

**Zur Embryogenese von *Selaginella pilifera*  
A. BRAUN mit einer  
Diskussion der Verzweignungsverhältnisse  
der Embryonen bei *Selaginella***

**Dissertation  
zur Erlangung des Grades  
Doktor der Naturwissenschaften**

**Am Fachbereich Biologie  
der Johannes Gutenberg-Universität Mainz**

**Nancy Kapuskar  
geb. in Böblingen**

Mainz, 2005

**D77**

## Inhaltsverzeichnis:

|     |  |    |
|-----|--|----|
| 1   | Einleitung:.....   | 1  |
| 2   | Material und Methode: .....  | 2  |
| 3   | Die Benennung der Schnittrichtungen:.....  | 6  |
| 4   | Morphologischer Bau der adulten Pflanze:.....  | 8  |
| 4.1 | Bau und Verzweigung der Sprosse:.....  | 8  |
| 4.2 | Die Deutung des Wurzelträgers: .....   | 13 |
| 5   | Übertragung der morphologischen Verhältnisse der adulten Pflanzen auf den Embryo -<br>eine Theorie:..... | 19 |
| 5.1 | Der Bau des vielzelligen Embryos: .....  | 19 |
| 5.2 | Die Interpretation der Morphologie des Embryos:.....   | 20 |
| 6   | Ergebnisse: .....  | 22 |
| 6.1 | Ergebnisse der embryogenetischen Untersuchungen an <i>S. pilifera</i> :.....                             | 22 |
| 6.2 | Beobachtungen zur räumlichen Lage der Embryonen bzw. deren Sprosse im<br>Makroprothallium:.....          | 32 |
| 7   | Diskussion:.....   | 35 |
| 8   | Zusammenfassung: .....   | 55 |
| 9   | Literatur: .....   | 56 |
| 10  | Tafeln:.....   | 61 |

## 1 Einleitung:

Unser heutiges Wissen über die Embryoentwicklung bei *Selaginella* stammt aus dem 19. und beginnenden 20. Jahrhundert. METTENIUS (1850) und HOFMEISTER (1851) haben sich mit der Embryogenese beschäftigt, doch waren ihre Erkenntnisse aus heutiger Sicht noch nicht vollkommen zutreffend. Dies wird zum Beispiel darin deutlich, daß sie die Krümmung des Embryos nicht erkannt haben, die PFEFFER (1871) in „Die Entwicklung des Keimes der Gattung“ später ausführlich beschreibt. Neben PFEFFERS Publikation haben vor allem die Arbeiten BRUCHMANNs (1897 – 1920) maßgeblich zur Klärung der Embryogenese beigetragen. BRUCHMANN hat sich über einen langen Zeitraum mit der Embryoentwicklung beschäftigt, wie aus seiner Fülle von Publikationen leicht zu ersehen ist. Er hat eine Reihe von Arten untersucht und die Embryoentwicklung der verschiedenen Arten miteinander verglichen. Seine Ergebnisse sind die wichtigste Grundlage des heutigen Wissens über die Embryogenese bei *Selaginella*.

Ein Aspekt, der aus heutiger Sicht bei der Betrachtung der Embryogenese seinerzeit nicht zufriedenstellend beachtet wurde, ist die morphologische Interpretation des Embryos im Bezug auf die Verzweigungsverhältnisse. Bei der Embryogenese, wie sie BRUCHMANN (1909, 1912) beschrieben hat, weist der Embryo ein anderes Verzweigungsmuster auf als alle nachfolgenden, sehr regelhaften Verzweigungen der Pflanze.

SIEGERT (1974) hat sich mit den Verzweigungsverhältnissen bei den Selaginellen beschäftigt und deren Deutung auch auf den Embryo übertragen. Die Verzweigungsverhältnisse im Embryo stehen somit nicht mehr im Widerspruch zum Verzweigungsmodus der adulten Pflanzen. Diese neue Interpretation der Embryoentwicklung wurde noch nicht durch ontogenetische Untersuchungen am Embryo selbst überprüft.

Ziel dieser Arbeit ist es, die Embryogenese unter besonderer Berücksichtigung der Verzweigungsverhältnisse zu untersuchen, sowie verschiedene morphologische Interpretationen des Embryos zu diskutieren.

## 2 Material und Methode:

Für dieses Projekt wurden, mit Ausnahme von *Selaginella selaginoides*, Pflanzen aus dem Botanischen Garten der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz verwendet. *S. selaginoides* wurde an Naturstandorten in den Alpen gesammelt. Das Material stammt von folgenden Standorten: Jenner (Berchtesgadener Alpen), Steinkarsp beim Visalpsee (Allgäuer Alpen, Österreich), Paznauntal und Seitentäler (Österreich), sowie Ötztal und Seitentäler (Österreich).

Zur Nachbestimmung der verwendeten *Selaginella*-Arten wurden LELLINGER (1985) sowie die Flora of North America (1993) verwendet. Hinweise zur Kulturform *S. kraussiana* var. *brownii* waren im Internet bei „The Violet Barn“ (2002) und bei „Checklist of Ferns and Fern Allies“ (2002) zu finden.

Zur Darstellung anatomischer oder morphologischer Aspekte an adulten Pflanzen oder Ablegern wurden folgende Arten fotografiert und gegebenenfalls gezeichnet:

*S. willdenowii* (Desv. ex Poir.) Baker  
*S. martensii* Spring  
*S. pilifera* A. Braun  
*S. selaginoides* (L.) Link.

Photos wurden teilweise an den Pflanzen an ihrem Standort im Botanischen Garten gemacht; es wurden aber auch Pflanzenteile abgetrennt, anschließend gezeichnet und fotografiert. Photos am Standort wurden entweder mit einer Nikon 501 Spiegelreflexkamera oder mit einer digitalen Nikon Coolpix 995 aufgenommen. Die Zeichnungen wurden mit einem Wild M3C Stereomikroskop (Leica) mit Zeichenspiegel angefertigt. Keimpflanzen von *Selaginella pilifera* wurden unter einem Wild Makroskop M420 mit Photoaufsatz (Wild MPS 52) und 100 ASA Farb-Diafilmen fotografiert.

Zur Untersuchung der Embryogenese wurden Mikro- und Makrosporen von ausgewählten Pflanzen gesammelt und die Keimung der Sporen bei Zimmertemperatur verfolgt.

Zur Sporengewinnung wurden Sporophyllstände von den Pflanzen abgetrennt und mindestens einen Tag lang getrocknet, bis die Sporen aus den dann geöffneten Sporangien herausgefallen waren oder herausgeschleudert wurden. Bei *S. kraussiana* wurde der überwiegende Teil der Makrosporen von einer Folie oder von Steinen abgesammelt, die sich unter den Pflanzen befanden.

Die Makro- und Mikrosporen wurden in Petrischalen auf befeuchtetes Filterpapier gelegt und bei Zimmertemperatur permanent feucht gehalten. Lehmige Gartenerde und Blumenerde hatten sich als ungeeignete Substrate erwiesen, da die Keimungsrate nur sehr gering war, und das Absammeln der Makrosporen für die weiteren Untersuchungen durch das weiche Substrat sowie anhaftende Bodenpartikel erschwert wurde.

Bei Zimmertemperatur keimende Sporen hatten folgende Pflanzen:

*Selaginella martensii* Spring  
*Selaginella pilifera* A. Braun  
*Selaginella kraussiana* (G. Kunze) A. Braun

*Selaginella kraussiana* (G. Kunze) A. Braun – Kulturform (evtl. var. *brownii* Hort. ex Nich.) (Die Art wird im Botanischen Garten Mainz als *S. apoda* geführt.)  
*Selaginella cf. belluta* (die Nachbestimmung dieser Art ist der Verfasserin nicht gelungen)  
*Selaginella selaginoides* (L.) Lk. (Makrosporen keimten erst nach Vernalisation)

Bei zwölf weiteren Arten blieben die Keimversuche ohne Erfolg.

Die Keimung der Makrosporen ging je nach Art unterschiedlich schnell vor sich. Sie konnte innerhalb von 2 Tagen erfolgen (*S. pilifera*, *S. martensii*) oder bis zu 1-2 Monate (*S. belluta*) dauern. Die Entwicklung der Embryonen verlief ebenfalls unterschiedlich schnell. Sichtbare, daß heißt aus dem Prothallium herauswachsende Embryonen bzw. Keimpflanzen traten bei *S. pilifera* nach 3-4 Wochen, bei *S. belluta* erst 3-4 Monate (oder später) nach der Makrosporenkeimung auf. Während bei *S. pilifera* der Anteil an gekeimten Sporen mit herauswachsenden Keimpflanzen sehr hoch war (>70%), war dieser Anteil bei *S. belluta* leider nur sehr gering (< 10%). *S. belluta* wurde daher als Untersuchungsobjekt verworfen.

Bei *Selaginella selaginoides* verlief die Makrosporenkeimung zum einen sehr langsam, zum anderen keimten nur sehr wenige Makrosporen (ca. 5-10 %). Makro- und Mikrosporen wurden im Sommer bis Frühherbst gesammelt, wie oben beschrieben in Petrischalen gelegt und bei Zimmertemperatur aufbewahrt. Die Sporen keimten jedoch nicht. Im darauffolgenden Jahr wurden wieder Sporen gesammelt und in Petrischalen gelegt. Diese wurden zusammen mit den im Vorjahr gesammelten Sporen im Winter im Gefrierfach eines Kühlschranks mindestens 8 Wochen bei knapp unter 0°C vernalisiert und im Frühjahr wieder entnommen. Die Makrosporen keimten dann teilweise, jedoch konnten aus den Prothallien herauswachsende Keimpflanzen selbst zwei Jahre nach der Makrosporenkeimung nicht beobachtet werden. Diese Art wurde daher ebenfalls nicht in weitere Untersuchungen mit einbezogen. Schon BRUCHMANN (1897) hat über ähnliche Schwierigkeiten bei *S. selaginoides* (= *S. spinulosa*) berichtet. Eine Untersuchung des Sporenkeimungsverlaufs bei dieser Art wäre sicherlich interessant, da scheinbar nichts Genaueres darüber bekannt ist.

In unterschiedlichen Zeitabständen wurden gekeimte Makrosporen abgesammelt und in einer Lösung aus Glutaraldehyd, Formaldehyd, Ethanol, Puffer ( $\text{Na}_2\text{H}_2\text{PO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ) und destilliertem Wasser fixiert. Anschließend wurden die Objekte über eine Alkoholreihe zur Lagerung in 70%igen Alkohol überführt.

Zum Anfertigen von Schnittserien wurden die Makrosporen zuerst vom 70%igen in 96%igen Alkohol hochgeführt, bevor sie in ein Einbettmedium überführt wurden. Die Wahl und Handhabung von Einbettmedien haben sich als problematisch erwiesen. Zum einen sind die Sporenwände durch Silikateinlagerungen (KRAMER et al., 1995) sehr hart, so daß die Sporen aus dem jeweiligen Einbettmedium herauszufallen drohten. Zum anderen löste sich die innerste Sporenwandschicht meist von den restlichen Wandschichten ab, und das Eindringen der Einbettmedien in diesen Zwischenraum war nicht immer zufriedenstellend gewährleistet.

Eine Einbettung in Paraffin hat sich nach umfangreichen Versuchen als ungeeignet herausgestellt, da nicht verhindert werden konnte, daß die Sporen oder Prothallien beim Schneiden aus diesem Einbettmedium herausgefallen sind. Auch längere Einwirkzeiten (bis zu zwei Wochen) des flüssigen Paraffins waren nicht erfolgreich; es konnten somit keine Serienschnitte erstellt werden und diese Methode wurde nicht weiter verfolgt.

Als nächstes wurden zwei Kunstharz-Einbettmedien getestet, SPURR's Resin und HISTORESIN (Leica).

Bei der Kunstharzeinbettung in SPURR's Resin wurden die Objekte aus dem 96%igen Alkohol mit Aceton vollständig entwässert. Eine alternative Entwässerung mit 100%igem Alkohol ergab keine befriedigenden Ergebnisse, da immer noch minimale Reste von Wasser im Alkohol vorhanden waren, die im Kunstharz zu Schlierenbildung führten.

Anschließend wurden die Objekte nach Anleitung in SPURR's Resin eingebettet, ausgerichtet und einen Tag lang im Wärmeschrank bei 60°C getrocknet. Die Kunstharz-Blöckchen wurden dann mit Sekundenkleber auf Kunststoff-Blöcke aufgeklebt. Nach Festwerden des Klebers wurden die Objekte mit Glasmessern auf einem Rotationsmikrotom auf 3-5µm Dicke geschnitten und auf Objektträger übertragen, die mit H<sub>2</sub>O dest. befeuchtet waren. Die Objektträger trockneten mindestens 2 Stunden auf einem Heiztisch bei einer Temperatur von 80°C und wurden anschließend mit Toluidinblau gefärbt.

Der Vorteil dieser Einbettung gegenüber der mit Histoiresin (s.u.) war, daß die Objekte keiner sichtbaren Schrumpfung unterlagen, wie dies bei der Einbettung mit Histoiresin der Fall war. Dadurch waren die Objekte gut im Kunstharzmedium befestigt. Die Färbung der Objekte hat sich jedoch als problematisch herausgestellt, da aufgrund der Färbedauer die Schnitte von den Objektträgern abschwammen. Bei verschiedenen Färbetests wurden die Einwirkzeiten sowie die Konzentration der verwendeten Toluidinblau-Lösungen (0,5% - 5%) variiert, doch waren die Ergebnisse nie befriedigend. Die Objekte blieben nur bei sehr kurzen Einwirkzeiten von maximal 2 Minuten zum Großteil auf den Objektträgern haften, doch war hier die Färbung auch bei höheren Konzentrationen des Färbemediums (2% - 5%) ungenügend.

In einem weiteren Schritt wurden mehrere „Klebmedien“ ausprobiert, um eine bessere Haftung der Schnitte auf dem Objektträger zu erreichen, doch waren die Resultate unbefriedigend. Als „Klebmedien“ wurden Eiweißglyzerin, Speichel sowie eine dünne Lage Eukitt (unter einem Abzug) ausprobiert. Entweder hat sich durch deren Verwendung die Haftung nicht verbessert (Speichel), oder die Schnitte hafteten zwar besser, doch die Färbung der Objekte wurde sehr negativ beeinflusst (Eiweißglyzerin, Eukitt). Die Kunststoffeinbettung in SPURR's Resin mußte aufgrund der vielen Schwierigkeiten leider wieder verworfen werden.

Bei der Kunstharzeinbettung in HISTORESIN wurden die Objekte aus 96%igem Alkohol nach Anleitung in den flüssigen Kunstharz überführt. Die in der Anleitung vorgesehenen Durchdringungszeiten für das Kunstharz haben sich jedoch als wesentlich zu kurz erwiesen und mußten, wie eine Reihe von Tests ergab, für jede Stufe jeweils auf mindestens eine Woche verlängert werden. Erst dann war das Kunstharz soweit in das Prothallium und zwischen die Sporenwandschichten eingedrungen, daß die Sporenhalte beim Schneiden nicht mehr allzu häufig herausfielen. Es konnte jedoch nicht ganz vermieden werden, daß durch leichte Schrumpfung kleine Hohlräume zwischen Prothallium und Sporenwand entstanden, wodurch Teile des Prothalliums beim Schneiden aufgrund mangelnder Haftung herausfallen konnten.

Zur ausreichenden Aushärtung des Einbettmediums wurden die HISTORESIN-Blöckchen mindestens 2-3 Tage lang im Wärmeschrank bei 60°C getrocknet. Danach wurden sie mit Sekundenkleber auf Kunststoff-Blöcken befestigt, getrimmt und in Gefäße mit Silika-Gel gelegt, um sie weiter zu härten und möglichst wasserfrei zu halten.

Die HISTORESIN-Blöckchen wurden mit Glas- oder Metallmessern (D-Schliff) mit einem Rotationsmikrotom (Leitz) geschnitten. Die Metallmesser haben sich als bessere Wahl erwiesen, da die Glasmesser durch die harte Sporenwand zu schnell schartig wurden.

Um die optimale Schnittdicke für die zu untersuchenden Objekte zu ermitteln, wurde eine Reihe von Schnittserien angefertigt. Die Dicke der Schnitte variierte zwischen 4 und 10  $\mu\text{m}$ . Eine Schnittdicke von 7  $\mu\text{m}$  hat sich als geeignet herausgestellt, unter anderem auch wegen der guten Schnitteigenschaften der HISTORESIN-Blöckchen bei dieser Schnittdicke. Die Schnitte wurden auf mit  $\text{H}_2\text{O}$  dest. befeuchtete Objektträger übertragen, ausgerichtet und bei 70°C auf einem Heiztisch für mindestens 2 Stunden getrocknet.

Gefärbt wurde mit einer 5 (-10) %igen Toluidinblau-Lösung. Die Färbedauer betrug mindestens 20 Minuten. Anschließend wurde in 96%igem Alkohol kurz differenziert und die Färbung in einer 5%igen Ammoniummolybdat-Lösung fixiert.

Die Schnitte wurden zum Schluß mit Eukitt und Deckgläschen abgedeckt.

Photos der Schnitte wurden an einem Leitz Diaplan Mikroskop anfangs mit einem Photoaufsatz und 100 ASA Farb-Diafilmen gemacht, später kam eine digitale Nikon Coolpix 995 zum Einsatz.

Sowohl die Diapositive als auch die digitalen Photos wurden am Computer nachbearbeitet. Helligkeit und Kontrast wurden zum Teil verändert sowie in einigen Fällen die Schärfe erhöht. Bei den Photos von mikroskopischen Schnitten wurde auch eine Tonwertkorrektur vorgenommen, um unterschiedlich stark ausgeprägte Gelbstiche zu beseitigen und dadurch einen etwa einheitlichen Farbton zu erhalten.

Zeichnungen wurden an einem Leitz Diaplan und an einem Leitz SM-Lux Mikroskop jeweils mit Hilfe eines Zeichenspiegels angefertigt und mit einem Flachbettscanner in den Computer eingescannt. Die Zeichnungen wurden mit Photoshop weiterbearbeitet. Dabei wurde der Kontrast erhöht und die Zeichnungen durch farbige Pfeile, Beschriftungen sowie in einigen Fällen durch farbiges Ausfüllen von Zellen ergänzt.

### 3 Die Benennung der Schnittrichtungen:

Bezogen auf den Embryo sind die Schnittrichtungen bei *Selaginella* nicht nur schwierig festzulegen, sondern auch schwierig zu benennen, da es meist nicht „den Längsschnitt“ oder „den Querschnitt“ durch den Embryo gibt.

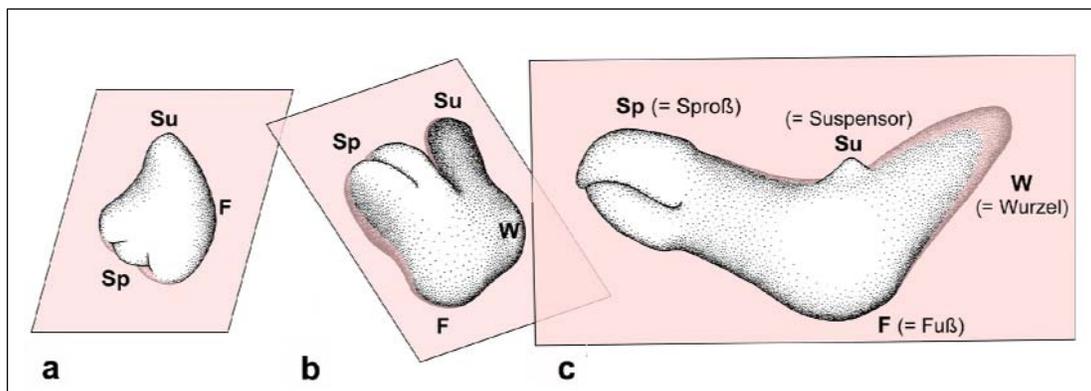
Durch die zunehmende Krümmung des Embryos im Laufe seiner Entwicklung haben Suspensor, Laubsproß, Wurzelanlage und Fuß (Abb. 1) immer eine unterschiedliche Lage zueinander. Dies hat in der Regel zur Folge, daß ein älterer, vielzelliger Embryo nicht auf einmal in allen Teilen quer oder längs geschnitten werden kann. Wenn zum Beispiel bei einem älteren Embryo der 1. beblätterte Sproß quer geschnitten wird, trifft dies nicht auf den Suspensor zu, und auch die 1. Wurzelanlage kann in abweichender Richtung geschnitten sein.

Die Schnittrichtungen werden daher wie folgt festgelegt:

#### medianer Längsschnitt:

Als „medianer Längsschnitt“ wird ein Schnitt bezeichnet, der Laubsproß, Wurzel(-träger), Fuß und Suspensor des Embryos möglichst in Längsrichtung schneidet. Dies ist die einzige Schnittrichtung, bei der vor allem bei jungen Embryonen die meisten Organe tatsächlich annähernd in dieser Ebene geschnitten werden. Sie ist im Idealfall daher als einzige auf den gesamten Embryo anwendbar.

Abbildung 1 zeigt jeweils einen medianen Längsschnitt durch den Laubsproß bei dreidimensional rekonstruierten Embryonen unterschiedlichen Alters und einer jungen Keimpflanze. Bei c sieht man deutlich, daß die Wurzel nicht genau in der Medianen geschnitten wird.



**Abb. 1:** Mediane Längsschnitte durch den Sproß unterschiedlich alter Embryonen und einer Keimpflanze von *S. pilifera*. Die Schnittebenen sind rosa angefärbt.

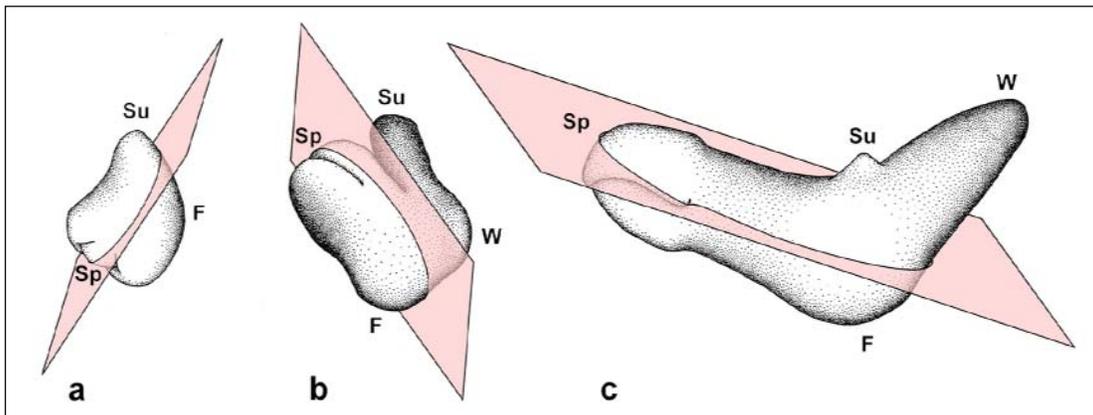
**a:** junger Embryo, **b:** älterer Embryo mit starker Krümmung, **c:** junge Keimpflanze.

Bei den nun folgenden Schnittrichtungen bezieht sich die Schnittebene zunächst auf nur ein Organ. Dies hat zur Folge, daß bei gleichbleibender Schnittführung die anderen Organe meist in anderer Richtung geschnitten sind.

**transversaler Längsschnitt:**

Senkrecht zum medianen Längsschnitt verlaufender Längsschnitt. Die Schnittrichtung hat in der Regel nur für ein Organ Gültigkeit. Die anderen Organe sind meist, auch aufgrund der Krümmung des Embryos, in abweichender Richtung geschnitten.

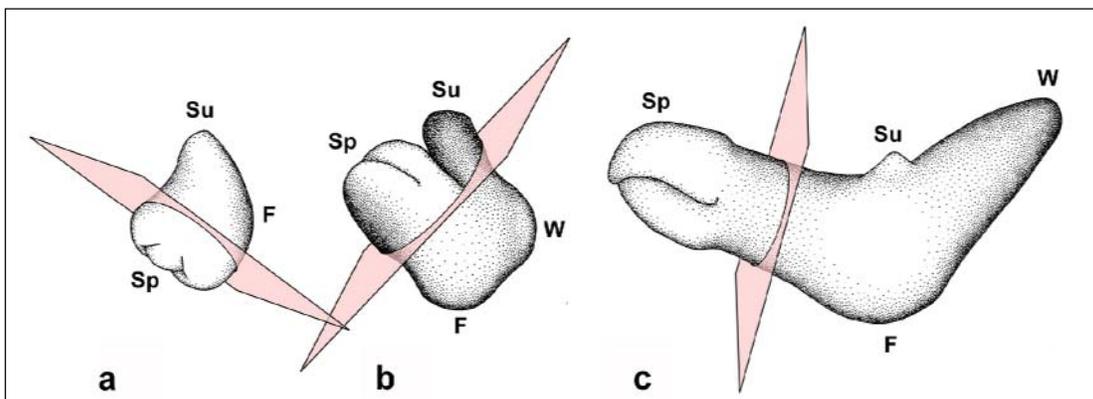
Bei den Beispielen in Abbildung 2 wird immer der erste Laubsproß transversal geschnitten. Bei der jungen Keimpflanze (c) werden dabei Fuß, Suspensor und Wurzel eher quer als längs geschnitten. Bei dem jungen Embryo (a) wird der Suspensor lediglich annähernd längs, der Fuß eher quer geschnitten. Beim älteren stark gekrümmten Embryo (b) wird neben dem Laubsproß der Suspensor längs, Fuß und Wurzel werden **diagonal** (weder längs noch quer) geschnitten.



**Abb. 2:** Transversaler Längsschnitt durch den Laubsproß unterschiedlich alter Embryonen sowie einer jungen Keimpflanze.

**Querschnitt:**

Der Querschnitt bezieht sich ebenfalls auf ein Organ, das in dieser Richtung geschnitten wird. Für die anderen Organe weicht auch hier bei gleichbleibender Schnittrichtung die Schnittrichtung meist ab. Abbildung 3 zeigt Querschnitte durch den Laubsproß der schon bekannten Objekte. Suspensor und Fuß werden dabei bei der Keimpflanze (c) längs geschnitten. Beim jungen Embryo (a) werden Fuß und Suspensor mehr oder weniger diagonal geschnitten. Bei dem älteren, stark gekrümmten Embryo (b) werden der Suspensor wie der Sproß quer, Fuß und Wurzel werden diagonal geschnitten.



**Abb. 3:** Querschnitt durch den Laubsproß unterschiedlich alter Embryonen sowie einer jungen Keimpflanze.

## 4 Morphologischer Bau der adulten Pflanze:

Da sich SIEGERTS Theorie vom Bau des Embryos von den anatomisch-morphologischen Verhältnissen der adulten Pflanze ableitet (SIEGERT, 1971, 1974), werden die in diesem Zusammenhang wichtigsten Aspekte des Baus der adulten Pflanze an dieser Stelle nochmals dargelegt. Einige anatomische und morphologische Aspekte der adulten Pflanze sind nach wie vor umstritten, obwohl die Selaginellen schon seit dem 19. Jahrhundert von diversen Autoren untersucht wurden. Die unterschiedlichen Meinungen bezüglich einiger dieser Aspekte werden in diesem Kapitel, soweit sie für die embryogenetischen Untersuchungen von Bedeutung sind, diskutiert.

### 4.1 Bau und Verzweigung der Sprosse:

Die in der Regel dorsiventralen Laubtriebe der Selaginellen haben kleine Blätter, die je von einem Nerv versorgt werden. Bei den meisten Selaginellen ist die Beblätterung anisophyll. Die Blätter sind meist vierzeilig angeordnet, wobei die Blätter auf der Oberseite der Achsen kleiner sind als die auf der Unterseite (Abb. 5). Die in der Regel dem Untergrund abgewandte Oberseite der Achse wird auch als Dorsalseite, die dem Untergrund zugewandte Unterseite als Ventralseite bezeichnet (Abb. 7). Bei den isophyll beblätterten Arten stehen die Blätter im vegetativen Teil schraubig (Abb. 6), im Blütenbereich mit wenigen Ausnahmen jedoch vierzeilig (TRYON & TRYON, 1982).

Die Laubsprosse verzweigen sich bei *Selaginella* in der Regel mehr oder weniger in einer Ebene und wachsen meist plagiotrop oder waagrecht (Abb. 7 und 8). Es sind jedoch auch aufrecht wachsende (*S. grandis*/*S. willdenowii*) sowie kriechende Laubtriebsysteme (Rhizome) (Abb. 9) zu finden. Die Glieder dieser meist in einer Ebene ausgebreiteten Laubtriebsysteme werden in dieser Arbeit im Folgenden auch als **Konsequitivtriebe** bezeichnet. Die Konsequitivtriebe können (in beschreibendem Sinne) isotom oder anisotom verzweigt sein (Abb. 8). Vor allem bei kletternden Arten sind die Konsequitivtriebe oft sehr unterschiedlich kräftig entwickelt (Abb. 10).

Der Verzweigungsmodus der Selaginellen wird meist als dichotom angesehen (SITTE et al., 2002; NULTSCH, 2001). Liest man jedoch die einschlägigen Arbeiten dazu durch, so sind Zweifel diesbezüglich angebracht. BRUCHMANN (1909) beschreibt zum Beispiel die seiner Meinung nach dichotome Verzweigung von *S. martensii* sowie von *S. poulteri*. *S. martensii* wächst demnach mittels einer Scheitelzelle, die bei einer Verzweigung „indifferent“ wird. Seitlich von dieser ursprünglichen Scheitelzelle entstehen zwei neue Scheitelzellen, die die zwei Seitentriebe bilden. Bei *Selaginella poulteri* hat BRUCHMANN (1909, S.48) Sprosse mit und ohne Scheitelzellwachstum beobachtet, die sich folgendermaßen verzweigen: „Der primäre Scheitel löst sein Gipfelwachstum auf, verbreitert sich und läßt dann nur indifferentes Zellenmaterial erkennen. Hierauf erheben sich seitlich beide Gabelsprosse, zunächst noch ohne Scheitelzelle, und setzen ihr weiteres Wachstum mit oder auch ohne Scheitelzelle fort.“ Unabhängig davon, ob der Sproßscheidung mit einer Scheitelzelle oder mehreren Initialen wächst, findet man in der Literatur weitgehende Übereinstimmung darin, daß die Seitensprosse seitlich der ursprünglichen Scheitelzelle bzw. Initialen entstehen (BRUCHMANN, 1909 & b; WAND, 1914; TROLL, 1937; BUVAT, 1955)

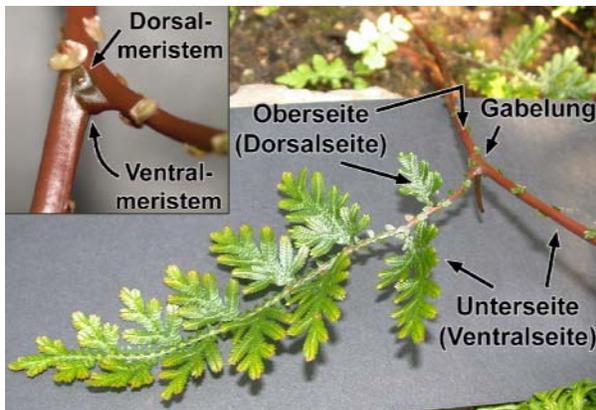
Ob man diese Art der Verzweigung als dichotom bezeichnet, hängt von der Definition der Dichotomie ab. SIEGERT (1965) hat sich in seiner Arbeit über *Psilotum triquetrum* mit dem



**Abb. 5:** Anisophylle Beblätterung bei *S. martensii*. Blick auf die Oberseite.



**Abb. 6:** Isophylle Beblätterung bei *S. selaginoides*.



**Abb. 7:** *S. willdenowii*: Plagiotrop wachsendes Laubtriebssystem. An der beschrifteten Gabelung zweigt der stärkere Seitentrieb nach rechts vorne ab, der linke ist schwächer ausgebildet und verzweigt sich mehrfach in einer Ebene. Im Einschub ist eine vergleichbare Gabelung mit Dorsal- und Ventralmeristem zu sehen.



**Abb. 8:** *S. martensii*: Blick auf die Oberseite eines in einer Ebene ausgebreiteten Laubtriebssystems eines Stecklings. Mit höherer Ordnung werden die im basalen Teil (links) anisotomen Verzweigungen des Laubtriebssystems zunehmend isotomer.



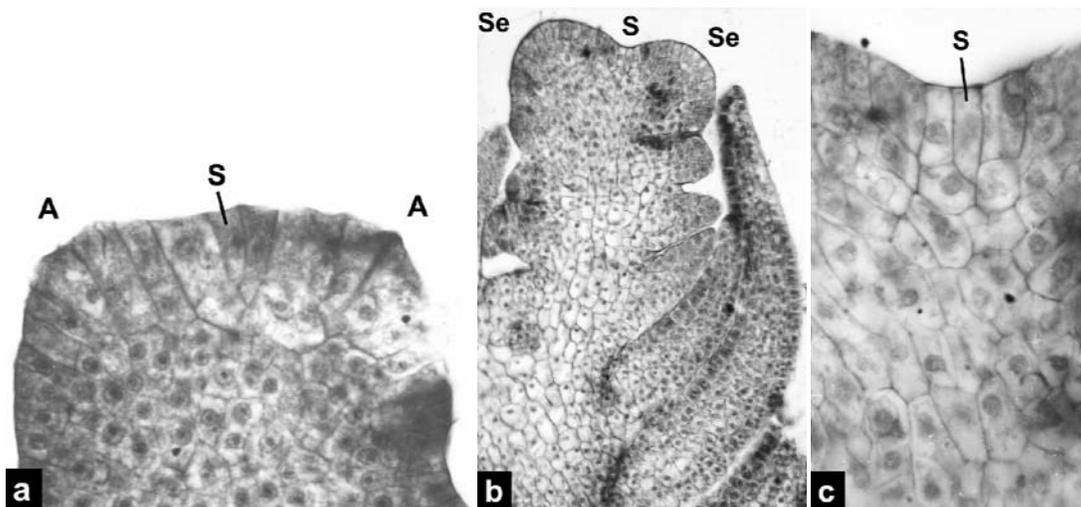
**Abb. 9:** Kriechende Rhizome von *S. grandis*, die der Substratoberfläche meist eng aufliegen, aber stellenweise auch flach im Substrat wachsen.



**Abb. 10:** *S. willdenowii*: Stark anisotome Verzweigung eines schräg aufwärts kletternden Laubtriebssystems. Der „Hauptproß“ ist sympodial gebaut.

Begriff der Dichotomie auseinandergesetzt. Er kommt zu dem Schluß, daß nur eine terminale Verzweigung als „echt“ dichotom betrachtet werden kann, bei der die Scheitelzelle oder Initialengruppe des Vegetationspunktes bei einer Verzweigung in zwei gleichgroße Teile geteilt wird. Gleichgroß bedeutet beim Initialenwachstum, daß beide Abkömmlinge dieselbe Anzahl von Initialen erhalten. Nimmt man diese eng gefaßte Definition zur Grundlage, so ist die von den verschiedenen Autoren (s.o.) beschriebene Verzweigung eindeutig eine seitliche.

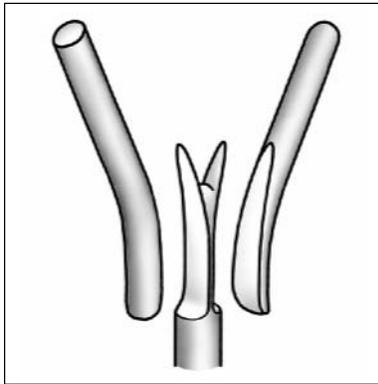
Dies bestätigt SIEGERT (1971, 1974) durch seine Untersuchungen an verschiedenen *Selaginella*-Arten. Er bezeichnet die Verzweigung bei *Selaginella* als „pseudodichotom“. Bezüglich der Bildung der Seitenäste aus seitlich gelegenen Scheitelzellen stimmt er mit dem bisher gesagten überein, doch bezüglich der ursprünglichen Scheitelzelle hat er neue Erkenntnisse. Die ursprüngliche Scheitelzelle eines Sprosses (= Mutterscheitelzelle) bleibt ihm zufolge nämlich bei einem Verzweigungsereignis erhalten und zeigt weiteres (wenn auch schwächeres) Wachstum. Die bei der Verzweigung noch aktive Mutterscheitelzelle ist in Abb. 11a-c an zwei Beispielen zu sehen. Der Haupttrieb wächst noch ein Stück mit den Seitentrieben kongenital weiter, doch bleibt er durch die geringere Teilungsaktivität im Wachstum



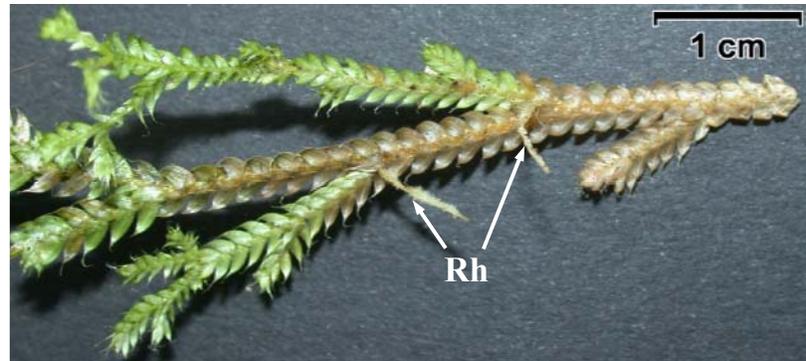
**Abb. 11:** a: Längsschnitt durch die Sproßspitze von *S. helvetica* mit Scheitelzelle des Muttersprosses (S) in der Mitte und zwei Seitenachsenanlagen (A). b und c: Verzweigte Sproßspitze von *S. willdenowii* mit zwei Seitenästen (Se). Die Mutterscheitelzelle (S) ist in c vergrößert dargestellt. (verändert nach SIEGERT, 1971)

zurück und wird von den Seitentrieben übergipfelt, wie in Abb. 11b zu sehen. Dies hat zur Folge, daß in der Gabelung einer Verzweigung Gewebeanteile des Haupttriebes zu liegen kommen (Abb. 12).

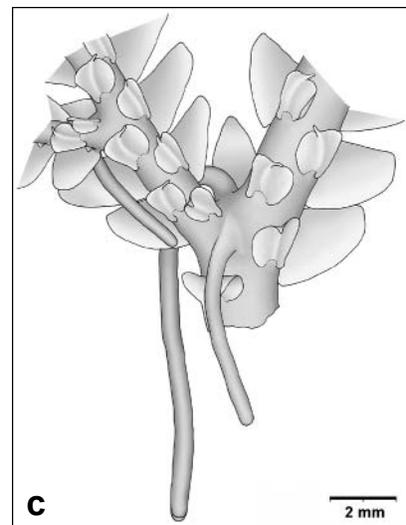
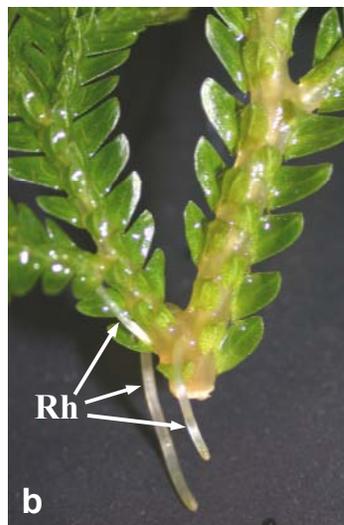
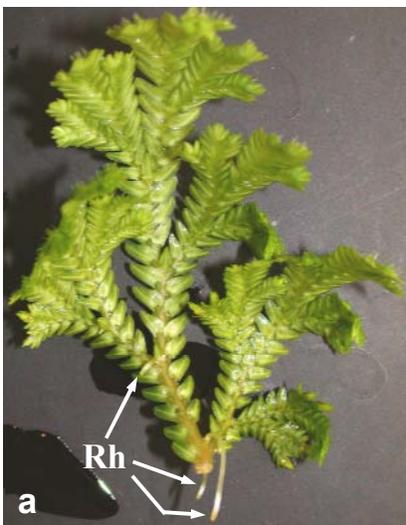
In solchen Gabelungen haben die Selaginellen in der Regel ein bis zwei Meristeme (Angularmeristeme, „shoot angle meristems“), aus denen sich senkrecht zur Verzweigungsebene der Konsektivglieder Wurzelträger oder sogenannte Mittelsprosse („angle shoots“) entwickeln können (Abb. 13 – 15). Diese Meristeme können sich auf der Ober- und Unterseite der Sproßachsen befinden, sie können jedoch auch auf eine Seite beschränkt sein oder (selten) fehlen. Die Angularmeristeme werden je nach Lage auch als Dorsal- oder Ventralmeristeme bezeichnet (siehe Abb. 7). Eine Art, bei der diese Meristeme fehlen, ist *Selaginella selaginoides*. Bei dieser Art findet man „pseudodichotome“ Verzweigungen ohne senkrecht



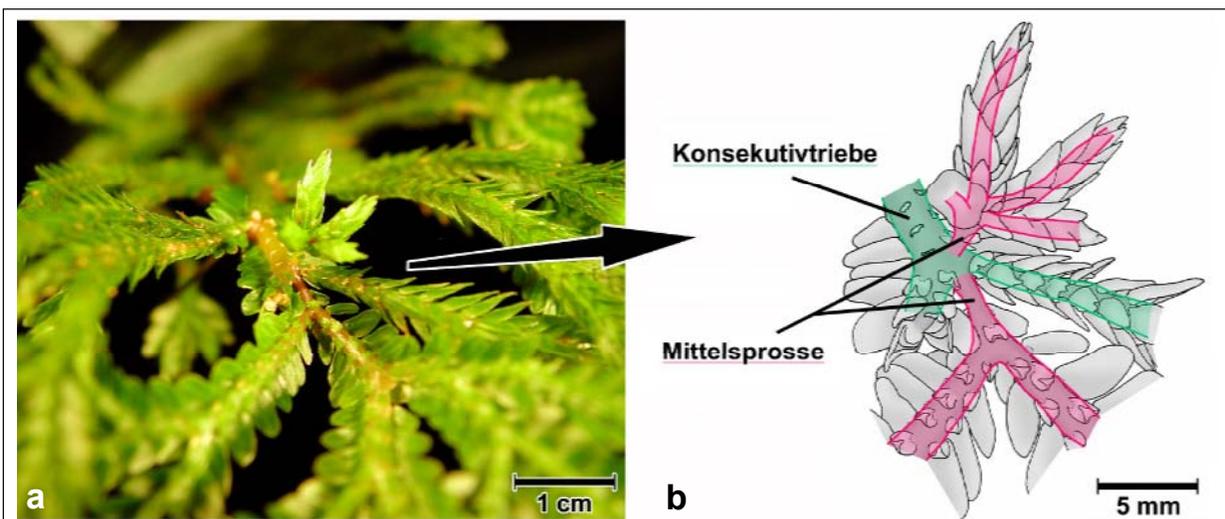
**Abb. 12:** Schema der Gewebeanteile von Mutter- und Seitensprossen bei einem Verzweigungsereignis. (verändert nach SIEGERT, 1974)



**Abb. 13:** Ein Laubtriebssystem von *S. pilifera* mit sehr kurzen wurzeltragenden Rhizophoren (Rh) auf der Unterseite in den Gabelungswinkeln. Bei der linken Wurzel sind Wurzelhaare zu sehen.



**Abb. 14:** **a:** Laubtriebssystem von *S. martensii*. Blick auf die Unterseite. Basal sind Rhizophoren mit Luftwurzeln (Rh) zu sehen. (siehe auch Kap. 4.2) **b:** Blick auf die Oberseite. Rhizophoren/Luftwurzeln in der Gabelung einer Verzweigung auf der Ober- und Unterseite. **c:** Vergrößerte Zeichnung der beiden Rhizophoren/Luftwurzeln aus b.



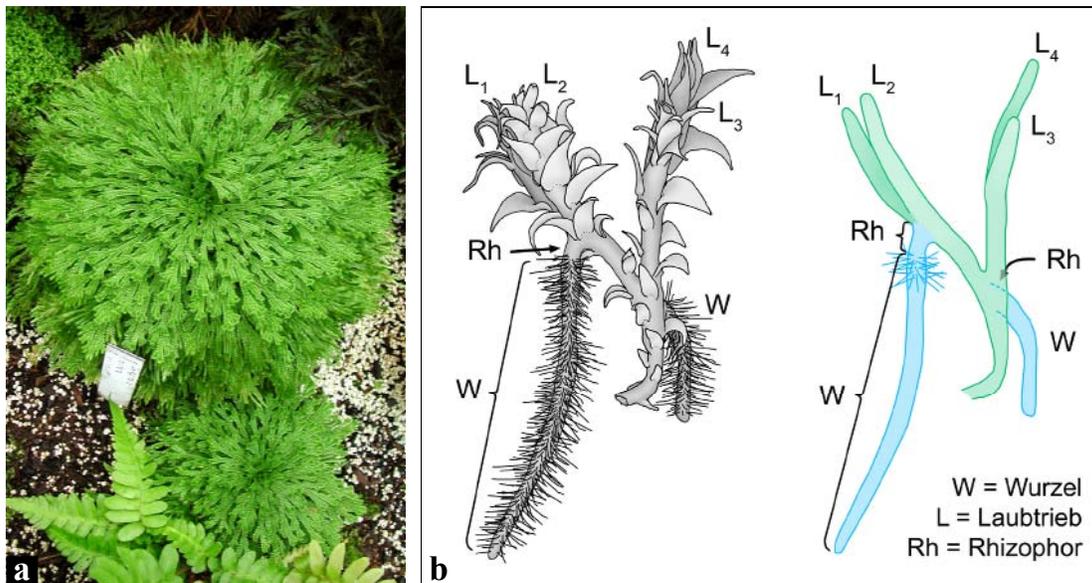
**Abb. 15:** **a:** Laubtriebssystem von *S. martensii*. Blick auf die Oberseite in basaler Richtung. Man sieht eine Verzweigung mit zwei Mittelsprossen. **b:** Vergrößerte Zeichnung dieser Verzweigung.

dazu stehende Wurzelträger oder Mittelsprosse. Die Wurzelträger werden bei dieser Art ausschließlich an einer Verdickung an der Basis des Hypokotyls gebildet. Nach BRUCHMANN (1897) entsteht diese Verdickung durch sekundär einsetzendes Wachstum in dem Bereich am Hypokotyl, wo der Fuß zu erwarten wäre. Nur die ersten drei Wurzeln haben BRUCHMANN zufolge Wurzelträger, die anderen entstehen endogen im Bereich der Verdickung.

SIEGERT (1974) korrigiert diese Aussage jedoch und schreibt, daß die Anzahl der Wurzelträger oft drei beträgt, die Anzahl aber auch höher oder niedriger sein kann. Der erste Wurzelträger ist jedoch immer am längsten, und die später gebildeten Wurzelträger werden immer kürzer, bis zum Ablast.

An *S. grandis* zeigt SIEGERT (1974) eine weitere Besonderheit. Er hat bei einigen Exemplaren mehr als zwei Mittelsprosse (oder seltener Wurzelträger) pro Gabelung beobachtet, die dem Scheitelwulst (= Spitze des Muttersprosses) entsprangen und meist sehr klein waren. Der Mutterscheitel kann nach diesen Untersuchungen also potentiell mehr als vier Seitenäste bilden.

*Selaginella pilifera* (Abb. 16a), die in dieser Arbeit embryogenetisch untersuchte Art, ist eine „typische“ Selaginelle. Sie hat einen kurzen „Stamm“bereich aus aufrecht wachsenden isophyllen Laubtrieben, von denen horizontal ausgebreitete anisophylle Laubtriebsysteme ausgehen. An der Basis der Laubtriebsysteme (im „Stamm“bereich) werden auf der Unterseite häufig Rhizophoren gebildet. Diese sind nur sehr kurz und bilden schnell die erste Wurzel, die spätestens anhand der Wurzelhaare gut zu erkennen ist (Abb. 13 und 16b). Auf der Oberseite werden keine Wurzelträger gebildet.



**Abb. 16:** *S. pilifera* **a:** Zwei Individuen mit rosettenförmig angeordneten Laubtriebsystemen. **b:** Zeichnung und Schema eines aufrecht wachsenden Sproßsystems eines jungen Stecklings mit isophyller Beblätterung. Der Wurzelträger der rechten Wurzel liegt hinter einem Sproß versteckt.

## 4.2 Die Deutung des Wurzelträgers:

Die Organnatur des Wurzelträgers ist bislang umstritten und wird nach wie vor angeregt diskutiert. Bis heute halten sich die Meinungen, daß es sich um eine abgewandelte Wurzel, einen abgewandelten Sproß oder um ein Organ „sui generis“ handelt.

Die Wurzelträger werden dabei bis heute unter verschiedenen Aspekten untersucht und der jeweils bevorzugten Kategorie zugeordnet (siehe UPHOF, 1920; WEBSTER & STEEVES, 1963-1967; IMAICHI & KATO, 1991; LU & JERNSTEDT, 1996).

### Rhizophoren und Wurzelbildung:

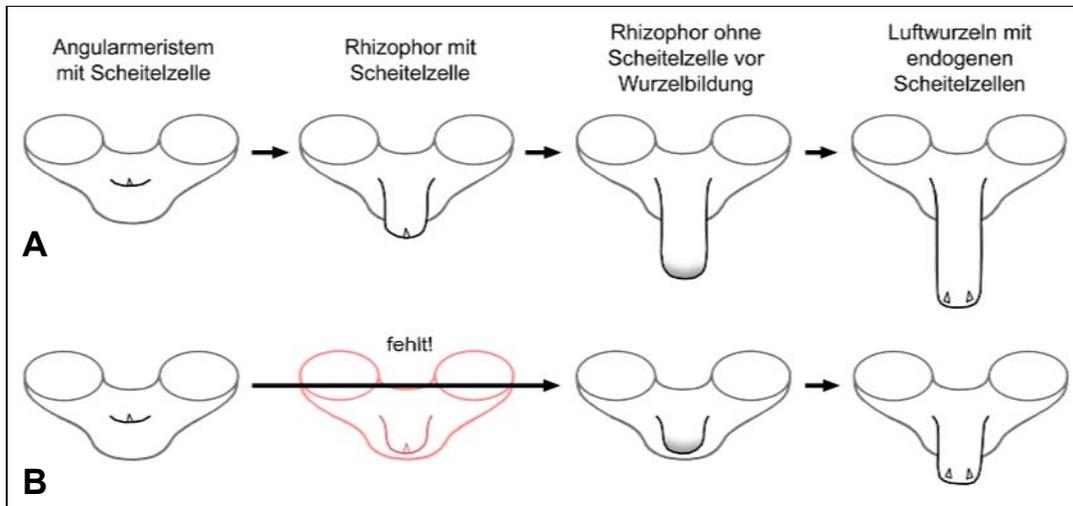
Die exogene Bildung des Rhizophors wird meist als sproßtypisches Merkmal interpretiert und der endogenen Wurzelbildung gegenübergestellt. Die endogene Wurzelbildung bei *Selaginella* ist schon lange bekannt (TREUB, 1877; WILLIAMS, 1931; BRUCHMANN, 1897) und wird durch Untersuchungen verschiedener Autoren (LU & JERNSTEDT, 1996; IMAICHI & KATO, 1989 und 1991) bestätigt.

IMAICHI & KATO (1989) untersuchten zum Beispiel die Wurzelbildung bei *Selaginella uncinata*, einer anisophyllen Art. Der Wurzelträger wächst bei dieser Art mit einer exogenen Scheitelzelle, die ihr Wachstum jedoch nach einiger Zeit einstellt und damit die Einleitung der Wurzelbildung anzeigt. Im Inneren der Spitze des Rhizophors bilden sich zwei neue Scheitelzellen, die je zu einer Wurzel auswachsen. Diese Scheitelzellen sind immer endogen und geben von Anfang an auch spitzenwärts Zellen ab.

Ähnliche Ergebnisse haben LU & JERNSTEDT (1996) bei *Selaginella martensii* gefunden. Ein Unterschied zwischen diesen beiden Arten ist ihrer Meinung nach jedoch, daß der Wurzelträger bei *S. martensii* mit mehreren Initialen wächst. Das Angularmeristem dagegen wächst mit einer Scheitelzelle; erst wenn es in die Länge wächst, ist das Initialenwachstum beobachtet worden.

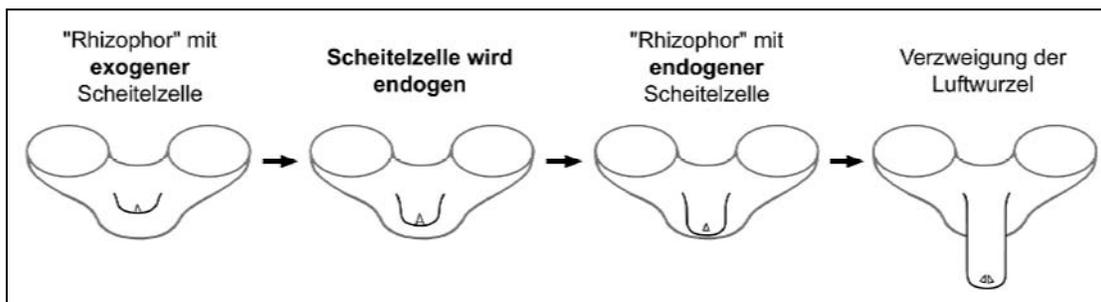
Nach Meinung der Verfasserin könnte das Wachstum mit mehreren Initialen aber auch in Verbindung mit der frühzeitig beginnenden Wurzelbildung stehen, bei welcher, wie oben für *S. uncinata* beschrieben, die Scheitelzelle ihr Wachstum einstellt. Da der Wurzelträger bei *S. martensii* nur sehr kurz bleibt, wäre es denkbar, daß der Wurzelträger zwar mit einer Scheitelzelle wächst, die Wurzelbildung aber schon so früh einsetzt, daß die betreffende Scheitelzelle nur noch im Angularmeristem vor Einsetzen eines deutlichen Längenwachstums festzustellen ist (Abb. 17). Der Wurzelträger hat nach dieser Hypothese also nicht genügend Zeit in die Länge zu wachsen, bevor die Scheitelzelle ihr Wachstum zwecks Wurzelbildung aufgibt.

Diese Annahme wird gestärkt durch Untersuchungen von IMAICHI & KATO (1991) an der tropischen anisophyllen *S. delicatula*. Die Wurzelträger sind bei dieser Art (sowie bei *S. caudata* und *S. plana*) mehrfach verzweigt. Der Wurzelträger wächst mit einer Scheitelzelle, die kurz vor einer Verzweigung nicht mehr zu erkennen ist. Es bilden sich dann, ähnlich wie bei den Laubsprossen, zwei neue Meristeme mit Scheitelzellen seitlich des ursprünglichen Meristems. Bei manchen Individuen konnten IMAICHI & KATO (1991) jedoch keine Scheitelzellbildung in den Tochterprimordien beobachten und führten dies auf dicht aufeinanderfolgende Verzweigungen („immediately successive branchings“, S. 1696) zurück. Das heißt, die Seitenäste hatten nicht genug Zeit eine Scheitelzelle auszubilden, bevor das nächste Verzweigungsereignis einsetzte.



**Abb. 17:** Schematischer Vergleich der Wurzelträgerentwicklung (schwarz umrandet) bei *S. uncinata* (A) und *S. martensii* (B). Das zweite Stadium eines merklich in die Länge gewachsenen Rhizophors mit Scheitelzelle kommt bei *S. martensii* aufgrund der frühen Wurzelanlegung nicht zur Ausbildung.

WEBSTER & STEEVES (1967) kommen bezüglich ihrer Untersuchungen an *S. martensii* zu einem anderen Ergebnis als LU & JERNSTEDT (1996). Sie behaupten, daß die Wurzelscheitelzellen nicht endogen entstehen, sondern direkt aus der exogenen Scheitelzelle des Wurzelträgers hervorgehen (Abb. 18). Dasselbe soll auch auf *S. densa*, *S. kraussiana* und *S. wallacei* zutreffen (WEBSTER & STEEVES, 1963, 1964). Ihre Arbeiten sind jedoch leider nur unzureichend bebildet, um ihre Aussagen nachvollziehen zu können. Zumindest bezüglich *S. martensii* sind die Untersuchungen von LU & JERNSTEDT (1996) wesentlich ausführlicher als jene von WEBSTER & STEEVES (1967), und ihre Ergebnisse sind durch die reichliche Bebilderung gut nachvollziehbar. Im Grunde widersprechen die Resultate von WEBSTER & STEEVES (1967) bei dieser Art auch den Erkenntnissen LU & JERNSTEDT (1996) nicht, wenn man Beobachtungslücken der beiden erstgenannten Autoren einräumt. Diese sind wahrscheinlich, da die Autoren zum einen Probleme bei der Erkennung von Scheitelzellen angeben, zum anderen bei *S. martensii* nur sehr kurze und relativ lange Wurzelträger untersucht haben. Es liegt daher nahe, daß das scheitelzellose Stadium bei der Wurzelträgerentwicklung nicht erkannt oder nicht erfaßt wurde.



**Abb. 18:** Die Wurzelträgerentwicklung nach WEBSTER & STEEVES (1963-1967) am Beispiel von *S. densa*. Die exogene Scheitelzelle des Wurzelträgers gibt in apikaler Richtung Zellen ab und wird dadurch endogen. Der Wurzelträger ist daher mit einer Wurzel homolog und wird als Luftwurzel bezeichnet. Die Verzweigung dieser Luftwurzel ist nach WEBSTER & STEEVES (1963) wahrscheinlich echt dichotom.

Trotz der anatomischen Veränderungen im Inneren des Wurzelträgers, die den frühzeitigen Übergang vom eigentlichen Wurzelträger zu den Wurzeln widerspiegeln, bleibt bei *S. martensii* das äußere Erscheinungsbild des Organs nach LU & JERNSTEDT (1996) weitgehend unverändert. Es handelt sich bei den äußerlich in Erscheinung tretenden „Wurzelträgern“ also in der Regel schon um Wurzeln, die aber keine Wurzelhaare und nur eine geringmächtige Wurzelhaube bilden. Diese Wurzeln, die bei Bodenkontakt sofort Wurzelhaare und eine mächtigere Wurzelhaube bilden, werden von LU & JERNSTEDT als Luftwurzeln („aerial roots“) bezeichnet. Diese Luftwurzeln können sich vor Bodenkontakt weiter verzweigen. Die Verzweigung der Wurzeln wird dadurch deutlich, daß die endogene Scheitelzelle nicht mehr zu erkennen ist. Zwei neue endogene Scheitelzellen entstehen und bilden die Tochterwurzeln. Wo genau diese zwei Scheitelzellen entstehen, und wie sie mit der Mutterscheitelzelle in Zusammenhang stehen, ist offensichtlich noch nicht eindeutig beobachtet worden.

WEBSTER & STEEVES (1963) beobachteten jedoch bei *S. densa*, daß die Scheitelzellen zweier Tochterwurzeln sehr dicht beieinander lagen und stellen die Vermutung auf, daß diese durch Teilung einer Mutterscheitelzelle entstanden sind. Es fehlen ihnen jedoch wichtige Zwischenstadien, um dies mit Sicherheit sagen zu können.

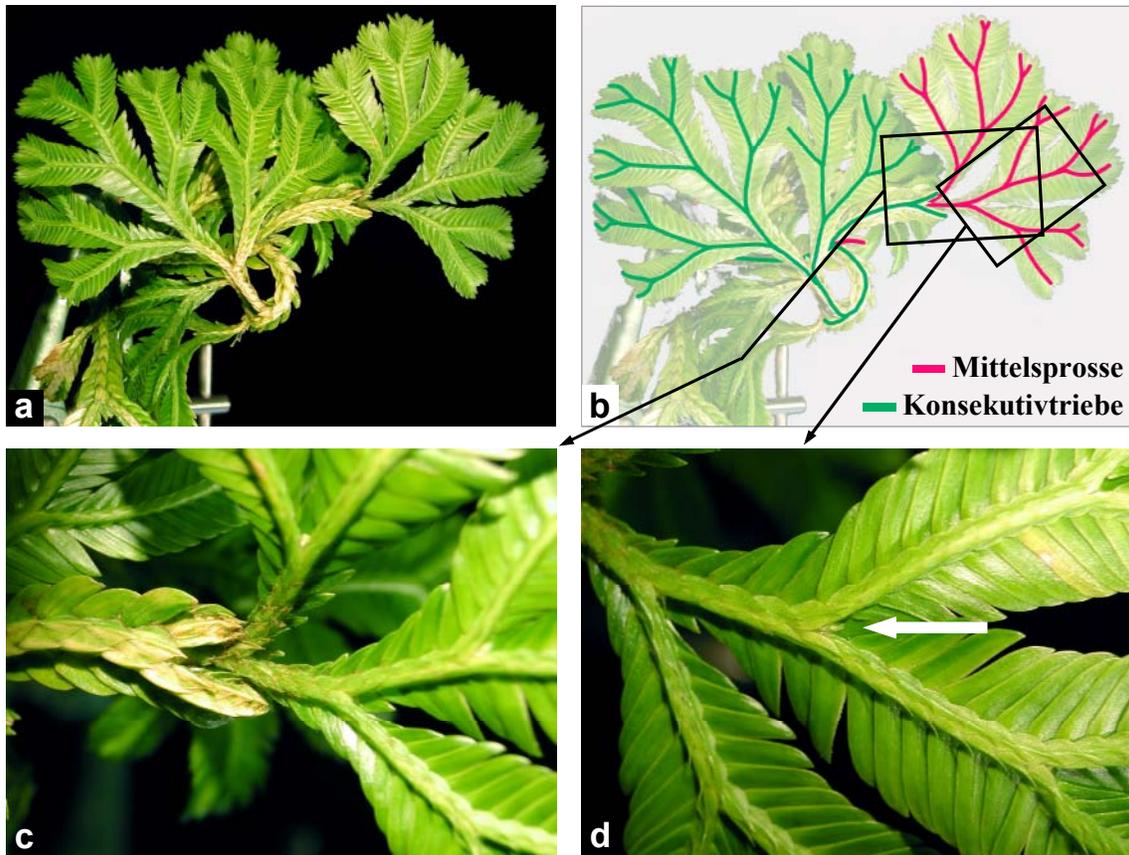
#### **Wurzelträger und Mittelsprosse:**

Es gibt viele Arbeiten, die belegen, daß aus den Angularmeristemen sowohl Rhizophoren als auch Laubtriebe entstehen können (PFEFFER, 1871; BEHRENS, 1897; WORSDELL, 1910; UPHOF, 1920; WOCHOCK & SUSSEX, 1975; u.a.). Eigene Beobachtungen an *S. martensii*, *S. willdenowii* und *S. grandis* zeigen dieses Phänomen bei nicht experimentell beeinflussten Pflanzen im Gewächshaus des Botanischen Gartens (Abb. 15, 20 und 21). Bei *S. willdenowii* wird regelhaft aus dem Dorsalmeristem ein Laubtrieb gebildet, während aus dem Ventralmeristem ein Wurzelträger entsteht, wie auch schon WOCHOCK & SUSSEX (1975) berichten.

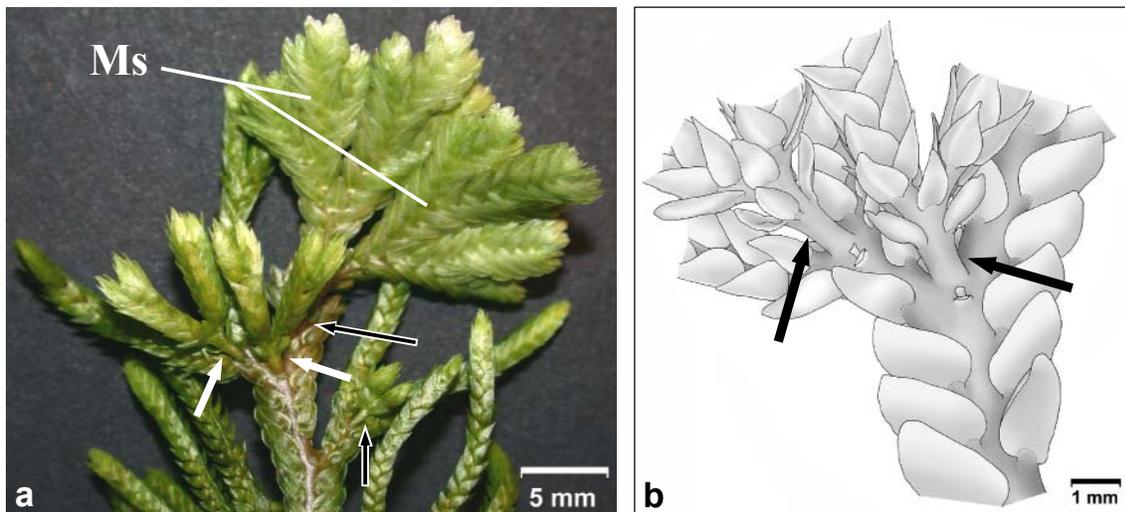
Einen Einfluß von Auxinen auf die Bildung von Rhizophoren bzw. Laubspausen aus den Angularmeristemen postulierte schon WILLIAMS (1937). Bei Versuchen mit abgeschnittenen Konsekutivtrieben im Bereich einer Gabelung konnte er durch Applizierung von Indol-3-yl-essigsäure (IES) eine „Umprogrammierung“ der Angularmeristeme erreichen. An unbehandelten Triebstücken bildeten sich aus den Angularmeristemen laubige Triebe, bei den mit IES behandelten Triebstücken entwickelten sich stattdessen Rhizophoren. Vergleichbare Ergebnisse wurden auch von anderen Autoren erzielt (CUSICK, 1954; WEBSTER, 1969; WOCHOCK & SUSSEX, 1975).

Das Wissen um die Wirkung der Auxine auf die Angularmeristeme ermöglichte Versuche von CUSICK (1954) bezüglich der Blattbildung an den Angularmeristemen. Er machte Einschnitte am Ventralmeristem isolierter Sproßstücke in den Positionen, die später die ersten Blätter einnehmen würden. Die Position dieser Blattanlagen war dadurch jedoch nicht zu verändern. Die Unveränderlichkeit der Blattposition ist seiner Meinung nach darauf zurückzuführen, daß die Blattanlagen schon am undeterminierten Angularmeristem existieren. Die Blattlosigkeit des Rhizophors ist demnach die Folge der Hemmung dieser Blattanlagen durch wachstumsregulierende Substanzen (u.a. Auxine, Anm. der Verfasserin), d. h. die Angularmeristeme sind primär als embryonale bzw. undifferenzierte Sprosse anzusehen.

Die Richtung des Auxintransports haben WOCHOCK & SUSSEX (1974) als Argument dafür benutzt, daß es sich bei Rhizophoren um Wurzeln handelt.



**Abb. 20:** Laubtriebssystem von *S. grandis* mit Mittelsprossen. **a:** Übersicht. **b:** Auf einer duplizierten Übersicht von a sind die „normalen“ Konsekutivtriebe und die aus Mittelsprossen entspringenden Laubtriebssysteme verschiedenfarbig markiert. **c,d:** Ausschnitte aus a bzw. b. In d ist mit weißem Pfeil ein weiterer kleiner Mittelsproß markiert. Solch kleine Mittelsprosse sind bei dieser Art sehr häufig vorhanden.



**Abb. 21:** **a:** Blick auf die Unterseite eines Laubtriebssystems von *S. martensii* mit zahlreichen Sporophyllständen (schmale Äste). Die Pfeile markieren Mittelsprosse, die aus Ventralmeristemen entstanden sind. Der obere lange schwarz-weiße Pfeil ist auf die Ansatzstelle eines vegetativen Mittelsprosses (Ms) gerichtet. Daß der Sproß steril ist, kann man an den ausgebreiteten Blättern erkennen. Die weißen Pfeile deuten auf die in b vergrößert gezeichneten Mittelsprosse. **b:** Zeichnung eines Ausschnittes aus a. Die schwarzen Pfeile zeigen auf dieselbe Stelle wie die weißen Pfeile in a. Die Angularblätter an der Basis der Mittelsprosse wurden entfernt (die Ligulae sind noch vorhanden), um die Basis der Mittelsprosse besser zu sehen.

Sie haben herausgefunden, daß der Auxintransport im Rhizophor wie in der Wurzel von der Basis zur Spitze hin verläuft, wo-

gegen er in den Laubsprossen von der Spitze basalwärts erfolgt. Dies scheint auf den ersten Blick Sinn zu machen. Betrachtet man dies jedoch von funktioneller Seite aus, so ist es notwendig, daß der Auxintransport in dieser „falschen“ Richtung geschehen muß. Das Auxin wird in der Pflanze von den Laubsprossen (Ls) basalwärts in die Wurzelspitzen transportiert (Abb. 19a). Würden die Rhizophoren (Rh) die für Sprosse typische Transportrichtung aufweisen, so käme das Auxin nie in den Wurzeln (W) an, sondern würde sich an der Basis der Rhizophoren akkumulieren (Abb. 19b). Aus funktioneller Sicht muß das Auxin jedoch in der Richtung transportiert werden, die der durchgestrichene Pfeil in Abb. 19b angibt. Die Transportrichtung des Auxins kann daher nicht als Kriterium für die Sproß- oder Wurzelzugehörigkeit genutzt werden!

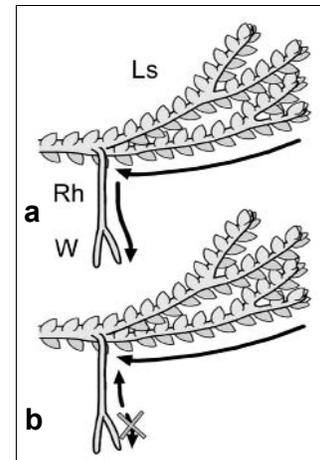


Abb. 19: Schema zum Auxintransport (siehe Text)

Aus klassischer morphologischer Sicht sind die Mittelsprosse und Wurzelträger bei *Selaginella* homolog, wenn man das Kriterium der Lagehomologie heranzieht, da sowohl belaubte Triebe als auch Rhizophoren aus den Angularmeristemen entstehen. Die Homologisierung mit den Konsekutivtrieben scheint unter diesem Aspekt schon etwas schwieriger, da bei einer dichotomen Verzweigung außer den ersten beiden keine weiteren Seitenäste entstehen dürfen. Mittelsprosse und Wurzelträger müssten als adventive Organe betrachtet werden. Da die Verzweigung keineswegs „echt dichotom“ ist und der Muttersproß kongenital mit den beiden Konsekutivsprossen weiter wächst (siehe Kap. 4.1.), können Mittelsprosse und Wurzelträger als „normale“ Seitenäste betrachtet werden, die im Kreuz mit den zuvor gebildeten Ästen stehen. Wie diese entstehen sie aus Segmenten, die ursprünglich von der Mutterscheitelzelle des Muttersprosses abgegeben wurden.

### Anatomischer Bau:

Diverse anatomische Merkmale wie zum Beispiel der Bau der Stele, das Vorhandensein oder Fehlen der Lacunae und Trabeculae und der Bau des Cortex (UPHOF, 1920) scheinen nach Meinung der Verfasserin nicht ausreichend geeignet, um die Rhizophoren mit den Grundorganen zu homologisieren oder sie als eigenständige Organe zu betrachten. Der anatomische Bau der Achse wird stark von der Funktion beeinflusst, die beim Rhizophor sehr speziell ist. Es fungiert als wurzeltragendes Organ und es ist leicht nachzuvollziehen, daß es sich den Wurzeln auch anatomisch angleicht, da es mit diesen eine funktionelle Einheit bildet. Schon WORSDELL (1910) hat sich ähnlich über die Verwendung anatomischer Merkmale zur Organkategorisierung geäußert.

### Chemischer Vergleich:

Einen Vergleich der Polypeptide in den unterschiedlichen Organen haben JERNSTEDT & MANSFIELD (1985) vorgenommen. Von 600 untersuchten Polypeptiden kamen 18% in allen Organen vor. Achsen und Rhizophoren hatten 58% gemeinsam, Rhizophoren und Wurzeln 42%. Die Autoren haben weiterhin geprüft, wie viele Polypeptide einzigartig für ein Organpaar sind und fanden bei Achsen und Rhizophoren 95, bei Rhizophoren und Wurzeln jedoch

nur 5. Diese Ergebnisse zeigen nach Ansicht der Autoren deutlich, daß Wurzeln und Rhizophoren nicht homolog sind. Die Rhizophoren seien demnach ausreichend distinkt um einer eigenen Organkategorie zugeordnet zu werden. Geht man nun jedoch nicht von einem neuen Organ aus, so sprechen die Ergebnisse nach Meinung der Verfasserin für eine Homologisierung von Achsen und Rhizophoren.

Zusammenfassend wird deutlich, daß die Interpretation des Rhizophors bezüglich der Organzugehörigkeit nicht einfach ist. Nach Meinung der Verfasserin sind die Lage des Rhizophors und seine exogene Anlegung wichtige Merkmale, die für die Homologisierung des Rhizophors mit Sprossen sprechen. Diese Zuordnung wird durch sein Wachstum mittels einer exogenen Scheitelzelle und die endogene Anlegung der Wurzelscheitelzellen unterstützt. Auch die chemischen Untersuchungen von JERNSTEDT & MANSFIELD (1985) passen zu dieser Interpretation.

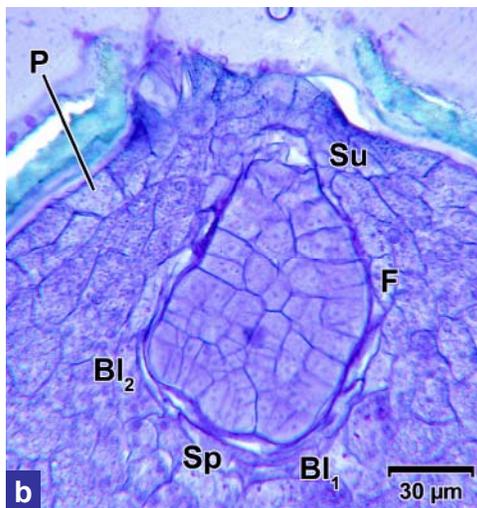
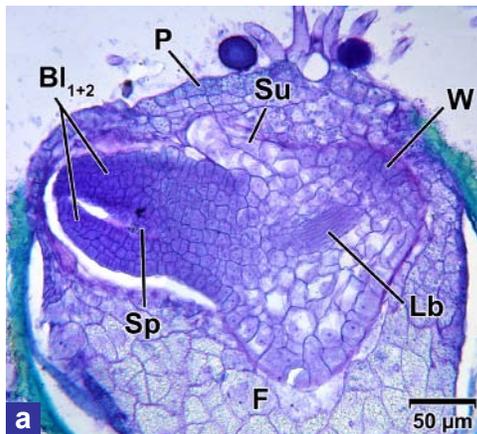
In der vorliegenden Arbeit wird daher davon ausgegangen, daß es sich bei Rhizophoren um abgewandelte Sprosse handelt.

## 5 Übertragung der morphologischen Verhältnisse der adulten Pflanzen auf den Embryo - eine Theorie:

Bau und Genese des Selaginella-Embryos werden hier beispielhaft an *S. pilifera* dargestellt. Die morphologischen Deutungen verschiedener Autoren werden dargelegt und unter Berücksichtigung der Theorie von SIEGERT (1974) diskutiert.

### 5.1 Der Bau des vielzelligen Embryos:

Der Bau des Embryos ist am besten am Beispiel eines vielzelligen Embryos von *S. pilifera* zu zeigen, der kurz davor steht, das Prothallium zu durchbrechen. Ein annähernd medianer Längsschnitt durch solch einen Embryo ist in Abb. 22a zu sehen. Links im Bild sieht man einen Laubsproß mit den ersten zwei Blättern (**Bl**), der kurz davor steht, aus dem Prothallium (**P**) hervorzubrechen. Der Laubsproß besteht aus plasmareichen (dunkle Färbung) und relativ kleinen Zellen. Die Sproßspitze (**Sp**) ist nur randlich angeschnitten und daher kaum zu sehen.



**Abb. 22:** a: Vielzelliger Embryo kurz vor dem Austritt aus dem Prothallium. b: Jüngerer Embryo als in a. (siehe Text)

Nach unten in das Prothalliuminnere ragend kann man den Fuß (**F**) erkennen, der haustoriale Funktion hat (BRUCHMANN, 1912). Er besteht aus großen vakuolenreichen und dadurch hell erscheinenden Zellen, die auch für den Suspensor (**Su**) typisch sind. In der Mitte des Embryos sind die schmalen Leitelemente (**Lb**) zu sehen, die Laubsproß und Wurzelträger bzw. Wurzel (**W**) verbinden. Die schräg angeschnittene Basis des Wurzelträgers bzw. der Wurzel ist in der Abbildung rechts zu sehen. Auch hier sind die Zellen wie im Laubsproß plasmareich und kleiner als im Fuß oder Suspensor, wo sie groß und vakuolenreich (helle Färbung) sind.

Schaut man sich einen jüngeren Embryo an (Abb. 22b), so sieht man, daß dieser mit dem Laubsproß ins Innere des Prothalliums wächst. Der am gegenüberliegenden Ende befindliche Suspensor schiebt durch sein Wachstum den apikalen Teil des jungen Embryos ins Innere des Prothalliums. Am Laubsproß sind die Blattanlagen und die Sproßspitze bereits gut erkennbar. Man kann schon eine leichte Krümmung des Embryos beobachten, die später sehr viel stärker ist und dafür sorgt, daß der Laubsproß wie in Abb. 22a zur Sporenöffnung hin wächst. Der Fuß, der durch sein vermehrtes Wachstum die Krümmung herbeiführt, ist in diesem Stadium kaum ausgeprägt. Die Wurzel(träger)anlage fehlt noch, sie wird erst recht spät angelegt.

Wie kann der Embryo nun morphologisch interpretiert werden?

## 5.2 Die Interpretation der Morphologie des Embryos:

PFEFFER (1871) und BRUCHMANN (1909) haben sich intensiv mit der Embryologie bei *Selaginella* befaßt und sind zu folgenden Resultaten gelangt:

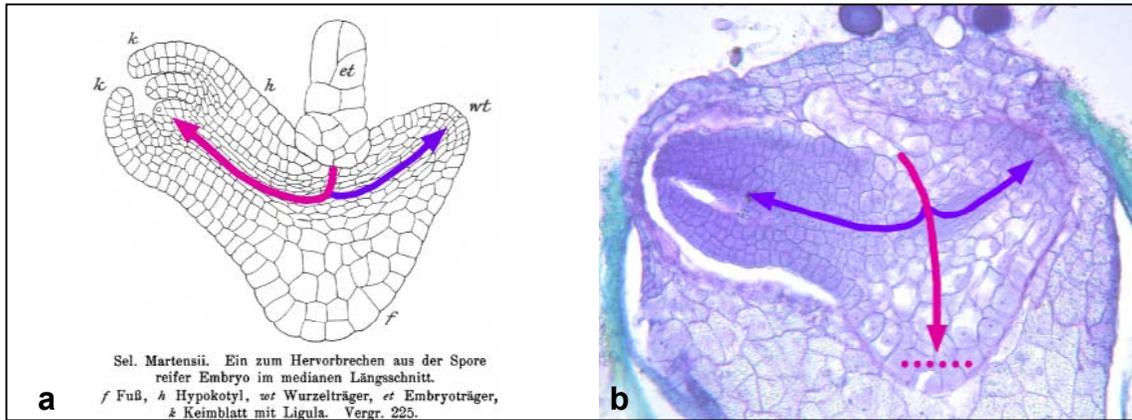
Der Embryo wird anfangs durch das Wachstum des Suspensors ins Innere des Prothalliums verlagert. Der primäre Laubsproß (= „Hauptachse“) wächst erst nach innen, dann krümmt er sich und wächst zur Sporenöffnung hin (Abb. 23a). Der Fuß, der die Krümmung verursacht, ist nach BRUCHMANN (1912) das Ergebnis einer seitlichen Verdickung der Hypokotylbasis. Der erste Wurzelträger entsteht ebenfalls seitlich an der Basis des Hypokotyls und wird als eine Seitenachse angesehen. Diese Interpretation des Embryos wird im Folgenden auch als **erste Hypothese** bezeichnet.

METTENIUS (1850) und HOFMEISTER (1851) dagegen interpretieren den Embryo anders (Abb. 23b). Ihnen zufolge muß der Fuß als Ende der primären Achse angesprochen werden. METTENIUS begründet dies durch den Vergleich mit dem Embryo von *Salvinia*. HOFMEISTER (1851: S.124) beschreibt lediglich, daß aus der „ersten Achse“ (= Fuß) eine „Nebenachse“ entsproßt, die „bestimmt (ist), aus dem Prothallium hervorzubrechen und das erste Blätterpaar des Embryo zu erzeugen“. Beide Autoren haben offensichtlich die Krümmung des Sprosses nicht erkannt, so daß ihre Argumentationen auf falschen Beobachtungen beruhen.

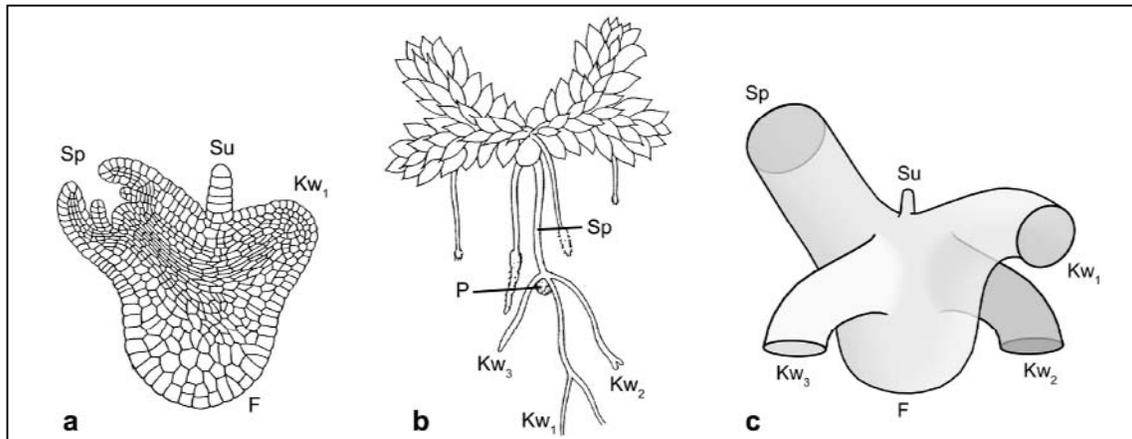
SIEGERT (1971, 1974) kommt aufgrund seiner Untersuchungen ebenfalls zu der Annahme, daß der Fuß die erste Achse darstellt; sie basiert jedoch auf einem völlig anderen Fundament (**zweite Hypothese**). Er geht von den pseudodichotomen Verzweigungsverhältnissen der adulten Selaginellen aus, wobei die zwei Wurzelträger zu den beiden Konsekutivtrieben und/oder Mittelsprossen gekreuzt stehen (Abb. 25a). Überträgt man diese Anordnung der Seitenäste auf den Embryo, könnte der Fuß die Spitze der primären Achse darstellen, die sich schon verzweigt hat und als Seitenachsen einen beblätterten Sproß und einen Wurzelträger gebildet hat (Abb. 23b). Der „primäre Sproß“ aus der ersten Hypothese muß also nach der zweiten Hypothese schon als Seitensproß angesprochen werden. Schaut man sich die weitere Entwicklung der Keimpflanze an, so sieht man, daß sich bei einigen Arten im Kreuz zu den ersten beiden Seitenachsen zwei weitere Wurzelträger bilden (Abb. 24 b und c, Abb. 25b). Dieser Verzweigungsmodus entspricht dem der adulten Pflanze mit dem einzigen Unterschied, daß der eine „Konsekutivtrieb“ bei der Keimpflanze als Wurzelträger ausgebildet ist und nicht als Laubtrieb.

Die in Abbildung 25 vorgenommene Etagierung der Seitenachsen soll lediglich zeigen, daß die Laubtriebe vor den Wurzelträgern gebildet werden. Sie soll nicht die tatsächliche Höhe angeben, auf der die Seitenachsen am Muttersproß inseriert sind. Dieses „Entzerren“ der Verzweigungen wurde gegebenenfalls auch bei Abbildungen in der Diskussion angewandt.

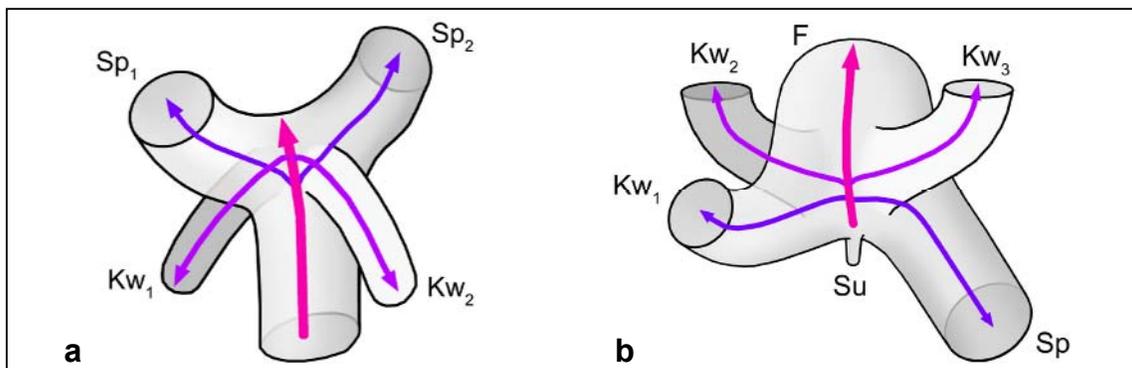
Die zweite Hypothese von SIEGERT (1974) ist bislang noch nicht histologisch an Embryonen überprüft worden. Sie bietet daher einen neuen Anreiz, sich mit der Entwicklung der Embryonen, insbesondere im Hinblick auf die Verzweigungsverhältnisse, zu beschäftigen.



**Abb. 23:** **a: Erste Hypothese:** Der Embryo wächst mit dem primären Sproß ins Innere des Prothalliums. Der Sproß krümmt sich später und dabei entsteht der Fuß als seitliche Verdickung des Hypokotyls. Der erste Wurzelträger entsteht sproßbürtig seitlich am Hypokotyl. (verändert nach BRUCHMANN, 1909) **b: Zweite Hypothese:** Die primäre Achse des Embryos wächst ins Innere des Prothalliums. Sie stellt ihr Wachstum nach Bildung des Fußes ein. Der beblätterte Sproß links im Bild ist, wie auch der erste Wurzelträger rechts, eine Seitenachse der Primärachse. Diese Verzweigung entspricht jener der Konsektivtriebe der älteren Pflanze (siehe Abb. 25).



**Abb 24:** *S. denticulata*. **a:** Embryo im medianen Längsschnitt mit Suspensor (Su), Sproß (Sp), erster Keimwurz (Kw<sub>1</sub>) und Fuß (F). Senkrecht zur Bildebene werden später am Übergang zwischen Sproß und Keimwurzeltträger zwei weitere Keimwurzeln gebildet. **b:** Keimpflanze, die neben der ersten Keimwurz (Kw<sub>1</sub>) zwei weitere (Kw<sub>2</sub>, Kw<sub>3</sub>) besitzt. Am Ansatz von Sproß und Keimwurzeln liegt das von der Sporenwand umgebene Prothallium (P) mit dem Fuß des Embryos darin. **c:** Schematische räumliche Darstellung vom Sproß und den drei Keimwurzeln an deren Ansatz. (**a** und **b** verändert nach BRUCHMANN, 1912)



**Abb. 25:** Schematischer Vergleich der Verzweigung des Laubtriebsystems einer adulten Pflanze (**a**, *S. martensii*) mit den ersten Verzweigungen einer jungen Pflanze (**b**, *S. denticulata*, siehe Abb. 24) am Übergang vom ersten Laubspöß zum ersten Keimwurzeltträger gemäß der zweiten Hypothese. Zur Beschriftung siehe Text zu Abb. 24. Muttersproß/-achse ■, Seitenäste: 1. Etage ■, 2. Etage ■

## 6 Ergebnisse:

### 6.1 Ergebnisse der embryogenetischen Untersuchungen an *S. pilifera*:

Die untersuchte Art (*S. pilifera*) produziert eine große Menge von Makro- und Mikrosporen, die sehr keimfreudig sind und sich sehr schnell entwickeln. Dadurch stand ausreichend Material für eine umfassende Untersuchung der Embryogenese zur Verfügung. Die große Menge an Sporen war notwendig, da die in den Makroprothallien liegenden Embryonen nicht genau ausgerichtet werden konnten und es somit bis zu einem gewissen Grad dem Zufall überlassen war, in welcher Richtung die Embryonen geschnitten wurden. Die Menge an geschnittenen gekeimten Makrosporen liegt in der Größenordnung von ungefähr 1500 Stück.

Um die Lage der zu beobachtenden Organe oder Organteile in der abgebildeten Darstellung einfacher beschreiben zu können, werden die Begriffe rechts, links, oben und unten verwendet, die sich immer auf den Blickwinkel des Betrachters beziehen.

Im Gegensatz dazu wird die Lage von Organen oder Organteilen im betrachteten Objekt (z. B. Embryo, Keimpflanze) mit apikal(-wärts), basal(-wärts) oder seitlich beschrieben.

Die beiden Begriffssysteme können übereinstimmen, können aber auch voneinander abweichen, wie in Abb. 26 zu sehen. Die Blattanlagen sind beim dargestellten Querschnitt zum Beispiel oben und unten im Bild zu sehen, bezogen auf den Embryo liegen sie aber apikal etwa auf gleicher Höhe.

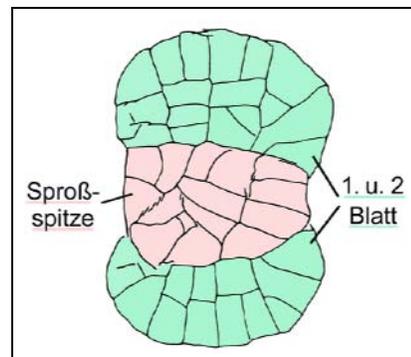


Abb. 26: Querschnitt durch die Sproßspitze eines Embryos.

Um nicht von vornherein eine der beiden in Kapitel 5.2 vorgestellten Hypothesen durch die Benennung der einzelnen Organe oder Organteile des Embryos ungewollt zu bevorzugen, wird sie in diesem Kapitel soweit wie möglich neutral gehalten. Das „Hypokotyl“ stellt eine Ausnahme dar, da dieser Begriff den basalen Teil der ersten beblätterten Achse kurz und treffend bezeichnet. Er wird daher, auch wenn er je nach Hypothese für diesen Organteil aus morphologischer Sicht nicht immer zutreffend ist, im Folgenden beibehalten.

Wie man auf **Tafel 1** sehen kann, bleibt das Makroprothallium bei *Selaginella pilifera*, wie für die Gattung typisch, in der Regel zeit lebens von der Sporenwand umhüllt (Fig. 1 und 3a). Die Sporenwand umgibt dabei das ausgewachsene Prothallium weitgehend, an der triletalen Öffnung der Sporenwand ragt es jedoch hinaus ins Freie (Fig. 4b). Dieser hervorgewölbte Teil des Prothalliums sieht im Querschnitt, entsprechend der Form des Triletums, in der Regel dreistrahlig aus (Fig. 3a und 4a). Manchmal öffnen sich jedoch auch nur zwei Strahlen des Triletums, so daß das hervorragende Prothallium dann eher länglich bzw. ellipsenförmig aussieht.

Im zentralen Bereich des meist dreistrahlig herausragenden Makroprothalliums bilden sich an der Oberfläche mehrere Archegonien (Fig. 3b), im äußeren Bereich der Strahlen werden Rhizoide auf sogenannten Rhizoidhöckern gebildet (Fig. 1 – 4). In Fig. 4c sind zwei Archegonien im Längsschnitt zu sehen, wobei die Eizellen bzw. Zygoten als dunkle plasmareiche Zellen zu sehen sind.

Wie bei anderen *Selaginella*-Arten können bei *S. pilifera* mehrere Eizellen befruchtet werden und zu Embryonen heranwachsen (**Tafel 2**). Oft sind in einem Prothallium ein bis drei Embryonen vorhanden, manchmal konnten aber auch vier oder gar fünf Embryonen beobachtet werden. Meist erreicht jedoch nur ein Embryo das Stadium einer Keimpflanze (Fig. 2a). Manchmal findet man zwei Keimpflanzen an einer Spore (Fig. 2b und 4), nur in einem Fall konnten drei Keimpflanzen beobachtet werden. Eine höhere Anzahl wurde bei dieser Art nicht beobachtet.

Die nachfolgenden Tafeln zeigen Embryonen vom zweizelligen Stadium bis hin zu vielzelligen Entwicklungsstadien, die kurz vor dem Durchbruch durch das Prothallium stehen sowie einige junge Keimpflanzen.

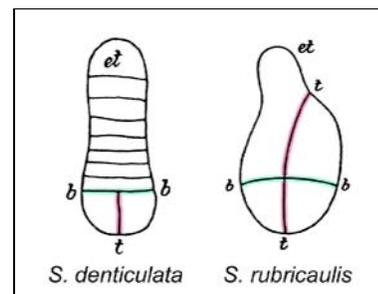
Längs geschnittene Embryonen sind auf den Abbildungen meist so orientiert, daß der zugehörige Archegoniumhals mehr oder weniger nach unten zum Betrachter hin zeigt und nicht, wie in Tafel 1 und 2, nach oben.

Zusätzlich sind schematische räumliche Rekonstruktionen des jeweiligen Embryos beigefügt, auf denen die Ausrichtung der Schnittführung markiert ist. Auf den Tafeln, die wenigzellige Embryonalstadien zeigen, sind außerdem Schemata beigefügt, die aus der Schnittserie dreidimensional rekonstruierte Zellwände im gesamten oder einem Teil des Embryos zeigen.

Alle Schemata sind lediglich als Annäherung an die Verhältnisse im Embryo zu betrachten und können im Detail vom tatsächlichen Bau abweichen!

Einen nach der ersten Teilung der Zygote zweizelligen Embryo gibt **Tafel 3** wieder. Die dabei neu entstandene Zellwand verläuft etwa quer zur Längsachse des umgebenden Archegoniums und wird als Basalwand bezeichnet (Fig. 3). Sie trennt eine dem Archegoniumhals zugewandte hypobasale Zelle von einer epibasalen Zelle, die zum Inneren des Prothalliums hin zeigt.

Wie man auf **Tafel 4** sehen kann folgen zwei Wände, die senkrecht auf der Basalwand stehen. BRUCHMANN (1912) bezeichnet diese Wände gemeinschaftlich als Transversalwand (Abb. 27, *S. rubricaulis*). Dies erweckt jedoch den falschen Eindruck, daß es sich hierbei um eine Zellwand handelt, zumal bei anderen Arten die Transversalwand nur auf den epibasalen Teil des Embryos beschränkt ist, und es sich damit tatsächlich um nur eine Wand handelt (Abb. 27, *S. denticulata*). Hinzu kommt, daß bei *S. pilifera* die beiden transversalen Wände nicht unbedingt dieselbe räumliche Orientierung haben. Bei dem annähernd median geschnittenen Embryo auf Tafel 4 bilden diese beiden Zellwände an der Basalwand einen Winkel miteinander (Fig. 3). Es erscheint daher angebracht, hier von zwei Transversalwänden, einer epibasalen und einer hypobasalen, zu sprechen.



**Abb. 27:** Zwei *Selaginella*-Arten mit Basalwand (*b*, grün) und unterschiedlich ausgebildeter Transversalwand (*t*, rot). (Verändert nach BRUCHMANN, 1912).

Ähnliches gilt für die nächst gebildeten Zellwände. Sie liegen in der Medianen des Embryos und werden von BRUCHMANN (1912) in ihrer Gesamtheit als Medianwand

bezeichnet. Dieser Begriff umfaßt je nach Art eine Zellwand oder drei Zellwände. Einer der zwei epibasalen Quadranten teilt sich bei den bislang untersuchten Arten in anderer Richtung. Es ist also auch in diesem Fall angebracht, von mehreren epi- und hypobasalen Medianwänden zu sprechen, sofern diese ausgebildet werden.

Bei *S. pilifera* werden Medianwände in drei Quadranten gebildet, wie auf den medianen Längsschnitten durch den Embryo auf **Tafel 5** zu sehen.

Die zwei ehemaligen Quadranten im hypobasalen Teil des Embryos (Fig. 1, unten), die durch die hypobasale Transversalwand (Fig. 1, schwarzer Pfeil) voneinander getrennt werden, wurden durch Medianwände in je zwei Zellen unterteilt. Die Medianwände selbst sind nicht zu sehen, wie dies bei Wänden in der Abbildungsebene in der Regel der Fall ist. Zwei jeweils hintereinanderliegende Zellkerne (Fig. 2) zeigen jedoch an, daß im hypobasalen Teil insgesamt vier Zellen vorhanden sind. Die Existenz der durch die Medianwände getrennten und etwa gleichgroßen Zellen wird durch vergleichbare Wände in quer geschnittenen Embryonen bestätigt, wie man beispielsweise bei dem Embryo auf den Tafeln 6 und 7 sehen kann.

In den ehemaligen epibasalen Quadranten (Fig. 1, oben), die ebenfalls durch eine Transversalwand voneinander getrennt sind (Fig. 2d: eT), verliefen die Zellteilungen unterschiedlich. Der rechts liegende wurde, genau wie die ehemaligen hypobasalen Quadranten, durch eine Medianwand in zwei gleiche Zellen zerteilt. Der ehemalige vierte Quadrant auf der linken Seite wurde, im Gegensatz zu den anderen drei, durch eine annähernd quer im Embryo und nicht durch eine median verlaufende Wand unterteilt (Fig. 1, grauer Pfeil). Dabei entstanden eine apikal gelegene keilförmige und eine mehr basal gelegene Zelle. Die apikale Zelle kann man unter Vorbehalt als Scheitelzelle auffassen. Unter Vorbehalt deswegen, da in einem wenigzelligen Embryo aufgrund der starken Krümmung immer wieder keilförmige Zellen auftauchen, die jedoch nicht zwangsläufig als Scheitelzellen fungieren. Die in diesem Fall gebildete „Scheitelzelle“ entsteht jedoch regelhaft und hat eine spezielle Funktion im weiteren Verlauf der Embryoentwicklung. Es erscheint daher sinnvoll, diese Zelle tatsächlich als Scheitelzelle zu betrachten.

Die **Tafeln 6** und **7** zeigen einen quer geschnittenen Embryo, der im epibasalen Teil zellulär mit dem eben beschriebenen übereinstimmt. Deutlich ist hier die Medianwand im ehemaligen linken Quadranten zu sehen (Taf. 6, a – f: schwarzer Pfeil sowie Taf. 7, Fig. 1c: eM). Im hypobasalen Bereich dagegen haben sich alle vier Zellen durch Querwände geteilt, so daß nun zwei „Etagen“ von je vier Zellen vorliegen (Taf. 7, Fig. 2). In diesem Teil sind sowohl die Medianwände (vergl. Taf. 5), als auch die hypobasale Transversalwand gut zu erkennen (Taf. 6 h – p sowie Taf. 7h: hM und hT).

Als nächster Schritt in der Embryonalentwicklung teilen sich die zwei Zellen des Quadranten, der im epibasalen Teil durch die Medianwand (Taf. 8 a – f: rosa Pfeil) unterteilt wurde. Dieser Vorgang ist bei dem Embryo auf den **Tafeln 8** und **9** zu sehen. Die rechte der beiden in den Bildern oben liegenden Zellen dieses ehemaligen Quadranten (Taf. 8 a – e u. Taf. 9, Fig. 1 a – e) ist im Begriff, sich zu teilen. Die zusammengezogenen und angefärbten Chromosomen (Taf. 8: grauer Pfeil in d und e, Taf. 9, Fig. 1: schwarzer Pfeil in d u. e) liegen in der Äquatorialebene, die etwa parallel zur Abbildungsebene liegt. Dies bedeutet, daß die neue Zellwand ebenfalls in dieser Ebene gebildet werden wird. Bestätigt wird die hier beginnende Bildung von zwei epibasalen Horizontalwänden durch die medianen Längsschnitte des Embryos auf Tafel 10.

Der andere ehemalige epibasale Quadrant (jeweils unten im Bild) mit der apikalen Scheitelzelle sowie der basalen Zelle ist unverändert geblieben (Taf. 8 a – d u. Taf. 9, Fig. 1 a – d).

Im hypobasalen Teil sind nach wie vor acht Zellen vorhanden, die auf zwei Etagen mit je vier Zellen verteilt sind (Taf. 8 e – k u. Taf. 9, Fig. 1 e – k).

Bei dem Embryo auf **Tafel 10** sieht man die beiden horizontalen Wände, die bei dem vorhergehenden Embryo (Taf. 8 und 9) gerade in Bildung begriffen sind, im oben liegenden epibasalen Teil auf der linken Seite (Fig. 1, grauer Pfeil). Auf der rechten Seite ist apikal die Scheitelzelle zu sehen (Fig. 2b), die Zelle darunter hat sich inzwischen durch eine mediane Wand geteilt (Fig. 3a, hellblaue Wand). Im hypobasalen Teil gab es keine neuen Zellteilungen, er ist immer noch achtzellig.

Etwas weiter entwickelt ist der annähernd quer geschnittene Embryo auf den **Tafeln 11** und **12**. Betrachtet man sich die gezeichnete Schnittserie auf Tafel 12, Figur 1, so fällt die spiegelsymmetrische Zellanordnung im epibasalen Spitzenbereich (a – f) auf. Unsymmetrisch ist jedoch die Zellwand, die die mittleren zwei Zellen (a – f, rosa gefärbt, sowie Fig. 2a) voneinander trennt. Diese beiden Zellen sind die Teilungsprodukte der ab Tafel 5 so genannten Scheitelzelle. Ein Vergleich mit älteren Embryonalstadien zeigt deutlich, daß aus diesen beiden Zellen die Sproßspitze der ersten beblätterten Achse entsteht. Aus den jeweils paarweise seitlich davon befindlichen Zellen (a – f, grün eingefärbt, sowie Fig. 2a) gehen in der weiteren Entwicklung die ersten beiden Blätter hervor.

Der untere epibasale Teil dieses Embryos (Taf. 12, Fig. 1 g – j) zeigt ein untypisches Bild. Normalerweise sind vier gleichartige Zellen diesem Bereich ausgebildet, die als Anlage des Hypokotyls angesehen werden können. Bei diesem Embryo sind es jedoch fünf Zellen, wobei eine deutlich schmäler ist als die anderen vier Zellen. Die Herkunft dieser schmalen „fünften Zelle“ läßt sich nicht eindeutig klären. Entweder es handelt sich tatsächlich um eine fünfte Zelle im epibasalen Bereich, die eventuell durch Teilung einer von vier ursprünglichen Zellen entstanden sein mag, oder diese fünfte Zelle gehört eigentlich schon zum hypobasalen Teil des Embryos. In letzterem Fall könnte diese Zelle ein Stück weit in die Ebene des epibasalen Teils „hochgerutscht“ sein (die Basalwand ist wäre dann nicht plan, wie im Schema der Fig. 2a auf Taf. 12 dargestellt). Durch die nicht ganz horizontale, sondern etwas gekippte Schnittebene kommt die „fünfte Zelle“ dann mit den anderen epibasalen Zellen scheinbar auf einer Ebene zu liegen. Welche dieser Annahmen zutrifft, kann in diesem Fall nicht entschieden werden.

Der hypobasale Teil des Embryos (Taf. 12, Fig. 1 k – o) wurde durch eine leichte Krümmung des Embryos nach rechts nicht mehr horizontal, sondern eher diagonal geschnitten. Daher ist die Zellanordnung schlecht auszumachen. Erschwerend kommt hinzu, daß die Zellwände stärker gewellt sind als im epibasalen Teil des Embryos, wobei ungeklärt ist, ob es sich um ein Präparationsartefakt oder ein natürliches Phänomen handelt.

Unübersichtliche Verhältnisse bei den hypobasalen Zellen findet man auch bei dem Embryo auf den **Tafeln 13** und **14**, der annähernd median längs geschnitten wurde und ähnlich weit entwickelt ist wie jener auf den Tafeln 11 und 12. Die Zellwände im hypobasalen Teil sind bei ihm ebenfalls stärker gewellt als im epibasalen Teil (Taf. 13 und Taf. 14, Fig. 1). Die Zellen wirken relativ ungeordnet, man hat jedoch den Eindruck, daß die Zellen in drei Etagen wie Tortenstücke um eine imaginäre zentrale Längsachse liegen wobei sie sich im

Zentrum apikalwärts krümmen. Diese Anordnung findet man bei Querschnitten des Embryos auf Tafel 18, Fig. 1 j – m größtenteils bestätigt.

Auf Tafel 14, Fig. 1 ist im epibasalen Teil links von der epibasalen Transversalwand apikal (b – j) ein keilförmiger Bereich zu erkennen, in dem sich zwei Zellen befinden, und der jeweils durch einen grauen und einen lila Pfeil eingegrenzt wird. Es handelt sich dabei wieder um jenen Teil, der später die Sproßspitze bildet. Im apikalen Teil wird dieser „Keil“ von den beiden Blattanlagen flankiert (Fig. 1f), die durch einen grauen und gelben bzw. lila und orangen Pfeil eingegrenzt werden.

Durch einen orangen bzw. gelben Pfeil sowie blaue Pfeile sind auf Taf. 14, Fig. 1 die epibasalen Zellen eingegrenzt, die in der weiteren Entwicklung zum Hypokotyl werden.

**Tafeln 15 und 16** zeigen mediane Längsschnitte eines wieder etwas weiter entwickelten Embryos. Die Sproßspitze besteht weiterhin aus zwei Zellen. Sie wird auf Tafel 16, Fig. 1 wieder von den mit einem lila bzw. grauen Pfeil markierten Zellwänden umgrenzt. Die Zellen der flankierenden epibasalen Bereiche haben sich bereits weiter geteilt. Rechts ist wieder die erste Blattanlage zu sehen, die sich weiter unterteilt hat, darunter sind die Zellen des Hypokotyls zu sehen (Fig. 1f).

Schaut man sich jedoch die Zellen auf der linken Seite genauer an, so stellt man fest, daß die Zellwände hier in einer anderen Reihenfolge gebildet wurden als im zuletzt besprochenen Embryo. Dazu vergleicht man am besten Fig. 2d auf Tafel 16, und Fig. 2d auf Taf. 14. Beim Embryo auf Tafel 14 wird dieser Bereich erst von einer medianen Längswand (Taf. 14, hellblaue Wand), dann von zwei horizontalen Wänden unterteilt (Taf. 14, orange Wände). Bei dem Embryo auf Tafel 16 wird er erst von einer medianen Längswand (Taf. 16, hellblaue Wand), dann jedoch von zwei transversal verlaufenden Längswänden (Taf. 16, rote Wände) unterteilt. Eine der zwei horizontal verlaufenden Wände, welche die 2. Blattanlage vom Hypokotyl trennen (Taf. 16, orange Wände), ist gerade in Bildung begriffen (Taf. 16, Fig. 1 d – f, oranger Pfeil). Trotz dieser Unterschiede in der Reihenfolge der Zellwandbildung entsteht die 2. Blattanlage immer in gleicher Lage.

Der hypobasale Teil besteht weiterhin aus drei Etagen radial angeordneter Zellen.

Auf den **Tafeln 17 und 18** ist eine Querschnittserie durch einen wiederum weiter entwickelten Embryo zu sehen. Im epibasalen Teil ist die Sproßspitze unverändert zweizellig (Taf. 17: schwarze Pfeilpaare, u. Taf. 18: Fig. 1 a – f). Die eine der zwei Blattanlagen hat weitere Zellteilungen durchlaufen und zeigt nun ein charakteristisches vierzelliges Muster (Taf. 17 u. 18: Fig. 1 d und e oben). Die andere Blattanlage ist immer noch zweizellig.

Basalwärts schließen sich die Zellen an, die das Hypokotyl bilden (Taf. 17, Fig. 1 e – j, sowie Taf. 18, Fig. 1 e – i). In der nach oben zeigenden Hälfte sieht man mittig an der Transversalwand zwei kleine Zellen, die vollständig von anderen Zellen umgeben sind (Taf. 17, Fig. 1 g – i, sowie Taf. 18, Fig. 1 g und h). Aus ihnen und den später in der unteren Hälfte entstehenden Pendants wird später das Leitgewebe gebildet.

Das Hypokotyl zeigt im Querschnitt eine typische Viertelung (Taf. 17, Fig. 1 g und h, sowie Taf. 18, Fig. 1g). Es wird durch die mittig von links nach rechts verlaufende Transversalwand (Taf. 17, Fig. 1h: weiße Pfeile) sowie die mittig von oben nach unten verlaufenden medianen Wände (Taf. 17, Fig. 1h: schwarze Pfeile) in Viertel unterteilt. Im oberen rechten Viertel (Taf. 17, Fig. 1 i und j: weißer Pfeil, sowie Taf. 18, Fig. 1 h und i: schwarzer Pfeil) ist eine keilförmige Zelle zu sehen, die an eine Scheitelzelle erinnert. Man könnte vermuten, daß es sich um eine besondere, als Scheitelzelle fungierende Zelle handelt, die später den Fuß

bilden wird. Solche keilförmigen Zellen entstehen etwas später jedoch in allen Vierteln des Hypokotyls, und selbst in den Blattanlagen finden sich vergleichbare Zellen (siehe Taf. 19 und 20). Keilförmige Zellen werden im Laufe der Entwicklung des Embryos immer wieder in verschiedenen Teilen gebildet. Sofern sie in ihrem Aussehen und ihrer Funktion nach jedoch mit den benachbarten Zellen vergleichbar sind, handelt es sich nicht um Scheitelzellen. Eine potentielle Scheitelzelle kann nur als solche angesprochen werden, wenn sie sich durch eine charakteristische Abgliederung von Abkömmlingen oder einen unterschiedlichen Plasmagehalt (unterschiedliche Färbung) von den benachbarten Zellen unterscheidet.

Der hypobasale Teil des Embryos wird im apikaleren Bereich wieder von radial verlaufenden, tortenstückförmigen Zellen geprägt (Taf. 17, Fig. 1 k und l, sowie Taf. 18, Fig. 1 j und k). Der weiter basal befindliche Bereich läßt keine besondere Zellanordnung erkennen. Dies kann mit der leichten Krümmung des Embryos und der daraus resultierenden veränderten Schnittebene in diesem Teil zusammenhängen.

Ein im apikalen Teil querschnittenes Entwicklungsstadium, bei dem die Sproßspitze (Taf. 20 Fig. 1: rosa Zellen) weitere Zellteilungen durchgeführt hat, ist in **Tafeln 19 und 20** wiedergegeben. Die Blattanlagen (Taf. 20 Fig. 1: grüne Zellen) sind ebenfalls vielzelliger, wölben sich deutlich hervor und geben dadurch dem Querschnitt im apikalen Bereich eine elliptische Form mit Einschnürungen an der Grenze zwischen den Blattanlagen und der Sproßspitze (Taf. 20, Fig. 1 a – j und Taf. 19, a – f). Im Hypokotyl ist bei diesem Embryo nun in jedem Viertel eine keilförmige Zelle zu sehen (Taf. 19, f – i), und selbst in den Blattanlagen sind vergleichbare Zellen vorhanden.

Im Übergangsbereich zum hypobasalen Teil ist die Zellanordnung schwierig zu deuten, da sich bei diesem Embryo schon in diesem Teil die Krümmung bemerkbar macht (Taf. 19, h – k). Im apikalen Teil des hypobasalen Bereichs kann man jedoch noch die radiale Anordnung der ursprünglichen Zellen erkennen, die sich durch perikline Zellwände in innere und äußere Zellen geteilt haben (Taf. 19, i – k). Der basale Teil zeigt keine besondere Anordnung der Zellen, doch sind die Zellen hier merklich größer als im weiter apikal gelegenen Teil. Derartige Zellen sind später typisch für den Suspensor- und Fußbereich des Embryos.

Annähernd mediane Längsschnitte eines deutlich weiter entwickelten Embryos zeigen die **Tafeln 21 und 22**. Der Embryo beginnt sich zur linken Seite hin zu krümmen (Taf. 21). Diese Krümmung ist Folge vermehrter antikliner Zellteilungen auf der vom Betrachter aus gesehen rechten hypobasalen Seite des Embryos. Dies wird deutlich in Fig. 2a auf Tafel 22, bei der die antiklinen Wände des hypobasalen Teils mit schwarzen Pfeilen markiert sind. Auch bei diesem Embryo fallen wieder die recht großen vakuolenreichen und dadurch hellen Zellen im unteren Bereich des hypobasalen Teils auf, die den Suspensor bilden. Die der Basalwand angrenzenden hypobasalen Zellen sind dagegen dunkel gefärbt und plasmareich. Da sie auch von der Anordnung den Zellen des epibasalen Hypokotyls ähneln, hat man den Eindruck, daß das Hypokotyl in den hypobasalen Teil hineinreicht und nicht auf den epibasalen Teil beschränkt ist.

Der epibasale Teil des Embryos ist selbst nicht gekrümmt (Taf. 21). Gut zu erkennen ist die Sproßspitze, die von den beiden Blattanlagen flankiert wird. Die Blattanlagen sind in Fig. 2b auf Tafel 22 gekennzeichnet. Die in Fig. 2b farbig nachgezogenen Zellwände zeigt das Schema in Fig. 3 in dreidimensionaler Ansicht. Auffällig ist, daß die jüngere 2. Blattanlage auf der verstärkt wachsenden rechten Seite liegt. Bei *S. denticulata* und *S. martensii* liegt immer die ältere 1. Blattanlage auf dieser Seite (BRUCHMANN, 1909, 1912). Bei *S. pilifera*

variiert dies, so daß entweder die erste oder die zweite Blattanlage auf der verstärkt wachsenden Seite liegen kann. Auf die Blattanlagen und die Sproßspitze folgt basalwärts das Hypokotyl. An die epibasale Transversalwand grenzen hier die Zellen, aus denen später die Leitelemente gebildet werden.

Auf den **Tafeln 23** und **24** ist wiederum ein leicht nach links gekrümmter Embryo dargestellt, der wieder deutlich weiter entwickelt ist als der zuletzt besprochene Embryo. Bei diesem Embryo ist ebenfalls wieder der hypobasale Teil gekrümmt, doch auch der epibasale Teil zeigt eine deutliche Krümmung nach links, was seltener vorkommt (Tafel 23). Die Krümmung im epibasalen Teil beruht auf vermehrten antiklinen Zellteilungen auf der rechts liegenden Seite des Hypokotyls (Tafel 23, e – g, Taf. 24, Fig. 3). In diesem Bereich ist bei diesem Embryo eine keilförmige Zelle zu sehen, bei der man annehmen könnte, daß es sich um eine Scheitelzelle handelt, die der Fußbildung dient (Taf. 24, Fig. 2, schwarzer Pfeil). Solch eine Zelle ist in dieser Position jedoch sehr selten bei Embryonen in ähnlichen Entwicklungsstadien zu finden und kann daher nicht generell für die Fußbildung ausschlaggebend sein, zumal die Fußbildung bei diesem Entwicklungsstand meist ohnehin auf den hypobasalen Teil beschränkt ist (vergl. Taf. 27). Ähnliche keilförmige Zellen in den beiden Blattanlagen zeigen, daß auch in medianer Schnittrichtung keilförmige Zellen nicht unbedingt eine Besonderheit darstellen (Taf. 24, Fig. 2: graue Pfeile).

Oberhalb des Hypokotyls sind wieder die Sproßspitze (Taf. 24, Fig. 2: rosa umrandet) und die benachbarten beiden Blattanlagen zu sehen (Taf. 24, Fig. 2: grün umrandet). Welche der beiden Blattanlagen die erste und welche die zweite ist, kann bei diesem Embryo nicht mit Sicherheit gesagt werden, da beide zum Hypokotyl hin durch ähnlich verlaufende Zellwände (Taf. 23, e – h: schwarze Pfeile) abgegrenzt werden. Die unterschiedliche Größe der Blattanlagen ist ebenfalls nicht hilfreich. Die linke Blattanlage ist kleiner bzw. wenigzelliger als die rechte, und man würde sie deshalb für die später angelegte zweite Blattanlage halten. Es kann sich dabei aber auch um die ältere erste Blattanlage handeln. Die zweite Blattanlage ist nämlich anfangs zwar weniger weit entwickelt als die erste, befindet sie sich aber auf der stärker wachsenden Seite, überholt sie im Laufe der Entwicklung die ältere erste Blattanlage.

Im hypobasalen Teil beruht die Krümmung bei diesem Embryo vor allem auf Zellstreckung, da sowohl auf der linken wie auch auf der rechten Seite entweder dieselbe Anzahl antikliner Zellwände, oder aber rechts lediglich eine Zellwand mehr zu sehen ist (Taf. 23, d – g).

Im hypobasalen Teil ist wieder der unterschiedliche Bau zwischen dem apikalen und basalen Bereich zu sehen. Das Hypokotyl scheint auch hier auf den hypobasalen Teil des Embryos übergreifen, da der apikale Bereich direkt unter der Basalwand (Taf. 23, e – g: weiße Pfeile) vom Zellteilungsmuster ähnlich wie das epibasale Hypokotyl gebaut ist.

Bei dem Embryo sind auf Taf. 24, Fig. 3 in der Mitte graue Zellen zu sehen, aus denen später die Leitelemente des Hypokotyls und des Übergangs zur Wurzel(träger)anlage hervorgehen.

Einen ähnlich weit entwickelten, im apikalen Bereich quer geschnittenen Embryo, zeigen die **Tafeln 25** und **26**. Basalwärts verändert sich die Schnittebene in Bezug auf den Embryo durch dessen Krümmung. Die Anordnung der Sproßspitze sowie der beiden sie flankierenden Blattanlagen (Taf. 25, a – d, sowie Taf. 26 Fig. 1 a – e) ist bei diesem Embryo gut zu erkennen. In der Sproßspitze sind mittig zwei etwa gleich geformte Zellen zu sehen (Taf. 26, Fig. 1 a – d: rosa Zellen). Die linke dieser beiden Zellen ist wahrscheinlich die Scheitelzelle, die

rechte ist ihr jüngster Abkömmling. Das Hypokotyl wird wieder durch seine Viertelung charakterisiert (Taf. 25, e – f, sowie Taf. 26, Fig. 1 f – g).

Dem Hypokotyl schließt sich basalwärts der hypobasale Teil an (Taf. 25, g – m). Auf der rechten Seite befindet sich der Fuß. Direkt an das Hypokotyl basalwärts angrenzend sieht man auf der rechten Seite im Fuß eine keilförmige Zelle (Taf. 25, h, sowie Taf. 26, Fig. 1 h), bei der sich durch die Lage wiederum die Frage nach einer möglichen Funktion als Scheitelzelle stellt. Auch in diesem Fall kann diese Zelle nicht als Scheitelzelle identifiziert werden. Vergleichbare Zellen findet man im gleichen Schnitt auf der linken Seite (Taf. 26, Fig. 1h: schwarze Pfeile) sowie in anderen Teilen des Embryos (Blattanlagen, Hypokotyl).

Längsansichten von Embryonen, die ähnlich weit entwickelt sind wie der zuletzt beschriebene, sind auf **Tafel 27** zu sehen.

In Fig. 1a und b ist jeweils ein Totalpräparat desselben Embryos zu sehen, der in zwei unterschiedlichen Ebenen fokussiert wurde. Man sieht deutlich die Fußbildung auf der rechten Seite des Embryos, oben sind die beiden Blattanlagen und dazwischen die Sproßspitze zu sehen.

In Fig. 2 sind annähernd mediane Längsschnitte durch je einen Embryo zu sehen. Bei beiden Embryonen ist die Fußbildung auf den hypobasalen Teil beschränkt (vergl. Taf. 23 und 24). Eine Scheitelzelle in diesem Bereich ist bei beiden nicht zu erkennen.

Die Krümmung infolge der Fußbildung ist bei dem Embryo der **Tafeln 28 und 29** deutlich fortgeschritten. Die Schnittrichtung bei diesem Embryo weicht deutlich von der Medianen ab, so daß zuerst hauptsächlich der Fuß und die erste Wurzelanlage, später erst der beblätterte Sproß angeschnitten sind (Taf. 28). Beim Sproß kann man wieder die beiden ersten Blätter sowie die Sproßspitze erkennen (Taf. 28, h – k). Beim linken Blatt ist die Ligula schon vorhanden (Taf. 28, i: rosa Pfeil), dem rechten Blatt fehlt sie und wird hier erst zu einem späteren Zeitpunkt gebildet.

Der Fuß, der bislang auf den hypobasalen Teil beschränkt war, scheint bei diesem Embryo in den epibasalen Teil hinein zu reichen. In Tafel 28 h sieht man eine der für den Fuß typischen großlumigen randlichen Zellen im epibasalen Teil neben der Basalwand. Bestätigt wird diese Beobachtung durch die zwei Embryonen auf Tafel 30.

Im Fuß wird die Anlage der ersten Wurzel (Taf. 29, Fig. 1) durch die Bildung einer endogenen Scheitelzelle direkt unterhalb der randlichen Zellen des Embryos erkennbar. Diese Scheitelzelle sowie ihr wahrscheinlich erstes Teilungsprodukt sind anhand der dunklen Färbung, die den Plasmareichtum anzeigt, und an der Form gut zu identifizieren (Taf. 29, Fig. 1c: Pfeil, e u. d: rosa Zellen). Die angrenzenden randlichen Zellen teilen sich periklin (Taf. 29, Fig. 1 b und d: Pfeile).

Die Versorgung der Wurzelanlage mit Leitgewebe ist aufgrund der Schnittebene im benachbarten Schnitt zu erschließen (Tafel 29, Fig. 2). Das Leitgewebe entsteht dabei aus schmalen länglichen Zellen (b: Pfeil, c: graue Zellen), welche zwischen der Wurzelanlage und dem beblätterten Sproß vermitteln.

Der auf **Tafel 30** rechts abgebildete Embryo (Fig. 2) ist nur wenig weiter entwickelt als der eben besprochene. Da er in fast medianer Richtung geschnitten ist, ist die Lage der Organe zueinander hier besser zu erkennen. In den Bildern befindet sich links die Sproßspitze (roter Pfeil), die wie üblich von den beiden ersten Blattanlagen (grüne Pfeile) flankiert wird.

Die obere Blattanlage hat bereits eine Ligula ausgebildet (blauer Pfeil), dem unteren Blatt fehlt sie noch.

Der Suspensor (Fig. 2b) zeigt nach rechts unten und geht nach links oben in den Fuß über, der sich bis in den epibasalen Teil des Embryos ausgedehnt hat. Deutlich kann man im epibasalen Teil oben eine großlumige, plasmaarme Zelle links von der Basalwand (weiße Pfeile) erkennen, die typisch für eine Fußzelle ist.

Im Fuß (Fig. 2a) ist rechts die Anlage der ersten Wurzel zu sehen (schwarze Pfeile), die hier schon weiter entwickelt ist als beim vorher betrachteten Embryo.

Der Embryo auf der linken Seite von Tafel 30 (Fig. 1) ist deutlich weiter entwickelt. Links sieht man auch hier den ersten beblätterten Sproß. Beide Blattanlagen (grüne Pfeile) haben bei diesem Embryo schon eine Ligula (blaue Pfeile), dazwischen liegt die Sproßspitze (roter Pfeil). Die Bildung der sie später versorgenden Leitelemente ist in der Bildmitte von Fig. 1c an den schmalen länglichen Zellen zu erkennen, die die Sproßspitze links im Bild mit der Wurzel (schwarzer Pfeil) rechts unten verbinden. In Fig. 1c ist auch gut zu sehen, daß sich der Fuß oben weiter auf den epibasalen Teil des Embryos ausgebreitet hat.

Sehr ausgeprägt ist der Fuß beim nächsten Embryo, der auf den **Tafeln 31** und **32** abgebildet ist. Dieser Embryo steht kurz davor, das Prothallium zu durchbrechen. Er ist, wie auch die weiteren nachfolgenden Embryonen in vergleichbarer Ansicht, zu den vorher besprochenen um 180° gedreht dargestellt. In den Abbildungen von Fig. 2 auf Tafel 31 ist der Suspensor daher oben gelegen, der Fuß liegt unten und besteht wiederum aus sehr großlumigen vakuolenreichen Zellen, die deswegen sehr hell erscheinen. Lediglich die äußeren an den Gametophyten grenzenden Zellen sind intensiver gefärbt und daher plasmareicher.

Der beblätterte Sproß ist in a und b zu sehen. Die Blätter haben deutlich an Größe zugenommen und das Hypokotyl hat mit dem Streckungswachstum begonnen. In d und e ist rechts vom Fuß die erste Wurzel zu erkennen. Man kann bei ihr recht gut die letzten, von der endogenen Scheitelzelle abgegebenen Segmente erkennen (Taf. 32, Fig. 1).

Im beblätterten Sproß wird das zentral angelegte Leitbündel von zwei Zellschichten umgeben, welche einige markante Interzellularen gebildet haben (Taf. 32, Fig. 2 und 3). Diese Interzellularen vergrößern sich später und bilden die von Trabeculae durchzogenen sogenannten Lacunae.

Von der zentralen Leitbündelanlage aus zweigt jeweils ein Strang zu den Blättern ab (Taf. 32, Fig. 3), wobei letztere selbst noch kein Leitgewebe erkennen lassen.

Der nächste Embryo auf den **Tafeln 33** und **34** ist etwas weniger weit entwickelt wie der eben besprochene. Er zeigt besonders die beginnende Lacunae-Bildung im beblätterten Sproß.

Die Schnittserie, die sich über beide Tafeln hinzieht, beginnt auf Tafel 33 mit der quer geschnittenen Sproßspitze (a – g). Die beiden Blätter umgeben wieder die Sproßspitze, die inzwischen die beiden Vegetationskegel der ersten beiden Tochteräste hervorgebracht hat (d und e). Diese Tochteräste werden in der Regel als Laubtriebe das Wachstum der Pflanze fortsetzen, während die Mutterachse ihr Wachstum einstellt.

Basalwärts schließt sich das Hypokotyl mit dem zentralen Leitbündel an. Man kann zu diesem Zeitpunkt noch die typische Viertelung des Hypokotyls erkennen (h und i), die bei weiter entwickelten Embryonen verschwindet. Um das Leitbündel herum kann man zwei Zellschichten erkennen, die aus länglichen Zellen bestehen. Zwischen den benachbarten Zellen dieser Zellschichten sieht man in antikliner Richtung dunkel gefärbte „Wände“. Bei

diesen dunklen „Wänden“ handelt es sich um sehr schmale Interzellularen, die wieder die beginnende Bildung der Lacunae anzeigen (g: weiße Pfeile).

An der Basis des Hypokotyls geht sowohl die typische Viertelung als auch die Interzellularenbildung verloren (Taf. 33, j – l und Taf. 34, Fig. 1a). Beides zeigt den Übergang zum hypobasalen Teil und somit zum Fuß sowie zum Suspensor an, die aufgrund der Krümmung beide zunehmend angeschnitten sind. Die Vakuolisierung der Fußzellen ist noch nicht so ausgeprägt wie beim zuletzt besprochenen Embryo, aber schon deutlich erkennbar. Die Schnittserie schließt mit der Wurzel ab, die anhand der plasmareichen, dunkel gefärbten Zellen gut zu erkennen ist (Taf. 34, Fig. 1: b – j).

Auf **Tafel 35** ist eine, im Vergleich zu den zuletzt betrachteten Embryonen noch weiter entwickelte junge Keimpflanze zu sehen, die das Prothallium mit der Wurzel schon durchbrochen hat, deren Sproß aber noch von Prothalliumgewebe umschlossen wird. Die beiden Blätter umhüllen die Sproßspitze, in der jetzt die gut zu unterscheidenden Vegetationskegel der zwei Tochteräste (Fig. 3a) zu erkennen sind. Im Hypokotyl ist die Bildung der Lacunae weiter fortgeschritten, es hat sich eine große Lakune um das Leitbündel herum gebildet, die von den Trabeculae überbrückt wird (Fig. 3b). Bei dieser Keimpflanze erkennt man auch deutlich den Unterschied zum Leitbündel im Fuß, welches kein Lakunen-System ausgebildet hat (Fig. 3c).

Die Wurzel, die schon ein Stück weit aus dem Prothallium herausragt, ist anscheinend im Begriff, eine Kalyptra auszubilden (Fig. 2).

Eine noch etwas weiter entwickelte längs geschnittene Keimpflanze ist auf **Tafel 36** zu sehen. Mit diesem Stadium wurden die Untersuchungen beendet, da es im Prinzip alle wichtigen Organe oder Organteile, die in Keimpflanzen zu finden sind, zeigt, auch wenn diese noch nicht vollständig ausdifferenziert sind.

Sowohl der beblätterte Sproß links, als auch die Wurzel rechts haben bei dieser Keimpflanze das Prothallium durchbrochen, selbst wenn dies bei der Wurzel in der dargestellten Schnittebene nicht zu erkennen ist (Fig. 1). Das Hypokotyl ist deutlich in die Länge gewachsen, so daß die Sproßspitze sowie die ersten beiden Blätter aus dem Prothallium herausgeschoben wurden. Die Blätter, die nun frei liegen, haben merklich an Größe zugenommen. Am zentralen Leitbündel kann man gut den Übergang vom lakunären Teil im Sproß zum lakunenfreien Teil im Fuß bzw. in der Wurzel sehen (Fig. 2). Der Übergang im Leitbündel scheint auch bei dieser Keimpflanze mit der Grenze vom epibasalen zum hypobasalen Teil zusammenzufallen.

**Zusammenfassend** kann man die Embryoentwicklung bei *Selaginella pilifera*, aus histogenetischer Sicht betrachtet, folgendermaßen beschreiben:

Die Zygote teilt sich in eine epibasale und ein hypobasale Zelle. Aus der epibasalen Zelle entsteht der erste Laubsproß, der anscheinend aus einer Scheitelzelle entsteht, die später zur Sproßscheitelschelle wird. Nachdem die Sproßspitze sowie die ersten beiden Blätter angelegt wurden, krümmt sich der Embryo als Folge der Fußbildung. Die Fußbildung beginnt in der Regel auf einer Seite im hypobasalen Teil des Embryos, greift aber gegen Ende der Entwicklung auf den epibasalen Teil über. Eine Scheitelzelle, die den Fuß hervorbringt, konnte nicht identifiziert werden. Aus dem hypobasalen Teil des Embryos geht des weiteren, ebenfalls ohne erkennbare Scheitelzelle, der Suspensor hervor. Er läßt sich nicht genau abgrenzen,

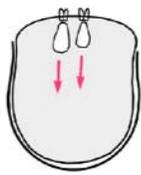
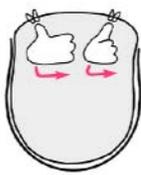
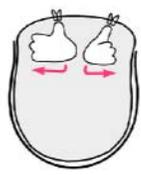
sondern geht allmählich in den restlichen Embryo über. Die erste Wurzel wird als letztes gegenüber vom ersten Laubspöß im Fuß angelegt. Sie verfügt über eine endogene Scheitelzelle. Ein Wurzelträger konnte nicht identifiziert werden.

## 6.2 Beobachtungen zur räumlichen Lage der Embryonen bzw. deren Sprosse im Makroprothallium:

Bei der Untersuchung der Embryoentwicklung fiel bei Makrosporen mit jeweils mehreren benachbarten Embryonen auf, daß die Laubspresse von schon deutlich gekrümmten Embryonen stets in dieselbe Richtung wuchsen. Bei jüngeren, noch nicht gekrümmten Embryonen schien dies nicht der Fall zu sein.

Die mikroskopischen Schnittserien wurden auf diesen Aspekt hin nochmals genauer untersucht, da die möglichen Ursachen für die Krümmung durch den Fuß Auswirkungen auf die morphologische Interpretation des Fußes haben könnten. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 dargestellt:

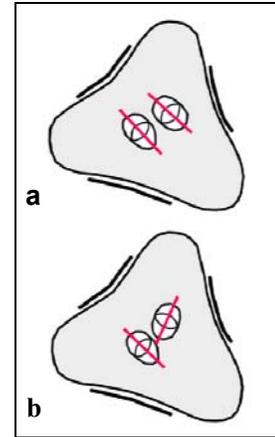
**Tabelle 1:** Anzahl von Sporen mit mehreren Embryonen, die in gleiche oder unterschiedliche Richtung wuchsen. Bei den weiter entwickelten und daher schon gekrümmten Embryonen war die Wuchsrichtung des Laubsprosses ausschlaggebend. Die Schemata zeigen beispielhaft für jede Kategorie die Wuchsrichtung der Embryonen im längs geschnittenen Prothallium. Die roten Pfeile markieren die Wuchsrichtungen der Embryonen bzw. Laubspresse.

| Makrosporen mit ungekrümmten Embryonen:   |   | Makrosporen mit gekrümmten Embryonen:  |   |
|---|---|--|---|
| Wachstum in gleiche Richtung:   | Wachstum in unterschiedliche Richtung:  | Wachstum der Laubspresse in gleiche Richtung:  | Wachstum der Laubspresse in unterschiedliche Richtung:                                |
|  |  |  |  |
| 2   | 29  | 16   | -   |

Es stellte sich heraus, daß junge ungekrümmte Embryonen in einer Makrospore jeweils auf das Zentrum des Prothalliums zuwuchsen (siehe Taf. 2, Fig. 2a). War die Position der Archegonien an der exponierten dreistrahligen Prothalliumoberfläche sehr unterschiedlich, resultierten divergierende Wuchsrichtungen der Embryonen (Tab. 1, 2. Schema von links). Dies war besonders dann zu beobachten, wenn die Archegonien nicht mittig auf der dreistrahligen Prothalliumoberfläche, sondern eher randlich, z.B. auf zwei verschiedenen Strahlen, zu finden waren. Diese unterschiedliche Wuchsrichtung der Embryonen trifft natürlich auch auf die zu diesem Zeitpunkt schon erkennbaren Laubspresse zu.

Bei den älteren, schon deutlich gekrümmten Embryonen war die anfängliche Wuchsrichtung zum Zentrum des Prothalliums noch durch die Lage des Embryoträgers nachweisbar (Tab. 1, 2. Schema von rechts). In allen Fällen wuchsen die gekrümmten Laubspresse jetzt, oder strebten zumindest, in die gleiche Richtung (siehe Taf. 2, Fig 2b).

Die Embryonen (inkl. Laubsprosse) in einer Makrospore hatten somit zunächst unterschiedliche Wuchsrichtungen, nach der Krümmung wuchsen die beblätterten Sprosse jedoch in gleicher Richtung. Daher schien die Frage interessant, ob schon die Anlage dieser Sprosse in den jungen ungekrümmten Embryonen eine untereinander abgestimmte gleichgerichtete Orientierung aufweisen. Das heißt, die medianen Symmetrieebenen der Sproßanlagen müssten, im Querschnitt durch die Makrospore betrachtet, jeweils parallel zueinander angeordnet sein (Abb. 28a). Gleiches gilt natürlich auch für die transversalen Symmetrieebenen. Eine gleiche Orientierung der Sproßanlagen konnte für die Mehrheit der Fälle jedoch nicht festgestellt werden. Zum Teil wich die Orientierung erheblich voneinander ab (Abb. 28b).



**Abb. 28:** Makrosporen im Querschnitt mit je zwei Embryonen. Die Orientierung der Laubsproßanlagen ist gleichgerichtet (a) oder unterschiedlich (b). Die medianen Symmetrieebenen sind durch rote Balken markiert.

Die spätere gemeinsame Krümmungsrichtung der beblätterten Sprosse beruht demnach nicht auf einer gleichgerichteten internen Organisation der Embryonen vor Einsetzen der Krümmung.

Weshalb streben die Sprosse der gekrümmten Embryonen jedoch in dieselbe Richtung? Eine Antwort könnte sein, daß der Sproß durch die Krümmung der Schwerkraft entgegen orientiert wird um sicherzustellen, daß er nach der Keimung des Sporophyten möglichst schnell ans Licht gelangt.

Um einen potentiellen Einfluß der Schwerkraft auf die Fußbildung nachzuweisen, wurden zu diesem Zweck ausgesäte Makrosporen nach der Keimung der Embryonen ausgezählt.

Die Auszählung von Makrosporen mit mehreren Keimpflanzen bestätigte die Beobachtung, daß die Sprosse, wie schon oben bei den Schnittserien beobachtet, in die gleiche Richtung wuchsen (Tabelle 2). Sollte die Schwerkraft eine Ursache dafür sein, so müßte man erwarten, daß die Sprosse nicht nur in dieselbe Richtung, sondern vor allem auch in negativ geotroper Richtung wachsen, soweit dies die Bedingungen in der Makrospore zulassen (s.u.). Dies wurde durch die in Tabelle 2 untersuchten Makrosporen bestätigt.

**Tabelle 2:** Ergebnis der Auszählung aller Makrosporen mit mehreren Keimpflanzen. Bei allen Makrosporen kamen die Laubsprosse der Keimpflanzen in der gleichen, negativ geotrop orientierten Richtung aus dem Prothallium heraus.

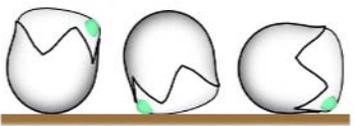
| Petrischale: | Laubsprosse in gleiche Richtung und negativ geotrop wachsend:                                      | Laubsprosse in unterschiedliche Richtung wachsend: |
|--------------|--|--|
| 1            | <b>14</b> (davon 1 Spore mit je einer chlorophyllfreien und einer chlorophyllhaltigen Keimpflanze) | -  |
| 3            | <b>24</b> (davon 1 Spore mit je einer chlorophyllfreien und einer chlorophyllhaltigen Keimpflanze) | -  |

Da es sich bei den Makrosporen mit mehreren Keimpflanzen nur um einen recht geringen Teil aller gekeimten Makrosporen handelt, wurde die Schwerkraft-Hypothese nun an allen gekeimten Makrosporen, aus denen in den meisten Fällen nur eine Keimpflanze entsprang, untersucht (Tabelle 3).

Auch hier stellte sich heraus, daß bei den meisten Makrosporen das Prothallium vom Embryo mit dem Sproß in möglichst negativ geotroper Richtung durchbrochen wurde. Nur bei sehr wenigen Keimpflanzen gab es Abweichungen. Das gleiche Verhalten bei chloro-

phyllfreien Sporophyten deutete darauf hin, daß hier ein Einfluß des Lichts auf die Wuchsrichtung unwahrscheinlich war. Eine signifikante Orientierung zur Lichtquelle hin konnte weder bei den chlorophyllfreien, noch bei den chlorophyllhaltigen beblätterten Sprossen von Embryonen und jungen Keimpflanzen beobachtet werden. Licht scheint somit zumindest anfänglich keine Rolle für die Wuchsrichtung der beblätterten Sprosse zu spielen. Eine Orientierung der beblätterten Sprosse zum Licht hin konnte erst einige Zeit nach deren Durchbrechen des Makroprothalliums beobachtet werden. Diese Neuorientierung wurde durch Krümmung des Hypokotyls bzw. der Sproßachse erreicht.

**Tabelle 3:** Lage der Sproßachse der Keimpflanzen im Bezug zur Schwerkraft. Die Keimpflanzen stießen entweder am Ende eines Astes der triletten Öffnung, oder eher mittig zwischen zwei Ästen durch das Prothallium hindurch. Die Sporenöffnung zeigte bei den meisten Sporen entweder zur Seite (53% der Sporen, rechte Schemata) oder nach oben (29% der Sporen, linke Schemata). Nur bei 18% der Sporen deutete die Sporenöffnung nach unten, daß heißt sie war dem Substrat zugewandt (mittlere Schemata). Die Sprosse der meisten Keimpflanzen verhielten sich soweit negativ geotrop, wie es Sporenmorphologie und Lage auf dem Substrat zuließen.

|   | Anzahl der Keimpflanzen, deren Sproß in möglichst negativ geotroper Richtung austrat: | Anzahl der Keimpflanzen, deren Sproß nicht in eindeutig negativ geotroper Richtung austrat: |
|---|---|---|
| Lage der Sporenöffnung und beblätterten Sproßspitze der Keimpflanze |      |           |
| Petrischale 1   | <b>48</b> (davon 5 ohne Chlorophyll)  | <b>4</b> (davon 1 ohne Chlorophyll)   |
| Petrischale 2   | <b>107</b> (davon 7 ohne Chlorophyll)   | <b>5</b>  |
| Petrischale 3   | <b>101</b> (davon 8 ohne Chlorophyll)   | <b>1</b>  |

Diese Ergebnisse zeigen, daß die Schwerkraft einen deutlichen Einfluß auf die Krümmung des Embryos ausübt. Doch ist dies nicht der einzige Faktor, der dabei eine Rolle spielt. Ein weiterer Faktor, der die Krümmungsrichtung beeinflusst, ist die Makrosporenwand. Der Sporophyt kann das Makroprothallium nur in dem hervorgestülpten Teil durchbrechen, ohne dabei auf die behindernde Makrosporenwand zu treffen. Durch die Krümmung wurde es den Embryonen in allen beobachteten Fällen möglich, sowohl mit dem Sproß, als auch mit der Wurzel das Prothallium in seinem hervorgestülpten Teil zu durchstoßen.

Beide Faktoren, die Schwerkraft sowie die Lage der Makrosporenwand, erklären die räumliche Lage des Sprosses der meisten Keimpflanzen im Makroprothallium (Tabelle 3, mittlere Spalte).

## 7 Diskussion:

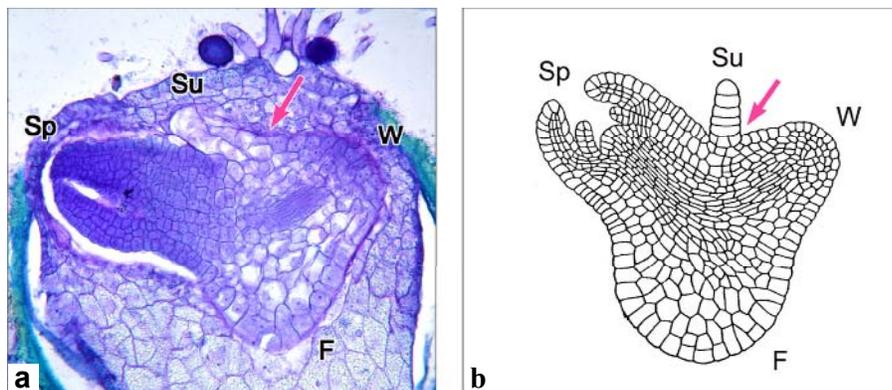
Bei der Interpretation der Embryogenese stellt sich das Problem der Gewichtung der histogenetischen Befunde einerseits und der morphologischen Interpretation dieser Ergebnisse andererseits. In vielen Fällen ergänzen sich beide Aspekte zu einem Gesamtbild, bei der Betrachtung der Embryogenese von *Selaginella* tun sich jedoch Unstimmigkeiten auf.

Eine stark an den anatomischen Gegebenheiten orientierte Analyse der Embryogenese führt zu Resultaten, die mit BRUCHMANN'S (1897, 1909, 1912, 1913, 1918, 1920) Untersuchungen gut vereinbar sind. Ein Vergleich der Embryoentwicklung von *Selaginella pilifera* mit den Untersuchungen BRUCHMANN'S an anderen Arten dieser Gattung bietet sich daher zunächst an.

Die Embryogenese verläuft bei *Selaginella pilifera* ähnlich wie bei *S. denticulata* (BRUCHMANN, 1912). Bei beiden Arten wird im epibasalen Teil der erste beblätterte Sproß mit Sproßspitze, den ersten beiden Blättern sowie dem Hypokotyl angelegt, im hypobasalen Teil werden der Fuß, der erste Wurzelträger und der Suspensor gebildet.

Im epibasalen Teil läuft die Entwicklung bei beiden Arten gleich ab. Die Sproßspitze wird sehr früh angelegt, gefolgt von den ersten beiden Blättern. Mit der Blattanlegung geht auch die Abgrenzung des Hypokotyls einher. Das Hypokotyl wird zunächst im epibasalen Teil des Embryos angelegt, greift aber später auf den hypobasalen Bereich über. Problematisch ist die Abgrenzung des Hypokotyls basalwärts. Die angrenzenden Organe (Suspensor, Fuß, Wurzelträger) stellen, wie das Hypokotyl, keine diskret abgrenzbaren Strukturen dar, sondern sind durch Übergänge miteinander verbunden, welche die Grenzen verwischen.

Im hypobasalen Teil zeigen sich einige Unterschiede zwischen *S. denticulata* und *S. pilifera*. Der Suspensor ist bei *S. denticulata*, im Gegensatz zu *S. pilifera*, einzellreihig und läßt sich dadurch gut vom restlichen Embryo abgrenzen (Abb. 29b). Bei *S. pilifera* geht der Suspensor allmählich in den Fuß bzw. die erste Wurzelanlage über, so daß eine genaue Abgrenzung nicht möglich ist (Abb. 29a).



**Abb. 29:** **a:** Medianer Längsschnitt durch den Embryo von *S. pilifera*. **b:** Zeichnung der medianen Ansicht des Embryos von *S. denticulata* (verändert nach BRUCHMANN, 1912). Die roten Pfeile markieren den Übergang vom Suspensor zum restlichen Embryo

**F** = Fuß, **Sp** = Sproß, **Su** = Suspensor, **W** = Wurzel

Unterschiedlich verläuft bei beiden Arten auch die Bildung der ersten Wurzel. Bei *S. denticulata* entsteht laut BRUCHMANN (1912) zunächst exogen ein Wurzelträger, in dem zu einem späteren Zeitpunkt die endogene Wurzel gebildet wird. Ein Wurzelträger ist bei *S.*

*pilifera* jedoch nicht nachweisbar, es wird gleich endogen die erste Wurzel angelegt. Aus vergleichend morphologischer Sicht ist es naheliegend, daß der erste Wurzelträger bei *S. pilifera* demnach sehr stark reduziert oder gar ablastiert ist.

Die Bildung des Fußes im hypobasalen Teil des Embryos haben beide Arten gemein. Bei dem Embryo von *S. pilifera* greift der Fuß jedoch in seiner weiteren Entwicklung auf den epibasalen Teil über. Ob dies auch bei *S. denticulata* der Fall ist, geht aus BRUCHMANN'S Erläuterungen nicht hervor, doch legen seine Zeichnungen diesen Schluß nahe (BRUCHMANN, 1912, S. 195). Durch die Bildung des Fußes an der Basis des Hypokotyls wird der erste beblätterte Sproß aus der ursprünglichen Embryonalachse weggekrümmt. Diese Krümmung kann bei *S. pilifera* so stark sein, daß sich der Sproß um fast 180° von der ursprünglichen Wuchsrichtung wegdreht (Abb. 29a).

BRUCHMANN'S (1909, 1912) Beobachtung an *S. denticulata* und *S. martensii*, daß der Fuß und das erste Blatt auf derselben Seite gebildet werden, trifft für *S. pilifera* nicht zu. Bei *S. pilifera* kann der Fuß sowohl auf der Seite des ersten, als auch auf der Seite des zweiten, später angelegten, Blattes entstehen. Eine gewisse Variabilität der Lage des Fußes bezüglich der Blattanlagen hat BRUCHMANN (1909) ebenfalls beobachtet (*S. martensii*, *S. poulteri*, *S. kraussiana*), doch beschreibt er selten das Ausmaß dieser Abweichungen. Bei *S. martensii* schreibt er, daß der Fuß auf der Seite des ersten Keimblatts entsteht, die Ausdehnung des Fußes jedoch ungleichmäßig erfolgen kann, so daß sich der Embryo nicht genau in der Medianen krümmt. Er erwähnt jedoch nicht, daß der Fuß auch auf der Seite des später angelegten Blattes entstehen kann.

Wie interpretiert BRUCHMANN nun die Embryogenese aus morphologischer Sicht? Mit eindeutigen morphologischen Aussagen hält er sich stellenweise stark zurück, doch lassen seine ausführlichen Beschreibungen Rückschlüsse zu, die schon in Kapitel 5.2 kurz als **erste Hypothese** vorgestellt wurden.

Der erste beblätterte Sproß stellt für BRUCHMANN (1897, S. 5) die „Hauptachse der Pflanze“ dar, die sich im Laufe der Entwicklung durch die Fußbildung zur Seite krümmt (1909). Die ersten beiden Blätter bezeichnet er als Kotyledonen. Der basalwärts anschließende Abschnitt wäre somit auch aus morphologischer Sicht als Hypokotyl (vergl. Kap. 6.1, erste Seite) zu bezeichnen. Sowohl der Fuß, als auch der erste Wurzelträger sind seitlich aus der Hypokotylbasis entstehende Organe. Der Fuß wird von BRUCHMANN (1897, 1909, 1912) zwar als haustoriales Organ bezeichnet und somit durch seine Funktion definiert, doch findet man keine weitergehenden morphologischen Deutungen des Fußes. Der Fuß scheint für ihn nicht den Wert eines Grundorgans zu haben, sondern stellt lediglich eine seitliche Verdickung der Hypokotylbasis dar. Der Wurzelträger dagegen wird von BRUCHMANN (1905) mit den Sproßachsen homologisiert. Der erste Wurzelträger wäre demnach eine erste Seitenachse, die an der „Hypokotylbasis“ entsteht. Durch eben diese Verzweigung ist es fraglich, ob man den unteren Achsenabschnitt aus morphologischer Sicht als „Hypokotyl“ und die ersten beiden Blätter als „Kotyledonen“ bezeichnen sollte. Im Grunde würde man das Hypokotyl unterhalb dieser ersten basalen Verzweigung ansiedeln. Der Begriff „Hypokotyl“ wird jedoch auch hier, wie schon im Kapitel „Ergebnisse“, beibehalten.

Die erste Verzweigung an der „Hypokotylbasis“ unterscheidet sich bei dieser Interpretation des Embryos deutlich von allen nachfolgenden Verzweigungen der Sprosse.

Diese Unterschiede liegen im Vorhandensein einer „Hauptachse“, die bei der ersten Verzweigung nur einen Seitenast bildet und nach dieser Verzweigung ungehemmt weiterwächst. Nach dieser ersten basalen Verzweigung werden später spitzwärts zusätzlich vier Seitenäste

gebildet. Somit hat die „Hauptachse“ mindestens fünf Seitenäste produziert, ehe sie ihr Wachstum einstellt.

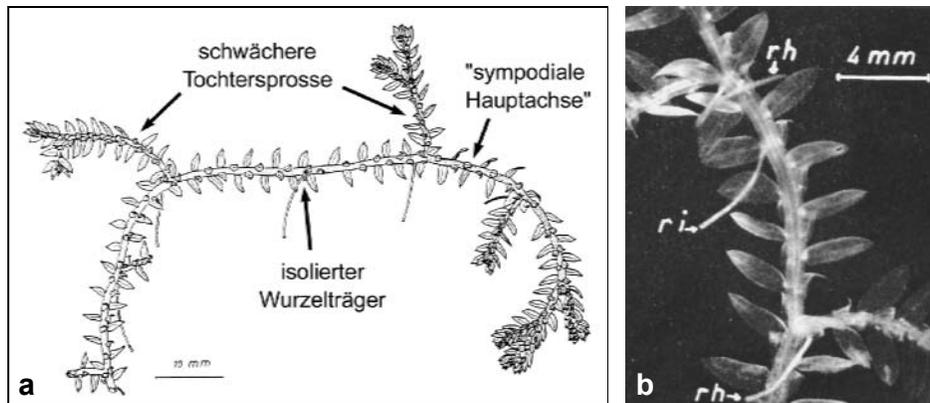
Wie lassen sich diese Unterschiede nun mit den üblichen Verzweigungen bei den Selaginellen in Einklang bringen?

Das fortgesetzte Wachstum der „Hauptachse“ im Embryo stellt bei den Selaginellen die große Ausnahme dar. Bei den für *Selaginella* typischen Verzweigungen stellt der Muttersproß sein Wachstum kurz nach Bildung der Seitenäste ein (Kapitel 4.1).

WEBSTER & STEEVES (1967) beschreiben jedoch an ausgewachsenen Pflanzen von *S. martensii* die Beobachtung, daß in drei Fällen je zwei Wurzelträger nicht im Gabelwinkel einer Laubtriebverzweigung, sondern seitlich an einem Laubtrieb entstanden sind, welcher unvermindert weiterwuchs. Diese Verzweigung wäre somit, was das Durchwachsen des Muttersprosses angeht, mit der ersten basalen Verzweigung im Embryo vergleichbar. Betrachtet man sich jedoch in der Veröffentlichung der beiden oben genannten Autoren die dazugehörige Abbildung, so fragt man sich, weshalb sie zu diesem Schluß gekommen sind. Auffällig ist, daß in den beobachteten drei Fällen immer zwei Wurzelträger in gleicher Position zueinander entstehen. Einer ist lateral am Laubtrieb inseriert, der andere ventral unterhalb des Ersteren. Es ist recht offensichtlich, daß an dieser Stelle doch eine Laubtriebverzweigung der Wurzelträgerbildung vorausging, bei der jedoch nur ein seitlicher Laubtrieb ausgewachsen ist. Eine solche Verzweigung, bei der nur ein laubtragender Seitenast weiterwächst, wirkt wie ein durchwachsender Sproß, wenn der Seitenast die Wuchsrichtung des Muttersprosses beibehält. Ein leichter Knick im Sproß an der Stelle der Wurzelträgerbildung verrät jedoch, daß hier eine Laubtriebverzweigung stattgefunden hat. Dies wird auch dadurch gestützt, daß sich die Laubtriebe normalerweise in sehr regelmäßigen Abständen verzweigen. Diese Regelmäßigkeit legt eine Laubtriebverzweigung an der Stelle der seitlichen Wurzelträgerbildung nahe.

Ähnliches gilt für die meisten Beobachtungen FOULETIERS (1969) an *Selaginella kraussiana*. Bei dieser Art sollen Wurzelträger und Angularblätter ohne Laubtriebverzweigung am Sproß entstehen. Doch auch hier ist in den meisten Fällen von einer Laubtriebverzweigung auszugehen, bei der jedoch nur der Tochtersproß weiterwächst, der die „sympodiale Hauptachse“ fortführt (Abb. 30). Dies wird durch die Tatsache unterstützt, daß bei Laubtriebverzweigungen, bei denen beide Tochter sprosse auswachsen, die schwächeren Tochter sprosse der aufeinanderfolgenden Verzweigungen in der Regel an der „sympodialen Hauptachse“ alternieren. Dieses Verhalten wird an den Stellen, wo nur isolierte Wurzelträger oder Angularblätter entstehen, unterbrochen. Geht man jedoch davon aus, daß diese Wurzelträger und Angularblätter mit einer Laubtriebverzweigung einhergehen, so bleibt die Alternanz der schwächeren Laubtriebe an der „sympodialen Hauptachse“ erhalten.

Anders sieht es bei einigen wenigen Fällen aus, bei denen isolierte Wurzelträger ohne Angularblatt auftreten (FOULETIER, 1969). Das Auftreten von isolierten Wurzelträgern hat in diesen Fällen keine Unterbrechung der Alternanz der schwächeren Tochter sprosse an der „sympodialen Hauptachse“ zur Folge. Auch der Abstand zwischen der vom isolierten Wurzelträger basalwärts gelegenen und der apikalwärts gelegenen Laubtriebverzweigung ist nicht größer als sonst üblich. Hier könnte es sich möglicherweise tatsächlich um eine seitliche Verzweigung handeln, bei welcher die Mutterachse ungehemmt durchwächst. Doch sind hier sicherlich weitere Untersuchungen nötig, um diese Möglichkeit zu bestätigen.

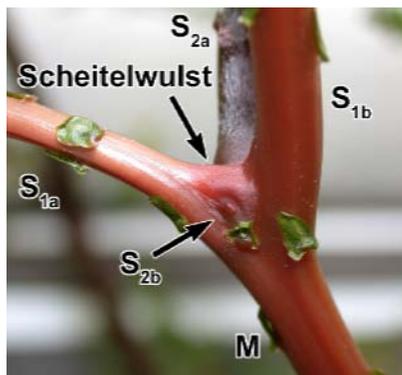


**Abb. 30:** a: Isolierter Wurzelträger an einem Laubtrieb von *S. kraussiana*. Die alternierende Bildung von Tochttersprossen am „sympodialen Hauptspieß“ ist durch die Bildung des isolierten Wurzelträgers unterbrochen worden. Geht man jedoch davon aus, daß der Wurzelträger mit einer Laubtriebverzweigung einhergeht, so bleibt die Alternanz der Tochttersprosse erhalten. Der Tochttersproß am Wurzelträger ist lediglich nicht ausgewachsen. b: Isolierter Wurzelträger (ri), der die Alternanz der schwächeren Tochttersprosse nicht beeinflusst. An den Laubtriebverzweigungen sind „normale“ Wurzelträger (rh) ausgebildet. (verändert nach FOULETIER, 1969)

Unvermindertes Wachstum eines Laubtriebes nach einem Verzweigungsereignis ist somit bislang noch nicht zweifelsfrei beobachtet worden.

Neben dem fortgesetzten Wachstum der „Hauptachse“ des Embryos weicht auch die Bildung von mehr als vier Seitenachsen von den sonst üblichen Verhältnissen ab. Wie schon erwähnt, werden nach der ersten basalen Verzweigung der „Hauptachse“ spitzenwärts vier weitere Seitenachsen gebildet. Letztere werden nach dem für *Selaginella* typischen Modus (2 Laubtriebe, max. 2 Rhizophoren) gebildet. Die „Hauptachse“ stellt ihr Wachstum anschließend wie gewohnt ein.

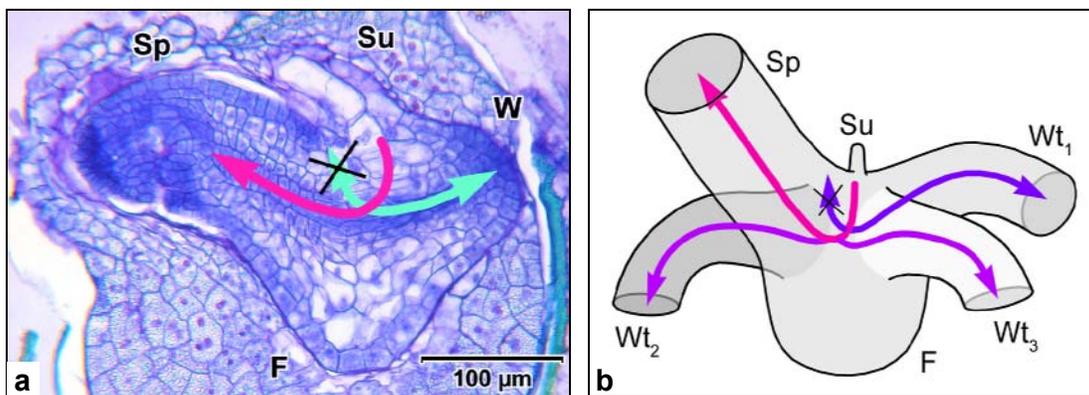
In der Regel werden bei *Selaginella* nur maximal vier Seitenäste von einem Muttersproß gebildet. Sie entstehen kurz bevor der Muttersproß sein Wachstum einstellt. Bevor das Wachstum des Muttersprosses erlischt, kann dieser am apikalen Ende noch den so genannten Scheitelwulst bilden (SIEGERT, 1974), der im Gabelwinkel zwischen den beiden laubtragenden Seitenästen liegt (Abb. 31). Dieser Scheitelwulst kann in seltenen Fällen weitere Seitenäste bilden (SIEGERT, 1974), so daß im Embryo die höhere Anzahl an Seitenästen an der „Hauptachse“ im Rahmen der Möglichkeiten liegt (vgl. S. 43).



**Abb. 31:** Eine Verzweigungsstelle bei *S. willdenowii*. Vom Muttersproß (M) zweigen nach links und rechts die Laubtriebe ( $S_{1a}$ ,  $S_{1b}$ ) der ersten Verzweigung ab. Senkrecht dazu befinden sich die beiden Angularmeristeme ( $S_{2a}$ ,  $S_{2b}$ ) der zweiten Verzweigung, von denen das hintere zu einem Laubtrieb ausgewachsen ist. Zwischen den Angularmeristemem sieht man den Scheitelwulst, der von der Spitze des Muttersprosses gebildet wird.

Im Embryo ist die Bildung von nur einer Seitenachse bei der ersten basalen Verzweigung der Hauptachse aus morphologischer Sicht außergewöhnlich, da bei Selaginellen ansonsten zuerst zwei Seitenäste (= Laubtriebe) an einem Muttersproß entstehen. Einer der beiden Laubtriebe kann zwar stark reduziert sein, er ist jedoch in genau untersuchten Fällen noch nachweisbar (BRUCHMANN, 1912). Ob die reduzierten Laubtriebe in den oben beschriebenen Fällen von WEBSTER & STEEVES (1967) und FOULETIER (1969) noch nachweisbar sind, ist ungeklärt.

Anders sieht es bei jenen Seitenachsen (= Wurzelträger) aus, die bei einer adulten Pflanze senkrecht zur Laubtriebebene an einem Muttersproß gebildet werden. Hier entstehen bei einigen Arten, zum Beispiel bei *S. martensii*, zwei Wurzelträger, also zwei Seitenachsen. Diese Verzweigung entspricht somit der vorhergehenden Laubtriebverzweigung. Doch gibt es auch Arten, bei denen nur ein Wurzelträger gebildet wird. Dies ist bei dem Wurzelträger („root“) von *S. densa* der Fall (WEBSTER & STEEVES, 1963). Die Anlage eines zweiten gegenüberliegenden Wurzelträgers konnte durch anatomische Studien der beiden Autoren nicht nachgewiesen werden. Aus vergleichend morphologischer Sicht könnte man sagen, daß diese „fehlende“ Seitenachse, die bei anderen *Selaginella*-Arten vorhanden ist, bei dieser Art ablastiert ist. Solch ein Ablast könnte auch bei der ersten basalen Verzweigung im Embryo vorliegen. Demnach würde nur die eine der beiden aus morphologischer Sicht zu fordernden Seitenachsen auswachsen, die andere wäre ablastiert (Abb. 32a). Diese Interpretation der embryonalen Verzweigung wird im Folgenden als **abgewandelte erste Hypothese** bezeichnet. Sie vereinheitlicht die Verzweigungsmodi der ersten basalen Verzweigung im Embryo und der restlichen Verzweigungen, doch ist ein Schwachpunkt nach wie vor das ungehemmte Durchwachsen der „Hauptachse“ nach dieser ersten basalen Verzweigung.



**Abb. 32:** **a:** Darstellung der Verzweigung im Embryo in Anlehnung an die erste Hypothese am Beispiel von *S. pilifera*. Der Verlauf des Sprosses (Hauptachse) ist mit einem rosa, der des Wurzelträgers (Seitenachse) mit einem grünen Pfeil dargestellt. Gegenüber vom Fuß ist die zweite hypothetische Seitenachse eingezeichnet. **b:** Schema vom Bereich der Hypokotylbasis einer Keimpflanze von *S. denticulata* mit drei Wurzelträgern. Der Verlauf der Hauptachse ist durch den rosa Pfeil dargestellt. Der Verlauf der ersten beiden basalen Seitenachsen wird durch blaue, jener der nachfolgenden Seitenachsen durch violette Pfeile wiedergegeben.

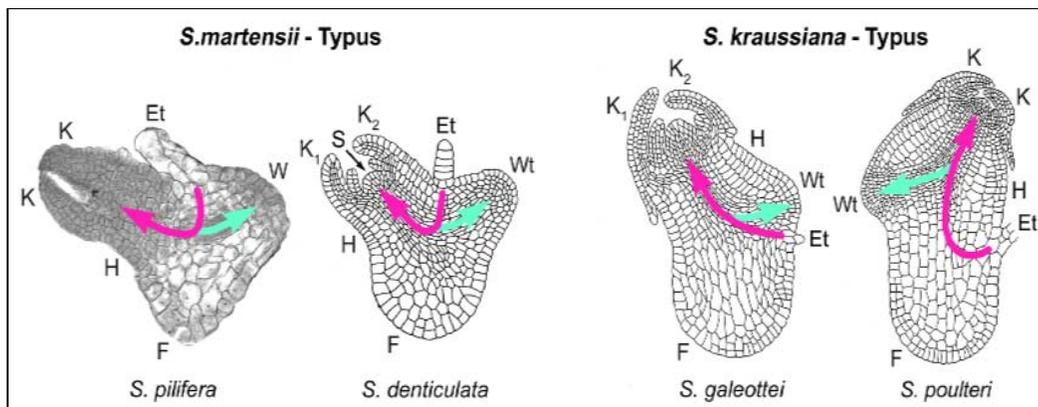
F = Fuß, Sp = Sproß, Su = Suspensor, W = Wurzel, Wt<sub>1,3</sub> = erster bis dritter Wurzelträger

Bei dieser Interpretation der Verzweigungsverhältnisse lassen sich auch die bei einigen Arten (*S. kraussiana*, *S. galeottii*) gebildeten zweiten und dritten Keimwurzelträger problemlos ins Verzweigungsmuster einfügen. Sie werden an der Hypokotylbasis gebildet und sind, wie bei *Selaginella* üblich, senkrecht zu den ersten Seitenachsen orientiert (Abb. 32b).

Mit dieser abgewandelten ersten Hypothese läßt sich nicht nur die Embryoentwicklung des durch *S. pilifera* und *S. denticulata* dargestellten Typus (*S. martensii*-Typus) erklären, sondern auch die des zweiten von BRUCHMANN (1909) aufgestellten Typus (*S. poulteri*-Typus). Beide Typen unterscheiden sich voneinander durch die unterschiedliche Position des ersten Wurzelträgers.

Für den *S. martensii*-Typus ist typisch, daß der erste Wurzelträger gegenüber vom Sproß zwischen dem Fuß und dem Suspensor liegt (Abb. 33, links).

Beim zweiten Typus, dem *S. poulteri*-Typus (Abb. 33, rechts), beschreibt BRUCHMANN (1909, S. 48) die Lage des ersten Wurzelträgers folgendermaßen: „Bei dem zweiten, dem *S. Poulteri*- oder *S. Kraussiana*-Typus, entspringt der erste Keimwurzelträger über Embryoträger und Fuß. Beide Organe befinden sich unterhalb des Hypokotyls und des Wurzelträgers. Letztere haben also keine Organe zwischen sich.“ Diese Lagebeschreibung des ersten Wurzelträgers läßt zwei Varianten bezüglich seiner Lage zum Suspensor zu. Bei *S. poulteri* liegt der Wurzelträger auf der dem Suspensor abgelegenen Seite zwischen dem Fuß und dem Laubsproß, bei *S. galeottii* (= *S. galeottei*) jedoch auf der anderen Seite zwischen dem Suspensor und dem Laubsproß (Abb. 33).



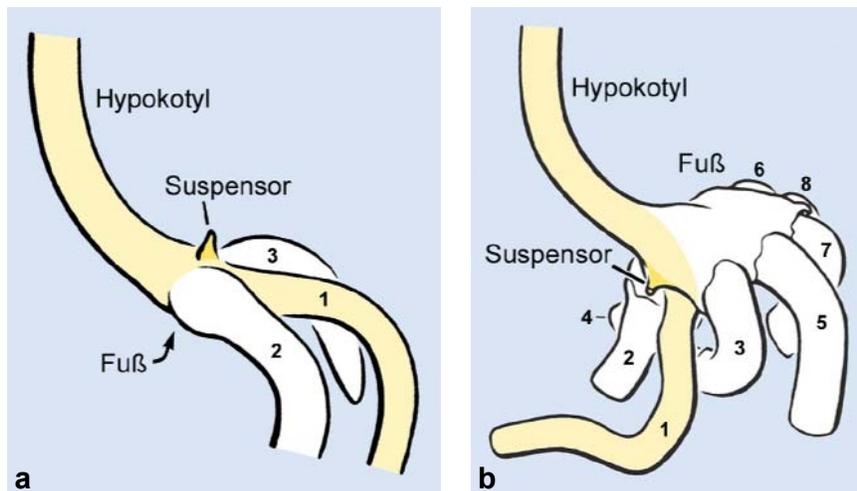
**Abb. 33:** Beispiele für die zwei von BRUCHMANN 1909 aufgestellten Embryogenese-Typen, die sich durch eine unterschiedliche Position des ersten Wurzelträgers voneinander unterscheiden. Der Verlauf der Hauptachse wird durch einen roten, der des Wurzelträgers durch einen grünen Pfeil dargestellt. (außer *S. pilifera* Zeichnungen verändert nach BRUCHMANN, 1909, 1912)

**Et** = Embryoträger, **F** = Fuß, **H** = Hypokotyl, **K<sub>1</sub>**, **K<sub>2</sub>** = erster, zweiter Kotyledo, **S** = Sproßspitze, **Wt** = Wurzelträger.

Der erste Wurzelträger hat bei den verschiedenen Typen zwar eine unterschiedliche Position im Embryo bezogen auf den Fuß und den Suspensor, doch die Lage an der Basis des Hypokotyls bleibt immer gleich. Somit kann der erste Wurzelträger nach der ersten abgewandelten Hypothese in allen Fällen als Seitenachse aufgefaßt werden, deren Gegenpart ablastiert ist.

Eine Konstellation läßt sich mit dieser abgewandelten ersten Hypothese jedoch nicht zufriedenstellend erklären. Bei *Selaginella selaginoides* werden in der Regel mehr als zwei zusätzliche Wurzelträger am Übergang vom Hypokotyl zum ersten Wurzelträger gebildet. Bei älteren Pflanzen können hier bis zu 8 oder gar 10 Wurzeln entstehen, wobei die anfangs gebildeten Wurzeln aus Wurzelträgern hervorgehen, die später gebildeten Wurzeln entstehen endogen (BRUCHMANN, 1897). Betrachtet man sich die Entstehung der Wurzelträger bzw. Wurzeln genauer, so erkennt man, daß sie pendelnd im Bereich des Fußes entstehen (Abb. 34). Der

Fuß hat aber nach der ersten Hypothese keinen Sproßcharakter und kann sich somit auch nicht verzweigen und Wurzelträger oder Wurzeln bilden. Diese Organe können nur als adventiv angelegte Bildungen interpretiert werden. Diese Erklärung ist jedoch aus morphologischer Sicht nicht zufriedenstellend, sondern stellt eher eine Notlösung dar. Bei der Interpretation der Wurzelträger- bzw. Wurzelbildung am Fuß ist SIEGERTS (1974) Theorie (zweite Hypothese) sehr hilfreich. Doch soll zunächst die Bildung der Wurzelträger und Wurzeln genauer erläutert werden.



**Abb. 34:** Reihenfolge der Wurzelanlegung bei *S. selaginoides*. Das Hypokotyl sowie der erste Wurzelträger mit der daraus entstandenen Wurzel (1) sind hellgelb gefärbt. Die von 2 bis 8 aufsteigenden Zahlen beziffern die weiteren Wurzelträger bzw. Wurzeln in der Reihenfolge ihrer Anlegung. In **a** ist eine jüngere Pflanze dargestellt, die drei Wurzelträger ausgebildet hat. Der Fuß ist noch sehr klein. In **b** ist eine ältere Pflanze dargestellt, die eine höhere Anzahl an Wurzeln bzw. Wurzelträgern gebildet hat. (verändert nach SIEGERT, 1974)

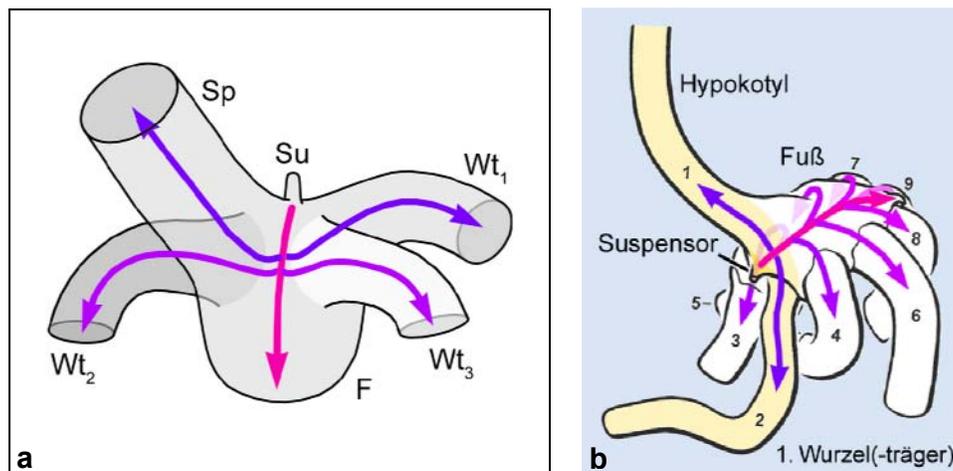
Die Bildung der Wurzelträger verläuft zunächst so, wie man es von einigen anderen *Selaginella*-Arten (*S. kraussiana*, *S. galeottii*) her kennt. Nach dem ersten Wurzelträger werden nacheinander zwei weitere Wurzelträger gebildet, die am Übergang vom Hypokotyl zum ersten Wurzelträger entstehen (Abb. 34a). Im Gegensatz zu *S. kraussiana* und *S. galeottii* (Abb. 33, 2. von rechts) ist der Fuß bei *S. selaginoides* zu diesem Zeitpunkt kaum ausgeprägt. BRUCHMANN (1897) schreibt gar, daß diese Art keinen Fuß besitze. Diese Aussage beruht jedoch auf dem Umstand, daß der Fuß von ihm als Organ mit haustorialer Funktion angesehen wird. Der Fuß wird demnach über seine Funktion definiert. Bei *S. selaginoides* übt der Fuß diese Funktion jedoch offensichtlich nicht aus und bleibt zunächst sehr rudimentär. Folglich handelt es sich nach BRUCHMANN (1897, 1909) bei dem Bereich, der für die Krümmung des Laubsprosses verantwortlich ist, nicht um einen Fuß.

Auch wenn der Fuß keine haustoriale Funktion übernimmt, so ist doch davon auszugehen, daß die Krümmung des Laubsprosses durch eine vorhandene Fußanlage hervorgerufen wird. Dies wird dadurch bekräftigt, daß der Fuß zu einem späteren Zeitpunkt weiter auswächst. BRUCHMANN (1897) spricht hier vom sekundären Dickenwachstum des Stammgrundes. Durch das spätere Wachstum des Fußes wird der Platz für die pendelnde Bildung weiterer Wurzelträger und Wurzeln geschaffen. Das heißt die Wurzelträger und Wurzeln werden immer abwechselnd mal auf der einen, mal auf der anderen Seite des Fußes gebildet (Abb.

34b). Sie entfernen sich dabei immer mehr von der Basis des Fußes, die an den Suspensor grenzt. Durch diese pendelnde, spitzwärts gerichtete Anlegung der Wurzeln liegt es nahe, den Fuß als stark gestauchten Sproß bzw. als Sproßrudiment zu betrachten (SIEGERT, 1974). Daß die später gebildeten Wurzeln endogen im Fuß entstehen, widerspricht dieser Annahme nicht zwingend. Die zuerst gebildeten Wurzeln entstehen in einem noch recht ausgeprägten Wurzelträger. Die Länge der Wurzelträger nimmt nach und nach ab, bis sie verschwinden und die Wurzeln endogen entstehen. Man kann sich leicht vorstellen, daß die Wurzelträger, die normalerweise den Abstand zwischen Pflanze und Boden überbrücken, mit zunehmender Etablierung der Pflanze am Standort unnötig werden.

Interessant gestaltet sich nun die Interpretation der Verzweigungsverhältnisse im Embryo.

Nach SIEGERTS (1974) Theorie stellt der Fuß, im Gegensatz zur ersten Hypothese, die primäre Achse dar (**zweite Hypothese**). Deren erste Verzweigungsprodukte sind der erste beblätterte Sproß und der erste Wurzelträger. Im Kreuz dazu stehen der zweite und dritte Wurzelträger, sowie alle weiteren Wurzelträger bzw. Wurzeln, die mit dem zweiten und dritten Wurzelträger in einer Ebene liegen (Abb. 35b).



**Abb. 35:** Die Verzweigung des Fußes von *S. selaginoides* im Sinne der zweiten Hypothese. Der Fuß wird als rudimentierter primärer Sproß interpretiert, aus dessen Scheitelwulst sukzessive mehrere Seitenäste entstehen.

**a:** Der Fuß hat vier Seitenäste gebildet. Die Verzweigung gleicht dem bei *Selaginella* üblichen Verzweigungsmodus.

**b:** Der Fußbereich nach Bildung weiterer Wurzelträger bzw. Wurzeln. Die ersten beiden Seitenäste (**1, 2**: Hypokotyl, erster Wurzelträger) stehen im Kreuz zu den nachfolgenden Seitenästen (**3 – 9**). (verändert nach SIEGERT, 1974)

**F** = Fuß, **Sp** = Sproß, **Su** = Suspensor, **Wt<sub>1,3</sub>** = erster bis dritter Wurzelträger

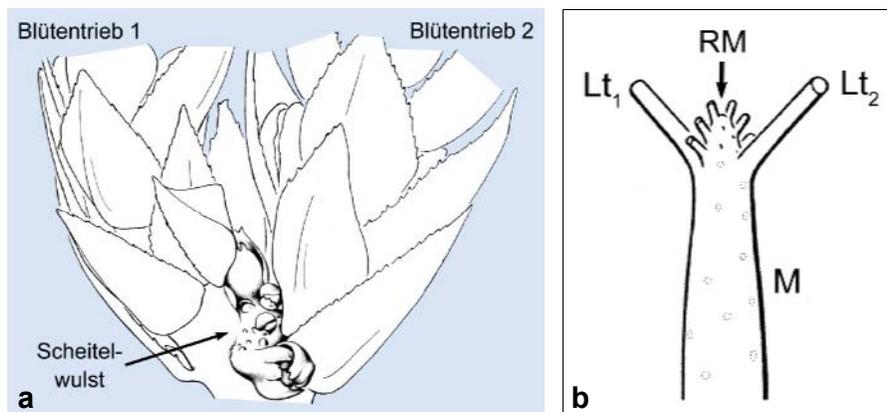
Die Interpretation des Fußes als primäre Achse wird von den histologischen Befunden zwar nicht unterstützt, sie stellen jedoch auch nicht unbedingt einen Widerspruch dazu dar. Das Fehlen einer Fußscheitelzelle, die den Sproßcharakter des Fußes bestätigen könnte, kann durch die frühzeitige Verzweigung des Fußes erklärt werden. Bei einem Verzweigungsereignis kann bei *Selaginella* die Scheitelzelle des Muttersprosses nicht mehr (BRUCHMANN, 1909) oder nur schwer (SIEGERT, 1974) nachweisbar sein. Wie in Kapitel 4.2. bereits beschrieben konnten IMAICHI und KATO (1991) bei Rhizophoren wegen der dicht aufeinander folgenden Verzweigungen keine Scheitelzellen in den Tochtersprossen mehr feststellen. Im

Fuß könnten sich die Verzweigungen und stark gestauchten Verhältnisse vergleichbar auswirken.

Auch die Tatsache, daß der Fuß erst deutlich nach dem beblätterten Sproß histologisch nachweisbar ist, spricht nicht zwingend gegen seine Deutung als primäre Achse. Der Fuß kann aus morphologischer Sicht schon vor dem beblätterten Sproß angelegt worden sein, auch wenn er im Zellmuster noch nicht auszumachen ist.

Betrachtet man sich die Anordnung der Seitenachsen im Fuß genauer, stellt man fest, daß bei der in Abb. 34a dargestellten Keimpflanze die Verzweigung (siehe Abb. 35a) den typischen Verzweigungen der Selaginellen gleicht, bei denen ein Muttersproß vier Seitenachsen bildet (siehe Kap. 4.1). Somit ist die Verzweigung im Embryo bzw. in der Keimpflanze nicht so erklärungsbedürftig, wie dies bei der ersten Hypothese der Fall war.

Die Bildung weiterer Seitenachsen am Fuß ist ungewöhnlich, eine erhöhte Anzahl von Seitenästen kommt nach SIEGERT (1974), wie in Kapitel 4.1. bereits kurz dargelegt, jedoch auch im Blütenbereich von *S. grandis* vor. Bei *S. grandis* können nach Bildung der beiden Konsekutivtriebe auf dem Scheitelwulst des Muttersprosses mehrere Seitenäste zu sehen sein, die aber in der Regel sehr klein bleiben (Abb. 36a). Diese Seitenäste entstehen aus Initialgruppen, d.h. ein oder zwei Scheitelzellen, die subterminal am Mutterscheitel gebildet werden. In der Regel wachsen diese Initialgruppen nicht aus, doch im Blütenbereich von *S. grandis* ist dies der Fall. Aus solchen Initialgruppen, die am Vegetationspunkt verteilt zu finden sind (Abb. 36b), entstehen auch die regulären Konsekutivtriebe und Wurzelträger bzw. Mittelsprosse (SIEGERT, 1974).



**Abb. 36:** **a:** Verzweigungen im Blütenbereich von *S. grandis*. Auf dem von zwei Blütentrieben eingerahmten Scheitelwulst sind mehrere kleine Sprosse zu sehen. **b:** Die zusätzlichen Tochttersprosse am Muttersproß in a sind das Resultat auswachsender Initialgruppen. Die meisten Initialgruppen (gepunktete Kreise) wachsen jedoch, mit Ausnahme der Laubtriebe und Mittelsprosse oder Wurzelträger, nicht aus. (verändert nach SIEGERT, 1974)

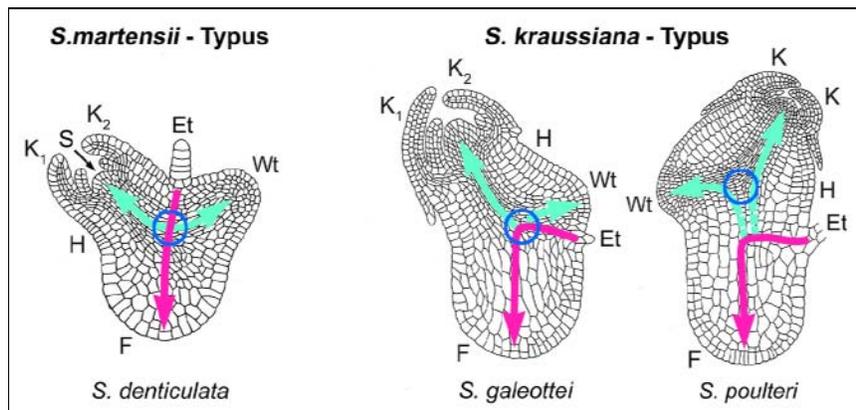
Nach Meinung der Verfasserin ist jedoch noch nicht eindeutig geklärt, ob es sich bei den zusätzlichen Tochttersprossen bei *S. grandis* ausschließlich um Seitenachsen des Muttersprosses selbst handelt. Durch die stark gestauchten Verhältnisse ist es auch möglich, daß es sich bei den weiter apikal gebildeten Sprossen um Seitenäste der Tochttersprosse und/oder deren Abkömmlinge handeln könnte. Man hätte dann ein ganzes Verzweigungssystem vor sich. In diesem Falle wäre es möglich, daß der Muttersproß nur die üblichen vier Seitenäste ausbildet. Die weiteren wären als Seitenäste höherer Ordnung anzusehen. Ein solches Ver-

zweigungssystem ließe sich ebenfalls auf die Verhältnisse am Fuß von *S. selaginoides* übertragen. Der Fuß und seine Seitenachsen wären dann als stark gestauchtes Verzweigungssystem anzusprechen.

Es stellt sich nun die Frage, ob die Interpretation des Fußes als primäre Achse auch auf die anderen *Selaginella*-Arten anwendbar ist.

Die Verzweigung des Fußes bei *S. martensii*, *S. denticulata* und *S. pilifera* ist vergleichbar mit den Verhältnissen bei *S. selaginoides*, doch werden bei den ersten beiden Arten nur vier, bei der dritten nur zwei Seitenachsen gebildet. Diese Seitenachsen sind der Laubsproß und je nach Art eine unterschiedliche Anzahl von Wurzelträgern.

*S. galeottii* und *S. poulteri* bilden ebenfalls vier Seitenachsen aus, doch unterscheidet sich hier die Lage der Seitenachsen von jener der oben genannten Arten (Abb. 37).



**Abb. 37:** Die Verzweigung des Fußes bei verschiedenen *Selaginella*-Arten nach der zweiten Hypothese. (Zeichnungen verändert nach BRUCHMANN, 1909, 1912)

Et = Embryoträger, F = Fuß, H = Hypokotyl, K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub> = erster, zweiter Kotyledo, S = Sproßspitze, Wt = Wurzelträger. **Blauer Kreis:** Position des 2. und 3. Wurzelträgers, die von der primären Achse abzweigen und senkrecht zur Bildebene stehen.

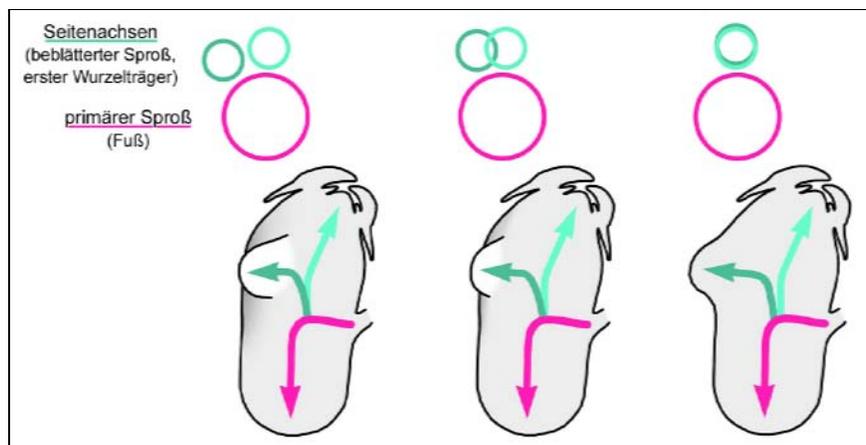
Während sich beispielsweise bei *S. denticulata* der beblätterte Sproß und der erste Wurzelträger gegenüberliegen, liegt der beblätterte Sproß bei *S. galeottii* über, bei *S. poulteri* unter dem ersten Wurzelträger. Die beiden ersten Seitenäste des Fußes scheinen somit untereinander, und nicht wie sonst üblich, nebeneinander auf gleicher Höhe angelegt zu werden. Die serielle Anlegung dieser Seitenachsen wird jedoch durch die Beobachtung BRUCHMANNS (1909) relativiert, daß zumindest bei *S. poulteri* der Wurzelträger in einer anderen als der dargestellten Abbildungsebene (= Medianebene) an der Basis des beblätterten Sprosses entspringen kann. Die beiden ersten Seitenachsen sind dann stärker in Richtung der Transversalebene verschoben und somit eher dicht nebeneinander denn untereinander angeordnet (Abb. 38). Der Eindruck, daß die Seitenachsen untereinander liegen, wird wahrscheinlich lediglich durch die gegensätzliche Wuchsrichtung der Seitenachsen hervorgerufen.

Bei *S. poulteri* hat man auch den Eindruck, daß die Verzweigung, welche die Seitenachsen hervorbringt, in einiger Entfernung vom Fuß (= primärer Sproß) liegt. Dies könnte ein Resultat eines interkalaren Wachstums gegen Ende der Embryoentwicklung sein, das die Seitenäste in ihrer Gesamtheit vom Fuß entfernt (BRUCHMANN, 1909).

Der Fuß scheint somit bei allen Embryogenese-Typen als primäre Achse interpretierbar zu sein.

Gegen die Interpretation des Fußes als primäre Achse sprechen aber möglicherweise die Beobachtungen zum Einfluß der Schwerkraft auf den Embryo (Kap. 6.2.).

Die in Kapitel 6.2. aufgezeigten Versuche zeigen, daß bei *Selaginella pilifera* die Krümmung des jungen beblätterten Sprosses, und damit die Lage des Fußes an diesem Sproß unter anderem auch durch die Schwerkraft beeinflusst wird. Der erste beblätterte Sproß wird durch das anfängliche Wachstum des Fußes in möglichst negativ geotrope Richtung umgelegt. Die Richtung der Umlenkung ist dabei jedoch nicht allein von der Schwerkraft abhängig, sondern wird auch durch die Tatsache beeinflusst, daß das Makroprothallium weitgehend von der Makrosporenwand umhüllt wird. Der erste beblätterte Sproß kann das Prothallium nur am exponierten Ende durchstoßen und ins Freie gelangen. In diesem Bereich durchbricht der beblätterte Sproß das Prothallium jedoch in der Regel in möglichst negativ geotroper Richtung.



**Abb. 38:** Die räumliche Lage der ersten beiden Seitenäste des Fußes bei *S. poulteri*. Beim linken Schema des Embryos (vergl. Abb. 35) liegen die Seitenäste in der Abbildungsebene, bei den rechts anschließenden Schemata ragt der Wurzelträger in zunehmendem Maße aus der Abbildungsebene in Richtung des Betrachters heraus. Im oberen Teil der Abbildung finden sich Grundriß-Schemata der Achsenanordnung. Links sind die Seitenachsen scheinbar untereinander angeordnet, rechts inserieren sie fast nebeneinander.

Wenn nun der Fuß die primäre Achse darstellt, muß dieser noch vor dem ersten Laubsproß angelegt worden sein, auch wenn er erst später histologisch nachweisbar ist. Die Schwerkraft müsste bei *S. pilifera* demnach von Anfang an auf den Embryo wirken, da die Lage des ersten Seitenastes (= Laubsproß) schon mit Bildung der ersten Zellwand in der Zygote festgelegt wird. Man würde dann auch erwarten, daß in einem Makroprothallium, in dem mehrere junge ungekrümmte Embryonen vorkommen, die beblätterten Sprosse von ihrer Orientierung in der Spore her aufeinander abgestimmt sind. Dies ist jedoch nicht der Fall (siehe Kap. 6.2.). Die Orientierung der Sprosse im Prothallium kann erheblich voneinander abweichen. Diese unterschiedliche Orientierung spricht eher gegen eine Wirkung der Schwerkraft auf die Verzweigungsrichtung in den Embryonen zu diesem Entwicklungszeitpunkt. Eine Reaktion auf die Schwerkraft konnte erst nach Beginn der Krümmung durch den Fuß erkannt werden. Dies könnte auf eine Anlegung des Fußes erst nach dem beblätterten Sproß hindeuten. Der Fuß wäre dann als Seitenachse des beblätterten Sprosses aufzufassen. Eine mögliche frühere Anlegung des Fußes kann mit den vorgenommenen Keimversuchen aber nicht endgültig ausgeschlossen werden. Um mehr Hinweise für den Anlegungszeitpunkt des Fußes zu

erhalten müssten noch weitere Keimversuche angestellt werden. Dazu gab es im Rahmen dieser Arbeit jedoch aus Materialmangel leider keine Möglichkeit mehr.

Ein möglicher weiterer Widerspruch zur Interpretation des Fußes als primäre Achse könnte in der unterschiedlichen Anlegungsreihenfolge der ersten beiden Blätter liegen. Bei *S. pilifera* kann das zuerst gebildete Blatt sowohl auf der Seite der Fußanlage gebildet werden, als auch auf der gegenüberliegenden Seite (siehe Kap. 6.1., Text zu Taf. 21 u. 22). Diese unterschiedliche Anlegung der Blätter könnte ein Hinweis auf eine variierende Position des beblätterten Sprosses zum Fuß sein. Die variable Position könnte, wie auch die davor geschilderten Beobachtungen, auf eine Anlegung des Fußes nach dem Laubsproß hindeuten.

Nach SIEGERT (mündl. Mitteilung) sprechen die oben genannten Argumente jedoch nicht gegen die Seitenachsenatur des beblätterten Sprosses. Der basale Teil des Embryos (Suspensor) weist einen thallosen Bau auf. Lediglich der apikale Teil des Embryos wird später kormos (SIEGERT, 1985). Da der Fuß im Übergangsbereich vom thallosen zum kormosen Teil des Embryos gebildet wird, ist es nach SIEGERT (mündl. Mitteilung) nicht verwunderlich, wenn die Position des beblätterten Sprosses variabler ist, als man es bei Selaginellen sonst gewohnt ist. Wenn die Position des Laubtriebs am Fuß variabel sein kann, so gilt dies auch für die Ausrichtung der Laubsprosse benachbarter Embryonen in einem Prothallium. Die Wirkung der Schwerkraft hätte dann ebenfalls, wie im obigen Fall geschildert, keine gleiche Ausrichtung der Laubsprosse zur Folge.

Welche Schlußfolgerungen kann man nun aus der bisherigen Diskussion ziehen? Es gibt zwei Hypothesen, bei denen die morphologische Perspektive, die Embryoentwicklung betreffend, unterschiedlich stark ausgeprägt ist.

Die erste Hypothese basiert auf ontogenetischen Untersuchungen und geht davon aus, daß der beblätterte Sproß die primäre Achse darstellt. Diese primäre Achse hat den Charakter einer Hauptachse, da sie nach den ersten Verzweigungsereignissen ungehemmt weiterwächst. Dieses fortgesetzte Wachstum findet man bei Selaginellen sonst nicht. Die erste Verzweigung, bei welcher der erste Wurzelträger gebildet wird, ist für Selaginellen untypisch. Sie ist durch die Annahme eines ablasierten Gegenparts aus morphologischer Sicht mit den sonst üblichen Verzweigungen vergleichbar (abgewandelte erste Hypothese). Die Wurzelträger- und Wurzelbildung am Fuß von *Selaginella selaginoides* kann mit der ersten Hypothese nicht zufriedenstellend erklärt werden, da der Fuß nicht sproßhomolog ist, sondern nur ein Anhängsel des Hypokotyls darstellt.

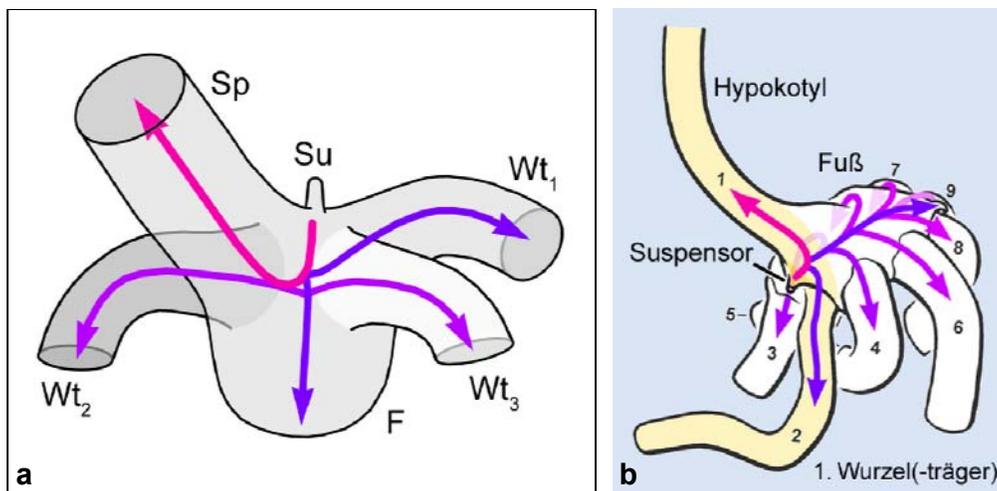
Die zweite Hypothese basiert auf morphologischen Untersuchungen an adulten Pflanzen. Sie gibt dem Fuß Achsencharakter. Er stellt ein primäres Sproßrudiment dar, das als erste Seitenachsen den beblätterten Sproß und den ersten Wurzelträger bildet. Später können bei einigen Arten vom Fuß noch zwei weitere Wurzelträger gebildet werden. Diese Verzweigung gleicht somit den üblichen Verzweigungen bei den Selaginellen. Die Wurzelträger- und Wurzelbildung bei *S. selaginoides* kann mit dieser Hypothese im morphologischen Einklang mit den sonst üblichen Verzweigungen gedeutet werden. Die zusätzliche Bildung von Seitenästen am Fuß dieser Art ist nach SIEGERT (1974) mit den zusätzlichen Seitenastbildung im Blütenbereich von *S. grandis* zu vergleichen.

Die zweite Hypothese kann aus morphologischer Sicht die Verzweigungsverhältnisse im Embryo gut erklären und mit den Verhältnissen in der adulten Pflanze in Einklang bringen. Sie wird jedoch nicht von den histologischen Befunden unterstützt. Auch die Keimversuche zum Einfluß der Schwerkraft sind nicht dazu geeignet diese Hypothese zu bekräftigen. Diese

mangelnde Unterstützung bedeutet jedoch nicht, daß die zweite Hypothese damit widerlegt wurde. Sie hat nach wie vor Bestand.

Es stellt sich die Frage, ob es nicht eine Hypothese gibt, welche die histologischen Befunde, die Schwerkraftversuche und die morphologischen Gesichtspunkte besser in Einklang bringen kann. Dieser Versuch soll mit einer neuen **dritten Hypothese** unternommen werden.

Der zuerst angelegte beblätterte Sproß stellt bei dieser dritten Hypothese den primären Sproß dar, so wie dies bei der ersten Hypothese der Fall war (Abb. 40). Der erste Wurzelträger und der Fuß sind Seitenachsen dieses Laubsprosses. Der Fuß kann sich bei einigen Arten weiter verzweigen (Abb. 40a). Bei einigen Arten bildet er zwei (*S. denticulata*, *S. poulteri*), bei *S. selaginoides* eine höhere Anzahl von Seitenachsen.



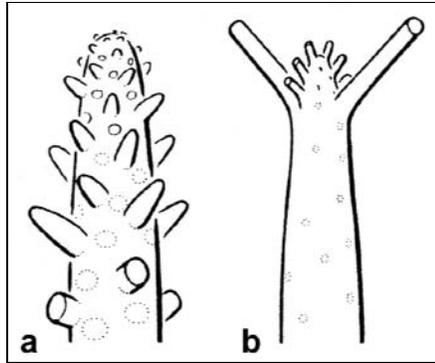
**Abb. 40:** Die ersten Verzweigungen nach der dritten Hypothese.

**a:** Schematische Darstellung der Verzweigung im Embryo. Der beblätterte Sproß ist die primäre Achse, die zwei Seitenäste (Fuß, Wurzelträger) bildet. Der Fuß kann sich weiter verzweigen.

**b:** Die Deutung der Verzweigung bei *S. selaginoides*. Der Fuß als Seitenachse des beblätterten Sprosses verzweigt sich mehrfach.

**F** = Fuß, **Sp** = Sproß, **Su** = Suspensor, **Wt<sub>1,3</sub>** = erster bis dritter Wurzelträger

Das Durchwachsen des beblätterten Sprosses nach Bildung der ersten Seitenäste (Fuß und erster Wurzelträger) ist zwar nach wie vor außergewöhnlich, doch nach Meinung der Verfasserin nicht ausgeschlossen. Für SIEGERT (mündl. Mitteilung) ist ein solches Durchwachsen bei Selaginellen jedoch nicht zu erwarten, und daher im Prinzip ausgeschlossen. SIEGERTS (1974) Ableitung des Verzweigungsmodus der Selaginellen von einem Laubtrieb, entlang dessen Achse viele Seitenäste gebildet werden können („Zylinderbürste“, Abb. 39a), könnte diese Möglichkeit eröffnen. Daß die Bildung einer höheren Anzahl von Seitenachsen möglich ist (Abb. 39b), wurde am Beispiel von *S. grandis* diskutiert. Diese zusätzlichen Seitenäste werden von Initialgruppen gebildet, die nach SIEGERT (1974) bei *Selaginella* permanent vom Vegetationspunkt gebildet werden. Ein Sproß hat somit die potentielle Möglichkeit, aus einer Vielzahl von Initialgruppen Seitenäste zu bilden. Die Nutzung dieser Potenz könnte beim ersten Laubsproß im Embryo realisiert worden sein. Das Vorkommen eines nach der Bildung von Seitenästen ungestaucht wachsenden Sprosses scheint nun nicht mehr so unwahrscheinlich, als daß man ihn komplett ausschließen sollte.

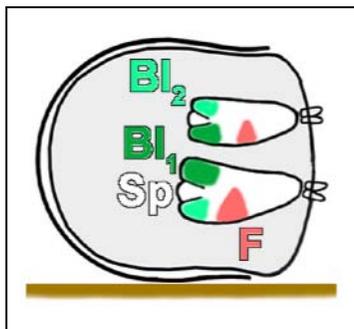


**Abb. 39:** Schemata zur Ableitung der Verzweigung bei *Selaginella*. In **a** ist die Ausgangsform („Zylinderbürste“) mit zahlreichen Seitenästen zu sehen. In **b** ist eine Laubtriebverzweigung bei *Selaginella* dargestellt. Senkrecht zu den Laubtrieben werden in der Regel zwei Wurzelträger gebildet, im dargestellten Fall werden jedoch mehrere Seitensprosse gebildet. (nach SIEGERT, 1974)

Die Interpretation des beblätterten Sprosses als primärer Sproß wird durch die histologischen Befunde unterstützt, die gezeigt haben, daß er sehr früh in der Ontogenese gebildet wird.

Die beiden ersten basalen Seitenachsen (Fuß, erster Wurzelträger) sind bei dieser Hypothese bei einigen *Selaginella*-Arten (Bsp. *S. pilifera*, *S. denticulata*) untereinander angeordnet und nicht auf gleicher Höhe inseriert. Doch ist auch hier, wie bei der zweiten Hypothese schon diskutiert, die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß die beiden Seitenachsen durch die unterschiedliche Wuchsrichtung nur scheinbar untereinander stehen.

Die Interpretation des Fußes als Seitenachse des beblätterten Sprosses erklärt nicht nur die Wurzelträger- bzw. Wurzelbildung am Fuß, sondern auch die Abhängigkeit der Fußposition von der Schwerkraft. Die histologischen Befunde zeigen, daß der Fuß die Umlegung des beblätterten Sprosses bewirkt. Er ist vorher nicht am Zellmuster zu erkennen. Geht man davon aus, daß das späte Auftreten des Fußes mit seiner Anlegung zu diesem Zeitpunkt einhergeht, erscheint es logisch, daß seine Position von den zu diesem Zeitpunkt wirkenden äußeren Einflüssen mitbestimmt wird. Diese äußeren Einflüsse sind unter anderem die Schwerkraft und die Ausdehnung der Makrosporenwand. Der Fuß würde somit, unabhängig von der Orientierung des beblätterten Sprosses im Prothallium, an der Stelle am Sproß entstehen, an der er den Sproß am besten in eine negativ geotrope Lage umlegen kann (Abb. 41).



**Abb. 41:** Fußbildung bei zwei Embryonen in einer Makrospore, die eine unterschiedliche räumliche Orientierung der Blätter (**Bl<sub>1</sub>**, **Bl<sub>2</sub>**) am jeweiligen Laubsproß aufweisen. Der Fuß (rot gefärbt) wird bei der dritten Hypothese nach dem Laubsproß angelegt. In beiden Fällen ist er dem Boden zugewandt, und kann so den Laubsproß jeweils nach oben (negativ geotrop) umlegen.

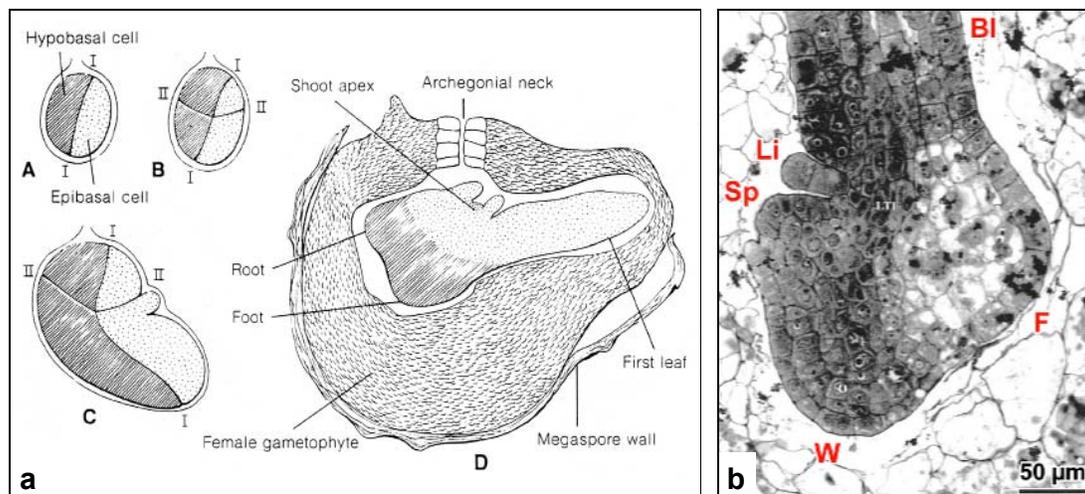
**Sp** = Sproßspitze

Sowohl die zweite, als auch die dritte Hypothese können die Verzweigungsverhältnisse erklären, doch haben beide, wie dargelegt, ihre Schwächen. Welche der beiden man für die wahrscheinlichere hält, ist in großem Maße von der Gewichtung der dargelegten Argumente abhängig.

Um weitere Indizien für die eine oder andere Hypothese zu finden, ist ein Vergleich mit der Embryogenese der nächsten Verwandten der Selaginellen sinnvoll. Die Selaginellen gehören zu den Lycopsidea, der Schwestergruppe der restlichen Gefäßpflanzen (RAUBESON & JANSEN, 1992; DUFF & NICKRENT, 1999; PRYER et al., 2001). Die rezenten Verwandten der Selaginellen sind die Isoetales und Lycopodiales. Innerhalb der erdgeschichtlich sehr alten Lycopsidea (PHILLIPS, 1979; TAYLOR & TAYLOR, 1993) reichen die Selaginellales, Isoetales sowie Lycopodiales bis weit ins Paläozoikum zurück (DIMICHELE & SKOG, 1992). Diese Gruppen haben sich somit über lange Zeit unabhängig voneinander weiter entwickelt und unterscheiden sich rezent deutlich voneinander, was sich auch in der Embryogenese widerspiegelt. Die Embryogenese der Isoetales sowie Lycopodiales ist, wie die der Selaginellen, an sich schon problembehaftet und wäre für beide Gruppen einer umfassenden Untersuchung wert. Die nachfolgenden Schilderungen sind daher nur als kurzer Abriss zu verstehen.

Die Isoetales sind die nächsten rezenten Verwandten der Selaginellen (KORALL et al., 1999; QIU & PALMER, 1999). Sie zeichnen sich unter anderem dadurch aus, daß an einer kurzen gestauchten Sproßachse im oberen Teil aus dem Apikalmeristem lange Sporophylle gebildet werden, an der Basis werden aus einem Basalmeristem Wurzeln gebildet.

Bezüglich der endoskopischen oder exoskopischen Orientierung des Embryos gibt es bis heute widersprüchliche Aussagen. GIFFORD & FOSTER (1989) bezeichnen die Lage des Embryos als endoskopisch und stützen sich dabei auf Ergebnisse von LAMOTTE (1933, 1937). Nach SITTE et al. (2002) ist der Embryo exoskopisch, doch findet man keine direkten Hinweise auf die verwendete Quelle. In dieser Arbeit wird die Ansicht von GIFFORD & FOSTER übernommen.



**Abb. 42 a:** Unterschiedlich weit entwickelte Embryonen von *Isoetes lithophila*. A: Die erste Teilung der Zygote. Der Zellwandverlauf (I-I) variiert, er kann quer zur Archegoniumachse oder, wie dargestellt, eher parallel dazu sein. B: Das Quadranten-Stadium. Aus den epibasalen Zellen entstehen das erste Blatt und die Sproßspitze, aus den hypobasalen der Fuß und die erste Wurzel. C, D: Weiter entwickelte Embryonen, die nicht zellulär dargestellt sind. Man erkennt die Krümmung des Embryos durch vermehrtes Wachstum des Fußes und des ersten Blattes. (aus: GIFFORD & FOSTER, 1989, nach LAMOTTE, 1933, 1937)

**b:** Längsschnitt durch den im Prothallium eingebetteten Embryo von *Isoetes asiatica*. (verändert nach YI & KATO, 2001)

**BI** = erstes Blatt, **F** = Fuß, **Li** = Ligula des ersten Blattes, **Sp** = Sproßspitze, **W** = erste Wurzel

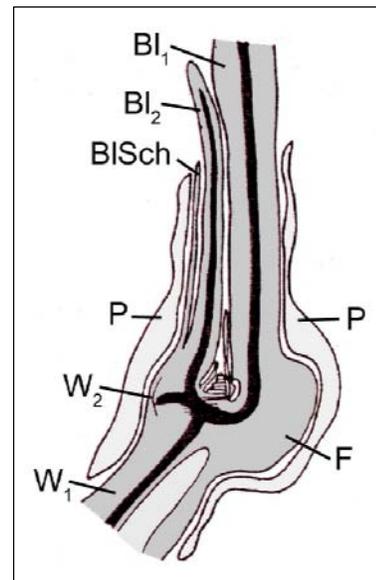
Der Embryo teilt sich zunächst in zwei Zellen, wobei die trennende Zellwand nicht immer genau quer zum Archegonium verläuft (Abb. 42a: A). Das Quadrantenstadium wird durch Teilung beider Zellen etwa senkrecht zur ersten Wand erreicht (Abb. 42a: B). Aus den epibasalen Zellen werden der erste Laubsproß sowie das erste Blatt gebildet, die beiden hypobasalen Zellen bilden den Fuß und die erste Wurzel. Durch vermehrtes Wachstum im Fuß wird die erste, in der Entwicklung stark voraneilende, Blattanlage in eine zur Prothalliumoberfläche parallele Lage gebracht (Abb. 42a: C, D). Die Wurzel entsteht am gegenüberliegenden Ende neben dem Fuß. Die Sproßspitze wird erst sehr spät neben dem ersten Blatt angelegt, sie zeigt zur Oberfläche des Prothalliums.

Der zelluläre Bau des Fußes ist ähnlich wie bei *Selaginella*. Auch hier sind die innen liegenden Zellen großlumig und vakuolenreich, die randlichen plasmareich (Abb. 42b). Ein Suspensor fehlt *Isoetes*. Nach Bildung einer zweiten Blattanlage an der Sproßspitze entsteht zwischen dieser Anlage und der ersten Wurzel eine zweite Wurzel (Abb. 43). Eine dritte Wurzel wird zwischen der ersten und zweiten Wurzel gebildet. Ihre Anlegung geht einher mit der Bildung des für *Isoetes* typischen Basalmeristems, aus dem alle weiteren Wurzeln gebildet werden (YI & KATO, 2001).

Will man den reifen Embryo mit den Gegebenheiten bei den Selaginellen in Einklang bringen, so könnte man den ersten Laubsproß sowie den Fuß mit den entsprechenden Gegenstücken bei *Selaginella* homologisieren. Die erste Wurzel bei *Isoetes* müßte dann jedoch mit dem ersten Wurzelträger bei *Selaginella* homolog sein, es handelt sich hier aber um unterschiedliche Grundorgane.

Wie man bei *Selaginella* gesehen hat, kann der Wurzelträger jedoch extrem reduziert sein (s.o. bei *S. pilifera*). Es ist denkbar, daß bei *Isoetes* der basale Teil des Sprosses („corn“), der das wurzelbildende Basalmeristem hervorbringt, zu diesem Zeitpunkt schon existiert, jedoch stark reduziert ist. Die erste Wurzel könnte dann auch schon aus jenem zu diesem Zeitpunkt noch stark reduzierten „corn“ entstehen. Dieser „corn“ entspräche dann dem Wurzelträger der Selaginellen in dem Sinne, daß es sich bei beiden um Organe handelt, die Sproßachsen homolog sind und Wurzeln bilden. Diese Homologisierung des „corn“ wird dadurch gestützt, daß er auch mit den Rhizomorphen (Stigmarien) fossiler baumförmiger Lycopsiden homologisiert wird, welche wiederum als homolog zu deren oberirdischen Sproßachsen gelten (TAYLOR & TAYLOR, 1993; ROTHWELL & ERWIN, 1985).

Akzeptiert man diese Homologisierung der Organe zwischen *Selaginella* und *Isoetes*, so fügt sich die Embryogenese gut ins Bild, das die Verhältnisse bei *Selaginella* vorgezeichnet haben. Bezüglich der Interpretation des Fußes steht man somit jedoch auch vor vergleichbaren Problemen wie bei *Selaginella* selbst. Bei *Isoetes* hat man, wie bei *Selaginella*, einen beblätterten Sproß, ihm gegenüber liegt ein weiterer Sproß („corn“), der das Basalmeristem hervorbringt. Am Übergang zwischen diesen beiden Sproßachsen liegt seitlich der Fuß. Die Lage der Organe zueinander erlaubt somit die Interpretation des Fußes als primäre Achse, wie dies auch bei *Selaginella* der Fall ist.



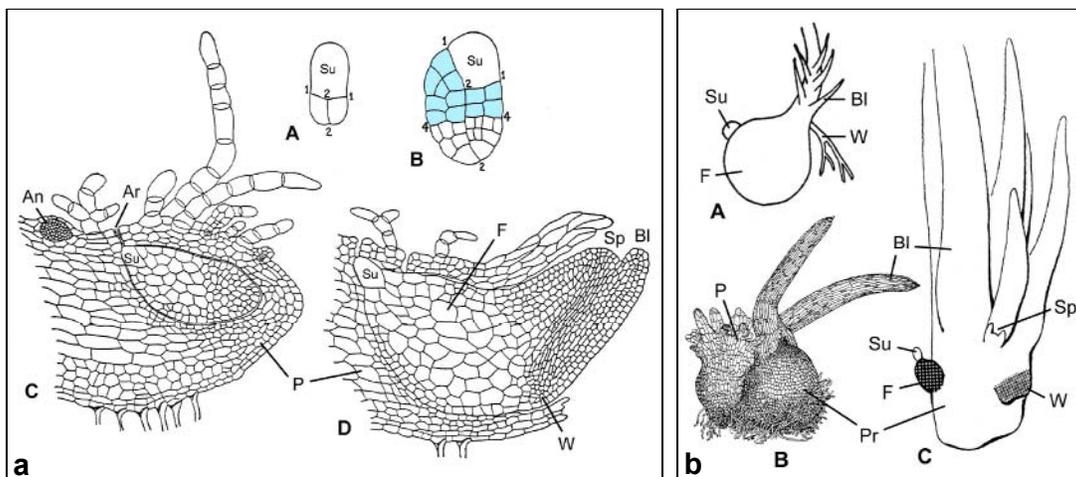
**Abb. 43:** *Isoetes Engelmanni*, junge Keimpflanze. (aus: EAMES, 1936, verändert nach BALDWIN)

**BI<sub>1,2</sub>** = erstes u. zweites Blatt, **BISch** = Blattscheide, **F** = Fuß, **P** = Prothallium, **W<sub>1,2</sub>** = erste u. zweite Wurzel

Bei der Klärung, ob der Fuß als Sproßrudiment aufzufassen ist oder nicht, kann die Embryogenese von *Isoetes* nicht weiterhelfen. Sollte die oben vorgeschlagene Interpretation und Homologisierung der Organe zutreffen, hat man hier dieselben Probleme, die auch bei der Diskussion bei *Selaginella* aufgetreten sind.

Die andere für einen Vergleich in Frage kommende Gruppe sind die Lycopodiales. Bei *Lycopodium* kennt man zwei Varianten bei der Embryogenese. Bei der einen wird ein Protokorm gebildet, bei der anderen nicht (EAMES, 1936; GIFFORD & FOSTER, 1989).

Bei der Variante ohne Protokorm-Bildung wird der Embryo von einem ein- oder wenigzelligen hypobasalen Suspensor ins Innere des Prothalliums geschoben (Abb. 44a). Er krümmt sich dann zur Prothalliumoberfläche hin, wobei er im Bereich der Krümmung den Fuß bildet. Der Fuß wird aus den unteren epibasalen Zellen gebildet, das Hypokotyl, das erste Blatt sowie die Sproßspitze entstehen aus den apikalen Zellen. An der Basis des Hypokotyls wird die erste Wurzel gebildet (BRUCHMANN, 1910; BOWER, 1935).



**Abb. 44:** a: Unterschiedlich weit entwickelte Embryonen von *Lycopodium clavatum*. A: Die Basalwand (1-1) trennt die hypobasale Zelle vom epibasalen Teil. Der epibasale Teil hat sich bereits nochmal geteilt (2-2). B: Weiter entwickeltes Stadium. Aus den blau gefärbten Zellen wird der Fuß gebildet, die restlichen epibasalen Zellen produzieren das Hypokotyl, das erste Blatt sowie die Sproßspitze. C, D: Weiter fortgeschrittene Entwicklungsstadien, umgeben vom Prothallium. Der Fuß ist an den großlumigen Zellen zu erkennen. In D ist die erste Wurzel zu sehen, die seitlich an der Basis des Hypokotyls gebildet wird. (verändert nach BRUCHMANN, 1910)

b: Keimpflanzen der Lycopodien. A: Allgemeines Schema einer Keimpflanze ohne Protokorm mit ausgeprägtem Fuß. B, C: Keimpflanzen von *L. cernuum* mit Protokorm. In B sind die Rhizoide am Protokorm zu sehen, die erste Wurzel sieht man in C. (A: nach EAMES, 1936, B: aus EAMES, 1936, nach CHAMBERLAIN, C: nach GIFFORD & FOSTER, 1989)

**Bl** = Blatt, **F** = Fuß, **Sp** = Sproßspitze, **Su** = Suspensor, **W** = Wurzel, **An** = Antheridium, **Ar** = Archegonium

Bei der Embryogenese der anderen Variante wird an der Stelle, wo sonst der erste Sproß entsteht, ein Protokorm gebildet. Der Protokorm ist ein aus parenchymatischem Gewebe bestehender verdickter Bereich an der Basis eines „normalen“ beblätterten Sprosses, der nervenlose blattartige Strukturen, die Protophyll (TROLL, 1937) sowie Rhizoide bilden kann (Abb. 44b). Bezüglich der morphologischen Interpretation des Protokorms findet man wenig Hinweise in der Literatur (EAMES, 1936; GIFFORD & FOSTER, 1989). Es spricht jedoch nichts dagegen, daß der Protokorm dem basalen Teil des Sprosses entspricht, der bei diesen Arten als Speicherorgan ausgebildet ist (siehe BOWER, 1935; TROLL, 1937). Für diese Ansicht

spricht der Anlegungsort des Protokorms und die Bildung der Protophyllle, die den Blättern der Lycopodien homolog sein dürften. Lediglich die Bildung von Rhizoiden am Protokorm (Abb. 44b: B) scheint im ersten Moment für einen Sproß ungewöhnlich, doch lassen sie sich problemlos mit Haaren homologisieren.

Die Homologie der Protophyllle und eigentlichen Blätter wird dadurch unterstützt, daß bei Arten, die kein Protokorm bilden, den ersten Blättern ebenfalls die Innervierung fehlen kann. Auch die Übergänge zwischen den Protophyllen und den eigentlichen Blättern bei *L. ramulosum* und *L. laterale* (BOWER, 1935) zeigen die Homologie beider Organe an.

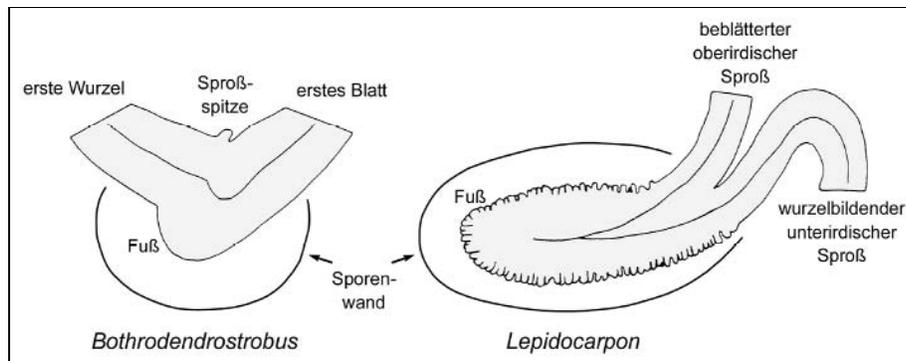
Ein Wurzelträger oder eine ihm äquivalente Struktur fehlt den rezenten Lycopodien. Bei dem Versuch der Homologisierung mit den Strukturen bei *Selaginella* müsste man daher den Ablast eines wurzeltragenden Organs postulieren. Wenn man diesen eher unwahrscheinlichen Fall akzeptieren würde, dann könnte man die exogene Anlegung der ersten Wurzel als Indiz dafür deuten. Selbst wenn man dies als gegeben hinnähme, so entsteht die erste Wurzel bei den Lycopodien aus der Hypokotylbasis, und nicht aus dem Fuß. Bei den Arten mit Protokorm entsteht die erste Wurzel basalwärts des „normalen“ Sprosses, also eher apikal am Protokorm. Der Fuß kann somit nicht als Ursprungsort dieser Wurzel angesehen werden. Da bei *Lycopodium* somit nur ein Sproß oder ein sproßhomologes Organ im Embryo bzw. in der Keimpflanze gebildet wird, gestaltet sich die Interpretation des Fußes hier noch schwieriger als bei *Selaginella*. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Füße der Lycopodien eine analoge Struktur zu den Füßen von *Selaginella* darstellen. Ein Vergleich mit dem Ziel, die eine oder andere bei der Diskussion der Selaginellen aufgestellte Theorie zu unterstützen (oder zu widerlegen) ist aufgrund der aufgezeigten Unterschiede daher wenig sinnvoll.

Die Erkenntnisse aus der Diskussion der Verzweigungsverhältnisse bei *Selaginella* können somit durch einen Vergleich mit der rezenten Verwandtschaft nicht erhärtet werden. Die Interpretation der Embryogenese der Isoetales und Lycopodiales ist in sich schon problematisch, so daß ein Vergleich nur wenig Erfolg verspricht. Im Gegenteil ergeben sich hierbei eher noch zusätzliche Probleme bei dem Versuch der Homologisierung der verschiedenen Organe und Strukturen.

Eine letzte Möglichkeit für einen Vergleich bietet sich durch Funde fossiler Embryonen einiger Lycopsiden. Einige wenige vereinzelte Funde, die jüngere weitgehend undifferenzierte embryonale Stadien zeigen (GALTIER, 1964, SCHOPF, 1941), sind für diese Untersuchungen nicht geeignet. Weit entwickelte Embryonen und Keimpflanzen kennt man aus den Formgattungen *Lepidocarpon* und *Bothrodendrostrobos*, die beide heterosporen baumförmigen Lycopsiden zugeordnet werden und aus dem Oberen Carbon stammen. Die Embryonen bzw. Keimpflanzen von *Lepidocarpon* wurden von PHILLIPS (1979) zusammenfassend beschrieben, jene von *Bothrodendrostrobos* haben STUBBLEFIELD & ROTHWELL (1981) bearbeitet.

Die Embryonen von *Lepidocarpon* (Abb. 45) sind spindelförmig und bestehen innen aus länglichen Parenchymzellen, die zum Rand hin von kleineren Zellen abgelöst werden. Diese werden von einer stark undulierenden Epidermis umgeben. Ein Leitbündel ist bei diesen Embryonen nicht vorhanden. Auch fehlen Hinweise auf Meristeme, so daß die Wuchsrichtung des Fußes unklar bleibt. Ein Ende des Embryos ist schmaler als das andere; es wird von PHILLIPS (1979) als Fuß interpretiert.

Bei den Keimpflanzen zweigen vom Fuß zwei Achsen in einem spitzen Winkel zueinander ab, wobei eine der beiden Achsen kräftiger ist als die andere. Beide Achsen werden von je einem Leitbündel versorgt, die einen gemeinsamen Ursprung im Fuß oder nahe des Fußes



**Abb. 45:** Schematische Darstellung junger Keimpflanzen von *Bothrodendrostrobus* und *Lepidocarpon*. (verändert nach STUBBLEFIELD & ROTHWELL, 1981)

haben. PHILLIPS (1979) geht davon aus, daß die kräftigere Achse später oberirdisch wächst und beblättert ist, während die zweite Achse zum Boden wächst und Wurzeln bildet. Aus der ersten Achse werden somit der Stamm und die Äste der Pflanze gebildet, aus der zweiten die Stigmarien. Diese Aussagen über das Schicksal der beiden aus der Spore austretenden Äste ist jedoch wissenschaftlich nicht nachgewiesen und hat somit den Stellenwert einer Theorie, deren Bestätigung nur durch weitere Fossilfunde gelingen mag.

Sollte diese Interpretation jedoch zutreffen, so fällt einem auf, daß bei diesen erdgeschichtlich recht alten Lycopsiden der Fuß nur haustoriale Funktion hätte, und nicht der Stigmarien-Bildung dient, wie man das aufgrund der Befunde bei der heute innerhalb der Selaginellen phylogenetisch als basal anzusehenden *Selaginella selaginoides* (KORALL & KENRICK, 2002) vielleicht vorsichtig vermuten könnte.

Ob der Embryo von *Lepidocarpon* einen Suspensor besitzt oder ob er eine Krümmungsbewegung in der Spore vollzieht, ist nicht bekannt. Man muß sich jedoch fragen, wie der Fuß in die Spore gelangt ist. Der Fuß liegt am distalen Ende der Spore, das dem Triletum opponiert ist. Der Fuß muß demnach zunächst vom proximalen Ende am Triletum ins Sporennere gewachsen oder von einem Embryoträger dorthin gebracht worden sein, um von dort wieder auf das proximale Ende der Spore zuzuwachsen. Dabei vollzieht er die Gabelung in die beiden oben erwähnten Sproßachsen. Da bei den rezenten Vertretern der Lycopsiden der Fuß meist mit einem Suspensor ins Innere des Prothalliums gebracht wird ist es wahrscheinlich, daß auch bei *Lepidocarpon* der Fuß mit einem Suspensor in das Innere der Spore gebracht wurde, auch wenn Hinweise auf eine solche Struktur bei den Fossilien nicht beobachtet wurden.

Auch der Umfang des Fußes ist nicht eindeutig festzulegen, da bei diesen Embryonen scheinbar die gesamte Epidermis, auch die der beiden Gabeläste, im Inneren des Prothalliums undulierend ist und vermutlich haustoriale Funktion hat. Bei den rezenten Vertretern der Lycopsiden ist diese Funktion auf den Fuß beschränkt und dient somit als Abgrenzungsmöglichkeit zu anderen Organen.

Die Interpretation des Fußes bei *Lepidocarpon* gestaltet sich aufgrund der mangelnden Informationen schwierig, da eine mögliche Homologie mit dem Fuß der Selaginellen so nicht festgestellt werden kann. Während bei *Selaginella* die ersten beiden Seitenäste basal am Fuß abzweigen, scheinen die Seitenäste bei *Lepidocarpon* apikal am Fuß abzuzweigen. Der Fuß hätte hier somit ein völlig andere Wuchsrichtung, als dies bei den Selaginellen der Fall ist.

Im Gegensatz zu *Lepidocarpon* zeigen die Embryonen von *Bothrodendrostrobus* (Abb. 45) große Ähnlichkeit mit denen der rezenten Vertreter der Lycopsiden. Nach STUBBLEFIELD & ROTHWELL (1981) ist die Embryogenese vergleichbar mit der bei *Isoetes*. Während jüngere

Embryonen nur wenige Details erkennen lassen, zeigen Keimpflanzen doch einige für einen Vergleich verwendbare Merkmale. Wie bei *Isoetes* ragen bei einer jungen Keimpflanze zwei „Anhängsel“ („appendages“) aus der Spore heraus, die als erstes Blatt und erste Wurzel interpretiert werden. Zwischen diesen „Anhängseln“ befinden sich mehrere Auswüchse. Dem Prothalliuminnern zugewendet liegt der Fuß, der wie die rezenten *Isoetes*- und *Selaginella*-Arten großlumige längliche Epidermiszellen aufweist. Auf der gegenüberliegenden Seite, die zur triletten Öffnung der Sporenwand zeigt, sind mehrere kleine Auswüchse zu sehen. Sie könnten der Ligula des ersten Blattes, der zweiten Blattanlage und der Sproßspitze entsprechen, doch ist eine sichere Zuordnung aufgrund des schlechten Erhaltungszustands nicht möglich. Ein zentrales Leitbündel verbindet das erste Blatt mit der ersten Wurzel, wobei es im Bereich des Fußes einen auffälligen Knick macht, der rezent bei *Isoetes* vorkommt. Wie sich die Keimpflanze weiter entwickelt, ist nicht bekannt. Da die fossilen *Bothrodendrostrobis*-Keimpflanzen denen der rezenten *Isoetes*-Arten gleichen, sind sie, wie die Isoeten selbst, für einen weiteren Vergleich mit den Selaginellen im Hinblick auf die Unterstützung einer der in dieser Arbeit dargelegten Hypothesen ungeeignet.

Der Vergleich mit der Embryoentwicklung der rezenten und fossilen Verwandten von *Selaginella* hat leider keine weitere Unterstützung oder Aufklärung bezüglich der Interpretation der Verzweigungsverhältnisse im Embryo gebracht.

Die Entwicklung der Embryonen von *Isoetes* und, soweit man es beurteilen kann, von *Bothrodendrostrobis* läßt sich noch gut mit den bei *Selaginella* gewonnenen Befunden in Einklang bringen. Eine über die Befunde bei *Selaginella* hinausgehende Unterstützung für eine der dargelegten Hypothesen liefert sie jedoch nicht.

Mit den Lycopodien ist ein Vergleich schwierig, da sie nicht über ein mit den Wurzelträgern vergleichbares Organ verfügen. Es ist auch nicht geklärt, ob der Fuß der Lycopodien dem der Selaginellen homolog oder analog ist.

Ein Vergleich mit den Embryonen von *Lepidocarpon* wird dadurch erschwert, daß einige wichtige Informationen, die für einen fundierten Vergleich nötig wären, fehlen. So ist nicht geklärt, wie der Fuß des Embryos von *Lepidocarpon* in das Prothalliuminnere gelangt, welche Ausmaße der Fuß hat, wie sein Wachstum vonstatten geht, und ob die beiden Gabeläste vom apikalen Ende des Fußes gebildet werden. Auch das weitere Schicksal der beiden Gabeläste ist nicht eindeutig geklärt. So ist nicht auszuschließen, daß der Fuß an einer möglichen Stigmarien-Bildung beteiligt sein kann, ähnlich wie dies bei *Selaginella selaginoides* der Fall ist, auch wenn die Deutung von PHILLIPS (1979) überzeugend erscheint.

## 8 Zusammenfassung:

Die Embryogenese von *Selaginella pilifera* wurde histogenetisch untersucht. Die Ergebnisse reihen sich gut in die Erkenntnisse BRUCHMANN'S (1897, 1909, 1912, 1913, 1918, 1920) bezüglich der Embryogenese bei *Selaginella* ein. Die Embryogenese von *S. pilifera* verläuft ähnlich wie jene von *S. denticulata* (BRUCHMANN, 1912).

Mögliche morphologische Interpretationen der Verzweigungsverhältnisse im Embryo wurden anhand von drei verschiedenen Hypothesen aufgezeigt. Eine zentrale Bedeutung kommt dabei der Deutung des Fußes zu, der als seitlicher Auswuchs ohne Organcharakter (erste Hypothese) oder als sproßachsenhomologes Organ (zweite und dritte Hypothese) gesehen werden kann.

Bei der ersten Hypothese stellt der Laubsproß des Embryos die primäre Achse dar, die an der Basis des Hypokotyls den Fuß als seitlichen Auswuchs bildet. Der erste Wurzelträger wird als Seitenachse ebenfalls an der Basis des Hypokotyls gebildet. Diese Verzweigung unterscheidet sich von der für *Selaginella* typischen dadurch, daß nur eine Seitenachse statt der üblichen zwei gebildet wird und der Laubsproß anschließend ungehemmt weiterwächst. Zwei weitere Wurzelträger können später folgen.

Die abgewandelte erste Hypothese geht vom Ablast einer zweiten Seitenachse, die dem ersten Wurzelträger gegenübersteht, aus. Somit entspricht die Verzweigung bezüglich der Anzahl von Seitenachsen den für *Selaginella* typischen Verzweigungen. Die Wurzelträger- und Wurzelbildung am Fuß von *Selaginella selaginoides* kann mit der ersten Hypothese nur unbefriedigend erklärt werden. Die Wurzelträger entstehen hier an einem Teil des Hypokotyls (Fuß), der nach dieser Hypothese kein Grundorgan darstellt.

Die zweite und dritte Hypothese sehen die Wurzelträgerbildung insbesondere am Fuß von *Selaginella selaginoides* als Indiz für den Sproßcharakter des Fußes an. Sie unterscheiden sich in der Stellung des Fußes im Verzweigungsschema.

Die zweite Hypothese gibt dem Fuß den Status einer primären Achse, deren erste Seitenäste der beblätterte Sproß und der erste Wurzelträger sind. Die restlichen nahe der Hypokotylbasis gebildeten Wurzelträger bzw. Wurzeln sind nachfolgende Seitenäste der primären Achse. Der Fuß wird mit dem ausgewachsenen Scheitelwulst der Selaginellen homologisiert. Die Verzweigungsverhältnisse im Embryo entsprechen denen der adulten Pflanzen. Versuche zur Abhängigkeit der Lage des Fußes von der Schwerkraft unterstützen diese Hypothese nicht. Gleiches gilt für die histologischen Befunde bezüglich der Interpretation des Fußes als primäre Achse.

Die dritte Hypothese sieht den beblätterten Sproß als primären Sproß an, Fuß und erster Wurzelträger sind seine ersten beiden Seitenachsen. Der Fuß kann weitere Seitenachsen bilden. Die histologischen Befunde stehen im Einklang mit der Interpretation des Fußes als Seitenachse eines beblätterten primären Sprosses. Die Schwerkraft hat Einfluß auf den genauen Anlegungsort des Fußes an der primären Achse. Das ungewöhnliche ungehemmte Wachstum des primären Sprosses nach einem Verzweigungsereignis, wie es die dritte (und erste) Hypothese fordern, ist ansonsten bei den Selaginellen nicht zweifelsfrei beobachtet worden. Im Rahmen der variablen Proportionen ist ein solches Verhalten jedoch denkbar.

Der Vergleich mit rezenten Vertretern der Lycopodiales und Isoetales liefert keine weiteren Erkenntnisse bezüglich der Verzweigungsverhältnisse bei *Selaginella*. Auch fossile Embryonen von baumförmigen Lycophyten der Formgattungen *Lepidocarpon* und *Bothrodendrostrobos* sind bei der vorliegenden Fragestellung nicht hilfreich.

Die dritte Hypothese ist nach Meinung der Verfasserin am besten geeignet, die Ergebnisse dieser Arbeit mit einer morphologischen Interpretation der Verzweigungsverhältnisse in Einklang zu bringen.

## 9 Literatur:

- BEHRENS, J. (1897):** Ueber Regeneration bei den Selaginellen. Flora 84: 159-166
- BOWER, F. O. (1935):** Primitive Land Plants also known as Archegoniatae. Macmillan: London (Reprinted 1959 by Hafner: New York)
- BRUCHMANN, H. (1897):** Untersuchungen über *Selaginella spinulosa* A. Br.. 63 S., 3 Taf.. Friedrich Andreas Perthes. Gotha
- BRUCHMANN, H. (1905):** Von den Wurzelträgern der *Selaginella Kraussiana* A. Br.. Flora 95: 150-166
- BRUCHMANN, H. (1909):** Vom Prothallium der großen Spore und von der Keimesentwicklung einiger *Selaginella*-Arten. Flora 99: 12-51
- BRUCHMANN, H. (1910):** Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L. und *L. Selago* L.. Flora N. F. 1 (101): 220-267
- BRUCHMANN, H. (1912):** Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora N. F. 4 (104): 180-224
- BRUCHMANN, H. (1913):** Zur Reduktion des Embryoträgers bei Selaginellen. Flora N. F. 5 (105): 337-346
- BRUCHMANN, H. (1918):** Zur Entwicklung des Keimes artikulatier Selaginellen. Zeitschrift für Botanik 11: 39-52
- BRUCHMANN, H. (1920):** Von der *Selaginella helvetica* im Vergleiche mit den anderen europäischen *Selaginella*-Arten. Flora N. F. 13 (113): 168-177
- BUVAT, R. (1955):** Fonctionnement de l'apex des tiges dichotomes et bistéliques de *Selaginella Kraussiana* Brown. C. R. Séances Acad. Sci. Paris 241: 1979-1982
- „Checklist of Ferns and Fern Allies“ (15.04.2002):** *Selaginella kraussiana* var. *brownii* wurde bei <http://homepages.caverock.net.nz/~bj/fern/list.htm> unter dem Stichwort „Selaginella“ gefunden.
- CUSICK, F. (1954):** Experimental and Analytical Studies of Pteridophytes XXV. Morphogenesis in *Selaginella Willdenovii* Baker. II. Angle-meristems and Angle-shoots. Ann. Bot. 18: 171-181
- DiMICHELE, W. A. and SKOG, J. E. (1992):** The Lycopside: A Symposium. Ann. Missouri Bot. Gard. 79: 447-449

- DUFF, R. J. and NICKRENT, D. L. (1999):** Phylogenetic relationships of land plants using mitochondrial small-subunit rDNA sequences. *Amer. J. Bot.* 86 (3): 372-386
- EAMES, A. J. (1936):** Morphology of Vascular Plants. Lower Groups (Psilophytales to Filicales). McGraw-Hill: New York, London
- FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (1993):** Flora of North America North of Mexico, Vol. 2. Oxford University: New York, Oxford
- FOULETIER, B. (1969):** Variabilité morphologique chez *Selaginella Kraussiana* A. Br.. *Bull. Soc. Bot. France, Mémoires* 1969: 163-177
- GALTIER, J. (1964):** Sur le gamétophyte femelle des Lépidodendracées. *C.R. Acad. Sci. Paris* 258: 2625-2628
- GIFFORD, E. M. and FOSTER, A. S. (1989):** Morphology and Evolution of Vascular Plants. Third Edition. W. H. Freeman and Company: New York
- HOFMEISTER, W. (1851):** Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Friedrich Hofmeister: Leipzig (Reprinted 1979 by Strauss & Cramer: Hirschberg)
- IMAICHI, R. and KATO, M. (1989):** Developmental anatomy of the shoot apical cell, rhizophore and root of *Selaginella uncinata*. *Bot. Mag. Tokyo* 102: 369-380
- IMAICHI, R. and KATO, M. (1991):** Developmental study of branched rhizophores in three *Selaginella* species. *Amer. J. Bot.* 78 (12): 1694-1703
- JERNSTEDT, J. A. and MANSFIELD, M. A. (1985):** Two-dimensional gel electrophoresis of polypeptides from stems, roots, leaves, and rhizophores of *Selaginella kraussiana*. *Bot. Gaz.* 146: 460-465
- KORALL, P. and KENRICK, P. (2002):** Phylogenetic relationships in Selaginellaceae based on *RBCL* sequences. *Amer. J. Bot.* 89 (3): 506-517
- KORALL, P., KENRICK, P. and THERRIEN, J. P. (1999):** Phylogeny of Selaginellaceae: evaluation of generic/subgeneric relationships based on *rbcL* gene sequences. *Int. J. Plant Sci.* 160 (3): 585-594
- KRAMER, K. U., SCHNELLER, J. J. und WOLLENWEBER, E. (1995):** Farne und Farnverwandte. Georg Thieme. Stuttgart, New York
- LAMOTTE, C. (1933):** Morphology of the megagametophyte and the embryo sporophyte of *Isoetes lithophila*. *Amer. J. Bot.* 20: 217-233
- LAMOTTE, C. (1937):** Morphology and orientation of the embryo of *Isoetes*. *Ann. Bot. N. S.* 1: 695-716

- LELLINGER, DAVID B. (1985):** A Field Manual of the Ferns and Fern-Allies of the United States & Canada. Smithsonian Institution. Washington, D.C..
- LU, P. and JERNSTEDT, J. A. (1996):** Rhizophore and root development in *Selaginella martensii*: Meristem transitions and identity. Int. J. Plant Sci. 157(2): 180-194
- METTENIUS, G. H. (1850):** Beiträge zur Botanik. Heft 1. Akademische Buchhandlung von E. Mohr: Heidelberg
- NULTSCH, W. (2001):** Allgemeine Botanik. 11. Neub. Auflage. Georg Thieme. Stuttgart, New York
- PFEFFER, W. (1871):** Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*. Bot. Abh. aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie 1: 80 S., 6 Taf.
- PHILLIPS, T. L. (1979):** Reproduction of heterosporous arborescent lycopods in the Mississippian-Pennsylvanian of Euramerica. Rev. Palaeobot. Palynol. 27: 239-289
- PRYER, K. M., SCHNEIDWER, H., SMITH, A. R., CRANFILL, R., WOLF, P. G., HUNT, J. S. and SIPES, S. D. (2001):** Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. Nature 409: 618-622
- QIU, Y.-L. and PALMER, J. D. (1999):** Phylogeny of early land plants: insights from genes and genomes. Trends in Plant Science 4 (1): 26-30
- RAUBESON, L. A. and JANSEN R. K. (1992):** Chloroplast DNA Evidence on the Ancient Evolutionary Split in Vascular Land Plants. Science 255: 1697-1699
- ROTHWELL, G. W. and ERWIN, D. M. (1985):** The rhizomorph apex of *Paurodendron*; implications for homologies among the rooting organs of Lycopsidea. Amer. J. Bot. 72: 86-98
- SCHOPF, J. M. (1941):** Contribution to Pennsylvanian paleobotany; *Mazocarpon oedipternum* sp. nov., and sigillarian relationships. Ill. Geol. Surv. Rep. Inv. 75: 53 S.
- SIEGERT, A. (1965):** Morphologische, entwicklungsgeschichtliche und systematische Studien an *Psilotum triquetrum* Sw. II. Die Verzweigung (mit einer allgemeinen Erörterung des Begriffes „Dichotomie“). Beitr. Biol. Pflanzen 41: 209-230
- SIEGERT, A. (1971):** Die Verzweigung der Selaginellen unter Berücksichtigung der Keimungsgeschichte; mit einem Versuch über Ramifikation und Cladotaxis der Lycopsidea. Habilitationsschrift. Mainz
- SIEGERT, A. (1974):** Die Verzweigung der Selaginellen unter Berücksichtigung der Keimungsgeschichte. Beitr. Biol. Pflanzen 50: 21-112

- SIEGERT, A. (1985):** Zur Phylogenie der Wurzel – ein morphologischer Versuch. Teil 1. Die Radikula. Koeltz Scientific Books: Königstein
- SITTE, P., WEILER, E. W., KADEREIT, J. W., BRESINSKY, A. und KÖRNER, C. (2002):** Lehrbuch der Botanik für Hochschulen („Strasburger“). 35. neub. Auflage. Spektrum. Heidelberg, Berlin
- STUBBLEFIELD, S. P. and ROTHWELL, G. W. (1981):** Embryogeny and reproductive biology of *Bothrodendrostrobus mundus* (Lycopsida). Amer. J. Bot. 68: 625-634
- TAYLOR, T. N. and TAYLOR, E. L. (1993):** The biology and evolution of fossil plants. Prentice-Hall: Englewood Cliffs, New Jersey
- „The Violet Barn“ (17.04.2002):** Bei <http://www.robsviolet.com> unter der Rubrik „miniature houseplants“ fand sich *Selaginella kraussiana* var. *brownii*.
- TROLL, W. (1937):** Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band: Vegetationsorgane, erster Teil. Gebrüder Borntraeger: Berlin
- TRYON, R. M. and TRYON, A. F. (1982):** Ferns and Allied Plants. Springer: New York, Heidelberg, Berlin
- UPHOF, J. C. TH. (1920):** Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*. The Root. Ann. Bot. 34: 493-517
- WAND, A. (1914):** Beiträge zur Kenntnis des Scheitelwachstums und der Verzweigung bei *Selaginella*. Flora 106: 237-263
- WEBSTER, T. R. (1969):** An investigation of angle-meristem development in excised stem segments of *Selaginella martensii*. Can. J. Bot. 47: 717-722
- WEBSTER, T. R. AND STEEVES, T. A. (1963):** Morphology and development of the root of *Selaginella densa* Rydb.. Phytomorphology 13: 367-376
- WEBSTER, T. R. and STEEVES, T. A. (1964):** Developmental morphology of the root of *Selaginella kraussiana* A. Br. and *Selaginella wallacei* Hieron. Can. J. Bot. 42: 1665-1676
- WEBSTER, T. R. and STEEVES, T. A. (1967):** Developmental morphology of the root of *Selaginella martensii* Spring. Can. J. Bot. 45: 395-404
- WILLIAMS, S. (1937):** Correlation Phenomena and Hormones in *Selaginella*. Nature 139: 966
- WOCHOCK, Z. S. AND SUSSEX, I. M. (1974):** Morphogenesis in *Selaginella*. II. Auxin Transport in the Root (Rhizophore). Plant Physiol. 53: 738-741

**WOCHOCK, Z. S. AND SUSSEX, I. M. (1975):** Morphogenesis in *Selaginella*. III. Meristem Determination and Cell Differentiation. *Dev. Biol.* 47: 376-383

**WORSDELL, W. C. (1910):** The Rhizophore of *Selaginella*. *New Phytologist* 9: 242-253

**YI, S.-Y. and KATO, M. (2001):** Basal meristem and root development in *Isoetes asiatica* and *Isoetes japonica*. *Int. J. Plant Sci.* 162 (6): 1225-1235

## 10 Tafeln:

## Legende zu Tafel 1

### Fig. 1:

Schematische Darstellung einer gekeimten Makrospore von *Selaginella pilifera*. Die für die Gattung typische trilete Marke der Sporenwand (**Sw**) ist weit geöffnet und das Prothallium (**P**) ragt daraus hervor. Am Rand der Öffnung entspringen Rhizoide (**Rd**) aus drei Rhizoidhöckern. Im mittleren Teil der Prothalliumsoberfläche, der von den Rhizoidhöckern eingerahmt wird, werden die Archegonien (**Ar**) gebildet.

### Fig. 2:

Das Schema aus Fig. 1 ist hier verkleinert wiedergegeben. Die eingezeichneten Ebenen geben die Schnittrichtungen der Schnitte in Fig. 4 wieder. Ebene **a** entspricht der Schnittrichtung in Fig. 4a, Ebene **b**, **c** jener von Fig. 4 b und c.

### Fig. 3:

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen einer gekeimten Makrospore von *S. pilifera*.

**a:** Zeigt das von der Sporenwand (**Sw**) umgebene Prothallium (**P**), das am Rand Rhizoide (**Rd**) ausgebildet hat. An einer Stelle haben sich einige wesentlich kleinere Mikrosporen (**Mi**) in den Rhizoiden verfangen. Im Zentrum befinden sich die Archegonien (**Ar**).

**b:** Detailansicht von a. Es sind zwei Archegonien mit weit geöffneten Archegonhälsen zu sehen (**Ar**).

### Fig. 4:

Mikrotomschnitte durch gekeimte Sporen von *S. pilifera*. Zur Schnittrichtung siehe auch Fig. 2.

**a:** Querschnitt durch eine Makrospore im Bereich der Sporenöffnung. Man sieht am Rand der Ausbuchtungen des dreistrahligen Prothalliums (**P**) die Rhizoide (**Rd**), die von den insgesamt drei Rhizoidhöckern gebildet werden. Zwischen den Rhizoidhöckern sind einzelne große rundliche dunkel gefärbte Bereiche zu sehen (**Ar**). Es handelt sich dabei um quer geschnittene Archegonien bzw. Eizellen. Zwischen den Rhizoidhöckern sieht man die Sporenwand (**Sw**), die das Prothallium umhüllt.

**b:** Längsschnitt durch eine Makrospore. Das großteils innerhalb der Sporenwand (**Sw**) befindliche Prothallium (**P**) bildet in dem aus der Sporenwand hervorragenden Teil mehrere Archegonien (**Ar**), deren Eizellen bzw. Zygoten dunkel gefärbt sind.

**c:** Vergrößerung der in b durch Pfeile markierten Archegonien. Die Eizellen bzw. Zygoten (**E**) sind anhand der dunkleren Färbung zu erkennen.

# Tafel 1

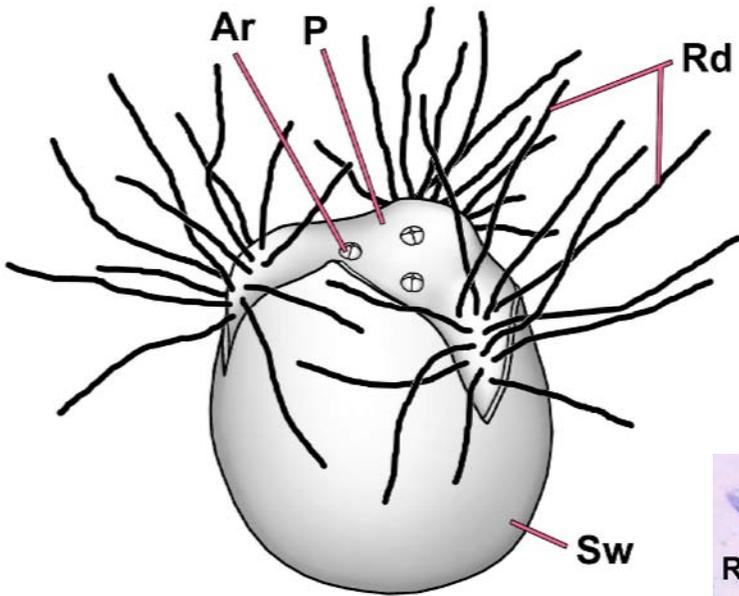


Fig. 1

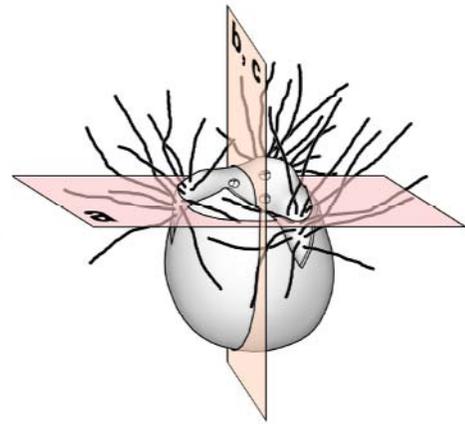
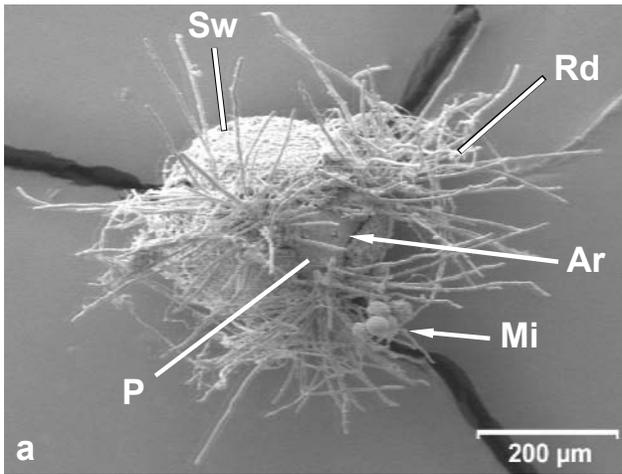
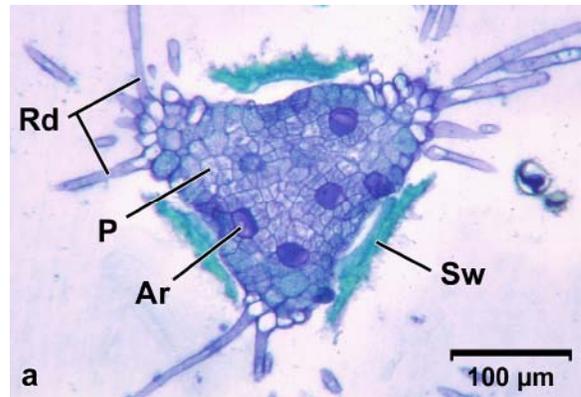


Fig. 2



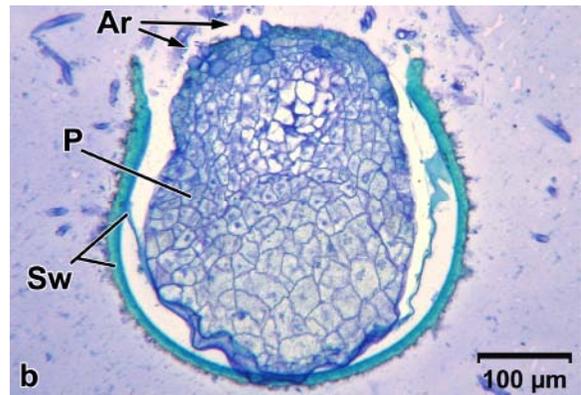
a

200 μm



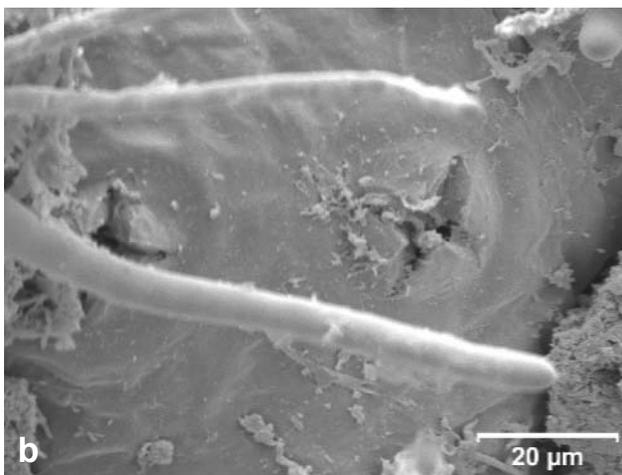
a

100 μm



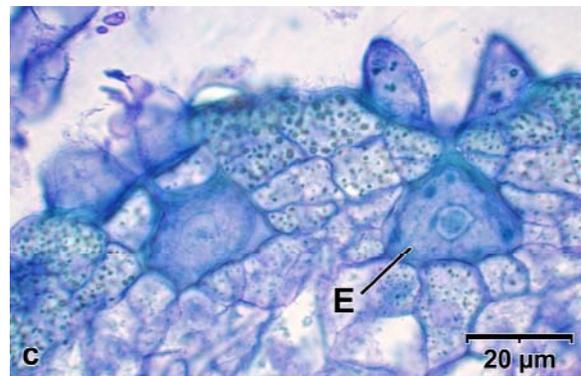
b

100 μm



b

20 μm



c

20 μm

Fig. 3

Fig. 4

## Legende zu Tafel 2

**Fig. 1:**

Schema einer gekeimten Makrospore. Die rosa Ebene zeigt die ungefähre Schnittrichtung durch die in Fig. 3 dargestellten Prothallien und Embryonen an.

**Fig. 2:**

Keimpflanzen unter einem Auflicht-Stereomikroskop photographiert.

**a:** Keimpflanze, die mittig noch von dem Prothallium umschlossen ist, welches wiederum größtenteils von der Sporenwand umgeben ist.

**b:** Ein Gametophyt mit zwei Keimpflanzen. Auch hier werden die Keimpflanzen wie in a noch mittig von dem Prothallium umschlossen (siehe Fig. 4).

**Fig. 3:**

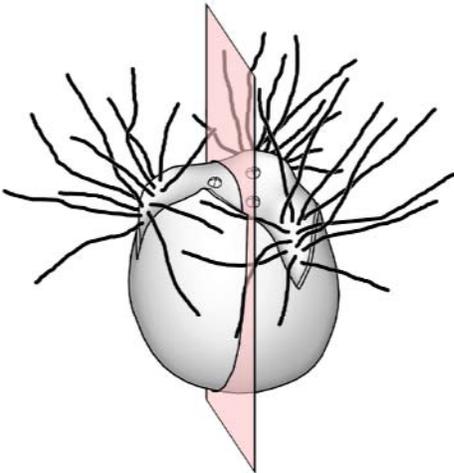
**a:** Längsschnitt durch ein Prothallium, in dem sich insgesamt drei junge wenigzellige Embryonen entwickelt haben. Zwei davon sind im abgebildeten Schnitt mitsamt den dazugehörigen Archegonien zu sehen. Sie wachsen auf das Prothalliuminnere zu.

**b:** Längsschnitt durch ein Prothallium mit zwei schon weiter entwickelten älteren Embryonen. Beide Embryonen haben sich gekrümmt und wachsen nun mit dem ersten beblätterten Sproß eher parallel zur Prothalliumoberfläche weiter.

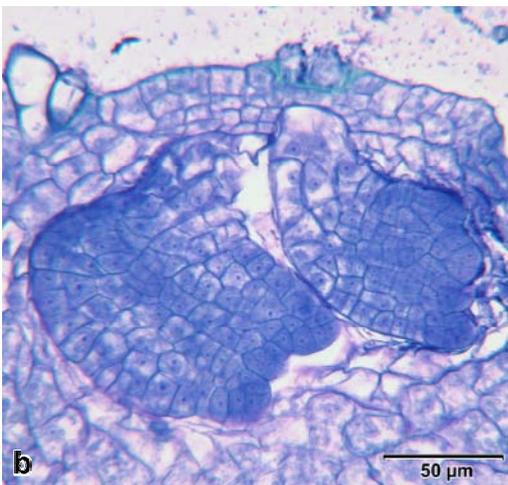
**Fig. 4:**

Zeichnung der in Fig. 2b dargestellten Keimpflanzen. Nahe der Bildmitte sind deutlich die Sporenwand und das Prothallium zu sehen. Links oben ist diese Zeichnung nochmals kleiner dargestellt und die Keimpflanzen sind jeweils mit rot bzw. grün farbig unterlegt.

**Tafel 2**



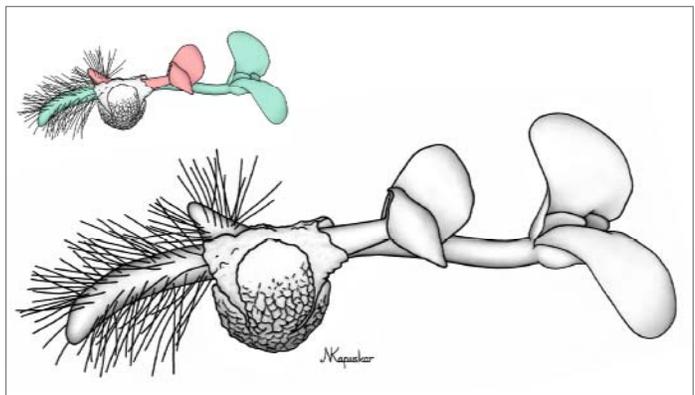
**Fig.**



**Fig. 3**



**Fig. 2**



**Fig. 4**

## Legende zu Tafel 3

**Fig. 1:**

Schnittserie von Längsschnitten durch einen zweizelligen Embryo. Unterhalb des Embryos ist das dazugehörige Archegonium zu sehen. Die weißen Pfeile markieren die Basalwand, die in mehr oder weniger horizontaler Richtung verläuft.

**Fig. 2:**

Zeichnungen, die anhand der Schnittserie die in Fig. 1 dargestellt ist, angefertigt wurden. Die roten Pfeile deuten auf die Basalwand (**B**). In **a** ist die Zelle des hypobasalen Teils (**hZ**) des Embryos hellblau eingefärbt, die epibasale Zelle (**eZ**) ist farblos.

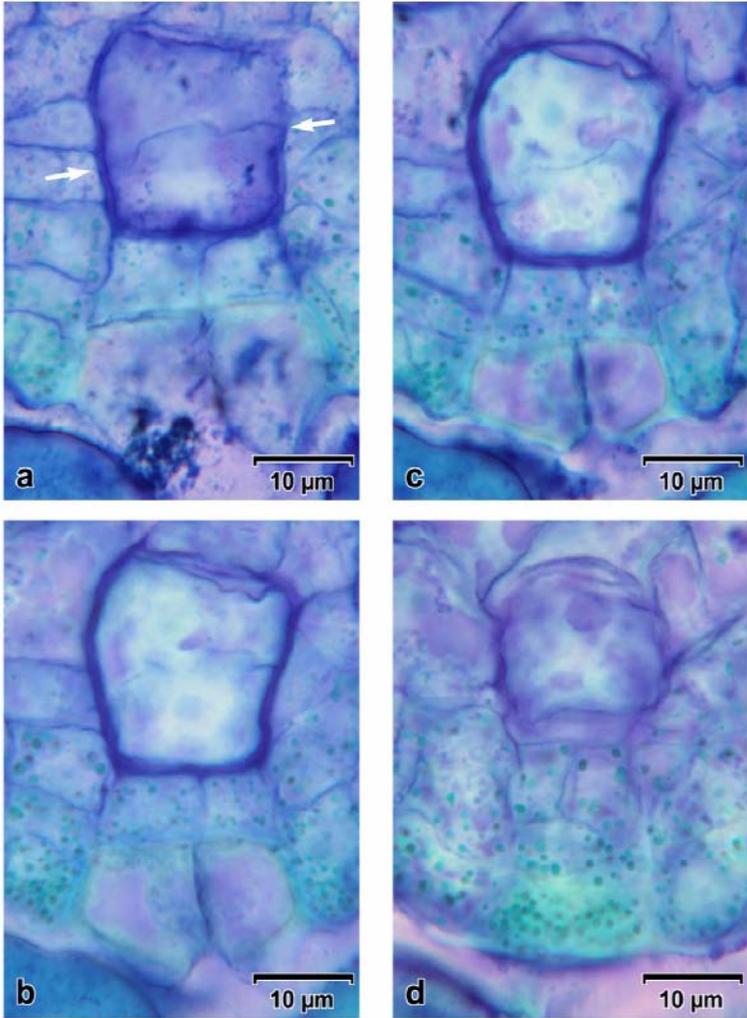
**Fig. 3:**

Räumliche schematische Darstellung des Embryos.

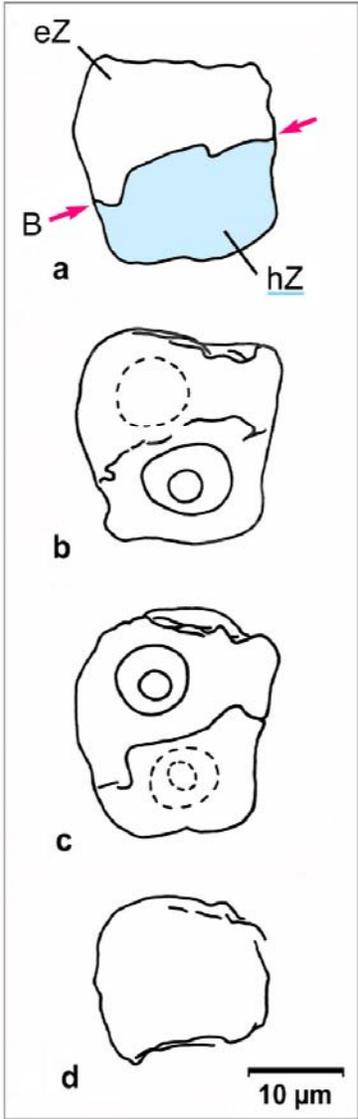
**Fig. 4:**

Schema des Embryos und des umgebenden Prothalliums (grau), das die Schnittebene (Längsschnitt) als rosa eingefärbte Fläche zeigt.

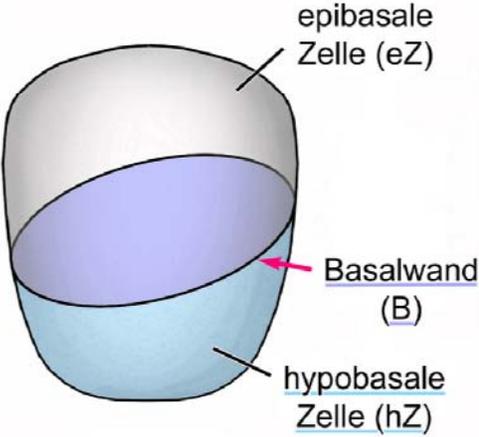
# Tafel 3



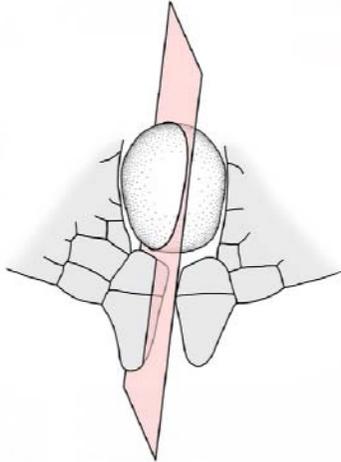
**Fig. 1**



**Fig. 2**



**Fig. 3**



**Fig. 4**

## Legende zu Tafel 4

**Fig. 1:**

Schnittserie durch einen ungefähr median längs geschnittenen Embryo. Die weißen Pfeile deuten auf die Basalwand, der schwarze Pfeil zeigt auf die epibasale, der graue auf die hypobasale Transversalwand. Der Embryo wird durch diese Wände in vier Zellen unterteilt (Quadrantenstadium).

**Fig. 2:**

Zeichnungen des in Fig. 1 photographierten Embryos. In **d** ist der hypobasale Teil des Embryos hellblau eingefärbt. Er wird durch die hypobasale Transversalwand (**hT**) in zwei Zellen (**hZn**) unterteilt. Die Basalwand (**B**) ist die Grenze zum epibasalen Teil, der durch die epibasale Transversalwand (**eT**) ebenfalls in zwei Zellen (**eZn**) aufgeteilt wird. In **a** und **g** sind die Transversalwände nochmals beschriftet, da in **a** nur der epibasale Teil, in **g** der hypobasale Teil angeschnitten ist.

**Fig. 3:**

Der Embryo ist hier als dreidimensionales Schema dargestellt. Die Basalwand (**B**) ist, wie schon in Fig. 3 auf Tafel 3, blau eingefärbt. Die epibasale Transversalwand ist grau, die hypobasale hellblau gefärbt.

Im epibasalen Teil inklusive der Basalwand werden die jeweiligen Zellwände der unterschiedlichen Embryonen immer dieselbe Farbgebung erhalten, um den Vergleich der einzelnen Entwicklungsstadien zu erleichtern.

**Fig. 4:**

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (annähernd medianer Längsschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 4

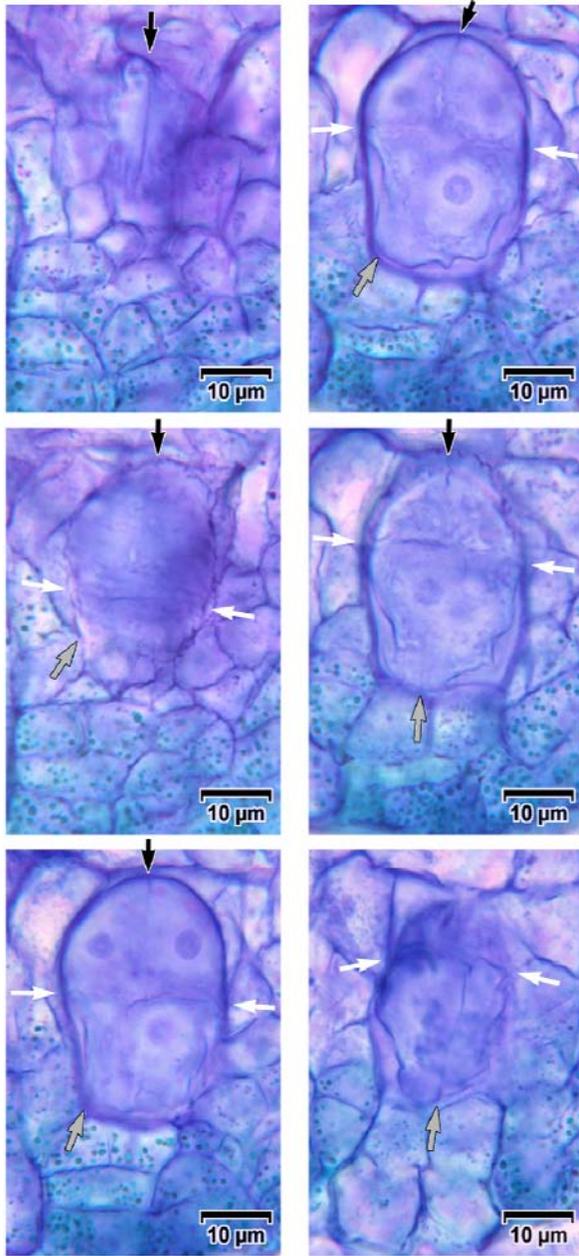


Fig. 1

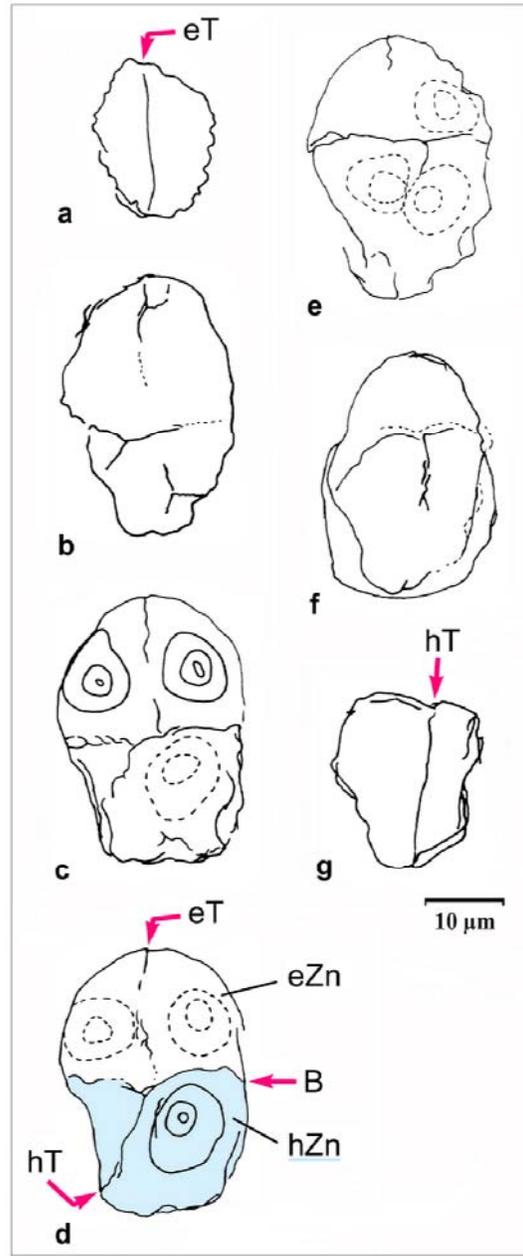


Fig. 2

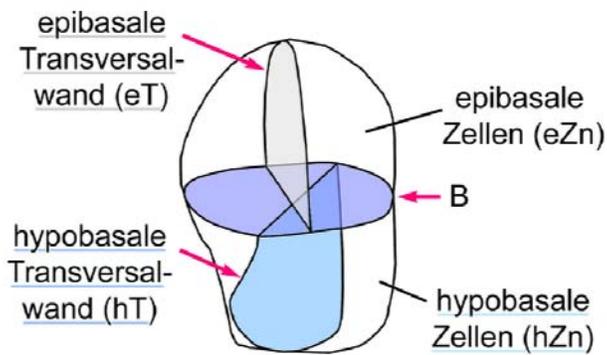


Fig. 3

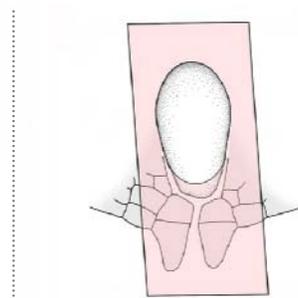


Fig. 4

## Legende zu Tafel 5

### Fig. 1:

Schnittserie durch einen längs und annähernd median geschnittenen Embryo. Die weißen Pfeile deuten wie bei den vorherigen Tafeln auf die Basalwand.

Unter der Basalwand befindet sich der hypobasale Teil des Embryos, der durch die hypobasale Transversalwand (schwarzer Pfeil) in zwei Hälften geteilt wird. In jeder Hälfte kommen hintereinander gelegen zwei Zellkerne vor, die darauf hinweisen, daß etwa in Abbildungsebene jeweils eine weitere Zellwand vorliegt (siehe Fig. 2). Im epibasalen Teil ist dasselbe Phänomen auf der rechten Seite zu sehen. Links oben ist eine etwa quer verlaufende Wand zu sehen (grauer Pfeil), die diesen Teil in eine apikale und eine basale Zelle teilt. Die apikale Zelle kann als Scheitelzelle aufgefaßt werden (siehe Text Kap. 6.1).

### Fig. 2:

Zeichnungen desselben Embryos. In **d** ist hypobasale Teil wieder hellblau markiert. Deutlich ist zu sehen, daß die hypobasale (**hT**) und epibasale (**eT**) Transversalwand in unterschiedlicher Richtung verlaufen.

**B** = Basalwand, **hZn** = hypobasale Zellen

### Fig. 3:

Dreidimensionale Schemata des Embryos.

**a**: Epibasale Zellwände inklusive Basalwand (blau, **B**).

**b**: Hypobasale Zellwände inklusive Basalwand (blau).

**eM** = epibasale Medianwand, **eT** = epibasale Transversalwand, **hM** = hypobasale Medianwand,

**hT** = hypobasale Transversalwand

### Fig. 4:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (annähernd medianer Längsschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 5

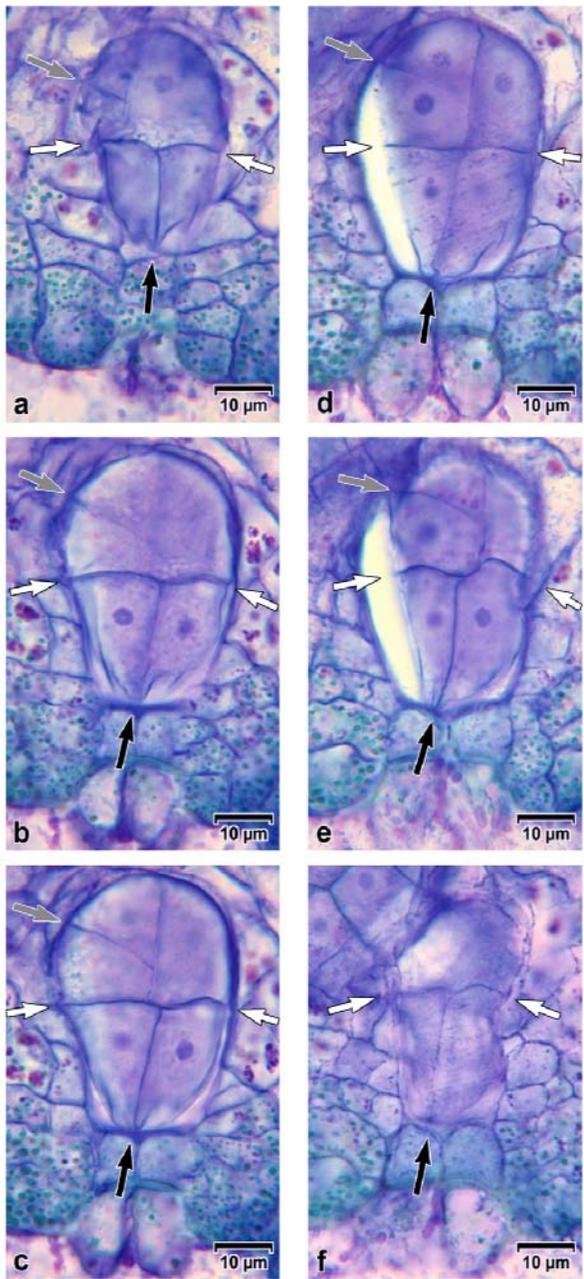


Fig. 1

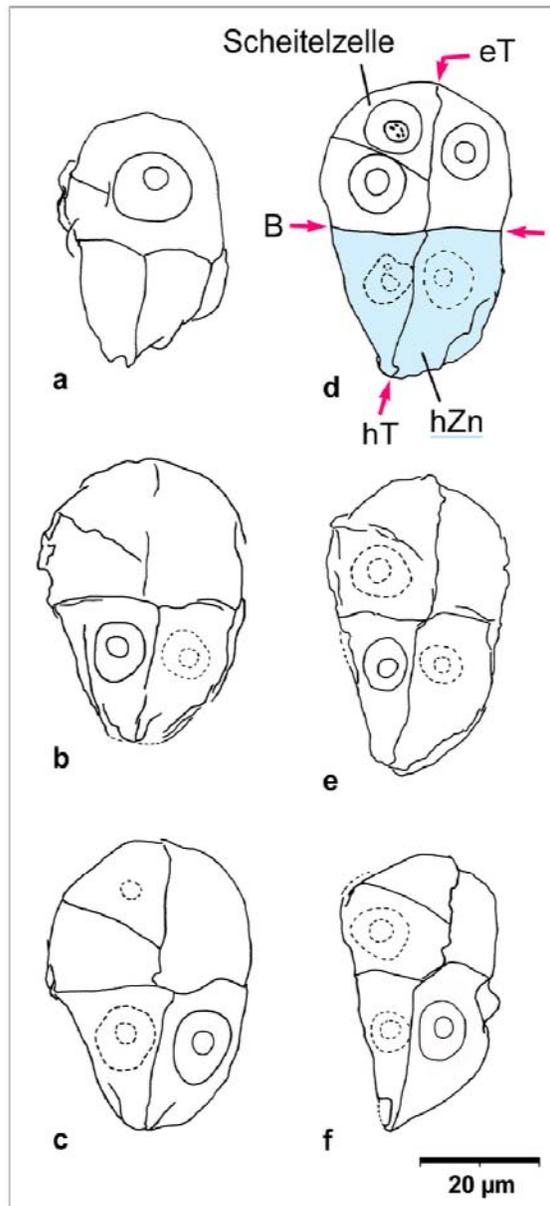


Fig. 2

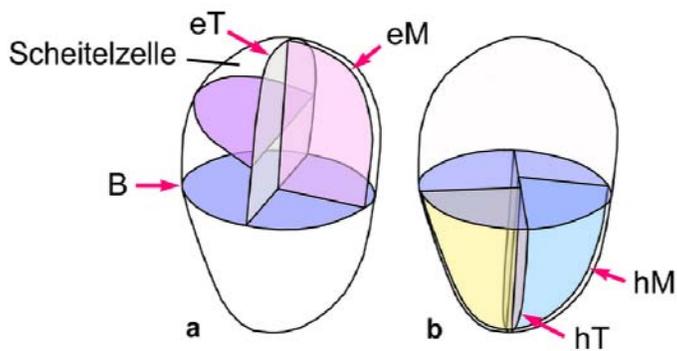


Fig. 3

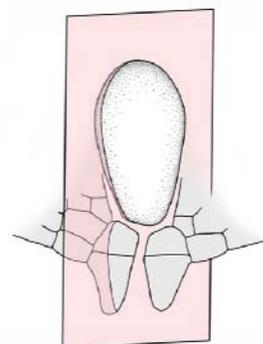


Fig. 4

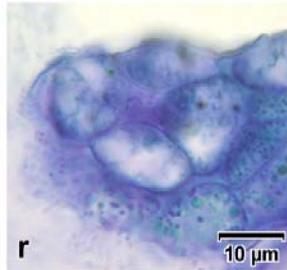
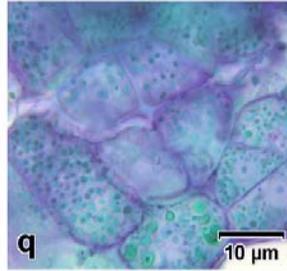
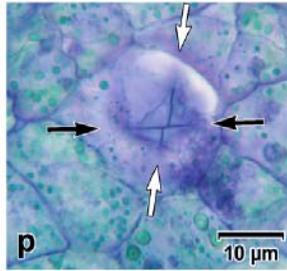
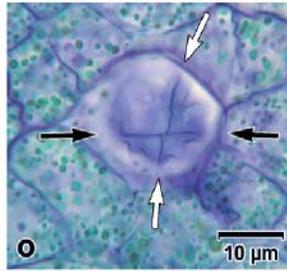
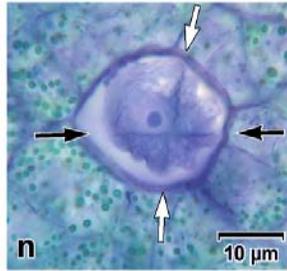
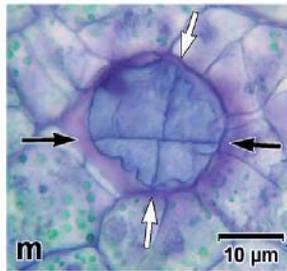
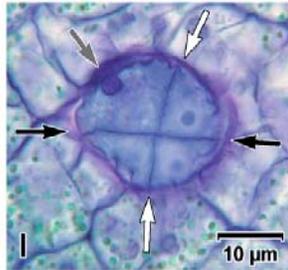
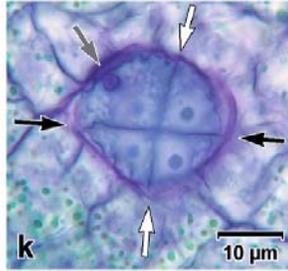
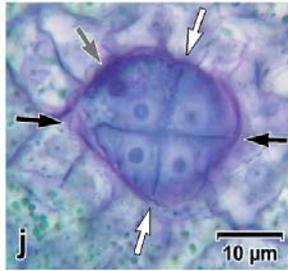
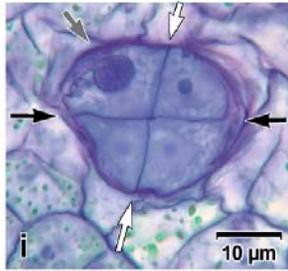
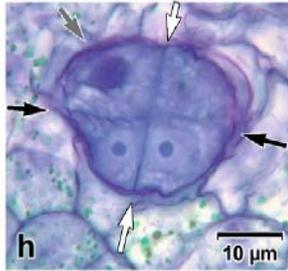
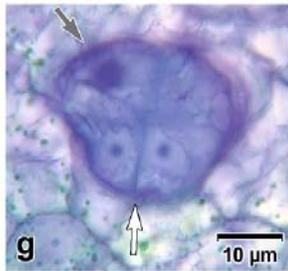
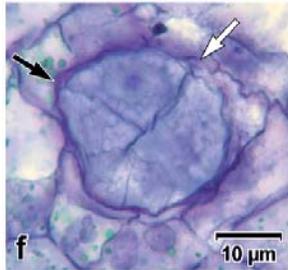
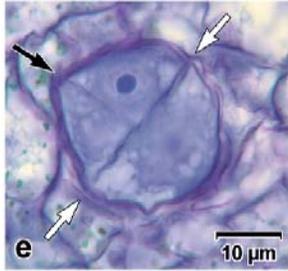
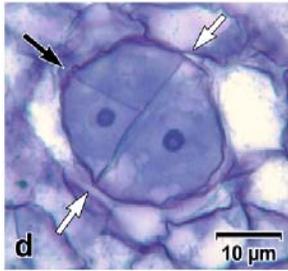
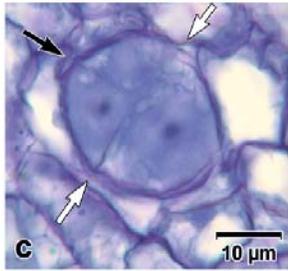
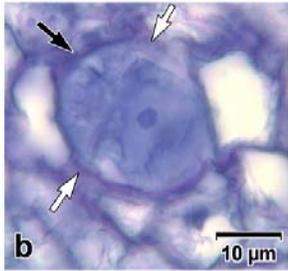
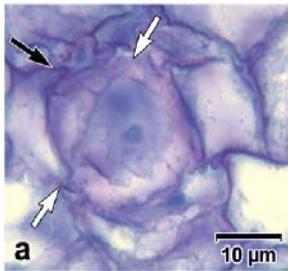
## Legende zu Tafel 6

Schnittserie eines quer geschnittenen Embryos. Die Schnitte gehen von apikal nach basal (**a – p**) bis zum Hals des Archegoniums (**q, r**).

Der epibasale Teil wird durch die Transversalwand (weiße Pfeile) in zwei Hälften geteilt. In der rechten unteren Hälfte ist die Scheitelzelle zu sehen (**a, b**), basalwärts folgt eine ähnlich geformte Zelle (**c – e**), an die nach kurzem Übergang (**f, g**) der hypobasale Teil anschließt (**h – p**). Die linke obere Hälfte im epibasalen Teil wird durch eine senkrecht zur Transversalwand verlaufende Zellwand, der epibasalen Medianwand (schwarze Pfeile), unterteilt (**a – f**).

Der hypobasale Teil (**h – p**) wird durch die hypobasale Transversalwand (weiße Pfeile) sowie die hypobasalen Medianwände (schwarze Pfeile) geviertelt, wobei je zwei Zellen in jedem Viertel aufeinander folgen, wie man anhand der Anzahl der Zellkerne erkennen kann. In **g – l** ist in der oberen linken Zelle ein dunkler Einschluß (graue Pfeile) zu sehen, dessen Ursache unklar ist.

# Tafel 6



## Legende zu Tafel 7

### Fig. 1:

Zeichnungen zur Schnittserie des Embryos auf Tafel 6. In der von der epibasalen Transversalwand (in **c**: **eT**) begrenzten rechts unten liegenden Hälfte des epibasalen Abschnitts ist in **a** und **b** wieder die Scheitelzelle zu sehen, in **c** bis **f** folgt darauf eine weitere Zelle vergleichbaren Ausmaßes. Im oberen linken Teil ist wieder die senkrecht zur Transversalwand verlaufende epibasale Medianwand (in **c**: **eM**) zu erkennen.

In **f** und **g** sieht man den Übergang zwischen epibasalem und hypobasalem Teil.

Im hypobasalen Teil (**h** – **o**) sind in **h** die hypobasale Transversalwand (**hT**) und die hypobasalen Medianwände (**eT**) beschriftet. In **h** – **l** ist wieder der Einschluß im oberen linken Viertel zu sehen, der als schräg gestreifte Fläche dargestellt ist.

### Fig. 2:

Schematischer Längsschnitt durch den Embryo. Die Basalwand (**B**) trennt wieder den epibasalen Teil vom hellblau gefärbten hypobasalen Teil. Im epibasalen Teil ist die in der Abbildungsebene liegende Medianwand (**eM**) rosa eingefärbt. Die in Fig. 1 rechts unten befindliche Scheitelzelle ist hier die oberste Zelle.

**eT** = epibasale Transversalwand, **hT** = hypobasale Transversalwand, **hZn** = hypobasale Zellen

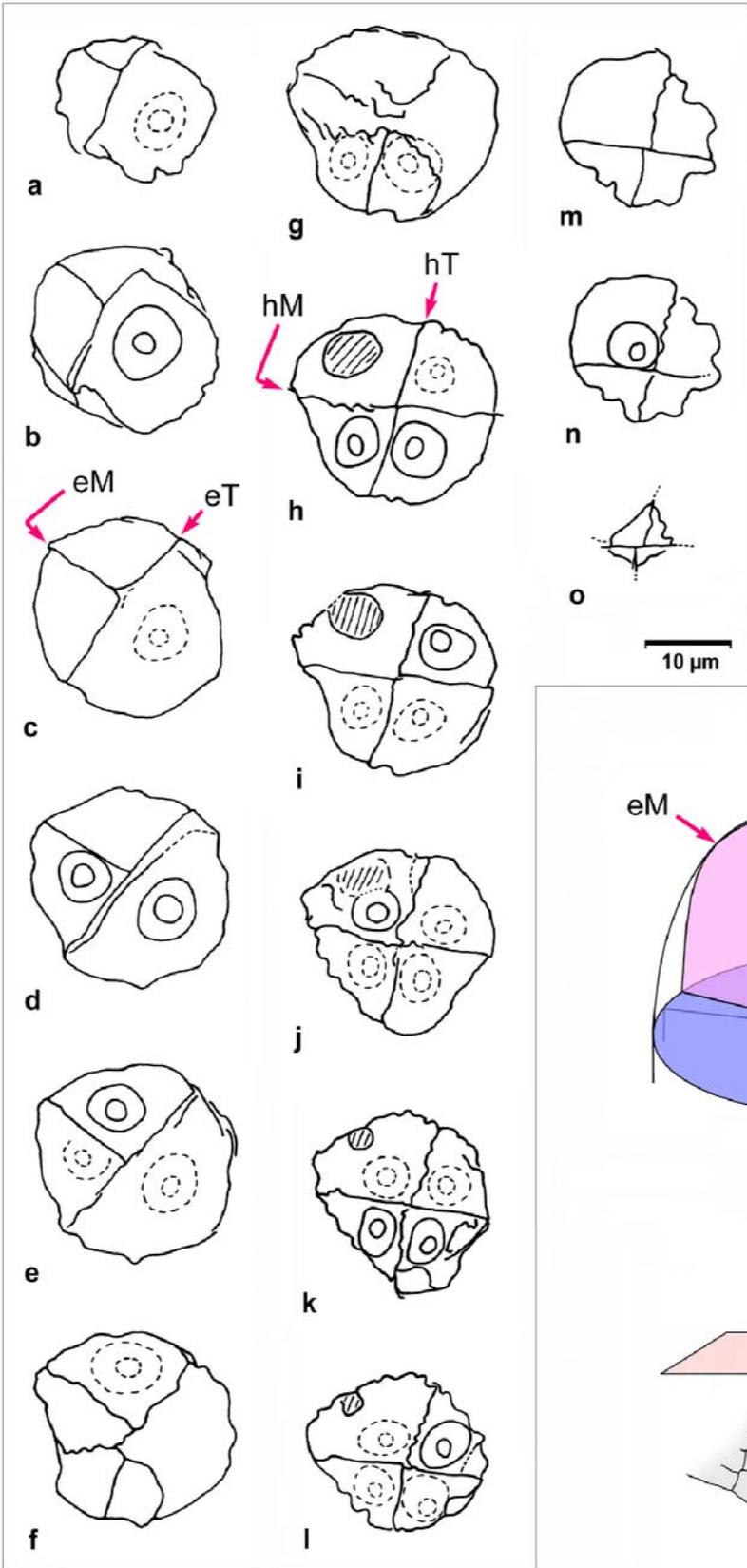
### Fig. 3:

Dreidimensionales Schema des epibasalen Teils des Embryos. Die Basalwand (**B**) ist wieder blau, die epibasale Transversalwand (**eT**) grau gefärbt. Die epibasale Medianwand (**eM**) ist wie in Fig. 2 rosa.

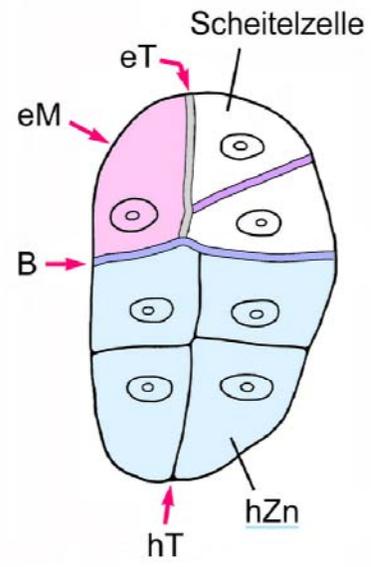
### Fig. 4:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (Querschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

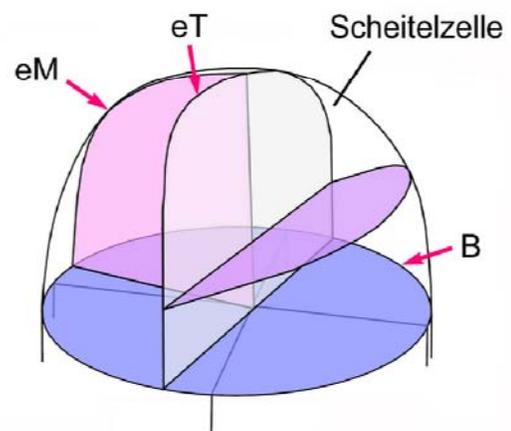
**Tafel 7**



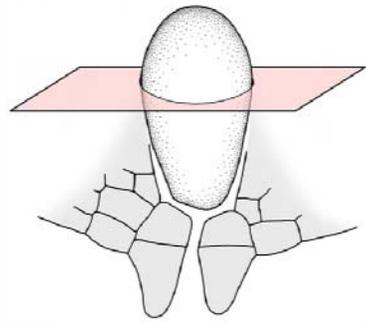
**Fig. 1**



**Fig. 2**



**Fig. 3**



**Fig. 4**

## Legende zu Tafel 8

Basalwärts fortschreitende Schnittserie durch einen Embryo, der annähernd quer geschnitten ist. Die Schnittebene ist zum „echten“ Querschnitt etwas gekippt, was sich im epibasalen Bereich am Zellwandverlauf und durch einen ausgeprägten Übergangsbereich zwischen epi- und hypobasalem Bereich bemerkbar macht.

Der Übergangsbereich erstreckt sich von **d** bis **g** und zeichnet sich dadurch aus, daß auf der linken Seite in zunehmendem Maße der hypobasale Bereich angeschnitten ist, während sich auf der rechten Seite noch der epibasale Teil befindet (siehe auch Tafel 9).

Die Zellwände des Embryos sind zum Teil ungenügend angefärbt; sie sind daher auf den Photos schlecht zu sehen (vgl. Zeichnungen in Tafel 9, Fig. 1).

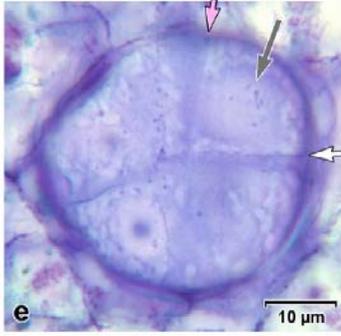
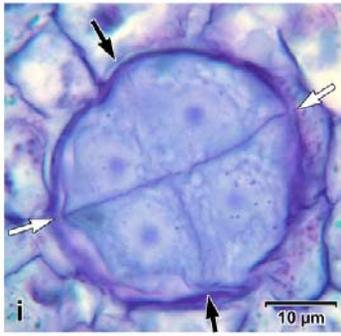
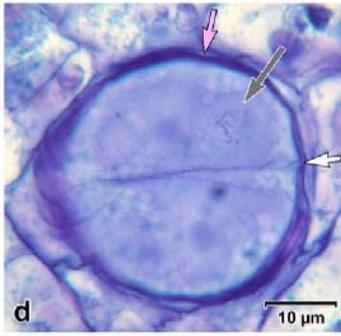
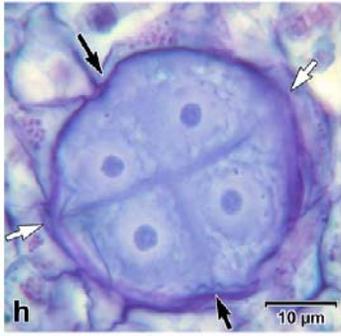
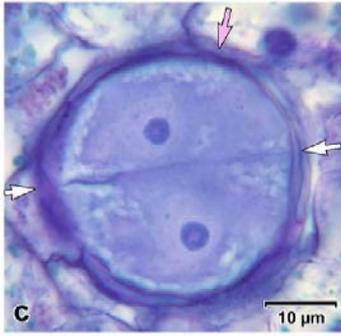
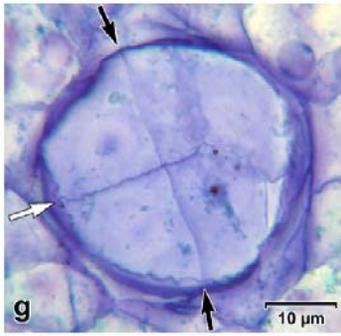
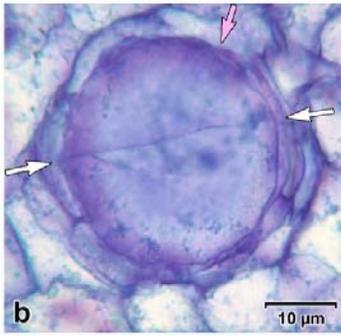
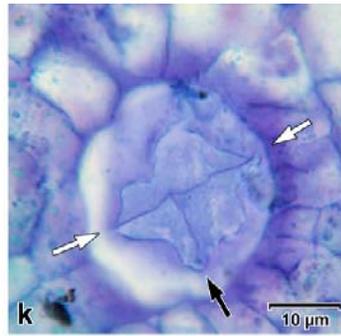
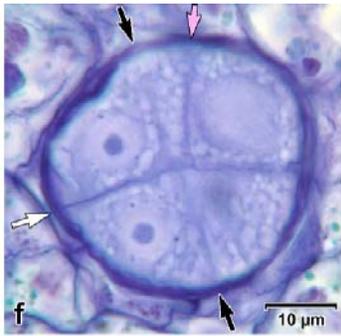
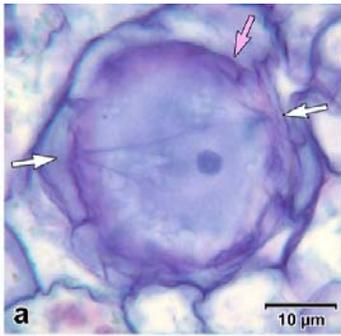
Bei diesem Embryo wird der epibasale Teil wie beim vorhergehenden Embryo durch die epibasale Transversalwand (**a – e**: weiße Pfeile) in zwei Hälften geteilt. In der unteren Hälfte grenzt die Scheitelzelle (**a – d**) an die Transversalwand und ist aufgrund der Schnittebene eher keilförmig.

Die obere Hälfte wird durch die epibasale Medianwand (**a – f**: rosa Pfeile) unterteilt.

In **d** und **e** sind zusammengezogene Chromosomen zu sehen (graue Pfeile), die sich etwa in der Abbildungsebene angesammelt haben und eine Zellteilung in dieser Ebene anzeigen (siehe auch Taf. 9, Fig. 2).

Im hypobasalen Teil (**e – g**: linke Seite, **h – k**) sind wie beim vorherigen Embryo acht Zellen vorhanden, die jeweils zu viert in ungefähr einer Ebene liegen. In **f** bis **k** deuten die weißen Pfeile auf die hypobasale Transversalwand, die schwarzen auf die hypobasalen Medianwände.

# Tafel 8



## Legende zu Tafel 9

### Fig. 1:

Zeichnungen zum Embryo auf Tafel 8.

Die Scheitelzelle grenzt in **a – d** von unten an die epibasale Transversalwand (graue Pfeile, **eT**). Unterhalb der Scheitelzelle sieht man in dieser epibasalen Hälfte die zweite der beiden vorhandenen Zellen (siehe auch Fig. 2a). Oberhalb der Transversalwand ist die epibasale Medianwand (rosa Pfeile, **eM**) zu sehen, die diese Hälfte in Längsrichtung teilt. In **d** und **e** sieht man wieder die ungefähr in Abbildungsebene zusammengezogenen Chromosomen (schwarze Pfeile), die eine Zellteilung anzeigen.

Der Übergangsbereich zwischen dem epibasalen und hypobasalen Teil erstreckt sich wiederum von **d –g**, wobei der hypobasale Anteil erst auf den linken äußeren Rand beschränkt ist und mit jeder folgenden Schnittebene weiter nach rechts fortschreitet.

In **h** bis **k** ist die für wenigzellige Embryonen charakteristische Viertelung des insgesamt 8-zelligen hypobasalen Teils durch die Transversal- (hellblaue Pfeile, **hT**) und Medianwände (orange Pfeile, **hM**) zu sehen.

### Fig. 2:

Dreidimensionale Schemata des epibasalen Teils des Embryos inklusive blau gefärbter Basalwand (**B**):

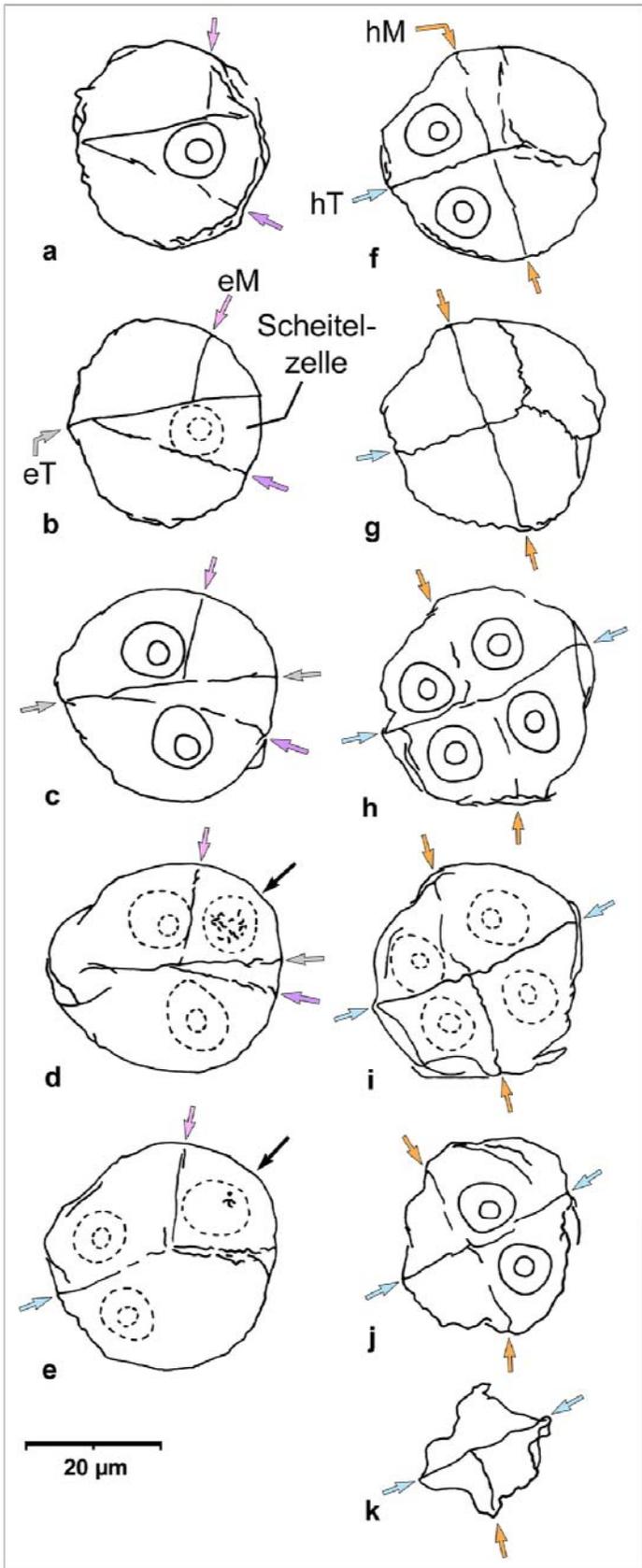
**a:** Alle Wände des epibasalen Teils sind farbig dargestellt. Die Transversalwand (**eT**) ist grau gefärbt, die Medianwand (**eM**) dahinter rosa. Lila ist die etwa quer verlaufende Zellwand, die die Scheitelzelle von der basaleren Zelle darunter trennt. Rechts im Hintergrund ist gelb die Zellwand eingefügt, die durch die in Fig. 1 dokumentierte gerade ablaufende Zellteilung entstehen wird.

**b:** Die lila Zellwand wurde hier weggelassen, um einen besseren Blick auf die hinter der Transversalwand befindlichen Zellwände zu ermöglichen.

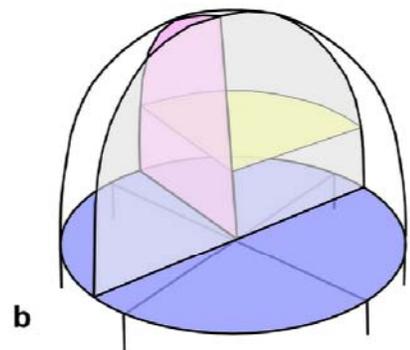
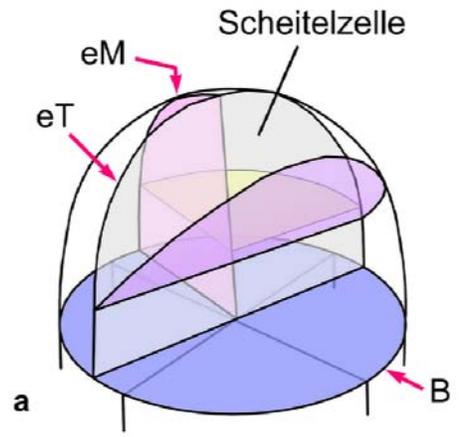
### Fig. 3:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (gekippter Querschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

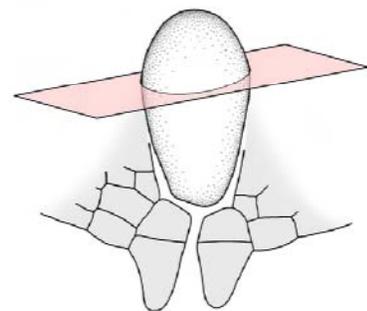
**Tafel 9**



**Fig. 1**



**Fig. 2**



**Fig. 3**

## Legende zu Tafel 10

### Fig. 1:

Mediane Längsschnittserie durch einen Embryo, der auch wieder weiter entwickelt ist als der vorhergehende der Tafeln 8 und 9.

Die Basalwand wird durch weiße Pfeile angezeigt, die epibasale Transversalwand wird nur in **b** durch einen schwarzen Pfeil oben im Bild markiert.

In der links liegenden epibasalen Hälfte sind zwei quer verlaufende Wände neu hinzugekommen (graue Pfeile), in der rechten hat sich in der ursprünglichen basaleren Zelle eine mediane Längswand gebildet. Sie wird durch die zwei Zellkerne in der basaleren Zelle angedeutet.

Im hypobasalen Bereich hat sich nichts verändert, er ist immer noch 8-zellig.

### Fig. 2:

Zeichnungen zum Embryo in Fig. 1.

Die Basalwand (**B**) wird durch blaue Pfeile markiert.

Im epibasalen Teil wird die Transversalwand (**eT**) durch hellgraue Pfeile markiert. Die neuen Querwände in der linken Hälfte sind durch gelbe Pfeile markiert. Die Scheitelzelle ist rechts von der Transversalwand im apikalen Bereich zu sehen. Die epibasalen Hälften ähneln sich stark, doch muß man beachten, daß die Scheitelzelle als einzige nicht von einer medianen Wand unterteilt wird (siehe Fig. 3).

Im hypobasalen Teil wird die hypobasale Transversalwand (**hT**) durch dunkelgraue Pfeile markiert. Die Querwände bilden die Grenze zwischen zwei Zell-Etagen, die je 4-zellig sind.

### Fig. 3:

Dreidimensionale Schemata des Embryos.

**a:** Epibasaler Teil des Embryos inklusive dunkelblau gefärbter Basalwand (**B**). Die epibasale Transversalwand (**eT**) ist wiederum (hell-)grau gefärbt, die zuerst gebildete Medianwand (**eM**) rosa.

Die neugebildeten Querwände sind in der linken Hälfte gelb, die neue Medianwand auf der rechten Seite ist hellblau gefärbt. Die linke Hälfte läßt sich nun in zwei Abschnitte unterteilen, von denen der weiter basal liegende später Bestandteil des Hypokotyls wird, der andere bildet die erste Blattanlage.

**b:** Hypobasaler Teil des Embryos, der aus zwei Etagen mit je vier Zellen besteht. Die Basalwand (**B**) ist hier nicht eingefärbt. **hT** = hypobasale Transversalwand

### Fig. 4:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (annähernd medianer Längsschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 10

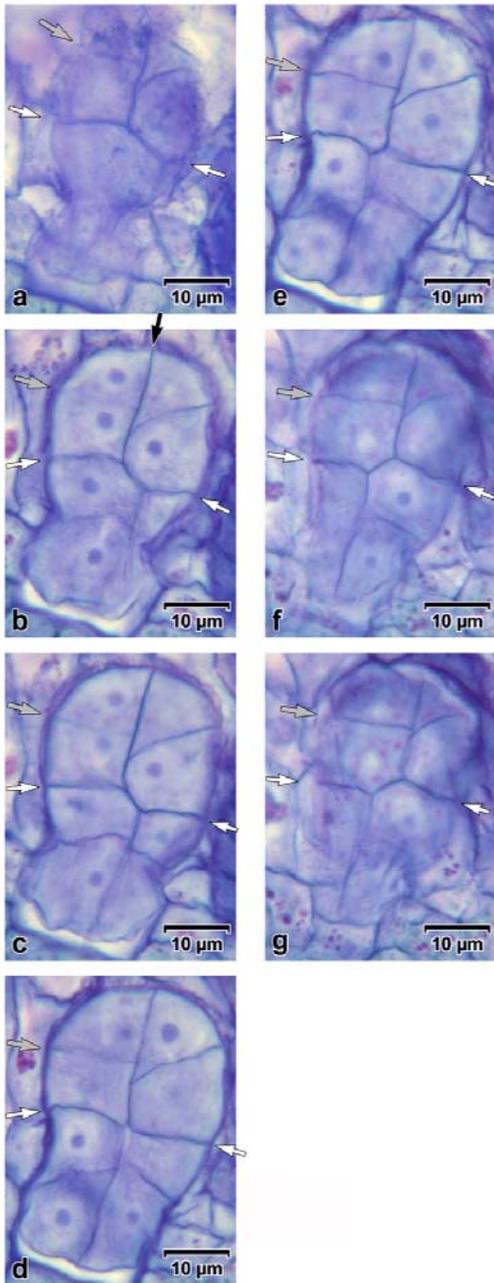


Fig. 1

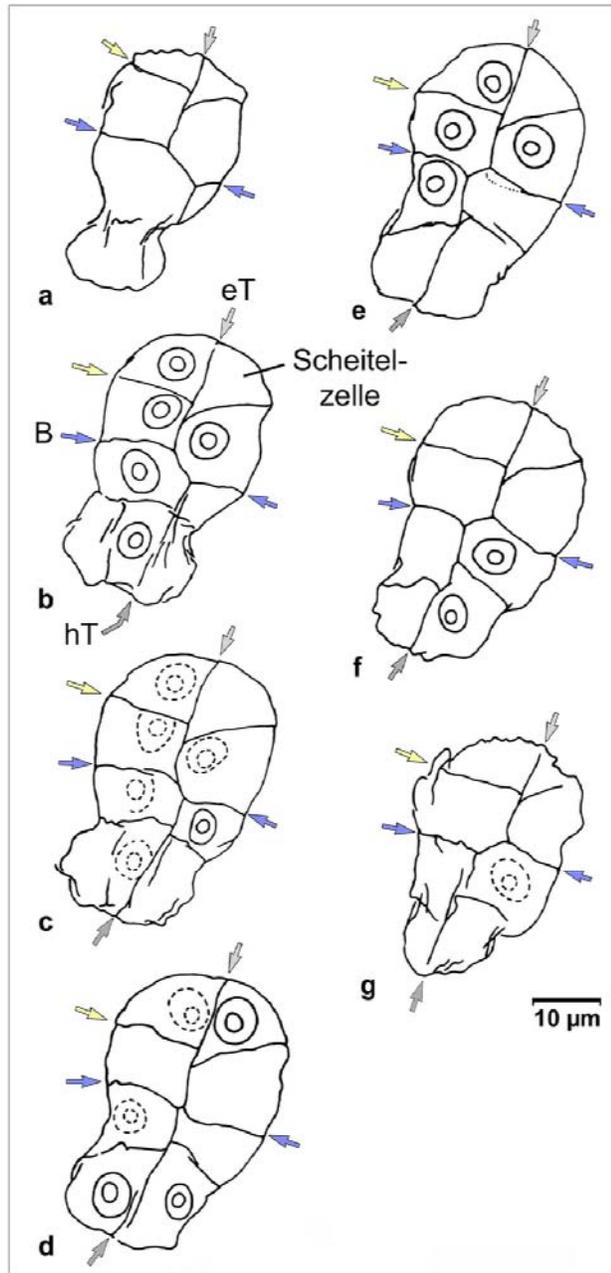


Fig. 2

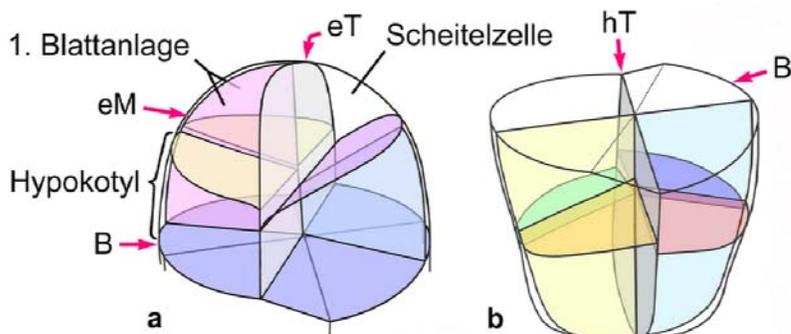


Fig. 3

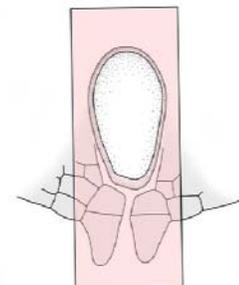


Fig. 4

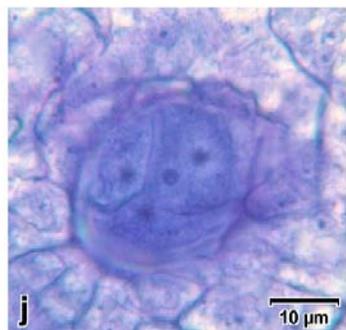
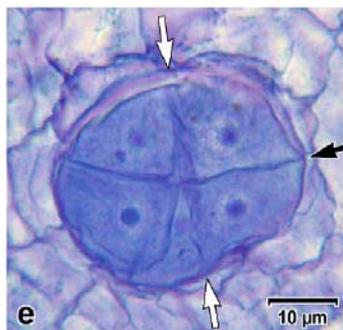
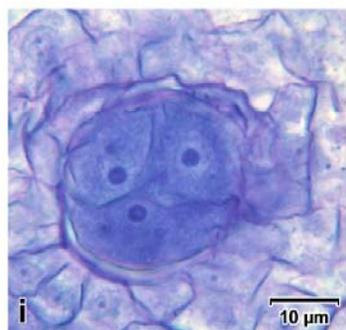
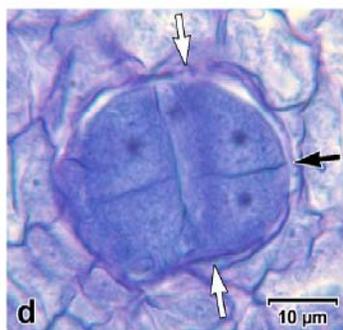
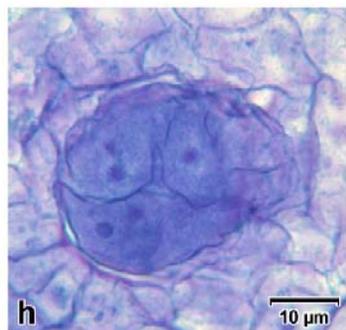
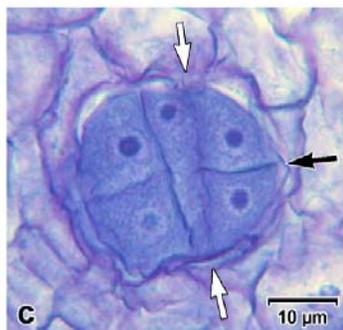
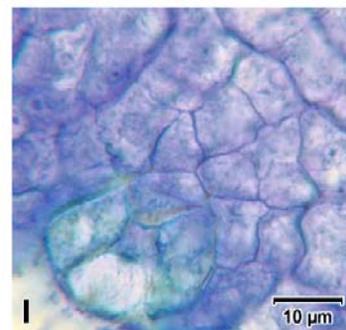
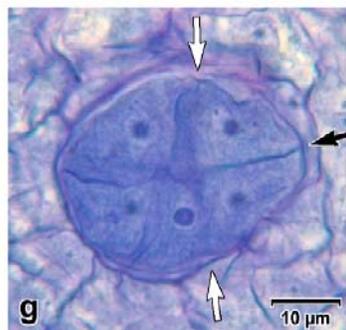
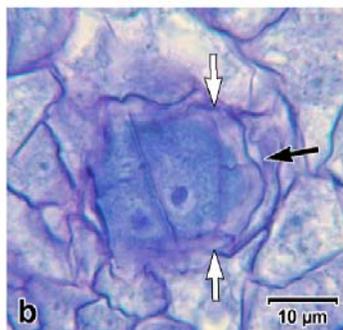
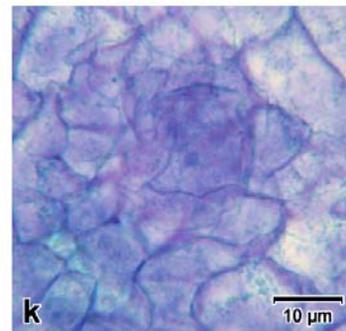
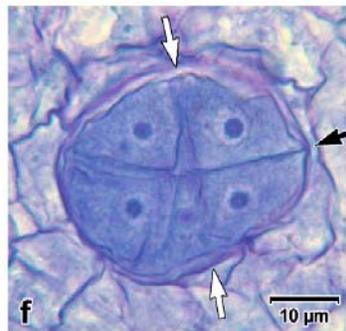
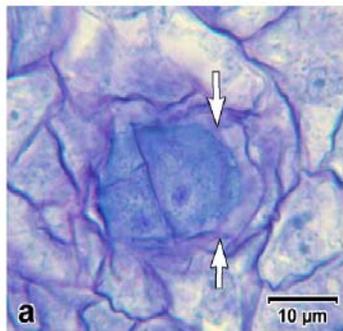
## Legende zu Tafel 11

Serie von Querschnitten durch einen Embryo. Der Embryo ist nicht genau quer getroffen, sondern die Schnittebene ist jeweils von der oberen rechten bis zur unteren linken Bildecke hin basalwärts gekippt (siehe Taf. 12, Fig. 3).

Im epibasalen Teil ist etwa in der Mitte in **a** und **b** eine Zelle zu sehen, die basalwärts in **c** und **d** von einer weiteren Zelle abgelöst wird. Diese beiden Zellen werden von zwei fast parallel von oben nach unten verlaufenden Zellwänden begrenzt (**a – d**), wobei die rechte die epibasale Transversalwand darstellt (weiße Pfeile in **a – g**). Bei den beiden Zellen handelt sich um die Abkömmlinge der im vorhergehenden Embryo (Taf. 10) beschriebenen Scheitelzelle. Sie zeigen die Anlage der Sproßspitze an, die zwischen den beiden ersten Blattanlagen gebildet wird.

Die beiden flankierenden ersten Blattanlagen, bestehen ebenfalls aus je zwei Zellen (**a – d**). Die rechts liegende Blattanlage wird von der epibasalen Medianwand (schwarzer Pfeil in **b – g**) unterteilt. Basalwärts folgen auf die Anlagen der Sproßspitze und der Blätter Zellen, die das spätere Hypokotyl bilden (**e – g**). Es handelt sich dabei in der Regel um vier Zellen, doch sind bei diesem Embryo fünf Zellen in diesem Bereich zu sehen. Die in der Bildebene unten befindliche Zelle ist, im Gegensatz zu den anderen vier Zellen, apikal sehr schmal und wird basalwärts immer breiter. Die hypobasalen Zellen zeigen bei diesem Embryo keine regelhafte Anordnung. Dies ist vermutlich auf die Schnittebene zurückzuführen, die in diesem Teil von der Querschnittsebene abweicht. Dies ist auch gut erkennbar bei den Schnitten durch den Hals des dazugehörigen Archegoniums (**k** und **l**), insbesondere bei den Halswandzellen (**l**), die in sehr unterschiedlichen Zellebenen geschnitten wurden. Die unten liegende Halswandzelle wurde etwa in der Mitte, die oben liegende am basalen Rand geschnitten.

# Tafel 11



## Legende zu Tafel 12

### Fig. 1:

Zeichnungen zu der Schnittserie auf Tafel 11.

Die beiden Zellen der Sproßspitze sind rosa gefärbt, wobei die etwas dunkler gefärbte Zelle die Scheitelzelle darstellt. Die beiden Blattanlagen sind grün gefärbt. Die epibasale Transversalwand wird durch graue Pfeile, die erste Medianwand durch rosa Pfeile markiert. Der epibasale Teil erstreckt sich von **a** bis **j**, die restlichen Zeichnungen (**k** – **o**) zeigen den hypobasalen Teil.

### Fig. 2:

Dreidimensionale Darstellungen des epibasalen Bereichs.

- a:** Wiedergabe aller Zellwände im epibasalen Teil inklusive der unten liegenden blau gefärbten Basalwand. Die Transversalwand ist grau, die erste Medianwand rosa eingefärbt. Zwischen den Blattanlagen ist die Anlage der Sproßspitze zu sehen, deren beiden Zellen durch die grüne Zellwand voneinander getrennt werden, wobei die Scheitelzelle im Vordergrund liegt.
- b:** Darstellung der Zellwände der links von der Transversalwand liegenden epibasalen Hälfte.
- c:** Darstellung der Zellwände der rechts von der Transversalwand liegenden epibasalen Hälfte.

### Fig. 3:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (gekippter Querschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 12

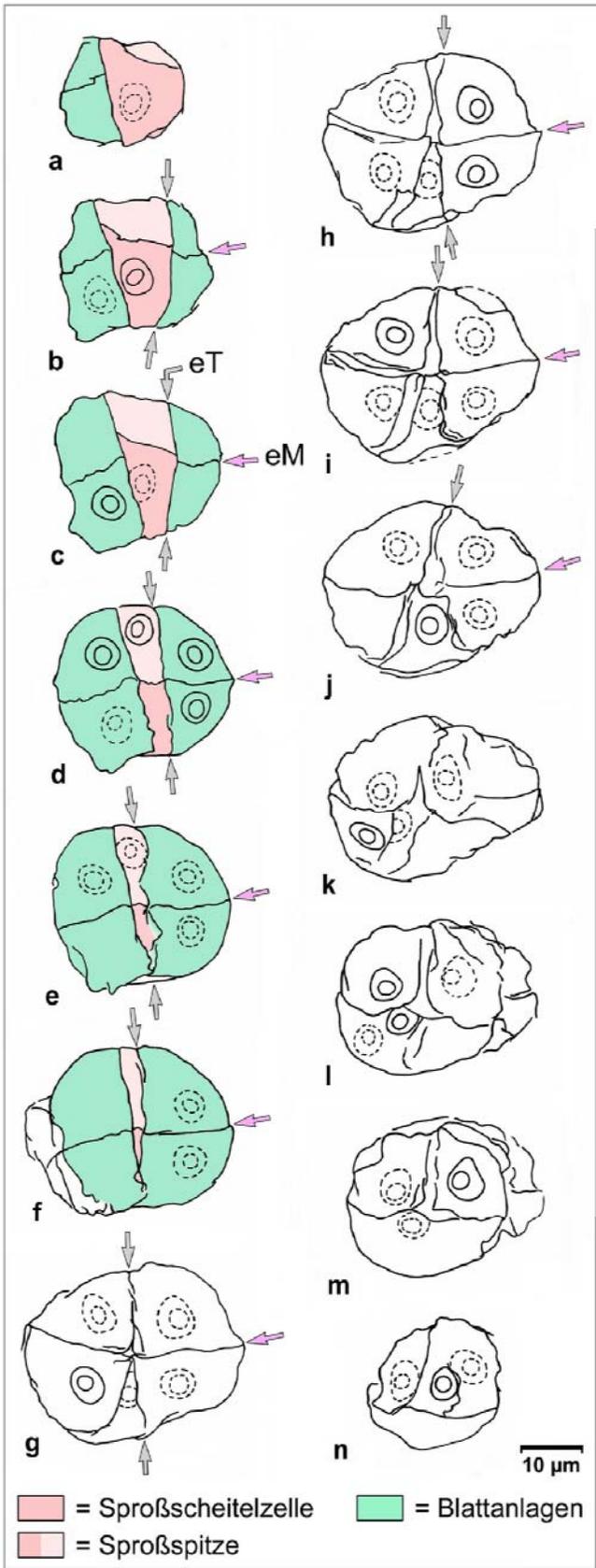


Fig. 1

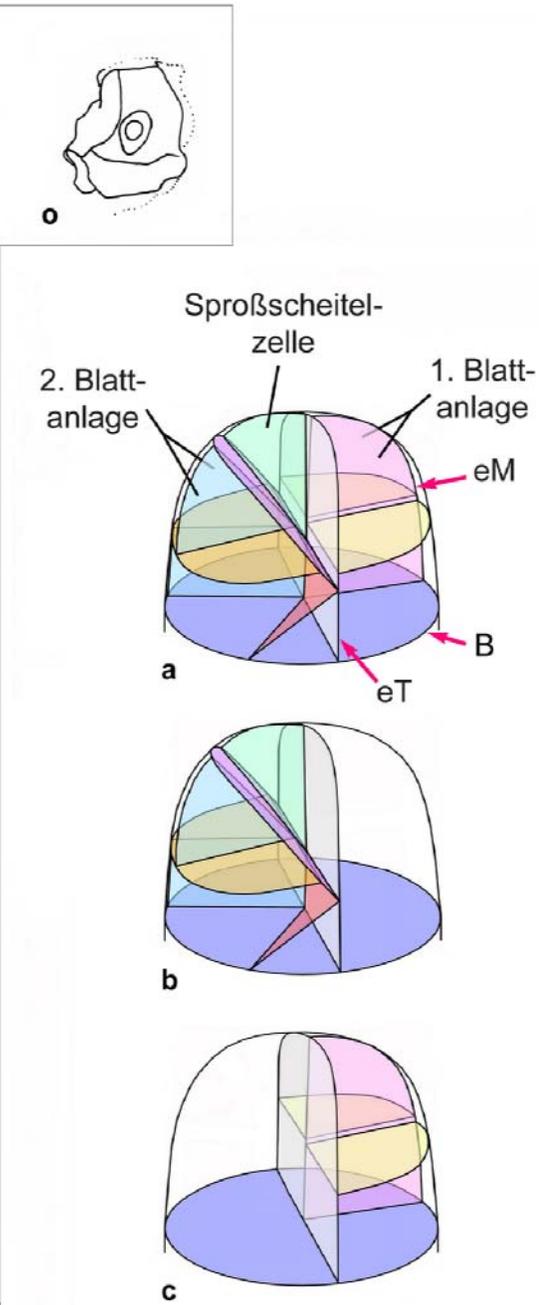


Fig. 2

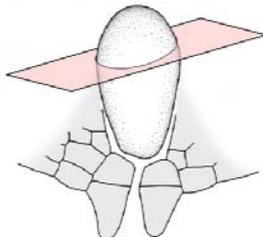


Fig. 3

## Legende zu Tafel 13

Schnittserie durch einen noch etwas weiter entwickelten, median längs geschnittenen Embryo. In **a** fehlt der erste randliche Schnitt durch den Embryo; an seiner Stelle ist ein Hohlraum zu erkennen. Die Basalwand ist in **b – h** durch weiße Pfeile markiert, darüber befindet sich der epibasale, darunter der hypobasale Teil des Embryos.

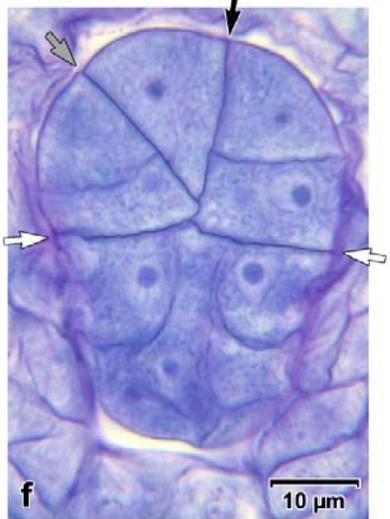
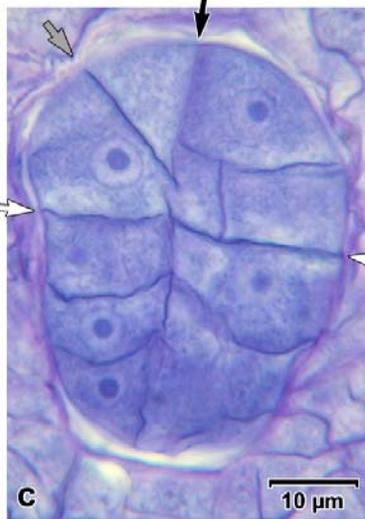
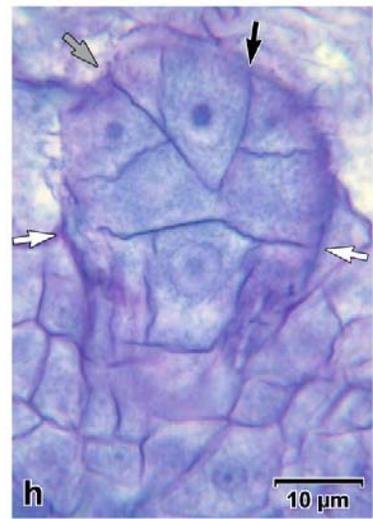
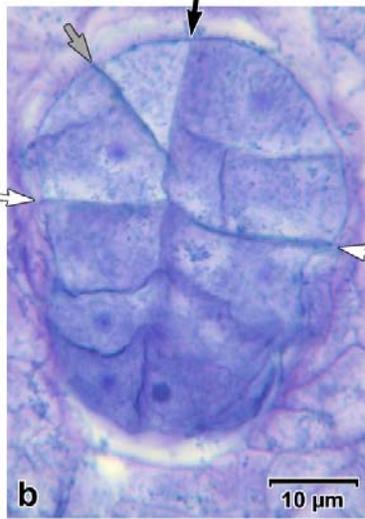
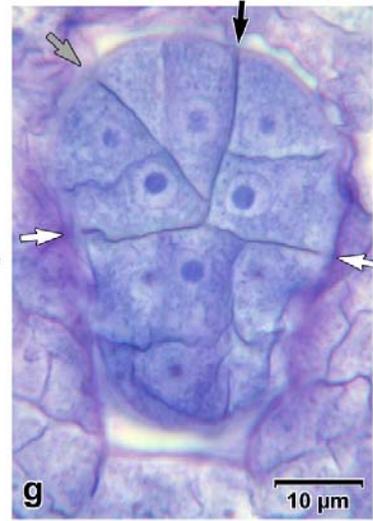
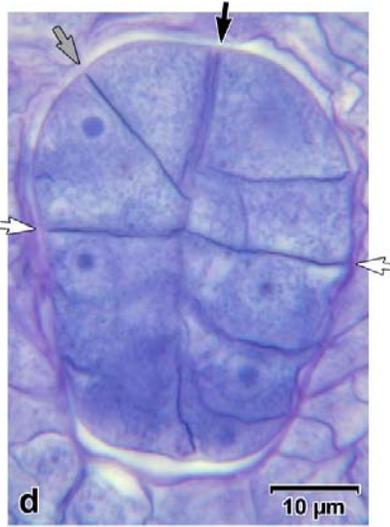
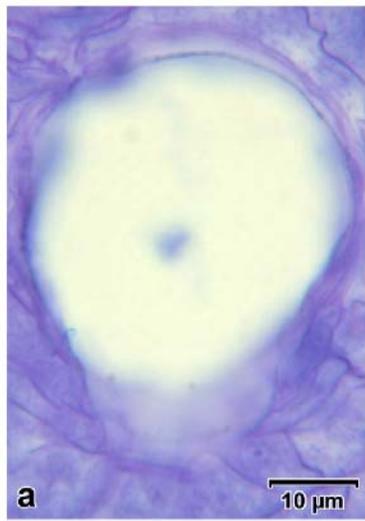
Im epibasalen Teil fällt die keilförmige Anlage der zweizelligen Sproßspitze auf. Sie wird begrenzt von der Transversalwand (schwarzer Pfeil) und einer diagonal verlaufenden Wand (grauer Pfeil), die auf die Transversalwand stößt. In **b** und **c** ist die erste dieser beiden Zellen zu sehen. In **d** ist rechts daneben die noch sehr schmale zweite Zelle zu sehen, die rechts von der Transversalwand begrenzt wird. Diese zweite Zelle dehnt sich von **e** bis **h** immer weiter aus.

Flankiert wird die Sproßspitze von den beiden zweizelligen Blattanlagen, die basalwärts von je einer fast quer verlaufenden Wand begrenzt werden.

Zwischen den Blattanlagen und der Basalwand befinden sich die Zellen des späteren Hypokotyls. In diesem Bereich ist auf der rechten Seite eine neu gebildete Zellwand zu erkennen, die längs parallel zur Transversalwand verläuft. Dies ist die einzige neu hinzugekommene Wand im epibasalen Teil im Vergleich zum zuletzt betrachteten Embryo (Taf. 11 und 12).

Im hypobasalen Teil dagegen haben sich bei diesem Embryo durch Zellteilungen inzwischen drei Zell-Etagen gebildet. Die Zellen besonders der weiter apikal befindlichen Etagen liegen dabei wie Tortenstücke um eine imaginäre zentrale Längsachse.

# Tafel 13



## Legende zu Tafel 14

### Fig. 1:

Zeichnungen des Embryos auf Tafel 13. In **a** ist wieder der von Tafel 13 bekannte Hohlraum wiedergegeben. Die gestrichelte Linie zeigt die Verengung des Hohlraums, die ein Beleg dafür ist, daß der Embryo ursprünglich hier seinen Abschluß hatte. Bei den restlichen Zeichnungen markieren die Pfeile Zellwände, wobei die Pfeilfarben mit den Farben der Zellwände in Fig. 2 übereinstimmen. Über der Basalwand (**B**) befindet sich wieder der epibasale Teil mit der Sproßspitze, die von den grauen und lila Pfeilen umgrenzt wird. Die grauen Pfeile markieren auch gleichzeitig die epibasale Transversalwand (**eT**).

Die Scheitelzelle ist in **e** beschriftet. Sie beginnt in **b**, wird bis **e** immer größer und wird dann von der rechten Seite her bis **l** immer mehr von der zweiten Zelle der Sproßspitze verdrängt.

Die beiden Blattanlagen sind in **f** beschriftet. Die zuerst angelegte erste Blattanlage wird bei allen Zeichnungen durch graue und gelbe Pfeile eingegrenzt, die später entstandene zweite Blattanlage durch lila und orange Pfeile.

Im hypobasalen Teil sieht man die drei Zellschichten gut in **b** bis **d**. Zur Mitte hin krümmen sich die ungefähr quer verlaufenden Zellwände apikalwärts.

### Fig. 2:

Dreidimensionale Schemata des epibasalen Bereichs des Embryos inklusive der blau gefärbten Basalwand.

Die eingezeichneten Zellwände haben jeweils dieselbe Farbe wie die Pfeile in Fig. 1.

**a:** Darstellung aller im epibasalen Teil befindlichen Zellwände.

**b:** Alle Zellwände, die rechts von der Transversalwand (**eT**) liegen, sind hier eingezeichnet. Die erste Medianwand (**eM**) ist rosa gefärbt. Parallel zur Transversalwand und auf der Basalwand (**B**) stehend ist hellgrün die im Vergleich zum vorherigen Embryo neu hinzugekommene Wand zu sehen.

**c:** Wiedergabe aller Zellwände links von der Transversalwand. Die Zellwände sind hier besser zu sehen als in **a**.

**d:** Hier sind wie in **c** ebenfalls alle links von der Transversalwand befindlichen Zellwände eingezeichnet, doch wurde der epibasale Teil etwa 90° gegen den Urzeigersinn um eine imaginäre zentrale Längsachse gedreht. Dadurch sind die Zellwände zum Teil besser zu erkennen.

### Fig. 3:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (medianer Längsschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 14

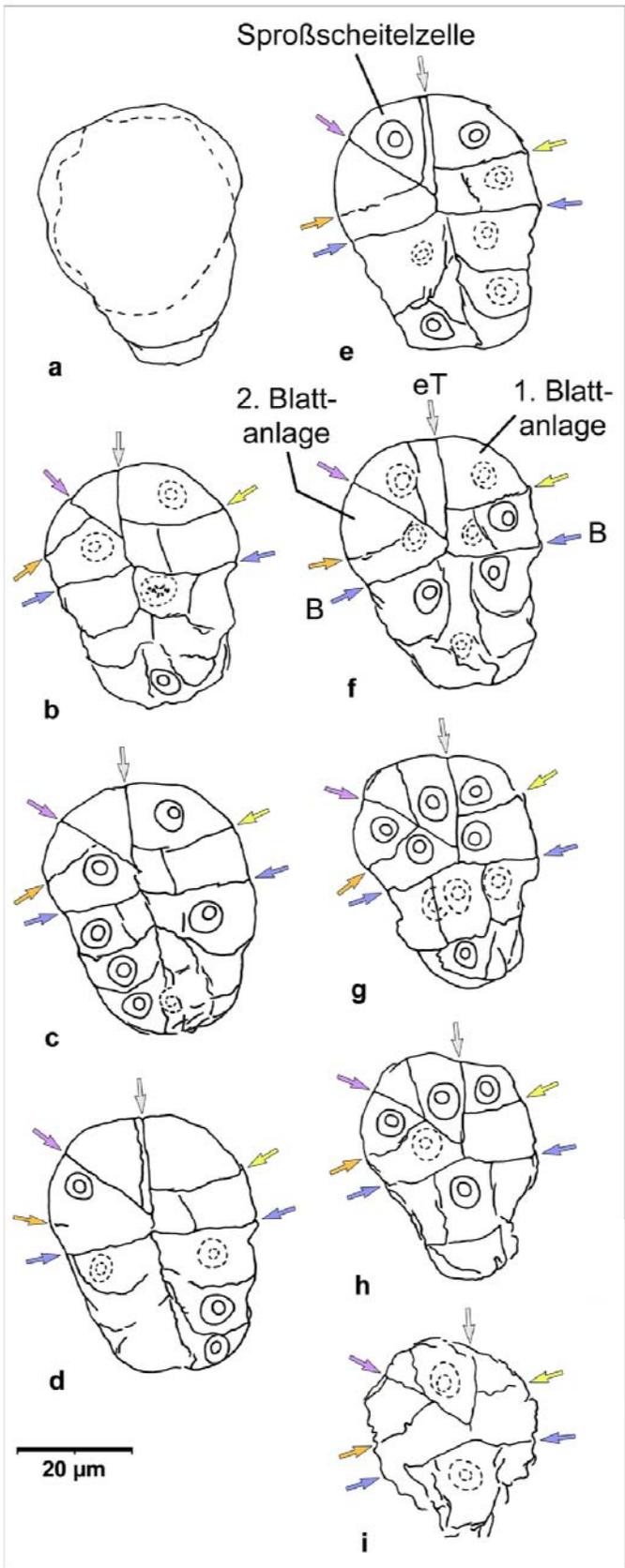


Fig. 1

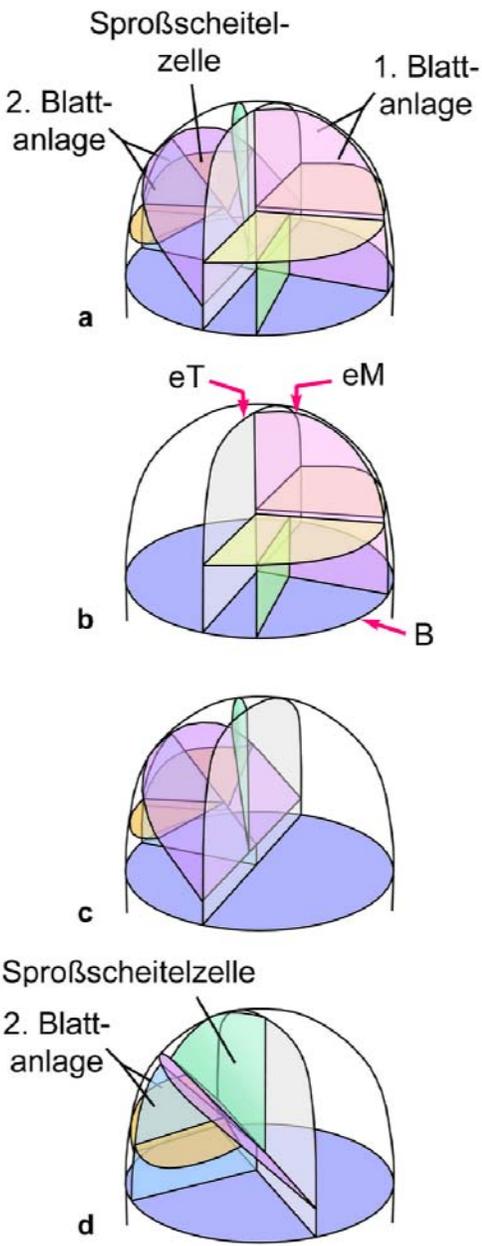


Fig. 2

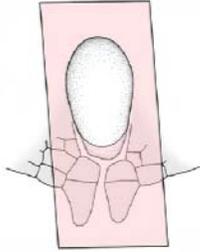


Fig. 3

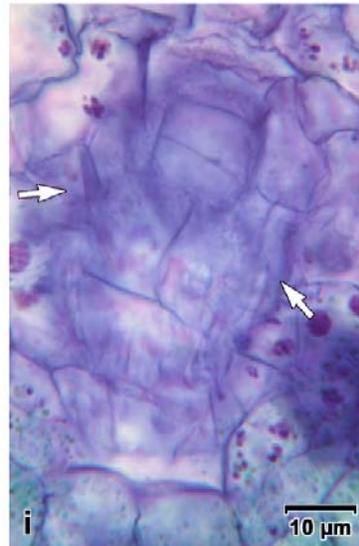
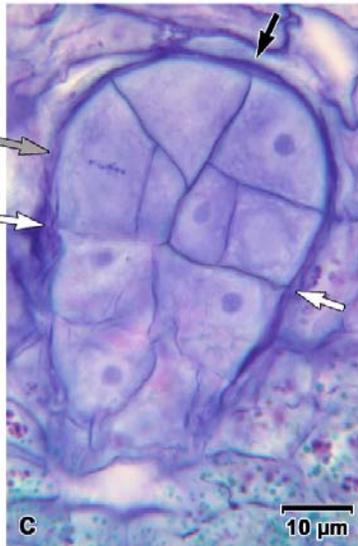
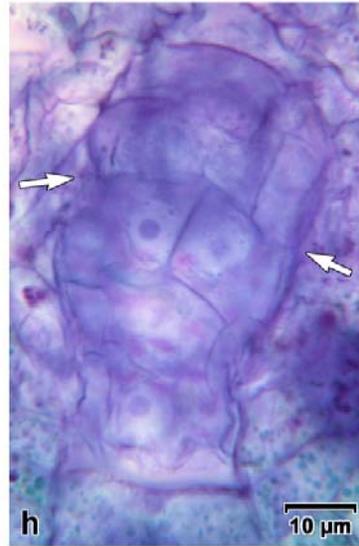
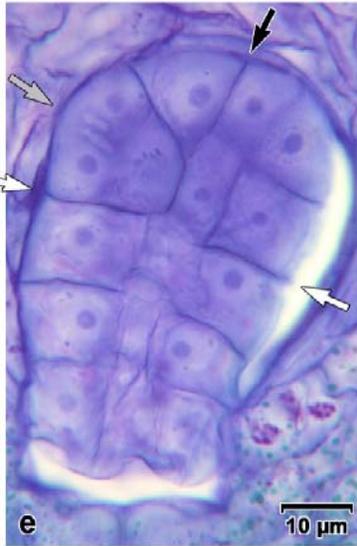
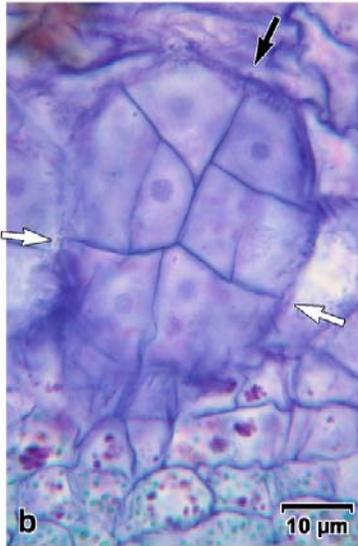
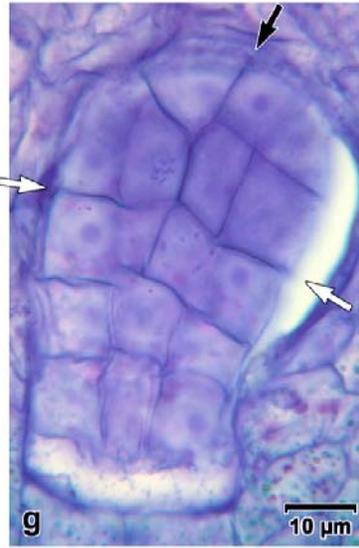
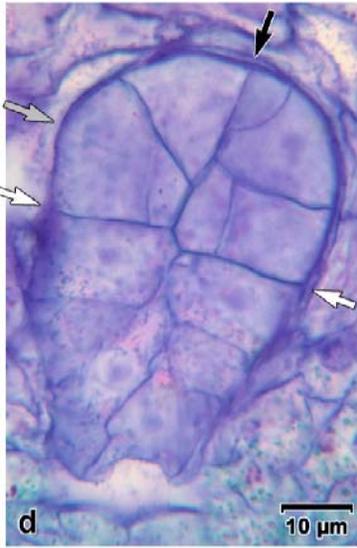
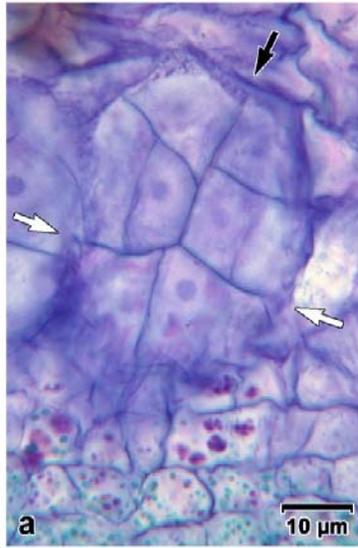
## Legende zu Tafel 15

Mediane Längsschnitt-Serie durch einen Embryo, der etwas weiter entwickelt ist als der vorhergehende.

Die weißen Pfeile markieren wieder die Basalwand, die schwarzen die epibasale Transversalwand. Die oben liegende keilförmige Anlage der Sproßspitze ist links neben der Transversalwand zu sehen. Sie wird rechts von der ersten Blattanlage flankiert, die basalwärts von der obersten Querwand begrenzt wird. Basalwärts folgen die Hypokotyl bildenden Zellen.

Die zweite Blattanlage befindet sich gerade in der Entstehung; sie wird aus den links am Rand befindlichen länglichen Zellen gebildet (siehe auch Taf. 16, Fig. 2d). Eine dieser Zellen ist in **c** zu sehen; sie teilt sich gerade. Die Chromosomen haben sich zusammengezogen und liegen parallel zur Basalwand angeordnet. In dieser Ebene wird später auch die trennende Zellwand gebildet. Etwas weiter ist eine vergleichbare Zellteilung in der benachbarten randlichen Zelle (**d – g**) zu sehen. Hier haben sich schon zwei neue Zellkerne gebildet (**e** und **f**), die Zellwand ist jedoch nur stellenweise vorhanden. In **d** kann man sie als sehr dünne, feine Linie erkennen (grauer Pfeil), in **e** und **f** sieht man die Zellwand kaum, doch sieht man die sie oben und unten umgebenden Golgi-Vesikel (graue Pfeile). Die bei den beschriebenen Zellteilungen apikal entstehenden Zellen bilden die zweite Blattanlage, die jeweils basalen Zellen sind dem späteren Hypokotyl zuzurechnen (siehe auch Taf. 16, Fig. 2a). Dem Hypokotyl gehören auch die mittig anschließenden Zellen an, von denen auch eine in Teilung begriffen ist, wie man an den zusammengezogenen Chromosomen erkennen kann (**e – g**). Im hypobasalen Teil sind bei diesem Embryo ebenfalls drei Zell-Etagen vorhanden, die in **e – g** gut zu erkennen sind.

Tafel 15



## Legende zu Tafel 16

### Fig. 1:

Zeichnungen zu dem auf Tafel 15 dargestellten Embryo.

Die mit blauen Pfeilen markierte Basalwand trennt den oben befindlichen epibasalen vom unten liegenden hypobasalen Teil des Embryos. Im epibasalen Teil ist links von der Transversalwand (graue Pfeile) wieder die keilförmige Sproßspitze zu sehen, die in **f** beschriftet ist. Sie ist zweizellig, doch kann bei diesem Embryo nicht festgestellt werden, welche der beiden Zellen die Scheitelzelle ist. Rechts von der Transversalwand schließt sich die erste Blattanlage an, die nach unten durch eine Querwand (gelbe Pfeile) von den das Hypokotyl bildenden Zellen getrennt wird.

Links von der Sproßspitze ist der Bereich zu sehen, der sich gerade in die zweite Blattanlage und die Hypokotylanlage aufteilt. Dieser Bereich wird von den lila und blauen Pfeilen begrenzt. Die von **a** bis **i** aufeinanderfolgenden randlichen Zellen dieses Bereichs sind gerade in Teilung begriffen. Bei der ersten in **a – c** zu sehenden Zelle haben sich die Chromosomen in der Äquatorialebene angeordnet und deuten somit die bevorstehende Zellwandbildung in Querrichtung an (oranjer Pfeil in **c**). Diese Zellwand wird dann die apikal liegende zweite Blattanlage von der basalen Zelle der Hypokotylanlage trennen. Gleiches gilt für die zweite randliche Zelle in **d – g**. Hier hat die Bildung der neuen Zellwand jedoch schon begonnen, sie ist in **d** am besten zu erkennen (oranjer Pfeil). In **e** und **f** sind dagegen Golgi-Vesikel zu sehen (oranjer Pfeile), die an der Zellwandbildung beteiligt sind. Neben diesen randlichen Zellen liegen zur Mitte hin und von einer Längswand getrennt zwei weitere Zellen, die ebenfalls dem Hypokotyl zuzurechnen sind. Eine dieser Zellen befindet sich ebenfalls in Teilung, doch haben sich die zusammengezogenen Chromosomen hier in der Abbildungsebene angeordnet (**e – f**).

Im hypobasalen Teil fallen wieder die drei Zell-Etagen auf, die in **e – g** besonders gut zu erkennen sind.

### Fig. 2:

Dreidimensionale Darstellungen des epibasalen Teils des Embryos inklusive der Basalwand (blau).

- a:** Alle Zellwände des epibasalen Teils sind in diesem Schema wiedergegeben. Die Zellwände, die die zweite Blattanlage vom späteren Hypokotyl trennen werden sind hier schon als orange Wände eingefügt (siehe auch **c** und **d**).
- b:** Darstellung aller rechts von der Transversalwand (**eT**) befindlichen Zellwände. Die erste Medianwand (**eM**) ist wieder rosa gefärbt. Zwischen der Basalwand (**B**) und den dazu parallelen gelben Wänden befindet die Anlage des Hypokotyls, apikalwärts folgt die erste Blattanlage.
- c:** Darstellung aller links von der Transversalwand befindlichen Zellen. Von der grauen Transversalwand und der lila gefärbten Wand begrenzt ist die Sproßspitze zu sehen, basalwärts schließen sich die zweite Blattanlage und die Anlage des Hypokotyls an.
- d:** Diese Ansicht zeigt dieselben Zellwände wie **c**, doch wurde der epibasale Teil des Embryos um etwa 90° um eine imaginäre zentrale Längsachse gegen den Urzeigersinn gedreht, um einen besseren Blick auf die zweite Blattanlage sowie die Hypokotyl-Anlage zu ermöglichen. Die zweite Blattanlage grenzt oben an die Sproßspitze (lila Wand), ansonsten wird sie an zwei Seiten von der Hypokotylanlage umgeben. Die Grenze nach unten stellen die orangen Wände dar, zur Transversalwand hin wird sie durch die roten Zellwände begrenzt.

### Fig. 3:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (annähernd medianer Längsschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 16

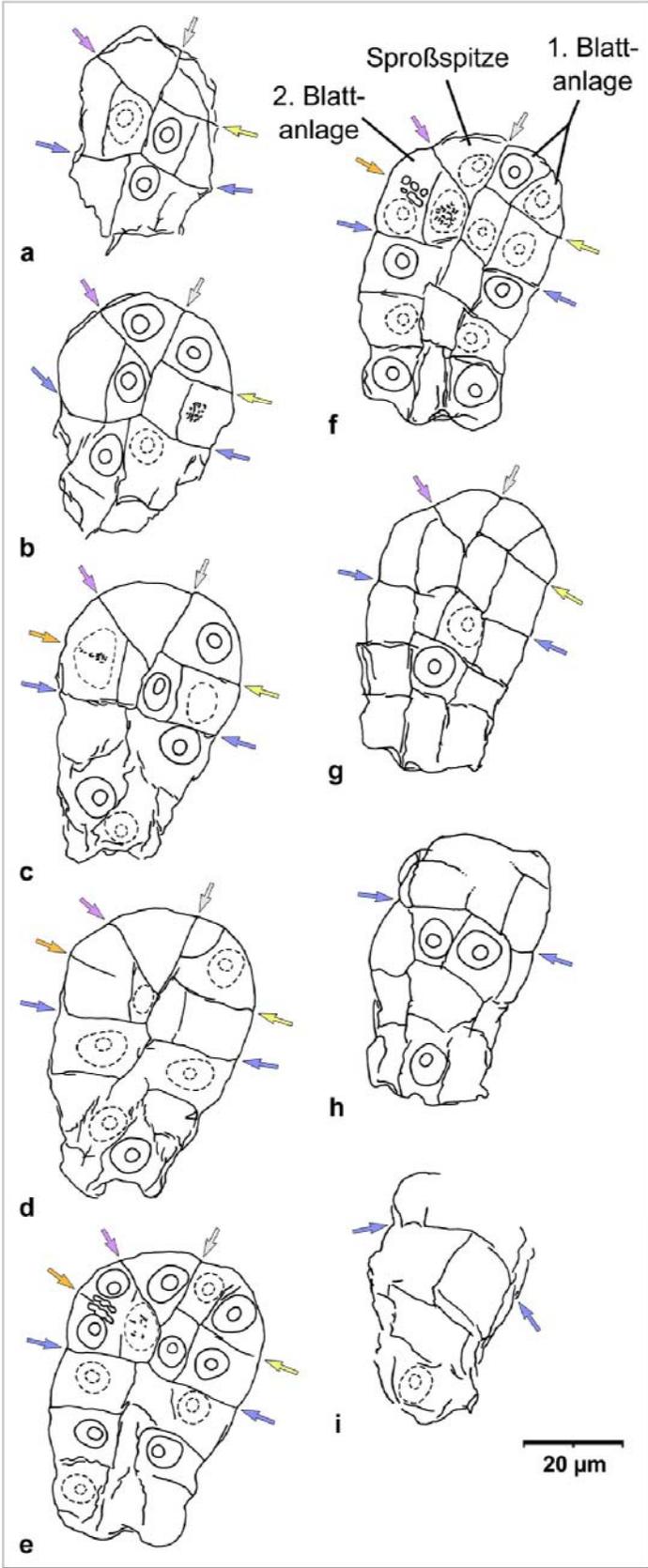


Fig. 1

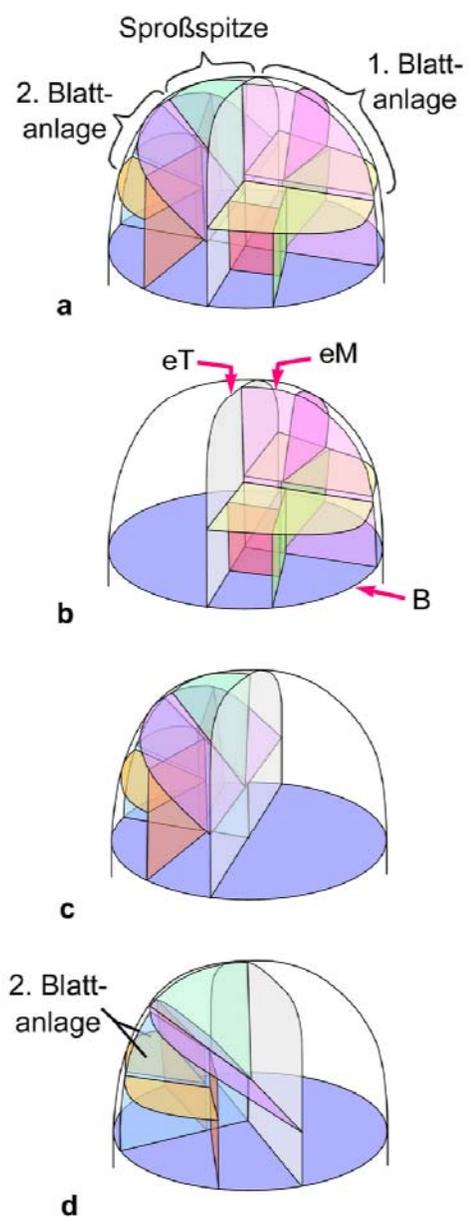


Fig. 2

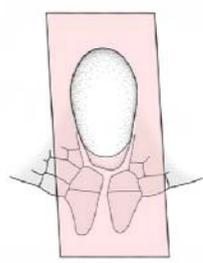


Fig. 3

## Legende zu Tafel 17

Schnittserie durch einen quer geschnittenen Embryo. Im apikalen Bereich ist der Embryo annähernd quer getroffen, im basalen Teil ist der Embryo aber aufgrund einer leichten Krümmung nicht mehr quer geschnitten.

In **a** bis **f** ist die Sproßspitze zu sehen. Sie wird von etwa parallel verlaufenden Zellwänden begrenzt (schwarze Pfeile). Flankiert wird die Sproßspitze von den beiden Blattanlagen, wobei man bei diesem Embryo nicht erkennen kann, welche die erste und welche die zweite Blattanlage ist.

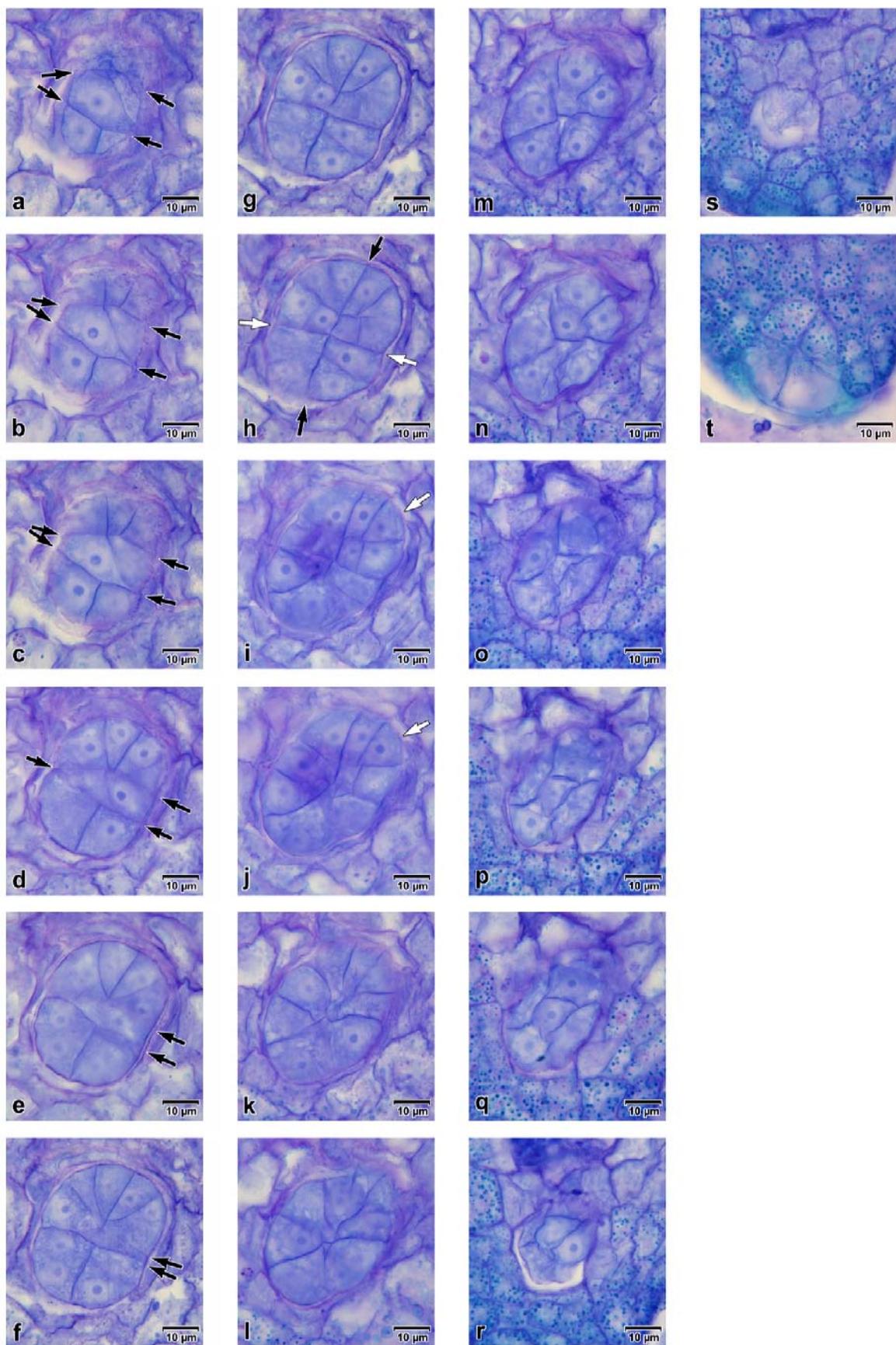
Den Blattanlagen und der Sproßspitze folgen basal die Zellen des Hypokotyls. In **f** bis **h** ist rechts oben noch eine Blattanlage sowie die Sproßspitze angeschnitten, wogegen links unten schon das Hypokotyl getroffen ist.

In **i** und **j** ist der Übergang zum hypobasalen Teil des Embryos zu sehen. Rechts oben ist hier noch das Hypokotyl zu sehen, während links unten schon der hypobasale Teil angeschnitten wurde. Im Hypokotyl fällt auf, daß der Embryo im Querschnitt durch die epibasale Transversalwand (**h**: weiße Pfeile) und mediane Zellwände (**h**: schwarze Pfeile) geviertelt wird, wobei die beiden hier oben befindlichen Viertel beide weiter entwickelt sind als die unteren beiden.

Im Hypokotyl, das sich in **i** und **j** von oben etwa bis zur Mitte des Embryos erstreckt, sieht man rechts eine keilförmige Zelle (weiße Pfeile). Man könnte zu diesem Zeitpunkt vermuten, daß es sich um eine Scheitelzelle handelt, die für die Fußbildung verantwortlich ist. Solche keilförmigen Zellen bilden sich etwas später in der Entwicklung jedoch in allen Vierteln des Hypokotyls. Es handelt sich also um eine von mehreren keilförmigen Zellen, die typischerweise im Hypokotyl gebildet werden.

Im hypobasalen Teil des Embryos fällt in **k** bis **m** die tortenstückförmige Anordnung der Zellen auf, die schon in Tafel 13 beschrieben wurde. Basalwärts (**n** – **r**) löst sich diese Anordnung auf. Die ursprüngliche Vierteltung im hypobasalen Teil (siehe Taf. 9) hat sich mittlerweile aufgelöst.

# Tafel 17



## Legende zu Tafel 18

### Fig. 1:

Zeichnungen zu der Schnittserie des Embryos auf Tafel 17.

Die Sproßspitze (**a – f**) ist hell- und dunkelrosa gefärbt, wobei die dunkelrosa Zelle die Scheitelzelle darstellt. Sie wird umgeben von den beiden Blattanlagen, die grün gefärbt sind.

Hellgrün (**e** und **f**) ist der Übergangsbereich zwischen der jeweiligen Blattanlage und dem basalwärts folgenden Hypokotyl (ungefärbt). Im Bereich des Hypokotyls kann man die epibasale Transversalwand gut erkennen (**eT**). Im apikalen Blatt- und Sproßspitzenbereich kann man jedoch nicht genau sagen, welche der beiden parallelen Wände, die die Sproßspitze zu den Blattanlagen hin begrenzen, die Transversalwand darstellt. In **h** und **i** kann man wieder die keilförmige Zelle sehen (schwarze Pfeile).

Der hypobasale Teil des Embryos ist im Übergangsbereich (**h – j**) hellblau, sonst dunkler (**k – r**) blau gefärbt. In **j – l** ist wieder die tortenstückförmige Zellanordnung zu sehen, die sich von **m – r** zunehmend auflöst.

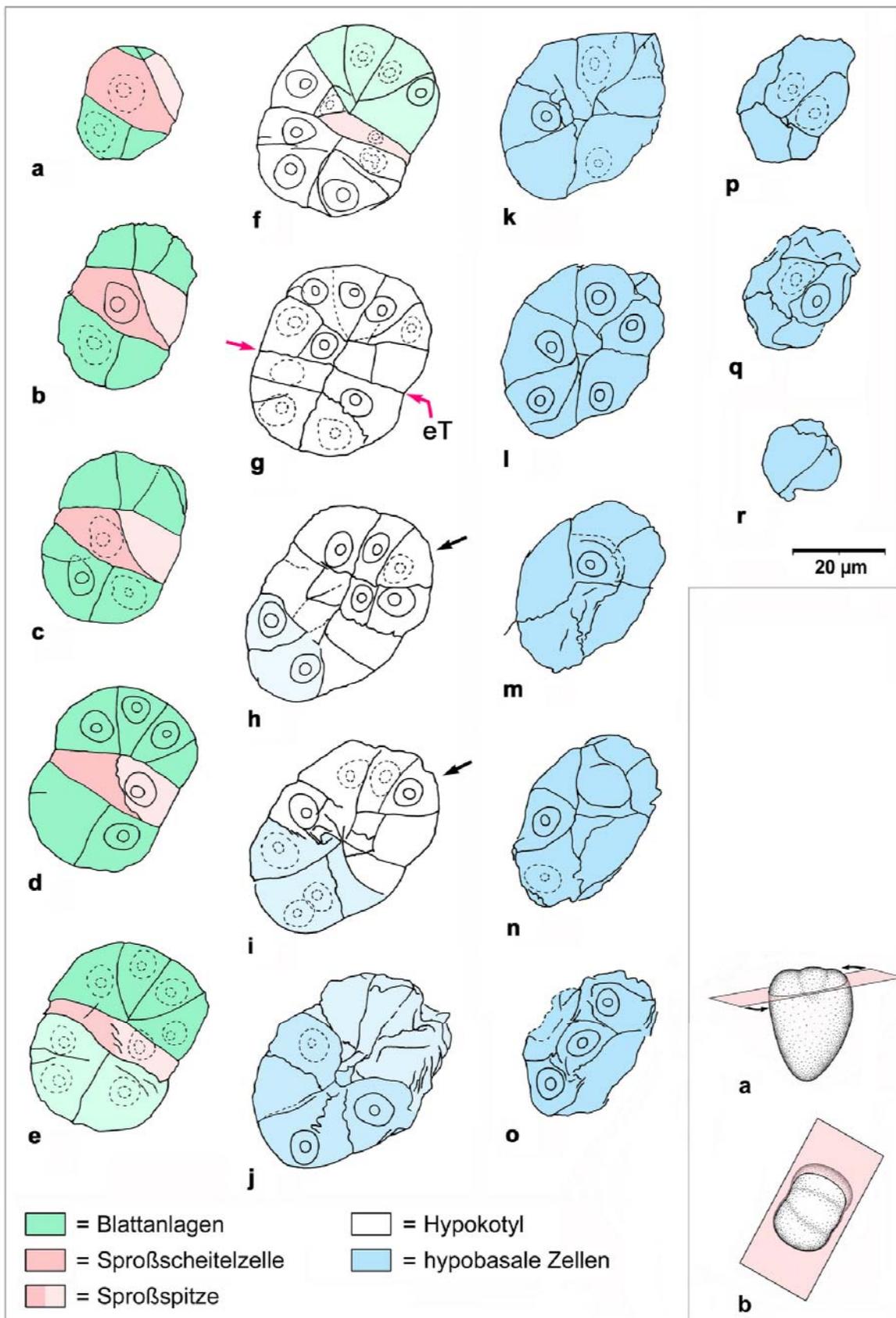
### Fig. 2:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (annähernd quer verlaufender Schnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

**a:** Längsansicht des Embryos; die Mediane liegt in der Abbildungsebene. Die Pfeile zeigen an, in welche Richtung **b** im Vergleich zu **a** gedreht wurde.

**b:** Aufsicht auf den apikalen Teil des Embryos. Der Embryo wurde soweit um seine Längsachse gedreht, daß er in derselben Richtung orientiert ist wie die Zeichnungen in Fig. 1.

# Tafel 18



**Fig. 1**

**Fig. 2**

## Legende zu Tafel 19

Serie von Querschnitten durch einen Embryo, der deutlich weiter entwickelt bzw. vielzelliger ist als der vorhergehende (Taf. 17 und 18).

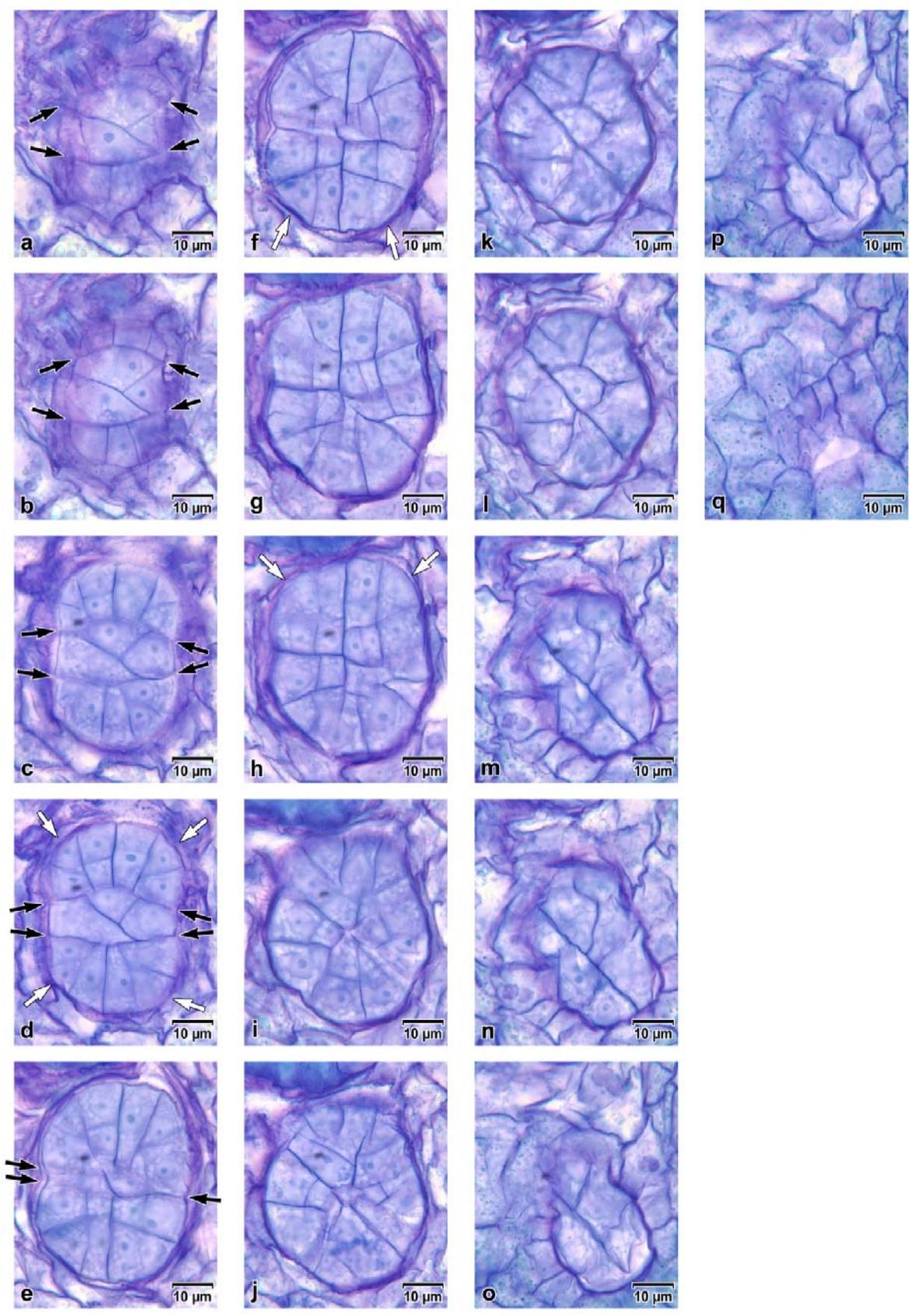
Mittig ist in **a – f** die Sproßspitze zu sehen, die oben und unten von den beiden ersten Blattanlagen umgeben ist. Sie wird durch zwei Wände (schwarze Pfeile) von den Blattanlagen abgegrenzt, die der Sproßspitze im Querschnitt eine linsenförmige Gestalt geben.

In **e** und **f** ist der Übergang zum Hypokotyl zu sehen. Das Hypokotyl ist in der unteren Hälfte des Embryos zu sehen, während oben noch durch eine Blattanlage geschnitten wurde.

Das Hypokotyl zeigt wieder die für diesen Bereich charakteristische Viertelung (**f – h**). Auffällig sind bei diesem Embryo die keilförmigen Zellen (weiße Pfeile), die in jedem Viertel des Hypokotyls vorkommen sowie in den Blattanlagen zu finden sind.

In **g – j** wird das Hypokotyl fortschreitend von unten nach oben vom hypobasalen Teil des Embryos abgelöst. In **g** sind nur die untersten, am Rand befindlichen Zellen dem hypobasalen Teil zuzuordnen, in **j** gehören alle bis auf die obersten randlichen Zellen dem Hypobasal an. Die für den hypobasalen Teil bislang typische tortenstückförmige Anordnung der Zellen ist bei diesem Embryo nur noch undeutlich zu erkennen. Basalwärts hat der hypobasale Teil eher eine ellipische Form. Sie resultiert aus der Krümmung des Embryos in diesem Teil, die zu Schrägschnitten führt.

# Tafel 19



## Legende zu Tafel 20

### Fig. 1:

Zeichnungen des epibasalen Teils des Embryos auf Tafel 19.

Die Sproßspitze ist rosa, die flankierenden Blattanlagen grün gefärbt.

Die Scheitelzelle der Sproßspitze kann nicht genau bestimmt werden, es könnte in **a - c** die große dreieckige Zelle unten rechts oder die kleinere mittlere Zelle oben sein.

Im Übergangsbereich zum Hypokotyl ist die Färbung heller (**h - k**), da hier die Grenze zwischen den Zellen der Blattanlagen bzw. des Hypokotyls (ungefärbt) nicht immer genau gezogen werden kann. Der in **l** unten beginnende hypobasale Teil des Embryos ist hellblau gefärbt.

Die Zeichnungen zeigen auch wieder die keilförmigen Zellen (schwarze Pfeile), die in den Blattanlagen (**d, f** und **i**) und dem Hypokotyl (**h, k** und **l**) vorkommen.

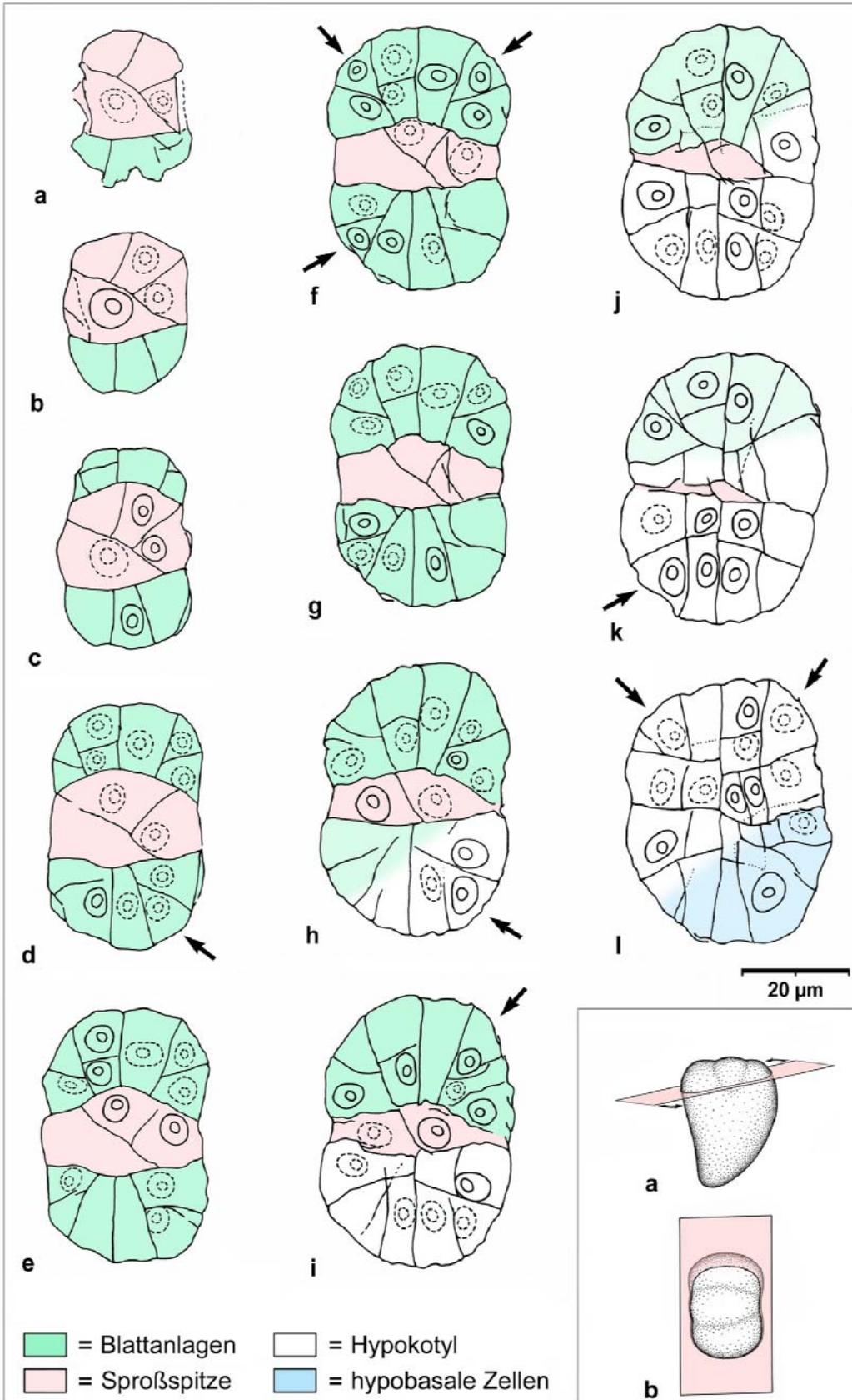
### Fig. 2:

Schematische Darstellungen der Schnittrichtung (annähernd quer verlaufender Schnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

**a:** Längsansicht des Embryos; die Mediane liegt in der Abbildungsebene.

**b:** Aufsicht auf den apikalen Teil des Embryos. Der Embryo wurde soweit um seine Längsachse gedreht, bis er in derselben Richtung orientiert ist wie die Zeichnungen in Fig. 1.

# Tafel 20



**Fig. 1**

**Fig. 2**

## Legende zu Tafel 21

Der Medianen angenäherte Längsschnitte durch einen Embryo, der jetzt schon ansatzweise die später typische Krümmung zeigt.

Die Basalwand wird durch weiße, die epibasale Transversalwand durch schwarze Pfeile markiert. Im epibasalen Teil ist rechts von der Transversalwand apikal die Sproßspitze zu sehen, die von spitz nach unten zusammenlaufenden Zellwänden begrenzt wird. In **g** sind diese Wände durch einen schwarzen und einen roten Pfeil markiert. Die Sproßspitze wird seitlich von den ersten beiden Blattanlagen flankiert, basal schließt sich das Hypokotyl an. Die Blattanlagen werden vom Hypokotyl durch Zellwände abgegrenzt, die in **g** durch graue Pfeile markiert sind.

Der Verlauf der Basalwand zeigt, daß der gesamte epibasale Teil zur Embryobasis gekippt steht.

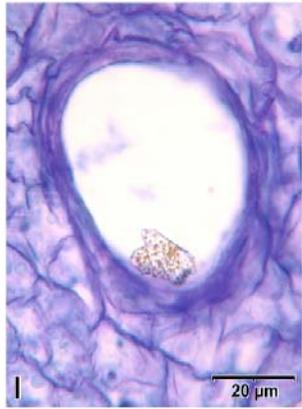
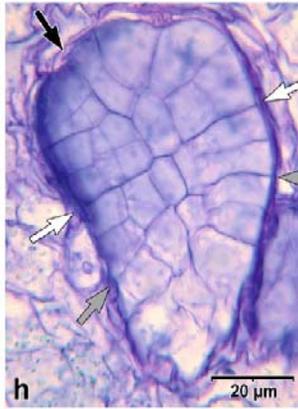
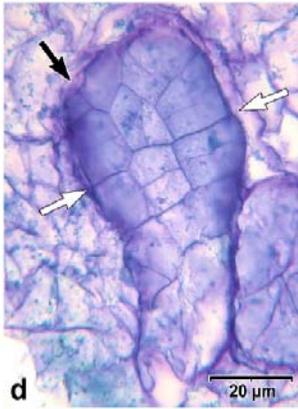
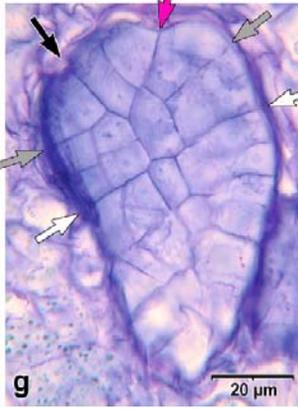
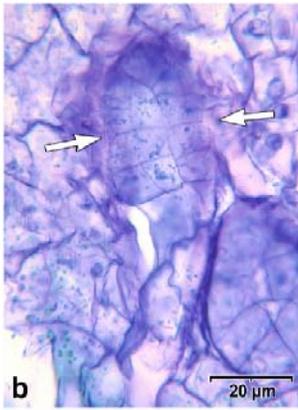
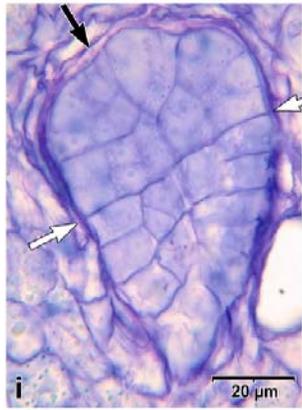
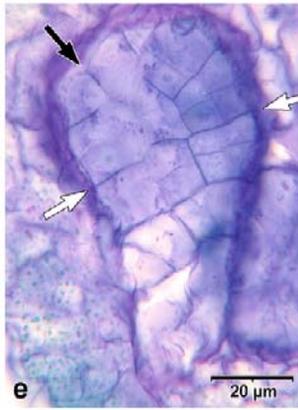
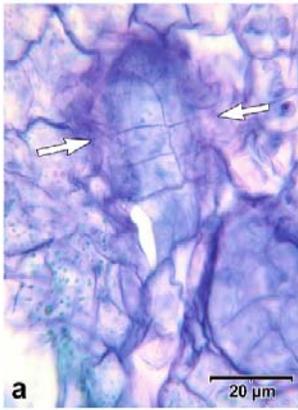
Die Krümmung wird bei diesem Embryo demnach im hypobasalen Teil verursacht.

Im hypobasalen Teil sind auf der rechten Seite des Embryos mehr quer bzw. antiklin verlaufende Zellwände zu sehen als auf der linken (siehe Tafel 22, Fig. 2a). Die höhere Anzahl von antiklinen Zellteilungen dürfte die hauptsächliche Ursache für die Krümmung des Embryos sein.

Im hypobasalen Teil fällt des weiteren auf, daß der obere Teil, der in **h** zwischen den grauen und weißen Pfeilen liegt, dem epibasalen Hypokotyl sehr ähnlich sieht. Die Zellen haben sich in ähnlicher Richtung geteilt und sie sind, wie im epibasalen Teil typisch, plasmareich und daher dunkel gefärbt.

Unten an diesen Bereich anschließend sind die Zellen sehr unterschiedlich geformt und teilweise sehr groß. Sie werden basalwärts immer vakuolenreicher, wie man anhand der helleren Färbung erkennen kann. Bei diesem basalen Teil handelt es sich um den Suspensor, der apikalwärts in den restlichen Embryo übergeht. Eine genaue Grenze zwischen Suspensor und restlichem Embryo ist nicht zu erkennen.

# Tafel 21



## Legende zu Tafel 22

### Fig. 1:

Darstellung und Ausschnittsvergrößerung des Schnittes **g** der Tafel 21. In **a** ist der gesamte Schnitt nochmals dargestellt, in **b** ist der epibasale Teil vergrößert abgebildet.

### Fig. 2:

Zeichnungen zu Fig. 1.

**a:** Zeichnung des Schnittes von Fig. 1a. Die Basalwand (**B**) ist blau umrandet. Die schwarzen Pfeile markieren im hypobasalen Teil die antiklinen Zellwände. Deutlich ist zu erkennen, daß auf der rechten Seite mehr Wände vorhanden sind als auf der linken.

**b:** Zeichnung des vergrößerten Ausschnitts in Fig. 1b. Die Basalwand (**B**) ist wieder blau umrandet. Die Sproßspitze wird auf der linken Seite von der epibasalen Transversalwand (**eT**), rechts von der lila umrandeten Wand begrenzt. Die beiden ersten Blattanlagen liegen links und rechts neben der Sproßspitze. Die erste Blattanlage wird basalwärts zum Hypokotyl durch die gelbe Zellwand begrenzt. Bei der zweiten Blattanlage sorgen zwei Zellwände für die Abgrenzung zum Hypokotyl, nämlich die in Längsrichtung verlaufende rot umrandete, sowie die quer verlaufende orange umrandete Wand. Im Hypokotyl werden aus den angrenzenden Zellen links und rechts der epibasalen Transversalwand die Leitelemente des Hypokotyls gebildet.

### Fig. 3:

Dreidimensionale schematische Darstellung des epibasalen Teils des Embryos.

Die in Fig. 2 farbig umrandeten Zellwände sind hier jeweils mit den gleichen Farben eingefärbt. Die Darstellung der roten und orangen Zellwände als durchgehende einheitliche Wand ist nur als hypothetische Annahme zu verstehen. Bei dem vorliegenden Embryo ist es je nach Reihenfolge der Zellwandbildung ebenso gut möglich, daß es sich dabei um mehrere Zellwände handelt die in gleicher Richtung verlaufen.

**eT** = epibasale Transversalwand (grau), **B** = Basalwand (blau)

### Fig. 4:

Schematische Darstellung der Schnitttrichtung (annähernd medianer Längsschnitt) durch den Embryo der Tafeln 21 und 22. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 22

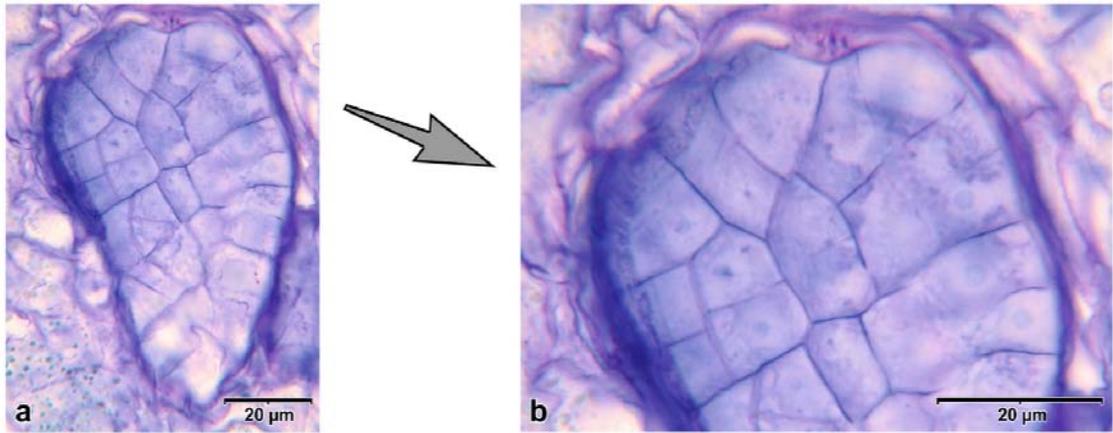


Fig. 1

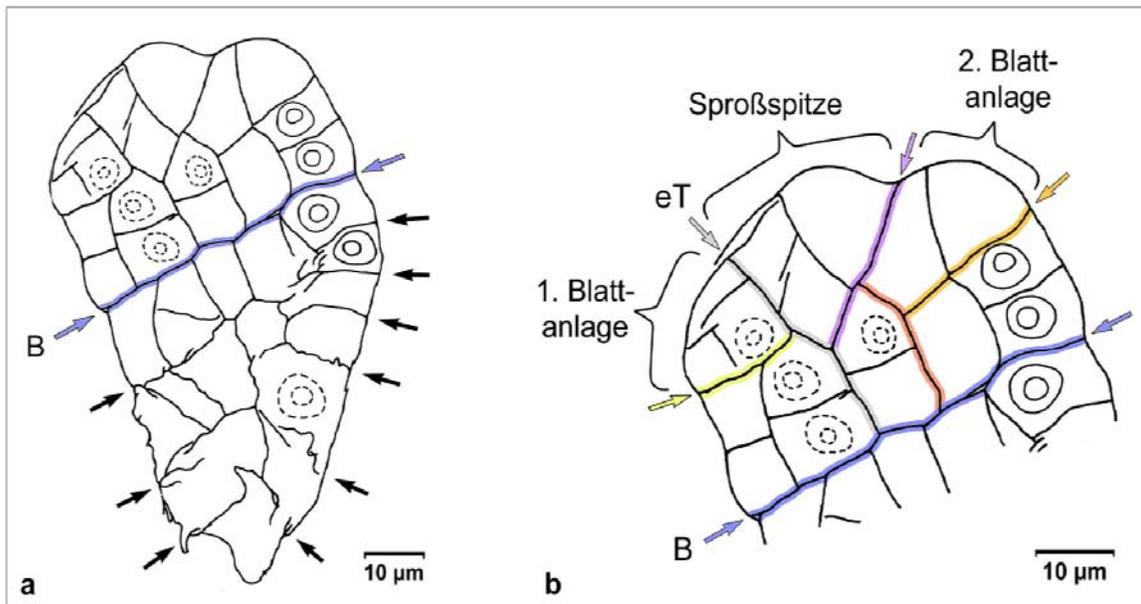


Fig. 2

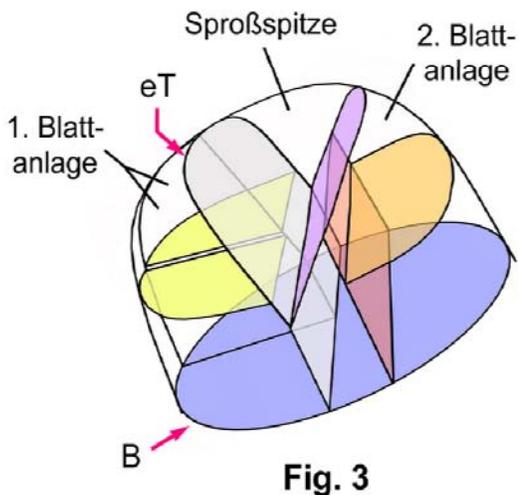


Fig. 3

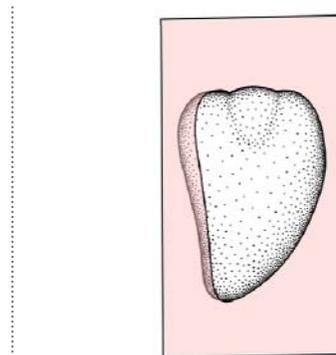


Fig. 4

## Legende zu Tafel 23

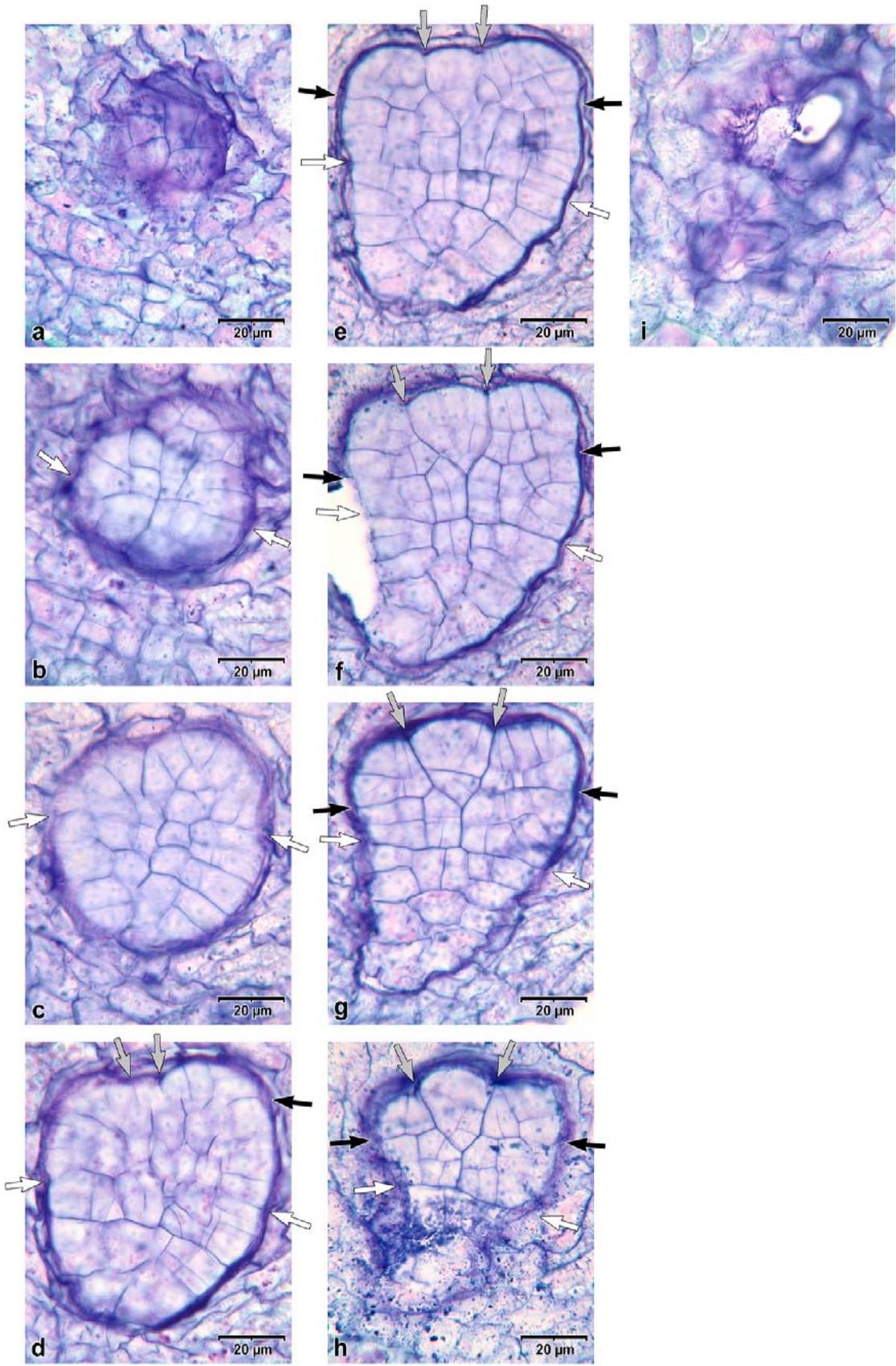
Schnittserie durch einen annähernd median längs geschnittenen Embryo. Dieser ist wie der vorhergehende deutlich gekrümmt. Die Krümmung ist bei diesem Embryo jedoch nicht nur auf den hypobasalen Teil beschränkt, sondern umfaßt auch das Hypokotyl des epibasalen Teils.

Die Basalwand (weiße Pfeile) trennt den oben liegenden epibasalen vom unten befindlichen hypobasalen Teil.

Im epibasalen Teil ist wieder die Sproßspitze zu sehen, die von den mit grauen Pfeilen markierten Wänden begrenzt wird. Welche dieser beiden Wände die Transversalwand darstellt, ist bei diesem Embryo nicht feststellbar. Den flankierenden beiden ersten Blattanlagen schließt sich basalwärts das Hypokotyl an. Die mit schwarzen Pfeilen markierten Zellwände bilden die Grenze zwischen Blattanlagen und Hypokotyl.

Im hypobasalen Teil ähnelt der obere Teil wieder dem epibasalen Hypokotyl, die Zellen des unteren Teils sind wieder größer sowie unregelmäßiger angeordnet und dem Suspensor zuzurechnen.

# Tafel 23



## Legende zu Tafel 24

### Fig. 1:

Schnitt durch den Embryo, der der Ebene im Schnitt f von Fig. 1 auf Taf. 23 dicht benachbart ist. In **a** ist der gesamte Embryo zu sehen, in **b** ist der obere (hauptsächlich epibasale) Teil vergrößert dargestellt. In **b** ist im Hypokotyl (zwischen den weißen Pfeilen) rechts eine keilförmige Zelle zu sehen (schwarzer Pfeil), die an eine Scheitelzelle erinnert. Über dem Hypokotyl sieht man die beiden ersten Blattanlagen sowie die Sproßspitze.

### Fig. 2:

Zeichnung zu Fig. 1b.

Die Basalwand (**B**) ist blau umrandet, die Sproßspitze ist rosa und die beiden Blattanlagen sind grün umrandet. Das hauptsächlich zwischen der Basalwand und den Blattanlagen befindliche Hypokotyl greift auch hier in den hypobasalen Teil über.

Bei der links befindlichen Blattanlage könnte der Verlauf der gegen das Hypokotyl abgrenzenden Zellwand darauf hindeuten, daß dies die später angelegte zweite Blattanlage ist. Die grauen Pfeile markieren keilförmige Zellen, die an Scheitelzellen erinnern.

### Fig. 3:

Zeichnung zu dem Schnitt in Fig. 1a.

Die Basalwand ist wie in Fig. 2 blau, die Grenzen der Blattanlagen zum Hypokotyl sind grün umrandet. Grau gefärbt sind die Zellen, aus denen später die Leitelemente des Hypokotyls entstehen. Sie befinden sich nicht nur im epibasalen Teil des Embryos, sondern auch im oberen hypobasalen Teil, der den Übergang zur später angelegten Wurzel(träger)anlage bildet. Die schwarzen Pfeile markieren die antiklinen Wände im epibasalen Hypokotyl.

### Fig. 4:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (annähernd medianer Längsschnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

# Tafel 24

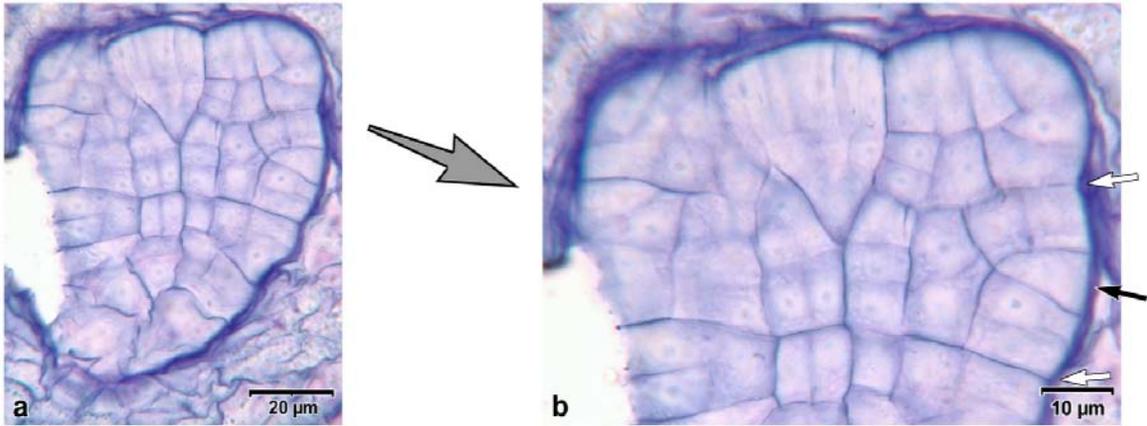


Fig. 1

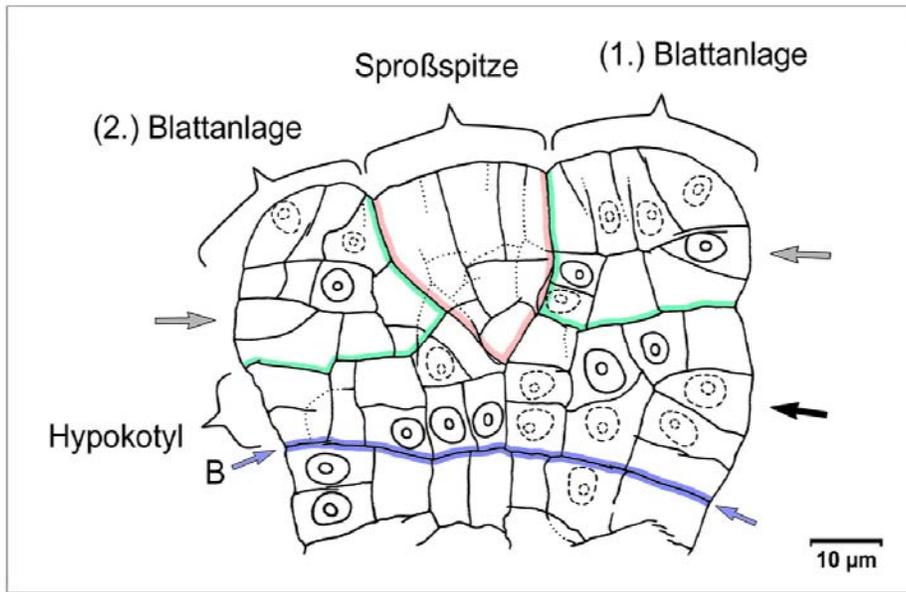


Fig. 2

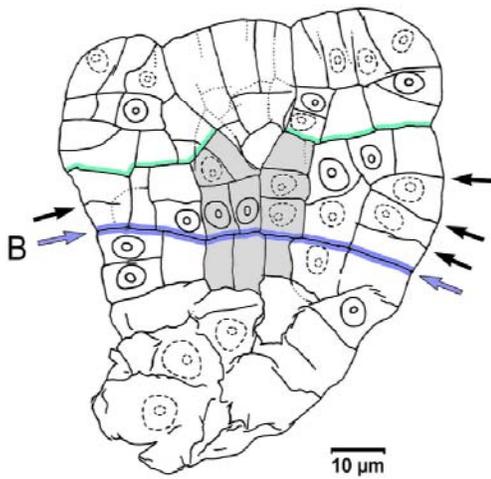


Fig. 3

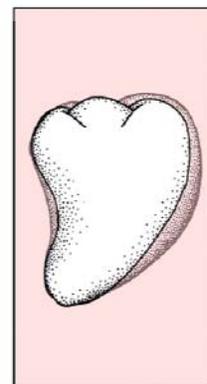


Fig. 4

## Legende zu Tafel 25

Ein im apikalen Bereich quer geschnittener Embryo, dessen basaler Bereich durch die typische Krümmung stärker diagonal geschnitten ist (siehe Taf. 26, Fig. 2b). Der Embryo ist ähnlich weit bzw. wenig weiter entwickelt wie der vorherige Embryo (Tafeln 23 und 24).

Die Sproßspitze (**a – d**) liegt zwischen den Zellwänden, die durch schwarze Pfeile markiert sind. Sie wird von den beiden ersten Blattanlagen (**b – c**) umgeben.

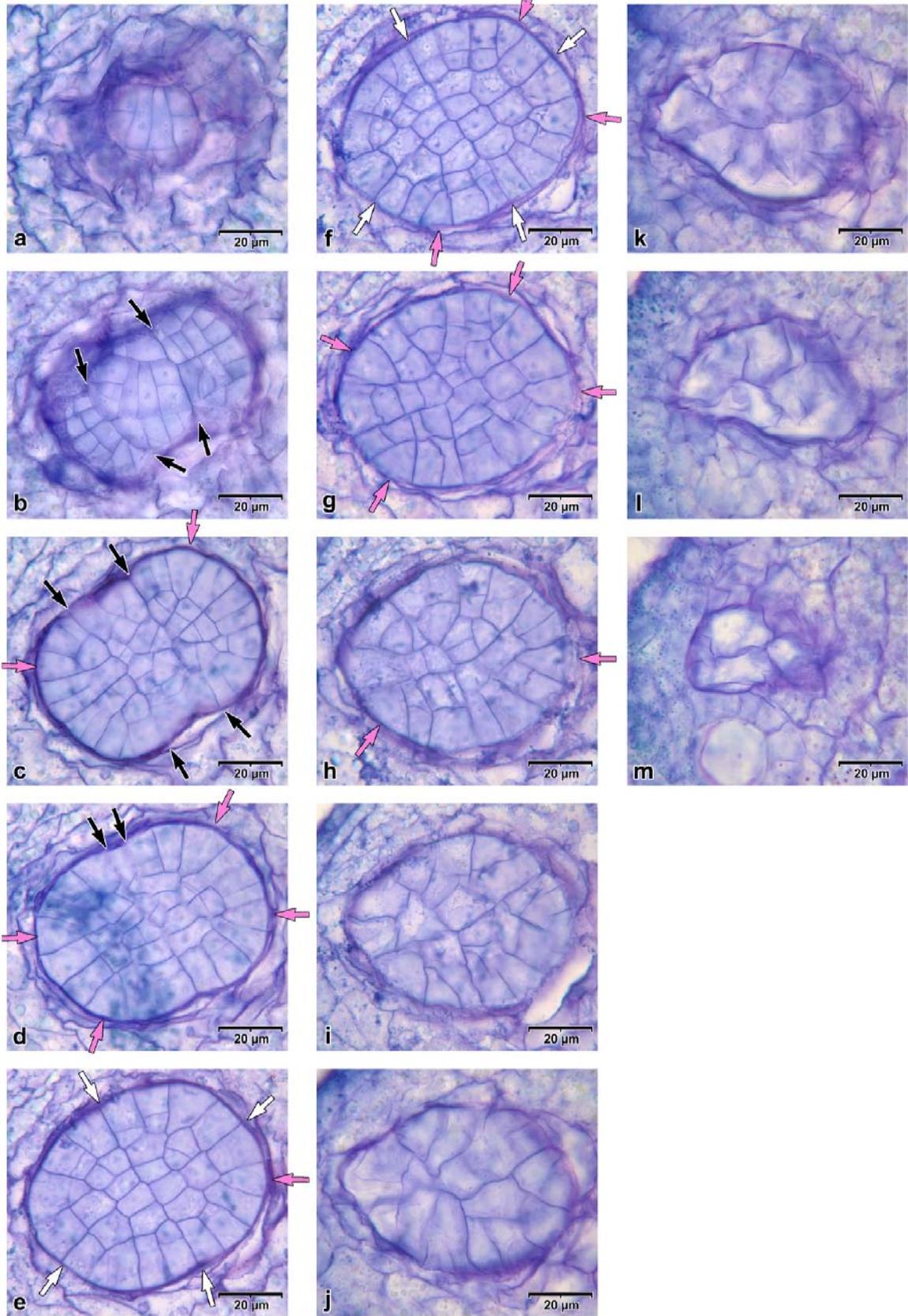
In der Sproßspitze sind etwa mittig zwei nebeneinander liegende rechteckige Zellen zu sehen, deren Längsseiten vertikal verlaufen. Eine dieser beiden Zellen ist die Scheitelzelle der Sproßspitze, vermutlich ist es die auf der linken Seite befindliche Zelle (siehe auch Taf. 26, Fig. 1 a – d).

In **d** ist der Übergang zwischen den Blattanlagen und dem epibasalen Hypokotyl angeschnitten. Das Hypokotyl (**e – f**) zeigt wieder die im Querschnitt typische Viertelung (weiße Pfeile).

In **g** geht das Hypokotyl in den hypobasalen Teil des Embryos über. Das epibasale Hypokotyl ist nur noch auf der rechts liegenden Seite angeschnitten. Der hypobasale Teil (**h – m**) ist zunehmend stärker diagonal angeschnitten. Der Embryo krümmt sich in diesem Teil zur linken Seite hin, der Fuß befindet sich auf der rechten Seite.

Auffällig sind in einigen Schnitten wieder die keilförmigen Zellen in den Blattanlagen, dem Hypokotyl sowie dem hypobasalen Teil, die an Scheitelzellen erinnern (rosa Pfeile). Die keilförmige Zelle rechts im Fuß (**h**) scheint sich wie eine Scheitelzelle zu verhalten, da die Zellen um sie herum auf sie zurückgeführt werden können. Dies ist jedoch in allen Teilen des Embryos der Fall, so zum Beispiel im selben Schnitt bei der keilförmigen Zelle auf der linken Seite des hypobasalen Teils (siehe auch Taf. 26, Fig. 1h).

# Tafel 25



## Legende zu Tafel 26

### Fig. 1:

Zeichnungen zur Schnittserie auf Tafel 25. Die Zeichnungen **a** – **e** zeigen von apikal nach basalwärts aufeinanderfolgende Ansichten der Schnitte **a** – **c** von Tafel 25. In **f** und **g** sind die Schnitte **e** und **f** von Tafel 25 wiedergegeben, die letzte Zeichnung **h** entspricht der Schnittebene **h** auf Tafel 25.

In **a** – **e** ist der apikale Teil des Embryos mit Sproßspitze (rote Klammer) und den beiden Blattanlagen (grüne Pfeile) wiedergegeben. Die Sproßscheitelzelle kann nicht genau festgestellt werden. Eine der beiden rosa gefärbten Zellen stellt die Sproßscheitelzelle dar, wobei die dunkler gefärbte linke Zelle der wahrscheinlichere Kandidat ist.

Das epibasale Hypokotyl mit der typischen Viertelung ist in **f** und **g** zu sehen.

In **h** ist der hypobasale Teil des Embryos mit dem Fuß auf der rechten Seite zu sehen. Die schwarzen Pfeile markieren zwei keilförmige Zellen, die scheinbar die jeweils angrenzenden Zellen abgliedert haben.

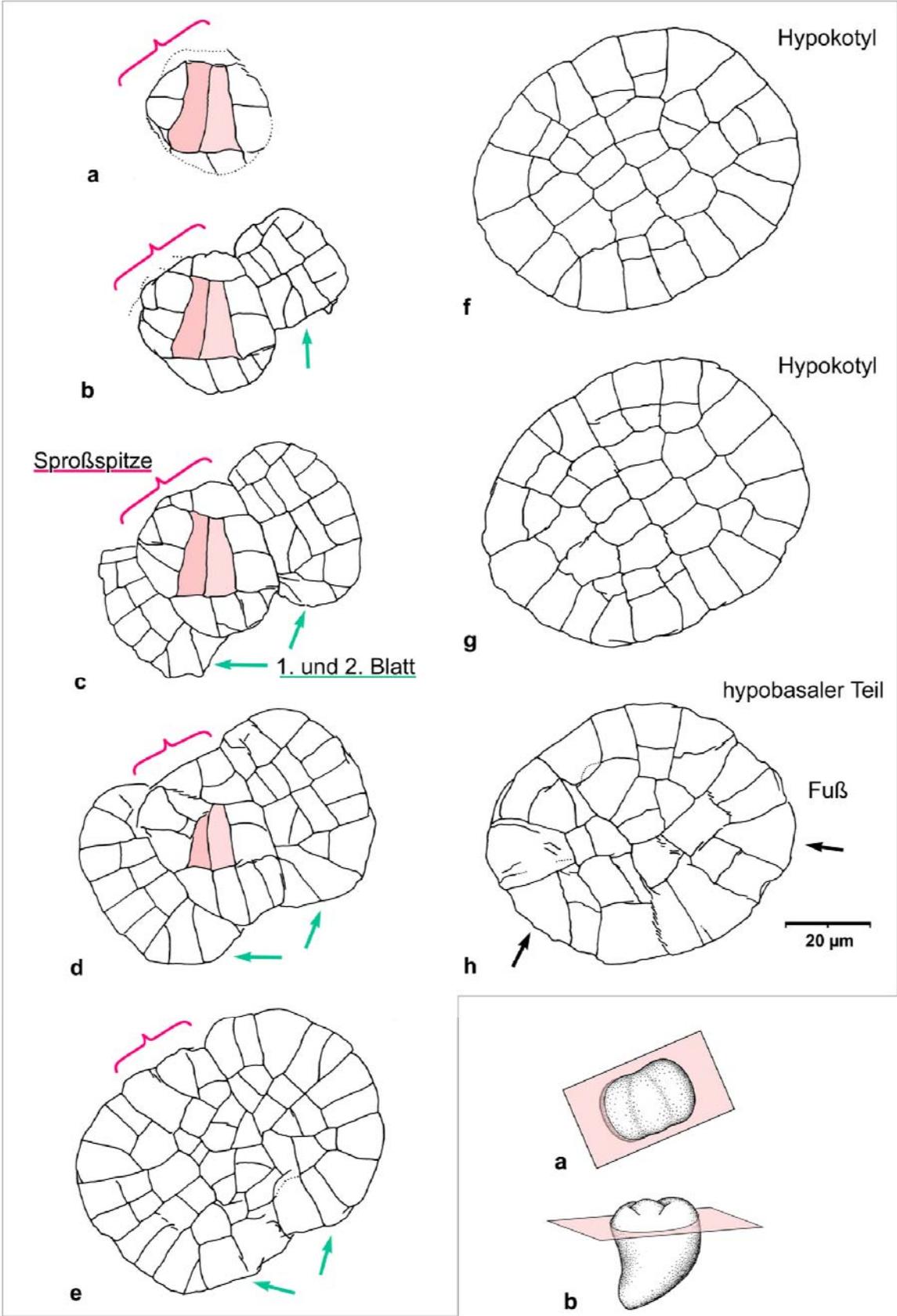
### Fig. 2:

Schematische Darstellungen der Schnittrichtung (annähernd quer verlaufender Schnitt) durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

**a:** Aufsicht auf den apikalen Teil des Embryos. Der Embryo hat dieselbe Orientierung wie die Zeichnungen in Fig. 1.

**b:** Längsansicht des Embryos; die Mediane liegt in der Abbildungsebene. Man sieht deutlich, daß bei gleichbleibender Schnittrichtung der basale Teil des Embryos nicht mehr quer, sondern diagonal geschnitten wird.

**Tafel 26**



**Fig. 1**

**Fig. 2**

## Legende zu Tafel 27

### Fig. 1:

Totalpräparat eines Embryos, der aus dem Prothallium herauspräpariert wurde. Der Embryo ist ähnlich weit entwickelt wie jene der Tafeln 23 – 26.

**a:** Die Schärfenebene liegt etwa mittig im Embryo. Oben im Bild sind die Sproßspitze (**Sp**) sowie die umgebenden beiden ersten Blattanlagen (**Bl<sub>a</sub>** und **Bl<sub>b</sub>**) zu sehen. Der leicht hervorgewölbte Fuß (**F**) liegt rechts, der Suspensor (**Su**) unten ist nur unscharf zu sehen.

**b:** Die Oberfläche des Embryos ist scharf eingestellt. Der Suspensor (**Su**) ist nun scharf zu sehen, er fällt durch die weißlichen Zellen auf. Oben sind die Ränder der Blattanlagen zu erkennen, die unter der Sproßspitze aufeinander zulaufen (schwarze Pfeile).

### Fig. 2:

Zwei Embryonen, die vom Entwicklungsstand jenem in Fig. 1 ähneln.

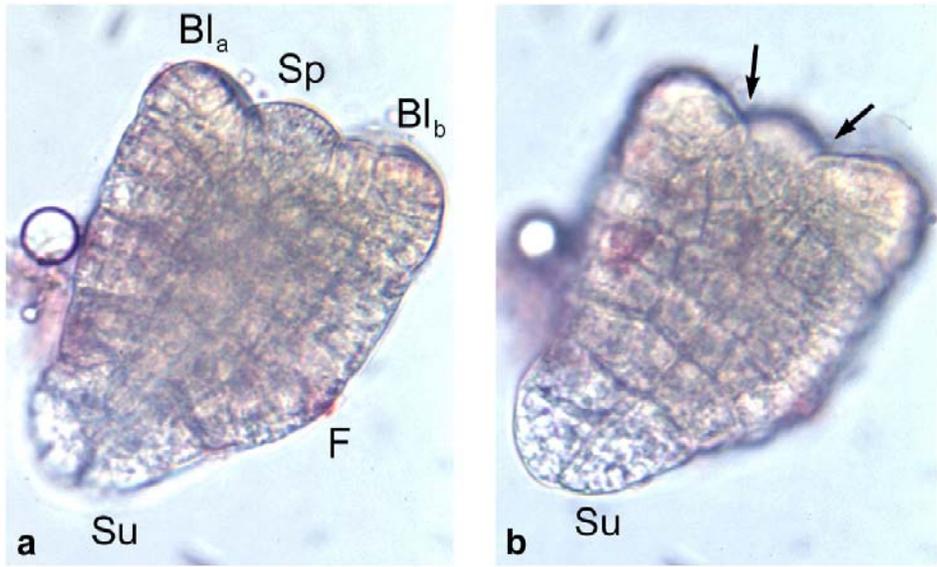
Bei beiden sind oben die Sproßspitze (grauer Pfeil) sowie die Blattanlagen (schwarze Pfeile) zu sehen, denen sich basal das Hypokotyl anschließt. Dieser epibasale Teil, der basalwärts durch die Basalwand (weiße Pfeile) begrenzt wird, ist nicht gekrümmt (vergl. Taf. 23 und 24).

Der auf der rechten Seite liegende Fuß (**F**) ist bei beiden Embryonen auf den gekrümmten hypobasalen Teil beschränkt. Der Suspensor (rosa Pfeil) schließt sich basalwärts an, er ist in **b** jedoch nur randlich angeschnitten.

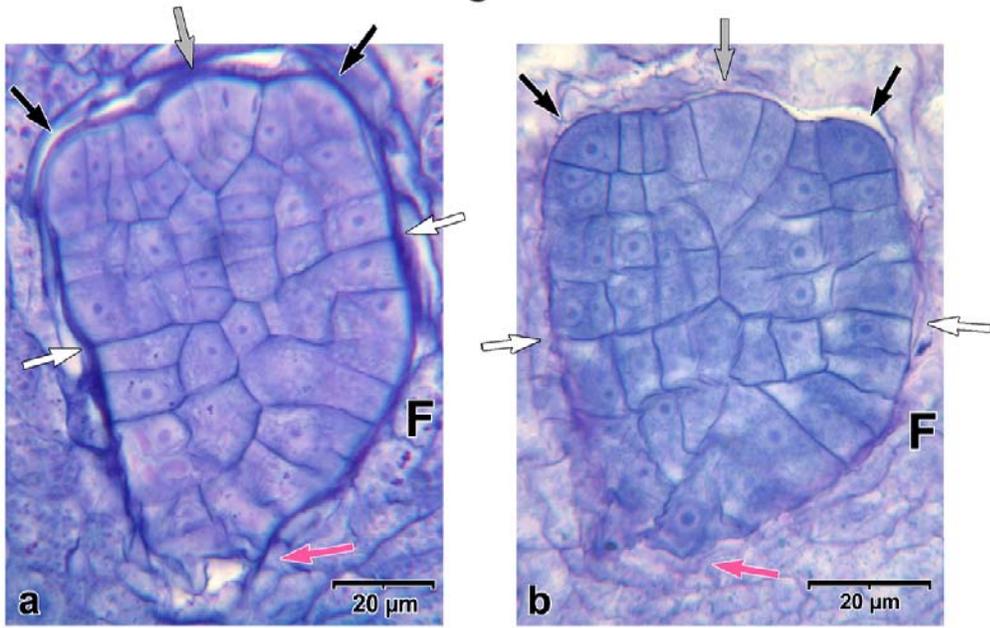
### Fig. 3:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung (annähernd medianer Längsschnitt) durch die Embryonen von Fig. 2. Die Schnittebene ist rosa gefärbt.

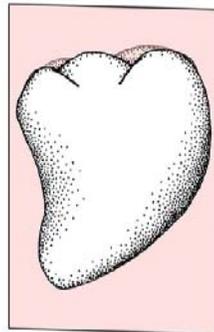
**Tafel 27**



**Fig. 1**



**Fig. 2**



**Fig. 3**

## Legende zu Tafel 28

Stark gekrümmter Embryo, dessen beblätterter Sproß nun in Richtung freiliegende Prothalliumoberfläche (außerhalb des jeweils unteren Bildrands) wächst. Die Schnittrichtung ist nicht median, sondern ist zur Medianen gekippt, so daß der Fuß zuerst angeschnitten ist, und erst später der beblätterte Sproß sowie Suspensor zu sehen sind (siehe auch Taf. 29, Fig. 3).

In **a – f** sind hauptsächlich der Fuß (in **e: F**), der vor allem den oberen Teil einnimmt, sowie rechts die Anlage der ersten Wurzel (in **e: W**) zu sehen. Die Wurzel kann in **e** anhand der endogenen Scheitelzelle identifiziert werden (siehe dazu Taf. 29, Fig. 1).

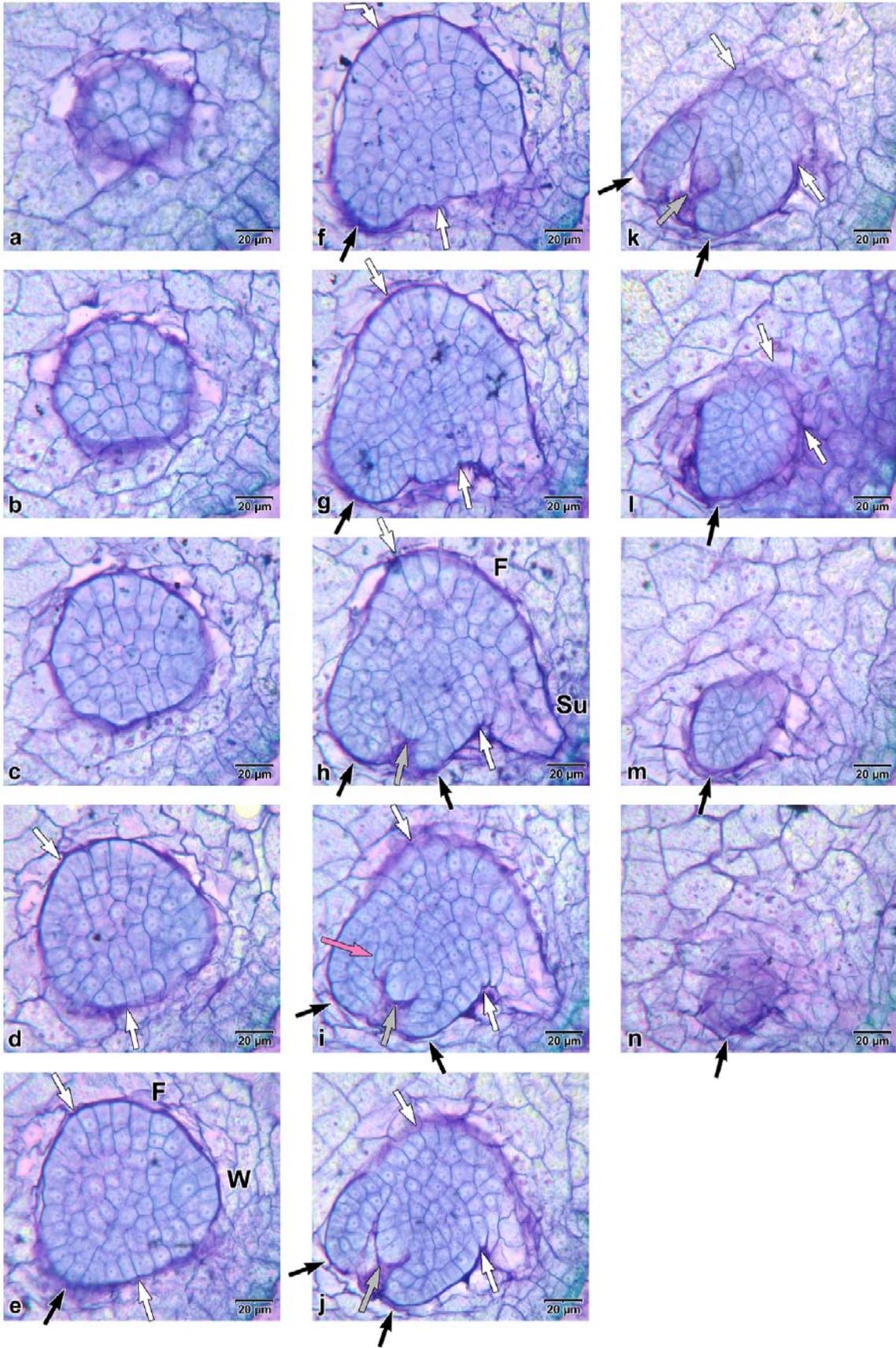
Die Basalwand, die den rechts liegenden hypobasalen vom epibasalen Teil links abtrennt, ist wie üblich durch weiße Pfeile markiert. In **e** deutet sich schon der beblätterte Sproß links unten an, der in den nachfolgenden Schnitten (**f – h**) zunehmend stärker angeschnitten ist. Im beblätterten Sproß sind die nun deutlich größeren beiden ersten Blattanlagen (schwarze Pfeile) zu sehen, die die Sproßspitze (graue Pfeile) flankieren. Die Blätter haben die Sproßspitze übergipfelt und hüllen sie fast vollständig ein. In **i** sieht man die Ligula des linken Blattes (rosa Pfeil), dem rechten Blatt fehlt sie noch.

In **g** und **h** sieht man, daß der Fuß scheinbar nicht mehr auf den hypobasalen Teil des Embryos beschränkt ist, sondern daß er sich in den epibasalen Teil ausdehnt. Dies ist gut in **h** zu sehen, wo eine der großen fußtypischen Zellen links neben der Basalwand liegt.

Der Suspensor (in **h: Su**) schließt rechts unten an den Fuß (in **h: F**) an und zeichnet sich durch hell gefärbte vakuolenreiche Zellen aus (**g – j**).

Von **i** bis **n** werden die Schnitte bezogen auf den Embryo immer randlicher geführt, bis am Ende nur noch die rechte Blattanlage angeschnitten ist (**l – n**).

# Tafel 28



## Legende zu Tafel 29

### Fig. 1:

- a:** Zeigt den Schnitt e von Tafel 28. Der Kasten markiert den in b und c vergrößerten Bereich.
- b:** Vergrößerte Darstellung der Wurzelanlage. Der weiße Pfeil deutet auf perikline Teilungen in zwei benachbarten Zellen der äußeren Zellschicht hin. Nach innen folgen auf diese beiden Zellen die endogene Scheitelzelle der Wurzel sowie ihr vermutlich erster Abkömmling.
- c:** Die endogene Wurzelscheitelzelle sowie ihr scheinbar erstes Teilungsprodukt sind durch einen weißen Pfeil markiert. Beide Zellen sind etwas dunkler gefärbt und daher plasmareicher als die umgebenden Zellen.
- d:** Zeichnung zu b. Die Wurzelscheitelzelle sowie ihr vermutlich erstes Produkt sind rosa gefärbt.
- e:** Zeichnung zu c. Die Wurzelscheitelzelle sowie ihr vermutlich erstes Produkt sind rosa gefärbt.

### Fig. 2:

- a:** Zeigt den Schnitt f von Tafel 28. Der Kasten umrandet den in b vergrößerten Bereich.
- b:** Vergrößerte Darstellung der Wurzelanlage. Der weiße Pfeil deutet auf einige schmale längliche Zellen der zentralen Leitbündelanlage der Wurzel.
- c:** Zeichnung zu b. Die Zellen der Leitbündelanlage sind grau gefärbt.

### Fig. 3:

- a:** Dreidimensionale schematische Darstellung des Embryos der Tafeln 28 und 29. Links unten ist der beblätterte Sproß (**Sp**), oben der Fuß (**F**) und rechts die erste Wurzelanlage (**W**) sowie der Suspensor (**Su**) zu sehen.
- b:** Schematische Darstellung der Schnittrichtung durch den Embryo aus a. Die Schnittebene ist rosa gefärbt. Die Schnittebene liegt nicht in der Medianen, sondern steht zu dieser gekippt.

# Tafel 29

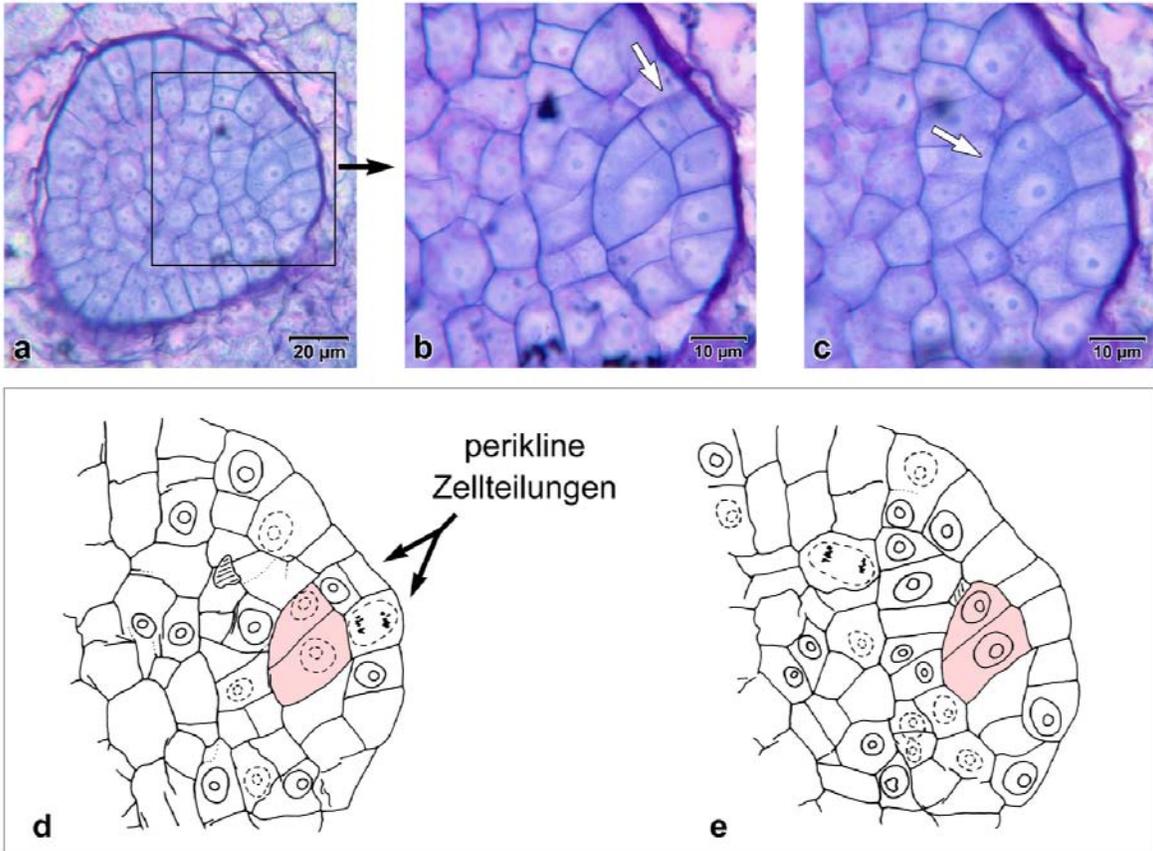


Fig. 1

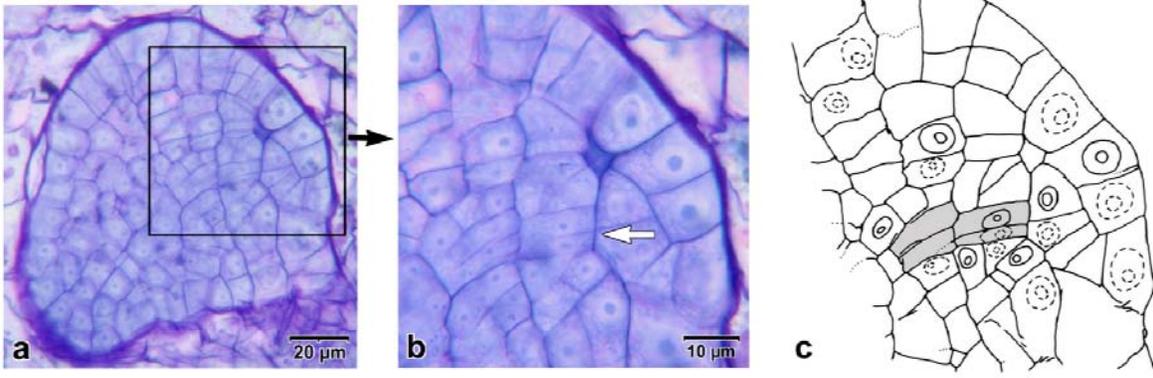


Fig. 2

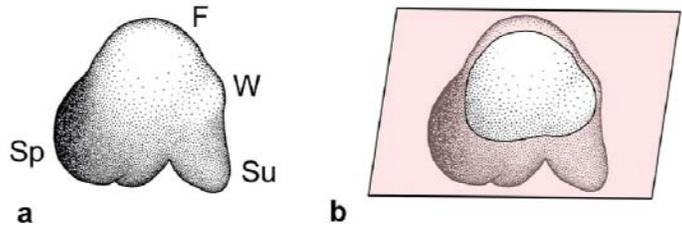


Fig. 3

## Legende zu Tafel 30

### Fig. 1:

Stark gekrümmter Embryo, der nicht genau in medianer Richtung geschnitten wurde. Der Embryo ist etwas weiter entwickelt als der vorhergehende.

- a:** Leicht randlicher Schnitt durch den beblätterten Sproß des Embryos. Links sind die Sproßspitze sowie die beiden ersten Blattanlagen zu sehen. Beide Blattanlagen haben je eine Ligula gebildet.
- b:** Ein auf linker Seite in der Medianen verlaufender Schnitt durch den beblätterten Sproß. An die Sproßspitze grenzen rechts längliche dunkel gefärbte Zellen an, die das Leitbündel im Hypokotyl bilden. Der Fuß befindet sich rechts, er ist nur randlich angeschnitten (siehe c).
- c:** Ein auf rechter Seite etwa in der Medianen verlaufender Schnitt durch den Embryo. Zentral sind die schmalen dunklen Zellen der Leitbündelanlage zu sehen, die das Hypokotyl und die erste Wurzel verbinden. Die erste Wurzel grenzt rechts an diese Zellen an. Der Fuß (**F**) ist wiederum (vergl. Taf. 28) nicht auf den hypobasalen Teil beschränkt, sondern hat sich auf die epibasale Basis des Hypokotyls ausgedehnt. Dies wird deutlich durch die Ausbeulung der Hypokotylbasis, sowie durch die Größe und hellere Färbung der für den Fuß typischen Zellen. Der Suspensor (**Su**) ist sehr randlich angeschnitten, er befindet sich unten im Bild.

### Fig. 2:

Annähernd median geschnittener Embryo, der ähnlich weit entwickelt ist wie jener aus Fig. 1. Die Lage der unterschiedlichen Organe oder Organteile ist bei diesem Embryo gut zu erkennen.

- a:** Der beblätterte Sproß liegt links im Bild. Bei diesem Embryo ist nur am oben liegenden Blatt eine Ligula ausgebildet, dem unteren fehlt sie noch. Rechts ist die Wurzelanlage zu sehen, die durch die dunkel gefärbten Zellen auffällt. Der Fuß oben besteht aus großen vakuolenreichen hell gefärbten Zellen und dehnt sich in den epibasalen Teil aus.
- b:** Zu a benachbarter Schnitt. Die hellen Zellen des Fußes fallen hier stärker auf. Unten im Bild ist der Suspensor angeschnitten, der aus großen und sehr vakuolenreichen Zellen besteht. Mittig im Embryo ist zwischen Sproßspitze und Wurzelanlage die zentrale Leitbündelanlage zu sehen, welche aus länglichen dunklen plasmareichen Zellen besteht.

### Fig. 3:

Schematische Darstellung der Schnittrichtungen für die Embryonen von Fig. 1 und 2. Die Schnittebene ist jeweils rosa gefärbt.

- a:** Ein der Medianen nur leicht angenäherter Längsschnitt.

**F** = Fuß, **Sp** = beblätterter Sproß, **Su** = Suspensor, **W** = Wurzel

- b:** Annähernd medianer Längsschnitt.

**rote Pfeile** = Sproßspitze, **grüne Pfeile** = erste Blattanlagen, **blaue Pfeile** = Ligulae, **weiße Pfeile** = Basalwand, **schwarzer Pfeil** = erste Wurzelanlage

Tafel 30

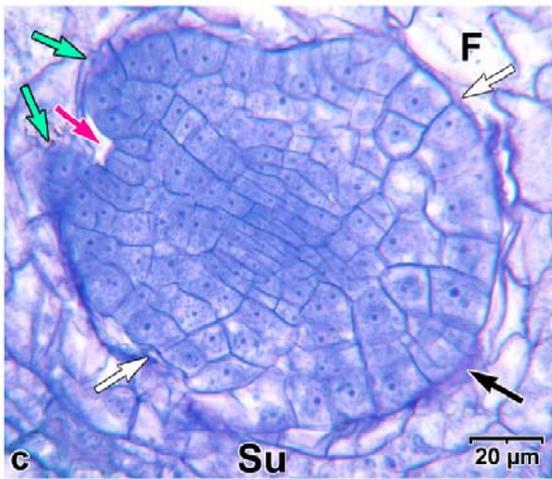
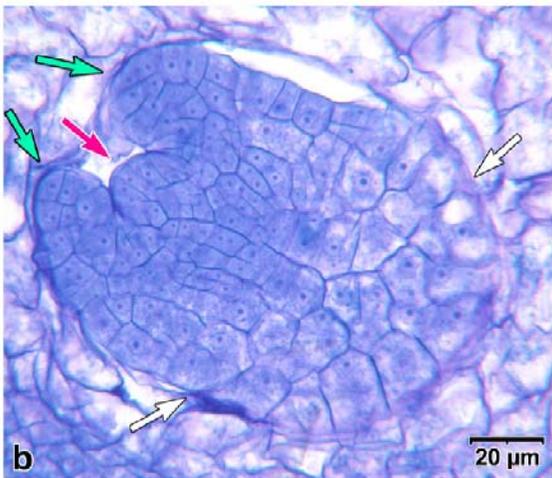
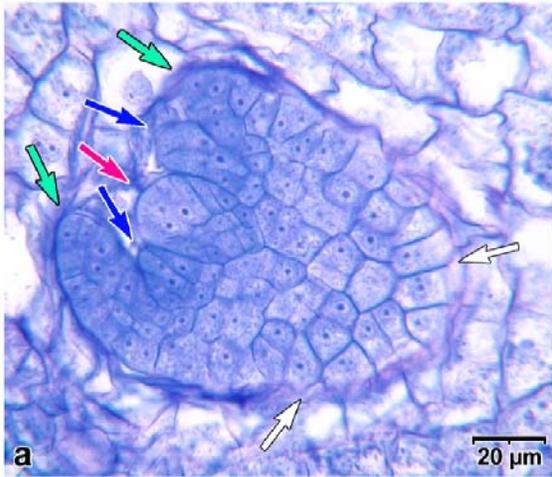


Fig. 1

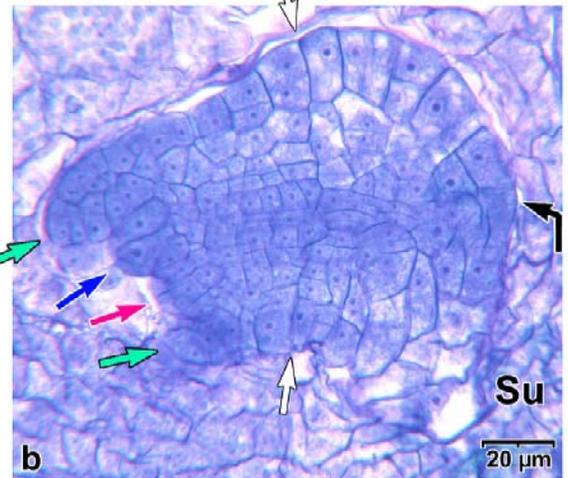
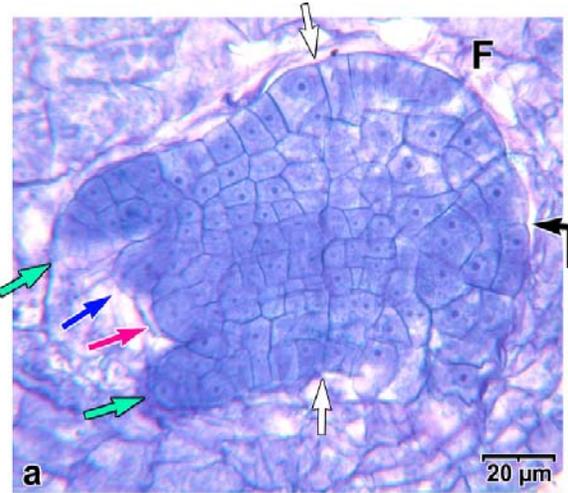


Fig. 2

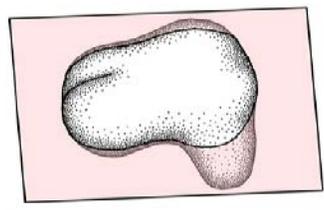
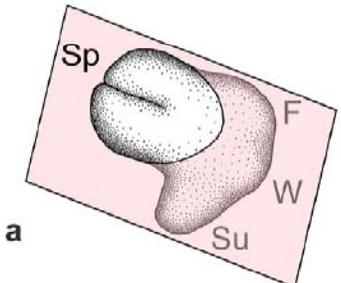


Fig. 3

## Legende zu Tafel 31

### Fig. 1:

**a:** Dreidimensionale schematische Darstellung des Embryos von Fig. 2.

**F** = Fuß, **Sp** = erster beblätterter Sproß, **Su** = Suspensor, **W** = erste Wurzel

**b:** Darstellung der Schnitte, die in Fig. 2 wiedergegeben sind. Der beblätterte Sproß wird etwa diagonal geschnitten, die abgewinkelte Wurzel wird jedoch fast in medianer Längsrichtung geschnitten.

### Fig. 2:

Ausgewählte Schnitte aus der Schnittserie eines Embryos, der kurz vor dem Durchbruch durch das Prothallium steht.

**a:** Diagonaler Schnitt durch den apikalen Bereich des ersten beblätterten Sprosses. Mittig ist die Sproßspitze zu sehen, die von den beiden ersten Blattanlagen umhüllt wird.

**Bl** = Blatt, **Li** = Ligula, **S** = Sproßspitze

**b:** Diagonaler Schnitt durch weiter basalwärts liegende Bereiche des ersten beblätterten Sprosses. Auf diesem Schnitt ist das zentrale Leitbündel im Hypokotyl zu sehen, von dem ein Leitbündelstrang (schwarzer Pfeil) zum Blatt auf der linken Seite führt (siehe auch Taf.32, Fig. 3).

**Bl** = Blatt, **H** = Hypokotyl, **Lb** = Leitbündel, **S** = Sproßspitze

**c:** Diagonaler Schnitt durch die Basis des ersten beblätterten Sprosses, durch den Fuß und den Suspensor. Im Fuß sowie im Suspensor fallen die großen hellen vakuolenreichen Zellen auf. Im unteren Teil des Fußes sind die randlichen Zellen plasmareicher.

**F** = Fuß, **H** = Hypokotyl, **Lb** = Leitbündel, **Su** = Suspensor

**d:** Schnitt durch den Fuß und randlichen Bereich der ersten Wurzel. Beide sind annähernd median geschnitten. Auch hier sind die großen vakuolenreichen sowie die randlichen plasmareichen Zellen des Fußes zu erkennen. Die Zellen der Wurzel sind sehr dunkel und plasmareich.

**F** = Fuß, **Lb** = Leitbündel, **W** = Wurzel

**e:** Annähernd medianer Längsschnitt durch randliche Bereiche des Fußes und zentral durch die Wurzelspitze. Links oben über dem Fuß sind dunkel degenerierte Zellen eines anderen Embryos zu sehen (schwarzer Pfeil).

**F** = Fuß, **W** = Wurzel

Tafel 31

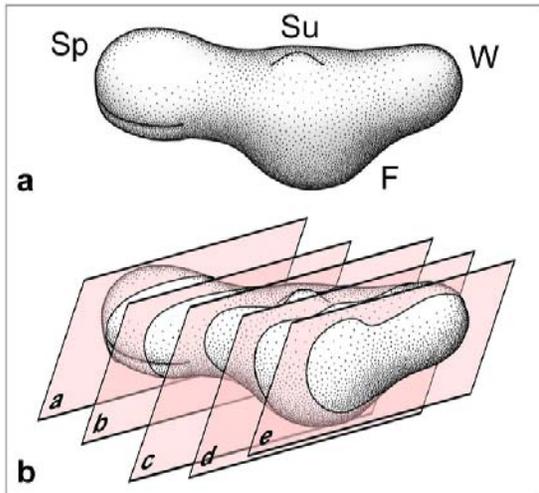


Fig. 1

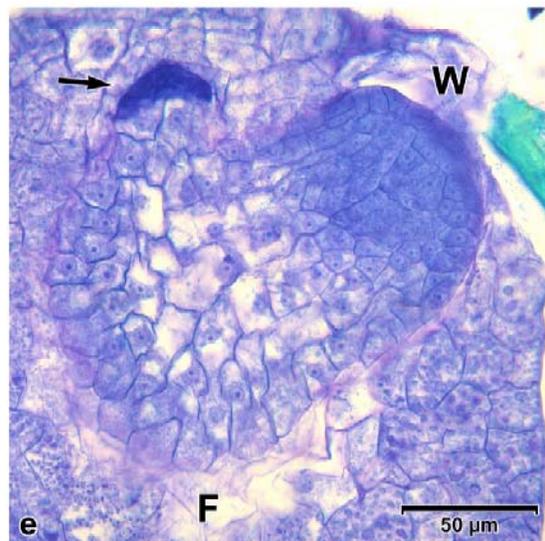
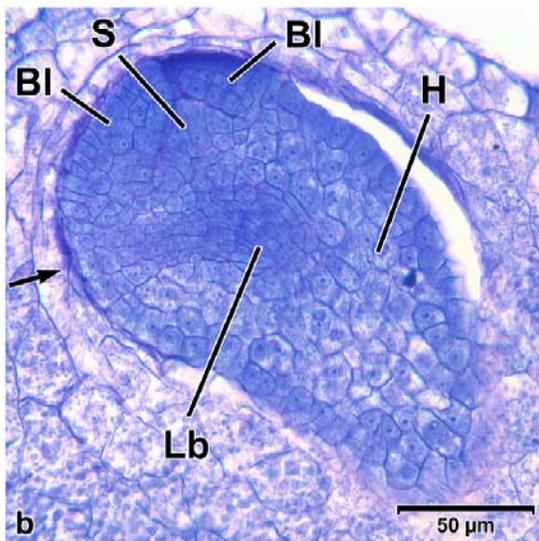
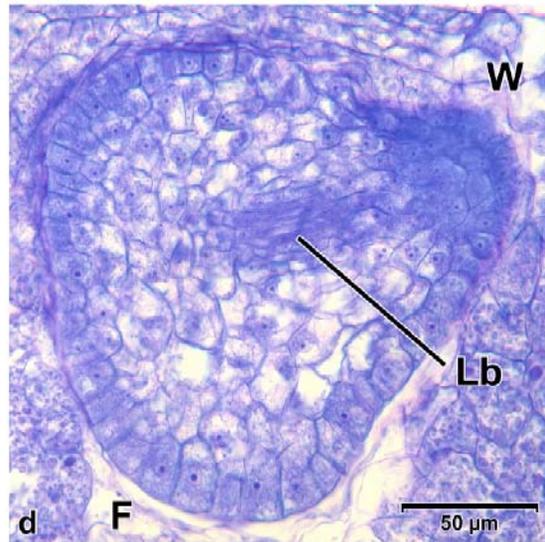
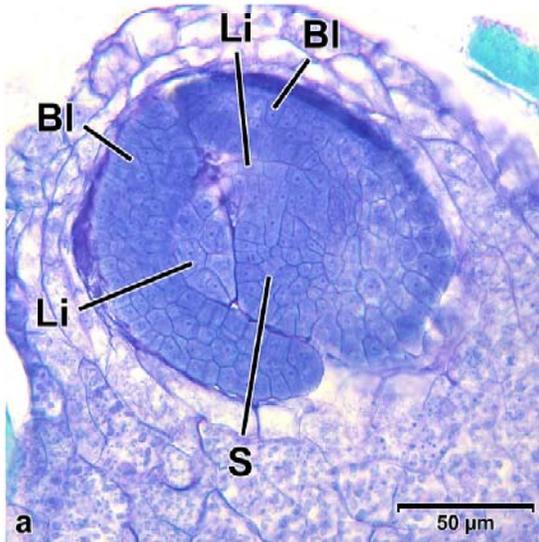
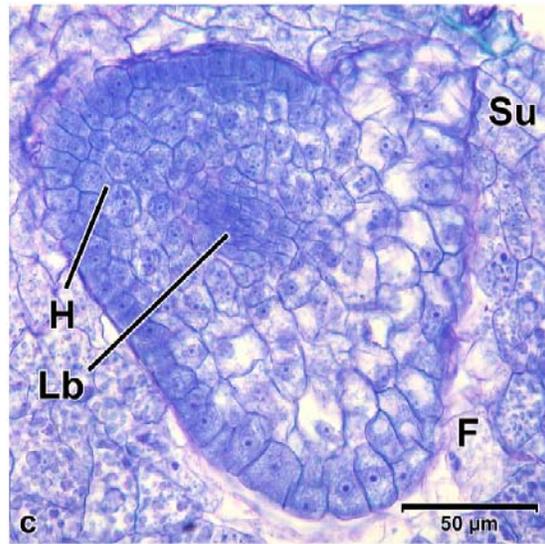


Fig. 2

## Legende zu Tafel 32

### Fig. 1:

Verkleinerte Darstellung des Schnittes e von Tafel 31, sowie Ausschnittsvergrößerung der Wurzelspitze.

- a:** Verkleinerte Darstellung des Schnittes von Tafel 31. Links ist der Fuß (**F**) zu sehen, rechts die Wurzel. Der Kasten markiert den in b vergrößerten Bereich.
- b:** Vergrößerter Ausschnitt aus a. Man sieht die Wurzelspitze, die aus dunklen plasmareichen Zellen besteht. In der Wurzelspitze ist die endogene Scheitelzelle (**Sz**) zu sehen, die schon einige Segmente abgegliedert hat (siehe c).
- c:** Zeichnung zu b. Die von der Scheitelzelle abgegebenen Segmente werden durch dicker gezeichnete Zellwände verdeutlicht.

### Fig. 2:

Darstellung eines Schnittes des Embryos von Tafel 31, der zwischen b und c von Tafel 31 liegt.

- a:** Rechts unten ist der Fuß zu sehen, der nach links ins Hypokotyl (**H**) übergeht. Links oben ist die randlich angeschnittene Basis eines der beiden Blätter (**Bl**) zu erkennen. Im Hypokotyl ist das zentrale Leitbündel angeschnitten. Es liegt innerhalb des Kastens, der den in b dargestellten Ausschnitt markiert.
- b:** Vergrößerte Ansicht des Leitbündels im Hypokotyl. Man erkennt deutlich die Bildung der Trabeculae und Lacunae. Die Lacunae (schwarze Pfeile) sind noch recht klein, sie werden sich im Laufe der weiteren Entwicklung noch vergrößern. Die zwischen diesen Interzellularen liegenden Trabeculae (weiße Pfeile) sind, verglichen mit den benachbarten Zellen, deutlich abgerundet und daher gut zu erkennen.

### Fig. 3:

Verkleinerte Wiedergabe und Ausschnittsvergrößerung des Schnittes b von Tafel 31.

- a:** Schnitt durch den ersten beblätterten Sproß. Links oben sind die Blattanlagen (**Bl**) zu sehen, die die Sproßspitze (**S**) umgeben. Basalwärts schließt das Hypokotyl (**H**) an. Im Hypokotyl ist das zentrale Leitbündel angeschnitten, von dem aus ein Leitgewebestrang zum linken Blatt führt. Dieser Bereich wird vom Kasten umrandet und ist in b vergrößert dargestellt.
- b:** Vergrößerte Ansicht des Leitgewebes im Sproß. Rechts ist das zentrale Leitbündel angeschnitten. Rechts unten sind zwei Trabeculae zu sehen (weißer Pfeil). Nach links zweigt aus dem zentralen Leitbündel ein Leitbündelstrang zu einem Blatt ab (schwarzer Pfeil). In diesem Strang fehlen die Trabeculae, kleinere Interzellularen können jedoch vorkommen.

# Tafel 32

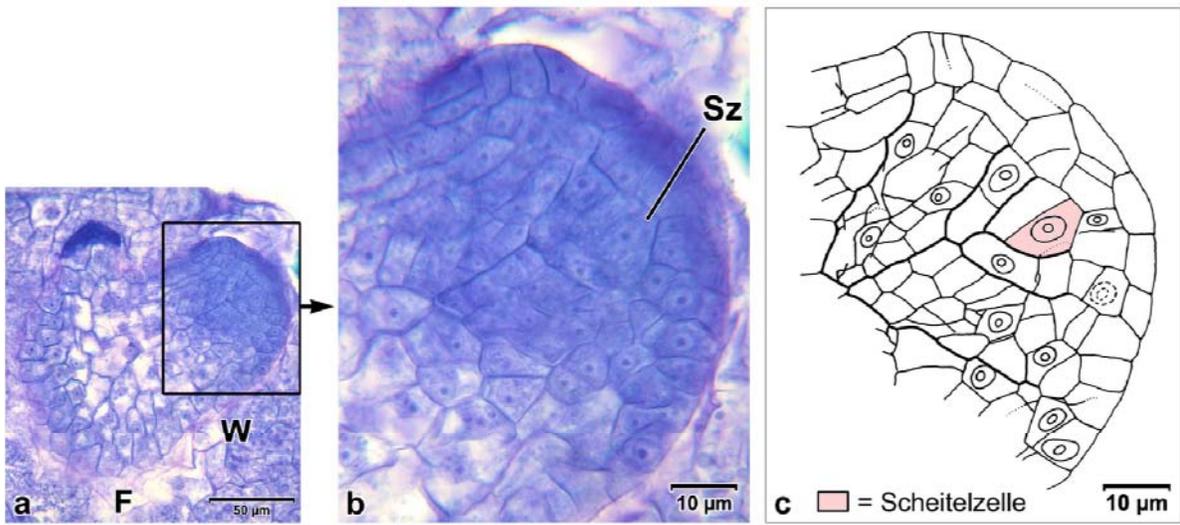


Fig. 1

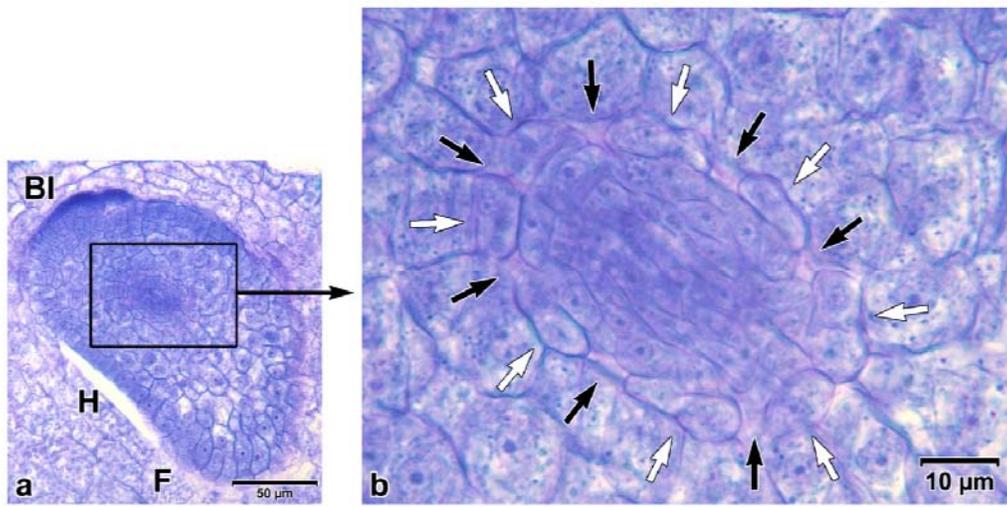


Fig. 2

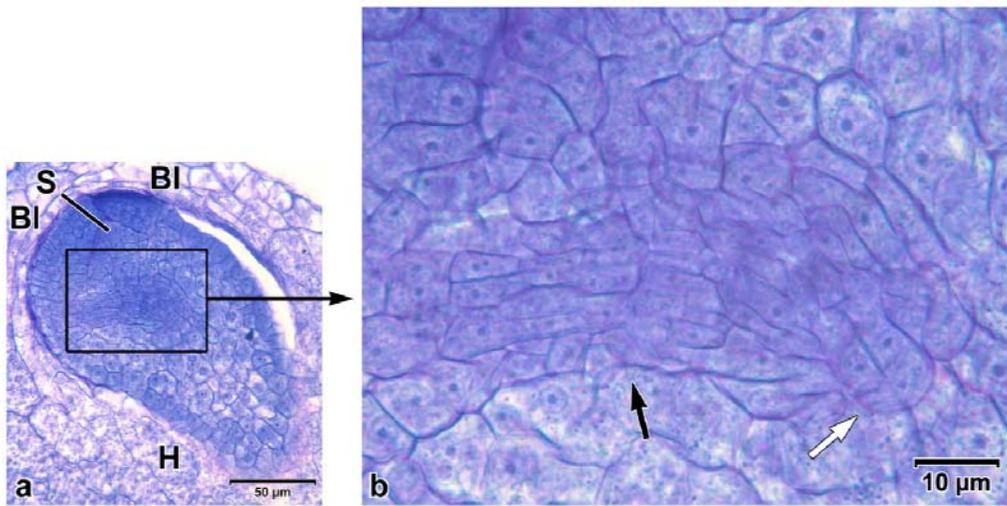


Fig. 3

## Legende zu Tafel 33

Tafel 33 zeigt zusammen mit Tafel 34 eine Schnittserie durch einen Embryo, der im Bereich des beblätterten Sprosses annähernd quer geschnitten wurde. Die Wurzel ist annähernd transversal längs geschnitten (siehe dazu Taf. 34, Fig. 2). Dieser Embryo ist etwas weniger weit entwickelt als der vorhergehende der Tafeln 31 und 32. Er zeigt schön die beginnende Interzellularenbildung um das Leitbündel im Hypokotyl, die bei dem vorhergehenden Embryo schon weiter fortgeschritten war.

### Fig. 1:

Die Schnittserie beginnt an der Spitze des beblätterten Sprosses. In **a** ist nur die Lamina des linken der beiden ersten Blätter angeschnitten (**Bl<sub>a</sub>**). Die dazugehörige Ligula (**Li<sub>a</sub>**) sowie die Lamina des zweiten Blattes (**Bl<sub>b</sub>**) sind in **b** zu sehen.

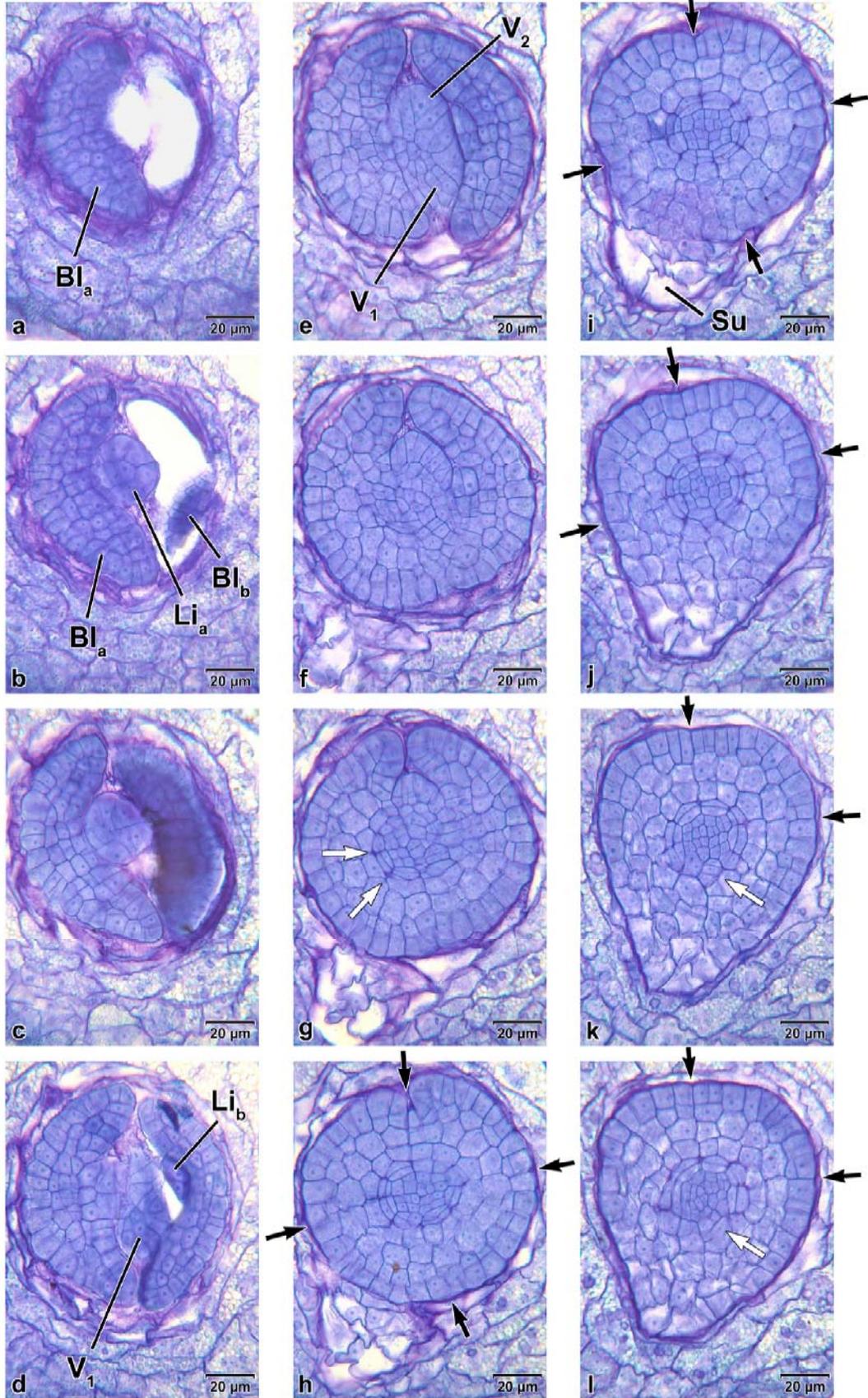
Die Blätter (**a – h**) umhüllen die Sproßspitze (**d – g**), die inzwischen die beiden Vegetationskegel der ersten beiden Tochttersprosse (in **e**: **V<sub>1</sub>** und **V<sub>2</sub>**) erkennen läßt. Basalwärts schließt sich das Hypokotyl an, das anhand der Viertelung des Sproßachsenquerschnitts (**h**: schwarze Pfeile) gut zu erkennen ist.

Der Übergang zwischen Sproßspitze und Hypokotyl ist in **g** zu sehen. Die Sproßspitze mit den umgebenden Blättern ist in der oberen Hälfte angeschnitten, das Hypokotyl in der unteren.

In der Mitte des Hypokotyls ist gut das aus kleinen Zellen bestehende dunkel gefärbte Leitbündel zu erkennen. In **g** ist am linken Rand des Leitbündels die beginnende Interzellularenbildung zu sehen. Die noch schmalen Interzellularen, die später in der Entwicklung das Lakunen-System bilden, sind als sehr dunkle längliche Strukturen zu erkennen (weiße Pfeile). Bei den nachfolgenden Schnitten sind diese Interzellularen um das gesamte Leitbündel herum zu sehen (**h – j**). Die zwischen den Interzellularen befindlichen Zellen werden später als Trabeculae bezeichnet.

Links unten ist in **f – j** der Suspensor zu sehen, der aus sehr großen hellen vakuolenreichen Zellen mit unregelmäßig gekrümmten Zellwänden besteht. In **f** und **g** ist die Verbindung zum restlichen Embryo nicht zu sehen. Erst in **i** ist die Verbindung zum restlichen Embryo geschnitten worden. Die in **h** noch gut zu erkennende Viertelung (schwarze Pfeile) des Hypokotyls verwischt in den folgenden Schnitten im unteren Teil des Bildes immer mehr, doch ist die Viertelung im Leitbündel noch gut zu erkennen (**j, k**). Dies kommt daher, daß die Schnitte **j** und **k** den Übergang zum hypobasalen Teil des Embryos zeigen. Während oben noch das epibasale Hypokotyl angeschnitten ist, ist unten bereits der hypobasale Teil des Embryos getroffen. In **k** und **l** zeigt sich dies auch im Leitbündel. Im unteren Teil des Leitbündels löst sich der vorher sehr symmetrische Bau auf, die schmalen Interzellularen verschwinden (weiße Pfeile). Dieser Prozeß schreitet auf Tafel 34 weiter voran.

# Tafel 33



## Legende zu Tafel 34

Diese Tafel führt die auf Tafel 33 begonnene Schnittserie weiter. Schnitt a schließt direkt an Schnitt I von Tafel 33 an.

### Fig. 1:

In **a** ist noch der Übergang zwischen dem oben im Bild befindlichen epibasalen Hypokotyl und dem unten liegenden hypobasalen Teil des Embryos zu sehen.

Der Fuß sowie die erste Wurzel werden zuerst in **b** evident. Der Fuß ist charakterisiert durch die helle Färbung und die Größenzunahme der Zellen oberhalb des Leitbündels. Diese Tendenzen nehmen in den nachfolgenden Schnitten noch zu (**c – f**). Ab **e** nimmt der Anteil an hellen Zellen immer mehr ab, da der Fuß hier immer randlicher angeschnitten wird, und die randlichen Zellen des Fußes plasmareich sind (**e – i**).

Die Wurzel ist in **b** und den nachfolgenden Schnitten (**c – i**) an der recht dunklen Färbung der Zellen zu erkennen. In **f** ist die endogene Scheitelzelle der Wurzel zu sehen.

Das zentrale Leitbündel hat in **a** noch einige Interzellularen im oberen Teil (weiße Pfeile), in **b** und den nachfolgenden Schnitten, in denen das Leitbündel immer mehr nach unten zur Wurzelspitze hin wandert, fehlen sie (**c – e**).

### Fig. 2:

Schematische Darstellung der Schnittrichtung durch den Embryo. Die Schnittebene ist rosa gefärbt und zeigt, daß der Embryo im Sproßbereich quer geschnitten wird, jedoch durch seine Krümmung im Wurzelbereich in transversaler Richtung längs geschnitten wird.

**F** = Fuß, **Sp** = erster beblätterter Sproß, **Su** = Suspensor, **W** = erste Wurzel

# Tafel 34

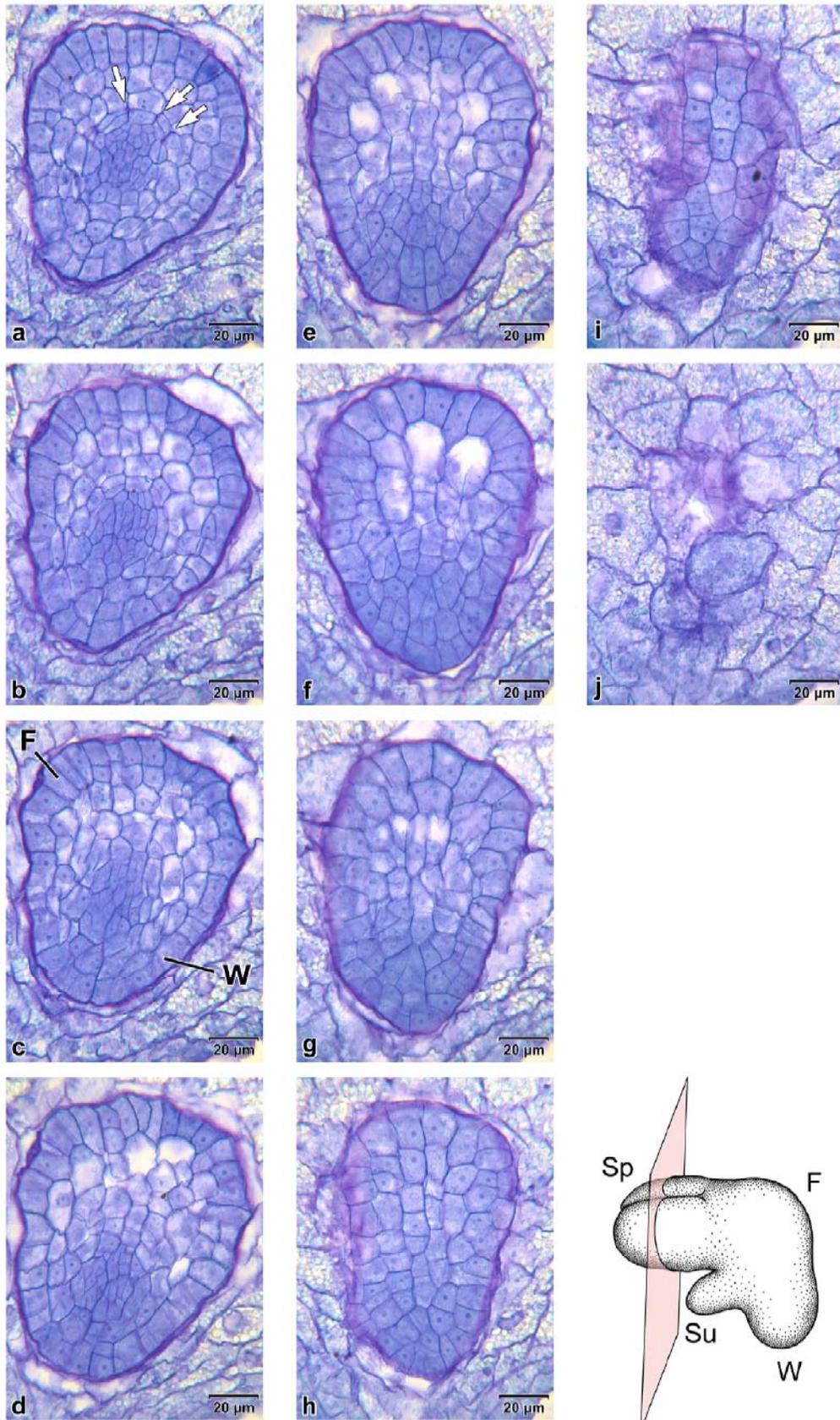


Fig. 1

Fig. 2

## Legende zu Tafel 35

Diese Tafel zeigt einige ausgewählte Schnitte aus einer Schnittserie einer jungen Keimpflanze.

### Fig. 1:

Schematische Darstellung von Schnittebene und Lage der in Fig. 3 abgebildeten Schnitte der Keimpflanze. Die Buchstaben auf den rosa gefärbten Schnittebenen (a – d) geben die Bildreihenfolge von Fig. 3 wieder.

**F** = Fuß, **Sp** = beblätterter Sproß, **Su** = Suspensor, **W** = Wurzel

### Fig. 2:

Vergrößerte und um 90° im Uhrzeigersinn gedrehte Wiedergabe der Wurzelspitze aus Fig. 3d. Die Wurzelspitze ist diagonal geschnitten, nähert sich aber einem Längsschnitt an.

**a:** Die endogene Scheitelzelle (**S**) der Wurzel fällt einerseits durch ihre Größe auf, wird aber andererseits auch durch einige der von ihr abgegebenen und sie umgebenden Segmente offensichtlich.

Unterhalb der Scheitelzelle sind einige kleine längliche Zellen zu sehen (**Lb**), es handelt um Zellen des zentralen Leitbündels, das die Wurzel versorgt.

Oben im Bild sind am apikalen Rand längliche parallel zur Oberfläche liegende Zellen zu sehen, die sich deutlich von den mehr seitlich gelegenen abschließenden Zellen unterscheiden. Es handelt sich hier wahrscheinlich um die beginnende Ausbildung einer Kalyptra (**K**).

**b:** Zeichnung zu a. Zur Beschriftung siehe a.

### Fig. 3:

Einige Schnitte aus der Schnittserie einer jungen Keimpflanze. Zur Lage der Schnitte siehe Fig. 1.

**a:** Querschnitt durch den apikalen Bereich des ersten beblätterten Sprosses. Die beiden ersten Blätter (**Bl**) sind basal angeschnitten. Bei dem linken ist der Ansatz der Ligula (**Li**) an der Lamina zu sehen.

Die Blätter umhüllen die Vegetationskegel (**V<sub>1</sub>**, **V<sub>2</sub>**) der beiden ersten Tochteräste.

**b:** Querschnitt durch das Hypokotyl des ersten beblätterten Sprosses. In der Mitte des Hypokotyls liegt das Leitbündel, dessen Zellen im Querschnitt sehr klein sind. Es wird von dem Lakunensystem (**La**) umgeben, welches von einzelnen Zellen, den Trabeculae (**Tr**), überbrückt wird, wie man beim vergrößerten Ausschnitt rechts oben besser erkennen kann.

**c:** Schnitt durch Suspensor (**Su**) und Fuß (**F**). Links neben dem Suspensor ist noch der dazugehörige Archegonium-Hals (**Ar**) angeschnitten. In Bildmitte ist das zentrale Leitbündel (**Lb**) zu sehen, das in diesem Bereich nicht mehr von dem Lakunensystem umgeben wird.

**d:** Schnitt durch die Wurzelspitze. Wegen der Krümmung der Keimpflanze im Fußbereich ist die Wurzel nicht mehr quer geschnitten, sondern der Schnitt verläuft stärker in Längsrichtung, so daß die Wurzel diagonal geschnitten ist. Die Wurzelspitze liegt im Freien, sie wird nicht mehr vom Prothallium (**P**) umgeben, welches auf die rechte Bildhälfte beschränkt ist. Unten ist ein Teil der Sporenwand (**Sw**) zu sehen, die das Prothallium immer noch weitgehend umgibt.

# Tafel 35

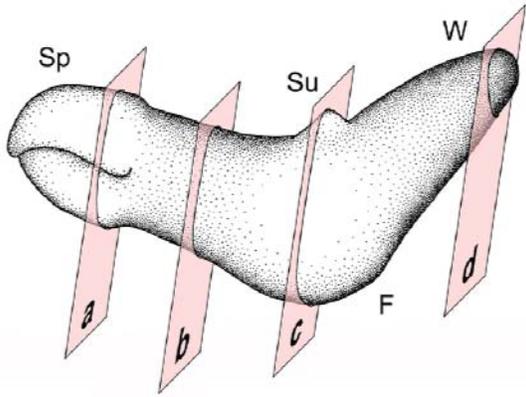


Fig. 1

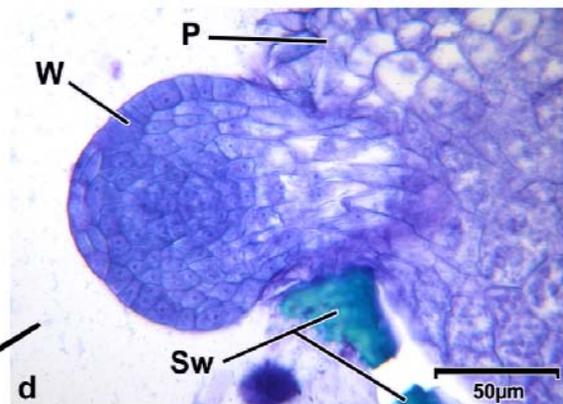
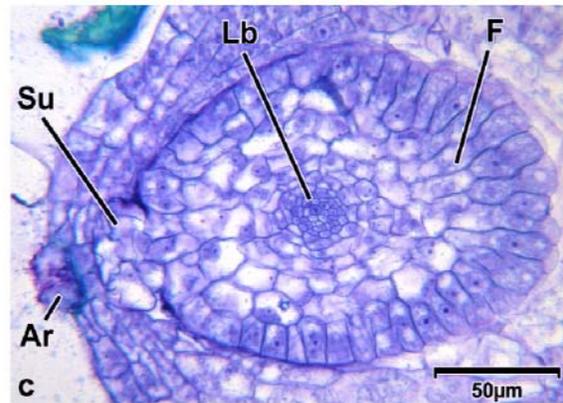
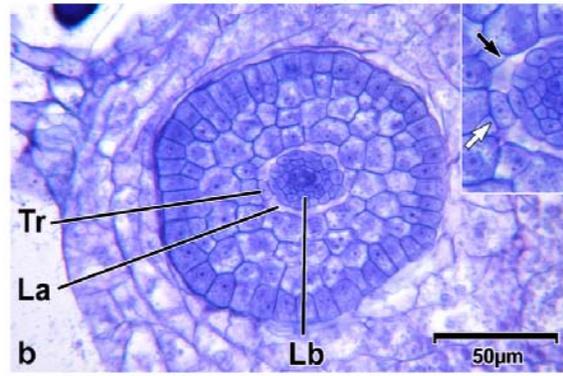
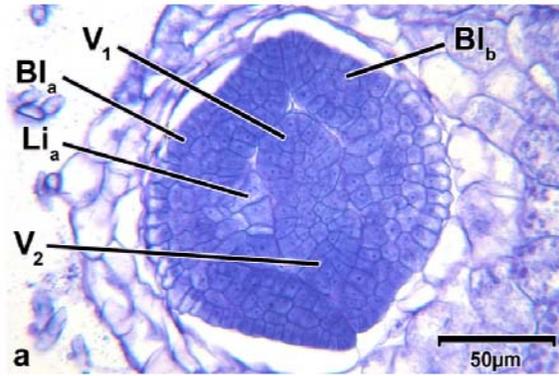


Fig. 3

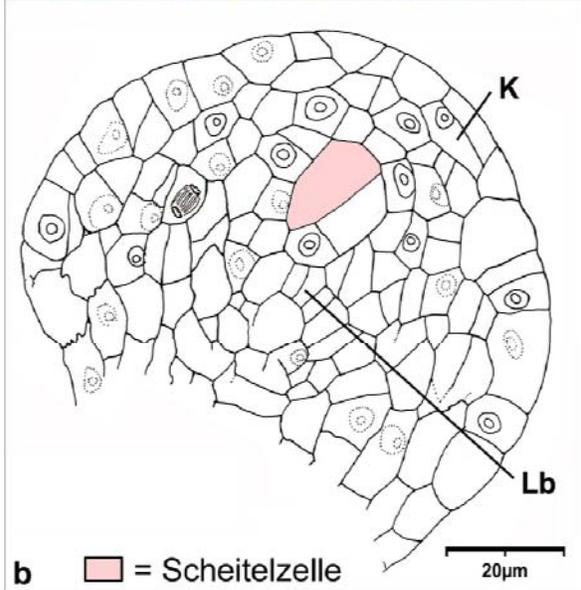
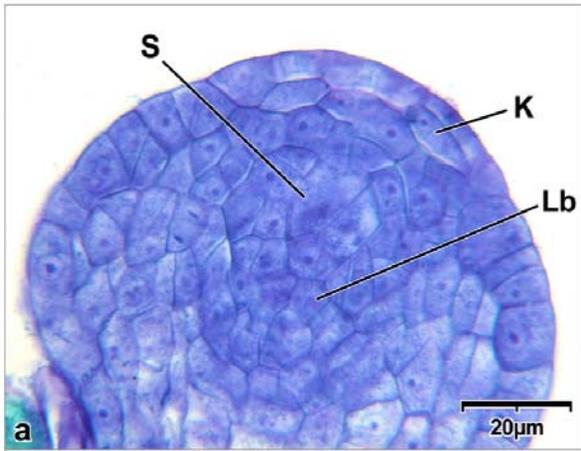


Fig. 2

## Legende zu Tafel 36

### Fig. 1:

Längsschnitt durch eine junge Keimpflanze, die deutlich weiter entwickelt ist als jene von Tafel 35. Sie wurde in angenähert transversaler Richtung geschnitten. (siehe Fig. 3).

Sowohl der erste beblätterte Sproß als auch die erste Wurzel haben das Prothallium durchbrochen. In dem dargestellten Schnitt ist die Wurzel (**W**) jedoch nur randlich angeschnitten und wird daher in dieser Ansicht vollständig von Prothalliumgewebe (**P**) umgeben.

Die beiden Blätter haben stark an Größe zugenommen, was hauptsächlich auf das Streckungswachstum zurückzuführen ist. Zwischen der Lamina (**Bl<sub>a</sub>, Bl<sub>b</sub>**) und der Sproßspitze (**S**) ist bei beiden Blättern jeweils die Ligula (**Li<sub>a</sub>, Li<sub>b</sub>**) zu sehen.

Das Hypokotyl (**H**) hat sich deutlich gestreckt und hat dadurch die Sproßspitze sowie die ersten beiden Blätter aus dem Prothallium herausgeschoben. In der Mitte des Hypokotyls ist das zentrale Leitbündel (**Lb**) zu sehen, welches sich in den Fuß (**F**) und bis zur Wurzel fortsetzt.

Der Suspensor ist nicht angeschnitten.

### Fig. 2:

Vergrößerte Ausschnitte aus dem Bereich des zentralen Leitbündels von Fig. 1.

|   |   |
|---|---|
| a | d |
| b | c |

Reihenfolge der Bildbezeichnungen.

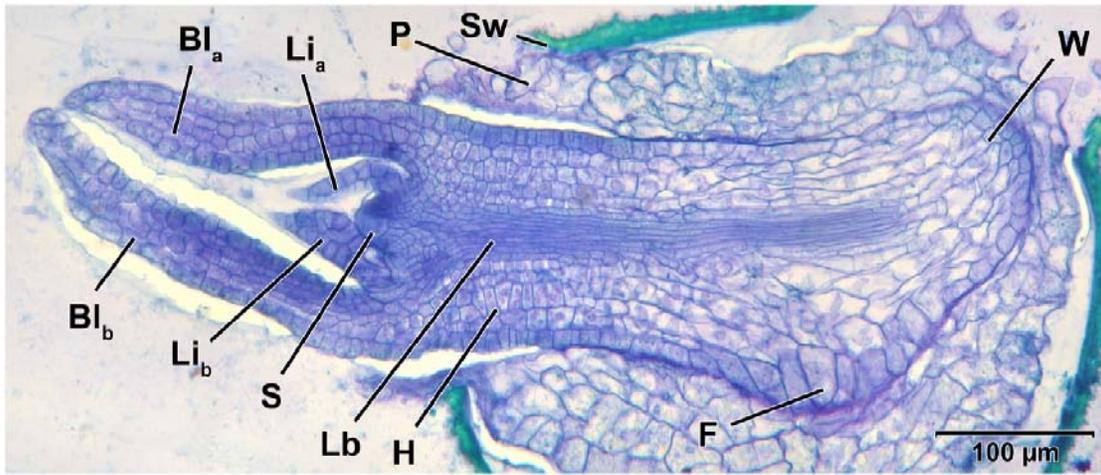
- a:** Verkleinerte Wiedergabe der Keimpflanze von Fig. 1. Die Kästen umranden jeweils den Ausschnitt, der in den mit den Pfeilen markierten Bildern zu sehen ist.
- b:** Das Leitbündel im Bereich des Hypokotyls. Man sieht in der Mitte die langgestreckten Zellen des Leitbündels. Sie werden umgeben von den Lacunae, die von den Trabeculae überbrückt werden. Einige Lacunae sind mit schwarzen Pfeilen markiert, die weißen Pfeile deuten auf einige Trabeculae.
- c:** Das Leitbündel am Übergang zwischen dem Hypokotyl (links im Bild) und dem Fuß (rechts im Bild). In der linken Bildhälfte sind noch deutlich die Lacunae (schwarze Pfeile) und Trabeculae (weiße Pfeile) zu erkennen, in der rechten Bildhälfte fehlen sie.
- d:** Das Leitbündel verläuft in dieser Abbildung vom Fuß links im Bild zur rechts liegenden Wurzel hin. Das Leitbündel zeigt einen einheitlichen Bau ohne Lacunae und Trabeculae.

### Fig. 3:

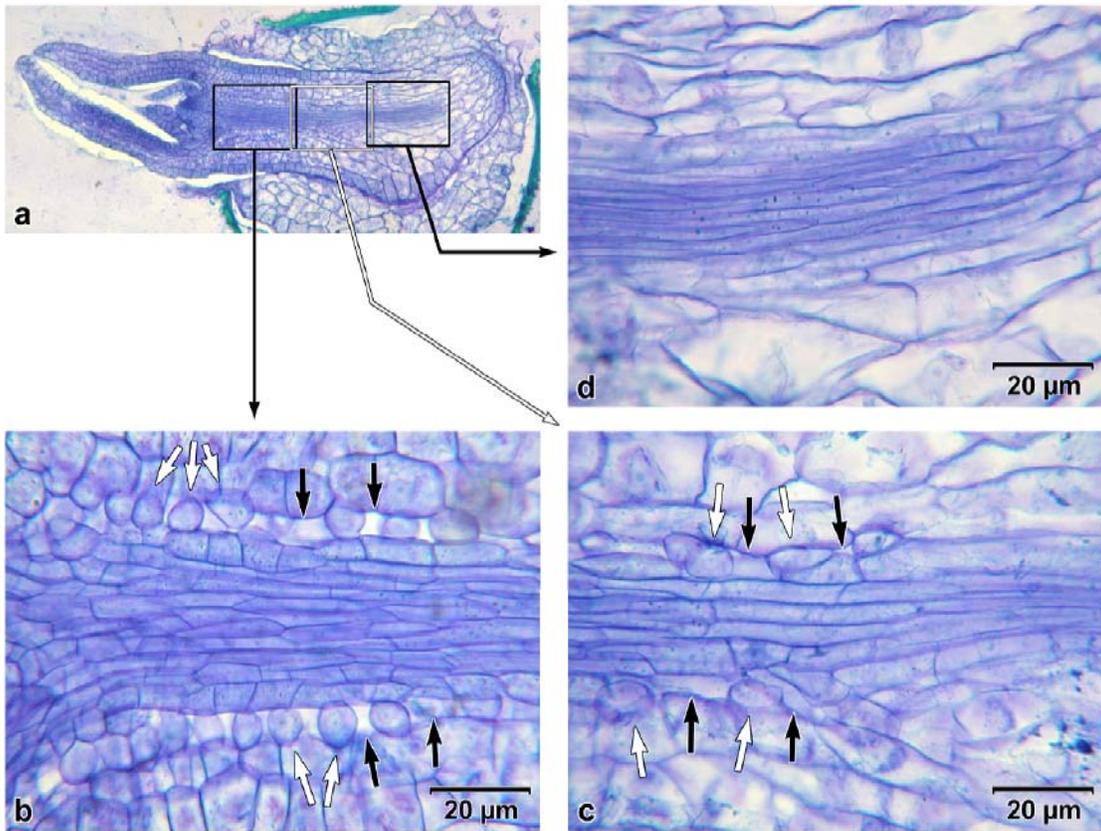
Dreidimensionale schematische Darstellung der Keimpflanze von Fig. 1 und 2. Die Schnittebene ist rosa eingefärbt.

**F** = Fuß, **Sp** = erster beblätterter Sproß, **Su** = Suspensor, **W** = erste Wurzel

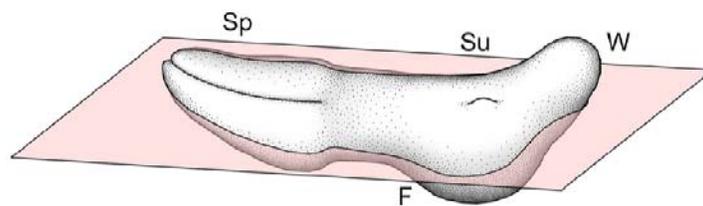
# Tafel 36



**Fig. 1**



**Fig. 2**



**Fig. 3**