Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Über die Entwickelung einiger Farnprothallien

von

Emma Lampa.

(Mit 6 Tafeln und 1 Textfigur.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 25. April 1901.)

Im Anschlusse an eine größere, aus äußeren Gründen noch nicht publicierte Arbeit des Herrn Dr. Jakowatz, welche den Zweck hatte, eine umfassende vergleichend-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der Farnprothallien einzuleiten, nahm ich die Aussaat der Sporen von *Gymnogramme japonica*, *Blechnum occidentalis*, *Chrysodium crinitum*, *Pteris palmata*, *Gymnogramme schizophylla* und *Polypodium irioides* vor, beabsichtigend, die Entwickelung der Prothallien dieser Polypodiaceen zu verfolgen. Da sich die Möglichkeit ergab, zu einem abschließenden Urtheile über die Entwickelung der Prothallien dieser Farne zu gelangen, möchte ich die Veröffentlichung dieser Untersuchung nicht hinausschieben. Ehe ich die gewonnenen Anschauungen mittheile, sei es mir gestattet, die Beziehungen, in welchen meine Beobachtungen mit den zahlreichen vorhandenen Arbeiten[1] über diesen Gegenstand zu stehen scheinen, zu besprechen.

---

[1] Kaulfuss, Das Wesen der Farnkräuter (Leipzig, 1827). Lescyse-Suminski, Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter (Berlin, 1848). Schacht, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter (Linnaea, 1849, XXII). Wigand, Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter (Bot. Ztg., 1849). Mettenius, Über die Hymenophyllaceen (Abhandl. der math.-phys. Classe der k. sächs. Gesellsch. der Wissensch., Bd. VII, 1865). Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen (Flora, 1890). Goebel, Entwickelung der Proth. von *Gymnogr. leptophylla* (Bot. Ztg., 1877). Campbell, The development

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Das Studium der einschlägigen Literatur, soweit sie mir zugänglich war,[1] gibt ein klares Bild darüber, dass die Entwickelung der Farnprothallien nach einem Modus vor sich geht, dessen Gesetzmäßigkeit auch an anscheinend von diesen

of the proth. of Ferns. (Bot. Gaz., Vol. 10). Campbell, A study of the apical growth of the proth. of Ferns. (Bulletin of the Torrey Bot. Club of New-York, Vol. XVIII). Campbell, On the Proth. and Embryo of Osmunda claytoniana L. and Os. cinnamomea L. (Ann. of Botany, VI, 1892). Banke, Entwickelungsgeschichte der Proth. bei den Cyatheaceen, verglichen mit derselben bei anderen Farnkräutern (Pringsheim, Bd. X, 1876). Derselbe, Zur Kenntnis der sex. Generation der Gattungen *Platycerium*, *Lygodium* und *Gymnogramme* (Pringsheim, Bd. XI. 1878). Derselbe, Proth. bei *Platycerium* (Bot. Ztg., 1878). Sachs, Lehrbuch der Bot., 1876. Sachs, Über Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen (Würzburg, 1877).

Leitgeb, Studien über Entw. der Farne (diese Sitzungsberichte, 1879). Jonkmann, Entwickelung des Proth. der Marathiaceen (Bot. Ztg., 1878). Jonkmann, Über die Bilat. der Prothallien (Flora, 1879). Beck, Entwickelung des Proth. von *Scolopendrium* (Verhandl. des zoolog. bot. Vereines, Bd. XXIX, 1888). Kny, Entwickelungsgeschichte des Vorkeimes der Polypodiaceen und Schizaceen (Bot. Ztg., 1869). Derselbe, Entwickelung der Parkeriaceen (Nova Acta Leopold, Bd. XXXII, Nr. 4, 1875). Pedersen, Beitrag zur Entw. des Vorkeimes der Polypodiaceen (Mittheil. aus dem Gesammtgebiete der Bot., herausgegeben von Schenk und Luerssen, II. Band. 1875). Prantl, Untersuch. zur Morph. der Gefäßkrypt. (I. Heft, die Hymenophyllaceen, Leipzig, 1875). Sadebeck, Kritische Aphorismen über die Entw. der höheren Kryptogamen (Naturwissensch. Verein zu Hamburg, 1879). Luerssen, Zur Keimungsgesch. der Osmundaceen (Mittheil. aus dem Gesammtgeb. der Bot., Schenk und Luerssen, Bd. I, 1874). Derselbe, Proth. der Polypodiaceen (Handbuch der syst. Bot., Bd. I, 1879). Burk, Vorläufige Mittheilung über die Entwickelungsgesch. des Vorkeimes von *Aneimia* (Bot. Ztg., 1875). Jancewski et Rostafinski, Note sur le prothalle de l'Hymenophyllacaea (Mém. de la Soc. des Sc. nat. de Chèrbourg, 1875).

[1] Es war nicht möglich, folgende Abhandlungen zu erhalten: Merklin, Beobachtungen am Proth. der Farnkräuter. Cornu, Proth. von *Aspidium filix mas*. Schelting. Einige Fragen, betreffend die Entwickelung der Farnkräutervorkeime (Schriften der kais. Neuruss. Universität in Odessa, Bd. XVII, 1875). Borodin, Über Farn-Prothallien (Petersburg, 1867). Goebel, Zur Keimungsgeschichte einiger Farne (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. VII, 1877). Jonkmann, De geslachtsgeneratée der Marathiaceen (Dissertat. Utrecht, 1879). Woronew, Über Einfluss der äußeren Beding. auf die Entwickelung des Vorkeimes (Protokolle der Warschauer Nat. Ges. Ref., Petersburg, 1894). Kny, Entwickelung des Vorkeimes und der Geschlechtsorgane (Sitzungsberichte der naturforschenden Freunde, Berlin, 1868).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

abweichenden Formen gefunden werden kann, wenn Übergangsformen, welche in der Mitte liegen — zwischen dem Typus und seiner extremsten Abweichung — in Erwägung gezogen werden.

Ich möchte als solche Gegensätze *Trichomanes rigidum*[1] und *Osmunda regalis*[2] bezeichnen. Die Prothallien der Hymenophyllaceen[3] entwickeln sich als confervoide Faden, welche entweder an seitlich angelegten fadenförmigen Abzweigungen Antheridien und an zu Zellkörpern (Archegoniophoren) umgebildeten Faden Archegonien ausbilden, oder aber an seitlich angelegten Flächen mit Scheitelzellenwachsthum und Segmentbildung die Geschlechtsorgane tragen. Von dem Keimungsvorgange in der Spore abgesehen, kann die Entwickelung des Prothalliums von *Gymnogramme schizophylla* zwanglos mit jenem der Hymenophyllaceen verglichen werden. An dem vielzelligen Faden von *Gymnogramme schizophylla* wird ungefähr in dessen Mitte seitlich eine Fläche angelegt, welche leicht in Beziehung zu den typischen herzförmigen Prothallien gebracht werden kann; unter verschiedenen äußeren Einflüssen, welche nicht näher erörtert werden können, verzweigt sich der Faden (Taf. VI, Fig. 1) durch seitliche Ausstülpungen, welche zu Gebilden auswachsen, die dem primären Faden gleichen und sich wie dieser verhalten. Ähnliche Vorgänge wurden auch von Pedersen[4] beschrieben.

Diese Abnormitäten dieser Polypodiaceen stimmen wenigstens äußerlich ganz mit dem regelmäßigen Entwickelungsvorgange der Hymenophyllaceen überein.

---

[1] Sadebeck, *Hymenophyllacaea* (Die natürlichen Pflanzenfamilien, herausgegeben von Engler, 187. Lieferung, Leipzig, 1889).

[2] Kny, Beiträge zur Entwickelung des Farnkrautes (Jahrb. f. w. Bot., Bd. VIII).

[3] Mettenius, Über die Hymenophyllaceen (Abhandl. der math. phys. Classe der k. sächs. Ges. der Wiss., Bd. VII, 1865). Jancewski et Rostafinski, Note sur le proth. de l'Hymen. (Mém. de la Soc. des Sciences nat. de Chêrbourg, 1875). Prantl, Untersuchungen zur Morph. der Gefäßkrypt., I. Heft, Leipzig, 1875.

[4] Pedersen, Beitrag zur Entw. des Vorkeimes der Polypodiaceen (Mitth. aus dem Gesammtgeb. der Bot., Schenk und Lüerssen, II. Bd., 1875.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Während nach Anlage der Fläche in älteren Gliederzellen, in der Endzelle des Fadens von *G. schizophylla* keine weitere Veränderung wahrgenommen werden kann, behält dieselbe bei *G. tartarea*, *G. calomellana*, *G. pulchella* und auch bei *Lygodium*[1] die Wachsthumsrichtung und Theilungsfähigkeit noch längere Zeit, eine Erscheinung, die sowohl dafür spricht, dass das Fadenstadium als selbständiger Abschnitt in der Entwickelung des Vorkeimes der Farne aufgefasst werden kann, als auch auf eine Beziehung zu dem Protonema der Moose hinweist.

Bei *G. leptophylla*[2] und *G. japonica* geht die flächige Ausbreitung von der Endzelle des Fadens aus, an *G. japonica* nach meinen Beobachtungen durch eine Scheitelzelle, in welcher Segmente nach rechts und links abgeschnitten werden. Goebel constatiert für *G. leptophylla* das Gegentheil. Die Scheitelzelle verschwindet nach Ausbildung von wenigen Segmenten, das Wachsthum geht nun von einem seitlich gelegenen Meristem aus, wodurch die eine Seite des Prothalliums gegen die andere bevorzugt erscheint. Das mikroskopische Bild der Vorkeime in diesem Stadium erinnert sowohl an die im Wachsthume fortgeschrittenen Prothallien von *G. schizophylla*, als auch an die Prothallien der Schizaceen.[3] Letztere haben ein deutliches Fadenstadium, dann Scheitelzellenwachsthum mit Segmentbildung; das Scheitelzellenwachsthum erlischt, die weitere Neubildung von Zellen und die Vergrößerung der Fläche geht von einem seitlich gelegenen Meristem aus. Nach demselben Schema geht die Entwickelung der Parkeriaceen[4] vor sich.

Anders verhalten sich die Marattiaceen[5] und die Osmundaceen[6] hinsichtlich des Fadenstadiums. Bei *Marattia* unterbleibt das Fadenstadium, ebenso bei *Osmunda regalis*. Das

[1] Banke, Kenntnis sex. Generation der Gattungen *Platycerium*, *Lygodium* und *Gymnogramme* (Pringsheim, Bd. XI).

[2] Goebel (Bot. Ztg., 1877).

[3] Banke, Beiträge zur Kenntnis der Schizaceen. Bruck, Sur le développement du proth. des Anaimia. Derselbe (Bot. Ztg., 1875). Kny, Entw. des Vorkeimes der Polypod. und Schiz (Bot. Ztg., 1869).

[4] Kny, Die Entw. der Parkeriaceen (Nova Acta, Bd. XXXII).

[5] Jonkmann (Bot. Ztg., 1878).

[6] Kny (Pringsheim, Bd. VIII). Luerssen (Mitth. aus dem Gesammtgeb. der Bot., Schenk und Lüerssen, Bd. I, 1874). Campbell (Bot. Gazette, Vol. 10).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Endospor wird durch eine Wand getheilt. Durch Theilungen senkrecht auf diese entstehen Quadranten. In einem derselben erfolgt die Segmentbildung durch eine Scheitelzelle. Einer von den Quadranten kann zu einem Faden auswachsen, der jedoch nicht in eine Fläche übergeht. *Angiopteris* und *Osmunda claytoniana* haben vor der Flächenbildung einen zwei- bis dreizelligen Faden; derselbe unterbleibt bei ersterem, wenn die Spore unter besonders günstigen Verhältnissen keimt. *Osmunda cinnamomea* wird gleich nach den ersten Theilungen zum Zellkörper, während sich die Prothallien der beiden anderen Osmundaceen erst im Laufe ihrer Entwickelung körperlich gestalten. Der Entwickelung der Prothallienfläche der Cyatheaceen[1] geht entweder ein längerer Faden voraus, oder es wird dieselbe gleich nach dem Austreten des Endosporiums aus der Spore gebildet; *Cyathaea* zeigt sowohl den einen, als auch den anderen Entwickelungsgang. Die Flächenbildung geht von einer Scheitelzelle aus, welche Segmente abschneidet.

Ich komme auf meine eingangs gemachte Gegenüberstellung von *Trichomanes rigidum* und *Osmunda regalis* zurück. *Trichomanes rigidum* besitzt einen Vorkeim, bei welchem hauptsächlich das erste Stadium, der Faden, entwickelt wird, während das zweite Stadium, die Fläche, nur angedeutet ist; *Osmunda regalis* hingegen lässt das Fadenstadium kaum mehr erkennen. Übergangsformen sind einerseits *Trichomanes tunbrigense*, ohne confervoide Verzweigung, doch mit deutlicher Ausbildung des Fadenstadiums und seitlich an dieser angelegten Fläche, welche Scheitelzelle und Segmentierung erkennen lässt, anderseits *Osmunda claytoniana* mit einem kurzen, der Fläche vorangehenden Faden. Als Typus der alle Entwickelungsstadien zeigenden Arten können *Blechnum occidentalis* und *Chrysodium crinitum* angeführt werden, deren Prothallien später zur Besprechung kommen.

I. Gymnogramme japonica (Taf. I und II).

Von den Mitte October 1900 ausgesäeten Sporen keimten die von *Gymnogramme japonica* zuerst, und zwar 7 bis 8 Tage nach der Aussaat.

[1] Banke (Pringsheim, Bd. X, 1876).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Sporen von *G. japonica* gleichen den von Goebel[1] beschriebenen Sporen von *G. leptophylla*. Die Spore verändert sich beim Liegen in der feuchten Erde fast gar nicht. Zuweilen ist der Kern sichtbar, aber verhältnismäßig selten. Aus der geöffneten Spore tritt zuerst ein farbloses, ungegliedertes Rhizoid hervor. Von dem Rhizoid durch eine zarte Membran getrennt, schiebt sich der eigentliche Keim aus der Spore heraus. Anfangs bleibt der Keim gewöhnlich gegen das Rhizoid im Wachsthume zurück, doch schon nach wenigen Tagen hat er dieses eingeholt. Der Keim besitzt stets Chlorophyll und ist, besonders an dem von der Spore sich entfernenden Ende, sehr plasmareich. Die erste der Spore anliegende Zelle ist länger als alle späteren; in ihr treten niemals secundäre Theilungen auf. Durch Ausstülpungen entstehen an ihr Rhizoide, welche dem aus dem Endosporium entsprungenen vollkommen gleichen. In dem plasmareichen Ende des Fadens — hier ist gewöhnlich ein großer Kern sichtbar — entsteht die erste Querwand. Die jüngere Zelle ist von nun an die Zone des Wachsthums. Nach Prantl[2] möge sie als Spitzenzelle bezeichnet werden. Sie besitzt einen großen Kern und ist besonders plasmareich. Der Zellkern ist häufig von einer zarten Membran durchschnitten, welche vermuthlich kurz vor Betrachtung des Objectes entstanden ist und die jüngste Querwand andeutet. Die zuletzt abgeschnittene Zelle ist unmittelbar nach der Theilung viel kleiner als alle früheren. Wenn sie ungefähr deren Größe erreicht hat, entsteht wieder an ihrem gewölbten, plasmareichen Ende eine neue Querwand parallel zur früheren und dadurch eine neue Zelle. Der Vorkeim besitzt nun eine fadenförmige Gestalt (Taf. I, Fig. 1 und 2). In diesem Stadium zeigt der Faden im allgemeinen keine Veränderung als Längenwachsthum, bis zur 8. bis 12. Theilwand. Doch werden oft genug schon in der 5. Zelle und dann in den späteren Zellen Längswände ausgebildet, welche mechanischen Zwecken dienen dürften. Nach der 8. bis 12. Querwand wird die Spitzenzelle von einer Longi-

---

[1] Goebel, Entw. der Proth. von *Gymnogr. leptophylla* (Bot. Ztg., 1877).

[2] Prantl, Über Anordnung der Zellen in flächenartigen Prothallien (Flora, 1878).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

tudinale durchschnitten, durch welche sie in zwei ungleiche Theile getheilt wird (Taf. I, Fig. 3*a*).

In der vorletzten Zelle ist secundär eine charakteristische Wand (β) aufgetreten, welche von der Außenwand zur letzten Querwand (α), die die Spitzenzelle nach innen begrenzt, führt und eine dreiseitige Zelle herausschneidet. Diese Zelle wird von Goebel[1] bei *Gymnogramme leptophylla* erwähnt; sie ist auf der Wandtafel von Dodel-Port an *Aspidium filix mas.*, ebenso an den Abbildungen von *Scolopendrium*[2] etc. zu sehen, sie wurde nahezu bei allen von mir untersuchten Prothallien beobachtet. An normal entwickelten, regelmäßigen Prothallien ist sie besonders auffallend. In der Spitzenzelle entsteht, senkrecht auf der Wand *a*, eine neue Wand *b* (Fig. 3 *a* und *b*), die nächste Wand steht senkrecht auf dieser u. s. w. Nach wenigen Theilungen ist eine regelmäßige Verzweigung erkennbar, die als Segmentierung gedeutet werden kann. In den Segmenten treten secundär perikline und antikline Theilungen auf (Fig. 5 bis 8). Die jüngste Zelle (Fig. 5, *S*), von welcher die Segmente ausgehen, ist zweischneidig, sehr plasmareich und turgescent. In diesem Stadium ist in ihr intensives Wachsthum. Es ist kein Grund vorhanden, sie nicht als Scheitelzelle aufzufassen. In der von der Wand β abgeschnittenen Zelle, sowie in jenem Theile der Spitzenzelle (Fig. 5, *x*), welcher nicht zur Segmentbildung durch die Scheitelzelle herangezogen wird, treten noch Theilungen auf, welche nach dem ursprünglichen Theilungsmodus des Fadens erfolgen (Fig. 5 und 6). Ich glaube, dass durch diese Theilungen das Fadenstadium, welches in zwei Ästen (Fig. 5, β und *x*) endet, begrenzt fortgesetzt erscheint. In der Achsel des Seitenastes β wird das neue Gebilde, das Prothallium, angelegt; das erste Segment ist diesem Seitenaste zugewendet (Taf. I, Fig. 5, *I*).

Die Scheitelzelle liegt gewöhnlich nicht in der Mitte des nun zungenförmigen Vorkeimes (Fig. 7 und 8), die durch die Scheitelzelle des Gebildes gelegte Axe fällt nicht mit der geometrischen Mittellinie desselben zusammen. Die Zellenpartie,

[1] Goebel (Bot. Ztg., 1877).

[2] Beck (Verhandl. des zool. bot. Vereines, Bd. XXIX, 1888).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

welche der Scheitelzelle unmittelbar anliegt, weist das intensivste secundäre Wachsthum auf. Dadurch wird die Asymmetrie des Vorkeimes noch mehr hervorgehohen. Diese Bevorzugung der einen Seite gegenüber der anderen wird bis zum Auftreten der Geschlechtsorgane festgehalten (Taf. II, Fig. 12, 13). Das Scheitelzellenwachsthum nach der früher beschriebenen Weise erfährt bald eine Unterbrechung. Selten werden mehr als 8 bis 10 Segmente entwickelt. Die Scheitelzelle wird dann durch eine Antikline getheilt. Eine Senkrechte auf diese stellt die frühere Scheitelzelle den Zellen des aus ihr hervorgegangenen Meristems gleichwertig (Taf. II, Fig. 9 und 10), vielleicht nur anscheinend gleichwertig. Das mikroskopische Bild gibt der Annahme Prantl's[1] Recht, dass die Scheitelzelle erhalten bleibt, wenn auch nicht in ihrer zweischneidigen Form, so dass auch das Randzellenwachsthum von einer Zelle ausgehen würde. Die sich rasch vergrößernde Fläche lässt lange Zeit die ursprüngliche Segmentierung erkennen (Fig. 14). Durch intensivere Theilung von einigen Zellen gegenüber anderen entstehen Einbuchtungen; doch können diese auch fehlen. Das fertige Prothallium besitzt zwei Lappen, welche an der früher besprochenen, geförderten Seite entstehen. Zwischen beiden bleibt das Meristem erhalten, bis das Prothallium als solches sein Wachsthum abgeschlossen hat.

II. Blechnum occidentalis (Taf. III).

Die Spore von *Blechnum occidentalis* ist bohnenförmig, das Exosporium ist hellgelb und durchscheinend und besitzt netzartige Structur. Der Zellkern ist peripher gelegen und meistens sichtbar.

Die Aussaat vom 16. October zeigte am 24. October die ersten keimenden Sporen Die Spore vergrößert sich etwas durch Quellung und ist vor der Keimung von Fettropfen erfüllt. Sie öffnet sich durch eine Längswand; zuerst schiebt sich das Rhizoid hervor, dann erscheint der Keim, manchmal dem Rhizoid gegenüberliegend, zuweilen unmittelbar daneben. Die keimende Spore ist farblos und durchsichtig, ihre Structur verwischt. Der

[1] Prantl (Flora, 1878).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Keim entwickelt sich durch Theilungen in der Spitzenzelle zu einem Faden. Dieser unterscheidet sich ganz unwesentlich von *Gymnogramme japonica* im selben Stadium (Taf. III, Fig. 1).

Das zweite Stadium wird wie früher durch eine Longitudinale in der Spitzenzelle eingeleitet, wodurch diese in zwei ungleiche Theile getheilt wird (Fig. 2). Ausnahmsweise wird die bisher stumpf gewölbte Spitzenzelle vor dem Auftreten dieser Längswand durch eine Papille abgeschlossen. Unterdessen ist in der vorletzten Zelle die früher besprochene Wand β aufgetreten, welche der Abzweigung des Seitenastes des Fadens vorangeht. In der durch die Longitudinale *a* getheilten Spitzenzelle wird in dem einen Theile der Wachsthumsmodus in der Weise geändert, dass Segmentbildung von einer Scheitelzelle aus erfolgt, deren erstes Segment (Taf. III, Fig. 3 und 6) dem durch β abgezweigten Seitenaste anliegt. Der andere Theil behält gleich dem Seitenaste β den Theilungsmodus des Fadens bei (Taf. III, Fig. 3, *x*). Beide Äste beendigen ihr Wachsthum durch Ausbildung einer Papille.

Auch bei *Blechnum occidentalis* kann die Differenzierung des Vorkeimes in zwei Stadien, Faden und Fläche, unschwer durchgeführt werden. Seitlich, in der Achsel des Astes β, entsteht das zweite Stadium, die Fläche. Die Flächenbildung geht von einer unverkennbaren Scheitelzelle aus, welche mit überraschender Regelmäßigkeit Segmente nach rechts und links entwickelt, vor sich (Taf. III, Fig. 2 bis 7). Jedes Segment endet mit einer Papille. In der unmittelbaren Nähe der Scheitelzelle entsteht ein aus dieser hervorgehendes Meristem. Hier ist die Zone des intensivsten Wachsthums, in welcher die Vergrößerung der Fläche, Länge und Breite betreffend, stattfindet. Die Zellen an der Peripherie des Prothalliums zeigen wohl secundäre Theilungen, doch haben diese nur den allzugroßen Spannungen zu begegnen. Die Scheitelzelle bleibt sehr lange erhalten; die Segmente sind auch an sehr großen Prothallien noch aufzufinden. Endlich verliert die Scheitelzelle ihre zweischneidige Gestalt und ist von den dünnwandigen, schmalen, sehr plasmareichen Zellen des Meristems nicht mehr verschieden. Das Meristem liegt immer im Einschnitte des herzförmigen Prothalliums (Taf. III, Fig. 8) und vermittelt die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Neubildung der Zellen bis zum Abschlusse des Flächenwachsthums.

III. Chrysodium crinitum (Taf. IV).

Die Spore von *Chrysodium crinitum* ist bohnenförmig. An der Seite, welche sich später öffnet, ist sie stark nach innen gewölbt. Das Exosporium ist braun, gefärbt, warzig und rissig, ohne regelmäßige Structur. Erst längere Zeit nach der Keimung zeigt sich eine deutliche Zeichnung. Die Aussaat erfolgte Mitte October. Erst anfangs December begannen die Sporen zu keimen.

Bei *Chrysodium* erscheint die erste Zelle des Vorkeimes vor dem Rhizoid. Der Faden entwickelt sich nach der bereits beschriebenen Weise. Die bis zur 4. bis 5. Querwand mit einer stumpfen runden Wölbung abschließende Spitzenzelle wird nun schmäler und spitzer, schließlich bildet sie eine Ausstülpung, welche als farblose Papille durch eine Wand von der Spitzenzelle abgetheilt wird (Taf. IV, Fig. 1 und 2).

Diese erste Papille ist, wie alle späteren nicht mehr theilungsfähig. Nun wiederholt sich der bei *Blechnum* beschriebene Vorgang: Abschließen des ersten, Beginn des zweiten Stadiums. Diese Zweitheilung im Entwickelungsgange des Vorkeimes ist bei *Chrysodium* besonders deutlich. Die Papille der Spitzenzelle steht nicht in der Mediane des Fadens. Diese Asymmetrie wird durch Längerwerden und Vorwölben der einen Seite der Spitzenzelle noch merklicher. Es ist immer jene Seite, welche den von β gebildeten Ast trifft. Von dieser Seite der Spitzenzelle zur letzten Querwand α (Taf. IV, Fig. 3) entsteht eine Theilungswand (Fig. 3, *a*). Die nächste Wand steht senkrecht auf dieser und läuft parallel zur letzten Querwand (Fig. 3, *b*). Zwischen *a* und *b* liegt die Scheitelzelle, plasmareich und von zweischneidiger Gestalt. Die Scheitelzelle ist rechts und links von je einem Ende des Fadens eingeschlossen (Fig. 3), welche wie bei *Blechnum* den Theilungsmodus des Fadens beibehalten und nach Ausbildung einer Papille zu Dauerzellen werden (Fig. 3 bis 9).

Die Scheitelzelle, welche wie früher die Anlage der Fläche einleitet, theilt sich wie bei *Gymnogramme japonica* und

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Blechnum occidentalis. Die jüngste Wand steht senkrecht auf der letzten. Die dadurch abgeschnittenen Segmente werden mit einer Papille abgeschlossen. Die Segmente sind auch an größeren Flächen noch ganz deutlich (Fig. 10). Die Scheitelzelle bleibt lange Zeit erhalten. Endlich wird sie durch antikline und perikline Theilungen wenigstens äußerlich dem sie umgebenden Meristem gleichwertig (Fig. 10 und 11). Das Bild, welches *Chrysodium* beim Übergange von dem Fadenstadium in das Flächenstadium bietet, ist etwas anders als bei *Blechnum occidentalis*, der Vorgang ist derselbe.

Die weitere Entwickelung stimmt bei *Chrysodium* und *Blechnum* überein. Anschließend an die Scheitelzelle finden wir wieder jene Zone theilungsfähiger Zellen, welche unmittelbar aus ersterer hervorgegangen sind und die noch nicht durch die Papille zum fertigen Segmente wurden. Die aus diesem Meristem hervorgehenden Zellen führen zuweilen zu einer deutlichen Verzweigung der Segmente. In den fertigen Segmenten treten secundäre Theilungen auf, die auch hier augenscheinlich zum Ausgleiche der Spannungen dienen. Ende Januar waren diese Prothallien bis zur Anlage der Geschlechtsorgane fortgeschritten.

Durch äußere Einflüsse, plötzliche Wetterumschläge etc. kamen Abnormitäten zustande; doch auch in diesen konnte die klare Gesetzmäßigkeit in der Entwickelung dieser Prothallien nachgewiesen werden.

IV. Pteris palmata (Taf. V).

Die Sporen von *Pteris palmata* haben die Gestalt eines Tetraeders, dessen Grundfläche nach innen gewölbt ist. Die Kanten der Grundfläche sind abgestumpft. Das Exosporium besitzt eine zarte, netzförmige Structur. Die Spore öffnet sich an den drei scharfen Kanten des Tetraeders, wie die der *Gymnogramme*. Die Keimung begann anfangs December und schritt dann sehr langsam vor.

Das erste Stadium ist der Faden (Taf. V, Fig. 1), welcher sich weder äußerlich noch durch sein Verhalten von den bisher beschriebenen unterscheidet. Nachdem die Spitzenzelle 4 bis 5 Querwände ausgebildet hat, tritt in ihr eine Longitudinale

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

(Fig. 2, *a*) auf, durch welche sie in zwei Theile getheilt wird. Der eine Theil bleibt als Ende des Fadens nach wenigen Veränderungen liegen, während im anderen Theile die Anlage der Fläche vor sich geht. In der vorletzten Zelle leitet die Wand β die Abzweigung des Seitenastes ein (Fig. 3, β). Senkrecht auf der Longitudinalen *a* entsteht die Wand *b*, welche Segment I (Fig. 3, I) abschneidet und die Scheitelzelle in ihrer zweischneidigen Gestalt deutlich werden lässt. Segment I liegt auch hier dem von β gebildeten Seitenast an. Auch bei den Prothallien von *Pteris palmata* kann eine Trennung des ersten und des zweiten Stadiums constatiert werden. In den Segmenten entstehen secundäre Theilungen, die, von schief herausgeschnittenen Zellen ausgehend, zu einer Verzweigung führen, die der Segmentbildung ähnelt; doch bleibt die Scheitelzelle und die aus ihr hervorgehende Segmentierung in allen Fällen dominierend (Fig. 4, 7, 8). Ende Januar waren die Prothallien bis zur Anlage der Geschlechtsorgane fortgeschritten. Das schließlich regelmäßig herzförmige Gebilde (Fig. 10) zeigte während seiner Entwickelung mannigfache Hinneigungen zur Asymmetrie, die auf große Empfindlichkeit gegen äußere Einflüsse schließen ließen. Die später immer median gelegene Scheitelzelle machte durch ihre seitliche Lage an jugendlichen Stadien zuweilen den Eindruck eines seitlich gelegenen Meristems, ähnlich wie bei den Gymnogrammen, deren Prothallien bekanntlich eine seitliche Wachsthumszone besitzen.

V. Polypodium irioides.

Die Sporen von *Polypodium irioides* konnten nur in den Anfangsstadien ihrer Keime beobachtet werden. Auch sie zeigen eine Zweitheilung der Entwickelung in Faden und Fläche. Das Fadenstadium endet in der nun schon bekannten Weise; die Anlage der Scheitelzelle *S* und die durch letztere veranlasste Segmentierung folgt der an *Blechnum* und *Chrysodium* beobachteten Gesetzmäßigkeit. Papillen traten nur zuweilen als Abschluss der Segmente auf.

VI. Gymnogramme schizophylla (Taf. VI).

Die Sporen von *Gymnogramme schizophylla* wurden Ende Januar 1901 ausgesäet und keimten anfangs Februar. Die Spore

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gleicht der von *Gymnogramme japonica*. Der Vorkeim von *G. schizophylla* entwickelt einen Faden von 40 und mehr Zellen (Taf. VI, Fig. 1). Die Neubildung der Zellen geht in der Spitzenzelle nach dem früher beschriebenen Modus vor sich. Die Spitzenzelle wird endlich ohne weitere Veränderung zur Dauerzelle. Ungefähr in der Mitte des Fadens zeigt nun eine mehr oder weniger Zellen umfassende Zone Theilungsfähigkeit. Parallel zu den primären Querwänden (Fig. 2, I) treten secundäre Querwände (Fig. 2, II) auf und Längswände, welche diese schneiden. Die Zellen dieser Zone besitzen zarte Membranen und sind sehr plasmareich. An den Rändern des Keimes werden von schief gestellten Wänden Zellen abgeschnitten, welche an dem zum Lichte gewendeten Rande eine der Segmentierung ähnliche Verzweigung einleiten (Fig. 3, 4, 5, 6). Allerdings kommt es niemals zu regelmäßiger Segmentbildung, da vermuthlich die nebeneinander liegenden Zellen, von welchen die Verzweigung ausgeht, sich gegenseitig beschränken. Doch sind die Vegetationspunkte, es sind deren im Anfange mehrere, plasmareich und turgescent und ähneln auch in ihrer äußeren Form einer Scheitelzelle.

Das vorgeschrittene Prothallium lässt noch immer die ursprünglichen Querwände erkennen (Fig. 5). An der dem Lichte zugewendeten Seite bleibt endlich eine Vegetationszone liegen (Fig. 7, 8, *w*), in welcher ein Meristem die Vergrößerung der Fläche vermittelt. Dieses Meristem scheint doch an seiner tiefsten Stelle eine Scheitelzelle zu besitzen. Die Art, in welcher Längen- und Breitenwachsthum erfolgt, ist anscheinend gar nicht verschieden von der bei *Blechnum* und *Chrysodium* beobachteten. Jedenfalls bleibt das Meristem in der Einbuchtung liegen, rechts und links von ihm wird je ein Lappen ausgebildet und das fertige Prothallium ist annähernd herzförmig (Textfigur 9).

Der an der Flächenbildung nicht theilnehmende übrige Faden bleibt dem Prothallium auch in dessen fertigem Zustande erhalten. Er besteht aus Dauerzellen, welche Rhizoide aussenden können, wenn der Faden die Erde berührt. Das Prothallium steht zu einer Zeit, in welcher die Geschlechtsorgane schon angelegt sind, noch immer aufrecht. Das Prothallium von

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gymnogramme schizophylla unterstützt wesentlich die Anschauung, dass das zweite Stadium, die Fläche, an einem selbständigen ersten Stadium, dem Faden entsteht.

Hervorzuheben wäre noch die Ähnlichkeit des Prothalliums von *G. schizophylla* mit dem von *G. japonica*. Beide zeigen übereinstimmend Bevorzugung der einen Seite gegenüber der anderen, das Wachsthum betreffend. Während diese Erscheinung bei *G. schizophylla* keiner weiteren Erklärung bedarf,

Fig. 9.

könnte sie vielleicht bei *Gymnogramme japonica* durch die Annahme, dass das Farbenstadium eine Reduction erfahren hat, erklärt werden. Diese Annahme wird dadurch gefördert, dass abnormale Keime von *G. japonica* lange, vielzellige Faden besitzen, welche dann in einer oder mehreren Gliederzellen zur flächigen Verbreitung übergehen. Vorkeime von *G. schizophylla*, welche im Sporangium zur Keimung gelangt waren, zeigten am Ende ihres Fadens jene Theilungsvorgänge, welche sonst in der Mitte des Fadens auftreten und den Übergang zur Fläche

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einleiten. Ohne betreffs des Einflusses äußerer Verhältnisse auf die Keimung Schlüsse ziehen zu wollen, will ich nur auf die Ähnlichkeit hinweisen, welche zwischen diesen Abnormitäten und der normalen Entwickelung besteht.

Es sei mir gestattet, meine gewonnenen Anschauungen zusammenzufassen.

In der Entwickelung der Farnprothallien lassen sich zwei Stadien unterscheiden. Das Faden- (Protonema-) Stadium und das Flächen- (Prothallien-) Stadium. Das Protonemastadium ist von verschieden langer Dauer, sein Wachsthum im allgemeinen begrenzt. Der Übergang vom Protonema in das Prothallium vollzieht sich in verschiedener Weise:

1. In der letzten Zelle (zuweilen in einer oder einigen Gliederzellen) wird, unter gleichzeitiger Änderung des bisherigen Theilungsvorganges, die Fläche angelegt. Ein Theil der Spitzenzelle sowie der, in der vorletzten Zelle durch eine charakteristische Wand abgezweigte Seitenast, behalten den ursprünglichen Wachsthumsmodus, d. i. Auftreten von Querwänden im Zellende senkrecht zur Wachsthumsrichtung, längere oder kürzere Zeit bei.

Segment I wird seitlich vom Hauptfaden und in der Achsel des Seitenastes angelegt. Die Flächenbildung geht folgendermaßen vor sich: Die Spitzenzelle wird durch eine Longitudinale in zwei Theile getheilt, die nächste Wand steht senkrecht oder nahezu senkrecht auf der Longitudinale und ist gegen den Seitenast geneigt. Nach diesem Modus werden rechts und links Segmente abgeschnitten. Die Segmentierung hält verschieden lange an.

2. Die Fläche wird in einer Gliederzelle angelegt,[1] der Theilungsmodus der Fläche ist dann der eben beschriebene.

3. Die Fläche wird in einigen Gliederzellen angelegt, dann zeigen anfangs mehrere Stellen des Keimes intensives Wachsthum; die Segmentierung gelangt nicht zur regelmäßigen Entwickelung. Gemeinsam ist allen Prothallien ein Meristem,

[1] Banke (Bot. Ztg., 1878).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

welches nach dem Verschwinden der Scheitelzelle die Zone repräsentiert, in welcher die Flächenvergrößerung und Neubildung der Zellen vor sich geht. Bei manchen Arten treten als Ende des Seitenastes, der Spitzenzelle und jedes Segmentes Papillen auf.

Mettenius hat die Hymenophyllaceen in Beziehung gebracht zu den Sphagnaceen. Er verglich die confervoide Verzweigung des Vorkeimes der ersteren mit dem fadenförmigen Protonema der letzteren und identificierte die flächigen Ausbreitungen beider.[1] Er hebt hervor, dass allerdings das flächenförmige Gebilde bei *Sphagnum* das Moospflänzchen produciere, während die Fläche der Hymenophyllaceen die Geschlechtsorgane hervorbringe.

Abgesehen von diesem bestimmten Falle, welcher die Keimungsgeschichte eines Mooses, die übrigens anders verläuft als bei den typischen Laubmoosen, mit der Entwickelung eines Farnprothalliums in Zusammenhang bringt, können Beziehungen zwischen der Entwickelung der Moose und der Farne unschwer gefunden werden. Ich muss noch einmal darauf hinweisen, dass der Faden der Farnprothallien ein getrenntes Stadium darstellt, das als solches dauernd erhalten bleiben kann *(Trichomanes)*, bei anderen Arten als mehr oder weniger ausgebildeter Bestandtheil des Vorkeimes auftritt, das endlich ganz fehlen kann (Osmundaceen) und nur ausnahmsweise unter äußeren Einflüssen zur Entwickelung kommt. Seitlich an diesem Protonema wird in der oben besprochenen Weise die Fläche angelegt; die Entwickelung derselben ist, wie in zahlreichen Fällen beobachtet wurde, ähnlich dem Wachsthume des Moosstämmchens.[2]

Die Segmentwände entstehen, bei der Theilung in der Scheitelzelle, abwechselnd nach rechts und links geneigt. Jedes neue Segment theilt sich zunächst durch eine, zur Längsaxe der Fläche parallele Tangentialwand (Taf. I, Fig. 5; Taf. III, Fig. 3 bis 7; Taf. IV, Fig. 5 und 7; Taf. V, Fig. 4 und 6). Die Innenzelle entspricht dem Stengelgewebe des Moosstämmchens,

[1] Mettenius (Über Hymenophyllaceen).

[2] Lüerssen, Handbuch der syst. Bot.

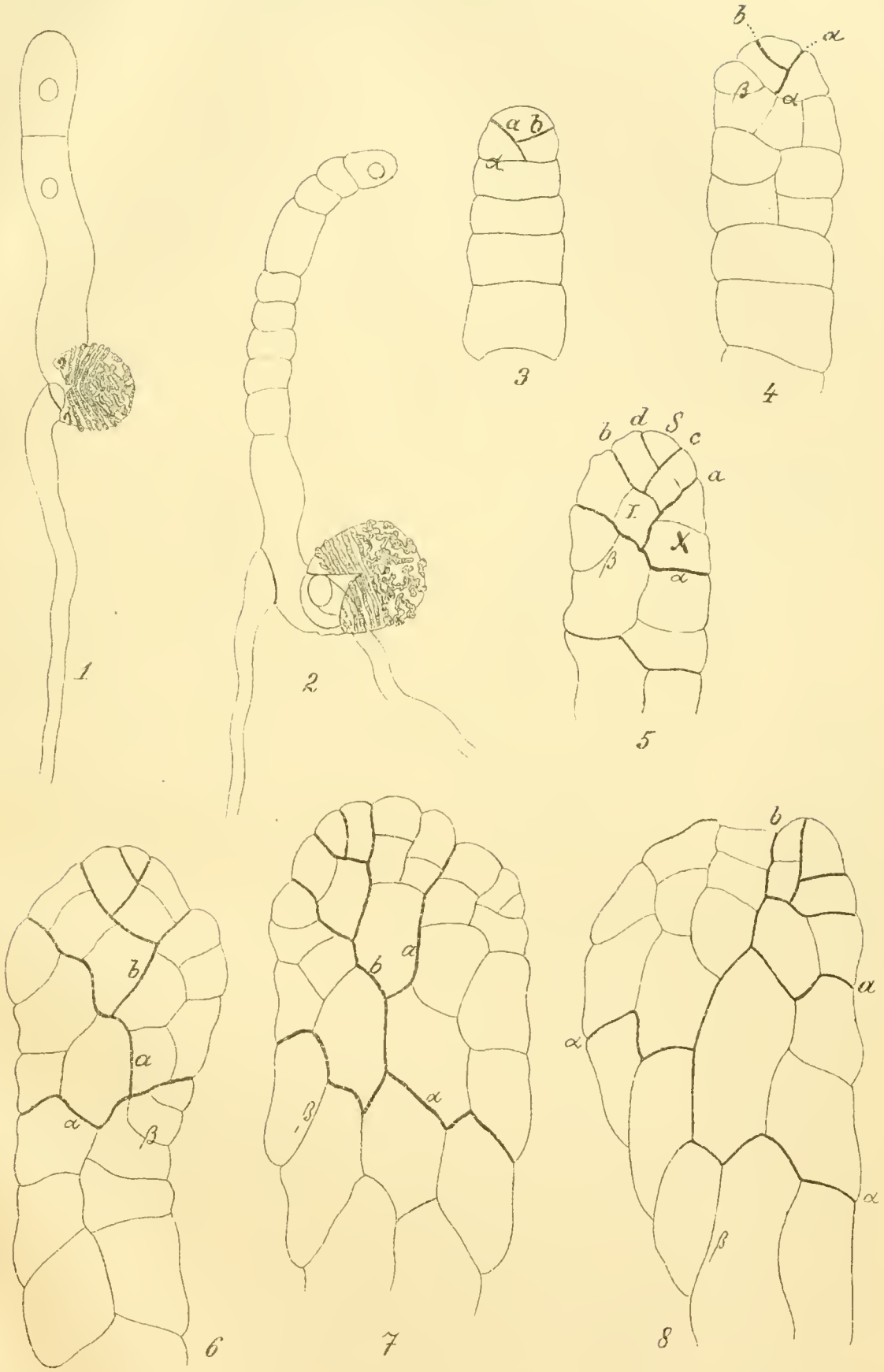
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die Außenzelle schließt nach einigen Theilungen ihr Wachsthum ab, oft mit einer Papille, die als Analogon des Blattgebildes aufgefasst werden kann. Allerdings können nicht die Prothallien aller Arten unter dieses Schema gebracht werden, wohl aber jene, deren Entwickelungsgang dem in *Blechnum* und *Chrysodium* aufgestellten Typus entspricht.

Ich danke Herrn Professor v. Wettstein wärmstens dafür, mir diese Arbeit übertragen zu haben, als auch für die Anregungen und die Förderung, die mir während der Ausführung meiner Untersuchungen zutheil wurden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

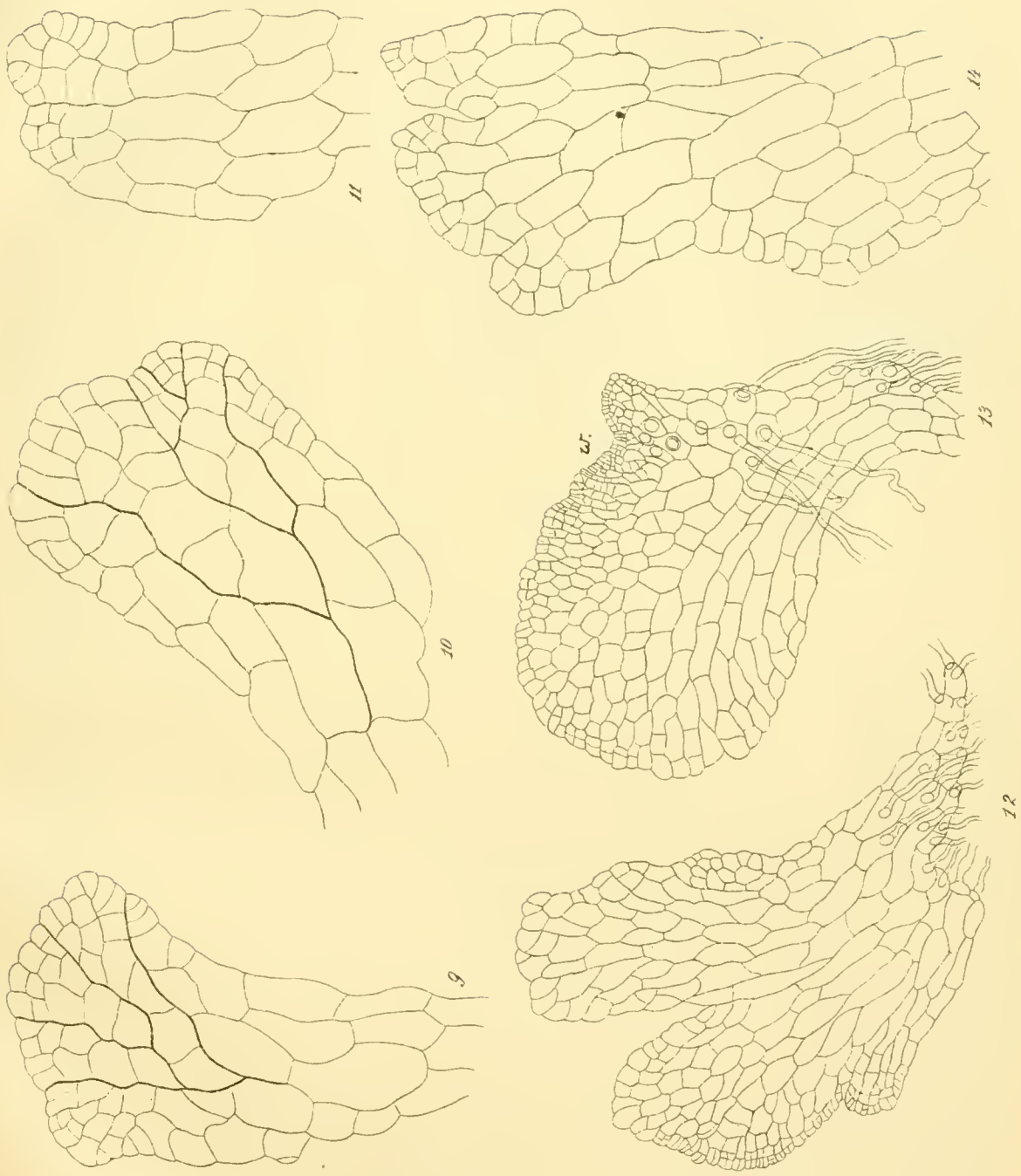
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Autor del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

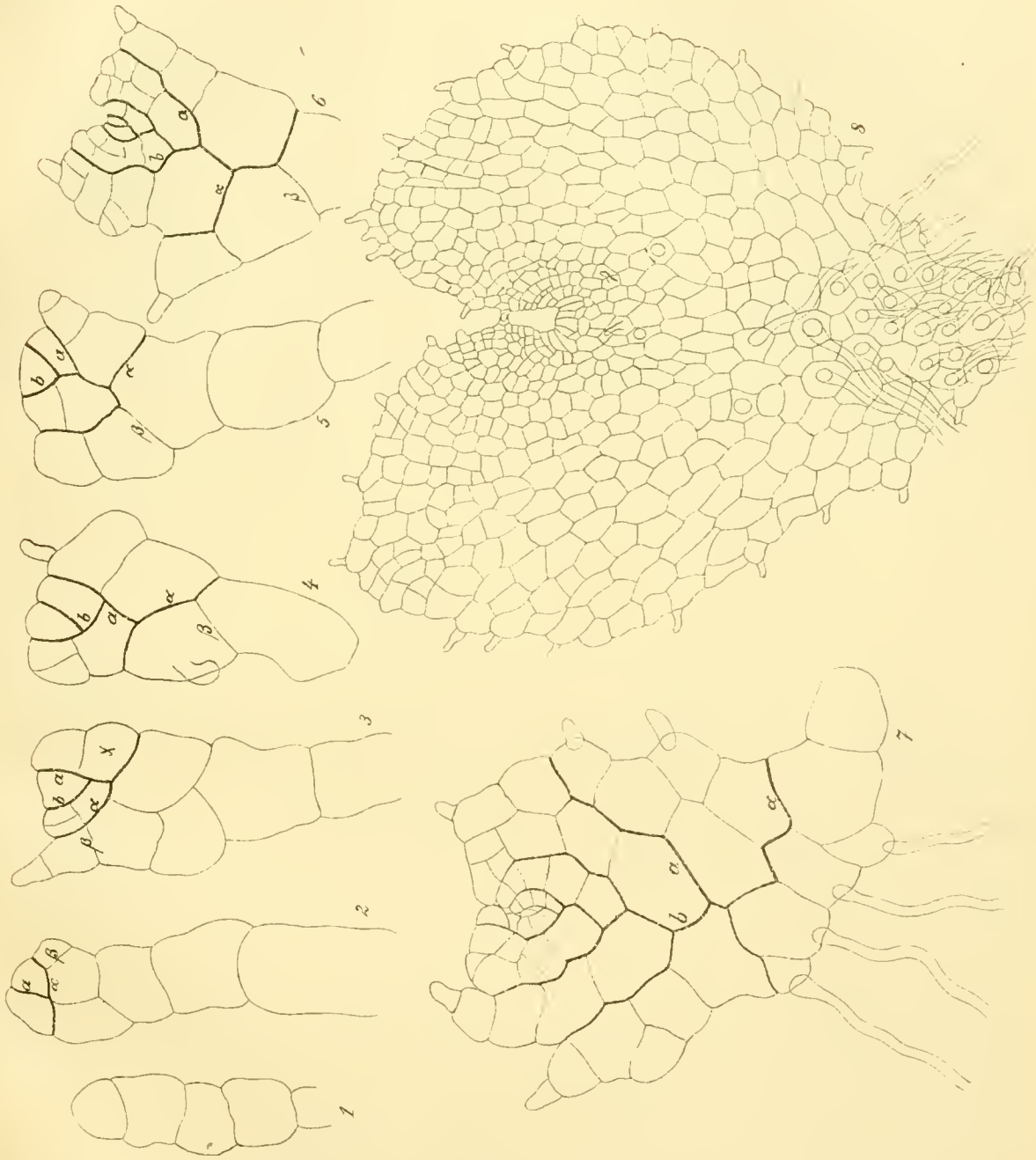
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Autor del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

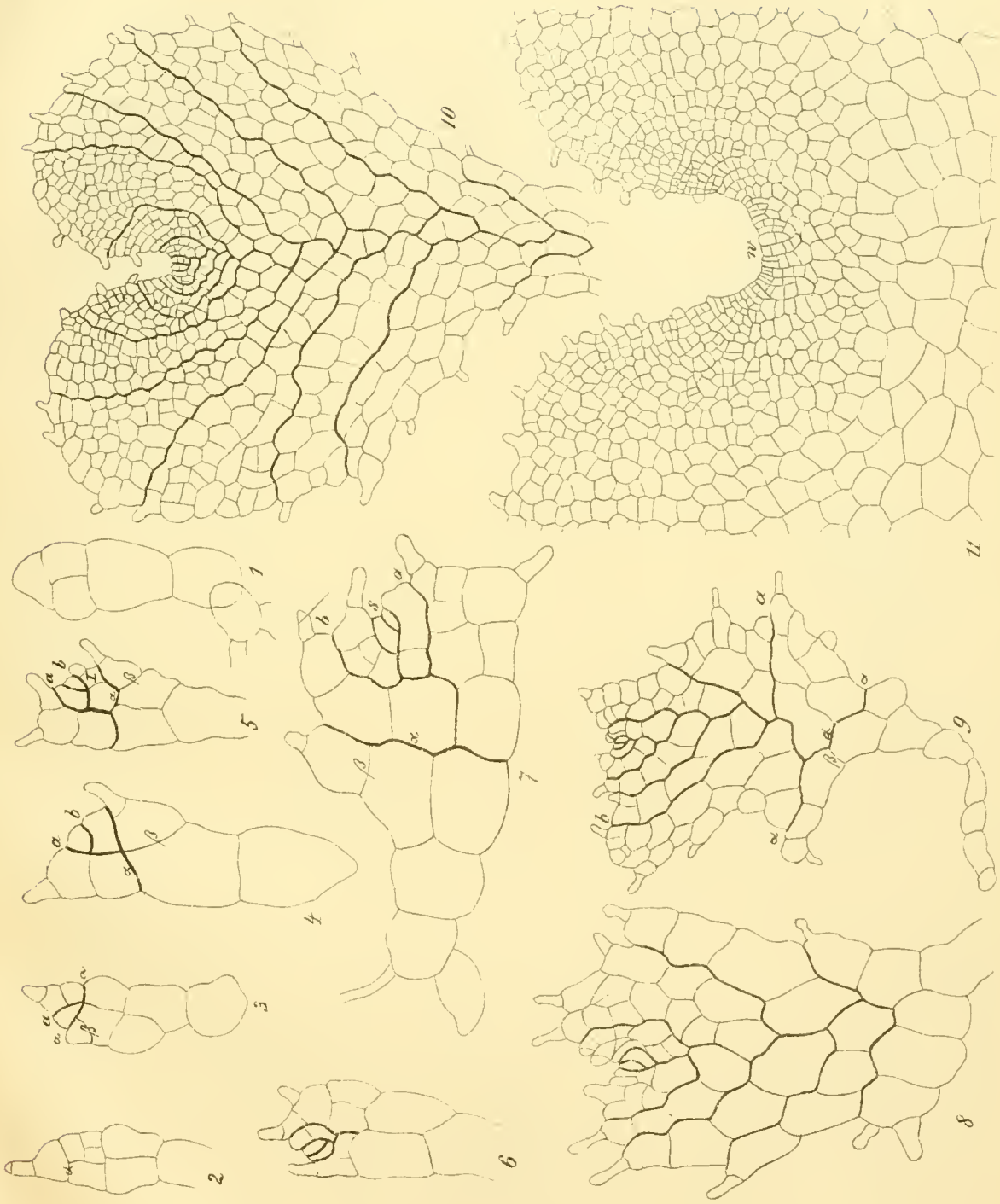


Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

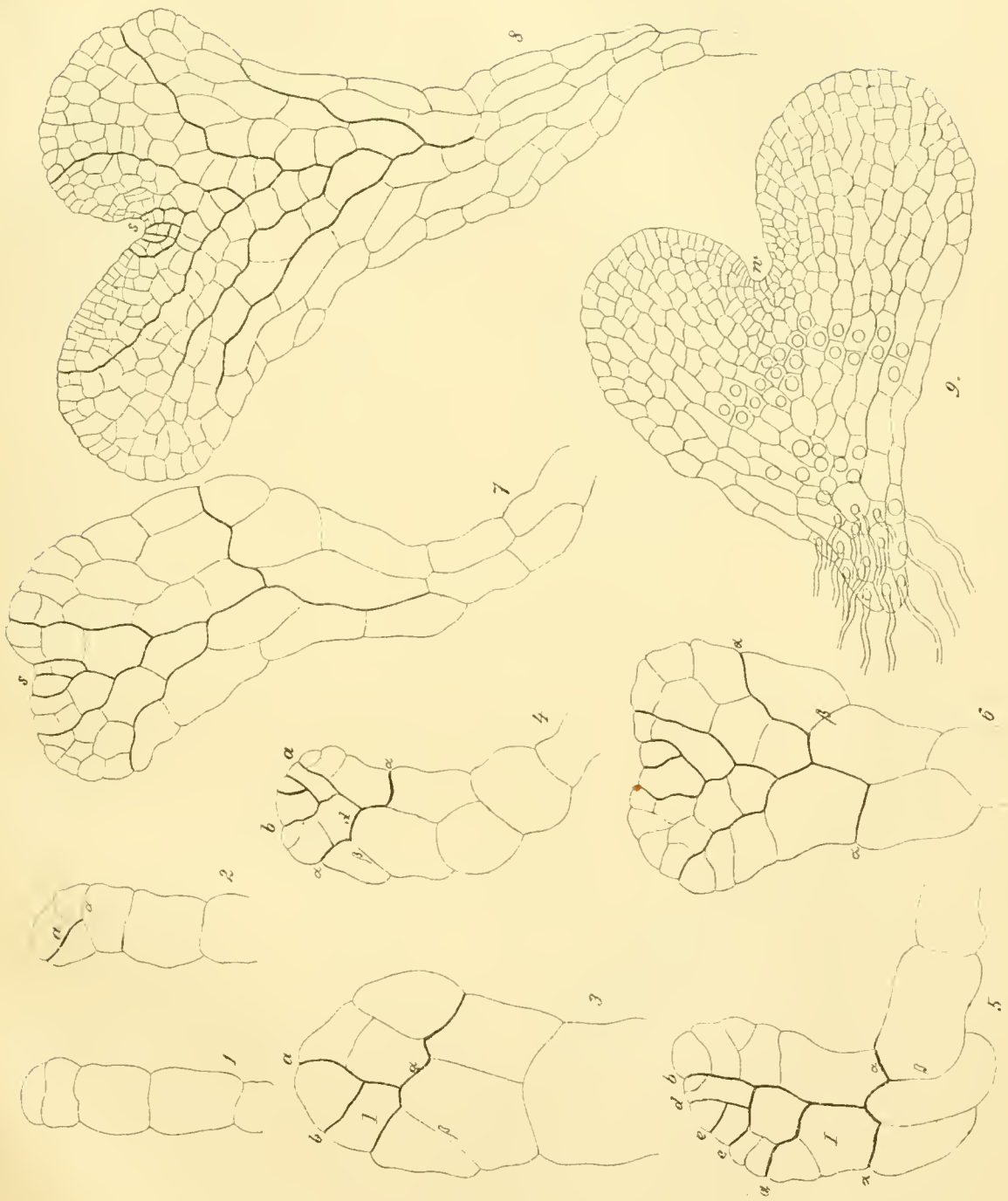


Autor del

Lith. Anst v Th. Bannwarth, Wien

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Autor del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 110

Autor(en)/Author(s): Lampa Emma

Artikel/Article: Über die Entwickelung einiger Farnprothallien 95-111