

#### 4. K. Goebel: Ueber künstliche Vergrünung der Sporophylle von *Onoclea Struthiopteris* Hoffm.

Eingegangen am 4. November 1887.

Für eine Anzahl von Organen habe ich früher, gegenüber den idealistischen oder unbestimmten Vorstellungen wie sie in der Morphologie über den Begriff „Metamorphose“ herrschend waren, zu zeigen versucht, dass bei ihnen eine reale, experimentell konstatirbare Umbildung vorliegt. So für die Niederblätter (denen sich ohne Zweifel die Hochblätter, welche entweder Verkümmerns- oder Umbildungsformen von Laubblättern sind) anschliessen, die Primärblätter, die Fruchtsprosse der „*Equiseta heterophyadica*“. Dass auch die Sporophylle der Gefässkryptogamen, welche von Laubblättern oft auffallend verschieden sind, aus Umbildung von Laubblattanlagen hervorgegangen sind, habe ich früher<sup>1)</sup> an dem Beispiel von *Botrychium Lunaria* zu zeigen versucht. Ein experimenteller Beweis dafür lag bis jetzt aber nicht vor. Ein solcher würde geliefert sein, wenn es gelänge, in ähnlicher Weise wie bei den Niederblättern nachzuweisen, dass die Anlagen von Sporophyllen und Laubblättern übereinstimmend sind, und dass es möglich ist, solche Blattanlagen, die bei ungestörter Vegetation sich zu Sporophyllen entwickelt hätten, sich zu Laubblättern entwickeln zu lassen; und zwar wird es sich hier vor Allem darum handeln, Mittelformen zwischen Laubblättern und Sporophyllen hervorzurufen. Denn die Anlagen beider sind bis in ein relativ spätes Stadium der Entwicklung so übereinstimmend, dass nur an Mittelformen mit Sicherheit zu erkennen ist, dass es sich in der That um ein „vergrüntes“ Sporophyll und nicht etwa um ein gewöhnliches Laubblatt handelt. Derartige Formen werden ein um so grösseres Interesse bieten, je grösser die Differenz zwischen Laubblättern und Sporophyllen ist.

Zu denjenigen Farnen, bei welchen dieser Unterschied zwischen der Gestaltung fruchtbarer und unfruchtbarer Blätter am auffallendsten ist, gehört die Gattung *Onoclea*, von welcher *Onoclea Struthiopteris* aus verschiedenen Gründen besonders günstige Bedingungen zur Entscheidung der oben aufgeworfenen Frage bietet. Besonders ist es die

1) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane; SCHENKS Handbuch III. pag. 111.

strenge Periodicität in der Entwicklung steriler und fertiler Blätter, welche hierbei in's Gewicht fällt. Erstere treten bekanntlich zu Anfang, letztere am Ende der Vegetationsperiode auf. Der Marburger Garten besitzt eine grössere Anzahl schöner alter Exemplare, von denen einige als Versuchspflanzen benutzt wurden.

Zunächst sei hier daran erinnert, dass die Unterschiede zwischen Laubblättern und Sporophyllen hier in der That sehr beträchtliche sind<sup>1)</sup>; dieselben beziehen sich auf Form, Grösse, Richtung und innere Ausbildung. Die Sporophylle sind kleiner als die Laubblätter und stehen, steil aufgerichtet in dem von diesen gebildeten Trichter; von ihrer inneren Struktur will ich nur das erwähnen, dass sie sich von den Laubblättern durch einen relativ sehr geringen Chlorophyllgehalt unterscheiden. Sie erscheinen, ehe die Sporen reif sind, grünlich, später dagegen dunkelbraun gefärbt, indem die dunkle Farbe der Sporen durch die noch chlorophyllärmer gewordenen Schichten des Sporophylls durchschimmert; der Reife der Sporen entsprechend folgt die Bräunung des Sporophylls von unten nach oben. Besonders auffallend ist, dass die Ränder der Blattfiedern bei den Sporophyllen nach unten eingerollt sind, sie schützen die Sporangien bis zu deren Reife. Von den sterilen Blättern unterscheiden sich die Sporophylle ferner noch dadurch, dass sie nicht wie diese tief fiederschnittige Fiedern tragen, es ist hier vielmehr die Verzweigung des Blattes dem Laubblatte gegenüber reducirt, als Spur derselben erkennt man am Rande der Sporophyllfiedern zuweilen eine seichte Lappung.

Die Umbildung der Sporophylle wurde auf die früher schon bei den Niederblättern und den Primärblättern (von *Vicia Faba*) angewendete einfache Weise vorgenommen. Es wurden an kräftigen, alten, mit dickem Stamme versehenen Exemplaren die sämtlichen Laubblätter entfernt und dadurch auf die Blattanlagen ein „Antrieb“ zum Austreiben ausgeübt. Obwohl der Sommer mit seinen das Wachstum behindernden langen regenlosen Zeiträumen keineswegs günstig war, ergab sich doch das erwartete Resultat.

Die Entfernung der Blätter geschah zu verschiedener Zeit, sie konnte von Bedeutung für die vorliegende Frage natürlich erst dann sein, wenn die Sporophylle angelegt waren; in zwei Fällen unterblieb überhaupt das Austreiben. Ein am 10. Mai entblättertes Exemplar trieb 11 sterile Blätter und darauf ein — wie zu erwarten war — normales Sporophyll, es waren hier eben nur die Anlagen, welche sich im Laufe des Sommers doch entfaltet hätten, zu etwas rascherer Entwicklung angeregt worden, die Pflanze war zu dieser Zeit überhaupt noch nicht fertig mit Entfaltung aller ihrer Laubblätter, und längst

---

1) Vergl. die genaue Schilderung in LÜRSEN'S reichhaltiger Flora der Gefässkryptogamen; RABENHORST, Kryptogamenflora III. Bd. pag. 482 ff.

wieder in normaler Verfassung als das Sporophyll angelegt wurde. Anders wenn ein Exemplar entblättert wird, welches seine Laubblätter sämtlich entfaltet hat, und zur Sporophyllanlage geschritten ist. Dies war der Fall mit den in der zweiten Hälfte des Juni entblätterten Exemplaren; bei ihnen trat die Umbildung der Sporophylle zu Laubblättern, oder vielmehr richtiger gesagt, die Verhinderung der Umbildung von Laubblattanlagen zu Sporophyllen auf das deutlichste und in verschiedenen Stufen hervor.

Derartige Mittelstufen zeigten stets die Spitze des Wedels vergrünt, den untern Theil desselben noch mehr oder weniger als Sporophyll ausgebildet. Diese Thatsache ist leicht verständlich, wenn man sich daran erinnert, dass die Farnblätter während ihrer ganzen Entwicklung einen dauernd apikal-gelegenen Vegetationspunkt besitzen. Die oberen Wedeltheile sind also in ihrer Entwicklung weniger weit fortgeschritten, als die unteren, sie können einem Antrieb zur vegetativen Entfaltung noch folgen, wenn dies den weiter nach unten gelegenen Theilen, welche ihren embryonien Character schon verloren haben, nicht mehr möglich ist.

Die Vergrünung äussert sich vor Allem in der Entfaltung der Fiedern, dieselben breiten sich flach aus, und zeigen den normalen Chlorophyllgehalt der Laubblätter; diese Aufrollung resp. Ausbreitung schreitet an der einzelnen Fieder von der Spitze zur Basis vor, und findet sich in allen möglichen Stufen. Hand in Hand damit geht eine Aenderung in der Stellung des Sporophylls, während das junge, der Vergrünung unterworfenen Sporophyll anfangs wie andere Sporophylle steil aufgerichtet war, nimmt es in dem Maasse, wie die Vergrünung fortschreitet, die schiefe Stellung der Laubblätter an. Besonders auffallend war dies bei einem Blatte, in welchem die beiden Regionen ziemlich scharf geschieden waren. Die untere, als Sporophyll ausgebildete behielt ihre negativ geotropische Aufrechtstellung, die obere vergrünte bog sich so über, dass sie mit der untern annähernd einen rechten Winkel bildete. Der Uebergang zu den Laubblättern sprach sich auch darin aus, dass die vergrünten Fiedern, namentlich in der mittleren Region des Sporophylls deutlich die Anlage von Secundärfiedern zeigten, wenn dieselben auch nicht so ausgebildet waren, wie bei den Laubblattfiedern. Auch diese letzteren lassen im oberen Theile des Laubblattes die Secundärfiedern allmählich verschwinden. Was die Nervatur der vergrünten Fiedern betrifft, so ist dieselbe um so mehr entwickelt, je deutlicher die Andeutung resp. Ausbildung der Secundärfiedern ist. Sind dieselben als deutliche Vorsprünge über den Rand der Fieder sichtbar, so verläuft in ihre Spitze ein (sympodialer) Mittelnerv, von dem Seitennerven ausgehen, ähnlich wie dies bei den sterilen Blättern, den Laubblättern, der Fall ist. Ist dagegen der Rand nur seicht gekerbt, so gehen vom Mittelnerv der Fieder einmal oder wie-

derholt gegabelte Nerven ab. Ausserdem gehen die Nerven viel weiter zum Rande, als dies in den Sporophyllfiedern der Fall ist.

Bemerkenswerth ist nun vor Allem, dass mit dem Vergrünen ein Verkümmern der Sporangienbildung, resp. eine Hemmung derselben verbunden ist. Auch diese macht sich in verschiedenen Grade geltend. Wird eine Fieder vergrünt, ehe die Sporangien angelegt sind, so ist von denselben natürlich nichts zu finden. An einer Fieder dagegen, welche der Vergrünung unterlag, nachdem die Sorusbildung schon begonnen hat, kann man von der Spitze bis zur Basis die verschiedensten Abstufungen finden. Im extremsten Falle ist vom Sorus nur das Indusium noch übrig, was darauf schliessen lässt, dass dieses zuerst angelegt wird. Andere Sori besitzen schon Sporangien auf verschiedenen Entwicklungsstufen, welche durch die Vergrünung eine Hemmung erfahren. Ob von diesen, jetzt freiliegenden (da ja die Fieder sich flach ausgebreitet hat) Sporangien unter Umständen nicht doch einige zur vollen Entwicklung und Sporenbildung gelangen, vermag ich nicht anzugeben. Die erwähnten an verschiedenen Stöcken erzielten Vergrünungen vertrockneten nämlich im Laufe des Sommers, ein Umstand der sich wohl aus den oben erwähnten ungünstigen Vegetationsbedingungen erklärt, auch an anderen *Struthiopteris*exemplaren vertrockneten die Blätter ganz oder theilweise.

Was ist nun die Ursache der Hemmung der Sporangienbildung? Man könnte verschiedene Gründe dafür anführen, z. B. den, dass die Sporangien zu Grunde gehen, weil die Fiedern sie nicht mehr schützend einschliessen, oder weil die Laubblätter, welche das Material zum Aufbau der Sporangien liefern, entfernt wurden. Beides scheint mir wenig befriedigend. Die erste Annahme erklärt nicht die Hemmung der Sorousentwicklung auf sehr früher Entwicklungsstufe, die zweite wird unwahrscheinlich wegen der beträchtlichen Menge von Reservestoffen, welche der Stamm offenbar besitzt. Vielmehr möchte ich hier ein Correlationsverhältniss annehmen, die Sporangienentwicklung wird gehemmt dadurch, dass die vegetative Entwicklung ihr das Material entzieht. Einen ähnlichen Fall habe ich früher für eine *Selaginella* constatirt,<sup>1)</sup> bei welcher die Sporangien im oberen Theile des Sporangienstandes verkümmert waren, der sonst sein Wachsthum abschliessende Sprossvegetationspunct aber dasselbe wieder aufgenommen hatte. Aehnliches liesse sich noch von einer ganzen Anzahl „Vergrünungen“ bei Samenpflanzen sagen, bei denen ebenfalls die Generationsorgane verkümmert zu sein pflegen.<sup>2)</sup> Ich werde diesem Punkte bei der Fortsetzung der Versuche ganz besondere Aufmerksamkeit widmen.

1) Botan. Zeit. 1880. pag. 821.

2) S. vergleich. Entwicklungsgesch. § 5. (A. a. O. pag. 114 ff., namentlich pag. 123.)

Dass übrigens die soeben vorgetragene Auffassung die richtige ist, scheint mir auch aus der Thatsache hervorzugehen, dass man ähnliche Mittelformen zwischen Sporophyllen und Laubblättern, wie sie von mir künstlich hervorgerufen wurden, auch gelegentlich an unverletzten Exemplaren im Freien trifft. Derartige Gebilde sind öfters beschrieben worden <sup>1)</sup> von besonderem Interesse sind diejenigen Formen, welche MILDE <sup>2)</sup> beschrieben hat. <sup>3)</sup> Bei jungen, sich zur ersten Fructification anschickenden Pflanzen treten vor den normal ausgebildeten Sporophyllen Mittelformen zwischen Laubblättern und Sporophyllen auf, welche ganz den oben beschriebenen gleichen. Auch ich habe derartige Formen beobachtet und deshalb ausschliesslich alte Exemplare, die sicher schon wiederholt fructificirt haben, verwendet. Bei jenen jungen Exemplaren sind die Laubblätter noch vorhanden, es wird aber zunächst nur ein Ansatz zur Sporangienbildung gemacht, welcher nicht genügt, um die betreffende Laubblattanlage vollständig zum Sporophyll umzubilden; dies geschieht erst bei den folgenden Blättern. Hier tritt also die Correlation zwischen Sporangienbildung und vegetativer Entwicklung deutlich hervor, eine Correlation, welche, wie früher hervorgehoben, nicht bei allen Farnen besteht. Es findet bei denselben ein ähnliches Verhältniss statt, wie bei den Equiseten, von denen die einen die Sporangienähren auf gewöhnlichen Laubssprossen, die andern auf eigenthümlich umgebildeten Fruchtsprossen tragen. Wie diese — wie früher nachgewiesen — als umgebildete Laubsprosse zu betrachten sind, ebenso auch die Sporophylle der Farne als umgebildete Laubblätter, wo sie von den Laubblättern abweichen. Die morphologischen Verhältnisse, welche hierbei auftreten, Verhältnisse von theilweise recht merkwürdiger Natur, werde ich an einem andern Orte vergleichend behandeln.

*Onoclea Struthiopteris* nimmt bezüglich seiner Blattbildung unter den Gefässkryptogamen insofern eine hohe Stufe ein, als es drei „Formationen“ derselben besitzt, nämlich Niederblätter, Laubblätter und Sporophylle, und zwar alle drei äusserlich auffallend verschieden. Die Niederblätter finden sich nicht nur an den Ausläufern, sondern auch als „Knospenschuppen“ um die überwinternde Terminalknospe. <sup>4)</sup> Dass sie umgebildete Laubblattanlagen darstellen, habe ich früher nachgewiesen und diese Thatsache ist hier sehr leicht zu constatiren, da die verkümmerte Blattspreite mit blossem Auge zu sehen ist. Da, wie oben nachgewiesen, auch die Sporophylle aus Umbildung von Laubblattanlagen hervorgehen, so sehen wir, dass die Organbildung hier (wie in andern

1) Vergl. z. B. SCHKUHR, die Farnkräuter Tab. 109.

2) MILDE, die Gefässkryptogamen Schlesiens, nova acta Leop. Carol. XXVI, 2. vergl. auch LÜRSEN, a. a. O. pag. 491.

3) S. vergl. Entwicklungsgesch. § 5. a. a. O. pag. 114 ff., namentlich pag. 123.

4) In wie weit das Auftreten der Niederblätter hier ein constantes ist, habe ich nicht näher untersucht, ich fand sie bei allen darauf hin geprüften Exemplaren.

Fällen) eine wesentlich einfachere ist, als es äusserlich den Anschein hat. Die Pflanze bildet nur eine Art von Blattanlagen, und zwar Laubblattanlagen, von denen aber in Folge bestimmter Einwirkungen regelmässig ein Theil zu Niederblättern, ein Theil zu Sporophyllen sich ausbildet, während die übrigen sich als Laubblätter weiter entwickeln. Wenn hier, wie in andern Fällen, von Laubblattanlagen gesprochen wird, so handelt es sich natürlich nicht nur um den Chlorophyllgehalt, sondern um die ganze, durch einen bestimmten Entwicklungsgang, wie durch ihre äussere Ausbildung, characterisirte Besonderheit dieser Organe.

---

## 5. Léo Errera, Anhäufung und Verbrauch von Glykogen bei Pilzen,

nebst Notiz über Glykogenbildung der Hefe

von E. LAURENT.

Eingegangen am 23. November 1887.

---

Es ist längst bekannt, dass die, bei den meisten Pflanzen so verbreitete Stärkesubstanz der grossen Classe der Pilze fehlt. Die hin und wieder (auch in der letzten Zeit) veröffentlichten Angaben von Stärkekörnern bei gewissen Pilzarten scheinen sämmtlich, so weit meine Erfahrung reicht, auf Täuschung zu beruhen.

In Anbetracht der Häufigkeit und Wichtigkeit der Stärke bei den übrigen Pflanzen, selbst den parasitischen, konnte man daher glauben, die Stoffwechselproducte der Pilze seien ganz anderer Natur. Dem ist aber nicht so; denn eine Reihe von mikrochemischen und makrochemischen Untersuchungen, welche ich in den fünf letzten Jahren ausführte, <sup>1)</sup> zeigte, dass viele Pilze Glykogen enthalten — denselben Stoff also, der auch im Thierreich allgemein vorkommt und mit der Stärke

---

1) *L'épithème des Ascomycètes et le glycogène des végétaux*, Bruxelles, Manceaux, 1882; — *Glycogène chez les Mucorinées*, Bull. Acad. roy. Belg., 1882, IV, N. 11; — *Glycogène chez les Basidiomycètes*, Mém. Acad. roy. Belg. in 8°, 1885, t. XXXVII; — *Glycogène dans le levure de bière*, Comptes rendus Ac. Paris, 20 juillet 1885; — *Les réserves hydrocarbonées des Champignons*, ibid., 3 août 1885; — Ueber den Nachweis des Glykogens bei Pilzen, Bot. Zeit. 1886, N. 18.

# 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: 1887

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Ueber künstliche Vergrünung der Sporophylle von Onoclea Struthiopteris Hoffm. LXX-LXXIV](#)