Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen.

Von **Helene Woronin** geb. **Wesselowska.**

(Mit 72 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Im Jahre 1874 wurde die Botanik durch eine besonders interessante Entdeckung von Farlow[1]) bereichert, welcher bei Pteris Cretica und Aspidium filix mas Apogamie fand. Durch spätere Beobachter: de Bary, Heim[2]), Stange[3]) und viele andere wurde die Zahl der apogamen Farne sehr vermehrt; man hat diese Erscheinung bei verschiedenen Familien gefunden (Polypodiaceen, Osmundaceen, Hymenophyllaceen). Die Apogamie bietet sehr interessante cytologische Probleme, welche jetzt viele Naturforscher beschäftigen: es sei z. B. auf die Arbeiten von Farmer[4]) und Strasburger[5]) verwiesen.

Vor einigen Jahren hat Goebel Apogamie bei Pellaea nivea gefunden. Bei Notochlaena Eckloniana, Pellaea tenera, Pellaea flavens und Notochlaena sinuata habe ich sie jetzt beobachtet. Mit diesen Arten, wie auch mit dem auf Dominica gesammelten Trichomanes Kraussii, bei welchem Goebel[6]) Apogamie und Aposporie fand, habe ich darauf nähere Untersuchungen angestellt. Ich verfolgte bei ihnen die genaue Entwicklung der Keimpflanze und bei Trichomanes Kraussii auch diejenige der Antheridien und die Ausbildung des Prothalliums, welches vorzugsweise aus Flächen besteht, die immer ihren Ursprung aus einem Faden nehmen. Ich stellte auch verschiedene physiologische Versuche an, deren Ergebnisse ich in vorliegender Arbeit schildern werde.

Diese Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institute zu München unter der Leitung von Herrn Professor Goebel ausgeführt. Für die in jeder Beziehung freundliche Hilfe und den stets bereitwilligen Rat, wie für das mir zur Verfügung gestellte Material sage ich Herrn Professor Goebel meinen herzlichsten Dank.

---

1) Farlow, Über ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farnprothallien. Bot. Ztg. 1874.

2) Heim, Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.

3) Stange, Über Farnkulturen und die bei denselben beobachtete Apogamie. Gesellsch. f. Bot. zu Hamburg 1886.

4) Farmer, Bretland and Digby, Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Journal of Botany 1907, pag. 161.

5) Strasburger, Apogamie bei Marsilia. Flora 1907.

6) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimorphum. Flora 1905, pag. 243.

Trichomanes Kraussii.

I. Gesamtgestaltung des Prothalliums.

Wenn man eine Kultur von Tr. Kraussii betrachtet, sieht man viele zarte Prothalliumflächen über das Substrat sich hervorheben, welche die seitlichen Auszweigungen des dem Substrat anliegenden fadenförmigen Prothalliums sind.

Die Fäden wie die Flächen des Prothalliums zeigen eine sehr reichliche Verzweigung (Fig. 1); manchmal trägt jede Zelle des Prothalliumfadens einen lateral sitzenden Prothalliumfaden, eine Fläche, ein Rhizoid oder Antheridium, und auch die Randzellen der Flächen sind mit allen diesen Gebilden versehen. Bei näherer Untersuchung sieht man, daß jede Fläche aus einem Faden ihren Ursprung nimmt, indem eine Zelle des Fadens sich der Länge nach teilt (Fig. 2 *a*). Oben befindet sich zuerst eine keilförmige Zelle, und durch die Teilung der unter dieser Scheitelzelle liegenden Zellen wächst das Prothallium weiter. Manche Seitenzellen können daneben zu Rhizoiden auswachsen (Fig. 2 *b*).

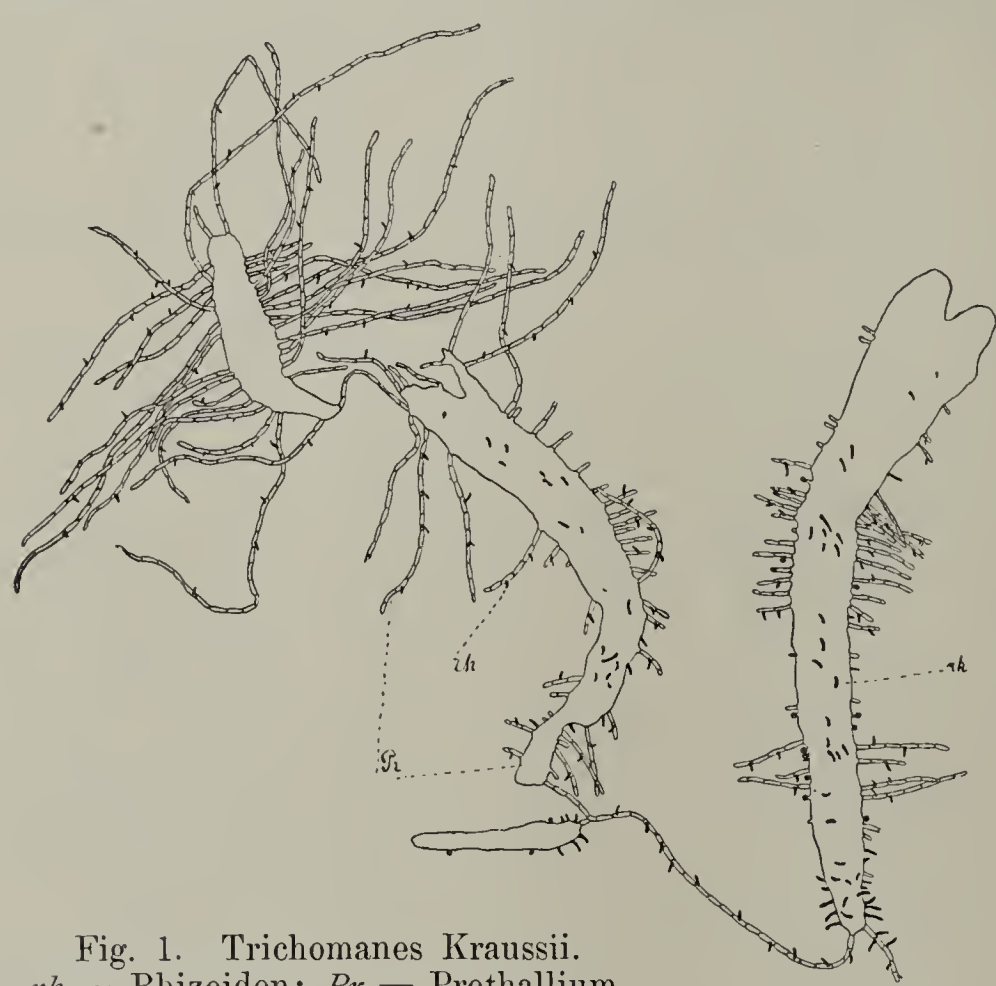


Fig. 1. Trichomanes Kraussii.
rh = Rhizoiden; *Pr* = Prothallium.

Bald darauf wird in der keilförmigen Zelle eine antikline Wand erscheinen (Fig. 2 *c*, *d*), und dann wächst das Prothallium mit einer zweischneidigen Scheitelzelle weiter, so wie es bei den Prothallien vieler Farne der Fall ist. Die eben abgeschnittenen Segmente wachsen oft in einen neuen Faden aus (Fig. 2 *e*). Das kommt dann vor, wenn die Wachstumsintensität abgeschwächt ist und das Wachstum vermittelst einer Scheitelzelle aufhört. Das Wachstum des Prothalliums mit einer zweischneidigen Zelle ist überhaupt nicht von langer Dauer; es bildet sich

eine perikline Wand, dann kommt wieder eine antikline (Fig. 2 *g*), und so fängt das Randwachstum des Prothalliums an. Das Meristem im oberen Teile bleibt noch einige Zeit erhalten. Wenn aber das Spitzen-

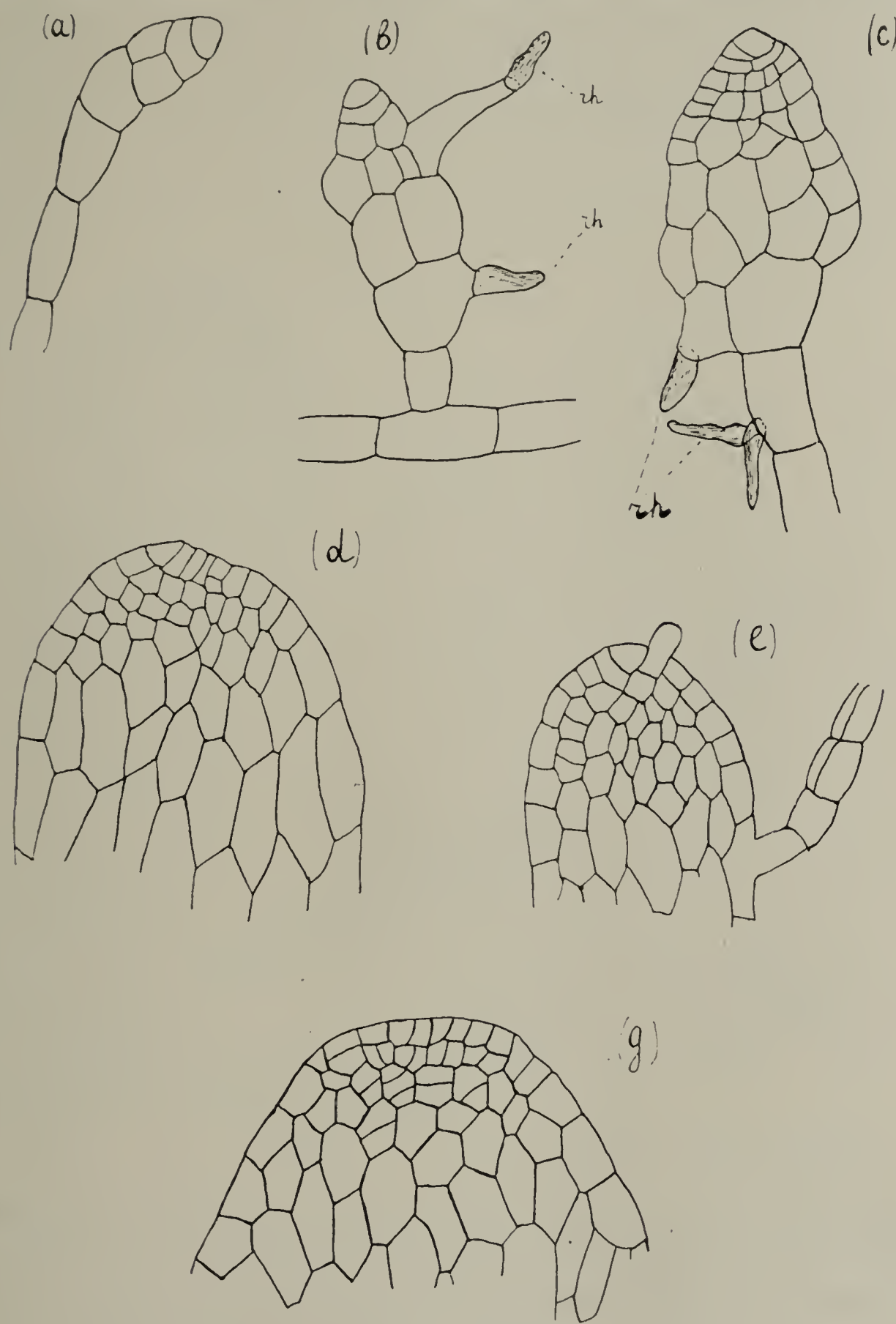


Fig. 2. Trich. Kraussii. *rh* = Rhizoide.

wachstum aufhört, wachsen oft die oberen Zellen wieder in lange Fäden aus (Fig. 3). Ich bin auch ziemlich oft dem Falle begegnet, daß aus den Randzellen an der Spitze der Fläche die für den Sporophyten

charakteristischen Haare auswuchsen (Fig. 4), welche auf dem Prothallium gewöhnlich nie auftreten. Diese Fälle bilden gewissermaßen eine Übergangsform zwischen Gametophyt und Sporophyt. Manchmal wächst fast jede Zelle des Prothalliumfadens in seitlichen Prothallien — gleichwertige Organe — Rhizoiden oder Antheridien aus; dies sind morphologisch Prothalliumfäden mit begrenztem Wachstum. Die Rhizoiden

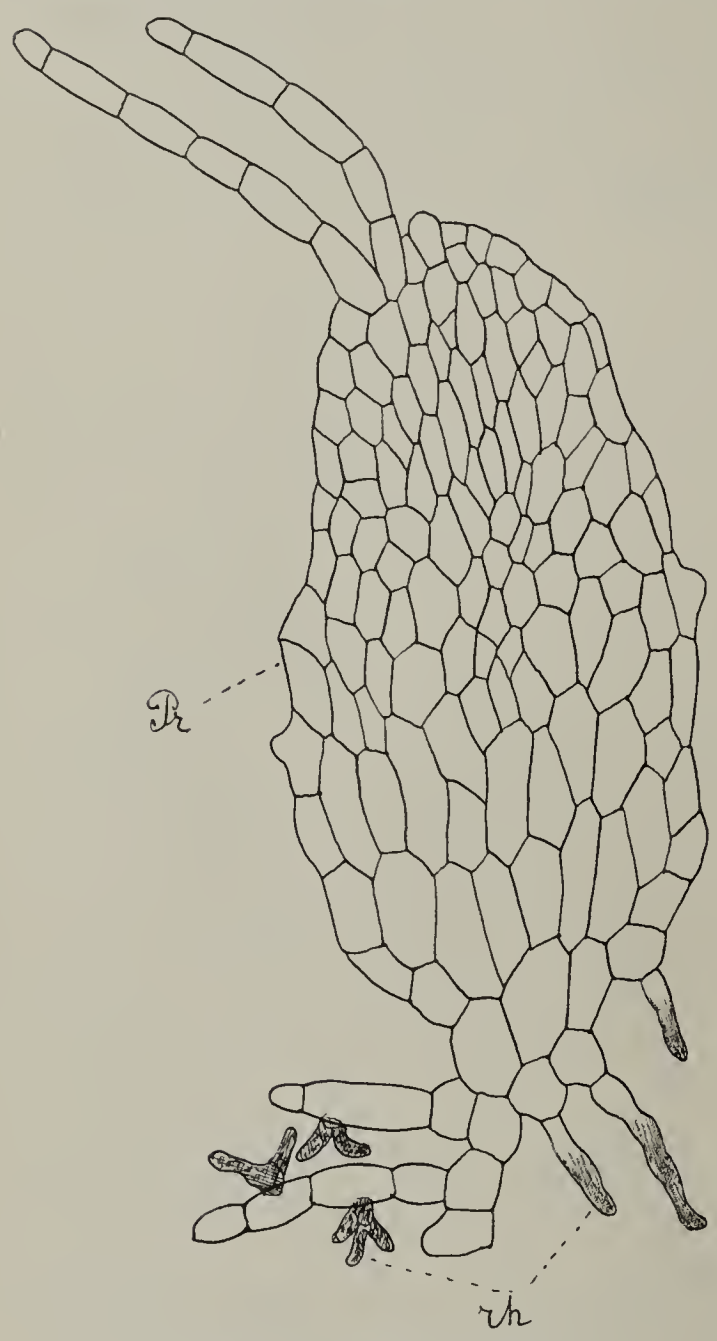


Fig. 3. Trich. Kraussii.
rh = Rhizoide; *Pr* = Prothallium.

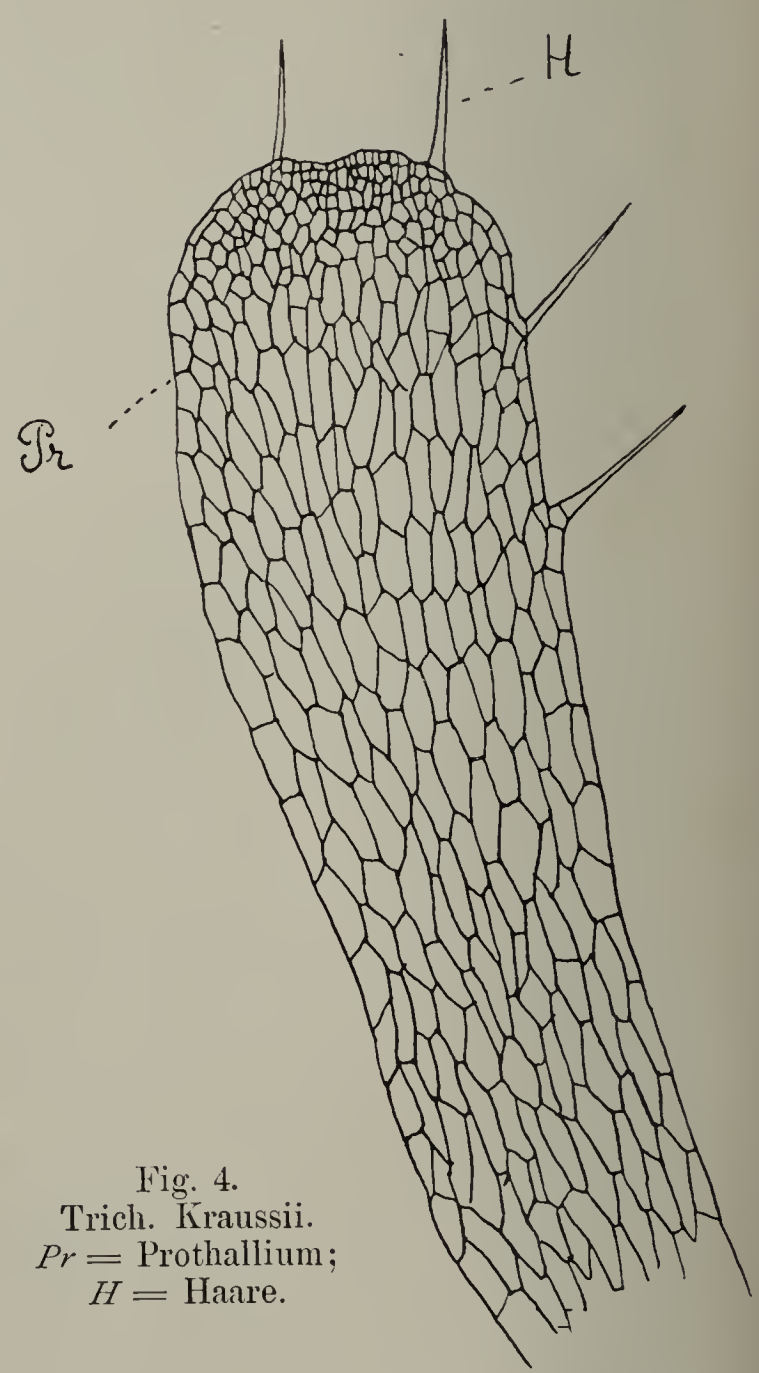


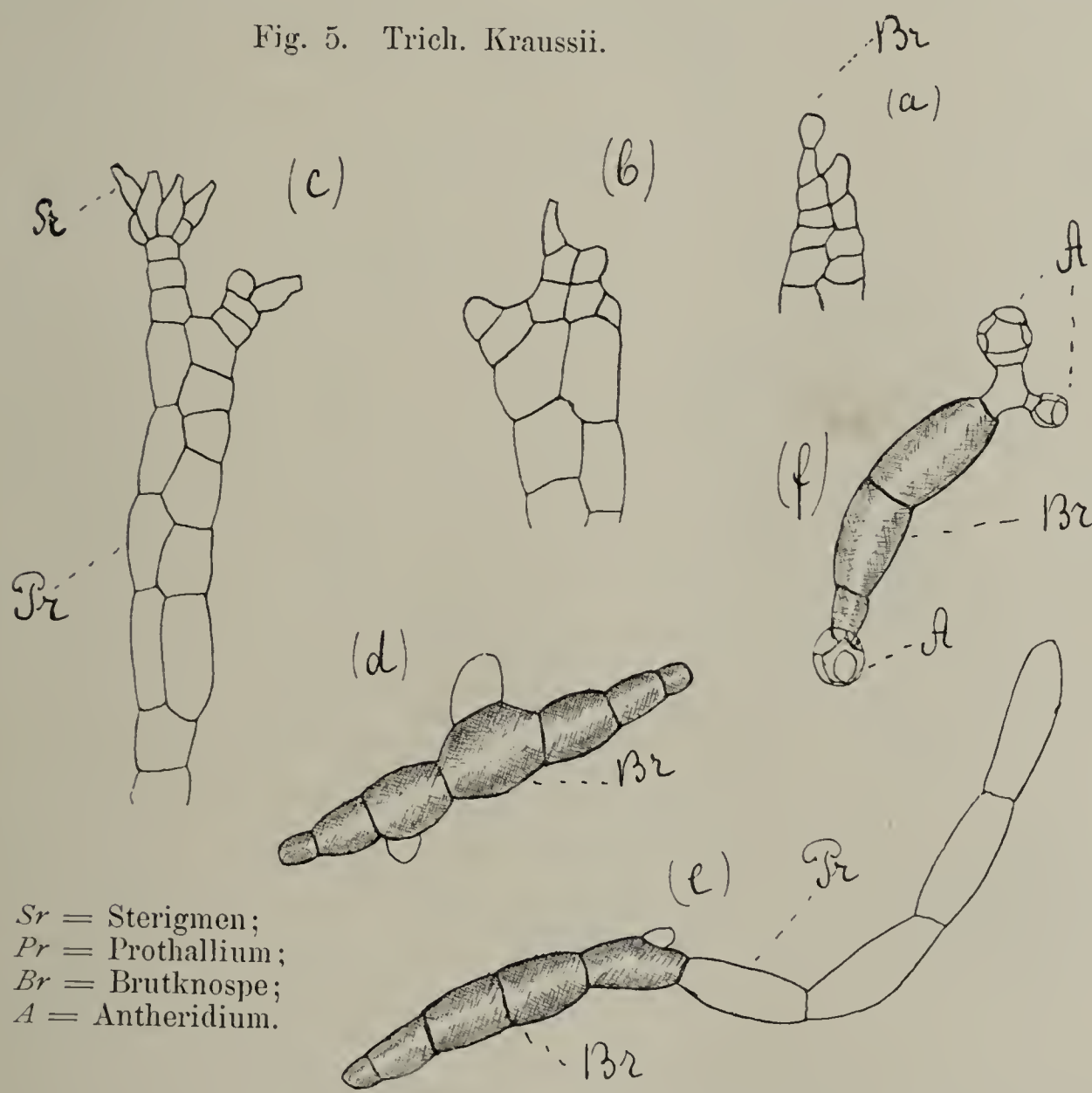
Fig. 4.
Trich. Kraussii.
Pr = Prothallium;
H = Haare.

können auch aus der Fläche selbst und nicht nur aus ihren Randzellen auswachsen. Anfangs enthält die Zelle, welche diese Organe bildet, viel Chlorophyll, dann fängt die obere Partie der Wand an, braun zu werden, und endlich wird das ganze Rhizoid braun. Es ist meistens einfach, kann aber auch verzweigt sein.

Die oberen Zellen der Fläche können weiter wachsen und Auswüchse geben, die in der Breite manchmal mehrere Zellreihen besitzen, welche aber nach der Spitze zu immer schmäler werden und oben nur

zwei oder eine Reihe in der Breite haben und mit Zellen besonderer krugähnlicher Form enden — Sterigmen, die die Brutknospen tragen. Zuerst wird vom Sterigma eine kugelige Zelle abgeschnürt, die durch zu der Basis senkrechte Teilungen sich teilt und zu einer mehrzelligen langen, mit dicker Membran versehenen Brutknospe wird (Fig. 5 *a, b, c, d*). Die Brutknospen dienen zur vegetativen Vermehrung der Pflanze und werden wahrscheinlich durch für das vegetative Wachstum ungünstige äußere Bedingungen hervorgerufen [1]). Ich konnte ihre genaue Entwicklung nicht verfolgen, da es mir an Material fehlte; in meinen Kulturen,

Fig. 5. Trich. Kraussii.



Sr = Sterigmen;
Pr = Prothallium;
Br = Brutknospe;
A = Antheridium.

welche auf Torf und Lehm gepflanzt wurden, entwickelten sie sich nicht, und in dem Alkoholmaterial, welches Herr Prof. Goebel mir liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt hatte, fand ich fast immer nur schon abgefallene und ganz reife Brutknospen. Aber es scheint, daß ihre Entwicklung sich nicht anders abspielt als diejenige von Trichomanes alatum, welche von Bower [2]) beschrieben wurde. Wenn die Brutknospen

1) Goebel, Organographie, pag. 424.
2) Bower, On some normal and abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot. 1888, Vol. I.

keimen, treiben sie (Fig. 5 *e*) fadenförmige Prothallien oder geben unmittelbar auf einer oder beiden Seiten Antheridien (*f*); dieses Auftreten der Sexualorgane ist wahrscheinlich an eine Hemmung der vegetativen Entwicklung geknüpft und wurde früher schon von Goebel[1]) beschrieben.

II. Bau und Entwicklung der Antheridien.

Die Antheridien bei Tr. Kraussii sind ziemlich zahlreich; sie stellen ganz runde Körper dar, die frei terminal oder lateral auf den Fäden und Randzellen der Flächen sitzen, einzeln stehen oder zu Gruppen vereinigt (Fig. 6) sind. Sie befinden sich, wie auch die Rhizoiden, da, wo gewöhnlich die Prothalliumauszweigungen stehen. Ihre Wandzellen enthalten Chlorophyll, aber, ob die inneren Zellen auch Chlorophyll haben, konnte ich nicht konstatieren wegen der Undurchsichtigkeit des Objekts; es scheint mir jedoch durchaus nicht ausgeschlossen zu sein. Obgleich ich viel Material untersuchte, fand ich nie, daß die Antheridien ihre völlige Entwicklung erreichten, und die Teilungen gingen nie weiter als bis zur Bildung von Spermathozoïdmutterzellen. Die Antheridien entstehen durch Hervorwachsen der terminalen oder lateralen Zellen des Fadens oder der Fläche, auf welche Weise eine kugelige Zelle gebildet wird. Dann wird durch eine zu der Basis parallel, manchmal etwas schief verlaufende Wand eine Basalzelle abgeschnürt. Soviel ich feststellen konnte, verlaufen die weiteren Teilungen nicht immer in derselben Reihenfolge. Z. B. Fig. 7 *a* zeigt, daß, nachdem

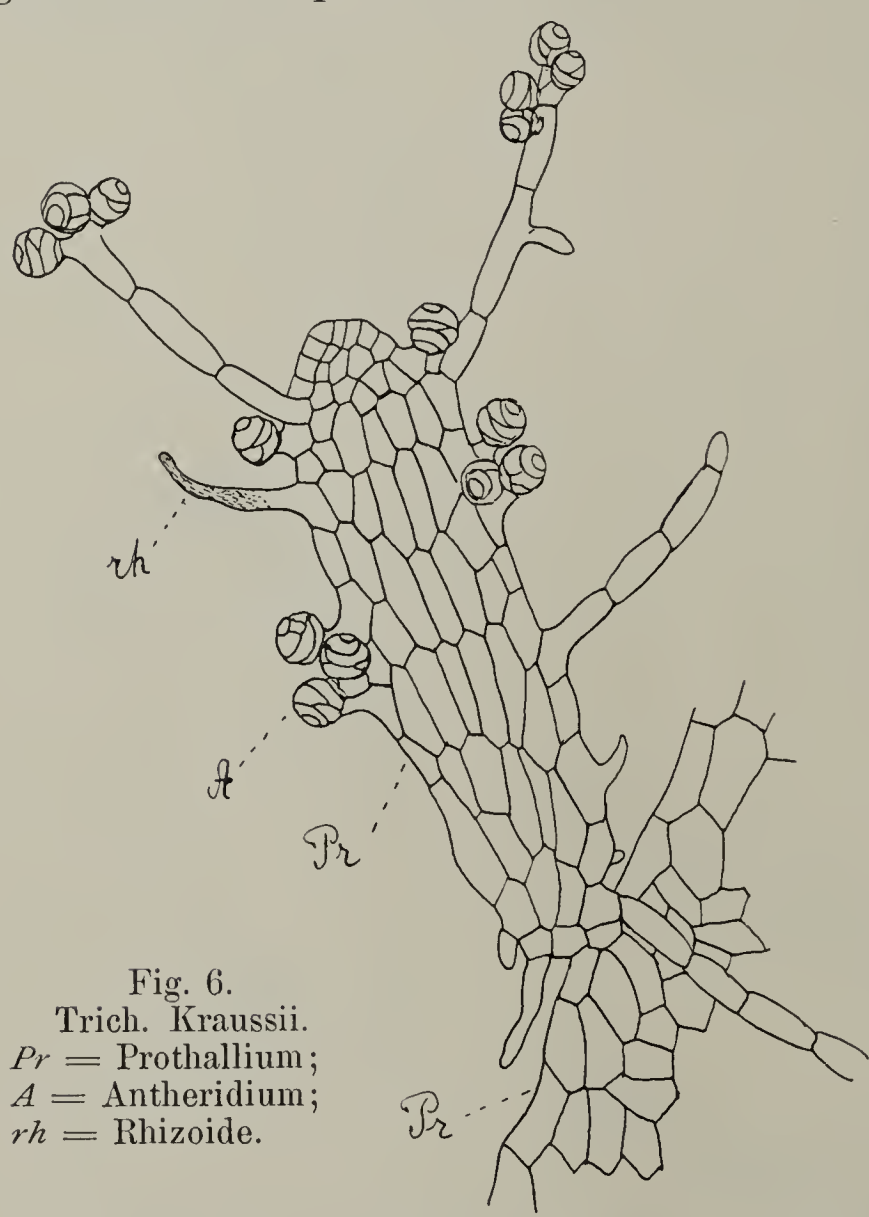


Fig. 6.
Trich. Kraussii.
Pr = Prothallium;
A = Antheridium;
rh = Rhizoide.

1) Goebel, Sitzungsberichte der mathem.-physikal. Klasse der Königl. bayr. Akad. der Wissenschaften zu München 1896, Heft III.

die Basalzelle sich angelegt hat, durch zwei schiefe Wände Zellen gebildet werden, von welchen eine schon zur Deckzelle, die andere zur Wandzelle wird, dagegen in dem Falle (*b*) wird durch eine kuppelförmig verlaufende Zellwand die Randzelle abgetrennt, welcher die Deckzelle abgeschnitten wird. Oder es werden die Wandzellen (*c*, *d*) allmählich nacheinander abgeschnürt, von denen dann eine zur Deckzelle wird. Weiter wird der Zellinhalt zuerst in zwei, dann in vier Zellen durch drei Wände geteilt; zuerst (*d*) entsteht eine, fast immer schief verlaufende, dann kommen zwei andere senkrecht zu ihr stehende (*e*). Fig. 7*f* zeigt die Außenansicht eines fertigen Antheridiums, auf welcher man die schiefverlaufenden Wandzellen gut sehen kann. Die Deckzelle wird frühzeitig braun oder gelb und befindet sich nicht gerade oben auf dem Antheridium, sondern etwas schief zur Seite verschoben. Die Antheridien sind arm

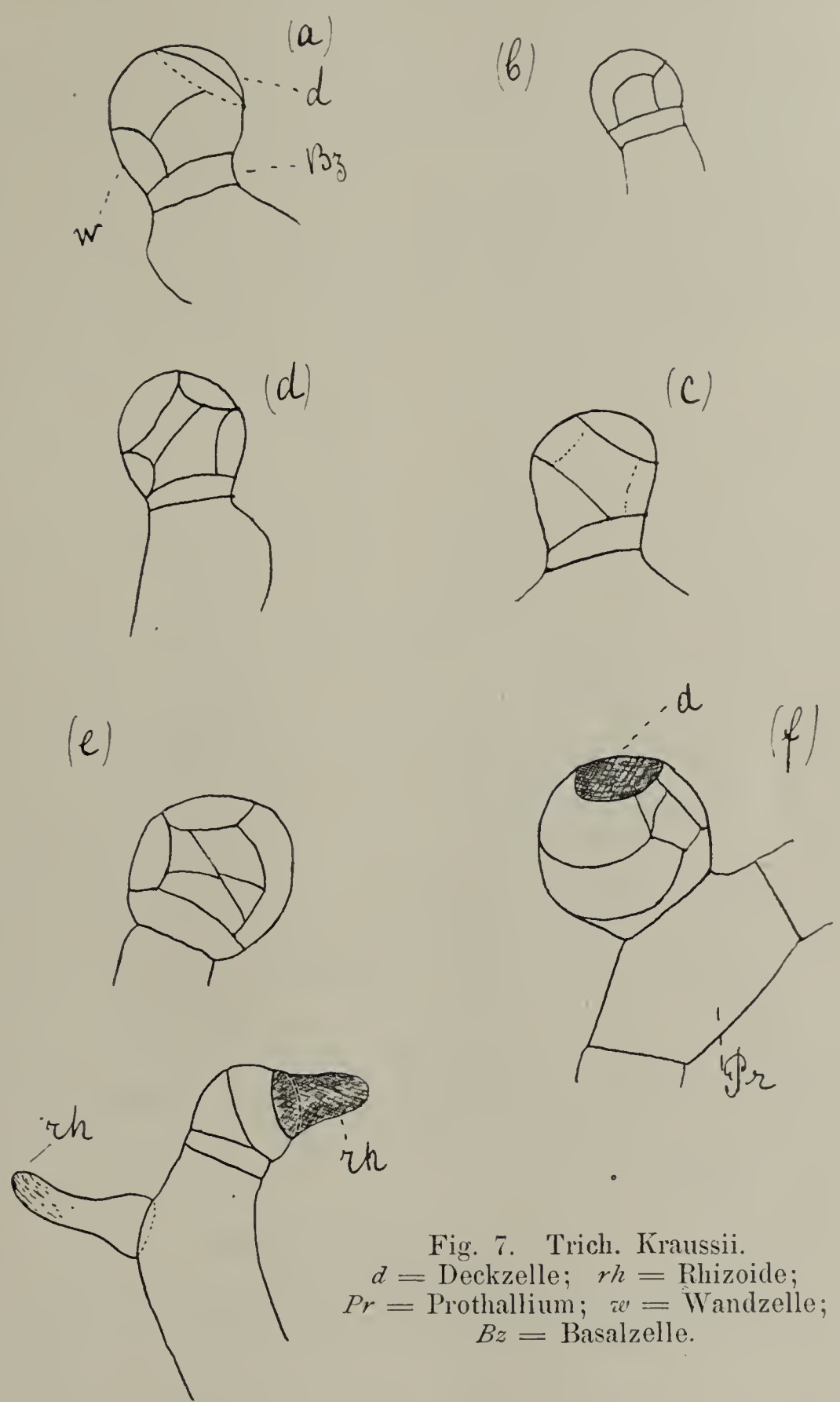


Fig. 7. Trich. Kraussii.
d = Deckzelle; *rh* = Rhizoide;
Pr = Prothallium; *w* = Wandzelle;
Bz = Basalzelle.

an Protoplasma, besonders, wenn man sie mit Antheridien der anderen Farne vergleicht, bei welchen sie ganz zur Entwicklung gelangen.

Bei diesen ihrer normalen Funktion entzogenen Gebilden habe ich nicht selten Fälle der „Vergrünung“ gefunden, namentlich wuchs die Deckzelle oft in ein Rhizoïd aus (Fig. 7). Heim[1]) hat eine „Vergrünung“ der Sexualorgane bei Doodya caudata gefunden, und Goebel[2]) hat eine ähnliche „Vergrünung“ der Archegonien bei den alternden Prothallien von Hemionitis palmata beschrieben, wo die Halszellen des Archegoniums weiter vegetativ wuchsen; die Archegonien haben aber in diesem Falle ihre Befruchtungsfähigkeit nicht verloren. Eine solche „Vergrünung“ ist nach Goebel eine Alterserscheinung, welche durch die Abschwächung des Meristems bedingt wird. Möglich ist, daß man die Wandzellen der Antheridien unter bestimmten Bedingungen zu Prothallienfäden sich entwickeln lassen kann. Goebel hat z. B. bei Trichomanes rigidum zweimal Antheridien gesehen, welche einen kurzen Fadenfortsatz trugen; dieser Fortsatz wurde nachträglich aus einer Wandzelle des Antheridiums entwickelt. Ich habe meinerseits abgetrennte Antheridien auf Lehm gelegt, aber kein Resultat erzielt. Die Archegonien wurden von mir bei Tr. Kraussii nie gefunden, und darum kann kein Zweifel sein, daß die junge Keimpflanze auf apogamem Wege, d. h. ohne daß zuerst eine Eizelle durch das Antherozoid befruchtet wurde, entsteht.

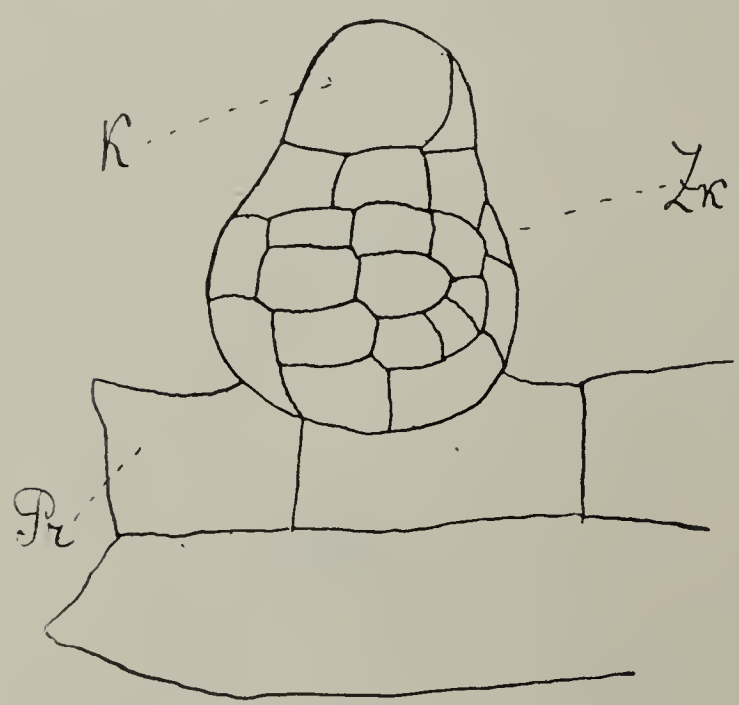


Fig. 8. Trich. Kraussii.
K = Keulenförm. Zelle; *Zk* = Zellkörper; *Pr* = Prothallium.

III. Apogamie.

Die Entwicklung der jungen apogamen Pflanzen bei Tr. Kraussii wurde von mir genau verfolgt. Die junge Pflanze bildet sich vorzugsweise in der unteren Region des Prothalliums, wo bei anderen Trichomanesarten gewöhnlich die Archegoniophoren entstehen, doch bin ich auch sehr oft Fällen begegnet, wo sie viel höher, ungefähr auf zwei

1) Karl Heim, Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.
2) Goebel, Organographie, pag. 400.

Drittel der Höhe des Prothalliums, inseriert war, von unten aus gerechnet. Sie entsteht am häufigsten seitlich auf einem Faden, oft aber auch auf dem Rande der Prothalliumfläche und ziemlich selten aus der Fläche selbst.

Das erste Sproßglied bildet sich nicht unmittelbar auf einem Faden oder einer Fläche, sondern es entsteht zuerst ein mehrschichtiger Körper mit großen undifferenzierten Zellen und einer keulenförmigen Zelle am oberen Ende (Fig. 8). Dieser Zellkörper ist einem Archegoniophoren homolog, und wahrscheinlich spielt er die Rolle dieses letzteren bei der Entwicklung des jungen Pflänzchens und liefert eine Zeitlang die Nährsubstanzen. Wie die Archegoniophoren die einzigen Stellen auf den Gametophyten der Trichomanesarten sind, wo das Gewebe mehrschichtig ist, so stellt auch dieser Körper, auf welchem der beblätterte Sproß entsteht, ein dickes Polster dar. Er wird nach einiger Zeit durch reichlichen dichten Protoplasmainhalt ausgezeichnet. Auf seiner Basis entwickelten sich manchmal auf einem Faden Antheridien (Fig. 15), oder es wuchsen die Basalzellen in fadenförmige Prothallien aus, oder es bildeten sich Rhizoiden. Die letzteren wurden auch auf den Archegoniophoren bei Trichomanes rigidum von Goebel[1]) beobachtet.

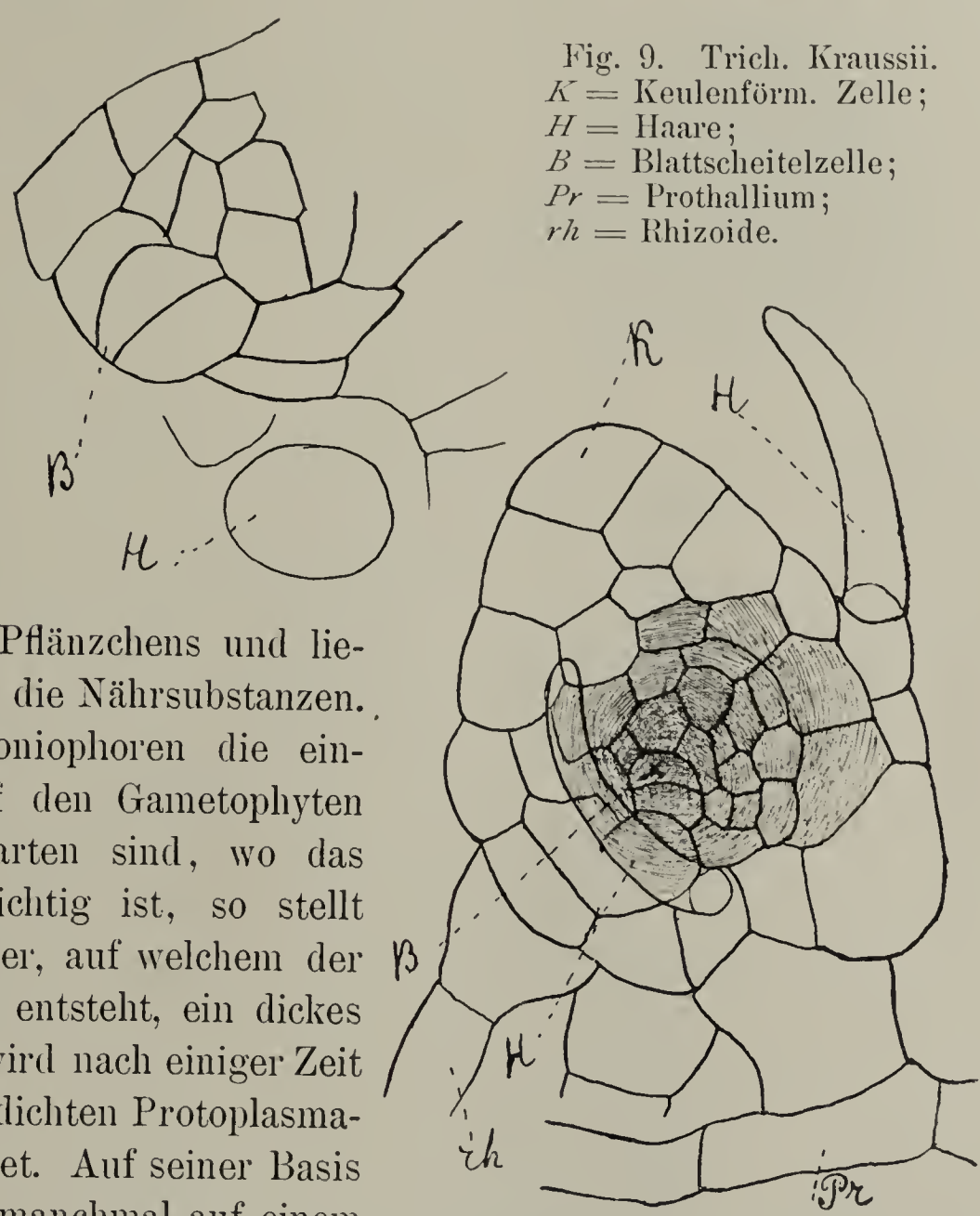


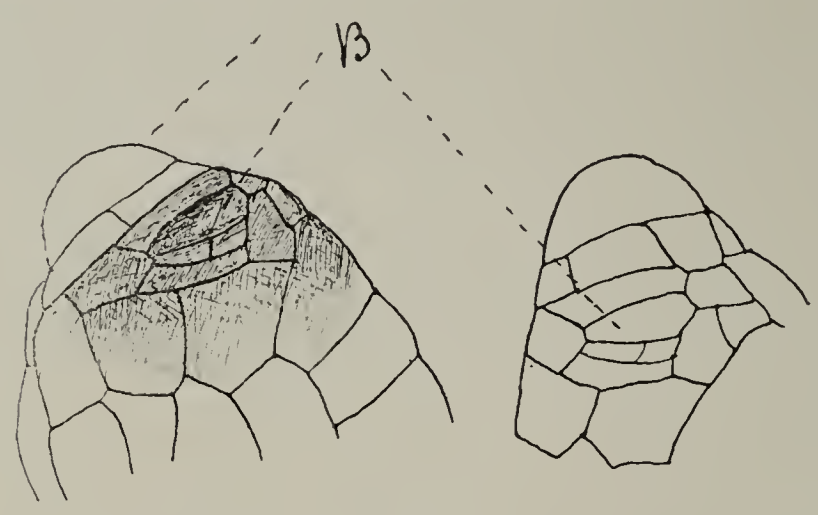
Fig. 9. Trich. Kraussii.
K = Keulenförm. Zelle;
H = Haare;
B = Blattscheitelzelle;
Pr = Prothallium;
rh = Rhizoide.

Nachdem dieser mehrschichtige Körper eine bestimmte Größe erreicht hat, beginnt die Bildung eines Blatthöckers, auf welchem sich die Scheitelzelle des ersten Blattes differenziert. Auf diesem Blatt-

1) Goebel, Archegoniatenstudien. Flora 1892, pag. 92—116.

höcker war das Protoplasma besonders dicht und wurde sogar nach sehr langer Behandlung nicht ganz entfernt.

Vielleicht repräsentiert die eigentümliche Anordnung der Zellen, die auf Fig. 8 von einer Seite sichtbar ist, schon die allerersten Teilungen, aus welchen ein Blatthöcker entsteht. Man kann vorläufig auf das interessante Phänomen hinweisen, daß man nie die Entstehung des Archegoniophors bei Trichomanes aus der Oberfläche des Prothalliums selbst beobachtete, wie dies für Hymenophyllum zutrifft; dagegen entsteht bei Tr. Kraussii die junge apogame Pflanze manchmal aus der Fläche selbst. Dieselbe Erscheinung hat Bower auch bei Trichomanes alatum konstatiert. Die zarten, zuerst einzelligen, nachher mehrzellig werdenden Haare erscheinen, bevor die Differenzierung des Blattscheitels vollkommen ist und schützen die in Teilung begriffenen und dicht mit Protoplasma erfüllten Zellen. Fig. 9 zeigt uns ein weiteres Stadium der Entwicklung. Der schraffierte Teil ragt etwas hervor, indem er einen Höcker von sich lebhaft teilenden Zellen bildet. Eine Zelle erinnert ihrer Form nach sehr an die Blattscheitelzelle, und möglicherweise wird aus ihr das Blatt hervorgehen. Auf Fig. 10 ist die Blattscheitelzelle schon fast ganz differenziert, und Fig. 11 stellt die Voll-



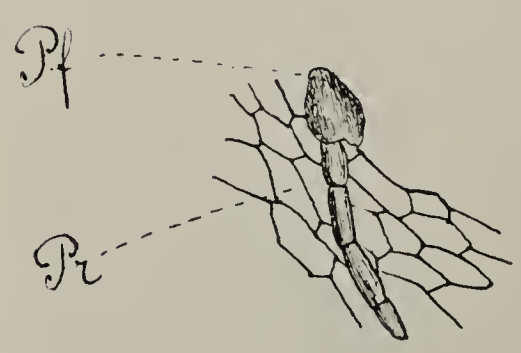


Fig. 10. Trich. Kraussii, von oben. *K* = Keulenförm. Zelle; *B* = Blattscheitelzelle; *Pf* = junge Keimpflanze; *Pr* = Prothallium.

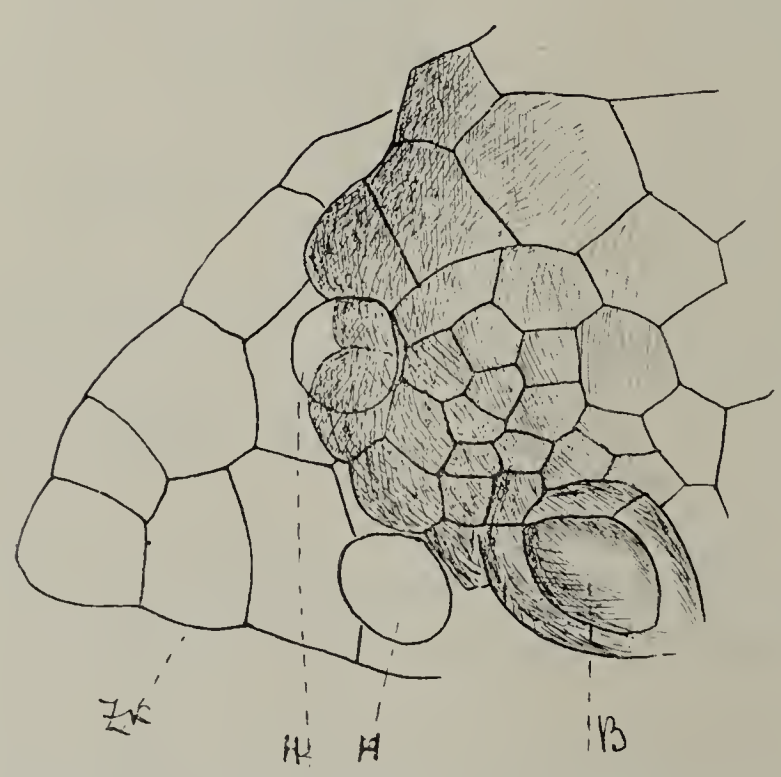


Fig. 11. Trich. Kraussii. *Zk* = Zellkörper; *H* = Haare; *B* = Blattscheitelzelle.

endung der Differenzierung dar. Bald nach der Bildung des ersten Blattes, unabhängig von ihm in einiger Entfernung, doch ebenfalls auf dem protoplasmareichen Gewebepolster, entsteht die Stammscheitelzelle (Fig. 12). Man bemerkt eine Gruppe von Zellen, deren Teilungen rasch nacheinander folgen, und aus denen wahrscheinlich die Scheitelzelle sich differenziert. Wenn das apogame Pflänzchen sich auf der Fläche des Prothalliums selbst bildet, entsteht die Stammscheitelzelle an der Seite, welche dem Prothallium zugewandt ist (in der Achsel zwischen dem Prothallium und dem primitiven mehrschichtigen Gebilde). Die Gewebe, auf welchen das Blatt und die Stammscheitelzelle sich bilden, ragen stark über den einschichtigen Zellkörper hervor, was auf den dargestellten Exemplaren leicht zu sehen ist. Die Stelle, wo die Stammscheitelzelle gebildet wird, umgibt sich allmählich mit Haaren, die später von allen Seiten den Scheitel beschützen und sehr schwer zu entfernen waren.

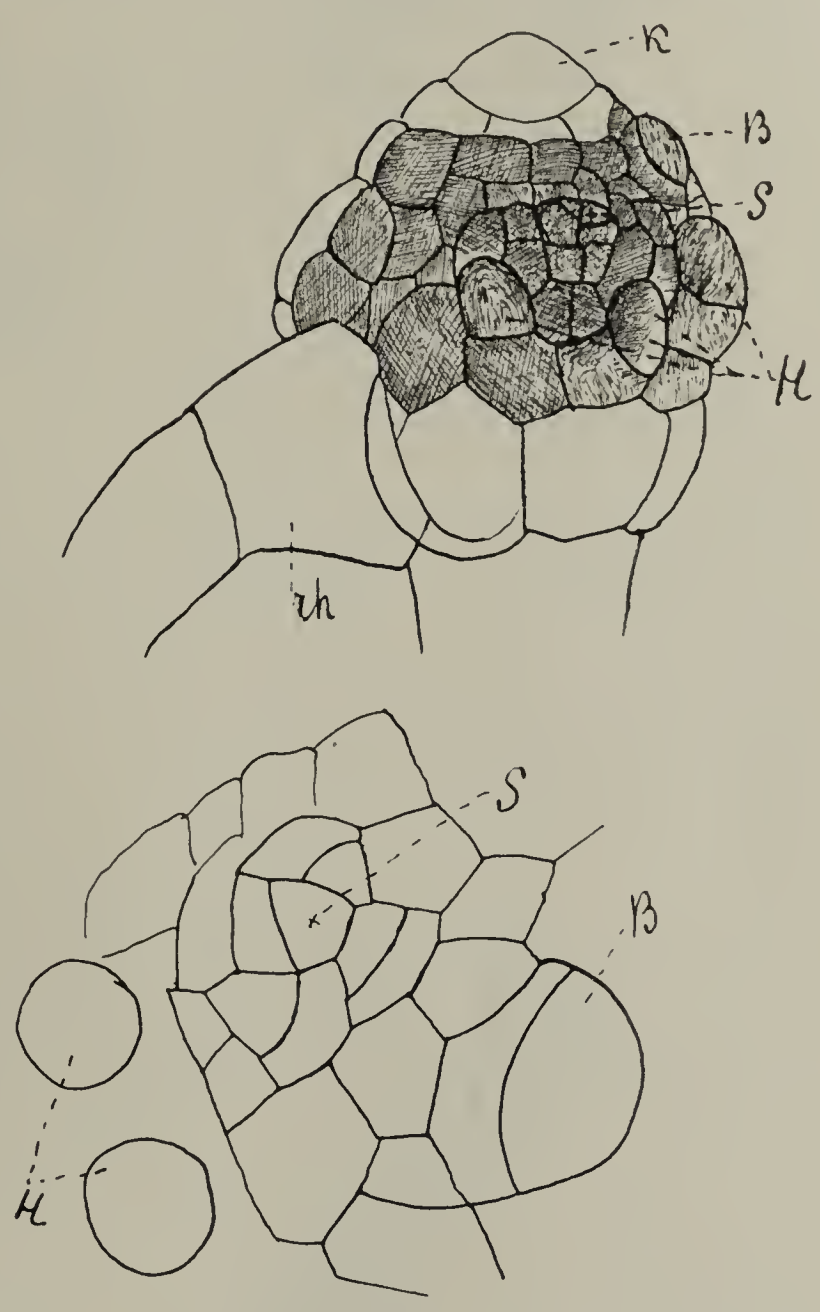


Fig. 12. Trich. Kraussii. K = Keulenförmige Zelle des Zellkörpers; B = Blattscheitelzelle; S = Stammscheitelzelle; H = Haare; rh = Rhizoide.

Im Verlaufe der Entwicklung hebt sich der Blatthöcker stark über die Stelle, wo die Stammscheitelzelle sich differenziert, empor (Fig. 13). Die Tracheïden entwickeln sich frühzeitig, gewöhnlich dann, wenn der Blatthöcker schon vorhanden ist, und sie verlaufen von diesem Blatthöcker nach unten. Die keulenförmige Zelle verweilt als solche ungeteilt, manchmal auch dann sogar, wenn die junge Pflanze schon ziemlich groß ist und das erste Blatt einige Millimeter in der Länge erreicht (Fig. 16). Zuweilen aber teilt sie sich oben, wie Fig. 8 zeigt. Nachher, wenn das Blatt und die Stammknospe sich bilden, wird dieser ganze Zellkörper

in die weitere Entwicklung mit hineingezogen: man wird von ihm kaum diese keulenförmige Zelle, ganz zur Seite gedrängt, unterscheiden (Fig. 13). In dem unteren Teil auf dieser Figur sind die Zellen noch nicht in weiterer Teilung begriffen, und die Tracheïden reichen noch nicht an sie heran. Auf den späteren Abbildungen werden wir sehen, daß auch die untersten Zellen sich differenzieren und einen Teil der jungen Pflanze bilden werden: man wird nicht mehr viel von dem Zellkörper selbst unterscheiden: es macht den Eindruck, als ob die junge Pflanze unmittelbar aus der Prothalliumfläche oder dem Faden entstände.

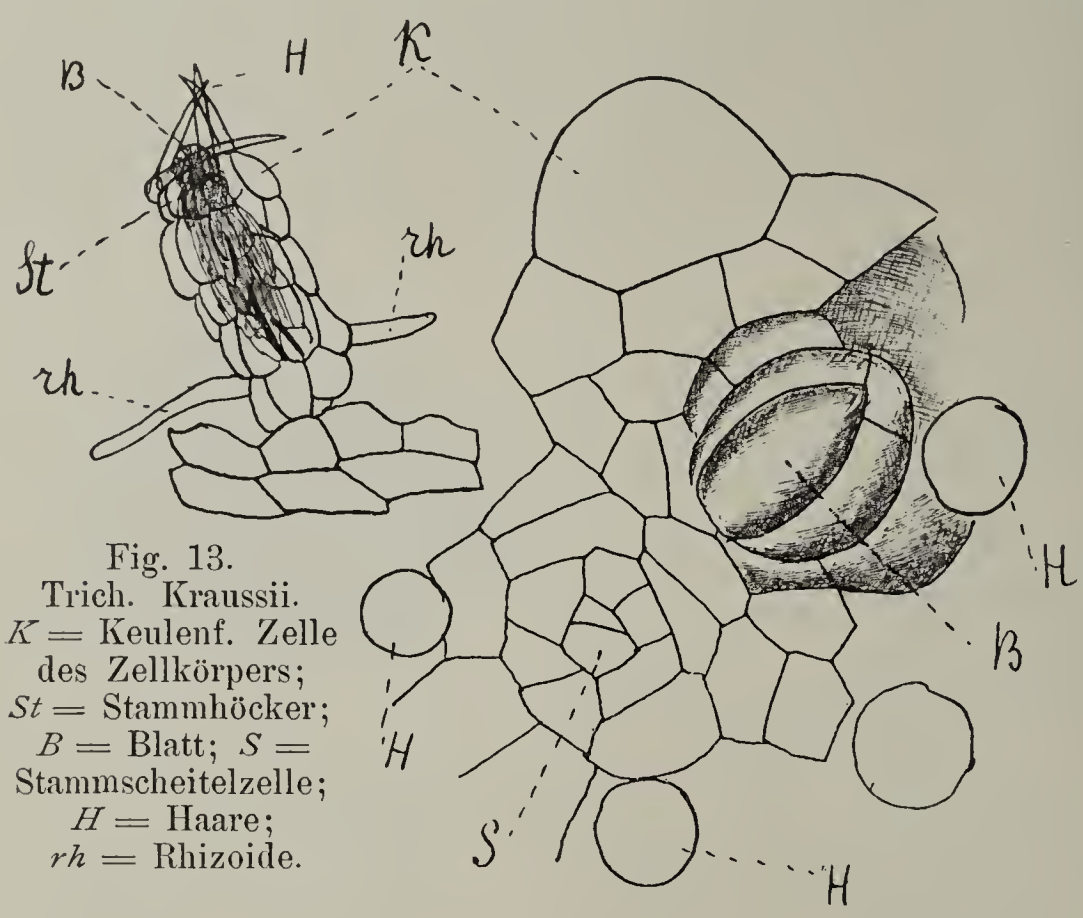


Fig. 13. Trich. Kraussii. K = Keulenf. Zelle des Zellkörpers; St = Stammhöcker; B = Blatt; S = Stammscheitelzelle; H = Haare; rh = Rhizoide.

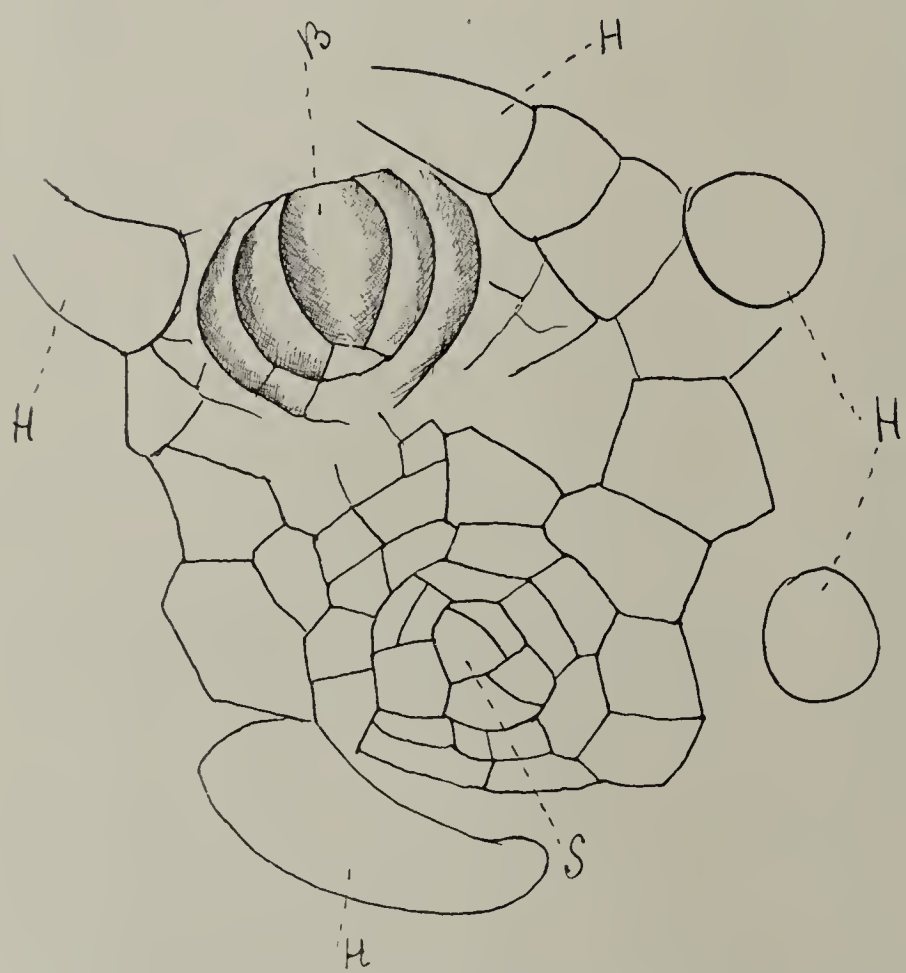


Fig. 14. Trich. Kraussii. B = Blatt; S = Stammscheitelzelle; H = Haare.

Das Blatt wächst ziemlich rasch weiter, so daß der Höcker mit der Stammscheitelzelle viel weiter unten bleibt. Die Teilungen der Stammscheitelzelle schreiten aber langsam vorwärts; in einigen Fällen war das Blatt ungefähr schon 1 mm lang, und doch war die

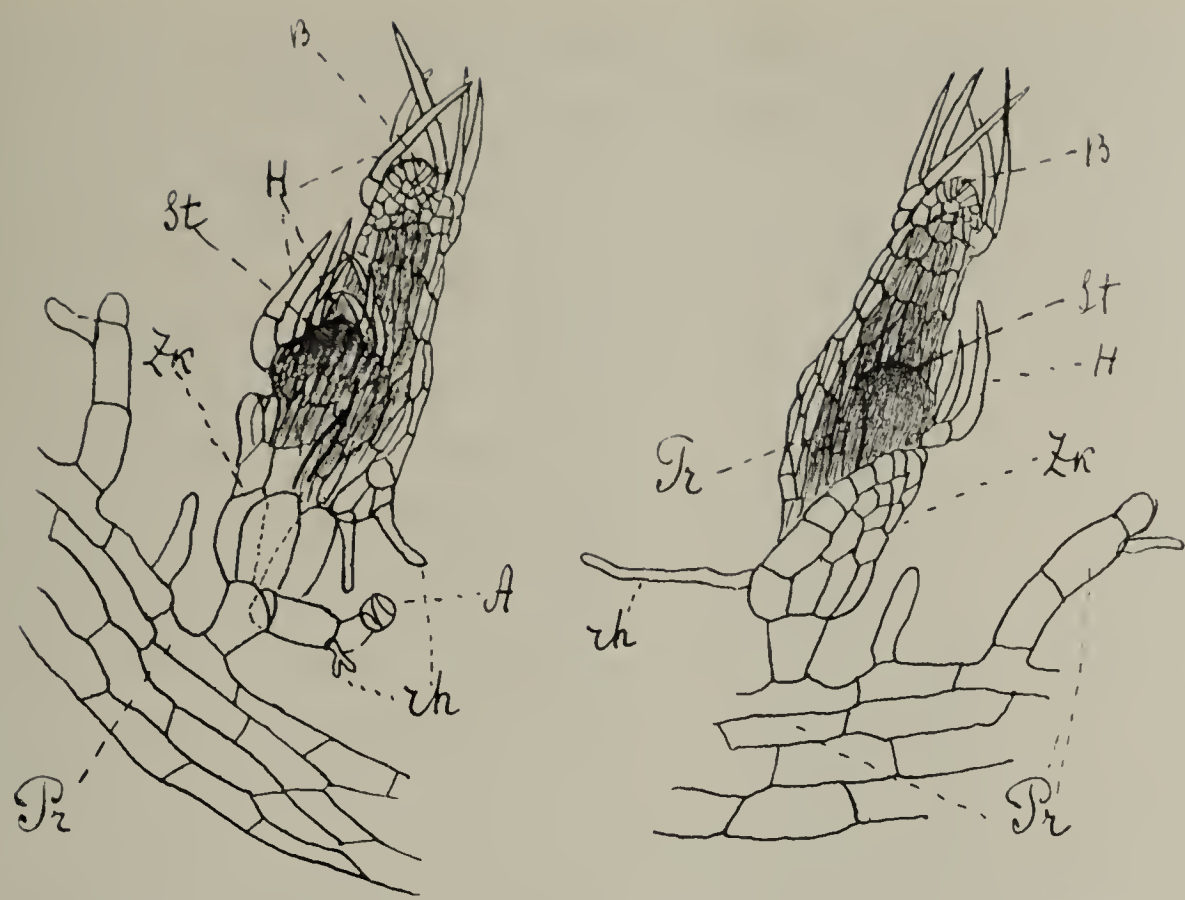


Fig. 15. Trich. Kraussii. *A* = Antheridium; *Zk* = Zellkörper; *Pr* = Prothallium; *B* = Blatt; *St* = Stammhöcker; *rh* = Rhizoide; *Tr* = Tracheide; *H* = Haare.

dreieckige Zelle kaum differenziert. Manchmal aber entwickelt sie sich etwas früher (Fig. 14): auf dieser Figur hat sie schon vier Segmente. Die Tracheïden gehen allmählich vom Blatt- und Stammhöcker in den Teil, welcher dem Zellkörper angehört, über. Nach dem oben Gesagten ist es leicht, die Anwesenheit der Antheridien auf der Basis der jungen Pflanze zu begreifen (Fig. 15). Sie wurden auf dem Zellkörper gebildet, dieser aber wurde, wie schon gesagt, in die Entwicklung der jungen Pflanze mit hineingezogen und verlor so vollständig seine Selbständigkeit, so daß es dann aussah, als ob das eigentlich ihm angehörige Antheridium an der Basis der jungen Pflanze stände, was ohne genauere Untersuchung nicht verständlich war.

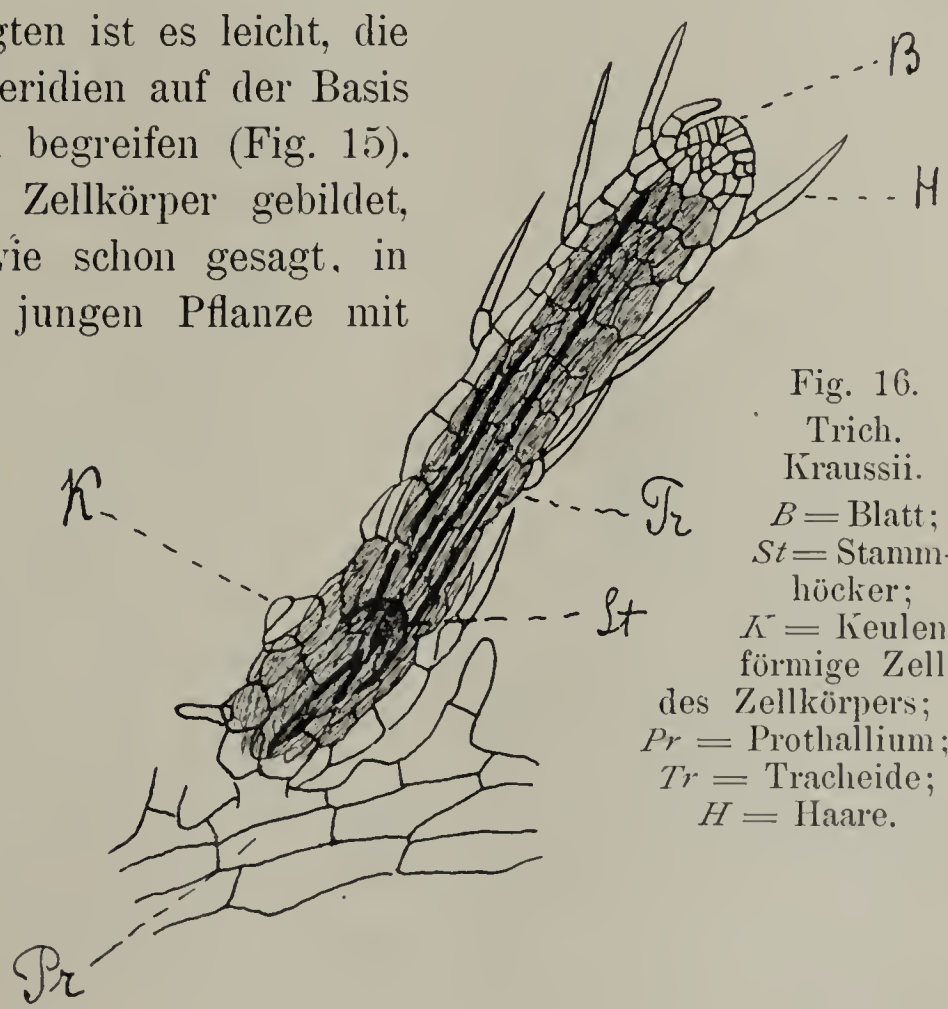


Fig. 16. Trich. Kraussii. *B* = Blatt; *St* = Stammhöcker; *K* = Keulenförmige Zelle des Zellkörpers; *Pr* = Prothallium; *Tr* = Tracheide; *H* = Haare.

Die junge Pflanze ernährt sich lange Zeit vermittelst des Prothalliums und mit Hilfe von Rhizoïden, welche an der Basis des Zellkörpers sich entwickeln, und erreicht oft mehr als 1 cm Länge, bevor die Wurzel sich bildet (Fig. 16). Hier ist, trotz der Größe des ersten Blattes, die keulenförmige Zelle des Zellkörpers noch bemerkbar, aber ganz zur Seite geschoben. Alle anderen Zellen des Zellkörpers bilden jetzt einen Teil des Sporophyten und sind dementsprechend differenziert, und es sieht so aus, als ob das Pflänzchen seinen Ursprung unmittelbar aus den Randzellen der Prothalliumfläche genommen hätte. Die Wurzel entsteht seitlich endogen, die Gewebe durchbrechend. Die allerersten Stadien ihrer Entwicklung konnte ich nicht finden, da ich nicht sehr viel Material hatte, aber es scheint, daß sie wie bei anderen Farnen verläuft, darum verfolgte ich auch ihre Entstehung nicht näher. Zwischen den Entwicklungsstadien habe ich eines gefunden, das eine Abweichung von der normalen Entwicklung zeigte. Der Zellkörper war in seinem oberen Teile einschichtig, im unteren mehrschichtig. Auf beiden Seiten des Körpers, in seiner mehrschichtigen Partie, waren Teilungen eingetreten. Ob von einer Seite Stammscheitel, von der anderen aber Blatt oder von einer Blatt, von der anderen Wurzeln entstehen würden, konnte man nicht mit Sicherheit sagen. Vielleicht gehört dieser Fall zu der durch De Bary[1]) beobachteten Abweichung (d), wo ein Sproß an der normalen Stelle entsteht, ihm gegenüber aber auf der anderen

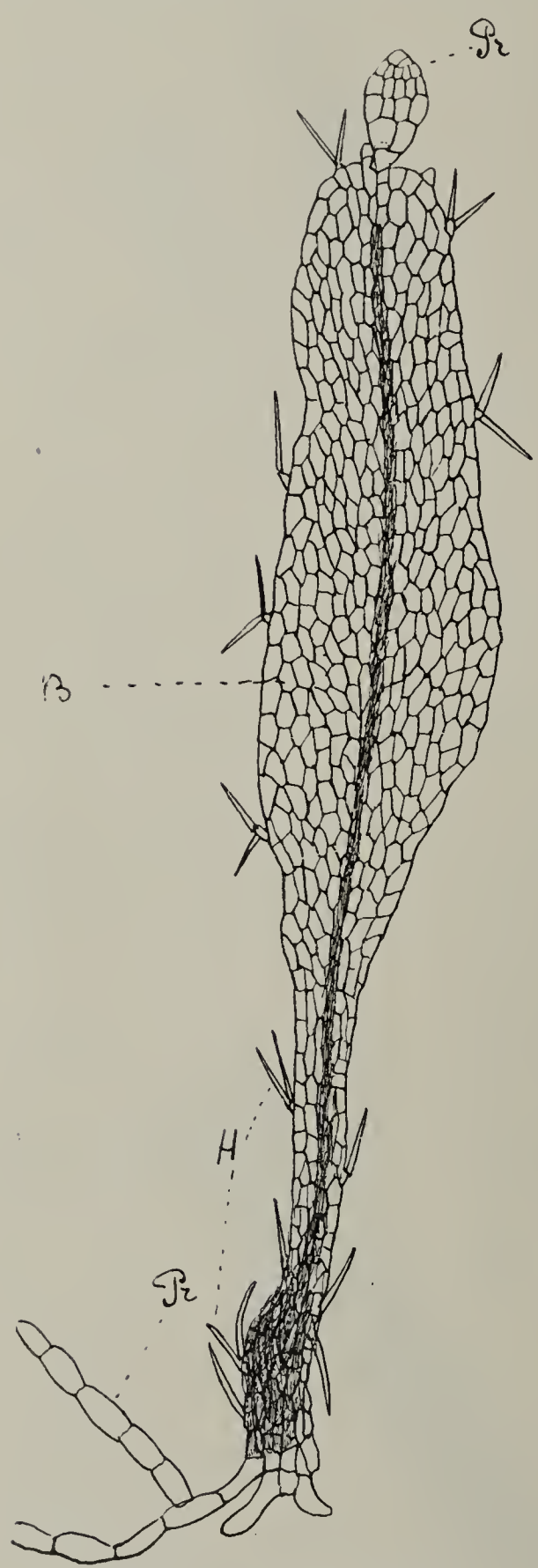


Fig. 17. Trich. Kraussii.
B = Blatt; *Pr* = Prothallium;
H = Haare.

1) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

Seite ein anderer, oder zu dem Falle (e), wo die primären Glieder eines Sprosses sich auf beiden Seiten des Prothalliums verteilen. Leitgeb[1]) hat eine Erklärung für dieses Phänomen gegeben und solche Fälle experimentell erhalten, indem er eine Veränderung der Richtung der Beleuchtung vollzog. Ich werde bei der Beschreibung von Notochlaena Eckloniana genauer auf solche Fälle eingehen.

IV. Aposporie.

Auf den von mir untersuchten Kulturen von Tr. Kraussii entwickelten sich die Sporangien gar nicht, dafür aber waren die Fälle der Aposporie nicht selten. Fig. 17 stellt einen solchen Fall dar. Die Spitze des Blattes hat ein Prothallium gebildet, seine Fläche ist schon ziemlich groß, und soeben ist durch antikline Teilung die keulenförmige Scheitelzelle in die zweischneidige verwandelt worden.

Fig. 18. Trich. Kraussii. *Bl* = Blatt (punktiert); *pr* = Prothallium; *H* = Haare; *A* = Antheridien.

In einem Falle war sogar das Prothallium, welches aus der Spitze des Blattes hervorwuchs, größer als das Blatt selbst (Fig. 18). Rechts auf der Zeichnung sieht man eine apospore Prothalliumfläche hervorwachsen, welche sehr reich mit Antheridien bedeckt ist; diese bilden sogar Antheridienstände. Die Aposporie kann noch weiter gehen: es kann nicht nur die Sporangienbildung, sondern auch die Bildung des Prothalliums selbst unterbleiben und direkt aus den Zellen des Sporophylls können die Antheridien emporwachsen (Fig. 19). Dies ist ein Fall nicht nur von Aposporie, sondern auch von Apoprothallie. Ich konnte auch künstlich Aposporie

1) Leitgeb, Die Sproßbildung an apogamen Farnprothallien. Berichte der Deutschen Bot. Ges. 1885, III.

hervorrufen dadurch, daß ich die abgeschnittenen Blätter von Trichomanes Kraussii einige Wochen auf Lehm liegen ließ. Einen solchen Fall stellt Fig. 20 dar, wo Prothalliumfäden und eine Prothalliumfläche aus den Rand- und Flächenzellen des Blattes selbst (Mittelnerv) hervorwuchsen.

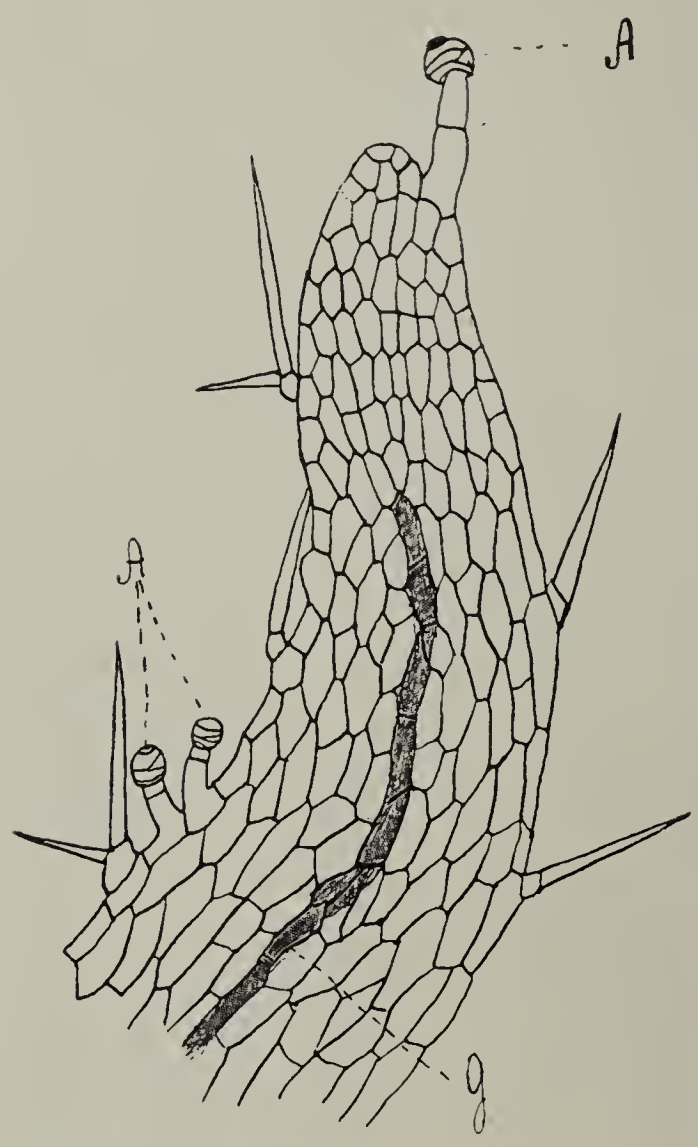


Fig. 19. Trich. Kraussii.
A = Antheridien; *G* = Gefäße.

Pellaea flavens (Prt.) (Notochlaena flavens).

Pellaea flavens gehört zu den xerophilen, kalkliebenden amerikanischen Polypodiaceen aus der Abteilung der Perideae-Cheilanthinae.

Die Sporen wurden Ende April ausgesät, und nach fünf Wochen wurden die jungen apogamen Pflanzen angelegt.

Die Archegonien fehlten vollständig, die Antheridien waren nicht besonders zahlreich und befanden sich bald auf besonderen kleinen ameristischen Prothallien, bald auf denselben Prothallien, auf welchen die jungen Pflanzen entstanden. Die Spermatozoiden entwickelten sich, und einmal konnte ich sie in Bewegung beobachten.

Die Bildung der apogamen Pflanze vollzieht sich auf folgende Weise: Wenn das Prothallium noch ganz klein, ungefähr $1^1/_2$ mm groß ist, bildet sich ein mehrschichtiges Polster durch Ausstreckung des apikalen Meristems der Bucht (Fig. 21, *a*). Auf dieser Figur ist bei dem Prothallium nur ein Lappen entwickelt; diese Erscheinung war bei allen apogamen Arten sehr häufig. Sehr frühzeitig entwickeln sich im Innern des Prothalliums im mehrschichtigen langgestreckten Gewebe eine oder mehrere Tracheïden. Die Zellen des Höckers sind mit sehr dichtem Protoplasma erfüllt, das sich nicht leicht entfernen ließ. An seiner Spitze erscheint nach einiger Zeit eine Blattscheitelzelle, aber die Zeit ihrer Differenzierung ist sehr verschieden: manchmal tritt dieselbe erst dann ein, wenn der Höcker zu einem zungenförmigen Auswuchs von mehr als 1 mm herangewachsen ist (Fig. 21 *b*); manchmal auch sind

die Tracheïden schon vorhanden, während die Blattscheitelzelle noch fehlt (Fig. 21 *c*). Dieses erste Blatt erreicht seine völlige Entwicklung nicht und bleibt verkümmert. Sogar in den Fällen, wo es eine Länge von mehr als 1 cm hatte, blieben seine Zellen undifferenziert, nur langgestreckt und manchmal auch ohne Tracheïden im Innern. In anderen Fällen aber hatte es eine unbedeutende Größe, war mit bloßem Auge nicht sichtbar, die Scheitelzelle dagegen war an der Spitze schon zu sehen (Fig. 21 *d*). Oft bedeckte sich diese letzte mit den für den Sporophyten charakteristischen Haaren (Fig. 21 *e*), zeigte aber doch keine

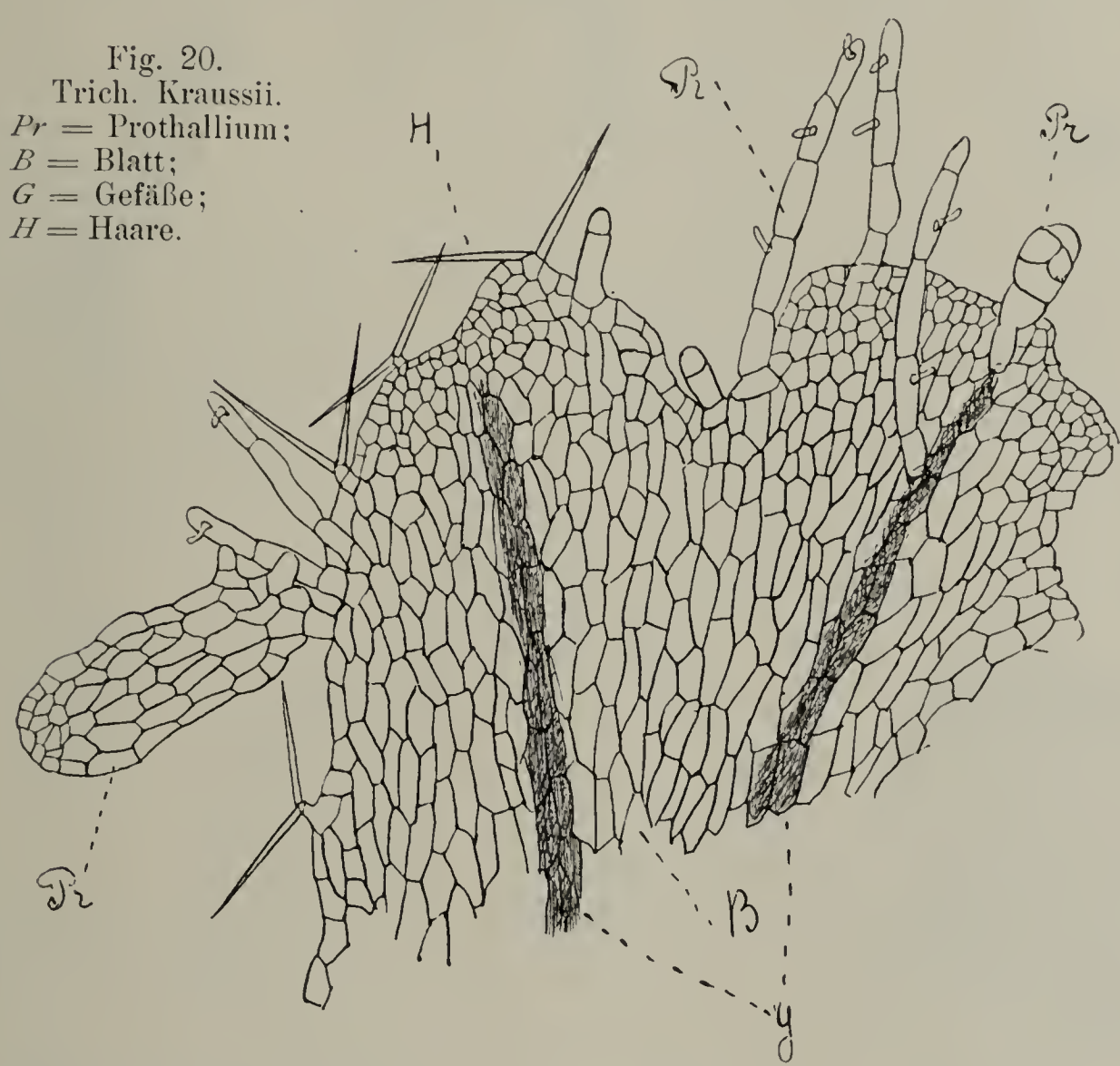


Fig. 20.
Trich. Kraussii.
Pr = Prothallium;
B = Blatt;
G = Gefäße;
H = Haare.

weitere Entwicklung. Nur einmal in den Landkulturen fand ich, daß an der Basis eines solchen Auswuchses zwei Spaltöffnungen vorhanden und die Wände der Zellen gewellt waren. Auch dieser Mittellappen kann von verschiedener Größe sein, zu der Zeit, wo die ersten Teilungen unter der Bucht sich zeigen, die zur Bildung eines Stammhöckers führen. Die Teilungen verlaufen unabhängig von dem Blatthöcker und sind von ihm manchmal durch einige Reihen großer Prothalliumzellen getrennt (Fig. 22). Diese kleine Gruppe von Zellen, welche den Stammhöcker bilden, ragt von Anfang an sehr stark über die großen Zellen des

Prothalliums und die Basis des verkümmerten Blattes hervor. Auf Fig. 22 sind die Tracheïden noch anwesend. Auf Fig. 23 enthält das verkümmerte Blatt eine Tracheïde, und unten sieht man eine Gruppe von Zellen, zu welchen auch eine Tracheïde führt. Diese Teilungen leiten die Bildung der Stammscheitelzelle ein; es bildet sich ein Höcker, der sich allmählich mit Haaren umgibt, welche die Stammscheitelzelle schützen; manchmal aber liegt die Stammscheitelzelle fast ohne Haare

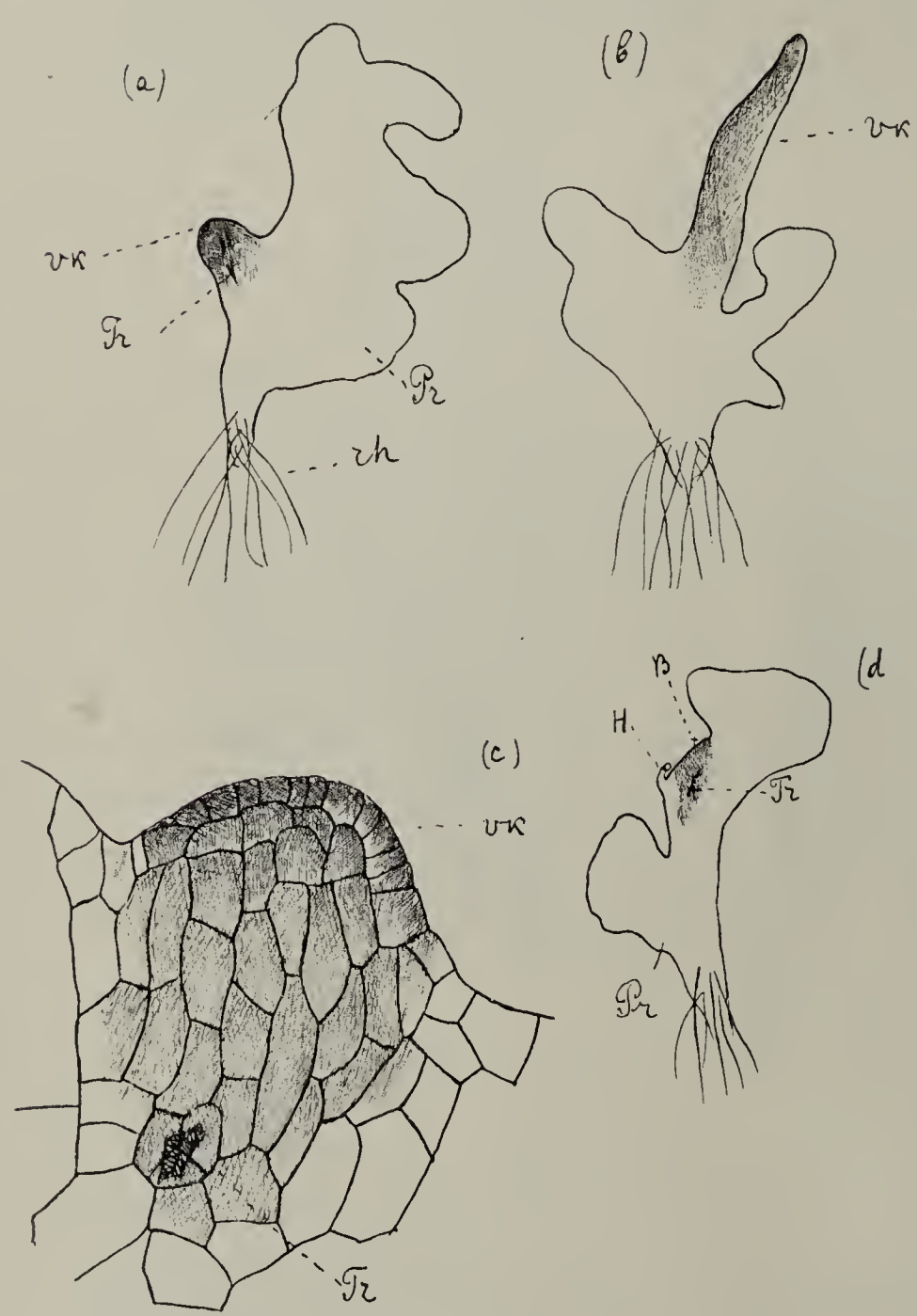


Fig. 21 *(a—d)*.

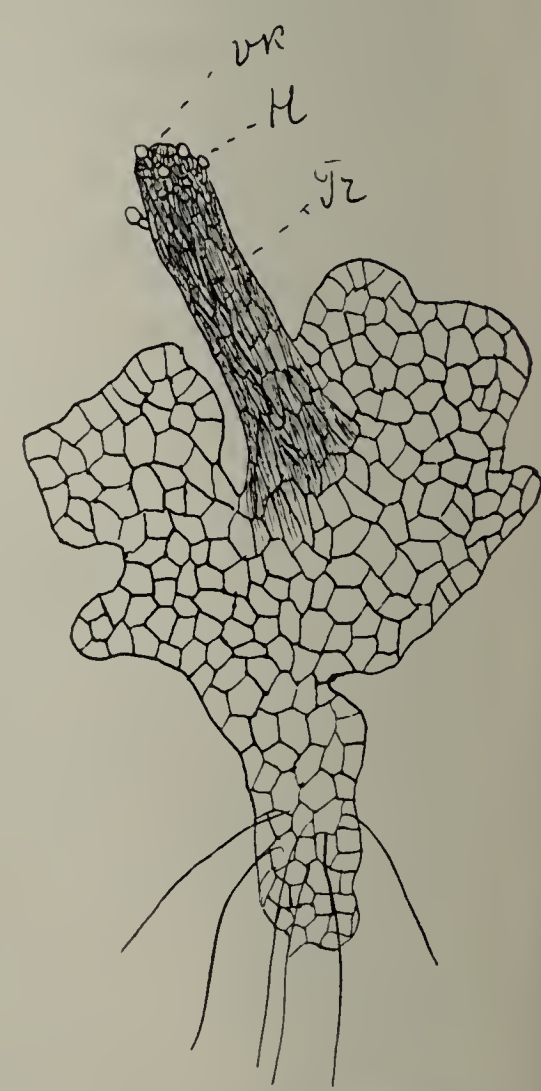


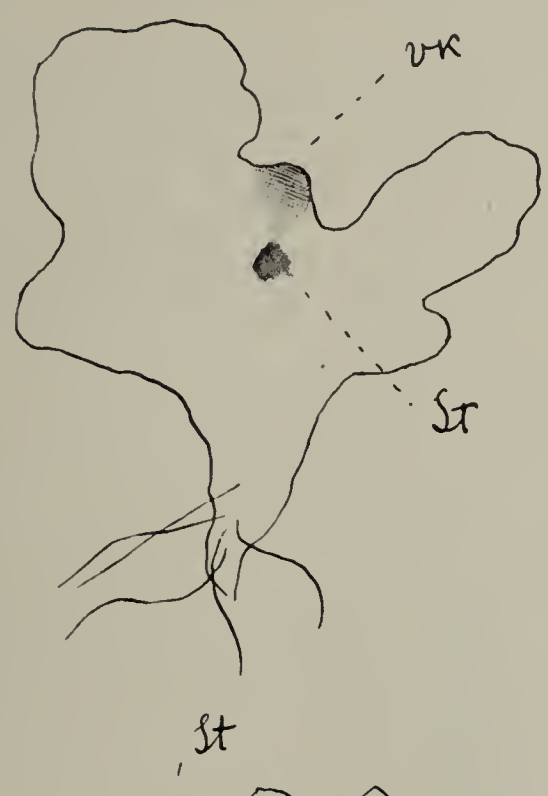
Fig. 21 *(e)*. Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
H = Haare; *Tr* = Tracheide.

Fig. 21 *(a—d)*. Pellaea flavens.
B—× = Blattscheitelzelle; *H* = Haar;
Tr = Tracheide: *Pr* = Prothallium;
vk = verkümmertes Blatt;
rh = Rhizoide.

auf einem Höcker (Fig. 24). Die Tracheïden des Stammhöckers werden unabhängig von denen des verkümmerten Blattes angelegt (Fig. 25) und vereinigen sich erst später miteinander.

Einige Zeit nach der Differenzierung der Stammscheitelzelle erscheint auf demselben Höcker mit ihr die Scheitelzelle des zweiten, resp. ersten Blattes (Fig. 26). In einigen Fällen fand ich, daß zu der Zeit, wo

die Scheitelzelle für das zweite Blatt auf dem Stammhöcker schon vorhanden war, das erste verkümmerte Blatt noch keine Blattscheitelzelle hatte, wie das der Fall auf Fig. 26 ist, und vielleicht wurde diese überhaupt nicht mehr gebildet. Die Stammscheitelzelle liegt jetzt zwischen dem zweiten Blatte und der Prothalliumfläche. Die Haare, die den Stammhöcker umgeben, werden zu Schuppen, indem sie später ihre Basis verbreitern und so bei dieser xerophilen Form einen vorzüglichen Schutz der jungen Pflanze liefern. Das zweite Blatt wächst sehr rasch weiter, bildet nach einiger Zeit einen bedeutenden Höcker und ist wie die normalen Blätter der anderen Farne eingekrümmt; es entwickelt sich ganz normal weiter. Die Teilungen der Stammscheitelzelle aber gehen langsam vor sich, wie es aus den Zeichnungen zu ersehen



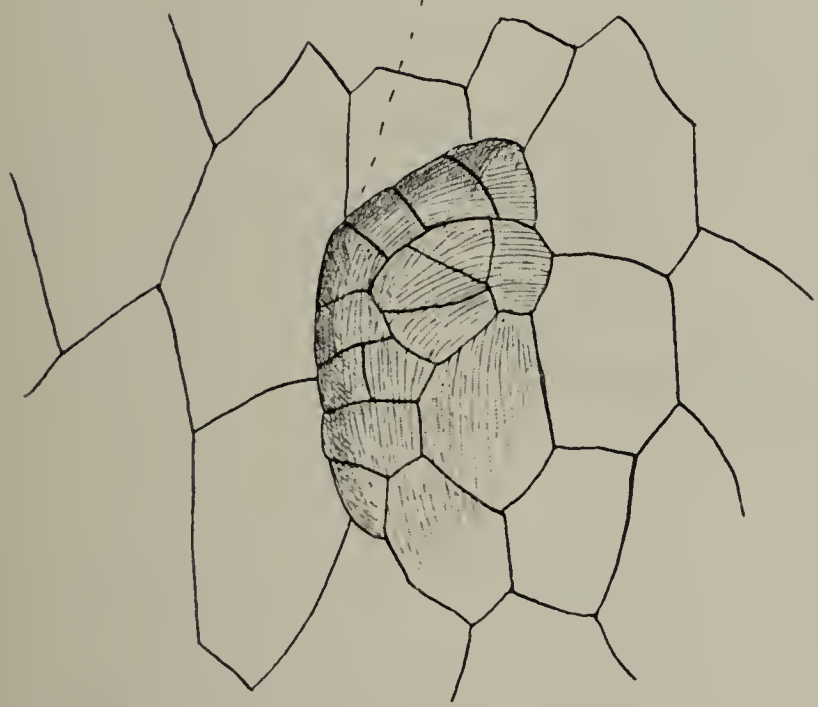


Fig. 22. Pellaea flavens. *St* = Stammhöcker; *vk* = verkümmertes Blatt.

Fig. 23. Pellaea flavens. *St* = Stammhöcker; *vk* = verkümmertes Blatt; *Tr* = Tracheide; *Pr* = Prothall.

ist. Die Wurzel bildet sich zuletzt, gewöhnlich nach der Bildung des zweiten Blattes, manchmal sogar später. Sie wird auch unabhängig vom Blatt und Stammhöcker endogen im Innern des Prothalliums angelegt. Fig. 27 zeigt einen Fall, wo die Wurzel früher als sonst gebildet wurde. Oben sieht man eine Blattscheitelzelle: der zungenförmige Auswuchs

war hier nicht vorhanden und die Blattscheitelzelle auf frühem Entwicklungsstadium stehen geblieben. Auf beiden Seiten des Scheitels sind einige Zellwände frühzeitig gewellt, wie es bei den normalen Blättern der Fall ist. Der Teil des Prothalliums zwischen dem verkümmerten Blatte und dem unten liegenden, neu entstandenen, ist mehrschichtig. Die Blattscheitelzelle des zweiten Blattes ist eben gebildet,

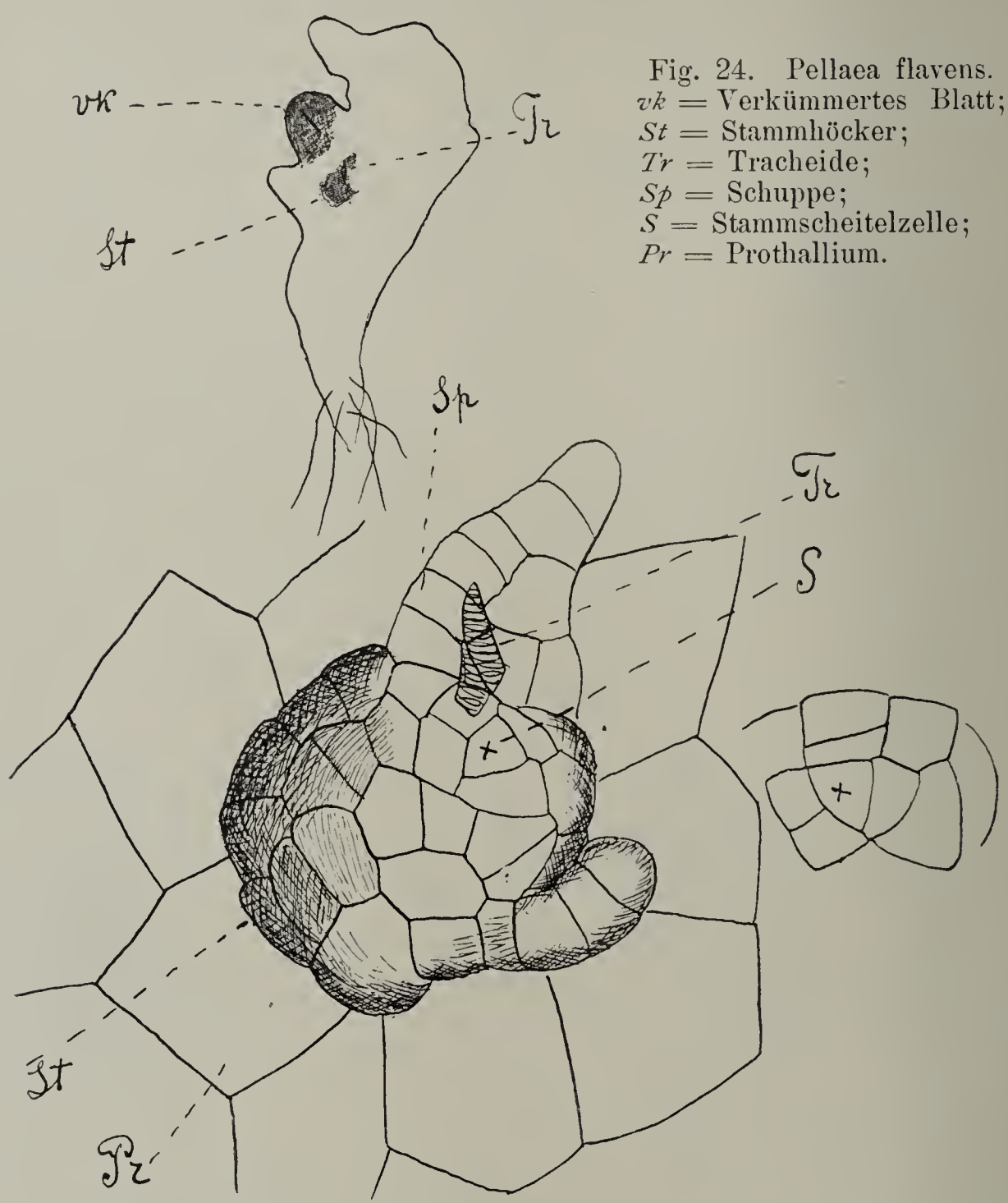


Fig. 24. Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
St = Stammhöcker;
Tr = Tracheide;
Sp = Schuppe;
S = Stammscheitelzelle;
Pr = Prothallium.

und zwischen ihm und der Prothalliumfläche liegt die Stammscheitelzelle. Im mehrschichtigen Teile des Prothalliums, etwas weiter nach unten, unabhängig von den übrigen Gliedern der Keimpflanze, findet man die Wurzel angelegt, von welcher aus sich nach oben eine lange Tracheïde hinzieht. Nur in diesem einzigen Falle war die Wurzel so früh entwickelt, gewöhnlich aber entsteht sie, wie schon gesagt, nach der Bildung des zweiten Blatthöckers. Die weitere Entwicklung der

Keimpflanze bei P. flavens verläuft wie bei einer normal aus einem befruchteten Ei entstehenden.

Pellaea nivea (Prt.) (Notochlaena nivea) (Desv. Hk. Bk.).

Pellaea nivea ist auch ein zu derselben Abteilung gehöriger Farn. Die Gattung Pellaea steht den Gattungen Notochlaena und Cheilantes so nahe, daß eine systematische Grenze zwischen diesen drei kaum durchführbar ist. Wie Pel. flavens, so ist auch P. nivea eine aus Amerika stammende xerophile Felsenform, welche vorzugsweise auf Kalkboden lebt; sie ist aber nicht allein mit Schuppen, sondern auch mit einem Wachsüberzug bedeckt, was schon bei gröberer Untersuchung die kleine apogame Pflanze von P. nivea von derjenigen der vorigen Art unterscheidet.

Auch hier waren Archegonien nie vorhanden; die Antheridien entwickelten sich bald mit der apoga-

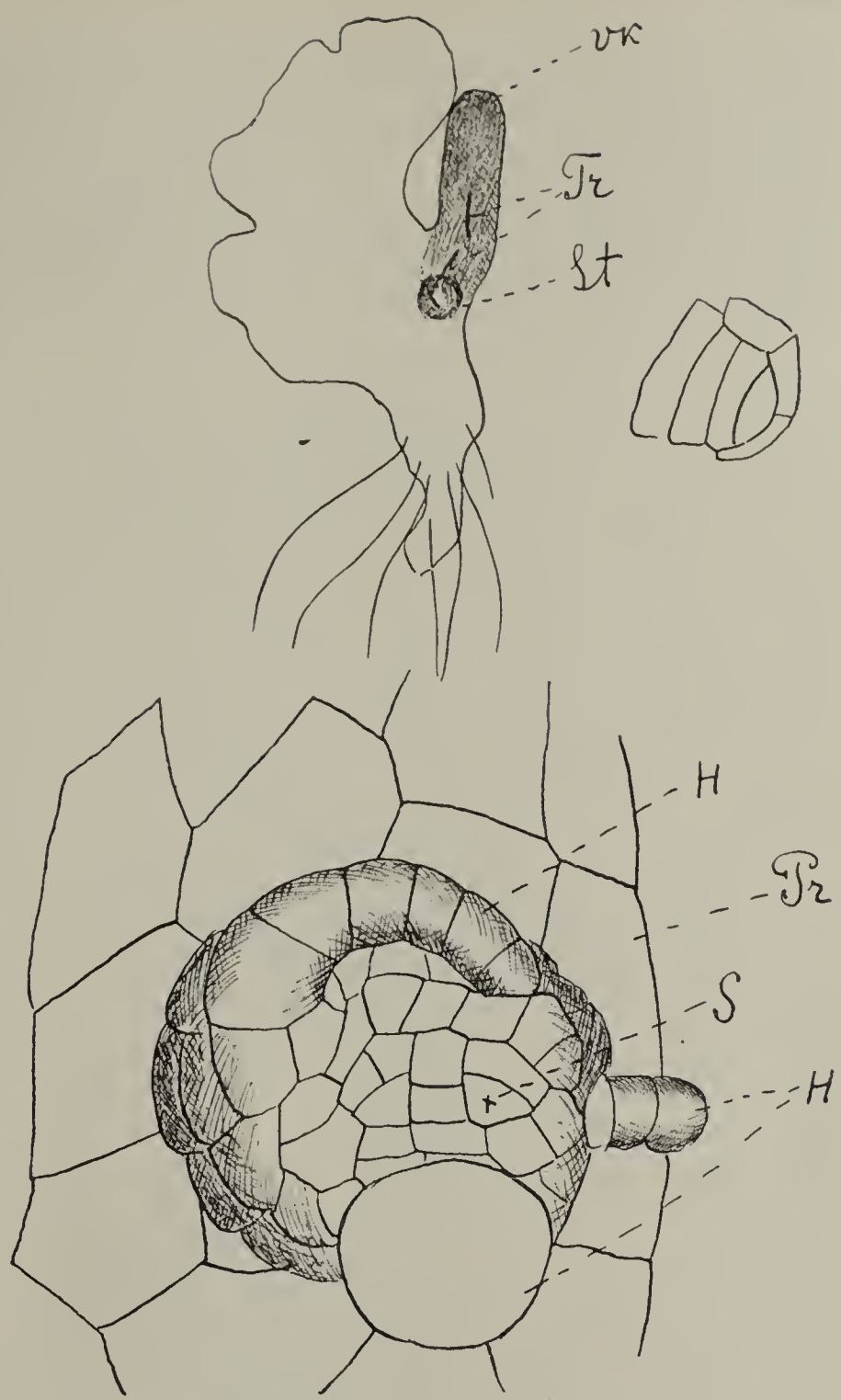


Fig. 25. Pellaea flavens. *vk* = Verkümmertes Blatt; *Tr* = Tracheide; *St* = Stammhöcker; *H* = Haare; *Pr* = Prothallium; *S* = Stammscheitelzelle.

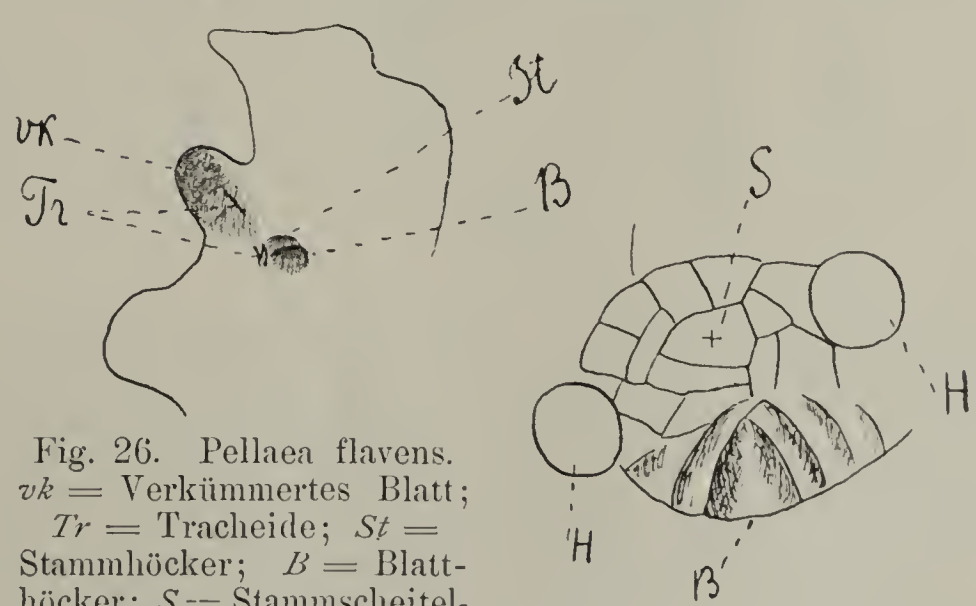


Fig. 26. Pellaea flavens. *vk* = Verkümmertes Blatt; *Tr* = Tracheide; *St* = Stammhöcker; *B* = Blatthöcker; *S* = Stammscheitelzelle; *H* = Haare.

men Pflanze auf demselben Prothallium, bald auf besonderen kleinen ameristischen männlichen. Die Spermatozoiden, die ihre völlige Entwicklung erreichen, sind bewegungsfähig. Der Bau der Antheridien stimmt mit dem der anderen Polypodiaceen überein, und nur einmal habe ich eines gefunden, dessen Wandzellen mit sehr breiter Basis dem

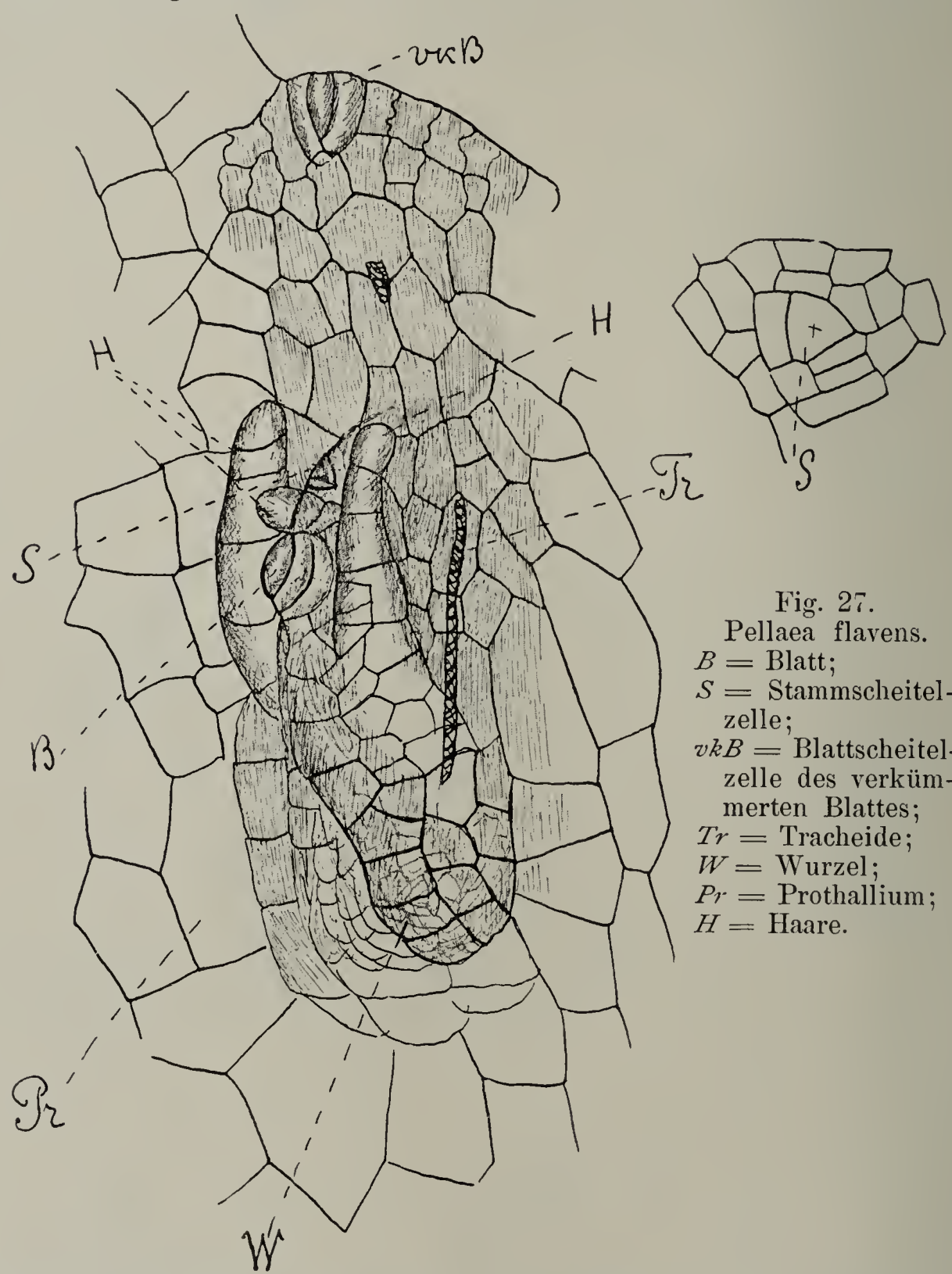


Fig. 27.
Pellaea flavens.
B = Blatt;
S = Stammscheitelzelle;
vkB = Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes;
Tr = Tracheide;
W = Wurzel;
Pr = Prothallium;
H = Haare.

Prothallium aufsaßen. Alle Prothallien, welche ich zur Untersuchung genommen habe und die zu verschiedenen Jahreszeiten ausgesät waren, entwickelten immer nur ein einziges Pflänzchen in der Bucht des Prothalliums dort, wo gewöhnlich die weiblichen Geschlechtsorgane stehen.

Die Entwicklung der apogamen Pflanze ist folgende: die Zellen, welche in der Bucht liegen, teilen sich lebhaft und bilden ein dicht

mit Protoplasma erfülltes Polster, dessen Zellen sich etwas vorwärts strecken, und im oberen Teil differenziert sich eine Blattscheitelzelle (Fig. 28 *a, b*). Manchmal erreicht dieses verkümmerte Blatt eine Länge von 1 cm, zeigt aber gewöhnlich keine weitere Differenzierung. Auf einigen Präparaten fand ich, daß auf einem solchen verkümmerten Blatte der beblätterte Sproß entstand (Fig. 29), aber solche Fälle waren bei dieser Art in meiner Aussaat sehr selten, und ich denke, daß ihre Erscheinung auf Lichtmangel zurückzuführen ist. Wie wir später sehen werden, erhielt ich ähnliche Fälle bei Pel. flavens durch Verdunkelung.

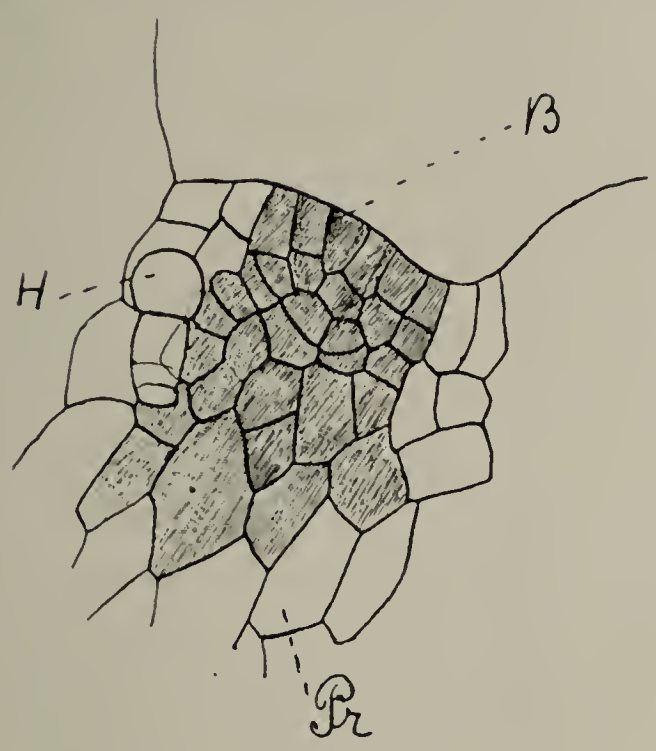


Fig. 28 *(a)*.
Pellaea nivea.
B = Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes;
H = Haar;
Pr = Prothallium.

In den Fällen, wo das verkümmerte Blatt aus dem apikalen Meristem entstand, bildete sich die Stammscheitelzelle auf einem Höcker, der sich ganz unabhängig vom Blatthöcker, viel weiter nach unten anlegte (Fig. 30); seine kleinen, sich lebhaft teilenden Zellen ragen sehr stark über die großen Prothalliumzellen empor, und der Höcker umgibt sich sehr dicht mit Haaren. Viel öfter aber, als die Bildung des ersten verkümmerten Blattes aus der Bucht selbst, fand ich in meinen Kulturen den Fall, daß der Höcker mit dem ersten Blatte sich unterhalb der Bucht anlegte, wo die Archegonien entstehen sollten.

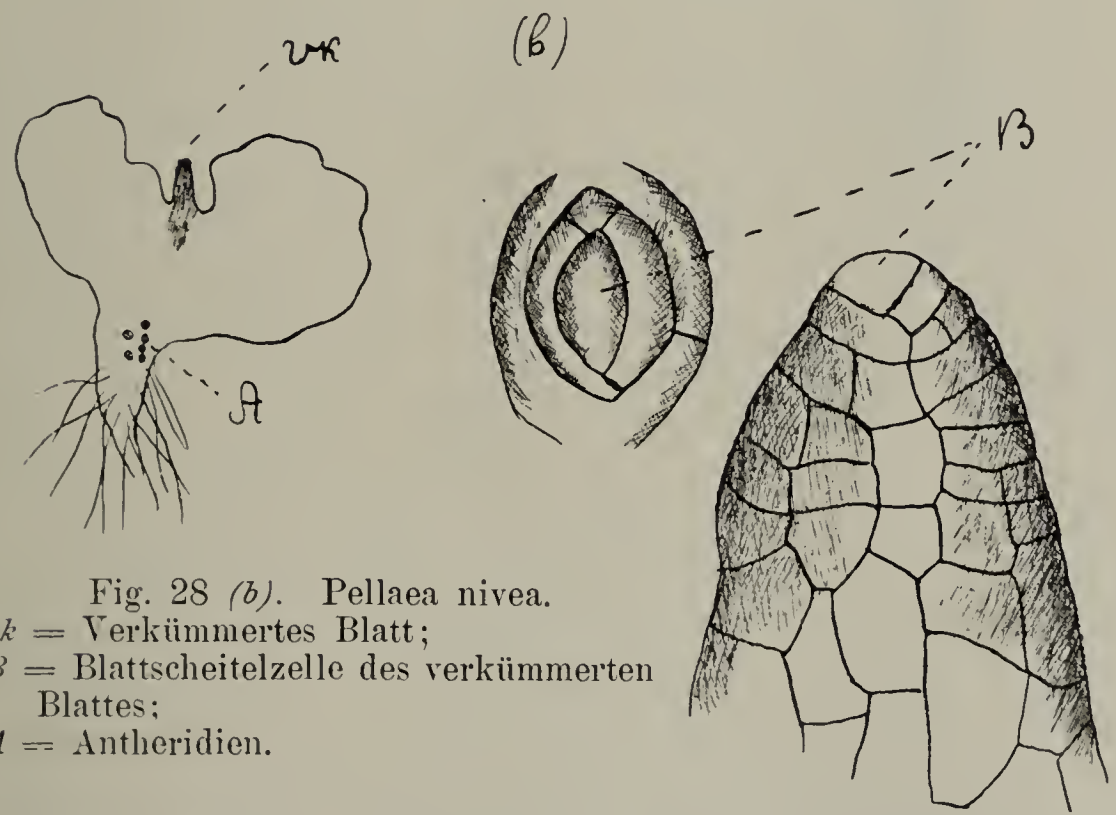


Fig. 28 *(b)*. Pellaea nivea.
vk = Verkümmertes Blatt;
B = Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes;
A = Antheridien.

An der Bildung des Höckers nehmen gleichzeitig drei bis vier Zellen des Prothalliums teil, aber die Stelle, wo diese Teilung anfängt, ist nicht streng bestimmt: bald liegt sie in der Nähe der Bucht, bald ziemlich weit entfernt. Diese drei bis vier Zellen des Prothalliums teilen sich so lebhaft, daß nach einiger Zeit eine große Zone mit kleinen, reich mit Protoplasma erfüllten Zellen entsteht (Fig. 31). Zuerst ragen sie nicht so stark wie die bei P. flavens über das Prothallium hervor: auf der Seite der Bucht ist der Übergang ein ganz allmählicher, und nur der untere Teil erhebt sich ziemlich bedeutend über die großen Zellen der Prothalliums. Die Tracheïden bilden sich in diesem mehrschichtigen Teil oft schon dann, wenn noch keine deutliche Blattscheitelzelle zu unterscheiden ist. Auf Fig. 31 wird die mit + bezeichnete Zelle wahrscheinlich zu einer Blattscheitelzelle. Wenn diese ganz differenziert ist (Fig. 32), erscheinen zwischen diesem Blatthöcker und der Prothalliumfläche die ersten Teilungen zur Stammscheitelzelle. Die Wurzel bei P. nivea wird nach Differenzierung des Blatthöckers und der Stammscheitelzelle angelegt (Figur 33). Ihre ersten Teilungen habe ich nicht untersucht, denn es ist kein Grund, zu vermuten, daß sie anders als bei den anderen Farnen entsteht. — Das zweite Blatt wird sich auf dem Stammhöcker bilden, und überhaupt verläuft die weitere Entwicklung wie bei den normalen Keimpflanzen.

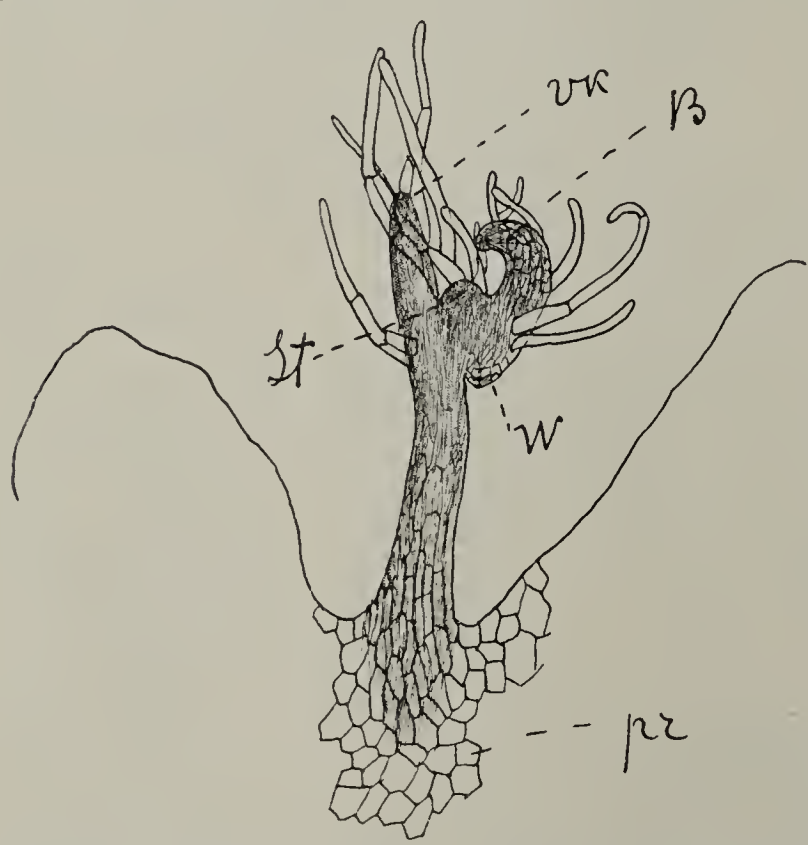


Fig. 29. Pellaea nivea. *St* = Stammhöcker; *W* = Wurzel; *vk* = verkümmertes Blatt; *B* = zweites Blatt; *Pr* = Prothallium.

In meinen Kulturen fand ich einen abnormen Fall: aus dem Prothallium wuchsen zwei verkümmerte Blätter; eines davon ging unmittelbar aus der Bucht hervor, war mit Haaren bedeckt und verbreiterte sich oben in eine Fläche, weitere Differenzierung aber fehlte, z. B. die Tracheïden und die Spaltöffnungen; an der Basis des Blattes sah man auch keine Spur eines Stammscheitels. Einige Präparate, welche mir von Herrn Professor Goebel liebenswürdigerweise überwiesen waren, stellten sehr interessante Fälle dar. Aus einem Pro-

thallium wuchsen an verschiedenen Stellen mehrere apogame Pflanzen hervor (Fig. 34) und zwar unmittelbar aus dem Prothallium: sie zeigten verschiedene Stufen der Entwicklung; einige davon gingen zugrunde (*a*), ohne weitere Differenzierung zu erreichen, als daß sie einen Strang von gleichen langgestreckten Zellen bildeten, die eine einfache Fortsetzung der Prothalliumzellen darstellten. Dann bildeten sich noch andere apogame Pflanzen auf demselben Prothallium in derselben Weise: von diesen hatten einige einen Stammhöcker, die anderen auch eine Wurzel. Nur wenige so entstandene Pflanzen konnten ihre Entwicklung weiter fortführen, die Mehrzahl von ihnen aber ging zugrunde. Diese Präparate stammten aus den Kulturen, welche unter ungünstigen Bedingungen wuchsen, sie waren nämlich auf Torf kultiviert. Wie wir später sehen werden, habe ich ähnliche Fälle mit P. flavens und P. nivea bekommen, indem ich sie einige Wochen im Dunkeln wachsen ließ. In den normalen Kulturen aber, welche ich zu drei verschiedenen Jahreszeiten gesät habe, bildete sich immer nur eine Pflanze in der Mitte des Prothalliums. Wenn ich auch die Prothallien von P. nivea in mehrere Stückchen zerschnitt und weiter wachsen ließ, vergrößerte

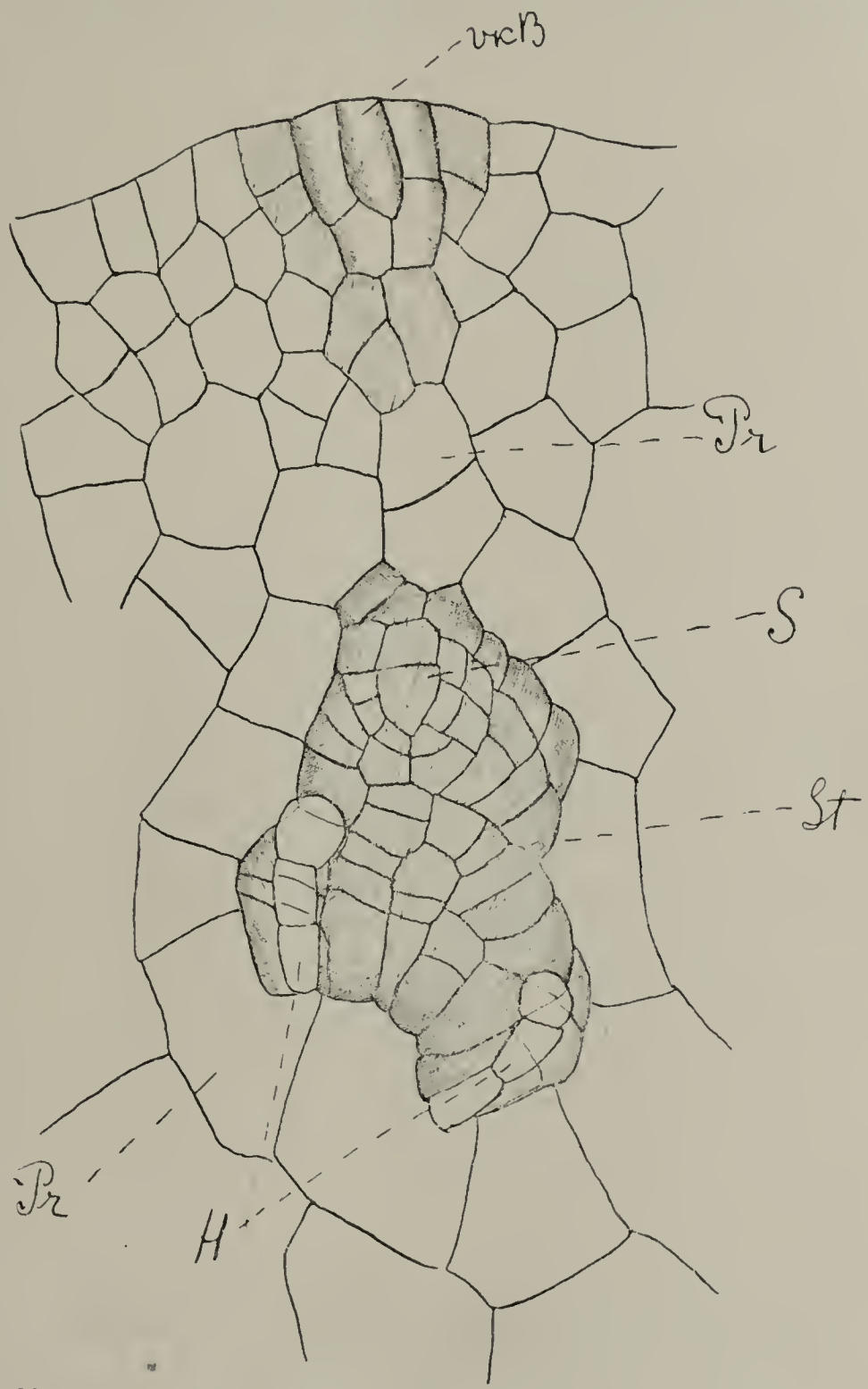


Fig. 30. Pellaea nivea. *vkB* = Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes; *Pr* = Prothallium; *S* = Stammscheitelzelle; *St* = Stammhöcker; *H* = Haare.

sich jedes davon, wurde unregelmäßig und erzeugte mehrere apogame Pflanzen, bzw. verkümmerte Blätter; ihre Zahl betrug nicht selten fünf bis sechs.

Notochlaena Eckloniana.

Notochlaena Eckloniana, ein ebenfalls xerophiler Farn, der aus Südafrika stammt, ist wie Pellaea flavens beschuppt. Obwohl die Sporen erst nach 12jährigem Aufenthalt im Herbarium ausgesät wurden, keimten sie nach $3^1/_2$ bis 4 Monaten. Die Archegonien fehlten ebenso wie bei zwei anderen Arten, die Antheridien waren auf sehr wenigen Prothallien und in sehr kleiner Zahl vorhanden. Die Entwicklung der apogamen Pflanze zeigt vollständige Übereinstimmung mit P. nivea. Es wurde manchmal auch aus dem apikalen Meristem der Bucht ein zungenförmiges verkümmertes Blatt gebildet, aber öfter entstand die Anlage für die Pflanze unter der Bucht und wie immer auf der unteren Seite des Prothalliums. Daran beteiligten sich zuerst nur wenige Zellen in einiger Entfernung von der Bucht und bildeten einen Höcker, der sich schon frühzeitig mit Haaren umgab, und nach einiger Zeit differenzierte sich hier eine Blattscheitelzelle. Der Blatthöcker wuchs rasch weiter, und, als er schon eine ziemliche Größe erreicht hatte, bildete sich an seiner Basis zwischen ihm und dem Prothallium eine Stammscheitelzelle (Fig. 35). Ich habe in einem Falle gefunden, daß der Blatthöcker, wie es

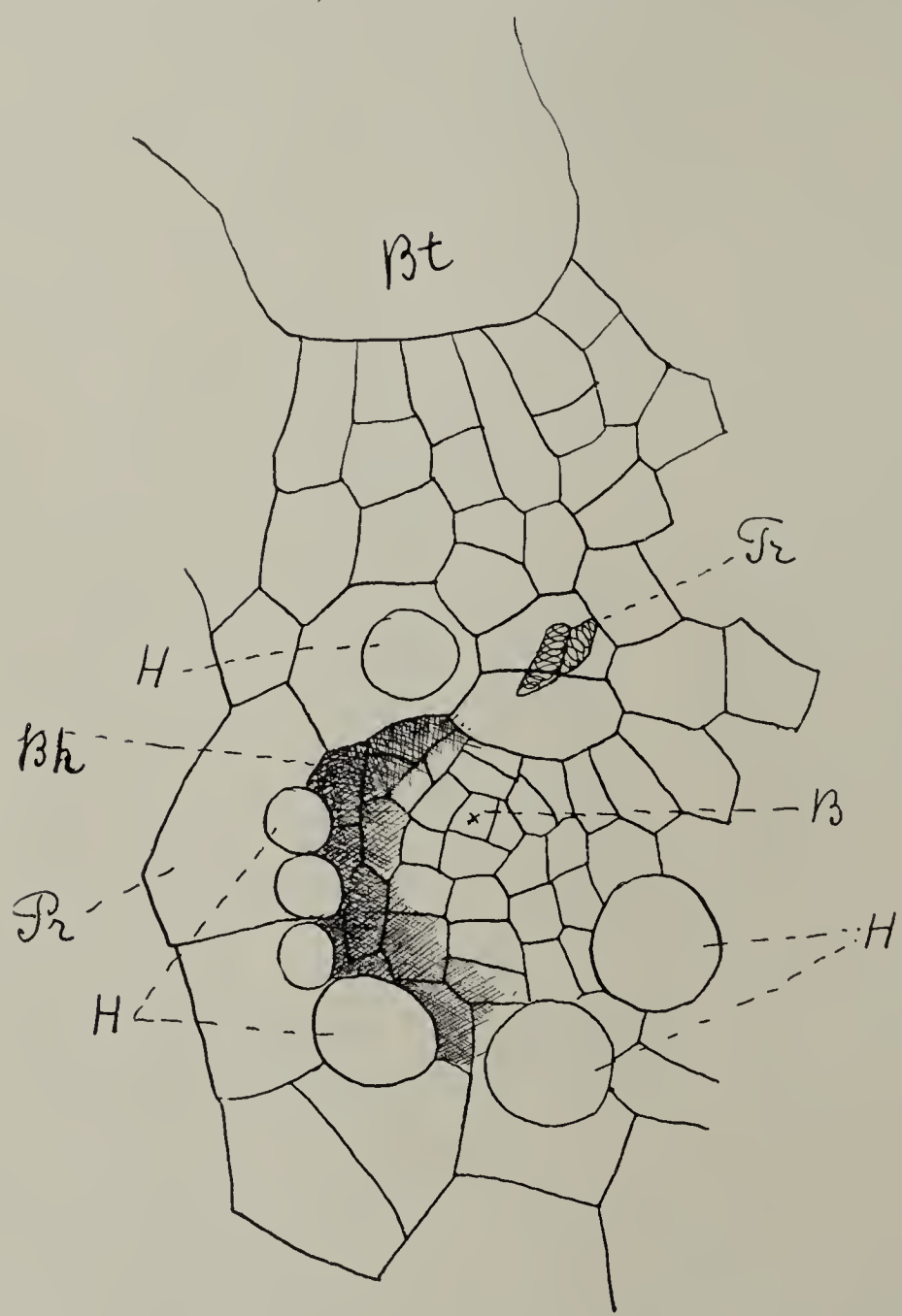


Fig. 31. Pellaea nivea. *Bh* = Blatthöcker; *Bx* = Blattzelle; *H* = Haare; *Tr* = Tracheide; *Bt* = Bucht; *Pr* = Prothallium.

normal ist, auf der Unterseite des Prothalliums gebildet war, die Stammscheitelzelle dagegen auf der oberen Seite. Einen ähnlichen Fall beschreibt De Bary[1]) unter (e), und er sagt, daß die Entstehung des Stammscheitels sich nicht in einer konstanten örtlichen Beziehung zu der Blattanlage befindet. Für diesen, wie auch für einige von De Bary gefundene abnorme Fälle hat Leitgeb[2]) eine Erklärung gegeben.

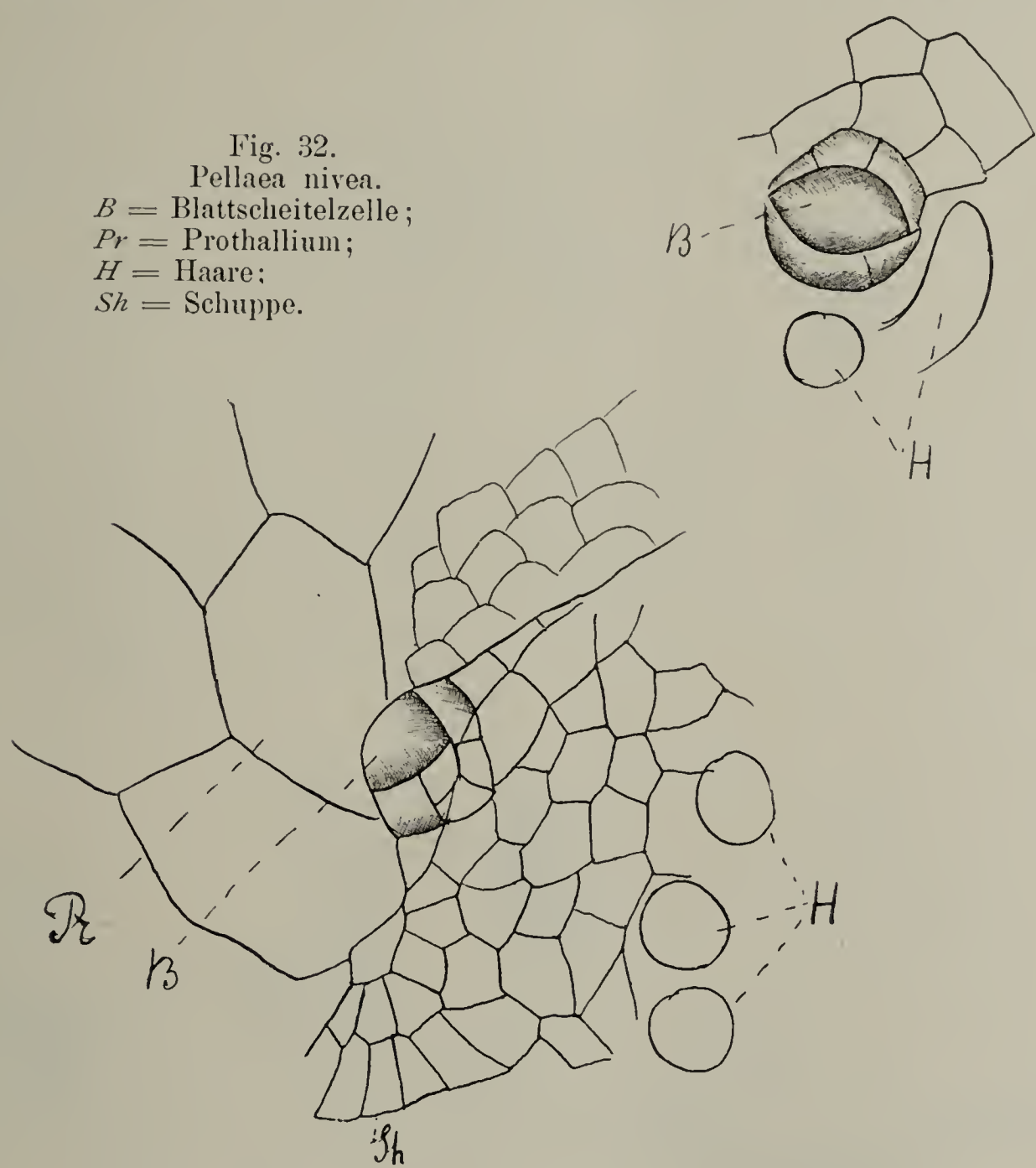


Fig. 32.
Pellaea nivea.
B = Blattscheitelzelle;
Pr = Prothallium;
H = Haare;
Sh = Schuppe.

In seinen interessanten Versuchen wechselte er die Beleuchtung bei den apogamen Farnprothallien und erzeugte die Sistierung der früheren Anlage und die Bildung der neuen an der beschatteten Seite. Dieser Beleuchtungswechsel kann nach Leitgeb solche Erscheinung nur auf

1) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

2) Leitgeb, Die Sproßbildung an apogamen Farnprothallien. Berichte der Deutschen Bot. Ges. 1885, Bd. III, Heft 5.

einem bestimmten Entwicklungsstadium hervorrufen. Wenn dieses letzte überschritten ist, wird die Induktion nicht wirksam genug und die durch frühere Induktion verursachte Entwicklung geht weiter.

Ich habe oft aus den Kulturen von N. Eckloniana Pflanzen genommen, um ihren Zustand unter dem Mikroskop zu sehen; möglicherweise habe ich nachher diese Prothallien, anstatt auf die untere Seite, auf die obere gelegt, so daß der von mir gefundene Fall wahrscheinlich auf demselben Grunde beruht, wie der von De Bary beschriebene.

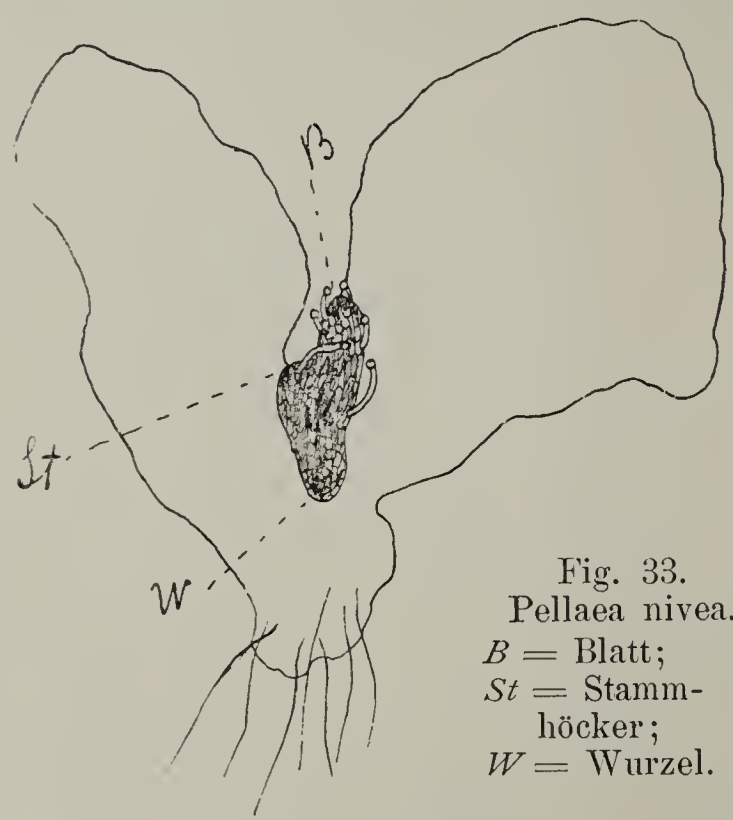


Fig. 33.
Pellaea nivea.
B = Blatt;
St = Stammhöcker;
W = Wurzel.

In den Kulturen von N. Eckloniana wurden noch einige eigentümliche Formen gefunden, z. B. entsprang aus der kleinen Prothalliumfläche ein ganz normal entwickeltes Blatt (Fig. 36) von bedeutender Größe, doch fehlte jegliche Spur einer Stammscheitelzelle oder Wurzelanlage.

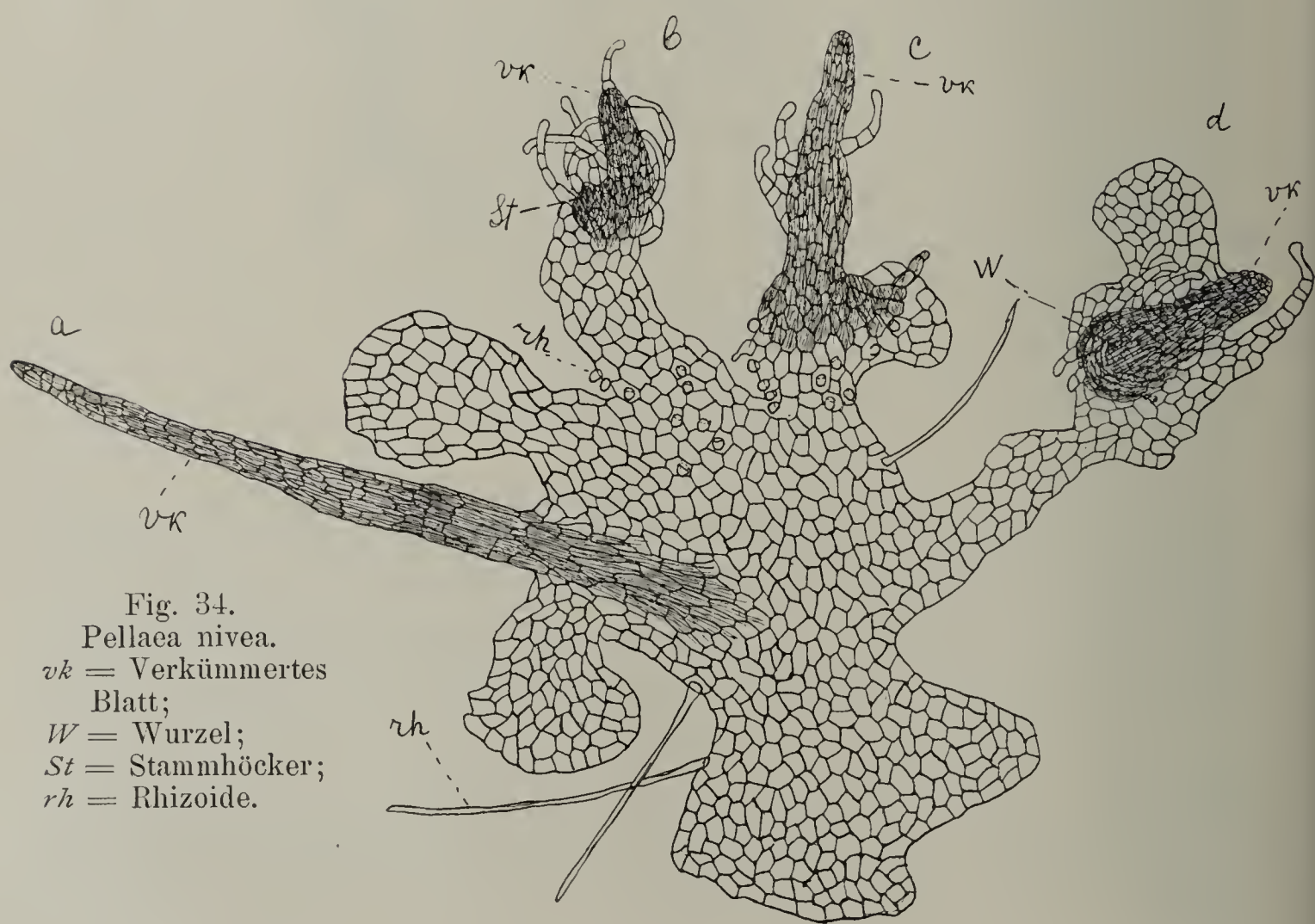


Fig. 34.
Pellaea nivea.
vk = Verkümmertes Blatt;
W = Wurzel;
St = Stammhöcker;
rh = Rhizoide.

Im anderen Falle wuchsen die unteren Zellen des Prothalliums, auf welchem der Sproßhöcker gebildet wurde, weiter nach vorn wieder in ein Prothallium aus.

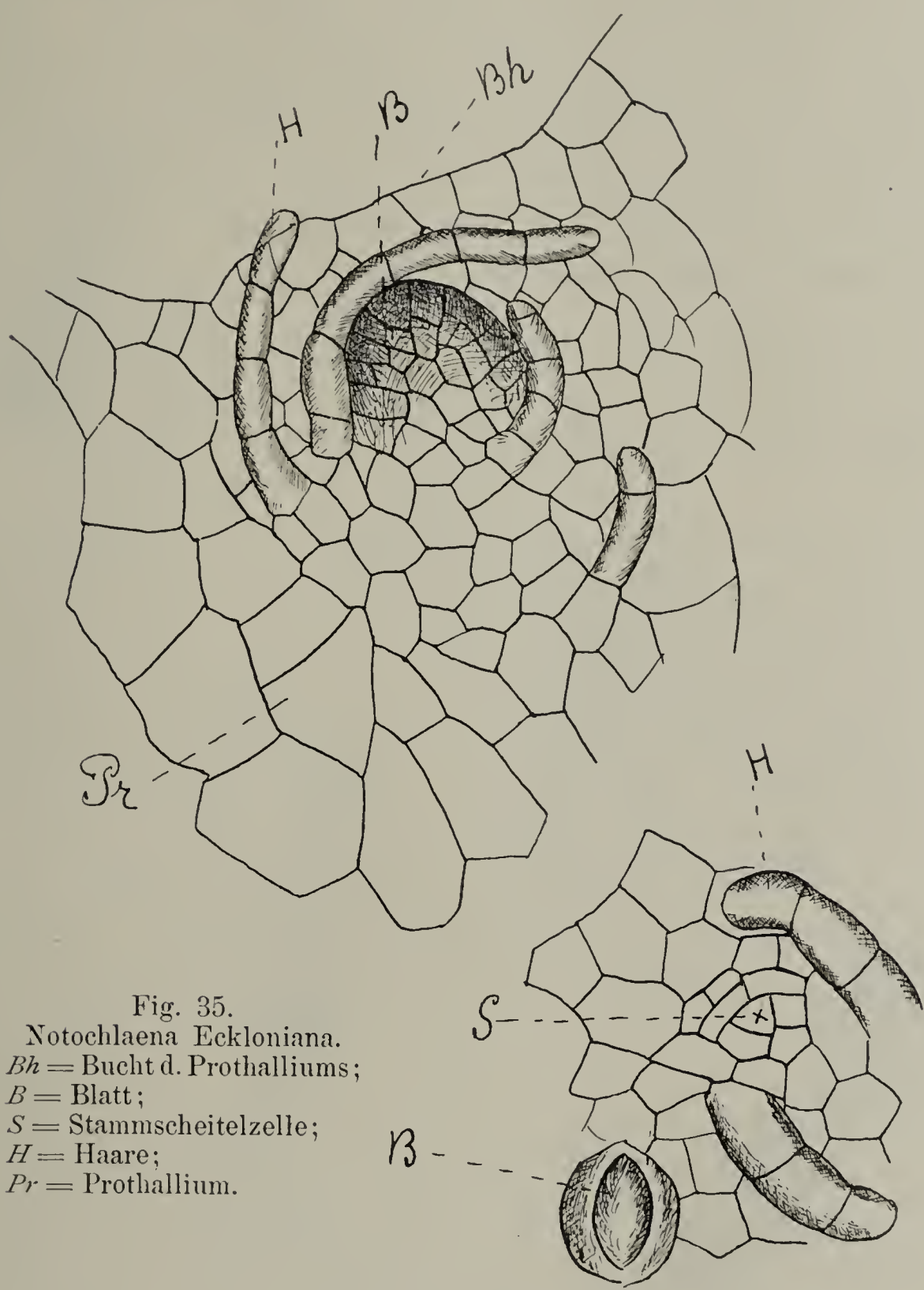


Fig. 35.
Notochlaena Eckloniana.
Bh = Bucht d. Prothalliums;
B = Blatt;
S = Stammscheitelzelle;
H = Haare;
Pr = Prothallium.

Pellaea tenera.

Zu den xerophilen mit Haaren bedeckten Farnen, die auf den Kalkfelsen von Südamerika wachsen, gehört auch P. tenera, eine ebenfalls apogame Art. Die Archegonien waren nie vorhanden, die Antheridien in geringer Zahl. Auch hier entwickelte sich aus dem apikalen Meristem des Prothalliums ein verkümmertes Blatt mit einer Blattscheitelzelle an der Spitze. Die Stammscheitelzelle differenzierte sich

an der Basis eines solchen Auswuchses unter der Bucht, wie es bei P. flavens der Fall war, von welcher überhaupt kein bedeutender Unterschied in der Entstehung und Entwicklung der apogamen Pflanze bei P. tenera besteht. Nur die ersten Teilungen für die Bildung des Stammhöckers entwickelten nicht einen so stark über das Gewebe des Prothalliums hervorragenden Höcker und gingen allmählich in diesen letzten über.

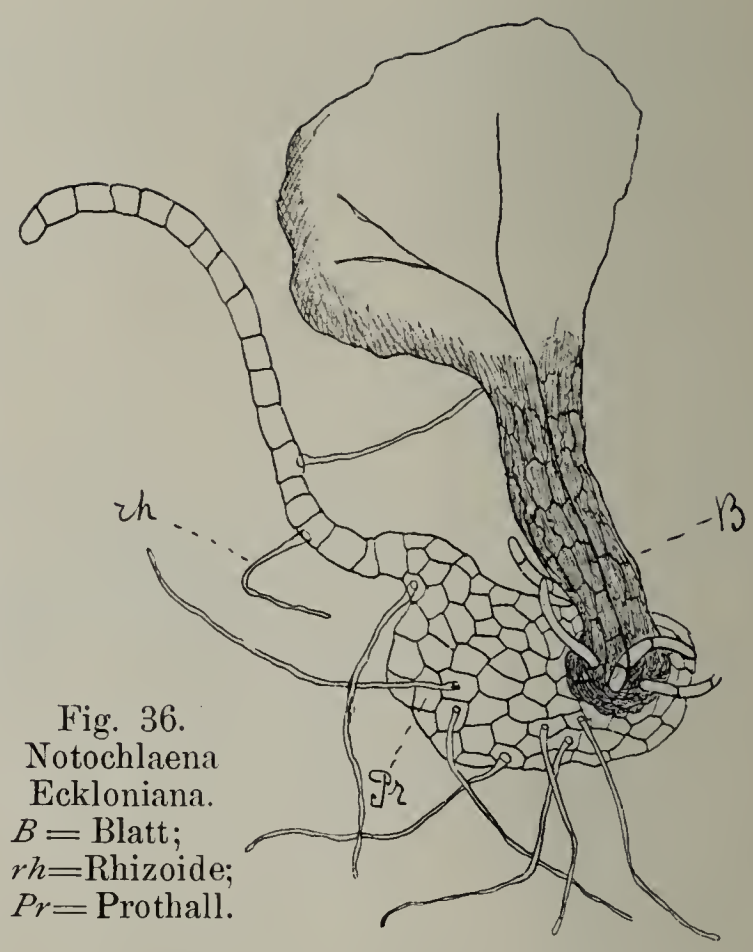


Fig. 36. Notochlaena Eckloniana. *B* = Blatt; *rh* = Rhizoide; *Pr* = Prothall.

Notochlaena sinuata.

Notochlaena sinuata, auch eine auf dem trockenen Boden des Gebirges von Südamerika heimische Form, besitzt apogame Pflanzen, die außerordentlich dicht mit Schuppen bedeckt sind. Die Geschlechtsorgane fehlen gänzlich,

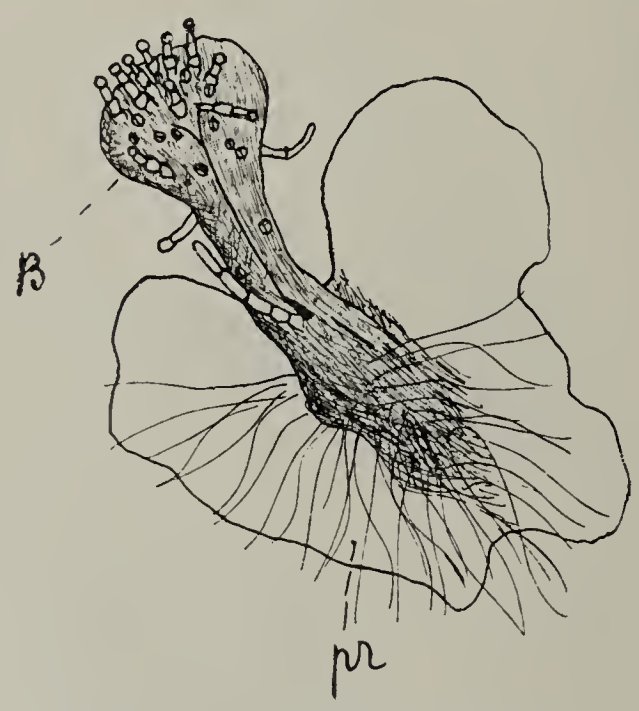


Fig. 37. Notochlaena sinuata. *B* = Blatt; *St* = Stammhöcker; *vk* = Verkümmertes Blatt; *pr* = Prothallium. (Schraffierte Zone ist mehrschichtig.)

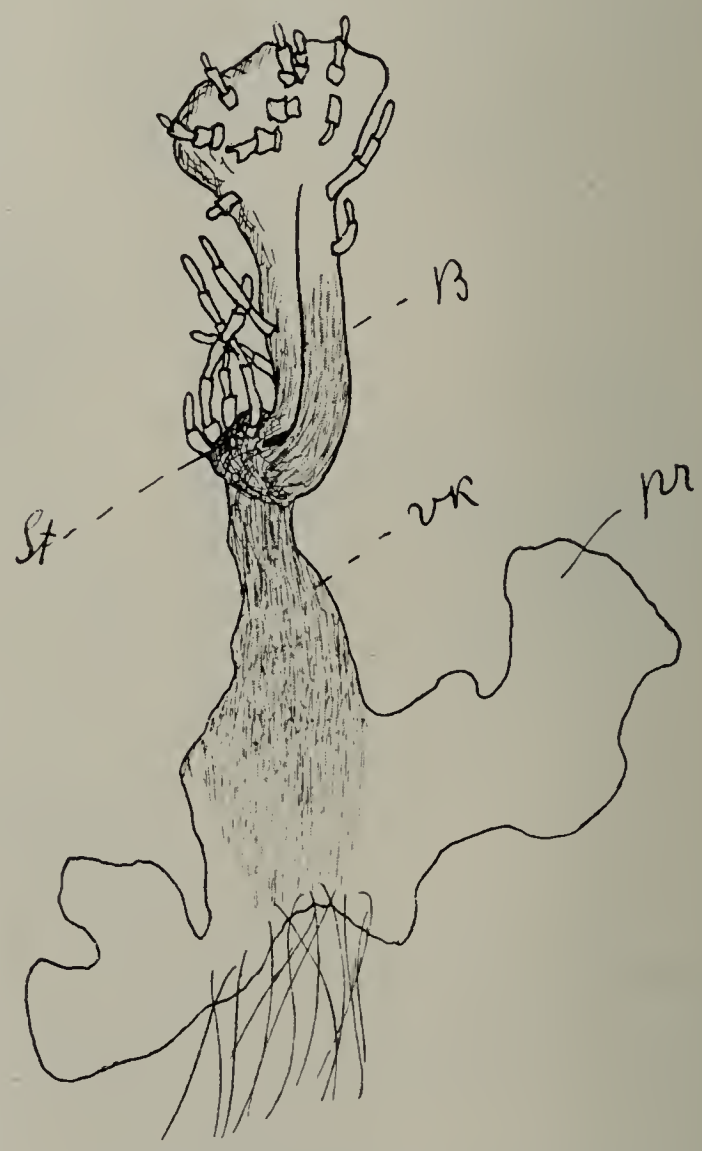


Fig. 38. Notochlaena sinuata.

die weiblichen sowohl wie die männlichen. In der Entwicklung der apogamen Pflanze zeigten sich einige Abweichungen von der bis jetzt bei den anderen Arten beschriebenen. Zwischen zwei Prothalliumlappen bildeten sich oft zwei verkümmerte Blätter in einiger Entfernung voneinander, manchmal aber so nahe, daß sie auf einem gemeinsamen basalen Teile zusammensaßen; aber fast immer entwickelte eines von ihnen auf sich eine Sproßvegetation. Manchmal waren auf einem Prothallium drei verkümmerte apogame Pflanzen, bzw. Blätter, vorhanden, die eine verschiedene Stufe der Entwicklung zeigten. Wenn nur ein Mittellappen aus der Bucht des Prothalliums gebildet wurde, so war dieser fast immer sehr kräftig entwickelt und fast zylindrisch, doch besaß er manchmal keine Tracheïden. Bemerkt werden soll noch, daß unter einem solchen verkümmerten Blatte die ganze Mittellinie des Prothalliums bis zur Basis, wo die Rhizoiden sich befinden, mehrschichtig war und ein ähnliches Polster bildete, wie es bei nicht apogamen Arten vorhanden ist, wo es die Archegonien trägt. In diesem Polster waren gewöhnlich die Tracheïden früher angelegt als im verkümmerten Blatte selbst. In allen Fällen, die ich untersucht habe, entwickelte sich nicht an der Spitze des Mittellappens die Blattscheitelzelle wie bei den anderen apogamen Farnen. So können wir nur nach der Analogie mit diesen letzteren schließen, daß dies Gebilde ebenfalls ein verkümmertes Blatt ist. Einmal fand ich auch, daß als Verlängerung des Polsters aus der Bucht ein vollständig normal entwickeltes Blatt hervorwuchs, und, obwohl es eine bedeutende Größe erreicht hat, war an der Basis die Stammscheitelzelle nicht vorhanden (Fig. 37). Der Mittellappen wurde nie so lang wie bei den anderen Arten; bald sah man seitlich auf ihm, meistens weit nach oben, einen Höcker sich bil-

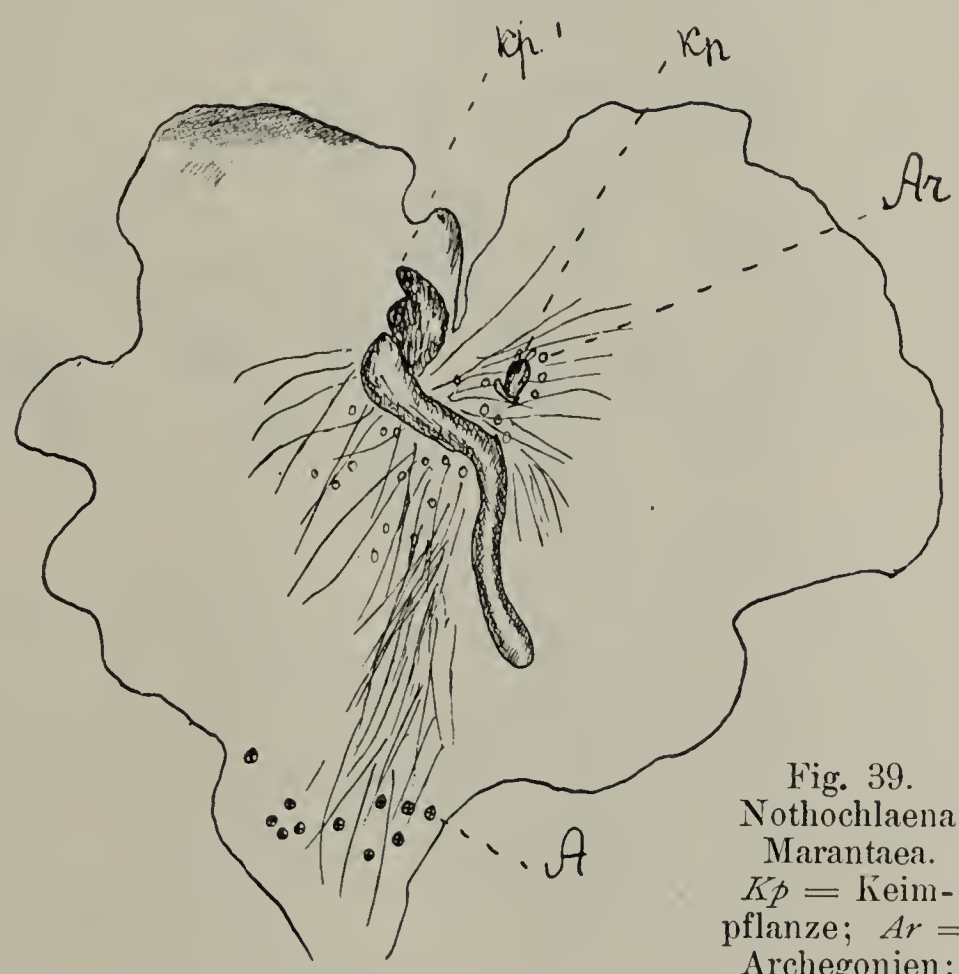


Fig. 39. Nothochlaena Marantaea. *Kp* = Keimpflanze; *Ar* = Archegonien; *A* = Antherid.

den, der sich frühzeitig mit vielen Haaren umgab, sehr rasch weiterwuchs und die Blattscheitelzelle differenzierte. Dieses Blatt wuchs manchmal sehr rasch und entwickelte Tracheïden, während dies bei dem verkümmerten Blatte, auf welchem es entstand, nicht der Fall war (Fig. 38). Nur einmal bin ich dem Falle begegnet, daß auf dem verkümmerten Blatte ein Höcker sich bildete, der die Stammscheitelzelle trug, ohne daß die Blattscheitelzelle sich vorher anlegte. Auch hierin besteht ein Unterschied in der Entwicklung der apogamen Pflanze von N. sinuata von den anderen vorher beschriebenen Arten, wo nach der Bildung des verkümmerten Blattes immer eine Stammscheitelzelle sich bildete. Die Stammscheitelzelle erscheint hier zwischen diesem neuen Blattscheitel und dem verkümmerten Blatte. Dieselbe Folge der Sproßgliederanlage hat Berggren[1]) bei Notochlaena distans gefunden. Die Wurzel entsteht sehr spät, manchmal nach der Entfaltung einiger Blätter, wie es der Fall bei den anderen Arten ist, wenn die Sproßglieder hoch auf das verkümmerte Blatt transportiert wurden.

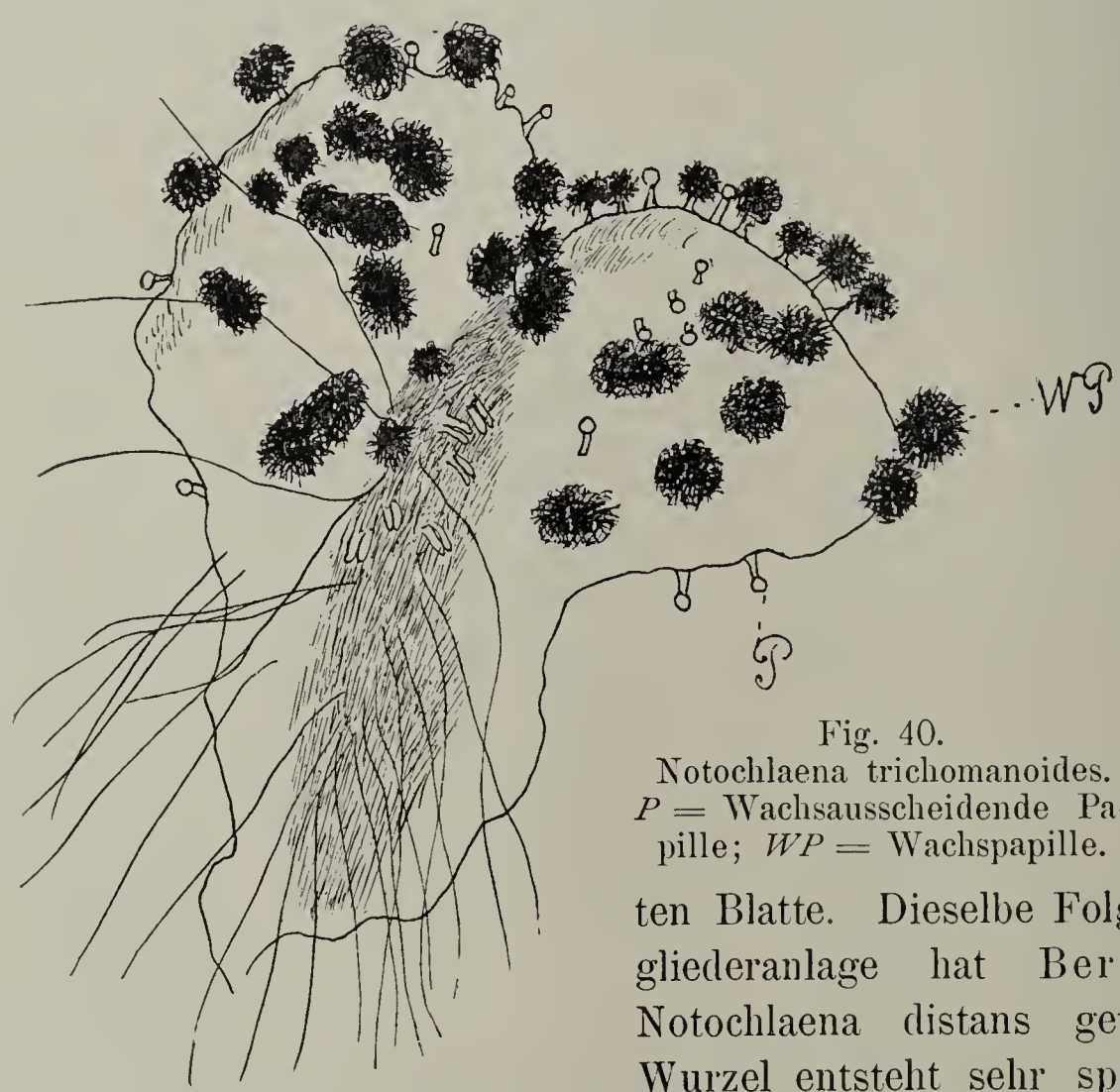


Fig. 40.
Notochlaena trichomanoides.
P = Wachsausscheidende Papille; *WP* = Wachspapille.

Außer diesen fünf beschriebenen Arten habe ich noch einige Cheilanthes- und Notochlaena-Arten untersucht, nämlich: Ch. tomentosa, Ch. persica, Ch. fragrans, Not. Marantae, Not. squamosa, Not. trichomanoïdes, Not. vellea und Not. languinosa. Keine von diesen war apogam. Bei Not. Marantae habe ich einmal auf einem Prothallium zwei Keimpflanzen gefunden (Fig. 39). Vielleicht ist diese Eigentümlichkeit auf Verletzung des apikalen Meristems zurückzuführen.

---

1) Berggren, Notochlaena distans. Bot. Zentralbl. 1888.

Hinzuweisen ist noch auf das eigentümliche Aussehen des Prothalliums von Not. trichomanoïdes und Not. Schaffneri, das von Wachs ausscheidenden Papillen hervorgerufen wird (Fig. 40).

Dunkelkulturen von Pellaea flavens.

Ein Teil der Kulturen von P. flavens wurde verdunkelt, als der erste Höcker in der Bucht gar nicht oder kaum entwickelt war, und zwar mit doppelt gefaltetem Seidenpapier. Nach zwei- bis viermonatlichem Aufenthalt im Dunkeln habe ich die Prothallien allmählich zu meinen Untersuchungen genommen. Zuerst wurden die im Dunkeln erwachsenen Prothallien fadenförmig, dann nahmen sie nach und nach eine sehr unregelmäßige Form an; die Herzform wurde nie entwickelt, zuweilen sogar war das Prothallium auf wenige Zellen beschränkt. Auch die jungen apogamen Pflanzen unterschieden sich sehr von den in normalen Bedingungen wachsenden. Sie bildeten sich fast immer in der Anzahl von 2—5 auf ein und demselben Prothallium: zuerst

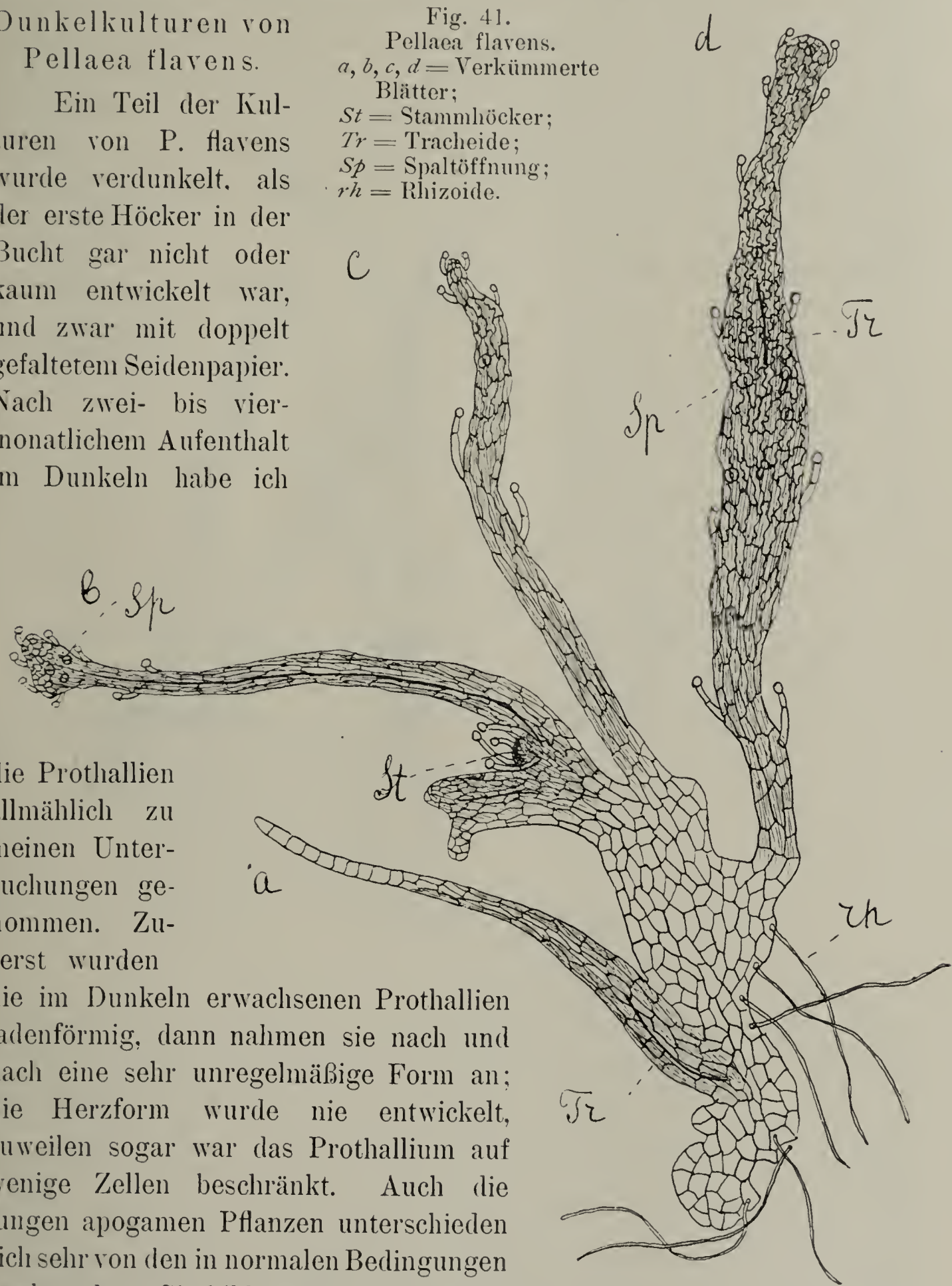


Fig. 41.
Pellaea flavens.
a, b, c, d = Verkümmerte Blätter;
St = Stammhöcker;
Tr = Tracheide;
Sp = Spaltöffnung;
rh = Rhizoide.

wuchsen immer die verkümmerten Blätter, welche alle Übergänge von fadenförmigen oder mit undifferenzierten Zellen versehenen Spreiten zu den ziemlich hoch entwickelten Blättern mit einer Sproßvegetation zeigten. Es scheint aber, daß diese hoch entwickelten Blätter und die Sproßvegetation deshalb gebildet wurden, weil doch ziemlich viel Licht durch das Seidenpapier hindurchdrang. Auf Fig. 41 sieht man ein Prothallium mit fünf apogamen Blättern, die verschiedene Stufen der Entwicklung erreicht hatten. Bei allen diesen Pflanzen geht das Gewebe des Prothalliums allmählich in ein Blatt über (*a*); aus einschichtigem Gewebe wird mehrschichtiges mit langgestreckten Zellen und manchmal mit den im Innern verlaufenden Tracheïden versehenes. Im dargestellten Falle ist das Blatt *a* an seiner Spitze zu einem Faden reduziert. Als ich nachher die Exemplare, welche

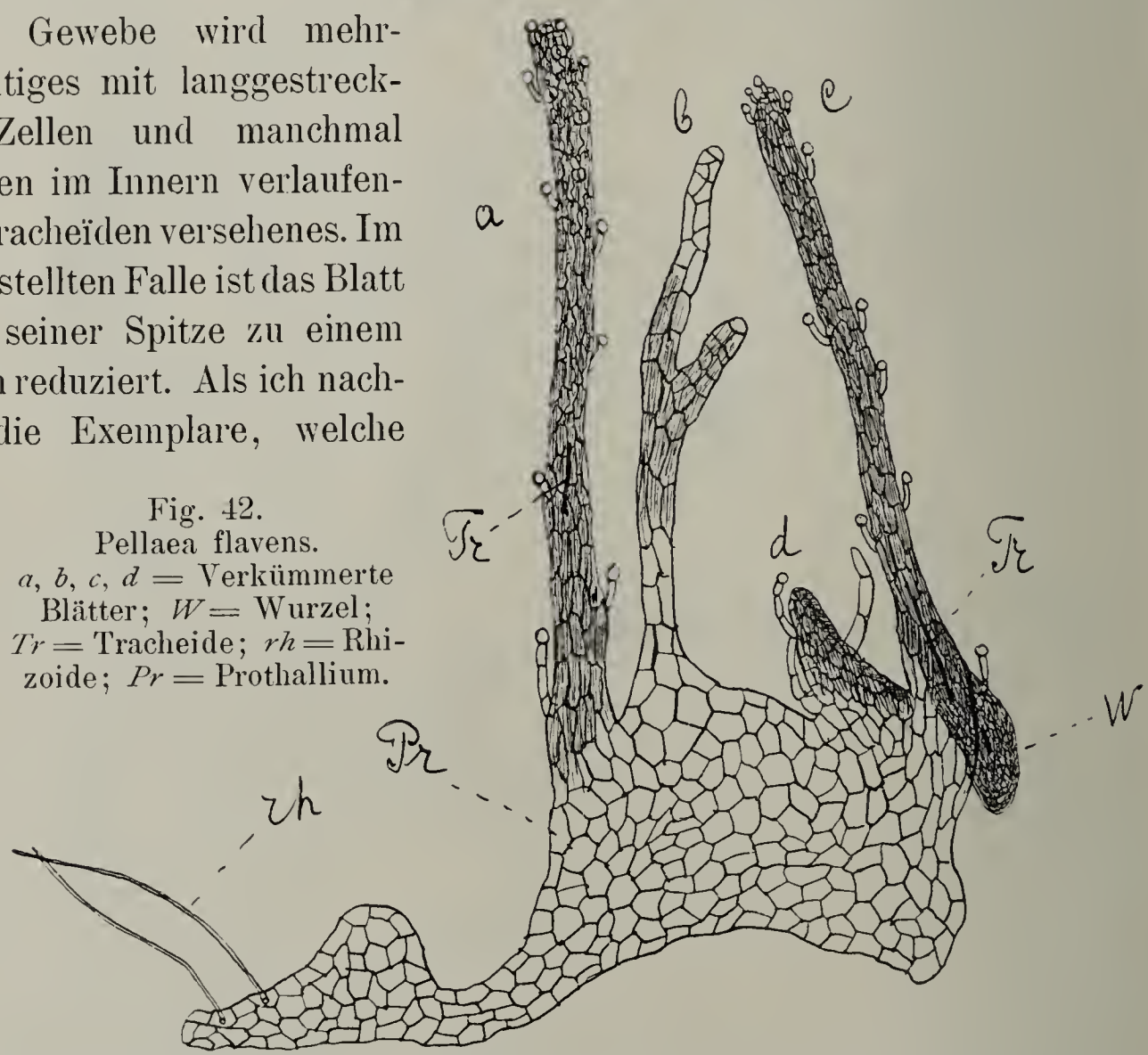
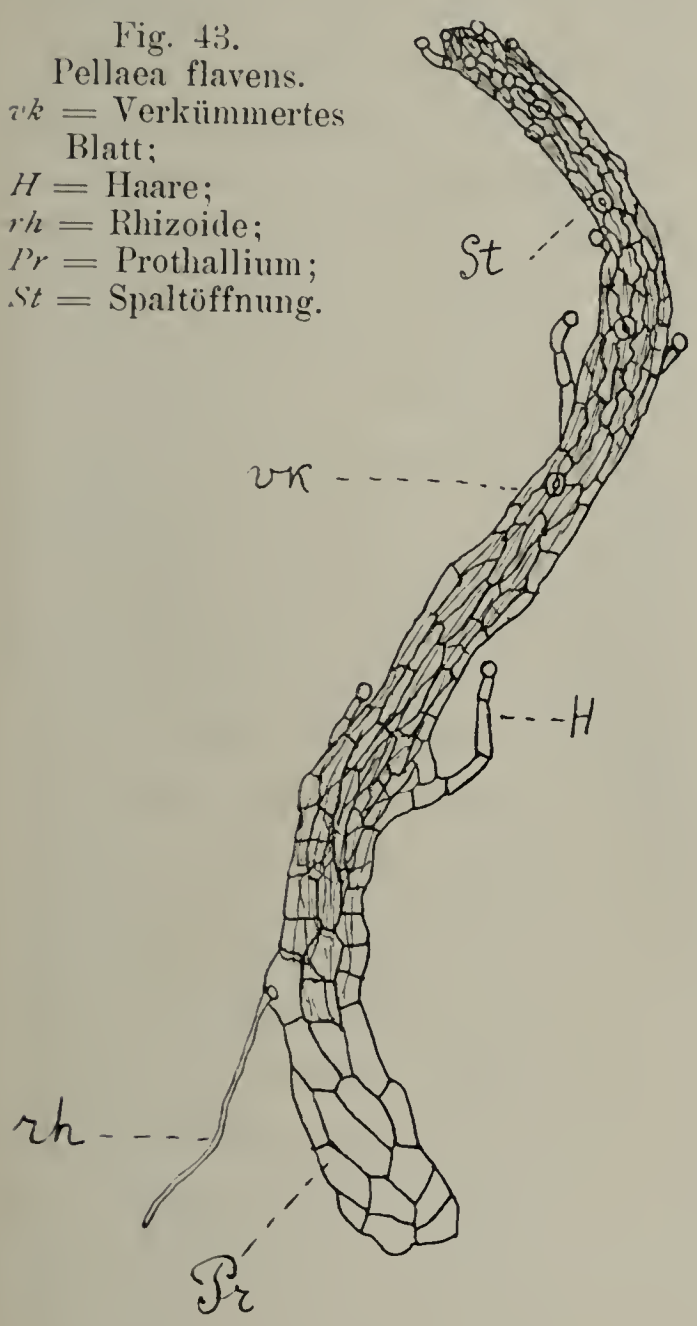


Fig. 42.
Pellaea flavens.
a, *b*, *c*, *d* = Verkümmerte Blätter; *W* = Wurzel; *Tr* = Tracheide; *rh* = Rhizoide; *Pr* = Prothallium.

längere Zeit im Dunkeln verweilten, untersuchte, fand ich, daß diese Blätter sich später weiter entwickelten, mit Spaltöffnungen und Haaren bedeckt wurden; auch die Flächenzellen erhielten mit der Zeit gewellte Wände, was auch für die normalen Blätter charakteristisch ist. Von diesen Zellen zu den einfachen polyedrischen des Prothalliums besteht ein ganz allmählicher Übergang, wie Blatt *d* zeigt. Oft entwickelte sich auf einem solchen Blatte, bald höher, bald niedriger, ein Stammhöcker und im Innern der Gewebe des Blattes eine Tracheïde, die zu der Stammknospe führte (*b*). Die Verkümmerung des Blattes geht manchmal so weit, daß es sehr schwer ist, in solchen Gebilden die Blätter zu erkennen, z. B. ver-

zweigten sich einige Blätter, welche kaum aus wenigen Zellen bestanden, (Fig. 42), und nur nach viermonatlicher Verdunkelung trat ihre Blattnatur deutlicher hervor. Auf Fig. 42 sieht man ein Blatt, das an seiner Basis eine Wurzel trägt; die Stammscheitelzelle ist dagegen noch nicht vorhanden. Im allgemeinen aber waren die Fälle, wo die Wurzel so früh erschien, außerordentlich selten; gewöhnlich, wie wir sehen werden, bildet sie sich sehr spät bei den verdunkelten Exemplaren. Manchmal ist fast das ganze Blatt auf einen Faden reduziert, und nur an seiner Basis bemerkt man einige langgestreckte Zellen, welche allmählich

Fig. 43.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
H = Haare;
rh = Rhizoide;
Pr = Prothallium;
St = Spaltöffnung.



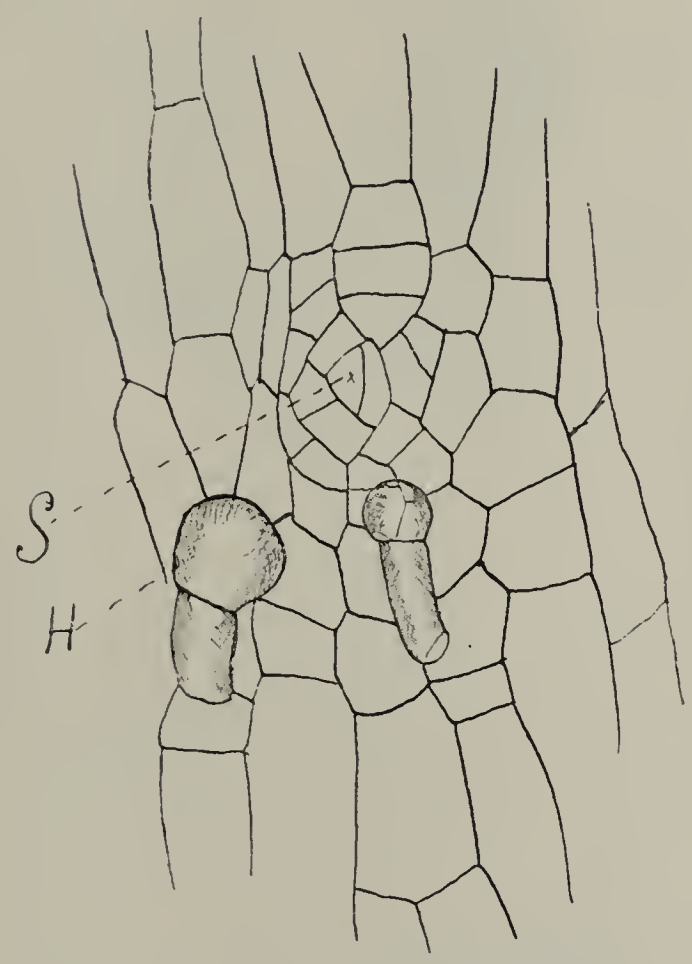


Fig. 44. Pellaea flavens.
S = Stammscheitelzelle; *H* = Haare.

in das Prothallium übergehen. Wie wir aber noch sehen werden, ist ein solches verkümmertes Blatt zu weiterer Entwicklung fähig.

Nach viermonatlicher Verdunkelung begegnete man nur ausnahmsweise Prothallien, welche zu gleicher Zeit viele verkümmerte Blätter trugen: fast immer war der gemeinsame Teil des Prothalliums abgestorben, viele Blätter gingen zugrunde, die übrigen standen jetzt voneinander abgesondert, und es waren gewöhnlich kaum einige Prothalliumzellen an der Basis von jedem Blatt sichtbar (Fig. 43), von denen jetzt

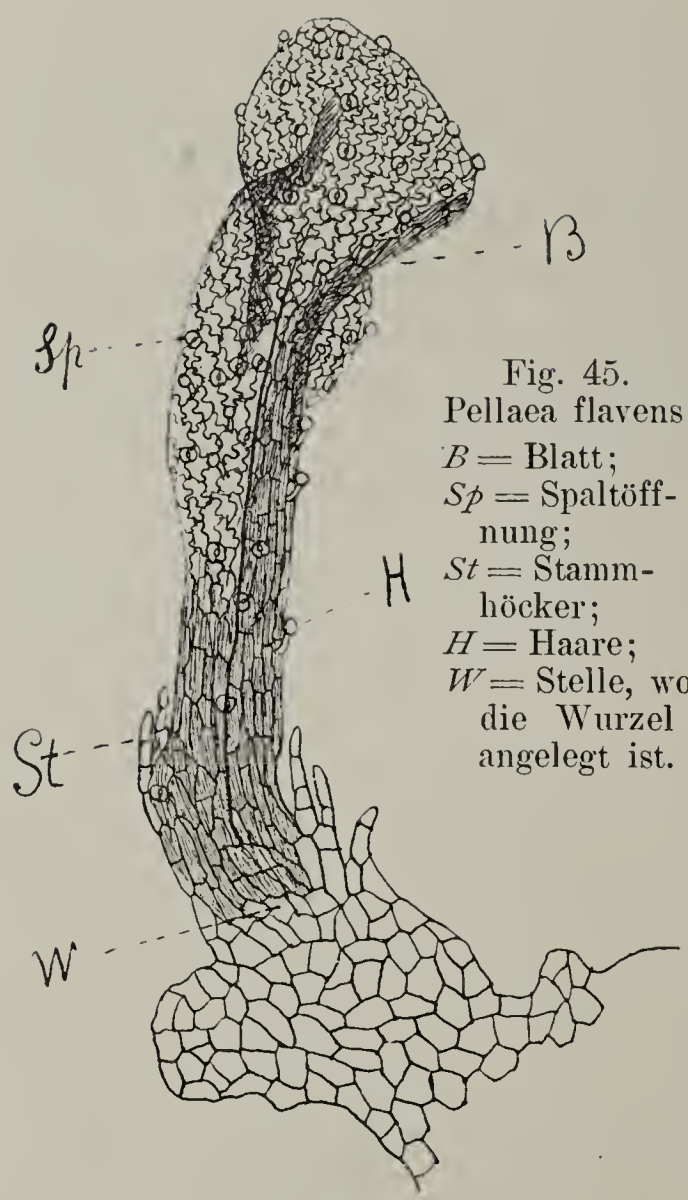


Fig. 45. Pellaea flavens
B = Blatt;
Sp = Spaltöffnung;
St = Stammhöcker;
H = Haare;
W = Stelle, wo die Wurzel angelegt ist.

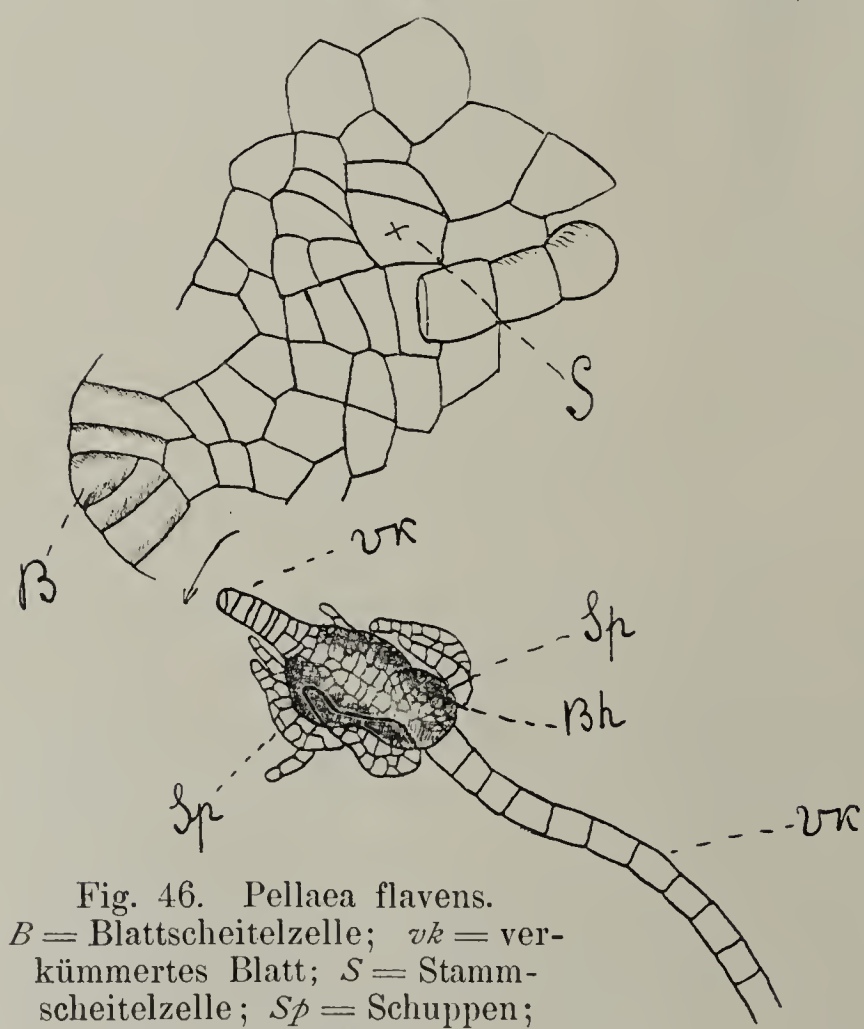


Fig. 46. Pellaea flavens.
B = Blattscheitelzelle; *vk* = verkümmertes Blatt; *S* = Stammscheitelzelle; *Sp* = Schuppen; *Bh* = Blatthöcker.

Rhizoiden entsprangen. Die am Leben gebliebenen verkümmerten Blätter zeigten auch verschiedene Stufen der Ausbildung und waren zu weiterer Entwicklung fähig. Bei einigen Blättern war die Lamina ziemlich groß und hoch differenziert: die Wände der Zellen waren gewellt (Fig. 44), mit Spaltöffnungen und Haaren versehen. Die Stammscheitelzelle bildete sich sehr spät auf dem Stiele des Blattes selbst. Auf der dargestellten Figur sind nur die ersten Teilungen vorhanden (auf der Fig. 44 links, wo zwei Haare stehen). Die Tracheïden werden im Blatte, unabhängig von der Stammknospe, gebildet: sie verlaufen viel weiter nach unten als bis zu dem Orte, wo die Stammknospe erscheint, und zwar in gerader Richtung, ohne sich dieser Stelle zu nähern. Die unabhängige Anlage der Tracheïden von der Stammscheitelzelle wird auch dadurch bewiesen, daß erstere häufig der ganzen Länge nach in gerader Richtung schon ausgebildet sind, während die ersten Teilungen für die Stammscheitelzelle noch fehlen. Die Wurzel wird noch später als der Stammhöcker gebildet. Die ersten Teilungen werden unter dem Tracheïdenstrang im Innern des Gewebes der Blattstielbasis

eintreten (Fig. 45). Auf diesem Präparate waren nur die präliminären Teilungen zur Bildung der Wurzel vollendet, die dreieckige Zelle aber konnte man noch nicht unterscheiden, wie auch die Stammscheitelzelle noch nicht ganz gebildet war. Interessant zu erwähnen ist hier noch die Bildung von Auswüchsen des Blattes und des Stieles, welche senkrecht zu der Oberfläche der zuerst entstandenen Lamina sich befanden.

Einmal habe ich zwei Blätter mit gut entwickelter Lamina dicht nebeneinander, aus einem Prothallium entspringend, beobachtet. Unten war ein Höcker vorhanden, aber ich konnte auf ihm die Stammscheitelzelle nicht finden.

Fast alle verkümmerten Blätter, die ich nach viermonatlicher Verdunkelung untersuchte, bildeten auf sich einen beblätterten Sproß. Die Lage, welche die neuentstandenen Sproßglieder auf dem verkümmerten Blatte hatten, war bei den einzelnen Individuen verschieden: sie standen entweder an der Spitze desselben, in der Mitte oder an der Basis, am häufigsten aber ziemlich oben auf dem Blatte. So oft die verkümmerten Blätter aus einem Faden bestanden, traten die Teilungen in einer oder mehreren nebeneinander stehenden Zellen desselben auf und führten zur Bildung eines Zellpolsters. Später teilten sich auf einer Seite des Polsters die Zellen besonders lebhaft und wurden sehr reichlich mit Protoplasma angefüllt; dann bildete sich ein Höcker, der

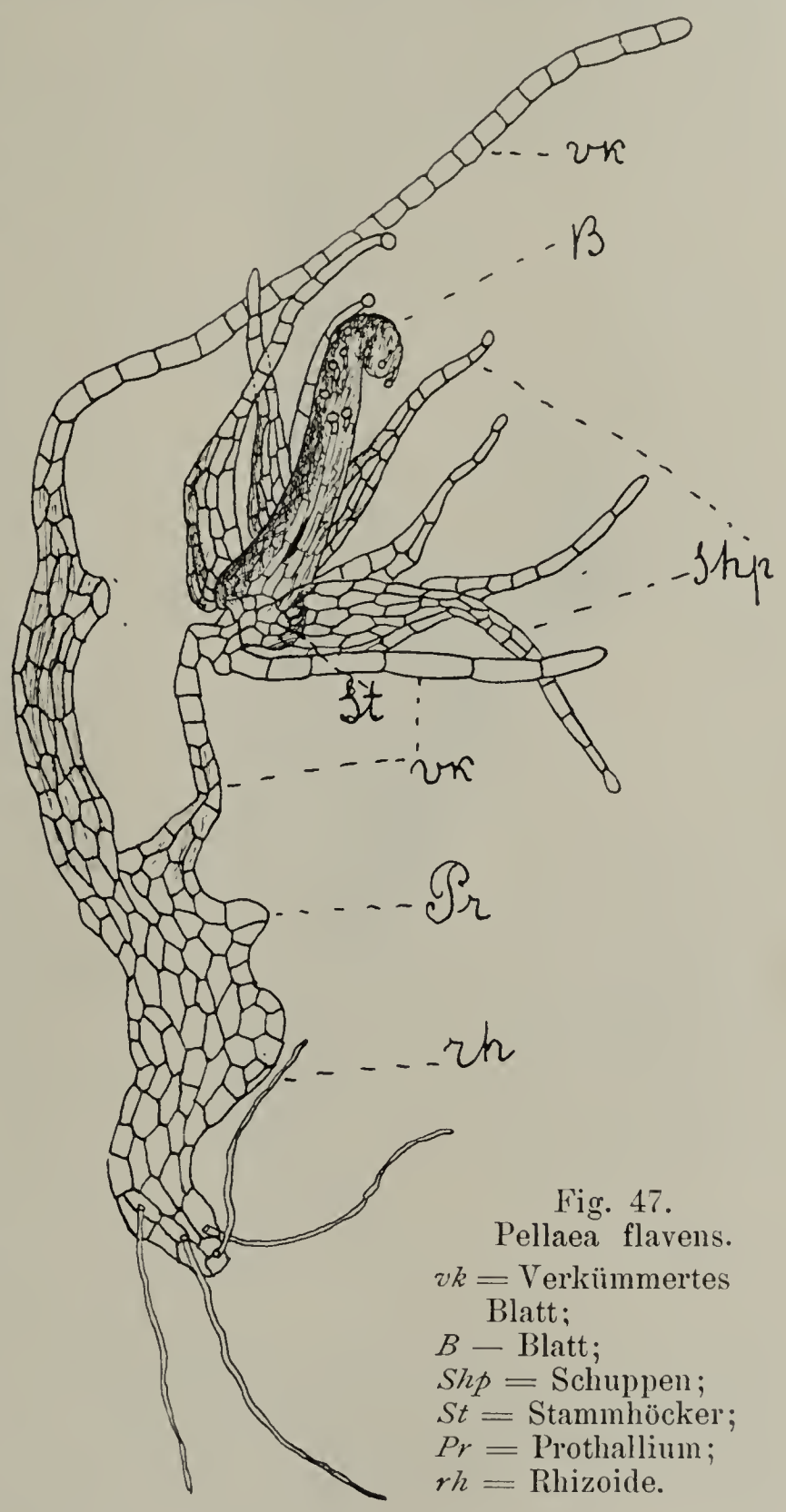


Fig. 47.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
B — Blatt;
Shp = Schuppen;
St = Stammhöcker;
Pr = Prothallium;
rh = Rhizoide.

sich mit später zu Schuppen werdenden Haaren bedeckte. Die Teilungen auf Fig. 46 zeigen uns, daß dieser Höcker ein Blatthöcker ist: er erhebt sich weit über das Polster und wächst sehr schnell heran. Nach einiger Zeit erscheint hinter dem Blatthöcker auf dem früher entstandenen Zellpolster die Stammscheitelzelle, so daß sie auf diese Weise durch das Blatt gestützt wird (Fig. 46). Bei diesen hoch an den Blättern entstandenen Sprossen entwickelte sich die Wurzel noch später als bei den auf dem Prothallium selbst gebildeten. Auch die spärlich vorhandenen Tracheïden erschienen sehr spät in dem verkümmerten Blatte selbst, wie auch bei dem auf ihm entstandenen Sprosse (Fig. 47). Die auf dieser Figur dargestellte junge Pflanze ist reichlich durch aus dem Faden entspringende Schuppen geschützt, was man leicht verstehen wird in Anbetracht der Tatsache, daß dieser Faden nichts anderes als ein verkümmertes, seiner Natur nach zu solchen Bildungen fähiges Blatt ist. In vielen Fällen bildete sich die Wurzel an der Basis des verkümmerten Blattes selbst früher, als bei dem auf ihm entstandenen Sproß. So oft der neue Sproß hoch auf dem verkümmerten Blatte entsteht, wird dieses letztere nach einiger Zeit ganz zur Seite gedrängt (Fig. 48), und dort, wo dieses Blatt mit der neuen Sproßvegetation in Kontakt steht, wird die Anordnung der Zellen des abortierten Blattes ganz verwischt, denn dieselben werden mit in die Entwicklung des neuen Sprosses hineingezogen. Auch die spätere Entstehung der Wurzel zu einer Zeit, wo das Blatt schon eine bedeutende Größe erreicht hat, ist hier gut zu verfolgen. So oft aber die neue Pflanze ziemlich weit von der Spitze des verkümmerten Blattes entsteht, kann man diese länger als im vorherigen Falle nach der Entwicklung des beblätterten Sprosses unterscheiden.

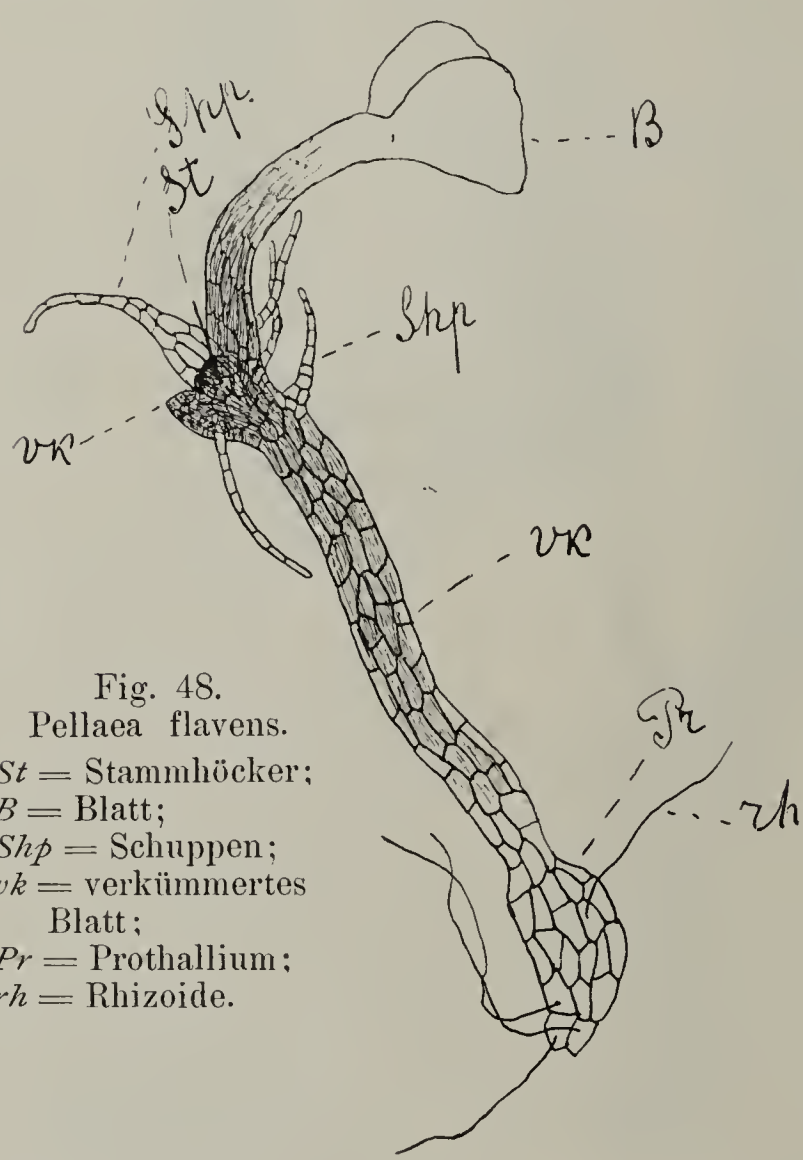


Fig. 48.
Pellaea flavens.
St = Stammhöcker;
B = Blatt;
Shp = Schuppen;
vk = verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
rh = Rhizoide.

Wie wir schon oben erwähnt haben, erreicht das verkümmerte Blatt selbst, auf welchem der Sproß entsteht, manchmal eine viel höhere Entwicklung, wahrscheinlich unter dem Einfluß des eingedrungenen Lichtes (Fig. 49): es verbreitert sich in eine Fläche mit gewellten Zellwänden, auf welchen sich Spaltöffnungen und Haare entwickeln, im Innern Tracheïden. Manchmal wuchs aus einem verkümmerten Blatte ein anderes ebenso verkümmertes, welches eine bedeutende Größe erreichte, ohne daß die Stammknospe gebildet wurde (Fig. 50).

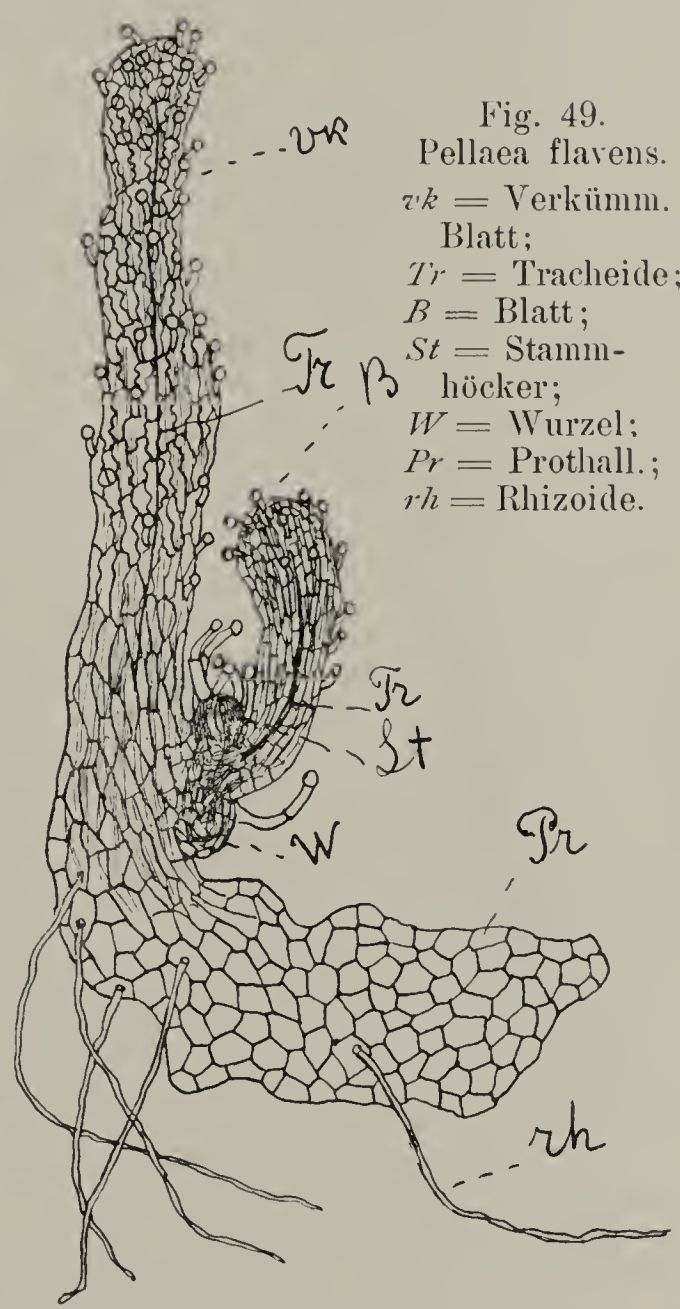


Fig. 49. Pellaea flavens.
vk = Verkümm. Blatt;
Tr = Tracheide;
B = Blatt;
St = Stammhöcker;
W = Wurzel;
Pr = Prothall.;
rh = Rhizoide.

Nach einem viermonatlichen Aufenthalt im Dunkeln wurde ein Teil der Kulturen $3^1/_2$ Wochen lang ans Licht gestellt; unter ihnen habe ich viele interessante Fälle gefunden, doch kann ich nicht sagen, ob der Einfluß des Lichtes oder nur die weitere Entwicklung diese Veränderungen veranlaßten, da ich keine Kontrollversuche machte.

Ein verkümmertes Blatt z. B. hatte drei fadenförmige Auswüchse an der Spitze (Fig. 51), wahrscheinlich Prothallien, welche auf aposporem Wege aus dem Sporophyten herauswuchsen.

In einem anderen Falle fand ich, daß aus der Spitze des verkümmerten Blattes ein neuer Sproß entstanden war: er war schon mit einer Tracheïde versehen, dagegen fehlte dieselbe dem verkümmerten Blatte, aus welchem er hervorging. Der obere rechte Teil des Blattes wuchs auch weiter, aber die Zellen, wo der Auswuchs entsprang, waren vertrocknet und braun, und ich konnte die Übergangszellen nicht unterscheiden, darum auch nicht sagen, ob hier ein Prothallium, eine Schuppe oder vielleicht eine Übergangsform zwischen beiden vorlag.

Zwischen diesen Exemplaren fand ich alle Übergänge vom Prothallium zum Blatte, und manchmal gingen die Zellen von beiden Generationen so allmählich ineinander über, daß es unmöglich war, eine scharfe Grenze zu ziehen.

Fig. 52 zeigt einen interessanten Fall: aus einem Prothallium entsprang ein verkümmertes Blatt, aus diesem wieder ein Prothallium, welches von neuem verkümmerte Blätter trug. Nach dem Verlauf der Zellen scheint es, daß die Blätter *a* und *b* unabhängig voneinander, aber dicht nebeneinander entstanden sind, und daß Blatt *b* an seiner Basis eine Stammknospe mit dem ersten normal entwickelten Blatte gebildet hat. Eine Eigentümlichkeit des Blattes (*a*), der wir sogleichnoch öfter begegnen werden, ist die prothalliumähnliche, einschichtige, seitliche Verbreiterung der Blattfläche. Bei einigen Individuen waren diese Auswüchse sehr groß, und die Charaktere des Prothalliums waren deutlich ausgeprägt.

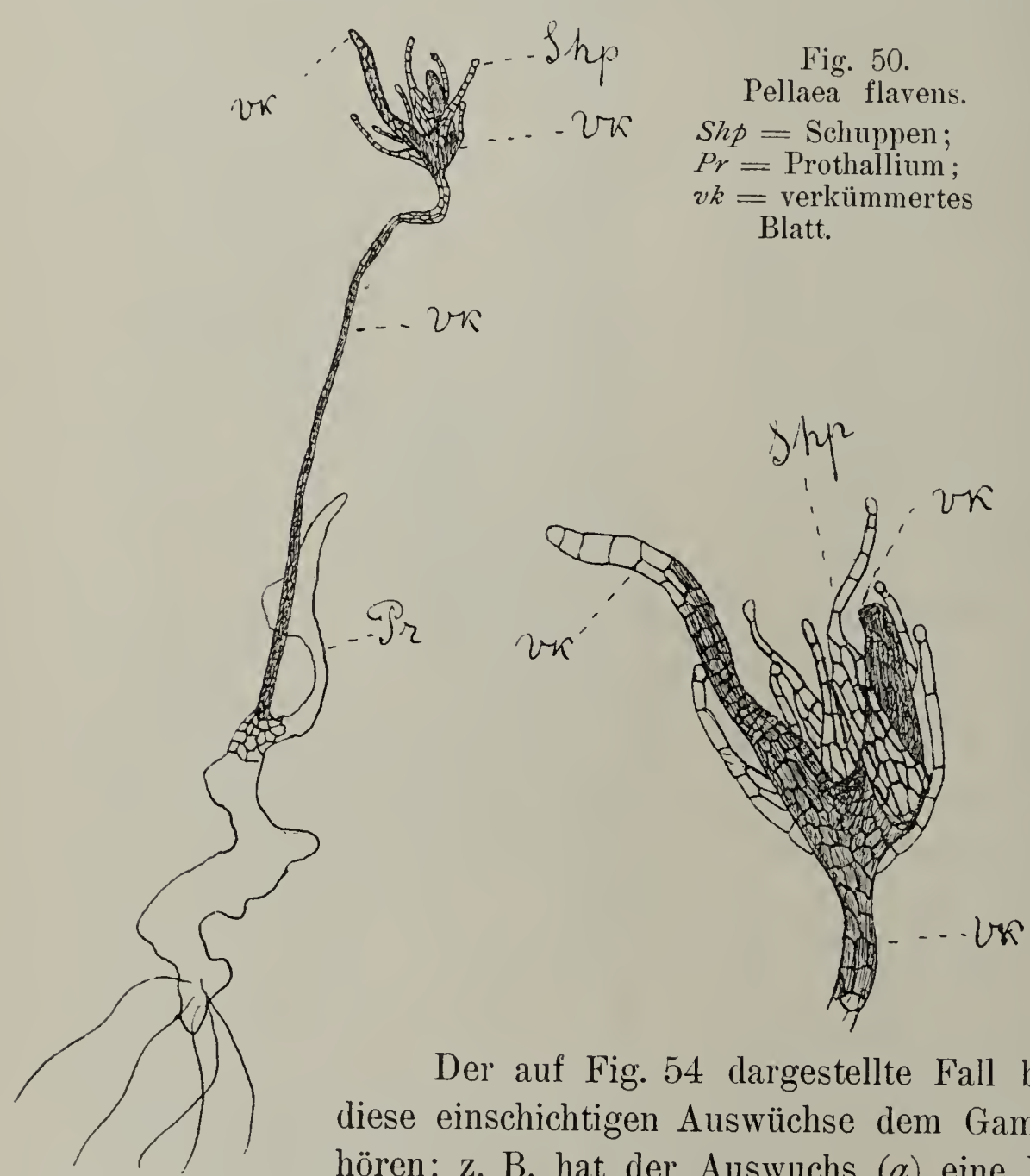


Fig. 50.
Pellaea flavens.
Shp = Schuppen;
Pr = Prothallium;
vk = verkümmertes Blatt.

Verschiedene Entwicklungsstufen der Sporophytenzellen und ihre verschiedene Lage in bezug zu den Gametophytenzellen sind gut auf den zwei nächsten Figuren zu sehen (Fig. 53, 54).

Der auf Fig. 54 dargestellte Fall beweist uns, daß diese einschichtigen Auswüchse dem Gametophyten angehören; z. B. hat der Auswuchs (*a*) eine herzförmige Gestalt, in der Bucht befindet sich ein mehrschichtiges Polster mit einer ganz differenzierten Blattscheitelzelle, und aus der Fläche des Prothalliums entspringen Rhizoiden. Der untere Auswuchs (*b*) zeigt an einer Stelle sehr lebhafte Teilung, und aus einer Zelle wächst schon ein Haar heraus; hier wird sich auch wahrscheinlich eine Blattscheitelzelle bilden.

Manchmal war das Blatt außerordentlich verkümmert und nur durch wenige Zellen repräsentiert (Fig. 55). Es entspringt aus einem Prothallium und hat zuerst nur einfache, langgestreckte Zellen, weiter nach oben sind einige davon etwas gewellt; dieses Blatt ist nur zwei bis vier Zellschichten dick an der Stelle, wo gewöhnlich von beiden Seiten des Blattes sich die Spaltöffnungen bilden. An seiner Spitze wächst dieses verkümmerte Blatt in ein großes Prothallium aus.

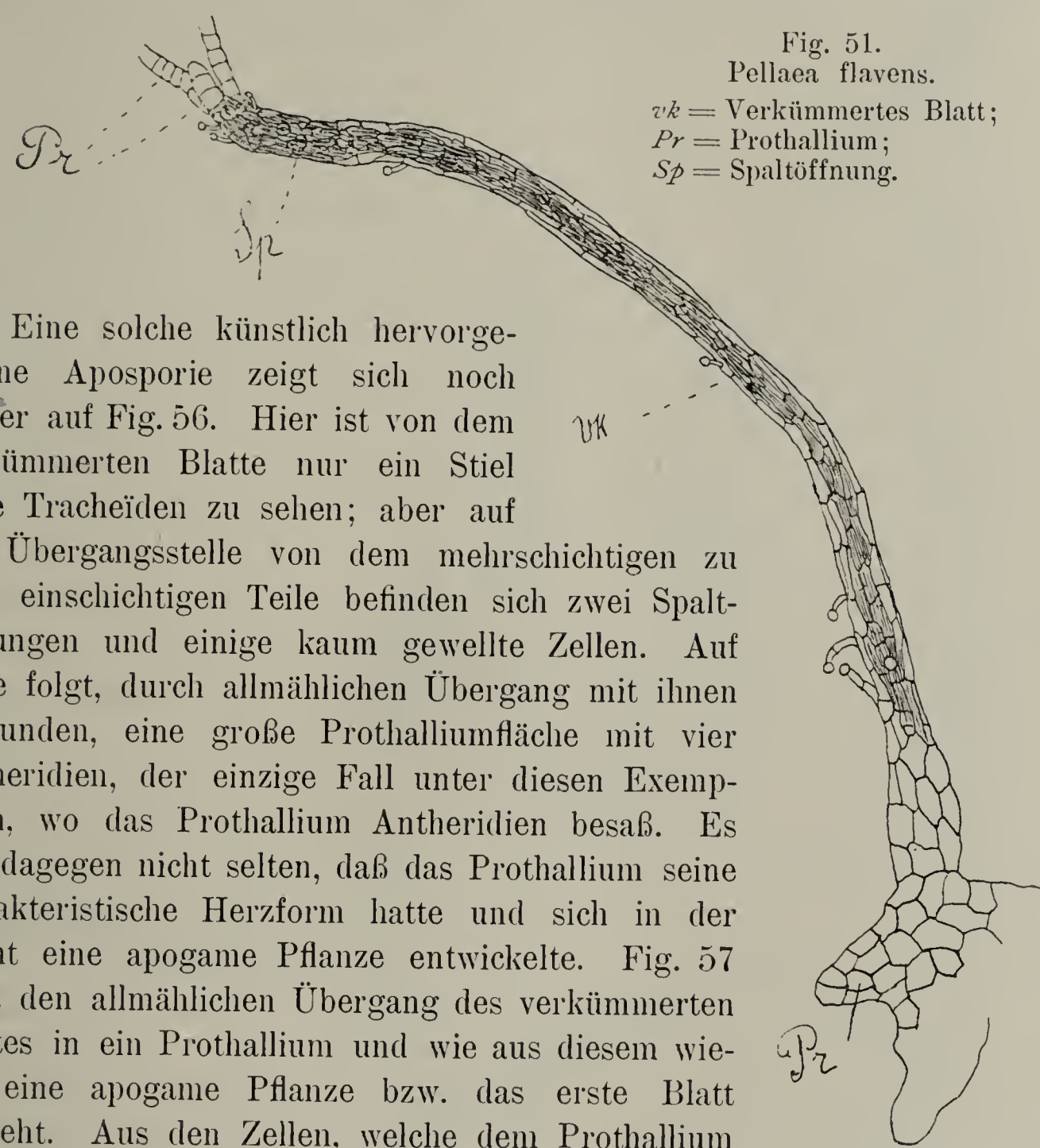


Fig. 51.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
Sp = Spaltöffnung.

Eine solche künstlich hervorgerufene Aposporie zeigt sich noch besser auf Fig. 56. Hier ist von dem verkümmerten Blatte nur ein Stiel ohne Tracheïden zu sehen; aber auf der Übergangsstelle von dem mehrschichtigen zu dem einschichtigen Teile befinden sich zwei Spaltöffnungen und einige kaum gewellte Zellen. Auf diese folgt, durch allmählichen Übergang mit ihnen verbunden, eine große Prothalliumfläche mit vier Antheridien, der einzige Fall unter diesen Exemplaren, wo das Prothallium Antheridien besaß. Es war dagegen nicht selten, daß das Prothallium seine charakteristische Herzform hatte und sich in der Bucht eine apogame Pflanze entwickelte. Fig. 57 zeigt den allmählichen Übergang des verkümmerten Blattes in ein Prothallium und wie aus diesem wieder eine apogame Pflanze bzw. das erste Blatt entsteht. Aus den Zellen, welche dem Prothallium angehören, wachsen zahlreiche Rhizoide aus. Dort aber, wo die Fläche zwei- oder mehrschichtig ist oder wo gewellte Sporophytenzellen vorhanden sind, stehen Spaltöffnungen. Wenn diese letzteren an der Grenze von dem einschichtigen und mehrschichtigen Gewebe sich befanden, war ihre Form etwas unregelmäßig und die Spalte sehr verengt. Nur in der Mitte der Fläche verlaufen Tracheïden, im Stiele aber fehlen sie; überhaupt ist der Stiel sehr wenig differenziert und zeigt Blattcharakter.

Sandkulturen von Pellaea flavens.

Ein Teil der Kulturen wurde auf Sand übertragen und zwar dieselben Entwicklungsstadien wie bei den beschriebenen, im Dunkeln kultivierten Pflanzen. Als ich sie nach 3 Monaten untersuchte, waren sie arm an Chlorophyll, doch waren die Prothallien größer und regelmäßiger als bei den Dunkelkulturen.

Wenn auch die Dunkel- und Sandkulturen eine Ähnlichkeit in mancher Beziehung zeigten, da beide Hungerformen darstellten, waren im ganzen die letzteren viel differenzierter in ihren Formen als die ersteren. Der Mittellappen, welcher aus der Bucht wuchs, war oft reichlich mit Haaren bedeckt, und auf ihm, bzw. auf dem verkümmerten Blatte, waren in einem Falle Spaltöffnungen gebildet (Fig. 58), was ich bei den Dunkelkulturen nie gesehen habe. Während bei den Dunkelkulturen immer viele einen verschiedenen Grad der Verkümmerung zeigende Blätter aus einem Prothallium hervorgingen, war dies bei den Sandkulturen eine relativ seltene Erscheinung, und wenn sie sich zeigte, so hatten die betreffenden Blätter eine ziemlich breite Fläche, auch waren die Zellen weiter differenziert, wahrscheinlich eine Einwirkung des Lichtes.

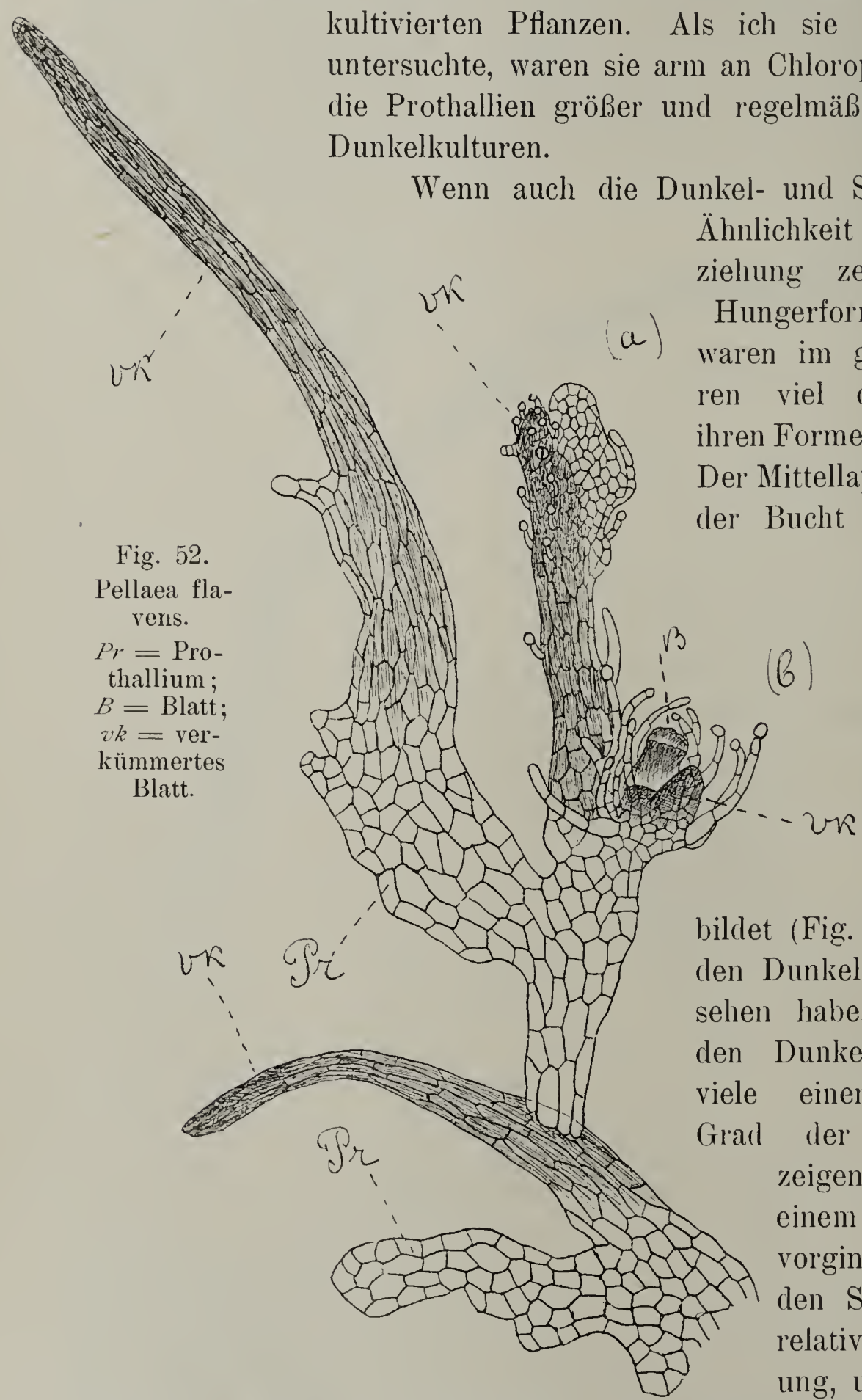


Fig. 52. Pellaea flavens. *Pr* = Prothallium; *B* = Blatt; *vk* = verkümmertes Blatt.

Ein Unterschied besteht auch in der Anlage der Wurzeln, die bei Sandkulturen viel früher erfolgt als bei Dunkelkulturen. Oft war auf dem Mittellappen die Wurzel schon gebildet, obwohl die Stammscheitelzelle noch nicht vorhanden war. Die Länge der Wurzel bei den Sandkulturen war sehr bedeutend. Bei den Sandkulturen war der beblätterte Sproß nicht so hoch auf den Mittellappen transportiert wie bei den Dunkelkulturen. Es entwickelte sich gewöhnlich aus dem Mittellappen bzw. verkümmertem Blatte ein zweites, ebenso verkümmertes, auf welchem erst die Sproßvegetation erschien; das ihr angehörige dritte Blatt sah fast immer normal aus und entwickelte früher Tracheïden als das zweite Blatt (Fig. 59); dieses letztere war zur Zeit der Entwicklung der dritten und vierten Blätter gewöhnlich

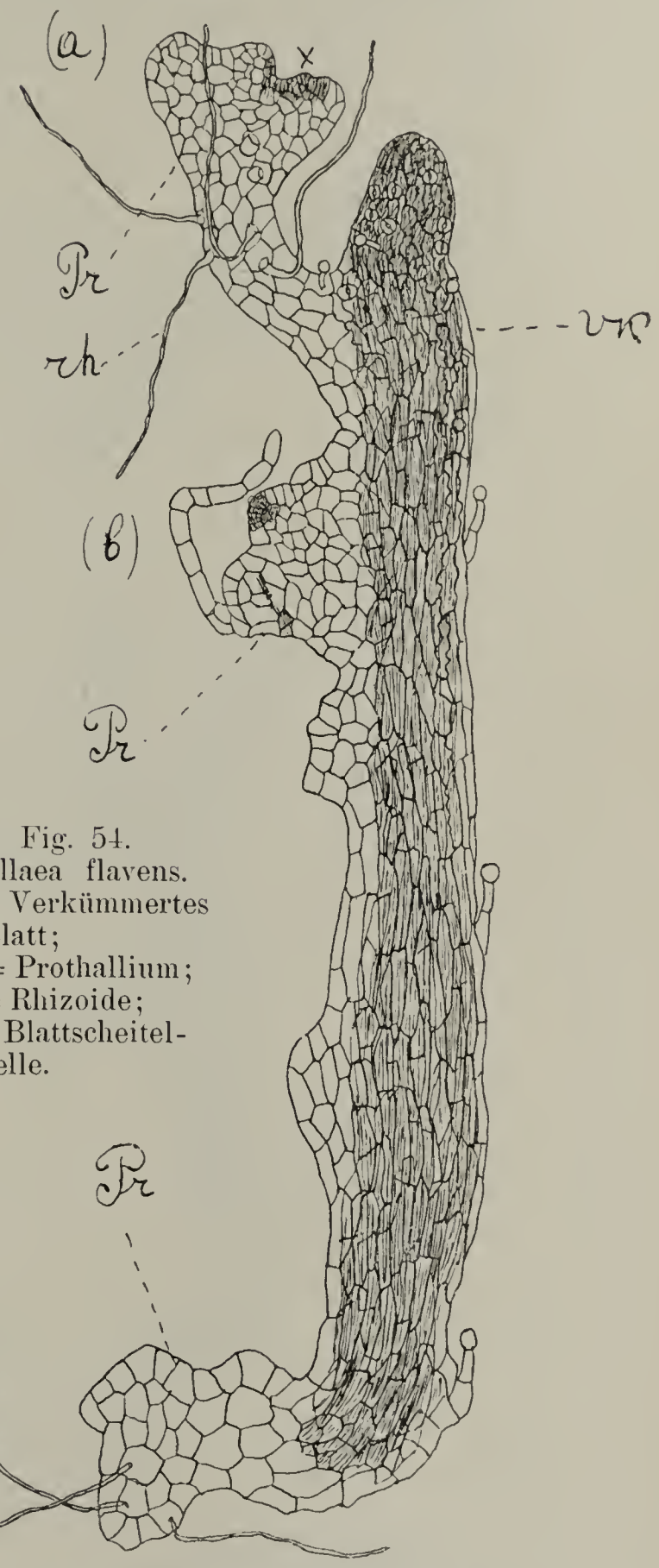


Fig. 54.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
rh = Rhizoide;
X = Blattscheitelzelle.

Fig. 53.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt.

aus undifferenzierten Zellen gebaut, die Lamina mit den Spaltöffnungen war noch nicht entwickelt. Der obere Teil, der anfangs gegabelt und ohne Blattscheitelzelle war, verbreiterte sich nach der Entfaltung einiger Blätter und bildete eine Lamina, die fast wie bei den anderen Blättern

aussah. Bei solchen aus der Bucht herausgehobenen Exemplaren entwickelte sich die Wurzel ziemlich spät, wie auch Fig. 59 einen weit entwickelten beblätterten Sproß mit einer Wurzel in ihrer ersten Anlage zeigt. Wenn auch selten, kam es vor, daß die verkümmerten Blätter der Sandkulturen allmählich in Prothallien übergingen (Aposporie). Auch einige Fälle von verkümmerten Blattformen, wie bei den Dunkelkulturen, kamen hier vor, doch werde ich nicht näher auf dieselben eingehen, da sie früher besprochen worden und auch nicht besonders zahlreich waren.

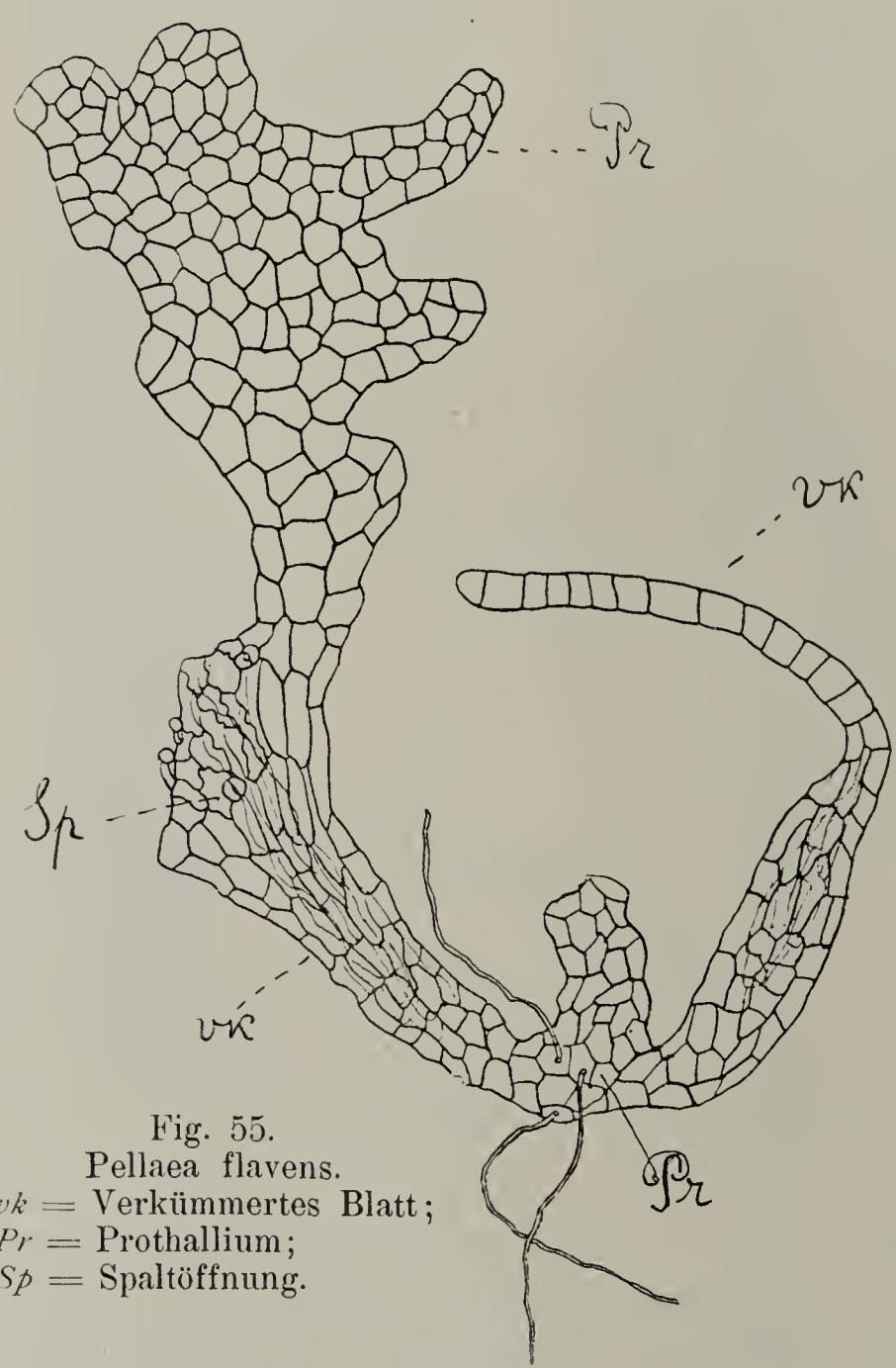


Fig. 55.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
Sp = Spaltöffnung.

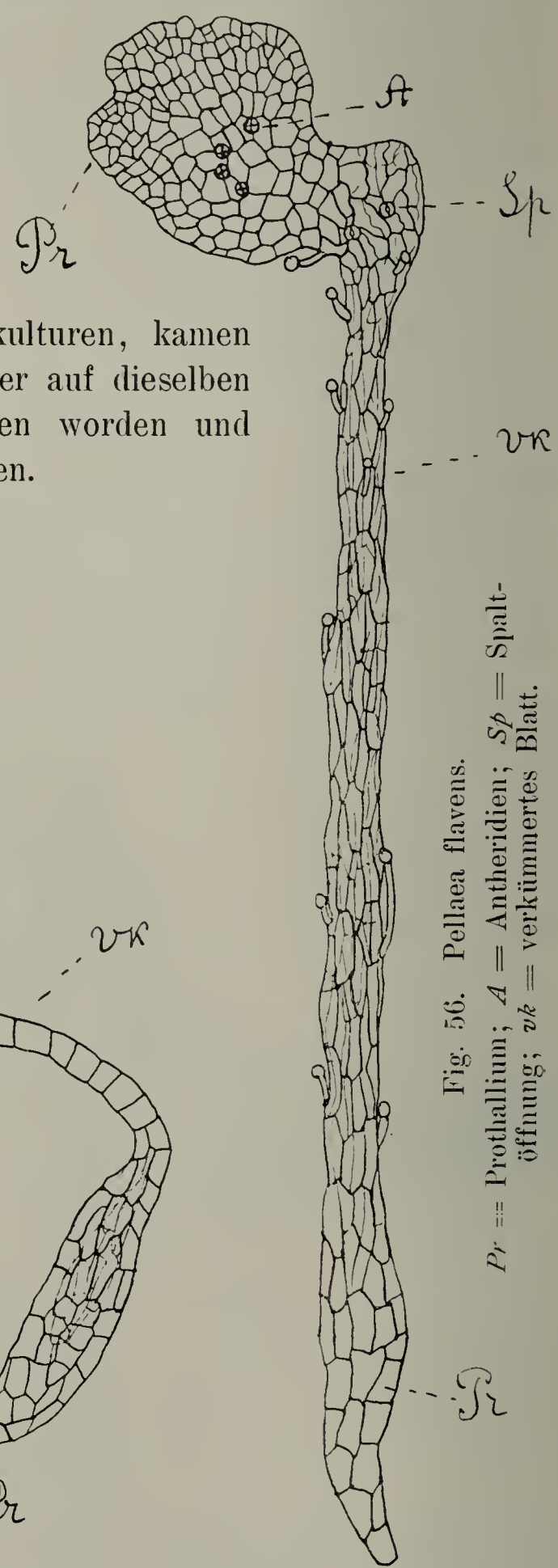


Fig. 56. Pellaea flavens.
Pr = Prothallium; *A* = Antheridien; *Sp* = Spaltöffnung; *vk* = verkümmertes Blatt.

Regenerationsversuche.

Mit fünf oben beschriebenen apogamen Pellaea- und Notochlaena-Arten, wie mit zwei nicht-apogamen: „Gymnogramme farinifera“ und Notochlaena Marantae, habe ich verschiedene Regenerationsversuche gemacht und folgende Resultate erhalten:

Versuch I: Das Prothallium von Pellaea nivea wurde in viele Stücke geschnitten. Jedes davon wuchs weiter und erreichte nach einiger Zeit eine unregelmäßige Form mit drei bis fünf an verschiedenen Stellen entstandenen apogamen Pflanzen.

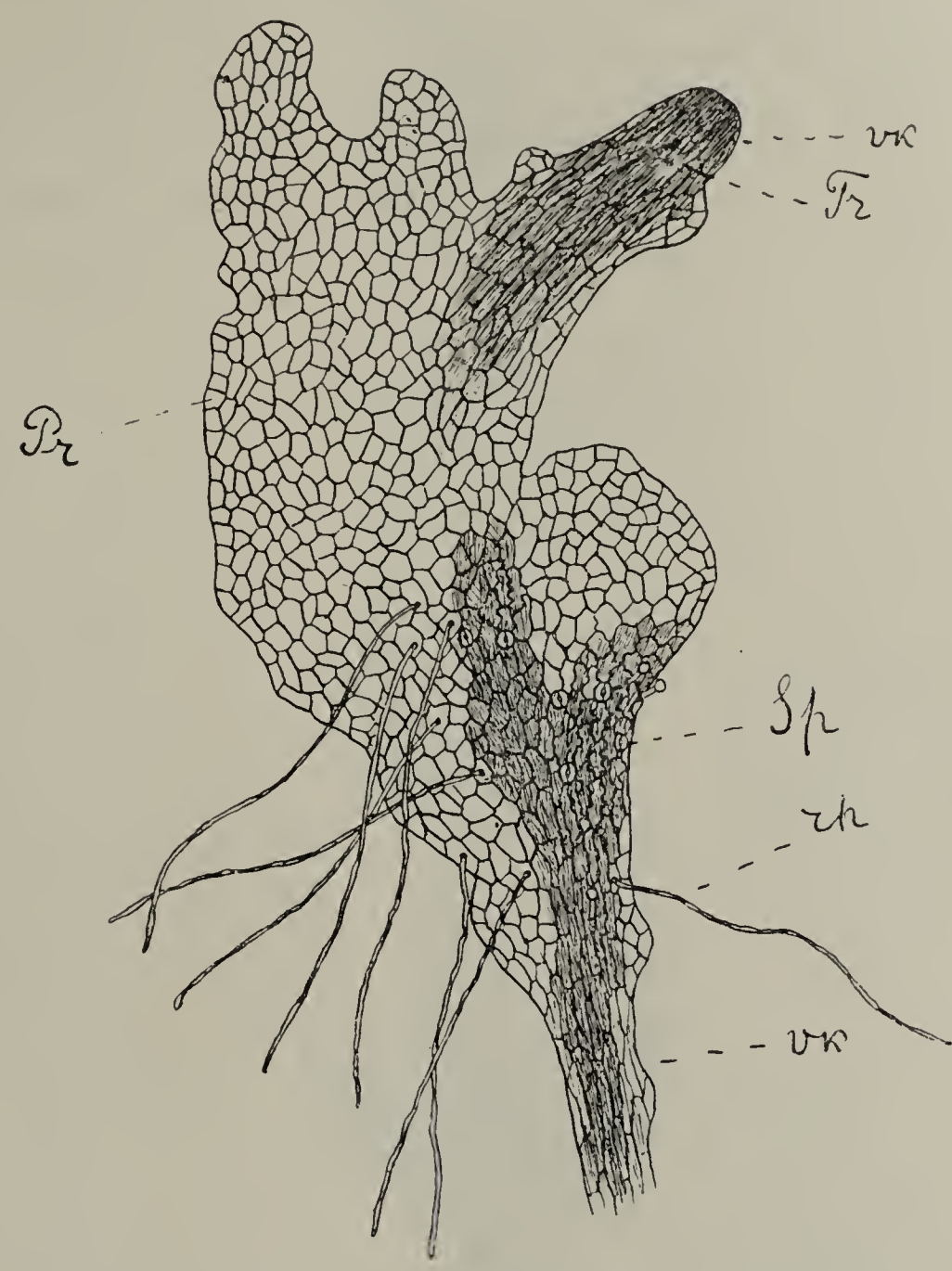


Fig. 57. Pellaea flavens. *Pr* = Prothallium; *rh* = Rhizoide; *Sp* = Spaltöffnung; *vk* = verkümmertes Blatt.

Versuch II: Bei Notochlaena Eckloniana wurde der Mittellappen aus der Bucht herausgeschnitten. Das Prothallium wuchs nicht mehr an dieser Stelle, sondern der hier vorhandene einzige Lappen des Prothalliums wuchs seitlich weiter und regenerierte eine neue herzförmige Prothalliumfläche mit einem kleinen Höcker (Anlage für die apogame Pflanze) in der Bucht.

Auch bei Pellaea nivea wurde ein analoger Versuch gemacht. Auch hier wuchs das Prothallium an der verletzten Stelle in der Mitte nicht mehr, doch wurden die beiden Lappen größer, ohne eine Herzform zu bekommen, und bei einigen Objekten wuchs an dem der Bucht

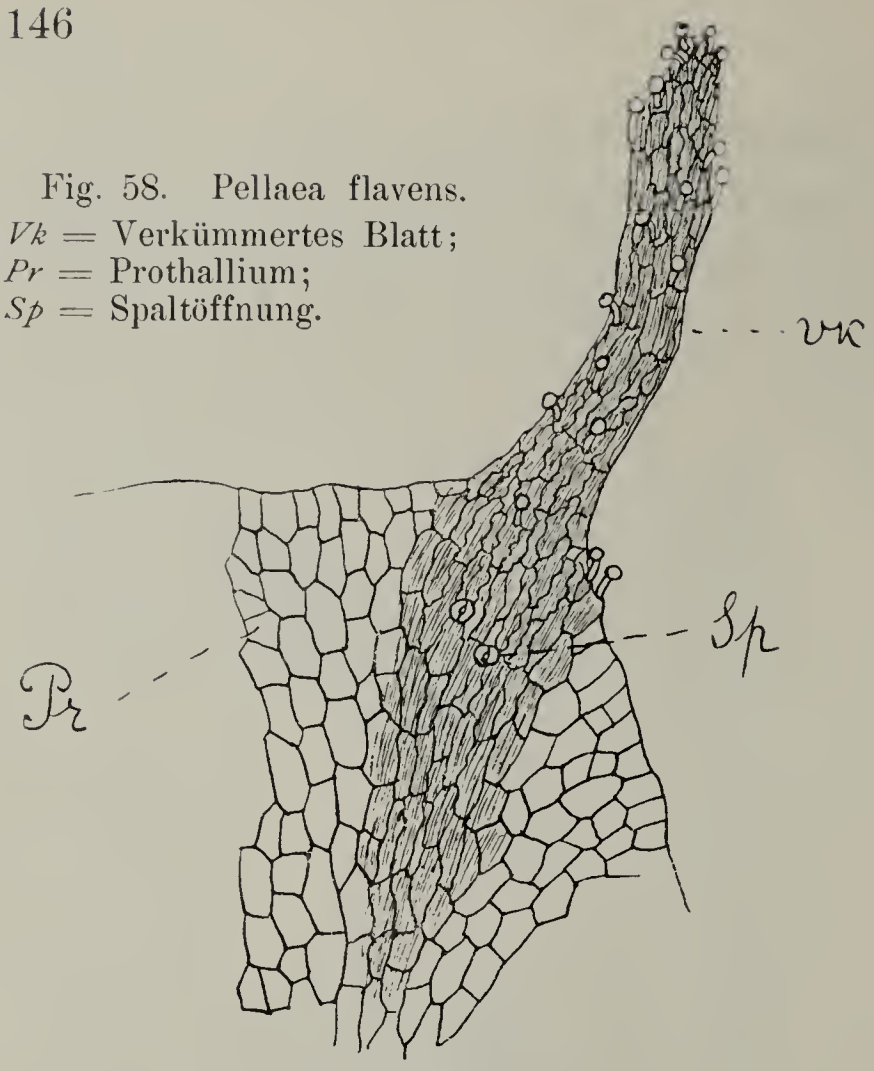


Fig. 58. Pellaea flavens.
Vk = Verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
Sp = Spaltöffnung.

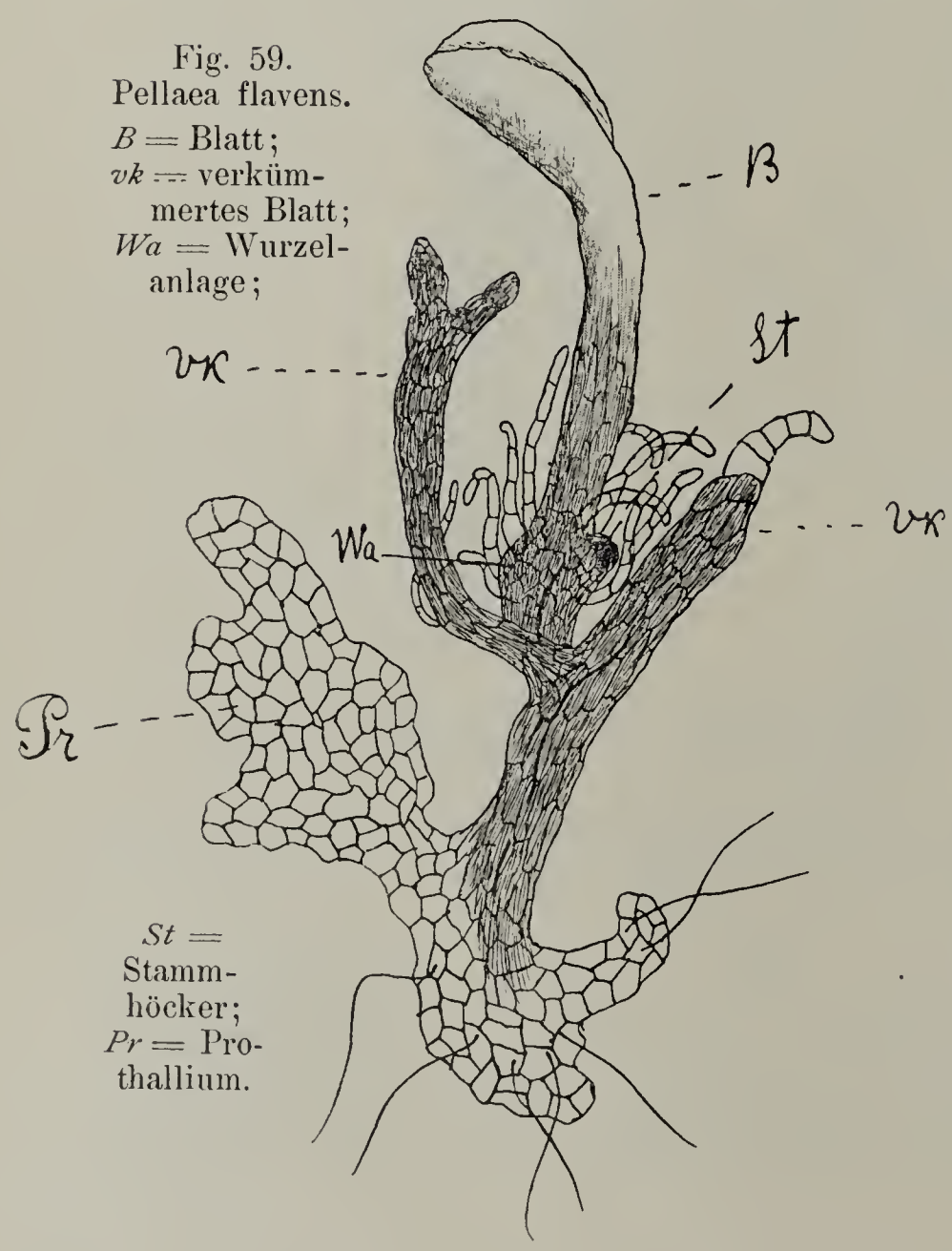


Fig. 59.
Pellaea flavens.
B = Blatt;
vk = verkümmertes Blatt;
Wa = Wurzelanlage;
St = Stammhöcker;
Pr = Prothallium.

zugekehrten Rande des einen Lappens, bei anderen beider Lappen eine bzw. zwei apogame Pflanzen heraus.

Versuch III: Bei Notochlaena Eckloniana wurde das erste in der Bucht stehende Blatt abgeschnitten, aus dem Stammhöcker wuchs ein zweites Blatt hervor.

Versuch IV: Bei Notochlaena Eckloniana wurde das erste und einzige normal entwickelte Blatt abgeschnitten, welches in der Mitte des verkümmerten Blattes, bzw. Mittellappens, neben dem Stammhöcker entwickelt war. Nach einigen Wochen wuchs von der anderen Seite des Stammhöckers ein zweites Blatt. An der Basis des neu entfalteten Blattes entstanden Rhizoiden, der Mittellappen selbst zeigte aber keine weitere Entwicklung. Derselbe Versuch wurde auch mit Pellaea flavens angestellt. Nach einiger Zeit bildete sich eine neue Knospe, höher als die frühere, auf dem Mittellappen. Die frühere Stammknospe aber entwickelte in diesem Falle

kein neues Blatt, was vielleicht auf eine Verletzung derselben zurückzuführen ist.

Versuch V: Es wurde bei Notochlaena Eckloniana, Pellaea nivea, Pellaea flavens der aus der Bucht hervorgehende Mittellappen (verkümmertes Blatt) abgeschnitten und auf Lehm gelegt. Die Resultate bei den verschiedenen Objekten waren verschieden. Bei Pellaea flavens z. B. wuchsen in einem Falle aus dem mittleren Teile des abgeschnittenen Auswuchses viele Rhizoiden auf einer bestimmten Strecke zerstreut (Fig. 60). Einige Zellen bildeten an derselben Stelle eine Anhäufung von Zellen und Auswüchsen, zwischen welchen einer be-

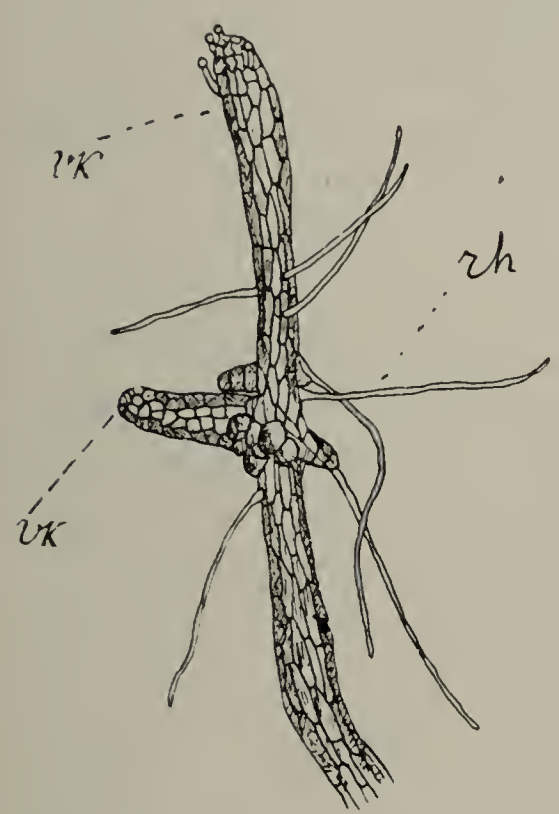


Fig. 60. Pellaea flavens.
rh = Rhizoide;
vk = verkümmertes Blatt.

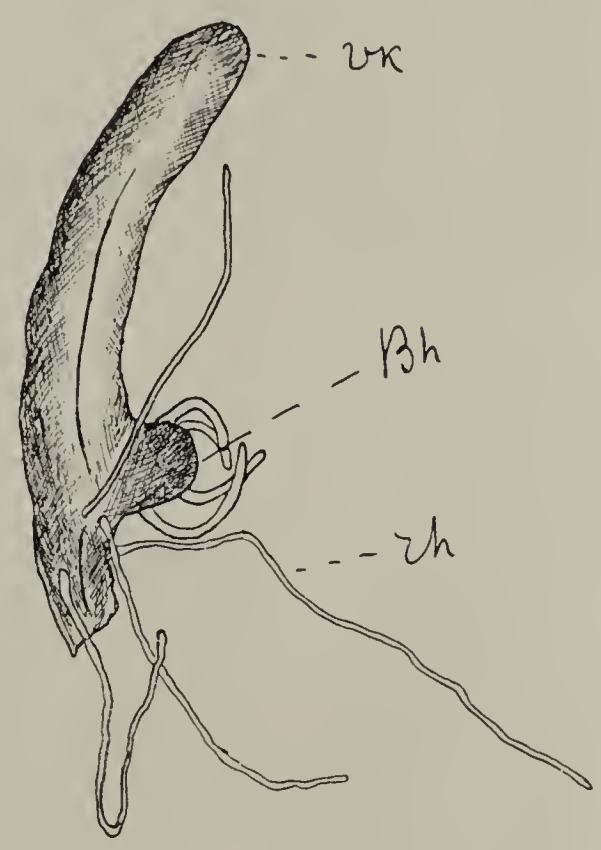


Fig. 61. Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Bh = Blatthöcker;
rh = Rhizoide.

sonders groß war. Diese Neubildung war mehrschichtig, mit Blattsegmenten an der Spitze, nur war die Blattscheitelzelle selbst durch eine quere Wand in zwei Zellen geteilt. Man kann dieses Regenerat als einen mißlungenen Versuch des Mittellappens zur Bildung eines neuen Blattes betrachten.

In anderen Fällen bei Pellaea flavens wurden Rhizoiden an der Basis des verkümmerten Blattes (Mittellappens) gebildet; in seinem Innern differenzierten sich Tracheiden, welche sich dem Höcker (Fig. 61) mit einer Blattscheitelzelle zuwandten.

Es konnte aber auch eine andere Bildung vorkommen, indem die oberen Zellen des verkümmerten Blattes weiter wuchsen: es bildete

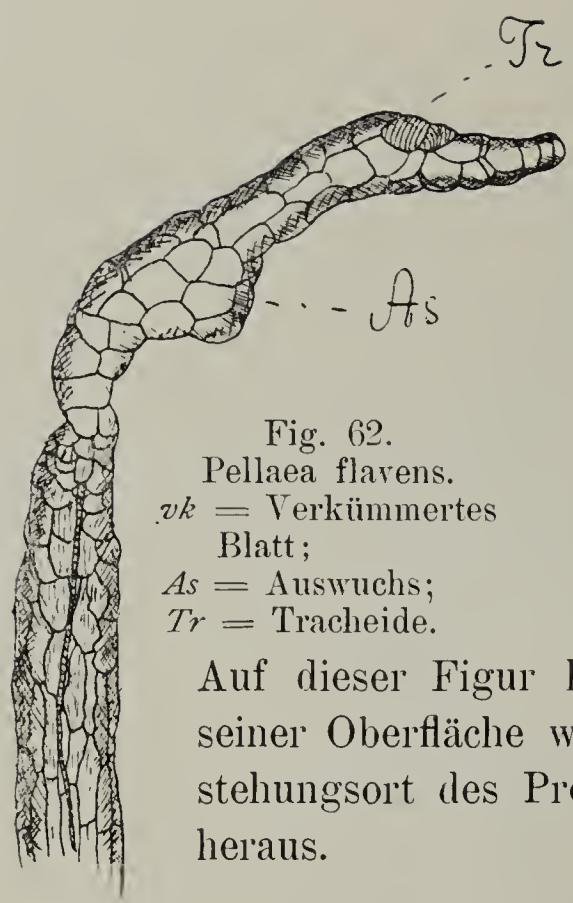


Fig. 62.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
As = Auswuchs;
Tr = Tracheide.

sich zuerst ein mehrschichtiger Körper mit einfachen polyedrischen Zellen (Fig. 62). Zwei nebeneinander stehende Oberflächenzellen besitzen tracheidale Verdickungen, welche mit Phlorogluzin und Salzsäure Holzreaktion zeigten. Der mehrschichtige Auswuchs konnte in einen einschichtigen übergehen.

Bei Pellaea nivea wuchsen die seitlichen Zellen des Mittellappens unmittelbar in ein Prothallium aus (Fig. 63). Auf dieser Figur hat das Prothallium Herzform, und aus seiner Oberfläche wie auch aus dem Mittellappen, dem Entstehungsort des Prothalliums gegenüber, wuchsen Rhizoiden heraus.

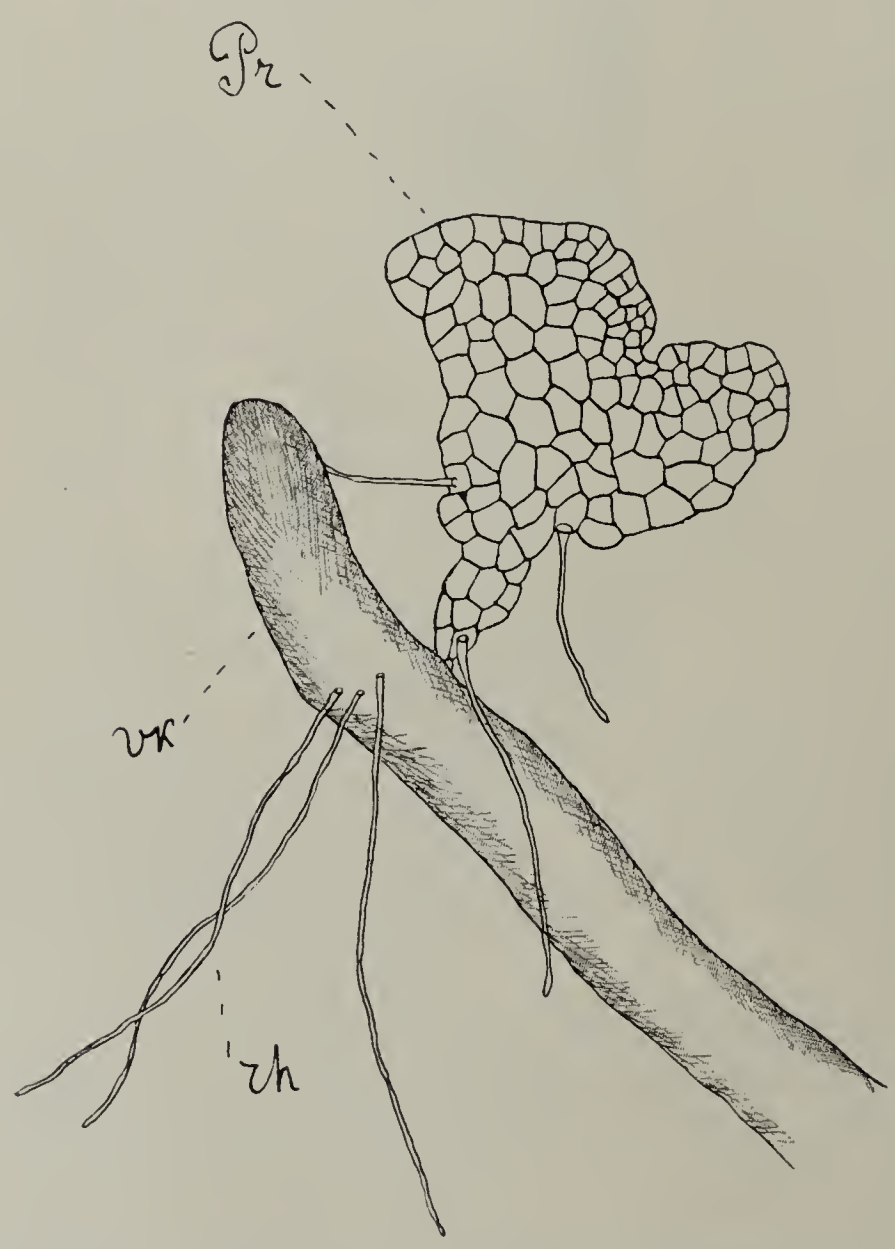


Fig. 63. Pellaea nivea. *vk* = Verkümmertes Blatt; *Pr* = Prothallium; *rh* = Rhizoide.

Versuch VI: Es wurden die Keimblätter und die darauf folgenden abgeschnitten und auf den Boden gelegt. Die Folgeblätter haben keine Neubildungen gegeben, vergrößerten aber ihre Fläche außerordentlich. Auch die Keimblätter konnten nur, wenn sie ganz jung waren, in den embryonalen Zustand zurückkehren und Regenerate geben. Die Art und Weise der Neubildungen war bei den einzelnen Individuen sehr verschieden. Auf Fig. 64 bei Pellaea nivea bildeten sich zuerst an der Basis des Stieles Rhizoiden. Auch die Fläche der Lamina

wuchs immer weiter, nahm manchmal eine sehr unregelmäßige Form an, und ihre Zellen wurden einfacher, je mehr sie sich der Spitze näherten (Fig. 65). Nach längerer Kultur auf Lehm wuchs aus der Basis des Stieles ein Höcker mit polyedrischen Zellen, anscheinend ein verkümmertes Blatt. Erst aus diesem Auswuchse bildete sich ein ganz normal aussehendes Blatt, das an seinem Stiele einen wahrscheinlich zum Stammhöcker werdenden Zellkomplex trug.

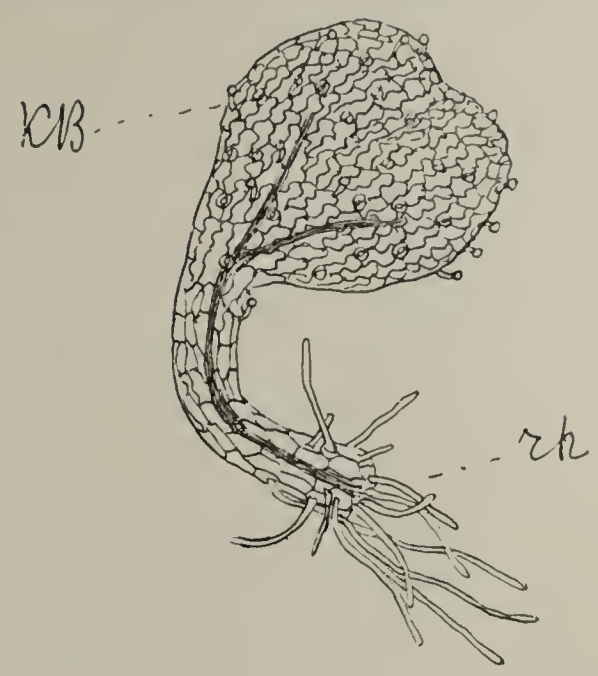


Fig. 64. Pellaea flavens.

In anderen Fällen wurden keine Rhizoiden gebildet (Fig. 66), sondern die Zellen an der Basis des Blattstiels wuchsen in ein fehlgeschlagenes Blatt aus. Es besaß in der Dicke drei bis vier Reihen nicht differenzierter Zellen ohne Tracheiden; Spaltöffnungen und Haare dagegen waren vorhanden. An seiner Basis bildete sich ein Höcker, der die ersten Teilungen zur Bildung einer durch Haare geschützten Stammscheitelzelle zeigte. Die Tracheiden wenden sich von dem Blattstiele zu diesem Höcker.

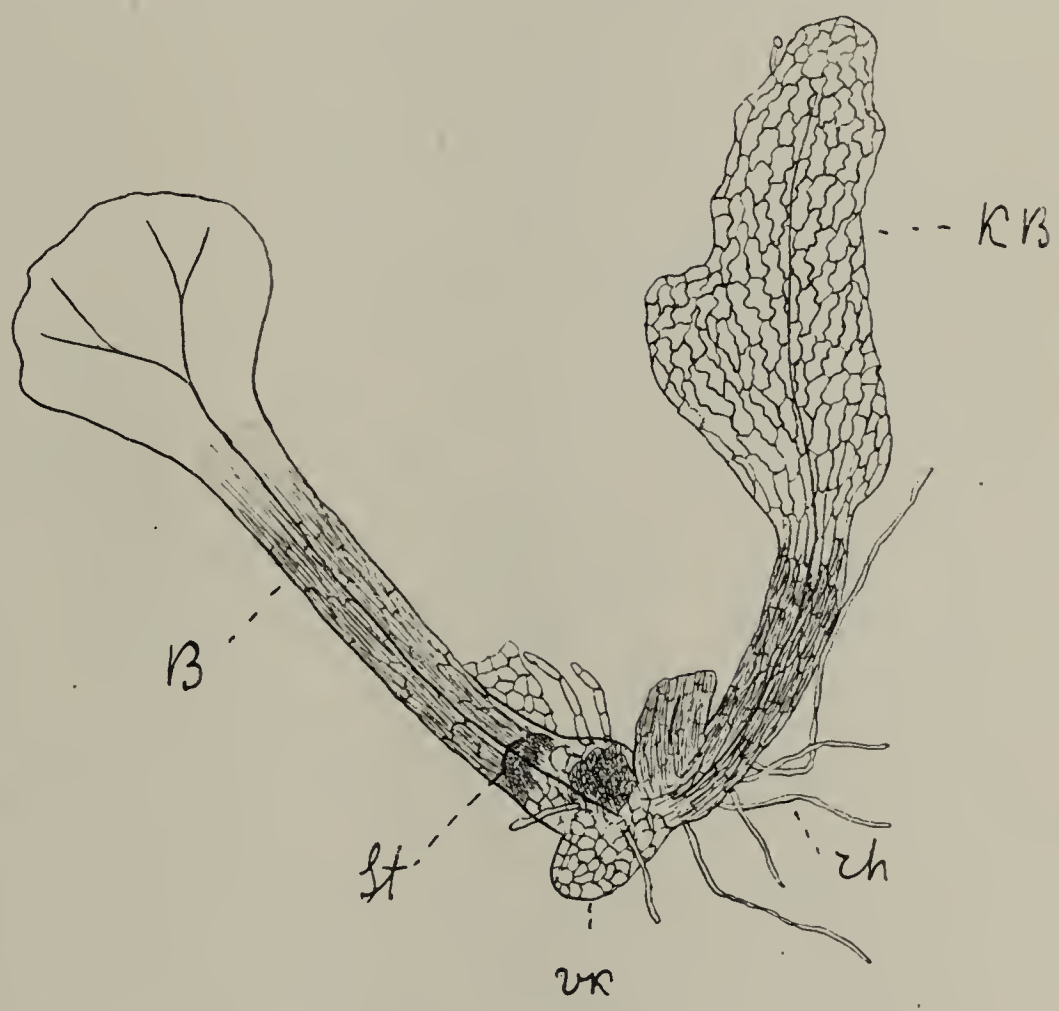


Fig. 65. Pellaea flavens.

Fig. 64 u. 65. *KB* = Auf den Boden gelegtes Blatt; *vk* = verkümmertes Blatt; *B* = neu erwachsenes Blatt; *rh* = Rhizoide; *St* = Stemmhöcker.

Wie wir gleich sehen werden, kann die Spitze des Blattes auch ein Sitz von Neubildungen sein. Es kam z. B. vor, daß aus der Spitze des Blattes ein dichtes Büschel von Rhizoiden auswuchs. Eine andere Art von Neubildung zeigt Fig. 67. Hier entwickelte sich die Spitze der Blattlamina von Pellaea nivea weiter und ergab einen mehrschichtigen Auswuchs, welcher eine unmittelbare Verlängerung der Zellen der Blatt-

flächen darstellt, nur daß die Epidermis hier nicht differenziert ist. Wie im früheren Falle sind auch hier zwei Oberflächenzellen mit tracheidalen Verdickungen versehen. Die Bildung eines solchen Auswuchses kann man wahrscheinlich als einen Versuch des Blattes zur Erzeugung eines neuen Sprosses betrachten. Bei Pellaea flavens (Fig. 68) waren die Zellen des Auswuchses an einer Stelle sogar etwas gewellt und kleine Interzellularräume vorhanden. Auch sehen wir hier deutlich, wie plötzlich das Blatt manchmal in den Auswuchs übergeht: an der Grenze beider Gewebe findet man die für die Spaltöffnungen abgeschnittenen Zellen, welche aber noch nicht durch weitere Teilungen in Schließzellen differenziert sind. Bei den anderen Präparaten von Pellaea flavens fand ich die Zellen zuerst mehr gewellt, die Interzellularräume viel größer, den Auswuchs, der oft in ein einschichtiges prothalliumähnliches Gewebe überging, viel länger. Solche Neubildungen habe ich auch bei Gymnogramme farinifera erhalten; in einigen Fällen erreichten sie eine bedeutende Größe, und zwischen den gewellten Zellen am Rande der Fläche befanden sich 2—3 Spaltöffnungen. Häufig wuchs auch bei derselben Pflanze aus dem Stiele des Blattes ein Prothallium, das mit Rhizoiden (Fig. 69) und manchmal auch mit Antheridien bedeckt war.

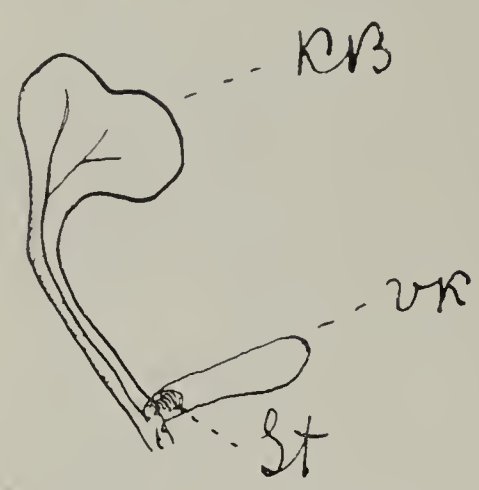


Fig. 66. Pellaea flavens. *KB* = Auf den Boden gelegtes Blatt; *vk* = verkümmertes Blatt; *St* = Stammhöcker.

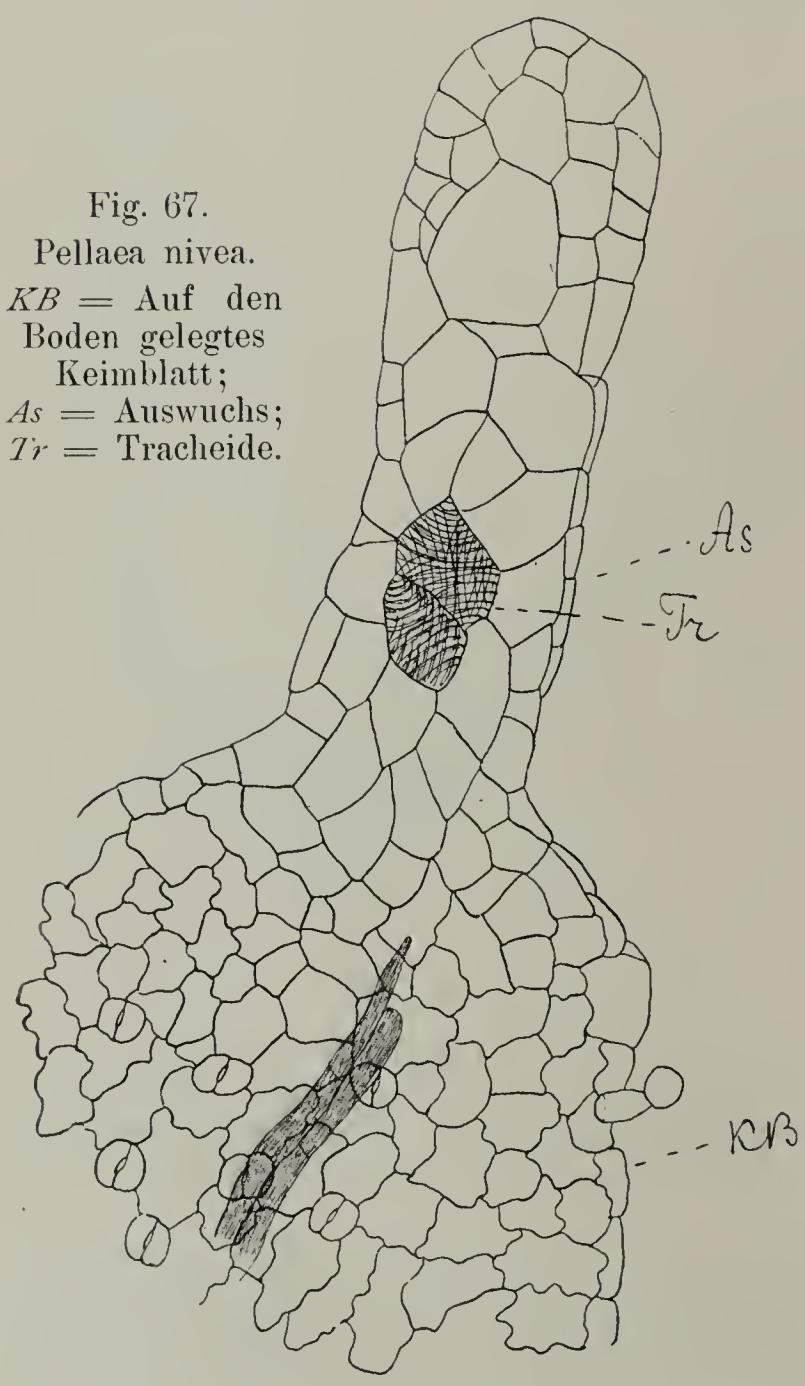


Fig. 67. Pellaea nivea. *KB* = Auf den Boden gelegtes Keimblatt; *As* = Auswuchs; *Tr* = Tracheide.

Auch die Oberflächenzellen der Blattlamina behalten in

manchen Fällen lange Zeit embryonalen Charakter und können weiter wachsen. Fig. 70 stellt z. B. einen solchen Fall bei Pellaea nivea dar: die neugebildeten, großen, kugeligen Zellen ragen stark über die Fläche hervor und verlängern sich weiter in einen langen, fadenförmigen, reich mit Chlorophyll gefüllten Auswuchs. Auf der anderen Seite der Lamina hat eine Oberflächenzelle auch eine brutknospenähnliche Neubildung gegeben.

Auch bei Gymnogramme farinifera kehrten die Laminazellen sehr häufig in den Embryonalzustand zurück.

Die abgeschnittenen Blätter einer anderen normalen Art „Notochlaena Marantae" haben mir nach einigen Monaten folgende Resultate gegeben: einmal wuchs aus dem Stiele des Blattes (Fig. 71) ein neuer beblätterter Sproß mit einer neuen Wurzel; bei einem anderen Präparate (Fig. 72) wuchs die Spitze des Blattes weiter und bildete von einer (auf Figur

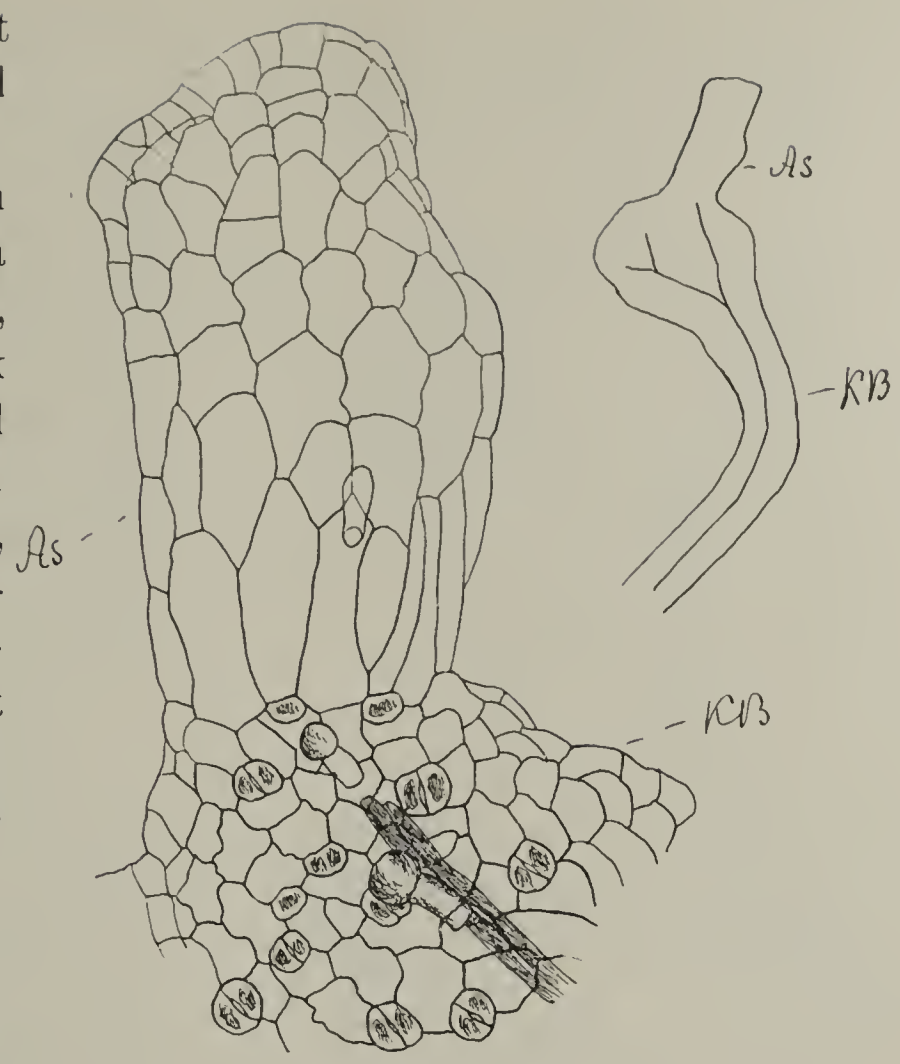


Fig. 68. Pellaea flavens.
KB = Keimblatt; *As* = Auswuchs.

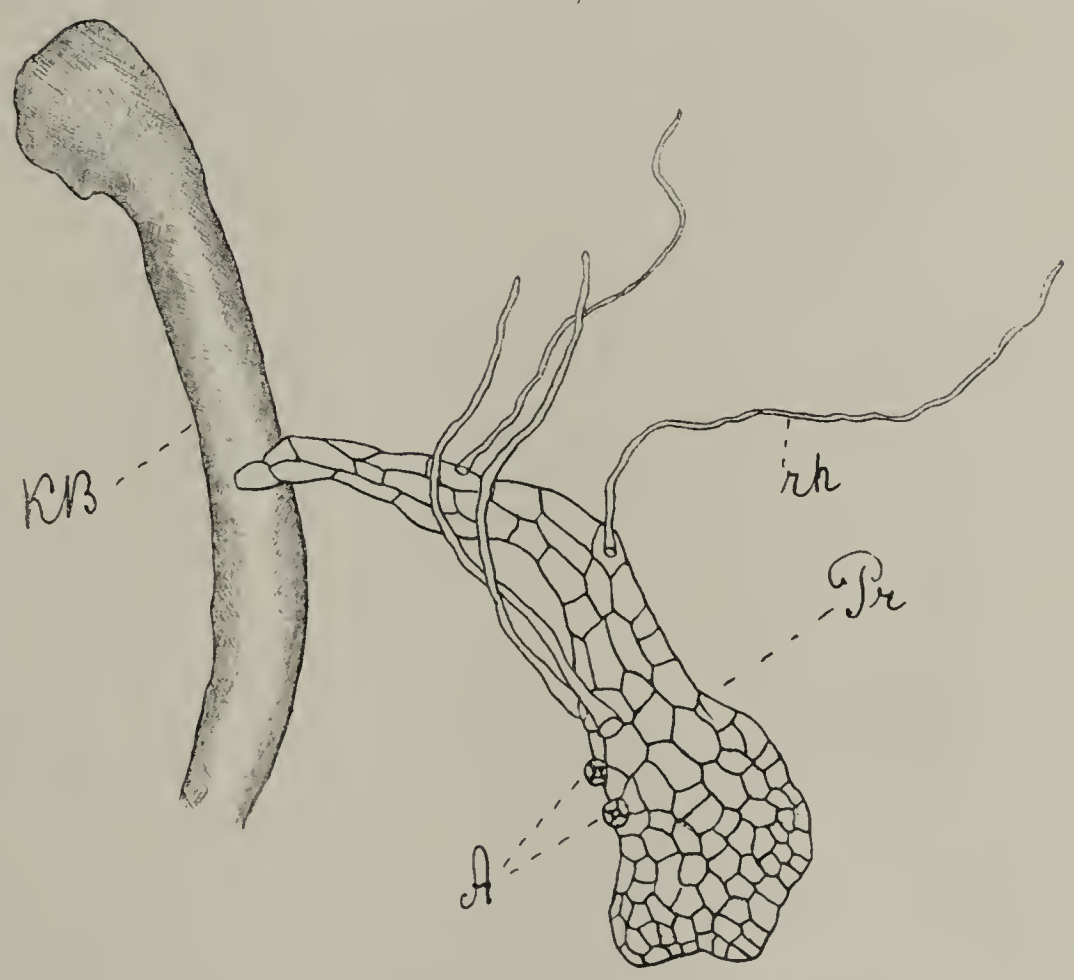


Fig. 69. Gymnogramme farinifera.
KB = Keimblatt; *A* = Antheridien; *Pr* = Prothallium; *rh* = Rhizoide.

rechter) Seite eine Fortsetzung der Blattlamina, von der anderen aber zuerst ein verkümmertes Blatt, oben mit einer kurzen Tracheide, auf welchem dann eine Stammknospe mit einem normalen Blatte und einer Wurzel gebildet wurde. Der Tracheidenstrang gabelt sich von der Spitze des zuerst auf den Boden gelegten Blattes aus; ein Teil wendet sich zur Stammknospe, der andere dem verkümmerten Blatte zu. Aus dem Stiele des früheren Blattes sind an einer Stelle einige Rhizoide gebildet.

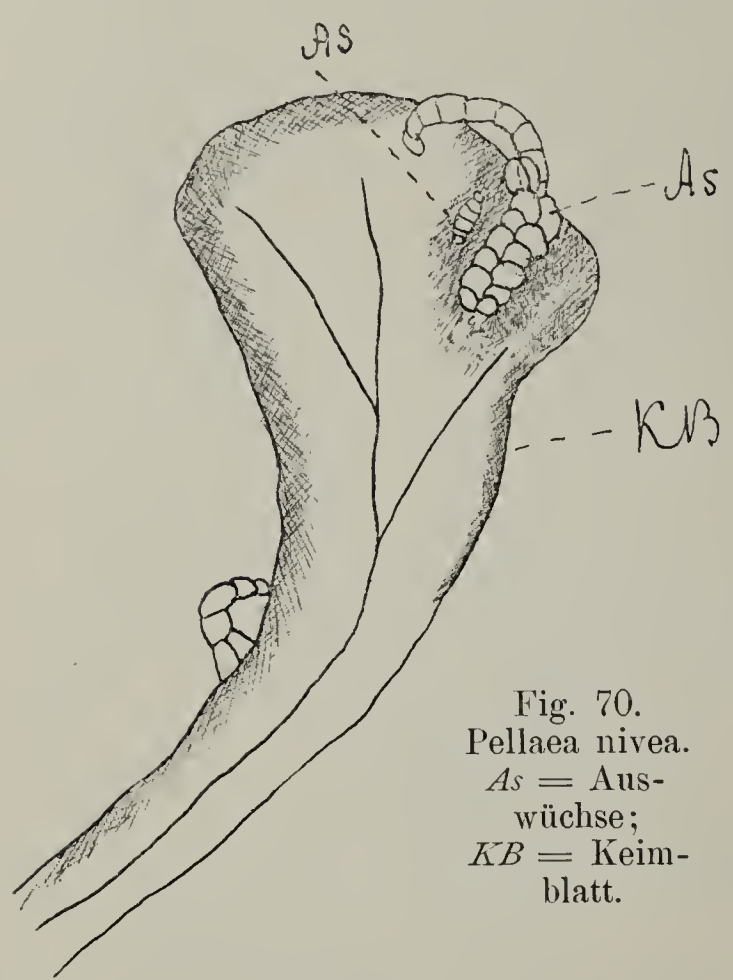


Fig. 70. Pellaea nivea. *As* = Auswüchse; *KB* = Keimblatt.

Allgemeine Resultate.

Wenn wir jetzt die Resultate der Untersuchungen zusammenfassen, so ergibt sich folgendes:

Trichomanes Kraussii stellt eine höhere Entwicklungsstufe unter den Trichomanes-Arten dar, denn sein Prothallium besteht hauptsächlich aus Flächen. Die Antheridien sind, nach der Entstehungsfolge ihrer Wände zu schließen, denjenigen der Osmundaceen am ähnlichsten. Sie zeigen keinen bedeutenden Unterschied von den Antheridien von Trichomanes

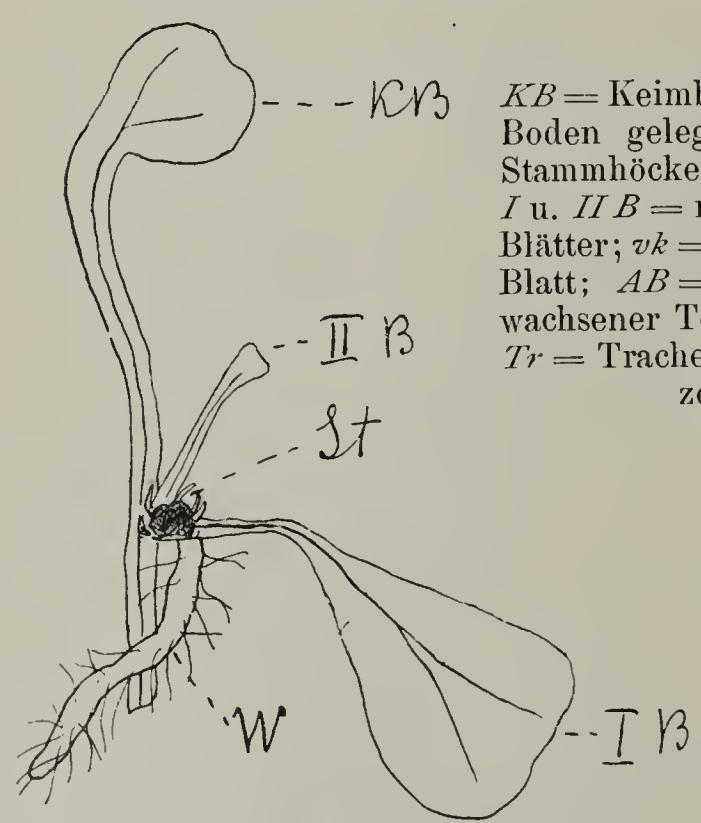


Fig. 71. Notochlaena Marantae.

KB = Keimblatt (das auf d. Boden gelegt war); *St* = Stammhöcker; *W* = Wurzel; *I* u. *II B* = neu entstandene Blätter; *vk* = verkümmertes Blatt; *AB* = später ausgewachsener Teil des Blattes; *Tr* = Tracheide; *rh* = Rhizoide.

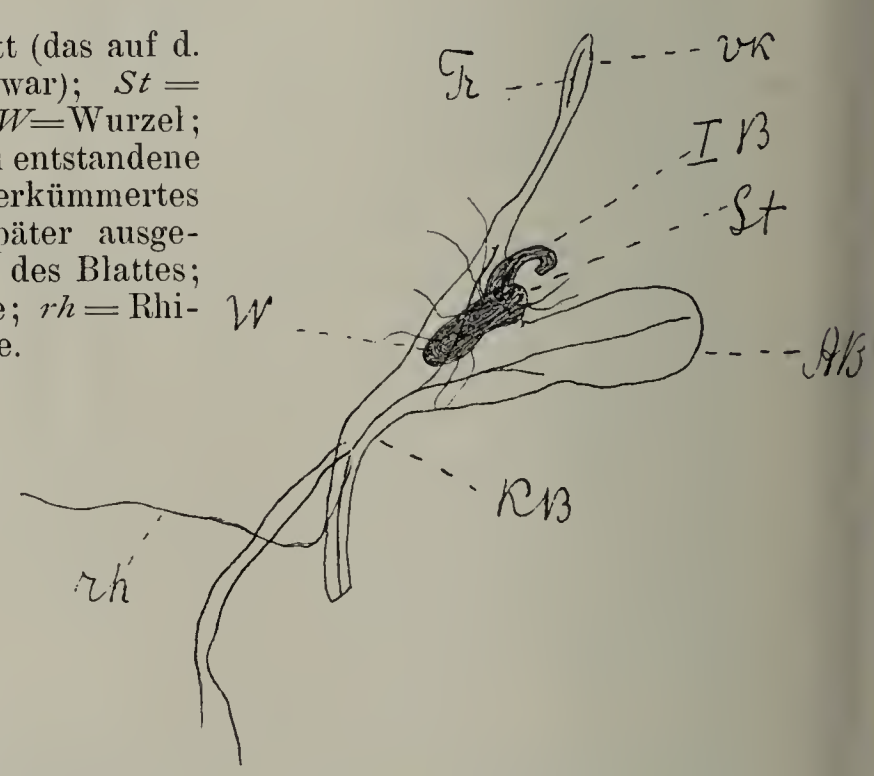


Fig. 72. Notochlaena Marantae.

alatum, die von Bower[1]) beschrieben wurden. Die weiblichen Organe waren überhaupt nicht vorhanden, und in Zusammenhang mit ihrer Abwesenheit und der unvollständigen Entwicklung der Antheridien steht die apogame Entwicklung der Pflanze.

Die primären Glieder der Keimpflanze entstehen an einem dem Archegoniophoren homologen Zellkörper, dessen Zellen in fadenförmige Prothallien, Rhizoiden oder Fäden mit Antheridien auswachsen können. Zuerst entsteht das Blatt und dann, unabhängig von ihm, der Stammvegetationspunkt. Diese unabhängige Entstehung des Blattes und des Stammscheitels, welche sich auch bei allen von mir untersuchten apogamen Pellaea- und Notochlaena-Arten findet, ist derselben Erscheinung bei den Farnen mit Knospenbildung an den Blattspitzen analog, welche genau von Goebel und Kupper[2]) untersucht wurden.

Die Zellen des Zellkörpers, auf welchem zuerst der Blatt- und der Stammscheitel entstanden waren, werden allmählich mit in die Entwicklung hineingezogen und differenziert: es scheint dann, als ob die junge Pflanze unmittelbar aus dem Faden oder der Prothalliumfläche entspringt.

Sporangienbildung wurde von mir nie bei Trichomanes Kraussii beobachtet, die Fälle der Aposporie aber waren sehr zahlreich: es entstanden flächen- und fadenförmige Prothallien aus dem oberen Teile des Blattes, wo die Zellen noch den embryonalen Charakter beibehalten hatten. Ein extremer Fall von Aposporie zeigte sich dort, wo aus den Zellen des Blattes, ohne Vermittelung eines Prothalliums, Antheridien wuchsen, eine Erscheinung, die Herr Prof. Goebel mir gegenüber als Apoprothallie bezeichnete.

Die Ansichten über die phylogenetische Stellung der Hymenophyllaceen sind sehr verschieden: Goebel[3]) meint, daß die Fadenform des Prothalliums, wie sie bei Trichomanes pyxidiferum, Trich. rigidum, Trich. diffusum und Trich. maximum vorhanden ist, eine Urform darstellt. Man findet bei diesen Hymenophyllaceen Mehrschichtigkeit nur bei der Bildung des Archegoniophors, und auch dieser letztere ist aus der Teilung einer Zelle des Fadens entstanden. Die Einfachheit der Gestaltung des Gametophyten hat eine große Ähnlichkeit mit den Bryophyten, z. B. mit Buxbaumia, wo die sexualen Äste modifizierte Pro-

---

1) Bower, On some Normal and Abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot. 1888, Vol. I.

2) W. Kupper, Über Knospenbildung an Farnblättern. Flora 1906, Bd. 96.

3) Goebel, Morphologische und Biologische Studien (in Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1887) und Archegoniatenstudien. Flora 1892, I, pag. 76.

thalliumfäden sind. Ferner sind die Formen mit entwickelten Prothalliumflächen (Trich. alatum, Trich. sinuosum, Trich. incisum, Trich. Kraussii) sehr leicht von den fadenförmigen Hymenophyllaceen abzuleiten. Darum können hier Antheridien nicht nur als seitliche Verzweigungen des Fadens, sondern auch aus den Randzellen der Fläche selbst sich entwickeln. Die Flächen haben eine Zeitlang eine zweischneidige Scheitelzelle, wie es bei den Prothallien vieler Farne der Fall ist. Hier wird nachher durch perikline Teilung dieser Zellen Randwachstum eintreten. Auch die Tatsache, daß manchmal die Keimpflanzen bei Trich. Kraussii auf der Fläche selbst des Prothalliums entstehen, kann vielleicht für die Annahme von Bedeutung sein, daß dieses den Übergang von der Gattung Trichomanes zu Hymenophyllum bildet. Bei der letzteren Gattung haben die Prothallien noch keine herzförmige Gestalt, bestehen aber aus mehreren Lappen, und die Archegonien sitzen am Rande in Gruppen dort, wo früher das Meristem sich befand. Und von Hymenophyllum wird der Übergang zu den höheren Farnen leicht durch Vittaria und Anagramme vermittelt, bei welch letzteren das Prothallium noch nicht herzförmig ist, das Meristem sich seitlich befindet, hinter welchem sich die Archegoniophoren bilden.

Bower[1]) spricht sich gegen Goebels Meinung aus. Er meint, daß die Form des Prothalliums in diesem Falle nichts für ihre phylogenetische Verwandschaft beweist, vielmehr das Resultat von verschiedenen äußeren Bedingungen sei und so eine im Laufe der Zeit entstandene Anpassung darstellte; die Hymenophyllaceen seien Farne, die sich in Regression befänden, und deshalb könnten die einfachsten Prothallien am spätesten erschienen sein. Aber, worauf Goebel schon hingewiesen hat, es müßten dann viele andere Prothallien, welche unter denselben Bedingungen wie die Hymenophyllaceen leben, dieselbe Gestalt haben, und das ist nicht der Fall. Wir wissen, daß manche xerophile Schizaeaceen (z. B. Schizaea pusilla[2])), welche unter anderen Bedingungen als die Hymenophyllaceen wachsen, fadenförmige Prothallien haben. Bower meint überhaupt nicht, daß man den Gametophyten zur Feststellung der phylogenetischen Verwandschaft benutzen könnte, weil dieser eine degenerierende Generation ist und eine höhere Degradation als der Sporophyt zeigen könnte.

---

1) Bower, On some Normal and Abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot. 1888, Vol. I.

2) Elizabeth G. Britton and Alexandrina Taylor. Life History of Schizaea pusilla. Contributions from the New York botanical Garden 1901, No. 11.

Die fünf anderen von mir untersuchten apogamen Farne — Pellaea nivea, Pellaea flavens, Notochlaena Eckloniana, Notochlaena tenera, Notochlaena sinuata — sind xerophile Formen, und die erste von ihnen ist mit Wachsüberzug und Haaren, alle anderen aber mit Schuppen und Haaren bedeckt. Die Entwicklung von Notochlaena sinuata stimmt mit der von Berggren[1]) bei Notochlaena distans beobachteten überein, d. h. auf dem verkümmerten Blatte entstand zuerst noch ein Blatt und dann erst die Stammscheitelzelle. Nur einmal habe ich gefunden, daß bei Notochlaena sinuata auf dem verkümmerten Blatte zuerst der Stammhöcker, wie bei den anderen Arten, entstand. Wahrscheinlich bestimmt die Qualität der organischen Nährstoffe, ob zuerst eine Blattscheitelzelle oder ein Stammhöcker sich bildet, und zwar scheinen für den Stammhöcker mehr organische Stoffe nötig zu sein als für eine Blattscheitelzelle. Darauf weisen auch die Dunkel- und Sandkulturen hin, bei denen aus dem verkümmerten Blatte wieder ein Blatt wie bei Notochlaena sinuata und Notochlaena distans entstand.

Also, wie wir sehen, entstehen alle Glieder der apogamen Keimpflanzen unabhängig voneinander, ebenso wie bei den normalen Keimpflanzen. Nur hier eilt die Bildung des ersten Blattes voraus, während diejenige der Wurzel verzögert wird.

Die Entwicklung der apogamen Pflanzen bei Notochlaena Eckloniana und Pellaea nivea stimmt vollständig mit der von Pteris Cretica überein, die von de Bary[2]) untersucht wurde, nur bei Pellaea nivea bildet sich oft aus dem apikalen Meristem des Prothalliums ein verkümmertes, dicht mit Chlorophyll gefülltes Blatt, das oft Tracheiden hatte und manchmal auf sich einen beblätterten Sproß entwickelte, oder im anderen Falle erschien der Stammscheitel unter diesem verkümmerten Blatte. Bei Pellaea flavens und Notochlaena tenera war eine solche Entwicklung eine konstante Erscheinung. Manchmal auch bedeckte sich das verkümmerte Blatt mit nur auf dem Sporophyten auftretenden Haaren, und in Sandkulturen hatte ein Exemplar auch Spaltöffnungen an der Basis. Bei Pteris Cretica dagegen bestand das verkümmerte Blatt gewöhnlich nur aus einer Reihe von Zellen ohne Tracheiden, und diese verkümmerten Blätter, ohne sich weiter zu entwickeln, starben ab.

---

1) Berggren, Über die Apogamie des Prothalliums von N. distans. Bot. Zentralbl. 1888, Bd. XXXV.

2) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

Bei den verdunkelten Kulturen von Pellaea flavens entsprangen aus jedem Prothallium gleichzeitig bis zu fünf apogame Blätter; einige davon waren abgestorben, die anderen konnten sich weiter entwickeln und einen beblätterten Sproß bilden, was der Wirkung des Lichtes zuzuschreiben ist, welches in genügender Quantität durch das Papier hindurchdrang. Gewöhnlich war eine Grenze zwischen Blattlamina und Stiel nicht vorhanden; der normale Stiel entwickelte sich überhaupt nicht. Es ist zu bemerken, daß die Zahl der Tracheiden bei den verdunkelten Kulturen auch sehr gering war. Es scheint mir, daß in den Fällen, wo der Stiel sich entwickelte, ziemlich viel Licht durch das von einer Seite abgerissene Papier hindurch gedrungen war. Diese Tatsache zeigt, daß die Bedingungen für die Bildung des Stieles andere als für die Lamina sind, und namentlich scheint die stärkere Bildung der organischen Stoffe die Ausbildung des Stieles und der Tracheiden zu begünstigen. Anstatt auf sich einen beblätterten Sproß zu entwickeln, gingen einige von den verkümmerten Blättern, nach Erreichung einer bestimmten Größe, seitlich oder an der Spitze in ein Prothallium über, welches in einem Falle Antheridien, in vielen anderen apogame Pflanzen erzeugte. Der Übergang von Sporophyten- zu Gametophytenzellen war so allmählich, daß es ganz unmöglich zu entscheiden war, wo eine Generation aufhörte und die andere anfing. Goebel[1]) hat solche Prothallien eines in der Natur vorkommenden aposporen Farns, Asplenium dimorphum, besonders kultiviert, aber sie bildeten keine Keimpflanze, und die Sexualorgane schienen etwas abnorm zu sein. Bei Pellaea flavens aber hatten die Pflanzen mit solchen aposporen Prothallien, als sie ans Licht übertragen wurden, apogame Pflanzen aus der Bucht gebildet.

Bei den verdunkelten Kulturen wurde die Wurzel sehr spät angelegt, was wahrscheinlich in Zusammenhang mit der geringeren Assimilationstätigkeit steht.

Die Sandkulturen zeigten in einigen Formen eine Übereinstimmung mit den verdunkelten, weil es ebenfalls Hungerformen waren. Am häufigsten aber waren die Fälle, welche unter den Dunkelkulturen nicht vorkamen, nämlich: zuerst wuchs auf dem Mittellappen noch ein anderes, ebenso verkümmertes Blatt ohne Tracheiden, das aber gewöhnlich nach Entfaltung einiger Blätter ganz normal aussah; erst auf diesem Blatte erschien der Sproß. Dieser Unterschied von den Dunkelkulturen ist wahrscheinlich durch Ernährungsverhältnisse zu erklären, denn un-

---

1) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimor. Flora 1905, pag. 243, Erg.-Bd.

zweifelhaft waren diese anders als bei den verdunkelten, auf Lehm gepflanzten Kulturen.

Wenn bei den Sandkulturen von Pellaea flavens die junge Pflanze in der Bucht, wie bei den normalen Kulturen, entstanden war, entwickelte sich die Wurzel frühzeitig, und nach einiger Zeit zeichnete sie sich durch ihre Größe aus. Vielleicht steht diese Erscheinung in Zusammenhang mit der kleinen Quantität der Stickstoffsubstanzen im Sande; diese Frage aber bedürfte einer experimentellen Untersuchung.

Die verschiedenen Resultate der Regenerationsversuche, die ich erhalten habe, zeigen uns, wie Goebel[1]) in seiner Arbeit ausgesprochen hat, „daß die Regenerationserscheinungen durch Korrelation bedingt sind“ und daß ferner die Qualität der Neubildung von dem Zustand, d. h. im engeren Sinne, von der Quantität und Qualität der vorhandenen Baumaterialien abhängt, in welchen sich der ein Regenerat erzeugende Pflanzenteil befindet.

Der abgeschnittene Mittellappen konnte Neubildungen von verschiedener Art geben. Am häufigsten wurde das Regenerat an der Basis gebildet, was leicht zu verstehen ist, wenn wir uns erinnern, daß in den Blättern der Strom der Nährstoffe von oben nach unten gerichtet ist und darum der untere Teil des Stiels in günstigen Ernährungsverhältnissen sich befindet.

Es kam auch vor, daß die oberen Zellen des Mittellappens weiter wuchsen und einen mehrschichtigen Körper bildeten, dessen Oberflächenzellen tracheidale Holzverdickungen bilden konnten.

Die abgeschnittenen primären Blätter von allen von mir untersuchten apogamen und einigen nicht apogamen Farnen haben analoge Resultate ergeben.

Auch hier konnten die oberen Zellen des Blattes plötzlich oder allmählich in einen mehrschichtigen Auswuchs übergehen: oft waren die Zellen zuerst gewellt und hatten zwischen einander Interzellularräume, welche allmählich verschwanden; die Zellen wurden dann polyedrisch und endlich der Auswuchs einschichtig und prothalliumähnlich. Ein ähnliches Verhalten hat Goebel[2]) bei dem aposporen Asplenium dimorphum beobachtet. Es scheint, daß die Pflanze zuerst einen Versuch gemacht hatte, einen neuen Sproß zu bilden, aber wegen des Mangels an organischen Substanzen nur ein Prothallium hervorbrachte.

Nur bei der nicht apogamen Notochlaena Marantae habe ich an der Spitze des Blattes einen gut entwickelten Sproß erhalten. Dieser

1) Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905.

2) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimor. Flora 1905, pag. 243, Ergzbd.

Fall fiel in die für das Wachstum der Pflanze besonders günstigen Monate März, April, Mai, und darum wurden möglicherweise viel mehr organische Stoffe gebildet als bei allen früher beschriebenen Blättern, die im Winter gepflanzt wurden. Es war bis jetzt nur bei Isoëtes lacustris das Auftreten von Sprossen an der Stelle, wo normal Sporangien sich bilden, von Goebel[1]) beobachtet worden. Adventivknospenbildung an den abgetrennten Blattspreiten war bis jetzt noch nicht erzielt, dagegen war die Regenerationsfähigkeit der Blattstiele schon früher von Hofmeister, Druery[2]) und Heinricher[3]) bei einigen Farnen beobachtet worden.

Wenn man solche verschiedene Resultate durch Regeneration bekommt, erinnert man sich unwillkürlich an die Worte von Turpin, welche Goebel[4]) in seiner Arbeit anführt: „Alle Zellen einer Pflanze sind äquipotentiell, jede kann unter bestimmten Umständen zu einer ganzen Pflanze herauswachsen."

Wie wir gesehen haben, kann die Aposporie künstlich hervorgerufen werden, sei es bei den verkümmerten Blättern durch Verdunkelung oder bei Übertragung auf Sand, sei es ganz einfach bei den abgeschnittenen Keimblättern der Farne, und wahrscheinlich sind alle Farne, nicht nur apogame, dazu fähig, denn zwei normale Farne — Notochlaena Marantae und Gymnogramme farinifera — haben mir analoge Resultate gegeben (vgl. Goebel, Experimentell-morphol. Mitteilungen. Sitzungsber. der math.-phys. Klasse der Kgl. Bayer. Akad. d. Wissenschaften, 1907, Bd. XXVII, pag. 119).

Die Möglichkeit, auf künstliche Weise Aposporie hervorzurufen, gibt uns zugleich ein Mittel an die Hand, eine Frage von größtem Interesse, nämlich die Chromosomenreduktion auf die Hälfte bei aposporen Prothallien, zu lösen.

Was die Erscheinung der Aposporie anbelangt, so meint Bower[5]), daß sie durch Feuchtigkeit verursacht würde. Da nämlich die Bildung und nachher die Aussaat der Sporen in Zusammenhang mit der Trockenheit stehe, so könne die konstante Feuchtigkeit ihre Bildung hemmen. Und wenn man die Pflanze unter künstlichen Bedingungen kultiviert, wo die Luft immer mit Wasserdampf gesättigt ist, so sei die Bildung

---

1) Goebel, Über Sproßbildung auf Isoëtesblättern. Bot. Ztg. 1879.

2) Druery, Choice British ferns, London 1880.

3) Heinricher, Berichte der Deutschen bot. Ges. 1900, Bd. XVIII.

4) Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905.

5) Bower, On some Normal and Abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot. 1888, Vol. I.

der Sporen ohne Nutzen, meint Bower, die Gewebe von Gametophyten und Sporophyten zeigen folglich keine scharfe Grenze und werden allmählich ineinander übergehen. Aber wenn es, wie Bower meint, wäre, sollten die Wasserfarne auch keine Sporen bilden; doch ist, wie bekannt, bei ihnen reichliche Sporenproduktion vorhanden.

Wie meine Experimente mit verdunkelten, Sandkulturen und abgeschnittenen Blättern zeigen, spielt die Feuchtigkeit bei dieser Erscheinung keine Rolle, vielmehr scheint der Mangel an organischem Stoffe dafür verantwortlich zu sein. Schon Goebel, Loew, Fischer und viele andere Forscher haben durch ihre Experimente nachgewiesen, daß Trockenheit und Licht, durch deren Wirkung viele organische Stoffe gebildet werden, die Ausbildung der Blüten bzw. der Makro- und Mikrosporangien begünstigen. So werden wahrscheinlich auch bei den Farnen durch geringere Produktion dieser Nährstoffe die Sporangien und manchmal die Sporophylle selbst nicht zur Entwicklung gelangen.

Man kann also sagen, daß die Sporenbildung in bezug auf Nährmaterial die besten Bedingungen verlangt, weniger gute die vegetative Vermehrung, wie es der Fall mit Notochlaena Marantae zeigt, und wenn am wenigsten organische Stoffe vorhanden sind, tritt Aposporie ein.

Wenn wir uns jetzt der Apogamie zuwenden, so müssen wir sagen, daß ihre Ursache noch nicht erklärt ist. Eins nur ist sicher, nämlich, daß diese Erscheinung in sehr innigem Zusammenhang mit Atrophie und Hypertrophie der Sexualorgane steht und wahrscheinlich, wie Goebel[1]) in seiner Organographie geäußert hat, die Atrophie der Organe der Apogamie vorausgeht.

Man hat früher geglaubt, daß die Apogamie die Folge von Kulturbedingungen sei, denn man hat diese Erscheinung zuerst nur bei den Kulturpflanzen gefunden. Campbell[2]) sagt z. B.: „So far as I am aware (I make this statement with some reserve) all cases of apogamy yet observed have been in cultivated ferns. At any rate, much the larger number of observed cases have been under artificial conditions, either intentional or otherwise.“

Durch spätere Forscher aber haben wir eine große Anzahl auch zwischen wildwachsenden Farnen kennen gelernt, die auch apogam sind. Auch die von Goebel gefundene apogame Art Trichomanes Kraussii war ihm aus Dominica gebracht, dann hat er zuerst Apogamie bei Pellaea nivea beobachtet und ich bei meinen Untersuchungen noch bei vier

1) Goebel, Organographie, pag. 431.

2) D. H. Campbell, Antithesis versus homologous alternation. The Amer. naturalist, Vol. XXXVII, pag. 162.

anderen hier beschriebenen Arten. Alle diese Arten waren aus ihrer Heimat geschickt oder Herbarmaterial.

Von Trichomanes Kraussii und Asplenium dimorphum sagt Goebel[1]: „Jedenfalls ergibt sich daraus, daß Apogamie und Aposporie nicht auf die abnormen Kulturbedingungen unserer Gewächshäuser zurückzuführen sind, wie man teilweise angenommen hat, ebensowenig wie die „Mutationen", die an Farnblättern in Gestalt von Gabelungen u. dergl. auftreten, wobei das Zutagetreten dieser Formen häufig an das Vorhandensein bestimmter Ernährungsbedingungen gebunden ist". Durch mündliche Mitteilungen hat Herr Prof. Goebel mir seine Meinung geäußert, daß die Apogamie durch Mutation entstanden ist, dann fixiert worden und jetzt sogar vielleicht von systematischer Bedeutung sein kann, indem sie bei nahe verwandten Formen auftritt, wie bei Notochlaena- und Pellaea-Arten. Schon de Bary[2]) hat im Jahre 1878 die Vermutung ausgesprochen, daß die Apogamie „rasch und plötzlich, d. h. mit der Differenzierung einer Varietät, eintreten könnte", und er meint auch, daß die apogamen Formen „in das letzte Stadium ihrer Existenz, in den Beginn allmählichen Aussterbens, getreten seien". Welche Ursachen aber waren es, die das Auftreten der apogamen Sprosse verursachten? Diese Frage ist noch nicht gelöst, aber möglicherweise haben mehrere Faktoren dazu beigetragen. Mir scheint es möglich, daß in einigen Fällen dieser Faktor die Trockenheit war. Die Mehrzahl der apogamen Farne besitzt Antheridien und manche auch Archegonien; daraus können wir schließen, daß früher diese beiden Organe vorhanden waren und erst nachträglich eine von diesen oder beide verloren gegangen sind. Wir wissen auch, daß die Befruchtung bei den Farnen nur in Gegenwart von Wassertröpfchen möglich ist, d. h. eine bestimmte Feuchtigkeit bedarf. Und alle von mir untersuchten apogamen Pellaea- und Nothochlaena-Arten sind Bewohner von tropischen Kalkfelsen, wo die Temperatur ziemlich hoch ist und dieser Boden schon seiner Beschaffenheit nach durch Trockenheit ausgezeichnet ist. Infolge der Unmöglichkeit, befruchtet zu werden, sind die Sexualorgane funktionslos geworden und allmählich atrophiert oder hypertrophiert, und Anhäufung von Nährmaterial, das sonst zur Entwicklung der befruchteten Eizelle verwandt wurde, hat hier die Bildung der apogamen Pflanze veranlaßt.

Vielleicht wird es einmal gelingen, bei ein und derselben Art neben sexual erzeugten Embryonen künstlich apogame hervorzurufen:

1) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimor. Flora 1905.

2) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

dann könnten die Ursachen dieser höchst interessanten Erscheinung näher studiert und erklärt werden.

Zusammenfassung.

I. Die Prothallien von Trichomanes Kraussii bestehen aus Fäden und Flächen. Die Archegonien fehlen gänzlich, die Antheridien erreichen nicht die völlige Entwicklung und sind oft „vergrünt", darum ist die Pflanze apogam. Die Keimpflanzen bilden sich entweder auf den Fäden, den Randzellen der Flächen oder aus der Fläche selbst. Zuerst entsteht ein mehrschichtiger Zellkörper, der dem Archegoniophoren homolog ist, und auf ihm bildet sich erst der Blatthöcker, und bald darauf, unabhängig von ihm, eine Stammscheitelzelle. Die Wurzel erscheint sehr spät.

II. Auch zeigt Trichomanes Kraussii die Erscheinung der Aposporie, die ich auch künstlich hervorrufen konnte, indem ich abgeschnittene Blätter auf Lehm kultivierte. Die Aposporie geht manchmal so weit, daß aus den Randzellen des Blattes direkt Antheridien auswachsen können (Apoprothallie).

III. Pellaea nivea, Pellaea tenera, Pellaea flavens, Notochlaena Eckloniana und Notochlaena sinuata sind alle apogam, haben keine Archegonien und letztere Art auch keine Antheridien.

IV. Bei allen entsteht zuerst das Blatt, sei es ein normal entwickeltes, unter der Bucht sich befindendes oder ein verkümmertes, welches durch Herausstreckung des apikalen Meristems des Prothalliums sich bildet. Dann erst entsteht bei den vier zuerst genannten Arten eine Stammscheitelzelle, im ersten Falle zwischen dem Blatte und der Prothalliumfläche, im zweiten unter dem verkümmerten Blatte, in beiden Fällen unabhängig von ihm. Bei Notochlaena sinuata aber entstand noch auf dem verkümmerten Blatte fast immer ein zweites normal entwickeltes Blatt und erst zwischen diesen beiden die Stammscheitelzelle.

Die Wurzel entstand bei den vier ersten Arten nach der Bildung des Stammhöckers, bei Notochlaena sinuata aber noch später.

V. Bei Verdunkelung von Pellaea flavens entsprangen aus einem Prothallium gewöhnlich mehrere apogame Pflanzen bzw. Blätter, die verschiedene Stufen der Entwicklung zeigten und sogar auf einen Faden reduziert sein konnten.

VI. Die verdunkelten Kulturen von Pellaea flavens zeigten in den häufigsten Fällen dieselbe Erscheinung wie Notochlaena sinuata unter normalen Bedingungen, d. h. auf dem verkümmerten Blatte bildete sich immer hoch oben zuerst ein Blatthöcker und dann erst zwischen ihm

und dem verkümmerten Blatte die Stammscheitelzelle. Die Wurzel bildete sich ebenfalls sehr spät.

VII. Der Stiel bei den verdunkelten Kulturen war sehr wenig differenziert, die Tracheiden schlecht entwickelt, wie auch überhaupt bei allen diesen verkümmerten Blättern.

VIII. Bei längerer Verdunkelung erschien Aposporie, d. h. das verkümmerte Blatt wuchs seitlich oder an der Spitze in ein Prothallium aus. Dieses konnte Antheridien oder neue apogame Pflanzen tragen. Die Zellen von beiden Generationen gingen ganz allmählich ineinander über, und eine Grenze zwischen diesen beiden war unmöglich zu ziehen.

IX. Bei den Sandkulturen von Pellaea flavens wurde auch der beblätterte Sproß aus der Bucht auf das verkümmerte Blatt transportiert. Es wuchs aus diesem verkümmerten Blatt ein neues, ebenso verkümmertes, und auf ihm entstand erst die Sproßvegetation. Auch zeigten die Sandkulturen Aposporie, und ebenso bei ihnen, obwohl selten, entstanden aus einem Prothallium mehrere apogame Pflanzen.

X. Die Resultate der Regenerationsversuche waren folgende:

a) Beim Herausschneiden des Mittellappens bzw. des verkümmerten Blattes aus der Bucht wuchs das Prothallium an dieser Stelle nicht weiter, sondern auf seinen Lappen entstanden zwei neue apogame Pflanzen bzw. verkümmerte Blätter.

b) Wenn der Mittellappen abgeschnitten und auf den Boden gelegt war, so entwickelte er sich selbst nicht weiter, sondern auf ihm konnten verschiedene Neubildungen eintreten. Bald wuchs er an der Spitze weiter und ergab einen mehrschichtigen Auswuchs, der in einschichtiges Prothallium allmählich übergehen konnte. In seinen Oberflächenzellen konnten sich Tracheiden entwickeln. Oft auch bildete der Mittellappen seitlich ein Prothallium. Am häufigsten aber entwickelte sich auf ihm ein beblätterter Sproß.

c) Die abgeschnittenen Keimblätter von apogamen und normalen Farnen haben analoge Resultate ergeben. Die auf aposporem Wege gebildeten Prothallien konnten Antheridien tragen. In anderen Fällen entwickelte sich aus der Spitze des Blattes ein beblätterter Sproß oder ein Büschel von Rhizoiden. Es konnten auch die Oberflächenzellen des Blattes in den embryonalen Zustand zurückkehren und weiter wachsen.