Vom Prothallium der großen Spore und von der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit 44 Abbildungen im Texte.)

A. Vom Gamophyten der Makrospore.

Bei den meisten Selaginellen beginnt die Entwicklung der weiblichen Prothallien, wie bekannt, sehr frühzeitig in den großen Sporen. Während diese noch im Sporangium eingeschlossen liegen, und bevor sie ihre volle Größe erreicht haben, also wenn sie noch mit der Mutterpflanze im Zusammenhang stehen, macht sich schon die erste Anlage des Prothalliums unterhalb des Sporenscheitels bemerkbar. Hofmeister[1]) beobachtete dies an Selaginella denticulata, helvetica und Martensii, Pfeffer[2]) dazu an Sel. pilifera und gibt an, daß in den großen Sporen von S. Martensii 6—7 Wochen nach der Aussaat, kurz vor dem Aufspringen der Sporenschale, schon die Bildung der Archegonien beginnt. Von Heinsen[3]) aber wurden die ersten Archegonien-Anlagen bei einer Anzahl von ihm untersuchter Selaginella-Arten bereits vor der Trennung der Sporen von der Mutterpflanze beobachtet, und nach neueren Untersuchungen von Miß Lyon[4]) keimen die großen Sporen von S. apus und rupestris nicht nur im Sporangium, sondern finden auch hier schon Befruchtung. Ja die Sporen von S. rupestris bleiben ganz wie bei höheren Pflanzen solange im physiologischen Zusammenhang mit der Mutterpflanze, bis der Embryo Keimblätter und Wurzel entwickelt hat.

Nun gibt es aber auch Arten, bei denen sich das Prothallium spät, erst längere Zeit nach der Sporenaussaat, in der großen Spore bildet. Zuerst wurde dies von mir[5]) an S. spinulosa beobachtet, dann hob Fitting[6]) diese Eigentümlichkeit auch bei S. helvetica, entgegen der Angabe Hofmeisters, hervor.

Wir haben also innerhalb derselben Gattung von solchen Arten, die das Prothallium und den Embryo in ihren Sporen erst nach deren Trennung von der Mutterpflanze bilden, bis zu solchen, die wie Samen-

---

1) Hofmeister (2), pag. 122.
2) Pfeffer (3), pag. 20.
3) Heinsen (5). pag. 13.
4) Miß Lyon (9), pag. 183.
5) Bruchmann (7), pag. 43.
6) Fitting (8), pag. 48.

pflanzen diese Bildungen noch während des Zusammenhanges der Spore mit der Pflanze ausführen, mannigfache Übergänge zu verzeichnen.

Auch über die Art und Weise der Entwicklung des weiblichen Prothalliums sind wir durch eine Anzahl neuerer Untersuchungen gut unterrichtet, so von Heinsen (5), Arnoldi (6), Miß Lyon (9) und Campbell (10). Es wurde, gegenüber den Angaben älterer Autoren, das Hauptergebnis gewonnen, daß diese Entwicklung, wie auch bei den Isoeten und Coniferen, auf freie Zellbildung zurückzuführen ist.

Aber die Frage nach dem „Diaphragma“ des Prothalliums, d. i. nach der Grenzschicht zwischen dem im Gipfel der Spore zuerst angelegten kleinzelligen oberen Gewebe und dem später entwickelten großzelligen unteren, dürfte noch der klaren Beantwortung harren.

Mettenius und Hofmeister fanden eine derbe, „glasartige“, mit Tüpfeln versehene, gewölbte Trennungsschicht zwischen dem primären und dem sekundären Prothallium der S. Kraussiana, und zwar sah Hofmeister[1]) dies Diaphragma bei S. Kraussiana auffallend stark ausgebildet, im minderen Grade bei S. helvetica. Auch Pfeffer[2]) bestätigte dies an S. Martensii. Hier sei das Diaphragma gegenüber den gewöhnlichen Zellwänden zwar merklich verdickt, indes ungleich weniger als bei S. Kraussiana. Es hätte hieraus gefolgert werden können, daß ein Diaphragma in jedem unserer Prothallien mehr oder weniger deutlich ausgebildet vorkomme.

Allein Heinsen[3]), der eine Anzahl keimender Sporen untersuchte, und zwar von S. Martensii, lepidophylla, apus, Willdenowiana, helvetica und glauca, hat vergeblich nach einem Diaphragma geforscht; er konnte das Vorhandensein eines solchen nicht konstatieren. Auch Arnoldi[4]), welcher die Entwicklung des Prothalliums von S. cuspidata Link var. elongata Sp. verfolgte, fand ebenfalls kein Diaphragma und behauptete, daß die Annahme eines solchen ein Fehler sei, welchen Pfeffer und seine Vorgänger gemacht hätten.

Meine Untersuchungen über S. spinulosa haben gezeigt, daß auch bei dieser Art ein Diaphragma fehlt. Da ihre Sporen das Prothallium erst längere Zeit nach ihrer Ausstreuung und dann in ununterbrochener Folge entwickeln, so hat eine Abgrenzung zwischen einem primären und einem sekundären Prothallialgewebe keine Bedeutung. Doch hob ich hervor, daß ein Diaphragma für S. Kraussiana und einige andere

1) Hofmeister (2), pag. 122 u. Taf. XXVI, Fig. 12—16.
2) Pfeffer (3), pag. 25.
3) Heinsen (5), pag. 16.
4) Arnoldi (6), pag. 165.

Arten nicht geleugnet werden kann[1]). Auch Campbell[2]) bestätigte eine derartige Zellschicht an S. Kraussiana, an derselben Art, an welcher sie Mettenius und Hofmeister zuerst fanden, die aber die Pflanze unter falschem Namen anführten.

In den von mir untersuchten Sporenarten fand sich das Diaphragma ebenso deutlich, wie bei S. Kraussiana, auch bei S. Poulteri ausgebildet, und die von Hofmeister hervorgehobenen Tüpfel sind gleichfalls gut erkennbar (Fig. 4 *d*). Das Fehlen dieser Grenzschicht bei S. Martensii bestätige ich, auch an älteren Prothallien tritt sie nicht hervor (Fig. 3). Es gibt somit Selaginellen mit einem Diaphragma im Prothallium, andere ohne ein solches, und zwar können solche Arten, die schon in der noch unausgewachsenen Makrospore im Sporangium mit der Bildung des Archegonialgewebes

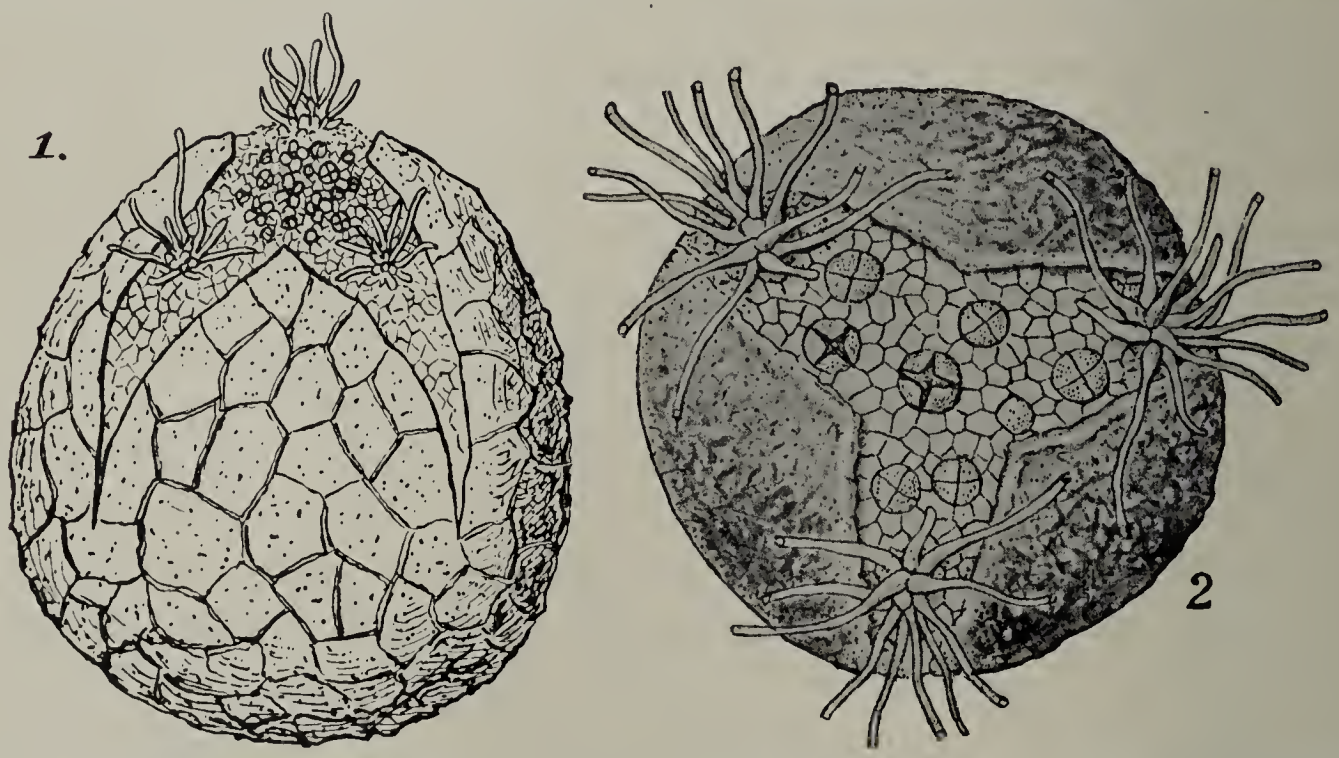


Fig. 1. Keimende Makrospore von Sel. Kraussiana A. Br. Das hervortretende Prothallium zeigt auf seinem Scheitel die Archegonien und in den Winkeln der klaffenden Sporenschale drei Rhizoidhöcker. Vergr. 52.

Fig. 2. Aufgesprungene Makrospore von Sel. Martensii von oben gesehen. Die Archegonien und Rhizoidenhöcker des Prothalliums sind deutlich erkennbar. Vergr. 150.

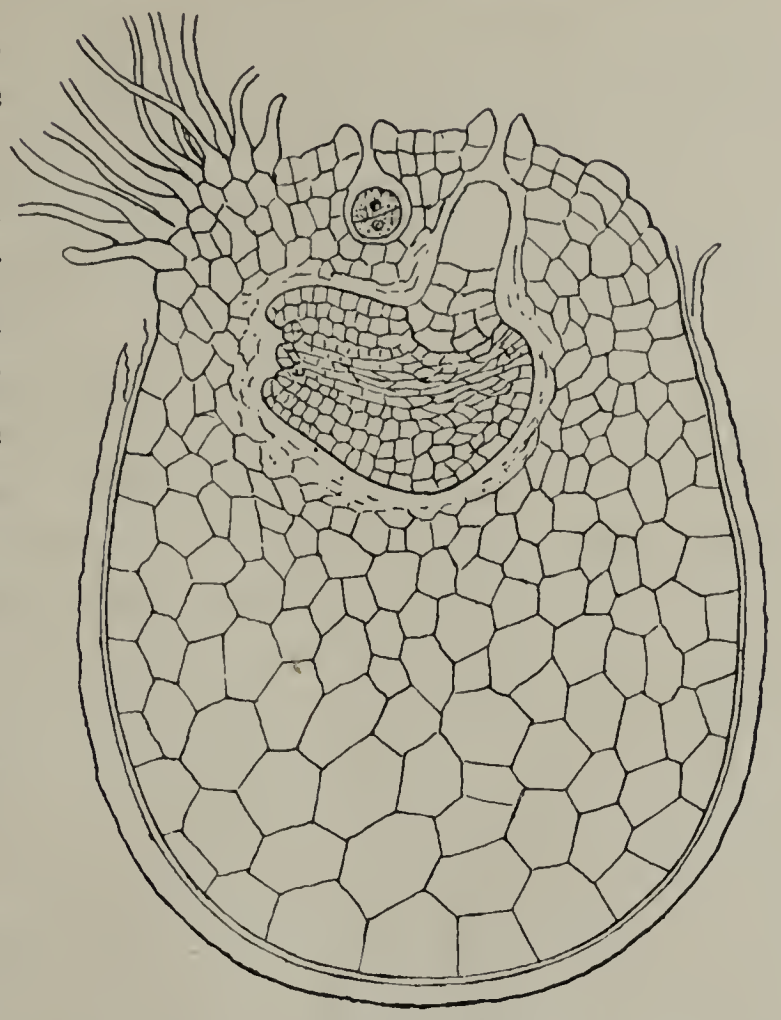
beginnen, dieses gegen das später nach der Sporenreife und Aussaat hinzuzufügende Ernährungsgewebe durch eine verdickte Grenzschicht, das Diaphragma, abschließen (z. B. S. Kraussiana, Poulteri). Andere Arten aber, die gleichfalls das Prothallium in unterbrochener Entwicklung, in zwei Etappen aufbauen, verzichten auf solche Trennungsschicht (z. B. S. Martensii). Daß nun denjenigen Arten, die erst nach der Aussaat in der keimenden Spore das Prothallium anlegen und in ununterbrochener Folge entwickeln (z. B. S. spinulosa) das Diaphragma fehlt, scheint erklärlich zu sein.

---

1) Bruchmann (7), pag. 44.

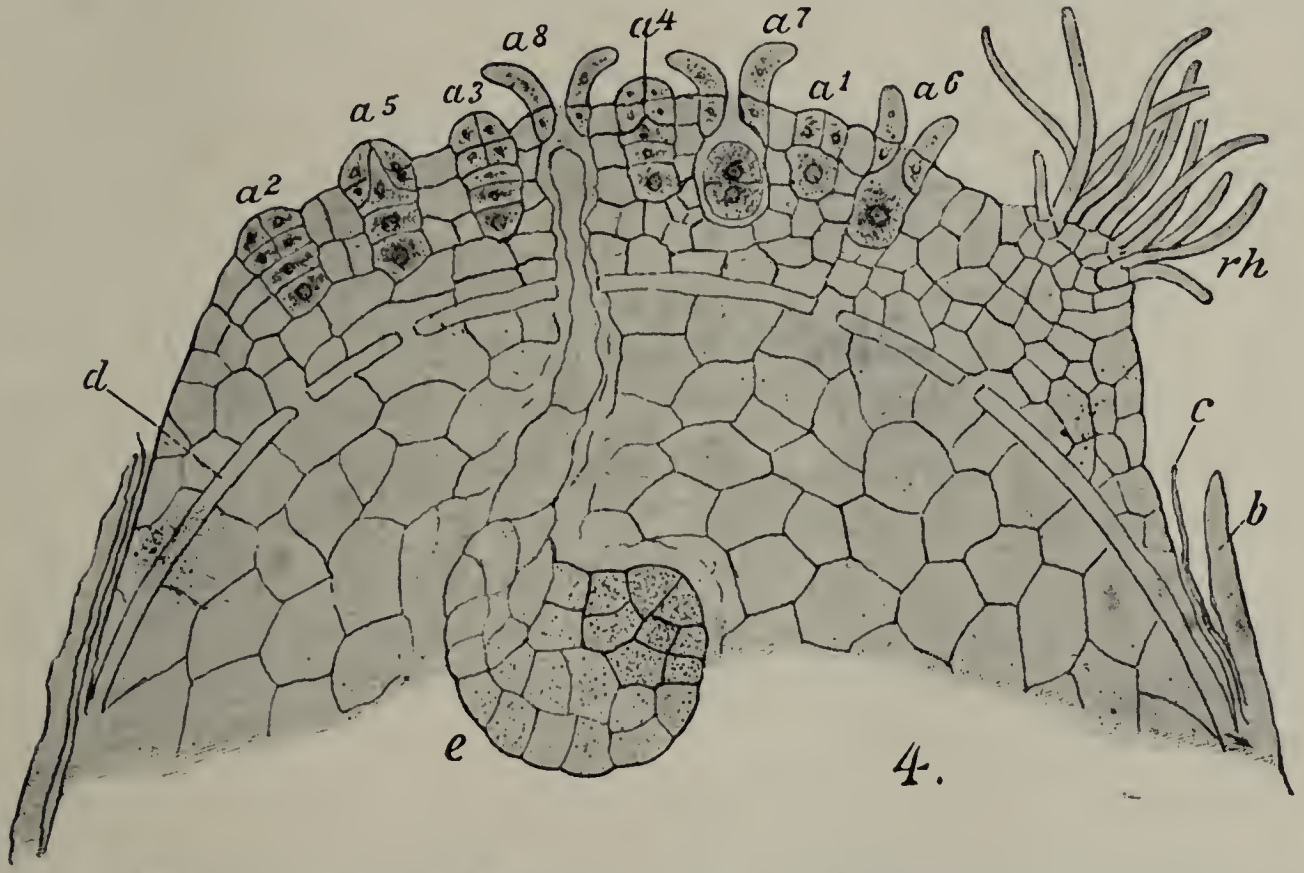
2) Campbell (13), pag. 517, Fig. 298.

Das weibliche Prothallium, welches fast ganz in der Spore eingeschlossen bleibt und nur mit seiner Scheitelregion nach dem Aufspringen der drei Sporenkanten freigelegt ist (Fig. 1 und 2), wird zwar aus den in der Makrospore reichlich vorhandenen Reservestoffen aufgebaut, dennoch scheint es Rhizoide nicht entbehren zu können, um auch noch mit dem Substrat physiologisch in Verbindung zu treten (Fig. 1—4). Diese Rhizoidbildung der großen Selaginella-Prothallien ist noch nicht klar erkannt.



3.

Mettenius[1]), von dem wir zuerst und sehr ausführlich auch durch



4.

Fig. 3. Längsschnitt einer Makrospore von Sel. Martensii mit Prothallium und zweien sich in ihm entwickelnden Embryonen. Vergr. 150.

Fig. 4. Längsschnitt des oberen Teiles einer Makrospore von Sel. Poulteri. a^1 bis a^6 Archegonien in verschiedenen Entwicklungsstadien. a^7 und a^8 befruchtete Archegonien mit jungen Embryonen. *rh* Rhizoidenhöcker, *d* Diaphragma, *e* Embryo, *b* Exosporium, *c* Endosporium der Sporenschale. Vergr. 225.

---

1) Mettenius (1), pag. 12.

Abbildungen über diese Rhizoide unterrichtet werden, läßt sie mit den Archegonien im Zusammenhang entstehen. Die oberen Halszellen unbefruchteter Archegonien wüchsen zu Rhizoiden aus, oder eigentümliche Wucherungen von weiter unten am Prothallium stehenden Archegonien erzeugten solche durch ihre Scheitelzellen. Hofmeister[1]) schließt sich diesen Ausführungen an und bildet auch auf Tafel XXVI, Fig. 15 und 16 am Prothallium von S. Kraussiana seitlich solche abnorme Archegonien ab. Auch Pfeffer[2]) sieht an dem Prothallium von S. Martensii die Halszellen unbefruchteter Archegonien zu Haaren auswachsen, auch wulstig hervorragende vielzellige Archegonien-Körper sie bilden, wie Mettenius es gezeigt hat. Scheinbar ganz andere Bildungen als die vorher beschriebenen entdeckte ich[3]) auf der Oberfläche des Prothalliumscheitels von S. spinulosa, nämlich drei Gewebewülste, die ich Sprenghöcker nannte. Dieselben werden, wie ich hervorgehoben, frühzeitig in der geschlossenen Spore, bereits vor der Bildung der Archegonien angelegt. Etwa unter der Mitte einer jeden Dehiszenzleiste der Sporenschale zeigt die Zellpartie regere Teilung und dichtere plasmatische Stoffe als ihre Umgebung. Es bildet sich so unter jeder Sporennaht ein Druckgewebe aus, welches über die Oberfläche hervortreibt und die hier mit ziemlich breiten Flächen aneinander haftenden Nähte der Sporenschale sprengt. Darauf markieren diese drei ansehnlichen Gewebehöcker auf der entblößten Prothallium-Oberfläche in den Winkeln der aufgerissenen Sporenschale die Eckpunkte eines gleichseitigen Dreiecks, auf dessen gewölbter Fläche die Archegonien gebildet werden. Diese Höcker besitzen meist eine länglichovale Grundfläche, deren größter Durchmesser mit der Richtung der Sporenscheitelkante zusammenfällt, und ihre oberflächlichen Zellen wachsen in größerer oder geringerer Zahl oft zu langen, den Durchmesser der großen Spore weit übertreffenden Rhizoiden aus.

Campbell[4]), der sich auch mehrfach mit den keimenden Makrosporen der S. Kraussiana beschäftigt hat, bildet dieses Prothallium ohne Rhizoide ab (Fig. 298 und 301) und erklärt, daß bei dieser Art solche Gebilde nicht gesehen wurden.

Nach meinen Untersuchungen der großen Sporen von S. Kraussiana, Poulteri und Martensii erhalten auch die Prothallien dieser Arten dieselben Rhizoidhöcker, die ich bei S. spinulosa fand (Fig. 1—4),

1) Hofmeister (2), pag. 124.
2) Pfeffer (3), pag. 31.
3) Bruchmann (7), pag. 45.
4) Campbell (13), pag. 520.

und diese sind in keinem Falle als wuchernde Archegonien aufzufassen. Am kräftigsten treten sie uns an S. Martensii entgegen (Fig. 2 und 3). Pfeffers Abbildung einer keimenden großen Spore ohne diese Gebilde auf Tafel I, Fig. 16 ist unrichtig (siehe dagegen Fig. 2). Diese Rhizoidhöcker werden auch hier ziemlich früh, kurz vor dem Aufspringen der Spore, angelegt und vergrößern sich während der Keimung. Das Auswachsen ihrer oberflächlichen Zellen zu Rhizoiden schreitet von der Mitte nach den Seiten fort, wobei auch wohl nahe an Archegonien, die einem solchen Höcker angrenzen, Rhizoide aufstreben können, ohne daß Archegonienzellen zu solchen Gebilden auswachsen. Monströse Archegonien, wie sie Pfeffer auf Tafel V in Fig. 5 (auch Mettenius und Hofmeister) abbildete, fand ich nicht, ferner auch nicht, daß beliebige Zellen des Prothalliums außerhalb des Areals dieser Höcker Rhizoide erzeugen, wie dies Pfeffer[1]) angibt und abbildet.

Bei den Prothallien von S. Kraussiana und Poulteri treten diese Höcker weniger deutlich und ungleich gut hervor. Am besten werden sie erkannt, wenn man das Prothallium aus der Spore auslöst, seinen Scheitel durch einen Querschnitt abtrennt und ihn mit Safraninlösung tingiert, wodurch unsere drei Höcker mit ihren Rhizoiden oder auch ohne diese (wie auch die Archegonien) durch rote Färbung gut erkennbar werden (Fig. 1 und 2).

Bei diesen dünnschaligen großen Sporen dürfte die Aufgabe der drei Höcker, die stets in den Winkeln der geöffneten Sporenklappen angetroffen werden, weniger darin bestehen, die Schale zu sprengen, als vielmehr darin, die aufgerissenen Schalen zum Schutz der Archegonien auch dann noch aufgesperrt zu erhalten, wenn das Substrat trocken wird und das Prothallium schrumpft, sie dienen als Sperrhöcker. In jedem Fall sind es aber Rhizoidhöcker, welche dem Prothallium eine physiologische Verbindung mit dem Substrate ermöglichen, nnd ich nehme an, daß sie in mehr oder weniger ausgebildeter Form keiner Selaginella-Art fehlen.

Die Archegonien, deren Entwicklungsverlauf hinreichend bekannt ist, besitzen bei S. spinulosa[2]) einen dreischichtigen Hals, bei den hier in Frage kommenden Arten ist er nur zweischichtig, doch trifft man bei S. Kraussiana und Poulteri auch ausnahmsweise Archegonien mit dreistufigem Halse an. S. Martensii erzeugt nur wenig Archegonien (Fig. 2), die aber meist gute Befruchtung finden, so daß sich in einem

1) Pfeffer (3), pag. 32 u. Taf. V, Fig. 5.
2) Bruchmann (7), pag. 46.

Prothallium nicht selten mehrere Embryonen entwickeln. Die Prothallien von S. Kraussiana und Poulteri bringen eine reichere Anzahl von Archegonien hervor, und ein glücklicher Längsschnitt durch das Prothallium kann uns ihr ganzes Entwicklungsbild zeigen (s. Fig. $4a^1$ bis a^8). Doch scheint die Empfänglichkeit derselben sich nicht so günstig zu gestalten, wie die von S. Martensii. Ich fand eine Anzahl keimender Sporen unbefruchtet vor, und seltener wurden zwei Embryonen in derselben Spore entwickelt. Während sich der Hals des Archegoniums nach erfolgter Befruchtung bei S. spinulosa wieder schließt [1]), bleibt er bei den hier in Frage kommenden Arten geöffnet.

B. Vom Sporophyten.

Die Keimesentwicklung der Gattung Selaginella ist noch nicht hinreichend erforscht. Abgesehen von den wenig zutreffenden Angaben aus älteren Zeiten besitzen wir nur vom Jahre 1871 die ausführliche Abhandlung Pfeffers über die Entwicklung des Keimes von S. Martensii, zu welcher noch die von mir gebrachte abweichende Keimesgeschichte der S. spinulosa kommt. Hierdurch aber dürfte zunächst nur ein kaum genügender Anfang in der Erforschung der embryonalen Entwicklung unserer wichtigen Gattung gemacht sein.

Wie man aus der Darstellung Pfeffers ersieht, stellt die S. Martensii einen überaus klaren Entwicklungsgang in ihrem embryonalen Aufbau dar, der sicher nicht für die ganze Gattung gilt, aber doch vielleicht eine fundamentale Wichtigkeit für das Studium der Keimesgeschichte dieser Gattung hat. Als mir die Gelegenheit geboten wurde, eine Nachprüfung des Werdeganges dieser Art vorzunehmen, ergriff ich sie gern, weil ich gerade von S. Martensii vor allem eine klare Antwort auf die Frage erwartete, ob diese Embryonen echte Keimwurzeln erzeugen, wie Pfeffer ausführlich nachzuweisen versucht, oder Keimwurzelträger, wie ich nach meiner Untersuchung der Keimesentwicklung von S. spinulosa annehme. Da bekanntlich die älteren Pflanzen von S. Martensii recht starke Wurzelträger besitzen, welche, wie durch Treub [2]) erforscht, ein andauerndes Scheitelwachstum haben und als solche sich auch verzweigen, so war zu hoffen, daß diese Organe auch bereits am Embryo deutlicheres Gepräge erhielten als bei anderen Arten mit unscheinbaren Wurzelträgern. Um aber das Gesamtbild dieser embryonalen Entwicklung nicht zu stören, habe ich auch die ersten Stadien der Keimung, welche hier recht leicht verfolgt werden können, noch einmal kurz auf-

1) Bruchmann (7), pag. 48.
2) Treub (4), pag. 11 u. f.

geführt. Die Darlegung der Keimesgeschichte bestätigt zwar Pfeffers anfängliche Angaben darüber, weicht aber im weiteren von ihm ab.

Das reiche Sporenmaterial dieser Art erhielt ich aus dem botanischen Garten zu Frankfurt a. M. durch die Güte des Herrn Professor Dr. M. Möbius. Ein Teil dieser Sporen keimte auf Fließpapier schon nach etwa 6 Wochen, ein anderer auf Torf erst nach 12 Monaten.

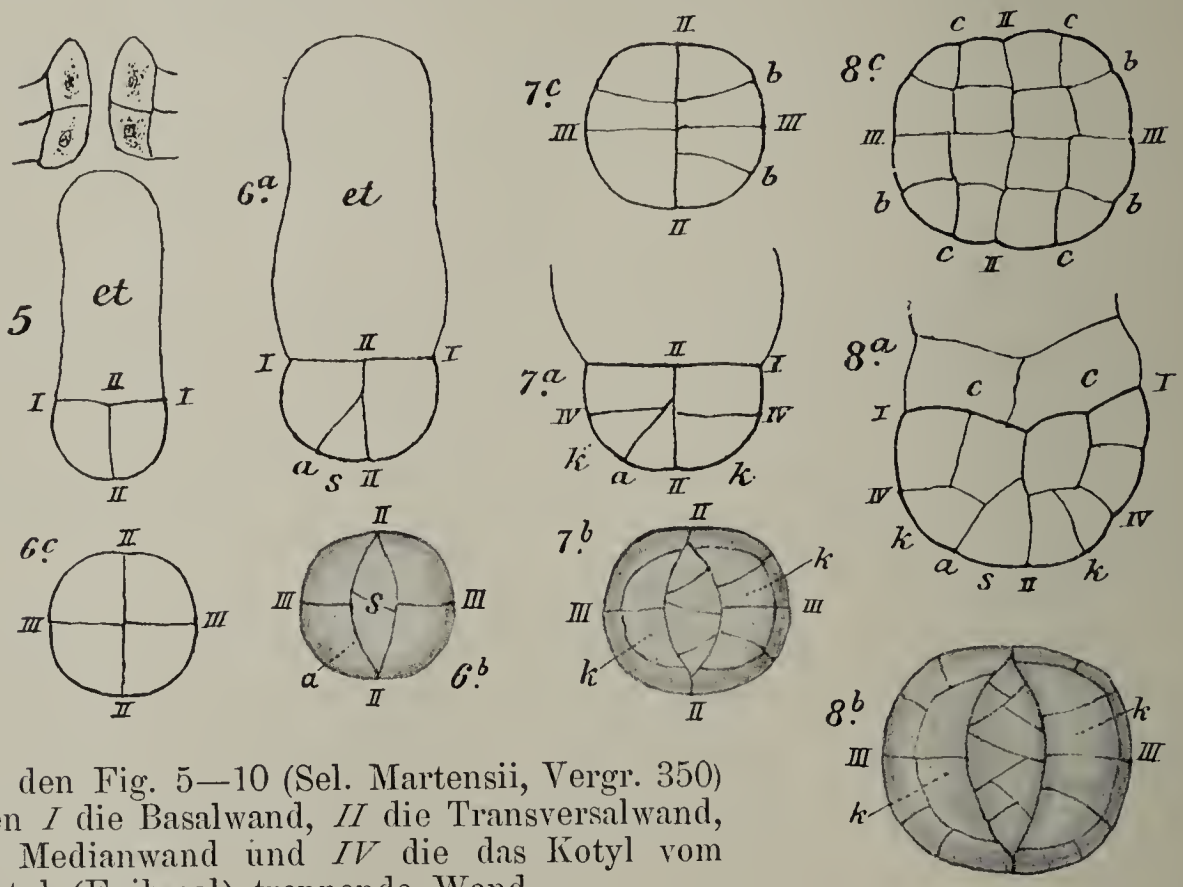
1. Die Keimesentwicklung von Selaginella Martensii.

Die befruchtete kugelige Eizelle erhält die erste Teilung durch die Basalwand senkrecht zur Achse des Archegoniums (Fig. 3, 4 und 5 Wand I), wie Hofmeister dies zuerst für die Selaginellen an S. denticulata (S. Kraussiana) richtig dargestellt und Pfeffer auch an S. Martensii bestätigt hat. Aus der oberen, dem Archegoniumhalse zugewendeten, der hypobasalen Embryohälfte, die eine ansehnliche Längsstreckung und Ausweitung erleidet, entsteht der charakteristische Embryoträger (in allen Figuren mit *et* bezeichnet), während die untere, die epibasale Hälfte des Embryos, zur Ausbildung der eigentlichen Keimpflanze geführt wird.

Hofmeisters weitere Angaben, die sich auf eine schwer zu enträtselnde Keimesentwicklung bezogen, sind durch Pfeffers Darstellung der klar erkennbaren Entwicklung der S. Martensii überholt worden. Hier wurde richtig erkannt, daß die zweite Teilungswand, die Transversalwand (Fig. 5, II), nahezu rechtwinklig, meist ein wenig schief der Wand I aufgesetzt wird und den eigentlichen Embryo in zwei Längshälften teilt, die man später als eine konvexe oder Fußhälfte (in den Zeichnungen die rechte) und eine konkave oder Gegenfußhälfte (die linke) unterscheiden kann. Von diesen beiden so gewonnenen kugelquadrantischen Zellen des Embryos erhält nun die linke, die Gegenfußhälfte, die dritte Teilungswand (Fig. 6*a* und *b*, Wand *a*), die vom Scheitel des Embryos aus schief die Teilungswand II unterhalb ihrer halben Höhe trifft. Diese hier charakteristische Wand bezeichnet Pfeffer mit III (welche Bezeichnung aber besser im Einklang mit denen bei anderen Farnembryonen für die Medianwand Anwendung findet). Sie trennt aus dem linken Quadranten im Verein mit der Transversalwand eine keilförmige Zelle ab, welche, wie auch von Pfeffer hervorgehoben wird und die weitere Entwicklung des Embryos klar erkennen läßt, die Mutterzelle des Sprosses ist, mittels deren der Sproß dem Hypokotyl aufgesetzt wird. Die Oberflächenansicht dieser wichtigen Zelle ist die eines sphärischen Zweiecks (Fig. 6*b*), in dieser Form bleibt sie auch in der weiteren Keimesentwicklung gut erkennbar und ermöglicht

immer eine schnelle Orientierung über den Embryo und die Lage seiner ersten Teilungswände (vgl. Fig. 6*b*, 7*b*, 8*b*, 9*b* und 10*b*).

Die nun folgende Teilungswand, die senkrecht zur Transversalwand den Embryo der Länge nach mit Ausnahme des vorher differenzierten Scheitelorgans teilt (Fig. 6*b* und *c*, Wand III), ist zweifellos in Übereinstimmung mit den übrigen Gefäßkryptogamen als Medianwand auf-



Anm.: An den Fig. 5—10 (Sel. Martensii, Vergr. 350) bedeuten *I* die Basalwand, *II* die Transversalwand, *III* die Medianwand und *IV* die das Kotyl vom Hypokotyl (Epibasal) trennende Wand.

Fig. 5. Junger Embryo im Archegonium während der Streckung des Embryoträgers *et*.

Fig. 6*a*. Junger Embryo mit Embryoträger (*et*), *a* die die Sproßmutterzelle *s* differenzierende Wand. Fig. 6*b*. Scheitelansicht mit erster Teilung in der Sproßmutterzelle.

Fig. 7. Junger Embryo: a) im Längsschnitt, b) in der Scheitelansicht und c) im Querschnitt. *k* Keimblätteranlage, *b* Teilungswände im Hypokotyl.

Fig. 8. Ein weiter entwickelter Embryo: a) im Längsschnitt, b) in der Scheitelansicht, c) im Querschnitt. *k* Keimblattanlage, *b* und *c* das Hypokotyl zerlegende Wände. (Die vier inneren Zellen dürften das zuerst differenzierte zentrale Plerom darstellen.)

zufassen, welche in dem unteren Teile des Embryos mit der Transversalwand das ihn durchschneidende Kreuz darstellt (Wand II und III in Fig. 6*c*, 7*c*, 8*c* und 9*c*). Eine vollständige Zerlegung des Embryos in Oktanten erzielt hier aber die Medianwand deswegen nicht, weil die vorher gesonderte Scheitelmutterzelle eigene, nicht mit den übrigen im Zusammenhang stehende Teilungen eingeht. Selten und nur zufällig ist ihre erste Wand in gleicher Richtung mit Wand III gestellt, in den meisten Fällen schief zu dieser (Fig. 6*b*). Auch ist zu bemerken, daß die weiteren Teilungswände in der Sproßmutterzelle, von oben ge-

sehen, unregelmäßige schiefe Richtungen zur Transversalwand zeigen (Fig. 7 *b*, 8 *b*, 9 *b*, 10 *b*).

Die nun folgende Teilung erleidet der Embryo parallel zur Basalwand durch die das epibasale Glied abtrennende Wand IV (Fig. 7 *a*), wodurch denn auch die beiden Keimblätter zu beiden Seiten der keilförmigen Sproßmutterzelle scheitelwärts differenziert sind, und somit der Embryo seine erste Entwicklungsstufe, die auf die Oktantenbildung und die Anlage der Sproßorgane führte, erreicht hat.

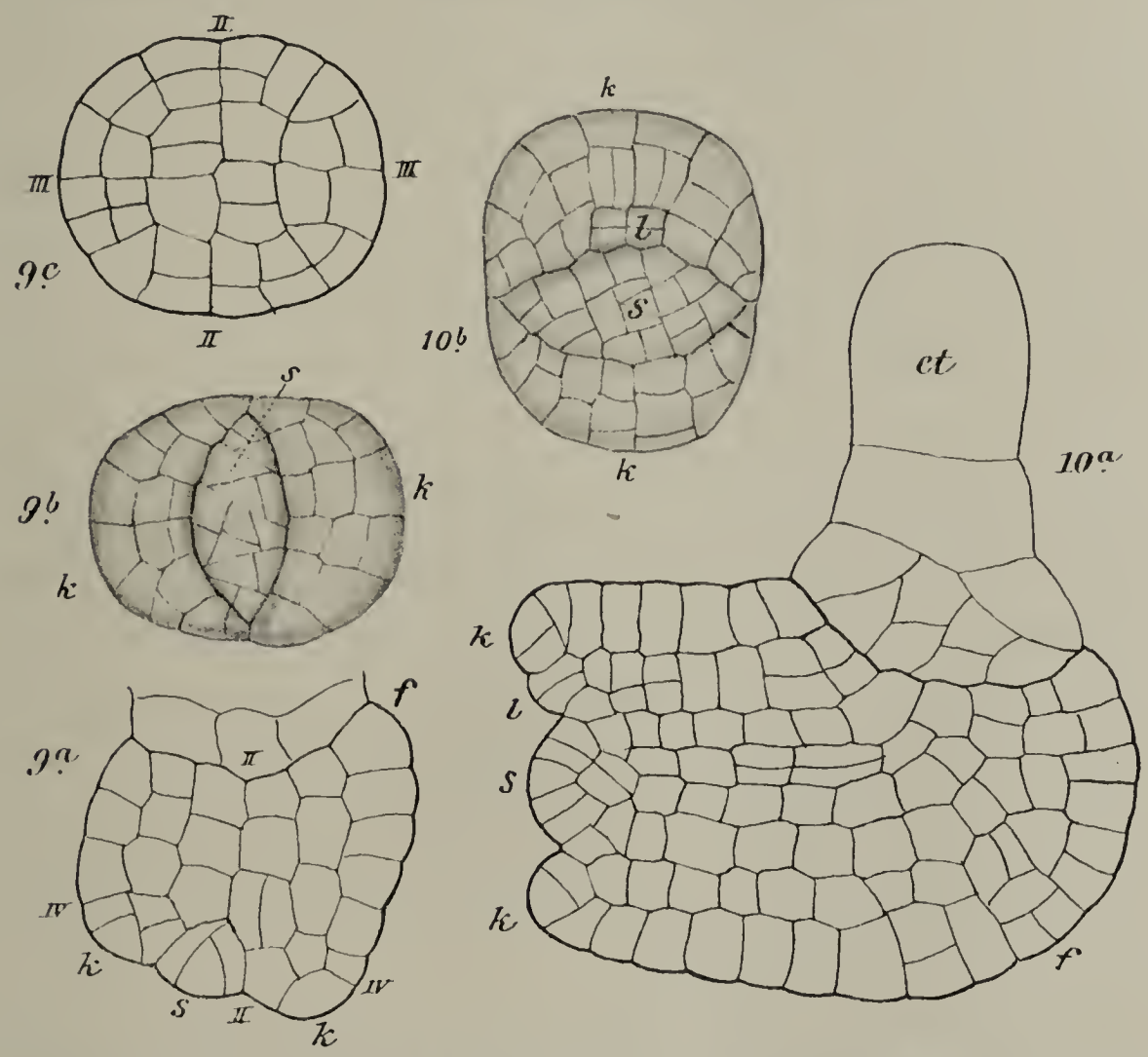


Fig. 9. Junger Embryo: a) im Längsschnitt, b) in der Scheitelansicht, c) im Querschnitt, der die Ausweitungsweise der Rinde zeigt. *f* Umlege- und Fußseite.

Fig. 10. Junger Embryo: a) im Medianschnitt, b) in seiner Scheitelansicht. *s* Sproßscheitel, *k* Keimblattanlagen, *l* Ligula, *ct* Embryoträger, *f* die Fußseite, durch welche die Keimachse fast um einen Winkel von 90° zur Achse des Embryoträgers (der ursprünglichen Keimachse) umgelegt ist.

In den meisten Fällen macht sich diese Teilungswand IV in den beiden Oktanten der rechten Hälfte, der späteren Fußseite, zuerst bemerkbar, und die ihnen abgetrennten Scheitelstücke des Keimes beschränken sich, wie bei anderen Farngattungen, auf die Entwicklung des ersten Keimblattes. Dagegen haben die dem linken Quadranten scheitelwärts abgeschnittenen Segmente, nämlich zuerst das durch Wand *a* abgetrennte mittlere, dann das durch Wand IV abgeteilte seitliche, den Stammscheitel und das zweite Keimblatt auszubilden.

Von Vouck[1]) und anderen Autoren ist in der Deutung der Figuren nach Pfeffers Darstellung schon die mit „III“ bezeichnete Wand (in Fig. 6—8, Wand *a*) in dem linken Qnadranten unseres Embryos als die gleichzeitig die keilförmige Stammutterzelle und das epibasale Glied abtrennende aufgefaßt worden. Darnach müßte dann das zweite Keimblatt aus dem epibasalen Gliede dieser Seite hervorgehen, was jeglicher Analogie bei den Gefäßkryptogamen entbehrt. Erst die in dieser Embryohälfte meist etwas später auftretende Zellwand (Wand IV in Fig. 7*a*) trennt, wie schon hervorgehoben, das epibasale Glied ab und differenziert scheitelwärts aus dem Flankenstück der Kappe des zweiten Quadranten zu dem schon abgesonderten Stammscheitel das zweite Keimblatt. Das epibasale Glied erzeugt auch bei den Selaginellen kein Keimblatt, sondern der ihm aufsitzende Kugelabschnitt des Embryos differenziert, wie bei anderen Farngattungen, die Keimblätter und den Sproßscheitel, und zwar aus einem Quadranten das erste Keimblatt und aus dem andern den Stammscheitel und das zweite Keimblatt. Während nun aber bei den Farnen in dem zweiten Quadranten die letzteren Organe durch den Oktantenschnitt nebeneinander gestellt sind, wird hier schon in diesem Quadranten vor dessen Zerlegung in Oktanten der Stammscheitel nach der Keimmitte der Transversalwand zu abgetrennt, und das zweite Keimblatt entsteht aus dem peripherischen Teile dieses Quadranten, es wird dem Scheitel flankiert. Somit treten der Stammscheitel als auch die beiden ersten Blattanlagen in gleichen Teilen zu beiden Seiten der Mediane auf (siehe z. B. 6*b*, 7*b*, 8*b*), was gewiß für den Stammscheitel eine auf höherer Stufe stehende Differenzierungsweise vorstellt als die bei den übrigen Farngattungen.

Die hypobasale Hälfte der Eizelle, aus welcher sich bei den Farnen Fuß und Wurzel, also wichtige Organe von physiologischer Bedeutung für die Keimpflanze, bilden, wächst bei den Selaginellen, wie bekannt, zu dem charakteristischen von Mettenius mit Embryoträger bezeichneten Organe aus, welches von Hofmeister auch Träger oder Vorkeim genannt worden ist und von anderen auch als Aufhängefaden (Suspensor) angeführt wird. Man erfaßt die Aufgabe dieses Organs nicht richtig, wollte man sie nur darin erblicken, daß sein ergiebiges Längenwachstum den eigentlichen Embryo tiefer in das Nährgewebe des Prothalliums zu führen hat. Schon der Umstand, daß der stets sehr zartwandige Embryoträger sich ohne Schwierigkeiten in dem Zell-

---

1) Vouck, Die Entwicklung des Embryos von Asplenium Shepherdi Sp. Sitzungsberichte der k. Akad. d. Wiss., Bd. LXXVI, Abt. I, Jahrg. 1877, pag. 308.

gewebe des Prothalliums strecken und weiten, es also mit Fermenten auflösen kann, lehrt ihn uns als ein erstes Saugorgan und als Ernährer des Embryos erkennen. Sein Inhalt ist hyalin, der des dem Embryo angrenzenden Prothalliumgewebes ist auch wasserhell und in Lösung begriffen, so daß der Embryo immer locker im Prothallium liegt. Später wird die physiologische Tätigkeit des Embryoträgers von einem zweiten Haustorium des Embryos, dem Fuße, aufs ergiebigste unterstützt, ja überholt. Hält man aber an der ernährenden Aufgabe des Embryoträgers fest, so sind doch auch zwischen den hypobasalen Hälften der Selaginellen, der Moose und Farne analoge Beziehungen gefunden.

Der zartwandige Embryoträger, der hier verhältnismäßig kurz, aber stark ausgeweitet ist, übertrifft anfangs den eigentlichen Embryo an Volumen (Fig. 5 und 6*a*). Er erleidet nur wenige und regellose Teilungen, die namentlich seinem dem eigentlichen Embryo angrenzenden Teile zufallen. Seine obere Region wird seltener geteilt (Fig. 10*a*, 14*a*, 15 und 16).

Der Embryo zeigt schon in der Zeit seiner jugendlichen Entwicklung im Querschnitt eine Ellipse, deren größerer Durchmesser die Medianwand (Wand III), deren kleinerer die Transversalwand (Wand II) ausmacht. Der Schnittpunkt beider ist ein Punkt der Schnittlinie, die als embryonale Achse gelten kann. Während die Medianebene, in welcher alle meine Längsschnittzeichnungen aufgenommen sind, den Embryo in zwei gleiche Teile zerlegt, schneidet ihn die Transversale in zwei unsymmetrische, in einen sich reger teilenden und später den Fuß entwickelnden (die Fußseite) und einen sich träger entwickelnden (die Gegenfußseite).

Schon die Teilungsfolge der ersten Wände kann bei unserem Embryo zuweilen Verschiedenheiten bringen, und auch die weitere Aufeinanderfolge der Teilungen auf der zweiten Entwicklungsstufe zeigt mannigfache Abwechslung. Das epibasale Glied des Embryos, welches sich, wie wir erfahren haben, durch die Wand IV, die „Blattwand" Pfeffers, sonderte, beansprucht zunächst unsere Aufmerksamkeit. Es beginnt nach seiner Sonderung sogleich ein regeres Wachstum als die übrigen Organe des Embryos. Nach seiner Kreuzteilung durch die Median- und die Transversalwand treten in den Abschnitten dieser parallele Wände auf, meist zuerst der Medianwand parallel die Wände *b* (Fig. 7*c*), welche sich auch auf die Blattzellen fortsetzen (vgl. Fig. 7*b*), dann zu diesen rechtwinklig die Wände *c* (Fig. 8*c*). Durch diese Teilungen wird die erste Sonderung des zentralen Pleroms und der Rinde vorgenommen. Die so gewonnenen vier inneren, im Querschnitt quadra-

tischen Zellen darf man mit Pfeffer als die Mutterzellen des achsilen Stranggewebes auffassen und die sie umgebenden zwölf (nach Pfeffer acht) peripherischen Zellen sind die Rindenelemente. Nach seiner Ausweitung und Streckung erhält unser Hypokotyl dann auch quere, zur Basalwand parallele Teilungen, welche in ihrer unregelmäßigen Folge eines eingehenden Studiums nicht benötigen. Nur anfangs wächst das epibasale Glied zu beiden Seiten der Transversalwand ziemlich gleichmäßig. Früh schon wird durch eine lebhafte Vermehrung und Ausweitung namentlich der peripherischen Zellen der rechten Seite, die der Basalwand angrenzen, allmählich eine Umlegung des Embryos, eine zu der Richtung des Embryoträgers stumpf- (Fig. 9*a*), weiter recht- (Fig. 10*a*) und später spitzwinklige Lage erzielt. Gingen diese Zellenwucherungen gleichmäßig am halben Umkreise der Basalwand vor sich, so würden bei dem Hinüberdrücken des Embryos auf die Seite die Mediane seiner Sproßorgane stets in einer Krümmungsebene beharren (wie dies die Fig. 10*a*, 15 und 16 darstellen), was aber nicht häufig vorkommt. Die vielfache Abweichung hiervon, also die verschiedene Lage der Organe des Embryos zur Krümmungsebene, liegt an der unregelmäßigen Ausdehnung in dem späteren Verlaufe der Entwicklung des Fußes. Das durch sein gesteigertes Wachstum hervortretende Gewebe, welches die erste Ursache zur Umlegung der embryonalen Achse wird, darf noch nicht als differenziertes Fußgewebe gelten, da es später noch in der Nähe des Embryoträgers an den der Basalwand angrenzenden Partien zur Bildung von drei weiteren Organen des Embryos gebraucht werden kann. Auch bei S. spinulosa geht eine Umlegung des Embryos ohne Fußbildung vor sich. Erst der aus diesem umliegenden Gewebe hervortreibende großzellige Gewebekörper dürfte als das eigentliche Saugorgan anzusehen sein (Fig. 14 und 16*f*).

Nach der Differenzierung des Prokambiums in dem epibasalen Gliede unseres Embryos erleidet dasselbe bei seinen Quer- und Längsteilungen hauptsächlich eine Ausdehnung in die Länge. Seine Basis, die auf der Mitte der Basalwand zu suchen ist, würde bei anderen Farngattungen auf das Prokambium des hypobasalen Wurzelorgans fortgesetzt werden, muß hier aber, am Embryoträger abschließend, blind verlaufen. Die Schlußzellen des Stranggewebes erhalten, wie Rindenzellen, parenchymatischen Charakter (vgl. Fig. 10*a*, 14*a*, 15 u. 16).

Die Zunahme am Durchmesser verdankt der Embryo seiner Rindenschicht, die in lebhafte Ausweitung und Teilung aus einer Lage von Zellen (Fig. 8*a* und 8*c*) auf solche von zwei und mehr Lagen

(Fig. 9*a*, 9*c*, 10*a*) führt und, wie wir schon sahen, an der Fußseite die ergiebigste Vermehrung gewann.

Die das epibasale Glied krönenden drei Organanlagen des Embryos, welche sich aus der Kugelkappe der epibasalen Hälfte sonderten, erfahren zunächst noch wenig Förderung in der Entwicklung. Die durch die Wand *a* an die Scheitelmitte abgeteilte keimförmige Mutterzelle des Sproßscheitels wölbt sich nach einer Anzahl Teilungen ein wenig hervor. Sie erscheint mit ihren Tochterzellen, von oben gesehen, in der charakteristischen Kugelgewebsform, als eine hervorgepreßte wulstige Zunge zwischen den zwei wulstige Lippen darstellenden Keimblättern (Fig. 7*b*, 8*b*, 9*b*, 10*b*). Der sehr früh vor den übrigen Organen abgesonderte Stammscheitel scheint auch nach seinem Inhalte und nach seiner Teilungsweise gesondert zu sein. Der Inhalt der Stammutterzelle zeigt dichteres Bildungsplasma als die übrigen Teile, worin ihre zarten Zellwände sehr schwer erkennbar werden.

Pfeffer faßt dieses frühzeitig zwischen dem ersten Blattpaare des Embryos für die Sproßachse reservierte Scheitelstück als eine zweischneidige Scheitelzelle der embryonalen Achse auf. Wenn nun auch die äußere Form dieser Zelle einer später an den Vegetationspunkten dieser Pflanze anzutreffenden zweischneidigen Scheitelzelle entspricht, so ist sie doch einer solchen nicht homolog und teilt sich auch nicht wie diese. Eine zweischneidige Scheitelzelle dürfte bei keinem Embryo dieser Gattung vorkommen, da er radiär und nicht dorsiventral organisiert wird und letztere sekundär erworbene Eigenschaft uns erst die Keimpflanze erkennen läßt. Diese in Frage stehende Zelle ist weiter nichts als die embryonale Ursprungs- oder Mutterzelle des Stammes oder Sprosses, auf welche man bei dieser Art die Sproßanlage zurückführen kann. Nach Pfeffers Angaben soll nun die Zerlegung dieser Zelle so stattfinden, daß sich auf ihrer Mitte durch zwei antikline Teilungen eine vierseitige keilförmige Scheitelzelle bildet, deren Segmente aber nicht spiralig, sondern decussiert einander folgen. Nur in einem Falle sei sie dreiseitig erschienen. Nach wenig Segmenten aber schon werde durch eine gesetzmäßige geometrische Teilung (vgl. Fig. 2*b* auf Taf. 4) der vierseitigen Scheitelzelle noch eine zweite derartige gewonnen und dadurch die Dichotomierung eingeleitet. Diese beiden vierseitigen Scheitelzellen rückten dann nach den Seiten des Vegetationspunktes und bildeten in divergenter Wachstumsrichtung die beiden Gabeläste hervor. Ich bin aber aus dem Studium der Wachstumsvorgänge dieser Sproßmutterzelle zu anderer Auffassung gekommen und vermag hier keine solche gesetzmäßige Zellteilungsfolge zu erkennen.

Die ersten Teilungswände in der Sproßmutterzelle sind verschieden und zwar meist schief zu den Seitenwänden dieser Zelle gerichtet (vgl. Fig. 6*b*, 7*b*, 8*b*, 9*b* und 10*b*), auch hier stehen sie nicht im Einklange mit den benachbarten gleichzeitigen Teilungen in anderen Partien des Embryos. Sie drücken zunächst eine indifferente Aufteilung der Sproßmutterzelle aus, wobei dieses Organ durch seine von der Umgebung abweichende Wachstumsweise auf die Scheitelmitte rückt, zwischen den beiden Blatthöckern hervortritt und durch die beiden Blattbasen abgegrenzt erscheint. Bei diesem Hervorstreben teilt sich die Mitte dieses Organs gern zu einer dreiseitigen pyramidenförmigen Scheitelzelle auf (Fig. 11), doch kann diese zuweilen auch zuerst vierseitig-keilförmig sein (Fig. 10*b*), dürfte sich dann aber noch zu einer dreiseitigen umbilden. Ich vermute aber, daß dieser Sproßvegetationspunkt, auch ohne es zur Entwicklung einer ausgesprochenen Scheitelzelle gebracht zu haben, zuweilen die Gabelung einleitet.

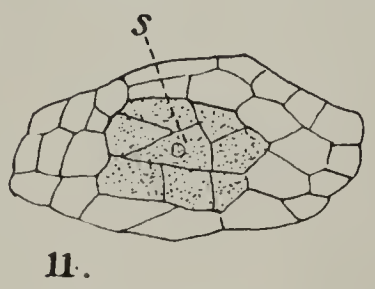


Fig. 11. Sel. Martensii. Scheitelansicht eines Embryos mit dreiseitiger Scheitelzelle *s*. Vergr. 550.

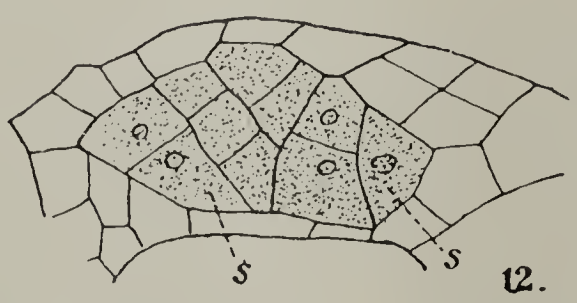


Fig. 12. Sel. Martensii. Scheitelansicht eines eben dichotomierten Embryos. *s s* die Segmente, welche die Scheitelzellen der Gabeläste abgeben dürften. Vergr. 550.

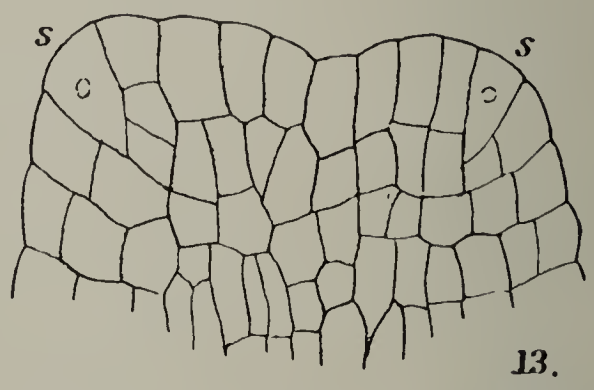


Fig. 13. Sel. Martensii. Längsschnitt durch eine junge Dichotomieanlage. *s* die neuen Scheitelzellen der Gabeläste. Vergr. 550.

Schon sehr bald nach der Aufteilung der Sproßmutterzelle und nach wenigen Teilungen in einer nur vorübergehend gebildeten Scheitelzelle unmittelbar über der Basis der ersten beiden Blätter schreitet dieser Vegetationspunkt zur ersten Verzweigung, welche stets eine echte Gabelung ist und immer kreuzständig zur Kotyledonarebene auftritt. Sie wird vor dem Hervorbrechen des Embryos aus dem Prothallium erledigt und beginnt etwa bei einer Entwicklungshöhe seines Sproßteils, wie sie die Fig. 15 darstellt. Die Dichotomierung geht hier, wie ich finde, derartig vor sich, daß der Vegetationspunkt der Scheitelmitte aufgegeben wird, die vorhandene Scheitelzelle indifferente Auf-

teilung erfährt, darauf zu beiden Seiten der Scheitelmitte neue (dreiseitige) Scheitelzellen entstehen (Fig. 12) und zwei gleiche Höcker in divergenter Richtung auftreiben (Fig. 13 *s*), welche zunächst mit einer dreiseitigen Scheitelzelle wachsen, welche dann zu einer zweiseitigen umgebildet wird.

Nach den Angaben Pfeffers sind alle Verzweigungen dieser Pflanze dichotomisch, dem aber tritt Treub entgegen und stellt sie als monopodial hin. Die erste Verzweigung des Embryos jedoch muß als eine echt dichotomische gelten, obgleich die dabei entstehenden Zweige an der Keimpflanze, wie später gezeigt werden wird, ungleiche Ausbildung erfahren.

Die beiden Keimblätter entstehen, wie wir sahen, aus ungleichen Teilen der Embryokappe: das der Fußseite aus der einen ganzen Quadrantenkappe, das der Gegenfußseite nur aus dem bescheidenen peripherischen Anteile des andern Quadranten, dem zuvor die Stammmutterzelle an der inneren Seite abgetrennt wurde. Die Zellen beider Blattanlagen zerlegen sich bald in mehrere Segmente, dies geschieht zuerst an der Keimblattanlage der Fußseite (Fig. 7 *b*), darauf beginnt das Randwachstum in derselben Weise, wie wir es von den anderen Blättern kennen. Es wölben sich so gleichzeitig mit dem Scheitelwulste die Wülste der beiden Keimblätter hervor und übertreffen den ersteren bald. Anfangs ist die Keimblattanlage der Fußseite die größere, doch wird sie bald von der anderen eingeholt, ja übertroffen, von diesem Keimblatt wird an dem Grunde seiner Innenseite auch zuerst eine Ligula angelegt (*l* in Fig. 10 *a* u. *b*). Die Ligula entsteht aber hier nicht, wie Pfeffer angibt, aus einer einfachen, sondern aus einer doppelten zu beiden Seiten der Blattmediane liegenden Reihe von Zellen, welche sich durch ihre Hervorwölbung als die Ligularanlage kundgeben (*l* in Fig. 10 *b*).

Damit beenden wir unsere Ausführungen über die zweite Entwicklungsstufe des Embryos, in welcher neben Sproß und Keimblattausbau vor allem das Hypokotyl energisch ausgebildet und an seinem Grunde die Umlegung des Embryos angebahnt wurde. Durch diese Umlegung wird die erste Basis der Keimachse und Nährmutter, der Embryoträger, allmählich zur Seite gelegt und ausgeschaltet und dem Embryo Areal für eine neue Nährbasis, nämlich für das Saugorgan, den Fuß, geschaffen.

In seiner weiteren Entwicklung soll der Embryo nach Pfeffer eine endogen angelegte Seitenwurzel hervorbringen, deren Bildung mit der Abtrennung einer Kappenschicht aus oberflächlichen Zellen zwischen

Fuß und Embryoträger eingeleitet werde, dann finde der Anschluß dieser Stelle durch einen zum achsilen Strange des Embryos führenden Verbindungsstrang statt, worauf endlich eine der Kappe angrenzende Zelle die Mutterzelle des Wurzelkörpers werde, was durch Abbildungen erläutert wird.

Wie ich schon an anderen Stellen hervorgehoben habe [1]), erzeugt der Embryo der Selaginellen keine echte Wurzel, sondern zunächst Wurzelträger in allerdings ganz einfacher Form, also Keimwurzelträger, in welchen dann die ersten Wurzeln endogen entstehen. Auch bei dem Embryo unserer Sel. Martensii ist dies der Fall und kommt auch recht klar zum Ausdruck.

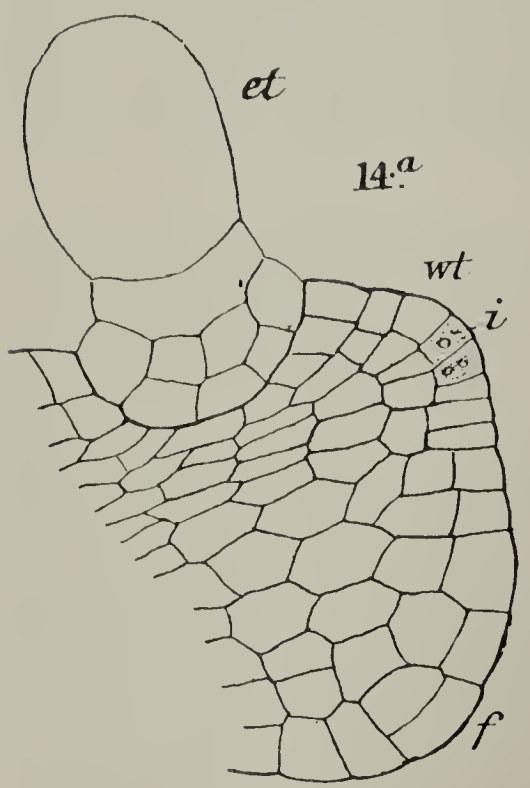


Fig. 14 *a*. Sel. Martensii. Teil eines Längsschnittes von einem Embryo, an dem eben die Anlage des ersten Keimwurzelträgers (*wt*) stattfand. Vergr. 225.

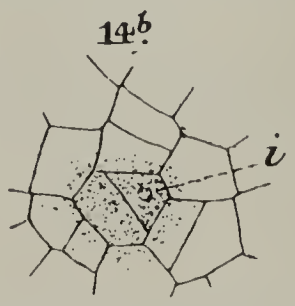


Fig. 14 *b*. Sel. Martensii. Scheitelansicht dieser Anlage. *i* Initiale. Vergr. 340.

Nach dem durch Fig. 10 *a* dargestellten Entwicklungsstadium macht sich meist die erste Anlage des Keimwurzelträgers bemerkbar, in einigen Fällen auch später; ja zuweilen fand ich erst zu einer Zeit, wo Fuß und Hypokotyl eine ansehnliche Größe erreicht hatten und die beiden Keimblätter den Scheitel vollständig umschlossen hielten, nur die Anlage des ersten Keimwurzelträgers vor.

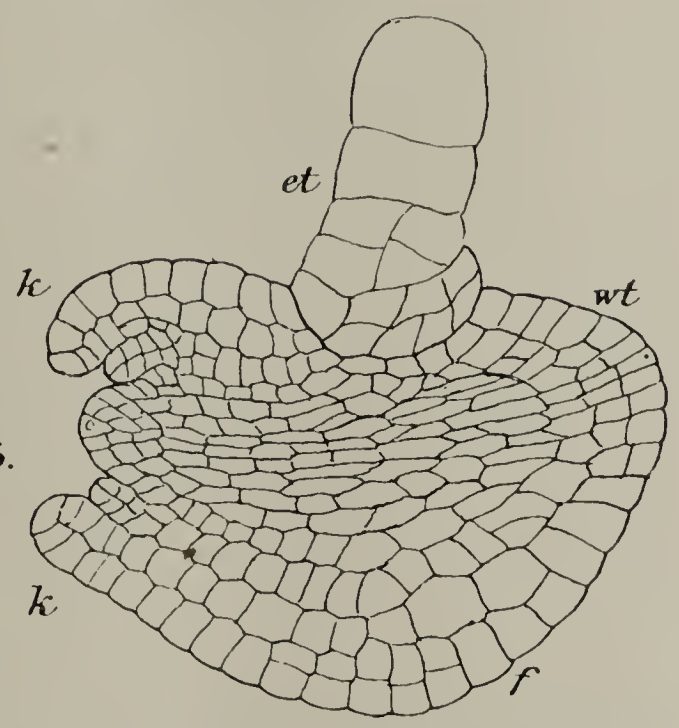
Einige peripherische Zellen des den Embryo umlegenden Gewebes hinter dem Embryoträger und nahe diesem erhalten auf einmal ein dichteres Plasma als die der Umgebung, und eine von ihnen von prismatischer Form wird die Initiale des Wurzelträgers, die als solche basale und laterale Segmente abteilt (*i* in Fig. 14 *a* u. *b*). Gleichzeitig wird, durch ein Zerlegen der zwischen unserer exogenen Anlage und dem achsilen Gewebe des Sproßteiles nahe dem Embryoträger liegenden inneren Zellen in schmale langgestreckte, ein prokambiales Anschlußgewebe geschaffen (Fig. 14 *a*), und darauf schiebt sich diese junge, haubenlose Anlage durch ein interkalares Strecken ihrer Zellen hervor. Sie liegt meist nicht genau in der Krümmungsebene des Embryos.

---

1) Bruchmann (7), pag. 36; ferner (12), pag. 151.

Nach Treub[1]) werden an älteren Pflanzen unserer Art die Wurzelträger bei ihrer Anlage zuerst durch eine vierseitige pyramidale Scheitelzelle auf etwa 1 mm Höhe geführt, darauf übernimmt eine Terminalzelle in Gestalt eines vierseitigen Prismas ein andauerndes Scheitelwachstum, wodurch ein kräftiger, zuweilen über 10 cm langer, auch sich mehrmals verzweigender Träger aufgebaut wird. Mit solchen starken Gebilden der älteren Pflanzen verglichen sind die entsprechenden Erstlinge des Embryos klein und haben einen abgekürzten Entwicklungsgang, was ja nicht befremden darf. Ein langer Keimwurzelträger erscheint physiologisch deswegen überflüssig, da das zu erreichende Erdreich, in welches die von ihm zu erzeugende Wurzel zu führen ist, der keimenden Spore unmittelbar angrenzt. Daher hat er nur eine vereinfachte Entwicklungsweise, die auch in kurzer Zeit vollendet wird, aber immer durch die exogene Entstehung und den haubenlosen Vegetationspunkt ihr charakteristisches Gepräge erhält.

Fig. 15 zeigt im medianen Längsschnitt einen Embryo, der bei einem noch wenig entwickelten Hypokotyl doch schon einen recht hervortretenden Wurzelträger besaß, letzterer war also verhältnismäßig frühzeitig zur Anlage gelangt. Als Gegenstücke hierzu fand ich Embryonen, deren Sproßpol schon sehr weit entwickelt war und das Prothallium eben durchbrach, während an dem entgegengesetzten Teile erst die Anlage des Keimwurzelträgers begann. Fig. 16 stellt eine häufig vorkommende Form von Embryonen in der Durchbruchsreife dar. Der Wurzelträger hat fast seine größte Ausdehnung erhalten, ist aber noch nicht zur Anlage der Wurzel geschritten. Wie schon die Vergleichung der Figuren 14*a*, 15 und 16 lehrt, ist seine geringe Länge hauptsächlich durch das interkalare Wachstum, weniger durch die Tätigkeit seiner Initiale, erreicht worden.



15.

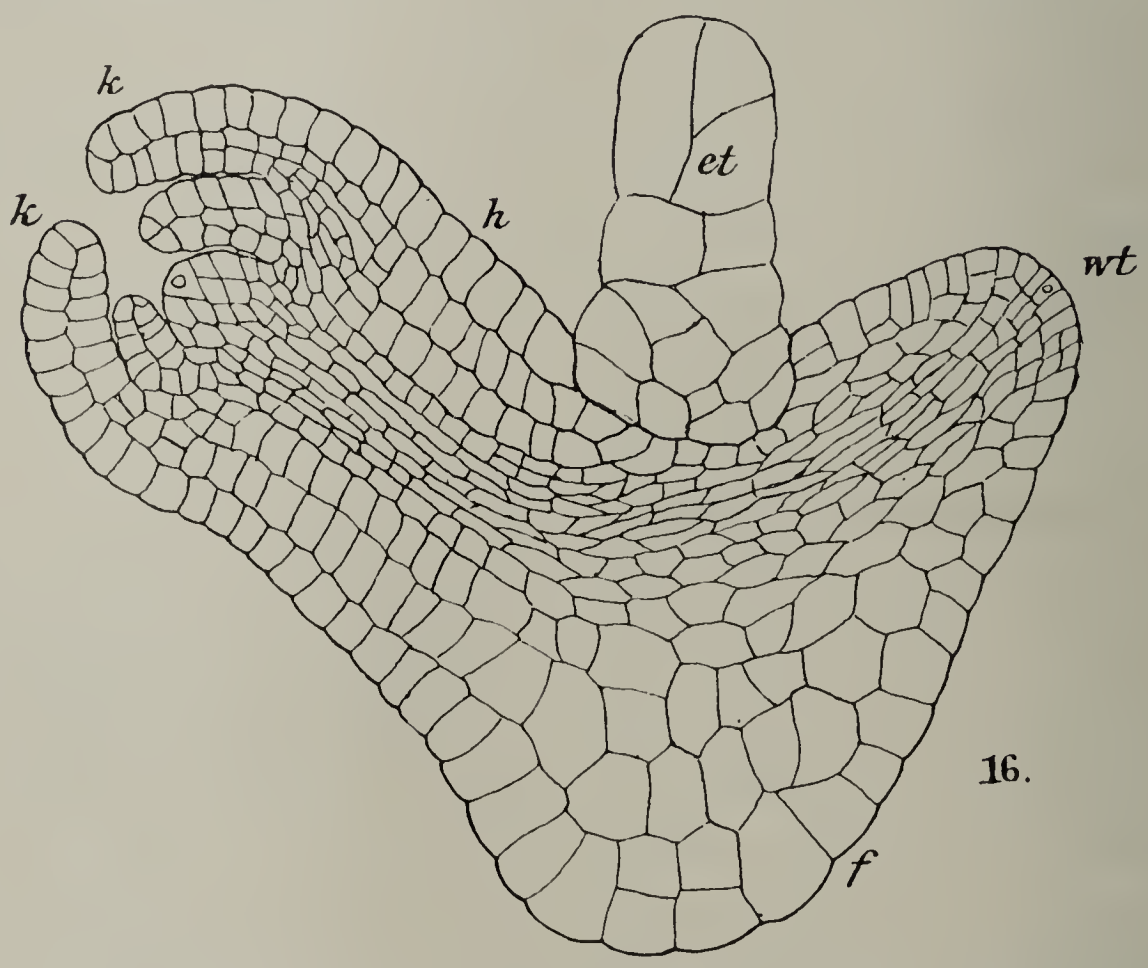
Fig. 15. Sel. Martensii. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo, dessen erster Wurzelträger (*wt*) frühzeitig gut entwickelt wurde. Vergr. 225.

Dieses wurzelerzeugende Organ unseres Keimes, sowie auch sein Fuß sind, wie wir wissen, den entsprechenden Organen der Farne im engeren Sinne nicht homolog. Bei letzteren werden sie mit der

1) Treub (4), pag. 4 u. f.

Achse zugleich schon durch die Verteilung der Eizelle angelegt, sind also primäre Organe des Embryos. Da nun bei den Selaginellen der entsprechende Teil der Eizelle zum Embryoträger auswächst, so werden hier diese Nährorgane sekundär als seitlich entstehende Organe aus dem Grunde des Hypokotyls gewonnen.

Der Fuß hat bei der Durchbruchsreife des Embryos (Fig. 16) meist noch nicht seine größte Ausdehnung erreicht; erst wenn er die ganze Spore erfüllt, ist seine Funktion beendet und dann somit das Saugorgan des Embryos verbraucht. Auf das erste derartige Organ, den Embryoträger, wurde der Embryo mit breiter Basis durch die



16.

Fig. 16. Sel. Martensii. Ein zum Hervorbrechen aus der Spore reifer Embryo im medianen Längsschnitt. *f* Fuß, *h* Hypokotyl, *wt* Wurzelträger, *et* Embryoträger, *k* Keimblatt mit Ligula. Vergr. 225.

Wand I gestellt (Fig. 5, 6a), welche im Laufe der Entwicklung sich noch sehr vergrößerte (vgl. 8a, 9*a* und 10*a*); und nur ganz allmählich krümmt er sich und erhält das Fußorgan zur Grundlage, welches den Embryoträger allmählich zur Seite führt. Aber erst, wenn das dritte Nährorgan (Wurzelträger mit Wurzel) Anlage und Anschluß findet, scheint die Funktion des Embryoträgers bei dieser Art zu erlöschen.

An der Basis des Blattquadranten begann, wie wir wissen, durch eine regere Ausweitung und Teilung von peripherischen Zellen die Krümmung des Embryos (Fig. 8*a*), und sie wurde auch in gleicher Weise fortgesetzt (Fig. 9*a* u. 10*a*), so daß durch solche einseitige Wucherung

außer der Umlegung des Embryos an solcher Ausweitung Raum für die beiden Nährorgane, Fuß und Wurzelträger, gewonnen wurde. Der Fuß entsteht nun durch weitere Ausdehnung und Teilung, meist nur durch ansehnliche Größenzunahme der die Krümmung ausführenden Zellreihen, wodurch nach dem Grunde der Spore zu ein Höcker ausgetrieben wird (vergl. Fig. 15 und 16). Sein Bau ist also sehr einfach; ob aber auch seine physiologische Funktion, welche wohl mit Hilfe stofflösender Fermente vor sich gehen wird?

Das Hypokotyl oder das Epibasal unseres Selaginellen-Embryos ist bei seiner Durchbruchsreife als ein Stengelglied zwischen Stammknospe und Stammgrund (*h* in Fig. 16) ein ansehnlicher Körperteil geworden. Es läßt sich dies, wie wir wissen, leicht auf das durch die Teilungswände I und IV begrenzte Gebiet des Embryos zurückführen, welches anfangs beim ersten Abgliedern nur eine Zellstufe von vier Zellen ausmachte (Fig. 7 *a*, 7 *c*), dann nach weiterer Zerlegung und einer frühen Absonderung des zentralen Pleroms ein reges Wachstum in Weite und Länge ausführte. Die Ausweitung geschah hauptsächlich durch die Rinde, welche von einer peripherischen Zellschicht aus (Fig. 8 *c*) durch fleißige tangentiale und radiale Teilung mächtig ausgeweitet wurde und es bis auf 5 konzentrische das Plerom einschließende Zellschichten bringen konnte (vgl. Fig. 9 *c*, 10 *a*, 15 u. 16). In der Längsrichtung ist das Hypokotyl (Epibasal) der einen, der Gegenfußseite, vom Kotyledon bis zum Embryoträger ungestört geblieben, dagegen an der konvexen, der Fußseite, treiben noch an seiner Basis Fuß und erste Wurzelträger heraus (Fig. 16). Die unterschiedliche Wachstumsweise von Plerom und Periblem läßt die Grenze beider Gewebe im Laufe der Entwicklung meist gut erkennen (vgl. Fig. 41).

Von den Keimblättern hatte bei ihrer Anlage das der Fußseite das ganze Stück der Kugelkappe eines Quadranten dieser Seite erhalten, während ein gleiches Zellstück der Gegenfußseite zur Begründung des Sproßscheitels und des zweiten Keimblattes Verwendung fand. Bei der Entwicklung dieser beiden ersten Blätter aber überholt das aus kleinerer Anlage entstammende nach und nach das der Fußseite, entwickelt auch zuerst eine Ligula (Fig. 10 *a*, 15 u. 16) und überwächst auch die Stammknospe zuerst. Weil die Fußseite auch noch durch andere Organe (Fuß und Wurzelträger) in Anspruch genommen ist, wird das Keimblatt dieser Seite etwas zurückgehalten.

Der Sproßscheitel des durchbruchreifen Embryos erscheint nur wenig gefördert. Er, der mit den zwei ersten Blättern auf gleiche Basis gestellt wurde, hat nur einen sympodialen Aufbau von etwa drei

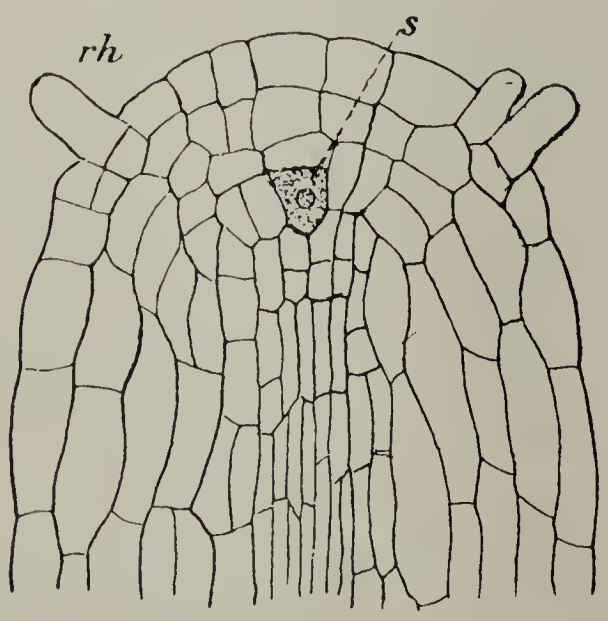
Zellschichten Höhe erhalten und darauf seine Gabelzweige gestellt, deren Scheitel meist beim Durchbruch des Embryos dreiseitige Scheitelzellen besitzen, die darauf bei dem einen Aste früher als bei dem andern in zweiseitige übergehen können.

Die Richtung der Organe des Embryos innerhalb des Prothalliums ist nicht der Schwerkraft unterworfen. Diese hat auf die Entwicklung keinen Einfluß. Wie auch die Sporen im Keimbette liegen, immer ist die Lagerung des Keimlings die gleiche. Seine für die Außenwelt bestimmten Organe sind zum bequemen Durchbruch dem freien Prothallium zu gerichtet.

Der Embryoträger ist selbst noch an alten Keimpflanzen in dem Winkelscheitel von Hypokotyl und Wurzelträger auffindbar, und seine Zellen, namentlich die seiner Basis, haben verdickte Wände erhalten.

Die Keimpflanze von Selaginella Martensii.

Durch ein reges Strecken des hypokotylen Gliedes wird meist zuerst die Sproßknospe des Embryos aus der Spore hervorgeführt. Liegt die keimende Spore unmittelbar am Lichte, so erhält die Keimpflanze ein kurzes Hypokotyl, ein langes dagegen, wenn aus der Tiefe des Keimblattes die Stammknospe dem Lichte entgegen zu tragen ist. Die anfangs aneinander gelegten Keimblätter ergrünen schon im Dunkeln unter der Oberfläche des Keimbettes. Eine Keimpflanze mit den entfalteten beiden ersten Blättern gleicht einem dikotylen Keime. Die Keimblätter stehen meist nicht genau auf gleicher Höhe, sie unterscheiden sich nur durch größere Breite und mehr abgerundete Form von den folgenden Blättern, sind aber sonst auch in ihrem inneren Bau ihnen gleich.



17.

Fig. 17. Sel. Martensii. Medianer Längsschnitt durch den ersten Keimwurzelträger kurz nach dem Hervortreten aus dem Prothallium und nachdem in ihm die Wurzelscheitelzelle (*s*) gebildet war. *rh* Rhizoide, die aus den oberflächlichen Zellen des Wurzelträgers hervorgewachsen. Vergr. 340.

Die beiden schon in der Spore angelegten Gabeläste erhalten während der Streckung der Keimpflanze ihre ersten Blattanlagen, und in der weiteren Entwicklung läßt sich erkennen, daß einer der Gabeläste den anderen überholt und zur Hauptachse heranwächst, während

der andere als schlummernde Knospe eingeschlossen in einem Ruhezustand beharrt, um, wenn später nötig, unter günstigen Umständen die Weiterentwicklung wieder aufzunehmen (Fig. 18*s*). Diese Erscheinung trat mir bei den meisten Keimpflanzen dreier verschiedener Sporenaussaaten von S. Martensii entgegen, nur wenige, etwa fünf vom Hundert, entwickelten beide Gabeläste gleichmäßig fort. Pfeffer berichtet von solcher Eigentümlichkeit der Keimpflanze nichts, wohl aber bildet er auf Taf. 5 in Fig. 6 eine Keimpflanze mit zwei gleichen Gabelsprossen ab; seiner Zeichnung fehlen jedoch die bei solcher Entwicklung der jungen Pflanze in dem Gabelungswinkel auftretenden beiden Wurzelträger.

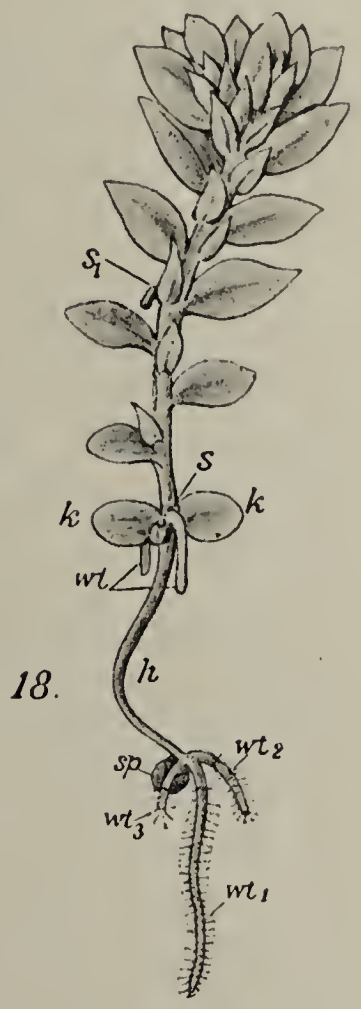


Fig. 18. Sel. Martensii. Junge Keimpflanze. *sp* Spore, wt_1—wt_3 Keimwurzelträger mit ihren Wurzeln, *h* Hypokotyl, *k* Keimblätter, *s* Gabelast als erste schlummernde Knospe, *wt* aus dem Gabelwinkel hervortretende Wurzelträger, s_1 erste Auszweigung des fortwachsenden Gabelzweiges als schlummernde Knospe mit Wurzelträger. Vergr. 6.

Die Blätter, in der bekannten Blattstellung, sind anfangs klein, werden in höheren Stellungen größer und erhalten endlich bei allmählicher Erstarkung der Äste ihre normale Größe und Form.

Auch die erste Auszweigung der fortstrebenden Hauptachse bleibt meist nach Anlage einiger Blättchen als schlafende Knospe zurück, aber ihr Versteck wird durch einen hier hervortretenden Wurzelträger verraten. Von der nächsten Verzweigung ab erhalten die Zweige endlich ihre normale Ausbildung.

Sämtliche Verzweigungen der Gabeläste werden, wie ich das schon für andere Arten dargetan, auch bei unserer Art in derselben Ebene, die senkrecht zur Gabelung gerichtet ist, angelegt. Sie sind aber nicht, wie Pfeffer angibt, dichotomische, noch gehen sie nach einem bestimmten Entwicklungsschema vor sich, sondern sie treten in der von Treub ausführlich dargelegten Weise auf, die er für eine monopodiale hält. Da aber die erste Verzweigung der Selaginellen immer dichotomisch ist, so haben wir die folgenden nicht dichotomen doch aus solchen abzuleiten und als modifizierte Dichotomie, also als falsche monopodiale Verzweigung, aufzufassen. Der Mutterscheitel wächst ja bei solchen Verzweigungen nicht unverändert fort, sondern erleidet stets eine Umgestaltung, bei welcher der bisherige Vegetationspunkt aufgelöst, und nun der eine der beiden neuen Verzweigungsäste, der

bereits kräftiger angelegt wird, auch bei solcher Entwicklung einen Vorsprung vor dem anderen erhält.

Der Bau der Gabeläste von den Keimblättern ab stimmt mit dem der Sprosse älterer Pflanzen überein, ist also als bekannt anzusehen.

Das Hypokotyl beginnt während seiner Streckung vom Fuße her die Erstlinge seines Leitbündels zu bilden. Sein Bau, der bisher noch keine Beachtung gefunden hat, stimmt mit den hypokotylen Stengelgliedern anderer Selaginellen überein[1]). Trotzdem die Blattsprosse dorsiventralen Bau, elliptischen Querschnitt und bandförmiges Bündel besitzen, ist dennoch das Hypokotyl radiär gebaut, von kreisrundem Umfang und zylindrischem monarchem Leitbündel, in welchem die Erstlingstracheiden die Mitte des sich in zentrifugaler Folge entwickelnden Gefäßteils einnehmen, und die weiteren Tracheiden die Peripherie desselben bilden. Ringsum wird dieses Hydrom von einem mehrschichtigen und kleinzelligen Leptom umgeben. Die Bündelscheide und das lakunöse Gewebe entstammen der innersten Rindenschicht.

Meist erst nach dem Hervortreiben des Sproßpoles tritt der Wurzelpol aus dem Prothallium heraus. Entweder wurde schon kurz vorher in dem Keimwurzelträger die Wurzel angelegt oder es geschieht dies gleich nach dem Durchbruch. Der kleine Wurzelträger, dessen Scheitelwachstum bald erlischt und der auch nach seiner interkalaren Streckung nur geringe Länge erreicht, zeigt nun seine Scheitelpartie in Zellreihen aufgeteilt. Seitlich vom Scheitelpunkt wachsen einige peripherische Zellen zu Rhizoiden aus, während eine Zelle in der Mitte des Scheitelinneren die Scheitelzelle der nun endogen entstehenden Wurzel wird (Fig. 17 *s*).

Diese Wurzel, welche sich durch eine fortgesetzt Rhizoiden erzeugende Epidermis von dem kurzen Wurzelträger an ihrer Basis abgrenzt (Fig. 20 *w*), wächst, wie auch Pfeffer angibt, mit einer dreiseitigen pyramidenförmigen Scheitelzelle. Sie kann schon als erste Wurzel ziemliche Größe erreichen und sich mehrmals in dichotomer Weise verzweigen.

Der Fuß scheint noch im Dienste der Keimpflanze zu stehen, wenn sie auch schon ihre ersten Verzweigungen an dem entwickelten einen Gabelaste gewonnen hat, und wenn er dann endlich die ganze Spore erfüllt und ihren Inhalt vollkommen aufgebraucht hat, wird er bei alten Keimpflanzen noch lange von der schützenden Sporenschale umschlossen.

---

1) Bruchmann (7), pag. 6 Anm.

Der zweite und dritte Keimwurzelträger kommen auch an dieser Keimpflanze vor und entspringen exogen zu beiden Seiten des Embryoträgers über der Verbindungsstelle der vom Hypokotyl und ersten Keimwurzelträger zusammengeführten Bündel. Sie treten hier ziemlich spät hervor, meist werden sie erst nach den beiden Wurzelträgern, die aus dem Keimblattgabelwinkel kommen, also nach Nr. 4 u. 5 gesehen. Wird aber die erste Wurzel verletzt, so treiben sie früher hervor. Ihre Anlage aber mit prokambialem Anschluß an das Gefäßbündel ist schon früh vorgesehen (Fig. 19 *a* u. *b*). Sie entstehen ebenso wie der erste Wurzelträger und, wie ich es auch schon bei Sel. Kraussiana [1]) dargetan, als kleine exogene Höcker (Fig. 20 wt_2), welche nur je eine, sehr selten zwei Wurzeln endogen in ihrem Scheitel entspringen lassen. Es besitzen die drei ersten Wurzelsysteme an ihrer Basis drei kurze Wurzelträger, deren Epidermis und Rinde sich deutlich von den entsprechenden Geweben der Wurzel unterscheiden.

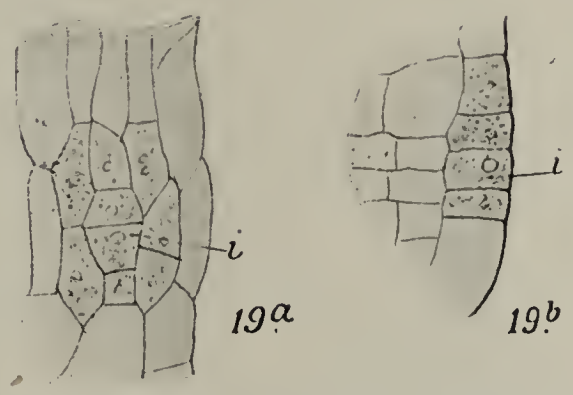


Fig. 19. Sel. Martensii. Erste Anlage der Keimwurzelträger Nr. 2 oder Nr. 3. a) in der Scheitelansicht, b) im Längsschnitt. *i* Scheitelinitiale. Vergr. 340.

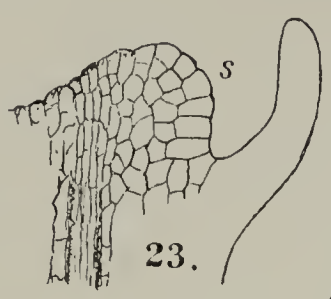
Ich habe auch die Regenerationsvorgänge an den Organen der Keimpflanze dieser Art untersucht und zwar an den Sprossen, Wurzelträgern und Wurzeln. Die Ergebnisse bestätigen zum Teil die an der Keimpflanze von Sel. Kraussiana gewonnenen Resultate.

Schneidet man von der jungen Keimpflanze die Spitze des einen Gabelastes, der sich entwickelt hat, ab, so wird der als schlummernde Knospe zurückgehaltene andere, sowie auch die ruhende erste Auszweigung des leidenden Sprosses zur Nachentwicklung gebracht, auch gehen die Wurzelträger Nr. 6, auch Nr. 4 und Nr. 5, wenn sie noch klein sind, gern in beblätterte Sprosse über.

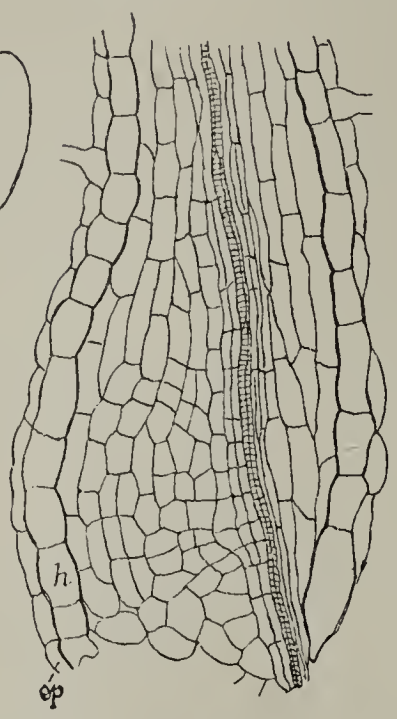
War die Dekapitierung wenig tief, so kann auch in diesem Falle, wie an anderer Stelle schon hervorgehoben [2]), der Vegetationspunkt selbst an solcher Stelle Erneuerung finden (Fig. 23). Die verkürzte Spitze vernarbt, die Rinde erhält an einer Stelle reichliche Baustoffe, treibt auf und aus einer oberflächlichen Zelle dieses Höckers wird nach ihrer Vergrößerung eine dreiseitige Scheitelzelle gewonnen und damit eine neue, exogen angelegte Sprossung geschaffen, deren

1) Bruchmann (12), pag. 151, Fig. 6, 7 u. 8.
2) Bruchmann (12), pag. 163.

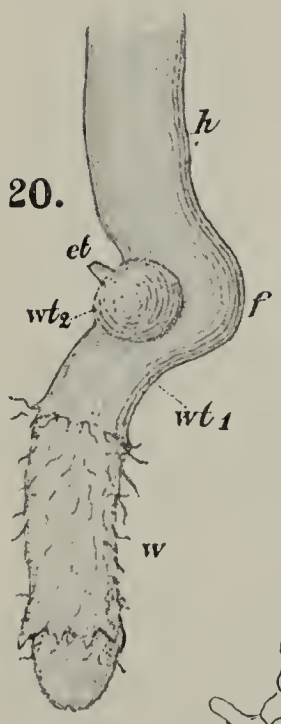
Gefäßbündel sich seitlich an das des geköpften Sprosses anlegt, aber schließlich in die Wachstumsrichtung des Muttersprosses einlenkt und die alte vernarbte Scheitelstelle zur Seite führt. Daß auch Teilstücke der Sprosse sich selbständig (ohne Vermittlung durch Wurzelträger) mit „echten“ Wurzeln versehen können, ist ja genügend bekannt [1]).



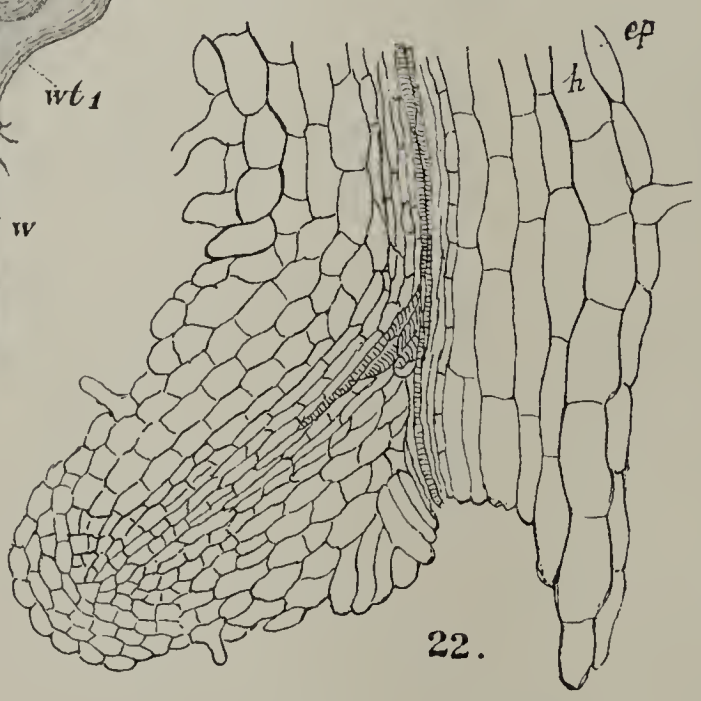
23.



21.



20.



22.

Fig. 20. Sel. Martensii. Teil einer jungen Keimpflanze mit regenerierter Wurzelspitze. *w* Wurzel, wt_1 erster Wurzelträger, wt_2 Wurzelträgerhöcker, *et* Embryoträger, *f* Fuß, *h* Hypokotyl. Vergr. 32.

Fig. 21 u. 22. Sel. Martensii. Regenerationserscheinungen an der abgeschnittenen Wurzelspitze. *ep* Epidermis, *h* Hypodermis der Wurzeln. Vergr. 150.

Fig. 23. Sel. Martensii. Beginn der Regeneration eines dekapitierten Sproßscheitels im Längsschnitt. *s* neue Scheitelanlage. (Das Blatt ist nicht median getroffen.) Vergr. 225.

Auch über die Regeneration an Wurzelträgern dieser Art sind wir schon unterrichtet [1]). Bemerken will ich nur noch, daß bei unserer Keimpflanze die ersten drei Wurzelträger nicht so leicht, wie die von Sel. Kraussiana und Poulteri, zur Sproßbildung zu bringen waren.

Die Keimwurzeln aber schreiten an unserer Pflanze gern auch bei ziemlich tiefer Abtragung ihrer Spitze zu einer Regeneration. Dies deutete ich schon an anderer Stelle für die Selaginellawurzeln an [2]), hier soll es auch durch Zeichnungen belegt werden. Wird die Spitze nur wenig gekürzt, so bildet sich aus dem noch embryonalen Gewebe nach einer Wucherung des Meristems über dem zentralen Teile eine neue Scheitelzelle, und die dann in der ursprünglichen Richtung fortwachsende

1) Vgl. darüber auch Goebel, Flora, Ergänzungsband 1905, Heft 1, pag. 205 u. f.

2) Bruchmann (12), pag. 163.

Wurzelergänzung schließt abwärts, nur die beiden äußeren Wurzelschichten (Epidermis und Hypodermis) ausschaltend, an die anderen Teile an (Fig. 20 *w*).

Besonders bemerkenswert erscheint, daß auch tiefere bis an die Differenzierung ihrer Gewebe gestutzte Wurzeln unter günstigen Umständen noch zu einer Regeneration schreiten. Es erhält dann die innere Rinde einer Seite in der Nähe des verletzten Wurzelendes einen Plasmazufluß, und diese Rindenzellen bilden darauf ein Meristem (Fig. 21), aus dessen hervorquellendem Teile eine innere Zelle die Scheitelzelle der Wurzelanlage wird. Ein prokambiales Gewebe schließt sich seitlich an den Gefäßzylinder der Mutterwurzel an. Es entsteht also aus der inneren Rinde einer Wurzel eine vollkommene Seitenwurzel (Fig. 22) in ähnlicher Weise, wie auch die Wurzelträger regenerieren können.

2. Keimesentwicklung von Selaginella Poulteri und S. Kraussiana.

Die Sporen beider einander nahestehenden Arten, welche ich in reicher Anzahl von älteren Pflanzen erntete, keimten in einem mäßig warmen Keimbette von 20 bis 25 °C nach etwa 6 bis 10 Wochen.

Über die Keimesentwicklung der S. Poulteri liegt noch keine Literatur vor, wohl aber über die von S. Kraussiana. Hofmeister, der letztere Art unter dem Namen S. denticulata anführt, hat die erste Teilung ihrer Eizelle und die Bildung des Embryoträgers richtig beobachtet. Aber seiner oberflächlichen und irrigen Auffassung der weiteren Keimesentwicklung vermag man sich nicht anzuschließen. Nach ihm soll die Endzelle des Embryos nach kurzer Längsentwicklung ihr Scheitelwachstum einstellen und dann nach einer Seite zum Grunde des Prothalliums den massigen Teil der „ersten Achse“ (den Fuß) entspringen lassen und darauf nach der anderen „eine Nebenachse“, die bestimmt sei, aus dem Prothallium hervorzubrechen und die ersten Blätter der Keimpflanze zu erzeugen. Das hervorwachsende Ende dieses „Sprosses zweiter Ordnung“ vermehre seine Zellen durch andauernde Teilung einer einzelnen die Spitze des stumpfkegeligen Vegetationspunktes einnehmenden Zelle mittelst wechselnd rechts und links geneigter Scheidewände [1]). Campbell bemerkt von der gleichen Art: Er habe die frühen Stadien des Embryos über die erste Teilung der Eizelle hinaus nicht verfolgt, aber er schließe aus den späteren Stadien, daß auch die ersteren denen der S. Martensii gleichen [2]).

1) Hofmeister (2), pag. 124.
2) Campbell (13), pag. 519.

Selaginella Kraussiana und Poulteri haben eine übereinstimmende Keimesentwicklung, welche sich aber von der der S. Martensii in allen Entwicklungsperioden derartig unterscheidet, daß es nötig wird, diese Eigenart als einen ganz anderen Typus in einer besonderen Darstellung aufzuführen. Wir wollen uns zunächst im Texte und Bilde an S. Poulteri halten.

Erstes Entwicklungsstadium: Der Embryo führt seinen Grundbau auf dem Embryoträger, seiner ersten Ernährungsbasis, aus.

Nachdem die Eizelle ihre erste Teilungswand (die Basalwand) senkrecht zur Achse des Archegoniums erhalten (Fig. 4 a_7), streckt sich die dem Archegoniumhalse zugewandte Eihälfte und wird hier zu einem auffallend langen, unregelmäßig gekrümmten und geteilten, sehr zartwandigen Embryoträger (Fig. 24 *a*, 25, 26 u. 4). Derselbe schiebt durch seine Längsdehnung die andere Hälfte der Eizelle (die Mutterzelle des eigentlichen Embryos) durch das Diaphragma der Spore hindurch in den Innenraum derselben, wobei er mehrere sehr unregelmäßige Teilungen erleidet. Durch die von ihm ausgeschiedenen Substanzen wird das ihm benachbarte Prothalliumgewebe hyalin, es wird aufgelöst und zur Ernährung des Embryos verwendet. Während dieser Tätigkeit des Embryoträgers führt die hinabgedrängte zweite Eihälfte ihren Grundbau aus. Die Transversalwand (Fig. 24 *II*) vollzieht die Quadranten- und die Medianwand (Fig. 24 *b III*) die Oktantenteilung. Eine der letzten Teilungswand vorgreifende Sproßanlage in einem der Quadranten, wie bei S. Martensii, konnte ich hier, wie auch schon bei S. spinulosa[1]), nicht bemerken. Nachdem nun die Querwand IV unseren Embryo in die Kotyl- und Hypokotyl-(Epibasal-)Etage zerlegt hat (Fig. 25), beginnt alsbald am Grunde der letzteren eine lebhafte Zellwucherung, ohne daß vorher an dem Scheitel des Embryos (dem Kotyl) eine Organanlage eingeleitet wird.

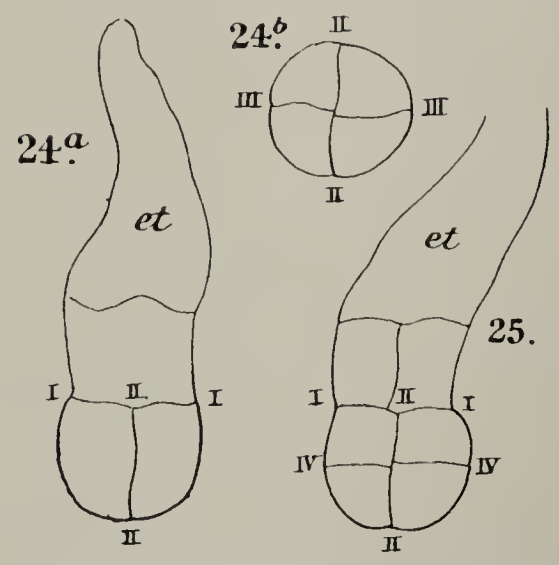


Fig. 24 u. 25. Sel. Poulteri. Vergr. 225.

Fig. 24. Junger Embryo: a) im Längsschnitt mit den ersten Teilungen, b) in der Scheitelansicht.

Fig. 25. Junger Embryo in der Vollendung seines Grundbaues.

Anm. zu Fig. 24—27: In allen Figuren bedeuten *I* die Basalwand, *II* die Transversalwand, *III* die Medianwand und *IV* die das Kotyl vom Hypokotyl (Epibasal) trennende Wand, *et* Embryoträger.

1) Bruchmann (7), pag. 49 u. 50.

Zweites Entwicklungsstadium: Der Embryo erhält den Fuß als Ernährungsbasis.

Die Anlage des Saugorgans beginnt hier, wie an dem Embryo der S. Martensii, durch das Hervortreiben weniger peripherischer Zellen an einer Seite des hypokotylen Grundes (vgl. Fig. 26 *a*, 27 und 34). Doch dehnen sich hier an dem noch sehr jungen Embryo diese Zellen so beträchtlich und schnell aus, daß der Sproßpol sehr frühzeitig eine große Drehung von etwa 180° ausführt, also in kürzester Frist aus seiner anfänglichen Richtung, die nach dem Grunde der Spore wies, dem Scheitel des Prothalliums zugekehrt wird (vgl. Fig. 25 u. 34).

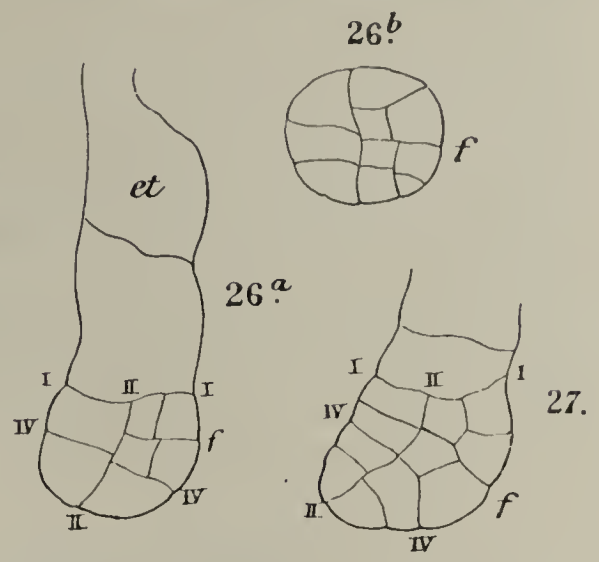


Fig. 26 u. 27. Sel. Poulteri. Vergr. 225.
Beginn der Umlegung der Sproßspitze durch Auftreiben der Fußseite *f*. Fig. 26 *b*. Querschnitt des Embryos von Fig. 26 *a*.

In der weiteren Ausbildung zeigt sich nun ein lebhaftes Wachstum in den äußeren Zellen dieses Organs, ein fleißiges periklines und antiklines Abteilen (Fig. 34, 35 u. a.). Es wird so ein massiges, kopfförmiges Haustorium gewonnen, welches sich später auch äußerlich von den übrigen Organen des Embryos abgliedert (Fig. 28—33) und am Schlusse seiner Entwicklung noch durch eine interkalare Halsbildung (*c* in Fig. 33) deutlich abgegrenzt erscheint. Dieser frühzeitige Aufbau eines massigen Ernährungsorgans mit reger Entwicklung hat auch den Embryoträger, der anfangs den Abschluß des Embryos nach unten bildete, zur Seite geführt und seiner Funktion enthoben. Man findet ihn später seitlich dem Fuße zugegliedert, wie dies auch bei der Gattung Lycopodium der Fall ist (Fig. 35—37 und 28—33 *et*). Diese merkwürdige typische Fußbildung unterscheidet sich wesentlich von der von S. Martensii, wo sie nur als eine allmählich sich bildende einseitige Auftreibung von drei bis vier Zellschichten am hypokotylen Grunde des Embryos anzusehen ist, hier aber wird sie zu einem äußerlich abgegliederten kopfförmigen Organe von beträchtlicher Größe.

Der kotyle Teil des jungen Embryos erscheint durch solche frühe Zellwucherung am Grunde des Hypokotyls in seiner Entwicklung zunächst gehemmt. Die anfangs rechtwinklig zu einander gerichteten Wände des Grundbaues vom Embryo sind durch die von ihm ausgeführte starke Krümmung schief und verzerrt geworden, so daß jegliche Orientierung über die ersten Teilungswände unmöglich wird (Fig. 4 *c* und 34). Der Embryo ist in solchem Entwicklungsstadium fast nur

Fuß, nämlich ein abgerundeter Zellhaufen aus weiten, mit hellem Inhalt versehenen Zellen, welcher nur ein kleines, konisch abgerundetes Spitzchen aus wenigen Zellen trägt, das aber durch seinen dichten plasmatischen Inhalt besonders gekennzeichnet erscheint. Ja es fällt bei solchen Entwicklungsstadien manchmal schwer, den Sproßpol des Embryos zu erkennen. Wir wählen unter den mannigfachen Formen solcher Embryonen eine aus, welche, in ihrer Medianebene gesehen, noch eine Deutung des Entwicklungsgangs möglich macht. In Fig. 34 zeigt es sich, daß die Basalwand (I) als Grenzwand gegen den funktionslos gewordenen Embryoträger unkenntlich wird. Das aufgetriebene

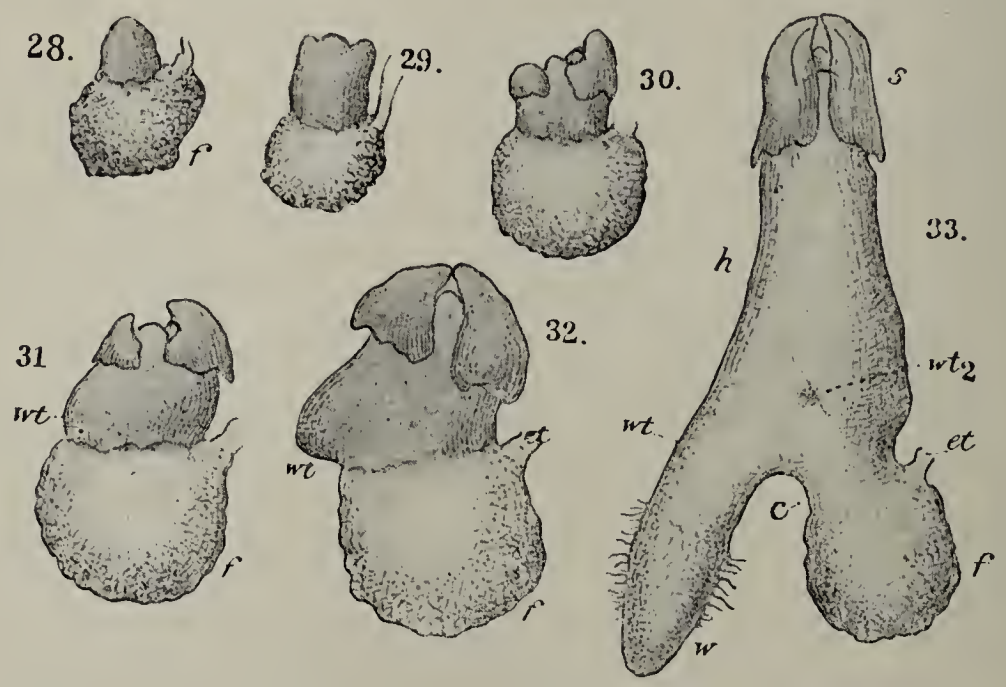


Fig. 28—33. Sel. Poulteri. Vergr. 50.

Fig. 28—32. Verschiedene Entwicklungsformen des Embryos.

Fig. 33. Junge Keimpflanze. *et* Embryoträger, *f* Fuß mit Halsteil *c*, *wt* erster Keimwurzelträger mit seiner Wurzel *w*, wt_2 Anlagestelle des zweiten Wurzelträgers, *h* Hypokotyl, *s* Stammknospe.

Fußgewebe hat fast das ganze Hypokotyl aufgebraucht. Es hält zwar schwer, bei solchen Formen noch die das Kotyl vom Hypokotyl trennende Grenzwand (Wand IV) zu bestimmen (vgl. Wand IV in Fig. 27, 34 und 4), allein es geht aus solchen Untersuchungen hervor, daß immer noch ein kleiner Teil der Hypokotyletage von geringer Höhe und der Grundwand IV angrenzend übrig geblieben ist, der nicht zur Fußbildung Verwendung fand, aus dem sich aber in der weiteren Entwicklung ein ansehnliches Stengelglied aufzubauen vermag. Wie aber auch Fig. 34 erkennen läßt, treibt hier nicht lediglich die eine Hälfte des Hypokotyls zum Fußorgane aus, auch die andere Hälfte führt ihm einiges Baumaterial zu. Also das Hypokotyl in seinem ganzen Umfange wird hier zur Fußentwicklung herangezogen, was bei S. Martensii nicht der Fall ist.

Allmählich tritt nun auch für den jungen früh auf guter Nährbasis gestellten Stammteil des Embryos ein reges aufbauendes und ausgestaltendes Wachstum ein. Seine konische Gestalt (Fig. 28) verwandelt sich in die einer Walze (Fig. 29, 35 u. 36), welche zunächst am vorderen Ende abgeflacht erscheint und noch keine Differenzierung am Scheitel zeigt (Fig. 35), dann aber durch ein Hervorwölben der Scheitelmitte und der Seiten die Anlage des Vegetationspunktes vom Sproßscheitel und die der ersten beiden Blätter erkennen läßt (Fig. 29 u. 36).

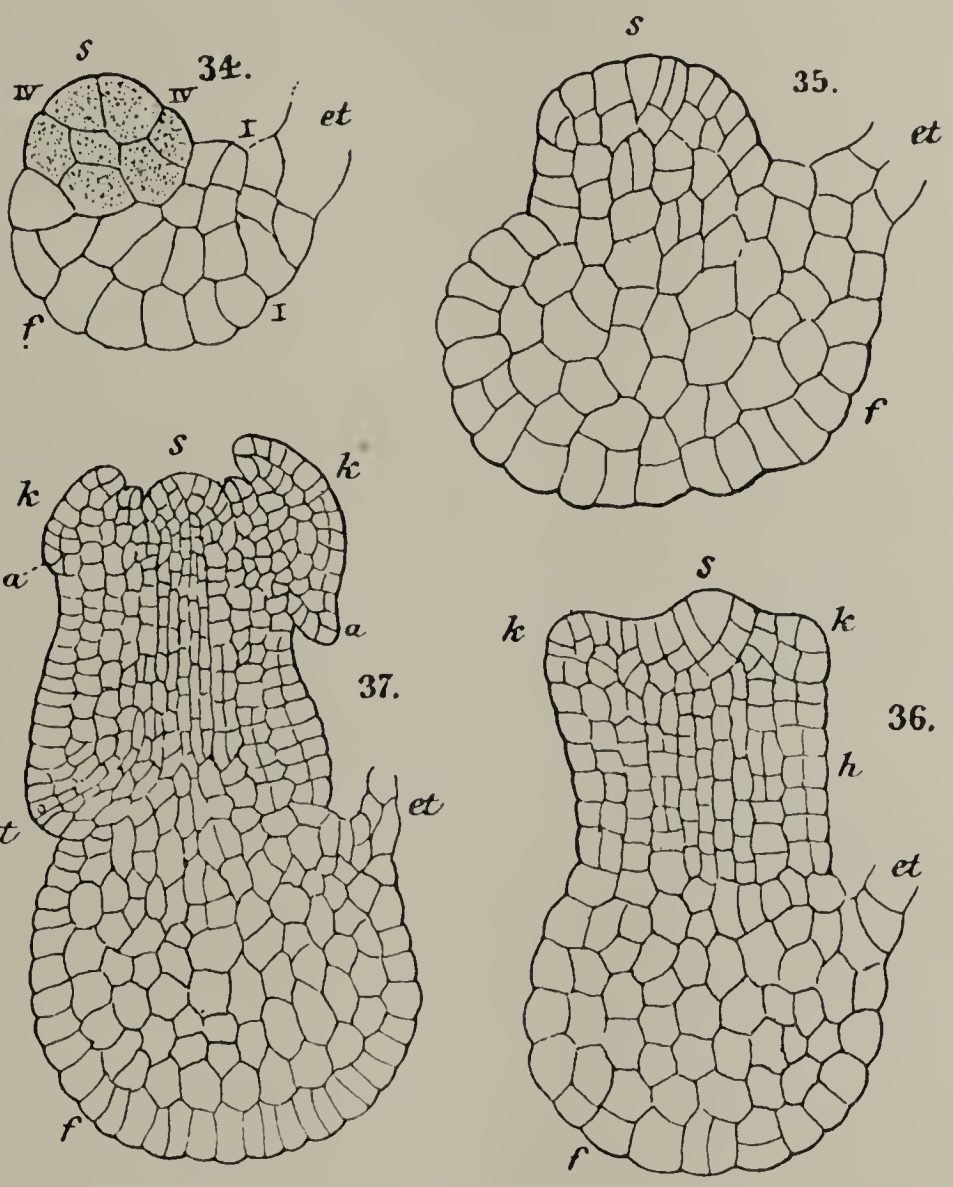


Fig. 34 u. 35. Junge Embryonen im medianen Längsschnitt. *et* Embryoträger, *f* Fuß. Vergr. 225.

Fig. 36 u. 37. Embryonen im medianen Längsschnitt. *et* Embryoträger, *f* Fuß, *h* Hypokotyl, *wt* Anlage des ersten Wurzelträgers, *k* Keimblatt mit dem an seiner Basis auswachsenden Blattanhang *a*. Vergr. 150.

Fig. 34—37. Sel. Poulteri.

Ein Querschnitt durch das Hypokotyl auf solcher Entwicklungsstufe (Fig. 38) zeigt auch hier, daß sein Meristem aus einem gesonderten zentralen Pleromzylinder besteht, der von einem Periblemmantel umgeben wird, in welchem perikline und antikline Teilungen mehrere konzentrische Rindenschichten entstehen lassen. Wie frühe aber diese Gewebsonderung eintrat und durch welche Teilungsweise sie gewonnen wurde, kann hier nicht festgestellt werden.

Die Anlage der Organe des kotylen Keimteiles, also des Sproßvegetationspunktes und der Keimblätter, wird spät erkennbar. Eine Zurückführung dieser Organe auf einzelne Zellen des embryonalen Grund-

baues, wie sie bei S. Martensii möglich war, ist hier ausgeschlossen, auch verwischt sich die quere Teilungswand zwischen Kotyl- und Hypokotyl-Etage, so daß sich ihre ungefähre Lage nur vermuten läßt (Fig. 36).

Mit dem durch Figur 35 dargestellten Entwicklungsstadium beschließt der Embryo meist den neutralen Ausbau seines Stammteiles und schreitet zur Anlage seines Sproßvegetationspunktes, welcher vor den ersten Blättern, manchmal aber auch mit diesen zugleich, als ein gesonderter Höcker bemerkt werden kann. (Fig. 29 u. 36). Äußere Zellen der embryonalen Scheitelmitte erhalten dichtes Plasma und treiben auf, eine von ihnen wird zu einer dreiseitigen pyramidenförmigen Scheitelzelle ausgebaut und teilt darauf in bekannter spiraliger Folge Segmente ab (Fig. 39). So wird denn ein hervorgewölbter Zellkomplex von elliptischer Umgrenzung und einer Scheitelzelle in der Mitte gewonnen, der über dem Querdurchmesser des Embryoscheitels zwischen den Gebieten der ersten beiden Blätter hervortritt.

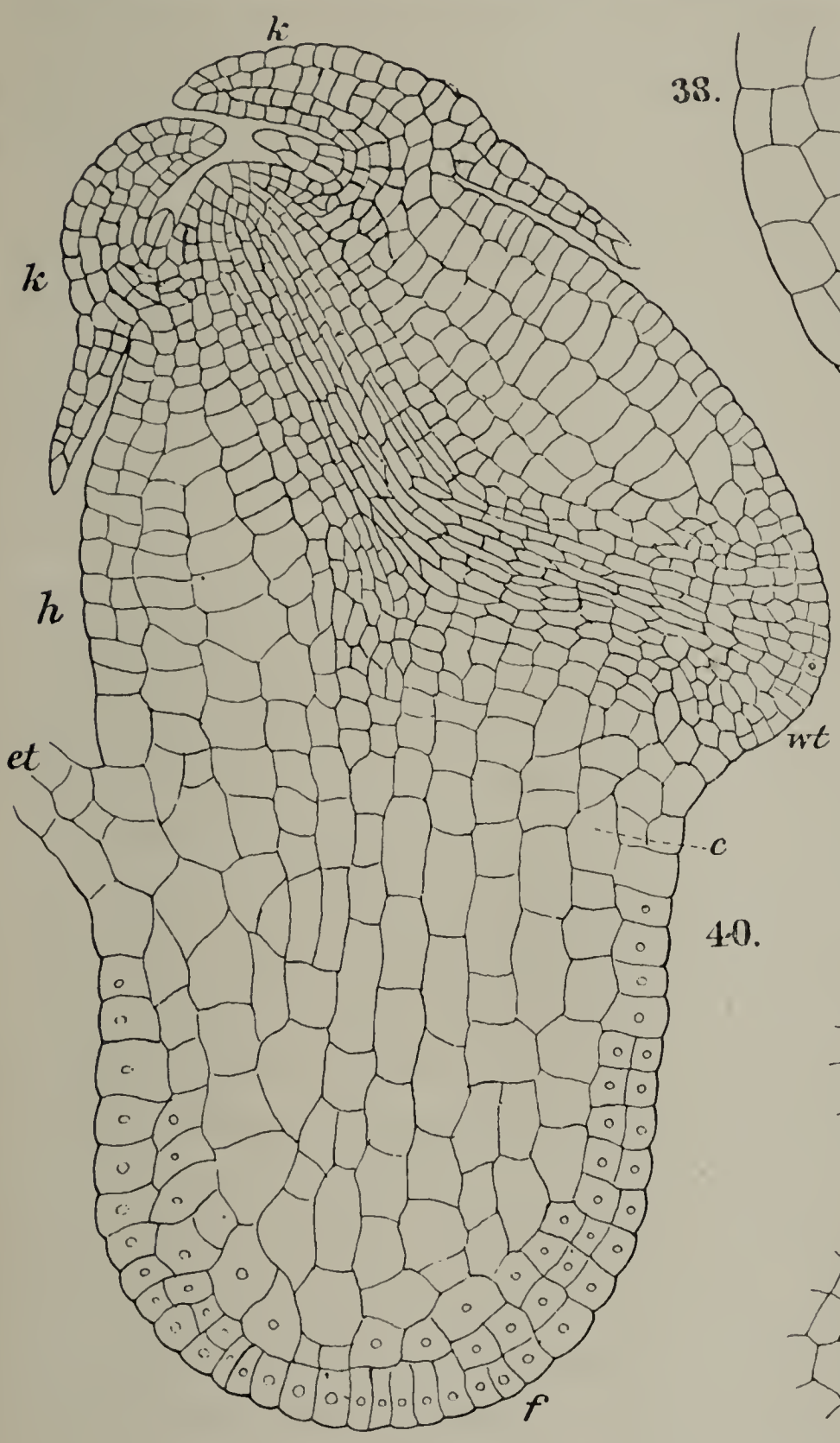
Die beiden Keimblätter entstehen unabhängig vom Sproßscheitel meist nicht zugleich als seitliche Auswüchse am Embryo. Zwei Gruppen von Oberflächenzellen erheben sich an den breiten Seiten des jungen Sproßscheitels und umwallen ihn halbkreisförmig. Durch ihr charakteristisches Randwachstum überholen sie ihn bald, und ihre Ligula tritt schon früh aus einer queren Reihe von Doppelzellen hervor.

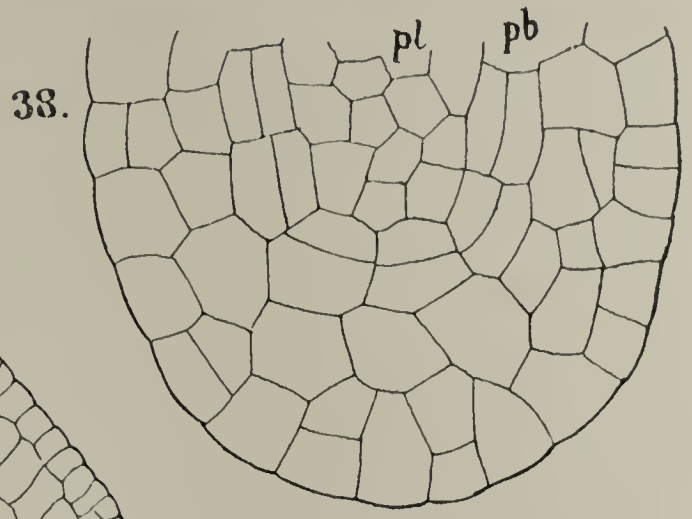
Zu solcher Zeit hat das Hypokotyl eine wesentliche Höhe seines Ausbaues erreicht und schreitet nun zum Hervortreiben des ersten Wurzelträgers.

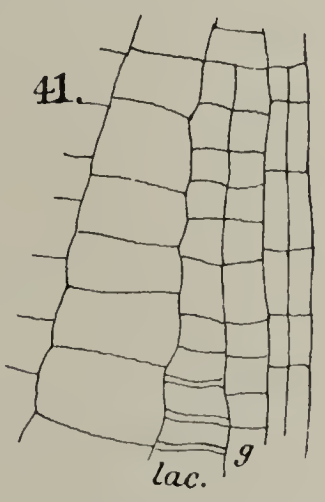
Drittes Entwicklungsstadium: Der Embryo gewinnt eine für das Erdsubstrat bestimmte Nährbasis (Wurzelträger mit Wurzel) und erreicht seine Durchbruchsreife.

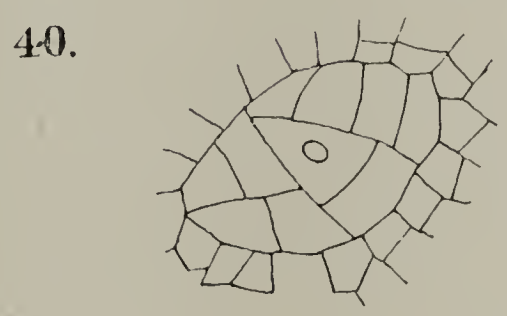
Der erste Keimwurzelträger entsteht am Grunde des Hypokotyls über dem Fuß und dem Embryoträger, also an einer anderen Stelle wie bei S. Martensii (Fig. 31—33). Seine Stellung zur Medianebene der ersten Blätter ist auch eine verschiedene. Wenn ich ihn in den beigegebenen Figuren 31—33, 37 u. 38 nur in der Mediane der Keimblätter darstellte, in welcher er ja auch auftreten kann, so geschah dies nur der besseren Übersicht wegen. Der exogenen Anlage dieses Organs geht gern eine schwache Hervorwölbung der Anlagestelle voraus (Fig. 31), worauf eine äußere Zelle an solcher Stelle zur prismatischen Initiale der Anlage wird und in bekannter Weise lebhafte Teilungen eingeht (Fig. 37 *wt*). Auch die äußeren, die Initiale umgebenden Zellen wachsen rege, und die inneren Zellagen richten zugleich mittelst einer prokambialen Zellenaufteilung einen seitlichen Anschluß an das zentrale Plerom-

meristem der Hauptachse ein (Fig. 37). Interkalare Streckung treibt dann diese Wurzelträgeranlage vornehmlich hervor, welche bei dieser









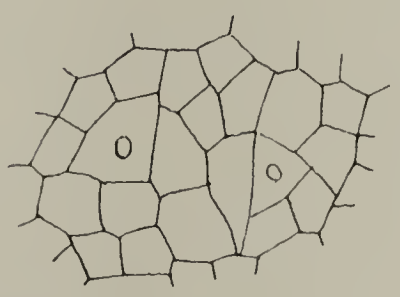


Fig. 38—42. Sel. Poulteri.

Fig. 38. Querschnitt durch das Hypokotyl des Embryos. *pl* Plerom, *pb* Periblem. Vergr. 550.

Fig. 39. Scheitelansicht des Embryos mit dreiseitiger Scheitelzelle. Vergr. 550.

Fig. 40. Ein zum Durchbrechen des Prothalliums herangereifter Embryo. *k* Keimblatt mit Ligula und basalem Blattanhang, *h* Hypokotyl, *wt* Wurzelträger, *et* Embryoträger, *f* Fuß mit Halsteil desselben *c*. Vergr. 200.

Fig. 41. Ein Teil eines Längsschnittes vom Hypokotyl einer sehr jungen Keimpflanze. *lac* lakunöse Schicht, *g* Bündelscheide. Vergr. 550.

Fig. 42. Scheitelansicht eines sich gabelnden Scheitels vom Embryo. Vergr. 550.

Art wenig Ausdehnung erreicht und die in der Figur 40 dargestellte Größe meist nicht überschreitet. Die dann in solchem Wurzelträger-Rudiment endogen auftretende Wurzelanlage bricht meist noch im Prothallium aus dem Keimwurzelträger hervor.

Die weitere Entwicklung des Fußes macht auch in dieser Entwicklungsperiode des Embryos große Fortschritte. Seine oberflächlichen Zellen erscheinen mit dichten Nährstoffen vollgepfropft (in Fig. 40 sind solche Zellen durch ihre Kernzeichnungen hervorgehoben) und teilen sich in lebhaftem konzentrischem Oberflächenwachstum anti- und periklin. Die inneren Zellen haben wässerigen Inhalt, erhalten schließlich gestreckte Formen, und ihre zentralen Reihen bilden Leitwege für die an das Plerom des Embryos abzugebenden Stoffe (Fig. 40). Kurz vor der Durchbruchsreife beginnt noch an dem dem eigentlichen Embryo angrenzenden Teile des Fußes eine interkalare Streckung (Fig. 40 *c*), wodurch schließlich noch ein Halsteil zu dem großen kopfförmigen Saugorgan gewonnen wird (Fig. 33 *c*). Durch diese Halsbildung schiebt sich der Fuß tiefer in die Spore hinab, dann aber unterstützt diese den Durchbruch des Keimes aus dem Prothallium und hebt die ganze Keimpflanze mit den für die Außenwelt bestimmten Teilen über das Prothallium und die Spore empor. Erst wenn die Keimpflanze schon mehrfach verzweigt ist und ihre den drei Wurzelträgern des Hypokotyls entspringenden Wurzeln den Boden durchwachsen, hat der Fuß seine ganze, die Spore erfüllende Größe erreicht. Diese ist nicht gering; da die Spore etwa 1 mm Durchmesser, d. i. die doppelte Ausdehnung der von S. Martensii, besitzt, so kann auch der Fuß gut das achtfache Volumen des gleichen Organes letzterer Art erreichen. Das starke konzentrische Wachstum der peripherischen Zellschichten des Fußes, namentlich in seiner späteren für die Keimpflanze tätigen Periode, führt auf ein Zerreißen seiner inneren Schichten und auf ein Hohlwerden namentlich seines kopfförmigen Teiles, welche Höhlung dann eine wässerige Lösung von Nährstoffen oder auch Luft enthält. Die Sporenschale umschließt noch an der alten Keimpflanze schützend den Fuß, und erst mit dem Hypokotyl fällt auch er der Verwesung anheim.

Wir kehren aber zu der durch Fig. 37 dargestellten Entwicklungsstufe zurück und untersuchen, was seine Stammknospe bis zu ihrer Durchbruchsreife noch Bemerkenswertes erkennen läßt. Recht charakteristisch ist es, wie die Keimblätter am Grunde ihrer Ansatzstelle nach Art von schildförmigen Blättern auswachsen. Schon bei mäßiger Höhe ihrer Blattspreite tritt auf der Aligularseite an ihrer halbstengelumfassenden Basis eine Zone von Zellen hervor, welche durch ein

Randwachstum nach unten hin eine schürzenförmige Vergrößerung der Keimblätter vornimmt (Fig. 37 *a*). Doch erreicht solche sekundäre Hinzufügung am unteren Teile der Blattspreite bald das Ende ihrer Entwicklung und schließt mit einem ausgebuchteten Rande in der Stärke einer Zellage ab (Fig. 40 u. 30—33), während die eigentliche Blattfläche sich noch weiter sehr beträchtlich vergrößert. Gefäßbündel und Spaltöffnungen erhält dieser Blattanhang nicht.

Meist sind nur die beiden Keimblätter durch solche basale Vergrößerung ihrer Blattfläche geziert. Bei S. Kraussiana, deren beide Keimblätter die gleiche „Blattstütze" erhalten, traf ich solche auch zuweilen bei einzelnen ihnen folgenden Blättern an. Bei beiden Arten aber zeigt sich dieselbe Erscheinung an den ersten beiden Blättern der durch eine Regeneration an Wurzelträgern gebildeten Stammknospe (Fig. 9 auf Taf. V von Bd. 95 d. Jahrg. d. Flora 1905).

Die Entstehung des Sproßscheitels am Embryo hatten wir bis zur Entwicklung einer dreiseitigen Scheitelzelle verfolgt, welche aber auch wie bei S. Martensii nicht lange den Vegetationspunkt beherrscht. Schon nach wenigen Segmenten, die für die Errichtung des geringen über die Ansatzstelle der beiden Keimblätter hervortretenden Podiums ausreichen, ist ihre Tätigkeit beendet. Sie wird aufgeteilt, während sich der Scheitel zwischen den jungen Blattanlagen verbreitert und, von oben gesehen, bei solcher Tätigkeit verschiedene Zellbilder darbieten kann. Nur ein Beispiel soll in Fig. 42 festgehalten werden, welches zeigt, daß die Scheitelzelle der Mitte verloren ging, dafür aber zwei seitliche, in der Figur mit Kreisen bezeichnete Segmente als neue Scheitelzellen der zu entwickelnden beiden Gabeläste gelten können. Solche Scheitelaufnahmen bietet der Embryo schon dar, wenn sein Vegetationspunkt noch nicht von den Keimblattspreiten völlig verdeckt wird (Fig. 31 u. 37). Bei der in Fig. 40 dargestellten Entwicklungsreife dagegen ist die Dichotomie des Scheitels vollzogen, und die jungen Gabeläste lassen schon Blattanlagen erkennen.

Die erste Verzweigung ist eine dichotome und bietet im Längsschnitt Bilder dar, die sich von denen bei S. Martensii nicht unterscheiden (Fig. 13). Nur werden bei unserer Art beide Gabeläste, mit dreiseitiger Scheitelzelle wachsend, stets gleichmäßig kräftig entwickelt.

Das, wie in Fig. 40 dargestellt, noch recht gedrungene Hypokotyl eines für das Hervorbrechen aus der Spore herangereiften Embryos zeigt nun bei seiner Streckung und der Anordnung seiner Zellreihen in geraden Linien eine scharfe Sonderung des zentralen Bündelgewebes von der angrenzenden Rinde und läßt auch zu geeigneter Zeit deutlich

erkennen, wie aus der letzten periklinen Teilung der innersten Rindenschicht die lakunare Schicht (*lac* in Fig. 41) und die Gefäßbündelscheide („gaine de phloème") (*g* in Fig. 41) gewonnen werden, wie dies Treub [1]) auch für S. Martensii an älteren Pflanzen gezeigt hat.

Die zweiten und dritten Keimwurzelträger werden hier schon an den noch in der Spore eingeschlossenen Embryonen angelegt. Wenn kaum der erste Keimwurzelträger deutlich hervorgetreten ist, kann man oft schon die Anlage der beiden folgenden erkennen. An solchen Keimen, wie sie die Fig. 32 und 40 darstellen, deutlicher aber noch an älteren (Fig. 33 wt_2) tritt dies hervor. Wie bei S. Martensii werden diese Organe auch hier am Grunde des Hypokotyls exogen angelegt und zwar zu beiden Seiten über dem vom ersten Wurzelträger und dem Hypokotyl zusammenschließenden Gefäßbündel-Scheitelpunkt. Nur liegt an diesem Embryo die Entstehungsstelle höher über dem Embryoträger (Fig. 33 wt_2), bei S. Martensii aber zu beiden Seiten desselben. Die Art der Entstehung ist die gleiche. Immer wird eine solche Entstehungsstelle durch einige mit dichtem Plasma ausgerüstete Zellen gekennzeichnet. Ein prokambialer Anschluß dieser Anlage an den nahen Gefäßbündel-Scheitelpunkt, auch die Differenzierung der Scheitelinitiale und deren Teilungen sind Merkmale dieser Organanlagen. Diese beiden Keimwurzelträger entstehen meist zu gleicher Zeit und sind schon von mir an anderen Stellen nebst ihrer Wurzelbildung genügend gekennzeichnet worden [2]).

Nachdem wir nun die Ausbildung dieses Embryos in der Spore bis zu seiner Durchbruchsreife verfolgt haben, wollen wir noch einen kurzen Blick auf die wechselnde Lage, die er während dieser Zeit in dem ihn umschließenden Prothallium einnimmt, richten. Geboren wurde der Embryo im Archegonium der freigelegten Prothallium-Peripherie und darauf durch den Embryoträger in das Innere des Prothalliums unter das Diaphragma in das „Endosperm" zu einer Zeit geführt, als dieses noch nicht zur Hälfte mit weitmaschigem Zellgewebe aufgeteilt war (Fig. 4). Hier wandte nun der Embryo seinen Sproßpol um, das umlegende Fußgewebe wächst nach unten dem inzwischen ganz mit Zellgewebe angefüllten Sporengrunde zu, während der Sproßpol aufwärts auf den Prothalliumscheitel zu wächst. Das Diaphragma und das primäre Prothalliumgewebe werden durch den embryonalen Stammteil zunächst aus ihrer ersten Lage gebracht, ausgeweitet und höckerartig hervorgedrängt und bilden so zunächst eine schützende Scheide

1) Treub (4), pag. 11.

2) Bruchmann (7), pag. 35—39, ferner (12), pag. 151—153.

um den oberen Teil des keimreifen Embryos. Wenn nun auch seitlich der erste Keimwurzelträger mit seiner Wurzelanlage hervorgetrieben ist, durchbricht die Stengelknospe zuerst das Prothallium, und beide Hauptteile der Keimpflanze sind außerhalb des Prothalliums der Einwirkung des Geotropismus unterworfen. Bei solcher Keimesentwicklung hat der nach dem Grunde der Spore zu wachsende Fuß noch nicht seine größte Ausdehnung erreicht. Sein weiteres Wachstum und seine resorbierende Tätigkeit stehen noch längere Zeit im Dienste der Keimpflanze.

Die hier ausgeführte embryonale Entwicklung von der S. Poulteri darf aber nicht als eine speziell nur dieser Art eigentümliche angesehen werden. S. Kraussiana hat genau den gleichen Werdegang. Die Embryonen dieser beiden Arten gleichen in allen Entwicklungsstadien einander so, daß sie nicht unterschieden werden können. Nur in der Größe der Fußbildung dürften die jugendlichen Formen von S. Kraussiana die von S. Poulteri noch übertreffen.

Die Keimpflanzen beider Arten sind von mir an anderen Stellen genügend charakterisiert. Der Bau ihrer nicht perennierenden Hypokotyle ist dargelegt, auch die Regenerationserscheinungen sind geprüft. Über den Bau der erwachsenen Pflanzen liegen eingehende Abhandlungen vor, welche wir besonders den Untersuchungen Gibsons[1]) verdanken. Nur über das Scheitelwachstum dieser Arten mögen noch einige beiläufige Bemerkungen eine Stelle finden.

Wie bekannt, ist die erste Verzweigung der Keimpflanze stets eine dichotome, deren Gabelungsebene senkrecht zu der Keimblattmediane gerichtet ist. Alle weiteren Verzweigungen der Gabeläste werden nur noch in einer und derselben Ebene, nämlich senkrecht zur ersten Verzweigungsebene, vorgenommen. Diese weiteren Verzweigungen sind auch bei S. Poulteri dichotom. Der Vegetationspunkt der Äste

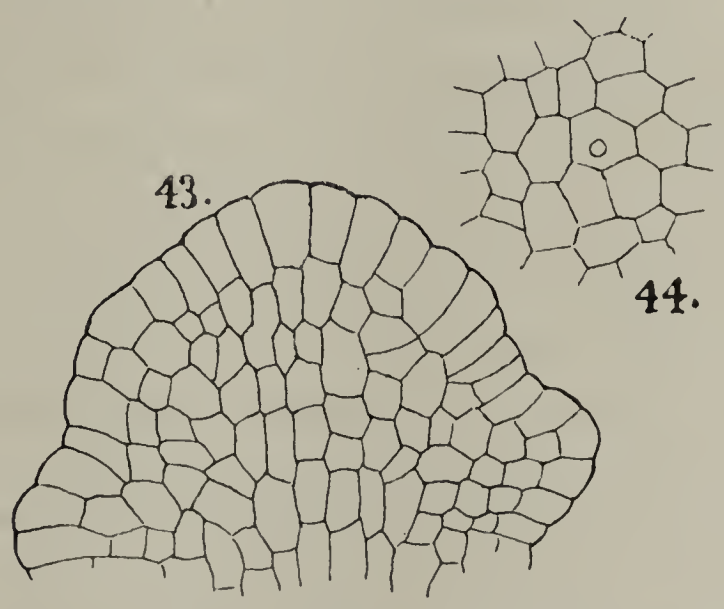


Fig. 43 u. 44. Sel. Poulteri.
Fig. 43. Medianer Längsschnitt durch einen Ährenscheitel. Vergr. 250.
Fig. 44. Ährenscheitel von oben gesehen. Vergr. 550.

1) Harvey-Gibson (11).

zeigt eine dreiseitige Scheitelzelle. Eine zweiseitige fand ich an dieser Pflanze nicht. Aber älteren Zweigen, namentlich denen, welche die Sporangien entwickeln, fehlt eine Scheitelzelle ganz, sie wachsen durch Initialen, und in einigen Fällen ist auf der Gipfelhöhe eine prismatische oder obeliskenförmige Initiale gut erkennbar, welche durch Abgabe von Segmenten nach unten und den Seiten das Baumaterial zur Scheitelbildung liefert (Fig. 43 und 44).

Die Gabelung geht an der älteren Pflanze bei einem Wachstum mit oder ohne Scheitelzelle in gleicher Weise vor sich. Der primäre Scheitel löst sein Gipfelwachstum auf, verbreitert sich und läßt dann nur indifferentes Zellenmaterial erkennen. Hierauf erheben sich seitlich beide Gabelsprosse, zunächst noch ohne Scheitelzelle, und setzen ihr weiteres Wachstum mit oder auch ohne Scheitelzelle fort.

Bei der S. Kraussiana sind die nach den ersten kommenden Verzweigungen keine echten, sondern modifizierte dichotomische, welche in der Weise vor sich gehen, wie es Treub für S. Martensii ausführlich dargelegt hat. Das Scheitelwachstum fand ich mit dreiseitiger Scheitelzelle vor sich gehend, jedoch schien auch ein solches mit zweiseitiger nicht zu fehlen. Es ist aber sicher, daß bei dieser Pflanze namentlich an älteren Zweigen, so z. B. an den Ährenästen, auch ein Wachstum mit Initialen angetroffen werden kann.

Zusammenfassende Schlußbemerkungen.

Die hier dargelegten Beispiele von embryonaler Entwicklung bei Selaginellen sind unverkennbar die zweier verschiedener Typen, welche durch die Ursprungsstelle des ersten Keimwurzelträgers charakterisiert werden. Bei dem S. Martensii-Typus treibt der erste Wurzelträger zwischen Fuß und Embryoträger oder, vom Sproßpol aus gesehen, unterhalb des Embryoträgers (hinter demselben) hervor, so daß also bei den in dem Prothallium tätigen Saugorganen der Embryoträger und der Fuß zwischen Hypokotyl und Wurzelträger angeordnet erscheinen.

Bei dem zweiten, dem S. Poulteri- oder S. Kraussiana-Typus, entspringt der erste Keimwurzelträger über Embryoträger und Fuß. Beide Organe befinden sich unterhalb des Hypokotyls und des Wurzelträgers. Letztere haben also keine anderen Organe zwischen sich.

Zu dem Sel. Martensii-Typus kann wegen der gleichen Anordnung der Organe am Embryo auch S. spinulosa A. Br. zählen. Diese beiden sich im übrigen sehr fern stehenden Arten sind aufstrebende, die dem anderen Typus angehörenden kriechende Formen dieser Gattung. Es wäre aber verfehlt, hieraus den Schluß zu ziehen, daß

die beiden nach ganz äußerlichen Merkmalen benannten Gruppen auch die typischen Unterschiede in der Anordnung der Organe an ihren Embryonen zeigen müßten. Die beiden europäischen Arten S. helvetica und S. denticulata sind auch kriechende Formen, aber, wie ich an ihren jungen Keimpflanzen feststellen konnte, welche ich an ihrem Standorte aus dem Boden grub, sitzt bei beiden Arten der Embryoträger zwischen Hypokotyl und erstem Keimwurzelträger, wie bei S. spinulosa und Martensii, sie sind also nach der Anordnung ihrer Organe am Embryo dem S. Martensii-Typus zuzuzählen. Vielleicht ist auch die letzterem Typus entsprechende Anordnung die gebräuchlichere, und die andere, welche der am Lycopodium-Embryo gleicht, die weniger häufige in der Gattung Selaginella und nur der Gruppe der Articulatae eigen, welcher S. Poulteri und S. Kraussiana zugehören. Weitere Untersuchungen nur können darüber Aufschluß bringen.

Eine Vergleichung der bis jetzt bekannten Keimesentwicklung der wenigen Arten dieser Gattung zeigt neben dem übereinstimmenden Verlaufe bei zwei Arten doch im übrigen auffallende Verschiedenheiten.

Die ersten Entwicklungsstadien sind bei allen gleich verlaufend, so die erste Eiteilung im Archegonium, die Gewinnung des Embryoträgers aus der dem Archegoniumhalse zugekehrten Eihälfte und die der Mutterzelle des eigentlichen Embryos aus der ihm abgewendeten. Auch in der nächsten Fächerung der Eihälfte, welche homolog denen der eigentlichen Farne auftritt und auf die Bildung von Quadranten und Oktanten abzielt, herrscht Übereinstimmung, nur ändert S. Martensii ihren Entwicklungsgang insofern, als sie vor der Zerlegung in die Oktanten durch eine eingeschaltete schiefe Wand den Sproßscheitel frühzeitig differenziert.

Die erste Querteilung des embryonalen Zellkörpers in den kotylen und den hypokotylen Teil kann auch noch bei allen übereinstimmend festgestellt werden.

Die Umlegungsweise des Sproßpols vom Embryo zeigt schon typische Verschiedenheit, sie geht durch eine einseitige Zellvermehrung am Grunde des Hypokotyls bei der einen Gruppe allmählich, bei der anderen schnell vonstatten.

Eine Zurückführung der Organe des kotylen Keimteiles, nämlich des Sproßscheitels und der beiden Keimblätter, auf bestimmte Zellen der Oktantenfragmente wird nur bei S. Martensii möglich, bei den übrigen Arten, bei welchen diese Organe später hervortreten, ist ihre Ableitung aus einzelnen Zellen unmöglich.

Für die Ausbildung eines kräftigen Hypokotyls wird bei allen Arten gesorgt, auch eine frühzeitige unterschiedliche Wachstumsweise seines Plerom- und Periblem-Meristems ist gut bemerkbar. Allein die ersten, diese Sonderung vorbereitenden Teilungen lassen sich nur bei S. Martensii und S. spinulosa ermitteln.

Die Organe des kotylen Teiles sind bei dieser Gattung die einzigen, die aus der Aufteilung der halben Eizelle direkt und unabhängig von einander abzuleiten sind, sie stellen also primäre Organe vor. Dagegen sind hier Fuß und Keimwurzelträger als seitliche Anlagen am Grunde des Embryo-Hypokotyls nicht den entsprechenden Organen der eigentlichen Farne homolog, sondern sind sekundär hinzugekommen.

Der nach dem Sporengrunde zu wachsende Fuß ist typisch. Bei der einen Abteilung ist er nur die Auftreibung der einen Hypokotylseite des Embryos, die andere behält den Embryoträger als untere Grenze, so bei S. Martensii, S. helvetica und S. denticulata. (Bei S. spinulosa kommt der Fuß nicht zur Entwicklung.) Dagegen beteiligt sich bei S. Poulteri und S. Kraussiana auch die Seite des Embryoträgers, also der ganze Hypokotylgrund an der Fußbildung, und der Embryoträger rechnet zum Fußgewebe.

Die letzten Organe des Embryos, die Wurzelträger, werden, wie oben dargelegt ist, an unterschiedlichen, für die beiden Typen charakterischen Stellen angelegt.

Die Zellanordnung am Vegetationspunkte des Embryos führt bei den meisten Arten auf ein Wachstum mit einer dreiseitigen Scheitelzelle, an deren Stelle tritt dagegen bei S. spinulosa ein solches mit Initialen.

Die erste Verzweigung ist bei allen eine dichotomische, die dann folgenden sind, mit Ausnahme derer bei S. Poulteri, modifiziert dichotomische oder falsche monopodiale.

Der Bau des Hypokotyls ist bei allen Arten radiär und mit einem einzelnen achsilen und zylindrischen Leitbündel versehen, dieses hat monarchisches, zentrales Erstlingsxylem und zentrifugale Ausbildung seiner Tracheiden, es wird ringsum von dem mehrschichtigen Siebteil umschlossen. (Auch die Hypokotyle von S. helvetica und S. denticulata haben solchen Bau.) Aus diesem Bündel entstehen schon in den ersten Verzweigungen die für die einzelnen Selaginella-Arten charakteristischen dorsiventralen Bündel. S. spinulosa behält auch in seinen Ästen radiäre Bündel bei.

Das Hypokotyl aller unserer Arten erzeugt an seinem Grunde zu beiden Seiten der Entstehungsstelle des ersten Keimwurzelträgers noch

zwei weitere derartige Gebilde, um später abzusterben. Das Hypokotyl von S. spinulosa dagegen ist ausdauernd, am Grunde mit sekundärem Meristem ausgestattet und bringt nach der exogenen Entstehung der ersten Wurzelträger endogen angelegte echte Wurzeln hervor.

Die Wurzeln, welche aus den ersten Wurzelträgern nur einzeln hervortreten, entstehen endogen, verzweigen sich dichotom und wachsen mit dreiseitiger Scheitelzelle. Ihre Oberfläche erzeugt Wurzelhaare, solche fehlen aber bei S. spinulosa.

Gotha, im Dezember 1907.

Zitierte Literatur.

1) Mettenius, Beiträge zur Botanik 1850.
2) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851.
3) Pfeffer, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella. Bot. Abhandlungen, herausg. von J. Hanstein, Bd. I, 1870.
4) Treub, Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii, Spring. Leiden 1877.
5) Heinsen, Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von Selaginella. Flora, 1894, Bd. 78, pag. 466 u. f.
6) Arnoldi, Die Entwicklung des weiblichen Vorkeimes bei den heterosporen Lycopodien. Bot. Ztg. 1896, pag. 159 u. f.
7) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897, F. A. Perthes.
8) Fitting, Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella. Bot. Ztg. 1900.
9) Florence Lyon, A study of the sporangia and gametophytes of Selaginella apus and S. rupestris. Botanical Gazette 1901, Vol. XXXII.
10) Campbell, Studies on the gametophyte of Selaginella. Ann. of Bot. 1902, Vol. XVI, pag. 419—428.
11) Harvey-Gibson, Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus Selaginella. Part IV. The root. Ann. of Bot. 1902, Vol. XVI, pag. 449—466, m. 2 Taf.
12) Bruchmann, Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. Flora oder Allg. bot. Ztg., Ergänzungsband 1905.
13) Campbell, The Structure and Development of Mosses and Ferns. New York and London 1905. — Studies on the gametophyte of Selaginella. Ann. of Bot., Vol. XVI, pag. 419—428.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 99

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

Artikel/Article: Vom Prothallium der großen Spore und von der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten 12-51