Zur Organographie der Characeen[1].

Von **K. Goebel.**

(Mit 21 Abbildungen im Text.)

I. Einleitung.

Der merkwürdige zelluläre Aufbau der Characeen ist bekanntlich namentlich durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von A. Braun[2]) klargelegt worden. Später wurden diese durch Sachs in seinem Lehrbuche ergänzt und durch vortreffliche Abbildungen erläutert. De Bary fügte dann die Klarlegung des Befruchtungs- und Keimungsvorgangs hinzu. Diese Untersuchungen sind es ja auch, welche mehr oder minder ausführlich in allen späteren Darstellungen wiederholt werden. Sie wurden im einzelnen vervollständigt durch die Arbeiten von Giesenhagen, Debski u. a.

Dazu kamen die Ergebnisse zytologischer Forschung. Diese zeigten dreierlei.

Einmal eine Übereinstimmung der Kern- und Zellteilungsverhältnisse mit denen höherer Pflanzen, eine Übereinstimmung, die Strasburger[3]) zu folgenden Ausführungen veranlaßte:

„Um es gleich auszusprechen, so halte ich die Characeen für eine Gruppe von Organismen, deren Ursprung in algenähnlichen Vorfahren gelegen haben mag, die in ihren jetzigen Repräsentanten aber die Endglieder einer Reihe darstellt, deren phylogenetische Entwicklung kaum kürzer gewesen sein dürfte, als jene, die in den Bryophyten gipfelte. Auf die Länge dieses Weges schließe ich aus dem Umstande, daß er hinreichte, um die karyokinetischen Vorgänge auf dieselbe Höhe zu bringen, welche sie bei den Archegoniaten erlangten und die für Kern- und Zellteilungen der höher organisierten Pflanzen sowie für die Kernteilungen der höher organisierten Tiere charakteristisch ist."

---

1) In des Verf.'s „Organographie" konnten die Characeen nicht besprochen werden. Da sie aber für allgemein organographische Probleme wichtig sind, so sei ihre Bedeutung für diese hier erörtert.

2) A. Braun, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsb. der Berl. Akad. der Wissensch. 1852, 1853.

3) Strasburger, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift. Wien 1908, pag, 24.

Wie schon Treub und Debski, betont auch Strasburger diese Übereinstimmung besonders, er meint, die Kern- und Zellteilungsvorgänge, wie er sie bei Chara fragilis und Nitella syncarpa studiert habe, könnten ebenso bei einer phanerogamen Pflanze sich vollziehen. Auch die Entwicklung der Spermatozoiden ist mit tiefgreifenden Umgestaltungen des Zellinhalts verbunden, wie sie sonst bei Thallophyten nicht bekannt sind. Die zytologische Untersuchung der vegetativen Organe der Charen bestätigt also ebenso wie die der Spermatozoidentwicklung ihre ganz vereinzelte Stellung innerhalb der Thallophyten.

Als das zweite Ergebnis der zytologischen Untersuchung der Characeen möchte ich bezeichnen, daß sie uns die Verschiedenheit im Verhalten der Zellen einigermaßen verständlich gemacht hat. Diese Verschiedenheit besteht bekanntlich darin, daß bei der Teilung der Segmente zwei ungleich sich verhältende Zellen gebildet werden: die weiterer Teilung fähige Knoten- und die die Teilungsfähigkeit entbehrende Internodialzelle. Es werden also nicht „äquipotente", sondern sofort Zellen verschiedener Befähigung bei der Teilung gebildet. Die Zytologie zeigt, daß das darauf beruht, daß die beiden Schwesterzellen von Anfang an ungleich mit Kernsubstanz und Protoplasma ausgestattet werden. Debski[1]) hob z. B. hervor, daß bei der Teilung einer Segmentzelle der Knotenkern von Anfang an viel größer und dicker sei als der der Internodialzelle. Auch zwischen Scheitelzelle und Segmentzellen finden Verschiedenheiten statt.

„Bei Chara crinita[2]) . . . zeigten die Scheitelzellen der in Entwicklung begriffenen Kurztriebe (Blätter) und Rindenlappen eine dichtere an extranuklearen Nukleolen reiche Zytoplasmaansammlung über ihren Kern. Dort verharrte auch diese Ansammlung während der Kernteilung, so daß sie . . . dem neuen Scheitelzellkern zufiel, während sein Schwesterkern, der Segmentkern, leer ausging."

In den Internodialkernen findet eine Vermehrung des Chromatins nicht statt (pag. 35). Wie er ferner feststellte, findet in allen Charazellen, die sich nicht mehr teilen sollen, eine Verdichtung des Gerüstwerkes, eine Steigerung seiner Tinktionsfähigkeit, eine Zunahme der Nukleolensubstanz und eine Abnahme des Chromatins statt.

Es findet also bei den Characeen schon bei der Zellteilung eine Sonderung „embryonaler" und somatischer Zellen statt, die sich schon n der mikroskopisch wahrnehmbaren Kern- und Plasmaverschiedenheit

1) Br. Debski, Beobachtungen über die Kernteilung bei Chara fragilis. ahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, pag. 204.

2) Strasburger, a. a. O. pag. 36.

ausspricht. An den Knoten bleiben in der oberen Hälfte Gruppen kleinerer plasmareicher Zellen erhalten, aus denen Wurzeln (Rhizoiden), nacktfüßige Zweige und Zweigvorkeime hervorgehen können.

Wenn aber Strasburger sagte: „Dieses Verfahren, eine Mehrzahl lebendiger Zellen, denen eine ganz bestimmte Beteiligung an dem Aufbau des Körpers zukommt, frühzeitig von jeder weiteren Bildungstätigkeit auszuschalten, steht ganz vereinzelt im Pflanzenreiche da, und weist mit zahlreichen anderen Merkmalen den Characeen eine ganz isolierte Stellung im Pflanzensystem an“ (a. a. O. pag. 36), so möchte ich mich dem nicht anschließen. Denn es scheint mir hier nichts anderes vorzuliegen, als in zahlreichen anderen Fällen, wo Organreserven gebildet werden, seien diese nun Ruheknospen bei höheren Pflanzen oder weiterer Entwicklung fähige „Initialen“ bei Moosen.

Die Bedeutung dieser Organreserven für den Ersatz verloren gegangener Sprosse und Wurzeln bedarf keiner weiteren Erläuterung.

Wir haben also bei den Charen folgende Zellformen bezüglich ihrer Entwicklungsfähigkeit zu unterscheiden:

1. Unbegrenzter Weiterentwicklung fähige Sproßscheitelzellen (wahrscheinlich auch Wurzelscheitelzellen);

2. begrenzter Entwicklung fähige Blattscheitel- und Knotenzellen;

3. embryonale Zellen mit zeitweiliger Hemmung (Organreserven).

Alle diese drei Zellformen sind embryonale, deren begrenzte Entwicklungsfähigkeit oder zeitweilige Hemmung (2 und 3) entweder korrelativ bedingt ist oder von vornherein auf einer verschiedenen Ausstattung mit Baumaterial beruhen kann, wie dies z. B. für die Scheitelzellen der „Blätter“ im Gegensatz zu denen der Sprosse anzunehmen ist;

4. Dauerzellen, die von Anfang an nicht mehr sich teilen können (z. B. Internodialzellen, Zentralzellen der Sproßknoten).

Daß auch bei den Sproßscheitelzellen die Entwicklungsfähigkeit nur theoretisch, nicht aber wirklich eine unbegrenzte ist, da sie ja in Wirklichkeit doch nicht fortdauernd weiter wachsen, dürfte nicht durch innere, sondern durch äußere Beziehungen bedingt sein; dadurch also, daß mit Erreichung einer bestimmten Größe die Existenzbedingungen (auch bei hinreichender Wassertiefe) immer ungünstiger werden, z. B. was die mechanische Beanspruchung, den Stofftransport, die Erschöpfung durch Bildung von Fortpflanzungsorganen usw. betrifft. So weit meine Erfahrungen mit Chara foetida reichen, zeigt diese in sehr einfacher Weise, daß man durch Verwendung der Langtriebe zu Stecklingen sie unbegrenzt weiter wachsen lassen kann, ähnlich wie Klebs dies bei sonst „einjährigen“ höheren Pflanzen erreichen konnte. Die Charen

haben aber den Vorteil, daß die Stecklingskulturen hier noch viel einfacher sind, als bei Landpflanzen.

Als drittes Ergebnis der zytologischen Untersuchungen ist hervorzuheben der Nachweis, daß die diploide Phase auf die reifende Zygote beschränkt ist, bei deren Keimung die Reduktionsteilung stattfindet [1]).

Die Untersuchung des zellulären Aufbaus (im weitesten Sinne) hat also bei den Charen zweifelsohne wichtige Ergebnisse gezeitigt. Aber sie hat, wie mir scheint, zwei andere Fragestellungen stark in den Hintergrund gedrängt. Die eine, um die sich auch A. Braun schon Verdienste erworben hat, ist die nach der Gesamtsymmetrie des Aufbaues, die andere die nach der Beeinflußbarkeit der Organbildung.

Beide mögen auf Grund neuer Untersuchungen des Verf.'s [2]) hier besprochen werden.

II. Die Symmetrieverhältnisse bei den Charen.

Die Leser, welche die neueren Darstellungen der Characeenmorphologie bei Wille, Oltmanns, Lotsy u. a. studieren, werden zwar über den zellulären Aufbau dieser Pflanzengruppe eingehenden Aufschluß erhalten. Aber ich glaube, daß nicht alle zu den Sätzen gelangen werden, welche ich als die für die Characeenmorphologie grundlegenden betrachten möchte. Es sind die folgenden:

Alle Organe der Characeen zeigen nicht nur

a) einen Aufbau aus Knoten und Internodien, sondern charakteristisch ist:

b) daß alle Knoten dorsiventrale Beschaffenheit haben;

c) aus solchen dorsiventralen Bausteinen kann ein radiäres Organ wie die Sprosse dadurch hervorgehen, daß diese spirotroph sind. Blätter und Wurzeln dagegen bleiben im ganzen dorsiventral. Doch sind sie in Wirklichkeit wohl auch, aber viel schwächer, spirotroph als die Sprosse.

Von diesen Sätzen sind namentlich a) und c) nichts weniger als allgemein anerkannt, demgemäß auch b) nicht. Ihre Berechtigung ist also im folgenden nachzuweisen.

a) Gliederung in Knoten und Internodien. Für Langtriebe und Kurztriebe ist diese unmittelbar gegeben. Es bleibt also nur noch übrig, darzutun, daß sie auch bei den Wurzeln vorhanden ist und daß

---

1) F. Öhlkers, Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen. Ber. der deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXXIV (1916).

2) Er wurde dabei durch Herrn Dr. M. Hirmer in sehr dankenswerter Weise unterstützt.

die Vorkeime hier wie in anderen Fällen nichts anderes sind als vereinfachte Formen der Folgestadien.

A. Wurzeln.

Dem äußeren Anschein nach sind sie von den Sprossen — auch abgesehen von ihrem Chlorophyllmangel — recht verschieden. So kam es, daß man sie vielfach lediglich als Anhangsorgane der Sprosse betrachtet und teilweise sogar als „Wurzelhaare“ bezeichnet hat. Sie stehen aber zu den Sprossen nicht in dem Verhältnis, in welchem ein Wurzelhaar einer Samenpflanze zu deren Sproßachse steht, sondern sie verhalten sich wie die Wurzeln dieser Pflanze zur Sproßachse. Das ist ein großer Unterschied! Im ersteren Falle liegt ein bloßes Anhangsorgan vor, im zweiten handelt es sich um zwei homologe, verschiedenen Lebensbedingungen angepaßte Organe.

Die Verschiedenheiten in der Ausbildung zwischen Charawurzeln und Charasprossen aber stehen in deutlicher Beziehung zu der Verschiedenheit der Lebensverhältnisse. Das läßt sich im einzelnen freilich nicht immer leicht nachweisen. Wenn aber z. B. die Wurzeln keine Berindung haben (die sie ja auch in mechanischer Beziehung nicht brauchen) so werden wir sehen, daß auch bei in den Schlamm gesteckten Sproßspitzen die Berindung unterbleibt — ebenso wie das Ergrünen der Chlorophyllkörper.

Die Wurzeln können bedeutende Länge erreichen (bei Chara foetida waren solche von 7 cm vorhanden). Sie stellen scheinbar einfache Zellenreihen dar, deren eigentümlich gebogene Querwände ja oft besprochen und mit denen der Moosrhizoiden verglichen worden sind.

Eine eigentümliche Terminologie knüpft sich an sie, die auf A. Braun zurückgeht. Er sagt von der Beschaffenheit der Querwände: „Man kann sie der Vereinigung zweier vorgestreckter, in entgegengesetzter Richtung mit den Sohlen aneinanderstehender menschlicher Füße vergleichen.“

Alle späteren Darsteller haben das getreulich nachgeschrieben. Mir scheint das Bild ebenso überflüssig wie unzweckmäßig. Es genügt doch zu sagen, daß die Wände sohlenförmig oder S-förmig gebogen sind. Aber wozu soll man sich überlegen, wo die Ferse und wo die Zehen der beiden Füße sind — ob es möglich ist, daß ein Akrobat das Kunststück mit seinen eigenen Füßen fertig bringt oder nur mit Hilfe eines anderen usw. Tatsächlich meinten Wille[1]) und Migula[2]),

1) In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, 2.
2) Migula, Die Characeen in Rabenhorst's Kryptogamenflora.

daß die Abgrenzung der unten zu erwähnenden Knotenzelle an der „Ferse“ eines der „Füße“ erfolge, während sie, wie wir sehen werden, der „Zehenregion“ eines Fußes angehört!

Also lasse man doch dieses Bild, das deshalb entstanden ist, weil an der Stelle, wo die Querwand sich ansetzt, die Wurzel angeschwollen zu sein pflegt (und deshalb sich die weiter oben und unten liegenden Teile von den „Gelenken“ abheben), ebenso fallen, wie die Braun'sche Bezeichnung „Gelenke“ für diese Stelle! Auch diese ist offenbar deshalb entstanden, weil Wirbeltierknochen am Gelenke dicker zu sein pflegen als an anderen Stellen. Aber die Charawurzeln selbst haben keine Gelenke. Deshalb ist die Bezeichnung ein Widerspruch mit allem, was man sonst bei Pflanzen ein Gelenk nennt. Man tritt A. Braun's großen Verdiensten um die Morphologie der Charen gewiß nicht zu nahe, wenn man diese nicht glücklichen Bezeichnungen fallen läßt — an überflüssigen Namen hat die Botanik ja immer noch genügenden Vorrat.

„Die Wurzeln der Characeen haben nie eine Spur von Blattquirlen, daher auch keine Knoten, denn die nachher zu beschreibenden Gelenke verdienen diesen Namen nicht“ [1]). Mit diesem Satz hat A. Braun die oben aufgestellte Behauptung, daß auch die Characeenwurzeln in Knoten und Internodien gegliedert seien, verneint.

Ihm folgen — mit einer Ausnahme — auch alle folgenden Darsteller, welche ebenso wie die zwei Füße und das Gelenk, auch die Knotenlosigkeit der Wurzeln übernommen haben. So z. B. Wille und Migula.

Giesenhagen [2]) dagegen spricht bei den Wurzeln von Knoten, eine Auffassung, die auch der Verf. für die richtige hält. Indes ist sie nicht durchgedrungen, denn Oltmanns [3]) meint, es könne bei den Wurzeln „kaum noch“ die Rede von einer Differenzierung in Knoten und Internodien sein.

Wenn wir diese für die Characeenmorphologie wichtige Frage prüfen, so müssen wir vor allem den Ausgangspunkt der Braun'schen Auffassung im Auge behalten. Braun maß die Charen mit dem den Samenpflanzen entnommenen Maßstab, wie aus seiner ganzen Terminologie (Blätter, Stipula, Eiknospe usw.) hervorgeht. Bei den Samenpflanzen ist die Gliederung der Sproßachsen in Knoten und Internodien tatsächlich mit der Blattbildung verknüpft. Die Wurzel hat

---

1) A. Braun, a. a. O. pag. 46.

2) K. Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen I. Flora, Bd. LXXXII (1897), pag. 507.

3) Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, pag. 337.

bei ihnen also keine Knoten. Von diesem Standpunkt aus ist es ganz verständlich, wenn A. Braun sagt, die Wurzeln der Characeen haben keine Knoten, weil sie keine Blätter haben.

Aber ein solches Hineintragen von Abstraktionen aus einer Pflanzenklasse in eine ganz andere werden wir jetzt nicht mehr als berechtigt anerkennen können. Als das Wesentliche der Knotenbildung in den oberirdischen Teilen der Charen erscheint mir nicht die Blattbildung. Diese wird ja erst dadurch bedingt, daß in jeder Segmentzelle eine weiterer Entwicklung fähige von einer nur noch wachstumsfähigen Zelle abgetrennt wird. Erstere liefert den Knoten, letztere das Internodium. Auch diese Namen sind den Samenpflanzen entlehnt und erwecken die Vorstellung, als ob der Knoten stets die ganze Breite der Achse einnehmen müsse, so also, daß ein Knoten stets zwei Internodien voneinander trenne. Die Knotenzelle kann aber auch einseitig gelagert sein, ohne dadurch ihre wesentliche Eigentümlichkeit: die der

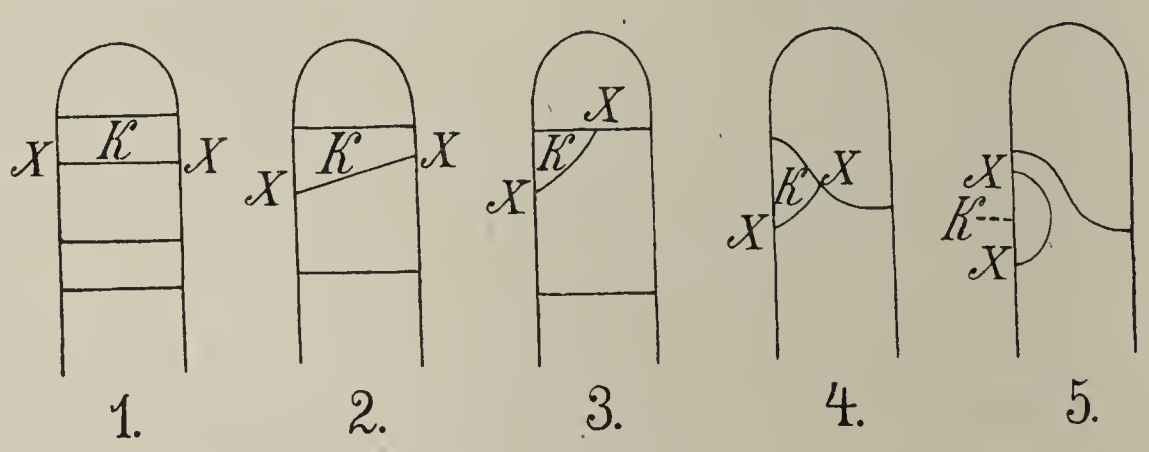


Fig. 1. Schema für die Knotenbildung. *X X* die die Knotenzelle vom Segment abtrennende Wand, *K* die Knotenzelle *1* im Sproß und den Blättern, *2* im Vorkeim, *3* Ausnahmefall im Vorkeim, *4* und *5* bei Wurzeln.

weiteren Teilung. einzubüßen. Eine solche einseitige Lagerung findet sich in besonders stark ausgeprägter Weise bei den Wurzeln, bei denen die Knotenzelle vielfach die Segmentwand gar nicht mehr trifft. Es sei auf die schematische Abbildung in Fig. 1 verwiesen. Sie zeigt, daß die Wand *X X*, welche die Knotenzelle abschneidet, durchaus nicht immer rechtwinklig, sondern öfters schief zur Längsachse steht. So ist es namentlich bei den Vorkeimen der Charen (Fig. 1, *2*), die außerdem sehr lehrreiche Variationen zeigen.

So hat schon Pringsheim[1]) beobachtet, — und auch mir kamen derartige Fälle zu Gesicht — daß sich im Vorkeim die Wand *X X* nur an einer Seite der Außenwand ansetzt[2]), oder daß sie — was

1) Pringsheim, Über die Vorkeime usw. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. III, pag. 312.

2) Man kann diese Auffassung übertragen auch auf den Fall abnormer Blatt-

freilich seltener eintritt — die Querwand gar nicht mehr trifft, sondern sich in der Außenwand ansetzt, wie in Fig. 1, *5*. Damit ist das Verhalten der Wurzeln erreicht. Bei den Vorkeimen aber kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die abnorm gelagerte, durch die Wand *XX* abgeschnittene Zelle wirklich eine Knotenzelle ist — es entspringen aus ihr auch die an den sonstigen Vorkeimknoten auftretenden Anhangsgebilde.

Die Analogie mit den Wurzeln liegt in diesem Falle auf der Hand. Daß an den Wurzelknoten keine Blätter, sondern Seitenwurzeln entspringen, ist selbstverständlich. Unten wird darauf hinzuweisen sein, daß dies ebenso in einseitig beginnender Reihenfolge geschieht, wie bei Sproß- bezw. Blattknoten. Übrigens können auch Vorkeime aus den Wurzelknoten hervorgehen.

Es bedarf wohl keiner weiteren Ausführungen, um die von A. Braun herstammende, auch jetzt noch festgehaltene Auffassung, daß die Wurzeln keine Knoten besäßen, als unhaltbar zu betrachten. Doch ist es von Interesse, noch auf etwas anderes hinzuweisen.

A. Braun stützt seine Annahme, daß der Aufbau der Wurzeln von dem der Sprosse verschieden sei, auch dadurch, daß er hervorhebt: „Nie habe ich einen Übergang der Wurzelbildung in Sproßbildung bemerkt, auch nie eine Wurzel an der Spitze sich wieder erheben und grün werden sehen.“ Hätte er einen solchen Übergang beobachtet, so würde er jedenfalls Wurzeln und Sprosse nicht so weit voneinander getrennt haben. In einer Anmerkung führt er an: „Die an der Spitze in grüne, kurzgliedrige Anschwellungen übergehenden Wurzeln, welche C. Müller in Botan. Zeitung 1848, Bd. III, Fig. 10 abbildet, sind mir ganz unerklärlich.“ Indes handelt es sich dabei zweifellos um „Zweigvorkeime“, die aus Wurzeln hervorgegangen sind.

Denn später ist die Umbildung von Wurzeln in Vorkeime wiederholt beobachtet worden, und sie läßt sich auch künstlich herbeiführen. Die Bedingungen dafür sind im einzelnen noch nicht hinreichend festgestellt. Für die hier zunächst verfolgten Zwecke aber genügt die Tatsache selbst, für die folgende Belege angeführt seien.

---

verzweigung, welcher in Fig. 4, *4* abgebildet ist. An einem sehr reduzierten Blättchen entspringt hier ein Seitenblättchen ohne Knoten. Nimmt man an, die Knotenbildung trete auf wie in Fig. 1, *3* und die Knotenzelle wachse im ganzen zu einem Blättchen aus, so könnte man das Schema der Knotenbildung auch hier retten. Will man das nicht, so läge ein Beispiel für Verzweigung ohne Knotenbildung vor, was sonst bei Charen nicht vorkommt, von einigen Nitellen abgesehen.

Zuerst hat wohl Nordstedt[1]) den Übergang einer Wurzel in einen Vorkeim beobachtet. Er sagt: „Hos Lychnothamnus Wallrothii Rupr. påträffades en gång ett proembryo, hos hvilket internodiet mellan den primära och secundära rotleden var afdeladt medelst en sned led, sådan som den förekommer på rötterna; från denna led utgingo rötter på vanligt sätt och ställe. Ett likadant fall har jag sett hos Chara foetida på en proembryogren, som utgick från den primäre rotleden“ (Fig. 10). Diese Abbildung zeigt eine, mit der bekannten Sohlenwand versehene Wurzel, die an der Spitze in einen Vorkeim übergeht.

Später haben Debski und Giesenhagen dasselbe beobachtet. Debski[2]) sagt (a. a. O. pag. 607): „Die Zellen der Knoten wachsen zu neuen Rhizoiden, seltener auch zu Zweigvorkeimen aus, oder bleiben embryonal. Ich muß schließlich bemerken, daß bei Chara fragilis nicht nur die Zellen der Rhizoidknoten, sondern auch junge Rhizoidspitzen direkt zu Zweigvorkeimen auswachsen können und so neue Sprosse und Pflanzen zu liefern vermögen.“

Giesenhagen hat in der Sonderausgabe seiner (zunächst in Flora, Bd. LXXXII, LXXXIII und LXXXV) erschienenen Untersuchungen über Characeen[3]) in der Tafelerklärung zu Tafel II folgendes mitgeteilt: An einem isolierten Blatt von Nitella hatte sich aus dem Blattknoten ein Zweig entwickelt[4]). An dessen Basis waren mehrere Wurzelanlagen aufgetreten. „Der Adventivsproß wurde dann weggeschnitten. Nach einigen Tagen haben sich nun die jüngsten Wurzelanlagen an seiner Basis zu Zweigvorkeimen (Z) entwickelt, was in der Figur rechts dargestellt ist. Im Text hat dieses Experiment noch keine Erwähnung gefunden.“ Die Abbildung zeigt, daß an der Stelle, an der sonst Wurzeln entstehen, drei Zweigvorkeime sich gebildet haben.

Ein Auswachsen einer schon als Wurzel (z. B. durch die Wandstellung) deutlich erkennbaren Anlage fand dabei offenbar nicht statt. Es geht aber aus Nordstedt's oben angeführter Beobachtung hervor, daß auch dann noch die Umbildung möglich ist.

Die wichtigste der Bedingungen für das Auswachsen einer Wurzel in einen Sproß dürfte die Beseitigung oder Inaktivierung aller Sproß-

---

1) O. Nordstedt, Några iakttagelser ofver Characeernas groning. Lunds Univ. Årsskrift, Tom III, pag. 9 des S. A.

2) Debski, Weitere Beobachtungen an Chara fragilis Desv. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXII (1895).

3) Marburg 1902.

4) Dieser war, ebenso wie in den von A. Braun beobachteten Fällen, meiner Ansicht nach aus einer Eiknospe hervorgegangen (vgl. den Abschnitt III).

vegetationspunkte sein. Ferner ist anzunehmen, daß diese Umwandlung um so leichter vor sich geht, je jünger die Wurzel ist. Ob dabei noch andere Faktoren (Licht, eventuell auch Zufuhr organischer Substanzen) in Betracht kommen, bleibt näher zu untersuchen.

Mir scheint es nach den obigen Ausführungen sicher gestellt, daß die Wurzeln der Charen keine „Wurzelhaare" sind, sondern daß sie dieselbe Gliederung wie die oberirdischen Organe aufweisen. Sie verhalten sich also ebenso wie z. B. die Floridee Bostrychia[1]), die Chlorophycee Oedicladium, die Moosvorkeime und auch die Pteridophyten und Samenpflanzen, bei denen über die Homologie von Wurzel und Sproßachse doch kein Zweifel sein kann.

Auf den Zusammenhang zwischen Plasmaströmung und Wurzelbildung wird anderweitig einzugehen sein. Dagegen ist hier auf die Bedeutung der Rhizoiden im Gesamthaushalt der Charen noch hinzuweisen.

Daß sie ebensowenig wie die Wurzeln der im Wasser lebenden Samenpflanzen[2]) nur Haftorgane sind, geht namentlich aus den Untersuchungen von W. Bierberg[3]) hervor. Dieser beobachtete, daß für Methylenblau die Hautschichten nur bei ganz jungen Chara- oder Nitella-Internodialzellen durchlässig sind, während ausgebildete lebenskräftige Internodialzellen diesen und andere Farbstoffe nicht (oder nur schwer) aufnehmen. Ebensowenig ist dies mit Kalisalpeter, Lithiumkarbonat und Thalliumsulfat der Fall. Die Rhizoiden dagegen nehmen nicht nur Methylenblau, sondern auch Kalisalpeter auf. Schon 80—100 Minuten, nachdem dieser den Wurzeln dargeboten wurde, läßt sich eine Speicherung von Salpeter in der ganzen Pflanze nachweisen. Bei Pflanzen, bei denen die Plasmaströmung durch Äther sistiert wurde, war das dagegen nicht der Fall. Bierberg folgert aus seinen Versuchen (a. a. O. pag. 61): „Daß die Charen nach Beraubung ihres Rhizoidensystems nur sehr schwer imstande sind, Nahrungsstoffe aufzunehmen" . . . daß aber die Protoplasmarotation für den Stofftransport von wesentlicher Bedeutung ist[4]).

Es ist das auch für die unten anzuführenden Vergrünungsversuche von Bedeutung, weil bei diesen die normale Rhizoidtätigkeit meist ganz wegfiel.

---

1) Goebel, Organographie, 2. Aufl., pag. 58, Fig. 49.

2) Auch Caulerpa gedeiht, wie Janse angibt, nur kümmerlich ohne Rhizoiden.

3) W. Bierberg, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stoffwechsel. Flora 1909, Bd. IXC, pag. 50.

4) Normal bewurzelte Charen wuchsen in meinen Kulturen sehr rasch. Das spricht jedenfalls dafür, daß ein rascher Stofftransport stattfindet.

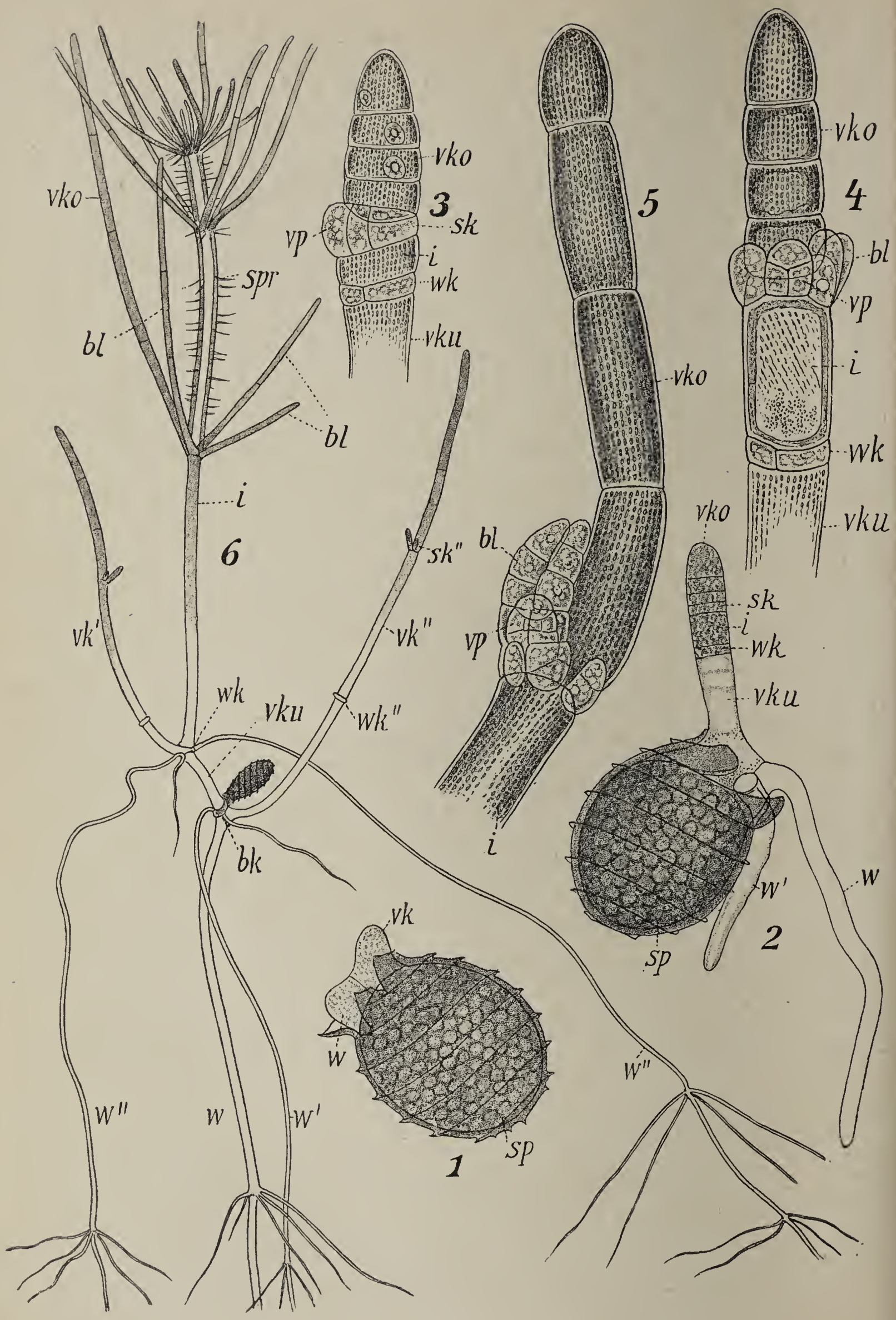

vko
spr
bl
bl
i
6
vk'
wk
vku
wk''
vk''
sk''
vko
3
sk
vp
i
wk
vku
5
vko
bl
vp
sk
i
wk
vku
vko
4
bl
vp
i
wk
vku
bk
w''
w
w'
vk
w
sp
1
w''
sp
i
w'
2
w

Fig. 2.

B. Vom Vorkeim der Charen wissen wir jetzt durch die Untersuchungen de Bary's, daß er normal einen Wurzelknoten (*wk* Fig. 2) und einen Sproßknoten (*sk* Fig. 2) besitzt, also wenigstens in seinem unteren Teile deutlich dieselbe Gliederung wie die Langtriebe und Kurztriebe aufweist.

Es ist aber lehrreich zu sehen, wie die Sucht, die Verhältnisse der Charen nach Analogie anderer Pflanzen zu deuten, zu einem großen Mißverständnis geführt hat.

Pringsheim, der zuerst die Vorkeime der Charen als solche erkannte, war von dem Wunsche, diese mit dem Protonema der Moose auf eine Stufe zu stellen, so erfüllt, daß er meinte[1]): „die Existenz blattloser Vorgebilde, aus welchen die Zweige hervorsprossen, unterstützt die aus der Bildungsgeschichte der Teile entlehnte Auffassung der Charenzweige als beblätterter Sprosse und stellt die nahe Verwandtschaft der Charen mit den Moosen in das hellste Licht.“ — Wir wissen jetzt, daß solche „Vorkeime“ weit verbreitet sind, z. B. bei vielen Florideen, und daß sie nichts anderes darstellen als (oft besonderen Bedingungen angepaßte) Jugendstadien, ohne daß man daraus auf eine Verwandtschaft mit den Moosen schließen könnte.

Dieser zuliebe aber sollten die Charenvorkeime nur wenig von den konfervenartigen Moosvorkeimen verschieden sein. Pringsheim betont ausdrücklich (a. a. O. p. 275), daß der Vorkeim eine von der Beschaffenheit des Charenstengels abweichende Natur habe. Das will Pringsheim daraus schließen, daß an Stelle der Wurzelknoten des Vorkeims der Charen öfters eine einzige gliederartig verlängerte Zelle stehen könne — ein Schluß, der ebensowenig zutrifft, als Pringsheim's künstliche Konstruktion der Entstehung des Seitensprosses am Vorkeim. Er meint, daß die Vorkeime durch die Knotenbildung zwar dem Bau der beblätterten Zweige „äußerlich näher“ seien, aber es trete nie ein Übergang eines Vorkeims in einen beblätterten Zweig ein und es sei die morphologische Abgrenzung der blattlosen Vorkeime und der beblätterten Sprosse bei den Charen ebenso scharf ausgeprägt, als bei den Vorkeimen und Zweigen der Moose“ — was durchaus nicht der Fall ist! Es sind ja auch die Vorkeime gar nicht blattlos, sie haben einen, naturgemäß nur rudimentär ausgebildeten Blattwirtel an ihrem

Fig. 2. Keimung von Chara nach de Bary und Pringsheim aus Oltmanns. Man sieht in *3*, *4*, *5*, *6* die dorsiventrale Beschaffenheit des Sproßknotens. An der Vorkeimspitze *vko* unterbleibt die Gliederung in Knoten und Internodien. *sk*, *i* und *wk* in Fig. 2 gehen aus der Teilung einer Zelle hervor.

1) Über die Vorkeime der Charen. Ges. Abhandl., Bd. II, pag. 249.

Blattknoten (Fig. 2, *6*), in ihrem begrenzten Wachstum aber stimmen sie ganz mit den „Blättern“ der Sprosse überein, die ihrerseits, wie schon betont, in ihrem ganzen Aufbau dem der Sprosse sich anschließen und in Wirklichkeit Kurztriebe sind. Ein solcher Kurztrieb ist auch der Vorkeim[1]). Daß er nicht durchgehends die Gliederung in Knoten und Internodien zeigt, spricht durchaus nicht dagegen. Denn nicht nur ermangeln ja die Primärblätter, die an ihm entstehen, einer solchen Gliederung ganz — auch im späteren Lebensalter lassen sich, wie später zu zeigen sein wird, Kurztriebe bei Chara hervorrufen, die keinerlei Gliederung aufweisen.

Daß bei den Vorkeimen auch Besonderheiten auftreten, die bei den sonstigen Kurztrieben nicht wiederkehren, ist insofern nicht zu verwundern, als sie schon durch ihre Verbindung mit den großen, reservestoffreichen Sporen unter besonderen Bedingungen sich entwickeln.

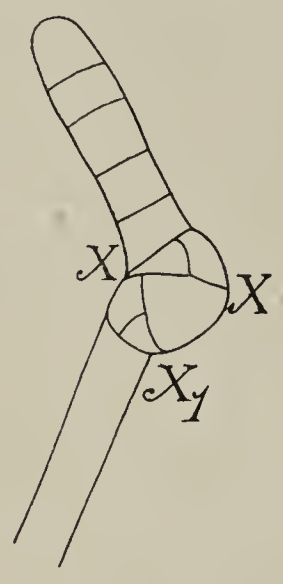


Fig. 3. Abnorme Teilung im Vorkeim von Chara: die beiden sonst annähernd parallelen Teilungswände, welche die Knoten abgliedern, schneiden sich

Die oft tonnenförmig angeschwollene Zelle, welche die zwei Knoten *sk* und *wk* Fig. 2, *3* liefert, entspricht nicht einem Segment der Scheitelzelle, sondern wird an der untersten Vorkeimzelle abgegliedert[2]), wie sonst eine Knotenzelle. Eine rein formale Betrachtung könnte sie also einer solchen gleichstellen und annehmen, sie liefere später zwei sekundäre Knoten (*sk* und *vk*), die durch eine Zwischenzelle (*i*) getrennt seien: $sk + i + wk$ gehörten also eigentlich zu Einem Knoten zusammen. Abnorme Fälle, wie den in Fig. 3 abgebildeten, könnte man dafür ins Feld führen.

Indes erscheint eine solche Auffassung, welche das allgemeine Schema zu retten sucht, doch als eine gekünstelte. Denn auch das allgemeine Schema ist, wie wir noch sehen werden, kein starres, sondern ein abänderbares. Und es ist das ja nicht die einzige Abänderung am Vorkeim. Auch der Seitensproß (*vp* Fig. 2) entsteht nicht wie die Seitensprosse des Folgestadiums in der Achsel, sondern an der Stelle

---

1) Oltmanns (Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, pag. 346) meint, in den Vorkeimen sei zweifellos eine Ähnlichkeit zwischen Moosen und Charen gegeben, die aber keine Verwandtschaft begründen könne. Mir scheint auch die Ähnlichkeit eine außerordentlich geringe zu sein, denn der Vorkeim eines Laubmooses ist von Moosstämmchen viel mehr verschieden als der der Charen vom Charasproß.

2) Vgl. Giesenhagen, a. a. O.

eines Blattes. Solche Änderungen im Ort eines Organes lassen sich bei den Charen auch künstlich hervorrufen, z. B. an der Stelle eines Hüllschlauches der Eiknospe eine weitere Eiknospe, an Stelle einer Eiknospe ein Antheridium.

Was die erste Entstehung des Vorkeimes anbetrifft, so ist diese bekanntlich die, daß die keimende Spore sich teilt in eine große untere und eine kleine obere Zelle, welch letztere durch eine Längswand in zwei Zellen zerfällt (Fig. 2, *1*). Die eine davon liefert den Vorkeim, die andere die erste Wurzel. Diese kleinere Zelle ist, wie wohl allgemein angenommen wird, nichts anderes als ein in seinem Aufbau wesentlich vereinfachter Knoten. Der Vorkeim entspringt also eigentlich seitlich an der ersten Achse, wir haben zwei, nicht eine „Erstarkungsgenerationen".

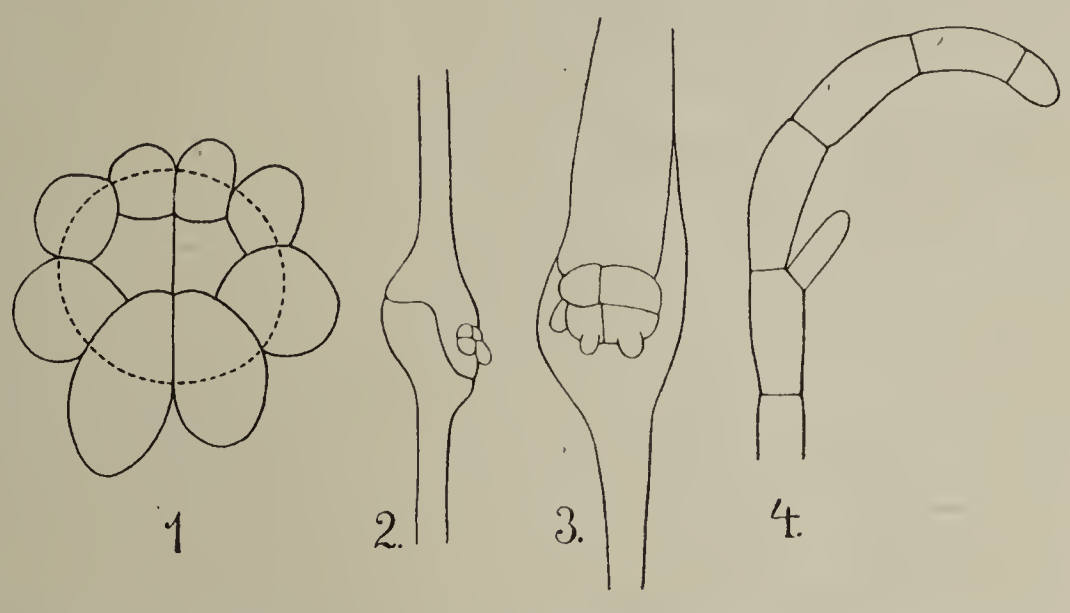


Fig. 4. Chara foetida. *1* Querschnitt durch einen Sproßknoten mit Blattanlagen (schematisch). Plusseite nach unten gekehrt. *2* Seitenansicht eines Rhizoidstückes mit seitlichen Wurzelknoten, dessen untere Zellen zuerst zu Rhizoiden auswachsen. *3* Wurzelknoten nach oben gekehrt. *4* Reduziertes Blättchen, welches, obwohl es keine Knoten besitzt, eine seitliche Aussprossung aufweist.

Die basale Zelle des Vorkeims verlängert sich bei Lichtmangel stark und kann so die Spitze mit dem Seitensproß an das Licht bringen. —

Damit dürfte der Satz: a) daß alle vegetativen Organe von Chara eine Gliederung in Knoten und Internodien zeigen, erwiesen sein.

b) dorsiventrale Beschaffenheit der Knoten. Am deutlichsten tritt diese an den Vorkeimen hervor — schon in der ersten Anlage des Sproßknotens. Denn die Wand, welche diesen abschneidet, verläuft nicht quer, sondern schief — manchmal, wie oben erwähnt, so sehr, daß sie sich nur einseitig der Außenwand ansetzt (Fig. 2, *3—6*).

Damit ist von vornherein eine Plus- und eine Minusseite gegeben. Die Plusseite ist die, welche allein Blättchen und den Hauptsproß hervorbringt. — Die Minusseite ist wenigstens normal ganz ohne seitliche Aussprossungen.

Ebenso deutlich ist die Dorsiventralität der Wurzelknoten. Stets ist es der der Wurzelspitze zugekehrte Teil des Knotens, welcher die ersten seitlichen Wurzeln aufweist (Fig. 4, *2*, *3*).

An den Blattknoten liegt die Plusseite der Sproßachse zu; diese bildet ja meist allein Seitenblättchen und auch die Gametangien treten bei Chara nur hier auf (Fig. 4, *1*).

Auch die Sproßknoten zeigen eine Plus- und eine Minusseite.

Zunächst teilt sich die Knotenzelle durch eine mediane Längswand, welche von der Plus- zur Minusseite verläuft. Die weiteren Teilungen beginnen auf einer Seite, der Plusseite, und gehen dann meist (aber nicht immer) abwechselnd rechts und links vor sich. Mit anderen Worten: der Knotenquerschnitt erscheint dorsiventral, er hat zwei einander gegenüberliegende Seiten, die sich verschieden verhalten. Das wird auch bestätigt durch die Plasmaströmung. Die Plusseite ist stets die, auf welcher der aufsteigende, die Minusseite die, auf welcher der absteigende Strom sich befindet [1]).

An den Sproßknoten spricht sich die Dorsiventralität nicht nur in der Entwicklungsfolge, sondern zuweilen (namentlich bei schwächeren Sprossen) auch in der Größe der Seitenorgane, aber auch darin aus, daß auf der Minusseite, also der des absteigenden Saftstroms, die Wurzelbildung bevorzugt ist.

Strasburger hat die Frage zu entscheiden versucht, ob die Wurzelbildung kausal durch den absteigenden Saftstrom bedingt werde, und meint, „daß der Zusammenhang der Plasmaströmung mit der Organbildung, wie A. Braun ihn festgestellt hatte, an manche Erscheinungen der Polarität bei höher organisierten Gewächsen erinnere, die K. Goebel auch mit der gewohnheitsmäßigen Richtung des Nahrungsstromes in Verbindung bringen möchte“. Er fand, daß die Rhizoidbildung stets an derjenigen Seite eines Knotens gefördert ist, die der Seite des absteigenden Stromes in dem darüber befindlichen Internodium entsprach. „Freilich blieb diese Flanke in der Rhizoidbildung bevorzugt auch an Knoten, die zuvor isoliert worden waren. Denn die Rhizoiden entsprangen auch dann derjenigen Knotenseite, die den beiden ältesten Kurztrieben (Blättern) und den aus ihren Achseln entwickelten Trieben gegenüber lag. Der polare Gegensatz mußte solchen Knoten somit zuvor schon induziert worden sein.“ Nicht anders verhielten sich solche Knoten, über und unter welchen wir den Plasmastrom abgebunden hatten, während andere, von welchen wir nur den

1) A. Braun, a. a. O. pag. 13.

oberen, nicht den unteren Strom abstauten, in die Rhizoidbildung nicht eintraten (die Abbindung erfolgt mit einem Seidenfaden)."

Eine vergleichende Betrachtung der Knotenbildung zeigt tatsächlich, daß sie von vornherein dorsiventral induziert sind, also es nicht erst durch die Plasmaströmung werden. Das ergibt sich, wie wir sahen, bei den Sproßknoten der Vorkeime daraus, daß die Plusseite höher ist als die Minusseite (die dort ganz ausfallen kann) und dasselbe dürfte, nur in minder auffallendem Maße, auch für die Sproß- und Blattknoten gelten. — Der Zellinhalt der Knotenzellen ist zunächst quantitativ auf der Plusseite ein anderer als auf der Minusseite. Ob dem auch qualitative Unterschiede entsprechen, ist ohne eingehende Untersuchung nicht zu sagen.

Wir sehen also, daß die Versuche Strasburger's negativ ausfallen mußten, weil sie an Pflanzen vorgenommen wurden, bei denen nicht nur die Symmetrieverhältnisse sehr frühzeitig schon festgelegt, sondern auch die Zellen „stabil induziert", nicht etwa „äquipotent" sind. Andere Pflanzen verhalten sich anders. Wenn z. B. an Pflanzen von Streptocarpus Holstii alle Vegetationspunkte entfernt werden[1]), so bilden sich an der Basis der Blätter Adventivsprosse aus, ohne daß die Blätter von der Pflanze getrennt werden und ohne daß besondere „Initialen" für Sproßbildung hier vorhanden wären. Entferne ich diese Adventivsprosse oder verhindere deren Entwicklung, so bilden sich andere weiter oben am Blatte. Solche Erscheinungen, bei denen also Zellen zu einer Änderung ihrer „normalen" Ausbildung veranlaßt werden können, waren es, die zu der von Strasburger erwähnten Anschauung des Verf.'s führten. Wenn bei Chara z. B. die Internodialzellen regenerationsfähig wären, so würden sie darnach Wurzeln auf der Seite des absteigenden, Sprosse auf der des aufsteigenden Stromes bilden. Die Strömungsrichtung kann aber auf die Ausbildung der Knotensymmetrie nicht einwirken, weil diese von vornherein gegeben ist.

c) Wenn trotz des Aufbaues aus lauter dorsiventral gestalteten Knoten der Gesamtaufbau der Chara-Langtriebe ein radiärer ist, so ruht das darauf, daß die Characeen eines der auffallendsten Beispiele spirotrophen[2]) Wachstums darstellen: d. h. die Plusseiten der aufeinanderfolgenden Knoten lassen sich durch eine die Längsachse umkreisende Schraubenlinie miteinander verbinden. Es sieht der ganze Sproß so aus, als ob man ihn gedreht hätte.

---

1) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen (1908), pag. 156.

2) Vgl. Goebel, Organographie, 2, Aufl., pag. 196 ff.

Das ist in der schematischen Abbildung Fig. 5 dargestellt. Die „Drehung“ läßt sich in verschiedenem Sinne auffassen, als eine im ganzen Sproß von vornherein schon durch die Beschaffenheit des Protoplasmas bzw. Zellkerns bedingte oder als eine nachträglich erfolgte, sozusagen ruckweise vor sich gehende. A. Braun war der Ansicht, daß bei den Charen eine doppelte Drehung stattfinde: erstens drehe sich der Stengel während seines Längenwachstums allmählich links, zweitens finde in jedem Knoten eine Drehung der ersten Wand (Halbierungswand) gegenüber der im vorhergehenden (und im nachfolgenden) um die Hälfte der Divergenz der Blätter statt. Das ist gewiß zutreffend. Aber es kann nicht zweifelhaft sein, daß beide Erscheinungen nur der Ausdruck der gesamten Spirotrophie des Sprosses sind, die in den jugendlichen Zellen zwar äußerlich nicht auffallend hervortritt, aber in der Struktur des Plasmas schon gegeben ist. Es sei auf das Schema Fig. 5 verwiesen, das auch zeigt, daß durch die Spirotrophie ein Alternieren der Blattquirle (vorausgesetzt, daß diese unter sich gleichzählig sind) erfolgt.

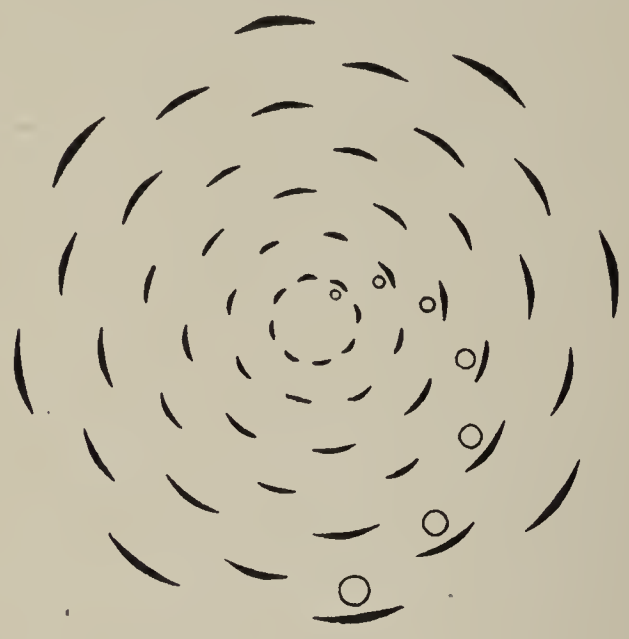


Fig. 5. Schematischer Querschnitt durch die Sproßknospe eines Chara mit achtzähligen Blattwirteln. Die Plusseite ist angedeutet durch den Achselsproß (in Gestalt eines Kreises), welcher in der Achsel des ersten Blattes, also auf der jeweiligen Plusseite entspringt. Man sieht ohne weiteres, daß die Plusseiten in den aufeinanderfolgenden Knoten eine „Drehung“ erfahren.

Ist diese Auffassung richtig, so ist zu vermuten, daß

1. die Knotensegmente auch im Stamme der Charen ähnlich wie ein Vorkeim nicht Zylinder mit parallelen Querflächen darstellen, sondern daß die Plusseite von vornherein etwas höher ist als die Minusseite. So ist es auch bei manchen Algen (vgl. z. B. Fig. 182 in Goebel, Organographie, 2. Aufl., pag. 196);
2. daß wie bei den letztgenannten Pflanzen die Plusseite von vornherein die angegebene „Verschiebung“ zeigt.

Das Letztere ist, wie sich aus dem oben Mitgeteilten ergibt, unzweifelhaft. Ob die erste Vermutung zutrifft, wurde nicht eingehend untersucht, das, was ich gelegentlich beobachten konnte spricht dafür.

Daß die Characeen nicht die einzigen spirotrophen Pflanzen sind, braucht kaum bemerkt zu werden. Ein Beispiel aus der Gruppe der Florideen wurde schon angeführt. Von höheren Pflanzen seien genannt die Caryophylleen[1]). Auch diese haben an jedem Knoten eine Plus- und eine Minusseite. Die Knoten sind also dorsiventral. Die Plusseite eines Knotens aber ist gegenüber der des nächstunteren und des nächstoberen um 90° „gedreht", so daß die sämtlichen Plusseiten der Knoten (ebenso wie die Minusseiten) durch eine den Stengel umkreisende Schraubenlinie miteinander verbunden werden können.

Das Diagramm von Chara (Fig. 5) zeigt, daß bei dieser im wesentlichen ein ganz ähnliches Verhalten vorliegt[2]), auch sie ist spirotroph. Daß die „Interferenzstreifen" der einzelnen Internodien nicht aufeinandertreffen, sondern um die Hälfte der Blattdivergenz (in Fig. 5 also um $^1/_{16}$) voneinander abweichen, ist kein Grund gegen diese Auffassung. Es ist offenbar durch die Quersegmentierung der Sproßachse bedingt, daß die spirotrophe Ausbildung nicht ganz gleichmäßig, sondern sozusagen ruckweise erfolgt. Sie ist der Anlage nach, zufolge der hier vertretenen Auffassung, schon in der Scheitelzelle vorhanden erfolgt aber in deutlich sichtbar werdender Weise erst in den Segmenten. Da diese sich in bestimmten Zeitintervallen bilden, können auch die Interferenzstreifen nicht stetig ineinander übergehen.

Symmetrieverhältnisse der „Blätter".

In den Kurztrieben der Charen tritt eine Hemmung der spirotrophen Ausbildung ein. Sie sind also einfach dorsiventral. Demgemäß alternieren auch die an ihren Knoten stehenden Seitenblättchen nicht miteinander, wenn sie auch nicht genau untereinander stehen, wie gewöhnlich angegeben wird. Die Interferenzstreifen zeigen (wenn sie deutlich wahrnehmbar sind) demgemäß auch meist einen annähernd geraden Verlauf und stehen seitlich. Sie trennen eine abaxiale und eine adaxiale Seite. Die letztere ist die geförderte. Auf ihr allein sind die Seitenblättchen gewöhnlich entwickelt, hier befinden sich bei Chara auch die Gametangien. Schon die auch bei den „Blättern", wenngleich in geringerem Maße als bei den Sprossen, öfters wahrnehmbare Drehung der Internodien deutet aber darauf hin, daß ihr Unterschied von den spirotrophen Sproßachsen nur ein gradueller ist.

Die Stromrichtung ist in allen Gliedern dieselbe. Der aufsteigende Strom befindet sich auf der abaxialen, der absteigende auf der adaxialen

1) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., pag. 200, Fig. 185 B.
2) Nur bilden sich die Seitensprosse hier nur auf der Plusseite.

Seite. Wenn wir die oben dargelegte Ansicht betreffs der spirotrophen Ausbildung des Hauptsprosses annehmen, so sehen wir, daß er auch in der Einheitlichkeit der Stromrichtung mit den Blättern übereinstimmt, und daß das nur durch die „Drehung" verdeckt wird.

Daß in den Blättern das Verhältnis der Stromrichtung zu Plus- und Minusseite ein anderes ist als im Sproß, dürfte damit zusammenhängen, daß im Blatt die Assimilate vorzugsweise nach abwärts, nach der Sproßachse hin geschafft werden, im Sproß vorzugsweise nach aufwärts, zu den wachsenden Teilen hin. Ist diese Annahme richtig, so liegt die Plusseite in beiden Fällen in der Zuströmungsrichtung der Assimilate.

Wurzeln. Es ist nicht leicht, einigermaßen unverletzte und unverbogene resp. nicht künstlich gedrehte Wurzeln aus dem Schlamm herauszubekommen. Die Frage ist vor allem, ob die gebogenen Querwände alle unter sich gleichsinnig verlaufen oder nicht. Davon hängt auch die Anordnung der Knoten ab. Diese stehen — mit sehr seltener Ausnahme — an der apikalen Seite jeder gestreckten Zelle. Wenn die Wände alle einander gleichsinnig auslaufen, müßten also die Knotenzellen alle auf einer Seite liegen.

So war es auch in der Mehrzahl der untersuchten Fälle. Die gebogenen Wände waren annähernd untereinander gleich gerichtet, die Knotenbildung erfolgte also immer auf der oberen (abaxialen) Seite der Wurzeln. Doch kommen auch hier gelegentlich Abweichungen vor, sowohl in der Richtung der Wände (von denen ich annehmen möchte, daß sie eine schwach spirotrophe ist), als darin, daß in einem Falle die Knotenanlegung nicht im vorderen, sondern im hinteren Ende der Segmentzelle stattfand.

III. Experimentell-Morphologisches.

Vegetationsorgane.

Die Characeen sind für experimentell-morphologische Untersuchungen schon deshalb besonders geeignet, da sie meist leicht zu kultivieren sind. Sie sind auch schon wiederholt in dieser Richtung benutzt worden. Zuerst von Pringsheim, welcher zeigte, daß an isolierten Knoten „Zweigvorkeime" und nacktfüßige Zweige (aus den Knoteninitialen) enstehen. Wir wissen jetzt, daß das bedingt ist durch die Entfernung oder Hemmung aller Sproßvegetationspunkte. Dieser Nachweis wurde von J. Richter[1]) geführt. Er stellte u. a. fest, daß

1) J. Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora, Bd. LXXVIII (1894), pag. 399 ff.

die Neubildung von Rhizoiden erfolgt, wenn die vorhandenen entfernt werden [1]), und daß die Rhizoidenbildung auch an intakten Sprossen durch partielle Verdunkelung hervorgerufen werden kann. Er konnte auch durch andere, als die schon von Pringsheim angewandten Methoden (Kultur isolierter Knoten) nacktfüßige Zweige und Zweigvorkeime erhalten (so durch Entfernung sämtlicher Sproßvegetationspunkte oder deren Hemmung). Die Bedingungen für das Auftreten dieser Ersatzgebilde sind also vor allem durch die Entfernung oder Inaktivierung der normalen Vegetationspunkte gegeben, ähnlich etwa wie bei einem Bryophyllum. Dagegen gelang es Richter nicht, zu ermitteln, weshalb bei den nacktfüßigen Zweigen die Berindung ganz oder teilweise wegfällt, er meint: „Ein Mangel an Nährstoffen dürfte kaum die Veranlassung dazu bilden“ (a. a. O. pag. 415), ohne diese Ansicht näher zu begründen.

Seine morphologischen Angaben über die Vorkeime sind irrig. Offenbar hat er de Bary's Abhandlung über die Keimung der Charen nicht gekannt.

Regenerationsversuche ergaben, daß Seitenäste den verlorengegangenen oder künstlich gehemmten Hauptgipfel, ersetzen können. Isolierte Blätter, Internodien und Rhizoiden dagegen zeigten keine Weiterentwicklung. Das beweist natürlich noch nicht, daß es nicht möglich sei, z. B. junge Blattanlagen zu Sproßanlagen oder Vorkeimen umzubilden. Isolierte Teile befinden sich unter Verhältnissen, die für ihre Weiterentwicklung ungünstiger sind, als wenn sie noch mit den übrigen im Zusammenhang stehen. Auch wurde oben schon erwähnt, daß Wurzeln — wenn sie nicht zu alt sind — an der Spitze zu Vorkeimen werden können, wenn man alle Vegetationspunkte entfernt.

Es ist trotz früherer Angaben [2]) vielleicht nicht überflüssig darauf hinzuweisen, wie leicht man an Chara Reduktionserscheinungen hervorrufen kann. Seit Jahren benützt der Verf., an dessen Wohnort Nitella nicht leicht zu haben ist, diese Erfahrung, um Chara foetida oder Chara fragilis, die überall gemein sind, zu „nitellisieren“. Derartige Pflanzen eignen sich dann besonders gut zur Vorführung der Plasmaströmung, wie zur Untersuchung der Gametangien (vgl. Fig. 6, *I*). Auch sind

---

1) Außer dieser Korrelation ist auch noch eine andere vorhanden. An umgekehrt aufgehängten Sprossen bilden sich Rhizoiden viel früher als an in normaler Lage befindlichen, was offenbar durch die Hemmung des Sproßwachstums im ersteren Falle bedingt ist.

2) Vgl. Giesenhagen, a. a. O.; Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen (1908), pag. 207.

häufig an ihnen die Sproßspitzen mit ihren Scheitelzellen ohne weiteres der Untersuchung zugänglich. Zu ersterem Zwecke braucht man nur abgeschnittene Charasproßspitzen umgekehrt in den Schlamm zu stecken. In kurzer Zeit erhält man im Schlamm weiter gewachsene (etiolierte) Sproßspitzen mit Internodien ohne Berindung, an denen man die Plasmaströmung um so schöner sehen kann, als die Chlorophyllkörper, welche diese sonst etwas zu verdecken pflegen, nur als glänzende Punkte im Wandbelag angedeutet sind.

Wie früher gezeigt wurde, kann man durch ungünstige Ernährung bei Chara weitgreifende Vereinfachungen des Aufbaues herbeiführen. Diese machen sich zunächst an den Blättern, dann auch an der Sprossenachse geltend. Die Berindung unterbleibt ganz oder teilweise (mit allen Übergangsstufen). Dann kann bei den Blättern die Knotenbildung ganz oder teilweise unterdrückt werden (vgl. Exp. Morph. Fig. 107 pag. 208). Die Blätter sind dann also auf das Primärblattstadium zurückgebildet und selbstverständlich steril. Wo aber noch Knoten vorhanden sind, können selbst an sehr vereinfachten Blättern von Chara foetida noch normale Gametangien gebildet werden (Fig. 6, *I*), eine Erscheinung die erinnert z. B. an die, daß bei Nuphar unter bestimmten Umständen auch Pflanzen, die nur mit den stark reduzierten Wasserblättern versehen sind, zur Blüte gelangen können[1]). Dagegen ist es mir bis jetzt nicht gelungen, eine Sproßspitze in einen „Vorkeim“ umzubilden, obwohl dies eigentlich auch möglich sein müßte. Es wurde also wohl nur bis jetzt nicht der richtige Weg zur Erreichung dieses Zieles eingeschlagen. Jedenfalls tritt bei Betrachtung dieser Vereinfachungserscheinungen folgendes deutlich hervor:



Fig. 6. Chara foetida. *I* Nitellisiertes Blatt mit Gametangien (24fach vergr.). Die Internodien sind unberindet. *II* Normales Blatt (mit jüngeren Gametangien). Die Internodien sind berindet.

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, Bd. II, pag. 304.

1. Die Vereinfachung trifft zunächst die ohnedies „schwächeren“ Glieder — also die Blätter — und ist bei diesen in der apikalen Region stärker als in der basalen;

2. die dabei auftretenden Erscheinungen stimmen vielfach überein mit solchen, die bei anderen Characeen normal auftreten. Das zeigt schon der Vergleich von Chara mit Nitella, außerdem aber auch der der vereinfachten Chara foetida mit anderen Chara-Arten.

2. Gametangien.

Die Gametangien der Characeen, die Antheridien und die Eiknospen[1]) sind bekanntlich durch eine ganze Anzahl merkwürdiger Eigenschaften ausgezeichnet.

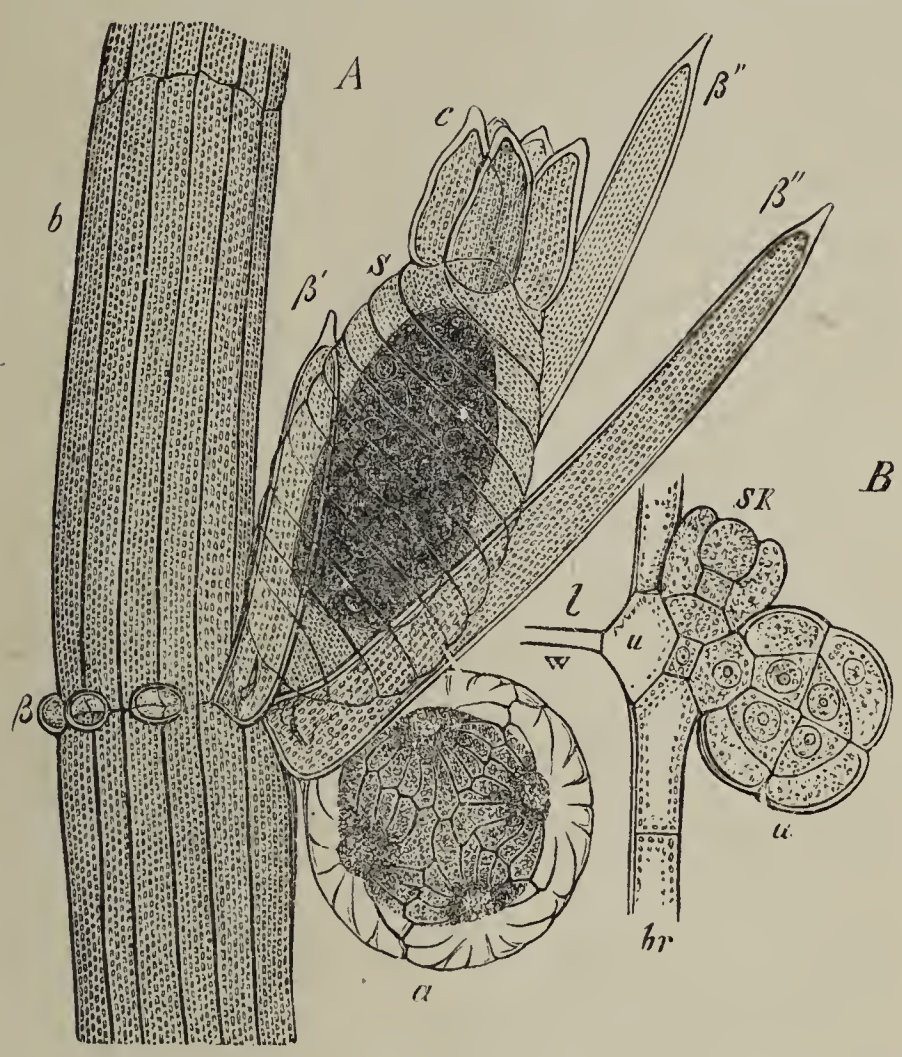


Fig. 7 (nach Sachs). Chara fragilis nach Sachs. *A* Blattstück mit Antheridium (*a*) und Eiknospe *S* in erwachsenem Zustand. *B* Längsschnitt durch ein junges Antheridium (*a*) und Eiknospe *Sk*.

Für uns kommt vor allem in Betracht, daß sie — obwohl sie an den dorsiventralen Blättern entspringen — doch radiäre Gebilde sind, was namentlich bei den Eiknospen eine Ähnlichkeit mit den Sprossen bedingt. Stimmen die beiderlei Gametangien nun auch in ihrer Symmetrie und, wie ich[2]) früher darzulegen versucht habe, in ihren ersten Entwicklungsstadien überein, so sind sie doch, namentlich bei Chara, voneinander unterschieden durch ihre Stellung. Diese Verschiedenheit hat Anlaß zu Erörterungen über die „morphologische Bedeutung“ der Gametangien gegeben, die aus mehr als einem Grunde hier anzuführen sind.

---

1) Im folgenden bezeichne ich im Anschluß an andere Autoren das mit Hüllschläuche umgebene Oogonium als Eiknospe, als Oogonium nur die zentrale Zelle der letzteren.

2) Goebel, Homologie in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora, Bd. XCVIII (1902), pag. 279.

Erinnern wir uns zunächst des Verhaltens von Chara (Fig. 7). Bekanntlich stehen hier die Antheridien an Stelle eines Blättchens auf der adaxialen Seite der Kurztriebe (Blätter). In der Achsel eines Antheridiums entspringt normal eine Eiknospe.

A. Braun sagt[1]): „Ich finde in dieser axillären Stellung des weiblichen Fruktifikationsorgans einen der hauptsächlichsten Anhaltspunkte, welche mich bestimmen, dasselbe für mehr als einen bloßen Teil des Blattes selbst, nämlich für ein Gebilde vom morphologischen Rang eines Sprosses zu halten und in dieser Beziehung eine Analogie des Sporenknöspchens der Characeen mit dem Eiknöspchen (Ovulum, Gemmula) der Phanerogamen zu erblicken“ . . . Er gibt aber zu, daß auch „für die entgegenstehende Auffassung des Sporenknöspchens“, nach welcher es „als bloßer Teil, als untergeordneter Strahl des Blattes betrachtet würde, mannigfache Anhaltspunkte vorhanden sind“. So namentlich sein Ursprung bei Nitella und der Umstand, daß die Knotenzelle, aus der die Hüllschläuche entspringen, sich nicht wie bei den Stengelquirlen teilt, sondern einfach bleibt, wie es bei der Bildung der Foliolarquirle am Blatt der Fall ist.

Die abnormen Bildungen unterstützen nach ihm teils die eine, teils die andere Ansicht. Bei N. syncarpa beobachtete er Sporenknöspchen, bei denen die Hüllschläuche sich nicht dem Oogonium angelegt hatten, sondern frei als Quirl entwickelt waren, während die mittlere Zelle wie ein Endglied eines Nitellablattes ausgebildet war. Hier hatte sich das aufgelöste Sporenknöspchen in einer, völlig der Blattnatur entsprechenden Weise abgeschlossen. „Andererseits sah ich aber auch mehrmals (namentlich bei N. flabellata) gewöhnliche vegetative Sprosse mit völlig normaler Bildung des Stengels und der Blattquirle zwischen den Seitenstrahlen des Blattes, also an der Stelle, wo sonst die Sporenknöspchen sich befinden, erscheinen; doch fehlen bis jetzt Mittelstufen, durch welche die Möglichkeit der wirklichen Umbildung des Sporenknöspchens in solche vegetative Sprosse bestimmt nachgewiesen werden könnte.“ Es ist klar, daß A. Braun einer solchen Umbildung deshalb zweifelnd gegenüberstand, weil er, ebenso wie die ferner anzuführenden Autoren, selbst bei den Charen eine scharfe Scheidung der Organkategorien „Sproß“ und „Blatt“ annahm. Ist eine solche nicht vorhanden, so ist auch nicht zu verwundern, wenn eine Eiknospe sowohl in ein „Blatt“ als in einen „Sproß“ umgebildet werden kann. Dieser Schluß wurde aber erst viel später gezogen. Zunächst

1) A. Braun, a. a. O. (1853) pag. 69.

bewirkte die Erinnerung an die Samenpflanzen, die sich ja auch in der Benennung „Sproß“ und „Blatt“ ausspricht, daß man sich auch bei den Characeen bemühte, diese beiden Organe voneinander scharf zu sondern und lieber die Homologie von Antheridien und Eiknospen preisgab.

So erklärte — wohl unter dem Einfluß von A. Braun — Sachs[1]) in der letzten Auflage seines Lehrbuches von der Eiknospe: „das Ganze muß als ein metamorphosierter Sproß betrachtet werden. Die Stielzelle entspricht dem untersten Internodium eines solchen, sie trägt eine kurze Knotenzelle, aus welcher die Hüllschläuche als Blattquirl entspringen.“

Čelakovsky[2]) dagegen ist der Meinung, daß die Eiknospen (ebenso wie die Antheridien) nichts anderes sind als umgebildete Blattteile. Es sei aber noch ein Experiment übrig, „welches zwar bisher der Botaniker selbst nicht einleiten kann, welches aber die Natur selbst bisweilen so gütig ist uns vorzudemonstrieren, 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 wäre. „Gelänge es, das Oogonium in einen vegetativen Sproß zu überführen, so besäße es ganz gewiß Sproßnatur, würde es dagegen in ein Blättchen sich zurückbilden lassen, so wäre das ein zweifelloser Beweis seiner Blattnatur“[3]). Das sei durch die von A. Braun beobachtete Umbildung vollständig bewiesen.

Der Verf. hat, als er in seiner „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte“[4]) zum ersten Male allgemein die Homologie von männlichen und weiblichen Sexualorganen darzutun suchte — ein Versuch, der ganz unbeachtet blieb —, auch die Homologie der Antheridien und Eiknospen der Characeen betont. Beide können als blattbürtig angesehen werden, beanspruchen aber bei den einzelnen Arten verschiedene Teile des Blattes zu ihrer Bildung. Im Gegensatz zu Čelakovsky aber hob

---

1) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik 1874, pag. 300; vgl. damit Goebel, Grundzüge der Systematik usw. (1882), pag. 64. „Das ganze kann man sich als einen metamorphosierten Sproß vorstellen, ohne daß damit gesagt sein soll, daß die Eiknospe wirklich durch Umbildung eines Sprosses entstanden ist.“

2) L. Čelakovsky, Über die morphologische Bedeutung der sogenannten Sporensprößchen der Characeen. Flora, 1876.

3) Sperrung von mir. G.

4) In Schenk, Handbuch der Botanik, Bd. II. Breslau 1884, pag. 419.

er schließlich hervor: „Bei der großen Übereinstimmung von „Blatt„ und Stamm bei den Charen ist auch direkte Umbildung einer Eiknospenanlage in einen Sproß durchaus nicht undenkbar.“

Daß er damit Recht hatte und daß das Dogma von scharf und unabänderlich voneinander geschiedenen Organkategorien auch für die Characeen nicht gilt, hat sich, freilich erst recht spät, gezeigt. Denn trotz Čelakovsky's Hinweis auf das Experiment, das ‚bisher dem Botaniker nicht gelungen‘ sei, scheint das Problem einer künstlichen Vergrünung der Eiknospen (und der Antheridien) der Charen niemand gereizt zu haben.

Und die Beobachtungen über spontan auftretende Um- bzw. Mißbildungen haben für die in Rede stehende Frage zwar einige weitere Tatsachen aber keine neuen Aufschlüsse ergeben. Namentlich teilte A. Ernst[1]) in seiner interessanten Mitteilung über Pseudohermaphroditismus auch einige Beobachtungen über abnorme Umbildungen von Eiknospen bei Nitella mit. So die Ablösung der Hüllschläuche (deren Zahl statt 5 ausnahmsweise auch 6 und 7 betragen kann), blattähnliches Auswachsen der Oogoniumzelle (entsprechend dem schon von A. Braun beobachteten Falle), blattähnliche Stielzellen verkümmerter Eiknospen sowie das Auftreten eines dreizähligen blattähnlichen Gebildes an Stelle einer Eiknospe.

Man kann aber eine weit größere Zahl und noch viel weiter gehende Abnormitäten bei Chara künstlich hervorrufen. Ich möchte deshalb den vor 35 Jahren fallen gelassenen Faden wieder aufnehmen und zeigen, daß das von Čelakovsky als zunächst nicht ausführbar betrachtete Experiment in Wirklichkeit leicht zu machen ist.

Es handelte sich darum, Pflanzen von Chara unter Bedingungen zu bringen, welche der normalen Weiterentwicklung der Sexualorgane ungünstig sind, die vegetative Entwicklung aber nicht nur nicht verhindern, sondern begünstigen. Das wurde zu erreichen gesucht durch Verhinderung der Anhäufung von Assimilaten, wie sie für die Bildung von Sexualorganen notwendig ist. Daß dabei das Licht von großer Bedeutung sein werde, war nach anderweitigen Erfahrungen von vornherein wahrscheinlich und hat sich auch durchaus bestätigt.

Es war meine Absicht indes nicht auf die Ermittelung der Be-

---

1) A. Ernst, Über Pseudohermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa (Thuill). Kützing. Flora, Bd. LXXXVIII (1901), pag. 9.

dingungen der Vergrünungen im einzelnen gerichtet, sondern auf die Feststellung der dabei eintretenden Gestaltungsverhältnisse.

Die Methode bestand einfach darin, daß von ihrem natürlichen Standorte hereingeholte Chara foetida im Zimmer teils frei, im Wasser schwimmend teils mit der Basis in Erde steckend bei geminderter Beleuchtung kultiviert wurde.

Es zeigte sich dabei, daß Chara eine auf die geänderten Lebensbedingungen sehr rasch mit Gestaltveränderungen antwortende Pflanze ist. Es gelang, nicht nur Vergrünungen verschiedener Art in beliebiger Zahl herbeizuführen, sondern auch Verschiebungen, derart, daß an Stelle von Oogonien Antheridien auftraten, ferner die Bildung der Sexualorgane vollständig zu unterdrücken.

Daß in erster Linie das Licht in Betracht kommt, läßt sich leicht zeigen. Wenn ich eine Kultur, die bisher am Fenster gestanden hatte und mit üppig entwickelten Antheridien und Oogonien versehen war, in den Hintergrund des Zimmers stellte, war in kurzer Zeit der hemmende Einfluß der verminderten Beleuchtung auf die Gametangienbildung sichtbar. Die Oogonienanlagen blieben stehen und wurden schließlich ganz unterdrückt. Die Antheridien zeigten sich, wie zu erwarten war, weniger empfindlich, wenn sie auch nicht mehr die normale Ausbildung erreichten. Es war leicht möglich, Blättchen zu erzielen, an denen — wenigstens an einzelnen Knoten — nur noch Antheridien saßen, also keine Spur mehr von den sonst nie fehlenden Eiknospen vorhanden war.

Es ist das ein weiteres Beispiel dafür, daß man bei einer Art eine abnorme Erscheinung hervorrufen kann, die bei anderen normal ist, denn es gibt auch eingeschlechtige Characeen.

Es trat also einerseits eine Hemmung in der Ausbildung der Gametangien, andererseits eine Vergrünung, d. h. eine vegetative Weiterentwicklung der Gametangien oder ihrer Träger ein, wobei es einstweilen dahingestellt bleiben mag, ob beide Erscheinungen durch dieselben oder durch verschiedene Einwirkungen bedingt werden.

Die beobachteten Vergrünungen waren so mannigfaltig, daß ich mich auf eine Schilderung der hauptsächlichsten Formen beschränken muß. Die Mannigfaltigkeit hängt jedenfalls damit zusammen, daß die Bedingungen, denen die Pflanzen ausgesetzt waren, nicht gleichmäßig waren. So schwankte natürlich die Lichtintensität, namentlich im Winter, erheblich. Auch die Temperatur war nicht konstant und die Ernährungsbedingungen waren — schon durch das Wachstum der Pflanzen selbst — innerhalb der Versuchsdauer ebenfalls keine gleichmäßigen.

I. Umbildung von Antheridien.

1. Vegetative Entwicklung der Tragzelle.

Das Chara-Antheridium sitzt im Gegensatz zu dem von Nitella — bei welcher das Antheridium am Ende eines Blättchens sich befindet — bekanntlich nur einer kurzen, äußerlich gar nicht hervortretenden (auch, soweit untersucht, nicht chlorophyllhaltigen) Tragzelle auf. In den Kulturen entwickelte sich diese in verschiedener Weise

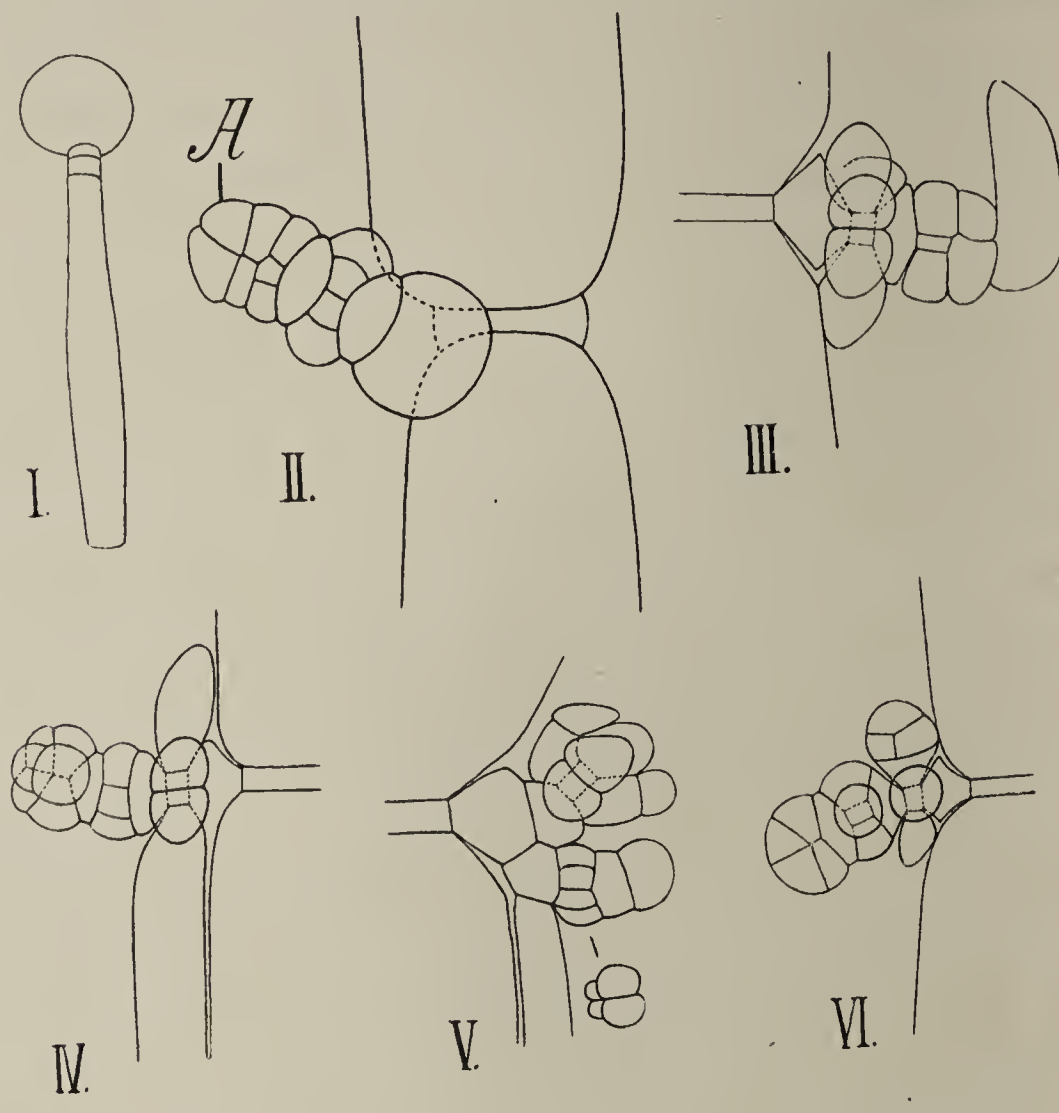


Fig. 8. Chara foetida; Vergrünung des Antheridienstiels zu einem Blättchen. *I* Das Antheridium steht auf einem aus zwei Zellen bestehenden langen, nicht in Knoten und Internodien gegliederten Stiel. *II* Das Antheridium (Oktantenstadium) steht auf einem Blättchen mit zwei Knoten. *III* Ein rein vegetatives Blättchen an Stelle eines Antheridiums. *IV* Ähnliche Vergrünung wie bei *II*. *V* Das Blättchen an Stelle des Antheridiums hat einen aus vier Zellen bestehenden Knoten (wie der darunter gezeichnete optische Querschnitt zeigt), darüber eine stehengebliebene Eiknospe. *VI* Antheridienblättchen mit zwei Knoten und einer Eiknospenanlage, die jünger ist, als die in Fig. *VI* gezeichnete.

vegetativ, entweder zu einer oder zwei langgestreckten chlorophyllreichen Zellen (Fig. 8, *I*) oder zu einem in Knoten und Internodien gegliederten Kurztrieb (Fig. 8, *II*). Wir sehen also, daß eine bei Nitella normal auftretende Eigenschaft: die, das Antheridium am Ende eines vegetativ entwickelten Kurztriebes zu entwickeln, auch bei Chara latent vorhanden ist, und unter bestimmten Bedingungen wieder auftreten kann, wenn

auch die Antheridien selbst dabei eine Hemmung erfahren. Für gewöhnlich aber wird die vegetative Entwicklung so frühzeitig gehemmt, daß die allgemein anerkannte Tatsache, daß das Antheridium eigentlich an der Spitze eines Kurztriebes steht, nur durch die Stellungsverhältnisse und den Vergleich zu ermitteln ist.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Vergrünungsbildungen konnte nicht verfolgt werden, weil sie zu wenig gleichmäßig auftraten. Das ist zu bedauern, weil der dabei stattfindende Vorgang aus dem fertigen Zustand nicht eindeutig zu erschließen ist.

Es ist nämlich offenbar zweierlei denkbar: Entweder es entstand zunächst ausnahmsweise ein Blättchen (Kurztrieb) und an dessen Spitze später eine in ihrer normalen Weiterentwicklung gehemmte Antheridienanlage. Oder es war das Antheridium sofort vorhanden, ist aber in seiner Entwicklung infolge des Vergrünungsantriebes stehen geblieben und die Bildung des Blättchens ist nachträglich erfolgt durch Teilung der Stielzelle des Antheridiums. Diese erfährt normal eine Hemmung in ihrer Entwicklung. Wenn diese Hemmung fortfällt, kann sie sich vegetativ entwickeln. Nach der ganzen Sachlage, vor allem nach dem Vergleich mit dem normalen Verhalten, ist die letztere Annahme die wahrscheinlichere, um so mehr, als alle Übergänge vorliegen von vergrößerten oder einmal quergeteilten Stielzellen (Fig. 9, *I*) zu einem in einen oder mehr Knoten und Internodien gegliederten Kurztrieb.

Ist das so — und die Folgerung erscheint kaum abweisbar — so ist hier eine Gliederung in Knoten und Internodien zustande gekommen, die nicht von einer Scheitelzelle ausging, also eine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten, das bis jetzt als strengste Regel galt. Es ist das aber nicht die einzige, denn es wurden auch Fälle beobachtet, in denen die Regel, daß Knoten stets durch ein Internodium getrennt sind, außer acht gelassen wurde, indem zwei Knoten aufeinander folgten (Fig. 8, *III*), ebenso die des Auftretens einer Verzweigung ohne Knotenbildung (Fig. 4, *4* und Anm. auf pag. 351).

Im äußersten Falle wird die Entwicklung des Antheridiums ganz unterdrückt; an dessen Stelle steht dann ein vollständig steriles Blättchen (Fig. 8, *III*). Es ist aber von den anderen benachbarten stets noch — auch abgesehen von seiner Stellung — verschieden durch höhere Gliederung, besteht diese auch nur in einer oder wenigen Querteilungen. Das ist für unsere allgemeine Auffassung von erheblichem Interesse: höhere Gliederung setzt, wie wir sahen, das Vorhandensein anders gearteter Baumaterialien voraus als die einfachere Gestaltung. An den für Bildung der Sexualorgane bestimmten Stellen findet also offenbar eine

Anhäufung von Baumaterial statt, welche, wenn auch Antheridien und Eiknospen sich nicht mehr ausbilden können, doch an der Stelle des Antheridiums das Auftreten eines besser als sonst ausgerüsteten Blättchens ermöglicht. — Außerdem liegt auch hier wieder eine Ausbildung vor, welche mit der bei anderen — eingeschlechtigen — Charen normal übereinstimmt. Auch bei diesen findet sich an Stelle des Antheridiums ein normales Blättchen, „das man „Braktea“ nennen kann“ [1]). Weshalb man einen so überflüssigen Namen beibehalten soll (nur deshalb, weil bei diesen weiblichen Charen darüber eine Eiknospe steht), ist freilich nicht abzusehen. Die Hineintragung von Bezeichnungen, die höheren Pflanzen entnommen sind, in die Chara-Morphologie, wie „bractea“, „stipulae“ usw. ist ebenso mißlich wie das Bild der beiden umgedrehten Füße bei den Rhizoiden!

Noch sei erwähnt, daß die bisher mitgeteilten und die noch weiter zu erwähnenden Vergrünungen in überraschend kurzer Zeit auftraten — schon 10 Tage nachdem (Anfang März) Chara foetida aus einem Weiher (bei Ambach) geholt und in einem geheizten Zimmer aufgestellt worden war, zeigten sie sich.

2. Nicht als Vergrünung kann bezeichnet werden (mag aber an dieser Stelle erwähnt sein) das Auftreten von Antheridien in abnormer Stellung. In einer Kultur trat außerordentlich häufig an Stelle der Eiknospe ein Antheridium auf (Fig. 9). Nur ein weiterer Schritt in derselben Richtung ist es, wenn in zwei Fällen Antheridien an der Spitze von aus Oogonien hervorgegangenen Längstrieben beobachtet wurden.

Hier war also eine „Vermännlichung“ eingetreten, die offenbar darauf beruht, daß die Bedingungen für das Auftreten der Eiknospen nicht ganz mit denen für das Auftreten der Antheridien übereinstimmen. Daß sie normal gleichzeitig und in unmittelbarer Nachbarschaft voneinander auftreten, beweist keineswegs das Gegenteil. Hier sind optimale Verhältnisse für beiderlei Gametangien gegeben. Die untere Grenze für das Auftreten der Eiknospen ist aber, wie schon aus dem früher Mitgeteilten hervorgeht, früher erreicht als die für das Entstehen der Antheridien. Diese können demgemäß entweder allein übrig bleiben oder auch in vermehrter Zahl auftreten, ohne daß sie sich dabei alle normal weiter entwickeln, denn auch die Bedingungen für die erste Anlegung und für die Weiterentwicklung sind verschieden.

Wenn an Stelle einer Eiknospe sich ein Antheridium entwickelt, ist es sehr häufig, daß an Stelle eines Hüllschlauches sich ein geglie-

1) Oltmanns, Algen, pag. 340.

dertes „Blättchen“ entwickelt. Es war dies in den beobachteten Fällen stets das nach außen gekehrte (Fig. 9, *II, III*). Dieses Blättchen ist, wenn es eine radiäre Ausbildung zeigt, von einem „Sproß“ äußerlich nicht wesentlich verschieden — wie sich die Knotenteilung verhält, wurde nicht untersucht. Derartige Fälle bilden den Übergang zu denen, in denen ein Antheridium, einen noch mehr sproßartig ausgebildeten Trieb[1]) abschloß. Da es sich dabei nicht um kräftig wachsende, sondern in ihrer Entwicklung gehemmte Triebe handelt, so liegt hier ein ähnliches Verhalten vor, wie ich es früher für Laubmoose nachwies. Bei diesen ist es unter gewöhnlichen Umständen nicht möglich ge-

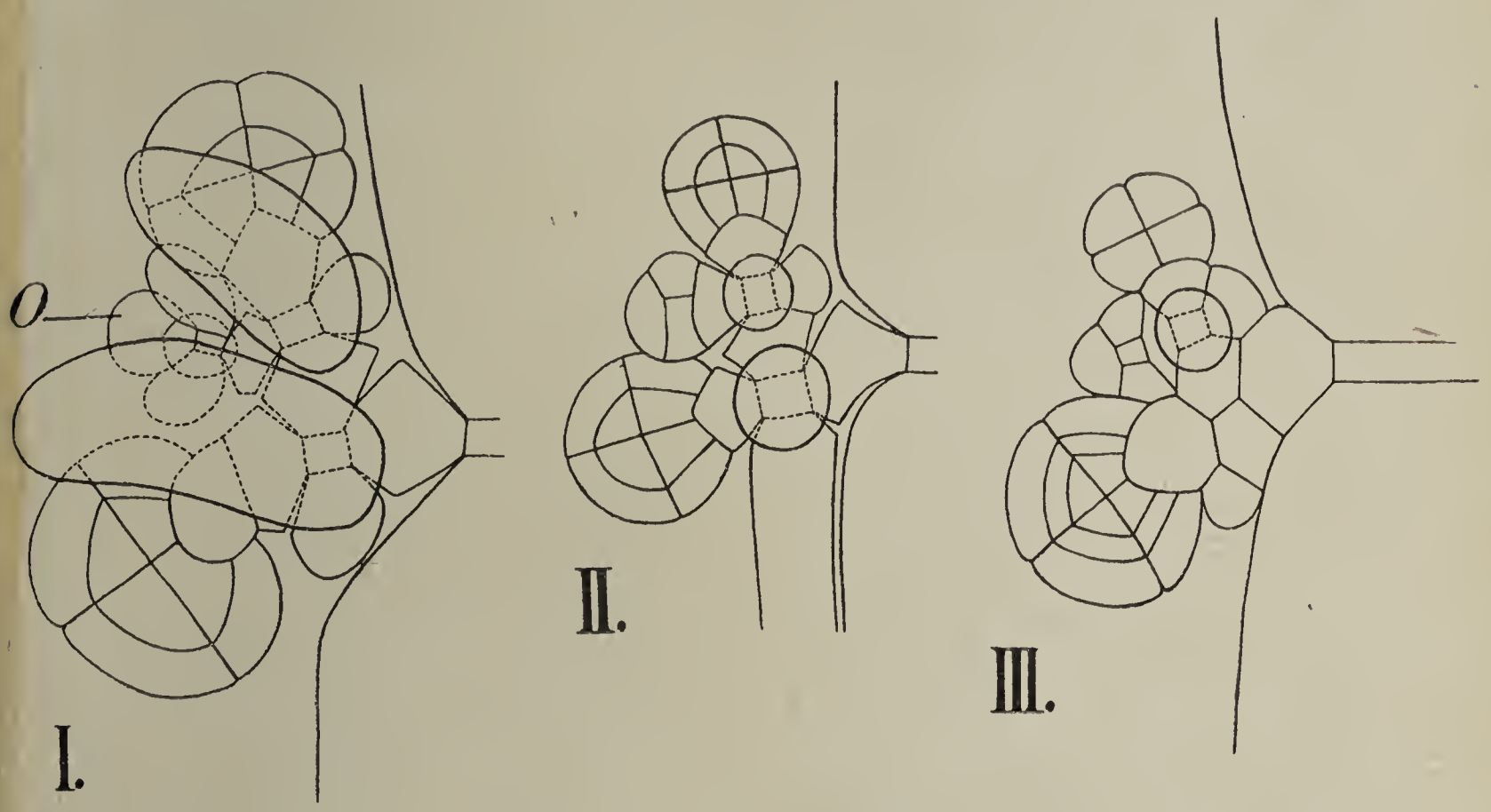


Fig. 9. Auftreten von Antheridien an Stelle von Eiknospen. An Stelle des einen Hüllschlauchs bei *I* eine Eiknospenanlage (*O*), bei *II* und *III* Anlage eines Blättchens.

wesen, die Scheitelzelle zu einem Protonemafaden auswachsen zu lassen. Wohl aber gelang dies bei Schistostegasprossen, die begrenztes Wachstum und demgemäß in einem bestimmten Zustand eine „abgeschwächte“ Scheitelzelle besitzen. Diese kann man veranlassen zu einem Protonemafaden auszuwachsen. Ebenso waren die Sprosse, die mit einem Antheridium abschlossen, schwachwüchsig und deshalb den „Blättern“ in ihrer inneren Beschaffenheit ähnlicher als die gewöhnlichen vegetativen Sprosse. Demgemäß ist bei ihnen die Möglichkeit einer terminalen Antheridienbildung gegeben.

---

1) Es sei daran erinnert, daß „Blätter“ und Sprosse der Charen sich nach ihrer Symmetrie unterscheiden (vgl. pag. 361).

3. Abnorme Ausbildung der Antheridien.

a) Der Antheridienkörper selbst zeigte gelegentlich Unregelmäßigkeiten in der Zellenanordnung. Ferner fielen einzelne Antheridien der Verkümmerung anheim, während andere sich normal öffneten. Doch sollen diese Erscheinungen hier nicht näher beschrieben werden.

Weniger leicht tritt eine Vergrünung des Antheridienkörpers selbst ein. Offenbar deshalb, weil schon sehr frühzeitig in ihm eine Veränderung eintritt, welche die vegetative Weiterentwicklung unmöglich macht, so daß, wenn die Bedingungen für eine normale Weiterentwicklung nicht gegeben sind, nur ein Stehenbleiben und Verkümmern, aber keine Vergrünung erfolgt.

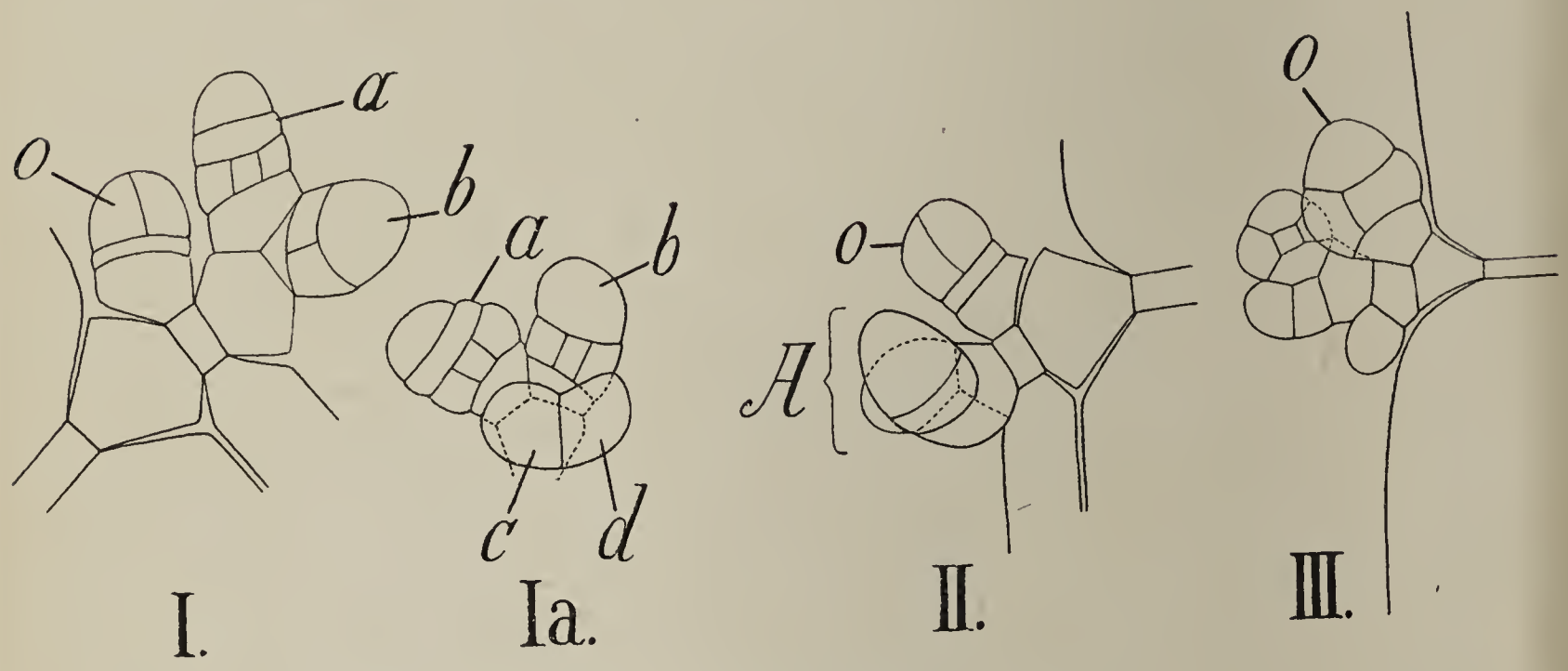


Fig. 10. Vergrünte Antheridien. *o* die Eiknospenanlage, die bei *I* und *II* zu einem weiteren Antheridium geworden wäre. *a* und *b* in *I* die zu Blättchen ausgewachsenen Quadranten der Antheridienanlage, *c d* die nicht ausgebildeten, *A* in *II* die vergrünte Antheridienanlage.

Als solche Grenze erwies sich in meinen Versuchen die Quadrantenbildung, d. h. es gelang, eine Antheridienvergrünung höchstens noch auf dem vierzelligen Stadium, nicht auf einem weiteren, wohl aber natürlich auf dem zwei- bzw. dreizelligen — auf dem einzelligen kann man nicht mehr recht von Vergrünung sprechen, da die Antheridienanlage dann nicht scharf genug als solche hervortritt.

Als ein extremer und zugleich besonders lehrreicher Fall sei Fig. 10, *I* angeführt. Hier sind aus der Antheridienanlage zwei Blättchen *a* und *b* entstanden. Indes war, wie eine Drehung zeigte (Fig. *I*, *a*), die Antheridienanlage schon vierzellig gewesen, von den vier Zellen *a, b, c, d* sind aber nur zwei (*a* und *b*) vegetativ ausgewachsen.

Fig. 10, *II* zeigt das Auswachsen von zwei Antheridienzellen. Die dritte, einem ungeteilt gebliebenen Quadranten entsprechend, ist zurückgeblieben. Vielfach tritt ein solches Zurückbleiben einer Hälfte des Antheridiums ein, die dann auch weitere Teilungen erfahren kann, ohne selbst auszuwachsen (Fig. 10, *III*). Als besonders eigentümlicher Fall sei schließlich Fig. 11 noch erwähnt, wo aus der einen Antheridiumhälfte eine Eiknospenlage mit fünf Hüllschläuchen ausgewachsen ist — auch die gewöhnliche Eiknospenanlage (O_1)ist vergrünt. Das Oogon selbst ist stehen geblieben, aber die Hüllschläuche sind zu gegliederten Blättchen ausgebildet.

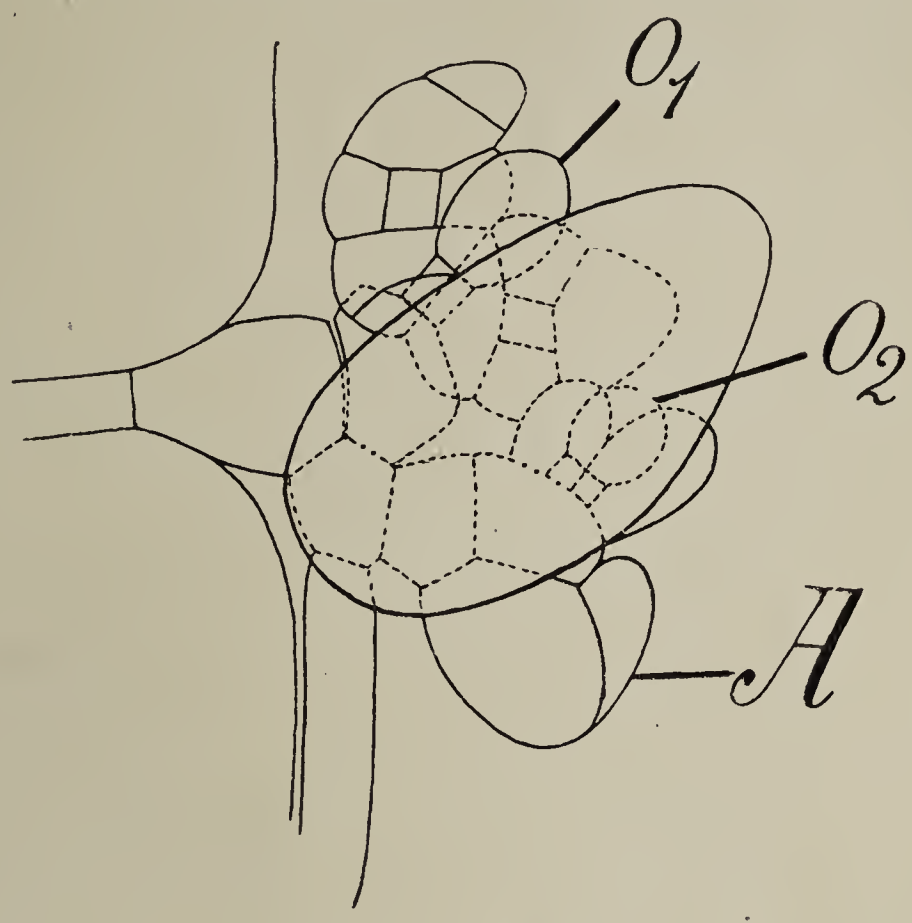


Fig. 11. Aus einer Zelle der gehemmten Antheridienanlage hat sich eine Eiknospe o_2 entwickelt. Die ursprünglich vorhandene Eiknospe o_1 hat ihre Hüllschläuche (von denen zwei gezeichnet sind), zu gegliederten Blättchen entwickelt.

Manche Bilder weisen auch darauf hin, daß es sich um Vergrünungen von Antheridienanlagen handelt, bei denen wohl in der unteren Zelle eine Längsteilung eingetreten war, nicht aber in der oberen, die sich nun zum Blättchen weiter entwickelt.

II. Vergrünung der Eiknospen.

Zunächst sei daran erinnert, daß das Oogon normal von fünf Hüllschläuchen umgeben ist, die man öfters mit Blättchen verglichen hat. Sie unterscheiden sich aber von solchen schon dadurch, daß sie normal aus zwei sehr ungleich langen Zellen bestehen — einer kurzen oberen (Krönchenzelle) und einer viel längeren unteren. Dadurch, daß die Hüllschläuche sich ungleichzeitig entwickeln, ist die Möglichkeit gegeben, daß die einzelnen Hüllschläuche einer Eiknospenanlage sich ungleichartig bei der Vergrünung ausbilden. Es kommt immer auf den Zeitpunkt der Eiknospenentwicklung an, in welchem der „Vergrünungsantrieb“ einwirkt. Je frühzeitiger dies der Fall ist, desto stärkere Ablenkungen von der normalen Entwicklung sind möglich, namentlich auch dadurch, daß dann die Oogoniumzelle selbst eine Weiterentwicklung erfahren

kann. In späteren Entwicklungsstadien aber ist dies nicht mehr möglich. Es kann wohl durch Abänderungen des normalen Wachstumsverlaufes die Gestalt des Organs abnorm sich ausbilden. Aber das Oogon selbst bleibt stehen oder wird zu einer chlorophyllreichen Zelle. Es ergibt sich eine auffallende vegetative Ausbildung namentlich dann, wenn die grüne Oogonzelle nicht von den Hüllschläuchen umgeben ist, und auf einer langen, durchaus einem Blättchengliede entsprechenden Zelle sitzt. So sehen wir z. B. in Fig. 12, *I* eine Eiknospe, die, wie das häufig vorkommt, nur vier Hüllschläuche angelegt hat. Diese stehen aber weit vom Oogon ab. Sie sind, wie in anderen Fällen, leicht daran zu erkennen, daß sie an ihrem Ende eine kleine Zelle (die Krönchenzelle) abgetrennt haben[1]).

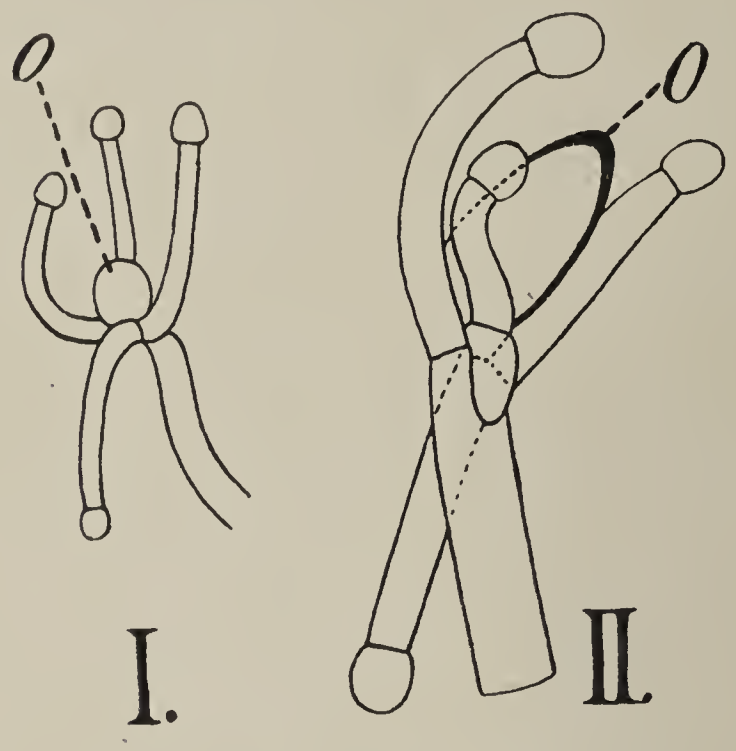


Fig. 12. Vergrünte Eiknospen, die auf langen blättchenartigen Stielen sitzen. Die Hüllschläuche (vier statt fünf) stehen von Oogon (*o*) ab.

Während in diesem Fall die Oogonzelle selbst (in der keine „Wendungszelle" gebildet worden war), annähernd Kugelform besaß, war sie in dem in Fig. 12, *II* abgebildeten Falle dickwandig und ähnlich zugespitzt wie die Endzelle eines Blättchens. Das ganze entspricht einem etwas abweichend ausgebildeten Blättchen, ähnlich dem von A. Braun bei Nitella beobachteten. Auf die theoretische Deutung können wir erst später eingehen. Doch sei darauf hingewiesen, daß, wenn das Oogon durch ein Antheridium ersetzt wird, das gleichfalls einen Ersatz durch ein sonst nur blattbürtiges Organ darstellt.

Hier lag also eine einfache Vergrünung ohne Weiterentwicklung vor.

Viel häufiger ist es, daß eine Eiknospe, erst nachdem sie drei zusammenschließende, aber in ihrer Entwicklung stehenbleibende Hüll-

---

1) Gelegentlich traten auch in meinen Kulturen an nicht vergrünten Eiknospen Querteilungen der Krönchenzellen an Oogonien ein, was gleichfalls (wie die oben angeführte Vergrünung des Antheridiumstieles) an das bei Nitella normale Verhalten erinnert.

schläuche angelegt hat, nun statt der zwei anderen (oder eines davon) eine neue Eiknospe oder einen Seitentrieb[1]) anlegt.

Die erstangelegten Hüllschläuche bilden dann eine Art Tabernakel über dem verkümmernden Oogon. Seitlich aus dem Knoten, aus dem die Hüllschläuche entspringen, entsteht eine neue Eiknospe (Fig. 13), an welcher sich, wenn es auch verkümmert, derselbe Vorgang wiederholen kann — oder ein Vegetationspunkt, der das verkümmerte Oogon dann bald zur Seite drängt. Das erläutert Fig. 13.

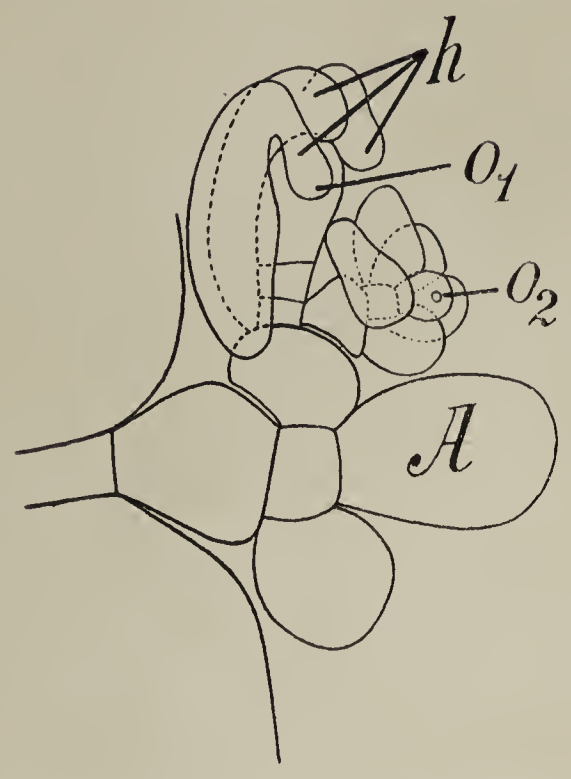


Fig. 13. *A* Antheridium, o_1 Oogon, 3 Hüllschläuche bilden ein Tabernakel an Stelle des vierten eine neue Eiknospenanlage, o_2, mit 5 jungen Hüllschläuchen.

O_1 bezeichnet das verkümmerte Oogon, *h* die ersten drei Hüllschläuche, O_2 eine neue, an Stelle eines Hüllschlauches entsprungene Eiknospe.

In Fig. 14 ist eine Eiknospe abgebildet, deren Oogon eine Wendungszelle zeigt. Es bilden vier Hüllschläuche ein unregelmäßig geformtes Dach über dem Oogon (Fig. 14, *B*). An Stelle des fünften ist ein Seitentrieb entstanden, der stattliche Größe erreicht hat. Bei *x* ist an einem Knoten statt eines Blättchens ein Hüllschlauch zu sehen.

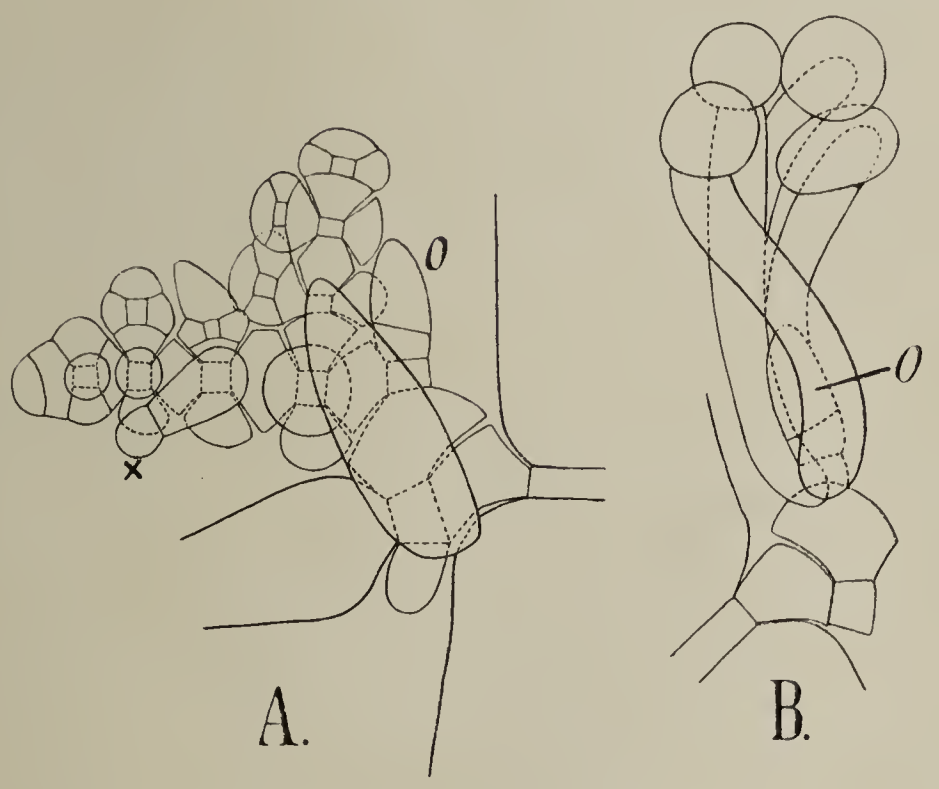


Fig. 14. In *A* die Hüllschläuche des Oogons *O* nicht gezeichnet, nur der Seitentrieb, welcher in Knoten und Internodien gegliedert ist, bei *x* ein Hüllschlauch zwischen normalen Blättchen. *B* das Oogon (*O*) mit Hüllschläuchen (um 180° gegen *A* gedreht) ohne Seitentrieb gezeichnet

Da an den Seitentrieben vergrünte

1) So bezeichne ich die in Knoten und Internodien gegliederten Auszweigungen bei dieser Vergrünung, von denen man oft kaum entscheiden kann, ob man sie einen Langtrieb (Sproß) oder einen Kurztrieb nennen soll.

Eiknospen mit neuen Seitentrieben entstehen können, so ergeben sich manchmal hexenbesenartige, schwer zu entwirrende Gebilde, die hier nicht näher geschildert werden sollen. Die Ungleichartigkeit der Vergrünungen hängt, wie oben schon erwähnt wurde, offenbar mit dem Schwanken der äußeren Bedingungen zusammen.

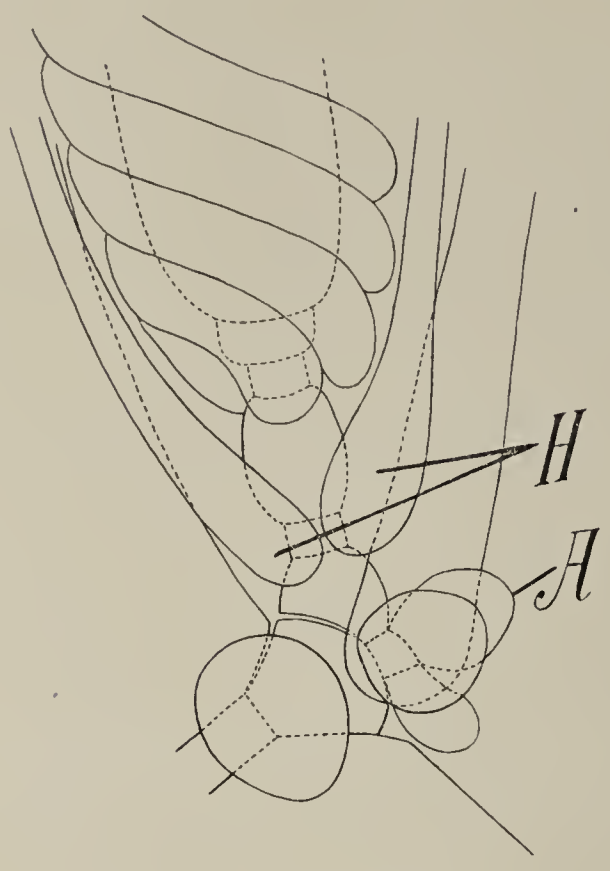


Fig. 15. Durchwachsene Eiknospe, unten die alten, abstehenden Hüllschläuche, oben ein normales Oogon mit anliegenden Hüllschläuchen. *A* Rest eines Antheridiums.

2. Durchwachsene Eiknospen.

Wenn die Oogonanlage selbst sich weiter entwickelt, so kann aus ihr entweder eine neue Eiknospe oder ein Seitensproß hervorgehen.

a) Oogonbildung nach Durchwachsung.

Fig. 15 zeigt die Basis einer normalen Eiknospe, die durch ein Internodium von dem Knoten getrennt ist, an welchem die Hüllschläuche (H) des durchwachsenen Oogons sich befinden.

Fig. 16 erläutert einen ähnlichen Fall. Hier ist auch die neue Eiknospe abnorm entwickelt. Nur ein Teil der Hüllschläuche (von denen nur einer, H_1, gezeichnet ist) ist normal entwickelt. An Stelle des jüngsten steht eine neue Eiknospe O_2.

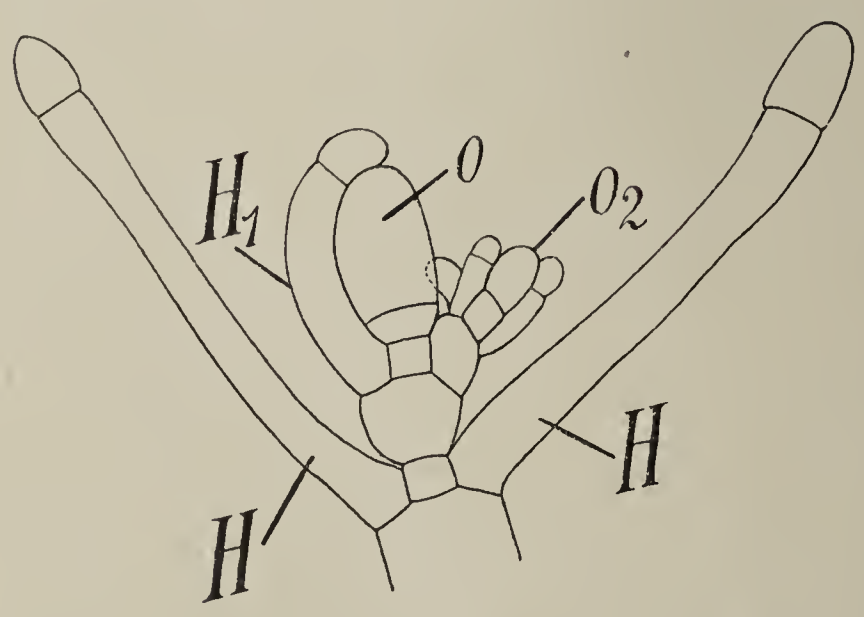


Fig. 16. Ähnliche Durchwachsung wie bei Fig. 15, statt einer neuen normalen Eiknospe hat sich aber ein solches gebildet, das an Stelle eines Hüllschlauches eine neue Eiknospe o_2 gebildet hat.

Das ist auch in Fig. 17 der Fall, nur ist hier die Eiknospe 1 normal und 2 steht an Stelle eines der Hüllschläuche der durchwachsenen Eiknospe.

b) Sproßbildung aus durchwachsenen Eiknospen.

Vegetative Sprosse an Stelle der Eiknospen kamen häufig zur Beobachtung. Sie hatten dann

nicht vergrünte Hüllschläuche, sondern normale, wenngleich einfach gestaltete Blätter. Daß diese nicht immer in Fünfzahl auftraten, ist nicht verwunderlich. Erstens wird, wie wir oben sahen, auch bei den vergrünten Eiknospen die Fünfzahl keineswegs immer eingehalten, zweitens ist eine vollständig vegetative Umbildung der Eiknospen zu Seitenzweigen eben nur im jüngsten Stadium der ersteren möglich, in welchem auch die Zahl der Hüllschläuche noch einer Beeinflussung unterliegen kann. Es kann aber nicht bezweifelt werden, daß die Umbildung in einen Sproß wirklich stattfand. Nicht nur traten die Sprosse an einer Stelle auf, an der sich normal niemals vegetative Sprosse, sondern nur Eiknospen finden, sondern ich fand auch mehrere Beispiele, in denen an solchen Sprossen in einem und demselben Wirtel sowohl normale Charablätter als Hüllschläuche sich befanden. Derartige gemischte Sprosse stellen also deutlich Mittelbildungen zwischen Eiknospen und Sprossen dar. Dasselbe gilt für den Fall, daß nach Anlegung von drei Hüllschläuchen die sonst zum Oogon werdende Zelle zu einem Sproß auswächst[1]). Das geschah in dem in Fig. 18 abgebildeten Falle. Die potentielle Oogonzelle ist in einen Sproß ausgewachsen.

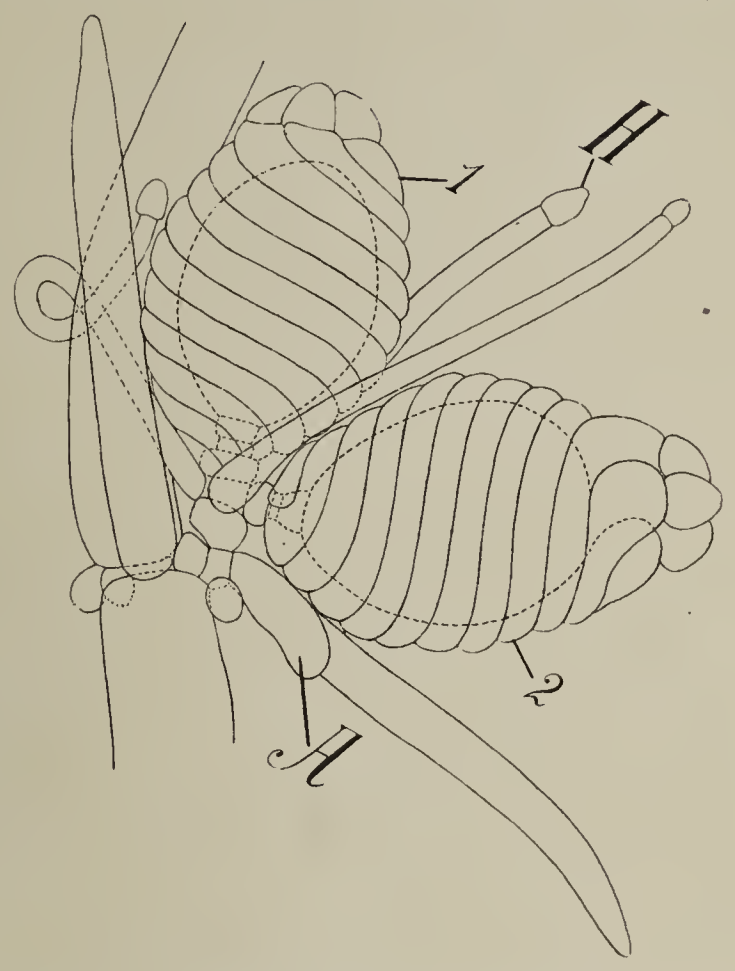


Fig. 17. Durchwachsene Eiknospe, die an ihrem Ende eine neue Eiknospe (*1*) gebildet hat, an Stelle eines ihrer Hüllschläuche (*H*) eine neue Eiknospe (*2*).

An Stelle des vierten Hüllblattes hat sich ein Seitentrieb entwickelt, der kräftiger als der erstgenannte gewachsen ist.

Manche der Sprosse, die wenig Wuchsvermögen haben, bilden ganz einfache Blätter, wie die Primärblätter am Sproßknoten des Vorkeimes, während bei anderen die Blätter normale Gliederung erreichen.

Eine zweite Übereinstimmung mit dem Vorkeim liegt bei den Vergrünungssprossen darin, daß Seitentriebe an Stelle der Blätter auf-

1) Es sei bemerkt, daß in derartigen Langtrieben auch die für diese kennzeichnende Zweiteilung der Knotenzelle nachgewiesen wurde.

treten können. Das wäre — falls man die Seitentriebe als Sprosse betrachtet — ein weiterer Grund für die oben dargelegte Auffassung, daß die Vorkeime nur vereinfachte Charasprosse sind.

Einen Gipfelpunkt der Vergrünung zeigt Fig. 20. Hier ist das Antheridium durch ein Blättchen, die Eiknospe durch einen Seitensproß ersetzt. Es sei bemerkt, daß in derartigen Sprossen auch die für sie charakteristische Knotenteilung nachgewiesen wurde. Sie hätten ohne Zweifel auch Rhizoiden gebildet, wenn die äußeren Bedingungen dafür günstig gewesen wären.

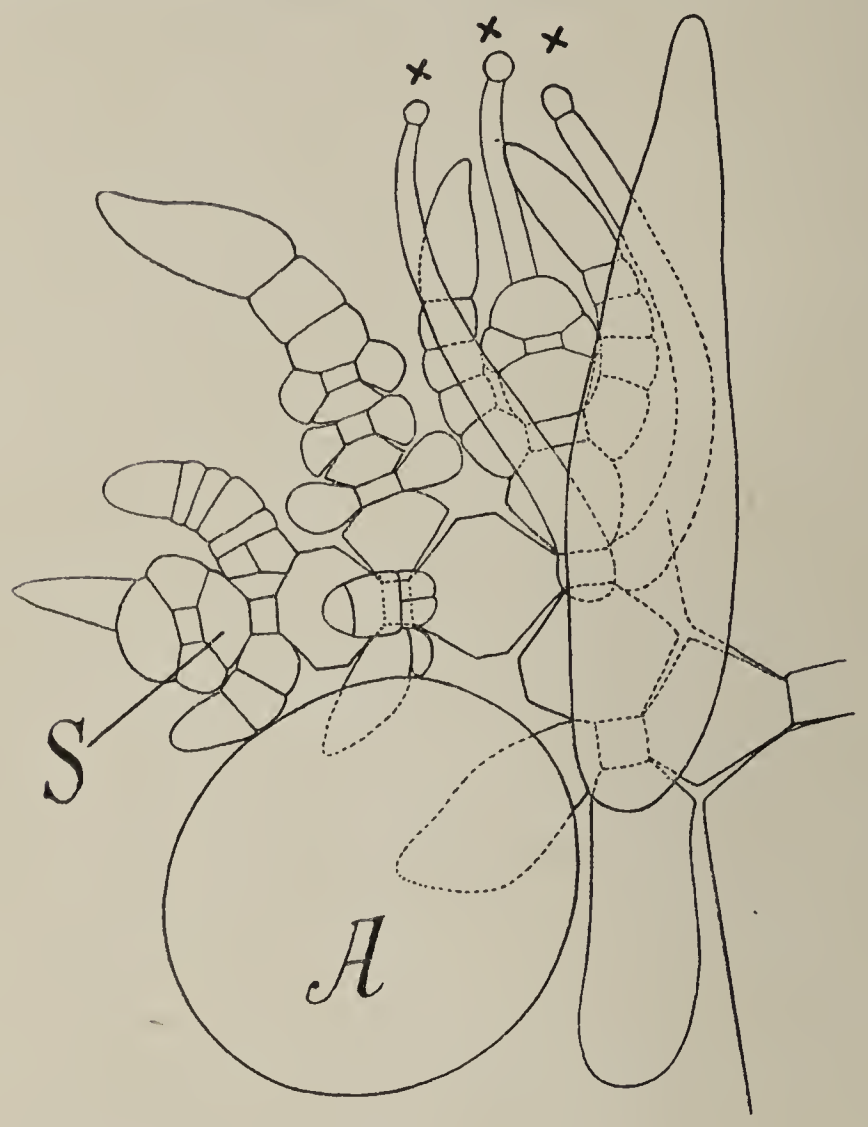


Fig. 18. *A* Antheridium. Das in seiner Achsel befindliche Oogon ist durchgewachsen. Es zeigt bei *xxx* drei Hüllschläuche, an Stelle des vierten einen Seitentrieb (*S*).

Die Rhizoidbildung unterblieb aber bei den frei im Wasser schwimmenden Sprossen von Chara foetida ganz allgemein. Bei dieser Art scheint das Licht besonders stark hemmend auf die Rhizoidbildung zu wirken. Bei in Sand gesteckten abgeschnittenen Sprossen trat sie dagegen rasch ein.

Es ist nach dem obigen anzunehmen, daß die „Adventivknospen“ auf Blättern, welche A. Braun, Wahlstedt, Giesenhagen u. a. gelegentlich gefunden haben, nichts anderes darstellen, als „vergrünte Eiknospen“. So sagt z. B. Wahlstedt[1]): „Ett par gånger har jag funnit adventivknoppar bildade på sjelfva bladen, nämligen hos Chara tomentosa, der knopperne framkommos i vinkeln mellan bladet och bracteerna pa samma ställe, der annars sporovna hafva sin plats[2]); samt hos Nitella mucronata, der knopparne framkommo mellan tvänne af bladets

1) L. J. Wahlstedt, Om Characeernas knoppar och öfvervintring. Lund 1864, pag. 9.

2) Sperrung von mir. G.

grenar.“ Wahlstedt schließt aus dieser Beobachtung, daß auch die Blätter von Chara in günstigen Fällen Adventivknospen bilden. Dabei blieb aber ganz rätselhaft, weshalb diese Adventivknospen nur gelegentlich und dann an denselben Stellen, wie sonst die Eiknospen auftreten.

Diese Angaben zeigen, daß Vergrünungen von Eiknospen auch an den natürlichen Standorten vorkommen — nur daß sie eben für „Adventivsprosse“ gehalten wurden, weil man ihre Herkunft nicht kannte. Jetzt, da man sie in beliebiger Menge hervorrufen kann, ist auch ihre Entstehung klargelegt. Die von A. Braun vermißten Mittelstufen, durch welche „die Möglichkeit der wirklichen Umbildung der Sporenknöspchen in solche vegetative Sprosse bestimmt nachgewiesen werden könnte“, konnten zu Dutzenden hervorgerufen werden.

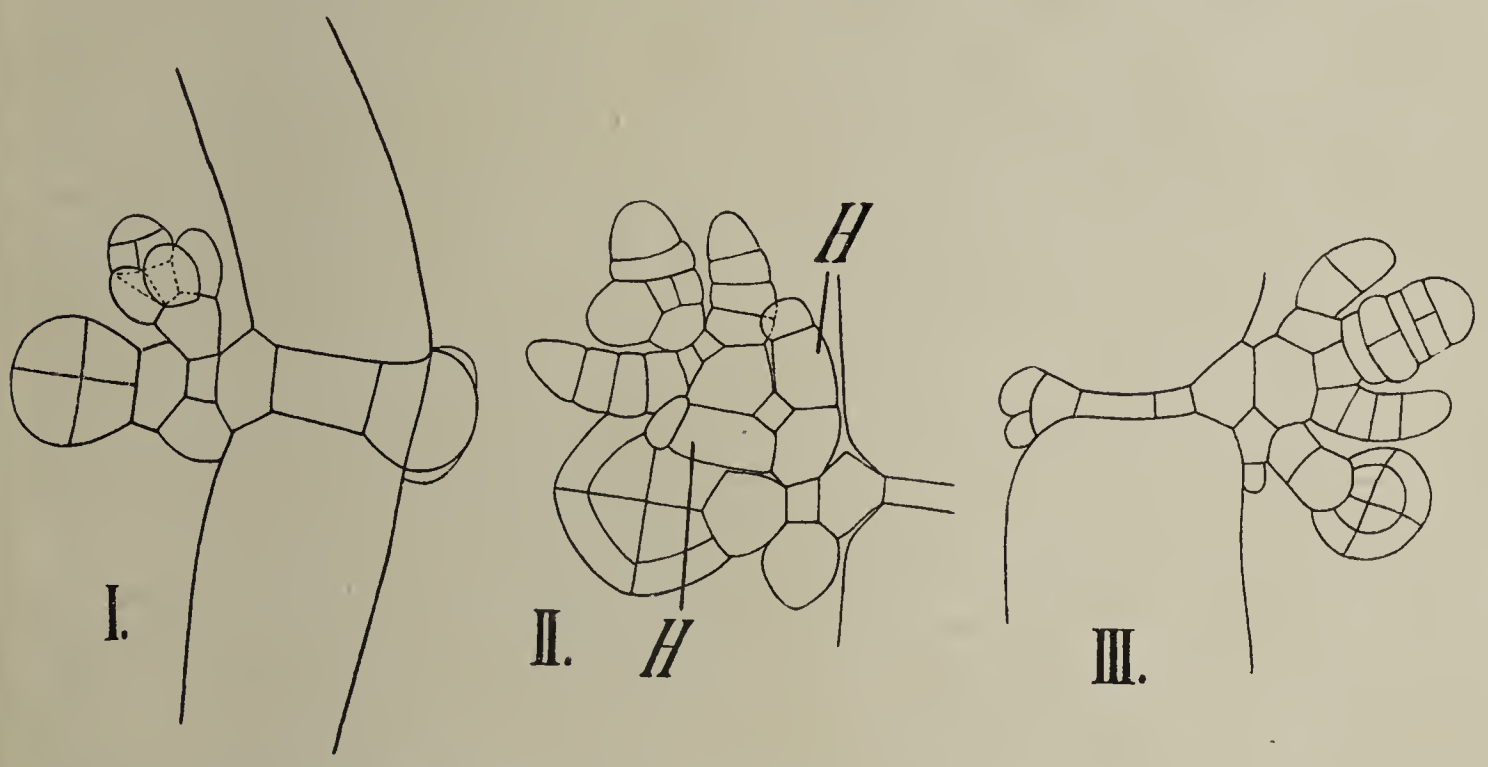


Fig. 19. Verschiedene Stadien der vegetativen Entwicklung von Oogonien (im optischen Durchschnitt). Bei *II* waren noch Hüllschläuche (*H*) angelegt.

Čelakovsky hat die Vermutung A. Braun's, daß eine solche Umbildung möglich sei, für „unzulässig“ erklärt. Aber die Natur hat sich um das Verbot des geistvollen idealistischen Morphologen nicht gekümmert. Sie zeigt uns vielmehr, daß gerade das, was Čelakovsky als „absurd“ bezeichnete, nämlich, daß bei der Vergrünung aus den Eiknospen sowohl „Blätter“ als Sprosse hervorgehen können, zutrifft, wie ich das 1883 angenommen hatte. Das ist, wie damals hervorgehoben wurde, offenbar darin begründet, daß der Unterschied zwischen „Sproß“ und „Blatt“ bei den Characeen kein so großer ist, als die formale Morphologie, namentlich auch Čelakovsky, geglaubt hatte.

Sie hatte dabei unwillkürlich die Samenpflanzen im Auge, bei denen die einzelnen Organkategorien tatsächlich schärfer voneinander

abgegrenzt sind, als bei den Charen. Aber selbst bei den Samenpflanzen ist die Abgrenzung keine durchwegs starre und unabänderliche. Es darf wohl an die in des Verf.'s „Organographie" angeführten Beispiele erinnert werden — sie hier zu wiederholen, würde zu weit führen.

Es können somit die Vergrünungen der Charen auch einiges allgemein-morphologisches Interesse beanspruchen, um so mehr, als es kaum eine andere Pflanze geben dürfte, an der diese Erscheinungen so rasch und sicher hervorzurufen sind. Sie zeigen ferner, was der Verf. immer wieder betont hat, daß im Verlauf der Entwicklung eine Umänderung in der inneren Beschaffenheit der Organe eintritt, welche ihre Entwicklungsmöglichkeit einengt — nur die ersten Entwicklungsstadien der Gametangien konnten zur vegetativen Weiterentwicklung gebracht werden, später ist nur ein Stehenbleiben, aber keine Umänderung mehr möglich.

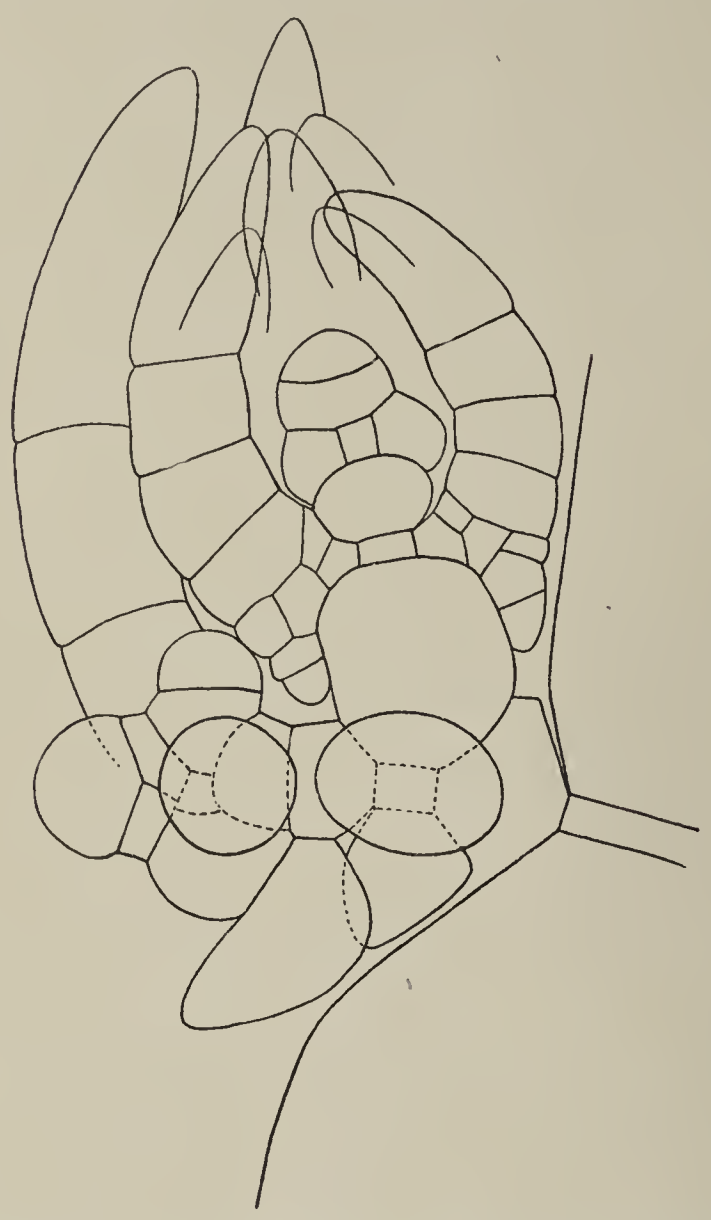


Fig. 20. Antheridium durch ein Blättchen, Eiknospe durch einen Seitensproß ersetzt.

Auch die ersten Entwicklungsstadien betrachte ich aber nicht als „indifferent". Sie unterscheiden sich in der Zusammensetzung ihrer Baumaterialien noch weniger von den vegetativen Organen als das später der Fall ist. Aber sie sind doch schon in ganz bestimmter Weise „induziert", sonst wäre es nicht verständlich, daß die einzelnen Entwicklungsstadien sich in gesetzmäßiger Folge aneinanderreihen. Die Induktion ist aber anfangs schwächer als später. Einen Strom kann man nahe seiner Quelle leichter ablenken als später, er hat aber von Anfang an eine bestimmte Strömungsrichtung.

Dieses Bild läßt sich auch auf die Organentwicklung anwenden. Wir haben ja eine ganze Anzahl von künstlichen Vergrünungen allmählich ausführen gelernt: es sei z. B. an die der Sporophylle bei

Pteridophyten[1]), die der Infloreszenzen und Blüten bei höheren Pflanzen erinnert.

Für Gametangien sind, soweit mir bekannt, Vergrünungen bis jetzt nur in wenigen Fällen gelungen. So bei Vaucheria. Klebs[2]) beobachtete, daß bei einer Kultur von Vaucheria repens in 8%iger Rohrzuckerlösung, in der zahlreiche Antheridiumanlagen sich entwickelt hatten, diese nach der Überführung in Wasser und nach Verdunkelung an ihren Enden in Zoosporangien sich umwandelten. Bei Kultur in schwachem Lichte wurden manche Antheridien zu Zweigen, auch ein Auswachsen der Oogoniumanlagen trat zuweilen ein (a. a. O. pag. 131). Doch handelte es sich dabei offenbar nicht um die durch eine Wand abgegrenzte eigentliche Antheridium- oder Oogoniumanlage, sondern um den bei den Antheridien verhältnismäßig langen, bei den Oogonien sehr kurzen Auswuchs, an dessen Ende sich die Gametangien erst abgrenzen. Dieser Fall würde also etwa dem entsprechen, bei dem der Stiel einer Antheridium- oder Eiknospenanlage von Chara vergrünt. Ähnlich ist es bei den zu einem vierflügeligen Blatt vergrünten Antheren, die man bei manchen Samenpflanzen als Monstrositäten beobachtet hat. Hier handelt es sich gar nicht um vergrünte Sporangien, sondern nur um eine vegetative Ausbildung der Gewebewucherung, auf welcher bei normaler Weiterentwicklung ein Sporangium aufgetreten wäre.

Fragen wir uns schließlich, ob aus den beobachteten Vergrünungen Folgerungen für unsere Auffassung der Characeen-Gametangien sich ergeben?

Daß die Homologie von Antheridien und Oogonien durch sie nicht im mindesten in Frage gestellt, sondern nur aufs neue bestätigt wird, dürfte sich aus dem Mitgeteilten von selbst ergeben.

Die Tatsache, daß die Antheridienanlage noch nach den ersten

---

1) Die Vergrünung von Farnsporophyllen gelang zuerst bei Onoclea Struthiopteris*), später auch bei Equisetum Telmateja**), Lycopodium***) und Selaginella. Aber nicht bei allen Angehörigen dieser Gruppen geht es gleich leicht. Es wird die Vergrünung um so leichter vor sich gehen, je länger Sporophyll und Laubblatt in ihrer Entwicklung miteinander übereinstimmen. Tritt sehr früh schon eine Abweichung ein, so wird die Umbildung erschwert. So gelang sie z. B. noch nicht bei Aneimia und den Marsiliaceen.

2) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, pag. 115.

---

*) Goebel, Über künstliche Vergrünung von Farnsporophyllen. Ber. der Deutschen bot. Ges. 1887.

**) Goebel, Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. (1918), pag. 1093, Fig. 1093.

***) Daselbst pag. 324.

Teilungen zu Blättchen auswachsen könne, ließe sich als Stütze der Hofmeister'schen Hypothese verwenden, daß die Antheridien mit ihrem merkwürdigen Bau eigentlich Antheridienstände seien.

Man könnte sich vorstellen, daß die ersten Teilungen im Antheridium eigentlich denen in einem Knoten der Vegetationsorgane entsprechen, daß aber die sonst zu Blättchen auswachsenden Zellen miteinander vereinigt bleiben.

Indes gelangt man bei diesen Deutungsversuchen auf einen höchst unsicheren Grund, weil wir keinerlei andere mit Chara näher verwandte Pflanzen kennen.

Deshalb mag auf solche Hypothesen hier auch nicht weiter eingegangen werden.

Zusammenfassung.

1. Die Vegetationsorgane der Characeen zeigen alle eine Gliederung in Knoten und Internodien, auch die Wurzeln, bei denen das meist in Abrede gestellt wurde.

2. Alle Knoten sind dorsiventral gebaut. Die radiäre Gesamtausbildung der Sprosse erfolgt durch „Spirotrophie". Da diese bei Blättern und Wurzeln kaum hervortritt, so sind diese Organe dorsiventral.

3. Die Ausbildung der Vegetationsorgane ist stark beeinflußbar. Wurzeln lassen sich in „Vorkeime" umbilden. Berindung und Knotenbildung lassen sich unterdrücken (letzteres wenigstens bei den Blättern), wenn die Pflanzen unter ungünstige Ernährungsverhältnisse gelangen. Vielfach treten dabei Gestaltungsverhältnisse auf, welche bei anderen Characeen „normal" vorhanden sind.

4. Auch die Gametangienbildung ist beeinflußbar. Sie ist vom Lichte abhängig. Es ist leicht Chara foetida ganz steril zu ziehen. Antheridien können an Stelle der Eiknospen auftreten und mannigfache Vergrünungen erfahren. Statt der Stielzelle der Antheridien kann ein Blättchen auftreten, auf dem die Antheridienanlage selbst schließlich auch ganz fehlen kann. Aus Antheridienanlagen können 1—2 Blättchen hervorgehen, Eiknospen können durchwachsen, und neue Eiknospen oder Sprosse ausbilden. An Stelle der Hüllschläuche bilden sich dann Seitenblättchen oder neue Eiknospen. Daß bei den Vergrünungen nicht immer dasselbe auftritt, ist zurückzuführen einerseits auf die nicht immer gleichen Bedingungen, unter denen die Vergrünung stattfand, andererseits darauf, daß der Unterschied zwischen Sprossen (Langtrieben) und Blättern (Kurztrieben) ein weniger scharfer ist, als die formale Morphologie ihn annahm.

Nachtrag.

Nachdem die vorstehende Mitteilung schon gedruckt war, erhielt ich durch die Freundlichkeit von Geh. Rat Oltmanns aus Freiburg weibliche Pflanzen von Nitella opaca (?) [1]). Sie wurden in ein Glasgefäß mit Erde und Sand gesetzt und Regenwasser zugegeben.

Die Untersuchung zeigte, daß die Eiknospen ursprünglich ganz normal waren. Nach 10 Tagen aber hatten sich infolge der geänderten Lebensbedingungen eine große Anzahl Eiknospen abnorm entwickelt. Die Hüllschläuche waren zwar meist in ziemlich normaler Ausbildung, also gewunden und dem Oogon anliegend. Nur gelegentlich traten einzelne abstehende auf. Aber die Oogonzelle selbst hatte abnorme Ausbildung erfahren, sie war durch Teilungen zu einem Zellkörper geworden (Fig. 21, *I*, *II*). Dieser zeigte bei den verschiedenen Eiknospen verschiedene Gestaltnng. Die Zellkörper waren offenbar nicht etwa entstanden als eine zweckmäßige Reaktion auf die veränderten Lebensbedingungen, sondern ganz sinnlose Gebilde, aus denen nichts für das Leben der Pflanze Brauchbares hervorging.

Das zeigte sich namentlich auch darin, daß einzelne Zellen dieser Zellkörper Andeutungen der eigentümlichen „Membranfalten“ zeigten, wie sie für die Wandzellen der Antheridien bezeichnend sind. Und daß tatsächlich hier (freilich verunglückte) Versuche zur Antheridienbildung gemacht wurden, zeigten andere Fälle, in denen diese Versuche viel weiter gingen, und die mit charakteristischen „Falten“ versehenen Wandzellen einen kleinzelligen inneren Gewebekörper bildeten, in welchem aber Spermatozoiden bildende Fäden bis jetzt nicht auftraten.

---

1) So bestimmte ich allerdings mit Zweifeln die Pflanze. Mit N. opaca stimmt, daß eine Gallerthülle der Eiknospen nicht nachweisbar war, ferner die Blattbildung und die Diöcie. Dagegen besaßen die Blättchen einen „mucro“, dessen Fehlen bei N. opaca Migula (a. a. O. pag. 122) als besonders kennzeichnend hervorhebt. Ob etwa eine Bastard vorlag oder die Artmerkmale innerhalb der flexilis-Gruppe nicht so gleichbleibend sind, wie die Diagnosen annehmen, muß ich dahingestellt sein lassen. Ich bemerke noch, daß nicht etwa die Antheridien abgefallen waren und dadurch Diöcie vorgetäuscht wurde. Vielmehr waren auch zwischen ganz jungen Sporenknospen keine Antheridien vorhanden. Ich halte es aber für möglich, daß bei monocoischen Formen, wie z. B. Nit. flexilis, die Antheridienbildung unterdrückt werden kann, und dadurch der Anschein von Diöcie entsteht, einigermaßen ähnlich wie bei den Prothallien von Equisetum bei guter Ernährung Antheridienbildung nicht stattfindet. Tatsächlich traten später an den weiter kultivierten Pflanzen auch einzelne Antheridien auf, und wie weiterhin zu schildern sein wird, sogar ein Versuch der Antheridienbildung aus abnorm entwickelten Oogonien. Ich kann die Pflanze also vorläufig nur als eine zur flexilis-Gruppe gehörende bezeichnen.

Ein solches mißglücktes Antheridium (Fig. 21, *III*) innerhalb der Eiknospenhüllschläuche ist ein höchst sonderbares Gebilde!

Es erinnert an die Beobachtungen von Ernst an Nitella syncarpa, bei der er an zwei im Freien gesammelten Stöcken Pseudohermaphroditismus beobachtete. Er nimmt an, daß dieser nicht bloß durch besondere Lebensbedingungen der Pflanzen an ihrem speziellen Standort bedingt gewesen sei. Bei den von mir kultivierten Pflanzen aber war jedenfalls eine Veränderung der Lebensbedingungen sowohl der Grund für das Auftreten von Antheridien an Stelle von Oogonien bei Chara foetida, als für die verunglückten Versuche zur Antheridienbildung aus Oogonien bei Nitella. Das schließt nicht aus, daß die Reaktionsfähigkeit der einzelnen Exemplare eine verschiedene, und daß diese Verschiedenheit eine genetisch bedingte ist.



Fig. 21. Nitella sp. (opaca?). Eiknospen, deren Oogonium infolge der geänderten Lebensbedingungen Teilungen im Oogonium erfahren hat. *I* mit einem abstehenden Hüllschlauch, *W* eine der Wendungszellen. *II* Aus dem Oogon ist ein Zellkörper hervorgegangen. *III* Oogon, das zu einem abnormen Antheridium ausgebildet ist im optischen Durchschnitt. Die Hüllschläuche sind gerade gezeichnet. *D* Antheridiumzellen, welche in der Aufsicht die charakteristischen „Membranfalten" zeigen.

Eine Vergrünung fand ich nur in zwei Fällen. In beiden war in einer Eiknospe, die schon Hüllschläuche angelegt hatte, das Oogon durch ein deutliches Blättchen ersetzt. Ich zweifle aber nicht daran, daß die Eiknospen auch zu Sprossen auswachsen können, wie sie ja nach dem oben Angeführten bei Nitella wiederholt beobachtet worden sind.

Die Hüllschläuche zeigten insofern abnorme Gestaltung, als aus der unteren Krönchenzelle (die man einer rudimentären Knotenzelle gleichsetzen kann) nicht selten ein Auswuchs (Andeutung eines Seitenblättchens?) sich bildete (Fig. 21, *I*) — nur einmal kam ein solcher auch bei der oberen Krönchenzelle vor.

Indes soll auf das Verhalten von Nitella bei der Fortsetzung dieser Versuche noch eingegangen werden.

Hier sollte zunächst nur darauf hingewiesen werden,

1. daß auch bei Nitella die Oogonzellen „labil“ sind, d. h. durch geänderte Lebensbedingungen in kurzer Zeit zu einer abnormen Weiterentwicklung veranlaßt werden können;

2. daß das noch auf einem viel späteren Entwicklungsstadium als bei Chara foetida möglich ist, selbst noch nach Abtrennung der „Wendungszellen“.

Die fertile Oogonzelle verliert also die Fähigkeit zur Weiterentwicklung viel später als die von Chara foetida, und auch die sterilen (die „Wendungszellen“) scheinen weiterer Teilung und Entwicklung noch fähig zu sein; selbst die Knotenzelle der Eiknospe wies in zwei Fällen Querteilungen auf.

Auch bei Nitella zeigt sich also wie bei Chara, daß zwar die Entscheidung darüber, ob eine Zelle teilungsfähig bleibt oder nicht, schon bei ihrer Entstehung getroffen wird, nicht aber die darüber, was aus ihr werden soll. Wäre das der Fall, so wäre die Entwicklung nicht eine abänderbare. Daß aber gerade bei den Gametangien eine solche Abänderung leicht möglich ist, zeigen ja die beschriebenen Versuche. Sie zeigen uns aufs neue die Abhängigkeit der Organbildung von den Einwirkungen der Außenwelt. Daß auf Veränderungen der letzteren die Charen sehr empfindlich sind, zeigt z. B. auch das von Zacharias u. a. untersuchte Verhalten der Rhizoiden, die, in anderes Wasser übertragen, meist zunächst ihr Wachstum einstellen, um es dann später in etwas geänderter Weise wieder aufzunehmen.

Der Zeitpunkt, in welchem darüber entschieden wird, ob die Oogonzelle noch weitere Teilungen erfahren kann oder nicht, dürfte mit dem zusammenfallen, in welchem eine ausgiebigere Ablagerung von Reservestoffen in der Oogonzelle beginnt. Damit ist noch nicht gesagt, daß das auch die Ursache für die Unfähigkeit auf Veränderung der Lebensbedingungen durch Teilungen zu antworten sei. Vielleicht gelingt es, durch weitere Untersuchungen wenigstens die äußeren Bedingungen für die abnorme Ausbildung der Gametangien näher kennen zu lernen.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 110

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

Artikel/Article: Zur Organographie der Characeen 346-387