FLORA.

57. Jahrgang.

№ 9. Regensburg, 21. März 1874.

Inhalt. Dr. Lad. Celakovsky: Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen. Fortsetzung. — F. Arnold: Lichenologische Fragmente. XVI. Fortsetzung. — Berichtigung.

Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen.

Von Dr. Lad. Čelakovsky.

(Fortsetzung).

Aehnlich wie das Thallom kann auch das Phyllom seine Theile äusserlich ausgliedern, trennen, d. h. Blattfiedern, Blattlappen bilden, nur ist zwischen den Seitenblättchen und dem Hauptheile des Blattes schon wegen des diesem mangelnden terminalen Vegetationspunktes kein so grosser Gegensatz wie zwischen Phyllom und Kaulom.

Die Trichome werden als Bildungen der Epidermis bezeichnet und so hauptsächlich von den Phyllomen unterschieden. Nachdem es aber bekannt geworden, dass manche den Trichomen beigezählten Gebilde, wie die Stacheln von Rubus u. dgl. durch Periblemtheilungen zu Stande kommen, hat Sachs in der 3. Aufl. seines Lehrbuchs noch einen morphologischen Grundbegriff, die Emergenz (zuerst, wenn ich nicht irre, ein von Cramer zur Bezeichnung der morphologischen Natur des Eikerns gebrauchter Ausdruck) aufgenommen. Strasburger bestreitet dagegen mit Recht, dass der morphologische Charakter von histologischen Verhältnissen abhängen sollte, er weist auf die Integumente des Eichens hin, die bald aus dem Periblem bald aus der Epidermis entstehen, auf die Staubblätter von Ephedra, die aus dem Der-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0131-5

matogen allein entstehen, und will den Ausdruck Trichom auch auf Emergenzen ausgedehnt wissen. Sicher ist, dass im morphologischen Sinne Trichome und Emergenzen nicht unterschieden werden dürfen, aber zur Vermeidung von Missverständnissen halte ich es für besser, dem bereits im bestimmten Sinne eingebürgerten Ausdruck Trichom seine ursprüngliche Bedeutung zu lassen, und möchte für den dem Kaulom und Phyllom coordinirten Gattungsbegriff, der Trichome und Emergenzen als Arten begreift, den Ausdruck Epiblastem vorschlagen.

Es ist aber nun zu untersuchen, wie sich das Epiblastem zum Kaulom und Phyllom verhält. Auch die Epiblasteme sind ausgegliederte Theile des Sprosses, aber geringerer, untergeordneter, sekundärer Natur, die sowohl Kaulom als Phyllom als auch das indifferencirte Thallom aus sich ausgliedern kann. Zum Unterschiede von ihnen sind die Phyllome als primäre Theile des Thalloms, die Fiederblättchen als primäre Theile des Blattes genauer zu bestimmen. Dieser Unterschied zeigt sich aber in der ganzen Bildungsweise, speziell in der Entwickelungsfolge dieser Glieder. Die Entstehung der Blätter aus dem Vegetationskegel folgt in rhytmischem Gange dem Wachsthum des ganzen Sprosses, die Blätter sind gleichsam die grossen Wellen, die der Fluss dieses Wachsthums schlägt; die Epiblasteme sind konsekutive Ausgliederungen niederen Ranges, in weiterer Entfernung dem Sprosswachsthum nachfolgend, den letzten abgeschwächten verflachten Wellen jenes Flusses vergleichbar, daher auf älteren Theilen der Sprossperipherie und allerdings auch sehr häufig nur oberflächlich aus der Epidermis entstehend. Die Anlage der Phyllome unterhalb der Kaulomspitze (genauer Thallomspitze) erfolgt immer acropetal[1]) die der Epiblasteme, welche auf dem sich ausbildenden Internodium entstehen, wenigstens häufig durchaus basipetal, weil die Ausbildung der Internodien in der Regel wenigstens, wenn nicht immer, dem progressiven Stengelwachsthum entgegengesetzt stattfindet.

Dass die Definition des Blattes und des Epiblastems als ausgegliederter Theile des Sprosses keine leere Spekulation, sondern im Wesen der Pflanze begründet ist, beweist die relative Bewegung der Fortpflanzungs- und Geschlechtszellen, welche eine neue

1) Nur einzelne Schaltkreise der Blüthe bilden seltene Ausnahmen; die in mehreren Kreisen basipetalen Staubgefässe sind aber meiner Ansicht nach bisher unrecht gedeutet worden, worüber später.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0132-0

Blatt- und Epiblastembildung bisweilen begleitet. Der weibliche Geschlechtsapparat von Anthoceros ist im Gewebe des Thalloms enthalten, während bei allen übrigen Moosen dieselben Zellen in einer Ausgliederung vom Werthe eines Epiblastems, dem Archegonium eingeschlossen sind. Von der einheitlichen Entwickelung des Pflanzenreichs überzeugt, müssen wir hieraus ersehen, dass in der That ein innerer Theil des Thalloms (von Anthoceros) fortan bei höher stehenden Moosformen zur äusserlichen Ausgliederung durch reichlichere Zellentheilung gelangt ist, und so die generativen Zellen über den Thallus gehoben worden sind. Die topische Morphologie freilich übersieht diesen genetischen Zusammenhang und erblickt in dieser Thatsache nichts weiter, als dass verschiedene morphologische Glieder für dieselbe generative Funktion von einander unabhängig ausgebildet werden können. — Viel zahlreicher sind die Fälle, wo die die Sporen und Geschlechtszellen bildenden Epiblasteme in das Gewebe ihres Thalloms oder Phylloms zurückgenommen werden und so wieder zu inneren Theilen jenes Gebildes werden, aus welchem sie sich vordem ausgegliedert hatten. So werden die Geschlechtsorgane, auf der ersten Generation, bei den Moosen (ausser Anthoceros) so wohl ausgegliedert, bei Farnen und höheren Classen immer mehr in das Thallom (Prothallium) eingesenkt oder zurückgenommen; ebenso sind bei den Ophioglosseen, insofern man diese gegen die Farne als spätere, fortgeschrittene Classe betrachten muss, die Farnsporangien ins Blatt zurückgegangen; dessgleichen sind die männlichen Sporangien der Heterosporeen, noch bei Cycadeen nnd Cupressineen als Pollensäckchen ausgegliedert, bei Metaspermen als blosse innere Fächer, die äusserlich nur wenig hervortreten, im Gewebe der Staubblätter versenkt worden.

Die Ausgliederung eines die Fortpflanzungszellen enthaltenden Blattes aus einem sporenbildenden Thallom ist zwar gegenwärtig nicht mehr zu demonstriren, allein wenn die obige, auch bereits von Strasburger entwickelte Vorstellungsweise richtig ist, und die Pflanzenformen ein gemeinsames Band der Abstammung verbindet, so muss es zwischen den Moosen und den Farnen Formen gegeben haben, welche wie die Ophioglosseen die Sporenzellen im Blattgewebe bildeten. Denn wenn die Farne von moosartigen Pflanzen abstammen, so müssen die Sporen aus dem thallomartigen Sporogonium durch Ausgliederung von Blättern zuerst in diese gewandert sein und könnten erst von da in blattbürtige Epiblasteme gelangt sein.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0133-6

Was nun die Raumbeziehungen zwischen den morphologischen Grundformen anbelangt, so folgt aus dem Begriffe des Phylloms nur, dass es als ausgegliederter Thallomtheil an der Peripherie des Kauloms stehe, keineswegs aber, dass es immer lateral sein müsse. Allerdings wird es so lange als laterale Bildung auftreten, als der freie Vegetationskegel fortwächst, wenn aber dieser bleibend zu wachsen aufhört, wie es in der Blüthe geschieht, so steht gar nichts im Wege, dass nicht auch die terminale Stelle der Peripherie sich zu einem Blatt ausgliedern könnte. Das Keimblatt der Monokotylen ist nach Hanstein wirklich der terminale Theil des ganzen Keimes, unter dem seitlich später der Vegetationspunkt sich bildet. Diess zeigt uns, dass eine sehr schwache oder rudimentäre Axe ihr erstes oder auch ihr einziges Blatt ohne Vegetationspunkt terminal ausgliedern kann. Eine rudimentäre Blüthenaxe, die nur ein Staubblatt zu bilden hat, könnte sich ganz wohl ebenso wie die Keimaxe verhalten. So wäre wohl die männliche Blüthe von Caulinia, ein einfächriges, terminales, sogenanntes axiles Staubgefäss zu deuten. Die Definition des Phylloms als des Lateralen und des Kauloms als des Centralen oder Terminalen, auf welche Warming (l. c. p. 62) so grosses Gewicht legt, ist also mangelhaft, einerseits zu weit, anderseits zu eng, überhaupt aber nicht aus dem wahren Wesen des Phylloms, sondern nur empirisch auf Grund unvollständiger Induktion abgeleitet. Sie ist zu weit, denn die Blüthenaxen der Cruciferen sind ebenfalls zum Kaulom lateral und doch keine Blätter, und wieder zu eng, weil sie die unzweifelhaft möglichen und wenigstens beim monokotylen Embryo, wahrscheinlich auch anderwärts realisirten terminalen Blätter ausschliesst. Die Epiblasteme sind vollends in ihrer Stellung weder an Kaulom noch an Phyllom gebunden, können beliebige Stellen des Blattes, den Blattwinkel oder auch den Scheitel einer erlöschenden Axe einnehmen. Es ist also ein verhängnissvoller, den Fortschritt der Morphologie hemmender Irrthum, wenn jede terminale Bildung sofort für axil gehalten wird. Ein jeder mehrfächerige Fruchtknoten mit centraler, gleichwohl aber, wie Vergrünungen beweisen und die Entwickelungsgeschichte selbst andeutet, von den verwachsenen Rändern der Carpelle gebildeter Placenta, z. B. bei Scrofularineen kann das Gegentheil beweisen. Endlich sind die ganzen Sprosse selbst als Theile des Phytoms an jedem Orte jedes Sprosses möglich, an und in Wurzeln, auf Phyllomen (bei Farnen) und auf Kaulomen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0134-2

Es dürfte hiemit klar geworden sein, dass der Ort fast gar keinen Anhaltspunkt zur Beurtheilung eines Gebildes nach seiner morphologischen Natur bietet, dass blosse Regeln der Stellung dieses oder jenes Gliedes oft trügerisch sein können, und dass daher nur die gesammte Bildungsweise über die morphologische Bedeutung eines Gliedes sichere Aufschlüsse geben kann. Wenden wir das nun auf die Geschlechtsorgane der Moose an. Dieselben entstehen, nachdem die Blattbildung viel früher aufgehört hat, so dass die letzten Segmente steril geblieben waren, vom Scheitel des erloschenen Kauloms beginnend in basipetaler Folge: das erste aus dem oberen Segment der Scheitelzelle, die folgenden aus den obersten lateralen Segmenten, die noch nicht Zeit, vielleicht nicht mehr Energie genug besassen, sich zu theilen, die letzten aus den mittlerweile bereits getheilten unteren blattlosen Segmenten. Aber gerade diese Bildungsweise zeigt alle die Merkmale, welche wir oben als charakteristisch für Epiblasteme gegenüber den Phyllomen aufgefasst haben. Schon der Umstand, dass die Scheitelzelle durch eine horizontale Wand sich theilend ein terminales Segment bildet, bezeugt, dass sie aufgehört hat, nach dem ihr inwohnenden Gesetze weiter zu wachsen, und was aus dem oberen Segment entsteht, kann schon desshalb keine Fortsetzung der Axe im morphologischen Sinne sein, vielmehr baut sich das terminale Archegonium ganz nach demselben Gesetze auf, wie alle übrigen. Ein Archegonium würden wir nur dann mit Recht als axil bezeichnen, wenn es durch die normale Segmentbildung der Scheitelzelle der Axe aufgebaut würde, was doch nicht der Fall ist. Wenn ferner das dem terminalen nächste Archegonium das ganze Segment verbraucht, ist es darum ein Blatt? Dem widerspricht die späte, vom Rhythmus der Blattfolge abgetrennte und im Verlaufe der rückschreitenden Ausgliederung der Segmente eingetretene Entstehung. Vollends widersinnig ist es, die Antheridien von Sphagnum, weil sie auf dem Antheridiensprosse den normalen Ort von Seitensprossen einnehmen, für metamorphosirte Sprosse zu halten, da sie doch weder das Wachsthum des Kauloms besitzen, noch Blätter bilden. Aber begreiflich ist es, dass ein auf eine physiologische Arbeit eingeschränkter Spross keine Seitenäste weiter anlegt und dass dafür der nach der Oekonomie der Pflanzenart für spätere Neubildungen überhaupt bestimmte Ort für die metamorphosirten Epiblasteme verwerthet wird.

Im Anschlusse hieran erledigt sich auch gleich die Frage,

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0135-8

ob die blattachselständigen Sporangien der Lycopodiaceen ihrer Stellung nach metamorphosirte Sprosse sein müssten, was selbst Strasburger bejahend annimmt. Auch diese Sporangien sind undifferenzirte, begränzte Gebilde, deren Bildung dem Wachsthum eines Lycopodiaceensprosses durchaus nicht entspricht. Da das letztere ihnen fehlt, können sie nicht einmal Thallome sein, und da ihnen jede Spur von Phyllombildung abgeht, so sind sie um so weniger Kaulome. Der Satz, den Warming (l. c. p. 62.) ausspricht: „es gehöre zwar zu den Eigenschaften, die dem Kaulom zukommen, Phyllome aus sich hervorgehen zu lassen, aber eine Kaulomanlage habe desshalb nicht die Verpflichtung, diess immer zu thun" — enthält einen Widerspruch, wofern man Kaulom und Thallom, wie gebührlich, unterscheidet. Uebrigens, wenn man hier von metamorphosirten Achselsprossen überhaupt reden könnte, so müssten doch früher diese Achselsprosse anderweitig schon da sein, und doch treten sie erst bei den Phanerogamen [1]) auf, daher besteht bei den Lycopodiaceen der Hinweis auf die Blattachsel als morphologischen Ort des Sprosses noch nicht einmal zu Rechte. Man müsste vielmehr sagen, die Achselsprosse der Phanerogamen sind metamorphosirte Sporangien! Anderseits nöthigt auch die unverkennbare Homologie der Lycopodiaceen-Sporangien und derer der übrigen Gefässkryptogamen, sie als Epiblasteme anzuerkennen. Diese Homologie leidet keine Einbusse desshalb, weil erstere vom Blatte selbst auf die Stengelperipherie herabgerückt sind. Dass Strasburger die so klare Homologie nicht erkennen will und zu weiteren Hypothesen greift, scheint mir nur eine Nachwirkung seiner Ansicht von der Knospennatur der Eichen zu sein.

Das Prinzip der topischen Morphologie glaube ich zwar hinlänglich widerlegt zu haben, doch sei zum Ueberflusse noch auf einige absurde, aber ganz konsequent aus dem Prinzipe selbst abgeleitete Consequenzen hingewiesen.

Hegelmeier hat unlängst in der Bot. Zeitung die entwickelungsgeschichtliche Thatsache mitgetheilt, dass die Brutknospe von *Lycopodium selago* nicht in der Achsel eines vorgebildeten Tragblattes, sondern ohne ein solches genau an dem morphologischen Orte eines Blattes mitten unter den anderen Blättern in der sie verbindenden Blattspirale entsteht, und dass das scheinbare Tragblatt als Blatt der Brutknospe selbst sich darstellt.

---

1) Ueber Lycopodium selago wird weiter unten die Rede sein.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0136-3

Folglich müsste nach topischen Grundsätzen die Brutknospe ein metamorphosirtes Blatt und kein Kaulom sein! Die Consequenz ist schreiend, aber ebenso berechtigt, als wenn man umgekehrt die undifferenzirten Lycopodien-Sporangien für Kaulom-Sprosse erklärt.

Es ist ferner eine noch allgemeinere Regel, dass normale Knospen aus der Oberfläche des sie bildenden Pflanzentheils entstehen, als die, dass sie in Blattachseln entstehen, Wurzeln (Nebenwurzeln) dagegen immer endogen. Nun machen aber die Knospen der Equiseten, die ebenfalls normale Knospen sind, wie Sachs sehr gut hervorhebt, eine Ausnahme, indem sie endogen entstehen. Folglich wären, wenn der Ort die morphologische Natur bestimmt, diese Knospen eigentlich keine Knospen, sondern Wurzeln.

Wenn man aber nun wohl schon zugiebt, dass an demselben Orte des Pflanzenkörpers verschiedene morphologische Grundformen sich bilden können, so könnte man daraus vielleicht folgern, dass diese Grundformen nicht beständig, vielmehr hin und wieder in einander überführbar sind. Wenn in der Centralzelle des Archegoniums bei Moosen ein Sporogon, bei Farnen ein Kaulom entsteht, so hat sich offenbar das Thallom weiterhin in ein Kaulom und Phyllom verwandelt. Also könnte man schliessen, wenn sich die Archegonien bald aus der Scheitelzelle, bald aus dem ganzen seitlichen Segmente bilden, so hat sich wohl das Kaulom und das Phyllom in ein Epiblastem verwandelt? Bei *Lycopodium selago* ist also ein Blatt in einen Spross metamorphosirt worden? u. s. w. Strasburger hat auch bereits diese Ansicht erörtert und bekämpft, und zwar mit dem Hinweise auf die durch Vererbung unveränderlich gewordene Beschaffenheit der morphologischen Glieder. Ich glaube, dass diess nicht das rechte, durchaus stichhältige Argument gegen die Wandelbarkeit dieser Glieder ist. Denn bei Moosen z. B. differenzirt sich das Thallom erst allmälig in Kaulom und Phyllom, wäre also eine Wandelbarkeit, wenn es nur auf die Vererbung ankäme, nicht unmöglich. Wir müssen vielmehr auf die begriffliche Bedeutung, auf das Wesen der morphologischen Grundgebilde zurückgehen und werden dann unterscheiden müssen zwischen solchen, die in einander überführbar sind, und solchen, die es nicht sind. Wir haben bereits Thallom, Wurzel und Kaulom (sammt Blättern) als gleichwerthig bezeichnet, als Modificationen oder Arten des Sprosses. Diese können sich ganz gewiss in einander verwandeln. Auf der Umwandlung des Thalloms in das

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0137-9

Kaulom beruht ja die Hervorbildung der Cormophyten aus den Thallophyten. Ebenso kann auch die Wurzel in ein Kaulom übergehen; bekannte Mittelbildungen finden sich bei Lycopodiaceen Epipogon, Corallorhiza, ja die Wurzeln von Neottia stossen die Wurzelkappe ab und bilden unter dem Scheitel Blätter. Es ist auch sehr wohl möglich, ja wahrscheinlich, dass die endogenen Knospen der Equiseten aus Wurzeln hervorgegangen sind. Gleichfalls kann sich eine Blattformation in die andere umwandeln, worauf die Blattmetamorphose beruht. Was sich aber nicht wechselweise in einander umwandeln kann, das ist der Spross jeder Art (und auch sein Rumpf, das Kaulom) einerseits und das Phyllom oder Epiblastem anderseits, denn letztere sind dem Sprosse nicht gleichwerthig, sondern stehen zu ihm im Verhältnisse des Theiles zum Ganzen. Weil aber der Theil niemals zum Ganzen werden und das Ganze nie in den einzelnen Theil zusammenschrumpfen kann, darum kann nie ein Blatt oder Epiblastem zum Sprosse (Thallom, Kaulom) werden, und umgekehrt. Das gilt ohne Rücksicht auf alle Vererbung. Phyllom und Epiblastem sind freilich beides ausgegliederte Theile des Sprosses, ob zwar verschiedener Dignität, auch muss zugestanden werden, dass es zwischen Blattfiedern und blattbürtigen Epiblastemen keine scharfe Gränze gibt, indem z. B. die den Epiblastemen entsprechenden kleinen Randzähne des Blattes allmälig in grössere Lappen und freie Blattfiedern übergehen.[1]) Auch in der Entstehungsfolge ist zwischen Epiblastemen und Blattfiedern in manchen Fällen kein Unterschied, indem sich manche zusammengesetzte Blätter basipetal entwickeln, und namentlich die Fiedern der zusammengesetzten Staubblätter, z. B. bei Hypericineen, manchen Tiliaceen, auf einem wenig über die Axe erhobenen Podium nicht bilateral, sondern in basipetalen Querreihen ganz wie Epiblasteme angelegt werden. Allein um so mehr muss der Gegensatz zwischen dem ganzen Blatte und dem Epiblastem festgehalten werden,

1) Desshalb existirt auch zwischen den Blattdornen, die Sachs (Lehrb. 2. Aufl. pag 192) aufzählt und zwischen Stacheln, als dornig metamorphosirten Epiblastemen keine bestimmte Gränze. Gleichwohl unterscheidet Sachs mit Recht Blatt- und Stengeldornen, sowie analog Blatt- und Stengelranken unterschieden werden. Dorn und Stachel sind daher für die Morphologie Synonyme, bestimmte Matamorphosen aller drei genannten Glieder, so wie man auch, wenn es rankenartig metamorphosirte Epiblasteme gäbe, dieselben gewiss auch Ranken nennen würde. Am besten wäre es, zur volksthümlichen, freilich wenig bedeutsamen Unterscheidung von Dorn und Stachel lediglich nach Stärke, Grösse und Spitzigkeit zurückzukehren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0138-5

der sich, wenn beide nebeneinander am Kaulom vorkommen, in der entgegengesetzten Entstehungsweise und zeitlichen Beziehung zum Kaulom ausspricht; während, wenn das Epiblastem ein ausgegliederter Theil des Blattes ist, es schon durch dieses Theilverhältniss als nicht in das Blatt verwandelbar dasteht.

(Fortsetzung folgt.)

Lichenologische Fragmente
von F. Arnold.

XVI.

B. Anglocarpi.

Endocarpon.

116. *E. psoromoides* (Borr.) Hook., Schaer. En. 234, Mass. ric. 182, Mudd man. 267, Anzi symb. 23, *Phacopsis psor.* Hepp, Körb. par. 459. *Verruc. psoromia* Nyl. pyrenoc. 19., Crombie 108.
icon: Mass. ric. fig. 370, Hepp 475. Mudd man. fig. 110.
exs. Schaer. 599. Hepp. 475, 960.
Parasitisch auf *Parmelia pulverulenta*, *Aspic. mutabilis*; *vide autem* Mudd man. p. 267.

117. *Crombiei* Mudd Brit. Clad. 36, Cromb. p. 108, Linds. 29.
Parasitisch auf *Thamnolia vermicularis.*

Verrucaria.

118. *V. conductrix* Nyl. Flora 1866. p. 284, Norman spec. loca nat. p. 373.
Parasitisch auf *Psora lurida.*

Segestria.

119. (?) *S. barbara* Th. Fries Bot. Not. 1867 p. 108.
Parasitisch auf *Lecidea contigua* Fr.

Polyblastia. (Coccospora).

120. *P. discrepans* Lahm; Arn. Ausfl. I. Kufstein p. 709, Flora 1868 p. 522, 1870 p. 8, Waldrast p. 540.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0139-3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: 57

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

Artikel/Article: Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen 129-137