

XVI.

Zur Embryologie der Archegoniaten.

Von

K. Goebel.

(Mit 2 Holzschnitten.)

Die Embryologie der Archegoniaten ist in neuester Zeit so vielfach bearbeitet worden, dass es überflüssig erscheinen könnte, nochmals auf dieselbe zurückzukommen, zumal es meine Absicht hier nicht ist, durch neue Thatsachen das vorhandene Material zu vermehren. Es war das Ziel der neueren Untersuchungen, von denen ich hier die von KIENITZ-GERLOFF¹⁾, VOUK²⁾, SADEBECK³⁾ und vor Allen die von LEITGER⁴⁾ nenne, ein doppeltes. Einmal galt es, den Aufbau des Zellgerüsts und die Beziehungen desselben zur Organbildung festzustellen, sodann versuchte man, auf Grund der gewonnenen Thatsachen einen weiteren Einblick in die Verwandtschaftsverhältnisse der Archegoniaten zu gewinnen. Vom Standpunkte der neueren Ansichten über die Anordnung der Zellen und das Verhältniss derselben zum Wachsthum sind indess die in Rede stehenden Objekte nicht diskutiert worden, mit Ausnahme einiger Bemerkungen, die SACHS in seinen grundlegenden Arbeiten gegeben hat, und denen sich SADEBECK in seiner Bearbeitung der Gefäßkryptogamen anschloss. Ein Eingehen auf diese Verhältnisse liegt aber um so näher, als HEGELMAIER⁵⁾ bei einer langen Reihe vergleichender Untersuchungen an phanerogamen Embryonen zu einem

1) KIENITZ-GERLOFF in Bot. Ztg. 1874, 1875 u. 1878.

2) VOUK, Entwicklung des Embryo von Asplenium Sheperdi. Wiener Akad. der Wiss. 1878, Juli.

3) SADEBECK, Die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme in PRINGSR. Jahrb. Bd. XI.

— Kritische Aphorismen zur Entwicklungsgeschichte der höheren Kryptogamen.

— Encyclopädie der Naturwissenschaften. 4. Abth. 6. Lief.

4) LEITGER, Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 4—5

— Zur Embryologie der Farne. Wien. Akad. 1878, März.

— Studien über Entwicklung der Farne, ibid. Juli 1879.

5) HEGELMAIER, Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime. Stuttgart 1878.

Resultate kam, welches eine direkte Consequenz der richtigen Auffassung von dem Verhältniss zwischen Wachstum und Zelltheilung ist. Er sagt (a. a. O. pag. 483): »Wir wissen kaum mehr, als dass irgend ein Stück des als Vorkeim entstehenden Zellencomplexes den Anfang des Keimes bildet, und dass das fragliche Stück, sowohl bei Mono- als bei Dicotyledonen, aus einer verschiedenen Anzahl von Zellen besteht, je nach den Verhältnissen des vorausgegangenen Gesamtwachsthumes des Vorkeimes, — der Gestalt, welche sein Endstück gewonnen hat, einerseits, und denen des Gesamtwachsthums des Keimanfangs andererseits — so dass solche Keime, welche in einem frühen Zustande sich durch verhältnissmäßige Länge auszeichnen, der einen, solche, welche sich im entsprechenden Entwicklungsstadium der Kugelgestalt nähern, der anderen Regel folgen«. Mit andern Worten, die Anordnung der Zellen richtet sich nach der Gestalt des ganzen Organs. Gilt dies nun auch für die Embryonen der Archegoniaten? Die folgenden Erörterungen werden suchen, dies an der Hand der vorliegenden Untersuchungen darzuthun. Dabei möge gleich bemerkt werden, dass eine so große Variation in der Form der Embryonen und demgemäß in der Gestaltung ihres Zellgerüsts, wie HEGELMAIER sie bei nahe verwandten angiospermen Pflanzen nachgewiesen hat, bei den Archegoniaten im Allgemeinen nicht vorkommt. Gerade daraus, aus der übereinstimmenden Gestalt bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium erklärt sich die große Übereinstimmung der Embryonen bei den Equiseten und Filicineen im weiteren Sinne.

Embryonen, die während der ganzen Dauer ihres Wachsthums eine allseitig gleichmäßige Entwicklung zeigen, finden sich nur bei Riccia¹⁾. Der Embryo hat hier ziemlich genau Kugelform. Damit ist nun innerhalb gewisser Grenzen auch sein Zellnetz gegeben. Ist nämlich das sogenannte Princip der rechtwinkligen Schneidung richtig, so muss jeder optische Durchschnitt eines solchen Embryos dasselbe Bild bieten, wie eine beliebige andere Kreisfläche. Dass dem so ist, das zeigt nun in der That die Vergleichung der von KIENITZ-GERLOFF gegebenen Abbildungen von Embryonen mit den Zellnetzen von ganz differenten Objecten, z. B. Durchschnitten von cylindrischen Embryonen (z. B. denen von *Liochlaena lanceolata* a. a. O. Taf. IV, Fig. 47), von cylindrischen Algenstämmen (z. B. *Giraudia sphaecelarioides*, GOEBEL. Botan. Zeit. 1878, No. 43) und kreisförmigen Flächen (die Keimscheiben von *Reboulia hemisphaerica* z. B. boten mir Bilder, die mit den von KIENITZ-GERLOFF für Riccia gegebenen fast identisch sind). Übereinstimmend finden wir in allen diesen Fällen, dass die erste Theilung, die eine solche Kreisfläche erfährt, die durch zwei senkrecht auf einander stehende Durchmesser ist. Sind diese gebildet, so pflegen in den vier

1) KIENITZ-GERLOFF, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoosporogoniums. Botan. Ztg. 1874.

Kreisquadranten Antiklinen aufzutreten, denen sich erst später Periklinen anschließen. (Der Fall, dass zuerst Periklinen auftreten, findet sich bekanntlich bei phanerogamen Embryonen bei Abscheidung des Dermatogens, auch bei Lebermoosantheridien etc.) Dabei ist es ein häufiger Fall, dass die gleichzeitig oder kurz hintereinander auftretenden Antiklinen in zwei benachbarten Quadranten nicht symmetrisch gelagert sind, so dass also z. B. je zwei Antiklinen zweier angrenzenden Quadranten nicht als Stücke einer Kurve zusammengehören (vergl. z. B. die Antiklinen x und y in Fig. 2 B). Die eine Antikline kann ihre Convexität der einen Quadrantenwand, die entsprechende der zweiten Quadrantenwand zukehren. (Vergl. KIENITZGERLOFF a. a. O. Taf. III, Fig. 4 A, 6 B etc. GOEBEL a. a. O. Fig. 22 und 23.) Dadurch kommt in das Zellnetz eine gewisse Unsymmetrie, die sich bei elliptischen Zellflächen weniger häufig zu finden scheint, und bei oberflächlicher Betrachtung dazu veranlassen könnte, in solchen Fällen von der Constatirung einer gesetzmäßigen Zellenanordnung überhaupt abzusehen, zumal gerade bei solchen Objekten der Versuch gewöhnlich nicht gemacht wird, eine einmal aufgetretene Wand, die ja unmöglich wieder verschwinden kann, während des ganzen Entwicklungsganges zu verfolgen. Die Bilder der Ricciaembryonen entsprechen somit ganz der allgemeinen Regel, und bieten auf optischen Durchschnittsflächen in Bezug auf Zellenanordnung nichts anderes, als was man bei jeder Fläche mit ähnlichem Umfang sieht. Gehen wir nun von der Betrachtung der Fläche zu der der Kugel über, so ist klar, dass die ersten Theilungswände derselben die Octantenbildung herbeiführen muss. Denn mögen wir ausgehen von einem beliebigen größten Kreise, so wird derselbe in Quadranten zerlegt, entsprechend der Regel der rechtwinkligen Schneidung und der (allerdings weniger durchgreifenden) der Gleichheit der Tochterzellen. Ebenso ist klar, dass die Richtung der ersten Wand zur Archegonaehse auch die folgenden Octantenwände bestimmt, die ja senkrecht auf derselben stehen. Theoretisch genommen kann die Richtung der ersten Wand bei einem genau kugelig gedachten Embryo eine ganz beliebige sein, sofern sie nur ein größter Kreis ist. Dass in der Natur diese Richtung aber eine so constante ist, das dürfte eben daher rühren, dass die Embryonen nie genau kugelig sind. Bei Marchantien z. B. ist die befruchtete Eizelle ein Ellipsoid, die erste Wand steht senkrecht auf dem Längsdurchmesser desselben. Bei der Quadrantentheilung im Embryokügelchen der Angiospermen liegt die Sache in so fern anders, als die Lage der einen Quadrantenwand hier bestimmt ist dadurch, dass sie senkrecht steht auf der vorhergegangenen Transversalwand des Embryoträgers. Ebenso ist es mit den Periklinen in der unteren Hälfte der Marchantiabrutknospen (s. u. Fig. 2 B), an Stelle derselben treten bei den Farnembryonen (Fig. 2 A) Antiklinen auf. Dass die Lage der ersten Wände durch die Regel der rechtwinkligen Schneidung und die Volumgleichheit der Tochterzellen nicht allein bestimmt wird, dafür bieten

sich in der Reihe der Riccien und der naheverwandten Marchantien einige lehrreiche Beispiele. Während nämlich in der Gattung Riccia selbst die Form der befruchteten Eizelle, wie oben bemerkt, sich der Kugelform nähert, und ebenso annähernd bei *Marchantia polymorpha*, *Preissia commutata* u. a., ist dies bei andern Formen derselben Reihe nicht der Fall. Bei den Riccien ist dies für *Sphaerocarpus terrestris* durch KIENITZ-GERLOFF¹⁾ nachgewiesen. Die befruchtete Eizelle hat hier langgezogene Gestalt, und verschmälert sich nach oben und unten. Ihr Längsdurchmesser übertrifft den Querdurchmesser um das dreifache, und dies Verhältniss steigert sich noch im Verlaufe der weiteren Entwicklung. Demgemäß erfährt der Embryo nicht etwa Quadrantentheilung, sondern es treten in ihm zunächst mehrere Transversalwände auf. Ganz denselben Fall bieten uns die langgezogenen Jungermannienembryonen, deren Gestalt mit der des *Sphaerocarpusembryo* ganz übereinstimmt. LEITGEB findet in dieser Übereinstimmung eine wirkliche Annäherung an die Jungermannien²⁾. Allein schon die Thatsache, dass bei ganz unzweifelhaften Marchantien wie *Reboulia* und *Targionia* dasselbe vorkommt, nämlich die Bildung mehrerer über einander liegender Stockwerke vor dem Eintreten der Quadrantenbildung, lässt die LEITGEB'sche Parallelisirung als unhaltbar erscheinen. Die Quadrantenbildung bei *Sphaerocarpus* tritt auf, nachdem der obere Theil des Embryo ein Breitenwachsthum erfahren hat. Für *Reboulia* und *Targionia* hatte HOFMEISTER³⁾ angegeben, dass der Embryo zunächst durch Transversalwände getheilt wird, und dann aus der Spitzenzelle eine zweiseitige Scheitelzelle hervorgehen soll, wie dies beim Laubmoosembryo der Fall ist. Aus eigener Anschauung sind mir diese Verhältnisse nur für *Targionia Michellii* bekannt. Die Archegonien stehen hier auf dem senkrecht zum Thallus verbreiterten Sprossescheitel in progressiver Anordnung (s. pag. 374 dieses Hefes), die ältesten stehen der Thallusoberseite zunächst. Die Durchmusterung zahlreicher Embryonen hat nun gezeigt, dass die Zelltheilungen im Embryo nicht mit der Regelmäßigkeit vor sich gehen, wie dies sonst der Fall zu sein pflegt. Als häufigstes Vorkommen kann indess das von HOFMEISTER angegebene bezeichnet werden. Die empfängnisfähige Eizelle ist hier eine annähernd kugelförmige Protoplasmamasse, sie hat beinahe die Hälfte ihres vorherigen Volumens als Bauchkanalzelle abgetheilt. Nach der Befruchtung verändert sich die Gestalt der Eizelle, sie zeigt ein überwiegendes Wachsthum in der Längsachse des Archegoniums, erhält also eine Gestalt wie die von *Sphaerocarpus*. Ganz wie dort tritt nun auch hier keine Octantenbildung ein, sondern es treten Transversalwände auf, in den von mir beobachteten Fällen allerdings nicht so zahlreich, wie

1) KIENITZ-GERLOFF, Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoos-Sporogoniums. Bot. Ztg. 1875.

2) LEITGEB, Untersuchungen über die Lebermoose. IV. Heft, pag. 6.

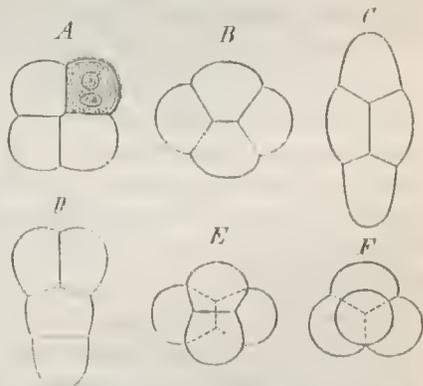
3) Vergl. Unters.

HOFMEISTER sie abbildet. Seine Angabe über das Auftreten einer zweischneidigen Scheitelzelle habe ich nicht bestätigt gefunden. Man erhält allerdings Ansichten, die das Vorhandensein einer solchen äußerst wahrscheinlich machen, eine genauere Beobachtung lehrt indess auch hier, dass im oberen Theil des Embryo Quadrantenbildung stattgefunden hat, und damit eine Übereinstimmung mit den übrigen Marchantiaceen hergestellt ist. Die Bilder, welche die jugendlichen Embryonen in diesem Stadium darbieten, gleichen auffallend denen, die KERNIZ-GERLÖFF von *Sphaerocarpus terrestris* und *Grimaldia barbifrons* gegeben hat¹⁾. Es wäre somit ohne Interesse, die Zellenanordnung des Targoniaembryos hier weiter zu verfolgen. Auch die oben erwähnten Unregelmäßigkeiten mögen hier nicht weiter verfolgt werden, sie bestehen hauptsächlich in dem Auftreten von zur Archegonienachse schief geneigten Wänden. Das principiell wichtige ist auch hier wieder, dass die Gestalt des wachsenden Organs, speciell des Embryos es ist, welche die Anordnung seiner Zellwände bestimmt, denn hier wie bei *Sphaerocarpus* hat der Embryo eine langgestreckte Gestalt, nicht weil er, wie ein noch vielfach gebrauchter aber vollkommener sinnloser Ausdruck sagt, »durch Querwände wächst«, sondern es treten Querwände auf, weil der Embryo langgestreckte Gestalt hat. Dass diese Abhängigkeit des Zellgerüsts vom Wachstum eine durchgreifende Erscheinung ist, das zeigen auch noch andere Thatsachen. So z. B. die Zellenanordnung in den Pollentetraden von *Neottia nidus avis* (vergl. Fig. 4).

Durchmustert man eine größere Anzahl derselben, so zeigen sich Formen verschiedenster Art. Am häufigsten sind diejenigen, die kreisförmige Platten darstellen (Fig. 4A). Sie zeigen die für diese Gestalt typische Quadrantentheilung²⁾. Da beide Quadrantenwände nicht genau aneinander ansetzen, so findet sich in der Mitte eine kleine Brechung. Bei der Fig. 4B ist dies Stück schon größer, und man kann zweifelhaft sein, ob hier wirklich eine Quadrantentheilung vorliegt, und nicht in der schon nach einer Richtung langgezogenen Tetradenmutterzelle zwei Transversalwände

aufgetreten sind, denen sich dann eine die mittlere Zelle halbirende, auf den ersten senkrechte Radialwand angesetzt hat. Unzweifelhaft der Fall

Fig. 4.



Pollentetraden aus einer und derselben Anthere von *Neottia nidus avis* nach der Natur.

1) Botan. Ztg. 4875, Taf. X.

2) Es möge hier bemerkt werden, dass in den Theilzellen der Tetraden an Alkoholmaterial mit äusserster Schärfe zwei Kerne sichtbar sind.

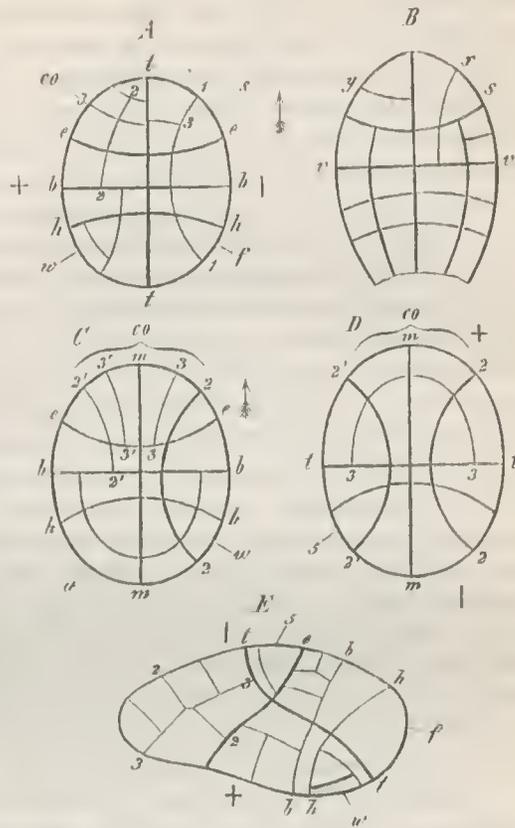
ist dies bei Fig. 1C. Hier haben wir eine sehr langgezogene Tetrade, die durch zwei Transversalwände gefächert ist. Die mittlere Zelle hat sich verbreitert und demgemäß eine Radialtheilung erfahren. Das letztere ist der Fall bei der oberen Zelle von Fig. 1D. Bei E und F haben wir nicht mehr mit scheibenförmigen, sondern mit mehr körperlichen Tetraden zu thun. Fig. 1F zeigt die bekannte Anordnung, die seit Moul¹⁾ als tetraëdrische Vereinigung bezeichnet wird. Fig. 1E hat man sich entstanden zu denken dadurch, dass in der kugeligen Mutterzelle zuerst eine Wand auftrat, welche sie in zwei Halbkugeln theilte. Jede derselben zerfällt in zwei Quadranten, die aber verschieden orientirt sind, indem die Quadrantenwände quer zu einander stehen, statt wie gewöhnlich sich aneinander anzusetzen. Für die naheliegende Annahme, dass derartige Figuren wie Fig. 1E auch aus einer Verschiebung der tetraëdrischen Anordnung hervorgegangen sein könnten, fehlt die thatsächliche Grundlage. Es findet sich diese Form gemischt mit der tetraëdrischen nicht selten, z. B. bei Sporenmutterzellen von Jungermannieen und *Lycopodium Selago*. Pollentetraden, die durch drei Transversalwände in vier übereinander liegende Zellen getheilt gewesen wären, habe ich bei *Neottia* nicht finden können. Wohl aber ist dies nach meinen älteren Skizzen der Fall bei den mehrzelligen Pollen von *Typha latifolia*, wo im übrigen ganz dieselben Variationen vorkommen wie bei *Neottia*, also Quadrantentheilung, Tetraëder etc. Auch in diesen Fällen lässt es sich nun constatiren, dass der Vorgang nicht etwa der ist, dass in den gleichgestalteten Mutterzellen das einmal Theilung durch Quadrantenwände, das andermal durch Transversalwände, im dritten Falle Tetraëdertheilung auftritt, sondern diese Theilungsformen richten sich nach der Gestalt der Mutterzelle. Diese ist das Resultat des vorgegangenen Wachstums, und nach diesem richtet sich das Auftreten der Zellwände. Nur dadurch wird es verständlich, warum in einer langgezogenen Tetradenmutterzelle z. B. nicht auch Quadrantentheilung auftritt, die ja der Regel der rechtwinkligen Schneidung eben so gut entsprechen würde, wie die Theilung durch Transversalwände. Um die Beispiele nicht zu sehr zu häufen, möge nur noch ein Fall erwähnt werden. Dass bei derselben Florideenspecies Tetrasporen mit tetraëdrischer Anordnung und solche, die aus vier in einer Längslinie liegenden Zellen bestehen, vorkommen, ist lange bekannt und bei der Durchsicht einer größeren Anzahl von Exemplaren leicht zu constatiren. Auch hier ist es wieder das Wachstum der Tetrasporenmutterzelle, welches die Anordnung bestimmt. Was für das Vorkommen innerhalb einer Species, z. B. *Callithamnion*, gilt, das zeigt sich auch bei der Vergleichung verschiedener Genera, bei denen das Vorkommen der einen oder andern Anordnung constant zu sein scheint, z. B. *Polysiphonia* mit tetraëdrisch geordneten Tetrasporen und die Coral-

1. Vermischte Schriften pag. 68.

lineen mit superponirten. Wie also bei einer und derselben Umfangsform eines Organs die Zellenanordnung eine verschiedene sein kann, z. B. eine confocale und eine co-axiale, so ist auch bei verschiedenen Umfangsformen der Umfang nur insofern das Bestimmende für die Gestaltung des Zellgerüsts, als er ein Ausdruck, eine Funktion des Wachstums des ganzen Organs ist.

Die Vorgänge, durch welche die befruchtete Eizelle der Equiseten und Filicineen in einen Zellcomplex verwandelt wird, ist durch die am Eingang erwähnten Arbeiten so klar gelegt, dass eine ganz allgemeine Darstellung derselben möglich ist, um so mehr als die entgegenstehenden Angaben BAUKE'S über Cyatheaceenembryonen und die von KNY über Ceratopteris sich nicht bestätigt haben¹⁾. Außerdem sind die bezüglichen Thatsachen neuestens von SADEBECK zusammenfassend bearbeitet worden²⁾. Als oberer Theil des Embryos wird im Folgenden der der Prothalliumunterseite (in der Figur 2 durch | bezeichnet), als unterer der dem Halse des Archegoniums (+ Fig 2) zugewandte bezeichnet, die vordere Hälfte ist die dem Vegetationspunkte des Prothalliums zugewandte. Die erste Wand bei den

Fig. 2.



B Junge Brutknospe von Marchantia nach der Natur; E Embryo von Ceratopteris nach LEITGER; A, C und D sind Schemata für die Zelltheilungen im Filicineenembryo, entworfen nach einem Modell. b Basal-, t Transversal-, h Hypobasal-, e Epibasal-Wand. co Cotyledon, s Stamm, w Wurzel, f Fuss. Die Ziffern dienen zur Erkennung der einzelnen Wände in den verschiedenen Figuren. Der Pfeil bezeichnet die Richtung des Prothalliumscheitels; | die Prothalliumunterseite, + den Archegonienhals. C ist gegen A um 90° gedreht (Drehungsachse die Schnittlinie von Transversal- und Medianwand). D Vorderansicht, also gegen A und C um 90° gedreht (Drehungsachse die Schnittlinie von Basal- und Transversalwand). E dieselbe Ansicht wie A, nur liegend, statt aufrecht gezeichnet. In Fig. D ist statt s unten links irrthümlich 5 gesetzt worden.)

In Fig. D ist statt s unten links irrthümlich 5 gesetzt worden.)

1) Bezüglich der ersteren vgl. SADEBECK, Kritische Aphorismen zur Entwicklungsgeschichte der höheren Cryptogamen, der letzteren LEITGER a. a. O.

2) Encyclopädie der Naturwissenschaften, Botanik pag. 240 ff.

Farnen im engeren Sinne, von denen wir hier zunächst ausgehen, nimmt annähernd die Achse des Archegoniums in sich auf. Diese, die Basalwand (*bb* Fig. 2) *VOUK's* und *LEITGE's* ¹⁾, trennt eine vordere stammbildende Hälfte des Embryos von der hinteren wurzelbildenden. Dass diese Wand die erste ist, scheint darauf zu beruhen, dass nach den Angaben der Autoren die befruchtete Eizelle zunächst ein Wachstum senkrecht zur Archegonachse erfährt. Dass diese Basalwand bei *Marsilia* um die Archegonachse drehbar ist, wie wir aus *LEITGE's* interessanten Versuchen wissen (a. a. O. pag. 6), das ist eine Thatsache, die mit der Regel der rechtwinkligen Schmeidung ja ohne Weiteres vereinbar ist. Die vordere, stammbildende Hälfte wird mit *LEITGE* zweckmäßig als die hypobasale bezeichnet. Dass die zwei folgenden Wände den Embryo in Octanten zerlegen werden, das ist bei der sich der Kugelform nähernden Gestalt des Embryo vor auszusehen. In der That ist das Auftreten von Octantenwänden neuerdings bei den Filicineen auch allgemein nachgewiesen worden. Ihre Reihenfolge ist indess eine unbestimmte, auch ist sie für den Aufbau des Embryo ganz gleichgültig, denn ihre Richtung ist ein für allemal durch die Basalwand bestimmt, auf der sie senkrecht stehen. Die beiden Wände sind die Transversalwand und die Medianwand, von denen die erstere der Fläche des Prothalliums parallel läuft, die letztere senkrecht auf derselben steht, und nach *VOUK* der Längslinie des Prothalliums gleichgerichtet ist. Von den zwei vorderen oberen Octanten wird der eine zum Vegetationspunkt des Stammes, der andere erfährt bei den Farnen gewöhnlich keine weitere Differenzierung, die beiden vorderen unteren Octanten wachsen zum ersten Blatte, dem Cotyledon aus, die beiden oberen hinteren Octanten bilden den Fuß, von den beiden unteren hinteren der eine die Wurzel, während der andere gewöhnlich verkümmert, im Wachstum zurückbleibt.

Stamm- und Wurzelquadrant liegen demnach auf derselben durch die Medianwand gebildeten Embryohälfte, aber in dieser einander diametral gegenüber. Nun treten in der epi- und hypobasalen Hälfte zwei der Basalwand gleichgerichtete Wände auf, die Epibasal- (*e* Fig. 2) und Hypobasalwand (*h* Fig. 2). Diese Wände durchsetzen den Embryo seiner ganzen Dicke nach. Es ist indess eine wohl durch einseitige Betrachtung von optischen Durchschnitten hervorgerufene Täuschung, wenn *VOUK* sagt, diese Antiklinen seien der Basalwand annähernd parallel. Dies ist bei der annähernd kugeligen Gestalt des Embryo nicht möglich, denn um die Oberfläche desselben und die Transversalwand rechtwinklig zu schneiden, müssen diese Wände gekrümmt sein. Dass dies der Fall ist, das ergeben auch die Abbildungen, so z. B. die Fig. 82, Taf. II ²⁾ von *KIENTZ-GERLOFF*.

1) *LEITGE*, Zur Embryologie der Farne, pag. 10 des Sep.-Abdr. aus dem LXXVII Bd. der Sitzgs.-Ber. der Wiener Akad. 1878.

2) *Botan. Ztg.* 1878, *KIENTZ-GERLOFF*, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel, und die Embryoentwicklung einiger Polypodiaceen.

Es zeigen dieselben, dass die Wände ihre Convexität der Basalwand zukehren. Sie sind derselben also nicht parallel, sondern nur gleichgerichtet. Es ist dieses Auftreten zweier, einer der Octanten- resp. Quadrantenwände gleichgerichteten Antiklinen von weitester Verbreitung bei kugel-, resp. kreisförmigen Organen. So z. B. an jungen Köpfchenhaaren von *Althaea rosea*. Die Oberansicht eines solchen Haares stimmt genau mit der Seitenansicht eines 16zelligen Farnembryo. Fig. 2 B zeigt die analogen Wände bei einem flächenförmigen Gebilde, einer jungen Brutknospe von *Marchantia polymorpha*. (Es möge bei dieser Gelegenheit bemerkt werden, dass die Abbildungen, welche LÜRSSEN von der Entwicklung der Brutknospen von *Lunularia vulgaris* gibt¹⁾, die Zellenanordnung nur ungenau zeigen). Die jungen Brutknospen dieser Pflanzen bilden für die Beurtheilung der Wandrichtung insofern ein instructives Beispiel, als die erst auftretenden Transversalwände der annähernd cylindrischen Form der jungen Brutknospe entsprechend eben sind. Dann erweitert sich die obere Zelle und erhält annähernd Halbkreisform. Die jetzt auftretende Wand ist nicht mehr eben, sondern, um den Umfang rechtwinklig zu schneiden, gekrümmt, ihre Convexität der Basis der Brutknospe zuehend. Auch hier wieder zeigt sich also, dass der Winkel, unter dem die Zellwände sich aneinander ansetzen, keineswegs ein beliebiger ist, wie dies früher ausgesprochen worden ist. — Es ist klar, dass die Epi- und Hypobasalwand auf allen Seitenansichten des Embryo als Antikline erscheinen muss, auf der Vorder- und Hinteransicht desselben dagegen als Perikline. So ist es auch in Fig. 2 D, wo die Basalwand die äußere Umgrenzung der Figur bildet. Wäre diese Ansicht als Projection der Wände auf die Basalwand gezeichnet, so würde die Epibasalwand als der Basalwand dicht parallel verlaufende Perikline erscheinen. Durch die Epi- und Hypobasalwand sind zu beiden Seiten der Basalwand, vorn und hinten zwei Stücke abgegrenzt worden, welche die neueren Embryologen als epi- und hypobasales Glied bezeichnen. Die weiteren Theilungen desselben interessiren hier weniger, nur so viel mag bemerkt sein, dass durch zwei mit der Transversalwand gleichgerichtete Antiklinen, die sodann durch perikline Wandstücke mit der Transversalwand verbunden werden, ein innerer, im Querschnitt annähernd als Quadrat erscheinender Zellkomplex, der das axile Stranggewebe bildet, von einem äußeren, ringenbildenden abgetrennt wird. Jenen Antiklinen werden wir ohnehin im Folgenden noch begegnen, da sie nicht dem hypo- und epibasalen Gliede eigenthümlich sind, sondern durchgehen. Kehren wir nun zurück zur Betrachtung der epibasalen Hälfte des Embryo, so besteht dieselbe dem Gesagten zufolge aus dem epibasalen Gliede und vier vorderen Zellen, welche die Gestalt von sogenannten dreiseitigen Scheitelzellen haben. Sollten sie diese dauernd behalten (die Scheitelzelle der gewöhnlichen Annahme nach als

1) Lürssen, Medicinisch-pharmaceutische Botanik. I, pag. 392, Fig. 90.

persistierend gedacht), so würde dies einfach zu Stande kommen dadurch, dass Wände auftreten, die abwechselnd der Transversal-, Median- und Epibasalwand, resp. der Basalwand gleichgerichtet wären. Dieser Vorgang findet indess nur in einem der vorderen oberen Octanten statt, demjenigen, der den Vegetationspunkt des Stammes bildet. Dieser Vorgang ist desshalb von besonderem Interesse, weil er in klarster Weise Rechenschaft gibt von dem Zustandekommen der sogenannten dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle. Ein Stück des Embryos, das die eben bezeichnete Gestalt hat, bleibt embryonal, neue Wände treten der Regel der rechtwinkligen Schneiden entsprechend parallel den schon vorhandenen Wandrichtungen auf, so entsteht eine der Form nach persistierende dreiseitig pyramidale apicale Zelle. Dass die Scheitelzelle nicht am raschest, sondern gerade in dem am langsamsten wachsenden Octanten auftritt, das zeigt die Vergleichung von Fig. 2 A mit Fig. 2 E, welche die entsprechende, aber um 90° gedrehte Seitenansicht eines älteren Embryos ist. Wie man sieht, sind dort Stamm- (*s*) und Wurzelquadrant (*w*) sehr zurückgeblieben gegen das Wachstum des Cotyledons und des Fußes. Die Wand 4 in Fig. 2 A setzt sich der Epibasalwand an, und läuft der Transversalwand gleichsinnig. Ebenso gut könnte auch die der Epibasal- oder der Medianwand gleichsinnige Wand zuerst auftreten. Fragt man sich, warum in den anderen Quadranten keine Scheitelzelle zu Stande kommt, so kann es sich hier natürlich nur um das Wie dieses Vorganges, nicht aber um seine causalen Beziehungen handeln. Wie Fig. 2 C zeigt, treten in den zwei vorderen unteren, den Cotyledon bildenden Octanten zunächst zwei der Medianwand gleichsinnig verlaufende Wände, in der Figur mit 2 und 2' bezeichnet auf. Dabei muss die Wand 2 in Fig. 2 A, wo die Medianwand in der Ebene des Papiers liegt, selbstverständlich als Perikline erscheinen, während sie in Fig. 2 C, bei um 90° gedrehtem Embryo, folglich in der Ebene des Papiers liegender Transversalwand, als Antikline erscheint. Dass die Wände 2 und 2' die Transversalwand rechtwinklig schneiden, tritt bei allen genaueren Figuren, namentlich denen LERRER'S dadurch sehr schön hervor, dass die Wände 2 und 2' gekrümmt sind, wie die Epi- und Hypobasalwand, und ihre Convexität der Medianwand zuehren. Wir haben jetzt also zwei seitlich gelegene dreiseitige Scheitelzellen, begrenzt von der Transversalwand (Papirebene), der Epibasalwand und den Wänden 2 und 2', oben vorne am Cotyledon liegen zwei Scheitelzellen, wie sie sich zum Beispiel bei *Blasia* und den Jungfermanniceen finden. Dass nun die dreiseitigen, seitlichen Scheitelzellen nicht die Segmentation wie die Stammscheitelzellen zeigen, das liegt an dem Ausbleiben der der Transversalwand parallelen Wände. In sämtlichen apicalen Zellen des Cotyledons findet man nämlich fortan nur die zwei der Medianwand und der Basalwand parallelen, einander senkrecht aufgesetzten Wandrichtungen, mit andern Worten, das Vorderende des Cotyledons wird eingenommen von einer Reihe gleichwerthiger

Randzellen. Dass dem so ist, dass nicht die drei in der Stammscheitelzelle auftretenden Wandrichtungen auch in den ursprünglichen Blattscheidzellen auftreten, das hängt von der spezifischen Natur der beiden Organe ab. Obwohl die vorhandenen Figuren und Angaben keinen ganz sichern Anhaltspunkt dafür geben, ist doch die Annahme im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die zwei Cotyledonarocantanten schon frühzeitig Flächenwachstum zeigen, in Folge dessen nur die zwei, auf dieses Wachstum bezüglichen, der Median- und der Basalwand parallelen Wandrichtungen auftreten. Das Causalverhältniss ist aber nicht das, dass das Blatt ein Flächenwachstum zeigt, weil in seinen Scheitelzellen die erwähnte Segmentierung auftritt, sondern umgekehrt die letztere ist eine Folge des Flächenwachstums. Auch in Fig. 4 B, der Marchantia-brutknospe, sind durch die Antiklinen x und y dreiseitige Zellen herausgeschnitten worden. Bekanntlich funktionieren dieselben aber nicht als Scheitelzellen. Wie die Betrachtung älterer Stadien zeigt, werden sie ganz in derselben Weise »ausgefüllt«, wie dies von der Scheitelzelle der Farnprothallien bekannt ist. Es tritt nämlich eine an die Seitenwände der Scheitelzelle sich ansetzende Perikline auf, der sich dann einige Antiklinen ansetzen und so die durch die Scheitelzelle im Zellgerüst gebildete Lücke ausfüllen¹⁾. Es ist nicht schwer, in der nach LEITGEB copirten Abbildung Fig. 2 E, welche einen älteren Embryo von Ceratopteris darstellt, die in Fig. 4 A gezeichneten Wände zu erkennen, sie sind der Fig. 4 entsprechend beziffert worden. Besonders instructiv ist die Biegung, welche die Transversalwand erfahren hat. Die untere Hälfte des Embryo erfährt ganz analoge Theilungen wie die obere. Durch den beim Stammocantanten geschilderten Vorgang bildet sich auch die Wurzelscheitelzelle, mit dem einzigen Unterschiede, dass durch eine Perikline ein Stück als erste Wurzelkappe abgeschieden wird. Der neben der Wurzel liegende hintere untere Quadrant verkümmert, ebenso wie der neben der Stammscheitelzelle liegende untere vordere Quadrant bei *Salvinia* und *Ceratopteris* nur Haare producirt, während bei *Marsilia* der zweite Cotyledon aus ihm hervorgeht. Auch das Wachstum des Fußes bietet nichts bemerkenswerthes, die Vermuthung, dass die denselben bildenden Quadranten zwei nach Art der Stammscheitelzelle segmentirte Scheitelzellen besitzen, ist nach den vorhandenen Figuren nicht ausgeschlossen. Noch bleibt die Figur 2 D zu erörtern. Es ist dies eine Seitenansicht des Embryos vom Prothalliumscheitel her, die man somit auch als Vorderansicht bezeichnen kann. Hier liegt die Basalwand in der Ebene des Papiers, demgemäß erscheinen alle derselben gleichsinnig verlaufenden Wände als Periklinen.

1) Dabei ist es von Interesse, dass der, resp. die Vegetationspunkte der Brutknospe nicht an den ausgefüllten, apicalen Lucken liegen, wie z. B. bei den Farnprothallien, sondern bekanntlich seitlich.

Eine Vergleichung des Embryos der verschiedenen Abtheilungen der Gefäßerytogamen liegt nicht in der Absicht der vorstehenden Erörterungen, zumal SADEBECK dieselbe in durchaus zutreffender Weise durchgeführt hat. Nach seinen Angaben stimmt die Entwicklung des Embryos von *Equisetum* in allen wesentlichen Punkten mit den vorstehenden überein. Es finden sich zwei Cotyledonen wie bei *Marsilia*, die mit dem ersten, vom Stamme gebildeten Blatte zum ersten Blattringwall heranwachsen. Das Verständniß des Aufbaus des Equisetenembryo nach den SADEBECK'schen Figuren wird indess dadurch erschwert, dass er nicht, wie dies bei den hier beigegebenen Schemata's durchwegs geschehen ist, immer eine der Octantenebenen in die Ebene des Papiers fallen lässt, sondern den Embryo bei schiefen Stellungen dieser Ebenen darstellt. So entstehen zwar durchwegs naturgetreue Bilder, welche aber die Wände in projektivisch schief verzerrten Richtungen zeigen. Der wahre Verlauf desselben wird wie bei den Farnen am klarsten durch Aufzeichnungen derselben auf Modelle. Was endlich die Selaginellenembryonen betrifft, so zeigen auch sie, nach PFEFFER's Schilderung¹⁾, vollkommene Übereinstimmung mit den über die Zellenanordnung aufgestellten Sätzen. Es wird durch eine zur Archegonachse senkrechte Wand die Eizelle in zwei Hälften zerlegt, von denen die eine obere, dem Archegonhals zugekehrte zum Embryoträger, die untere zum eigentlichen Embryo wird. Die letztere Zelle zerfällt durch eine der ersten senkrecht aufgesetzte Wand in zwei Hälften. Nach dem Farnschema sollte jetzt eine Octantenwand kommen, die aber nach PFEFFER's Schilderung nicht auftritt. Vielmehr wird durch eine der erst aufgetretenen gleichsinnige, aber gebogene Wand eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet. Ob trotzdem mit VOKK und SADEBECK das Auftreten einer Octantenwand anzunehmen ist, das möge dahingestellt bleiben. Nach LETTGER's neueren Untersuchungen, nach denen auch bei *Salvinia* zuerst eine dreischneidige Scheitelzelle auftritt, und erst später die zweischneidige aus ihr hervorgeht, ist ein analoges Verhalten immerhin nicht unwahrscheinlich; andererseits aber harmoniren, wie schon oben hervorgehoben, die von PFEFFER gegebenen Abbildungen durchaus mit den allgemeinen Regeln der Zellenanordnung. Ein näheres Eingehen auf die Zellenanordnung im Selaginellenembryo mag deshalb hier unterbleiben.

Wohl aber ist hier noch einiger Ansichten zu gedenken, die auf Grund der embryologischen Untersuchungen einmal gegen die im Vorhergehenden festgehaltenen Ansichten über Zellenanordnung, und andererseits über den genetischen Zusammenhang der verschiedenen Abtheilungen der Archegoniaten aufgestellt worden sind. KIENITZ-GERLOFF sagt nämlich²⁾, da das

1) PFEFFER, Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*, in HANSTEIN, Bot. Abhandlungen.

2) Unters. über die Entwicklungsgesch. der Laubmooskapsel, pag. 42 d. Sep.-Abdr.

Zellnetz der Embryonen bei Bryineen- und Jungermannieenembryonen trotz der übereinstimmenden äußeren Form derselben ein verschiedenes sei, so glaube er nach wie vor, zwischen der Theilung einer flachen Scheitelzelle durch transversale und der einer zwei- oder dreischneidigen durch wechselnd geneigte Wände einen fundamentalen Unterschied erkennen zu müssen. Dass bei gleichem äußerem Umfang doch eine ganz verschiedene innere Vertheilung des Wachsthum's stattfinden kann, ist längst bekannt. Jedermann weiß, dass ein Wurzel- und ein Stammvegetationspunkt sehr häufig denselben Umfang haben, trotzdem ist das Zellnetz in beiden Fällen ein ganz verschiedenes. Dass aber zwischen der Theilung einer Scheitelzelle durch transversale und der einer zweischneidigen durch wechselnd geneigte Wände ein fundamentaler Unterschied bestehen soll, ist eine nicht stichhaltige Meinung. Ich habe für *Metzgeria furcata* im Einzelnen nachgewiesen¹⁾, dass je eine Wand der Scheitelzelle mit der ersten antiklinen Wand des gegenüberliegenden Segmentes zu einer Antikline zusammengehört. Mit andern Worten, die Segmentirung der zweischneidigen Scheitelzelle von *Metzgeria* unterscheidet sich von der von *Dictyota* (Fächerung durch Antiklinen) dadurch, dass im letzteren Falle — wenn wir uns die Symmetrieachse des ganzen Systems gezogen denken, — die zwei zu einer Antikline gehörigen Stücke auf einmal, bei *Metzgeria* aber ungleichzeitig auftreten. Weiter vom Scheitel entfernt, sobald die einzelnen Antiklinen ergänzt sind, ist der Bau des *Metzgeria*vegetationspunktes (cfr. a. a. O. Taf. VII, Fig. 4) im Wesentlichen ganz derselbe, wie der von *Dictyota*. Nur sind bei *Metzgeria* die Breehungen gewöhnlich stärker, auch weicht der Umfang von dem von *Dictyota* ab, und sind bei einzelnen Antiklinen und Periklinen, namentlich bei jungen Sprossen (vgl. die Abbildungen a. a. O.), nicht alle zu einer Kurve gehörigen Stücke ausgebildet, was übrigens ein sehr häufiges Vorkommen ist. Dass solche unterbrochene Antiklinen, bei denen hier und da eine Zelle übersprungen wird, nichts desto weniger als zusammengehörige, zum Wachsthum in engster Beziehung stehende Wandrichtung aufzufassen sind, das folgt aus der hier adoptirten Ansicht über das Verhältniss von Wachsthum und Zelltheilung von selbst. KIENITZ-GERLOFF's Abbildungen von Moosemhryonen zeigen nun, dass das für *Metzgeria* Gesagte auch für sie gilt. Der Unterschied ist nur der, dass im Bryineenembryo jede Segmentwand so gebrochen wird, dass das untere Stück derselben später als Radialwand, das obere als Antikline erscheint. So ist es nun auch mit der Wand, welche die zweischneidige Segmentirung im Embryo einleitet. Sie setzt sich einer die Achse des Archegoniums quer schneidenden Wand an, verläuft aber nicht in der Archegonienachse, sondern schief zu derselben, sich der einen Seite des Umfangs rechtwinklig auf-

1) GOEBEL, Über das Wachsthum von *Metzgeria furcata* und *Aneura*, Arbeiten etc. II. Bd. 2. Heft.

setzend. Es ist dies eine weit verbreitete Erscheinung. Derselbe Vorgang findet sich z. B. beim Entstehen der Farnsporangien, bei Farnprothallien, bei der Keimung von *Aneuria*, der Bildung der marginalen Adventivsprosse von *Metzgeria* u. a. Nach KIENITZ-GERLOFF soll nun diese schräge Wand der Quadrantenwand im Embryo der Lebermoose zu vergleichen sein ¹⁾. Dieser Vergleich ist nach dem Sinne seines Urhebers ein phylogenetischer, gestützt auf die Angabe, dass die Quadrantenwände bei den niederen Abtheilungen der Lebermoose eine »Neigung« haben sollen, sich schief an einander anzusetzen. Die eine der zwei Zellen, in welche die apicale Zelle des Embryos der Bryineen zerfällt, soll dann ein unterdrückter Quadrant sein, die andere ist die Scheitelzelle. Ja dieser Vorgang soll sich fortwährend wiederholen, das Segment soll immer ein unterdrückter Quadrant sein, und der ganze Vorgang ein ähnlicher, wie er bei der Bildung einer Schraubel auftritt (a. a. O. pag. 4). Diese Hypothese entbehrt indess der thatsächlichen Begründung. Dies geht schon daraus hervor, dass sie, wie ihr Autor ausdrücklich hervorhebt, zu der wunderlichen Folgerung führt, die Laubmooskapsel als einer Längshälfte der Lebermooskapsel äquivalent, und das Sporogonium nebst Stiel aufzufassen als ein »seitliches« Gebilde, vielleicht ein Blatt, eine Auffassung, die dadurch gestützt wird, dass das Farnblatt mit dem Laubmoos-Sporogonium denselben Wachstumsmodus theilt, dass die Verjüngung der Scheitelzelle in beiden Fällen mit dem gleichen Theilungsvorgang abschließt etc. (KIENITZ-GERLOFF in *Botan. Zeit.* 1878.) Es scheint mir aber mit dem Satze, dass das Moossporogonium und Farnblatt sich in ihrer ersten Anlage nur dadurch unterscheiden, dass letzteres eine starke Flächenentwicklung aufweist, während ersteres zu einem cylindrisch-spindelförmigen Körper wird, nichts gewonnen zu sein (KIENITZ-GERLOFF a. a. O.). Die Thatsache, dass auch bei Lebermoosen die Quadrantenwände sich zuweilen schief an einander ansetzen, herechtigt noch nicht, die Quadrantentheilung als etwas für die ganze Archegoniatenreihe Typisches aufzufassen. Die Laubmooskapsel nebst Seta ist eben so gut ein terminales Gebilde am Embryo, wie die Lebermooskapsel. Nach der KIENITZ-GERLOFF'schen Auffassung müsste das Farnprothallium, das am Keimfaden unter Bildung einer zweiseitigen Scheitelzelle angelegt wird, ein laterales Gebilde am Keimfaden sein, während es in den Fällen, wo gar keine Scheitelzelle gebildet wird, z. B. *Gymnogramme leptophylla* ²⁾, unzweifelhaft terminal ist, und das ist es eben so im ersteren Falle, nur dass der Wachstumsvorgang ein anderer ist. Wie der Embryo der Stammform der heutigen Bryineen ausgesehen hat, das wird wohl immer hypothetisch bleiben; ihn mit einem Lebermoosembryo zu identificiren, dazu haben wir vorerst keinen

¹⁾ Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 21. März 1876, pag. 2 des Sep.-Abdr.

²⁾ Vgl. GOEBEL, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla*, *Bot. Ztg.* 1877.

stichhaltigen Grund. Was wir wissen, das ist im Grunde ja doch nur nach wie vor, dass die ungeschlechtliche Generation bei den Bryineen das Sporogonium, bei den Farnen die eigentliche Farnpflanze ist. Auf Grund des Verlaufes von Zellwänden weitere Analogien aufzustellen, das dürfte schon deshalb nicht gelingen, weil die Erfahrung gezeigt hat, dass der Anordnung des Zellnetzes eine systematische Bedeutung nicht zukommt. Eine Marchantiafrutknospe und ein Farnembryo unterscheiden sich in ihren jüngsten Stadien eben auch nur dadurch, dass die erstere zur Fläche, der letztere zu einem annähernd kugeligen Körper wird. Eben so möchte ich auch das gelegentliche Vorkommen verzweigter Moossporogonien nicht, wie dies theilweise geschehen ist, als phylogenetisch wichtig betrachten, sondern dieselben als Missbildungen betrachten, die als solche zwar interessante Wachstumserscheinungen sind, aber selbst erst einer causalen Erklärung bedürfen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [2](#)

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

Artikel/Article: [Zur Embryologie der Archegoniaten 437-451](#)