Über die Bedeutung der Periplasmodien.

Von **E. Hannig.**

III.

Kritische Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung von Tapeten und Periplasmodien.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

An den beiden Beispielen von Equisetum und Azolla ist eine komplizierte formative Tätigkeit eines auf außergewöhnliche Weise entstandenen Protoplasten nachgewiesen worden. Während im allgemeinen die Organisation des pflanzlichen Organismus darauf hinausläuft, daß seine gesamte Protoplasmamasse zum Zweck der Arbeitsteilung in einzelne durch Zellwände gegeneinander abgeschlossene Protoplasten zerfällt, wird bei den Tapeten von Equisetum und Azolla die angebahnte Trennung nach kurzem wieder gelöst. Zwischen den zahlreichen Protoplastenindividuen schwinden die Zellwände und die einzelnen Plasmakörper verschmelzen zu einem einzigen neuen Individuum, einem Plasmodium, das mantelförmig das sporogene Gewebe umhüllt. Dieses ist somit in seiner Weiterentwicklung, nicht wie das sonst bei allen anderen Zellen oder Gewebekomplexen der Fall ist, von anderen geschlossenen Zellen oder Geweben, sondern von einer Art flüssigen Gewebes abhängig. Schließlich isolieren sich die einzelnen sporenbildenden Zellen in der zähflüssigen Plasmamasse und nun beginnt die formative Tätigkeit der letzteren, die in doppelter Beziehung bemerkenswert ist: 1. weil die von ihr gebildeten Membranen von sehr auffälliger Struktur sind und 2. weil in diesem Fall nicht ein Protoplast für sich selbst eine schützende Hülle baut, sondern für zahlreiche andere gewissermaßen in ihm parasitierende Protoplasten.

Der Vorgang der Periplasmodiumbildung und seine Beteiligung an dem Aufbau der Sporenmembran fällt so sehr aus dem Rahmen des gewöhnlichen Verhaltens der Zellen höherer Pflanzen heraus, daß das Bedürfnis entsteht, seine Verbreitung und Bedeutung genauer zu untersuchen. Es wäre möglich, daß eine so auffällige Erscheinung phylogenetische Beziehungen aufdeckt und es empfiehlt sich somit, die Periplasmodiumbildung von morphologisch-systematischen Gesichtspunkten aus genau zu untersuchen.

Wir werden daher im folgenden

1. das Vorkommen der Tapetenzellen (pag. 336—354),
2. die Bildung der Periplasmodien (pag. 354—360),

3. die Beziehung der Tapeten oder Periplasmodien zur Bildung der Sporenmembran (pag. 360—369); im Anschluß daran
4. die (Sporen-)Membran der Embryosäcke (pag. 369—374)

zu behandeln haben.

1. Übersicht über das Vorkommen von Tapetenzellen.

Typische Tapeten sind bei allen isosporen Farnpflanzen und sowohl in den Mikro- als in den Makrosporangien der heterosporen ausgebildet (nur über die Hymenophylleen fehlen ausdrückliche Angaben; da aber die Sporenentwicklung auch hier untersucht ist [H. Fischer 1881, Prantl 1881] und von einem Fehlen der Tapete nichts bemerkt ist, kann über das Vorhandensein einer Tapete kein Zweifel bestehen).

In typischer Ausbildung sind sie ferner beschrieben worden für die Mikrosporangien der Cycadeen, Ginkgoaceen, Koniferen, Gnetaceen und Angiospermen, und hier so gleichmäßig und übersichtlich, daß nicht weiter auf sie eingegangen zu werden braucht.

Schwer zu beantworten ist die Frage dagegen für die Makrosporen der letztgenannten Pflanzengruppen. Hier hat sich die Bezeichnung Tapete für tapetenähnliche Gewebe bis jetzt in der Literatur nicht fest einbürgern können.

Das hängt wohl hauptsächlich damit zusammen, daß die Tapete kein morphologisch scharf definierbares Gewebe ist. Ein solches ist es wenigstens nicht in dem Sinne, daß sich die Tapetenzellen aus einer bestimmten Gewebeschicht ableiten lassen, wie man ursprünglich geglaubt hatte (Warming, 1873). Nachdem sich diese Anschauung allmählich als unhaltbar erwiesen hatte, blieb überhaupt keine scharfe entwicklungsgeschichtliche Definition mehr übrig. Die Tapetenzellen stammen nicht von einem bestimmten Gewebe, sondern bald vom Archesporium, bald von der Sporangiumwand, bald auch von beiden Geweben und sind somit, abgesehen von ihrem Inhalt, nur durch ihre Lage charakterisiert als Hülle, die direkt an das sporogene Gewebe anschließt und nach außen an die Sporangiumwand stößt. Goebel nennt Tapeten, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung „Hüllzellen zwischen sporogenem Zellkomplex und Sporangiumwand, von charakteristischem Aussehen“ (Organ. pag. 768). Das „charakteristische Aussehen“ erhalten die Zellen dadurch, daß sie im Gegensatz zu den übrigen Zellen der Sporangiumwand mit dichtem protoplasmatischem Inhalt gefüllt sind. Bezeichnend für die Tapeten ist aber, daß sie 1. direkt an das sporogene Gewebe angrenzen und 2. besonders inhaltsreich sind.

Die Ausbildung der Tapeten steht in engem Zusammenhang mit ihrer biologischen Bedeutung. Die Tapeten werden stets im Verlaufe der Sporenentwicklung aufgebraucht, dienen also in irgend einer Weise zur Ernährung der Sporen. Die typischen Sporen sind fast durchweg abgerundet und dabei stets mit einer derben kutinisierten Membran versehen. Die Bildung der Verzierungen und die Kutinisierung kann erst erfolgen, nachdem die jungen Sporen abgerundet sind, also erst, wenn sie sich aus dem Zellverband gelöst haben. Solange die Sporenanlage ein geschlossenes Gewebe mit zarten Membranen bildet, können die Nährstoffe von den peripherischen Sporenanlagen per Diffusion an die zentralen weitergegeben werden; wenn aber zahlreiche isolierte Sporen vorhanden sind, muß jede einzelne in dem ernährenden Medium eingebettet sein. Das günstigste Einbettungsmedium ist wohl das von den Tapetenzellen gebildete Periplasmodium. Wo ein solches fehlt, wird statt dessen (von den Tapeten?) eine Flüssigkeit ausgeschieden, in der die Sporen schwimmen und aus der sie anscheinend ihre Nahrung geliefert erhalten.

Wie man sieht, steht die Funktion der Tapetenzellen in Zusammenhang mit der Existenz der zahlreichen voneinander losgelösten, abgerundeten Sporen. Solange — von den Farnen an aufwärts — mehrere freie Mikro- oder Makrosporen gebildet werden, sind daher auch typische Tapeten vorhanden.

Das gilt in erster Linie für die Farnpflanzen selbst (eusporangiate und leptosporangiate Filices, Equisetaceen und Lycopodiaceen). Nach Aufschluß der Literatur finden sich überall (Hymenophylleen? s. pag. 67) Tapetenzellen, die in manchen Fällen scharf abgegrenzt ein- oder zweischichtig sind (Polypodiaceen usw.), in anderen eine unregelmäßige Umhüllung bilden (Equisetum usw.).

Dieselben Bedingungen wie bei den Farnpflanzen gelten dann weiter auch für die männlichen Sporen sämtlicher höherer Pflanzen, Cycadeen, Koniferen, Gnetaceen und Angiospermen. In den Sporangien entstehen zahlreiche Fortpflanzungszellen, die sich isolieren, absondern und mit derber Membran umgeben. Daher finden wir in allen Mikrosporangien der höheren Pflanzen eine typische Tapete.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Makrosporangien. Auch hier gibt es tapetenähnliche Gewebe; in der Literatur werden diese aber entweder gar nicht oder nur mit Einschränkung mit den typischen Tapeten verglichen. Eine Diskussion darüber, ob und inwieweit diese Bezeichnung berechtigt ist, findet sich nirgends, so daß wir auf diese Frage näher einzugehen genötigt sind. Die Funktion der Tapeten

hängt, wie oben ausgeführt, von dem Verhalten der Sporen, ihrer Anzahl und ihrem Zusammenhang mit dem Sporophyten ab.

Schon bei Selaginella und Isoetes werden nur vier, bei den Hydropteriden nur eine Makrospore ausgebildet, obgleich bei Azolla z. B. noch 32, bei Salvinia acht Sporenmutterzellen (Heinricher [1882]), bei Marsilia 64 (Russow 1872, pag. 58), Pilularia 32—64 (Campbell 1893 und Meunier 1887), bei Selaginella 48 (Fitting 1900) und Isoetes 16 (Fitting) Sporen angelegt werden (bei Isoetes Duriaei werden in jeder Tetrade nur zwei Sporen reif [Fitting]). Bei den Gymnospermen beginnen oft noch vier oder mehr Embryosäcke sich stärker zu entwickeln, es bildet sich aber typisch nur eine zu einer Makrospore (Embryosack) aus (Coulter, Seed plants, pag. 161). Auch bei den Angiospermen wird nur noch eine Makrospore reif.

Diese eine Spore bleibt im Gewebe eingeschlossen. Statt der zahlreichen voneinander losgelösten und abgerundeten Sporen, wie bei den älteren Archegoniaten und den Antheren der Phanerogamen ist also nur noch eine Spore vorhanden, die sich nicht mehr aus dem Gewebeverbande loslöst. Für diese Makrosporen wäre eine derbe Membran überflüssig und damit hängt es wohl auch zusammen, daß niemals mehr ein Plasmodium gebildet wird.

Bei den typischen Tapetenzellen kommt nun als Funktion nicht nur die Lieferung der Baustoffe für die Membran, sondern auch für den Inhalt der Sporen in Betracht. Denn die Sporen erfahren während ihrer Entwicklung, d. h. nach ihrer Isolierung, noch eine beträchtliche Vergrößerung, zu der die Tapeten einen Teil des Bau- und Betriebsmaterials beisteuern müssen. In dem Maße, als die Abhängigkeit der Makrospore von dem Sporophyten zunimmt, ändert sich das Verhältnis von Sporenmembran und -inhalt. Die typischen Sporen keimen erst nach ihrer Befreiung von der Mutterpflanze, die Embryosäcke keimen auf der Mutterpflanze, ein wesentlich neues Moment gegenüber den Archegoniaten, welches gerade die Frage der Ernährung betrifft.

Streng genommen dürfte man als Tapeten nur diejenigen Gewebe bezeichnen, die sich vor der Befruchtung an der Ernährung des Embryosacks beteiligen, da nur sie den typischen Tapeten homolog sind. Ungefähr würde das dann mit dem zusammentreffen, was Thomson (1905) primäre Tapete nennt, während die nach der Befruchtung funktionierenden Nährgewebe sekundäre Tapeten wären. Da keine Anzeichen darauf hindeuten, daß die Embryosackzelle von vornherein besonders mit Reservestoffen bedacht ist, müssen dem Embryosack für die Keimung, d. h. die Ausbildung des Eiapparates, mehr Nährstoffe

zugeführt werden, als dies bei den typischen freien Sporen nötig ist. Dazu kommt, daß die Embryosackzellen für allseitig eingeschlossene Zellen, eine ganz außergewöhnliche Größe erreichen, also wohl auch reichlichere Ernährung nötig haben. Schließlich sei auch hier gleich darauf hingewiesen, daß die Membranen der Embryosäcke noch sehr häufig stark verdickt und kutinisiert oder wenigstens kutinisiert sind (s. unten pag. 105 ff.), daß also auch in diesem Sinne die Verhältnisse noch ähnlich liegen wie bei den Archegoniaten bzw. Mikrosporangien der höheren Pflanzen. Es bleibt also eine reichliche Nahrungszufuhr zu dem Embryosack nötig, nur hat sich das Verhältnis der Anteile, welche auf die Membran und auf den Inhalt entfallen, zugunsten des Inhaltes verschoben. Da die Embryosackzellen im Verhältnis zu ihrer Volumgröße eine besonders kleine Oberfläche haben, können sie auch besondere Einrichtungen zur Nahrungszufuhr gebrauchen. Es wäre daher wohl begreiflich, wenn im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die Einrichtung der Tapete, die sich am Scheidewege der Differenzierung in Mikro- und Makrosporen bei den Mikrosporen ganz erhalten hat, auch bei den Makrosporen nicht vollständig verschwunden wäre.

Eine Übersicht über das Verhalten der Makrosporen (Embryosack)-Hüllzellen zeigt nun folgendes:

Unter den heterosporen Farnen sind, wie schon gesagt, noch überall typische Tapeten vorhanden, weil die Sporen in den Sporangien noch isoliert sind und später aus ihnen entleert werden (Hydropteriden, Selaginellen, Isoetaceen.)

Cycadeen.

Bei Cycas besteht nach Thomson (1905, pag. 11 ff.) die Tapete beim Beginn der Endospermbildung aus einer einfachen Schicht großer kubischer Zellen, die gleichmäßig den ganzen Embryosack umgibt. Die Zellen sind mit großen Amylodextrinkörnern angefüllt, während in den Nuzellus- und Integumentzellen kleine Stärkekörner enthalten sind. Später verschwindet das Amylodextrin und die Tapetenzellen führen homogenes dichtes Plasma. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß alle Tapetenzellmembranen, wie die Embryosackmembranen kutinisiert sind (Gelbbraunfärbung mit Chlorzinkjod), während die übrigen Zellen des Nuzellus Zellulosemembranen besitzen.

Bei Stangeria, wo die Tapete nach Lang (1900, pag. 287) von dem sporogenen Gewebe abstammt, ist sie einschichtig, nach Thomson (1905, pag. 15) in der Jugend mehrschichtig, nach innen und außen scharf abgegrenzt. Die Zellen sind sehr groß, stehen mit ihrer

Längsachse senkrecht auf der Oberfläche des Embryosacks und enthalten oft zwei Kerne. Die Membranen der älteren Tapetenzellen sind nach Lang verhältnismäßig dick und kutinisiert, während die übrigen Zellen des Nuzellus aus Zellulose bestehen und dünnwandig sind. Nicht befruchtete Ovula behalten ihr mehrschichtiges Tapetum, ein Zeichen dafür, daß die Tapetenzellen als Nahrung bei der Prothalliumbildung dienen (Lang, l. c., Thomson, 1905).

Dioon ist von Chamberlain (1906) ausführlich untersucht worden. Chamberlain nennt die Nährschicht um den Embryosack „jacket" und spricht sich erst am Ende seiner Beschreibung der jacket cells dahin aus, daß diese physiologisch und morphologisch den Tapeten um die sporogenen Zellen der Mikrosporangien entsprechen. Jugendzustände hat Chamberlain nicht untersuchen können. Aus dem Bau der fertigen Tapete scheint aber hervorzugehen, daß diese von vornherein einschichtig ist (mit vereinzelten periklinen Querwänden) und nicht wie bei Cycas und Stangeria erst im reifen Zustand. Die Tapete ist auch gegen das Nuzellusgewebe scharf abgegrenzt und besteht aus sehr großen Zellen, die, soweit sie nicht geteilt sind, mit ihrer Längsachse senkrecht auf der Embryosackoberfläche stehen. — Der Inhalt der Tapetenzellen ist insofern bemerkenswert, als die Kerne besonders groß, aber auffallend arm an Chromatin sind. Sie enthalten reichlich Protoplasma und darin dieselben Amylodextrinkörner, die Thomson für Cycas beschrieben hat. — Die Membranen der Tapete sind wieder kutinisiert, während das Endosperm- und Nuzellusgewebe nur Zellulosemembranen aufweisen; Tüpfel — wie in dem archegonial jacket — fehlen.

Encephalartos ist bisher nicht untersucht.

Zamia besitzt (Thomson, l. c. pag. 19) eine ähnliche Tapete wie Cycas und Stangeria, die gleichmäßig das ganze Ovulum umschließt und „in verschiedenen Entwicklungstadien verschieden dick ist". Coulter und Chamberlain (1910, pag. 127) verglichen sie mit dem „spongy tissue" der Koniferen. Die Zellen enthalten einige Amylodextrinkörner, sind einkernig und besitzen kutikularisierte Membranen.

Über die Tapete von Ceratozamia ist nichts bekannt, da Treub sie bei seinen Untersuchungen (1885) nicht berücksichtigt hat.

Ginkgoaceen.

Bei Ginkgo ist sicher ein Tapetum vorhanden, Zweifel bestehen nur darüber, wie weit sich diese Tapete erstreckt. Sprecher bezeichnet (1907, pag. 113) ein vier- bis sechsschichtiges Gewebe, in dem der Embryosack sich differenziert, als sporogenes Gewebe und nennt

nur die nach außen hin folgenden, auffallend inhaltsreichen Schichten „tissue nutritive“ oder „Tapete“, Carruthers dagegen (1907, pag. 117/18) läßt die Möglichkeit offen, daß das zentrale Nachbargewebe der Embryosackmutterzelle nicht das sporogene Gewebe bedeutet, sondern zur Tapete gehört. Sichere Beweise können für keine der beiden Ansichten erbracht werden. Daß aber das sog. sporogene Gewebe sehr wohl zur Tapete gehören könnte, dafür läßt sich als gewichtiger Grund die Tatsache anführen, daß seine Zellen eine starke Kernfragmentation aufweisen. Fast in jeder Zelle sind zwei, häufig drei oder vier Kerne vorhanden. Da für die Tapetenzellen — soweit sie kein Plasmodium bilden — die Kernfragmentation geradezu typisch ist, kann auf dieses Argument wohl ein gewisses Gewicht gelegt werden, zumal die Abstammung der Tapetenzellen auch in den typischen Fällen schwankt und teils auf das Archespor, teils auf die Wandzellen zurückgeführt werden muß. — Auf jeden Fall ist das außerhalb dieses zweifelhaften Gewebekomplexes gelegene Gewebe so scharf als Nährgewebe differenziert, daß man zum mindesten dieses als Tapete bezeichnen muß.

Koniferen.

Bei den Koniferen hat schon Goebel (1881) mehrfach für die Hüllzellen, die eine Spore oder einen mehrzelligen sporogenen Komplex umkleiden, den Ausdruck „Tapete“ verwendet. Dann hat vor allem Thomson systematisch neben den Membranen die „Tapete“ mitberücksichtigt. Nach diesen Untersuchungen ist jedenfalls nicht bei allen Koniferen die Tapete scharf differenziert. Wir sind wohl berechtigt, darin eine Übergangsstufe zu dem Verhalten bei den Angiospermen zu sehen, bei denen die Tapete überhaupt nur noch schwer nachzuweisen ist.

Wir geben hier eine kurze Übersicht über die diesbezügliche Literatur der Koniferen:

Taxaceae. Cephalotaxus besitzt nach Lawson (1907) keine deutliche Tapete. Bei Torreya ist nach Thomson die Tapete ebenfalls nicht scharf differenziert, mehrkernige Zellen und verkorkte Wände sind nicht vorhanden. Die Hülle um den Embryosack ist trotzdem tapetenartig ausgebildet, da sie große Zellkerne enthält und ihre Zellen dicht mit Stärke gefüllt sind. Auch bei Taxus fehlt in jedem Entwicklungsstadium (nach Thomson, pag. 45) eine Tapete, die angrenzenden Nuzelluszellen sind höchstens durch Plasmareichtum ausgezeichnet (Jäger 1899). Dagegen kommt ein „spongy tissue“ bei Phyllocladus (Young 1910), Podocarpus (Coker 1902), Dacrydium (Young 1910) und Saxegothaea (Norén 1908) vor.

Araucarieae. Bei Agathis fand Thomson (pag. 25) um den Embryosack Gruppen von Zellen, die sehr reich an Stärke und Plasma sind. Diese Zellen müssen als Tapete bezeichnet werden. Sie unterscheiden sich von den Tapeten bei Cycas und Ginkgo nach Thomson dadurch, daß ihre Zellen einkernig, ihre Membranen nicht kutikularisiert, die Grenze nach außen hin nicht scharf gezogen ist und schließlich dadurch, daß sie sicher vom Nuzellus (Thomson nennt sie deshalb sekundäre Tapete) und nicht vom sporogenen Gewebe wie bei Cycas (primäre Tapete, pag. 27) abstammen.

Die Verhältnisse bei Araucaria sind von Thomson nur kurz angedeutet. Nach seinen Angaben soll die Tapete nur an der Basis des Embryosacks ausgebildet sein, aber wie sonst bei den typischen Koniferentapeten kutinisierte Membranen haben. Diese Ausbildungsweise ist deshalb bemerkenswert, weil bei Agathis die Tapete keine gleichförmige Hülle um den Embryosack bildet, man also allen Grund hat, das lokalisierte Nährgewebe von Araucaria und die typische Tapete von Agathis homolog zu setzen. Damit ist dann auch ein Übergangsglied zu den lokalisierten Nährgeweben der Angiospermen festgestellt.

Abietinae. Für die Abietineen läßt sich aus der Literatur kein klares Urteil über die Verhältnisse der Tapetenzellen gewinnen.

Coulter und Chamberlain scheinen anzunehmen, daß keine Tapete ausgebildet wird, obwohl sie ein ähnliches Gewebe beschreiben. Es ist (bei Pinus Laricio) eine scharf begrenzte Schicht von zwei bis vier Zellen Breite, die sie „spongy tissue“ nennen. Nach Beendigung der Endospermbildung wird es in zwei Zonen differenziert, eine äußere Schicht tafelförmiger, fast leerer Zellen und eine innere Schicht polygonaler Zellen mit dichtem Inhalt. „It is this appearence, which has sometimes led to the impression, that a difinite tapetum surrounds a sporogenous mass“ (C. und Ch., Seed plants, pag. 81). Strasburger dagegen (1879) nennt bei Larix die von dem Archespor nach außen abgeschiedene Zelle „Tapetenzelle“. Thomson bezeichnet bei Pinus resinosa, Pinus strobus, Pinus silvestris und Pinus austriaca, ferner bei Larix Europaea, Larix Americana und Abies balsamea offenbar dieselben Gewebe unbedenklich als Tapeten. In der zweiten Auflage ihres Gymnospermenbuches (1910) haben Coulter und Chamberlain sich ebenfalls direkt für das Vorhandensein einer Tapete ausgesprochen, indem sie in dem „spongy tissue“ drei Zonen unterscheiden: 1. eine Tapetenzone, bestehend aus großen Drüsenzellen, die besonders zurzeit der Endospermbildung aktiv tätig sind, 2. eine Zone, die aus tafelförmigen,

zuletzt zerfallenden Zellen besteht und 3. eine Zone mit sehr stärkereichen Zellen. In einigen Fällen umhüllt diese Tapete den Embryosack ziemlich gleichmäßig (Pinus Strobus [Ferguson 1904], Larix Americana), in anderen wird sie, ebenso wie die Embryosackmembran, nach der Mikropyle zu mehr oder weniger stark abgeschwächt. Für die Tapetennatur dieser Zellen spricht aber unbedingt die häufig beobachtete Mehrkernigkeit, die Kutinisierung der Membranen und die allmähliche Resorption.

Taxodieae. Für die Taxodieae werden Tapeten beschrieben von Thomson für Sciadopitys (Tapete an der Basis des Embryosackes stärker ausgebildet, Membran mit Chlorzinkjod gelb) für Cunninghamia von Arnoldi. Schwach ausgebildet und jedenfalls früh zerstört wird die Tapete nach Shaws (1896), Lawson (1904) und Thomson bei Sequoia sempervirens und Sequioia gigantea und ebenso bei Cryptomeria (Thomson, Lawson). Eine scharf differenzierte Tapete findet sich dagegen bei Taxodium (Coker 1903, Arnoldi), nämlich große stärkeführende Zellen, anfangs zwei- bis dreischichtig, an der Basis bis fünf Zellen dick, die schon vor der Prothalliumbildung nur noch einschichtig sind und schließlich von dem reifenden Prothallium ganz aufgebraucht werden. Die Membranen scheinen nach Thomson etwas kutinisiert zu sein (pag. 38).

Cupressineen. Bei den Cupressineen sind die Tapeten im allgemeinen weniger entwickelt wie bei den Abietineen. Der sporogene Komplex ist bei Callitris von tafelförmigen, plasmareichen Zellen umgeben, die wir als Tapeten bezeichnen dürfen (Goebel 1881). Libocedrus hat nach Lawson (1907) ein deutliches aber wenig entwickeltes Tapetum. Bei Thuja und Biota sind (Thomson) nur Spuren einer Tapete aufzufinden. Für Cupressus gibt wieder Goebel tafelförmige Tapetenzellen an (1881), Chamaecyparis besitzt nur eine wenig entwickelte Tapete (Thomson, pag. 40). Juniperus schließlich zeigt in jungen Entwicklungsstadiem große, oft zweikernige Tapetenzellen, die nicht scharf abgegrenzt sind und dünne mit Chlorzinkjod gelb färbbare Membranen besitzen (Thomson, pag. 40 bei Juniperus sabina). Nach Norén (1907) und Ottley (1909) wird bei Juniperus communis und Juniperus virginiana eine einschichtige, großzellige und scharf abgegrenzte typische Tapete gebildet (nur für J. communis abgebildet), deren Zellen oft zweikernig sind.

Gnetaceen.

Bei Ephedra ist in etwas älteren Stadien keine Tapete mehr zu sehen, es ist nur noch eine Hülle von zerdrückten Zellen in dem Embryosack vorhanden. Während der Entwicklung des Embryosacks ist dieser nach Jaccard (1894, pag. 14) von tafelförmigen Zellen umgeben, „dont le contenu lui a fourni sans doute les aliments que nécessite son rapide accroissement".

Welwitschia ist nicht genauer untersucht. Aus der Abbildung bei Thomson scheint aber hervorzugehen, daß eine typische Tapete ausgebildet wird.

Besonders beachtenswert, vor allem zur Beurteilung der Verhältnisse bei den Angiospermen, ist Gnetum Gnemon. Hier ist der Embryosack nicht von einer Tapete umhüllt, sondern es ist nur an seiner Basis in der Region der Chalaza ein „Pflastergewebe" oder „Drüsengewebe" (Coulter) ausgebildet, das durch besonderen Inhaltsreichtum ausgezeichnet ist und bei der Vergrößerung des Embryosacks nach der Befruchtung absorbiert wird, also zweifellos ein Nährgewebe darstellt. Coulter benützt und erwähnt die Bezeichnung Tapete nicht. Nach dem ganzen Verhalten der bisher beschriebenen Gymnospermen müssen wir aber dieses lokalisierte Nährgewebe als umgewandelte Tapete betrachten. Bei einer großen Anzahl von Gymnospermen hatte sich schon die Tendenz geltend gemacht, die Tapete hauptsächlich an dem Chalazaende des Embryosacks stark zu entwickeln (Abietineae usw.). Gnetum muß danach als eine Gymnosperme aufgefaßt werden, bei der der ganze apikale Teil des Nährgewebemantels um den Embryosack nicht mehr ausgebildet ist, der untere dagegen sich um so schärfer der Funktion der Nahrungszuleitung angepaßt hat. Die Ausbildung einer solchen Polarität ist gegenüber den in ein Periplasmodium eingehüllten Sporn leicht zu begreifen, da der Embryosack die Nahrung durch Vermittlung des Funiculus von der Seite der Chalaza her empfängt und überhaupt das ganze Ovulum (Chalaza, Mikropyle) polar gebaut ist, während die Mikrosporangien nach allen Seiten hin gleiche Entwicklung zeigen.

Angiospermen.

Wenn wir somit bei den Gymnospermen-Embryosäcken fast durchweg noch Tapeten antreffen, dann ist anzunehmen, daß auch bei den Angiospermen zum mindesten noch Reste dieser Organe nachweisbar sein werden. Bei den Gymnospermen ist an Stelle der freien Makrospore eine enorm große und schnellwachsende Zelle getreten,

der Embryosack, zu dessen Ernährung die Tapete dient. In dieser Beziehung hat sich auf der höchsten Entwicklungsstufe des Pflanzenreiches bei den Angiospermen nichts wesentliches geändert. Gerade in bezug auf die außergewöhnliche Größe und das schnelle Wachstum dieser Sexualzellen stimmen Gymnospermen und Angiospermen überein. Dagegen tritt ein wesentlicher Unterschied in der Ausbildung der Embryosackmembran hervor. Bei den Gymnospermen ist diese Membran noch sehr stark entwickelt und kutinisiert, bei den Angiospermen ist sie zwar auch oft noch kutinisiert, aber — abgesehen von extremen Anpassungsfällen wie Loranthus uws. — nicht mehr verdickt. Bei den Gymnospermen zeigte sich übrigens schon ein auffallender Zusammenhang zwischen Ausbildung der Tapeten und der Sporenmembranen: wo die Membran schwächer entwickelt war, trat auch die Tapete stark zurück.

Es ist darnach direkt zu erwarten, daß bei den Angiospermen überhaupt keine deutliche Tapete mehr vorkommt, und das ist auch tatsächlich der Fall. Leider ist in der Literatur eine irreführende Ausdrucksweise eingeführt worden, die zu der Meinung verleiten könnte, daß sogar sehr scharf differenzierte Tapeten in weiter Verbreitung vorhanden wären. Es sind das die schon lange bekannten Hüllen um die Embryosäcke der meisten Sympetalen, die ausführlich von Warming (1878), Vesque (1879), Goebel (1882), Hegelmaier (1889), Westermaier (1890), Chamberlain (1895), Goldfluß (1898/99), Balicka-Iwanowska (1899), Lang (1901) und Billings (1901), beschrieben worden sind. Hegelmaier nannte diese Hüllschicht Endodermis, Schwere (1896), Endothel, Goebel und nach diesem Goldfluß Epithel. Chamberlain jedoch bezeichnet sie als Tapete („Its appearance and function ist that of a tapetum, and there seemes to be no good reason why it should not receive the name"), ebenso Balicka-Jwanowska, Lang und Billings. Billings bemerkt zur Begründung: „Der Ausdruck „tapetum", wie er in dieser Abhandlung gebraucht wird, bezieht sich auf die regelmäßig angeordnete Lage von Epithelzellen, die den Embryosack umschließt und dazu dient, Nahrungsmaterial durch Auflösung und Absorption von dem umgebenden Integument zu gewinnen, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung aus dem Nuzellus oder dem Integument" (Billings 1901, pag. 25). Der Ausdruck Tapete ist aber in diesem Falle vollständig unberechtigt. Die Tapete ist ursprünglich — bei den Farnpflanzen — ein Organ, das, wie oben erwähnt, aus einer Gewebeschicht des Sporangiums entsteht, die zwischen dem sporogenen Gewebe und der Sporangiumwand liegt.

Wenn der Ursprung dieses Gewebes auch insofern wechseln kann, als es bald vom Archespor, bald von dem Sporangiumwandgewebe oder auch von beiden abzuleiten ist, dann beweist das nur, daß morphologisch das Wesentliche an diesem Gewebe seine Lage zwischen Sporangiumwand und sporogenem Gewebe ist und nicht seine Abstammung von einem bestimmten Zellkomplex. Es scheint mir auch die natürlichste Auffassung der Gewebedifferenzierung, wenn man annimmt, daß von dem Gewebe, welches die Determination zum sporogenen Gewebe in sich trägt, der Reiz zur Differenzierung des Tapetengewebes ausgeht, zumal, wenn man bedenkt, daß der Umfang des sporogenen Gewebes sehr oft Schwankungen unterworfen ist. Das sprechen auch Coulter und Chamberlain aus (l. c. pag. 37), wenn sie sagen, daß man nach dem, was bisher bekannt geworden ist, schließen dürfe, daß alle sterilen Zellen, die mit dem sporogenen Gewebe in Berührung kommen, die Funktion von Tapetenzellen übernehmen.

Die Annahme, daß das Tapetum nur dann morphologischen Wert besäße, wenn es von einem bestimmten Gewebekomplex gebildet würde, läßt den Differenzierungsvorgängen nicht den nötigen Spielraum und ist deshalb für ein Gewebe von bestimmter physiologischer Funktion nicht zulässig. Sie stammt aus der Periode der rein anatomisch-morphologischen Zellableitungsuntersuchungen, die auf die Funktion wenig Rücksicht nahm und hat sich im Laufe der Zeit als unbrauchbar erwiesen. Auch Gefäßbündel, Wurzelhaare, Spaltöffnungen usw. entstehen im allgemeinen nicht aus bestimmten Zellen und haben trotzdem einen bestimmten morphologischen Wert. Die Definition der Tapete wäre danach eine topographische und zugleich physiologische und würde lauten: Die Tapete ist ein Nährgewebe für das sporogene Gewebe, das zwischen diesem und der Sporangiumwand eingeschaltet ist, eine Definition, die in ihrem Charakter etwa mit derjenigen des Markes oder der Rinde übereinstimmt. Daß das Nährgewebe dem Sporangium und somit dem Nuzellus selbst angehören muß, ist darnach selbstverständlich. Die sog. „Tapeten“ der Sympetalen gehören nun aber alle dem Integument an, denn der Nuzellus bildet ursprünglich nur einen einschichtigen Mantel um den Embryosack, der sehr früh resorbiert wird, so daß die nackte Embryozelle direkt von dem Integument eingehüllt ist. Die an den Embryosack grenzenden Epidermispartien bilden sich dann zu dem bekannten Epithel aus, das zwar die Funktion der Tapete übernimmt, aber morphologisch nicht mit dieser vergleichbar ist, das man also ebensowenig Tapete nennen darf, wie man einen etwa assimilierenden Stengel als Blatt bezeichnet.

Wie es nun mit der Tapete bei den Angiospermen steht, läßt sich am besten an der Hand eines historischen Überblicks über die diesbezüglichen Auffassungen darlegen. Der Ausdruck „Tapete", der zuerst von Warming (1873) für die Antherengewebe angewendet worden war, wurde von Warming selbst noch nicht ausdrücklich auf das Ovulum übertragen; Strasburgers Bezugnahme (1879, pag. 5) und ebenso A. Fischer's (pag. 92) auf Warming (1877, pag. 220) beruht auf einem Irrtum. Aus Warming's Ausführungen in seiner klassischen Arbeit „de l'ovule" und fast noch schärfer in seiner kurzen Mitteilung in der Botanischen Zeitung (1874) geht zwar hervor, daß er die Zellen, die zwischen der Embryosackmutterzellen und der Epidermis eingeschaltet werden, mit der Tapete der Antheren vergleicht; aber das Wort Tapete wendet er nirgends an (abgesehen von einem Falle, 1873, pag. 18: bei den „Epithel"zellen der Sympethalen schreibt er „un développement particulier en forme de tapis)". Ganz allgemein wurde der Ausdruck dann von Strasburger (1879, pag. 5 usw.) wie gesagt, unter Berufung auf Warming, eingeführt und angewendet. Die Zellen, die Strasburger als Tapetenzellen bezeichnet, sind aber, ganz im Sinne Warming's, nur der engbegrenzte Komplex von Zellen, die von der subepidermalen Schwesterzelle der Embryosackmutterzelle abgeteilt werden; die Tapetenzellen des Embryosackes würden also nach Warming und ebenso nach Strasburger (1879, pag. 5, 12, 13, 14 für Dicotylen, pag. 17, 18, 19 und 23 für Monocotylen) nur einen schmalen Gewebepfropfen bilden, der zwischen dem apikalen Ende des Embryosacks und der Epidermis eingekeilt ist. Diese streng histologische Auffassung hat sich so lange gehalten, bis an ihre Stelle für die Antheren die wesentlich physiologische Definition trat, daß die Tapete eine Nährgewebehülle um den sporogenen Komplex sei (Goebel, 1881, pag. 719 und alle neueren Autoren). Die erste Auffassung läßt sich nun mit der Ernährungsfunktion insofern nicht klar in Einklang bringen, als bei der Entwicklung des Embryosackes stets nicht nur die Tapeten im Sinne Strasburger's, sondern auch eine Hüllschicht um den Embryosack, die sich an jene „Tapeten" anschließt, durch Plasma und Kohlenhydratgehalt besonders ausgezeichnet sind und zur Auflösung kommen. Die angeführte Goebel'sche Definition ist phylogenetisch nicht ohne weiteres verwertbar, da sie eine rein physiologische ist. An anderer Stelle (Goebel, Phys.-med. Ges., Würzburg 1880, Bd. XVI, pag. 9) hebt Goebel hervor, daß die Tapetenzellbildung auch bei den Samenknospen der Angiospermen nicht auf die Abgabe einiger Tapetenzellen vom Archespor nach oben (der Spitze des Eikerns zu) beschränkt

ist. Die Embryosäcke von Alisma Plantago z. B. sind von einer Schicht sehr scharf abgegrenzter Tapetenzellen umhüllt, die vom umliegenden Gewebe stammen. Nun ist aber offenbar die Auffassung Warming's und Strasburger's unvollständig, da sie den Vergleich mit der Tapete der Antheren nicht zu Ende führt. Auch bei diesen beginnt die Tapetenbildung mit einem eng begrenzten Komplex zwischen der subepidermalen Schwesterzelle des Archespors und der Epidermis, sie bleibt aber nicht auf diesen Bezirk beschränkt, sondern schließt sich, von da aus fortschreitend, zu einer Hülle zusammen, welche den sporogenen Komplex allseitig umfaßt. Ganz ebenso liegen meiner Ansicht nach die Verhältnisse bei dem Embryosack der Dialypetalen und Monocotylen. Der Zellkomplex, den Strasburger als Tapete bezeichnet, bildet nur den Ausgangspunkt dieser Hülle. Von da greift die Bildung der Nährschicht weiter um sich und umhüllt schließlich den ganzen Embryosack. Voraussetzung für diese Auffassung ist, daß die an die „Tapete" im Sinne Strasburger's anschließenden Hüllzellen histologisch und physiologisch mit diesen Tapetenzellen übereinstimmen. Da in der Literatur bisher dieser Punkt nicht berücksichtigt ist, läßt sich auch noch keine Verallgemeinerung aussprechen. Wie bei dem typischen Tapetum werden auch hier die Tapetenzellen während der Entwicklung der Makrospore — nicht erst während der Entwicklung des Embryos (Sporophyten) — verbraucht. Zweifellos aber sind die Tapetenzellen nicht mehr so scharf differenziert, wie noch bei den Gymnospermen. Bilder wie das vom Embryosack von Capsella bei Coulter und Chamberlain (l. c. Fig. 89, pag. 97) zeigen, daß die Tapetenzellen immerhin noch hinreichend deutlich gegen das übrige Nuzellusgewebe abgesetzt sind; sie sind bedeutend größer, haben viel größere Zellkerne, enthalten reichliches Protoplasma und große Stärkekörner. Es ist zu erwarten, daß, wenn bei weiteren Untersuchungen der Nuzellusentwicklung auf diesen Punkt genau geachtet wird, sich auch bei den Dialypetalen und den Monocotylen eine weitere Verbreitung der Tapete nachweisen lassen wird. Beispiele von Tapetenbildung in dem engeren Sinne der Strasburger'schen Auffassung finden sich bei Alfred Fischer (1880) für eine Anzahl Monocotylen und Choripetalen.

Bei den Sympetalen dagegen wird man im allgemeinen nicht mehr von Tapete sprechen können. Hier besteht der ganze Nuzellus zur Zeit der Embryosackanlage nur aus den Embryosacktetraden und der Epidermis, welche diese Tetraden direkt umhüllt. Noch während des Reifungsvorganges des Embryosacks wird auch die Epidermis des Nuzellus absorbiert, so daß der Embryosack direkt von dem Integument

eingeschlossen ist. Funktionell vertritt hier, könnte man sagen, die Nuzellusepidermis vorübergehend die Tapete, morphologisch ist sie dieser aber keinesfalls homolog. Sie wird übrigens, wie schon oben hervorgehoben, sogleich durch das „Epithel" des Integumentes ersetzt, das ja dann auch den Eindruck einer Tapete macht und tatsächlich in letzter Zeit meist so genannt wurde. Goebel gebraucht in seiner Organographie nicht den Ausdruck Tapete, sondern Epithel.

Ob die eigentliche Tapete bei allen Sympetalen fehlt, wäre erst durch weitere Untersuchungen festzustellen.

Es scheint nun nach den Angaben Strasburger's und anderen Untersuchungen, daß im allgemeinen bei den Monokotylen die Ausbildung der Tapete bedeutend geringer ist wie bei den Choripetalen. Die Reihenfolge der großen Angiospermenabteilungen wäre alo nach der Ausbildung der Tapete folgende: Dialypetalen, Monokotylen, Sympetalen. Hier scheint, daß man darin eine Bestätigung der zuletzt von Wettstein (Systemat. Bot., Bd. II, pag. 193) ausführlicher begründeten phylogenetischen Theorie sehen kann, nach der die Monokotylen sich früh von den Choripetalen abgezweigt haben, und die Sympetalen die jüngste Abteilung bilden.

Moose.

Die vergleichende Darstellung hat gezeigt, daß sich die Tapetenbildung von den isosporen Filizinen über die heterosporen aufwärts bis zu den Antheren und Embryosäcken der Angiospermen verfolgen läßt. Wenn aber ein Organ so durchgehend von den Farnen an bis zu den jüngsten Formen auftritt, dann muß man sich fragen, ob es nicht auch schon bei den Vorläufern der Farne, bei den niedersten Archegoniaten, d. h. bei den Moosen vorhanden ist.

Die Frage ist, soviel ich sehe, in der Literatur bisher nicht diskutiert worden, und der Ausdruck Tapete hat auch nirgends Verwendung gefunden. Nur Goebel legt sich (1886, pag. 569) die Frage vor, ob auch bei den Bryinen Archespor und Tapete vorkommen, spricht aber nachher nur noch von dem Archespor ohne die Frage der Tapete weiter zu verfolgen. Es ist klar, daß als Homologon für die Tapete — wenn wir zunächst die Laubmoose ins Auge fassen — nur der sogenannte Sporensack in Betracht kommen kann. Es wäre wieder zu untersuchen, ob dieser Sporensack histologisch und physiologisch der Tapete der Farnpflanze entspricht. Über die Zellteilungsvorgänge an sich sind wir nun durch eine Reihe sehr sorgfältiger Arbeiten von Lantzius Beninga (1850), Leitgeb (1874—1882), Kienitz-Gerloff (1874) u. a. genau unterrichtet,

auf den Inhalt und dessen Zusammenhang mit der Ernährung der Sporen ist aber bei dem damaligen vorwiegenden Interesse für rein histologische Zusammenhänge wenig geachtet worden. Nur Goebel führt an (1881), daß die Zellen des äußeren und inneren Sporensacks durch Inhaltsreichtum ausgezeichnet sind und die Aufgabe haben, die Nährstoffzufuhr zu den Archesporzellen zu besorgen. Der Funktion nach stimmten dann auch die Sporensäcke mit den typischen Tapeten überein. Dieselbe Übereinstimmung finden wir aber auch, soweit wir eine solche gelten lassen wollen, in histologischer Beziehung. Die Zellen des Sporensackes geben, wie sehr schön u. a. die Abbildung 108 bei Campbell (Mosses and Ferns, 2. Aufl., pag. 206) zeigt, ebenso wie bei vielen Filizinen und wie später bei den Antheren durch perikline Teilungen aus den angrenzenden Geweben hervor. Daß hier eine sterile zentrale Partie (die Kolumella) übrig bleibt und somit die innere Tapete zu liefern hat, kann die Auffassung nicht weiter beeinträchtigen.

Ähnlich wie die Bryales verhalten sich die Sphagnaceen (Waldner) und Andraeaceen (Kühn und Waldner); der innere und äußere Sporensack sind auch hier mit feinkörnigem Plasma gefüllt und führen Stärkekörner.

Bei den Lebermoosen existiert, soweit aus der Literatur zu ersehen ist, nur eine einzige Gruppe, bei der man von einer rudimentären Tapete reden könnte. Es sind das die Anthoceroteen, die bekanntlich eine Sonderstellung unter den Lebermoosen einnehmen, insofern sie einerseits Beziehungen zu den Algen zeigen (ein Chromatophor mit Pyrenoid), andererseits in der Ausbilduug ihrer Sporophyten wieder die höchste Organisation aufweisen. Eine Angabe über den Inhalt der Sporogonwandzellen findet sich wieder nur bei Goebel (1895, pag. 10): „Die dem Sporenraum angrenzende innerste Schicht dient offenbar zur Aufbewahrung der Assimilate und Überführung derselben zu den sporenbildenden Zellen“. Diese Schicht ist, wie die Abbildung 2 bei Goebel zeigt, auch durch die Gestalt ihrer Zellen etwas von der übrigen Wand abgehoben. Ihre Entstehung scheint nach der erwähnten Figur eine ähnliche zu sein, wie diejenige des Sporensacks bei den Laubmoosen, so daß kein Grund vorhanden ist, diese Schicht nicht als primitiven äußeren Sporensack oder als primitive Tapete zu bezeichnen. Man kann übrigens noch weiter gehen und auch schon Andeutungen oder Vorläufer des inneren Sporensacks bei Anthoceros feststellen. Es werden nämlich nach Goebel (l. c., pag. 11) auch in der Columella Stärke und andere Bildungskörper gespeichert und dem sporogenen Ge-

webe zugeleitet. Wenn auch keine bestimmte Gewebeschicht differenziert ist, so kann die Ausbildung der Columella doch als Vorläufer des inneren Sporensacks angesprochen werden.

Eine derartige Tapete wie bei Anthoceros treffen wir bei den übrigen Hepaticae nicht mehr an. Noch einfachere Formen kommen aber bei einzelnen, vielleicht bei allen Lebermoosen vor. Genaue Angaben darüber finden sich nur für die Ricciaceen. Hier übt die einschichtige Sporogoniumwand selbst die Funktion des Tapetums aus. Sie ist nach Lewis (1906) nnd Garber (1904) durch Plasmareichtum ausgezeichnet, sondert Nährstoffe in das Sporogonium ab und wird schließlich (nach Beer) resorbiert. Die Sporen liegen dann frei im Archegoniumbauch, der oft mehrschichtig wird und somit die Funktion der fehlenden Kapselwand übernimmt. Auffällig ist bei diesen Sporogonen, daß die Sporen in eine sog. „schleimige" Flüssigkeit eingebettet sind. Diese Flüssigkeit liefert zweifellos zum großen Teil die Nährstoffe für die Entwicklung der Sporen, die unter den oben angeführten Bedingungen ihre Membranverdickung ausbilden. Dieselbe Flüssigkeit scheint bei allen übrigen Lebermoossporogonen vorhanden zu sein, und wir werden auch weiter unten bei denjenigen Pteridophyten usw., die kein Tapetenplasmodium erzeugen, von ähnlichen Vorkommnissen zu sprechen haben. Bei den Moosen muß man in dieser Flüssigkeit wahrscheinlich zwei Stoffgruppen auseinander halten, die schleimigen Substanzen und die eigentlichen Nährstoffe. Denn die schleimigen Substanzen, die in manchen Zellen die biologische Aufgabe zu haben scheinen, das Sporogon bei der Reife unter Wasseraufnahme zur Öffnung zu bringen (z. B. Riella, Goebel 1895, pag. 8), bleiben bis zur Reife zum großen Teil im Sporogon erhalten. während die eigentlichen Nährsubstanzen während der Entwicklung aufgebraucht werden. Nach Goebel entstehen die Schleimsubstanzen bei Riella wahrscheinlich durch Verquellung von sterilen, zwischen die Sporen eingestreuten Zellen. Nach Campbell soll ein ähnlicher Schleim bei Anthoceros von der Auflösung der Sporenmutterzellen stammen (1907, pag. 480), während Beer über den Ursprung des Schleimes bei Riccia keinen Aufschluß zu geben vermochte. Die Nährstoffe dagegen werden bei Riccia und Ricciocarpus nach Angabe der Autoren durch das Amphitecium selbst ausgeschieden, dem damit die Nährfunktion, also die Funktion einer Tapete zukommt. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei denjenigen Formen der Marchantiaceen, Jungermaniaceen und Anthoceroteen, die rudimentäre oder typisch ausgebildete Elateren besitzen. Goebel hat in seinen Archegoniatenstudien darauf hingewiesen (1885,

pag. 7 ff.), daß die sterilen Zellen zwischen den Sporen, also die primitiven Elateren, als Reservestoffbehälter für die sich entwickelnden Sporen dienen und bezeichnet sie direkt als Nährzellen (pag. 10). Goebel führt hier und später aus (Org., pag. 326), daß bei den höher organisierten Lebermoossporogonen die Elateren in der Jugend langgestreckte Leitungsbahnen bilden, die den größten Teil ihres Inhaltes zur Ernährung der Sporen abgeben.

Wir sehen also, daß bei den Sphagnaceen, Andraeaceen und Bryaceen das sporogene Gewebe allseitig von einer Nährschicht umgeben ist. Man könnte sagen, daß ein Nährgewebe an dieser Stelle aus physiologischen Gründen vorhanden sein muß, und daß diese einfache Tatsache nicht genügt, um das Gewebe mit dem Tapetum zu homologisieren. Aber erstens haben wir festgestellt, daß auch die Entstehung der Nährschicht in vielen Fällen mit derjenigen der typischen Tapeten übereinstimmt und zweitens können wir wohl sagen, daß das Nährgewebe durchaus nicht die Beschaffenheit haben muß, die wir bei den Laubmoosen antreffen. Denn abgesehen davon, daß das Nährgewebe auch einseitig etwa an der Basis der Kolumella entwickelt sein könnte, finden wir bei den Lebermoosen tatsächlich noch ganz andere Einrichtungen vor. Bei den niederstehenden Marchantiaceen, Jungermaniaceen und den Anthoceroteen sind besondere „Nährzellen“ vorhanden — teils sterile Sporenzellen, teils die Vorläufer der Elateren —, die hier zwischen die Sporen eingestreut sind. Auch die typischen Elateren funktionieren in ihrer Jugend nach Goebel als Nährzellen. Bei einem Teil der genannten Moose sind außer diesen Nährzellen noch die Zellen des Amphitheciums an der Ernährung beteiligt.

Wenn also bei den Laubmoosen nur der Sporensack als Nährgewebe funktioniert, so sind wir berechtigt, ihn als besondere Einrichtung zu betrachten und als einen Vorläufer der Tapete der Farnpflanzen anzusprechen. Die Moose würden sich im ganzen von den Farnpflanzen dadurch unterscheiden, daß bei ihnen das Nährgewebe, die „Tapete“. noch[1]) sehr wenig charakterisiert ist und ferner dadurch, daß innerhalb der Gruppe der Moose noch keine Stetigkeit in der Form der Nährgewebe besteht, die wir dagegen von den Farnpflanzen

---

1) In einer Untersuchung jüngsten Datums über ein sehr merkwürdiges Lebermoos, Monoselenium tenerum, hat Goebel (1910) durch vergleichende Untersuchungen sehr wahrscheinlich gemacht, daß Riccia nicht am Anfange, sondern am Ende der Riccien-Marchantiaceen-Reihe steht und als reduzierte Form zu betrachten ist. Es wäre danach möglich, daß man hier wie bei den Elateren, so auch bei den Tapeten von einem reduzierten, nicht von einem primitiven Organ zu sprechen hätte.

an aufwärts überall antreffen. Nur bei den Sympetalen, dem letzten Gliede der Entwicklungsreihe, hat, wie wir gesehen haben, ein angrenzendes Gewebe die Nährfunktion übernommen, weil hier die der Tapete entsprechende Zellschicht schon ganz im Anfang der Entwicklung verschwindet.

Fassen wir zum Schlusse das Ergebnis der vergleichenden Untersuchung der Archegoniaten, Gymnospermen und Angiospermen zusammen, so ergibt sich folgendes: Nicht nur bei den Filicinen und den Antheren (Mikrosporangien) der Gymnospermen und Angiospermen ist ein Tapetengewebe ausgebildet, sondern dieses Gewebe existiert auch schon bei den Moosen und existiert noch bei den Embryosäcken (Makrosporen) der Gymnospermen und Angiospermen. Bei den Moosen finden sich die Vorläufer der Tapetenzellen (Lebermoose) und zum Teil schon rudimentäre Tapeten (Anthoceros, Sporensack der Laubmoose), bei den Embryosäcken greift allmählich eine Reduktion der Tapete Platz. Sehr deutlich ist diese noch vorhanden bei den meisten Gymnospermen (bei den Cycadeen), nur noch in spärlichen Resten bei einem Teil der Angiospermen (Dialypetalen); und die höchst differenzierte und wohl jüngste Gruppe, die Sympetalen, sind fast wieder auf die Stufe der Riccien hinabgesunken, da nur noch eine einschichtige Makrosporangiumwand vorhanden ist, die ganz im Anfang der Entwicklung von dem Embryosack (Makrospore) resorbiert wird. Dafür ist an Stelle der Tapete ein anderes Ernährungsgewebe getreten, das sehr auffällige „Epithel“ (Goebel), das dem Integument angehört, und oft fälschlich Tapetum genannt wird.

Die von Hofmeister aufgestellten Gründe für die Annahme eines phylogenetischen Zusammenhanges der Archegoniaten-Gymnospermen-Angiospermen lassen sich also noch ergänzen durch Berücksichtigung der Tapete als eines charakteristischen, durch die ganze Reihe nur wenig variierenden Organs.

Tabellarisch würde sich die Übersicht über das Vorkommen der Tapete folgendermaßen gestalten:

Moose.

Anthoceroteen.	Lebermoose.	Laubmoose.
Primitive Tapete und „Nährzellen“.	Andeutung einer Tapete und „Nährzellen“ (Elateren).	Rudimentäre Tapete (Sporensack).

Farnpflanzen.

Überall typische Tapete.

Makrosporen.		Mikrosporen.
	Gymnospermen.	
Hier meist typische zuweilen reduzierte Tapete.		Typische Tapete.
	Angiospermen.	
	Choripetalen.	
Makrosporen. Reduzierte Tapete.		Mikrosporen. Typische Tapete.
	Monocotylen.	
Reduzierte Tapete.		Typische Tapete.
	Sympetalen.	
Keine Tapete (als Ersatz „Epithel“ des Integuments).		Typische Tapete.

2. Übersicht über das Vorkommen und Fehlen eines Periplasmodiums.

Es ist nötig, der folgenden Übersicht eine Erklärung über den Ausdruck Periplasma vorauszuschicken. Die Bezeichnung Periplasma wird in letzter Zeit vielleicht mehr als früher, für zwei verschiedene Dinge angewendet. Einmal im Sinne der vorliegenden Arbeit für den Protoplasten, der durch Verschmelzung der Tapetenprotoplasten entstanden ist, dann aber auch für die Protoplasmareste, die in den Ascis der Ascomyceten, bei den Siphoneen usw., der Anlage der Sporen in dem Sporenbehälter um die Sporen herum übrig bleibt. Im letzteren Falle kann man natürlicherweise auch vom Periplasma reden, nicht aber von einem Periplasmodium. Denn hier verschmelzen nicht Protoplasten nachträglich miteinander, die ursprünglich eine Hülle um die Oosporen oder Askussporen bildeten, sondern das Periplasma ist der Rest eines einzigen vielkernigen Protoplasten, dem sozusagen der Kern zur Sporenbildung ausgeschnitten ist. Bei den Ascomyceten ist dieser Rest kernlos, bei den Phycomyceten liegen in ihm zahlreiche Kerne.

Da zwischen diesen beiden Arten von Protoplasten ein wesentlicher Unterschied besteht, sollte der gemeinschaftliche Name nicht beibehalten werden. Die Abkehr von diesem Gebrauch ist um so leichter und natürlicher als de Bary für die Hüllprotoplasten bei den Pilzen den Namen Epiplasma eingeführt hatte, wir also nur auf die ursprüngliche Bezeichnung zurückzugreifen brauchen. Es soll daher im folgenden der Ausdruck Epiplasma im Sinne de Bary's verwendet werden, Periplasma und Periplasmodium aber nur da, wo eine Verschmelzung von Tapetenzellen vorliegt (vgl. unten pag. 92).

Die weite Verbreitung der Periplasmodienbildung hängt mit ihrer Bedeutung für die Sporenentwicklung zusammen. Die Hauptfunktion

des Plasmodiums, die aber z. T. auch von den nicht aufgelösten Tapetenzellen ausgeübt werden kann, ist die Ernährung der wachsenden Sporen.

Die Beispiele von Equisetum und Azolla haben nun gezeigt, daß dazu als weitere Aufgabe der Ausbau der Sporenmembranen kommen kann. Wo letzteres der Fall ist, liefert das Plasmodium zugleich das kolloidale Medium, in dem die isolierten Sporen in kugelförmiger Gestalt ihre derben Membranen ausbilden können. Fehlt das Plasmodium, so muß trotzdem ein derartiges Medium für die Entwicklung der isolierten Sporen vorhanden sein. Es ist das der sog. schleimige Inhalt der Sporangien, über dessen nähere Beschaffenheit bis jetzt nur wenig bekannt ist. Wenn tatsächlich ein schleimiges Medium in den plasmodiumfreien Sporangien gebildet wird, dann hätten wir hier eine Art natürlicher Nährgelatine vor uns. Der Schleim soll in diesem Fall entweder von den Tapetenzellen ausgeschieden werden, oder von den verquellenden Sporenmutterzellmembranen (Leitgeb, Campbell) oder von den sterilen Zellen (Goebel, 1895). Aus ihm beziehen die Sporen ihre Nährstoffe und das nötige Wasser. Er ist also der Ersatz für das Medium des Periplasmodiums. Wir werden somit bei den Pflanzen, bei denen kein Periplasmodium ausgebildet wird, ein solches schleimiges Sekret der Tapetenzellen im Innern der Sporangien erwarten. Die folgenden speziellen Ausführungen sollen nun unter Innehaltung der systematischen Reihenfolge darlegen, wie weit die bisherigen Untersuchungen die Existenz eines Periplasmodiums oder an dessen Stelle eines Sekretes aus der Tapete nachgewiesen haben.

Ricciaceen. Nach Garber (1904, pag. 161) und Lewis (1906) wird von dem Amphithecium von Ricciocarpus eine große Menge Nährmaterial abgesondert, das den Raum zwischen den Spormutterzellen ausfüllt und allmählich von diesen resorbiert wird. Das Sporogon von Riccia glauca enthält „Schleim“ (Beer, 1906), der im Laufe der Sporenentwicklung wieder verschwindet.

Marchantiaceae. Hier erwähnt nur Goebel (1895 und Organogr., pag. 322) eine Flüssigkeit im Innern des Sporogons. Sie enthält Nährstoffe von den sterilen Zellen bzw. den Elateren im Sporenraum. Leitgeb spricht von einem Periplasma bei Corsinia, womit er aber nur Sekrete aus den sterilen Zellen (Nährzellen) meinen kann (1884, pag. 37, 38), und von einem umhüllenden Schleim bei Reboulia, über dessen Entstehung er sich ebenfalls nicht äußert. Bei den Anthocerotaceen sind die Sporen in eine schleimige Substanz eingebettet die nach Leitgeb (1884) und Campbell (1907) von der Auflösung der Sporenmutterzellen rühren soll. Über den Inhalt des

Sporangiums von Notothylas und Dendroceros (Mottier, 1894; Lang, Ann. of bot., Vol. XXI) existieren keine näheren Angaben. Auch bei den Jungermaniaceen ist die Frage nach dem Inhalt des Sporangiums wenig untersucht. Bei Sphaerocarpus hebt sich das Sporogon früh vom Inhalt ab, die Sporen sind von einer schleimigen Flüssigkeit umgeben (Leitgeb, 1889, pag. 15; Goebel, Organ., pag. 321), die Goebel mit derjenigen der „Wasserbäuche" der Kalyptra einiger Laubmoose vergleicht. In dem Sporogon von Riella verschwindet nach Goebel (1895, pag. 8) die sterile Zelle frühzeitig, und an ihrer Stelle tritt eine schleimige Substanz auf, durch deren Quellung das Sporogon später gesprengt wird. Während Porsild (1903, pag. 434) angibt, daß die Sporen durch Fäulnis der Kapselwand frei werden, berücksichtigt Leitgeb in seinen Untersuchungen den Kapselinhalt nicht, und Kienitz-Gerloff erwähnt nur, daß die Räume zwischen den Sporenmutterzellen bei Marchantia von Flüssigkeit erfüllt zu sein scheinen (1874, pag. 169). und spricht bei Pellia epiphylla direkt von „freischwimmenden" Primordialzellen (1874, pag. 197).

Die Farnpflanzen seien in der Reihe besprochen, in der sie im Englerschen System angeordnet sind.

Die Hymenophyllaceen sind eine der wenigen Familien der Filices, bei denen ein Plasmodium nicht ausdrücklich beschrieben ist. Trotzdem ist anzunehmen, daß ein solches auch hier ausgebildet wird, da, wie schon angeführt (pag. 67), nirgends etwas von einem besonderen Verhalten dieser Familie bemerkt wird.

Abgebildet oder beschrieben ist das Plasmodium im übrigen für Cyathaeaceae (Bower 1900, pag. 58), Polypodiaceae (Rees 1866, Huy, Tschistiakoff 1871, 1874, 1875, Bower 1900), Mattoniaceae (Bower 1900), Gleicheniaceae (Bower 1899), Schizaeaceae (Prantl 1881, Bower 1900, Binford 1907), Osmundaceae (Bower 1899, Strasburger 1889), Marsiliaceae (Russow 1872, Strasburger 1907), Salviniaceae (Russow l. c., Juranyi 1872, Heinricher 1882, Strasburger 1873, Hannig), Marattiaceae (Luerssen 1872, Tschistiakoff 1875, Bower 1897), Ophioglossaceae (Holtzmann 1892, Cardiff 1905, Steven 1905, Beer 1906, Burlingame 1907), ferner für die

Equisetaceen (Strasburger 1882, 1889, Russow 1872, Hannig).

Lycopodiaceen. Bei Lycopodium werden nach den Figuren Bower's (1894) und nach Lotsy (1909, pag. 439) die Tapeten nicht gelöst. Wie es hier mit der Sporangiumflüssigkeit steht, wird nicht angegeben.

Auch für Psilotum und Tmesipteris ist das Verhalten der Tapetenzellen nicht sicher bekannt. Bower's Figuren (1894) für Psilotum sind vielleicht als Plasmodium zu deuten; ebenso möglicherweise Abbildung 180, Fig. 5 bei Wettstein (1903—1908), in der nach dem Text zu der Abbildung die Sporenmutterzellen zwischen „aufgelösten" Zellen liegen. Für Tmesipteris ist außer der Angabe Bower's (1894), daß die Tapetenzellen „are undergoing disorganisation", nichts bekannt. Das Schicksal der Tapetenzellen bleibt also hier zweifelhaft, um so mehr als man bei den unsicheren Verwandtschaftsbeziehungen der Psilotaceen zu den Lycopodiaceen keinen Rückhalt für die Beurteilung hat, und also die Angaben Bower's in bezug auf die Tapetenzellen sich nicht immer als zuverlässig erwiesen haben (s. Fitting 1900, Selaginella). Für Selaginella und Isoetes ist durch Fitting's Untersuchungen festgestellt, daß die Tapetenzellen nicht aufgelöst werden, daß also kein Plasmodium entsteht. In beiden Fällen aber verflüssigen sich trotzdem die Mittellamellen der Sporenmutterzellen, und es tritt in dem Sporangium des Plasmodiums eine schleimige Flüssigkeit mit eigenartigen Gerinnseln auf, die aber nach Fitting keine Plasmareaktion geben und sonst nicht näher zu definieren sind. Die Flüssigkeit wird nach Angabe Fitting's von den Tapetenzellen sezerniert, die schließlich völlig schrumpfen.

Bei den heterosporen Filicineen verhalten sich die Tapeten in den Mikro- und Makrosporangien noch gleich, da in beiden Fällen die Mikrosporen bzw. die Makrospore noch isoliert werden. Von den Cycadeen an aufwärts wird die Makrospore zum Embryosack und damit in Zusammenhang bei keiner Pflanzengruppe mehr ein Tapetenplasmodium gebildet.

Die Mikrosporen werden aber nach wie vor isoliert, das Verhalten der Tapeten muß daher für diese von Fall zu Fall besprochen werden.

Cycadeen. Es scheint, daß die Tapetenzellen nicht aufgelöst werden. Lang (1897) gibt für Stangeria an, daß die Wände der Tapetenzellen verschwinden, die Tapetenprotoplasten aber erhalten bleiben. Vermutlich hat Lang die Wände nur übersehen, denn, wie oben gezeigt, sind die Wände z. B. bei Equisetum so zart, daß sie selbst mit Immersion nur schwer zu erkennen sind.

Für Zamia und Ceratozamia gibt Smith (1907) an, daß die Tapetenzellen bis zum Tetradenstadium erhalten bleiben, daß dann ihre Zellwände aufgelöst werden und schließlich „The mass of nutritive substance lines the sporangial cavity". Die Tapetenzellen sollten darnach

zu einem Plasmodium verschmelzen, das aber nicht zwischen die Sporen eindringt, sondern nur wie ein plasmatischer Wandbelag die Sporangiumwand auskleidet (vgl. l. c. Fig. 38). Wahrscheinlich sind auch hier die Tapetenzellwände übersehen. Wäre das nicht der Fall, dann hätten wir hier ein Zwischenstadium zwischen den unaufgelösten Tapeten und dem typischen Periplasmodium. Über das Verhalten der Tapetenzellen in den Mikrosporangien der übrigen Cycadeen (Cycas, Dioon, Encephalartos, Macrozamia) liegen keine Angaben vor. Im ganzen scheint also aus der Literatur hervorzugehen, daß bei den Antheren der Cycadeen kein Periplasmodium gebildet wird.

Auch bei Ginkgo bleiben, wie es scheint (Sprecher, pag. 157), die Tapetenzellen unaufgelöst.

Dasselbe ist wohl der Fall bei den Koniferen. Auch hier ist das Verhalten der Tapetenzellen nur wenig berücksichtigt. Coulter und Chamberlain geben für Pinus an, daß die Tapete nicht aufgelöst wird. Coker beschreibt bei Taxodium Tapeten mit dichtem Inhalt, die zur Zeit der Kernteilung in den Pollenkörnern desorganisiert werden (1903, pag. 4). Der Wortlaut dieser Notiz läßt darauf schließen, daß es sich nicht um ein Periplasmodium handelt, sondern nur um die allmähliche Resorption der Tapetenzellen. Bei anderen Koniferen Biota (Goebel 1881), Callitris (Goebel 1881), Juniperus (Land 1904), Podocarpus (Burlingame 1908) ist wohl festgestellt, daß eine Tapete gebildet wird, deren weiteres Schicksal aber nicht verfolgt. Die vorliegenden Untersuchungen lassen es jedoch als wahrscheinlich erscheinen, daß auch bei den Antheren der Koniferen die Tapeten zum Teil aufgelöst werden.

Über Ephedra macht Land (1904) ebenfalls keine Angaben, woraus auf Übereinstimmung mit den Koniferen, also auf ein Unterbleiben der Auflösung, geschlossen werden kann. Karsten schreibt (1893, pag. 345) bei Gnetum, daß die Tapetenzellen zur Zeit der Tetradenbildung bereits „desorganisiert“, höchstens noch in ihren Umrissen erkennbar sind. Also auch hier, wie es scheint, keine Auflösung der Tapete. Wie die Tapeten bei Welwitschia sich weiter entwickeln, ist nicht untersucht.

Wenn wir dagegen die Angiospermen durchmustern, kommen wir zu dem Resultat, daß die Tapetenzellen in der Regel aufgelöst werden und ein Plasmodium bilden. Strasburger hat bei seinen ausgedehnten Untersuchungen eine große Reihe von Pflanzen aus den verschiedensten Familien (Potamogeton, Araceen, Liliaeceen, Orchideen, Geraniaceen, Malvaceen, Passifloreen, Oenothereen, Polemoniaceen, Acanthaceen, Dipsa-

caceen, Cucurbitaceen und Kompositen) untersucht und bei fast allen Plasmodiumbildungen beschrieben. Bei einigen wenigen (Ericaceen, Borragineen, Labiaten, Valerianeen und Campanulaceen) ist die Plasmodiumbildung nicht beschrieben. Da aber keine besonderen Angaben über ein Fehlen derselben vorliegen, ist es wahrscheinlich, daß diese Fälle kein abweichendes Verhalten zeigen. Nicht so sicher ist die Ausbildung eines Periplasmodiums, wenn wir von anderen Angaben absehen, bei den von den Amerikanern bearbeiteten Pollenentwicklungen. Coulter und Chamberlain haben in ihrem Buch die Plasmodiumbildung gar nicht erwähnt, sondern sprechen nur von „desorganisation". Ob damit Auflösung und Verschmelzen oder nur Resorption gemeint ist, läßt sich nicht sagen. Jedenfalls kehrt dieser Ausdruck bei allen Schülern des Hull bot. laboratory (Schaffner 1897, R. Schmitt 1898, Wiegand 1900 usw.) wieder, die alle nur nebenbei die „desorganisation" erwähnen. Nur Duggar (1900) und Merrel (1900) beschreiben kurz für Symplocarpus und Silphium die Bildung eines „general protoplasmic stratus" durch die aufgelösten Tapetenzellen. Es wäre möglich, daß in allen Fällen, in denen nur von „desorganisation" oder „disintegration" gesprochen wird, Plasmodiumbildung gemeint ist. Das gilt vielleicht auch für die merkwürdige Beschreibung und Abbildung, die Caldwell (1899) von Lemna gibt. Dort sollen einige Sporenmutterzellen steril bleiben und zwischen die fertilen eingekeilt sein; vielleicht liegt aber nur eine Verwechslung mit Plasmodiumbildung vor. Sicher ist, daß keinesfalls bei allen Phanerogamen ein Plasmodium gebildet wird. Denn für eine Pflanze, Sarrazenia, hebt Shreve (1906) zweimal ausdrücklich hervor, daß zu keiner Zeit die Tapetenzellen zwischen die Sporen einwandern. Wenn also für einen einzigen Fall erwiesen ist, daß die Plasmoniumbildung unterbleibt, dann könnte dies leicht weiter verbreitet sein, als sich aus der Literatur ersehen läßt. Soviel steht trotzdem fest, daß das typische Verhalten bei den Pollenkörnern der Angiospermen die Auflösung der Tapete ist. Im übrigen bedürfen die meisten Beispiele der Literatur, für die eine solche Auflösung nicht beschrieben ist, im Hinblick auf das Verhalten von Sarracenia der Nachuntersuchung.

Es sei hier in tabellarischer Übersicht nochmals kurz zusammengefaßt, was wir über das Vorkommen von Periplasmodien wissen:

Moose.
Tapete nicht aufgelöst.

Filices.
Typisches Plasmodium.

Equisetaceen.
Typisches Plasmodium.

Lycopodiaceen.

Lycopodinen.	Psilotineen.	Selaginelleen.	Isoetaceen.
Tapete nicht aufgelöst.	Kein Plasmodium (?).	Kein Plasmodium.	Kein Plasmodium.

Cycadaceen.

Makrosporen.	Mikrosporen.
Tapeten nicht gelöst.	Tapeten nicht (?) gelöst.

Koniferen.

Makrosporen.	Mikrosporen.
Reduzierte Tapete nicht gelöst.	Tapeten nicht (?) gelöst.

Angiospermen.

Makrosporen.	Mikrosporen.
Tapeten, wenn überhaupt vorhanden, nicht gelöst.	In der Regel typisches Plasmodium. (In einzelnen Fällen Tapeten nicht gelöst.)

3. Die Beziehung der Tapeten oder Periplasmodien zur Sporenmembran.

Wenn die Ausbildung der Tapete in der Reihe: Archegoniaten, Gymnospermen, Angiospermen als Ergänzung zu den bisher bekannten Merkmalen des phylogenetischen Zusammenhanges dieser Abteilungen dienen konnte, so ist das bei der Periplasmodienbildung nicht mehr der Fall. Denn wenn man sieht, daß die Tapete bei den Laub- und Lebermoosen noch nicht aufgelöst wird, daß bei dem Gros der Filicinen überall Tapetenplasmodien auftreten, daß sie bei höchst organisierten Farnpflanzen und dann bei den Gymnospermen wieder verschwinden, dann sollte man erwarten auch bei den Angiospermen keine Plasmodien mehr zu finden. Das ist aber merkwürdigerweise nicht der Fall, vielmehr tritt bei der Mehrzahl der Phanerogamen in den Antheren wieder ein typisches Periplasmodium auf. Die Plasmodienbildung kann somit nicht von phylogenetischen, sondern nur von histologischen Gesichtspunkten aus betrachtet werden, d. h. wir können nur untersuchen, inwieweit das Periplasmodium bei der Bildung der Sporenmembranen beteiligt ist und auf welche Weise die Sporenmembranen gebildet werden, wenn kein Periplasmodium vorhanden ist.

Ehe wir damit beginnen, sind einige Worte über die Nomenklatur der Sporenhäute nötig. Die verschiedenen Sporenhäute sollen folgendermaßen benannt sein:

Exospor (Exine) (mit Leitgeb und den meisten übrigen Autoren), die zuerst von dem Sporenprotoplasten selbst gebildete Haut der Sporenzelle.

Endospor (Intine) (Leitgeb, Strasburger u. a.) die Lamelle, welche nach Anlage des Exospors vom Sporenprotoplasten direkt als innerste Lamelle der Sporenhaut gebildet wird.

Mesospor (Fitting), eine Lamelle, die mitunter zwischen dem Exospor und dem Endospor vom Protoplasma angelegt wird.

Perispor (Strasburger, 1907, pag. 181), Lamellen, die den Membranen eines Sporenprotoplasten von einem Periplasmodium aufgesetzt werden.

Speziallamelle in Anlehnung an Strasburger (1907, pag. 182) die äußere Schicht des Exospors. Diese Schicht wird von mehreren Autoren als eine von der Spezialmembran abgespaltene Lamelle betrachtet (Leitgeb, Treub, Fitting u. a.) und Epispor (Strasburger) oder Perispor (Leitgeb, Fitting) genannt. Daß die Bezeichnung „Perispor" für die von außen aus dem Plasma aufgelagerten Lamellen zweckmäßiger beizubehalten ist, hat Strasburger betont (1907, pag. 182); Strasburger möchte daher den Namen Epispor für die von der Spezialmembran abgespaltenen Lamellen reserviert haben. Es dürfte aber praktischer sein von der Verwendung dieser Bezeichnung bei den Sporenpflanzen ganz abzusehen. Denn erstens ist, wie wir zeigen werden, bisher noch nirgends mit Sicherheit nachgewiesen, daß das sog. Epispor der Sporenpflanzen von der Spezialmembran stammt, und es bleibt als gleichbegründete Möglichkeit die Differenzierung aus dem Exospor übrig; und zweitens müssen wir logischerweise die Bezeichnung Epispor für die Thallophyten reservieren. Dort finden wir ebenfalls häufig eine Plasmamasse, die an der Bildung der Sporenmembran beteiligt ist. Diese Plasmamasse ist zwar biologisch, nicht aber histologisch mit dem Periplasmodium gleichwertig, da sie einen Plasmarest, nicht ein Plasmodium darstellt. De Bary hat sie bei den Pilzen Epiplasma genannt, um sie von dem Periplasma der höheren Pflanzen zu unterscheiden. Nach Analogie des Ausdruckes Perispor müßten wir die äußerste Sporenhaut der Pilze und Algen, soweit sie aus dem Epiplasma stammt, als Epispor bezeichnen. Um für die Außenschicht des Exospors, die aus der Spezialmembran entstanden sein soll, einen kurzen Ausdruck zu haben, wollen wir sie Speziallamelle nennen, was in Anbetracht ihrer oft auffälligen Gestalt, auch wenn sie nicht von der Spezialmembran herrühren sollte, noch bezeichnend bliebe.

Wenn wir nun dazu übergehen, die Beziehungen der Sporenmembranen zu dem Periplasmodium bzw. den Tapetenzellen zu untersuchen, so können wir von einer Lamelle der Sporenhaut, vom Endospor ganz absehen. Denn diese wird ja vom Sporenprotoplasten inner-

halb und nach dem Exospor gebildet, kann also zu der Umgebung des Exospors gar keine Beziehungen haben. Im übrigen ist also festzustellen, inwieweit das Periplasmodium an dem Aufbau der Sporenhäute beteiligt ist — denn merkwürdigerweise wirkt es selbst da, wo auffällige zentrifugale Membranverdickungen vorhanden sind, durchaus nicht immer direkt mit —, und ob sich bei fehlendem Plasmodium andere Elemente in der Umgebung der Sporen formativ betätigen.

Moose. Für die bisher untersuchten Moossporen ist es noch ganz unentschieden, wie die Sporenmembran gebaut ist. Nach Leitgeb's Untersuchungen sollte eine „Speziallamelle (vgl. unsere Nomenklatur), ferner Exine und Intine bei Sphaerocarpus, Riccia, Grimmaldia u. a. Marchantiaceen und bei Anthoceros vorhanden sein. Leitgeb gibt an, daß die Speziallamelle aus der innersten Schicht der Spezialmutterzelle (bei Sphaerocarpus), aus der innersten Schicht der Spezialzellen (bei Riccia usw.) entstehe. Straßburger dagegen glaubte mit Sicherheit entscheiden zu können, daß die äußerste Lamelle der genannten Sporen eine eigene Haut sei und bezeichnet sie deshalb nicht als Epispor, sondern als Außenschicht der Exine (Str., 1889, pag. 104—118). Beer hat gerade die Frage der äußersten Lamelle sehr eingehend geprüft, konnte aber trotz aller Bemühungen zu keinem entscheidenden Resultate kommen (1906, pag. 281). Man muß dieser vorsichtigen Beurteilung Beer's unbedingt recht geben. Gegen Leitgeb wendet er im wesentlichen ein, daß man daraus, daß die in Frage stehende Lamelle mit der Spezialwand anfangs fest verbunden sei, nicht schließen dürfe, daß sie aus dieser differenziert und abgespalten werde. Gegen Strasburger ist das entgegengesetzte Bedenken zu erheben. Die äußerste Lamelle ist von vornherein der Spezialwand so innig angeschmiegt, daß sie als ein Saum derselben erscheint. Wenn auch Strasburger (1899) angibt, daß sie sich von dieser abhebe, so gilt dies doch nur, wie Strasburger's Fig. 24, Taf. III zeigt, für ein Stadium, in dem diese Membran schon verhältnismäßig dick ist; und das könnte gerade das Stadium sein, in dem nach der Annahme Leitgeb's die Lamelle sich von der Spezialwand abzutrennen beginnt.

Von den Moosen können wir also mit Sicherheit nur aussagen, daß die Sporenmembran kein Perispor besitzt, nicht aber, ob statt dessen (wie Campbell, 1905, pag. 64 usw. annimmt), eine von außen aufgesetzte Speziallamelle oder nur eine aus zwei Schichten zusammengesetzte Exine, eine Innenschicht und eine Außenschicht der Exine, vorhanden ist.

Auch für die Farnpflanzen sind nur verhältnismäßig wenige und vielfach sich widersprechende Daten bekannt.

H. Fischer (1891) gibt an, daß bei Hymenophyllum ein Epispor bzw. Perispor fehle, daß dafür das Exospor warzig sei. Bei den von ihm untersuchten Polypodiumarten (Ausg. Polypodium aureum und Polypodium vulgare) soll ein Perispor vorhanden sein. Nach Russow (1872) sollen die Verzierungen auf dem Exospor von den Spezialzellwänden stammen. Aspidium filix mas bildet nach Kny ein Perispor, das sich in Falten vom Exospor abhebt. Alle diese Autoren haben aber die Entwicklung der Sporenmembran gar nicht oder nur nebenbei untersucht. Der einzige, der die Bildung der Sporenhäute genau verfolgt hat, ist Tschistiakoff, der für Aspidium falcatum angibt (1874), daß sich aus verdichtetem Periplasma ein Epispor bilde, das anfangs nur ein dünnes Häutchen darstelle, später grobschaumige Struktur annehme.

Sehr merkwürdig ist eine Angabe von Karsten (1894) über die Sporenmembran von Polypodium imbricatum. Die bilateralen Sporen



Fig. 1.

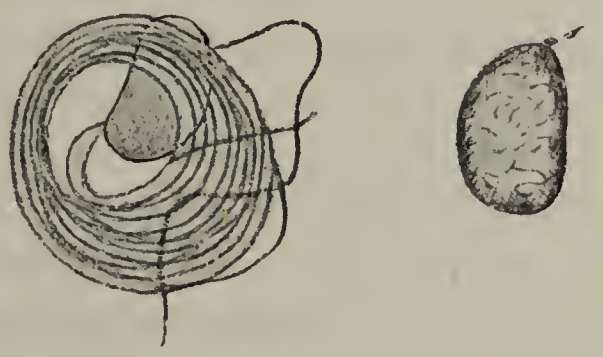


Fig. 1 *a*.

Fig. 1. Schnitt durch die Sporenmembran ven Aspidium falcatum mit schaumartiger Struktur (Perispor?), (nach Tschistiakoff 1874).
Fig. 1 *a*. Polypodium imbricatum. Links Spore mit, rechts ohne „Elatere“ (nach Karsten 1894).

dieser Pflanze sind jede einzeln umgeben von einem, aus zahlreichen annähernd konzentrischen Windungen zusammengelegten Band, das Karsten wegen seiner Übereinstimmung mit den Spiralbändern der Equisetummembran direkt als Elatere bezeichnet (s. nebenstehende Textfig. 1 *a*, nach Karsten 1894). Es entsteht auch anscheinend in ganz analoger Weise aus einem Häutchen (unserem Elaterenhäutchen), das von dem Periplasma um die Spore abgelagert wird. Hier wäre demnach ein echtes Perispor vorhanden. Leider war das Untersuchungsmaterial Karstens nicht derartig, daß eine ausreichende Verfolgung der Entwicklungsgeschichte dieser Elateren möglich gewesen wäre, und es ist deshalb zu wünschen, daß diese bei Gelegenheit nochmals vollständig durchgeführt würde.

Jedenfalls lassen die bisherigen Angaben über Polypodium imbricatum es möglich erscheinen, daß auch die grobschaumige Struktur von Aspidium falcatum und anderer Filicinen (H. Fischer spricht bei Blechnum spicant von einer Hülle mit zellenartigem Bau, bei Aspidium lobatum von „Zellen“, die in eine Spitze ausgezogen sind, usw.) einem echten Perispor entspricht.

Bau und Entwicklung der Sporenmembranen sind für die Mattoniaceen und Gleicheniaceen gar nicht untersucht.

Bei den Schizaeaceen erwähnt Prantl (1881) ausdrücklich, daß das Periplasmodium an der Bildung der äußersten Membranlamelle nicht beteiligt sei. Es könnte also hier höchstens eine Speziallamelle vorliegen.

Das gleiche gilt nach den Angaben Strasburgers (1889, pag. 98 bis 100) für Osmunda, da die Osmundasporen sich noch innerhalb der Spezialzellen mit einer Membran umgeben. Freilich treten erst nach Auflösung der Spezialzellwände die mäandrischen Verzierungen auf. Ob wirklich die dazu nötigen Substanzmassen „die deutlich radial-poröse Exine durchwandern“, ob dieselben nicht vielleicht doch vom Periplasma direkt geliefert werden, müßte doch wohl nochmals untersucht werden.

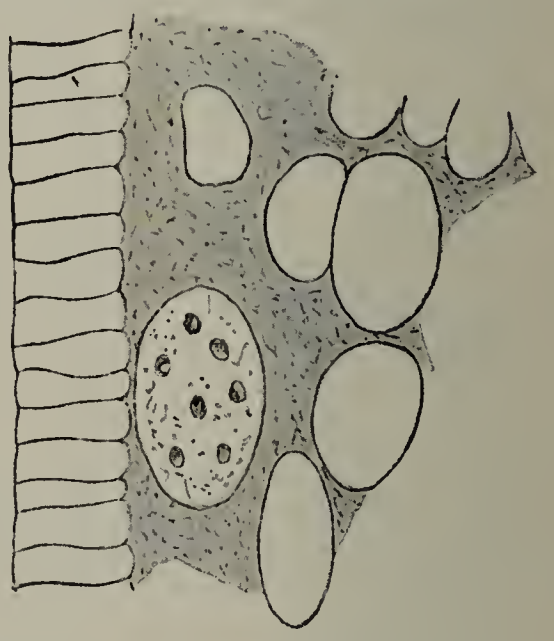


Fig. 2. Teil des Periplasmodiums von Marsilia elata. Links die Prismenschicht (Perispor), welche aus dem Periplasmodium gebildet und dem Exospor aufgelagert wird (nach Strasburger 1907).

Zweifellos sichergestellt ist die Bildung der Makrosporenmembran von Marsilia durch Strasburger's wiederholte Untersuchungen (1882, 1889, 1898 und 1907). Auf die Vakuole, in welcher der Sporenprotoplast liegt, wird von dem umgebenden Periplasmodium zuerst ein feinporiges Häutchen aufgelagert. Dann treten in einem hellen Hof des Plasmodiums um dieses Häutchen herum Körnchen auf, welche die Anlage der sog. Prismenschicht bilden, im Längsschnitt als radiale Streifen, im Querschnitt als Netzwerk erscheinen (s. nebenstehende Textfig. 2, nach Strasburger 1907).

Die Prismenschicht ist anfangs nach außen zu offen (wie solche Partien erkennen lassen, die bei der Präparation losgerissen sind), die Prismen mit gallertiger Substanz gefüllt. Wenn die Prismen ihre definitive Größe erreicht haben, werden sie nach außen durch ein zu-

sammenhängendes Häutchen abgeschlossen. Schließlich wird noch eine Gallertschicht, das sog. Außenperispor, aufgelagert. Marsilia besitzt demnach ein echtes und zwar sehr massiv ausgebildetes Perispor.

Bei den Mikrosporen sollen die Verhältnisse nach Strasburger ähnlich sein wie bei den Makrosporen.

Von Pilularia hat Meunier eingehend die Bildung der Mikro- und der Makrosporenmembran beschrieben und zweifellos dargelegt (Campbell 1893, Meunier 1887), daß die Perisporbildung der beiderlei Sporen ähnlich verläuft wie bei Marsilia.

Sicher gilt das auch für Salvinia. Strasburger bezeichnet sogar den Inhalt des Makrosporangiums direkt als Massulae (1889, pag. 18.) Die Beschreibungen von Juranyi (1872), Heinricher (1882) und Strasburger lassen erkennen, daß Salvinia ein Perispor besitzt, das große Ähnlichkeiten mit demjenigen von Azolla zeigt.

Bei den Marattiaceen sind die Verhältnisse wieder nicht klargestellt. Nach Tschistiakoff (1875, pag. 6) soll ein Perispor vorhanden sein, das von der innersten Schicht der gallertigen Spezialwand abgespalten wird, aber an der reifen Spore wieder verschwindet. Jonkmann (1878) findet es auch noch an der fertigen Spore, gibt aber an, daß es sich leicht ablösen lasse.

Eine direkte Beteiligung des Periplasmas an dem Aufbau der Sporenmembran ist nach den neuesten Untersuchungen (Stevens 1905, Cardiff 1905, Beer 1906, Burlingame 1907) bei den Ophioglossaceen nicht nachzuweisen, es soll hier überhaupt nur ein Endosporium und ein, allerdings verhältnismäßig dickes, Exosporium vorhanden sein.

Equisetum besitzt nach den Ausführungen im ersten Teil der Arbeit ein Perispor.

Bei den Lycopodiaceen ist die Sporenentwicklung nur für Lycopodium eingehender untersucht (Tschistiakoff 1874 und 1875). Epi- oder Perispor fehlen nach diesem Autor, Periplasma ist aber auf keinen Fall an der Bildung der Sporenmembran beteiligt. Nach Tschistiakoff soll nur Exo- und Endospor vorhanden sein, während Strasburger und Leitgeb drei Lamellen beschreiben, die nach Strasburger's entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen alle drei sporeneigene Membranen darstellen. Ein Perispor ist also bei Lycopodium sicher nicht vorhanden. Allem Anschein nach fehlt überhaupt ein Plasmodium. Es wäre möglich, daß bei eingehender Untersuchung sich ein ähnlicher Verlauf der Membranentwicklung herausstellte, wie bei Selaginella.

Am genauesten untersucht ist die Entwicklung der Makrosporen von Selaginella und Isoetes (Fitting 1900, Lyon 1901), und trotzdem ist auch hier die Frage nach dem Vorhandensein einer Spezial-lamelle nicht entschieden. Die Sporen werden innerhalb der Spezial-membran fertig ausgebildet und erhalten ein Exo-, Endo- und zwischen beiden eingeschaltet ein Mesospor. Außerhalb dieser drei Lamellen bildet sich dann bei Isoetes (weniger entwickelt bei einigen Selaginella-Arten) noch eine dicke mit stachelartigen Verzierungen versehene Lamelle („Perispor" nach Fitting, nach unserer Nomenklatur „Spezial-lamelle"). Fitting selbst konnte nicht entscheiden (pag. 130) ob diese Lamelle aus den innersten Schichten der Spezialzellmembran hervorgeht, ob sie aus der äußersten Lamelle des Exospors entsteht, oder ob sie sich aus einer Lamelle bildet, die noch vor Entstehung des Exospors vom Plasma an die Spezialwand angelagert wird. Am wahrscheinlichsten ist die Annahme, daß die Lamelle eine Differenzierung der Spezial-membran darstellt. Die Untersuchungen Fitting's, die mit aller möglichen Sorgfalt und Gründlichkeit durchgeführt sind, zeigen, daß auch bei Isoetes und Selaginella die Frage nach dem Vorhandensein einer Speziallamelle vollständig unentschieden ist. Die Substanzen, die das Material für die Verdickung der Speziallamelle zu liefern haben, müssen auf jeden Fall zuerst andere Membranen durchwandern, und zwar, wenn sie von dem Sporenprotoplasten geliefert werden, die schon vorhandenen Sporenhäute (Meso- und Exospor), wenn sie von der Sporangium-flüssigkeit geliefert werden, die Spezialmembran. Für die Erklärung hätte also in dieser Beziehung keine der drei von Fitting angeführten möglichen Fälle besondere Vorzüge.

Unentschieden ist ferner auch das Verhalten der Cycadeen-pollenkörner. Juranyi (1882, pag. 47) und Treub (1885, pag. 41) finden, daß die Pollenmembran aus der inneren Schicht der Spezial-wände hervorgehe, wenn auch Treub (bei Zamia muricata) sich nicht ganz sicher darüber aussprechen wollte. Strasburger dagegen (1898, pag. 89) bestätigt bei Ceratozamia longifolia zwar die tatsächlichen Angaben von Treub im wesentlichen, folgert aber daraus, daß die kutinisierte Pollenhaut von dem Protoplasten der Spore gebildet werde, und daß sie als Exine (Exospor) zu bezeichnen sei, da an reifen Sporen noch eine, wenn auch sehr zarte Intine vorgefunden werde. Bei den Cycadeen zeigt also die Mikroporenmembran nur zwei Lamellen, eine Exine und eine Intine, so daß formative Beziehungen zu einem Periplasma oder einer Sporangiumflüssigkeit gar nicht existieren können.

Der Bau und die Entwicklung der Sporen von Ginkgo sind nicht untersucht.

Eine dritte Haut neben Endospor (Intine) und Exospor (Exine) scheint auch bei den Gymnospermen zu fehlen. Strasburger hat gefunden (1882, pag. 115 und 1889, pag. 92), daß die Sporenmembran bei Pinus laricio als polleneigene Membran innerhalb der Tetraden gebildet wird und gibt dann weiter an, daß erst nach der Auflösung der Tetraden die Flügel entstehen und zwar dadurch, daß sich eine Außenschicht der Exine von einer gleichstarken Innenschicht abhebt. Nach einer Abbildung bei Coulter und Chamberlain (1901, pag. 91, Fig. 69 *c*), deren Richtigkeit ich nach eigenen Untersuchungen bestätigen kann, bilden sich die Flügel noch innerhalb der Spezialzellen aus. Es ist wahrscheinlich auch hier im allgemeinen keine Speziallamelle vorhanden (da kein Periplasma gebildet wird, ist natürlich die Bildung eines Perispors nicht möglich).

Von den Gnetaceen fehlen wieder entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Das Verhalten der Mikrospore wird aber kaum wesentlich von demjenigen bei den Koniferen abweichen.

Auch bei den Angiospermen-Pollenkörnern mit den auffälligen stacheligen oder gitterförmigen Verzierungen besteht die Membran nur aus Exine und Intine. Die mehrfachen Untersuchungen von Strasburger (1889 und 1898), ebenso diejenigen von Wille (1886) und in neuester Zeit von Beer (1905) haben gezeigt, daß die Stacheln und Gitter auf der Exine schon in ihrer Gestalt fertig angelegt sind, ehe das Periplasmodium gebildet und zwischen die Sporen eingewandert ist. Die Stachel- und Leistenbildung bei den Angiospermenpollenkörnern beruht danach auf zentrifugalem Membranwachstum, eine direkte formative Beteiligung des Periplasmas liegt dabei nicht vor.

Eine Vergleichung der Bildungsweise der Sporenmembranen hat also für den Charakter der äußeren Sporenhäute folgendes ergeben:

Bakterien.
Exospor und Epispor.

Pilze.
Exospor event. + Epispor.

Algen.
[Exospor event. + Epispor?] [1]).

1) Berthold (1886. pag. 316) gibt an, daß bei der Bildung des Epispors von Spirotaenia wahrscheinlich Epiplasma beteiligt ist, und Oltmanns (1904, pag. 55) betont, daß die Bildung der Zygotenmembran von diesem Gesichtspunkt aus neu zu untersuchen wäre.

Moose.

Exospor (event. + Speziallamelle?).

Farnpflanzen.

Hydropteriden und Equisetaceen	Lycopodiaceen	Ophioglossaceen	Die übrigen Filices
Exospor + Perispor.	Exospor + (Speziallamelle?).	Nur Exospor.	Vielleicht außer dem Exospor ein echtes Perispor.

Cykadeen.

Exospor (+ Speziallamelle?).

Koniferen.

Nur Exospor.

Angiospermen.

Nur Exospor.

Das Auffallende an dieser Zusammenstellung ist, daß durchaus nicht überall, wo ein Periplasmodium gebildet wird, dieses auch formativ an dem Aufbau der Sporenmembranen teilnimmt. Ob das bei den Eufilicinen und den Marattiaceen der Fall ist, wo überall ein Periplasmodium auftritt, ist, wie gesagt, noch näher zu untersuchen. Wahrscheinlich fehlt ein Perispor bei den Ophioglossaceen. Dasselbe gilt für die Gymnospermen und Angiospermen, bei denen wohl allgemein die Tapeten aufgelöst werden. Das geschieht aber erst, nachdem innerhalb der Spezialzellen die Strukturen der Sporenoberfläche schon angelegt sind, so daß zwar eine Materiallieferung vom Periplasma aus stattfinden dürfte, aber kein Aufsetzen einer Periplasma-Membran.

Es ist nun nicht zu verkennen, daß zwischen den Skulpturen der Perisporien und denen der Exosporen (Exinen) ein gewisser Unterschied besteht. Bei allen Perisporien ist die Oberflächenstruktur mehr oder weniger schaumig und unregelmäßig. Eine Ausnahme macht vielleicht Equisetum, wo nur eine unregelmäßige Körnelung, aber keine schaumige Struktur festzustellen ist. Dafür hat Equisetum mit den übrigen Perisporien die Kompliziertheit (das Schraubenband), der Struktur gemeinschaftlich. Auch bei Aspidium falcatum, dessen Entwicklungsgeschichte genauer untersucht ist und ein Perispor besitzen soll, (Tschistiakoff, Kny), erinnert die unregelmäßige schaumige Struktur auffallend an diejenige der Makrospore von Azolla, und dasselbe scheint nach H. Fischer der Fall zu sein bei Blechnum spicant, Aspidium lobatum und einigen anderen Polypodiaceen. Polypodium imbricatum

besitzt sogar (Karsten, 1894, pag. 87) ein vielfach gewundenes Elaterenband, welches demjenigen von Equisetum nach Entwicklung und Funktion genau entspricht. Die übrigen Sporenmembranen, bei denen kein Perispor vorhanden ist, zeichnen sich alle durch Regelmäßigkeit der Oberflächenstruktur aus, die meist in Form von Stacheln, Gitterwerk, Netzwerk usw. auftritt. Diese letzteren, dem Habitus nach untereinander sehr ähnlichen Membranen, können unter den verschiedensten histologischen Bedingungen entstehen, bei rudimentärer Tapete (Moose), innerhalb eines Plasmodiums (Filices ?, Gymnospermen, Angiospermen) und innerhalb der sog. Sporangiumflüssigkeit, ohne daß die Tapete aufgelöst wird (Isoetes, Selaginella). Der wesentlichste Teil der Exosporanlage verläuft dabei allgemein innerhalb der Spezialmutterzellen oder Spezialzellen. Die angeführten Unterschiede sind sicher im Wesen der beiden Lamellen begründet. Die aus dem Periplasma gebildeten machen direkt den Eindruck erstarrter, schaumiger Plasmamassen und die Kompliziertheit des Baues hängt auch damit zusammen, daß die Lamellen direkt von einem lebenden Protoplasten aufgebaut werden, während sich die Skulpturen auf den Exinen unter Intussuszeption aus Differenzierungen zu der Sporenmembran herausbilden müssen, die in ihren Anfangsstadien gar nicht direkt zu erkennen sind. Dahinzu kommt noch, daß die Perisporien in der Regel mit den Exosporen gar nicht fest verwachsen sind, sondern sich sehr leicht von denselben loslösen lassen, während die übrigen Sporenhäute, auch da, wo eine Speziallamelle vorhanden sein soll, vollständig einheitliche Membranen darstellen.

In beiden Fällen liegen zweifellos komplizierte aber fundamental verschiedene Äußerungen der direkt beteiligten Protoplasten vor, wir können jedoch bis jetzt gar nicht feststellen, welcher Art dieselben sind. Nur so viel läßt sich aussprechen, daß die Perisporbildung über den Umweg der Beteiligung eines fremden Protoplasten und der Unregelmäßigkeit der Struktur, phylogenetisch betrachtet, den Eindruck eines älteren Typus macht wie die regelmäßige und selbständigere Exosporbildung.

4. Die Sporenmembran der Embryosäcke.

Wir haben bisher nur die typischen Sporen behandelt und wollen nun noch einen Blick auf diejenigen von den Makrosporen abzuleitenden Zellen werfen, die als Embryosäcke bezeichnet werden und gerade in phylogenetischer Beziehung besonderes Interesse darbieten. In einer schwer zugänglichen Arbeit (s. Referat Bot. Zeitg. 1905, S. 227) hat vor einiger Zeit Thomson (1905) darauf hingewiesen, daß bei den Embryo-

säcken der Gymnospermen noch vielfach „Megasporenmembranen“ ausgebildet werden. Auch hierbei handelt es sich wieder um einen Gesichtspunkt, der für die Beurteilung der phylogenetischen Entwicklung der höheren Pflanzen aus den Archegoniaten von Interesse ist. Man sollte erwarten, daß die Megasporen der Gymnospermen, sobald sie ihre Selbständigkeit verlieren, d. h. in dem Nuzellus der Mutterpflanzen dauernd und fest eingeschlossen bleiben, also zu Embryosäcken geworden sind, daß sie damit auch keine derbe widerstandsfähige Membran mehr erhalten. Die Arbeit Thomsons und einige spätere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß bei den Gymnospermen unter Umständen noch eine sehr dicke Membran ausgebildet wird, an der man sogar mehrere Schichten unterscheiden kann. Beim Verlust der Selbständigkeit der Makrosporen (Embryosack) ist also in der phylogenetischen Entwicklung noch ein Merkmal übriggeblieben, welches eigentlich überflüssig wäre. Die Eigenschaft der Derbwandigkeit geht zwar, je weiter man in der Pflanzenreihe emporsteigt, um so mehr verloren; sie wird aber durchaus nicht in dem Augenblick unterdrückt, in dem sie überflüssig geworden ist.

Es sollen nun zunächst die Untersuchungen von Thomson und andere einschlägigen Arbeiten kurz besprochen und daran die Frage angeknüpftwerden, ob nicht auch bei den Angiospermen noch Reste dieser Membran vorhanden sind.

Cycadeen. Schon in dem jungen Embryosack von Cycas revoluta ist die Embryosackwand sehr stark verdickt (4,5 μ) und besteht aus zwei Schichten (nach Thomson Endosporium und Exosporium). Wir fügen hier absichtlich die genaueren Angaben hinzu, damit man ermessen kann, wie scharf dies Relikt noch charakterisiert ist. Die äußere Schicht ist radial gestreift, gelblich gefärbt, in zwei Lamellen differenziert, eine innere, homogene, farblose und stark lichtbrechende und eine äußere, körnige und schwach gelbliche, aber beide Schichten sind scharf voneinander getrennt. Mit Chlorzinkjod färbt sich die äußere gelbbraun (Warming 1879, Thomson 1905), während sich die innere in einer inneren Lage violett färbt, in der äußeren ebenfalls braungelb; das Exosporium ist demnach kutinisiert, das Endosporium besteht zum Teil aus Zellulose. In älteren Embryosäcken treten geringe Änderungen in der Form und der chemischen Zusammensetzung der Membran auf. Ähnlich wie bei Cycas ist die Embryosackmembran bei Stangeria gebaut (Thomson, pag. 14, Lang 1900), Dioon (Thomson, pag. 16, Warming 1879, Chamberlain 1906), wo das Endospor eine homogene Lamelle ist, während das Exospor aus nagelförmigen Körperchen besteht (s. nachstehende Textfig. 3, pag. 371; nach

Chamberlain 1906), Zamia (Thomson, pag. 17) und Ceratozamia (Thomson, pag. 20). Die Membran ist, wie noch hervorgehoben werden muß, bei allen Cycadeen um den ganzen Embryosack herum gleichmäßig ausgebildet.

Ginkgoaceen. Die Embryosackwand besteht wie bei den Cycadeen aus zwei Schichten, einer äußeren kutikularisierten, mit unregelmäßig radialer Streifung und einer inneren Zelluloseschicht und verläuft ebenfalls auf allen Seiten des Embryosackes gleichmäßig (Thomson, Sprecher 1907, Caruthers 1907).

Koniferen. Bei den Araucarieen ist die Embryosackmembran am wenigsten typisch ausgebildet. Sie ist zwar auch hier (bei Agathis australis) beim jungen Embryosack durchschnittlich 4—5 μ dick aber nicht mehr kutinisiert, sondern nach Thomson von gleicher Struktur und chemischer Beschaffenheit wie die Intine der Pollenkörner. Ähnlich, aber dünner und reicher an Zellulose ist die junge Embryosackmembran von Araucaria imbricata.



Fig. 3. Dioon edule. Querschnitt durch die Makrosporenmembran mit homogener innerer Lamelle („Endospor“) und nagelartige Verzierungen tragender äußerer Lamelle („Exospor“), (nach Chamberlain 1906).

Pinus resinosa besitzt eine Embryosackmembran (ca. 4—2 μ), die mit derjenigen der Cycadeen im wesentlichen übereinstimmt, nämlich eine äußere kutinisierte Schicht („Exosporium“) und eine innere, die in zwei Lamellen differenziert ist, von denen die äußere wieder kutinisiert ist, die innere wesentlich aus Zellulose besteht. Bei anderen Pinusarten ist die Membran nicht ganz so dick. Bei Larix sind Bau und chemische Beschaffenheit ähnlich wie bei Pinus; die Membran keilt sich aber nach dem Archegoniumpol des Embryosacks zu mehr oder weniger schnell aus. Nicht wesentlich sind die Unterschiede in der Struktur bei Picea, Abies, Cedrus, Sciadopitys, etwas weniger ausgebildet bei Sequoia, Cryptomeria, Taxodium, Biota und Juniperus (bei den beiden letzteren fehlt die Verdünnung der Membran nach der Mikropyle zu). Bei Podocarpus scheint eine verdickte Membran zu fehlen, während sie bei Dacrydium gut ausgebildet ist. Ebenso fehlt sie bei Cephalotaxus, ist höchstens in sehr schwacher Ausbildung bei Taxus vorhanden (Sokolowa bildet bei Cephalotaxus Fortunei eine ziemlich starke Membran ab, Lawson findet eine solche bei Cephalotaxus drupacea erst nach der Befruchtung), während wieder die nahe verwandte Torreya eine stark entwickelte Membran besitzt.

Gnetaceen. Auch bei Ephedra scheint eine innere zelluloseartige und eine äußere kutinisierte Lamelle vorhanden zu sein; beide zusammen sind aber wesentlich schwächer (ca. 1 μ) als bei den meisten Koniferen (Sokolowa 1880, Thomson 1906). Ähnliche Ausbildung findet sich bei Welwitschia (Hooker 1863 und Thomson) und Gnetum (Karsten 1892, Lotsy 1899).

Daß bei den Gymnospermen im allgemeinen eine auffallend derbe Membran um den Embryosack ausgebildet ist, geht also aus den soeben angeführten Daten unzweifelhaft hervor. Die chemische Beschaffenheit der Membran ist allerdings nicht überall genügend untersucht, so daß man, wie schon Solms (1905) hervorgehoben hat, nicht direkt sagen kann, daß die Wände der Embryosäcke kutinisiert sind. Die Reaktionen gegen $J + H_2SO_4$, Chlorzinkjod und Saffranin genügen hierzu allein nicht. Immerhin aber läßt das Verhalten gegen diese Reagentien erkennen, daß erstens die Membranen verhältnismäßig widerstandsfähig und daß sie zweitens noch auffallend differenziert sind. Das allein dürfte genügen, um darzutun, daß die Embryosäcke noch Rudimente von Makrosporenwandausbildung erhalten haben. Es ist ja zu erwarten, daß die Embryosackwände der Gymnospermen, die sich unter ganz anderen histologischen Bedingungen entwickeln wie die isolierten Makrosporen nicht mehr genau die gleiche Struktur zeigen werden. Immerhin wäre es wünschenswert, worauf auch Solms (pag. 218) hinweist, daß entwicklungsgeschichtlich verfolgt würde, ob die beiden Schichten, die Thomson als Exosporium und Endosporium bezeichnet, tatsächlich diese Namen verdienen und ferner, daß mittels eingehender mikrochemischer Untersuchung festgestellt würde, ob die Embryosackmembranen sich in gleicher Richtung verändert haben, wie die entsprechenden Mikrosporen. Ließe sich dieser Nachweis erbringen, dann wäre die Beweisführung eine sehr viel sicherere. Aber notwendig ist diese Bedingung, wie nochmals gesagt sein soll, nicht, da schon bei typischen Sporen, wie z. B. Azolla, ein wesentlicher Unterschied in der Struktur der Mikro- und Makrospore vorhanden ist. Die bisherigen Befunde berechtigen daher schon jetzt zu dem Schluß, daß die starke Ausbildung der Embryosackmembran bei den Gymnospermen ein Analogon der Ausbildung bei den entsprechenden Mikrosporen ist, mit anderen Worten, daß reduzierte Makrosporenmembranen vorhanden sind.

Für solche Hypothesen lassen sich natürlich nur Wahrscheinlichkeitsgründe beibringen, und die Begründung wäre daher für die Gymnospermen zweifellos eine sehr viel tiefere, wenn gezeigt werden könnte, daß die „innere Schicht“ entwicklungsgeschichtlich dem Endosporium,

die äußere dem Exosporium entspricht, und daß die chemische Beschaffenheit der Embryosackmembran mit derjenigen der Pollenkornmembran mehr oder weniger übereinstimmt.

Verfolgen wir nun noch einen Schritt weiter die Entwicklung der Makrosporenmembran, nämlich bei den Angiospermen, so müssen wir auch auf solche Beweisführung noch verzichten. Die Rückbildung hat hier von den Mikrosporen schon so weit abgeführt, daß ein direkter Vergleich keinen Wert mehr hat. Wir können nur noch untersuchen, ob die Entwicklung der Embryosackmembran bei den Angiospermen in demselben Sinne verläuft wie bei den Gymnospermen. Das scheint tatsächlich bei einem Teil der Angiospermen noch nachweisbar zu sein. So haben schon Warming (1878) und Vesque (1878, pag. 242) darauf hingewiesen, daß die Embryosackmembran häufig in derselben Weise verquollen erscheint wie die Sporenmutterzellwand. Diese Verquellung findet sich aber nur in dem ganz jungen Embryosack, und aus den Angaben der beiden Autoren ist nicht recht zu ersehen, um was es sich dabei eigentlich handelt. Dagegen zeigen, und das ist für uns wichtiger, die reifen Embryosäcke häufig eine Kutinisierung der Membran. Diese wurde wohl zuerst von Westermaier (1890) angegeben, und zwar hauptsächlich für die von ihm untersuchten Monocotylen. Später von Balicka Iwanowska (1899) für eine Anzahl Scrophulariaceen. Nach Westermaier soll die Kutikularisation an der Chalazaregion, nach Balicka Iwanowska an der Mikrophyle fehlen. Es wäre sehr wohl möglich, daß eine größere oder geringere Unterbrechung an beiden Stellen vorliegt, an einem Pol für das Eindringen des Pollenschlauchs, an dem anderen für die Zuleitung von Nährstoffen aus der Chalaza. Im übrigen ist die Beschaffenheit der Embryosackmembran nicht genau untersucht worden, so daß über sie noch kaum etwas bekannt sein dürfte. Dagegen wird hier und da, z. B. bei Tricyrtis hirta (Íkeda 1902) ausdrücklich angegeben, daß der Embryosack keine Kutikula besitzt, sondern nur die Oberflächenschicht des Integuments kutinisiert ist. Ähnlich wird es wohl bei den Araliaceen sein, wo Ducamp (1902) festgestellt hat, daß die inneren und radialen Wände der Tapetenschicht kutinisiert sind, aber von der Embryosackmembran nichts berichtet. Soweit eine Kutinisierung nachgewiesen ist, und vielleicht stellt sich eine solche bei genauer Untersuchung als weiter verbreitet heraus, ist sie jedenfalls sehr auffallend. Sie ist bisher verschiedentlich zur Erklärung der Funktion der Antipoden als eines Absorptionsorgans benützt worden (Westermaier, Goldflus, Lötscher). Daraus nämlich, daß die Kutikularisierung des Embryo-

sacks nur am Antipodenende unterbrochen ist, wurde geschlossen, daß der Nahrungsstrom an dieser Stelle in den Embryosack eintritt und von den Antipoden verarbeitet wird. Dem widerspricht aber die Anordnung des Epithels, das doch zweifellos zur Übermittlung von Nährstoffen dient und somit direkt als Drüsengewebe bezeichnet werden kann (Goebel, Goldfluss u. a.). Es erscheint selbstverständlich, daß die durch das Epithel mobil gemachten Nährstoffe nicht erst an die Antipoden geleitet werden, sondern wie schon die radiale Streckung der Epithelzellen schließen läßt, direkt in den Embryosack abgeführt werden. Es wäre ferner, gerade für den Embryosack, d. h. für eine Makrospore nicht auffallend, daß kutinisierte Membranen Nährstoffe passieren lassen, denn, wie wir wissen, entwickeln sich ja die meisten Sporen im Periplasmodium oder in einem anderen flüssigen Medium, sind dabei schon in ganz jungem Zustand stark kutinisiert und wachsen und füllen sich trotzdem noch mit Reservestoffen an. Wenn man aber auf der anderen Seite an den Unterschied von freier Spore und Embryosack denkt und in Erwägung zieht, daß eine Zelle, die so schnell und stark wächst und so lebhaften Stoffumsatz bewirken muß, eine möglichst leicht permeable Membran haben müßte und statt dessen kutinisiert ist, so ist dies eigentlich nur verständlich, wenn man annimmt, daß bei den Angiospermen im Anschluß an die phylogenetische Entwicklung der Embryosackmembran bei den Gymnospermen noch ein Rudiment der Megasporenmembran in der Kutinisierung enthalten ist. Unterstützt wird diese Annahme dadurch, daß sich schon innerhalb der Reihe der Gymnospermen eine starke Rückbildung der Makrosporenmembran geltend macht und zwar nicht nur in dem Sinne, daß die Membran überhaupt schwächer wird, sondern auch insofern, als bei den höher stehenden Formen die Kutikula am Mikropylepol schwächer wird oder schließlich gar nicht mehr zur Ausbildung kommt. Es ist darnach zu erwarten, daß bei den phylogenetisch noch höher stehenden Organisationsstufen die letzten Reste der Makrosporenmembran verschwinden werden. Streng beweisen läßt sich also die Behauptung, daß die Kutinisierung einiger Embryosäcke derjenigen der Gymnospermen homolog ist, einstweilen nicht, sie erscheint aber als die beste Erklärung des Vorkommens kutinisierter Embryosackmembranen. Diese Kutinisierung ist sicher nur bei einem Teil der Angiospermen vorhanden. Die übrigen würden also zu denen gehören, bei denen die Reduktion der Megasporenmembran vollständig abgeschlossen ist. Diese wären streng genommen erst die typischen Embryosäcke, also soweit umgebildete Megasporen, daß kein Rest der Ausbildung einer Megasporenmembran mehr übrig ist.

Literatur.

Arnoldi, W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen III. Embryogenie von Cephalotaxus Fortunei. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 46—63.

Ders., Beiträge zur Morphologie einiger Gymnospermen. V. Weitere Untersuchungen der Embryogenie in der Familie der Sequoiaceen. Bull. soc. imp. nat. Moscou 1901, pag. 449—477.

Balicka-Iwanowska, G., Contribution a l'étude du sac embryonnaire chez certaines gamopétales. Flora 1899, Tome LXXXVI, pag. 47—71.

Beer, R., On the development of the spores of Riccia glauca. Ann. of bot. 1906, Vol. XX, pag. 275.

Ders., On the development of the spores of Helminthostachys zeylanica. Ann. of bot. 1906, Vol. XX, pag. 177.

Berridge, E. and Sanday, E., Oogenesis and embryogeny in Ephedra distachya. New phytologist 1907, Vol. VI, pag. 128—139, 167—174.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Billings, F. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 1901, Bd. LXXXVIII, pag. 255—318.

Binford, R., The development of the sporangium of Lygodium. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 214—224.

Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse I. 1820.

Ders., Über die Entwicklung der Equiseten. Nova acta Leopold. Carol., Vol. XIV, II, pag. 1829.

Ders., Bemerkungen z. Entwicklungsgeschichte der Equiseten. Bot. Zeitg. 1853, pag. 97.

Berlese, A. N., Über die Befruchtung und Entwicklung der Oosphäre bei den Peronosporeen. Pringsh. 1898, Bd. XXXI, pag. 159—196.

Bower, Studies in the morphology of spore-producing members. I. Equisetinae and Lycopodinae. Roy. soc. phil. trans. 1894, Vol. CLXXXV, pag. 473.

Ders., II. Ophioglossaceae. Das. 1896, Vol. CLXXXVIII.

Ders., III. Marattiaceae. Das. 1897, Vol. CLXXXIX, pag. 35.

Ders., IV. The leptosporangiate Ferns. Das. 1899, Vol. CXCII, pag. 29.

Ders., V. General comparisions and conclusions 1903, Vol. CXCVI, pag. 191.

Burlingame, L. L., The sporangium of the Ophioglossales. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 34—56.

Ders., The staminate cone and the gametophytes of Podocarpus. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVIII, pag. 31—46.

Caldwell, O. W., On the life history of Lemna minor. Bot. gaz. 1899, Vol. XXVII, pag. 37—66.

Ders., Microcycas calocoma. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 118—141.

Campbell, D. H., The development of Pilularia globulifera L. Ann. of bot. 1888, Bd. II, pag. 223.

Ders., Studies on some Javanese Anthocerotaceae I. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 467.

Ders., Studies on the Ophioglossaceae (11 Taf.). Ann. jard. bot. Buitenzorg 1907, 2 sér., Tome VI, pag. 138—194.

Cardiff, J., Development of the sporangium in Botrychium. Bot. gaz. 1905, Vol. I, XXXIX, pag. 340.

Carnthers, J. E., Development of the ovule and female gametophyte in Ginkgo biloba. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIII, pag. 116—130.

Chamberlain, Ch. J., The embryo-sac of Aster novae angliae. Bot. gaz. 1895, Vol. XX, pag. 205.
Ders., Winter characters in certain sporangia. Bot. gaz. 1898, Vol. XXV, pag. 125—128.
Ders., Oogenesis in Pinus Laricio. Bot. gaz. 1899, Vol. XXVII, pag. 268—280.
Ders., The ovule and female gametophyte of Dioon. Bot. gaz. 1906, Vol. XLII, pag. 321—357.
Ders., Preliminary note on Ceratozamia. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIII, pag. 137.
Ders., Spermatogenesis in Dioon edule. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVII, pag. 215—236.
Ders., Dioon spinulosum. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVIII, pag. 401—413.
Ders., Fertilization and embryogeny of Dioon edule. Bot. gaz. 1910, Vol. L.
Chodat, R. et Bernard, C., Sur le sac embryonnaire de l'Hélosis Guayanensis. Journ. de bot. 1900, Tome XIV, pag. 118 ff.
Coker, W. C., Notes on the gametophytes and embryo of Podocarpus. Bot. gaz. 1902, Vol. XXXIII, pag. 89—107.
Ders., On the gametophytes and embryo of Taxodium. Bot. gaz. 1903, Vol. XXXVI, pag. 1—27, 114—140.
Ders., On the spores of certain Coniferae. Bot. gaz. 1906, Vol. XXXVIII, pag. 206—213.
Ders., Fertilization and embryogeny in Cephalotaxus Fortunei. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIII, pag. 1—10.
Conrad, A. H., A contribution to the life history of Quercus. Bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 408—419.
Coulter, J. M., The embryosac and embryo of Gnetum Gnemon. Bot. gaz. 1908, Vol. XLVI, pag. 43—49.
Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J., Morphology of spermatophytes. Seed plants. New York 1901.
Dies., Morphology of Angiosperms (Morphology of spermatophytes, Part II). New York 1903.
Dies., The embryogeny of Zamia. Bot. gaz. 1903, Vol. XXXV, pag. 184—194.
Dies., Morphology of Gymnosperms. Chicago, Illinois 1910.
Coulter, J. and Land, W. J. G., Gametophytes and embryo of Torreya taxifolia. Bot. gaz. 1905, Vol. XXXIX, pag. 161—178.
Davis, B., The fertilization of Albugo candida. Bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 297—311.
Ducamp, L., Recherches sur l'embryogénie des Araliacees. Ann. sc. nat. Bot. 1902, [8], Tome XV, pag. 311—402.
Duggar, B. M., Studies in the development of the pollengrain in Symplocarpus foetidus and Peltandra undulata. Bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 81—98.
Duval-Jouve, J., Histoire naturelle des Equisetum de France. Paris 1863.
Fullmer, E. L., The development of the microsporangia and microspores of Hemerocallis fulva. Bot. gaz. 1899, Vol. XXVIII, pag. 81—88.
Ferguson, M. C., The development of the egg and fertilization in Pinus Strobus. Ann. of bot. 1901, Vol. XV, pag. 435—479.
Dies., Contribution to the knowladge of the life history of Pinus. Proc. Wash. acad. sc. 1904, Vol. VI, pag. 1—202.
Dies., Contributions to the life history of Pinus, with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proc. Wash. acad. sc. 1904, Vol. VI, pag. 1—202.
Fischer, Alfr., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschr. für Naturw., 1880, Bd. XIV (7. Folge), pag. 90—132.

Fischer, H., Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur 1891. Breslau 1892, pag. 130—131.

Fischer von Waldheim, A., Über die Entwicklung der Farnsporen. Pringsh. Jahrb. 1865/66, Bd. IV, pag. 349 ff.

Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella, und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Zeitg. 1900, Bd. LVIII, pag. 107.

Garber, The life history of Ricciocarpus natans. Bot. gaz. 1904, Vol. XXXVII, pag. 161—177.

Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 545.

Ders., Teil II. Ebenda 1881, Bd. XXXIX, pag. 681 f.

Ders., Die Muscineen. Schenk's Handb. d. Bot. 1882, Bd. II.

Ders., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Ebenda 1889, Bd. III.

Ders., Archegoniaten-Studien. VI. Über Funktionen und Anlegung der Lebermooselateren. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 1—37.

Ders., Organographie der Pflanzen. 1898—1901.

Ders., Archegoniaten-Studien. XIII. Monoselenium tenerum. Griffith. Flora 1910, Bd. CI, pag. 43—97.

Goldfluss, M., Sur la structure et les fonctions de l'assise épithélique et des antipodes chez les Composées. Journ. de bot. 1898, Tome XII, pag. 374 und 1899, Tome XIII, 87.

Griffith, W., Über Azolla und Salvinia. Calcutta. Journ. of nat. hist., July 1844. (Flora 1846, S. 481.)

Guignard, L., Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. Ann. sc. nat. Bot. [6] 1882, Tome XIV, pag. 26—45.

Hegelmaier, F., Über den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung. Bot. Zeitg. 1889, Bd. XLVII, pag. 822.

Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans verglichen mit den übrigen Rhizocarpeen. Sitzgsber. K. Ak. Wiss., Wien 1882, Bd. LXXXVII, Abt. I, pag. 494.

Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851.

Ders., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. Abhandl. der Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1852.

Ders., Über Bildung des Pollens. Berliner bot. Zeitg. 1848, 6. Jahrg., Sp. 670.

Ders.. Über die Keimung der Equiseten. Flora 1852.

Ders., Zusätze und Berichtigungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III.

Holtzmann, C. L., On the apical growth of the stem and the development of the sporangium of Botrychium virginianum. Bot. gaz. 1892, Vol. XVII, pag. 214.

Hooker, J. D., On Welwitschia, a new genus of Gnetaceae. Transact. Linn. soc. London 1863, Vol. XXIV, pag. 1.

Jaccard, P., Le dévelopment du pollen de l'Ephedra helvetica. Arch. sc. phys. et nat. 1893, Tome XXX, pag. 280—282. Ref. bot. Zentralbl. Beih. 1894, Bd. IV, pag. 230.

Ders., Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica. Bull. soc. Vaudoise sc. nat. 1894, Tome XXX. Ref. bot. Zentralbl. 1895, Bd. LXI, pag. 111—113.

Jäger, L., Beiträge zur Kenntnis der Endospermbildung und zur Embryologie von Taxus baccata L. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 241—288.

Jeffrey, E., The development, structure and affinities of the genus Equisetum. Mem. Boston soc. of nat. hist. 1899, Vol. V.

Jeffrey, E. C. and Chrysler, M. A., The microgametophyte of the Podocarpineae. Am. natural. 1907, Vol. XLI, pag. 355—364.

Ikeda, T., Studies in the physiological functions of antipodales and the phenomena of fertilisation in Liliaceae and Tricyrtis hirta. The bull. of the coll. of agricult. Tokyo 1902, Vol. V, pag. 41—71.

Jonkmann, H. F., Über die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen. Bot. Zeitg. 1878, Bd. XXXVI, pag. 129 ff.

Juranyi, L., Bau und Entwicklung des Pollens bei Ceratozamia longifolia Miq. Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. VIII, pag. 382—400.

Karsten, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger Gnetum-Arten. Bot. Zeitg. 1892, Bd. L, pag. 205. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1893, Tome XI, pag. 195—218.

Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Gnetum. Cohn: Beitr. z. Biol. d. Pflanze 1893, Bd. VI, pag. 337—382.

Ders., Die Elateren von Polypodium imbricatum. Flora 1894, Bd. LXXIX, pag. 87.

Kienitz-Gerloff, F., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogons. Bot. Ztg. 1874, Bd. XXXII, pag. 161, 1875, Bd. XXXIII, pag. 777.

Ders., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel. Bot. Ztg. 1878, Bd. XXXVI, pag. 33.

Kubart, B., Die weibliche Blüte von Juniperus communis L. Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wien 1905, Bd. CXV, pag. 1—29.

Kühn, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Andraeaceen. Schenk und Luerssen: Mitteil. aus dem ges. Gebiete d. Bot. 1870, Bd. I.

Kny, Botanische Wandtafeln. IX, Ser. I, pag. 22.

Land, W. J. G., Spermatogenesis and oogenesis in Ephedra trifurca. Bot. gaz. 1904, Vol. XXXVIII, pag. 1.

Ders., Fertilization and embryogeny in Ephedra trifurca. Bot. gaz. 1907, Vol. XLIV, pag. 273—292.

Lang, F. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polyompholyx und Byblis gigantea. Flora 1901, Bd. LXXXVIII, pag. 149—206.

Lang, W. H., Studies in the development and morphology of cycadean sporangia. I. The microsporangia of Stangeria paradoxa. Ann. of bot. 1897, Vol. XI, pag. 421—438.

Ders., Studies in the developement and morphology of cycadean sporangia, II. The ovule of Stangeria paradoxa. Ann. of bot. 1900, Vol. XIV, pag. 281.

Ders., On the sporogonium of Notothylas. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 201.

Lawson, A. A., The gametophytes, fertilization and embryo of Cephalotaxus drupacea. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 1—23.

Ders., The gametophyte, fertilization and embryo of Cryptomeria japonica. Ann. of bot. 1904, Vol. XVIII, pag. 417—444.

Ders., The gametophytes and embryo of the Cupressineae, with special reference to Libocedrus decurrens. Ann. of bot. 1907, Vol. XXI, pag. 281—301.

Ders., The gametophytes and embryo of Pseudotsuga Douglasii. Ann. of bot. 1909, Vol. XXIII, pag. 163—180.

Ders., The gametophytes, archegonia fertilization and embryo of Sequoia sempervirens. Ann. of bot. 1904, Vol. LXIX, pag. 1—28.

Lawson, The gametophytes and embryo of Sciadopitys verticillata. Ann. of bot. 1910, Vol. XXIV, pag. 403—421.
Leitgeb, H., Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884.
Lewis, Ph. E., The embryogeny and development of Riccia lutescens and Riccia crystallina. Bot. gaz. 1906, Vol. XLI, p. 189.
Lötscher, P. K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora 1905, Bd. XCIV, pag. 213.
Lotsy, J. P., Contributions to the life history of the genus Gnetum. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1899, Vol. II, pag. 46—114.
Ders., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, II. Jena 1909.
Luerssen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnsporangien I. 1872.
Lyon, Fl. M., A contribution to the life history of Euphorbia corollata. Bot. gaz. 1898, Vol. XXVIII, pag. 418—426.
Masters, M. T., Comparative morphology, anatomy and life history of the Coniferae. Journ. Linn. soc. London 1891, Vol. XXVII, pag. 226—332.
Merrell, W. D., A contribution to the life history of Silphium. The bot. gaz. 1900, Vol. XXIX, pag. 99—133.
Mettenius, Beiträge zur Botanik I, 1850.
Ders., Beiträge zur Kenntnis der Rhizokarpeen, 1846.
Meunier, A., La Pilulaire. Étude anatomico-génétique du sporocarpe chez la Pilularia globulifera. La Cellule 1887, Tome IV, pag. 319.
Meyen, Beiträge zur Kenntnis der Azollen. Ac. L. C. n. c. XVIII, 1836, Part. I, pag. 510.
Milde, J. D., De sporarum Equisetorum germinatione. Diss. Breslau 1850.
Ders., Gefäßkryptogamen Schlesiens. Nov. act. Leop. Carol. 1858, Part. XXVI, pag. 2.
Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Equiseten und Rhizocarpeen. Nov. act. Leop. Carol. 1852, Bd. XXIII, pag. 2.
Miyake, K., The development of the gametophytes and embryogeny in Cunninghamia sinensis. Beih. bot. Zentralbl. 1910, Bd. XXVII, pag. 1—25.
Ders., The development of the gametophytes and embryogeny of Cunninghamia (prel. note), Bot. mag. Tokyo 1908, Vol. XXII, pag. 45—50.
Ders., On the development of the sexual organs and fertilization in Pinus excelsa. Ann. of bot. 1903, Vol. XVII, pag. 351—372.
Ders., Contribution to the fertilization and embryogeny of Abies balsamea. Beih. bot. Zentralbl. 1903, Bd. XIV, pag. 134—144.
Mohl, H. V., Einige Bemerkungen über die Entwicklung und den Bau der Sporen der kryptogamischen Gewächse. Flora 1833, Bd. XVI, Heft 1, pag. 33 und Verm. Schriften 1845, pag. 67 ff.
Mottier, D. M., The development of the embryosac of Arisaema triphyllum. Bot. gaz. 1892, Vol. XVII, pag. 258—266.
Ders., Contributions to the life-history of Notothylas. Ann. of bot. 1894, Vol. VIII, pag. 391.
Murrill, W. A., The development of the archegonium and fertilization in the hemlock spruce (Tsuga cannadensis). Ann. of bot. 1900, Vol. XIV, pag. 583—607.
Norén, C., Zur Entwicklungsgeschichte des Juniperus communis. Univers. Ärsskr. Upsala 1907, pag. 1—64.
Ders., Zur Kenntnis der Entwicklung von Saxegothaea conspicua Lindl. Svensk. bot. Tidsskr. 1908, Vol. II, pag. 101.

Oliver, F. W., The ovules of the older gymnosperms. Ann. of bot. 1903, Vol. XVII, pag. 451—476.
Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen. I. Jena 1904.
Osterwalder, A., Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 254—292.
Ottley, A. M., The development of gametophytes and fertilization of Juniperus communis and Juniperus virginiana. Bot. gaz. 1909, Vol. XLVIII, pag. 31—46.
Pavolini, A. F., La Stangeria paradoxa, Th. Moore. Nuovo giorn. bot. ital. 1909, Fasc. XVI, pag. 335—51.
Pearson, H. H. W., Some observations on Welwitschia mirabilis Hooker. Phil. transact. r. soc. London B 1906, Vol. CXCVIII, pag. 265—304.
Ders., Further observations on Welwitschia. Ebenda B 1909, Bd. CC, pag. 331—402.
Péchoutre, F., Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. sc. nat. Bot. 1902 [8], Vol. XVI, 1—194.
Porsild, M. P., Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 421.
Prantl, K., Die Sporangienentwicklung einiger Farne. Bot. Ztg. 1877, Bd. LXIII.
Ders., Die Schizaeaceen. Unters. z. Morphol. d. Gefäßkryptogamen. 1881, Bd. II.
Pringsheim, N., Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, pag. 512.
Ders., Notiz über die Schleuderer von Equisetum. Bot. Zeitg. 1853.
Reed, H. J., The developement of the macrosporangium of Yucca filamentosa. Bot. gaz. 1903, Bd. XXXV, 209—214.
Rees, M., Zur Entwicklungsgeschichte der Polypodiaceen-Sporangiums. Jahrb. f. wiss. Bot. 1866/67, Bd. V, pag. 217.
Robertson, A., Spore formation in Torreya californica. New phytologist 1904, Tome III, 133—148.
Ders., Studies in the morphology of Torreya californica, II. The sexualorgans and fertilization. New phytologist 1904, Tome III, pag. 205—216.
Rosanoff, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der Mimoseae. Pringsh. 4, 1865, Bd. LXVI, pag. 441—51.
Russow, E., Histologie und Entwicklungsgeschichte der Sporenfrucht von Marsilia. Diss. Dorpat, 1872.
Ders., Vergleichende Untersuchungen über die Gefäßkryptogamen. Mém. acad. imp. sc. Petersb. 1872.
Sadebeck, R., Die Gefäßkryptogamen. Schenk's Handbuch d. Botanik 1882, Bd. I.
Ders., Pteridophytes, Hymenophyllaceae. Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfam. 1899, I. Abt., Bd. IV, pag. 1—112.
Ders., Hydropteridinae. Ebenda 1900, pag. 381—421.
Ders., Equisetaceae. Ebenda 1900, pag. 520—48.
Ders., Isoetaceae. Ebenda 1902, pag. 756—79.
Sanio, G., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Sporen von Equisetum. Bot. Zeitg. 1856, Bd. XIV.
Saxton, W. T., Preliminary account of the ovule, gametophyte and embryo of Widdringtonia cupressoïdes. Bot. gaz. 1909, Tome XLVIII, pag. 14—78.
Ders., Contributions to the life history of Widdringtonia cupressoides. Bot. gaz. 1910, Tome L, pag. 30—48.

Saxton, Contributions to the life history of Callitris. Ann. of bot. 1910, Tome XXIV.

Ders., The development of the embryo of Encephalartos. Bot. gaz. 1910. Bd. XLIX, pag. 13—18.

Schaffner, J. H., The development of the stamens and carpels of Typha latifolia. Bot. gaz. 1897, Tome XXIV, pag. 93—102.

Schwere, S., Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Kompositen. Flora 1896, Bd. LXXXII, S. 32.

Shattuck, Ch. H., The origin of heterospory in Marsilia. The bot. gaz. 1910, Tome XLIX, pag. 19—40.

Shaw, W. R., Contribution to the life history of Sequoia. Bot. gaz. 1896, Tome XXI, pag. 332—39.

Smith, F. G., Morphology of the ovula and development of the microsporangium of Cycads. Bot. gaz. 1907, Tome XLIII, pag. 187—204.

Ders., Development of the ovulate strobilus and young ovule of Zamia floridana. Bot. gaz. 1910, Tome L, pag. 128—41.

Smith, W. R., A contribution to the life history of the Pontederiaceae. Bot. gaz. 1898, Tome XXV, pag. 324—27.

Sokolowa, Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques gymnospermes. Bull. soc. imp. nat. Moscou 1880 (1881), pag. 446.

Sprecher, Le Ginkgo biloba L. Génève 1907.

Shreve, The development and anatomy of Sarracenia purpurea. The bot. gaz. 1906, Tome XLII, pag. 107.

Solms, H. Graf zu, Ref. über Thomson, The megaspore membrane etc., 1905, Bd. LXIII, S. 227.

Starr, A. M., The microsporophylls of Ginkgo. Bot. gaz. 1910, Tome XLIX, pag. 51—55.

Stevens, F. L., The compound oosphere of Albugo bliti. The bot. gaz. 1899, Tome XXVIII, pag. 149, 225.

Stevens, W. C., Spore formation in Botrydium virginianum. Ann. of bot. 1905, Tome XIX, pag. 465.

Stopes, M. C., Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen. Flora 1904, Bd. XCIII, pag. 475—82.

Dies., On the double nature of the cycadean integument. Ann. of bot. 1905, Tome XIX, pag. 591—66.

Dies., M. C. and Fuji, K., The nutritive relations of the surrounding tissues to the archegonia in gymnosperms. Beih. bot. Zentralbl. 1906, Bd. XX, pag. 1—24.

Strasburger, E., Über Azolla. Jena 1873.

Ders., Studien über das Protoplasma. Jena 1876.

Ders., E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.

Ders., Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 1882.

Ders., Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge Heft II, 1889, pag. 29.

Ders., Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Jena 1892.

Ders., Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. für wiss. Bot. 1898, Bd. XXXI, pag. 543.

Strasburger, E., Anlage des Embryosacks und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen. Festschr. z. 70. Geburtst. von Ernst Haeckel, Jena 1904.

Ders., Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. XCVII, pag. 176.

Thomson, R., The megaspore membrane of the gymnospermes. Univ. Toronto studies 1905, Nr. 4, pag. 85—146.

Ders., The megasporophyll of Saxegothaea and Microcachrys. Bot. gaz. 1909, Tome XLVII, pag. 345—54.

Treub, M., Recherches sur les Cycadées. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1881 (1885), Vol. II, pag. 32.

Ders., Recherches sur les Cycadées, III. Embryogénie du Cycas circinalis. Das. 1884, Tome IV, pag. 1.

Ders., Observations sur les Cycadées. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1885, Vol. II, pag. 32—54.

Ders., Observations sur les Loranthacées. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1885, Vol. II, pag. 54—77 und Ann. jard. bot. Buitenzorg 1883, Vol. III, pag. 1—13.

Tschistiakoff, Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. Nuovo giorn bot. italiano 1874, Vol. XLVI, pag. 707—92. Bot. Zeitg. 1875, Bd. XXXIII, pag. 2.

Vaizey, On the anatomy and development of the sporogonium of the mosses. Journ. Linn. soc. 1888, Vol. XXIV, pag. 282.

Vesque, J., Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. sc. nat. Bot. 1870, Vol. VI, pag. 237—85.

Waldner, M., Die Entwicklung der Sporogone von Andraea und Sphagnum. Leipzig 1887.

Warming, E., Bot. Zeitg. 1871.

Ders., Recherches et remarques sur les Cycadées. Overs. Vidensk. Selsk. Forh. 1877.

Ders., Contributions à l'histoire naturelle des Cycadées. Overs. Vidensk. Selsk. Forh. 1879.

Ders., Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. Bot. Abhandlungen aus dem Gebiete d. Morphol. und Physiol., herausg. von J. Hanstein, Bd. II, 2, pag. 1—90.

Ders., De l'ovule. Ann. sc. nat. Bot. [9]. Vol. V, pag. 177—269.

Weigand, K., The development of the embryosac in some monocotyledonous plants. Bot. gaz. 1900, Tome XXX, pag. 25—47.

Westermaier, Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Nov. Act. acad. Leop. Carol. 1890, Vol. L, pag. 1—30.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, II. Leipzig und Wien 1903—1908.

Wille, N., Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussuszeption. Christiania 1886.

Young, M. S., The morphology of the Podocarpineae. Bot. gaz. 1910, Tome L, pag. 81—100.

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: 102

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

Artikel/Article: Über die Bedeutung der Periplasmodien 335-382