

ein dichtes Geflecht, welches einzellige grüne Algen umgibt; in anderen Fällen umwickeln sie die Zellen von grünen und blaugrünen Algen, indem sie an ihrer Oberfläche regelmäßige spiralige Windungen bilden („Schlingende Eisenbakterien“).

10. Das Streben der Eisenbakterien, in ein Zusammenleben mit den Algen einzugehen, ist offenbar durch deren Bedürfnis nach großen Sauerstoffmengen, welche sie von den assimilierenden Algenzellen beziehen können, verursacht.

## 48. A. Th. Czaja: Studien zur Apogamie leptosporangiaten Farne.

### I. Über die Apogamie der *Pellaea atropurpurea* (L.) Link. und das Auftreten von Tracheiden im Prothallium.

(Eingegangen am 11. Juli 1922. Vorgetragen in der Novembersitzung 1922.)

Bei Kulturversuchen mit der *Pellaea atropurpurea*, die bei der Auswahl des Materials zu meiner früheren Arbeit (CZAJA 1921) als apogam und daher damals als unbrauchbar befunden wurde (vgl. auch STEIL 1910), fiel die Formenmannigfaltigkeit der apogamen Prothallien auf. Die Frage nach den Wachstumsbedingungen dieser Formen, sowie die allgemeinere nach den Bedingungen der Apogamie überhaupt, ließ es aus verschiedenen Gründen erwünscht erscheinen, die Prothallien unter dem besonderen Einfluß des roten und blauen Lichtes zu kultivieren.

Die Prothallien wurden auf dem schon früher verwendeten Torf - Sand - Gemisch, angefeuchtet mit destilliertem Wasser, in flachen Tonschalen gezüchtet. Zunächst wurden mehrere Parallelkulturen mit farblosem Glase bedeckt und im Warmhause an einem Nordfenster aufgestellt. Auf sehr frühem Entwicklungsstadium der Prothallien wurden je eine Kultur mit rotem und blauem Glase statt des farblosen bedeckt und nun an ein Südfenster gestellt, um den Intensitätsverlust des Lichtes nach Möglichkeit zu beheben.

Das rote Lichtfilter war verhältnismäßig rein, es ließ nur wenig gelbes Licht mit durch (bis  $\lambda = 575 \mu\mu$ ), durch das blaue Glas hingegen gingen auch Strahlen aus allen übrigen Spektralbezirken. Das Spektrum begann bei  $\lambda = 755 \mu\mu$ , zeigte dann im Rot zwei breite Absorptionsbänder ( $665-625 \mu\mu$  und  $600-575 \mu\mu$ ),

ferner eines im Grün ( $550-525 \mu\mu$ ), jedenfalls aber überwogen die kurzwelligen Strahlen.

Die Aussaat der Sporen erfolgte Mitte Februar.

Im diffusen Tageslicht traten folgende Formen von Prothallien auf:

1. kleine flächenförmige Kümmerprothallien, die beschattet von größeren gewachsen sind und wohl bei allen Farnen in gleicher Weise auftreten. An ihrem basalen Teile, gelegentlich auch über die ganze Fläche verbreitet, tragen sie reichlich Antheridien, welche lebhaft schwärmende Spermatozoiden entleeren, also wahrscheinlich ganz normal sind. Sie besitzen kein Parenchympolster unterhalb des in einzelnen Fällen ganz schwach angedeuteten Meristems; die Zellen dieser Region aber zeigen ausgesprochen parenchymatischen Charakter, ein Umstand, der weiter unten eingehende Erörterung finden wird;
2. größere flächenförmige Prothallien mit langausgezogenen Flügeln. Sie sind senkrecht zum Substrat orientiert. Der Abstand von der Meristembucht zur Basis ist beträchtlich und größer als die Breite des ganzen Vorkeims. Ein Parenchympolster fehlt ihnen; das Meristem tritt deutlich und dunkelgrün an dem sonst heller gefärbten Prothallium hervor. Die Zone, welche sonst das Parenchympolster einnimmt, ist einschichtig, aber die Zellen zeigen keineswegs parenchymatischen, sondern ausgesprochen prosenchymatischen Charakter. Sie sind langgestreckt, etwa 3—4mal so lang als breit. Unmittelbar unter der Meristembucht befinden sich in einzelnen Fällen 1—2 scheinbar ganz normale Archegonien, die zur Basis hingekrümmt sind. In einem Falle konnte das Platzen eines solchen Organs und zugleich das Entleeren des schleimigen Inhaltes aus dem Halskanal beobachtet werden. Ob die Archegonien befruchtungsfähig sind, konnte nicht festgestellt werden. Einzelne von diesen Prothallien zeigen nach einiger Zeit in dem Zuge von gestreckten Zellen ein bis mehrere Tracheiden und bringen aus dem nun mehrschichtig gewordenen Rand der Meristembucht einen Auswuchs hervor, der zum Sporophyten wird. Das gleiche Verhalten von apogamen Prothallien, welche gelegentlich auch Archegonien tragen, beschreibt DE BARY (1878) für *Pteris cretica*. Bei früheren Kulturversuchen wurde beobachtet, daß einer der Prothalliumflügel — gelegentlich

auch beide — sich besonders vergrößerte und seinerseits wieder eine Meristembucht mit einem gleichen apogamen Auswuchs hervorbrachte;

3. große, flächenförmige Prothallien mit beträchtlichen Flügeln, aber ganz kurzem Mittelteile. Dieser besteht durchweg aus parenchymatischen Zellen und ist fast knöllchenförmig. An seiner Spitze, mehr oder weniger auf die Unterseite verschoben, tritt dann die apogame Sprossung hervor, zunächst als kleiner von Papillen umgebener Höcker. Die Prothallien tragen die Flügel auffällig nach oben aufgebogen, während der mittlere Teil sich nahezu horizontal einstellt. Ein Meristem ist bei diesen Prothallien zunächst auch vorhanden, es stellt seine Tätigkeit aber bald ein, dafür strecken sich die beiden Flügel noch beträchtlich in die Länge. Diese Art von Prothallien bringt keine Geschlechtsorgane mehr hervor.

Die unter 2. und 3. genannten Prothallien liefern normale Pflänzchen, während die männlichen Kümmerprothallien meist zugrunde gehen.

Die Wirkung des roten und blauen Lichtes auf Farnprothallien hat KLEBS (1917) eingehend untersucht. Danach fördert das rote Licht besonders das Streckungswachstum, indem es Querteilung der Zellen begünstigt, das blaue Licht dagegen das Flächenwachstum, weil unter seiner Einwirkung besonders Längsteilungen der Prothalliumzellen auftreten. — Quer- und Längsteilungen sind hier der Richtung nach in bezug auf den ursprünglichen Keimfaden zu verstehen. — Dieser Einfluß monochromatischen Lichtes machte sich in den beiden Kulturen je in charakteristischer Weise geltend.

Im blauen Lichte bleiben die Prothallien allgemein niedriger. Neben den bekannten rein männlichen, amethystischen Kümmerprothallien, welche von größeren beschattet wachsen, treten große, herzförmige Prothallien auf, deren Mittelteil durchweg parenchymatös und mehrschichtig ist. In der Bucht, die sonst das Meristem einnimmt, tritt der apogame Höcker auf, mehr oder weniger auf die Unterseite verschoben und reich von Papillen umgeben. Diese Prothallien haben auf frühem Stadium meist einige Antheridien getragen. Sie haben allgemein viel Ähnlichkeit mit den unter 3. angeführten aus Kulturen in diffusem Tageslicht, doch kommen sie diesen, besonders

an Größe der Flügel, nicht gleich. Andere Formen von Prothallien ließen sich in dieser Kultur nicht feststellen.

Auch unter dem Einfluß von rotem Licht treten männliche Kümmerprothallien auf. Diese sind ganz in Übereinstimmung mit den KLEBSschen Ergebnissen faden- bis bandförmig. Die Antheridien scheinen ganz normal und entleeren lebhaft schwärmende Spermatozoiden. Des weiteren zeigten sich flächenförmige, chlorophyllarme Prothallien, welche die übliche herzförmige Gestalt besitzen, aber sehr stark zur Lappenbildung an ihrem Rande neigen. Die mittlere Partie unter dem sehr kümmerlich gestalteten Meristem besteht aus langgestreckten Zellen, die bei der Mehrzahl der Prothallien von einer bestimmten Größe an einzelne Tracheiden in verschiedenem Abstände vom Meristem zeigt. Der Oberrand dieser Prothallien wird dann nach einiger Zeit mehrschichtig und wächst zunächst zu einem bandförmigen apogamen Auswuchs heran, der meist auch ein primitives Leitbündel enthält und dem Primärblatt entspricht. Im Verlaufe weiterer Zeit differenziert dieses sich heraus, und an seinem Grunde tritt ein Höcker auf, der ein weiteres Blatt und die Wurzel liefert. Das Primärblatt ist an sich völlig ausgebildet, jedoch bleibt es an Größe hinter den normalen zurück, was in dem Mangel an Assimilaten begründet sein muß, denn die notwendigen Bodensalze stehen ihm zur Verfügung. Außerdem weist die Spreite deutliche zweimalige Gabelung des Nerven auf, was bei Mangel an anorganischen Nährstoffen, besonders des Stickstoffes, am vollen Tageslicht nicht eintritt<sup>1)</sup>. Bei diesen letzteren Prothallien besteht eine auffällige Ähnlichkeit mit den unter 2. angeführten aus Kulturen in diffusem Tageslicht.

In der Literatur finden sich gelegentliche Angaben über das Auftreten von Tracheiden im Prothallium apogamer Farne, so z. B. bei DE BARY (hier auch ältere z. T. unsichere Fälle), GOEBEL und WORONIN. Ohne jedoch außer rein zufälligen Beobachtungen auf den näheren Zusammenhang einzugehen, deuten die beiden erstgenannten Autoren ihr Auftreten als Hemmungserscheinung im Verlaufe der apogamen Bildung, wie denn auch in den meisten zitierten Fällen eine vollständige Sporenpflanze nicht erreicht wurde. Damit ist jedoch nicht erwiesen, daß das Erscheinen von

---

1) Über diese Verhältnisse wird später einmal zu berichten sein.

typischen Tracheiden im Prothallium und das Steckenbleiben des Sporophyten, welches zeitlich viel später erfolgt, in ursächlichem Zusammenhang stehen. Diese Annahme wird durch die gewonnenen Tatsachen bekräftigt und in der folgenden Diskussion und Zusammenfassung dargelegt.

Als allgemeines Ergebnis folgt aus den Kulturversuchen, daß die Apogamie der *Pellaea atropurpurea* (L.) Link. durch so abnorme Wachstumsbedingungen, wie sie Kultur unter rotem und blauem Lichte darstellen, nicht unterdrückt noch sonstwie beeinflusst werden kann, somit aller Wahrscheinlichkeit nach habituell ist. Zur speziellen Fragestellung läßt sich dagegen folgendes zusammenfassen. Die in Kulturen im diffusen Tageslicht gemischt auftretenden Formen von apogamen Prothallien: 1. solche mit kurzem, parenchymatischem Mittelstück und streng lokalisiertem apogamen Höcker, welche die für den Sporophyten typischen Gewebelemente auch nur in diesem enthalten, und 2. solche mit stark gestreckten und z. T. in Tracheiden ungewandelten Zellen des Mittelstücks, ebenfalls sämtlich mit apogamen Bildungen, und die schon im Prothallium deutlich typische Gewebelemente des Sporophyten zeigen, ließen sich durch Kultur unter blauem bzw. rotem Glase trennen, so zwar, daß die unter 1. angeführten Formen nur unter dem Einfluß von blauem Lichte, die unter 2. genannten aber nur durch das rote Licht verursacht auftraten. Gegenüber der bisher alleinigen und besonders von DE BARY und GOEBEL vertretenen Ansicht, daß es sich um Hemmungserscheinungen handele, wenn Tracheiden schon im apogamen Prothallium auftreten, ließ der Umstand, daß auch alle derartigen Prothallien unter dem Einfluß von rotem Lichte normale Primär- und Folgeblätter hervorbrachten, wenn auch stark gestreckt und mit teilweise reduzierter Spreite — der Nerv zeigte in den meisten Fällen Gabelung 1. und 2. Ordnung — zu der Ansicht gelangen, daß eine Hemmungsbildung hier nicht vorliegen kann. Nach den Untersuchungen von KLEBS erfolgt bei rotem Lichte vielmehr ein beschleunigtes Längenwachstum, und dieses muß Störungen verursachen in dem korrelativen Verhalten zwischen Differenzierung von neugebildeten Gewebeelementen, die an sich schon aus irgendwelchen, noch nicht näher bekannten Gründen Sporophytencharakter tragen, und dem Orte, an dem sie entstehen. Die Schnelligkeit des Längenwachstums hält mit der Fähigkeit, Gewebemassen zu entwickeln, nicht gleichen Schritt. Ein solches Prothallium besitzt im Verhältnis zu der Flächenausdehnung, welche die der gleichaltrigen und unter anderen Bedingungen erwachsenen bedeutend übertrifft,

viel weniger Zellen, hat also seine Durchschnittsgröße an Gewebemasse noch nicht erreicht, wenn schon die Flächengröße gewonnen ist. Dieser Umstand muß Störungen verursachen. Denn sind beispielsweise die Zellen des apogamen Prothalliums nach der Annahme gewisser Autoren schon diploid, so muß irgendein Moment den Anlaß zu einer anderen Ausdifferenzierung der neuzubildenden Zellen geben, so daß bis zu einem bestimmten Zeitpunkt in der Entwicklung des Prothalliums nur typische Gametophytenzellen gebildet werden, von da an aber nur noch typische Sporophytenzellen. Genau so, wie auf einem bestimmten Entwicklungsstadium plötzlich die Bildung von Archegonien an nicht apogamen Prothallien einsetzt oder mit der Befruchtung die Entwicklung des Embryos. Ob diese Entwicklungsänderung an ein Auftreten von noch nicht endgültig erwiesenen Kernverschmelzungen in vegetativen Zellen des Prothalliums gebunden ist, oder ob sie ohne diese in Geweben entsteht, dessen Zellen dauernd diploid sind, jedenfalls muß in beiden Fällen ein korrelativer Anlaß vorhanden sein, der entweder die Kernverschmelzung mit nachfolgender Bildung andersartiger Zellen oder aber nur das letztere unter sonst gleichen Voraussetzungen bewirkt. Dieser Anlaß, um nicht zu sagen Reiz, scheint in dem Erlangen der für die betreffenden Kulturbedingungen durchschnittlichen Größe der Prothallien zu liegen. Diese Größe äußert sich als Flächenausdehnung und als Gewebemasse, die beide unter normalen Bedingungen zusammenfallen, unter den besonderen aber je einzeln sich geltend machen und damit die Störung verursachen.

Offenbar spielt hier das Verhältnis der Assimilate zu den anorganischen Nährstoffen eine wichtige Rolle, indem bei einem Überwiegen der letzteren im blauen Licht das spezifische Gewebe des Prothalliums zur vollen — wenn nicht hypertrophischen — Ausbildung gelangt, während unter ähnlicher Konstellation aber im roten Licht, wahrscheinlich noch durch die besonderen Wachstumsbedingungen in erhöhtem Maße, das typische Gametophytengewebe in der Entwicklung stark gehemmt wird. Dadurch wird aber der dem Prothallium schon inhärente Sporophytencharakter, eben durch dieses Mißverhältnis — in bezug auf das normale — manifestiert, allerdings auf einem Stadium, welches noch keine typische Lokalisation der Gewebelemente des Sporophyten gestattet.

Die Tracheiden im Prothallium der apogamen Farne bedeuten somit nur eine zeitliche und örtliche Vorwegnahme von Gewebeelementen, die erst für den Sporophyten charakteristisch sind. Die Tatsache, daß in vielen der beobachteten Fälle die

weitere Differenzierung der apogamen Bildungen gehemmt war, spricht nicht gegen die eben vertretene Ansicht. In diffusum Tageslicht mag in der Tat Hemmung des apogamen Sporophyten häufig eintreten, nicht aber unter dem gleichmäßigen Einfluß von langwelligem Licht, welcher Umstand nur auf eine Veränderung der anfänglichen Wachstumsbedingungen in den Kulturen in diffusum Tageslicht schließen läßt. Denn daß sehr verschiedene Bedingungen auf engstem Raume dicht nebeneinander verwirklicht sind, das beweist am besten die Tatsache des Auftretens der erwähnten, so verschiedenartigen Formen apogamer Prothallien im diffusum Tageslicht.

---

#### Literatur.

- CZAJA, A. TH., Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. Ztschr. f. Bot. 1921, 13.
- DE BARY, A., Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Ztg. 1878, 36.
- ERNST, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie. Jena. 1918.
- GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil. II. A. Jena. 1915—18.
- KLEBS, G., Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. 2. Teil. Sitzber. Heidelberger Akad. Wiss. 1917, 3. Abb.
- STIEL, W. N., Apogamy in *Pellaea atropurpurea*. Bot. Gaz. 1910, 52.
- WORONIN, K., Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora 1908 98.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Czaja Alphons Theodor

Artikel/Article: [Studien zur Apogamie leptosporangiaten Farne. 346-352](#)