Archegoniatenstudien.

Von

K. Goebel.

IX. Sporangien, Sporenverbreitung und Blüthenbildung bei Selaginella.

Mit 16 Textfiguren.

Die Gefässkryptogamen sind in den letzten Jahrzehnten so eifrig untersucht worden, wie kaum eine andere Pflanzengruppe. Man sollte also denken, die der Untersuchung leicht zugänglichen morphologischen, anatomischen und biologischen Verhältnisse seien sämmtlich bekannt und eingehend beschrieben. Namentlich sollte man das annehmen betreffs der Sporangien, deren Bau ja seit lange als wichtiges systematisches Merkmal, zumal bei den Farnen, mit Recht betrachtet wird. Dass aber auch auf diesem Gebiet die Angaben der Litteratur theils ungenügend und lückenhaft, theils irrig sind, zeigte die Untersuchung der Sporangien und Sporangienstände (Blüthen) von Selaginella.

1. Sporangien und Sporenverbreitung.

Wenn wir aus der neueren Litteratur zunächst die Frage zu beantworten suchen: wie sind die Sporangien im fertigen Zustande gebaut und in welcher Beziehung steht der Bau zur Sporenverbreitung, ist er derselbe bei Mikro- und Makrosporangien? — so finden wir entweder keine oder — wie unten gezeigt werden soll — nur eine ganz mangelhafte Antwort. Es hängt dies, wie in früheren Abschnitten dieser „Studien" hervorgehoben wurde, offenbar damit zusammen, dass das Interesse in den letzten 50 Jahren einseitig den entwickelungsgeschichtlichen Fragen zugewandt war, die fertigen Zustände aber vernachlässigte.

So kommt es, dass nicht einmal über die Frage, wie die Sporangien bei Selaginella sich öffnen, übereinstimmende und dem wirklichen Sachverhalte entsprechende Angaben sich finden.

Eine eingehende Untersuchung über die Aussaat der Sporen der Gefässkryptogamen hat 1885 Leclerc du Sablon[1]) veröffentlicht. Er untersuchte Sel. denticulata und schildert die Makrosporangien folgendermaassen: „Un macrosporange, fixé par un pédoncule très faible à la base d'une feuille, est symétrique par rapport à un plan

1) Recherches sur la dissémination des spores chex les cryptogames vasculaires. Annales des sciences naturelles, botanique. 1885.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0223-1

passant par l'axe de la tige et perpendiculaire à cette feuille (pl. 1, fig. 12). Il présente quatre renflements correspondant aux quatre spores; la ligne de déhiscence est perpendiculaire au plan de symétrie, elle passe au fond de la dépression qui sépare les renflements médians et va rejoindre le point d'insertion du pédoncule. Le sporange se trouve ainsi divisé en deux velves dont les bords se récourbent légèrement vers l'extérieur."

Diese Beschreibung entspricht aber dem Sachverhalt durchaus nicht. Sie verkennt ganz und gar den merkwürdigen Bau der Makrosporangien und lässt uns auch ganz im Unklaren darüber, wie die Sporen eigentlich zerstreut werden. Offenbar nimmt der Verfasser an, sie würden aus dem geöffneten Sporangium durch den Wind verweht. Das würde nun bei den Mikrosporen weiter keine Schwierigkeit haben. Aber was wird aus den viel schwereren Makrosporen? Es wird unten gezeigt werden, dass sie sehr energisch weggeschleudert werden[1]) und dass die Sporangienklappen weder „se récourbent légèrement", noch bis zum Sporangienstiele reichen. Zunächst sei erwähnt, dass ich eine Wegschleuderung der Sporen bei Lycopodium (untersucht wurde L. annotinum) nicht beobachten konnte. Die häutigen Ränder der Sporophylle biegen sich bei reifen Blüthen concav nach aussen, die Sporangien klappen durch einen über ihren Scheitel längs verlaufenden Riss weit auf, die lockere Sporenmasse tritt dabei (wohl infolge der Zusammenziehung der Sporangienwand) etwas hervor und kann dann durch den Wind leicht weggeweht werden; bei starker, rasch eintretender Austrocknung mögen vielleicht auch Schleuderbewegungen eintreten.

Ehe wir auf die bei Selaginella beobachteten Erscheinungen eingehen, sollen aber noch einige Litteraturangaben angeführt werden. D. Campbell in seinem Buche „Mosses and ferns" (pag. 504) gibt nur an: „The ripe sporangium as in Lycopodium opens by a vertical slit."

Lürssen[2]) sagt betreffs Selag. helvetica, denticulata und spinu-

1) Meine Erwartung, hierüber (ebenso wie über die Function der Lebermooselateren) in der älteren Litteratur richtigere Angaben als in der neueren zu finden, hat sich bestätigt. Bei Bischoff (Die kryptogamischen Gewächse Deutschlands, 2. Lfrg., Rhizocarpeen und Lycopodieen, Nürnberg 1828) finden sich Angaben und Abbildungen, die viel besser sind als die fast 60 Jahre später erschienenen, während der feinere Bau der Sporangien von Bischoff nicht genügend erkannt wurde. (Nachträgl. Anm.)

2) Die Farnpflanzen oder Gefässkryptogamen (Pteridophyten). III. Band von Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, Leipzig 1889, pag. 865.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0224-7

losa: „Makrosporangium . . . meist dreiknöpfig, d. h. mit flachem oder selbst etwas vertieftem Scheitel und infolge dreier am Scheitel liegender Makrosporen (die vierte Makrospore liegt am Grunde des Sporangiums) nach drei Seiten mehr oder minder stark ausgebaucht und bei der Reife zwischen den Ausbuchtungen dreistrahlig-spaltig sich öffnend und die Ausbauchungen die Klappen bildend; oder das Makrosporangium vierknöpfig mit zwei im Scheitel und zwei mit diesen im Grunde gekreuzt liegenden Makrosporen und dementsprechend gerichteten Ausbuchtungen und bei der Reife sich durch einen über den Scheitel parallel dem Tragblatt laufenden Spalt öffnend, von welchem über dem basalen Makrosporenpaare kurze Querspalten ausgehen (daher zuletzt vierklappig — Fig. 225 *B* links)." Lürssen's Annahme, dass die Makrosporangien sich — wenigstens in den häufigeren Fällen — dreiklappig öffnen, hat in einem verbreiteten Lehrbuch [1]) auch bildliche Darstellung gefunden.

Zunächst aber sei darauf hingewiesen, dass — wie die erwähnten Autoren übersehen haben — eine Ausschleuderung der Sporen stattfindet. Wenn man reife Selaginella-Blüthen auf einem Bogen Papier trockener Luft aussetzt, überzeugt man sich leicht (ich benützte Sel. erythropus), dass die Makrosporen bei der Aussaat viel weiter von der Blüthe entfernt werden als die Mikrosporen. Die letzteren bleiben als ein rothes Pulver in der Nähe der Mikrosporangien liegen (die weiteste Entfernung von den letzteren beträgt meist nicht mehr als etwa 1—1,5 cm). Von den Makrosporen sieht man nur wenige oder auch gar keine in dem durch die rothen Mikrosporen gebildeten Flecke, sie liegen viel weiter — bis 6 cm und mehr — von den Blüthen weg. Diese Thatsache zeigt also — was auch die directe Beobachtung bestätigt —, dass ein Abschleudern stattfindet, sie scheint mir aber auch sonst nicht ohne Interesse. Offenbar nämlich finden sich bei den Selaginellen [2]) Einrichtungen, welche eine „Selbstbefruchtung" (d. h. hier also eine Befruchtung der Archegonien durch Mikrosporen aus derselben Blüthe) verhindern oder doch erschweren. Diese Einrichtungen sind:

---

1) Lehrbuch der Botanik von Strasburger-Noll-Schimper-Schenck. Es wird dort behauptet, die Wand der Sporangien öffne sich in mehrere Klappen (IV. Aufl. pag. 375), und in Fig. 352 wird eine figürliche Darstellung gegeben, in der ein Makrosporangium gezeichnet ist, das sich in drei Klappen öffnet. Diese Abbildung ist übrigens auch betreff des Mikrosporangiums nicht naturgetreu.

2) Im Gegensatz zu den Marsiliaceen, bei welchen Selbstbefruchtung die Regel sein dürfte.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0225-3

1. Proterogynie der Blüthen. Die Makrosporangien sind vielfach an der Basis der Blüthen, die Mikrosporangien weiter oben (gerade umgekehrt wie bei den Blüthen der Samenpflanzen). Die Makrosporangien öffnen sich in diesem Falle früher als die Mikrosporangien.

2. Die oben erwähnte grössere ballistische Leistung der Makrosporangien. Diese wird auch bei den Arten, welche Makro- und Mikrosporangien in den Aehren gemischt tragen, die betr. Sporen bei der Aussaat von einander entfernen. Selbstverständlich ist es nicht ausgeschlossen, dass die Mikrosporen durch Luftströmungen schliesslich zu den aus derselben Blüthe stammenden Makrosporen hingetragen werden, aber eben so selbstverständlich ist, dass die erwähnte Einrichtung Fremdbefruchtung ermöglicht und begünstigt.

3. Selbst dann, wenn Makro- und Mikrosporen aus einer Blüthe neben einander zu liegen kommen sollten, wird keine Selbstbefruchtung stattfinden. Denn wie wenigstens bei Sel. helvetica bekannt ist [1]), keimen die Mikrosporen einer Blüthe früher als die Makrosporen; letztere entwickelten ihre Archegonien sechs Wochen, nachdem die Mikrosporen ihre Antheridien entleert hatten. Man erhält also keine Embryonen, wenn man Mikro- und Makrosporen aus einer Blüthe gleichzeitig aussät, wohl aber wenn man zu den Makrosporen später gereifte Mikrosporen bringt. Weitere Untersuchungen dieser Verhältnisse müssen zeigen, inwiefern die einzelnen Arten darin mit einander übereinstimmen; indess hat schon Spring [2]) ganz analoge Erfahrungen gemacht, wie Hofmeister; er erhielt eine Embryobildung nur dann, wenn er in die Nähe der Aussaaten eine Pflanze brachte, aus der Mikrosporen später zu den Makrosporen gelangen konnten — gleichzeitig ausgesäte Mikro- und Makrosporen ergaben keine Keimpflanzen.

Ob etwa auch Fälle von „Selbststerilität“ und Parthenogenesis bei den Selaginellen vorkommen, ist näher festzustellen. Es sei nun zunächst das Verhalten und der Bau der Makrosporangien näher beschrieben.

In weitaus den meisten untersuchten Fällen waren die Makrosporen so gelagert, dass zwei unten, in der Längslinie des Makro-

1) Hofmeister, Vergl. Untersuchungen pag. 124. Roze, Ann. d. scienc. nat. 1867 pag. 97) gibt dagegen an, dass Mikro- und Makrosporen gleichzeitig keimen sollen; indess hatte er drei Monate aufbewahrte Sporen verwendet, was, wie Pfeffer hervorhebt (Die Entwickelung des Keimes der Gattung Selaginella pag. 28), vielleicht seine Angaben bedingte; auch ist nicht angegeben, ob Makro- und Mikrosporen alle gleichzeitig eingesammelt wurden.

2) Monographie des Lycopodiacées. (Mém. de l'acad. royale de Belgique Tom. XV u. XXIV.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0226-9

sporangiums, zwei annähernd mit den ersteren gekreuzt oben lagen. Den letzteren entsprechen dann zwei Ausbauchungen der Sporangienwand; seltener liegt eine Makrospore nach oben, die drei anderen dann tiefer. Eine Abhängigkeit der Oeffnungsweise der Sporangien von der Lage der Makrosporen, wie Lürssen sie annimmt, habe ich nicht beobachten können.[1]) In den untersuchten Fällen fand die Oeffnung vielmehr — von unwesentlichen kleinen Abweichungen abgesehen — in gleicher Weise statt. Die Makrosporangienwand öffnet sich in zwei Klappen (Fig. 1), die aber nicht bis zum Stiele reichen, vielmehr bleibt der untere Theil der Sporangienwand schüsselförmig stehen[2]); er zeichnet sich auch durch einen besonderen Bau aus. Da die beiden Klappen der Grösse der Sporangien entsprechend eine breite Fläche besitzen, so würde ihre Auswärtsbewegung erschwert sein, wenn nicht eine besondere Einrichtung sich fände, die offenbar zu Missverständnissen Veranlassung gegeben hat. Die beiden Klappen sind nämlich dem ganz bleibenden unteren Theile nicht mit ihrer ganzen Breite eingefügt, vielmehr befindet sich an der Basis jeder Klappe eine Rissstelle (Fig. 1 *r*) (sie sei als die untere Rissstelle bezeichnet), welche das Zurückschlagen der Klappe erleichtert. Diese Rissstellen sind ebenso wie die obere durch den Bau der Sporangienwand vorgezeichnet und schon auf der Aussenansicht reifer Sporangien deutlich zu sehen. Sie bedingen zusammen mit der unten zu erwähnenden Zellanordnung für die Klappen eine Art Gelenkbildung; dieses Bauverhältniss hat zusammen mit der Thatsache, dass zuweilen auch der untere Theil der Sporangienwand oder eine der

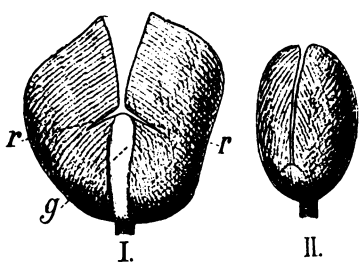


Fig. 1. Selaginella erythropus. I. Makrosporangium, II. Mikrosporangium, beide entleert, von einer der beiden Schmalseiten gesehen, bei derselben schwachen Vergrösserung. *g* Gelenk, *r* Rissstelle für die Klappenbasis.

1) Auch nicht bei Sel. helvetica. Etwa 30 untersuchte Makrosporangien öffneten sich genau ebenso wie die im Texte beschriebenen von Sel. erythropus, chrysocaulos u. a., ebenso auch die von Sel. denticulata.

2) Das hat schon Kaulfuss gesehen (Kaulfuss, Das Wesen der Farnkräuter, Leipzig 1827, pag. 24): „Die Oeffnung der Kapsel . . . erstreckt sich ebenfalls nicht auf die untere Fläche nächst dem Befestigungspunkte, wo die beiden Hälften immer mit einander verbunden bleiben." — Die Schleuderbewegung ist von ihm nicht beobachtet worden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0227-4

Klappen einreisst, zu der oben angeführten irrigen Annahme Veranlassung gegeben, dass die Sporangienwand sich in mehreren Klappen öffne. Verfolgt man das Oeffnen der Sporangien — was ziemlich zeitraubend ist, da man nicht immer den richtigen „Reife"zustand antrifft — so zeichnet sich die Oeffnungsstelle schon vor dem Aufspringen als eine Furche deutlich ab. Die beiden Klappen biegen sich nicht „légèrement" aus einander, sondern mit solcher Kraft, dass von der unteren das Sporophyll herabgedrückt wird. Diese Bewegung wird durch die Gestalt des Sporophylls erleichtert; dieses ist (bei S. erythropus) nicht mit seiner ganzen Breite der Blüthenachse eingefügt, sondern

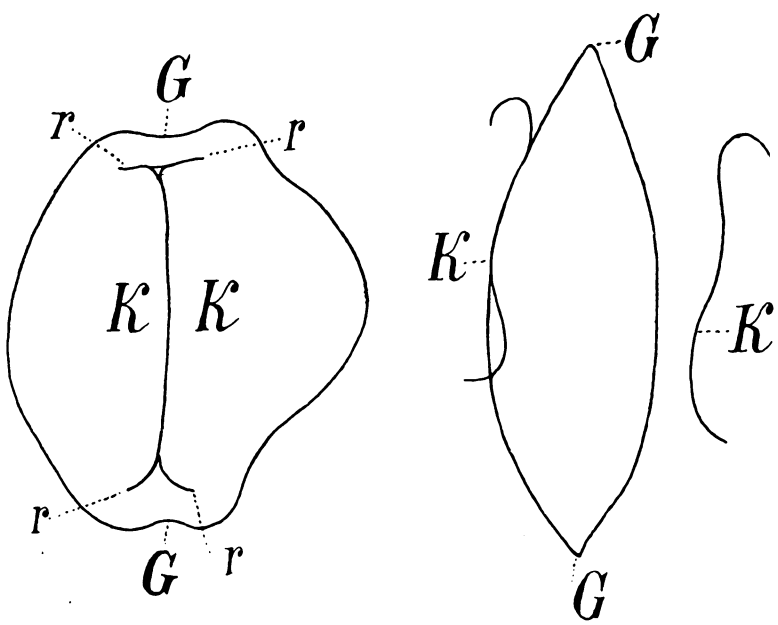


Fig. 2. Selag. erythropus. Entleertes Makrosporangium in Oberansicht bei derselben Vergrösserung, links befeuchtet, rechts nach dem Austrocknen. *K* Klappen (im optischen Querschnitt); *r* untere Rissstelle derselben; *G* Gelenk.

unten verschmälert; es kann also eine Abwärtsbewegung leichter ausführen, als wenn es mit breiter Basis eingefügt wäre. Das Sporangium klafft nun weit auf und die Makrosporen liegen frei zu Tage. Die Klappen biegen sich mit ihren Rändern nach aussen um, ihre Convexität vermindert sich (was die Auswärtskrümmung erleichtert). Plötzlich werden die Makrosporen weggeschleudert, vorausgesetzt, dass es sich um ein normal ausgereiftes Sporangium handelt; bei solchen, die sich erst nach langer Austrocknung geöffnet haben,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0228-0

können die Sporen in dem geöffneten Sporangium liegen bleiben (Fig. 3).

Wie kommt nun die Schleuderbewegung zu Stande?

Die nächstliegende Annahme, von der auch ich zunächst ausging, ist die, dass die bei der Oeffnung ausgebreiteten Klappen elastisch zurückschnellen und dabei die Sporen fortwerfen. Diese Annahme wird aber durch die Beobachtung nicht bestätigt. Man kann sich namentlich an der oberen Klappe überzeugen, dass sie noch ausgebreitet ist, wenn die Sporen schon abgeschleudert sind. Erst dann pflegen die Klappen sich wieder einander zu nähern, und jetzt, wenn Alles vorbei ist, kann man sie „légèrement recourbées" nennen. Der Sitz der Schleuderbewegung liegt der Hauptsache nach nicht in den Klappen, sondern in dem unteren, stehenbleibenden Theile des Sporangiums. Betrachten wir ein entleertes Sporangium, das befeuchtet und wieder austrocknen gelassen wurde (Fig. 2 links) von oben, so sehen wir, dass in dem unteren Theile des Sporangiums eine eigenthümliche Gestaltveränderung eintritt. Er wird schmäler und länger (Fig. 2 rechts), es kann die Annäherung der Sporangienwände an einander so weit gehen, dass sie sich berühren. Diese Bewegung wird dadurch ermöglicht, dass dieser untere Theil ein Gelenk besitzt, d. h. einen breiten, nach der Anheftungsstelle zu verlaufenden Streifen dünnwandiger Zellen. Diese Gelenkstelle (Fig. 1 *Ig*, Fig. 2 *G*) ist zunächst, beim ungeöffneten Sporangium, etwas concav nach innen gebogen. Wenn sich nun die convexen Aussenwände des kahnförmigen unteren Theiles des Sporangiums gerade zu strecken suchen, so gestattet ihnen die dünne Gelenkstelle diese Bewegung, das Gelenk wird dabei nach aussen gestülpt (Fig. 2 *G*), ähnlich etwa wie bei zwei Pappdeckeln, die durch einen Stoffstreifen mit einander verbunden sind, dieser — vorausgesetzt, dass er dünn genug ist — bei rascher Annäherung der beiden Deckel an einander herausgestülpt wird. Die beiden Umrisse in Fig. 2 sind genau bei gleicher Vergrösserung gezeichnet; ihre Vergleichung ergibt, dass der Längsdurchmesser des Sporangiums sich um fast 13 % vergrössert hat. Da die Annäherung der beiden Convexseiten an einander plötzlich erfolgt, so werden die



Fig. 3. Selaginella erythropus. Makrosporangium halb geöffnet von der Seite schräg gesehen. Die eine Makrospore, welche herunter gefallen war, durch Punktirung angedeutet.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0229-8

beiden mit ihnen in Berührung stehenden Makrosporen fortgeschleudert, etwa wie ein Kirschkern zwischen Daumen und Zeigefinger der Hand durch einen Druck fortgeschleudert wird. Die stacheligen Fortsätze, welche das Epispor bei manchen Selaginellamakrosporen zeigt, sind dabei kein Hinderniss. Denn offenbar sind die Makrosporen beim Oeffnen des Sporangiums noch feucht, ihrer Epispor noch weicher als später, wahrscheinlich hat es sogar eine mehr oder minder schlüpfrige Beschaffenheit. Die beiden anderen Makrosporen liegen so, dass die eine auf der (kleineren) oberen, die andere auf der (grösseren) unteren[1]) Klappe sich befindet; die letztere ist (in einer concaven Vertiefung der Klappe liegend) mit den anderen Sporen meist nicht in Berührung (Fig. 3). Da sie trotzdem fortgeschleudert wird, so wirkt der in dem basalen Sporangiumtheil ausgeführte Ruck also auch auf die Klappe ein; man kann sich mit einem aus Papier ausgeschnittenen Modell auch leicht davon überzeugen, dass diese „Prellbewegung" zum Fortschleudern genügt; wo an dem unteren Theile der Klappe „active" Zellen sich finden (s. u.), werden diese übrigens in ähnlicher Weise wirken, wie im unteren schüsselförmigen Theil des Sporangiums.

Ehe auf den Bau der Makrosporangienwand eingegangen wird, ist zunächst noch auf das Verhalten der Mikrosporangien kurz hinzuweisen. Das Aufspringen erfolgt im Wesentlichen ebenso wie bei den Makrosporangien, also mit zwei Klappen, die sich weit von einander biegen, und auch hier wird — wenngleich nicht so stark — das Sporophyll heruntergedrückt. Die Sporenmasse theilt sich in ihrem oberem Theil meist in zwei Hälften, die auf den Klappen liegen; schon während der Auswärtsbewegung der Klappen sieht man oft, dass kleinere Sporenmengen abgeschleudert[2]) werden, die Hauptmasse aber wird auch hier zusammen durch einen Ruck fortgeschleudert, worauf die Klappen sich wieder nach oben einbiegen.

Die Untersuchung des Baues der Sporangienwand zeigt zwischen Makro- und Mikrosporangien ziemlich grosse Verschiedenheit. Es sei auch hier ausgegangen von den Makrosporangien und zunächst erwähnt, dass die Wandzellen zur Zeit der Oeffnung noch Protoplasma (oft mit Chlorophyllkörpern) führen, also nicht todt sind, wie etwa die Annuluszellen der Farnsporangien. Wenn man dagegen ein eben geöffnetes Sporangium in Wasser legt, zeigen die „activen" Zellen der

1) Es sei dahingestellt, ob das Grössenverhältniss der Klappen nicht auch wechseln kann. Die obige Angabe bezieht sich auf einen beobachteten Einzelfall.

2) Auch an abgeschnittenen Wandstücken reifer Mikrosporangien findet Abschleuderung statt, wenn ihnen Mikrosporen anhaften.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0230-0

Sporangienwand grosse Luftblasen. Sie sterben also offenbar beim Austrocknen ab. Aber auch todte Sporangien können, wenn sie befeuchtet werden, beim Austrocknen energische Schleuderbewegungen ausführen. So Makrosporangien, die zuvor aufgeklappt waren, aber ihre Sporen nicht fortgeworfen hatten. Sie schlossen sich bei Befeuchtung und schleuderten beim Austrocknen die Makrosporen fort.

In Fig. 4 ist ein entleertes Makrosporangium von aussen dargestellt. Die Randzellen der Klappe und des unteren kahnförmigen

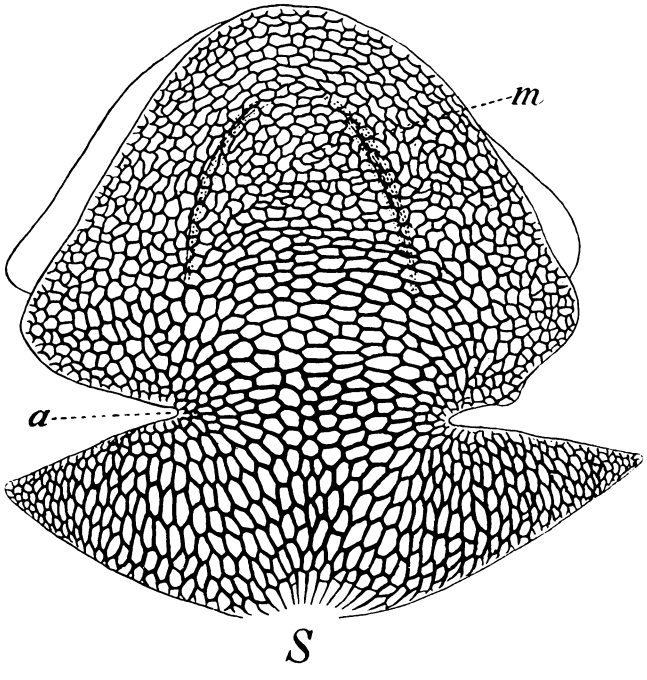


Fig. 4. Selag. erythropus. Flächenansicht eines geöffneten Makrosporangiums. *m* Stelle, wo eine der beiden oberen Makrosporen lag, *a* untere Klappenrissstelle.

Theiles des Sporangiums sowie die Basis des Sporangiums sind nicht gezeichnet, sie sind wegen der nach oben convexen Wölbung in der Flächenansicht eines ganzen Sporangiums nicht gut sichtbar. Es fällt zunächst auf, dass die Zellmembranen im unteren Theile des Sporangiums stark verdickt sind (die Zellen mit verdickten Wänden sollen als „active" bezeichnet werden). Ferner ist die Anordnung der Zellen charakteristisch. An der Biegungsstelle der Klappe sind die Zellen in der Querrichtung angeordnet, was das Herabbiegen der Klappen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0231-5

erleichtern wird[1]); im unteren Theil des Sporangiums sind die Zellen im Allgemeinen in von der Anheftungsstelle und dem Gelenk ausstrahlende Längsreihen gestellt. Zugleich erhellt, dass die Zellen im oberen Theile des Sporangiums kleiner sind (auch niedriger) als im mittleren; nach unten hin nehmen sie gleichfalls an Grösse ab. Diese Angaben beziehen sich auf die äussere Wandschicht des Sporangiums; die innere aus zartwandigen, längsgestreckten Zellen bestehende, dürfte beim Oeffnungsmechanismus wenig in Betracht kommen und soll deshalb hier vernachlässigt werden.

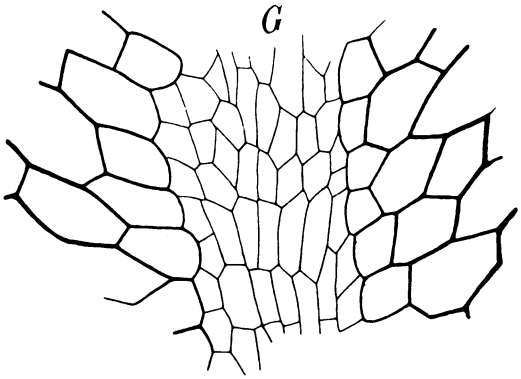


Fig. 5. Selag. erythropus. Aussenansicht eines Stückes der Sporangienwand an der Gelenkstelle. Die activen Zellen haben viel stärker verdickte Wände und andere Anordnung als die Gelenkzellen.

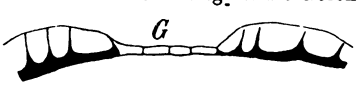


Fig. 6. Selag. chrysocaulos. Querschnitt durch die Gelenkstelle (*G*) und die angrenzende Sporangienwand. Die zweite Zellschicht der Sporangienwand ist weggelassen.

Zunächst sei der untere, kahnförmige Theil des Sporangiums geschildert. Wie oben erwähnt, besitzt er eine sehr charakteristische, von der Anheftungsstelle in der Längsrichtung nach beiden Seiten verlaufende, bisher übersehene Gelenkstelle.[2]) Sie besteht, wie die Flächenansicht (Fig. 5) zeigt, aus zartwandigen, in der Längsrichtung in mehreren Reihen neben einander verlaufenden Zellen, die sich von den verdickten[3]) (activen) zu ihren in schrägen Längsreihen angeordneten Wandzellen auffallend unterscheiden. Noch mehr tritt dieser Unterschied auf einem Querschnitt hervor (Fig. 6). Er zeigt, dass die Ge-

---

1) Dabei ist zu bemerken, das die activen Zellen je nach der Lage der Makrosporen verschieden hoch hinauf reichen; die beiden Klappen eines Sporangiums verhalten sich dann gewöhnlich verschieden, wie sie auch an Grösse verschieden zu sein pflegen.

2) Spring (Monographie des Lycopodiacées pag. 118) hielt die Gelenkstelle für Verlängerungen des Sporangienstiels (prolongements des pédicelles).

3) Die letzteren zeigen bei manchen Selaginella-Arten (z. B. chrysocaulos, erythropus) gelb gefärbte Wände.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0232-1

lenkzellen viel niederer sind[1]) als die activen Wandzellen. Die letzteren haben verdickte Innen- und Seitenwände (letztere werden nach aussen hin dünner) und diese verdickten Wandtheile geben mit Phloroglucin-Salzsäure die „Holzreaction", während die Gelenkzellen nicht oder nur wenig „verholzt" sind. Die dünneren Aussenwände der activen Zellen sind gleichfalls nicht verholzt, sie färben sich mit Chlorzinkjod bläulich, mit Ausnahme der schon ohne Färbung wahrnehmbaren Cuticula.[2]) Erwähnung verdient noch der Rand der Gelenkstelle. Wir sehen ihn von längsgestreckten, auf ihrer Innenwand etwas verdickten Saumzellen (Fig. 7) bekleidet, was das Einreissen vom Rande her erschweren muss; dass das trotzdem gelegentlich eintritt (und einen solchen Ausnahmsfall hat Lürssen a. a. O. abgebildet) kann nicht befremden; auch die Klappen reissen gelegentlich

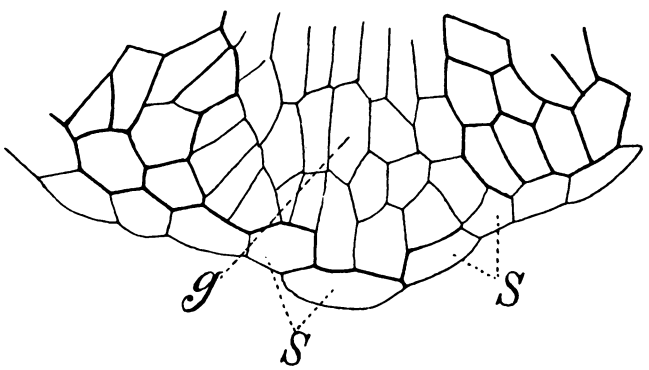


Fig. 7. Selag. chrysocaulos. Flächenansicht des Randstückes des unteren stehenbleibenden Sporangiumtheiles an der Gelenkstelle (*g*). *S* Saumzellen.

ein, aber solche Fälle können doch nur als Ausnahmen betrachtet werden. Ferner ist im unteren Theile des Sporangiums die Stelle vorgezeichnet, wo die Klappen behufs leichterer Beweglichkeit sich von dem kahnförmigen Theile rechts und links loslösen. Es sind hier, wie die Flächenansicht zeigt, zartwandige (Fig. 8), auf dem Querschnitt (Fig. 9 *R*) viel niedrigere Zellen vorhanden; es kann hier leicht eine Trennung der Zellmembranen erfolgen. Auch hier ver-

1) Leclerc du Sablon hat (a. a. O. Pl. 1 fig. 13) die Gelenkzellen abgebildet, aber vollständig irrig gedeutet. Er hält das Gelenk für die Oeffnungsstelle und bezeichnet die Gelenkzellen als „cellules destinées à être brisées au moment de la déhiscence". Die Oeffnungslinie ist aber, wie weiterhin gezeigt werden wird, ganz anders gebaut.

2) Leclerc du Sablon hat diese wohl übersehen, da er angibt „la face externe est composée de cellulose pure" (a. a. O. pag. 22).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0233-7

laufen, wie bei dem Gelenke, die aktiven Zellen in schrägen Längsreihen zu den zartwandigen. Der Mechanismus des unteren Sporangiumtheiles ist in der Wandstruktur der aktiven Zellen einerseits, der der passiven Gelenkzellen andererseits begründet. Die weniger stark verdickte und unverholzte Aussenwand der aktiven Zellen wird sich beim Austrocknen entweder verkürzen oder einbiegen; die verdickte Innenwand wird nach aussen concav gebogen, resp. gespannt.

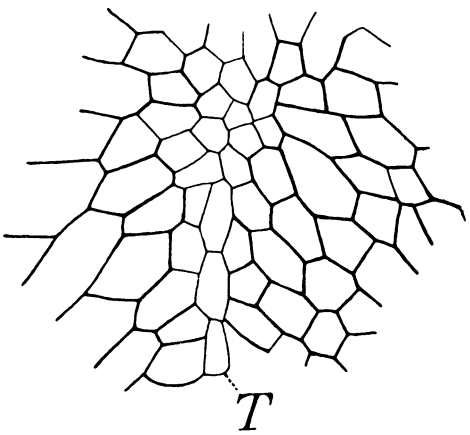


Fig. 8. Selag. chrysocaulos. Stück der Sporangienwand an der unteren Klappenrissstelle in Flächenansicht. Bei *T* findet die Trennung der Zellen statt.

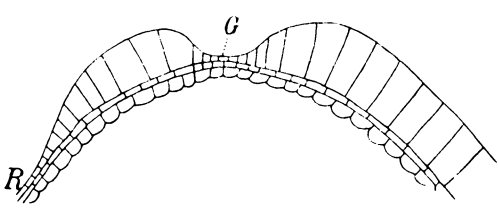


Fig. 9. Selag. spinulosa. Stück eines Querschnitts durch die Wand eines halbreifen Makrosporangiums. *G* Gelenkstelle, *R* untere Rissstelle für die Klappenbasis.

Da die Zellen im kahnförmigen unteren Theile des Sporangiums in Längsreihen angeordnet sind, so werden sich beim Austrocknen namentlich die Längswände einander nähern, eine Bewegung, welche durch die fast stets schiefe Anordnung der Querwände (welche eine seitliche Verschiebung gestattet) noch erleichtert wird. Es wird also beim Austrocknen eine nach aussen concave Krümmung der aus aktiven Zellen bestehenden Längstheile angestrebt, die verdickten Innenwände werden gespannt, bis sie schliesslich elastisch losschnellen und die oben beschriebene Geradestreckung bewirken, und ähnlich werden sich die aktiven Zellen an der Basis der einen Klappe verhalten. Was die Ursache der Krümmung betrifft, so ist es nicht meine Absicht, auf den Mechanismus hier näher einzugehen; wichtiger erschien mir, zunächst festzustellen, wie das Sporangium als Ganzes arbeitet. Die Untersuchung des Mechanismus im Einzelnen ist eine „cura posterior". Erwähnt sei nur, dass es sich handeln wird, entweder um einen „Schrumpfungs"- oder einen „Cohäsionsmechanismus". Im ersteren Falle kann die dünne Aussenwand entweder aktiv oder passiv mitwirken; aktiv, wenn

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0234-3

dadurch, dass sie stärker schwindet als die Seiten- und Innenwände der Zellen, die Aussenseite sich zu verkürzen sucht; passiv dann, wenn es sich um eine ungleich starke Schrumpfung innerhalb der verdickten Zellwände selbst handeln sollte. Die Innenwand wird übrigens schon dadurch, dass sie noch von der zarten inneren Zellschicht der Wandung bekleidet ist, vor rascher Wasserabgabe geschützt sein.

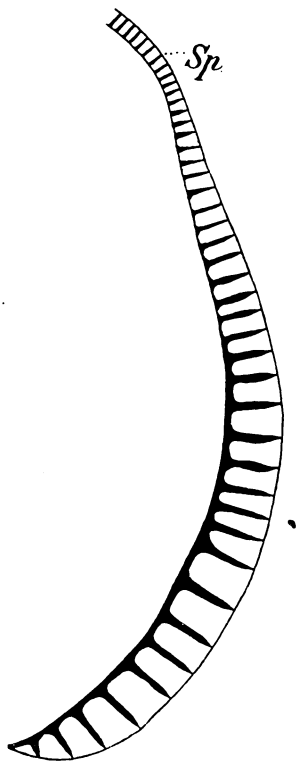


Fig. 10. Sel. erythropus. Längsschnitt durch die Sporangienwand (innere Zellen nicht gezeichnet). Bei *Sp* die Ausbauchung für die obere Makrospore.

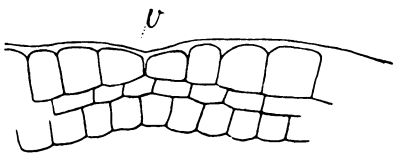


Fig. 11. Sel. Preissiana. Stück eines Längsschnittes (quer zur Aufsprunglinie) eines jungen Sporangiums. *v* Oeffnungsstelle.

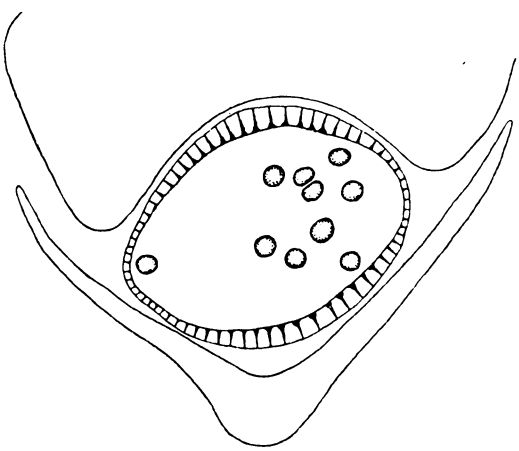


Fig. 12. Sel. erythropus. Mikrosporangium mit Sporophyll, quer. (Vergr.) Die inneren Wandzellen sind auch hier nicht gezeichnet.

Was die Struktur der Klappen anbetrifft, so sei an die Betrachtung des Längsschnittes Fig. 10 angeknüpft. Im oberen Theil ist ein Stück der einer Makrospore entsprechenden Hervorwölbung der Sporangienwand; hier sind die Zellen klein, nieder, nur die Seitenwände etwas verdickt; es ist ersichtlich, dass die Convexität dieses Klappenstückes durch Schrumpfung leicht verringert werden kann. Weiter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0235-8

unten werden die Zellen der Sporangienwand grösser und höher, ihre Seitenwände stärker verdickt, die Verdickung greift aber nicht auf den mittleren Theil der Innenwand über; auch diese Zellen werden dem Zurückbringen der Klappen keinen grossen Widerstand entgegensetzen. Die weiter nach unten gelegenen Zellen haben die oben für den schüsselförmigen Theil beschriebene Wandverdickung. Was die Oeffnungsstelle des Sporangiums betrifft, so ist sie, wie erwähnt, als seichte Furche in der Oberansicht erkennbar. Sie hat aber einen ganz anderen Bau als das „Gelenk" des kahnförmigen Theils; wie Fig. 11 (von Sel. Preissiana) zeigt, befinden sich an der Oeffnungsstelle zwei Zellen, die an der einander zugekehrten Seite niedriger werden, die sie verbindende Zellmembran wird offenbar späterhin gespalten; ob sie wie bei manchen Lebermoossporangien [1]) durch ihre Beschaffenheit die Spaltung erleichtert, wurde nicht untersucht. — Eine Beschreibung der sonstigen Zellformen würde zunächst kaum weiteres Interesse bieten, erwähnt sei nur, dass an der grösseren Klappe Zellen mit stärker verdickten (bei Sel. chrysocaulos z. B. gelblich gefärbten) Wänden sich seitlich von der Ausbauchung für die eine Makrospore auch nach oben hin erstrecken.

Jedenfalls geht aus der eben gegebenen Beschreibung hervor, dass die Makrosporangien von Selaginella nicht den einfachen Bau besitzen, den man ihnen bisher zuschrieb, sondern wohl den complicirtesten unter allen Pteridophyten. Selaginella ist ja auch die einzige Gattung, welche Makrosporen wegschleudert; die übrigen heterosporen Pteridophyten verbreiten ihre Makrosporen der Hauptsache nach im Wasser.

Kürzer als betreffs der Makrosporangien kann ich mich über die Mikrosporangien fassen. Sie sind einfacher gebaut als jene. Im unteren kahnförmigen Theil [2]) ist ein „Gelenk", das bei den Makrosporangien so scharf hervortritt, in der Flächenansicht nicht erkennbar, man sieht nur, dass die Zellen an der dem Gelenk entsprechenden Stelle in Längsreihen angeordnet sind; auf dem Querschnitt (Fig. 12) zeigt sich, dass hier (wie auch weiter oben) die Zellen niedriger sind als die gegen die Mitte der Klappe zu liegenden. Dementsprechend sind die Zellen im Basaltheil auch anders verdickt als bei den Makrosporangien; es bleibt die Innenwand namentlich in ihrem mittleren Theile dünn, ähnlich

1) Vgl. Goebel, Ueber Function und Anlegung der Lebermooselateren, Flora 1895 (80. Bd.) pag. 32.

2) Dieser ist, wie Fig. 1 zeigt, verhältnissmässig niedriger als bei den Makrosporangien.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0236-4

wie das bei den Makrosporangien in den Zellen der Klappen, speciell im oberen Theile, der Fall ist. Die niederen dünnwandigeren Zellen am Rande der Klappe sind für die concave Einbiegung nach aussen bei Wasserverlust auch dadurch besonders geeignet, dass sie in mehrere, dem Klappenrande annähernd parallel verlaufende Reihen angeordnet sind; die Längsachse der einzelnen Zellen entspricht dem Verlaufe der Reihen. Die Querwände dieser Zellen sind meist schief gestellt und (wenigstens an einer Stelle) dünner als die Längswände, erleichtern also die Annäherung der letzteren nach aussen. Sie gehen allmählich in die aktiven Zellen über, welche die Schnell-Bewegung ausführen, worauf die Klappen einander meist rasch sich wieder nähern. An dieser Schnell-Bewegung ist der untere Theil des Sporangiums hier offenbar weniger stark betheiligt als bei den Makrosporangien [1]); übrigens wird, wenn wir uns die geöffnete Klappe nach aussen schräg concav gebogen denken, eine rasche Geradestreckung (resp. Convexbiegung) genügen, um die feuchte Mikrosporenmasse fortzuschleudern. Bei geöffneten und wieder befeuchteten Mikrosporangien kam eine energische Schleuderbewegung nicht mehr zu Stande.

Die Verschiedenheiten zwischen Makro- und Mikrosporangien sind so bedeutend, dass man auch an Stücken der Wand (wenn sie nicht gar zu klein sind) erkennen kann, ob man es mit einem Makro- oder einem Mikrosporangium zu thun hat. Trotzdem zeigen beide Sporangien in ihrem Wandbau — wie schon die übereinstimmende Art des Aufspringens zeigt — denselben „Typus". Bei den Mikrosporangien tritt er in sozusagen primitiver, bei den Makrosporangien in scharf ausgeprägter Weise auf. Dass der Bau mit den Leistungen in innigster Beziehung steht, wurde oben nachzuweisen versucht. Wie aber die Verschiedenheit des Wandbaues zu Stande gekommen ist, das ist ganz unklar. Immerhin mag es gestattet sein, auf eine Beziehung, welche dabei in Betracht kommen dürfte, hinzuweisen. Bei den Mikrosporangien ist der ganze mittlere und untere Theil der Sporangienwand (Längsseite) für die activen Zellen verfügbar. Die Makrosporangienwand hat auf jeder Seite eine Ausbauchung für die beiden oben liegenden Makrosporen zu bilden [2]); diese liegen, auch wenn die Klappen sich zurückbiegen, in dieser Vertiefung der Sporangienwand, etwa wie ein Stein in einer Schleuder. Dadurch geht ein grosser

1) Wie oben erwähnt, können ja selbst Stücke der Sporangienwand die Sporen fortschleudern.

2) Wenn die oberen Makrosporen nicht quer, sondern längs lägen, würden sie beim Oeffnen des Sporangiums eher herausfallen als herausgeschleudert werden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0237-0

Theil der Sporangienwand für die activen Zellen verloren, und demgemäss werden die des unteren Sporangientheiles verstärkt. Allein solche Erwägungen führen natürlich auch zu keiner weiteren Einsicht in die Vorgänge, welche den zweckmässigen Bau der Makrosporangien zu Stande gebracht haben. In formaler Hinsicht aber scheint mir der Vergleich von Makro- und Mikrosporangien von Interesse zu sein. Wir haben einen der nicht gerade häufigen Fälle vor uns, wo wir den Ausgangspunkt einer Entwickelung noch deutlich erkennen können. Denn es kann doch wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass Selaginella abzuleiten ist von einer isosporen Form, deren Sporangienbau im Wesentlichen dem entsprach, wie er bei den Mikrosporangien sich findet. Deren Wandbau (das rudimentäre Gelenk und die Anordnung der activen Wandzellen) bot für dies Zustandekommen des Makrosporangienbaues die „Entwickelungsmöglichkeit"; wir können uns leicht vorstellen, wie aus einem dem Mikrosporangienbau ähnlichen neutralen Sporangium ein Makrosporangium mit seinem specialisirten, der Zahl und der Grösse resp. dem Gewicht der Makrosporen angepassten Bau hervorging. Weiter aber wird mit phylogenetischen Erwägungen zunächst nicht zu kommen sein, denn auch die naheliegende Annahme, dass die stofflichen Vorgänge in den Makrosporangien andere sind als in den Mikrosporangien, und dass dadurch auch der Wandbau beeinflusst wird, würde uns keine weitere Einsicht bieten, so lange diese stofflichen Vorgänge ganz unbekannt sind.

2. Die Blüthen.

Auch die Blüthen von Selaginella bieten in mehrfacher Hinsicht Interesse. Zunächst sei daran erinnert, dass wir an ihnen radiäre und dorsiventrale Ausbildung zu unterscheiden haben. Da die cultivirten Arten fast alle zu den mit radiären Blüthen versehenen gehören, so sind die dorsiventralen nur ungenügend untersucht worden. Sie sind die einzigen dorsiventralen Blüthen, die bei Pteridophyten bekannt sind. Bei den Blüthen der Samenpflanzen sind wir gewöhnt, die dorsiventrale Ausbildung in Beziehung zu den Bestäubungsverhältnissen zu bringen.[1]) Bei den Selaginellen ist davon natürlich keine Rede, um so mehr drängt sich die Frage nach der Beziehung der dorsiventralen zu den radiären Sporangienständen auf und ebenso die, nach den Beziehungen zur Aussenwelt.

---

1) Vgl. die Darstellung in Organographie pag. 111 ff., wo auch darauf hingewiesen ist, dass die dorsiventralen Blüthen auch bei „windblüthigen" Pflanzen vorkommen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0238-6

Was zunächst die historische Seite der Frage anbelangt, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die radiären als die ursprünglicheren anzusehen sind, ebenso, wie dies bei den vegetativen Sprossen der Fall ist. Ich habe anderwärts [1]) darzulegen versucht, wie bei den letzteren der plagiotrope Wuchs und die damit in Verbindung stehende Anisophyllie zu stande kam. In den Blüthen vieler anisophyller Selaginellen erscheint also das ursprüngliche Verhältniss der Blattbildung wieder. Die Blattpaare sind von gleicher Grösse und kreuzen sich nicht unter einem schiefen, sondern unter einem (annähernd) rechten Winkel, wie dies bei den vegetativen Sprossen, z. B. von Selaginella Preissiana der Fall ist.

Die Umänderungen, welche die Sporophylle gegenüber den Laubblättern erleiden, können hier ebenso ausser Betracht bleiben, wie die im anatomischen Baue sich findende Annäherung zur dorsiventralen Ausbildung der Sporophylle bei denjenigen Blüthen, welche sich nicht orthotrop aufrichten.

Dagegen seien die typisch dorsiventralen Blüthen hier kurz besprochen.

Die Systematiker [2]) unterscheiden zwei Formen von dorsiventralen (Platystachys-)Blüthen. In der nur aus zwei Arten gebildeten Section „Homostachys" sind die Sporophylle von ungleicher Grösse, die kleineren bilden die Fortsetzung der kleineren (auf der Sprossoberseite stehenden) vegetativen Blätter. Bei der Section „Heterostachys" werden die Blüthen als „resupinat" bezeichnet, die kleineren Sporophylle bilden die Fortsetzung der grösseren (seitlichen) Blätter des vegetativen Sprosses. Wer zuerst den Ausdruck „resupinat" angewandt hat, ist mir nicht bekannt. Er kann aber wohl nicht beibehalten werden, denn unter „resupinaten" Organen versteht man sonst ganz allgemein solche, welche durch eine Drehung ihre Lage verändert haben, wie dies bekanntlich bei einer Anzahl Blüthen, auch bei Laubblättern, vorkommt. Eine solche Drehung aber findet bei den Selaginellen-Blüthen nicht statt, die Grössenverhältnisse der Blätter ändern sich, ohne dass die Achse sich dreht. Es scheint deshalb passender, derartige Blüthen als „inverse" zu bezeichnen, ein Ausdruck, welcher dem Wortsinne nach freilich auch auf eine Drehung hindeuten würde, der aber dem herrschenden Sprachgebrauche nach wenigstens nicht wie die Bezeichnung resupinat eine thatsächlich irrige Vorstellung erweckt. Von Selaginellen mit inversen Blüthen zählt

1) Organographie pag. 91 ff.

2) Vgl. z. B. Baker, Fern allies pag. 33.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0239-4

Baker mehr als 60 Arten auf. Bei dem heutigen Stande der Selaginella-Systematik können es freilich auch sechs Mal so viele sein; für unsere Zwecke ist dies gleichgiltig, jedenfalls aber scheint es nicht ohne Bedeutung, dass die beiden Sectionen so ungemein verschieden an Artzahl sind. Die beiden zu „Homostachys" gehörigen sind dabei offenbar auch selten, sie fehlen selbst grossen Herbarien, wie z. B. dem Berliner.

Durch die Freundlichkeit von Sir W. Thiselton Dyer wurde es mir ermöglicht, ein Stück von Sel. pallidissima zu untersuchen. Es zeigte sich, dass die Angaben Spring's[1]) wornach in den dorsiventralen Blüthen der Selaginellen nur zwei Reihen von Sporangien vorkommen sollen, irrig ist; sowohl die kleineren als die grösseren Sporophylle bringen Sporangien hervor (Fig. 13 *A*), nur gelegentlich unterbleibt deren Ausbildung. Die Sporangien, welche in den Achseln der grösseren Blätter stehen, sind dabei verhältnissmässig weniger gut geschützt als in den radiären Blüthen und, wie gezeigt werden soll, in den invers-dorsiventralen; die Construction der Blüthen erscheint als eine vergleichsweise weniger zweckmässige und es ist die Vermuthung, dass damit die Seltenheit des Vorkommens in Verbindung stehe, vielleicht keine allzukühne; auch scheinen die beiden Arten nur an besonders feuchten schattigen Standorten zu wachsen.[2])

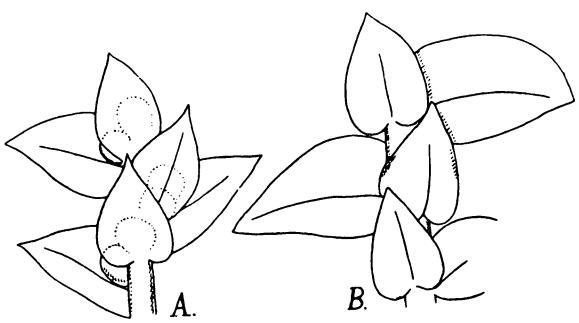


Fig. 13. Selag. pallidissima. *A* Blüthe von der Oberseite (Sporangien durch Punktirung angedeutet), *B* vegetativer Spross von der Oberseite.

Ein weiterer Punkt, auf den hingewiesen sein mag, ist der, dass zwar die Anisophyllie sich auf die Blüthen fortsetzt, aber doch nicht so beträchtlich ist, wie am vegetativen Spross (Fig. 13 *B*); es ist also

---

1) Spring (Monographie des Lycopodiacées pag. 311) sagt von den Selaginellae platystachyae: „. . . les feuilles des épis quadrisériées dimorphes: les unes, stériles, ressemblant aux feuilles latérales des rameaux, les autres, fertiles, ressemblant aux feuilles intermédiaires des rameaux.

2) Spring (a. a. O. pag. 234) sagt von Sel. pallidissima: „in umbrosis humidis sylvarum editiorum."

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0240-5

immerhin eine Annäherung an das Verhalten der radiären Blüthen wahrnehmbar. Von invers-dorsiventralen Blüthen untersuchte ich namentlich Sel. chrysocaulos und Sel. suberosa, welch letztere auch in lebenden Exemplaren zur Verfügung stand.

Fig. 14 I und II zeigen die „Umkehrung" der Dorsiventralität bei ersterer Art. Die Sporophylle auf der Oberseite entstehen durch Vergrösserung, die auf der Unterseite durch Verkleinerung der betreffenden vegetativen Blätter. Untersucht man die Sporophylle der Oberseite genauer, so zeigt sich, dass sie eine eigenartige Gestalt

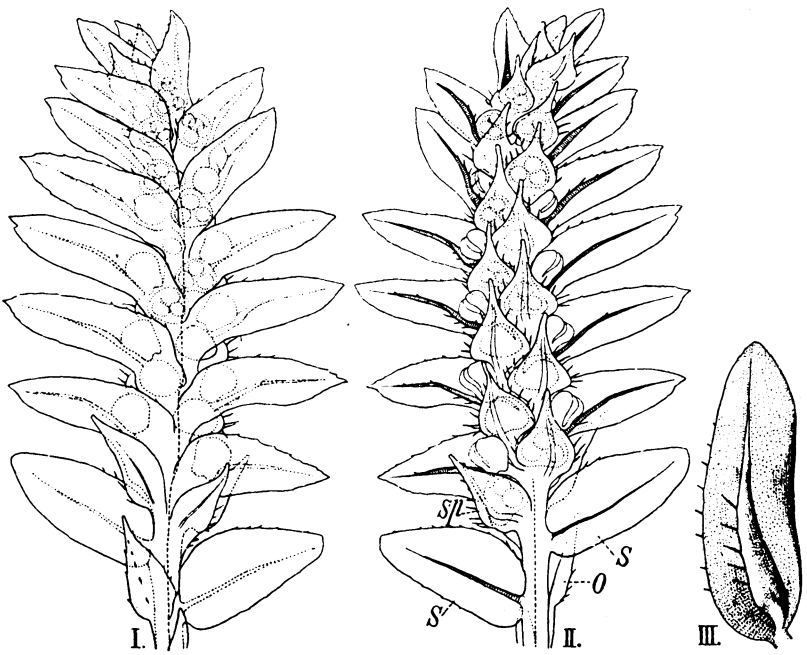


Fig. 14. Sel. chrysocaulos. I. Blüthe von oben, II. von unten, III. Sporophyll der Oberseite von unten (stärker vergr.). *S* in Fig. II Seitenblatt, *sp* das erste als Sporophyll ausgebildete (kleiner gewordene) Seitenblatt. In II die Flügel schräg.

besitzen (Fig. 14 III), welche sehr erinnert an die eines Fissidensblattes[1]); sie sind „geflügelt". Es fragt sich, ob der Flügel auf dem Rücken des Blattes oder auf seiner Unterseite entsteht, beides wäre ja möglich; im letzteren Falle wäre also in Fig. 14 III die eigentliche Blattfläche die in der Ebene des Papiers liegende, der Auswuchs nach oben gekehrt und am Rande mit „Haaren" versehen.

1) In den Baker'schen Diagnosen ist diese auffallende Blattform nicht erwähnt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0241-1

Die Entwickelungsgeschichte zeigt aber, dass in der That das Blatt dem von Fissidens gleicht; der Auswuchs entsteht auf dem Rücken, er erreicht hier, wie die Abbildung zeigt, ziemlich bedeutende Grösse; bei Sel. suberosa ist er kleiner (Fig. 15 *F*), er findet sich bei zahlreichen, aber nicht allen hierhergehörigen Arten. Es erinnert diese Flügelbildung an die Ausbildung der seitlichen Blätter von Lycopodium complanatum (Organographie pag. 89; daselbst auch Abbildungen). Was die Function des Flügels anbelangt, so scheint sie mir eine doppelte zu sein. Einmal wird auf der Oberseite der Blüthen ein schützendes Dach hergestellt [1]) (namentlich dürfte dadurch auch das Abfliessen der Wassertropfen erleichtert werden), und zweitens wird natürlich die assimilirende Oberfläche vergrössert. In anatomischer Beziehung bieten diese Sporangienstände ein auffallendes Beispiel für den Satz, dass der Blattbau bestimmt wird durch die Lage.



Fig. 15. Sel. suberosa. Querschnitt durch eine Blüthe, nahe dem Vegetationspunkt. *F* Flügel.

Die Unterseite der Sporangienstände erscheint schon dem blossen Auge auffallend weniger grün als die Oberseite. Es zeigt sich, dass das Ganze etwa die Ausbildung eines gewöhnlichen dorsiventralen Blattes oder eines Thuyazweiges angenommen hat. In Fig. 16 *A* ist ein Stück eines Querschnitts durch ein Sporophyll der Oberseite, in Fig. 16 *B* durch eines der Unterseite wiedergegeben. Beide bestehen in ihren seitlichen Theilen aus zwei Zellschichten. Bei *A* finden wir auf der Oberseite (welche morphologisch die Unterseite ist) grosse chlorophyllreiche Trichterzellen, bei *B* sind die beiden Zellenlagen kaum verschieden, sie haben nur kleine Chlorophyllkörper. Die chlorophyllreichen Theile haben Spaltöffnungen, die chlorophyllarmen zeigen solche nur in ihrem mittleren mehrschichtigen Theile. Auch der nach unten gekehrte Theil der oberen Sporophylle, welcher vom Flügel

1) Es ist ja klar, dass die Gefahr des Austrocknens für die jungen Sporangien auf der Oberseite der Blüthe stärker sein wird als auf der Unterseite.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0242-7

gedeckt wird, zeigt diese Reduction seines Gewebes; er ist, wie der Querschnitt (Fig. 15) zeigt, dementsprechend auch dünner als der obere, dem er auch an Flächenentwickelung bedeutend nachsteht. Auch darin nämlich zeigt sich die Umkehrung der Dorsiventralität. An den vegetativen Selaginellasprossen (vgl. z. B. Organographie Fig. 61) sind die kleineren Blätter bei manchen Arten asymmetrisch. Die Aussenseite ist dann aber die grössere, hier ist es die Innenseite; sie ist besonders geeignet, die Sporangien zu decken. Wenn man ferner bedenkt, dass beim vegetativen Spross gerade die den kleineren Sporophyllen entsprechenden Blätter die Hauptassimilationsorgane sind, so tritt die Umkehrung der Dorsiventralität mit besonderer Schärfe hervor, im Uebrigen liegen die Verhältnisse — mutatis mutandis — ähnlich wie bei Azolla[1]), wo die Blattunterlappen im Zusammenhang mit ihrer Lage gleichfalls eine andere Ausbildung erhalten, als die Oberlappen.

Bekanntlich ist es bis jetzt nicht gelungen, an den Selaginellasprossen die dorsiventrale Ausbildung umzukehren, sie ist im Gegensatz zu der der Farnprothallien und anderen Fällen eine „inhärente". Die Pflanze selbst aber ändert sie in den invers-dorsiventralen Blüthen ohne Weiteres; die Mittel, die sie dabei gebraucht, sind uns aber unbekannt; wir können nur sehen, dass der Vorgang mit der Sporangienbildung in Zusammenhang steht.

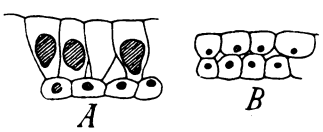


Fig. 16. Sel. suberosa. *A* Querschnitt durch ein Sporophyll der Blüthenoberseite, Chlorophyllkörper schraffirt, *B* (bei gleicher Vegrösserung gezeichnet) Theil eines Querschnittes der Blüthenunterseite.

Die Erfahrungen mit Lycopodium complanatum (a. a. O. p. 217) legen die Annahme nahe, dass bei der eigenartigen Ausbildung der invers-dorsiventralen Selaginellablüthen das Licht betheiligt ist. Die Lage zum Lichte bleibt allerdings dieselbe wie vorher, aber die Reactionsfähigkeit des Sprosses ändert sich im Zusammenhang mit den zur Sporangienbildung führenden Vorgängen. Ausserdem dürften bei der Umkehrung der Grössenverhältnisse der Blätter auch Correlationen zwischen beiden von Bedeutung sein; es ist auf Grund anderer Erfahrungen wahrscheinlich, dass eine Vergrösserung der Oberblätter eine Verkleinerung der seitlichen bedingt und umgekehrt; experimentell ist dies freilich bei Selaginella bis jetzt nicht nachgewiesen.

Dagegen lässt sich die Correlation zwischen Sporangienbildung und Sporophyllgestaltung auch experimentell erweisen. Dass eine solche Correlation anzunehmen ist, wurde früher von mir auf Grund

1) Organographie pag. 542.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0243-3

von Beobachtungen an Selaginella Lyallii hervorgehoben.[1]) Behrens[2]) hat gezeigt, dass man ein „Vergrünen", d. h. ein vegetatives Weiterwachsen der Blüthen, herbeiführen kann, wenn man Sprosssysteme, die mit Blüthen endigen, als Stecklinge benützt. Es schien mir von Interesse, festzustellen, wie die invers-dorsiventralen Blüthen sich bei der Regeneration verhalten — bleibt die Umkehrung der Dorsiventralität beibehalten oder nicht?

Der Versuch zeigte bei S. suberosa, dass letzteres der Fall war. Die kleinen Blätter der Blüthenunterseite wurden bei der Vergrünung ersetzt durch grosse chlorophyllhaltige — auf der Oberseite nahm die Grösse der Blätter entsprechend ab, d. h. die ursprüngliche Dorsiventralität wurde wieder hergestellt, nicht die inverse beibehalten. Der Vegetationspunkt nimmt also seine ursprüngliche Beschaffenheit wieder an, sobald die „Induction" durch die Sporangienbildung wegfällt. Dies Verhalten entspricht dem früher für Sel. Lyallii beobachteten und war deshalb auch das von mir erwartete. Aber möglich wäre auch das andere gewesen; ein derartig gebauter vegetativer Spross wäre ebenso „zweckmässig" gewesen, als der andere.

Fassen wir die formalen Beziehungen der Selaginella-Blüthen zu einander in das Auge, so würden wir unserem Bedürfniss, Reihen zu construiren — die freilich zunächst nur subjectiver Natur sind — durch folgende Annahmen genügen können:

1. Bei den radiären Selaginellen versteht sich die radiäre Ausbildung der Blüthen von selbst; von Interesse ist, dass in den Blüthen von Sel. rupestris die Blattanordnung (zweizählige Quirle) sich derjenigen nähert, welche die Vegetationsorgane anderer Selaginellen (z. B. Sel. Preissiana, sanguinolenta) haben.

2. Bei den dorsiventralen, anisophyllen Selaginellen zeigt die Mehrzahl (260 Arten nach Baker's Umgrenzung) in ihren Blüthen noch den ursprünglichen radiären Typus, der aber bei genauerer Untersuchung bei manchen eine anatomische Differenz der Ober- und Unterseite ergeben dürfte, da die Blüthen vielfach nicht orthotrop sind.

3. Als am meisten verändert, betrachten wir diejenigen Formen, bei welchen die Dorsiventralität sich auch auf die Blüthen erstreckt. Die meisten zeigen dabei den Vegetationsorganen gegenüber eine Umkehrung der Dorsiventralität, welche in Beziehung steht zum Schutze der Sporangien und zur Lage.

---

1) Botan. Ztg. 1880 pag. 821.

2) Ueber die Regeneration bei den Selaginellen. Flora 84. Bd. (Ergänzungsband z. Jahrg. 1897) pag. 139. Man vergl. auch die daselbst angeführte Angabe von Bruchmann.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0244-8

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 88

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: Archegoniatenstudien. IX. Sporangien, Sporenverbreitung und Blüthenbildung bei Selaginella. 207-228