#### Zur

# Wachsthumsgeschichte des Farnwedels.

Von

Dr. R. Sadebeck.

(Hierzu Tafel III und IV.)

Die nachfolgenden Untersuchungen wurden veranlasst durch Cultur-Versuche, welche ich im vorigen Winter mit Sporen von Asplenium Serpentini Tausch und Asplenium adulterinum Milde anstellte. Diese beiden Pflanzenspecies sind nach allen bisherigen Beobachtungen die einzigen, welche an Serpentin als geognostische Unterlage gebunden sind, und zwar in der Weise, dass auch nicht ein einziger Ausnahmefall constatirt worden ist. Es findet sich freilich eine diesem widersprechende Angabe in den Verhandlungen der K. K. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. 1872. pag. 354. verzeichnet, woselbst J. Freyn (Beiträge zur Flora Ober-Ungarns) angiebt: "Asplenium adulterinum Milde. Auf einem kleinen Felsen in der Krummholzregion der Kunstava, auf Kalk." Ich habe nun Gelegenheit gehabt, von diesem Standorte Exemplare dieser Pflanze zu sehen, welche J. Freyn als Beleg seiner Angabe an Prof. P. Ascherson hierselbst gesendet Dieselben erwiesen sich jedoch als reinstes Asplenium viride Huds., an welchem auch ganz der Diagnose gemäss die Spindel nur an ihrem unteren (kaum 1/3) Theile dunkel gefärbt war. Ueber Asplenium adulterinum Milde, welches zuerst von Milde erkannt, später aber von ihm für eine durch den Serpentin bedingte Varietät von Asplenium viride Huds. betrachtet wurde, habe ich bereits im XIII. Jahrgange dieser Verhandlungen berichtet und gezeigt, dass Asplenium adulterinum durch so gewichtige anatomische Unterschiede von den verwandten Arten Asplenium Trichomanes und Asplenium viride unterschieden werde, dass es im höchsten Grade unglaubhaft erscheine, es sei dieses nur eine durch den Standort hervorgebrachte Form des Asplenium viride Huds.

Eine endgültige Lösung dieser Frage involvirt nicht bloss die Beantwortung Betreffs der specifischen Natur zweier fast nur dem speciellen Farnkenner wichtigen Pflauzen; sie interessirt vielmehr durch die Erkenntniss, in wieweit das Serpentin-Substrat als solches Formen-Veränderungen hervorzubringen im Stande sei, oder ob dieses die Bedingungen für das Vorkommen der beiden in Rede stehenden Pflanzen enthalte, etwa in derselben Weise, wie für andere Pflanzen Kalk, Chlornatrium u. s. w.

Um nun zu untersuchen, ob der Serpentin im Stande gewesen sei, Formen-Veränderungen hervorzubringen, wie von dem echten Asplenium viride Huds. bis zu dem morphologisch, wie anatomisch von ihm so verschiedenen Asplenium adulterinum Milde, habe ich im vorigen Winter Aussaat-Versuche angestellt, der Art, dass die Sporen besagter Arten auf mit Torf vermengte Gartenerde gebracht wurden, ein Einfluss einer Serpentin-Unterlage also nicht vorhanden war. Das Resultat dieser Versuche habe ich der Wander-Versammlung der botanischen Section der Schlesischen Gesellschaft, welche am 25. Mai d. J. auf dem Gröditzberge bei Bunzlau stattfand, in mehreren Exemplaren verschiedenen Entwickelungsgrades, zum Theile auch in solchen, welchen die Prothallien noch anhefteten, vorgelegt. Das bekannte äusserliche Merkmal, die nur am oberen Theile grün gefärbte Spindel, hat sich als constant erwiesen. Ich lege auf dieses Merkmal nachgerade ein nicht geringes Gewicht. Bei jungen Wedeln von Asplenium Trichomanes ist bis etwa zum Moment der Sporangien-Entwickelung der obere Theil der Spindel grün gefärbt, und zwar fast genau so, wie bei Asplenium adulterinum, so dass eine Verwechselung sehr leicht möglich ist; nur die weissen Streifen längs der Spindel liefern einen sicheren Anhaltspunkt für die Erkennung des Asplenium Trichomanes. Mit dem Beginn der Sporangien-Entwickelung, also etwa 8 bis 10 Tage nach der Aufrollung des Wedels, tritt aber eine Entgrünung der Spindel ein, so dass dieselbe alsdann durchweg die dunkel-kastanienbraune Färbung annimmt, welche wir gewohnt sind, bei ausgebildeten Exemplaren zu sehen. Eine hiermit in Einklang zu bringende Entgrünungs-Erscheinung zeigt auch Asplenium viride Huds., bei welchem die Wedelspindel in der Jugend ganz und gar grün gefärbt ist. Erst später färbt sich der untere Theil der Spindel, der Petiolus, dunkelbraun. Die Spindel des Asplenium adulterinum jedoch verändert, soweit wenigstens meine Beobachtungen reichen, eigenthümlicherweise während der Entwickelung des Wedels die Farbe an keinem seiner Theile und ist stets nur an ihrem oberen Theile grün. Auch ganz junge Wedel der Keimpflanze, oft schon der drittälteste Wedel, zeigten

bereits an dem unteren Theile der Spindel eine braune Färbung. Die Untersuchung des anatomischen Baues der Spindel rechtfertigte ebenfalls die Annahme der Identität mit den Exemplaren, welche am Költschenberge, also auf Serpentin, gesammelt worden waren, und ich kann mich daher auf den Hinweis auf die Resultate gleicher Untersuchungen beschränken, welche ich im XIII. Jahrgange dieser Zeitschrift niedergelegt habe. Es liegt demnach kein Grund mehr vor, an der specifischen Eigenthümlichkeit des Asplenium adulterinum Milde Zweifel zu erheben, und die aufgestellte Frage ergiebt sich als so weit gelöst, dass der Serpentin nicht die Veranlassung gewesen ist zu so bedeutenden Abänderungen, wie sie die Form und der innere Bau der beiden Milzfarne, Asplenium adulterinum und Asplenium viride Huds., aufweisen. Der Serpentin liefert also für Asplenium adulterinum das allein günstige Substrat, etwa in derselben Weise, wie der Kalk für Phegopteris Robertiana, Asplenium fissum Kit., Cystopteris sudetica, Woodsia glabella, Asplenium Seelosii, oder der Salzboden für Aster Tripolium, Glaux maritima, Triglochin maritimum u. s. w. Die Sporen der beiden erwähnten Milzfarne gelangten in grosser Menge zur Keimung, und ich wurde dadurch in den Stand gesetzt, theils über die Keimung selbst, theils über die weiteren Entwickelungs-Processe vielfache Untersuchungen anzustellen. Ueber sämmtliche dieser Beobachtungen hier zu berichten, liegt nicht in meiner Absicht, besonders weil ich, um weitere Schlussfolgerungen ziehen zu können, die Untersuchung eines noch reichlicheren Materials für nöthig erachte. Die folgenden Mittheilungen beschränken sich daher nur auf diejenigen Theile der Farnpflanze, welche bezüglich ihrer Entwickelung bei den von mir untersuchten Gattungen der Polypodiaceen nur geringere Verschiedenheiten aufwiesen. Ich ziehe also zunächst das Wachsthum des jungen Wedels in Betracht, insbesondere die Entfaltung der Wedelplatte. In späteren Arbeiten dagegen beabsichtige ich, die weiteren und vollständigeren Untersuchungen gleichfalls in dieser Zeitschrift niederzulegen, und betrachte diese Zeilen nur als den Anfang der Mittheilungen über die Resultate meiner Farnstudien.

I.

Die nachstehenden Erörterungen beziehen sich fast ausschliesslich auf die beiden schon erwähnten Arten aus der Gattung Asplenium, nämlich A. Serpentini Tausch (A. Adiantum nigrum L. var. Serpentini Tausch als Art) und A. adulterinum Milde, besonders

weil von diesen das reichhaltigere Material vorhanden war. Andere Farnspecies, wie Cystopteris fragilis, Aspidium filix mas, Aspidium spinulosum, Asplenium Ruta Muraria, Gymnogramme sulfurea, Adiantum crenatum u. s. w. wurden erst später gleichen Culturen unterworfen; ich erhielt in Folge dessen von diesen erst Untersuchungs-Material, als ich bei den übrigen bereits zu einem gewissen Abschlusse gelangt war. Trotzdem war dasselbe namentlich durch die Möglichkeit einer Vergleichung mit den früheren Untersuchungen oder einer Bestätigung der gefundenen Resultate von nicht geringem Werthe.

Die ersten Anfänge des Farnwedels sind nach den Untersuchungen Hofmeister's für den ersten Wedel und die folgenden insofern nicht gleich, als der erste Wedel direkt aus einem Quadranten des Embryo sich herausentwickelt, der zweite und die folgenden Wedel dagegen aus der Vermehrung einer Zelle der Stammspitze entspringen. Die Zellenvermehrung des zweiten und aller späteren Wedel folgt jedoch der nämlichen Regel, wie die desersten: sie beginnt durch die stetig sich wiederholende Theilung der Zelle ersten Grades mittelst abwechselnd geneigter Scheidewände.\*) Fig. 1, welche die Anlage eines jungen Wedels darstellt, bestätigt im Wesentlichen diese Angabe. Die Wände der Zelle ersten Grades sind durch die Buchstaben A bezeichnet; die darauffolgenden Theilungswände I, II, III sind abwechselnd gegen einander geneigt. Ein Theil der Zelle ersten Grades bleibt aber bei der Bildung einer neuen, zweiten Scheitelzelle als Rest der früheren Scheitelzelle übrig, indem er durch die jüngste Theilungswand von der neuen Scheitelzelle abgetrennt wird und

<sup>\*)</sup> Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. Aus den Verhandlungen der mathematisch-physischen Classe der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. 1857. p. 618. Daselbst ist noch hinzugefügt, dass die Theilungswände der Scheitelzelle dem Scheitelpunkte des Stammes wechselnd zu- und abgeneigt sind. Ich habe diesen Punkt hier unberührt gelassen, weil bei der genaueren Erörterung dieser Verhältnisse die Längs- und Querschnitte, so wie die Seitenansichten des Wedels nicht hätten ausser Acht gelassen werden können. Alsdann hätte aber der für diese Mittheilung gestattete Raum weit überschritten werden müssen und habe ich mich daher vorläufig auf die Auseinandersetzungen beschränkt, welche sich ausschliesslich auf die Flächenansichten beziehen. In den späteren Mittheilungen werden aber natürlich die Seiten, sowie die durch die Längs- und Querschnitte erhaltenen Ansichten ihre gehörige Berücksichtigung finden.

also bestimmt ist, am weiteren Scheitelzellen-Wachsthum keinen Antheil zu nehmen (Fig. 1: I-A1). Ein solcher Resttheil entsteht natürlich bei der Bildung einer jeden neuen Scheitelzelle (Fig. I: A-II, III-I und die diesem entsprechenden Zellen in Figur 2 und Figur 3; die betreffenden Zellwände sind daselbst mit den Buchstaben o bis z bezeichnet). Ich nenne diese Zellen im Anschlussean die bisherige Bezeichnungsweise "Rand- oder Marginalzellen." Durch die Thatsache, dass diese Zellen von einem Scheitelzellen-Wachsthume, wie dem eben beschriebenen, ausgeschlossen sind, ist aber keineswegs ein Zurückbleiben derselben bedingt; es findet vielmehr in ihnen eine sehr lebhafte Zellenvermehrung statt, welche an Regelmässigkeit der Theilungen den Theilungsvorgängen am Scheitel nicht nachsteht. Es tritt jedoch nicht sofort nach dem Entstehen der Marginalzelle ersten Grades eine Zellenvermehrung in derselben ein; dieselbe beginnt vielmehr erst, wenn in der Scheitelzelle zweiten Grades sich derselbe Theilungsvorgang wiederholt, welcher in der Scheitelzelle ersten Grades stattgefunden hat; mit der Abänderung natürlich, dass die dritte Theilungswand auf der nächsten jüngeren spitzwinklig (niemals genau senkrecht!) ansetzt und der Theilungswand I (in Fig. 1) nahezu parallel zu liegen kommt. Jetzt erst bildet sich in der Randzelle ersten Grades eine (von der Fläche gesehen) der Peripherie parallele und meist in der Verlängerung der Theilungsfläche, welche die Scheitelzelle dritten Grades bildet, neue Zellwand (Fig. 1, 7). Ich nenne sie Tangentiale. Die durch dieselbe von der Randzelle ersten Grades abgeschnittene innere Zelle entspricht im Wesentlichen der "Schichtzelle", gemäss der Bezeichnung, welche Hanstein bei der Entwickelungsgeschichte des Marsilia-Blattes eingeführt hat (Fig. 6: sämmtliche mit a bezeichneten Zellen). Die durch diesen Vorgang gebildete äussere Zelle ist die Randzelle zweiten Grades. In einigen der beobachteten Fälle (die Figur 1 zeigt ebenfalls einen solchen) entsteht darauf eine zweite, der ersten parallele Tangentiale und erst nach dieser eine (ebenfalls von der Fläche gesehen) senkrecht auf dieselbe aufgesetzte Zellwand, welche die zweite Tangentiale mit der Peripherie verbindet und also ebenfalls auf dieser letzteren senkrecht steht. Ich nenne diese Zellwand "Radiale" (e). In der bei Weitem überwiegenden Mehrzahl der beobachteten Fälle setzt jedoch diese Radiale bereits an die erste Tangentiale an. Diese Radiale halbirt in den meisten

Fällen (das Schema Fig. 6 bezieht sich ausschliesslich auf diese) die von ihr getroffene Tangentiale und natürlich auch den Theil der Peripherie, welcher den Resttheil der Randzelle ersten Grades nach aussen begränzt (Fig. 1-6). In Folge dessen wird der bereits durch die Schichtzelle a von der vollständigen Randzelle ersten Grades abgetrennte Theil derselben, also die Randzelle zweiten Grades, in zwei an Grösse und Gestalt ziemlich gleich grosse Theile zerlegt; es sind dies die Randzellen zweiten Grades und zweiter Generation\*) (Fig. 1: zwischen I. und A1; Fig. 2: zwischen x und v; Fig. 3: zwischen x und v, u und w.; Fig. 4a: zwischen E und C, Fund D). In jeder dieser Randzellen tritt nun eine zweite Tangentiale auf, welche die Schichtzellen b (in Fig. 6) abtrennt und die Marginalen dritten Grades bildet. In der Mitte dieser zweiten Tangentiale setzt sich nun sehr bald eine zweite Radiale (Q2) an. Von den durch dieselbe gebildeten Randzellen (Randzellen dritten Grades und dritter Generation) werden durch das Auftreten neuer (dritter) Tangentialen die Schichtzellen c abgeschnitten und die Marginalen vierten Grades gebildet. Bis zu diesem Punkte erscheint die ganze Entwickelung als auf echter Dichotomie beruhend; die richtige Deutung der Entwickelungweise ergiebt sich jedoch erst aus dem ferneren Verlaufe des Wachsthumes. Nachdem nämlich durch die dritte Tangentiale die Randzellen dritten Grades gebildet sind, geht dieselbe Zellvermehrung, wie bisher, nur in den beiden benachbarten inneren dieser Randzellen vor sich, aus welchen durch das Auftreten einer dritten Radiale die Randzellen vierten Grades und vierter Generation gebildet Auch hier werden nicht alle vier der dadurch entstandenen Zellen zu wirklichen Randzellen, mit derselben Entwickelungsfähigkeit, wie die Mutter-Randzelle, sondern nur die beiden äusseren, von denen bald die mit d bezeichneten Schichtzellen abgetrennt werden. In den dadurch entstandenen Randzellen fünften Grades findet zunächst das Auftreten der fünften Radiale statt, wodurch Randzellen fünften Grades und fünfter

<sup>\*)</sup> Ich folge hierbei der von Nägeli vorgeschlagenen und von Kny in dessen Beiträgen zur Entwickelungsgeschichte der laubigen Lebermoose (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 99.) angewendeten Terminologie, obwohl dieselbe meiner Auffassung über die weiteren Wachsthumsvorgänge nicht vollständig entspricht. Ich wollte jedoch zunächst eine möglichst objective Darstellung geben und werde daher erst gegen den Schluss dieser Mitheilung meine Auffassung und die dadurch bedingte, neue Bezeichnungsweise eines Weiteren begründen.

Generation entstehen; aber im Gegensatze zu dem Vorgange des Wachsthumes der Randzellen vierten Grades und analog zu den Randzellen dritten Grades sind jetzt die inneren der durch die fünfte Radiale gebildeten Zellen allein der gleichen Weiterentwickelung fähig; in ihnen trennen sich daher auch allein die Schichtzellen e ab. So finden wir also allein in den der ersten Radiale abwechselnd zu- und abgewendeten Marginal-Zellen n ten Grades die Träger des gleichartigen Wachsthumes, wie es die jedesmalige Mutterzelle zeigt, und sehen eine von der Mitte der Blattmediane sich entfernende Reihe von Schichtzellen entstehen, deren Bedeutung bei Vergleichung mit späteren Zuständen der Entwickelung unschwer als die die Anlage des Nerven bewirkende zu erkennen ist. Dies erhellt zunächst aus späteren Entwickelungszuständen, wie sie in ihrer Aufeinanderfolge die Figuren 8 und 9 zeigen. Hier erkennt man leicht die Bildung des Nerven aus diesen Zellgruppen. Auch sieht man an dem aus der genauen Betrachtung dieser Figuren resultirenden Schema (Fig. 8b) dieselbe Art und Weise der Entwickelung, wie sie das Schema in Fig. 6 bietet. Dieses bezieht sich aber auf die jüngeren Zustände des Wedels derselben Pflanze, wie solche in aufeinanderfolgender Reihe in den Figuren 2, 3, 4 und 5 abgebildet sind. Hieraus geht hervor, dass die im Schema der Figur 6 zwischen den Zellwänden r und t liegenden Zellgruppen nothwendig das erste Segment des Farnwedels umfassen, wie auch der in Figur 5 abgebildete, etwas weiter entwickelte Wedel auf's Klarste zeigt. Bei diesem treten die zwischen o und q und zwischen p und r gelegenen Zellgruppen als zukünftige Segmente schon bedeutend über den peripherischen Umriss hervor, wie ihn noch Figur 3 zeigte\*, und bietet es nunmehr auch keine Schwierigkeit, bereits in noch viel jüngeren Stadien der Entwickelnng (Fig. 3) mit Sicherheit die Anlage des ersten und zweiten Segmentes zu erkennen; dieselben sind in Figur 3 ebenso, wie in Figur 5, durch die römischen Zahlen I und II bezeichnet. Somit ist auch klar, dass in den Figuren 2 und 5 die Zellgruppe sq das drittälteste, die Zellgruppe rt das viertälteste Segment darstellt u. s. f. Die seitlichen Fiederchen des Farnwedels sind

<sup>\*)</sup> Die Figuren 3 u. 5 entsprechen den Figuren 10b und 11 auf Tafel XIV. der Entwickelung des *Marsilia*-Blattes, wie sie Hanstein dargestellt hat. Die von der Fläche aus gesehene dreieckige Gestalt des jungen Wedels (Fig. 10b), auf welche Hanstein besonders aufmerksam macht (pag. 249.), tritt auch in meiner Figur 3 deutlich hervor.

also allein auf die durch die Theilung der Scheitelzelle gebildeten Randzellen ersten Grades zurückzuführen und ihre weitere Entwickelung geschieht ohne Mitwirkung einer keilförmig nach unten zugespitzten Scheitelzelle, wie derjenigen, welche das Längenwachsthum des Wedels bewirkt.

An der Spitze des Wedels, wo in den ersten Anfängen desselben eine keilförmig zugespitzte Scheitelzelle deutlich sichtbar ist (Fig. 1, 2, 3), erlischt etwa nach dem Auftreten der Sten bis nten Scheidewand (die Anzahl der Scheidewände konnte nicht mit Sicherheit beobachtet werden; auch schien dieselbe einigen Schwankungen unterworfen zu sein) diese Scheitelzelle plötzlich in ihrer Thätigkeit, indem sich eine tangentiale Wand ansetzt (Fig. 4, 7), ganz in ähnlicher Weise, wie bei den Randzellen ersten Grades\*). Senkrecht auf dieser Tangentiale bildet sich alsbald eine Radiale (e), und so wird durch diesen Vorgang die ursprüngliche Scheitelzelle in eine Randzelle umgewandelt, mit gleicher Gestalt und Entwickelungsfähigkeit, wie die übrigen. Eine in dieses Stadium der Randzellen bereits übergegangene Scheitelzelle zeigt Figur 5 (yz). Nun findet ein am ganzen Rande des Wedels gleichartiges Wachsthum statt, indem sich in der schon besprochenen Art und Weise abwechselnd Radialen und Tangentialen bilden, mit der Maassgabe natürlich, dass die Randzellen n ten Grades und n ter Generation abwechselnd mit denen des n+1ten Grades und der n+1ten Generation auf der der ersten Radiale zu- oder abgekehrten Seite der nten Radiale gebildet werden.

Wenn die vorstehenden Erörterungen sich auf den häufigeren Fall bezogen, dass aus der Randzelle ersten Grades durch das Auftreten einer Tangentiale und einer Radiale zwei gleichgrosse und gleichwerthige Randzellen entstehen, so ist doch bereits oben erwähnt worden, dass der andere Fall nicht ohne Beachtung bleiben darf, besonders da dieser fast ausnahmslos bei

<sup>\*)</sup> Ein ganz analoger Vorgang ist bereits von Kny beim Prothallium von Osmunda regalis (Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter in Jahrb. f. wissensch. Bot. VII. pag. 13.) beobachtet worden: "die Verjüngung der Scheitelzelle ist eine begrenzte; sie findet ihren Abschluss im Auftreten einer Querwand, welche eine Flächenzelle von einer Randzelle abtrennt." Mein Freund, Prof. Kny, machte mich auf diese von ihm zuerst beobachtete Thatsache ganz besonders aufmerksam und kann ich nicht umhin, demselben schon hier meinen Dank auszusprechen für das Interesse, welches er dieser Arbeit geschenkt hat.

dem ersten Keimblatte von Asplenium adulterinum beobachtet wurde. Hier theilt sich die Randzelle ersten Grades nicht in zwei gleichgrosse Randzellen zweiten Grades und zweiter Generation, sondern in zwei verschieden grosse und demnach auch ungleichwerthige, der Art, dass nur eine derselben die gleiche Wachsthumsweise weiter vermittelt (Fig. 7b). Im Uebrigen geht die Zellenvermehrung in der oben beschriebenen Art und Weise vor sich, und kann mit derselben vollständig identificirt werden, sobald man die Randzelle, welche im vorigen Falle als Randzelle zweiten Grades und zweiter Generation auftrat, für diesen Fall als Mutterzelle sich denkt. Uebrigens findet sich auch häufig an den Wedeln, wo der Regel nach die Randzelle ersten Grades in zwei gleichgrosse und gleichwerthige Randzellen zweiten Grades und zweiter Generation getheilt wird, der zweite eben beschriebene Fall, wie z. B. aus Fig. 3 (vt und tr) und aus Fig. 5 (sq) deutlich ersichtlich ist. Andererseits freilich ist zu bemerken, dass in späteren Zuständen des Wedels die Theilung einer Randzelle nten Grades in zwei gleichwerthige n+1ten Grades und n+1ter Generation sich öfter wiederholt (Fig. 8A.) Diese Thatsache ist von der grössten Wichtigkeit, da darauf allein die Verästelung des Nerven basirt. Daher ist eine Gabelung des Nerven ausgeschlossen, wo die Theilung einer Randzelle nten Grades in zwei gleichwerthige des n+1ten Grades und der n+ten Generation nicht erfolgt, wie das Keimblatt von Asplenium adulterinum auf das Deutlichste zeigt (Fig. 8, a und b). In diesem letzteren Falle freilich ist unter Randzelle nten Grades die Scheitelzelle zu verstehen, welche, wie schon oben auseinander gesetzt wurde, durch das Auftreten einer Querwand (Tangentiale) in eine Randzelle, sowohl der Gestalt, als auch der Funktion nach umgewandelt worden ist. Es mag hier noch Erwähnung finden, dass in diesem Falle die durch die Theilungswände der Scheitelzelle gebildeten Randzellen ersten Grades zur Bildung des Petiolus verwendet wurden, die Lamina dagegen allein durch die Theilungen der zur Randzelle umgebildeten Scheitelzelle entstanden ist.

Wenn im Vorhergehenden gesagt wurde, dass die Entwickelung und Entfaltung der seitlichen Fiederchen ohne die Mitwirkung einer keilförmig nach unten zugespitzten Scheitelzelle geschieht, so sollte damit zuvörderst die Verschiedenheit hervorgehoben werden, welche sich herausstellt zwischen dem Längenund Flächen-Wachsthume. Im Ganzen mag es bei der Erörterung des

Flächen-Wachsthumes gleich sein, ob man die Zelle, welche dasselbe vermittelt, "Randzelle" oder "Scheitelzelle" nennt; da aber der Name "Randzelle" nach der bisherigen Anwendung die Gleichwerthigkeit der betreffenden aus dieser Zelle neu entstehenden Zellen involvirt, die bei dem Flächenwachsthume des Wedels entstehenden Randzellen aber wenigstens eben so oft ungleichwerthig sind, so halte ich es für nöthig, an dieser Stelle noch einige weitere Auseinandersetzungen über diesen Punkt hinzuzufügen. Aus den obigen Mittheilungen geht hervor, dass allerdings in vielen Fällen aus den durch die Theilungen der Scheitelzelle entstandenen Randzellen ersten Grades zwei gleichgrosse und gleichwerthige Randzellen (zweiten Grades und zweiter Generation) sich bilden, bedingt durch das Ansetzen einer radialen und tangentialen Wand. Wir finden also das Theilungsgesetz der echten Dichotomie, indem aus einer Mutterzelle zwei neue, gleichgrosse und gleichwerthige Tochter-Zellen gebildet werden, von denen jede dasselbe Wachsthum zeigt, wie die Mutterzelle. Etwas mehr für unseren Fall specialisirt, würde das Gesetz folgendermaassen lauten: "Von der Mutterzelle (Randzelle ersten Grades\*) wird durch eine der kürzeren ihrer Wände parallele Wand (Tangentiale) ein kleiner Theil (Schichtzelle a) abgetrennt. Die dadurch verjüngte Mutterzelle wird nun durch eine auf der jüngsten Wand (Tangentiale) senkrecht stehende, neue Wand (Radiale) in zwei gleiche Theile getheilt (Randzelle zweiten Grades und zweiter Generation). Jeder dieser Theile ist gleichwerthig und entwickelt sich genau in derselben Weise weiter, wie die Mutterzelle." Ich habe ferner gezeigt (vergl. Fig. 8 und 9), dass auch in späteren Stadien der Entfaltung des Wedels, und zwar zu wiederholten Malen, der Fall eintritt, wo die neu gebildeten Randzellen gleichwerthig werden, und dass dies die Bedingung ist für die spätere Verästelung des Nerven. Somit ist also klar, dass die Gabelung des Nerven auf echte Dichotomie zurückzuführen Freilich ist hierbei zu bemerken (ich beziehe mich in Folgendem auf Fig. 8b), dass die beiden zweiten Tangentialen nicht immer zu gleicher Zeit angelegt werden und dass dadurch nothwendig in dem weiteren Wachsthume Ungleichheiten hervortreten, indem der eine Theil als der ältere das Ende seines Wachsthumes eher erreicht, wie der andere. Daraus resultirt die

<sup>\*)</sup> Die früheren Bezeichnungen sind der bequemeren Vergleichung wegen beigefügt; im Uebrigen ist auf Figur 6 besonders Bezug genommen.

Erscheinung der ungleich kräftigeren Ausbildung der beiden Nervenäste, der Art, dass immer der jüngere derselben ein stärkeres, weil längere Zeit dauerndes Wachsthum zeigt. Die Fälle, bei denen sich die Theilung auf echte Dichotomie nicht zurückführen lässt, sind ebenfalls schon erwähnt worden (Keimblatt von Asplenium adulterinum etc.); die beiden durch die Radiale gebildeten Randzellen sind alsdann ungleichwerthig. Abwechselnd wird bald die rechts, bald die links von der jüngsten Radiale gelegene Tochterzelle zur Mutterzelle und zur Trägerin des weiteren Wachsthumes, wie aus den Figuren 6, 7, 8 und 9 deutlich ersichtlich ist, während die andere Randzelle eine davon verschiedene Entwicklung und verschiedene Funktionen zeigt. Der auf diese Weise stattfindende Vorgang beruht also auf sympodialer Dichotomie und komme ich demnach zu einem ähnlichen Resultate, wie Hofmeister, der die Blattformen als der Anlage nach auf dichotomische Verzweigungen zurückführt, die · bei weiterer Ausbildung sympodial werden; obgleich andererseits auch, wie ich später zeigen werde, meine Beobachtungen in vielen Punkten von denen des genannten Forschers wesentlich abweichen. Hier, wo also die Gleichwerthigkeit der Randzellen vollständig aufgehört hat, ist es wohl nicht mehr ganz angebracht, von Randzellen im eigentlichen Sinne des Wortes (als gleichwerthigen) zu reden; es ist daher nicht ganz ungeeignet, diese Art der Zellenvermehrung ebenfalls als ein Wachsthum vermittelst einer Scheitelzelle anzusehen.\*) Diese Scheitelzelle würde alsdann im Gegensatze zu derjenigen, welche das Längenwachsthum des Wedels bewirkt, und mit Beziehung auf ihre ursprüngliche Natur als Marginal-Zelle nicht unpassend mit "Marginal - Scheitelzelle" zu bezeichnen sein. Eine solche Auffassung erscheint um so mehr gerechtfertigt, als auch in diesem Falle der jedesmalige Resttheil, der durch das Auftreten einer neuen Scheitelzelle von der nächstälteren Marginal-Scheitelzelle abgetrennt wird, seine gewisse Bestimmung hat, wenigstens bei Asplenium und den übrigen von mir untersuchten Arten. Dieser Resttheil (Restzelle), der im Allgemeinen durch die Unregelmässigkeit seines weiteren Wachsthumes ausgezeichnet ist, zeigt sich nur darin ziemlich

<sup>\*)</sup> Auch Sachs (Lehrb. d. Bot. 1873. p. 343A.) spricht bei der Entwickelungsgeschichte des Prothalliums eine ähnliche Ansicht aus.

constant, dass die erste Zellwand, welche sich bei seiner Entwickelung bildet, stets eine Tangentiale ist; weiterhin aber ist eine Gleichmässigkeit weniger zu erkennen. In den meisten Fällen freilich setzt sich auf die Tangentiale sehr bald eine Radiale an; die dadurch entstandenen neuen Zellen theilen sich aber niemals auf's Neue in gleicher Weise weiter durch das Auftreten von Radialen und Tangentialen; es bilden sich nun zunächst nur die Tangentialen. Am Ende der durch die zweite oder dritte Tangentiale gebildeten Abschnittszelle findet dann eine Anhäufung des Protoplasmas statt und es entsteht eine Ausstülpung (Fig. 8 und 9); es ist dieses die Anlage eines Drüsenhaares, welches alsbald auch ein verhältnissmässig schnelles Wachsthum zeigt. Hierdurch wird die hauptsächlichste productive Kraft der Restzelle in Anspruch genommen und die weiteren Theilungen derselben erweisen sich als auf intercalarem Wachsthume beruhend. Da aber durch die Bildung einer jeden neuen Marginal-Scheitelzelle zugleich auch die einer Restzelle bedingt wird, so geht daraus hervor, dass diese Restzellen ebenfalls auch ein verschiedenes Alter haben. Damit steht im engsten Zusammenhange die Erscheinung, dass, so lange die Wedelplatte nicht vollständig ausgebildet ist, die verschiedenen Drüsenhaare einen verschiedenen Grad der Entwickelung zeigen, und ist es somit auch leicht ersichtlich, dass dieselben in ihrer geringeren oder grösseren Entwickelung einen sicheren Wegweiser abgeben für die richtige Erkennung der Marginal-Scheitelzelle (Fig. 8 u. 9). Eine genaue Entwickelungsgeschichte der Drüsenhaare zu geben, liegt ausserhalb des Themas dieser Arbeit; ich bemerke aber an dieser Stelle noch, dass ebenso, wie die Drüsenhaare, auch die später auftretenden Spaltöffnungen ganz bestimmten Zellgruppen angehören.

Zum Schlusse will ich einer Thatsache kurz Erwähnung thun, welche auch schon von Strasburger beobachtet worden ist\*); es ist dies das Bestreben zur Einrollung, welches bei den Archegonien stattfindet. Diese Eigenthümlichkeit, welche der Farnwedel in so ausgeprägter Weise zeigt und welche auch bei dem Blatte der Marsilien deutlich hervortritt, hat bezüglich ihrer Ursachen die verschiedensten Deutungen er-

<sup>\*)</sup> Strasburger, Befruchtung der Farrenkräuter (Jahrb. für wiss. Bot. VII.)

fahren. Hanstein\*), der die Entwickelung des Marsilien-Blattes am Eingehendsten geschildert hat, spricht sich darüber folgendermaassen aus: "Das Spalten und Dehnen der Rand- und Schichtzellen geschieht auf der Rückseite des Blattes schneller, als auf der Bauchseite. Daher krümmt sich das Blatt nach innen und rollt sich endlich völlig ein, und es sieht dann im Profil aus, als ob die Scheitelzelle seitwärts sässe." Gegen diese Auffassung scheint mir die oben erwähnte Thatsache zu sprechen, dass die Archegonien der Farnkräuter ebenfalls eine nicht zu verkennende Neigung zur Einrollung aufweisen (Fig. 10).

Wenn auch die Untersuchungen über das Wachsthum des Farnwedels in den oben mitgetheilten Erörterungen aus den bereits angeführten Gründen keinen definitiven Abschluss erhalten konnten, so ergeben sich doch aus ihnen bereits einige nicht unwesentliche Resultate, welche ich im Folgenden kurz zusammenfassen will.'

1. Das erste Wachsthum des Farnwedels ist ein Längenwachsthum, bewirkt durch eine nach unten keilförmig zugespitzte Scheitelzelle, welche sich durch abwechselnd geneigte Wände theilt.

- 2. Die durch die Theilungen der Scheitelzelle entstandenen Abschnitte derselben (Randzellen ersten Grades) werden zuerst durch das Auftreten einer Tangentiale in zwei Theile getheilt, einen inneren, die Schichtzelle, und einen an die Peripherie grenzenden, die Randzelle zweiten Grades. Die Randzelle zweiten Grades wird durch eine Radiale sehr bald in zwei neue Randzellen getheilt (Randzelle zweiten Grades und zweiter Generation). Nur bis zu diesem Punkte ist das Wachsthum constant, im weiteren Verlaufe desselben zeigt es zwei Modificationen:
  - a) Die beiden durch die erste Tangentiale und die erste Radiale entstandenen, neuen Randzellen sind gleichwerthig: jede dieser beiden Zellen wird zur Mutterzelle (Marginal-Scheitelzelle) einer sympodialen weiteren Aushildung.
  - b) Die beiden durch die erste Tangentiale und die erste Radiale entstandenen, neuen Randzellen sind nicht gleichwerthig: die Marginalzelle ersten Grades tritt

<sup>\*)</sup> Hanstein, die Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia (Jahrb. für wiss. Bot. IV. p. 249).

selbst bereits als Mutterzelle (Marginal-Scheitelzelle) der sympodialen Ausbildung auf.

- 3. Die das Längenwachsthum des Wedels bewirkende, an der Spitze desselben befindliche, keilförmig zugespitzte Scheitelzelle, hat in ihrer Funktion ein begrenztes Wachsthum, bedingt durch das Auftreten einer tangentialen Wand, an welche sich sofort eine Radiale ansetzt. Die Zellenvermehrung in derselben geht alsdann in derselben Weise vor sich, wie in den Randzellen ersten Grades. Die keilförmig zugespitzte Scheitelzelle wird also in eine Marginal Scheitelzelle umgewandelt und das Wachsthum der Wedelplatte wird dadurch ein an allen bezüglichen Theilen gleichartiges.
- 4. Die ersten Anlagen der einzelnen Fiederchen sind bereits in den Abschnitten der keilförmig zugespitzten Scheitelzelle gegeben; die Bildung der Blattnerven ist von dem Verlaufe der von den Marginal-Scheitelzellen abgetrennten Schichtzellen abhängig. Indem die ersten Schichtzellen sich einander berühren, wird die Mittelrippe angelegt (Fig. 6).
- 5. Die Verästelung der Nerven geschieht nur, wenn die Marginal-Scheitelzelle sich in zwei gleichwerthige, neue Marginal-Scheitelzellen theilt, beruht also auf echter Dichotomie, der Verlauf des Nerven an und für sich dagegen auf sympodialer Dichotomie. Daher findet (wie z. B. bei dem Keimblatte des Asplenium adulterinum) keine Verästelung des Nerven statt, wenn die Marginal-Scheitelzelle, abgesehen von der stets zuerst entstehenden Schichtzelle, zwei ungleichwerthige Zellen bildet.
- 6. Die bei dem sympodialen Wachsthume durch die Abschnitte der Marginal-Scheitelzelle gebilderen Restzellen werden zu Mutterzellen für die Entwickelung der Drüsenhaare. Daher zeigen die einzelnen Drüsenhaare einen verschiedenen Grad der Entwickelung, je nach dem Alter der betreffenden (Mutter-) Rest-Zelle; und umgekehrt gewähren die Drüsenhaare einen sicheren Wegweiser für die Erkennung der Aufeinanderfolge der Zelltheilungen.

Bei der Vergleichung mit anderen Familien der Gefässkryptogamen zeigen diese für die Farnkräuter gefundenen Resultate eine oft auffallende Aehnlichkeit. Ganz insbesondere wird durch sie die Uebereinstimmung mit dem Wachsthume des Marsilia-Blattes\*) auf's Deutlichste dokumentirt. Wenn auch das Ueberspringen der Scheitelzelle in eine Marginal-Scheitelzelle durch das Auftreten der Tangentiale nicht speziell beobachtet worden ist, so ist nach den Zeichnungen Hanstein's dieser Vorgang doch als sehr wahrscheinlich anzunehmen. Es würde sich also auch hierin die von Russow\*\*) in histiologischer Beziehung bereits hervorgehobene nahe Verwandtschaft der Farne und Marsiliaceen bestätigen. Auch die Entwickelung des Blattes von Azolla\*\*\*) zeigt, besonders in ihren ersten Anfängen, eine unverkennbare Aehnlichkeit mit der der Farne. Ueber die gleichen Entwickelungsstadien des Blattes von Salvinia ist es mir bis jetzt leider nicht gelungen, sichere Resultate zu erzielen, obwohl einige vorläufige Beobachtungen mich auch hier auf das Bestimmteste die Uebereinstimmung mit den Farrenkräutern annehmen lassen.

## Erklärung der Abbildungen.

- Anmerkung. Die Figuren 1, 2, 3, 4, 5, 8 u. 9 zeigen die aufeinanderfolgenden Entwickelungszustände des Wedels der Keimpflanzen von Asplenium Serpentini, Fig. 6 ist ein allgemeines Schema, Fig. 7 und 10 bezieht sich auf Asplenium adulterinum.
- Fig. 1. Anlage eines jungen (dritten) Wedels der Keimpflanze. A  $A_1$  die Wände der ersten Scheitelzelle (Anfangszelle des ganzen Wedels). Die Theilungswände sind mit I, II, u. s. w. bezeichnet. S= die jüngste Scheitelzelle,  $\tau=$  die Tangentiale, durch welche die Schichtzellen abgetrennt werden,  $\varrho=$  die erste radiale Wand Vergr. 410.
- Fig. 2. Weiteres Entwickelungsstadium eines jungen Wedels, von der Rückenfläche aus gesehen. Die Scheitelzelle S ist noch in voller Thätigkeit; z = die jüngste Wand derselben. Die vorhergehenden Theilungswände sind

<sup>\*)</sup> Hanstein, die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 249.)

<sup>\*\*)</sup> Russow, Vergleichende Untersuchungen.

<sup>\*\*\*)</sup> Strasburger, über Azolla, pag. 38.

mit den vorhergehenden Buchstaben des Alphabetes bezeichnet. Zwischen r und t legt sich das erste Segment (Fiederchen) an, zwischen u und s das zweite Segment. Vergr. 285.

- Fig. 3. Junger, in der Entwickelung begriffener Wedel, Etwas älter, wie ihn Figur 2 zeigt, ebenfalls von der Rückenfläche aus gesehen. Die Bezeichnungen sind, wie bei Fig. 2. Zwischen o und q ist die Anlage des ersten, zwischen r und p die des zweiten Segmentes. Vergr. 285.
- Fig. 4a u. b. Das in der Verlängerung des idealen, axilen Stranges gelegene obere Ende eines jungen, in der Ausbreitung begriffenen Wedels, Etwas älter, wie in Fig. 3, ebenfalls von der Rückenfläche aus gesehen. Die noch deutlich sichtbare, nach unten keilförmig zugespitzte Scheitelzelle, begrenzt von den Zellenflächen E und F, hat die Grenze ihrer bisherigen Art und Weise der Verjüngung erreicht. Es hat sich anstatt einer der Zellenwand F parallelen Wand die Tangentiale G (1) gebildet und auf dieser bereits die Radiale H (2) angelegt. Figur 4a ist nach der Natur gezeichnet, 4b giebt das Schema. Vergr. 410.
- Fig. 5. Noch weiter entwickelter junger (dritter) Wedel einer Keimpflanze. Das Wachsthum vermittelst einer keilförmig zugespitzten Scheitelzelle, welche die Längenentwickelung besonders bewirkte, hat bereits aufgehört. Die weiteren Theilungsvorgänge sind überall gleichmässig und allein auf die Bildung von Tangentialen und Radialen zurückzuführen. Die Zellwände z, y, x, w.... sind die ursprünglichen Theilungswände der keilförmig zugespitzten Scheitelzelle. Die Anlagen der beiden ersten Fiederchen (zwischen o und q, r und p) treten schon sichtlich über den Umriss des Wedels hervor. Vergr. 285.
- Fig. 6. Schema für den Wachsthumsvorgang des jungen Wedels. z, y, x . . . die Theilungswände der das Längenwachsthum des Wedels bewirkenden, keilförmig zugespitzten Scheitelzelle. G (τ) = die jüngste Tangentiale, e = die Radialen. a, b, c . . . = die zu jedem Segmente gehörigen Schichtzellen; sie sind Etwas schattirt, um deutlicher zu zeigen, wie die Nervatur mit ihrer Bil-

dung zusammenhängt.  $\delta$  = die Restzellen, aus welchen die Drüsenhaare hervorgehen. Zwischen r und t ist das älteste Segment, zwischen u und s das darauf folgende jüngere, zwischen t und v das drittälteste, u. s. w. (id. Vergr. 400).

Fig. 7a. Junge Keimpflanze. Der axile Strang des Keimblattes ist deutlich erkennbar, aber nicht verzweigt. Vergr. 5 mal.

Fig. 7b. Oberer Theil des Keimblattes. Der Theilungsvorgang ist nur sympodial; daher findet keine Verzweigung des Nerven statt. Vergr. 285.

- Fig. 8a. Theil der Wedelplatte eines jungen Wedels der Keimpflanze, der Fläche nach schon ziemlich entfaltet.
  α = die Trennungslinie der beiden im Alter verschiedenen Theile der Wedelplatte; p. j. = jüngerer Theil; p. s. = älterer Theil; s. z = Marginal-Scheitelzelle; δ<sub>1</sub>, δ<sub>2</sub>, δ<sub>3</sub>... die dem Alter nach aufeinanderfolgenden Drüsenhaare. Vergr. 285.
- Fig. 8b. Schematische Zeichnung (mit Bezug auf Figur 8a, p. s.), den Vorgang des Flächen-Wachsthumes darstellend. A = die erste Tangentiale, B = die erste Radiale, welche das Ganze in zwei gleichwerthige und ziemlich gleich grosse Theile theilt (Wachsthum durch echte Dichotomie.). Die beiden Theile entwickeln sich, unabhängig von einander, sympodial weiter. Die Buchstaben C, E, G, I, L, desgleichen C<sub>1</sub>, E<sub>1</sub>, G<sub>1</sub>, I<sub>1</sub>, L<sub>1</sub> = die aufeinanderfolgenden Tangentialen; D, F, H, K, M und D<sub>1</sub>, F<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>, K<sub>1</sub> = die aufeinanderfolgenden Radialen; I, II, III . . . . = die Schichtzellen, welche die Bildung des Nerven einleiten. Sie sind Etwas schattirt. (id. Vergr. 285.)
- Fig. 9. Wie vorige Figur, aber Etwas weiter entwickelt. Die Marginal-Scheitelzellen (sz und sz<sub>1</sub>) nicht mehr so deutlich, wie noch in Fig. 7. 1, II, III die oberen Zellen der bereits wieder durch Tangentialen getheilten Schichtzellen; nur in der Verbindung mit diesen ist noch eine regelmässige Anordnung der Zellen zu erkennen. δ<sub>1</sub> = das älteste, δ<sub>5</sub> = das jüngste Drüsenhaar. Vergr. 285.
- Fig. 10 (a und b). Zwei aufeinanderfolgende Entwickelungszustände des Archegoniums, in der oberen Einstellung des Mikroskopes. Vergr. 410.

### Lieferung 8 enthält:

- 176. Hypnum gijanteum Schpr.
- 177. Hypnum cordifolium Hedw.
- 178. Hypnum fluitans Dill.
- 179. Hypnum triquetrum L.
- 180. Brachythecium glareosum B. S. Pl. typ.
- 181. Brachythecium Mildeanum Schpr. Schwache Form.
- 182. Brachythecium salebrosum Schpr.
- 183. Amblystegium riparium B. S.
- 184. Homalothecium sericeum B. S.
- 185. Antitrichia curtipendula Brid.
- 186. Antitrichia curtipendula Brid. Dachform.
- 187. Neckera crispa Hedw.
- 188. Fontinalis antipyretica L.
- 189. Anomodon viticulosus B. S.
- 190. Mnium ambiguum C. Müll.
- 191. Bryum Warneum Bland.
- 192. Bryum uliginosum B. S.
- 193. Funaria hygrometrica Hedw.
- 194. Orthotrichum Lyellii Hook.
- 195. Orthotrichum diaphanum Sm.
- 196. Orthotrichum speciosum N. ab Es.
- 197. Orthotrichum anomalum Hedw.
- 198. Ceratodon purpureus Brid.
- 199. Leptotrichum flexicaule Schpr.
- 200. Dicranum spurium Hedw.

Neu-Ruppin, 3. December 1873.

C. Warnstorf.

## Berichtigung von Druckfehlern.

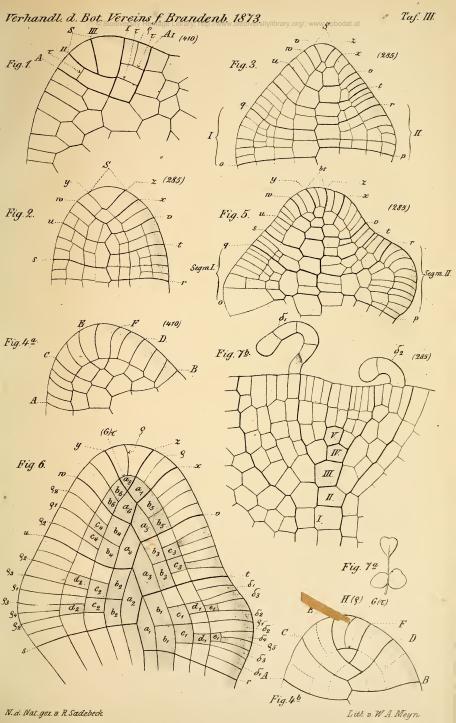
## Jahrgang XIV.

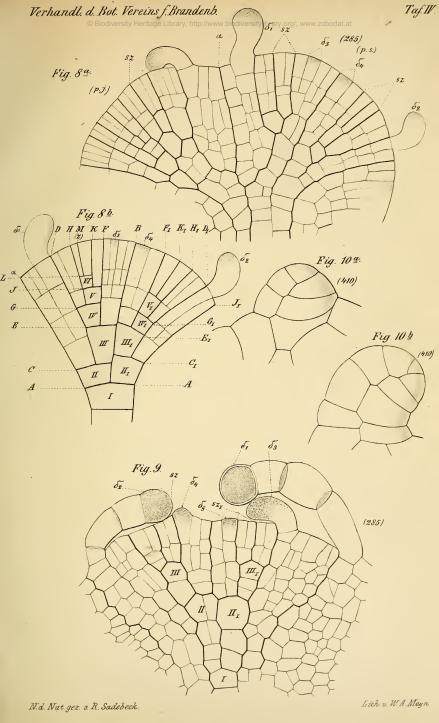
- S. VII. Z. l. v. u. und S. VIII. Z. 3. v. o lies Bastard statt Bestand.
- S. IX. Z. 4. v. u. lies des .... Haselloden statt der .... Huffeplate.
- S. X. Z. 1. v. o. lies Zernitz statt Zarnitz.
- S. X. Z. 14., 19., 23., 24., 27., 28. und 30. v. o. lies Schernebeck statt Scharnebeck.
- S. 52. Z. 16 v. o. lies Nyl. statt Ngl.
- S. 102. Z. 7. v. u. lies dann statt davon.

- S. 104. Z. 16. v. o. lies erzählt statt erzählte.
- S. 104. Z. 5. v. u. lies Slesvig statt Schleswig.
- S. 105. Z. 21. v. o. lies werden statt wurden.
- S. 109. Z. 15. v. o. lies Meeresbuchten statt Meeresbuchte.
- S. 110. Z. 9. v. o. lies Jels statt Jals.
- S. 111. Z. 15. v. o. lies der . . . . Farn statt die . . . . Form; aber ist zu streichen.
- S. 112. Z. 9. v. u. lies älteren statt seltenen.

### Jahrgang XV.

- S. 90. Z. 5. v. u. lies herausgegeben statt Herausgegeben.
- S. 119. Z. 3. v. u. lies Seiten -, statt Seiten,
- S. 124. Z. 19. v. o. lies (Fig. 8). statt (Fig. 8 A.)
- S. 126. Z. 2 v. u. lies pag. 343.) statt pag. 343 A.)
- S. 130. Z. 10 v. o. lies Azolla statt Azolla.





## ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Botanischen Vereins

Berlin Brandenburg

Jahr/Year: 1873-1874

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Sadebeck Richard

Artikel/Article: Zur Wachsthumsgeschichte des Farnwedels. 116-

<u>132</u>