Zur Entwickelungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums.

Von

Max Reess,
Stud. rer. nat.

(Mit Taf. XX — XXII.)

Die Entwickelungsgeschichte des Sporangiums und der Spore der Polypodiaceen kann auch nach den neuesten Untersuchungen Fischer's v. Waldheim[1]) noch keineswegs als eine geschlossene Frage betrachtet werden. Die einschlägige Literatur[2]) ist ziemlich dürftig; eigentliche Specialarbeiten sind nur die von Schacht[3]) und Fischer v. Waldheim.

Die Beschreibung der Sporangienentwickelung bei Dicksonia tenera Presl, welche von Martius[4]) schon im J. 1833 gegeben, hat sonderbarer Weise weder bei Schacht, noch bei Fischer v. Waldheim Berücksichtigung gefunden, trotzdem sie die Hauptpunkte dieser Entwickelungsgeschichte nach dem damaligen Stande der Dinge durchaus correct darstellt.

Auch Presl[5]) zeichnet auf Taf. XI, A u. B. verschiedene Entwickelungszustände der Sporangien von Polystichum aculeatum Roth und Asplenium Trichomanes L.; daneben bildet er als muthmassliche männliche Organe (Stamina), welche nur im jungen Sorus vorkom-

---

1) Alexander Fischer v. Waldheim, Ueber die Entwickelung der Farnsporen. Pringsh. Jahrb. IV, 3. S. 349 — 382.

2) Vergl. Fischer v. Waldheim a. a. O. S. 349 f.

3) Hermann Schacht, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Sporangiums wie der Spore einiger Farnkräuter. Bot. Ztg. 1849, S. 537 ff.

4) v. Martius, Icones plantarum crytogamicarum Brasiliensium. Monachii 1828 bis 34, S. 98 — 101. tab. LXXII.

5) C. B. Presl, Tentamen Pteridographiae. Pragae 1836.

men sollen[1]), ganz jugendliche Sporangien ab; ausserdem unterscheidet er die Paraphysen (Pila) des Fruchthäufchens. Um den Auszug aus seinen hieher bezüglichen Angaben vollständig zu machen, führe ich noch an, dass er „den vom Ring entblössten, mit einigen Querspalten versehenen Theil" der Wandung des reifenden Sporangiums (das Stomium?) mit grosser Wahrscheinlichkeit für ein Analogon der Narben erklärt (Stigmata)[2]).

Schacht's Arbeit ist eben so unvollständig, als unklar in der Darstellung; sie führt uns eine Reihe oft unvermittelter Beobachtungen vor, aus denen sie nicht recht wagt, die entsprechenden Schlüsse zu ziehen, indem sie jedem Leser überlässt, „sich seine Theorie selbst zu bilden". Auch hat ihr Verfasser, wie aus seiner eigenen Aeusserung hervorgeht[3]), späterhin selbst einiges Misstrauen in seine Arbeit gesetzt. Auf das Detail seiner Angaben, die wohl alle auf die Entstehung sämmtlicher Sporangiumstheile durch freie Zellbildung hinauslaufen, komme ich theilweise später zurück.

Fischer v. Waldheim hat die Beschaffenheit der Spore, sowie ihre Entstehung aus der Sporenmutterzelle einer eingehenden Betrachtung unterzogen; die Frage nach der Entwickelung der Sporangiumswand und den, zur Bildung der Sporenmutterzellen nöthigen Vorgängen in der Centralzelle hat er, meines Erachtens, in keiner Weise genügend beantwortet. Abgesehen von manchen unrichtigen Angaben im Einzelnen, dürfte die Morphologie schon damit unzufrieden sein, dass er sich sogleich bei den ersten Theilungen des jungen Sporangiums ein halbes Dutzend Modificationen gefallen lässt. Wenn ein aus verhältnissmässig wenigen Zellen aufgebautes Organ zu einer so wichtigen physiologischen Function bestimmt ist, wie das Sporangium, so ist wohl jeder Zelle ihre bestimmte Aufgabe und jeder eintretenden Theilung ihre bestimmte Richtung vorgeschrieben, und wir haben allen Grund, ein ins kleinste Detail genaues Gesetz nicht nur für einzelne Arten und Gattungen, sondern als für die ganze Ordnung der Polypodiaceen gemeinschaftlich vorauszusetzen. Meine, unter Herrn Professor Nägeli's sorgfältiger Leitung ausgeführten Untersuchungen haben mir auch nur Bestätigungen dieser Auffassung ergeben.

---

1) a. a. O. pag. 16. 2) a. a. O. pag. 21.

3) Vergl. sein Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, 1856, Bd. I S. 75: „Meine Untersuchungen über die Sporenbildung der Farnkräuter bedürfen einer Wiederholung, da ich vermuthen darf, mich hier geirrt zu haben."

Stellung und Ursprung der Sporangien.

Die Fruchthäufchen der Farne stehen bezüglich ihrer Anordnung auf der Lamina in genauester Beziehung zum Verlaufe und der Verzweigung der Gefässbündel, denen gegenüber sie in zahlreichen Variationen stets eine dorsale, terminale, alare oder laterale Stellung einnehmen. Ich habe hier diese Wechselbeziehung nur zu constatiren, und kann über das Einzelne auf Mettenius' ausführliche Darstellung dieser Verhältnisse hinweisen [1]). Da ich mir weder die Entwickelungsgeschichte des Sorus, noch die des Indusiums zur Aufgabe gesetzt hatte, mache ich, den von Presl [2]) aufgestellten und von Mettenius festgehaltenen [3]) Unterschied zwischen ächtem und falschem Indusium adoptirend, nur darauf aufmerksam, dass ich Ursprung und Entwickelung des Sporangiums vom Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines Indusiums niemals abhängig fand.

Seiner morphologischen Bedeutung nach ist das Sporangium eine weiter entwickelte Epidermiszelle (Trichom Nägeli's). Als solche hat dasselbe zuerst Schacht [4]) bei Asplenium Petrarcae DC., Pteris serrulata L. und Scolopendrium officinarum Sw. aufgefasst, Fischer v. Waldheim hat die gleiche Ansicht an Polypodium sporodocarpum W. gewonnen, und begnügt sich sodann mit der Angabe, dass er auch bei andern, auf diese Frage nicht speciell untersuchten Farnen nichts gefunden habe, was ihm die Ueberzeugung einer andern Entstehung des Sporangiums hätte aufdrängen können [5]). Das gleiche Resultat ergaben mir Beobachtungen an Indusiaten und Exindusiaten, an Farnen mit veränderter und unveränderter fruchttragender Lamina.

Eine, und zwar in der mir bekannten neueren Literatur die einzige, möglicherweise meiner Darstellung widersprechende Angabe, die ich der Vollständigkeit halber nicht übergehen kann, findet sich in Fée's „Genera filicum" pag. 231: Fée stellt eine neue Gattung — Cryptosorus — aus Arten von Polypodium zusammen, die er auf „Sporangia immersa, subcuticularia" begründet. Zur Erläuterung sagt er Folgendes: „Ce genre, dont nous ne connaissons que deux espèces, a le port des polypodium pectinés et les sporothèces occu-

1) G. Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig 1856, pag. 10—12.

2) Presl a. a. O. pag. 22—25.

3) Mettenius a. a. O. S. 12.

4) Schacht a. a. O. S. 538 u. 557. Fig. 1—3.

5) a. a. O. 351 Anm. 3.

pent aussi le sommet de nervilles simples. Le caractère distinctif qui motive la formation d'un genre, se déduit de la situation des sporanges, naissant au dessous de la cuticule inférieure pour se mettre en rapport avec la lumière; ils la fendillent, et il en résulte une ouverture béante à peu près ellipsoïde et à marges epaissies. Les groupes que forment les sporanges sont épars, distants, peu nombreux, situés principalement vers le sommet des lobules. Dans le C. Dionaea, l'ouverture du méat est borné de cils convergents, et qui se ferment à la manière des poils de la feuille du Dionaea muscipula L. — Quelques polypodium ont des sporanges logés dans une depression de la lame, mais c'est une fausse immersion, car ils sont superficiels et non souscuticulaires." — Mettenius, der die hier als Cryptosorus ausgeschiedenen zwei Arten mit Polypodium wieder vereinigt, bezeichnet die Angabe Fée's, dass die Sporangien bei diesen Arten die Epidermis durchbrechen, als irrig[1]). Da mir zur eigenen Untersuchung dieser Frage das Material fehlt, so muss ich mich mit der Mettenius'schen Berichtigung einfach zufrieden geben und kann somit in Fée's citirter Angabe einen genügend begründeten Widerspruch gegen die Annahme, dass das Sporangium überall aus einer Epidermiszelle entstehe, nicht anerkennen.

Die älteren, dieser Auffassung widersprechenden Angaben Link's über den Ursprung und die morphologische Bedeutung, sowie die Ansichten Lindley's und Bischoff's über die Bildung des Farnsporangiums sind schon im J. 1837 von v. Mohl hinreichend widerlegt worden[2]). Die vorliegenden Untersuchungen unterstützen, zumal bezüglich der Bildung des Ringes, Mohl's Widerlegung.

Bei Polypodium aureum L., einem für diese Untersuchungen sehr geeigneten Farn, zeigen die Epidermiszellen des Sorus eine wesentliche Verschiedenheit von den sie umgebenden gewöhnlichen Epidermiszellen. Ihr Querschnitt ist ziemlich regelmässig quadratisch, von geraden Wänden umschlossen, ihre Oberfläche fast genau viermal kleiner, als die der übrigen Oberhautzellen; Erscheinungen, die ihre Erklärung am besten in der Annahme finden, dass die ursprünglichen Epidermiszellen des Sorus noch eine zweimalige Theilung durch verticale, sich im rechten Winkel kreuzende Wände eingehen, nach-

---

1) G. Mettenius, Ueber einige Farngattungen, I. Polypodium, S. 15 (Separatabdr. aus den Abh. d. Senkenb. naturf. Ges. II. Bd. 1857).

2) v. Mohl, Verm. Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845, S. 98—102. — Vergl. auch v. Martius a. a. O. S. 99. Taf. LXXII.

dem in den, ihnen sonst gleichwerthigen, übrigen Zellen der Epidermis die Theilung aufgehört hat.

Aehnlich verhalten sich die Oberhautzellen des Receptaculums bei Pteris hastata Sw., wo auf dem Querschnitt durch die fruchtbare Lamina der Querdurchmesser der sporangiumbildenden Epidermiszellen halb so viel beträgt, als bei den angrenzenden gewöhnlichen Oberhautzellen, so dass sich auch hier eine weitere Theilung durch vertikale, auf einander rechtwinkelig stehende Wände voraussetzen lässt (XXI, 2[1])). Die Entwickelung des Sporangiums aus der Epidermiszelle habe ich noch beobachtet bei Ceratodactylis osmundoides J. Sm., Adiantum assimile Sw., Aspidium trifoliatum Sw. und Nephrolepis exaltata Schott. Bei diesen Farnen ist die Blosslegung der Epidermiszellen des jungen Sorus weit schwieriger, weshalb ich die an Polypodium aureum und Pteris hastata constatirten Verhältnisse hier nicht untersuchen konnte; ich zweifle aber nicht, dass, die Richtigkeit meiner Auffassung bei den zwei genannten Farnen vorausgesetzt, das gleiche Gesetz auf die Polypodiaceen im Allgemeinen ausgedehnt werden darf. Es wäre sodann die sporangiumbildende Epidermiszelle eine Zelle der $n + 2^{ten}$ Generation, wenn ich die ursprüngliche, der gewöhnlichen entsprechende, Epidermiszelle als Zelle der n^{ten} Generation bezeichne.

Entwickelung des Sporangiums[2]).

Die eigentliche Entwickelung des Sporangiums habe ich an Polypodium aureum L. und P. areolatum W., Ceratodactylis osmundoides J. Sm., Adiantum assimile Sw., Pteris hastata Sw., Blechnum brasiliense Desv. und Blechnum occidentale L., Aspidium trifoliatum Sw., Nephrolepis exaltata Schott. und Onoclea struthiopteris Sw. studirt und die wesentlichen Erscheinungen bei allen untersuchten Formen übereinstimmend gefunden; als für die Untersuchung sehr geeignet kann ich Blechnum occidentale, Nephrolepis exaltata und Polypodium aureum (für die Bildung der Sporangiumswand), ferner Aspidium trifoliatum (für die Entwickelungsvorgänge in der Innenzelle) empfeh-

1) Die römischen Zahlen bezeichnen die Tafel, die arabischen die Figur.

2) Bei der folgenden Darstellung habe ich ausschliesslich auf die Theilungsrichtung und die Entstehungsfolge der Wände Rücksicht genommen; das Wesen der Zelltheilung mag man an minder complicirten Objecten untersuchen. Deshalb hielt ich es auch für überflüssig, zahlreiche mikrochemische Reactionen anzustellen und aufzuführen.

len. — Blechnum occidentale zeigt wohl die stärksten Wandcontouren, Aspidium trifoliatum den geringsten Gehalt an dem sonst äusserst störenden Chlorophyll.

Das erste Entwickelungsstadium des jungen Sporangiums erscheint als eine anfangs sehr zarte, bald deutlich doppelt contourirte, halbkugelige Ausbauchung der Epidermiszelle (XXI, 3), die zunächst durch eine horizontale Querwand von der Ursprungszelle sich abgrenzt (XXI, 4). Dieser Querwand folgt eine zweite, parallel über der ersten verlaufende, welche das junge Sporangium in Stiel- und Scheitelzelle trennt; ich nenne sie Basalwand des Sporangiums (XXI, 5)[1]).

Der Stiel des Sporangiums wächst durch intercalare Quertheilungen in die Länge; verticale Wände theilen ihn — nach den Arten verschieden — in zwei (Nephrolepis exaltata u. a.), häufiger in drei Zellreihen; in letzterem Falle (Polypodium aureum, Blechnum occidentale u. a.) treffen die Längswände in Winkeln von 120° aneinander (XXI, 10). Bei einzelnen Formen entspringen aus einer oder zwei Zellen des Stiels seitliche Paraphysen, so bei Aspidium trifoliatum Sw. und A. remotum ABr., Ceratodactylis osmundoides u. a. — Getüpfelte innere Wandungen der Stielzellen, wie sie Mettenius (Farngattungen II. Plagiogyria; Senkenb. Abh. II. 1858) für die Cyatheaceengattung Plagiogyria beschreibt, habe ich bei keiner der untersuchten Polypodiaceen beobachtet.

Bevor ich auf die Theilungsvorgänge in der Scheitelzelle eingehe, muss ich die Entwickelung der Paraphysen kurz berühren. Ihr jüngstes Stadium lässt sie von zukünftigen Sporangien morphologisch nicht unterscheiden; trotzdem darf man wohl einen physiologischen Unterschied schon bei der ersten Anlage voraussetzen. (Dass sie nicht etwa schon im frühesten Zustande abortirte Sporangien sind, beweist die Regelmässigkeit ihres Vorkommens und Fehlens[2]).)

Bei Polypodium aureum lässt sich vielleicht auch ein morpho-

1) Von diesen zwei Querwänden hat offenbar Fischer v. Waldheim eine übersehen, da er sogleich nach Bildung der ersten Wand eine Trennung in Stiel- und Scheitelzelle annimmt. Schnitte, welche das junge Sporangium im Zusammenhang mit seiner Ursprungszelle zeigen, beweisen die Existenz beider Wände, und die verschiedene Stärke der Membran lässt in der obern die jüngere erkennen (vergl. a. a. O. S. 352).

2) Vergl. darüber, sowie über ihre Bedeutung für die Systematik: Mettenius, Farngattungen I. Polypodium S. 16. — Indusium als Ersatz der Paraphysen: ebenda III. Pteris, S. 4.

logischer Unterschied schon im ersten Entwickelungsstadium hervorheben: die erste Querwand, welche beim Sporangium stets horizontal und etwa in gleicher Ebene mit der Cuticula verläuft, bildet sich bei der Paraphyse noch innerhalb der Epidermiszelle und verläuft schief (XXI, 6. 6a); da ich aber bei andern Farnen diesen Unterschied nicht beobachtete, so wage ich auch nicht, ihm eine wesentliche Bedeutung beizulegen. Die Paraphyse wächst sehr rasch in die Länge und theilt sich nur durch wenige Querwände; die Bildung seitlicher Paraphysen am Stiel des Sporangiums habe ich schon erwähnt.

Ich gehe zu den Entwickelungsvorgängen in der Scheitelzelle über, indem ich meine Darstellung speciell auf Polypodium aureum, Aspidium trifoliatum, Nephrolepis exaltata und Blechnum occidentale gründe. In Taf. XX, 1—3 habe ich die Reihenfolge der Theilungen in den Wandzellen des Sporangiums für Blechnum occidentale und Polypodium aureum schematisch so dargestellt, wie sich bei langsamer Drehung des Sporangiums um seine Längsaxe die Wände und deren Ansatzlinien nacheinander zeigen. Zur Beruhigung für alle Diejenigen, welche jede schematische Zeichnung mit Misstrauen betrachten, erlaube ich mir zu versichern, dass ich für jedes der Schemata mehrere vollständige, durchaus übereinstimmende Aufnahmen an verschiedenen Objecten gemacht, dass ich ferner das Object nicht nur einmal, sondern wiederholt um seine Längsaxe gedreht habe, um die Richtigkeit der Zeichnung zu controliren, dass endlich die weiteren, mit der Camera lucida entworfenen, und mittelst Durchzeichnens in die richtige Lage gebrachten Abbildungen die Schemata aufs Genaueste bestätigen. Ein weiteres Schema (XX, 4) gibt die, der Fig. XX, 3 entsprechende, Ansicht von oben. Ich war lange Zeit im Zweifel, ob ich bei der folgenden Darstellung die einzelnen Wände, oder die von denselben umgrenzten Zellen mit bestimmten Buchstaben bezeichnen sollte. Für die Betrachtung des fertigen Gebildes wäre es unstreitig anschaulicher und theoretisch richtiger gewesen, die einzelnen Zellen ins Auge zu fassen; für die Verfolgung der Bildungsgeschichte schien es mir bezeichnender, die nacheinander auftretenden Wände hervorzuheben. — Für die sprachliche Darstellung ist die eine Bezeichnung ohnedies ebenso langweilig und umständlich, als die andere, und zur Versinnlichung der Vorgänge müssen die Zeichnungen das Meiste beitragen.

Zunächst entsteht in der Scheitelzelle, ein Drittel von der Peripherie der Basalwand abgrenzend, gegen letztere und nach aussen

um etwa 60° geneigt[1]), die erste Seitenwand (I) (XX, 1; XXI, 7); an dieselbe setzt sich, meistens rechts, seltener links[2]), unter dem gleichen Neigungswinkel, aber mit ihrem obern Ansatz höher hinaufreichend, deshalb nach oben einen grösseren Raum abgrenzend, eine zweite (II) (vergl. XX, 1; XXI, 8. 17), und zwischen beide, unter den gleichen Verhältnissen wie die zweite, eine dritte Seitenwand (III) an (vergl. XX, 1; XXI, 9. 18). Eine nach oben gebogene, in Folge des niedrigeren Ansatzes von I etwas schief liegende Deckenwand (IV) verbindet alsbald die obern Ansätze der drei Seitenwände (XXI, 11. 12). Nach Abschluss dieser Theilungen umgeben also drei Seitenwandzellen und eine ihnen gleichwerthige Deckenwandzelle die, einem tetraëdrischen Kugelausschnitt vergleichbare Innenzelle. Indem ich die Theilungsvorgänge in der letzteren zunächst unberührt lasse, verfolge ich zuerst die Weiterentwickelung der

Wandzellen des Sporangiums.

Die drei Seitenwandzellen I^ten^ Grades theilen sich gleichmässig durch je eine verticale Wand (IV, IIV, IIIV) in je zwei gleichgrosse Seitenwandzellen II^ten^ Grades; zwischen die verticalen und die seitlichen Ansätze der Wände I, II, III treten, der Basalwand parallel, und rings um das Sporangium ungefähr in der gleichen Ebene liegend, im Ganzen 6 horizontale Wände (h) auf, jede Seitenwandzelle II^ten^ Grades in zwei Seitenwandzellen II^ten^ Grades II^ter^ Generation theilend (XX, 2; XXI, 13. 15—19). Die Bildung dieser horizontalen Wände beginnt in der III^ten^ und endigt in der I^ten^ Seitenwandzelle I^ten^ Grades, wo sie oft verhältnissmässig spät erst eintritt.

In der, im Grundriss dreiseitigen, Deckenwandzelle tritt die, der verticalen Seitenwandzelle entsprechende Wand (IVV) zwischen dem Scheitel des Sporangiums und dem obern Ansatz der Seitenwand I,

---

1) Die ursprünglichen Ansatzwinkel verziehen sich natürlich durch jeden Ansatz einer neuen Wand an die, ihre Schenkel bildenden, ersten Seitenwände.

2) Die Richtung nach rechts und links im Sinne der Mechanik, nicht der Botanik, genommen. Da die Rechtsdrehung weitaus der häufigere Fall ist, so beziehe ich mich in der folgenden Darstellung und den Zeichnungen stets auf solche Sporangien, an denen die Theilung von links nach rechts fortschritt; im umgekehrten Falle bleiben alle Einzelnheiten völlig gleich und nur bei der Ringanlage ändern sich die Verhältnisse insofern, als z. B. das aus einem Viertel der ursprünglichen III. Seitenwandzelle hervorgegangene Stomium statt links, rechts an die erste Seitenwandzelle angrenzt u. s. w. Innerhalb der ursprünglichen vier Wandzellen bleiben die Theilungen die gleichen, nur müssen die Ausdrücke „links“ und „rechts“ gegenseitig vertauscht werden.

dem letzteren ziemlich parallel, somit an Wand II und III sich ansetzend, auf (XX, 4; XXI, 12. 12a. 16. 19); senkrecht auf ihrer Mitte, den Wänden $_{I}$h, $_{II}$h, $_{III}$h der Seitenwandzellen gleichwerthig, erscheint je eine Verbindungswand $_{IV}$h zwischen $_{IV}$v und I einerseits, zwischen $_{IV}$v und II andererseits (XX, 4; XXI, 12a. 13). Die Verbindungswand zwischen $_{IV}$v und II — also die grössere $_{IV}$h — ist die zuerst erscheinende. — Nun ist auch die ursprüngliche Deckenwandzelle in vier Deckenwandzellen II^{ten} Grades II^{ter} Generation getheilt, und somit die Innenzelle von zusammen 16 unter sich gleichwerthigen Wandzellen umschlossen.

Die aus der ersten Seitenwandzelle I^{ten} Grades hervorgegangenen vier Zellen theilen sich nicht weiter; später werden sie, durch das Wachsthum des Ringes, in der Richtung der Sporangiumsaxe, bezw. der ersten verticalen Wand, schmalgedrückt und in die Länge gezogen (XXII, 2).

In den aus der II^{ten} und III^{ten} Seitenwandzelle I^{ten} Grades, sowie aus der ursprünglichen Deckenzelle entstandenen Zellcomplexen beginnt die Anlage des Ringes durch das Auftreten folgender Wände:

Vom obern Ansatz der verticalen Wand $_{II}$v zum entsprechenden Ansatz der $_{III}$v bilden sich zwei, der Wand $_{IV}$v parallele, auf der grössern $_{IV}$h zusammentreffende Wände $_{IV}$v′ in der Weise, dass der Scheitel des Sporangiums genau in die Mitte zwischen $_{IV}$v und die beiden $_{IV}$v′ fällt (XX, 4; XXI, 13E. 15); zugleich tritt zwischen $_{IV}$v und dem obern Ansatz von Wand I, rechts und links von der kleinern $_{IV}$h, je eine Wand $_{IV}$h′ auf (XX, 4; XXI, 13A u. E; XXII, 2). Endlich zieht sich noch vom obern Ansatz der Wand III eine Wand $_{IV}$v″ auf die Mitte der grösseren $_{IV}$h (vergl. XX, 4; XXII, 3).

In dem aus der II^{ten} Seitenwandzelle I^{ten} Grades hervorgegangenen Complex tritt links von der verticalen $_{II}$v, ziemlich nahe dem rechten seitlichen Ansatz von Wand I, zwischen $_{II}$h u. II, gerade unter dem Ansatz von $_{IV}$v an II sich ansetzend, eine etwas geneigte Wand $_{II}$v′ auf; auch rechts von $_{II}$v, ziemlich in der Mitte zwischen $_{II}$v und dem rechten seitlichen Ansatz von II stellt sich auf die horizontale $_{II}$h eine Wand $_{II}$v′. Zwischen dem rechten Ansatze von Wand I und der Wand $_{II}$v tritt, unter der horizontalen $_{II}$h und derselben parallel, eine secundäre Horizontalwand $_{II}$h′ auf (XX, 3; XXI, 13. 15; XXII, 1).

Ganz diesen Theilungen entsprechend sind die Theilungsvorgänge im Complex der ursprünglichen III^{ten} Wandzelle I^{ten} Grades; nur mit

dem Unterschied, den die andere Lage des III^ten Complexes gegenüber dem I^ten mit sich bringt (XX, 3; XXI, 13 C).

Durch die correspondirenden Theilungen in dem II^ten und III^ten Complexe und in der ursprünglichen Deckenzelle ist die Anlage des Ringes vollendet; dieselbe wird begrenzt von der untern Hälfte des rechten seitlichen Ansatzes von Wand I, der links gelegenen $_{II}$v′, der $_{IV}$v, der rechts gelegenen $_{III}$v′ und der untern Hälfte des linken seitlichen Ansatzes von Wand I einerseits, von der $_{II}$v, den beiden $_{IV}$v′ und der $_{III}$v andererseits. Der eigentliche Ring geht nur bis zum obern Ansatz der Wand III, wo sich das Stomium anreiht. Letzteres bildet sich aus derjenigen Partie der Ringanlage, welche innerhalb des III^ten Complexes zwischen $_{III}$h und dem obern Ansatz der Wand III sich befindet (XX, 3; XXII, 2. 3).

Die Zellen des Ringes und des Stomiums theilen sich zunächst durch die, zum Gesammtmittelpunkt des Sporangiums radialen, zum Verlaufe des Ringes senkrechten Wände h″ und bleiben in gleicher Richtung noch so lange theilungsfähig, bis die, für die Arten constante, volle Zahl der Ringzellen gebildet ist; zugleich verdicken sie ihre Wände und heben sich gleichmässig vom Sacculus ab, zwischen dessen Zellen sie anfänglich etwas unregelmässig eingeschoben erscheinen. In den übrigen, den Sacculus bildenden, Wandzellen findet in der Regel keine, jedenfalls keine wesentliche Theilung mehr statt. Zugleich mit dem Wachsthum des Ringes und der Ausdehnung der Innenzellen werden sämmtliche Wandzellen, zumal die zwischen der Ringgrenze $_{IV}$v und dem obern Ansatz der Wand I gelegenen, durch die Wände $_{IV}$h und $_{IV}$h′ entstandenen Zellen in der Richtung der Sporangiumsaxe bedeutend verzogen; nichtsdestoweniger bleiben sämmtliche wesentliche Theilungswände auch am reifen Sporangium noch unterscheidbar (XXII, 2. 3).

Bevor ich zu den Entwickelungsvorgängen in der Innenzelle übergehe, muss ich einige irrthümliche Angaben Schacht's und Fischer's v. Waldheim berichtigen.

Was zunächst die Entwickelung des Sporangiumstiels anbelangt, so lässt Schacht dem Stiel überhaupt nur zwei Zellreihen; nach meinen Beobachtungen sind drei Zellreihen entschieden häufiger. Die Entscheidung, ob zwei, oder drei vorhanden sind, lässt sich am besten durch Drehung des Präparates geben; ein zweireihiger Stiel darf, um 90° gedreht, bei der gleichen Einstellung nur eine Zellreihe zeigen. (Auch Schott [genera filicum 1834, Heft II u. III] zeichnet für Polystichum und Meniscium drei Zellreihen; vergl. auch

v. Martius a. a. O. tab. XXVI.) — Da auch den ersten Theilungen in der Scheitelzelle ausnahmslos ein dreizähliges Schema zu Grunde liegt, und beim Vorhandensein von drei Stielzellreihen die 3 ersten Seitenwände der Scheitelzelle mit den Längsscheidewänden des Stiels auf der Basalwand zusammentreffen, so deutet auch dieser Umstand darauf, dass das Vorhandensein dreier Stielzellreihen eigentliche Regel ist. — Unbegreiflich ist mir Schacht's Angabe, die Scheitelzelle, bezw. die Kapsel, sei der Regel nach jünger, als der Stiel (a. a. O. 513 u. 557); zwei ursprünglich und gleichzeitig aus einer und derselben Mutterzelle durch Theilung hervorgegangene Zellcomplexe können doch unmöglich verschiedenen Alters sein. Das Verhältniss des Stielwachsthums zur Ausbildung der Kapsel ist übrigens sehr verschieden: sehr rasch entwickelt sich der Stiel bei Aspidium trifoliatum, Nephrolepis exaltata u. a.; verhältnissmässig langsam bei Pteris hastata, Polypodium aureum und Adiantum assimile.

Bei den ersten Theilungen in der Scheitelzelle hat sich Fischer v. Waldheim jedenfalls bedeutend gestossen. Ich übergehe seine Ausführungen über den Zellinhalt (S. 352 f.) und halte mich lediglich an die Richtung der Theilungswände. Unrichtig ist zunächst, dass schon durch die allerersten Theilungen der Ring angelegt werde (a. a. O. 353), und auf falscher Auffassung des Gesehenen beruhen die Angaben über deren Richtung.

Angenommen Fischer's v. Waldheim 2—6 „Linien" (Taf. XXV, 1. 2; XXVI, 3—5 a. a. O.) seien Wände, so entstände durch solche Theilungen, wie sie S. 353 f. beschrieben sind, eine von einem verticalen Zellring umgebene Kapsel, deren nicht zum Ring gehörige Wandpartie (Sacculus) nicht aus einer Zellschichte, sondern lediglich aus einer Membran bestände, und die Centralzelle wäre auf dem Querschnitt rechts und links von je einer Ringzelle, vorn und hinten von einer einfachen Membran begrenzt; da aber Fischer v. Waldheim späterhin selbst von den übrigen Wandzellen spricht, so kann ihm mit einer solchen Voraussetzung keinenfalls Ernst gewesen sein.

Da sich der Ring in der von Fischer v. W. beschriebenen Weise leicht construirt, so findet der Verf. wenig Interesse daran, die ferneren Theilungen der Wandzellen auseinanderzusetzen, indem dieselben ohnedies sehr regellos seien. Ich glaube für diese angeblich regellosen Theilungen im Vorstehenden einen genauen Plan angegeben zu haben, von welchem unwesentliche Abweichungen bezüglich der Bildung einer secundären oder tertiären Vertical- oder Hori-

zontalwand allerdings vorkommen können, und bei verschiedenen Formen sogar wahrscheinlich vorkommen; dergleichen unbedeutende Variationen ändern aber die Regel noch lange nicht. Ueberdies muss ich nochmals darauf aufmerksam machen, dass ich bei den, aus fast allen Unterabtheilungen der Polypodiaceen zusammengeholten, Gattungen Blechnum, Aspidium, Nephrolepis und Polypodium den Bauplan des Sporangiums absolut übereinstimmend gefunden habe, und keine Form einer andern Gattung hervorheben kann, für welche ich einen andern Entwickelungsplan vermuthen müsste[1]).

Entwickelung der Innenzelle.

Sowohl Schacht als Fischer v. Waldheim kennen nur eine Schichte von Wandzellen des Sporangiums, von welcher unmittelbar die Centralzelle, die Urmutterzelle der Sporen umschlossen sein soll. Nun haben aber die ersten Theilungen der von den Wänden I, II, III, IV umgrenzten Innenzelle keinen andern Zweck, als den, eine zweite, innere, Schichte von Wandzellen zu bilden. Parallel den genannten vier Wänden und in gleicher Entstehungsfolge, erscheinen vier dreiseitige Wände I′, II′, III′, IV′ und theilen die Innenzelle in vier Wandzellen der zweiten Schichte und eine tetraëdrische Centralzelle, die eigentliche Urmutterzelle der Sporen (XXII, 5. 6). Von den drei seitlichen, eben beschriebenen Wänden ist natürlich bei den meisten Einstellungen immer nur eine deutlich sichtbar; durch Aenderung der Einstellung und Drehung des Objectes lassen sich alle drei mit Ursprung und Ansatz nachweisen, und der optische

1) Fischer v. Waldheim (a. a. O. 363 f.) klagt noch über die rasch verändernde Einwirkung des Wassers auf das Protoplasma der jungen Sporangien und warnt vor Täuschungen durch solche abnorme Plasmacoagulationen; sehr verdünnte Gummilösung von einem Concentrationsgrade, welcher dem des Zellsaftes ungefähr entspricht, leistet hier wesentlich bessere Dienste, als Wasser. Wenn es sich aber nur darum handelt, die Reihenfolge und Richtung einer Anzahl von Zelltheilungen kennen zu lernen, so haben diese Coagulationen, die man ja überdies in ihrer Entstehung verfolgen kann, wenig Störendes; im Gegentheil treten die Wände schärfer hervor, und die Präparate werden durch mässige Wassereinwirkung keineswegs unbrauchbar; auch recht vorsichtige Anwendung von Glycerin kann zur Aufhellung des Objectes von Nutzen sein.

Gelegenheitlich sei hier noch erwähnt, dass die Wandzellen des Sporangiums von Nephrolepis exaltata in sehr exquisiter Weise ein, im Verhältniss zur Membran und zum Kern wasserärmeres, stärker lichtbrechendes Protoplasma zeigen. Der Kern liegt im Mittelpunkt der Zelle, von einer Anzahl (6—9) Plasmaklumpen umgeben, und die von wässerigem Zellsaft erfüllten Spalten zwischen den Plasmaklumpen machen fast den gleichen Lichteindruck, wie die äusserst wasserreiche Membran. Eine verändernde Einwirkung des Wassers kömmt bei dieser Erscheinung nicht ins Spiel.

Längsschnitt zeigt je zwei der seitlichen und die obere (IV') sehr deutlich.

Jede Zelle der zweiten Wandschichte wird durch annähernd unter den ersten Theilungswänden v und h der äusseren Wandzellen verlaufende Wände (V u. H) in vier Zellen getheilt (XXII, 7. 8.), so dass auf dem Längs- und Querschnitt die Centralzelle von sechs innern Wandzellen umgeben erscheint. Tangentiale, zwischen den Grenzen der Centralzelle und der äusseren Wandzellen verlaufende Wände (t) theilen alsbald jede dieser Zellen in zwei, und die Centralzelle ist alsdann von drei Schichten von Wandzellen umschlossen (XXII, 9); — die Bildung der tangentialen Theilungswände tritt in der Regel zu gleicher Zeit mit den ersten Theilungen der Centralzelle ein. Wenn auch manche Präparate eher eine weitere Theilung der Centralzelle durch tangentiale Wände, als die eben beschriebene Theilung der zweiten Wandzellenschichte in eine innere und äussere wahrscheinlich zu machen scheinen, so entscheiden doch Entwickelungszustände, wie Taf. XXII, 9, unbedingt für die tangentiale Theilung der inneren Wandzellen.

Die Ausbildung der Sporenmutterzellen in der Centralzelle hat die Resorption der beiden inneren Wandschichten zur Folge, von denen die letzte oft erst dann aufgelöst wird, wenn in den Sporenmutterzellen die Sporen schon angelegt sind. Uebrigens tritt selbstverständlich die Resorption nicht durchaus gleichzeitig bei allen Zellen einer Schichte ein.

Aus der Auflösung der inneren Wandzellenschichten, nicht aus dem, bei der Bildung der Sporenmutterzelle übrig gebliebenen Protoplasma der Centralzelle, stammt das Epiplasma[1]).

Fischer von Waldheim lässt die Sporenmutterzellen durch

---

1) Ich schreibe Fischer v. Waldheim den Ausdruck „Epiplasma" nach, obwohl derselbe, nach der gegebenen Erläuterung, gegenüber der Bedeutung, in welcher er von de Bary (Hofmeisters Handbuch der physiol. Bot. II 105 ff.) bereits angewandt worden ist, für das Protoplasma der resorbirten Wandzellen im Sporangium nicht wohl passen will. Stammte dieses Protoplasma, wie Fischer v. Waldheim meint, aus der Centralzelle als Rückstand von freier Zellbildung, so wäre allerdings die Analogie mit de Bary's Epiplasma ganz berechtigt.

Unter den Literaturnachweisungen habe ich versäumt, einige Ausführungen Gasparrini's zu citiren, die übrigens kaum Erwähnenswerthes enthalten. Vgl. G. Gasparrini, Memorie botaniche, Napoli 1863. Osservazioni sopra talune Modificazioni organiche in alcune cellule vegetali. Mem. estr. dal. Vol. I. degl. att. dell. R. Acc. d. S. Fis. e. Mat. p. 61. Tav. VII, 9—17.

freie Zellbildung entstehen[1]); demnach ist es erklärlich, wenn er das Epiplasma als aus demjenigen Protoplasma hervorgegangen bezeichnet, welches im Sporangium zwischen den Mutterzellen übrig blieb. Da aber, wie unten gezeigt werden soll, die Sporenmutterzellen durch Theilung der Centralzelle entstehen, so kann bei deren Bildung kein Protoplasma unverbraucht bleiben.

Nie treten die von Fischer v. Waldheim beschriebenen Erscheinungen des Epiplasma ein, so lange nicht wenigstens eine der inneren Wandzellenschichten aufgelöst ist; sehr auffallend werden dieselben erst nach Resorption beider Schichten. Das Aufquellen in Wasser, die Protoplasmafäden u. s. w. (vergl. a. a. O. 367 ff.) sind allerdings auf den ersten Blick auffallende Erscheinungen, aber die Anwendung einer dichteren Untersuchungsflüssigkeit, z. B. einer sehr verdünnten Mischung von Glycerin und Wasser, reducirt sie so ziemlich auf Null. Ein geschichtetes Ansehen habe ich dem Epiplasma niemals abgewinnen können, und die in Fig. 9, Taf. XXIV bei Fischer v. W. gezeichneten doppelten Contouren erlaube ich mir auf die, in diesem Zustande noch vorhandene, zweite Wandschichte zu beziehen (vergl. auch XXII, 10). Dass übrigens die äusserste Schichte des Epiplasma's, ähnlich wie eine Membran, sich ausdehnen und zusammenziehen, und Plasmafäden bilden kann, ist nach den Erscheinungen, die uns jedes Protoplasma in minder dichter Untersuchungsflüssigkeit bietet, keineswegs eine auffallende Sache.

Durch welcherlei mikrochemische Reactionen will Fischer von Waldheim quantitativ nachweisen, dass das Epiplasma ärmer an Stickstoff und reicher an Kohlenhydraten ist, als das Protoplasma der Sporenmutterzellen? Bestimmte Reactionen werden nicht angeführt, und wenn deren angeführt würden, so hielte ich es für bedenklich, aus der Intensität einer Färbung Schlüsse zu ziehen, wenn die zu vergleichenden Substanzen einerseits einen dichten Klumpen, wie der Complex der Sporenmutterzellen, andererseits eine dünne, den ersteren überziehende Schichte bilden, wie das Epiplasma. Mir hat weder die Reaction mit Zucker und Schwefelsäure, noch das Millon'sche Reagens für Fischer's v. Waldheim Angaben beweisende Resultate ergeben. (Dagegen wird durch Anwendung des Millon'schen Reagens indirect ein Beweis dafür geliefert, dass das Epiplasma sich keineswegs wie eine Membran verhält: die wirklichen Membranen tre-

1) Oder durch freie Zellbildung, abwechselnd mit Zelltheilung? Ich muss gestehen, dass ich aus dem a. a. O. S. 362 Gesagten nicht recht klar werden kann.

ten durch Quellung sehr scharf hervor, am Epiplasma lässt sich nichts derartiges bemerken.)

Der ganze Entwickelungsplan des Sporangiums, so weit ich denselben bis jetzt dargestellt habe (also bis zur Bildung der Sporenmutterzellen), lässt sich, unter modificirter Anwendung der von Nägeli vorgeschlagenen Terminologie[1]) in folgender Weise resumiren:

Ich bezeichne mit:

Sch = Scheitelzelle.
I = Innenzelle.
S = Wandzelle der ersten Schichte.
R = Ringzelle.
W = Wandzelle der II^ten^ und III^ten^ Schichte.
X^n = Zelle des n^{ten} Grades.
${}_nX$ = „ der „ Ordnung.
${}^nX$ = „ „ „ Generation.

Die Theilung der Scheitelzelle erfolgt nach folgender Formel[2]):

$$Sch = I^1 + {}_1S^1 + {}_2S^1 + {}_3S^1 + {}_4S^1.$$
$$S^1 = 4\ {}^2S^2.$$
$${}_2S^1 = {}_3S^1 = {}^2S^2 + 6\ {}^3S^2.$$
$${}_4S^1 = 7\ {}^3S^2 + 2\ {}^4S^2.$$

Zur Ringanlage gehören:

je $3\ {}^3S^2$ von ${}_2S^1$ und ${}_3S^1$,
$2\ {}^3S^2$ „ ${}_4S^1$.

Setzt man jedes dieser $8\ {}^3S^2 = R$, so wird die Quertheilung der Ring- und Stomiumanlage ausgedrückt durch die Formel:

$$R = {}^{n-1}R \times n.$$

(Da man die ersten Ringzellen gegenüber den übrigen Zellen ${}^3S^2$ nicht als Zellen eigener Art ansprechen kann, so darf man auch keine besondere Gradbezeichnung für dieselben einführen.)

Die Innenzelle theilt sich nach den Formeln:

$$I^1 = I^2 + 4\ W^1$$
$$W^1 = 4\ {}^2W^2$$
$${}^2W^2 = {}^3W^2 + {}^3W^2.$$
$$I^2 = \text{Urmutterzellen der Sporen.}$$

---

1) Vergl. Nägeli — Schleidens Zeitschr. f. w. Bot. II, 123; Nägeli, Beiträge zur wissenschaftl. Botanik II, S. 17 und L. Kny, Zur Entwickelungsgeschichte der laubigen Lebermoose (Pringsh. Jahrb. IV. 1. S. 97).

2) In diesem Schema ist die erste Formel eigentlich unrichtig und sollte streng genommen in 4 Einzelnformeln aufgelöst werden; mit Rücksicht auf das Endergebniss der vier ersten Theilungen glaubte ich aber, mich dennoch der gegebenen Form be-

Entwickelung der Centralzelle.

Die anfangs tetraëdrische Centralzelle nimmt durch die Viertheilung der sie umschliessenden inneren Wandzellen (durch V u. H) die Form eines, mittelst Aufsetzung von je vier ungleichen Flächen auf jede Tetraëderfläche entstandenen Sechszehnflächners an; für die Beschreibung ihrer weiteren Entwickelung will ich sie, der Einfachheit halber, dennoch als Tetraëder auffassen, da ja doch die fraglichen neuentstandenen Flächen sich nur wenig von der Ebene der Tetraëderseite abheben.

Die genaue Beobachtung der in ihrem Innern stattfindenden Theilungen wird durch verschiedene Verhältnisse äusserst erschwert; und es ist mir nicht gelungen, diese Vorgänge in der Weise Schritt für Schritt zu verfolgen und festzustellen, wie es wünschenswerth gewesen wäre. Wenn man sich auch nach einiger Uebung in den verschiedenen, bei wechselnder Einstellung hervortretenden Theilungen der verschiedenen Zellschichten hinreichend orientirt hat, so hält es noch sehr schwer, ein Object zu finden, das nicht nur die Wände im Innern der Centralzelle deutlich zeigt, sondern auch bei Drehung um seine Längsachse allseitig brauchbare Ansichten liefert. An und für sich sind die fraglichen Wände sehr zart, der Zellinhalt oft wenig durchsichtig, und ausserdem machen sich noch mancherlei äussere Störungen in unangenehmer Weise geltend. Indessen glaube ich, eine, wenn auch nicht ununterbrochene, doch ausreichende Reihe von Thatsachen festgestellt zu haben, die, in dem richtigen Zusammenhang aufgefasst, die nothwendigsten Schlussfolgerungen gestatten. Für die Anführung dieser mangelhaften Resultate bitte ich um des Lesers gütige Nachsicht.

Die Schemata Taf. XX, 5 A u. B stellen die Theilungsfolge in der Centralzelle so dar, dass die ausgezogenen Linien die durch Beobachtung festgestellten, die bloss punktirten dagegen die hypothetisch ergänzten Theilungswände bezeichnen. Die Reihenfolge der Buchstaben entspricht denjenigen der Wände; die Wiederholung eines Buchstabens mit ′ oder ″ drückt die gleichzeitige Entstehung der mit dem gleichen Buchstaben versehenen Wände aus. Eine Beschreibung lässt sich von diesen Theilungsvorgängen schlechterdings nicht

---

dienen zu dürfen, zumal diese Formeln keineswegs mathematische Genauigkeit bieten sollen. Ich wende dieselben auch hier nur deshalb an, weil sich in dieser Weise die Resultate bestimmt begrenzter Zelltheilungsprocesse wohl am besten resumiren lassen.

geben, weshalb ich lediglich auf die einschlägigen Figuren (XX, 5; XXII, 9—11) verweisen muss; das ihnen zu Grunde liegende Theilungsgesetz ist das gleiche, was wohl für die meisten Zellen und Zellcomplexe von tetraëdrischer Form gilt: im Allgemeinen theilt sich jede Zelle in zwei Tochterzellen, die sich bezüglich ihres Volumens zu einander wie 1 : 2 verhalten.

Die Gesammtzahl der entstandenen Sporenmutterzellen betrug überall, wo ich sie direct, oder durch Zählung der Sporen eines Sporangiums bestimmen konnte, zwölf[1]). Aus den wirklich beobachteten Theilungen, sowie aus der definitiven Anordnung der fertigen Sporenmutterzellen (XXII, 10) vor ihrem Auseinandertreten, glaube ich, entsprechend dem, in XX, 5 gegebenen Schema, schliessen zu dürfen, dass aus der kleineren, durch Wand a abgegrenzten Theilzelle I^ten^ Grades der Centralzelle vier, aus der grösseren acht Sporenmutterzellen hervorgehen, was auch mit deren ursprünglichem Volumenverhältniss (wie 1 : 2) übereinstimmt. Selbstverständlich können bei dieser Entstehungsfolge nicht sämmtliche Sporenmutterzellen Producte gleichwerthiger Generationen sein, indem eine schon aus der 2ten, drei aus der 3ten, vier aus der 4ten und vier aus der 5ten Theilung der Urmutterzelle resultiren.

Wenn ich dieses Theilungsschema, soweit es sich nicht auf wirkliche Beobachtung stützt, nur mit allem Vorbehalt gebe, so kann ich andererseits die Thatsache, dass die Sporenmutterzellen durch Theilung, und nicht, wie Schacht und Fischer v. Waldheim annehmen, durch freie Zellbildung aus der Urmutterzelle hervorgehen, mit aller Entschiedenheit behaupten. Dafür sprechen die nachgewiesenen Theilungen, das Verhalten der fertigen Sporenmutterzellen (siehe unten) und alle Analogieen vom Lebermoos bis zur Rhizocarpee; — dagegen gar kein stichhaltiger Grund. Bevor die gebildeten Sporenmutterzellen auseinandertreten, heben sie sich als geschlossener Complex von den Wandzellen ab; dabei sind ihre Umrisse nach der Sporangiumswand hin abgerundet, nach dem Centrum, wo sie unter sich noch zusammenhängen, deutlich polyedrisch abgeplattet (XXII, 10). Sprengt man ein Sporangium in diesem Entwickelungszustand auf, so treten bald alle 12 Sporenmutterzellen, bald je 4 im Zusammenhang heraus (XXII, 11. 12), was gleichfalls für ihre Entstehung durch Zelltheilung beweist[2]). Mit der völligen Ausbil-

1) Fischer v. Waldheim behauptet 16, wobei er allerdings noch die Möglichkeit des Abortirens im Auge hat (a. a. O. 363).

2) Das Gleiche hat Hofmeister an den Sporenmutterzellen von Equisetum beobachtet. (Vergl. Unters. S. 98.)

dung der Sporenmutterzellen geht die Resorption der inneren Wandschichten Hand in Hand, und es erscheint das Protoplasma der resorbirten Zellen als Epiplasma.

Leider nöthigen mich äussere Verhältnisse, diese Untersuchungen hier abzubrechen, und von einer genauen Darstellung der eigentlichen Sporenentwickelung Umgang zu nehmen. Die nächstliegende, hier noch zu erledigende Frage wäre wohl die, ob der Sporenbildung die Entstehung von Specialmutterzellen vorausgeht, oder nicht. Fischer's v. Waldheim Darstellung (a. a. O. 370) ist in dieser Hinsicht lückenhaft, und nur die Arbeiten Hofmeister's[1]) und Sanio's[2]) lassen wenigstens einen Analogieschluss auf die Entwickelung der Farnsporen ziehen. Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es auch hier, wie bei den Equisetaceen, nicht mit Specialmutterzellen im Sinne Nägeli's[3]), sondern mit solchen Specialzellen zu thun, denen gegenüber die Spore nicht als Zelle einer weiteren Generation betrachtet werden kann[4]).

Uebrigens berechtigen mich wohl auch die unvollständigen Resultate der vorliegenden Untersuchung dazu, die Entwickelung des Sporangiums und der Spore der Polypodiaceen als mit derjenigen der höheren Kryptogamen überhaupt, ganz besonders der Equisetaceen, in den wesentlichsten Zügen übereinstimmend zu bezeichnen. — Auch die von Mohl[5]) vermuthete Analogie des Farnsporangiums mit der Antherentheca der Phanerogamen findet, wenigstens was die Gesammtentwickelung der einmal gegebenen, selbstverständlich morphologisch sehr ungleichwerthigen, Anlage betrifft, damit ihre Bestätigung.

Herrn Professor Nägeli spreche ich für die gütige Leitung meiner Arbeit den herzlichsten Dank aus.

Walldürn, 21. März 1866.

---

1) Hofmeister, Vergl. Untersuchungen etc. S. 9, 72—75, 97 f., 103 f., 118 f. Idem, Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen etc. Pringsheim's Jahrb. III. 2. S. 283 ff.

2) Sanio, Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung der Sporen von Equisetum palustre. Bot. Ztg. 1856, Nr. 11 u. 12. Idem, Einige weitere Bemerkungen etc. Bot. Ztg. 1857, Nr. 39.

3) C. Nägeli, Zur Entwickelungsgeschichte des Pollens. Zürich 1842, S. 16.

4) Vgl. besonders Hofmeister, Vergl. Untersuchungen S. 75 und Nachträge etc. S. 283.

5) Mohl, Verm. Schriften S. 103.

Erklärung der Tafeln.

Abkürzungen:

sp = Sporangium.
par = Paraphyse.
gfb = Gefässbündel.
ep = Epidermis.
mg = Eingeschlagener Blattrand (Falsches Indusium).
bsw = Basalwand des Sporangiums.
Stom = Stomium.

Die Bezeichnung der Wände ergibt sich aus dem Texte.

(Bei den meisten Figuren habe ich, der Uebersichtlichkeit wegen, statt doppelter, nur einfache Contour gezeichnet und den Zellinhalt gar nicht berücksichtigt. Die Vergrösserung beträgt bei allen Figuren der Taf. XXI u. XXII, mit Ausnahme von XXI, 2, $^{350}/_{1}$.)

Taf. XX.

Blechnum occidentale L.

Fig. 1, 2, 3, 4. Schematische Darstellung der Theilungsvorgänge in der äussersten Schichte von Wandzellen. Fig. 1, 2, 3 die Seitenwandzellen in drei aufeinanderfolgenden Stadien gleichsam abgerollt. Fig. 4 die Deckenwandzellen von oben zeigend.

Aspidium trifoliatum Sw.

Fig. 5. Schematische Darstellung der Theilungen in der Centralzelle, behufs Bildung der Sporenmutterzellen. B gegen A um 120° nach links gedreht.

Taf. XXI.

Adiantum assimile Sw.

Fig. 1. Querschnitt durch den umgeschlagenen, fruchttragenden Blattrand. Aus der Epidermis entspringt ein Sporangium und eine Paraphyse.

Pteris hastata Sw.

Fig. 2. Vergr. $^{150}/_{1}$. Querschnitt durch den fertilen Blattrand mit Sporangium und Paraphyse.

Polypodium aureum L.

Fig. 3. Eine Epidermiszelle des Sorus hat das Sporangium als halbkugelige Ausbauchung angelegt.

Fig. 4. Die erste Querwand scheidet Epidermiszelle und Sporangiumsanlage.

Fig. 5. Bildung der Basalwand über der ersten Querwand.

Fig. 6, 6 a. Entstehung der Paraphyse aus den Epidermiszellen.

Fig. 7. Bildung der ersten Seitenwand (I) im jungen Sporangium.

Fig. 8. Die erste und zweite Seitenwand (I u. II) sind gebildet; A von der Seite, B von oben gesehen.

Fig. 9. Die drei ersten Seitenwände sind fertig. B gegen A um 60 ° nach rechts gedreht, C Ansicht von oben.

Fig. 10. Querschnitt des Sporangiumsstiels.

Fig. 11. Bildung der vierten (Decken-) Wand des Sporangiums.

Fig. 12. Erste Theilungen der Deckenzelle; Fig. 12 a Ansicht von oben.

Fig. 13. Weitere Theilungen der Wandzellen bis zur Anlegung des Ringes. Die fünf Figuren sind nach zwei Objecten in folgender Weise gezeichnet: B gegen A um 60 °, C gegen B um 150 °, D gegen C. um 30 ° nach links, gegen A um 120 ° nach rechts gedreht; E Ansicht von oben.

Nephrolepis exaltata Schott.

Fig. 14. Ein noch ganz junges (vergl. Fig. 8) und

Fig. 15. ein in der Anlegung des Ringes begriffenes Sporangium (vergl. Fig. 13 C).

Aspidium trifoliatum Sw.

Fig. 16. Sporangium nach Bildung der Wände v und h.

Blechnum occidentale L.

Fig. 17, 18, 19. Entwickelungszustände wie Fig. 12 u. 16.

Taf. XXII.

Blechnum occidentale L.

Fig. 1. Nahezu reifes Sporangium, von der dem Stomium gegenüberliegenden Seite gesehen.

Fig. 2. Reifes Sporangium, den Zellcomplex der ursprünglichen ersten Seitenwandzelle zukehrend.

Fig. 3. Gleicher Entwickelungszustand, um 180 ° gedreht.

Polypodium aureum L.

Fig. 4. Junges Sporangium mit noch ungetheilter Innenzelle. Optischer Längsschnitt.

Onoclea Struthiopteris Sw.

Fig. 5. Optischer Längsschnitt eines Sporangiums, in welchem sich die zweite Schichte von Wandzellen gebildet hat.

Nephrolepis exaltata Schott.

Fig. 6. Gleicher Zustand, von oben gesehen; die punktirten Linien bezeichnen die mittlere Einstellung.

Fig. 7. Optischer Längsschnitt eines Sporangiums, dessen zweite Wandzellenschichte sich durch horizontale und verticale Wände (H u. V) getheilt hat.

Aspidium trifoliatum Sw.

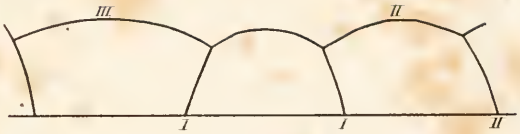
Fig. 8. Ein Zustand der Fig. 7 entsprechend; die ausgezogenen Linien zeigen die, bei oberster Einstellung sichtbaren, äusseren Wandzellen, die Linien V u. H die, bei etwas tieferer Einstellung hervortretende, Theilung der inneren Wandzellen, die übrigen punktirten Linien den optischen Längsschnitt.

Fig. 9. Theilung der inneren Wandzellen durch tangentiale Wände (t); in der Centralzelle sind die ersten Theilungen zur Bildung der Sporenmutterzellen aufgetreten. B zu A, C zu B um 120° links gedreht; A, B, C entsprechen stets der Flächenansicht einer der 3 Seiten der Centralzelle, bei mittlerer Einstellung, sind also optische Längsschnitte. (Bezeichnung der Wände wie XX, 5.) D ein ähnlicher, wenig jüngerer Zustand, bei mittlerer Einstellung von oben gesehen (also optischer Querschnitt).

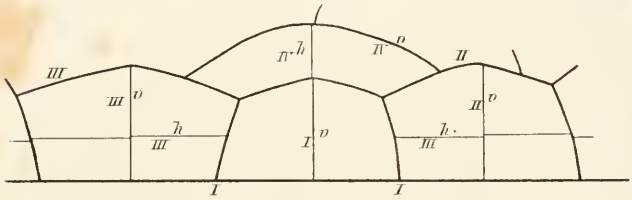
Fig. 10. Ein Sporangium mit fertig gebildeten, aber noch nicht aus ihrem Zusammenhang gelösten Sporenmutterzellen, von oben gesehen; von den inneren Wandschichten ist schon eine aufgelöst. (Ohne Berücksichtigung der, bei oberster Einstellung erscheinenden, äusseren Randzellen gezeichnet.)

Fig. 11, 12. Gruppen von Sporenmutterzellen, die zusammenhängend aus dem halbreifen Sporangium herausgetreten sind.

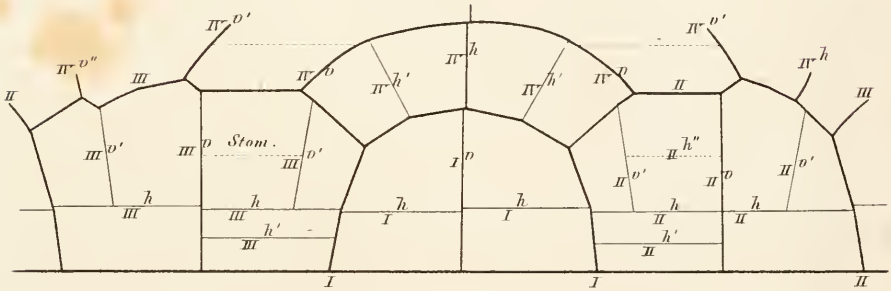
1.


III
II
I
I
II

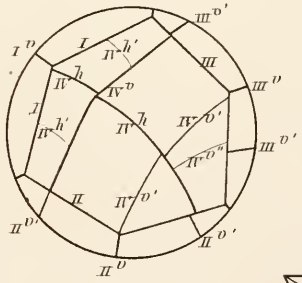
2.


III
II
IV h
IV v
III v
II v
III h
I v
III h
I
I

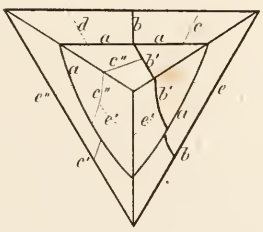
3.


IV v'
IV v''
III
II
IV v
IV h
IV h'
IV h'
IV v
IV v'
IV h
II
III
III v'
III v
Stom.
III v'
I v
II h''
II v'
II v
II v'
III h
III h
I h
I h
II h
II h
III h'
II h'
I
I
II

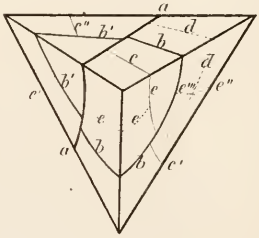
4.

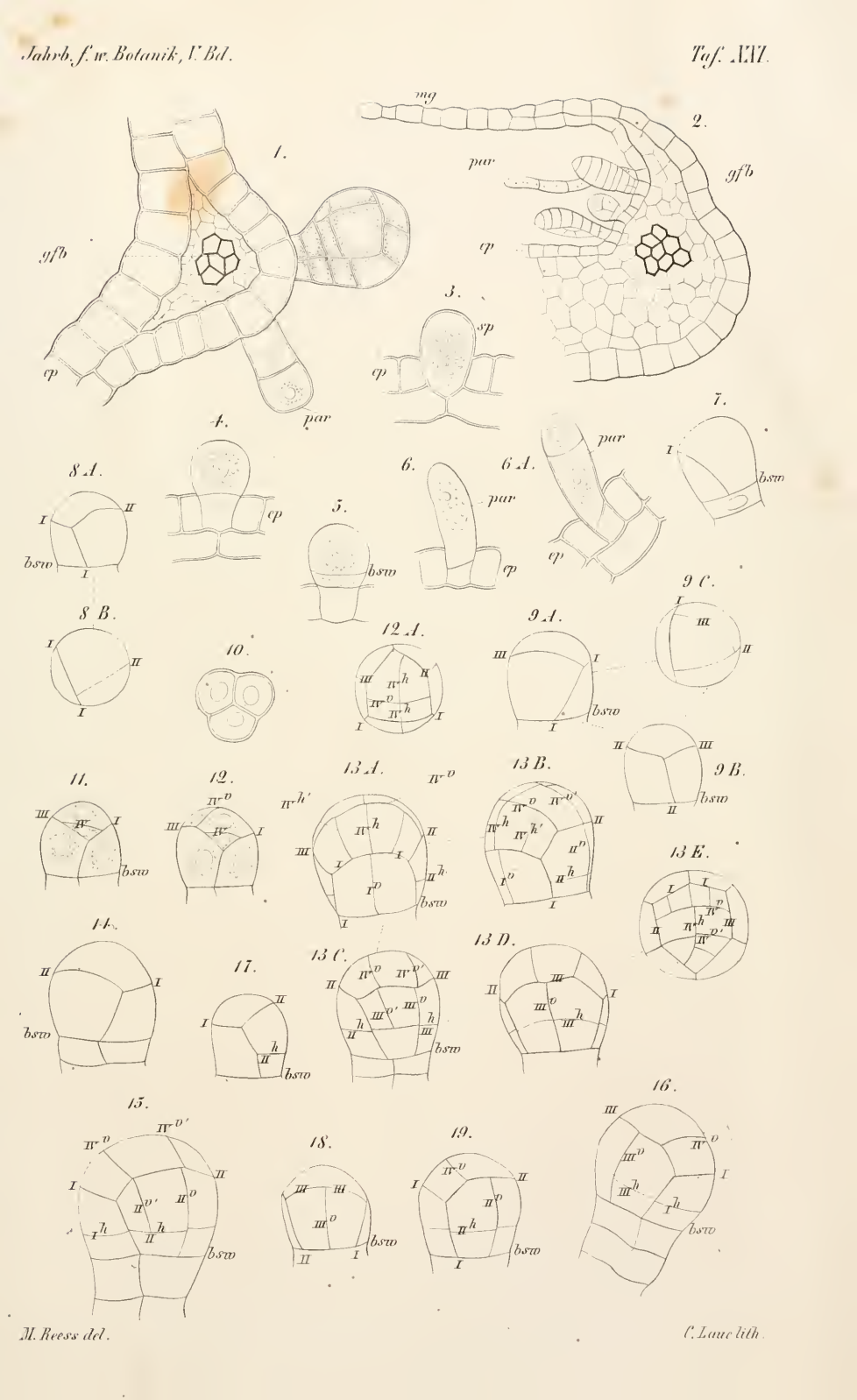

III v'
I v
I
IV h'
III
IV h
IV v
III v
I
IV h'
IV h
IV v'
IV v''
III v'
II
IV v'
II v'
II v'
II v

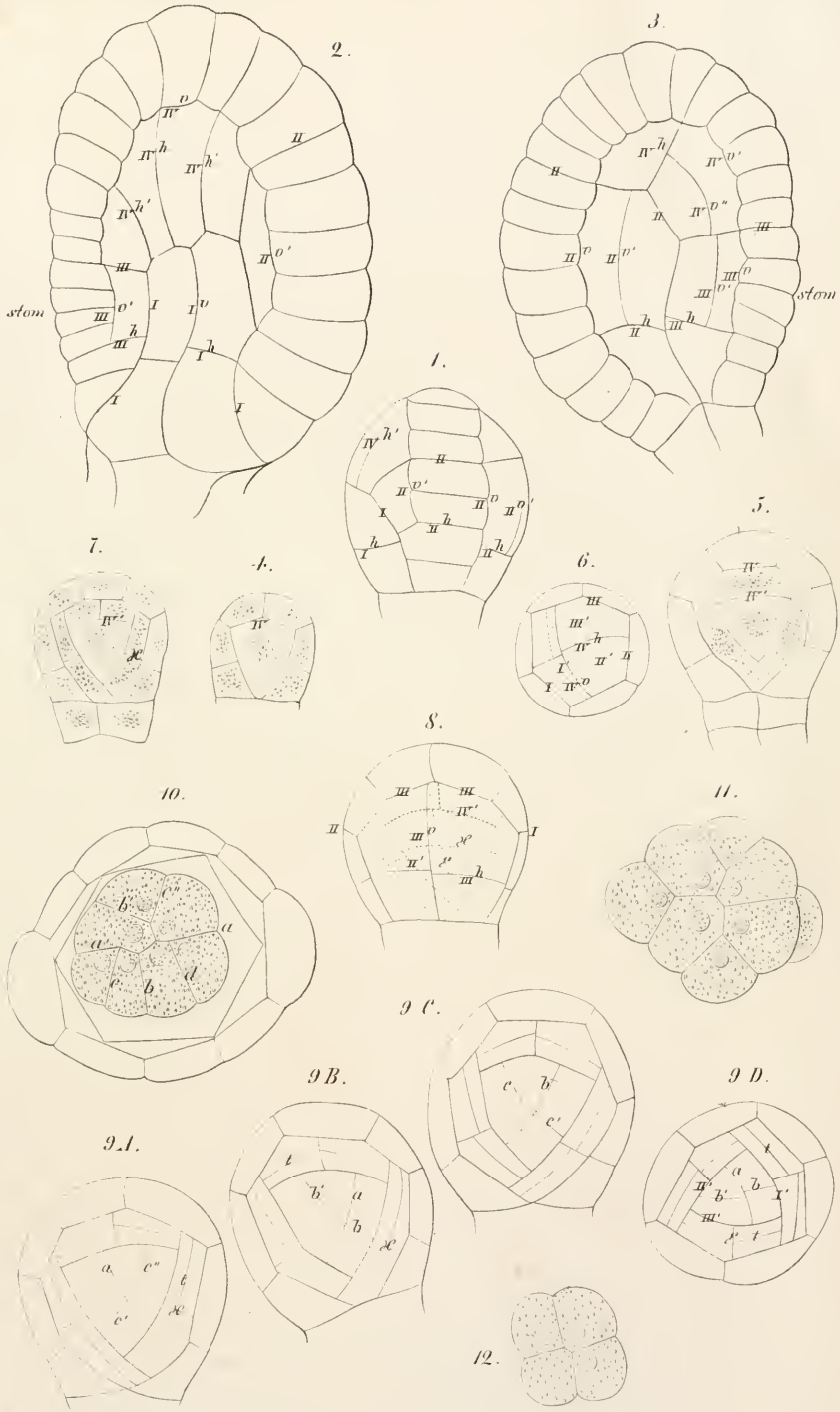
5 A.


d
b
a
a
c
a
c''
b'
e''
c'''
b'
e
e'
e'
c'
b

5 B.


a
c''
b'
d
b
c
d
b'
c'
e
c'''
c''
e
e'
a
b
b
c'


1.
2.
3.
4.
5.
6.
6 A.
7.
8 A.
8 B.
9 A.
9 B.
9 C.
10.
11.
12.
12 A.
13 A.
13 B.
13 C.
13 D.
13 E.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
mg
par
gfb
cp
sp
bsw
M. Reess del.
C. Laue lith.


2.
3.
1.
stom
stom
4.
5.
6.
7.
8.
9 A.
9 B.
9 C.
9 D.
10.
11.
12.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1866-1867

Band/Volume: 5

Autor(en)/Author(s): Reess Maximilian [Max]

Artikel/Article: Zur Entwickelungsgeschichte des Polypodiaccensporangiums. 217-237