

Beobachtungen über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie.

Von

David M. Mottier.

Mit 3 Textfiguren.

Im Jahre 1908 hat Miss Caroline A. Black unter der Aufsicht des Verfassers eine Reihe Experimentaluntersuchungen über die Prothallien von zwei ziemlich weit verbreiteten tropischen Farnen, nämlich: *Dryopteris stipularis* (Willd.) Maxon und *Dryopteris mollis* (Jacq.) Hieron. (*Nephrodium molle*) mit Bezug auf die Erscheinung der Apogamie angestellt. Diese Arbeit erschien wünschenswert, da Yamanouchi (1908) in der zuletzt genannten Spezies die Entdeckung der Entwicklung von apogamen Sporophyten mit der haploiden Anzahl von Chromosomen verkündigt hatte. Yamanouchi gelangte zu diesen apogamen Embryonen dadurch, daß er die Prothallien im direkten Sonnenlicht kultivierte und die Befruchtung ausschloß, indem er die Pflanzen von unten bewässerte und verhinderte, daß irgend eine Flüssigkeit von oben auf die Pflanzen fiel.

Miss Black wiederholte zuerst Yamanouchis Experimente mit *Dryopteris stipularis*, soweit es aus der Beschreibung der von diesem Verfasser angewandten Methoden möglich war, mit dem Resultat, daß keine apogamen Embryonen, sondern anstatt dessen sonderbar eingebettete Antheridien zugleich mit normalen männlichen Organen gefunden wurden. Man hat auch gewisse andere Eigentümlichkeiten in bezug auf die Entwicklung der Archegonien bemerkt. Angesichts dieser Tatsachen wurde beschlossen, die Beobachtungen auf *Dryopteris mollis*, die Spezies, die Yamanouchi genau untersucht hatte, auszudehnen mit dem Resultate, daß eingebettete Antheridien, die identisch mit denen in *Dryopteris stipularis* gefunden worden waren, auch in dieser Spezies

vorkamen. Die Experimente wurden mit beiden Spezies im Laufe des Winters, des Frühlings und des Frühsommers wiederholt. Kein einziger apogamer Embryo war in den beiden Arten zu entdecken, auch war kein Gebilde weder makroskopisch noch mikroskopisch wahrzunehmen, das irgendwelche wirkliche Ähnlichkeit mit einem von den apogamen Gebilden aufgewiesen hätte, die in der gesamten zugänglichen Literatur über dieses Thema abgebildet oder beschrieben worden sind.

Weil es notwendig war, die Prothallien unter normalen Bedingungen auf trockenerem Boden zu ziehen, um die Befruchtung auszuschließen, so folgerte man, daß die eingebetteten Antheridien sich unter der Wirkung der Trockenheit und des direkten Sonnenlichtes entwickelt hätten.

Während der vier letzten Jahre hat der Verfasser im Laufe des Winters, Frühlings und Frühsommers Reihen von Prothallienkulturen der beiden oben erwähnten Spezies und auch die von *Matteuccia Struthiopteris* (L.) Todora (*Onoclea Struthiopteris* Hoffm.) unter Beobachtung gehalten. Der Zweck dieser Forschungen war, wenn möglich, zu bestimmen, ob die eingebetteten Antheridien durch die Wirkung der Trockenheit oder des direkten Sonnenlichtes oder durch beides hervorgebracht worden waren und außerdem festzustellen, ob apogame Auswüchse bei *Dryopteris mollis* sich entwickeln ließen, und sollte das der Fall sein, unter welchen Kulturbedingungen. Die dabei angewandten Methoden und die erlangten Resultate werden in den folgenden Zeilen auseinandergesetzt werden.

Das Material und die Methoden.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Alois Frey wurden sporentragende Wedel von *Dryopteris mollis* („*Nephrodium molle*“) aus den Gewächshäusern des Lincoln Parks in Chicago bezogen. Dies ist eine sehr weitverbreitete tropische Spezies, die in Treibhaus-Farnkrautpflanzungen häufig gezogen wird. Man hat diese Pflanze in den Gewächshäusern des Lincoln Parks mit dem Namen „*Nephrodium molle*“ bezeichnet. In den Sporen der oben besprochenen Wedel hat Miss Black das Material für ihre Untersuchung gefunden, und von diesen hat sie mehrere prächtige Exemplare gezüchtet, deren Sporen das Material zu der folgenden Untersuchung lieferten. *Dryopteris stipularis* wurde aus Kuba bezogen.

Herrn Professor Carl Christensen in Kopenhagen wurden Herbarium-Exemplare dieses „*Nephrodium molle*“ zugeschickt. Er hat die Identität dieser Pflanzen mit *Dryopteris mollis* (Jacq.) Hieron.¹⁾ festgestellt.

Die Prothallien wurden auf sterilisierter Erde (leaf mould) in Blumentopfuntersätzen gezogen. Wasser wurde den Pflanzen stets vermittels Bewässerung von unten zugeführt. Um die Flüssigkeitsmenge hinlänglich zu regulieren, wurde der Boden des die Erde enthaltenden Untersatzes 3—5mal durchlöchert. Dieser Untersatz wurde in einen zweiten, etwas größeren gesetzt. Das in den

äußeren Untersatz gegossene Wasser drang allmählich durch den inneren und danach durch die Erde hinauf. Die in den äußeren Untersatz eingegossene Wassermenge regelte den Feuchtigkeits- oder Trockenheitsgehalt der Erde. Um die Verdunstung zu regulieren und um fremde Sporen auszuschließen, wurde jede Kultur mit einer hohen Glasglocke bedeckt. Ein etwa 4 cm dicker Holzklötz wurde unter den Rand der Glasglocke gelegt, um die Ventilation

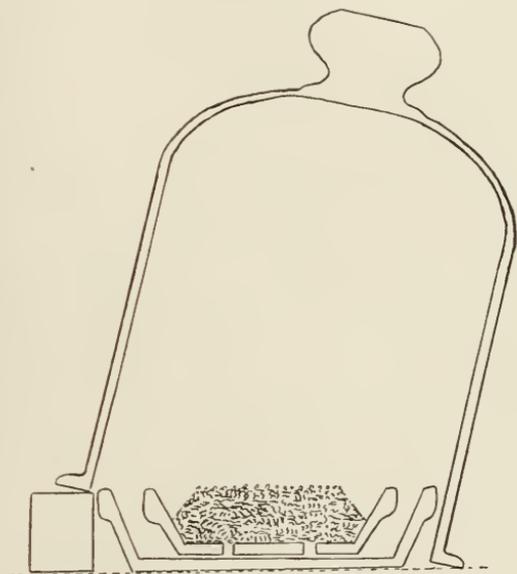


Fig. 1.

Apparat zur Kultur von Prothallien.

zu regulieren und um die Glasglocke derart zu neigen, daß das Hinunterfallen der sich auf der unteren Seite der Kuppel bildenden Wassertropfen verhindert wurde (Fig. 1). Die Erde wurde stets derart vom Rande zurückgedrängt, daß ein kleiner Graben gebildet wurde, der sich zwischen der Erde und dem Rande um den ganzen Untersatz erstreckte. Dieser Graben erwies sich aus mehreren Gründen sehr nützlich. Falls die Oberfläche der Erde

1) Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift., VII, 10, 191—192, 1913. Index Filicum. Supplementum, S. 26, 1906—1912.

die Neigung zeigte zu schnell auszutrocknen (ein Zustand, der sich nach kurzer Zeit einstellte, wenn die Kulturen dem hellen Sonnenlicht ausgesetzt wurden), so konnte man das Aufsteigen der Feuchtigkeit in der Erde sehen und dadurch verhindern, daß die Oberfläche zu naß würde. Man fand nicht nur, daß verschiedene Feuchtigkeitsverhältnisse in derselben Kultur vorhanden waren, sondern auch Verschiedenheiten in der Beleuchtung: denn die Prothallien auf dem südlichen Abhang des Grabens genossen die direkten Sonnenstrahlen, während diejenigen auf dem nördlichen Abhang sich etwas im Schatten befanden, besonders in den früheren Stadien des Wachstums. Die Erde im Graben war immer feuchter, als die auf der ebenen Oberfläche. Es war gewöhnlich genügend Feuchtigkeit im Graben vorhanden, um die Befruchtung zu sichern. Andererseits konnte man der ebenen Oberfläche der Kultur eine Wassermenge zuführen, die für das langsame Wachsen der Prothallien hinreichte, aber nicht genügte, um ihre Befruchtung zustande zu bringen. Kulturen, die ich gegenwärtig unter Beobachtung habe, zeigen am 13. März, 5 Monate nach dem Aussäen, folgende Resultate der Feuchtigkeitsregulation. In dem Graben bringen fast alle Prothallien normale Sporophyten hervor, wovon viele 5 oder 6 Blätter tragen, und von diesen haben die größeren eine Länge von 5—6 cm. Auf der ebenen Oberfläche dagegen ist kein einziger Sporophyt unter den Hunderten von Prothallien zu sehen. Die Mehrzahl dieser Prothallien ist in einem gesunden Zustande. Einige haben eine Breite von 5—8 mm. Sie fahren fort Geschlechtsorgane zu entwickeln.

Die Kulturen wurden fortwährend nebeneinander unter Beobachtung gehalten, bei wechselnden Beleuchtungs- und Feuchtigkeits-Verhältnissen, die von einem etwas trockenen Boden und direktem Sonnenlicht zu solchen, die für diese Prothallien normal waren, übergingen. Unter „normalen Zuständen“ versteht man gute diffuse Beleuchtung mit etwas direktem Sonnenschein frühmorgens oder spätnachmittags und einen einheitlich feuchten Erdboden. Um eine diffuse Beleuchtung zu bekommen, wurde entweder eine beschattete Stelle im Gewächshaus gewählt oder das direkte Sonnenlicht dadurch ausgeschlossen, daß man Stücke von dünnem, weißen Seiden- oder Filtrierpapier auf die äußere Seite der Glasglocke klebte. Die Zucht von Farnprothallien, die den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt werden, mit genügend trockener Erde und Luft, um die Befruchtung auszuschließen, bietet im Spätherbst und im

Winter keine großen Schwierigkeiten, aber wie weiter unten gezeigt wird, ist es fast unmöglich, dieselben in Indiana im Spätfrühling und im Sommer zu ziehen.

Beobachtungen und Ergebnisse in Beziehung auf eingebettete Antheridien.

Aussaaten von *Dryopteris stipularis* und *Dryopteris mollis* wurden zu verschiedenen Malen im Laufe des Herbstes, Winters und zu Anfang des Frühlings gemacht. Die Kulturen wurden in Doppelreihen, jede unter drei verschiedenen Bedingungen gezogen, nämlich: erstens in einer normalen (d. h. idealen) Umgebung, zweitens im direkten Sonnenlicht und drittens unter Verhältnissen, wo das direkte Sonnenlicht, wie schon oben erwähnt, vermittels dünnen weißen Papiers ausgeschlossen wurde. Die beiden letzteren Kulturen standen immer nebeneinander auf demselben Tische. Die Befruchtung wurde bei all diesen Kulturen soweit wie möglich verhindert. Viele auf oben erwähnte Weise gezüchtete Prothallien dieser beiden Spezies wurden sorgfältig in Paraffin eingebettet, dann geschnitten und gefärbt. Eingebettete Antheridien wurden (wie es Miss Black schon beschrieben hat) in beiden Spezies von *Dryopteris* und unter den verschiedenen Kulturverhältnissen entwickelt. Das heißt, sie kamen vor bei Prothallien, die unter normalen Verhältnissen gezogen wurden, bei denen, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt und im Graben gut bewässert wurden, ferner bei den trockener gehaltenen und unmittelbar beleuchteten Kulturen und ebenso bei denjenigen, die eben feucht genug gehalten wurden, um entweder im direkten Sonnenlicht oder im Schatten gedeihen zu können. Die von dem Verfasser beobachteten Antheridien stimmen morphologisch vollständig mit den von Miss Black beschriebenen überein (l. c. Fig. 8. 9. 15, 16). Die Prothallien mit tiefliegenden Antheridien brachten auch immer solche hervor, die vollkommen normal schienen. Eigentümlichkeiten in den Archegonien, die den von Miss Black abgebildeten glichen, wie z. B. tiefliegende Ei- und Bauchkanalzelle, wurden auch bemerkt. Die Trockenheit mag ja die Erzeugung der eingebetteten Antheridien erleichtern, aber ob sie dies als unmittelbares Reizmittel oder bloß durch die Verlängerung des Lebens der Prothallien bewirkt, kann man nicht mit Sicherheit feststellen. Auf jüngeren Prothallien wurden keine eingebetteten Antheridien ent-

deckt, sondern zum größten Teil auf denen, die ein etwas massives Archegonialpolster entwickelt hatten. Alter und Größe der Pflanze trugen wohl zur Hervorbringung solcher Gebilde bei. Aber da eingebettete Antheridien sich auch auf Pflanzen fanden, die unter normalen Bedingungen gezogen worden waren, so ist es nicht wahrscheinlich, daß sie sich bloß unter der Wirkung der Trockenheit entwickelt haben. Unter normalen Verhältnissen werden sich Prothallien von diesen beiden Arten von *Dryopteris* finden, bei denen die Befruchtung keines Eies stattgefunden hatte, mit dem Ergebnis, daß die Pflanzen außergewöhnlich groß geworden sind. Es haben sich tiefliegende Antheridien in diesen Prothallien gefunden. Es wäre zu erwähnen, daß auch Übergänge von vollkommen normalen zu typisch eingebetteten Antheridien vorkommen. Angesichts der erwähnten Tatsachen darf man mit Recht den Schluß ziehen, daß bei *Dryopteris stipularis* und *Dryopteris mollis* unter den älteren Prothallien die Neigung besteht, tiefliegende Antheridien nebst normalen männlichen Organen hervorzubringen, und daß diese Gebilde nicht notwendigerweise unter der Wirkung der Trockenheit zur Entwicklung gelangen.

Über Apogamie.

In bezug auf die Apogamie, die in den aus normalen Sporen entwickelten Prothallien bewirkt wird, wie es schon W. H. Lang und andere beschrieben haben, sind diese Untersuchungen von Interesse, insofern sie beweisen, daß apogame Sporophyten in gewissen Farnen nicht als Ergebnisse von Verhältnissen, denen man dieses Phänomen bisher zugeschrieben hat, erzeugt werden. Bevor wir in eine ausführlichere Beschreibung dieser Beobachtungen und Ergebnisse eintreten, wäre es wohl ratsam, eine bündige geschichtliche Übersicht über die dabei in Betracht kommende Phase der Apogamie zu geben, erstens um die morphologischen Tatsachen, auf denen die Erkennung eines apogamen Auswuchses gegründet ist, klar darzulegen und zweitens, um im allgemeinen den Umfang der Gattungen und Arten zu bestimmen, bei denen diese Abnormalität schon berichtet worden ist. Apogame Auswüchse in aposporen Prothallien werden dabei nicht in Betracht gezogen.

Farlows Untersuchungen über *Pteris cretica* (1874) verdanken wir die erste genaue Beschreibung des Ursprungs eines apogamen Sporophyten in einem Farnkraut. Auf aus Sporen ge-

züchteten Prothallien fand Farlow Farnkräuter, die als vegetative Auswüchse aus dem archegonialen Meristem entsprungen waren. Auf diesen Prothallien wurden keine Archegonien bemerkt, es waren aber Antheridien vorhanden.

Ein paar Jahre später hat de Bary (1878) Farlows Beobachtungen bestätigt, und die Apogamie in drei anderen Formen: *Aspidium filix mas cristatum*, *A. filix mas genuinum* und *A. falcatum* beschrieben. Bei all diesen Formen wurden die verwendeten Prothallien aus Sporen gezogen. Auf diesen Prothallien ist entweder das eine oder das andere der Geschlechtsorgane unvollkommen entwickelt oder auch gar nicht vorhanden. De Bary gibt den Zeitverlauf zwischen dem Aussäen der Sporen und dem Erscheinen des apogamen Auswuchses nicht an, aber er bemerkt, daß diese Gebilde sich in *Pteris cretica* erst dann entwickeln, nachdem die Gametophyten regelmäßig herzförmig geworden waren und eine Breite von etwa 2 mm hatten, oder zur Zeit der Erscheinung der ersten Archegonien. Die primären Auswüchse entstehen als kleine Anschwellungen auf dem archegonialen Meristem dicht hinter der Herzbucht. In der apogamen Anschwellung kommen zuweilen Tracheiden vor. Die von Farlow und de Bary untersuchten Pflanzen wurden unter normalen Verhältnissen gezogen. Ihr morphologisches Beweismaterial ist klar und unbestreitbar.

Im Jahre 1898 beschreibt Lang die Entwicklung von apogamen Auswüchsen auf den Prothallien der folgenden Arten und Varietäten: zwei Varietäten von *Scolopendrium vulgare* Sm., namentlich Var. *ramulosisimum* Wall. und Var. *marginale*; *Nephrodium dilatatum* Desv., Var. *coronans* Barnes; *Aspidium aculeatum* Sev., Var. *multifidum* Wall., *A. angulare* Willd., Var. *foliosum multifidum* und Var. *acutifolium multifidum*; *Athyrium niponicum* Mett. normale Form und Var. *cristatum*; drei Varietäten von *Filix-femina* Bernh., *pereristatum* Cousens, Var. *cruciata-cristatum* und Var. *coronatum* Lowe; *Polypodium vulgare* L., Var. *grandiceps* Fox; *Aspidium frondosum* Lowe und Varietäten von gekämmt und normalen Formen von *Nephrodium Filix-mas*. In fast all diesen Farnen haben sich die apogamen Auswüchse als zylindrische Fortsätze direkt aus der Spitze der Prothallien oder aus der Unterfläche unmittelbar hinter der Spitze oder als Archegonialhöcker entwickelt. Diese Auswüchse erschienen bei alten Prothallien, die wenigstens 2 Jahre oder noch länger unter Kultur gestanden hatten, denn normale Embryonen wurden bei allen Arten hervor-

gebracht, wenn die Verhältnisse es zuließen. Mit einer einzigen Ausnahme wurde die Apogamie in Langs Kulturen als Ergebnis fortgesetzter Kultur, zeitweilig sogar im direkten Sonnenlicht, zustande gebracht, während welcher Zeit die normale Befruchtung dadurch verhindert wurde, daß man den Zugang flüssigen Wassers von oben abstellte. Der einzige Fall von unmittelbarer Apogamie, d. h. einer Apogamie, die entstanden ist, ohne daß der Einfluß äußerer Bedingungen irgendwie wahrnehmbar gewesen wäre, hat sich bei *Nephrodium pseudo-mas* Var. *polydactylum* Dadds gefunden. Lang deutet darauf hin, daß der zylindrische Höcker (cylindrical process), den man in längere Zeit gezogenen Kulturen findet (der zylindrische Höcker ist eine direkte Fortsetzung des Mittelpolsters), ebenso wie das dicke massive Mittelpolster sich zweifellos unter der Einwirkung größerer Trockenheit entwickelt hat, da dieser Höcker eine diesen Bedingungen besser angepaßte Form ist.

Hier wäre es wohl von Interesse, zu erwähnen, daß einige der zylindrischen Höcker Blätter und Wurzel entwickelten, während andere Sporangien nebst Ramenta trugen. Tracheiden kommen auch vor. Nach Langs Abbildungen zu schließen, scheint es, daß die Wurzeln, einige Fälle ausgenommen, spät zum Vorschein kamen, wenn sie sich überhaupt entwickelten.

Unter den Arten, bei denen Apogamie von Farmer und Digby (1907) beschrieben worden ist, ist *Lastreu pseudo-mas* Var. *polydactyla* Wills die einzige, bei der die Prothallien aus Sporen erzeugt wurden. Bei dieser Art zeigen die Prothallien keine üppige Entwicklung von Antheridien, und Archegonien sind gar nicht vorhanden. Es wurde beobachtet, daß in gewissen Zellen der jüngeren Teile der Prothallien, in den Flügeln sowohl als in den dickeren Teilen, die Kerne in benachbarte Zellen hinübergingen und sich dort mit den Kernen dieser Zellen vereinigten. Diese Verschmelzung von Kernen wird von den beiden Verfassern als Ersatz für den Geschlechtsakt angesehen. Der Embryo erscheint zuerst als Anschwellung ähnlich dem von *Nephrodium pseudo-mas* Var. *polydactylum* Dadds, wie es Lang (l. c., 1898, S. 214) beschrieben hat. Lang erwähnt das Vorkommen von zweikernigen Zellen in den meristematischen Gegenden der Prothallien von *Scolopendrium vulgare*, bei denen keine Andeutungen einer vorhergehenden Teilung wahrnehmbar waren (l. c. Fig. 21, 22).

Obgleich wir hier eigentlich nichts mit der Entstehung von apogamen Strukturen auf Prothallien, die auf einen aposporen Ur-

sprung zurückgehen, d. h. Auswüchse vom Rande der Blätter des Sporophyts sind, zu tun haben, so wären doch wohl die Fälle von *Athyrium Filix-femina* Var. *clarissima* Bolton und *Scolopendrium vulgare* Var. *crispum Drummondiae* erwähnenswert. Bei diesen Pflanzen entsprangen die apogamen Embryonen aus der Zelle im Archegonium, die der Eizelle entspricht. Diese aposporen Prothallien unterscheiden sich dadurch von normalen, daß sie die diploide Anzahl von Chromosomen haben, obgleich sie Antheridien mit freibeweglichen Spermatozoiden und Archegonien von ähnlichem Bau wie bei den normalen Prothallien hervorbringen. Solche „Eier“ könnten natürlich nicht befruchtet werden, und man dürfte sie wohl mit Recht merkwürdige Fälle von physiologischem Parallelismus nennen.

Im Jahre 1908 veröffentlichte Woronin einen Bericht über die apogame Entstehung von Farnen bei *Pellaea niva* (Prt.) (*Notochlaena niva*) (Desv. Hk. Bk.), *P. tenera*, *P. flavens* (*Notochlaena flavens*), *N. Eckloniana* und *N. sinuata*, deren Prothallien aus Sporen gezogen worden waren. Es waren lauter Fälle der direkten Apogamie, d. h., sie wurden unter normalen Bedingungen der Kultur entwickelt. Das Problem bietet keine Schwierigkeiten dar, da sich keine Archegonien auf den apogamen Prothallien entwickelten. Eine langausgedehnte Kultur war auch nicht nötig, da apogame Triebe in einer verhältnismäßig kurzen Zeit erschienen, z. B. bei *Pellaea flavens* in 5 Wochen nach der Aussaat. Wie in den von Lang beschriebenen Fällen, so entspringen auch apogame Sprosse aus Höckern, die unmittelbar aus der Herzbucht oder aus Anschwellungen, die sich dicht hinter derselben befanden, herauswachsen. Woronin nennt den apikalen Auswuchs „ein verkümmertes Blatt“, woraus man wohl schließen darf, daß das Gebilde abgeplattet und weniger massiv gewesen sei, als der von Lang beschriebene zylindrische Fortsatz. Wurzeln entwickelten sich immer spät, häufig erst nach dem zweiten oder sogar dritten blattähnlichen Gebilde, oder nachdem der Stammscheitel zum Vorschein gekommen war.

Die von Heilbronn (1910) an *Cystopteris fragilis* Bernhardtii forma *polyapogama* m. angestellten Beobachtungen sind von besonderem Interesse; denn bei dieser Varietät entwickeln sich apogame Auswüchse auf gewissen Prothallien im Laufe des Frühlings und des Sommers, während normale Embryonen auf anderen im Laufe des Winters erzeugt werden. Heilbronn schreibt die Ent-

wicklung der apogamen Sporophyten der intensiveren Sommerbeleuchtung zu. Die in Frage stehenden Prothallien wurden scheinbar aus Sporen gezogen, da man sie in einer Kultur fand, die von einer in Südtirol (im Schlerengebiet) gesammelten Sporenaussaat von *Asplenium Ruta Muraria* erlangt wurden. Die Prothallien von *Cystopteris* waren von denen von *A. Ruta Muraria* leicht zu unterscheiden durch ihren größeren Umfang sowie durch größere Zellen und Kerne (mitotische Figuren von diesen waren in den lebenden Zellen leicht zu sehen) und auch durch die zahlreichen Drüsenhaare, die teilweise auf lappigen Vorsprüngen getragen wurden. Nach Schnitten von jüngeren Exemplaren zu schließen, schien es drei Möglichkeiten des Ursprungs der apogamen Auswüchse zu geben: 1. „Unregelmäßige Zellwucherungen treten an beliebigen Stellen des Prothalliums, meist an dem oft verbreiteten Mittelpolster auf und führen zur Höckerbildung; 2. ungebildete Antheridien und 3. ungebildete Archegonien werden zu apogamen Höckern.“ Irgend einer von diesen Höckern kann den Ansatz zu einem apogamen Spieß bilden. Wenn sich ein archegonialer Höcker damit verbindet, so löst sich die das Ei darstellende Zelle gewöhnlich auf. Eine auffallende Eigentümlichkeit dieser Prothallien ist es, daß mehrere apogame Höcker sich zuweilen auf demselben Individuum entwickeln. Eine kurze Darstellung der Art und Weise, wie Heilbronn seine Pflanzen behandelte, dürfte das Verständnis seiner Resultate erleichtern. Die Sporen keimten im Januar und die Prothallien von *Cystopteris* wurden im März isoliert. Nach etwa einem Monat erschienen die ersten Farnblätter, aus dem Höcker hervorwachsend. Dies geschah bei 70 % der Prothallien. Im Mai waren die noch übrig bleibenden 30 % im Besitz von Höckern, aber von diesem Monat an bis Oktober nahmen die Höcker an Größe zu, und sie entwickelten sich zu zylindrischen Höckern mit normalen Antheridien und Archegonien. In einer großen Anzahl von Fällen entstanden normale Embryonen aus befruchteten Eiern. „Daraus entwickelten sich ganz normale Pflänzchen, deren Primärblätter genau die gewöhnliche, niedrig entwickelte Hemmungsform darstellen und denen einer normalen *Cystopteris fragilis* vollständig gleichen.“

Aus diesen Beobachtungen schließt Heilbronn, daß *Cystopteris fragilis* forma *polyapogama* die Fähigkeit besitzt, sowohl normale als auch apogame Embryonen zu entwickeln, daß diese beiden Fortpflanzungsweisen im innigsten Verhältnis zu den Jahres-

zeiten stehen, und daß der Unterschied zwischen der Lichtintensität des Winters und des Sommers das vorwiegend bestimmende Element bei dieser Fortpflanzung ausmache.

Bei „*Nephrodium molle*“ hat Yamanouchi apogame Embryonen beschrieben auf Prothallien, die aus Sporen entstanden waren. Die Prothallien wurden in Töpfen gezogen, die in Wasser enthaltende Untersätze gestellt waren. Auf diese Weise hat man das Bewässern von oben vermieden. Die Kulturen wurden dem direkten Sonnenlicht bei einer Zimmertemperatur, die zwischen 28° und 32° C schwankte, ausgesetzt. Diese Prothallien wuchsen langsam, verglichen mit solchen, die unter normalen Bedingungen gezogen wurden. In etwa 5 oder 6 Wochen nach dem Aussäen konnte man schon apogame Auswüchse erkennen und nach Verlauf von weiteren 3 oder 4 Wochen hatten diese schon Blätter gebildet. Die apogame Sporophyten entwickelnden Prothallien brachten nach Yamanouchi nur selten Archegonien hervor, die Polstergegend aber war häufig mit Antheridien bedeckt. Die Prothallien waren von den normalen nicht zu unterscheiden. Yamanouchi schildert die Entwicklung des apogamen Sporophyten wie folgt (l. c., S. 300): „Sporophytic outgrowths begin very early from cells in the region where later the cushion arises. so that the development of the sporophytic outgrowth and the gradual completion of the cushion proceed side by side for a while. When the prothallium has assumed the characteristic heart shape, with a cushion near the sinus and an extensive lateral growth on either side, the sporophytic outgrowth is usually in a well advanced stage.“ Yamanouchi führt den sporophytischen Auswuchs auf eine einzige auf der Oberfläche befindliche Zelle oder auf mehrere Zellen zurück, die sich durch Größe und übermäßigen Wuchs der Kerne auszeichnen. Irgend eine von diesen großen auf der Oberfläche liegenden Zellen bringt die Blattscheitelzelle des Blattes hervor.

Das von Yamanouchi zur Erklärung des Ursprungs eines apogamen Auswuchses beigebrachte Beweismaterial kann den Verfasser nicht davon überzeugen, daß ersterer seine Sache bewiesen hat, denn die ganze Reihe von morphologischen Abstufungen kann nicht als genügender Beweis dafür betrachtet werden, daß er es mit einem apogamen Sporophyt zu tun hatte. Was seine Textfig. 3 (l. c., S. 301) betrifft, so ist gar kein Beleg dafür vorhanden, daß die schattierte Zelle sich zu einem apogamen Auswuchse ent-

wickeln werde. Ebenso wenig dürfte man behaupten, daß der schattierte Teil der Textfig. 1a und 1b (l. c.) sich zu apogamen Sporophyten entwickelt haben würde. Solche Erscheinungen sind in den Prothallien von nicht-apogamen Farnen zu sehen. Man könnte mit Recht die Frage aufwerfen, welche Berechtigung haben wir für den Schluß, daß (l. c.) Fig. 28, Taf. X eine Stufe in der Entwicklung eines apogamen Auswuchses sei, da es an den für den Beweis nötigen Stufenfolgen fehlt? In der Gesamtliteratur über Apogamie, die ich durchgelesen habe, hat sich in den Figuren, die dasselbe Entwicklungsstadium von jungen apogamen Auswüchsen erläutern, nichts gefunden, was Yamanouchis Fig. 29 entspräche. Diese Figur liefert in der Tat weder einzeln genommen noch im Zusammenhang mit all den anderen den Beweis der Apogamie. Sie unterscheidet sich keineswegs von ähnlichen Stufen normaler Embryonen, außer daß vielleicht eine scharf bezeichnete Scheidungslinie zwischen Fuß- und Prothalliumgewebe besteht. Ich habe vor mir normale Embryonen von *Dryopteris mollis*, viel jüngere als der von Fig. 29 Yamanouchis, bei denen kein Unterschied zwischen Fuß- und Prothalliumzellen zu erkennen ist, so fein abgestuft ist ihr gegenseitiger Übergang. Bei einigen normalen, immer noch etwas kugelförmigen Embryonen besteht der einzige erkennbare Unterschied zwischen Prothallien- und Fußzellen in den größeren Zellkernen bei den letzteren. Nach einiger Zeit verschwinden diese Unterschiede. In den zugänglichen Abhandlungen über apogamische Auswüchse wird ferner beschrieben und abgebildet, wie diese 1—3 sichtbare Blätter und in einigen Fällen einen ausgeprägten Stammscheitel treiben, bevor die Rudimentärwurzel sich zeigt. Der Verfasser ist gar nicht überzeugt, daß die von Yamanouchi dargestellten Gebilde, welche Anlagen zu apogamen Auswüchsen sein sollen, es wirklich sind.

R. F. Allen (1911) beschreibt bei *Aspidium falcatum* die Bildung von apogamen Sporophyten auf vermutlich unter normalen Bedingungen gezogenen Prothallien. Die apogamen Auswüchse erschienen gewöhnlich, als die Prothallien 5 oder 6 Monate alt waren. Das Prothallium wie auch der Sporophyt enthalten dieselbe Chromosomenzahl, nämlich 60—65. Im sich entwickelnden Sporangium unterscheidet man gewöhnlich 16 Sporenmutterzellen, die paarweise verschmelzen. Die acht auf diese Weise gebildeten Zellen erfahren dann die gewöhnlichen Tetradenteilungen, wodurch endlich 32 Sporen entstehen.

Eine Zusammenfassung der oben erwähnten Arbeiten zeigt das Vorhandensein der Apogamie bei unmittelbar aus Sporen entwickelten Farnprothallien in einer ziemlich langen Reihe von Arten der Polypodiaceen, aber nur in verhältnismäßig wenigen Fällen wurde dieser Ursprung als Resultat besonderer Kulturbedingungen nachgewiesen. Um klar zu machen, daß eine länger ausgedehnte Kultur (d. h., viel länger als zu der Entwicklung normaler Embryonen erforderlich wäre) in direktem Sonnenlicht nebst Befruchtungsverhinderung keine Apogamie bei solchen Arten herbeiführt, die denen, die diese Fähigkeit besitzen, ziemlich nahe verwandt sind, und um die Wirkung unmittelbarer Beleuchtung auf gewisse Farnprothallien näher zu erläutern, dürften die Ergebnisse der Beobachtungen des Verfassers nicht ohne Interesse sein.

Wie schon oben erwähnt, wurden die Prothallien mehrerer Arten unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen und auch während der verschiedenen Jahreszeiten kultiviert. Die Kulturen wurden in einem Gewächshause gezogen, das sich von Norden nach Süden hin streckt, und das fast den ganzen Tag dem direkten Sonnenschein ausgesetzt ist. Die Lage des Gewächshauses ist der Erhaltung einer diffusen Beleuchtung sehr günstig, da es von der südlichen Seite eines weißen Kalksteingebäudes nicht weit entfernt ist. Dieses Gebäude fungiert gewissermaßen als Zurückstrahler und vermehrt dadurch das diffuse Licht im Gewächshaus. Während der Zeit, wo man künstliche Heizung nötig hatte, schwankte die Temperatur, sonnige Tage ausgenommen, von 18° bis 22° C. In der Sonne pflegte die Temperatur auf 24° oder 25° C zu steigen. Im Spätfrühling und Fröhsommer stieg manchmal die Temperatur bei klarem Wetter bis auf 35° C. Vom Mai bis zum Oktober mußte man das Dach weiß anstreichen, um Pflanzen im Gewächshaus ziehen zu können.

Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß es in Indiana unmöglich ist, während der warmen Sommermonate Prothallien von vielen Farnen im direkten Sonnenlicht zu ziehen. Um die Wirkung von direktem Sonnenlicht nebst der damit verbundenen Temperaturerhöhung auf Kulturen im Frühling und Fröhsommer zu bestimmen, wurde die folgende Reihe von Experimenten angestellt. Man überließ Aussaaten von *Dryopteris mollis*, *D. stipularis* und *Matteuccia Struthiopteris* ihrer freien Entwicklung im direkten Sonnenlicht bis zum Erscheinen der ersten grünen Triebe. Darauf wurde die Hälfte der Töpfe in normale Verhältnisse versetzt. Unter normalen

Verhältnissen ließ die Entwicklung der Prothallien wenig zu wünschen übrig. Die Pflanzen aber, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt worden waren, sahen verkümmert aus, blieben klein und trugen, was die große Mehrheit anbetrifft, nichts als Antheridien. Eine verhältnismäßig kleine Anzahl entwickelte Archeogonien. Der Zeitraum der Kultur erstreckte sich vom frühen März bis Mitte Mai. Mit der vorrückenden Jahreszeit starben die im direkten Sonnenlicht gezogenen Kulturen bis zum Boden ab. Es ist unmöglich zu bestimmen, ob diese Beschädigung von heller Beleuchtung oder hoher Temperatur herrührt. Der Verfasser war außerstande, Prothallien im direkten Sonnenlicht zu ziehen und zugleich die höheren Temperaturen zu vermeiden. Heilbronn berichtet, daß Kulturen bei einer zwischen 27° und 29° C schwankenden Temperatur Schaden litten und nach anderthalb Monaten eingegangen seien, teilweise durch die Verwüstungen von Cyanophyceen; bei einer Temperatur von 34° bis 36° C starben sie nach kurzer Zeit ab. Heilbronn spricht auch davon (l. c., S. 29), daß die Prothallien von *Aspidium filix mas* var. *grandiceps* unter der Wirkung des direkten Sonnenlichts leiden. Man erinnere sich auch daran, daß Yamanouchi (a. a. O., S. 296) seine Kulturen bei einer Temperatur von 28° bis 29° C züchtete. Er erwähnt weder die Jahreszeit noch wie lange die Kulturen täglich dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt wurden. Lang sagt (l. c., S. 189), daß seine Kulturen während des Jahres 1896 im hellen Sonnenlicht des Gewächshauses zu Kew gezogen, aber Anfang 1897 nach Glasgow gebracht und von nun an in einer Wohnstube in Farnkästen (fern cases) aufbewahrt worden seien.

Prothallien, die unter normalen und zugleich optimalen Verhältnissen gezogen sind, zeigen in der früheren Zeit ihres Wachstums gewisse Abweichungen von denen, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt worden sind; aber wenn diese Pflanzen älter werden, pflegen diese Unterschiede weniger stark ausgeprägt zu sein, wenn sie nicht völlig verschwinden. Die Abweichungen sind verschiedener Art bei verschiedenen Individuen. Unter einer Glasglocke bei normalen Verhältnissen gezogen, pflegen die Prothallien, sobald sie regelmäßig herzförmig geworden sind, so zu stehen, daß die Herzbucht senkrecht nach oben gerichtet ist. Dies ist der Fall, besonders auf der flachen Oberfläche des Bodens, es bleibt sich gleich, ob sie dicht zusammen wachsen oder nicht. Auf den schrägen Seiten des Grabens zeigten die Pflänzchen eine bestimmte

Neigung dazu, wagerecht zu stehen, d. h. rechtwinklig zu dem Substrat. Von den dem direkten Sonnenlicht ausgesetzten Kulturen gilt dasselbe, aber in geringerem Grade. Wie Fig. 2 u. 3 zeigen, haben die im Schatten gezogenen Pflanzen zuerst die regelmäßige Herzform, während die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzten dazu neigen, breiter in transversaler Richtung und mehr abgerundet in den äußeren Umrissen zu werden.

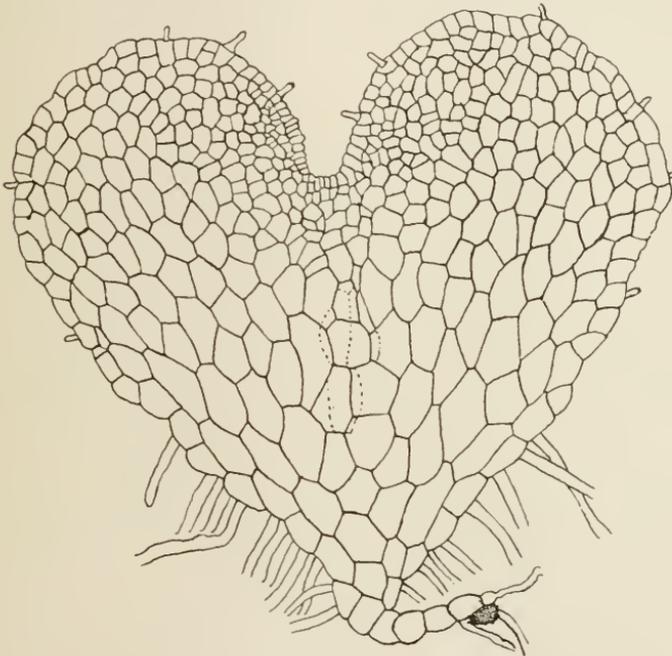


Fig. 2.

Prothallium (*Dryopteris mollis*) bei normalen Bedingungen gezüchtet.

Sobald das Archegonialpolster einigermaßen entwickelt ist und Archegonien zu erscheinen beginnen, nimmt das Mittelpolster eine mehr horizontale Lage an, und wenn die Pflanzen an Größe zunehmen, schmiegen sie sich fest an den Boden, vorausgesetzt daß sie nicht zu dicht zusammengedrängt sind. Wenn sie dicht zusammengedrängt stehen, so wachsen fast alle Pflanzen schief aufwärts, dagegen wenn sie viel Platz haben, wachsen sie so, daß das Polster sich eng an die Erde schmiegt, ja so eng, daß sie von den Rhizoiden heruntergezogen zu sein scheinen. Die Flügel

andererseits stehen schief nach oben gerichtet, indem sie einen spitzen Winkel mit dem Erdboden bilden und sich in außerordentlichen Fällen dermaßen biegen, daß ihre Ränder senkrecht nach oben gerichtet sind. Je älter die Prothallien, desto ausgeprägter ist die Neigung des Polsters, sich fest an die Erde zu schmiegen, obgleich in dieser Hinsicht die Schwankungen in derselben Kultur ziemlich stark sind.

Bei *Dryopteris mollis* tragen alle Prothallien Archegonien auf dem Polster, während Antheridien sich sowohl auf dem Polster als auf den Flügeln entwickeln, auf letzteren in größerer Anzahl.

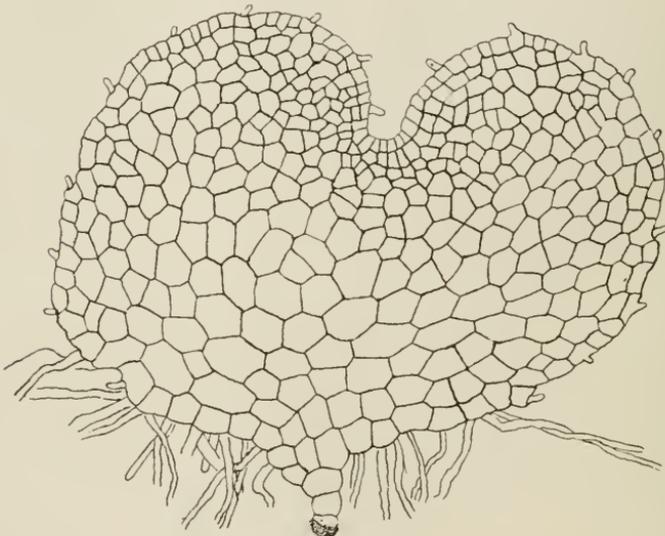


Fig. 3.

Prothallium (*Dryopteris mollis*) in direktem Sonnenlicht gezüchtet.

Wenn man die obenerwähnte Stellung der Pflanzen auf der Erde und auch die Lage der Antheridien berücksichtigt, die auf einem höheren Niveau stehen als die Archegonien, und noch dazu auf einer Fläche, die gegen diese abfällt, so ist die Schwierigkeit einer länger fortgesetzten Kultur, falls die Befruchtung verhindert werden soll, sehr leicht zu verstehen. Auf diesen Prothallien entwickeln sich, wie langsam sie auch wachsen mögen, beständig neue Archegonien und Antheridien, und das bloße Bewässern von unten bildet keinen genügenden Schutz gegen die Befruchtung. Es stellte sich heraus, daß man sehr vorsichtig verfahren mußte, wollte man es

verhindern, daß die Unterseite der Prothallien mit einer gerade genügenden Menge flüssigen Wassers in Berührung kam, das das Öffnen der Geschlechtsorgane und den Eintritt der Spermatozoiden bewirken könnte. Während einer 20jährigen Erfahrung im Züchten von Farnprothallien hat der Verfasser das Bewässern von oben, um die Befruchtung zu sichern, nur selten nötig gefunden. Nur bei solchen Arten wie *Matteuccia Struthiopteris*, bei der eine starke Neigung zur Dioecie in den Prothallien sich zeigt, ist das Bewässern von oben nötig geworden. Wenn die Erde eine genügende Feuchtigkeit besitzt, so daß Wasserhäutchen um die Erdpartikelchen herum mit Hilfe der Lupe sichtbar werden, dann wird eine genügende Menge flüssigen Wassers durch Kapillarität und durch Taubildung, besonders nachts, an der Oberfläche vorhanden sein, um die Befruchtung früher oder später zu sichern. Um die Befruchtung auszuschließen, müßte die Erde so trocken gehalten werden, daß man keine glitzernden Wasserhäutchen auf den Erdpartikelchen mit Hilfe der Lupe bemerken könnte. Es ist auch ratsam, die verdichtete Feuchtigkeit der inneren Fläche der Glasglocke abzutrocknen, besonders abends, falls man die Erde während des Tages etwas zu stark angefeuchtet hatte. Die Verhinderung der Befruchtung durch das Regulieren der Wassermenge läßt sich leichter an Kulturen bewerkstelligen, die unter normalen Verhältnissen gezogen sind, oder bei solchen, die gegen die direkten Sonnenstrahlen durch dünnes weißes Papier, welches an der Glasglocke befestigt ist, geschützt werden. Bei denen, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind, ist das Problem schwieriger infolge des schnellen Austrocknens der Oberfläche der Erde. Wenn die Erde im direkten Lichte ein wenig zu trocken wird, so muß man achtgeben, daß man einerseits nicht zu viel Wasser hinzufüge, wodurch die Befruchtung leicht herbeigeführt werden könnte, und andererseits, daß man die Pflanze nicht beschädigen oder absterben lasse: denn diese Prothallien können andauerndes Austrocknen nicht vertragen.

Indessen ist es doch gelungen, Prothallien Monate hindurch in einem gesunden Zustande zu erhalten, ohne die Befruchtung herbeizuführen, sowohl unter normalen Verhältnissen, als auch im direkten Sonnenlicht. Bei einigen Kulturen wurde eine solche Wassermenge hinzugesetzt, die gerade dazu ausreichte, ein gleichmäßiges, jedoch sehr langsames Wachstum zu sichern. Die Pflänzchen erlangen in manchen Fällen eine verhältnismäßig ansehnliche Größe, indem sie einen Durchmesser von 8—9 mm haben; zuweilen findet man noch

größere Exemplare. Bei gewissen anderen Kulturen wurde eine Wassermenge hinzugefügt, welche knapp dazu ausreichte, um ein sehr langsames Wachstum oder gar keines zu ermöglichen. Bei diesen starben manche Prothallien ab, während andere am Leben blieben, aber sich Wochen hindurch im Stillstand befanden. Bei Kulturen, die Hunderte von Prothallien enthielten und jede Stunde dem direkten Sonnenlicht vom 10. Oktober bis zum 20. März ausgesetzt wurden, wurde kein einziger apogamer Embryo und nur ganz wenige normale gefunden. Bei gewissen Kulturen, in welchen Embryonen erschienen, wurde jedes Prothallium entfernt, sobald der Embryo mit Hilfe der Lupe zu erkennen war, und darauf hin zum Untersuchen fixiert, geschnitten und gefärbt. Unter der großen Anzahl der beobachteten Embryonen hat man keinen einzigen gefunden, der aus einem unbefruchteten Ei entstanden wäre. Selbst in den wenigen Fällen, die Eigentümlichkeiten aufweisen, war nichts vorhanden, welches andeuten konnte, daß sie auf apogame Weise entstanden wären.

Durch die Ergebnisse sämtlicher Kulturen bin ich davon überzeugt, daß die Apogamie bei *Dryopteris mollis* (Jacq.) Hieron. durch Züchten der Prothallien im direkten Sonnenlicht nicht zustande gebracht werden kann, auch wenn die Befruchtung stets ausgeschlossen wird. Bis zu dem gegenwärtigen Zeitpunkt hat eine verlängerte Kultur weder bei *Dryopteris mollis*, *Dryopteris stipularis*, noch bei *Matteuccia Struthiopteris* die Entwicklung von apogamen Auswüchsen ermöglicht. Es wurden viele teratologische Erscheinungen bei älteren Prothallien in einigen von den Kulturen beobachtet, aber ihre ausführliche Beschreibung würde bei weitem die Grenzen dieser Abhandlung überschreiten. Häufig wiederkehrende Phänomene waren die Adventivspresse herzförmiger Lappen, die aus den Flügelrändern hervortraten, und die Entwicklung von Geschlechtsorganen auf der oberen sowohl, als auf der unteren Seite des Polsters.

Literatur.

- Allen, R. F.: Studies in spermatogenesis and apogamy in Ferns. Trans. Wis. Acad. Sci. etc., 17, 1—44, 1911.
- Black, Caroline A.: The development of the imbedded antheridium in *Dryopteris stipularis* (Willd.) Maxon and „*Nephrodium molle*“. Bull. Torr. Bot. Club, 36, 557—571, 1909.
- De Bary, A.: Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Ztg., 36, 449, 1878.
- Farlow, W. G.: An asexual growth from the prothallus of *Pteris cretica*. Quart. Journ. Mic. Sci., 14, 266—272, 1874.
- Farmer, J. B. and Digby, L.: Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. Bot., 21, 161—199, 1907.
- Heilbronn, A.: Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora, 101, 1—42, 1910 (Neue Folge, Bd. 1).
- Lang, W. H.: On apogamy and the development of sporangia upon fern prothallia. Phil. Trans. Roy. Soc. Bot. 190, 187—238, 1898.
- Woronin, Helene Wesselowska: Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora, 98, 101—162, 1908.
- Yamanouchi, S.: Apogamy in *Nephrodium*. Bot. Gaz., 45, 289—318, 1908.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Mottier David M.

Artikel/Article: [Beobachtungen über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie. 65-83](#)