Untersuchungen zur Biologie der Equiseten.

Von **Karl Ludwigs.**

(Mit 54 Abbildungen im Text.)

Vorliegende Arbeit behandelt zunächst einige anatomische und morphologische Fragen, die sich auf den Bau des oberirdischen wie des unterirdischen Sprosses und seine Verzweigungsverhältnisse beziehen. Nach einem kurzen Abschnitt, der sich mit dem Schicksal des Tapetums der Sporangien befaßt, wird übergegangen zu den Prothallien; an ihnen interessiert vor allem das Antheridium, insbesondere die Art, wie es sich öffnet und die Spermatozoiden entläßt. Nachdem die Fähigkeit der Prothallien zur Knöllchenbildung in den Kreis der Untersuchungen gezogen ist, geht ein letzter Abschnitt ein auf Regenerationsverhältnisse, sowohl des Sprosses wie auch der Prothallien. Zum Schluß folgen Erörterungen über den Einfluß verschiedener Nährböden auf die Ausbildung von männlichen oder weiblichen Prothallien.

Die Untersuchungen wurden ausgeführt im kgl. pflanzenphysiologischen Institut der Universität München vom Sommer 1909 bis Winter 1910/11 unter Leitung des Herrn Geh. Hofrats Prof. Dr. v. Goebel.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer für die Anregung, für seine Ratschläge und Unterstützung, die er mir in liebenswürdigster Weise während des Verlaufes der Untersuchungen zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Die sämtlichen Arten der Gattung Equisetum sind ausgezeichnet durch den Besitz von Rhizomen, unterirdisch kriechenden Sprossen, die mehr oder weniger reich verzweigt hauptsächlich die Aufgabe der Verbreitung und Vermehrung der Equiseten übernommen haben. Die Tiefe, bis zu der die Rhizome hinabsteigen, ist je nach den Bodenverhältnissen verschieden: im trockneren Sandboden werden die Rhizome in größerer Tiefe sich in horizontaler Ebene ausbreiten als im feuchten Sumpfboden. Wenn wir so z. B. Rhizome von Equisetum arvense an aufgeschütteten Eisenbahndämmen in recht bedeutender Tiefe antreffen, $^1/_2$—$^3/_4$ m ist eher zu wenig als zu viel, solche von Equisetum palustre aber wenige Zentimeter unter der Oberfläche des Bodens eines stehenden oder fließenden Gewässers, so ist das nicht zu verwundern. Das Rhizom

stellt ein verzweigtes Sympodium dar, das zahlreiche oberirdische Sprosse bildet.

Im anatomischen Bau stimmen die unterirdischen Sprosse mit den oberirdischen im großen und ganzen überein; beide setzen sich zusammen aus Internodien, die der oberen sind meist hohl, d. h. sie haben eine mehr oder weniger stark ausgebildete Zentralhöhle — eine Ausnahme macht Equisetum scirpoides —, während die Rhizome bei der Mehrzahl der Arten einer Zentralhöhle entbehren. Ist eine solche vorhanden, so steht sie im Verhältnis zur Dicke des Rhizoms an Ausdehnung immer hinter der des oberirdischen Sprosses zurück. Bei Equisetum Schaffneri z. B. betrug bei einem Durchmesser des oberirdischen Stengels von 8 mm der der Zentralhöhle 6 mm, bei 11 mm Durchmesser 8 mm, in einem dritten Fall bei 11 mm 8,5 mm. In Rhizomen fand ich folgende Zahlen: bei 9 mm Gesamtdurchmesser, 5 mm Zentralhöhle, bei 8 mm 3 mm bzw. in einem anderen Falle 4 mm Zentralhöhle.

Die einzelnen Internodien sind durch Knoten verbunden, an denen die Blätter in Quirlen entspringen. Die Blätter sind in ihrem unteren Teile miteinander verwachsen und umfassen den basalen Teil des folgenden Internodiums in Form einer Scheide; die Blattzipfel sind mehr oder weniger frei. An der Verwachsungsstelle zweier Blätter tritt die sog. Kommissuralfurche auf, über deren Bildung die Arbeit Müllers[1]) Aufschluß gegeben hat.

An den oberirdischen Internodien fallen die Längsriefen und Rillen auf, die als Carinae und Valleculae bezeichnet werden und die in zwei aufeinanderfolgenden Internodien miteinander abwechseln. Die Anzahl und Ausbildung der Rillen und Riefen sind für die systematische Unterscheidung der Arten von Wichtigkeit und geben uns ein Mittel, mit Hilfe eines Querschnittes die Art zu bestimmen. Den unterirdischen Sprossen fehlen die Riefen und damit auch die Rillen für gewöhnlich ganz; die Rhizome sind meist drehrund und haben rote (Schaffneri, limosum), dunkelbraune (arvense, Telmateja) oder schwarze Farbe (silvaticum, palustre).

Die Blattscheiden der Rhizome sind gewöhnlich länger als die der oberirdischen Sprosse, auch nicht so eng an das Internodium anschließend. Sie behalten die Blattzipfel, die einzeln oder zu zwei oder drei mit-

---

1) Müller, C., Über den Bau der Kommissuren der Equisetenscheiden. Pringsheim's Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1888, Bd. XIX, pag. 497.

einander verwachsen sind, während die Blätter der oberirdischen Sprosse sehr schnell eintrocknen und dann entweder nur noch als dünne trockene Häutchen auf der Blattscheide sitzen (arvense, Schaffneri, palustre) oder auch ganz abgeworfen werden (hiemale, ramossissimum). Das Rhizom läuft spitz zu, die Blätter der jüngsten Internodien schließen sich in Form eines Kegels dicht zusammen; im Gegensatz hierzu ist der oberirdische Sproß abgeflacht, er hat die Gestalt eines abgestumpften Kegels, auf dem noch ein Mützchen vertrockneter Blätter aufsitzt (Fig. 1 *b*). Die spitze Form erleichtert dem Rhizom das Vordringen im Boden. Außerdem besitzen die Blätter und Blattscheiden einen dichten Überzug von Haaren, die an den sichtbaren Blattwirteln Schleim absondern und dadurch die vordringende Spitze schlüpfrig machen. Die Absonderung des Schleimes ist so stark, daß er bei den Rhizomen von Equisetum Schaffneri, die außerhalb des Korbes wuchsen, in den diese Art im hiesigen botanischen Garten eingepflanzt war, oft in einem großen Tropfen an der Spitze hing. Die Lebensdauer dieser Schleimhaare ist kurz, da mit dem Weiterwachsen des Vegetationspunktes die Haare des neuen Blattwirtels die Rolle der Haare des vorhergehenden übernehmen; die alten bleiben als brauner Filz zurück. Auch bei einheimischen Vertretern fand ich diese schleimabsondernden Haare, so bei Equisetum limosum, arvense und palustre. Das Vorkommen derartiger Haare an den Rhizomen der Equiseten erinnert an die Verschleimung der Zellen der Wurzelhaube. Das was für die Wurzel die Wurzelhaube ist, bilden für den unterirdisch kriechenden Sproß die Blätter, die sich dachziegelförmig dicht an- und übereinander

Fig. 1. Drei senkrecht nach oben gewachsene Sprosse von Equisetum Schaffneri; der mittlere (*b*) zeigt die normale Form, die beiden andern (*a* und *c*) die abweichende, rhizomähnliche.

legen und in wirksamster Weise ein „Bohrorgan“ bilden[1]), zugleich aber auch durch ihre Schleimbildung das Gleiten der Rhizomspitze im Boden erleichtern.

Die Schleimhaare, die eine Länge bis 4 mm erreichen können, gehen hervor aus Epidermiszellen der Blätter, und zwar sind es lediglich die Epidermiszellen der Blattriefen, die zu Haaren auswachsen (Fig. 2 *a*). Die Epidermiszellen der Riefen zeichnen sich schon bei ganz jungen Blättern durch ihre Größe aus gegenüber den Epidermiszellen der Rillen. Gleichzeitig zeigt der Querschnitt durch die Rhizom-

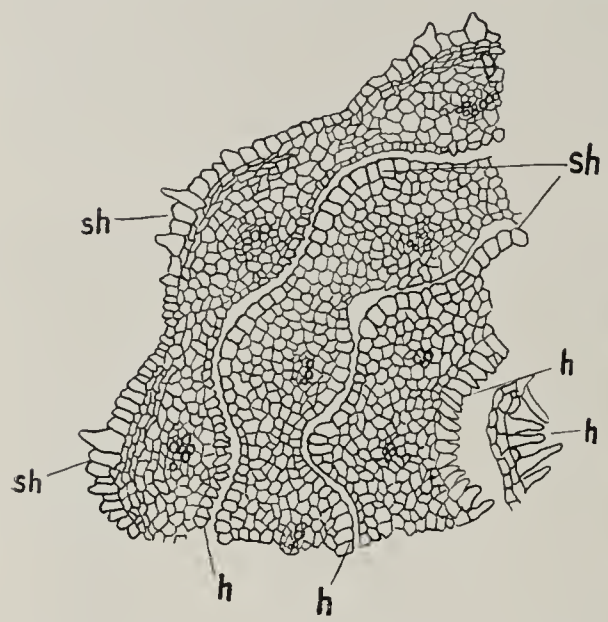

Fig. 2 *a*. Querschnitt durch die Rhizomspitze von Equisetum Schaffneri. *sh* Schleimhaare auf den Riefen der Blattscheide; *h* Haare auf der Blattoberseite zum Schutz des Vegetationspunktes. Vergr. 180.

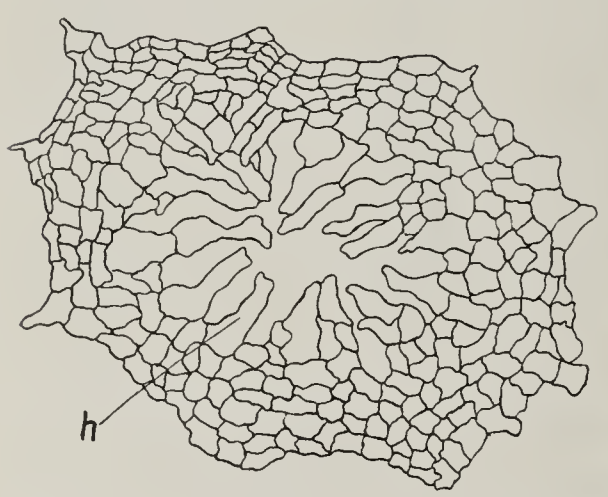

Fig. 2 *b*. Querschnitt durch die Rhizomspitze von Equisetum Schaffneri. Junge Blattscheide mit Haaren (*h*) nach innen (auf der Oberseite der Blätter). Vergr. 300.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Rhizomspitze von Equisetum Schaffneri. *v* Vegetationspunkt; über diesem ein dichtes Geflecht von Haaren. Mikrophotographie nach einem Mikrotomschnitt. Vergr. 30.

spitze von Equisetum Schaffneri, daß auch auf der Blattoberseite, d. h. auf der dem Vegetationspunkt zugekehrten Seite Haare ausgebildet werden und zwar bei dem innersten auf der ganzen Unterseite, bei den

1) Goebel, Organographie, pag. 468, 469.

äußeren Wirteln weniger große an den den Riefen gegenüber liegenden Stellen. Sie werden den Schutz, den die Blätter in ihrer dachziegelförmigen Anordnung dem Vegetationspunkt gewähren, erhöhen. Tief unter der eigentlichen Spitze liegt der Vegetationspunkt in einem dichten Haarfilz. (Fig. 2*b* u. 3.)

Ein ähnliches Bild gibt uns der Längsschnitt durch den Vegetationspunkt eines oberirdischen Sprosses von Equisetum Schaffneri. (Fig. 4.) Auch hier finden wir auf der Blattoberseite eine Art Haargeflecht, während Haare auf der unteren Seite fehlen. Gleichzeitig fällt uns an den Blättern eine Zone auf, in der die Wachstumsrichtung der Blätter eine Unterbrechung erfährt. Das Blatt erscheint geknickt. Wir haben hier die Stelle zu suchen, wo das Wachstum frühzeitig erlischt und von der aus der Blattzipfel verdorrt. Die vertrockneten Blätter bilden die schon erwähnte Haube auf dem Vegetationspunkt der oberirdischen Sprosse, die Duval-Jouve für Equisetum hiemale abbildet [1]).

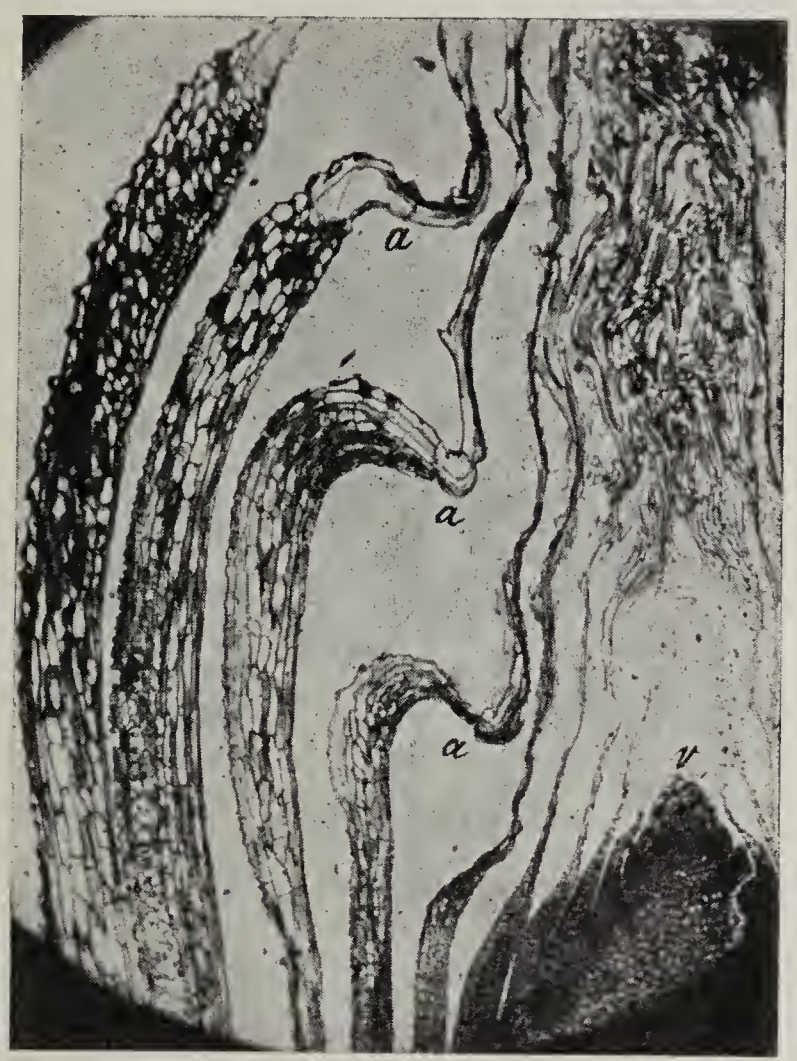

Fig. 4. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt eines oberirdischen Sprosses von Equisetum Schaffneri. *v* Vegetationspunkt unterhalb eines dichten Geflechtes von Haaren. An den Blättern bei *a* die Stelle, von der ab das Blatt eintrocknet. Mikrophotographie nach einem Mikrotomschnitt. Vergr. 30.

Die Rhizome der Equiseten sind transversal geotropisch. Zwar spricht Duval-Jouve [2]) in seiner Monographie von „rhizomes à direction descendante"; dabei kann es sich aber nur um neugebildete Rhizome handeln, die allerdings zunächst positiv geotropisch wachsen, bis sie in einer gewissen Tiefe ihre Wachstumsrichtung ändern. So sind auch alle durch Regeneration erzeugten

1) Duval-Jouve, Histoire naturelle des Equisetum de France 1863, pag. 225.

2) l. c. pag. 9, 117.

Rhizome selbst im Dunkeln zunächst positiv geotropisch, aber schon verhältnismäßig bald breiten sie sich in horizontaler Richtung nach allen Seiten aus. Pflanzt man z. B. ein Rhizom in die Mitte einer Schale, so wachsen nach einiger Zeit oberirdische Sprosse ringsum an der Wand der Schale empor, ein Zeichen, daß das Rhizom in der Horizontalebene fortgewachsen ist.

Wenn ich zweimal ein negativ geotropisch wachsendes Rhizom beobachtet habe, so kann es sich nur um Ausnahmefälle handeln; einmal war ein Steckling von Equisetum Schaffneri (in einen Topf gepflanzt), der ein Rhizom entwickelte, das senkrecht nach oben, dann, an die Oberfläche gelangt, außen am Topf wieder abwärts wuchs. Der zweite Fall bezieht sich auf ein Rhizom, das oben aus der Erde des Korbes, in dem Equisetum Schaffneri eingepflanzt war, hervorkam, um in einem scharfen Bogen wieder der Erde zuzustreben, wo die Bedingungen für sein Wachstum günstiger waren.

Im Sommer 1910 wurde Equisetum Schaffneri des hiesigen botanischen Gartens — prächtige Exemplare in einem großen Korb gezogen, der im Bassin der Victoria regia stand — um den Pflanzen mehr Spielraum sowohl in vertikaler wie in horizontaler Richtung zu geben, ausgepflanzt. Nach einiger Zeit traten aus dem Boden senkrecht emporwachsende Sprosse zutage, die Rhizomspitzen täuschend ähnlich sahen und die ich auf den ersten Blick auch für solche hielt. Während der oberirdische Sproß die schon geschilderte Form eines abgestumpften Kegels, bedeckt mit dem Mützchen vertrockneter Blätter besitzt, waren diese Sprosse spitz, nicht grün; die Blätter waren noch nicht abgeworfen, sondern als Zipfel deutlich zu erkennen. Außerdem waren Blattscheiden und Blattzipfel dicht behaart. Fig. 1 zeigt drei senkrecht aus dem Boden gewachsene Sprosse von Equisetum Schaffneri; der mittlere hat die normale Form eines oberirdischen Sprosses, die beiden anderen zeigen deutlich die erwähnten Abweichungen. Im Verlaufe des weiteren Wachstums aber nahmen sie vollständig das Aussehen oberirdischer Sprosse an.

An diese Beobachtung anknüpfend legte ich mir die Frage vor, ob die Sprosse in ihrer Anlage fixiert sind, oder ob es möglich wäre, eine eigentlich zu einem Rhizom bestimmte Anlage zu einem oberirdischen Sproß zu machen und umgekehrt. Versuche, die ich in dieser Richtung mit Rhizomen von Equisetum Schaffneri machte, ergaben kein Resultat: Rhizomstücke, die ich isoliert kultivierte, stellten ihr Wachstum am Vegetationspunkte bald ein oder wuchsen nur mini-

mal. Dagegen änderte ein Rhizom von Equisetum limosum, das ich durch Regeneration gezogen hatte, vollständig seinen Charakter. Hatte es, bevor es abgeschnitten und in sehr feuchtem Torf kultiviert wurde, das Aussehen eines Rhizoms, gelbe Farbe, die für die Rhizome besonders charakteristischen Blattzipfel, so wurde es beim Weiterwachsen grün, die neu gebildeten Blattspitzen vertrockneten frühzeitig; die Spitze bog in scharfem Winkel nach oben und wurde negativ geotropisch. Ein gleiches Ergebnis zeitigten Versuche mit Rhizomen von Equisetum palustre. Auf die umgekehrte Frage der Umwandlung oberirdischer Sprosse in Rhizome komme ich in dem Abschnitt zu sprechen, der von der Regeneration handelt.

Wie bekannt, erreichen die Rhizome eine bedeutende Länge. Daher kam es oft vor, daß Rhizome von Equisetum Schaffneri die Wand des Korbes durchbrechend, an das Tageslicht traten. In diesem Fall wuchsen sie dann nicht mehr transversal geotropisch weiter, sondern zeigten sich ausgesprochen positiv geotropisch. War es das Wasser oder das Licht, das diesen Wechsel im Geotropismus hervorrief? Ein einfacher Versuch lehrte, daß das Licht die bestimmende Wirkung ausübt. Einige Rhizome, die senkrecht am Korb abwärts wuchsen, wurden unter Wasser verdunkelt; unter einem Winkel von 90° bogen sie in die Horizontalebene um. Die Biegung war so plötzlich und so stark, daß die Blattscheide gespalten wurde. Die Verdunkelung wurde durch eine Hülle von schwarzem Papier bewirkt, die von dem einen oder anderen Rhizom alsbald durchbohrt wurde. Es trat sofort ein abermaliger Wechsel in der Wachstumsrichtung ein, das Rhizom wuchs wieder senkrecht nach unten. Auf diese Weise entstanden stufenartige Wuchsformen.

Hier anschließend möchte ich eine Beobachtung erwähnen, die ich auf Querschnitten durch die Vegetationspunkte der verschiedenen Equisetenarten machte und die sich auf die Blattentwicklung bezieht. Die Blattentwicklung, die Entstehung der Blätter aus einem Komplex von Oberflächenzellen ist von Hofmeister, Reeß, Sachs u. a.[1]) einwandsfrei nachgewiesen; Sachs' Bilder des Vegetationspunktes von Equisetum Telmateja sind als typisch in eine Anzahl Werke entwicklungsgeschichtlicher Natur übergegangen. Worauf ich hier hinweisen möchte, ist die Tatsache, daß am Vegetationspunkt des

---

1) Hofmeister, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, 1852. — Reeß, Entwicklungsgeschichte der Stammspitze von Equisetum. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1867, Bd. VI.

öfteren weniger Blätter angelegt werden, als in den entwickelten Blattwirteln auftreten. Duval-Jouve bildet einen derartigen Fall ab[1]), der sich auf Equisetum arvense bezieht. Wir sehen in der Mitte des Querschnittes am Vegetationspunkt vier Blattanlagen als Vorsprünge, während in den äußeren, älteren Kreisen fünf Blätter vorhanden sind. Nun ist gerade bei Equisetum arvense die Zahl der Blätter eine sehr schwankende, sie wechselt je nach Wachstums- bzw. Ernährungsbedingungen. Bei Kulturen von Equisetum arvense in Töpfen erreichte ich niemals die Blattzahl, die an kräftigen Exemplaren in der Natur zu beobachten sind. Im Verlaufe des Wachstums tritt bei den Arten mit reicher Verzweigung eine allmähliche Reduktion der Blätter ein, deutlich wahrzunehmen bei Equisetum arvense und Telmateja. Bei ihnen wird die Zahl der Blätter bis auf vier reduziert, das letzte Internodium, vierkantig, von einer vierblätterigen Scheide am Grunde umschlossen, ragt weit über den letzten Astwirtel hinaus. Diese Reduktion der Blätter ist zu erklären durch eine allmählich schwächer werdende Zuleitung von Baumaterialien. Experimentell läßt sie sich schon auf einem frühen Entwicklungsstadium der Stammknospe erzeugen. In einem Topf war Equisetum arvense eingepflanzt worden. Die aus dem Boden austreibenden jungen Sprosse, deren unterste Internodien acht Blätter besaßen, wurden eine Zeitlang einseitig belichtet, indem der Topf dicht an eine Mauer gesetzt wurde. Querschnitte durch die Vegetationsspitze derartig kultivierter Sprosse ergaben Bilder, wie sie in Fig. 5 zur Darstellung gebracht sind. Die äußeren Wirtel zeigen acht Blätter, von außen nach innen tritt eine Verminderung der Blätter ein,

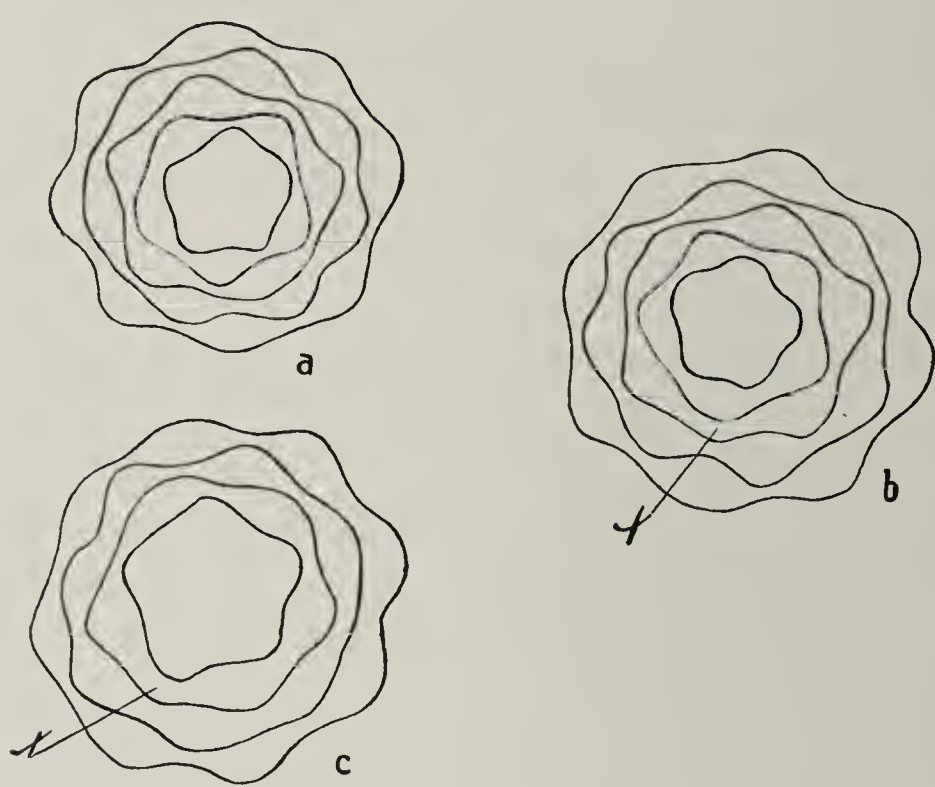

Fig. 5. Querschnitte durch die Vegetationsspitze von Equisetum arvense in verschiedener Höhe. *x* Eine Blattanlage, die in jüngeren Wirteln fehlt.

1) Duval-Jouve, l. c. Tafel 8, Fig. 1.

bis auf fünf am innersten Wirtel, der Blattanlagen noch deutlich erkennen läßt. In Fig. 5 *b* u. *c* bezeichnet z. B. x eine Blattanlage, die nach innen zu in jüngeren Wirteln nicht mehr auftritt.

Neu auftretende Sprosse der gleichen Kultur wurden auf dem Klinostaten allseitig belichtet; die Zahl der Blattanlagen blieb lange Zeit die gleiche, nämlich acht; erst nachdem die Sprosse eine beträchtliche Grösse erreicht hatten, trat die Reduktion ein, wie sie an normal wachsenden Sprossen aufzutreten pflegt. Wir können also eine Reduktion in der Ausbildung von Blättern, die im normalen Wachstum allmählich eintritt, durch Verschlechterung der Wachstumsbedingungen, hier Schwächung des Lichtes, experimentell beschleunigen.

Es würde sich nun fragen, ob wir die Reduktion im ganzen vermeiden können dadurch, daß dem Vegetationspunkt fortwährend reichliche Baustoffe zugeführt werden — etwa durch Entfernen aller auftretenden Seitensprosse. Versuche in dieser Richtung sind noch anzustellen; sie würden die Frage zu entscheiden haben, ob den Equisetum-Sprossen ein unbegrenztes Wachstum zukommt.

Die Sprosse sämtlicher Equiseten-Arten zeigen einen ausgesprochen radiären Bau, sowohl in der Blatt- als auch in der Seitensproßentwicklung, soweit letztere unter normalen Verhältnissen auftritt. Am ausgiebigsten verzweigt sind von den Arten, die mir zugängig waren, Equisetum Schaffneri, Telmateja, arvense, Heleocharis (limosum), silvaticum, palustre; weniger verzweigt sind variëgatum, scirpoides und hiemale. Nun macht Goebel[1]) darauf aufmerksam, daß durch Biegung Sprosse von Equisetum Schaffneri wenigstens in ihrem unteren Teil dorsiventral werden können. Bei Equisetum Schaffneri des hiesigen botanischen Gartens kann man oft die Beobachtung machen, daß Sprosse, die eine Höhe von 2—3 m haben, von selbst sich abwärts biegen, wohl infolge der zu großen Belastung des Sproßgipfels durch die Verzweigung. Es trat dann regelmäßig die Erscheinung auf, die Goebel an der genannten Stelle abbildet, d. h. im unteren Teile des Stengels trieben auf der Konvexseite Seitensprosse aus, die unter normalen Verhältnissen nicht zur Ausbildung gelangen.

Um den Einfluß von Licht- und Schwerkraft kennen zu lernen, wurden mehrere Versuche angestellt. Läßt man einen Sproß von Equisetum Schaffneri im Dunkeln wachsen, so unterbleibt jegliche Seitensproßbildung, selbst wenn die Sprosse 1—$1^1/_2$ m Höhe erreichen. Be-

1) Goebel, Experimentelle Morphologie 1908, pag. 83.

leuchtete ich dagegen die senkrecht wachsenden Sprosse einseitig, was so geschah, daß ich den Sproß in ein weites Glasrohr einschloß, das bis auf einen 2 cm breiten Streifen innen mit schwarzem Papier beklebt war, so trieben nur die Seitensprosse auf der beleuchteten Seite aus (Fig. 6). An den oberen Internodien der abgebildeten Sprosse traten Seitensprosse rings um den Stengel auf, da sie aus den Glasröhren herausgewachsen waren. Bei diesem Versuch hat sich gezeigt, daß ein Bekleben der Glasröhren mit schwarzem Papier von außen unzweckmäßig ist, da das Licht, das innen von der Glaswand reflektiert wird, genügt, die Seitensprosse allseitig zum Austreiben zu veranlassen, wenngleich sie auf der dunkleren Seite weniger kräftig sind. Die gleichen Versuche wurden mit Equisetum arvense und limosum mit gleichem Erfolg gemacht.

Fig. 6. Zwei Sprosse von Equisetum Schaffneri, die mit Ausnahme der oberen Teile einseitig beleuchtet wurden.

Einseitige Beleuchtung ohne besondere Vorrichtung, wie solche Belichtung in Gewächshäusern vorkommt, sobald die Kultur an der Wand steht, bewirkte auch bei Equisetum arvense die einseitige Ausbildung der Seitensprosse. Später hat sich der Sproß gekrümmt, und es machte sich an ihm alsbald die Wirkung der Krümmung

Fig. 7. Sproß von Equisetum arvense ohne besondere Vorrichtung einseitig beleuchtet. Durch nachträglich von selbst eingetretene Krümmung sind die Seitensprosse *s* auf der Konvexseite bedeutend gewachsen und haben die früher gebildeten an Größe noch überholt.

in der Bevorzugung der Konvexseite bemerkbar (Fig. 7). Aus diesen Versuchen geht hervor, daß das Licht auf die Sproßanlagen einen die Entwicklung fördernden Einfluß auszuüben vermag.

Im Anschluß an die Dunkelkulturen sei hier schon erwähnt, daß bei Sprossen sowohl von Equisetum Schaffneri als auch von arvense, die vollständig im Dunkeln gezogen wurden, es zur Bildung von Seitensprossen kommt, sobald der Sproßgipfel entfernt wird; es pflegen die Seitensprosse des Knotens zu wachsen, der der verwundeten Stelle am nächsten liegt; bei der Besprechung der Regenerationsfähigkeit komme ich auf Versuche dieser Art zurück. Es läßt sich diese Erscheinung mit der Regeneration an Luftwurzeln vergleichen, an denen die Wurzelspitze entfernt wurde.

Fig. 8. Gebogener Sproß von Eq. Schaffneri. Verdunkelt war die Konkavseite von *a—b*.

Es wurde nun ein kräftiger Sproß von Equisetum Schaffneri gebogen und einseitig beleuchtet und zwar auf der Konvexseite (Fig. 8). Die Konkavseite wurde in der Weise verdunkelt, daß diese Seite auf ein gebogenes Gefäß gelegt wurde, das mit Erde gefüllt war. Auf der Konvexseite wurden von dem Internodium an, bei dem die Biegung begann, Seitensprosse gebildet und zwar an den aufeinanderfolgenden Internodien 3, 3, 4, 4 (Kulminationspunkt), 4, 5, 6, 6. Auf der Konkavseite waren spärlich Wurzeln ausgetrieben.

In Fig. 9 ist ein ähnlicher Versuch dargestellt, mit dem Unterschied, daß der Sproß eine doppelte Biegung aufweist; die Verdunkelung geschah ringsum, ein mittleres Internodium blieb frei. Verdunkelt

waren das 14. und 15. Internodium, das 16., das nicht verdunkelt war, gehörte noch der Konvexbiegung an. Beim 17. begann die Konkavkrümmung, die sich bis zum 24. Internodium erstreckte. Die Internodien 17—24 waren ebenfalls verdunkelt. Unter starkem, fast rechtem Winkel wurde dann der Sproß nach oben geleitet. Die Biegung wurde dadurch fixiert, daß, wie bei den anderen Biegungsversuchen, der Sproß an einen kräftigen Draht angebunden wurde. Bei diesem Versuch wurde die Verdunkelung durch Umhüllung mit feucht gehaltenem Sphagnum bewirkt, das mit wasserdichtem Leinen und schwarzem Papier umwunden wurde. Die Biegung war in Wirklichkeit stärker als sie in der Abbildung dargestellt ist; zum Photographieren mußte der Sproß abgeschnitten werden.

Fig. 9. Doppelt gebogener Sproß von Equisetum Schaffneri. Verdunkelt waren das 14. und 15. Internodium und die Internodien 17—24.

Am 14. Internodium, d. h. am Kulminationspunkt hatten sich vier kräftige Seitensprosse und zahlreiche Wurzeln gebildet, letztere rings um den Sproß. Das nächste Internodium besaß neben zahlreichen Wurzeln nur einen einzigen Sproß. Dagegen fanden sich am nicht verdunkelten 16. Internodium neun z. T. sehr kräftig ausgetriebene Seitensprosse, von denen die mittleren die größten waren. Damit war die Bildung der Seitensprosse erschöpft; denn die folgenden Internodien, bei denen die Konvexseite nach unten gekehrt war, hatten auf dieser nur Wurzeln gebildet, die an Zahl nach der Spitze zu immer weniger wurden, bis sie am 23. Internodium, an dem die Verdunkelung endigte, aufhörten. Die folgenden Internodien zeigten keine Ver-

zweigung, erst am 28. Internodium traten wieder Seitensprosse (drei oder vier an jedem Internodium) auf. Der Versuch dauerte ungefähr 3 Wochen.

Wurde das zu den Versuchen verwandte Sphagnum trocken gehalten, so unterblieb die Bildung von Seitensprossen; an den verdunkelten Internodien waren nur spärlich Wurzeln ausgetrieben.

Ein weiterer Sproß wurde in einem gebogenen Glasrohr, das in der schon erörterten Weise einseitige Belichtung gestattete, kultiviert und lieferte ein gleiches Resultat: auf der Konvexseite traten Seitensprosse auf und, so weit sie verdunkelt war, auch Wurzeln (Fig. 10).

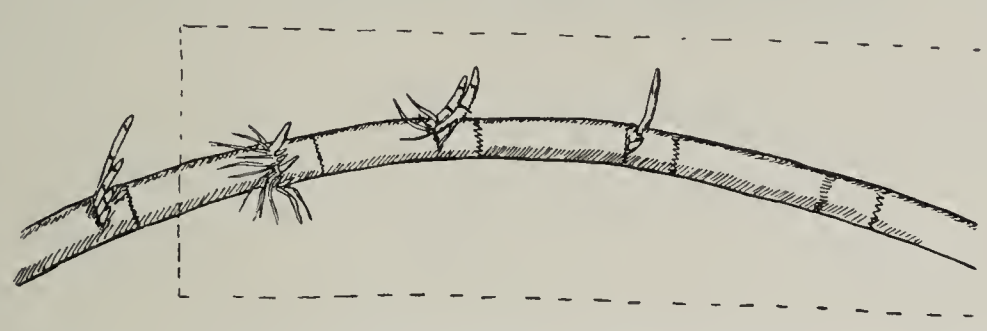

Fig. 10. Equisetum Schaffneri. Sproß gebogen und zum Teil einseitig beleuchtet.

Ein anderer Versuch wurde so angestellt, daß die Konvexseite verdunkelt, die Konkavseite mittels eines Spiegels beleuchtet wurde. Die Verdunkelung wurde dadurch erreicht, daß parallel mit dem gebogenen Sproß ein Draht verlief, der einen Streifen schwarzen Papieres trug. Es unterblieb jegliche Seitensproßbildung.

Bei einem Sproß, der in der Horizontalebene gebogen wurde, zeigte sich ebenfalls eine Bevorzugung der Konvexseite. Das gleiche Ergebnis fand ich, als ich einen Seitensproß erster Ordnung an Draht gebogen in die Erde steckte und zwar so, daß die Konvexseite nach unten kam (Fig. 11); es haben sich zwei Seitensprosse zweiter Ordnung auf der nach unten gerichteten Konvexseite gebildet.

Fig. 11. Seitensproß erster Ordnung von Equisetum Schaffneri gebogen und in die Erde gesteckt. Seitensprosse zweiter Ordnung sind auf der Konvexseite entstanden.

Es war nicht anzunehmen, daß Equisetum Schaffneri allein auf derartige Biegungen reagieren würde; ich stellte zum Vergleich mit anderen Arten die gleichen Versuche an. Für sie wären wegen ihrer reichlichen Verzweigung außer arvense noch silvaticum, limosum, Telmateja in Frage gekommen. Equisetum silvaticum erwies sich als wenig geeignet, diese Art erscheint sehr zart; limosum und Telmateja sind äußerst spröde, die Sprosse hielten selbst schwachen Biegungen

nicht stand, und unter ein gewisses Maß der Biegung durfte nicht heruntergegangen werden, um überhaupt eine Reaktion erwarten zu dürfen. So blieb mir nur Equisetum arvense zu Versuchen übrig. Die Resultate stimmen mit den bei Equisetum Schaffneri gewonnenen überein: für die Bildung von Seitensprossen ist die Konvexseite die bevorzugte.

Fig. 12 stellt einen sehr stark gebogenen Sproß dar von Equisetum arvense; die Seitensprosse haben sich ausschließlich auf der Konvexseite gebildet, mit Ausnahme an den beiden letzten sichtbaren Internodien links, an denen die allseitige Anordnung der Seitensprosse zu erkennen ist; diese Internodien gehören aber auch der Biegung nicht mehr an.

Fig. 12. Equisetum arvense. Die Seitensprosse der Konvexseite sind kräftiger als die übrigen.

Wird die Konvexseite verdunkelt (Fig. 13 von *a—b*) — es geschah in derselben Weise wie bei Equisetum Schaffneri erwähnt — so unterbleibt die Bildung der Seitensprosse. Der in Fig. 14 dargestellte Sproß ist gewachsen unter einem mit schwarzem Papier beklebten

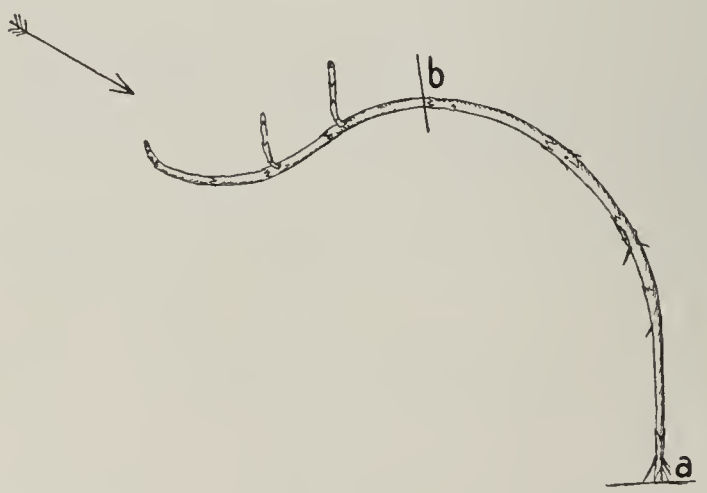

Fig. 13. Equisetum arvense. Gebogener Sproß. Von *a—b* verdunkelt; der Pfeil gibt die Richtung des einfallenden Lichtes an.

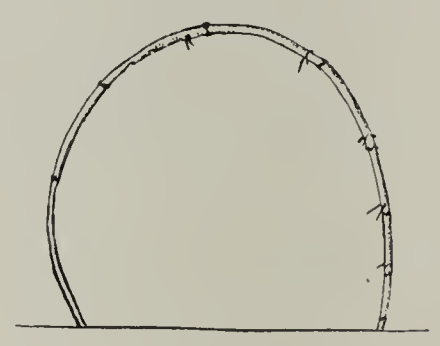

Fig. 14. Equisetum arvense. Gebogener Sproß, vollständig verdunkelt. Seitensprosse sind nicht gebildet worden. Wurzeln teilweise ringsum.

Glas auf mäßig feuchtem Sand; es haben sich Wurzeln in geringer Anzahl auf der Unterseite gebildet.

Fragen wir uns nach den Folgerungen, die wir aus den Versuchen ziehen dürfen. Welchen Einfluß hat die Konvexkrümmung? Sie wirkt fördernd, sobald die Konvexseite so gelegen ist, daß die Seitensprosse, ohne Wachstumskrümmungen ausführen zu müssen,

negativ geotropisch wachsen können. Die Seitensprosse werden negativ geotropisch, während sie am normal wachsenden Sproß transversal geotropisch sind.

Einseitige Beleuchtung bewirkt einseitiges Austreiben, ausgenommen bei Belichtung der Konkavseite.

Feuchtigkeit fördert die Konvexseite; Wurzelbildung findet auch auf der Konkavseite statt.

Licht und Konvexkrümmung addieren sich in ihren Wirkungen.

Offenbar handelt es sich bei Bevorzugung der Konvexseite um eine Hemmung des Transportes der Nährstoffe auf der Konkavseite, während die Baustoffe den Seitensprossen auf der Konvexseite in um so reicherem Maße zur Verfügung stehen. Wir sind zu dem Schlusse um so mehr berechtigt, als wir sehen, daß die Förderung der Konvexseite auch dann noch anhält, nachdem die eigentliche Biegung schon aufgehört hat. Es geht dies aus Fig. 8 hervor, wenn wir die beiden Internodien betrachten, die, nachdem die eigentliche Biegung schon aufgehört hat, einseitig Seitensprosse gebildet haben; diese Internodien sind, wenn ich so sagen darf, induziert[1]).

Die oberirdischen Sprosse der meisten einheimischen Equisetum-Arten sind einjährig, sie ziehen im Herbst ein und werden in jedem Frühjahr von den Rhizomen neu gebildet; eine Ausnahme machen Equisetum hiemale, trachyodon und variegatum, die mehrere Winter überdauern können. Diese Fähigkeit ist wohl ursprünglich eine den Equiseten allgemein zukommende Eigenschaft gewesen; wenigstens hat bei Kulturversuchen Equisetum arvense gezeigt, daß es sehr wohl den Winter überdauern kann, wenn die äußeren Bedingungen es gestatten. Bei Besprechung der Prothallienkulturen werden wir zu erwähnen haben, daß bei ihnen eine Unterbrechung des Wachstums, die wir mit dem Einziehen der oberirdischen Sprosse vergleichen könnten, nicht vorkommt.

Der Verlust der Fähigkeit, mehrere Vegetationsperioden ausdauern zu können, hat als Folgeerscheinung die gezeitigt, daß den jetzt lebenden Equiseten ein sekundäres Dickenwachstum fehlt, wie es ihre ausgestorbenen Verwandten, die Calamiten, besessen haben. Das sekundäre Dickenwachstum dieser ausgestorbenen Formen ist von Renault,

1) Vgl. hierzu auch Fig. 33, pag. 83 in Goebel's Experim. Morphol.

Grand'Eury u. a. festgestellt und beschrieben worden[1]). Cormack[2]) geht in seiner Arbeit: „On cambial Development in Equisetum" auf das Dickenwachstum der Calamiten ebenfalls genauer ein, und es ist sein Wunsch nur zu erklärlich, auch bei den Equiseten ein Dickenwachstum, wenn auch nur in Überbleibseln, nachweisen zu können. Würde doch dadurch die Verwandtschaft der Equiseten mit den Calamiten noch mehr befestigt; gleichzeitig fänden wir darin auch einen Beweis mehr, in der Entwicklung der Equisetalen eine Reduktion zu sehen.

Nach Cormack[3]) beginnt bei den Calamiten die kambiale Tätigkeit in den Knoten und dehnt sich dann auf die Internodien aus; bei den lebenden Equiseten ist diese kambiale Tätigkeit auf die Knoten beschränkt: „im Wesen ist sie der der Calamiten gleich, nicht in der Ausdehnung".

Wir müssen uns zunächst den Bau der Gefäßbündel der Equiseten ins Gedächtnis zurückrufen. Das Gefäßbündel wird als ein kollaterales angelegt; doch schon in einem frühen Entwicklungsstadium zerreißt das Protoxylem und macht der Karinalhöhle Platz, in der die Reste des Protoxylems als Ringe zurückbleiben. An den Seiten des Phloëms tritt dann Metaxylem auf als laterale Stränge[4]). Am Knoten geht das Protoxylem als Bündel in das Blatt über, die Metaxylemgruppen nähern sich und, indem sie mit dem Xylem des nächstfolgenden Internodiums sich vereinigen, füllen sie die Karinalhöhle vollständig aus. An ihrer Stelle finden wir eine große Zahl von Gefäßen mit netzförmig verdickten Wänden, wohingegen die Zellen des Protoxylems ringförmige Verdickungen aufweisen (Fig. 15). Diese Gefäße sollen sich von außen nach innen durch die Tätigkeit eines Kambiums bilden und das darstellen, was Eames als zentripetales Holz aufgefaßt wissen will[5]). Wenn wir es in diesem Holz mit einer sekundären Bildung zu tun haben, hervorgehend aus einem kambialen Gewebe, so werden wir seine Entstehung mit dem Auftreten der Karinalhöhle zusammengehend finden müssen. Dem ist meines Erachtens nicht so, vielmehr sind die

---

1) Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, 1909, Bd. II, pag. 528 ff.; dort auch ausführliche Literaturangabe, ebenso in A. C. Seward, Fossil Plants 1898.

2) Cormack, On cambial Development in Equisetum. Annals of Botany 1893, Vol. VII, pag. 63 ff.

3) l. c. pag. 80.

4) Gwynne-Vaughan: Remarks upon the nature of the stele of Equisetum. Annals of Botany 1901, Vol. XV, pag. 774.

5) Eames, On the occurrence of centripetal Xylem in Equisetum. Annals of Botany, Vol. XXIII, pag. 587.

Anlagen zu diesen Gefäßen schon viel früher am Vegetationspunkt deutlich zu erkennen. Fig. 16 stellt einen Querschnitt durch ein junges Leitbündel von Equisetum arvense dar: das Protoxylem besteht noch aus nur einem ringförmigen Gefäß *px*. Bei *a* treten die Anlagen des späteren Metaxylems auf.

Der Beweis der Ähnlichkeit des Gewebes an der Grenze von Phloëm und Xylem mit kambialen Zellen, die Anordnung der Zellen in Reihen kann nicht stichhaltig sein; derartige Reihen kann man auch in den Gefäßbündeln der Internodien konstruieren. Vor allem ist die Frage wichtig, ob die als kambiale bezeichneten Zellen sich im Zustand der Teilung befinden. Davon habe ich mich nicht überzeugen können,

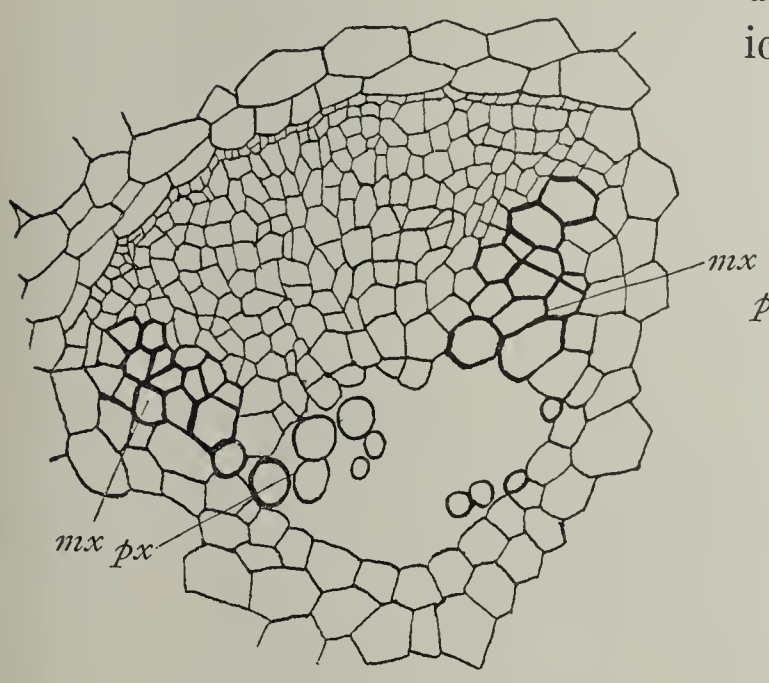

Fig. 15. Equisetum Schaffneri. Querschnitt durch ein Gefäßbündel, dicht unterhalb eines Knotens. *px* Protoxylem, *mx* Metaxylem. Vergr. 300.

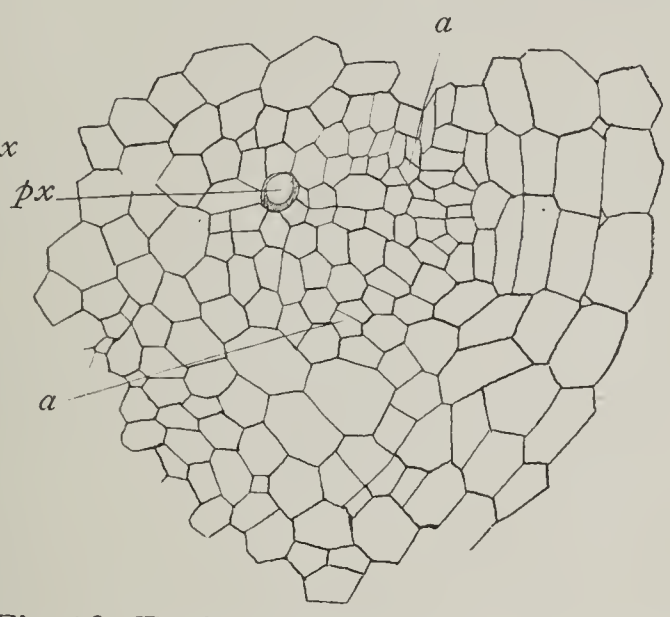

Fig. 16. Equisetum arvense. Junges Leitbündel. Die Karinalhöhle ist noch nicht gebildet, das Protoxylem besteht aus einer ringförmig verdickten Zelle; bei *a* Anlagen des späteren Metaxylems. *px* Protoxylem. Vergr. 350.

weder bei Equisetum Telmateja, noch bei Schaffneri, bei welchem man kambiale Zellen hätte vermuten können wegen der bedeutenden Höhe, die diese Form erreichen kann, noch bei irgend einer anderen einheimischen Art. Denn wäre ein Teilungsgewebe vorhanden, so würden sich mit Leichtigkeit Kernteilungsfiguren haben finden lassen, wie sie am Vegetationspunkt z. B. sehr deutlich zutage treten, zumal die Zellkerne bei Equisetum eine bedeutende Größe erreichen.

Ich stelle mir die Bildung so vor: am Vegetationspunkt wird schon früh außer dem Protoxylem Metaxylem zu beiden Seiten des Phloëms angelegt, besonders zahlreich in den Diaphragmen, die sich ja auch bis dicht unter den Vegetationspunkt verfolgen lassen und in denen man zu beiden Seiten Zellen mit sehr reichem protoplasmatischen

Inhalt erkennen kann. Nach der Bildung der Karinalhöhle treten, nachdem das Protoxylem als Blattbündel sich abgezweigt hat, die beiden Metaxylemteile zusammen und füllen die Karinalhöhle aus. Diese Art des Verlaufs bildet gleichzeitig eine Verstärkung des Diaphragmas und trägt mit bei zur Festigung des ganzen Halmes.

Auf eine andere Eigentümlichkeit möchte ich hinweisen. In Fig. 17 ist ein Querschnitt durch ein Gefäßbündel von Equisetum palustre dargestellt, in dessen Phloëm Wände in den Zellen aufgetreten sind, die dieselben in radialer Richtung teilen, statt in tangentialer, wie man erwarten sollte. Diese Wände verlaufen unregelmäßig, von der Ecke einer Zelle zur Mitte der gegenüberliegenden Wand, von einem beliebigen Punkt der Zellwand zu irgend einem der gegenüberliegenden. Außerdem zeigten diese Wände Krümmungen derart, als ob sie für die Zelle zu groß seien. Eine Erklärung für das Auftreten dieser Wände habe ich noch nicht.

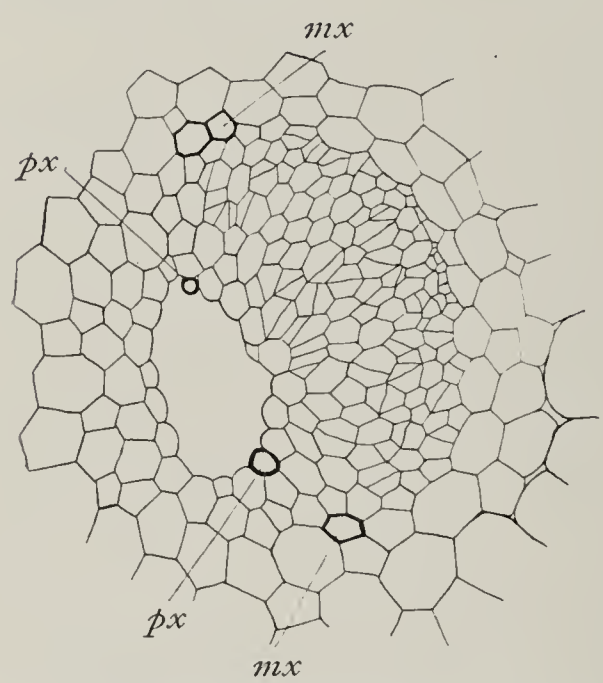

Fig. 17. Equisetum palustre. Querschnitt durch ein Gefäßbündel in einem der untersten Internodien in der Nähe eines Knotens. *px* Protoxylem, *mx* Metaxylem. In dem Phloëm Scheidewände in einer großen Anzahl von Zellen. Vergr. 300.

Zu den erwähnten Überwinterungsversuchen von Equisetum arvense möchte ich noch bemerken, daß ich ähnliche Versuche auch mit limosum angestellt habe; allein limosum, das ich in einem Topf eingepflanzt hatte, der in einem größeren, mit Wasser gefüllten stand, wuchs so langsam, daß man von einem Ausdauern nicht sprechen kann. Equisetum Telmateja hat sich bis jetzt Einpflanzungsversuchen hartnäckig widersetzt. Mehrere Male habe ich Rhizome dieser Art ausgegraben und eingepflanzt, habe sie aber nie zum Weiterwachsen oder zum Austreiben, oberirdischer Sprosse bringen können.

Zu den später zu erwähnenden Stecklingsversuchen habe ich oft Sprosse benutzt, die nach Anwendung des Warmbades ausgetrieben waren. Gelang diese Behandlung bei sterilen sehr gut, so hatte ich weniger Erfolg bei den fertilen Anlagen.

Auf die Entwicklungsgeschichte der Sporangien soll hier nicht eingegangen werden: sie ist hinreichend behandelt in Goebel's „Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien", Bot.

Ztg. 1880, 1881, bzw. „Goebel's Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ p. 382 ff. und in Bower's „On the Morphology of Sporeproducing Members“ 1894. Die Equiseten sind eusporangiat, das Archespor geht hervor aus einer hypodermalen Zelle. Bower glaubt, daß außer dem eigentlichen Archespor auch andere, nach der Epidermis zu gelegene Zellen sich an der Sporenbildung beteiligen.

Das Archespor wird schon bald von einer Zellschicht eingeschlossen, deren Zellen ihre Entstehung sowohl Epidermiszellen wie auch Archespor- bzw. den benachbarten Parenchymzellen verdanken. Dieses Tapetum liefert das Periplasmodium, über das kürzlich Hannig[1]) ausführlich berichtet hat; die Angaben Hannig's decken sich mit den Resultaten meiner Untersuchungen, die allerdings von einer anderen Fragestellung ausgingen. Legte sich Hannig die Frage vor nach der Bildung der Sporenhäute, bei der ja das Periplasmodium wesentlich beteiligt ist, so veranlaßte mich eine Angabe Bowers, das Verhalten des Tapetums während der Entwicklung der Sporen genauer zu beobachten. Während ein Teil der sporenbildenden Zellen wirklich seinen Zweck erfüllt, bleibt nach Bower (l. c. pag. 500) ein anderer steril; zahlenmäßig festgestellt sagt Bower, daß ungefähr ein Drittel der ursprünglichen Sporenmutterzellen zugrunde geht. Seine Abbildung (Tafel 43, Fig. 21) macht seine Auffassung wahrscheinlich, insofern nämlich diese sterilen Zellen ohne Verbindung mit dem Tapetum zwischen den Sporenmutterzellen liegen. An der Richtigkeit der Bower'schen Zeichnung ist nicht zu zweifeln; außer seiner Erklärung ist aber eine andere möglich: die Verbindung der „sterilen“ Zellen mit dem Tapetum ist in vertikaler Richtung vorhanden, in horizontaler Richtung nicht. Will man nicht annehmen, daß es sich um eine pathologische Erscheinung handelt, so müssen Bilder, wie Bower sie zeichnet, häufiger auftreten. Ich habe bei den untersuchten Sporangien von Equisetum limosum, Schaffneri, palustre von einer Desorganisation eines Teiles der Sporenmutterzellen niemals etwas wahrnehmen können. Was das Zahlenverhältnis 72 : 44 angeht, das Bower für Equisetum limosum anführt, so weist auch Hannig auf die Schwierigkeit hin, die das Zählen der Kerne verursacht. Physiologisch schreibt auch Bower diesen sterilen Zellen die gleiche Aufgabe zu, die dem Tapetum zukommt: these (Cells) serve physiologically as a diffused tapetum, and help to nourish the developing spores.

---

1) Hannig, Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora 1911, Bd. CII, pag. 209.

Im übrigen kann ich die Angaben Hannigs über das Verhalten des Periplasmodiums nur bestätigen. Auffallend ist die starke Vermehrung der Zellkerne des Tapetums nach dem Verschmelzen der einzelnen Zellen. Während man vorher Gelegenheit hat, Kernteilungsfiguren in den Tapetenzellen zu beobachten, ist das nach der Fusion ausgeschlossen, ein Zeichen, daß die Kernvermehrung durch Fragmentation hervorgerufen wird. Auf die Frage, welche physiologische Bedeutung die starke Vermehrung der Zellkerne hat, geht Hannig nicht ein; er betrachtet die Zunahme an Kernen nur als Beweis für die lebende Natur des Protoplasten[1]). Wir müssen doch annehmen, daß die bedeutende Anhäufung von Kernmaterial einen bestimmten Zweck haben wird, und man kann sich die Tatsache vielleicht so erklären, daß vor der Reduktionsteilung in den Sporenmutterzellen den Zellkernen Kernsubstanz zugeführt wird aus den Zellkernen des Periplasmodiums, die ja alle wieder aufgelöst werden (Fig. 18 und 19).

Fig. 18. Längsschnitt durch ein Sporangium von Equisetum limosum. Das Periplasmodium liegt noch um die Sporenmutterzellen herum; seine Zellwände sind schon aufgelöst. Vergr. 350.

Bei Prothallienkulturen habe ich mich nach den Angaben Buchtiens gerichtet[2]); nur habe ich mit Aussaaten auf Torf schlechte Erfahrungen gemacht. Trotz mehrstündigen Kochens und nachträglichen Sterilisierens des Topfes mit dem Torf gingen die Kulturen zum großen Teil bald zugrunde. Dagegen hat sich ein Gemenge von Torf und Humus sehr gut bewährt. Ich brachte in einen Topf, dessen Bodenlöcher mit Zement verschlossen waren, eine Schicht Tonscherben etwa

1) l. c. pag. 218.

2) O. Buchtien, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Equiseten. Dissert. Rostock 1897 u. Biblioth. Botan. 8.

bis zur Hälfte, darüber das Gemenge aus Torf und Humus, bedeckte den Topf mit einer Glastafel. Das Ganze stellte ich auf einen Teller unter eine Glasglocke. Einige Kulturen wurden in Glasdosen angesetzt und zwar einmal auf Watte, dann auf Gips. Beide Substrate erwiesen sich als geeignet insofern, als die Kulturen sehr lange rein blieben. Besonders bei Regenerationsversuchen zeigte sich Watte als gute Unterlage, die Prothallienstückchen wuchsen schnell und kräftig. Bei den Kulturen auf Gips keimten die ausgesäten Sporen auch sehr bald, die jungen Prothallien bildeten reichlich außerordentlich lange Rhizoiden, zeigten ein lebendiges, frisches Grün: allein zu einer Bildung von Geschlechtsorganen ist es bei diesen Kulturen niemals gekommen, obwohl die Aussaaten mit v. d. Crone'scher Nährlösung begossen wurden. Ich habe diese Prothallien dann gewöhnlich später auf andere Unterlagen überpflanzt.

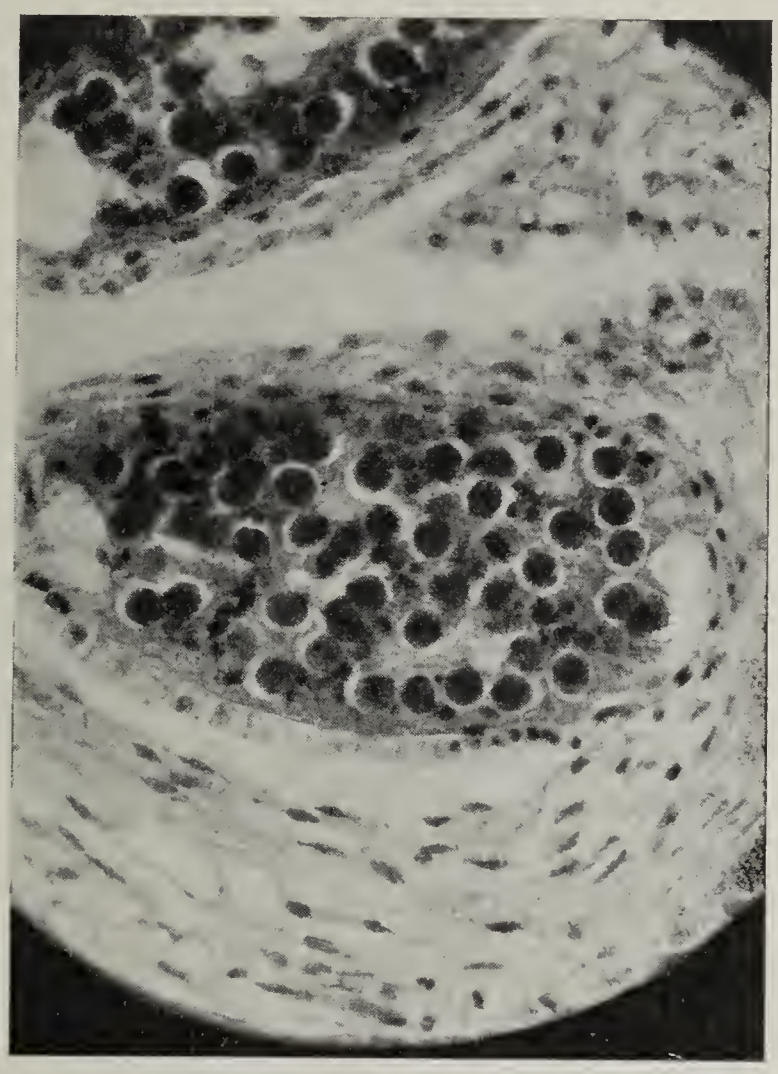

Fig. 19. Längsschnitt durch ein Sporangium von Equisetum palustre. In den Sporenmutterzellen beginnt die Reduktionsteilung. Die zahlreichen Kerne des Periplasmodiums liegen zwischen den Sporenmutterzellen. Vergr. 350.

Ein bemerkenswertes Ergebnis erhielt ich mit Sporenaussaaten in destilliertem Wasser. Die Sporen begannen normal zu keimen, es wurde ein langes Rhizoid gebildet, die Prothallienzelle führte einige wenige Teilungen aus, und auf diesem Stadium blieben die Prothallien stehen. Vermeidet man das Eindringen von Algen, so kann man derartige Wasserkulturen monatelang frisch halten. Ich habe z. B. Sporen von Equisetum silvaticum von April bis November, solche von Equisetum Schaffneri von August bis Februar in Wasser gehalten und sie dann zu weiteren Kulturen verwendet. Bedenkt man, daß die Sporen der Equiseten wegen ihres Chlorophyllgehaltes nur eine kurze Keimfähigkeit besitzen, so ist es von Wichtigkeit, Sporen durch Wasserkulturen für längere Zeit auf einem niedrigen Entwicklungsstadium

halten zu können[1]). Ausgesät habe ich Sporen von Equisetum arvense, limosum, silvaticum, scirpoides, palustre und Schaffneri; die meisten Untersuchungen beziehen sich auf Schaffneri, palustre und arvense.

In der Organographie (pag. 389) wirft Goebel bei Besprechung der Sexualorgane der Archegoniaten die Frage auf, in welcher Weise bei Equisetum die Antheridienwand an dem Öffnen der Antheridien, bzw. auch an dem Austreten der Spermatozoiden beteiligt sei, oder mit anderen Worten: welche Faktoren bedingen einmal das Zerreißen der Kutikula und das Auseinanderweichen der Deckelzellen, dann wie ist es möglich, daß alle Spermatozoidenmutterzellen das Antheridium verlassen können, wenn man bedenkt, wie groß die Zahl der Mutterzellen ist und wie weit mitunter das Antheridium in das Prothallium hineinragt? Goebel verweist a. a. O. auf den Vorgang bei den Bryophyten. Es mag deshalb am Platze sein, kurz zu erwähnen, was Goebel über den Öffnungsmechanismus der Bryophytenantheridien sagt[2]): „Die Untersuchung der Bryophyten wurde in den letzten Jahrzehnten meist von einseitig entwicklungsgeschichtlichem Standpunkte aus betrieben, während die fertigen Organe, deren Aufbau doch gewissermaßen das Ziel der Entwicklung ist, wenig Beachtung fanden.

Dies gilt auch für die Antheridien der Leber- und Laubmoose. So zahlreich die Angaben über Zellteilungsfolgen bei der Entwicklung der Antheridien sind, so dürftig sind sie darüber, wie das fertige Antheridium die Aufgabe, die Spermatozoiden zu entlassen, löst; das was schon Hedwig im vorigen Jahrhundert darüber mitgeteilt hatte, blieb unbeachtet. Namentlich handelt es sich um die Rolle, die die Wandung der Antheridien spielt. In der neueren Literatur gilt diese als eine rein passive, sie soll bei der Reife durch den Druck des schleimigen, quellenden Inhaltes gesprengt werden. Dem gegenüber soll nachgewiesen werden, daß die Antheridienwandung bei allen untersuchten Muscineen besondere Öffnungseinrichtungen besitzt, also aktiv an dem Aufspringen der Antheridien beteiligt ist und nicht nur eine schützende Hülle für den Antheridieninhalt darstellt.

Die Antheridienwand ist sowohl bei den Lebermoosen wie den Laubmoosen beim Öffnen der Antheridien aktiv beteiligt. Es geschieht

---

1) Vgl. hierzu Tomaschek, Zur Entwicklungsgeschichte (Palingenesie) von Equisetum. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch., Wien 1872, pag. 188/189. — Duval-Jouve, L'Histoire naturelle des Equisetum de France 1863, pag. 162. — Milde, Flora 1852, pag. 497.

1) Goebel, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 1897, Supl. I, pag. 65.

dies durch Ablagerung stark quellbarer Substanzen (Schleim) in den Zellen, deren Volumvergrößerung durch Wasseraufnahme das Öffnen der Antheridien bedingt. Bei den Laubmoosen findet den Lebermoosen gegenüber insofern eine höhere Ausbildung statt, als eine bestimmt lokalisierte Öffnungskappe sich findet, deren Rolle an die des Annulus der Sporenkapseln erinnert."

Die ältere einschlägige Literatur äußert sich nur knapp über den Vorgang des Öffnens bei den Antheridien der Equiseten. Thuret hat ein Prothallium von Equisetum limosum abgebildet und die charakteristische Anordnung der Antheridienwandzellen nach dem Öffnen des Antheridiums als „Krönchen" bezeichnet. Bei genauerer Betrachtung der Figur (Ann. des Sciences Naturelles, Tome XVI, Planche 15) ist folgendes bemerkenswert: Die eingezeichneten Antheridien sind verschieden alt, was sich an ihrer äußeren Gestalt deutlich erkennen läßt; die jüngsten Stadien kennzeichnen sich durch ihre kugelige Form, späterhin werden die Antheridien oval. Kurz vor der Reife erfahren vor allem die den Deckelzellen, dem späteren Krönchen, zunächst liegenden Wandzellen eine besonders starke Streckung. Ist das Zerreißen der Kutikula eingetreten, so findet bei ihnen eine Krümmung der Zellwände nach dem Inneren des Antheridiums zu statt. Die Krönchenzellen selbst verkürzen ihre Außenwand durch Krümmen, wodurch sie sich auf den benachbarten Zellen wie auf einem Gelenkkopf drehen. Diese Beobachtung kann man bei Antheridien an Prothallien von Equisetum limosum leicht machen. Bei den Antheridien anderer Arten ist die Ausbildung des Krönchens keine so charakteristische. Ohne Zweifel geht eine Formveränderung der Antheridienwandzellen vor sich, und es ist deshalb der Gedanke Goebels durchaus zutreffend, wenn er meint, daß die Antheridienzellen aktiv an dem Öffnen beteiligt sind, d. h., daß das Austreten der Spermatozoiden nicht allein auf dem Quellen des Inhaltes des Antheridiums beruht. Da nicht nur die Deckelzellen, sondern auch die benachbarten Wandzellen an dem Öffnen sich beteiligen, kann man den Ausdruck „Öffnungskappe", den Goebel für die Antheridien der Lebermoose und Sphagnum (Organographie, pag. 238) anführt, nicht auf die Antheridien der Equiseten-Prothallien übertragen. In dieser Hinsicht stimmt aber auch die Zeichnung Duval Jouve's mit der Natur nicht vollständig überein. Taf. IX, Fig. 24 zeigt bei *a* ein männliches Prothallium, bei dessen Antheridien eine Zellage so gezeichnet ist, als ob sie in Form eines Annulus um das Antheridium herumgehe.

Thuret[1]) beschränkt sich über das Öffnen auf die Worte: Leur mode de déhiscence est assez remarquable. Les cellules terminales des lobes où elles sont renfermées, s'écartent à leur sommet pour livrer passage aux anthérozoides contenus dans la cavité; ces cellules restent réunies à la base et forment ainsi une sorte de couronne quelquefois très régulière.

Buchtien[2]), der die Entwicklungsgeschichte des Antheridiums eingehend beschreibt, geht auf den Öffnungsvorgang nur kurz ein: „Die einzelnen Spermatozoidenmutterzellen verquellen ihre Membranen, sie isolieren sich mehr und mehr und nehmen sphärische Gestalt an. Infolge dieser Größenzunahme dieser Mutterzellen wird von ihnen ein bedeutender Druck auf die umgebenden Wände des Antheridiums ausgeübt und besonders auf die Deckelzellen, die dort, wo sie an der zuerst aufgetretenen Wand aneinanderstoßen, zusammengedrückt werden, so daß sie nur noch mit einer dünnen Wand zusammenhängen. Kommt jetzt das Organ mit Wasser in Berührung, so verquillt die Membran der Spermatozoidenmutterzellen noch stärker, infolgedessen die einzelnen Zellchen sich noch weiter voneinander zu entfernen streben. Die an der mittleren Zellwand kaum noch zusammenhängenden Deckelzellen sind einem solchen Druck nicht mehr gewachsen, sie weichen voneinander, wobei sie sich ganz zurückschlagen, und lassen die Spermatozoiden austreten."

Hier ist es also vorwiegend das Verquellen der Wände der Spermatozoidenmutterzellen, das das Öffnen bewirkt, die Antheridienwandzellen treten nur insofern in Funktion, als sie „sich wieder zusammen zu ziehen suchen, wodurch sie das Austreten der Spermatozoiden begünstigen[3])." Von einer aktiven Betätigung der Wandzellen ist nichts erwähnt. Daß bei der Reife oder besser gesagt, während des Reifungsprozesses die Wandzellen des Antheridiums Veränderungen erfahren, ist so auffällig, daß diese den Beobachtern nicht entgehen konnten. Die Zellen verlieren mehr oder weniger ihren Chlorophyllgehalt, und es liegt die Frage nahe, was aus dem Inhalt wird. Die Deckelzellen wie die benachbarten Wandzellen lassen ihren Inhalt verschleimen. Diese Verschleimung scheint bei den Deckelzellen zu beginnen und dann auf die Wandzellen überzugreifen. Man sieht, wie die Chlorophyll-

---

1) Thuret, Les anthéridies des Cryptogames. Ann. des Sciences Naturelles, Sér. III, Tome XVI, pag. 15.

2) O. Buchtien, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Equisetum. Biblioth. Botan. 8.

3) l. c. pag. 34/35.

körner sich von der Wand entfernen und dicht um den Zellkern legen. In einem weiter vorgeschrittenen Stadium sind sie ganz verschwunden, die Zellen sind mit einer stark lichtbrechenden, hyalinen Masse angefüllt. Daß es sich um Verschleimung handelt, kann man feststellen, wenn man eine Reaktion auf Schleim macht Ich benutzte Rutheniumrot nach Angaben von Strasburger[1]) und Methylenblau nach einer Angabe in Meyer's Praktikum[2]); bei Benutzung von Rutheniumrot trat sofort eine äußerst intensive Rotfärbung der Deckelzellen und der benachbarten Wandzellen ein.

Es war nun die Frage, ob der Schleim in bestimmter Weise abgelagert wird; denn nur dann ließ sich auf eine bestimmte, ihm zukommende Funktion schließen. Bei Versuchen, diese Frage zu beantworten, benutzte ich die Schleimfärbung nach Meyer, die deshalb sich besser bewährte, weil durch Methylenblau eine Färbung der Zellmembranen verhältnismäßig später eintrat, als eine Rotfärbung durch Rutheniumrot. Die Untersuchung ließ mich auf einem optischen Längsschnitt deutlich drei Schichten erkennen: die Kutikula, die Zellwand und eine intensiv blau gefärbte Schicht (Fig. 20).

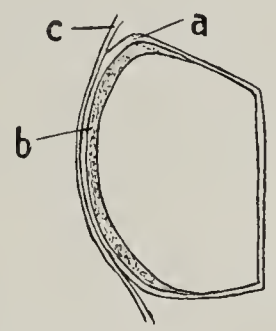

Fig. 20. Deckelzelle eines noch ungeöffneten Antheridiums von Equisetum palustre. *a* Zellwand, *b* Schleimschicht, *c* Kutikula. Sehr stark vergrößert.

Ist an dem Vorhandensein der Schleimschicht nicht zu zweifeln, so muß man annehmen, daß ihr auch eine bestimmte Funktion zukommt. Diese wird uns klar, sobald wir die Öffnung des Antheridiums weiter verfolgen. Man kann durch Behandlung eines Antheridiums mit Kalilauge[3]) das Öffnen herbeiführen. Sobald die Kalilauge anfängt einzuwirken, was an der Farbenveränderung deutlich zu erkennen ist, beginnt der Inhalt des Antheridiums sich nach allen Seiten auszudehnen. Gleichzeitig strecken sich die Wand- und Deckelzellen. Wie stark die Ausdehnung des Antheridiuminhaltes ist, habe ich durch Messungen festzustellen versucht. So betrug z. B. der Durchmesser eines Antheridiums vor der Einwirkung der Kalilauge 93 μ, nach der Einwirkung 102 μ, so daß die Zunahme des Durchmessers ein Zehntel seiner Länge ausmachte. Dem Volumen nach würde, wenn man das Antheridium als Kugel auffaßt, die Zunahme 0,32 des ursprünglichen Volumens be-

1) Strasburger, Botanisches Praktikum, 4. Aufl., pag. 148.

2) Arthur Meyer, Erstes mikroskopisches Praktikum 1907, pag. 40.

3) Zielinski, Über das Öffnen von Moosarchegonien. Flora 1910, Bd. C, pag. 3.

tragen. In anderen Fällen war die Ausdehnung noch merklich größer, stellenweise fast die Hälfte der ursprünglichen Menge. Wie wir sehen, ist die Ausdehnung eine große, und wir werden verstehen, daß auf die Deckel- und Wandzellen ein großer Druck ausgeübt wird. Diesem Druck geben die Zellen insofern nach, als sie sich strecken, die Längswände werden länger, die Querwände verkürzt (Fig. 21).

Zu diesem Druck addiert sich noch der Druck, der im Inneren der Deckelzellen selbst hervorgerufen wird durch die Quellung des abgelagerten Schleims. Daß es sich in den Deckelzellen um Spannungsverhältnisse handelt, geht aus der Formveränderung der Zellen nach dem Öffnen des Antheridiums deutlich hervor. Es wäre eine Ver-

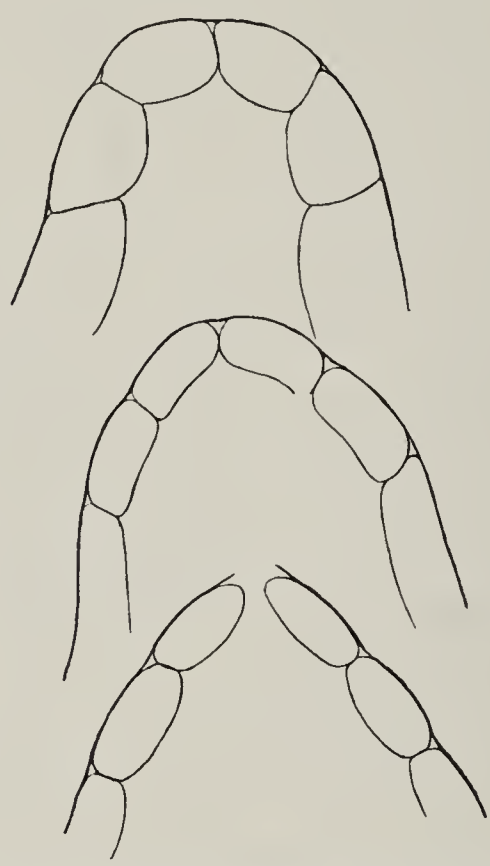

Fig. 21. Formveränderung der Antheridien. Deckel- und Wandzellen während des Öffnens.

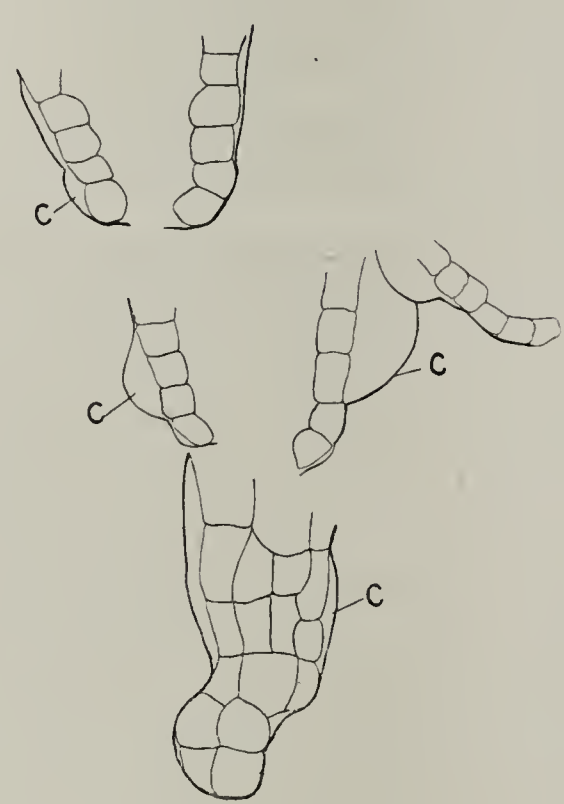

Fig. 22. Antheridien, an denen sich die Kutikula (*c*) zum Teil sehr stark abgehoben hat.

tauschung der Konkav- und Konvexseiten nicht erklärlich, wenn nicht auf die Wände der Zellen von innen eine Spannung ausgeübt würde. Außerdem haben sich die Antiklinen bedeutend abgerundet; die Verbindungsstelle zwischen den Deckelzellen ist kürzer geworden, so daß man deutlich die Öffnungsstelle erkennen kann. Noch aber hält die Kutikula das Antheridium geschlossen.

Daß die Kutikula das ganze Prothallium überzieht, davon kann man sich durch Färbung derselben leicht überzeugen. Ich benutzte, um die Kutikula deutlich sichtbar zu machen, Sudan III und eine frisch bereitete alkoholische Chlorophyllösung nach Angaben in Stras-

burger's Praktikum[1]). Die Kutikula setzt dem Öffnen des Antheridiums einen großen Widerstand entgegen. Nicht selten konnte ich beobachten, daß die Deckelzellen schon voneinander getrennt waren, ohne daß die Kutikula zerrissen wäre, ja die Spermatozoidenmutterzellen hatten schon begonnen das Antheridium zu verlassen und lagerten sich zwischen Deckelzellen und Kutikula. Erst bei noch fortschreitender Quellung wurde die Kutikula gesprengt. Mehrere Male konnte ich beobachten, wie sich die Kutikula rings um das Antheridium ablöste. Ich erhielt Bilder, wie sie in Fig. 22 dargestellt sind. Nachdem Kalilauge und Wasser zum Präparat zugefügt waren, bog sich die Kutikula sehr stark; bei weiterem Zusatz von Wasser wurde sie faltig und legte sich wieder an; erst nach Absaugen des Wassers spannte sie sich wieder, gleichzeitig wurde das unterbrochene Austreten der Spermatozoidenmutterzellen wieder aufgenommen. Bei diesen beobachteten Antheridien trat sehr deutlich eine Verkürzung nach dem Öffnen ein.

Daß man nach dem Öffnen des Antheridiums die zerrissene Kutikula an den Deckelzellen erkennen kann, erwähnt auch schon Thuret, er sagt l. c. pag. 32: „Avec un grossissement suffisant, on aperçoit nettement alors, entre les dents de cette couronne les débris de la cuticule qui recouvrait les lobes et qui s'est déchirée au moment de la déhiscence de l'anthéride".

Das Zersprengen der Kutikula, das hauptsächlich durch das Quellen des Antheridiuminhaltes hervorgerufen wird, wird gefördert durch Quellen des Schleimes, der sich in den Deckelzellen auf der Außen-, d. h. Konvexseite, abgelagert hat. Allein ich glaube, daß die Haupttätigkeit dieser Zellen erst nach dem Öffnen selbst beginnt, wenn es sich darum handelt, die Spermatozoidenmutterzellen aus dem Antheridium herauszubringen. Ein Teil wird natürlich sofort mit Gewalt nach außen gepreßt, da das Antheridium schon unter einem gewissen Druck steht. Doch nach einiger Zeit wird dieser Überdruck ausgeglichen sein, wenn ja auch nach Buchtien's Meinung durch Fortschreiten des Quellens der bis dahin noch nicht ganz isolierten Mutterzellen neuer Druck erzeugt wird. Daß Spermatozoiden infolge einer Eigenbewegung, d. h. indem sie schon im Inneren des Antheridiums die Wand der Mutterzelle gesprengt, das Antheridium verlassen hätten, habe ich in keinem Falle beobachten können. Durch das Quellen des Schleimes in den Deckelzellen tritt eine Volumzunahme

1) l. c. pag. 274.

dieser Deckelzellen ein — die nächstliegenden Wandzellen verhalten sich sehr ähnlich — es wird eine Streckung bzw. Verlängerung der Konvexseite hervorgerufen, die so stark wird, daß die Konvexbiegung der Außenwand in eine konkave übergeht, die konkave Innenwand aber konvex wird. Es kommt dadurch die Form zustande, die Thuret zur Bezeichnung „Krönchen" veranlaßte, wenn man die Gesamtheit der Deckelzellen eines Antheridiums ins Auge faßt. Goebel vergleicht die Form mit der einer Wurst[1]).

Man vergleiche hierzu auch die Fig. 6 auf Taf. 11 in Thuret's genannter Abhandlung. Sie stellt ein geöffnetes Antheridium von Fossombronia pusilla dar. Da die Zellen bei den Lebermoosantheridien sich vielfach loslösen, sieht man zahlreiche abgelöste Zellen, die die charakteristische wurstförmige Gestalt haben. Der Chlorophyllinhalt hat sich auf der Konvexseite abgelagert, die Konkavseite ist hell. Wir sehen auch hier, wie die frühere Konvexseite durch Quellung eines abgelagerten Schleims konkav geworden ist.

Fig. 23. Antheridium von Equisetum palustre. Die Deckelzellen sind auseinander gewichen, die Spermatozoidenmutterzellen beginnen auszutreten. Seitlich ist durch Verletzung eine Öffnung entstanden, durch welche einige Spermatozoidenmutterzellen ausgetreten sind. Die Kutikula ist fast ganz abgehoben.

Durch diese eigenartige Auswärtskrümmung der Deckelzellen, die eine Einwärtskrümmung der zunächst liegenden Wandzellen im Gefolge hat, wird auf die übrigen Wandzellen ein Druck ausgeübt, der sich dem Inhalt des Antheridiums mitteilt und so das Austreten der Spermatozoidenmutterzellen mit bedingt.

Aus Thuret's Abbildung geht eine solche Beteiligung der Wandzellen deutlich hervor und wurde auch von mir beobachtet. Das Aussehen eines geöffneten Antheridiums hat sich im Gegensatze zu einem geschlossenen sehr geändert.

Wenn nun eine solche aktive Beteiligung der Deckel- bzw. Wandzellen wirklich stattfindet, so müßte der beschriebene Vorgang auch eintreten, selbst wenn den Spermatozoiden-Mutterzellen eine andere Austrittsstelle gewährt würde. Um diese Frage zu beantworten, wurden Antheridien an der Basis abgeschnitten; es traten an der Schnittfläche Spermatozoiden-Mutterzellen aus, doch im Verhältnis zur Gesamtzahl nur wenige. Vielmehr öffnete sich das Antheridium ganz normal und

1) Vgl. Organographie, Fig. 135, 5.

entließ die Spermatozoiden-Mutterzellen so, als ob eine Verletzung nicht eingetreten wäre (Fig. 23).

Auf Grund einer Mitteilung Sadebeck's an Goebel, er habe bei Prothallien von Equisetum palustre knöllchenähnliche Gebilde auftreten sehen, wurde versucht, die Prothallien zu einer derartigen Knöllchenbildung zu veranlassen. Dabei mußte der Gedanke, die Knöllchen als eine Anpassungserscheinung aufzufassen, maßgebend sein. Die Prothallien sind Zellkörper, die eine Differenzierung nicht erkennen lassen; zu einer solchen kommt es nur bei den weiblichen, insofern als hier ein Meristem gebildet wird, das die Archegonien trägt; daß das Meristem als Nahrungsspeicher für den Embryo aufzufassen ist, erklärt sich von selbst. Wenn nun an Prothallien Knöllchen auftreten, so können es ebenfalls nur Reservestoffbehälter sein, die entweder dem Embryo reichlichere Nahrung zuführen oder die das Prothallium über Zeiten ungünstiger äußerer Bedingungen hinweghelfen sollen. Im ersteren Fall würden wir Knöllchen nur an weiblichen Prothallien antreffen können; im letzteren müßten sie sich durch Kultur bilden lassen. Letzteres war tatsächlich der Fall. Kulturen von Equisetum palustre, auf Sand ausgesät, wurden längere Zeit an einem hellen, kühlen Ort aufgestellt; daß Licht erforderlich ist, geht aus der Betrachtung hervor, daß die Knöllchen Stärke als Reservestoff aufspeichern werden, daß sie diese aber nur bei Licht bilden können. Gegossen wurde diese Kultur nur spärlich. Nach 4—5 Wochen zeigten sich an den Prothallien kugelförmige Gebilde, die dicht mit Stärke angefüllt waren, im übrigen hatten die Prothallien, die frisch grün aussahen, das Wachstum eingestellt. Die Knöllchen enthielten in ihren äußeren Zellen Chlorophyll.

Wurde nun die Kultur wiederum gegossen und in normale Temperatur gebracht, so setzte alsbald ein lebhaftes Wachstum ein. Selbst wenn das eigentliche Prothallium schon abgestorben war und eine braune Färbung angenommen hatte, zeigte das Knöllchen lebhaft grüne Farbe. Durch das Absterben des Prothalliums aber kam das Knöllchen mit dem Substrat in nähere Berührung, es schickte zahlreiche Rhizoide in den Boden und begann ein lebhaftes Wachstum. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir es hier mit einer Anpassung zu tun haben, die das Prothallium befähigt, Zeiten ungünstiger äußerer Bedingungen zu überdauern. — Die Knöllchenbildung war zahlreicher bei einer Kultur auf Sand als einer solchen auf Humus und Torfmull, weil der letztere Untergrund viel länger Wasser zu halten vermochte als der Sand. Außer an Prothallien von Equisetum palustre fand ich Knöllchen

auch an Prothallien von Equisetum Schaffneri sowohl an männlichen als auch an weiblichen (Fig. 24, 25, 26, 27).

Heilbronn[1]) fand an Prothallien von Cystopteris fragilis f. poly-

Fig. 24. Equiset. Schaffneri. Prothallium mit Knöllchen; gewachsen auf Torfmull, einige Zeit trocken kultiviert. Vergr. 24.

Fig. 25. Equisetum Schaffneri. Knöllchen am Prothallium.

apogama Höcker, die aus rudimentären Antheridien und Archegonien hervorgegangen und imstande waren, Farnblätter hervorzubringen. Eine ähnliche Erscheinung habe ich bei den Prothallien von Equisetum nicht beobachten können. Die Anlagen der Knöllchen zeigten keinerlei Andeutung, daß dieselben aus Antheridien oder Archegonien hervorgegangen seien.

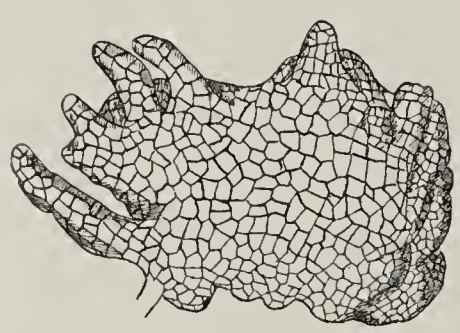

Fig. 26. Equisetum palustre. Knöllchen am Prothallium.

Fig. 27.

Fig. 27. Equisetum Schaffneri. Knöllchenbildung mit Antheridienanlagen (*a*). Vergr. 80.

Auf das Auftreten von Knöllchen kann man eine Bemerkung Tomaschek's deuten, wenn er in seiner Arbeit[2]) schreibt: „Die Geschlechtsgeneration erzeugt oft Adventivsprosse, die durch Absterben des älteren Teiles des stammähnlichen Thallus selbständig werden". Im übrigen möchte

1) Heilbronn, Apogamie, Bastardirung und Erblichkeitsverhältnisse einiger Farne. Flora 1910, Bd. CI, pag. 2 ff.

2) l. c. p. 181.

ich mich dem Urteil Buchtien's über den Wert der Tomaschekschen Arbeit anschließen.

Es bedarf kaum einer Erwähnung, daß Knöllchen, die vom Prothallium abgelöst kultiviert wurden, neue Lappen bildeten. Ein Versuch, zu entscheiden, ob Knöllchen von weiblichen Prothallien ausschließlich weiblich bleiben, konnte leider wegen Mangels an notwendigem Material nicht ausgeführt werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß in diesem Fall doch zunächst männliche Lappen gebildet werden.

Fig. 28. Equisetum palustre. Ein aus einem Knöllchen hervorgegangener neuer Teil des Prothalliums. Vergr. 20.

Fig. 29. Equisetum palustre. Ein auswachsendes Knöllchen. Durch den Wechsel der Belichtung ist ein Wechsel in der Dorsiventralität eingetreten. Die Pfeile geben die Richtung des einfallenden Lichtes an.

Bleibt das Knöllchen am Prothallium und bringt man dieses in bessere Wachstumsbedingungen, so treibt das Knöllchen, wie schon gesagt, aus; der neugebildete Teil, der recht kräftig sein kann, wie Fig. 28 zeigt, ist wie das Prothallium natürlich dorsiventral gebaut; auf der einen belichteten Seite entwickeln sich Lappen, auf der anderen abgewandten Rhizoiden. Nun machte ich den Versuch und belichtete das Prothallium während des Austreibens des Knöllchens von der anderen Seite; der Erfolg war, wie zu erwarten, der, daß die Neubildung entgegengesetzt dorsiventral war wie das ursprüngliche Prothallium, ohne daß eine Drehung des Prothalliums stattgefunden hatte (Fig. 29).

Die Frage, ob die Dorsiventralität der Equiseten-Prothallien ebenso jederzeit umkehrbar ist, wie dies bei den Farnprothallien möglich

ist[1]), kann ich endgültig noch nicht beantworten; bei einem Versuch, Prothallien von Equisetum Schaffneri auf dem Klinostaten wachsen zu lassen, so daß eine allseitige Belichtung in vertikaler Richtung eintreten mußte, zeigten sich Prothallien von der Form, wie Fig. 30 darstellt; hier ist die Feuchtigkeit des Bodens (feuchter Lehm) in ihrem Einfluß stärker gewesen als das Licht. Das Prothallium wuchs kräftig weiter, ohne aber seinen dorsiventralen Bau aufgegeben zu haben. Die Stärke des Einflusses der Feuchtigkeit kann man aus dem starken Winkel erkennen, unter dem das Prothallium seine Wachstumsrichtung

Fig. 30. Prothallium von Equisetum Schaffneri. Auf dem Klinostaten allseitig belichtet. Trotzdem ist der dorsiventrale Bau beibehalten, hervorgerufen durch die Feuchtigkeit der Unterlage.

Fig. 31. Prothallium von Equisetum Schaffneri. Auf dem Klinostaten allseitig belichtet. Rhizoiden haben sich rings um das Prothallium gebildet.

geändert hat. Bei anderen Prothallien schien es, als ob der dorsiventrale Bau in einen radiären übergehen wollte; wenigstens bildeten sich am oberen Ende des aufrecht wachsenden Prothalliums neue Lappen ringsum, eine Vertiefung zwischen sich einschließend; auch waren Rhizoiden fast rings um das Prothallium aufgetreten (Fig. 31). Endgültig entschieden werden aber kann die Frage erst, wenn es gelingt, durch Belichtung der unteren Seite von unten diese morphologisch in eine Oberseite umzuwandeln. Das Resultat diesbezüglicher Versuche soll später mitgeteilt werden.

---

1) Goebel, Organographie, pag. 196.

Die Frage nach der Regenerationsfähigkeit der Equiseten setzt eine präzise Fassung des Wortes Regeneration voraus. Will man die Regeneration im strengen Sinne als Neubildung aufgefaßt wissen, so ist bei den Equiseten die Fähigkeit zu regenerieren sehr gering. Faßt man den Begriff im Sinne Goebel's weiter, so ergibt sich eine ausgedehnte Fähigkeit, verlorene Teile zu ersetzen, Anlagen, die für gewöhnlich nicht austreiben, zum Austreiben zu bringen. Mit den Versuchen in dieser Richtung wollen wir uns jetzt beschäftigen.

Es soll begonnen werden mit der Erörterung einer Frage, die von entwicklungsgeschichtlicher Bedeutung ist. Die Ordnung Equisetum, die sich uns heute in etwa 24 Arten darbietet, ist im Perm und im Karbon außerordentlich verbreitet gewesen. Ihr nahe verwandt sind, wie schon erwähnt, die Kalamiten. In dem Verlauf der geologischen Erdperioden sind die Equiseten immer mehr zurückgetreten, sind immer mehr reduziert worden. So aufgefaßt müssen wir die Form der noch lebenden als die höchst entwickelte annehmen, die den Vorfahren am nächsten kommt; es ist dies eine tropische Form, Equisetum giganteum, eine Form, die eine Höhe von 12 m (?) erreicht, deren Seitensprosse, zahlreich in Wirteln angeordnet, wie der Hauptsproß an ihren Enden je eine Sporangienähre tragen; eine Scheidung der Hauptachsen in fertile und vegetative hat noch nicht stattgefunden. Ähnliche Verhältnisse treffen wir an bei Equisetum Schaffneri und den Varietäten einheimischer Equiseten, die wir als polystachiae zu bezeichnen pflegen. Solche Varietäten sind nicht selten bei Equisetum palustre, ich fand sie häufig am Pilsensee; seltener schon bei Equisetum limosum, bei der ich sie selbst nicht gefunden habe, die mir aber bekannt sind aus einem Sammlungsexemplar vom Chiemsee.

Es ist vielleicht richtig, in relativ junger Zeit eine Spaltung der Equiseten in zwei Stämme anzunehmen, deren einem die Homophyadica, deren anderem die Heterophyadica angehören: beide haben sich rückgebildet, sind von größeren Formen auf kleinere gekommen. Daß die Grenze beider Stämme nicht scharf durchgeführt ist, zeigen die Formen, wie sie sich uns in Equisetum silvaticum und Equisetum pratense darbieten, Formen, die man als Metabola den Ametabola gegenüberstellt. Auf die Tatsache, daß die Homophyadica die ursprünglichere Form darstellen gegenüber den Heterophydica, hat Goebel[1]) hingewiesen, indem er zeigte, daß Fruchtsprosse von

1) Goebel, Über die Fruchtsprosse der Equiseten. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1886.

Equisetum arvense sich in sterile umwandeln lassen, d. h., daß man die gelbbraunen unverzweigten Fruchtsprosse dieser Art ergrünen und sich verzweigen lassen kann. Goebel brachte solche Sprosse, die in einer Sporangienähre endigten, in Wasser und kultivierte sie. Ich habe diese Versuche mit Equisetum arvense und Equisetum Telmateja wiederholt und bei beiden Arten eine Möglichkeit des Ergrünens feststellen können. Zuerst wurden die Blattscheiden, später auch die Internodien grün. Während bei Equisetum arvense eine Verzweigung vorwiegend in den unteren Internodien auftrat, zeigte Equisetum Telmateja eine reiche Entwicklung von Seitensprossen auch in den oberen Internodien (Fig. 32). Gelegentlich habe ich bei Equisetum Telmateja eine derartige Verzweigung auch in der Natur beobachten können; diese Form wuchs im Schatten von Sträuchern am Ufer eines Zuflusses des Pilsensees, der Standort war also äußerst feucht und kam einer Kultur, wie ich sie in Wasser ausführte, sehr nahe. Wir haben es dann mit der Form zu tun, die Milde[1]) als Equisetum Telmateja frondescens A. Braun abgebildet hat. Bei Equisetum arvense beschränkt sich die eingetretene Verzweigung vorwiegend auf die unteren Internodien. Von Equisetum arvense habe ich ergrünte und verzweigte Fruchtsprosse in der Natur nicht gefunden. Diese Form gleicht der als Equisetum arvense f. riparia von Milde bezeichneten.

Fig. 32. Equisetum Telmateja. Fertiler Sproß, der in Wasserkultur nachträglich ergrünte und Seitensprosse trieb.

1) Milde, Monographia Equisetorum. Nova Acta Leop. Carol., Bd. XXXII, 2, Taf. 5, Fig. 29.

Eigentliche Regenerationen konnten nur durch Stecklingsversuche einerseits und durch Entfernen von Sproßanlagen an der normalen Pflanze andererseits hervorgerufen werden. Eine Bemerkung Janczewski's[1]) gab Anlaß, der Frage nach dem Ersatz des verlorengegangenen Gipfels näher zu treten. Janczewski tritt der Meinung Hofmeister's, die Scheitelzelle könne sich bei den Equiseten niemals teilen, entgegen; er hat von Equisetum arvense Sprosse in nicht geringer Zahl gefunden, bei denen eine Bifurkation eingetreten war. Ich habe, obgleich ich gerade bei Equisetum arvense nach einem Fall einer Bifurkation mit Fleiß gesucht habe, niemals eine solche gefunden.

Die Art der Entwicklung der Scheitelzelle, das Auftreten der Antiklinen, wie es ein Schnitt durch den Vegetationspunkt zeigt, macht eine Längsteilung derselben unwahrscheinlich. Ich glaube, daß es sich in den Fällen, die Janczewski erwähnt, trotz ihrer großen Zahl (24) um Exemplare handelt, bei denen der Gipfel auf irgend eine Weise verletzt worden war.

Ich habe versucht, an Sprossen von Equisetum arvense, limosum, Schaffneri, ramossissimum eine Gabelung künstlich herbeizuführen. Bei jungen, eben austreibenden Sprossen wurde der Gipfel durch einen Längsschnitt sorgfältig halbiert, die beiden Hälften durch ein Deckglas voneinander getrennt. Wenn auch zugegeben werden soll, daß es äußerst schwer ist, die Scheitelzelle wirklich zu halbieren, so hätte es in dem einen oder anderen Versuch doch eintreten sollen. Keiner aber führte zu einem Resultat, ebensowenig wie Versuche, bei denen eine Verletzung des Sproßgipfels durch einen Nadelstich hervorzubringen versucht wurde. Was erreicht wurde, war, daß die Sproßanlagen der Internodien, die dicht unter dem Sproßgipfel lagen, viel früher austrieben als es normal in der Zeitfolge eingetreten wäre, da die Seitensprosse, dem Wachstum des Sprosses entsprechend, sich akropetal entwickeln. Der Sproßgipfel starb ab, die Seitensprosse des zunächstliegenden Internodiums entwickelten sich, dazu veranlaßt durch die reichliche Zufuhr von Nähr- und Baustoffen, die eigentlich dem Gipfel zugekommen wären.

Dabei zeigte sich nun, daß die Seitensprosse ihre eigentliche Wachstumsrichtung änderten und die einschlugen, die ich erreichte, wenn ich den Gipfel ganz entfernt hatte. Besonders schön trat dies bei Equisetum limosum auf. Nicht ein, sondern gleich mehrere Seiten-

1) Janczewski, Recherches sur le développement des bourgeons dans les Prêles. Mémoires de la Soc. Nat. des Sciences Nat. de Cherbourg 1876, pag. 78.

sprosse wuchsen negativ geotropisch und übernahmen die Rolle des eigentlichen Sproßgipfels auch insofern, als bei ihnen eine reichliche Verzweigung eintrat, welche sonst bei den Seitensprossen von Equisetum limosum nicht so häufig ist (Fig. 33). Die Entwicklung solcher negativ geotropischer Seitensprosse blieb bei limosum nicht auf die dem Sproßgipfel zunächst liegenden Internodien beschränkt, sondern erstreckte sich auf eine Anzahl von Internodien. In der beigefügten Fig. 33 sieht man sechs den verschiedenen Internodien angehörende Seitensprosse derartig entwickelt, von denen drei dem der Schnittfläche zunächst gelegenen Internodium, die anderen verschiedenen tiefer gelegenen angehören. In diesem Falle kann von einer Polarität nur in beschränktem Maße die Rede sein.

Eine Polarität trat in anderen Versuchen, die sich mit der Frage nach dem Gipfelersatz beschäftigen, deutlich auf. Einmal versuchte ich im Anschluß an die Frage nach der Bevorzugung der Konvexseite bei Equisetum arvense, einen gebogenen Sproß im Dunkeln wachsen zu lassen, nachdem ich den Gipfel entfernt hatte (Fig. 34). Es zeigte sich, daß hier überhaupt nur ein Seitensproß gebildet wurde am ersten Knoten unter der Schnittfläche. Ein ähnliches Resultat erhielt ich bei Equisetum Schaffneri (Fig. 35), wenn ich einen Sproß, nachdem er dekapitiert war, im Dunkeln aufrecht wachsen ließ, hier allerdings mit dem Unterschied, daß mehrere Seitensprosse austrieben. Diese waren bedeutend kräftiger als normale.

Fig. 33. Equisetum limosum. Der Sproßgipfel wurde entfernt. *v* Verletzungsstelle.

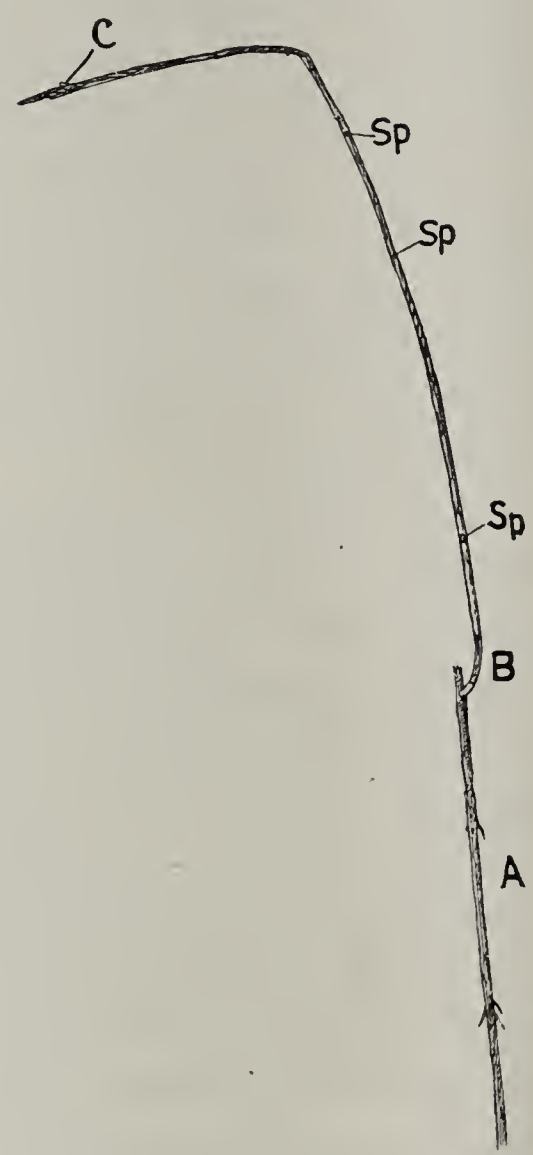

Fig. 34. Equisetum arvense. Im Dunkeln gewachsener Sproß. Die Sproßspitze wurde entfernt; Seitensproß *B* erster Ordnung entstand polar als einziger. Da auch seine Spitze verletzt wurde, entstand Sproß *C* zweiter Ordnung. Die Sproßanlagen (*Sp*) waren deutlich sichtbar.

Ein schönes Beispiel liefert auch Equisetum hiemale (Fig. 36); im allgemeinen zeigt hiemale keine Verzweigung. Schnitt ich den Sproßgipfel ab, so trieb an dem der Schnittfläche zunächst liegenden Internodium ein Seitensproß aus. Nach einiger Zeit knickte ich den Sproß einige Internodien tiefer und brachte dadurch einen Seitensproß unter der Knickungsstelle zum Austreiben (Fig. 36*a* bei *X*). Es war offenbar durch das Knicken eine Hemmung in der Stoffzufuhr eingetreten, die veranlaßte, daß die Nährstoffe einer Seitensproßanlage zugute kamen. Auch kann man bei Equisetum hiemale häufig beobachten, daß, nachdem die Sporangienähre die Sporen

Fig. 35. Equisetum Schaffneri. Im Dunkeln gewachsener Sproß, dessen Gipfel entfernt wurde. Polar sind mehrere kräftige Seitensprosse entstanden.

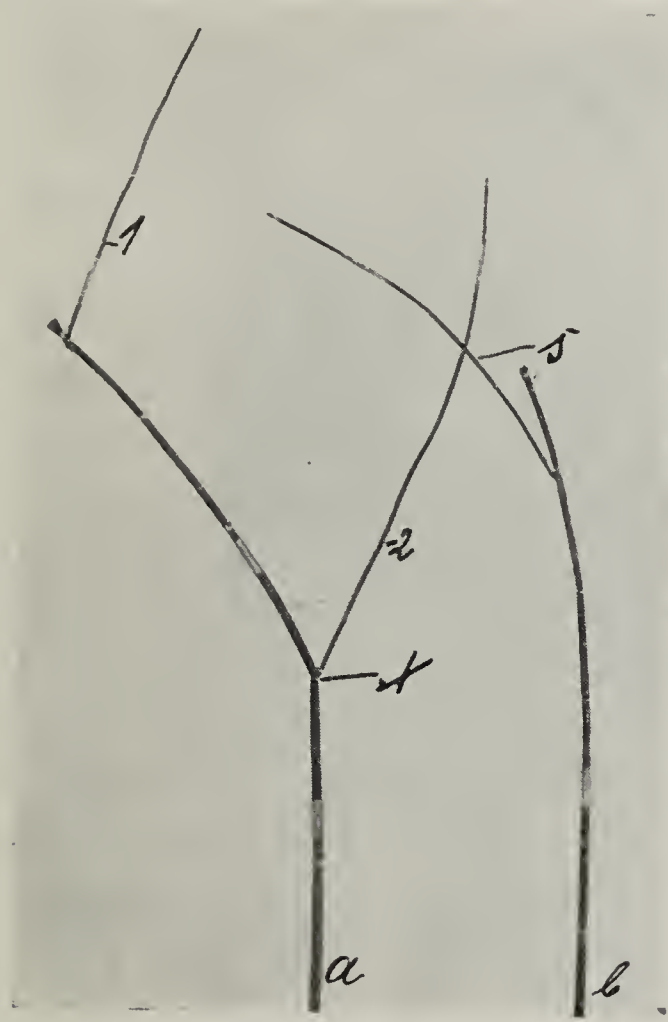

Fig. 36. Equisetum hiemale. Bildung von Seitensprossen. An *a* hatte sich zunächst Seitensproß 1 gebildet; der Sproß wurde darauf bei *x* geknickt; es trieb Seitensproß 2 aus. *b* hatte eine Sporangienähre gebildet, die nach der Sporenaussaat abgestorben war. Am zweitnächsten Internodium wuchs Seitensproß *s*.

ausgestreut hat und vertrocknet ist, unterhalb des letzten Internodiums ein Seitensproß austreibt, eine Erscheinung, die auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist (Fig. 36*b*). Diese Seitensprosse können ihrerseits wieder eine Sporangienähre ausbilden und so an eine polystache Form erinnern.

Im Anschluß an Versuche Vöchtings[1]) über Polarität hing ich Internodien von Equisetum Schaffneri vertikal und horizontal in einer

1) Vöchting, Über Organbildung I.

feuchten Kammer auf. Daß ich Equisetum Schaffneri wählte, hatte seinen Grund darin, daß diese Art sich als sehr plastisch erwiesen hat. Die Versuche wurden mit älteren und jüngeren Internodien angestellt, allein ohne ein Resultat zu liefern; es gelang mir bis jetzt nicht, eine Sproßanlage oder Wurzel bei dieser Versuchsanordnung zum Austreiben zu bringen, nach kurzer Zeit waren die Internodien verfault. Daß hier der Wassermangel der Grund ist, geht daraus hervor, daß in Wasser kultivierte Sproßstücke Seitensprosse sehr wohl austreiben.

Ich wende mich nun zu Stecklingsversuchen, die mit allen mir zugänglichen Equisetumarten angestellt wurden, mit Equisetum arvense, limosum, palustre, ramossissimum, scirpoides, Telmateja, hiemale, silvaticum und Schaffneri. Negative Resultate lieferten silvaticum und Telmateja; wenig reagierte scirpoides; es folgen hiemale, ramossissimum; gut reagierten palustre, Schaffneri, limosum und arvense. Nach den Erfahrungen, die ich mit reich verzweigten Arten machte, hatte ich bei Equisetum silvaticum auch gehofft, positive Resultate erwarten zu können. Denn um es gleich vorweg zu nehmen, handelt es sich bei den Regenerationen immer nur um Austreiben von Sproßanlagen, die angelegt werden, aber nicht zur Ausbildung zu kommen brauchen. Versuche, Neubildungen an Internodien hervorzubringen, müssen als gescheitert angesehen werden; ich habe bei Versuchen vor allen Equisetum Schaffneri benutzt. Internodien ohne Knoten jüngeren und älteren Stadiums wurden in Lehm und Wasser kultiviert, in keinem Falle aber ein Ergebnis erzielt. Die Stücke blieben verhältnismäßig sehr lange grün, gingen aber später alle zugrunde. Um so erstaunlicher ist es, daß Equisetum silvaticum, das normal sich reich verzweigt, gar nicht reagierte; es gelang mir nicht, auch nur eine Wurzel an Stecklingen zum Austreiben zu bewegen.

Ähnlich verhielt sich Equisetum Telmateja. Auch bei ihm konnte ich eine Regeneration nicht erzielen. Erst vor kurzem gelang es, bei einigen tief abgeschnittenen Stammstücken die Seitensprosse, die für gewöhnlich nicht austreiben, zum Wachstum anzuregen. Wie weit aber die Regenerationsfähigkeit gehen wird, ist noch nicht festgestellt.

Was die Stecklingsversuche mit den übrigen Arten anbetrifft, so wurden sie in Lehm, Torf, Wasser oder auf Watte, die mit Nährlösung getränkt war, angestellt.

Stecklinge, die noch im Besitze des Vegetationspunktes waren, pflegten ihr Spitzenwachstum einzustellen. Bei sehr feucht gehaltenen Kulturen auf Lehm und Torf ist es allerdings nach vielen vergeblichen Versuchen bei Equisetum arvense und limosum doch gelungen, ein

Spitzenwachstum beobachten zu können (Fig. 37). Waren die Stecklinge senkrecht eingepflanzt, so wuchsen sie weiter in der alten Richtung; lagen sie horizontal auf dem Substrat, so fand eine sehr scharfe geotropische Krümmung statt. Daß die weiter gewachsenen Internodien weniger kräftig aussahen, ist nicht zu verwundern, zumal bei der Erscheinung eines Spitzenwachstums eine Wurzelbildung und damit ergiebige Nährstoffzufuhr unterblieb. Dagegen beobachtete ich bei Equisetum arvense, daß die Epidermiszellen der in dem Substrat befindlichen Teile papillenartig hervorwuchsen, und ich darf die Vermutung aussprechen, daß diese Papillen die Funktion von Rhizoiden bzw. Wurzeln übernommen haben.

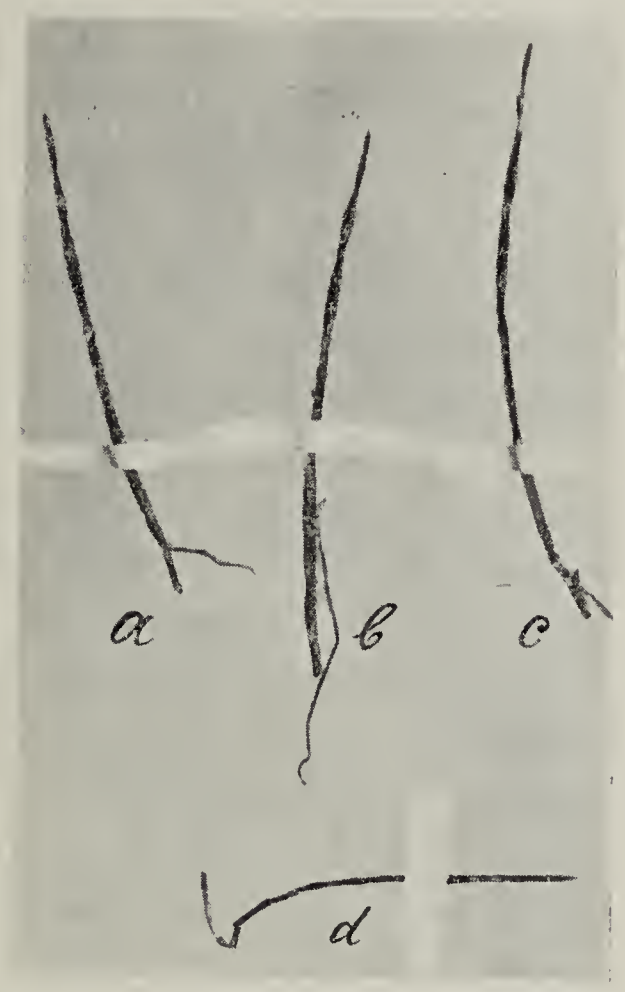

Fig. 37. Equisetum arvense. Spitzenwachstum an Stecklingen; die drei oberen (*a*, *b*, *c*) waren senkrecht, der untere (*d*) horizontal eingepflanzt. Auffallend ist die überaus spärliche Wurzelbildung.

Bei allen übrigen Stecklingsversuchen begann die Erscheinung der Regeneration, wie zu erwarten war, mit Wurzelbildung. Bekanntlich liegt unter der Seitensproßanlage eine oder mehrere Anlagen zu Wurzeln, die Zahl wechselt je nach der Art. Für gewöhnlich verkümmern in den untersten Internodien die Sproßanlagen, in den oberen die der Wurzeln. Janczewski[1]) meint, die Seitensproßanlagen in den unteren Internodien gingen zugrunde (avortent), nachdem an ihnen die Adventivwurzeln sich gebildet haben. Wir sehen ja auch tatsächlich, daß die unter der Erdoberfläche wachsenden Internodien des oberirdischen Sprosses bei Equisetum arvense, Schaffneri, palustre — auf limosum komme ich besonders zurück — ebenso wie seine untersten oberirdischen keine Seitensprosse austreiben. Man kann diese Anlagen aber sehr leicht zum Wachstum anregen. Entfernt man im Freien an Equisetum arvense die Seitensprosse, so treiben die der unteren Internodien, ohne daß eine Verletzung des Hauptsprosses einzutreten hat, sehr bald aus. Der Versuch wurde mehreremale an Exemplaren des Equisetum arvense-Beetes im botanischen Garten ausgeführt, immer

1) Janczewski, l. c. pag. 103.

mit dem gleichen Resultat. Dasselbe Ergebnis erzielte ich, wenn ich den Sproß an dem Knoten abschnitt, an dem die Verzweigung begann. Stecklingsversuche mit basalen Internodien zeigten dasselbe, gleichviel ob sie in Lehm oder in Wasser kultiviert wurden; immer gelang es, einen oder mehrere der Seitensprosse zum Austreiben zu bringen, mit einer Einschränkung allerdings: gegen Ende der Vegetationsperiode erlosch die Fähigkeit, Seitensprosse auszutreiben, vollständig, was mit der Abnahme der Lebenstätigkeit der ganzen oberirdischen Pflanze zusammenhängt.

Ähnlich wie die Sproßanlagen der unteren Internodien sollen sich die Wurzelanlagen der oberen verhalten. Allerdings fügt auch hier Janczewski hinzu, daß sie unter günstigen Umständen sich entwickeln können. Diese Fähigkeit ist aber größer als sie Janczewski annimmt. Ich habe ganze Pflanzen von Equisetum arvense und palustre in Wasser gelegt und gefunden, daß Wurzeln nicht nur an allen Knoten des Hauptsprosses, sondern auch an denen der Seitensprosse erster wie zweiter Ordnung ausgebildet wurden.

Aus diesen Versuchen läßt sich ohne weiteres auf Stecklingsversuche schließen; es muß möglich sein, durch Stecklinge Equiseten weiter kultivieren zu können. Daß die Schlußfolgerung richtig ist, haben die Versuche gezeigt, zu deren Schilderung ich übergehe und die sich zunächst auf Equisetum arvense beziehen mögen. Wurde ein Sproßstück vom unteren oder oberen Teil in feuchter Erde oder in Wasser kultiviert, so bildeten sich zunächst Wurzeln, dann trieben ein oder mehrere Sprosse aus. Derartige Stecklingsversuche wurden auch mit Seitensprossen zweiter Ordnung, die bei Equisetum arvense nicht selten sind, ausgeführt, um zu erkennen, ob auch hier Anlagen vorhanden sind und zum Austreiben gebracht werden können. Solche ausgetriebenen Sprosse wurden wieder entfernt und als Stecklinge benutzt; ich bin bei derartigen Versuchen bis zu Sprossen fünfter Ordnung gekommen, zweifle aber nicht, daß man ad infinitum weiter gehen könnte.

Mit dem Austreiben derartiger Anlagen selbst bis in höhere Ordnung ist die Frage nach der Regeneration aber keineswegs gelöst. Bekanntlich hat Equisetum arvense für gewöhnlich 6—8 Blätter, der Stengel ist 6—8 kantig; die Zahl kann nach Milde[1]) aber auch bis 19 steigen. Die Seitensprosse erster Ordnung tragen vier Blätter, die zweiter Ordnung deren nur drei. Es fragt sich nun zunächst, ob bei

1) Milde, Monographia Equisetorum, pag. 219.

Stecklingen erster Ordnung oder zweiter eine Regeneration eintreten kann derart, daß sich die Zahl der Blätter vermehrt und der der normalen Pflanze nähert, mit anderen Worten, ob ein Erstarkungssproß auftritt. In der Tat hat sich gezeigt, daß in verhältnismäßig kurzer Zeit ein oder auch mehrere Sprosse, die mit drei Blättern ihr Wachstum begonnen, späterhin vier und mehr Blätter ausbilden, daß wir es also mit einem wirklichen Erstarkungssproß zu tun haben. Es ist ja klar, daß, nachdem die Wurzeln zuerst gebildet, die Pflanze zunächst nur schwache Sprosse ausbilden wird. Werden ihr aber durch sie und die Wurzeln genügend Nährstoffe herbeigeführt, so kann sie Sprosse bilden, die den normalen gleichkommen. Wir haben hier die gleiche Erscheinung wie bei der Entwicklung bzw. dem Wachstum des Embryos, bei dem auch erst nach einer gewissen Wachstumsdauer die für die Art normale Anzahl von Blättern ausgebildet sind.

Hofmeister's[1]) Angaben über die Erstarkung des Embryos stimmen nicht mit denen Duval-Jouves[2]) überein. Wenn Duval-Jouve nur selten bei Embryonen im ersten Jahre derartige Erstarkungssprosse gefunden hat, wie Hofmeister schon vom ersten Seitensproß berichtet, so wird das an Wachstumsbedingungen gelegen haben, die für eine kräftige Entwicklung der jungen Pflanzen wenig günstig gewesen sind. Denn das ist ohne weiteres klar, wenn ich einem Steckling wenig gute Wachstumsbedingungen biete, wird er Erstarkungssprosse nicht bilden können.

Sadebeck[3]) sagt über die Erstarkung des Embryos: „Der aus dem Embryo ganz direkt entstehende erste, blättererzeugende Sproß wächst aufwärts und bildet mehrere gestreckte Internodien mit dreizipfligen Blattscheiden, während allmählich die Wurzel in den Boden eindringt. An der Basis des ersten Sprosses entwickelt sich in gleicher Weise wie bei der Bildung von Verzweigungen der erwachsenen Pflanze ein zweiter, bedeutend kräftigerer Sproß, das erste Glied in der Reihe der Erstarkungsgeneration, mittelst welcher aus dem schmächtigen, ersten Stengel mit dreizähnigen Scheiden die kräftigen Sprosse mit vielzähnigen Scheiden und reicher Verzweigung hervorgehen. Mitunter wendet sich schon der dritte Sproß, und wenn nicht dieser, einer oder mehrere der folgenden Sprosse im Laufe der Ent-

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851, pag. 176.

2) l. c. pag. 117.

3) Sadebeck, in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I, Bd. IV, pag. 542, 543.

wicklung seitwärts, bisweilen steil abwärts, dringt in den Boden und bildet so den ersten unterirdisch verlaufenden Sproß der jungen Pflanze, der nun auch zahlreiche Wurzeln erzeugt. Die Blattscheiden dieses ersten unterirdischen Sprosses sind jedoch nur vierzipfelig; die Sprosse aber, die aus den Basen seiner Scheiden hervorbrechen, teils nach oben an das Licht treten, teils senkrecht abwärts bis zu großer Tiefe in die Erde sich bohren, sind bedeutend stärker als die früheren und tragen fünfzipfelige Scheiden (letzteres stimmt nicht immer, die Zahl der Zipfel wechselt z. B. bei Equisetum Schaffneri an aufeinanderfolgenden Internodien: 3, 4, 4, 3, 6, was daher rührt, daß die Blätter mit ihren Zipfeln verwachsen bleiben und unregelmäßig reißen. Bei einem Rhizom von Equisetum Telmateja, das in Wasser gezogen wurde, betrug die Zahl der Zipfel u. a. 8, 7, 7). Die Entwicklung der Keimpflanzen geht unter günstigen Bedingungen sehr rasch vor sich. In der ersten Woche des Juli aus dem Prothallium hervorbrechende Keimpflanzen des Equisetum arvense bildeten bereits im September fünf Sprosse, aber noch mit vierzipfligen Scheiden. Anfang Oktober waren schon die kräftigen Verzweigungen des Rhizoms ausgebildet.“

Fig. 38. Equisetum arvense. Regeneration aus einem Steckling erster Ordnung (*st*). Bildung eines Rhizoms (*r*) und zweier Erstarkungssprosse (*e*).

Daß das erste Rhizom ziemlich frühzeitig transversal geotropisch wächst, läßt sich verstehen, wenn man bedenkt, daß die junge Pflanze einen möglichst großen Raum für sich zu besetzen bestrebt ist. Neue oberirdische Sprosse werden besser gedeihen, wenn sie in einiger Entfernung von der Mutterpflanze angelegt werden, sie machen ihr Licht, Feuchtigkeit und Nährstoffe weniger streitig.

Aber immer noch nicht ist die Regeneration als vollständig zu bezeichnen. Die Frage nach der Neubildung der Fortpflanzungsorgane, die zur vollständigen Regeneration gehört, ist noch nicht beantwortet.

Von vornherein ist bei Equisetum arvense die Bildung einer Sporangienähre wenig wahrscheinlich, wenn ich es auch nicht für ausgeschlosssen halte, daß es gelingen muß, durch Stecklingskulturen fertile Sprosse zu erzielen. Mir ist es allerdings noch nicht gelungen. Die Hauptvermehrung aber geschieht wohl auch in der Natur durch Rhizome, und es fragt sich, ob bei Stecklingen selbst höherer Ordnung die Bildung von Rhizomen erfolgt. Fig. 38 zeigt zunächst den als Steckling benutzten Seitensproß erster Ordnung; ein Spitzenwachstum ist unterblieben. Es haben sich vier neue Sprosse gebildet, von denen zwei als Erstarkungssprosse anzusprechen sind. Außerdem ist ein Rhizom ausgetrieben, das zunächst nach oben wuchs, dann aber wieder abwärts sich bog, um später im Substrat horizontal weiter zu wachsen. Wurzeln waren hier im Verhältnis zur Anzahl der Sprosse wenig gebildet worden, waren auch nicht so notwendig, da der Steckling in sehr feucht gehaltenem Torf eingepflanzt war, der mit v. d. Crone'scher Lösung gegossen wurde. Das Auftreten des Rhizoms spricht ebenfalls für die Analogie der allmählichen Erstarkung einmal beim Embryo, dann bei Stecklingen.

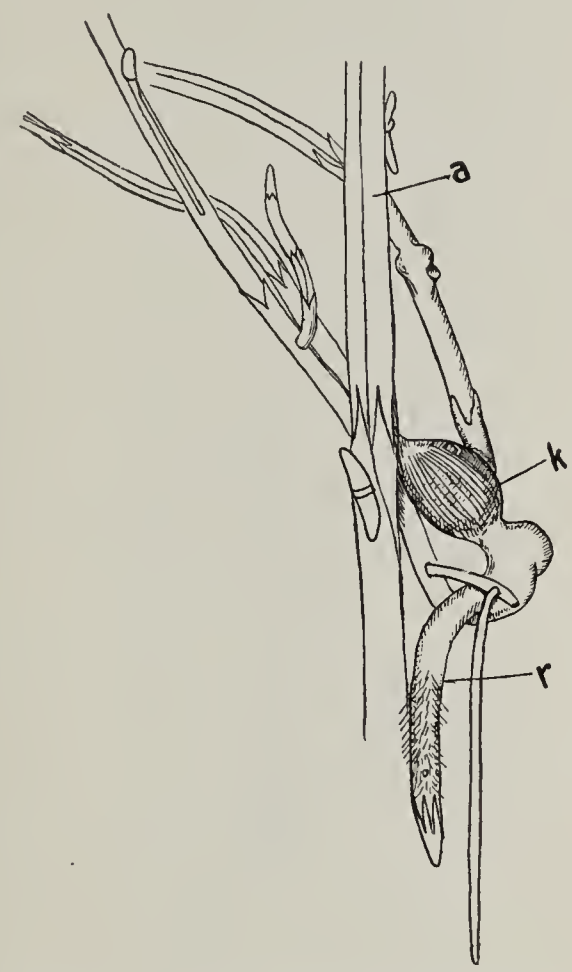

Fig. 39. Equisetum arvense. Regeneration aus einem Steckling erster Ordnung (*a*). Außer dem Rhizom (*r*) hat sich eine knollenartige Verdickung gebildet (*k*).

Dagegen habe ich Knollenbildung nicht beobachten können, wiewohl auch für deren Nichtbildung kein Grund vorliegt. Die Knollen sind bekanntlich nichts weiter als verkürzte, kugelig angeschwollene Internodien von Rhizomästen, wie wir sie häufig bei Equisetum arvense Telmateja, palustre und silvaticum finden. Die Knollen sind dicht mit Stärke angefüllt und tragen an ihrem vorderen Ende mehrere Knospen, sie dienen der vegetativen Vermehrung. Einen Ansatz zur Knollenbildung stellt vielleicht Fig. 39 dar, wo eine knollenartige Verdickung an einem neugebildeten Rhizom hervortritt. Daß Knollen sehr frühzeitig auftreten können, geht aus Angaben und Figuren Milde's hervor, der an jungen Keimpflanzen Knollenbildungen gefunden hat[1]).

1) Milde, Zur Entwicklungsgeschichte der Gefäßkryptogamen und Rhizocarpeen. Nov. Act. Acad. Leop. Carol., Tome XXIII, 2, pag. 639.

In Fig. 40 handelt es sich ebenfalls um einen Seitensproß erster Ordnung, der als Steckling gedient hat. Auch hier ist deutlich ein Erstarkungssproß und ein Rhizom zu erkennen. Eine unbeabsichtigte Wirkung des Lichtes gibt sich kund in der einseitigen Ausbildung von Seitensprossen dritter Ordnung auf der dem Lichte zugewandten und von Wurzeln auf der abgewandten Seite.

In ähnlicher Weise vermögen Seitensprosse zweiter Ordnung zu regenerieren, wie Fig. 41 beweisen mag. Auch bei diesem Steckling

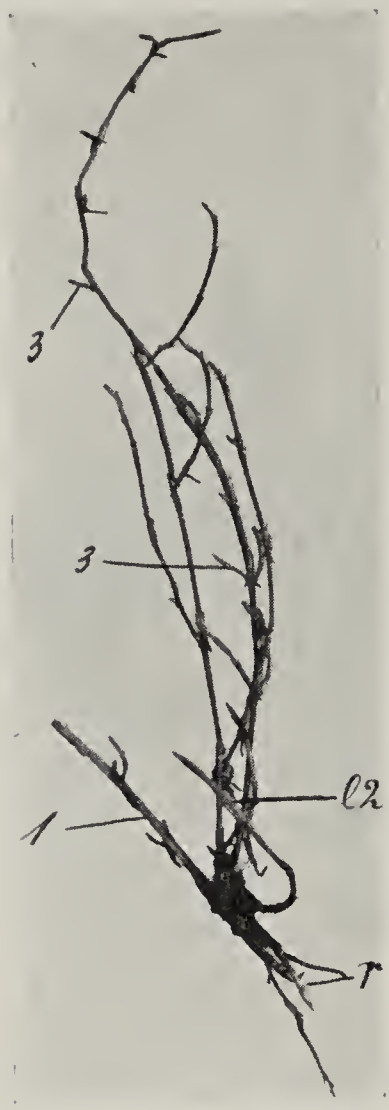

Fig. 40.

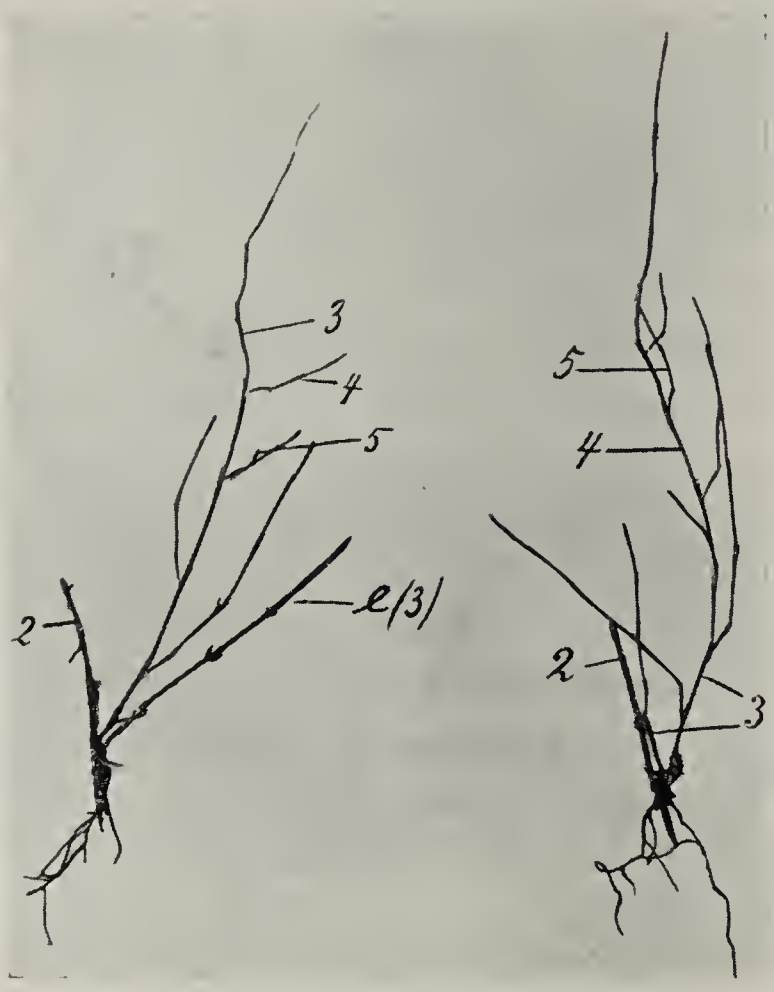

Fig. 41.

Fig. 40. Equisetum arvense. Regeneration eines Stecklings erster Ordnung. Rhizombildung (*r*). Erstarkungssprosse (*e*) zweiter Ordnung. Verzweigung der neugebildeten Sprosse zweiter Ordnung nach der Seite des einfallenden Lichtes, hier nach links. Seitensprosse dritter Ordnung (*3*).

Fig. 41. Equisetum arvense. Stecklinge. Seitensprosse zweiter Ordnung (*2*). Am linken deutlich der Erstarkungssproß (*e*) dritter Ordnung (*3*), mit Seitensprossen vierter und fünfter Ordnung (*4*, *5*). *rh* Rhizom.

unterblieb ein Spitzenwachstum. Bei dem Exemplar links ist der Erstarkungssproß deutlich zu erkennen, ebenso wie ein Rhizom, das dicht an der Austrittsstelle des Erstarkungssprosses entspringt. Wenn wir die neugebildeten Sprosse als Seitensprosse dritter Ordnung bezeichnen wollen, so müssen wir staunen, wie reich die Verzweigung hier auftritt.

In der Natur habe ich bei Equisetum arvense Seitensprosse dritter Ordnung bei keinem Exemplar gesehen.

Groß ist das Regenerationsvermögen bei Equisetum limosum. Equisetum limosum treibt, nachdem die Sporangienähre die Sporen ausgestreut hat, an den oberen Internodien Seitensprosse in Wirteln gestellt aus. Die unteren Internodien bleiben unverzweigt. Betrachtet man einen Stengel von limosum genau, so sieht man an den unteren Internodien deutlich die Anlagen von Seitensprossen und zwar so, daß mit einer gewissen Regelmäßigkeit ein Internodium eine solche Anlage besitzt, das folgende nicht, das dritte wieder eine Anlage aufweist und zwar auf der der ersteren gegenüberliegenden Seite. Diese Regelmäßigkeit ist, wie angedeutet nur cum grano salis zu nehmen. Man findet Sprosse, bei denen jedes Internodium eine derartige Anlage hat, andere, bei denen mehrere Internodien ohne eine solche aufeinanderfolgen. Diese Anlagen sind es vor allem, die bei Verletzung des Sprosses austreiben und wie Fig. 33 zeigt, den Gipfelersatz übernehmen. Dabei werden dann die übrigen Anlagen der Wirtel nicht zum Austreiben gebracht, und es mag den Anschein erwecken, als ob nur die besonders deutlichen Anlagen zum Wachstum befähigt seien. An diesen Internodien pflegen für gewöhnlich nur Wurzeln aufzutreten, was Jánczewski[1]) dazu veranlaßt hat, die Anlagen als „bourgeons rhizogènes“ zu bezeichnen; daneben kommen dann die erwähnten Anlagen vor, die der genannte Verfasser charakterisiert als: „bourgeons très volumineux, qui se développent en nouvelles tiges ou en rameaux d' une vigueur extraordinaire.“ Daß aber die Seitensproßanlagen doch nicht ganz verkümmert sind, zeigten mehrere Versuche. Entfernte ich die Anlagen durch Ausschneiden und füllte ich die Wunde mit Gips aus, so gelang es, die anderen Anlagen in großer Zahl zu oberirdischen Sprossen austreiben zu lassen. Während nun die großen Anlagen bei Versuchen, die ich mit unteren Stammstücken anstellte, ausschließlich zu oberirdischen Seitensprossen sich entwickelten, als solche also angelegt waren, ergab sich, daß die übrigen Anlagen nicht fixiert waren. Fig. 42 stellt eine Anzahl unterer Internodien von Equisetum limosum dar, die senkrecht im Wasser kultiviert wurden, und läßt erkennen, daß außer einem oberirdischen Sproß die übrigen Anlagen als Rhizome austrieben, die dann ihrerseits oberirdische Sprosse entwickelt haben.

Wie sich die oberen Internodien verhalten, wenn sie als Stecklinge benutzt werden, ehe sie Seitensprosse gebildet, geht aus Fig. 43

1) l. c. pag. 103.

hervor. In Fig. 43 wurde der Sproß, der durch ein Gewicht beschwert war, senkrecht in Wasser kultiviert. In den unteren Internodien sehen wir zunächst oberirdische Sprosse abwechselnd rechts und links, je ein Internodium überschlagend, auftreten; es sind dies die ausgetriebenen, deutlich sichtbaren Sproßanlagen. Die übrigen Anlagen haben Rhizome gebildet. In den oberen Internodien treten die Rhizome gegenüber den Seitensprossen zurück. Jedenfalls zeigt dieses Beispiel,

Fig. 42.

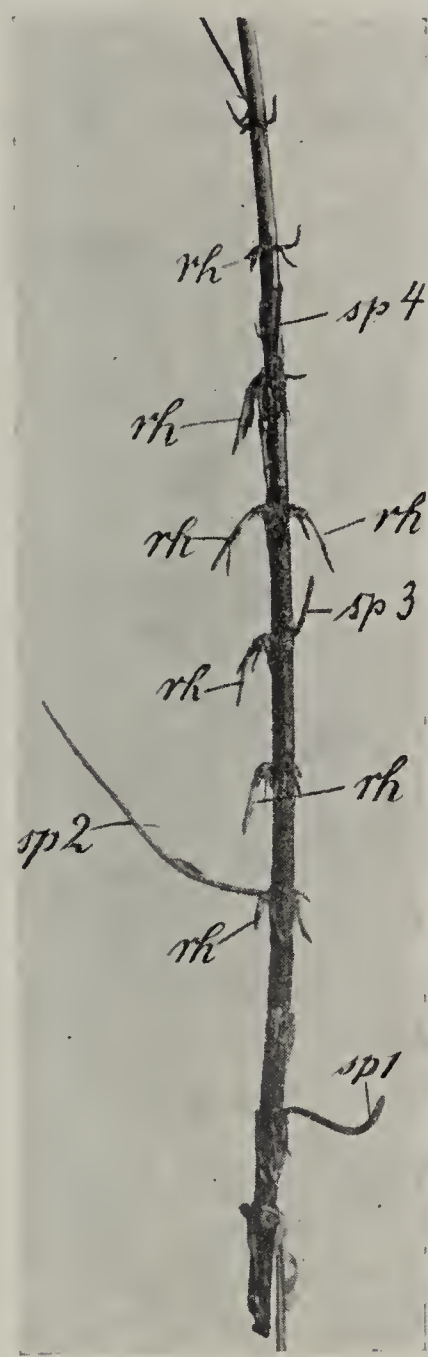

Fig. 43.

Fig. 42. Equisetum limosum. Rhizom- und Sproßbildung eines senkrecht hängenden Stecklings. *sp 1* Seitensproß erster Ordnung aus einer großen Sproßanlage hervorgegangen. *rh 1—4* Rhizome aus den übrigen, labilen Sproßanlagen gebildet.

Fig. 43. Equisetum limosum. Regeneration eines senkrecht hängenden Sproßstückes. *sp 1—4* Seitensprosse aus großen Anlagen hervorgegangen, je ein Internodium überschlagend. *rh* Rhizome.

daß die Seitensprosse zum Teil in ihrer Anlage noch nicht fixiert waren. Ein horizontal kultivierter Sproß zeigte ähnliche Verhältnisse, wenngleich hier die Rhizombildung nicht so zahlreich auftrat, wie in dem vorher geschilderten Fall.

Interessant war auch folgender Versuch: Durch den Kork eines ca. 3 Liter fassenden Zylinderglases wurden Stücke von Equisetum limosum gesteckt und über das Ganze eine geräumige Glasglocke gestürzt. Da der Zylinder in einer Schale mit Wasser stand, war die

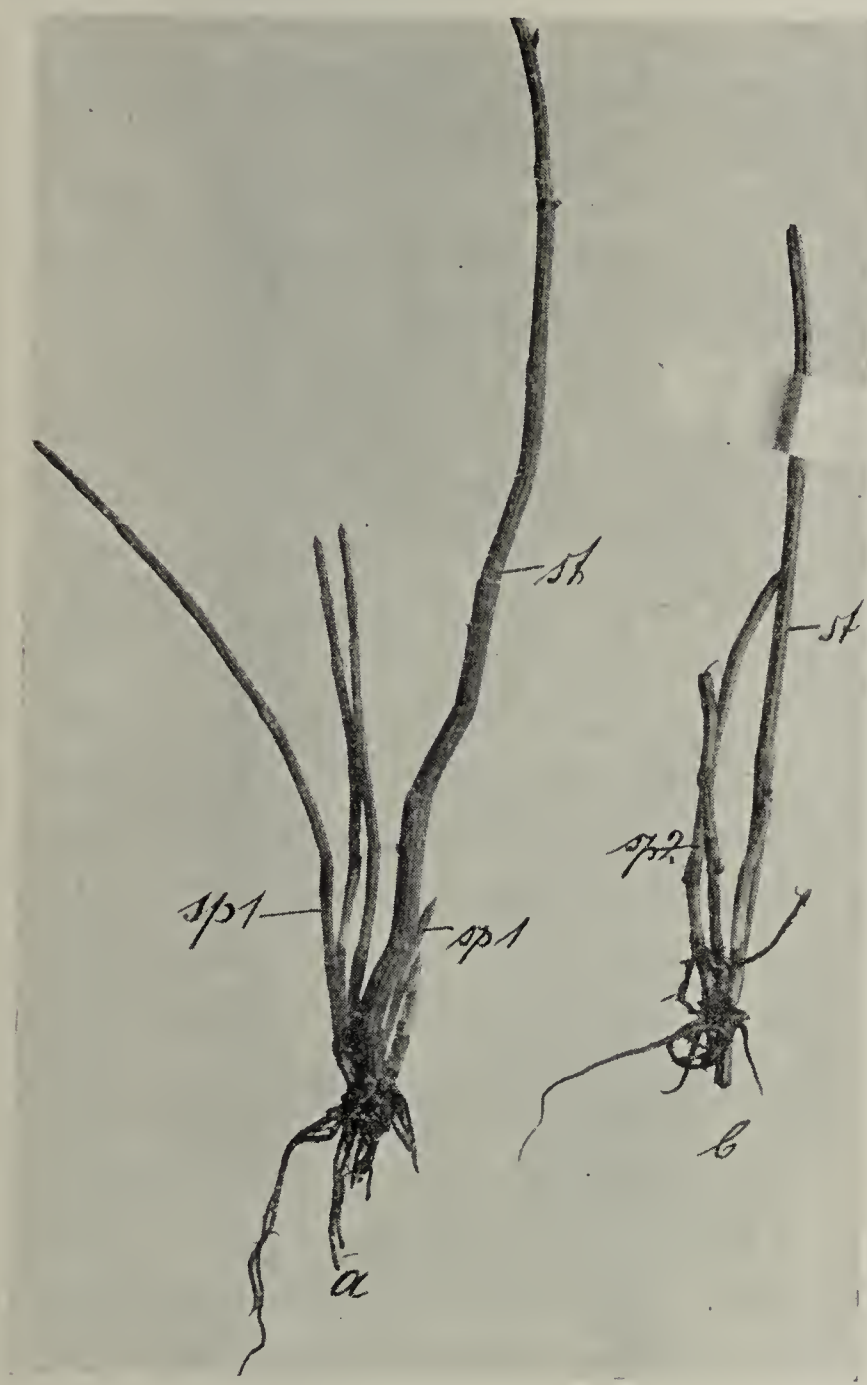

Fig. 44.

Fig. 45.

Fig. 44. Equisetum Schaffneri. Regenerationen an Stecklingen. *a* Als Steckling (*st*) wurde die Sproßspitze benutzt. *sp 1* Seitensprosse erster Ordnung. *b* Als Steckling (*st*) wurde ein Seitensproß erster Ordnung eingepflanzt. *sp 2* Seitensproß zweiter Ordnung.

Fig. 45. Equisetum Schaffneri. Sproßstücke, die umgekehrt in Wasser kultiviert wurden. Die Sproß- und Wurzelanlagen des älteren Internodiums sind denen des jüngeren in der Entwicklung voraus.

Luft mit Wasserdampf gesättigt. Die über den Kork hinausragenden Teile bildeten nun außer Seitensprossen erster bzw. auch zweiter Ordnung noch Rhizome, die ich als Luftrhizome bezeichnen möchte. Diese Rhizome wuchsen senkrecht nach unten, und oft gelang es ihnen, durch

den Wattepfropfen, der den Steckling im Kork fest hielt, hindurchzuwachsen. Hier hatte also der Feuchtigkeitsgehalt der Luft genügt, um auf die Sproßanlagen induzierend einzuwirken.

Ein gleiches Regenerationsvermögen zeigt Equisetum Schaffneri. Von den vielen Stecklingsversuchen mögen zwei dargestellt sein (Fig. 44), um darzutun, in wie reichem Maße Neusprosse gebildet werden. Daß auch Rhizome von Stecklingen ausgebildet werden, wurde schon erwähnt. Bei Stecklingen von Equisetum Schaffneri, die umgekehrt in Wasser hängend kultiviert wurden, trat eine Polarität in der Ausbildung von Sprossen und Wurzeln nicht ein, wie sie bei einem ähnlichen Versuch mit Equisetum hiemale zu beobachten war. Wurzeln und Sprosse des älteren Internodiums waren kräftiger entwickelt als die des folgenden jüngeren (Fig. 45).

Fig. 46. Equisetum hiemale. Regeneration an einem Steckling. *sp 1* Seitensproß erster Ordnung. *sp 2* Seitensproß zweiter Ordnung.

Equisetum hiemale zeigt ein außerordentlich langsames Wachstum, normal keine Verzweigung. Es war deshalb interessant, zu erfahren, wie sich Stecklinge dieser Art verhalten würden. Es wurden solche in Torf und Wasser kultiviert. Auffallend ist die sehr reichliche Wurzelbildung, die zwar nicht wirtelförmig, sondern nur an einer Seite auftrat. Daß auch ein Seitensproß gebildet wurde, geht aus Fig. 46 hervor. Bevor noch dieser Seitensproß eine ansehnliche Größe erreicht hatte, bildete sich an seiner Basis ein Seitensproß zweiter Ordnung.

Bei Equisetum ramossissimum, von dem ebenfalls Stecklinge kultiviert wurden und zwar in Nährlösung und auf Watte, die mit Nährlösung getränkt war, traten Regenerationssprosse auf. Charakteristisch war für Equisetum ramossissimum, daß unterhalb der Seitensprosse je vier Wurzeln gebildet wurden, die eine bedeutende Länge erreichen konnten (Fig. 47).

Die Versuche mit Equisetum palustre brachten ähnliche Resultate, sie sollen hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt werden.

Wir sind zu dem Schluß berechtigt, daß die Sprosse von Equisetum eine mehr oder minder große Regenerationsfähigkeit besitzen, selbst silvaticum und Telmateja werden keine Ausnahme machen, vielleicht sind andere Kulturbedingungen notwendig.

Wir gehen über zur Frage der Regenerationsfähigkeit der Prothallien. Zunächst sei erwähnt, daß man eine bestimmte Lebensdauer oder Vegetationsperiode den Prothallien nicht zuschreiben kann; eine Ausnahme machen vielleicht befruchtete weibliche Prothallien, die vom Embryo der Nahrungsmittel so beraubt werden, daß sie alsbald eingehen. Ohne Zweifel stirbt auch die Mehrzahl der männlichen Prothallien ab, nachdem eine Anzahl von Antheridien gebildet worden sind. So geschah es mit der Mehrzahl von Prothallienkulturen. Jedoch habe ich auch eine Kultur von Equisetum limosum seit dem Sommer 1909, also 2 Jahre lang, aufgehoben, auf der immer noch einige Prothallien wachsen; viele sind ihrer zwar nicht mehr, die aber vorhanden, treiben frische Lappen und bilden Anthe-

Fig. 47. Equisetum ramossissimum. Wurzel- und Sproßbildung am Steckling.

Fig. 48. Equisetum Schaffneri. Regeneration, gewachsen auf Torfmull. Der linke Teil ist weiblich; *m* Meristem mit Archegonienanlagen (*ar*). Vergr. 20.

ridien aus. Fig. 48 stellt ein Prothallium dar von Equisetum Schaffneri, das auf Torfmull gewachsen ist. Die Prothallien dieser Art waren, wie beiläufig bemerkt sein mag, die größten und kräftigsten von allen gezogenen. Von dem ursprünglichen Prothallium links hat sich ein starker Lappen abgezweigt, der zu einem neuen Prothallium ausgewachsen ist und an seiner Basis seinerseits wieder einen Lappen gebildet hat, der eben-

falls ein neues Prothallium bilden wird. Der ursprüngliche Teil des Prothalliums war weiblich, an einem Meristem hatte die Bildung von Archegonien begonnen. Auch der neu gebildete Teil zeigt in seiner Anlage und Form die Tendenz, weiblich zu werden.

Auf anderen Kulturen machte ich die Beobachtung, daß bei Prothallien, deren Antheridien nicht zur Entlassung der Spermatozoiden kommen und deshalb braun werden und absterben, am Antheridium dicht unter der Spitze neue Lappen austreiben. Es geschieht dies so, daß zunächst eine der Wandzellen einen papillenartigen Schlauch hervorstülpt, der sich durch eine Querwand von dem übrigen Prothallium trennt. Daß derartige Neubildungen die Lichtseite der Antheridien bevorzugen, ist nicht zu verwundern, wenn man den dorsiventralen Bau der Prothallien berücksichtigt (Fig. 49).

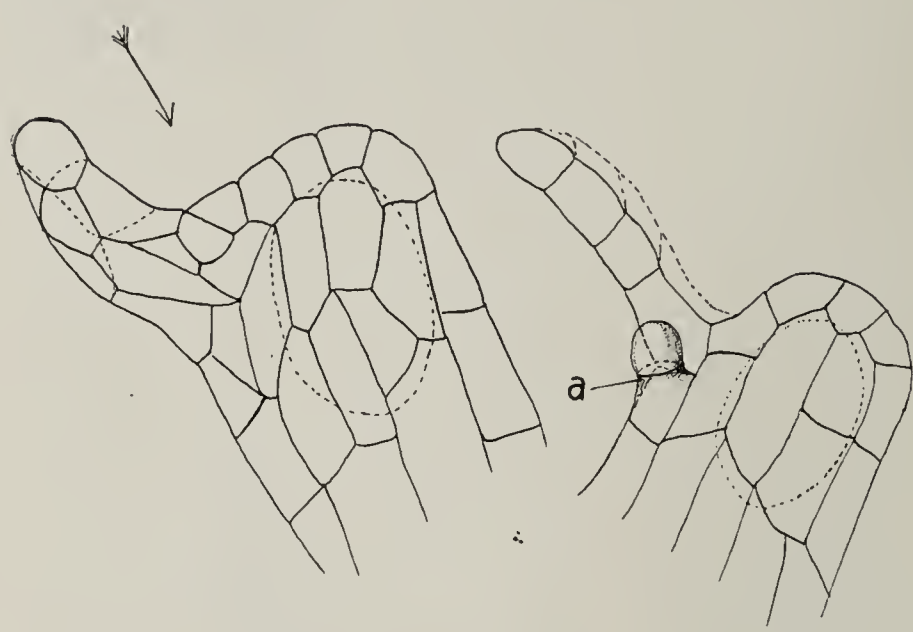

Fig. 49. Equisetum palustre. Bildung neuer Prothalliumlappen an Antheridien, die abstarben, ohne sich geöffnet zu haben; die neuen Lappen entstanden auf der Lichtseite. Bei *a* eine hervorgewölbte Zelle, die sich durch eine Querwand abgetrennt hat.

Wie verhalten sich nun Stücke von Prothallien, die man als eine Art Steckling benutzt? Legt man Teile von Prothallien, Stücke von Lappen usw. auf feuchten Lehm — ich benutzte auch hier mit gutem Erfolg Watte, die ich mit v. d. Crone'scher Nährlösung tränkte — so sieht man, wie sich an ihnen neues Teilungsgewebe bildet; ein Teil der Zellen des Stecklings tritt in lebhafte Teilungen ein, und man sieht kleine Höcker von frischer grüner Farbe auf dem braunwerdenden eingepflanzten Teil. Diese Höcker, nur wenig Zellen umfassend, wachsen bald zu einem neuen Lappen aus, und dann folgt die Rhizoidenbildung (Fig. 50 a—d). Mit diesem Stadium beginnt die Neubildung ihre Selbstständigkeit, die soweit fortschreiten kann, daß das neue Prothallium sich vom alten loslöst. Man erkennt an dem abgerundeten Ende deutlich die Stelle, mit der die Neubildung am alten Prothallium festgesessen hat (Fig. 51). Daß die Neubildungen auch Geschlechtsorgane hervorbringen können, geht aus Fig. 52 hervor. Der linke Lappen hat schon ein Antheridium gebildet; an dem rechten ist ein meristematischer

Zellkörper entstanden, der die Vermutung wahrscheinlich macht, daß an ihm sich Archegonien bilden werden, er also vielleicht weiblich wird.

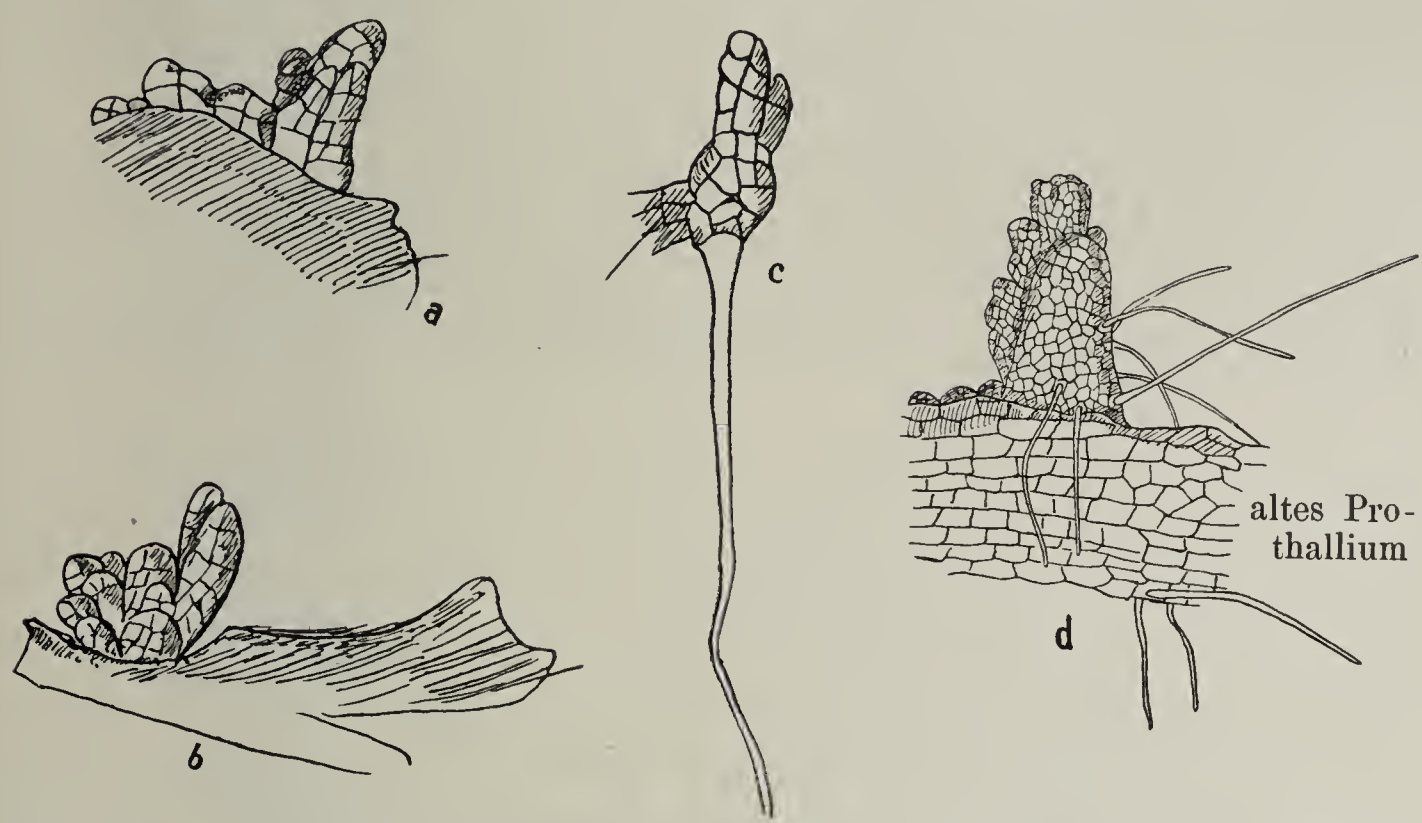

Fig. 50 *a—c*. Equisetum palustre. Regeneration von Prothallienstücken, auf Watte gezogen. Vergr. 20. — Fig. 43 *d*. Equisetum Schaffneri. Prothallium. Regeneration vom 22. Febr. bis 17. März. Neubildung von meristematischem Gewebe. Vergr. 20.

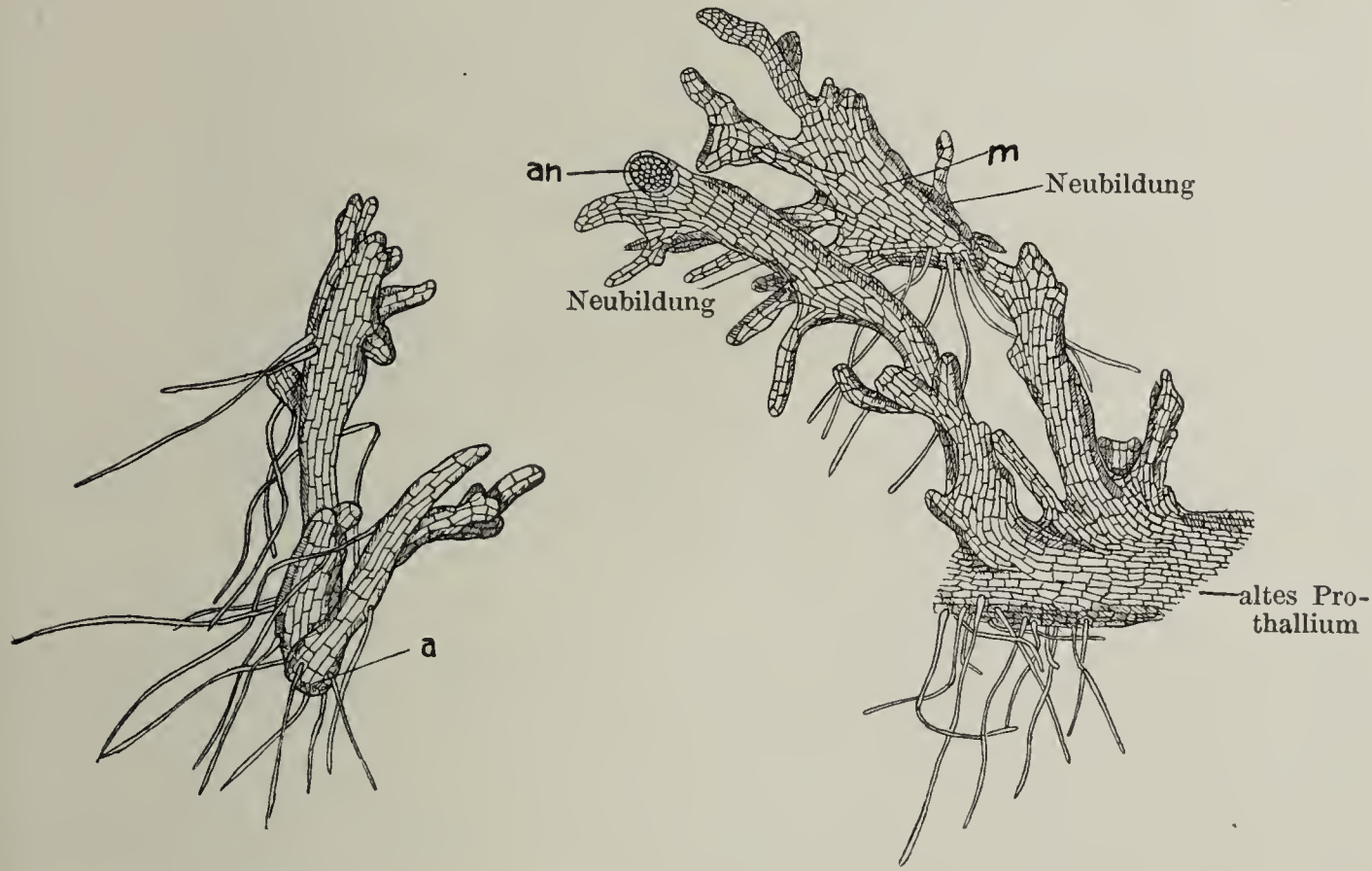

Fig. 51. Fig. 52.

Fig. 51. Equisetum palustre. Ein regeneriertes Prothallium, das sich von der Mutterpflanze abgetrennt hat. Bei *a* die kugelig abgerundete Stelle, mit der das neue Prothallium auf dem alten saß.

Fig. 52. Equisetum palustre. Regeneration neuer Prothallienteile. *an* Antheridium, *m* Meristem.

Die Equiseten gehören im Gegensatz zu den Calamiten, die heterospor gewesen sind, zu den isosporen Gefäßkryptogamen, deren Prothallien diözisch sind. Um zu untersuchen, ob nicht doch die Sporen in den verschiedenen Sporangien geschlechtlich differenziert sind, habe ich den Versuch Buchtiens[1]) wiederholt. Wie er habe auch ich Sporangien, die noch nicht geöffnet waren, von der Sporangienähre losgelöst und die Sporen ausgesät. Der Erfolg war der gleiche, männliche und weibliche Prothallien wuchsen nebeneinander. Aus der Tatsache aber, daß man durch Verschlechterung der Ernährungsverhält-

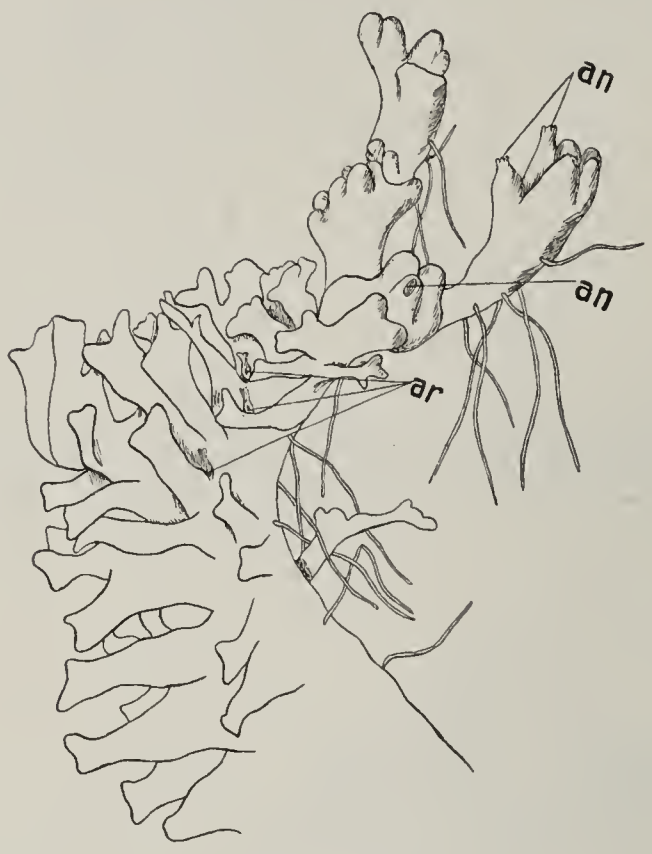

Fig. 53.

Fig. 54.

Fig. 53. Equisetum arvense. Weibliches Prothallium, das männliche Lappen gebildet. *ar* Archegonien. *an* Antheridien.

Fig. 54. Equisetum arvense. Ein dreiteiliges Prothallium; der untere Teil ist ohne Geschlechtsorgane, der mittlere trägt Antheridien (*an*), der obere hat ein Meristem (*m*) gebildet, an dem Archegonien (*ar*) angelegt werden.

nisse weibliche Prothallien in männliche umbilden kann, welchen Versuch ich ebenfalls ausführte, indem ich Prothallien von Lehm oder Torf mit Humus auf Sand verpflanzte (Fig. 53), darf man folgern, daß das Geschlecht nicht allzu fest fixiert ist und durch Ernährungsbedingungen sich beeinflussen läßt. Die Umbildung eines männlichen Prothalliums in ein weibliches ist bedeutend schwieriger; es ist schwieriger, die Hemmung in der Entwicklung und im Wachstum, wie sie beim männlichen Prothallium gegenüber dem weiblichen vorliegt, wieder aufzuheben und

1) l. c. pag. 27.

ein starkes Wachstum eintreten zu lassen. Immerhin aber gelingt es doch. Ich habe männliche Prothallien von Kulturen auf Sand umgepflanzt auf Lehm bzw. Torfmull mit Humus gemengt und dadurch Prothallien erhalten, wie eins in Fig. 54 dargestellt ist. Ist der untere Teil ohne Geschlechtsorgane geblieben, so zeigt der mittlere Teil Antheridien, der obere ein Meristem mit Archegonien. Dabei ist wohl zu beachten, daß eine eigentliche Umwandlung nicht vor sich gegangen ist, sondern es sich zunächst um Adventivbildungen handelt, die allerdings im Vergleich mit der Mutterpflanze das Geschlecht gewechselt haben.

Um den Einfluß der verschiedenen Nährstoffe auf das Wachstum der Prothallien, insbesondere auf die Ausbildung von Geschlechtsorganen kennen zu lernen, habe ich Prothallienkulturen gemacht auf ausgeglühtem und ausgewaschenem Sand, den ich mit verschiedenen Nährsalzen mischte. Zugrunde legte ich das v. d. Crone'sche Nährsalz, die Anordnung war dann so, daß in jedem der gebrauchten Nährsalze ein Element fehlte. Die Nährböden wurden so angelegt, daß auf 100 g Sand 0,25 g des Salzes kamen. Sand und Salz wurden innig gemengt und mit destilliertem Wasser begossen. Benutzt wurden kleine Tonuntersätze, die je 300 g Sand fassen konnten. Im Übrigen war die Anordnung der Kulturen genau so wie bei den übrigen. Ausgesät wurden Sporen von Equisetum arvense, palustre und Schaffneri. Dabei muß ich vorweg bemerken, daß die Sporen von Equisetum Schaffneri im Sommer 1910 sich wenig entwicklungsfähig zeigten, sie sind nur spärlich gekeimt. Vielleicht hängt diese Erscheinung mit dem Umpflanzen der Pflanzen zusammen, das im Viktoriahaus zu Beginn des vorigen Jahres vorgenommen wurde.

Es wäre gewagt, nach den Erfahrungen des Sommers 1910 irgend ein Resultat als feststehend anzugeben; der Sommer war zu kühl, brachte zu wenig Sonnenschein, der zum Gedeihen der Prothallien unbedingt notwendig ist. Was ich an Beobachtungen gemacht habe, ist kurz folgendes:

In Nährböden, dem alle Nährstoffe zugeführt wurden, gediehen die Prothallien gut; zahlreiche und große Antheridien wurden gebildet; die Zahl der weiblichen Prothallien war im Verhältnis groß zu nennen.

Ohne Calcium: Die Antheridienbildung ist nur spärlich eingetreten: weibliche Prothallien fehlen vollständig.

Ohne Schwefel: Die Antheridienbildung an Prothallien, die im Vergleich zu denen der Normalkultur kleiner geblieben sind, ist vorhanden. Merkwürdigerweise traten die Spermatozoiden bei keinem Prothallium aus den Mutterzellen, obgleich sich die Antheridien in ganz normaler Weise öffneten.

Ohne Eisen: Die Kulturen machten einen chlorotischen Eindruck, mit Ausnahme von einigen Prothallien am Rande; ich vermute, daß sich aus dem gebrannten Ton des Untersatzes geringe Spuren von Eisen gelöst hatten, denn es ist verwunderlich, daß auf den Kulturen ohne Eisen prächtige monözische Prothallien gediehen.

Die Kulturen zu weiteren Versuchen gingen, bevor Geschlechtsorgane gebildet worden, zugrunde.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Rhizom und oberirdischer Sproß der Equiseten sind in ihrer Gestaltung voneinander verschieden; außerdem ist besonders charakteristisch der Unterschied in der Form der Stammknospe. Die Blätter der Rhizome bleiben viel länger erhalten als die der oberirdischen Sprosse, die sehr bald absterben, bei einigen Arten abgeworfen werden. Die Blätter der Rhizome tragen auf der Ober- und Unterseite Haare, von denen die der Oberseite dem Schutz des Vegetationspunktes dienen, die der Unterseite Schleim absondern, dadurch die Rhizomspitze schlüpfrig machen und ihr Vordringen im Boden erleichtern. Die Schleimhaare fehlen auf der Unterseite der Blätter der oberirdischen Sprosse. — Unterirdische und oberirdische Sprosse sind in ihrer Anlage nicht streng fixiert. Ein Rhizom kann durch Kultur in einen oberirdischen Sproß umgewandelt werden; umgekehrt können oberirdische Sproßanlagen erster und zweiter Ordnung teilweise zu Rhizomen werden (Equisetum limosum).

2. Die transversal geotropischen Rhizome werden unter dem Einfluß des Lichtes positv geotropisch.

3. Bei Equisetum-Arten mit stark wechselnder Blattzahl (Equisetum arvense) kann durch geeignete Kulturmethoden (Verschlechterung der Wachstumsbedingungen infolge von Abschwächung des Lichtes) eine Reduktion der Blattanlagen in akropetaler Reihenfolge erzielt werden.

4. Krümmungen wirken auf das Austreiben von Seitensprossen fördernd, wenn die Konvexseite so gelegen ist, daß die Seitensprosse negativ geotropisch wachsen können, ohne Wachstumskrümmungen ausführen zu müssen.

Einseitige Beleuchtung bewirkt einseitiges Austreiben der Seitensprosse, mit Ausnahme bei Belichtung der Konkavseite.

Licht- und Konvexkrümmung addieren sich in bezug auf die Konvexseite.

Feuchtigkeit fördert die Seitensproßbildung auf der Konvexseite; Wurzelbildung findet auch auf der Konkavseite statt.

5. Ein sekundäres Dickenwachstum fehlt den Equiseten; einjährige Sprosse können zum Überwintern gebracht werden.

6. Bower's Ansicht, ein Teil der Sporenmutterzellen in den Sporangien degeneriere und werde zur Ernährung der übrigen gebraucht, ist nicht richtig; zur Ernährung der Sporenmutterzellen dient das Periplasmodium, das aus dem Tapetum hervorgeht.

7. Am Öffnen der Antheridien sind die Deckelzellen aktiv beteiligt; durch Quellung eines Schleimes, der an der Konvexseite der Deckelzellen abgelagert wird, werden Formveränderungen hervorgerufen, so daß die ursprüngliche Konvexseite zur Konkavseite wird. Der Vorgang des Öffnens gleicht dem der Moos-Antheridien.

8. An Prothallien einiger Arten (Equisetum palustre, Schaffneri) können Knöllchen gebildet werden, die Zeiten schlechter Wachstumsbedingungen überdauern bzw. der vegetativen Vermehrung der Prothallien dienen können.

9. Fruchtsprosse von Equisetum arvense und Telmateja können durch Kultur zum Ergrünen und zum Austreiben von Seitensprossen gebracht werden.

10. Die Regenerationsfähigkeit der Sprosse der verschiedenen Equiseten-Arten ist verschieden, sie ist besonders groß bei Equisetum Schaffneri, arvense, limosum; es werden sowohl Erstarkungssprosse als auch Rhizome gebildet. Im allgemeinen sind die Sprosse in ihren Anlagen fixiert, eine Ausnahme macht Equisetum limosum, bei dem nur ein Teil, nämlich die großen, deutlich sichtbaren Anlagen fixiert sind; die übrigen bleiben lange Zeit labil und können zu Seitensprossen wie auch zu Rhizomen werden.

11. Auch bei den Prothallien ist die Regenerationsfähigkeit bedeutend. Es wird ein teilungsfähiges, meristematisches Gewebe gebildet, aus dem neue Prothallien hervorgehen können, die sich von dem Mutterprothallium ablösen und selbständig werden.

12. Die Prothallien sind geschlechtlich nicht streng fixiert; männliche Prothallien lassen sich in weibliche, weibliche in männliche umwandeln.

Literaturverzeichnis.

1) Bower, On the Morphology of Sporeproducing Members 1894.
2) Buchtien, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Equisetum. Inaug.-Dissert. Rostock 1887 oder Bibliothek Bot. 8.
3) Cormack, On Cambial Development in Equisetum. Annals of Botany 1893, Vol. VII.

4) Duval-Jouve, Histoire naturelle des Equisetum de France 1863.
5) Eames, On the occurence of centripetal Xylem in Equisetum. Annals of Botany 1909, Vol. XXIII.
6) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (1883).
7) Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. 1880, 1881.
8) Ders., Experimentelle Morphologie, 1908.
9) Ders., Über den Öffnungsmechanismus der Moos-Antheridien. Ann. du Jard. Botan. de Buitenzorg 1897, Suppl. I.
10) Ders., Über die Fruchtsprosse der Equiseten. Ber. der Deutsch. bot. Gesellsch. 1886.
11) Ders., Organographie der Pflanzen, 1898.
12) Gwynne-Voughan, Remarks upon the nature of the stele of Equisetum. Annals of Botany 1901, Vol. XV.
13) Hannig, Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora 1910, Bd. CII.
14) Heilbronn, Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora 1910, Bd. CI.
15) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851.
16) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, 1852.
17) Janczewski, Recherches sur le Développement des bourgeons dans les Prêles. Mémoires de la Société Naturelle des Sciences Naturelles de Cherbourg, 1876/77.
18) Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, 1909, Bd. II.
19) Meyer, Arthur, I. Mikroskopisches Praktikum, 1907.
20) Milde, Das Auftreten der Archegonien am Vorkeime von Equisetum Telmateja. Flora 1852.
21) Ders., Monographia Equisetorum. Nova Acta Leop. Carol. 1864, Bd. XXXII.
22) Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Gefäßkryptogamen und Rhizocarpeen. Nova Acta Acad. Leop. Carol., Bd. XXIII, 2.
23) Müller, C., Über den Bau der Kommissuren der Equisetenscheiden. Pringsheim's Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1888, Bd. XIX.
24) Reeß, Entwicklungsgeschichte der Stammspitze von Equisetum. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1867, Bd. VI.
25) Sadebeck, Equiseten in Engler-Prantl's Natürliche Pflanzenfamilien I, 1902, Bd. IV.
26) Seward, Fossil Plants 1898.
27) Strasburger, Botanisches Praktikum, 4. Aufl.
28) Thuret, Recherches sur les anthéridies des Cryptogames. Ann. des Sciences Naturelles 1851, 3. Sér., Tome XVI.
29) Tomaschek, Zur Entwicklungsgeschichte (Palingenesie) von Equisetum. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien 1872.
30) Vöchting, Über Organbildung I.