

Ueber das Prothallium und den Embryo von *Azolla*.

Von

S. Berggren.

(Aus Lunds Universitets Årsskrift Tom. XVI vom Verf. übersetzt.)

Hierzu Tafel I, II.

Wenn die Makrospore von *Azolla caroliniana* Lmk. ihre vollständige Ausbildung erreicht hat, löst sich der untere Teil des die Spore umgebenden Indusium auf, der obere Teil desselben bleibt aber sitzen und deckt in der Gestalt einer kegelförmigen Haube die obere Hälfte der Spore. Diese Hälfte besteht aus dem Schwimmapparate nebst einer schmalen Säule, durch welche ein Kanal sich erstreckt von der inneren Membran der Spore bis zum Scheitel des Episporium (Taf. I. Fig. 1). Die feinen Fäden, welche das Episporium der unteren kugelförmigen Sporenhälfte bekleiden, erheben sich von der Oberfläche, wodurch sich die Massulae mittelst ihrer Glochiden¹⁾ der Makrospore anheften (Fig. 2). Man findet dann Massulae in grosser Menge den ganzen unteren Teil der Makrospore bedeckend. Wegen der zahlreichen Glochiden kommt es oft vor, dass mehrere Makrosporen mit den umgebenden Massulae sich an einander anhäkeln. Gleichzeitig ungefähr beginnt auch die Entwicklung des Prothallium im Innern der Spore.

Der Bau der Makrospore bewirkt es, dass sie sich aufrecht im Wasser hält, die Längsaxe senkrecht zur Wasseroberfläche. Die Höhlung, welche das Innere des unteren kugelförmigen Teiles der Spore ausfüllt, enthält nämlich Protoplasma von der Consistenz einer dicken Gummilösung, ist deshalb schwerer als die obere Hälfte, deren centraler Teil, welcher eine dreiseitige Pyramide mit concaven Seiten bildet, aus fasriger Substanz, und deren drei Schwimmkörper aus luftgefüllten Höhlungen von erhärtetem Protoplasma bestehen. Anfänglich liegen die drei Schwimmkörper zum Teil in die drei concaven Oberflächen eingesenkt. Sobald aber das Prothallium seine Entwicklung begonnen und die Makrospore demzufolge sich unmittelbar über dem Ringe, welcher die obere von der unteren Hälfte trennt, erweitert, so wird

¹⁾ In Bezug auf die Terminologie wird auf Strasburgers bekannte Schrift „Ueber *Azolla*“ verwiesen.

auch dadurch der in Form einer Haube zurückbleibende Teildes Indusium aufwärts geschoben (Fig. 2); die Schwimmkörper richten sich immer mehr auf, bis sie zur Zeit der völligen Ausbildung des Prothallium und des Embryo etwa senkrecht von der Längsaxe der Spore abstehen. Der Schwimmapparat sowie auch die übrigen Teile des Episporium der Makrospore, welche aus jener von Strasburger als „schaumig“ bezeichneten Substanz bestehen, nehmen eine weissliche Farbe an, welche wahrscheinlich dadurch zu Stande kommt, dass die kleinen Höhlungen der Substanz sich mit Luft erfüllen. Eine Folge dieser Veränderungen ist, dass die Spore, falls sie nicht schon schwimmt, zur Wasseroberfläche gehoben wird, wo sie künftig ihre senkrechte Stellung behält.

Das Prothallium entwickelt sich im oberen Teile des Hohlraumes der Spore. Die innere Sporenmembran, die gelbbraun und elastisch ist, umschliesst eine kugelförmige und nach oben ein wenig abgeplattete Höhlung, welche der untere kugelförmige Teil der Makrospore ausfüllt (Fig. 1, 13, 16). Von oben gesehen zeigt die innere Sporenmembran drei von einem Punkte divergierende Linien, längs denen die Membran sich später mit drei Lappen öffnet. Die Längsschnitte der Fig. 15 und 14 zeigen einen dieser Lappen. Das junge Prothallium tritt als eine gewölbte Scheibe hervor, am nächsten einem sehr convexen Uhr-glas vergleichbar (Fig. 7, 8, 9). Seine Mitte besteht aus mehreren Zellschichten, deren Anzahl nach dem Rande zu abnimmt, so dass der Rand aus einer einfachen Zellschicht mit sehr dünnen Membranen besteht. Es ist mir nicht gelungen einen jüngeren Zustand des Prothallium zu Gesicht zu bekommen. Die bei der Zellenteilung im Prothallium gebildeten Scheidewände sind so angeordnet, dass sie nach dem mittleren und höchsten Punkt des Prothallium convergiren. Es ist deswegen zu vermuten, dass die Lage der drei Suturen, womit die drei Lappen der Sporenmembran sich öffnen, bestimmend sein kann für die Richtung der ersten Teilungswände, vielleicht auch für ihre Anzahl, etwa wie bei der Entwicklung des Prothallium aus den Hymenophylleensporen. Die untere Fläche des Prothallium ist concav, besteht aus dünnwandigen chlorophylleeren Zellen und endet mit ihrem Rande im oberen Drittel der Sporenhöhlung. Das Prothallium steht hier mit der inneren braunen Sporenmembran in Verbindung vermittelt einer hyalinen dünnen Membran, welche wie die Unterfläche des Prothallium aufwärts gewölbt ist und sich den dünnwandigen Zellen dieser Unterfläche dicht anschliesst (Fig. 13, 15, 16, 19, 21, 23). Entfernt man das Prothallium aus der Spore, so zeigt sich, dass es mit der hyalinen Membran zusammenhängt, so dass das Prothallium wie auf derselben in der Höhlung der Spore zu ruhen scheint. Wir haben also hier was man bei *Marsilia* und *Salvinia* Diaphragma benannt hat, oder die hyaline Membran bei *Salvinia* nach Pringsheim.

Die Zellen, welche die Oberfläche des Prothallium bilden, enthalten Chlorophyll, welches in den unteren Zellen mehr abnimmt. Die Höhlung der Spore unterhalb des Prothallium enthält Protoplasma, welches beim Zutritt der Luft sogleich erstarrt.

Das Archegonium entsteht an dem Scheitel des Prothallium, doch ein wenig seitlich (Fig. 8, 9). Wie bei *Salvinia* besteht es äusserlich aus vier grösseren kreuzweise gestellten flachen Zellen, auf denen vier andere mehr gewölbte Zellen ruhen, welche den Hals des Archegonium bilden (Fig. 10, 11, 12). Wenn das Archegonium fertig ist und die Eizelle an Grösse zunimmt, teilen sich die das Archegonium am nächsten umgebenden Zellen mehr als die tiefer unten im Prothallium befindlichen.

In seinem entwickelten Zustande ist der aus der Sporenhöhlung hervorragende Teil des Prothallium beinahe halbkugelig, durch drei mehr oder weniger deutliche Einschnitte ein wenig dreilappig und an dem Scheitel zwischen den Lappen ein wenig abgeplattet. Nach seiner Basis zu wird es schmaler bis zu jener Stelle, wo es aus der Höhlung der Spore hervortritt, von wo es sich wieder erweitert, der Wölbung der Sporenmembran folgend (Fig. 13, 15, 16, 19, 21). Der ausserhalb der Höhlung befindliche Teil hat Chlorophyll in allen Zellen.

Wird die Eizelle des zuerst entwickelten Archegonium befruchtet, so bildet dieses nebst dem nächst angrenzenden Teil des Prothallium eine schwache Erhebung, und es kommen in diesem Falle gewöhnlich keine Archegonien mehr zum Vorschein. Im Falle dass im ersten Archegonium keine Befruchtung eintritt, sowie auch mitunter unter gewöhnlichen Verhältnissen, findet man ausser dem in der Mitte befindlichen noch andere Archegonien, doch in beschränkter Anzahl, am häufigsten in der Mitte oder gegen die Enden der Lappen. Solche Prothallien setzen einige Zeit ihr Wachstum fort, ihre Zellmembranen werden fester, die Prothallien selbst bekommen eine mehr abgeplattete Oberfläche und die drei Lappen treten deutlicher hervor (Fig. 4, 5, 6).

Fig. 3 zeigt den unteren Teil der Makrospore von oben gesehen, nachdem der obere Teil des Episporium samt dem Schwimmapparat entfernt worden ist. Den dreigelappten Rand bildet jener Ring, welcher die obere Hälfte der Makrospore von der unteren trennt. In jedem dieser Lappen ist eine Vertiefung für die Schwimmkörper. Die Basis des quer durchschnittenen centralen Teils innerhalb des Schwimmapparates ist als dreilappiger Körper zu sehn. In der Mitte erscheint das Prothallium. Die drei Lappen, womit die innere Membran der Spore sich öffnet, sind in der Fig. von den umgebenden Teilen des Episporium bedeckt, aber ihre Lage entspricht den drei Lappen des letzteren. Die Lappen des Prothallium alterniren dagegen, wie die Fig. zeigt, mit jenen des Episporium und die Archegonien, wenn

mehrere vorhanden sind, entstehen in den Ecken zwischen den letzteren auf den Lappen des Prothallium.

In Bezug auf die Lage der Eizelle glaube ich behaupten zu können, dass sie, wie bei *Salvinia*, schief zum Hals des Archegonium gestellt ist. Sowohl Längsschnitte durch das Prothallium, welche die Höhlung, worin die Eizelle liegt, treffen (Fig. 15), sowie auch die Ansicht der Eizelle von der Prothalliumoberfläche aus scheinen nicht nur diese Ansicht zu bestätigen, sondern zeigen auch, dass die Wachstumsrichtung eine andere ist als die Längsaxe. Hiemit stimmt auch die Form überein, welche der Embryo, nachdem die Eizelle in Octanten geteilt ist, annimmt. Im optischen Durchschnitt nähert sie sich nämlich der Rhomboidform mit abgerundeten Ecken. Eine Untersuchung der Eizelle in ihrer natürlichen Lage ist mir nicht gelungen, weil bei in Alkohol aufbewahrten Exemplaren die Eizelle sich leicht von ihrer Höhlung ablöst, wenn ein Längsschnitt durch sie gemacht wird. Demzufolge sind die Teilungen der Eizelle untersucht worden, nachdem sie vom Prothallium getrennt war. Welches Ende der Eizelle dem Archegoniumhals am nächsten liegt, konnte ich bei einigen Sporen, die in Alkohol aufbewahrt waren, nicht mit Sicherheit bestimmen. Nach der Stellung des Archegonium zum Embryo, wenn dieser die Oberfläche des Prothallium durchbricht, dürfte aber als wahrscheinlich angenommen werden können, dass wie bei *Salvinia* jenes Ende der Eizelle, von welchem der Fuss und die erste Wurzel entwickelt werden, aufwärts nach dem Archegoniumhals zu gerichtet ist und dass das blatt- und stammbildende Ende davon entfernt ist.

Die erste Teilungswand in der Eizelle (Fig. 25) ist senkrecht oder etwas schief zur Längsaxe gestellt. Die Eizelle ist elliptisch oder später etwas eiförmig, so dass die durch die erste Scheidewand entstehenden zwei Zellen an Form und Grösse etwas verschieden sind. Die grössere Zelle, welche im Archegonium schief nach unten gerichtet sein dürfte, ist mit Protoplasma und körnigem Inhalt gefüllt und deshalb undurchsichtiger als die andere Zelle. Diese bildet die Anlage zum Fuss des Embryo sowie auch zur ersten Wurzel, aus jener entwickeln sich 1. das erste Blatt (scutellum, der erste Cotyledon), 2. das zweite Blatt und 3. die Stengelspitze. Die grössere Zelle teilt sich nun vermittelt einer Wand, welche parallel mit der Längsaxe und senkrecht zur vorigen gerichtet ist (Fig. 26). Gleichzeitig oder bald darauf entsteht ebenfalls eine in derselben Richtung gestellte Wand in der anderen Hälfte der ursprünglichen Eizelle, welche demzufolge in vier Quadranten geteilt wird. Danach entsteht in der dickeren Hälfte des Embryokörpers eine neue Wand senkrecht zu der zuletzt gebildeten und parallel mit der Längsaxe. Diese für die Blatt- und Stengelbildung bestimmte Hälfte des Embryokörpers ist also jetzt in vier Octanten geteilt worden. In dem zum Fuss bestimmten Teil

erfolgt gleichzeitig oder später eine ähnliche Teilung. Parallel mit der in der Eizelle zuerst entstandenen Wand, welche sie in zwei Hälften teilte, bilden sich nun Wände in jeder Zelle auf beiden Seiten der ursprünglichen mittleren Teilungswand. Dadurch werden zwei Zonen an der Mitte des Embryokörpers abgeschieden, die eine der Blatt- und Stammhälfte, die andere dem Fuss angehörend (Fig. 27, 28).

In diesem Entwicklungsstadium besteht der Embryokörper aus 16 Zellen, von denen vier eine jede von den beiden Zonen in seiner Mitte und vier einen jeden von den gegenüberliegenden Polen bilden. Da ich nur wenige Embryonen in dem nächsten Entwicklungsstadium auffinden und untersuchen konnte, ist der hierauf nun unmittelbar folgende Verlauf der Entwicklung in einigen Punkten noch unklar.

In jener Hälfte, die bestimmt ist das erste Blatt und die Stammspitze hervorzubringen, und in den zwei an der Seite befindlichen Octanten, nehmen die Zellen, welche dem Pol am nächsten sind, an Grösse zu und überragen die übrigen (Fig. 30, 31, 32). Diese beiden Zellen beginnen somit ein selbständiges Wachstum. Die eine Zelle ist die Anlage des zweiten Blattes des Embryo, die andere Zelle ist die Anlage der Stengelspitze. Aus den beiden anderen Octanten zusammen in dieser Hälfte entsteht das erste Blatt (scutellum, der erste Cotyledon).

Fig. 30 zeigt den Embryo von oben gesehen in diesem Entwicklungsstadium. Die zwei auf dieser Abbildung oben gelegenen Octanten, welche das Scutellum bilden werden, haben sich durch je eine radiale und eine tangentielle Wand geteilt. Die zwei unteren Octanten werden hervorbringen: der eine das zweite Blatt, der andere die Stengelspitze. Eine von diesen Zellen hat sich durch eine radiale Wand geteilt.

Fig. 31 zeigt den Embryokörper von der Seite und Fig. 32 schräg von oben gesehen. Die untere Hälfte ist der Fuss, von der oberen Hälfte ist der rechts von der senkrechten Teilungslinie gelegene Teil die Anlage zum Scutellum, aus den Zellen links davon entwickeln sich das zweite Blatt und die Stengelspitze. In der Fig. 31 ist nur die eine dieser Zellen, diese aber in zwei geteilt, in der Fig. 32 ist auch die andere sichtbar. In der Fig. 33, welche dieselben Teile von oben gesehen darstellt, sind die beiden Zellen, welche dem zweiten Blatt und der Stengelspitze den Ursprung geben, etwas auseinander gedrückt, so dass die Wachstumsrichtung sichtbar wird. Die in einem Kreise herum befindlichen Zellen sind der Anfang des Scutellum. In der Fig. 36 ist der Embryo von oben gesehen abgebildet. Das Scutellum ist hier ziemlich weit in der Ausbildung vorgeschritten und hat angefangen seine künftige Scheidenform anzunehmen. Jene Zellen, welche die Anlage zum zweiten Blatt und zur Stengelspitze repräsentieren, ragen als zwei durch eine Furche getrennte, beinahe kugelförmige Anschwellungen hervor. Ihre schiefe Lage giebt die Wachs-

tumsrichtung an, und die Richtung der entstehenden Scheidewände ist ebenfalls angedeutet. Zwischen dem Scutellum und diesen Anschwellungen kommen zwei Haare zum Vorschein.

Sollte diese Auffassung des Teilungsvorganges richtig sein, so erscheint also erst nach der Teilung des Embryokörpers in Octanten jene Zelle, welche die Stengelspitze bilden soll, und diese Zelle entspricht nicht einem ganzen Octanten, sondern nur seiner oberen polaren Hälfte, nachdem die untere Hälfte abgetrennt ist, um sich an jene Zone anzuschliessen, welche der Mitte des Embryokörpers entspricht. Von der Entstehung der Stengelscheitelzelle an schreitet die Zellenteilung innerhalb dieser nach den von Strasburger für das Wachstum des Stengels von *Azolla* angegebenen Gesetzen fort. Jene Zelle, welche das zweite Blatt des Embryo hervorbringt, entspricht ihrer Lage nach nicht den späteren Blattanlagen, weil sie in der gleichen Höhe liegt sowohl mit der Stammscheitelzelle, als auch mit den oberen Zellen jener beiden Octanten, aus denen das Scutellum entsteht, und bildet mit diesen drei Zellen den einen Pol des Embryokörpers. Das erste Blatt des Embryo, das Scutellum, kann in Bezug auf seinen Ursprung noch weniger als mit den eigentlichen Blättern übereinstimmend angesehen werden, weil es aus zwei Octanten entsteht und seine Ursprungszelle mit jener Zelle ebenbürtig ist, welche sowohl die Stengelspitze als das zweite Blatt hervorbringt.

In jener Zone, welche den oberen Teil des Fusses bildet, entstehen vier tangentielle Wände, wonach jede der vier Zellen, die diese Zone bilden, sich mit zwei oder drei Wänden teilt, so dass im Querschnitt jede Hälfte des Fusses in der Mitte zwei Zellen hat, umgeben von etwa sechs peripherischen Zellen. Eine Teilung nach demselben Plan findet nachher in den übrigen Etagen des Fusses statt.

In jener Zone, welche die Basis der blatt- und stammbildenden Hälfte des Embryo bildet, scheint die Zellenteilung ebenfalls auf diese Weise zu geschehen. Der vordere Teil dieser Zone ist wie eine Unterlage, worauf der junge Stamm nachher ruht und wodurch derselbe mit dem Embryokörper vereint erscheint (Fig. 40). Der hintere Teil derselben Zone bildet ein unmittelbar verbindendes Glied zwischen dem Fuss und dem Scutellum.

Die Vorderseite der oberen Hälfte des Embryokörpers, welche die Grundlage des Stammes zu bilden zur Aufgabe hat, wird durch eine immer tiefer werdende Furche (Fig. 36) getrennt von der Rückseite, welche das erste Blatt, dem Scutellum von *Salvinia* analog, bildet. Während anfänglich die zwei Zellen der Vorderseite über die Oberfläche des Embryokörpers hervorzuragen scheinen, erhält die Rückseite bald das Uebergewicht. Durch wiederholte Bildung von radial gestellten Wänden und nachherige Querteilung bildet sich ein ringförmiger Wall (Fig. 34, 35, 36), welcher nachher als eine nach vorn

offene Scheide die junge Stengelanlage umschliesst (Fig. 37 und folg., Fig. 20).

Schon in dem Zeitpunkte, wo die Stengelanlage und das Scutellum getrennt erscheinen, nimmt der Embryokörper eine verticale Stellung ein, so dass sein Scheitel nach dem Scheitel der Makrospore und des Prothallium zu gerichtet ist. Insofern die oben dargestellte Annahme, betreffend die schiefe Lage der Eizelle, richtig ist, muss der Embryo also während seiner Ausbildung seine Lage im Verhältniss zur Axe des Prothallium geändert haben.

In dem Entwicklungsstadium, das die Fig 34—36 darstellen, ist der Embryo beinahe halbkugelig mit gewölbter Rückseite und fast flacher Vorderseite, auf welcher die Blatt- und Stammanlagen als zwei Anschwellungen hervorragen, welche eine grössere Menge von körnigen Teilchen in ihrem Protoplasma enthalten und deshalb dunkler gefärbt sind als der übrige Teil des Embryokörpers.

Jene Zelle, aus welcher das dem Scutellum znnächst folgende Blatt gebildet werden soll, wird durch wechselseitig gegen einander gestellte schiefe Wände geteilt, und die Teilung befolgt dann die beim Wachstum des Blattes übliche Weise. In der an ihrer Seite befindlichen Zelle, welche ich als Stammscheitelzelle betrachte, erfolgt die Teilung auf dieselbe Weise wie in der Scheitelzelle der entwickelten Pflanze. In den Fig. 34 und 35 ist die rechts von der senkrechten Mittellinie befindliche Zelle der Ursprung des Blattes, das nächst dem Scutellum zur Entwicklung kommt. Die zwei links davon befindlichen Zellen sind aus einer Zelle entstanden, die sich durch eine schiefe Wand geteilt hat; die der Mittellinie am nächsten befindliche ist die Stammscheitelzelle, die andere ist die Anfangszelle eines Blattes, welches das dritte in der Reihe ist, wenn das Scutellum als das erste angesehen wird. In der Fig. 36 ist die rundliche Zelle rechts die Anfangszelle des Blattes, welches dem Scutellum zunächst in der Ordnung erscheint; innerhalb derselben sieht man eine dünne Scheidewand. Die links befindliche elliptische Anschwellung ist die Primordialzelle des Stengels, welche durch eine schiefe Wand in zwei Zellen geteilt ist, von welchen die äussere eine Anschwellung für sich bildet und die Anlage eines Blattes ist. Der Teilungsvorgang in den Zellen, auf welchen diese beiden Zellen ruhen, also in jenen oberhalb der Mittelzone des Embryo befindlichen, ist mir nicht deutlich geworden, er scheint aber durch schiefe Wände zu erfolgen und das letztgenannte Blatt dieselbe Entstehungsweise als das Blatt am ausgebildeten Stamm zu haben. Sollte dieses nicht der Fall sein, so tritt erst bei dem danach folgenden Blatt die später fortgesetzte Ordnung für die Entwicklung der Blätter aus der Stengelspitze ein. In der Fig. 37 bildet das Scutellum eine Scheide, innerhalb welcher rechts das folgende Blatt erscheint, links das nächstfolgende und in der Mitte die Stengelspitze mit der jüngsten Blattanlage rechts.

In der Fig. 40, wovon Fig. 41 einen Teil mehr vergrössert darstellt, erscheint innerhalb des beinahe kapuzenförmigen Scutellum dem Beobachter am nächsten das nach dem Scutellum folgende Blatt, auf der anderen Seite liegt das darauf folgende. Zwischen beiden ragt die Stengelspitze hervor, geteilt durch rechts und links schief gestellte Wände, welche von der Seite gesehen als Querwände erscheinen. Die jüngste Blattanlage bildet einen Höcker nahe dem inneren Rande der Stengelspitze. Die zwei fadenähnlichen Bildungen nach oben sind Haare. Das äussere Blatt ist concav (Fig. 42) und deckt die inneren nebst der Stengelspitze. Die hakenförmige Krümmung der Stengelspitze, welche Strasburger als der ausgebildeten Pflanze eigen gezeigt hat, hat noch nicht begonnen.

Während der Stengel und die Blätter sich dergestalt ausbilden, ändert der Embryo seine äussere Gestalt. Diese ist von dem Wachstum des Scutellum, welches den grössten Teil des Embryo bildet, abhängig. Während das Scutellum in jenem Stadium, wo wir es soeben verliessen, einen nach vorn offenen Ring darstellte, wird es bei fortgesetztem Wachstum immer mehr geschlossen und lässt vorne nur eine schmale rinnenförmige Oeffnung, während der untere und mittlere Teil des Embryo an Dicke zunehmen, weil sie gleichen Schritt mit der zunehmenden Grösse der Blätter und des Stengels zu halten genötigt sind. Der Embryo nimmt also eine elliptische oder spindelförmige Gestalt an (Fig. 38, 39). Nach unten läuft er in den schmäleren Fuss aus.

Werfen wir nun einen Blick auf die Veränderungen, welche der Zuwachs des Embryo in den umgebenden Teilen, im Prothallium und im Episporium der Makrospore, hervorruft.

Die Oberfläche des Prothallium wird vom Embryo durchbrochen und dies geschieht nur wenige Zellen entfernt von den Halszellen des Archegonium, so dass diese am Rande jenes Bechers sitzen bleiben, welchen das Prothallium um den Embryo bildet (Fig. 23), und zwar auf jener Seite des Randes, welche der Rückseite des Embryo angrenzt. Dieses macht nicht nur wahrscheinlich, dass der Embryokörper eine schiefe Lage hat, sondern auch, dass die Vorderseite des Embryo vom Archegoniumhals abgekehrt ist.

Noch früher, während der Embryokörper in der Archegoniumcavität in Grössenzunahme begriffen ist, erweitert das Prothallium den Kanal, welcher durch die Mitte der Makrospore zwischen den Schwimmkörpern läuft, und das Prothallium wächst fast bis zur Spitze der Makrospore hinauf (Fig. 13, 21). Die Fig. 24 zeigt im Längsschnitt das Innere einer Makrospore, nachdem das Prothallium und der Embryo entfernt worden sind. Diese Erweiterung hat auch zur Folge, dass die äusseren Teile des Episporium ihre Stellung ändern. Der obere harte Teil des Indusium, welcher als eine braune Haube die obere

Hälfte der Makrospore bedeckt, wird gezwungen aufwärts zu gleiten (Fig. 2, 13) und gleichzeitig treten die drei Schwimmkörper immer mehr auseinander, bis sie zuletzt fast horizontal abstehen (Fig. 2, 21, 22).

Wenn der Embryo nach dem Durchbruch der Oberfläche des Prothallium sein Wachstum fortsetzt, erweitert er fortwährend auch den Kanal und hebt die Haube immer höher hinauf. Die aus fasriger Substanz bestehende innere Haube, welche wir von Strasburgers Beschreibung her als den Schwimmapparat bedeckend kennen, und welche nach unten mit der äusseren Haube zusammenhängt (Fig. 1), wird durch die Erhebung der letzteren umgestülpt, so dass sie schliesslich einen Kragen oder Trichter an der Spitze des Schwimmapparates bildet (Fig. 2, 13, 15, 16, 17, 18, 21, 22, 24). Wie die wahrscheinlich schiefe Lage des Embryo das Aufbersten des Prothallium auf einer bestimmten Stelle im Verhältnis zum Archegoniumhals veranlassen dürfte, so ist der Wachstumsmodus des Embryo wahrscheinlich die Ursache, dass die haubenähnliche Spitze vom inneren Kragen an einer bestimmten Stelle sich ablöst. Da nämlich die Hinterseite des Embryo an Dicke mehr zunimmt als die Vorderseite, wo die dünnen Ränder des Scutellum sich einander nähern, so verursacht die Hinterseite eine kräftigere Spannung auf die umgebenden Teile, und die braune Haube löst sich deswegen zuerst auf dieser Seite vom Kragen ab. In Folge des fortwährenden Wachstums des Embryo löst sich die Haube mehr und mehr ab, ausgenommen an dem einen Rande, wo die Vorderseite des Embryo ist (Fig. 2). Die schrittweise vor sich gehende Ablösung der Haube entblösst somit immer mehr die Rinne zwischen den Rändern des Scutellum, welche in demselben Grade auseinanderweichen (Fig. 18). Die Haube fällt endlich herab, so dass sie von der Längsaxe der Makrospore an der Vorderseite des Embryo senkrecht absteht, während der Embryo mit dem Scutellum an der Spitze der Makrospore hervortritt (Fig. 2, 22).

Die stark lichtbrechenden Körner, welche sowohl von Griffith als auch von Strasburger unmittelbar innerhalb des von einem kleinen Loche durchbrochenen Scheitels des Indusium beobachtet worden sind (Fig. 1), sind *Nostoc*-Zellen, welche eine schleimige Hülle zusammenhält. Diese Zellen bilden nicht Fäden wie jene in der Blatthöhle der ausgebildeten Pflanzen vorkommenden, sondern sind längliche Zellen, die ein wenig grösser als die letzteren und ohne Ordnung in Klumpen vereinigt sind. *Nostoc*-Zellen von dieser Form findet man jedoch mitunter auch in der ausgebildeten Pflanze.

Wenn der wachsende Embryo mit seinem obersten Teile die Stelle erreicht hat, wo die *Nostoc*-Zellen sind, treten diese in Verbindung mit der Vertiefung zwischen den Rändern des Scutellum. Sie nehmen dann die Lage ein wie es die Fig. 18, 20 und 21 zeigen. Einige von

ihnen suchen die Winkel zwischen den jungen Blattanlagen und den Haaren, die wir auf Fig. 36 und 40 oberhalb der Blattanlagen (Fig. 20) sehen. Die Eigenschaft der parasitischen *Nostoc*-Zellen bei *Azolla* ihren Aufenthalt in den Winkeln und Vertiefungen der Pflanze zu nehmen tritt schon frühzeitig im Makrosporangium hervor. Sie finden sich bei sehr jungen Sporangien und es scheint nicht unwahrscheinlich, dass sie schon, bevor das Indusium in der Spitze sich zusammenschliesst, sich dort einnisten. Sie liegen da bereit die hervorsprossende Stängelspitze abzuwarten. Eigentümlich ist es, dass sie gerade auf jenem Wege liegen, welchen, nach dem Bau der Makrospore und nach der Analogie mit den verwandten Pflanzengattungen zu urteilen, die Spermatozoiden passieren müssen, um zum Archegonium zu gelangen.

Bis zu dem Zeitpunkt, wo die Haube herabfällt und der obere Teil des Embryo blossgelegt wird, hat der Embryo beinahe elliptische Gestalt behalten, und die Ränder des Scutellum sind nach vorn einander genähert (Fig. 2, 17, 18). Der Fuss nebst dem nunmehr dünnen umgebenden Prothallium füllt den ganzen Kanal aus (Fig. 18—21). Die Zellen sowohl des Prothallium als des Embryo enthalten Chlorophyll, aber dieser Stoff schwindet immer mehr im Prothallium während der Ausbildung des Embryo. Die Zellen des Fusses sind mehr hyalin und enthalten eine geringere Menge organisirter Stoffe, ausgenommen die untersten, durch welche der Fuss in Verbindung mit dem Prothallium steht. Nachdem die Haube herabgefallen ist und der Druck auf das Scutellum somit aufhört, breitet sich der Rand des Scutellum immer mehr aus, so dass es die Gestalt eines Bechers mit einer Einkerbung nach vorn annimmt (Fig. 21, 22, 43).

Die Makrospore schwimmt nahe der Oberfläche des Wassers und das Scutellum ruht auf der letzteren. Fast unmittelbar nach dem Herabfallen der Haube löst sich der Embryo von der Makrospore und schwimmt frei auf dem Wasser, den Fuss nach unten und das becher- oder schüsselförmige Scutellum auf der Oberfläche (Fig. 43, 44, 45, 47). Der Embryo oder die junge Pflanze hat nun beinahe dasselbe Aussehen, wie *Grantia microscopica* Griff. (*Wolffia m.* Hegelm.). Der dünne Rand des Scutellum, zu äusserst aus einer einzigen Zellschicht bestehend, wächst fortwährend und schlägt sich etwas zurück (Fig. 47, 48, 49, 52). In der Mitte der Scheibe des Scutellum erscheinen die ersten Blätter, stark concav und sich gegenseitig deckend (Fig. 47). Die Einkerbung nach vorn bezeichnet die Wachstumsrichtung der Stängelspitze (Fig. 49—51).

Noch bevor der Embryo sich von der Makrospore lostrennt, werden in ihm sowohl die erste Wurzel als auch die ersten Fibrovasalstränge angelegt (Fig. 38, 39, 44, 45). Es scheint, dass die beiden Zonen von Zellen, welche nach den ersten Teilungen auf beiden Seiten der ersten Teilungswand der Eizelle entstehen, der Entstehungsort der Fibrovasalstränge sind. Hier treten die ersten tangentialen Tei-

lungen auf. Desgleichen findet in der mittleren Zone die Verzweigung des Fibrovasalstranges und die Veränderung in seiner Richtung statt. Der Fibrovasalstrang hat nämlich zwei Zweige (Fig. 46), wovon der eine zum Scutellum, der andere zum Stengelspross verläuft. Von dem Punkt, wo die beiden Zweige sich trennen, läuft der Strang schräg herunter zur ersten Wurzelanlage.

Die erste Wurzel entsteht auf der Rückseite des Embryo im oberen Teile des Fusses, wie es scheint, unmittelbar unterhalb jener Zellen, die durch die Zellenteilung in der eben angeführten Zone entstanden sind. Gerade oberhalb des Austrittspunktes der Wurzel nimmt der Embryo über dem schmalen Fusse schnell an Grösse zu.

An der Bildung der Wurzelanlage nehmen zwei oder drei der peripherischen Zellschichten des Fusses Teil. In der Fig. 46 findet sich ein Längsschnitt einer jungen Wurzel, deren zwei äussere Schichten kleiner Zellen die Wurzelscheide, und deren innere Gruppe dunklerer Zellen teils die Wurzelhaube, teils die Scheitelzelle bilden sollen.

Wie bei der ausgebildeten Pflanze sind bei der jungen die Blätter zweireihig geordnet (Fig. 48, 49–52). Sie sind concav und jedes äussere die inneren deckend. Sie sind ungeteilt und nicht wie bei der erwachsenen Pflanze tief zweilappig. Die Fig. 47 zeigt die Blätter in ihrer natürlichen Lage einander deckend, die Fig. 48 dieselben mit den Spitzen isolirt, so dass die gegenseitige Stellung deutlicher hervortritt.

Die erste Wurzel sprengt wie gewöhnlich die Scheide, welche an ihrem Grunde zurückbleibt, und richtet sich nach unten (Fig. 49, 50). Sie erreicht nicht dieselbe Länge als die an der Pflanze später entstehenden Wurzeln. Von ihrer Oberfläche entwickeln sich Haare und ihre Spitze bedeckt sich mit einer kurzen Wurzelhaube, welche mitunter zurückgeschlagen der Wurzelspitze anhängt (Fig. 49).¹⁾

Die zweite Wurzel entsteht am Grunde des ersten Blattes des Stengels (Fig. 50, 51). Wie die folgenden Wurzeln ist sie kräftiger als die erste, und ihre Spitze ist von einer ausgebildeten Wurzelhaube geschützt (Fig. 53). Nur dem oberen der Scheide nächstgelegenen Teil mangeln die Haare. Tiefer unten entspringt aus jeder Epidermiszelle der Wurzel ein Haar (Fig. 53, 54, 55). So lange die Haare von der Wurzelhaube bedeckt sind, bilden sie kurze Papillen auf der Wurzeloberfläche, wachsen aber fort, sobald durch den Zuwachs der Wurzel und das Hervorschieben der Haube sie ausserhalb der letzteren gelangt sind. So normal auf jeder Epidermiszelle habe ich diese Haare gefunden bei den aus Sporen entwickelten jungen Pflanzen von

¹⁾ Vgl. Westermaier und Ambronn: Ueber eine biologische Eigentümlichkeit der *Azolla caroliniana* Lmk. Diese Verhandlungen XXII. Jahrgang 1881 S. 58 Taf. III. Anm. von P. Magnus.

Azolla caroliniana. Bei der älteren Pflanze fehlt es aber an Haaren, oder sie erscheinen nur als kleine Papillen und in sehr geringer Zahl innerhalb der Wurzelhaube.¹⁾ Bei *A. rubra* kommen sie als Papillen innerhalb der Wurzelhaube vor, fallen aber wie es scheint ab, sobald die Haube aufhört sie zu decken, denn die Oberfläche der Wurzel wird dann vollkommen glatt befunden. Bei *A. pinnata* R.Br. sind die Wurzeln mit langen Haaren bekleidet, welche auf getrockneten Exemplaren der Wurzel ein federähnliches Aussehen verleihen.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind nach Objecten gezeichnet, die in Alkohol oder Glycerin aufbewahrt waren.

Tafel I.

Fig. 1. Längsschnitt einer Makrospore vor der Entwicklung des Prothallium. $70/1$.

Fig. 2. Drei Makrosporen unten von Massulae umgeben, mit denen sie mittelst der Glochiden zusammenhängen. Die Schwimmkörper sind mehr oder weniger ausgetreten und die Haube mehr oder weniger herabgefallen. Bei zweien der Makrosporen erscheint oben der Embryo. $35/1$.

Fig. 3. Querschnitt einer Makrospore unmittelbar oberhalb des Ringes; die innere Sporenmembran geöffnet und die Oberfläche des Prothallium mit drei Archegonien sichtbar. $70/1$.

Fig. 4, 5. Prothallium mit drei Archegonien von oben gesehen. $90/1$, $70/1$.

Fig. 6. Prothallium von der Seite gesehen. $90/1$.

Fig. 7, 8, 9. Junge Prothallien mit jungen Archegonien von der Seite gesehen. $90/1$.

Fig. 10, 11, 12. Archegoniumhals von oben, von unten und von der Seite gesehen. $90/1$.

Fig. 13. Längsschnitt einer Makrospore mit Haube, Kragen, Schwimmkörpern und Prothallium mit Embryohöhlung. Wie bei den folgenden Längsschnitten hängt die dünne Membran, auf welcher das Prothallium ruht, mit dessen Basis zusammen. $70/1$.

Fig. 14. Innere Sporenmembran mit Prothallium. $70/1$.

Fig. 15. Längsschnitt einer Spore mit Prothallium, dieses mit Archegonium und Embryohöhlung. $70/1$.

Fig. 16. Längsschnitt einer Spore mit Prothallium. $70/1$.

Fig. 17. Makrospore nach Wegnahme der Haube; der Embryo hervorragend. $35/1$.

¹⁾ Vgl. jedoch Westermaier und Ambrohn a. a. O. P. Magnus.

- Fig. 18. Makrospore und Embryo mit *Nostoc*-Zellen am Scheitel. $\frac{35}{1}$.
Fig. 19. Längsschnitt des unteren Teils der Spore mit Prothallium und Embryo. $\frac{70}{1}$.
Fig. 20. Innere Sporenmembran mit der Länge nach geteiltem Prothallium und Embryo. $\frac{70}{1}$.
Fig. 21. Längsschnitt der Makrospore, des Prothallium und des Embryo. $\frac{70}{1}$.
Fig. 22. Makrospore mit herabgefallener Haube und einem ausgebildeten Embryo. $\frac{70}{1}$.
Fig. 23. Längsschnitt des Prothallium und des Embryo. $\frac{70}{1}$.
Fig. 24. Längsschnitt einer Makrospore, aus welcher ein völlig ausgebildetes Prothallium mit dem Embryo herausgenommen sind. $\frac{70}{1}$.

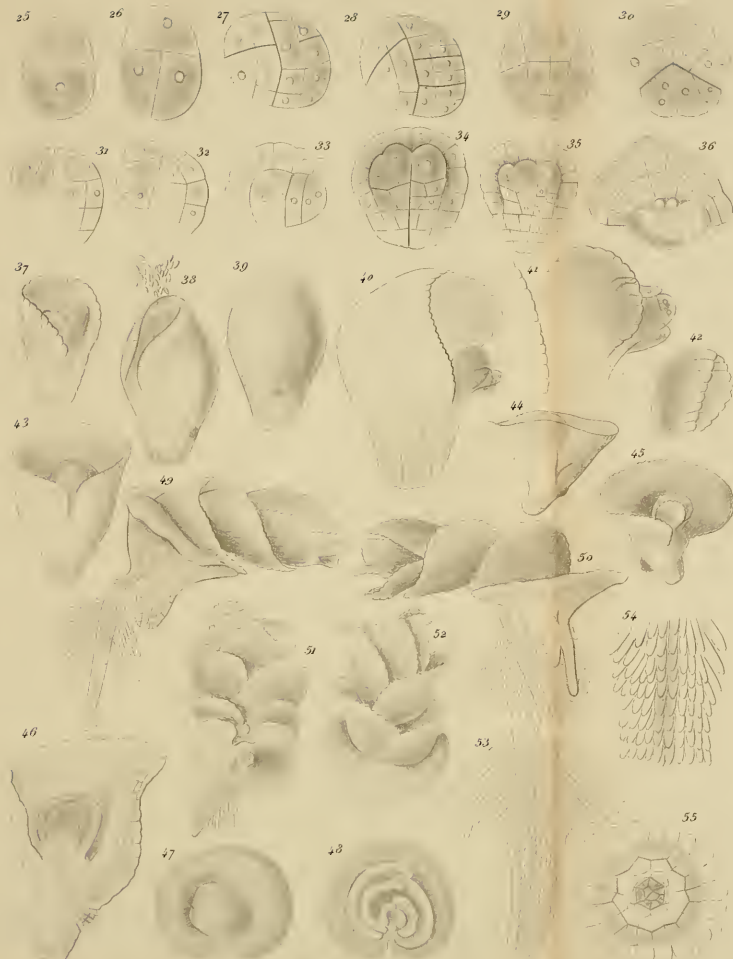
Tafel II.

- Fig. 25, 26. Eizelle mit den ersten Teilungswänden. $\frac{320}{1}$.
Fig. 27, 28. Embryokörper von der Seite gesehen. $\frac{320}{1}$.
Fig. 29. Derselbe vom Pole gesehen. $\frac{320}{1}$.
Fig. 30. Embryo von oben gesehen mit dem Scutellum, den Stengel- und Blattanlagen. $\frac{320}{1}$.
Fig. 31, 32, 33. Embryo von der Seite, schräg von oben und vom Scheitel gesehen. $\frac{320}{1}$.
Fig. 34, 35. Vorderseite des Embryo mit den Blatt- und Stengelanlagen, deutlich vom Scutellum differenziert. $\frac{250}{1}$, $\frac{200}{1}$.
Fig. 36. Embryo von oben gesehen mit Blatt- und Stengelanlagen als zwei Protuberanzen; dazwischen zwei Haare. $\frac{320}{1}$.
Fig. 37. Embryo mit zwei Blättern und dazwischen befindlicher Stengelspitze. $\frac{90}{1}$.
Fig. 38, 39. Embryo unmittelbar vor dem Herabfallen der Haube von der Vorder- und Rückseite gesehen. In der Fig. 38 *Nostoc*-Zellen am Scheitel. $\frac{90}{1}$.
Fig. 40. Embryo mit den ersten Blättern der jungen Pflanze und der Stengelspitze. $\frac{90}{1}$.
Fig. 41. Teil der vor. Fig. mehr vergrößert. Zwei Blätter mit der dazwischen liegenden Stengelspitze und zwei Haaren. $\frac{220}{1}$.
Fig. 42. Das dem Scutellum nächstfolgende Blatt. $\frac{200}{1}$.
Fig. 43. Junge Pflanze, die eben die Makrospore verlassen. $\frac{40}{1}$.
Fig. 44, 55. Junge Pflanzen frei auf dem Wasser schwimmend. $\frac{35}{1}$.
Fig. 46. Embryo oder junge Pflanze im Längsschnitt; der Verlauf des Fibrovasalstranges und die Anlage der ersten Wurzel sichtbar. $\frac{70}{1}$.
Fig. 47. Junge Pflanze von oben gesehen. $\frac{35}{1}$.
Fig. 48. Junge Pflanze mit von einander getrennten Blattspitzen, so dass die Blattstellung sichtbar wird. $\frac{35}{1}$.

110 S. Berggren: Ueber das Prothallium und den Embryo von *Azolla*.

- Fig. 49, 50. Zwei junge Pflanzen von der Seite gesehen in der Lage, wie sie auf dem Wasser schwimmen. $\frac{35}{1}$.
- Fig. 51, 52. Junge Pflanzen von der unteren und oberen Seite gesehen. $\frac{30}{1}$.
- Fig. 53. Wurzelspitze mit Wurzelhaube und Haaren. $\frac{40}{1}$.
- Fig. 54. Teil einer Wurzel mit einem Haare an jeder Epidermiszelle $\frac{90}{1}$.
- Fig. 55. Wurzelspitze im Querschnitt. $\frac{200}{1}$.
-





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Berggren S.

Artikel/Article: [Ueber das Prothallium und den Embryo von Azolla. 97-110](#)