

7. Carl Müller: Zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums.

Mit Tafel V.

Eingegangen am 27. Januar 1893.

Im Frühling des verflossenen Jahres veranlasste mich Herr Prof. KNY für eine in Vorbereitung befindliche, die Entwicklungsgeschichte der Farne betreffende Serie „Botanischer Wandtafeln“ eine Reihe von Originalzeichnungen aufzunehmen. Zunächst zielten meine Beobachtungen ausschliesslich dahin, die Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums für das immer noch nach der praktischen Seite hin in Betracht kommende *Aspidium Filix mas.* Sw. zur Darstellung zu bringen. Es durfte dabei vorausgesetzt werden, dass die Untersuchung nichts wesentlich Neues zu Tage fördern würde, da bereits eine Reihe vortrefflicher Arbeiten über Bau und Entwicklung des Farnsporangiums, insonderheit des Sporangiums der Polypodiaceen vorliegen.

Sieht man von der die Zelltheilungsfolge kaum andeutenden hierhergehörenden Mittheilung von H. SCHACHT¹⁾ und der wenig gelungenen Darstellung FISCHER VON WALDHEIM's²⁾ ab, so gründet sich unsere Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums in erster Linie auf die sorgfältige Arbeit von REESS³⁾. Die Angaben dieses Forschers schienen um so unantastbarer zu sein, als die Nachuntersuchungen von RUSSOW⁴⁾ und TSCHISTIAKOFF⁵⁾ namentlich bezüglich der Entwicklungsgeschichte der Wand des Polypodiaceensporangiums nichts Neues zu bieten vermochten. Erst im Jahre 1888 theilte KÜNDIG, angeregt durch die von PRANTL im Jahre 1875 veröffentlichten Untersuchungen über die Hymenophyllaceen⁶⁾, eine Reihe von Thatsachen mit, durch welche die REESS'schen Unter-

1) Bot. Ztg. 1849, 30. Stck. S. 537—545 und 31. Stck. S. 553—560.

2) PRINGSHEIM's Jahrb. IV, 1864, S. 349—382. Mit Taf. XXIV—XXVII.

3) PRINGSHEIM's Jahrb. V, 1866, S. 217—236. Mit Taf. XX—XXII.

4) RUSSOW, Vergl. Untersuchungen. Petersburg, 1872, S. 86, und Bot. Ztg. 1875, S. 329—336 und S. 345—350.

5) TSCHISTIAKOFF, Entwicklungsgeschichte der Sporangien und Sporen der höheren Kryptogamen. Moskau, 1871, und Bot. Ztg. 1875, S. 1 ff., sowie Nuovo Giorn. Bot. Ital. VI, 1874, p. 72.

6) K. PRANTL, Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. I. Heft. Die Hymenophyllaceen. Mit 6 Tafeln. Leipzig, 1875.

suchungen in sehr wesentlichen Punkten Erweiterungen bezw. andere Deutungen erfuhren⁷⁾.

Als ich meine Untersuchungen 1892 begann, war mir das Vorhandensein der allein im Folgenden in Betracht kommenden Arbeiten von REESS und KÜNDIG bekannt, auch erinnerte ich mich dessen aus früherer Lectüre, dass KÜNDIG in seinen Deutungen nicht ganz den Auffassungen von REESS folgen konnte. Ich stellte deshalb meine Beobachtungen absichtlich so an, dass ich ohne Rücksicht auf die genannten Forscher und ohne erneute Durchsicht ihrer Veröffentlichungen eine grosse Reihe von Aufnahmen machte, und erst, als ich meine Beobachtungen für abschlussreif erachten durfte, verglich ich die REESS'schen und dann die KÜNDIG'schen Angaben mit meinen selbstgewonnenen Ergebnissen. Dieselben fielen — wider Erwarten — weder ganz zu Gunsten der REESS'schen, noch ganz zu Gunsten der KÜNDIG'schen Ansichten aus, sie zwingen mich vielmehr, theilweise dem einen, theilweise dem anderen der genannten Forscher beizupflichten. Ich halte es deshalb für angezeigt, meine eigenen Beobachtungen in Kürze hier mitzutheilen, obwohl ich gestehe, dass mir erneute umfassendere Untersuchungen gewisser Polypodiaceenarten noch wünschenswerth erscheinen.

Da nun das Verständniss der nachfolgenden Ausführungen in hohem Masse von der Kenntniss der von REESS einerseits und der von KÜNDIG andererseits aufgestellten Behauptungen abhängt, so sei es mir gestattet, die principiellen Auffassungen beider Autoren in Kürze darzulegen.

Nach REESS grenzt sich die zur Sporangiumbildung schreitende Epidermiszelle der meristematischen Sorusanlage nach erfolgter Hervorwölbung durch eine horizontale Querwand von der „Ursprungszelle“ ab, um sich bald darauf durch eine zweite, der ersten parallele Querwand, die Basalwand des Sporangiums, in zwei Tochterzellen zu theilen. Die unterhalb der Basalwand liegende Stielzelle erzeugt durch fortgesetzte intercalare Quertheilungen den Sporangienstiel, welcher — je nach der Art — angeblich durch Längswände in zwei oder drei Zellreihen zerlegt werden soll. Die oberhalb der Basalwand liegende, mehr oder weniger kugelig anschwellende Scheitelzelle erzeugt den eigentlichen Sporangienkörper, die Sporenkapsel, mithin die Sporangienwand und die von dieser umschlossenen Sporen.

Die Theilungsvorgänge spielen sich nach REESS hierbei durchweg in der Weise ab, dass die Scheitelzelle zunächst durch eine schief gegen die Basalwand gerichtete Wand (I) ein seitliches Segment — Segment I — abscheidet. Eine zweite schief gegen die Basalwand

7) KÜNDIG, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. Hedwigia, 1888, Heft I, S. 1—11. Mit Taf. I.

gerichtete Wand (II), welche sich der ersten unter einem Winkel von 60° ansetzt, scheidet ein zweites seitliches Segment — Segment II — ab, und diesem folgt in ähnlicher Weise ein drittes Segment — Segment III —, indem sich eine dritte, von der Basalwand schief nach aussen aufsteigende Wand (III) den beiden vorhergehenden Wänden unter Winkeln von 60° aufsetzt. Die Segmente I, II, III sitzen also nach REESS als Seitenwandzellen sämtlich der Basalwand, mithin der obersten Stielzelle auf und umhüllen eine dreiseitig-tetraëdrische Scheitelzelle, von welcher bald darauf durch eine der gewölbten Aussenfläche parallele Deckenwand (IV) eine Deckenwandzelle als Segment IV abgeschnitten wird.

Die von den vier Wandzellen umschlossene tetraëdrische Innenzelle¹⁾ erfährt nun dieselben Theilungen wie die ursprüngliche Scheitelzelle noch einmal in gleicher Folge, so dass den Wandzellen innen schmale, scheibenförmige Zellen von entsprechend gleicher Umrissform aufliegen.

Die von ihnen umhüllte Centralzelle bildet nach jetzt üblicher Bezeichnung das Archespor; aus ihr gehen durch weitere, hier nicht zu erörternde, im Uebrigen aber noch wenig sicher aufgeklärte Theilungen die Sporenmutterzellen hervor, aus welchen bei gewissen Farnen durch Tetradentheilung, bei anderen durch Theilung nach drei auf einander senkrechten Richtungen²⁾ je vier Sporen, in Summa meist 64 hervorgehen.

Die zwischen den vier äusseren Wandzellen und der Centralzelle liegenden vier „inneren Wandzellen“ — wir bezeichnen sie heute als Tapetum —, werden je durch eine verticale und dann durch eine horizontale antikline Wand in vier nebeneinanderliegende Tochterzellen zerlegt, welche später durch je eine perikline Wand so getheilt werden, dass das Tapetum durchweg zweischichtig ist. Sobald aber die Abgrenzung der Sporenmutterzellen aus der Centralzelle vollzogen ist, werden die sämtlichen Tapetenzellen undeutlich, sie fallen der völligen Resorption anheim, bilden aber nach Auflösung ihrer Wände das längere Zeit sichtbare, die Sporenmasse umhüllende Epiplasma. Zur Reifezeit des Sporangiums ist dasselbe spurlos verschwunden.

Die an dieser Stelle ungleich wichtigeren Theilungsvorgänge der äusseren Wandzellen der Segmente I—IV veranschaulicht REESS in leicht fasslicher Weise durch das in der Holzschnittfigur (S. 57) copirte Schema³⁾, in welchem die Segmente I, II und III nach Art eines abgerollten Cylindermantels, in eine Ebene gelegt, dargestellt sind. Die

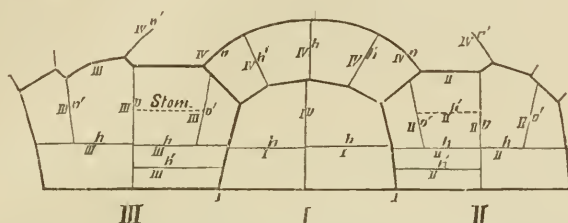
1) Die Basis des Tetraëders wird von der Deckenwand gebildet.

2) So bei unseren einheimischen Polypodiaceen, insbesondere auch bei *Aspidium Filix mas* Sw.

3) Vgl. PRINGSHEIM's Jahrb. V. Taf. XX, Fig. 3.

Deckenwandzelle IV wird hierbei ähnlich verzerrt, wie eine nach MERCATOR's Projection aufgezeichnete geographische Karte.

Aus dem Schema ist unmittelbar ersichtlich, dass jedes der Segmente I—III durch eine Verticalwand (IV^v , II^v , III^v) in zwei neben einanderliegende Tochterzellen zerlegt wird, deren jede durch eine der Basalwand parallele Wand (I^h , II^h , III^h) in zwei über einander liegende Zellen getheilt wird.



Schematische Darstellung der Theilungsvorgänge in den Wandzellen des Sporangiums von *Blechnum occidentale* L. nach REESS.

In Segment I hat es nach REESS mit dieser Kreuztheilung sein Bewenden, es behält dauernd, auch im reifen Sporangium, seine vier Zellen.

In Segment II und III vollziehen sich jedoch weitere Theilungen und zwar symmetrisch zu Segment I. Von den der Basalwand aufliegenden unteren Zellenpaaren theilt sich jederseits nur die dem Segment I anliegende Zelle und zwar durch eine horizontale Wand (II^h bzw. III^h). In den beiden oberen Zellenpaaren der Segmente II und III vollzieht sich dagegen je eine Verticaltheilung (II^v , II^v bzw. III^v , III^v), so dass nunmehr die obere Partie der Segmente aus je vier neben einander liegenden Zellen besteht. Nur je eine Zelle dieser Gruppen erfährt constant eine weitere Theilung und zwar wieder durch Horizontalwände. In Segment II ist es die zweite Zelle rechts von Segment I (Horizontalwand II^h zwischen II^v und II^v), in Segment III ist es die zweite Zelle links von Segment I (Horizontalwand *Stom.* zwischen III^v und III^v). Nach REESS liefert die durch *Stom.* getheilte Zelle im Segment III das Stomium des reifen Sporangiums, d. h. die Stelle, an welchem das Aufreissen des Ringes erfolgt. Die symmetrisch zu ihm gelegene Zellgruppe im Segment II liefert dagegen eine Partie des dem Stomium gegenüberliegenden Ringabschnittes.

Die vollständige Erfassung des Baues der Sporangiumwand erheischt noch die Betrachtung der Theilungsvorgänge in der Deckenwandzelle (IV). Dieselbe wird zunächst parallel der oberen Grenzlinie von Segment I (durch IV^v — IV^v) getheilt, und dieser Theilungswand gleichlaufend tritt später die im Holzschnitt nur in ihren Ansätzen IV^v links und rechts angedeutete Theilung auf. Der zwischen

IV^v und IV^{v'} liegende Abschnitt der Deckenwandzelle liefert durch Quertheilungen den über den Sporangienscheitel hinwegziehenden Ringabschnitt des reifen Sporangiums.

Mit den Quertheilungen in dem Ringtheile der Deckenwandzelle correspondiren die Theilungen IV^h und IV^{h'} in dem oberhalb des Segmentes I, zwischen diesen und der Wand IV^v liegenden Deckenwandabschnitte. Sie führen im Verein mit der Gruppe der vier Zellen des Segmentes I zu einer höchst charakteristischen Zellenanordnung, welche man auf allen reifen Polypodiaceensporangien trotz aller durch Verzerrungen und eventuell auch bei weitergehenden Theilungen mit Leichtigkeit wiedererkennen wird (vgl. auch Fig. 1 und Fig. 12 auf Taf. V).

Im Gegensatz zu den vorhergehend mitgetheilten Angaben von REESS behauptet nun KÜNDIG, dass — mit alleiniger Ausnahme von *Polypodium vulgare* L. — bei allen Polypodiaceen bereits die erste Theilungswand (0) der zur Sporangienbildung sich aus dem Receptaculum des Sorus sich vorwölbenden Epidermiszelle schräg gestellt ist und entweder der freien Aussenwand der Sporangiumanlage oder der innenliegenden Grundfläche derselben aufsitze. Das von ihr abgeschnittene Segment wird mit 0 bezeichnet. Von einer zuerst auftretenden, quengerichteten Basalwand, welche die Anlage in Stiel und Scheitelzelle sondere, sei niemals zu reden.

Der ersten schrägen Theilungswand folgen nun drei weitere (I, II, III), wie es REESS angegeben hat. Das Segment III sitzt aber nach KÜNDIG unmittelbar über dem Segment 0, entsprechend dem vollen Umlaufe der Theilung einer tetraëdrischen Scheitelzelle. Die Bildung der Deckenwand („Kappenwand“ PRANTL und KÜNDIG) und das Verhalten der zum Archespor werdenden tetraëdrischen Innenzelle entspricht der von REESS gegebenen Darstellung.

Was nun die wichtigsten Theilungsvorgänge in den Wandsegmenten I—III anbetrifft, so wird nach KÜNDIG von jedem derselben durch eine horizontale Wand eine untere, dem Stiele des Sporangiums zugeheilte Zelle abgeschieden. Keine dieser drei Zellen erfährt eine Verticaltheilung. Die Horizontalwand ist die von REESS fälschlich als Basalwand bezeichnete Querwand. Die oberhalb derselben, in den oberen Segmentabschnitten sich abspielende Theilungsfolge entspricht aber durchaus den Angaben von REESS. Eine wesentliche Abweichung erfährt aber die Ansicht von der Ausgestaltung der Theilungsproducte, besonders der Elemente des Ringes. Nach KÜNDIG entsteht das Stomium aus dem Segment II (nicht aus III!) und zwar aus demjenigen Zellcomplex, welcher der im Holzschnitte Fig. 1 mit *Stom.* bezeichneten Gruppe von Zellen symmetrisch entspricht. Zu dieser Behauptung wurde KÜNDIG durch das sorgfältige Studium der Theilungsvorgänge in der Deckenwandzelle (Kappenzelle) IV und den Vergleich mit den

von REESS gegebenen Abbildungen geführt. Besonders ist es auch KÜNDIG anstössig, dass nach REESS die Hauptwand II mit ihrem oberen Rande höher hinauf reichen würde, als Hauptwand III.

Nicht minder in die Augen springend wie die Verlegung des Stomiums in das Segment II ist die von KÜNDIG festgestellte Ableitung des Stieles aus Segment 0 und den durch die ersten basalen Querwände von I–III abgeschnittenen basalen Zellen, welche keine Verticaltheilung erfahren. Durch sie wird das der eigentlichen Sporenkapsel ansitzende Stielstück stets dreireihig, während die untere Partie je nach der Lage der Wand 0 und den im Segment 0 oder eventuell I auftretenden Wänden ein-, zwei- oder dreireihig auftritt, „ein Fall der nicht näher verfolgt wurde“.

Die für *Aspidium Filix mas* Sw. charakteristische, auch bei einigen anderen Arten in ähnlicher Form vorhandene Paraphyse am Sporangienstiel entsteht nach KÜNDIG stets aus der obersten, unmittelbar unter der Wand 0 und damit unterhalb der Basalzelle des Segments I sitzenden Endzelle des Segments 0 und liegt somit nach der vom Stomium abgekehrten Seite des Sporangiums, unterhalb der basalen Ringzellen.

Wenn ich nach diesen orientirenden Auseinandersetzungen zu den Ergebnissen meiner eigenen Beobachtungen komme, so kann ich mich auf die Erörterung der Differenzpunkte beschränken. Als ein solcher tritt sogleich die Frage nach der Richtung der ersten Theilungswand in der papillös sich vorwölbenden Epidermiszelle entgegen, aus welcher das Sporangium als ein Trichombilde hervorgeht. Da scheint es mir nun zweifellos vorzukommen, dass, wie REESS angegeben hat, die Initialzelle des Sporangiums auf dem meristematischen Gewebepolster, als welches sich die Sorusanlage darstellt, zunächst durch eine Querwand sich absondert, oberhalb welcher unter Umständen noch eine zweite Querwand, die „Basalwand“ im Sinne von REESS, eine scheibenförmige Zelle abschneidet. Diese erzeugt aber nicht allein den Sporangienstiel. Ueber ihr sitzt die nun kugelig vorgewölbte „Scheitelzelle“ des Trichoms. Man vergleiche hierzu Fig. 1 und 2 des Holzschnittes. Es widerspricht dies scheinbar der Beobachtung von KÜNDIG. Ich glaube aber, dass die Lösung des Widerspruches dadurch herbeigeführt wird, dass man in Erwägung zieht, dass an dem jungen Sorus fast alle oberflächlich gelegenen Zellen papillös, fast wie Perlen vorgewölbt sind und ganz eng an einander gepresst mit ihren Basen an einander gedrängt sind. Die kurzen Basalzellen stehen also nicht frei neben einander, wie man aus den isolirt gezeichneten Figuren von REESS, KÜNDIG und nach den Figuren auf S. 61 vermuthen könnte. Auf den Schnitten durch die jungen Sori bilden die Basen ein continuirliches Gewebe an welchem sich garnicht entscheiden lässt, ob man die Basalzellen als freie Trichombasen oder als die die Oberhaut ersetzende Gewebe-

fläche anzusehen hat¹⁾. Rechnet man nur den völlig frei hervorragenden Kopf der Sporangiumanlage als Initialzelle derselben, dann hat KÜNDIG Recht, dann giebt es keine Basalzelle, aus welcher (wenigstens der untere) Stielabschnitt hervorgeht. Rechnet man die unter der Kopfzelle liegende Insertionszelle (welche beide aus einer Meristemzelle hervorgegangen sind) mit zur Anlage, so muss man REESS beipflichten. Es haben also beide Forscher Recht, je nachdem man seinen Standpunkt bezüglich des Anfangsstadiums einengt oder erweitert. In der weitergehenden Deutung der „Basalwand“ als Basis der Sporenkapsel hat aber REESS entschieden Unrecht.

Die Lösung des Widerspruchs wegen der Basalzelle macht es übrigens auch verständlich, dass KÜNDIG wenigstens für *Polypodium vulgare* L. die REESS'schen Quertheilungen der Initialzelle zugiebt. Tritt nämlich eine Streckung der Basalzelle oder eine Entfernung der Anlagen von einander durch die Volumenzunahme des Receptaculums im Sorus ein, so treten die Trichombasen frei hervor und lassen die Anlage von vorn herein gestielt erscheinen. So fand ich (ähnlich wie KÜNDIG) deutliche Basalzellen bei *Polypodium aureum*. Dieser Fall dürfte aber überall da mitspielen, wo der Stiel des reifen Sporangiums unterwärts als eine einfache Zellreihe angetroffen wird, wie es in Fig. 1—4, Taf. V, für *Asplenium Trichomanes* L. dargestellt ist²⁾. Bei *Aspidium Filix mas* Sw. kommt dies freilich nicht vor; hier ist die untere Stielpartie stets zweireihig³⁾, weil die Basalzellen das periphere Gewebe des Receptaculums constituiren.

Mustert man die Theilungen in der Kopfzelle der Anlage (REESS' Scheitelzelle), so sind auch hier mannichfache Variationen zu verzeichnen. Die erste „schräg“ gestellte Segmentwand habe ich mehrfach so steil angetroffen, dass sie fast einer halbirenden Verticalwand gleich kam. Fig. 1 des nebenstehenden Holzschnittes zeigt einen etwas gemilderten Fall dieser Art. Andererseits habe ich aber auch Fälle beobachtet, in welchen die erste schräge Theilungswand mit der basalen Querwand einen Winkel von kaum 40° bildete. Wird nun im ersteren Falle die grössere der beiden Tochterzellen im Wachsthum gefördert, doch so, dass der apicale Sporangiumtheil immer noch kugelig bleibt, so wird hierdurch allein schon eine allmähliche Steigerung der Schiefstellung der ersten Theilungswand bedingt. Diese Erscheinung steigert sich noch, wenn die zweite schräge Theilungswand erzeugt worden ist, wie schon die Fig. 2 des Holzschnittes erkennen lässt.

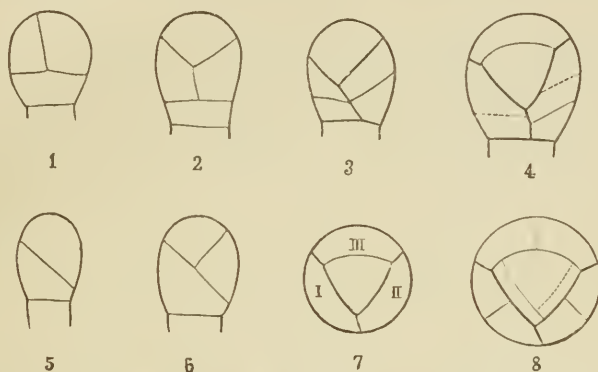
1) Es erinnert dies an die Frage, ob man die Zellfläche von *Coleochaete scutata* als eine Gewebefläche oder als eine Nebeneinanderlagerung freier Fäden ansehen soll.

2) Ebenso verhält sich *Asplenium viride* Huds., *Scolopendrium officinarum* Sw. und andere.

3) Gleiches Verhalten zeigt *Aspidium spinulosum* Sw. u. a., auch *Asplenium bulbiferum*.

Auch den von KÜNDIG beobachteten Fall, in welchem die schiefgerichtete Wand die basale Querwand gar nicht mehr trifft, sondern ausschliesslich der Aussenwand der Initiale angesetzt ist, habe ich wiederholt beobachtet. Man vergleiche hierzu Fig. 5 und 6 des Holzschnittes. Im Grossen und Ganzen verdient dieser letztere Fall aber doch nicht der normale genannt zu werden. Er stellt sich gewöhnlich dann ein, wenn die Kopfzelle der Anlage mehr oder minder langgestreckt ellipsoidisch ist. Eine so beträchtliche Längsstreckung, wie sie KÜNDIG in seiner Fig. 1 und 2 zeichnet, ist mir jedoch noch nicht vor Augen gekommen.

Sobald die drei Segmente I—III wie von REESS angegeben abgeschnitten sind, beginnt, noch ehe die Kappenzelle vorhanden ist, in



Sporangienanlagen von *Aspidium Filix mas* Sw. in verschiedenen Entwicklungsstadien. Fig. 1—6, optische Längsschnitte, Fig. 7—8, optische Querschnitte.

ihnen die Einschaltung der mehr oder wenig schief aufsteigenden antiklinen Wände, welche auf den Oberflächenansichten als Horizontalwände sichtbar werden. Die Entwicklungsfolge der Segmente ist für diese Horizontalwände nicht bestimmend. In dem augenscheinlich älteren Segmente ist die unterste Horizontalwand oft noch nicht sichtbar, wenn die entsprechende Wand im jüngeren Segmente ganz scharf hervortritt¹⁾ (vgl. Fig. 3 und 4 des Holzschnittes).

Dass in der Scheitelansicht aufgenommene Anlagen unmittelbar oder kurz nach der Abscheidung der Segmente I—III bzw. IV das in Fig. 7 des Holzschnittes gegebene Bild liefern, bedarf keiner Erörterung. Man wird bei solchen Bildern in der Unterscheidung der Segmente I—III nicht fehlgehen, ebensowenig dann, wenn der zur Bildung des Tapetums führende zweite Umgang der Theilungen in der tetraëdrischen Innenzelle stattfindet, wie es Fig. 8 des Holzschnittes veranschaulicht. Hier stören auch die bereits sichtbaren, die Segmente

1) REESS giebt an, dass die erste Horizontalwand in Segment III auftrete.

I—III halbirenden Verticalwände noch nicht die Sicherheit des Urtheils.

Diese absolut sichere Unterscheidung der Segmente I—III verliert sich aber leider, sobald die Theilungen in der Kappenzelle und die weiteren Theilungen in den oberen Abschnitten der Wandsegmente stattgefunden haben. Scheitelansichten von Zuständen, welche den optischen Längsschnittsbildern in Fig. 5—7, Taf. V, entsprechen, lassen gewöhnlich Zweifel über die Numerirung der Segmente I—III übrig. Hieraus erklärt sich auch die Möglichkeit des Widerspruches zwischen REESS und KÜNDIG. Beide stimmen in der Deutung des Segmentes I überein, was aber REESS Segment II nennt, nennt KÜNDIG III! Ich vermisse aber bei beiden Forschern die Angabe von irgend welchen Kriterien für die sichere, mit der genetischen Folge übereinstimmende Feststellung des Segmentes I.

Beim Beginne meiner eigenen Beobachtungen hatte ich nun gerade geglaubt, dass *Aspidium Filix mas* Sw. wegen der immerhin frühzeitig zur Entwicklung kommenden Paraphyse ein besonders günstiges Object sei, um die Abgrenzung und Numerirung der Segmente mit Leichtigkeit entscheiden zu können. Ich fand mich aber doch arg enttäuscht. Die auf Taf. V, Fig. 5—8 gegebenen Bilder optischer Längsschnitte lassen sich zweifellos zu Gunsten der KÜNDIG'schen Ansicht von einem Segment 0 mit der Paraphyse und weiteren Segmenten I—III deuten. Nach KÜNDIG müsste man in diesen Figuren Segment I der Paraphyse gegenüberliegend annehmen, weil dieses Segment bis an den Grund der Stielanlage hinabreicht. Oberhalb der Paraphyse liegt nach KÜNDIG Segment III. Dieser Deutung sind auch die Theilungen in der tetraëdrischen Innenzelle und der Kappenzelle günstig.

Es wäre nun eine nothwendige Folgerung, dass das Segment II entweder hinten oder vorn (bezüglich der Papierebene) liegt, je nachdem der Umlauf der Segmente, wie in Fig. 18 auf Taf. V angedeutet, im botanischen Sprachgebrauche rechtswendig, oder wie in Fig. 19 dargestellt, linkswendig erfolgt¹⁾. Es geht aber aus der Betrachtung der Scheitelbilder Fig. 18 und 19 hervor, dass, wenn Segment III genau über dem Paraphysensegment liegt (wie KÜNDIG behauptet), der Paraphyse gegenüber gerade die Nath zwischen Segment I und II liegen muss. Schon dadurch wird es unsicher, ob der Paraphyse gegenüber Wände aus Segment I oder II gezeichnet worden sind. Die Deutung, dass Wände aus II dort vorliegen, wäre auch durch die Theilungen in der Innenzelle nicht ausgeschlossen. Vor allen

1) Schon REESS hat auf diese beiden Vorkommnisse hingewiesen, und KÜNDIG giebt, was ich bestätigen kann, an, dass beide Fälle regellos in gleicher Häufigkeit bei derselben Art, ja selbst in demselben Sorus vorkommen.

Dingen darf man aber nicht ausser Acht lassen, dass man bei dieser Deutung a priori als Fixpunkt angenommen hat, dass eben Segment III genau über dem Paraphysensegment liegt.

Unter Berücksichtigung dieser Erwägung wollte es mir bei manchen Scheitelansichten so scheinen, als ob dem Paraphysensegmente 0 (bei KÜNDIG's Anschauung) das Segment I gegenüberstehe. Zwischen beiden wäre dann der Scheitel der Sporangienanlage wie eine zweischneidige Scheitelzelle eingekeilt, in welcher aber weiterhin die Segmente II und III sich so der Hauptwand I ansetzen, dass die Suture zwischen II und III nach der Paraphyse hinfällt oder doch unmittelbar neben ihr liegt. Aber ich habe auch diese Idee aus weiterhin ersichtlichen Gründen aufgegeben, wenigstens insofern, als ich ihr nicht allgemeine Gültigkeit für *Aspidium Filix mas* beilegen kann. Günstig waren dieser Idee gewisse mit abnorm entwickeltem Stiel angelegte Sporangien, bei welchen der Stiel zweireihig aufgebaut war, als ob er aus fortgesetzter Segmentierung einer zweischneidigen Scheitelzelle hervorgegangen wäre. Ich habe aber keine Garantie dafür, dass die schwach schräg gestellten Wände im Stiel nicht nachträglich intercalirt worden sind.

Jedenfalls bin ich nach sorgfältigster Prüfung aller Möglichkeiten zu dem Schlusse gelangt, dass die aus optischen Längsschnitten gewonnenen Bilder mit grosser Vorsicht gedeutet werden müssen. Eine endgültige Entscheidung über die absolut sichere Numerierung der Segmente I—III lässt sich aus ihnen allein nicht ableiten. Nichtsdestoweniger möchte ich die Figuren 5—8 unserer Tafel nicht der Discussion entziehen, weil sie ohne jegliche Rücksicht auf ihre Ausdeutung aufgenommen worden sind und sicher beobachteten Normalfällen entsprechen. Fig. 5 und 6 zeigen als charakteristische Linie der Paraphyse gegenüber in der Innenzelle die augenscheinlich erste Wand, durch welche eine Mutterzelle des Tapetums abgeschnitten wird. In Fig. 7 und 8 ist das Tapetum ringsum angelegt. Es ist aber schlechterdings nach der oben gegebenen Auseinandersetzung auch hier nicht möglich, mit absoluter Sicherheit zu entscheiden, ob die „augenscheinlich“ erste Wand wirklich parallel der Hauptwand I oder parallel der Hauptwand II verläuft. Fig. 7 und 8 zeigen nur, dass die der Paraphyse zugewandte Zelle des Tapetums jünger ist, als die abgewandte.

Auch die fortschreitenden Theilungen in der Kappenzelle erlauben keinen einwandslosen Schluss. In Fig. 5 ist die Kappenzelle in charakteristischer Weise links vom Scheitel getheilt, in Fig. 6 ist nachträglich die Wand rechts vom Scheitel aufgetreten und in Fig. 7 und 8 tritt ein gewisser Ausgleich der in Fig. 5 und 6 deutlichen Asymmetrie auf. Der scheitelständige Mittelabschnitt wird zum Ringe des Sporangiums, der aber schräg nach vorn bzw. nach hinten gegen die Paraphyse verlaufend zu denken ist.

Zur Entscheidung der sicheren genetischen Numerirung der Segmente I—III und damit zur Entscheidung der Frage, ob das Stomium in Segment II (wie KÜNDIG will) oder in Segment III (wie REESS will) zur Ausbildung kommt, müssen vor Allem die Oberflächenbilder zu Rathe gezogen werden. Diese geben aber natürlich vor der Hand auch nur über die Theilungsfolge in den Segmenten Aufschluss. Sie bestätigen für die oberen Segmentabschnitte durchaus die REESS'schen Angaben, wie ja auch schon KÜNDIG erfahren hat. Die Numerirung der Segmente gelang mir aber erst dadurch, dass ich von dem vergleichenden Studium völlig reifer bezw. der Reife zustrebender Sporangien, welche keinerlei Theilung mehr erfahren, ausging und rückwärts die Entwicklungsstadien an der Hand meiner zahlreichen Aufnahmen verfolgte.

Der Vergleich völlig entwickelter Sporangien derselben und auch verschiedener Polypodiaceenarten ist dadurch besonders erleichtert, dass jedes Sporangium zwei durchaus verschiedene, aber hochcharakteristische Seitenflächen aufweist, sobald die Entwicklung des Ringes eine zwar anscheinend symmetrische, in Wirklichkeit aber total asymmetrische Umgestaltung der Sporenkapsel bewirkt hat. (Vergl. hierzu Fig. 1 und 4, sowie Fig. 12 und 13 auf Tafel V).

Die eine der beiden uhrglasförmig gewölbten, aus dünnwandigen Zellen bestehenden Wände der Sporenkapsel (Fig. 1 und Fig. 12 auf Taf. V), zeigt die charakteristische Gruppe der vier Zellen *c, c, d, d*, welche bei *Aspidium Filix mas* Sw. wie die Scheiben eines Fensters geordnet sind, und über dieser Gruppe liegen die vier Zellen 1—4 nebeneinander. Diese Zellgruppierung tritt, wie schon oben erwähnt wurde, auf allen Polypodiaceensporangien, selbst bei den verzerrtesten Formen, leicht kenntlich hervor, auch dann, wenn noch etwaige weitere Theilungen in den bezeichneten Zellen vorkommen. Nur ganz ausnahmsweise fand ich die trennende Verticalwand zwischen Zelle 1 und 2 bezw. zwischen 3 und 4 durch eine horizontale vertreten. In solchen Fällen liegen dann die Zellen 1 und 2 bezw. 3 und 4 so übereinander, wie die Zellen 1 und 2 oberhalb *dd* oben rechts in Fig. 4. Es geht hieraus hervor, dass die zwischen 2 und 3 fast median aufsteigende, aber dem Stomium mehr zugeneigte Verticalwand die unter ihnen zuerst angelegte ist, Zelle 1 und 2 bezw. 3 und 4 also Tochterzellen je einer Mutterzelle sind. Nach REESS (vergl. den Holzschnitt auf S. 57) gehören die Zellen *c, c, d, d* dem Segmente I an, und KÜNDIG folgt ihm in dieser Anschauung. Diese Gruppe setzt sich nach unten stets als eine einfache Zellreihe in den Sporangiumstiel fort (*b, a', a* in Fig. 1).

Da das Bild der vier Zellen in der That einem Segmente (bezw. seinem oberen Abschnitte) entspricht, welches rechts und links mit den Zellen *cc* dem Ringe anliegt, während die Zellen *dd* vom Ringe durch je eine Zwischenzelle getrennt sind, so sind bei dieser Seitenansicht

des Sporangiums zwei Nätze (rechts und links von der nicht in den Stiel herablaufenden Medianlinie zwischen *cc* und *dd*) sichtbar. Einerseits stösst das stomiumbildende Segment (in Fig. 1 und 12 links liegend) und andererseits das die entgegengesetzte Ringpartie liefernde (in Fig. 1 und 12 rechts liegend) mit dem nach vorn gewandten Segmente zusammen. Ich will deshalb des leichteren Verständnisses wegen diese Sporangiumseite die bisuturale nennen¹⁾.

Dreht man das Sporangium um 180° gegen seine bisuturale Seite herum, so erhält man die zweite Flächenansicht. (Vergl. Fig. 4 und Fig. 13 auf Taf. V). Hier stossen die beiden das Stomium und den ihm gegenüberliegenden Ringabschnitt ausbildenden Segmente mit einer bis in den Stiel hinab zu verfolgenden Nath zusammen. Der Stiel wendet oben dem Beschauer zwei nebeneinander verlaufende Zellreihen zu. Ich nenne diese Seite des Sporangiums die unisuturale („einnäthige“). In Fig. 4 und Fig. 13 ist die Suturlinie absichtlich stark gezeichnet. In Fig. 13 könnte man sie wohl als Mediane bezeichnen, doch geht dies nicht gut an, wenn sie wegen ihrer Krümmungen oder der Gesamtverzerrung des Sporangiums, wie in Fig. 4, nicht median aufsteigt.

Hiermit ist nun immer noch nicht die Frage entschieden, was ist Segment I, was II, was III?

Diese Frage scheint mir in ungeahnter Weise durch die Beobachtung der Sporangien von *Asplenium Trichomanes* L. gelöst zu werden. Hier laufen zwei Segmente, das Segment der bisuturalen Seite und das stomiumbildende, nach unten lappenartig auf den aus einer einzigen, langen Zellreihe bestehenden, fadendünnen Sporangienstiel herab. Dadurch wird ihre gegenseitige Abgrenzung über alles Erwarten scharf. Die erläuternden Figuren 1–4 unserer Tafel stellen Ansichten ein und desselben Sporangiums dar, das von seiner Bisuturalseite (Fig. 1) aus nach rechts etwa 45° um seine Langaxe gedreht wurde, so dass das Stomium *st* nach vorn zu liegen kam (Fig. 2). Bei weiterer Drehung nach rechts kam die vom Stomium aus nach links liegende Hälfte des stomiumbildenden Segmentes zur Anschauung (Fig. 3). Endlich zeigt Fig. 4 die unisuturale Seite mit dem Stomium nach rechts.

Das das Stomium erzeugende Segment zeigt hier constant unterhalb der mit 1 und 2 bezeichneten Zellen nur zwei Lappenzellen, die Basilarzellen *a* und *b* (in Fig. 2 links, in Fig. 3 vorn, in Fig. 4 rechts liegend). Das Segment der bisuturalen Seite zeigt dagegen drei Basilarzellen, *a*, *a'*, *b* (in Fig. 1 nach vorn, in Fig. 2 und 3 nach rechts gewandt). Das übrigbleibende Segment, welchem die Gegenseite des Stomiums angehört, geht in die unbeschränkte Zahl der Zellen des

1) Die „zweinäthige“ oder „doppelnäthige“, wenn man deutsche Benennung wünscht.

einreihigen Stieles über. Es geht hieraus das wichtige Resultat hervor: Alle drei Wandsegmente reichen nach unten hin verschieden weit zur Stielbildung hinab. Das ist aber gerade der Punkt, der von REESS gar nicht erkannt worden ist, und „der Fall“, der von KÜNDIG ausdrücklich (l. c. p. 7) „nicht näher verfolgt wurde“.

Jetzt ist mir nun die Numerirung der Segmente I—III ein Leichtes und, wie ich glaube, absolut sicher. Denken wir uns einen langen Zellfaden (ein Trichom) mit grosser, kugeligter Kopfzelle, und schneiden wir von letzterer durch eine schiefe, dicht über dem Faden einsetzende Wand I eine seitlich-basale Calotte ab, so erhalten wir ein Segment I, welches unterwärts in den einreihigen Zellfaden ausgeht. Setzt man nun der Wand I unter einem Kantenwinkel von ca. 60° eine zweite Wand (II) auf, welche von dem oberhalb des Segmentes I liegenden Kugelreste wieder ein basales, schräg aufsteigendes Stück abschneidet, so erhält man ein Segment II, welches nach unten spitz gegen den fadigen Theil ausläuft. Schneidet man nun von dem ein sphärisches Zweieck bildenden Kugelrest durch eine dritte schräg aufsteigende Wand (III), welche sich an die Wände I und II unter einem Kantenwinkel von ca. 60° ansetzt, ein drittes Stück ab, so entsteht Segment III, und dieses keilt nach unten früher spitz aus, als Segment II.

Aus dieser Betrachtung ergibt sich also mit zwingender Nothwendigkeit, dass Segment I am Weitesten nach unten reicht; ihm gehört der ganze Stiel an. Die beiden anderen Segmente müssen sich lappenartig nach unten fortsetzen und mehr oder weniger spitz enden. Das weiter herablaufende Segment (es endet weniger spitz als das letzte) ist Segment II, und das am wenigsten weit herablaufende, unten in eine scharfe Spitze auslaufende Segment muss Segment III sein.

Wendet man nun die ganze Deduction auf die Sporangien von *Asplenium Trichomanes* in Fig. 1—4 der Tafel V an, so ist unmittelbar ersichtlich: Das kürzeste Segment führt das Stomium, es muss Segment III sein. Das weiter herablaufende Segment ist das der Bisuturalseite; es ist Segment II. Das die Gegenseite des Stomiums führende, in den einreihigen Stiel sich fortsetzende Segment ist Segment I.

Von den beiden Segmenten II und III können sich die unteren Spitzen, die Basilarlappen, an der Stielbildung betheiligen. Läuft II beträchtlich weit an I herab, so wird der Stiel auf eine weite Strecke aus zwei Zellreihen bestehen, bis der Basilarlappen von III oberwärts als dritte Zellreihe hinzutritt. Es kann also der Sporangienstiel unterwärts eine einfache Zellreihe sein, in einer gewissen Höhe zweireihig werden, und dicht unter der Sporenkapsel muss er jedesmal dreireihig sein. Selbstverständlich kann auch der einreihige untere Theil bis zu völligem Schwunde reducirt sein. In solchem Falle sitzt der Stiel

unmittelbar zweireihig auf dem Receptaculum auf. Diesem letzteren Fall entspricht das Sporangium von *Aspidium Filix mas*. Die Stielquerschnitte findet man daher entweder wie in Fig. 20 oder wie in Fig. 21 vor. Letztere Figur stellt den Schnitt aus der unteren Stielregion dar.

Dieses Ergebniss stimmt nun weder mit den Angaben von REESS, noch mit denen von KÜNDIG überein. Was nach meiner Darlegung Segment II ist, ist bei REESS und KÜNDIG Segment I. Mit REESS aber stimme ich darin überein, dass ich das Stomium im Segment III finde, während es KÜNDIG in Segment II verlegte.

Die verschiedenen Ansichten lassen sich vielleicht am besten durch eine Vergleichstabelle kennzeichnen. Bezeichnet man das stomiumbildende Segment durch die Ordnungszahl mit dem Zusatze stom., das die Gegenseite des Stomiums liefernde, an der Ringbildung betheiligte Segment mit dem Zusatze a, so ergibt sich die Uebersicht:

REESS, 1866	I	II, a	III, stom.
KÜNDIG, 1888	I	II, stom.	III, a
MÜLLER, 1892	I, a	II	III, stom.

Das an *Asplenium Trichomanes* L. gewonnene Resultat wurde durch den Vergleich mit *Asplenium viride* Huds. mit gleicher Evidenz bestätigt gefunden. Hier sind die Basilarlappen der Segmente II und III (nach meiner Numerirung) ebenfalls ungleich lang, flachen sich aber weniger gegen den in Segment I ausgehenden, einreihig-fadenförmigen Stiel des Sporangiums ab. Aber auch das paraphysenträgende Sporangium von *Aspidium Filix mas* Sw. lässt Zelle für Zelle den Vergleich mit dem von *Asplenium* zu. Dies führt mich nun zur Betrachtung der einzelnen Theilungsvorgänge in den Segmenten I—III.

In den Figuren 9, 10, 11 und 12 ist die fortschreitende Entwicklung des Segmentes II (bei REESS und KÜNDIG mit I bezeichnet) für *Aspidium Filix mas* dargestellt. Nach der in aufsteigender Folge vollzogenen Reihe der Quertheilungen, welche zur Bildung der Zellen *a*¹⁾ und *b* führen, theilt sich die oberste und zugleich breiteste Zelle des Segments durch die Verticalwand. Darauf wird jede der beiden Schwesterzellen durch eine Horizontalwand so getheilt, dass die Zellen *cc* und *dd* resultiren, genau wie es Fig. 1 für *Asplenium* zeigt.

Aus den Figuren 14, 15 und 16 ist die Theilungsfolge für das Segment III (das kürzeste und ausserordentlich spitz nach unten auslaufende) leicht abzulesen. Nach Abgliederung der Basalzellen *a* und *b* wird in analoger Weise wie in Segment II die oberste Segmentzelle durch eine Verticalwand (*v* in Fig. 14) längshalbirt, worauf jede der beiden Tochterzellen durch eine Horizontalwand in die Zellen *c* und *d*

1) Die Wand zwischen *a* und *a'* dürfte in der gemeinsamen Mutterzelle später gebildet werden, also intercalirt sein.

zerlegt wird (Fig. 15). In der linken Zelle *d* wird durch eine neue Verticalwand die Mutterzelle des Stomiums abgeschnitten, welche in Fig. 16 bei *st* bereits horizontal getheilt ist. Bei *Asplenium* werden die so entstandenen beiden Zellen direct zum Stomium (vergl. Fig. 1—4). Bei *Aspidium* (u. a.) theilt sich jede der Stomiumzellen nochmals durch eine Horizontalwand, wodurch das Stomium vierzellig wird,¹⁾ (Fig. 12 und 13).

In ähnlicher Weise verhält sich auch die unmittelbar unter dem Stomium liegende Zelle *c* verschieden. Bei *Asplenium* erfährt sie nur eine Horizontaltheilung (Fig. 1—4 Zellen 1, 2 unter *st*), auch erfahren die Tochterzellen keine Wandverdickung (anderwärts kommt dies vor). Ich nenne diese unter dem Stomium liegenden Zellen des Ringes das Hypostomium. Bei *Aspidium Filix mas* fand ich dasselbe meist zweizellig (wie in Fig. 12 und 13), in selteneren Fällen durch Einschalten einer neuen Querwand dreizellig, einmal sogar vierzellig. *Asplenium bulbiferum* fand ich ausnahmslos mit nur einer Hypostomiumzelle.

Wie schon REESS festgestellt hat, erfolgen die Zelltheilungen in dem die Gegenseite des Stomiums bildenden Segmente (nach meiner Bezeichnung also in Segment I) ganz symmetrisch zu denen in Segment III. Ich habe dies in Fig. 17 dargestellt, welche aus der um 180° erfolgten Drehung des in Fig. 16 gezeichneten jungen Sporangiums gewonnen wurde. Dem Stomium *st* in Segment III entsprechen die hier mit *d*₁ und *d*₂ bezeichneten Zellen, welche bei allen bisher von mir beobachteten Arten durch je eine Horizontalwand nochmals getheilt werden. Es entstehen auf diese Weise stets vier dem Stomium gegenüberliegende Zellen des Ringes in Segment I. (Vergl. Fig. 1 und 4, sowie Fig. 12 und 13). Ich nenne diese Zellgruppe das Antistomium, obwohl es sich später nicht von den übrigen verdickten Zellen des Ringes unterscheidet. Die dem Hypostomium in Segment III entsprechenden Zellen des Segmentes I (in Fig. 17 mit *c*₁ und *c*₂ bezeichnet) erleiden ebenfalls gewöhnlich noch je eine Quertheilung, so dass der Ring unterhalb des Antistomiums noch vier Zellen aufweist (vergl. Fig. 4 und Fig. 12). Zwischen diesen und der die Paraphyse tragenden Zelle schaltet sich stets noch eine Zelle, die Basilarzelle *b* des Segmentes I (vergl. Fig. 17) ein.

In Correlation mit der Ausgestaltung von acht Zellen des Ringes seitens des Segmentes I dürfte es stehen, dass die Mehrzahl der Sporangien auf der Seite des Antistomiums viel höher gewölbt sind und dass in vielen Fällen das Stomium ganz herabgedrückt wird. Dabei ragt dann der obere Rand des Segmentes beträchtlich höher nach dem Sporangium-

1) Nur in ganz seltenen Fällen fand ich auch bei *Aspidium Filix mas* Sw. ein zweizelliges Stomium.

scheitel hervor. Wenn KÜNDIG darauf hinweisend die Numerirung der Segmente verificiren will, so halte ich das für gewagt; denn ebenso wie Segment I höher hinaufreicht, wie die Segmente II und III, reicht es mit seinen untersten Zellen tiefer hinab, als das Hypostom in Segment III, und seine Basalzellen *b*, *a'* und *a* gehen tiefer als die Basallappen von Segment II und III herab; bei *Asplenium Trichomanes* und *Asplenium viride* geht das Segment I ja bis in den einreihigen Stiel über.

Ich möchte an dieser Stelle nicht unterlassen, noch auf die oben auf S. 62 erörterte Möglichkeit zurückzukommen, dass bei *Aspidium Filix mas* Sw. das Paraphysensegment (KÜNDIG's Segment 0) als erstes Segment abgeschnitten werden kann, woraus dann folgen muss, dass Segment III nach KÜNDIG's Numerirung über Segment 0 liegt. In diesem Falle wird das letzte Segment mit einer flachen, quer abgeschnittenen Basis dem Segment 0 aufsitzen, also in keinen Basilarlappen ausgehen. Dann wäre Segment II nach KÜNDIG's Numerirung das am spitzesten nach unten auslaufende, welches in Uebereinstimmung mit meinen Beobachtungen immer das Stomium führt. Nach meiner Darstellung muss man dann aber, um überhaupt mit REESS' Bezeichnungen einen Vergleich ziehen zu können, die Segmente nicht mit 0 anfangend numeriren, sie vielmehr unterscheiden als I, II, III, IV und Kappensegment V. In diesem Falle stimmt KÜNDIG's Angabe über die Aulage des Stomiums sachlich mit meinen Angaben überein; das Antistomium liegt aber im Segment IV. Die grosse Uebereinstimmung in der Ausbildung der aus den Segmenten I—III in *Asplenium* mit den von mir ebenso bezeichneten Segmenten bei *Aspidium Filix mas* Sw. zwingt mich vor der Hand, von der Annahme von vier Segmenten bei *Aspidium* als ausnahmslosen oder doch als normalen Fall abzusehen. Auf keinen Fall lässt sich dann die REESS'sche Bezeichnung der Segmente I—III mit denen von KÜNDIG durch ledigliche Vertauschung der Nummern II und III beider Autoren, wie KÜNDIG will, in Uebereinstimmung bringen. Stelle ich die sachlich einander äquivalenten Bezeichnungen tabellarisch untereinander, so ergibt sich

REESS . . IIa I III stom.

KÜNDIG . . 0 I II stom. IIIa.

MÜLLER . . Ia II III stom. für das Gros der Polypodiaceen.

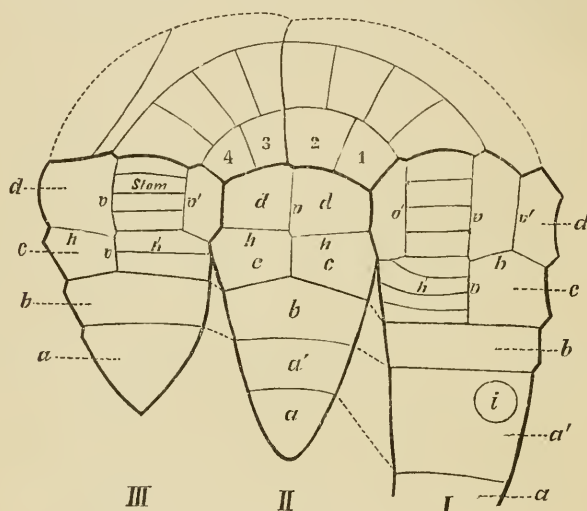
MÜLLER . . I II III stom. IVa für *Aspidium Filix mas*¹⁾.

Betreffs der Zelltheilungsfolge in der Kappenzelle schliesse ich mich ganz den Angaben, nicht jedoch den Bezeichnungen KÜNDIG's an. Ich halte es nicht für angezeigt, der Theorie der auf die Kappenzelle sich ausdehnenden fortlaufenden Theilungen in ein Segment IV

1) Ausnahmsweise und nicht für alle *Aspidium*-Arten, vielleicht nur mehrfach bei paraphysenführenden Arten.

und V zu folgen, schon deshalb nicht, weil ja die Segmente IV und V bei KÜNDIG gar nicht Segmente der tetraëdrischen, wie eine Scheitelzelle fungirenden Innenzelle des Sporangiums sind. Näher auf die Abkömmlinge der Kappenzelle an dieser Stelle einzugehen möchte ich mir aus Rücksichten auf den Raum und die Geduld der Leser versagen.

Nur auf einen Punkt möchte ich noch hinweisen. In Fig. 4 sieht man die rechts oben über den Zellen *d* liegenden, aus der Horizontaltheilung einer im Grossen und Ganzen dreieckigen Mutterzelle hervorgegangenen Zellen 1 und 2. In Fig. 13 entsprechen ihnen ebenfalls zwei mit 1 und 2 bezeichnete Zellen. Diese sind aus der Verticaltheilung der homologen Mutterzelle hervorgegangen. Eine Constanz dieser Theilungsrichtung, etwa je nach der Art, besteht nicht, obwohl



die eine oder die andere Theilungsrichtung die normale sein kann. Bei *Aspidium Filix mas* ist der in Fig. 13 dargestellte Fall der normale, doch habe ich dort auch wiederholt die Horizontaltheilung, wie sie Fig. 4 für *Asplenium Trichomanes* L. wiedergiebt, angetroffen. Hierzu gesellt sich noch bisweilen der dritte mögliche Fall, dass die Theilungswand etwa so an die Segmentgrenze von III ansetzt, wie in Fig. 13 (nur näher den Ringzellen) und dann annähernd parallel der inneren Ringgrenze gegen die stark gezeichnete Linie der Kappenzelle verläuft. Mit anderen Worten: Die oberhalb des Stomiumsegments auf der unisuturalen Sporangiumseite liegende dreieckige Zelle des Kappensegments kann parallel jeder ihrer drei Seiten in die Zellen 1 und 2 zerlegt werden.

Schliesslich möchte ich mir noch gestatten, die Zusammenfassung der wesentlichsten im Vorangehenden mitgetheilten Resultate durch ein dem REESS'schen Schema entsprechendes Bild für die Theilungsfolge in den Segmenten I—III zu veranschaulichen. (Siehe oben.)

Die hier gewählten Bezeichnungen entsprechen den von mir im Texte dieser Mittheilung und auf der zugehörigen Tafel angewandten. Um jedoch den Vergleich mit dem REESS'schen Schema (vgl. den Holzschnitt auf S. 57) zu erleichtern, sind in den oberen Segmentabschnitten die von REESS benutzten Buchstaben für die Verticalwände (v und v') und für die Horizontalwände (h und h') unter Weglassung der Segmentzahl beigefügt. Der Kreis i in der Zelle a' des Segments I markirt die Insertion der Paraphyse, wo solche am Sporangienstiele vorkommt, insbesondere für *Aspidium Filix mas* Sw.

Ich gedenke übrigens die vergleichenden Untersuchungen der Entwicklungszustände der Sporangien später noch bei einer grösseren Zahl von Polypodiaceen fortzusetzen. Bisher habe ich die ersten Phasen eingehend nur bei *Aspidium Filix mas* Sw. studirt. Von anderen Formen habe ich nur vereinzelte Zustände herausgegriffen und namentlich halbreife Sporangien verglichen. Es ist aber immerhin gewagt, specielle Beobachtungen als für ganze Gruppen und grosse Familien massgebend zu erachten. Ueberdies habe ich an dieser Stelle ausschliesslich die Entwicklung der Sporangienwand in Rücksicht gezogen. Das schwierigere Studium der Theilungsvorgänge im Archespor setzt aber die Vertrautheit mit dem Wandbildungsprocesse voraus.

Berlin, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität und Botanisches Institut der kgl. landwirthschaftlichen Hochschule.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren wurden nach in Wasser liegenden, besonders günstigen Objecten mit der Oberhäuser'schen Kammer aufgenommen und später photographisch um $\frac{1}{7}$ verkleinert auf den lithographischen Stein übertragen.

Fig. 1—4. *Asplenium Trichomanes* L. Vergr. 120:1.

Fig. 1. Sporangium in der bisuturalen Seitenansicht. Segment I rechts und hinten, II nach vorn fallend, III links und hinten. In Zeichen $\text{III}^1 \text{I}^1$. Der Pfeil zeigt die Rechtsläufigkeit an. a, a', b, c, c, d, d die Zellen des Segmentes II. In Segment III zeigt st das nur aus zwei Zellen gebildete Stomium an. Die unter ihm liegenden Zellen 1 und 2 bilden das Hypostomium. Dem Stomium gegenüber liegen, dem Segment I angehörig, die vier Zellen 1—4, das Antistomium ausmachend.

Fig. 2. Das in Fig. 1 gezeichnete Sporangium soweit nach rechts um seine Längsaxe gedreht, dass das Stomium nahezu nach vorn gerichtet ist. a, a', b, c, d rechts entsprechen denselben Buchstaben im Segment II der Fig. 1. a, b, c (1), c (2) und d sind Zellen des III, das Stomium umfassenden Segmentes. c (1) und c (2) bilden das zartwandige Hypostomium. Zeichen für die Lagerung der Segmente $\text{III}^1 \text{II}^1$.

Fig. 3. Dasselbe Sporangium noch mehr nach rechts gedreht, so dass die linke Seite des Segmentes III sichtbar wird. a, a', b, c rechts entsprechen denselben Buchstaben in Fig. 2 rechts, a, b, c, d links den Buchstaben links in Fig. 2. Die Zellen des Hypostomiums sind mit 1, 2 bezeichnet, ebenso die beiden Zellen aus dem Kappensegment links vom Ringe. Zeichen für die Lagerung der Segmente $\text{I}^1 \text{III}^1$.

Fig. 4. Dasselbe Sporangium gegen Fig. 1 um 180° nach rechts gedreht (unisuturale Ansicht). Vom links liegenden Segment I sind vier dem Stiele zunächst liegende Ringzellen mit 1—4 bezeichnet; sie entsprechen den beiden Zellen des Hypostomiums 1, 2 rechts. Die vier weiter oben links mit 1—4 bezeichneten Zellen bilden das Antistomium, welches den beiden Stomiumzellen *st* links entspricht. *a* und *b* die beiden basalen Zellen des Segmentes III. Zeichen für die Lagerung der Segmente $\begin{smallmatrix} \text{II} & \text{I} \\ \text{I} & \text{III} \end{smallmatrix}$.

Fig. 5—21. *Aspidium Filix mas* Sw. Vergr. 300:1.

Fig. 5—8. Optische Längsschnitte durch Sporangienanlagen fortschreitenden Alters. In Fig. 8 ist das Tapetum angelegt und das Archespor zeigt die ersten Theilungen zur Bildung der Sporenmutterzellen.

Fig. 9—12. Fortschreitende Entwicklungszustände zur Beleuchtung der Theilungsfolge des nach vorn gewandten Segmentes II und der charakteristischen Gruppe der Zellen 1—4 der Kappenzelle (bisuturale Ansichten). Die Buchstaben *a'*, *b*, *c c*, *d d* in Fig. 11 entsprechen den gleichen in Fig. 1. In Fig. 12 sind die vier Stomiumzellen bei *st* sichtbar. Die Zahlen 1 und 2 links bezeichnen das Hypostomium. Die Zahlen 1—4 links unten bezeichnen vier Zellen des Segmentes I, welche den beiden Hypostomiumzellen homolog sind. Die Zahlen 1—4 in der Mitte rechts bezeichnen das Antistomium.

Die Figuren 9—12 stellen rechtsläufige Sporangien dar, wie die Figuren 1—4. Lagerung der Segmente in Zeichen $\begin{smallmatrix} \text{III} & \text{I} \\ \text{II} & \text{I} \end{smallmatrix}$.

Fig. 13. Das in Fig. 12 von der bisuturalen Seite (Segment II) aus gesehene Sporangium um 180° gedreht und nun von der unisuturalen Seite (Segment I und II vorn) aufgenommen. Die Sutura zwischen Segment I und II verläuft fast genau median bis zur quergerechten Grenzlinie gegen das Kappen-segment. Rechts das Stomium *st* aus vier Zellen, darunter die Zellen 1 und 2 des Hypostomiums. In dem Kappen-segment die Zellen 1 und 2 in normaler Form entwickelt. Man vergleiche mit dieser Figur die gleich orientirte Fig. 4, in welcher die Zellen 1 und 2 des Kappen-segmentes durch den zweiten der möglichen Theilungsmodi aus ihrer Mutterzelle entstanden sind.

Fig. 14—16. Fortschreitende Entwicklungszustände zur Beleuchtung der Theilungsfolge des nach vorn gewandten Segmentes III. Die Zellen *a*, *b*, *c c*, *d d* entsprechen den gleich bezeichneten im Segment III der Figuren 2 und 3. In Fig. 16 ist die Stomiumanlage bei *st* deutlich erkennbar. Die linke der beiden mit *c* bezeichneten Zellen erzeugt durch Horizontaltheilungen später das Hypostomium. Im Gegensatz zu den Fig. 9—12 stellen Fig. 14—16 linksläufige Sporangien dar. Zeichen der Lagerung der Segmente $\begin{smallmatrix} \text{II} & \text{I} \\ \text{III} & \end{smallmatrix}$.

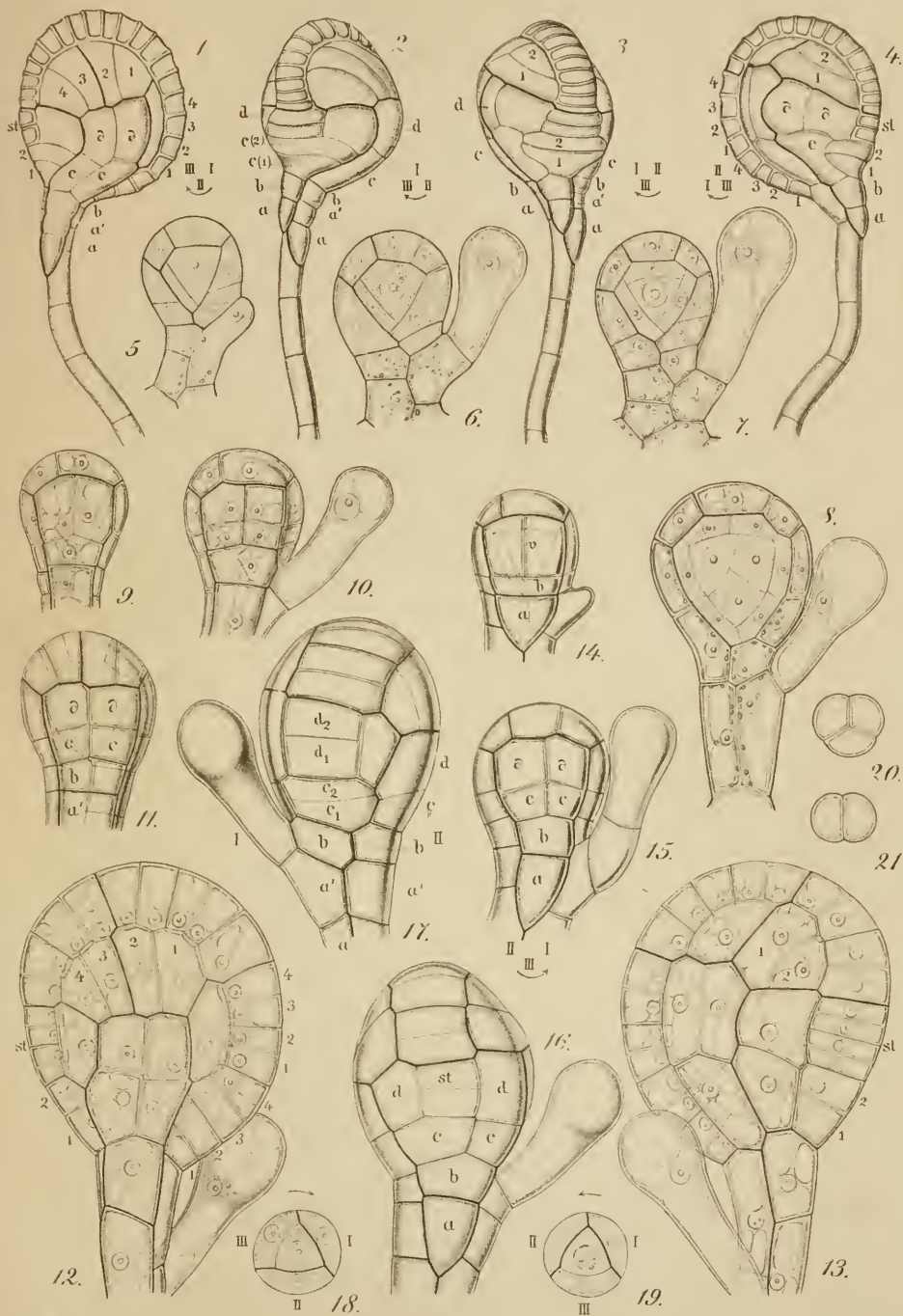
Fig. 17. Die in Fig. 16 gezeichnete Anlage um 180° gedreht aufgenommen. Links das Segment I mit den Zellen *a*, *a'*, *b*, *c₁ c₂*, *d₁ d₂*. Die Zellen *d₁* und *d₂* bilden die Anlage des Antistomiums; sie werden später durch je eine Horizontalwand noch einmal getheilt. Die Zellen *c₁* und *c₂* entsprechen dem Hypostomium in Segment III. Die Zellen *a*, *b*, *c*, *d* rechts gehören Segment II an.

Fig. 18. Optischer Querschnitt einer rechtsläufigen Sporangienanlage. Zeichen $\begin{smallmatrix} \text{III} & \text{I} \\ \text{II} & \end{smallmatrix}$.

Fig. 19. Optischer Querschnitt einer linksläufigen Sporangienanlage. Zeichen $\begin{smallmatrix} \text{II} & \text{I} \\ \text{III} & \end{smallmatrix}$.

Fig. 20. Querschnitt des unteren Abschnittes des Sporangienstieles.

Fig. 21. Querschnitt des oberen Abschnittes des Sporangienstieles.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Carl

Artikel/Article: [Zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. 54-72](#)