Untersuchungen über normale und abnorme Marsilienfrüchte.

Von

M. Büsgen.

Die Resultate der Russowschen Untersuchungen über die Sporenfrüchte der Marsilien haben zum ersten Male die Möglichkeit nahe gerückt, die anscheinend endogene Bildung der Sporangien dieser Pflanzen mit dem Entstehungsmodus der Sporangien der homosporen Leptosporangiaten in Einklang zu bringen und so der Stellung der Marsiliaceen in der Nähe jener Farngruppe eine sichere Basis zu verschaffen. Russow (Vergl. Unter. etc. Mém. de l'acad. imp. d. sc. de St. Petersbourg VII. sér. t. XIX No. 1 1872) fand auf der Bauchseite junger Früchte zwei Längsfurchen, in denen in acropetaler Folge Grübchen oder trichterförmige Einsenkungen auftreten, deren Zahl der der später sich bildenden Sori entspricht. Die letzteren entstehen aus je einer Reihe von Initialzellen, welche einwärts von jedem Trichter in der Richtung von dessen idealer Fortsetzung gelegen sind. Zwischen den dem dorsoventralen Längsschnitte der Frucht zugewandten Scheiteln dieser Initialzellen und dem mittleren Innengewebe der Frucht soll sich durch Trennung ein Intercellularraum bilden, der Soruscanal, der mit dem Grübchen in offener Verbindung steht. »Könnte nachgewiesen werden« sagt Alexander Braun in Anknüpfung an ein Citat der Russowschen Beobachtungen, »dass der Soruscanal selbst eine directe Fortsetzung des Grübchens ist, eine Annahme, mit welcher die Darstellung Russows vielleicht nur in scheinbarem Widerspruch steht, so würde das so sehr abweichende Verhalten in der Lage der Sori von Marsilia sich vollkommen anreihen an das der Farne mit eingesenkten Häufchen der Sporangien (Antrophyum, Vittaria, manche Polypodien etc).« Trotzdem Braun diese Aeusserung bereits im Jahre 1872 gethan hat (Monatsber. d. Berliner Acad. a. d. Jahre 1872 p. 653), ist erst Goebel 1882 wieder auf den betreffenden Punkt eingegangen. Gelegentlich seines Aufsatzes über die Frucht von Pilularia globulifera (Bot. Ztg. 1882 Nr. 45) theilt er kurz mit, dass nach den Bildern, welche er bei der Untersuchung sehr junger Früchte von Marsilia macra A. Br. erhalten habe, der Soruscanal schon wahrnehmbar ist, wenn die Placenta eben auftritt. Er findet in ihm thatsächlich eine directe Fortsetzung der Grübchen und gelangt in Folge dessen zu der Ansicht, dass bei der Fruchtbildung der Marsilien derselbe Vorgang statthabe, den er für Pilularia nachweisen konnte, d. h. »es bilden sich die Placenten in Vertiefungen der Fruchtanlagen, sie gehen aber überall aus Oberflächenzellen hervor, und die Fruchtbildung der Marsiliaceen schliesst sich ebenso der der homosporen Farne an, wie die der Salviniaceen«.

Die Angaben Goebels über Pilularia haben neuerdings durch Meunier (La cellule. Rec. de cytologie et d'histol. générale. t. IV. 2. fasc. p. 320)

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0173-5

eine ausführliche Bestätigung gefunden. Um so weniger Grund würde nach seinen eben citirten Aeusserungen über Marsilia vorgelegen haben, die Entwickelungsgeschichte von deren Früchten einer erneuten Untersuchung zu unterziehen, wenn nicht die Auffindung einer eigenthümlichen Metamorphose Anlass dazu gegeben hätte. Im vergangenen Herbst entdeckte ich bei Marsilia hirsuta im Uebrigen normale Blätter, deren Spreitentheile in verschiedenem Grade in Früchte umgewandelt waren, welche zweifellos endogen entwickelte Sporangien führten. Ein Vergleich dieser Missbildungen mit den normalen Früchten musste entweder zu einer veränderten Auffassung der letzteren führen oder ein neues und schlagendes Beispiel dafür liefern, wie sehr die Berücksichtigung derartiger Erscheinungen in morphologischen Fragen den wahren Sachverhalt verdunkeln kann.

I. Die Entwickelung der normalen Früchte einiger Marsilien.

Russow hat die Fruchtentwickelung bei Marsilia Drummondii, M. elata u. M. salvatrix untersucht. Von diesen drei Arten stand mir leider kein geeignetes Material zu Gebot. Alle für die Erkenntniss der Anlage der Sori wichtigen Entwicklungsstadien fand ich bisher nur bei M. macra; jedoch lieferten mir andere Arten wenigstens einzelne Zustände, welche den Schluss gestatten, dass sie sich ebenso verhalten wie die genannte Form.

Marsilia macra Al. Br. gehört zu den Arten, welche eine oder wenige nicht sehr lang gestielte Früchte an den fertilen Blättern entwickeln. Dieselben entspringen dem Blattstiele oft so nahe an der Basis, dass bei dem ersten Blicke nicht zu unterscheiden ist, ob ihre Stiele thatsächlich an dieser oder z. T. an dem die Blätter tragenden Hauptstamme inserirt sind. Mitunter ist ein Fruchtstiel verzweigt und jeder Zweig trägt eine Frucht. Die microscopische Untersuchung lehrt, dass die Tracheiden des Fruchtstieles, welcher der Blattinsertion am nächsten steht, sich entweder mit denen des Blattstieles vereinigen, ehe dessen Gefässbündel in das des Hauptstammes einmündet oder wenigstens gleichzeitig mit den beiden letzteren verschmelzen. Ein Theil der an einer Blattbasis stehenden Früchte kann übrigens zu nur wenige Millimeter hoch entwickelten Blättchen der nächsten Seitenknospe gehören. Auch am Hauptstamm kommt es vor, dass nur die Frucht sich entwickelt, während das sie erzeugende Blatt selbst ganz zurückbleibt; niemals aber kam mir eine Frucht vor Augen, welche nicht mit einem Blattstiele verbunden gewesen wäre. Die erste Anlage einer jungen Frucht zu sehen gelang mir nur zweimal mit einiger Sicherheit. Im einen Falle erschien dieselbe als eine scheinbare grosse Lücke im Zellgewebe des jungen Blattes, wenige Zellschichten unterhalb seiner Scheitelzelle, das andere Mal als stumpfe Vorwölbung. Beide Male war das Blatt selbst erst zu einem stumpfen Höcker

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0174-1

entwickelt, welcher noch keine Spur einer Spreitenanlage erkennen liess. Wenn die Blattfiedern eben hervorzutreten beginnen, ist an der jungen Frucht schon Stiel und fertiler Theil zu unterscheiden. Der erstere ist noch sehr kurz und gegen letzteren durch eine Krümmung abgesetzt; der fertile Theil wendet sich etwas nach aufwärts und bekommt einen schwach concaven Rücken, sodass nun die ganze Anlage nicht mehr mit einem jungen Blatte zu verwechseln ist, welches schon sehr frühe nach dem Stammscheitel zu eingekrümmt erscheint. In der allerersten Jugend verhalten sich Blatt- und Fruchtanlage ganz gleich. Beides sind mit grosser Scheitelzelle wachsende Höcker.

Aus dem Gesagten geht erstens hervor, dass die Früchte von Marsilia macra Auszweigungen der Blätter sind, zweitens aber, dass sie nicht etwa je einer älteren Blattfieder entsprechen, sondern, der Entwicklungsgeschichte nach, als dem gesammten sterilen Blatte äquivalente Blatttheile zu betrachten sind. Die Blattfiedern werden ganz anders angelegt. Sie besitzen in der ersten Anlage keine Scheitelzelle, sondern zeigen, wie schon Hanstein fand und ich bestätigen kann, von vornherein Randzellenwachsthum.

Am Stiel der jungen Frucht beginnt sehr bald die Bildung der bekannten langen Haare. Dieselbe stört aber die weitere Untersuchung zunächst nicht, da sie erst verhältnissmässig spät auf die Frucht selbst übergreift und auf dieser dann langsam vom Rücken her über die Flanken zum Bauche fortschreitet. Es gelingt ziemlich leicht, die Fruchtspitze aus dem Haarwalde des Stieles herauszuschneiden. Behandelt man sie dann mit Eau de Javelle, so erhält man Objecte, deren ganzer Bau, Zelle für Zelle ohne besondere Schwierigkeiten sich feststellen lässt.

Die zweischneidige Scheitelzelle der jungen Frucht ist so orientiert, dass die Durchschnittslinien ihrer beiden Innenwände nach dem Rücken und Bauch, die Segmente also nach den Flanken der Frucht hin zu liegen kommen. Schon nach den ersten Theilungen der Segmente durch longitudinale Antiklinen tritt ein Unterschied zwischen Rücken und Bauch der Frucht hervor. Die dem ersteren zugewandten Segmentstücke wachsen unter Theilungen nach verschiedenen Richtungen zu polygonalen Zellen heran, welche sehr rasch keine auf ihre Abkunft deutende Anordnung mehr erkennen lassen. Ihre weiteren Schicksale sind für uns ohne Interesse.

Die bauchsichtigen Segmenttheile dagegen erfahren sehr regelmässige Theilungen, von welchen die ersten bereits für die Anlage der wichtigsten Theile der Frucht von Bedeutung sind. Sie zerfallen durch weitere longitudinale Antiklinen in ungleiche Stücke, je ein kleineres bauchsichtiges und ein längeres mehr auf der Fruchtflanke gelegenes. Letzteres giebt weiterhin noch ein kleines bauchsichtiges Stück ab, so dass endlich die Mittelfläche der Fruchtbauchseite in der Oberflächenansicht vier parallele Längsreihen anfangs äquidimensionaler, später etwas längsgestreckter

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0175-6

Zellen zeigt. Die Glieder der beiden mittleren Reihen können sehr regelmässige Gestalt besitzen, während der Umriss der den äusseren Reihen angehörigen durch die in den angrenzenden Segmentstücken stattfindenden Wachsthumsvorgänge beeinflusst wird. (Fig. 1.)

Die genannten grösseren Stücke der bauchsichtigen Segmenttheile spalten sich durch Transversalwände in je zwei Scheiben, welche sich weiterhin verschieden verhalten (Fig. 4). Die eine der beiden Scheiben (*i* in Fig. 4) zerfällt durch Periklinen in mehrere annähernd gleich grosse Stücke, die andere (*s* in Fig. 4) in eine grössere bauch- und eine kleinere rücken-sichtige Zelle, von welchen die letztere sich am Aufbau des sterilen Gewebes betheiligt, während wir die erstere als Mutterzelle eines Sorus ansprechen dürfen. Sie wölbt sich etwas über ihre Nachbarzellen vor und entwickelt sich künftig in einer selbständigen, von der aller übrigen Fruchtzellen abweichenden Weise. Fig. 4 und die Oberflächenansichten Fig. 1 u. Fig. 2 zeigen, dass zunächst in ihr Transversalwände auftreten, welche etwas gegeneinander geneigt sind. Sie trennen schmälere seitliche Zellen von einer mittleren, welche allein in die Bildung des Sorus selbst eintritt, während wenigstens die äusseren von jenen nur Verbindungsglieder zwischen ihr und den gleich zu besprechenden Zwischenplatten vorstellen.

Die Zahl der in der bezeichneten Weise angelegten Sorus-Mutterzellen vermehrt sich, bis der Scheitel der Frucht sein Wachsthum einstellt. Ob er bis dahin die zweischneidige Scheitelzelle beibehält, kann ich nicht angeben. Einmal sah ich in derselben schon frühe eine Wand aufgetreten, welche zu den bisherigen Segmentwänden senkrecht stehend von ihr nach dem Rücken der Frucht zu ein kleines Stück abschnitt.

Die zwischen den Sorus-Mutterzellen liegenden Zellplatten und die vier Zellreihen des Fruchtbauches theilen sich vorläufig nur durch perikline Wände und erheben sich dabei um die Sorus-Mutterzellen herum wie ein Wall, der jede von ihnen von drei Seiten einschliesst. Dabei berühren die Bauchzellen wenigstens die Sorus-Mutterzellen nicht, sondern bleiben von ihnen durch allerdings sehr enge Intercellularspalten, die Grübchen oder trichterförmigen Einsenkungen Russow's, getrennt. Dieselben sind in Fig. 3, wo *s* eine Sorus-Mutterzelle, *b* die beiden angrenzenden Bauchzellreihen bedeutet, in der Oberflächenansicht zu sehen. Fig. 5 zeigt eine der Spalten im Längsschnitt. Diese Figur stellt einen Theil des Querschnitts einer jungen Frucht dar, der einem etwas älteren Stadium als Fig. 4 entspricht. Wie Oberflächenansichten lehren, liegen die Sorus-Mutterzellen beiderseits der Mittellinie des Fruchtbauchs einander nicht gerade gegenüber, was sich aus ihrer Bildung aus alternirenden Scheitelzellsegmenten erklärt. Man sieht daher in der Figur nur die links gelegene Sorus-Mutterzelle, während rechts die Zwischenplatte erscheint. Die Sorusmutterzelle ist durch das Wachsthum der hinter ihr auf der Fruchtflanke gelegenen Gewebepartieen mehr nach dem Fruchtbauche hin-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0176-2

gewandt worden, als wohl ohne dies der Fall sein würde. Man vergleiche die ein jüngeres Stadium darstellende Fig. 6 mit Fig. 5. Ausserdem hat sie sich nach einer Richtung in die Länge gezogen, senkrecht zu welcher sie in Abtheilungen zerfällt, von denen jede einem Sorustheil den Ursprung geben wird (vgl. Figg. 7 u. 8 und Russow l. c. Fig. 71 u. ff.). Zugleich auftretende weitere Transversalwände zeigt die Ansicht vom Fruchtbauche her (Fig. 3). Durch die Lücke *l* von der Sorusmutterzelle getrennt folgen nach rechts in der Fig. 5 die vier Bauchzellreihen, welche schon ca. fünfmal so hoch geworden sind, als sie zur Zeit ihrer Anlage (vgl. Fig. 6) waren, und unmittelbar an sie anschliessend die Zwischenplatte zwischen zwei Sorusmutterzellen. (Vgl. die Erläuterung zu Fig. 2).

Nicht verschweigen will ich, dass ich mich nicht völlig davon überzeugen konnte, dass jeder Sorus sich auf eine einzige Mutterzelle zurückführen lässt. Die Möglichkeit war nicht ganz auszuschliessen, dass die Sorus bildenden Zellreihen der Figuren 5, 7, 8 nicht durch Quertheilung einer Mutterzelle entstanden seien, sondern sich aus Elementen gebildet hätten, welche von der ersten Sorusmutterzelle aus nach dem Fruchtrücken hin lagen und mit ihr allmählich eingesenkt wurden. Die Weiterentwickelung der Frucht geschieht in der Weise, dass die Sorusmutterzellen, resp. ihre ersten Abkömmlinge, immer höher von ihrer Umgebung umwallt werden. Dabei erfahren sie selbst ihre Ausbildung in der angedeuteten Richtung. Bei Marsilia hirsuta sah ich die im Querschnitt neben einander liegenden Sorusinitialen (*s* in Fig. 7) sich gegeneinander abrunden. Ein durch etwas geneigte Wände abgegrenzter mittlerer Abschnitt einer jeden wird zur Scheitelzelle, deren Gipfel nach Russows Beschreibung und Abbildungen schliesslich in der Bildung eines Macrosporangiums aufgeht, während ihre Segmente zu der von Placenta und Microsporangien schreiten. Dabei erweitern sich die Intercellularlücken, soweit die Sori ihnen anliegen, zu ansehnlichen Hohlräumen, während sie von dort bis zur Oberfläche der Frucht die Gestalt enger Gänge beibehalten. Diese Gänge sind die Russow'schen Sorus-Kanäle, welchen nach obiger Darstellung also eine andere Entstehung zukommt als Russow annahm. Später werden sie geschlossen, indem die Bauchzellreihen sich verbreitern und mit dem über die Sori hinausgewachsenen Gewebe der Fruchtflanken in Verbindung treten.

Die Beobachtungen Russows bleiben übrigens auch bei der hier dargestellten Entwickelungsweise zu Recht bestehen. Der innere Theil der Soruskanäle kann zeitweise geschlossen werden, indem die Sorusinitialen sich eng an die ihnen angrenzende Reihe von Bauchzellen anschmiegen und diese selbst zusammendrücken. Ein derartiges Verhalten ist in Fig. 8 dargestellt. Wenn später dann an solchen Stellen die Sorus führenden Hohlräume auftreten, kann man ohne Kenntniss der Anfangsstadien in der That zu der Ansicht gelangen, dass man es hier mit schizogenen Neu-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0177-8

bildungen zu thun habe. Die ganze Auffassung der Fruchtentwickelung vermögen diese Vorkommnisse nicht zu änderen. Nicht das innigere oder lockerere Aneinanderschliessen der in Frage kommenden Zellen, sondern die eigenthümliche Wachsthumsweise der verschiedenen Theile der Frucht gibt hier den Ausschlag.

Die mitgetheilten Beobachtungen lösen die Frage nach der Abkunft der Sporangien zunächst für Marsilia macra im Goebel'schen Sinne. Die Entwickelung der Sporangien lässt sich hier zweifellos auf Oberflächenzellen der Fruchtanlage zurückverfolgen, wie bei den homosporen Filicinen.

Von anderen Arten konnte ich nur M. Nardu, uncinata und hirsuta untersuchen. Die letztgenannte Form zeigt nach diesjährigen gesunden Früchten Uebereinstimmung mit M. macra (Fig. 7). Von M. Nardu und und uncinata hatte ich nur auf den Stufen der Figuren 7 u. 8 stehen gebliebene Früchte zur Verfügung, welche in den Gefässbündeln und auch an anderen Stellen braungefärbte Zellwände besassen. Da indess die Anordnung ihrer Zellen, soweit untersucht, ganz dieselbe war wie bei entsprechenden gesunden Früchten der beiden anderen Arten, liegt kein Bedenken dagegen vor, sie in dieser Beziehung für normal zu halten und ihnen dieselbe Entwickelungsweise wie jenen Formen zuzuschreiben.

Ueber die muthmassliche ursprüngliche Gestalt des fertilen Abschnitts der Marsiliablätter und über etwaige Homologieen desselben mit der Spreite des sterilen Blatttheils dürfte mangels genügend nahestehender Formen, welche einen Aufschluss durch Vergleichung ermöglichten, nicht wohl zu streiten sein. Will man eine Vermuthung aufstellen, so hat wohl die von Russow (l. c. p. 74) ausgesprochene am meisten Berechtigung. Die reife Frucht wird beim Liegen in Wasser bekanntlich in drei Stücke zersprengt, zwei symmetrische Klappen und einen länglichen, knieförmig gebogenen Körper, der mit dem Stiele fest verbunden bleibt. »Letzteren Theil«, sagt Russow, »glauben wir der Entwickelung zufolge als zum Fruchtstiel gehörig, d. h. als directe die Fruchtklappen tragende Fortsetzung des Fruchtstiels und die Klappen als an diesem Theile (dem Ende des Stieles) hervorgesprosste Lamina betrachten zu müssen.« Danach hätten wir in jeder der beiden Fruchtklappen ein fertiles Fiederblättchen des Sporophylls zu erblicken. Thatsächlich gleicht in frühen Stadien die junge Frucht sehr einem jungen Blatte, an welchem zwei sehr breit inserirte Fiedern hervorwachsen. Mit Russows Auffassung liesse sich auch das Verhalten der Bauchzellreihen in Einklang bringen. Meunier (l. c. p. 273) hat neuerdings gegen Goebel die Meinung vertreten, dass das centrale Gewebe der Pilulariafrucht und somit auch der diesem aequivalente Bauchzellcomplex der Marsilien Indusiumcharakter besitze, da die Spaltung derselben in die Theile, welche zur Bildung der die Sori einhüllenden Säckchen beitragen, schon in den jüngsten Stadien vorhanden sei und nicht erst durch spätere Differenzirung zu Stande komme. Bei Marsilia hirsuta, und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0178-4

wohl auch bei den anderen Arten, geschieht indess die Theilung der Bauchzellreihen sicher erst spät, wie ein Vergleich der Figg. 5 und 7 erkennen lässt. Meiner Ansicht nach würde aber dieser Umstand bei der Beurtheilung der fraglichen Gewebepartieen weniger ins Gewicht fallen, als ihre Wachsthumsweise. Die Indusien sind, wie Goebel hervorhebt, umgeschlagene Blattränder oder Wucherungen der Blattoberfläche. Eine solche Wucherung liegt nun in den Bauchzellreihen der Marsilia vor. Sie entwickeln sich aus den Oberflächenzellen, von welchen in Fig. 6 unter *b* vier nebeneinanderliegende zur Erscheinung kommen. Wenn sich also für die Marsilia eine phylogenetische Beziehung darböte, welche das Vorhandensein eines Indusiums verlangt, so könnte man jenem Gewebe wohl diesen Namen beilegen.

Reelleren Werth aber als diese immerhin etwas gekünstelte Betrachtungsweise hat A. Brauns Vergleich des Marsiliasporophylls mit dem von Holcosorus pentagonus Moore = Grammitis bisulcata Hooker, den auch Goebel herbeizieht. Goebel sieht in den Früchten der Marsiliaceen einfache Blattabschnitte, in welchen, wie bei Grammitis, die Sori in Gruben auftreten, die bei jenen später durch Wucherungen ihrer Ränder geschlossen werden, und dieser Auffassung trete ich bei dem dermaligen Stande unserer Kenntnisse vollkommen bei.

II. Ueber metamorphosirte Blättchen von Marsilia hirsuta R. Br.

Im botanischen Garten zu Jena werden Marsilia hirsuta R. Br. und und Marsilia macra Al. Br. in einige Centimeter hohen weiten Thonschalen cultivirt, welche mit dem unteren Theile in Wasser stehen. An den langgestielten Luftblättern der reichlich fructificirenden erstgenannten Art beobachtete ich im vergangenen Sommer die Missbildungen, von welchen oben in der Einleitung die Rede gewesen ist, nämlich verschiedene Stufen der Umwandlung von Marsilia-Blättchen in Früchte. In der Litteratur habe ich keine Angaben über derartige Umwandlungen bei Marsilien finden können, während es eine bekannte Sache ist, dass sie bei andern Farnen nicht zu selten vorkommen. Goebel beschreibt z. B. in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schenk, Handbuch d. Botanik. III. 1. p. 111) das Fertilwerden sonst steriler Blattfiedern von Botrychium Lunaria. Dieser Erscheinung lassen sich die hier zu beschreibenden Vorkommnisse anreihen. Al. Braun hatte solche Missbildungen, von welchen er Aufschlüsse über die morphologische Natur des Sporocarps erwartete, bei seinen Arbeiten über Marsilia vergeblich gesucht; vielleicht darf man sagen zum Glück, denn aller Wahrscheinlichkeit nach würde ein derartiger Fund in der damaligen Zeit das Studium der Verwandtschaftsbeziehungen der Marsilien in ganz falsche Bahnen gelenkt haben. Al. Braun fand nur drei verbildete Früchte bei Marsilia Drummondii, welche zu

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0179-2

keinen weiteren Betrachtungen Anlass gaben: 1) eine im obersten Drittheil getheilte, in zwei nebeneinander liegende Spitzen auslaufende Frucht; 2) eine bis auf den Grund getheilte Frucht, so dass zwei divergirende Früchte auf der Spitze desselben Stieles standen; 3) einen Fruchtstiel, welcher an Stelle der Frucht eine schmal lanzettförmige, von einem einfachen Nerven durchzogene Spreite trug (Monatsber. d. Berliner Acad. 1870. p. 707).

Die vier keilförmigen Theilblättchen eines normalen Marsiliablattes sind bekanntlich zu zwei übereinander stehenden Paaren angeordnet, einem unteren älteren und einem in der Jugend von diesem eingeschlossenen jüngeren. Es ist für die zu beschreibenden Bildungen charakteristisch, dass die beiden einem Paare zugehörigen, also gleichalterigen Blättchen überall in ziemlich gleichem Grade verändert waren.

Folgendes sind die beobachteten Metamorphosen:

1. An Stelle der vier Theilblättchen fand sich auf einem Stiele von normaler Länge ein braunes, stark behaartes, rundliches Gebilde, welches bei näherer Untersuchung sich aus vier Theilen zusammengesetzt erwies. An Stelle des untersten Theilblättchenpaares waren zwei etwa eiförmige Körper von ca. 3 mm Länge getreten, an Stelle des oberen zwei etwas grössere muschelförmige Gebilde, welche namentlich an ihrem Vorderrand auf die mehrfache Dicke normaler Blättchen angeschwollen erschienen. Dieselben hatten einander ihre concaven Seiten zugewandt und sich so gekrümmt, dass das eine etwas über das andere übergriff (Fig. 9). Ihre Innenflächen sind kahl und heller gefärbt als die Aussenseiten, welche in Farbe und Behaarung ganz mit den eiförmigen Körpern übereinstimmen. Alle vier Stücke der Missbildung tragen die eigenthümlichen, ihrer Fläche parallel gerichteten Borsten der normalen Früchte, welche sich von den auf der Unterseite der Blättchen befindlichen nur durch stärker gebräunte Inhaltsmassen unterscheiden.

Die beiden muschelförmigen Körper, um diese zuerst näher ins Auge zu fassen, besitzen eine mehrschichtige harte Schale, welche, soweit sie ihrer Aussenseite angehört, ganz der Schale normaler Marsilienfrüchte gleicht, auf der Innenseite der Muscheln aber einige Abweichungen erkennen lässt. Die im Querschnitt isodiametrisch polygonalen Epidermiszellen, welche mit geraden Wänden aneinanderstossen und fast alle gelbe oder braune Membranen und z. Th. auch ebensolche Inhaltsmassen führen, sind auf der Innenseite der Muscheln von gleichmässiger Höhe; auf ihrer Aussenseite aber zeigt die Epidermis Einsenkungen, nach deren Centrum hin die Zellen an Höhe abnehmen. Am tiefsten Punkte der Einsenkungen finden sich die beiden Arten von Spaltöffnungen, welche Russow (l. c.) für die Marsilienfrüchte beschreibt, nämlich solche, welche in flaschenförmige Intercellularräume münden, und solche, unter denen das gleich zu beschreibende Sklerenchym ohne Unterbrechung weiter läuft. Dieses

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0180-3

Sklerenchym besteht zunächst aus einer Schicht senkrecht zur Epidermis gestreckter prismatischer Zellen, deren Seitenwände hier und da gebräunt und so stark verdickt sind, dass ihr Lumen auf einen ganz engen, oft anscheinend noch unterbrochenen Kanal, der sich nur an den Zellenden etwas erweitert, reducirt ist. Ungefähr in halber Höhe, etwas näher dem oberen Ende, verläuft über die Wände die sogenannte linea lucida, welche seit Mettenius und Russow von den Schalen der Marsilienfrüchte und Papilionaceensamen bekannt und von Mattirolo (Mem. delle Reale Accad. d. sc. d. Torino Ser. II t. XXXVII) und Meunier (l. c. Ref. Bot. Ztg. 1889 No. 36) neuerdings näher untersucht worden ist.

Auf der Aussenseite der Muscheln zieht sich unter der eben beschriebenen Prismenschicht eine zweite hin, welche aus längeren Zellen mit weniger stark verdickten, ebenfalls theilweise gebräunten Wänden ohne linea lucida zusammengesetzt ist (Fig. 11). Sie geht auf der Muscheliinnenseite in pallisadenförmig angeordnete Zellen mit wenig auffallender Wandverdickung über (Fig. 12).

Den Uebergang zwischen Schale und Inhalt macht eine ebenfalls nur auf der Muschelaussenseite gut ausgebildete Schicht von Parenchymzellen, welche auf dem Querschnitt biconcave Form besitzen, so dass sie ovale Intercellularräume zwischen sich lassen (Fig. 11). Auch sie findet sich bei den normalen Marsiliafrüchten dicht unter der harten Schale. Ihr folgen nach Innen weitere Parenchymlagen, welche die Gefässbündel umschliessen, deren Hauptstränge bei unseren Metamorphosen unter der äusseren Schale der Muscheln von ihrer Ansatzstelle an den Blattstiel aus nach ihrem gegenüberliegenden Rande verlaufen. Der noch übrige Innenraum der Muschel stellt einen durch sehr zarte Septen in mehrere Querfächer getheilten Hohlraum dar, der nur nach dem Blattstiele hin von einem farblosen grosszelligen Schwellgewebe erfüllt ist. Die quellbare Substanz der betreffenden Zellen findet man an Spiritusmaterial dem contrahirten Plasma anliegend. Sie hebt sich bei Wasserzutritt von letzterem als faltige Masse ab und wird dann unter fortwährender Ausdehnung, welcher die anfangs eingefalteten Zellwände folgen müssen, undeutlich.

Der bemerkenswertheste Inhaltsbestandtheil der Muscheln sind die Sporangienhäufchen, welche über den Gefässbündeln entspringend in die Fächer des Hohlraums hineinragen. Die Placenten erheben sich als breite Höcker auf der Muschelaussenwand und tragen in grosser Anzahl die langgestielten Sporangien. Um zu einer richtigen Beurtheilung der letzteren zu gelangen, ist es nöthig, einen Blick auf die Sori der gleichzeitig entwickelten normalen Früchte zu werfen. Dieselben enthielten 1—3 Macrosporangien und eine grössere Anzahl von Microsporangien, welche zum Theil gebräunt und eingetrocknet waren.

Die Macrosporen erfüllten zur Zeit der Ernte des Materials (Ende Juli) fast den ganzen Innenraum ihrer Behälter und zeigten unter der Schleim-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0181-9

hülle die bekannte aus senkrecht zur Sporenoberfläche gestellten Prismen bestehende Wandschicht wohl ausgebildet. Sie waren somit jedenfalls der Reife nahe. Die Microsporangien derselben Sori enthielten keine reifen Microsporen, sondern rundliche Körper verschiedener Grösse in grosser Anzahl neben 16 grösseren Zellen, welche augenscheinlich den Mutterzellen der Microsporen entsprachen. Jene rundlichen Körper bestanden aus einer farblosen Masse, welche an die aus Prismen zusammengesetzte Episporiumschicht der Microsporen erinnerte, aber nicht überall radiale Streifung zeigte. Sie umhüllt einen oder mehrere Tropfen einer gelblichen Substanz, welche sich beim Aufkochen in Kalilauge braun, mit Jodtinktur, wie die Hüllmasse, gelb färbt. Jod- und Schwefelsäure rufen keine Blaufärbung hervor. Die ganzen Gebilde sind gegen Kalilauge und Schwefelsäure von grosser Resistenz. Zu äusserst umgiebt die Körper eine hyaline Hülle, welche oft zwei Schichten erkennen lässt. Ihrer Natur nach müssen sie Derivate der Tapetenzellen sein. Die 16 grösseren Zellen erscheinen z. Th. annähernd kugelig, z. Th. aber besitzen sie Fortsätze und Ausbuchtungen, welche auf unvollständige Theilung schliessen lassen. Dass indess nicht normale Theilungszustände vorliegen, geht daraus hervor, dass die betreffenden Zellen bereits Prismenschicht und Gallertmantel zeigten.

Der ganze Sporangieninhalt erinnert an eine Beobachtung, welche Russow (l. c. p. 59) an im Spätsommer angelegten Früchten, wahrscheinlich von Marsilia Drummondii und M. elata, machte. Er fand in den Microsporangien der genannten Früchte neben den gewöhnlichen Microsporen eine Menge kleiner Bläschen, welche seiner Beschreibung nach mit meinen Tapetenzellderivaten übereinstimmen. Russow meinte, in diesen Gebilden Produkte einer wiederholten Theilung einiger Sporenzellen vor sich zu haben, da er in den sie enthaltenden Sporangien weniger Microsporen antraf als in den normal entwickelten. In den mir vorgekommenen Sporangien kann ihre Entstehung nicht auf diese Weise vor sich gegangen sein, da neben ihnen gewöhnlich alle 16 Microsporen-Mutterzellen gefunden wurden.

Die oben gegebene Darstellung des Microsporangieninhalts normaler Früchte könnte ebenso gut von den Sporangien der metamorphen Blättchen hergenommen sein, so genau stimmen beide in den in Rede stehenden Verhältnissen überein. Auffallend ist nur, dass in den Soris der Blättchen keine Macrosporangien zu finden waren. Es kann das darauf beruhen, dass die Sporen noch nicht die Entwickelungsstufe erreicht hatten, auf welcher sich Macro- und Microsporangien von einander unterscheiden lassen; doch wird man geneigt sein, als Gegengrund gegen diese Annahme den vorgeschrittenen Reifezustand der Sporangien in normalen Früchten gleichaltriger Pflanzen geltend zu machen. Schlagend wäre ein solcher Einwand nicht, da wir es ja mit Bildungsabweichungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0182-5

zu thun haben, deren Entwickelungsdauer uns unbekannt ist. Sie könnten recht wohl ihr eigenes Tempo besitzen.

Die beiden eiförmigen Körper, welche an Stelle des unteren Blättchenpaares des metamorphosirten Marsiliablattes getreten waren, besassen je eine Längsfurche auf ihrer dem Centrum des Köpfchens zugekehrten Seite, welche der Concavität der muschelförmigen Körper entspricht. Ihre Struktur stimmte ganz mit der der letzteren überein. Nur fehlte die innere Prismenschicht blos an einer sehr schmalen Stelle im Grunde der Furche. Das Schwellgewebe war am stärksten in ihrer Nähe ausgebildet. Von hier aus durchzogen auch die Hauptsepten den Innenraum, Sorus führende Fächer bildend. Die Sori sassen wieder auf Placenten, welche von der der Furche entgegengesetzten Seite aus, wo auch die Gefässbündel lagen, ins Innere vorsprangen. Interessant war, dass der Querschnitt senkrecht zur Furche nicht, wie man hätte erwarten sollen, zwei nebeneinander liegende Sori zeigte, wie die normalen Früchte, sondern eine grössere Anzahl (Fig. 13).

2. Einen ganz ähnlichen Aufbau, wie das beschriebene Köpfchen, zeigte ein zweites, welches auch äusserlich dem ersten sehr ähnlich war. Auch hier erschienen an Stelle der beiden untersten Theilblättchen eiförmige Körper mit rückenständiger Furche, während aber die beiden oberen durch einen einzigen muschelförmigen Körper vertreten wurden, an welchem nur eine tiefe Ringfurche verrieth, dass er aus zwei anfänglich getrennten Anlagen hervorgegangen sei. Im Inneren machte sich dieser Umstand nur insofern bemerklich, als an der eingeschnürten Stelle die Septen etwas dichter standen. Dies war indess wohl eine rein mechanische Folge der geringeren Weite des Lumens daselbst, wie aus dem unten Mitzutheilenden hervorgehen wird.

3. Den Schlüssel zum Verständniss der im Obigen dargestellten Erscheinungen liefert die in Figur 10 abgebildete Abnormität.

Statt der unteren Theilblättchen sind hier muschelförmige Körper aufgetreten, welche sich von denen der Abnormitäten 1 und 2 nur dadurch unterscheiden, dass ihr Innenraum keine Sporangien führende Lücken zeigt, sondern ganz von Schwellgewebe erfüllt ist, dessen Ausdehnung ihre Dicke ums Doppelte vergrössern kann. Die beiden oberen Theilblättchen besitzen nur an ihren Vorderrändern eine Einkrümmung nach der Blattoberseite hin, an welcher sich blos ein schmaler Streif auf jeder Seite des Blättchens nicht betheiligt. Die eingekrümmten Theile sind gleichzeitig braun gefärbt, anscheinend etwas stärker behaart und dicker als die unveränderten Partieen, in welche sie nach dem Blattstiel zu allmählich übergehen. Die microscopische Betrachtung lehrt, dass auch sie keine Sporangien enthalten, im übrigen aber denselben Bau besitzen wie die muschelförmigen Körper. Speciell zeigten sie dieselben Unterschiede in der Wandstruktur auf der concaven und convexen Seite. Auf der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0183-0

ersteren sind die Epidermiszellen alle gleich hoch; es fehlen die Spaltöffnungen und an Stelle der inneren Prismenschicht findet sich nur eine Lage weitlumiger, wenig gestreckter, prismatischer Zellen ohne auffallende Wandverdickungen (Fig. 12).

Ihren besonderen Werth erhalten diese halbumgewandelten Blätter dadurch, dass sie es ermöglichen, die Theile der sämmtlichen Metamorphosen mit denen der normalen Blätter in Beziehung zu setzen. Sie zeigen unmittelbar, dass ihre convexe Seite mit den spaltöffnungsführenden epidermalen Einsenkungen überall der Blattunterseite, die concave Fläche der Blattoberseite entspricht, welche bei den eiförmigen Körpern nur in Gestalt eines ganz schmalen Längsstreifens im Grunde der Furche zur Entwickelung gelangt ist. Die umwandelnden Einflüsse müssen sehr früh auf die Blattanlage gewirkt haben, denn die Epidermiszellen der metamorphosirten Stellen sind auf der embryonalen Form des Prismas stehen geblieben und haben sich in dieser vergrössert und wohl auch durch Theilung vermehrt, während die der normalen Blattpartieen ohne weitere Theilungen wachsen, wobei ihre Seitenwände sich wellig biegen. Die Prismenschichten entstehen aus der unter der Epidermis gelegenen Zellschicht, deren Glieder sich normaler Weise auf der Blattoberseite zu verzweigten Pallisaden mit senkrecht zur Blattoberfläche gestellten Armen, auf der Blattunterseite zu parallel der Epidermis etwas gestreckten, vielfach ausgebuchteten Zellen des Lückenparenchyms entwickeln. In den metamorphen Theilen treten bereits vor der Bildung der Intercellularen in den betreffenden Zellen vermehrte Theilungen und weiterhin starke Celluloseablagerungen auf, die zur Bildung der sclerenchymatischen Prismen führen. Die innere und äussere Prismenschicht scheinen durch Theilung einer einzigen subepidermalen Zelllage zu entstehen. Wenigstens weisen die Zellnetze an der Grenze zwischen den metamorphen und den nicht umgewandelten Blatttheilen darauf hin. Das Schwellgewebe geht aus den zwischen der zur Blattoberseite gehörigen subepidermalen Schicht und dem die Gefässbündel unmittelbar einhüllenden Parenchym gelegenen Zellen hervor. Dieselben erleiden keine vermehrten Theilungen, sondern strecken sich senkrecht zur Blattoberfläche, bis sie zum Theil zerreissen (Fig. 12). Es scheint fast, als ob sie dabei einem durch das Flächenwachsthum der Prismenschichten senkrecht zum Blattinnern ausgeübten Zuge folgten. Am wenigsten verändert das Parenchym der Blattunterseite mit den Gefässbündeln seine Entwickelungsrichtung. Es wird auch in den umgewandelten Blatttheilen zum Lückenparenchym, welches vom normalen namentlich durch die eigenthümliche Ausbildung abweicht, die seine äusserste, den Prismen angrenzende Schicht erfährt (Fig. 11).

Vergleicht man diejenigen der beschriebenen Bildungen, welche am weitesten von den Blättchen abweichen, mit normalen Früchten von Marsilia hirsuta, so findet sich in der anatomischen Structur ihrer ein-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0184-6

zelnen Theile, der Schale, des Schwellgewebes, der Placenten und Sporangien, vollständige Uebereinstimmung bis in die kleinsten Einzelheiten. Denkt man sich die eiförmigen Körper der Figur 9 etwas anders gestaltet und die rückenständige Spalte auf Null reducirt, so hat man das Gehäuse der normalen Frucht vor sich, welche hiernach einer einzigen der Fiedern des sterilen Blatttheils entsprechen würde. Unterschiede bestehen in dem Gefässbündelverlauf und der davon abhängigen Anordnung der Sori. Das Gefässbündelsystem der ächten Frucht besteht aus einem dorsalen Stamm, von welchem unter rechten Winkeln Seitenäste abgehen, die nach dem Fruchtbauche verlaufen, während in den Metamorphosen von einem Punkte, dem Stielansatz, ausstrahlende Bündel vorliegen. Könnte man nun auch ohne besondere Schwierigkeit das eine Schema aus dem andern ableiten, so warnt doch ein anderer Umstand davor, aus den Metamorphosen morphologische Schlüsse auf die normalen Früchte zu ziehen, nämlich die endogene Anlage der Sporangien, welche hier als ebenso zweifellos feststehend gelten muss wie der Ursprung der Sporangien der normalen Früchte aus Oberflächenzellen. Sie zeigt deutlich genug die Berechtigung der Zurückweisung, welche Goebel in seiner vergleichenden Morphologie der Teratologie als entscheidender Instanz in morphologischen Fragen zu Theil werden lässt.

Die Entwickelungsgeschichte der Metamorphosen direct festzustellen, gestattete das vorliegende Material nicht; doch giebt die Vergleichung der verschiedenen vorkommenden Umwandlungsstufen einige Fingerzeige für die Erkenntniss des Ganges, welchen die Abänderung genommen haben mag. Die am wenigsten umgewandelten Blättchen wiesen ausser einer Einkrümmung und auf Dilatation des Mesophylls beruhender Verdickung nur die Schalenbildung auf, bei anderen kamen dazu die inneren Hohlräume; die am weitesten veränderten endlich führten in diesen Höhlungen Sporangien. Wenn es erlaubt ist, jene Zustände mutatis mutandis als zeitlich aufeinander folgend auf ein Object zu übertragen, so kann man sich nachstehende Vorstellung über das Zustandekommen der Metamorphosen bilden.

Die Umwandlung beginnt mit vermehrten Zelltheilungen und abnormer Celluloseablagerung in den Initialzellen der Prismenschichten. Das Ausdehnungsbestreben der letzteren in tangentialer Richtung veranlasst einen nach dem Blattinneren gerichteten Zug, in Folge dessen abnormes Wachsthum und schliesslich Zerreissung gewisser Gewebspartieen eintritt. In die so entstehenden Höhlungen hinein bilden sich endlich die Sporangien, wenn sie überhaupt zur Anlage gelangen. Aus der angegebenen Entwickelungsfolge würde sich auch die so sehr auffallende Verschiebung der Sporangien ins Innere des Blattgewebes erklären. Da die Oberflächenzellen zur Zeit ihrer Anlage bereits in die Schalenbildung eingetreten sind, bietet für sie nur der centrale Hohlraum Platz, dessen Umgrenzungs-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0185-2

zellen sich in ähnlicher Lage befinden, wie die calluserzeugende Umgebung einer Schnittwunde. Durch die in Folge der Zerreissungen im Blattinneren veränderten Spannungsverhältnisse wie durch die sie umspülende Luftmenge werden sie in gleicher Weise zu Neubildungen angeregt, deren Natur die Factoren bestimmen, welche die ganze Metamorphose veranlasst haben.

Ueber die Aetiologie der Metamorphosen kann ich nichts sagen. Es kamen an den umgewandelten Blättern meistens Pilze zur Beobachtung, welche sich in den vorhandenen Höhlungen angesiedelt hatten und oft auch das Schwellgewebe und selbst einzelne Zellen der Prismenschicht durchwucherten. Da sie indess nicht überall gefunden wurden, darf ihnen keine weitere Bedeutung zugeschrieben werden. Es müssen andere Agentien gewesen sein, welche Stoffwechsel und Wachsthum der Blättchenanlagen in die Bahn lenkten, die schliesslich zur Bildung der Sporangien hinführte.

Erläuterung der Abbildungen.

Fig. 1. Oberflächenansicht des Bauches einer jungen Frucht von M. macra. *b* die vier Bauchzellreihen. Die Sorusinitialen *s* und die Zwischenplatten sind schon zu unterscheiden.

Fig. 2. Etwas älteres Object in derselben Ansicht. Die Spitze des Pfeils zeigt nach der Fruchtspitze. Es sind nur 3 Bauchzellreihen gezeichnet. Die Sorusinitialen sind durch Transversalwände getheilt. An ihrer Grenze gegen die äusserste Bauchzellreihe beginnt die Bildung der »Grübchen«. M. macra. Die erste Anlage der Grübchen geschieht chizogen, indem die Sorusinitiale sich von den ihr angrenzenden Bauchzellen trennt. Vgl. auch Fig. 3. In Figg. 1 und 6 hat diese Trennung noch nicht stattgefunden.

Fig. 3. Eine etwas ältere Sorusinitiale mit Grübchen und den beiden angrenzenden Bauchzellreihen. M. macra.

Fig. 4. Spitze einer jungen Frucht im Profil. Einstellung wenig unter der Oberfläche. *s* Sorusinitialen, *i* Zwischenplatten. M. macra.

Figg. 5—8. Querschnitte durch verschieden alte Früchte. 5, 6, 8 M. macra; 7 M. hirsuta; die nicht zum Sorus selbst gehörigen Zellen zum Theil schematisirt.

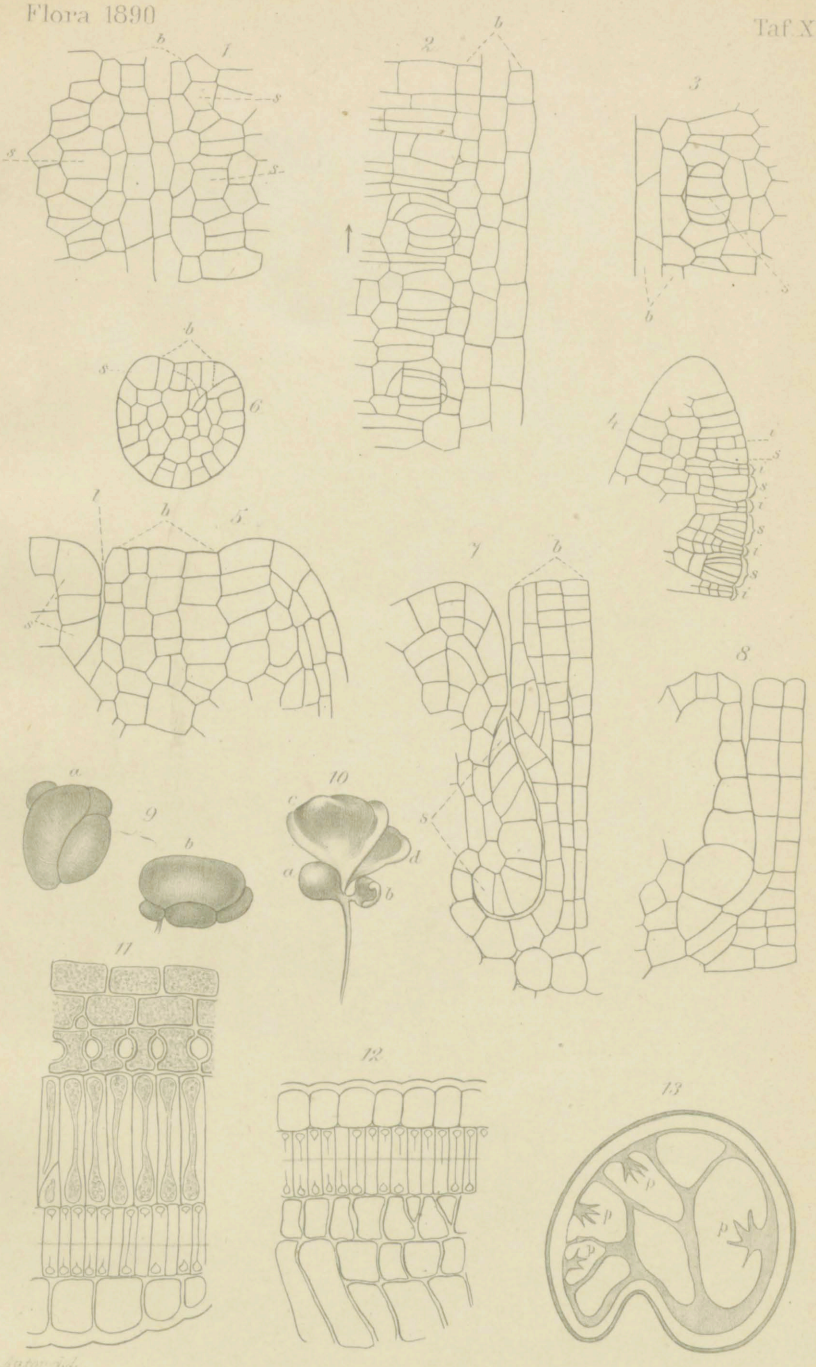
Figg. 9 u. 10. Metamorphosirte Blättchen von Marsilia hirsuta. Wenig vergrössert.

Fig. 11. Stück eines Längsschnitts durch die äussere Schale eines der muschelförmigen Körper der Fig. 9. (Blattunterseite.) Die Parenchymzellwände, mit Ausnahme der an die Intercellularen grenzenden Stellen, etwas zu stark gezeichnet.

Fig. 12. Innere Schale derselben Muschel. (Blattoberseite.)

Fig. 13. Querschnitt eines der eiförmigen Körper der Fig. 9. *p* Placenten. Die Sporangien der besseren Uebersicht wegen entfernt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0186-8



Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0517-6

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: 73

Autor(en)/Author(s): Büsgen Moritz

Artikel/Article: Untersuchungen über normale und abnorme Marsilienfrüchte. 169-182