Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne.

Von

A. Th. Czaja.

I.

Autogamie oder Xenogamie bei den homosporen Farnen.

1. Allgemeines.

Die Frage, ob die Befruchtung des Gametophyten der homosporen Farne auf dem Wege der Autogamie oder Xenogamie vor sich geht, ist bis jetzt noch nicht untersucht worden, jedenfalls weist die Pteridophytenliteratur keine derartige spezielle Untersuchung auf. Wohl finden sich gelegentliche Angaben im Verlaufe anderer Fragestellung, die teils auf autogame, teils auf xenogame Befruchtung hindeuten. Schon Hofmeister, (1851, S. 82) hält die Kondenswassertröpfchen auf der Unterseite der Prothallien für die Vermittler der Befruchtung (also autogam). Strasburger (1869—70, S. 401) verfolgt den Befruchtungsvorgang an zwittrigen und an getrenntgeschlechtigen Vorkeimen unter dem Mikroskop und erhält aus beiden Versuchen Sporophyten. Von Pteridium aquilinum brachte Bauke (1875, S. 96) alte, wuchernde Prothallien mit männlichen, jungen zusammen; auch hier war das Ergebnis sichtbar. Aus seinen Untersuchungen an Gymnogramme leptophylla schließt Goebel (1877, S. 10), daß die Befruchtung bei diesem Farn meist xenogam sein muß, und Heinricher (1888, S. 243) wässert isolierte Prothallien von Ceratopteris thalictroides von unten, damit vorzeitige Befruchtung nicht eintreten kann.

So ließen sich wohl noch mehrere Stellen auffinden, welche die Möglichkeit der Autogamie oder Xenogamie wahrscheinlich machen. Am wertvollsten sind wohl die Angaben Stras-

burgers, nach denen beide Wege gangbar sind. Immerhin ist dadurch aber die eingangs erwähnte Frage keineswegs endgültig gelöst und außerdem über die Grenzen der Gültigkeit der Antwort nichts ausgesagt. Damit sind auch zugleich die beiden Hauptpunkte gekennzeichnet, welche einen Teil der folgenden Untersuchungen zum Gegenstand haben.

2. Ausführung der Versuche.

Bevor die geplanten Untersuchungen in Angriff genommen werden konnten, mußte ein eingehendes Studium der Sexualverhältnisse der betreffenden Objekte voraufgehen, denn einmal ergab sich, daß die Angaben in der Literatur über diesen Gegenstand sich nicht in jedem Falle mit meinen vorläufigen Befunden in Einklang bringen ließen. Außerdem fanden sich nicht über alle benutzten Farne derartige Angaben vor, und endlich mußte das Verhalten der Prothallien unter Kulturmethoden untersucht werden, die gute Entwicklung der Prothallien und kräftiges Wachstum der jungen Sporophyten garantieren konnten, damit gegebenenfalls eine Vergleichung der aus den verschiedenen Befruchtungsmöglichkeiten entstammenden Sporophyten erfolgen könnte.

Auswahl des Materials.

Eine besondere Auswahl des Materials zu treffen, lag zunächst keine Veranlassung vor. Daher experimentierte ich mit Farnen, welche wegen leichter Keimfähigkeit der Sporen und relativ leichter Kultur bekannt waren, und die auch trotz der schwierigen Zeitverhältnisse leicht zu erhalten waren. Im weiteren Verlaufe machte sich kein Abweichen von diesen Gesichtspunkten nötig.

3. Arbeitsmethoden.

Eine Reihe von physiologischen Untersuchungen über Farnprothallien gegen Ende des vorigen und zu Anfang dieses Jahrhunderts namentlich von Prantl (1881), Klebs (1916/17), Nagai (1914 und 1915) und anderen haben die Reaktionsweisen der Prothallien auf den Einfluß einzelner äußerer Faktoren untersucht und damit Methoden zur wahlfreien Zucht der möglichen Sexualformen geschaffen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen konnten daher zunächst als Ausgangspunkt

meiner eigenen dienen, jedoch war Grundforderung, daß nur solche Methoden zur Anwendung gelangen dürften, bei denen die Befruchtung unter allen Umständen nur im Experiment erfolgen konnte. Ausgesprochene Flüssigkeitskulturen mußten daher von vornherein ausscheiden. Ferner lag es auch in meiner Absicht, die Prothallien unter Bedingungen zu züchten, die denen in der Natur möglichst gleichen. Schon Nagai hatte die Beobachtung gemacht (1914, S. 286), daß Keimung und Entwicklung der ersten Stadien in Nährlösungskulturen weit rascher erfolgen als auf Torf- bzw. Moorboden, daß aber die Prothallien im erstgenannten Falle bedeutend länger im Jugendzustande verharren und die Bildung der Sexualorgane viel sparsamer erfolgt. Eigene Versuche lehrten aber auch, daß Kulturen auf einem Gemische von Torf und feingesiebtem Sande, welches erstmals mit von der Cronescher Nährlösung[1] stark angefeuchtet wurde, bei gewissen Arten — und wie vorgreifend bemerkt sein soll, bei gewissen Typen — sowohl männliche und weibliche als auch zwittrige Prothallien lieferten. Dieses Ergebnis fand sich auch durch Mottier (1910 und 1912) bestätigt. Ich wählte daher einmal das angegebene Torf-Sandgemisch[2] als Nährboden, und zwar in einer Form, welche vollständige Einzelkultur der Prothallien wie auch die Möglichkeit zum leichten Verbringen in andere Kulturschalen usw. und zum öfteren eingehenden Untersuchen mittels Lupe und Präpariermikroskop ermöglichte. Zu dem Zwecke preßte ich den Nährboden in kleine Ringe aus Stanniolblech von etwa 5 mm Höhe und 15 mm Durchmesser. Auf diese »Miniaturbeetchen« setzte ich je ein Prothallium. Mehrere von diesen Beetchen brachte ich während der Zeit bis zur Befruchtung in eine gewöhnliche Petrischale, wobei die Bewässerung sehr leicht von unten erfolgen konnte. Im folgenden sei diese Methode kurz als »Einzelbeetmethode« bezeichnet. Autogame Befruchtung ließ sich nun einfach dadurch erzielen, daß die Einzelbeetchen je in eine kleine Esmarchsche Doppelschale gesetzt und einige Zeit, etwa ein bis mehrere Stunden, stark angefeuchtet oder ganz unter Wasser gesetzt wurden. Bei diözischen Formen verlief der Prozeß ähnlich. Die weiblichen

[1]) Vgl. auch Heilbronn (1910, S. 19).

[2]) Gefäße und Materialien wurden natürlich in jedem Falle hinreichend sterilisiert.

Prothallien nahmen je ein Einzelbeetchen ein, dazu brachte ich rein männliche Prothallien derselben Spezies unmittelbar unter die Meristembucht bzw. an den Ort der Archegonien und wässerte sie in kleinen Kulturschalen, wie oben angeführt, nur dehnte ich die Wässerung über einen halben bis ganzen Tag aus, aus Gründen, die erst später (S. 558) Erörterung finden können. Eine andere Methode mußte angewandt werden, um die Prothallien unter weniger günstigen Bedingungen zu züchten, als sie in der Einzelbeetmethode gegeben waren. Dazu erwies sich die Kultur auf Tonscherben, welche in stickstoffreie Nährlösung (Prantl, 1881, S. 755) etwa 1 mm tief eintauchten und später mit destilliertem Wasser nachgefeuchtet wurden, als sehr geeignet. Von den Böden stärkerer Blumentöpfe zwickte ich mit der Zange kleine Scheiben von etwa 6—7 mm Stärke und 20—30 mm Länge, ebensolcher Breite ab; die großporigen Bruchflächen wurden so zur Unter- und Oberfläche. Die Prothallien wurden nun teils im jugendlichen Stadium auf diese Ziegelbrocken gesetzt, teils wurden sie auch zerschnitten und zur Neubildung darauf gelegt. Erwähnt werden muß noch, daß von den Prothallien nur die Flügelteile abgeschnitten wurden, sich also an den benutzten Stücken kein Meristem befand[1]. Die Isolierung wurde auch hier sorgfältig dadurch erreicht, daß nur je ein Prothallium bzw. nur die meristemlosen Teilstücke eines einzigen solchen einen Ziegelbrocken einnahmen und sich in kleinen Schalen besonders befanden. Die Ziegelbrocken mit Schnittstücken blieben zunächst zu mehreren in einer größeren Kulturschale, bis das neue Wachstum einen gewissen Grad erreicht hatte, d. h. bis die Anlage von Sexualorganen erfolgte. Befruchtung wurde auch hier durch stärkere Wässerung erzielt.

Aussaaten.

Die Aussaaten wurden zumeist auf das Torf-Sandgemisch gemacht. Das hat allerdings den Nachteil, daß man die Dichte der Saaten nicht besonders regeln kann. Gewöhnlich säte ich eine Hälfte oder ein Drittel der Kultur sehr dicht, den übrigen Teil mehr oder weniger licht, aus Gründen, die erst aus dem

[1]) Vgl. Heim, 1896, S. 349.

folgenden erhellen. Um sehr dünne Saaten zu erhalten, empfiehlt es sich auch, die Sporen in vollständiger Nährlösung keimen zu lassen, jedoch nicht zu lange, damit die in Nährlösung besonders langen Rhizoiden nicht zu stark verfilzen und mit dieser Lösung dann den Torf zu bespritzen.

Hier ist zugleich der Ort, zu erwähnen, wie sich die Prothallien im allgemeinen, rein vegetativ betrachtet, unter den angewandten Methoden verhielten. Die Versuchsanstellung machte es notwendig, daß die Prothallien öfter mikroskopisch untersucht sowie umgesetzt wurden. Zu den Untersuchungen mußten von den Prothallien die anhaftenden Torf- und Sandpartikelchen entfernt werden, wobei natürlich, zumal bei älteren Prothallien, die Rhizoiden meist mit entfernt wurden; auch waren mannigfache Berührungen der Prothalliumfläche nicht zu vermeiden. Wurden diese Manipulationen aber mit einiger Sorgfalt vorgenommen, so waren sie auf das Wohlbefinden der Vorkeime ohne merklichen Einfluß. Ähnliches hat schon Strasburger (1869—1870, S. 420) festgestellt. Ferner aber wurde die Vitalität der Prothallien zum Teil bis aufs Äußerste beansprucht. War die Temperatur des Warmhauses nämlich auch nur wenig über die durchschnittliche Höhe (20° C) gestiegen, und schien die Sonne zufällig auf einige nicht im besonderen Glaskasten befindliche Kulturschalen, so trockneten die Einzelbeetchen sehr leicht aus, die Prothallien schrumpften zu einer weiß-grünlichen Masse zusammen. Bei neuerlicher Befeuchtung erholten sie sich jedoch wieder vollständig, wenn die Austrocknung noch nicht allzuweit vorgeschritten war. Ähnliche Beobachtungen über die Lebensfähigkeit der Prothallien sind von Lagerberg (1908, S. 250), F. L. Picket (1914a) und von D. M. Mottier (1914) gemacht worden. Ja, die Widerstandsfähigkeit ging in einzelnen Fällen soweit, daß Prothallien aus abgängigen Torfkulturen, die schon mehrere Tage in einem der Sonne sehr stark ausgesetzten Ort im Warmhause frei an der Luft gelegen hatten, aus dem Torf, welcher zur Weiterzucht junger Sporophyten wieder verwandt wurde, bei entsprechender Befeuchtung wieder hervorwuchsen und Embryonen lieferten.

4. Charakteristik der Prothallien.

a) Blechnum brasiliense Desv.

Die auf dem meist verwandten Nährsubstrat, dem Torfsandgemisch, gezogenen Prothallien sind durchweg rein weiblich, auch dann noch, wenn die Nährlösung wegbleibt, das Gemisch nur mit destilliertem Wasser angerührt und später nachgefeuchtet wird. Selbst dichter Stand brachte kaum männliche Prothallien hervor. Erst wenn das Gemisch zum größeren Teil aus Sand besteht, sind Dichtsaaten rein männlich und dann auch sehr lange und ausgiebig. Die Prothallien können schon eine große Fläche ausgebildet haben, sie brauchen dabei keineswegs so sehr dicht zu stehen, immer noch sind sie rein männlich. Die weiblichen Prothallien behalten unter den angeführten Bedingungen ihre Weiblichkeit bei. Sie sind typisch herzförmig. Tritt lange Zeit aber überhaupt keine Befruchtung ein, so findet ausgiebige Produktion von Archegonien statt, die indes mit höherem Alter im allgemeinen nachläßt[1]; nie jedoch wurde in diesem Stadium das Auftreten von Adventivsprossen beobachtet. Sehr häufig aber verzweigt sich das Meristem bei solchen Vorkeimen, die Archegonienerzeugung ist nun an zwei Orte verlegt. Dabei verlängert sich der Polstersproß ungewöhnlich und erhält meist — wahrscheinlich solange, wie sein Gewicht ein gewisses Maß noch nicht überschritten hat — sein aufrechtes Wachstum bei. An diesem verlängerten Polstersproß sitzen die Rhizoiden dann auch nicht kontinuierlich hinter einander, sondern bilden kleine unterbrochene Gruppen. Um zwittrige Prothallien zu erhalten, schnitt ich von solchen weiblichen Vorkeimen die Flügel ab, doch so, daß sie kein Meristem enthielten, und kultivierte diese Stücke, je von einem Prothallium besonders auf Ziegelbrocken, die in stickstoffreie Nährlösung (nach Prantl) eintauchten. An den nunmehr in großer Zahl auftretenden Adventivprothallien[2] treten zunächst an der Basalregion reichlich Antheridien auf, denen bald nach Beginn der Meristemtätigkeit

[1]) Im Warmhaus fand ich Prothallien dieser Spezies, die schon jahrelang gewachsen waren und noch immer Archegonien trugen.

[2]) Diese treten jedoch nur auf, wenn die Kulturen sehr feucht gehalten werden; ist das nicht der Fall, so entstehen Blutknöllchen in größerer Zahl, die ihrerseits wieder zu Prothallien auswachsen, wenn genügend Wasser vorhanden ist.

Archegonien folgen. Auch in Torfsandkulturen treten gelegentlich zwittrige Prothallien dieser Spezies auf, jedoch konnten die Bedingungen für dieses Auftreten nicht ermittelt werden.

b) Gymnogramme, sulphurea Desv.

In Torfsandkulturen treten meist drei Formen auf: Ameristisch — männliche, meristisch — weibliche und zwittrige Prothallien. Jede der beiden ersten Arten einzeln kultiviert ergibt zwittrige Prothallien. Die ameristisch-männlichen treten wie bei fast allen übrigen Formen in Dichtkulturen auf und erhalten ihre Männlichkeit unter gleichbleibenden Bedingungen bei, d. h. hier besonders dichter Stand. Meristisch — weibliche Prothallien sind in den erwähnten Kulturen relativ selten, und es ist mir für diese Spezies unter diesen Bedingungen nicht klar geworden, wann rein weibliche Prothallien auftreten. Die Weiblichkeit erhält sich aber nicht lange, sondern geht sehr bald in Zwittrigkeit über. Sobald die Wachstumsbedingungen es eben erlauben, d. h. sobald sie einigermaßen günstig sind, werden die Prothallien zwittrig. Dabei nehmen sie eine flach ausgebreitete, mit zunehmendem Alter sanft gewölbte trichterförmige Gestalt an. Die Zwittrigkeit scheint zunächst die von dieser Spezies bevorzugte Sexualform zu sein, wenigstens unter diesen Bedingungen. Die Verteilung der Sexualorgane ist folgende: Auf den männlichen Prothallien nehmen die Antheridien fast ausschließlich einen von der Basis bis zum oberen Rande, wo später das Meristem entsteht, sich hinziehenden mittleren Streifen ein, bei zwittrigen Formen stehen die Archegonien wie allgemein üblich, unmittelbar unter der Meristembucht. — Die Antheridien befinden sich dicht darunter in schmalem horizontalem Streifen, ihre Hauptmasse aber sitzt links und rechts von den Archegonien in ansehnlicher Ausdehnung auf dem mittleren Teile der Flügel.

Die Oberseite des Polsters trägt in fast allen Fällen ebenfalls Archegonien. Die vegetativen Zellen aber beginnen hier sich sehr bald zu teilen und bilden kleine Aussprossungen, welche die Archegonien häufig mit emporheben. Die Produktion der Archegonien an nicht befruchteten Prothallien ist sehr reichlich, jedoch keine unumschränkte, sondern sie läßt in dem Maße nach, wie die erwähnten Aussprossungen auf der Oberseite des

Parenchym-Polsters an Größe zunehmen und hört schließlich ganz auf, wenn diese Antheridien erhalten. Diese Aussprossungen sind nämlich nichts anderes, als flächenbürtige Adventivprothallien. In diesem Zustande ist das Prothallium wieder rein männlich geworden. Das Auftreten solcher männlichen Adventivprothallien und das damit verknüpfte Ende der Archegonienproduktion ist eine in der Literatur öfter hervorgehobene Erscheinung. Bauke (1896, S. 6) gründet darauf seine Ansicht, daß die Antheridien Abortivstellvertreter der Archegonien wären. Weiteres Auswachsen dieser männlichen Adventivprothallien habe ich nicht beobachtet, jedoch kann kein prinzipieller Hinderungsgrund bestehen, daß diese Adventivprothallien ihrerseits nun auch wieder zwittrig werden. Goebel (1877, S. 14) hat das z. B. für Gymnogramme leptophylla angegeben. Sonst finden sich in der Literatur allenthalben Angaben über derartige Adventivbildungen, die männlichen Charakter haben.

c) Gymnogramme chrysophylla. Kaulfs.

Die Kulturen auf dem Torfsandgemisch liefern nur zwei Sexualformen, nämlich bei dichtem Stand ameristisch-männliche und bei weiterem meristisch-weibliche Prothallien. Werden die ersteren einzeln unter günstigen Bedingungen, also unter Darbietung von mehr Raum weitergezüchtet, so gehen sie in die zwittrige Form über. Die weiblichen Prothallien behalten ihre Weiblichkeit streng bei. Sie zeigen die hohe spitztütenförmige Gestalt mit stark gewelltem Rande. Die Archegonien stehen, wie bei den meisten Formen, unterhalb der Meristembucht auf der Unterseite. Von Anbeginn an zwittrige Prothallien, d. h. solche, welche von selbst zwittrig werden, erhielt ich in diesen Kulturen nicht. Dazu bedurfte es vielmehr der Anwendung weniger günstiger Bedingungen. Deshalb mußte hier die eingangs erwähnte Methode der Kultur auf Ziegelbrocken mit stickstoffreier Nährlösung zur Anwendung kommen. Von den Flügeln wurden Stücke abgeschnitten und je für ein Prothallium gesondert kultiviert. Diese Spezies reagiert außerordentlich leicht auf diese Behandlung. Die hochstehenden Teile des gewellten Randes der Schnittstücke richten sich sehr bald auf und wachsen zu Adventivprothallien aus, wobei sich anfangs

nur Antheridien, später auch noch Archegonien bilden. Die weiblichen Prothallien bleiben rein weiblich, jedoch scheint bei zunehmendem Alter mit dem Nachlassen der Wachstumsintensität auch die Fähigkeit, Archegonien zu produzieren, nachzulassen. Dann wächst der gewellte Rand zu Adventivsprossungen aus, die reichlich Antheridien tragen. In diesem Stadium ist das Prothallium also zwittrig, wenn auch nur für sehr kurze Zeit[1]. Es kommt auch vor, daß keine befruchtsfähigen Archegonien mehr zu dieser Zeit vorhanden sind. Ich unterlasse hier ausdrücklich, diese Prothallien als protogyn zu bezeichnen und verweise deswegen auf Punkt 9. Die Adventivprothallien bleiben sehr lange im Zusammenhang mit ihren Mutterprothallien und bilden auch Archegonien aus. Selbst wenn üppig gewachsene Vorkeime schon befruchtet sind, kommt es häufig noch nachträglich zur Bildung jener Adventivsprossungen und zu deren Befruchtung. So sieht man oft Prothallien mit ganzen Räschen von Adventivprothallien, deren grösste Zahl junge Sporophyten trägt.

d) Ceratopteris thalictroides Brongn.

In meinen Kulturen auf dem Torfsandgemisch erhielt ich nur zwei Sexualformen unter den Prothallien, ameristisch-männliche bei Dichtsaaten und meristisch-zwittrige bei lichterem Stande. Die Antheridien stehen bei den männlichen Prothallien auf der Fläche wie auch am Rande. Bei den meristischen Prothallien befinden sich die Archegonien wenig unterhalb des Meristems, die Antheridien stehen an jüngeren von diesen nur am Rande, und zwar wandern sie mit dem Alter immer mehr von unten nach oben, bei älteren Prothallien steht die Hauptmasse der Antheridien am oberen Rande und an den beiden sich meist übereinander legenden inneren Rändern der beiden Flügel, also über den Archegonien. Bei solchen älteren Prothallien entstehen Antheridien auch auf der Unterseite der Fläche, und

[1]) Diese Art der vegetativen Vermehrung bezeichnet Pickett (1914 a und b) als für einen besonderen xerophilen Prothallientyp (Camptosorus rhizophyllus) charakteristisch. Nach meinen Erfahrungen jedoch ist sie nur eine Art der Regeneration des alternden Prothalliums, wobei die Regenerate die zeitlich-stoffliche Aufeinanderfolge der Sexualorgane genau einhalten. Mit einigen Modifikationen findet sich diese vegetative Vermehrung auch bei den Vorkeimen anderer Farne wieder, z. B. Gymnogramme chrysophylla, sulphurea, Aspleniumarten, Pteridium aquilinum.

zwar ebenfalls über den Archegonien in einem Streifen entlang dem oberen Rande. Die Zahl der flächenständigen Antheridien vergrößert sich mit zunehmendem Alter, falls nicht vorher Befruchtung eintritt, sehr stark. Die Zahl der Archegonien steht derjenigen der Antheridien um ein bedeutendes nach. In einem Stadium mittlerer Reife zählte ich im Durchschnitt 10 Archegonien und etwa 70—80 Antheridien. Tritt aber lange keine Befruchtung ein, so können sich beide Zahlen stark vermehren, so zählte ich bis zu 30 Archegonien. Diese hohe Archegonienzahl muß jedoch als unnatürlich angesehen werden, denn meist tritt Befruchtung schon sehr bald ein. Die frei wachsenden Prothallien erlangen ähnlich wie die von Gymnogramme chrysophylla, hohe tütenförmige Gestalt. Der Oberrand ist gezackt. Am Grunde der Einschnitte liegt meist je ein Antheridium. Die Zacken vergrößern sich im Verlaufe des weiteren Wachstums; bleibt Befruchtung aus oder verschlechtern sich die Wachstumsbedingungen, so wachsen sie zu Adventivprothallien aus, die an ihrer Basis schon reichlich Rhizoiden entwickeln, wenn sie auch noch mit dem Mutterprothallium in Verbindung stehen. Diese Adventivbildungen treten auch auf, wenn schon ein Embryo an dem Prothallium angelegt ist. Dann tritt sehr bald wieder Zwittrigkeit dieser Adventivprothallien ein und es kann vorkommen, daß dann ganze Rasen von Prothallien mit Embryonen aus einem einzigen Prothallium entstehen. Wie bei jeder Spezies treten hier ebenfalls die männlichen Kümmerprothallien auf, aber nicht diese allein sind männlich, sondern jedes andere Prothallium ist in seiner ersten Jugendzeit männlich. Das fand ich in den Torfsandkulturen in gleicher Weise, wie auch in Nährlösungszuchten. Bei einem gewissen Grad der Ausbildung des lateralen Meristems treten Archegonien noch hinzu, und nun ist das Prothallium ausgesprochen zwittrig. Nie fand ich in meinen gerade von dieser Spezies sehr zahlreichen Kulturen ein rein weibliches Prothallium, weder auf Torfsandboden, noch in Nährlösung. Wohl konnte ich in Kulturen auf Torfsandboden, die wiederholt mit hochprozentiger von der Cronescher Nährlösung getränkt waren, das Zahlenverhältnis der Antheridien zu den Archegonien von einem unechten Bruche $\left(\text{z. B. } \frac{70 \text{ bis } 80}{10}\right)$

in einen echten verwandeln (z. B. $^1/_2$, $^1/_1$), ja ich erhielt sogar junge Prothallien ganz ohne Sexualorgane. Jedoch hielten sich diese Kulturen nicht lange, wahrscheinlich wegen der Hochprozentigkeit des Nährsalzgehaltes. Prantl (1881) und Nagai (1914), welche mit Ceratopteris experimentiert haben, geben auch nicht an, daß sie je rein weibliche Prothallien erhalten hätten, obgleich Nagai (1914, S. 286) eine Neigung zur Diözie für diesen Farn aufrecht erhält, während er die von Engler und Prantl (1902, S. 340) angegebene außerordentlich starke Neigung zur Diözie zurückweist. Hingegen erwähnt Voegler (1891, S. 714) rein weibliche Prothallien dieser Spezies.

5. Die Möglichkeit autogamer und xenogamer Befruchtung.

Nach den eingangs erwähnten Methoden verfuhr ich nun, um die Möglichkeit autogamer und xenogamer Befruchtung nachzuweisen. Es wurde dabei nicht außer Acht gelassen, mit jedem angesetzten Versuch gleichzeitig mehrere Kontrollversuche parallel gehen zu lassen, teils um zu zeigen, daß ohne Selbstbefruchtung auch nicht apogame Embryobildung einsetzt, teils um zu zeigen, daß trotz Wässerung keine Selbstbefruchtung eintritt. Die Untersuchung der Sexualverhältnisse der Prothallien und die Feststellung, ob etwa schon Befruchtung eingetreten war, erfolgte durch mikroskopische Prüfung.

1. Blechnum brasiliense Desv.

a) Rein weibliche Prothallien auf Einzelbeetchen, denen rein männliche Prothallien zugegeben waren, mehrere Stunden lang gewässert, zeigten nach Verlauf einiger Zeit Embryonen, und zwar die größere Zahl der verwandten weiblichen Prothallien bei einigen war Befruchtung ausgeblieben.

Kontrollen:

1. Diese rein weiblichen Prothallien wurden ohne Zugabe von männlichen Prothallien gewässert; ein Erfolg blieb aus. 2. Ohne Wässerung zeigten die gleichen Prothallien trotz sehr langen Wachstums keine Anzeichen von Embryobildung.

b) Auf Tonscherben und stickstoffreier Nährlösung (Prantl) isoliert zwittrig gezüchtete Prothallien 1—2 Stunden stark gewässert, setzten bald Embryonen an.

Kontrolle: Wurden diese Prothallien auf das sorgfältigste trocken gezüchtet, so blieb die Anlage eines Sporophyten aus.

2. Gymnogramme sulphurea. Desv.

a) Isoliert gezüchtete, zwittrige Prothallien mittleren Alters, kurze Zeit gewässert, ergaben fast in jedem Falle Embryobildung.

Kontrolle: Dieselben Prothallien sorgfältigst trocken gezüchtet trugen nie Embryonen.

b) Sehr junge, noch rein weibliche Prothallien mit rein männlichen einige Stunden zusammen gewässert, brachten in der größten Zahl der Fälle Embryonen hervor.

Kontrolle: Diese Prothallien trocken gezüchtet, gingen nach einiger Zeit zum Hermaphroditismus über, ohne weder vorher noch nachher junge Sporophyten zu erzeugen.

3. Gymnogramme chrysophylla. Kaulfs.

a) Die weiblichen Prothallien, welche bei dieser Spezies sehr leicht zu erhalten sind, mit männlichen zusammen etwa einen halben Tag lang gewässert, brachten fast sämtlich Embryonen hervor.

Kontrollen: 1. Wurden diese Prothallien ohne Zugabe von männlichen gewässert, so blieb Embryobildung ebenso regelmäßig aus, als wenn 2. diese Prothallien unter sorgfältigster Vermeidung von Benetzung gezüchtet wurden.

b) Auf Tonscherben und stickstoffreier Nährlösung gezüchtete meristemlose Stücke von Prothallien, die sich zu zwittrigen ergänzt hatten, lieferten in jedem Falle und an jedem Archegonien tragenden Meristem der einzelnen Prothallienräschen bei Wässerung Embryonen.

Kontrolle: Diese Prothallien trocken gezüchtet, blieben ohne Anlage von Embryonen.

4. Ceratopteris thalictroides Brongn.

a) Zwittrige Prothallien einzeln kultiviert und stark gewässert zu einem Zeitpunkt mittlerer Reife ergaben fast in jedem Falle Embryonen (cf. auch Mercklin, 1850, zit. nach Hofmeister, 1851, S. 81).

Kontrolle: Die gleichen Prothallien trocken gehalten, ergaben in keinem Falle junge Sporophyten. Das gleiche Ergebnis seiner Kontrollversuche erhielt Heinricher (1888, S. 244).

b) Xenogamie konnte ich bisher noch nicht nachweisen, da es mir, wie oben erwähnt, noch nicht gelungen ist, rein weibliche Prothallien von Ceratopteris zu erhalten. Trotzdem zweifle ich aber nicht daran, daß in Kulturen von mehreren Prothallien, welche zum Zwecke der Befruchtung gewässert werden, gelegentlich auch Xenogamie vorkommt.

6. Einige weitere Befruchtungsergebnisse.

Autogamie konnte ich ferner bei folgenden Farnen nachweisen:

Adiantum Capillus Veneris L., Adiantum cuneatum L. F., Adiantum spez., Aneimia Phyllitidis (L.) Sw., Aspidium Sieboldii van Houtt., Gymnogramme calomelanos (L) Kaulfs., Lygodium Japonicum (Thnbg.), Nephrolepis cordifolia (L) Presl., Pteris Cretica L., Pteris longifolia L.

7. Sexualtypen und Vollzug der Befruchtung.

Die Untersuchung des Sexualmodus verschiedener Prothallien ergibt die deutliche Scheidung zweier Typen, welche sich unter gleichen Bedingungen als solche eliminieren lassen.

Danach sind zu sondern:

1. Farne, deren Gametophyten unter günstigen Vegetationsbedingungen (Torfsandkultur mit Nährlösung) unter allen Umständen zwittrig werden (Gymnogramme sulphurea, Ceratopteris thalictroides).

2. Solche, deren Gametophyten unter den gleichen Bedingungen rein weiblich werden (Gymnogramme chrysophylla, Blechnum brasiliense).

Bei beiden Gruppen treten die allgemein häufigen männlichen Kümmerprothallien auf. Mit dieser Sonderung ist gegen die Möglichkeit der anderen Sexualformen prinzipiell nichts ausgesagt. Jedenfalls aber nimmt jeweils der eine oder andere Sexualmodus die bevorzugte Stellung ein. Dementsprechend muß dann auch jeweils Autogamie oder Xenogamie vorherrschen. Hier sind noch einige Beobachtungen und Bemerkungen zur Ökologie unumgänglich notwendig. Die Erfahrung lehrt, wie verhältnismäßig schwierig es ist, zwittrige Prothallien unbefruchtet zu erhalten. Die Reife der beiderlei Sexualorgane

ist offenbar dadurch, daß sie demselben Ganzen angehören, aufeinander abgestimmt, das soll nur heißen, daß von beiden Organen je eine gewisse Anzahl zu gleicher Zeit befruchtungsfähig ist. Da bedarf es zum Vollzug der Befruchtung keiner Wassermengen, wie sie sich am Boden feuchter Standorte unter den Prothallien sammeln können, sondern es genügen winzige Kondenswassertröpfchen, welche zwischen den hervorspringenden Organen haften können. Andererseits werden Züchtungsversuche mit diözischen Formen lehren, wie gering der Erfolg meist nur ist, daß er aber entsprechend der Dauer der Befruchtungsmöglichkeit wächst, ferner auch entsprechend dem höheren, aber noch weiblich aktiven Alter der Prothallien. Denn bei diesen Formen ist eine Abstimmung der beiderlei Organe aufeinander nicht vorhanden, da hängt es rein vom Zufall ab, wenn einmal Organe zweier benachbarten Individuen verschiedenen Geschlechts zu gleicher Zeit und gerade dann, wenn genügend Wasser vorhanden ist, auch befruchtungsreif sind. Folgte aus den dargelegten Verhältnissen, daß Befruchtung bei monözischen Formen fast in jedem Falle eintreten muß und daß auch die Befruchtung in der Natur sich in gleicher Weise vollziehen kann, so treten bei den im Experiment diözischen Formen doch erhebliche Schwierigkeiten in bezug auf die Befruchtung auf. Die Tatsache der »Reifungsfremde« macht von vornherein eine möglichst lange Dauer der Befruchtungsgelegenheit notwendig, ferner aber verlangen beide Umstände dichtes Zusammenstehen zweier verschieden-geschlechtiger Prothallien. Auch die Ansprüche an die vorhandene Wassermenge sind sehr hoch, denn diese muß zumindest längere Zeit (einige Stunden) eine schmale Brücke zwischen den beiden Prothallien bilden und auf beiden Seiten noch die Sexualorgane netzen. Sind zwei verschiedengeschlechtige Prothallien auch nur einen oder gar mehrere Zentimeter weit voneinander entfernt, so ist die Wahrscheinlichkeit einer Befruchtung gleich Null, denn es ist nicht einzusehen, daß die die Spermatozoiden derartige Strecken auf erdigem Substrat in Wasser zurücklegen sollten, wo ja auch chemotaktische Substanzen keine oder nur sehr beschränkte Wirksamkeit haben können. Die Annahme gar, das Spritzwasser Spermatozoiden transportieren und so befruchtungsfördernd

wirken könnte, ist damit für Farne ad absurdum geführt. Diese Tatsachen und Überlegungen machen auch zwei sich anscheinend widersprechende und dadurch aufhebende Bemerkungen der klassischen Pteridophytenliteratur verständlich. Nach Hofmeister (1851, S. 81) erfüllt die Mehrzahl aller Prothallien ihren Zweck nicht, ihre Archegonien werden nicht befruchtet[1]. Demgegenüber führt er die Angabe Mercklins (1850) an, daß alle Archegonien bis auf eines unbefruchtet bleiben, eine Tatsache, welche er nicht feststellen konnte. Zu beachten ist aber, daß Mercklin seine Beobachtungen an Ceratopteris thalictroides gemacht hat, eine, wie oben gezeigt werden konnte, vornehmlich zwittrige Form. Sein Ergebnis entspricht daher also den Tatsachen. Hofmeister hat aber unter anderen mit Gymnogramme chrysophylla gearbeitet, also einer meist diözischen Form. Für diese Spezies haben daher seine Angaben ebenso Berechtigung, wie die Mercklins. Wie es in bezug auf die anderen von Hofmeister untersuchten Farne steht, kann leider nicht beurteilt werden, anzunehmen ist jedoch, daß auch diese unter den angewandten Kulturbedingungen Diözie bevorzugten.

8. Zur Unterdrückung der männlichen und weiblichen Tendenz.

Die Aufzucht der Prothallien auf dem Torfsandgemisch zeigte, daß bei manchen Arten die anfänglich männlichen Kümmerprothallien später in hermaphroditische übergehen (Gymnogramme sulphurea, Ceratopteris thalictroides), daß ferner aber auch rein weibliche Prothallien das gleiche Verhalten zeigen können (G. sulphurea). Andererseits behielten rein weibliche Prothallien ihre Weiblichkeit streng bei (Gymnogramme chrysophylla, Blechnum brasiliense, Platycerium grande), bis sie entweder befruchtet wurden, zugrunde gingen, oder aber, was bei einigen zu beobachten war, bis aus irgendeinem Grunde die Archegonienerzeugung sistiert wurde und nun Adventivsprossungen, meist randbürtig in großer Zahl auftraten, welche Antheridien

[1]) Diese Bemerkung weist Bauke (1875, S. 95) zurück. Er fand vielmehr in seinen Kulturen und besonders bei Cyathea medullaris, sehr reichliche Entwicklung junger Pflanzen, bei diesem Farn bei etwa der Hälfte aller normal entwickelten Prothallien.

trugen. Besonders hervorzuheben ist in diesen Fällen des diözischen Auftretens, daß die weiblichen Prothallien von Anfang an gleich weiblich waren, ja sehr bald nach der Keimung gingen sie zum Flächenwachstum über und mit einiger Übung konnte man voraussagen, welche Prothallien weiblich und welche männlich, bzw. zwittrig werden würden. Scheint somit von Anbeginn der aktiven Lebenstätigkeit der Spore der jeweilige Sexualcharakter der Prothallien bestimmt zu sein, so beanspruchen Versuche, welche ich zur Bestätigung der Prantl'schen Erfahrungen über Sistierung der Archegonienbildung und des meristischen Wachstums der Prothallien, nachdem sie in stickstoffreie Nährlösung verbracht wurden, anstellte, besonders Interesse. Es handelte sich dabei um meristische Prothallien von Gymnogramme chrysophylla, welche schon einige Archegonien ausgebildet hatten. Diese legte ich einzeln in Schälchen mit der stickstoffreien Nährlösung aus. Nach einiger Zeit trugen fast sämtliche, bis auf ganz geringe Ausnahmen Embryonen. Die genaue mikroskopische Untersuchung ergab nun aber 1., daß in jedem Falle eine Zeitlang noch Archegonien gebildet worden, 2., daß Antheridien nicht unmittelbar an den Prothallien entstanden waren, sondern auf der Oberseite der Flügel war je eine Zelle zu einem farblosen Faden ausgewachsen, der einzelne und auch räumlich zu mehreren vereinigt, eiförmige chlorophyllführende Zellen trug, die ihrerseits ungemein reich mit Antheridien bedeckt waren. Es fragt sich nun, weshalb die Antheridien nicht gleich an dem Prothallium selbst entstanden sind, sondern erst an einem knöllchenartigen Adventivprothallium, trotzdem doch Mangel an Stickstoff herrschte. Zwei Fälle wären denkbar, nämlich 1., daß die Zellen des Vorkeimes schon so weit in den Dauerzustand übergegangen waren, daß sie nun die Fähigkeit zur Erzeugung von Antheridien verloren hatten[1]; 2., aber daß die Prothalliumzellen

[1]) Daß dieses nicht zutrifft, zeigen die später (S. 564) erwähnten, zwischen abgestorbenen Archegonien auftretenden Antheridien, sowie der folgende Fall: Prothallien unbekannter Zugehörigkeit, die ich im Warmhause von sehr mulmigem Substrate aufsammelte — sie waren rein weiblich und kräftig —, übertrug ich in eine Petrischale auf feinen Sand mit destilliertem Wasser. Diese Vorkeime verhielten sich sehr verschieden. Der Grund hierfür ist in dem wahrscheinlich verschiedenen Alter zu suchen. Einzelne, wohl die älteren, trugen an der Basalregion und den angrenzenden Flügelteilen reichlich Antheridien. Infolge von Befruchtung entwickelten

soweit weibliche Eigenschaften angenommen hatten, oder besser, daß die Unterdrückung der männlichen Anlagen so weit gegangen war, daß nunmehr im Falle der Not trotz des Baustoffmangels erst neue Zellen gebildet werden mussten, in denen eine solche Unterdrückung der männlichen Tendenz nicht statthatte.

9. Kritik der Angaben über Diözie, Zwittrigkeit, Proterandrie und Protogynie.

Auf die Angaben der einzelnen Autoren, besonders die früheren über die Sexualmodi der Prothallien einzugehen, sehe ich in diesem Zusammenhang keine Veranlassung, zumal deren Ansichten über Diözie usw. der Prothallien durch die jetzt herrschende, daß diese Modi je nach den Außenbedingungen sich ändern, endgültig beseitigt sind. Wenn ich aber trotzdem einige derartige Angaben hier berühre, so geschieht dies nur deshalb, weil sie sich mit meinen Ergebnissen in offenem Widerspruch befinden. Nagai (1914, S. 286) weist zwar die von Engler-Prantl (1902, S. 340) für Ceratopteris thalictroides angegebene ausgeprägte Neigung zur Diözie zurück, hält dagegen seinerseits an einer Neigung zu derselben fest. Daß die betreffende Spezies rein männliche Prothallien erzeugt, ist bekannt, eine Eigenschaft, die wohl generell für die Farne Gültigkeit hat[1]. Andererseits aber hebt Nagai für Ceratopteris das Auftreten rein weiblicher Prothallien nicht hervor und — wie oben erwähnt — ist es mir noch nicht gelungen, solche zu züchten. Voegler (1891, S. 714) erwähnt nur Archegonien tragende Prothallien von C. thalictroides. So treten also auch bei dieser Spezies alle drei Formen von Prothallien auf. Aus diesem Grunde kann also für Ceratopteris auch nicht eine bloße Neigung zur Diözie aufrecht erhalten werden, sondern er ist als vor-

sie junge Pflänzchen. Andere, die jüngeren offenbar, stellten jedoch die Archegonienbildung ein. Das Parenchympolster verlängerte sich und trug nach einiger Zeit in seiner ganzen Ausdehnung Antheridien, so daß die einen zwittrig, die anderen aber männlich wurden.

[1]) Daher kann es nicht angängig sein, aus diesem allgemeinen Auftreten für irgendeine Form eine Besonderheit zu machen.

wiegend zwittrige Form zu betrachten. Desgleichen möchte ich die Angaben über Proterandrie und Protogynie der Prothallien zurückweisen. So gibt z. B. Goebel (1877, S. 689) für Gymnogramme leptophylla Proterandrie an. Aus seinen Angaben geht aber hervor, daß die Proterandrie keineswegs ausgesprochen ist, sondern daß häufig bei der Archegonienreife die in nächster Umgebung der Archegonien befindlichen Antheridien schon entleert sind, wiewohl sich reife auch in ihrer unmittelbaren Nähe befinden. Gewichtiger ist aber der Einwand, daß die Prothallien nur unter gleichen Bedingungen kultiviert wurden und sich daher, wie auch aus den beschriebenen Fällen hervorgeht, keine allgemeine Aussage machen läßt. Andererseits berichtet Heim (1896, S. 367), daß in seinen Kulturen Prothallien von Lygodium japonicum erst Archegonien und später Antheridien hervorbrachten im Gegensatz zu den Angaben Baukes (1878 a, S. 6), der nur weibliche Vorkeime erhielt, welche erst in älterem, wuchernden Zustand Antheridien erhielten. Aus diesem Grunde schreibt er ihnen ausgeprägte Diözie zu. Setze ich hinzu noch meine gelegentlichen Erfahrungen mit Prothallien derselben Spezies, die sich als typisch zwittrig erwiesen und mit Leichtigkeit junge Sporophyten trugen, so ist damit schlagend erwiesen, daß keine der beiden Angaben die allein richtige sein kann, weder die »ausgeprägte Diözie« Baukes, noch »der bei Prothallien gewiß seltene Fall der Protogynie«; übrigens hat Twiss (1910, S. 175) für diese Spezies die drei möglichen Sexualformen erhalten.

10. Die Krümmung des Archegonienhalses.

Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit der weiblichen Sexualorgane ist die bei sehr vielen Farnen vorhandene Krümmung des Archegonienhalses. In der älteren Literatur ist auf den wahrscheinlichen Zusammenhang zwischen der Krümmung des Halsteiles und der Befruchtung Bezug genommen, doch konnte ich bis auf die Angaben in Wigands Botanischen Untersuchungen (1854, S. 49 und 62) keine weiteren auffinden. Bis auf rein beschreibende Erwähnung dieser Tatsache z. B. bei Strasburger (1869/70, S. 398/99), ferner bei H. Bauke (1878 b, S. 26 und 40), erwähnt auch die neuere Literatur, soweit ich

sehen konnte, nichts darüber[1]. Es hat somit den Anschein, als ob diese Eigentümlichkeit bisher nicht zum Gegenstand spezieller Untersuchungen gemacht worden sei. Die gleiche Erscheinung aber ist von den Lebermoosen bekannt. Leitgeb (1879, S. 69) hält sie bei Sphaerocarpus und Riella für eine Einrichtung zur Erleichterung des Befruchtungsvorgangs. Ausführlicher erörtert dann Goebel (1907, S. 210) diese Frage und weist auf Sphaerocarpus hin als besonders geeignetes Objekt für künftige Untersuchungen. »Soweit die Lebermoose. Daß es sich bei der Krümmung des Halses der Farnarchegonien um ungleiches Wachstum der beiten Seiten handelt, ist ohne Zweifel. Bei aufrechtem Wachstume der Prothallien, vor allem der jüngeren, zeigt die Krümmung und damit die Öffnung des Halses nach unten, also zum Orte an dem sich zumeist bei zwittrigen Formen die Antheridien befinden und ferner, wo sich häufig Wasseransammlungen bilden können. Bei älteren Prothallien mit starkem Polsterspross oder bei flach auf dem Boden wachsenden Formen ist der gekrümmte Hals mehr oder weniger schräg nach unten gerichtet. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß die Krümmung des Archegonienhalses gute Dienste bei der Befruchtung leistet. Bei Aneimia Phyllitidis zeigt die Halsöffnung eine gerade umgekehrte Krümmung, also von der Basis fort zum Meristem hingewandt. Hier sitzen die Antheridien allerdings auch sehr nahe den Archegonien jedoch nicht über ihnen. Heim (1896, S. 368) erwähnt diese Tatsache ebenfalls, jedoch als vereinzelt unter den Prothallien, während sie Wigand (1854, S. 49) auch für Botrychium Lunaria angibt. Die Krümmung ist sowohl bei diözischen, wie auch bei zwittrigem Auftreten vorhanden, kann demnach also nicht sowohl eine im einzelnen Fall durch Reize usw. erzeugte Erscheinung sein, als vielmehr eine in langer Entwicklungszeit befestigte[2]. Sie scheint somit allgemein im Dienste der Befruchtung zu stehen, da sie sowohl den Vollzug der Au-

[1]) Die konfusen Ansichten R. Sadebecks (1873), welcher das »Bestreben zur Einrollung« der Archegonien in Beziehung setzt zu der Tatsache der eingerollten Knospenlage der »Farnwedel«, können in diesem Zusammenhang übergangen werden.

[2]) Bemerkenswert ist, daß der Hals auch vom Meristem weggekrümmt ist, wenn die Archegonien auf Ober- und Unterseite zugleich wachsen.

togamie, wie auch Xenogamie zu erleichtern geeignet ist. Über diese Einrichtung an sich hinaus boten sich mir eine Reihe von Fällen an zwittrigen Prothallien von Blechnum brasiliense und Adiantum cuneatum dar, die wohl der Beachtung wert erscheinen. Die allgemeine Orientierung der Krümmung des Archegonienhalses ist nach dem in den meisten Fällen bevorzugten Orte der Antheridien, also von dem Meristem fort auf die Ursprungsstelle der Antheridien hin gerichtet. Die besondere Orientierung der einzelnen Archegonien ist aber keineswegs gleichsinnig oder gar willkürlich, sondern einmal durch die Wölbung des Polsters bedingt, strahlig nach unten und nach unten schräg auswärts. Sehr häufig war aber bei den angegebenen Farnen zu beobachten, wie die Verlängerung des gekrümmten Halses genau auf ein Antheridium hinzeigte, ja, in einzelnen Fällen standen die Antheridien so nahe bei den Archegonien, dass beim Ausstoßen des Inhaltes der Halszellen das Antheridium davon eingehüllt wurde. Die letzterwähnten Fälle traten meist bei älteren Prothallien auf. Ferner zeigten relativ alte zwittrige Prothallien, die schon große Mengen von Archegonien erzeugt hatte, und bei denen Befruchtung bis dahin noch nicht eingetreten war, hinter (also basalwärts) den jüngsten noch geschlossenen Archegonien mitten zwischen alten geplatzten und gebräunten, junge reife Antheridien. In diesem Falle war auf jedes von diesen mindestens ein Archegonium gerichtet. Endlich konnte ich einen Fall feststellen, in welchem ein Antheridium unmittelbar vor der Mündung eines Archegoniums entstanden war, so daß der vordere Teil des Halses zum Teil auf diesem darauf lag. Es kann vielleicht verwunderlich erscheinen, daß gerade die Erscheinung der Krümmung des Archegonienhalses nicht als Argument für Betrachtungen über die phylogenetische Ableitung der Geschlechtsgeneration der Farne von lebermoosähnlichen Formen benutzt worden ist, wie es z. B. für die Tatsache der Verzweigung von Prothallien (Osmunda-Typus) von Goebel (1877, S. 709/10) geschehen ist, und von D. H. Campbell (1908, S. 72) für Kaulfussia als abgeleitet von Anthoceros. Jedenfalls scheinen die von mir beobachteten Eigentümlichkeiten hierzu ein gewisses Anrecht zu geben.

11. Über Polyembryonie der Farne.

Ausführlicher berichtet wohl als erster Wigand (1854, S. 52) über Fälle aus eigenen Untersuchungen und auch von anderen Autoren, wo an einem Prothallium mehrere Embryonen auftraten. Hofmeister (1851, S. 81) hat eine Mehrfachbefruchtung nie beobachtet. Nach den Angaben Baukes (1875, S. 89) ist eine solche selten. Auch sonst finden sich in der Literatur vereinzelte Angaben zu diesem Gegenstand. So gibt Goebel (1888, S. 87) für Vittaria mehrere Embryonen an einem Prothallium an — allerdings trägt diese Spezies ein verzweigtes Meristem und daher die Archegonien auch an mehreren getrennten Orten. Ferner hat Heinricher (1888, S. 246) Prothallien von Ceratopteris thalictroides mit zwei oder sogar drei Embryonen erhalten. Lagerberg (1908, S. 269) hält es nicht für verwunderlich, wenn an kräftigen Gametophyten von Scolopendrium vulgare mehrere Eizellen befruchtet werden. Ähnliche andere Angaben ließen sich noch für die gleiche Erscheinung erbringen, ohne daß doch darin etwas wesentliches über die Gründe des Auftretens mehrerer Embryonen ausgesagt wäre. Aus meinen nach Hunderten zählenden Kulturen erhielt ich auch nicht ein einziges Prothallium mit mehreren Embryonen, denn diese Prothallien waren sämtlich, wenn sie befruchtet wurden, von nur geringem Alter, ein Umstand, dessen Bedeutung bald erhellen wird. Erst xenogame Befruchtungsversuche mit alten wuchernden Prothallien von Gymnogramme chrysophylla zeitigten in vier von sechs Fällen je zwei Embryonen an einem Prothallium. Auffällig war jedoch, daß beide Embryonen eines Prothalliums fast die gleiche Höhe der Entwicklung zeigten, dann aber auch ihren Ursprungsort auf fast gleicher Höhe an dem sich nach oben erheblich verlängernden und verbreiternden Gewebepolster hatten. Weitere Versuche mit alten Vorkeimen von Blechnum brasiliense (xenogam), Gymnogramme sulphurea und Ceratopteris (beide autogam) hatten das gleiche Ergebnis. Man könnte versucht sein, das Auftreten von Polyembryonie auf die mehr oder weniger kräftige Entwicklung des Prothalliums zurückzuführen. Daß dieser Umstand von Einfluß ist, bedarf wohl keiner besonderen Hervorhebung. Wiederum können junge Prothallien noch so kräftig

entwickelt sein, ohne daß je mehr als ein Embryo an ihnen auftritt. Entscheidend hierfür ist vielmehr das Alter der Prothallien, und zwar im besonderen die Zahl der entwickelten Archegonien. Die genaue Untersuchung des Entstehens der Archegonien auf der Unterseite des Gewebepolsters zeigt, daß, beginnend mit einem einzigen, allmählich wohl mehrere gleichzeitig entwickelt werden, jedoch erfolgt ihre Anlage sukzessive. Das Bild der Archegonien tragenden Region zeigt etwa ein gleichschenkliges Dreieck mit seiner sich fortwährend verbreiternden Basis nach oben gekehrt, dessen Spitze das älteste Archegonium einnimmt. Je breiter die Basis wird, um so näher kommt der Zeitpunkt, zu dem zwei Archegonien auf gleicher Höhe angelegt und besonders zu gleicher Zeit befruchtet werden, da ja die Archegonienanlagen der vorwärtsstrebenden Meristemkante in einer gewissen Entfernung folgen. Aber auch bei diesen noch verhältnismäßig jungen Stadien ist die Wahrscheinlichkeit gering, daß die Entwicklung der beiden Archegonien nun auch so ausgesprochen parallel verläuft, daß auch der Zeitpunkt der Reife beider der gleiche ist und besonders, daß sie bei Wasserzutritt sich auch gleichzeitig öffnen. Je älter aber das Prothallium wird und je mehr sich das Gewebepolster verbreitert, d. h. auch, je mehr Archegonien in einem bestimmten Wachstumszustande des sie erzeugenden Meristems angelegt werden, um so größer wird auch die Wahrscheinlichkeit, daß mindestens zwei von diesen in der Entwicklung gleichen Schritt halten, zu gleicher Zeit bei Wasserzutritt aufspringen und befruchtet werden. Gilt das für eine nur relativ kurze Befruchtungsgelegenheit, so verschiebt sich die Altersgrenze, von der ab Polyembryonie eintreten kann, nach unten, wenn die Möglichkeit zum Eintritt der Befruchtung längere Zeit hindurch geboten wird. Dann werden auch Archegonien ein und desselben Prothalliums befruchtet, welche nicht die gleiche Reifezeit haben. Das trat ein in Fällen, wo Prothallien von Gymnogramme chrysophylla einzeln in vollständiger Nährlösung gezüchtet wurden.

12. Der Sinn der Monözie und Diözie bei den homosporen Farnen.

Die vorliegenden, wenn auch unvollständigen vergleichenden Untersuchungen zeigen, daß eine gewisse Bevorzugung der

hermaphroditischen Sexualform des Gametophyten bei den homosporen Farnen besteht. Entsprechend dieser Tatsache wurde die Möglichkeit für den Vollzug der Autogamie festgestellt. Andererseits aber kann auch die eine oder andere Sexualkomponente unterdrückt werden, so daß nun die Prothallien diözisch sind. Die Versuche lehrten, daß in diesem Falle auch zwischen zwei verschiedenen Prothallien Befruchtung, also Xenogamie möglich ist. Eigentümlicherweise zeigten unter den genau gleichen Bedingungen — natürlich soweit sie gleich genannt werden können — eine Gruppe von Farnen vorwiegend zwittrige, eine andere Gruppe vorwiegend diözische Prothallien. Unter entsprechend verschlechterten Wachstumsbedingungen konnten bei der letztgenannten Gruppe auch zwittrige Vorkeime erzielt werden. Die Frage ist nun, ob die im Experiment diözisch auftretenden Formen auch in der Natur vorkommen, oder ob diese Kulturbedingungen doch nicht denen an ihrem heimatlichen Standort gleichen. Somit müßte die Frage dahin erweitert werden: Gibt es in der Natur überhaupt diözische Prothallien, oder Farne, die vorwiegend diözische Vorkeime besitzen, oder sind diese nur ein Erzeugnis des Experimentes? — Perrin (1908, S. 435) warnt vor der Auffassung, als seien in der Kultur gewonnene Prothallienformen fest und geeignet, als Grundlage einer Klassifikation zu dienen. Seine Ansicht kann sich jedoch nur auf die Sexualformen beziehen, denn daß auch die Formen und Entwicklungsweisen der Prothallien sehr wohl für die Systematik von Bedeutung sein können, erfährt jeder, der sich mit ihnen näher beschäftigt. Eine besondere Untersuchung Heims (1896) hat dieser von Goebel (1888, S. 107) aufgestellten Ansicht übrigens eine reale Basis geschaffen, ferner stellten Jakowatz (1901), Lagerberg (1908) und Schlumberger (1911) in der gleichen Richtung Untersuchungen an. Die Versuche lehrten, daß für die Befruchtung diözischer Prothallien eine Summe von günstigen Bedingungen vorhanden sein muß, welche wohl in der Mehrzahl der Fälle nicht zusammen, zumindest nicht gleichzeitig auftreten. Die Grundbedingung für die Befruchtung dieser Gruppe ist dichter Stand der Prothallien, ein weiterer verschiedene Keimzeit der Sporen. Hofmeister (1857, S. 605) hat darauf hingewiesen, daß in dichten

Kulturen Keimung der Sporen und Wachstum der Prothallien sehr ungleichmäßig seien, daß einzelne Prothallien beiderlei Sexualorgane tragen, während andere, zurückgebliebene, von diesen beschattet würden und dann nur Antheridien erzeugten[1]. Dieses Ergebnis fand ich in seiner Allgemeinheit nicht bestätigt, vielmehr war das Wachstum der Prothallien einer Kultur sehr regelmäßig, so daß die dichtstehenden Prothallien rein männlich, die lichtstehenden aber, je nach der Spezies, rein weiblich oder aber zwittrig waren, beide Formen sich an Übergangsstellen dicht nebeneinander vorfanden. In Kulturen, welche absichtlich nicht sehr sorgfältig bewässert wurden, machten sich diese Linien besonders deutlich durch das Auftreten junger Sporophyten kenntlich, wenn die betreffende Spezies vorwiegend diözisch aufzutreten pflegte. Überflügelten aus einer Kultur heraus einzelne Prothallien ihre Nachbarschaft, so waren das jedesmal Angehörige anderer Farne, die sich hier als Unkraut breit machten. Eine andere Bedingung für die Möglichkeit der Befruchtung diözischer Prothallien wäre ein Ausstreuen der Sporen zu verschiedenen Zeiten, so daß also Sporen zu oder zwischen schon gekeimte andere ausgestreut würden und dann natürlich rein männlich werden müßten. In diesem Sinne scheint eine Bemerkung Karstens (1895, S. 178) gehalten zu sein, wenn er von Polypodium (Phymatodes) imbricatum n. sp. sagt: »Ob der Besitz von Elateren in den Sporangien etwa mit einer Diözie der Prothallien in Zusammenhang steht, kann ich nicht aussagen, da ich diese Merkwürdigkeit erst bei Untersuchung des Alkohol-Materiales entdeckte.« Einer derartigen Deutung sind aber die gewonnenen Erfahrungen über die Schwierigkeit des Vollzugs der Befruchtung diözischer Prothallien entgegen zu halten, und es ist kaum einzusehen, wie ein derartiger Schleudermechanismus die Ziffer befruchteter weiblicher Prothallien vergrößern sollte. Im Gegenteil möchte eine derartige Verbreitungseinrichtung das freie Einzelwachstum der Prothallien und damit ihre Zwittrigkeit befördern[2], denn wenn die

[1]) Ähnliche Beobachtungen hat Pickett (1914b, S. 229) gemacht.

[2]) Gerade die Zwittrigkeit würde dadurch befördert, weil auf diese Weise die Sporen, welche von Pflanzen stammen, deren Standortsbedingungen diözische Prothallien hervorrufen, die Vermehrung des Farnes an dieser Stelle also stark gefährden, am leichtesten auch an Orte gelangen, die für hermaphroditische Sexualformen günstig sind.

Sporen durch Erschütterung, z. B. durch Luftzug aus den Sporangien herausfallen, so werden sie von der leicht bewegten Luft als Wolke fortgetragen und gelangen so nach und nach langsam zu Boden fallend auf eine relativ große Fläche (ähnlich dem bestrichenen Raum einer Geschoßgarbe). Tritt nun aber noch die Wirkung eines Schleudermechanismus hinzu, so müssen sich beide Effekte summieren, die gegenseitigen Abstände der Sporen größer werden. Aus alledem folgt letzten Endes, daß die Wahrscheinlichkeit der Arterhaltung rein diözischer Farne sehr gering ist, und ich möchte daher zu der Annahme neigen, daß in der Natur überwiegend nur hermaphroditische Prothallien auftreten, gelegentlich aber auch diözische, daß letzteres aber keineswegs Regel werden kann. Einige Beobachtungen, welche ich Ende Mai im Waldgelände an der Tauber machte, können eine vorläufige, wenn auch nur kurze Bestätigung liefern. Es handelt sich um Athyrium filix femina in der Buntsandsteingegend. Die Prothallien wuchsen auf Lehm verstreut in der Umgebung älterer Farne, und zwar waren sie von der Laubdecke des Waldbodens einer Lichtung zugedeckt. Ferner überzog eine dünne Wasserschicht die Oberfläche des Lehmbodens. Wie schon gesagt, standen die Prothallien zerstreut, selten standen zwei so dicht, daß sie sich berührten. Die meisten von ihnen trugen schon junge Sporophyten, dabei war ihre Größe nur sehr gering. Unter den noch nicht befruchteten Prothallien beobachtete ich kleine männliche und weibliche. Die nur oberflächlichen Beobachtungen ließen keine mikroskopischen Untersuchungen zu. Aus der Tatsache aber, daß die bei weitem größte Zahl aller beobachteten mit jungen Farnpflanzen versehenen Prothallien allein, d. h. mit größerem Zwischenraum (mehrere Zentimeter) voneinander getrennt standen, sehe ich mich in diesem Falle zu der Annahme berechtigt, daß auch hier die Regel ein zwittriges Auftreten der Prothallien ist. Eine weitere Stütze hierfür bilden die Angaben Lagerbergs (1908, S. 263), daß »obligate Diözie bei keinem untersuchten Farn« vorlag. Derselbe Autor sucht ferner auch die Angaben Campbells (1887, S. 26) über »streng durchgeführte Diözie« bei Struthiopteris germanica zu entkräften. Wuist (1910) und Mottier (1910, S. 213) haben dann auch Campbells Angaben

experimentell widerlegt. Den endgültigen Entscheid in dieser Frage können natürlich nur eingehende Untersuchungen an Ort und Stelle liefern. Einigermaßen bekräftigend können aber auch die Angaben über zwei Farne sein, welche unter besonderen Wachstumsbedingungen stehen. Ceratopteris thalictroides zeigt unter eben günstigen Bedingungen ausgesprochen zwittrige Prothallien, und durch keines der angewandten Mittel ist es mir gelungen, rein weibliche Prothallien zu züchten. Obwohl gerade mit dieser Spezies schon häufig experimentiert worden ist, gibt nur Voegler (1891, S. 714) an, daß rein weibliche Prothallien erhalten wurden; am häufigsten ist jedoch die zwittrige Form. Bedenkt man aber, daß dieser Farn einjährig ist, so wird man verstehen können, daß langes Warten weiblicher Prothallien auf die Befruchtung, den dann noch später entstehenden Sporophyten für die Reifung seiner Sporen, also für die Erhaltung der Art nicht mehr in Betracht kommen läßt. Bauke (1878a, S. 3) gibt an, daß die Prothallien von Platycerium grande J. Sm. in seinen Kulturen ausgeprägte Diözie an den Tag legt. Dasselbe kann ich von meinen eigenen Kulturen aussagen. Es fragt sich nun aber, wie sich ein solcher Epiphyt verbreiten und erhalten kann, wenn er an seinem natürlichen Standort auch nur getrennt geschlechtlich auftreten würde. Die Wachstumsbedingungen, welche die keimenden Sporen auf Stämmen usw. vorfinden, können wohl nicht als übermäßig günstig bezeichnet werden. Derartige Bedingungen rufen aber, wie meine Versuche zeigten, zwittrige Prothallien hervor, und ich glaube somit annehmen zu dürfen, daß die »ausgeprägte Diözie« bei diesem Farn nur ein Erzeugnis des Experiments ist. Als Ergebnis aus den obigen Erörterungen läßt sich folgendes zusammenfassen:

Der Gametophyt der homosporen Farne ist normalerweise hermaphroditisch, daneben kann er aber auch diözisch auftreten unter dem Einfluß von Umweltsfaktoren. Die Bedingungen, unter denen die Prothallien hermaphroditisch oder diözisch werden, sind aber durchaus nicht in jedem Fall die gleichen, sondern je nach der Eigenart der betreffenden Farnspezies verschieden.

Besonders auffallend ist bei dem Gametophyten der homosporen Farne der starke Einfluß äußerer Faktoren auf die

Bestimmung des Geschlechts. Dieser Umstand aber legt ein beredtes Zeugnis ab, für die von R. Hertwig (1907, S. 71) und Strasburger (1909, S. 19) (auch Zacharias 1887, 1901 und 1909) vertretene Annahme, daß gewisse typische Kernsubstanzen geschlechtauslösend wirken. Das Auftreten diözischer Formen des Gametophyten fordert zwei verschiedene Substanzen, je eine besondere für das männliche und für das weibliche Geschlecht. Wiederum dürfen beide Stoffe sich nicht gegenseitig ausschließen, denn sonst könnten die beiden Sexualmodi nicht nebeneinander vorkommen, die hermaphroditische Form zumal als die ursprüngliche (vgl. Strasburger 1909, S. 11), sondern müssen im Gegenteil nach Jul. Sachs (1882, S. 940) und auch Zacharias (1887, S. 385) eine zur Weiterentwicklung der reifen Eizelle notwendige Ergänzung bilden. Aus dem Verhalten der Prothallien folgt aber ferner, daß die das weibliche Geschlecht aktivierende Substanz eine kompliziertere sein, ihre Produktion wenigstens höhere Ansprüche an die Wachstumsintensität stellen muß, als die, welche das männliche Geschlecht auslöst. Die Spore muß dann die Fähigkeit haben, je nach den Wachstumsbedingungen beide Stoffe zu bilden, oder nur einen von ihnen. Daraus folgt aber auch die Möglichkeit des Übergangs von einem Stadium zum andern, wenn plötzlich eine Änderung der Bedingungen eintritt (vielleicht auch infolge des Alterns die Energie erlahmt), daß die Bildung des einen Stoffes sistiert wird (mit ihm die Erzeugung der betreffenden Sexualorgane) und dann nur noch der andere auftritt. Die Unterdrückung des einen Geschlechts braucht natürlich nicht in jedem Falle mit der gleichen Leichtigkeit vor sich zu gehen, kann vielleicht auch infolge von Anpassungen der Prothallien in gewissen Fällen ganz unterbleiben.

Während also bei den homosporen Farnen äußere Faktoren weitgehend geschlechtsbestimmenden Einfluß ausüben, besteht ein solcher bei den diözischen Moosen (vgl. El. u. Em. Marchal, 1906, S. 49)[1] und bei höchstwahrscheinlich allen heterosporen Farnen (vgl. Goebel, Organographie 2. Aufl. 1918, **II**, 969)

[1]) Schellenberg (1919) hat es wahrscheinlich gemacht, daß auch bei monözischen Moosen ein solcher Einfluß besteht.

nicht. Bei den homosporen Farnen handelt es sich nur um eine Frage der Umwelt, welchen Sexualmodus das Prothallium einschlägt, resp. des weiteren wählt. Seine Diözie hat daher andere Bedeutung als die der beiden benachbarten Gruppen und könnte etwa als »ökologische«[1] (fakultative) im Gegensatz zu der »habituellen« (obligaten) jener bezeichnet werden. Das hermaphroditische Prothallium wäre dann auch als die Normalform zu bezeichnen, welche unter den für die Erhaltung der Art günstigsten Bedingungen steht, günstigsten im Sinne der Sicherheit des zu garantierenden Erfolges der Befruchtung, denn diese tritt, wie aus den Versuchen hervorgeht, in den weitaus meisten Fällen mit Leichtigkeit ein. Der diözische Gametophyt dagegen ist in bezug auf die Mechanik der Begattung dem zwittrigen gegenüber benachteiligt, durch eine Reihe von inneren und besonders äußeren Faktoren. Andererseits aber hat er den Vorteil, daß er Keimzellen von nur einer Sorte erzeugt und diesen dann — besonders den weiblichen — die gesamte, zur Bildung von Keimzellen aufgewandte Energie zuführen kann. Solche unisexuellen (weiblichen) Prothallien erfahren meist besonders kräftige vegetative Ausbildung, was auch auf die Qualität der Eizellen Einfluß haben muß. Somit ist auf besonders kräftige Keimpflanzen zu schließen, was die Erfahrung bestätigt. Der diözische Gametophyt steht daher ebenfalls im Dienste der Erhaltung der Art, aber im Sinne der optimalen Qualität des wenn schon eintretenden Erfolges.

Ist endlich bei den hermaphroditischen Gametophyten in der Mehrzahl der Fälle Amphimixis im Sinne der Bildung von Heterozygoten ausgeschlossen, so wird sie doch bei den diözischen ermöglicht.

II.

Anwendung der gewonnenen Erfahrungen in bezug auf Befruchtung auf die experimentelle Erzeugung von Bastarden.

Hat man es in der Hand, wie die Versuche gezeigt haben, nach Belieben irgendeine der möglichen Sexualformen bei Prothallien hervorzurufen, ferner ganz nach Wunsch Sporophyten

[1]) Gerade die Tatsache der fakultativen Diözie zwingt zu der Ansicht, daß es keine ausgesprochenen diözischen homosporen Farne geben kann.

zu erzeugen, welche entweder autogamer oder xenogamer Befruchtung entstammen, dann drängt sich wohl leicht die Frage auf, ob sich experimentell auch die Befruchtung zwischen zwei diözischen Prothallien verschiedener, allerdings verwandtschaftlich einander nahe stehender Farne herbeiführen läßt. Versuche in dieser Richtung sind schon angestellt worden, jedoch mit negativem Ergebnis. Wie ich hier schon vorweg bemerken will, müssen zur experimentellen Erzeugung legitimer Bastarde einmal die allgemeinen Erfahrungen über den Befruchtungsgang diözischer Prothallien in Anwendung kommen, dann jeweils im Einzelfall die besonderen, aus dem Studium des Sexualmodus der betreffenden Farne erworbenen[1]. Da weiter oben diese beiden Arten der nötigen Erfahrung bereits besprochen sind, kann hier wohl gleich auf die Kritik früherer Versuche in dieser Richtung eingegangen werden, indes nicht in historischer Reihenfolge; außerdem können hier nur Experimentalarbeiten Berücksichtigung finden[2]. Nachdem Voegler (1891) festgestellt hatte, daß die Spermatozoiden auch in artfremde Eizellen eindringen, suchte er zu ermitteln, ob nun auch Verschmelzung der beiden Keimzellen stattfindet. Zunächst untersuchte er den normalen Befruchtungsvorgang bei Dicksonia antarctica und Nephrolepis davalloides, sodann kreuzte er die beiden und noch einige andere Farne, die bei den Vorversuchen gegenseitige Anziehung gezeigt hatten, doch trat in seinen über 100 Versuchen keine Befruchtung ein. Weiterhin »beschickte«[3] Voegler weibliche Prothallien verschiedener Gattungen mit Spermatozoiden einer anderen und kultivierte die so behandelten Prothallien auf Torf weiter, indem er dabei die in der Natur gegebenen Verhältnisse nachzuahmen suchte. Jedoch auch auf diese Weise erzielte er keinen Erfolg. Der Mißerfolg bei der ersten Reihe von Experimenten — Befruchtung direkt unter dem Mikroskop — geht vielleicht darauf zurück, daß die experimentellen Bedingungen

[1]) Vgl. hierzu auch A. Ernst, 1918, S. 231.

[2]) Der größte Teil der Bastardliteratur befaßt sich mit der Diskussion der in der Natur usw. vorgefundenen angeblichen Hybriden; Hoyt (1910) gibt eine sehr gute Klassifikation dieser Literatur.

[3]) Aus der Darstellung geht nicht hervor, was der Autor unter »beschicken« versteht.

irgendwelche schädigenden Einflüsse auf die Keimzellen ausübten, denn auch die Erfolge in der arteigenen Befruchtung waren auf diesem Wege nur sehr gering. Ganz mit Recht setzt Voegler das seltene Auftreten von Farnbastarden auf Rechnung der eigenartigen geschlechtlichen Verhältnisse. Die Einwände, welche Hoyt (1910, S. 345) dagegen geltend macht, scheinen mir bis auf den dritten, daß nämlich die Wartezeit von 1—2 Tagen für die Feststellung, ob Entwicklung der Eizelle eintritt oder nicht, zu kurz bemessen war, nicht stichhaltig zu sein. Mir scheint es nötig, daß den beiderlei Prothallien eine längere Zeit zum Vollzug der Befruchtung gewährt wird, damit sie sich auch an die plötzlich veränderten Bedingungen gewöhnen können. Es ist ja auch nicht gesagt, daß jede Eizelle in gleicher Weise und unter allen Umständen befähigt zu sein braucht, das fremde Spermatozoon anzunehmen. Hoyt (1910) sieht den Kernpunkt aller Beweisführung für die Bastardnatur jeder als Kreuzung zwischen zwei verschiedenen Farnen bezeichneter neu aufgefundener oder irgendwie sonst erhaltener abweichender Form in ihrer Wiedererzeugung im Experiment, wo es sich darum handelt, die Legitimität der beiden Keimzellen von vornherein eindeutig festlegen zu können. In diesem Punkte muß man ihm durchaus zustimmen. Seine Methode besteht nun darin, daß er Antheridien tragende Prothallien in Wasser auf einen Objektträger bringt, und dazu weibliche der anderen Spezies gibt. Unter dem Mikroskop verfolgt er nun das Eindringen von Spermatozoiden in die Archegonien. Nach 1—2 Stunden bricht er den Versuch ab und verpflanzt die weiblichen Prothallien auf Sand oder fixiert sie zur weiteren Untersuchung. Das Ergebnis dieser mit allen nur erdenklichen Vorsichtsmaßregeln unternommenen Versuche war in jedem Falle negativ. Auch dieser Methode gegenüber möchte ich den Einwand erheben, daß die Frist von 1—2 Stunden zum gegenseitigen Einwirken der beiderlei Keimzellen erheblich zu kurz bemessen ist, außerdem ist eine traumatische Beeinflussung der Prothallien dabei nicht ausgeschlossen. Es ist auch nicht einzusehen, warum sich der Befruchtungsvorgang durchaus vor den Augen des Experimentators vollziehen muß. Die Legitimität der beiden Komponenten bleibt auch gewahrt, wenn die Ver-

suchsanordnung und das Studium der Sexualverhältnisse des weiblichen Prothalliums, dazu mikroskopische Prüfung und Kontrollversuche, die wenigstens während der Versuchsdauer notwendige Konstanz seines weiblichen Charakters garantieren. Die Versuche Slossons (1898) sind nach Ansicht Hoyts nicht beweisend für die Bastardnatur der neu erzeugten Formen Dryopteris cristata × D. marginalis und Asplenium platyneuron × Camptosorus rhizophyllus (Aspl. ebenoides). Er nennt die Ergebnisse sehr einleuchtend, doch stellen sie den Gegenstand der Untersuchung keineswegs außer Frage, denn Miß Slosson pflanzte Teile, weibliche und männliche, von Prothallien der präsumtiven Eltern zusammen oder säte ihre Sporen zusammen aus, und überließ die Kulturen ihrem weiteren Schicksal. Auch diese Methode scheint mir, ganz abgesehen von ihrer Unbrauchbarkeit zur Beweisführung, durch die traumatische Reizung der Prothallien den Eintritt einer Befruchtung in Frage zu stellen, andererseits aber gerade durch die Operation die Möglichkeit zum Übergang zur Zwittrigkeit bei den weiblichen Prothallien zu geben. Der Vorteil der Methode aber liegt darin, daß sie den beiden[1] Prothallien lange Zeit zur Befruchtung gewährt hat.

Endlich die Versuche Heilbronns (1910) zur Erzeugung des Asplenium germanicum (Weiß), In einer ersten Kulturreihe wurden Sporen von den präsumptiven Komponenten des Bastardes paarweise gemischt und so ausgesät, dabei trat nie Kreuzbefruchtung ein. Eine zweite Kulturreihe beabsichtigte, die Befruchtung wissentlich vorzunehmen. Zu dem Zweck wurden »ziemlich rein weibliche Prothallien« einer Spezies mit Spermatozoiden haltigem Wasser einer anderen Art begossen. Auch in diesem Falle war kein positives Ergebnis zu verzeichnen. Nach den schon mehrfach erwähnten Erfahrungen über die Befruchtung diözischer Prothallien kann es in diesem Falle nicht verwunderlich erscheinen, wenn keine Befruchtung in der gewünschten Richtung eintrat, denn die Dauer der Befruchtungsgelegenheit war in diesem Falle wesentlich zu kurz bemessen, dazu schwärmten die Spermatozoiden schon längst, ehe noch den Archegonien Gelegenheit zur Öffnung geboten war. Nun

[1]) Mit Nachdruck zu betonen: diözischen.

schreibt Heilbronn aber zu Beginn einer dritten Kulturreihe (1910, S. 20): »Nachdem die vorhergehenden Versuche gezeigt hatten, daß im normalen Zustande die Eizellen der einen Art der Befruchtung durch Spermatozoiden einer anderen Art sichtlichen Widerstand entgegensetzten, . . . «. Diese Behauptung ist durch nichts erwiesen, denn eine Untersuchung der Eizellen lag gar nicht vor; daß der negative Erfolg auf Rechnung der unzulänglichen Methode zu setzen war, ist nicht berücksichtigt. Das Ergebnis der vierten Kulturreihe, die angebliche Erzeugung eines Bastardes, scheint mir daher aus dem Dargelegten wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Daß ferner die betreffende neue Form Bastardnatur hat, scheint auch nach dem morphologischen Befund keineswegs bewiesen.

Eigene Versuche.

In einer Reihe von Kulturversuchen beabsichtigte ich unter sorgfältiger Beobachtung der gewonnenen Lehren über Sexualität und Befruchtung meinerseits Bastarde zu erzeugen. Infolge Mangels an Sporenmaterial und der schon sehr vorgeschrittenen Jahreszeit, blieben meine Versuche auf Gymnogramme chrysophylla und G. sulphurea beschränkt, jedoch werden die Versuche ausgedehnt fortgesetzt. Die Methode war dabei folgende: Äußerst leicht erhält man von G. chrysophylla rein weibliche Prothallien und wie oben ausgeführt wurde, erhalten diese ihre Weiblichkeit sehr lange Zeit bei, erst wenn die Fähigkeit, Archegonien zu erzeugen, erlischt, dann treten anfangs rein männliche Adventivprothallien auf. Erwähnt werden muss hier, daß durch häufige mikroskopische Kontrolle die Sexualität der betreffenden weiblichen Prothallien nachgeprüft wurde. Ich benutzte nun junge, weibliche Prothallien dieser Spezies, welche einzeln gezüchtet waren, und vorher öfter auf etwa anhängende männliche Prothallien untersucht wurden und brachte sie zusammen mit rein männlichen oder zwittrigen Prothallien von G. sulphurea. Um aber die »Reifungsfremde« zu überwinden, setzte ich die Prothallien der beiden Spezies zu mehreren durcheinander, doch so, daß immer ein weibliches Prothallium von mehreren männlichen oder zwittrigen der anderen Spezies umgeben war, auf vollständige Nährlösung (nach Prantl) von dünnen

Korkringen umgeben[1], etwa 8 Tage zur Befruchtung aus. Versuche mit kürzerer Dauer hatten keinen Erfolg. Auf diese Weise erhielt ich in zwei Kulturen je einen, in einer weiteren zwei artfremd befruchtete Embryonen, an den immer noch rein weiblichen Prothallien von G. chrysophylla. Das Ergebnis wurde erst erkannt, als die Embryonen mit starker Lupenvergrößerung sichtbar wurden. Genaue mikroskopische Prüfung ergab auch hierbei, daß kein Antheridium an den betreffenden Prothallien entstanden war. Zur Kontrolle setzte ich von den gleichen weiblichen Prothallien von G. chrysophylla einzeln und auch zu mehreren auf vollständige Nährlösung, aber während der ganzen Dauer der Kreuzungsversuche trat an diesen keine Antheridien- noch apogame Bildung auf. Somit dürfen die auf diese Weise erzeugten Embryonen den begründeten Anspruch erheben, als die ersten experimentell erzeugten, legitimen Bastarde zwischen zwei verschiedenen Spezies homosporer Farne zu gelten. Leider gingen sämtliche Bastarde durch Pilze zugrunde. Die in diesem Jahre unternommenen Kreuzungsversuche scheiterten an besonders ungünstigen Verhältnissen der Warmbeetanlagen, die mir im Botanischen Institut zu Jena zur Verfügung standen, so daß eine Erweiterung der inzwischen gewonnenen Ergebnisse einer späteren Zeit vorbehalten bleiben muß.

III.
Zur Frage nach der Möglichkeit der Geschlechtertrennung bei den homosporen Farnen.

Das Experimentieren mit den Prothallien und das Studium ihrer Sexualverhältnisse legten auch die Frage nahe, ob sich am Gametophyten der homosporen Farne nicht irgendwelche Beiträge zum Problem der Geschlechtertrennung gewinnen lassen. Bezüglich aller vorbereitenden Bemerkungen sei auf die Spezialliteratur verwiesen, besonders auf C. Correns und Ed. Strasburger. Die Fragestellung war folgende: Kann man am Prothallium der homosporen Farne die beiderlei Sexualorgane zum vegetativen Auswachsen bringen und wenn ja, welchen Sexualmodus schlagen diese Adventivbildungen unter

[1]) Um die Prothallien zusammen zu halten.

gewissen, im Sinne der Geschlechtertrennung besonders gewählten Bedingungen ein? Sexuell nicht oder nicht mehr funktionierende Geschlechtsorgane werden in der Literatur hier und da erwähnt, doch für den vorliegenden Zweck haben nur die »Vergrünungen« der betreffenden Organe ein Interesse. Die erwähnten Fälle sind durchweg nur zufällig beobachtete. Es handelt sich dabei sowohl um ausgewachsene Antheridien, wie auch Archegonien. So erwähnen z. B. Heim (1896, S. 336) vegetativ umgebildete Archegonien und Antheridien bei Doodya caudata — in diesem Falle entstehen aber aus eingesenkten Archegonien und Antheridien apogame Höcker, die wie später erwähnt werden wird, hier auch in Betracht kommen — Goebel (1915—18, S. 930) bezeichnet Vergrünungen des Halsteiles der Archegonien bei alternden Prothallien von Hemionitis palmata und Lygodium japonicum als häufig, indem in den Halszellen der unbefruchtet gebliebenen Archegonien Chlorophyll auftritt und die Halszellen zu Antheridien bildenden Fäden auswachsen. Derselbe Autor hat ferner zweimal bei Trichomanes rigidum Antheridien gesehen, welche einen kurzen Fadenfortsatz trugen, der nachträglich aus einer Wandzelle des Antheridiums entwickelt wurde[1]. Endlich berichtet H. Woronin (1908, S. 107) über Antheridien bei Trichomanes Kraussii, welche der normalen Funktion entzogen und dabei arm an Protoplasma sind. Die Deckelzelle wird in vielen Fällen braun oder gelb und ist seitlich verschoben. Häufig jedoch wächst die Deckelzelle in ein Rhizoid aus. Soweit die Angaben der Literatur. Es galt nun Bedingungen zur experimentellen Erzeugung dieser Erscheinungen aufzufinden. Gewisse Anhaltspunkte konnten ja die analogen Untersuchungen an Bryophyten z. B. von Pringsheim, Stahl, Correns und der Marchals liefern. Daher isolierte ich zunächst von beliebigen Prothallien Antheridien, ebenso Archegonien und brachte sie in kleine Kulturschalen mit vollständiger Nährlösung (nach Arthur Meyer). Jedoch schon nach einigen Tagen waren die Organe gebräunt und abgestorben. Ähnlich erging es auch kleinen vegetativen Zellkomplexen, welche zufällig isoliert und mit in die Nährlösung

[1]) Vgl. Woronin, 1908, S. 107.

gelangt waren. Es schien fast so, als wären die isolierten Einheiten zu klein, um sich am Leben zu erhalten, wenigstens unter den dargebotenen Bedingungen. Deshalb trennte ich nun größere Zellkomplexe von den Prothallien ab. Als besonders günstig erwiesen sich Prothallien von Pteridium aquilinum. Dieser Farn zeigt nämlich außer normalen zwittrigen auch große flächenförmige Prothallien, die rein männlich sind. In der mittleren Laminarregion trägt fast jede Zelle ein Antheridium, und zwar sind diese sehr groß und stehen strotzend ab. Von diesen Prothallien trennte ich nun Zellkomplexe ab, doch so, daß erstens nur vegetative Zellen vorhanden waren und zweitens keine freien Randzellen. Regenerationsversuche lehrten nämlich, daß die durch Schnitte künstlich zu Randzellen gewordenen Flächenzellen ihre nun randwärts gelegene Wand bräunen und in diesem Zustande verharren, alle adventiven Bildungen aber von den natürlichen Randzellen ausgehen, soweit sie nicht auf der Fläche ihren Ursprung nehmen. Die so präparierten Prothallienstücke unterwarf ich zwei verschiedenen Kulturweisen. Entweder legte ich sie auf die Oberfläche der vollständigen Nährlösung, ohne die Antheridien zu benetzen, denn diese waren ja überreif und würden sofort geplatzt sein (was auch bei mangelnder Vorsicht eintrat), oder ich brachte sie auf gut sterilisierte Ziegelbrocken, die in Nährlösung eintauchten. Gerade von diesen überreifen Antheridien versprach ich mir zur Lösung der Frage viel, weil ja, in den Spermatozoiden wenigstens, die männliche Tendenz die höchstmögliche Steigerung besitzen muß, und andererseits, weil Goebel (1901, S. 400) das Vergrünen als eine Alterserscheinung bezeichnet, es hier also am ehesten eintreten mußte. Umgekehrt wiederum dürfte die in diesem Falle schon bis aufs äußerste gesteigerte Differenzierung der betreffenden Zellen Vergrünungserscheinungen, analog den Erfahrungen des gleichen Autors an Charen, nicht versprechen. Nach etwa 10 Tagen zeigten sich die ersten Erfolge. Bei einigen Antheridien war die Spermatozoidmasse wurstförmig hervorgequollen und trug etwas zur Seite gebogen, die Deckelzelle als Haube. Dieses ganze Gebilde entfernte sich sehr leicht bei Berührung und damit war das Antheridium für den Versuch erledigt. Im weiteren Verlaufe traten Vergrünungs-

erscheinungen an den Antheridien in zwei Formen auf. Die noch nicht ausgewachsenen Antheridien ließen in der größten Zahl der Fälle den sonst an solchen Organen üblichen zelligen Bau im allgemeinen nicht mehr erkennen, sondern die ganze überhalbkugelförmige Calotte war erfüllt von einer dichten, dunklen, grobkörnigen Masse, so daß die Oberfläche fast wie chagriniert aussah[1]. Bei einigen Antheridien wuchs nun wie Goebel und Woronin ebenfalls beobachtet haben, die Deckelzelle zu einem Rhizoid aus. In einem anderen weitaus häufigsten Falle jedoch, wurde das Antheridium von seiner Basalzelle emporgehoben, die sich nunmehr erheblich in die Länge streckte und teilte. In einzelnen Fällen wurde das Antheridium eine Zeitlang mit in die Höhe gehoben, dann aber durch einen dicht unter ihm neu auftretenden Adventivsproß zur Seite gedrängt; in den meisten Fällen jedoch trat schon sehr früh an der nur wenig gestreckten Basalzelle ein Adventivsproß auf. Das Antheridium blieb dann an der Basis des Gebildes stehen. Die so entstandenen Adventivprothallien waren anfangs fadenförmig und trugen sehr bald ihrerseits wieder Antheridien. Ehe das weitere Schicksal dieser Bildungen dargelegt wird, sollen die Erscheinungen an den Archegonien tragenden Zellkomplexen bis zum gleichen Stadium beschrieben werden. Diese, weiblichen Prothallien von Blechnum brasiliense entstammenden Stücke zeigen nicht die gleiche Leichtigkeit der Reaktion. Zunächst ist besonders darauf zu achten, daß die abgetrennten Stücke frei von Meristem und freiem Rande sind, denn sonst bildet das Meristem ein neues Prothallium aus und entzieht dem Ausgangsstück die Kraft. Die Zellkomplexe sind natürlich dick, da sie ja aus dem Polstersproß herausgenommen sind. Nach etwa 3—4 Wochen, wenn das frischere Grün der ursprünglichen Prothallienstücke schon einer schmutzig-gelbbraunen Färbung Platz gemacht hat, wenn also die Existenz des Stückes gefährdet erscheint, sieht man, wie die Basalzellen des Archegoniums, welche sich also in unmittelbarer Nachbarschaft der Eizelle befinden, und auch nur wenig Chlorophyll enthalten, nach allen Seiten hin strahlenförmig auswachsen und den in ihrer Mitte noch stehenden

[1]) In einzelnen Fällen jedoch trat die untere Wand der Deckelzelle, sowie die Grenzwand zwischen Ring- und Zentralzelle deutlich hervor.

Archegonienhals rosettenartig umgeben. Das Ergebnis dieses adventiven Wachstums sind ziemlich chlorophyllarme Zellfäden, teils einreihige, teils aber auch solche mit zwei Zellreihen[1].

Die Regenerationen aus beiderlei Organen zeigen somit die von der Entwicklung aus Sporen her bekannte Jugendform, den Zellfaden. Das weitere Verhalten beider Bildungen war jedoch sehr verschieden, immerhin nicht unregelmäßig. Die aus Archegonien regenerierten Fäden wuchsen nur langsam und bildeten bald kleine Flächen, die ein Meristem anlegten. An den noch ameristischen Gebilden entstanden einzelne Antheridien. Im Verlaufe von acht Monaten (Mai 1920 bis Februar 1921) — die dunklen Wintermonate des vergangenen Jahres wirkten stark hemmend auf das Wachstum — waren sie zu regulären zwittrigen Prothallien herangewachsen, nachdem sie auf Torf übertragen und weitergezüchtet worden waren. Anders die den Antheridien entstammenden Regenerate. Sie wuchsen sehr rasch zu langen, verzweigten Fäden heran, so daß binnen kurzem ein dichter grüner Filz entstanden war. Die äußersten Enden dieser Fäden bildeten häufig kleine Flächen von etwa fünf bis zehn Zellen, doch einzelne von den Randzellen wuchsen wieder zu Fäden aus. Antheridien bildeten sich in sehr großer Zahl an den Fäden. In diesem Zustand erhielten sie sich sieben bis acht Monate, und wie ausdrücklich bemerkt sei, unter genau den gleichen Bedingungen wie die analogen weiblichen Regenerate. Dann gingen sie durch Überhandnahme von Pilzen sämtlich zugrunde. In diesem Jahre unternahm ich die gleichen Versuche, doch kultivierte ich nun die Prothallienstücke auf den oben erwähnten Ziegelbrocken und unter blauen Glasstürzen, um das Streckungswachstum nach Möglichkeit auszuschalten. So entstanden kleine ameristische Prothallien, die überreich Antheridien trugen. Sämtliche bisherigen Versuche, diese männlichen Kümmerprothallien auf Torf weiterzuzüchten, scheiterten an dem Umstand, daß sie keine Rhizoiden trugen und infolgedessen bald eingingen.

[1]) Dem übermäßigen Wuchern der Algen kann man dadurch zwar einigermaßen steuern, daß man etwa alle 2—3 Tage die Präparate in frische Kulturschälchen mit neuer Nährlösung vorsichtig umbettet. Doch auf die Länge der Zeit können sich die zarten Gebilde nicht neben den Algen behaupten.

Der Gegensatz der beiden Arten von Regeneraten ist augenfällig. Zu seiner Erklärung liegen drei Möglichkeiten vor.

1. Die Regenerate sind geschlechtlich bestimmt, und zwar nur die aus Antheridien erhaltenen.

Dem widerspricht aber, daß aus winzigen männlichen Prothallien normale zwittrige experimentell erhalten wurden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die männlichen Kümmerprothallien der Regenerationskulturen unter noch günstigeren Bedingungen normal zwittrig werden, was ja für solche aus Sporen gewonnenen erwiesen ist.

2. Die Zellen der Prothallien sind somatisch differenziert, d. h. Regenerate aus weiblichen Organen sind für zwittrige Entwicklung anders eingerichtet als die aus Antheridien. Die ersteren machen mit entschieden größerer Leichtigkeit die verschiedenen Entwicklungsstadien — Zelle, Zellfaden, Zellfläche — durch, entwickeln infolgedessen beide Arten von Sexualorganen gleich leicht und in derselben Abfolge wie aus Sporen hervorgegangene Vorkeime. Die Antheridien-entstammenden Regenerate sind von vornherein prädestiniert, Kümmerformen zu werden und nur unter besonderen Bedingungen zu zwittrigem Wachstum zu bringen.

Diese Auffassung steht in vollem Einklang zu der hypothetischen Erklärung der fakultativen Diözie und den hierauf bezüglichen Tatsachen.

3. Pteridium aquilinum könnte infolge der oben erwähnten Eigentümlichkeit besonders leicht dazu neigen, rein männliche flächenförmige Prothallien zu bilden.

Neue Versuche mit anderen Farnen müssen hierüber entscheiden. Als Ergebnis dieser Versuche ist jedenfalls zu verzeichnen:

1. Archegonien tragende Zellkomplexe abgetrennt von Prothallien von Blechnum brasiliense, die keine unzerstörten vegetativen Zellen mehr führen, welche ihrerseits Adventivbildungen hervorbringen könnten, regenerieren unter geeigneten Bedingungen normale zwittrige Prothallien.

2. Antheridien tragende Zellkomplexe von Prothallien von Pteridium aquilinum, die außer Antheridien tragenden keine unzerstörten vegetative Zellen enthalten, regenerieren aus den

Basalzellen der Antheridien nur unter ganz besonderen Bedingungen flächenförmige männliche Prothallien (die ihrerseits wieder zwittrig gezüchtet werden können).

Das zu erwartende Ergebnis ist also in beiden Fällen das gleiche: Adventivprothallien, welche durch Auswachsen von unmittelbar an die Sexualorgane des Gametophyten angrenzenden somatischen Zellen erhalten werden, müssen ihrerseits wieder zu meristischen, zwittrigen Prothallien unter geeigneten Kulturbedingungen heranwachsen. Dieses Ergebnis besagt prinzipiell insofern nichts Neues, als schon Correns (1920, S. 56) bei den monözischen Moosen, speziell bei Funaria hygrometrica, das gleiche Ergebnis noch für die Schwesterzellen der Spermatozoiden festgestellt hat. — Gibt nun zwar Collins (1919, S. 145) als Ergebnis seiner Versuche mit der gleichen Funaria hygrometrica an, daß eine Abtrennung des männlichen Geschlechts stattgefunden hätte, insofern nämlich, als aus seinen Kulturen aus Antheridien und »Perigonblättern« nur männliche Pflänzchen hervorgegangen wären, so sind dem doch die neueren Ergebnisse Correns entgegenzuhalten, die auf dem Gebiete der Farne durch die oben dargelegten Befunde gestützt werden. — Scheinen somit die Farne nach allem eine für derartige Versuche wenig geeignete Pflanzengruppe zu sein, besonders wegen ihrer, den Moosen gegenüber bedeutend geringeren Regenerationsfähigkeit, so können doch gelegentliche Beobachtungen wertvolles Material liefern. So berichtet Goebel, wie schon erwähnt, von Archegonien an alternden Prothallien von Hemionitis palmata und Lygodium japonicum, bei denen die Zellen des Halsteiles zu Zellfäden auswuchsen, die »meist sofort Antheridien bildeten«. Heim (cf. weiter oben) beobachtete an den Prothallien von Doodya caudata, daß eingesenkte Antheridien und Archegonien eine Umbildung zu apogamen Zellhöckern erfuhren. Die Beobachtungen dieses Autors decken sich größtenteils mit meinen eigenen. Bei den Antheridien nämlich ergab sich, daß die Spermatozoiden nicht ins Freie entleert, sondern anscheinend resorbiert wurden. Die ursprüngliche Deckelzelle besaß bei diesen Vorgängen stärkeres Wachstum und Teilungsvermögen. Bei der anderen Art von apogamen Höckern haben sich die Archegonien selbst wenig verändert. Ausgewachsen

sind allein die Basalzellen, denen das Archegonium aufgesetzt war. Sie sind nämlich »in die Länge gewachsen und haben sich theilweise quer getheilt; hiedurch wurde das Archegonium einfach emporgehoben.« Die neu entstandenen Höcker trugen sämtlich Antheridien.

Für das Problem der Inhärenz der Geschlechter und ihrer Trennung besagt der Gametophyt der homosporen Farne nichts anderes, als was schon Correns (1920, S. 59) anläßlich seiner entsprechenden Versuche mit der monözischen Funaria hygrometrica ausführen konnte.

Bei den homosporen Farnen jedoch besteht kaum Aussicht infolge der schon erwähnten geringen Regenerationsfähigkeit, in dieser Richtung bis zur asexuellen Vermehrung direkt aus den Keimzellen vorzudringen.

Anhangsweise möchte ich zur Frage der Geschlechtertrennung auf einige Ergebnisse hinweisen, welche Goebel (1918) in seinen Untersuchungen der Characeen mitgeteilt hat, und die bisher scheinbar keine weitere Beachtung gefunden haben[1]. Bei Chara foetida traten an Stelle von Oogonien Antheridien auf. Die zwittrige Tendenz aber wird erwiesen, durch das Auftreten von Antheridien an Längstrieben, welche aus der Spitze eines Oogoniums hervorgewachsen waren. In gleicher Weise zu bewerten sind die Befunde an Nitella spec. (opaca?), wo die Oogonien infolge von Vergrünung zu Zellkörpern ausgewachsen waren. Einzelne dieser Oogonzellen zeigten eine eigentümliche Umgestaltung, indem sie nämlich »Andeutungen der eigentümlichen Membranfalten, wie sie für die Wandzellen der Antheridien bezeichnend sind«, aufwiesen. »Und daß tatsächlich hier (freilich verunglückte) Versuche zur Antheridienbildung gemacht wurden, zeigten andere Fälle, in denen diese Versuche viel weiter gehen, und die mit charakteristischen »Falten« versehenen Wandzellen einen kleinzelligen Gewebekörper bildeten, in welchem aber Spermatozoiden bildende Fäden bis jetzt nicht auftraten. Ein solches mißglücktes Antheridium ( ) innerhalb der Eiknospenhüllschläuche ist ein höchst wunderbares Gebilde!«

[1]) Auch nicht bei Correns, 1920.

Ergebnisse.

I. 1. Sowohl Autogamie als Xenogamie konnte für einige homospore Farne erwiesen werden, und es ist anzunehmen, daß beide Befruchtungsweisen generell möglich sind.

2. Die Bedingungen für das Auftreten zwittriger und diözischer Gametophyten sind für die untersuchten Arten keineswegs die gleichen.

Zwittrige Prothallien treten auf bei:

Typus A. unter normalen Bedingungen immer. (Gymnogramme sulphurea, Ceratopteris thalictroides);

Typus B. unter den gleichen Bedingungen nicht, sondern nur unter ungünstigeren (Zucht auf Tonbrocken mit stickstoffreier Nährlösung und Zerschneiden). (Blechnum brasiliense, Gymnogramme chrysophylla.)

Diözische Prothallien treten auf bei:

Typus A. weibliche nur selten — die Bedingungen dafür sind nicht ermittelt —, männliche bei sehr dichter Aussaat und außerdem bei schlechter Ernährung und Dichtsaat;

Typus B. weibliche unter normalen Bedingungen immer, männliche nur bei Dichtsaat.

3. Verschiedene Farne zeigen unter gleichen und konstanten Bedingungen verschiedenes Verhalten der rein weiblichen Prothallien:

a) solche nämlich, welche die Produktion von Archegonien unverändert beibehalten, im Warmhause sogar jahrelang, wenn keine Befruchtung eintritt, (z. B. Blechnum brasiliense);

b) wiederum solche, die nach einer Periode, in der sie nur Archegonien erzeugten, mit deren Bildung aufhören und gleichzeitig entlang des ganzen Randes Adventivprothallien erzeugen, die Antheridien in reichem Maße tragen (z. B. Gymnogramme chrysophylla).

Das heißt also, Prothallien, die sehr bald Alterserscheinungen zeigen und solche, die sie vermissen lassen.

4. Die Entwicklung mehrerer Sporophyten an einem Prothallium ist, abgesehen von der vegetativen Ausbildung der Prothallien, von dem Alter und damit von der in gleicher Höhe angelegten Anzahl von Archegonien und auch von der Dauer der Befruchtungsgelegenheit abhängig.

II. Unter Anwendung der aus der Befruchtung diözischer Prothallien gewonnenen allgemeinen und der aus dem Studium der Sexualverhältnisse des Gametophyten erhaltenen besonderen Erfahrungen lassen sich zwischen verwandtschaftlich einander nahestehenden Arten mit Hilfe geeigneter Methoden Bastarde erzeugen.

III. Durch vegetatives Auswachsen der Basalzellen von Antheridien und Archegonien am Prothallium der homosporen Farne entwickeln sich zunächst fadenförmige Adventivbildungen, die Antheridien tragen. Die aus Archegonien gewonnenen lassen sich relativ leicht zwittrig züchten, während die aus Antheridien erhaltenen nur unter ganz besonderen Bedingungen männliche Kümmerprothallien ergeben, die ihrerseits in zwittrige übergeführt werden können.

Die Untersuchungen wurden ausgeführt im Botanischen Institut der Universität Würzburg auf Anregung von Herrn Professor Dr. Kniep. Auch hier möchte ich meinem hochverehrten Lehrer für die rege Anteilnahme, die vielseitigen Anregungen und sein stetes Wohlwollen meinen tiefgefühlten Dank aussprechen. — Das Sporenmaterial stammte zum Teil aus dem Würzburger botanischen Garten, zum Teil wurde es mir von auswärtigen Gärten in dankenswerter Weise überlassen. Ferner bin ich Herrn Gartenoberinspektor Niehus für sein stets bereitwilliges Entgegenkommen zu Danke verpflichtet. Ein Nachtrag zu den Untersuchungen wurde im Botanischen Institut Jena ausgeführt.

Literatur.

Atkinson, G. F. (1893), Two perfectly developed embryos on a single prothallium of Adiantum cuneatum. Bull. Torrey Bot. Club. **20**, 407—408.

Bauke, H. (1875), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen, verglichen mit derselben bei den anderen Farrenkräutern. Jahrb. f. wiss. Bot. **10**.

—, (1878a), Zur Kenntnis der sexuellen Generation bei den Gattungen Platycerium, Lygodium und Gymnogramme. Bot. Zeitg. **48**.

—, (1878b), Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. **11**.

Blakeslee, A. F. (1906), Differentiation of sex gametophyte and sporophyte. Bot. Gazette. **42**, 167.

Bower, F. O. (1913), Fortpflanzung der Gewächse, 2b Farne. Hdwtb. d. Nat. Wiss. **4**, 196.

Campbell, D. H. (1887), The development of the Ostrich Fern, Onoclea Struthiopteris. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. **4**. Boston. 1886—1893.

—, (1892), On the prothallium and embryo of Osmunda Claytoniana and O. cinnamomea. Ann. of Bot. **6**.

—, (1908), The prothallium of Kaulfussia and Gleichenia. Ann. Buitenzorg. **22**. (2. sér. VII.)

Christ, H. (1897), Die Farnkräuter der Erde. Jena.

Collins, E. J. (1919), Sex segregation in Bryophyta. Journ. of Genetics. **8**.

Correns, C., und Goldschmidt, B. (1913), Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin.

—, (1913), Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung (bei Pflanzen). Hdwtb. d. Nat. Wiss. **4**.

—, (1916), Über den Unterschied tierischen und pflanzlichen Zwittertums. Biol. Centralbl. **36**.

—, (1920), Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtlicher Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. **12**.

Engler-Prantl, (1900), Die natürlichen Pflanzenfamilien. **1**, 4.

Ernst, A. (1901), Über Pseudo-Hermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa (Thuill.) Kützing. Flora. **88**, 1—37.

—, (1918), Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.

Focke, W. O. (1881), Die Pflanzenmischlinge. Berlin.

Goebel, K. (1877), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla. Bot. Zeitg. **35**.

—, (1888), Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Ann. Buitenzorg. **7**.

—, (1897), Über Jugendformen von Pflanzen usw. Sitzgsber. Bayr. Ak. d. Wiss. **26**.

—, (1907), Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration bei Riella und Sphaerocarpus. Archegoniatenstudien. **11**. Flora. **97**.

—, (1913), Organographie. 2. A. **1**.

—, (1915—1918), Organographie. 2. A. **2**, 2.

—, (1918), Zur Organographie der Characeen. Flora. N. F. **10**.

Heilbronn, A. (1910), Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Ebenda. **101**.

Heim, C. (1896), Untersuchungen über Farnprothallien. Ebenda. **82**.

Heinricher, E. (1888), Beeinflußt das Licht die Organanlage am Farnembryo? Mitt. bot. Inst. Graz. **7.**

Hertwig, R. (1907), Untersuchungen über das Sexualproblem III. Verh. D. Zool. Ges.

Hofmeister, W. (1851), Vergleichende Untersuchungen usw. Leipzig.

—, (1857), Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen II. Abh. K. sächs. Ak. Wiss. Leipzig.

Hoyt, W. D. (1910), Physiological aspects of fertilization and hybridization in ferns. Bot. Gazette. **49.**

Jakowatz, A. (1901), Vergleichende Untersuchungen über Farnprothallien. I. Reihe. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. **110.**

Karsten, G. (1895), Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. Buitenzorg. **12.**

Kashyap, S. R. (1914), The structure and development of the prothallus of Equisetum debile, Roxb. Ann. of Bot. **28.**

Klebs, G. (1916—1917), Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien I—III. Sitzgsber. Heidelberger Akad., math.-nat. Kl.

Lagerberg, T. (1908), Morphologisch-biologische Bemerkungen über die Gametophyten einiger schwedischer Farne. Svensk Bot. Tidskrift. **2.**

Leitgeb, H. (1879), Untersuchungen über die Lebermoose IV.

Lowe, E. J., and Jones (1889—1890), Abnormal Ferns, Hybrids, and their Parents. Ann. of Bot. **3.**

Ludwigs, K. (1911), Untersuchungen zur Biologie der Equiseten. Flora. **103.**

Marchal, El., et Em. (1906), Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques. Ac. R. Belgique, Mém. II, sér. 1.

—, (1907, 1909, 1911), Aposporie et sexualité chez les mousses I—III. Ac. R. Belg. Bulletins.

Mercklin (1850), Beobachtungen am Prothallium der Farnkräuter. Petersburg.

Mottier, D. M. (1910), Notes on the sex of the gametophyte of Onoclea Struthiopteris. Bot. Gazette. **50.**

—, (1912), The Influence of certain environic factors on the development of fern prothallia. Proc. Indiana Ac. Sci.

—, (1914), Resistance of certain fern prothallia to extreme desication. Science. **39.**

Nagai, I. (1914), Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora. N. F. **6.**

—, (1915), On the influence of nutrition upon the development of sexual organs in the fern prothallia. Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo. **6.**

Perrin, G. (1908), Influence des conditions extérieures sur le développement et la sexualité des prothalles des Polypodiacées. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. **147.**

Pfeiffer, N. E. (1912), Abnormalities in prothallia of Pteris longifolia. Bot. Gazette. **53.**

Picket, F. L. (1914a), Some ecological adaptions of certain fern prothallia: Camptosorus rhizophyllus, Asplenium platyneuron. Americ. Journ. Bot. **1.**

—, (1914b), The development of the prothallium of Camptosorus rhizophyllus. Bot. Gazette. **57.**

Prantl, K. (1881), Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Verteilung der Sexualorgane. Bot. Zeitg. **39.**

Rauwenhoff, (1889), De geschlechtsgeneratie der Gleicheniaceen. Verh. d. Koninkl. Akad. Wetesch. Amsterdam.

Sachs, J. von (1882), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

Sadebeck, R. (1872), Zur Wachstumsgeschichte des Farnwedels. Verh. bot. Ver., Prov. Brandenburg. **15.**

Schellenberg, G. (1919—1920), Über die Verteilung der Geschlechter bei den Bryophyten. Beih. bot. Centralbl. Abt. I. **37.**

Schlumberger, O. (1911), Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung Woodsia und verwandter Arten zu beiden Familien. Flora. **102.**

Slosson, M. (1898), Dryopteris cristata marginalis. Plant World. **2.**

—, (1900), Experiments in hybridizing ferns. Papers pres. at New York Meet. Linn. Fern Soc.

—, (1902), The origin of Asplenium ebenoides. Bull. Torrey Bot. Club. **29.**

Strasburger, Ed. (1869—1870), Die Befruchtung bei den Farrenkräutern. Jahrb. f. wiss. Bot. **7.**

—, (1909), Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr. **7.**

—, (1910), Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. **48.**

Twiss, E. M. (1910), The prothallia of Aneimia and Lygodium. Bot. Gazette. **49.**

Voegler, C. (1891), Beiträge zur Kenntnis der Reizerscheinungen. Bot. Zeitg. **49.**

Wigand, A. (1854), Botanische Untersuchungen. Braunschweig.

Woronin, H. (1908), Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora. **98.**

Wuist, E. D. (1910), The physiological conditions for the development of monoecious prothallia in Onoclea Struthiopteris. Bot. Gazette. **49.**

Zacharias, E. (1887), Beiträge zur Kenntnis des Zellkernes und der Sexualzellen Bot. Zeitg. **45.**

—, (1901), Beiträge zur Kenntnis der Sexualzellen. Ber. d. d. bot. Ges. **29.**

—, (1909), Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei botanicae. **3.**

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 13

Autor(en)/Author(s): Czaja Alphons Theodor

Artikel/Article: Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. 545-589