörnig, wobei die eben genannten Mikrosomen eine Rolle spielen dürften, da sie während dieser Umwandlung der Vakuolenhaut verschwinden. Man kann jetzt die Sporen zuweilen mit diesem feinkörnigen Häutchen und mehr oder weniger anhängenden Plasmodiumresten frei präparieren, d. h. von dem Periplasmodium, mit dem es bisher fest verbunden war, abtrennen. Das deutet darauf hin, daß wir es hier mit einem Stadium zu tun haben, in dem die Vakuolenhaut im Begriffe ist, sich von dem Periplasma als selbständige Lamelle loszulösen.

In älteren Sporangien, sowohl in frischen wie in fixierten, ist dieser Ablösungsprozeß vollzogen und die Spore fällt mitsamt ihrer periplasmatischen Hülle aus dem Periplasmodium heraus. Auch jetzt ist diese Hülle noch so dünn, daß es nicht immer möglich ist, sie mit Sicherheit im optischen Schnitt durch die Spore zu definieren. Bei der Oberflächeneinstellung dagegen ist sie auch in diesem Stadium leicht als körniger Überzug erkennbar.

Der nächste Schritt in der Ausbildung der Spore ist durch ein im Verhältnis zum Exospor stark beschleunigtes Wachstum der Perisporanlage charakterisiert, das allmählich zur Ausbildung der stark abgehobenen sackartigen Hülle führt. Es lassen sich alle Stadien von dem ersten Auftreten feiner Fältchen, bis zu dem definitiven weit abstehenden und zugleich stark und unregelmäßig gefalteten Mantel auffinden (Fig. 4 *a*. *b*, *c*). Der Mantel geht dabei aus dem feinkörnigen, farblosen langsam in den grobkörnigen, braungefärbten Zustand über.

Von Interesse ist bei diesen Vorgängen nur noch die Frage nach der Entstehung der Stacheln auf dem Exospor und dem Perispor. Überraschenderweise treten die Stacheln auf dem Exospor erst sehr spät auf. Man findet Sporen mit schon fast fertigem Perispor, an deren Exospor noch keine Spur von Stacheln zu erkennen ist (Fig. 5). Später kann man am Exospor kurze dünne nadelartige Auswüchse beobachten, die allmählich länger und dicker werden. Die Stacheln sind offenbar

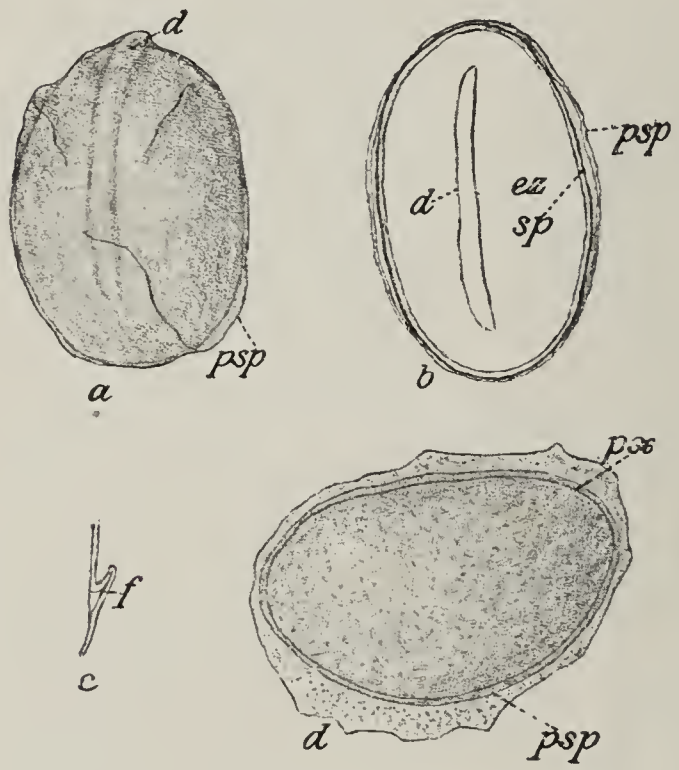


Fig. 4.

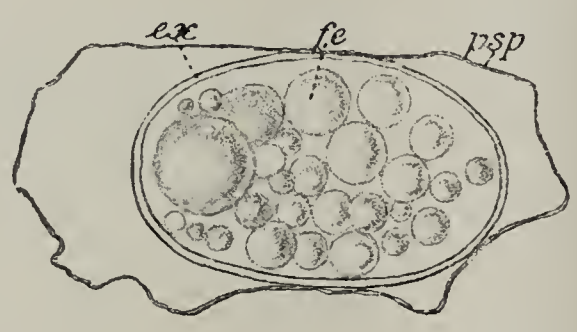


Fig. 5.

Fig. 4. Aspidium trifoliatum. Beginn der Perisporentwicklung. *ex* Exospor, *psp* Perispor, *f* junge Falte an *c* im Profil, *d* Dehiszenzleiste.

Fig. 5. Aspidium trifoliatum. Spore in der Entwicklung. Perispor (*psp*), schon fast fertig, auf dem Exospor (*ex*), aber noch keine Stacheln angelegt. *fe* Fettkügelchen, die in der reifen Spore verschwinden.

anfangs weich, denn sie sind an Präparaten jüngerer Sporen häufig nach allen Seiten hin verbogen, während sie an dem reifen Exospor stets regelmäßig radial gerichtet und gerade sind.

II. Polypodium aureum.

Bau. Die Sporenhüllen von P. aureum (Fig. 6 *a*) lassen auf den ersten Blick erkennen, daß sie zu einem anderen Typus gehören wie diejenigen von Aspidium trifoliatum. Sie stimmen in ihrem Bau mit den

eingangs genannten Sporen von Cibotium, Osmunda und Polypodium vulgare insofern überein, als ihnen im Gegensatz zu Aspidium trifoliatum eine abstehende äußere Hülle (Perispor) vollständig fehlt.

Bei Cibotium hat Fischer von Waldheim (1865), bei Polypodium Russow (1876) festgestellt, daß die Sporen sozusagen bis zur fertigen Ausbildung der Membran in der Sporenmutterzelle eingeschlossen bleiben. Es ist bei diesen Sporen daher ohne weiteres klar, daß kein Perispor vorhanden sein kann.

Bei P. aureum liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als die Sporenmutterzellmembran verhältnismäßig früh aufgelöst wird. Deshalb und ferner, um durch die Gegenüberstellung die Sachlage bei Aspidium trifoliatum deutlicher hervortreten zu lassen, sollen Bau und Entwicklung der Sporenmembran von P. aureum hier noch eine kurze Besprechung erfahren.

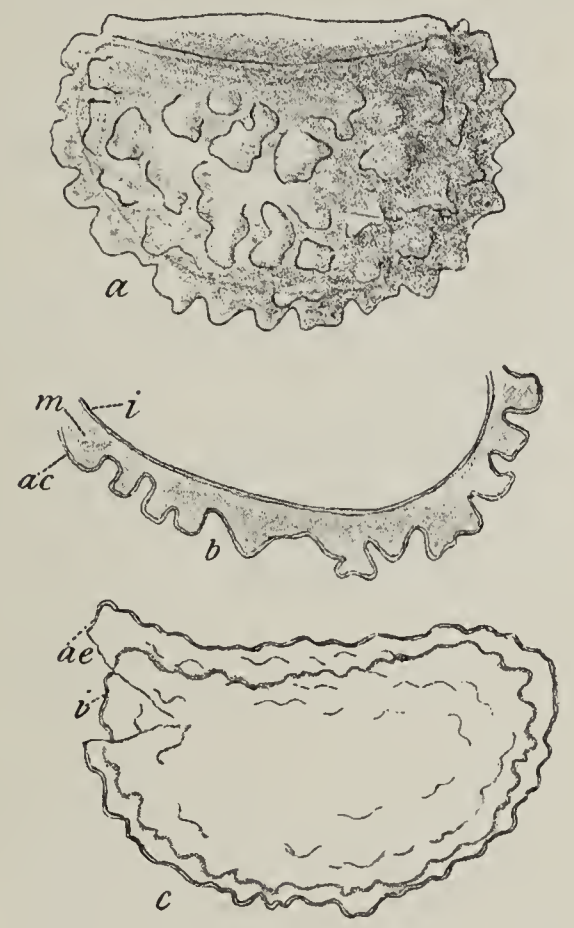


Fig. 6. Polypodium aureum. *a* Reife Spore von der Fläche. *b* Exospor im Durchschnitt (Gummiglyzerin); *i* innere, *m* mittlere, *ac* äußere Lamelle. *c* Das Exospor nach $^1/_2$ stündiger Behandlung mit 50 $^0/_0$iger Chromsäure. Die innere und äußere Lamelle treten scharf hervor, die mittlere ist aufgelöst. Vergr. 1 : 600.

Das Exospor von P. aureum ist mit groben abgeflachten Warzen bedeckt, die im Flächenbild unregelmäßig ineinanderfließende tropfige Auswüchse, im Längsschnitt große ebenfalls unregelmäßige Höcker bilden. Schnitte durch Gummiglyzerinpräparate zeigen vor allem, daß die Sporenmembran sehr viel dicker ist wie bei Aspidium trifoliatum. Daher kann man auch hier leicht erkennen, daß die Sporenhülle eine einheitliche, aber in drei Lamellen differenzierte Membran darstellt. Von den drei Schichten erweist sich die innere schwach, die äußere stark kutisiert, die mittlere als zellulosehaltig, wie aus folgenden Reaktionen hervorgeht: Mit Chlorzinkjod färben sich die äußere und innere Lamelle gelbbraun, die mittlere schmutzig violett. Cyaninlösung (20 Tropfen alkoh. Lösung auf 100 ccm Aq.) wird von der äußeren Lamelle stark gespeichert, während die innere nur ganz schwache Färbung erkennen läßt. KOH wandelt die vorher farblose äußere Lamelle momentan in ein intensiv zitronengelbes Häutchen um, die innere da-

gegen nicht. Bei Sporen, die 12 Stunden in H_2SO_4 konz. gelegen hatten, bleibt die äußere Lamelle unverändert, während die beiden inneren scheinbar verschwinden. Nach Auswaschen der H_2SO_4 und Behandlung mit Eau de Javelle wird aber auch die innere Lamelle wieder sichtbar und erscheint jetzt stark gequollen. Wird dann das Eau de Javelle mit 1 %iger HCl neutralisiert, dann färben sich alle drei Lamellen in Chlorzinkjod gelb. Sudan, Saffranin und Ziehl'sches Fuchsin wird von der äußeren Lamelle besonders stark gespeichert. Überraschend ist das Bild nach Behandlung mit 50 %iger Chromsäure. Es spaltet sich die äußere Lamelle nach ca. $^1/_2$ Stunde infolge Auflösung der mittleren Lamelle von der inneren ab (Fig. 6 *c*) und bleibt nach 12 bis 16 Stunden als scharf konturiertes Häutchen allein übrig, während die beiden anderen völlig verschwunden sind. In Chromschwefelsäure lösen sich die beiden inneren Lamellen ebenfalls.

Typische Kutikularisation zeigt also nur die äußere Exosporlamelle, die Imprägnierung der inneren kann man nur als kutikulaartig bezeichnen.

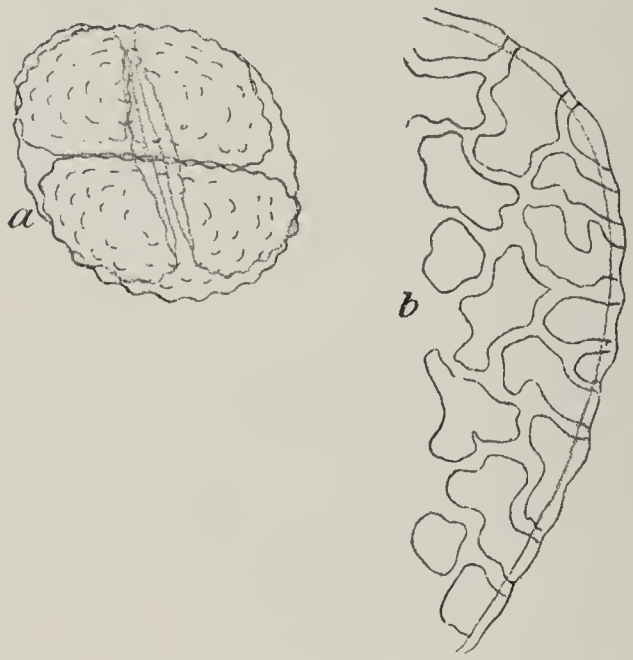


Fig. 7. Polypodium aureum. *a* Sporentetrade. Je zwei Sporen liegen gekreuzt, die feine Wellung der Membran stellt den Beginn der Warzenbildung dar. *b* etwas älteres Stadium, läßt den Beginn der Warzenbildung deutlicher erkennen.

Eine Hülle, die wie das Perispor von Aspidium trifoliatum in Eau de Javelle löslich ist, fehlt bei Polypodium aureum ganz. In chemischer Beziehung entspricht demnach die einzige vorhandene Membran der Polypodium-Spore dem Exospor von Aspidium trifoliatum.

Entwicklung der Sporenmembran. Junge Sporen von 20 bis 28 μ Länge, die noch in Tetraden beisammen liegen, besitzen sehr dünne, vollständig glatte Membranen, an denen keinerlei Differenzierung zu erkennen ist [1]). Die Membranen

1) Es herrscht noch vielfach die Annahme, daß bei den in Rede stehenden Farnen die Sporenmutterzellen durch zwei aufeinander senkrecht stehende Wände in Tetraden zerfallen, und daß die Dehiszenzleisten an den Sporen den Kanten entsprechen, an denen die vier jungen Sporen aneinander stoßen. Fig. 7 *a* zeigt, daß das nicht der Fall ist, da stets die zwei Sporenpaare einer Mutterzelle

zeigen in etwas älteren, ebenfalls noch in Tetraden vereinigten Sporen eine sehr feine Wellung (Fig. 7 *a*). Eine Schichtung läßt sich auch jetzt weder durch Färbung noch durch Quellungs- oder Lösungsmittel nachweisen. Man sieht aber bei Einstellung der Oberfläche, daß die Wellungen den späteren Warzen entsprechen (Fig. 7 *b*). Erst wenn die Warzen in der Flächenansicht deutlicher geworden sind, läßt sich eine Differenzierung der Membran in je eine sehr feine innere und äußere und eine dickere mittlere Schicht feststellen. Alle drei Schichten färben sich mit Chlorzinkjod gelb. Durch lokales Wachstum der mittleren Schicht entstehen dann die Warzen, die anfangs ziemlich gleichmäßig rundlich, später mehr abgestutzt und durch schärfer eingeschnittene Buchten getrennt sind.

Dieser Entwicklungsgang zeigt in unzweideutiger Weise, daß die Sporen von Polypodium nur ein Exospor, kein Perispor besitzen.

III. Systematische Bedeutung der Sporenhülle.

Da nach Russow Polypodium vulgare und P. Phyllitidis so gebaut sind wie P. aureum und andererseits nach Tschistiakoff und Kny Aspidium falcatum und A. filix mas wie A. trifoliatum ein Perispor besitzen, lag es nahe, zu prüfen, ob das Fehlen bzw. Vorhandensein eines Perispors dieser Farnpflanzen zur Charakteristik der beiden Gattungen gehöre oder nicht und zutreffendenfalls, ob dieses Merkmal vielleicht allgemein bei den leptosporangiaten Filicinen von Wert sein könne. Bei der noch immer an vielen Stellen vorhandenen Unklarheit über die verwandtschaftliche Verknüpfung der Farngruppen muß jedes Merkmal, das auf phylogenetische Beziehungen schließen läßt, willkommen sein.

Nachdem die ersten Pteridologen (O. Swartz 1806, C. Schkuhr 1809, C. B. Presl 1836 und besonders V. J. Hooker und J. G. Baker 1868) die Farne ausschließlich nach der Gestalt und Lage des Indusiums geordnet hatten, war vor allem von Mettenius (1856 und a. a. O.) darauf hingewiesen worden, daß der gesamte Aufbau der Farnpflanzen zur Auffindung einer natürlichen Grundlage für das System der Farne heranzuziehen sei. Daraufhin wurden im Laufe der letzten Jahrzehnte die Anordnung der Gefäßbündel (Presl 1836, Mettenius 1856, Kuhn 1882, Tansley 1907—1908, Bower 1908) im Stamm und in den Blattstielen, die Blattnervatur (Mettenius 1856),

---

miteinander gekreuzt liegen. Die Dehiszenzleiste entspricht also nur der gemeinsamen inneren Kante je zweier Sporen, was übrigens schon aus den Angaben von Russow (1872) u. a. hervorgeht.

der Bau der Blattschuppen (ob Zellreihen oder Zellflächen [Kuhn]), Gestalt der Sporangien und Verlauf des Annulus (Mettenius 1856), Segmentierung der Sporangiummutterzellen (Goebel 1882, Prantl 1892), Ausbildung eines Rezeptakulums (Plazenta nach Goebel) als Träger der Sori (Prantl 1892) zur Gruppierung der Farne verwendet. Nachdem dann weiter Goebel (1889, pag. 20 und 1896, pag. 69) hervorgehoben hatte, daß es eine ungerechtfertigte Einseitigkeit sei, nur den Sporophyten zu berücksichtigen, hat vor kurzem ein Schüler Goebel's (Schlumberger 1911) den Bau der Prothallien (Drüsenhaare, Ausbildung des Antheridiumdeckels) mit Erfolg zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Polypodiaceen zu den Cyathaeaceen benutzt.

Der Bau der Sporen hat nun bisher nur in beschränktem Maße zur Charakterisierung der Farngruppen Verwendung gefunden. Besonders Prantl (1882) hat auf den Unterschied in der Gestalt der Sporen (tetraedrisch oder bilateral) Wert gelegt und die Verbreitung dieser Sporenformen in den Familien tabellarisch zusammengestellt (1882, pag. 11). Die Verwendung dieses Merkmals als Familiencharakter scheint aber — mit Unrecht — wenig Anklang gefunden zu haben, was vielleicht damit zusammenhängt, daß ausnahmsweise tetraedrische und bilaterale Sporen nebeneinander vorkommen (bei Angiopteris, Marattia, Kaulfussia nach Jonkman 1878). Prantl und Luerssen (1889) haben weiterhin auch die Beachtung der Oberflächenbeschaffenheit der Sporen gefordert und Prantl hat (1882, pag. 407 und 408) zum Gebrauch bei den Diagnosen einige Ausdrücke zur Bezeichnung der häufig vorkommenden „Verdickungsformen des Exospors“ (!) vorgeschlagen. Er teilt diese in zwei Hauptgruppen: solche, die „nicht hoch genug sind, um in der Profilansicht wahrgenommen zu werden“, die granulatae und solche, die auch im optischen Sporenquerschnitt deutlich sind, die elevato-lineatae, verrucosae und verruculosae. Aus dieser Einteilung geht hervor, daß Prantl die Perisporien — die offenbar in der Gruppe der elevato-lineatae enthalten sind — nicht kennt. Es war natürlich nicht zu erwarten, daß bloße Verschiedenheiten in der Oberflächenstruktur des Exospors eine besondere systematische Bedeutung haben könnten, ebensowenig, als diese etwa der Struktur der Exine der Pollenkörner zukommt. Daher verwenden Prantl und Luerssen die Oberflächenstruktur auch nur zur Charakterisierung der Spezies. In dem Vorhandensein oder Fehlen eines Perispors kann man aber einen prinzipiellen Unterschied erkennen, der eventuell phylogenetisch von Bedeutung ist. Es ist daher wohl

der Mühe wert, eine Stichprobe zu machen — mehr kann das Folgende nicht sein — ob die Verteilung der Perisporien in einem, dem heutigen Stande der Forschung entsprechenden System, eine solche Annahme zu begründen imstande ist.

Als System wurde die Anordnung in Christ, „Die Farnkräuter der Erde“ (1897), zugrunde gelegt und aus dem Straßburger Herbarium folgende, beliebig herausgegriffene Vertreter der Christ'schen Hauptgruppen auf den Bau der Sporen hin untersucht.

Polypodium.

Eupolypodium: suspensum, cultratum, mollicomum, Kashianum, moniliforme, vulgare.
Lepicystis: squamatum.
Goniophlebium: glaucophyllum, lepidopteris, trilobum.
Phlebodium: aureum.
Campyloneuron: gracile, opacum, Wigthianum, angustifolium, decurrens, Phyllitidis.
Niphobolus: heteractis, fissum.
Craspedaria: salicifolium.
Pleopeltis: simplex, Hamiltonia, juglandifolia, ireoides.
Lecanopteris: —
Drynaria: quercifolia, musaefolium.

Aspidium.

Sagenia: trifoliatum, Plumieri, cicutarium, decurrens, plantaginoides.
Pleocnemia: membranifolia.
Hemicardion: —
Cyrtomium: falcatum.
Cyclodium: meniscioides.
Faydenia: —
Luerssenia: —
Polystichum: capense, aristatum, aculeatum, arbuscula, auriculatum, extensum, lobatum, Lonchitis, molle, propinquum.
Mesochlaena: asplenioides.
Lastraea: Filix mas, oreopteris, hispidum, remotum, cristatum.

Von den angeführten Arten sind in der Gattung Polypodium alle nach dem Typus von P. aureum gebaut, besitzen also nur ein mit mehr oder weniger deutlichen Hervorragungen verziertes Exospor.

In der Gattung Aspidium konnte nur bei A. truncatum ein Perispor nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Wahrscheinlich ist ein solches ursprünglich vorhanden, aber an den alten Sporen seiner Sprödigkeit wegen wieder zerfallen. Alle übrigen untersuchten Arten

besitzen ein mehr oder weniger weit abstehendes und gefaltetes Sackperispor. Bei der großen Anzahl von Aspidium-Arten mit typischem Perispor wird man trotz des einen zweifelhaften Falles wohl sagen können, daß die Ausbildung eines sackartigen Perispors für die Gattung Aspidium charakteristisch ist.

In der Gattung Polypodium macht aber eine Spezies eine Ausnahme, nämlich das merkwürdige, von Karsten (1894 und 1895) beschriebene Polypodium imbricatum. An einem kleinen Fiederchen, das ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. Karsten verdanke, konnte ich mich von dem Vorhandensein des knäuelartig um die Spore gewickelten Perisporbandes überzeugen. Das Band entspricht nach der von Karsten mitgeteilten Entwicklung offenbar einem in einen dünnen Faden zerspaltenen Sackperispor und hat somit Ähnlichkeit mit den Elateren von Equisetum, mit denen es auch Karsten vergleicht. Das Perispor von P. imbricatum (vielleicht auch die nahe verwandte Spezies P. sarcopus) zeigt also in seinem Sporenbau einen scharfen Unterschied gegen alle übrigen Polypodium-Arten. Nach Karsten (1894, pag. 87; 1895, pag. 169) ist die Nervatur netzförmig, die Seitennerven bilden Maschen, die kleineres Netzwerk mit freien, etwas zurückgebogenen Nervenendigungen umschließen. Auf einer dieser Nervenendigungen entspringt der Sorus. Ihre Nervatur ähnelt derjenigen von P. lomarioides. Außerdem fehlt ein Indusium. Wenn es sich bestätigen sollte, daß im übrigen die Gattung Polypodium kein Perispor ausbildet, dann müßte die von Karsten beschriebene Pflanze eventuell bei Aspidium oder bei einer anderen perisporbesitzenden Gruppe eingereiht werden.

Eine andere Form, deren systematische Stellung auf Grund des Sporenbaues kontrolliert werden kann, ist Athyrium rhaeticum (L.) Rott. = Polypodium alpestre Hoppe. Hier ist das Indusium zu einem sehr kleinen und vergänglichen Rudiment verkümmert, deshalb übersehen und die Pflanze früher als Polypodium alpestre beschrieben worden. Eine Prüfung des Herbarmaterials ergab, daß die Sporen ein sackförmiges, allerdings dünnes und durchsichtiges Perispor besitzen. Die Sporen gehören also nicht zu dem Polypodium-Typus. Es mußte aber nun nachgesehen werden, ob die Gattung Athyrium in dem Besitze des Sackperispors mit Aspidium übereinstimmen.

Von der relativ kleinen Gruppe (Christ zählt nur 12 Arten auf) wurden untersucht:

Athyrium decurtatum
„ filix femina
„ „ „ var. purpuratum

Athyrium filix femina var. apuaeformis
" " " ., fissideus
" " " ., coronans
" " " " dentigera
" " " " Fritzelliae
" macrocarpum
" nigripes
" selenopteris
" umbrosum
" oxyphyllum var. Kulhaitense Atkins.

Merkwürdigerweise ergab sich, daß A. filix femina und alle seine Varietäten bis auf var. Fritzelliae und var. dentigera ganz glatte perisporlose Membranen besitzen; ebenso A. selenopteris. Dagegen hat A. macrocarpum und A. umbrosum ein sehr weit abstehendes, A. oxyphyllum var. Kulhaitense ein sehr stark gefaltetes Perispor. Bei A. filix femina var. dentigera sind nur kleine abgerundete, wenig abstehende Fältchen vorhanden. Ähnlich scheint sich var. Fritzelliae zu verhalten, während bei A. nigripes die Sporen meist glatt waren, hier und da aber Reste eines Perispors zu zeigen schienen. Die Gattung Athyrium enthält also perisporbesitzende Formen, wenn sie auch in ihrer jetzigen Umgrenzung nicht bloß solche Formen umschließt. Jedenfalls rechtfertigt dieses Verhalten aber die Zuteilung von A. alpestre zu Athyrium eher als zu Polypodium.

Es gibt nun auch eine ganze Reihe von Gattungen, die sich noch keine feste Stellung im System haben erobern können. Von einer Besprechung der allgemeineren in Betracht kommenden systematischen Werke (Diels in Engler-Prantl 1902, Engler 1903, Wettstein 1910) soll hier abgesehen und nur die Unterschiede in den beiden wichtigsten Spezialindizes der letzten Jahre, Christ (1897) und Christensen (1905), berücksichtigt werden.

In einer Besprechung des Index filicum von Christensen macht Christ u. a. folgende Bemerkungen:

„Peranema, Diacalpe, Acrophorus einerseits, Woodsia und Cystopteris andererseits werden wohl schließlich auch zu den Aspidieae (bei Lastraea) gezogen werden müssen."

Die beiden Gattungen Dipteris und Neocheiropteris, die Christensen zu den Aspidieae stellt, tragen nach Christ vorwiegend polypodioiden Charakter. „Ersteres Genus wird am nächsten zu Cheiropleuria und Platycerium treten müssen, welche beide mit Acrostichum aureum nicht das allermindeste gemein haben und aus den Acrosticheae zu entfernen sind, um unter den Polypodieae ihren Platz einzunehmen."

Elaphoglossum ferner ist nach Christ mit Rhipidopteris und Trachypteris „eine entschiedene Polypodiee".

Eine Entscheidung über die Zugehörigkeit der angeführten Gattungen ließe sich vielleicht durch die Berücksichtigung des Sporenbaues herbeiführen. Es müßte zu diesem Zwecke festgestellt werden, ob für die ganze Gruppe der Polypodiaceae einerseits und für diejenige der Aspidiaceae andererseits das Fehlen bzw. Vorhandensein des Perispors charakteristisch ist.

Ich habe das nur an einigen zufällig herausgegriffenen Spezies kontrollieren können; die Ergebnisse dieser Untersuchung sind in der folgenden Übersicht — nach Christ geordnet — zusammengestellt sind.

Ohne Perispor.	Mit Perispor.
Polypodiaceae Mett.	
Acrosticheae.	
Chrysodium aureum, praestantissimum.	Elaphoglossum scalpellum Moore, E. pallidum (Bak.), E. glabellum J. Sm., E. tectum Moore, E. Borganum (Fée) Moore, E. spathulatum (Fig. 8e). Lomariopsis — Polybotrya appendiculata Willd. var. Hamiltoniana Wall., cervina (L.) Klf. Rhipidopteris peltata Schott. Gymnopteris costata Wall. var. deltigera, G. contaminans Bedd. Microstaphyla —
Vittarieae Goebel.	
Vittaria scolopendrina (Bory), V. Deppeana K. Müll. Monogramme trichoidea. Pleurogramme graminifolia. Pteropsis angustifolia. Hecistopteris pumila. Anetium citrifolium. Antrophyum immersum, plantagineum.	
Gymnogrammeae Kuhn.	
Hemionitis palmata. Neurogramme javanica. Gymnogramme Orbignyana Mett., G. mohriaeformis Kzl. Jamesonia imbricata, J. cinnamomea. Monachosorum davallioides.	

Ohne Perispor.	Mit Perispor.

Polypodieae Mett. ex parte.

Polypodium s. oben S. 335.
Dipteris conjugata Reinw., D. Wallichii R. Br.
Platycerium alicorne.
Cheiropleuria —
Hymenolepis spicata (L. fil.).
Neurodium lanceolatum (?).
Taenitis blechnoides (? cf. Fig. 8 *b-d*).
Drymoglossum carnosum (?), D. piloselloides (? cf. Fig. 8 *f*).
Cuspidaria —

Pterideae.

Adiantum curvatum, Capillus Veneris. — Nottochlaena nivea, N. chrysophylla.
Ochropteris palleus.
Cheilanthes allosuroides, Bowini.
Cassebeera triphylla.
Onychium auratum.
Llavea cordifolia.
Cryptogramme (Allusurus) crispus.
Pellaea hastata.
Pteris semipinnata, P. serratula, P. umbrosa.
Actiniopteris australis.
Plagiogyria glauca.

Aspleniaceae Mett.

Blechneae.

Sadleria polystichoides, S. Souleytiana. — Blechnum arborescens.
Brainea insignis. — Woodwardia virginica.
Doodia media, D. caudata.

Asplenieae.

Asplenium flaccidum, A. rutaefolium, A. dinophyllum, A. furcatum, A. bulbiferum, A. ruta muraria, A. obtusatum, A. marinum, A. viride, A. trichomanes, A. auritum, A. palmatum, A. crenulatum, A. nidus, A. flabellifolium.
Ceterach —
Scolopendrium —
Hemidictyum —
Allantoidea —
Diplazium —

Ohne Perispor.	Mit Perispor.
	Athyrium decurtatum, A. oxyphyllum, A. filix femina var. dentigera, A. umbrosum, A. macrocarpum, A. filix femina var. purpurata (?), desgl. var. fissidens (?), desgl. var. coronans, A. selenopteris (?).
Aspidiaceae.	
Cystopteris fumarioides (Fig. 8 *a*), C. fragilis.	Aspidium s. oben S. 335.
Onoclea sensibilis.	Phegopteris spectabilis, Ph. Poeppigii, Ph. canescens.
	Hypolepis repens, H. tenuifolia.
	Plecosurus —
	Oleandra nereiformis.
	Woodsia hyperborea, W. ilvensis, W. Perriniana.
	Hypoderris —
	Struthiopteris orientalis, S. germanica.
	Acrophorus —
	Diacalpe aspidioides.
	Peranema cyathoides.
	Didymochlaena sinuosa.

Soweit die geringe Zahl der untersuchten Pflanzen überhaupt ein Urteil zuläßt, würde von dem Gesichtspunkt des Sporenbaues der größte Teil der Christ'schen Acrosticheae näher an die Aspidiaceae zu stellen sein. Interessanterweise gilt das aber nicht für die alte, von jeher in ihrer Stellung unsichere Gattung Acrostichum (L. pt.), nämlich Chrysodium aureum und Ch. praestantissimum, deren beide Arten kein Perispor aufweisen. Ebenso scheint auch die Gattung Cystopteris kein Perispor zu besitzen (Fig. 8 *a*), und daher, entgegen der Ansicht von Christ, eher mit Chrysodium als mit den Aspidiaceae zu vereinigen zu sein. Die Gattungen Peranema, Diacalpe und Woodsia, die Christ im Gegensatz zu Christensen zu den Aspidiaceae gezogen wissen will, besitzen tatsächlich aspidioide Sporen; aber, wie gesagt, die Hauptmenge der Christ'schen Acrosticheae hat ebensolche Sporen aufzuweisen. Wenn Christ den Gattungen Elaphoglossum und Rhipidopteris polypodioiden Charakter zuschreibt, so steht allerdings der Sporenbau damit in Widerspruch. Denn sowohl die untersuchten Elaphoglossum-Arten (vgl. Fig. 8 *e*), wie Rhipidopteris peltata haben sehr typische Sackperisporien ausgebildet. Dagegen fehlt bei Dipteris das Perispor, so daß danach die Einordnung dieser Gattung unter die Polypodiaceae (Christ) gerechtfertigt wäre. Bemerkenswert ist ferner,

daß die Gattung Onoclea, die bei Christ in die Aspidieae eingereiht ist, während sie nach Christensen zu den Woodsieae, in die Nähe von Cystopteris gehört, ebenfalls kein Perispor zu besitzen scheint.

Eine auffällige Ausnahme unter den Pteridinae bildet Nothochlaena. Die beiden untersuchten Arten N. nivea und N. chrysophylla haben ein dünnes, leicht abbrechendes Sackperispor und weichen dadurch von allen übrigen untersuchten perisporlosen Pterideen ab.

Einige besondere Bemerkungen sind nun noch über zwei Gattungen der Polypodieae, nämlich Taenitis und Drymoglossum, zu machen. Beide haben sehr merkwürdig gebaute Sporen. Bei Betrachtung der Sporen von Taenitis blechnoides (Fig. 8 *b*—*d*) glaubt man zuerst ein Perispor vor sich zu haben. Bei näherer Untersuchung stellt sich aber heraus, daß das scheinbare Perispor von einer soliden Leiste gebildet wird, die wie der Ring des Saturn um die Spore zieht, entweder ganz geschlossen, oder an ein oder mehreren Stellen unterbrochen ist und bisweilen an drei leisen Einbuchtungen der eigentlichen Sporenmembran annähernd eiförmige Anschwellungen trägt. Die Leiste ist ganz fein, die Oberfläche der Sporenkugel verhältnismäßig grob gekörnt. Nach dem ganzen Bau der Spore ist kein Grund vorhanden, den Ring als ein Perispor zu betrachten, er dürfte vielmehr in seiner Entstehung den Stacheln (vgl. Cystopteris, Fig. 8 *a*) bzw. den Dehiszenzleisten entsprechen.

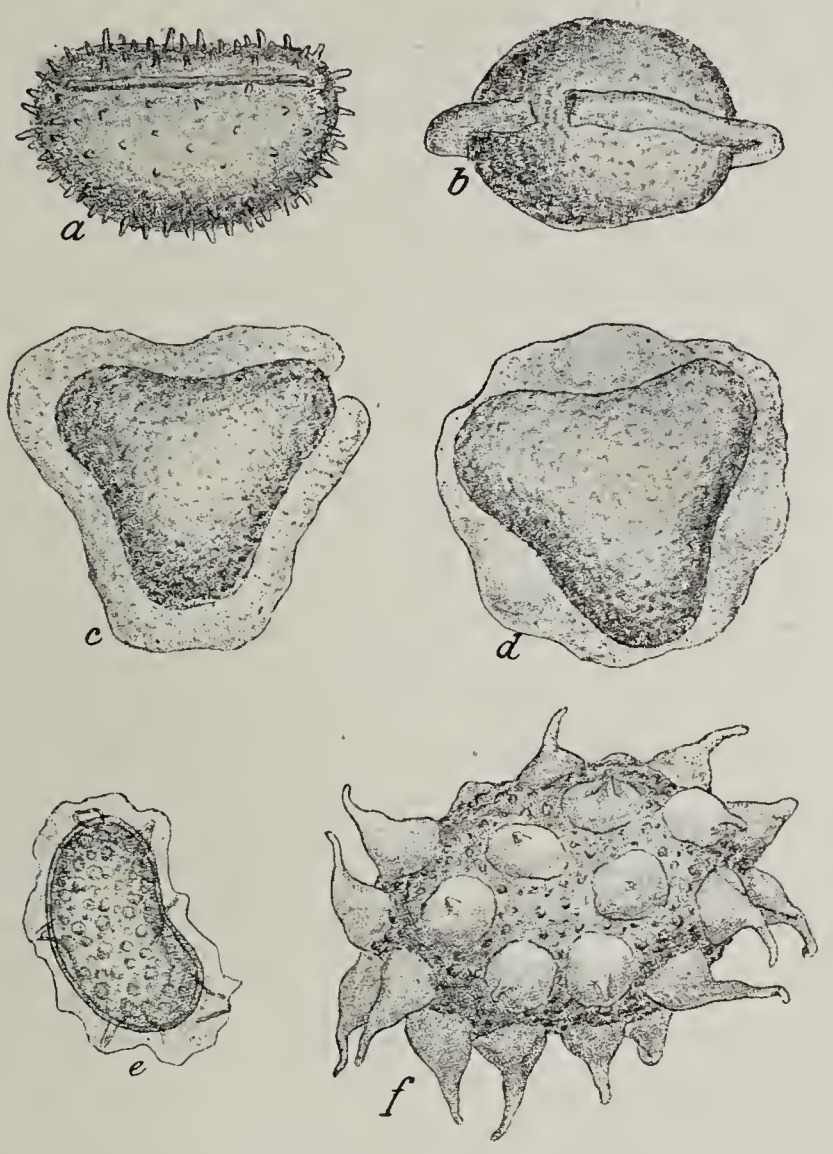


Fig. 8. Reife Sporen von *a* Cystopteris fragilis (kein Perispor); *b* Taenitis blechnoides (kein Sackperispor); *c*, *d* dasselbe von oben; *e* Elaphoglossum spathulatum (Sackperispor); *f* Drymoglossum piloselloides (kein Sackperispor). Vergr. 1 : 600.

Zweifelhafter ist die Sachlage bei den noch merkwürdigeren Sporen von Drymoglossum piloselloides. Hier ist die ganze Sporenoberfläche mit soliden rübenartig ausgezogenen Warzen bedeckt und die schmalen zwischen den Basen der Warzen frei bleibenden Streifen grob punktiert (Fig. 8 *f*). Diese Warzen sind etwas gefärbt, an der Spitze weniger als an der Basis, und der Farbstoff mit Eau de Javelle ausziehbar, wie bei dem Perispor von Aspidium trifoliatum. Aber die ganze Hülle bleibt in Eau de Javelle ungelöst und gibt mit Chlorzinkjod eine sehr blasse schmutzig-violette Färbung. Diese Eigenschaften sprechen dagegen, daß es sich hier um ein Sackperispor handelt. Ein gewöhnliches Exospor kann aber ebenfalls nicht vorliegen, denn erstens gibt die warzige Membran keine Kutinreaktion und zweitens spaltet sich, schon durch Druck auf das Deckglas, sehr leicht innerhalb der warzigen Membran eine Lamelle ab, die Kutinreaktion gibt, also kaum ein Endospor sein kann, sondern wohl das Exospor vorstellen wird [1]).

Diese beiden Fälle wären also entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen, ehe sich bestimmt sagen läßt, daß für die ganze Gruppe der Polypodieae das Fehlen eines Perispors charakteristisch ist.

Im Anschluß an das eben Gesagte sei nun noch bemerkt, daß wahrscheinlich alle übrigen Farngruppen (Polyangia, Christ) kein Perispor ausbilden. Für die Cyatheaceen und Osmundaceen ist das bekannt. Für die Davalliaceen hat es die Prüfung einiger Formen (Nephrolepis cordifolia, Davallia pentaphylla, D. solida, Loxsoma Cunninghami, Microlepia strigosa, Saccoloma inaequale, Dennstaedtia tenera, D. scabra) als wahrscheinlich ergeben, ebenso für die Hymenophyllaceae (Trichomanes alatum, T. crinitum). Nach den bisherigen Untersuchungen besitzen auch die Oligangia (Christ), d. h. die Matoniaceae und Gleicheniaceae, sowie die Monangia, also die Schizaeaceae und Parkeriaceae, sowie schließlich die Eusporangiatae (Marattiaceae und Ophioglossaceae) keine Perisporien.

Soweit sich bis jetzt übersehen läßt, wäre also der Besitz eines Perispors charakteristisch für die Aspleniaceae und Aspidiaceae. Unter den Polypodiaceae findet sich ein Perispor nur bei den Acrosticheae, deren Zugehörigkeit zu den Polypodiaceae aber nicht als sicher gelten kann. Bei allen übrigen Filicinen wird kein Perispor ausgebildet.

---

1) Drymoglossum carnosum weist auf der Sporenoberfläche nur eine feine netzartige Struktur auf, von der es zweifelhaft ist, ob sie ein Perispor darstellt oder nicht.

Es sei hier nun nochmals ausdrücklich betont, daß die verhältnismäßig geringe Ausdehnung [1]), die hier der Sporenuntersuchung gegeben werden konnte, auf keinen Fall zur sicheren Begründung der systematischen Bedeutung der Perisporien ausreicht, daß also die ausgesprochenen Ansichten nur als Anregungen zu weiteren Untersuchungen aufgefaßt werden sollen. Es muß den Pteridologen überlassen bleiben, die Verbreitung der Perisporien im einzelnen festzustellen und deren systematische Bedeutung endgültig zu beurteilen.

Gehen wir nun zu allgemeinerer Betrachtung der systematischen Bedeutung des Perispors an sich über, so zeigt sich, daß die Pteridophyten eine eigenartige Stellung gegenüber allen anderen höheren Pflanzen einnehmen. Sie sind die einzige Abteilung, bei der Perisporien vorkommen (vgl. Hannig, 1911, III). Durch besonders merkwürdige Perisporien sind bekanntlich die Hydropteriden (Azolla, Salvinia, Marsilia, Regnellidium, Pilularia) und Equiseten ausgezeichnet; durch das Fehlen von Perisporien die Eusporangiaten (Marattiaceae und Ophioglossaceae), sowie die Lycopodiales (Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Isoetaceae), und nur bei den Leptosporangiaten kommen perisporführende und perisporfreie Formen nebeneinander vor. Wenn man bedenkt, daß die Perisporien unter Mitwirkung des lebenden Periplasmodiums gebildet werden, wird man zugeben müssen, daß die Perisporbildung eine so auffallende Eigentümlichkeit der Farnsporen ist, daß ihr wohl systematische bzw. phylogenetische Bedeutung zukommen könnte. Es ist nun ohne weiteres einzusehen, daß die Pteridophyten sich nicht so gruppieren lassen, daß die Formen ohne Perispor an dem Anfang, die mit Perispor am Ende einer fortlaufenden Reihe stünden; denn die Lycopodiales gehören in gewisser Beziehung wenigstens zu den höchststehenden Abteilungen. Wenn also den Perisporien direkt wirklich eine phylogenetische Bedeutung zukäme, dann könnte man nur sagen, daß sie eine gewisse Organisationsstufe innerhalb der Pteridophyten darstellt, die von den höchststehenden Formen bereits wieder verlassen worden ist. Es wäre danach das Wahrscheinlichste, daß die niedrigsten Organisationsstufen der Pteridophyten noch keine Perisporien, die höchsten dagegen keine Perisporien mehr besitzen.

Diese Auffassung würde mit der Anordnung stimmen, die Wettstein (1910) in seinem Handbuch gegeben hat. Danach sind die Ophioglossaceen als die einfachsten Formen zu betrachten, es folgen

---

1) Christensen führt in seinem Index im ganzen 5940 Farnspezies auf.

die ihnen nahestehenden Marattiaceen, dann die Eufilicinen, innerhalb deren die Perisporbildung zum ersten Male auftritt, um bei den Hydropteriden und Equisetaceen ihren Höhepunkt zu erreichen und dann bei den Isoetaceen, Psilotaceen, Lycopodiaceen und Selaginellaceen wieder zu verschwinden. Wenn es gelänge, festzustellen, daß auch innerhalb der Eufilicinen höhere morphologische Organisation und Ausbildung von Perisporien Hand in Hand gehen, würde man darin eine Bestätigung der phylogenetischen Bedeutung der Perisporien erblicken können.

Zusammenfassung.

1. Innerhalb der Eufilicinen kommen Gattungen mit und solche ohne Perispor nebeneinander vor.

2. Das Perispor (entwicklungsgeschichtlich untersucht an Aspidium trifoliatum) ist ein sogenanntes Sackperispor, das lose um das Exospor gelegt ist und mehr oder weniger starke Falten bildet.

3. Das Sackperispor entsteht aus der Hautschicht der Sporenvakuole, liegt der Spore ursprünglich als äußerst feines Häutchen eng an und wächst nachträglich unter Faltenbildung (Fig. 4, S. 330).

4. Auf dem Exospor entstehen bei Aspidium trifoliatum lange nach der Bildung der Perisporfalten zahlreiche, verhältnismäßig große stachelartige Auswüchse (Fig. 1, S. 324).

5. Polypodium aureum besitzt kein Perispor, sondern nur ein in drei Lamellen differenziertes Exospor. Auch ein Endospor fehlt (Fig. 6, S. 331).

6. Das Fehlen eines Perispors scheint für die Gattung Polypodium charakteristisch zu sein (polypodioide Sporen), andererseits das Vorhandensein eines solchen für die Gattung Aspidium (aspidioide Sporen).

7. Wahrscheinlich kommt dem Perispor überhaupt eine Bedeutung für die Gruppierung der Gattungen innerhalb der Polypodiaceae, Asplenіaceae und Aspidiaceae zu.

Literatur.

Bäsecke, P., Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel der Filicinen, sowie über den Ersatz des Korkes bei dieser Pflanzengruppe. Bot. Zeitg. 1908, Bd. LXVI, pag. 25—87.

Bower, F. O., The origin of a landflora. London 1908.

Campbell, D. H., The structure and development of Mosses and Ferns. II. Ed. New-York 1905.

Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.

Ders., Einige Bemerkungen zu dem Index filicum von C. Christensen. Hedwigia 1908, Bd. XLVII, pag. 145—155.

Christensen, C., Index Filicum sive enumeratio omnium generum specierumque Filicum et Hydropteridum etc. Hafniae 1906. 59 u. 744 S.

Diels, L., Polypodiaceae. I. 4. von A. Engler u. K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1902.

Engler, A., Syllabus der Pflanzenfamilien. 3. Aufl. 233 S. Berlin 1903.

Fischer, H., Beiträge zur Morphologie der Farnsporen. 69. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1891. Breslau 1892.

Fischer von Waldheim, Al., Über die Entwicklung der Farnsporen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1865/66, Bd. IV, pag. 349.

Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. 1881, Bd. XXXIX, pag. 681.

Ders., Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, Bd. LXXII, pag. 1—45.

Ders., Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 67.

Hannig, E., Über die Bedeutung der Periplasmodien.

I. Die Bildung des Perispors bei Equisetum. Flora 1911, Bd. CII, 3. Heft, pag. 209—242.

II. Die Bildung der Massulae von Azolla. Flora 1911, Bd. CII, 3. Heft, pag. 243—278.

III. Kritische Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung von Tapeten und Periplasmodien. Flora 1911, Bd. CII, 4. Heft, pag. 335 bis 382.

Hooker, W. J. und Baker, J. G., Synopsis Filicum. London 1868.

Jonkman, H. F., Über die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen. Bot. Zeitg. 1878, Bd. XXXVI, pag. 129—143.

Juel, H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nov. act. veg. soc. sc. Upsaliensis 1907, Bd. I [4], Nr. 9, pag. 1—38.

Karsten, G., Die Elateren von Polypodium imbricatum. Flora 1894, Bd. LXXIX, pag. 57—91.

Ders., Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1895, Bd. XII, pag. 117—194.

Kny, L., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter. Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. VIII, pag. 1—15.

Ders., Entwicklung von Aspidium filix mas Sw. Text zu Kny. Bot. Wandtaf. XCV. Berlin 1895.

Kuhn, M., Die Gruppe der Chaetopterides unter den Polypodiaceen. Festschr. d. Realschule. Berlin 1882.

Linsbauer, K., Zur Verbreitung des Lignins bei den Gefäßkryptogamen. Österr. bot. Zeitschr. 1899, Bd. XLIX, pag. 317—323.

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. II: Cormophyta zoidiogamia. Jena 1909.

Luerssen, Chr., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnsporangien. Habil.-Schrift. 32 S. Leipzig 1872.

Ders., Die Farnpflanzen oder Gefäßbündelkryptogamen. Rabenh. Kryptog.-Flora, 2. Aufl., Bd. III, 1889.

Mettenius, G., Filices horti Lipsiensis. 1856.

Meyer, A., Erstes mikroskopisches Praktikum. 2. Aufl. Jena 1907.

Prantl, K., Die Farngattungen Cryptogramme und Pellaea. Bot. Jahrb., Bd. III, pag. 403—430.

Ders., Das System der Farne. Arb. a. d. Kgl. bot. Garten Breslau 1892, Bd. I, pag. 1—38.

Presl, C. B., Tentamen pteridographiae etc. Pragae 1836.

Russow, E., Vergleichende Untersuchungen usw. der Leitbündelkryptogamen usw. Mém. acad. imp. sc. St. Petersbourg 1872 [7], Bd. XIX, pag. 1—207.

Sadebeck, R., Pteridophyten in A. Engler u. K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. Teil, 4. Abt. Leipzig 1902.

Schkuhr, C., Die Farnkräuter, Spezies Filicum. Wittenberg 1909.

Schlumberger, O., Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung Woodsia und verwandter Arten zu beiden Familien. Flora 1911, Bd. CII, pag. 383—414.

Swartz, O., Synopsis Filicum, earum genera et species systematice complectens. Kiliae 1806.

Tansley, A., Lectures on the evolution of the Filicinean vascular system. The new phytolog. 1907—1908.

Tschistiakoff, J., Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. I. Nuovo giorn. bot. ital. 1874, Tome VI, pag. 70 ff.

Ders., Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. Developpement des sporanges et des spores chez les fougères. II. Les sporanges des Marattiacées. Ann. sc. nat. Bot. [5] 1874, Tome XIX, pag. 218—286.

Ders., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Kurze Notizen und vorläufige Mitteilungen über die Entwicklung der Sporen und des Pollens. Bot. Zeitg. 1875, Bd. XXXIII, pag. 1 ff.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 103

Autor(en)/Author(s): Hanning E.

Artikel/Article: Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. 321-346