FLORA.

61. Jahrgang.

№ 4. **Regensburg, 1. Februar** **1878.**

Inhalt. Dr. Lad. Čelakovský: Ueber die morphologische Bedeutung der sog. Sporensprösschen der Characeen. — P. G. Strobl: Flora der Nebroden. (Fortsetzung.) — Dr. H. R. Göppert: Kurze Mittheilungen. — Personalnachricht.

Ueber die morphologische Bedeutung der sog. Sporensprösschen der Characeen.

Von Dr. Lad. Čelakovský.

Es scheint ziemlich allgemein zugestanden zu werden, dass die weiblichen Organe der Characeen (Sporensprösschen oder Sporenknöspchen nach A. Braun, von Anderen Carpogone genannt, am richtigsten aber als behüllte Oogonien zu bezeichnen) mit gleicher Berechtigung für umgewandelte Sprosse angesehen werden müssen, wie die Antheridien für umgewandelte Blatttheile. So sagt Sachs (Lehrbuch 4. Aufl. S. 300) von dem weiblichen Characeenorgane: „Das Ganze muss als ein metamorphosirter Spross betrachtet werden. Die Stielzelle entspricht dem untersten Internodium eines solchen, sie trägt eine kurze Knotenzelle, aus welcher die Hüllschläuche als Blattquirl entspringen“ u. s. w. Al. Braun hat die Frage nach dem morphologischen Werthe des behüllten Oogoniums in gewohnter gründlicher und klarer Weise in der Abhandlung über die Saftströme der Characeen (S. 69 und ff.) besprochen. Er findet vor Allem die axilläre Stellung des Oogoniums der Gattung *Chara* zum Antheridium oder dem stellvertretenden Blättchen für die Sprossnatur bewei-

Regensburgische Botanische

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0051-1

send. Wie der Zweig aus dem Basilarknoten und zwar in der Achsel des Blattes, so entspringt das Sporenknöspchen aus dem Basilarknoten und in der Achsel eines Seitenblättchens; wie dem zweigtragenden Blatte der nach oben gehende Berindungslappen fehlt, so fehlen auch dem Blättchen, welches das Sporensprösschen trägt, die nach oben sich erstreckenden Berindungszellen; wie es das erste Blatt des Quirls am Stengel ist, das einen Zweig in der Achsel erzeugt, so ist es auch das erste Blättchen des Quirls am Blatt, an welches die Entstehung des Sporenknöspchens geknüpft ist. — „Ich finde, fährt Braun fort, in dieser axillären Stellung des weiblichen Fruchtorgans einen der hauptsächlichsten Anhaltspunkte, welche mich bestimmen, dasselbe für mehr als einen blossen Theil des Blattes selbst, nämlich für ein Gebilde vom morphologischen Range eines Sprosses zu halten und in dieser Beziehung eine Analogie des Sporensknöspchens der Characeen mit dem Eiknöspchen der Phanerogamen zu erblicken. Wie bei den Phanerogamen die Bildung der Anthere und des Pollens rein dem Blatte angehört, das Organ dagegen, in welchem der Keim der neuen Pflanze entsteht, wieder zur Axennatur zurückkehrt und als Knöspchen aus dem Fruchtblatt hervorsprosst, so scheint mir auch bei den *Characeen* die Antheridienbildung auf einer blossen Metamorphose des Blattes zu beruhen, das Organ dagegen, das die Keimzelle der neuen Pflanze hervorbringt, ein zur Bedeutung eines Sprosses sich erhebendes Gebilde zu sein, und dies ist es, was ich mit der Bezeichnung desselben als Sporenknöspchen ausdrücken wollte". —

Die Analogie der Geschlechtsorgane der *Characeen* mit denen der Phanerogamen lasse ich in diesem Sinne sehr gern gelten. Wie aber, nachdem es unzweifelhaft erwiesen ist, dass das Ovulum der Phanerogamen keine Knospe [1]), sondern eine Meta-

[1]) Die Beweise dafür finden sich ausser in Caspary's und Cramer's bekannten Schriften in meinen nachstehend verzeichneten Arbeiten: Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen. Flora 1874. Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Alliaria officinalis*. Bot. Ztg. 1875. Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Trifolium repens*. Bot. Ztg. 1877. Chloranthien von *Reseda lutea* (erscheint in Bot. Ztg. 1878). Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. Abhandlungen der böhm. Ges. d. Wiss. 1876. (Ein Auszug daraus: Ueber Placenten und Hemmungsbildungen der Carpelle in den Sitzungsber. derselb. Gesellsch. 1875.) Ueber terminale Ausgliederungen (Sitzgsb. ders. Ges. 1875). Zu vergleichen auch: Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefässes (Pringsheims Jahrbücher XI. 1877.).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0052-7

morphose desselben Grundorgans ist, welches auch dem Stamen zu Grunde liegt? Der Analogie gemäss müsste auch die Sprossnatur des Oogoniums der *Characeen* fallen. Im Nachstehenden werde ich mich denn auch bemühen, es klar zu machen, dass das „Sporensprösschen" nichts anderes ist als ein metamorphosirter Blatttheil, ganz ebenso wie das Antheridium. Al. Braun war unpartheiisch und umsichtig genug zu bekennen, dass auch dafür unleugbar mannigfache Anhaltspunkte vorhanden seien. „Dahin gehört, sagt er, vor Allem der Ursprung der Sporenknöspchen bei *Nitella*, wo dieselben nicht achselständig erscheinen, sondern die Stelle von Seitenstrahlen des Blattes selbst vertreten, sowie der Umstand, dass die Centralzelle (Knotenzelle) des das Involucrum bildenden Quirls nicht wie bei den Stengelquirlen sich theilt, sondern einfach bleibt, wie es bei der Bildung der Foliolarquirle am Blatte der Fall ist".

Diese beiden Punkte sind in der That geeignet, die Skepsis anzuregen, damit man nicht allzu leicht der Sprossnatur des „Sporenknöspchens" traue. Was nun die Stellung, die Ursprungsstelle betrifft, so widerspricht diejenige des Oogoniums bei *Nitella* nach den Begriffen der topischen Morphologie derjenigen von *Chara*.[1]) Im Sinne der topisch-morphologischen Auffassungsweise müsste also geschlossen werden, dass das weibliche Organ bei *Chara* ein Spross, bei *Nitella* ein blosser Blatttheil sei, analog jenem beliebten Schlusse, dass das Eichen bald Blatttheil, bald (wenn es zur Blüthenaxe terminal steht) Spross sein müsse. Ich denke aber, dass einer einfachen Erwägung zufolge schon die morphologische Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Characeenorgane wenig wahrscheinlich ist, um so weniger die der ganz gleichartigen weiblichen in den beiden Gattungen. Denn die männlichen und weiblichen Organe der algenartigen Pflanzen sind zuletzt doch nur Differenzirungen eines neutralen (ungeschlechtlichen) Gebildes, und eben wegen dieses einstigen gemeinsamen phylogenetischen Ursprungs der Geschlechtsorgane auch der *Characeen* ist eine morphologische Verschiedenheit derselben gar nicht erklärbar. Noch unbegreiflicher wäre die morphologische Verschiedenheit der im Wesentlichen gleich gebauten behüllten Oogonien von *Chara* und *Nitella*.

Wenn man aber zugibt (was bis jetzt noch Niemand bezweifelt hat), dass der morphologische Werth der Oogonien

[1]) Doch ist die Sect. Lychnothamnus auszunehmen, in der das weibliche Organ dieselbe Stellung hat wie bei den typischen Charen das Antheridium.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0053-3

aller *Characeen* der nämliche ist, so muss man auch zugeben, dass sich dieser Werth aus der Stellung nicht ableiten und erkennen lasse. Wäre das Oogonium wirklich ein metamorphosirter Spross, so entstände bei *Nitella* dieser Spross an der Stelle eines Blättchens, mit anderen Blättchen im selben Quirl. Das ist nun nicht unmöglich, wofür die Entstehung des Sprosses zweiter Generation am Vorkeim den Beleg liefert, denn am Vorkeim bildet dessen einziger blattbildender Knoten aus seinen peripherischen Zellen sehr einfache Blätter, mit Ausnahme einer Zelle, „aus welcher nach Analogie mit den Sprossen zweiter Generation das erste Blatt des Quirls sich bilden sollte", [1]) aus welcher aber der erste Spross zweiter Generation entsteht. Dann hat A. Braun auch abnorme Sprosse im Quirl der Blättchen unterhalb des Antheridium's von *Nitella* beobachtet, also an Stelle eines Blättchens gebildet, worüber unten ein Mehreres. So gut nun ein vegetativer Spross mitten im Quirl von Blättern auftreten kann, ebenso gut wäre es mit dem supponirten Sporensprösschen der *Nitella* der Fall.

Allein anderseits könnte auch das Oogonium von *Chara* trotz der axillären Stellung ein blosses Blättchen sein. Dass auch der Basilarknoten eines Blattseitenstrahls, der steril nur der Berindung des Hauptstrahls dient, Blättchen erzeugen kann, ist ja sicher, da es durch Braun's entwicklungsgeschichtliche Forschung bekannt ist, dass von den 5 Zellen des fertilen Basilarknotens des antheridiumbildenden Seitenstrahls von *Chara* die seitlichen zu beiden Seiten des Oogoniums zu Blättchen auswachsen, die Braun „obwohl streng genommen nicht ganz passend" als Vorblättchen des vermeintlichen Sporensprösschens bezeichnet hat.

Besonders wichtig — gerade vom topologischen Gesichtspunkte aus — ist aber der Hinweis darauf, dass eigentlich das Stellungsverhältniss der Geschlechtsorgane bei *Chara* und *Nitella* dasselbe ist. Das Oogonium entsteht bei beiden als ein Seitenstrahl aus dem Knoten, der unmittelbar unter dem Antheridium steht. Nur beschliesst bei *Nitella* das Antheridium den ver-

[1]) A. Braun in „Göppert und Cohn's Cryptogamenflora Schlesiens" S. 370. Ich halte mich dabei an die von Braun gegebene einfachere Auffassung, die mir auch mit Pringsheim's schönen Abbildungen verträglich zu sein scheint, indem mir die aufeinander folgenden „Uebergangsknoten" des Sprosses zweiter Generation im Innern zwischen zwei Vorkeimzellen weniger verständlich sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0054-9

längerten Hauptstrahl, bei *Chara* aber den Seitenstrahl nächster Ordnung, dessen einziger das Oogonium erzeugender Knoten zugleich der Basilarknoten dieses Seitenstrahls ist. Die relative Stellung des Oogoniums zum Antheridium ist also in beiden Gattungen ganz gleich. Dass sich bei *Chara* das Oogonium gerade aus der oberen Zelle des Basilarknotens bildet und dadurch axillär zum Antheridium erscheint, so wie der Spross zu seinem Tragblatt, das hat wohl denselben biologischen Grund, weil dies Schutz und Stütze des Oogoniums nach Aussen bietet, vielleicht auch reichlichere Zufuhr der Nährstoffe für die Spore wie für den Spross ermöglichte. Das kann aber kein Grund sein, um auf die morphologische Identität des Organs und des Achselsprosses zu schliessen.

Daraus geht, denke ich, klar hervor, dass die axilläre Stellung des Oogoniums zum Seitenstrahl des Blattes als Argument für die Sprossnatur desselben gänzlich ohne Werth ist. Ja man könnte im Gegentheil fragen, warum bei *Chara* das Oogonium, wenn es ein metamorphosirter Achselspross wäre, nicht aus dem Basalknoten des ganzen Blattes sich bildet, warum aus dem Basalknoten eines Seitenblättchens, aus dem normal gar keine Sprosse sich bilden.

Zwei andere Argumente A. Braun's zu Gunsten der Sprossnatur des Sporenknöspchens sind: die nicht einseitige (wie bei Blättchenquirlen meistens) sondern vollständig gleichmässige quirlartige Ausbildung der Sporenhülle und die Keimung der Spore, welche zur Hauptaxe der neuen Pflanze auswächst. Was den ersten Punkt betrifft, so ist die einseitige Ausbildung der Quirle der Seitenstrahlen kein allgemeines Gesetz des Blattes, denn bei manchen Arten sind die Quirle auch ringsum gleichmässig ausgebildet, und so ist die regelmässige Bildung des Involucralquirls einfach Folge der bestimmten Adaptirung als Sporenhülle. Den anderen Grund, dass die Spore sich „beim Keimen zur Hauptaxe der neuen Pflanze entwickelt, daher der Gedanke nahe liegt, schon demjenigen Gebilde, als dessen integrirender Theil sie ursprünglich entsteht, eine ähnliche Bedeutung zuzuschreiben, d. i. eben es als Spross zu betrachten", kann ich noch weniger gelten lassen. Die Farnspore ist ebenso ein integrirender Theil des Farnsporangiums; soll aber desshalb dem Gedanken Raum gegeben werden, das Sporangium (bekanntlich ein Trichom) sei ein Thallomspross, weil aus der Spore ein Thallom hervorgeht?

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0055-4

Nachdem die für die Sprossnatur des Oogonium beigebrachten Gründe sich sämmtlich als unerheblich und nicht beweisend erwiesen haben, so bleibt noch übrig, die Argumente, welche direkt für die Blattnatur dieser Organe sprechen, zu prüfen. Der bereits besprochene gleiche Ursprung der Oogonien mit echten Blättchen (Vorblättchen) im nämlichen Quirl bei *Chara* und *Nitella* wird besonders vom topischen Gesichtspunkte aus namhaft zu machen sein, obwohl dieser Ursprung nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit, keineswegs die volle Gewissheit der gleichen morphologischen Natur mit jenen Blättchen hergiebt. Wichtiger ist das entwicklungsgeschichtliche Verhalten des Oogonium-Strahls. Einmal bleibt die Centralknotenzelle desselben ungetheilt wie in allen Blattknoten, während sie in allen Stengelknoten in 2 Zellen getheilt ist (was schon Braun hervorhob), ferner ist der Oogoniumstrahl ein morphologisch abgeschlossenes Gebilde, so wie schwache Seitenblättchen aus einem Basilarknoten und einer terminalen Gliedzelle bestehend; während die Sprosse der *Characeen* wiederholt Gliedzellen und aus diesen Internodien und Knoten bilden. Dazu kommt die grosse phylogenetisch begründete Wahrscheinlichkeit, dass weibliche und männliche Organe der *Characeen* nicht einen verschiedenen morphologischen Werth und somit auch verschiedenen Ursprung haben werden.

Dies Alles spricht nun sehr stark dafür, dass auch die Oogonien nichts Anderes sind als umgebildete Blatttheile, könnte aber doch dem Zweifel noch einen geringen Spielraum lassen. Die Sachen stehen hier ebenso wie bei den Phanerogamen, insoweit es sich bei diesen um die morphologische Eruirung des Werths des Eichens, der Staubgefässe u. s. w. handelt. Die direkte Untersuchung des völlig entwickelten Zustandes und der Entwickelungsgeschichte kann die Frage nicht zum vollen Abschluss bringen, es ist noch ein Experiment übrig, welches zwar bisher der Botaniker selbst nicht einleiten kann, welches aber die Natur selbst bisweilen so gütig ist uns vorzudemonstriren, womit sie, menschlich gesprochen, ihre eigentliche Absicht und Meinung ausspricht. Das Experiment wäre künstlich zu machen, wenn man wüsste, wie das betreffende Organ aus seiner der physiologischen Aufgabe entsprechenden Metamorphose in seine (phylogenetisch) ursprüngliche Form zurückzubilden. Gelänge es, das Oogonium in einen vegetativen Spross zu überführen, so besässe es ganz gewiss Sprossnatur, würde es dagegen in ein

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0056-0

Blättchen sich zurückbilden lassen, so wäre das ein zweifelloser Beweis seiner Blattnatur. Dieses Experiment macht die Natur glücklicher Weise auch bei den Charen, indem auch abnorme retrograde Metamorphosen der Oogonien vorkommen. A. Braun beobachtete bei *Nitella syncarpa* Oogonien, „bei welchen die Blätter des Involucrums, anstatt zum Sporostegium zu verwachsen, sich zum freien Quirl entwickelt hatten, während der mittlere, im normalen Fall die Spore bildende Theil als verlängerte Zelle erschien, welche die den Endgliedern der Nitellenblätter gewöhnliche, mit auffallender Verdickung und deutlicher Schichtung der Zellhaut verbundene Zuspitzung zeigte. Quirlstrahlen sowohl als Mittelstrahl zeigten dabei entweder noch röthliche Farbebläschen, wie sie dem normalen Involucrum zukommen, oder in anderen Fällen grüne nach Art der Blätter".

„Hier hatte sich, fährt Braun fort, das aufgelöste Sporenknöspchen in einer völlig der Blattnatur entsprechenden Weise abgeschlossen".

Diese Beobachtung ist für die Deutung des Oogonium's der Nitellen, mithin auch der Charen vollkommen beweisend. Die Abnormität lehrt also, dass das weibliche Organ, dessen Blattnatur aus dem oben Angeführten indicirt war, sich auch wirklich in ein Seitenblättchen umwandeln kann, wobei die eigentliche Oogonien-Zelle dem Terminalgliede dieses Blättchens entspricht, die umhüllenden Röhrchen aber Blättchen höheren Grades sind.

Dass Braun selbst diesen Beweis doch nicht gelten liess, und im Widerspruch zu demselben die Knospennatur des „Sporenknöspchens" lieber aus der Achselständigkeit des Oogoniums von *Chara* deducirte, das erklärt sich durch seine festgewurzelte Ansicht, dass die morphologische Natur eines bestimmten Gliedes wandelbar sein könne, so dass z. B. ein Blattabschnitt in einen Spross sich fortbilden und dieser wieder umgekehrt in jenen sich zurückbilden könne. Dahin leitete den berühmten Altmeister der Botanik besonders die früher nicht genau erforschte und mit manchen unrichtigen Angaben cumulirte Thatsache, dass an Placenten abnormer Fruchtknoten der Phanerogamen statt der Eichen sowohl Blättchen als auch Sprosse (obwohl letztere wahrscheinlich nie direkt) entstehen können. Darin bestärkte ihn auch eine andere, mehrmals und namentlich bei *Nitella flabellata* (*N. mucronatae* var.) gemachte Beobachtung. Es erschienen dort bisweilen zwischen den Seitenstrahlen des Blattes,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0057-6

also an der Stelle, wo sonst die Oogonien sich befinden, gewöhnliche vegetative Sprosse mit normaler Bildung der Axe und der Blätter. Obzwar nun Braun selbst bemerkt hat: „es fehlen bis jetzt Mittelstufen, durch welche die Möglichkeit der wirklichen Umbildung des Sporenknöspchens in solche vegetative Sprosse bestimmt nachgewiesen werden könnte", so glaubte er doch, dass sich die behüllten Oogonien in diese Sprosse umgewandelt hätten.

Seine Ansicht über das Oogonium der *Characeen* (und über das phanerogame Ovulum) hat demnach A. Braun in folgender Weise formulirt (Saftströme S. 72): „Wenn man daher nicht umhin kann, das Eisprösschen der Phanerogamen als ein aus dem Blatte hervortauchendes Gebilde zu betrachten, das sich zur Axennatur und zum selbstständigen Blattbildungsprocess erhebt, möglicherweise aber auch wieder in die blosse Theilnatur des Blattes zurückschlägt, so wird sich dieselbe Betrachtung wohl auch zur Erklärung der zweideutigen Sporenknöspchen der *Characeen* anwenden lassen".

Diese Ansicht hat der verehrte Altmeister der Botanik mehr oder weniger entschieden wiederholt ausgesprochen, so in der Schrift über die Polyembryonie von *Caelebogyne*, in der die Gymnospermiefrage bei den Cycadeen betreffenden Abhandlung und in seiner letzten Arbeit über die schlesischen *Characeen*.

Es entspringt diese Ansicht zuletzt jener weit verbreiteten morphologischen Betrachtungsweise, die ich als die der topischen oder topologischen Morphologie bezeichnet habe. Wenn verschiedenartige Gebilde an demselben morphologischen Orte entstehen, so wird nach der Weise dieser Morphologie unbedingt geschlossen, dass diese Gebilde gleicher morphologischer Qualität, dass es homologe Gebilde verschiedener Form aber gleicher Dignität, Metamorphosen desselben Grundgebildes seien. Auf diese Weise sind die axilen Antheren, die axilen Archegonien und Antheridien der Moose, die axilen Eichen neben blattwerthigen Eichen in's Leben gerufen worden, so wurde das achsen- und achselständige Sporangium der *Selaginella* zum Sprosse, so die Placenten in Axilplacenten und sogar in selbstständige Blattplacenten eingetheilt u. dgl. Am kühnsten aber auch am konsequentesten hat die Bonner Schule dieses Princip bei der morphologischen Deutung gehandhabt. Strasburger hat nun zuerst in dem Résumé zu seinem Werke über die Coniferen und Gnetaceen gegen diese mehr und mehr grassirende Methode

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0058-2

Einspruch erhoben, doch war die eingelebte topologische Schlussweise schon so mächtig, dass er selber bei der Deutung des Ovulum's in den von ihm gerügten Fehler verfiel, dadurch, dass er die Knospennatur des Eichens aus dessen zur Axe terminalen Stellung bei Coniferen *(Taxus)*, Gnetaceen, Polygoneen etc. deducirte und dann auf die Eichen aller Pflanzen übertrug. A. Braun hat sich zwar wenigstens der extremen Durchführung des Princips ferngehalten (namentlich bei Besprechung der „Resultate" Huisgens, die phanerogamen Placenten betreffend, gegen eine solche Durchführung Stellung genommen), aber das Princip selbst hat er nicht als irrig anerkannt. [1]) Auch er schloss, die achselständige Sporenfrucht von *Chara* müsse ein Spross sein, auch er nahm an, der an Stelle der Sporenfrucht von *Nitella* abnormer Weise gebildete vegetative Spross müsse eine Umbildung dieser Frucht sein, ebenso, wie das in anderen Fällen beobachtete aus dem Oogonium hervorgegangene vegetative Blättchen; auch er hielt nicht nur das Ovularblättchen, sondern auch den Ovularspross (wie bei *Alliaria*) für aus dem Ovulum selbst hervorgegangene Gebilde. Daraus folgte dann freilich mit Nothwendigkeit die Ansicht, dass sich Formen ungleicher Dignität (wie z. B. Spross und Blättchen oder Blatt) in und aus einander bilden könnten.

(Schluss folgt.)

Flora der Nebroden.

Von

Prof. P. Gabriel Strobl.

(Fortsetzung.)

Betrachten wir nun das Massiv der Nebroden, so sehen wir es durch einen ziemlich tiefen Einschnitt, der von Isnello bis zur Jochhöhe (colle d'Isnello 1500 m.) südlich und von da bis Polizzi südöstlich verläuft, in 2 Stöcke geschieden, einen östlichen Hauptstock und einen westlichen sowohl an Umfang, als auch Höhe,

[1]) Damit erklärt sich's, wesshalb sich Braun in der Abhandlung über die Gymnospermie der Cycadeen der topischen Auffassungsweise in der Morphologie gegen meine Einwürfe theilweise angenommen hat. Ich finde auch jetzt noch keinen Grund, das Geringste meiner Einwürfe (in der Flora 1874) zurückzunehmen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03648-0059-0

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: 61

Autor(en)/Author(s): Celakovsky Ladislav Josef

Artikel/Article: Ueber die morphologische Bedeutung der sog. Sporensprösschen der Characeen 49-57