Untersuchungen über Farnprothallien.

Von

Carl Heim.

Gegen die Mitte dieses Jahrhunderts wurde der sexuelle Vorgang am Farnprothallium entdeckt, welcher die Entstehung junger Farnpflänzchen zur Folge hat. Seit dieser Zeit sind die Farnprothallien der Gegenstand fortgesetzter Untersuchungen gewesen, man studierte ausser der Entwickelungsgeschichte der Vorkeime besonders ihre Geschlechtsorgane und die Entstehung derselben bei den verschiedenen Familien und zog auch Vergleiche zwischen den einzelnen Familien untereinander.

Etwas neues auf diesem Gebiete war die Entdeckung Farlow's im Jahre 1874, wornach die jungen Farnpflänzchen von Pteris cretica direct aus dem Gewebepolster des Prothalliums hervorsprossen, ohne dass ein sexueller Vorgang hiebei stattgefunden hatte. Diese merkwürdige Thatsache, die Apogamie, wurde in der folgenden Zeit genauer untersucht und noch für einige andere Farne festgestellt; später gesellten sich denselben noch mehrere bei, welche aber in ihrem Verhalten einer eingehenderen Untersuchung noch bedürfen. Ausserdem ist es nothwendig, auf die Erörterung einiger anderer Fragen näher einzugehen. Ein Theil der folgenden Untersuchungen ist demgemäss der Apogamie an Farnprothallien gewidmet. Ferner berücksichtigen dieselben die Regenerationserscheinungen. Denn obgleich die Regenerationsfähigkeit bei den Farnvorkeimen eine schon längst bekannte Thatsache ist, so fehlen doch bis heute nähere Angaben über die Bedingungen und die Art und Weise, auf welche diese Erscheinungen zu Stande kommen.

Auch wurde untersucht, inwieweit verschiedenartige Beleuchtung auf die Bildung von Geschlechtsorganen von Einfluss ist.

Eine weitere Frage ist die, inwieweit die geschlechtliche Generation der Farne für die Systematik in Betracht kommen könne. Diese Frage wurde von den älteren Autoren und besonders Bauke (10) in Abrede gestellt; in der neueren Zeit hat jedoch Goebel die entgegengesetzte Meinung ausgesprochen, gestützt auf seine umfangreichen Studien an Farnprothallien, deren Mehrzahl der tropischen

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0339-0

Flora entnommen war. Ich will nun versuchen, unter Berücksichtigung der über die Geschlechtsgeneration in den einzelnen Familien bisher gemachten Litteraturangaben und auf Grund meiner eigenen Untersuchungen auf dem durch Goebel angedeuteten Wege die systematisch verwerthbaren Eigenschaften der Farnprothallien hervorzuheben und in geeigneter Weise zusammenzustellen.

Demgemäss zerfällt die vorliegende Arbeit in folgende 4 Abschnitte:

1. Apogamie an Doodya caudata;
2. Regenerationserscheinungen;
3. Lichteinfluss auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane.
4. Beziehungen zwischen Systematik und geschlechtlicher Generation.

I.

Nach de Bary's grundlegenden Untersuchungen wurde die Apogamie ausser für Pteris cretica auch für Aspidium filix mas var. cristatum und Aspidium falcatum (Sw.) festgestellt; später fand sie Sadebeck an Todea africana und Leitgeb (47) an Osmunda regalis und Ceratopteris. Bei den letztgenannten Formen tritt die Erscheinung der Apogamie nur gelegentlich auf, ohne dafs man bisher eine nähere Begründung hiefür gefunden hätte.

In einer Sitzung der Gesellschaft für Botanik zu Hamburg am 25. März 1886 referierte Stange über Apogamie an Todea rivularis (Sieb.), Todea pellucida (Carmich) und Doodya caudata (Br.) und machte hierüber folgende auffallende Angaben (5):

„Das apogame Prothallium geht direct in das junge Pflänzchen über, indem der vordere Theil des Prothalliums sich zu einer festen höckerigen Gewebsmasse verdickt, deren Höcker sich zu Wedeln und später zu Farnpflänzchen ausbilden. Diese Bildungen habe ich bei Todea rivularis (Sieb.), Todea pellucida (Carmich) Doodya caudata (Br.) beobachtet, bei letzterer Art besonders häufig an älteren Prothallien."

Kurz darauf (l. c.) fährt er fort: „Aus den angeführten Thatsachen geht hervor, dass die Entwickelung des Prothalliums je nach den äusseren Einflüssen viel mehr verschiedenen Modifikationen unterworfen ist, als man bisher annahm, und dass namentlich auch der Zeugungsverlust zum Theil auf äussere Einflüsse zurückzuführen ist, wie namentlich Doodya caudata lehrt, bei welcher sexuell entstandene Keimpflänzchen und apogame Bildungen hintereinander an einem und demselben Prothallium zur Entwickelung gelangen, wenn die sexuell entstandenen Keimpflänzchen rechtzeitig von dem Prothallium abgenommen wurden. Ausserdem gelangen bei dieser Art auch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0340-1

apogame Bildungen der beschriebenen Modifikation zur Entwickelung, ohne dass sexuelle diesen vorangegangen wären."

Vorliegende Mittheilung lässt vermuthen, dass zwischen der von de Bary beschriebenen Apogamie und derjenigen von Stange an Todea rivularis, Todea pellucida und Doodya caudata beobachteten Unterschiede bestehen, zumal auch von mehreren Höckern an einem Prothallium gesprochen wird.

Aus diesem Grunde sowohl, und weil Stange's Mittheilungen zu kurz und undeutlich sind, habe ich vorliegende Untersuchungen unternommen.

Ich wählte als Untersuchungsobject die Doodya caudata, welche wegen ihrer leichteren Keimfähigkeit geeigneter erschien als die Todea-Arten.

Bevor ich mit der genauen Beschreibung der Doodya caudata beginne, möchte ich noch einige Bemerkungen vorausschicken, welche sich auf die bei der Aufzucht gemachten Erfahrungen beziehen. Als Substrat benützte ich Torf, und zwar den schwarzen festen in Stückchen von ca. 8 qcm und 2 cm dick, ferner den braunen weichen, sogenannten Braunschweiger Torf in 6 cm dicken Stücken mit ungefähr 10 qcm Oberfläche und Torfmull, fein gesiebt mit reinem Quarzsand im Verhältnis 1 : 4 gemischt. Die Torfstücke wurden vor dem Gebrauch mehrere Stunden lang gekocht und nach dem Abkühlen das überflüssige Wasser abgepresst. Dann wurden sie auf Glasscheiben gebracht, die derartig zugeschnitten waren, dass sie noch bequem unter einer Glasglocke Platz fanden; durch Paraffinklötzchen von 2 cm Höhe wurden diese Glasscheiben über dem Glasteller gehalten. Den darunter befindlichen Raum füllte ich mit Wasser an, so dass die äussere Luft mit der innern nicht in Berührung kam, und doch die Torfstücke nicht im Wasser stehen mussten. Dieses Verfahren war um so nöthiger, da die Wände des Culturhauses täglich bespritzt wurden, und dadurch die Gefahr bestand, dass unreines Wasser zu den Culturen gelangte. Selbstredend wurden vor der Aussaat sämmtliche beschriebenen Gegenstände einer gründlichen Sterilisation unterworfen. Da Farnculturen viel Feuchtigkeit verlangen, so wurden die Torfstücke in Abständen von 14 Tagen bis 3 Wochen je nach Bedarf mit sterilisirtem Wasser begossen, wobei ich vermied, die Prothallien zu benässen, sondern das Wasser stets der Unterseite der Torfstücke zuführte. In Zeiträumen von zwei Monaten nahm ich diese Durchfeuchtung mittelst sterilisirter Nährlösung vor, welchem Umstande ich das kräftige Gedeihen meiner Culturen mit zuschreibe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0341-7

Die Torfculturen bereitete ich in flachen Thonuntersätzen und bedeckte sie mit Glasscheiben. Das Begiessen geschah hier vom Rande aus.

Diese bereiteten Culturen sind angesetzt im Oktober und November des Jahres 1894 und darf ich heute, da sie einen Sommer und zwei Winter gut überstanden haben, wohl ein Urtheil über ihre Zweckmässigkeit abgeben.

Am besten bewährt sich der sog. Braunschweiger Torf. Vermöge seiner lockeren Beschaffenheit hält er die nöthige Wassermenge in sich fest — und Farnculturen wollen ziemlich feucht gehalten sein —, ausserdem hat er aber auch den schädlichen Einflüssen von Pilzen und Algen ziemlich widerstanden.

Es ist ja unvermeidlich, dass bei der Aussaat der Sporen, auch wenn mit grösster Sorgfalt sterilisirt wurde, Pilzsporen mit auf das Substrat gelangen, und diese beginnen nach kurzer Zeit ein reges Wachsthum. Dasselbe dauert aber nur zwei bis drei Wochen, der Pilz — es waren meist Penicillium-Arten — stirbt ab und die noch ruhende Farnspore ist seinen Einwirkungen glücklich entzogen.

Der Juni und Juli waren die bedenklichsten Monate für die Entwickelung der Algen; doch sind dieselben auf dem weichen Torfe nur selten zu reichlicher Entwickelung gekommen, dagegen überzog sich der schwarze harte Torf, dessen Widerstand gegen Pilze ausgezeichnet ist, ganz und gar mit Algen, meistens Oscillarien, welche schliesslich eine schmierige dunkelgrüne Masse bildeten. Ein Umpflanzen war hier nicht zu umgehen; dies geschieht aber stets auf Kosten des guten Gedeihens der Pflanze, denn die Rhizoiden bedürfen längerer Zeit, bis sie sich in ihrem neuen Substrate befestigt haben.

Gar nicht empfehlenswerth als Culturboden ist der Torfmull. Abgesehen davon, dass er sehr rasch austrocknet, ist er den Algen ein willkommener Nährboden und wird von denselben derart überzogen, dass mitunter man junge Prothallien mit unbewaffnetem Auge nicht mehr erkennen kann. Sonderbarer Weise fand ich aber niemals Pilzcolonien auf ihm vor. Es scheint mir nach alledem Gesagten wahrscheinlich, dass der Torf an sich ein wenig günstiges Nährsubstrat für Pilze abgibt. Meine Culturen standen in einem gegen Osten und Süden freigelegenen Culturraume, gegen directes Sonnenlicht waren sie hinlänglich geschützt, was bei Prothalliumculturen dringend nothwendig ist.

Die zur Aussaat gelangenden Sporen — ich hatte sie von vier botanischen Gärten in dankenswerther Weise erhalten — wurden unter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0342-2

dem Mikroskop durchgesehen und verglichen, etwa noch geschlossene Sporangien durch Druck ihrer Sporen entleert und dann auf den Torf aufgetragen.

Wiewohl dies mit Vorsicht geschah, erhielt ich doch einige Dichtculturen. Dieselben keimten gleichzeitig mit den normalen Culturen, sie wuchsen ziemlich in die Länge und gerade aufwärts, infolge dessen standen die Rhizoiden seitwärts vom Vorkeim ab, ohne den Boden berühren zu können; unter dem Mikroskop fand ich die Prothallien in der von Prantl (9 pag. 5) beschriebenen Weise, als Zellkörper mit langgestreckten Zellen, dicht mit Antheridien besetzt, ohne Meristem. Unter günstige Wachsthumsbedingungen versetzt, gingen die Vorkeime nach und nach in die normale Herzform über, es entstand ein Meristem und Archegonien wurden angelegt.

Meinen Beobachtungen zufolge stimme ich der Ansicht Prantl's zu, dass diese Erscheinung auf ungünstige Culturbedingungen zurückzuführen ist; entgegen den Anschauungen Bauke's (10 pag 97) und auch Jonkmann's (11 pag. 8), welche hierin eine Hinneigung zum Diöcismus zu erblicken glaubten.

Ich gehe dazu über, den Entwickelungsgang der Doodya caudata vom Anfang bis zur ausgebildeten Keimpflanze zu verfolgen.

Die Sporen sind bohnenförmig, glatt und von hellbrauner Farbe; in ihrem mittleren Theile befindet sich an einer helleren rundlichen Stelle der Zellkern. Die Sporen keimten schon $1^1/_2$ Monate nach der Aussaat; die ersten Stadien entsprechen den des öfteren in der Litteratur beschriebenen Typen der Polypodiaceen.

Eine kleine Abweichung hievon ist die, dass von den Haarpapillen, welche bei Doodya schon sehr frühzeitig auftreten, sich gelegentlich auch welche an der Spitze des Vorkeimes fanden, was mit dem Befunde von Pedersen (12 pag. 137) übereinstimmt, welcher bei der Untersuchung von Aspidium filix mas schreibt: „Einmal habe ich eine Zellreihe angetroffen, welche mit einem terminalen Haare ganz von derselben Form abschloss, wie sie an den Randzellen der Vorkeimfläche vorkommen." Ich glaube, dass diese Erscheinung weit häufiger auftritt, als es bisher bekannt war. Bei der gelegentlichen Untersuchung einer Anzahl Davallien stiess ich immer wieder auf dieselbe.

Kaum hat der Vorkeim die gestreckt spatelförmige Gestalt erreicht, so sehen wir ihn schon dicht mit Antheridien besetzt. Ihr Standort ist zu beiden Seiten der Mittellinie des Prothalliums, und zwar da, wo die Rhizoiden vorne aufhören, von hier aus allmählich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0343-8

nach vorne hin, wobei aber die Mitte des Vorkeims und die beiden Lappen an ihrem vordersten Theile von ihnen frei bleiben. Ueber die Art und Weise ihrer Entstehung glaube ich hinweggehen zu dürfen, da dieser Vorgang zuletzt in eingehender Weise durch Strasburger (14) beschrieben wurde. Ich beschränke mich hier darauf, die Typen anzuführen, welche bei Doodya caudata vorkommen.

Die meisten Antheridien (Fig. 1) ragen über die Oberfläche des Prothalliums hervor, indem eine ziemlich hohe Basalzelle der obersten Zellschicht aufsitzt, oder zum Theil in dieselbe eingelassen erscheint. Darüber stehen eine, mitunter auch zwei ringförmige Wandzellen, welche von einer Deckelzelle, die bei der Reife aufreisst, nach oben hin abgeschlossen sind. In der Mitte findet sich die Zentralzelle, deren Theilungen zur Bildung der Spermatozoidmutterzellen in unregelmässiger Weise erfolgen.

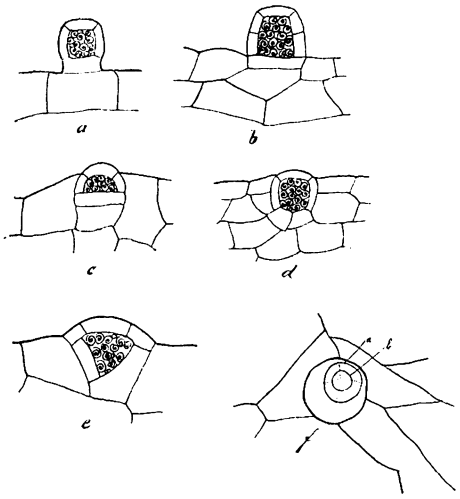


Fig. 1. Doodya caudata. Antheridien.

Die zweite Form von Antheridien ist in die Oberfläche des Vorkeimes so tief eingesenkt, dass die Deckelzelle kaum darüber hervorragt. Gegen die zuerst beschriebenen Antheridien besteht eine wesentliche Verschiedenheit auch in der Ausdehnung der einzelnen Zellen. Die Basalzellen sind unregelmässig, oftmals auch getheilt, die Randzellen liegen der Wand des sie umgebenden Gewebes an, theils nur eine, theils paarweise übereinander. Diese Form stimmt so ziemlich mit den auf Tafel I, Fig. 11 der Arbeit von Kny (15), „Die Entwickelung der Parkeriaceen", gezeichneten zwei reifen Antheridien von Ceratopteris thalictroides überein, jedoch ist hiebei hervorzuheben, dass Ceratopteris meist randständige Antheridien besitzt, während solche bei Doodya caudata nur an ganz schlecht ernährten Adventivprothallien vorzukommen pflegen.

Eine besonders interessante Anomalie, welche ich in vielen Fällen vorfand, stellt das in Fig. 2 dargestellte Antheridium vor. Die Rand-, Basal- und Deckelzellen sind so tief in das Gewebe eingebettet, dass

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0344-4

ie noch eine Zellschicht von der Aussenseite abschliesst. Natürlicherweise kann hier ein Abspringen der Deckelzelle nicht erfolgen, vesshalb die Spermatozoiden im Antheridium eingeschlossen bleiben.

Die Antheridiumbildung ist bei Doodya eine ununterbrochene. Sie beginnt in sehr frühem Stadium; auch auf alten Prothallien, lenen schon junge Keimpflänzchen entsprossen, findet man neu entstandene Antheridien.

Uebergehend zum Bau der weiblichen Geschlechtsorgane schicke ch voraus, dass dieselben nur an den herzförmigen Prothallien und niemals in grosser Anzahl aufzufinden waren. Die ersten fand ich :a. 2 Monate nach der Keimung der Spore, sie stehen auf der Unterseite der Mittelrippe des Prothalliums und zwar derart, dass die jüngsten Anlagen dem Scheitel stets am nächsten liegen.

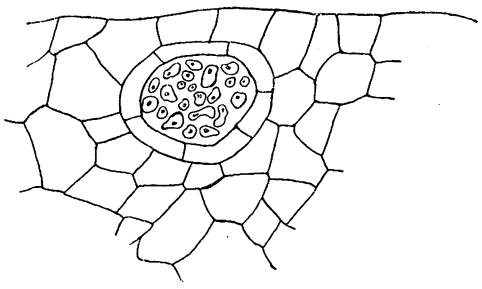


Fig. 2.
Doodya caudata. Anormales Antheridium.

Die Archegonien sind normal gebaut; ihr Halskanal ist gegen die Basis zu schwach gekrümmt infolge ungleichen Wachsthums der Halszellen, da die der Herzbucht des Prothalliums zugekehrten Zellen schneller wachsen als die entgegengesetzten. Wie die Antheridien, so sind auch die Archegonien dem Prothallium theils aufgesetzt, theils in dasselbe eingebettet. In letzterem Falle sind die Zentralzelle, die angrenzenden Wandzellen, sowie ein oder zwei Halszellen in die Zellfläche des Prothalliums eingeschlossen; nur der sehr kurze Hals tritt theilweise über die Oberfläche hervor. Bei denjenigen Archegonien, welche an den stark entwickelten und mit Höckern versehenen Prothallien stehen, sah man die Zellwände, welche dem den Halstheil durchziehenden Kanal angrenzen, sowie auch die Centralzelle eine braune Farbe annehmen, eine Erscheinung, welche von der abgestorbenen Cellulosemembran herrührt. Sie waren auch in jüngerem Stadium zur sexuellen Fortpflanzung unfähig; die Ursache des hier stattgehabten Verlustes der Sexualität ist bis jetzt durchaus unbekannt; sie muss aber die gleiche wie bei den anderen apogamen Farnen sein.

Sexuell entstandene Embryonen fand ich nur an Prothallien von geringerer Grösse, deren Mittelrippe jeder höckerartigen Bildung ent-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0345-0

behrte. Niemals sah ich sexuell und apogam entstandene Pflänzchen an einem und demselben Prothallium.

Auf die Umbildungen, welche die Archegonien im weiteren Verlaufe des Wachsthums erfuhren, komme ich später zurück.

In der Zwischenzeit hatte ein Theil der Prothallien durch rasches Wachsthum, das mit dem Frühjahr begann, infolge guter Ernährung und reichlicher Lichtzufuhr eine beträchtliche Grösse erreicht. Vorkeime mit einer Länge von 22—24 mm waren keine Seltenheit; auch das Breitenwachsthum war vorgeschritten bis 15 mm. Die Ausbuchtungen des Randes nahmen zu, Papillenbildung auf Ober- und Unterseite war zahlreich und die vielen Rhizoiden zeichneten sich durch grosse Länge aus. Einige Prothallien hatten sich an der Spitze theilweise aufgebogen, was ich einem rascheren Wachsthum des Zellpolsters der Unterseite im Vergleich zur Oberfläche zuschreibe; auf diesen zurückgekrümmten Obertheilen, die nun dem Lichte abgewandt waren, erschienen dichte Büschel von Rhizoiden, die ziemlich lang waren und mangels eines Substrates frei in die Luft starrten.

Ungefähr 10 Monate nach der Keimung traten die ersten Pflänzchen auf, denen später noch sehr viele gefolgt sind. Vielleicht vier Monate nach der Zeit, wo die Sporen gekeimt waren, konnte ich auf der Unterseite der Vorkeime kleine höckerartige Gebilde bemerken; sie lagen auf und häufiger zu beiden Seiten der Mittelrippe und nahmen an Grösse zu in der Richtung gegen die Basis. Eine eingehende Untersuchung dieser Höcker zeigte, dass sie hervorgingen durch Umbildung der Antheridien und Archegonien, sowie durch Auswachsen eines Zellcomplexes von der Unterseite des Vorkeimes. Was die ersteren betrifft, so handelt es sich nur um die schon vorher beschriebenen, in das Prothallium eingesenkten Antheridien. Ihre Deckelzelle war nicht aufgesprungen, also haben die Spermatozoiden sich seiner Zeit bei der Reife nicht entleeren können; bei der Untersuchung fand ich niemals reife Spermatozoiden vor, sondern ein plasmareiches

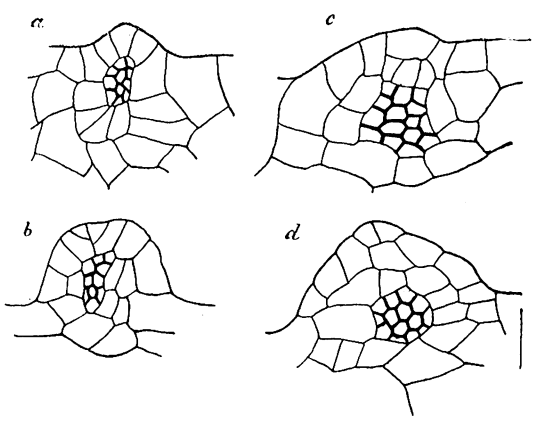


Fig. 3. Doodya caudata.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0346-6

Gewebe mit eng aneinander schliessenden Zellen und theilweise grossen Zellkernen, welches von den Wandzellen des Antheridiums umschlossen wurde; aber auch die benachbarten Zellen — mit Einschluss der Ring-, Deckel- und Basalzellen — haben eine Umgestaltung erfahren, durch erhöhtes Wachsthum und unregelmässig verlaufende Theilungen. Ein Blick auf die Figuren Nr. 3 zeigt den Entwickelungsgang dieser Veränderung. Bei a haben sich die das Centrum umgebenden Zellen einfach durch Querwände getheilt, diese Theilungen verlaufen nunmehr in allen Richtungen — b, c, d, —, wobei die ursprüngliche Deckelzelle ein stärkeres Wachsthum und Theilungsvermögen besitzt, bis schliesslich ein Höcker (Fig. 4) resultirt. Aber auch die ehemaligen Spermatozoidzellen haben eine Theilung erfahren und füllen den grösser gewordenen Innenraum des Höckers als ein plasmareiches Gewebe vollständig aus.

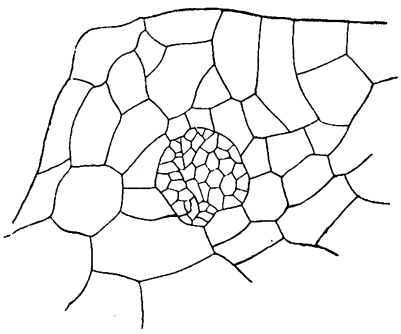


Fig. 4.

Die zweite Art von Höckern betrifft die Archegonien. Sie selbst haben sich wenig verändert; der Halskanal hat eine oder zwei Zell-

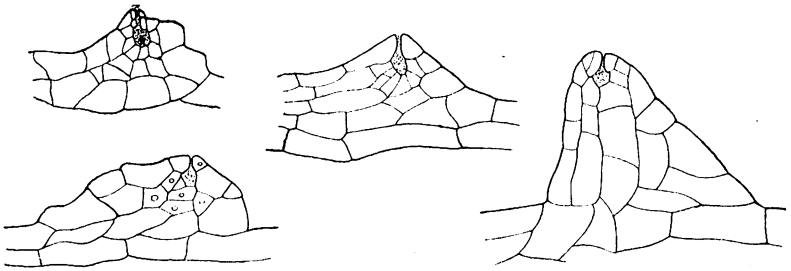


Fig. 5. Doodya caudata. Querschnitt durch anormale Archegonien.

reihen oben abgestossen und ist nebst der Centralzelle mit einer braunen schleimigen Masse erfüllt, dagegen sind die Basalzellen, denen das Archegonium aufgesetzt war, in die Länge gewachsen und haben sich theilweise quer getheilt; hiedurch wurde das Archegonium einfach emporgehoben (Fig. 5).

Bei den in das Zellgewebe eingeschlossenen Archegonien sind auch die sie umgebenden Zellen mit in die Höhe gewachsen und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0347-1

schliessen das Archegonium gerade so ein wie früher; in den meisten Fällen waren die Halszellen abgestossen.

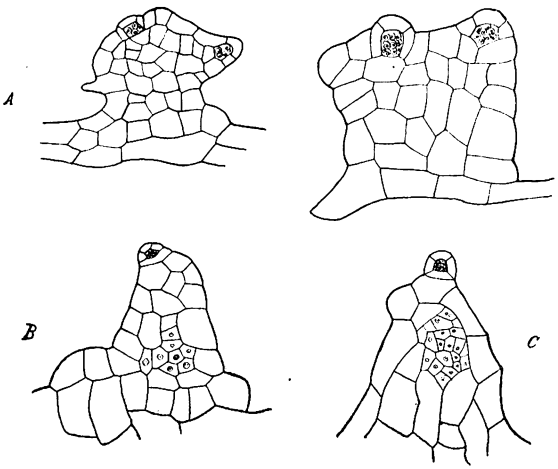


Fig. 6.
Doodya caudata. Querschnitt durch einen Höcker.

Das Innere der Archegonien zeigt die gleiche Beschaffenheit wie die oben erwähnten.

Die dritte Art von Höckern entstand, indem eine Anzahl Zellen der Vorkeimoberfläche aus derselben herauswuchs und diese langgestreckten Zellen sich durch Wände theilten, welche zur Fläche des Prothalliums wagerecht stehen.

Bei der unausgesetzten Entstehung von Antheridien darf es uns nicht wundern, wenn dieselben sich in normalen und anormalen Formen an den neu entstandenen Höckern befinden (Fig. 6 A).

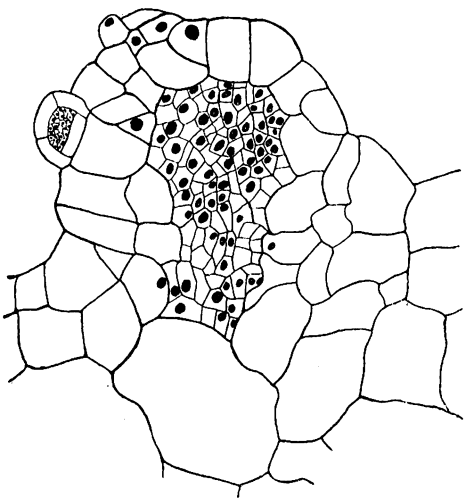


Fig. 7. Doodya caudata.

Die Archegonienhöcker erfahren keine weiteren Veränderungen. Dagegen entstehen im Innern der an dritter Stelle beschriebenen Höcker nach einiger Zeit lebhafte Zelltheilungen nach allen Richtungen hin (Fig. 6 B, Fig. 6 C), so dass man bei einem Vergleich mit den aus umgebildeten Antheridien entstandenen Höckern zwischen beiden keinen Unterschied mehr findet.

In einem weiteren Wachsthumsstadium, welches die Fig. 7 an einem Längsschnitte darstellt, schreitet das meristematische Gewebe gegen den oberen Rand zu vor.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0348-7

Ein Längsschnitt durch einen Höcker in so fortgeschrittenem Stadium zeigt in der Mitte das durch Theilungen kleinzellige Gewebe, das sich durch Plasmareichthum und grosse Zellkerne auszeichnet.

Auf alten ungetheilten Zellen stehen noch Antheridien; ich zählte einmal auf der Oberfläche eines einzelnen Höckers allein 34 junge Antheridien.

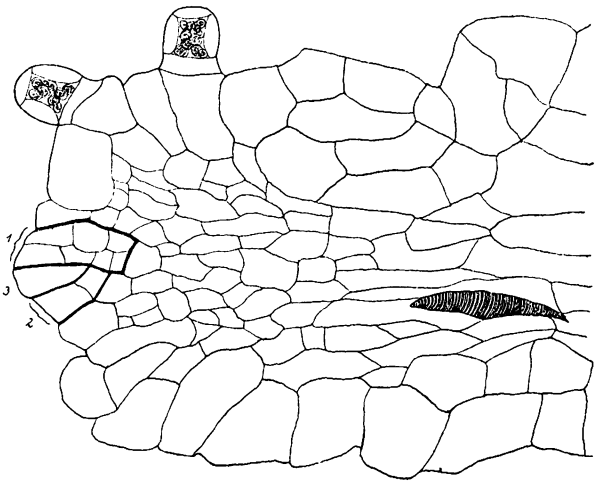


Fig. 8. Doodya caudata. Längsschnitt durch einen Höcker.

Im nächsten Stadium vollzieht sich die Bildung der Scheitelzelle.

In Fig. 8 ist ein Längsschnitt dargestellt, das erste, zweite und dritte Segment ist deutlich verfolgbar. In Fig. 9 sehen wir eine Scheitelzelle schief von oben.

Neben der Scheitelzelle des Blattes kommt aber auch die Stammscheitelzelle zum Vorschein. Die Fig. 10 stellt einen Längsschnitt dar;

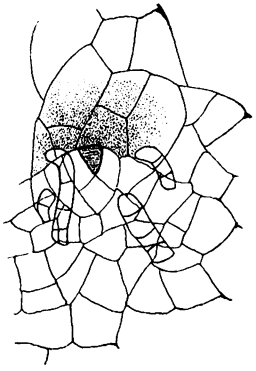


Fig. 9. Doodya caudata. Höcker von der Oberfläche gesehen, mit Scheitelzelle.



Fig. 10. Doodya caudata. Durchschnitt durch den Höcker.

der Scheitel a lag nicht in der durch das Messer getroffenen Ebene des Scheitels b, darum ist beim Schneiden nur die Scheitelzelle von b getroffen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0349-5

Ob a oder b der Stamm oder Blattscheitel sei, liess sich an dem gezeichneten Präparate nicht erkennen, dagegen ist an einer Anzahl vorliegender Präparate ersichtlich, dass Stamm- und Blattscheitelzelle von einander unabhängig entstehen; sie bilden sich neben einander aus einem meristematischen Zellcomplex. Bald darauf entsteht auch schon das zweite Blatt in ungefähr $^1/_3$ Divergenz vom ersten; es zeigt bereits die für die Entwickelung von Farnblättern normale Form.



Fig. 11.

Die Wurzel entsteht endogen; ihre Scheitelzelle fand ich in der mittleren Parthie des Höckers.

Das weitere Wachsthum der Pflanze vollzieht sich in der bei normalen sexuell erzeugten Polypodiaceen-Embryonen des öfteren beschriebenen Weise.

Solche apogame Pflanzen können zu gleicher Zeit an einem Prothallium mehrere entstehen; ich beobachtete oft zwei bis vier Keimpflänzchen und an einigen Exemplaren noch viel mehr; einen solchen Fall stellt das Habitusbild (Fig. 11) dar, wo die Höcker an der aufwärts gebogenen Mittelrippe entstanden sind.

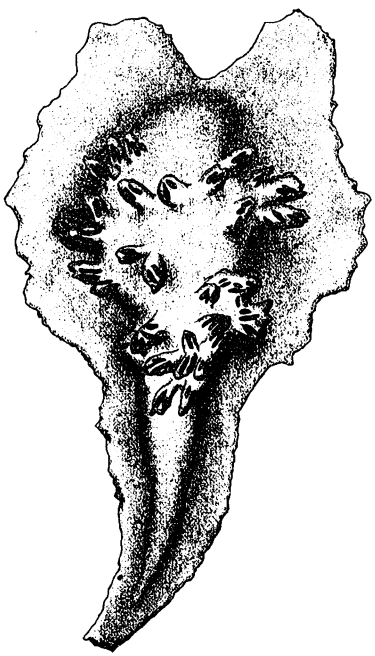


Fig. 12.
Vertheilung der Höcker mit ihren Tracheiden auf einem alten Prothallium von Doodya caudata.

Die Zahl der Höcker auf Doodyaprothallien ist eine grosse; in ihrem Inneren sitzen mehrere Tracheiden, doch weitaus nicht alle Höcker bilden Pflanzen. Das Habitusbild Fig. 12 lässt leicht erkennen, dass die Höcker auf der Mittelrippe gegen den Rand zu angelegt sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0350-7

Um diese Resultate in Bezug auf Reinheit des ausgesäten Sporenmaterials, sowie der Culturen vor etwaigen Einwänden zu schützen, erzog ich eine Anzahl nachweislich apogamer und sexuell enstandener Pflanzen, um diese beiden einem Vergleiche zu unterziehen, wobei sich ein Unterschied zwischen denselben nicht feststellen liess.

Der Güte des Herrn Prof. Sadebeck in Hamburg verdanke ich die Ueberlassung einer Anzahl Doodyaprothallien, die noch von den Stange'schen Culturen stammten.

Sowohl die Prothallien wie auch die davon erzogenen Keimpflanzen erwiesen sich mit den von mir cultivirten als identisch.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an einem reichlichen Beobachtungsmaterial ausgeführt.

Aus der Vergleichung aller möglichen Entwickelungsstadien habe ich die gleichartigen Erscheinungen herausgegriffen und zusammengefasst; die Doodya caudata erscheint uns demnach als eine Pflanze, welche sich auf sexuellem und apogamem Wege fortpflanzt.

Bevor ich zu Anderem übergehe, möchte ich meine Untersuchungen mit denen von de Bary (8 pag. 449) vergleichen.

De Bary stellt den Vorgang der Apogamie an Pteris cretica dar, dem Prothallium, an welchem Farlow seine Entdeckung gemacht hatte.

Nach de Bary's Angaben (8 pag. 454) beginnt die „normale" Sprossung an der Stelle des Prothalliums, wo sonst die Archegonien ihren Platz haben, auf dem Gewebepolster der Unterseite. Eine Gruppe von drei bis vier Zellen wölbt sich nach aussen hin, die Zellen theilen sich wiederholt nach allen Seiten hin, und verwandeln die Gruppe in ein kleinzelliges, mit dichtem Protoplasma erfülltes Meristem. Tritt dann der Höcker stärker nach aussen vor, so bemerkt man, dass eine in seinem Gipfel gelegene Zelle sich durch Grösse von den übrigen auszuzeichnen beginnt, und dass die übrigen mehr oder minder regelmässige Reihen bilden, welche gegen jene zu convergiren. Bald darauf erhält die grössere Zelle die Eigenschaften der Scheitelzelle einer typischen Farnblattanlage, und unter den von dieser ausgehenden charakteristischen Theilungen wächst nun die Spitze des Höckers nach dem für die ersten Blätter der Polypodiaceen bekannten Modus zu einem gestielten Blatte heran. Demnach besitzt Pteris cretica gar keine Archegonien, seine Höckerbildung beginnt sehr bald und steht mit Geschlechtsorganen in keinerlei Zusammenhang; zudem entsteht nur ein Höcker an jedem Prothallium.

Bei der Doodya caudata dagegen kommen beiderlei Geschlechtsorgane — normal und anormal — nebeneinander vor; die Entstehung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0351-2

der Pflänzchen vollzieht sich theils auf sexuellem Wege, theils durch Sprossung. Die Zahl der Höcker ist eine grosse — ich zählte öfters bis zu dreissig — und zwar nimmt ein Theil derselben seinen Ursprung aus umgebildeten Geschlechtsorganen. Unter den andern apogamen Farnen gibt es übrigens auch solche, welche Archegonien besitzen, ohne dass dieselben befruchtet werden, z. B. Aspidium falcatum. Die Antheridien sind bei Pteris cretica nur an den kleinen, nicht herzförmigen Prothallien; an den mit Höckern versehenen scheinen keine vorzukommen. Die mehrzelligen Schuppenhaare, welche um den Scheitel der Sprossung entstehen, haben Pteris cretica und Doodya gemeinsam.

Ueber das erste Blatt bemerkt de Bary: „Das erste Blatt des Sprosses, welches aus dem Höcker entsteht, stimmt in seinem auf die erste Anlegung folgenden Wachsthum, in seiner Struktur und Gestaltung mit dem ersten Blatte regulär entstandener Farnembryonen überein. Seine Lamina wird gewöhnlich und abgesehen von öfteren irrelevanten Unregelmässigkeiten rundlich dreilappig." Ich habe an meinen Culturen in zahlreichen Fällen das erste Blatt untersucht und fand es bei den apogamen Pflanzen — abweichend von de Bary's Angaben — in der von Stange beschriebenon Weise (5 pag. 45): „Die ersten Wedel dieser Keimpflänzchen (Osmunda) sind gefiedert, besonders deutlich bei Doodya caudata Br., unterscheiden sich also ganz wesentlich von denjenigen, geschlechtlich entstandenen, welche stets ungefiedert sind, ihrer Natur nach als echte Keimblätter weniger ausgebildet sind und noch keinen Hinweis auf die definitive Gestaltung der ausgebildeten Blätter geben." Eine Untersuchung von Doodya aspera multifida ergab, dass auch diese Species ein der Doodya caudata analoges Verhalten zeigt.

Die Doodya media und Doodya dives dagegen pflanzt sich in normaler Weise fort, Höckerbildungen sind dort nicht vorhanden; gleiches scheint bei Doodya lunulata der Fall zu sein; genaue Untersuchungen konnte ich bei letzterer Species nicht anstellen, weil die Cultur erkrankte und frühzeitig zu Grunde ging.

II.

Aus den kurzen Mittheilungen Stanges (5 pag. 44) ist zu entnehmen, dass Stange 12 Prothallien von Lomaria cycadifolia in je vier Theile zerschnitt, „worauf ein jeder dieser Theile entweder allmählich die Functionen eines völlig unversehrten Prothalliums erhielt, oder was noch häufiger der Fall war, drei bis vier oder noch mehr

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0352-8

neue Prothalliumsprosse an einem solchen zerschnittenen Theile sich entwickelten". Er erhielt auf diese Weise über 100 Prothallien und später ebenso viele Pflanzen der Lomaria cycadifolia.

„Zu erwähnen ist noch, dass die zerschnittenen Prothalliumstücke meist nur dann die Fähigkeit hatten, direct und unvermittelt die Function des Stammprothalliums zu übernehmen, wenn sie von den vorderen Theilen desselben stammten, in den anderen Fällen dagegen adventive Prothalliumsprosse erzeugten."

Bei acht anderen Species machte Stange ähnliche Versuche, und erhielt von diesen in gleicher Weise eine grosse Anzahl junger Pflanzen.

Auch Goebel (4 pag. 24) erwähnt gelegentlich die Thatsache, dass man durch Cultiviren der Stücke eines zerschnittenen Prothalliums auf feuchter Erde unter einer Glasglocke ein oder mehrere neue Prothallien erhält, welche sich je nach der Grösse der Stücke durch Auswachsen von Randzellengruppen bilden.

Mit derartigen Regenerationserscheinungen haben sich bereits zwei Forscher beschäftigt. Ihre Versuchsobjecte bildeten die Lebermoose. Der erste ist Vöchting (18), welcher bezüglich der Regeneration an Lunularia vulgaris zu dem Ergebniss kommt, dass weder die Lage, noch die Beleuchtung von sichtbarem Einfluss auf die Entstehung der Neubildungen sei. Die Ursachen, welche den Ort der letzteren bestimmen, seien sonach innere, in der Organisation des Thallus begründete.

Die zweite, hier in Betracht kommende Arbeit ist von Schostakowitsch (19); sie behandelt die Reproductions- und Regenerationserscheinungen bei einer Anzahl von Lebermoosen. Seine Resultate sind in Kurzem hier wiedergegeben.

Licht und Schwerkraft haben keinen specifischen Einfluss auf die Regeneration. Fast jede einzelne Zelle der Lebermoose besitzt die bei dem gewöhnlichen Lebenslaufe latente Eigenschaft, den ganzen Organismus wieder zu erzeugen. Diese Eigenschaft gelangt nur unter gewissen Bedingungen zum Ausdruck.

Die bisher gemachten Beobachtungen liessen es wünschenswerth erscheinen, die Farnprothallien auf ihre Regenerationsfähigkeit einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Als Untersuchungsobjecte wählte ich Doodya caudata und Osmunda regalis, zwei Species, welche mir in grosser Menge gerade zur Verfügung standen.

Vöchting hat seine Marchantieen auf feinkörnigem Kiessande cultiviert, Schostakowitsch benützte hiezu Gipsplatten und Torfstücke, welche er mit Nährlösung tränkte.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0353-4

Das von mir angewandte Culturverfahren verdanke ich den Angaben des Herrn Dr. Poirault, der mir auch Gelegenheit gab, mich von seinen eignen guten Erfahrungen bei der Erziehung von Moosprotonemen in grösserer Menge zu überzeugen.

Der Boden von Petrischalen — wie sie zu bacteriologischen Untersuchungen gebräuchlich sind — wurde mit einer sechsfachen Lage Filtrirpapier bedeckt, darauf wurden einzeln nebeneinander ca. 2 mm dicke Scheibchen von Sonnenblumenmark gelegt und auf dem Fliesspapier nummerirt; nachdem noch ca. 20 ccm Nährlösung zugegossen waren, wurden die mit übergreifenden Deckel geschlossenen Schalen im Dampf eine Stunde lang sterilisirt. Diese Culturen blieben vor den schädlichen Einflüssen der Pilze und Algen verschont, ausserdem war durch die Nummerirung der einzelnen Scheibchen die Registrirung und Controlle jedes einzelnen Prothalliums erleichtert.

Bevor ich mit der Aufzählung und Beschreibung der einzelnen Culturen beginne, ist noch vorauszuschicken, dass zu den Versuchen junge, kräftig gewachsene Prothallien mit beiderlei Geschlechtsorganen benützt wurden. Für genügende Feuchtigkeit und Nahrungszufuhr wurde Sorge getragen, indem in kurzen Zwischenräumen sterilisirtes Wasser und monatlich auch Nährlösung zugesetzt wurde.

Nachdem Vöchting und Schostakowitsch in dem Punkte übereinstimmten, dass Licht und Schwerkraft ohne Einfluss auf Regeneration seien, wurde von Versuchen in dieser Richtung Abstand genommen.

Culturversuche.

Versuch I. Die Prothallien wurden der Länge nach gespalten; der Schnitt geht mitten durch den Vegetationspunkt.

Die Zellfläche wuchs nebst dem durchschnittenen Vegetationspunkt nach vorne zu; auf der der Schnittfläche zugekehrten Seite ist durch starkes Marginalwachsthum ein neuer Lappen gebildet, so dass der frühere Scheitel nunmehr weiter nach vorne gerückt und von zwei Lappen umgeben erscheint. Auf der Neubildung sind junge Archegonien und Antheridien entstanden. Der ältere Theil des Prothalliums hat viele braune Zellen besonders gegen die Schnittfläche zu. An ihm finden sich auch einige Adventivprothallien.

Versuch II. Die Enden der beiden Lappen sind unmittelbar vor dem Vegetationspunkt entfernt, der letztere ist unverletzt.

Der Scheitel wächst normal weiter und erzeugt bald zwei neue Lappen. Die durch den Schnitt getroffenen Zellen sind gebräunt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0354-0

und abgestorben, eine Ergänzung oder ein Zuwachs an diesen Stellen findet nicht statt. Der Vegetationspunkt und die ihn umgebenden unverletzt gebliebenen Zellen wachsen zuerst bandförmig in die Länge, um allmählich auch in Breitenwachsthum überzugehen. Die dadurch entstandene Zellfläche besitzt beiderlei Geschlechtsorgane und zahlreiche Rhizoiden.

Versuch III. Unterhalb des Vegetationspunktes sind die beiden Lappen schräg abgeschnitten; dadurch steht der Vegetationspunkt isolirt. Das Prothallium wächst in ähnlicher Weise wie bei Versuch II zuerst als schmales Band weiter nach vorwärts, um dann ein lebhaftes Breitenwachsthum zu beginnen. Die Breite des zugewachsenen Theiles beträgt in einem Falle 13 mm, gegen 7 mm am älteren Theil, das ganze Prothallium ist 25 mm lang gegen 13 mm vor Beginn der Cultur; am Vegetationspunkt befindet sich eine schwachherzförmige Einbuchtung. Beiderlei Geschlechtsorgane an der Neubildung vorhanden.

Versuch IV. Das Prothallium ist in der Mitte quer durchgeschnitten. Der basale Theil hat sich nicht vergrössert, seine Oberfläche ist mit zahlreichen Adventivprothallien besät, welche schon Antheridien tragen. Der obere Theil hat sich in Länge und Breite beträchtlich vergrössert; seine Ernährung erfolgt vermittels zahlreicher neu gebildeter Rhizoiden, die nach rückwärts gelegene Schnittfläche ist noch von braunen abgestorbenen Zellen begrenzt.

Versuch V. Prothallien sind in Stückchen zerschnitten, von denen jedes ungefähr $^1/_2$—1 qmm gross ist.

Nach 5 Monaten: Der grösste Theil der zerschnittenen Stückchen hat ein lebhaftes Wachsthum entwickelt. Die Rhizoiden sind zahlreich und haften ihrem Substrate fest an. Auf jedem Stückchen stehen Adventivprothallien, die nach einiger Zeit einen Scheitel gebildet haben und sich in der Richtung nach vorne verbreitern. Herzform ist noch nicht ausgebildet, Antheridien sind vorhanden. Diese Cultur wurde weiter beobachtet, ihr Wachsthum durch Zusatz von Nährlösung und angemessene Beleuchtung und Wärme unterstützt. Zwei Monate später hatten die Prothallien Antheridien und Archegonien. An Grösse standen sie jetzt der Cultur, welcher ihre Mutterprothallien entnommen waren, wenig nach. Im achten Monate nach Beginn der Cultur entstanden die ersten Keimpflänzchen.

Versuch VI. Der Vegetationspunkt ist gespalten durch einen Schnitt, der ca. 2 mm tief gegen die Mitte zu geführt ist. Die durch den Schnitt getroffenen Zellen sterben in Kürze ab, die beiden Lappen, von denen jeder einen Theil des Vegetationspunktes auf

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0355-5

der Seite hat, wachsen zuerst in die Länge, nach kurzer Zeit beginnt auf der verletzten Seite in den durch das Längenwachsthum neu entstandenen Zellen ein starkes Marginalwachsthum, welches zur Folge hat, dass der Vegetationspunkt wieder allmählich in die Mitte zu liegen kommt. An der Neubildung Antheridien und Archegonien, am Basaltheil sitzen Adventivprothallien.

Versuch VII. Der Vegetationspunkt ist aus dem Prothallium herausgeschnitten und mit ihm das darunterliegende Stück der Mittelrippe. Das Prothallium ist nicht grösser geworden. An seiner Ober- und Unterseite ist es mit Adventivprothallien ganz bedeckt; man zählt an einem Prothallium 20 bis 30 Stück. Sie alle haben Antheridien, sind von länglicher Form, oben herzförmig eingebuchtet. Ein Theil der Prothallien ist zu Grunde gegangen.

Versuch VIII. Die Mittelrippe mit dem Vegetationspunkt oben ist aus dem Prothallium der Länge nach herausgeschnitten. Der grösste Theil der Prothallien hat bald darnach sein Wachsthum eingestellt und ist abgestorben. Bei den übrigen ist der gegen die Basis zu liegende Theil gebräunt, seine Oberfläche ist mit vereinzelten Adventivprothallien besetzt; das vordere Stück dagegen hat sich durch viele junge Rhizoiden fest an sein Substrat geheftet, ist in Länge und Breite gewachsen und beginnt Herzform anzunehmen. Anlagen von beiderlei Geschlechtsorganen sind bereits vorhanden.

Nach 10 Monaten wurden sämmtliche Culturen zum letzten Male untersucht, soweit sie nicht schon vorher zu Grunde gegangen waren. Mit Ausnahme des Versuch V, dessen weiteres Ergebniss schon mitgetheilt ist, war der Befund folgender: Die Mutterprothallien hatten alle ihr Wachsthum eingestellt; sie waren überwuchert von zahlreichen Adventivprothallien, von denen ein Theil gut und normal entwickelt war; die Neubildungen hatten an Ausdehnung zugenommen, der nach rückwärts liegende Theil, der noch von dem alten Prothallium stammte, war abgestorben.

Aus den vorliegenden Beobachtungen lässt sich der Schluss ziehen, dass Regeneration nur an jüngeren Theilen des Prothallium eintritt, während an den älteren Theilen ausschliesslich Neubildungen zustande kommen.

Die Versuche II, III, IV und VIII ergeben ohne Weiteres, dass der Vegetationspunkt und die ihn umgebenden Zellen ihr Wachsthum ungestört fortsetzen; je entfernter aber eine Zelle vom Vegetationspunkt liegt, desto schwerer empfindet sie die Störung des künstlichen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0356-1

Eingriffes in ihr Wachsthum. Ja selbst wenn der Vegetationspunkt halbiert ist, wie bei Versuch I und VI, findet ein Weiterwachsen desselben statt, und durch vermehrtes Randwachsthum der Neubildung auf der Seite, wo die Verletzung erfolgte, wird der Vegetationspunkt nach einiger Zeit wieder in die normale Mittenlage gebracht. In welchem Grade jedoch die Regenerationsfähigkeit abnimmt, je weiter die Zellen vom Vegetationspunkt entfernt liegen, dies wird durch den Versuch IV klar. Der basale Theil wächst nicht mehr in Länge und Breite, nur einzelne Adventivprothallien entstehen auf seiner Fläche. Der vordere Theil dagegen wächst ungeschwächt weiter, ersetzt in Kürze die durch die Incision verlorenen Rhizoiden, welche mehr gegen die Basis zu standen, in vermehrter Anzahl durch neue, um sich eine reichliche Nahrungszufuhr zu sichern.

Bei all diesen Versuchen ist zu erkennen, dass die verletzten Theile stets nach vorne zu wachsen und sich bestreben in die normale Herzform wieder überzugehen. Der Versuch VII lehrt uns die interessante Thatsache, dass nach Entfernung des Vegetationspunktes ein Grössenwachsthum gar nicht mehr auftritt, dagegen Adventivprothallien an allen Stellen des so beschädigten Prothalliums hervorbrechen. Die hier zu Tage getretene Erscheinung ist wohl zur praktischen Verwerthung geeignet in den Fällen, wo eine Vermehrung der Prothallien und mithin der Pflanzen durch die geringe Keimfähigkeit der Sporen bisher hintangehalten wurde. Fragen wir uns nun nach dem Grunde dieser Erscheinung, so glaube ich, dass derselbe in der künstlichen Aufspeicherung von Nährstoffen im Prothallium zu finden ist. Denn der Hauptverbrauch an Nähr- und Baustoffen des Prothalliums findet am Vegetationspunkt statt, an der Stelle wo unter gewöhnlichen Bedingungen die Zelltheilung und das Wachsthum am grössten ist. Ist nun dieser Punkt ausser Thätigkeit gesetzt, so geräth der Lauf der Baustoffe nach vorne zu ins Stocken, durch die Assimilationsthätigkeit der Pflanze wird noch mehr Nahrung erzeugt und jede Zelle ist nach und nach mit Nährstoffen vollgepfropft. Nun beginnen einzelne Zellen gegen die Aussenseite zu sich zu theilen und produciren ein Adventivprothallium. Dasselbe saugt aus seinem Mutterprothallium Nährstoff auf, so lange welcher vorhanden ist, sucht sich aber bald auf eigene Füsse durch Bildung von Rhizoiden zu stellen, mittels welcher es die Nahrung zu seinem weiteren Aufbau dem Substrate entnehmen kann. Wenn jedoch die Adventivprothallien dicht gedrängt auf dem Mutterprothallium stehen, dann ist es klar, dass nur die Aeusseren davon mit ihren langen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0357-7

Rhizoiden das Substrat erreichen können, um sich selbst weiter zu ernähren. Die übrigen fristen durch den nach und nach eintretenden Mangel an Nahrstoffen ein kümmerliches Dasein, sind langgestreckt, aufwärts gerichtet und können nur durch Verpflanzen auf günstigen Nährboden vor dem Absterben gerettet werden.

Auf die soeben angeführten Gründe möchte ich auch das Auftreten von Adventivprothallien am basalen Theil in Versuch IV zurückführen. Denn die Zellen, welche gegen den Vegetationspunkt zu liegen, sind durch den Schnitt verletzt und abgestorben; an ihre Stelle tritt nie eine Ergänzung des abgeschnittenen Theiles ein — ebenso wie bei Versuch II und III das schmale Zellband sich nicht mehr verbreitert —, die Randzellen sind, als die ältesten mit am Prothallium in Dauerzellen übergegangen und haben ihre Theilungsfähigkeit eingebüsst; durch Assimilation und Zufuhr von Nahrung durch die Rhizoiden tritt ein gewisser Ueberfluss an Baustoffen ein, welcher die eben beschriebenen Erscheinungen hervorruft. Wenn wir aber trotzdem nur einige Adventivprothallien an dieser Stelle auftreten sehen, so ist daran die Wachsthumsenergie schuld, welche, wie schon erwähnt, mit dem Grade der Entfernung der einzelnen Zellen vom Vegetationspunkt abnimmt.

Eine besondere Beachtung verdient der Versuch V. Es ist leicht erklärlich, dass sich der Ausführung dieses Experimentes zahlreiche Schwierigkeiten entgegen setzten, wobei Pilze und Algen nicht zum geringsten betheiligt sind, und so kam es auch, dass es mir trotz wiederholter Versuche nur bei Doodya gelang, aus den kleinen $^1/_2$ bis 1 qmm grossen Zellstücken kräftige Prothallien zu erziehen, welche die Fähigkeit besassen, neue Pflanzen zu erzeugen.

Die Bildung der Adventivprothallien geht auf demselben Wege vor sich wie bei dem beschriebenen Versuche VII. Hier ist jedoch die Zellfläche, welcher das Adventivprothallium entsprosst, ein ganz minimales aus einigen Zellen bestehendes Gebilde. Durch das Zerschneiden sind die äusseren Zellen des Prothalliumstückes verletzt und abgestorben, die inneren Zellen entnehmen ihrem Substrate die nöthige Nahrung durch neu entstandene Rhizoiden, die weiters eintretenden schon oben erörterten Verhältnisse bewirken die Bildung der Adventivprothallien.

Die bei Versuch VII und V gemachten Wahrnehmungen dürften wohl die Behauptung begründen, dass fast jede Zelle eines Prothalliums, soweit sie nicht verletzt ist, unter bestimmten Bedingungen im Stande ist, ein neues Prothallium und als weitere Consequenz hieraus

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0358-3

eine neue Pflanze zu erzeugen. In diesem Punkte befinde ich mich in Uebereinstimmung mit den Resultaten, welche Vöchting und Schostakowitsch bezüglich der Lebermoose erhalten haben.

Die gewonnenen Resultate lassen sich kurz folgendermassen zusammenfassen:

I. Eine Ergänzung der künstlich entfernten Gewebetheile an derselben Stelle, wo sie abgeschnitten wurden, findet nicht statt.

II. Die durch den Schnitt getroffenen Zellen bräunen sich und sterben ab, an ihrer Stelle tritt eine Neubildung nicht ein.

III. Fast jede Zelle des Prothalliums besitzt die latente Fähigkeit, zur Erzeugung einer neuen Pflanze. Diese Erscheinung ist jedoch abhängig von geeigneten äusseren Einflüssen.

IV. Die vorderen, dem Vegetationspunkt naheliegenden Theile zeigen das Bestreben, sich bei stattgehabter Verletzung zu regeneriren und die normale Form wieder anzunehmen.

V. Die Wachsthumsenergie ist am Vegetationspunkt und seiner nächsten Umgebung am grössten; sie schwindet in dem Masse, als die Zellen sich vom Vegetationspunkt entfernen, die weiter entfernten schreiten zu Neubildungen in Gestalt von Adventivprothallien.

VI. Die im Versuch VII gemachten Erfahrungen lassen sich praktisch verwerthen in den Fällen, wo eine Vermehrung der Prothallien und mithin der Pflanzen an der geringen Keimfähigkeit der Sporen bisher scheitern musste.

VII. Die regenerirten und die Adventivprothallien verhalten sich wie die normalen aus Sporen erwachsenen.

III.

Die Frage, wie die Bildung von Geschlechtsorganen an Farnprothallien unterdrückt werden kann, ist schon des öfteren aufgeworfen worden. Die ersten Mittheilungen hierüber rühren von Bauke (43 pag. 635) her, der beobachtet hat, dass an dem fortwachsenden Scheitel wuchernder Prothallien von Aneimia Phyllitidis statt der Archegonien Antheridien angelegt wurden, als die Cultur im Laufe der Zeit von Moosprotonema derartig überzogen worden war, dass die einzelnen Prothallien von einem Gewirr solcher Fäden mehr oder weniger umgarnt waren. An einem anderen Orte (39 pag. 6) führt er von Lygodium japonicum an, dass an solchen Prothallien, die anfangs rein weiblich waren, aber infolge nachträglich eingetretener,

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0359-1

besonders ungünstiger Culturbedingungen die Archegonienbildung eingestellt hatten, nunmehr an dem fortwachsenden Scheitel an Stelle der weiblichen Organe männliche auftraten, so dass sie nun monöcisch wurden.

Ferner hat Prantl (9) das Auftreten von Archegonien verhindert, indem er die Prothallien in Nährlösungen cultivirte, welche keinen Stickstoff enthielten. Er erhielt hiebei stets ameristische Prothallien, die nur Antheridien trugen. Brachte er solche ameristische Prothallien in stickstoffhaltige Nährlösung, so wurden dieselben meristisch und begannen weibliche Geschlechtsorgane zu bilden. Diese Versuche, welche an Osmunda regalis, Polypodium vulgare und Aspidium filix mas angestellt wurden, gelangen auch in umgekehrter Weise; Prantl kam hiedurch zu dem Resultate, dass von der je nach den Ernährungsverhältnissen verschiedenen Entwickelung der Prothallien auch die Vertheilung der Geschlechtsorgane abhängig sei.

Einen weiteren diesbezüglichen Versuch machte Buchtien (24 pag. 28). Er verpflanzte archegonientragende Prothallien von Equisetum pratense von fruchtbarem Lehmboden auf mageren Sand. Nach Verlauf einer Woche wurden die ersten Antheridien sichtbar und schliesslich wurden von den verpflanzten Prothallien (etwa 200) nur mehr Antheridien gebildet. Selbst an denen, die zur Zeit der Verpflanzung schon befruchtet waren, sind noch Antheridien aufgetreten. Hier wurden also weibliche Prothallien auf männliche zurückgeführt.

Nun blieb aber noch zu untersuchen übrig, ob das gleiche Ziel nicht auch zu erreichen sei, entweder durch eine in gewissem Grad geschwächte Beleuchtung oder durch Cultiviren unter einer Beleuchtung mit Ausschluss bestimmter Strahlen des Spectrums, einerseits der stärker brechbaren, also unter rothem und gelbem Licht, anderseits der weniger brechbaren, also unter blauem und violettem Licht, oder mit Ausschluss der ultravioletten Strahlen. Anlass hiezu gaben mir die Versuche, welche Sachs (20) mit den genannten Beleuchtungsarten anstellte. Das hiebei gewonnene Resultat ist kurz zusammengefasst dies, dass die gelben und benachbarten Strahlen in der Pflanze die Kohlensäure zersetzen, bezw. die Bildung von Stärke veranlassen, während die blauen und violetten Strahlen als Bewegungsreize wirken.

In einer weiteren Arbeit „Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung“ (21) sucht Sachs den Nachweis zu führen, dass es die ultravioletten Strahlen sind, welche in den grünen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0360-2

Blättern die blüthenbildenden Stoffe erzeugen. Sachs hat bei allen seinen Versuchen nur mit phanerogamen Pflanzen experimentirt, es schien von Interesse, solche Versuche in ähnlicher Weise mit der geschlechtlichen Generation der Farne anzustellen; ein Resultat, demzufolge sich die von Sachs gemachten Beobachtungen auf die Kryptogamen nicht ausdehnen lassen, konnte gar nicht überraschen, da schon die Versuche von Klebs (22) an Algen bewiesen, dass die ultravioletten Strahlen für die Entstehung der Geschlechtsorgane gleichgültig seien.

Noch zu erwähnen sind die Beobachtungen Prantl's (23) mit farbigem Licht, von denen er in seiner Arbeit „Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien" Mittheilung macht. Wir lesen dort (pag. 702): „Im gelben Lichte unterbleibt das Breitenwachsthum ebenso wie in sehr abgeschwächtem gemischtem Lichte". Ferner (pag. 701): „Im gelben Lichte wachsen die Keimfäden genau vertical aufwärts" und (pag 702): „Im blauen Lichte ist kaum eine Differenz vom gewöhnlichen diffusen Lichte erkennbar".

Für meine Versuche wählte ich Lygodium japonicum, Balantium antarcticum Alsophila australis und Doodya caudata. Die Sporen wurden auf Torfwürfel ausgesät, nach ihrer Keimung wurden sie noch unter normalem Tageslicht belassen; bevor aber die Bildung von Geschlechtsorganen begann, wurden von den verschiedenen Aussaaten je ein Torfwürfel unter blaues und gelbes Licht, ferner unter Chininlösung und Aeskulinlösung gesetzt. Zur Controlle wurden die Lichtculturen weitergeführt. Zu diesen Culturen benützte ich flache runde Glasschalen von 15 cm Durchmesser, ihre gerade Seitenwand war 7 cm hoch. In der Schale ruhte 2 cm über dem Boden auf Paraffinklötzchen eine runde Glasscheibe, auf welcher die Torfwürfel sich befanden. Zwischen der Glasplatte und dem Boden der Schale befand sich eine ca. 1 cm hohe Schicht Wasser, so dass ein feuchter Raum vorhanden war. Die Seitenwand wurde mit schwarzem Glanzpapier — die schwarze Seite nach innen — beklebt, so dass nur von oben her Lichtstrahlen zu den Prothallien gelangen konnten. Als Deckel diente eine runde Glasscheibe von 20 cm Durchmesser, auf dieselbe klebte ich mittelst Guttaperchalösung einen im Durchschnitt quadratisch geformten Gummiring von 0,6 cm Höhe und 0,6 cm Breite; sein lichter Durchmesser betrug 19 cm. Auf denselben wurde eine zweite Glasplatte von derselben Grösse wie die erste aufgesetzt. Den Zwischenraum zwischen beiden Platten füllte ich mit den betreffenden Lösungen, so dass das Licht eine 0,6 cm dicke Flüssigkeitsschicht passieren musste, ehe es zu den Prothallien gelangte.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0361-8

Diese Vorrichtung bewährte sich jedoch nur bei Aesculin und Chinin; Kupferoxydammoniak und Kaliumbichromat gaben bald Niederschläge und lösten den Gummikitt auf. Um jedoch bei der voraussichtlich langen Dauer der Culturen Störungen möglichst hintanzuhalten, benützte ich braune und blaue Glasscheiben. Dieselben wurden mittels des Spektroskops[1]) genau untersucht, und ergab sich, dass die braunen Glasplatten die Strahlen zwischen den Linien E und F bis H absorbierten; es war also nur Roth, Orangegelb und ein kleiner Theil von Grün zu sehen; die blauen Gläser absorbirten Roth mit Ausnahme eines kleinen Streifens zwischen B und C, ferner Orange, Gelb und einen Theil des Grün, es waren demnach durchlässig nur blaue und violette Strahlen, ferner dunkelgrün und ein kleiner Theil von Roth. Die Chininlösung stellte ich im Verhältnis 1 : 75 her, Aesculin löste ich 1 : 1000; ich fand, dass beide Lösungen in diesen Verdünnungen am meisten fluorescirten. Ihre Durchlässigkeit für ultraviolette Strahlen wurde ebenfalls im physikalischen Institut mittelst des Spectrums mit einem Prisma von Bergkrystall geprüft. Es zeigte sich, dass durch die Chininlösung eine kleine Menge ultravioletter Strahlen hindurchpassirte, von der Aesculinlösung aber wurden sämmtliche ultraviolette Strahlen absorbirt. Durch die zwei Glasplatten mit der 0,6 cm dicken Flüssigkeitsschicht wird die Lichtintensität, wie sich aus photometrischen Messungen ergeben hat, um 25—30 % geschwächt; es erschien mir daher nothwendig, eine weitere Cultur zu bereiten, bei welcher ich die Zwischenschicht zwischen den Glasplatten mit destillirtem Wasser füllte — ich nenne sie in Folgendem Controllcultur unter Wasser —; hiedurch wollte ich dem eventuellen Einwand begegnen, als seien die Resultate der unter Chinin und Aesculinlösung erzogenen Culturen nicht auf eine Einwirkung der ultravioletten Strahlen, sondern auf Verminderung der Lichtintensität zurückzuführen. Die Cultur unter gedämpftem Tageslicht war derart beschaffen, dass auf die Prothallien nur solches Licht fallen konnte, welches eine mit einem Bogen dünnen Filtrirpapiers beklebte Glasscheibe passirt hatte. Alle Culturen wurden in einem gegen Osten und Süden freigelegenen Raume gehalten, gegen directes Sonnenlicht wurden sie hinreichend geschützt. Die Culturen wurden 14 Monate hindurch fortgesetzt; ihr Verlauf wurde allmonatlich beobachtet und notirt; in Folgendem theile ich das Resultat mit, wie es sich beim Abschlusse ergeben hat.

1) Herrn Professor Dr. Sohncke, unter dessen Leitung ich im physikalischen Institut des k. Polytechnikums dahier die nothwendigen Untersuchungen machte, sei an dieser Stelle der herzlichste Dank gesagt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0362-4

Resultate.

Um zu denselben zu gelangen, war es nothwendig, jede Cultur zuerst mit der Lichtcultur derselben Species zu vergleichen, als der „Normalen" zur Controlle, ob und wie weit Abweichungen zu erkennen waren, welche durch den Einfluss der einzelnen Beleuchtungsarten hervorgerufen wurden; in zweiter Linie müssen aber die unter den gleichen Bedingungen erzogenen Culturen der vier Species unter einander verglichen werden; hiedurch erst wird es möglich, ein Urtheil über die Wirkung gewisser Strahlen des Spectrums zu gewinnen.

Zum Vergleich in dem zuerst besagten Sinne dienten die Aufzeichnungen des über die Culturen geführten Tagebuches; es würde jedoch zu weitläufig sein, dieselben besonders anzuführen, weil sie sich aus der sogleich folgenden Besprechung von dem an zweiter Stelle benannten Standpunkte aus von selbst ergeben.

1. Die Lichtculturen zeigen ein normales Wachsthum, tragen beide Geschlechtsorgane zu gleicher Zeit, und haben zahlreiche Keimpflanzen erzeugt. Am wesentlichsten hievon unterscheiden sich die Culturen unter gelbem Glas. Das Wachsthum ist gering, theilweise sind die Vorkeime erkrankt; Archegonien kommen nicht zur Ausbildung, wiewohl eine Mittelrippe, wenn auch nur schwach entwickelt, vorhanden ist; die Antheridien sind sehr zahlreich; natürlicher Weise können Keimpflanzen nicht entstehen. Adventivprothallien sind zahlreich und ameristisch. Die Prothallien sind, wiewohl sie weit von einander standen, senkrecht in die Höhe gewachsen. Die Rhizoiden, welche nie einen positiven Geotropismus zeigten, starrten infolge dessen nach den Seiten frei in die Luft; eine Aufnahme von Nährstoffen konnte daher nur durch einen Theil der Rhizoiden, und zwar die untersten den Boden berührenden, erfolgen. Das Breitenwachsthum war nur gering entwickelt.

2. Lässt man solche Prothallien unter gewöhnlichem Tageslicht weiterwachsen, so suchen dieselben in den normalen Typus zurückzukehren. Prothallien, welche sieben Monate lang unter gelbem Licht cultivirt waren, waren nur 2 mm breit, die Herzbucht kaum ausgebildet und Antheridien in grosser Anzahl vorhanden. Nach weiteren vier Monaten, während welcher Zeit sie dem Tageslicht ausgesetzt waren, hatten sie eine Länge bis zu 22 mm im Durchschnitt (gegen 14 mm) erreicht. Der schmale Basaltheil ist gebräunt und mit etlichen Adventivprothallien besetzt; der Scheitel ist wesentlich in Länge und Breite gewachsen. Die beiden Lappen sind nunmehr 10—12 mm breit, Rhizoiden sind an dem neu entstandenen Theile

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0363-0

zahlreich gebildet. Unterhalb der Herzbucht stehen bereits junge Archegonien.

3. Die Culturen unter blauem Licht zeigen gutes Wachsthum, sie sind durchwegs länger gestreckt als die Lichtculturen, vorn schmäler, wenn auch die Herzform vorhanden ist. Alle haben Keimpflanzen. Die Entwickelung der Adventivprothallien ist denen der anderen Culturen voraus.

4. Unter gedämpftem Licht hat sich das Wachsthum wesentlich verlangsamt, die Prothallien wachsen bedeutend in die Länge, weniger in die Breite, beiderlei Geschlechtsorgane sind vorhanden, desgleichen theilweise schon Keimpflanzen; überall stehen Adventivprothallien.

5. Die Culturen unter Chinin und Aesculinlösung zeigen so viel Uebereinstimmung miteinander, dass ihr Resultat zusammengefasst werden kann. Das Wachsthum ist gut, die Form normal; Archegonien und Antheridien sind vorhanden und sechs Culturen besitzen Keimpflanzen; bis auf Lygodium japonicum haben alle Adventivprothallien.

6. Die Prothallien, welche unter der 0,6 cm dichten Wasserschicht wuchsen, sind der Lichtcultur an Entwickelung weit voran; sie sind meist breiter als lang und haben grosse ausgebuchtete Lappen; das Gewebepolster ist fleischig verdickt, Geschlechtsorgane sind zahlreich, ebenso die Keimpflanzen; Rhizoiden sind üppig gewachsen, Adventivprothallien sind nur bei Alsophila australis, welche Species zur Anlage solcher Organe besonders geneigt zu sein scheint.

Wenn man aus dem Vorliegenden die Schlussfolgerungen zieht, dann ergibt sich, kurz zusammengefasst, Folgendes:

I. Farnprothallien entwickeln sich am üppigsten bei einer Beleuchtung durch Tageslicht, dessen Intensität um 20—25 % geschwächt ist.

II. Der Ausschluss der ultravioletten Strahlen ist auf die Entstehung der Geschlechtsorgane ohne Einfluss.

III. Farnprothallien haben die Eigenschaft, bei Verdunkelung bis zu einem gewissen Grade neben Keimpflanzen reichlich Adventivprothallien zu bilden.

IV. Die blauen und violetten Strahlen des Spectrums wirken verdunkelnd — daher Adventivprothallien — und verlangsamen das Wachsthum unerheblich; die Fortpflanzungsfähigkeit wird hiedurch nicht gestört.

V. Im gelben Licht, d. h. unter den weniger brechbaren Strahlen des Spectrums wachsen die Prothallien bedeutend in die Länge, aber verbreitern sich unmerklich, die Mittelrippe wird schwach

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0364-5

ausgebildet; die Prothallien stellen sich aufwärts, nur ein geringer Theil der Rhizoiden berührt den Boden, um ihm Nährstoffe zu entnehmen. Durch das Zusammenwirken dieser beiden Umstände wird die Ausbildung von weiblichen Geschlechtsorganen verhindert, trotz der Anwesenheit von Meristem.

VI. Wir sind daher im Stande, die geschlechtliche Fortpflanzung der Farne durch geeignete Lichtwirkung zu unterdrücken.

IV.

Die heutige Systematik der leptosporangiaten Farne gründet sich auf die Beschaffenheit willkürlich gewählter Merkmale[1]); man nimmt je nach Form des Annulus, der Dehiszenz des Sporangiums und schliesslich der Vertheilung derselben auf dem Blatte die Eintheilung in verschiedene Gruppen vor. Da hiebei ausschliesslich auf die ungeschlechtliche Generation Rücksicht genommen ist, so wirft sich von selbst die Frage auf, ob denn bei der geschlechtlichen Generation sich nicht Anhaltspunkte finden, welche in irgend welche Beziehung zur systematischen Verwandtschaft gebracht werden könnten.

Die Auswahl der Merkmale, auf die es hier ankäme, ist bei der geringen Grösse eines Farnprothalliums, sowie der grossen Aehnlichkeit derselben unter einander, natürlich eine sehr beschränkte, und doch ist es möglich, gewisse typische Eigenschaften herauszufinden, welche auf die Stellung der betreffenden Gattung in System bezogen werden können. Auf welche Punkte hiebei Gewicht zu legen ist, möge in Folgendem des Näheren besprochen werden.

Der Schwerpunkt liegt darin, nur solche Organe heranzuziehen, welche typisch für die betreffenden Gruppen sind und wiederkehren auch bei geänderten Culturbedingungen. In erster Linie eignen sich hiezu die Antheridien und gewisse Haarbildungen; daneben ist aber auch auf Stellung der Geschlechtsorgane und Rhizoiden, das Vorhandensein oder Fehlen einer Scheitelregion, der Herzbucht u. s. w. wie sie unter normalen Verhältnissen vorzukommen pflegen, die entsprechende Rücksicht zu nehmen. Allerdings sagt Bauke (10 pag. 102): „Ueberdies kann gerade die Entwickelungsgeschichte des Prothalliums für die Systematik der Farne sehr wenig in Betracht kommen. Denn sowohl die Gestalt, Wachsthumsweise und Grösse des Vorkeimes, als der Ort und die Gestalt der Haarwurzeln und Antheridien variiren nicht nur unter anscheinend gleichen Verhältnissen bei einer und derselben Species oft innerhalb auffallend weiter Grenzen, sondern wir sind auch

1) Vgl. Goebel, Archegoniatenstudien 8. Flora 1896.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0365-1

im Stande, durch willkürliche Aenderung der äusseren Lebensbedingungen derartige Variationen hervorzurufen. So werden bei sehr engen Aussaaten vorzugsweise männliche Vorkeime producirt, die hinsichtlich der Gestalt, Wachsthumsweise u. s. w. sich meist völlig anders verhalten als die Archegonien tragenden Prothallien etc." Zu dieser Anschauung ist Bauke gekommen, nachdem er die Keimungsgeschichte der Polypodiaceen, Hymenophyllaceen, Osmundaceen und Cyatheaceen theils nach den damals vorhandenen Litteraturangaben, theils nach eigenen Untersuchungen unter einander verglichen hat. Der genannte Forscher hat in dieser Beziehung auch theilweise Recht, denn es kann z. B. der Umstand, ob die erste aus der keimenden Spore austretende Zelle das primäre Wurzelhaar abgliedert oder erst die zweite, ferner ob der aus der Spore hervorbrechende Vorkeim bald zur Zellfläche auswächst oder erst nach wiederholten Quertheilungen, in der That kein systematisches Merkmal abgeben, wenn diese Verhältnisse sich nicht einmal unter normalen Bedingungen immer gleich bleiben.

Bei meinen Versuchen mit farbigem Licht hatte ich stets dieselbe Species, aber unter anderen Culturbedingungen, vor Augen, und da war es nun nicht schwer, brauchbare Momente von anderen auszuscheiden. Ich habe z. B. bei Balantium und Alsophila australis, Lygodium japonicum und anderen unter normalen Bedingungen nie randständige Antheridien gesehen. Die unter braunem Licht oder Chininlösung entstandenen Adventivprothallien hatten, so lange sie fadenförmig und ameristisch waren, fast ausschliesslich randständige Antheridien. Die Stellung des Antheridiums konnte also nicht in Betracht kommen, wohl aber die Gestalt und Zellanordnung an demselben, welche immer wieder dieselbe war. Hiebei ergab sich, dass im Ganzen zwei Typen im Antheridienbau vorhanden sind, und zwar springt beim einen (Typus A) die Deckelzelle bei der Reife der Spermatozoiden ab, beim anderen (Typus B) reisst sie sternförmig auf.

Die gleichen Erfahrungen machte ich bezüglich der Stellung der Archegonien und der Haarbildung. Wenn ein Prothallium Papillen oder mehrzellige Haare in normaler Cultur besass, so konnte ich deren Vorhandensein auch unter anderen Bedingungen immer wieder constatiren. Waren die Archegonien zu beiden Seiten der Mittelrippe oder in der Mitte unterhalb der Herzbucht angeordnet, so konnte auch hier eine Aenderung nicht bemerkt werden.

Die Aenderung der Culturbedingungen erstreckte sich auch auf Temperatur und Nährboden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0366-7

Die Aufzählung dieser Beobachtungen wird wohl die Bezeichnung als „constante Merkmale" für diese Organe rechtfertigen, so dass ihrer Verwerthung zur systematischen Charakterisirung nichts mehr im Wege steht. Auch Goebel (2 pag. 709; 3 pag. 107) hat schon mehrfach darauf hingewiesen, „dass auch in der Geschlechtsgeneration der Farne die Entwickelung bestimmter Reihen stattgefunden hat, von Reihen, die entweder parallel gehen mit den „Gattungen" der ungeschlechtlichen Generation oder innerhalb einer und derselben „Gattung" verschieden sein können, ohne dass diese Differenzen etwa einseitig auf Anpassungscharaktere zurückgeführt werden können".

Hymenophyllaceae.

Diese Familie weicht in ihrer Geschlechtsgeneration am weitesten von den bekannten Formen ab. Die ersten Arbeiten hierüber sind die von Mettenius (28) und Janczewski & Rostafinski (29), dann folgt diejenige Goebels (3 pag. 90, und 30), worin der Verfasser auch auf die Uebereinstimmnng dieser so einfach gebauten Prothallien mit den Moosprotonemen hinweist. Ferner haben sich Bower (31), dann Giesenhagen (32 pag. 421) und zuletzt wieder Goebel (30 pag. 104) in eingehender Weise mit der Entwickelung verschiedener Arten, besonders Trichomanes, beschäftigt.

In den einfachsten Fällen stellt das Prothallium eine Anzahl verzweigter Fäden dar. Die Antheridien entstehen an Seitenästen, die Archegonien sitzen am „Archegoniophor", einem winzigen Zellkörper, der zu diesem Zwecke an einem Prothalliumfaden entstanden ist.

Bei höher entwickelten Formen erscheint das Prothallium als eine schmale längliche Zellfläche, welche sich selten mittelst Scheitelzelle, meistens durch Marginalwachsthum bildet. Hier stehen dann die Antheridien gewöhnlich am Rande der Zellfläche. Aus einer Anzahl dem Rande benachbarter Zellen geht ein Zellkörper hervor, auf dem die Archegonien ihren Standort haben. Die bandförmigen Prothallien besitzen randständige Rhizoiden von dunkelbrauner Farbe. Die faden- und bandförmigen Prothallien bilden zahlreiche Verzweigungen ihrer Zellflächen.

Die Vermehrung der Prothallien auf vegetativem Wege vollzieht sich in ausgiebiger Weise durch Brutknospen.

Die Seitenwände der Zellen sind getüpfelt, sowohl am fadenförmigen wie am bandförmigen Prothallium. Das Auftreten von Adventivsprossen ist hier eine häufige Erscheinung. Die Antheridien kommen in ihrem Bau denen der Osmundaceen am nächsten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0367-3

An dem mir durch Herrn Professor Goebel gütigst zur Verfügung gestellten Alkoholmateriale, das von ihm selbst in Südamerika gesammelt worden ist, waren die jüngeren Stadien nicht mehr vorhanden, um daran eine genaue entwickelungsgeschichtliche Untersuchung zu knüpfen, was um so wünschenswerther gewesen wäre, da hierüber nur spärliche Beobachtungen vorliegen. Da ich mir ein geeigneteres Material jedoch nicht verschaffen konnte, so muss ich mich darauf beschränken, das Antheridium in einem fortgeschritteneren Stadium zu beschreiben.

Das ganze Gebilde stellt (Fig. 13) ein kugelförmiges Köpfchen mit kurzer Stielzelle dar. Auf die Stielzelle folgt in dem Köpfchen zunächst eine flach scheibenförmige Zelle, an welche sich an der einen Seite eine keilförmige Zelle anschliesst, welche in einzelnen Fällen auch noch durch eine horizontale Wand in zwei Theile zerlegt ist. Auf diesen Zellen ruht direct die centrale Zellgruppe, aus welcher die Spermatozoiden hervorgehen. Nach den Seiten hin ist diese centrale Zellgruppe umschlossen von einer einfachen etwas schief zur Kugelbasis orientirten ringförmigen Zelle, an welche sich nach

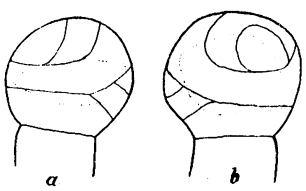


Fig. 13. Trichomanes.

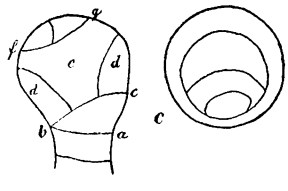


Fig. 14. Trichomanes. Von oben.

oben hin ein oder zwei hufeisenförmige und zum Schlusse eine kreisförmig umschriebene Zelle gewissermassen als Deckelstück anschliesst, welche bei der Reife abgehoben wird.

Bei der Gattung Hymenophyllum ist die Stielzelle durch eine Längswand getheilt. Wenn man aus der fertigen Form auf die Reihenfolge der Zellbildungen (Fig. 14) schliessen darf, so ist wohl anzunehmen, dass in der kugelförmigen Endzelle der Antheridienanlage zuerst die mit der Kugelbasis parallel oder wenig geneigt verlaufende Wand ab und darauf die schräg an sie angesetzte obere Wand bc der keilförmigen Zelle sich bildet. Auf die letztere setzt sich nun eine ringförmige Theilungswand d auf, welche in der oberen Hälfte der Kugel sich ringsum an die Aussenwand ansetzt, und also ein

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0368-8

cylindrisches oder nach oben hin etwas konisch erweitertes Stück *e* aus der Kugel herausschneidet und nach aussen hin die ringförmige Zelle abgrenzt. Das herausgeschnittene Stück der Kugel wird nun durch eine Wand, welche annähernd parallel zu der oberen Wand der keilförmigen Zelle steht, und sich an die ringförmige Wand *fg* ansetzt, in einen centralen Theil und in den oberen deckelförmigen Theil zerlegt. Aus dem letzteren gehen durch weiter auftretende etwas schief gerichtete Wände die hufeisenförmigen Zellen und die kreisförmige Deckelzelle hervor, die centrale Zelle dagegen bildet die Spermatozoidmutterzellen aus.

Osmundaceae.

Die Entwickelungsgeschichte des Vorkeims, sowie seine Geschlechtsorgane, sind zuerst von Kny (24) im Jahre 1868 in eingehender Weise beschrieben worden, nachdem schon Wigand (25) in den fünfziger Jahren kurze Angaben über Osmundaceen gebracht hatte.

Kny's Untersuchungen erstreckten sich nur auf Osmunda regalis L., während drei Jahre später Luerssen (26) genaue Angaben macht über die Keimungsgeschichte von Todea barbara (Moore), Todea superba (Col.), Osmunda regalis L. und Osmunda cinnamomea L. Die von ihm erhaltenen Resultate sind die gleichen wie diejenigen von Kny; die Todea-Arten stimmen in ihrem Verhalten vollkommen mit Osmunda überein.

Im Jahre 1892 erschien noch eine weitere Arbeit von Campbell (27), der die Osmunda claytoniana L. und Osmunda cinnamomea beschrieb.

Ueber die eigenthümlichen Wachsthumsvorgänge an älteren Osmundaprothallien finden sich Mittheilungen von Goebel (2 pag. 706). Der Vorkeim wächst theils mit, theils ohne eine Scheitelzelle, nimmt aber stets die Herzform an; schon sehr bald treten Antheridien an dem Rande oder der Unterseite des Vorkeimes auf, sie sind in ihrem Bau durchaus verschieden von denen anderer Familien. Die Antheridiummutterzelle theilt sich zuerst durch eine schiefe nach innen concave Wand (Fig. 15), der in der oberen und grösseren der beiden Schwesterzellen eine zweite entgegengesetzte Wand folgt; die innere und gleichzeitig obere Zelle bildet nun eine zur Längsachse des Antheridiums nahezu senkrechte, nach unten etwas eingebogene Scheidewand, welche sich den anderen Wänden allseitig ansetzt. Hierdurch ist die Centralzelle und Deckelzelle gebildet. Während letztere sich durch mehrere nahezu parallele über den Scheitel hin-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0369-7

weg laufende Wände in drei oder vier (besonders bei Osm. cinnam. und Osm. Clayton.) Zellen theilt, vollziehen sich in der darunterliegenden Centralzelle eine Anzahl regelloser Theilungen in die Anthrozoidmutterzellen. Das reife Antheridium von aussen gesehen besteht demnach aus zwei oder drei schief aufeinander stehenden basalen Zellen, denen sich die in mehrere Theile zerfallene Deckelzelle aufsetzt. Geschlosse Ringzellen kommen niemals vor.

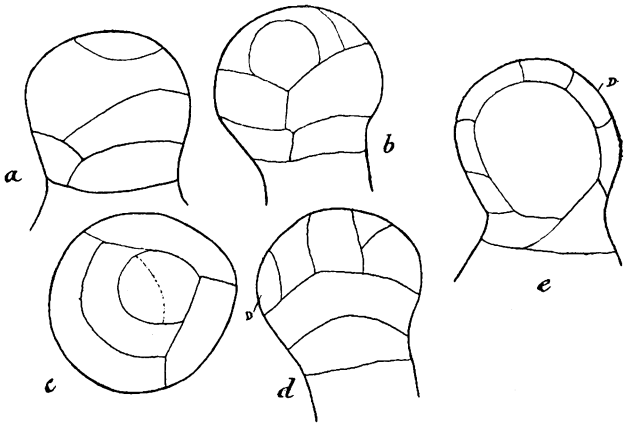


Fig. 15.

Die Archegonien sind von normalem Bau, wie er des öfteren schon für die Polypodiaceen beschrieben worden ist. Wichtig für die Systematik ist der Umstand, dass dieselben stets zu beiden Seiten der Mittelrippe stehen, da wo sie sich gegen die Zellfläche abflacht, am basalen Theile die ältesten, am Scheitel die jüngsten. Haarbildungen jedweder Art sind am Prothallium nicht vorhanden.

Erwähnenswerth ist noch das Bestreben, Adventivsprosse zu bilden, was bei den Polypodiaceen unter normalen Verhältnissen nicht der Fall ist.

In älteren Stadien findet häufig an den Prothallien eine Verzweigung statt, in der Weise, dass eine Zellgruppe des Vegetationspunktes, seitlich von dessen Mitte, ein gesteigertes Wachsthum zeigen. Hiedurch entsteht als Endresultat seitlich aus dem verbreiterten Vegetationspunkt die Anlage eines neuen Prothalliumlappens.

Cyatheaceae.

Ueber die Cyatheaceen-Vorkeime stammen die ersten Angaben von Wigand (25), weitere Beobachtungen, besonders bezüglich des

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0370-8

Scheitelwachsthums, machte Kny (24 pag. 13 und 38 Nr. 3). Eine eingehende Untersuchung erfuhr diese Familie aber erst durch Bauke (10 pag. 49), deren Ergebnisse in der umfangreichen Arbeit „Entwickelungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen, verglichen mit derselben bei den anderen Farnkräutern" nieder gelegt sind. Die von Bauke untersuchten Species sind Cyathea medullaris, Hemitelia spectabilis, Alsophila australis, Cibotium Schiedei.

Die Entwickelung des Vorkeimes erfolgt in der Weise, wie sie bei den Polypodiaceen als die „normale" gilt.

Der Bau der Antheridien wurde schon von Kny (40) studirt und beschrieben. Bauke gibt eine Entwickelungsgeschichte desselben und bestätigt die Angaben Kny's. Das Antheridium sitzt auf einer meistens getheilten schief zur Fläche verlaufenden Stielzelle auf. Darauf sitzen ein oder zwei kreisförmige Ringzellen, welche die Centralzelle umschliessen. Innerhalb der Centralzelle vollzieht sich die Bildung der Spermatozoiden. Die Deckelzelle weicht in ihrem Bau vom Polypodiaceentypus ab. Sie ist nämlich stets in zwei ungleiche Tochterzellen getheilt, wovon die grössere sichelförmig, die kleinere eliptisch ist; bei der Reife springt die kleinere stets ab, mitunter aber auch die grössere, welche ich gelegentlich durch eine Querwand nochmals getheilt sah.

Ein weiteres Charakteristikum der Cyatheaceen ist die ihnen eigene Bildung von borstenförmigen mehrzelligen Haaren. Sie finden sich in der Mehrzahl an der Vorderseite des Zellpolsters, da wo die Neuanlagen der Archegonien stehen, aber auch auf der Oberseite des Prothalliums treten sie auf, ferner am Rande, wie ich bei Balantium antarcticum beobachtete. Schon Wigand (25) hat diese Haare beobachtet, Bauke schreibt, dass er sie bei allen untersuchten Cyatheaceen fand, dagegen nie bei Polypodiaceen, deren er eine grosse Anzahl untersuchte. Auch meine Beobachtungen stimmen mit den Angaben genannter Autoren überein; doch möchte ich bemerken, dass die Haarbildungen erst in einem Stadium auftreten, in welchem das Prothallium schon beiderlei Geschlechtsorgane besitzt.

Ich muss hier auf eine Angabe von Günther Beck (46) aufmerksam machen, welcher behauptet, dass die Prothallien von Scolopendrium vulgare Sym. ebenso wie diejenigen der Cyatheaceen mit Borstenhaaren und mit fadenförmigen drüsentragenden Trichomen versehen seien. Eine Nachuntersuchung, welche diese Angaben bestätigt, ist bisher meines Wissens nicht gemacht worden. Meine eigenen Bestrebungen zur Klarstellung dieser auffälligen Behauptung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0371-4

scheiterten an der Keimungsunfähigkeit der Sporen. Ich muss mir desshalb über diesen Punkt ein definitives Urtheil für später vorbehalten, und möchte nur noch darauf hinweisen, dass ein abweichendes Verhalten von Scolopendrium gegenüber den zahlreichen bisher untersuchten Polypodiaceenvorkeimen nicht gerade wahrscheinlich ist.

Campbell (45 pag. 373) schreibt über das Prothallium der Cyatheaceen unter Anderem: „The prothallium is exactly like that of the Polypodiaceae, so far as it has been studied, except that in some species of Alsophila there are curious bristle-like hairs upon the upper surface.“ Die vorliegenden Angaben erweisen zur Genüge die Nothwendigkeit, dass die Beschreibung Campbell's einer Richtigstellung bedarf.

Was nun die Dicksonieen betrifft, so stimmen dieselben in der Form des Prothalliums und im Bau des Antheridiums mit den Cyatheaceen überein. Jedoch haben sie eine andere ganz eigenthümliche Haarbildung, welche man als einen Uebergang zu den Polypodieen betrachten kann. Sie sind nämlich auf der Ober- und Unterseite, sowie am Rande dicht mit Drüsenhaaren besetzt, welche wiederum auf einer Trägerzelle stehen; später wächst letztere mitunter weiter aus und verzweigt sich, so dass eine Zellreihe aus ihr hervorgeht. Im Uebrigen sind die Dicksonieen auch von den Systematikern in die Nähe der Cyatheaceen gestellt worden.

Gleicheniaceae.

Die einzigen näheren Angaben über die geschlechtliche Generation dieser Familie verdanken wir Rauwenhoff (48). Darnach ist die Erziehung junger Pflänzchen aus Sporen mit vielfachen Schwierigkeiten verknüpft. Theils ist hieran die Keimungsunfähigkeit der Sporen einer Anzahl Species schuld, theils der Umstand, dass die jungen Prothallien nur unter den günstigsten Bedingungen bei Fernhaltung jeglicher Fremdkörper — Pilze und Algen — weiterwachsen. Dies ist aber nur schwer durchführbar, denn die Gleicheniaceen-Vorkeime bedürfen zu ihrer Entwickelung eines Zeitraumes von mehreren Jahren.

Nach dem genannten Autor wächst das junge Prothallium mittelst einer Scheitelzelle und nimmt Herzform an. Unterhalb der Einbuchtung entsteht ein Gewebepolster, das nach und nach eine beträchtliche Grösse annimmt. Im weiteren Wachsthum entstehen an den beiden Seitenlappen grosse Ausbuchtungen, so dass das Prothallium stark gelappt erscheint. Die Rhizoiden stehen an der Unterseite des

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0372-9

Vorkeimes und sind von brauner Farbe; Haarbildungen irgend einer Art fehlen.

Die Antheridien, welche an allen Theilen des Prothalliums und theilweise auch auf der Oberfläche vorkommen, entstehen auf folgende Weise. Die Mutterzelle des Antheridiums, welche sich stets auf der Oberfläche des Prothalliums befindet, theilt sich durch eine zur Oberfläche parallele Wand in zwei Zellen, von denen die untere die Stielzelle bildet, während die andere sich wölbt und bald darauf theilt in eine innere mehr oder weniger trichterförmige und eine äussere ringförmige. Bald darnach wird die trichterförmige Zelle getheilt durch eine Wand parallel zur Basis des Antheridiums in eine äussere kuppelförmige und eine innere trichterartige. Diese letztere ist die Centralzelle, in welcher sich die Mutterzellen der Spermatozoiden befinden. Die Deckelzelle, welche mitunter durch eine Längswand in zwei Hälften getheilt ist, wird bei der Reife abgeworfen.

Der geschilderte Vorgang ist sehr ähnlich der Bildung des Antheridiums der Hymenophyllaceen.

Die Archegonien stimmen in Bau und Stellung am Prothallium mit denen der übrigen Farne überein.

Polypodiaceae.

Die zahlreichste und weitaus verbreitetste Familie hat auch in der Litteratur die grösste Berücksichtigung gefunden. Eine stattliche Reihe von Arbeiten beschäftigt sich mit der Keimungsgeschichte, mit der Entwickelung der Antheridien und Archegonien, mit der Befruchtung, sowie auch mit der vergleichenden Berücksichtigung der Keimungsgeschichte anderer Familien. Hier sind zu nennen die Namen Naegeli (33), Suminski (34), Mercklin (35), Wigand (25, 36), Hofmeister (1, 37), Kny (38, 15), Strasburger (14), Pedersen (12), de Bary (8), Bauke (10, 39) und Stübner (13).

Aus den Ausführungen genannter Autoren konnte eine wesentliche Verschiedenheit in der Entwickelung des Vorkeimes nicht abgeleitet werden. Diese Ansicht musste aber weichen, als Goebel (2) im Jahre 1877 die Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla beschrieb, welche sich auszeichnet durch vom „normalen“ Typus abweichende Gestaltung der Vorkeimfläche, die Erzeugung von Brutknöllchen und das Entstehen der Archegonien auf einem eigenen „Fruchtspross“.

Die von Bauke (39 pag. 7) ausgesprochene Meinung, dass „die bei dieser Species sich vorfindenden Eigenthümlichkeiten auf eine

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0373-5

ausserordentliche individuelle Variation zurückzuführen seien und eine merkwürdige Anpassung an ihren Standort bekunden" wurde hinfällig, als man noch mehr Species kennen lernte, die sich derart verhielten.

Die Vittarieenprothallien, über welche Goebel (3) 1888 berichtet, wachsen ohne Scheitelzelle, verzweigen sich vielfach und besitzen Brutknöspchen. Die Archegonien entstehen gruppenweise überall da, wo Meristem vorhanden ist.

Des Weiteren wurden unsere Kenntnisse über die Geschlechtsgeneration der Polypodiaceen vermehrt durch eine dritte Arbeit Goebel's (4) über Anogramme chaerophylla, eine Species, welche ebenfalls Brutknöllchen besitzt, bestimmt, die Prothallien auf vegetativem Wege fortzupflanzen.

Ich habe über 90 Polypodiaceenvorkeime untersucht; zu meinem Bedauern ist hier nur ein kleiner Bruchtheil tropischer Formen inbegriffen, aus dem einfachen Grunde, weil sowohl die Beschaffung geeigneten Sporenmaterials schwierig, als auch die Keimfähigkeit bei manchen Species verloren gegangen ist.

Es scheint, dass innerhalb dieser so sehr umfangreichen Familie die Entwickelung bestimmter Reihen stattgefunden hat, welche sich theils den Untergruppen der ungeschlechtlichen Generation anschliessen, theils innerhalb derselben Verschiedenheiten ergeben, wobei Uebergänge von der einen zur anderen Art aber erst theilweise aufgefunden worden sind.

Ein sich gleichbleibendes Merkmal besitzen alle Polypodiaceen gemeinsam, nämlich das Antheridium, welches nach Typus B mit aufreissender Deckelzelle gebaut ist. Ausser anderen hat sich zuletzt Strasburger (14) und Kny (40) mit der Entstehung derselben eingehend befasst. Der Bau desselben zeichnet sich durch grösste Einfachheit aus. Auf einer ungetheilten Stielzelle sitzen ein, zwei, selten drei Ringzellen, welche durch eine runde Deckelzelle geschlossen werden. Innerhalb der Ringzellen vollziehen sich die Theilungen der Specialmutterzellen der Spermatozoiden. Bei der Reife reisst infolge der Turgescenz der Ringzellen die stets ungetheilte Deckelzelle unregelmässig auf und die Spermatozoiden entleeren sich.

In die erste der aufzustellenden Reihen gehören:

Davallieae	Aspidieae
Pterideae	Polypodieae
Blechneae	Acrosticheae.
Asplenieae	

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0374-1

An ihren Prothallien tritt mehr oder minder deutlich eine Scheitelzelle auf, deren Thätigkeit nach einer gewissen Zeit wieder erlischt. Alle haben Herzform, die Archegonien stehen auf dem Gewebepolster, welches den Vorkeim in der Richtung vom Scheitel zur Basis durchzieht, und zwar finden sich die jüngsten Archegonien der Herzbucht am nächsten. Die meisten Prothallien sind mit Haargebilden besetzt; am verbreitetsten sind die Papillen, welche sowohl am Rande wie auf der Ober- und Unterseite stehen; auch kommen gelegentlich Drüsenhaare vor, welche am Rande von Niphobolus carnosus gefunden wurden; stachelförmige Haare finden sich am Rande von Polypodium obliquatum [vergleiche Goebel (3 pag. 76)].

Den Uebergang zur nächsten Reihe stellt Ceratopteris dar. Nach Kny (15) wächst sein Vorkeim, der keine Haargebilde besitzt, spatelförmig mit einer Scheitelzelle, später nur durch Theilung der Marginalzellen. Meristem ist seitlich; durch erhöhtes Wachsthum eines Theiles dieser Zellen entsteht ein zweiter Lappen, wodurch das Prothallium herzförmig wird.

Die zweite und dritte Reihe umfasst die Grammitideen; hier sind weder Trichomgebilde noch Scheitelzellen vorhanden; die Vergrösserung der Vorkeimfläche erfolgt nur durch Marginalwachsthum, das Meristem liegt stets seitlich.

In die zweite Reihe gehört Gymnogramme. Untersuchungsresultate liegen vor von Gymnogramme chrysophylla (Kaulf.), Gymn. pulchella (Lindl.), Gymn. tartarea (Desv.), Gymnogr. peruviana und Gymn. decomposita. Bei diesen Species entsteht zuerst ein spatelförmiger Vorkeim, an dem seitlichen Meristem tritt auch ein Parenchympolster auf. Dadurch dass die hinter dem Parenchympolster gelegenen Randzellen ein gesteigertes Wachsthum beginnen, entsteht ein zweiter Lappen, der Vegetationspunkt wird gegen die Mitte gerückt und schliesslich hat das Prothallium normale Herzform erlangt.

Die Bauke'schen (41) Zeichnungen über Gymnogramme decomposita liessen Zweifel entstehen, ob bei dieser Species überhaupt ein zweiter Lappen auftrete; durch meine Untersuchungen wurde diese Frage in bejahendem Sinne beantwortet; die Form des „normalen" Polypodiaceenvorkeimes wird durch das später auftretende Wachsthum erreicht. Ein seitliches Meristem findet sich auch bei Taenitis blechnoides.

Die dritte Reihe schliesst die von Link von der Gattung Gymnogramme abgetrennte Gattung Anogramme ein, wohin Anogramme chaerophylla und Anogramme leptophylla gehören.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0375-7

Der Uebergang von Reihe II zu Reihe III wird vermittelt durch Gymnogramme chaerophylla. Seitlich vom spatelförmigen Vorkeime sitzt das Meristem, später bildet sich dort ein Parenchympolster aus. Die Entstehung des zweiten Prothalliumlappens aber unterbleibt. Der hinter dem Meristem schief gegen die Basis zu gerichtete „Fruchtspross" trägt zuerst Antheridien, später entstehen dort Archegonien. Er füllt sich mit Reservenahrung und dringt tiefer in den Boden ein. Dort nimmt er die Gestalt eines eiförmigen Knöllchens an, des Brutknöllchens, an dem später wieder Prothallien auf vegetativem Wege entstehen. Bei Anogramme leptophylla tritt diese Erscheinung erst sehr spät auf.

Als IV. Reihe schliessen sich die Vittarieen an, zu denen nach Goebel (42 pag. 73) die Gattungen Vittaria, Antrophyum, Anetium, Monogramme, Hecistopteris und ein Theil von Taenitis gehört.

Bezüglich der Einbeziehung von Taenitis muss die Frage noch offen bleiben, bis die Prothalliumentwickelung untersucht ist. Die von mir ausgesäten Sporen sind nicht gekeimt. Die Vorkeime haben seitliches Meristem und stellen einschichtige Zellflächen dar, die reichlich verzweigt sind und zahlreiche Brutknospen bilden. Archegonien entstehen bei ihnen in Gruppen auf meristematischen Randparthien des Prothalliums, was an die Hymenophyllaceen erinnert.

Schizaeaceae.

Aus dieser Familie wurde von Burck (44) untersucht und beschrieben die Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Aneimia Phyllitidis, A. fraxinifolia und A. longifolia. Den Ausführungen desselben trat bald darauf Bauke (43) entgegen, der sich mit dem fraglichen Gegenstande eingehender beschäftigte, da sich nach seiner Angabe herausstellte, dass die Darstellung Burck's in manchen Punkten der Richtigstellung bedürfe. Bauke untersuchte Aneimia Phyllitidis Sw., ferner A. collina Raddi und A. cheilanthoides Sw. und Mohria Caffrorum Desv. An anderer Stelle (39 pag. 7) berichtet er über seine Beobachtungen an Lygodium japonicum.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf Aneimia Dregeana, Aneimia Phyllitidis, A. fraxinifolia und Mohria Caffrorum Desv.; ferner Lygodium japonicum. Sporen der Gattung Schizaea sind mir leider nicht gekeimt, so dass ich mich auf die Charakterisirung der Gattungen Aneimia, Mohria und Lygodium beschränken muss.

Bezüglich der Keimung und Entwickelung des Prothalliums von Lygodium japonicum finden sich vorzügliche Zeichnungen auf Tafel II Fig. 17—37 des Bot. Nachlasses von Bauke (41), welchen Sachs

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0376-3

nach dessen im Jahre 1879 erfolgten Tode veröffentlicht hat. Ein Blick auf diese Zeichnungen lässt erkennen, dass bei der Entwickelung des Vorkeimes sehr bald eine keilförmige Scheitelzelle apikal auftritt, welche abweichend von dem Verhalten anderer Prothallien ihre Thätigkeit noch beibehält, wenn schon weibliche Geschlechtsorgane gebildet sind; der Vorkeim geht bald in die Herzform über.

Bauke beobachtete bei seinen Culturen eine ausgeprägte Diöcie. „Unter ganz normalen Verhältnissen sich frei entwickelnd, zeigten sie immer allein Archegonien, nur wuchernde alte Prothallien trugen zahlreiche Antheridien."

Ich habe in dieser Beziehung andere Beobachtungen gemacht. Vorausschicken will ich, dass bezüglich der Echtheit meiner Sporen kein Zweifel besteht; nachdem ich die Sporen nicht selbst gesammelt hatte, habe ich zur Controlle von den Prothallien Keimpflanzen erzogen, welche alle den typischen Habitus des Lygodium japonicum besassen. Alle meine normalen Culturen hatten Archegonien und Antheridien zu gleicher Zeit und zwar traten die Archegonien zuerst auf; erst später folgten die Antheridien.

Wir haben hier den bei Prothallien gewiss seltenen Fall der Protogynie; die Antheridienbildung wurde im weiteren Wachsthum nicht unterbrochen, stets sah ich jung entstandene Antheridien in der den Scheitel umgebenden Region zu beiden Seiten des Zellpolsters; sogar solche Prothallien, auf denen schon Befruchtung eingetreten war, besassen noch junge Antheridien; leider gelang es mir nicht, mit Gewissheit festzustellen, ob die letzte Bildung des Antheridiums vor oder erst nach der Befruchtung stattgefunden hat.

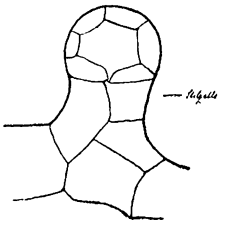


Fig. 16. Lygodium japonicum. Anormales Antheridium. Optischer Durchschnitt.

Die Antheridien sind nach dem für die Cyatheaceen charakteristischen Typus gebaut; bei der Reife springt die Deckelzelle ab; mitunter kommen anormal gebaute Stielzellen vor (Fig. 16). Die Archegonien sind von normaler Beschaffenheit. Die Rhizoiden sind anfangs weiss, mit zunehmendem Alter färben sie sich braun und sind negativ heliotropisch.

Als eine besondere Eigenthümlichkeit sind noch die kollenchymatisch verdickten Zellwände am Prothallium zu bemerken. Man findet sie in allen Zellen des kräftig erwachsenen Vorkeimes; die Verdickung ist besonders deutlich erkennbar, wenn nach der Behandlung mit Eau de Javelle mit Congoroth gefärbt wird.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0377-8

Bei der Gattung Aneimia wächst der aus der tetraëdrischen Spore hervortretende Keimfaden in Kurzem zu einer breitspateligen Zellfläche aus. Wenn auch hierbei mitunter eine keilförmige Zelle auftritt, so kann doch von einem Wachsthum mittelst Scheitelzelle, wie es Bauke beschreibt, hier nicht die Rede sein, denn nicht jede dreiseitige Zelle, die sich nochmals theilt, verdient den Namen Scheitelzelle!

Das Meristem liegt auf der Seite und breitet sich im weiteren Wachsthumsverlauf von der ursprünglichen Längsachse des Keimfadens in einer schiefen Richtung nach vorne zu aus. Später nimmt das Prothallium eine unregelmässig herzförmige Gestalt an; die Herzbucht liegt dann in der Scheitelregion; bald darauf folgt bei vielen die Entstehung eines weiteren Lappens, der seinen Platz zwischen den beiden Lappen nimmt.

Die Antheridien treten am Meristem seitlich auf, und sind nach dem normalen Polypodiaceentypus gebaut. Ihre Deckelzelle reisst sternförmig auf.

Die Archegonien sind normal und stehen hinter der Scheitelkante des Meristems; sie bilden sich immer wieder neu, auch wenn das Prothallium schon herzförmig geworden ist. Auffallend aber ist die Thatsache, dass der Archegonienhals nach vorwärts gegen die Herzbucht zu gekrümmt ist, eine Erscheinung, welche ich sonst nirgends wieder finden konnte.

Die kleinen nierenförmigen Papillen stehen am Rande und auf der Ober- und Unterseite; sie sind in der Richtung nach der Scheitelkante des Meristems zu gekrümmt und enthalten Gerbsäure; ich konnte dieselbe auch an ganz jungen Stadien mittels Ferrosulfat und Kaliumbichromat nachweisen.

Die Seitenwände der Zellen sind in ihrem ganzen Verlaufe mit Unterbrechungen knotig verdickt, auch Bauke macht diesbezügliche Angaben, während ihm die ganz ähnliche Erscheinung an Lygodium entgangen ist. Das Auftreten von Adventivprothallien am Gewebepolster der älteren Prothallien ist hier Regel.

Die Gattung Mohria schliesst sich in ihrem Verhalten der Gattung Aneimia enge an. Die Keimung verläuft wie dort, auch eine keilförmige Zelle tritt mitunter auf. Bezüglich des Antheridiums ist Bauke (43 pag. 40) im Irrthum, da er schreibt, dass die Deckelzelle bei der Reife abgeworfen werde. Ich sah stets, dass sie sternförmig aufreisst; übrigens hat sich Bauke selbst schon theilweise corrigirt in einer Randbemerkung seiner später erschienenen Arbeit über Lygodium (39 pag. 9).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0378-4

Aus bis jetzt unbekannten Gründen trat bei den Culturen der Mohria nach Entwickelung einiger Antheridien eine auffallende Wachsthumshemmung auf, welche nach mehreren Monaten zum gänzlichen Untergang der Culturen führte.

An die Beobachtungen, welche sich allerdings nur auf Lygodium, Aneimia und Mohria erstrecken, lassen sich für heute folgende Schlussfolgerungen knüpfen.

Vergleicht man die angeführten Schizaeaceen-Gattungen untereinander, so ergibt sich die Nothwendigkeit, innerhalb der Gruppe der Schizaeaceen die Lygodien von Aneimia und Mohria zu trennen. Gemeinsam haben beide Unterabtheilungen die knotige Verdickung an den Seitenwänden der Zellen, ferner die tetraëdrische Gestalt der Sporen und das regelmässige Auftreten der Adventivprothallien.

Ihre weiteren Merkmale sind:

a) Lygodien. Stets Wachsthum mit Scheitelzelle, Herzform, Antheridien nach dem Cyatheaceentypus, keinerlei Haarbildungen.

b) Aneimia, Mohria. Keine Scheitelzelle, Marginalzellenwachsthum, Meristem seitlich, Form des Prothalliums zuerst nierenförmig, später Uebergang zur Herzform; Antheridien nach Polypodiaceentypus, charakteristische nierenförmige Haare auf Ober- und Unterseite, sowie am Rande, welche Gerbsäure enthalten. Die Archegonien sind in ihrem Halstheil gegen die Herzbucht zu gekrümmt.

Nun haben sich in der That für die Eintheilung der Prothallien bestimmte Reihen ergeben. So erkennen wir ein Hymenophyllaceenprothallium am eigenartigen Bau seines Antheridiums und seiner band- oder fadenförmigen Gestalt, sein Wachsthum erfolgt ohne Scheitelzelle.

Bei den Osmundaceen stehen die Archegonien zu beiden Seiten der Mittelrippe, Haargebilde sind nicht vorhanden, die Antheridien sind ohne Ringzellen gebaut und ältere Stadien weisen eine eigenartige Verzweigung auf.

Die Cyatheaceen haben ein charakteristisches Merkmal an den mehrzelligen Haaren und dem mit getheilter Deckelzelle versehenen Antheridium, die Dicksonieen schliessen sich hieran an durch gleichen Antheridienbau und eigenartige Haarbildungen.

Die Gleicheniaceenprothallien wachsen mit Scheitelzelle, werden herzförmig, später gelappt und entbehren der Haargebilde. Die bisher genannten Familien stimmen darin überein, dass ihr Antheridium nach Typus A mit abspringender Deckelzelle versehen ist, bei den nun Folgenden reisst die Deckelzelle sternförmig auf.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0379-2

Die Polypodiaceen liessen infolge ihres grossen Umfangs und der Verschiedenheit der Arten eine Theilung in vier Reihen zu. Hiebei kam in Betracht die Ausbildung der normalen Herzform (erste Reihe) oder die Anlage eines seitlichen Meristems mit späterem Uebergang zur Herzform (zweite Reihe) ferner die Ausbildung von Brutknöllchen und „Fruchtspross", während das Prothallium spatelförmig bleibt (dritte Reihe), und endlich charakterisirt sich die vierte Reihe durch die reichliche Verzweigung der Prothalliumfläche, die Brutknospenbildung und die sonderbare Stellung der Archegonien.

Bei den Schizaeaceen ergeben sich zwei Reihen, deren Glieder in ihrem Verhalten scharf von einander getrennt sind.

Die Aneimiaceen, zu denen auch Mohria zu zählen ist, wachsen ohne Scheitelzelle, werden unregelmässig herzförmig, das Meristem liegt seitlich, die nierenförmigen Haare finden sich auf allen Theilen des Prothalliums. Die Lygodieen dagegen haben normale Herzform mit lange fortwachsender Scheitelzelle, sind ohne Haargebilde und haben Antheridien, die nach Typus A gebaut sind.

Beiden Reihen gemeinsam ist die Eigenschaft, dass ihre Zellmembranen, an den Seiten, wo sie aneinanderstossen, knotig verdickt sind.

Bei der Recapitulation des Ganzen ergeben sich folgende Schlussfolgerungen:

I. Das Prothallium der Doodya caudata besitzt zuerst nur normale Geschlechtsorgane; in vielen Fällen erfolgt Befruchtung und eine sexuell entstandene Pflanze ist das Produkt derselben; ist es jedoch zu einer Befruchtung nicht gekommen, dann beginnen die Geschlechtsorgane anormal zu werden, und es entstehen am Prothallium Höcker, aus denen in späterer Zeit dann apogame Pflanzen entspringen. Der Vorgang der Entstehung derselben stimmt in den Hauptpunkten mit dem bei anderen apogamen Farnpflanzen schon des öfteren beschriebenen überein.

II. Die Regeneration der Farne erfolgt in der Weise, dass bei Verletzungen in der Nähe der Scheitelregion Neubildungen entstehen, während an älteren Theilen nur Adventivprothallien auftreten.

III. Durch verminderte Beleuchtung sind wir im Stande, die geschlechtliche Fortpflanzung der Farne zu unterdrücken.[1])

---

1) Zu demselben Resultate kam neuerdings, wie hier nachträglich bemerkt sein soll, auch Klebs (Vgl. dessen Schrift „Ueber einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung" [Jena 1895] pag. 13).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0380-4

IV. Wenn auch meine Untersuchungen nicht für alle Farnfamilien wesentliche Unterschiede an den Prothallien aufzudecken vermochten, so glaube ich die von Goebel aufgestellte Ansicht bestätigt zu haben, dass in der That die Berücksichtigung der Form und Entwickelungsweise der Prothallien auch für die Systematik von Bedeutung ist.

Vielleicht wird es späteren Beobachtern bei veränderter Fragestellung und anderen Untersuchungsmethoden möglich sein, auch dort systematisch verwerthbare Unterscheidungsmerkmale aufzudecken, wo mein Material und meine Untersuchungsresultate für diesen Zweck nicht ausreichend sind.

Die der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden auf Anregung und mit Unterstützung des Herrn Professor Goebel im k. pflanzenphysiologischen Institut zu München ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Goebel für das lebhafte Interesse und die nützlichen Rathschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Litteraturverzeichniss.

Die vorgestellten Zahlen beziehen sich auf die entsprechenden Zahlen im Texte.

8. De Bary, Ueber apogame Farne und die Erscheinungen der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.
10. Bauke, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen u. s. w. Pringsheim's Jahrb. Bd. X.
39. — Zur Kenntniss der sexuellen Generation bei den Gattungen Platycerium, Lygodium und Gymnogramme. Bot. Ztg. 1878.
41. — Aus dem botanischen Nachlasse. Beilage zur bot. Ztg. 1880.
43. — Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XI.
31. Bower, On the normal and abnormal development of the oophyte in Trichomanes. Annals of Botany Vol. I.
24. Buchtien, Entwickelungsgesch. des Prothalliums von Equisetum. Dissertation. Rostock 1887.
44. Burck, Sur le développement du prothalle des Ancimia, comparé à celui des autres fougères. Archives Néerlandaises, Tome X.
46. Beck, Günther, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Scolopendrium. Verhandlungen der zoolog. botan. Gesellschaft in Wien 1879.
45. Campbell, The structure and development of the Mosses and Ferns. London 1895.
27. — On the Prothallium and Embryo of Osmunda claytoniana L. and Osm. cinnamomea L. Annals of Botany Vol. VI Nr. XXI.
6. Farlow, Ueber ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farn-Prothallien. Bot. Ztg. 1874 p. 180.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0381-9

32. Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen. Flora 1890 pag. 421.
2. Goebel, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla. Bot. Ztg. 1877.
3. — Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Annales du jardin Botanique de Buitenzorg Vol. VII.
4. — Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889.
30. — Archegoniatenstudien. Flora 1892, Ergänzungsband.
42. — Archegoniatenstudien. Flora 1896.
1. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der höheren Kryptogamen. Leipzig 1851.
37. — Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen II. Abhandl. d. sächs. Akad. d. Wissensch. 1857.
29. Janczewski et Rostafinski, Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum Tunbridgense. Mem. de la soc. nat. de Cherbourg 1875.
11. Jonkmann, Ueber die Entwickelungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen (Separatabdruck).
22. Klebs, Ueber die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Flora 1890.
15. Kny, Die Entwickelung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides. Sonderabdruck, Dresden 1875.
38. — Entwickelungsgeschichte des Vorkeims der Polypodiaceen und Schizaeaceen. Bot. Ztg. 1869.
40. — Ueber den Bau und die Entwickelung des Farnantheridiums. Sonderabdruck aus dem Monatsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Mai 1869, Berlin.
26. Luerssen, Zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen. Schenk & Luerssen, Mittheilungen aus der Botanik Bd. I.
47. Leitgeb, Die Sprossbildung an apogamen Farnprothallien. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1885, Bd. III, Heft V.
35. Mercklin, Beobachtungen am Prothallium der Farnkräuter. St. Petersburg 1850.
28. Mettenius, Ueber die Hymenophyllaceen. Abh. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. VII, 1864.
33. Naegeli, Zur Entwickelungsgesch. d. Farnkräuter. In Schleiden & Naegeli, Zeitschr. f. wisssenschaftl. Bot., Zürich 1844.
23. Prantl, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien. Bot. Ztg. 1879.
9. — Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Vertheilung der Sexualorgane. Separatabdruck aus Flora 1878.
12. Pedersen, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Vorkeimes der Polypodiaceen. Schenk & Luerssen, Mittheilungen aus d. Bot. Bd. II.
48. Rauwenhoff, La Génération sexuée des Gleichéniacées. Extrait des Archives Néerlandaises, T. XXIV, p. 157—231.
17. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
20. — Wirkung farbigen Lichtes auf Pflanzen. Bot. Ztg. 1864.
21. — Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blüthenbildung. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg Bd. III.
19. Schostakowitsch, Ueber die Reproduction und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 1894, Ergänzungsband.
5. Stange, Berichte über die Sitzungen der Gesellschaft für Botanik zu Hamburg, I. Heft, 25. März 1886.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0382-5

14. Strasburger, Die Befruchtung bei den Farnkräutern. Pringsheim's Jahrb. Bd. VII.
13. Stübner, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Vorkeims der Polypodiaceen. Programm Döbeln 1882.
34. Suminski, Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter. Berlin 1848.
18. Vöchting, Ueber die Regeneration der Marchantieen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XVI.
16. Wigand, Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter. Bot. Ztg. 1849 pag. 105.
25. — Botan. Untersuchungen II, Weitere Beobachtungen über die Keimungsgesch. d. Farne. Braunschweig 1854.
26. — Zur Entstehungsgeschichte der Farnkräuter. Bot. Ztg. 1849 pag. 17 ff.

Erläuterung der Figuren.

Die Figuren sind mit Ausnahme von Nr. 11 mittels des Zeichenapparates von Abbé in den beigesetzten Vergrösserungen gezeichnet.

Fig. 1—13. Doodya caudata.

Fig. 1. Die verschiedenen Formen des Antheridiums a—e, optischer Durchschnitt; f ein Antheridium von oben gesehen, a Ringzelle, b Deckelzelle. 170/1.
„ 2. Anormales Antheridium, in das Zellgewebe des Prothalliums vollkommen eingeschlossen. 330/1.
„ 3. Allmähliche Umbildung der Antheridien zu Höckern in fortlaufenden Stadien a—d. 350—1.
„ 4. Ein fertig gebildeter Höcker. 350/1.
„ 5. Archegonienhöcker. 110/1.
„ 6. a Höcker, welche durch Auswachsen eines Zellcomplexes aus der Prothalliumoberfläche entstanden sind; B C fortgeschrittenere Stadien. 110/1.
„ 7. Höcker, in dessen Innerem lebhafte Zelltheilung stattfindet; in diesem Stadium ist nicht mehr zu erkennen, ob er durch Umbildung eines Antheridiums oder auf die in Fig. 6 dargestellte Weise entstanden ist. 400/1.
„ 8. Längsschnitt durch einen Höcker; die Scheitelzelle ist getroffen. 330/1.
„ 9. Scheitelzelle schief von oben gesehen; bereits stehen um dieselbe eine Anzahl mehrzelliger Schuppenhaare. 330/1.
„ 10. Schnitt durch Blatt und Stammhöcker; beim einen ist die Scheitelzelle getroffen. 350/1.
„ 11. Habitusbild. Die Höcker sind an der nach aufwärts gebogenen Mittelrippe entstanden. Bereits sind eine Anzahl junger, apogam entstandener Pflanzen emporgesprosst. 5/1.
„ 12. Habitusbild eines Prothalliums, woran die Vertheilung der Höcker zu erkennen ist. 15/1.
„ 13. Antheridium von Trichomanes rigidum; b um 180° gedreht, c von oben gesehen. 330/1.
„ 14. Wahrscheinliche Zellfolge bei der Entstehung des Antheridium von Trichomanes.
„ 15. Antheridum von Osmunda regalis. 480/1. a von rückwärts, b von vorne, c von oben, d = b um 90° gedreht, D Deckelzelle, e optischer Durchschnitt.
„ 16. Lygodium japonicum, Antheridium mit anormaler Stielzelle. 350/1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0383-1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: 82

Autor(en)/Author(s): Heim Carl

Artikel/Article: Untersuchungen über Farnprothallien. 329-373