

Kritische Aphorismen über die Entwicklungsgeschichte der höheren Kryptogamen.

Von Prof. R. SADEBECK.

(Nach Vorträgen im naturwissenschaftlichen Verein in den Jahren 1877 u. 1878).

I. Die vegetative Zelle und die Bauchkanalzelle.

a. Die vegetative Zelle von *Marfilia*. — Die ersten sichtbaren Keimungsercheinungen der Mikrosporen von *Marfilia elata* werden durch das Zerberften des Endosporiums dargestellt, welches alsdann nebst dem Sporenhalt hervortritt. Dieser hat sich um diese Zeit meist schon in 3 Zellen differenzirt, 2 Antheridienzellen und eine steril bleibende, also rein vegetative Zelle (lith. Taf. Fig. I und II). Die letztere erinnert in der äußeren Gestalt an die vegetative Zelle von *Selaginella*, mit welcher sie im Gegensatz zu der von *Salvinia* auch das gemeinam hat, daß sie im Verlauf der weiteren Entwicklung kein Gröſen- oder Längenwachsthum mehr erfährt. Auch die beiden Antheridiumzellen nehmen im Weiteren nicht mehr merklich an Volumen zu, die Entwicklung derselben beschränkt sich nur auf die Ausbildung des plasmatischen Inhaltes. Derselbe zerfällt in Folge succedaner Theilungen in tetraëdrische Primordialzellen, welche sich mit Cellulose umgeben, und so direkt die Mutterzellen der Spermatozoiden darstellen. Jetzt erst springt in den meisten Fällen das Exosporium in seinen

natürlichen Kanten klappig auf und das heraustretende Endosporium rundet sich mehr oder weniger zur Kugel ab. Oft haben die Spermatozoïden um diese Zeit schon ihre völlige Ausbildung erreicht und wirbeln lebhaft in den Antheridienzellen umher.

Der Nachweis, daß die Mikrosporen der Marfiliaceen bei der Keimung eine vegetative Zelle entwickeln, ist für *Pilularia* von Arcangeli erbracht worden (*Sulla Pilularia globulifera e sulla Salvinia natans.* — *Nuovo Giornale botanico italiano*, Vol. VIII, No. 3). Derselbe sah nach der Behandlung mit Chromsäure diese vegetative Zelle sehr deutlich und ebenso auch die Differenzirungen des übrigen Sporenhaltes in den zwei Antheridienzellen. Bei den keimenden Mikrosporen von *Marfilia* ist jedoch wegen des durchaus undurchsichtigen Exospors eine gleiche Untersuchungsmethode nicht anwendbar.

Wenn man jedoch die keimenden Mikrosporen mit einer concentrirten Sodalösung behandelt und darauf concentrirte Essigsäure oder Weinsäure hinzusetzt, so wird in Folge des heftig sich entwickelnden Kohlenäuregases das Exospor von dem Endospor losgerissen, so daß die unmittelbare Beobachtung des letzteren nunmehr ermöglicht wird. Man erhält alsdann Bilder, wie das auf lith. Taf., Fig. I dargestellte.

Die Millardet'sche Entdeckung der vegetativen Zelle in den Mikrosporen von *Selaginella* und *Isoetes* ist für die Erklärung des Anschlusses der Gefäßkryptogamen an die Phanerogamen von nicht zu unterschätzender Bedeutung, da in dem Pollen der Coniferen eine ganz ebensolche Zelle enthalten ist, welche auch in der äußeren, linsenförmigen Gestalt der vegetativen Zelle den Gefäßkryptogamen ähnlich ist.

Neuerdings endlich hat STRASBURGER (Ueber Befruchtung und Zelltheilung) nachgewiesen, daß auch der Pollen aller übrigen Phanerogamen zwei Zellen enthält, von denen nur eine zum Pollenschlauch auswächst, also das offenbare Analogon zur vegetativen Zelle der Gefäßkryptogamen darstellt, während die andere steril bleibt. Dieser Umstand schien mir (51. Verf. d. Naturf. zu Cassel) eine Wahrscheinlichkeit dafür zu

enthalten, daß das Auftreten einer steril bleibenden Zelle eine lediglich physiologische Bedeutung habe, wie dies übrigens auch schon STRASBURGER angedeutet hat. In diesem letzterem Falle würde nicht allein die Auffassung der vegetativen Zelle als rudimentäres Prothallium fallen müssen, sondern wir würden in der Abtrennung der vegetativen Zelle den mit der Abtrennung der Bauchkanalzelle von der Embryonalzelle analogen Vorgang erkennen müssen. Die Richtigkeit einer solchen Auffassung ist mir jedoch jetzt mehr als zweifelhaft geworden, und dies besonders mit Rücksicht auf die Vorgänge, welche in den keimenden Mikrosporen von *Salvinia* statthaben. Der Keimschlauch erweist sich hier als zweifellos identisch mit der vegetativen Zelle von *Pilularia*; diesen aber als Abstoßungsprodukt betrachten zu wollen, ist nicht möglich, da in jeder Antheridiumzelle ein bläschenartiges Gebilde abgestoßen wird von dem Plasmaklumpen, welcher die Spermatozoiden-Mutterzellen erzeugt. In diesem bläschenartigen Gebilde haben wir demnach das der Bauchkanalzelle analoge Abstoßungsprodukt. So lange also keine weiteren Untersuchungen eine andere Deutung der vegetativen Zelle bedingen, muß die Auffassung derselben als rudimentäres Prothallium als die natürlichste angesehen werden.

b. Die Bauchkanalzelle des Archegoniums. — Die Entwicklung des Archegoniums der Gefäßkryptogamen ist allerdings schon von JANCZEWSKI (Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Zeitung 1872) eingehend erörtert worden. Darnach ist die Auffassung berechtigt, daß der Entwicklungsgang der centralen Zellreihe in dem ganzen Gebiet der Gefäßkryptogamen ein und derselbe sei, nämlich der, daß die centrale Zellreihe sich zunächst in eine Halskanalzelle und eine Centralzelle theilt, letztere aber in die Bauchkanalzelle und die Embryonal- oder Eizelle. STRASBURGER, der früher (Jahrb. f. wiss. Bot. VII.) diesem entgegengesetzte Angaben gemacht hatte, erklärt jedoch (Ueber Zelltheilung und Zellbildung, II. Aufl. p. 296), daß er sich den Angaben von JANCZEWSKI jetzt anschliesse. Ich

habe daher ebenfalls nach dieser Richtung hin wiederholte Nachunterfuchungen angestellt an Archegonien der Polypodiaceen (mehrere Arten) Cyathaceen (vornehmlich *Alfophila australis*) und Osmundaceen (*Osmunda regalis* und *Todea africana*) und bin stets zu denselben Resultaten gekommen, wie JANCZEWSKI und STRASBURGER (man vergl. auch Fig. II bis VII auf lith. Tafel). Widersprechende Angaben sind nur auf Beobachtungsfehler zurückzuführen.*)

Der oben erörterte Entwicklungsgang der centralen Zellreihe des Archegoniums ist aber nicht ein den Gefäßkryptogamen allein zukommender, sondern wird auch bei den Muscineen und den Archispermen angetroffen. Bei den Archegonien von *Marchantia polymorpha* z. B. hat STRASBURGER neuerdings (Ueber Befruchtung und Zelltheilung Taf I, Fig. 15 und 16) die Theilung der Centralzelle in die Bauchkanalzelle und die Embryonalzelle durch die direkte Beobachtung der Theilung des Zellkerns der Centralzelle nachgewiesen.

Auch über die Archispermen sagt STRASBURGER (a. a. O. p. 27): »Das Archegonium oder das fog. corpusculum der Coniferen und Cycadeen entwickelt sich durchaus ähnlich der Centralzelle des Archegoniums der höheren Kryptogamen (nach unserer Bezeichnungsweise die Mutterzelle der centralen Zellenreihe). Zunächst zerfällt die einzellige Anlage in eine äußere kleine und eine innere gröfsere Zelle, die äußere an den Embryosack anstofsende Zelle ist die Halskanalzelle, die entweder einfach bleibt oder auch alsbald in mehrere über und neben einander liegende Zellen zerfällt. Die innere grofse Zelle ist die Embryonalzelle (nach der obigen Bezeichnungsweise die Centralzelle); sie füllt sich langsam mit schaumigem

*) Anm. Die einzige, jetzt noch widersprechende Angabe rührt von Dr. Bauke (Pringsh., Jahrb. X) her, der behauptet, dafs die Bauchkanalzelle auch aus der Halskanalzelle entstehen könne; diese Angabe ist jedoch, wie ich mich an den von Dr. Bauke selbst angeführten Arten überzeugt habe, unrichtig. Ueber den Grad der Zuverlässigkeit der Angaben Dr. Bauke's wolle man die Anm. am Schlusse der Abhandlung vergleichen.

Protoplasma und bildet das Ei. So lange dieses Ei noch jung ist, führt es den Zellkern in seinem organisch unteren, d. h. an die Halskanalzelle anstossendem Ende; dann, kurz vor der Befruchtungszeit, sieht man dem Kern sich dort theilen und von dem Ei durch eine Hautschicht eine kleine Zelle abgetrennt werden, welche durchaus der Bauchkanalzelle der höheren Kryptogamen entspricht. Der dem Ei bei der Theilung zugefallene Kern wandert jetzt langsam, sich bedeutend vergrößernd, nach der Eimitte. In diesem Zustande harret das Ei der Befruchtung.«

Diese Mittheilungen STRASBURGER's über die Entwicklung des Corpusculums würden wörtlich verwerthet werden können, um den allgemeinen Entwicklungsgang der Mutterzelle der centralen Zellreihe des Archegoniums der Gefäßkryptogamen auszudrücken. Eine so vollständige Uebereinstimmung also findet hier statt zwischen den Coniferen und den höheren Cryptogamen. Im Weiteren erhalten wir jedoch nun auch eine klarere Vorstellung von der physiologischen Bedeutung der Bauchkanalzelle.

Nach Allem diesem stehe ich jetzt nicht mehr an, den Vorgang der Entwicklung des Ei's in der Weise aufzufassen, das das junge Ei, bevor es befruchtungsfähig wird, die überflüssigen Bestandtheile abgeben muß. Dies geschieht bei allen Archegoniaten (im weiteren Sinne, also incl. der Archispermen) dadurch, das die Bauchkanalzelle durch die Theilung der Centralzelle abgetrennt wird, oder, wie es oben bezeichnet worden ist, dadurch, das die Centralzelle sich in die Bauchkanalzelle und die Embryonalzelle, dem nun erst empfängnisfähigen Ei theilt. Dieser Vorgang findet aber stets nur dicht vor der Reife des Archegoniums statt; bei den meisten, noch geschlossenen Archegonien findet man nur die Halskanalzelle und die Centralzelle. Die Bauchkanalzelle stellt somit ihrer physiologischen Bedeutung nach denjenigen Theil des jungen, in der Entwicklung begriffenen Ei's dar, der für die Befruchtung überflüssig ist und daher behufs der Empfängnisfähigkeit des Ei's von demselben sich löst.

II. Zur Embryologie der Schachtelhalme und der Farnkräuter.

1. Die Lage und Richtung der Basalwand. — Nach dem Vorschlage LEITGEB's und VOUK's bezeichne ich hier die erste im Embryo auftretende Theilungswand als Basalwand, da sie in der That für den den Stamm und die Blätter erzeugenden Theil des Embryo als Basis dient.

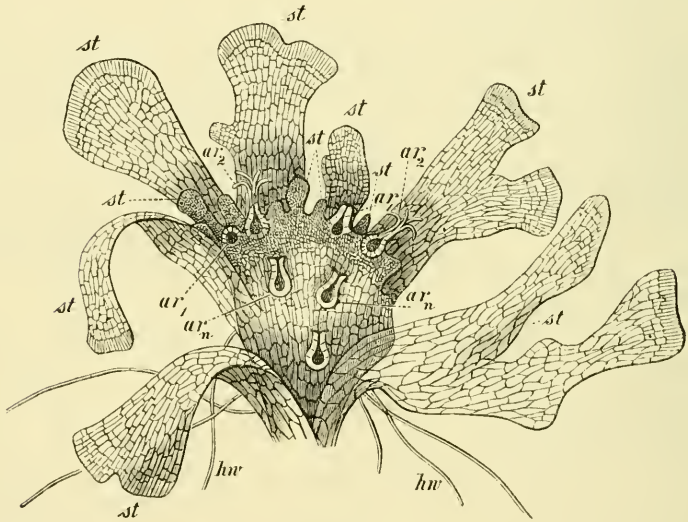


Fig. 1. Weibliches Prothallium von *Equisetum arvense*, oberer Theil. — Von dem Meristem nehmen zahlreiche Archegonien und sterile Sprosse in acropetaler Folge ihren Ursprung. ar_2 ein noch in der Entwicklung begriffenes, ar_1 ein völlig entwickeltes Archegonium, welches sich foeben geöffnet hat. ar_n unbefruchtet gebliebene Archegonien. st die sterilen Sprosse, hw die Haarwurzeln. Etwa 20mal vergr.

Als Ausgangspunkt für die Erörterungen über die Richtung der Basalwand mögen hierbei die Equiseten dienen, da bei ihnen die Wachstumsrichtung des Prothalliums und der Archegonien eine wenigstens annähernd constante ist. Das die Archegonien tragende Meristem des Prothalliums ist im

heliotropen Sinne ziemlich genau vertical gerichtet; ebenso auch die Archegonien, welche aus den jedesmaligen oberen Zellen des Meristems angelegt werden. Man vergleiche die Fig. 1, welche namentlich auch die Erklärung für die Schwankungen bezüglich der eben besprochenen Wachstumsrichtungen des Archegoniums giebt.

Die Archegonien der Farne dagegen, welche auf der Unterseite des Prothalliums entspringen, sind nach unten, also geotrop gerichtet und haben demnach eine den Archegonien der Schachtelhalme fast diametral entgegengesetzte Wachstumsrichtung. Ihre Wachstumsaxe bildet dabei mit der Fläche des Prothalliums ziemlich genau einen rechten Winkel. Da jedoch die Prothallien der Farnkräuter niemals eine genau horizontale Wachstumsrichtung annehmen, sondern stets etwas schräge aufsteigen, so daß ihre Wachstumsaxe gegen die Horizontale durchschnittlich um etwa 30° , in manchen Fällen sogar um 40° und noch mehr geneigt ist, so ergibt sich, daß die Wachstumsrichtung der Archegonien der Farnkräuter von der Lothlinie um etwa 140° — 160° abweichen muß (Fig. 2 A). Diese Zahlen bezeichnen demnach zugleich auch den Richtungsunterschied der Wachstumsaxen der Archegonien der Farnkräuter und der Schachtelhalme (man vergl. Fig. 2, A und B.)

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß man bei den Schachtelhalmen den Richtungsunterschied der Basalwand von der Horizontale mit einiger Sicherheit bestimmen kann. Derselbe ist mit Hinblick auf die Figur 2, B als innerhalb der Grenzen eines Winkels von 15° — 20° Grad liegend anzunehmen. Bei den Farnkräutern dagegen ist eine derartige Bestimmung nicht mit gleicher Sicherheit möglich, da, wie schon oben erwähnt, die Neigung der Prothalliumfläche gegen die Horizontale größeren Schwankungen unterliegt, als bei den Schachtelhalmen, und somit auch der Richtungsunterschied der Archegoniumaxe gegen die Lothlinie weniger scharf angegeben werden kann. Nichtsdestoweniger wird bei der obigen Annahme, daß dieser Richtungsunterschied 140° — 160° Grad beträgt, kaum ein erheblicher Fehler begangen werden.

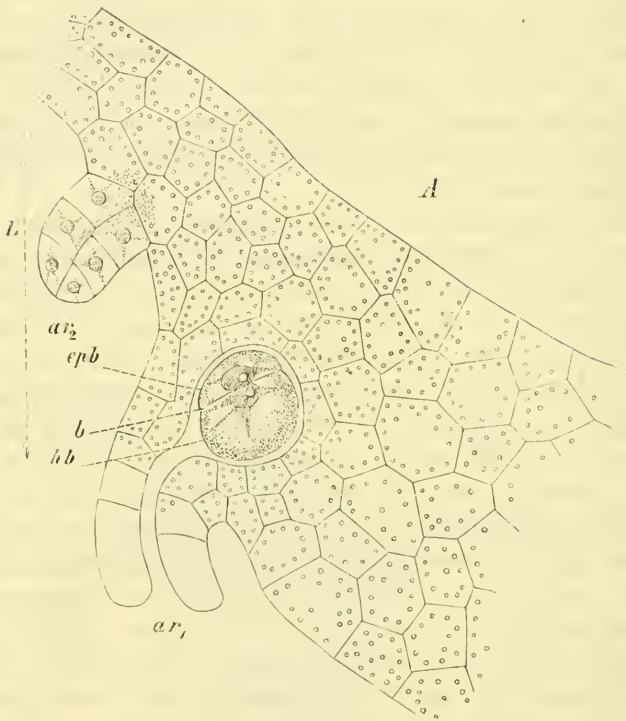
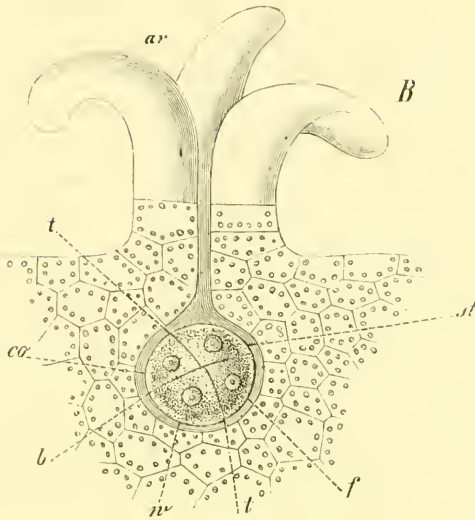


Fig. 2. — Die Lage der ersten Theilungswand (Bafalwand) des Embryo bei den Farnen und Schachtelhalmen. S. 182 u. 183 — A Theil eines parallel zur Axe und fenkrecht zur oberen Fläche des Prothalliums geführten Längsschnittes des Prothalliums von *Polypodium vulgare*; in der natürlichen, etwas schief aufsteigenden, gegen die Horizontale etwa 30° geneigten Lage. ar_2 ein noch geschlossenes Archegonium, ar_1 ein geöffnetes Archegonium, welches einen bereits zweizelligen Embryo enthält. Die Bafalwand (b) hat sich, wie die noch dicht an einander liegenden Zellkerne beweisen, eben erst gebildet.

Die Lage der Bafalwand im Archegonium fällt jedoch bei den Farnkräutern nie genau mit der Archegoniumaxe zusammen, sondern die Bafalwand divergirt stets etwas mit derselben, derart, daß sie sich der Horizontale nähert (Fig. 2, A). Dadurch wird es möglich, daß die Bafalwand oft nur einen Winkel von 30 Grad gegen die Horizontale bildet. In manchen Fällen wird dieser Winkel auch erheblich überschritten, stets jedoch wird der positiv geotrope Theil des



B Theil eines senkrecht zur Fläche und parallel zur Wachstumsrichtung geführten Längsschnittes des Prothalliums von *Equisetum palustre*, in der natürlichen terrestrischen Lage. Beide Figuren 28mal vergr.

Embryos durch die Basalwand abgetrennt und bildet sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung zur Wurzel aus. Da nun aber auch bei dem Embryo von *Equisetum* in gleicher Weise wie bei den Farnkräutern durch die Basalwand eine geotrope Hälfte, welche die Wurzel ausbildet, abgetrennt wird, so lag die Vermuthung nahe, daß hier eine Wirkung der Schwerkraft vorliege, wie dies schon wiederholt von mir ausgesprochen worden ist (49. Naturf. Verf. zu Hamburg 1876 und Jahrb. f. wiss. Bot. XI.)

Die dadurch angeregten Fragen wurden auf dem Wege des Experimentes zu lösen gesucht an Material, welches ebenfalls den Gefäßkryptogamen entstammte; es wurden die Makrosporen von *Pilularia globulifera* und *Marsilia elata* dazu gewählt. Dieselben wurden zwischen Hollundermark eingeschlossen, in ähnlicher Weise, wie es behufs des feineren Zerfchneidens der Beobachtungsobjekte üblich ist. Dadurch war die Möglichkeit gegeben, die Makrosporen schon zwischen dem Hol-

lundermark in jede beliebige Lage zu bringen. Sie wurden indeffen ausnahmslos so gerichtet, daß ihre Axe mit der des cylindrischen Hollundermarks übereinkam, wobei es sich behufs genauerer Orientirung bei späterer mikroskopischer Untersuchung als nöthig erwies, die Makrosporen noch mit etwas Wachs an die eine Hälfte des Hollundermarkes festzukleben. Das gefammte Hollundermark wurde darauf durch einen Kautschuckschlauch mit einer gebogenen Trichterröhre in Verbindung gebracht, welche dazu diente, den Makrosporen von unten her die genügende Feuchtigkeit zuzuführen. Auf diese Weise war es leicht, den Makrosporen jede beliebige, genau zu bestimmende Lage zu geben und das Ganze auch auf einen Rotationsapparat zu bringen. Bei *Marfilia elata* gelang es fast durchweg, durch Uebertragen von Wasser, welches keimende Mikrosporen enthielt, die Befruchtung zu bewirken, so daß schon nach Verlauf von etwa 10—12 Stunden die ersten Theilungen des Embryo vollzogen waren.

Bei *Pilularia globulifera* hingegen war es nicht möglich, auf diese Weise zu irgend einem Resultat zu gelangen.

Wurden nun die Sporen von *Marfilia elata* in eine Lage gebracht, so daß ihre Längsaxe mit der Horizontale zusammenfiel, d. h. also in dieselbe Lage, welche sie bei der gewöhnlichen Keimung, ohne fixirt zu werden, einnehmen, so wurde der Embryo stets derart durch die Basalwand getheilt, daß eine obere und eine untere Hälfte gebildet wurden. Die Basalwand fiel also hier wie bei der gewöhnlichen Keimung nahezu mit der Längsaxe der Makrosporen und also auch mit der Richtung der Archegoniumaxe zusammen. Ebenso zeigten derartig fixirte Embryonen im Verlauf der weiteren Entwicklung keinen Unterschied von den frei im Wasser erzeugenen, und es bildete stets die terrestrisch untere (also geotrop gelegene) Hälfte die Wurzel aus.

War nun hiernach der Einfluß der Schwerkraft kaum mehr wegzuleugnen, so entstand doch die Frage, wie verhalten sich die keimenden Makrosporen, wenn sie auf den Rotationsapparat gebracht werden? Hierbei ergab es sich, daß

nur dann, wenn ihre Längsaxe mit der Lothlinie zusammenfiel, eine Entwicklung des Embryos stattfand. Auch in diesem Falle fiel die Basalwand mit der Archegoniumaxe zusammen, der vom Rotationscentrum abgelegene Theil bildete sich aber zur Wurzel aus. Der Einfluss der Schwerkraft trat also noch in viel höherem Maasse hervor, als bei dem vorigen Versuche. Da jedoch LEITGEB (Zur Embryologie der Farne) bei ganz ähnlichen Versuchen gefunden hat, dass die Basalwand in jedem Falle die Archegoniumaxe in sich aufnimmt, auch wenn die Längsaxe der Makrosporen erheblich von der Horizontale abweicht, so ergibt sich, dass der Einfluss von der Schwerkraft nur ein begrenzter ist. Ganz besonders mögen aber bei vertical fixirten Sporen die nutritiven Beziehungen der Makrosporen zum Embryo den Einfluss der Schwerkraft zu überwiegen im Stande sein, und demnach der Fufs nur in der der Makrospore zugewendeten Hälfte des Embryo seine Anlage finden können (man vergl. auch S. 192). Ob jedoch in diesem letzteren Falle die Embryonen in der That einer weiteren Entwicklung fähig sind, ist jedenfalls noch fraglich, und ich bedauere, dass ich mein Untersuchungsmaterial bereits verbraucht hatte, als ich von den Resultaten LEITGEB's eine Mittheilung erhielt. Weitere Untersuchungen über diesen Punkt müssen daher als äufserst wünschenswerth bezeichnet werden.

2) Die ersten Theilungen des Embryos. — Die ersten Untersuchungen über die Entwicklung des Embryo der höheren Kryptogamen, welche auf die Erforschung der beim Wachsthum des Embryo stattfindenden Zelltheilungen gerichtet waren, sind von HOFMEISTER unternommen worden (Vergleichende Untersuchungen, Leipzig 1851 und Beiträge zur Kenntniss der Gefäfs-Kryptogamen, Königl. Sächf. Gesellschaft der Wiss. 1852 u. 1857). Für die Farnkräuter und Schachtelhalme wurde dadurch die Auffassung begründet, dass die Bildung der ersten Vegetationsorgane der jungen Pflanze sich bereits auf die ersten Wachsthumsercheinungen, d. h. auf die ersten Theilungen des Embryo zurückführen lässt. Ueber die

Orientirung der bei den ersten Theilungen entstehenden Quadranten herrschte jedoch keineswegs eine völlige Klarheit und besonders waren die Mittheilungen HOFMEISTER's selbst mehrfach einander widersprechend. Am meisten aber mußte die Angabe auffallen, daß der fog. »Fufs« die primäre Axe darstelle, welche nicht zur Entwicklung gelange, der aber in der That zur Ausbildung kommende Stamm als die secundäre Axe aufzufassen sei.

Zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte PRINGSHEIM (Zur Morphologie der *Salvinia natens*; Jahrb. f. wiss. Bot. III), der den noch ungetheilten, einzelligen Embryo direkt als Scheitelzelle des Stammes auffasste und die ersten Theilungen des Embryo demnach als die ersten Segmente, welche in gleicher Weise wie an dem Stamme der erwachsenen Pflanze erzeugt werden.

HANSTEIN, der darauf die Embryologie der Gattung *Marfilia* studirte (die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *Marfilia*, Jahrb. f. wiss. Bot. IV), kam zu der Ansicht, daß bei denjenigen Gefäßkryptogamen, welche eine Wurzel ausbilden, der Wurzeltheil und der Stammtheil durch die erste im Embryo auftretende Wand geschieden würden. Die dadurch entstandene Stammhälfte, welche auch von HANSTEIN als die primäre Scheitelzelle des Stammes aufgefaßt wird, trennt als erstes Segment die Mutterzelle des ersten Blattes ab. Dadurch wird die Stammhälfte in zwei mehr oder weniger gleich große Kugelquadranten getheilt. Indem nun aber in der Wurzelhälfte in analoger Weise der Fufs als erstes Segment abgeschieden wird, wird der Embryo in 4 Quadranten getheilt, welche die Mutterzellen des Stammes, des ersten Blattes, der ersten Wurzel und des Fusses darstellen. Während HANSTEIN somit gewissermaßen die Auffassungen von HOFMEISTER und PRINGSHEIM zu vereinigen suchte, zeigte er doch andererseits, daß die Orientirung dieser 4 Quadranten eine ganze bestimmte sei. Unter dem Stammquadranten liegt, durch die Basalwand getrennt der Fufsquadrant, unter dem Blattquadranten der Wurzelquadrant.

Das Uebereinstimmende der Auffassungen von PRINGSHEIM und HANSTEIN liegt also in der Annahme, daß der einzellige Embryo oder resp. die obere Hälfte des zweizelligen Embryo (letzteres bei den eine Wurzel ausbildenden Arten) direkt die Scheitelzelle des zukünftigen Stammes darstellt, von welcher sie in gleicher Weise, wie bei der erwachsenen Pflanze abgegliedert werden. Nach neueren vergleichenden und im Wesentlichen übereinstimmenden Untersuchungen von KIENITZ-GERLOFF¹⁾, LEITGEB²⁾, und VOUK³⁾ werden jedoch in dem ganzen Gebiet der höheren Kryptogamen durch die ersten Theilungen des Embryos acht mehr oder weniger gleich große Octanten erzeugt, ohne irgend welche Andeutung einer auf die Anlage der einzelnen Organe hinweisenden morphologischen Differenzirung. Die Annahme einer primären Scheitelzelle, im Sinne PRINGSHEIM's und HANSTEIN's welche sich in gleicher Weise segmentirt, wie die Scheitelzelle der erwachsenen Pflanze, wird also somit ausgeschlossen.

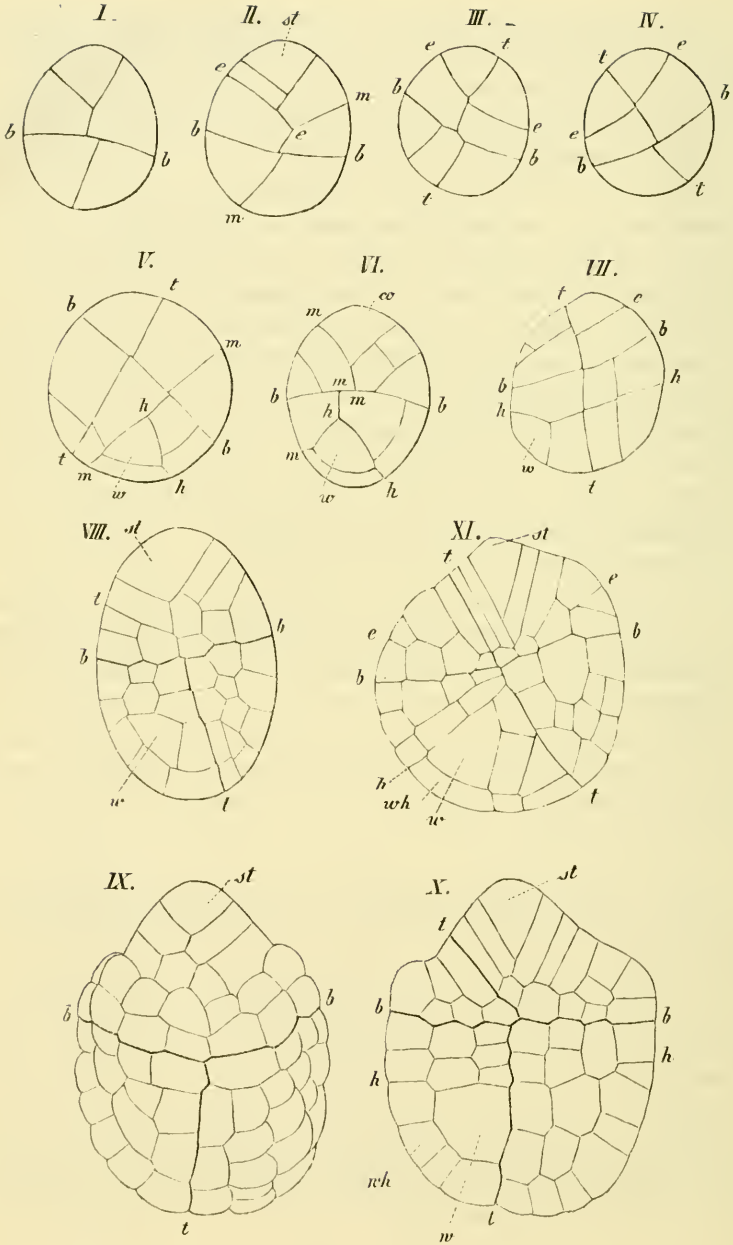
Durch mehrfache Nachuntersuchungen, welche an *Marfilia elata*, *Salvinia natans*, mehreren Polypodiaceen und mehreren Cyatheaceen angeestellt wurden, habe ich mich überzeugt, daß thatsächlich erst nach der Bildung der Octanten die Differenzirungen behufs der verschiedenen Organanlagen stattfinden.

3. Der Embryo der Equisetaceen. — In Folge obiger Untersuchungen wurden auch die Embryonen der Equi-

1) KIENITZ-GERLOFF in seinen für die Auffassung der Embryologie zum Theil grundlegenden Untersuchungen über die Lebermoose und neuerdings auch über den Embryo der Polypodiaceen. — Sämmtliche Arbeiten in der Bot. Zeitg.

2) LEITGEB außer in seinen Untersuchungen über die Lebermoose besonders in der für die neuere Auffassungsweise maßgebenden Arbeit: zur Embryologie der Farne. (Sitzgsber. der K. Akad. d. Wissensch. z. Wien, 1878. Märzheft.

3) VOUK. Die Entwicklung des Embryo von *Asplenium Sheperdi* Spr. (Sitzgsber. d. K. Akad. der Wissensch. 1877. Juli-Heft). Besonders werthvoll durch die fast lückenlos verfolgte Entwicklungsgegeschichte des Embryos bei Pflanze und durch die klare Auseinanderetzung über die Bildung des epibasalen und des hypobasalen Gliedes.



fetaceen einer Nachunterfuchung unterzogen. Diefelbe ergab, dafs auch hier die Oötantenbildung der Organanlage vorangehe, dafs alfo bis zur Bildung der Oötanten die Embryonen der Equifetaceen von denen der Filicineen nicht zu unterfcheiden feien.

Nach dem Vorfchlage von LEITGEB und VOUK mag im Nachfolgenden die erfte Theilungswand mit »Bafalwand«, die beiden folgenden, die Oötanten bildenden, untereinander fowol als zur Bafalwand rechtwinklig ansetzenden Wände mit »Transverfalwand« und »Medianwand« bezeichnet werden. Unter »Transverfalwand« fei alsdann die bisher als zweite Theilungswand oder Quadrantenwand bezeichnete Wand begriffen, welche alfo den Fufs von der Wurzel und das Blatt von der Mutterzelle des Stammes trennt. Die »Medianwand« würde dann die früher als »Oötantenwand« bezeichnete Wand darstellen.

Nach der Bildung der Oötanten findet bei den Filicineen ziemlich regelmäfsig die Abtrennung des epibafalen und des hypobafalen Gliedes ftatt. Es wird dabei zu beiden Seiten der Bafalwand eine derfelben parallele Wand gebildet, welche von der hypobafalen Hälfte fowol als von der epibafalen einen kurzen Cylinder abfchneidet. Bei den Equifetaceen tritt eine gleiche Regelmäfsigkeit nicht hervor und es zeigen fich fogar oft innerhalb einer und derfelben Art nicht unerhebliche Schwankungen.

Fig. 3 (auf S. 188). Embryoentwicklung von Equifetum. — I bis II und IX Embryonen von Equifetum paluftre, I und II zwei auf einander folgende Zustände in gleicher Lage; III—X Embryonen von E. arvenfe, IV, VII, VIII und IX Oberflächenanfichten aufeinanderfolgender Entwicklungszustände in einer und derfelben Lage; X optifcher Längsfchnitt von IX. — XI ein Embryo von E. paluftre ungefähr in gleicher Lage und gleichen Entwicklungsftadien wie X, ebenfalls im optifchen Längsfchnitt. — b. die Bafalwand, t die Transverfalwand, m die Medianwand, e die obere Wand des epibafalen Gliedes, h die untere Wand des hypobafalen Gliedes, st die Stammscheitelzelle, co der (erfte) Colyledo, w die Wurzelscheitelzelle, wh die Wurzelhaube, f der Fufs. — Sämmtliche Figuren etwa 300mal vergr.

Anm. hierzu In meiner Abhandlung: „Die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme.“ Jahrb. f. wiff. Bot. XI. Bd. ift durch ein Verfehen bei der Correctur in Fig. 6b auf Taf. XXXVII die Bafalwand (dafelbst mit I bezeichnet) unrichtig angegeben, ebenfo auch die das hypocotyle Glied bildende Wand, h. Fig. 3, XI giebt die nöthige Berichtigung.

In der epibafalen Hälfte greift in einem der beiden oberen Oötanten, der als Stammoötant bezeichnet sein mag, sofort die dreiseitige Segmentirung Platz. Auf eine der Bafalwand mehr oder weniger parallele Theilungswand, welche zugleich auch die Bildung des epibafalen Gliedes in diesem Oötanten bedingt, folgen in succedaner Weise zwei Theilungen, welche der Transverfalwand und der Medianwand parallel verlaufen. Während dieses ersten Umlaufes der Segmentirung sowohl, als auch in dem darauf folgenden Verlauf der Entwicklung überwiegt das Wachstum des Stammoötanten das seiner Nachbarn so beträchtlich, daß der Stammoötant sehr bald den größten Theil der epibafalen Hälfte einnimmt (Fig. 3, II) und später kegelförmig hervorragt (Fig. 3, IX—XI).

Von den drei unterdrückten Oötanten erinnern die durch die Transverfalwand von dem Stammoötanten getrennten zwei Oötanten (Fig. 2, II) durch ihre ersten Theilungen an den Cotyledo der Filicineen und bilden in der That auch hier die Anlage des Cotyledo, welcher jedoch nicht zu der Entwicklung gelangt wie bei den Filicineen.

Der dritte dieser Oötanten, welcher vom Stammoötanten durch die Medianwand getrennt ist, erzeugt den zweiten Cotyledo, welchen ich dem zweiten Keimblatt von *Marsilia* morphologisch gleich erachte.

Erst nach Verlauf der zweiten oder dritten Segmentirung der Stammscheitelzelle scheint das bisher sehr träge und langsame Wachstum des zweiten Cotyledo eine Beschleunigung zu erfahren. Irgend welche Analogien oder auch nur Hinweise zu dem Wachstumsmodus der Filicineen-Cotyledos lassen sich jedoch hierbei nicht erkennen, ebenso auch nicht bei der Anlage des ersten Blattes, welches aus dem an das epibafale Glied angrenzenden unteren Segment der Stammscheitelzelle hervorgeht. Durch abwechselnd anticline und pericline Wandrichtungen wachsen diese zwei Cotyledonen (nebst dem ersten Blatte, man vergl. S. 192) gemeinschaftlich zu dem ersten Ringwall aus, der schließlich den kegelförmigen Stamm scheidenartig umgiebt.

Die hypobasale Hälfte des Embryo stimmt in ihrer Entwicklung fast vollständig mit der der Filicineen überein. Auch hier erzeugen zwei auf einer und derselben Seite der Transversalwand liegende Oötanten gemeinsam den Fuß und bilden sich auch im Weiteren gleichmäßig aus. Die beiden anderen Oötanten dagegen, welche ihrer terrestrischen Lage nach unter den den ersten Cotyledo bildenden zwei Oötanten liegen, von den letzteren also nur durch die Basalwand getrennt sind (Fig. 3, V und VI), entwickeln sich bereits von Anfang an sehr verschieden. Der eine von ihnen, auch hier wie bei den Filicineen der dem Stammoötanten polar entgegengesetzte, erzeugt die erste Wurzel und erfährt dabei eine bedeutendere Volumenzunahme als sein Nachbar (Fig. 3, V und VI), der im weiteren Verlaufe des Wachstums mehr oder weniger unterdrückt wird.

In dem die Wurzel ausbildenden Oötanten wird zunächst das hypobasale Glied (h—b) abgechieden, worauf ebenso wie bei den Filicineen durch eine der Transversalwand parallele; zur Medianwand aber und zur unteren Wand des epibasalen Gliedes senkrechte Wand die Mutterzelle der ersten Wurzel gebildet wird. In dieser wird durch eine Pericline die Mutterzelle der Wurzelhaube von der tetraëdrischen Scheitelzelle geschieden, welche sich stets durch ihre bedeutendere Größe vor den übrigen Zellen des jungen Embryo auszeichnet.

Auf diese Weise wird nun bereits für die erste Wurzel der Theilungsmodus eingeleitet, welcher das Wachstum jeder Wurzel der erwachsenen Pflanze beherrscht (man vergl. NAEGELI und LEITGEB, Entstehung und Wachstum der Wurzeln; Beitr. z. wiss. Bot. 1868 IV. Heft).

In meiner Abhandlung »Die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme« (Jahrb. f. wiss. Bot. XI. Bd.) habe ich eine Auffassung über die Embryoentwicklung zu Grunde gelegt, welche von der im Vorhergehenden erörterten durchaus verschieden ist und sich im Wesentlichen der von PRINGSHEIM (zur Morphologie der *Salvinia*) und HANSTEIN (die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *Marfilia*) gegebenen anschloß.

Ich betrachtete die ganze epibafale Hälfte des Embryo als die Urmutterzelle des Stammes und demnach die durch die ersten Theilungen abgetrennten Mutterzellen der ersten Blätter als Resultat der ersten Segmentirungen der Stammscheitelzelle. In gleicher Weise wurde auch die gefamnte hypobafale Hälfte als die Urmutterzelle der Wurzel angesehen, in welcher die Transverfalwand (früher mit Quadrantenwand bezeichnet) die erste Theilungswand der ersten Wurzelzelle darstellt.

Hiernach müßte also das erste Blatt als ein Differenzierungsprodukt des Stammes, als eine Seitensprossung betrachtet werden. Nach der jetzt gewonnenen Auffassungsweise dagegen tritt nicht nur das erste Blatt, sondern auch das zweite Blatt als ein vom Stamme unabhängig gebildetes und demselben in der Anlage zum mindesten gleichwerthiges Organ hervor, da von den acht Octanten der epibafalen Hälfte zwei die Ausbildung des ersten Blattes, der dritte die des Stammes und der vierte die des zweiten Blattes übernehmen. Die beiden ersten Blätter vom Equisetum haben somit einen anderen morphologischen Werth, als alle übrigen, später zur Anlage gelangenden, welche sämmtlich als ächte Seitensprossungen des Stammes zu bezeichnen sind.

Mit Bezug hierauf erscheint es auch geeigneter, für die ersten Keimblätter den bei den Phanerogamen gebräuchlichen Namen »cotyledo« einzuführen, wie dies auch im Vorhergehenden fast durchweg schon geschehen ist. Die bisher übliche Bezeichnung »erstes, zweites Blatt« würde die morphologische Gleichwerthigkeit der beiden Cotyledonen mit den späteren Blättern involviren und die genetischen Beziehungen derselben unbeachtet lassen.

In analoger Weise wie die epibafale Hälfte als Urmutterzelle des Stammes wurde in der oben genannten Abhandlung die hypobafale Hälfte von mir als Urmutterzelle der Wurzel aufgefaßt. Jedoch auch hier stellte es sich heraus, daß von den vier Octanten dieser Embryohälfte nur einer die Anlage der Wurzel übernimmt, die zwei durch die Transverfalwand

von diesem getrennten Octanten sich gemeinsam zum Fufs ausbilden, der vierte aber mehr oder weniger unterdrückt wird.

Ebenso also wie der Cotyledo in der epibafalen Hälfte, entwickelt sich der Fufs in der hypobafalen durchaus selbstständig.

Bei einer Vergleichung mit den Embryonen der Lebermoose (mit Ausnahme der Riccieen), deren Entwicklungsgeschichte durch die vorzüglichen Arbeiten von KIENTZ-GERLOFF und LEITGEB klargestellt ist, ergeben sich aber bedeutende Homologien. Auch hier wird durch die erste Theilungswand des Embryo die die Kapsel bildende Hälfte von der den Fufs bildenden abgetrennt, d. h. die Bafalwand hat schon hier die Bedeutung, welche bei den Gefäßkryptogamen in nunmehr unverkennbarer Weite ausgedrückt ist; sie trennt die epibafale (kapselbildende) von der hypobafalen (fufsbildenden) Embryohälfte.

Die epibafale Hälfte zerfällt hier ebenfalls (wahrscheinlich nur mit wenigen Ausnahmen?) in vier, den oberen Octanten der Gefäßkryptogamen vergleichbare Zellen, welche gemeinsam das Sporogonium ausbilden und bis zur endlichen Reife desselben eine vollständig gleichmäßige Entwicklung beibehalten.

Auch die gesammte hypobafale Hälfte bildet sich gleichmäßig aus; sie erzeugt den Fufs, der hier dieselbe physiologische Bedeutung hat, wie bei den Gefäßkryptogamen, d. h. die eines Saugorganes, um die für den heranwachsenden Embryo nöthige Nahrung demselben zuzuführen.

Hieraus ergibt sich aber, daß der Fufs nur aus der der Mutterpflanze zugewendeten Embryohälfte entstehen kann, die terrestrische Lage also bei seiner Anlage nicht in Betracht kommt. Somit ist es also auch erklärlich, daß die hypobafale Embryohälfte der Lebermoose bei den einzelnen Abtheilungen derselben verschieden orientirt sein kann, bei den Anthoceroceen und Jungermanniaceen beispielsweise geotrop, bei den

Marchantiaceen heliotrop. Die nutritive Bedeutung des Fusses für die Anlage der Organe wurde auch bereits bei der Besprechung der Embryonen von *Marfilia* hervorgehoben (S. 185).

So lange demnach der Fuss nicht zur Differenzirung der Wurzel gelangt ist, werden die weiter oben gegebenen Erörterungen über den Einfluss der Schwerkraft auf die Lage der Basalwand nicht anwendbar sein. Zudem ist hierbei in Erwägung zu ziehen, dass bei den Polypodiaceen, Marfiliaceen und Equisetaceen der Fuss stets aus den beiden oberen Ostanten der hypobasalen Embryohälfte seinen Ursprung nimmt, also auch dort nicht einen absolut positiv geotropen Charakter trägt.

Der tiefgreifendste Unterschied zwischen epibasaler und hypobasaler Embryohälfte tritt unter den Lebermoosen bei den Anthoceroceen hervor (LEITGEB, die Entwicklung der Kapfel von *Anthoceros*). Während jedoch bei *Anthoceros* der Fuss nur mehr oder weniger bedeutende Anschwellungen zeigt, erfährt derselbe bei *Notothylas* schon einige weitergreifende Differenzirungen, indem dort feine peripherische Zellen zu langen rhizoidenähnlichen Schläuchen heranwachsen, welche in das umgebende Gewebe eindringen. War hiermit der erste Schritt zur Differenzirung der Wurzel gethan, so leuchtet ein, dass ein weiterer folgen musste, als die epibasale Hälfte sich vegetativ weiter entwickelte, nicht also blos mit der unmittelbaren Erzeugung der Sporen abschloß. Die von dem Mutterorgan erhaltene Nahrung konnte dann nicht mehr genügen, von dem Fusse sonderte sich daher ein Saugorgan ab, welches im Stande war, von aussen her Nahrung aufzunehmen, es erfolgte die Differenzirung der Wurzel.

Die vegetative Entwicklung der epibasalen Hälfte konnte jedoch gemäß der Entwicklung des Embryo nur nach vollendeter Bildung der vier Ostanten dieser Embryohälfte erfolgen, und zwar dadurch, dass dieselben die bei den Lebermoosen bis zur Reife des Sporogoniums bewahrte Gleichmässigkeit der Entwicklung aufgaben.

Dabei wurden zwei benachbarte Ostanten, also eine ganze

Hälfte der Lebermooskapsel zum Cotyledo, während die beiden anderen Oötanten die Ausbildung des Stammes und des zweiten Cotyledo übernahmen.

Andererseits aber ergibt sich hieraus auch, daß die von LEITGEB zuerst (Zur Embryologie der Farne) ausgesprochene Ansicht, daß die Embryonen bis zur Vollendung der Oötanten als Thallome aufzufassen sind, die einzige unserer heutigen Kenntniss entsprechende ist, und es leuchtet nun auch ein, daß der Cotyledo (resp. auch der zweite Cotyledo) der Equisetinen und Filicineen eine durchaus andere morphologische und phylogenetische Bedeutung hat, als die Blätter der erwachsenen Pflanze.

Es geht somit aus dem Vorhergehenden hervor, daß man nach dem gegenwärtigen Standpunkt unserer embryologischen Kenntnisse sich den Embryo der Farne und Equiseten aus solchen lebermoosähnlichen Formen hervorgegangen deuten kann, wo die allmähliche Differenzirung der beiden Embryohälften in der eben besprochenen Weise vor sich gegangen ist.

Als direkter Vorläufer dieses Lebermoostypus würde dann vielleicht der Ricciantypus aufzufassen sein, bei welchem der gefamnte Embryo zur Kapsel wird, die physiologische Differenzirung einer epibafalen und hypobafalen Embryohälfte also nicht eintritt. Somit wäre aber auch, wie auch schon VOUK ganz richtig hervorhebt (Die Entwicklung des Embryo von *Asplenium Sheperdi*), der Anschluß an die Carposporen der Coleochaeten gegeben, welche sich im Wesentlichen nur dadurch von dem Sporogonium der Riccien unterscheiden würden, daß bei ihnen die Differenzirung in ein steriles äußeres und ein fertiles inneres Gewebe noch nicht erfolgt ist, während bei den Riccien der Unterschied zwischen Kapselwand und Sporenraum bereits deutlich hervortritt.

Daß aber in den von den Lebermoosen aufsteigenden Entwicklungsreihen die Laubmoose ebenfalls auf die Lebermoose zurückzuführen sind, wobei gemäß der Entwicklungsgeschichte des Embryo die Laubmooskapsel nur einer Längs-

hälfte der Lebermooskapfel entspricht, ist in den oben bezeichneten Arbeiten von KIENTZ-GERLOFF und LEITGEB genügend hervorgehoben worden.

Die wunderlichsten Angaben über die ersten Theilungen des Farn-Embryo sind von Dr. Bauke gemacht worden, der bisher allein das Glück gehabt hat, die vier ersten Zellen nach Art der Ecken eines Tetraeders angeordnet zu finden. (Jahrb. f. w. Bot. X.) Schon Vouk hat in seiner vortrefflichen Darstellung der Entwicklung des Embryo von *Asplenium Sheperdi* darauf aufmerksam gemacht, dass diese Angabe wol nur auf eine durch ungünstige Stellung des Embryo unter dem Mikroskope bewirkte Täufchung zurückzuführen sei. Dr. Bauke nennt dies jedoch einen »unberechtigten Inductionschluss«. Um behufs der mir übertragenen Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte der Gefässkryptogamen für die Encyclopaedie der Naturwissenschaften ins Klare zu kommen, sah ich mich zu Nachunterfuchungen genöthigt, welche ausser an *Cyathea*-Arten (bes. *C. medullaris*) auch an *Alphila*-Arten (bes. *A. australis*) vorgenommen wurden. Die Uebereinstimmung, welche sich hierbei mit den ersten Theilungen der Embryonen der Polypodiaceen und Marfiliaceen ergab, war eine vollständige. Selbst die Bildung des epibafalen und des hypobafalen Gliedes trat in gleicher Weise wie bei den Polypodiaceen hervor, so dass ich Bilder erhielt (Fig. 24 der Encyclopaedie), welche an die von Kienitz-Gerloff und Vouk für die Polypodiaceen gegebenen durchaus erinnern.

In dem neuesten Jahresbericht für 1877, dessen erster Theil jetzt 1879 erschienen ist, kommt Dr. Bauke noch einmal auf diesen Punkt zurück; er sagt (pag. 284): »Ref. untersuchte auch einige junge Embryonen, und fand die Lagerung der ersten Zellen dabei in mehreren Fällen mit Hofmeister's Angaben übereinstimmend; in einigen anderen waren dagegen die ersten vier Zellen, oder deutlicher gesagt die Mittelpunkte derselben, nach Art der Ecken eines Tetraeders angeordnet; auch hier führt natürlich, wie in dem ersten Falle, der nächste Theilungsschritt zur Bildung von Kugeloctanten.«

Die Kugeloctanten-Theorie (man vergl. oben), auf welcher unsere gefamnte heutige Vorstellung von dem Aufbau des Embryo der höheren Kryptogamen beruht, wurde aber erst durch die mehrere Jahre später, als die Bauke'sche Arbeit erschienenen Abhandlungen von Kienitz-Gerloff, Leitgeb und Vouk begründet, und Dr. Bauke deutet auch weder in den Abbildungen, noch in dem Text seiner Originalarbeit etwas von »Kugeloctanten« an.

Dr. Bauke berichtet also in dem jetzt, 1879 erschienenen Referat seiner eigenen Arbeit (von 1874) über Dinge, welche er gar nicht einmal beobachtet hatte.

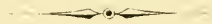
Wer dieses Referat unglücklicherweise bei einer Orientirung über die Forschungen auf dem Gebiete der Embryologie benutzt, muß offenbar zu der völlig falschen Ansicht kommen, daß Dr. Bauke in seiner Originalarbeit bereits auf die Bedeutung der Kugeloctanten hingewiesen habe, daß also die neuere Auffassung der Embryologie auf Entdeckungen Bauke's beruhe. Und das umfomehr, da Dr. Bauke auch nicht im entferntesten andeutet, daß die Bildung von Kugeloctanteu etwa erst später von ihm beobachtet worden sei, wohl aber am Anfange dieses Referates sagt, daß die früheren, im Jahresbericht erschienenen Referate seiner Arbeit »lückenhaft« gewesen seien; er daher nun selbst über seine Arbeit vom Jahre 1874 noch einmal referire!

Es enthält somit das Referat Dr. Bauke's eine Entstellung des wahren Sachverhaltes.



Erklärung der Steindruck-Tafel.

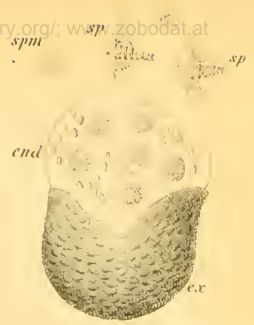
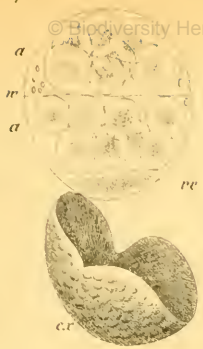
- I—II. Keimung der Mikrosporen von *Marsilia elata*, 300 mal vergr.
- I. ein keimende Mikrospore, welche das Exospor (**ex**) zer Sprengt und abgeworfen hat, **aa** die zwei Antheridien mit den Spermatozoiden-Mutterzellen, **ve** die vegetative, steril bleibende Zelle (nach Behandlung mit Soda und Essigsäure).
 - II. ein weiterer Zustand der Keimung einer in Wasser liegenden Mikrospore, welche das Exospor nicht abgeworfen hat, **sp** die Spermatozoïden.
- III—VI. Entwicklung des Archegoniums von *Osmunda regalis*. 210 mal vergr. — **h** die Halsperipherie, **mc** die Mutterzelle der centralen Zellreihe, **b** die Bafalzelle, **c** die Centralzelle, **hk z** die Halskanalzelle, **bk z** die Bauchkanalzelle, **ez** die Embryonalzelle. (Bei **V** ist durch ein Verfehen des Lithographen in dem oberen Theile der Halskanalzelle oberhalb des wirklichen Zellkerns noch ein kleineres Kernchen abgebildet werden, welches auf der Originalzeichnung nicht enthalten war und bei der Correctur übersehen worden ist.)
- VII—VIII. Ein ausgebildetes, aber noch nicht geöffnetes Archegonium von *Pteris aquilina*. VII die Oberflächenansicht; VIII medianer Längs schnitt desselben Archegoniums, die Abtrennung der Bauchkanalzelle von der Embryonalzelle veranschaulichend. Die Zeichnungen wie bei III, 290 mal vergr.



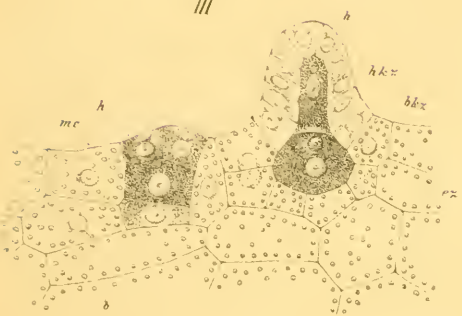
spm

spm

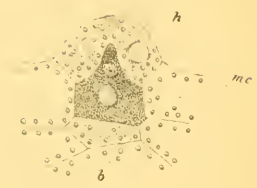
© Biodiversity Heritage Library, <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.spz.zobodat.at



III



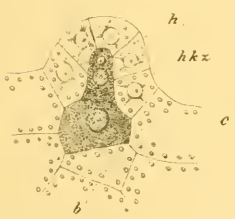
II



VI



V



VII



VIII



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg](#)

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: [NF_3](#)

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

Artikel/Article: [Kritische Aphorismen über die Entwicklungsgeschichte der höheren Kryptogamen 175-198](#)