© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mittheilungen.

52. E. Stahl: Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Theilung der Equisetumsporen.

Eingegangen am 10. November 1885.

Die Beeinflussung der organischen Gestalten durch äussere Kräfte ist in neuerer Zeit mit Vorliebe sowohl von Thierphysiologen als von Botanikern behandelt worden. Ganz besonderes Aufsehen machten auf zoologischem Gebiete die Untersuchungen Pflüger's[1]) über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen speziell der befruchteten Froscheier. Der nach Pflüger massgebende Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung und Weiterentwickelung der Froscheier wurde allerdings bald darauf von verschiedenen Seiten[2]) bestritten und die Beobachtungen in anderer Weise gedeutet, so dass zur Stunde die Thierphysiologen keine einzige Thatsache kennen, welche beweise, dass die Richtung, in welcher die Zerklüftung einer Embryonalzelle erfolgt, durch äussere Kräfte z. B. durch die Schwerkraft oder das Licht bedingt sei und als eine spezifische geotropische oder heliotropische Reizerscheinung betrachtet werden könne. Auf dem Gebiete der Botanik dagegen fehlt es nicht an Wahrnehmungen, welche darthun, dass äussere Kräfte, wie die beiden genannten, die Anlage und Ausbildung von Pflanzenorganen auf's Entschiedenste beeinflussen.

Sowohl in der Fragestellung als auch in der Beurtheilung der thatsächlichen Versuchsergebnisse kommen hier zwei divergirende Strömungen zum Vorschein, die sich in der verschiedenen Werthschätzung der inneren und äusseren Kräfte von einander unterscheiden. Die einen sind geneigt den äusseren Kräften einen weitgehenden, ja sogar gestaltenden Einfluss zuzuschreiben, während die anderen den sogenannten inneren Ursachen — d. h. den im Organismus thätigen Kräften — die Hauptrolle ertheilen und den äusseren Kräften dagegen einen mehr nebensächlichen Einfluss beimessen. Die letztere Anschauung wird durch die im Folgenden mitzutheilenden Beobachtungen unterstützt.

1) Separatabdruck aus Pflüger's Archiv, Bd. XXXI, Bonn 1883.

2) Literatur citirt in: O. Hertwig, Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Jena 1884.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Zahl der Fälle, in denen der richtende Einfluss äusserer Kräfte auf die Zelltheilung nachgewiesen oder doch wenigstens vermuthet werden kann, ist zur Zeit noch eine sehr geringe. Am besten bekannt ist der Fall von *Marsilia*, der zuerst durch Leitgeb und bald darauf durch Sadebeck bekannt geworden ist. Bei horizontaler Lage der Spore wird der Embryo stets derart durch die erste Wand getheilt, das eine obere und eine untere Hälfte gebildet werden: die erste Wand nimmt eine zur Richtung der Schwerkraft nahezu senkrechte Lage ein und nimmt zugleich die Archegoniumaxe ziemlich genau in sich auf. Bei vertikal nach abwärts oder nach oben gerichteten Makrosporen macht sich nach Leitgeb ein richtender Einfluss der Schwerkraft nicht mehr geltend, die erste Wand fällt mit der Archegoniumaxe zusammen. Der Einfluss der Schwerkraft kommt also hier nur unter gewissen Voraussetzungen zur Geltung, die in der Natur allerdings gewöhnlich eintreten werden, da die horizontale Lage die Gleichgewichtslage der Sporen ist.

Die noch nicht definitiv entschiedene Frage, in wie weit äussere Kräfte auf die Ausbildung der Farnembryonen einwirken, hat Heinricher in Angriff genommen und eine Mittheilung darüber in Aussicht gestellt.

Ein weiteres günstiges Objekt für dergleichen Untersuchungen dürften die Sporen der Characeen abgeben, für welche de Bary (Zur Keimungsgeschichte der Charen. Bot. Ztg. 1875, p. 415) die Vermuthung ausgesprochen hat, dass die Halbirungswand der ersten von der Spore abgegrenzten Knotenzelle vielleicht in ihrer Orientirung durch geocentrisch wirkende Kräfte bedingt sei.

Es war von vornherein zu erwarten, dass das Licht, welches in so hervorragender Weise die Ausbildung und Wachsthumsrichtung von Pflanzenorganen beeinflusst in einzelnen Fällen auch schon auf die Theilungsrichtung von Zellen seinen Einfluss geltend machen wird. Es handelte sich blos darum, das richtige Untersuchungsmaterial vorzunehmen. Dieses bietet sich uns in den Sporen der Schachtelhalme.

Zu meinen Versuchen benutzte ich zuerst die Sporen von *Equisetum limosum*, später diejenigen von *Eq. variegatum*, welche letztere Art den Vorzug bietet, dass ihre Sporangienstände nicht alle auf einmal ihre Reife erreichen; sondern bis in den Hochsommer hinein Sporenmaterial liefern. Da die Sporen der Schachtelhalme nur kurze Zeit keimfähig bleiben, so ist dieser Unstand von Wichtigkeit, weil er gestattet die Versuche über eine längere Zeit auszudehnen.

Die Keimung der *Equisetum*sporen tritt, wie bekannt ist, innerhalb sehr kurzer Frist ein, sobald die Sporen auf ein feuchtes Substrat oder

---

1) Nach einer Mittheilung von Leitgeb in: Die Sprossbildung an apogamen Farnprothallien. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Mai 1885.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in Wasser ausgesät worden sind. Die kugelige, dunkelgrüne, mit einem deutlichen Zellkern versehene Zelle schwillt bedeutend an, ohne ihre Kugelgestalt zu ändern; die mittlere Sporenhaut wird abgesprengt und der Inhalt durch eine uhrglasförmige Scheidewand in zwei ungleich grosse Zellen zerklüftet: in eine kleinere, linsenförmige, spärlichen Chlorophyllinhalt führende Wurzelhaarzelle, die bald darauf zu einem langen Wurzelhaar auswächst und eine grosse dunkelgrüne primäre Prothalliumzelle, aus welcher das Prothallium hervorgeht. Bis hierher verläuft der Keimungsprozess bei allen Sporen in übereinstimmender Weise; später stellen sich je nach Umständen Ungleichheiten in der Entwicklung ein, welche wir hier nicht weiter zu berücksichtigen haben, da wir blos die erste Theilung der Spore auf ihre Abhängigkeit von äusseren Factoren prüfen wollen, ob nämlich die erste Scheidewand die in der Spore auftritt, in ihrer Orientirung sich abhängig zeigt vom Lichte oder von der Schwerkraft.

Zur Entscheidung dieser Frage mussten die Sporen in unveränderter Lage der Wirkung der genannten Kräfte ausgesetzt werden. Die Fixirung der Sporen geschah auf zwei verschiedene Weisen. Entweder wurden die frisch aus den Sporangien entleerten Sporen in einer dünnen sehr wasserreichen Gelatineschicht auf der Oberfläche von Glasplatten ausgebreitet, oder einfach auf Glasplatten ausgestreut, welche mit sehr feinem durchsichtigen Seidenpapier bedeckt waren. Auf diesem letzteren Substrat haften die Sporen mit genügender Festigkeit, um nicht durch schwache, schwer zu beseitigende Wasserströmungen aus ihrer Lage verrückt zu werden.

Auch in dünner Gelatine erfolgte die Keimung in durchaus normaler Weise. Dieses Substrat bietet ausserdem noch den Vorzug, dass durch Umrühren der Sporen in der eben erstarrenden Masse dieselben leicht von den die Beobachtung etwas beeinträchtigenden äusseren Sporenhäuten befreit werden können. Es wäre aus Analogie mit der für *Marsilia* bekannten Thatsache denkbar, dass die erste Scheidewand, durch welche die Spore in Wurzelzelle und Prothalliumzelle zerlegt wird, normal zum Erdradius angelegt würde, so dass die Wurzelzelle nach unten, die Prothalliumzelle nach oben zu liegen käme.

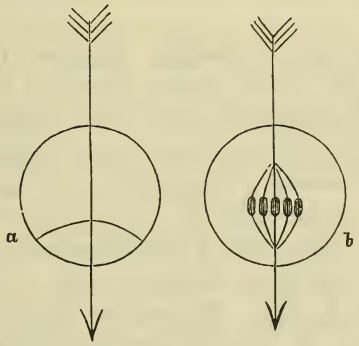
Die Eigenschaft der Schachtelhalmsporen auch bei Lichtabschluss die ersten Keimungsstadien, wenn auch langsamer als bei Lichtzutritt durchlaufen zu können, lässt uns die Frage durch einen ganz einfachen Versuch beantworten.

Glasplatten mit zahlreichen daran haftenden Sporen werden in einem dunklen Raum in vertikaler Lage befestigt. Die bekannte Theilung der Sporen erfolgt nach kürzerer oder längerer Frist und zwar ohne das eine Beziehung der Lage der ersten Wand zur Richtung des Erdradius zu erkennen wäre. Die Wurzelzelle liegt nämlich bald oben, bald unten, bald in beliebigen anderen Richtungen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Am Licht tritt die Theilung der Sporen, wie bekannt, viel rascher ein als im Dunkeln. Selbst das intensivste Sonnenlicht vermag dieselbe nicht zu verhindern. So wurden z. B. am 23. Juni Morgens um 8 Uhr bei sehr klarem Himmel eine Anzahl von Sporen in eine kleine Glasschale mit flachem Boden ausgesät und den ganzen Tag über dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Als Abends um 5 Uhr die Sporen untersucht wurden, war schon bei allen die Kerntheilung wenigstens im Gang, bei einzelnen die Zerklüftung der Spore in Wurzel und Prothallzelle schon vollzogen.

An den dem direkten Sonnenlichte ausgesetzten Sporen findet man nun ganz konstant die Scheidewand normal zu den Lichtstrahlen orientirt, so dass also die grössere Prothalliumzelle nach der Lichtqnelle, die Rhizoidzelle nach der Schattenseite gekehrt ist. (Fig. a.) Auch bei schwachem, einseitig einwirkendem Licht tritt dieselbe Erscheinung ein. Wird die Spore in horizontaler Richtung durchleuchtet, so liegt die Prothalliumaxe ebenfalls horizontal: bei Beleuchtung der Sporen von unten — vermittelst eines Spiegels — kommt die Vorkeimzelle nach unten, die Wurzelzelle nach oben zu liegen. An der vor der Keimung indifferenten Spore wird also durch den Gang der Lichtstrahlen die Längsaxe des zukünftigen Prothalliums bestimmt.



Schematische Darstellung der unter dem richtenden Einfluss des Lichtes keimenden *Equisetum*sporen. Die Richtung der Lichtstrahlen ist durch die Pfeile angedeutet.

Verfolgen wir nun die in der Spore sich vollziehenden Veränderungen etwas genauer, so sehen wir den centralen, erst kugeligen Kern sich in der Richtung des Strahlengangs verlängern, wobei er zugleich an Deutlichkeit bedeutend verliert. Die feineren Vorgänge der Kerntheilung lassen sich an dem lebenden Objecte nicht genauer verfolgen. Bald aber beobachtet man zwei Kerne, von denen der eine der vom Licht abgewendeten Seite der Sporenwand näher gerückt ist und zwischen beiden Kernen die uhrglasförmige Scheidewand, die mit ihrem

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Rande an die vom Licht abgewendete Innenfläche der Sporenhaut sich ansetzt. Es wird also der zur Theilung sich anschickende Kern gezwungen sich in einer durch die Lichtstrahlen bedingten Richtung zu theilen: die Axe der Kernfigur coincidirt mit der Richtung der dominirenden Lichtstrahlen (Fig. b). Die zum Strahlengang normale Stellung der zwischen beiden Kernen auftretenden Scheidewand bin ich geneigt als eine blosse Consequenz der Kerntheilung zu betrachten.

In der frisch ausgesäten Spore sind die Chlorophyllkörner gleichmässig rings um die Spore vertheilt.

Noch bevor aber die Zelltheilung fertig ist, müssen zahlreiche Chlorophyllkörner nach der Lichtseite der Spore wandern, da die Wurzelzelle sich durch ihren geringeren Chlorophyllgehalt von der Prothalliumzelle unterscheidet.

In der ersten Nacht nach der Theilung wächst gewöhnlich die Wurzelzelle zum Wurzelhaar aus, welches in der durch die Anlage gegebenen Richtung — also negativ heliotropisch weiter wächst. Nach Sadebeck[1]) sollen allerdings die Wurzelhaare der Schachtelhalme nicht negativ heliotropisch sein. Es „dringen die ersten Haarwurzeln nicht in das Substrat ein, sondern sie sind vielmehr positiv heliotropisch. Bei ihrer Ausbildung zu langen, engen Schläuchen geben sie daher, bei etwas dichteren Aussaaten für das unbewaffnete Auge leicht zu der Täuschung Veranlassung, dass die gesammte Kultur mit Pilzmycelien überzogen sei“.

Diese, von Sadebeck ohnehin weiteren Prüfungen empfohlenen Angaben kann ich auf Grund eigener Versuche nicht bestätigen.

Das auf der Schattenseite der Spore angelegte Rhizoid wächst, bei unter Wasser getauchten Sporen, negativ heliotropisch weiter und krümmt sich bei verändertem Lichteinfall so lange bis die Spitze wieder von der Lichtquelle abgewendet ist. An Sporen, die auf dem Grunde kleiner, mit Wasser angefüllter Krystallisirschalen gekeimt hatten, trat an den eben auswachsenden Rhizoiden der richtende Einfluss des Lichtes sehr deutlich hervor. Wurden die Wurzelhaare durch Drehung der Schale senkrecht zu ihrer Wachsthumrichtung beleuchtet, so war schon nach wenigen Stunden eine negativ heliotropische Krümmung der Rhizoiden wahrzunehmen.

Nachdem der Einfluss des Lichtes auf die Sporentheilung einmal festgestellt worden war, war es von Interesse zu untersuchen, wie sich *Equisetum*-Sporen, auf welche das Licht nacheinander von verschiedenen Seiten einwirkt, verhalten. Unter solchen Umständen wird nämlich, wie es für heliotropische Pflanzenorgane bekannt ist, der richtende Einfluss des Lichtes wegfallen, vielleicht noch mehr, es wird die Kerntheilung verzögert werden oder gar unterbleiben.

---

1) Schenk, Handbuch d. Bot. p. 177.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Als ich diese Fragen in Angriff nahm, war leider die Jahreszeit schon etwas weit vorgeschritten und geeignetes Sporenmaterial nur noch spärlich vorhanden. Eine definitive Beantwortung dieser Fragen kann ich mir daher nicht zu geben erlauben, will aber doch die Resultate einiger Versuche im Kürze mittheilen.

Sporen von *Eq. variegatum* wurden auf mit feuchtem Seidenpapier bedeckte Glasplatten ausgesät. Ich konnte mich leicht davon überzeugen, dass die Sporen auf dem mässig durchfeuchteten Seidenpapier hinreichend fest haften, um bei der langsam stattfindenden Rotation, welcher sie ausgesetzt wurden, nicht aus ihrer Lage gebracht zu werden. Die Glasplättchen wurden in einem möglichst dampfgesättigten Raum auf dem Klinostaten befestigt und der ganze Apparat dem vom Fenster kommenden, senkrecht zur Axe des Klinostaten auffallenden diffusen Tageslichte ausgesetzt.

Die erste Aussaat wurde am 13. Juli um 11 Uhr Vormittag angestellt. Neben den rotirenden Sporen, auf welche das Licht in jedem Augenblicke von einer anderen Seite fiel, befanden sich, unter sonst gleichen Bedingungen cultivirte, aber einseitiger Beleuchtung ausgesetzte Sporen derselben Aussaat.

Nach 24 Stunden waren die letzteren sämmtlich getheilt in Prothall- und Wurzelzelle und viele schon mit langen Wurzelhaaren versehen. An den der Drehung ausgesetzten Sporen war dagegen noch keine Kerntheilung zu beobachten.

Nach abermals 24 Stunden, also am 15. Juli zeigten sich auf dem Klinostaten zahlreiche Sporen noch einkernig, einige waren eben in Theilung begriffen, in wenigen die Theilung in Wurzelzelle und Vorkeimzelle, die sich nicht merklich durch ihren Chlorophyllgehalt unterschieden, schon vollzogen. Aus den ruhenden Sporen waren inzwischen mehrzellige Prothallien hervorgegangen.

Die auf den Klinostaten befindlichen Sporen sind also in ihrer Theilung bedeutend zurückgehalten worden; dass dieselbe nichtsdestoweniger schliesslich normaler Weise erfolgt ist, erklärt sich aus dem Umstande, dass die Sporen über Nacht verdunkelt waren und während der allnächtlichen Lichtentziehung den Theilungsvorgang ganz oder partiell zu durchlaufen vermochten.

Um diesem Umstande Rechnung zu tragen kann man nun in zwiefacher Weise verfahren. Entweder werden die Sporen über Nacht ununterbrochen einer starker Beleuchtung ausgesetzt oder aber man bringt die Sporen über Nacht unter Verhältnisse, unter denen die Weiterentwickelung sistirt wird. Ich schlug diesen letzeren Weg ein.

In zwei kleine, mit Wasser versehene Krystallisirschalen wurden zahlreiche Sporen vom *Equisetum variegatum* ausgesät. Die eine Schale wurde auf eine um eine verticale Axe langsam rotirende Scheibe gestellt und derart mit schwarzem Papier bedeckt, dass das Licht nur

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

von der Seite in das Gefäss eindringen konnte. Die andere Controllkultur stand — die Rotation ausgenommen — unter ganz ähnlichen Bedingungen am Südfenster bei andauernd sehr heiterem Wetter. Abends gegen sechs Uhr wurden, wie auch an den folgenden Abenden, beide Krystallisirschalen in einen dunklen Raum gebracht, dessen Temperatur durch Eis bis auf wenige Grade über 0 abgekühlt war. Am nächsten Morgen gegen 8 Uhr wurden die Sporen wieder dem Lichte ausgesetzt, um die Nacht über wieder kalt gestellt zu werden. Die allnächtliche Abkühlung brachte die Entwickelung während der Nacht zum Stillstand ohne die Entwickelungsfähigkeit zu beeinträchtigen, denn an den Tag über einseitig beleuchteten Sporen waren täglich Fortschritte in dem Wachsthum und der Differenzirung der kleinen Prothallien zu bemerken. Im Gegensatze hierzu zeigten sich am Ende des fünf Tage dauernden Versuchs, dass die meisten der Tag über auf dem Rotationsapparat gewesenen Sporen noch ungetheilt waren und aussahen wie Sporen, die erst seit wenigen Stunden in Wasser liegen; eine Anzahl anderer war getheilt — und meist in abnormer Weise — in zwei gleich grosse, gleich grüne Zellen von halbkugeliger Gestalt.

Andere Versuche, die bei sehr trübem Wetter angestellt worden waren, haben weniger prägnante Resultate ergeben. Es scheint, dass das Licht ziemlich intensiv sein muss, um unter den erwähnten Umständen die normale Zerklüftung des Sporeninhaltes zu erschweren oder gar zu verhindern.

Die Resultate dieser Untersuchungen lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Das Licht wirkt derart auf den zur Theilung sich anschickenden Sporenzellkern, dass die Axe der Kernfigur durch den Gang der Lichtstrahlen bedingt wird und die beiden Tochterkerne in die Richtung des Strahlengangs zu liegen kommen. Der der Lichtquelle zugekehrte Kern ist der Kern der primären Prothalliumzelle, der andere der Kern der auf der Schattenseite der Spore angelegten Wurzelzelle. Durch den Strahlengang wird die Prothalliumaxe in der vorher indifferenten Spore bestimmt, wahrscheinlich in der Art, dass die vorher um den Mittelpunkt der Spore gleichmässig vertheilten Plasma- und Kernbestandtheile unter dem Einfluss des Lichtes eine Sonderung und bestimmte Vertheilung erfahren.

So gross nun auch der Einfluss des Lichtes bei der Sporentheilung ist, so besteht er doch nur darin, dass er die Theilung beschleunigt und deren Richtung bestimmt, denn bei Lichtabschluss vermögen die Sporen sich in derselben Weise zu theilen als bei Lichtzutritt.

Eine Consequenz der Beeinflussung der Kerntheilung durch den Strahlengang ist es, wenn die Sporen bei fortwährend sich ändernden Lichteinfall in ihrer Theilung beeinträchtigt oder gar verhindert werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Stahl Ernst [Christian]

Artikel/Article: Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Theilung der Equisetumsporen 334-340