

Die Entwicklung des Embryo von *Asplenium Shepherdii* Spr.

Von **F. Vouk**,

stud. phil. in Graz.

(Mit 3 Tafeln.)

1. Einleitung.

Man pflegt in der Regel derartigen entwicklungsgeschichtlichen Abhandlungen eine historische Skizze voranzuschicken, in welcher die Recapitulation der wichtigsten auf den Gegenstand Bezug habenden Resultate aufgenommen wird. Es soll damit gezeigt werden, dass man an die schon geschaffene Basis anknüpfen und die Arbeit dort wieder aufnehmen will, wo sie die Vorarbeiter gelassen haben.

Ich vermeide absichtlich diese gewöhnliche Einleitung aus verschiedenen Gründen. Es fehlt einerseits an ähnlichen Angaben nicht; ich verweise auf Kny,¹ Kienitz-Gerloff² und Andere; man müsste also nur allbekannte Sachen wiederholen, und anderseits ist es in der That äusserst schwierig, aus der diesbezüglich umfangreichen Literatur feststehende, allgemein gültige und als Thatsachen begründete Punkte hervorzuheben, da es über die ersten Entwicklungsstadien des Farnembryo und über die morphologische Deutung seiner Urzellen fast eben so viele Ansichten als Autoren gibt.

Ich fand es daher für zweckmässiger, die in der Literatur schon verzeichneten, mit meiner Beobachtung übereinstimmenden

¹ Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an *Ceratopteris thalictroides* Brongn. Nova acta A. L. C. Bd. XXXVII, Nr. 4, 1875.

² Über den genetischen Zusammenhang der Moose mit den Gefässkryptogamen und Phanerogamen. Vorgetragen in der Hamburger Naturforscherversammlung, Sitzung vom 19. September. Separatabdruck aus der Botanischen Zeitung 1876, Nr. 45.

Angaben im Texte entsprechend zu würdigen und eventuell zu bestätigen. Offen gestanden, enthält diese meine vorliegende Arbeit fast keinen einzigen Satz, der nicht schon anderen Ortes ausgesprochen worden wäre; ob nichtsdestoweniger meine Untersuchung der Wissenschaft zu Gute kommen könne oder nicht, darüber möge der verehrte Leser entscheiden.

Bevor ich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen übergehe, will ich doch drei Punkte einer möglichst eingehenden Vorbesprechung unterziehen.

a) Vor Allem ist die Frage nach den Ursachen, welche einheitliche und übereinstimmende Untersuchungsergebnisse verhinderten, die zunächst liegende.

Es ist Jederman bekannt, dass das Untersuchungsmateriale, welches man zum Studium der Farnembryologie benöthiget, wesentliche und nicht leicht zu beseitigende Schwierigkeiten darbietet. L. Kny¹ äussert sich darüber folgendermassen: „Die Pflanze (*Ceratopteris thalictroides*) bietet für die Untersuchung vor der grossen Mehrzahl der Farnkräuter den Vortheil, dass sie einjährig ist und ihre Entwicklung von der Keimung der Spore bis zur Reife der letzten Fruchtwedel im Laufe mehrerer Monate abschliesst. Auch sonst ist sie durch die Schlankheit ihres Vegetationskegels, die relative Sparsamkeit der die jungen Wedel bedeckenden Spreuschuppen und die Durchsichtigkeit ihrer Gewebe ein besonders günstiges Object. Begünstigt wird die Untersuchung ferner durch den sparsamen Chlorophyllgehalt der den Embryo umgebenden Vorkeimzellen. Man ist hierdurch des mühsamen und zeitraubenden Herauspräparirens überhoben und kann das viel einfachere Verfahren anwenden, die Gewebe durch chemische Mittel durchsichtig zu machen.“

Gerade entgegengesetzt bezüglich der zuletzt als geeignet bezeichneten Methode lautet die Ansicht Hanstein's,² welcher behauptet, dass das Freipräpariren „die einzige Methode ist, durch welche man die Zelltheilung und Entwicklung des Keimes sicher und ohne Zweifel unterworfen zu bleiben verfolgen kann“. „Ich halte dies nicht nur für *Marsilia*, welche

¹ Parkeriaceen. Nova acta, pag. 6.

² J. f. w. Bot. Bd. IV, pag. 224.

einen völlig kreisrunden und regelmässigen Vorkeim hat, sondern auch für andere Gefässkryptogamen aufrecht und nur diese Methode ist es, welche einen Beobachter zu sicheren naturgetreuen Schilderungen führen kann, alles Andere ist mehr weniger Vermuthung.“

Halten wir noch die Thatsache fest, dass die vorwiegende Mehrzahl der Farne Prothallien liefert, welche ein höchst ungünstiges Verhältniss zwischen der Anlage von Archegonien und Erzeugung von Embryonen ergeben, so dürfte die Angabe einer Methode, nach welcher man so ziemlich sicher jeden gefundenen Embryo der Beobachtung unterziehen kann, gar nicht unerwünscht sein.

Ich legte die Prothallien mit ihrer Lichtseite an den Objectträger und durchmusterte unter einem Präparirmikroskope sämtliche Archegonien, um zu sehen, ob sie einen Embryo führen oder nicht, was in kurzer Zeit, nach einer kleinen Übung in der Beurtheilung ihrer gegenseitigen Grössenverhältnisse, erkannt werden kann.

Wenn man, wie gewöhnlich, zur Untersuchung Alkoholmaterial benützt und die Objecte durch Zusatz von etwas Kalilösung aufhellt, gelingt es bei einiger Übung leicht, selbst zweizellige Embryonen enthaltende Archegonien von unbefruchtet gebliebenen zu unterscheiden.

Ich nahm darauf dieses, einen Embryo tragende Prothallium, richtete seine Längsachse möglichst genau in die Richtung von rechts nach links und schnitt mir mit einer gut geschliffenen Nadel, sehr nahe an der Archegoniummündung vorbeifahrend, die eine Prothalliumhälfte weg; ein zweiter, mit dem ersten parallel geführter, auch in die Wachstumsachse des Prothalliums fallender und möglichst knapp an der zweiten Seite des Archegoniums gelegter Schnitt gab mir einen Streifen, worin das Archegonium mit der befruchteten Eizelle lag.

Es hängt nur von der bereits erworbenen Geschicklichkeit des Präparators und auch von der Wahl des zu untersuchenden Objectes ab, ob die so herausgeschnittenen Streifen gleich zur Beobachtung geeignet erscheinen oder nicht. Man kann, eine sichere Führung des Schnittes und gute Präparirinstrumente vorausgesetzt, in kurzer Zeit die Übung bekommen, sich

Präparate anzufertigen, welche, selbst bei sehr jungen Stadien, nicht mehr als eine einzige den Embryo seitlich noch umhüllende Zellschichte aufweisen (Fig. 36, Taf. I).

So dünne Präparate dürften für gewisse Farnarten schon durchsichtig genug sein, um sie bei durchfallendem Lichte untersuchen zu können. Bei unserer Art hingegen war das den Embryo umhüllende, kleinzellige Prothalliumgewebe dicht mit Zellinhalt gefüllt und dazu noch die Zellenwände so tief gebräunt, dass es mir unmöglich gemacht wurde, den Aufbau des Embryo mit aller Sicherheit zu erkennen.

Ich war in Folge dessen gezwungen, das Präparat mit Hilfe chemischer Mittel durchsichtig zu machen. Nach verschiedenen und zahlreichen Versuchen zeigte es sich, dass folgende Behandlung am sichersten zu einem günstigen Resultate führt:

Man lässt das Präparat eine Zeit lang in Kali liegen. Die Dauer der Einwirkung, wie die Stärke des Kali muss für jede Art speciell, sowie für verschiedene Entwicklungsstufen derselben Art versuchsweise ausgemittelt werden. Ich liess einzelne Präparate 24—48 Stunden und selbst darüber in concentrirter Kalilauge liegen, wusch sie dann mit destillirtem Wasser aus und kochte dieselben nachher möglichst sorgfältig und abwechselnd in Kali und Wasser einige Male aus. Das Kochen hat im siedenden und dabei noch bei möglichst hohem Drucke siedenden Wasser, beziehungsweise Kali, durchgeführt zu werden. Ich legte daher das Präparat auf den Objectträger und überdeckte dasselbe mit einem Deckgläschen, welches durch der jeweiligen Dicke des Embryo angepasste Korklamellen unterstützt wurde, so dass letzterer in diesem mit Kali oder Wasser angefüllten Raume ohne Schwierigkeit hin und her schwimmen konnte.

Beim Erwärmen muss man wohl darauf achten, dass die Wärme sehr langsam zugeführt wird, weil beim plötzlichen Erhitzen entweder das Glas springen oder bei rapider Dampfbildung das Deckgläschen abgetragen und das Object selbst mitgerissen werden kann. Regulirt man nun die Wärmezufuhr derart, dass die Flüssigkeit langsam siedet und localisirt durch entsprechende Neigung die Richtung der entweichenden Bläschen, so kann das Präparat so lange gekocht werden, bis sich die Flüssigkeit durch den austretenden Farbstoff dermassen getrübt

hat, dass man den Bewegungen des Objectes nicht mehr mit dem Auge zu folgen im Stande ist. Man wäscht die verunreinigte Flüssigkeit aus, sieht sich allenfalls das Präparat unter dem Mikroskope an und kocht es auf diese Weise weiter, bis man die erwünschte Durchsichtigkeit erreicht. Dann wird das Präparat ins Wasser oder später Glycerin gelegt und untersucht.

Diesem Verfahren verdanke ich eine Reihe schöner Präparate und genauer Zeichnungen bei Mitteleinstellungen, die man sonst von einer schon ziemlich erwachsenen Farnpflanze wohl nur mit Hilfe der weniger zuverlässigen und immerhin noch schwierigeren Schnittmethode anfertigen könnte.

Es verdient noch erwähnt zu werden, dass der Embryo von *Asplenium Shepherdii* gleich in den ersten Jugendstadien sowohl gegen mechanische als chemische Einwirkungen äusserst resistent ist. Oft mussten die durch das Kochen gänzlich macerirten Korklamellen gewechselt werden, bis sich das Gewebe des Embryo entfärbte, der noch immer eine hinlängliche Festigkeit besass, um durchstudirt und einige Male abgezeichnet werden zu können. Diese Thatsache verdient ein um so höheres Interesse, als Hanstein¹ für *Marsilia* gerade das Gegentheil behauptet.

Man kann daher vermuthen, dass es auch in der Gruppe der Farne empfindlichere Embryonen geben wird, als sie *Asplenium* aufweist, welcher Umstand beim oben angegebenen Aufhellungsverfahren berücksichtigt werden müsste.

b) Der zweite Punkt betrifft die Orientirung des Embryo und seiner Organe.

Bekanntlich war es Hofmeister, welcher die Lage des Embryo, d. h. die Lage seiner Urzellen für die künftigen Organe, nach der Stellung derselben zur Archegoniummündung bestimmte und darauf die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Phanerogamen und Gefässkryptogamen zu stützen versuchte. Es gibt noch heute hervorragende Männer, welche dieses Bestimmungsprincip noch anerkennen, dasselbe sogar für die vergleichende Embryologie mit Vortheil anzuwenden glauben.

Fasst man sämtliche wissenschaftlichen Errungenschaften zusammen, so geht für das Verhältniss der gegenseitigen Stellung

¹ Jahrb. f. w. Bot. Bd. IV, pag. 225.

des Embryo und des Archegoniumhalses so viel hervor, dass bei verschiedenen Gruppen die Organe am Embryo zur Archegoniummündung verschieden orientirt erscheinen, und dass selbst bei nahe verwandten, ja selbst innerhalb derselben Pflanzenart diesbezüglich nicht unbedeutende Verschiedenheiten herrschen können.

Dafür einige Beispiele:

Nach Hofmeister's¹ eigener Erklärung weicht *Salvinia natans* in dieser Beziehung einerseits von allen anderen Gefäßkryptogamen ab und anderseits ersehen wir aus seinen,² wie auch aus N. Pringheim's³ Zeichnungen, dass selbst verschiedene Individuen dieser Art hierin nicht übereinstimmen. Dieselbe Bemerkung finden wir bei J. Hanstein⁴ für *Marsilia*.

Viel überzeugender wirkt die Stelle Hofmeister's, worin er die Neigungsverhältnisse des ersten Wedels zur Archegoniumachse für *Isoetes lacustris*⁵ bespricht; er sagt: „Der erste Wedel spreizt entweder rechtwinkelig⁶ von der Längsachse des Archegoniums und des Embryo oder er strebt aufwärts⁷ oft in so spitzem Winkel, dass sein Scheitel in die obere Wölbung der Centralzelle des Archegoniums sich drängt. Dieser Fall ist der häufigste; sehr selten dagegen richtet sich der Wedel abwärts⁸ gegen das Centrum des Prothalliums.“

Hofmeister hielt diese Verschiedenheit für eine Folge nachträglicher Wachsthumsverschiebungen, ist also der Ansicht, dass die Anlage der Organe in allen Fällen dieselbe gewesen wäre. Es ist aber ebenso berechtigt die Annahme, dass schon in der Anlage der Grund zur verschiedenen Orientirung des ersten Wedels gelegen gewesen sei, dass also dieselbe ihren Grund in einer verschiedenen Lage von dessen Mutterzelle am Embryo (gegen die Archegoniummündung) gehabt hätte.

¹ Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen. Bd. 2.

² Beiträge z. K. d. G. Bd. 2, Taf. XIII, Fig. 14—17.

³ J. f. w. B. Bd. 3, Taf. XXVIII, Fig. 2, 4, 6, 8.

⁴ J. f. w. Bot. Bd. 4, pag. 229.

⁵ Beiträge z. K. d. G. Bd. 1, pag. 134.

⁶ Beiträge z. K. d. G. Bd. 1, Taf. III, Fig. 13.

⁷ Beiträge z. K. d. G. Bd. 1, Taf. III, Fig. 3.

⁸ Beiträge z. K. d. G. Bd. 1, Taf. III, Fig. 7.

Ich führe nur noch zwei Fälle an; der eine berührt die Farne, der zweite die Equisetaceen:

Aus allen bisherigen Beobachtungen geht die Thatsache hervor, dass bei den Farnen die Wachstumsrichtung des ersten Wedels in seinen jüngsten Stadien in der Mehrzahl der Fälle mit jener des Prothalliums gleichsinnig zusammenfällt. Nun zeichnet aber Hofmeister¹ auch einen Fall, wo der erste Wedel gegen den mit Rhizoiden besetzten Prothalliumgrund gerichtet ist.

Bei den Equisetaceen ist die Neigung der ersten Wand zur Längsachse des Archegoniums auch nicht constant; nach Hofmeister bildet sie mit ihr einen rechten, nach Sadebeck's² vor Kurzem publicirten Angaben einen spitzen Winkel. Bezüglich der ferneren Differenzirung sagt Sadebeck Folgendes: „In ihrer Orientirung im Archegonium, sowie in ihrer weiteren Entwicklung zeigen jedoch die Embryonen der Schachtelhalme eine auffallende Verschiedenheit von denen der Farne, indem gerade umgekehrt, wie bei letzteren der dem Archegoniumhalse zugewendete Quadrant zum Stammscheitel sich ausbildet, der vom Archegoniumhalse abgewendete dagegen zur ersten Wurzel. Bei beiden Familien ist mit Ausnahme dieser Drehung des Embryo eine vollständige Übereinstimmung in der Orientirung der ersten Theilungswände vorhanden.“

Alle diese Fälle sprechen offenbar dafür, dass der Embryo vom Archegonium in keiner Weise bezüglich der Organentwicklung beeinflusst wird. Das Prothallium dürfte jedoch, weil ja der Embryo nutritiv an dieses gebunden ist, nicht ohne Einfluss auf die Ausbildung des Fusses bleiben.

Schliesslich wollen wir noch unseren Standpunkt, den wir diesen Verhältnissen gegenüber einnehmen wollen, kurz erörtern.

Wir betrachten vorderhand die Flächen des Prothalliums und seine Wachstumsrichtung als Orientierungsmittel, stellen uns dabei vor, dass das Prothallium genau horizontal wächst und richten seine Längsachse so, dass dessen mit Rhizoiden besetzter Grund nach rückwärts, der fortwachsende Scheitel nach vorne gelegen erscheint. Was wir in dieser Stellung am Pro-

¹ Taf. III, Fig. 1, Beiträge 2.

² Bot. Zeitung Nr. 3, 1877.

thallium rechts, links, vorn, hinten und oben unten nennen, wollen wir auch auf den Embryo übertragen. Wir verwahren uns zwar dagegen, diese Orientirung als die natürliche auszugeben, betrachten sie doch für einzelne Specialabhandlungen als ein hinlängliches und vollkommen ausreichendes Anschauungsmittel.

Ganz anders gestaltet sich das Verhältniss bei vergleichend-embryologischen Betrachtungen. Hier müssen wir der Übersichtlichkeit halber alle diese Vorstellungen ganz fahren lassen und nur die Embryonen für sich, ohne alle Rücksicht auf ihre Lage zum Prothallium so aufstellen, dass die erste Wand bei sämmtlichen in eine vorderhand noch unbestimmte Ebene fällt und alle ihre gleichwerthigen Organe gegen denselben Himmelsstrich gewendet sind, wie es seinerzeit auch Kienitz-Gerloff that, weil man auf anderen Wegen zu einer klaren Einsicht über die thatsächlichen übereinstimmenden morphologischen Verhältnisse, die allen Embryonen eigen sind, nur sehr schwer gelangen kann. Bezüglich des Zusammenfallens der ersten Wand mit der Horizontalebene schliessen wir uns an den eben genannten Forscher um so lieber an, als wir schon jetzt einige Anhaltspunkte haben, vermuthen zu können, dass letztere Aufstellung die natürliche sein dürfte, dass also der Embryo, mit anderen Worten, gleich in seiner ersten Theilung schon von der Schwere abhängig sei, welche Behauptung doch, da die darüber angestellten Versuche noch keine befriedigenden Resultate ergaben, der Zukunft vorbehalten bleiben muss.

c) Endlich hätten wir noch, als unseren dritten Punkt, das Verhältniss zu erörtern, welches zwischen der Zeitfolge der ersten Wände und der Differenzirung des Embryo besteht.

Man liest allgemein, dass die ersten Theilungsschritte für die Morphologie des Embryo von wesentlicher Bedeutung sind und gibt sich alle Mühe, ihre Aufeinanderfolge zu bestimmen.

Wir müssen zwar diesen Untersuchungsgang nicht gering-schätzen, er gehört zu jeder halbwegs genauen Arbeit, können aber wieder nicht in Abrede stellen, dass ein Theilungsschritt in der Eizelle möglicher Weise auch durch Zufälligkeiten beeinflusst werden könnte, dass also die morphologische oder anatomische Gliederung des Embryo nicht unbedingt mit der Theilungsfolge

übereinzufallen braucht, dass sich, mit anderen Worten, zwischen zwei morphologisch gleichwerthige Theilungsschritte zweier entfernter oder auch auf gleicher Stufe im Systeme stehenden Embryonen auch solche einschieben können, die irgend eine andere Bedeutung haben und z. B. als Folge mechanischer Einflüsse, der Vererbung oder Anpassung u. dgl. zu halten sein werden, was darin begründet erscheinen muss, dass alle diese Wände dort und dann verschwinden, wo und wann die ihr Erscheinen bedingenden Umstände nicht mehr vorhanden sind.

Man wäre geneigt, z. B. das Spitzenwachsthum eines Laubmoosembryo mittelst zweischneidiger Scheitelzelle als einen wesentlich verschiedenen Vorgang von jenem, nach welchem sich der Lebermoosembryo mit seiner vierzelligen Scheitelzellengruppe aufbaut, zu bezeichnen, wo sich doch beide Gebilde in anatomischer Hinsicht so nahe verwandt sind, dass man einen wesentlichen und durchgreifenden Unterschied zwischen ihnen derzeit wohl nicht gar leicht zu finden im Stande ist. Vergleicht man doch alle jene Wände mit einander, welche in beiden Fällen Zellen abschneiden, welche die Längsachse des Embryo zu verlängern bestimmt sind, so dürfte der eine Typus nur als ein specieller Fall des andern erscheinen. Während nämlich die Theilungen der Eizelle eines Lebermooses vor Allem auf ein allseitiges Breitenwachsthum hinzudeuten scheinen, tritt beim Laubmoosembryo ein energisches Spitzenwachsthum in den Vordergrund, beide Gebilde sind an Querschnitten in einer gewissen Höhe unter dem Scheitel absolut gleich gebaut und erreichen nur auf verschiedenen Wegen dasselbe Differenzierungsprincip.

Um nur noch ein einziges Beispiel anzuführen, wollen wir erwähnen, dass man für den Farnembryo die Differenzirung desselben nach Kugelquadranten, respective Kugeloctanten für so wichtig hält, dass man fast allgemein schon diese Zellen als Urmutterzellen seiner Organe auffassen zu müssen glaubt. Abgesehen von der, für die thatsächlichen stereometrischen Vorstellungen nicht besonders gut gewählte Versinnlichung dieser Theilungsweise des Embryo, werden wir weiter unten doch sehen, dass die Embryonen unserer Gefässkryptogamen einerseits unter sich und andererseits auch zu den Leber- oder Laub-

moosen viel deutlichere Anzeichen der gegenseitigen Nebeneinanderreihung, respective Über- und Unterordnung von Zellcomplexen aufweisen, als man dies bisher anzunehmen geneigt war; dabei müssen wir aber nicht die morphologische Gleichwerthigkeit der Zeitfolge der einzelnen Theilungsschritte identifiziren.

Wir wollen daher einen Unterschied in der Beurtheilung der mehr oder weniger wichtigen Theilungsacte derart aufstellen, dass wir nur auf jene Wände unser besonderes Augenmerk richten, welche für diesen eben vorliegenden speciellen Fall, also morphologisch oder anatomisch, die Hauptrolle spielen, und wollen als morphologisch wichtige Wände jene bezeichnen, die am Embryo, ohne alle Rücksicht ihrer gegenseitigen Aufeinanderfolge, als Grenzscheiden von Organen fungiren, während wir unter anatomisch wichtige alle jene subsummiren, die verschiedene Gewebesysteme im Innern eines Organes von einander trennen.

2. Entwicklung des Embryo.

Ich übergehe nun zum eigentlichen Gegenstande meiner Abhandlung.

Ich bekam noch im Vorjahre im hiesigen botanischen Institute vom Herrn Professor Dr. H. Leitgeb die Aufgabe, die Entwicklung irgend eines Farnembryo zu studiren, die morphologische Bedeutung seiner Urzellen für die ersten Organe zu bestimmen, sowie die Art und Weise dieser Differenzirung festzusetzen. Nach vielen, leider vergeblich gebliebenen Versuchen, dies an *Lomaria* oder *Gymnogramme* durchzuführen, wandte ich mich an *Asplenium Shepherdii* und kam zu diesen hier niedergelegten Resultaten. Für das Materiale, welches mir sogleich angewiesen wurde, für die wohlwollende Theilnahme und endlich für die ganze bisher einschlägige und mir zur Verfügung gestellte Literatur habe ich dem Herrn Professor öffentlich meinen innigsten Dank auszusprechen.

Die unmittelbare Folge der Befruchtung ist bekanntlich der Beginn der Weiterentwicklung der Eizelle, und überdies soll aber, selbst nach den jüngsten Angaben Bauke's,¹ auch in den

¹ Jahrb. f. w. Bot. Bd. X, pag. 89.

umliegenden, die Eizelle ringsumschliessenden Zellen des Prothalliumgewebes ein Vegetationsaet angeregt werden, der einerseits zur Schliessung des Archegoniums und anderseits zur Bildung eines, den Embryo später lange noch umhüllenden Mantels führt, den man gewöhnlich mit Archegonium- oder Bauchhülle bezeichnet.

Für *Salvinia natans* lesen wir bei Pringsheim:¹ „Kurze Zeit, nachdem die Canalzelle sich entleert hat, beginnen die umgebenden Schlusszellen sich wieder nach innen auszudehnen, und hierdurch verengt sich — gleichgiltig, ob inzwischen die Befruchtung erfolgt ist oder nicht — der ursprünglich ziemlich weite Canal bis auf das geringe Lumen, welches er bei alten, geöffneten Archegonien zeigt.“

Diese bei *Salvinia natans* von der Befruchtung unabhängige Schliessung des Archegoniums dürfte eine allgemeinere Erscheinung sein.

Ein nur zufällig erhaltenes Präparat (Fig. 13, Taf. II) zeigte mir, dass auch die Bildung der Bauchhülle schon vor der Befruchtung ihren Anfang nehmen kann, und die Abbildungen der ersten Tafel beweisen zur Genüge, dass der jeweilige Entwicklungsgrad des Embryo in keinem nothwendigen Wechselverhältniss zur Mächtigkeit der Archegoniumhülle steht.

Fig. 1, Taf. I besitzt schon eine zweischichtige Hülle. Das geöffnete Archegonium und der bisquitförmig gestaltete Inhalt der Eizelle würden eine vorausgegangene Befruchtung und Einleitung der ersten Zelltheilung vermuthen lassen; wohingegen der auf Fig. 4*a* und 4*b* gezeichnete Embryo schon vierzellig ist, seine Archegoniumhülle doch nur eine einzige Lage von Zellen aufweist. Vergleichen wir die Figuren 4, 5 und 6, Taf. I bezüglich der Archegoniumhüllen mit einander, so sehen wir, dass Fig. 6*a* mit ihrem zwölfcelligen Embryo von jener Fig. 4*a* hauptsächlich darin abzuweichen scheint, dass ihre Archegoniumhülle zahlreichere Radialtheilungen erfahren hat, welche den Raum, worin der grösser gewordene Embryo liegt, in der That auszudehnen geeignet sind. Ferner ist der Embryo auf Fig. 5, Taf. I nur achtzellig, aber seine Umhüllung ist, schon nach dem Augenmasse

¹ Jahrb. f. w. Bot. Bd. III, pag. 523.

beurtheilt, weiter fortentwickelt, als jene in Fig. 6a, Taf. I, wo der Embryo weiter entwickelt erscheint.

Da wir oben (Fig. 13, Taf. II und Fig. 1, Taf. I) gesehen haben, dass die Tangentialwände vor und kurz nach der Befruchtung viel häufiger sind, als die, erst mit der fortschreitenden Entwicklung der Eizelle zunehmenden Radialwände, so könnten wir daraus einerseits auf die mehr unabhängige Schichtenvermehrung der Archegoniumhülle und anderseits auf die durch den wachsenden Embryo verursachte Auseinanderziehung derselben schliessen.

Die von der Befruchtung unabhängigen Wachstumsvorgänge in der Archegoniumhülle können naturgemäss nicht ohne Einfluss auf den sich entwickelnden Embryo bleiben. Es scheint mir die Ansicht sehr wahrscheinlich zu sein, es sei jene unbestimmte Anzahl der Tangentialwände bei verschiedenen, gleich alte Embryonen bergenden Archegonien auf die frühere oder spätere Öffnung des Archegoniums, beziehungsweise auf die frühere oder spätere Befruchtung der Eizelle zurückzuführen.

Wir wollen bei dieser ebenso interessanten als schwierigen Frage nicht länger verweilen und begnügen uns heute nur damit, zu constatiren, dass die Entwicklung des Embryo nicht unabhängig von seiner Umhüllung vor sich gehen kann, dass zwischen dem Embryo und dem Archegonium ein, schon a priori leicht zu begreifendes Wechselverhältniss besteht, welches sehr variabel sein kann, und dass in Folge dessen verschiedene Embryonen nicht nur bei verschiedenen Pflanzengruppen, sondern selbst bei verschiedenen Individuen derselben Art an verschiedene Existenzbedingungen stossen, welche jedem Individuum für sich verschiedene Anpassungsmerkmale aufzudrücken geeignet sind.

Die Eizelle bekommt noch vor ihrer Theilung, übereinstimmend mit allen bisherigen Beobachtungen, eine eiförmige Gestalt (Fig. 1, Taf. I). Die Längsachse dieses Eies fällt mit jener des Prothalliums in der Mehrzahl der Fälle annähernd zusammen.

Die erste Wand scheint in den bei weitem meisten Fällen fast immer senkrecht auf der Längsachse der Eizelle zu stehen (Fig. 3, 4, 6, Taf. I) und fällt nach der bisherigen Ausdrucksweise wieder nur ungefähr in die Achse des Archegoniums, wobei aber, wie die Figuren 2, 3, 4, 5, 6, Taf. I zeigen, nicht unbedeutende

Schwankungen vorkommen. Doch muss betont werden, dass diese Abweichungen denn doch das Gemeinsame haben, dass bei allen von mir beobachteten Fällen der dem Archegoniumhalse zugewendete Rand dieser Theilungswand nach dem Scheitel des Prothalliums (und nie nach seinem Grunde) verrückt erscheint.

Über die morphologische Bedeutung dieser ersten Wand drückt sich Hanstein¹ für *Marsilia* folgendermassen aus: „Die Urzelle theilt sich in zwei in entgegengesetzter Richtung fortvegetirende Scheitelzellen, die Stamm- und Wurzelzelle. Verbindet man die Scheitelwölbung der Stammscheitelzelle mit der der Wurzelscheitelzelle, so hat man die etwas geneigte ideale Richtung der liegenden Hauptachse des Keimes, dessen Vegetationsgrundfläche die neutrale Hauptscheidewandebene ist.“

Da dieser Satz vollinhaltlich auch für *Asplenium* gilt, begnügen wir uns mit dessen Anführung und fügen noch hinzu, dass es vielleicht entsprechender wäre, den Begriff „neutrale Hauptscheidewandebene“ (Hanstein) mit Basalwand zu vertauschen, da die erste Wand nach Hanstein's eigener Erklärung die Bedeutung einer Vegetationsgrundfläche für die beiden in entgegengesetzter Richtung fortwachsenden Scheitelzellen besitzt.

Diese höchst wichtige, zuerst von Hanstein gefundene, aber später unbeachtet gebliebene Thatsache, dass die Eizelle durch die erste Wand in zwei neue Scheitelzellen, die eine für den Stamm, die andere für die Wurzel, zerfällt, ist fast die einzige allgemein verwertbare Errungenschaft, die man bis heute in der Embryologie gemacht hat; ihre Analoga finden sich durch alle Pflanzenklassen hindurch erhalten und die Bedeutung der ersten Wand als Basalwand verschwindet auch dann nicht, wenn sie zur Achse des Archegoniumhalses eine andere oder jede beliebige Neigung erhält.

Für die Morphologie des Embryo haben die beiden so entstandenen Zellen folgende Bedeutung: Die Stammscheitelzelle erzeugt den Stamm und den ersten Wedel, die Wurzelscheitelzelle den Fuss und die erste Wurzel. Die Orientirung dieser beiden Zellen fand ich bei *Asplenium Shepherdii* mit Ausnahme geringer Schwankungen stets so, dass die Stammscheitelzelle,

¹ Pringheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. IV, pag. 231.

also auch die später aus ihr hervorgegangenen Organe dem vorderen, fortwachsenden Ende des Prothalliums zugekehrt waren, während die Wurzelscheitelzelle und ihre Gebilde gegen den Grund des Prothalliums hinsahen. Ich muss bei dieser Gelegenheit wieder an die schon oben citirte Abbildung von Hofmeister¹ erinnern, nach welcher auch der entgegengesetzte Fall eintreten kann und welcher darin besteht, dass die Wurzelscheitelzelle sammt den aus ihr hervorgegangenen Organen nicht gegen den Grund des Prothalliums, sondern vielmehr gegen dessen Spitze hinsieht. Wir sehen daraus, dass die Orientirung des Embryo zum Prothallium ebensowenig constant ist, wie jene zur Archegoniummündung.

Fortschreitende Entwicklungsstadien des Embryo zeigen uns, dass sich nun eine ganze Reihe von aufeinanderfolgenden Theilungsschritten auf die beiden durch die Basalwand gebildeten Urseitelzellen vollkommen gleichmässig vertheilen.

Die zweite Wand liegt in der Längsachse des Prothalliums und steht meistens (Fig. 4b, Taf. I) auf seinen beiden Flächen senkrecht; durch ihre Verlängerung müsste dasselbe in eine rechte und linke Hälfte zerfallen;² diese Theilungswand würde nach dem bisher allgemein üblichen Sprachgebrauche als Quadrantenwand zu bezeichnen sein. Wie unten erwähnt werden soll, differenzirt bei anderen Farnen die gleich orientirte Wand erst die „Octanten“, und wird daher von den betreffenden Forschern als Octantenwand bezeichnet. Wir hätten so für die gleich orientirte und morphologisch auch gleichwerthige Wand verschiedene Bezeichnungen. Diese Erwägungen bestimmen mich, diese Wand als Medianwand zu bezeichnen, wodurch eine in Bezug auf Altersfolge möglichst indifferente Benennung geschaffen werden soll.

Die dritte Wand geht wieder ähnlich wie die zweite durch beide Urseitelzellen, steht aber auf der letzteren sowohl als auf der Basalwand senkrecht (Fig. 5, Taf. I). Der Embryo zeigt in diesem Stadium (Fig. 5) in allen Ansichten dasselbe Bild, ist achteckig und nach Art von Kugeloctanten gespalten; es sollte

¹ Beiträge z. K. d. G. Bd. 2, Taf. III, Fig. 1.

² Ich fand die zweite Wand manchmal auch in der Längsachse des Prothalliums, aber zu dessen Flächen parallel gelagert.

daher diese Wand als Octantenwand bezeichnet werden. Sie entspricht der „Quadrantenwand“ der früheren Autoren. Aus den schon oben angegebenen Gründen und um Missverständnisse zu vermeiden, soll sie in Zukunft als „Transversalwand“ bezeichnet werden. Sie ist, wie die vorhergehende Medianwand, eine Längswand, welche annähernd parallel zu den Flächen des Prothalliums liegt, den Embryo in eine obere und untere Längshälfte theilt und in Gemeinschaft mit der Medianwand auf der Basalwand parallel geführten Schnitten das dieselben durchsetzende Kreuz bildet (Fig. 8b, Taf. II).

Die Differenzirung des Embryo der Gefässkryptogamen in kugelquadrantisch geordnete Zellen betonen alle Autoren.

Für die Farngruppe behauptet diesen Entwicklungsgang zuerst Hofmeister für eine Reihe von Gattungen und Arten, nachher Kny für *Ceratopteris thalictroides*.

Die beiden Autoren differiren aber hauptsächlich darin, dass nach Hofmeister die den Embryo in Quadranten theilende Wand den Flächen des Prothalliums annähernd parallel ist, nach Kny hingegen auf diesen senkrecht steht. (Pringsheim's *Salvinia natans* würde sich in der Lagerung der Kugelquadrantenzellen an die Auffassung Hofmeister's anschliessen lassen.)

Vergleichen wir nun die Untersuchungsmethode Hofmeister's und Pringsheim's einerseits und die von Kny andererseits mit jener von Hanstein, so sind diese abweichenden Resultate sehr leicht erklärlich.

Hofmeister und Pringsheim führen uns nämlich nur Seitenansichten von Embryonen vor, konnten daher unmöglich alle Wände der oberen und unteren Embryohälfte zur Anschauung bringen (für *Salvinia natans* gibt wohl Hofmeister¹ denselben Theilungstypus an, wie wir ihn bei *Asplenium* gefunden haben), Kny sah hingegen wohl die von den früheren Autoren vernachlässigten Wände, begnügte sich aber auch nur damit und zeichnete keine Seitenansichten.

Wir dürften daher sowohl bei allen bis jetzt studirten, als auch den übrigen Farnengattungen die erste Differenzirung des Embryo in kugeloctantisch gruppirte Zellen als Regel, wenn nicht Gesetz, ansehen.

¹ Beiträge z. K. d. G. Bd. 2, pag. 668.

Die Ansicht Bauk e's,¹ welcher behauptet, dass die ersten Zellen des Embryo bei *Cyathea medullaris* in mehreren Fällen nach Art der Ecken eines Tetraëders angeordnet gewesen wären, dürfte wohl nur auf eine durch ungünstige Stellung des Embryo unter dem Mikroskope bewirkte Täuschung zurückzuführen sein, was um so eher wahrscheinlich ist, als der Verfasser selbst erwähnt, dass er auf die Entwicklung des Embryo kein besonderes Augenmerk richtete.

Kienitz-Gerloff² gibt ferner an, dass nach Anlage der vier Quadrantenzellen in den Embryonen der Farne „dieselben trotz ihres späteren so verschiedenen Verhaltens anfänglich eine weitgehende Gleichmässigkeit in der Entwicklung zeigen. Eine Divergenz tritt erst nach der dritten oder vierten Zelltheilung ein“. Wir wollen die Richtigkeit des gegenseitigen Verlaufes dieser Wände, welcher auch noch angegeben wird, im Folgenden bestätigen:

Durch den Zerfall des zweizelligen Embryo in acht nach Art von Kugeloctanten situirte Zellen hat sich sowohl die ursprüngliche Stamm- als Wurzelhälfte in vier nebeneinander liegende Cylinderquadrantenzellen getheilt.

Die Weiterentwicklung übernimmt nun der Scheitelzellencomplex der Wurzel, indem sich sämmtliche vier Zellen gleichmässig durch Wände theilen, welche zur Basalwand annähernd parallel verlaufen (Fig. 6 *a, b, c, d, e*; Taf. I, Fig. 9, Taf. II). An der Oberfläche setzen sich diese Wände in einer Entfernung hinter der Basalwand und parallel zu deren Peripherie an, neigen sich aber in ihrem weiteren Verlaufe etwas gegen den Mittelpunkt derselben (Fig. 9, Taf. II) und schneiden auf diese Weise vier hintere und vier zwischen diesen und der Basalwand liegende Zellen ab.

Die Oberfläche der achtzelligen Wurzelhälfte der Embryo erscheint so in zwei Stücke getheilt, die sich gerade so verhalten, wie eine Zone zu ihrer Calotte, und es sondert sich diese Hälfte in zwei Zellengruppen, von denen die an die Basalwand anstossende annähernd die Form einer Cylinderscheibe, die den Embryo

¹ Jahrb. f. w. Bot. Bd. X, pag. 94.

² Bot. Zeitung Nr. 45, 1876, pag. 709.

nach rückwärts abschliessende beiläufig die Form einer Kugelmütze hat.

Über das gegenseitige Alter dieser vier Wände kann ich nichts Bestimmtes angeben, weil selbst zwölfzellige Embryonen nicht besonders häufig zu finden sind. Es scheint, als ob alle so ziemlich gleichzeitig entstünden, doch könnte man nach den verschiedenen Ansichten des in Fig. 6, Taf. I, gezeichneten Embryo den Vorgang auch so deuten, dass in den beiden oberen Cylinderquadrantenzellen gleichzeitig und früher die Wände auftreten, als in den zwei unteren. Man sieht nämlich jene Wände in der unteren Embryohälfte auf Seitenansichten (Fig. 6*a*, *d*, Taf. I) näher an die Basalwand gerückt, als in der oberen, während sie sowohl in der Ansicht von oben (Fig. 6*e*) als jener von unten (Fig. 6*e*) auf gleicher Höhe zusammenstossen.

Im ersten Falle hätten die Octantenzellen ihre absolute Selbständigkeit, im zweiten hätten sich schon je zwei Octantenzellen, welche zusammen einen Kugelquadrantenraum einnehmen, zum gemeinsamen Theilungsmodus vereinigt. Das Endresultat bleibt in beiden Fällen seinem Wesen nach gleich, weil sowohl hier wie dort eine Cylinderscheibe von einem die Kugelmütze zur Basis habenden Körper abgegrenzt wird.

Wir sehen nun, dass die Längsachse des eiförmigen zweizelligen Embryo zugleich die Richtung des lebhaftesten Wachstums ist, wir wollen sie, weil sie auch senkrecht zur Basalwand steht, entsprechend der Bezeichnung früherer Autoren als Hauptachse des Embryo bezeichnen und jeden Schnitt, der senkrecht zu ihr und parallel zur Basalwand geführt wird, Querschnitt des Embryo nennen.

Die vierzellige zum Stammscheitel zusammenstossende Zellengruppe erfährt zunächst ganz analoge Theilungen wie die Wurzelhälfte des Embryo (Fig. 8*a*, *c*, *d*, Taf. II).

Es gelang mir nicht, ein Präparat zu finden, in welchem die Stammhälfte des Embryo, ähnlich wie die Wurzelhälfte, nur aus acht Zellen bestanden wäre. Sobald aber Tangentialwände dazutreten, muss man sich wohl sehr vor Täuschungen hüten, die bei etwas ungenauer Stellung der Embryonen, welche in diesem Stadium wieder fast kugelrund sind oder bei einer auch nur im geringen Grade etwas ungleichen Entwicklung je zweier

Längshälften leicht begreiflich sind und darin bestehen, dass man bei der Kleinheit der Objecte zwei ungleich alte Wandstücke zu einem einzigen Theilungsschritte gehörig ansehen kann. Solche Trugbilder (Fig. 7b, Taf. II) wären geeignet, sich ganz andere Vorstellungen über die Wachstumsvorgänge des Embryo zu bilden.

Es wird sich der Übersichtlichkeit halber empfehlen, die Differenzirung in diesem Entwicklungsstadium noch einmal zusammenzufassen:

Der Embryo, welcher die Form einer Kugel oder eines mehr weniger gestreckten Eies besitzt, gliedert sich in der Richtung seiner Längsachse in vier je vierzellige Stockwerke, nämlich ein vorderes, ein hinteres und zwei dazwischen liegende. Die Form der ursprünglichen Scheitelzellengruppen ist gleich geblieben, sie haben nur in Folge des Längenwachstums beiderseits an die Basalwand sich anschliessende Cylinderscheiben abgegliedert, von denen die eine zum Stamme, die andere zur Wurzel gehört. Wir wollen diesen beiden Segmentscheiben, einerseits schon wegen der deutlicheren Ausdrucksweise und anderseits auch wegen ihrer hohen morphologischen Bedeutung, welche uns besonders bei vergleichend-embryologischen Betrachtungen sehr klar entgegen treten wird, eigene Namen geben und jene, der Stammhälfte angehörige als epibasales, die andere als hypobasales Glied bezeichnen.

Die Nothwendigkeit dieser Begriffsaufstellung sah schon Hanstein ein und schlug hiefür die Bezeichnung „para- und hypocotyles Glied“ vor, welche Ausdrücke zwar sehr gut, aber nicht allgemein brauchbar zu nennen sind.

Die weiteren Theilungen dieser beiden Glieder stimmen vollkommen mit den Segmenttheilungen der Leber- oder Laubmooskapsel, sowie mit denen gleichwerthiger Glieder bei *Marsilia* oder *Selaginella* und theilweise auch mit den Theilungen der Stammsegmente von *Salvinia* überein. Es wird aus jeder das Glied zusammensetzenden Cylinderquadrantenzelle durch zwei Theilungsschnitte eine Innenzelle von zwei Aussenzellen abgeschnitten (Fig. 8b, Taf. II), und da sich dieser Theilungsact in jeder der vier, die beiden Scheiben zusammensetzenden Zellen wiederholt, wird ein aus acht inneren Zellen bestehendes vier-

seitiges Prisma von einem äusseren Complex von Zellen, deren Anzahl sich jedoch, mannigfaltiger Variationen wegen, nicht leicht bestimmen lässt, abgegrenzt.

Im Querschnitte erscheint jenes Prisma als Quadrat, dem Grundquadrate in Querschnitten von Moosporogonien vergleichbar, welches wir auch hier als Grundquadrat bezeichnen wollen, um den Gegensatz der, diesen beiden Zellengruppen später entstammenden Gewebesysteme hervorzuheben; die Innenzellen liefern das Stranggewebe, die Aussenzellen werden zur Rinde.

Wir haben gesehen, dass sich bisher sämtliche, das Längswachsthum des Embryo besorgende Zellen der Scheitelregionen gleichmässig an diesem betheiligten. Der Embryo gleicht in diesem Stadium der Entwicklung diesbezüglich noch vollkommen jenem von *Preissia commutata*¹ (Fig. 16, 17, Taf. III) und theilweise auch jenem von *Pellia epiphylla*² (Fig. 15, Taf. III).

Von nun an tritt aber eine Wachstumsdivergenz in den einzelnen Zellen der Scheitelregionen ein, welche zur Anlage der ersten Organe führt.

Vor Allem beobachten wir in den beiden hinteren und oberen Cylinderquadrantenzellen eine lebhaftete Theilung ihrer Aussenzellen nach allen drei Richtungen des Raumes (Fig. 8a, 10a, b, Taf. II).

Diese Theilungen, die ich nicht genauer studirte, führen zur Bildung des Fusses, woran sich die obere Hälfte der Wurzelscheitelzellengruppe und zugleich die obere Hälfte des hypobasalen Gliedes betheiligen.

Bei *Marsilia* (Fig. 21a, Taf. III) wächst nach Hanstein auch die eine Hälfte des epibasalen Gliedes aus und vermehrt die Zellen des Fusses. Ob dies auch bei *Asplenium* vorkommt, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, weil an jungen Embryonen, die den Verlauf der ersten Wände noch deutlich zeigen (Fig. 11, Taf. II), die Hauptmasse des Fusses immer von der hypobasalen Hälfte gebildet wird und an älteren (Fig. 14a, Taf. III) in Folge

¹ Kienitz-Gerloff's Bot. Zeitung, 1875, Nr. 48.

² Kienitz-Gerloff's Bot. Zeitung, 1874, Nr. 11.

der eingetretenen Gewebestreckung die ursprüngliche Basalwand nicht mehr gefunden werden kann.

In jedem Falle ist also die Anlage des Fusses in der durch die Basalwand abgeschiedenen oberen Wurzelhälfte des Embryo zu suchen, doch könnte sich bei der Weiterbildung desselben auch das Gewebe des epibasalen Gliedes (also Partien der Stammhälfte des Embryo) betheiligen.

Ungefähr zu gleicher Zeit oder ein wenig später beginnt die Anlage des ersten Wedels. Er ist immer ein Gebilde der durch die Basalwand abgeschnittenen vorderen, also Stammhälfte des Embryo, und zwar sind es stets die beiden unteren (in Bezug auf die normale Lage des Prothalliums) Zellen der Stammscheitelgruppe, welche dasselbe produciren.

Die diesbezügliche Differenzirung wird dadurch eingeleitet, dass in den beiden eben bezeichneten Zellen je eine zur Medianwand annähernd parallele Theilungswand auftritt, welche sich an die vordere Fläche des epibasalen Gliedes ansetzt (Fig. 9, 10*d*, Taf. II), nach oben bis zur Transversalwand verläuft (Fig. 10*c*) und so die zwei Urzellen des Wedels in vier neben einander liegende Zellen spaltet.

Diese ersten beiden Blattwände lassen sich an selbst älteren Querschnitten durch den Stiel des ersten Wedels leicht als zusammenhängende, von der Medianwand nach beiden Seiten etwas divergirende, gebrochene Linien erkennen (Fig. 12, Taf. II).

Wir sehen, dass der erste Wedel schon von Anfang an das Bestreben zur seitlichen Gliederung besitzt, in Folge des Breitenwachsthums angelegt wird und diesbezüglich mit *Marsilia* und *Selaginella* völlig übereinstimmt.

Den Beginn des Längenwachsthums wollen wir gleichzeitig mit der Anlage des Stammscheitels betrachten.

An den beiden früher oben als Vegetationspunkte bezeichneten Embryoenden ist bereits die halbe Anzahl der hier befindlichen Zellen in der Bildung des Fusses und ersten Wedels aufgegangen. Es bleiben uns nur noch am hinteren Ende die beiden unteren, am vorderen Ende die beiden oberen Zellen unbestimmt. Ich sage gleich, dass eine der ersteren die Urscheitelzelle der ersten Wurzel, die beiden letzteren (respective eine derselben)

aus sich, auf eine mir unbekannt gebliebene Weise den Stammscheitel für das junge Pflänzchen produciren.

Die Zeit der Constituirung der ersten Wurzelscheitelzelle sowie das relative Alter aller Organe zu einander ist schwankend. In Fig. 10a, Taf. II, hat die Wurzelscheitelzelle schon ihre erste Kappenzelle abgeschieden, der erste Wedel besteht zu dieser Zeit aus einigen wenigen Zellen, wo hingegen in Fig. 11, Taf. II, der Wedel bereits im Längenwachsthum bedeutend vorge-schritten ist und die grosse Wurzelscheitelzelle noch immer kappenlos dasteht.

Anfänglich erfahren die beiden unteren Zellen des hypobasalen Vegetationsscheitels des Embryo gleichmässige Theilungen. Es setzt sich in beiden eine zur Transversalwand beiläufig parallele, von unten nach oben schief geneigte Wand so an die hintere Fläche des hypobasalen Gliedes an, dass sie zwei noch ganz ähnliche tetraedrische Zellen abschneidet (Fig. 10a, b, d, e, Taf. II), von denen die eine die Natur von oberflächlich gelegenen Aussenzellen beibehält, die andere hingegen bedeutend zu wachsen und sich nach drei Seiten unter gleichzeitiger Abscheidung von Kappenzellen zu theilen beginnt und so zur Urscheitelzelle der ersten Wurzel wird.

Marsilia stimmt in der Constituirung der Scheitelzelle der ersten Wurzel nicht mit unserer Art überein. Sie lässt nämlich aus dem ganzen Wurzelquadranten mit Übersprungung einer eigentlichen Octantenzellenbildung und ohne vorherige Abscheidung des hypobasalen Gliedes (Fig. 216, Taf. III) unmittelbar die Wurzelscheitelzelle entstehen. Der wesentliche diesbezügliche Unterschied besteht also darin, dass *Marsilia* gleich durch die ersten drei unmittelbar aufeinanderfolgenden Theilungsschritte schon das erreicht, was bei *Asplenium* erst ein späterer Theilungs- und Differenzirungsact zu Stande bringt.

Es erübrigt uns nur noch die Entstehung des Stammhöckers der jungen Pflanze auf seine embryonalen Urzellen zurückzuführen.

Ich sagte schon oben, dass es die beiden oberen Zellen der embryonalen Stammscheitelgruppe sind, welche die Bestimmung haben, zum späteren Stamme des Pflänzchens auszuwachsen. Es tritt in ihnen, ähnlich wie dies bei der Wurzel der Fall war, je

eine gleich orientirte, zur Transversalwand parallel verlaufende, nur von oben vorn nach unten hinten schief auf die vordere Fläche des epibasalen Gliedes gerichtete und an diese sich ansetzende Wand auf (Fig. 11, Taf. II), welche zwei ähnliche tetraedrische Zellen, wie hinten bei der Entstehung der Wurzel liefert (Fig. 10c, Taf. II). Es liegen diese beiden Zellen zwischen dem epibasalen Gliede und dem eben abgeschnittenen auf der Transversalwand ruhenden Zellenpaare (Fig. 11, Taf. II). Über ihre Weiterentwicklung konnte ich leider nicht ins Reine kommen, nur so viel steht unstreitig fest, dass der definitive Stamm der Pflanze auf die Nachkommenschaft dieses Zellenpaares zu beziehen ist; ob aber beide Zellen mit gleichem Antheile in die Stammanlage (die in diesem Stadium schon deutlich als Höcker hervortritt) aufgenommen werden oder nur die eine von ihnen wie beim Wurzelpaar zu einer dreiseitigen Stammscheitelzelle sich qualificirt, blieb unentschieden. Alle Bemühungen, diesen höchst schwierig zu entscheidenden Punkt zu beleuchten, ergaben nur zwei, scheinbar sich widersprechende Abbildungen der Stammscheitelregion. Fig. 26, Taf. III, zeigt eine Zelleneonstellation, welche die Existenz einer dreiseitigen Scheitelzelle nicht ausschliessen würde, während wieder Fig. 25, Taf. III, zur Annahme berechtigt, dass der Scheitel aus mehreren, denselben einnehmenden Zellen gebildet wird. Die Seitenansichten des Stammhöckers sind möglichst genau gezeichnet, und dürften sich sowohl der einen, wie der anderen Möglichkeit anpassen lassen.

Ich habe noch den Beginn des Längenwachsthumes des ersten Wedels nachzutragen.

Die vier neben einander geordneten Zellen, auf welchem Stadium wir oben den Wedel gelassen haben, bekommen Theilungswände, welche parallel zur Transversalwand gerichtet sind und von vorn oben nach unten ein wenig schief geneigt die vordere und untere Fläche des epibasalen Gliedes erreichen (Fig. 10b, 11, Taf. II). Durch, zu diesem Wandcomplexe entgegengesetzt geneigte Wände, wird ein Wachsthumsvorgang eingeschlagen, welcher in der Seitenansicht (Fig. 11, Taf. II) jenem durch eine zweischneidige Scheitelzelle ganz ähnlich aussieht, sich aber von diesem dadurch unterscheidet, dass abwech-

sind mit den nach vorn und hinten gerichteten Wänden auch solche auftreten, die zur Medianwand parallel sind und so das Marginalwachsthum besorgen; ein Wachsthumprocess, der bei *Selaginella* und andeutungsweise auch bei *Marsilia* wieder zu finden ist.

Werfen wir noch einen Rückblick auf die Thätigkeit der embryonalen Stammscheitelzellengruppe, so sehen wir, dass sich anfänglich noch alle vier Zellen gleichwässig an der Verlängerung der primären Achse des Embryo betheiligen, indem sie durch, der Basalwand parallele Wände das epibasale Glied bilden, und dass jetzt erst eine Differenzirung in der Weise eintritt, dass nur noch zwei und zwei einem gemeinsamen Wachsthumstypus folgen, der zur Bildung des ersten Wedels und des Stammes führt.

Diese Differenzirung wird dadurch eingeleitet, dass jedes Zellenpaar für sich durch, zur Transversalwand annähernd parallele, unter sich nach entgegengesetzten Richtungen etwas schief geneigte und dann an die vordere Fläche des epibasalen Gliedes sich ansetzende Wände getheilt wird (Fig. 11, Taf. II). Durch, auf diese entgegengesetzt geneigte Wände schlägt der erste Wedel eine Wachstumsrichtung nach vorn und unten, die Stammregion hingegen eine nach vorn und oben ein. Es hat sich somit an der Spitze der primären Embryoachse eine Verzweigung vollzogen, die (wenn wir nur die Theilung berücksichtigen) wir nach unseren jetzigen morphologischen Begriffen mit der Dichotomie am meisten verwandt finden, bei welcher die Dichotomirungsebene (Transversalwand) schon sehr frühe angelegt wurde.

Da der erste Wedel viel schneller wächst als der Stamm, so wird letzterer sehr bedeutend nach oben gedrückt, und da später noch eine sehr starke Streckung des gemeinsamen Podiums eintritt, so bekommt es (Fig. 14a, Taf. III) den Anschein, als wäre der Stammhöcker ein secundäres Gebilde des ersten Wedels. Am Verlaufe des Gefässbündels (Fig. 14a, Taf. III) ist aber ganz deutlich wieder die Gabelung des letzteren (die auf die frühe Anlage des Stammes hinweist) zu beobachten.

Der Embryo ist ungefähr in dem Stadium, bis zu welchem wir ihn bisher verfolgten, schon so voluminös, dass seine

Umhüllung nahe steht, gesprengt zu werden. Die Art und Weise dieser Befreiung ist sehr verschieden. Bald ist es der Wedel bald die Wurzel, welche durch ihr energischeres Wachstum die Archegoniumhülle auseinander zerren, bald kommt der Embryo mit einer schon deutlich entwickelten Stammknospe ans Tageslicht, bald ist jene kaum als eine nur wenig über die Oberfläche emporragende Erhebung sichtbar, und interessanterweise besteht sie im ersten Falle aus grosszelligem und viel dünnwandigerem Gewebe als im letzteren.

Das Studium des Stammscheitels stösst jetzt auf bedeutende Schwierigkeiten. Einerseits überdecken denselben die den Farnen eigenthümlichen Haare. Man muss sie einzelnweise unter dem Präparirmikroskope entfernen, wodurch man sehr leicht den Scheitel selbst verletzt, andererseits ist in noch jüngeren Stadien das umliegende Gewebe in Folge der Streckung so ausgezogen, dass man die Zusammengehörigkeit der Zellen nicht ermitteln kann, und bei etwas älteren Pflänzchen verdeckt wieder jedes jüngste Blatt den Scheitel der Art (Fig. 14*a, b, c*, Taf. III), dass man, um zur Oberflächenansicht zu gelangen wieder an die Abtragung dieses Hindernisses zu denken hat. Ich kann daher nur noch einige wenige Punkte, zu denen ich durch Beobachtung von Seitenansichten gekommen bin, anführen.

Nachdem der erste Wedel seinen Stiel etwas gestreckt hat, beginnt die stärkere Erhebung des Stammhöckers (Fig. 14*a, b*, Taf. III). Aus diesem tritt bald seine erste Seitensprossung, die zur Bildung des zweiten Wedels führt, hervor (Fig. 14*a, b, c*, Taf. III). Er steht nicht mehr genau in der früheren Mediane (Fig. 14 *a, b*, Taf. III), wie dies bei *Selaginella* der Fall ist (Fig. 23, 24, Taf. III), spreitzt sich auch nicht senkrecht zu ihr ab, wie bei *Marsilia* (Fig. 22, Taf. III), und zeigt vielmehr eine von 90° bedeutend verschiedene, fast den Werth von 180° erreichende Divergenz (Fig. 14 *b*, Taf. III). Seine Anfangszelle konnte ich nicht mit Sicherheit bestimmen.

Nach der Anlage des zweiten Wedels wird nahe von dessen Mediane (Fig. 14 *b, c*, Taf. III), aus einer Innenzelle (Fig. 14 *c, d*, Taf. III) die Scheitelzelle der zweiten Wurzel, welche in ihrer Form und Theilungsweise jener der ersten Wurzel entspricht, angelegt.

Weiter reichen meine Studien an *Asplenium Shepherdii* nicht.

Ich fasse nun im Folgenden die wesentlichsten Resultate, zu denen ich bei Untersuchung der Embryoentwicklung von *Asplenium Shepherdii* gekommen bin, noch einmal übersichtlich zusammen:

1. Die erste Theilungswand in der Embryonalzelle theilt dieselbe in eine (in Bezug auf das Prothallium) vordere und eine hintere Hälfte, die nach entgegengesetzten Richtungen auswachsen; jene kann als die Stamm- oder epibasale, diese als die Wurzel- oder hypobasale Hälfte, und die diese beiden trennende Wand als „Basalwand“ bezeichnet werden.

2. Die Basalwand liegt öfters in der Archegoniumachse tritt aber ebenso häufig aus dieser heraus; doch immer so, dass ihr nach dem Archegonhalse gerichteter Rand nach der Spitze des Prothalliums (nie nach dessen Grunde hin) ausweicht.

3. Jede der beiden Embryohälften wird durch zwei aufeinander und auf der Basalwand senkrecht stehende Wände in vier, nach Art von Kugeloctanten gelagerte Zellen getheilt, welche als Scheitelzellenapparate für den Stamm-, respective für den Wurzeltheil aufzufassen sind.

4. Von diesen beiden Wänden ist die die Embryohälften in rechts und links liegende Quadranten theilende, also in die Archegoniumachse fallende Wand in der Regel die frühere; die der Archegoniumachse mehr weniger senkrecht aufgesetzte, also annähernd in der Fläche des Prothalliums gelegene, die spätere; jene (also die Quadrantenwand) soll als „Medianwand“, diese (die Octantenwand) kann als „Transversalwand“ bezeichnet werden.¹

5. Für die spätere Differenzirung der beiden Embryohälften in Organe verschiedener morphologischer Werthigkeit ist nur die Transversalwand in so weit von Bedeutung, als durch sie in der

¹ Die bis jetzt für diese Wände gebrachten Ausdrücke „Quadranten- und Octantenwand“ sind zur Bezeichnung der ersten Theilungen am Embryo nicht gut brauchbar, da wie oben sub 4 hervorgehoben wurde, die am Embryo von *Asplenium Shepherdii* als Quadrantenwand auftretende, bei anderen Gefäßkryptogamen (z. B. *Marsilia*) erst als Octantenwand erscheint, und es doch zweckmässig ist, dieselben Theilungen ohne Rücksicht auf ihr gegenseitiges Alter mit dem gleichen Namen zu belegen.

vorderen (epibasalen) Hälfte die stamm- von den blattbildenden Octanten, in der hinteren (hypobasalen) die fuss- von der wurzelbildenden differenzirt werden.

6. Vor dieser Differenzirung gliedert sowohl der Wurzel- wie Stammscheitelapparat eine an die Basalwand beiderseits sich anlegende Segmentscheibe, das „hypo- und epibasale Glied“ ab.

7. Darauf tritt eine Wachstumsdivergenz in jedem durch die Transversalwand getrennten Zellenpaare der beiden Scheitelapparate ein, welche in der Stammhälfte zur Anlage des Stammes und des ersten Wedels in der Wurzelhälfte zur Bildung des Fusses und der ersten Wurzel führt.

8. Das unter der Transversalwand gelegene (dem Archegoniumhalse zugekehrte) Zellenpaar tritt in gleichem Masse in die Bildung des ersten Wedels ein, der also seiner Anlage nach nicht auf eine Zelle zurückgeführt werden kann. In welcher Weise sich aus dem oberen, dem Archegoniumhalse abgekehrten Zellenpaare der Stammscheitel ausbildet, bleibt ungewiss.

9. In der hintern (hypobasalen) Embryohälfte trennt die Transversalwand den dem Archegoniumhalse abgewendeten zur Bildung des Fusses bestimmten (aus vier Zellen zusammengesetzten) Quadranten von dem zugewendeten. Im letzteren wird eine Zelle des der Transversalwand anliegenden Zellenpaares zur Mutterzelle der Wurzel.

10. Die den Embryo (als zweiter oder dritter Theilungsschritt) durchsetzende „Medianwand“ ist also wohl die Mediaue für den ersten Wedel und den Fuss, während die erste Wurzel (und wahrscheinlich auch der Stammscheitel) seitlich von derselben angelegt werden.

3. Vergleichend-embryologische Betrachtungen.

Die eben geschilderte Entwicklungsgeschichte überzeugte uns, dass der Differenzierungsmodus des Embryo von *Asplenium Shepherdii* nicht für sich isolirt dasteht. Wir fanden ihn mit jenem von *Marsilia* fast in allen wesentlichen Punkten völlig übereinstimmend, und kamen selbst auf Merkmale, die auch an *Selaginella* wiederkehren, ferner auch solche, die allen diesen, sehr

verschiedenen Pflanzengruppen angehörigen Gattungen gemeinsam sind.

Diese Thatsachen brachten in mir den Entschluss zur Reife sämtliche bisher gemachte embryologische Untersuchungen durchzustudiren, um zu Principien zu gelangen, nach welchen man Embryonen verschiedener Pflanzengruppen vergleichenden Betrachtungen unterziehen könnte.

Man machte bisher auf diesem Gebiete schon einige Versuche. Vor Allem verdient der Vortrag Kienitz-Gerloff's in der Hamburger Naturforscher-Versammlung (Bot. Zeitg. 1876, Nr. 45) erwähnt zu werden.

Aus diesem Vortrage entnehmen wir, dass die Theilungen in den Embryonen der Polypodiaceen (nach des Vortragenden eigener Untersuchung), Marchantiaceen und *Riccia* „fast genau in derselben Reihenfolge und Richtung“ erfolgen. „Ganz ähnlich verhält es sich nun bei den übrigen in ihrer Entwicklung bekannten Embryonen von Farnen, z. B. *Ceratopteris*, ganz ähnlich ferner bei *Salvinia*, *Marsilia* und *Pilularia*. Auf der anderen Seite zeigen die Jungermannieen und *Selaginella*, von denen ich leider nur über die ersteren eigene Untersuchungen habe anstellen können, weitgehende Übereinstimmung im Aufbau ihrer Embryonen. Die Theilungen im Embryo von *Selaginella* zeigen sowohl im Längs- wie Querschnitt die frappanteste Ähnlichkeit mit denen in der jungen Fruchtanlage von *Pellia*, eine Ähnlichkeit, die erst schwindet, wenn sich bei ersterer Pflanze die zwei und später vierseitige, nur kurze Zeit thätige Scheitelzelle hervorbildet. Ebenso sind die Theilungen der Fruchtanlage anderer Jungermannieen, z. B. *Frullania*, denen im Embryo von Phanerogamen, worunter ich namentlich *Alisma* hervorhebe, fast ganz analog: es entspricht nämlich bei den Jungermannieen die Entwicklung der Seta genau derjenigen des Embryoträgers von *Selaginella* und den Phanerogamen, die Bildung der vier Octanten an Scheitel ist beiden gemeinsam, ebenso die Theilungen auf den Querschnitten.“

Als Princip zur Zusammenstellung später so divergenter Formen, wie z. B. *Frullania* und *Alisma*, oder Jungermannieen und *Selaginella* dienten dem Vortragenden zwei Umstände: „das ist

erstens die Lage der ersten Scheidewand in der Eizelle, zweitens das Vorhandensein oder Fehlen einer Scheitelzelle im Embryo.

Es wird im Vortrage ausdrücklich bemerkt, dass sich dem Vergleiche der Embryonen aus den genannten Gewächsgruppen mehrere Schwierigkeiten entgegenstellen. „Vor Allem die verschiedene Orientirung des Embryo. Bei den Jungermannieen entsteht, wie gesagt, aus der oberen der Archegoniummündung zugekehrten Hälfte der Keimzelle die Kapsel, bei *Selaginella* und den Phanerogamen der Embryoträger (und die Wurzel?), Organe, die nicht die mindeste Gemeinschaft mit einander haben.“

Um nun diesen Schwierigkeiten vorzubeugen, glaubt der Vortragende eine Hypothese aufstellen zu müssen, welche „die Übereinstimmung im Bau der Embryonen von Lebermoosen auf der einen, Farnen und Hydropterideen auf der anderen Seite durchaus ungezwungen“ erklärt, und welche darin besteht, dass sämtlichen Embryonen, bei denen die erste Wand nicht in die zur Archegoniumachse senkrechte Ebene fällt, eine Drehung im Archegonium um einen bestimmten, freilich nicht bei allen Gruppen gleichen Winkel zugemuthet werden müsse.

Wir wissen wohl, dass die Stellung der Archegonien zur Geschlechtsgeneration, als auch die Stellung der letzteren zum Horizonte, bei verschiedenen Gruppen ausserordentlich verschieden ist. Das Streben der Archegonien aus der Seitenstellung in die Spitzenstellung zu gelangen, was in der auf einanderfolgenden Formenreihe der frondösen durch die foliosen Lebermoose zu den Laubmoosen durchgeführt erscheint, ist allbekannt und kann dem vergleichenden Blicke nicht entgehen wo hingegen auf der anderen Seite über eine unvermittelte (d. h. von der jeweiligen Orientirung der Geschlechtsgeneration um der Archegoniummündung zum Horizonte absolut unabhängige) Drehung der Eizelle im Archegonium meines Wissens bis heute noch nicht die leiseste Vermuthung ausgesprochen wurde. Es wäre also meiner Ansicht nach zeitgemässer, den Embryo zu fixiren und das Archegonium um ihn herum drehen zu lassen, welche Idee übrigens Kienitz-Gerloff bei der Aufstellung seiner Hypothese auch vorgeschwebt haben mag.

Bei vergleichend embryologischen Studien ist die Stellung des Archegoniums zum Embryo, weil ja, wie wir oben gesehen

haben, die Orientirung dieses zum Archegonium sehr variabel ist, wohnur ein nebensächliches, nur äusseres und höchst gering zu schätzendes Merkmal.

Was anderes wäre es, wenn wir wüssten, dass die Archegonummündung eine derartige Beeinflussung zur Differenzirung der Eizelle besitze, dass sich ihre Hälfte, welche dort die Wurzel bildet und der Archegonummündung zugekehrt ist, in jedem anderen Falle wieder zur Wurzel entwickelt, möge sonst die Archegoniumachse in dieser oder jener Stellung zur Geschlechtsgeneration, respective zum Horizonte sich befinden. Und gerade dieser einzig verwerthbare Fall trifft ja in der Natur nicht zusammen. Die Stellung des Archegoniums vermag im Embryo der Equisetaeen seine, der Mündung desselben zugekehrte Hälfte gar nicht zur Wurzel umzubilden, sondern sie wird zum Stamme.

Es muss daher die Ursache der Differenzirung der beiden durch die Basalwand geschiedenen Embryohälften ganz wo anders liegen, was Kienitz-Gerloff auch richtig erkannte.

Bei vergleichend-embryologischem Studium kann aber die Frage nach jener Ursache füglich ganz fallen gelassen werden und man kann dieses mit gutem Erfolge auch nur mit Hilfe der Hanstein'schen morphologischen Werthbestimmung der Basalwand fortsetzen, nur muss man, wie schon oben bemerkt, ohne alle andere Rücksicht die Basalwände sämmtlicher zu vergleichenden Embryonen der Anschaulichkeit halber parallel aufstellen. Mögen dann die Embryonen selber vertical stehen oder horizontal liegen, immer müssen die morphologisch gleichwerthigen Hälften der Eizelle unter sich gleich gerichtet sein. Die gleichwerthigen Richtungen können natürlich erst nach der übereinstimmenden Differenzirung je einer Hälfte bestimmt werden, und weil wir wissen, dass dies schon nach einigen wenigen Theilungen zu Tage tritt, wird uns die Möglichkeit geboten, selbst wenigzellige Embryonen ganz bestimmt zu orientiren.

Dadurch werden aber die Leistungen Kienitz-Gerloff's nicht unterschätzt; im Gegentheile muss man den Resultaten, zu denen der genannte Forscher kam, eine fundamentale Wichtigkeit zuschreiben.

Ich will im Folgenden die wesentlichsten Punkte, die für uns als Basis dienen werden, aus jenem Vortrage recitiren: „Es würde (unter der Voraussetzung jener Hypothese) die erste Wand in der Eizelle der Lebermoose, welche rechtwinkelig zur Archegoniumachse, also wagrecht liegt, der ersten fast lothrecht liegenden Wand im Embryo der Farnkräuter entsprechen und wir müssten zum Zwecke der Vergleichung uns die Embryonen der Marchantiäen um etwa 90° gedreht denken. Es würde dann einer der kapselbildenden Quadranten und zwar bei Berücksichtigung der Neigung der Wände stets der grössere dem blattbildenden, der andere dem stammerzeugenden der Polypodiaceen entsprechen, während die beiden dem Archegoniumhalse abgewandten, aus welchen bei den Moosen der Fuss hervorgeht, mit den beiden hinteren des Farnembryo, aus welchen bei allen übrigen Wurzel und Fuss bei *Salvinia* gleichfalls nur der Fuss entsteht, zu vergleichen wäre. Es würde ferner ein Querschnitt des Moosembryo einem Schnitt desjenigen der Farnkräuter senkrecht zur Prothalliumachse entsprechen.“

In Folge der Gleichstellung aller, aus der, durch die Basalwand abgeschiedenen hypobasalen Hälfte der Eizelle ausgewachsenen Gebilde, kommt man zur Aneinanderreihung folgender Organe: Die ganze, noch Sporen bildende und der epibasalen noch vollkommen gleichende hypobasale Hälfte von *Riccia glauca* entspricht der zum Saugorgan umgewandelten, nicht mehr Sporen bildenden und Fuss genannten gleichnamigen Hälfte der Lebermoose oder jener, wahrscheinlich nur noch in einigen wenigen Zellen erhalten gebliebenen, der echten Laubmoose. Diese Gebilde sind in der Gruppe der Gefässkryptogamen wieder mit jenen Organen gleichwerthig, die der hypobasalen Embryohälfte entstammen, und zwar entspricht ihnen der Fuss und die erste Wurzel bei *Asplenium*, ein Theil des Fusses und die erste Wurzel bei *Marsilia* und *Pilularia*, das Stielehen bei *Salvinia* und endlich der Embryoträger bei *Selaginella*.

Wollte man den phylogenetischen und gleichzeitig auch den physiologischen Entwicklungsgang dieser hypobasalen Embryohälfte in der aufsteigenden Reihe von *Riccia* aus bis *Selaginella* mit kurzen Worten anschaulich machen, so müsste man sagen:

Die hypobasale Embryohälfte ist bei *Riccia glauca*¹ noch zur Erhaltung der Art bestimmt und der epibasalen gleichgebaut, während sie sonst bei allen uns jetzt bekannten Embryonen ausschliesslich zur Erhaltung des Individuums dient, indem sie bei ihnen als Saugorgan fungirt und demselben Nährstoffe zuführt.

An der Grenze zwischen den Lebermoosen und Farnen erfuhrt der Fuss der ersteren eine weitere Differenzirung, die sich zu ihm gerade so verhält, wie die beiderseitigen geschlechtslosen Generationen.

Die hypobasale Hälfte des Lebermoos-Sporogons, zeit lebens in dem Thallus eingeschlossen, aus welchem sie bis zur Kapselreife Nährstoffe zieht, erleidet das ganze Leben hindurch keine Änderung durch äussere Einflüsse, daher bleibt ihr die ererbte Form noch immer die günstigste.

Anders bei den Farnen. Die hypobasale Hälfte der Eizelle zur Nährstoffaufnahme für das Individuum, wie oben bestimmt, bekommt den Impuls sich in zwei Hälften zu gliedern, von denen die eine noch die ursprüngliche Function des Saugens der Nährstoffe aus dem Gewebe der Geschlechtsgeneration beibehält, die andere hingegen, einer ähnlichen Function entsprechend, an die äusseren Verhältnisse sich anzupassen bestimmt ist, und als Folge dieser Anpassung eine in das Substrat eindringbare Wurzel bildet.

Da wir, aus vielen schon beobachteten und neuerlich wieder von Leitgeb² publicirten Fällen, die Verzweigung der epibasalen Sporogoniumhälfte, sowohl bei Laub- wie bei Lebermoosen, als diesbezügliche Übergangsformen der Moose zu den Farnen in der Natur verwirklicht finden, so würde es sich darum handeln, unter den Lebermoosen auch Individuen, die zu diesen, für die Entstehung der Farnen aus den Lebermoosen, viel wesentlicheren Differenzierungsmerkmalen der hypobasalen Hälfte incliniren, zu entdecken. Wir kommen noch später darauf zurück.

Je höher eine Pflanze im Systeme steht, desto unabhängiger gestalten sich bei ihrem Embryo seine Verhältnisse zur Geschlechtsgeneration. Im Zurücktreten der Bedeutung des Fusses und

¹ Kienitz-Gerloff, Bot. Zeitg. 1874, Nr. 11.

² Verzweigte Moossporogonien.

Unterdrückt werden desselben durch die Wurzel, wird dieser höhere Differenzierungsgrad beim Embryo auch realisiert.

Bei *Marsilia* blüsst schon der Fussquadrant einen Theil seiner Bedeutung, die er noch bei *Asplenium* hat, ein, während *Selaginella* schon so hoch steht, dass die ganze hypobasale Embryohälfte eine sehr untergeordnete Rolle (nur während des Embryolebens) zu spielen scheint, und die epibasale aus sich selbst die ersten Organe für das junge Pflänzchen zu bilden im Stande ist.

Die Differenzirung der hypobasalen Embryohälfte in einen Fuss und eine Wurzel oder, da der Begriff Fuss, wie wir weiter unten sehen werden, nur ein physiologischer ist, die Differenzirung in eine embryonale und eine eigentliche postembryonale Wurzel dürfte als der wesentlichste Divergenzcharakter zwischen einem Lebermoos- und Farnembryo anzusehen sein.

Wir stellen uns daher die Entstehung der Farne aus den Lebermoosen folgendermassen vor. Irgend ein Lebermoosembryo hätte die Fähigkeit gehabt, mit einigen Zellen seines voluminös sich entwickelnden Fusses die ihn umgebende Archegoniumhülle zu durchbrechen und mit diesen papilösen Zellen mit dem Substrat in Berührung zu kommen. Diese einmal zufällig auftauchende Eigenschaft bliebe weiter nicht ohne Einfluss auf die Ernährungsverhältnisse des Embryo, dessen Zellen in ziemlich frühen Stadien durch Entwicklung von Chlorophyll auch assimilationsfähig sind, welcher Umstand auch andere Differenzirungen nach sich gezogen hätte. Durch natürliche Zuchtwahl bekäme jenes zufällige Merkmal die Natur eines constanten. Durch weitere Anpassungen bekämen wir aus diesen Formen z. B. verzweigte, mit Rhizoiden besetzte Sporogonien und einmal als Endresultat eine, mit einer eigentlichen Wurzel versehene und reichlicher sich verzweigende auch die Sporenbildung länger hinausverschiebende Farnpflanze.

Es scheint mir leicht begreiflich zu sein, dass diese ganze Gruppe jener Übergangsformen ausgestorben sein mochte, und dass man unter den jetzt lebenden Lebermoosen in der hypobasalen Hälfte höchstens nur noch Andeutungen zu einer verschiedenen Wachstums- und Theilungsweise antreffen dürfte.

In der Ausbildung der hypobasalen Embryohälfte fand ich vor Allem *Preissia commutata*¹ und *Pellia epiphylla*² am meisten zu den Farnen hinneigend.

Bei letzterer Art gliedert sich ihre hypobasale Hälfte in zwei Zellen. Die eine von ihnen vergrössert sich bedeutend und kann mit jenem Zellencomplexe, welcher bei *Asplenium* den Fuss bildet, verglichen werden, die andere Zelle hingegen theilt sich (wohl nur manches Mal) durch eine zur Basalwand parallele Theilungswand in eine obere (der einen Hälfte unseres hypobasalen Gliedes vergleichbare) und eine, der Form nach zweiseitig keilförmige Zelle, welche (nicht ganz genau) jener Zelle entspricht, aus der sich bei *Asplenium* die Scheitelzelle der ersten Wurzel constituirt (Fig. 15, Taf. III).

Viel grösser ist diese Ähnlichkeit an *Preissia commutata* (Fig. 16, 17, 18, 19, Taf. III). Nach der Ausbildung beider Glieder (des epi- und hypobasalen) tritt in jeder Scheitelzellengruppe eine Wachstumsdivergenz auf, die vielleicht nicht absolut unvergleichbar mit jener sein dürfte, welche bei den Gefässkryptogamenembryonen zur Anlage ihrer ersten Organe führt.

Ich komme zum Vergleiche der Zellen der epibasalen Embryohälfte und will zuerst jene ins Auge fassen, welche man bisher allgemein als Stammquadrant (*q'* III *fb* in Fig. 21a, Taf. III oder *q'* III *b* in Fig. 23, Taf. III) zu bezeichnen pflegte.

Bei *Asplenium* erscheint er durch unsere Medianwand schon von Anfang an halbt, bei *Marsilia* und *Selaginella* ist dies, wie bei Laubmossen nicht der Fall. Bei *Asplenium* wird, noch bevor die morphologische Zusammengehörigkeit seiner Hälftzellen constatirbar ist, aus ihm die eine Hälfte des epibasalen Gliedes gebildet, darauf die Zellen für den Stamm abgeschieden, die aber, ähnlich wie der ihnen morphologisch gleichwerthige „unterdrückte Quadrant“ (Kienitz-Gerloff) der Laubmoose, anfänglich durch die energischere Entwicklung des „Blattquadranten“ zurückgedrängt werden.

¹ Kienitz-Gerloff, Bot. Zeitg. 1875, Nr. 48.

² Kienitz-Gerloff, Bot. Zeitg. 1874, Nr. 11.

Es scheint daher Kienitz-Gerloff's Vergleich der Laubmooskapsel mit dem ersten Wedel der Farne morphologisch vollkommen berechtigt zu sein.

Nehmen wir aber beide „Spitzenquadranten“ der Laubmoosembryonen mit denen von *Marsilia* und *Selaginella* ohne Rücksicht auf ihre endgiltige Ausbildung, sondern nur auf Grund ihrer früheren Theilungsfähigkeit und ihrer gegenseitigen Grössenverhältnisse in den Vergleich, so sehen wir, dass der, durch die erste schief geneigte Wand gebildete, grössere und früher sich zu theilen beginnende „Quadrant“ der Laubmoosembryonen einem ähnlich gestalteten bei *Selaginella* (die erste der Basalwand sich aufsetzende Wand ist meist schief) und einem auch früher sich zu theilen anfangenden bei *Marsilia* entspricht. Dieser „Quadrant“ wächst bei Moosen zur Kapsel, bei *Marsilia* und *Selaginella* aber zum Stamme aus.

Da nun einerseits in der Stammhälfte von *Asplenium* die Entwicklung des ersten Wedels, ähnlich wie die der Laubmooskapsel, auf das benachbarte den Stamm zu produciren bestimmte Zellenpaar retardirend einwirkt und wir anderseits die Stammquadranten von *Marsilia* und *Selaginella* wegen der einzigen in ihnen vorkommenden rascheren Theilungsfolge (Fig. 21 a, 23, Taf. III, Wände III und V) nicht mit dem ersten Wedel von *Asplenium* gleichstellen können, so wollen wir an der Blattnatur des Laubmoos-Sporogoniums vorderhand nicht zweifeln.

Die Anlage des Blattes ist bei *Marsilia* und *Selaginella* absolut dieselbe, beide Gattungen stimmen darin überein, dass auch bei ihnen die Blattanlage zu gleichen Theilen rechts und links der Medianwand beginnt. (Fig. 21 b, Wand IV, Taf. III.)

Das diesbezügliche Zellenpaar zeigt ein Bestreben zur Entwicklung in die Breite (d. h. parallel zur Basalwand). Die ihr benachbarte Stammurzelle zerfällt sowohl bei *Marsilia* als *Selaginella* durch die in Fig. 21 a, 23 und 24 mit „III“ bezeichnete Wand in eine untere Segment- und eine obere keilförmige Zelle, welche letztere aus sich die definitive Stammscheitelzelle producirt. Es zeigt also die der Blattzelle benachbarte Schwesterzelle das Bestreben, sich vor Allem in die Länge (d. h. senkrecht zur Basalwand) zu entwickeln.

Bekanntlich führte Strasburger¹ die Zelltheilung auf innere, in der Zelle vor dem Erscheinen der Wand wirkende Spannungen zurück, wobei die Wand immer normal auf der Abstossungsrichtung der getheilten Zellkernhälften steht. Kehren wir diesen Satz um, so haben wir in der Stellung der Wände ein sicheres Orientierungsmittel über die vor der Theilung herrschende Spannung in der Zelle.

Daraus resultirt, dass wir vollkommen berechtigt sind, bei den Embryonen von *Selaginella* und *Marsilia* jene beiden ersten Zellen der Stammhälfte, welche durch die an die Basalwand zuerst sich ansetzende Theilungswand von einander geschieden werden (Transversalwand), schon als morphologisch verschiedenwerthig zu halten und der einen die Blatt-, der anderen die Stamminatur zuzuschreiben.

Der Embryo von *Asplenium* unterscheidet sich diesbezüglich von jenen der eben genannten Gattungen wesentlich dadurch, dass diese Theilungsschritte mit der späteren Organanlage in keiner unmittelbaren Beziehung stehen, und dies darum nicht, weil sie in der Stammhälfte des Embryo keine Differenzirung, sondern nur eine Vermehrung von Zellen, die sich während des nächstfolgenden Theilungsactes noch sämmtlich gleich verhalten, hervorbringen; es werden also die Ursachen zu deren Erscheinen ganz wo anders, als im morphologischen Differenzirungsbestreben zu suchen sein.

Diese bei *Asplenium Shepherdii* morphologisch also noch nicht charakterisirebaren Theilungsschritte gewinnen bei Embryonen höher stehender Pflanzengruppen eine entschieden morphologische Differenzirungsbedeutung. Es werden somit Embryonen von Gefässkryptogamen unter einander im selben Verhältnisse als über- und untergeordnet zu betrachten sein, in welchem sie ihre Organe früher oder später anlegen, wobei die höhere systematische Stellung stets mit der früheren Organanlage zusammenfällt.

Nachdem der Vergleich dieser ersten Zellen des Embryo durchgeführt ist, wenden wir uns zu ihren, aus ihnen hervorgegangenen Gebilden.

¹ Über Zellenbildung und Zelltheilung.

¹Sitzb. d. mathem.-naturw. Cl. LXXVI. Bd. I. Abth.

Wir können dem typischen Lebermoos-Sporogonium den Werth eines Monopodiums zuschreiben, da sich alle vier Zellen der Scheitelregion gleichmässig am Spitzenwachsthum betheiligen und so eine Anzahl über einander liegender, aus vier Cylinderquadrantenzellen zusammengesetzter epibasaler Segmentscheiben bilden, und wir fanden denselben Entwicklungsgang auch bei *Asplenium*, freilich nur auf die Bildung von zwei Cylindersegmenten beschränkt. Weil es auch unter den Lebermoosen Embryonen gibt (*Preissia commutata* und vielleicht noch andere), bei denen die beiden Scheitelzellengruppen ebenfalls nur bis zur Abgliederung des epi- und hypobasalen Gliedes gemeinsam an der Verlängerung der Hauptachse des Embryo arbeiten und dann entweder für das Spitzenwachsthum die Bedeutung verlieren und sich nur noch, wie andere Oberflächenzellen weitertheilen, oder aber eine Divergenz in ihrem Wachsthumstreben an den Tag legen (*Preissia commutata*), so tragen wir keine Bedenken den Embryo von *Asplenium* an diese niederen Lebermoose anzuschliessen.

Es wäre vom höchsten Interesse zu bestimmen, ob auch bei *Riccia glauca* diese Segmente (den hypo-epibasalen entsprechend) von anderen Theilungen zur Bildung gelangen. Wäre dies der Fall, so müsste man ihrem Embryo eine Längs- und Hauptachse zuschreiben. Es ist aber auch möglich, dass das Sporogonium von *Riccia* noch als Kugel aufzufassen sein wird, und dann vor Coleochaeten-Carposporen nur den einzigen Vorzug hat, dass wir in ihm einen Gegensatz zwischen fertilem inneren und sterilem äusseren Gewebe zu verzeichnen hätten, was dort noch nicht der Fall ist.

Von *Riccia glauca* ausgehend, hätten wir diesbezüglich eine Formenreihe aufzustellen, welche die Gleichwerthigkeit jenes vierzelligen Scheitelapparates für das Spitzenwachsthum lebenslänglich beibehält und in unsere foliosen Lebermoose ausläuft.

Zwischen *Riccia glauca* und den typischen Lebermoos-embryo fielen dann jene Übergangsformen, welche einerseits zu den Farnen, und andererseits zu den Laubmoosen den Übergang vermittelten.

Diese Scheidung und Abstammung wurde dadurch bewerkstelliget, dass der vierzellige Scheitelapparat eines Lebermoos-

embryo der Art eine Arbeitstheilung erfuhr, dass er sich entweder nach kurzer Thätigkeit in zwei ungleichwerthige, aber entwicklungsfähige Zellenpaare, wie bei *Asplenium* auflöste und so die ersten Ahnen der Farne hervorbrachte, oder aber, dass gleich nach Bildung der Quadrantenwand (unserer Transversalwand) die eine Kugelquadrantenzelle ihrem eigenen Wachsthum folgte, welches so energisch war, dass die Nachbarzelle vollkommen unterdrückt wurde; dieser Typus führte zu den echten Laubmoosen.

Diesem Principe Rechnung tragend, würde *Marchantia polymorpha* eher an die Laubmoose als Farne erinnern, weil sie nach den Untersuchungen Kienitz-Gerloff's gleich nach dem Erscheinen der Quadrantenwand eine zweischneidige Scheitelzelle constituirte.

Ich sagte schon oben, dass *Marsilia* und *Selaginella* die im Stammquadranten liegende Hälfte des epibasalen Gliedes, welche wir jetzt betrachten wollen, vor jener im Blattquadranten (Fig. 21a, 23, Taf. III) und auch durch einen viel früheren Theilungsact als *Asplenium* abscheiden. Die innere anatomische Gliederung dieser Segmente haben sowohl die Gefässkryptogamen unter einander als mit den Moosen gemein. Histologische Unterschiede in der Ausbildung des Grundquadrates bei Moosen und Gefässkryptogamen kommen zwar vor, doch wird uns die Zukunft auch diesbezüglich einen Aufschluss geben; denn entweder stimmen die Gefässkryptogamen (Hymenophyllaceen) nach Prantl's Ansicht mit der Mehrzahl der Moose überein, und bilden aus dem Gewebe des Grundquadrates die fertile Schichte oder es wird sich die Behauptung Leitgeb's bestätigen, nach welcher das Grundquadrat der Gefässkryptogamen ebenso wie bei *Anthoceros* nur eine mechanische Bedeutung haben müsse, und die fertile Schichte dem Aussengewebe angehöre. Wir lassen vorderhand diese Streitfrage ganz ausser Acht und stellen nur den Grundsatz fest, dass sich einer Ableitung der Farne aus den Lebermoosen auch nach dieser Seite hin keine Hindernisse entgegenzusetzen. Wir berücksichtigen im Folgenden nur die morphologischen Verhältnisse:

Bei allen Lebermoosen, Laubmoosen und *Salvina* (Fig. 20, Taf. III) bleibt die epibasale Segmenthälfte unthätig liegen, und

producirt keine Seitengebilde, bei *Asplenium* dürfte sie sich secundär an der Bildung des Fusses betheiligen, bei *Marsilia* und *Pilularia* ist es mit aller Bestimmtheit constatirt (Fig. 21 a, Taf. III), dass sie zu einem Theile des Fusses auswächst, bei *Selaginella* producirt sie endlich das zweite Blatt (Fig. 23, 24, Taf. III). (Der Embryo von *Equisetum* ist zu wenig in seiner Entwicklung bekannt, um auch diesen in den Vergleich aufnehmen zu können.)

Dieser einzige Charakter, abgesehen von allen anderen, erhebt den *Selaginella*-Embryo nicht nur über die Farne, sondern selbst über die *Marsiliaceen*.

Die zweite, dem Blattquadranten angehörige Hälfte des epibasalen Gliedes bleibt bei Lebermoosen, Laubmoosen, *Salvinia* (Fig. 20, Taf. III) *Marsilia* und *Asplenium* ohne Seitengebilde, bei *Selaginella* hingegen erzeugt sie durch Auswachsen seiner Aussenzellen den Fuss und aus einer Innenzelle die Scheitelzelle der ersten Wurzel.

Die morphologische Werthigkeit des ersten Wedels, sowie seine ersten mit der Ausbreitung in die Fläche zusammenhängenden Theilungen stimmen bei allen bis jetzt genauer studirten Gefässkryptogamenembryonen, wie *Marsilia* und *Selaginella* mit *Asplenium* überein.

Schwierig dürfte es hingegen ausfallen, die zweiten Wedel unter sich, oder mit dem ersten vergleichen zu wollen. Bei *Selaginella* unterscheiden sich die beiden ersten Blätter wesentlich von einander, indem sie sich so verhalten, wie ein an der Spitze angelegtes Organ zu einer unter derselben hervortretenden Seitensprossung.

Das zweite Blatt von *Marsilia* würde einem Gabelaste von *Selaginella* entsprechen, falls die, nach meiner Ansicht sehr leicht mögliche Angabe Hofmeister's auch richtig sein sollte, welche dahin lautet, dass die Stammscheitelzelle von *Selaginella* gerade so, wie bei *Marsilia* durch die Medianwand in zwei tetraedrische Zellen gespalten wird, welche einzeln in die ersten Gabeläste auswachsen. Das zweite Blatt von *Selaginella*, ein Segmentgebilde des epibasalen Gliedes, findet in der ganzen, tiefer im Systeme stehenden Formenzahl nirgends sein Analogon.

Weil an der Entstehung des Fusses auch die epibasale Embryohälfte theilnehmen kann, will ich noch in kurzen Worten die Änderung dieses Organes, welche es in der aufsteigenden Reihe erfährt, angeben.

Die niederen Lebermoose wandeln noch ihre ganze hypobasale Embryohälfte in dieses Organ um. An *Asplenium* beherrscht es noch, seinem Volumen nach, den Wurzelquadranten, bei *Marsilia* ist dieser letztere schon der Anlage nach grösser, dafür bekommt aber der Fuss einen Zuwachs durch die im Stammquadranten liegende Hälfte des epibasalen Gliedes und bei *Selaginella* verliert die ganze hypobasale Embryohälfte so sehr an der Bedeutung als Saugorgan, dass ein eigentlicher Fuss aus dem epibasalen Gliede gebildet wird.

Bei *Salvinia* (Fig. 20, Taf. III) könnte man den Umstand, dass nur der Fuss (Stielchen) in der hypobasalen Embryohälfte zur Bildung gelangt, auch als Rückschlag ansehen.

Die erste Wurzel von *Asplenium* und *Marsilia* (Hauptwurzeln) sind mit einander vergleichbar, während wieder jene von *Selaginella* (ein Gebilde der epibasalen Glieder) mit der ersten von *Asplenium* gar nicht vergleichbar ist.

Tafel-Erklärung

(Alle meine Zeichnungen sind von *Asplenium Shepherdii* genommen.
Die Krümmung des Archegoniumhalses zeigte stets nach hinten.)

Tafel I.

- Fig. 1. (540) Eine noch ungetheilte Eizelle im Archegonium liegend. Seitenansicht im optischen Längsschnitte.
- „ 2. (540) Ein zweizelliger Embryo sammt Archegonium in der Seitenansicht. Optischer Längsschnitt.
- „ 3. (350) Ein zweizelliger Embryo sammt Archegonium. *a* = optischer Längsschnitt in der Seitenansicht. *b* = optischer Längsschnitt in der Ansicht auf die obere Prothalliumfläche. Das Präparat wurde in Kali und Wasser gekocht.
- „ 4. (350) Ein vierzelliger Embryo sammt Archegonium und ganzer Dicke des Prothalliums. *a* = Seitenansicht im optischen Längsschnitte, *b* = Ansicht von oben im optischen Längsschnitte. Das Präparat wurde in Kali gekocht.
- „ 5. (350) Ein achtzelliger Embryo sammt Archegoniumhülle im optischen Längsschnitte, Seitenansicht. Der Embryo gab in den Ansichten von oben, unten, voru, hinten, rechts, links immer dasselbe Bild. (Mit Chromsäurelösung behandelt.)
- „ 6. (350) Ein zwölfzelliger Embryo. *a*, *b* noch im Archegonium liegend, *c*, *d*, *e* frei präparirt. *a* = Seitenansicht im optischen Längsschnitte *b* = Ansicht von oben. *c* = Transversalwand in der Ebene des Papieres, optischer Längsschnitt durch die obere Embryohälfte, *d* = Medianwand in der Ebene des Papieres, optischer Längsschnitt durch die rechte Embryohälfte, *e* = Transversalwand in der Ebene des Papieres, optischer Längsschnitt durch die untere Embryohälfte. Das Präparat wurde nach dem Kochen in Kali mit Carbol-säure behandelt.

In dieser, wie in allen folgenden Figuren bedeutet:

bb = Basalwand,

qq' = Medianwand (*q'* = immer der Stammhälfte angehöriges, also vorderes Ende,

oo = Transversalwand.

Tafel II.

- „ 7. (280) Ein mehrzelliger Embryo im Archegonium. Seitenansicht im optischen Längsschnitte. *v* : *b* = rechte : linke Embryohälfte. Die

Die Entwicklung des Embryo von *Asplenium Shepherdii* Spr. 311

punktirten Wände in *a* gehören der Hälfte *b* an. Das Präparat wurde lange in Kali gekocht und nach dem Auswaschen mit destillirtem Wasser ins Glycerin gelegt.

Fig. 8. (280 für Fig. 8*a*, *b*, *c*; 350 für Fig. 8*d*) Derselbe Embryo, frei präparirt. *a* = Seitenansicht, *b* = optischer Querschnitt durch das epibasale Glied, *c* = optischer Längsschnitt der oberen Hälfte (Transversalwand in der Ebene der Tafel), *d* = ein gleicher Schnitt durch die untere Hälfte.

In dieser, wie in allen folgenden Figuren bedeutet:

$\left. \begin{array}{l} ee = \text{epibasales} \\ hh = \text{hypobasales} \end{array} \right\} \text{Glied.}$

9. (540) Ein wenigzelliger frei präparirter Embryo mit der Transversalwand auf der Ebene der Tafel liegend, dessen untere Oberflächenhälfte gezeichnet wurde. Die Wände des „*hh*“ kommen bei mittlerer Einstellung in die punktirte Lage zu stehen.

10. (350) Ein frei präparirter Embryo mit der Anlage der ersten Organe *a:b* = rechts : links. Beide Fig. 9 = optische Längsschnitte; *c*, *d*, *e* = Oberflächenzeichnungen bei verschiedenen Stellungen des Embryos. *c* = so liegend, dass die Stammregion in die Mitte des Gesichtsfeldes zu stehen kommt. *e* = mit der Wurzelregion in der Mitte des Gesichtsfeldes und *d* = Oberflächeneinstellung eines Blattoctanten. Das Präparat wurde nach dem Kochen in Kali im Glycerin untersucht, bis es endlich wegen des vielen Hin- und Herrollens unter dem Deckgläschen zerfiel. *d* und *e* zeigen diese Zerfallperiode. In dieser, wie allen folgenden Figuren bedeutet:

st = Stammregion. *w*₁ = Scheitelzelle der ersten Wurzel.

f = Fuss.

*bb*₁ = der erste Wedel.

11. (540) Ein weiter entwickelter frei präparirter Embryo. Während der Präparation verlor er einen Theil des Fusses, die punktirten Linien geben die zufällig noch erhalten gebliebenen Zellencontouren an. Deutlich noch abgegrenztes „*ee*“ und „*hh*“, deutliche Dichotomie in der Ebene *oo*.

12. (540) Stielquerschnitt von einem sich eben zu gabeln beginnenden ersten Wedel; *qq'* = die gemeinsame Mediauwand; *q'* = die innere concave, der Stammregion zugekehrte Wedelseite; *ac*, *de* = die ersten Wedelwände; *q* = Gefässbündelanlage.

13. (540) Ein noch geschlossenes Archegonium mit stellenweise schon zweischichtiger Archegoniumhülle.

Tafel III.

14. (280 für Fig. 14 *a*; 160 für 14 *b*; 350 für Fig. 14 *c*, *d*) Ein junges Pflänzchen mit schon deutlich entwickeltem zweiten Blatte; *a* = optischer Längsschnitt mit der ursprünglichen *qq'* genau in der Ebene der Tafel; (*bl*₂ = zweites Blatt, welches etwas tiefer liegt).

b = Oberflächenzeichnung mit qq' = senkrecht auf der Ebene der Tafel; c = optischer Längsschnitt des abgeschnittenen Stammhöckers mit der Mediane des „ bb_2 “ in der Ebene der Tafel; d = Querschnitt von c in der Höhe xy . bl_2 = zweites Blatt; w_2 = Scheitelzelle für die zweite Wurzel. Das Präparat wurde in Kali gekocht.

Fig. 15. Embryo von *Pellia epiphylla*. Nach Kienitz-Gerloff; 166/1.

„ 16, 17, 18, 19. Embryonen von *Preissia commutata* in fortlaufender Entwicklungsreihe. Nach Kienitz-Gerloff; 250/1; die Wände des „ ee “ und „ hh “ sind etwas stärker gehalten in Fig. 19.

„ 20. Embryo von *Salvinia natans*. Nach N. Pringsheim; 300/1. Die punktierten Wände schematisiren das weitere Wachstum.

v = Stammscheitelzelle, bl_1 = Schildchen, f = Stielchen.

„ 21. Embryo von *Marsilia*. Nach J. Hanstein; 230i1 a = Seitenansicht; b = Ansicht auf die Blattwurzelhälfte.

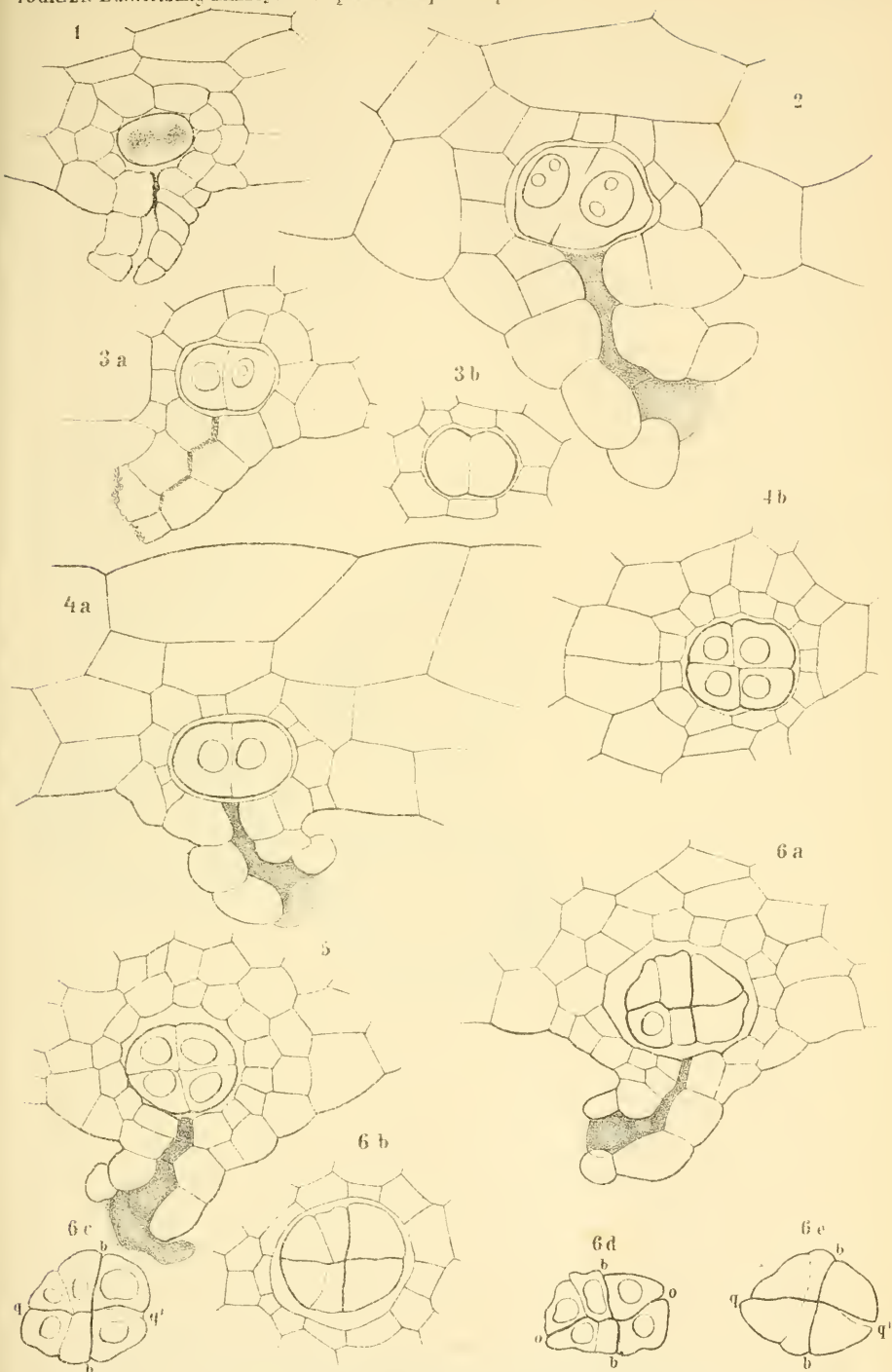
III. = der dritte	} Teilungsschritt in der Eizelle.
IV. = der vierte	
V. = der fünfte	

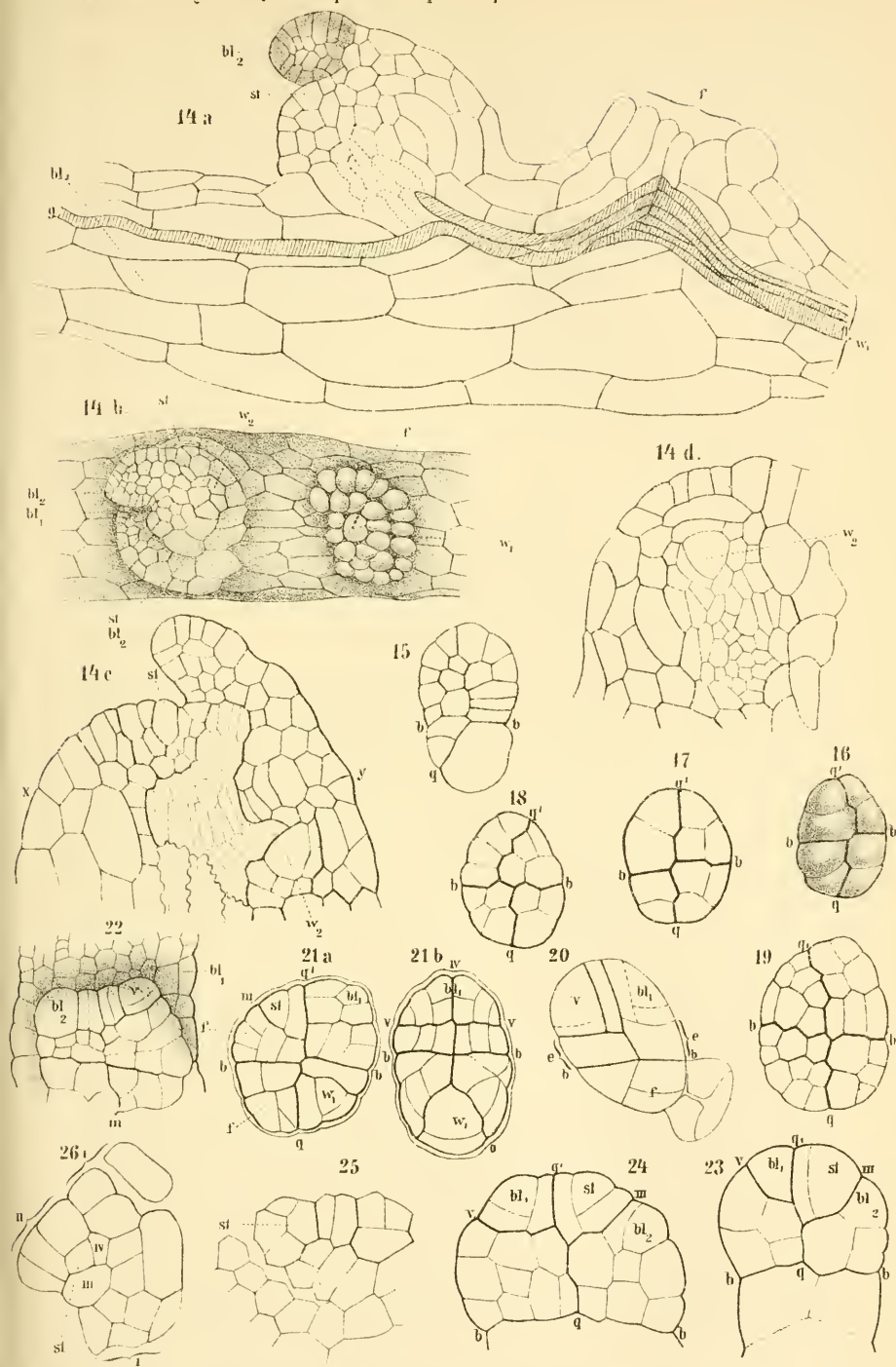
„ 22. Knospe eines fünftägigen Keimes von *Marsilia* an der Basis des Keimblattes haftend, in derselben Stellung wie meine Figur 14 b. Nach J. Hanstein. 230 1.

v = Stammscheitelzelle, m = Median- (hier Octanten) Wand, die übrige Bezeichnung wie oben.

„ 23 und 24. Embryokugeln von *Selaginella Martensii*. Nach Pfeffer. In Fig. 24 sind die Wände des „ ee “ (III und V) etwas stärker gehalten als im Original.

„ 25 und 26. (350) Oberflächenzeichnungen der Scheitelregion der Pflanze.





Gez. v. F. Youk, lith. v. F. Schuma.

Sitzungsab. d. k. Akad. d. W. math. naturw. (CLXXV) Bd. I. Abth. 1877.

Druck v. J. Wagner Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [76](#)

Autor(en)/Author(s): Vouk F.

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Embryo von Asplenium Shepherdii Spr. 271-312](#)