

Ueber die Jugendzustände der Pflanzen

von
K. Goebel.

Verfolgen wir die Entwicklung einer Pflanze vom Keimstadium bis zu der Stufe ihrer vollständigen Ausbildung, so lassen sich, wie ich früher hervorhob ¹⁾, zwei — nicht immer scharf trennbare — Fälle unterscheiden. In dem einen wächst der Keim direkt zur Pflanze aus, wengleich die definitive Gliederung derselben oft erst allmählich erreicht wird, im zweiten entwickelt sich ein einfacher gebauter »Vorkeim«, an welchem dann meist als seitliche Sprossung eine höher entwickelte Sprossform auftritt. Geht der Vorkeim an seiner Spitze direkt in das Stadium über, welches wir, im Gegensatz zum Vorkeim, als Folgestadium bezeichnen können, so schliesst sich dieser Fall dem an, in welchem eine direkt aus dem Keim erwachsende Pflanze zunächst einfachere Gestaltungsverhältnisse zeigt. Letzteren Fall kann man, wie früher bemerkt, als homoblastische, erstere als heteroblastische Entwicklung bezeichnen. Es ist auffallend, wie wenig Aufmerksamkeit diesen Jugendzuständen gewidmet wurde. Einige wenige besonders auffallende Beispiele, wie die Protonemen der Laubmoose, die Keimung neuholländischer Phyllodien bildender Akacien, und einige andere werden zwar öfters hervorgehoben. Allein die Fragen: welche Bedeutung haben diese Jugendstadien in der Gesamtentwicklung der Pflanze, in ihren Beziehungen zu andern verwandten Pflanzen und zu den Lebensbedingungen sind nur äusserst mangelhaft beantwortet. Ich möchte deshalb im Folgenden auf Grund wiederholter Untersuchungen und Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur eine Anzahl prägnanter Fälle aufführen, und so versuchen, zur Inangriffnahme der oben aufgeworfenen Fragen anzuregen. Namentlich wird es erforderlich sein, genauer als bisher festzustellen, welchen Einfluss äussere Faktoren auf die Gestaltung der Jugendstadien haben und inwiefern dieselben anderen Verhältnissen angepasst sind, als die folgenden Entwicklungsstufen. Erst wenn diese Verhältnisse einigermaßen klargelegt sind, wird auch die phylogenetische Bedeutung der Keimstadien klarer hervortreten. Ich beabsichtige im Folgenden keineswegs alle mir bekannt gewordenen derartigen Fälle zu schildern, sondern begnüge mich, wie erwähnt, mit solchen, die jetzt schon zu allgemeineren Erörterungen Anlass geben können, oder geeignet erscheinen, zur Aufklärung der Morphologie der betreffenden Pflanzen beizutragen.

1) Vergleichende Entwicklungsgeschichte pag. 157.

Ich beschränke mich dabei auf chlorophyllhaltige Pflanzen, bei Schmarotzern namentlich sind die Verhältnisse bei der Keimung durch Rückbildung und »Anpassung« vielfach beträchtlich verändert, und bei ganz isolirt stehenden, wie den Charen, fehlen uns auch für die Keimstadien die Vergleichungspunkte mit andern Formen. Was die Pilze betrifft, so möchte ich hier nur daran erinnern, dass bei ihnen, wie neuere Untersuchungen, namentlich die Brefeld's, gezeigt haben, die Art und Weise der Keimentwicklung vielfach durch äussere Umstände modificirt wird; während z. B. eine Mucorzygospore in Wasser keimend sehr rasch zur Bildung eines Gonidienträgers schreitet, bildet sie in Nährlösung ein Mycel, welches erst später eine grössere Anzahl von Gonidienträgern liefert. Ebenso ist die Keimung der Dauersporen der Ustilagineen eine verschiedene, je nachdem sie in Wasser oder Nährlösung keimen; und ähnliche Fälle werden sich wahrscheinlich auch anderwärts finden.

Die abweichende Gestaltung der Keim-Pflanzen-Stadien tritt am Auffallendsten dann hervor, wenn dieselben dem Zustand der definitiven Ausbildung gegenüber so sehr hervortreten, dass das letztere nur als ein kurzlebiges, bei der Fruchtbildung auftretendes Anhängsel des ersteren erscheint. Das auffallendste Beispiel hierfür bietet wohl das javanische Lebermoos, welches ich ¹⁾ vor einiger Zeit beschrieben, und vorläufig als *Metzgeriopsis pusilla* bezeichnet habe. In der That besitzt es einen *Metzgeria* ähnlichen, handförmigen, reich verzweigten Thallus, der sich durch scheibenförmige Brutknospen vermehrt, so dass man sicher ein thalloses Lebermoos vor sich zu haben glauben würde, wenn nicht die Geschlechtsorgane auf kurzen, in allen Eigenschaften mit den beblätterten Lebermoosen übereinstimmenden Zweigen stehen würden. Die Keimung von *Lejeunia* war damals noch unbekannt, meine Untersuchungen darüber haben mich zu der Ueberzeugung geführt, dass *Metzgeriopsis* zu *Lejeunia* gehört, indem sein Thallus einem ungemein stark entwickelten *Lejeunia*-Keimstadium entspricht. Wir haben hier einen Fall vor uns, der dem entspricht, welchen wir in der Gartenkultur bei manchen Nadelhölzern künstlich hervorgerufen sehen. Seit Jahren ist es bekannt, dass die sogenannten *Retinispora*-Formen »fixirte« Jugendstadien von *Thuja*, *Biota* u. s. w. Arten sind, aus Stecklingen der abweichenden Jugendformen dieser Pflanzen erwachsene Exemplare, welche zu beträchtlicher Grösse heranwachsen können. Ganz Aehnliches sehen wir also in Fällen wie *Lejeunia Metzgeriopsis* m. ferner bei den Ephemereen, wenn wir sie mit andern Laubmoosen vergleichen. Derartige Formen drängen die Frage nach der Bedeutung der Jugendformen besonders stark auf. Es wird demnach gerechtfertigt erscheinen, diese Verhältnisse für einige der grösseren Abtheilungen näher zu untersuchen.

1) Morphologische und biologische Studien, Annales du jardin botanique de Buitenzorg, VII.

1. Florideen.

Es sei hier zunächst ein interessanter Fall aufgeführt, auf den ich gelegentlich anderer Untersuchungen aufmerksam wurde. Ich habe denselben an einem andern Orte geschildert¹⁾, und führe ihn hier nur deshalb an, weil er in besonders deutlicher Weise das zeigt, worauf es hier ankommt; die Holzschnittenfiguren sind meinem unten genannten Buche entnommen.

Placophora Bideri überkleidet als Kruste andere Meeresalgen, z. B. Codium-Arten. Das Wachstum dieses flachen, krusten- oder scheibenförmigen Thallus ist von Askenasy²⁾ und Falkenberg³⁾ beschrieben werden. Ersterer hatte nur sterile Pflanzen vor sich und beschrieb dieselben als Rhodopeltis Geyle-ri, dass diese Alge in der That mit Placophora Bideri identisch ist, ergab sich aus Präparaten, welche Herr Professor Askenasy mir zu übersenden die Freundlichkeit hatte, auch theilt er mir mit, dass ihm selbst die Identität schon früher wahr-

scheinlich geworden sei. Rhodopeltis ist somit zu streichen.

Der Flachspross, welcher auf seiner Unterseite Haarwurzeln besitzt, stellt aber, wie die Keimungsgeschichte zeigt, nur ein Entwicklungsstadium der Pflanze dar. Die Entwicklung beginnt mit der Bildung eines cylindrischen Keimsprosses, der in Bau und Gestalt vollständig mit einem

Fig. 1 Stück eines Codium (Co) bedeckt mit Krusten von Polysiphonia (Placoph.) Bideri.

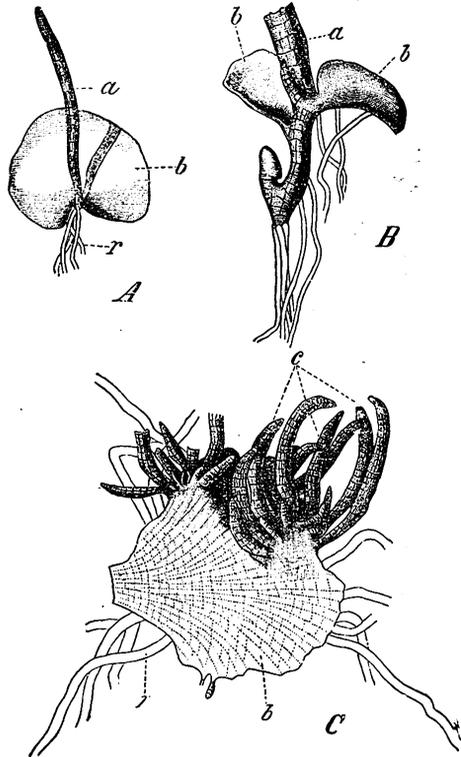


Fig. 2. Polysiphonia (Placophora) Bideri. A Keimspross a mit Flachspross b. B Unterer Theil eines Keimsprosses m. mehr. Flachsprossen. C Stück eines Flachsprosses, welcher an s. Rande (n. auf d. Oberseite) normale, m. Tetrasporen versch. Polysiphoniasprosse gebildet hat.

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I.

2) Askenasy, botanisch-morphologische Studien 1872, pag. 42.

3) Falkenberg über congenitale Verwachsung am Thallus der Pollexfenien. Nachr. von der Göttinger gel. Gesellsch. 1880. — Wie ich nachträglich sehe, hat Falkenberg in einem Zusatz zu seiner Mittheilung (Pot. Zeit. 1881, p. 164) auch auf die Keimung von Placophora aufmerksam gemacht.

Polysiphoniafaden übereinstimmt. Ob dieser Keimspross aus einer Carpospore oder einer Tetraspore hervorging, vermag ich, da ich nur getrocknetes Material untersuchen konnte, nicht zu sagen. Dieser Keimspross (*a* in Fig. 2) weicht also in Form und Richtung (er ist nicht dem Substrat angeschmiegt), wesentlich von dem Flachspross ab, er zeigt uns aber schon, dass die Pflanze offenbar mit Polysiphonia nahe verwandt ist, so nahe, dass Placophora meines Erachtens nur als eine Untergattung von Polysiphonia betrachtet werden kann¹⁾. Der Keimspross, an dem mehrere Flachspresse entstehen können, kann sich übrigens auch verzweigen, namentlich geschieht dies offenbar dann, wenn die Spitze desselben verletzt ist. Es ist nicht meine Absicht, auf Einzelheiten der Zellenanordnung hier einzugehen, erwähnen möchte ich nur dass, wie Falkenberg gezeigt hat, der Flachspross betrachtet werden kann, als zusammengesetzt aus einer Anzahl mit einander vereinigter Polysiphoniafäden, was durch

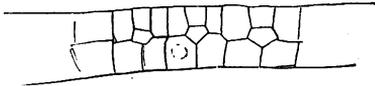


Fig. 3. Polysiphonia (*Placophora*) Biederi, optischer Querschnitt eines Flachsprosses.

den in Fig. 3 mitgetheilten Querschnitt bestätigt wird, jedem Polysiphoniafaden kommt eine centrale und fünf periphere Zellen zu, von denen drei auf der Ober-, zwei auf der Unterseite liegen. Im Uebrigen setzen die Flach-

sprosse bald mit breiter bald mit cylindrischer Basis an die Keimspresse an. Von besonderem Interesse ist nun, dass bei Bildung der Fortpflanzungsorgane wieder Polysiphoniafäden auftreten. Die Figur 2 C zeigt einen Flachspross, an dessen Rand (und nahe demselben auf der Oberseite) eine grössere Anzahl Polysiphoniafäden aufgetreten sind, welche Tetrasporen bilden. Daraus ergibt sich mit Bestimmtheit die Zugehörigkeit der Pflanze zu Polysiphonia: Anfang und Ende derselben zeigen Polysiphoniafäden (deren Bildung am Flachspross frühe schon am Rande, nahe dem Keimspross, beginnt) in die Mitte ist der eigenthümliche Flachspross eingeschoben, dessen Beziehungen zu der Lebensweise der Pflanze ich a. a. O. näher auseinanderzusetzen und mit andern analogen Fällen zu vergleichen gesucht habe, wesshalb ich hier darauf verweise.

Ganz ebenso verhält sich nun meines Erachtens *Lemanea*.

Wir wissen durch eine, für ihre Zeit sicher vortreffliche Arbeit von Wartmann²⁾, dass *Lemanea*, deren fructificirender Thallus einen verwickelten Bau hat, hervorgeht aus einem Vorkeime, welcher aus einfach verzweigten Zellfäden besteht. Ich verweise auf Taf. I Fig. 2, welche dieses Verhältniss für die in der Lahn massenhaft vorkommende Art, (welche ich vorläufig, da mir derzeit keine antheridientragenden Exemplare

1) Vgl. Falkenberg a. a. O.

2) Wartmann, Beitr. zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Algengattung *Lemanea*. 1854.

zur Verfügung stehen, als *Lemanea torulosa* bestimmt habe) zur Anschauung bringt. Der Vorkeim ist übrigens offenbar kein aus Sporen hervorgegangener, sondern ein aus dem unten zu erwähnenden Rhizoidenflecht gebildeter. Bezüglich des Wachstums der fructificirenden *Lemanea*-Pflanze kann ich auf die Abhandlung von Sirodot¹⁾ und die dieselbe ergänzende und berichtigende Arbeit von Ketel verweisen²⁾. Der letztere kommt (a. a. O. S. 31) zu dem Schluss: »der Thallus der Lemaneaceen erscheint in seiner Hauptmasse, dem Hohleylinder, als ein parenchymatischer Zellkörper. Verfolgen wir diesen Thallus aber in seiner Entwicklung, so lässt sich derselbe auffassen als ein System verzweigter Zellfäden, die grossentheils durch eine zähe Intercellularsubstanz fest mit einander verkittet sind«; ein Resultat, welches mit den allgemeinen Anschauungen von Nägeli und Schmitz über den Florideenthallus in Einklang steht. Mit andern Worten: wie der Flachspross von *Placophora* angesehen werden kann, als bestehend aus miteinander »verkitteten« Polysiphoniafäden, so auch der *Lemanea*-Thallus als bestehend aus miteinander (von Anfang an) zusammenhängenden einfachen Zellfäden. Bei *Placophora* treten die Componenten bei der Fructification weiter auseinander, so auch bei *Lemanea*; sowohl bei der Antheridien- als der Prokarpbildung (im Innern der Pflanze) treten Zellfäden auf. Vermöge eines Analogieschlusses, dessen Prämissen man nicht wird als unbegründete bezeichnen können, sehen wir in der Vorkeimbildung von *Lemanea* ebenso wie in der von *Placophora* die ursprüngliche Form des Thallus, welche ja auch übereinstimmt mit der zahlreicher anderer Florideen, die der Fructification vorausgehende als eine später aufgetretene Complication. Ich halte es aber für eine blosse Wortfrage, ob man den Vorkeim mit diesem Wort oder wie Sirodot (der auf die allgemeinere Seite der Frage gar keine Rücksicht nimmt) als »thalle proprement dit« und die eigentliche *Lemanea*pflanze als »individu fructifère« bezeichnen will, dagegen möchte ich zweierlei hier noch anführen. Einmal, dass die fructificirende *Lemanea*pflanze Wurzelorgane bildet, welche mit den Vorkeimfäden übereinstimmen, und wie diese zum Ausgangspunkt neuer *Lemanea*-Pflanzen werden können, dass also *Lemanea* sich in dieser Beziehung ganz ebenso verhält, wie die beblätterte Moospflanze, ferner darauf, dass der Vorkeim unter Bedingungen zu leben vermag, unter denen die »fructificirende« *Lemanea*pflanze nicht erscheinen kann. Sirodot (a. a. O. S. 34) führt einen solchen durch Abnahme der Wassermenge bedingten Fall an, die Anlagen der *Lemanea*-Sprosse am Vorkeim waren verkümmert. Dass die Vorkeimfäden sich von einem, aus (durch

1) Sirodot, *étude anatomique, organogénique et physiologique sur les algues d'eau douce de la famille de Lemnaceae*. Ann. d. scienc. nat. V ser. bot. T. XVI.

2) Ketel, *Anatomische Untersuchungen über die Gattung Lemanea*, Inaugural-Dissertation, Greifswald, 1887.

Druck) polyedrischen Zellen gebildeten »tissu proembryoniforme« erheben, betrachte ich als eine Anpassung an den Standort. Diese aus dichtgedrängten Fäden zusammengesetzte Sohle ist eine Vorrichtung, um den Vorkeim und damit auch die jungen Lemanea-pflanzen an den Steinen zu befestigen – bekanntlich wächst Lemanea nur in ziemlich rasch fließenden Bächen, in unsern Bergregionen ebenso wie z. B. in den Bergbächen Südeuropa's (in der Restonika z. B. sammelte ich vor Jahren zahlreiche Exemplare). Ob der Vorkeim, im Gegensatz gegen die fructificirenden Lemanea-Pflanzen perennirt, ist noch nicht sicher festgestellt, nach Analogie mit *Batrachospermum* aber nicht unwahrscheinlich. Vermuthlich werden sich in diesem Punkt, wenn erst einmal die Keimungsverhältnisse einer grösseren Anzahl Florideen bekannt sind, ähnliche Verschiedenheiten vorfinden, wie bei den Moosen.

Lemanea-Vorkeime sind früher theilweise als Arten der Algengruppe *Chantransia* beschrieben worden (*Chantransia amethystina*). Noch viel mehr war dies der Fall für die Vorkeime von *Batrachospermum*. Derselbe ist von Sirodot¹⁾ eingehend untersucht worden. Versuchen wir es, aus der Darstellung dieses Algologen das Wesentliche herauszuschälen, so lässt sich dasselbe etwa in folgender Weise zusammenfassen.

1) *Batrachospermum* besitzt (wie Lemanea) eine heteroblastische Keimung (s. o. S. 1).

2) Bei normalen Bedingungen, vor Allem bei reichlichem Lichtzutritt, erreicht der Vorkeim nur geringe Grösse, an ihm entstehen die eigentlichen *Batrachospermum*-pflanzen.

3) Bei schwacher Beleuchtung entwickelt sich der Vorkeim üppiger, üppig entwickelte Vorkeime sind als *Chantransia* Arten beschrieben worden. Auch an diesem können *Batrachospermum*-Pflanzen entstehen; sind die Anlagen der letzteren zu weit vom Substrat entfernt, so verkümmern sie.

4) Die Vorkeime können sich selbständig durch Gonidien fortpflanzen.

5) Aus den Berindungsfäden der *Batrachospermum*-Pflanzen können sich secundäre Vorkeime entwickeln.

Diese Sätze sind nicht alle ganz im Einklange mit den Anschauungen Sirodot's. Der letztere unterscheidet zwischen einem »prothalle« und einer »forme asexuée«. Die Unterscheidung zwischen beiden ist aber, wie Askénasy in einem Referat über die Sirodot'sche Abhandlung bereits mit Recht hervorgehoben hat (*Botan. Zeitung*, 1885, S. 733) eine durchaus künstliche und unhaltbare, »*Chantransia*« stellt eben üppig entwickelte Vorkeime vor. Die letzteren bestehen ähnlich wie bei Lemanea aus zwei

1) Sirodot, *les Batrachospermes*, Paris 1884; in diesem Werke werden die Resultate in breitester Darstellung gegeben. Dem Leser wird jede Einzelheit des Ganges der Untersuchung u. s. w. mitgetheilt. Wohin soll es führen, wenn die Entwicklung aller Pflanzengattungen mit gleicher Ausführlichkeit dargestellt würde?

Theilen, aus dem Substrat anliegenden, kriechenden, und aus abstehenden Fäden, bei *Batr. vagum* aber hat das »prothalle« die Fähigkeit, sich durch Sporen ungeschlechtlich zu vermehren, wie dies bei den »Chantransien« der Fall ist; die meisten Süßwasser-Chantransien stellen Vorkeime von *Batrachospermum* vor, von einem Generationswechsel aber können wir hier nicht sprechen, denn auch an den Chantransia-Arten entstehen *Batrachospermum*-Sprosse, während, wenn ein Generationswechsel vorhanden wäre, aus den Chantransiasporen *Batrachospermum*pflanzen (resp. zunächst der Vorkeim derselben) hervorgehen müssten. Man denke doch an den oben kurz angeführten Fall meiner *Lejeunia Metzgeriopsis*. Auch dort trägt der Vorkeim massenhaft Brutknospen, will man ihn deshalb als »forme asexuée« bezeichnen? Dann hätte dieses Lebermoos zwei asexuelle Generationen, und in der Mitte eine geschlechtliche. Der Widersinn einer solchen Deutung leuchtet ein. Vielmehr zeigt sich bei genauerer Betrachtung, dass Brutknospenbildung (und Brutknospen oder »sporules« sind ja in diesem Falle dasselbe) in vielen Verwandtschaftskreisen auftreten, ohne dass diese Thatsache eine besondere morphologische Bedeutung hätte. So findet sich Brutknospenbildung z. B. bei *Vittaria* und *Monogramme*¹⁾ an den Prothallien, während andere *Polypodiaceen* — soweit deren Prothalliumentwicklung bekannt ist — dieselbe nicht haben etc. Mithin sehen wir auch bei den *Batrachospermum*vorkeimen in derselben nichts Anderes als eine Erscheinung von zunächst rein biologischem Interesse, welche geeignet ist, die Vorkeime zu vervielfältigen. Von biologischem Interesse ist ferner, dass die Vorkeimform unter äusseren Bedingungen zu leben vermag, unter denen *Batrachospermum* sich nicht entwickeln kann: »les conditions de lumière les plus favorables au développement du *Batrachosperme* entravent celui du *Chantransia* et vice versa, de telle sorte, que sous des influences du milieu diamétralement opposées, l'espèce sera représentée par une forme ou par l'autre« (Sirodot a. a. O.). In dieser Erscheinung werden wir vielleicht ebenso wie bei *Lemanea* einen Grund mit dafür erblicken dürfen, dass sich die Vorkeimform d. h. nach unserer Auffassung die ursprüngliche Thallusform hier so lange erhalten hat. Im Uebrigen entsteht *Batrachospermum* sowohl auf dem »prothalle« als auf *Chantransia* »par la métamorphose d'une sommité en un prolongement hétéromorphe à ramification verticillée«²⁾. Die Entwicklung der Berindungsfäden zu einem »secundären Prothallium« entspricht, wie bei *Lemanea*, ganz den Erscheinungen bei den Laubmoosen, der Umbildung der »Rhizoiden« zu Protonemafäden resp. dem Auftreten der letzteren auf ersteren.

1) Goebel, morph. u. biol. Studien, S. 74 ff.

2) Den von Sirodot angegebenen Zusammenhang von *Chantransia* und *Batrachospermum* habe ich auf Grund eigener Untersuchung schon früher bestätigt, vgl. Bot. Zeit., 1879, pag. 10.

2) Laubmoose.

Der Vorkeim der Laubmoose, ursprünglich unter dem Gattungsnamen *Protonema* zu den Algen gestellt, gehört zu den bekanntesten Beispielen abweichender Jugendformen. Indess ist z. B. noch nicht bekannt, von welchen äusseren Bedingungen die Anlage von Moosknospen am *Protonema* abhängig ist, ob dazu z. B. ähnlich wie bei *Batrachospermum* höhere Lichtintensität erforderlich ist, als zum Wachsthum des Vorkeims selbst. Bezüglich der Entstehung desselben kann auf die Lehrbücher verwiesen werden. Eine der sonderbarsten, in ihrem Zustandekommen aber noch nicht genügend aufgehellten Eigenthümlichkeiten ist die schiefe Stellung der Querwände in den unterirdischen Theilen des *Protonema's* (auch an den oberirdischen Theilen treten gelegentlich schiefgestellte Querwände auf). Ich habe früher schon¹⁾ die Vermuthung ausgesprochen, »dass die schiefe Stellung der Querwände in den Rhizoïden dadurch zu Stande kommt, dass eine ursprünglich rechtwinkelig zur Fadenachse orientirte Zellplatte in die schiefe Stellung verschoben wird, was um so leichter möglich ist, als die Zellwände zu ihrer Ausbildung hier relativ sehr lange brauchen«; und zwar geht die Ausbildung derselben nicht immer in progressiver Reihenfolge vor sich, man findet zwischen ausgebildeten Zellwänden solche von kaum wahrnehmbarer Dicke. Auch die Thatsache, dass ein an das Licht tretender Faden nach einiger Zeit ergrünt und dann rechtwinklig gestellte Querwände zeigt, so wie die a. a. O. pag. 384 angeführte Erfahrung zeigen, dass die schiefe Stellung der Wände in den unterirdischen Theilen des *Protonema's* und den Rhizoïden durch äussere Bedingungen hervorgerufen wird. Damit ist die früher von Müller²⁾ u. a. aufgestellte Analogie zwischen der Segmentirung des Moosstammes und des *Protonema's* hinfällig, letzteres theilt nur mit vielen Algenfäden die Eigenschaft, dass die Theilungen (abgesehen von Verzweigungen) nur in den Spitzenzellen vor sich gehen, wenigstens sind intercalare Theilungen bis jetzt nicht mit Sicherheit bekannt. Das Vorkommen von Wurzelfäden mit schief gestellten Querwänden ist übrigens gar kein allgemeines. Bei der Aussaat von Sporen von *Physcomitrium pyriforme* auf feuchte Erde, entwickelte das *Protonema* nur ein ganz und gar unbedeutendes Wurzelsystem, die Fäden desselben hatten gerade Querwände, wie ja auch die ersten Querwände der in die Erde eindringenden *Protonemafäden* gerade zu sein pflegen. Ebenso bildete bei einer Wasserkultur desselben Mooses, welche von unten beleuchtet wurde, das *Protonema* dicke, kräftig grüne verzweigte Fäden, und solche, die etwa 6mal dünner waren und in ihren Zellen nur blassgrüne Chromatophoren führten. Die letzteren Fäden ent-

1) Die Muscineen pag. 385 (Schenk's Handbuch II.)

2) Müller-Thurgau, die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose, Arb. des bot. Inst. in Würzburg, I. Bd. p. 175.

sprechen offenbar den »Rhizoiden«, besaßen aber gerade Querwände; in den grünen Fäden sind die Querwände übrigens auch nicht selten schief, aber mehrere auf einander folgende parallel gestellt. Auch bei dem auf Farnblättern wachsenden Laubmoos, welches ich früher beschrieben habe, sind die Querwände der zu Haftorganen ausgebildeten »Rhizoiden« gerade. Demgemäss kann also die Stellung der Wände, so sehr sie bezüglich der Bedingungen ihres Zustandekommens noch eine genauere Untersuchung verdient, hier nicht in Betracht kommen. Dagegen möchte ich die früher von mir aufgestellte Behauptung, dass alle Moosvorkeime sich auf die Fadenform zurückführen lassen, hier etwas näher begründen, namentlich auch die Angabe, dass eine Verschiedenheit in der Entwicklung des Protonema's bei Sphagnum, je nachdem die Sporen in Wasser oder auf Erde keimen, nicht vorhanden ist, während auf Grund von Schimper's Darstellung bisher in allen Lehrbüchern von einer Wasserform und einer Landform des Protonema's die Rede war. — Zunächst sind aber hier anzuführen die Fälle, in welchen das Protonema noch fadenförmig ist, aber anders gebildete Anhangsgebilde besitzt. Dies ist, soweit bis jetzt bekannt, der Fall bei Tetraphis, Tetradontium, Oedopodium, Diphyscium. Den unrichtigen Schilderungen gegenüber, wie sie sich z. B. bei Lürssen (Med. pharm. Botanik I. p. 460) finden, habe ich hervorgehoben, dass es sich bei diesen Moosen keineswegs um eine Uebereinstimmung mit Sphagnum handelt, bei diesem wird die Hauptachse flächenförmig, bei den genannten Moosen dagegen sind es nur einzelne seitliche Protonema-äste, die sich zu Zellflächen oder Zellkörpern umbilden, welche die Bedeutung von Assimilationsorganen haben. Als Beispiel sei hier Diphyscium foliosum angeführt. Präparirt man Pflänzchen dieses Mooses frei, so zeigen sich dem Rhizoidenfilz, der von der Stammbasis oder von abgetrennten Blättern etc. ausgeht, aufsitzend in sehr grosser Zahl Gebilde, welche lebhaft grün sind, und annähernd die Form eines schildförmigen Blattes haben: einem kürzeren oder längeren stielförmigen Zellkörper sitzt oben eine Platte an, welche in der Mitte gewöhnlich etwas concav vertieft ist (Fig. 3, Taf. I.). Von der Basis dieses Assimilationsorganes gehen Rhizoiden aus. Uebrigens ist die Form dieser Gebilde keine constante, gelegentlich setzt sich die obere Fläche nicht rechtwinklig an den Stiel an, sondern so schief, dass sie direct in den Stiel übergeht. Die Entwicklung, auf die ich hier ebensowenig als auf weitere Einzelheiten näher eingehen will, wird aus den Figuren 5 u. 6, Taf. I. erhellen; bemerkt sei nur noch, dass gelegentlich auch in den Enden langgestreckter Protonemafäden Längstheilungen auftreten. Die Keimung der Sporen habe ich leider, da meine Aussaaten erfolglos blieben, nicht beobachten können; nach Berggren's¹⁾ Figuren kann auch die Spitze des Keimfadens zur

1) Berggren, Proembryot hos Diphyscium och Oedipodium, botaniska notiser utg. af Nordstedt 1873 S. 109.

Bildung eines Assimilationsorganes verwendet werden, es wäre von Interesse zu erfahren, ob dies die Regel ist, oder ob, wie bei den aus Rhizoiden etc. hervorgegangenen Protonemafäden die Assimilationsorgane gewöhnlich aus der Umbildung seitlicher Protonemafäden entstehen, wie dies letztere z. B. auch für die flachen einschichtigen Protonemafäden von *Tetraphis* gilt. Neue Moosknospen sah ich meist nicht an der Basis der Assimilationsorgane (wie man erwarten könnte, und auch zuweilen der Fall ist) entspringen, sondern auf dem Fadenprotonema. Dies wird indess weniger auffallend erscheinen durch eine — meines Wissens bei andern Moosprotonemen noch nicht beobachtete — Eigenthümlichkeit, die nämlich, dass die Protonemafäden vielfach mit einander in Verbindung stehen. Man sieht Aeste von einem Protonemafaden zu einem andern verlaufen, dessen Oberfläche sich die Astspitze so fest anlegt, dass es aussieht, als wäre der Ast hier inserirt. Eine offene Verbindung an der Anlegungsstelle habe ich zwar nicht beobachten können, allein dass auf diese Weise ein Stoffaustausch zwischen den so verbundenen Protonemafäden stattfinden kann, scheint mir zweifellos; es ist ein ähnlicher Fall, wie er bei Tannen, deren Wurzeln verwachsen, beobachtet wird, und wie auf diese Weise bekanntlich der Stumpf einer abgehauenen Tanne von den Wurzeln der andern aus ernährt werden kann, so wird auch bei dem *Diphyscium*-Protonema die Verbindung der Protonemafäden eine reichlichere Ernährung der Moosknospen ermöglichen. Dass bei *Diphyscium* ein aus verzweigten Zellfäden bestehendes Protonema vorliegt, an dem einzelne Aeste sich abweichend ausbilden und zu Zellkörpern werden, dürfte aus dem Angeführten hervorgehen.

Die ersten Keimungsstadien der *Sphagnum*sporen stimmen ganz mit denen der Bryineen überein, es bildet sich ein Keimfaden, aus dessen Basis seitliche Fäden entspringen, welche die Funktion von Wurzeln haben und wie die der übrigen Laubmoose vielfach auch schief gestellte Querwände zeigen. Hofmeister¹⁾, welcher die Thatsache, dass bei der Keimung von *Sphagnum* »Anthoceros-ähnliche krause Zellflächen« entstehen, zuerst entdeckte, gibt aber den Sachverhalt nicht treffend an, wenn er sagt, die ersten Entwicklungsstufen der *Sphagnum*vorkeime seien vielverzweigte Zellreihen »auf feuchter Erde keimend, wird eine der Verästelungen des südlichen Vorkeims zur Zellfläche«. Es sind keineswegs gleichwerthige Verästelungen vorhanden. Die Hauptachse des Keimlings verzweigt sich vielmehr, abgesehen von offenbar pathologischen Ausnahmefällen, überhaupt nicht, sondern wird, ebenso wie bei einer keimenden Farnspore zur Zellfläche²⁾. Ich will auf die Zelltheilungen, welche diesen

1) Hofmeister, zur Morphologie der Moose. Ber. der Kön. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. math. physik. Classe 1854.

2) In seltenen Fällen sah ich sie in ein »Rhizoid« übergehen.

Vorgang begleiten, unter Verweisung auf die Figuren 7—10 nicht eingehen, sondern hier nur hervorheben, dass namentlich bei schwächtigen, schlecht ernährten Vorkeimen zuweilen eine »zweischneidige« Scheitelzelle auftritt (Fig. 9, 10), während bei kräftig wachsenden eine solche nicht vorhanden ist, bei diesen findet vielmehr die fächerförmige Anordnung der Antiklinen statt, eine Verschiedenheit, welche wieder zeigt, wie wenig Bedeutung derartigen Verhältnissen im Allgemeinen beizulegen ist.

Schimper's¹⁾ Angaben über die Entwicklung der Sphagnumvorkeime kann ich nach wiederholter Nachuntersuchung nicht bestätigen. Bei im Wasser keimenden Sporen soll, je nachdem mehr oder minder günstige Umstände vorhanden sind, der Vorkeim entweder fadenförmig bleiben und sich »à l'infini« verzweigen, oder »il montre, à une ou plusieurs extrémités de ses ramifications des renflements qui, examinées de plus près, présentent un aspect tuberculeux . . . ce sont là les commencements des jeunes plantes«. Nun zeigen aber meine Untersuchungen unzweifelhaft, dass Schimper in seinen Figuren 12 und 15, die er zu seiner soeben angeführten Angabe citiert, nicht die Anfänge junger Sphagnumpflanzen, sondern die junger Vorkeimflächen vor sich hatte, welche, wie das im Wasser der Fall zu sein pflegt, lange verzweigte Wurzelfäden gebildet hatten; auf Fig. 16 wird unten zurückzukommen sein.

Ich liess Sporen von *Sph. recurvum*, *acutifolium*, *cuspidatum*, *cymbifolium*, *squarrosum* in und auf Wasser keimen und erhielt stets Zellflächen. Das Fadenstadium ist (wohl wegen der schwächeren Beleuchtung) bei der Keimung ein länger andauerndes, aber schliesslich gingen die Endzellen der Vorkeime, soweit dieselben nicht überhaupt Kümmerlinge blieben (Fig 14), in Flächen über. Dies war auch der Fall bei Sporen von *Sph. cymbifolium*, welche in Nährlösung ausgesät wurden; in diese wurde ein lebhafter Luftstrom geleitet, welcher die Sporen durcheinander wirbelte. Trotzdem bildeten sich Zellflächen, ebenso bei *Sph. squarrosum* aus Sporen, welche unter Wasser auf Torf ausgesät wurden. Ein mit Flächenvorkeimen von *Sph. cuspidatum* besetzter Torfwürfel wurde einen Monat in Wasser gelegt, die Vorkeime wuchsen flächenförmig weiter, sie bildeten nur theilweise schwächere Lappen als an der Luft, was ebenfalls wohl der Beleuchtungsdifferenz zuzuschreiben sein dürfte. Auf die Art der Verzweigung, Adventivprossbildung etc. möchte ich hier nicht näher eingehen. — In den »Studien« habe ich hervorgehoben, dass die zur Fläche werdende Hauptachse des Sphagnumkeimlings dem Keimfaden der Moose entspreche²⁾ und also den Wurzelzweigen des Vorkeims ursprünglich

1) Schimper, histoire nat. des Sphaignes (Mem. présentées par divers savants à l'académie des sciences Tom. XV 1858).

2) Dies geht auch daraus hervor, dass auch bei Spagnum in abnormen Fällen die Vorkeimspitze in ein Rhizoïd übergehen kann.

gleichwerthig sei; da nun bei den übrigen Moosen die Wurzelzweige des Protonema's in grüne, assimilirende übergeführt werden können, so sei das auch für Sphagnum wahrscheinlich. Eine solche Umbildung zu beobachten, war mir aber damals nicht gelungen, trotzdem schon eine Angabe von Hofmeister — welche aber nur durch eine mancherlei Deutung zulassende Figur gestützt wird — darauf hindeutet. Inzwischen habe ich reichlich Gelegenheit gehabt, mich davon zu überzeugen, dass meine Vermuthung richtig war, und dass in der That die Wurzeläste von Sphagnum-Vorkeimen an ihrer Spitze in Flächen übergehen können. Ich beobachtete dies in nicht wenigen Fällen an Sphagnumprotonemen, welche in einer Wasserkultur aus einer im Schwarzwald gesammelten, aber damals leider nicht bestimmten Art erwachsen. So war z. B. an einem Vorkeim, der schon eine Sphagnumknospe hervorgebracht hat, einer der langen Wurzelzweige an seiner Spitze in eine Zellfläche übergegangen Taf. I, Fig. 11. Damit ist eine willkommene Bestätigung meines aus andern Prämissen abgeleiteten Schlusses geliefert. Die Wurzelzweige der Sphagnum-Vorkeime sind, wie Niemand bestreiten wird, denen der Bryineen-Vorkeime gleichwerthig nach Form und Function; dass sie in Flächen übergehen, zeigt, dass sie dem kurz bleibenden, bald zur Fläche werdenden primären Keimfaden gleichwerthig sind. Umwandlung von Zellfäden in Zellflächen kommt ja auch sonst vor, ich erwähne hier nur die Algengattung Prasiola, welche einer Weiterentwicklung einer Fadenalge, die früher als besondere Gattung Hornidium aufgestellt wurde, entstanden ist. (Bezüglich des Näheren verweise ich auf eine im hiesigen Institut ausgeführte eingehende Arbeit über Entwicklung und Formenkreis von Prasiola, von Herrn Imhäuser.)

Um auf Schimper's Figuren, welche die Existenz eines Fadenprotonema's beweisen sollen, zurückzukommen, so möchte ich bezweifeln, ob die Fig. 18 überhaupt zu Sphagnum gehört, wenigstens habe ich nie etwas Derartiges gesehen, während in der in den Lehrbüchern (vergl. Grundzüge der Systematik Figur 133) mehrfach wiedergegebenen Figur pr. nicht die Anfänge junger Pflanzen, sondern von Protonemaflächen bedeutet, und zwar ist die oberste aus dem Hauptkeimfaden, die untere aus einem »Rhizoïd« hervorgegangen.

Eine eigenthümliche Erscheinung, welche mit Bezug auf die Keimung mancher Lebermoose von Interesse ist, beobachtete ich bei einer Anzahl Vorkeime von *Sph. squarrosum*. Bei ihnen hatten sich rechtwinklig zur Richtung des Keimfadens Zellflächen entwickelt, deren Bildung in ähnlicher Weise begann wie die der Keimscheiben mancher Marchantien. Es bildeten sich aus der Endzelle zunächst Quadranten, welche dann zu einer Zellfläche wurden, deren Schicksal nicht weiter verfolgt wurde. In andern Fällen scheint das Schildförmigwerden übrigens erst nachträglich zu geschehen. (Vgl. Fig. 12, 13).

Den verwickeltst gebauten Vorkeim von allen Laubmoosen besitzt *Andreaea*; wir verdanken die Kenntniss desselben den Arbeiten von Berggren¹⁾ und einer vorzüglichen Untersuchung von Kühn²⁾. Ich möchte hier nur darauf hinweisen, dass die interessanten Vorkeimbildungen von *Andreaea* abzuleiten sind von der Fadenform und dass ferner dieselben eine ausgezeichnete Anpassung an ihren Standort zeigen, womit eine wichtige Abweichung von der sonstigen Moosvorkeimform in Beziehung steht.

Zunächst weicht von den übrigen Moosen ab die erste Keimung, indem die Spore durch zwei sich rechtwinklig schneidende Wände in vier Zellen zerlegt wird, eine oder mehrere Zellen wachsen dann zu Fäden aus. Indess zeigt eine Abbildung Berggrens (Taf. I Fig. 3), dass die Spore auch direct zum Faden auswachsen kann.

Vor Allem aber ist für uns von Interesse, dass, wie Kühn angiebt eine Unterbrechung der Vegetation »durch niedrigere Temperatur oder Trockenheit« eine andere Entwicklung veranlasst: es wird die Spore dann zu einem Zellkörper, der, wie nicht näher ausgeführt zu werden brauchi, besser im Stande ist, Austrocknung zu ertragen, als Zellfäden. Wie wir sehen werden, schlägt bei manchen Lebermoosen von vornherein die Sporenkeimung diesen Weg ein. Auch aus diesem Zellkörper gehen weiterhin Zellfäden hervor, die der Hauptsache nach mit denen anderer Moose übereinstimmen. Später aber wird das Protonema zu einer vielfach gelappten Gewebeplatte, welche sich der Unterlage dicht anschmiegt. Bekanntlich wachsen die *Andreaea*-Arten auf Felsen, namentlich Urgestein, wo eine Anheftung durch Rhizoïden nicht, oder doch nicht in ausgedehnter Masse stattfinden kann. Die Bildung einer Gewebeplatte bildet demnach, wie ich früher hervorhob³⁾, hier die Möglichkeit einer festeren Anheftung des Protonema's an das Gestein, sie entspricht biologisch vollständig der Bildung eines »Thallus« bei den Podostemoneen, der ebenfalls ein festes Anhaften an dem Gestein ermöglicht; von diesen Platten können übrigens als Seitenzweige wieder Protonemafäden ausgehen. Ausserdem besitzt das *Andreaea*-Protonema nun noch Assimilationsorgane, theils ähnlich wie die von *Tetraphis*, theils in Form von radiären, aufrecht wachsenden kleinen Vorkeimbäumchen, welche den oben beschriebenen Assimilationsorganen von *Diphyscium* verglichen werden können. Das Angeführte wird, wie ich glaube, genügen, um den oben aufgestellten Satz zu erhärten und zu zeigen, dass die Vorkeimbildung der Moose, sich auf die Form verzweigter Zellfäden zurückführen

1) Berggren, Studier öfver mossornas byggnad och utveckling. I. *Andreaeaceae*. Lund 1868.

2) Kühn, zur Entwicklungsgeschichte der *Andreaeaceen* in Schenk und Lürssen, Mittheilungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik I. 1870.

3) Pflanzenbiol. Schild. I. Theil.

lässt, eine Form, welche bei manchen Arten bestimmte Abänderungen erfahren hat. Wir können die Vorfahren der Moose uns denken als algenähnliche Thallophyten, bestehend aus verzweigten Zellfäden, an denen die Geschlechtsorgane sassen; ebenso wie bei den oben besprochenen Moosen erhielten die die Geschlechtsorgane tragenden Sprosse eine höhere Ausbildung, wodurch dann der übrige Theil der Pflanze als »Vorkeim« erscheint. Zunächst wird zu untersuchen sein, inwiefern dies auch für die Lebermoose gilt resp. anzunehmen ist.

3. Lebermoose.

1) Ist eine Zurückführung der verschiedenen Vorkeimformen auf eine gemeinsame Ausgangsform möglich, 2) ist die Ausbildungsform der Vorkeime innerhalb der einzelnen Verwandtschaftskreise eine jeweils übereinstimmende, 3) lassen sich »Anpassungen« (ein Angepasstsein) an äussere Lebensbedingungen, und 4) eine Einwirkung der letzteren auf die Vorkeimbildung nachweisen? Zunächst ist hervorzuheben, dass das vorhandene Beobachtungsmaterial namentlich für die zwei letzten Fragen ein noch recht mangelhaftes ist, und dass eine Entscheidung auch der ersten um so schwieriger ist, als bei den Lebermoosen, wie mir neuere Untersuchungen zeigten, die Mannigfaltigkeit der Vorkeimbildung eine noch grössere ist, als bei den Laubmoosen. Meine früher ausgesprochene gegentheilige Ansicht¹⁾ ist dementsprechend nicht richtig. Auch die Fälle, in denen dem »Vorkeim« der Löwenantheil an der Entwicklung der Pflanze zukommt, sind bei den Lebermoosen häufiger als bei den Laubmoosen. Fälle, in denen die beblätterte Pflanze, welche die Geschlechtsorgane trägt, als Anhängsel des Vorkeims erscheint, sind bei den Laubmoosen bis jetzt nur unter den Phascaceen bekannt. Bei den Lebermoosen kommen in Betracht, (und wahrscheinlich wird die Zahl der Fälle bei genauerer Untersuchung der Tropen noch steigen)

1) *Lejeunia Metzgeriopsis* Goeb. (*Metzgeriopsis pusilla*) in Java auf Blättern von *Ophioglossum pendulum*; Metzgeria ähnlicher, reich verzweigter Thallus, welcher sich durch Brutknospen fortpflanzt, die beblätterten Pflanzen als kleine, die Geschlechtsorgane tragende Knospen aus den Scheitelzellen des Thallusäste entspringend.

2) *Cephalozia* (*Protocephalozia*) *ephemeroides* Spr.²⁾. In den Wäldern am Rio Negro. Aus einem, dem von *Ephemerum* ähnlichen, also aus verzweigten Fäden bestehenden Vorkeime, entstehen beblätterte Knospen, welche die Geschlechtsorgane hervorbringen, ein rein vegetatives Wachstum aber, wie es scheint, nicht haben.

1) Die Muscineen S. 383.

2) Spruce, *Hepaticae amazonicae et ondinae*. Transactions of the botanical society. Edinburgh, vol. XV.

3) *Cephalozia* (*Pteropsiella*) *frondiformis* Spr., am Rio Negro, Uaupés und Casiquari; ein bandförmiger, mit einer mehrschichtigen Mittelrippe versehener Thallus, welcher einem thallosen Lebermoose gleicht und sich durch auf der Bauchseite der Mittelrippe entspringende Sprosse vermehrt, bringt als beblätterte Sprosse solche, welche die Geschlechtsorgane tragen, dieselben entspringen ebenfalls auf der Unterseite, die männlichen »Kätzchen« sind ausserdem »raro in frondis ipsius apice terminales«.

Dazu kommt, dass auch bei den Formen, welche beblätterte Stämmchen haben, einige in ihren Blattformen auf einer Stufe stehen bleiben, wie sie sonst im Keimstadium anderer beblätterter Formen vorkommt, während wieder diejenigen Sprosse, welche die Geschlechtsorgane tragen, wohl entwickelte Blätter haben, so dass die Beziehung der Geschlechtsorgane zu einer höheren Ausbildung der sie tragenden Sprosse unverkennbar ist. Dahin gehört *Zoopsis*, bezüglich deren ich auf meine frühere Mittheilung verweise, ferner, wie ich hinzufügen kann, ein javanisches Lebermoos, welches ein namhafter Algologe unter dem Namen »*Kurzia crenacanthoïdea*« als Alge, und zwar als muthmassliche Floridee beschrieben hat¹⁾. (Genauerer darüber in den Annalen des Buitenzorger Gartens.)

Die Frage nach der Bedeutung der Jugendformen gestaltet sich also hier zu einer besonders interessanten, aber auch sehr schwierigen, zu deren Lösung noch zahlreiche Untersuchungen erforderlich sein werden.

Versuchen wir zunächst die zweite der oben aufgeworfenen Fragen zu beantworten, wobei nur einige Gruppen als Beispiele herausgegriffen werden sollen.

I) Anakrogyne Jungermannien.

Aneura und Metzgeria.

Beide Arten sind nahe verwandt, *Aneura palmata* bildet nach Kny's²⁾ Beschreibung verzweigte Zellfäden, aus den Seitenzweigen (wohl auch aus der Hauptachse) entwickeln sich Zellflächen, welche mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen. Leitgeb³⁾ fand bei derselben Art, dass die Zellfläche in der Regel aus dem Hauptstrahl, einer kurzen Zellreihe sich entwickelt; in der Endzelle wird durch eine schief zur Fadenlängsachse gerichtete Theilungswand die Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle eingeleitet. Daran schliesst sich die Keimung von *Metzgeria*, welche ich an *Metzgeria furcata* untersuchte, nahe an (vgl. Taf. I Fig. 15, 16, 17). Nur ist hier der Keimfaden äusserst kurz, auf eine Zelle verringert. Die keimende Spore findet man nach einiger Zeit in zwei ungleich grosse

1) v. Martens, *Kurzia crenacanthoïdea*. Flora 1870. S. 417.

2) Kny, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der laubigen Lebermoose. Pringsh. Jahrb. IV. S. 89.

3) Unters. über die Lebermoose. III. S. 48.

Zellen getheilt, die grössere stellt hier den Keimfaden dar, in der kleineren wird sofort die Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle eingeleitet. So besteht also hier der »Vorkeim« nur aus einer Zelle, deren Bedeutung aber durch den Vergleich mit *Aneura* deutlich wird.

Pellia soll unten kurz erwähnt werden.

II) Akrogyne Jungermannieen.

Aus den Untersuchungen von Groenland, Hofmeister und Leitgeb und meinen eigenen unten zum Theil anzuführenden lässt sich ein klares Bild der Sachlage deshalb noch nicht gewinnen, weil der Einfluss äusserer Faktoren auf die Gestaltung des Vorkeims noch zu wenig bekannt ist. Es sei deshalb nur Folgendes erwähnt:

1) Bei einer Anzahl von Formen bildet sich ein verzweigter oder unverzweigter Zellfaden, dessen Endzelle sich dann in eine Sprossscheitelzelle verwandelt, z. B. *Lophocolea*, *Chiloscyphus*, *Jungermannia bicuspadata*.

2) Der Keimfaden wird sehr früh schon zur Zellfläche mit zweischneidiger Scheitelzelle, aus der die dreiseitige Sprossscheitelzelle hervorgeht. So nach meinen Untersuchungen bei *Lejeunia*. Ich habe die Keimung verfolgt¹⁾ bei *Lejeunia serpyllifolia* (deren Zusendung nebst zahlreichen andern Lebermoosen ich Herrn Jack in Konstanz verdanke),

und damit übereinstimmend waren eine Anzahl von Keimungsstadien tropischer, blattbewohnender *Lejeunien*, welche ich an Herbarmaterial auf Farnblättern antraf. Bei *L. serpyllifolia* verhält sich die Sache folgendermassen (vergl. Fig. 4). Die eigenthümlich langgestreckte Spore wird zunächst durch eine auf der Längsachse rechtwinklig stehende Wand halbiert. In der einen Zelle leitet eine schief geneigte Querwand die Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle ein, die andere Zelle bleibt entweder ungetheilt oder zerfällt durch eine Längswand in zwei nebeneinander liegende Zellen (Fig. 5, 2). Die Theilungen der aus der Scheitelzelle hervorgegangenen Segmente will ich, unter Verweisung auf die Figuren, nicht näher erörtern und nur bemerken, dass bei *Lej. gracillima* Goeb. (vgl. Pflbiol. Schild.) der Vorkeim eine äusserst schmale Zellfläche darstellt,

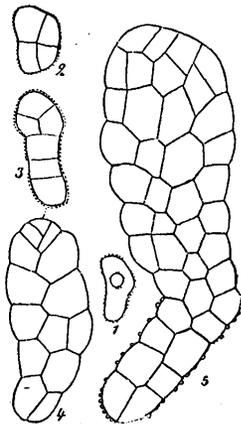


Fig. 4. 1-4 Keimung v. *Lejeunia serpyllifolia*, Exospor durch Punktirung angedeutet. 5 Vorkeim einer südamer. *Lejeunia*.

indem hier die Segmente keine periklinen Theilungen mehr erfahren. Aus der zweischneidigen Scheitelzelle bildet sich dann nach einiger Zeit eine dreischneidige: die des beblätterten Sprosses (vgl. Fig. 18 auf Taf. 1).

1) Vgl. Pflanzenbiol. Schilderungen I. Theil.

Der geschilderte Vorgang ist der häufigste. Es kann aber auch (wahrscheinlich bei schwächer beleuchteten Keimlingen) z. B. ein 4—5 zelliger Zellfaden entstehen, in dessen Endzelle dann die zweischneidige Scheitelzelle auftritt, zuweilen entwickelt sich auch die Vorkeimfläche seitlich am Zellfaden, indem eine mittlere Zelle (während die oberen und unteren ungetheilt bleiben) sich durch eine Längswand theilt, und in einer der beiden nebeneinander liegenden Zellen dann die Scheitelzelle auftritt, anderer Abweichungen nicht zu gedenken. Vergleichen wir nun den oben geschilderten Keimungsvorgang von *Metzgeria*, so werden wir ohne weiteres zu dem Schluss kommen, dass der Vorkeim von *Lejeunia* aus einem Fadenvorkeim hervorgegangen ist. Es bildet sich ja bei der Keimung zunächst ein kurzer, zweizelliger Faden, der sich bei Umständen, welche der Flächenbildung nicht günstig sind, verlängern kann, was doch so viel heisst, dass hier, ebenso wie bei der Keimung der Polypodiaceensporen die Keimung mit einem Faden beginnt, dessen Umbildung zu einer Fläche von äusseren Bedingungen abhängig ist.

Dass die auf ihrer Unterseite Haarwurzeln treibenden Vorkeime von *Lejeunia* vermöge ihrer Gestalt sehr geeignet sind, die Pflanze auf Blättern (auf denen viele tropische *Lejeunia*-Arten leben) etc. anzuheften, habe ich früher schon betont. Merkwürdigerweise kann bei einigen *Lejeunia*-Arten auch aus der beblätterten Pflanze, ohne Vermittlung der Spore wieder ein Vorkeim entstehen. So zeigt z. B. Fig. 19 Taf. I ein Stück Blattrand einer *Lejeunia*¹⁾, aus dem ein Vorkeim entspringt. Aehnliches habe ich bei *Lej. gracilima* beobachtet, wo auch aus der Blattfläche, nicht nur vom Rande Zellen zu Vorkeimen auswachsen können. Es ist dies eine Erscheinung, welche bei Laubmoosen ja häufig genug, bei Lebermoosen aber meines Wissens bisher nicht beobachtet ist.

Dass ich die früher beschriebene *Metzgeriopsis*, obwohl die Perianthbildung derselben noch nicht bekannt ist, zu *Lejeunia* stelle, gründet sich einerseits auf das übereinstimmende Wachstum des *Lejeunia*-Vorkeims mit dem des Thallus von *Metzgeriopsis* (nur dass der letztere viel reicher gegliedert ist), andererseits darauf, dass die Zellenanordnung der Brutknospen, welche sich am Thallus und an den Blättern von *Metzgeriopsis* finden, übereinstimmt mit der, welche ich für eine Anzahl *Lejeunia*-Arten nachgewiesen habe. Vielleicht ist es mir vergönnt, später auch fructificirende Exemplare von *Metzgeriopsis* untersuchen zu können, dann wird sich die Stellung derselben sicher begründen lassen. Was *Radula* und deren scheibenförmige Vorkeime, sowie die biologische Bedeutung dieser Bildung betrifft, so sei hier nur auf früher (Morph. u. biol. Studien) Gesagtes verwiesen; die bei *Lejeunia* durch die (nicht einmal immer auf-

1) Es ist ganz unmöglich, sterile tropische *Lejeunien* bei der grossen Zahl derselben zu bestimmen, wenn man nicht grosses Vergleichsmaterial zur Hand hat.

tretende) Theilung auch der zweiten Vorkeimzelle nur angedeutete allseitige Flächenentwicklung des Vorkeims ist hier eingetreten, der Vorkeim kann auch zweischichtig werden, und aus einer, nicht näher bestimm-
baren Randzelle geht die Pflanze hervor.

3) Es bildet sich bei einer und derselben Art entweder ein fadenförmiger Vorkeim oder ein Zellkörper: *Alicularia*, *Trichocolea*. Jungerm. *trichophylla*, *J. hyalina*, *Lepid. reptans*. Es ist, wie auch Leitgeb¹⁾ hervorhebt, wahrscheinlich, dass äussere Ursachen bedingen, welche Vorkeimform entstehen soll. Gerade hier haben die Untersuchungen einzusetzen und diese äusseren Bedingungen näher aufzuklären. Für uns hier kommt zunächst in Betracht, dass alle die genannten Formen ein Fadenprotonema entwickeln können, welches wir aus den oben mitgetheilten Gründen als die ursprüngliche Form betrachten. Erinnern wir uns der oben für *Andreaea* angeführten Thatsache, wonach äussere Umstände (Trockenheit etc.) bedingen können, dass die getheilte Spore statt zu einem Faden auszuwachsen, zu einem Zellkörper wird, so wird das soeben Angeführte nicht als unberechtigt erscheinen.

4) Es tritt von Anfang an ein Zellkörper auf: *Frullania*, *Madotheca* (vgl. Taf. I, 20, 21, 22). Was *Frullania* betrifft, so sind die einzigen Angaben, welche darüber vorliegen, die von Hofmeister (vgl. Untersuchungen S. 27). Nach ihm soll die Spore sich zunächst in zwei Zellen theilen, von denen die eine zur Scheitelzelle des Stämmchens wird. Ich habe davon nichts bemerken können, vielmehr scheint mir, dass die Scheitelzelle sich erst sehr viel später ausbildet, ähnlich wie bei *Radula*. Nur ist der Vorkeim nicht wie bei letztern scheibenförmig, sondern aus der Spore entsteht durch Wachsthum und dementsprechende Zelltheilungen ein eiförmiger Zellkörper, von dem, nach meiner Auffassung, eine äussere Zelle zur Scheitelzelle wird²⁾. (Taf. I Fig. 20.)

Madotheca platyphylla keimt, wie Fig. 22 zeigt, ganz ähnlich wie *Frullania*, und mit *Frullania* scheint mir trotz der Verschiedenheit des Perigons diese Gattung näher verwandt zu sein, als mit *Radula*, mit der sie gewöhnlich zusammengestellt wird. Bildung eines Fadenprotonema habe ich bei beiden Pflanzen nie beobachten können, allein wenn wir nur an das unter 3) Angeführte erinnern und bedenken, dass auch manche Pilzsporen zu einem Zellkörper werden (wobei doch niemand zweifeln wird, dass dies eine aus der gewöhnlichen Hyphenkeimung secundär entstandene Entwicklung ist), so wird auch bei *Frullania* und

1) Unters. über die Lebermoose. II. Heft. S. 68. Dasselbst die ältere Litteratur.

2) Groenland, der *Frullania* nicht zur Keimung bringen konnte, hat Hofmeister offenbar missverstanden, wenn er meint, auch bei *Frullania* sei der Vorkeim eine kuchenförmige Scheibe. Es ist dies durchaus nicht der Fall, die Angabe ist aber in die Lehrbücher übergegangen.

Madotheca die Anschauung, dass die Sporenkeimung in Form eines Zellkörpers eine, hier erblich gewordene, Umänderung der Fadenprotonema-bildung darstelle, nicht unbegründet erscheinen.

Bildung eines Zellkörpers aus der Spore und zwar schon innerhalb der Sporogonien findet auch bei einer thallosen Jungermanniee, deren Keimung oft beschrieben worden ist, statt, bei *Pellia*. Die ersten Keimungsstadien finden hier innerhalb der Sporogonien statt, und ich habe diesen Fall früher¹⁾ dem der sogenannten lebendig gebärenden Pflanzen angereiht, denn *Pellia* ist, ebenso wie die ähnlich sich verhaltende *Fegatella*, eine Bewohnerin feuchter Standorte, bei denen, wie ich a. a. O. näher auszuführen versucht habe, eine frühzeitige Entwicklung der Keime besonders häufig auftritt. Auch sind die »mehrzelligen« d. h. innerhalb des Sporogoniums gekeimten *Pelliasporen* zu rascher Weiterentwicklung dadurch eingerichtet, dass sie an dem einen Ende schon die Anlage einer Haarwurzel tragen. Die Weiterentwicklung des ursprünglich aufrecht im Substrat stehenden Keimlings möge man bei Leitgeb²⁾ nachsehen.

Auf die Keimung der Marchantien will ich, um die Fälle nicht zu sehr zu häufen, hier nicht näher eingehen. Erwähnt sei nur, dass dieselbe überall mit Bildung eines Zellfadens beginnt, an dessen Spitze sich bei *Marchantia* eine Zellfläche ausbildet, ähnlich wie *Aneura*, *Lejeunia* und andern, während bei *Reboulia*, *Grimaldia* und andern an der Spitze des Keimfadens eine rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen verbreiterte Keimscheibe entsteht, aus der das Pflänzchen hervorgeht. Es finden sich zwischen beiden Verhaltensarten Uebergänge (vgl. auch das oben über *Sphagnum squarrosum* Bemerkte), welche zeigen, dass die Keimscheibenbildung nur eine mit äusseren Bedingungen im Zusammenhang stehende Modification des gewöhnlichen Verhaltens ist; sie besteht der Hauptsache nach darin, dass der fadenförmige Theil des Vorkeims hier einen rechten Winkel mit der Anlage des Pflänzchens macht, was in der verschiedenen heliotropischen Empfindlichkeit beider begründet ist; etwas wesentlich Neues andern Lebermoosen gegenüber, die oben behandelt wurden, tritt hier nicht hervor. Darauf soll bei anderer Gelegenheit näher eingegangen werden.

Was die Jugendstadien der an den Vorkeimen entstehenden Anlagen der eigentlichen Moospflanzen betrifft, so möchte ich auf die in der »Vergl. Entwicklungsgesch.« gegebene kurze Darstellung verweisen, und nur daran erinnern, dass — wenigstens bei einigen *Sphagnum*arten — ein Zurückhalten auf der Ausbildungsstufe der Jugendform (hier ein Unterbleiben der Differenzirung der Blattzellen in leere und chlorophyll-

1) Pflanzenbiolog. Schilderungen. I. Thl. 2. Kap. Ueber die südas. Strandvegetation.

2) a. a. O. III. S. 60.

führende) durch äussere Bedingungen (Untergetauchtsein) bewirkt werden kann, ganz ähnlich, wie ich früher nachgewiesen habe, dass die Blattbildung in tiefem oder raschströmendem Wasser wachsender *Sagittaria* und *Alisma*-pflanzen ein Verharren auf der Primärblatt-Form darstellt.

4. Pteridophyten.

a. Geschlechtliche Generation.

In der Mittheilung über die Prothalliumentwicklung von *Vittaria*, *Mogramme* und einigen Hymenophyteen war ich bestrebt, zu zeigen, dass innerhalb der isosporen Farne eine ganz ähnliche Entwicklung der Geschlechtsgeneration wahrscheinlich sei, wie bei den Vorkeimen der Laubmoose, und dass ferner die Kenntniss der Geschlechtsgeneration auch für die Erkenntniss der Verwandtschaftsbeziehungen der ungeschlechtlichen Generation von Bedeutung sei. Indem ich bezüglich der aufgestellten Reihen auf das dort Gesagte verweise, möchte ich hier nur eine dieser Reihen, die der Gattung *Anogramme* kurz näher erörtern. Link¹⁾ hatte diese Gattung seinerzeit für die *Gymnogramme leptophylla* Desv. gebildet, und zwar, wie kaum bemerkt zu werden braucht, ausschliesslich auf Grund der Beschaffenheit der ungeschlechtlichen Generation, eine Abtrennung, welche von späteren Farnsystematikern nicht anerkannt, erst in neuerer Zeit wieder aufgenommen worden ist. Die Entwicklung der ungeschlechtlichen Generation zu beschreiben, hatte ich vor einer Reihe von Jahren Gelegenheit²⁾, es wurde damals auf die Abweichungen von den übrigen Farnen und die »Anpassung« an äussere Verhältnisse hingewiesen. Dabei blieben aber mehrere Punkte unaufgeklärt, vor Allem, wie diese abweichende Prothallienbildung sich verhalte zu den verwandten Formen, von welchen ich erwähnt hatte, dass *Gymnogramme chrysophylla* normale Prothallien bilde, obwohl Hofmeister bei ihr Knöllchenbildung angegeben hatte. Bauke³⁾ hat die erwähnte Frage zu beantworten versucht, indem er annahm, die bei *G. leptophylla* sich findenden Eigenthümlichkeiten seien auf eine »ausserordentliche individuelle Variation zurückzuführen«, das soll wohl heissen, dass dieselben ganz vereinzelt dastehen. Er glaubte diese Ansicht stützen zu können, durch die Thatsache, dass die Prothallien von *G. tartarea* und *calomelanos* sich in ihrer Entwicklung viel mehr den übrigen Polypodiaceen als *G. leptophylla* anschliessen. In der That aber war dadurch nichts gewonnen als die von vornherein zu erwartende Thatsache, dass diese Arten in ihrer Prothallienentwicklung sich an *G. chrysophylla*, nicht an *G. (Anogr.) leptophylla* anschliessen.

1) Link, flic. hort. Berol. p. 137. 1841 Citat nach Pfeiffer, nomenclator I, 200.

2) Goebel, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogr. leptophylla* Desv. Bot. Zeit. 1877, p. 671.

3) Bauke zur Kenntniss der sexuellen Generation bei den Gattungen *Platyterium* *Lygodium* un *Gymnogramme*, Bot. Zeit. 1878, p. 753.

Es hätten vielmehr die nächsten Verwandten der *G. leptophylla* untersucht werden müssen, und zwar ist hier vor Allem an diejenigen Arten zu denken, deren ungeschlechtliche Generation wie bei *G. leptophylla* einjährig ist. Hierher gehört *G. Ascensionis*¹⁾, eine, wie der Speciesname besagt, bis jetzt nur auf der Insel Ascension gefundene, von der folgenden aber vielleicht nicht scharf getrennte Art, und *G. chaerophylla* eine, in Mittel- und Südamerika, wie es scheint, weit verbreitete Art; dass die Prothallien dieses Farn-Knöllchen besitzen, ist schon vor längerer Zeit von Stange²⁾ erwähnt worden, und die Angabe Hofmeisters »eine besonders merkwürdige Erscheinung zeigen häufig im Winter alte fehlgeschlagene Prothallien von *Gymnogr. chrysophylla*. Es bilden sich nahe an ihrem hinteren Ende ein oder mehrere eiförmige Knötchen von Zellgewebe, kleine Knollen aus engen Zellen zusammengesetzt, welche dicht mit Stärkemehl und Oel erfüllt sind. Sind vielleicht diese wunderbaren Organe Brutknospen, bestimmt das Prothallium fortzupflanzen«³⁾ ist wohl ebenfalls auf *G. chaerophylla*, an deren Stelle vielleicht durch einen lapsus calami *G. chrysophylla* trat, zu beziehen.

Bezüglich der Zellenanordnung in den jungen Prothallien (vgl. Fig. 23--28) finden sich hier ähnliche Differenzen, wie sie oben für die Sphagnumprotonemen erwähnt wurden. Zuweilen nämlich tritt scheinbar eine »zweischneidige« Scheitelzelle auf (Fig. 24), welche in andern Fällen sicher nicht vorhanden ist (Fig. 26). Es kommt dabei auf die Lage der ersten, in den Figuren mit *P* bezeichneten Längswand an. Da ich indess derartige Zellanordnungsverschiedenheiten für sehr nebensächlich halte, so verweise ich auf die genannten Figuren und auf das in meiner früheren Abhandlung Gesagte. Erwähnenswerth ist, dass die spatelförmige Zellfläche ursprünglich an ihrem ganzen vorderen Ende meristematische Beschaffenheit in Form des bekannten Randzellenwachthums der Farnprothallien hat. Ein »normales« Polypodiaceenprothallium würde nun herzförmig werden. Dies ist bei *Anogr. chaerophylla* nicht der Fall, die Prothallien dieser Art zeigen die Herzform (mit dem Meristem in der Einbuchtung) ebensowenig als die von *Anogr. leptophylla*. Vielmehr findet man an Keimlingen, welche etwas älter sind, als die oben geschilderten das Meristem seitlich gelegen, und zwar in weitaus den meisten Fällen nur auf Einer Seite, gelegentlich auch auf beiden. Von 35 untersuchten Prothallien mittlerer Entwicklung mit scharf ausgeprägtem seitlichen Meristem hatten 25 das Meristem auf Einer, 10 auf beiden Seiten; im letzteren Falle aber war fast stets das auf einer Seite gelegene

1) Sporen derselben habe ich mir nicht verschaffen können. Möglicherweise ist sie mit *Anogr. chaerophylla* zusammenzustellen.

2) F. F. Stange über seine Farnkulturen und die bei denselben beobachtete Apogamie, *Gesellsch. für Botanik zu Hamburg*. Sitz. v. 26. März 1886.

3) Hofmeister, *vergl. Unters.* p. 84.

kräftiger als das andere, welches offenbar im Erlöschen begriffen war, denn bei Untersuchung älterer Prothallien war das Meristem stets nur auf Einer Seite zu finden. Es gewinnt hier allerdings oft eine recht bedeutende Ausdehnung und nimmt zuweilen den grössten Theil des Prothalliumrandes ein. Die ursprüngliche Spitze des Prothalliums ist dann gewöhnlich nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen, weil die Hinzufügung neuer Zellen nur noch von Einer Seite aus erfolgt. Durch dieses einseitige Wachsthum wird wahrscheinlich auch die mit blossem Auge deutlich erkennbare eigenthümliche Gestalt der Prothallien bedingt. Dieselben sind nicht wie andere Farnprothallien, flach ausgebreitet, sondern trichterähnlich gestaltet (vgl. Fig. 29, 32, 41). In Fig. 29 ist *A* höchst wahrscheinlich die ursprüngliche Spitze des Prothalliums, alles Andere ist von der rechten Seite her zugewachsen.

Alle Prothallien nun, welche nicht ganz und gar verkümmern, bilden Knöllchen. Es sind zweierlei Formen derselben zu unterscheiden: solche, welche Archegonien tragen, sie mögen, wie früher als »Fruchtspross« bezeichnet werden, und solche, welche nur zum Perenniren des Prothalliums dienen, abgesehen von etwaiger Antheridienbildung, welche überhaupt nicht an die Knöllchen gebunden ist. Ob die eine oder andere Form zur Ausbildung gelangt, hängt von äusseren Umständen ab. Bei Dichtsaaten liefert der grösste Theil der Prothallien nur Brutknöllchen, nur einzelne kräftig entwickelte archegonientragende. Letztere entstehen dagegen stets bei günstiger Ernährung.

Der Fruchtspross tritt auf zu einer Zeit, wo das Prothallium noch flach und an seinem Rande bogenförmig abgerundet ist (Fig. 37 *F*). Er bildet sich stets an einer ganz bestimmten Stelle: am unteren Ende des seitlichen Meristems, da, wo dasselbe dem schmalen Theile des Prothalliums angrenzt. Er bildet sich auf der Unterseite des Prothalliums, sehr häufig mit, zuweilen auch ohne Betheiligung der Randzellen. Zunächst erscheint er als ein mit breiter Basis versehener annähernd halbkugelförmiger Höcker, welcher in den Boden eindringt und Archegonien erzeugt (vgl. Fig. 30). Später verlängert sich der hintere Theil des Fruchtsprosses gewöhnlich zu einem kürzeren oder längeren Stiel, der ein rundliches Knöllchen trägt; die äussere Zelllage älterer Knöllchen besteht aus, wie es scheint, verkorkten Zellen, und trägt braungefärbte Haarwurzeln, die inneren Zellen enthalten reichlich Stärke und andere Reservestoffe.

An dicht stehenden Prothallien entstehen nach dem obigen ebenfalls Knöllchen, die aber keine Archegonien hervorbringen (vgl. z. B. Fig. 39), sie sichern aber den Bestand des Prothalliums gegen äussere Fährlichkeiten, hauptsächlich gegen Austrocknung, aber auch unter anderen Verhältnissen. So wurde z. B. eine üppige Prothallienkultur durch Unachtsamkeit direktem Sonnenlichte ausgesetzt, welches Bräunung und

Absterben der Prothallienflächen veranlasste. Die Kultur schien vollständig verloren. Nach einiger Zeit aber hatte die scheinbar vernichtete Kultur durch Austreiben der Knöllchen wieder ihr früheres Aussehen erlangt. Diese rein vegetativen Knöllchen entstehen ohne Beziehung zum Meristem (sie können aber bei Dichtsaaten natürlich an Stelle der Fruchtsprosse auftreten). Zuweilen entstehen sie aus nur Einer Randzelle (Fig. 31) und an älteren, trocken gehaltenen Prothallien findet man zuweilen den Rand mit einer grösseren Anzahl Knöllchen besetzt. Sie sind die Äquivalente von Adventivsprossen, gewissermassen Dauerzustände, Skerotien von solchen. Das geht auch daraus hervor, dass zuweilen statt ihrer wirklich Adventivsprosse auftreten, gelegentlich kommt es auch wohl vor, dass sie schon am Prothallium zu einer Fläche auswachsen. Normalerweise aber erfolgt dies erst nach Abtrennung der Knöllchen. Man sieht dann nach kurzer Zeit aus dem Knöllchen eine Prothalliumfläche sich erheben (Fig. 32, 33, 35, 36), welche gewöhnlich in der Nähe des Knöllchenstieles sich befindet. Selten wird mehr als eine Fläche an dem austreibenden Knöllchen angelegt, und auch dann pflegt, abweichend von *Anogr. leptophylla* nur eine der Flächen sich zu entwickeln. Die Flächen sind an ihrer Basis mehrschichtig und ursprünglich ganz meristematisch. Die Prothalliumfläche trägt nahe ihrer mehrschichtigen Basis ein Polster (*P* Fig. 36), welches dem Knöllchen angrenzt und auch nicht selten Archegonien trägt. Ich glaubte anfangs die aus einem Knöllchen entstandenen Prothallien bildeten keine Fruchtsprosse, sondern nur ein Gewebepolster, verhielten sich also wie andere »normale« Prothallien. Allein bei weiterer Entwicklung tritt ein Fruchtspross auch hier hervor (Fig. 34, wo K_1 die alte, K_2 die neue Knolle bedeutet, und Fig. 41 *Fh*), er bildet sich an derselben Stelle wie der, welcher an dem aus der Sporenkeimung hervorgegangenen Prothallium entsteht, d. h. an der unteren Grenze des Meristems. Er kann, wenn er frühe auftritt, im Zusammenhang mit dem oben erwähnten Gewebepolster stehen oder von demselben durch einschichtige Theile der Prothalliumfläche getrennt sein.

Ganz ebenso wie die vegetativen Knöllchen verhalten sich auch die Fruchtsprosse, wenn sie keinen Embryo angelegt haben. Die Entwicklung des letzteren kann jedenfalls erfolgen, wenn das Prothallium schon abgestorben ist, sind doch im Knöllchen Reservestoffe aufgespeichert, welche bei der Embryoentwicklung aufgebraucht werden können; demgemäss entwickelten sich Keimpflanzen aus einer Anzahl isolirter ausgesäeter Knöllchen, die jedenfalls schon befruchtete Eizellen enthielten (Fig. 40). Ob etwa durch Austrocknung die Entwicklung des Embryo längere Zeit ohne Schaden gehemmt werden kann, habe ich nicht untersucht, es ist dies indess wahrscheinlich. Die Entwicklung einer Keimpflanze verhindert offenbar, dass das betreffende Knöllchen vegetativ auswächst, was sonst regelmässig stattfindet. Es ist klar, dass durch die Knöllchenbildung die

Prothallien vorzüglich ausgerüstet sind. Die Bildungsstoffe, welche sie einmal hervorgebracht haben, lassen sie auch unter ungünstigen äusseren Bedingungen nicht umkommen, sondern führen dieselben in einen Dauerzustand über, so dass sie früher oder später — unter Umständen erst nach einer Reihe rein vegetativer Prothalliumgenerationen — schliesslich doch für die Embryobildung verwendet werden. Das zeigt sich auch, wenn man ein Flächenprothallium in Stücke zerschneidet und die letzteren auf feuchte Erde unter eine Glasglocke legt. Je nach der Grösse der Stücke bildet sich bald durch Auswachsen von Randzellgruppen die Anlage von einem oder mehreren neuen Prothallien. So stellt z. B. Fig. 38 ein abgetrenntes Prothalliumstück vor, an welchem ein Adventivprothallium entstanden ist, welches schon einen Fruchtspross gebildet hat.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich zweierlei. Zunächst eine vorzügliche biologische Ausrüstung des Prothalliums und dann eine Uebereinstimmung in wichtigen Punkten mit den für Anogr. leptophylla früher geschilderten Verhältnissen, auf welche unten noch kurz zurückzukommen sein wird, eine Uebereinstimmung, welche mit dazu beiträgt, die Abtrennung der Gattung Anogramme von Gymnogramme zu rechtfertigen. Zugleich aber gewährt Anogr. chaerophylla auch die Möglichkeit des Anschlusses an die Prothallienentwicklung der übrigen verwandten Farne, vor allem Gymnogramme. Die Entwicklung der Prothallien wurde bei einer Anzahl von Arten untersucht, (z. B. *calomelanos*, *tartarea*, *Wetenhalliana*) und verläuft bei allen in wesentlich gleicher Weise. Es bildet sich nämlich wie bei *G. chaerophylla* zunächst ein spatelförmiges Prothallium mit Randmeristem, welches nach einiger Zeit in seitliche Lage kommt. Bei den Gymnogramme-Arten sprosst nun aber neben dem Meristem der zweite Lappen hervor, (während die ursprüngliche Prothalliumfläche den ersten bildet) er wächst so heran, dass er dem ersten an Grösse gleichkommt, das Meristem liegt zwischen beiden, das Prothallium ist ein normal herzförmiges geworden, was auch in einigen anderen Fällen z. B. bei *Ceratopteris* in ähnlicher Weise geschieht. Würde die Bildung dieses zweiten Flügels unterbleiben und statt des Gewebepolsters, auf dem die Archegonien stehen, ein »Fruchtspross« sich bilden, so würden wir ähnliche Verhältnisse erhalten, wie bei Anogr. chaerophylla; die Bildung des zweiten Lappens scheint einer Figur Bauke's¹⁾ zufolge bei *G. decomposita* zu unterbleiben, (Taf. IV, Fig. 67) ob immer, ist ohne Nachuntersuchung, da Bauke keine Angaben darüber gemacht hat, nicht zu entscheiden. Der Abbildung nach scheint hier das archegonientragende Gewebepolster an derselben Stelle zu stehen, wie der Fruchtspross von *A. chaerophylla*. Immerhin wird aus dem Gesagten wohl ohne Weiteres

1) Aus dem botanischen Nachlass von Dr. H. Bauke, Beilage zur botanischen Zeitung 1880.

hervorgehen, dass und wie *Anogramme chaerophylla* an *Gymnogramme* sich anschliesst. Es fragt sich nur noch, was man als das Primäre betrachten soll, die Bildung eines Lappens, oder das Herzförmigwerden. Diese Frage könnte nur auf Grund reicheren Beobachtungsmaterials, als es derzeit vorliegt, entschieden werden, denn die Meinung, dass wir die Geschlechtsgeneration der Farne auch nur bei den Polypodiaceen einigermaßen genau kennen, dürfte durch die Untersuchung über *Anogramme*, *Vittaria*, *Monogramme* etc. als irrig erwiesen sein.

Die Prothallienbildung von *Anogr. leptophylla* will ich hier nicht noch einmal ausführlich schildern, sondern meinen früheren Angaben, auf die ich verweise, nur einige Ergänzungen hinzufügen und zu erörtern versuchen, inwiefern sich *A. leptophylla* von *A. chaerophylla* und durch diese an *Gymnogramme* anschliesst. Jeder, der diese vielgestaltigen Prothallienformen untersucht, wird, hier absichtlich nicht erwähnte, Einzelheiten hinzufügen können, namentlich auch bei zweckentsprechender Abänderung der äusseren Bedingungen. Die Verhältnisse von *A. leptophylla* sind etwas verwickeltere, mehr von der Normalform entfernte, als bei *A. chaerophylla*.

Das benützte Sporenmaterial sammelte ich im April 1886 auf Corfu, was ich desshalb erwähne, weil es mir nicht unmöglich erscheint, dass die Prothallienentwicklung von Pflanzen verschiedener Standorte nicht in allen Punkten eine durchgehend übereinstimmende ist.

Es entsteht zunächst, wie bei *A. chaerophylla*, eine spatelförmige Zellfläche. Wie bei der erwähnten Art (vgl. z. B. Fig. 39) kann dieselbe sich auch verzweigen, allein ich habe auf diese, keineswegs immer eintretende Verzweigung früher ohne Zweifel zu viel Werth gelegt. Das Wachstum dieser Zellfläche ist ein begrenztes. An ihr entsteht nicht, oder doch nur in sehr seltenen Ausnahmefällen, ein Fruchtspross, sondern an der Basis der Zellfläche bilden sich Adventivsprosse, oft in grösserer Anzahl. Die Bildung derselben wird eingeleitet durch ein Mehrschichtigwerden an der Basis der Zellfläche, welches entweder nur an dem einen Rande derselben, oder — seltener — auf der ganzen Unterfläche der betreffenden Stelle erfolgt. Hier entwickelt sich dann eine neue, zunächst allseitig meristematische, an ihrer Basis mehrschichtige Zellfläche, die ebenfalls zu einer Prothalliumfläche begrenzten Wachstums wird. Diese Fläche kann auf ihrer Unterseite das Fruchtsprossknöllchen erzeugen (Fig. 45), oder sie bringt an ihrer Basis einen neuen Lappen hervor u. s. w., so dass eine grössere Anzahl an ihrer Basis zusammenhängender Prothalliumlappen aus einer Spore hervorgehen, deren jüngster den Fruchtspross erzeugt, welcher kaum angelegt ebenfalls wieder vegetativ auswachsen kann, ein Vorgang, der höchst wahrscheinlich von äusseren Faktoren, namentlich Feuchtigkeit, beeinflusst wird (vgl. Fig. 46). Die Prothallien besitzen hier also, auch abgesehen von der Verzweigung bei

kräftigen Exemplaren, mehrere Lappen; sie gehören überhaupt zu den grössten Farnprothallien (vgl. das Habitusbild in natürlicher Grösse Fig. 43) und besitzen dementsprechend eine verhältnissmässig grosse assimilirende Oberfläche, welche ihnen ermöglicht, rasch und in ausgiebiger Weise Reservestoffe in den Fruchtspross zu schaffen, welcher hier auch beträchtlichere Grösse erreicht, als bei *A. chaerophylla*. Mit letzterer Art lässt sich, wie mir scheint, auf folgende Weise ungezwungen eine Uebereinstimmung herstellen. Denken wir uns, dass die basale Anschwellung der primären Prothalliumfläche von *A. leptophylla* sich statt in Lappen auszuwachsen zum Fruchtknöllchen entwickle, so haben wir ein Verhalten, welches mit dem der andern Art nahe übereinstimmt, in der That kommt es ja vor, dass ein Knöllchen hier sich bildet, welches sofort wieder austreiben kann. Die Beziehungen zum Meristem aber werden hier, an einer Fläche begrenzten Wachstums, naturgemäss weniger scharf ausgeprägte sein als bei *A. chaerophylla*. Welches Sprossungsvermögen hier herrscht, mag auch daraus hervorgehen, dass in einem Falle, in welchem der Fruchtspross ähnlich gestellt war wie bei *A. chaerophylla* sich ganz oben am Stiel ein neuer Prothalliumlappen gebildet hatte. Beim Austreiben der Knollen entwickeln sich, wie früher geschildert, am häufigsten zwei Lappen, die nicht selten auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden. In Figur 45 ist ein Prothallium abgebildet, das oberhalb der alten Knolle eine archegonientragende Anschwellung gebildet hat. Solche Fälle haben mich früher zu der ungenauen Angabe veranlasst, der Fruchtspross entstehe zwischen zwei Prothalliumlappen; eine derartige Stellung ist aber eine rein zufällige. Uebrigens werden auf grösseren Knöllchen häufig drei und mehr Prothalliumflächen angelegt, die einander keineswegs parallel gerichtet sind, und von denen einzelne zuweilen früh verkümmern. So geht also, ebenso wie aus der Spore, auch aus der austreibenden Knolle, ein mehrlappiges Prothallium hervor, an dem wieder ein neuer Fruchtspross sich bildet.

Die kurzen Angaben werden genügen, um zu zeigen, dass hier eine eigenartige, an *Gymnogramme* ansetzende, resp. mit dieser vom gemeinschaftlichen Ursprung ausgehende Entwicklungsreihe vorliegt.

Von der Geschlechtsgeneration der übrigen Pteridophyten möchte ich hier nur daran erinnern, dass durch die Untersuchungen der letzten Jahre ein Fortschritt unserer Kenntnisse namentlich durch die Untersuchungen von Treub über die Prothallien der Lycopodien erreicht worden ist. Es muss der Zukunft vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob und welche Reihen (ähnlich denen oben für die Farne nachgewiesenen, nur dass dieselben bei *Lycopodium* innerhalb einer Gattung auftreten würden) sich hier auffinden lassen, denn das bis jetzt Bekanntgewordene zeigt innerhalb dieser Gattung eine unerwartete Verschiedenheit in der Ausbildung der Geschlechtsgeneration. Dabei ist nicht zu vergessen, dass

die Gattung *Lycopodium* offenbar eine sehr alte, in eine Anzahl verschiedener Sippen zerfallende ist, und dass die innere Constitution zweier einander äusserlich ähnlicher Pflanzen (wie die Erscheinungen der sexuellen Affinität bei der Bastardirung zeigen) eine verschiedene sein kann. Gerade die Kenntniss der Geschlechtsgeneration wird bei den *Lycopodien*, wie zu hoffen ist, zu einer tieferen Einsicht in die Verkettung der einzelnen Arten führen. Dass dabei Rücksicht zu nehmen ist auf die, bei manchen Arten durch den Saprophytismus bedingte Rückbildung (namentlich den Wegfall der Assimilationsorgane) habe ich früher schon betont¹⁾, die gewöhnlichen normalen *Lycopodium*prothallien haben eine Lappen-Krone, welche den saprophytischen fehlt. Allerdings auch dem von *Lycop. salakense*²⁾, welches nicht saprophytisch ist, aber hier entwickeln sich aus dem »tubercule primaire«³⁾ eine grössere Anzahl von Prothallienzweigen, welche physiologisch gleichwerthig der Lappenkrone der unverzweigten *Lycopodium*prothallien sind. Die nächsten Anknüpfungspunkte für die Geschlechtsgeneration der *Lycopodien* liegen, wie früher erwähnt, bei den Ophioglossen und Equiseten; bezüglich der letzteren sei auf die Arbeit von Buchtien⁴⁾ verwiesen, wo auch Bau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Gefässkryptogamen vergleichend behandelt ist.

In Betreff der heterosporen Gefässkryptogamen möchte ich hier nur anführen, dass meine Vermuthung⁵⁾, dass die von Millardet ausser der sterilen Prothalliumzelle angegebenen nicht zur Spermatozoidbildung verwendeten Zellen in der Mikrospore von *Isoëtes* eine rudimentäre Wandschicht darstellen, durch die Untersuchungen von Belajeff bestätigt worden ist; wir wissen jetzt, nachdem durch Belajeff auch das Verhalten von *Selaginella* aufgeklärt ist, und Campbell die Angaben über *Pilularia* und *Marsilia* vervollständigt hat, dass die Mikrosporen aller heterosporen Pteridophyten im Wesentlichen gleich keimen, indem von ihnen zunächst eine sterile (Prothallium-) Zelle abgetrennt wird, und aus dem grösseren übrigen Theile ein von einer Wandschicht umgebenes Antheridium entsteht.

Dagegen sind die Vorgänge, welche zur Bildung des Prothalliums in den Makrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella* führen, immer noch nicht aufgeklärt. Erstere dürften den in der Gymnospermen-Makrospore stattfindenden entsprechen, letztere, wie ich früher vermuthungsweise aus-

1) Ueber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*. Bot. Zeit. 1887 S. 187.

2) Treub, études sur les Lycop. IV. le prothalle du *Lycop. salakense* Annales VII pag. 411.

3) Die Bildung desselben erinnert an den Keimungsvorgang von *Andreaea*, *Frullania*, *Madotheca*.

4) Buchtien, Entwicklungsgesch. des Proth. von *Equisetum*. Bibliotheca botanica Heft 8.

5) Vergl. Entwicklungsgesch. pag. 426.

gesprochen habe¹⁾, vielleicht denjenigen im Embryosack der Augiospermen, falls nämlich der primäre Zellkern der Makrospore sich theilt in zwei, von denen der eine nach dem obern Ende wandert und dort die Bildung des primären Prothalliums einleitet, während der andere bei der des secundären eine Rolle spielt.

b) Ungeschlechtliche Generation.

Verfolgen wir die Blattgestaltung bei den Keimpflanzen einer Anzahl von Farnen, deren Folgeblätter gefiedert sind, so zeigt sich, dass dieselben (von den ersten ganz ungetheilten zunächst abgesehen) entweder gabelig verzweigt sind (*Asplenium viride*, *Onychium*, *Pteris hastata*, *Gymnogramme*, und *Adiantum*-Arten etc.) oder doch gabelige Nervatur zeigen (*Osnumda regalis*, *Aneimia*) zuweilen verbunden mit Andeutung von Fiedertheilung. Der Mittelnerv bildet sich in den Blattfiedern erst allmählich heraus und zeigt deutlich seine sympodiale Entstehung²⁾, auch *Marsilia* zeigt zunächst mit dichotomer Nerventheilung versehene, dann dichotom gefiederte Blätter (S, vergl. Entwicklungsgesch. S. 254). Diese Thatsache in Verbindung mit der andern, dass

- 1) die Verzweigung einer Anzahl gefiederter Folgeblätter ebenfalls auf Gabelung beruht,
- 2) gabelig verzweigte Folgeblätter bei einer Anzahl Farne (z. B. *Rhipidopteris peltata* u. a.) vorkommen,
- 3) eine ganze Anzahl sonst ungetheilte Farnblätter häufig an ihrer Spitze gegabelt erscheinen,

legt die Annahme nahe, dass bei vielen Farnen³⁾ die Verzweigung des Blattes durch Gabelung den ursprünglichen, jetzt theilweise verwischten Typus darstellt; die Gestaltung der Farn-Primärblätter fällt dann unter den Begriff der Hemmungsbildungen, für welche bei den Samenpflanzen den früher (vgl. Entwgesch. S. 260) angeführten Fällen einige weitere hinzugefügt werden sollen. Dass die abweichende Blattform des *Cotyledons* von *Salvinia* und *Azolla* mit der Lebensweise dieser schwimmenden Wasserpflanzen im Zusammenhange steht, habe ich früher (Pfl. Schild. I. S. 11) kurz nachzuweisen versucht.

1) Grundzüge der Systematik etc. pag. 319.

2) Vgl. Kaufholz, Beitr. zur Morphol. der Keimpflanzen, Rostock 1888, wo auch meine diesbezüglichen Beobachtungen mitgetheilt sind. Für *Ceratopteris thalictroides*, deren erste Blätter gabelig verzweigte Nervatur haben, hat Kny (nova acta Leop. Carol. Bd. 37) nachgewiesen, dass alle Blätter zunächst eine keilförmige Scheitelzelle besitzen, dass bei den Primärblättern das Scheitelwachsthum früh in Randzellenwachsthum übergeht, während bei späteren erstarkten Blättern die Scheitelzelle noch vorhanden ist, wenn schon Seitenfiedern umgelegt sind, in diesem letzteren Fall tritt die monopodiale Verzweigung des Blattes besonders deutlich hervor.

3) Wie es scheint nicht bei Allen; die Primärblätter von *Polypodium vulgare* z. B. verhalten sich abweichend.

5. Samenpflanzen. (Taf. III.)

A. Einfache Hemmungsbildungen.

Diese zeigen sich in verschiedenem Grade, theils indem die Primärblätter auf einer einfacheren Ausbildungsstufe stehen bleiben, theils indem wirkliche Verkümmernng — welche ja auch nur eine Hemmung ist — eintritt¹⁾. Für das Erstere ist wesentlich die früher nachgewiesene Thatsache, dass die Formen der Primärblätter der Hauptsache nach Stufen entsprechen, welche das Folgeblatt in seiner Einzelentwicklung durchläuft, dass also die Art der Blattentwicklung an der ganzen Pflanze eine übereinstimmende ist. Für solche einfache Hemmungsbildungen gibt es eine grosse Anzahl von Beispielen, ich erinnere nur daran, dass bei den dreiblättrigen *Trifolium*-Arten das Primärblatt unverzweigt ist²⁾, eine Form, die bei *Ononis Natrix* sehr lange beibehalten wird, bis dreizählige Blätter auftreten. Ferner ist bei Mimosen, Caesalpinien und anderen Leguminosen mit doppelt gefiederten Blättern das Primärblatt einfach gefiedert etc., für Ranunculaceen habe ich ähnliche Beispiele, welche ich hier nicht wiederholen will, früher schon angeführt. *Kennedya rubicunda*, eine Papilionacee zeigt sehr instructiv, worauf es hier ankommt. Die beiden auf die Kotyledonen folgenden Primärblätter zeigen noch keine Spur von Fiederblättchen, dann kommen solche, bei denen die unteren Fiederalättchen zu kleinen Spitzen verkümmert sind (Fig. 1, Taf. III f) bei den Folgeblättern sind diese zu Blättchen entwickelt, und Fig. 2. Taf. III zeigt ein Uebergangsstadium, wo ein Fiederblättchen entwickelt, das andere als kleine Spitze sichtbar ist. Dass es sich um eine durch das Wachstum der Keimpflanze begründete Hemmung handelt, tritt hier wohl deutlich hervor. Andererseits können an den Primärblättern auch späterhin mehr oder weniger verkümmerte Fiedern noch als solche auftreten. So z. B. bei *Acacia Saman*, einer Pflanze, deren Kultur sich, nebenbei bemerkt, deshalb empfiehlt, weil die Pflanze gegen Abnahme der Lichtintensität ausserordentlich empfindlich ist, sie »schläft« schon, wenn sie aus der Sonne in ein Zimmer gebracht wird, dessen weisse Vorhänge so viel Licht durchlassen, dass bequem dabei mikroskopirt werden kann. Es treten unter den Primärblättern Formen auf, die folgende Gehalt haben: das Blatt ist doppelt gefiedert, es besitzt zwei Seitenfiedern, jede derselben trägt zwei Fiederpaare, an dem untersten derselben ist das nach innen gekehrte Fiederblättchen nur etwa halb so gross, wie das äussere. Ausserdem hat jede der Seitenfiedern noch ein drittes, unterstes,

1) Es gilt dies nicht nur für Keimpflanzen, an den austreibenden Winterknospen von *Hydocharis* z. B. sind die ersten Blätter mit sehr kleinen Blattspreiten versehen.

2) Damit braucht eine Grössenverminderung keineswegs verbunden zu sein, bei *Trigonella foenum graecum* z. B. ist das einfache Primärblatt annähernd ebensogross als die drei Theilblättchen der Folgeblätter zusammen.

aber verkümmertes Fiederpaar, welches sich nahe dem Gelenk der Fieder befindet. Diese verkümmerten Fiedern sind an den Folgeblättern als kleine Zähne, welche man hier wie in anderen Fällen als »Stipellen« bezeichnet hat, vorhanden, das nach innen gekehrte ist kleiner, als das nach aussen gekehrte und zuweilen kaum wahrnehmbar. Bei den Keimpflanzen treten diese Gebilde bei verschiedenen Exemplaren in folgenden Modificationen auf:

- 1) als kleine Zähne (Stipellen) ohne deutliche Spreite, das hintere vielfach nicht mehr wahrnehmbar,
- 2) an beiden Fiederpaaren das vordere Blättchen noch blattartig, die Spreite aber nur halb entwickelt, das Blattende borstenförmig vorstehend,
- 3) dasselbe nur an einem der Blättchen,
- 4) eines der Stipellenblättchen wohl entwickelt, ca. 8 mm lang, $2\frac{1}{2}$ mm breit, und mit einer ganzen, an der andern Fieder das entsprechende Stipellenblättchen mit halber Blattspreite.

Bei Beobachtung einer grösseren Anzahl von Keimpflanzen werden weitere Variationen ohne Zweifel sich noch auffinden lassen. Hier sollte nur gezeigt werden, dass es sich bei den Stipellen offenbar handelt um verkümmerte Fiederblättchen, welche aber bei den Keimpflanzen noch ganz oder theilweise als Blättchen auftreten können. Aehnliches wäre auch von anderen Leguminosen anzuführen.

Uebrigens habe ich früher schon nachgewiesen, dass als Hemmungsbildungen aufzufassende Primärblätter auch künstlich zur Weiterentwicklung veranlasst werden können. Bei manchen Leguminosen z. B. *Vicia Faba* treten die Primärblätter auf in Form kleiner, dreizähliger Blättchen. Die mittlere Spitze stellt die Blattspreite, die seitlichen die Stipulae vor: das Ganze ist in seiner Ausbildung auf einem frühen Stadium stehen geblieben, hat sich aber noch vergrössert. Da auch die an der Basis der Pflanzen sich bildenden Achselsprosse mit solchen Primärblättern beginnen, so war hier die Möglichkeit gegeben, durch frühzeitige Entfernung des Hauptsprosses die Seitensprosse zu beschleunigter Entwicklung zu veranlassen, und auf ihre Blattanlagen einzuwirken. Indem ich auf die von Herrn Kaufholz bei Wiederholung meiner Versuche angefertigten Skizzen verweise (Fig. 3 I—VIII), möchte ich hier nur das früher darüber Gesagte ¹⁾ wiederholen. Es treten dabei die mannigfaltigsten Mittel- und Missbildungsformen zwischen Primär- und Laubblatt auf, welches letzteres bei *Vicia Faba* in der unteren Stengelregion zwei Fiederblättchen und zwischen ihnen die verkümmerte Blattspitze zeigt. Man findet Primärblätter, deren Spreitenanlage sich nur sehr vergrössert hat (Fig. 3 II), andere, bei denen

1) Vgl. Entwicklungsgesch. pag. 125.

ein aber nicht sehr scharf abgegliedertes und in den Blattstiel übergehendes Fiederblättchen aufgetreten ist, oder es sind deren zwei, von denen aber eines meist grösser ist als das andere (Fig. 3 V, VI, VII). Der Blattstiel ist gegen die Blattspreite meist nicht scharf abgesetzt, sondern breit und grün, andere wieder stellen vollkommene Laubblätter dar (Fig. 3 VIII). Offenbar sind die erwähnten, aus einer grösseren Reihe herausgegriffenen Mittelformen auch hier bedingt durch das Entwicklungsstadium der Primärblattanlage und die Grösse des auf sie einwirkenden Antriebes. An der Blattspreitenanlage von *Vicia Faba*, welche an den Primärblättern sich findet, ist eine Gliederung nicht vorhanden. Denken wir uns die Stipularanhänge sehr verkleinert, die Spreitenanlage beträchtlich vergrössert, so erhalten wir die Blattform, welche bei einigen *Lathyrus*-arten mit abweichender Blattbildung auftritt. (S. Vergl. Entwicklungsgesch. S. 267) ¹⁾. Bei *Lathyrus Ochrus* treten am Keimling zunächst kleine spatelförmige Blättchen auf, welche rechts und links ein kleines Spitzchen — Andeutungen der Nebenblätter — zeigen. Bei den folgenden Blättern verschwinden diese wieder, die ganze Blattanlage stellt ein ungegliedertes Gebilde, ein zu bedeutender Grösse herangewachsenes Primordialblatt (— was nicht mit Primärblatt zu verwechseln ist —) dar. An der Spitze tritt an den folgenden Blättern die Andeutung einer Verzweigung auf, die Spitze bildet sich zur Ranke aus, unterhalb der seitliche Ranken resp. Fiederblättchen stehen, die Spreite ist aber auch hier von dem breiten unteren Theil, dem Blattgrund nicht scharf gesondert, der Blattstiel kommt gar nicht zur Entwicklung, aber die Nebenblätter, welche eine Zeitlang ganz verschwunden waren, treten wieder auf. Wir haben hier also einen ziemlich verwickelten Fall, den ich in folgenden Sätzen näher bestimmen möchte:

- 1) Die Blattform von *Lathyr. Ochrus* (und den sich ähnlich verhaltenden Formen) ist dadurch entstanden, dass an den Blattanlagen eine Sondernung von Blattgrund und Oberblatt nicht scharf hervortritt;
- 2) Die Primärblätter mit Nebenblattanlagen entsprechen denjenigen von *Vicia Faba*, zeigen also der Hauptsache nach den gewöhnlichen Typus;
- 3) Die folgenden erklären sich ohne weiteres, wenn man sie betrachtet als Hemmungsbildungen, der gemäss 1) veränderten Folgeblätter. Dementsprechend ist also meine frühere Auffassung dieser Gebilde, welche noch nicht auf eigener Untersuchung beruhte, zu modificiren, meine eben kurz dargelegte ist auch in der angeführten Dissertation mitgetheilt.

1) Abbildungen bei Kaufholz, Taf. IV Fig. 32.

B. Jugendformen stimmen überein mit verwandten Pflanzen, von denen sie in späteren Lebensalter abweichen.

Hildebrand¹⁾ hat in dieser Zeitschrift früher eine Anzahl derartiger Fälle beschrieben, Fälle, welche zwar grossentheils bekannt, aber nicht übersichtlich zusammengestellt waren, eine ausführlichere Besprechung habe ich in der »Vergleich. Entwicklungsgesch. S. 253 ff. gegeben. Hier möchte ich den Gegenstand nur kurz und nach etwas anderen Gesichtspunkten betrachten.

1. Bei einer Anzahl Pflanzen, bei welchen im fertigen Zustand die transpirierende Oberfläche verringert ist, zeigen die Keimpflanzen »normale«



Fig. 5. *Zylla myagroïdes* Keimpflanze, unten mit grossen Laubblättern, oben mit schuppenförmigen (in der Figur nicht sichtbaren) Blättern. Etwa d. Hälfte d. nat. Gr.

Verhältnisse, d. h. anders entwickelte Blätter. Als typisches Beispiel sei hier ein von mir anderwärts²⁾ geschilderter Fall angeführt, die Crucifere *Zylla myagroïdes*, eine Wüstenpflanze, die im erwachsenen Zustand grüne, dornige Zweige mit kleinen schuppenförmigen Blättern, im Jugendzustand grosse »lyrate« Blätter, wie andere Cruciferen besitzt. Aehnlich verhält sich der Hauptsache nach die Rhamnee *Colletia spinosa* (vgl. Hildebrand a. a. O. p. 310), nach den von mir mitgetheilten³⁾ Thatsachen ist es wahrscheinlich, dass die Formen, welche, wie *Colletia cruciata* und *bictoniensis* flache, blattähnliche, vertical gestellte Dornen besitzen, sich aus Formen mit cylindrischen Dornzweigen wie *C. spinosa* entwickelt haben, während diese wieder aus normal beblätterten Pflanzen entstanden. Ferner gehören hierher die *Carmichaelien*, Leguminosen, bei denen bekanntlich an den »erwachsenen« Pflanzen die Zweige flach und

blattähnlich, die Blätter zu kleinen Schuppen verkümmert sind.

Bei *Carmichaelia stricta* (bezügl. *C. australis*, vgl. Hildebrand a. a. O.) war bei meinen Keimpflanzen der Entwicklungsgang folgender: Zunächst entstanden — wie bei anderen, oben erwähnten Papilionaceen — nach den Kotyledonen ein einfaches, ungetheiltes Primärblatt, darauf folgen einige dreizählige, dann unpaarig gefiederte Blätter mit 2–3 Fiederpaaren.

1) Hildebrand, über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. Flora 1875 pag. 305 ff.

2) Pflanzenbiologische Schilderungen S. 10.

3) Pflbiol. Schild. I. 17.

Von diesen treten aber nur wenige auf, die Blattbildung sinkt nach oben herunter, entweder zunächst wieder auf ein dreizähliges Fiederblatt, oder sofort auf ein einfaches, weiter oben sind dann am flachen Stamm die Blätter ganz und gar zu kleinen Schuppen verkümmert. Die Uebereinstimmung der die Verkümmernng der Blätter vorbereitenden Uebergangsstufen mit den Primärblättern zeigt die Thatsache, dass auch letztere Hemmungsbildungen darstellen, besonders deutlich. Dass aber nicht alle Arten einer Gattung sich gleich verhalten, zeigt z. B. *Carmichaelia Engsii*. Hier traten an den Keimpflanzen nur einige wenige Blätter auf. Diese sind stets einfach, bei manchen Exemplaren nur in Form ungestielter kleiner Schuppen, bei anderen deutlich gestielt und mit ovaler Spreite versehen. Es war an diesen ersterwähnten Blättern keine Andeutung von Nebenblättern, von Blattspreite und Stiel wahrnehmbar, mithin trat also an diesen Keimpflanzen die Blattform sofort auf, welche bei anderen Keimpflanzen derselben Art erst nach zwei bis drei mit Spreiten versehenen Primärblättern sich bildete. Wir sehen daraus, dass die Keimpflanzen sowohl innerhalb derselben Art, wie wenn wir verschiedene Arten vergleichen, innerhalb einer Gattung sich verschieden verhalten können, indem das Primärstadium so abgekürzt werden kann, dass dasselbe als solches kaum mehr hervortritt¹⁾. Diese Thatsache ist von Bedeutung, weil bei andern Pflanzen solche Uebereinstimmung von Primärstadien mit verwandten Formen überhaupt nicht mehr eintritt, weil bei ihnen mit andern Worten die Umbildung auch die Primärstadien ergriffen hat. So sehen wir Laubblätter weder bei der Keimung der Cacteen, welche im erwachsenen Zustand dieselben nicht besitzen, auftreten, noch bei *Ruscus*, *Asparagus*, *Casuarina*, bei denen dieselben ebenfalls verkümmert sind.

Ganz ähnlich wie die ebengenannten Formen verhalten sich biologisch die phyllodienbildenden Acacien, bei denen, wie seit langer Zeit bekannt ist, die Keimpflanzen gefiederte, mit denen nicht phyllodienbildender Acacien übereinstimmende Laubblätter hervorbringen. Man kann alle Uebergangsformen von diesen zu den spreitenlosen Phyllodien beobachten. Dass aber auch an der erwachsenen Pflanze eine Umbildung von Laubblätternanlagen zu Phyllodien eintritt, zeigt die Thatsache, dass bei manchen Acacienarten auch späterhin an manchen Blättern die Spreite — welche an anderen nur als kleines Spitzchen am Ende des Phyllodiums, also als eine frühzeitig stehen gebliebene Anlage vorhanden ist — sich entwickelt.

Die Umbildung der Blätter mancher Coniferen zu kleinen, dem Stamme dicht anliegenden Schuppen ist ebenfalls als eine der Transpirationsverminderung dienende Thatsache zu betrachten. Es finden hier bekanntlich Schwankungen innerhalb einer und derselben Gattung statt.

1) Vgl. die lehrreichen Thatsachen von Keimung von *Phyllocactus* und *Rhipsalis* in Pflanzenbiol. Schild. I.

Juniperus communis hat abstehende Nadeln, *J. virginiana*, *Sabina* u. a. anliegende Schuppen, wie *Cupressus*. Die Keimpflanzen aller Arten mit



Fig. 6. *Juniperus chinensis*, Rückschlagspross, oben in die „normale“ Sprosstorm (A) übergehend.

anliegenden Schuppen zeigen aber abstehende Nadeln, und solche treten auch als Rückschlag bei *Juniperus*-Arten auf, Fig. 6 wird genügen, um diese Verhältnisse zu erläutern (Vgl. Pflbiol. Schild. S. 20 ff.). Am Auffallendsten ist dies bei *Juniperus chinensis*, bei welchen noch an über 2 m hohen blühbaren Exemplaren Rückschlagsprosse in grosser Anzahl auftreten. Die Blüten stehen aber gewöhnlich nur an den Sprossen mit anliegenden, schuppenförmigen Blättern (A Fig. 6). Doch traf ich gelegentlich auch an einem Zweige mit abstehenden Nadeln in der Achsel einer Nadel männliche Blütenkätzchen an. Wie *Juniperus* verhält sich auch *Callitris*, bei der die Blätter im fertigen Zustand

bekanntlich äusserst klein sind. Ferner ist bekannt, dass *Pinus*, dessen Langtriebe im späteren Alter nur trockenhäutige Knospenschuppen mit achselständigen Kurztrieben hervorbringen, in der Jugend, an den Keimpflanzen (bei manchen Arten, wie z. B. *Pinus Pinea* bis in das fünfte Jahr) wohl entwickelte grüne Nadeln zeigt, indess gehen die Knospenschuppen aus Umbildung von Laubblattanlagen hervor, und es ist möglich, sie durch äussere Eingriffe dazu zu veranlassen, dass sie sich zu Laubblättern ausbilden, wie früher schon kurz angegeben wurde (Vergl. Entwicklungsgesch. S. 225, es treten dabei auch Uebergangsformen zwischen Nadeln und Knospenschuppen auf). Bezüglich des Verhaltens von *Phyllocladus* und *Sciadopitys* möchte ich auf das a. a. O. Angeführte verweisen und hier nur noch zwei Umstände betonen. Zunächst, dass die Keimpflanzen, welche in der Natur im Schatten anderer Bäume, zwischen anderen Pflanzen und in der Jahreszeit sich entwickeln, wo hinreichend Wasser zur Verfügung steht, auch biologisch unter anderen Bedingungen stehen, als die älteren Pflanzen. Dem entspricht auch der anatomische Bau ¹⁾, welcher, soweit untersucht, bei den Cotyledonen und Primärblättern der Nadelhölzer ein weniger differenzirter ist, als bei den Folgeblättern, und namentlich auch die Vorrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration weniger entwickelt zeigt. Die Epidermis ist bei den Cotyledonen und Primärblättern entweder gar nicht, oder nur wenig verdickt, auch da, wo das Folgeblatt eine sehr starke Verdickung derselben zeigt. Ferner fehlt das Hypoderm, oder bleibt

1) Vgl. Kaufholz a. a. O. S. 21.

wo es vorhanden ist, hinsichtlich der Zahl und Verdickung seiner Bestandtheile hinter dem des Folgeblattes zurück, auch im Parenchym und im Bau des Gefässbündels finden sich Verschiedenheiten.

Zweitens ist hier an die in neuerer Zeit genauer untersuchte Thatsache zu erinnern, dass die Jugendformen mancher Coniferen sich fixiren lassen, d. h. dass, wenn man die, die Jugendform zeigenden Seitensprosse der Keimpflanze als Stecklinge benützt, daraus Formen erwachsen, welche die Jugendform beibehalten, unter Umständen auch später in die Folgeform übergehen. Diese Verhältnisse sind, nachdem früher theilweise schon die Vermuthung aufgetaucht war, dass einige der in den Gärten unter dem Namen *Retinispora* gezogenen Formen Jugendformen anderer Coniferen seien, neuerdings namentlich durch Beissner¹⁾ und Carrière²⁾ näher untersucht worden, wodurch freilich noch nicht alle sich hieran knüpfenden Fragen gelöst sind. Die »fixirten« Jugendformen sind durch ihre abstehenden Nadeln von den Folge-Formen mit schuppenförmigen, anliegenden Blättern auffallend unterschieden; sie bilden eine wesentliche Zierde unserer Gärten. Dass die Jugendformen, wie Hochstetter behauptete (*Gartenflora* 1880 S. 367), »sehr kurzlebig sind«, ist ganz unrichtig, der Marburger Garten besitzt Exemplare von »*Retinispora squarrosa*« S. et Z. (fixirte Jugendformen von *Chamaecyparis pisifera*) mit dickem, nahezu 6 m hohem Stamm, dieselben zeigen bis jetzt durchaus keine Anzeichen von Kurzlebigkeit. Keines dieser Exemplare hat die Blattform des späteren Lebensalters angenommen und auch keines Blüten entwickelt, was bei gleich hohen Folgeformen derselben Art längst der Fall gewesen sein würde, und dasselbe wird sonst auch angegeben. Indess scheinen sich nicht alle Exemplare gleich zu verhalten. *Retinispora dubia* Carr. ist eine fixirte Jugendform von *Thuja occidentalis*. Nachdem Carrière das Verhalten von »*Retinispora Ellwangeriana*« erwähnt hat, sagt er (*revue etc. pag. 7*): »Le *R. dubia* présente un phénomène analogue ou plutôt identique, mais qu'on voit tellement rarement, que beaucoup de personnes l'ont nié, non toutefois sans raison, puisqu'elles ne l'avaient jamais remarqué; mais au Museum, nous l'avons constaté très-frequeument. Pendant plusieurs années, les plantes restent buissonneuses³⁾, com-

1) Vgl. L. Beissner: über Jugendformen von Pflanzen, speciell von Coniferen, *Ber. der deutschen Bot. Ges. Bd. VI. p. LXXXIII*. Dasselbst des Verf. andere Mittheilungen aufgeführt.

2) Carrière *traité des Conifères, II. Ed. 1867*, und *Revue du genre Retinispora 1880*. Woher die falsche Schreibweise *Retinispora* stammt, ist mir unbekannt. Die Autoren der Gattung Siebold und Zuccarini geben ausdrücklich an (*Flora japonica Vol. II pag. 38*) »nomen e graeco ῥητινη resina et σπύρος, semen« Uebrigens sind bekanntlich nicht alle *Retinispora*-Arten Jugendformen, *Retinispora* ist vielmehr Synonym von *Chamaecyparis* Spach.

3) d. h. verharren in der Jugendform.

pactes, puis, tout à coup, le sommet se modifie; des rameaux aplatis, munis de feuilles aciculaires remplacent les autres; . . . elle est revenue aux véritables *Thuia* dont elle a l'odeur.« Es fragt sich nun freilich, ob, was man *Ret. dubia* Carr. genannt hat, immer Gleichartiges umfasst. Denn wir wissen, dass die Zweige, welche in ihrer Blattform den Uebergang von den nadelförmigen zu den schuppenförmigen Blättern zeigen, sich ebenfalls »fixiren« lassen, aber späterhin die Blattform der erwachsenen Pflanze annehmen und fructificiren, wie dies bei *Thuja occidentalis* forma *Ellwangeriana* der Fall ist. Voraussichtlich werden sich die Jugendformen, welche diesen Charakter beibehalten und nicht blühen, nicht scharf trennen lassen von den Uebergangsformen, die aus weiter entwickelten, zu Stecklingen benützten, Zweigen der Keimpflanzen entsprungen, später die Folgeform annehmen und blühen. Mir scheint es durchaus nicht ausgeschlossen, dass auch die Jugendformen wenigstens zuweilen zur Blüthe gelangen können. So bilden Siebold und Zuccarini a. a. O. Tab. 123 Fig. II Zweige von ihrer *Retinospora squarrosa* ab, (welche eine Jugendform von *Chamaecyparis pisifera* darstellt), welche Fruchtzapfen tragen, aber durchaus die Jugendblattform besitzen (vgl. Text S. 40, 41), an den Zweigen, welche die männlichen Blüthen tragen, sind die »folia erecto appressa«. Die Pflanze, welche Carrière »*Retinospora leptoclada* Sieb.« nennt, ist wohl ebenfalls *R. squarrosa*, auch Carrière bildet hier fructificirende Zweige ab, und bemerkt, dass dieselbe aus Samen sich reproducire, »fait du reste qu'on aurait pu prévoir, puisque la fructification s'était faite sans qu'il ait eu le moindre changement dans les plantes« a. a. O. p. 16). Durch Kulturversuche wird ferner zu entscheiden sein, wie sich Keimpflanzen ein und derselben Art verhalten bezüglich der Dauer des Jugendstadiums, ob solche Keimpflanzen, welche aus Samen von ins Folgestadium übergetretenen Uebergangsformen¹⁾ entstanden sind, das Jugendstadium länger beibehalten als andere, wie sich die Sache verhält, wenn der noch im Jugendstadium befindliche Hauptpross als Steckling benützt wird, und ob sich an sterilen, fixirten Jugendformen nicht auch Samenbildung hervorrufen lässt.

Die Jugendform von *Pinus* zu fixiren, habe ich vor einigen Jahren vergeblich versucht, die Stecklinge wuchsen nicht an. Indess wird dies bei ferneren Versuchen, wie ich hoffe, um so eher gelingen, als Hochstetter (a. a. O.) angibt: »Stecklinge von *Pinus canariensis* und *Pinea*-Sämlingen, im zweiten oder dritten Jahr abgenommen, wachsen leicht an, verharren in der Primordialform und bilden bläulich-grüne Büsche mit spiralig einzeln gestellten Nadeln von unvergleichlicher Schönheit.« Es wäre von keinem allgemeinen Interesse, hier noch weitere Fälle von Coniferen-Jugendform und Fixirung derselben anzuführen (solche von *Cupressus*,

1) d. h. Pflanzen, welche aus Stecklingen erwachsen sind, welche Zweigen entnommen wurden, die den Uebergang zwischen den beiden Blattformen vermitteln,

ferner *Crypt. elegans*, fixirte Jugendform von *Cr. japonica* etc.)¹⁾. Allein die angeführten Thatsachen sind von grosser allgemeiner Bedeutung. Sie bestätigen den von mir an verschiedenen Beispielen erhärteten Satz²⁾, »dass bei den Pflanzen die Art und Weise der Organausbildung vielfach nicht eine durch Vererbung fixirte, sondern in Verlaufe der Einzelentwicklung erfolgend ist.« Die Art und Weise, wie diese Entwicklung erfolgt, ist natürlich eine ererbte. Aber sie tritt erst auf auf einer bestimmten Entwicklungsstufe. Die stofflichen Veränderungen, welche die Art der Organausbildung bedingen, sind nicht von vornherein gegeben, sondern entstehen erst im Verlauf der Entwicklung, und gerade das zeigen uns die Coniferen besonders deutlich, da an den zeitig vom Hauptspross getrennten Jugendsprossen die sonst stattfindende Umbildung nicht eintritt.

2. Rankentragende Pflanzen; wie früher bemerkt, haben alle untersuchten Pflanzen mit Blattranken Primärblätter ohne Ranken, so zahlreiche Papilionaceen, *Cobaea*, *Adlumia cirrhosa*. Dabei erfolgt bei den einen der Uebergang zur Rankenbildung unvermittelt (*Cobaea*), bei den andern allmählich. Letzterer Fall, welcher viel seltener ist, zeigt sich bei der genannten *Fumariacee*, bei *Adlumia*, es lässt sich hier beobachten, wie mit dem Fortschreiten der Gliederung des Blattes mit dem Auftreten zahlreicherer Theilblättchen die am Ende gelegenen kleiner werden, die letzten sind nur kleine Spitzchen, deren lange Stiele ranken. Dass bei der Rankenbildung von *Cobaea* ein ähnlicher, aber hier nur noch entwicklungs-geschichtlich verfolgbarer Vorgang sich findet, wurde früher gezeigt³⁾.

Meine Beobachtungen⁴⁾ über die Jugendstadien der Cucurbitaceen sind zusammen mit eigenen Wahrnehmungen des Verfassers durch Kaufholz mitgetheilt (a. a. O. S. 41). Ich war namentlich durch Beobachtungen an *Benincasa* veranlasst worden, die Jugendstadien dieser Pflanzen, deren Ranken Anlass zu so vielen morphologischen Discussionen gegeben haben, zu untersuchen. Die Resultate möchte ich hier nur kurz zusammenfassen.

1) An den Keimpflanzen treten gewöhnlich zunächst rudimentäre, functionsunfähige Ranken auf, (die sich selten zu wohlentwickelten Organen ausbilden) meist in Form kleiner, nach abwärts gebogener Spitzen, also »Hemmungsbildung«.

2) Die einfachen Ranken sind umgebildete Vorblätter, die verzweigten Sprosse, deren Blätter als Ranken ausgebildet sind, es sind dies Achsel-sprosse der einfachen Ranke, welche an ihrem Achsel-spross »hinaufwächst.«

1) Was man *Juniperus Sabina tamariscifolia* gemeint hat, ist meiner Ansicht nach ebenfalls eine fixirte Jugendform von *J. Sabina*. Rückschlagssprosse sind auch in älteren Exemplaren von *Sabina* häufig.

2) Vgl. Ber. d. d. Bot. Ges. IV S. 188.

3) Vergl. Entwicklungsgeschichte S. 431.

4) Seit Aufzeichnung derselben erschien: Müller, Unters. über die Ranken der Cucurbitaceen in Cohn, Beitr. zur Biologie IV, worauf hier verwiesen sei.

Vorblätter treten an den Keimpflanzen mancher Cucurbitaceen auf, bei *Benincasa cerifera* auch später, Mittelbildungen zwischen Ranken und Vorblättern, ferner Achselspresse, deren eines Vorblatt als Ranke, das andere als Vorblatt ausgebildet sind, sind nicht selten. Bei *Benincasa cerifera* haben die Achselspresse der ersten Blätter weder Vorblatt noch Ranke, die nächsten nicht selten zwei Vorblätter, die späterhin kahnförmige Gestalt annehmen. Ihre Entwicklungsgeschichte zeigt aber, dass an ihnen, wie bei den Cucurbitaceenlaubblättern noch 3 Lappen angelegt werden, welche im fertigen Zustand — da sie auf früher Stufe stehen bleiben — gewöhnlich nicht mehr wahrzunehmen sind ¹⁾ In andern Fällen haben die ersten Knospen nur ein Vorblatt, bei den folgenden tritt dazu die Ranke (das umgewandelte zweite). Dass sie ein umgewandeltes Blatt ist, sieht man bei Verfolgung der Entwicklungsgeschichte daran, dass die Blattspreite als flossenähnliches Anhängsel noch wahrnehmbar ist. Der Achselpross des Laubblattes, an dem die erwähnten Vorblattbildungen stehen, gestaltet sich zur Blüthe, an den folgenden Blättern tritt in der Achsel der Ranke, wie erwähnt, ein Achselpross, der Rankenträger, auf, dessen Sprossnatur früher schon betont wurde (Vgl. Entwicklungsgesch. S. 239). Die dort nach Darwin angeführte Beobachtung Hollands, dass bei der Gurke einer der kurzen Stacheln der Frucht in eine Ranke verwandelt gewesen sei, halte ich jetzt für eine Täuschung, hervorgerufen durch Anwachsung einer Ranke an eine Frucht. Was Naudin's Beobachtungen über Missbildungen der Ranken von *Cucurbita Pepo* betrifft, so verweise ich auf das früher (a. a. O. S. 240) Gesagte.

C. Insectivore Pflanzen.

Von denselben seien hier nur zwei Beispiele angeführt: *Nepenthes* und *Utricularia*.

Die *Nepenthes*blätter haben die verschiedensten Deutungen erfahren; ich will dieselben hier nicht anführen, sondern nur daran erinnern, dass ein *Nepenthes*blatt gewöhnlich aus drei Theilen besteht: der Kanne, dem als Ranke dienenden Stiel derselben und dem eigentlichen, flachen assimilirenden Theil. Wie die Keimungsgeschichte sowohl als die Entwicklungsgeschichte des fertigen Blattes zeigt, sind diese Theile folgendermaassen aufzufassen: die Kanne ist die umgebildete Spreitenanlage, der untere flache blattähnliche Theil der sehr erweiterte Blattgrund, die Ranke, eine zwischen beide eingeschobene Stielbildung.

Die Keimung von *Nepenthes* ist wohl zuerst beschrieben und abgebildet worden von Bischoff²⁾. Es zeigt sich, dass bei der Keimung zu-

1) Vgl. das noch auffallendere Beispiel von *Hydrocotyle vulgaris*, dessen Blatt im Jugendzustand eine Gliederung zeigt, welche im fertigen fast ganz verwischt ist (V. Entw. S. 234).

2) Lehrbuch der Botanik. Atlas. Fig. 265.

nächst wesentlich anders gestaltete Blätter auftreten, solche nämlich, welche, abgesehen von dem Deckel des Schlauches, sehr den Blättern von *Sarracenia* gleichen. Die Kanne beansprucht bei den erst entwickelten Blättern fast das ganze Blatt, nur ein kleiner von der Kanne nicht scharf getrennter Blattgrund ist vorhanden. Dieser wächst bei den folgenden Blättern, er trennt sich durch eine Einschnürung von der Kanne, die schmale Stelle wächst zur Ranke aus und damit ist die Gliederung des Folgeblattes erreicht. Aehnlich ist die von Hooker ¹⁾ geschilderte Keimung einer anderen *Nepenthes*-Art.

Verfolgen wir die Entwicklungsgeschichte, so zeigt sich das Blatt zunächst als konisches, mit der breiteren Basis aufsitzendes Zäpfchen. Dasselbe zeigt nach einiger Zeit in seinem obern, bei *N. phyllamphora* ²⁾ von dem untern Theil der Blattanlage durch eine seichte Einschnürung getrennten Theile eine Vertiefung. Dieser obere Theil ist als Spreitenanlage zu betrachten, die Vertiefung als Anlage des Bechers (s. die Darstellung in Vergl. Entwicklungsgesch. S. 238, wo die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Blätter aller Insectivoren mit Blattschläuchen resp. Kannen nachgewiesen ist). Derselbe entwickelt sich weiter, der obere Rand der Vertiefung (welcher gar nicht die Blattspitze bildet und schon deshalb keine Spreite sein kann, wie einige Autoren behauptet haben) überwölbt dieselbe als Deckel, und der Blattgrund erhält rechts und links einen Flügel. Nun werden bekanntlich neuerdings die *Nepenthaceen* in die Nähe der *Sarraceniaceen* gestellt. Die obigen Anführungen sind geeignet dieser Anschauung eine weitere Stütze zu verleihen, durch den Nachweis dass auch die Blattbildung von *Nepenthes* angesehen werden kann als hervorgegangen aus einer mit der von *Sarracenia* der Hauptsache nach übereinstimmenden Blattform, bei den Blattschläuchen von *Heliampora nutans* ist ja auch die Andeutung eines Deckels vorhanden, der auch bei *Nepenthes*-Arten z. B. *N. ampullaria* nur wenig entwickelt und viel kleiner als die Kannenöffnung ist. Letztere Art traf ich Mitte November 1885 in grosser Menge in Singapore, in der Nähe der höchsten Erhebung dieser Insel, des Bukit Timah. Die an den untersten Knoten der aus dem Rhizom entspringenden Sprosse sitzenden Blätter haben ähnliche Form wie die von *Cephalotus*: sie bestehen aus einer aufrecht stehenden Kanne mit einem Stiele. Dieser ist nur an seiner Basis wenig erweitert zu einem kaum hervortretenden scheidenförmigen Blattgrund. An weiter oben etwa 1 cm breiten, 2 cm langen nach oben folgenden Blättern wird derselbe grösser, er erscheint als scheidenförmige grüne Erweiterung, welche bei den oberen Sprossblättern eine Länge von 20, eine Breite von 6 und mehr cm erreicht.

1) Hooker, on the origin and development of the pitchers of *Nepenthes*. Linn Soc. Trans. Vol. XXII.

2) Vgl. Eichler, in Jahrb. des bot. Gartens in Berlin I 196.

Bei einer anderen ebenfalls auf der Insel Singapore gesammelten *Nepenthes* fanden sich wie bei *Nepenthes ampullaria* auf dem Boden dicht gedrängt stehende Schlauchblätter mit nur kleinem und schmalem Blattgrund. Bei den Blättern an den verlängerten kletternden Sprosse dagegen war das Verhältniss gerade umgekehrt: hier waren die Kannen verkümmert, der Blattgrund riesig entwickelt. Das Blatt diente hier nur noch als Assimilations- und Kletterorgan, die Funktion des Insektenfangens war den auf dem Boden stehenden Blättern allein zugefallen. Bei den obern Blättern war die Kanne zwar stets noch angelegt worden, aber dann stehen geblieben und verkümmert. So kann also auch bei einer abgeleiteten Blattform wieder eine Arbeitstheilung verbunden mit verschiedenartiger Ausbildung stattfinden¹⁾. Jene bodenständigen Kannen aber stellen meiner Ansicht nach die ursprüngliche Blattform der *Nepenthes*, oder doch derselben nahestehende Gebilde dar, sie unterscheiden sich von den oben beschriebenen Primärblättern im Grunde nur durch den Besitz eines Blattstieles.

Auf die Morphologie von *Utricularia* will ich hier nicht näher eingehen; es soll dies gelegentlich der Mittheilung von an südasiatischen *Utricularien* ausgeführten Untersuchungen geschehen. Erwähnt sei nur, dass über die Bedeutung der verschiedenen Organe von *Utricularia* die verschiedensten Meinungen ausgesprochen wurden, vielfach ohne dass dieselben durch irgend eine thatsächliche Unterlage gestützt wären, da manche Autoren zu glauben scheinen, die Morphologie sei eine pure Meinungssache. So sagt neuerdings ein Autor²⁾ von den Blättern von *Utricularia vulgaris*: »Der Ausdruck »Blätter« ist rein anschaulich gebraucht. Ihrem morphologischen Werth nach scheinen die betreffenden Gebilde Rhizomsysteme zu sein«. Welchen Zweck sollen derartige durch nichts begründete Bemerkungen haben? Die Keimungsgeschichte ist bis jetzt erst bei einer *Utricularia*, durch Warming³⁾ und Kamienski bekannt, *Utr. vulgaris* ist bekanntlich eine wasserbewohnende Form, es schien mir von Interesse, die Keimung einer landbewohnenden zu verfolgen. Durch die Gefälligkeit des Herrn Prof. Schmitz erhielt ich im botanischen Garten in Greifswald geerntete Samen von *Utricularia montana*, deren Keimung ich hier kurz schildern will (vgl. Taf. II).

Die Samen zeigen, umschlossen von einer dünnen Samenschale (Fig. 4), einen langgestreckten Embryo, an dem weder die Anlage einer Wurzel, noch die von Blattorganen wahrnehmbar ist. Das obere Ende des Embryo, an dem später die Weiterentwicklung stattfindet, zeichnet

1) Vergl. den analogen Fall von *Lejeunia gracillima* in Pflanzenbiol. Schilderungen I.

2) Büsgen, Ber. d. d. bot. Gesellsch. VI, S. LVI.

3) Warming, bidrag til Kundskaben om Lentibulariaceae Vidensk. Meddel. fra den naturh. Forening i Kjöbenhavn 1874.

sich aber aus durch seine Form, es ist etwas schräge abgestutzt, und durch die Kleinheit seiner Zellen. Das entgegengesetzte — Wurzelende — erfährt überhaupt keine Weiterentwicklung und von einer Wurzelanlage ist nichts zu bemerken. Als erste Andeutung einer Weiterentwicklung sieht man unterhalb der Spitze des Embryo einige der charakteristischen zweizelligen Haare hervortreten, welche sich auch an anderen Theilen der Pflanzen finden (vgl. Fig. 4). Dann treten an der Embryospitze zwei Blattanlagen auf, von denen die eine, in den Figuren mit 1 bezeichnet, sich rascher entwickelt, und wie es scheint, auch früher angelegt wird, als die andere. Dann wird der Vegetationspunkt des Keimsprosses sichtbar, er liegt nicht genau zwischen den beiden Blattanlagen, sondern so, dass dieselben nach einer Seite hin convergiren, auf der entgegengesetzten liegt der Vegetationspunkt. Ihrer Stellung nach entsprechen diese beiden Blattgebilde den Cotyledonen, wenn sie sich auch nach Auftreten des Vegetationspunktes nicht mehr genau gegenüberstehen. Ob sie wirklich als Cotyledonen zu bezeichnen sind, oder ob die letzteren hier spurlos verkümmert sind, das muss so lange dahingestellt bleiben, bis die Keimung auch anderer Utricularia-Arten bekannt ist. Jedenfalls entwickelt sich die eine kräftigere der beiden Anlagen zu einem Laubblatt, die andere zum ersten langgestielten Schlauch. Durch Streckung des einen Cotyledons wird die Samenschale gesprengt (Fig. 6), und auch die Stammknospe tritt aus derselben hervor. Aus dem Sprossvegetationspunkt entwickelt sich nun ein radiärer Spross (Fig. 7, 8, 9), an welchem Blasen und Laubblätter, erstere aber in grösserer Anzahl als letztere, auftreten. Die Laubblätter sind dadurch ausgezeichnet, dass sie, im Gegensatz gegen andere Phanerogamenblätter lange an der Spitze wachsen¹⁾. Auf ihnen entstehen vielfach, namentlich nahe an der Spitze, Adventivsprosse, exogen, (Fig. 8 Adv.) wenn man Sprosse so nennen will, welche, ebenso wie die »Adventivsprosse«, auf den Blättern vieler Farne entstehen, so lange das Blattgewebe noch embryonale Beschaffenheit hat, wenigstens habe ich ein Auftreten an in den Dauerzustand übergegangenen Blatttheilen nicht beobachtet. Der Sprossvegetationspunkt der Keimpflanzen springt nur wenig vor. An ihm entstehen als deckblattlose Seitensprosse, kriechende, reich verzweigte, mit zweizeilig stehenden Blasen besetzten »Rhizome«, von denen eines R_2 in Fig. 9 an seiner Spitze schon zu einer der Knollen angeschwollen ist, die bei *U. montana* öfters auftreten, und die man seit längerer Zeit, wohl mit Recht, als Wasserspeicher deutet. Was aus dem Vegetationspunkt des Keimsprosses

1) Es ist bemerkenswerth, dass dies auch bei *Genlisca ornata* der Fall ist, (Warning a. a. O. S. 3^r des Rés.) überhaupt dürfte sich der Aufbau der Lentibularieen als ein viel einheitlicherer herausstellen als es bei der derzeitigen Verwirrung über die Morphologie derselben den Anschein hat.

schliesslich wird, ob er zur Bildung einer Inflorescenz schreitet (was wohl als das ursprüngliche Verhältniss zu betrachten ist und bei indischen Utricularien von mir beobachtet wurde) oder verkümmert, vermag ich nicht anzugeben, meine Keimpflanzen, obwohl etwa $\frac{3}{4}$ Jahr alt, sind noch sehr klein, und bei der Schwierigkeit der Kultur derselben¹⁾ ist auch wenig Aussicht vorhanden, sie sehr lange Zeit zu erhalten.

Vergleichen wir nun damit zunächst die Keimung von *Utricul. vulgaris*. Nach Warming entstehen an dem Embryo (dessen äussere Form von der desjenigen von *U. montana* abweicht, folgende Organe: 1) 6—12 Primärblätter, meist von einfach pfriemenförmiger Gestalt, 2) ein, selten zwei Schläuche, 3) »le sommet de tige conique qui donnera naissance à la tige végétative avec ses feuilles alternes«. Warming scheint hier anzunehmen, dass der Vegetationspunkt des Embryo sich direkt in einen Utriculariaspross von dem bekannten dorsiventralen Bau fortsetze, allein nach meinen, freilich nicht sehr ausgedehnten Wahrnehmungen, welche mit denen von Kamienski, wenn ich dessen Beschreibung recht verstehe, übereinstimmen, entsteht der dorsiventrale Spross, aus dem sich die eigentliche Utriculariapflanze entwickelt, als deckblattloser Seitenspross an der Keimpflanze, deren Vegetationspunkt sein Wachsthum sehr früh schon einstellt, der Keimspross selbst bleibt bei dieser Pflanze überhaupt äusserst kurz und tritt gar nicht hervor. Dennoch aber besteht nach den bis jetzt vorliegenden Thatsachen im wesentlichen Uebereinstimmung mit *Utric. montana*. Bei beiden bildet sich der Keimspross zu einem radiären Gebilde aus, an welchem einige Blätter stehen, dass die Blasen umgebildete Blätter resp. Blatttheile sind, glaube ich früher, im Gegensatz zu Pringsheim's Darstellung zur Genüge dargethan zu haben²⁾. An diesem radiären Keimspross entstehen bei *U. montana* mehrere, bei *U. vulgaris* ein einziger Seitenspross, welcher nun zur Pflanze auswächst. Die Homologie zwischen den kriechenden blasentragenden Sprossen der *U. montana* und den zweizeilig³⁾ beblätterten der *U. vulgaris* geht wohl aus der eben mitgetheilten Keimungsgeschichte hervor. Ein näheres Eingehen auf die eben so schwierige als interessante Morphologie der Utricularien würde hier zu weit führen, es soll dasselbe an anderem Orte erfolgen. Vorerst dürfte die mitgetheilte Keimungsgeschichte zeigen, dass die dorsiventralen Sprosse Seitenachsen an einem radiären Keimspross sind, nicht auf ihre Nerven reducirte Blätter, wie Hovelacque annimmt. Anatomische Merkmale sind bekanntlich mit äusserster Vorsicht bei Entscheidung morphologischer

1) Aeltere Pflanzen wachsen und blühen recht gut.

2) Vergl. Entw.-Gesch. S. 257.

3) Wenn Hovelacque recherches sur l'appareil végét. des Bignoniacées etc. pag. 644. die Blattstellung bei *U. vulgaris* zu $\frac{3}{8}$ angibt, so ist mir das ebenso unverständlich wie der von ihm abgebildete angebliche Längsschnitt durch eine Sprossspitze von *U. vulgaris*, wahrscheinlich stellt diese Figur vielmehr eine Inflorescenzanlage dar.

Fragen zu verwenden. Dass Sprossachsen einen ausgeprägt dorsiventralen Bau haben können, habe ich früher ¹⁾ für die Inflorescenzachsen von *Urtica dioica*, *Vicia Fontanesii* und einigen Boraginieen gezeigt.

Schliesslich fragt es sich noch, ob die beiden oben unterschiedenen Fälle: Auftreten einfacher Hemmungsbildungen und Uebereinstimmung der Primärstadien bestimmter Pflanzen mit dem Folgestadium anderer verwandter wirklich zu trennen sind. Stellen wir uns auf den Standpunkt der Descendenztheorie, so wird diese Frage zu verneinen sein.

Denn der letztere Fall besagt, dass im Keimstadium noch ein Beharren auf dem ursprünglichen Zustand vorhanden ist, dass die Umwandlung in eine andere Form erst allmählich eintritt, dass also die Jugendzustände auch in diesem Falle eine Art Hemmungsbildung darstellen.

Bei einer Anzahl von Pflanzen lässt sich derzeit nicht übersehen, wie die Jugendzustände aufzufassen sind. So beim Epheu und den sich ähnlich verhaltenden kletternden *Ficus*arten, bei welchen die vegetativen kletternden Sprosse in Stellung und (namentlich bei *Hedera*) in Form der Blätter von den blühenden Sprossen abweichen. Wir wissen nur, dass die radiären blühenden Sprosse des Epheu sich ebenfalls »fixiren« lassen, wobei, wie früher angeführt (Pfbiol. Schild. I), an den so entstandenen Pflanzen zuweilen Rückschlagssprosse der sterilen Form auftreten.

Dass in beiden Fällen die Jugendform mit der Lebensweise in Beziehung steht, derselben »angepasst ist«, ist klar, nicht so, wie erwähnt, die genetischen Beziehungen der beiden Wuchsformen. Wurde oben für einige Florideen, Lebermoose, Coniferen etc. hervorgehoben, dass die Jugendformen anderen Verhältnissen angepasst sind, als die Folgeformen, so sei dies hier zum Schluss noch kurz erwähnt für einige Pflanzen, bei denen die Jugendformen durch Stacheln gegen Thiere geschützt sind, die Folgeform nicht. Bekannt ist dies ja von der Stechpalme, deren Blätter nur bei jugendlichen Pflanzen mit Stacheln bewehrt sind. Rumpf (Herbarium Amboinense I, 83) hat schon vor langer Zeit bei der Sagopalme (*Metroxylon Rumphii*) auf ein ähnliches Verhältniss und dessen biologische Bedeutung aufmerksam gemacht. »So lange der Stamm im Aufschiessen ist, hat er rings um die Wurzel dornige Verzweigungen (— wahrscheinlich verdornete Seitenwurzeln wie bei *Acanthorhiza*? —) die ihn so umgeben, dass man ihm nirgends unbeschädigt näher kommen kann, und dies dauert so lange, bis der Stamm so hoch und hart geworden ist, dass ihm die wilden Schweine nichts mehr anhaben können, diese würden alle diese Bäume, wenn sie nicht mit starrenden Dornen bewehrt wären, wegen des inneren Markes vernichten. Daher rührt es, dass Sagopalmenwälder so schwierig und gefährlich zu passiren sind, denn die erwähnten

1) Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. des botan. Instituts in Würzburg II, S. 431.

langen Dornen verletzen sehr leicht die Füße etc.« — Auch hier müssen wir uns zunächst mit der einfachen Feststellung der Verschiedenheit von Jugendform und späterem Alter begnügen. Denn die Erkenntnis, dass die abweichende Ausrüstung der ersteren eine biologische Bedeutung besitzt, ist natürlich noch lange keine Erklärung der Verschiedenheit.

Lassen wir derartige Fälle zunächst ausser Betracht, so wurde oben darzulegen versucht, dass die abweichende Ausbildung der Jugendformen zu betrachten ist vielfach als einfache Hemmungsbildung, welche aber in nicht wenigen Fällen den Zustand darstellt, welcher ursprünglich der ganzen Pflanze zukam, dass andererseits auch diese Jugendformen selbst bestimmte Umänderungen und Umbildungen erfahren haben, welche die ursprüngliche Gestalt derselben ganz verwischen können, dass ferner der Entwicklungsabschnitt, welcher auf die Jugendform fällt, bei Pflanzen einer Abtheilung ein sehr verschieden langer sein kann, so dass er bei manchen Formen bis zum Verschwinden abgekürzt erscheint (*Metzgeria*, *Carmichaelia Engsii* und andere Fälle) endlich die Thatsache, dass ein langes Erhaltenbleiben der Jugendform oder eine von den verwandten Formen abweichende Ausbildung derselben in den meisten Fällen in Beziehung gebracht werden kann zu den äusseren Lebensverhältnissen, wobei auf alle mit dem Keimungsprocesse selbst in Beziehung stehende Gestaltungsverhältnisse absichtlich keine Rücksicht genommen wurde.

Tafelerklärung.

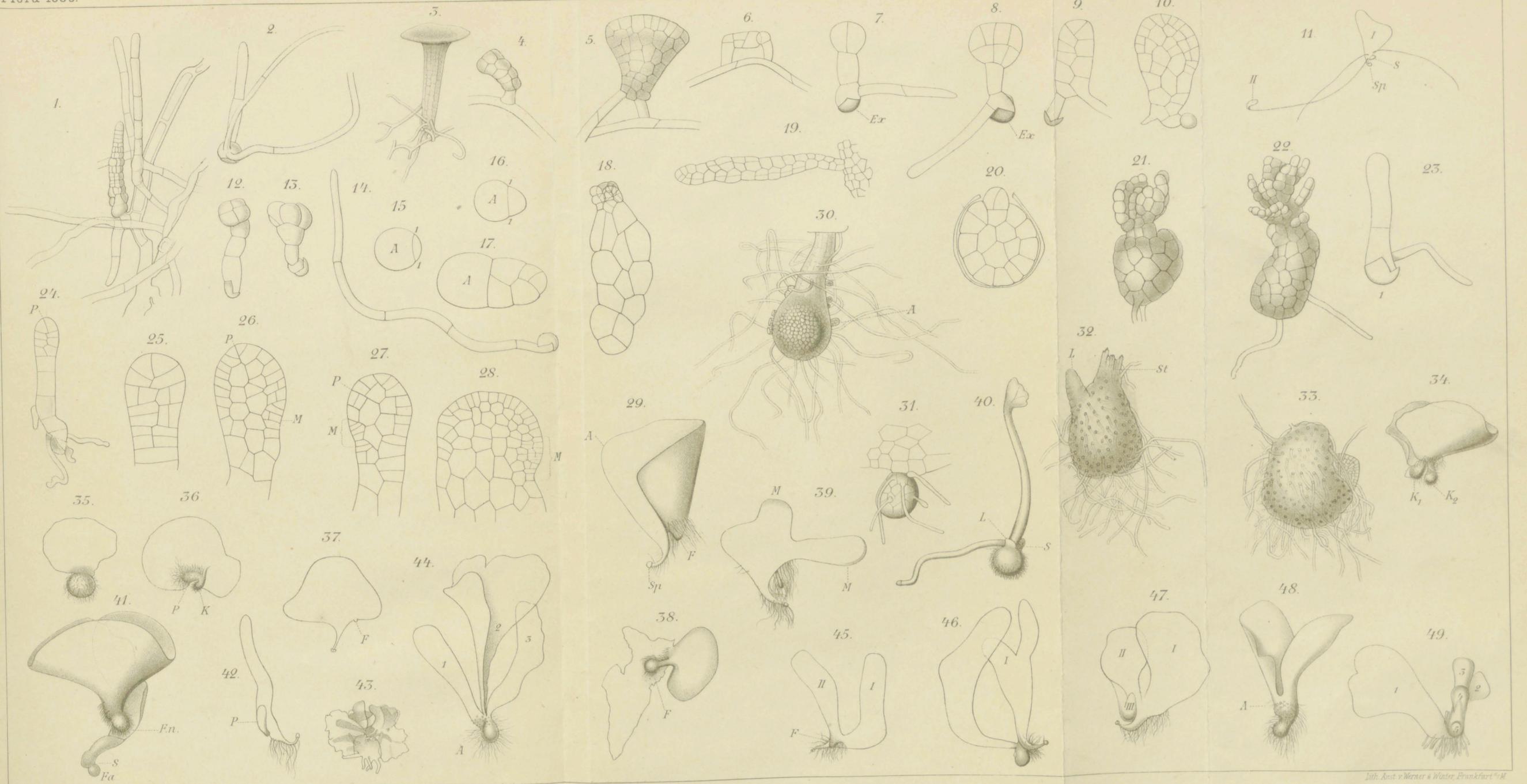
Tafel I.

- Fig. 1. *Lemanea torulosa* Vorkeim, aus Rhizoiden hervorgegangen, mit Anlage einer jungen Pflanze.
- Fig. 2. Gekeimte Spore von *Physcomitrium pyriforme*.
- Fig. 3—6. *Diphyscium foliosum*, Assimilationsorgane des Protonema's in verschiedenen Entwicklungsstadien und Vergrößerungen.
- Fig. 7 und 8. *Sphagnum cuspidatum*, junge Vorkeime.
- Fig. 9 und 10. *Sph. cymbifolium*, Vorkeime mit »Scheitelzelle«.
- Fig. 11. *Sphagn. spec.* Schwach vergrößerter Flächenvorkeim (I), der bereits eine *Sphagnum*-knospe angelegt hat, an einem der Rhizoiden ist der Vorkeim II an der Spitze entstanden.
- Fig. 12 und 13. *Sphagnum squarrosum*, Vorkeime, deren Ende sich zur Keimscheibe gestaltet hat.
- Fig. 14. *Sphagnum sp.* (Dieselbe Art wie Fig. 11). Kümmerling, welcher zunächst fadenförmig geblieben ist.
- Fig. 15—17. Keimung der Sporen von *Metzgeria furcata* A die einzige Fadenzelle.
- Fig. 18. Vorkeime von *Lejeunia serpyllifolia*, an dessen Spitze sich die Anlage einer beblätterten Pflanze gebildet hat.

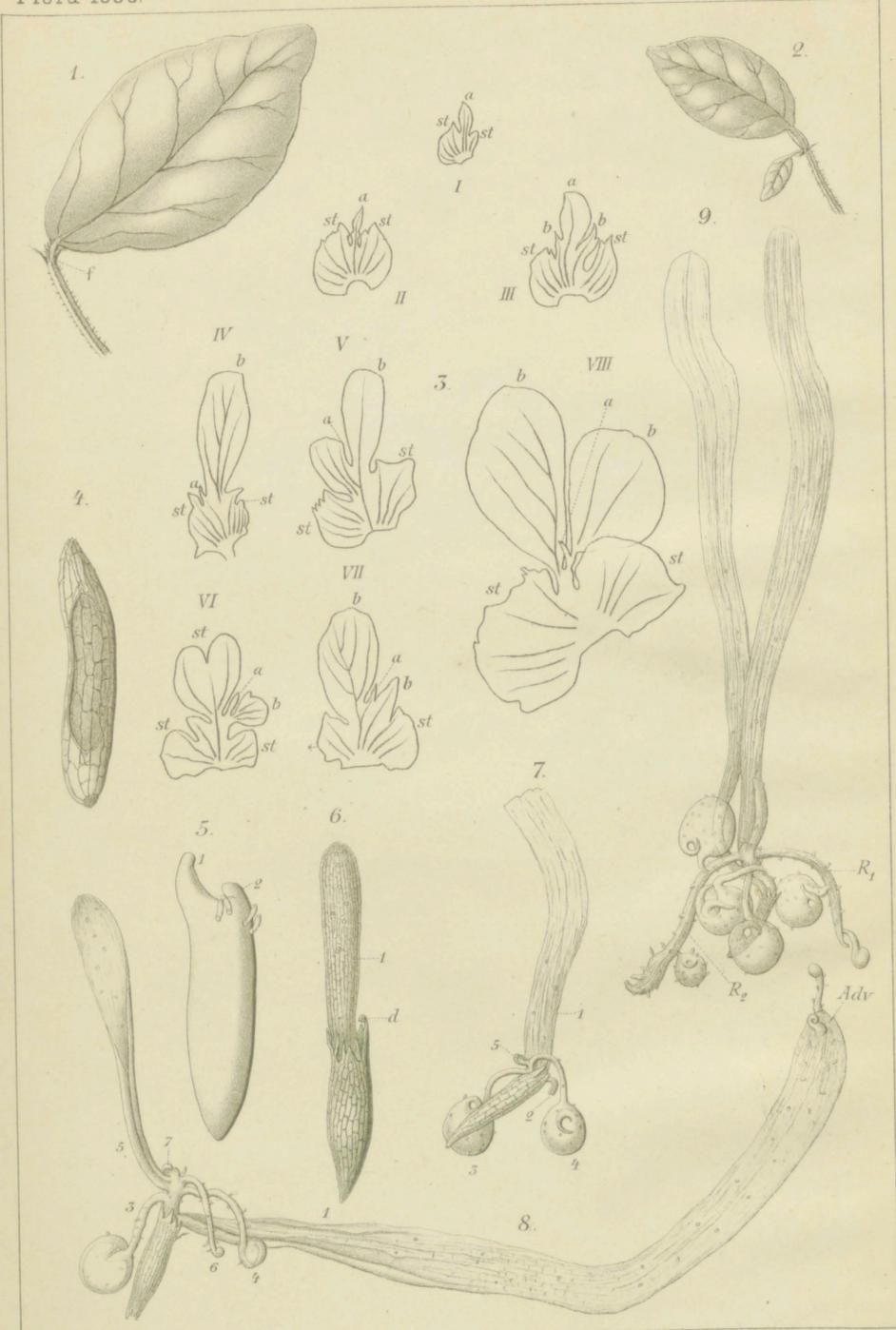
- Fig. 19. Stück eines Blattrandes einer *Lejeunia* (auf *Vittaria remota* bei Portorico gesammelt), aus dem eine Vorkeimfläche entspringt.
- Fig. 20 und 21. *Frullania dilatata*.
 20. Optischer Längsschnitt durch ein Vorkeimknöllchen, oben Anlage der Scheitelzelle eines beblätterten Sprosses.
 21. Vorkeimknöllchen mit Spross.
- Fig. 23. *Madotheca platyphylla*, Keimpflanze, unten Vorkeimknöllchen.
- Fig. 23–41. *Anogramme chaerophylla*. *M* Meristem, *F* Fruchtspross, *A* Archegonium. 23–28. Zellanordnung der Prothallien, *P* Primärwand. 29. Prothallium, an welchem noch die äussere Sporenhaut (*Sp*) anhängt, welches einen Fruchtspross (*F*) angelegt hat.
 30. Aelterer Fruchtspross mit Antheridien und Archegonien.
 31. Stück eines Prothalliumrandes mit Adventivknöllchen.
 32. Austreibendes Knöllchen. *St* Stielansatzstelle, *P* Prothalliumlappen, welcher neu entstanden ist.
 33. Aehnliches Stadium, der Prothalliumlappen von der Fläche gesehen.
 34. Prothallium aus einer Knolle *K*₁ entstanden, welches einen neuen Fruchtspross *K*₂ entwickelt hat.
 35. Prothallium aus einem Knöllchen entstanden.
 36. Desgleichen, älteres Stadium, *P* archegonientragendes Gewebepolster.
 37. Junges Prothallium, ausgebreitet, welches eben einen Fruchtspross angelegt hat.
 38. Zerschnittener Prothalliumlappen; an dem ein neues Prothallium entstand, welches bereits einen Fruchtspross (*F*) gebildet hat.
 39. Prothallium aus einer Dichtsaat, mit dünner, walzenförmiger Knolle.
 40. Knöllchen, welches eine Keimpflanze gebildet hat, *S* Stammknospe derselben.
 41. Prothallium aus einem Knöllchen (*Fa*) entstanden, welches, wie das in Fig. 34 abgebildete, einen neuen Fruchtspross *F. n.* gebildet hat.
 42. Prothallium aus einer Dichtsaat, an welchem statt eines Knöllchens eine adventive Prothalliumfläche *P* entstand.
- Fig. 43–49. *Anogramme leptophylla*.
 Fig. 43. Habitusbild eines Prothalliums in natürlicher Grösse, von oben.
 Fig. 44, 45, 46, 47, 49. Junge Prothallien. Die Lappen sind nach der Entstehungsfolge beziffert.
 48. Ausgetriebenes Knöllchen, bei *A* archegonientragendes Zellpolster.

Tafel II.

- Fig. 1 und 2. *Kennedyia rubicunda*, zwei Primärblätter mit theils verkümmerten, theils ausgebildeten Fiederblättchen f.
- Fig. 3, I–VIII. Primärblätter von Seitensprossen von *Vicia Faba*, welche künstlich zur Weiterentwicklung veranlasst wurden.
- Fig. 3–9. Keimung von *Utricularia montana*, (bei verschiedener Vergrösserung gezeichnet, 1 und 2 die beiden ersten Blätter, auf 1 in Fig. 8 ein Adventivspross).



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.



Lith. Anst. v. Werner & Waizer, Frankfurt a/M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [72](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Ueber die Jugendzustände der Pflanzen 1-45](#)