

62522

Ag 344
10251.

Histologie und Entwicklungsgeschichte

der

Sporenfrucht von Marsilia.

Eine zur Erlangung der Würde eines

Doctor's der Botanik,

mit Genehmigung



einer Hochverordneten physiko-mathematischen Facultät
der Kaiserl. Universität zu DORPAT,

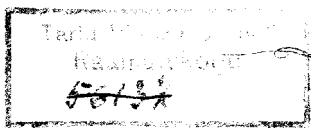
öffentlich zu vertheidigende

A b h a n d l u n g

von

Mag. **Edmund Jusow,**

Docenten der Botanik an der Universität Dorpat.



DORPAT, 1871.

Druck von Heinrich Laakmann.

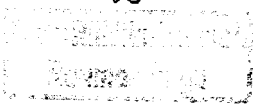
~~1871~~
~~1871~~

Gedruckt mit Genehmigung der physiko-mathematischen Facultät
der Universität zu Dorpat.

Dorpat, den 29. April 1871.
(Nr. 40.)

d. Z. Decan Grewingk.

2



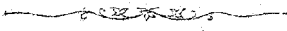
437676

VORWORT.

Unter dem Titel: Vergleichende Untersuchungen, betreffend die Histiologie (Histiographie und Histiogenie) der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwicklung der Sporen der Leitbündelkryptogamen, mit Berücksichtigung der Histiologie der Phanerogamen, ausgehend von der Betrachtung der Marsiliaceen. Mit XII Tafeln Abbildungen, wird von mir eine Arbeit im Laufe dieses Jahres in den Memoiren der Kaiserlichen Academie der Wissenschaften zu St. Petersburg erscheinen. Die Darstellung der in bezeichneter Richtung angeführten Untersuchungen zerfällt in 3 Hauptabschnitte, von denen der erste die Rhizocarpeen, der zweite die übrigen Gruppen der Leitbündelkryptogamen behandelt, der dritte das Gewebe der Leitbündelkryptogamen mit dem der Phanerogamen vergleichend betrachtet. Einen Theil des ersten Abschnittes dieser Arbeit bildet vorliegende Abhandlung, über deren Veranlassung und Ausführung Folgendes bemerkt sei.

Im Jahre 1865, dessen erste Hälfte ich in Berlin zubrachte, hatte Hr. Prof. Dr. Alex. Braun die Güte, mir auf die Bitte um ein Thema zu einer Arbeit auf dem Gebiete der Phytotomie, die Untersuchung einiger, bis dahin nicht aufgehellter histiolo-

gischer Verhältnisse des Receptaculum der Marsiliaceen vorzuschlagen und mich zu dem Zweck mit reichem Untersuchungsmaterial und einschlagender Literatur zu versorgen. Die histiologische Untersuchung der vollkommen ausgebildeten Fruchtschaale wurde in der gegenwärtigen Ausdehnung bereits vor 6 Jahren in Berlin ausgeführt. Um mir das über die Auffassung der beobachteten Strukturverhältnisse endgiltig entscheidende Studium der Entwicklungsgeschichte zu ermöglichen, hatte Hr. Prof. A. Braun die Güte, lebende Pflanzen von 5 Marsilia-Arten an den hiesigen botanischen Garten zu senden, in welchem sie seit 1866 cultivirt werden. Da im Frühling 1867 die Exemplare zweier Arten, *M. Drummondii* und *elata* reichlich fructificirten, regte sich der Wunsch, die bisher durch die Arbeit Mettenius' nur sehr lückenhaft bekannte Entwicklungsgeschichte der Frucht eingehend zu verfolgen, doch wurde durch meine academische Lehrthätigkeit, welche ich im Semester zuvor begonnen, meine Zeit dermaassen beansprucht, dass ich nur die Entwicklung des die Fruchtschaale zusammensetzenden Gewebes untersuchen konnte. Erst im Jahre 1869 fand ich die zur Ausführung meines Vorhabens erforderliche Musse; im Herbst desselben Jahres wurden die Untersuchungen beendigt, deren Ergebnisse auf folgenden Blättern niedergelegt sind.



Histographie des Receptaculum.

Der äusserst complicirte und eigenthümliche Bau des Receptaculum der Marsiliaceen ist bereits von Bischoff ¹⁾ Mettenius ²⁾, und Hanstein ³⁾ eingehend aber nicht erschöpfend untersucht worden. Die folgende Darstellung wird es versuchen, den Bau der Frucht in seinen Hauptzügen als bekannt voraussetzend, die feineren Strukturverhältnisse des die Fruchtschaale zusammensetzenden Gewebes eingehend zu schildern und eine neue Erklärung für eine bereits bekannte, aber verschieden gedeutete Erscheinung zu geben.

Die feste hornartige Schaale der Sporenfrucht ist aus 5 differenten Schichten zusammengesetzt, von denen die Epidermis und die unter derselben liegende aus engen prismatischen Zellen gebildete Schicht stets aus einer Zellenlage besteht, jede der übrigen 3 Schichten aus zwei und mehr Zellenlagen zusammengesetzt ist.

Nach mehrtägigem Liegen der vollkommen reifen Sporenfrucht in Wasser, wird die Fruchtschaale bekanntlich durch das starke Aufschwellen des am ganzen inneren Umfange der Rücken-, Stirn- und Bauchnaht gelegenen Gewebes zu einem

1) G. W. Bischoff „die Rhizocarpeen und Lycopodeen“, Nürnberg 1828 und „Kryptogamische Gewächse.“

2) G. Mettenius „Beiträge zur Kenntniss der Rhizocarpeen“, Frankfurt a. M. 1846.

3) Hanstein „Monatsberichte der Berl. Academie,“ 6. Febr. 1862.

ring- oder wurmförmigen Gallertkörper, in drei Stücke zersprengt: in einen mit dem Fruchstiel in continuirlichem Zusammenhang stehenden, schmalen, knieförmig (bald stärker, bald schwächer, je nach der Form der Frucht) gebogenen, in der Mitte verbreiterten und meist mit zwei Höckern (Zähnen) besetzten Körper, der von dem hinteren Ende der Bauchnaht bis gegen die Mitte des Rückens reicht, und zwei symmetrische Klappen, die in Bauch-, Stirn- und Rückennaht klaffend, sich von jenem schmalen Körper, den wir Rückenbasalstück oder Basidorsalstück nennen wollen, abtrennen. Während in den Klappen jede der 5 gegen einander scharf abgegrenzten Gewebeschichten in der ganzen Ausdehnung keine erhebliche Modification zeigt, treten in dem Basidorsalstück bemerkenswerthe Abänderungen in dem Bau der einzelnen Schichten auf, die wir später näher betrachten wollen, uns jetzt der detaillirten Schilderung der fünf, die beiden Klappen zusammensetzenden Schichten zuwendend.

Untersucht wurde die Histologie der Fruchtschaale folgender Arten: *Marsilia aegyptiaca* Willd. (nicht ganz reif) *M. coromandelina* ABr., *M. Drummondii*, ABr., *M. diffusa* Lepr., *M. distorta* ABr., *M. deflexa* ABr., *M. elata* ABr., *M. erosa* W., *M. gymnocarpa* Lepr., *M. nubica* ABr., (unreif) *M. orientalis*, *M. polycarpa* Hook und Grev., *M. pubescens* Tenore, *M. salvatrix* Hanstein, *M. subterranea* Lepr., *M. uncinata* ABr. und *uncinata* var. *Texana* ABr.

Die äusserste Schicht besteht aus einer mit zwei verschiedenartigen Spaltöffnungen versehenen Epidermis, die in ihrer Ausbildung bei den verschiedenen Arten nicht unbeträchtliche Differenzen aufweist. Die Form der Epidermiszellen scheint von der Behaarung abzuhängen; sind grosse und sehr zahlreiche Haare neben zahlreichen Spaltöffnungen vorhanden, wie bei *M. Drummondii*, *salvatrix*, *elata* und auch *pubescens*, so wird die Oberfläche der Epidermis sehr uneben dadurch, dass zu jeder am Grunde der Epidermiszellen liegenden Spaltöffnung

und zu der Basis jeder Haarstielzelle, die der äusseren Prismenschicht aufsitzt, die Epidermiszellen ihre Aussenwände in einem Bogen senken; die Epidermis erscheint daher wie aus abgerundeten Hügeln zusammengesetzt. Von oben betrachtet sind die Epidermiszellen nahezu isodiametrisch-polygonal, dagegen rechtwinklig zur Oberfläche durchschnitten, in der Mitte zwischen 2 Stomata oder Haarstielzellen, rechteckig, noch einmal so hoch als breit; die die Haarstielzellen umgebenden Epidermiszellen sind durch 2 — 3 je weiter nach unten, um so mehr geneigte Scheidewände septirt. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind nicht viel stärker verdickt als die Seitenwände, nicht cuticularisirt, von einer deutlichen Cuticula überzogen. Während der längsten Zeit ihres Daseins führen die Epidermiszellen Chlorophyll und reichliche Stärke, die später einer braunen, wachsartigen, gerbstoffhaltigen Masse weicht; an der vollkommen reifen Frucht ist die Epidermis stark eingeschrumpft und zum grossen Theil zerstört.

Bei den übrigen untersuchten Arten besitzt die Epidermis eine fast ebene, bei *M. nubica* und *gymnocarpa* vollkommen glatte und stark glänzende Oberfläche. Bei *M. uncinata* und *aegyptiaca* nähern sich die Epidermiszellen in Betreff der Form denen von *M. pubescens*; bei *M. subterranea*, *orientalis*, *deflexa* und *polycarpa* sind die den inneren Wänden parallelen Aussenwände meist beträchtlich stärker verdickt als die seitlichen; die Verdickungsschicht der Aussenwand ist nicht cuticularisirt, eine Cuticula überall vorhanden.

Die Epidermiszellen der *M. nubica* und *gymnocarpa* weichen von denen aller übrigen Arten darin ab, dass die Aussen- und Seitenwände der senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen ausserordentlich stark verdickt (ganz entsprechend der Verdickung bei den *Gasteria*-Arten) und intensiv schwärzlich-rothbraun gefärbt sind; der geringe unverdickte untere Theil der seitlichen Wände reisst bei völliger Reife der Frucht leicht

vom verdickten Theil der Membran ab, woher die ganze Epidermis in Form einer schwarz-glänzenden, knisternden Schaaale sich von der Frucht ablöst.

Bei sämtlichen Arten entwickelt die Epidermis zweierlei Spaltöffnungen, die in Betreff der Form und Grösse von einander mehr oder weniger abweichend, sich dadurch besonders auffallend unterscheiden, dass die meist beträchtlich grösseren, an Zahl geringeren Stomata über einem erweiterten Intercellulargang, einer Athemhöhle gelegen sind, während die kleineren, zahlreicheren, sonst normal ausgebildeten Spaltöffnungen der unter der Epidermis liegenden, lückenlosen Prismenschicht unmittelbar aufliegen; erstere könnte man wahre oder echte (*stomata vera*), letztere, da sie offenbar dem Zweck einer Spaltöffnung nicht oder nur sehr unvollkommen entsprechen, falsche oder unechte Spaltöffnungen (*stomata spuria*) nennen. Im ausgebildeten Zustande sind die Membranen der Schliesszellen soweit verdickt, dass vom Lumen nur an beiden Enden ein länglich dreieckiger, mit grumösem Stoff erfüllter Raum übrig bleibt; der Spalt ist meist sehr eng.

Die echten Spaltöffnungen, meist grösser und gestreckter, fallen vor den unechten kleineren, mehr in die Breite gezogenen und sehr schwach tingirten, durch die dunkelbraune Färbung ihrer Schliesszellen und der sie strahlenartig umgebenden und überwölbenden Epidermiszellen sehr leicht in die Augen.

Was die Vertheilung der Stomata betrifft, so sind die unechten ziemlich gleichmässig über die ganze Schaaalenoberfläche vertheilt, die echten in der nächsten Umgebung des Basidorsalstücks zahlreicher als auf der übrigen Oberfläche vorhanden. Die Athemhöhlen, durch Auseinanderweichen der Zellen beider Prismenschichten entstanden, und je nach der Mächtigkeit dieser länger oder kürzer, münden in die grossen Intercellularräume der 4. Schicht. Ihre nähere Besprechung werden sie bei der Schilderung der Prismenschichten finden.

Die Haare gleichen in ihrem Bau den die Stammepidermis bekleidenden Spreuhaaren¹⁾; die Stielzelle, in eine untere kleinere, lebhaft gelb oder braun gefärbte und obere farblose oder schwach bräunlich tingirte Zelle getheilt, sitzt mit ihrer verbreiterten Basis der äusseren Prismenschicht unmittelbar auf. Bei *M. Drummondii* und *elata* sind die Wände der mittleren und oberen Gliederzellen beträchtlich, bei *M. salvatrix* fast bis zum Schwund des Lumens verdickt, eine sehr deutliche Schichtung zeigend, gegen das Ende des Haares nach aussen mit grossen Warzen und Vorsprüngen bedeckt. Vor der Verdickung ihrer Wände sind die unteren grösseren Gliederzellen der Haare mit Stärkekörnern dicht erfüllt. Die später schwindende Stärkemenge ist so gross, dass nur ein Theil derselben zur Verdickung der Membranen der Haarzellen verbraucht werden kann; wie mir scheint, wird der Ueberschuss der in der Epidermis gebildeten Stärke, hier zeitweilig aufgespeichert, um später zur Verdickung der Zellen der Prismenschichten verbraucht zu werden.

Die zweite und dritte Schicht, letztere die erstere um das $1\frac{1}{2}$ —3-fache an Mächtigkeit überragend, sind aus sehr stark verdickten, unverholzten, prismatischen Zellen zusammengesetzt, deren Längsdurchmesser den Querdurchmesser um das 5—8-fache übertrifft; erstere Schicht besteht durchgängig aus einer einfachen Zellenlage, letztere häufig zum Theil aus getheilten, seltener aus durchgängig getheilten Zellen.

1). Die Spreuhaare der Stammepidermis bestehen aus einer meist getheilten, dunkel gelb- bis braunwandigen, zwischen die Epidermiszellen eingekeilten Stielzelle, und einem priemförmigen aus mehreren cylindrischen, dünnwandigen, hell bis dunkelbraun tingirten Zellen zusammengesetzten Haar, das mit seiner nach dem freien Ende spindelförmig zugespitzten Basalzelle, dem trichterartig erweiterten, gerade abgeschnittenen Rande der Stielzelle rechtwinklig aufsitzt. Die Querscheidewände der grösseren cylindrischen Gliederzellen in der unteren Hälfte des Haares zeigen eine auffallende Bildung, die in gleicher Weise nur bei den Haaren einiger Cyatheaceen vorkommt; der Rand der Scheidewände ist nämlich, analog den Kammerwänden der Ceratiten, wellenförmig gebuchtet, während der mittlere Theil der Scheidewand eben ist.

Vor allen übrigen die Fruchtschaale zusammensetzenden Schichten erregt die obere kleinere Prismenschicht das besondere Interesse des Histiologen durch eine sehr in die Augen fallende Erscheinung, die bisher im Pflanzenreiche anderweitig¹⁾ nicht beobachtet worden: eine helle Lichtlinie in Form eines ziemlich scharf contourirten, farblosen continuirlichen Streifens, der, sämtliche Zellen in der Mitte (oder etwas oberhalb derselben) quer durchschneidend, sich durch die ganze Schicht gleichmässig hinzieht. „Vielleicht“, sagt Mettenius²⁾, „rührt diese Linie von Tüpfelkanälen her, die in sämtlichen Zellen dieser Schicht correspondiren; doch wage ich nicht diese Erklärung als genügend zu betrachten, zumal da ich auf Querschnitten nie Tüpfelkanäle erkennen konnte“. Hanstein³⁾ behauptet, die besagte Prismenschicht bestehe aus zwei Lagen übereinander liegender Zellen, deren „Querwände stark und bis zur Ununterscheidbarkeit verschmolzen zu sein scheinen“, dass somit die helle Linie nur der optische Ausdruck der in einer Linie liegenden Querscheidewände sämtlicher Zellen sei.

In einer späteren Arbeit⁴⁾ kommt Hanstein zu dem Resultat, dass in jenen prismatischen Zellen, an der Stelle wo die Linie sichtbar ist, ein von den primären Membranen umschlossener, in der Mitte perforirter Discus von starkem Lichtbrechungsvermögen die Verdickungsschichten quer durchsetze; von diesem Discus bleibe es zweifelhaft: *„Itaque dubium restat, utrum corpus hoc quod septi speciem prae se ferens cellulas hasce in dimidias partes dividat ab origine duarum cellularum paries transversa, an structurae discrimen quoddam vel corpusculum postea intra cellulae parietes ortum existimandum sit“*. Es bleibt demnach un-

1) Vergl. den Anhang I.

2) a. a. O. S. 26.

3) Monatsberichte der Berliner Academie 1862, Gesamtsitzung vom 6. Febr. S. 109. Anmerkung 2.

4) *Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata*. 1866.

entschieden, ob jene Prismenschicht aus einer oder aus zwei Zellenlagen besteht. Bei *Pilularia* gelang es Hanstein, die Zellen der entsprechenden Schicht durch das Schultz'sche Macerationsverfahren an der Stelle der hellen Linie zerfallen zu machen, woraus er den Schluss zieht, dass die Zellen durch eine früh auftretende Scheidewand getheilt seien; er schliesst die Arbeit mit dem Satze: „*Nec tamen credimus, difficillimam hanc rem nisi cellularum generationibus ac mutationibus a primo receptaculi ortu denuo acuratissime observatis clare perspici posse*“. Bevor wir indessen die Entwicklungsgeschichte jener Prismenschicht uns vorführen, wollen wir die vollkommen ausgebildete Schicht bei verschiedenen *Marsilia* Arten näher betrachten.

In den meisten Fällen verdicken sich die Wände der Prismenzellen so stark, dass vom Lumen nur an beiden Enden (bei *M. deflexa* nur am unteren Ende) ein kleiner, rundlich dreieckiger mit gumösem Inhalt erfüllter Raum übrig bleibt; meist ist das am unteren Ende nachgebliebene Lumen grösser und länger gestreckt als das am oberen Ende befindliche. Bei einigen Arten, z. B. bei *M. uncinata* und bei fast allen Arten im Basidorsalstück, finden sich regelmässig noch kleinere Residua des Lumens in Form kugelig oder ellipsoidischer, ebenfalls mit einer gumösen Substanz erfüllter Räume, die perlschnurartig neben einander gestellt, über die ganze Länge der Zellen gleichmässig vertheilt, oder gewöhnlich in der untern Hälfte zahlreicher auftretend, mit einander nicht selten durch einen feinen Kanal, der mitten durch die Längsaxe der Zellen verläuft, verbunden sind; es ist mit anderen Worten im letzteren Fall das Lumen in der ganzen Länge der Zelle erhalten, aber nicht überall gleich weit, sondern mehrfach eingeschnürt und erweitert. Bei den meisten Arten finden sich bei den bis auf die Enden vollkommen verdickten Zellen solche versprengt, die dicht über und unter der hellen Linie ein kugliges Residuum des Lumens erkennen lassen. Bei *M. Drummondii*, *salvatrix*

und elata ist die stark verdickte Membran der Prismenzellen in sehr zahlreiche, scharf markirte Schichten differenzirt, die an der Stelle der hellen Linie eine geringe Einbiegung erleiden, sich aber continuirlich durch die ganze Länge der Zelle verfolgen lassen.

Ausser der mittleren Lichtlinie, die sich bei sämmtlichen Arten ausnahmslos, bald mehr bald weniger scharf contourirt vorfindet, treten bei *M. uncinata* noch 3 mattere, weniger scharf, gezeichnete Linien auf, eine über zwei unter der mittleren Hauptlinie, von dieser und von einander um etwas mehr als die Breite der Hauptlinie entfernt; in jeder Prismenzelle ist zwischen je zweien dieser Linien ein kugliges Residuum des Lumens erhalten, woher 3 mit den Lichtstreifen alternirende Punktreihen entstehen.

Ein breiter aber matter Lichtstreifen tritt bei *M. deflexa* am äussersten Rande der Prismenschicht, unmittelbar unter der Epidermis auf. Vom Lumen der Zellen ist am oberen Ende nichts erhalten.

Bei *M. distorta* verläuft über und unter dem Hauptstreifen je eine schwächere Lichtlinie.

Bei *M. gymnocarpa* ist das rundliche Lumen am oberen Ende der Prismenzellen nach unten von einer schmalen Lichtlinie umsäumt, woher in der Nähe des oberen Randes der Prismenschicht ein sehr zarter schwach gewellter Lichtstreifen auftritt.

Ihrem Auftreten nach, zumal bei den beiden letztgenannten Arten, können die schwächeren Lichtlinien nicht auf modificirte früh oder spät auftretende Querscheidewände zurückgeführt werden; ferner macht die oben angeführte Thatsache, dass die Schichten verschiedenen Wassergehalts in den Membranen der Prismenzellen von der Lichtlinie nicht unterbrochen werden, die Annahme einer modificirten Querscheidewand in der Mitte der

Prismenzellen ebenfalls unmöglich; dass der mittleren Hauptlinie und den matteren Nebenlinien eine und dieselbe Ursache zu Grunde liege, ist mehr als wahrscheinlich, es bleibt daher nur die Annahme übrig, dass eine Verschiedenheit der Molecularzusammensetzung der Zellenmembran, eine Differenzirung derselben in ungleich grosse Querzonen von verschiedener Dichtigkeit (verschiedenem Wassergehalt) Ursache des Auftretens der Lichtlinie sei. Wahrscheinlich ist die Substanz der Membran an der Stelle der Lichtlinie dichter, wasserärmer. Dafür spricht der Umstand, dass bei *M. Drummondii* in einigen Fällen beim Erwärmen dünner Schnitte in Salpetersäure die sich von einander trennenden Prismenzellen an der Stelle, wo der helle Lichtstreifen die Membran durchsetzt, stärker aufquellen, sich gleichsam mit einem Ringwulst umgeben.

Eine ihrer Natur nach der Lichtlinie vielleicht verwandte Erscheinung bietet das obere Ende der Prismenzellen von *M. aegyptiaca* und *pubescens* dar. Die rundlich dreieckigen Residua des Lumens (im Längsschnitt gesehen) sind nämlich oben und seitlich von einem schmalen, sehr scharf doppelt contourirten, gewöhnlich blassgelb oder bräunlich tingirten Streifen umgeben, dessen Enden an dem unteren Rande des Lumens sich nach innen krümmen. Diese hufeisenförmigen Streifen sind verholzt.

Durch Chlorzinkjod, Jod und Schwefelsäure oder Jodzinkjod wird in vielen Fällen der mittlere Streifen, zumal an seinen Rändern, viel intensiver gefärbt als die übrige Membran; letztere färbt sich stets bei sämtlichen Arten (ebenso bei *Pilularia*) bei Anwendung genannter Reagentien sehr ausgesprochen grau-blau, mag die Membran farblos oder gelb bis gelb-braun tingirt sein, während die Membranen der Zellen der inneren Prismenschicht sich wie gewöhnlich violett oder rein blau färben bis auf die Mittellamelle (die sogenannte primäre Membran), die in den Fällen, wo sehr viel Farbstoff in ihr abgelagert ist,

braun bleibt. Hanstein bezeichnet die Prismenzellen als verholzt. 1)

Auffallender als das Verhalten der beiden Prismenschichten gegen Jod ist das gegen polarisirtes Licht. Die Membranen der kleinen Prismenzellen sind nicht nur in viel höherem Grade anisotrop als die der grösseren (erstere erscheinen ohne Einschaltung einer Gyps- oder Glimmerplatte in sehr lebhaften Farben, etwa blau und gelb zweiter Ordnung, letztere nur in grau-weissem Licht), sondern sie wirken positiv (den cuticularisirten Membranen entsprechend), letztere negativ polarisirend. Ueber das nähere Verhalten zum polarisirten Licht vermag ich keine Angaben zu machen, da ich nicht im Besitze eines vollkommen eingerichteten Polarisationsmikroskopes bin. Die bemerkenswerthe Thatsache mag noch Erwähnung finden, dass der helle Streifen in den meisten Fällen deutlich die complementäre Farbe der übrigen Membran zeigt; dieser Umstand spricht zu Gunsten der Voraussetzung einer Querscheidewand, doch stützt er nicht minder die Annahme einer Verschiedenheit in der Molecularstructur.

Um bei Schilderung der Entwicklungsgeschichte der Gesamtfucht nicht den Gang der Darstellung aufzuhalten, möge die Betrachtung der allmäligen Ausbildung der äusseren Prismenschicht hier Platz finden.

Die Anlage beider Prismenschichten geschieht dadurch, dass die Zellen der unter der Epidermis gelegenen Schicht sich durch zur Oberfläche parallele Wände halbiren. Nach Streckung der Zellen senkrecht zur Oberfläche, theilen sich die Zellen der inneren Schicht durch Querwände, die der äusseren nur durch Längswände. Ueberwiegt bei den Zellen der äusseren Schicht der Längsdurchmesser den Querdurchmesser etwa um das Dreifache, so hat der Zelleninhalt sich in einen sehr dünnen Protoplasmanwandbeleg, Vacuoleflüssigkeit und eine verhältnissmässig sehr grosse Protoplasmanmasse differenzirt, die in den meisten

1) Monatsberichte der Berl. Acad. 1862 S. 109.

Fällen fast genau in der Mitte, seltener mehr dem einen oder dem anderen Ende der Zelle genähert, gelegen ist und den ganzen Querschnitt des Lumens gewöhnlich einnimmt. Diese Protoplasmaklumpen sind wol als Zellkerne aufzufassen; mit ihnen gleichzeitig, häufiger bei Abwesenheit derselben, durchsetzen Protoplasmaplatten oder Stränge horizontal oder geneigt, in der Mitte oder dem einen oder anderen Ende der Zelle genähert, das Lumen, Querscheidewänden nicht unähnlich.

Nachdem die Zellen ihre definitive Länge erreicht, beginnt die Verdickung der Wände an der Stelle der später auftretenden Lichtlinie rascher vorzuschreiten, wodurch das Lumen der Zelle in der Mitte ein wenig verengt wird; zu dieser Zeit sind noch deutliche Reste der Zellkerne, von der Form planconvexer Linsen, an der engen Stelle des Lumens oder dicht unterhalb derselben sichtbar. Bei der ferneren Diczunahme der Wände tritt der mittlere in das Lumen ringartig vorspringende Wulst dadurch mehr hervor, dass unmittelbar über und unter ihm die Membran sich längere Zeit weniger als an den weiter gegen die Enden gelegenen Stellen verdickt. Besonders augenfällig aber wird er dadurch, dass er bereits jetzt das Licht sehr viel stärker als die übrige weniger verdickte Membran bricht. Auf dünnen Längsschnitten erscheinen zu beiden Seiten der Mittel lamelle in dem vorspringenden Theile der Membran helle Lichtpunkte, die mit zunehmender Wanddicke an Ausdehnung und lichtsammelndem Vermögen zunehmen. Die Prismenschicht erscheint um diese Zeit in der Mitte etwa wie von einer aus Milchglasperlen undicht zusammengesetzten Schnur durchzogen. Mit zunehmender Verdickung nähern und vergrössern sich die Lichtpunkte immer mehr und mehr, bis sie schliesslich das Lumen der Zelle verdrängend, zusammenfliessen, oder in selteneren Fällen einen engen Kanal zwischen sich lassen.

Die durch vergleichende Betrachtung des fertigen Zustandes der Prismenschicht gewonnene Ansicht über die Natur der

hellen Linie wird somit durch die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte vollkommen bestätigt.

Die Zellen der inneren Prismenschicht sind meist weniger stark verdickt als die der äusseren; ihr Lumen ist gleichfalls an den Enden am grössesten, in dem übrigen Theil häufig von geschlängeltem Verlauf, mit sehr kleinen Stärkekörnchen und einem gumösen Stoff erfüllt; in selteneren Fällen sind die Wände der Zellen farblos, meist lebhaft braun, braunroth oder hell bis dunkel gelb gefärbt.

Die unter den grösseren Spaltöffnungen gelegenen Lacunen, durch Auseinanderweichen der Zellen kurz vor Anlage der beiden Prismenschichten entstanden, sind von 10—20 Zellen umgeben, deren an die Lacune grenzenden Wände stärker verdickt und dunkler gefärbt zu sein pflegen, als die der Lacune gegenüberliegenden Wände. In der äusseren Prismenschicht nehmen die Zellen in der Umgebung der Lacune an Länge sehr bedeutend ab, sowohl an ihrem oberen als unteren Ende, wodurch einerseits die Oberfläche der äusseren Prismenschicht gegen die Mündung der Lacune trichterartig einsinkt, andererseits die innere Prismenschicht sich kegelförmig erhebt. Die helle Linie wird in der Nähe der Lacune in ihrem Verlauf ebenfalls alterirt: sie biegt sich nach oben gegen die Mündung der Lacune, nahe unter der Spaltöffnung sich verlierend; zwischen nahe benachbarten Lacunen in der Umgebung des Basidorsalstücks, beschreibt die helle Linie daher einen stark gekrümmten Bogen.

Die Gestalt der Lacunen hängt von der Mächtigkeit der Prismenschichten ab; ist diese bedeutend, so sind die Lacunen lang und schmal wie bei *M. Drummondii*, *salvatrix*, *elata*; hat die untere Prismenschicht geringe Höhe, so münden die Lacunen sehr stark trichterartig erweitert in das von zahlreichen und grossen Intercellulargängen durchzogene Gewebe der 4. Schicht, z. B. bei *M. aegyptiaca*, *deflexa*, *subterranea*, *distorta*. Bei *M. Drummondii*, *elata* und *salvatrix* sind die Lacunen häufig mit

einer braunen, gerbstoffhaltigen, harzartigen Substanz theilweise erfüllt. Die Lacunen sind bereits von Bischoff¹⁾, wie es scheint nur auf Querschnitten, von Mettenius²⁾ nur auf Längsschnitten gesehen, aber nicht als solche erkannt worden.

Die Mächtigkeit der beiden Prismenschichten ist nicht in der ganzen Ausdehnung der Fruchtklappen dieselbe. Von dem mittleren Theile der Klappen gegen die Basis, Bauch- und Stirnnaht nimmt die Länge der Zellen der äusseren Schicht sehr allmähig und nur wenig ab, dagegen sinkt sie sehr rasch und um mehr als die Hälfte gegen die Rückennaht, wächst aber gegen den mittleren Theil des Basidorsalstücks, um in der Umgebung der Höcker die beträchtlichsten Dimensionen zu erreichen und dann plötzlich auf die geringe Höhe der entsprechenden Schicht des Basidorsalstücks zu sinken.

Die innere Prismenschicht, in der mittleren Ausdehnung der Klappen von gleicher Mächtigkeit, zeigt gegen Bauch- und Stirnnaht eine geringe Depression, sinkt dagegen rasch und sehr bedeutend gegen das ganze Basidorsalstück und gegen die Rückennaht bis auf das 5- und 6- fache herab.

Die 4-te Schicht ist zum grossen Theil aus einer Lage von mehr oder weniger radial gestreckten Zellen gebildet, deren radiale Wände in ihrem ganzen mittleren Umfange stark nach innen gewölbt und daher von den Nachbarzellen getrennt sind; mit den verbreiterten Enden stehen die Zellen unter sich und mit denen der 3-ten und 5-ten Schicht in fester Verbindung.

1) Bischoff, Kryptogamische Gewächse. Jedenfalls stellt Fig. 51, a. eine Lacune im Querschnitt dar; von B. als Haarinsertionszelle gedeutet; er sagt: „Auf der Oberhaut befindet sich, den Grund der Haare umgebend, ein Kranz von dunklen gefärbten Zellchen (Fig. 51, b), in welchen sie gleichsam eingerenkt waren; nach dem Ablösen der Oberhaut bleibt daselbst zuweilen eine kleine Oeffnung zurück, wodurch jene das Aussehen erhält, als wäre sie mit Spaltöffnungen versehen.“

2) Mettenius, a. a. O. S. 26. „Unter den durchlöchernten Stellen der Epidermis scheinen die Zellen der äusseren Schicht abzusterben und von der inneren Schicht auseinander gedrängt zu werden, die hier alsdann beinahe in unmittelbare Berührung mit der Epidermis kommt.“

Bis auf den eingebauchten, ziemlich stark verdickten Theil ihrer Wände sind die Zellen dünnwandig, in der ersten Zeit der Vegetationsperiode sehr reich an Chlorophyll, später mit Stärke erfüllt, die zuletzt schwindet, um einer braunen, harzartigen, gerbstoffhaltigen Substanz Platz zu machen. Der Längsdurchmesser dieser Zellen kommt bei den meisten Arten dem der kleineren Prismenzellen gleich, bei *M. uncinata* aber erreicht er fast die Länge der grösseren Prismenzellen. Von der Bauchnaht bis in die Nähe der Rückennaht grösstentheils aus einer einzigen und gleichhohen Lage gebildet, findet in der Nähe der Rückennaht eine bedeutende Zunahme der Mächtigkeit dieser Schicht durch Vermehrung der Zellenzahl statt. Die Zellen, ihre regelmässige Form verlierend, bilden in ihrer Vereinigung ein unregelmässiges Schwammparenchym.

Die 5-te Schicht, in der das Leitbündelsystem der Frucht verläuft, besteht aus 2—4 und mehr Lagen dünnwandiger, tangential gestreckter, reichlich Chlorophyll und Stärke führender Zellen, deren Wände in den äusseren Lagen sich im Alter wenig verdicken, in den innersten Lagen die Fähigkeit im Wasser aufzuquellen, erhalten.

Im Basidorsalstück erkennt man die 5, die Klappen zusammensetzenden Schichten zum Theil unverändert, zum Theil mehr oder weniger modificirt wieder; sie gehen alle unmittelbar in die entsprechenden Schichten der Klappen über, sich denselben ohne scharfe Grenze anschliessend. Zu diesen 5 Schichten treten aber noch Gewebe von ganz abweichendem Bau, die sich zwischen zwei Schichten oder in eine hineinschieben, wodurch der Bau ein sehr complicirter und von dem der Klappen wesentlich abweichender wird.

Ganz unverändert finden wir nur die äussere Prismenschicht wieder, die nach aussen im dorsalen Theil von der Epidermis bedeckt, im basalen Theil mit dem Gewebe des stark verbreiterten Fruchstielendes, das meist zum Rücken hin in einen

deutlichen Höcker ausgeht, innig verwachsen ist. Die einzelnen Zellen sind kürzer und schmaler als die entsprechenden der Klappen und vor letzteren dadurch ausgezeichnet, dass ihr Lumen meistens durch die ganze Länge der Zellen in Form rosenkranzförmig angeordneter Hohlkugeln erhalten ist.

An zwei Stellen ist diese Schicht perforirt: mitten unter dem untern Höcker, um das aus dem Fruchtsiel kommende in dem untern Höcker hinaufsteigende und dann spitzwinklig umbiegende Leitbündel in's Innere der Frucht treten zu lassen, und wenig oberhalb dieser Stelle, um einem Luftgang, der durch Zusammenfließen der Lacunen des Fruchtsiels entsteht, den Eintritt in einen bald näher zu beschreibenden Raum zu gestatten.

Der Fruchtsiel stimmt in seinem Bau mit dem petiolus des sterilen Blattes in Bezug auf das Leitbündelgewebe vollkommen überein; das Grundgewebe weicht insofern ab, als in der oberen Hälfte das Sclerenchym reichlicher auftritt und die Lacunen nur auf der dem Rücken entsprechenden Seite vorhanden sind. Je weiter nach oben, um so kleiner und spärlicher werdend, durchziehen die Lacunen den Höcker, dem Leitbündel gleich eine starke knieförmige Biegung beschreibend, um zum Theil blind zu endigen, zum Theil miteinander verschmelzend in die besagte Oeffnung der äusseren Prismenschicht zu münden.

Die Epidermis, unmittelbar in die Oberhaut des Fruchtsiels und in die der Klappen sich fortsetzend, bildet in der Nähe der Fruchtsielanschwellung (des unteren Höckers) durch Wucherung einen Stachel, den sogen. obern Höcker oder Zahn. Dass letzterer nur ein Epidermoidalgebilde, ist leicht durch die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte zu constatiren, geht aber auch aus der Betrachtung des fertigen Zustandes hervor, da die mehrzelligen Stiele der Spreuhaare (bei *M. Drummondii*, *salvatrix*, *elata*) das Gewebe des Höckers durchsetzend, bis auf die Oberfläche der Prismenschicht reichen.

Unter dem oberen und zum kleineren Theil unter dem un-

teren Höcker, unmittelbar unter der äusseren Prismenschicht, befindet sich ein von parenchymatischem Gewebe eingenommener Raum von linsenförmiger Gestalt, der gegen das Innere der Frucht durch eine uhrglasartig gewölbte Doppelschicht prismatischer Zellen abgeschlossen ist, deren Rand an der Stelle, welche der Einmündungsstelle der Fruchtsstiellacunen in den linsenförmigen Raum gerade gegenüber liegt, einen halbkreisförmigen Ausschnitt besitzt, um einen den dorsalen Theil der Länge nach durchziehenden Gewebestrang durchtreten zu lassen. Die obere Lage jener Doppelschicht, aus Prismenzellen gebildet, die in jeder Beziehung denen der äusseren Prismenschicht gleichen, legt sich mit ihrem ganzen Randumfang, soweit er nicht ausgeschnitten ist, unmittelbar der äusseren Prismenschicht an, diese dicht unterhalb der Einmündungsstelle der Fruchtsstiellacune schneidend. Die untere, gleichfalls aus Prismenzellen zusammengesetzte Lage ist die directe Fortsetzung der inneren Prismenschicht. Mettenius ¹⁾ hat die ganze Doppelschicht als eine einfache und directe Fortsetzung der inneren Prismenschicht der Fruchtschaale aufgefasst.

Das den linsenförmigen Raum erfüllende Parenchym besteht zum grössten Theil aus sehr dünnwandigen, verholzten, schmutzig-gelb tingirten, inhaltsfreien, nahezu isodiametrischen Zellen, welche den mittleren und unteren Theil des Raumes einnehmen; die unter dem unteren Höcker gelegene Partie besteht in der oberen kleineren Hälfte aus sehr dickwandigen, farblosen und unverholzten Zellen, in der unteren grösseren Hälfte aus ziemlich stark verdickten, verholzten, braunwandigen Zellen. Das unverholzte Gewebe schliesst den die Prismenschicht durchbohrenden Luftgang ab. Die obere mittlere Partie, unter dem oberen Höcker gelegen, ist aus länglichen, dünnwandigen, verholzten Zellen zusammengesetzt, deren Längsaxen gegen die

1) a. a. O. S. 26.

Oberfläche unter einem Winkel von 45° geneigt sind. Der übrige, unter dem oberen Höcker gelegene Theil ist von einem sehr zarten kleinzelligen Lückenparenchym eingenommen, das auseinanderweichend eine ziemlich grosse Lacune einschliesst, in die von 3 Seiten her, namentlich von oben und unten, die Enden der langen schmalen Zellen des Lückenparenchyms papillenartig hineinragen; von der 4. Seite mündet in diese Lacune ein quergegliederter, von Interzellulargängen durchsetzter Gewebestrang, der den dorsalen Theil des Basidorsalstückes der Länge nach durchzieht.

Dieser Strang, im Querschnitt von quadratischer oder rechteckiger Gestalt, ist aus zwei über einander liegenden Lagen prismatischer, inhaltfreier, meist dunkelwandiger Zellen gebildet, deren Längsdurchmesser den Querdurchmesser um das Zweibis Dreifache übertrifft.

Die ziemlich gleichmässig verdickten, dunkelbraun tingirten Zellen der unteren Lage sind in der Richtung der Rückenoberfläche gestreckt. Die Zellen der oberen Lage, an ihren Enden dachartig zugespitzt und gestutzt, sind schräg aufgerichtet, mit ihren oberen Enden stark der Basis zugeneigt; ihre Längswände sind äusserst dünn, die zugespitzt gestutzten Querwände dagegen beträchtlich verdickt und dunkel rothbraun gefärbt. Im Querschnitt des Stranges stehen in jeder Lage je 5 — 10 Zellen neben einander. An beiden Enden der Zellen der oberen Lage befinden sich zu beiden Seiten der dachartigen Zuspitzung Interzellulargänge. Die stark verdickten, gelbbraun gefärbten, kurzen, prismatischen Zellen, welche den Strang oben in zweifacher, von den Seiten und unten in mehrfacher Schicht umgeben, ihre Längsachsen rechtwinklig zur Strangoberfläche stellend, schliessen sich seitlich der inneren Prismenschicht der Fruchtklappen eng an.

In dem basalen Theil des Basidorsalstückes besteht die der inneren Prismenschicht entsprechende Gewebelage aus Zellen,

die mehr kurzen Spindeln als Prismen gleichen und die ohne scharfe Grenze sich dem aus ziemlich stark verdickten Zellen gebildeten Schwammparenchym anlegen; letzteres geht allmählig in die der fünften Schicht entsprechende Gewebelage über, die wiederum nicht scharf gegen das gallertbildende Gewebe abgegrenzt ist. In dem dorsalen und namentlich im mittleren Theil des Basidorsalstücks erreicht das Schwammparenchym eine bedeutende Mächtigkeit und ist gleichfalls gegen die 5. Schicht, wie diese gegen das Gallertgewebe nicht deutlich abgesetzt. — In dem Bau des Basidorsalstücks stimmt die kugelige, höckerlose Frucht der *M. polycarpa* (abgesehen von dem Mangel der Höcker) mit den Früchten der übrigen untersuchten Arten in allen wesentlichen Punkten überein.

Das den Gallertring bildende Gewebe ist von Hanstein ¹⁾ hinlänglich untersucht worden; ich stimme mit der Auffassung des genannten Forschers überein, dass die gallertbildende Substanz Zelleninhalt und nicht Membran ist, wie Hofmeister ²⁾ behauptet, denn in früheren Stadien der Entwicklung findet man zahlreiche Stärkekörner in der bereits gallertartig aufschwellenden Substanz bis an die primäre Membran der Zelle zerstreut.

Das in die Frucht tretende Leitbündel, an der Durchtrittsstelle durch die beiden Prismenschichten auf $\frac{1}{4}$ seines früheren Querdurchmessers eingeschnürt, nimmt im Inneren der Frucht sehr rasch an Umfang zu, macht gleich nach dem Eintritt eine knieförmige Biegung zur Basis des oberen Höckers hin und verläuft dann der Oberfläche des Rückens parallel, in der 5. Schicht bis gegen die Spitze der Frucht, nach beiden Seiten alternirende Zweige abgebend, die dem Laufe der Sori entsprechend, rechtwinklig zur Bauchnaht herabsteigen und etwa in der halben Höhe zwischen Rücken und Bauchnaht

1) Monatsber. der Berl. Acad. — October, 62. S. 110 u. 111.

2) Hofmeister, „Lehre von der Pflanzenzelle,“ S. 215.

sich gabeln. Im Winkel der Gabeläste oder etwas über demselben, meist aber von einem der Gabeläste selbst, entspringt ein schwächerer Leitbündelzweig, der sich in die Placenta des Sorus begiebt, hier in zwei ungleich lange Zweige sich spaltend, von denen der längere nach unten, der kürzere nach oben, dicht unter der sporangientragenden Oberfläche der Placenta verläuft, an den Enden letzterer erlöschend. Die Aeste je zweier Gabeln, einander genähert, verlaufen der Abgangstelle der Placenta gegenüber, nicht selten mit einander durch Queranastomosen verbunden. Zuweilen theilen sich einige Gabeläste dichotomisch. An der Bauch- und Stirnnaht verschmelzen sämtliche Zweigenden durch eine Randanastomose. In Betreff ihrer Zusammensetzung gleichen die Leitbündel in der Frucht in jeder Beziehung denen der sterilen Blätter; je dünner die Zweige werden, um so mehr schwinden die Tracheiden; in den dünnsten Zweigen und Randanastomosen ist der Xylemtheil nur durch Netzzellen vertreten. Die Leitbündel sind bis auf die letzten Zweige und Anastomosen, auch die kleinsten, von einer deutlichen, braunwandigen gerbstoffreichen Schutzscheide umgeben.

Die 4 Klappen der Frucht von *Pilularia globulifera* entsprechen in ihrem inneren Bau fast genau denen der *Marsilia*-Frucht. Die stark behaarte Epidermis hat die grösste Aehnlichkeit mit der von *M. pubescens* oder *Drummondii*. Die unechten Spaltöffnungen sind mehr als um die Hälfte kleiner als die echten. Die Zellen der Prismenschichten, namentlich der inneren sind verhältnissmässig breiter und kürzer als die entsprechenden der *Marsilia*. In der äusseren Prismenschicht ist die schmalere helle Lichtlinie schärfer contourirt; ausser den verhältnissmässig sehr grossen dreieckigen Räumen an den Enden der Zellen ist vom Lumen nie etwas erhalten. Die vierte Schicht ist aus dünnwan-

digen, weniger regelmässigen Zellen zusammengesetzt, die im Alter theilweise collabiren und unkenntlich werden. Die Athemhöhlen sind verhältnissmässig sehr breit; der Querdurchmesser ihrer inneren Mündung kommt fast der Länge der inneren Prismenzellen gleich.

Bei *Pilularia minuta* fehlt die der vierten Schicht entsprechende Zellenlage. Die Epidermis, mit Spaltöffnungen versehen, unter denen sich Athemhöhlen befinden, ist aus sehr ungleich grossen Zellen zusammengesetzt: kleinen tafelförmigen und grossen würfelförmigen. Letztere nocheinmal so hoch als erstere, sind derartig vertheilt, dass die Oberfläche ziemlich regelmässig genetzt-grubig erscheint. Die Zellen der Prismenschichten sind etwa nur 2mal so lang als breit; die helle Linie ist äusserst scharf gezeichnet.

Bei *P. globulifera* ist derjenige Theil der Fruchtschaale, welchem der Fruchtsiel mit seinem stark verdickten Ende angewachsen ist, nabelartig vertieft; an einer Stelle des Nabelrandes (wegen mangelhaften Materials weiss ich die Lage jener Stelle nicht näher zu bezeichnen) springt die äussere Prismenschicht stark kuppelartig gewölbt nach aussen vor; an dieser Stelle besitzt sie die geringste Mächtigkeit (etwa halb so hoch als in der Mitte der Fruchtklappen); in der nabelförmigen Vertiefung nimmt die Mächtigkeit der äusseren Prismenschicht wenig, die der inneren Prismenschicht dagegen ausserordentlich stark zu (letztere ist hier etwa doppelt so hoch als in der Mitte der Fruchtklappen). In der Nähe der kuppelartigen Erhebung, die vielleicht dem zwischen den beiden Höckern oder unter dem oberen Höcker gelegenen Theile der Marsiliafrucht entspricht, erreicht die äussere Prismenschicht ihre bedeutendste Mächtigkeit und finden sich hier die zahlreichsten Athemhöhlen (wie bei *Marsilia*.) An der Fruchtsielnaht zeigt die Epidermis deutliche Wucherungen. Das Leitbündel tritt, gerade verlaufend und senkrecht die Prismenschichten durchbrechend, in's Innere der

Frucht. Eine Duplicatur der äusseren Prismenschicht oberhalb der Eintrittsstelle des Leitbündels ist nicht vorhanden.

Bei *Pilularia minuta*, deren Frucht eine symmetrische Gestalt besitzt und bekanntlich in zwei Klappen aufspringt, erfährt das Leitbündel, vor dem Eintritt in die Frucht eine sanfte, knieförmige Knickung und biegt sich nach dem Durchtritt durch die Prismenschicht, fast rechtwinklig gegen den Rücken der Frucht hin, entsprechend dem Leitbündel der Marsiliafrucht.

An der Durchtrittsstelle des Leitbündels wölben sich die Prismenschichten uhrglasartig nach innen, doch findet keine Duplicatur der Schichten wie bei *Marsilia* statt. Die schwach nabelförmige Vertiefung, die dadurch an der Oberfläche der Prismenschichten entsteht, ist von einem parenchymatischen Gewebe ausgefüllt, das über der Eintrittsstelle des Leitbündels sich zu einem sanften Hügel erhebt, der offenbar dem unteren Höcker der Marsiliafrucht entspricht.

Entwicklungsgeschichte der Sporenfrucht.

(Anlage und Ausbildung des Fruchthalters, der Sori, Sporangien und Sporen).

Zu welcher Zeit die Anlage der Sporenfrucht stattfindet, ob vor oder nach dem Auftreten der 4-theiligen Lamina des sterilen Theiles, ist mir mit Sicherheit zu ermitteln nicht gelungen. Die ausserordentlich starke Behaarung bei *M. elata*, *Drummondii* und *salvatrix* macht das Unterscheiden der fertilen von den sterilen Blättern in den ersten Stadien der Entwicklung, auch bei Anwendung starker Lupenvergrößerung, unmöglich; oder man müsste zahlreiche Stammspitzen opfern, um sie mikroskopisch zu durchmustern, von welcher Arbeit ich wegen Mangels an Material abzustehen gezwungen war. Ferner wird die Entscheidung der angeregten Frage dadurch noch wesentlich

erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht, dass bei *M. elata* und *Drummondii* (von *M. salvatrix*, die sehr spärlich fructificirt, habe ich überhaupt nur wenige Früchte untersuchen können) sehr oft 2—3 sterile Theile neben ebenso vielen oder mehr fertilen an einem Stiel hervorsprossen. Aus den Grösseverhältnissen des fertilen zum sterilen Theile scheint hervorzugehen, dass die Anlage des ersteren nach dem Auftreten der Lamina stattfindet.

In dem frühesten von mir gesehenen Stadium hatte der fertile Theil, der Form nach einem Gemshorn vergleichbar, die Länge von fast 1 Mm. (über die Krümmung gemessen); ganz verdeckt von Haaren des petiolus, sitzt er der Aussenseite des letzteren etwa 1 Mm. unterhalb der Lamina an, unter einem Winkel von etwa 45° abstehend. Mit Zunahme der Länge wächst die Krümmung des Hörnchens und das Endstück desselben, etwa 0,5 Mm. von der Spitze, breiter werdend (in Richtung der Ebene, die den geraden und gekrümmten Theil der Länge nach durchschneidet), setzt sich an der convexen Fläche, der Bauchseite, gegen den übrigen Theil sanft, doch deutlich ab; es findet hiermit die Differenzirung in Fruchtsiel und Fruchtanlage statt. Im unteren Theil des Fruchtsiels sind im centralen Leitbündel die ersten Schraubenzellen bereits sichtbar, im oberen Theil bis in die Basis der Fruchtanlage ist nur das Procambium des Leitbündels vorhanden; im peripherischen Theile des Grundgewebes markiren sich mit Luft erfüllte Intercellulargänge, (die sich später zu Lacunen ausdehnen), welche bei durchfallendem Lichte als schwarze, dicke Linien erscheinend, nicht ganz so weit als das Procambium des Leitbündels hinaufreichen.

Der Stiel an seiner oberen Seite im Wachsthum gefördert, krümmt sich noch stärker, bis die Längsaxe der jungen Frucht den geraden Theil des Fruchtsiels unter einem rechten Winkel schneidet; die Frucht hat an der Basis an Breite zugenommen, ist in Folge dessen schärfer gegen den Stiel abgesetzt und hat sich am Ende scharf aufwärts gekrümmt, wodurch der Rücken

concau, der Bauch stärker convex geworden ist; ersterer nach den Seiten hin stärker gerundet, ist an seiner Basis mit deutlichen Haaren besetzt, die gegen die Mitte und nach den Seiten hin rasch an Länge abnehmen, um gegen die Spitze auf kleine Papillen herabzusinken.

Der von der Basis zur Spitze stark convexe Bauch, mit den Seitenflächen fast unter einem rechten Winkel zusammenstossend, zeigt in seiner ganzen Ausdehnung in zwei Reihen gestellte, von der Basis zur Spitze kleiner werdende, alternirende Grübchen oder trichterartige Einsenkungen, die der Zahl der später auftretenden Sori entsprechend, wie diese in acropetaler Folge auftreten; im optischen Längsschnitt erscheint der Bauchrand gekerbt; von der Basis jeder Kerbe gehen zwei kurze zum Rücken divergirende Linien aus. Der Querschnitt hat die Form einer Fläche, die von einer breit hufeisenförmigen Linie umgrenzt, an ihrem grade abgeschnittenen Rande zwei Einkerbungen zeigt. Das dem Rücken genäherte Leitbündel, bis gegen die Spitze der Frucht reichend, lässt bis gegen die Mitte der Frucht bereits Schraubenzellen erkennen; in gleichem Maasse sind die Intercellulargänge, an Ausdehnung zunehmend, weiter vorgedrungen, besonders im Rücken.

Um diese Zeit hört die (zweischneidige?) Scheitelzelle auf, sich durch abwechselnd geneigte Wände zu theilen. Die Anordnung der Zellen in der ganzen Frucht ist eine sehr regelmässige und einfache: sie erscheint abgesehen von dem Leitbündel und dem ihm von der Bauchseite angrenzenden centralen Gewebe, aus Querscheiben zusammengesetzt, die durch radiale und zur Oberfläche parallele Wände in Würfel oder rechteckige Parallelepipeden getheilt sind; in dem Endstück der Frucht sind die Querscheiben (Segmente) gegen die Längsaxe geneigt und durch weniger zahlreiche radiale und tangential Wände getheilt.

Es beginnt nun die concave Seite des Fruchtsstiels sich zu

strecken, wodurch die Spitze der Frucht von dem geraden Theil des Fruchtsstiels, den sie bisher fast berührte, entfernt wird; die concave Firste des Rückens wird gerade; die Haarbildung schreitet vom Rücken und der Basis zur Bauchkante und Spitze vor. Vom Leitbündel zweigen sich, unter einem spitzen Winkel abgehend, in acropetaler Folge, nach beiden Seiten Procambiumstränge ab, die im Rücken schräg von hinten nach vorn verlaufen und dann an den Seiten senkrecht zur Bauchkante in der Richtung der Einkerbungen letzterer herabsteigen, in der mittleren Entfernung zwischen Rücken- und Bauchwand sich gabelnd. Fast gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Procambiumstränge findet innerhalb derselben und genau hinter ihnen die Anlage der Sori statt, dadurch, dass je 6—8 (in selteneren Fällen 9—10) in einer Längsreihe gelegene Zellen, — die sich vor den benachbarten durch ihre Grösse und besonders dadurch auszeichnen, dass sie sich nicht durch radiale und tangetiale, sondern radialschiefe Wände (ganz in der Art einer dreiseitigen Scheitelzelle) theilen, — ihre nach innen gelegenen Wände abrundend, sich von den angrenzenden Zellen trennen. Die oberste der 6—8 Zellen wölbt ihre Wand auch nach oben, die unterste auch nach unten, und von ihr aus bis zu der trichterartigen Einsenkung der Bauchfläche bildet sich durch Auseinanderweichen der Zellen ein sehr enger Intercellulargang, ein Canal, der in das Grübchen mündend, eine offene Communication zwischen der Aussenwelt und dem Hohlraum herstellt, welcher zwischen den 6—8 Zellen und dem von demselben nach innen gelegenen Gewebe entstanden ist; möge der Canal Soruscanal heissen. Die ihn umgebenden Zellen, im Querschnitt rosettenartig angeordnet, sind durch eine rosenrothe Färbung ausgezeichnet.

Mit der Anlage der Sori ist zugleich der erste Schritt zur Makrosporangienbildung gethan, da sich in jedem Sorus soviel Makrosporangien ausbilden als Vegetationspunkte, d. h. durch abwechselnd geneigte Wände (nach Art der dreiseitigen Scheitel-

zellen) sich theilende Zellen auftreten; diese bilden aber zuvor noch denjenigen Theil der Placenta, welchem die Makro- und Mikrosporangien aufsitzen.

Betrachten wir zur genaueren Orientirung die nach den drei Richtungen des Raumes geführten Schnitte durch die Frucht im eben geschilderten Entwicklungsstadium, und bezeichnen wir, um auch in der Folge uns kürzerer Ausdrücke bedienen zu können, den Schnitt, welcher die Frucht der Länge nach halbirend, mit der Rücken- und Bauchmittellinie zusammenfällt, als Medianschnitt; den Schnitt, welcher rechtwinklig zu jenem steht und ebenfalls die Frucht der Länge nach theilt, als Längenschnitt, und endlich den Schnitt, der rechtwinklig zu beiden vorhergehenden die Frucht quer durchschneidet, als Querschnitt.

Auf dem Medianschnitt gleichen die von einander durch 4 Zellenreihen getrennten, von der Basis zur Spitze der Frucht an Grösse abnehmenden Sori, länglichen, an ihrem dorsalen Ende gerundeten, am ventralen Ende zugespitzten, in einen engen Canal auslaufenden Schläuchen, die in 6—8 etwas gerundet quadratische Fächer getheilt zu sein scheinen.

Der Querschnitt zeigt in der unteren Hälfte, innerhalb der vom Rücken herabsteigenden Leitbündeläste, parallel den Seiten der Frucht, dunkle scharf markirte Linien (Intercellulargänge), die unten auf der halben Höhe zwischen Rücken- und Bauchfläche an der inneren Seite der Leitbündeläste entspringend, sich in einem scharfen kurzen Bogen gegen einander krümmen, dann einander parallel, durch 4 neben einander verlaufende Zellenreihen von einander getrennt, gerade herabsteigen, darauf ein wenig divergiren und dann scharf umbiegen, um convergirend in die Vertiefungen der Bauchfläche zu münden; zwischen diesen Intercellulargängen (in ihrem ganzen oberen Verlaufe bis zur letzten scharfen Biegung) und den Leitbündelästen liegen die 6—8 durch abwechselnd geneigte Wände getheilten Zellen.

Der Längenschnitt (näher der Bauch- als Rückenfläche geführt), zeigt eine Differenzirung des Gewebes in eine mittlere aus 4 nebeneinander liegenden farblosen oder bleichröthlichen Zellschichten zusammengesetzte, gegen Spitze und Basis der Frucht sich verlierende Partie und zwei seitliche, aus je 6 Zellenlagen gebildete Schichten, die durch geringen Chlorophyllgehalt grünlich erscheinen; während die Zellen der 4 mittleren Lagen unregelmässig quadratisch oder polygonal sind, zeigen die der seitlichen Partien eine sehr regelmässige Anordnung in Reihen, die der Oberfläche parallel und zu ihr senkrecht verlaufen. Die Zellen der 4 äussersten Lagen sind fast regelmässig quadratisch und nahezu gleich gross; aus der äussersten dieser Lagen bildet sich die Epidermis, aus der nächstfolgenden gehen die beiden Prismenschichten hervor, aus der dritten bildet sich die aus dem eigenthümlichen Lückenparenchym gebildete vierte Schicht der Fruchtschaale, aus der 4-ten die innerste Parenchym-schicht, in welcher die Leitbündel verlaufen. Gewisse Zellen der fünften und sechsten Schicht werden zu Mutterzellen des Procambiums der Leitbündel und durch ihre Grösse vor den übrigen auffallende Zellen der 6-ten Schicht, (die 6–8 Vegetationspunkte), zwischen je 2 Procambiumbündeln gelegen, trennen sich, ihre nach innen gelegenen Wände abrundend, von den angrenzenden Zellen des mittleren Gewebes, sich durch von innen nach aussen convergirende Wände theilend.

Der weitere Fortschritt in der Entwicklung macht sich äusserlich, abgesehen von der Grössezunahme, dadurch kenntlich, dass die Spitze der Frucht durch Streckung der inneren, concaven Seite des Fruchtstiels immer mehr und mehr von dem geraden Theil des letzteren entfernt wird. Der bisher gerade Rücken der Frucht wölbt sich sehr stark von der Basis zur Spitze, die Bauchfläche dagegen wird gerade und biegt sich nur an der äussersten Spitze und Basis aufwärts, gegen den Rücken hin. Die Gesamtoberfläche bedeckt sich mit Haaren, von denen

die an der Spitze und auf der Bauchfläche gelegenen als kleine Papillen hervorragen.

Die Veränderungen im Innern der Frucht sind folgende. Das bis zur Spitze der Frucht Schraubenzellen führende Leitbündel hat kurz vor der Basis der Frucht eine sanfte Knickung erfahren, die mit der fortschreitenden Aufrichtung der Frucht zunimmt; die mit Luft erfüllten Intercellulargänge oberhalb des Leitbündels, im Rücken der Frucht, haben an Ausdehnung kaum gewonnen, dagegen haben sich die Sori bedeutend vergrössert. Die je 6—8 Vegetationspunkte in denselben — ein wenig auseinander gerückt, und nicht selten ihre Wachstumsaxe nach rechts oder links neigend (in der Ebene des Längsschnitts) — haben ihre nach innen blickenden Wände nach allen Seiten stark gewölbt und das vierschichtige mittlere Gewebe vor sich hergetrieben, gleichsam ausgehöhlt. Letzteres hat sich nämlich in 2 aus je 2 dicht aneinander liegenden Zellenlagen zusammengesetzte Schichten differenzirt, die in dem Maasse als die von aussen her an sie grenzenden Reihen der je 6—8 Vegetationspunkte nach innen vordringen, sich einfallen und dadurch theilweise von einander trennen; jede Falte, nach innen rund gewölbt, umspannt, ähnlich einem aus 2 Lagen von Quadern zusammengesetzten Tonnengewölbe, die Reihe der 6—8 Vegetationspunkte. In letzterem haben sich die Segmentzellen durch den Segmentwänden parallele, radiale und tangentielle Wände getheilt, welche letzteren die Segmentzellen in eine innere kleinere und äussere grössere Hälfte zerlegen. In der verkehrt dreiseitig-pyramidalen (kugeltetraëdrischen) Scheitelzelle, die bisher durch zur Längsaxe geneigte Wände fortwährend neue Segmentzellen gebildet, tritt jetzt eine zur gewölbten Scheitelfläche parallele Scheidewand auf. Hiemit ist die Anlage des sporenbildenden Theiles des Makrosporangiums bezeichnet.

Um dieselbe Zeit erfolgt die Anlage der Mikrosporangien dadurch, dass die Zellen der äussersten Lage desjenigen Gewe-

bes, welches durch tangentiale und radiale Theilungen der ersten Segmentzellen der (6 — 8) Vegetationspunkte hervorgegangen, papillenartig auswachsen. Die in den ersten Segmentzellen der 6 — 8 über einander liegenden Vegetationspunkte durch die erste tangentiale Wand abgeschnittenen inneren, kleineren Zellen bilden durch rasch auf einander folgende Theilungen ein kleinzelliges Gewebe, dessen Zellen, sich in der Richtung der Sorus-Längsaxe streckend, ein Procambiumbündel herstellen, das durch eine schief aufsteigende Queranastomose mit dem nächstliegenden Gabelzweig des zur Bauchkante herabsteigenden Leitbündelastes, oder mit diesem selbst kurz über der Gabelungsstelle in Verbindung tritt; dieses geschieht zu einer Zeit, wo in den Gabelzweigen bereits die ersten Schraubenzellen vorhanden sind.

Verfolgen wir, einstweilen von den Veränderungen des äusseren, die Fruchtschaale zusammensetzenden Gewebes absehend, die weitere Entwicklung der Sori.

Nachdem in den Makrosporangien die der gewölbten Scheitelfläche parallele Wand aufgetreten, theilen sich die drei letztgebildeten Segmentzellen (die im optischen Längsschnitt des Sporangiums gesehen, nach aussen sehr viel breiter als nach innen sind) durch eine der unteren Segmentwand parallele Wand in eine untere (im optischen Längsschnitt gesehen), nahezu rechteckige und obere dreieckige Zelle. Beide theilen sich durch zu den Segmentwänden senkrecht stehende Wände in radialer und tangentialer Richtung; während die Tochterzellen der oberen Zelle an der Bildung der Sporangienwand participiren, wirken die der unteren bei der Bildung des kurzen Sporangienstieles mit, der zum grösseren Theil aus den Zellen des vorletzten Segmentumlaufes hervorgeht.

Die tetraëdrische (centrale) Zelle theilt sich nach der Art einer dreiseitigen Scheitelzelle durch drei successive auftretende Wände in 3 dreiseitig-tafelförmige und eine tetraëdrische Zelle, welche letztere sich schliesslich noch durch eine der Scheitel-

fläche parallele Wand theilt: in eine obere tafelförmige und untere tetraëdrische Zelle, die sogenannte Centralzelle, aus der durch successive Zweitheilung die Sporenmutterzellen hervorgehen. Mittlerweile haben in der äusseren, planconvexen, den Scheitel des Sporangiums einnehmenden Zelle mehrfache Theilungen statt gehabt; fast gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Scheidewand in der tetraëdrischen Zelle, oder etwas später, tritt eine zur Oberfläche senkrechte Wand auf und theilt die Zelle in zwei nahezu gleich grosse Tochterzellen, die durch eine zur vorigen senkrechte Wand halbirt werden. Darauf erscheinen (im optischen Längsschnitt gesehen), bald aufeinander folgend, rechts und links von der ersten Theilungswand zwei Scheidewände, jede der 4 Tochterzellen nahezu halbirend, und dann zu beiden Seiten der zweiten Theilungswand gleichfalls je eine Scheidewand, so dass nunmehr die planconvexe Zelle in 16 Tochterzellen zerfallen ist. Mit diesen letzten Theilungen fast gleichzeitig treten in den 4 tafelförmigen die Centralzelle unmittelbar umgebenden Zellen, diese halbirend, Scheidewände auf, senkrecht zu den Flächen der tetraëdrischen Centralzelle.

Die Theilungen innerhalb der Centralzelle finden in folgender Weise statt. Die zuerst auftretende Scheidewand, mit der Längsaxe des Sporangiums nahezu zusammenfallend, halbirt die Centralzelle, sie in ihrer Spitze und Mittellinie der Grundfläche schneidend; die nächstfolgende, mit der ersten sich rechtwinklich kreuzend und der Längsaxe des Sporangiums parallel, halbirt jede der beiden Tochterzellen. Die vier Tochterzellen theilen sich nun, aber nicht immer gleichzeitig, sondern gewöhnlich je 2 zu gleicher Zeit, durch Wände, welche die beiden vorhergehenden, mithin auch die Längsaxe des Sporangiums, rechtwinklig schneiden. Die Aussenwände der nunmehr 8 Tochterzellen wölben sich ein wenig nach aussen. Um diese Zeit theilen sich die Zellen der die Centralzelle umgebenden Schicht durch tangentielle (den Flächen des Tetraëders parallele) Wände, wodurch die gesammte

Sporangienwand dreischichtig wird; in mehreren Fällen finde in der dem Sporangienstiel zugekehrten Hälfte der innersten Schicht nochmals eine tangentielle Theilung statt, so dass die Sporangienwand hier 4-schichtig wird.

Von den 8 durch successive Zweitheilung entstandenen Tochterzellen der Centralzelle theilen sich zuerst die 4 unteren (dem Sporangienstiel zugekehrten), jede durch eine gegen die erste Halbirungswand nach oben ein wenig geneigte Wand; bald darauf halbiren sich die oberen 4 Zellen in entsprechender Weise und alle 16 Tochterzellen wölben sodann ihre Aussenwände beträchtlich nach aussen. In einigen Fällen scheinen die 4 oberen Zellen ungetheilt zu bleiben; es rücken dann die 4 äusseren von den 8 unteren Zellen, je zwei auf jeder Seite nach oben, so dass im optischen Längsschnitt des Sporangiums 6 Zellen zu einem regelmässigen gestreckten Sechseck angeordnet erscheinen, dessen längste Diagonale rechtwinklig zur Längsaxe des Sporangiums steht. Ob die 4 oberen Zellen sich noch nachträglich theilen oder nicht, ist mir nicht gelungen mit Sicherheit zu ermitteln. Wahrscheinlich theilen sie sich, da in den meisten Fällen 16 Makrosporenmutterzellen, in den Mikrosporangien stets 16 Sporenmutterzellen gefunden wurden, und in einem so wichtigen Punkte gewiss Einheit vorausgesetzt werden darf.

Die zweitinnere Schicht der Sporangienwand trennt sich nun von der äussersten zum grössten Theil ab, ihre Zellen collabiren und werden wie die der innersten Schicht resorbirt; die 16 Sporenmutterzellen, untereinander noch längere Zeit verbunden und einem maulbeerförmigen Klumpen ähnlich, liegen nun frei im Sporangium, von einer protoplasmareichen Flüssigkeit (dem Epiplasma) umgeben.

Die Entwicklung der Microsporangien gleicht fast genau der der Macrosporangien; ihre Anlage geschieht, wie erwähnt, dadurch, dass die Zellen der Placenta-Oberfläche (d. h. der äussersten Lage desjenigen Gewebes, welches aus den ersten Segment-

zellen der 6 — 8 Vegetationspunkte hervorgegangen, die sich direct zu den Macrosporangien umwandeln) papillenartig auswachsen. Die erste in der Papille auftretende Theilungswand ist wie die nächstfolgenden zur Längsaxe des Sporangiums mehr oder weniger geneigt; ob die zweite und dritte Scheidewand, wie bei den Makrosporangien mit der ersten einen Segmentumlauf bilden, oder ob sie wechselseitig geneigt sind, wie die Wände einer zweischneidigen Scheitelzelle, ist durch eine Ansicht von oben auf den Scheitel der Papille zu constatiren, mir nicht gelungen. Aus dem Umstande, dass sowohl auf Median- als Längs- und Querschnitten der Frucht, bei sämmtlichen Mikrosporangien die Scheidewände stets und nahezu gleich stark geneigt gesehen wurden, ist wohl zu schliessen, dass die 3 ersten Scheidewände wie die je 3 folgenden einen Segmentumlauf bilden (wie in dreiseitigen Scheitelzellen). Die Segmentzellen theilen sich durch eine den Segmentwänden parallele Wand und dann durch eine radiale, aber wie es scheint nicht jede Segmentzelle durch eine radiale Wand, denn der Stielquerschnitt ist nicht mehr als von 4—5 Zellen eingenommen. — Die Anlage der Centralzelle, die Theilungen in den die Centralzelle umgebenden Schichten, endlich die Anlage der 16 Sporenmutterzellen durch successive Zweitheilung der Centralzelle, erfolgt hier genau ebenso wie in den Makrosporangien. Zu der Zeit, wo in den Makrosporangien die 16 Sporenmutterzellen angelegt sind und die Resorption der beiden inneren Schichten der Sporangienwand beginnt, tritt in der Centralzelle der Mikrosporangien die erste Scheidewand auf.

In dem Maasse, als die Makro- und Mikrosporangien sich vergrössern, nimmt das Lumen der sie umgebenden Schläuche oder Säcke, der sogen. Indusien zu; der Querschnitt derselben, kurz nach der Anlage von halbkreis- oder hufeisenförmigem Umriss, geht nun in's rundlich Vier- oder Fünfeckige über. In dem Gewebe der Placenta beginnt ein lebhaftes intercalares Wachsthum in senkrechter Richtung zur Fruchtoberfläche, das

bis zur Anlage der 16 Sporenmutterzellen in den Makrosporangien dauert; hierdurch wird der sporangientragende Theil der Placenta von der Aussenwand des Indusiums mehr und mehr entfernt und die Mikrosporangien erlangen Raum, sich auszubreiten. Die nachträgliche, sehr bedeutende Grössezunahme der Placenta, besonders in der Richtung senkrecht zur Fruchtwand, geschieht durch Streckung der Zellen.

Den Zellinhalt der Sporangien betreffend sei bemerkt, dass mit Ausnahme der Centralzelle und der Sporenmutterzellen, die während der ganzen Dauer ihres Bestehens von feinkörnigem Protoplasma gänzlich und gleichmässig erfüllt sind, in den übrigen Zellen sehr bald Vacuoleflüssigkeit auftritt, und das Protoplasma theilweise eine grünliche Färbung annimmt; die verhältnissmässig sehr kleinen Kerne sind nicht immer unmittelbar sichtbar, sondern treten erst nach Anwendung von Carmin hervor. Mit Anlage der Centralzellen tritt in den Stielzellen der Sporangien Stärke auf, die bald nach Anlage der Mikrosporangien in den Zellen der Indusien sich einfindet und nach Anlage der Sporenmutterzellen sich in den Wandzellen der Sporangien zeigt, hier mit der weiteren Entwicklung zunehmend.

Vergleichen wir in Bezug auf Sporangienentwicklung die Marsiliaceen mit den Farnen, so finden wir die grösste Uebereinstimmung in Anlage und Entwicklung bis zum Auftreten der Sporenmutterzellen zwischen Schizaeaceen und unseren Gewächsen, wie wir weiterhin genauer sehen werden. Die Polypodiaceen-Sporangien, deren Entwicklung uns die Untersuchungen (die ich bestätigen kann) von Max Rees¹⁾ kennen gelehrt, weichen in mancher Beziehung ab; bei den übrigen Farngruppen, mit Ausnahme der Marattiaceen, ist mir die Sporangienentwicklung unbekannt geblieben; die Sporangien der letztgenannten Gruppe zeigen in Bau und Entwicklung, wie die

1) Jahrbücher für die wissenschaftl. Botanik. V. Band.

sämmtlicher übrigen Gefässkryptogamen einen von den Marsilia Sporangien durchaus verschiedenen Typus.

Eine Hauptdifferenz in dem Entwicklungsgange der Marsilia- und Polypodiaceen-Sporangien macht sich mit dem Auftreten der ersten Scheidewand in der papillenartigen Sporangienanlage geltend; bei den Polypodiaceen verläuft die erste Scheidewand horizontal, d. h. rechtwinkelig zur Längsaxe des Sporangiums; von den beiden Zellen, die sich hinfort nach verschiedenem Typus theilen, wird die untere zur Anlage des Stiels, die obere zu der des eigentlichen Sporangiums und ebenso scharf wie bei der Anlage ist im ausgebildeten Zustande die Grenze zwischen Stiel und Sporangium ausgesprochen. Bei Marsilia dagegen, wo die erste wie die folgenden Scheidewände zur Längsaxe des Sporangiums geneigt verlaufen, ist ebenso wenig in der Anlage als im Stadium der Ausbildung die Grenze zwischen Sporangium und Stiel markirt.

Abgesehen von der verschiedenen Ausbildung der Zellen der Sporangienwand, besteht eine beträchtliche Differenz in Zahl und Grösse derselben; bei Marsilia finden viel zahlreichere Theilungen in den Zellen der Sporangienwand statt, in der Richtung senkrecht zur Oberfläche; der Zellinhalt ist weniger durchsichtig, woher der Einblick in das geschlossene Sporangium sehr getrübt wird. Während ferner bei den Polypodiaceen die Sporangien eines Sorus fast sämtliche Stadien der Entwicklung von der ersten Anlage bis zum Beginn der Bräunung aufweisen, sind bei Marsilia die gleichnamigen Sporangien nicht nur eines Sorus, sondern der ganzen Frucht von einander nur wenig verschieden entwickelt, weil sie alle fast gleichzeitig angelegt werden; hiedurch wird der Gang der Untersuchung aufgehalten und dadurch noch erschwert, dass die Grösse der Frucht gar kein sicheres Kennzeichen für das Stadium der Entwicklung abgiebt.

Indessen die Sporangien die geschilderten Entwicklungsstadien durchlaufen, hat die Frucht, sich mehr und mehr auf-

richtend, bis zu $\frac{2}{3}$ ihrer definitiven Grösse zugenommen und sind in dem Gewebe der Schaafe mannigfache Veränderungen vor sich gegangen.

Um die Zeit der Anlage der Centralzelle in den Makrosporangien bildet die Längsaxe der Frucht mit dem Fruchstiel einen rechten Winkel; der Rücken der Frucht ist zur Spitze hin stark gekrümmt, eine Stirnkante noch nicht vorhanden, sondern der gerade abgeschnittene Bauchrand stösst mit der Firste des Rückens in der Spitze zusammen. Der untere Höcker ist deutlich ausgeprägt, doch äusserlich wegen der starken Behaarung kaum sichtbar; der obere Höcker ist angelegt, d. h. die Epidermis ist an der Stelle bereits zwei- bis dreischichtig. Spaltöffnungen sind in der Nähe des Basidorsalstücks vorhanden, vielleicht auch schon im übrigen Theil der Epidermis angelegt; wegen der äusserst dichten und starken Behaarung ist die erste Anlage der Stomata kaum möglich zu constatiren. Das Leitbündel zeigt vor dem Eintritt in die Frucht eine sehr deutliche knieförmige Knickung, das Gewebe des Fruchstiels ist aber noch nicht scharf abgesetzt gegen das der Frucht, sondern die Zellen, welche in der Ebene liegen, die vom untern Höcker bis zu der Stelle reicht, wo die unter der Epidermis gelegene Schicht gegen den Stiel hin aufhört, sind durch grössere Kerne und trüberer Inhalt vor den angrenzenden Zellen ausgezeichnet.

Das Gewebe der Fruchtklappen (bis zu den Leitbündeln gerechnet) besteht mit Einschluss der Epidermis nur aus 5 Zellenlagen; diese entsprechen aber nicht den 5 Schichten der ausgebildeten Frucht, sondern die unter der Epidermis gelegene Schicht, vor den übrigen ausgezeichnet durch grössere Zellkerne, reicheren Protoplasmagehalt und Mangel an Chlorophyll, ist die Mutterzellenlage beider Prismenschichten; in den Zellen der übrigen Lagen nimmt der Chlorophyllgehalt stetig zu. Die Ausbildung der Schichten schreitet, wie die der Gesamtf Frucht, von der Basis und dem hinteren Rückentheil gegen die Bauchkante

und Spitze vor, und zwar eilt die Entwicklung der Schichten des Basidorsalstückes und der ihm zunächst angrenzenden Theile der Klappen den in der Nähe der Bauchkante und Spitze gelegenen Theilen beträchtlich voraus.

In der unter der Epidermis gelegenen Zellenlage werden durch Auseinanderweichen der Zellen unter den Spaltöffnungen die Athemhöhlen angelegt; bald darauf beginnt die Theilung der Zellen dieser Schicht durch zur Oberfläche parallele Wände, von der Basis und dem Rücken zur Bauchkante und Spitze vorschreitend: die Anlage der beiden Prismenschichten. Etwa um die Zeit der Resorption der inneren Wandschichten der Makrosporangien ist die Theilung der besagten Schicht bis zur Mitte der Klappen vorgeschritten. Etwas später als diese Theilung und mit ihr vorschreitend erfolgt das theilweise Auseinanderweichen der radialen Wände der Zellen der nächstunteren, nunmehr vierten Schicht; in dieser, wie in der nächstinneren, aus 2—3 Zellenlagen bestehenden Schicht nimmt der Chlorophyllgehalt von nun an rasch zu, sich bis in das Gewebe der Placenta hinein erstreckend, während die Indusien nach wie vor farblos oder blass röthlich tingirt bleiben.

Die Spaltung der die Prismenschichten bildenden Zellenlage schreitet langsam vor; um die Zeit, wo sie die Bauchkante und Spitze erreicht, hat in dem Rücken und oberen Theil der Klappen die äussere Prismenschicht $\frac{2}{3}$ ihrer definitiven Mächtigkeit erlangt, während die Zellen dieser Schicht bei ihrer Anlage etwa fünfmal kürzer als im ausgewachsenen Zustande sind.

Nachdem die Anlage der beiden Prismenschichten in der ganzen Ausdehnung der Klappen erfolgt, grenzt sich das Gewebe der Frucht gegen das des Fruchtsiels scharf ab durch prismatische Zellen, die sich eng an die Zellen der äusseren Prismenschicht anschliessen und in derselben Weise wie diese sich ausbilden. Die 2—3 von dieser Schicht nach innen gelegenen Zellenlagen, an die innere Prismenschicht sich anschlies-

send, bilden sich zu einer dieser ähnlichen Schicht aus, die aber in ihrer Entwicklung hinter der besagten Schicht der Klappen sehr zurückbleibt, während die äussere Lage die entsprechende der Klappen bald eingeholt hat. Bald nach der Anlage dieser die Frucht von ihrem Stiel abgrenzenden Schichten, differenzirt sich die gegen das Innere der Frucht convexe uhr-glasförmige Schicht von dem benachbarten Gewebe, in welchem sich grosse und sehr zahlreiche Intercellulargänge ausbilden, während die Zellen der genannten Schicht in lückenloser Verbindung bleiben, um sich den beiden Prismenschichten entsprechend auszubilden. Gleichzeitig mit diesem Vorgange findet die Anlage des eigenthümlichen, den dorsalen Theil des Basidorsalstückes durchziehenden Gewebestranges statt.

Mit Anlage der beiden Prismenschichten werden die Soruskanäle undeutlich und schwinden bald gänzlich; bis dahin sind sie, zumal auf Querdurchschnitten, leicht kenntlich durch die rosettenartige Anordnung der sie umgebenden Zellen und deren rosenrothen Zellsaft. Ferner hören um diese Zeit in der Epidermis und in der vierten Schicht, wahrscheinlich auch in der innersten, die Theilungen auf, während die Zellen der eben angelegten Prismenschichten, besonders die der äusseren, sich noch durch zahlreiche radiale (zur Fruchtoberfläche senkrechte), die der inneren auch noch durch tangentielle Wände theilen.

Kehren wir zur Betrachtung der Sporangienentwicklung zurück. Die Theilung der Sporenmutterzellen wird vorbereitet, so lange diese noch miteinander zusammenhängen. Die Kerne, in deren nächster Umgebung das Protoplasma eine grünliche Färbung angenommen, schwinden; in dem bisher sehr feinkörnigen Protoplasma treten zahlreiche grössere Körnchen auf, die sich zu einer das Lumen der Zelle in zwei gleiche Hälften theilenden Platte anordnen.

Als eine sehr auffallende Erscheinung muss ich hervorheben, dass es mir weder vor noch nach dem Auftreten dieser

Platte — mit Ausnahme eines Falles, wo vor der Viertheilung 4 kleine Kerne sichtbar waren — gelungen ist, zu irgend einer Zeit bis zur vollkommenen Ausbildung der Spore, einen Kern mit Sicherheit wahrzunehmen, während bei der Sporenbildung der übrigen Gefässkryptogamen, zumal der Polypodiaceen, zu jeder Zeit bis kurz vor der völligen Sporenreife, die Kerne nicht nur leicht zu beobachten sind, sondern häufig durch ihre Grösse ganz besonders in die Augen springen.

Die Körnerplatte schwindet bald um 6 anderen Platz zu machen, die sich in der Art anordnen, dass das Lumen der Zelle in 4 gleiche, tetraëdrische Räume gefächert wird. Um diese Zeit oder etwas früher trennen sich die Sporenmutterzellen von einander. Jede der 6 Protoplasmaplatten spaltet sich sodann, der Fläche parallel, in zwei Platten, die entweder auseinanderrücken, zwischen sich wässrige Flüssigkeit ausscheidend, (was selten der Fall zu sein scheint), oder sie bleiben dicht nebeneinander liegen und eine scharfe dunkle Linie deutet die Sonderung in zwei Platten an; darauf werden an Stelle dieser Linien oder mit wässriger Flüssigkeit erfüllter Spalten, schmal doppelt contourirte Scheidewände sichtbar, mit deren Auftreten das Protoplasma der Platten sich gleichmässig in den 4 tetraëdrischen Zellen, den Specialmutterzellen, vertheilt. Die Wände der Specialmutterzellen verdicken sich sehr rasch und beträchtlich, zumal nach aussen, in der Weise dass ihr Lumen nahezu kuglig wird. In diesem Entwicklungsstadium machen die gefächerten Sporenmutterzellen (Urmutterzellen) den Eindruck von hyalinen Kugeln, in denen 4 gleich grosse, rundlich-tetraëdrische Protoplasmamassen regelmässig vertheilt sind.

Während die Specialmutterzellenmembran bei den Phanerogamen bekanntlich ein sehr geringes Quellungsvermögen, zumal in Richtung der Fläche, besitzt, ist dieselbe hier durch das Vermögen im Wasser aufzuschwellen, und noch mehr durch die Veränderungen, welche sie in der Folge erleidet, ausgezeichnet.

Sie nimmt zunächst die Beschaffenheit einer gelatinösen, visciden Substanz an, um sich späterhin bis auf eine peripherische, äusserst zarte Hautschicht zu verflüssigen. Durch wasserentziehende Mittel, wie Alkohol, Glycerin, Chlorzinkjod, schrumpft die Membran der Specialmutterzellen beträchtlich zusammen. Letzteres Reagens zeigt keine Cellulosereaction an.

Die Anlage der Sporen geschieht wie die der Pollenkörner dadurch, dass der Gesamttinhalt der Specialmutterzellen sich mit einer Membran umgiebt, die, von der Specialmutterzellenmembran chemisch different, sich letzterer in ihrem ganzen Umfange dicht (doch lose) anlegt. Die Zeit der Anlage lässt sich wegen der erwähnten Eigenschaften der Specialmutterzellenmembran nicht genau bestimmen; mit Sicherheit wird die junge Sporenmembran wahrnehmbar bei den Mikrosporen kurz vor der Trennung der Specialmutterzellen von einander, bei den Makrosporen in einem Stadium, wo die Makro- den Mikrosporentetraden kurz vor dem Zerfallen letzterer gleichen.

Bis hierher, d. h. bis zur Anlage der Sporen, ist die Entwicklung der Mikro- und Makrosporentetraden vollkommen gleich; der Unterschied in der weiteren Entwicklung beruht hauptsächlich darauf, dass die 4 Zellen ersterer (d. h. die Sporen, umschlossen von ihren Specialmutterzellen) sich bald von einander trennend, sämmtlich zur vollkommenen Ausbildung gelangen, während die der letzteren, mit einander im Zusammenhang bleibend, meist bis auf eine verkümmern. Von den 16 sich weiter entwickelnden Zellen deren jede ihre 3 Schwesterzellen überlebt, kommt aber schliesslich nur eine einzige zur vollen Ausbildung; die Entwicklung dieser und die der einzelnen Mikrosporen zeigt wiederum viel Uebereinstimmung.

Betrachten wir zunächst die Entwicklung der Makrosporen.

Bald nach Anlage der Sporenhaut treten auf der den 3 Schwesterzellen zugekehrten Oberfläche derselben, 3 unter Winkeln von 120° sich schneidende Leisten auf, die fast bis zum

Aequator der nahezu kugligen Sporen reichend, an ihrem Kreuzungspunkte in ein feines Stachelspitzchen ausgehen, das bis zum Mittelpunkt der kugligen Tetrade reicht, um hier mit den Stachelspitzen der drei Schwesterzellen bald innig sich zu vereinigen. Der nächste Fortschritt der Entwicklung macht sich dadurch bemerkbar, dass (bei *M. Drummondii* und *elata*) in der Regel 3 der Sporen stark schrumpfen, seltener (was bei *M. salvatrrix* normal zu sein scheint) 2 verkümmern; bei letztgenannter Art findet man nicht selten 3 mitunter auch alle 4 in der Entwicklung vorgeschritten. Die abortirenden Zellen färben sich gewöhnlich hell- bis dunkelgelb und bleiben von der Membran ihrer Specialmutterzellen umschlossen, mit einander und der sich weiter entwickelnden Schwesterzelle durch die Stachelspitzen verbunden. Die ihre verkümmern den Schwestern überlebende Spore, an Grösse zunehmend, grenzt sich durch eine sehr schmal doppelt contourirte Membran gegen ihre Specialmutterzellhaut scharf ab; das Protoplasma wird wieder feinkörnig und umschliesst eine centrale, grosse, mit wässriger Flüssigkeit angefüllte Vacuole.

Die Spore entfernt sich, indem sie an Grösse zunimmt, von den abortirten Schwesterzellen durch Verlängerung ihrer Stachelspitze zu einem zarten Stielchen, dessen Länge $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ des Durchmessers der Spore erreicht. Die Tetrade verändert ihre kugelige Umgrenzung in eine lappige, da die die Sporen in Form einer hyalinen Hülle umgebende Specialmutterzellhaut, entsprechend der sich vergrössernden Spore, an Masse zunimmt, und einige Zeit die abortirten Sporen von ihren Specialmutterzellhäuten wie von einer hyalinen structurlosen Substanz umschlossen bleiben. Diese hyaline, aus den Specialmutterzellhäuten hervorgehende Substanz, wahrscheinlich durch reichliche Wasseraufnahme eine sehr weiche, plastische Beschaffenheit annehmend, verlässt allmählig die abortirenden Sporen, um die hyaline Hülle der entwicklungsfähigen zu vergrössern. Letztere wird zuerst von einer

allseitig ziemlich gleichmässigen, später sehr ungleich mächtigen Schicht umschlossen, die an der dem Stielchen gegenüberliegenden Oberfläche dem Durchmesser der Spore gleichkommt und, von hier nach den Seiten hin an Dicke abnehmend, in der Umgebung des Stielchens zu einer Schicht von kaum messbarer Dicke herabsinkt; mit anderen Worten: in einer hyalinen, stark lichtbrechenden Kugel befindet sich eine sehr viel kleinere kugelige Zelle (die Spore), welche dicht an die Peripherie ersterer gerückt ist.

Die Membran der Spore ist deutlich doppelt contourirt, die innere Contour ist viel schärfer als die äussere, das sehr feinkörnige Protoplasma ist als dünner Wandbeleg vorhanden, der unter der Kreuzungsstelle der 3 Leisten einen ziemlich starken Tumor zeigt.

Die aus den Specialmutterzellhäuten hervorgegangene Hülle besteht nunmehr aus einer farblosen, sehr stark lichtbrechenden, dünnen Flüssigkeit, die von einer äusserst dünnen, einfach contourirten Haut nach aussen begrenzt ist, denn zu wiederholten Malen wurde beim Eintrocknen des Präparats ein plötzliches Bersten und Zusammensinken einer sich faltenden Membran nach dem rapiden Austritt einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit beobachtet; ferner sinkt auf Zusatz von wasserentziehenden Mitteln, besonders Chlorzinkjod, die hyaline Hülle fast momentan zusammen, kaum eine Spur hinterlassend. Dass die hyaline Hülle nichts anderes als die umgewandelte Substanz der Specialmutterzellhäute ist, geht unzweifelhaft aus der Beobachtung der verschiedenen Entwicklungszustände hervor. Die veränderten Specialmutterzellhäute schieben sich gleichsam fort von den abortirten Sporen zu den sich entwickelnden hin; in dem Maasse als die hyaline Substanz sich von ersteren entfernt, nimmt sie in der Umgebung letzterer zu, wobei es nicht selten vorkommt, dass sie in zwei gesonderte Partien zerreist, von denen die eine den Raum zwischen den abortirten und der entwicklungs-

fähigen Spore einnimmt, die andere der den Leisten entgegengesetzten Sporenoberfläche in Form einer halbkugligen Masse aufsitzt.

Zu der Zeit, wo die Tetrade die beschriebene Entwicklungsstufe erreicht, hat das vorher kugelige Sporangium Ellipsoidform angenommen; die Zellen des Stiels und der Wand führen reichlich Stärkekörner, doch ist die Wand dermaassen durchsichtig, dass man bei Einstellung des Mikroskops auf die optische Mittelebene des Sporangium, die in einer protoplasma-reichen Flüssigkeit, dem Epiplasma, schwimmenden Tetraden deutlich in ihren Hauptcontouren erkennt.

Der nächste Fortschritt in der Entwicklung der Makrosporangien, ein, in Bezug auf die Entwicklung einer der Sporen von den 16 Tetraden, entscheidender Schritt wird kenntlich durch das Auftreten einer, seltener zweier, blassbräunlicher, nach innen scharf und dunkel, nach aussen verwaschen contourirter, kugliger Blasen, die schon bei 20-facher Lupenvergrösserung in dem intacten Sporangium deutlich sichtbar sind, umgeben von den zerstreuten Tetraden. In einigen wenigen Fällen waren 3 Blasen sichtbar, doch entwickelt sich in allen Fällen nur eine derselben weiter, rasch an Grösse zunehmend, während die übrigen bald gänzlich schwinden.

Durch geringe Quetschung des Sporangiums wird die Blase zerstört, und gelingt es nicht, auch bei der grössesten Behutsamkeit, durch Anschneiden des Sporangiums sie intact zu erhalten. Durch Oeffnen des Sporangiums überzeugt man sich indess leicht von der Beschaffenheit der Blase und ihrem Inhalt. Letzterer besteht in nichts Anderem als in einer von einer mächtigen hyalinen Hülle umgebenen Spore, der die drei verkümmerten Schwesterzellen nach wie vor ansitzen. Die Spore und in noch viel höherem Maasse die sie umgebende hyaline Hülle haben sich bedeutend vergrössert, doch in Bezug auf Form und Beschaffenheit nicht verändert. Die die hyaline Hülle dicht um-

schliessende Blase besteht aus einem sehr feinkörnigen, bräunlich tingirten Protoplasma, das, sobald es mit Wasser in Berührung kommt, sehr zahlreiche Vacuolen bildend, sich entfärbt. Die Wand der Protoplasmablase (Protoplasmahohlkugel) hat eine verhältnissmässig sehr beträchtliche Dicke, die aber nicht genauer bestimmbar ist, weil sie sich nach aussen nicht scharf gegen das Epiplasma abgrenzt.

In Bezug auf die Bildung der Protoplasmablase kann ich statt der Beobachtung nur die Vermuthung aussprechen, dass wahrscheinlich die lebenskräftigste Spore von den 16 Tetraden, an der Oberfläche ihrer hyalinen Hülle die protoplasmareichste Substanz des Epiplasma sammelt.

Die Protoplasmablase behält, an Grösse zunehmend, noch einige Zeit ihre kuglige Gestalt bei, doch die von der hyalinen Flüssigkeit umschlossene Spore wird länglich oval und erreicht, rasch an Grösse zunehmend, mit dem den abortirten Schwesterzellen gegenüberliegenden Ende die innere Peripherie der Protoplasmablase. Die längliche Spore zeigt jetzt in der Mitte eine geringe Depression, die nach kurzem Verweilen im Wasser ruckweise zunimmt, so dass der Umriss im optischen Längsschnitt deutlich bisquitförmig erscheint. Die zarte, die hyaline Flüssigkeit umschliessende hautartige Schicht, der wir oben erwähnt, scheint nunmehr geschwunden zu sein, denn in keinem Fall gelang es mir, auch nur eine Spur derselben wahrzunehmen. Sobald man die Sporangienwand anschneidet und durch gelinden Druck die Protoplasmablase herauszutreiben sucht, schlüpft die bisquitförmige Spore, in den meisten Fällen noch die 3 abortirten Schwestern tragend, aus dem geöffneten Sporangium hervor mit einem Theil des Protoplasmas der Blase.

Sorgfältige Durchsuchung des Gesamtsporangieninhalts lässt keine Spur einer zerrissenen Membran erkennen. Die die Spore umhüllende hyaline Flüssigkeit, tritt mit jener hervor, sich ruckweise und fast momentan im Wasser vertheilend.

Die bisquitförmige Spore ist von einer verhältnissmässig ziemlich dicken Schicht körnchenarmen Protoplasmas ausgekleidet, die an den beiden abgerundeten Enden der Zelle 2—3 Mal so mächtig als an den langen Wänden ist; dann und wann reicht ein Protoplasmastrang schräg durch das Lumen von der einen Seite der Wand zur andern. Der übrige Inhalt besteht aus farbloser Flüssigkeit; ein Zellkern wurde in keinem Fall wahrgenommen. Die vollkommen homogene Membran wird durch Chlorzinkjod nicht gebläut, sondern gelb bis braun gefärbt. Die Sporangienwand und die Protoplasmaablaste sind um diese Zeit noch so durchsichtig, dass in dem intacten Sporangium, bei richtiger Einstellung des Mikroskopes, die bisquitförmige Spore deutlich sichtbar ist, zumal wenn durch den Druck des Deckglases das Sporangium ein wenig comprimirt wird. Die Längsaxe der Spore fällt mit der des Sporangiums genau oder nahezu zusammen; das die abortirten Schwesterzellen tragende Ende der Spore ist stets der Basis des Sporangiums zugekehrt, möge dasselbe daher das basiscope, das entgegengesetzte das acroscope Sporende genannt werden.

Die Protoplasmaablaste nimmt Ellipsoidform an. An ihrer ganzen inneren Peripherie mit Ausnahme einer kleinen kreisförmigen Stelle an dem basiscopen Ende der Spore, tritt plötzlich eine in 2 Schichten differenzirte, verhältnissmässig äusserst dicke, hellbraun tingirte Membran auf, welche nach innen sehr scharf abgegrenzt ist, nach aussen sich ohne scharfe Grenze in das umgebende Protoplasma verliert; gegen den Rand der kreisförmigen Lücke nimmt die Dicke der Membran ziemlich plötzlich bis zu kaum messbarer Ausdehnung ab. Von den beiden Schichten der Membran ist die innere structurlos und von sehr geringer Mächtigkeit, die äussere, aus sechseckigen, radial gestellten, dünnwandigen und mit granulirter Flüssigkeit erfüllten Prismen zusammengesetzte, von einer Dicke, welche dem 3ten Theil der definitiven Mächtigkeit dieser Schicht gleichkommt.

Die bisquitförmige Spore hat, ihre Form beibehaltend, an Grösse in dem Maasse als die Protoplasmablase zugenommen, so dass sie mit ihren abgerundeten Enden die an der inneren Peripherie der Protoplasmablase gebildete Membran unmittelbar berührt; der übrige Raum innerhalb letzterer ist von jener hyalinen Flüssigkeit erfüllt. Es mag die von der Protoplasmablase gebildete Membran zum Unterschiede von der Sporenmembran „Hüllmembran“ oder „Hüllhaut“ heissen.

Sobald durch Anschneiden des Sporangiums und sanften Druck auf dasselbe die Protoplasmablase in das umgebende (destillirte) Wasser gelangt, wird das bräunliche Protoplasma unter Bildung zahlreicher Vacuolen in wenigen Minuten farblos, dergleichen die braune Hüllmembran entfärbt, welche nun in allen Einzelheiten auf's Schärfste sich zu erkennen giebt und den Einblick in die bisquitförmige Spore nicht im mindesten stört. Die sehr schmale innere Schicht und die Prismen der äusseren Schicht, welcher die vacuolige Protoplasmamasse stark adhärirt, treten auf's Schärfste hervor. Nach Verlauf von noch einigen Minuten werden sämtliche Contouren undeutlich und bald ist die ganze Hüllmembran aufgelöst in eine farblose, dem vacuoligen Protoplasma gleichförmige Masse. — Die vollständige Auflösung der in 2 Schichten differenzirten Hüllmembran nach 5—10 Minuten langem Liegen in destillirtem Wasser habe ich zu wiederholten Malen beobachtet.

Diese Eigenschaft der Hüllhaut und der Umstand, dass dieselbe in ihrer beträchtlichen Dicke und hohen Differenzirung fast simultan gebildet wird (was daraus geschlossen werden muss, dass von den Sporangien desselben Sorus, die der zeitlichen Anlage und Ausbildung nach gleich sind oder kaum merklich differiren, einige noch keine Anlage der Hüllmembran, andere dagegen dieselbe in der geschilderten Bildung erkennen lassen), ferner die mit dem umgebenden Protoplasma gleiche Färbung und das Erblassen beim Liegen in Wasser machen es mehr als

wahrscheinlich, dass die Hüllmembran nicht nur ihre Entstehung der Protoplasmablase verdankt, sondern vielmehr die innerste differenzirte Schicht derselben ist, oder, um mich vielleicht deutlicher auszudrücken, dass die Hüllmembran nicht an der inneren Peripherie der Protoplasmablase ausgeschieden wird (analog der gewöhnlichen Membranbildung an der äusseren Oberfläche einer Protoplasmamasse), sondern dass sie durch Differenzirung innerhalb der Substanz des Protoplasmas selbst gebildet wird.

Zur Zeit, wo die Hüllhaut ihre halbe definitive Mächtigkeit erlangt, wird sie von Wasser nicht mehr aufgelöst; die Spore verändert während längerer Zeit ihre bisquitförmige Gestalt nur wenig, an dem basiscopen Ende breiter als am acrosopen werdend, mitunter aber auch umgekehrt. Die Spore steckt ganz lose in der ellipsoidischen Hüllmembran, denn durch gelinden Druck auf das acroscope Ende wird sie mit einem Ruck herausgeschleudert, begleitet von der hyalinen Flüssigkeit, die in kurzen Intervallen sich im Wasser vertheilt. Die Eigenschaft letzterer, begierig Wasser aufzunehmen, scheint die Ursache des plötzlichen Austritts der Spore zu sein; durch den Druck auf die ellipsoidische Hüllhaut wird diese wahrscheinlich nur an der basiscopen Oeffnung aufgerissen, so dass das Wasser eintreten und von der hyalinen Flüssigkeit rasch aufgenommen werden kann. In einigen Fällen tritt die Spore nur zur Hälfte heraus (wahrscheinlich wenn durch einen sehr kleinen Riss nur wenig Wasser und dieses langsam eindringen kann), durch das verbreiterte acroscope Ende an einem weiteren Hervortreten verhindert; ganz allmählig, in dem Maasse als die hyaline Flüssigkeit Wasser aufzunehmen vermag, schiebt sich die Spore kaum sichtbar weiter, bis sie endlich mit einem Ruck entschlüpft.

Es tritt jetzt von der Prismenschicht nach aussen und ihr dicht anliegend eine hyaline dünne Schicht auf, die sich ohne scharfe Grenze in das umgebende vacuolige Protoplasma verliert; während des Liegens im Wasser schwillt sie wenig, doch sicht-

bar auf. Aus ihr geht die bekannte Gallerthülle der Macrospore hervor. In der Prismenschicht macht sich eine durch die Mitte derselben verlaufende Linie bemerkbar, die vielleicht ein Analogon der in der äusseren Prismenschicht der Fruchtschale befindlichen Lichtlinie ist.

Mit zunehmender Grösse wächst die Hüllhaut, vom Protoplasma vollkommen eingehüllt, in die Dicke, und nimmt wie die eingeschlossene, bisquitförmige Spore eine gestreckt-birnförmige Gestalt an, wird aber, da die hyaline Flüssigkeit zwar bedeutend geringer geworden aber nicht gänzlich geschwunden ist, noch nicht an ihrem ganzen inneren Umfange von der Sporenmembran berührt. Der Inhalt der Spore ist unverändert; ihre Membran wird nach wie vor durch Chlorzinkjod gelb gefärbt. Die Hüllhaut, durch Chlorzinkjod sich braun färbend und äusserst resistent gegen Säuren und Alcalien, hat eine feste, zähe Consistenz erlangt; sie lässt sich wie ein Stück Kautschuck recken und zerreisst erst nach sehr starkem Zerren.

Das Sporangium, dessen Stiel- und Wandzellen von Stärkekörnern strotzen, wird noch nicht gänzlich von der jungen Makrospore ausgefüllt, sondern an beiden Enden, zumal am acropoden, schwimmen in dem Epiplasma einige der Tetraden, die in dem Stadium, welches sie kurz vor dem Auftreten der Protoplasmaablaste zeigten, stehen geblieben sind.

Endlich schwindet innerhalb der Hüllhaut die hyaline Flüssigkeit, die birnförmige Gestalt geht wieder in die gestreckt-ellipsoidische über, die Sporenmembran hat sich in ihrer ganzen Ausdehnung dicht der nunmehr opaken Hüllmembran angelegt und ist mit ihr fest verwachsen. In der Spore treten kleine Stärkekörner auf. Die äussere Schicht der Hüllhaut schwillt im Wasser zu einer tangential geschichteten Gallerte auf, besonders stark in der Umgebung des basischen Endes. Das die Hüllhaut umgebende Protoplasma (der Rest der Protoplasmaablaste) adhärirt in grösserer Menge den beiden Enden, besonders dem

acroscoopen, hier bis kurz vor der völligen Ausbildung der Spore verharrend; die Stärkekörner in der Spore nehmen an Zahl und Grösse zu; die mit der Hüllhaut verwachsene Sporenmembran (das sogen. Endosporium) wird jetzt auf Zusatz von Chlorzinkjod blau bis violett gefärbt; ebenso färbt sich die Gallerthülle besonders intensiv in den innersten Schichten in der Umgebung des basiscopen Endes; die innere und Prismenschicht der Hüllhaut werden nach wie vor gelb bis braun tingirt. Der von der Hüllhaut nicht bedeckte Theil der Spore, die sogen. Scheitelpapille, überzieht sich, indem sie sich kuppelartig vorwölbt, mit einer dünnen Cuticularschicht. Die 3 unter Winkeln von 120° zusammenstossenden Leisten sind noch sichtbar und bleiben es meist bis zur völligen Reife; desgleichen findet man die 3 abortirten Sporen mit einem kurzen Stielchen, dem Kreuzungspunkte der Leisten ansitzend, nicht selten bis zur vollen Ausbildung der Spore.

Die geschilderten Entwicklungsstadien der Makrospore, von ihrer Anlage bis zur Erreichung ihrer definitiven Grösse, werden etwa in 4 — 5 Wochen durchlaufen, während von nun ab bis zur völligen Reife fast ebenso viele Monate verstreichen. Während des Reifens erfahren die mit granulirter Flüssigkeit erfüllten Prismen der mittleren Schicht der Hüllhaut eine bemerkenswerthe Veränderung: dünnwandig und farblos bleibend oder sich hellgelb färbend, verlieren sie ihren Inhalt, der durch Luft ersetzt wird; hierin liegt wol der Grund des atlasartigen weissen Aussehens der reifen Makrospore und der Verminderung des spec. Gewichtes derselben, denn die reife Spore schwimmt auf dem Wasser, während die unreife untersinkt.

In der reifen Spore ist die Scheitelpapille gewöhnlich von einem blass-gelblichen oder farblosen Oel erfüllt, der übrige Raum von Stärkekörnern eingenommen, die, mit zu den grössesten im Pflanzenreiche vorkommenden gehörend, durch ihre Structur besonderes Interesse erregen, da sie (bei fast gleicher

Grösse und Form) sowohl einfach als halb und ganz zusammengesetzt (aus vielen Hunderten von Theilkörnern) sind. Die einfachen und halbzusammengesetzten zeigen eine scharf ausgeprägte und zahlreiche Schichtung; unter letzteren findet man nicht selten solche, bei denen grössere concentrische Schichten-complexe sich in sehr zahlreiche Theilkörner differenzirt; diese hat Hanstein abgebildet in den Monatsberichten der Berl. Acad. 1862, Februar-Sitzung, Fig. 27, a. b.

Wenden wir uns zur Betrachtung der Mikrosporentwicklung. Zur Zeit, wo im Makrosporangium die Protoplasma-blase sichtbar wird, sind im Mikrosporangium die 16 Sporenmutterzellen eben angelegt; die Theilung dieser in je 4 Specialmutterzellen und Bildung der Sporen innerhalb letzterer haben wir bereits kennen gelernt. Um die Zeit der Anlage der Hüllhaut der Makrospore trennen sich die je 4 Specialmutterzellen von einander, ihre Tochterzellen (die jungen Sporen) umhüllend, und nehmen Kugelform an. Die Sporen, von ihrer Specialmutterzellmembran wie von einer hyalinen, gleichmässigen Schicht umgeben, sind nicht vollkommen kuglig, sondern zeigen an der Stelle, wo die 3 unter Winkeln von 120° zusammenstossenden Leisten, wie bei den Makrosporen in ein Stachelspitzchen ausgehen, eine deutliche Depression. Bald nach Isolirung der Specialmutterzellen erscheint die Sporenmembran schmal doppelt contourirt und in vielen Fällen leicht bräunlich tingirt; mit steigendem Wachsthum der Spore gewinnt die hyaline Hülle zuerst gleichmässig an Mächtigkeit, weiterhin umgiebt sie erstere in der Art wie die hyaline Hülle die Makrospore: die Spore liegt excentrisch, nahe der Peripherie der Hülle gerückt und an dieser mit ihrer Stachelspitze befestigt. Die hyaline, aus der Specialmutterzellhaut entstandene Hülle stimmt hier in ihrer Beschaffenheit mit der der Makrospore vollkommen überein; denkt man sich die 3 abortirten Schwesterzellen der Makrospore weg, so ist kein sichtbarer Unterschied zwischen ihr und der

Mikrospore in diesem Entwicklungsstadium vorhanden, ausser dass in den meisten Fällen die Membran letzterer schärfer contourirt erscheint, weil sie hellbraun tingirt ist. Der Sporenhalt besteht auch hier aus spärlichem, wandständigem Protoplasma und farbloser Vacuoleflüssigkeit, die in einigen Fällen von Protoplasmaplatten und Strängen durchsetzt ist.

Die 64 Sporen (umgeben von ihren Hüllen) liegen dicht nebeneinander von dem Epiplasma umgeben, den grössten Theil des um diese Zeit eiförmigen Sporangiums erfüllend, dessen Wand und Stielzellen reichlich Stärke führen. Durch letzterwähnten Umstand wird der Einblick in das intacte Sporangium gestört und es lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Hüllen der Sporen von farblosem Protoplasma umgeben sind. Beim Heraustreten der Sporen, nach Anschneiden des Sporangiums und Druck auf dasselbe, haftet den Hüllen farbloses Protoplasma stets mehr oder weniger an.

Die Spore nimmt viel langsamer an Grösse zu als ihre Hülle; nachdem letztere fast den Umfang der reifen Spore erreicht hat, wird an ihrer ganzen Oberfläche eine farblose, doppelt contourirte Membran sichtbar, die bald im optischen Durchschnitt zur Oberfläche rechtwinklig gestreift, von oben betrachtet, aus einem sehr feinen Maschenwerk zusammengesetzt erscheint, mithin eine Differenzirung in sehr kurze Prismen wahrnehmen lässt; sobald diese Differenzirung in Prismen sichtbar wird hat die Membran die halbe definitive Mächtigkeit dieser Schicht (des s. g. exosporium) erreicht; sie entspricht der Prismenschicht der Hüllmembran der Makrospore. Die Anlage der Gallertschicht, die der Prismenschicht aufgelagert wird, findet auch hier wie bei der Makrospore einige Zeit später statt.

Die Hüllhaut, denn als solche können wir wol hier die aus Prismen zusammengesetzte Schicht (od. vielmehr kuglige Schaale) bezeichnen, nimmt nach ihrer Anlage unbedeutend an Grösse zu, sich bald dunkel gelb bis braun färbend. Die Spore ver-

grössert sich sehr langsam, schliesslich die innere Peripherie der Hüllhaut erreichend und mit dieser verwachsend. Entsprechend der Hüllhaut der Makrospore ist auch die der Mikrospore an der mit Leisten besetzten Oberfläche der Sporenhaut sehr viel dünner als in ihrer übrigen Ausdehnung, doch ist eine Lücke nicht vorhanden. Die braune oder gelbe Sporenmembran wird nicht wie die der Makrospore durch Chlorzinkjod gebläut.

In der Gallerthülle, solange diese in Bildung begriffen, sind meist kleine stäbchenförmige, ziemlich stark lichtbrechende Körper vorhanden, die senkrecht zur Oberfläche der Prismenschicht gestellt und dieser wie aufgesetzt erscheinen.

In den Mikrosporangien, welche im Spätsommer angelegt, erst im Winter zur Reife gelangen, findet sich neben den gewöhnlichen Mikrosporen eine Menge kleiner Bläschen, die ein bis 3 kuglige oder ellipsoidische, verhältnissmässig sehr grosse grünlich-gelbe Körner führen, welche stets an die Peripherie des Bläschens gerückt sind; durch Jod werden die Körner fast gar nicht, durch Chlorzinkjod gelb braun gefärbt. Viele dieser Bläschen oder kleinen kugligen Zellen sind ähnlich der jungen Mikrospore von einer hyalinen Hülle umgeben; da in den diese Gebilde enthaltenden Mikrosporangien weniger Mikrosporen angetroffen werden, als in den normal entwickelten, so ist es wahrscheinlich, dass jene kleinen Zellen durch wiederholte Theilung einiger Sporenzellen entstanden sind. Wahrscheinlich entwickeln sich diese Gebilde zu den kleinen von einer mächtigen Gallertschicht umgebenen braungelben Kugeln, die den Eindruck sehr kleiner Mikrosporen machend, in den reifen Sporangien neben normal ausgebildeten Sporen angetroffen werden.

Von viel grösserem Interesse als jene Gebilde sind ebenfalls nur in Spätlingsfrüchten anzutreffende abnorm entwickelte Mikrosporen, die sich in einigen Mikrosporangien weniger Früchte um die Mitte des Novembers neben normal entwickelten Sporen fanden. In den meisten Fällen waren je zwei, seltener drei, in

wenigen Fällen vier Sporenzellen, genau von der Grösse und dem Aussehen der normalen Mikrosporen, lose neben einander liegend, von einer normal ausgebildeten gemeinschaftlichen Hüllhaut umschlossen, die noch farblos und von keiner Gallertschicht umgeben war; von abortirten Schwesterzellen war innerhalb der Hüllmembran nichts wahrzunehmen. Aus alle dem geht wol hervor, dass die je 2, 3 od. 4 Sporenzellen nicht durch nachträgliche Theilung einer gewöhnlichen, von einer Hüllmembran bereits umgebenen Sporenzelle entstanden sein können, sondern dass sie, je 2, 3 od. 4, zusammengehalten durch die hyaline Substanz ihrer umgewandelten Specialmutterzellhaut, von einer (gemeinschaftlichen) Hüllhaut umschlossen worden.

Ueberblicken wir die Entwicklung der Makro- und Mikrosporen, sie unter einander vergleichend, so glauben wir alle im Ganzen geringen Differenzen aus dem Umstande herleiten zu müssen, dass sich von den angelegten 64 Mikrosporen sämtliche entwickeln, von ebensoviel Makrosporen nur eine zur Ausbildung gelangt.

Zunächst ist gewiss die sehr verschiedene Grösse beider hiedurch bedingt, und von dieser hängen wol die übrigen Abweichungen ab, die vielleicht mehr scheinbar als wirklich vorhanden, insofern wegen der Kleinheit der Mikrospore die Einzelheiten des Entwicklungsvorganges nicht mit der Schärfe erkannt werden können als bei der Makrospore. Die Bildung der Sporenmutter-, Specialmutter- und Sporenzellen ist hüben wie drüben vollkommen gleich; während die Zellen der Makrosporentetraden mit einander durch Stachelspitzen in feste Verbindung treten und von ihren Specialmutterzellhäuten umschlossen bleiben, trennen sich die Zellen der Mikrosporentetraden von einander, gleichfalls umhüllt von den Specialmutterzellmembranen; während letztere sich alle fortbilden, verkümmern erstere bis auf eine, die sich die Substanz der Specialmutterzellhäute ihrer untergegangenen Schwestern aneignet. Die Beschaffenheit

der hyalinen Hülle (wenigstens bis zum Auftreten der Hüllmembran) ist bei beiderlei Sporen gleich; bei den Mikrosporen erscheint die von der Hüllmembran umschlossene Flüssigkeit wasserreicher und weniger lichtbrechend als bei den Makrosporen. Beiderlei Sporen umgeben sich sodann an der Oberfläche ihrer Hüllen mit einer Protoplasmaschicht, die bei der Makrospore aus dem Gesamtprotoplasma des Sporangiums, bei der Mikrospore aus dem 64. Theil desselben gebildet wird.

Bis hierzu ist die Entwicklung der Makrospore und der einzelnen Mikrospore, abgesehen von Grösse und Form, fast genau dieselbe; der ausgebildete Zustand zeigt wiederum die grösste Uebereinstimmung, denn abgesehen von Form und Grösse, beruht der Unterschied nur darauf, dass die Hüllmembran der kleinen Spore ganz geschlossen und aus 2 Schichten (Gallert- und Prismenschicht) besteht, während die der grossen Spore an der Stelle der sogen. Scheitelpapille, dem stark vorgewölbten Theil der eigentlichen Sporenmembran, eine Lücke besitzt und ausser Gallert und Prismenschicht noch eine letzterer unmittelbar anliegende structurlose Schicht erkennen lässt. Diese Unterschiede sind aber so unbedeutend, dass wir nicht fehl zu greifen glauben, wenn wir annehmen, dass die Bildung der Hüllhaut bei Mikro- und Makrosporen in entsprechender Weise statt findet. Wenn, wie wahrscheinlich, die Hüllmembran der Mikrospore nicht in der Art wie die der Makrospore plötzlich von dem umgebenden Protoplasma durch Differenzirung innerhalb seiner Substanz gebildet wird, so verdankt sie doch jedenfalls ihre Entstehung dem umhüllenden Protoplasma; denn in der Spore ist äusserst wenig Protoplasma vorhanden, die hyaline Flüssigkeit der Hülle bleibt klar und durchsichtig wie zuvor. Erwägen wir ferner, dass, soweit die Beobachtungen reichen, eine Membran stets an einer Protoplasmafläche auftritt und nur so lange an Flächen und Dickewachsthum zunimmt, als sie mit Protoplasma in Berührung bleibt, die besagte Hüllmembran

aber nur an ihrer äusseren Fläche von Protoplasma, an ihrer inneren von einer klaren Flüssigkeit umgeben ist, so bleibt nur die Annahme übrig, dass die Hüllhaut vom umgebenden Protoplasma oder wenigstens durch dessen Vermittelung gebildet worden sei.

Eine bedeutende Stütze für die Richtigkeit dieser Auffassung scheint mir in dem Vorkommen jener oben erwähnten abnormen Entwicklung der Mikrosporen zu liegen; so viel geht wenigstens mit Sicherheit aus dieser Misbildung hervor, dass die Hüllmembran ihre Entstehung nicht den eingeschlossenen Sporen verdanken kann. Dass sie die umgewandelte Sporenmutterzellmembran (Urmutterzellmembran) sei, ist sehr unwahrscheinlich, da keine Reste abortirter Tochterzellen sichtbar waren und aus der normalen Form der Sporenzellen geschlossen werden muss, dass letztere durch normale Theilung ihrer Mutterzelle hervorgegangen; es bleibt somit auch hier nur der Schluss übrig, dass die Hüllmembran je 2, 3 od. 4 Schwesterzellen von dem umgebenden Protoplasma aus umgelagert worden, und zwar zunächst der die Spore umgebenden hyalinen aus den Specialmutterzellen hervorgegangenen Substanz.

Nach alledem glauben wir die Hüllmembran der Mikrospore als ein der Makrosporenhüllhaut wenn nicht homologes, so doch wenigstens analoges Gebilde bezeichnen zu müssen.

Vergleichen wir unsere Darstellung der Marsiliasporentwicklung mit den bisher gemachten Beobachtungen über denselben Gegenstand, so finden wir hinsichtlich der Theilungsvorgänge in den Sporenmutterzellen, der Anlage der Specialmutter- und Sporenzellen und deren Entwicklung bis zur Trennung der Mikrosporen von einander einerseits, und dem Abortiren der je 3 Makrosporenschwesterzellen andererseits, unsere Beobachtungen in den wesentlichen Punkten übereinstimmend mit denen Hofmeisters, der über den besagten Gegenstand bisher die einzigen (mir bekannt gewordenen) eingehenderen Untersuc-

gen angestellt hat. Die weitere Entwicklung, zumal die Anlage und Ausbildung des sogen. Exosporium (unserer Hüllhaut) betreffend, weicht die Darstellung des genannten Forschers von der unsrigen weit ab.

Nach Hofmeister ¹⁾ ist das sogenannte Exosporium (die Hüllhaut) nichts Anderes, als die mit der von ihr eingeschlossenen Fortpflanzungszelle (Sporenzelle) sich ausserordentlich vergrössernde und beträchtlich in die Dicke aufquellende Membran der Specialmutterzelle. Diese Auffassung scheint bei den übrigen Forschern wenig Anklang gefunden zu haben, sogar Sachs ²⁾ in seinem Lehrbuch der Botanik erwähnt ihrer nicht einmal. — Wollte man es versuchen, die von uns beobachteten Thatsachen zu Gunsten der Hofmeister'schen Ansicht zu deuten, so wäre nur die Annahme möglich, dass ein Theil der Specialmutterzellhaut, nämlich die äusserste, unmessbar dünne Schicht sich zu jener aus 2 Schichten zusammengesetzten Membran umgewandelt, denn der flüssige innere Theil bleibt nach Anlage der besagten Membran noch sehr lange erhalten, die bisquitförmige Makro- oder kuglige Mikrosporenzelle nach wie vor umgebend. Bald nach dem Auftreten der Protoplasmablase aber ist diese äusserste membranartige Schicht nicht mehr vorhanden.

Wollte man dagegen geltend machen, dass sie wegen ihrer

1) Lehre von der Pflanzenzelle, 1867. S. 204.

2) Beiläufig bemerkt nimmt letzgenannter Forscher, wie mir scheint, bei der Entwicklung der Sporen sämtlicher höheren Kryptogamen gar keine Bildung von Specialmutterzellen an, denn in seinem Lehrbuch ist in den Abschnitten über Sporenentwicklung von Specialmutterzellen nicht die Rede. Bevor ich die Sporenentwicklung bei den Gefässkryptogamen eingehender untersucht, glaubte ich Sachs gegen die Auffassung Hofmeister's hinsichtlich der Bildung von Specialmutterzellen beistimmen, und zumal bei Marsilia keine Bildung von Specialmutterzellen annehmen zu müssen, weil mir die Thatsache, dass die 4 Makrosporenzellen durch verhältnismässig lange Stielchen verbunden sind, mit der Bildung von Specialmutterzellen nicht vereinbar schien. Doch in Berücksichtigung der weichen plastischen Beschaffenheit der Specialmutterzellhäute erscheint ihr Vorhandensein dem Zustandekommen einer Vereinigung der Sporenzellen nicht hinderlich, insofern die von den drei Leisten ausgehenden Stachelspitzen die stark aufgelockerte Substanz der Specialmutterzellhäute unbehindert durchwachsen können, um sich miteinander zu vereinigen.

ausserordentlichen Zartheit leicht zu übersehen und dennoch vorhanden sei, so wird man zugeben müssen, dass die Umwandlung dieser unmessbar dünnen Schicht, die als solche verhältnissmässig sehr lange verharret, fast plötzlich in eine 0,01 Mm. dicke und dabei in 2 Schichten differenzirte Membran, deren eine Schicht aus dünnwandigen mit Flüssigkeit erfüllten Prismen besteht, eine reine Unmöglichkeit ist.

Noch weniger zulässig als Hofmeister's Deutung des Exosporiums wäre der Versuch, die von uns mitgetheilten Beobachtungen dem bekannten Modus der Exosporiumbildung anzupassen, wie er bei den Filices, Ophioglosseae und Lycopodiaceen statt hat. Man müsste aus diesem Gesichtspunkt die hyaline Hülle als stark verdickte Sporenmembran betrachten, die in eine innere dünne, eine äussere unmessbar feine, feste, wasserarme und eine mittlere überaus mächtige, sehr wasserreiche, d. h. flüssige Schicht differenzirt wäre; eine derartige Membran ist aber nirgends im Pflanzenreich beobachtet; ferner spricht das Zustandekommen der hyalinen Hülle, wenigstens der der Makrosporen, mit Entschiedenheit gegen die Auffassung einer gewöhnlichen Zellmembran oder Membranschicht. Zugegeben aber, die hyaline Hülle sei nur die äussere stark aufgequollene oder zum grössten Theil verflüssigte Schicht der Sporenmembran, so könnte das sog. Exosporium, da das plötzliche sehr beträchtliche Dickewachsthum der äussersten zarten, wasserarmen Schicht mehr als unwahrscheinlich ist, vielleicht durch eine plötzliche Erhärtung eines Theiles der hyalinen flüssigen Schicht zu Stande kommen? Die Erhärtung (durch Wasserausscheidung) einer wenn auch beispiellos wasserreichen Schicht wäre immerhin möglich; doch kaum begreiflich, wie eben nur ein Theil und nicht die ganze Schicht erhärte, denn die von der Hüllmembran eingeschlossene hyaline Substanz ist nach dem Auftreten ersterer nicht wasserreicher als zuvor, sondern besitzt die stark wasserentziehende Eigenschaft wie früher und ist auch nicht an Volumen

geringer, sondern grösser geworden. Ferner steht der Annahme einer Erhärtung der hyalinen Schicht noch die Art ihrer Vertheilung entgegen; denn die Protoplasmablase liegt den beiden abgerundeten Enden der bisquitförmigen Makrosporenzelle unmittelbar auf; es ist daher nicht einzusehen, wie namentlich am acroscopen Ende der Sporenzelle die Hüllmembran von derselben Mächtigkeit wie nach den Seiten hin sich bilden kann.

Nach diesen Erwägungen bleibt wol nichts Anderes übrig, als die von uns geltend gemachte Anschauung nicht nur für die wahrscheinlichste sondern allein richtige zu halten: dass die Hüllmembran (das sogen. Exosporium) an der inneren Oberfläche einer Protoplasmahohlkugel gebildet wird. Ist bisher kein analoger Vorgang im Pflanzenreiche beobachtet worden, so wird man doch zugestehen, dass die Bildung einer Membran, statt wie gewöhnlich an der äusseren, einmal an der inneren Oberfläche einer Protoplasmahohlkugel, nichts Wunderbares an sich hat. Gewiss werden fortgesetzte Untersuchungen an nächstverwandten Gewächsen ergeben, dass dieser bei der Marsilia-Sporenbildung leicht und sicher zu constatirende Vorgang nicht vereinzelt dastehen, sondern ein den Rhizocarpeen gemeinsamer Zug sein wird; auch scheint es mir bei entfernter stehenden Gewächsen an Analogien nicht zu fehlen.

Mit Sicherheit kann man darauf rechnen bei der mit Marsilia nächstverwandten Pilularia die Entwicklung der Sporangien und Sporen ebenso wie bei jener zu finden, zumal bei der viel entfernter stehenden Salvinia, nach den Beobachtungen von Mettenius¹⁾ zu schliessen, die Entwicklung der Sporen in höchst überraschender Weise der Bildungsgeschichte der Marsilia-Sporen gleichkommt.²⁾

Uebertragen wir die unter dem Einflusse der damals herrschenden morphologischen Ansichten abgefasste Darstellung von

1) Mettenius, Beiträge zur Kenntniss der Rhizocarpeen, Frankfurt a. M. 1846.

2) Vergl. Anhang II.

Mettenius in eine dem gegenwärtigen Stande der Morphologie entsprechende, so finden wir, abgesehen von der Beobachtung über die Bildung der Sporenmutterzellen, worin der genannte Forscher offenbar getäuscht worden, die Entwicklungsgeschichte der *Salvinia*-Sporen sehrnahe übereinstimmend mit der von uns gegebenen Darstellung der Entwicklung der *Marsilia*-Sporen.

Fassen wir kurz die Hauptergebnisse der Untersuchungen Mettenius' zusammen. Nachdem die angeblich durch freie Zellbildung entstandenen Sporenmutterzellen sich in 4 Tochterzellen geteilt (wie, ist nicht näher angegeben), verkümmern in den Makrosporangien je 3 Zellen der Tetraden, weder untereinander noch mit der sich entwickelnden Schwesterzelle im Zusammenhange bleibend; letztere wie die je 4 bald sich von einander trennenden, mit 3 Leisten versehenen Mikrosporen, lassen, nachdem ihre Membran an Dicke beträchtlich zugenommen, eine zweite äussere, weiterhin an Mächtigkeit zunehmende Schicht erkennen, die offenbar unserer aus der Specialmutterzellhaut hervorgegangenen hyalinen Hülle entspricht (vergl. a. a. O. Taf. I. Fig. 21, a, b, c; 23; 53, b, c, d; 54, a, b; 57). Die Angabe, dass die hyaline Hülle einige Zeit nach der Trennung der Sporen von einander auftritt, nachdem deren Membran sich beträchtlich verdickt, beruht wol auf einer mangelhaften Beobachtung. Bei Untersuchung der *Marsilia*-Mikrosporenentwicklung begegnete es mir anfänglich gleichfalls, dass ich die hyaline Hülle erst längere Zeit nach Trennung der Sporen von einander, nachdem sie ihre Membran beträchtlich verdickt und bräunlich gefärbt, auftreten sah. Die Specialmutterzellhaut ist gleich nach der Trennung der Sporen so zart, dass beim Austreten letzterer aus dem Sporangium, wenn man dieses durch Druck auf das Deckglas (ein Verfahren, durch welches Mettenius, wie er angiebt, die Sporen austreten machte) bewirkt, die hyalinen Hüllen zerstört werden. Es gelang mir später in zahlreichen Fällen in ungewöhnlich durchsichtigen intacten Sporangien, die Sporen

kurz nach ihrer Trennung (einige Tetraden waren noch unverändert) von ihren Specialmutterzellhäuten umgeben zu finden.

Mettenius giebt übrigens auch an (a. a. O. S. 12 und 13) in einigen Fällen — die ihm aber als ungewöhnlich vorgekommen zu sein scheinen — die Sporen und auch selbst deren Mutterzellen von einer „durchsichtigen, sehr zarten Membran umgeben“ gesehen zu haben zu einer Zeit, wo die Sporenmembran noch sehr zart war.

„Eine von den Tochterzellen, die ungefähr in der Mitte des Säckchens liegt, dehnt sich nun aus und wird zum Embryosack“ (Makrospore), beginnt Mettenius den Abschnitt, der die weitere Entwicklung des „Eichens“ (Makrosporangium) schildert und fährt fort: „Gleichzeitig mit dieser Ausdehnung erhält sie eine gelbliche Farbe, während die anderen Tochterzellen unverändert mit dem Reste des Bildungstoffes (des Protoplasmas) sie umgeben, oder der Bildungstoff concentrirt sich zu einem gelblichen Ring um dieselbe, schickt breitere oder feinere Strahlen nach der Wand des Säckchens, so dass sie dadurch in dessen Mitte gehalten zu werden scheint.“

Offenbar entspricht diese, im optischen Längsschnitt als gelblicher Ring sich darstellende, hohlkuglige Schicht von „Bildungstoff“ (Protoplasma) unserer hell-bräunlichen Protoplasma-Blase. Stränge oder Strahlen von dieser Schicht zur Sporangienwand hin habe ich bei *Marsilia* nicht beobachtet.

Dass nach Anlage der gelblichen Protoplasma-Hohlkugel die Spore noch von ihrer hyalinen Hülle zunächst umgeben, geht aus folgender Angabe hervor: „Einigemal sah ich sie (die Spore) bei einer Grösse, wie in Taf. I 4 a (0,02 mm im Durchmesser) noch von der äusseren zarten Haut umgeben“. Dass unter der „äusseren zarten Haut“ hier nur die von uns als hyaline Hülle bezeichnete Schicht verstanden sein kann, unterliegt keinem Zweifel. Wahrscheinlich ist das Volumen der hyalinen Hülle im Verhältniss zu dem der Spore, bei *Salvinia*

sehr viel geringer als bei Marsilia, woher Mettenius sie nur in einigen Fällen gesehen, und wahrscheinlich schwindet sie früher bei Salvinia als bei Marsilia, weil ihrer fernerhin nicht mehr erwähnt wird. Ferner wäre noch der Unterschied in der Form der jungen Salvinia- und Marsilia-Makrosporen hervorzuheben, insofern erstere von Mettenius in jedem Entwicklungsstadium als kugelig dargestellt werden.

Der Beginn einer neuen Entwicklungsperiode „giebt sich dem unbewaffneten Auge dadurch kund, dass das ganze Ovulum (Sporangium), das bisher eine glänzend gelbliche Farbe hatte, eine weissliche, weniger glänzende annimmt und an Durchsichtigkeit verliert. Mit Hülfe des Mikroskops erkennt man, dass eine amorphe Masse auf dem Embryosack (Spore) sich abgelagert hat und dass der Bildungsstoff, der ihm am Ende der vorigen Periode, wenn auch nur in geringer Menge umgab, vollkommen verschwunden ist. Diese amorphe Masse tritt zuerst an der Spitze des Ovulums auf, d. h. an der Stelle des Embryosacks, die dem Stiel des Säckchens abgewendet ist, erscheint dann an verschiedenen Stellen der Peripherie, aber immer in geringerer Menge als an der Spitze und hüllt endlich den Embryosack vollkommen ein. An der Spitze bildet diese Masse alsdann 3 stumpfe, frei hervorragende Lappen.“

Die abgelagerte, amorphe Masse, die sich abstreifen lässt, wird weiterhin als eine schmutzig-weiße oder gelbliche beschrieben, „in der hie und da hellere Partien, Höhlungen liegen“, welche nachdem die Substanz an Festigkeit gewonnen, „schärfer umgränzt hervortreten und vollkommen geschlossene Zellen nachahmen.“

Diese Angaben sprechen gewiss für eine, wenn auch nicht vollkommene, so doch nahe Uebereinstimmung in der Hüllhautbildung resp. Anlage der Salvinia- und Marsilia-Makrosporen. Zunächst scheint mir die Eigenschaft der Membran, kurz nach ihrer Anlage von der Sporenoberfläche abgestreift werden zu

können, für die Gegenwart einer, um diese Zeit noch vorhandenen, wenn auch geringen hyalinen Hülle zu sprechen; soviel geht wenigstens mit Sicherheit hervor, dass diese „amorphe Schicht“ der Sporenoberfläche aufgelagert und nicht durch centrifugales Dickewachsthum der Sporenmembran auf dem Wege der Intussusception zu Stande gekommen ist; dasselbe wird wol auch durch das stückweise Auftreten der Hüllhaut (wenn diese Beobachtung richtig) bewiesen.

Wie es scheint, tritt die Membran, wenigstens in dem oberen dreilappigen Theil, plötzlich als verhältnissmässig dicke Schicht auf, die, wie aus den ferneren Angaben hervorgeht, das Ansehen einer hellgelblichen, vacuoligen Protoplasmamasse besitzt; nehmen wir hiezu die Beobachtung, dass nach Anlage der besagten Schicht kein umhüllendes Protoplasma mehr vorhanden, so liegt der Schluss nahe, dass die sich bildende *Salvinia*-Makrosporenhüllhaut nichts Anderes als die, die Spore umgebende, unter Bildung von zahlreichen Vacuolen erstarrende oder fest werdende hohlkugelige Protoplasmaschicht sei. Natürlich hat man sich den Vorgang des Festwerdens nicht als ein Erstarren durch blosse Wasserausscheidung zu denken; es mögen dabei complicirte Vorgänge innerhalb der Protoplasmasubstanz statt haben; die zahlreichen mit Luft erfüllten Höhlungen der ausgebildeten Hüllhaut sind gewiss nichts Anderes als die ursprünglich gebildeten Vacuolen, deren Wasser sich verloren und durch Luft ersetzt worden.

Da offenbar die Hüllhäute der *Salvinia*- und *Marsilia*-Makrosporen morphogenetisch gleich sind, so darf man wohl annehmen, dass die bei der Bildung der Hüllhaut statt habenden Vorgänge bei *Marsilia* denen bei *Salvinia* wenigstens analog sind, und daher die Hohlprismen als Vacuolen von einer aussergewöhnlichen Form auffassen, die vielleicht dem Wesen nach nicht verschieden von den gewöhnlichen Vacuolen des Protoplasma sind. Jedenfalls glauben wir in der Hüllhautbildung der

Salvinia-Makrosporen eine wesentliche Stütze für die Richtigkeit der oben geltend gemachten Annahme erblicken zu dürfen, dass nämlich die Hüllmembran der Marsilia-Makrospore die innerste differenzierte Schicht der Protoplasmahohlkugel sei.

Mettenius erklärt (a. a. O. S. 18) in Betreff der Frage nach der Entstehung der in Rede stehenden Membran: „Es bleibt aber noch unentschieden, ob diese Schicht durch Ablagerung des Bildungstoffes entstehe, oder von dem Embryosack secernirt werde. Erstere dieser beiden Möglichkeiten wird dadurch unwahrscheinlich, dass die geringe Menge des noch vorhandenen Bildungstoffes zur Bildung der ganzen äusseren Haut nicht hinreichen kann; letztere hingegen wird dadurch erwiesen, dass die 3 Lappen der Spitze des Ovulums zuerst entstehen und zuerst die weiteren Veränderungen durchlaufen, während, wenn sie durch Ablagerung entstanden, gerade umgekehrt die concentrische Schicht unter ihnen zuerst entstanden sein müsste.“

Die Annahme einer Membranbildung durch Secretion wird gegenwärtig wol Niemand mehr behaupten wollen; wenn Mettenius angiebt, die Menge des umgebenden Protoplasmas sei zu gering, als dass sich aus derselben die Membran bilden könnte, so scheint mir dieser Grund durch den Umstand entkräftet zu werden, dass eine Protoplasmaschicht nach Bildung von Vacuolen ein sehr viel grösseres Volumen besitzt als vorher.

Die Entwicklung der Mikrosporen, die der der Makrosporen bis zur Anlage der Hüllhaut in den wesentlichen Punkten gleicht, unterscheidet sich weiterhin dadurch, dass nicht um jede einzelne Spore eine Hüllhaut gebildet wird, sondern dass zwischen den Sporen, die bis dahin lose nebeneinander in dem Protoplasma eingebettet lagen, eine „amorphe“ Masse auftritt, die nach der Ansicht Mettenius' von den „Pollenkörnern“ (Mikrosporen) secernirt wird. „Diese secernirte Masse (a. a. O. S. 20) tritt zunächst in lockeren Schichten um die einzelnen Pollenkörner auf, wird schnell bedeutend vermehrt und vereinigt

nun die benachbarten Pollenkörner, so dass endlich sämtliche in dieser gemeinschaftlich secernirten Masse eingebettet und durch diese verbunden in einer zusammenhängenden Kugel aus dem Säckchen entfernt werden können.“ Ferner heisst es von dieser secernirten Masse: „Allmählig wird sie undurchsichtig, gewinnt an Festigkeit, wird von ihrer Peripherie, die der Wand des Säckchens dicht anliegt, scharf umgrenzt und erleidet an einzelnen Stellen Veränderungen, wie wir sie in der secernirten äusseren Haut des Embryosacks kennen gelernt haben.“

Dass diese die Makrosporen verklebende Masse, welche im ausgebildeten Zustande (an Herbarienexemplaren von mir untersucht) bis auf die sehr viel kleineren Höhlungen in ihrer Substanz genau das Aussehen der Makrosporenhüllhaut besitzt, letzterer auch in morphogenetischer Beziehung aequivalent ist, geht aus den Beobachtungen von Mettenius unzweifelhaft hervor. Der genannte Forscher hebt wol hervor, dass um die Zeit der Bildung dieser Masse der Bildungsstoff, das Protoplasma, geschwunden sei, doch glaube ich annehmen zu müssen, dass er in diesem Punkte getäuscht worden. Wahrscheinlich ist das die Sporen umgebende Protoplasma hier wie in den Marsiliamikrosporangien farblos und daher übersehen worden.

Ferner vermisse ich eine Angabe über das Vorhandensein der hyalinen Sporenhüllen zur Zeit der Bildung der „amorphen Masse“; sie mögen hier ihrer Kleinheit wegen übersehen worden sein, denn bei der grossen Uebereinstimmung in allen übrigen Punkten mit der Entwicklung der Makrosporen und der beiderlei Sporen von Marsilia, darf man auch in dieser Hinsicht auf Uebereinstimmung rechnen.

Die Annahme, dass die Hüllmasse (als solche könnte man das in Rede stehende Gebilde bezeichnen) von den Sporen secernirt werde, ist hier natürlich ebensowenig zulässig als bei der Bildung der Hüllhaut der Makrospore; dass ihre Entstehung auf gewöhnliche Membranbildung nicht zurückgeführt werden

kann, ist einleuchtend, es bleibt daher auch hier nur die Annahme übrig, dass sie das umgewandelte vacuolige die Sporen umgebende Protoplasma sei.

Hat unsere Ansicht über die Abstammung der Makrosporen-Hüllhaut von *Marsilia* in der Genesis des gleichnamigen Gebildes von *Salvinia* eine Stütze gefunden, so wird die Annahme, dass die Hüllhaut der *Marsilia*-Mikrosporen nicht die umgewandelte Specialmutterzellhaut, sondern ein Gebilde des die hyaline Hülle umgebenden Protoplasmas sei, durch die Bildungsgeschichte der die *Salvinia*-Mikrosporen verklebenden Hüllmasse nicht minder gekräftigt. Während das die Mikrospore umgebende Protoplasma bei *Marsilia* sich zu gesonderten Hüllen um jede einzelne Spore umwandelt, bildet es bei *Salvinia* sich zu einer gemeinsamen, sämtliche Sporen zu einer compacten kugligen Masse verklebenden „Hüllmasse“ aus.

Bei *Azolla nilotica* sind nach der Darstellung von Mettenius¹⁾ die Mikrosporen gleichfalls zu einer kugligen Masse verklebt; es scheint somit diese bei den übrigen Gefässkryptogamen nicht beobachtete Erscheinung eine charakteristische Eigenthümlichkeit der Salviniaceen zu sein. Vielleicht dürfte man in der Pollenmasse der Asclepiadeen und Orchideen eine entfernte Analogie finden.

Wir haben vorhin bemerkt, dass es uns bei einigen den Rhizocarpeen entfernter stehenden Gewächsen in Betreff der Sporenentwicklung resp. Hüllhautbildung an Analogien nicht zu fehlen scheine; wir hatten dabei die Equisetaceen im Auge. Indem ich auf die Untersuchungen Hofmeisters²⁾ und die von mir weiterhin gemachten Bemerkungen über die Equisetum-Sporenentwicklung verweise, möchte ich hier nur noch kurz hervorheben, dass nach Hofmeister die sich von ihren Schwester-

1) Mettenius, *Azolla nilotica* Decaisne, seorsum impressa ex Dr. Th. Kotschy „Plantis Tinneanis“, Vindob. 1865.

2) Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik III. S. 283 — 291.

zellen trennende Sporenzelle bei *Equisetum*, ebenso wie bei *Marsilia*, von ihrer Specialmutterzellhaut umschlossen bleibt. Aus letzterer soll sich die bekannte in Schraubenbänder zerreisende Membran bilden. Dass die hyaline Hülle, welche bald nach der Isolirung der Spore um diese sichtbar wird und genau das Aussehen der *Marsilia*-Mikrosporenhülle bietet, aus der Specialmutterzellhaut hervorgeht, ist gewiss; ob aber diese Hülle sich direct zu der in Schraubenbänder zerreisenden Membran ausbildet, oder ob hier ein Vorgang, ähnlich dem bei der Bildung der Mikrosporenhüllhaut von *Marsilia* statt hat, wage ich nicht zu entscheiden.

Vielleicht kommt auch bei der Pollenbildung einiger Phanerogamen etwas der Hüllhautbildung der *Marsilia*-Mikrosporen Aehnliches vor; Hofmeister erwähnt nämlich (a. a. O. S. 290), dass *Maranta zebrina* das seltene Beispiel des langen Bestehens der Specialmutterzellhäute darbietet.

Indem ich zum Zweck eines genaueren Vergleiches der *Marsilia*-Sporen mit denen der übrigen Gefässkryptogamen in Betreff des Baues und der Entwicklung auf unsere Darstellung in den betreffenden Abschnitten verweise, möchte ich zum Schluss noch die Bemerkung machen, dass die bisher gebräuchlichen Ausdrücke Endo- und Exosporium — wenn wir mit denselben hinfort die Innen- und Aussenschicht der Membranen solcher Sporen bezeichnen wollen, bei denen keine Hüllhautbildung vorkommt — zur Bezeichnung der Innen- und Aussenhaut der Rhizocarpeen-Sporen nicht zulässig sind, denn die Haut der eigentlichen Fortpflanzungszelle, die bisher Endosporium genannte Schicht der *Marsilia*-Sporen, entspricht morphogenetisch der ganzen bei Filices, Ophioglosseae und Lycopodiaceae in Endo- u. Exosporium differenzirten Sporenhaut (sporodermis), sie ist wie diese die ausgebildete Membran der in der Specialmutterzelle entstandenen Tochterzelle und trägt wie die durch kugeltetraëdrische Theilung gebildeten Sporen der Farne, der Ophioglosseae

und Lycopodiaceen, auf ihrer Oberfläche 3 unter Winkeln von 120° zusammenstossende Leisten; sie muss daher als Sporodermis bezeichnet werden.

Aus der Darstellung der Keimungsgeschichte der Marsilia-sporen von Hanstein¹⁾ glaube ich schliessen zu müssen, zumal der bildlichen Darstellung (Taf. X 7, 8, 10, 11, a. a. O.), dass zur Zeit der Spermatozoidenbildung eine Differenzirung der bis dahin homogenen Sporodermis der Mikrospore in zwei Schichten stattfindet; es würde dieser Vorgang der von Hofmeister beobachteten völligen Ausbildung der innersten vierten Schicht der Equisetensporen erst zur Zeit der Keimung dieser entsprechen²⁾.

Die bisher als Exosporium bezeichnete, von uns Hüllmembran genannte Schicht der Marsiliasporen, könnte mit Bezug auf ihre Entstehung, insofern sie der eigentlichen Spore um- oder aufgelagert wird: Peri- oder Episorium genannt werden. Mit Episorium bezeichnet Hofmeister³⁾ die äusserste Schicht der Makrosporen von Isoëtes; die Entwicklung letzterer habe ich bisher nicht untersuchen können und weiss daher nicht anzugeben, ob ein Grund vorhanden, die besagte Schicht nicht Exosporium zu nennen.

Werfen wir noch einen Blick auf die Veränderungen, welche während der Sporenentwicklung die Frucht resp. Fruchtschaale erfährt. Zur Zeit des Beginns der Theilungen in den Makrosporenmutterzellen hat die Frucht etwa $\frac{3}{4}$ ihrer definitiven Grösse erreicht. Das die Schaale zusammensetzende Gewebe ist in der Entwicklung bereits beträchtlich vorgeschritten, und zwar am meisten eine von den beiden der Anlage nach jüngsten Gewebeschichten, nämlich die äussere Prismenschicht; die Zellen dieser Schicht haben in der Ausdehnung des ganzen Rückens der

1) Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik IV.

2) a. a. O. S. 289.

3) Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen in Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wissensch. IV. S. 139.

Frucht, von dem unteren Höcker bis zur Spitze, ihre Wände in der oben beschriebenen Weise zu verdicken angefangen, während sie in der mittleren Region der Klappen sich noch durch Längswände theilen; in der inneren Prismenschicht erfolgen noch hier und da Quertheilungen; dagegen hat in sämtlichen übrigen Geweben die Theilung der Zellen aufgehört und die Streckung derselben begonnen. Die Zellen der äusseren Lage der sogen. Indusien fangen an zu collabiren in Folge des Druckes, den die an Grösse bedeutend zunehmenden Zellen der inneren Lage auf sie ausüben; die Wände letzterer, an Dicke wenig zunehmend, erlangen die Eigenschaft in Wasser zu quellen. Die sehr zahlreichen Chlorophyllkörner in den Zellen der 4-ten und 5-ten Schicht und der Epidermis führen grosse Stärkekörner; die Zellen der inneren Prismenschicht sind arm an Chlorophyll. Die Haare haben fast ihre definitive Grösse erreicht; ihre Gliederzellen, deren Wände sich beträchtlich verdickt, führen, zumal die grossen basalen bei *M. salvatrix* sehr reichlich Stärke. Die Wände der Schliesszellen sind beträchtlich verdickt. In dem linsenförmigen Raum unter dem oberen Höcker findet die Anlage der Lacune statt.

Vor Anlage des Episporiums der Makrosporen hat die Frucht, wenn sie, wie mir scheint, sich normal und kräftig entwickelt, ihre definitive Grösse fast erreicht, doch ist sie vor weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Stadien durch grössere Zartheit, heller grüne Färbung, grösseren Saftgehalt, der ein schwaches Durchscheinen bewirkt, leicht gekennzeichnet. Diejenigen Früchte, welche sehr lang, aber nicht dick werden (*M. elata*), d. h. deren Querdurchmesser den halben Abstand zwischen Rücken und Bauchkante (die halbe Breite) nicht erreicht, schreitet die Grössezunahme der Frucht und mit ihr die Ausbildung der Gewebeschichten der Fruchtklappen, im Vergleich zur Entwicklung der Sporangien, rascher vor; hier ist die definitive Grösse bald nach dem Auftreten der Protoplasmablase erreicht.

Die Epidermis ist der völligen Ausbildung nahe. Die Zellen der äusseren Prismenschicht haben in der ganzen Ausdehnung des Rückens ihre Entwicklung fast beschlossen; die der mittleren Region der Klappen sind von denen an der Bauch- und Stirnkante gelegenen überholt worden; während jene eben erst sich zu entwickeln angefangen, haben die Wände letzterer ihre halbe Dicke erreicht. Die entsprechenden Zellen der Fruchtbasis, soweit diese mit dem Fruchtsiel verwachsen ist, sind mit denen der Bauch- und Stirnkante, die der uhrglasförmigen Schicht mit denen der mittleren Region der Klappen, in der Entwicklung gleich weit vorgeschritten. Die innere Prismenschicht ist in den verschiedenen Theilen der Fruchtschaale der äusseren entsprechend, doch überall weniger als diese entwickelt. Die Verdickung der Zellen der 4-ten und 5-ten Schicht in dem Rücken der Frucht der Vollendung nahe, nimmt von da zur Mitte der Bauchklappen hin ab, gegen Bauch- und Stirnkante wieder zu.

Die Zellen des sogenannten Gallertringes schwellen um diese Zeit in Wasser schon ziemlich stark auf. Die Höcker sind ausgebildet. Im linsenförmigen Raum ist unter dem oberen Höcker noch ein Rest der früher zahlreichen Intercellulargänge, im Medianschnitt in Gestalt einer schwarzen schmalen Zickzacklinie sichtbar, die sich von der Lacune bis zu der Stelle hinzieht, wo der den unteren Höcker durchziehende Luftgang in den linsenförmigen Raum mündet.

Bevor die Sporenmutterzelle das Episporium mit ihrem ganzen Umfange erreicht und das Episporium der Mikrosporen sich gelblich gefärbt, ist die äussere Prismenschicht in ihrer ganzen Ausdehnung ausgebildet, desgleichen die Epidermis und die 4-te und 5-te Schicht der Fruchtschaale; die Zellen der inneren Prismenschicht dagegen haben ihre Wände erst bis zur Hälfte verdickt. Die nunmehr vollkommen opake Frucht erscheint ein wenig gebräunt.

Ueerblicken wir die Entwicklung der Gesamtf Frucht, so treten uns folgende Hauptmomente entgegen:

1) Der fertile Theil des Blattes, wahrscheinlich nach dem Auftreten der Lamina des sterilen Theiles angelegt, wächst durch Theilungen einer wahrscheinlich zweischneidigen Scheitelzelle und intercalare Theilungen zu einem schlanken kegelförmigen Körper aus, der bald durch einseitig gesteigertes Wachstum die Gestalt etwa eines Gemshornes erlangt.

2) Differenzirung des fertilen Theiles in Fruchtanlage und Stiel, durch ziemlich plötzliche einseitige Verbreiterung des eingekrümmten Endstückes sich kenntlich machend. Auf der der Concavität des Fruchtstiels zugekehrten Bauchfläche entstehen 2 Längsfurchen, in denen in acropetaler Folge je 8 — 10 Grübchen auftreten. Das Leitbündel des Stiels reicht in die Frucht hinein bis etwa zur halben Länge derselben.

3) Die Spitze der Frucht biegt sich aufwärts; die Rückenkante wird dadurch concav. Das der Rückenkante genäherte Leitbündel sendet in acropetaler Folge Fiederzweige ab, die sich dichotomisch theilen; hinter diesen Leitbündelästen werden die Sori in acropetaler Folge angelegt durch Trennung von je 6 — 9 in einer Reihe gelegener Zellen der innersten Zellenlage des sehr regelmässig angeordneten 6-schichtigen Aussengewebes von dem weniger regelmässig gebauten 4-schichtigen Innengewebe. Die je 6 — 9 nach Art der 3 seitigen Scheitelzellen sich theilenden Zellen bilden sich zu Makrosporangien aus, nachdem aus ihren Segmentzellen der die Mikrosporangien erzeugende Theil der Placenta hervorgegangen. Das vierschichtige Innengewebe bildet die Anlage der Indusien; aus den 4 äusseren Schichten geht die Fruchtschaale hervor.

4 a) Die Frucht nimmt an Ausdehnung zumal in der Breite zu; die Rückenfirste krümmt sich stark gegen die Spitze hin abwärts, während die Bauchkante gerade wird; die Spitze der Frucht entfernt sich von dem geraden Theil des Fruchtstiels,

so dass mit letzterem die Bauchkante der Frucht einen nach unten geöffneten spitzen Winkel bildet. Das Leitbündel erleidet an der Grenze zwischen Stiel und Frucht eine Knickung. Die Mikrosporangien werden angelegt; in den Makrosporangien theilt sich die dreiseitige Scheitelzelle durch eine zur Längsaxe des Sporangiums senkrechte Wand.

4 b) Hat die Frucht etwa die halbe definitive Grösse erreicht, so bildet ihre Längsaxe mit dem Fruchtsiel einen rechten Winkel. Die Fruchtschaale (von der Epidermis bis zu den Leitbündeln gerechnet) ist 5-schichtig geworden, doch entsprechen diese 5 Schichten nicht denen der ausgebildeten Frucht. Die Anlage des oberen Höckers und der Spaltöffnungen beginnt; in den Makrosporangien ist die Centralzelle angelegt.

5) Die Frucht hat $\frac{2}{3}$ ihrer definitiven Grösse erreicht; ihre Längsaxe bildet mit dem Stiel einen stumpfen Winkel. Anlage der beiden Prismenschichten dadurch, dass die Zellen der unter der Epidermis gelegenen Schicht sich durch eine tangentielle Wand (Querwand), vom Rücken zur Bauchkante fortschreitend, theilen. Die Soruscanäle schwinden. In der 4-ten Schicht weichen die radialen Wände der Zellen in ihrer Mitte auseinander. In den Makrosporangien sind die Sporenmutterzellen angelegt und es beginnt die Auflösung der inneren Wandschichten. In den Mikrosporangien ist die Centralzelle angelegt oder schon halbirt.

6) Die Frucht erreicht $\frac{3}{4}$ ihrer definitiven Grösse; die äussere Prismenschicht ist in der Ausdehnung des Rückens in der Entwicklung beträchtlich vorgeschritten; an Bauch- und Stirnrand beginnt die Verdickung der Zellen; in der Mitte der Fruchtklappen finden noch radiale Theilungen statt. Die äussere Schicht der Indusien collabirt. Die Haare haben ihre definitive Grösse fast erreicht. Die Makrospore umgibt sich mit einer Protoplasmahülle. In den Mikrosporangien sind die Sporenmutterzellen angelegt. Die Frucht grenzt sich gegen den Fruchtsiel durch eine Prismenschicht ab; bald darauf tritt die uhr-

glasförmige Schicht unter den beiden Höckern auf. Die Streckung in der Placenta hört auf.

7) Die Frucht hat fast ihre definitive Grösse erreicht, ist aber noch zart, saftig grün, etwas durchscheinend. In der Ausdehnung des Rückens ist die äussere Prismenschicht fast gänzlich ausgebildet; in der Mitte der Fruchtklappen beginnt die Verdickung der Prismenzellen. Anlage des Episporiums der Makrospore.

8) Die Frucht beginnt sich zu bräunen; bis auf die innere Prismenschicht sind alle übrigen Schichten der Fruchtschaale ausgebildet. Die Sporodermis der Makrospore hat das Episporium noch nicht mit ihrem ganzen Umfange erreicht. Die Episporien der Mikrosporen sind angelegt.

9) Ausbildung der inneren Prismenschicht. Auftreten von Stärke in den Sporen, nachdem diese mit ihren Episporien verwachsen; Ausbildung ihrer Gallerthüllen.

Versuchen wir nun, nachdem wir den Bau und die Entwicklung der Marsilia-Frucht kennen gelernt haben, ihre

morphologische Deutung.

Die Frucht, zweifellos ein Theil des Blattes, ist wie das sterile Blatt in zwei Haupttheile differenzirt, die dem Stiel und der Lamina des Blattes entsprechen. Wie früher erwähnt und bereits bekannt, wird die vollkommen reife Frucht beim Liegen in Wasser in 3 Stücke zersprengt, in zwei symmetrische Klappen und einen länglichen, knieförmig gebogenen Körper, der mit dem Fruchtstiel fest verbunden bleibt; letzteren, von uns Basidorsalstück genannten Theil, glauben wir der Entwicklungsgeschichte zufolge, als zum Fruchtstiel gehörig, d. h. als directe, die Fruchtklappen tragende Fortsetzung des Fruchtstiels und die Klappen als an diesem Theile (dem Ende des Stiels) hervorgesprossste Lamina betrachten zu müssen.

Ihren sichtbaren Ausdruck gewinnt die Anlage der Frucht, wie erwähnt, in der einseitigen Dilatation des hakenförmig umgebogenen Endes des aus dem Blattstiel hervorgesprossenen Fortsatzes; offenbar entspricht dieses einseitige Dickewachsthum des Fruchstiels rechtwinklig zu der bis dahin stattgehabten Wachstumsrichtung der Anlage der Lamina des sterilen Blattes, mit dem Unterschiede, dass hier 4 (je 2 nach einander) getrennte Theile nahezu rechtwinklig zur früheren Wachstumsrichtung am Ende des Stieles hervorsprossen, bei dem fertilen Blattstiel wahrscheinlich nur 2 Blättchen entsprechende Theile ungetrennt als ein Ganzes sich erheben.

Die Anordnung der Zellen in der jungen Frucht entspricht fast genau der in den jungen Laminartheilen des sterilen Blattes; hier wie dort kann man, nach der Nägelischen Auffassung, das Blatt als aus dicht nebeneinander liegenden Zellenlinien zusammengesetzt ansehen, die an der Spitze wachsend und im Querdurchmesser zunehmend, fächerartig nach aussen divergiren; bei den Fruchtblättern findet dieses Divergiren nach aussen in viel geringerem Maasse statt als bei den sterilen Blättern, weil ihre Basis eine viel breitere ist als bei letzteren.

Das basidorsale Gewebe der Frucht giebt sich auch noch in weiter vorgerückten Entwicklungsstadien als directe Fortsetzung des Fruchstiels, als dessen Ende zu erkennen; bis zu der Anlage der Sori nimmt es der Ausdehnung nach mehr als die Hälfte der ganzen Frucht ein; bis letztere mehr als ihre halbe Grösse erreicht, setzt sich das Gewebe des Fruchstiels ohne Unterbrechung in den besagten Theil fort. Erst nach Anlage der Makrosporenmutterzellen schliesst sich die Frucht durch eine Prismenschicht gegen den Stiel ab, doch wird die Continuität mit dem Fruchstiel noch nicht gänzlich aufgehoben; die Lacunen des letzteren setzen sich nach wie vor unmittelbar fort in die zahlreichen Intercellulargänge, welche den dorsalen Theil des Basidorsalstückes durchziehen. Diese zahlreichen Intercel-

lulargänge scheinen mir besonders entscheidend für die Auffassung des Basidorsalstückes als Fortsetzung des Fruchtsiels zu sein, denn mit dem Sichtbarwerden der Fruchtanlage ragen sie als directe Fortsetzung der Lacunen des Fruchtsiels in die junge Frucht hinein, der Rückenoberfläche genähert; mit der Zeit nehmen sie an Länge und Weite zu, um die Zeit des Auftretens der Protoplasmablasen sich innerhalb des linsenförmigen Raumes unter dem oberen Höcker zu einer verhältnissmässig grossen Lacune erweiternd, in die allseitig lockeres Lückenparenchym hineinragt. Somit wird der eigenthümliche, von der Zusammensetzung der Fruchtklappen abweichende Bau des Basidorsalstückes durch die Entwicklungsgeschichte, die es als Fortsetzung des Fruchtsiels kennen lehrt, wenigstens einigermaassen erklärlich.

Was die Fruchtklappen betrifft, so geht sowohl aus den ersten wie späteren Stadien der Entwicklung und nicht weniger aus dem fertigen Zustande mit Evidenz hervor, dass sie den Laminartheilen des sterilen Blattes entsprechende Gebilde sind. Wahrscheinlich entspricht jede Klappe mit der in ihr sich ausbildenden Sorusreihe einem Laminartheil (Blättchen) des sterilen Blattes. Dass jede Klappe aus zwei ihrer Fläche nach mit einander verwachsenen Spreitentheilen bestehe, die ganze Frucht demnach aus 4, wie bei dem jungen sterilen Blatt neben einander liegenden Blättchen, die sich hier nicht von einander getrennt haben, zusammengesetzt sei, dagegen spricht die Vertheilung der Leitbündel, wie der ganze innere Bau. Für die Annahme, dass in jeder Klappe 2 Blättchen mit ihren Rändern verwachsen seien, ist in der Entwicklungsgeschichte nicht der geringste Anhaltspunkt gegeben; jedenfalls ist die oben ausgesprochene Annahme die ungezwungenste.

Die Analogie des Gewebes der ausgebildeten Klappen mit dem der Laminartheile des sterilen Blattes springt in die Augen. Die Leitbündel der Frucht gleichen in ihrer inneren Zusammen-

setzung, ihrer dichotomen Verzweigung und Vereinigung durch eine Randanastomose vollkommen den Leitbündeln des sterilen Blattes. Das Grundgewebe, wie in dem sterilen Blatte gegen das Stranggewebe durch eine Schutzscheide abgeschlossen, lässt zwar ein dem chlorophyllführenden Pallisadenparenchym entsprechendes Gewebe vermissen, zeigt dagegen in dem eigenthümlichen Gewebe der vierten Schicht ein ausgesprochenes Analogon des Schwammparenchyms. Die fünfte aus tangential gestreckten Zellen gebildete, chlorophyllreiche Parenchymschicht, in welcher die Leitbündel verlaufen, und die mit den Placenten in continuirlichem Zusammenhange steht, ist physiologisch dem Schwamm- oder Pallisadenparenchym gleich zu erachten; dagegen ist das den Gallertring bildende Gewebe zum Zweck der Sporenausbreitung der Frucht eigenthümlich wie die Sori.

Das Hautgewebe der Frucht weicht von dem des Blattes besonders durch das stark entwickelte, aus stark verdicktem Sclerenchym gebildete Hypoderm ab, denn als solches glauben wir die beiden Prismenschichten auffassen zu müssen. Die Epidermis zeigt keine wesentlichen Verschiedenheiten.

A n h a n g.

I.

Eine der hellen in der äusseren Prismenschicht der Marsilia-Fruchtschaale vorkommenden Lichtlinie durchaus entsprechende Erscheinung bietet die äussere aus prismatischen Zellen zusammengesetzte Schicht der Samenschaale, testa, der Papilionaceen dar. Als ich im October 1870 bei der Untersuchung

von Embryonen mehrerer Papilionaceen meinen Blick zufällig auf einen feinen Schnitt der testa von *Vicia dumetorum* lenkte, glaubte ich im ersten Augenblick, irgend ein Zufall habe mir den Schnitt durch eine Marsilia-Fruchtschale in die Hände gespielt, denn nicht nur sind scheinbar zwei über einander liegende Prismenschichten von ungleicher Mächtigkeit vorhanden, von denen die kleinere, äussere, hellbraun tingirte von einer Lichtlinie durchzogen ist, genau entsprechend der bei Marsilia beschriebenen, sondern unter den Prismenschichten lagern zwei Parenchymschichten, von denen die der Prismenschicht zunächst angrenzende aus Zellen zusammengesetzt ist, welche ihrer Form nach fast genau den Zellen der vierten Schicht der Marsilia-Fruchtschale entsprechen; überdies sind bei *Vicia dumetorum* diese Zellen mit Chlorophyll theilweise erfüllt. Die scheinbaren zwei Prismenschichten bestehen aus einer einzigen Lage prismatischer Zellen, deren Wände in der oberen (äusseren) Hälfte bis zum Schwund des Lumens, in der unteren Hälfte nur wenig verdickt sind; die starke Verdickung des oberen Theiles der Wände nimmt nach unten fast plötzlich ab, woher man auf den ersten Blick den Eindruck zweier über einander liegender Schichten erhält. In geringer Entfernung oberhalb der Grenze zwischen dem stark und wenig verdickten Theil der Wände, verläuft die helle, scharf markirte Lichtlinie.

Die Wände der Prismenzellen, wie die der eigenthümlich geformten, unter der Prismenschicht gelegenen Zellen, sind von verhältnissmässig breiten, hellen, einander parallelen Streifen durchzogen, welche bei ersteren dem Längsdurchmesser der Zelle parallel, bei letzteren zur Längsaxe geneigt verlaufen. Auf dem Querschnitt der Prismenzellen erscheinen jene hellen Streifen als breite vom Centrum radienartig anstrahlende Linien; das Gewebe macht daher den Eindruck, als wäre es aus hellen Sternchen zusammengesetzt, die in eine dunklere Grundmasse eingebettet sind. Die Untersuchung der testa anderer *Vicia* Arten,

als *V. acutangula*, *narbonnensis* u. a. ergab eine nahe Uebereinstimmung mit *V. dumetorum*.

Es wurde ferner die testa untersucht bei *Lathyrus*, *Pisum*, *Phaseolus*, *Dolichos*, *Ervum*, *Hedysarum*, *Astragalus*, *Ceratonia*, *Lupinus*, und wurde überall die Zusammensetzung aus einer Prismenschicht, einer unter derselben lagernden Lückenparenchym-schicht und einer zweiten Parenchym-schicht wie bei *Vicia* gefunden; doch verhält sich die Ausbildung der Prismenschicht abweichend. Die Art der Verdickung der Membran der Prismenzellen ist mannigfachen Abänderungen unterworfen und verläuft die helle Lichtlinie bald mehr bald weniger dem äusseren Ende der Zellen genähert, meist sehr nahe, z. B. bei *Ervum*, *Phaseolus*, *Dolichos* unmittelbar an dem äusseren Ende der Zellen, und tritt daher wenig hervor.

Ferner sei noch erwähnt, dass bei sämtlichen untersuchten Samenschaalen der genannten Papilionaceen in der Ausdehnung der raphe noch eine zweite, mitunter sogar dritte Prismenschicht (ohne helle Lichtlinie) auftritt.

In noch weit höherem Maasse als bei den Papilionaceen, gleicht bei den Mimoseen und vollends bei den Cannaceen die Prismenschicht der testa, hinsichtlich der Form und Ausbildung der einzelnen Zellen, der äusseren Prismenschicht von *Marsilia*. Die Zellen sind hier bis auf kleine rundlich-dreieckige Räume am oberen und unteren Ende bis zum Schwund des Lumens verdickt, und die helle Lichtlinie verläuft durch die Mitte oder etwas oberhalb der Mitte der Zellen. Bei *Canna* ist ausserdem die testa wie die Fruchtschale der Marsiliaceen von zahlreichen Luftcanälen (erweiterten Intercellulargängen) durchsetzt; auch hier beobachtet man wie bei *Marsilia* in der Umgebung der Luftcanäle ein Hinausbiegen der hellen Lichtlinie.

II.

Im letztverflossenen Spätsommer (1870) hatte ich Gelegenheit, einige lebende Pflanzen der *Salvinia natans* zu untersuchen; doch waren die wenigen, aus Sporen im hiesigen botanischen Garten erzogenen Exemplare kümmerlich entwickelt und fiel daher die Untersuchung der Sporenentwicklung sehr lückenhaft aus. Indess habe ich mich doch von der Richtigkeit der Beobachtungen Mettenius', abgesehen von der Bildung der Sporenmutterzellen, im Wezentlichen überzeugen können. Hervorheben möchte ich folgende Punkte: Die hyalinen, aus den Specialmutterzellmembranen hervorgehenden Hüllen, deren Mettenius bei *Salvinia* erwähnt, habe ich an den Makrosporen nicht mit Sicherheit wahrgenommen, wahrscheinlich sind sie bei *Salvinia* häufiger als bei *Marsilia* und überhaupt von geringerer Mächtigkeit.

Die Protoplasmahohlkugel (im optischen Durchschnitt „den hellen Ring von Bildungstoff“ Mettenius' darstellend), der Sporenzelle unmittelbar anliegend, wie Mettenius angiebt, ist sehr viel heller und durchsichtiger als das entsprechende Gebilde bei *Marsilia*. In der kugeligen Sporenzelle ist ein grosser Kern mit Kernkörperchen sehr deutlich sichtbar. Das junge Episporium hat ganz das Ansehen einer vacuoligen Protoplasmaschicht; zur Bildung des Episporiums scheint die Gesamtmasse der Protoplasmahohlkugel verbraucht zu werden. Die Mikrosporen fand ich in mehreren Fällen von hyalinen Hüllen umgeben; das die Mikrosporen umhüllende Protoplasma ist von Mettenius, wie ich vermuthet, (vergl. S. 66.) wegen seiner sehr feinkörnigen, durchsichtigen Beschaffenheit übersehen worden.

Thesen.

1. Unter den leitenden Principien der morphologischen Betrachtung eines Organismus und der Theile desselben ist dem Studium der Entwicklungsgeschichte der erste Rang zuzuerkennen.
2. Die Entwicklungsgeschichte eines Organes entscheidet nicht in allen Fällen endgiltig über dessen morphologische Bedeutung.
3. Die physiologische Betrachtung der Organismen und ihrer Organe ist der morphologischen unterzuordnen.
4. Eine Theilung des Zellkerns kommt im Pflanzenreiche nicht vor.
5. Die an der Oberfläche nackten Protoplasmas auftretende Membran wird nicht von jenem ausgeschieden, sondern ist die umgewandelte Hautschicht des Protoplasma.
6. Die Iso- und Heterosporie darf nicht zum obersten Eintheilungsprincip bei der Gruppierung der Leitbündelkryptogamen erhoben werden.
7. Die Marattiaceen sind wie die Ophioglossean von den Filices zu trennen und zu einer besonderen Gruppe zu vereinigen, welche den Filices, Equisetaceen, Lycopodiaceen coordinirt ist.
8. Die Sporangien der Selaginellen sind stammbürtig, während die der übrigen Lycopodiaceen blattbürtig sind.

9. Die Rhizocarpeen und Filices sind nächstverwandte Gewächse erstere verhalten sich zu letzteren wie etwa die Selaginellen zu den Lycopodieen.
10. Die Sporangien der Leitbündelkryptogamen mit Ausnahme der Filices und Rhizocarpeen sind keine Trichomgebilde und bilden keine Centralzelle.
11. Die Einzelschutzscheide ist wie die gemeinsame Schutzscheide eine Bildung des Grundgewebes.
12. Das am Umfange zahlreicher Leitbündel, zumal bei monocotylen Gewächsen, auftretende, aus bastfaserähnlichen Zellen bestehende Gewebe, gehört nicht dem Leitbündel sondern Grundgewebe an.
13. Das „Aufstellen neuer Arten“ sollte nur Monographen innerhalb der von ihnen bearbeiteten Gruppen gestattet sein.
14. Die einer naturwissenschaftlichen Abhandlung beigegebenen Abbildungen dürfen nicht der Darstellung zu Grunde gelegt werden, sondern sollen nur das richtige Verständniss derselben erleichtern.

