Untersuchungen über die Characeen.

Von
Dr. K. Giesenhagen, München.

(Hierzu Tafel V und 17 Text-Abbildungen.)

II. Der Bau der Sprossknoten bei den Characeen.

Einleitung.

Wenn man die Angaben der Litteratur über den Bau der Sprossknoten der Characeen vergleicht, so gewinnt man den Eindruck, als ob die Zelltheilungsfolge und die Zellanordnung in diesen Theilen nur in ihren ersten Anfängen einige Gesetzmässigkeit aufweisen, während im weiteren Verlauf der Entwickelung die Zelltheilungen ohne bestimmte Ordnung und in den einzelnen Knoten derselben Pflanze in verschiedener Weise erfolgen, so dass im verwachsenen Knoten eine Zurückführung der Zellenordnung auf die den Aufbau der übrigen Pflanze beherrschenden Bildungsgesetze nicht wohl möglich sei. Diese Anschauung ist indess durch die bisher über diesen Punkt angestellten Untersuchungen nicht in genügender Weise begründet worden. Man hat wohl die Zelltheilungen in den Sprossknoten bis zu einem gewissen Punkte an einzelnen Beispielen genauer verfolgt, sobald aber die Complicirtheit der Zellanordnung im Knoten die Beobachtung erschwerte, oder sobald die von Fall zu Fall wechselnde Zellenfolge eine Gesetzmässigkeit nicht ohne Weiteres erkennen liess, verzichtete man auf das weitere Eindringen in die Bau- und Entwickelungsverhältnisse. So ist es gekommen, dass wir nicht einmal Angaben darüber finden, ob etwa jede Zelle eines Knotens, die nicht zum Blatt oder zur Berindungszelle wird, einem accessorischen Spross oder einer Haarwurzel den Ursprung geben kann, oder ob einzelne Zellen bevorzugt sind und welchen Ursprungs diese Zellen sind; und an den zahlreichen Abbildungen verzweigter Knoten — man vergleiche z. B. Pringsheim's Tafel X im dritten Band seiner Jahrbücher oder die Figuren 22 und 23 in Migula's Characeen, anderer nicht zu gedenken — finden wir die fraglichen Verhältnisse oft in ganz auffälliger Weise durch eine gänzlich unmotivirte Schraffirung wie mit einem keuschen Feigenblatt verdeckt, ein deutliches Zeichen dafür, dass die betreffenden Autoren über das, was sie sorgsam verhüllten, keine sichere Auskunft

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0166-6

zu geben wussten. Pringsheim[1]) erklärt auch unumwunden den Sprossknoten für einen complicirten Zellkörper, dessen „Bildungsgeschichte bisher noch nicht über die ersten Stadien seiner Entwickelung hinaus hat geführt werden können". Migula[2]) macht wohl den Versuch, in einem bestimmten Fall bei Chara hispida den Bau des Basalknotens des Blattes aufzuklären, seine Auffassung entspricht indess nicht den thatsächlichen Verhältnissen und es ist nicht möglich, aus seiner Darstellung eine sichere und genaue räumliche Vorstellung von der Lagerung der Zellen im Basalknoten der Blätter dieser Art zu gewinnen. Für die Discussion gewisser principieller Fragen, besonders für das Verständniss der verschiedenen Sprossarten der Characeen der Wurzelfäden und der Vorkeime und für die Erkennung der Beziehungen dieser Gebilde zu einander scheint mir die genaue Kenntniss des morphologischen Aufbaues der Sprossknoten unerlässlich. Erst wenn wir im Stande sind, den Ursprung und morphologischen Werth jeder einzelnen Zelle im Sprossknoten anzugeben, wird es möglich sein, über die Entstehung der Seitenzweige und der accessorischen Bildungen ein Urtheil zu fällen. Die vorliegende Abhandlung verfolgt deshalb den Zweck, die Bauverhältnisse der Sprossknoten bei einer Anzahl von Arten zu studiren und darzuthun, dass, entgegen der Auffassung der älteren Autoren, auch bei der Ausbildung der Knoten jeder Schritt der Zelltheilung einer bestimmten Gesetzmässigkeit unterliegt. Die verbesserte Technik, insbesondere auch die Anwendung des Mikrotoms ist uns dabei ein wesentliches Hilfsmittel, um die Schwierigkeiten zu überwinden, welche die früheren Bearbeiter dieser Frage an der Aufklärung der complicirten morphologischen Verhältnisse verhinderte.

Nicht minder schwierig als die Constatirung des Zusammenhanges der Zellen in den Zellkörpern der Knoten erscheint es mir, die thatsächlichen Verhältnisse so darzustellen, dass der Leser eine räumliche Vorstellung von der Zellanordnung gewinnt, und ich weiss nicht, ob nicht trotz aller besonderer Aufmerksamkeit, die ich auf Klarheit der Diction verwendete, und trotz der zahlreichen Abbildungen, welche die Darstellung des Textes unterstützen, die Geduld des Lesers allzusehr in Anspruch genommen wird. Nur der Wunsch, dem Leser vollen Einblick in die Verhältnisse zu verschaffen, auf denen meine Schlussfolgerungen in einer folgenden Abhandlung basirt sein werden,

1) N. Pringsheim, Über die Vorkeime etc. Pringsh. Jahrb. III p. 296.
2) Migula, Characeen p. 15.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0167-2

veranlasst mich, nach der mühsamen Untersuchung auch noch die Mühe der Darstellung der Resultate zu übernehmen.

Die Keimungsgeschichte, die Entstehung des Hauptsprosses, die ersten Theilungen der Scheitelzelle und der Sprossknoten, die Bildung der Blätter und der Rindenzellen sind schon oft genug beschrieben worden und wir besitzen in Braun's Werken, besonders in seinen Abhandlungen über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen [1]) und in der Einleitung zur Characeenbeschreibung in der Kryptogamenflora von Schlesien geradezu klassische Darstellungen dieser Dinge, die an Klarheit und Übersichtlichkeit nichts zu wünschen übrig lassen. Ich glaube aber doch eine zusammenhängende Darstellung auch der bereits bekannten Dinge an dieser Stelle nicht ganz unterlassen zu sollen, schon um das Verständniss der später zu schildernden complicirteren Zellanordnungsverhältnisse durch allmähliches Fortschreiten vom Einfachen zum Zusammengesetzteren zu erleichtern und um für die öfters wiederkehrenden Begriffe allgemeinverständliche Bezeichnungen zu gewinnen, die die Darstellung des Neuhinzukommenden vereinfachen und übersichtlicher machen können.

Die Characeen repräsentiren sich makroskopisch im Allgemeinen als radiär gebaute Gewächse, deren Hauptspross mit fadenförmigen, verzweigten Rhizoiden im Schlamm befestigt ist und wenn nicht äussere Einflüsse wie einseitige Beleuchtung oder Strömung des Wassers dem entgegenstehen, negativ geotropisch senkrecht aufwärts wächst. Die Sprossaxe, welche an der Spitze einer Scheitelzelle mit unbegrenzter Theilbarkeit sitzt, ist regelmässig in Internodien und Knoten gegliedert. Die Internodien bestehen der Hauptsache nach aus einer einzigen cylindrischen, mehr oder minder langgestreckten Zelle. Die Knoten stellen eine biconcave flache Zellscheibe dar, aus deren Umfang neben einem oder zwei den Bau des Hauptsprosses wiederholenden Seitensprossen ein Wirtel von seitlichen Organen mit begrenztem Wachsthum hervorgeht, die als Blätter bezeichnet werden. Bei den Charen entspringen aus den Knoten des Hauptsprosses ausser den genannten Gebilden noch die Nebenblätter oder Stipulae, welche unterhalb des Blattwirtels einen ein- oder mehrreihigen Kranz bilden, und die Berindungszellen, welche die angrenzenden Internodialzellen des Hauptsprosses und selten auch das basale Ende der Blätter mit einer einschichtigen Rinde überkleiden. Ausser den genannten normalen Provenienzen der Spross-

1) Monatsber. der Akad. d. Wiss. zu Berlin 1852/1853.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0168-8

knoten können noch Wurzelfäden, Zweigvorkeime, Adventivsprosse und -Blätter an den Knoten auftreten.

Die Blätter eines Wirtels sind ihrer Entstehungsfolge und ihrer Entwickelung nach nicht vollkommen gleichwerthig. Das zuerst angelegte Blatt trägt meistens in seiner Achsel den normalen Seitenspross. Die übrigen Blätter werden nach einander in rascher Folge links und rechts von dem ersten im Umfange des Knotens angelegt, so dass die jüngsten Blätter an der vom ersten Blatt abgewendeten Seite des Knotens neben einander zu stehen kommen. Die Blätter sind wie der Spross aus Internodien und Knoten zusammengesetzt, die ersteren sind gleichfalls aus einer einzigen cylindrischen Zelle gebildet, die letzteren stellen wieder eine biconcave Zellscheibe dar, aus welcher die Anlagen der einfachen oder wiederum in gleicher Weise verzweigten Seitenblättchen und bei den Charen oft noch die Berindungszellen der Blattinternodien hervorgehen. Auch die Geschlechtsorgane Antheridien und Oogonien nehmen, wo sie vorhanden sind, in der Regel ihren Ursprung aus den Knoten der Blätter. Die Zahl der Knoten und Internodien am einzelnen Blatt ist oft bei der gleichen Art und im selben Blattwirtel verschieden. Häufig wird die Blattspitze aus mehreren cylindrischen den Internodialzellen ähnlichen Zellen gebildet, zwischen denen keine Knoten mehr angelegt sind.

Die unmittelbar an der Ursprungsstelle eines Blattes im Knoten des Hauptsprosses liegenden Zellen werden als zum Blatt gehörig betrachtet und bilden in ihrer Gesammtheit den Basalknoten des Blattes. Ausser den Basalknoten der Blätter und der Basis des normalen Achselsprosses finden sich in den Sprossknoten stets zwei oder mehr Zellen, in centraler Lage, welche als stammeigene Zellen des Knotens angesehen werden müssen. Ueber die Zahl, Anordnung und Entstehungsfolge der Zellen in den Basalknoten der Blätter sowie über die Zusammensetzung der basalen Zellgruppe an dem Achselsprossen existiren in der Litteratur nur allgemeine Angaben. Al. Braun schreibt, dass die Zellenordnung in diesen Theilen der Sprossknoten wechselnd sei und keine bestimmte Gesetzmässigkeit erkennen lasse.

Bevor wir unsere eigene Untersuchung über diesen Gegenstand beginnen, ist es nöthig, noch in Kürze einiger morphologischer Eigenthümlichkeiten der Characeen zu gedenken, welche sich hauptsächlich auf die Zahl und auf die Stellung der seitlichen Organe zu einander beziehen. Die Zahl der Blätter an den einzelnen Knoten des Hauptsprosses wechselt bei den verschiedenen Arten in ziemlich weiten Grenzen. Während bei den Nitellen meist nur sechs oder selbst nur

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0169-6

fünf Blätter in einem Quirl vorhanden sind, finden sich unter den Charen einige Formen, bei denen 12 oder 14 oder noch mehr Blätter am einzelnen Hauptsprossknoten gezählt werden. Auch an dem Spross einer einzelnen Art kann die Zahl der Blätter meist freilich innerhalb ziemlich enger Grenzen wechseln, indem z. B. auf 8zählige Quirle 7- und 6zählige folgen oder umgekehrt. Wo die Blattzahl der Quirle übereinstimmt, da findet in der Anlage wenigstens regelmässige Alternanz zwischen den aufeinanderfolgenden Blattwirteln statt. Wo die Blattzahl wechselt, gilt dasselbe wenigstens für die erstangelegten Blätter, indem das den normalen Achselspross tragende Blatt I jedes Quirls gegen das gleiche Blatt des vorhergehenden Quirls um eine halbe Blattbreite nach vorne rechts verschoben ist. Die Erstlingsblätter der Quirle und also auch die Achselsprosse bilden somit in der Anlage eine Spirale, welche am Hanptspross vorne von unten

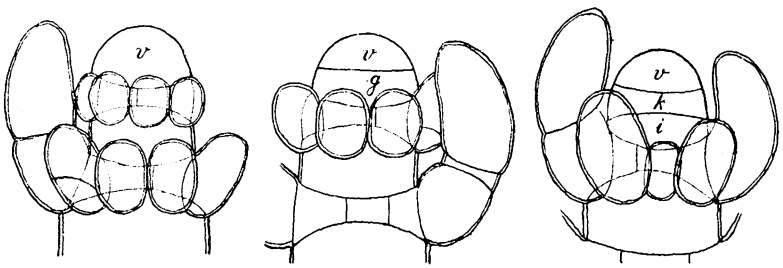


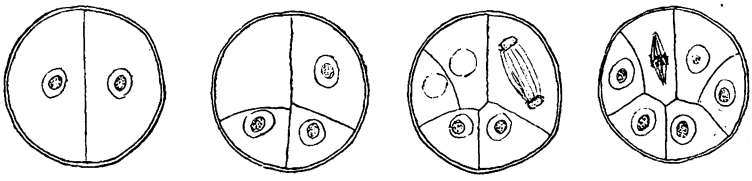
Fig. 26. Sprossspitze einer Nitilla in drei aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien. *v* Scheitelzelle, *g* Urzelle eines Sprossgliedes, *k* Urzelle eines Sprossknotens, *i* Internodialzelle. 230/1.

links nach oben rechts in halben Blattbreiten fortschreitet. Am erwachsenen Spross ist dieses Verhältniss dadurch verändert, dass die sich streckenden Internodien drehwüchsig sind und also den obern Knoten gegen den untern verschieben. Diese Verschiebung findet regelmässig in der Richtung des Verlaufes der oben beschriebenen Spirale statt, so dass also der in der Anlage nur eine halbe Blattbreite betragende Uebergangwinkel der auf einander folgenden Primärblätter oft sehr wesentlich vergrössert wird.

Indem wir nun an die Aufklärung der anatomischen Verhältnisse der Sprossknoten herantreten, gehen wir am besten von der Entwickelungsgeschichte dieser Gebilde aus, welche wenigstens in ihren ersten Phasen bei allen daraufhin untersuchten Arten übereinstimmend verläuft. Der Vegetationspunkt des Hauptsprosses wird von einer halbkugeligen Scheitelzelle eingenommen (Fig. 26 *A v*), welche dicht mit

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0170-7

körnigem Protoplasma erfüllt ist und einen verhältnissmässig grossen Zellkern besitzt. Der letztere theilt sich mitotisch mit einer im Sinne der Längsachse des ganzen Sprosses aufrecht stehenden Spindel in zwei Kerne, zwischen denen, entsprechend der Lagerung der Tochterkerne, horizontal, senkrecht zur Längsachse des Sprosses eine Scheidewand auftritt. Die Scheitelzelle *v* ist dadurch in eine gipfelständige als Scheitelzelle weiterfungirende Zelle *v* und in eine darunter liegende Zelle *g* getheilt, welche die Urzelle eines Stengelgliedes, d. h. eines Stengelinternodiums, mit dem dazu gehörigen Stengelknoten ist (Fig. 26 *B*). Die Zelle *g*, wir wollen sie im Folgenden kurz als Gliederzelle bezeichnen, theilt sich nämlich nach einer weitern Karyokinese durch eine etwas urglasförmig nach oben gewölbte Querwand (Fig. 26 *C*) in einen oberen Abschnitt, die Knotenzelle *k*, welche zum Sprossknoten



A *B* *C* *D*

Fig. 27. Querschnitte junger Sprossknoten von Chara aspera. *A*—*D* aufeinanderfolgende Theilungsstadien. 360/1.

wird, und in einen unteren Abschnitt die Internodialzelle *i*, welche keine weitere Zelltheilung erfährt, sondern einfach durch Wachsthum ihre endgiltige morphologische Ausbildung erlangt. Wir können also das Wachsthumsgesetz der Characeensprosse, von dem bisher keine Ausnahme bekannt ist, ausdrücken durch die Formel:

$$V = (v + g)$$
$$= [v + (k + i)]$$

Die in der rechten Seite der Gleichung mit *v* bezeichnete junge Scheitelzelle wächst wieder auf die ursprüngliche Grösse *V* heran und wird durch erneute Zelltheilung $= (v + g_1) = [v + (k_1 + i_1)]$. Der Aufbau eines ganzen Sprosses aus seiner Urscheitelzelle *V* würde also in der Formel zum Ausdruck kommen:

$$V = [v + (k_n + i_n) + (k_{n-1} + i_{n-1}) + \ldots + (k_1 + i_1) + (k + i)].$$

Die morphologische Ausbildung der Zelle *i* schliesst, wie erwähnt, mit ihrer Streckung ab, die Knotenzelle *k* aber wird durch weitere Zelltheilung zu einer vielzelligen Scheibe, aus deren Umfang die Blätter und die Seitensprosse hervorgehen. Die Zertheilung der Zelle *k* wird durch das Auftreten einer verticalen Wand eingeleitet,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0171-3

welche die in der Oberansicht kreisförmige Zelle in zwei annähernd gleiche Hälften zertheilt, wie das in der Abbildung *A* der Fig. 27 dargestellt ist. Wir nennen diese Zellen die Halbirungszellen. Die Lage der Wand, durch welche die Knotenzelle in die Halbirungszellen zerlegt wird, zeigt eine ganz bestimmte Beziehung zu der Halbirungswand des nächstälteren Knotens, und zwar ist sie so orientirt, dass die Stellen, an welchen sie den Umfang der Knotenzelle erreicht, um eine halbe Blattbreite gegen die correspondirenden Stellen im nächstunteren Knoten verschoben sind. Da die aus dem Knoten sich entwickelnden seitlichen Organe in Bezug auf ihre räumliche Anordnung von der Halbirungswand in jedem Knoten in der gleichen Weise abhängig sind, so ist durch die Anlegung der Halbirungswand schon die später hervortretende Alternanz der Blätter in gleichzähligen Quirlen und die Spiralstellung der Primärblätter und ihrer Achselsprosse indicirt.

Denken wir uns den wachsenden Characeenspross aufrecht so vor uns orientirt, dass die Spirallinie der Primärblätter vorne oben endet, so also, dass der an dem von uns untersuchten jüngsten Knoten zu erwartende Achselspross und das zugehörige Blatt I normaler Weise vorne in der Mitte zu liegen kommen muss, so verläuft die Halbirungswand in die Knotenzelle von vorne nach hinten. Wir wollen die Seite des Knotens, welche bei dieser Orientirung nach vorne gerichtet ist, als die Vorderseite des Knotens bezeichnen und wir können demnach unter den Halbirungszellen eine rechte und eine linke unterscheiden, welche wir in den Figuren als *hr* bezw. *hl* bezeichnen wollen.[1]) Die rechte Halbirungszelle ist in der Entwickelung bevorzugt, in ihr tritt zuerst wieder Kerntheilung ein und eine verticale Theilungswand, welche sich einerseits an die Halbirungswand, andererseits vorne rechts an den Umfang der Knotenzelle ansetzt, schneidet von der Halbirungszelle ein Stück ab, welches von oben gesehen, als ein Kreisausschnitt in der kreisförmigen Knotenzelle erscheint. Wenig später tritt der gleiche Theilungsvorgang auch in der linken Halbirungszelle ein, wobei die abgeschnittene Theilzelle vorne links von der Halbirungswand zu liegen kommt. In der Figur 27 *B* ist der Querschnitt eines Sprossknotens nach der Natur gezeichnet, in welchem dieses Stadium der Knotentheilung erreicht war. Die Figuren 27 *C* und *D*, welche gleichfalls nach Querschnitten durch junge Sprossscheitel gezeichnet wurden, stellen etwas ältere Theilungsstadien dar. Sie

1) Die Ausdrücke rechts und links beziehen sich, wie aus der Figur 28 hervorgeht, auf den Beschauer.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0172-9

eigen, dass in jeder Halbirungszelle nach der ersten Theilungswand ine weitere Theilung durch senkrechte Wände erfolgt, welche von ler ersten Theilungswand ausgehend, bogenförmig zum Umfang des Knotens verlaufen. An die neuentstandene Wand setzt sich in jeder Zellhälfte, wenn der Raum dafür vorhanden ist, eine weitere senkrechte Wand an, die in gleicher Weise bogenförmig zum Knotenumfang verläuft. Wenn zuletzt der Restabschnitt der Halbirungszelle wischen der Halbirungswand und der letztentstandenen bogenförmigen Theilungswand nur noch einen schmalen Streifen bildet, so tritt als etzter Schritt in dem Theilungsprocess eine senkrechte Wand auf, welche von der vorhergehenden bogenförmigen Wand direct zu der Halbirungswand hinüber geht, welche also den Rest der Halbirungszelle in eine centrale und in eine peripherische Zelle zertheilt.

Auf diese Weise ist in jeder Halbirungszelle ein Halbkreis von peripherischen Zellen abgegrenzt worden, während der Rest der Halbirungszelle als centrale Zelle übrig bleibt. Die peripherischen Zellen sind die Urzellen der Blätter, wir bezeichnen sie mit *u*. Man findet gewöhnlich angegeben, dass die peripherischen Zellen in den beiden Halbirungszellen in regelmässiger Abwechselung angelegt werden, so dass also in der rechten Halbirungszelle *hr* ausser der ersten peripherischen Zelle auch die dritte, fünfte, also alle ungeraden, gebildet werden, dass dagegen die linke Halbirungszelle *hl* alle geraden peripherischen Zellen enthalten müsste. Dass diese Annahme nicht immer zutrifft, beweisen die Figuren 27 *C* und *D*, in denen die linke Halbirungszelle neben der zweiten die dritte peripherische Zelle enthält. Die Zelltheilungen in den beiden Halbirungszellen gehen nach der Anlage der beiden ersten peripherischen Zellen unabhängig von einander vor sich und folgen so schnell auf einander, dass die Zeitdifferenz in ihrer Entstehungsfolge keine Rolle spielen kann. Um aber für die einzelnen peripherischen Zellen des Knotens eine bestimmte Bezeichnung zu haben, wollen wir dieselben so nummeriren, als ob die Annahme von einer regelmässigen Abwechslung in der Bildung derselben richtig wäre; d. h. wir bezeichnen die peripherischen Zellen der rechten Halbirungszelle von vorne nach hinten als u_1, u_3, u_5 u. s. w. diejenigen der linken Halbirungszelle als u_2, u_4, u_6 u. s. w. und entsprechend diesem Zahlenindex werden wir die aus diesen Zellen entspringenden Blätter als Blatt I, II u. s. w. bezeichnen. Für die centrale Restzelle der Halbirungszellen wollen wir das Zeichen *c* einführen und durch ein hinzugefügtes *r* oder *l* andeuten, ob die Centralzelle der rechten oder linken Halbirungszelle angehört. Mit Zugrunde-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0173-5

legung dieser Bezeichnungsweise, welche auch in der Figur 28 angewendet worden ist, können wir das allgemein giltige Theilungsgesetz der Sprossknoten der Characeen durch die folgende Formel zum Ausdruck bringen

$$K = hr + hl$$
$$= (cr + u_1 + u_3 + \ldots u_{2n-1}) + (cl + u_2 + u_4 + \ldots u_{2n})$$

wobei n die in den einzelnen Fällen wechselnde Anzahl der Blatturzellen in der rechten Halbirungszelle bedeutet. Ist die Gesammtzahl der Blatturzellen im Knoten eine ungerade, wie in dem in Figur 28*B* dargestellten Falle, so muss in der Formel das Glied u_{2n} fortbleiben, es schliesst also die Reihe der Blatturzellen in dem der linken Halbirungs-

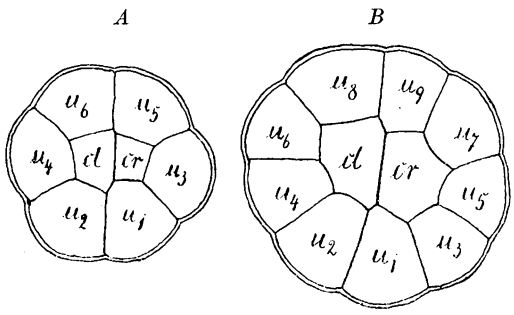


Fig. 28. Querschnittbilder junger Sprossknoten. *A* von Chara aspera. *B* von Chara baltica. u_1 u_2 . . . Urzellen der Blätter, *cl* das Reststück der linken, *cr* das Reststück der rechten Halbirungszelle der Urzelle des Knotens.

zelle entsprechenden Hintergliede mit u_{2n-2} ab. Unter Umordnung der Glieder können wir die das Theilungsgesetz ausdrückende Formel auch in folgender Weise schreiben:

$$K = (cr + cl) + (u_1 + u_2 + \ldots + u_{2n})$$

wobei der erste Klammerausdruck der rechten Gleichungsseite diejenigen Elemente enthält, welche als stammeigene bezeichnet werden müssen, während die in der zweiten Klammer stehenden Ausdrücke den Zellen entsprechen, aus denen die seitlichen Organe sich entwickeln.

Da die Wände, welche den Sprossknoten von den benachbarten Internodien abgrenzen, uhrglasförmig gebogen sind und zwar so, dass ihre convexen Seiten gegen einander gekehrt sind, so haben die Zellen im Knoten ungleiche Höhe. Die centralen Reststücke der Halbirungszellen sind am niedersten, sie stellen flache Tafeln dar. Die peripherischen Zellen dagegen sind nach aussen höher als innen. Sie stellen, von kleinen Unregelmässigkeiten abgesehen, abgestumpfte

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0174-0

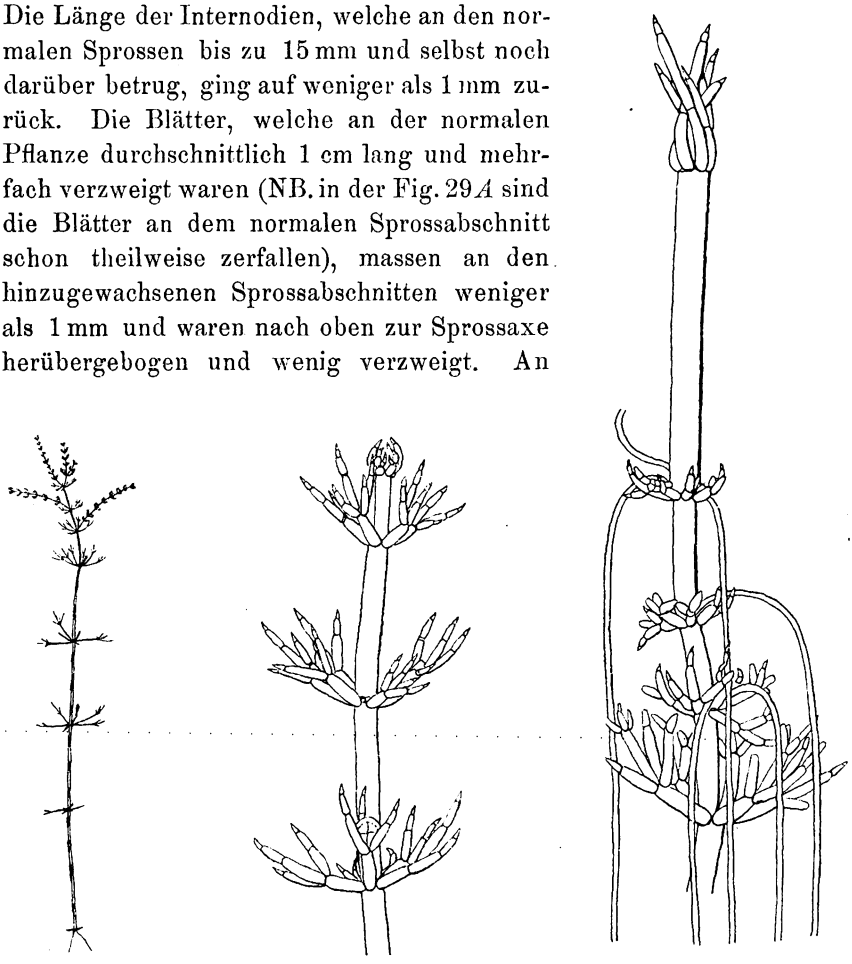
Pyramiden oder Keile dar, deren Grundfläche in der Peripherie des Knotens liegt, während der abgestumpfte Gipfel an eine der centralen Testzellen grenzt.

I. Nitella gracilis.

Bis zu der geschilderten Phase der Entwickelung des Sprossknotens findet bei allen untersuchten Characeen, abgesehen von der auch beim einzelnen Individuum schwankenden Zahl der peripherischen Zellen, völlige Uebereinstimmung statt. Aber schon der nächste Entwickelungsschritt bietet bei den einzelnen Arten Verschiedenheiten dar, so dass wir genöthigt sind, um einen Einblick in die Gesetzmässigkeit des Ausbaues der Knoten zu gewinnen, zunächst einzelne bestimmte Objecte in Untersuchung zu nehmen. Wir beginnen mit den Nitellen, die wegen des Mangels der Berindungszellen und auch wegen der Beschaffenheit der Zellwände und des Zellinhaltes am leichtesten Einblick in ihre Bauverhältnisse gewähren. Bei der Verfolgung des Entwickelungsganges bereitet indess hier wie bei den Charen der Umstand Schwierigkeiten, dass die Zelltheilungen in den Organen meist sehr schnell aufeinanderfolgen, so dass selbst bei der Durchmusterung eines sehr umfangreichen Materials die einfacheren Stadien nicht immer in ununterbrochener Reihenfolge aufzufinden sind. Ich habe, um dieser Schwierigkeit zu entgehen, einen andern Weg eingeschlagen. Die Characeen variiren bekanntlich sehr leicht innerhalb weiter Grenzen, und zwar finden sich neben Wuchsformen, welche nur durch Zahl, Grösse und Richtung ihrer einzelnen Organe verschieden sind, bisweilen auch solche, die wesentlich einfacher organisirt erscheinen. So kennen wir z. B. bei manchen berindeten Charen Varietäten, bei denen die Berindung nur durch Zellhöckerchen angedeutet ist oder bei denen der normale Achselspross sich nicht oder nur unbedeutend über die Oberfläche der Achsel des Tragblattes erhebt. Es lässt sich durch Vergleichen mit entwickelteren Formen zeigen, dass die Einfachheit dieser Varietäten nicht etwa dadurch zu Stande kommt, dass irgend ein Schritt in dem normalen Entwickelungsgange übersprungen wird; vielmehr handelt es sich bei den einfachen Formen nur um ein Stehenbleiben in einer niederen Entwickelungsphase, um ein Verharren in einem einfachen Stadium, welches die normalen Formen schnell durchlaufen, um zu höherer Complicirtheit fortzuschreiten. Es ist klar, dass derartige einfache Varietäten zum Studium der Gesetzmässigkeit des Aufbaues geeigneter sein müssten als die complicirteren Formen und ihre schnell veränderten Jugendstadien.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0175-6

Sehr leicht gelang es mir, bei Nitella gracilis eine derartige einfache Form zu ziehen, indem ich eine grössere Menge von Sprossen in einem verhältnissmässig kleinen Glase mit nährstoffarmem Wasser wachsen liess. Nach einiger Zeit zeigten die fortwachsenden Sprosse makroskopisch sehr auffällige Veränderungen (vergl. Figur 29 *A* und *B*). Die Länge der Internodien, welche an den normalen Sprossen bis zu 15 mm und selbst noch darüber betrug, ging auf weniger als 1 mm zurück. Die Blätter, welche an der normalen Pflanze durchschnittlich 1 cm lang und mehrfach verzweigt waren (NB. in der Fig. 29 *A* sind die Blätter an dem normalen Sprossabschnitt schon theilweise zerfallen), massen an den hinzugewachsenen Sprossabschnitten weniger als 1 mm und waren nach oben zur Sprossaxe herübergebogen und wenig verzweigt. An



A *B* *C*

Fig. 29. Nitella gracilis. *A* ein durch Nahrungsmangel abnorm veränderter Spross in natürlicher Grösse. *B* Spitze eines derartigen verarmten Sprosses, 28/1. *C* Spitze eines verarmten Sprosses 10 Tage nach der Uebertragung in nährstoffreicheres Wasser, 28/1.

den älteren Sprosstheilen hatten die Blätter zahlreiche und ganz normale Geschlechtsorgane getragen. Die neu entstandenen Sprosstheile trugen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0176-2

ur wenige abnorme Oogonien und Antheridien, auf deren Eigenthümchkeiten ich in einem andern Zusammenhange zurückkommen werde. ie angeführten Veränderungen zeigten sich sowohl an den fortwachenden Hauptsprossen als auch an den in den Achseln älterer Knoten ntspringenden Seitensprossen. In den abnormen Blattwirteln kommen ie Seitensprosse überhaupt nicht zur Entwickelung. Wir haben es ier offenbar mit einer Verarmungserscheinung zu thun, welche in olge des Nahrungsmangels eintrat. Sobald ich derartige verarmte prosse in bessere Ernährungsbedingungen brachte, zeigte sich unverüglich ein Rückschlag zur normalen Form. Ich habe in Figur 29 *C* ie Spitze eines verarmten Sprosses gezeichnet, welcher nur erst 10 Tage ı frisches Wasser übertragen war. Aus den Knoten entspringen ahlreiche Wurzelfäden und aus dem verarmten Abschnitt hat sich ie Sprossspitze mit einem kräftigen Internodium emporgestreckt, über elchem ein erster Wirtel von grösseren Blättern schon den Uebergang zur normalen Sprossform erkennen lässt.

Die verarmten Sprossabschnitte konnten nach Anwendung von ssigsäure zur Entkalkung und nach der Aufhellung direct zur Beobachtung verwendet werden und liessen unschwer die Zusammenetzung auch der älteren Sprossknoten erkennen. Ich habe ausserdem ahlreiche derartige Sprossspitzen mit dem Mikrotom in Längs- oder uerschnitte zerlegt und so sicheren Aufschluss über alle fraglichen unkte erlangt.

Verfolgen wir zunächst das Schicksal der stammeigenen Zellen ines Sprossknotens, also der beiden Zellen *cr* und *cl*, welche als eststücke der Halbirungszellen nach Anlegung der peripherischen ellen übrig bleiben, so zeigt sich, dass dieselben nur noch geringe eränderungen erfahren. Infolge des Zuwachses in horizontaler Richng, welchen der ganze Knoten schon früh im gleichen Schritt mit er Kräftigung der ihm benachbarten Internodien erfährt, vergrössert ich auch der Umfang der Zellen *cr* und *cl*, wodurch erneute Zelleilungen im Innern derselben angeregt werden. Die auftretenden heilungswände zerlegen, indem sie rechtwinkelig an die ursprünglichen albirungswände ansetzen, die flachen tafelförmigen Zellen in annähernd leiche Stücke, so dass also zunächst statt der zwei centralen Zellen eren vier vorhanden sind; jede der Tochterzellen kann sich nun durch ine neue Wand, welche mit der ursprünglichen Halbirungswand gleichrichtet ist und also auf der vorher entstandenen Theilungswand senkecht steht, wiederum in zwei annähernd gleiche Zellen theilen. Indess nterbleibt diese weitere Theilung häufig in einer oder in mehreren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0177-8

der Tochterzellen, ohne dass im übrigen die Beschaffenheit des Knotens dadurch eine wesentliche Veränderung erfährt. Die Figur 30 stellt vier aufeinanderfolgende Knoten eines Sprosses dar, an denen die Zertheilung der Centralzellen leicht erkennbar ist, in der Figur *A* sind die beiden Centralzellen noch ungetheilt, bei *B* sind dieselben zusammen in 7 Zellen zerlegt, während bei den älteren Knoten *C* und *D* nur 5 bezw. 6 Zellen aus den beiden ursprünglichen Zellen *c* hervorge-

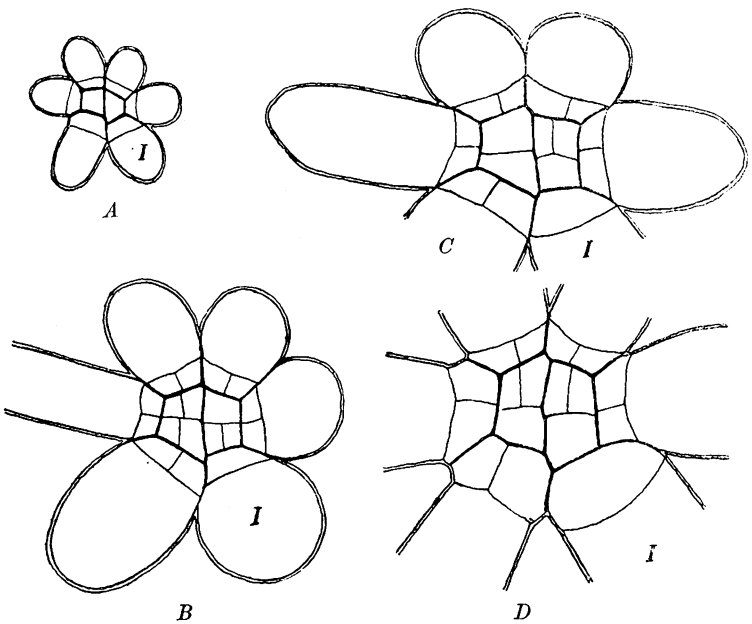


Fig. 30. Nitella gracilis. Querschnittbilder von vier aufeinanderfolgenden Sprossknoten eines Sprosses. 215/1.

gangen sind. Auch an älteren Knoten normal ausgebildeter Sprosse ist die Zahl der stammeigenen Zellen selten grösser als in den in Fig. 30 abgebildeten Beispielen.

Schwieriger zu verfolgen ist die Zertheilung der peripherischen Zellen, da hier die Zelltheilung nicht nur durch senkrechte, sondern daneben auch durch horizontale und schräg gerichtete Wände erfolgt und da ausserdem der Umfang dieser Zellen durch das Auswachsen der Aussenwände beträchtlich verändert wird. Ausserdem zeigt der Theilungsvorgang bei den einzelnen Zellen individuelle Verschiedenheiten, welche die Erkennung des Gesetzmässigen in der Erscheinung erschweren. Wir betrachten zunächst das Verhalten der Zelle u_1, d. h. derjenigen peripherischen Zelle, welche zuerst gebildet wurde und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0178-4

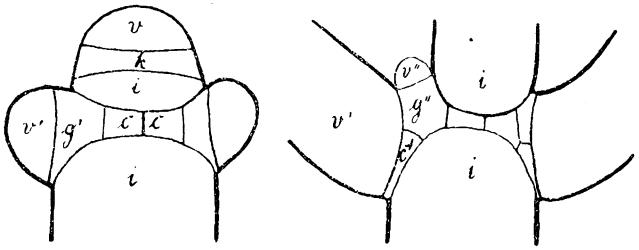
welche bei der auf Seite 166 angegebenen Orientirung des Sprosses rechts vorne neben der Halbirungswand des Knotens gelegen ist.

Nachdem sich die Aussenwand dieser Zelle halbkugelig über den ursprünglichen Umfang der Knotenzelle emporgewölbt hat, tritt in derselben eine senkrechte, in Beziehung zu dem Umfang des Sprossknoten tangentiale Wand auf, welche ein calottenförmiges Stück vorne von der Hervorwölbung abschneidet. Diese Theilungswand setzt sich stets rings herum an die freie Aussenwand der hervorgewölbten Zelle u_1 an, so dass die abgetrennte calottenförmige Zelle, welche wir als zukünftige Vegetationsspitze des Blattes mit v' bezeichnen, weder mit den benachbarten Zellen u_2 und u_3, noch auch mit den über und unter dem Sprossknoten gelegenen Internodialzellen in directer Berührung steht. Der nach rückwärts gelegene Abschnitt der Zelle u_1 dagegen, wir wollen ihn als erstes Blattglied g' nennen, wird im Innern des Stammknotens von diesen vier Zellen und von den stammeigenen Zellen begrenzt und besitzt ausserdem noch nach aussen zu ein zonenförmiges Stück freier Oberfläche, welches nach oben zwischen dem nächst oberen Stamminternodium und der Zelle v' breiter ist als seitlich und unten, wo die Zelle v' den benachbarten peripherischen Knotenzellen u_2 und u_3 und dem nächst untern Stamminternodium ziemlich nahe gerückt ist. Wenn wir die Zelle u_1 als die Urscheitelzelle des Blattes I ansehen, so entspricht das Auftreten der ersten Wand, welches in Gestalt einer Gleichung lautet $u_1 = v' + g'$ dem Theilungsvorgang der Stammscheitelzelle, den wir oben durch die Formel $V = v + g$ ausgedrückt haben. In der That verhält sich die Zelle v' auch hier ähnlich wie die Scheitelzelle des Stammes, indem sie sich zunächst nach dem Gesetze $V = v + (k + i)$ weitertheilt, später freilich wird die Vegetationskraft des Scheitels schwächer, so dass nur noch Theilungen nach der Formel $V = v + g$ zustande kommen, und endlich verliert die Scheitelzelle überhaupt ihre Theilbarkeit und wächst zur Dauerzelle aus.

Gemäss dem für die Vegetationsspitze des Sprosses geltenden Theilungsgesetz $g = (k + i)$ sollten wir erwarten, dass in der aus der Zelle u_1 hervorgegangenen Zelle g' zunächst wieder eine Theilung stattfände, durch welche eine Knotenzelle und eine Internodialzelle gebildet würden. Dieser Theilungsvorgang unterbleibt aber in dem untersten Blattglied, vielmehr verhält sich die Zelle g' direct wie eine Knotenzelle, indem sie sich, wie wir sehen werden, in stammeigene und peripherische Zellen zertheilt. Bevor wir indes diesen Vorgang verfolgen, muss ich noch auf eine Formänderung aufmerk-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0179-2

sam machen, welche die Zelle g' durch das Flächenwachsthum ihrer Wände im Zusammenhang mit der Ausdehnung der sie begrenzenden Zellen erfährt. Die Figur 31*A* stellt einen Längsschnitt durch eine Sprossspitze dar, an welcher die Zelle u_1 des zweiten Knotens bereits die erste oben beschriebene Theilung erfahren hat. Der Schnitt ist so geführt, dass er die aus der Zelle u_1 hervorgegangenen Zellen v' und g' senkrecht halbirt. Wir haben also und zwar an der linken Seite der Figur den Längsschnitt der Anlage des Blattes I vor uns. In Figur 31*B* ist der Längsschnitt eines älteren Knotens bei schwächerer Vergrösserung gezeichnet, in welchem alle entsprechenden Theile in gleicher Weise orientirt sind. Durch Vergleichung beider Figuren erkennen wir, dass das obere Ende des unterhalb des Knotens liegenden Internodiums, welches anfangs nur flach gewölbt ist, später, indem



A *B*

Fig. 31. Nitella gracilis. *A* medianer Längsschnitt einer Sprossspitze, 450/1. *B* medianer Längsschnitt eines älteren Knotens, 220/1. Beide Schnitte halbiren das Blatt I der getroffenen Knoten. *v* Scheitelzelle, *k* Knotenzelle, *i* Internodium des Hauptsprosses; *v'* Scheitelzelle, *g'* Gliederzelle, *c'* centrale Knotenzelle des Blattes; *v''* Scheitelzelle, *g''* Gliederzelle des Achselsprosses.

es sich streckt und an Umfang zunimmt, mehr kuppelförmig abgerundet wird. Dadurch wird der untere Rand der Ansatzstelle der Blattanlage herabgerückt, der flache Theil der Zelle g', welcher zwischen dem untern Internodium und der ersten Theilungswand von u_1 liegt, gewinnt an Umfang. In radialer Richtung von vorne gesehen erscheint die Blattanlage annähernd kreisförmig. Im Jugendzustande liegt der kreisförmige Umfang annähernd mitten vor der anstossenden Centralzelle des Sprossknotens, später erscheint derselbe nach unten auf das Internodium herabgerückt, so dass die anstossende Centralzelle bei tiefer Einstellung in der oberen Hälfte des Umkreises erscheint.

Das Gesetz, nach welchem die Zertheilung der oberen Blattknoten erfolgt, weicht von dem entsprechenden Gesetz der Stammtheilung dadurch nicht unwesentlich ab, dass die Halbirungswand, welche im

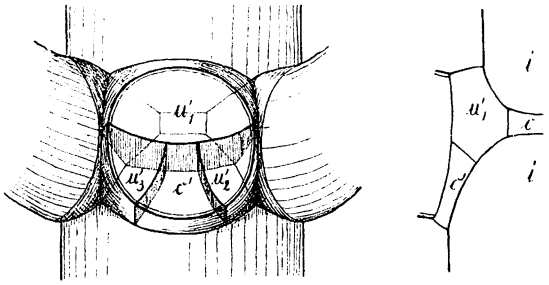
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0180-3

Stammknoten den Theilungsprocess einleitet, hier nicht auftritt. Vielmehr werden von der Knotenzelle direct die peripherischen Zellen abgeschnitten und zwar die erste derselben stets an der dem Spross zugewendeten Seite des Blattes. Die übrigen abwechselnd rechts und links neben der ersten, so dass auch hier die zuletzt gebildeten peripherischen Zellen der ersten gegenüber am Knotenumfang liegen. Sehr häufig schreitet die Ausbildung der peripherischen Zellen in den Blattknoten nicht ganz rings um das Blatt herum fort, so dass also der Kranz der peripherischen Zellen offen bleibt und das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle auf der vom Spross abgewendeten Seite des Blattes noch bis an den Umfang des Knotens reicht. Wir können das Gesetz für die Zertheilung der oberen Blattknoten entsprechend der früher gewählten Bezeichnungsweise ausdrücken durch die Gleichung $k' = c' + u'_1 + u'_2 + \ldots u'_n$.

Dieses Gesetz gilt bei Nitella gracilis in seinem ganzen Umfange auch für die als erster Blattknoten anzusehende Zelle g' des Blattes I. Die erste Theilungswand verläuft nämlich in der von vorne kreisförmig erscheinenden Zelle schwach nach unten ausgebogen von links nach rechts und trennt dadurch eine obere Zelle u'_1 von dem Rest der Knotenzelle ab. Nach rückwärts verläuft diese Wand etwas schräg abwärts und setzt sich ganz an die Wand des untern Internodiums an, so dass also der Theil der Zelle g', welcher mit den Centralzellen des Stammknotens in Berührung steht, ganz zur Zelle u'_1 wird, während als Reststück des sich theilenden Blattknotens nur das untere flache Stück der Zelle g' übrig bleibt, welches in dem herabgerückten Blattgrunde zwischen der ersten Theilungswand des Blattes und der Oberfläche der Internodialzelle gelegen ist. Dieses Reststück theilt sich nach dem obigen Gesetz weiter, indem gewöhnlich sowohl links als auch rechts noch eine Zelle u'_2, u'_3 durch Wände abgeschnitten werden, welche von der Zelle u'_1 ausgehend, schwach bogenförmig zum Umfang des Blattknotens verlaufen. Bisweilen wird noch links oder rechts eine weitere Zelle u'_4 in ähnlicher Weise gebildet. Damit ist denn aber die Theilung des Knotens beendet. Der Ring der peripherischen Zellen schliesst sich nach unten nicht, die Restzelle c' reicht also nach unten bis an den Umfang des Knotens. Um den nunmehr erreichten Stand der Theilung des Basilarknotens durch naturgetreue Darstellung von Präparaten zu demonstriren, würde es nötig sein, ganze Serien von Längs- und Querschnitten zu zeichnen, durch deren Combination erst die Erkennung der räumlichen Verhältnisse dem Leser ermöglicht wäre; ich ziehe es desshalb

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0181-9

vor, hier durch eine schematisirte Figur die räumlichen Verhältnisse direct zur Anschauung zu bringen. Die Figur 32*A* stellt einen jungen Sprossknoten dar, welcher so orientirt ist, dass das zu untersuchende Segment u_1 oder vielmehr das aus demselben hervorgegangene Blatt I genau nach vorne zum Beschauer gerichtet ist. Die erste Theilungswand der Blattanlage, durch welche die Blattanlage in die Zellen v' und g' zerlegt wurde, fällt also in die Ebene der Zeichnung. Die durch diese Wand abgetrennte Blattspitze ist fortgeschnitten, so dass man die Zelle g' oder vielmehr die aus ihr hervorgegangene Zellscheibe direct vor sich hat. Der doppelt contourirte Kreis in der Mitte der Figur ist der Umriss der Stelle, an welcher die Blattspitze abgetrennt wurde. Man blickt durch den Kreis wie durch ein Fenster



A *B*

Fig. 32. Schema der Zelltheilung des Basalknotens des Blattes I an einem Sprossknoten von Nitella gracilis. *A* Vorderansicht, *B* Medianschnitt der Blattbasis. *i* Internodien, *c* Centralzelle des Hauptsprosses, *u'* peripherische Zellen, *c'* Centralzelle des basalen Blattknotens.

in den der Zelle g' entsprechenden Raum. In demselben sind drei schraffirte Wände gezeichnet. Die eine derselben, welche von links nach rechts verläuft, wurde zuerst gebildet und schnitt die Zelle u'_1 von dem Reststück ab. Im letzteren treten nacheinander die beiden weiteren schraffirt gezeichneten Wände auf, wodurch die Zellen u'_2 und u'_3 und als Rest der ursprünglichen Knotenzelle die Zelle c' gebildet werden. Die Zelle u'_1 nimmt den grössten Teil und zugleich den dicksten Teil der Knotenscheibe ein. In ihrem Grunde erkennt man die rechteckige Wand, an welcher sie mit einer der centralen Zellen des Stammknotens in Berührung steht. Das Tiefenverhältniss der einzelnen Zellen veranschaulicht die Figur 32*B*. Dieselbe stellt einen in Beziehung zur Hauptachse radialen Längsschnitt dar, welcher die Anlage des Blattes I median getroffen hat. *c* ist eine der centralen Zellen des Stammknoten, *i i* sind die benachbarten Stamm-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0182-5

internodien. Von der Blattanlage ist nur die Basis gezeichnet. Die Zellen u'_1 und c' entsprechen den in der Figur 32*A* gleichbezeichneten Zellen.

Wir beschränken uns nun bei der Schilderung der weiteren Entwickelung zunächst wieder auf das erste Segment des Basalknotens des ersten Blattes auf die Zelle u', welche wir ihrem weiteren Verhalten nach als die Urscheitelzelle des normalen Achselsprosses anzusehen haben. Die nach oben gelegene Partie der schmalen bandförmigen Aussenwand dieser Zelle wölbt sich nämlich in dem Winkel zwischen Blatt und Hauptspross als halbkugeliges Höckerchen nach oben vor. Durch eine annähernd horizontale Querwand wird alsbald der scheitelartig vorragende Gipfel der Zelle abgetrennt. Wir haben hier offenbar zunächst wieder eine Theilung nach dem Gesetz $V = v + g$ vor uns und können dementsprechend die obere Zelle als v'', die untere als g'' bezeichnen, wie das auch in der Fig. 31 *B* auf Seite 174 geschehen ist.

An den abnormen Sprossen der Nitella gracilis blieb die Anlage des Achselsprosses häufig in diesem Stadium stehen, wie ja die Fig. 31 *B* zeigt, welche von einem ziemlich erwachsenen Knoten stammt und wie auch aus den Querschnittbildern von verschieden alten Sprossknoten in Fig. 30 auf Seite 172 hervorgeht. Ueberall ist dort an der Basis des Blattes I nur eine Zelle sichtbar, eben die Zelle g''.

Die Zelle v'' verhält sich, wenn sie überhaupt zu weiterer Entwickelung gelangt, genau so wie der Scheitel des Hauptsprosses. Ihr unbegrenzt sich wiederholender Theilungsprocess folgt stets dem Gesetz

$$\begin{aligned} V &= v + g \\ &= v + (k + i) \end{aligned}$$

und die Knotenzellen, welche bei diesem Theilungsprocess gebildet werden, wiederholen genau die Theilungsvorgänge in dem Knoten des Hauptsprosses nach dem Gesetze

$$\begin{aligned} \cdot k &= hr + hl \\ &= (cr + cl) + (u_1 + \ldots + u_{2n}) \end{aligned}$$

Was nun das Schicksal der Zelle g'' anbetrifft, so wird man nach der Analogie mit dem Hauptspross auch hier zunächst eine Theilung nach dem Gesetz $g = k + i$ erwarten, dieselbe unterbleibt aber hier ebenso wie in der untersten Gliederzelle g' des Blattes, so dass also die Zelle g'' direct zum basalen Knoten des Achselsprosses wird. Sie theilt sich dementsprechend durch eine Halbirungswand, welche in der Medianebene des Tragblattes liegt. Von den beiden Theil-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0183-0

zellen, die nach der Analogie als hr'' und $h''l$ bezeichnet werden müssen, werden nun peripherische Zellen u'' abgetrennt und zwar in analoger Weise wie bei den Knoten des Hauptsprosses, so dass ein geschlossener Kranz von Zellen entsteht. Wir nummeriren diese Zellen von der zum Blatt gewendeten Seite der Halbirungswand anfangend abwechselnd rechts und links als u_1'' u_2'' u. s. f. und constatiren, dass auch hier das Theilungsgesetz der Hauptsprossknoten auf's Genaueste die Zelltheilung beherrscht. Die Zellen u'' sind nach der Analogie als Urzellen seitlicher Organe anzusehen und der Entwickelungsgang, den sie unter gewissen äusseren Bedingungen einschlagen, beweist direct, dass ihnen die Natur von Vegetationspunkten eigen ist. Normaler Weise indessen verharren die Zellen in dem Basilarknoten in der Vegetationsperiode, in welcher sie gebildet wurden, in einem Ruhestadium.

Wir unterbrechen desshalb hier zunächst die Schilderung des Entwickelungsganges und wenden uns für einen Augenblick den Schwesterzellen des bisher betrachteten Segmentes u'_1 im Basilarknoten des Blattes I zu. Im Allgemeinen stehen die Zellen u'_2, u'_3 in der Entwickelungsfähigkeit weit hinter u'_1 zurück. Nur in seltenen Ausnahmefällen können sie einem Sprossvegetationspunkte den Ursprung geben. Ich habe diesen Fall an meinem Untersuchungsmaterial nur ein einziges Mal beobachtet. Die Entwickelung ist dann der Entwickelung des Segmentes u'_1 im Allgemeinen ähnlich. Der halbkugelig vorgewölbte freie Gipfel der Zelle wird als Scheitelzelle durch eine Querwand abgetrennt. Der im Blattknoten steckende Theil der ursprünglichen Zelle wird zum Basalknoten des so angelegten Sprosses, und theilt sich zunächst durch eine Halbirungswand. In der Mehrzahl der Fälle unterbleibt bei den Zellen u'_2, u'_3 die Abschneidung einer Sprossscheitelzelle. Die Zelle wird vielmehr direct zur Knotenzelle, welche sich entweder nach dem Auftreten einer Halbirungswand oder direct durch Abtrennung vereinzelter peripherischer Zellen weitertheilt. In vielen Fällen bleiben diese Zellen überhaupt ungetheilt und unverändert im Blattknoten erhalten.

Alle Knotenzellen, deren Entwickelung wir bisher geschildert haben, waren aus dem einen Segment u_1 des Hauptsprossknotens hervorgegangen. Wir haben nun noch die Aufgabe, auch den Entwickelungsgang der übrigen Blatturzellen u_2, u_3 u. s. w. im Hauptsprossknoten kennen zu lernen.

Gewöhnlich ist die Gesammtzahl der Blatturzellen in den Sprossknoten von Nitella gracilis sechs und auch an den verarmten Sprossen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0184-6

in meinen Culturen blieb diese Zahl durchweg erhalten. In den Zellen u_2 bis u_6 wird nun ebenso wie bei u_1, nachdem sich die Aussenwand papillenförmig hervorgewölbt hat, durch eine senkrechte Wand die Blattspitze v' von dem basalen Glied g' abgetrennt. Die Weiterentwickelung der ersteren erfolgt in derselben Weise, welche für die entsprechende Zelle v' des Segmentes u_1 auf Seite 173 geschildert worden ist. Hier wie dort wird ferner die Zelle g' direct zur Knotenzelle, von welcher, wie in allen Blattknoten, direct peripherische Zellen u' abgetrennt werden, ohne dass eine Zweitheilung des Knotens durch eine Halbirungswand voraufgeht. Die zuerst abgetrennte peripherische Zelle u'_1 liegt auch hier stets nach oben. An dieselbe schliessen sich seitlich rechts und links eine oder mehrere peripherische Zellen in bekannter Weise an. Der Kranz der peripherischen Zellen wird aber nicht geschlossen, so dass das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle wie in dem Basalknoten des Blattes I nach unten bis an den Umfang des Knotens reicht.

Besteht also in den ersten Theilungsschnitten der Blatturzellen und in der Weiterentwickelung der Vegetationsspitze v' zwischen Blatt I und den übrigen Blattanlagen volle Uebereinstimmung, so zeigt sich dagegen in dem weiteren Verhalten des Abschnittes u'_1 in den Basalknoten der letzteren ein wesentlicher Unterschied, indem die Ausbildung einer Sprossscheitelzelle aus diesem Segmente unterbleibt. Die Zelle u'_1 theilt sich vielmehr in der Regel in allen übrigen Blattbasen direct durch eine mediane Halbirungswand. Von den dadurch gebildeten Zellen h'' werden bisweilen einzelne Zellen abgetrennt, und zwar ist bei dieser Theilung in den Blattbasen, welche dem Blatt I, benachbart sind, gewöhnlich diejenige Halbirungszelle bevorzugt, welche von Blatt I abgewendet liegt.

Die von den Halbirungszellen abgetrennten Zellen sind als peripherische Knotenzellen u'' anzusehen und können dementsprechend unter bestimmten Umständen weitere Entwickelung erfahren. Gelegentlich, wenn auch selten, werden wohl auch von den übrigen Zellen u' eines Basalknotens entweder nach dem Auftreten einer Halbirungswand oder direct noch einzelne peripherische Zellen abgeschnitten, welche dann nach Lage der Verhältnisse gleichfalls weiteren Wachsthums fähig sind.

Da die Weiterentwickelung der Vegetationspunkte im Knoten nicht immer und nur unter bestimmten äusseren Bedingungen vor sich geht, so kann man das Stadium, welches die Ausbildung des Knotens und seiner Abkömmmlinge in dem bisher geschilderten Entwickelungsgange erreichte, als den normalen Zustand des Vegetationsapparates

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0185-2

bezeichnen, welcher im natürlichen Verlauf der Dinge eine gewisse Stabilität besitzt.

Ich halte es für nöthig, dieses Stadium als den Ausgang für die beabsichtigte Untersuchung über die Entstehung der adventiven Gebilde am Sprosskoten dem Leser in einigen nach der Natur gezeichneten Abbildungon vor Augen zu führen.

In Figur 33 sind die Blasalknoten der sechs Blätter eines Sprossknotens in ihrer bezüglichen Lage nebeneinander gezeichnet, etwa so, als ob der Umfang des Sprossknotens zwischen Blatt V und VI durchgetrennt und bandförmig abgerollt wäre. Selbstverständlich lässt sich diese Manipulation nicht in Wirklichkeit ausführen, weil die Zellen des Knotenumfanges unter einander und durch Vermittelung der stammeigenen Knotenzellen zu einem festen Complex verbunden sind. Die

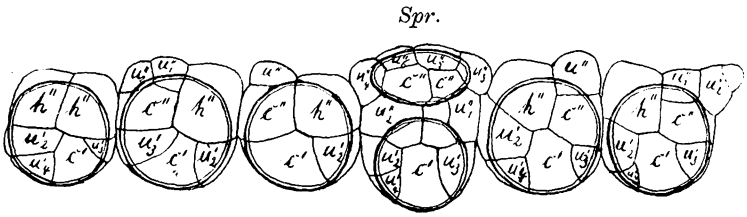


Fig. 33. Nitella gracilis. *I—VI* die sechs Basalknoten der Blätter eines Sprosskotens. *Spr.* Basalknoten des Achselsprosses. Die Erklärung der Bezeichnungen der einzelnen Zellen ist im Text gegeben.

Figur wurde vielmehr in anderer Weise hergestellt. Von einem Sprossknoten wurden sämmtliche Blätter fortpräparirt, was verhältnissmässig leicht gelingt, wenn man vorher Eau de Javelle einwirken lässt. Der entblösste Sprossabschnitt liess sich in dem mit etwas Glycerin versetzten Wassertropfen des Präparates durch Verschiebung des Deckglases leicht drehen, so dass nach einander die einzelnen Blattbasen gezeichnet werden konnten, und endlich wurden die einzelnen Zeichnungen in der natürlichen Reihenfolge aneinandergefügt. Der Basalknoten des Blattes VI zeigt die einfachste Zertheilung. Nach oben zu liegen in demselben zwei Zellen h'', welche durch das Auftreten einer Halbirungswand aus der ersten peripherischen Zelle u'_1 dieses Knotens hervorgegangen sind. Nach unten zu schliessen sich links und rechts an dieses Zellenpaar die peripherischen Zellen u'_2 und u'_3 des Blattknotens an und neben der ersteren ist noch eine weitere peripherische Zelle u'_4 entstanden. Vielleicht auch sind die als u'_2 und u'_4 bezeichneten Zellen die Halbirungszellen einer Zelle u'_2, das lässt sich im

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0186-8

fertigen Zustande nicht sicher entscheiden. Das Reststück der primären Knotenzelle ist die mit c' bezeichnete, unten bis an den Umfang der Knotenzelle reichende Zelle. Sehr ähnlich ist der Basalknoten des Blattes III beschaffen, nur hat sich dort die eine der aus dem Segment u'_1 hervorgegangenen Halbirungszellen schon weiter getheilt, so dass eine peripherische Zelle u'' und eine Restzelle c'' resultirten. Auch bei Blatt II ist die eine Halbirungszelle des Segmentes u_1 in gleicher Weise zerlegt. Im übrigen aber ist die Zertheilung des Knotens hier nur gering, indem ausser den aus dem Segment u'_1 hervorgegangenen Zellen nur noch eine einzige peripherische Zelle u'_2 vorhanden und das Reststück der Knotenzelle c' verhältnissmässig gross geblieben ist. In den Blattbasen IV und V, die im übrigen nichts Abweichendes zeigen, sind von der einen Halbirungszelle des ersten Segmentes je zwei peripherische Zellen u'' abgeschnitten worden, von denen die eine bei Blatt V schon weiter getheilt ist. In dem Basalknoten des Blattes I sind wie bei den meisten übrigen im Ganzen vier Zellen u' abgeschnitten worden, von denen die drei letzten unverändert neben dem Reststück c' liegen. Aus den ersten aber ist der ganze Achselspross hervorgegangen, in dessen Basalknoten zwei centrale Reststücke c'' und ein Kranz von peripherischen Zellen u'' zu erkennen sind.

Durch Vermittelung der Bezeichnung der Zellen in Figur 33 wird es leicht sein, die Figuren 34 *A*, *B* und *C* zu verstehen, welche einen andern Sprossknoten in ungefähr gleichem Ausbildungsstadium in drei verschiedenen Ansichten darstellen. Auch bei dem in dieser Figur gezeichneten Sprossknoten waren die Blätter fortpräparirt, das untere Internodium des Achselsprosses dagegen war erhalten geblieben, bei *B* ist es der Deutlichkeit wegen fortgelassen. Die Figur 34 *B* gewährt besonders deutlichen Einblick in den aus dem Segment u'_1 des Blattes I hervorgegangenen Basalknoten des Seitensprosses, was darauf beruht, dass hier die obere Internodialzelle des Hauptsprosses sich unten abnorm verbreitert hat, so dass der sonst meist schräg aufwärts gerichtete Seitenspross zur Seite gedrängt ist und sein Basalknoten in der Seitenansicht des Hauptsprosses direct von oben gesehen wird. Das Blatt I ist dadurch ein wenig mehr als gewöhnlich nach abwärts gedrängt worden.

Wir haben nunmehr für Nitella gracilis die Aufgabe erledigt, deren Lösung in der Einleitung als unerlässliche Vorbedingung für das Studium des Ursprungs der Adventivgebilde bezeichnet wurde. Wir haben jede einzelne Zelle des Knotens auf ihren Ursprung und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0187-3

morphologischen Werth zurückgeführt und die eingeführte Bezeichnungsweise gestattet uns, den Werth und die Lage jeder Zelle eines Knotens in dem betreffenden Entwickelungsstadium durch ein kurzes Zeichen auszudrücken.

Ich möchte nun, bevor ich die Darstellung der Entwickelung des Knotens weiterführe, an der Hand der Figuren 33 und 34 noch einmal auf die bereits kurz erwähnte Correlation zwischen den Blattbasen aufmerksam machen. Die Zertheilung des Basalknoten jedes Blattes schreitet in der Regel an der Seite am frühesten und am weitesten fort, welche dem Blatt I zugewendet ist. So liegt im Blatt II Figur 33 die einzige, ausser dem bereits halbirten ersten Segment gebildete peripherische Zelle u'_2 an der rechten Seite; bei den Blättern

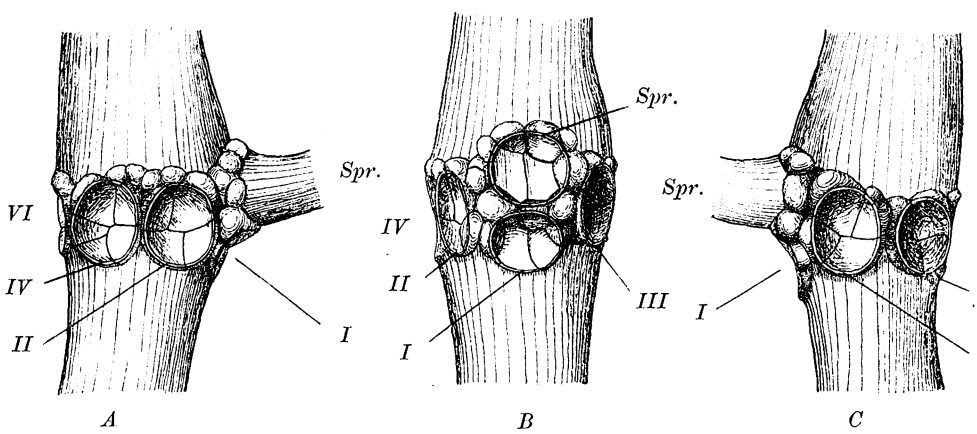


Fig. 34. Nitella gracilis. Ein älterer Sprossknoten; *A* von links, *B* von vorne, *C* von rechts gesehen. Die Blätter sind bis auf den Basalknoten fortpräparirt. *I—VI* die Basalknoten der entsprechenden Blätter. *Spr.* der Achselspross. 80/1.

III und V in Figur 33 sind auf der linken Seite je zwei weitere peripherische Zellen u'_2 und u'_4 gebildet worden, während an der rechten vom Blatt I abgewendeten Seite nur je eine Zelle u'_3 entstand. Die Basis des Blattes IV lässt den Einfluss der Lage nur undeutlich erkennen, Blatt VI, welches dem Blatt I annähernd gegenüber am Sprossumfange liegt, verhält sich ebenso wie die Blätter III und V. Entgegen diesem Verhalten des Basalknotens der Blätter, zeigt von den beiden Halbirungszellen h'' des ersten Segmentes u'_1 gewöhnlich diejenige am frühesten die weitgehendste Zertheilung, welche von dem Blatt I abgewendet liegt. In dem in Figur 33 dargestellten Falle ist diese Regel ausnahmslos bestätigt. In Figur 34*A* zeigt nur das

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0188-9

Blatt IV ein abweichendes Verhalten, indem von den Theilzellen des ersten Segmentes die linke ungetheilt ist, während die rechte zum Blatt I hingewendet bereits zwei peripherische Zellen aufweist.

Die accessorischen Gebilde, welche am Sprossknoten von Nitella gracilis neben dem normalen Achselspross auftreten können, sind weitere Seitensprosse und Haarwurzeln. Zweigvorkeime habe ich bei dieser Art nicht auftreten sehen. Ganz allgemein fand ich an normal entwickelten Knoten oft schon in einem verhältnissmässig frühen Entwicklungsstadium eine weitere Sprossanlage neben dem Achselspross des Blattes I vor. Dieselbe nahm, wie unschwer festgestellt werden konnte, seinen Ursprung aus dem Basalknoten des normalen Achselsprosses, in welchem ja, wie wir gesehen haben, ein Kranz von peripherischen Zellen u'' angelegt wird. Nach der Analogie dürfte man erwarten, dass eine der neben der Halbirungswand gelegenen Zellen u'' als erstes Segment das zur Weiterentwickelung meist geeignete sei und in der That habe ich wenigstens in einem sicher beobachteten Fall den accessorischen Spross aus der der Zelle u''_1 in Figur 33 entsprechenden Zelle der Achselsprossbasis hervorgehen sehen. Gewöhnlich aber ist eine der seitlich gelegenen Zellen u''_3 oder u''_4, und zwar am häufigsten die letztere, die meist begünstigte. Es schien mir dies damit im Zusammenhang zu stehen, dass diese Zellen die grössere freie Oberfläche besitzen, und dass sie auch entsprechend der Form der ursprünglichen Knotenzelle u'_1 und ihrer Halbirungszellen mit der grösseren Fläche mit der Zelle c'', von welcher aus die Ernährung der Anlage erfolgt, in Berührung stehen. Am häufigsten steht also der accessorische Spross links von dem normalen Achselspross. Er entwickelt sich aus der Zelle u''_4 oder aus einer Schwesterzelle derselben, genau in derselben Weise, wie der normale Achselspross aus dem Segment u'_1 des Blattknotens I hervorgeht. Nachdem die papillenförmige Vorwölbung der Zelle durch eine horizontale Wand als Vegetationspunkt v''' abgetrennt worden ist, zertheilt sich das untere Stück als Basilarknoten in centrale und peripherische Zellen. Die Vegetationsspitze v''' folgt fortan dem Theilungsgesetz der Hauptsprossachse. Durch das Wachsthum der Zellen im Basalknoten des accessorischen Sprosses wird gewöhnlich die Basis des normalen Achselsprosses nach rechts hinüber geschoben, so dass am erwachsenen Knoten der normale Seitenspross von oben gesehen nicht genau in der Mediane des Tragblattes erscheint. Dieser Fall ist in der übrigens wohl leicht verständlichen Figur 35 dargestellt. Wo der accessorische Spross rechts vom Achselspross steht, findet natürlich die entsprechende

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0189-8

Verschiebung nach der entgegengesetzten Seite statt, so dass die Angabe M. Braun's, nach welcher der Achselspross bei den Nitellen stets zum Blatt III hin verschoben sein müsste, für Nitella gracilis nur bedingungsweise richtig ist.

An üppig entwickelten Sprossknoten fand ich in einzelnen Fällen neben dem soeben beschriebenen accessorischen Spross einen zweiten, der gleichfalls aus einer peripherischen Zelle *u''* der Basis des normalen Achselsprosses entsprang. Die nicht zum accessorischen Spross auswachsenden peripherischen Zellen im Basalknoten des normalen Achselsprosses theilen sich, wenn überhaupt eine Weiterentwickelung stattfindet, in einfacher Weise, indem von ihnen wiederum peripherische

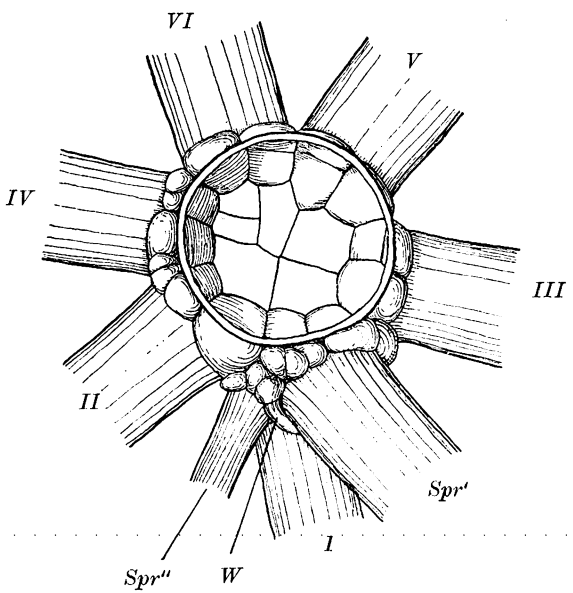


Fig. 35. Nitella gracilis. Aelterer Sprossknoten von oben gesehen. *I—VI* die Blätter des Quirls. *Spr'* der normale Achselspross. *Spr''* ein accessorischer Spross aus dem Basalknoten des normalen Achselsprosses. *W* Haarwurzel. 85/1.

Zellen abgeschnitten werden. Gegenüber der meist begünstigten Schwesterzelle, welche den accessorischen Spross liefert, ist ihr Verhalten charakterisirt durch die Unterdrückung der horizontalen Wand, durch welche bei jener der Vegetationsscheitel abgeschnitten wird. Die Zellen werden direct zu Knotenzellen, welche in eine unregelmässige Zahl kleiner peripherischer Zellen und in ein Reststück zerfallen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0190-2

Wir haben hier die nämliche Verschiedenheit wie bei den peripherischen Zellen des Basalknotens des ersten Blattes. Auch dort hat nur die eine Zelle u'_1 die Fähigkeit, einen Sprossvegetationspunkt zu erzeugen. Die übrigen u'_2, u'_3 . . . bleiben entweder überhaupt ungetheilt und ohne weitere Entwickelung oder es werden von ihnen direct kleinere peripherische Zellen abgetrennt. Eine Zwischenstufe gewissermaassen zwischen den beiden Fällen, welche durch die Zelle u'_1 und ihre Schwesterzellen im ersten Basilarknoten repräsentirt werden, bieten die Zellen u'_1 der übrigen Blattbasen dar. Ihnen fehlt wenigstens normaler Weise gleichfalls schon die Fähigkeit, einen Sprossvegetationspunkt durch eine horizontale Wand abzuschneiden, aber es wird in ihnen bevor die Abtrennung von peripherischen Zellen höherer Ordnung erfolgt, zunächst noch wie in den Sprossknoten eine Halbirungswand gebildet.

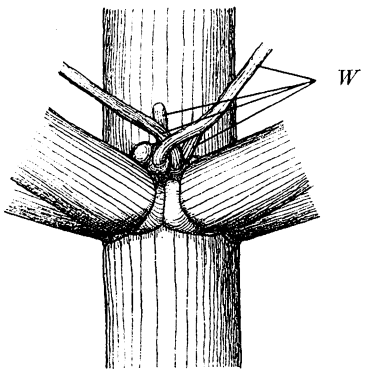


Fig. 36. Nitella gracilis. Sprossknoten von der Rückseite gesehen. Aus dem Basalknoten zweier benachbarter Blätter haben sich vier Wurzelfäden *W* entwickelt.

Ich habe noch einer Gruppe von Zellen zu gedenken, welche noch peripherische Zellen höherer Ordnung liefern kann, nämlich die peripherischen Zellen in dem Basalknoten des accessorischen Sprosses; auch sie theilen sich, wenn überhaupt, meist ohne Ausbildung einer Sprossscheitelzelle und ohne Auftreten einer Halbirungswand, indem eine oder einige peripherische Zellen von dem Reststück abgetrennt werden, bisweilen wird indessen aus einer peripherischen Zelle des Basalknotens des ersten accessorischen Sprosses ein accessorischer Spross höherer Ordnung gebildet.

Alle die zahlreichen peripherischen Zellen höherer Ordnungen nun, die wir aus den nicht zu Sprossscheiteln werdenden peripherischen Zellen hervorgehen sahen, können zu Wurzelfäden auswachsen. Bevorzugt sind dabei in der Regel diejenigen, welche in der Nachbarschaft der sich entwickelnden Vegetationspunkte befinden, so entspringt z. B. in der Figur 35 die einzige bisher gebildete Haarwurzel *W* aus der Basis des accesorischen Sprosses. In der Figur 36 dagegen sehen wir auf der vom Achselspross abgewendeten Seite des 1 Hauptsprossknotens aus der Basis zweier Blätter und zwar aus den Zellen u''

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0191-8

der einen Halbirungszelle des ersten Segmentes u'_1 vier Wurzelhaare hervorgehen. Die ausgesprochene Förderung der Oberseite des Basalknotens der Blätter bringt es mit sich, dass alle entwickelungsfähigen Zellen an dieser Seite liegen und so sehen wir denn auch alle Haarwurzeln, wie gross die Zahl derselben auch sein mag, stets aus dem Innern des Blattwirtels hervorkommen, den Fall, dass eine der Restzellen c'; c'' u. s. f., auch wenn sie mit breiter Aussenfläche versehen ist, zu einer Haarwurzel oder zu einem anderen seitlichen Organ ausgewachsen wäre, habe ich niemals beobachtet. Es scheint also auch unter den Zellen des Sprossknotens die Entwickelungsfähigkeit unter den morphologisch verschiedenwerthigen Zellen mit derselben ausnahmslosen Gesetzmässigkeit vertheilt zu sein, wie in den aus der Scheitelzelle hervorgegangenen Gliedern des Hauptsprosses. Wenn das junge Stengelglied g einmal in eine Knotenzelle k und eine Internodialzelle i getheilt worden ist, so ist alle Möglichkeit zu weiterer Entwickelung auf die erstere der Tochterzellen beschränkt, eine Internodialzelle kann unter keinen Umständen zur Bildung neuer Vegetationspunkte gebracht werden. Ebenso wenn im Sprossknoten von irgend einer Zelle u', u'' . . . peripherische Zellen einer höheren Ordnung abgeschnitten worden sind, so können nur die letzteren, niemals das Reststück c', c''. . . der Ausgangspunkt weiterer Entwickelung sein.

Es schien mir wichtig, noch in einer andern Beziehung die Gesetzmässigkeit in dem Zusammenhang zwischen dem morphologischen Werth und der Entwickelungsfähigkeit der Zellen des Sprossknotens zu prüfen. Wie unsere Untersuchung lehrte, entstehen neue Sprosse an dem Knoten, indem eine Zelle u', u'' . . . nach dem Gesetz $V = v + g$ sich theilt, d. h. indem von einer solchen Zelle ein Vegetationsscheitel abgeschnitten wird. Ist an einer solchen Zelle dieser Theilungsvorgang einmal übersprungen worden, so unterbleibt er auch bei den nächsten Theilungen ihrer Abkömmlinge, die Theilungen werden je höher desto mehr vereinfacht und die peripherischen Zellen höchster Ordnung, die durch diesen Vorgang gebildet wurden, können nur Haarwurzeln erzeugen. Es schien mir nicht unmöglich zu sein, dass diese allmähliche Schwächung des Theilungsprocesses in den minder begünstigten Zellen mit der Entwickelung der meistbegünstigten in Zusammenhang stehe. Ich nahm an, dass die Theilungs- und Entwickelungsvorgänge in den übrigen Knotenzellen nur desshalb zurückgehalten und vereinfacht wurden, weil die angelegten Sprossvegetationspunkte den Zustrom der Nährstoffe an sich rissen, dass aber nach Beseitigung dieser meistbegünstigten Concurrenten auch andere Zellen im Knoten derart

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0192-4

zu erstarken vermöchten, dass bei ihnen der Theilungsprocess mit der Abschneidung einer Sprossscheitelzelle beginnen könnte. Die Experimente, welche ich zur Aufklärung dieser Frage unternahm, haben ein negatives Resultat ergeben. Um dem Leser in meine Versuchsanstellung Einblick zu gewähren, will ich einen realen Fall nach den in den Jahren 1894/95 gemachten Zeichnungen und Notizen hier mittheilen.

Am 23. November 1894 wurde aus einem Spross ein älterer Knoten mit sechs normal entwickelten, ziemlich wagerecht abstehenden Blättern und einem die halbe Blattlänge noch nicht erreichenden Achselspross herausgeschnitten und so in einen Wassertropfen gelegt, dass die Blätter des Quirls strahlenförmig um den von der Oberseite sichtbaren Sprossknoten ausgebreitet waren. Das Präparat wurde nach Auflegen eines grossen Deckglases in der früher geschilderten Weise mit Vaselin umschlossen. Die genauere Untersuchung des fertigen Präparates ergab, dass ausser einigen abgestorbenen und bereits entfärbten Spitzenzellen der Blätter und Blättchen alle Zellen normal waren. Die Internodien sowohl der Blätter als des Achselsprosses zeigten rege Protoplasmaströmung. Die Zellen des Knotens waren zum grössten Theil mit Reservestärke erfüllt. An der Basis des Achselsprosses war die Anlage eines Adventivsprosses eben wahrnehmbar. Bei der Untersuchung am 18. December, also nach 25 Tagen, ergab sich, dass der Achselspross bedeutend bis über die Länge des Tragblattes herangewachsen war. Aus der Basis des Sprosses und der Blätter entsprangen zahlreiche Haarwurzeln, welche, da sie am Abwärtswachsthum verhindert waren, unregelmässig nach allen Seiten sich ausbreiteten. Im Uebrigen hatte sich das Präparat gut erhalten. Die Protoplasmaströmung war kräftig und der Stärkevorrath in den Knotenzellen schien unverändert. Es wurde nun an dem Beobachtungstage das Deckglas abgehoben und der Achselspross in seinem untersten Internodium durchschnitten, so dass also mit Ausnahme des Basalknotens alle bisher von ihm angelegten Knoten sammt der Vegetationsspitze fortfielen. Nachdem das Deckglas zurückgebracht und umschlossen war, wurde das Präparat in seinem gegenwärtigen Zustande mit der Camera gezeichnet und zugleich constatirt, dass dasselbe bei der Operation ausser der beabsichtigten keinerlei wesentliche Verletzung erlitten hatte. Nur einige der sehr zahlreichen Haarwurzeln waren bei der durch das Abschneiden der Sprossspitze verursachten Verschiebung des Präparates eingeknickt worden und hatten die Plasmaströmung eingestellt. Sie gingen in der Folge bald zu Grunde, während neben ihnen neue Wurzelspitzen aus dem Knoten hervortraten. Die deut-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0193-0

liche Folge der Operation an dem Sprossknoten war, dass die Anlage des Adventivsprosses, welche während der ganzen Beobachtungszeit in Ruhe verharrt hatte, anfing zu wachsen. Als das unterste Internodium desselben etwa halbe Blattlänge erreicht hatte, was am 22. Januar 1895, also nach 35 Tagen, der Fall war, wurde auf's Neue zur Operation geschritten und auch dem Adventivspross die Vegetationsspitze mit allen bisher angelegten Knoten genommen. Damit waren alle Sprossvegetationspunkte, welche ursprünglich an dem zum Experiment verwendeten Hauptsprossknoten angelegt waren, entfernt. In den Zellen des Knotens und der Blätter waren bis jetzt keine abnormen Veränderungen wahrzunehmen. Die Protoplasmaströmung schien unverändert und die Knotenzellen enthielten noch Mengen von Stärkekörnern. Trotzdem zeigte der Knoten auch nach vier Wochen keinerlei weitere Entwickelung. Die Zellen starben nach und nach ab, ohne dass es zur Anlage eines neuen Sprossvegetationspunktes gekommen wäre. Parallelversuche verliefen, wenn nicht störende Zwischenfälle, wie das Ueberwuchern kleinerer Algen oder Pilzinfection das Experiment vor Abschluss unterbrachen, in ähnlicher Weise. Es scheint also, als ob in der That bei Nitella gracilis die Regenerationsfähigkeit der Sprossknoten beschränkt ist auf den Achselspross und die an der Basis desselben allenfalls in Ein- oder Mehrzahl auftretenden accessorischen Sprosse. Alle jene Vegetationspunkte aber, bei denen einmal der Entwickelungsschnitt $u = v + g$ übersprungen ist, bei denen also die Ausbildung eines Sprossvegetationspunktes vor Beginn der Knotentheilung nicht stattgefunden hat, können wohl zu Haarwurzeln auswachsen, nicht aber der Ausgangspunkt einer neuen Sprossbildung werden. Bei andern Nitellen und bei den Charen ist das, wie wir sehen werden, anders. Dort bilden die sogenannten Zweigvorkeime ein Mittel, um die reduzirte Theilfähigkeit der Vegetationspunkte höherer Ordnungen zu kräftigen und auf das ursprüngliche Maass zurückzuführen.

II. Nitella syncarpa.

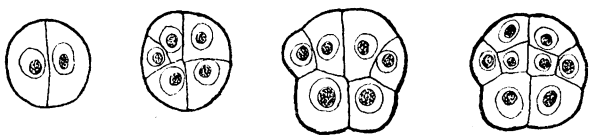
Ueber die Entwickelungsgeschichte der Sprossknoten bei Nitella syncarpa ist ausser den bei allen Characeen auftretenden ersten Theilungsschnitten nichts bekannt und die Angaben der Litteratur über den Bau der ausgewachsenen Knoten sind dermaassen unbestimmt, dass sich nicht einmal sicher aus ihnen entnehmen lässt, wie viele Blätter der Regel nach im Quirl auftreten, ob normal ein oder mehrere Seitensprosse vorhanden sind und wo die Seitensprosse entspringen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0194-5

Migula gibt darüber an, dass neben den sechs regelmässigen Blättern noch mehrere accessorische Blätter auftreten können, dass die Zahl der Seitenzweige zwischen eins und sechs schwankt und fährt fort:

„Der Entwickelungsgeschichte nach müssten die normalen Zweige regelmässig aus den Achseln der beiden ältesten Blätter, und die accessorischen Blätter, wo sie vorhanden sind, aus den Achseln der nächstfolgenden entspringen; dies ist aber nicht immer der Fall. Es scheinen vielmehr hier keine bestimmten Regeln zu herrschen."

Entgegen diesen Angaben, welche dem bisherigen Stande unseres Wissens enstprechen, fand ich bei dem von mir untersuchten Material von Nitella syncarpa, welches von verschiedenen Standorten aus der Umgebung Münchens stammte, in jedem Quirl normaler Weise acht Blätter und zwei Seitensprosse und die Entwickelungsgeschichte zeigte mir, dass die normalen Seitensprosse ebensowenig jemals in der Achsel eines der



A *B* *C* *D*

Fig. 37. Nitella syncarpa. *A—D* Querschnittbilder junger Sprossknoten in aufeinanderfolgenden Theilungsstadien. 230/1.

beiden ältesten Blätter sich entwickeln, als aus der Achsel der nächstjüngeren Blätter accessorische Blattgebilde hervorsprossen können.

In Fig. 37 sind vier junge Sprossknoten von Nitella syncarpa nach Mikrotomschnitten gezeichnet. Die Theilungen verlaufen genau nach dem Gesetze $k = hr + hl$

$$= (cr + cl) + (u_1 + \ldots u_6)$$

Die Fig. *D* zeigt zwei centrale und sechs peripherische Zellen. Nur insofern kann ein Unterschied gegenüber Nitella gracilis constatirt werden als die Zellen n_1 und n_2 bei ihrer Anlage unverhältnissmässig gross sind, sie nehmen fast die Hälfte der Halbirungszelle ein. Ihre weitere Entwickelung weicht denn auch dementsprechend sehr wesentlich von der Entwickelung der übrigen peripherischen Zellen ab. Betrachten wir zunächst das Verhalten der beiden centralen Zellen, so ergibt sich, dass dieselben bei dem Wachsthum der angrenzenden Internodien und der sie umgebenden Zellen ganz beträchtlich an Umfang zunehmen. In ausgewachsenen Knoten ist die Flächenausdehnung dieser beiden Zellen oft 50 Mal so gross als in den in Fig. 37 gezeichneten Stadium. Trotzdem tritt bisweilen,

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0195-1

besonders in den unteren Knoten eines Sprosses, keine weitere Zelltheilung ein. In der Regel aber theilen sich diese stammeigenen Zellen nach voraufgegangener Karyokinese durch Wände, welche sich annähernd senkrecht an die Halbirungswand des Knotens resp. an die voraufgehende Theilungswand ansetzen, so dass im erwachsenen Knoten 3—8 stammeigene Zellen vorhanden sind.

Von den peripherischen Zellen des Knotens verhalten sich die vier zuletzt gebildeten u_3 bis u_6 ziemlich übereinstimmend unter einander und mit den gleichnamigen Zellen im Knoten der Nitella gracilis. Nachdem durch eine Querwand der vorgewölbte Theil der Zelle als Vegetationspunkt des Blattes abgegrenzt worden ist, wird der Rest der Zelle direct zum Basalknoten des Blattes. Es werden von ihm mehrere peripherische Zellen abgeschnitten, von denen ebenso wie bei Nitella gracilis die erstere stets an der oberen dem nächst jüngeren Stamminternodium zugewendeten Seite des Blattes liegt und mit den stammeigenen Zellen des Knotens in directer Verbindung steht. Die Zertheilung dieser erstgebildeten peripherischen Zelle u'_1 in zwei Halbirungszellen, von denen weiterhin peripherische Zellen höherer Ordnung in unbestimmter Zahl abgeschnitten werden können, zeigt keinerlei Abweichungen von den Theilungsgesetzen der Blattbasalknoten bei Nitella gracilis. Auch insofern besteht Uebereinstimmung bei beiden Arten, als der Kranz der peripherischen Zellen in dem Basalknoten der vier jüngsten Blätter des Quirls nicht geschlossen wird, so dass die Restzelle c' dieses Knotens nach unten zu bis an den Umfang der ursprünglichen Knotenzelle reicht.

Sehr auffällige Verschiedenheiten gegenüber dem Verhalten bei Nitella gracilis zeigen sich in dem Entwickelungsgange der beiden ersten peripherischen Knotenzellen u_1 und u_2. Wir können uns bei der Besprechung dieser Verhältnisse zunächst noch an Querschnittbilder junger Knoten halten, deren in Figur 38 dreie in verschiedenen Altersstadien gezeichnet sind. In der Abbildung A dieser Figur erkennt man leicht die Halbirungswand und die Zellgruppen, welche aus den einzelnen peripherischen Zellen hervorgegangen sind. Gegenüber dem in der Abbildung D in Figur 37 gezeichneten Stadium sind hier in den Zellen u_1 und u_2 zwei Theilungswände aufgetreten.

Zunächst ist der papillenförmig über den Knotenumfang vorgewölbte Theil jeder Zelle durch eine etwas gebogene Querwand 1—1 als Vegetationspunkt abgetrennt worden. Das ist derselbe erste Theilungsschnitt, welcher auch in allen andern peripherischen Zellen auftritt. Die hier abgetrennten beiden Vegetationspunkte entwickeln

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0196-7

sich zu den Blättern I und II, welche als erstentstandene den übrigen in der Entwickelung voraus eilen und dieselben auch in erwachsenem Zustande an Grösse übertreffen. Die Theilungswand, welche zur Abtrennung der Blattvegetationspunkte in den peripherischen Zellen u_3 bis u_6 führte, verläuft stets so, dass die ganze freie Oberfläche der

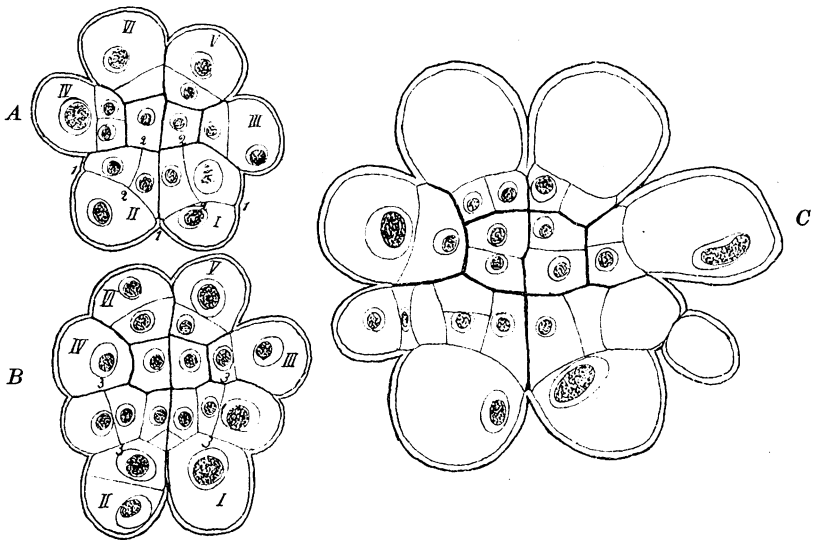


Fig. 38. Nitella syncarpa. *A—C* Querschnittbilder junger Sprosse in verschiedenen Theilungsstadien, *I—VI* die Anlagen der Blätter; *1—1*, *2—2*, . . . die aufeinanderfolgenden Theilungswände im Basalknoten der Blätter *I* und *II*. 230/1.

Zelle höchstens bis auf ein schmales ringförmiges Stück der Vegetationsspitze zufällt, während die Restzelle fast ganz im Innern des Sprossknoten liegt.

In den Segmenten u_1 und u_2 dagegen setzt sich die erste Wand auf der einen, und zwar stets auf der von der Halbirungswand des Knotens abgewendeten Seite der Zelle an die Aussenwand an. So kommt es, dass die Restzelle des Segmentes u_1 zwischen dem Blatt I und III und die Restzelle des Segmentes u_2 zwischen dem Blatt II und IV ein Stück freier Oberfläche besitzt, wie das in der Figur 38*A* deutlich erkennbar ist. Wir brauchen die Entwickelung der abgeschnittenen Vegetationsspitzen nicht im Einzelnen zu verfolgen, sie verhalten sich nicht wesentlich anders als die Primordien der übrigen Quirlblätter. Das Reststück dagegen, das wir in Analogie mit den übrigen Blättern als die Urzelle des Basalknotens ansehen müssen, unterscheidet sich von den gleichen Zellen in den übrigen Segmenten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0197-3

nicht nur durch den Besitz eines Stückes freier Oberfläche, sondern auch durch den Entwickelungsgang, den es einschlägt. Es liefert ein weiteres Blatt und einen Seitenspross. Zunächst tritt in dieser Zelle meistens eine Halbirungswand auf, welche annähernd gleichlaufend mit der Halbirungswand des Sprossknotens gerichtet ist und sich ziemlich in der Mitte der ersten Wand im Segmente senkrecht ansetzt. Es ist das die Wand, welche in den Segmenten I und II der Figur 38*A* durch 2—2 bezeichnet ist. Die beiden dadurch gebildeten Halbirungszellen sind insofern ungleich ausgestattet, als die eine derselben, welche von der Halbirungswand des Sprossknotens abgewendet liegt, ein grösseres Stück freier Oberfläche besitzt. In dieser so bevorzugten Halbirungszelle wird durch eine Wand, welche der Halbirungswand 2—2 annähernd parallel verläuft, eine peripherische Zelle abgeschnitten. In den Segmenten I und II der Figur 38*B* ist diese neue Theilungswand durch 3—3 bezeichnet. Auch in der andern an die Halbirungswand des Knotens grenzenden Halbirungszelle der Basalknoten der Blätter I und II werden einige peripherische Zellen abgetrennt, denen freilich als freie Oberfläche nur die schmalen, ringförmigen Flächenstücke zur Verfügung stehen, welche im Winkel zwischen dem untersten Internodium des Blattes und den angrenzenden Sprossinternodien liegen. Diese Zellen erlangen dementsprechend vorerst nur eine geringe Ausbildung und spielen bei der Entstehung normaler seitlicher Organe keine Rolle, sie können höchstens die Vegetationspunkte für accessorische Gebilde liefern.

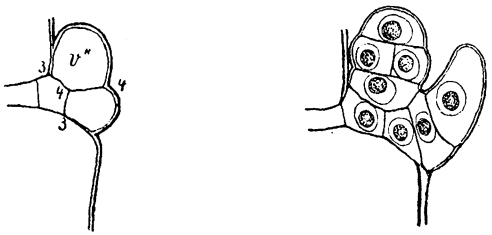
Es mag hier noch erwähnt werden, dass in den Reststücken der Halbirungszellen des Basalknotens von Blatt I und II gelegentlich noch weitere Theilungswände auftreten, welche indess nicht zur Abschneidung peripherischer Zellen und zur Bildung von Vegetationspunkten führen. Es handelt sich hier um Theilungsvorgänge in den sich durch Wachsthum vergrössernden Zellen, welche der Zertheilung der centralen Knotenzellen analog sind und in Bezug auf Zahl und Richtung der Theilungswände ebenso ungleichmässig sich verhalten. Für die Weiterentwickelung des Sprossknotens, insbesondere für die Entstehung der accessorischen Gebilde, hat die Zahl und Anordnung der hier gebildeten Theilzellen keinerlei Bedeutnng.

Die eine, durch den Besitz einer grösseren freien Oberfläche bevorzugte peripherische Zelle des Basalknotens in Blatt I und II gewinnt durch Wachsthum zwischen den sie begrenzenden Blättern des Quirls mehr und mehr an Raum und schlägt einen eigenen Entwickelungsgang ein. Das Verständniss der Zelltheilungsvorgänge in dieser Zelle

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0198-9

wird besonders dadurch erschwert, dass während der Entwickelung durch die Dickenzunahme der angrenzenden Sprossinternodien ein ungleichmässiges Flächenwachsthum der neugebildeten Wände und damit eine Verschiebung der Zellen zu einander bedingt wird. Nur die Vergleichung zahlreicher Entwickelungszustände hat mich zu der Auffassung geführt, die ich im Folgenden kurz darstellen will.

Nach der früher verwendeten Bezeichnungsweise haben wir die durch die Wand 3—3 in Figur 38 *B* von der einen Halbirungszelle des Basalknotens der Blätter I und II abgeschnittene peripherische Zelle mit freier Oberfläche als *u'* zu bezeichnen; da sie in der betreffenden Halbirungszelle vorerst meist die einzige peripherische Zelle ist, und da ihre Schwesterzellen für die Bildung normaler Seitenorgane zunächst nicht in Betracht kommen, so können wir auf die Hinzufügung eines Zahlenindex verzichten. Die freie Oberfläche der Zelle



A *B*

Fig. 39. Nitella syncarpa. Medianschnitt durch die Anlage eines normalen Seitensprosses am Hauptsprossknoten. *A B* zwei aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien, *3—3*, *4—4* aufeinanderfolgende Theilungswände, *v''* Scheitelzelle des Seitensprosses. 230/1.

u' wölbt sich sehr früh mit der Richtung nach aufwärts über den Knotenumfang hervor, und die Vorwölbung wird sehr bald durch eine horizontale Wand abgeschnitten, welche in der Figur 39 *A* die Bezeichnung 4—4 trägt. Diese Wand setzt sich aussen an die freie Oberfläche, innen an die Wand 3—3 an, welche die Zelle *u'* von der Halbirungszelle des Basalknotens abtrennte. Durch die Wachsthumsverschiebung bekommt die Wand 3—3 an der Ansatzstelle der neuen Wand eine Einknickung, welche in der Figur 39 *A* schon ziemlich beträchtlich ist. Dem Stadium, welches die Figur 39 *A* im Längsschnitt darstellt, entspricht ungefähr auch die Figur 1 auf Tafel II. Es ist also die Zelle *u'* in eine obere und in eine untere Zelle zerlegt. Die obere Zelle ist der Vegetationspunkt des Seitensprosses, die untere, sich ebenfalls nach aussen vorwölbende Zelle, wird bald durch eine

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0199-7

weitere Theilungswand in eine äussere und eine innere Zelle zerlegt, von denen die erstere den Vegetationspunkt des Tragblattes bildet, während die letztere direct zum Basalknoten dieses Blattes wird.

Der weitere Verlauf der Entwickelung wird durch die Figuren 2 und 3 auf Tafel II illustrirt. In Fig. 2 ist ein Fall dargestellt, in welchem das Blättchen I* sich in derselben Weise entwickelt, wie die übrigen Blätter des Knotens. Es sind zwei Blattinternodien vorhanden, zwischen denen eine schmale Knotenzelle angelegt ist, welche in der Figur durch das obere Internodium verdeckt wird. Der Vegetationspunkt des Seitensprosses *v''* ist noch verhältnissmässig wenig entwickelt, aber doch schon an seiner Form als Sprossscheitel erkennbar. In dem in Figur 3 gezeichneten untersten Sprossknoten ist dagegen das Blättchen II* schwach entwickelt, während die Sprossanlage *v''*, welche durch nachträgliche Verschiebung ein wenig seitlich aus der Achsel des Blättchens herausgerückt ist, schon die normalen Theilungen im obersten Knoten und die sich oben hervorwölbenden Quirlblättchen erkennen lässt.

Die thatsächlichen Verhältnisse sind damit klargelegt. Die theoretische Deutung der hier besprochenen Entwickelungsvorgänge bereitet indess, wenn wir uns auf den Standpunkt der rein formalen Morphologie stellen wollen, einige Schwierigkeiten. Spross und Blatt sind offenbar Abkömmlinge des Blattes I (oder II), ihre Urzellen gehören dem Basalknoten desselben an. Wie ist aber das Verhältniss zwischen diesen beiden seitlichen Gliedern des Blattes? Es sind dort, soviel ich sehe, drei Auffassungen möglich. Man kann sagen: das Hauptblatt entwickelt aus seinen Basalknoten ein Seitenblättchen, in dessen Achsel der Seitenspross entsteht, oder: Spross und Blättchen sind coordinirte seitliche Organe des Hauptblattes, oder endlich: aus dem Basalknoten des Hauptblattes entspringt ein Seitenspross, der aus seinem Basalknoten ein einziges Blatt entwickelt. Für und wider jede dieser Auffassungen lassen sich Gründe geltend machen. Die Stellung, welche das Blättchen und der Seitenspross im verwachsenen Zustande zu einander einnehmen — man sehe die Figuren 2 und 1 auf Tafel V — lassen wohl die Annahme, dass es sich um ein Tragblatt und den zugehörigen Achselspross handelt, als die wahrscheinlichere erscheinen. Wir hätten dann aber anzunehmen, dass die Theilungswand 4—4 in Figur 39, welche die Zelle *u'* in eine obere und eine untere Zelle zertheilt, die erste Theilungswand der Blattanlage sei, und müssten die obere Zelle nach der Analogie als die Urzelle des Basalknotens der Blattanlage betrachten. Das ist aber nicht möglich, da

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0200-3

ja nachträglich noch in der untern Zelle ein vollständiger Basalknoten für das Blatt entsteht, während die obere Zelle direct den Vegetationspunkt des Sprosses bildet.

Die Entwickelungsgeschichte spricht eher für die zweite Annahme. Die Wand 4—4 in Figur 39 wäre danach einfach als Halbirungswand der peripherischen Zelle *u'* des Hauptblattknotens anzunehmen. Die entstandenen Halbirungszellen, die Urzelle des Sprosses und des Blättchens, wären morphologisch gleichwerthige Anlagen seitlicher Organe des Hauptblattes. Indess müssten wir dann erwarten, dass das Blatt seine Hauptseite, d. h. diejenige, an welcher in dem oberen Knoten die erste peripherische Zelle liegt, dem Hauptblatt als seiner Abstammungsaxe zuwenden, was aber niemals der Fall ist. So bleibt nur die dritte Annahme, dass der Spross wie bei Nitella gracilis ein seitliches Organ des Hauptblattes ist, und dass das Blättchen aus dem Knoten dieses Seitensprosses seinen Ursprung nimmt. Dafür spricht besonders auch der Umstand, dass dieselbe *v''* in der Figur 39 sich von Anfang an nach dem Theilungsgesetze des Hauptsprossgipfels $V = v + (k + i)$ weiter entwickelt, d. h. nach der nächstfolgenden Quertheilung theilt sich der rückwärts gelegene Abschnitt in Knoten und Internodium, so dass in dem erwachsenen Seitenspross an die Theilungswand 4—4 direct eine Internodialzelle grenzt. Nach der Analogie mit den Blättern und mit den Seitenprossen der übrigen Nitellen hätten wir aber als erste Theilung eine Theilung nach dem einfacheren Schema $V = v + g$ zu erwarten, wobei die Zelle g direct zum Basalknoten der Sprossanlage wird. Dieser erste Theilungsschnitt würde also schon in dem Auftreten der Wand 4—4 zu sehen sein, und wir müssten demnach die untere der beiden dadurch aus *u'* hervorgehenden Zellen als die Urzelle des Basalknotens des Seitensprosses deuten, welche nur eine geringe Entwickelung erreicht und nur einen einzigen seitlichen Vegetationspunkt, eben die Anlage des Blättchens, erzeugt. Aber gerade die rudimentäre Ausbildung dieses Basalknotens, in welchem nicht einmal die allen Sprossknoten zukommende Halbirungswand auftritt, scheint mir ein gewichtiges Argument gegen diese Annahme zu bilden. Noch unverständlicher wird bei rein formaler Betrachtung das Verhältniss des Blättchens und des Seitensprosses, wenn wir die zahlreichen Abweichungen berücksichtigen, welche neben der geschilderten normalen Ausbildung nicht gerade selten auftreten. Bisweilen geht aus dem Segment *u'* in dem Basalknoten der Blätter I und II nur ein Blättchen hervor, ohne dass von dem Spross, den wir als seine Abstammungsaxe anzusehen hätten, auch nur die Anlage nachweisbar

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0201-9

wäre. Wieder andere Fälle zeigen einen wohlentwickelten Seitenspross, während der Zellabschnitt, aus dem normaler Weise das Blättchen sich entwickelt, unentwickelt bleibt. Endlich habe ich den Fall beobachten können, dass an der Stelle des Blättchens ein Oogonium stand, in dessen Achsel die Anlage des Seitensprosses normal entwickelt war (vergl. Figur 4 auf Tafel V). Man sieht, dass es schwierig wenn nicht unmöglich ist, hier die beobachteten Thatsachen in ein der formalen Morphologie der Characeen geläufiges Schema einzuzwängen. Ich verzichte desshalb darauf, unter den möglichen Fällen eine Entscheidung zu treffen, umso lieber, als es meine Absicht ist, später mit veränderter Fragestellung eine mechanische Erklärung der Thatsachen zu versuchen.

Nachdem wir die Entwickelung der Sprossknoten bei Nitella syncarpa kennen gelernt haben, können wir uns nunmehr wiederum der Frage zuwenden: wie entstehen an dem Sprossknoten die accessorischen Seitenachsen, und welcher Art sind dieselben? Zunächst

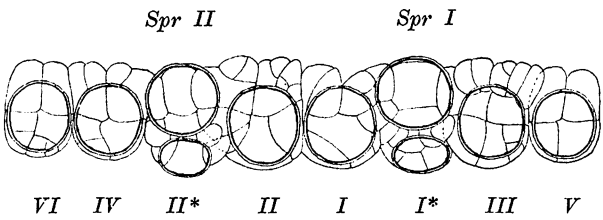


Fig. 40. Nitella syncarpa. Die Basalknoten der Blätter und der normalen Seitensprosse eines Hauptsprossknotens. 56/1.

mag auch hier wieder an einigen nach der Natur gezeichneten Abbildungen gezeigt werden, welche Zellen im erwachsenen Sprossknoten als Vegetationspunkte zur Verfügung stehen.

Für die Figur 40 gilt dasselbe was für Figur 33 auf Seite 180 gesagt wurde. Sie stellt die Basalknoten der Blätter und der normalen Seitensprosse eines Knotens dar, welche einzeln nach der Natur gezeichnet wurden. Die morphologische Bedeutung und die derselben entsprechende Bezeichnung der einzelnen Zellen der Blätter III—VI ergibt sich leicht aus einer Vergleichung mit der Figur 33. Ich glaubte deshalb die Eintragung der Buchstabenbezeichnung, welche die Uebersichtlichkeit der Figur stören würde, unterlassen zu dürfen. Nur die Basalknoten der Blätter I und II, zu denen wir, wie gezeigt wurde, ja auch die Basen der Blätter I*, II* und der beiden Seitensprosse zu rechnen haben, weichen von dem allgemeinen Schema ab, indess ist es nach Verfolgung der Entwickelungs-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0202-5

geschichte auch hier nicht schwierig, die Bedeutung der einzelnen Zellgruppen und Zellen zu verstehen.

Ruhende Vegetationspunkte treffen wir, wie die Figur ergibt, in jedem Basalknoten zu mehreren an. In den Knoten III und IV sind in den nach oben gelegenen peripherischen Zellen schon weitere Theilungen eingetreten, ebenso auch in den Knoten I und II, auch wenn wir von der Ausbildung der Nebenblätter und Seitensprosse absehen.

Die natürliche gegenseitige Lage der Knotenzellen ist aus der Figur 41 *A* ersichtlich. Dieselbe stellt einen Sprossknoten, welcher durch Abschneiden der angrenzenden Internodien isolirt wurde, von oben gesehen dar. Es entspringen aus dem Knoten acht Blätter und

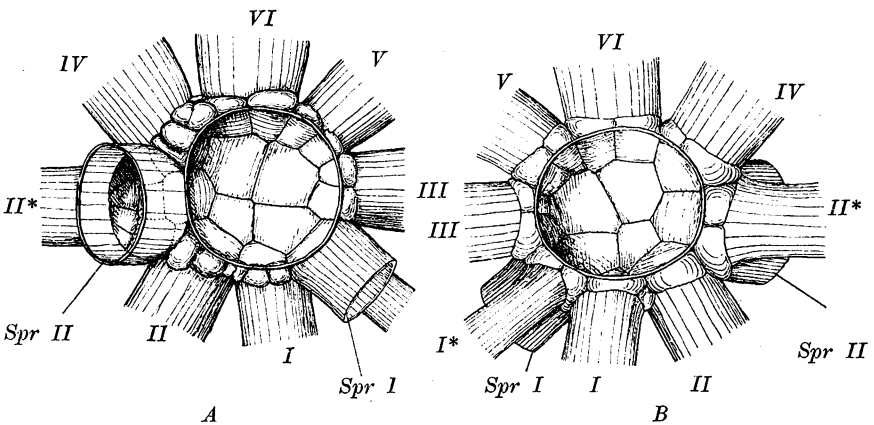


Fig. 41. Nitella syncarpa. Ein erwachsener Sprossknoten aus dem untern Abschnitt eines Sprosses. *A* von oben, *B* von unten gesehen. *I—VI* die Blätter, *Spr I* und *II* die normalen Seitensprosse. 65/1.

zwei Seitensprosse, welche in der bekannten Weise bezeichnet sind. Die Seitensprosse sind kurz über ihrer Ursprungsstelle abgeschnitten. Von ihnen war der zum Blatt II gehörige am kräftigsten entwickelt, in andern Fällen ist das Verhältniss umgekehrt. In der Höhlung des basalen Internodiums des Sprosses II sind einige Zellen von dem Basalknoten des Blättchens II* sichtbar.

In der Mitte des Sprossknotens treffen wir in dem vorliegenden Falle vier flache Zellen an, von denen die beiden grösseren in der Figur nach oben liegenden die centralen Restzellen des Knotens sind, während die beiden unteren zu den Basalknoten der Blätter I und II zu rechnen sind. Es wurde absichtlich ein Fall zur Darstellung gewählt, in welchem die Zertheilung des Knotens möglichst

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0203-1

einfach war. In andern Sprossknoten theilen sich, wie sich ja aus der Figur 38*C* ergibt, die Centralzellen des Knotens noch mehrmals. In den ersten Knoten junger Pflanzen, oder was dasselbe sagt, in den unteren Knoten der Sprosse, sind sie wie im vorliegenden Falle nicht selten ungetheilt. Die Wand zwischen den beiden Centralzellen, welche mit geringen Knickungen nach beiden Seiten hin bis an die Peripherie des Knotens verläuft, einerseits zwischen den Blättern I und II, andererseits zwischen V und VI endend, ist die ursprüngliche Halbirungswand des Knotens. Die Zellwände, welche die Centralzellen gegen die grossen, zu den Basalknoten der Blätter I und II gehörigen Zellen abgrenzen, entsprechen den im jungen Knoten an zweiter und dritter Stelle auftretenden Theilungswänden, durch welche die peripherischen Zellen u_1 und u_2 abgetrennt werden. Auch die weiteren Theilungswände, durch welche der Kranz der peripherischen Zellen geschlossen wird, lassen sich in dem erwachsenen Knoten unterhalb der Basalknoten der Blätter III—VI leicht auffinden. Die Basalknoten der Blätter I und II sind nicht ganz gleichmässig entwickelt; in dem letzteren ist die nach Abtrennung der Blattvegetationsspitze in dem Reststück gewöhnlich auftretende Halbirungswand (2—2 in Figur 38*A*) vorhanden unter dem Blatt I fehlt dieselbe dagegen. Von den Basalknoten der übrigen Blätter ist derjenige des Blattes IV am weitesten zertheilt, bei den Blättern III, V und VI zeigt der Basalknoten nach oben nur erst die zwei Theilzellen des ersten Segmentes.

Figur 41*B* zeigte denselben Sprossknoten von unten. Die Basalknoten der Blätter III—VI haben an dieser Seite zwei oberflächliche Zellen, je die eine derselben ist eine peripherische Zelle u', die andere das bis an den Umfang reichende Reststück der ursprünglichen Knotenzelle. Auch der Basalknoten der Blätter I* und II* ist in derselben Weise aufgebaut. Nur an der Basis der Blätter I und II ist die Regelmässigkeit entsprechend der eigenartigen Entwickelung unterbrochen, indem nur je eine Zelle, nämlich das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle, allein das freie Stück der Knotenoberfläche einnimmt. Bisweilen tritt auch in diesen Basalknoten, wie in dem in Figur 40 bei Blatt I dargestellten Falle, an der Unterseite ein peripherisches Segment als zweite Zelle auf.

Die accessorischen Gebilde, welche aus den zahlreichen Vegetationspunkten der Sprossknoten von Nitella syncarpa sich entwickeln können, sind Wurzelfäden, Zweigvorkeime und radiäre Zweige. Bisweilen kommen alle drei neben einander an demselben Sprossknoten vor,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0204-6

häufig aber entwickeln sich neben den stets auftretenden Haarwurzeln nur Zweigvorkeime oder nur accessorische Seitensprosse. Es scheint das davon abhängig zu sein, ob der austreibende Knoten an einer jungen Pflanze gebildet wurde oder ob er an einer schon kräftig entwickelten älteren Pflanze entstand. An einer und derselben erwachsenen Pflanze sind die untersten Knoten am einfachsten gebaut, sowohl bezüglich der Theilungen, welche die stammeigenen Knotenzellen nachträglich erfahren, als auch bezüglich der Höhe, welche die Entwickelung der Basalknoten der Blätter erreicht. Zwingt man einen solchen Knoten zum Austreiben, indem man denselben isoliert und in der früher beschriebenen Weise im Wassertropfen unter Deckglas cultivirt, so entwickeln sich gewöhnlich aus dem Knoten nur Wurzelfäden und allenfalls vereinzelte Zweigvorkeime. In einem bestimmten Fall liess sich mit Sicherheit erkennen, dass der Vegetationspunkt des nicht zur Entwickelung gelangten Blattes I* zum Zweigvorkeime auswuchs, dessen Wurzelknoten mehrere Wurzelfäden entwickelte, während am nächst höheren Knoten neben dem Blatt I ein radiärer Seitenspross entstand. Wir werden auf diesen Fall noch zurückzukommen haben. Bisweilen treibt ein solcher Knoten gar keine Sprosse, die Bildung derselben bleibt den oberen Blattknoten überlassen, eine auffällige Erscheinung, die uns gleichfalls später noch beschäftigen wird.

Wesentlich anders gestaltet sich der Versuch, wenn man einen Knoten aus dem oberen Abschnitt einer kräftig wachsenden Pflanze für denselben verwendet. Ja es ist nicht einmal nöthig, derartige Knoten zu isoliren, sie entwickeln sich auch an der Pflanze weiter. Besonders an den im Laboratorium überwinternden Sprossen meiner Culturen fand ich alle oberen Knoten in eigener Entwickelung begriffen. Alle hatten Wurzelfäden und Adventivsprosse gebildet. Die Zahl und Anordnung dieser adventiven Bildungen ist für einen concreten Fall in der Figur 42 dargestellt. In der Mitte der Figur sieht man im Grunde des durchschnittenen oberen Internodiums die inneren Zellen des Knotens. Man wird zwischen denselben die Halbirungswand und die an dieselbe anschliessenden weiteren ersten Theilungswände des Knotens, welche mit kräftigeren Strichen gezeichnet wurden, leicht erkennen. Ein Vergleich des inneren Zellkomplexes mit demjenigen der Figur 41 zeigt uns, dass bei dem hier vorliegenden Knoten die centralen Reststücke, also die stammeigenen Knotenzellen, sich nachträglich noch mehrmals getheilt haben, so dass im Ganzen sieben centrale Knotenzellen aus den zwei ursprünglichen hervorgegangen sind. Auch die inneren Zellen des Basalknotens der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0205-2

Blätter I und II haben Theilungen erfahren, welche an den entsprechenden Zellen in der Figur 41 nicht eingetreten sind. Es handelt sich hier um die zufälligen Unterschiede in der Ausbildung der Restzellen in den Segmenten I und II, von denen auf Seite 92 gelegentlich der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung die Rede war.

Am Umfange des Knotens sehen wir die basalen Enden der normalen acht Blätter, welche in der Figur in der bekannten Weise bezeichnet sind, und zweier normaler Seitensprosse, von denen in diesem Falle der zum Blatt I* gehörige die kräftigere Entwickelung zeigte. Die Zellen, welche in den Basalknoten der Blätter nach oben liegen,

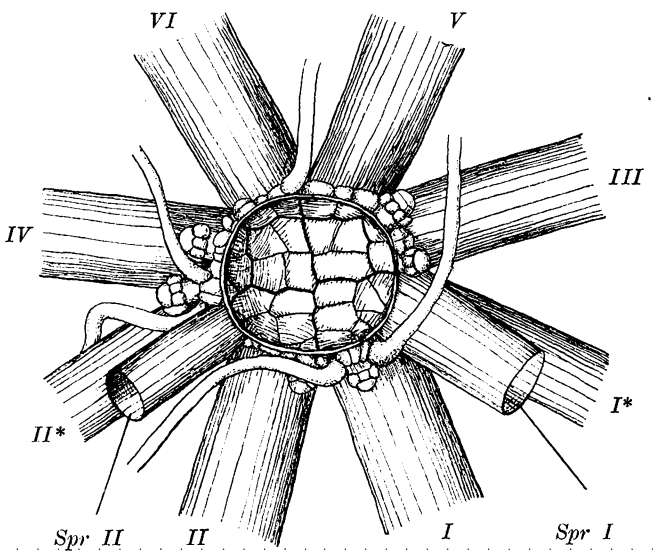


Fig. 42. Nitella syncarpa. Ein erwachsener Sprossknoten aus dem oberen Abschnitt einer Pflanze, von oben gesehen. *I—VI* die Blätter, *Spr I* und *II* die normalen Seitensprosse. Aus dem Basalknoten der Blätter entspringen zahlreiche Adventivsprosse und Haarwurzeln. 55/1.

haben sich in verschiedener Weise weiter entwickelt, zum Theil sind sie zu Vegetationspunkten radiärer Sprosse geworden, welche schon die Anlage eines normalen Blattwirtels aufweisen, zum Theil haben sie Wurzelvegetationspunkte geliefert, eine Anzahl ist noch als ruhende Vegetationspunkte erhalten. Wenn wir die Vertheilung der austreibenden Vegetationspunkte in den Basalknoten der Blätter beachten, so zeigt sich, dass die Blätter I und II aus der von dem entsprechenden

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0206-8

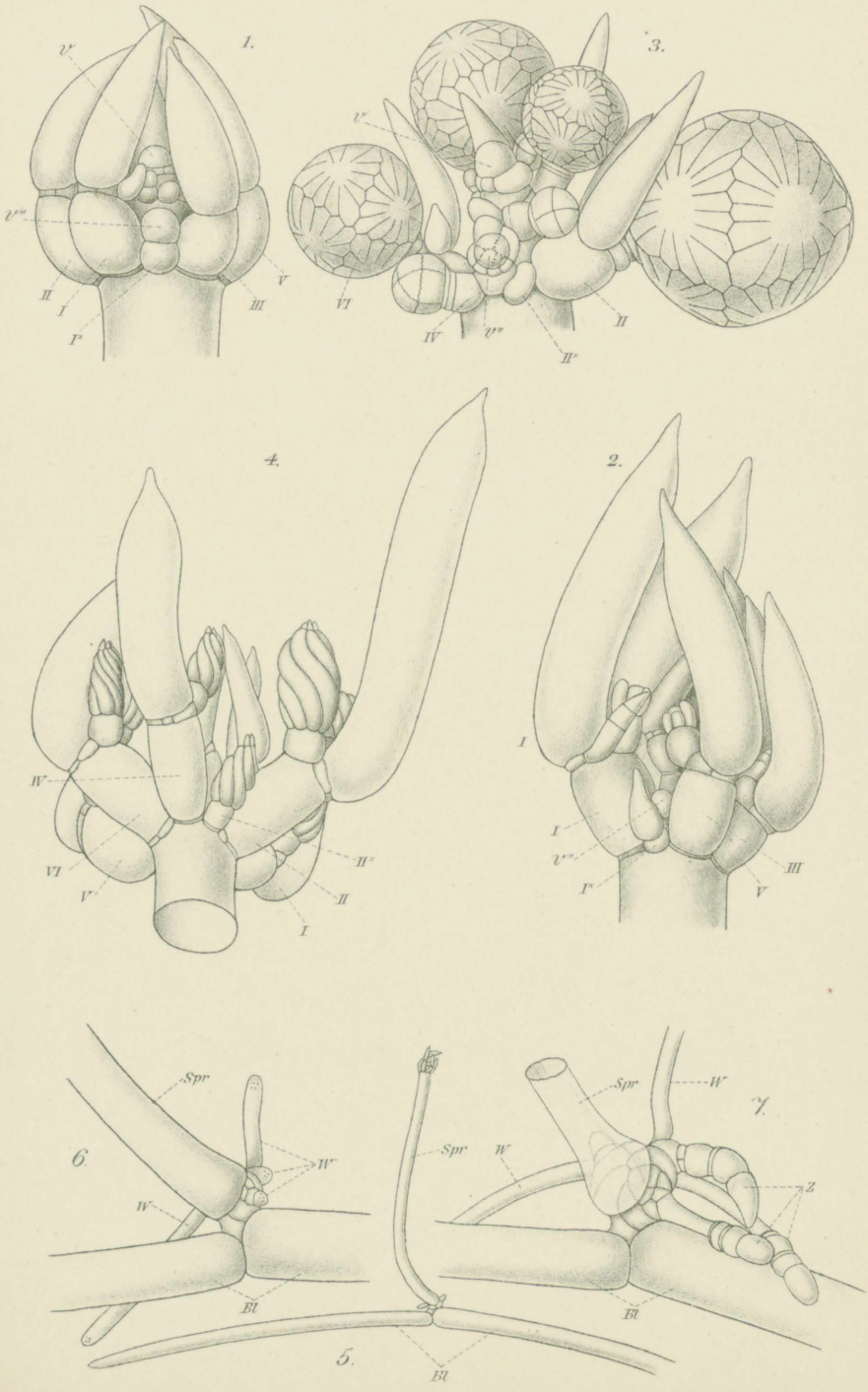
normalen Seitenspross abgewendeten Hälfte ihres Basalknotens je einen Adventivspross entwickelt haben. Die Blätter III und V haben aus jeder der beiden grösseren oberen Knotenzellen, also im Ganzen je zwei Adventivsprosse geliefert, im Basalknoten der Blätter V und VI sind noch keine Sprossanlagen hervorgetreten. Das hier vorliegende Verhältniss der Vertheilung der Adventivanlagen ist kein zufälliges, eine Durchmusterung zahlreicher Knoten im gleichen Entwickelungsstadium ergibt, dass in der Regel die Vorderseite des Knotens, d. h. diejenige Seite, an welcher die Blätter I und II entspringen, gefördert ist; dass die beiden ersten Blätter nur je einen Adventivspross tragen, kann uns nicht auffällig erscheinen, da ja den Basalknoten dieser beiden ausserdem auch der Ursprung der normalen Seitensprosse angehört. Selbstverständlich können gelegentlich auch die Basalknoten der Blätter V und VI Adventivsprosse erzeugen, und die Regelmässigkeit des Vorrückens der Bildung von Adventivsprossen von vorne nach hinten wird gelegentlich auch dadurch unterbrochen, dass einzelne der gebildeten Anlagen den andern in der Entwickelung vorauseilen und neue Vegetationspunkte höherer Ordnung aus ihren Basalknoten hervorgehen lassen.

Das weitere Schicksal der gebildeten Adventivsprosse ist überhaupt sehr ungleich und von Zufälligkeiten abhängig. Einige der Anlagen verharren in dem Stadium, in welchem sie in der Figur 42 gezeichnet sind. Sie behalten dabei lange Zeit die Fähigkeit, sich zu entwickeln, wie durch das Experiment erwiesen werden kann. Andere Anlagen entwickeln sich zu Kurztrieben, deren Blattquirle Geschlechtsorgane tragen. Solche Kurztriebe sind in den Figuren 3 und 4 auf Tafel II abgebildet. Wie in der Figur 4 deutlich sichtbar ist, besteht der ganze Spross aus der Scheitelzelle *v* und drei Gliedern. Von den drei Blattquirlen ist der unterste schon mit grossen, der Reife nahen Antheridien versehen. Auch der zweite Quirl trägt schon verhältnissmässig grosse Anlagen, während die Blätter des jüngsten Quirls eben erst als Höckerchen über den Knotenumfang hervortreten. Der Kurztrieb in Figur 4 ist schräg von unten gesehen, dadurch wird die Sprossspitze unsichtbar. Man sieht ausser den mit Oogonien besetzten Blättern des ältesten Quirls nur noch einige bedeutend kleinere, noch sterile Blätter des zweitjüngsten Knotens; ein dritter Knoten war auch an dem hier gezeichneten Spross eben erst unterhalb der Scheitelzelle angelegt. Im natürlichen Verlauf der Dinge gehen die Kurztriebe nach der Reife der Geschlechtsorgane mit der ganzen Pflanze zu Grunde. Durch Experiment gelingt es indess, wenn man rechtzeitig

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0207-4

die concurrirenden vegetativen Achsen fortschneidet, die Kurztriebe in Langtriebe überzuführen, und zwar nimmt dabei nicht nur der Vegetationspunkt seine Thätigkeit aufs neue auf, sondern auch die schon ausgebildeten Internodien, voran das älteste, strecken sich und schieben die Sprossspitze aus der Achsel über den Blattquirl hinaus. Ich habe den Versuch nur mit männlichen Kurztrieben machen können, glaube aber nicht, dass sich die Kurztriebe der weiblichen Exemplare wesentlich anders verhalten werden, wenn man nur früh genug experimentell eingreift.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0208-9



K. Grieschagen del. W. A. Meyn, Lith. Inst. Berlin S.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0365-2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 83

Autor(en)/Author(s): Giesenhagen C.

Artikel/Article: Untersuchungen über die Characeen. II. Der Bau der Sprossknoten bei den Characeen. 160-202