

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXIII. Jahrgang, Nr. 3.

Wien, März 1913.

Die Entwicklung des Prothalliums von *Anogramma leptophylla* (L.) Lk.

Von Bruno Schussnig (Wien).

(Mit Tafel II.)

Für die Entwicklung des Prothalliums der Polypodiaceen haben zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahrzehnte ein den Hauptzügen nach einheitliches Verhalten festgestellt¹⁾. Auf ein fadenförmiges Anfangsstadium folgt die Herausbildung einer Scheitelzelle, deren Teilung (Segmentierung) zur Entwicklung einer flächenförmigen Bildung führt. Erst dann folgt meristematisches Randwachstum, durch das die Scheitelzelle früher oder später in den Winkel eines Einschnittes gedrängt wird, wodurch die bekannte herzförmige Form des Prothalliums entsteht.

Als eine Ausnahme von dieser Regel galt bisher *Anogramma leptophylla*, deren Prothalliumentwicklung im Jahre 1877 von Goebel untersucht wurde²⁾. Nach Goebel fehlt dem Prothallium dieser Art das Scheitelzellwachstum überhaupt.

Im Jahre 1911 sammelte Prof. R. v. Wettstein an verschiedenen Orten in Griechenland (Korfu, Santorin, Delphi) Sporen von *Anogramma leptophylla*. Dieselben wurden im Herbst 1911 in dem Gewächshaus des Wiener botanischen Gartens in flachen Schalen angebaut und ich übernahm die Untersuchung der Entwicklung der zahlreich sich ausbildenden Prothallien. Die folgenden Ausführungen sollen sich insbesondere auf die jungen Entwicklungsstadien beziehen, da in bezug auf das Verhalten der älteren Prothallien den eingehenden und zutreffenden Darlegungen Goebels kaum etwas hinzuzufügen ist.

Aus der Spore entwickelt sich zunächst ein confervoider Faden, der Querteilungen erfährt und schließlich aus zwei bis elf Gliederzellen besteht. Gleichzeitig, aber nicht immer, wächst in der entgegengesetzten Richtung ein Rhizoid aus. Nicht selten sieht man, daß die zweite oder dritte Zelle des Fadens anschwillt, seitlich eine dreieckige Tochterzelle

¹⁾ Lampa E. Über die Entwicklung einiger Farnprothallien. (Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CX, Abt. 1, April 1901.)

Jakowatz A. Vergleichende Untersuchungen über Farnprothallien. (Ebenda, Bd. CX., Abt. 1, Dezember 1901.) In dieser Arbeit ist ein vollständiges Verzeichnis der älteren Literatur vorhanden.

²⁾ Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla* Desv. (Botanische Zeitung, 1877.)

abschneidet, die reich mit Plasma gefüllt ist und schließlich zu einem Rhizoidfaden heranwächst. Bei etwas älteren Exemplaren findet man oft mehrere Rhizoiden auf der Unterseite der Prothalliumfläche; sie sind aber insbesondere in der Nähe der Ursprungsstelle des Prothalliums ausgebildet.

An etwas älteren Stadien beginnen die in der Nähe des Fadenendes gelegenen Zellen sich längs zu teilen, so daß der Anfang einer zweizellreihigen Fläche gegeben ist. Die Endzelle selbst bleibt zunächst noch ungeteilt. Daraufhin setzen auch einzelne periklinale Zellteilungen ein, wodurch das schmale, zungenförmige Prothallium an Breite zunimmt. Eine Scheitelzelle ist aber noch nicht vorhanden. (Fig. 1—7.)

Ein weiteres Stadium zeigt die Terminalzelle durch eine Längswand in zwei Tochterzellen geteilt. (Fig. 5—7.) Die zwei Zellen einer der letzten Querreihe erfahren sehr häufig ebenfalls eine Zweiteilung, die sehr charakteristisch ist. Die Scheidewand ist schief, von vorne und innen nach hinten und außen orientiert, so daß die beiden Zellen in je eine dreieckige und eine polygonale Zelle zerfallen. (Fig. 7.) Erst nachdem diese beiden im Profile dreieckigen Randzellen angelegt worden sind, tritt in einer der letzten Zellen die Scheitelzelle auf.

Das äußerst häufige, zeitlich und örtlich bestimmte Auftreten dieser dreieckigen Zellen führt zu dem Gedanken, daß sie nicht etwas Zufälliges vorstellen. Meiner Meinung nach sind sie jenen Zellen homolog, die Jakowatz¹⁾ bei *Asplenium septentrionale* Hoffm., *Aspidium filix mas* Sw. usw. gefunden hat und die bei den Prothallien dieser Farne den Ausgangspunkt eines Seitenastes, welcher dann mit einer Papille endigt, darstellt. Wenn man bedenkt, daß *Anogramma leptophylla* sowohl phylogenetisch als ökologisch einen relativ stark abgeleiteten Typus darstellt, so erscheint diese Annahme nicht auffallend. Ferner sehen wir, daß diese Zellen stets am Rande angelegt werden und dort verbleiben, auch bei Breitenzunahme der Prothalliumfläche. Zu einem Seitenast, wie bei den vorhergenannten Farnen, werden sie niemals. Es ist aber interessant, daß sie trotz ihrer Funktionslosigkeit ziemlich konstant angelegt werden, und zwar schon zu einer Zeit, wenn die Scheitelzelle noch nicht gebildet ist, ein Umstand, der in vollem Einklange mit den Befunden von Jakowatz²⁾ steht. Es stellen also die beiden dreieckigen Zellen Primordien von Seitenzweigen vor, die nicht mehr zur Entwicklung kommen, und ich bezeichne sie deshalb als „Astzellen“.

Zur Zeit, in der diese „Astzellen“ gebildet wurden, erscheint, wie schon erwähnt, die Endzelle des Fadens schon der Länge nach geteilt. In einer dieser beiden, im Profile dreieckig erscheinenden Tochterzellen wird durch eine schief auftretende Wand eine Scheitelzelle herausgeschnitten. Man kann dieselbe leicht, abgesehen von ihrer Gestalt, an ihrem Plasmareichtume und an den nun eintretenden, dem Normaltypus folgenden Segmentierungen erkennen.

Die Fig. 7 zeigt deutlich einerseits die beiden Astzellen und am Scheitel die beiden dreieckigen Endzellen. In der nächsten Figur erkennt man noch deutlich diese beiden Zellen, welche folgendermaßen begrenzt

¹⁾ a. a. O.

²⁾ a. a. O.

sind: die linke *abc*, die rechte *bcd* (Fig. 8). In beiden haben schon Teilungen eingesetzt: die eine Wand ist *ef*, die andere *gh*; erstere begrenzt die Scheitelzelle *efc* (Fig. 8). In den folgenden Zeichnungen sind ferner die nächsten Stadien zu sehen, wobei die einzelnen Segmente durch dickere Linien kenntlich gemacht sind. Figur 9 und 11 zeigen, daß nicht immer beide Astzellen zur Entwicklung kommen; bei der ersten ist die linke, bei der letzten die rechte ausgefallen, respektive nicht normal entwickelt. Außerdem ist in der Figur 14 ein Fall wiedergegeben, wo man deutlich eine Störung im Wachstum wahrnimmt.

Sobald das Prothallium eine kleinflächige Verbreiterung erreicht hat und einige Segmentierungen eingesetzt haben, so beginnt der Rand durch Meristemwachstum größer zu werden. Dieses Randmeristemwachstum scheint zumeist an jener Seite zuerst einzusetzen, deren Abschluß die Endzelle bildete, in der die Scheitelzelle nicht entstand. Beide Wachstumsvorgänge können parallel vor sich gehen, und in dem Maße als die Prothalliumfläche zunimmt, entfaltet sich das Randzellwachstum immer mehr. Wie lange die Scheitelzelle ihre Teilungsfähigkeit beibehält, läßt sich aus diesem Grunde nicht sagen; es werden die Segmente durch das immer regere Meristemwachstum zu sehr verwischt. Immerhin erlischt das Scheitelzellwachstum relativ bald. (Vgl. die Fig. 16, in welcher sich die Segmentierung bis in ein ziemlich vorgerücktes Stadium mit einiger Sicherheit nachweisen läßt.)

Beim Durchmustern etwas älterer Prothallien fällt sofort eine äußerst merkwürdige Erscheinung auf. Es erscheint nämlich die eine Längshälfte der Prothalliumfläche als im Wachstum bevorzugt, und zwar so, daß in der einen Hälfte das Meristem viel stärker sich entwickelt als in der anderen. Dabei ist die Mediane durch die Verlängerung der Mittellinie des konfervoiden Fadens gegeben. Ferner erkennt man bei sehr vielen, besonders bei älteren Exemplaren, am vordersten Rande eine mehr oder minder ausgeprägte Einbuchtung, in deren Ecke die Scheitelzelle liegt, wenn überhaupt eine solche noch vorhanden ist. Es sind, im Grunde genommen, hier dieselben morphologischen Züge wie bei den übrigen Polypodiaceen vorhanden; nur daß hier die herzförmige Gestalt nicht deutlich zur Ausprägung kommt, da das dieselbe aufweisende Stadium bald durch das einseitige Meristemwachstum überholt wird.

Eine Erklärung für diese Erscheinung kann wohl nur in biologischem Sinne gegeben werden, denn Wachstums-, resp. mechanische Faktoren kommen kaum in Betracht. Die Prothallien wurden ja immer unter denselben Bedingungen gehalten und fortwährend gleichmäßig belichtet. Bedenkt man aber, daß die Pflanze an ihrem natürlichen Standort in Felsenspalten und Gesteinsritzen vegetiert, wobei die Beleuchtungsrichtung immer eine bestimmte und gleichbleibende ist, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die Asymmetrie im Baue der Prothallien aus eben diesem Grunde zustande kommt. Man kann sich sehr wohl denken, daß die weniger belichtete Prothalliumpartie im Wachstum zurückbleibt und somit die Ungleichheit der beiden Flächenhälften verursacht wird.

Ferner beobachtete ich eine weitere Erscheinung, die von Interesse ist und mit der eben genannten leicht in Einklang gebracht werden kann. Die jungen Prothalliumläppchen liegen nicht dem Erdboden an, sondern sie richten sich auf, eine schiefe Stellung einnehmend. Die

Längsachse ist unter einem schwachen Winkel zur Horizontalebene geneigt und außerdem ist die Zellfläche so gedreht, daß die beförderte Hälfte nach oben zu liegen kommt. Die Dorsiventralität des Prothalliums tritt auch zurück und wird nur durch das gelegentliche Auftreten von Rhizoiden auf der Unterseite angedeutet. Das ganze Verhalten scheint mir nicht bedeutungslos zu sein und es steht sicher in ursächlichem Zusammenhange mit den Belichtungsverhältnissen am natürlichen Standort. Es bietet ferner auch einen Anhaltspunkt, um die Abweichungen im Wachstum des Prothalliums vom normalen Polypodiaceentypus, welche *Anogramma leptophylla* darbietet, zu erklären.

Fassen wir nun die gewonnenen Resultate zusammen. Das Prothallium von *Anogramma leptophylla* besitzt eine Zeitlang eine Scheitelzelle. Diese tritt in einem bestimmten Zeitpunkt auf, nämlich unmittelbar nach Vollendung des primären, fadenförmigen Stadiums und zumeist nachdem zwei sogenannte Astzellen ausgebildet sind, um dann nach einer relativ kurzen Zeit die Teilungen einzustellen. Fast gleichzeitig mit der Segmentierung beginnt das Meristemwachstum am Rande der Prothallienfläche, das zum Teil das Scheitelzeliwachstum undeutlich macht und zuletzt verdeckt, bzw. dasselbe ersetzt. Nach dem ganzen Verhalten dieser Pflanze müssen wir *Anogramma leptophylla* als einen stark abgeleiteten Typus der Polypodiaceen ansehen, der aber im Prothalliumbau die allgemeinen Charaktere der Familie mehr oder weniger noch erkennen läßt. Die Entwicklung des Prothalliums stimmt im wesentlichen mit jener von *Coniogramme japonica* (*Gymnogramma japonica*, nach Lampa¹⁾) überein und vermittelt den Übergang von den typischen Polypodiaceen zu stärker abgeleiteten Formen, wie eine solche beispielsweise *Anogramma schizophylla* (*Gymnogramma schizophylla*, vgl. Lampa²⁾) darstellt.

Endlich ist es meine angenehme Pflicht, Herrn Hofrat Professor R. v. Wettstein für die Überlassung des Materiales und für die Anregung, die er mir zuteil werden ließ, sowie Herrn Prof. O. Porsch für seine äußerst freundliche Unterstützung, meinen herzlichsten Dank zu sagen.

Wien, Botanisches Institut der Universität.

Erklärung der Tafel II.

Alle Zeichnungen wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat angefertigt.

Fig. 1—3. Confervoide Stadien verschiedenen Alters.

Fig. 4—6. Etwas ältere Prothallien; in den Endzellen des jungen Prothalliums sind schon Längsteilungen vor sich gegangen.

Fig. 7. Nächstfolgendes Stadium; bei *a a* sind die „Astzellen“ sichtbar.

Fig. 8. Stadium, in welchem die Scheitelzelle herausdifferenziert wird.

Fig. 9—11. Beginn der Segmentierung.

Fig. 12. Abnormes Stadium, bei dem die Astzellen nicht zu erkennen sind.

Fig. 13—16. Weitere Stadien mit vorgeschrittener Segmentierung. Bei Fig. 16 ließ sich infolge deutlicher Ausprägung der primären Wände die Segmentierung an einem relativ vorgeschrittenen Stadium gut rekonstruieren. In Fig. 13 ist die Eintragung der Grenzwanne zwischen dem 2. und 3. rechten Segmente unsicher.

Fig. 17. Gesamtbild eines Prothalliumlappens, die Asymmetrie zeigend.

¹⁾ a. a. O.

²⁾ a. a. O.

