Der
Oeffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien.

Von

A. Ursprung.

Mit 5 Figuren im Text.

Die Zahl der Abhandlungen, welche über den Mechanismus beim Oeffnen und Schliessen der Früchte und Sporangien erschienen sind, ist eine ausserordentlich grosse, und besonders das Farnsporangium wurde von verschiedenen Forschern zum Gegenstand eingehender Studien gemacht.

Die im Jahre 1885 erschienene Arbeit von Leclerc du Sablon[1]) bildete den ersten Versuch, den Oeffnungsmechanismus der Sporangien bei den verschiedenen Unterabtheilungen der Pteridophyten klarzulegen. Die spätern Beobachtungen bezogen sich beinahe ausschliesslich auf das Polypodiaceensporangium und erst in jüngster Zeit wurden eingehendere Untersuchungen über das Makrosporangium von *Selaginella* angestellt. Während nun der anatomische Teil der Leclerc'schen Arbeit mit wenigen Ausnahmen auch heute noch als richtig erkannt wird, so ist der auf das Oeffnen sich beziehende physikalische Theil nicht mehr befriedigend; die Angaben über den Oeffnungsmechanismus sind ungenügend, zum Theil auch unrichtig. Es machte sich daher das Bedürfniss geltend, den Oeffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien einem erneuten Studium zu unterwerfen. In der vorliegenden Abhandlung war ich bestrebt die genannte Lücke auszufüllen.

Die Beobachtungen erstrecken sich auf die verschiedenen Gruppen der Pteridophyten, sofern die betreffenden Sporangien bei Wasserzusatz bezw. -entzug überhaupt Bewegungen ausführten und

---

1) Leclerc du Sablon, Recherches sur la dissémination des spores chez les cryptogames vasculaires. Ann. scienc. nat. Sér. VII, T. II, 1885.

sofern sie nicht durch Uebereinstimmung im Bau und in der Anordnung der mechanisch wirksamen Zellen auf schon bekannte Fälle zurückzuführen waren. Es handelt sich im folgenden nur um Bewegungen, welche an bereits aufgesprungenen Sporangien durch Anfeuchten bezw. Austrocknen zu Stande kommen und also auf rein physikalische Kräfte zurückzuführen sind.

I. *Filicinae.*

A. *Filices.*

a) *Leptosporangiatae.*

1. Das Polypodiaceensporangium wurde schon so eingehend untersucht, dass es hier übergangen werden kann. Es dient uns als Typus für die Sporangien mit unvollständigem Ring.

2. Als Sporangium mit vollständigem Ring wählte ich zur Untersuchung eine Hymenophyllacee, die zufällig als Herbarmaterial vorhanden war, nämlich *Trichomanes Motleyi* V. D. Bosch. Die einzelnen Annuluszellen sind ähnlich gebaut wie bei den Polypodiaceen und auch der Oeffnungsmechanismus entspricht dem der Polypodiaceen. Die dünne Aussenmembran der Ringzellen stülpt sich beim Verdunsten des Wassers ein und das Sporangium öffnet sich an einer vorgebildeten Stelle, um nach kurzer Zeit die für den Cohäsionsmechanismus so typischen Sprünge auszuführen. Dieselben sind bedeutend kleiner als bei den Polypodiaceen, was auf die äusserst geringe Grösse des ganzen Sporangiums zurückzuführen ist. Da mit Rücksicht auf den Oeffnungsmechanismus die Lage des Ringes und der Bau der Annuluszellen von dem schon untersuchten Polypodiaceentypus nicht abweichen und auch die Erscheinungen beim Oeffnen und Schliessen qualitativ dieselben sind, so unterlasse ich es, weiter auf die Besprechung des Mechanismus einzugehen.

3. Der anatomische Bau der Sporangien bei den Familien der Parkeriaceen, Matoniaceen, Gleicheniaceen und Cyatheaceen zeigt, dass auch in mechanischer Hinsicht das Verhalten dasselbe sein muss wie bei den Polypodiaceen. Kleinere quantitative Differenzen mögen immerhin vorkommen; sie bieten aber doch nur so wenig Interessantes, dass eine Untersuchung von Vertretern aus den genannten Familien wohl unterbleiben konnte.

4. Eine eingehendere Untersuchung erfordern die Schizaeaceen wegen der abweichenden Lage des Annulus. Als Untersuchungsmaterial diente mir eine als *Aneimia densa* L. bezeichnete Species aus dem Herbar des botanischen Instituts der Universität Berlin. Die Schizaeaceen besitzen bekanntlich einen vollständigen, transversal nahe dem Scheitel gelegenen Ring, der aus Zellen mit stark verdickten und verholzten Radial (*r* Fig. 1)- und Innenwänden besteht; die Aussenwände bleiben dünn. Die Annuluszellen sind in der Längsrichtung des Sporangiums stark gestreckt. Die Verdickungen der Transversalwände (*t* Fig. 1) sind bedeutend weniger stark ausgebildet, wodurch die Bewegungsfähigkeit des Annulus sehr gesteigert wird. An Querschnitten durch den Ring kann man sehen, dass die an den Sporenraum grenzende Partie der Innenwand heller gefärbt ist, als die nach dem Lumen der Ringzellen gekehrte Seite; beide Theile zeigen jedoch mit Phloroglucin und Salzsäure intensive Holzreaction. Es ist ferner ein deutliches Stomium ausgebildet, das sowohl in der Flächenansicht, als auch auf Querschnitten an dem abweichenden Bau der Zellen zu erkennen ist[1]; die Oeffnung erfolgt an einer anatomisch genau vorgezeichneten Stelle, die wegen des geringen radialen Durchmessers der angrenzenden Ringzellen und zweifelsohne auch wegen einer besonderen Struktur der Wände, zwischen welchen die Dehiscenz erfolgt, eine sehr geringe Festigkeit besitzt.

Figur 1.

Die alten Sporangien, die schon lange im Herbar lagen — wahrscheinlich wurden sie zur Zeit Alex. Braun's eingelegt — zeigten Oeffnungen von 45°—90°, d. h. die Länge des Bogens, um welchen die Spaltenränder auf einem Querschnitt von einander entfernt waren, schwankte zwischen den genannten Extremen. Beim Durchtränken mit Wasser, was am besten durch Eintauchen in ausgekochtes Wasser oder durch kurzes Aufkochen mit Wasser geschieht, schliessen sich die Sporangien wieder. Beim darauffolgenden Eintrocknen führen sie, falls sie mit dem Sporophyll verbunden sind, mehrere ruckweise Bewegungen aus; die freien Sporangien machen einen oder mehrere Sprünge, die eine Weite bis zu 1 cm erreichen können. Die Oeffnung der zur Ruhe gekommenen Sporangien beträgt ca. 120°.

1) Ich verweise auf die Abbildungen in Goebel's Organographie p. 761 und 764.

Eine genauere Beobachtung ergiebt, dass die Oeffnungsbewegung beginnt, während die Ringzellen noch mit Wasser gefüllt sind. Der Ring, den wir in geometrischer Hinsicht mit dem Mantel eines abgestumpften Kegels vergleichen können, zeigt das Bestreben, sich in eine Ebene abzurollen. Die Krümmungsänderungen des Annulus sind hier aber lange nicht so stark wie bei den Polypodiaceen, dort fand nicht nur eine Geradstreckung, sondern sogar eine äusserst starke entgegengesetzte Krümmung statt, während sich hier der Mantel nicht einmal in eine Ebene auszubreiten vermag; die schon genannten 120° geben das Maximum der von mir beobachteten Oeffnung an. Die dünne Aussenwand wird eingestülpt und die peripheren Kanten der verdickten Radialwände nähern sich gegenseitig. Ist die Summe der von der Biegungselasticität der verdickten Innenwand und der Zugelasticität der eingestülptnn dünnen Aussenwand herrührenden Kräfte grösser als die Cohäsion des Wassers, so „springt" die Zelle. Springen alle Zellen zu gleicher Zeit, so führt das Sporangium nur eine einzige ruckweise Bewegung aus, im andern Fall sind mehrere Sprünge zu beobachten. Das Lumen wird hierdurch plötzlich vergrössert und die Verdunstung gesteigert; es dauert nicht lange, so fangen die Wände selbst an Wasser abzugeben und die Zelle geht darauf durch rein hygroskopische Bewegungen in den stabilen Trockenzustand über. Der Riss, der beim Oeffnen zuerst im Annulus entsteht, dehnt sich dann passiv auch auf den unterhalb des Ringes gelegenen Theil des Sporangiums aus und erweitert sich zu einer breiten Spalte, aus der die Sporen entleert werden können.

Ich hielt es nicht für überflüssig nachzuweisen, dass der Annulus allein activ an der Oeffnung betheiligt ist. Ist diese Ansicht richtig, so muss der isolirte Ring dieselben Bewegungen ausführen, welche er auch in Verbindung mit dem übrigen Theil des Sporangiums zeigte, umgekehrt dürfen Sporangien, an denen der Ring abgeschnitten wurde, beim Austrocknen sich nicht öffnen. Durch zahlreiche Versuche wurde festgestellt, dass das eben angenommene Verhalten des Ringes und des übrigen Sporangiums thatsächlich stattfindet. Dass alle ausserhalb des Annulus gelegenen Zellen nicht activ sind, dürfte zwar jedem, der nur den Polypodiaceentypus kennt, eigentlich als selbstverständlich erscheinen; wir werden aber später bei *Botrychium* und ganz besonders bei *Psilotum* sehen, dass auch Zellen mit nicht merklich verdickten Wänden eine bedeutende active Rolle spielen können. Dies ist nun,

wie schon bemerkt, bei *Aneimia* nicht der Fall; an den unterhalb des Ringes gelegenen, dünnwandigen Zellen konnte ich zwar Verkürzungen beobachten, die in der Längsrichtung bis zu 19 %, in der Breite bis zu 43 % betrugen; in Folge des übereinstimmenden Verhaltens von Innen- und Aussenseite sind aber auf beiden Seiten gleiche Contractionen vorhanden. Wenn hiernach die dünnwandigen Zellen für den Oeffnungsmechanismus zwar auch keine Bedeutung haben, so sind sie anderseits doch für die mit dem Eintrocknen bezw. Oeffnen verbundene Grössenabnahme in erster Linie maassgebend.

Aus dem bisher Mitgetheilten geht hervor, dass sowohl der Cohäsions- als auch der hygroskopische Mechanismus bei der Oeffnung des Sporangiums eine Rolle spielen. Den folgenden Beobachtungen lag die Absicht zu Grunde, zu untersuchen, welcher Theil der Bewegung durch den hygroskopischen und welcher Theil durch den Cohäsionsmechanismus bedingt ist.

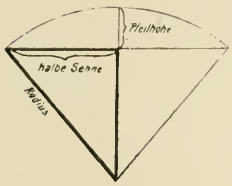
Betrachten wir zuerst das Oeffnen. So viel ist ohne weiteres klar, dass das Springen durch plötzliche Ueberwindung der Cohäsion erfolgen muss, während der stabile geöffnete Zustand nur bei vollständiger Lufttrockenheit der Membran beibehalten werden kann. Eine weitere Frage ist die, ob der Cohäsionsmechanismus einzig und allein für das Springen verantwortlich gemacht werden kann und ob ihm jede Betheiligung am eigentlichen Oeffnen d. h. an der Ueberführung des Sporangiums aus dem stabilen feuchten in den stabilen trockenen Zustand abgeht. Es handelt sich mit anderen Worten darum, zu entscheiden, ob Springen und Oeffnen zwei scharf von einander zu trennende Erscheinungen sind, von denen die erste auf Cohäsion, die letztere auf Hygroskopicität zurückzuführen ist. Obschon die genannte Frage noch nirgends präcis formulirt wurde, so ergiebt doch eine Durchsicht der Litteratur, dass auf der einen Seite mehr oder weniger stillschweigend für die erste, auf der anderen Seite für die zweite der genannten beiden Möglichkeiten eingetreten wird.

Gelingt es zu zeigen, dass der hygroskopische Mechanismus allein eine Ueberführung aus dem geschlossenen in den offenen Zustand herbeiführen kann, so sind wir berechtigt zwischen „Springen“ und „Oeffnen“ scharf zu unterscheiden. Bringt man nun ein geöffnetes Sporangium auf dem Objectträger in den dampfgesättigten Raum d. h. unter eine, mit feuchtem Filtrirpapier ausgekleidete, über Wasser stehende Glasglocke, so schliesst es sich nach kurzer

Zeit; durch vorsichtiges Anhauchen ist dasselbe zu erreichen. Lässt man die so behandelten Objecte austrocknen, so zeigen sie deutliche Oeffnungsbewegungen, aber ohne Springen. Die Thatsache, dass das eine Mal ruckweise Bewegungen stattfinden, das andere Mal fehlen, ist ein deutlicher Beweis dafür, dass im zweiten Fall der Cohäsionsmechanismus völlig unbetheiligt ist. Das Oeffnen des Schizaeaceensporangiums erfolgt somit auf rein hygroskopischem Wege, das Springen ist eine auf Cohäsionsmechanismus beruhende, für eine rasche Sporenausstreuung höchst zweckmässige Einrichtung.

Es erübrigt nun noch etwas näher auf den hygroskopischen Mechanismus einzugehen. Hier sind a priori drei Fälle denkbar: 1. die verdickte Innenwand ist allein activ, 2. die dünne Aussenwand allein ist activ, 3. die Innen- und Aussenwände sind activ und unterstützen sich gegenseitig.

Dass die verdickte Innenwand activ ist, ergiebt sich am unzweideutigsten aus dem Verhalten dünner Ringquerschnitte. An einem solchen Querschnittsstück, das natürlich keine unversehrten Zellen enthalten kann, bildet die nach dem Sporenraum zu gelegene Begrenzung der Ring-Innenwand einen Bogen; die Pfeilhöhe dieses Bogens d. h. der senkrechte Abstand zwischen der seine beiden Endpunkte verbindenden Sehne und der ihr parallelen Tangente betrug in dem von mir gemessenen Falle im trockenen Zustand 1,3 Einheiten, im feuchten, bei gleicher Sehnenlänge 2,2 Einheiten, die betreffenden Krümmungsradien verhielten sich wie 39 : 24[1]). Aehnliche Verhältnisse finden wir auch bei den Krümmungsradien des unverletzten Ringes im trockenen und feuchten Zustande.



Figur 2.

Für die Bewegungen des Ringquerschnittes war die dünne Aussenmembran ohne Einfluss, denn sie zeigte im trockenen Zustand eine Einstülpung nach dem Zellinnern; aus dieser Beobachtung folgt mit Sicherheit, dass sie auch an der Bewegung unversehrter Ringzellen nicht activ beteiligt sein kann. Das eben genannte Verhalten der Aussenwand bringt es mit sich, dass sie beim Oeffnen des Sporangiums verbogen werden muss. Es ist nun aber auf-

1) Der Krümmungsradius (Fig. 2) berechnet sich aus einem rechtwinkligen Dreieck, dessen Hypotenuse der gesuchte Radius ist, die grosse Kathete ist gleich dem Radius vermindert um die Pfeilhöhe, die Länge der kleinen Kathete entspricht der halben Sehne, in unserm Fall 10 Einheiten.

fallend, das dieses Verbiegen immer in einer einfachen Einstülpung besteht; denn wenn es sich, wie man wohl a priori anzunehmen geneigt ist, um eine rein passive Erscheinung handelt, so ist nicht ohne weiteres einzusehen, warum nur Einstülpungen und nicht ebenso häufig auch Ausstülpungen und wellenartige Verbiegungen vorkommen sollen. Das eben besprochene Verhalten kann nun meiner Ansicht nach, allgemein betrachtet, auf drei verschiedene Arten zu Stande kommen. 1. Die Aussenwand der Ringzellen ist bekanntlich auch am geschlossenen Sporangium nicht in eine Ebene ausgebreitet, sondern weist eine dem betreffenden Theil der Sporangiumoberfläche entsprechende Krümmung auf. Das untere Ende einer Annuluszelle ist mit dem oberen Ende durch die Aussenwand in Form eines Bogens verbunden. Falls nun die Aussenwand die Fähigkeit besitzt, sich beim Eintrocknen in Richtung der verdickten Radialwände genügend zu contrahiren, so muss sie dabei das Bestreben zeigen, die beiden Zellenden auf dem kürzesten Wege mit einander zu verbinden, den Bogen also in eine Gerade überzuführen. Da die steifen Radialwände eine solche Contraction für die direct angrenzenden Aussenwandtheile unmöglich machen, so kann eine Geradestreckung nur in der Mitte zwischen den Radialwänden geschehen, was nothwendig eine rinnenförmige Einstülpung der Aussenwand zur Folge haben muss. Wenn es mir auch nicht gelang durch eine Messung der Contractionsfähigkeit der Aussenmembran die Unrichtigkeit der gegebenen Erklärung direct nachzuweisen, so dürfte dies doch auf indirectem Wege, wenigstens bis zu einem gewissen Grade möglich sein. Zieht sich nämlich die Aussenwand in ihrer Längsrichtung ansehnlich zusammen, so muss nach allem, was wir bis jetzt über das Verhalten solcher Membranen wissen, die Contraction in der Querrichtung mindestens ebenso stark sein. Eine deutlich nachweisbare Contraction in der Querrichtung ist nun aber nicht vorhanden und daher auch eine Zusammenziehung in der Längsrichtung so viel wie ausgeschlossen. Ferner hat der Bogen, auf welchem die Aussenmembran das untere Zellende mit dem obern verbindet, einen so grossen Krümmungsradius, dass durch eine Geradstreckung unmöglich eine so tiefe Rinne entstehen könnte, wie sie thatsächlich zu beobachten ist. 2. Da wegen des raschen Eindringens des Wassers das Zelllumen im trockenen Zustand als luftverdünnter Raum angesehen werden muss, so dürfte man leicht geneigt sein, die Einstülpung auf die Wirkung des äusseren Luftdruckes zu setzen. Ich liess nun die

Sporangien in einem Raum sich öffnen, in dem die Luft bis auf 10 mm Hg verdünnt war. Da aber auch in diesem Falle die Einstülpungen dieselben blieben, so war die Unrichtigkeit dieses Erklärungsversuches erwiesen. 3. Es bleibt nun meiner Meinung nach nur noch übrig anzunehmen, dass die Aussenmembran sich deshalb einstülpt, weil sie schon früher durch die Adhäsion am Füllwasser nach innen gezogen wurde und daher auch später — besonders wenn beim Zurückspringen noch eine kleine Krümmung in diesem Sinne geblieben war — sich leichter auf dem schon einmal ausgeführten Wege verbiegt, als auf irgend einem andern.

Bisher wurde ausschliesslich vom Oeffnen gesprochen. Was das Schliessen betrifft, so ist ohne weiteres klar, dass dasselbe eine rein hygroskopische Bewegung ist, die ihren Sitz in der verdickten Innenwand der Annulnszellen hat.

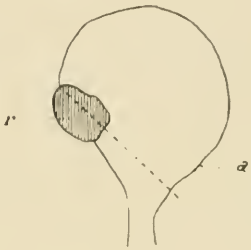
5. Wir wenden uns nun zu den Osmundaceen. Zur Untersuchung liegt eine *Osmunda regalis* L. aus dem Herbar des Berliner botanischen Institutes vor. Der „Ring" besteht bei den Osmundaceen bekanntlich aus einer buckelig vorgewölbten Zellgruppe, welche auf der Dorsalseite des Sporangiums liegt, 2—5 Zellreihen hoch und 8—13 Zellreihen breit ist. Die Ringzellen sind in Richtung der weiter unten beschriebenen Oeffnungsachse gestreckt und nehmen von unten nach oben an Grösse ab. Die der Oeffnungsachse parallelen Radialwände zeigen meist stärkere Verdickungen als die Querwände, letztere stehen auf den ersteren theils senkrecht, zum Theil aber auch schief. Ein Querschnitt durch das Sporangium, d. h. ein Schnitt senkrecht zur geometrischen Sporangiumachse zeigt verdickte Radial- und Innenwände und eine dünne Aussenwand; die Verdickungen sind hier übrigens bedeutend schwächer als bei der von mir untersuchten Schizaeacee. In Folge der für die Mechanik des Oeffnens weniger günstigen Lagerung des Ringes bei den Schizaeaceen muss dort eine möglichst vollkommene Ausbildung der mechanisch wirksamen Ringzellen äusserst zweckmässig erscheinen. Das Stomium verläuft vom oberen Rande des Ringes über den Scheitel weg bis unter die Mitte der Bauchseite. Es ist in der Flächenansicht an den längsgestreckten Zellen leicht kenntlich und zeigt nebst dem Ring deutliche Holzreaction. Auf Querschnitten ist das Stomium durch seine äusserst schmalen und niedern Zellen leicht kenntlich[1]) und

1) Goebel, Organographie, p. 761, Fig. 504, III.

auch die Rissstelle ist, wie schon aus den Abbildungen von Leclerc du Sablon[1]) hervorgeht, deutlich vorgezeichnet.

Wurde nun ein Sporangium des mir zur Verfügung stehenden alten Herbarmaterials benetzt, so führte es beim Eintrocknen hinter einander mehrere Sprünge aus von ca. 1 cm Weite; in seltenen Fällen wurden Sprungweiten bis zu 4 cm beobachtet[2]). Der Cohäsionsmechanismus ist somit deutlich vorhanden.

Das Oeffnen des Sporangiums geschieht in der Weise, dass die beiden durch das Stomium getrennten Sporangienhälften sich um eine, die beiden Stomiumenden verbindende Gerade als Achse nach aussen drehen. Diese Gerade nennen wir die Oeffnungsachse (*a* Fig. 3). Da das Stomium auf der Bauchseite ziemlich unterhalb der Sporangiummitte, ganz in der Nähe des Stielansatzes endigt, so bildet die Oeffnungsachse mit der geometrischen Längsachse des Sporangiums keinen rechten, sondern einen spitzen Winkel. Der Ring selbst erleidet beim Oeffnen keinen Riss, das Stomium geht nur bis zum Ring, nicht in denselben hinein. Wenn die Oeffnung einen gewissen Betrag erreicht hat, so bildet sich, was zuerst Goebel beschrieb[3]), oberhalb des Ringes ein kleiner Querriss, welcher mit der Spalte communicirt und die Auswärtsbewegung der Klappen erleichtert. Bei den Sporangien, deren Oeffnungsbewegungen ich verfolgte, betrug der Winkel zwischen den Spaltenrändern und der Oeffnungsachse im stabilen Trockenzustand meist ca. 120°; an dem alten Herbarmaterial waren Oeffnungswinkel von 40°—120° zu sehen.



Figur 3.

Das Oeffnen wird bedingt durch die Gestaltsveränderung, welche der sog. Ring beim Eintrocknen erfährt. Im feuchten Zustand bildet derselbe eine nach aussen convexe Zellplatte, welche sich beim Eintrocknen zuerst in Folge des Cohäsionsmechanismus und später durch die hygroskopische Krümmung der verdickten Innenwand abflacht und schliesslich sogar in die entgegengesetzte Krümmung übergeht. In Folge der genannten Gestaltsveränderungen der Ringplatte entstehen in der Wand des Sporangiums Span-

1) Leclerc du Sablon, Ann. sc. nat. sér. VII. T. II. Pl. I. Fig. 7.

2) Es liegt auf der Hand, dass man bei solchen Versuchen die leicht beweglichen Sporangien vor jedem Luftzug sorgfältig zu schützen hat.

3) Goebel, Organographie, p. 763, Anm. 1.

nungen, welche die beiden Sporangienhälften um die Oeffnungsachse drehen. Die gegenseitige Lage von Ring (*r*) und Achse (*a*) ist vom mechanischen Standpunkt aus als sehr zweckmässig zu bezeichnen, weil die am Stomium angreifenden Zugkräfte senkrecht auf der Aufrissspalte stehen und daher in ihrer ganzen Stärke wirksam sind.

Bei Wasserzusatz oder im dampfgesättigten Raum schliessen sich die Sporangien wieder, was natürlich eine rein hygroskopische Erscheinung ist. Nach dem bei *Aneimia* besprochenen Verfahren lässt sich auch hier leicht zeigen, dass allein die Ringzellen am Oeffnen activ betheiligt sind.

Zum Schluss seien noch einige Messungen über die Gestaltsveränderung der Ringzellen angeführt. Die einzelnen Zellen können in ihrem Verhalten ziemlich stark von einander abweichen. Die Verkleinerung des Zelldurchmessers auf der peripheren Aussenseite betrug z. B. in 3 etwas extremen Fällen:

	Zelle 1	Zelle 2	Zelle 3
in der Längsrichtung	14 %	0 %	0 %
in der Querrichtung	47 %	34 %	44 %

Die Veränderungen in der Längsrichtung sind also verglichen mit der Contraction in der Querrichtung meist nur gering.

Bei der ebenfalls zu den Osmundaceen gehörenden *Todea* stimmt der Mechanismus mit dem eben für *Osmunda regalis* beschriebenen überein.

b) *Eusporangiatae.*

6. In der Familie der Marattiaceen untersuchte ich Vertreter der Gattungen *Angiopteris* und *Marattia*.

Angiopteris evecta Hoffm. Das Material stammt aus den Gewächshäusern des Berliner botanischen Gartens. Von früheren anatomischen Untersuchungen kamen für mich in Betracht die Arbeiten von Strasburger[1]) und von Bower[2]).

Die Sporangienwand ist meist 2—3schichtig. Von diesen Schichten sind die 2 inneren dünnwandig und für den Mechanismus bedeutungslos; im folgenden ist daher nur von der Aussenschicht die Rede. Die Sporangien öffnen sich mit einem Längsriss. Am

1) Strasburger, Ueber *Scolecopteris elegans* Zenk., Jenaische Ztschr. f. Naturw. Achter Band; Neue Folge, erster Band. Jena 1874, p. 91 und 92.

2) Bower, Studies in the morphology of spore-producing membres. III Marattiaceae, Phil. Trans. Ser. B., Vol. 189, 1897, p. 52 ff.

Rücken, d. h. dem der Spalte gegenüberliegenden Theil sind die Zellen dünnwandig und unverholzt. Vom Scheitel verläuft auf beiden Seiten nach unten der Annulus, dessen Zellen in Richtung der Sporangienachse gestreckt sind und verdickte Radial- und Innenwände besitzen. Die Ringebene ist also hier der Spalte parallel, während sie in den bisher besprochenen Fällen auf derselben senkrecht stand. Die Abbildung bei Bower (l. c. Pl. 11. Fig. 77) lässt diese Verdickungen deutlich erkennen, dagegen sind die Strasburger'schen Figuren insofern unrichtig, als die Aussenwände der Ringzellen verdickt, die Innenwände unverdickt gezeichnet sind, während thatsächlich die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen. Die Zellen in der Nähe des Stomiums entbehren wieder der typischen Ringverdickungen, zeigen aber immerhin mit Phloroglucin und Salzsäure Holzreaction. Dies sind die anatomischen Merkmale, welchen hinsichtlich des Oeffnungsmechanismus eine Bedeutung zukommt.

Bower macht in der genannten Abhandlung am Schluss der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen auch einige Andeutungen über den Oeffnungsmechanismus. Er schreibt l. c. p. 55 und 56:

„The annulus, together with the two broader lateral extensions of it, constitute a firm resistant arch, of which the apex is the narrowest part, being only about three cells wide. If the thinner-walled posterior region were to contract, as we may presume it does by drying as the sporangium matures, the two sides would be pulled backwards, while the thin bridge of the annulus at the apex would act as a sort of semi-rigid hinge; the line of dehiscence on the ventral face, having been structurally defined, would thus, on fission, be caused to gape widely. It is not probable, however, that this hinge-like action is very considerable, and the gaping of the slit may be mainly due, as in other Marattiaceae, to mere drying up of the cells in the neighbourhood of the rupture."

Schon a priori muss, nach dem, was wir über den Zusammenhang zwischen Bau und Oeffnungsmechanismus bei anderen Sporangien wissen, die Richtigkeit der Ansicht Bower's zweifelhaft erscheinen. Der sonst active Annulus soll hier nur eine passive Rolle spielen, die Bewegung selbst soll verursacht sein durch die Contraction der Rückenzellen. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Der Annulus ist activ thätig gleich wie bei den übrigen bisher besprochenen Sporangien, der Rücken ist un-

betheiligt. Als Untersuchungsmaterial zum Studium des Oeffnungsmechanismus gebrauchte ich reife, möglichst weit geöffnete Sporangien, deren Spalten durch Liegenlassen im Wasser zum Schluss gebracht worden waren. Das Verhalten eines solchen Sporangiumquerschnittes beim Eintrocknen zeigt nun sofort die Unrichtigkeit der Bower'schen Ansicht. Beobachtet man bei schwächerer Vergrösserung, so verändert sich die Rückenwand beim Eintrocknen nicht. Die Seitenwände, auf denen der Annulus liegt, sind im feuchten Zustand gerade, oder nach aussen schwach convex, beim Eintrocknen krümmen sie sich sehr deutlich, so dass die früher convexe Seite concav wird. Ebenso wie der Rücken blieben auch die zwischen Ring und Spalte gelegenen Zellen, an dem von mir untersuchten Material unverändert. Da aber selbst nach Tage langem Verweilen der Sporangien in ausgekochtem Wasser ein vollständiger Schluss der Spalte nicht zu sehen war, so scheint es mir wahrscheinlich, dass durch die beim Absterben erfolgende Aufhebung der Turgescenz eine Contraction der an die Spalte angrenzenden Zellen herbeigeführt wird, welche dieses schwache Oeffnen verursacht. Da diese Bewegung beim Absterben erfolgt, so kann sie natürlich am todten Sporangium nicht mehr rückgängig gemacht werden. Ich glaube auch, dass bei den übrigen Sporangien, welche ähnliche Erscheinungen zeigen, der Grund derselbe ist.

Aber selbst dann, wenn, wie Bower dies annahm, der Rücken sich beim Eintrocknen deutlich contrahiren würde, müsste das Verhalten eines Querschnittes zeigen, dass zum mindesten noch andere Kräfte im Spiele sind; denn eine Contraction des Rückens würde an Querschnitten ein Schliessen, nicht aber ein Oeffnen der Spalte bewirken.

Mit stärkerer Vergrösserung lassen natürlich auch die ausserhalb des Ringes gelegenen Zellen beim Eintrocknen schwache Contractionen erkennen; dieselben treten aber gegenüber den Annulusbewegungen ganz zurück.

Die Krümmungen des *Angiopteris*-Annulus sind im Vergleich zu den früher besprochenen Sporangien nicht stark, eine Thatsache, die mit dem anatomischen Bau im Einklang steht. Der Annulus ist nämlich im feuchten Zustand nicht oder nur unwesentlich gekrümmt, er besteht im Querschnitt aus keiner grossen Zahl von Zellen und besitzt auch nur relativ schwache Wandverdickungen.

Je weniger stark nun die Bewegungen sind, um so schwieriger ist es auch, tiefer in die Geheimnisse des Mechanismus einzudringen.

Mit einiger Geduld lässt sich jedoch an Querschnitten mit Sicherheit feststellen, dass Cohäsionsmechanismus vorhanden ist. In Uebereinstimmung mit der im allgemeinen nicht sehr starken Erweiterung der Oeffnungsspalte und physikalisch bedingt durch die relativ schwache Verdickung der Innenwand sind auch die ruckweisen Bewegungen des Annulus gering. Es bedarf sorgfältiger Untersuchungen, um sicher ermitteln zu können, dass die beobachteten Stösse nicht auf Adhäsion am Objectträger zurückzuführen sind. Am besten gelingt dies dadurch, dass man etwas dickere Querschnitte mit dem Rücken auf den Objectträger stellt; die Klappen ragen dann frei in die Luft und können in ihren Bewegungen nicht gehemmt werden. Ein Springen d. h. eine Ortsveränderung des ganzen Querschnittes beobachtete ich nur in einem Fall. Die geringen ruckweisen Bewegungen, die wir an Querschnitten nachweisen konnten, lassen sich am ganzen Sporangium nicht oder doch nur sehr schwer erkennen. Dies ist dadurch zu erklären, dass die einzelnen Stösse, die ja so wie so nur klein sind, in dem Verbande mit vielen andren ruhigen Zellen nicht zur Geltung kommen können.

Der Nachweis, dass neben dem hygroskopischen auch Cohäsions-Mechanismus vorkommt, mag genügen. Das Object ist wegen der geringen Grösse der Bewegungen zu genauern Untersuchungen über das Verhältniss, in dem die beiden Mechanismen zu einander stehen, nicht geeignet.

7. *Marattia alata* Smith (= *weinmanniaefolia* Liebm.). Zur Untersuchung stand mir Material aus den Gewächshäusern des Berliner botanischen Gartens zur Verfügung.

Bevor zur Besprechung des Mechanismus übergegangen wird, halte ich es für nothwendig, einige entwicklungsgeschichtliche Bemerkungen vorauszuschicken. Dieselben sind der Arbeit Luerssen's[1]) entnommen. Die Angaben Bower's[2]) fügen keine weitern, für den Mechanismus in Betracht kommenden Ergänzungen hinzu. Nach Luerssen sind die beiden Synangiumlappen schon vorhanden und von einander getrennt, lange bevor das Synangium reif ist. Während der Sporenentwicklung verschmelzen die anfänglich ganz freien

1) Luerssen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnsporangien. Mittheilungen aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Luerssen Bd. I. Leipzig 1874.

2) Bower, Phil. Trans. Ser. B. Vol. 189

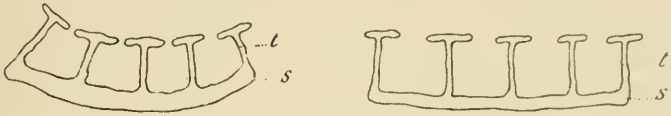
Synangiumhälften am Aussenrande auf eine Strecke mit einander; diese Verschmelzung ist aber eine nur lose, so dass eine spätere Trennung sehr leicht vor sich gehen kann. Das Oeffnen des Synangiums erfolgt, nachdem die Sporen fertig ausgebildet sind und trocken in den einzelnen Sporangien liegen; es findet dann eine Trennung an der verwachsenen Randstrecke statt. Der zuerst schmale Längsriss verbreitert sich hierauf mit dem weitern Austrocknen, bis zuletzt die beiden Synangiumklappen unter spitzerem oder stumpferem Winkel aus einander treten.

Die einzelnen Sporangien öffnen sich mit einem Längsriss nach der Innenseite der Synangiumklappen. Nach Luerssen entstehen in dem zartwandigen, das Sporangium nach innen verschliessenden Zellcomplex beim Eintrocknen Spannungen, welche das Oeffnen des Sporangiums hervorrufen. Soweit die Angaben Luerssen's.

An erster Stelle soll nun die Bewegung der Synangiumklappen zur Sprache kommen. Das erstmalige Oeffnen derselben konnte ich leider nicht beobachten, da die mir zur Verfügung stehenden Synangien sämmtlich schon geöffnet waren. Die Bewegungen der genannten Klappen beim Anfeuchten bezw. Eintrocknen sind nur geringfügig und finden an einzelnen Querschnitten gleich stark statt, wie am unversehrten Synangium. Bei dem Querschnitt, welcher von allen untersuchten am stärksten reagirte, zeigten im feuchten Zustand die freien Klappenenden einen Abstand von 18,5 Einheiten, im trockenen Zustand vergrösserte sich derselbe auf 26, beim abermaligen Befeuchten ging er auf 18 Einheiten zurück. Der Winkel, den die Innenseiten der Klappen mit einander bildeten, betrug im trockenen Zustand ca. 65°, im feuchten ca. 45°. Die genannten Bewegungen gingen ganz gleichmässig vor sich, irgend welche Rucke oder Zuckungen waren nicht zu beobachten. Activ ist allein die Synangiumaussenwand, denn Querschnittstücke, an welchen nur die Aussenwand vorhanden ist, bewegen sich genau gleich wie vollständige Querschnitte. Aus der Thatsache, dass durch Befeuchten bezw. Austrocknen nur geringe Veränderungen in der Spaltenweite zu erzielen sind, geht hervor, dass der Oeffnungsmechanismus der Synangien keine rein physikalische Erscheinung ist. Ich nehme an, dass dasjenige Maass der Oeffnung, welches auch nach längerem Liegen in Wasser noch übrig bleibt, beim Absterben d. h. bei der Aufhebung der Turgescenz der Sygnangiumzellen erfolgt. Leider war es mir nicht möglich, auf diesen Punkt näher einzugehen, da es am nöthigen Untersuchungsmaterial fehlte.

Wir gehen jetzt zum Oeffnungsmechanismus der einzelnen Sporangien über. Schon Luerssen führte die Entstehung der Sporangiumspalte auf die beim Eintrocknen stattfindende Contraction der umgebenden Zellen zurück. Ich kann, gestützt auf meine Untersuchungen, diese Angaben in so weit bestätigen, als die Oeffnung durch die genannte Contraction sicher mitbedingt ist. Das Aufreissen wird durch die geringe Höhe der Zellen in der Nähe der Spalte entschieden erleichtert; ob die Aufrissstelle besonders vorgezeichnet ist, muss an jüngerem Material untersucht werden.

Trotzdem die Bewegungen der Sporangienspalte nur klein sind, lässt sich doch bei geeigneter Untersuchung ohne allzu grosse Mühe feststellen, dass noch ein anderer Factor als der von Luerssen genannte bei der Oeffnungsmechanik im Spiele ist. Fertigt man nämlich Flächenschnitte an, welche nur die Innenwände der Synangiumklappen mit den in denselben liegenden Sporangiumspalten enthalten, so ist beim Eintrocknen eine Erweiterung des Spaltes



Figur 4.

nachweisbar, welche nur durch die Contraction der umgebenden Zellen bedingt sein kann. Diese Veränderung der Spaltweite ist aber relativ gering. Trennt man nun die beiden Synangiumklappen durch einen Längsschnitt von einander, so lässt sich bei auffallendem Licht die Bewegung der Sporangienspalte wiederum verfolgen; es zeigt sich, dass dieselbe stärker ist, als an den vorhin genannten Schnitten. Hieraus folgt, dass die Contraction der genannten Zellwände zur Erklärung nicht ausreicht. Weiteren Aufschluss bringen Längsschnitte. Sind dieselben parallel der Sporophylloberfläche in Höhe der Sporangiumspalten geführt, so lässt sich an ihnen leicht nachweisen, dass die im feuchten Zustand nach aussen convexe Synangiumwand (*s*) sich beim Austrocknen gerade zu strecken sucht[1]). Die Bewegungen dieser Aussenwand sind es nun, welche als zweiter Factor bei der Oeffnung der Sporangiumspalten in Betracht kommen. Die Trennungswände (*t*) der einzelnen Sporangien

1) Siehe die schematische Fig. 4, welche einen Schnitt durch eine Synangiumhälfte darstellt.

stehen sowohl im feuchten als im trockenen Zustand senkrecht auf der Synangiumaussenwand. Die genannten Krümmungsänderungen der Aussenwand haben nun zur Folge, dass die Trennungswände, welche im feuchten Zustand gegen einander convergiren, beim Eintrocknen aus der convergirenden mehr oder weniger in die Parallelstellung übergehen, wodurch natürlich eine Erweiterung der Spalte herbeigeführt wird.

Es sei noch bemerkt, dass selbst nach Tage langem Liegen in Wasser ein absoluter Schluss der Sporangiumspalten nicht zu erzielen war, ein Umstand, der darauf hinweist, dass beim ersten Oeffnen auch die Aufhebung der Turgescenz eine Rolle spielt.

8. Als Vertreter der Ophioglossaceen untersuchte ich *Botrychium Lunaria* Sw.

Die Sporangien besitzen eine mehrschichtige, ringlose Wand und öffnen sich mittelst eines Spaltes, der senkrecht auf der Längsachse des Sporophylls steht. Die Lage des Spaltes ist vorgebildet durch zwei Zellreihen, welche von den übrigen Wandzellen etwas abweichend gebaut sind. Die äussere Wandschicht zeichnet sich sowohl durch ihren Bau als auch durch ihre physikalischen Eigenschaften aus. Sie besteht aus annähernd isodiametrischen Zellen, die meist in Richtung der Spalte etwas gestreckt sind. Die Wände dieser Zellen und zwar sowohl die Aussen- und Innen- als auch die Radialwände sind etwas verdickt. Die inneren vier bis fünf Zellschichten zeigen keine Verdickungen. Sämmtliche Membranen gaben mit Chlorzinkjod deutliche Cellulosereaction, nur in der äussersten Zellschicht färbten sich die Mittellamellen der Radialwände und die periphere Schicht der Aussenwand gelb. Holzreaction trat nirgends ein.

Taucht man trockene, geöffnete Sporangien in Wasser, so schliessen sie sich und zwar die einen fast vollständig, andere nur bis zu einem gewissen Grade. Beim Verdunsten des Wassers findet ein abermaliges Oeffnen statt. Die Bewegungen sind sehr deutlich; als Beispiel sei ein Fall erwähnt, in welchem sich der Spalt beim Austrocknen von 1 auf 40 Theilstriche erweiterte. Das Oeffnen geschieht gleichmässig; ruckweise Bewegungen konnte ich nie sehen. Die Ausstreuung der Sporen muss oft sehr langsam vor sich gehen, so beobachtete ich ein Sporangium, welches, trotzdem es sich vier Mal geöffnet hatte, noch die Mehrzahl der Sporen enthielt. Bei springenden Sporangien wäre ein solches Verhalten wohl kaum möglich.

Was den Oeffnungsmechanismus betrifft, so lässt sich vor Allem leicht nachweisen, dass die äusserste Zellschicht allein activ ist. Grössere Stücke der Aussenwand lassen sich nämlich ohne Schwierigkeit von den innern unverdickten Schichten trennen und zeigen in diesem isolirten Zustand dieselben Krümmungsänderungen wie am unversehrten Sporangium. Die Krümmung der Aussenwand erfolgt nun, während die Zellen noch mit Wasser gefüllt sind, eine Thatsache, die sich am sichersten an möglichst kleinen Stücken der Aussenwand feststellen lässt. Beim Verdunsten des Wassers nähern sich die Radialwände unter Einstülpung der Aussenwand beinahe bis zur gegenseitigen Berührung; erst jetzt werden die Zellen schwarz. Das Wasser dringt bei *Botrychium* nur langsam in die trockenen Zellen ein. Diese Eigenschaft kann man benützen, um auf's trefflichste nachzuweisen, dass eine Bewegung ohne Cohäsionsmechanismus unmöglich ist; lässt man nämlich ein trockenes Wandstück nur so lange in Wasser, bis die Wände, nicht aber die Lumina Wasser aufgenommen hatten, so fand beim Austrocknen keine Bewegung statt, während dasselbe Stück deutliche Bewegungen zeigte, sobald man auch die Lumina sich hatte mit Wasser füllen lassen. Dass keine ruckweise Bewegung vorhanden ist[1]), muss auffallen, da man auf Grund der bisherigen Untersuchungen die Annahme für berechtigt hielt, die ruckweisen Bewegungen als eine nothwendige Begleiterscheinung des Cohäsionsmechanismus zu betrachten.

Das Springen beruht bekanntlich auf dem Zurückschnellen der deformirten Zelle in ihre ursprüngliche Ruhelage. Gleichwie nun ein gerader Stab, der durch irgend eine Kraft gebogen wurde, nach Beseitigung der deformirenden Kraft nur dann in seine frühere Gleichgewichtslage zurückkehrt, wenn er elastisch ist, so kann auch eine Zelle der betrachteten Sporangienwand nur dann zurückschnellen, wenn die gebogene Innenwand das Bestreben zeigt, in ihre frühere Lage zurückzukehren, mit anderen Worten, wenn sie elastisch ist. Verhält sich aber die Innenwand wie eine Bleiplatte, so wird sie eben ruhig in der deformirten Lage verharren. Diese Betrachtungen und die mitgetheilten Beobachtungen sagen uns also, dass die Elasticität der Innenwand verschwindend klein sein muss. Da das physikalische Verhalten einer Membran sowohl

1) Nur in einem einzigen, als Ausnahme zu bezeichnenden Falle, konnten an einem frei in die Luft ragenden Querschnittstück deutliche, wenn auch nur schwache, ruckweise Bewegungen beobachtet werden.

von ihrer geometrischen Gestalt als auch von der chemischen Natur und der gegenseitigen Lagerung der Molekeln abhängt, so ist es wohl angebracht, hier nochmals daran zu erinnern, dass die Innenwände nur mässig verdickt sind und Cellulosereaction zeigen, während sie bei den Sporangien, welche deutliche ruckweise Bewegungen ausführen, bedeutende Verdickungen und starke Verholzung aufweisen[1]).

Bis jetzt war nur vom Oeffnen die Rede. Beim Eintauchen in Wasser constatiren wir die Thatsache, dass das Sporangium sich wieder schliesst, wobei die Zellen sich auf ihr früheres Volum ausdehnen und die eingestülpten Aussenwände sich gerade strecken. In all' den Fällen nun, in welchen ein hygroskopischer Mechanismus beim Oeffnen nachgewiesen werden kann und besonders da, wo experimentell festgestellt wurde, dass dieser hygroskopische Mechanismus allein, ohne weitere Beihilfe das Oeffnen hervorruft, erklärt sich das Schliessen beim Eintauchen in Wasser ohne weiteres; es handelt sich um einen rein hygroskopischen Process, welcher beim Oeffnen in dem einen, beim Schliessen in dem anderen Sinne verläuft. Bei *Botrychium* liegen die Dinge anders. Dass die Hygroskopicität auch hier beim Schliessen betheiligt ist, versteht sich ohne weiteres; da sie aber beim Oeffnen keine Rolle spielt, so lag die Frage nahe, ob das Schliessen thatsächlich ein rein hygroskopischer Vorgang ist, oder ob noch andere Kräfte mitwirken. Die Betheiligung der Capillarkräfte schien mir nämlich nicht a priori für ausgeschlossen und ich suchte daher durch das Experiment zu entscheiden, ob die Capillarität beim Schliessen eine Rolle spielt oder nicht. Taucht man eine oben geschlossene Capillare mit ihrem unteren, offenen Ende in Wasser, so steigt das Wasser in dem Rohr in die Höhe und die Luft wird etwas comprimirt. Ich vermuthete nun, dass auf ähnliche Weise beim Eindringen von Wasser in eine trockene, contrahirte Zelle Druckwirkungen und damit verbunden Vergrösserungen des Zelllumens stattfinden könnten. Um hygroskopische Vorgänge auszuschliessen, operirte ich mit absolutem Alkohol. Der Versuch ergab, dass lufttrockene Wandstücke in alc. abs. ihre Gestalt nicht änderten. Nun beträgt allerdings die Steighöhe für Alkohol nur etwa den dritten Theil der Steighöhe für Wasser und der capillare Druck

1) Dass eine Beziehung zwischen der Verholzung und der Elasticität der Membran besteht, ist nach unseren heutigen Kenntnissen höchst unwahrscheinlich.

ist daher bei Alkoholzusatz geringer als bei Wasserzusatz, ferner sind die mit Alkohol imbibirten Membranen starr, die mit Wasser imbibirten dagegen biegsam; das Ausbleiben irgend einer Gestaltsveränderung bei Alkoholzusatz scheint mir aber dennoch mit ziemlicher Sicherheit zu beweisen, dass die Capillarität beim Schliessen nicht wirksam ist; dasselbe wird somit wohl einzig durch den hygroskopischen Mechanismus hervorgerufen. Hierbei streckt sich dann, wie schon erwähnt, die im trockenen Zustand stark eingestülpte Aussenwand gerade.

Da über das Verhalten solcher gekrümmter Membranen bei Wasserzusatz weder nach der experimentellen noch nach der theoretischen Seite hin befriedigende Aufschlüsse vorliegen, so versuchte ich nachzuweisen, ob die gekrümmte Aussenwand bei Wasserzusatz passiv gestreckt wird oder ob sie sich bei der Wasseraufnahme selbst activ in eine Ebene ausbreitet. Zu dem Behufe verfertigte ich mir ziemlich dünne Querschnitte durch trockene Sporangien, legte die Schnitte in absoluten Alkohol und trennte mit Hilfe der Nadeln die eingestülpte Aussenwand von dem übrigen Theil der Aussenzelle. Solche isolirten Aussenwände streckten sich nun bei Wasserzusatz thatsächlich gerade, womit bewiesen ist, dass wir es hier mit einer activen Bewegung zu thun haben.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die Frage nach dem Inhalte der lufttrockenen Aussenwandzellen eingehen. Optisch erscheint das Lumen bekanntlich schwarz und es handelt sich nun darum festzustellen, ob dasselbe mit Luft gefüllt ist oder ob es einen luftleeren bezw. luftverdünnten Raum darstellt. Es ist eine schon öfters beobachtete Thatsache, dass das Wasser in unverletzte ausgetrocknete Annulus- oder Faserzellen so zu sagen momentan eindringt, während in denselben Zellen, wenn sie verletzt sind, die Blasenräume erst allmählich verschwinden. Dieses abweichende Verhalten berechtigt zu der Annahme, dass die Luft in den unverletzten Zellen mehr oder weniger stark verdünnt ist. Bei *Botrychium* füllt nun in der Mehrzahl der Fälle das eindringende Wasser nicht sofort das ganze Lumen aus; man kann hier deutlich sehen, wie die Blasen allmählich kleiner und kleiner werden, um, wenn gestandenes Leitungswasser benutzt wird, etwa nach $^1/_4{}^h$ zu verschwinden. Diese Beobachtung zeigt, dass wir es hier nicht mit stark luftverdünnten Räumen zu thun haben können. Vergleicht man nun aber verletzte und unverletzte Zellen von annähernd gleichem Rauminhalt miteinander, so findet man, dass in beiden

die Blasenräume gleich schnell verschwinden, woraus folgt, dass das Lumen der betrachteten Zellen im trockenen Zustand thatsächlich mit Luft von Atmosphärendruck gefüllt ist[1]). Bei Wasserzusatz wird jedoch das Lumen der Zelle sofort vergrössert und die vorhandene Luft dehnt sich auf einen grösseren Raum aus, wird also etwas verdünnt. Aus diesem Grunde muss die Geschwindigkeit, mit der das Wasser eindringt, nothwendiger Weise gesteigert werden.

Es sind nun noch drei weitere Kräfte, welche auf die Schnelligkeit, mit der die Blasenräume verschwinden, Einfluss haben. Es handelt sich um das Absorptionsvermögen des Wassers für Luft, um den Capillardruck des Wassers, welcher die Luftblasen auf ein kleineres Volum zusammenzudrücken sucht, und um den Gegendruck der in der Blase eingeschlossenen Luft, welcher einer solchen Compression entgegenwirkt. Fasst man allein die Absorption ins Auge, so sollte man meinen, dass die in der Zeiteinheit und auf die Einheit der Blasenoberfläche bezogene Volumabnahme der Luftmenge mit dem Kleinerwerden der Blase auch abnehmen würde, da ja das Wasser sich mehr und mehr mit Luft sättigen muss. Das scheint jedoch, nach einigen wenigen Messungen, die ich hierüber angestellt habe, nicht der Fall zu sein. Nun ist aber zweierlei zu berücksichtigen. Einmal wird durch den capillaren Druck die Luft zusammengepresst, was oft eine Lösung vortäuschen mag, andererseits verhalten sich bekanntlich (bei constanter Temperatur) die Gewichtsmengen der gelösten Luft direct wie die Drucke, unter denen die Luft steht[2]). Es ist daher nicht gesagt, dass mit Abnahme der Blasengrösse auch die Lösung langsamer vor sich gehen muss.

B. *Hydropterides.*

Die Sporangien der *Hydropterides* habe ich nicht näher untersucht, da sie keine durch Austrocknen bedingte Oeffnungserscheinungen zeigen.

1) Es sei bemerkt, dass in einigen wenigen Zellen auch ein momentanes Eindringen von gestandenem Leitungswasser zu beobachten ist.

2) Das folgende Beispiel soll an einigen Zahlenwerthen zeigen, welche Grösse der Capillardruck bei kleineren Luftblasen etwa erreicht und welche Zeit zur Absorption einer solchen Blase nothwendig ist. Eine kugelige Luftblase von 0,012 mm Durchmesser, die also unter dem Capillardruck von $^1/_4$ Atm. stand, wurde in $2^3/_4$ Min. absorbirt, trotzdem das Wasser schon beim Zusetzen lufthaltig gewesen war und trotzdem die Blase ursprünglich ein viel grösseres Volum gehabt hatte und daher das direct an die Blase grenzende Wasser noch ganz besonders lufthaltig sein musste.

II. *Equisetinae.*

9. Die Equisetensporangien sitzen bekanntlich peripher auf der Unterseite der schildförmigen Sporophylle und stehen so dicht, dass je zwei benachbarte sich gegenseitig berühren. Sie bilden bei der Reife längliche weisse Säckchen mit einschichtiger Wand; nach Goebel[1]) lässt dieselbe an den Ecken hin und wieder mehr Schichten erkennen. Für uns genügt es, die Wand durchgehend als einschichtig zu betrachten. Das Oeffnen findet auf der Innenseite durch einen Längsriss statt.

Ein besonderer Ring ist nicht ausgebildet; sämmtliche Wandzellen sind hinsichtlich ihrer mechanischen Leistungsfähigkeit annähernd gleich gebaut. Die Orientirung der Längsachse der in der Regel gestreckten Zellen hat schon Leclerc[2]) beschrieben und abgebildet. Die Längsachse verläuft der Sporangienachse parallel, ausgenommen in der Nähe des Spaltes. Die an denselben direct angrenzenden Zellen sind kürzer als die übrigen, stehen mit ihrer Längsrichtung senkrecht auf der Oeffnungslinie und gehen mit zunehmender Entfernung von derselben auf der einen Sporangienhälfte rascher, auf der anderen weniger rasch in die Parallelstellung über[3]). Die Wände tragen schrauben- oder ringförmige Verdickungen. Die Mehrzahl der Zellen besitzt eine oder zwei linksläufige Schraubenfasern[4]). In der Nähe der Oeffnungslinie gehen die Schrauben meist in Ringe über. Da eine besondere Oeffnungsstelle, wie auch Goebel angiebt[5]), nicht ausgebildet ist, so muss das Auftreten ringförmiger Verdickungen in der Nähe der Dehiscenzlinie als äusserst zweckmässig bezeichnet werden, weil beim Oeffnen nur dünne Membranen zerrissen zu werden brauchen und dasselbe somit unter geringerem Kraftaufwand vor sich gehen kann. Die dünnen, zwischen den Verdickungen gelegenen Wandstücke zeigen mit Chlorzinkjod deutliche Cellulosereaction; die

1) Goebel, Organographie, p. 757.

2) Leclerc du Sablon, Ann. sc. nat. Sér. VII, T. II, p. 17 u. Pl. I, Fig. 10.

3) Soll Fig. 10 in Leclerc's Abhandlung das ganze Sporangium in eine Ebene ausgebreitet darstellen, was aus der Form der Umrisslinie anzunehmen ist, dann wäre die Streifung zu berichtigen, da sie auf beiden Spaltenrändern senkrecht steht, während sie nur auf dem einen senkrecht stehend gezeichnet ist.

4) Bei Leclerc l. c. Fig. 9 und 11 sind sie unrichtiger Weise rechtsläufig gezeichnet.

5) Goebel, Organographie, p. 757.

Schrauben und Ringe färben sich nach längerer Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure rot, die Färbung ist aber meist nur schwach. Es sei gleich bemerkt, dass in Zellen, welche mit dem Schulze'schen Gemisch macerirt werden, die verdickten und unverdickten Membrantheile auf Cellulose reagiren.

Zum Studium des Oeffnungsmechanismus bediente ich mich reifer Sporangien, die etwa einen Monat vor der Untersuchung im Freien gepflückt worden waren. Stellt man ein vollständig mit Wasser durchtränktes Sporophyll mit der Rückseite auf den Objectträger, so lässt sich das Oeffnen beim Eintrocknen leicht beobachten. Die Bewegungen, welche die Sporangien ausführen, erfolgen ohne jede Spur eines Ruckes. Wie aus der anatomischen Beschaffenheit der Wand a priori zu erwarten war — Innen- und Aussenseite sind gleich gebaut — zeigen Querschnitte durch das Sporangium kein Bestreben, sich gerade zu strecken oder etwa gar die entgegengesetzte Krümmung anzunehmen. Beim Austrocknen verkürzen sich die Zellen in Richtung ihrer Längsachse. Der Rücken des Sporangiums contrahirt sich daher parallel der Sporangiumachse, die Bauchseite senkrecht dazu. Hierdurch wird einmal eine Krümmung des ganzen Sporangiums nach aussen und ferner eine Oeffnung des Spaltes bewirkt. Kleinere Unterschiede in der Contractionsfähigkeit der Membranen und Torsionsbewegungen einzelner Zellen rufen ferner von Exempler zu Exemplar variirende Krümmungen und Verbiegungen hervor, welche bedingen, dass die trockenen Sporangien unregelmässige Gestalt aufweisen.

Um das Verhalten einzelner Zellen zu prüfen, gebrauchte ich zuerst Material, welches durch Maceration mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali isolirt worden war. Steinbrinck hat bereits solche Zellen untersucht und gefunden[1]), dass an einigen Exemplaren die Contraction erst eintrat, nachdem sich die Blasenräume in ihnen gebildet hatten, dass an anderen Exemplaren jedoch die Contraction begann, während der Hohlraum noch völlig wassergefüllt war. Aus den Angaben Steinbrinck's ist auch zu entnehmen, dass die Verkürzung ganz allmählich erfolgte, von irgend einer ruckweisen Bewegung wird nirgends gesprochen. Bei nachfolgendem Wasserzusatz verschwand ferner der Blasenraum im Innern, aber die Dimensionen der Zelle änderten sich nicht mehr.

1) Steinbrinck, Ist die Cohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1898, p. 101.

Die Befunde Steinbrinck's kann ich durch wiederholte Beobachtungen bestätigen. Aus dem Verhalten dieses macerirten Materials irgend etwas in Bezug auf den Oeffnungsmechanismus des Equisetaceensporangiums zu folgern, halte ich aber für unzulässig[1]), weil die Maceration Veränderungen sowohl in der chemischen als auch in der physikalischen Beschaffenheit der Membran bedingt. Die chemischen Veränderungen sind an den schrauben- und ringförmigen Verdickungen ohne weiteres nachzuweisen. In nicht macerirten Zellen färben sich die Verdickungen mit Chlorzinkjod gelb, in macerirten dagegen blauviolett; es ist ja bekannt, dass verholzte Membranen nach dem Maceriren Cellulosereaction zeigen. Wie weit die unverdickten Membranen chemisch modificirt werden, habe ich nicht näher geprüft. Was für uns vor allem von Wichtigkeit ist, das sind allfällige physikalische Veränderungen. Diese fallen aber sehr stark auf. Eine trockene nicht macerirte Faserzelle dehnt sich bei Wasserzusatz wieder auf ihre im feuchten Zustand eingenommene Länge aus, eine macerirte bleibt dagegen unverändert. Die beim hygroskopischen Mechanismus des Schliessens wirksamen Membrantheile hatten somit durch das Maceriren ihre Functionsfähigkeit eingebüsst.

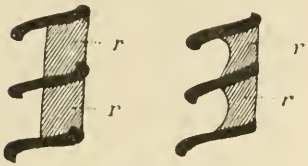
Ueber die hygroskopische Ausdehnung trockener Sporangienstücke bei Wasserzusatz wurden einige Messungen ausgeführt. sie zeigten, dass in der Richtung der Längsachse der Zellen eine Verlängerung bis zu 100 % stattfand (von 100 Theilen auf 200), in der Richtung senkrecht zur Längsachse betrug die Verlängerung nur 17 %.

Hierauf ging ich dazu über, mit nicht macerirtem Material Versuche anzustellen. Aeusserst zahlreiche Beobachtungen an kleinern Wandstücken zeigten mir nun, dass sowohl der hygroskopische, als auch der Cohäsions-Mechanismus beim Oeffnen betheiligt ist. Der Cohäsions-Mechanismus findet sich vorzugsweise in den Zellen mit Ringverdickungen, während der hygroskopische Mechanismus mehr auf die Zellen mit Spiralverdickungen beschränkt ist; eine scharfe Localisation jedes Mechanismus auf die eine der zwei Zellformen findet jedoch nicht statt. An den Ringfaserzellen tritt in der Regel die Bewegung ein, während die Lumina noch Wasser enthalten; die Zellen machen beim Entstehen der Blasen-

1) Es sei bemerkt, dass Steinbrinck dies nicht thut; die macerirten Faserzellen werden von ihm nur erwähnt als Beispiel für Cohäsionsmechanismus.

räume kleine ruckweise Bewegungen, indem sie sich plötzlich etwas verlängern. Lässt man auf ein trockenes Wandstück das Wasser nur so lange einwirken, bis die Membranen mit Wasser durchtränkt, die Blasenräume aber noch nicht verschwunden sind, so zeigen die Ringzellen viel geringere Contractionen, als dann, wenn auch die Lumina vor dem Eintrocknen Wasser enthielten.

Auch bei denjenigen Spiralfaserzellen, bei welchen wir es sicher nicht mit Cohäsionsmechanismus zu thun haben, sind die dünnen Wandstellen zwischen den Verdickungen im trockenen Zustand eingebuchtet. Die Entstehung dieser Einbuchtung ist a priori auf drei Arten denkbar, wie das schon bei der Besprechung des Schizaeaceensporangiums auseinandergesetzt wurde. Die Annahme, dass die schraubenförmige Verdickung selbst activ ist und die Contraction bedingt, während die dünnen Membranen nur passiv sich falten, erweist sich sofort als unrichtig, weil Gewebestücke, welche ausschliesslich nur Ringverdickungen besitzen, ebenfalls sehr deutliche Bewegungen ausführen. Es gelingt übrigens oft, durch Zerreissen mittelst der Nadeln mehrere Windungen frei zu legen; diese isolirten Schraubenfasern sind aber stets unbeweglich. Dass der Luftdruck in solchen Fällen keine Rolle spielt, wurde schon früher betont und wird auch noch bei einer anderen Gelegenheit experimentell nachgewiesen werden. Es bleibt also noch die Annahme, dass die dünne Membran selbst activ ist, indem Contractionen nicht nur senkrecht zur Richtung der Schraubenwindungen, sondern auch in Richtung der Windungen stattfinden. Der directe Nachweis dafür, dass die dünne Membran sich auch in Richtung der Fasern zu contrahiren strebt, liess sich auf folgende Weise liefern. Durch Zerreissen von Sporangiumwänden mit den Nadeln gelang es mir dann und wann, am Rande kleiner Wandstücke Zellen zu erhalten, an denen die dünne dem Beobachter zugekehrte Wand über mehrere Schraubenwindungen hin zum Theil weggerissen war; der noch vorhandene Rest (*r*, Fig. 5) der dünnen Wand zeigte in den näher untersuchten Zellen geradlinige Begrenzung. Für unsern Zweck waren diejenigen unter den genannten Zellen tauglich, welche so fest auf dem Objectträger adhärirten, dass eine Contraction in Richtung der Längsachse ausgeschlossen war. Die im feuchten Zustand geradlinige Begrenzung des Wandrestes wurde



Figur 5.

nun beim Eintrocknen in der Ebene dieser Wand stark concav gebogen[1]), ein directer Beweis dafür, dass eine bedeutende Contractionsfähigkeit in Richtung der Faser vorhanden sein musste.

Activ betheiligt sind somit ausschliesslich die dünnen Membranpartien, die Ring- und Schraubenverdickungen dienen nur zur Aussteifung.

Es sei noch bemerkt, dass gestandenes Leitungswasser meist momentan in die trockenen Zellen eindringt, woraus mit ziemlicher Wahrscheinlickeit geschlossen werden darf, dass die Lumina im trockenen Zustand luftverdünnte Räume darstellen.

III. *Lycopodinae.*

Lycopodiaceae.

10. Zur Untersuchung benutzte ich altes Herbarmaterial von *Lycopodium Chamaecyparissus* A. Braun. Das ganze Sporangium hat nierenförmige Gestalt, ist plattgedrückt und öffnet sich mit einem längs über den Scheitel verlaufenden Spalt. Die Klappenwände sind zweischichtig. Im folgenden ist ausschliesslich von der äusseren, mechanisch allein wirksamen Schicht die Rede. Dieselbe besteht aus Zellen, welche in der Flächenansicht einen unregelmässig gewellten Umriss zeigen. Die Seitenwände sind in der Regel ziemlich gleichmässig verdickt; besondere Verstärkungen an den Biegungsstellen kommen nur selten vor, im Gegensatz zu *Lycopodium clavatum*[2]). Die Innenwand ist ebenfalls verdickt, meist allerdings schwächer als die Seitenwände und wie die letzteren verholzt. Die Aussenwand ist unverdickt und nicht verholzt. Gegen die basale Einbuchtung, sowie gegen das Stomium hin verliert sich die Wellung der Wand mehr und mehr, die Zellen nehmen eine regelmässigere, am Stomium rechteckige, an der Sporangiumbasis längsgestreckte Gestalt an.

Zur Untersuchung des Mechanismus wurden jeweils solche Sporangien gewählt, welche möglichst weit geöffnet waren. Bei Befeuchten mit Wasser fand ein vollständiger Schluss statt; die Klappen näherten sich hierbei so stark, dass ihre Ränder über

1) Da die in Fig. 5 dargestellten Zellen auf der einen Seite an ein Sporangiumstück angrenzen, so zeigt die dünne Wand an dieser Stelle natürlich keine Einbuchtung.

2) Goebel, Organographie, p. 753.

einander griffen. Beim darauffolgenden Eintrocknen öffneten sich die Sporangien, ohne irgend eine ruckweise Bewegung auszuführen. Die uhrglasförmig nach aussen convex gekrümmten Klappen werden beim Eintrocknen mehr und mehr eben und gehen dann in die entgegengesetzte Krümmung über. Die Weite der geöffneten Spalten beträgt an den Klappenrändern bis 1 mm. Ein Ring ist bei *Lycopodium* nicht ausgebildet; der annähernd gleichartige Bau der Klappenwandzellen lässt auf eine ziemlich gleichmässige Betheiligung derselben an dem Oeffnen schliessen. Welche Stellen der Klappenwand die stärksten Bewegungen ausführen, ist am besten an nicht zu dünnen, senkrecht zur Spaltebene geführten Schnitten zu entscheiden, die bei dem einen Sporangium parallel der Sporophyllmediane, bei einem andern senkrecht zu derselben geführt werden. Es zeigt sich, dass in der Umgebung des Klappenrandes und der basalen Einschnürung keine Bewegung stattfindet; enger ist der Mechanismus nicht localisirt, es sind somit die meisten Zellen der äusseren Klappenwandschicht activ thätig.

Gleichwie am ganzen Sporangium, so waren auch an Schnitten, die mindestens eine durchgehende Reihe unverletzter Zellen enthielten, keine ruckweisen Bewegungen zu sehen, dieselben müssen somit vollständig fehlen. Eine sehr grosse Zahl von Beobachtungen an kleineren Zellcomplexen aus der Sporangienwand zeigte ferner in der Flächenansicht, dass Bewegungen erst dann eintreten, wenn das Wasser aus den Zellen verschwunden ist. Cohäsionsmechanismus kommt also nicht vor. Da die Aussenwände beim Oeffnen eingestülpt werden, so muss der hygroskopische Mechanismus in der Innenwand sitzen. Ihre hygroskopische Reactionsfähigkeit ist auch an Schnitten, an welchen die Aussenwand entweder fehlt oder zerrissen ist, direct durch den Versuch nachzuweisen.

Psilotaceae.

Ich untersuchte frisches, aus den Gewächshäusern des Berliner botanischen Gartens stammendes Material von

11. *Psilotum triquetrum* Sw.

Die Sporangien sind kugelig, oben eingedrückt und durch drei Scheidewände in eben so viele Fächer getheilt. Jedes Fach besitzt eine Spalte, welche vom Sporangiumscheitel bis etwa zur halben Sporangiumhöhe sich erstreckt.

Die Wand des reifen Sporangiums ist 3—4schichtig, an der Basis noch mächtiger und besitzt eine deutlich differenzirte Oberhaut. Aus der Flächenansicht geht hervor, dass die Oberhautzellen in jeder Fachhälfte meist senkrecht zur zugehörigen Scheidewand gestreckt sind. Da die Höhe dieser Zellen ganz bedeutend ist, so sehen sie auf Längsschnitten deutlich palissadenförmig aus. Diese typische Gestalt reicht vom Sporangiumscheitel bis zur Basis. Die unter der Oberhaut liegenden Zellschichten haben einen abweichenden Bau, sie sind senkrecht zur Oberfläche abgeplattet. Auffallend ist, dass auch im reifen Zustand nirgends deutliche Wandverdickungen nachgewiesen werden konnten [1]). Bei der Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich die Seitenwände sehr stark roth, etwas weniger deutlich auch die Innenwand sämmtlicher Oberhautzellen. Die Aussenwand ist nicht verholzt, dagegen reagirt ihre nach dem Lumen gekehrte Seite auf Cellulose [2]). Aus Cellulose bestehen auch die Wände aller innerhalb der Oberhaut gelegenen Sporangienzellen.

Das Oeffnen geschieht nun in der Weise, dass je zwei aneinanderstossende Fachwandhälften zweier benachbarter Fächer beim Eintrocknen zusammen zurückklappen, wie dies aus den Fig. 382 *B* und *C* in Engler und Prantl l. c. p. 609 ersichtlich ist. Verbindet man die drei Spaltenenden durch gerade Linien, so erhält man ein gleichseitiges Dreieck, dessen Seiten die Achsen vorstellen, um welche das Aufklappen stattfindet.

Nicht zu dicke Schnitte senkrecht zur geometrischen Sporangiumachse zeigen beim Eintrocknen keine oder doch nur äusserst geringe Krümmungsänderungen. Sind die Schnitte so dick, dass sie eine grössere Zahl unverletzter Zellen enthalten, so lassen sich meist kleinere Zuckungen beobachten. An dicken Schnitten ist eine Krümmung senkrecht zur Schnittebene zu erkennen; die Bewegung findet auch hier ruckweise statt und kann so stark werden, dass der ganze Schnitt wegspringt [3]).

1) Die Seitenwände waren an den von mir untersuchten Sporangien nicht verdickt, vergl. Goebel, Organographie, p. 752.

2) Auf der verholzten Schicht konnte ich keine zweite mit Cellulosereaction nachweisen; vergl. Goebel, Organographie. Die Angaben in Engler und Prantl, p. 611, wonach die Wände der Oberhautzellen verkorkt sein sollen, stimmen mit meinen Befunden nicht überein.

3) Zuckungen in dieser Stärke sind aber nur äusserst selten zu beobachten.

Schnitte parallel der Sprossachse zeigen starke ruckweise Krümmungen, welche um so grösser und deutlicher werden, je mehr die Schnitte median geführt sind. Sehr schön ist das stossweise Oeffnen auch an dicken Schnitten zu beobachten, die auf eine Nadel gespiesst sind; in diesem Falle sind natürlich alle Störungen, welche durch allfällige Adhäsion bedingt sein können, ausgeschlossen. Auch am ganzen Sporangium sind beim Oeffnen meist ruckweise Bewegungen sichtbar, ihre Intensität ist aber viel geringer als an den erwähnten Schnitten, oft fehlen die Zuckungen auch vollständig. Das abweichende Verhalten von Schnitten und ganzen Sporangien beruht meiner Ansicht nach darauf, dass im ganzen Sporangium die ruckweise Bewegung durch die Verbindung der springenden mit den ruhigen Nachbarzellen gehemmt wird. Das Vorhandensein von Cohäsionsmechanismus ist trotzdem zweifellos festgestellt. Schnitte durch trockene Sporangien zeigen eine starke Einstülpung der Aussenwand der einzelnen Zellen.

Aus der Vergleichung der Bewegungen einer grossen Zahl von Schnitten ging hervor, dass mit Ausnahme der zu unterst an der Basis oder zu oberst am Scheitel gelegenen Partien ziemlich alle Oberhautzellen an der Krümmung betheiligt sind. Ein Wandstück, von welchem zufällig beim Schneiden alle innerhalb der Oberhaut gelegenen Zellen entfernt worden waren, führte dennoch starke Bewegungen aus; aus dieser Thatsache folgt mit einiger Wahrscheinlickeit, dass nur die Oberhaut an dem Bewegungsmechanismus betheiligt ist.

Da die Existenz eines hygroskopischen Mechanismus aus der Schliessbewegung ohne weiteres sich ergiebt und das *Psilotum*-Sporangium wegen seiner deutlichen Bewegungen zum Studium der betreffenden Frage geeignet erschien, so hielt ich es für angebracht zu untersuchen, welche Bedeutung den beiden Mechanismen bei der Bewegung der *Psilotum*-Sporangien zukommt.

Wir haben beim *Aneimia*-Sporangium gesehen, dass in diesem Falle die Oeffnungsbewegungen und die Zuckungen zwei scharf von einander zu trennende Erscheinungen waren, die erstere beruhte auf hygroskopischem, die zweite auf Cohäsionsmechanismus, das Oeffnen war von dem Zucken vollständig unabhängig. Den directen Beweis hierfür lieferte die Thatsache, dass Oeffnen auch bei Ausschluss des Cohäsionsmechanismus erfolgte. Dieselben Experimente, welche ich damals angestellt hatte, führte ich nun auch hier mit dem *Psilotum*-Sporangium aus. Einmal versuchte ich an dünnen

Schnitten, welche keine unverletzten Zellen enthielten, die an dicken Schnitten beobachtete Oeffnungsbewegung zu wiederholen. Trotz zahlreicher Bemühungen gelang mir dies nicht. Ich brachte hierauf ganze, trockene, also geöffnete Sporangien, welche an Stecknadeln aufgespiesst waren, unter eine mit feuchtem Filtrirpapier ausgekleidete, über Wasser stehende Glocke. Nach mehrstündigem Verweilen hatten sich die Sporangien geschlossen und wurden hierauf auf den Arbeitstisch gestellt, wo sie sich in gewöhnlicher Zimmerluft befanden. Neben diese Sporangien kamen andere zu stehen, welche durch Eintauchen in Wasser zum Schluss gebracht worden waren. Es ergab sich ein interessantes Resultat. Lässt man nämlich von zwei gleichen, geöffneten Sporangien das eine in Wasser, das andere unter der Glocke sich schliessen, so öffnet sich beim nachherigen Eintrocknen nur das erste, das zweite bleibt geschlossen oder zeigt doch nur eine ganz schwache Oeffnung. Taucht man nun dieses zweite Sporangium auch in Wasser, so öffnet es sich nachher ebenso wie das erste. Dieses Experiment wurde öfter wiederholt, immer mit demselben Erfolge. Es ist entschieden beachtenswerth und lehrreich, dass der hygroskopische Mechanismus, welcher doch das Sporangium allein, ohne Hilfe einer andern Kraft[1]) schliesst, nicht auch im Stande ist, dasselbe zu öffnen.

Der hygroskopische Mechanismus sitzt natürlich nur in den Zellwänden, für ihn ist es gleichgültig, ob das Lumen jemals mit Wasser gefüllt wird oder nicht; die Bewegungen, welche dieser Mechanismus hervorruft, werden einzig und allein durch Differenzen in dem Wassergehalt der Membran verursacht. Zum Zustandekommen des Cohäsionsmechanismus dagegen ist erforderlich, dass die Lumina mit Wasser gefüllt sind. Diese Bedingung ist bei einem *Psilotum*-Sporangium sicher erfüllt, wenn es durch Eintauchen in Wasser geschlossen wurde; in diesem Falle findet auch deutliches Oeffnen statt. Oeffnet sich ein in feuchter Luft zum Schluss gebrachtes Sporangium nicht, so müssen wir daraus schliessen, dass seine Lumina nicht mit Wasser gefüllt sind, denn dass die Wände Wasser enthalten, ist klar. Die einzigen Unterschiede, welche die beiden geschlossenen, in ihrem späteren Verhalten so stark abweichenden Sporangien zeigen können, bestehen darin, dass die Zelllumina der unter Wasser geschlossenen Sporangien mit

1) Die Capillarität spielt beim Schliessen keine Rolle, denn geöffnete Sporangien, welche in alc. abs. gebracht werden, bleiben offen.

Wasser gefüllt sind, die Lumina der in feuchter Luft zum Schluss gebrachten dagegen nicht. Mit diesen anatomischen Verschiedenheiten sind physikalische verbunden; in dem einen Falle sind alle Bedingungen für das Zustandekommen des Cohäsionsmechanismus gegeben, in dem andern nicht. Da in dem ersten Falle ein Oeffnen stattfindet, in dem zweiten aber nicht, so folgt daraus, dass bei *Psilotum* das Oeffnen einzig und allein durch den Cohäsionsmechanismus hervorgerufen wird. Das Schliessen findet hier, ebenso wie bei allen andern untersuchten Sporangien auf rein hygroskopischem Wege statt.

In trockene Zellen dringt das Wasser äusserst rasch ein, was auf Verdünnung der im Lumen enthaltenen Luft schliessen lässt. In all diesen Fällen liegt es nahe, die Einstülpung der Aussenwände mit dieser Luftverdünnung in Beziehung zu bringen. Aber auch Sporangien, welche sich im Torricellischen Vacuum[1]) geöffnet hatten, zeigten auf Schnitten, die in alc. abs. untersucht wurden, dieselben Einbuchtungen, woraus die Unrichtigkeit der vorigen Annahme ohne weiteres hervorgeht. In welcher Wand der beim Schliessen thätige hygroskopische Mechanismus sitzt, habe ich nicht ermitteln können. Die Versuchsmethode bestand in der Beobachtung einzelner, durch entsprechendes Präpariren isolirter Wände; es wurden jedoch keine zuverlässigen Resultate erhalten.

Es war für mich interessant zu wissen, ob auf den unter der Glocke auf Stecknadeln zum Schluss gebrachten Sporangien sich tropfbar flüssiges Wasser niedergeschlagen hatte oder nicht. Um grössere Mengen konnte es sich natürlich nicht handeln, denn einmal hätte man dieselben mit blossem Auge oder unter dem Mikroskop mit Sicherheit nachweisen können, anderseits hätten sie das Auftreten von Cohäsionsmechanismus zur Folge gehabt. Kleinere Wassermengen waren aber durch directe Beobachtung nicht deutlich zu sehen. An den Stecknadeln konnten allerdings kleine Tröpfchen beobachtet werden; das gleichzeitige Vorhandensein von tropfbar flüssigem Wasser auf dem Sporangium war hierdurch aber noch nicht erwiesen; denn wenn auch das Ausstrahlungsvermögen des Sporangiums grösser sein wird als das der Nadel, so ist doch anderseits seine specifische Wärme eine höhere. Ich brachte nun unter

1) Um die Sporangien in der Barometerröhre zum Aufsteigen zu bringen, befestigte ich sie an einem Hollundermarkstückchen; aus diesem Grunde wurde neben dem Wasser auch noch ziemlich viel Luft in das Vacuum gebracht, so dass der Druck ca. 10 mm betrug.

dieselbe Glocke aufgespiesste Sporophylle von *Equisetum*. Da die *Equisetum*-Sporangien sehr zart sind, so lässt sich niedergeschlagenes Wasser zwischen trockenem Objectträger und Deckglas leicht mikroskopisch nachweisen. Hatten die Sporangien bis zum vollständigen Schluss der Sporangien von *Psilotum* unter der Glocke gestanden, so war auf ihnen regelmässig tropfbar flüssiges Wasser deutlich zu erkennen. Dies glaube ich als indirecten Beweis dafür ansehen zu dürfen, dass auch auf den *Psilotum*-Sporangien das Wasser sich niedergeschlagen hatte.

Da das Schliessen nothwendig auf rein hygroskopischem Wege erfolgen muss, so bot es einiges Interesse, an diesem Object die Frage zu verfolgen, ob die Membranen im Stande sind, auch ohne die Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser sich so stark zu imbibiren, dass dadurch ein Schluss erzielt wird. Hierzu war es nöthig, eine Vorrichtung zu treffen, welche bei gleichem Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Ausscheidung von tropfbar flüssigem Wasser verhinderte. Zu diesem Behufe brachte ich die Sporangien unter eine luftdicht abgeschlossene Glocke, durch welche ein langsamer Strom von mit Wasser gesättigter kühler Luft gesaugt wurde. Die Feuchtigkeit in dieser Glocke war dieselbe wie im dampfgesättigten Raum. Trotzdem schlossen sich die Sporangien nicht. Stellte man nun das Durchsaugen ein, so behielt die Luft denselben Feuchtigkeitsgehalt; da sie aber nicht fortwährend durch neue kalte ersetzt wurde, so erwärmte sie sich etwas und schlug sich bald auf den Nadeln in Form kleiner Tröpfchen nieder, zugleich musste aber auch auf den Sporangien eine Condensation erfolgt sein, denn nach kurzer Zeit begannen diese sich zu schliessen, nachdem sie vorher bei gleichem Feuchtigkeitsgehalt der Luft Tage lang offen geblieben waren. In diesem Falle erfolgt somit die Schliessbewegung erst bei Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser.

12. Die Selaginellaceen und Isoëtaceen glaube ich übergehen zu dürfen, da das Makrosporangium der Selaginellen bereits untersucht wurde und da die Sporen der Isoëtaceen durch Verwesung der Sporangienwand frei werden.

Zusammenfassung.

Die Untersuchung erstreckte sich auf diejenigen *Pteridophyten*-Sporangien, welche beim Austrocknen sich öffnen, beim Befeuchten sich schliessen. Die wichtigsten der im Vorhergehenden gefundenen Resultate lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

A) Das Schliessen geschieht bei allen oben genannten Sporangien auf rein hygroskopischem Wege; Sporangien, bei deren Bewegungen der hygroskopische Mechanismus gar keine Rolle spielt, giebt es somit unter ihnen nicht.

Für *Psilotum* wurde nachgewiesen, dass die Imbibition der Sporangienwand erst dann die zur Erzeugung der Schliessbewegung nothwendige Stärke erreicht, wenn die Wand mit tropfbar flüssigem Wasser in Berührung gebracht wird.

B) Beim Oeffnen sind verschiedene Fälle zu unterscheiden:

1. Das Oeffnen wird einzig und allein durch den hygroksopischen Mechanismus hervorgerufen; der Cohäsionsmechanismus ist völlig unbetheiligt *(Lycopodium)*.

2. Das Oeffnen wird einzig und allein durch den Cohäsionsmechanismus hervorgerufen; der hygroskopische Mechanismus ist völlig unbetheiligt *(Psilotum)*.

3. Das Oeffnen wird zugleich durch den hygroskopischen und den Cohäsionsmechanismus bedingt *(Equisetum)*.

4. Das eigentliche Oeffnen erfolgt auf rein hygroskopischem Wege; Cohäsionsmechanismus ist ebenfalls vorhanden, verursacht aber nur das Springen *(Aneimia)*.

C) Bezüglich des Cohäsionsmechanismus hat sich ergeben:

1. Dass das Springen als eine allerdings häufige, aber nicht nothwendige Begleiterscheinung aufgefasst werden muss *(Botrychium)*. und

2. Dass die Einstülpung der Aussenmembran zwar eine nothwendige Folge des Cohäsionsmechanismus ist, sich anderseits aber auch in Fällen findet, in welchen der Cohäsionsmechanismus thatsächlich nicht vorkommt *(Equisetum)*.

Diese Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Es sei mir gestattet, Herrn Geheimrath Schwendener, auf dessen Anregung hin ich dieselbe unternommen habe, für das rege Interesse und die werthvollen Rathschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Freiburg (Schweiz), botan. Inst., seit Oct. 1902.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Ursprung Alfred

Artikel/Article: Der Oeffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien. 635-666