

## 2. S. Rostowzew: Die Entwicklungsgeschichte und die Keimung der Adventivknospen bei *Cystopteris bulbifera* Bernh.

Mit Tafel XIII.

Eingegangen am 27. August 1894.

### I. Die Entwicklungsgeschichte.

In der Litteratur finden sich mancherlei Angaben über vegetativ sich fortpflanzende Farne, aber die Einzelheiten dieser Erscheinung sind noch nicht annähernd vollständig aufgeklärt. Wenngleich eine grosse Anzahl von zu den verschiedensten Ordnungen und Familien gehörenden Farnen bekannt sind, die sich durch „Adventivknospen“ („Brutknospen“, „Ableger“) vermehren, so ist die Mannichfaltigkeit der Entstehung dieser Reproductionsorgane noch wenig bekannt. Die kurzen Angaben über den Gegenstand sind zudem in der Litteratur aus den verschiedensten Zeiten und bei den verschiedensten Völkern zerstreut. Niemals erfuhren sie bis jetzt eine übersichtliche Zusammenstellung. Auch für die wenig bekannte Entwicklungsgeschichte der Farnableger kann man nur kurze Angaben finden<sup>1)</sup>; ja selbst MATOUSCHEK erwähnt in seiner in diesem Jahre erschienenen Arbeit über „Die Adventivknospen an den Wedeln von *Cystopteris bulbifera* (L.) Bernhardi<sup>2)</sup>“ die Entwicklungsgeschichte der Adventivknospen nicht. Noch weniger kann man sich nach litterarischen Angaben Aufklärung über die Correlation, welche unzweifelhaft zwischen sexueller und vegetativer Farnvermehrung besteht, verschaffen. Aus diesem Grunde erscheint es mir nicht überflüssig, einerseits alle Angaben über die Farnpropagation zusammenzustellen, andererseits die Mannichfaltigkeit der Entstehung der „Adventivknospen“ bei verschiedenen Farnarten genauer zu untersuchen und den Einfluss, den die vegetative Propagation der Farne auf ihre Vermehrung durch Sporen ausübt, zu verfolgen. Hier theile ich meine Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte und die Keimung der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* Bernhardi mit. Ich schicke jedoch einige anatomische Angaben über den Bau der uns hier interessirenden Pflanze voraus.

1) Vergl. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptog. II. Leipzig 1857. — HEINRICHER, Ueber Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne (Sitzungsber. der mathem.-naturw. Klasse der k. k. Akad. der Wissensch. zu Wien, LXXIII. Bd.). — ROSTOWZEW, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. (Flora, 1890).

2) Oesterreich. Bot. Zeitschr. XLIV, Jahrg. 1894, No. 4, 5.

Die Stiele der nach  $\frac{2}{5}$ -Divergenz am Rhizomscheitel entstehenden Wedel sind in der Jugend glänzend grün und spärlich mit kopfigen Haaren bedeckt. Aeltere Wedelstiele sind glänzend dunkelrosa bis schwarzroth und fast nackt. Die rothe Farbe hängt anfangs von dem rothen Saft der Zellen der Epidermis und der äusseren Rindenschichten, später sowohl von dem Saft als auch von der mehr oder weniger dunkelrothen Farbe ihrer verdickten Wände ab.

Die Rückenseite des Stiels ist vorgewölbt, die Bauchseite ist rinnenförmig. Beide Seiten sind frei von Spaltöffnungen. Die Hauptmasse der Stiele besteht aus dünnwandigen, parenchymatischen Zellen (Figur 1, *m*). Die langgestreckten, zugespitzten Epidermiszellen haben dicke, verholzte, farblose, glänzende oder rothe Wände, die ein wenig hervorragen (Fig. 1, *ep*). Ihnen liegen mehrere Schichten prosenchymatischer Zellen des Grundgewebes an (Fig. 1, *co*). Die äusseren unter ihnen sind sehr eng, langgestreckt und beiderseits zugespitzt, die inneren sind kürzer und an den Enden mehr abgestumpft. Die Wände der äusseren Zellen des Grundgewebes sind ziemlich dick, vollständig verholzt, glänzend farblos oder im Alter rosa oder roth gefärbt (Figur 1, *co*). Die Verholzung wie die Verdickung der Wände nimmt von der Peripherie des Blattstieles bis zu dessen Centrum allmählich ab, das Zelllumen wächst dagegen in dieser Richtung (Fig. 1), mit Ausnahme der den Gefässbündeln benachbarten Zellen, welche ein enges Lumen zeigen. Die Mitte des Blattstieles besteht aus dünnwandigen, weitleumigen, isodiametrischen Zellen. Die Zellwände haben zahlreiche kleine Poren. An der gewölbten Rückenseite des Blattstieles, insbesondere an seinen Rändern, sind die verholzten dickwandigen Zellen reicher vorhanden, als an der rinnenförmigen Bauchseite (Fig. 1). Den Blattstiel durchziehen zwei Gefässbündel, welche fast im Niveau der ersten Blattsegmente in ein mittleres, im Querschnitte bogenförmig gekrümmtes Bündel zusammenfliessen, welches fortan allein bis zur Spitze des Blattes geht.

Die Stielchen der länglichen, zugespitzten Fiedern der Spreite sind der Rhachis ähnlich gebaut. Durch die Mitte jedes Stielchens läuft nur ein Gefässbündel. Die beiderseits mit drüsenköpfigen, schleimigen Haaren spärlich besetzten Fiederchen tragen unterseits mehrere zweireihig geordnete Sori, deren jeder gerade auf der Seitenrippe des Fiederchens befestigt ist, wodurch er sich von den seitlich von der Rippe sich entwickelnden Adventivknospen unterscheidet.

Was nun den Bau der Adventivknospen betrifft, welche dem Farn seine Benennungen eingetragen haben<sup>1)</sup>, so hat zuletzt, wie schon er-

1) Fast alle Synonyme für *Cystopteris bulbifera* Bernh. weisen auf die Brutknospenbildung hin. So die Bezeichnungen *Polypodium bulbiferum* L., *Aspidium bulbiferum* Sw., *Nephrodium bulbiferum* Michx., *Aspidium atomarium* Mühlenb., *Filix baccifera* Cornutus.

wähnt, MATOUSCHEK mit Uebergabe der Entwicklungsgeschichte nur vollkommen erwachsene und ausgekeimte „Ableger“ untersucht und durch schöne Abbildungen erläutert. Ueber hier einschlägige Fragen theilt er nur kurze Notizen mit. Aus der Anordnung der ausgebildeten Adventivknospen schliesst er z. B., dass die Anlage der letzteren eine acropetale sei, was mit dem Wachstume des Blattes zusammenhängt, und da die jüngsten Knospen von abgeworfenem und zerstörtem Zellgewebe nicht bedeckt oder umgeben wären, nimmt er an, dass die Knospen exogen entständen. Er hat jüngere, noch stark eingerollte und dicht mit Spreuschuppen und Drüsenhaaren bedeckte Blätter in der Winterruhe untersucht und keine Anlage von Adventivknospen gefunden. Ich kann diese seine Beobachtungen insofern bestätigen, als an den jüngsten Blättern Knospenanlagen fehlen; sie erscheinen bedeutend später, zur Zeit, wo die Blätter stark zu wachsen beginnen, also im Frühling und gleichzeitig mit der Sporangienanlage. Die ersten Knospenanlagen kann man an noch sehr zarten und dünnen Blättern finden, die schon einen verlängerten Stiel mit grünen oder noch gelblich grünen, eben entrollten Fiederchen besitzen. Dicht an der fortwachsenden Spitze solcher Blätter, wo die Blattspreite noch fast ungetheilt ist und wo die Segmente sich erst im ersten Stadium ihrer Entwicklung befinden, findet man namentlich an ihrer unteren Seite die ersten Knospenanlagen. Glückt es ein Blatt mit mehreren Knospen anzutreffen, so gelingt es, die ganze Entwicklungsgeschichte zu verfolgen. Es erscheinen demnach die Adventivknospen an Blättern, die schon aus ihrem embryonalen Zustande herausgewachsen sind, aber niemals an Primordien. Am jüngsten Blatte springt die dicke, starke Mittelrippe mit ihren ebenso dicken und vorspringenden Seitenästen (Fig. 2) stark vor. Die Blattspreite ist zu dieser Zeit häutig dünn; die Mittelrippe und ihre Aeste sind reichlich mit drüsenköpfigen Haaren bedeckt. Die Knospenanlagen erscheinen an der Flanke der vorgewölbten Mittelrippe, nahe der Stelle, wo die Seitenrippe abgeht (Figur 2,  $k_1$  bis  $k_4$ ). Auf dem völlig entwickelten Blatte findet man die ausgebildete Knospe in dem Winkel, den der Hauptstiel und das Stielchen des Segmentes bilden (vergl. Fig. 2,  $k$  und MATOUSCHEK's Fig. 1).

Hat man sich über die Stellung der Knospen orientirt, so kann man ohne Mühe die erste Anlage der Knospen finden, nur muss man sich hüten die Knospenanlage mit Mutterzellen von Spaltöffnungen zu verwechseln. Diese Verwechslung wird dadurch möglich, dass die Knospe, wie die Spaltöffnung, aus einer einzigen Epidermiszelle hervorgeht (Fig. 3, 4). Man darf nur nicht vergessen, dass die Mutterzelle der Knospe an der Flanke der Mittelrippe, nicht aber auf dem Mesophyll der Blattspreite sich befindet. Der zweite Unterschied zwischen der Mutterzelle der Knospe und der der Spaltöffnung besteht darin, dass die erstere etwas grösser und ziemlich blass ist, da sie an Chlorophyll ärmeres, sonst

aber reichlicheres Protoplasma enthält, als die Mutterzelle der Spaltöffnung. Es ist also leicht auf einem unverletzten Blatte die Mutterzelle der Knospe zu finden. Man erkennt sie im Oberflächenbilde als eine grosse, vorgewölbte, vieleckige, meist dreieckige Zelle (Fig. 3, *Mr*). Auf dünnen Querschnitten durch die Blattspitze findet man die Mutterzelle der Brutknospen in der in Fig. 4 bei *Mr* gezeichneten Form wieder. Sie ist bedeutend grösser als ihre Nachbarzellen und nimmt die Mitte des kleinen niedrigen Höckerchens ein.

Der allererste Anfang der Adventivknospenbildung war bei den Farnen bisher nicht sicher ermittelt. Nach HOFMEISTER (l. c.) sollen die Adventivknospen bei vielen Farnen (*Aspidium Filix mas*, *Asplenium Filix femina*, *Pteris aquilina* u. a.) aus einzelnen Oberflächenzellen sehr junger Blätter entstehen. Die jüngsten bei *Asplenium Belangeri* von HEINRICHER (l. c.) beobachteten Stadien der Adventivknospen sind nur auf eine mehr oder weniger sich hervorwölbende Protuberanz zurückzuführen. Ich glaube daher, dass es mir zuerst gelungen ist, das allerjüngste Stadium der Entwicklung der Farnadventivknospen und zwar nur bei *Cystopteris bulbifera* zu ermitteln.

Bald nach ihrer Entstehung theilt sich die Mutterzelle der Adventivknospe nach drei Richtungen (Fig. 5, 6, 7, 8, 9) und nimmt eine tetraëdrische, pyramidale Form an (Fig. 7, 8). Die ganze Knospenanlage erscheint dann in der Form eines kleinen halbkugeligen, verhältnissmässig blassen Höckerchens, in dessen Centrum die Mutterzelle liegt (Fig. 8, 9, *Mr*). In diesem jugendlichen Stadium ist die Knospenanlage leicht fast auf jedem jüngeren Blatte zu erkennen (Fig. 2, *k*<sub>1</sub>). Obwohl die Mutter- resp. Scheitelzelle der Knospe die Form der Scheitelzelle des Stammes hat und ebenso nach dem Typus der letzteren sich theilt, verhalten sich die zuerst abgesonderten Segmente anders, als die Segmente der Stammscheitelzelle und als die später abgesonderten Segmente der Knospenscheitelzelle. Das ursprünglich halbkugelige Höckerchen nimmt eine fast kugelige Form an, die auf einem kurzen, dünnen Füsschen sitzt (Fig. 10, 11). Es kommt dies dadurch zu Stande, dass die zuerst abgeschiedenen Segmente bald sich zu theilen aufhören und auf diese Weise das Füsschen bilden.

Die Theilung der Segmente ist folgende: Die erste Scheidewand theilt sie quer in zwei Zellen, eine untere und eine obere (Fig. 6, 7); dann erscheinen radiale und tangentiale Wände (Fig. 6, 7). Die Theilung durch Quer-, Tangential- und Radialwände wiederholt sich oftmals, ausgenommen in den ersten Segmenten, deren Zellen als Füsschenzellen in den Dauerzustand übergehen. Die Knospenanlage besteht jetzt nur aus dünnwandigen, theilungsfähigen Zellen. Mit zunehmender Grösse der Anlage fängt aber bald die Differenzirung der Dauergewebe an. Die Oberfläche der Knospenanlage bedeckt sich bald mit keulenförmigen, drüsigen Haaren (Fig. 8 bis 11 und 14), die

aus je einer oberflächlichen Zelle in acropetaler Folge entstehen (Figur 10, 11). Die betreffende oberflächliche Zelle wölbt sich empor, theilt sich quer: die Wölbung verlängert sich, und es bildet sich ein kopfiges oder keulenförmiges, gegliedertes Haar. Mit dem größeren Kopfende beugen sich die Haare dem Knospenscheitel zu, um ihn endlich schützend mit Schleimhaaren zu überkleiden.

So lange das Höckerchen noch sehr klein und mit unbewaffnetem Auge nur mit der grössten Anstrengung wahrnehmbar ist, erscheint das erste Blatt der Knospe (Fig. 11,  $Bl_1$ ), wie ein winziges Wärzchen. Es wächst sehr rasch weiter und nimmt bald die Form eines halbmondförmigen, kleinen Walles an, der den Knospenscheitel fast ganz umringt. Bald darauf erscheint die zweite Blattanlage gerade der Mitte des ersten Blattes gegenüber (Fig. 14,  $Bl_2$ ); das zweite Blatt wächst ebenso rasch wie das erste, gleichfalls einen kleinen halbmondförmigen Wall bildend; dann erscheinen weitere Blätter spiralig nach der Divergenz  $\frac{2}{5}$  (vergl. Fig. 14).

Die Wachstumsenergie der zuerst erschienenen Blätter ist durchaus verschieden. Die beiden ersten und einige der späteren Blätter (1 bis 5) bleiben ihr ganzes Leben hindurch im embryonalen Zustande, als Primordien, sie nehmen an Breite mehr als an Länge zu und bilden niemals eine grüne Lamina. Später erscheinen sie an der ausgebildeten Knospe als fleischige Schuppen (Fig. 13, 19, 25), sie sind demnach echte, bei den Farnen so selten vorkommende Niederblätter. So erhält die ausgebildete Adventivknospe von *Cystopteris bulbifera* 2 bis 7 dicke, fleischige Niederblätter, ist mithin den Bulbillen vieler Phanerogamen analog. Der morphologische Werth dieser Niederblätter ist zuerst von MATOUSCHEK<sup>1)</sup> angedeutet worden. Er hat sich aber diese Auffassung nicht aus der Entwicklungsgeschichte der Knospe gebildet, sondern kommt zu diesem Schlusse, nur weil er die Stellung der Knospe und ihre Lappung beobachtete. Ueber die erstere sagt er: „Die unterste, älteste Schuppe ist der nächst jüngeren opponirt, doch ist letztere etwas höher inserirt. Allmählich geht diese Stellung in die  $\frac{2}{5}$  über, welch' letztere, wie schon bekannt, an allen anderen Blättern des Rhizoms auftritt“<sup>2)</sup> und über die zweite: „Es zeigen die Schuppen auch zuweilen Lappungen. Das älteste und zweite Blatt weist manchmal eine Einbuchtung an der Spitze auf; am ersteren beobachtet man, wenn auch sehr selten (nur an 5 Knospen unter 400) eine starke Einbuchtung, die bis in die Mitte des Blattes reicht“<sup>3)</sup>. Er giebt also keinen unzweifelhaften und entscheidenden Beweis. Verfolgt man die Entwicklungsgeschichte der Knospe, und vergleicht man den Bau der ausgebildeten Knospenschuppe mit dem des Laubblattes,

1) l. c. p. 123.

2) l. c. p. 123.

3) l. c. p. 124.

so kann man sich überzeugen, dass die Knospenschuppen echte Niederblätter sind.

Die ersten Internodien der Knospenachse sind sehr kurz (Fig. 14); die inneren Knospenschuppen, wenn sie vorhanden, sind enger und schmaler als die äusseren. Die Zahl der Schuppen hängt von der Grösse der Knospe ab, die kleineren Knospen haben nur zwei fleischige Schuppen, die grösseren haben deren 3, 4, 5 bis 7. Bei den kleinsten, ca. 1 mm erreichenden Knospen sind zwei Schuppen sehr wenig entwickelt; sie bilden nur zwei dicke, niedrige Höckerchen, zwischen denen sich der Knospenscheitel mit jungen Laubblattanlagen befindet (Fig. 12); solche Knospen sind ungeachtet ihrer Kleinheit dennoch keimfähig (Fig. 23, 24). Anfangs sind alle ausgebildeten Knospenschuppen dunkelgrün und mit Drüsenhaaren und Spreuschuppen bedeckt (Fig. 14); später werden sie fast ganz kahl; die Haare bleiben nur am Knospenscheitel stehen (Fig. 13). Darauf färben sich die Schuppen (und zwar zuerst die äusseren, hernach die inneren) gelblich-braun bis schwarz. Zu dieser Zeit fallen die dunklen Knospen auf den Blättern scharf in's Auge. Die inneren Knospenschuppen unterscheiden sich von den beiden äusseren, gegenständigen nicht nur durch ihre Grösse und ihre Stellung, sondern auch dadurch, dass sie dicht an ihrer Basis eine Wurzelanlage zeigen, welche als kleines Höckerchen erscheint (Fig. 13, *Wr*); bei der Keimung der Knospe verlängert sich diese Wurzelanlage und bewirkt die Befestigung der Knospe am Boden (Fig. 25). Die beiden äusseren Knospenschuppen bilden gewöhnlich keine Wurzel; ich habe eine grosse Anzahl Knospen untersucht und nur einmal die Wurzelanlage an der Basis einer äusseren Schuppe gesehen.

Die kurze Achse der vollkommen ausgebildeten Knospe, mit ihren zwei oder drei dicht mit Drüsenhaaren und Spreuschuppen bedeckten Laubblattanlagen ist so zwischen fleischigen Niederblättern versteckt, dass sie von aussen nicht sichtbar ist (Fig. 12, 25). Die Laubblätter erscheinen in acropetaler Folge, und zwar zunächst als dicke kegelförmige Gebilde. Bald darauf entsteht auf dem Scheitel dieser Primordien die Blattlamina, an ihrer Basis die Wurzel (Fig. 17); die letztere wächst rascher bei der Keimung der Knospe in die Länge, als das zu ihr gehörige Blatt (Fig. 17, 18).

Die Entwicklung der Knospe vollzieht sich in verhältnissmässig kurzer Zeit. In Petersburg erscheinen die ersten Anlagen der Knospen etwa Mitte Mai, und Mitte Juni sieht man schon ganz ausgebildete Knospen, die sich leicht von den Blättern loslösen. Zwar sind die Knospen zu dieser Zeit noch dunkel grün, und nur allmählich beginnen sie braun zu werden; einige von ihnen fallen schon zu dieser Zeit ab, aber die Mehrzahl bleibt bis zum Herbst an den Blättern hängen. Sind die Knospen alle dunkelbraun oder gar schwarz geworden, so

fallen sie, um zu keimen, auf die Erde; keine einzige kommt auf dem Blatte zur Keimung.

Das Erscheinen der Knospen geht, wie oben gesagt, Hand in Hand mit dem Wachsthum der Blätter, und, da diese die ganze Vegetationsperiode hindurch wachsen und zu Ende derselben grosse Dimensionen annehmen, so kann man die jüngsten Knospenanlagen fast immer beobachten. Auf einem Blatte kann man Knospen sehr verschiedenen Alters finden.

In der Anordnung der Knospen auf dem Blatte herrscht, ausser der Winkelstellung, keine Regelmässigkeit; bald sitzen die Knospen an jedem von 3 oder 4 benachbarten Segmenten, bald sind die Segmente, an deren Basis die Knospe sich befindet, weit von einander gestellt. Ueber diese Unregelmässigkeit sprechen sich auch EATON<sup>1)</sup> und MATOUSCHEK<sup>2)</sup> aus.

Ihren Fibrovasalstrang erhält die Knospe aus dem nächsten Gefässbündel des Blattes, und zwar geht ein kleiner Ast derselben nahe an der Anheftungsstelle der Knospe in diese (Fig. 11, 14). Das Gefässbündel erleidet bei seinem Eintritte aus dem Blatte in die Knospe bedeutende Veränderungen in seinem Bau, die hauptsächlich darin bestehen, dass es sich aus einem bicollateralen in ein concentrisches umgestaltet (Fig. 15). Darauf wird das Gefässbündel ein biconcentrisches, indem die Xylemelemente sich ringförmig anordnen (Fig. 16). Der Xylemring zerfällt höher hinauf in zwei Abschnitte. An der Knospenbasis, beinahe an der Anheftungsstelle der ersten äusseren Schuppe, theilt sich das Gefässbündel in zwei Bündel, von denen das eine in die Schuppe abgeht, das andere aber in die Knospenachse tritt, um hier einen hohlen, netzförmigen Centralcylinder zu bilden. Von dem unteren Winkel der Netzmasche gehen die Gefässbündel in die Blätter ab. Es hat also die Knospenachse denselben Bau wie die Stammachse vieler Farne.

Wie oben gesagt, sind die fleischigen Knospenschuppen echte Niederblätter, und wenn wir die Entwicklungsgeschichte der Laubblätter und die der Schuppen verfolgen, dann die ausgewachsenen Blätter mit den ausgebildeten Schuppen vergleichen, so wird uns die morphologische Bedeutung der Schuppen vollständig klar. Die allerjüngsten, noch eingerollten Blätter der Scheitelknospe des Rhizoms von *Cystopteris bulbifera* haben fleischige, schuppenförmige Gestalt (Figur 17, 18); sie bestehen aus einer grösseren, dickeren Portion (Figur 17, 18, *Pr*) und aus einem kleineren, dünneren, eingerollten, dicht mit Haaren und Spreuschuppen besetzten Anhängsel (*l*). Dieses Anhängsel ist die künftige, gefiederte Blattspreite, während die dicke

1) EATON, The Ferns of North-America, Vol. II, p. 58.

2) l. c. p. 122.

Portion das Primordialblatt darstellt, welches zuerst als kegelförmiges Höckerchen dicht am Stammscheitel erscheint; die Blattspreite wird erst später an der Spitze des Primordialblattes angelegt, während an seiner Basis sehr früh ein kleines Höckerchen, die künftige Wurzel, sich zeigt. Die ausgebildete fleischige Knospenschuppe hat grosse Aehnlichkeit mit dem allerjüngsten Laubblatte (vergl. Fig. 17, 19). Sie besteht auch aus zwei Portionen, einer unteren, grösseren (*Pr*) und einer oberen, kleineren (*l*). Die erste Portion bildet die ganze Schuppe, die zweite stellt nur ein winziges Anhängsel der letzteren dar.

Die Entwicklungsgeschichte der Knospenschuppe zeigt ebenfalls viele Analogie mit der des Blattes. Die Schuppe, insbesondere die innere, entsteht, wie das Laubblatt, als ein derbes Höckerchen, das Primordium, auf dessen Scheitel sich bald die Anlage der Blattspreite zeigt. Erst bei dem weiteren Wachstume tritt die Verschiedenheit zwischen Blatt und Schuppe zu Tage. Während bei dem Laubblatte die Anlage der Blattspreite sich weiter entwickelt, verkümmert sie bei der Schuppe. Im Laubblatte führt dann intercalares Wachstum zwischen dem Primordium und der Blattspreite zur Bildung des Stieles (Fig. 18, *st*). Die Schuppe zeigt kein intercalares Wachstum, doch entspricht sie nicht bloss dem unteren Theile des ausgebildeten Laubblattes, wie das der gewöhnliche Fall bei Phanerogamen ist, sondern fast dem ganzen Blattstiele. Wie im Blattstiele die beiden eintretenden Bündel dicht unter den untersten Segmenten der Spreite zu diesem die Rhachis weiterhin durchsetzenden einfachen Bündel verschmelzen, so treten auch in die Knospenschuppe zwei Gefässbündel ein (Fig. 20), welche oben dicht an der Stelle, wo das Anhängsel angeheftet ist, zusammenfliessen und in das Anhängsel als ein einziges winziges Gefässbündel eintreten. Die Knospenschuppe verbleibt in ihrem embryonalen Zustande, wie ein echtes Niederblatt.

Im Bau der Schuppe und des Blattes herrscht noch weitere Aehnlichkeit. Das Gefässbündel ist in beiden Fällen bicollateral. Schuppe und Primordialblatt bestehen hauptsächlich aus polyëdrischen, dünnwandigen, parenchymatischen Zellen (Fig. 20); sie führen eine grosse Menge kleiner, runder Stärkekörner, und besonders sind die Zellen der ausgebildeten Knospen mit Stärkekörnern angefüllt; im Primordialblatte sind die Stärkekörner nicht so reich vorhanden, und während das Primordialblatt sich verlängert, schwinden sie allmählich, verbleiben aber in der Knospenschuppe unverändert noch längere Zeit. Die Wände der parenchymatischen Zellen des Primordialblattes und der Schuppe sind porös und zeigen Protoplasmaverbindungen. Die Zellen der äusseren Lagen sind enger zusammengedrängt; in der Schuppe bleiben sie immer parenchymatisch und dünnwandig (Fig. 20), im Laubblatte verlängern sie sich und werden parenchymatisch, ihre Wände verdicken sich und verholzen (Fig. 1). Im vorgeschrittenen

Alter sind die Zellwände der Schuppe mehr oder weniger dunkelbraun gefärbt, ihre Verholzung aber beschränkt sich nur auf die äussersten Zellen, namentlich nur auf die primäre Schicht derselben (Fig. 21). Die Verholzung dieser Schicht sieht man sehr leicht bei der Behandlung des Querschnittes mit Phloroglucin oder, falls die Wände ungefärbt sind, mit schwefelsaurem Anilin. Die Verholzung breitet sich in einigen Fällen auf die ganze Oberfläche der Zellwände, meistens aber nur auf die nach aussen gelegenen Theile derselben (Fig. 21 bis c) aus. MATOUSCHEK hat keine Verholzung der Zellwände gesehen. Er sagt: „Die zwei bis drei äussersten Zellschichten sind braun gefärbt, besitzen aber keine verkorkten oder verholzten Wände“<sup>1)</sup>. Die Epidermis der Knospenschuppe besteht aus polyëdrischen, dünnwandigen, parenchymatischen Zellen (Fig. 20, 21, 22); in ihrer Jugend sind die Wände farblos, im Alter sind sie dunkelgelb oder braun gefärbt; die primäre Schicht der Zellwände ist ebenfalls verholzt (Fig. 21, 1). Die Knospenschuppe hat keine Spaltöffnungen.

Die Epidermiszellen des Laubblattes sind anfangs auch polyëdrisch und dünnwandig, dann aber verlängern sie sich; ihre Wände verdicken und färben sich und verholzen vollständig (Fig. 1). Spaltöffnungen sind nicht vorhanden. Die Verholzung beginnt in der primären Wand-schicht; auch in dieser Beziehung haben die Laubblätter grosse Aehnlichkeit mit den fleischigen Knospenschuppen.

## II. Die Keimung.

Wie schon oben gesagt, sind die Adventivknospen Ende Juni vollständig entwickelt. Die ersten Blätter und die fleischigen Schuppen sind mit Stärke angefüllt, aber noch grün. Von dieser Zeit ab beginnen sie sich dunkel zu färben. Das Füsschen der Knospe ist schon zu dieser Zeit zerbrechlich, und bei der leisesten Berührung lösen sich die Knospen ab und fallen zur Erde. Gewöhnlich bleiben sie aber bis zum Herbst an den Blättern hängen. Wie aus meinen zwar noch nicht beendeten Versuchen hervorgeht, sind die noch nicht vom Blatte abgelösten Knospen schon keimfähig. Ich habe am 1. September vorigen Jahres (1893) eine Anzahl Knospen den Blättern entnommen und sofort ausgesäet. Schon am 10. September waren alle diese Knospen gekeimt. Die Knospen waren von verschiedener Grösse (Fig. 23, 24, 25) und von verschiedener Stellung an den Blättern. Meine Versuche zeigen nun wenigstens, dass die Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* schon im Herbst desselben Jahres ganz reif sind und zu ihrer Keimfähigkeit keiner Ruheperiode bedürfen.

Zweitens ergibt sich, dass alle Knospen, ungeachtet ihrer Grösse und ihrer Stellung auf dem Mutterblatte, keimfähig sind, obwohl die

1) l. c. p. 124.

kleineren Knospen schwächere Sprosse treiben als die grösseren (Fig. 23, 24, 25). Unter günstigsten Bedingungen, wenn z. B. der Herbst genügend warm und feucht ist, kann man auch im Freien die Keimung abgefallener Knospen beobachten; gewöhnlich aber keimen die meisten von ihnen erst im nächsten Frühlinge. Es scheint, dass in der Heimath von *Cystopteris bulbifera* seine Adventivknospen bereits im Herbste desselben Jahres keimen. Dem entspricht auch EATON's Angabe: „Falling to the ground they soon emit a few slender rootlets, and send up a few little fronds the next season<sup>1)</sup>“. MATOUSCHEK beobachtete ausschliesslich die im Frühjahr gekeimten Knospen und sagt darüber: „Knospen, welche im Herbste abgeworfen waren, bewurzeln sich erst im nächsten Jahre<sup>2)</sup>.“

Die Keimung der Knospen vollzieht sich so, dass zuerst zwei Wurzeln nach einander erscheinen (Fig. 25); sie verlängern sich rasch, senken sich in die Erde und vollziehen die Befestigung des Pflänzchens am Boden, es vor dem Fortgeschwemmtwerden durch Schneewasser schützend. Ihr Wachsthum und ihre Krümmung waren so stark, dass die Knospe in die Höhe erhoben erschien. Die ersten Wurzeln gehören den Knospenschuppen an. Die in der Fig. 25 z. B. dargestellte Wurzel  $R_1$  gehört zur dritten Schuppe, Wurzel  $R_2$  zur vierten Schuppe. Sie entspringen an der Knospe entweder in dem Zwischenraum zwischen den beiden äusseren Schuppen, je eine auf jeder Seite, bald beide auf gleicher Seite, sich nach unten oder oben wendend, bald über den äusseren Schuppen, bald irgendwo in der Mitte, mit einem Worte dort, wo die Wurzeln auf kein Hinderniss stossen, das sie in ihrem Wachstume beeinträchtigen könnte. Später entwickelt dieser Spross viele Wurzeln in acropetaler Folge (Fig. 23), d. h. anfänglich aus den äusseren, später aus den inneren Schuppen und hernach endlich aus den Laubblättern, wobei die Wurzel früher als die Spreite auftritt. Sind die Knospen sehr klein, so dass sie nur ein Paar äusserer Schuppen besitzen, welche zudem noch unvollkommen entwickelt sind (Fig. 12, 23, 24), so gehören die zuerst auftretenden Wurzeln den Laubblättern an (in Fig. 23 gehört  $R$  zum Laubblatte  $Bl_1$ ).

In meinen Versuchen trat die erste Wurzel schon am vierten oder sechsten Tage nach der Aussaat der Knospen auf; zwei oder drei Tage später wurde die zweite Wurzel sichtbar. Obgleich zu dieser Zeit die Internodien der Knospenachse sich schon zu strecken begannen und das junge Keimpflänzchen aus der Knospe etwa 5 bis 8 mm lang deutlich sichtbar wurde, so erschien ihr erstes Blatt doch erst nach ein bis zwei Monaten. Die gekeimten Knospen hatten lange Zeit nur zwei Wurzeln und die kleinsten von ihnen sogar nur eine

1) l. c. p. 58.

2) l. c. p. 123.

Wurzel. Keimen die Knospen im Frühling, so erscheinen die ersten Blätter bald nach der Entwicklung der Wurzeln.

Ihrer Form und Grösse nach unterscheiden sich die ersten Laubblätter von den späteren Sporen resp. Adventivknospen tragenden Blättern. Sie sind gewöhnlich kleiner und weniger fiederschnittig (Fig. 23, 24, 26), während die späteren viel grösser werden und in bedeutend höherem Masse die Fiederschnittigkeit aufweisen. Bei meinen Versuchen konnte ich nicht die Zeit ermitteln, in der die ersten fertilen Blätter erscheinen. Nach EATON erscheinen schon im zweiten Jahre vollständig entwickelte Blätter. Ich fand eine grosse Anzahl von Exemplaren der *Cystopteris bulbifera*, die aus Knospen gekeimt waren, mit einem Rhizom von mehreren Centimetern Länge, woraus leicht geschlossen werden kann, dass diese Pflanzen wenigstens ein Alter von zwei bis drei Jahren hatten, und dennoch hatten sie noch keine fertilen Blätter getrieben. Ueberhaupt kann man es als Regel ansehen, dass je kleiner die Knospe ist, um so langsamer erreicht die aus ihr hervorgegangene Pflanze ihre vollkommene Entwicklung. Die fleischigen Knospenschuppen erhalten sich sehr lange; man kann Rhizome von 3 bis 5 cm Länge finden, die an ihrer Basis noch vollkommen frische, fleischige Knospenschuppen führen. In den Zellen solcher Schuppen finden sich, wenngleich nicht in grosser Menge, noch Stärkekörner, ein Umstand, der darauf hinweist, dass der Zellinhalt nur sehr langsam aus den Knospenschuppen verbraucht wird. In der That entwickelt die keimende Knospe ein Stämmchen mit grünen, assimilationsfähigen Blättern und mit Wurzeln, so dass das junge Pflänzchen gleich zu Anfang fähig ist, sich selbständig zu ernähren. Entfernt man die Hälfte einer Schuppe, ja eine ganze, oder beide äusseren, so übt das keinen wesentlichen Einfluss auf die Keimpflänzchen aus. Man könnte sogar fast alle fleischigen Schuppen entfernen, ohne dass damit der Vorgang der Keimung verhindert würde. Freilich entwickelt sich dann das Keimpflänzchen im Anfange schwach, aber es fährt unausgesetzt fort zu erstarken.

An dem aus einer Adventivknospe hervorgegangenen Pflänzchen verzweigt sich das Rhizom gewöhnlich sehr spät, nur in sehr seltenen Fällen tritt eine Verzweigung auf.

Die Adventivknospen bilden sich an den Blättern von *Cystopteris bulbifera* in grosser Menge. Ihr Auftreten ist nun zweifellos von ungünstigem Einfluss auf die Sporenentwicklung. Obgleich die Sporen in sehr grosser Anzahl auf denselben Blättern sich bilden, und obgleich diese Sporen eine vollkommene Entwicklung erfahren, verlieren sie doch theilweise ihre Keimfähigkeit, wie aus meinen Versuchen hervorgeht. Bei der Aussaat keimten die Sporen nicht, und nie gelang es mir, auf den Beeten von *Cystopteris bulbifera* ein Prothallium oder aus solchem gesprossene Pflänzchen zu entdecken. Alle zahlreichen

jungen Exemplare, die sich auf den Beeten fanden, verdankten ihren Ursprung nur Adventivknospen. Es vermehrt sich also *Cystopteris bulbifera*, wenn nicht ausschliesslich, so doch hauptsächlich durch Adventivknospen, und diese vegetative Propagation beeinträchtigt die Vermehrung durch die Sporen, d. h. die geschlechtliche Vermehrung, wie man es bereits bei vielen anderen Pflanzen beobachtet hat.

St. Petersburg, Botanischer Garten, im Juli 1894.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XIII.

- Fig. 1. Theil des Querschnittes durch den ausgebildeten Blattstiel. *ep* Epidermis, *co* Zellschichten mit verdickten, verholzten und gefärbten Wänden; *m, m* parenchymatisches Grundgewebe. Vergr. 60.
- „ 2. Oberes Stück eines sehr jungen Blattes. *K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>, K<sub>4</sub>* verschiedene Entwicklungsstadien der Adventivknospen. Vergr. 14.
- „ 3. Ein Stück der Epidermis der vorgewölbten Hauptrippe des jungen Blattes. Man sieht die erste Anlage der Adventivknospe (*Mr*). Vergr. 400.
- „ 4. Dasselbe im Querschnitte. *Ep* Epidermis. Vergr. 300.
- „ 5. Das jüngste Stadium einer Adventivknospe, von oben und etwas von der Seite gesehen. Die Mutterzelle der Adventivknospe (*Mr*) hat sich schon einmal getheilt; ebenso das erste Segment. Die Mutterzelle zeigt Kerntheilung. *Ep* Epidermis des Blattes. Vergr. 533.
- „ 6. Späteres Stadium im Querschnitte. *Mr* Mutterzelle der Knospe, *II, I* Segmente; *Ep* Epidermis. Vergr. 533.
- „ 7. Späteres Stadium im Querschnitte. Die Mutterzelle (Scheitelzelle) der Adventivknospe ist versehentlich vom Lithographen mit *Ep*, wie die Epidermis des Blattes, bezeichnet. Vergr. 167.
- „ 8. Eine ganz junge Adventivknospe, von oben gesehen. *Bl<sub>spr</sub>* Blattspreite; *Str<sub>p</sub>* Seitenrippe; *Hr<sub>p</sub>* Hauptrippe; *Hr* Haar; *Mr* Scheitelzelle der Knospe. Vergr. 167.
- „ 9. Dasselbe etwas von der Seite gesehen. Vergr. 200.
- „ 10. Eine ganz junge Adventivknospe, von der Seite gesehen. *Hr* Haar; *Fuss* Füsschen. Vergr. 33.
- „ 11. Längsschnitt durch eine junge Adventivknospe. *Bl* Mutterblatt; *Bl<sub>gf</sub>* sein Gefässbündel; *Fuss* Füsschen der Knospe; *Hr* Haare; *Bl<sub>1</sub>* erstes Blatt der Knospe; *Kn<sub>gf</sub>* Fibrovasalstrang der Knospe; *Mr* Scheitelzelle. Vergr. 67.
- „ 12. Eine sehr kleine Knospe. *Sch<sub>p</sub>* fleischige Schuppen; *Sch<sub>t</sub>* Scheitel der Knospe. Vergr. 4.
- „ 13. Längsschnitt durch eine ausgebildete Knospe. *I—IV* fleischige Schuppen; *Wr* Wurzelanlage; *An* Anhängsel. Vergr. 3<sup>1</sup>/<sub>3</sub>.
- „ 14. Längsschnitt durch eine junge Adventivknospe. Buchstaben vergl. Fig. 11. *Bl<sub>2</sub>* zweites Blatt der Knospe. Vergr. 67.
- „ 15. Querschnitt durch das Knospenfüsschen, wobei die Knospe nicht getroffen ist. *Ep* Epidermis der Knospe; *Fuss* Füsschen; *En* Endodermis; *Ph* Phloëm; *X* Xylem. Vergr. 167.
- „ 16. Querschnitt durch die Basis der Knospe. *En* Endodermis; *Ph* Phloëm; *X* Xylem. Vergr. 167.
- „ 17. Junges Blatt der Scheitelknospe des Rhizoms im Herbste. *l* Anlage der Blattspreite; *Pr* Primordium; *r* Wurzel. Vergr. 2<sup>2</sup>/<sub>3</sub>.

- Fig. 18. Junges Blatt im Frühling. *St* Blattstiel. Vergr.  $2\frac{2}{3}$ .  
„ 19. Eine äussere, vollkommen ausgewachsene Knospenschuppe. *Pr* Primordium; *l* Blattspreitenanlage. Vergr.  $2\frac{2}{3}$ .  
„ 20. Querschnitt durch die fleischige Knospenschuppe zur Hälfte. *Ep* Epidermis; *M* Grundgewebe; *Gf* Gefässbündel. Vergr. 56.  
„ 21. Querschnitt durch die Epidermis der Knospenschuppe; *Ep* Epidermis; *M* Grundgewebe; *Cu* Cuticula; *1* primäre verholzte Schicht der Zellwand; *2* secundäre unverholzte Schicht; *ii* Zwischenzellräume; *c* die Stelle, bis zu welcher die primäre Schicht verholzt ist. Vergr. 167.  
„ 22. Epidermis der fleischigen Schuppe, von oben. Vergr. 85.  
„ 23 u. 24. Kleinere ausgekeimte Knospen. *Spr* Spross (Rhizom); *R* die zuerst erschienene Wurzel; *r<sub>1</sub> r<sub>2</sub>* spätere Wurzeln; *Bl<sub>1</sub>* das erste Blatt; *Bl<sub>2</sub>, Bl<sub>3</sub>* folgende Blätter. Vergr. Fig. 23 2mal, Fig. 24  $1\frac{1}{3}$ mal.  
„ 25. Grosse keimende Knospe. *R<sub>1</sub> R<sub>2</sub>* erste Wurzeln. *I—V* fleischige Schuppen (Niederblätter). Vergr.  $2\frac{2}{3}$ .  
„ 26. Eines der ersten Blätter der aus der Adventivknospe entwickelten Pflanze.  $\frac{2}{3}$  der natürl. Grösse.

### 3. N. Wille: Ueber die Befruchtung bei *Nemalion multifidum* (Web. et Mohr) J. Ag.

Vorläufige Mittheilung.

Eingegangen am 17. September 1894.

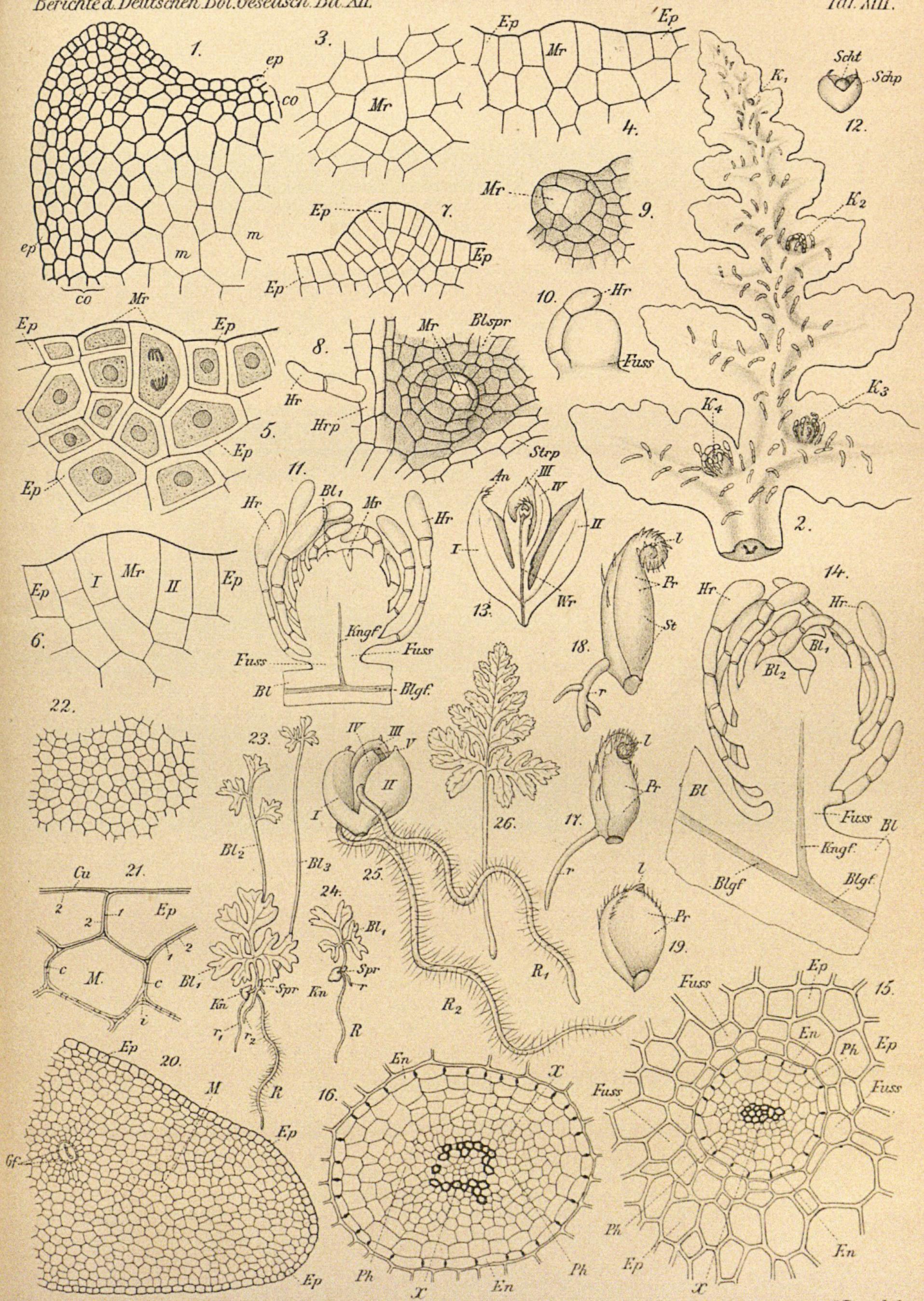
Schon 1867 wurden von E. BORNET und G. THURET<sup>1)</sup> die Geschlechtsorgane bei den Florideen sicher nachgewiesen und die äusseren Vorgänge der Befruchtung (die Ausbildung der Spermastien, die Copulation des Spermastiums mit der Trichogyne, die Ausbildung der Carposporen) genau untersucht.

Nach diesen vortrefflichen Untersuchungen haben nur wenige an der Befruchtung der Florideen gezweifelt, obschon der endgültige Beweis noch nicht gegeben wurde.

Wir fordern ja jetzt, um eine Befruchtung sicher zu stellen, dass eine Verschmelzung eines männlichen mit einem weiblichen Zellkerne beobachtet wird, und dies ist noch nicht bei den Florideen direct nachgewiesen worden, obschon ein so genauer Beobachter wie SCHMITZ diese Vorgänge mit den besten Hilfsmitteln und nach neuen Methoden studirt hat:<sup>2)</sup> „Im nächsten Entwicklungsstadium ist dann der Zellkern

1) E. BORNET et G. THURET, Recherches sur la fécondation des Floridées. (Annales des sc. nat., 5. sér. Tome 7. Paris 1867).

2) FR. SCHMITZ, Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, 1883. S. 12).



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Rostowzew S.J.

Artikel/Article: [Die Entwicklungsgeschichte und die Keimung der Adventivknospen bei \*Cystopteris bulbifera\* Bernh. 1045-1057](#)