

# Morphologische und biologische Untersuchungen an *Chara delicatula* f. *bulbillifera* A. Braun.

Von

Otto Kuczewski.

Mit Tafel II u. III, und 19 Abbildungen im Text.

## A. Bau und Entwicklung der Sprosse und Blätter von *Chara delicatula* Agardh und *Ch. fragilis* Desvauz.

### I. Äußere Morphologie.

*Chara delicatula* ist am nächsten mit *Chara fragilis* verwandt und oft sehr schwer von der letzten zu trennen. Sie wurde zuerst von Agardh<sup>1)</sup> als selbständige Art aufgestellt. Später stellte sie A. Braun<sup>2)</sup> als eine Subspecies in den Formenkreis der *Chara fragilis* Desvauz ein. In seiner Bearbeitung der Characeen in Cohns Cryptogamenflora von Schlesien (1875) S. 411 stellt er wiederum zwei Formen unter der Bezeichnung *Ch. delicatula* zusammen, nämlich die von ihm selbst aufgefundene Form *bulbillifera* mit unterirdischen Knollen, und die von Itzigsohn<sup>3)</sup> als *Ch. verrucosa* beschriebene Pflanze. Er gibt von *Ch. delicatula* Agardh folgende Diagnose: „In allen Stücken kleiner, namentlich niedriger als die vorige (*Ch. fragilis* Desv.), meist feinblättrig, Stengel mit etwas ungleichmäßiger Berindung, die Mittelreihen etwas vorragend, ferner mit deutlichen vorragenden, zuweilen selbst stachelartig verlängerten Wäzchen besetzt. Stipularkranz wenigstens nach oben wohl entwickelt. Die 2 vordersten Blättchen (Vorblättchen) meist länger als die Frucht, die von der Seite einige Streifen weniger zeigt als *Ch. fragilis*. Durch anschwellende Stengelknoten ausdauernd. Läßt selbst wieder zwei Formen unterscheiden, von denen die eine, mit schwächeren Wäzchen am Stengel versehene, durch kreideweiße, stärkereiche, höckerige oder traubenartig zusammengesetzte Bulbillen, die sich aus den unterirdischen Stengelknoten entwickeln, ausgezeichnet ist (var. *bulbillifera*), die andere mit stärker entwickelten Stachelwarzen zwar mehr oder weniger anschwellende unterste Stengelknoten, aber keine entschiedenen Bulbillen besitzt (*Ch. verrucosa* Itzigsohn). Eine

<sup>1)</sup> Agardh, C. A., Systema algarum. 1824. S. 130.

<sup>2)</sup> Braun, A., Übersicht der schweizerischen Characeen. (Neue Denkschriften der schweizer. Gesellschaft für Naturwissenschaften. X. 1849. S. 21.)

<sup>3)</sup> Itzigsohn, H., Charologisches. (Botan. Zeitung. 1850. S. 337—340.)

sehr kleine sterile Form mit verkürzten Blattgliedern ist *Ch. annulata* Wallm“.

Migula<sup>1)</sup> faßt die *Ch. delicatula* wieder als Art auf, sagt aber: „Man könnte sie ebensogut als Varietät der letzteren (*Ch. fragilis* Desv.) auffassen.“ Zahlreiche unzweifelhafte Übergänge führen von *delicatula* zu *fragilis*. „Namentlich die Formen der *verrucosa*-Gruppe stehen in naher Beziehung zu den *formae barbatae* der *Ch. fragilis*, während die Bulbillen tragenden Formen eine mehr abgeschlossene eigene Varietät bilden. Vielleicht wäre es zweckmäßiger, nur diese Formen als *Ch. delicatula* zu bezeichnen und die *verrucosa*-Gruppe als eigene Reihe zu *Ch. fragilis* zu stellen.“ So viel Migula.

Es sind verschiedene Gründe, welche Veranlassung gaben, die Gruppe der *Ch. fragilis-delicatula* zum Gegenstande einer neuen einläßlichen Untersuchung zu machen. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Giesenhagen beschränken sich auf *Nitelleae* und unberindete *Chareae*, während Vertreter der typisch berindeten *Chareae* seit Braun und Sachs nicht mehr untersucht worden sind. Es wurde mir daher die Aufgabe gestellt, bei den Vertretern einer kleineren *Chara*-Gruppe die entwicklungsgeschichtlich-morphologischen Studien Giesenhagens fortzusetzen. Die *fragilis*-Gruppe schien dazu um so eher geeignet, als *Chara fragilis* durch die allbekanntesten Arbeiten von Braun und Sachs schon am eingehendsten untersucht worden ist und sich andererseits Gelegenheit bot, im Verlauf der Untersuchung auch die Entstehung und Bedeutung der für *Ch. delicatula* var. *bulbillifera* typischen Knöllchen festzustellen, was in der später mehrfach zu zitierenden Arbeit Giesenhagens noch nicht geschehen ist, da diesem Autor dazu lebendes Material fehlte.

Entsprechend diesen beiden Aufgaben gliedern sich die nachfolgenden Ausführungen in zwei Hauptabschnitte:

1. Bau und Entwicklung der Sprosse und Blätter von *Chara delicatula* Agardh und *Chara fragilis* Desvaux.
2. Untersuchungen über die vegetative Vermehrung von *Chara delicatula* var. *bulbillifera* A. Braun.

Hauptgegenstand des 1. und des 2. Teiles der Arbeit bildet *Ch. delicatula* var. *bulbillifera*. Im ersten Teile wurden vergleichsweise auch *Ch. delicatula* var. *verrucosa* und *Ch. fragilis* Desv. beigezogen. Da sich aber im Verlaufe der Untersuchung die völlige Übereinstimmung der Entwicklung dieser Arten oder Varietäten ergab, stützt sich die nachfolgende Darstellung hauptsächlich auf die Untersuchungsergebnisse bei *Ch. delicatula* var. *bulbillifera*. Die wenigen Abweichungen, welche im Entwicklungsgange der anderen untersuchten Formen vorkommen, sind in den Gang der Darstellung ebenfalls aufgenommen worden.

Das Untersuchungsmaterial von *Ch. delicatula* var. *bulb.* stammt aus dem kleinen Bache, der das Wasser des Katzensees (1 Stunde von Zürich) der Glatt zuführt. Im Laboratorium wurden zahlreiche

<sup>1)</sup> Migula, W., Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. (Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. V. 1897. S. 752.)

Kulturen angelegt, so daß ich mich stets sowohl des im Freien wachsenden, als auch des kultivierten Materials bei den Untersuchungen bedienen konnte.

Die in der Natur gesammelte Form *bulbillifera* unterscheidet sich nur wenig von der von Migula<sup>1)</sup> beschriebenen. Die Sprosse sind bis 12 cm lang, und ihre Internodien meistens 1 mm breit, bisweilen stark inkrustiert; die in Quirlen angeordneten Blätter (sog. primäre Blätter) sind selten länger als die Sproßinternodien. Jedem Blattquirl entspringt ein Seitensproß, der aus der Achsel des primär angelegten Blattes sich emporhebt. An den untersten Sproßknoten ist der Seitensproß (auch Achselsproß genannt) oft ziemlich lang, gegen die Vegetationsspitze des Hauptsprosses hin nimmt aber seine Länge rasch ab, so daß er an den jüngsten Knoten meistens makroskopisch nicht zu sehen ist. An den untersten Knoten überwinterter Sprosse sind oft außer dem Achselsprosse noch einige weitere Sprosse anderen Ursprunges wahrnehmbar.

Werden in der zweiten Hälfte der jährlichen Vegetationsperiode, von Anfang Juli bis Oktober, am Standorte Pflänzchen sorgfältig aus dem Substrate gezogen, so zeigen dieselben an den unteren Teilen zahlreiche Stengel- und Wurzelknöllchen verschiedener Größe. Beiderlei Organe sind vorwiegend rundlich, selten gelappt. Die gewöhnliche Größe der Stengelknöllchen beträgt 2—4 mm im Durchmesser, nur selten steigt der letztere bis 7 mm. Die Wurzelknöllchen sind im allgemeinen viel kleiner, ihr Durchmesser ist selten größer als 1 mm. Stengel- und Wurzelknöllchen sind ganz weiß, ihre Zellen sind nämlich dicht mit Reservestärke erfüllt. Im späten Frühjahr gesammelte Pflanzen dagegen zeigen viel spärlicher Knöllchen, oder, wenn dieselben noch reichlich vorhanden sind, enthalten sie bedeutend weniger Stärke; sie sind ganz oder teilweise entleert und dementsprechend auch mehr oder weniger durchsichtig. Von den Sproßknöllchen aus entspringen im Frühjahr Sprosse, entweder vereinzelt oder in ganzen Büscheln. An den Wurzelknöllchen von Frühjahrspflanzen habe ich dagegen nie einen Sproß gesehen, auch gelang es mir nie, dieselben in der Kultur zur Sproßbildung zu veranlassen. Da die Wurzelknöllchen aber im späteren Frühjahr, im Mai und Juni, meistens stärkeleer sind, so ist es wahrscheinlich, daß sie, wie auch Giesenhagen<sup>2)</sup> vermutete, unter normalen Umständen selbst nicht zur Sproßbildung befähigt sind, sondern die in ihren Zellen gespeicherte Stärke gelöst und nach anderen Orten des Verbrauchs transportiert wird. Teilweise findet jene Stärke auch zum Aufbau der an den Wurzelknöllchen stets zahlreich auftretenden Rhizoiden Verwendung.

In der Kultur nimmt *Ch. delicatula* einen in vieler Hinsicht abweichenden Habitus an; die Sprosse werden in erster Linie viel zarter, sind weniger inkrustiert und erreichen oft eine Länge von

<sup>1)</sup> Migula, W., l. c.

<sup>2)</sup> Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen. 1. Die Wurzelknöllchen der Characeen. (Flora oder allg. bot. Zeitung. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 419.)

20—30 und mehr cm. Ihre Verzweigung ist sehr reichlich, namentlich in den unteren Quirlen. Ein großes Aquarium 80 cm lang, 20 cm breit und 25 cm hoch, in welchem acht kleine Büschchen von *Ch. del.* var. *bulb.* im Juli eingepflanzt worden waren, war nach drei Monaten von Sprossen fast vollständig erfüllt; viele derselben erreichten eine Länge von 30 und mehr cm.

Die Blätter und Internodien der kultivierten Sprosse übertreffen an Länge diejenigen der im Freien gewachsenen. In einem Falle erlangten sie sogar Dimensionen, die auch bei anderen langblättrigen *Chara*-Arten selten sind: in einer Kultur vom 12. Dezember 1903 begannen die Sprosse im Februar 1904, nachdem sie vorher nur geringes Wachstum gezeigt hatten, rasch und stark zu wachsen, wobei die Blätter bis 70 mm lang, die Sproßinternodien bisweilen noch viel länger wurden. Allmählich stellten die Sprosse dieses ungewöhnlich starke Wachstum ein, und im Mai war der Zuwachs wieder ziemlich normal; die Blätter und Sproßinternodien waren 25—35 mm lang in erwachsenem Zustande. Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß *Ch. delicatula*, was die Dimensionen der Blätter, Internodien und Sprosse anbetrifft, sehr variabel sein kann.

Die Zahl der Blätter eines Quirls variiert zwischen 6 und 8. An Sprossen, die in ihrem Wachstum gehemmt sind, ist sie meist 6; an kräftigen und rasch wachsenden Pflanzen beträgt sie 7 bis 8.

Die Länge der Blätter schwankt zwischen 2 und 70 mm, gewöhnlich variiert sie zwischen 20 und 30 mm. An einem und demselben Sprosse kann sie sehr verschieden sein, was eine Folge der starken Reaktionsfähigkeit auf Veränderungen der äußeren Einflüsse ist. An einem und demselben Quirl dagegen ist der Unterschied zwischen einzelnen Blättern gewöhnlich makroskopisch nicht merklich, wenn er auch in Wirklichkeit vorhanden ist. Die Ursache ist begreiflich: da die Blätter eines Quirls sehr rasch nacheinander angelegt und fast gleichzeitig ausgebildet werden, so kann auch eine Veränderung äußerer Faktoren nur einen geringen Einfluß auf die Ausbildung eines Blattes gegenüber einem anderen desselben Quirls haben.

Die Zahl der primären Glieder (jedes Blatt wird durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen der Blattscheitelzelle in eine Anzahl von sog. primären Gliedern zerlegt) an einem Blatte variiert zwischen 10 und 6; in einem und demselben Quirl ist die Differenz in der Gliederzahl nicht so groß; selten beträgt sie mehr als 2.

Von 180 Blättern verschiedener Pflanzen derselben Kultur besaßen:

37	Blätter	.	.	.	.	10	Glieder
127	„	.	.	.	.	9	„
11	„	.	.	.	.	8	„
4	„	.	.	.	.	7	„
1	„	.	.	.	.	6	„

Am häufigsten tritt also die Zahl 9 auf (70% der Gesamtzahl). Die Zahl der berindeten Glieder variiert auch, oft in einem und demselben Quirl, ziemlich stark, meistens zwischen 6 und 8.

Die Zahl der unberindeten Glieder, der Endglieder also, schwankt zwischen 1 und 3; am häufigsten tritt die Zahl 2 auf. Bisweilen bleiben auch einige Glieder in der Mitte des Blattes unberindet; dieser Fall kommt aber sehr selten vor, meistens nur bei den sog. nacktfüßigen Zweigen.

Aus der Untersuchung von Blättern verschiedener Länge (starke Veränderungen der Blattlänge sind namentlich die Folge verschieden starker Belichtung) — 3 mm bis 40 mm — ergab sich, daß in allen Fällen die Zahl der primären Querteilungen in den Blättern, ihre primäre Gliederung, zwischen 7 und 10 schwankte (bei kleinen Blättern zwischen 7 und 9; die Zahl 6 tritt nur ausnahmsweise auf) — also innerhalb gewisser Grenzen konstant ist. Die Länge der erwachsenen Blätter hängt also in erster Linie von der Länge der Blattinternodien und nicht von der Zahl derselben ab. Es haben also die äußeren Faktoren einen geringen Einfluß auf die Teilungsfähigkeit der Blattscheitelzelle, einen sehr großen dagegen auf die Streckung der in Knoten und berindete Internodien differenzierten Glieder, indem sie hemmend oder fördernd wirken.

Die Zahl der fertilen Knoten eines Blattes kann ebenfalls sehr verschieden sein; Migula<sup>1)</sup> gibt an, daß „meist nur die beiden ersten Knoten fertil sind, selten noch ein dritter“ — in meinen Kulturen stieg die Zahl bisweilen auf 6, meistens war sie 4, nie weniger als 3.

Die Länge der Sproßinternodien nimmt von der Spitze des Sprosses gegen die Basis zu; die Maße der successiven Internodien sind an einem lebhaft wachsenden Sprosse meistens ungefähr die folgenden:

Internodien	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Länge in mm	0,017	0,037	0,115	0,350	1,155	5	20	21,8

Nimmt man mit Askenasy<sup>2)</sup> an, daß jedes Internodium nach gleichen Zeitintervallen die Längen der aufeinanderfolgenden Internodien gezeigt habe, so würde jedes einzelne Internodium folgende große Periode des Wachstums aufweisen (Zuwachs in mm in gleichen Zeitabschnitten):

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
0,020	0,078	0,235	0,805	3,845	15	1,8 mm

Bei diesem Längenwachstum besitzt vermutlich jedes Internodium seine Maximalwachstumszone, die entweder von der Spitze nach der Basis oder umgekehrt von der Basis nach der Spitze fortrückt.

Diese Angaben gelten aber nur für Sprosse, die während längerer Zeit in völlig gleich bleibenden Verhältnissen wachsen. Da aber, wie wir gesehen haben, die Characeen außerordentlich empfindlich gegen die Veränderung äußerer Faktoren sind, so kommt es nicht selten vor, daß zwischen einigen langen Internodien sich kürzere,

<sup>1)</sup> Migula, W., l. c. S. 755.

<sup>2)</sup> Askenasy, E., Über eine neue Methode, um die Vertheilung der Wachstumsintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen. (Verhand. d. naturhist.-mediz. Vereins zu Heidelberg. II. 1880. S. 70—146.)

aber dennoch völlig ausgewachsene finden. Die große Wachstumsperiode jedes Internodiums wird durch Wechsel der äußeren Faktoren vermutlich nicht gestört; nur der Gesamtwuchs wird kleiner, respektive größer, als unter gleich bleibenden Verhältnissen.

Sowohl die Sproß- als Blattinternodien sind an normalen Pflanzen vollkommen berindet. Die Zahl der sog. Rindenröhrchen beträgt  $3(n-1)$  am unteren Teil des Sproßinternodiums,  $3n$  am oberen Teil desselben, wenn die Zahl der Blätter an einem Quirle gleich  $n$  ist. Jeder Blattbasalknoten (der unterste Knoten des Blattes) liefert, mit Ausnahme des Basalknotens des primär an einem Quirle angelegten Blattes (Blatt I), drei Rindenröhrchen nach oben und drei nach unten. Dieselben sind von verschiedenem Werte: Vom Basalknoten eines jeden Blattes aus geht je ein Rindenröhrchen nach oben und unten; es sind dies die sog. Mittelreihen, die mit kleinen Warzen oder Stacheln in regelmäßigen Abständen besetzt sind. Von den Mittelreihen aus, als Blättchen derselben, gehen die sog. Nebenreihen, die sich beim Wachstum zwischen die Mittelreihen einschieben. In der Mitte des Internodiums stoßen die von oben und unten wachsenden Röhrchen zusammen. Infolge der während der Streckung der Internodien auftretenden Drehung derselben verlaufen die Rindenröhrchen nicht parallel der Längsachse, sondern in Spiralen um das Internodium.

Die Mittelreihen sind bei *Ch. delicatula* stärker ausgebildet, als die Nebenreihen, ragen also über dieselben hinaus; bei der typischen *Ch. fragilis* sind Mittel- und Nebenreihen gleich stark ausgebildet.

Die Berindungsstacheln sind bei *Ch. fragilis* nur als kleine, runde Zellen vorhanden; bei einigen Formen allerdings treten sie als gut ausgebildete Stacheln auf. Bei *Ch. delicatula*, besonders bei der Form *verrucosa*, sind ebenfalls typische Stacheln vorhanden; aber auch in den extremen Fällen sind diese, verglichen mit den Berindungsstacheln anderer *Chara*-Arten, wie *Ch. crinita*, *rudis*, *strigosa* usw., nur klein, selten sind sie zweimal so lang als breit.

Die Berindung des Blattes ist einfach. Der Blattknoten jedes Blättchens 2. Ordnung liefert  $2n$  Rindenröhrchen nach unten und  $2n$  nach oben, wenn  $n$  die Zahl der Blättchen 2. Ordnung ist. (Unter Blättchen 2. Ordnung verstehen wir solche, welche sich an dem Knoten eines primären Blattes entwickeln; bei *Ch. delicatula* sind sie in eine nicht gestreckte Internodialzelle, einen Basalknoten und ein Endglied differenziert.) Da der erste Blattknoten, der Basalknoten eines jeden primären Blattes, keine Blattberindung liefert, so wird das unterste Blattinternodium nur durch absteigende Rindenröhrchen des zweiten Blattknotens berindet. — Die von unten und von oben wachsenden Rindenröhrchen über einem Blattinternodium stoßen in der Mitte desselben zusammen. Es sind gewöhnliche, einzellige Schläuche, welche niemals die Gliederung in Knoten und Internodialzelle aufweisen, wie dies bei den Mittelreihen der Sproßberindung der Fall ist. Dementsprechend ist die Berindung eines Blattes glatt, ohne Bestachelung. Da die Blattinternodien nur ausnahmsweise eine Drehung wie die des Sprosses besitzen, so verlaufen die Rindenröhrchen ziemlich parallel zur Längsachse des

Blattes. Alle Internodien des Blattes, mit Ausnahme der 1—3 Endglieder, sind vollkommen berindet; dies gilt für sterile Blätter. Bei den fertilen Blättern liefert der Antheridiumbasalknoten (das Antheridium entsteht an Stelle eines Blättchens 2. Ordnung) keine Röhren nach oben, ihre Stelle wird von dem Oogonium und von zwei Bracteolen eingenommen; dementsprechend ist die Zahl der nach oben wachsenden Rindenröhren eines jeden Internodiums bei den fertilen Blättern  $2n-2$ .

Die Blättchen 2. Ordnung von *Ch. delicatula* sind wie bei allen anderen *Chara*-Arten stets einzellig (wenn wir nur das nach außen ragende Endglied ins Auge fassen und von dem nicht gestreckten Internodium und dem flachen Basalknoten absehen); auf der Außenseite des Blattes sind sie als kleine runde Warzen sichtbar; gegen die innere Seite des Blattes nehmen sie an Länge zu, und können oft, besonders bei fertilen Blättern, beträchtliche Dimensionen erreichen. Die zwei letzten dem Antheridium angrenzenden Blättchen werden bisweilen ebenso lang oder etwas länger als das reife Oogonium.

Unter den primären Blättern der berindeten Characeen — in einigen Fällen auch bei den unberindeten — sieht man unmittelbar an ihrer Ansatzstelle einen Kranz kleiner, meistens einzelliger Blättchen, die sog. Stipularblättchen. Bei *Ch. fragilis* und *delicatula* sind sie stets zweireihig angeordnet, können also in obere und untere Stipularblätter unterschieden werden; jedes Blatt besitzt zwei obere und zwei untere Stipularblätter. Die oberen sind größer als die unteren, welche letztere meist nur als runde Warzen auftreten. (Fig. 9 Seite 67.) Indessen sind selbst die oberen im Vergleich zu denjenigen anderer Characeen, wie *Ch. hispida*, *rudis* usw. sehr kurz. Bei einigen Formen von *fragilis* (*f. barbata*) und bei *Ch. delicatula* Form *verrucosa* können die oberen Stipularblätter bisweilen beträchtliche Dimensionen erreichen (Fig. 4, 5, 6, Taf. I).

In sehr seltenen Fällen bleiben die oberen Stipulae nicht einzellig, sondern werden gleich einem Blatte in Internodium, Knotenzelle und Endglied gegliedert, ja bisweilen auch berindet (Fig. 5 Taf. I).

Auf die Entwicklung und Ausbildung der Sproß- und Blattberindung wollen wir bei der Entwicklung des Sproßknotens näher eingehen.

## II. Entwicklung des Hauptsprosses.

Die Characeen, ohne Ausnahme, sind bekanntlich radiär gebaute Gewächse, die ein unbegrenztes Spitzenwachstum besitzen. Die Spitze des Sprosses wird von einer halbkugelig vorgewölbten Scheitelzelle eingenommen, die dicht mit Protoplasma erfüllt ist; in der Mitte der Zelle befindet sich ein großer runder Kern, der ein oder zwei runde Nucleolen besitzt.

Nach einer mitotischen Teilung des Kernes, wobei die Spindel in der Richtung der Längsachse des Sprosses verläuft, wird die

Scheitelzelle  $V$  in eine neue Scheitelzelle  $v$  und eine Gliederzelle  $g$  geteilt, welche letztere nach A. Braun<sup>1)</sup> als primäre Gliederzelle bezeichnet wird.

Die neue Scheitelzelle  $v$  wächst zur ursprünglichen Größe  $V$  heran und teilt sich wiederum in gleicher Weise. Noch bevor die Scheitelzelle  $v$  ihre ursprüngliche Größe erreicht hat, erfolgt in der primären Gliederzelle  $g$  eine mitotische Teilung, nach welcher die Zelle durch eine nach oben gewölbte Membran in eine obere scheibenförmige Zelle, die primäre Knotenzelle  $K$ , und eine niedrigere untere, bikonkav-linsenförmige Zelle, die primäre Internodialzelle  $i$  zerlegt wird. (Fig. 11A S. 75.)

Da diese Vorgänge des Heranwachsens der Zelle  $v$  zur Zelle  $V$  und die Teilungen nach den von Giesenhagen<sup>2)</sup> und Ernst<sup>3)</sup> gebrauchten Formeln:

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

sich stets wiederholen, so wird schließlich der aus einer Scheitelzelle  $V$  hervorgegangene Sproß aus einer Scheitelzelle  $v$  und einer Anzahl von Knoten- und Internodialzellen bestehen, was sich folgendermaßen ausdrücken läßt:

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

Diese Formel gilt ohne Ausnahme für den Aufbau sämtlicher bis jetzt untersuchten Characeensprosse.

Wie es wohl bekannt ist, erfahren die Internodialzellen keine Teilungen mehr, strecken sich aber in die Länge oft so stark, daß sie zu den größten Zellen des Pflanzenreiches gerechnet werden können.

Die scheibenförmige Knotenzelle erfährt eine Reihe von gesetzmäßigen Teilungen. Aus den hierbei gebildeten Zellen gehen in erster Linie primäre Blätter, Stipularblätter, Berindung der Sproßinternodien und ein Achselsproß hervor, ferner eine Gruppe von embryonalen Zellen, die unter besonderen Umständen zu Rhizoiden, Zweigvorkeimen oder nacktfüßigen Zweigen auswachsen können.

Die jüngsten Entwicklungsstadien der primären Blätter erfolgen bei *Ch. delicatula* wie bei allen bis jetzt untersuchten Arten. Es genügt daher nur kurz auf diese ersten Teilungen einzutreten, da sie in den Arbeiten von Giesenhagen und Ernst ausführlich beschrieben worden sind.

Nach dem Auftreten der primären Halbierungswand, die für die Sproßknoten sämtlicher Characeen so charakteristisch ist, werden rechts und links von derselben Segmente abgegliedert (Fig. 1 A—E). Die erste dieser Segmentzellen  $u_1$  wird rechts von der primären Querwand angelegt, die zweite  $u_2$  links. Die weiteren

<sup>1)</sup> Braun, A., Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. (Monatsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin. 1852 u. 53.)

<sup>2)</sup> Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen. II. Der Bau der Sproßknoten bei den Characeen. (Flora. 83. J. 1897. S. 165.)

<sup>3)</sup> Ernst, A., Die Stipularblätter von *Nitella hyalina*. (Vierteljahrsh. d. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. Jahrg. XLIX. 1904. Heft 1. S. 15.)

Teilungen folgen in jeder Hälfte an einem energisch wachsenden Sprosse so rasch, daß man auch hier wie bei *Nitella hyalina* und den von Giesenhagen untersuchten Arten kaum feststellen kann, ob die bekannte Reihenfolge: je eine Zelle rechts, je eine Zelle links — innegehalten werde. Im folgenden sollen aber doch, wie es auch bei Giesenhagen und Ernst geschehen ist, die Urblattzellen  $u$  in der Weise bezeichnet werden, als ob sie immer in der früher als Regel angenommenen Reihenfolge angelegt würden.

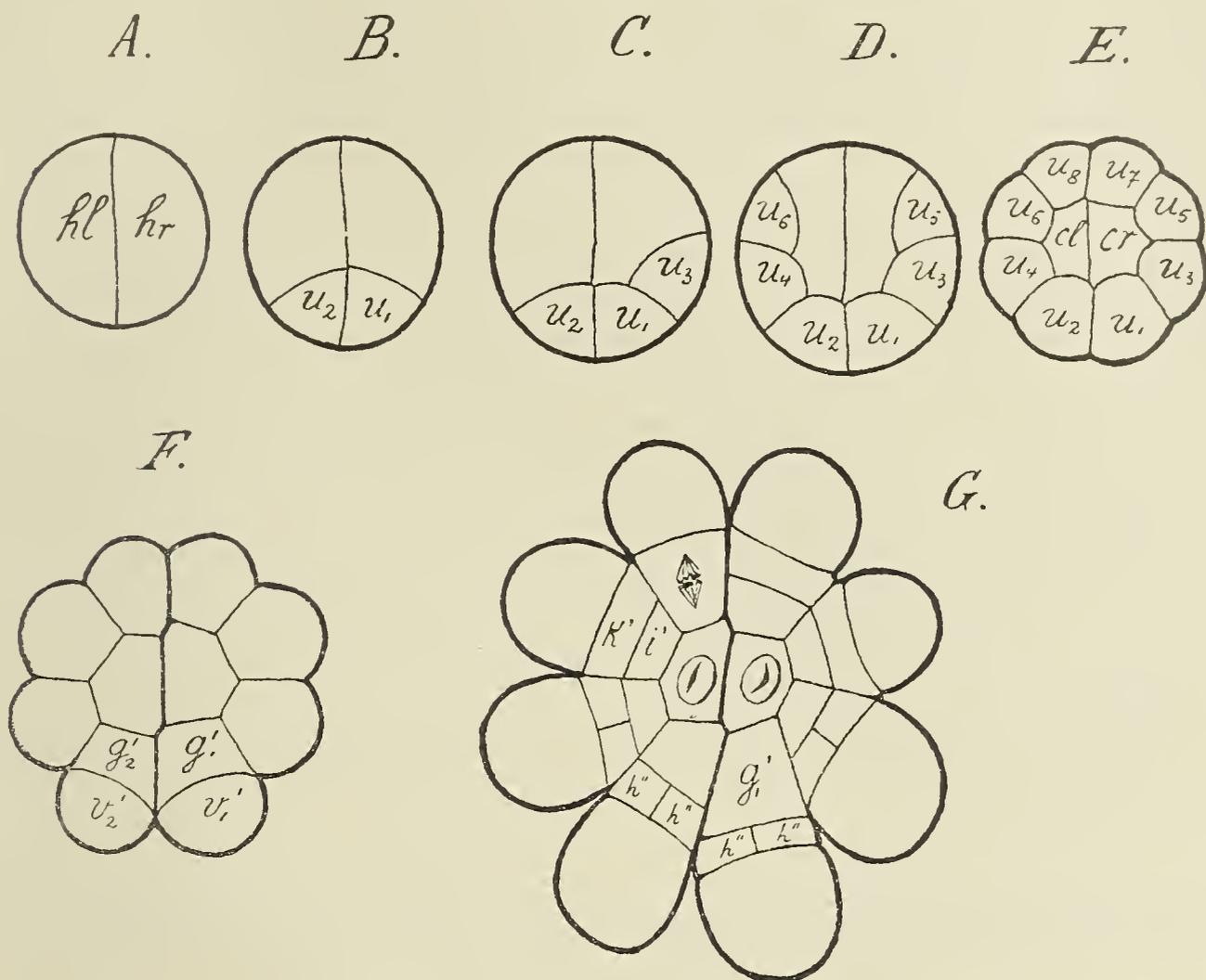


Fig. 1. Querschnitte junger Sproßknoten von *Ch. delicatula f. bulbifera*  
A. Braun in verschiedenen Stadien der Entwicklung.

A.—E. Bildung der Segmentzellen  $u$  (Urblattzellen) und der beiden Restzellen  $cr$  und  $cl$ . F. und G. Entwicklung der Blätterzellen: In F. Teilung der Zellen  $u$  in eine Scheitelzelle  $v'$  und Gliederzelle  $g'$ . In G. weitere Teilung der Gliederzellen  $g'$  in Knotenzelle  $k'$  und Internodialzelle  $i'$ ; die Kernkörperchen der Kerne in den Restzellen  $cl$  und  $cr$  sind bereits spindelförmig. Vergr.:  $\frac{260}{1}$ .

Die bis jetzt geschilderten ersten Teilungen in den Sproßknoten finden nach der Giesenhagenschen Bezeichnung in folgender Formel ihren Ausdruck:

$$k = hr + hl = cr + u_1 + u_3 + u_5 + u_7 + cl + u_2 + u_4 + u_6 + u_8 \\ = (cr + cl) + (u_1 + u_2 + u_3 + u_4 + u_5 + u_6 + u_7 + u_8)$$

Gewöhnlich finden wir bei *Ch. delicatula* acht Urblattzellen; es kommt aber vor, wie schon früher erwähnt worden ist, daß die Zahl der Blätter und daher selbstverständlich auch die Zahl ihrer Urzellen 6 oder 7 sein kann.

Ist die Zahl der Blätter der Knoten desselben Sprosses die gleiche oder eine wechselnde, so gilt als Regel für *Ch. delicatula* wie

für die anderen Characeen, daß das aus der Zelle  $u_1$  hervorgegangene Blatt I gegenüber dem entsprechenden Blatte des vorhergehenden Quirls in seiner Anlage um eine halbe Blattbreite nach rechts vorn verschoben ist. An einem erwachsenen Sprosse ist die spiralige Anordnung der ersten Blätter aufeinanderfolgender Quirle verändert, da die Internodialzellen bei ihrer Streckung oft in verschiedenem Maße drehwüchsig sind.

Nach den ersten Teilungen besteht also der Sproßknoten aus den zwei stammeigenen Zellen  $cr$  und  $cl$  und im Maximum 8 peripherischen Zellen  $u$ . Die flachen, stammeigenen Zellen sind die niedrigsten des Knotens und nehmen an der weiteren Entwicklung des Sprosses nur einen geringen Anteil. Sie verhalten sich nämlich wesentlich anders, als die stammeigenen Zellen bei den Gattungen *Nitella*, *Tolypella*, *Lamprothamnus*, indem in ihnen die späteren Teilungen, wie sie für die eben genannten Gattungen beschrieben worden sind, unterbleiben. Schon sehr früh (Fig. IG, Querschnitt durch den 3. Knoten unterhalb der Scheitelzelle) ist auch bei der mikroskopischen Untersuchung erkennbar, daß die stammeigenen Zellen nicht mehr teilungsfähig sind. Die Nucleolen ihrer noch fast runden Kerne haben nämlich bereits spindelförmige Gestalt angenommen, was auch in anderen Zellen der Characeen nach Dębski<sup>1)</sup> der erste Schritt zur Fragmentation des Kernes ist. Mit Beginn der Kernfragmentation verlieren die Kerne das Vermögen zur Mitose, und damit die Zellen die Möglichkeit zu weiteren Teilungen.

Wenden wir uns jetzt der weiteren Entwicklung der peripheren Urblattzellen  $u$  zu.

### III. Die Seitenorgane des Hauptsprosses.

#### 1. Bau und Entwicklung der Blätter.

Jede der peripheren Zellen  $u$  des Sproßknotens stellt eine abgestumpfte Pyramide dar, deren Grundfläche auf der Knotenoberfläche liegt, deren stumpfe Spitze an eine der beiden Restzellen angrenzt, und deren vier seitliche Wände von zwei Teilungswänden und je einem Stück der oberen und unteren Querwand der primären Knotenzelle gebildet werden (Fig. 1 E, F und Fig. 2 Taf. I). Die Urblattzellen von *Ch. delicatula* unterscheiden sich also von denjenigen der bis jetzt untersuchten Characeen in keiner Weise.

Bevor noch der Kranz der Zellen  $u$  geschlossen wird, zeigt häufig schon die Zelle  $u_1$  die Tendenz sich weiter zu entwickeln. Gleichzeitig mit dem Wachstum des ganzen Knotens fangen die Segmentzellen  $u_1—u_8$  an zu wachsen und ihre Gestalt zu verändern. Es äußert sich dies in erster Linie in der Gestaltsveränderung der Grundfläche jeder Zelle, indem diese sich nach außen stark hervorzuwölben beginnt. Nachdem die Hervorwölbung die Form einer

<sup>1)</sup> Dębski, Br. Beobachtungen über Kernteilung bei *Chara fragilis* Desv. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897.)

Halbkugel erlangt hat, tritt in der Zelle eine mitotische Kernteilung ein, und die Zelle wird durch eine Wand in eine äußere  $v'$  und eine innere im Knoten fast verborgene Zelle  $g'$  zerlegt (Fig. 1 F, Fig. 2 Taf. I). Die neugebildete perikline Wand verläuft tangential und zwar so, daß die Zelle  $g'$  ringsherum einen schmalen Streifen freier Oberfläche besitzt, der freilich seitlich auf ein Minimum reduziert ist. Es tritt hier, allerdings nicht so stark ausgeprägt wie bei *Lamproth. alopec.*,<sup>1)</sup> die Erscheinung auf, daß die Blattanlagen so dicht gedrängt am Knotenumfang stehen, daß sie sich seitlich mit größerer Fläche berühren, und die erste Perikline 1—1 in jeder Anlage seitlich statt freie Oberfläche diese Berührungsfläche trifft.

Die Teilung der Zelle  $u$  verläuft also wieder nach dem allgemeinen Gesetze:

$$u = v' + g';$$

$v'$  ist die Blattscheitelzelle, welche durch wiederholte Teilungen die Gliederzellen erzeugt, die zusammen mit der primären Gliederzelle  $g'$  und der ihre Teilungsfähigkeit bald verlierenden Scheitelzelle  $v'$  das primäre Blatt bilden. — Bis zu dem Stadium  $u = v' + g'$  ist die Entwicklung aller Zellen  $u$  im Sproßknoten dieselbe; in der weiteren Teilung der Zelle  $g'$  verhält sich die von  $u_1$  abstammende, den Achselsproß liefernde Zelle  $g_1'$ , verschieden von den ihr in der Entwicklung gleichwertigen Zellen  $g_2'—g_8'$ . Bei den Zellen  $u_2'—u_8'$  tritt die Teilung der Zelle  $g'$  nach der Formel

$$g' = k' + i' \quad (\text{Fig. 1 G})$$

ein, während sie bei der Entwicklung der Zelle  $u_1$  nach der Formel

$$g' = k' + i' + v'' \quad (\text{S. 75, 76, 77})$$

stattfindet. Es zeigt dieser Teilungsschritt also Übereinstimmung mit dem Verhalten bei *Lamproth. alop.* und *Chara stelligera*, wobei allerdings bei *Ch. delicatula* die äußere Erscheinung des durch die 2. Formel ausgedrückten Teilungsvorganges eine wesentlich andere ist, als bei *Lamproth. alop.*, und sich viel mehr der *Ch. stelligera* anschließt.

Betrachten wir zunächst die Weiterentwicklung der Gliederzellen  $g'$  der Blätter, mit Ausnahme derjenigen des Blattes I. Wie wir gesehen haben, wurde bei sämtlichen Blättern (Ausnahme Bl. I) die Gliederzelle  $g'$  in  $k'$  und  $i'$  geteilt.  $k'$  ist die erste Knotenzelle, die sogenannte Basalknotenzelle,  $i'$  — die erste Internodialzelle des primären Blattes.

Die Teilungswand verläuft so, daß die Internodialzelle gänzlich in dem Sprosse verborgen bleibt und keine freie Oberfläche besitzt; dementsprechend kann sie bei dem Wachstum des Sprosses nur wenig an Größe zunehmen. Sie teilt sich nicht mehr. Ihre Form läßt sich leicht aus der Fig. 1 G ( $i'$ ) und Fig. 11 B ( $i'$ ) vorstellen.

Die Basalknotenzelle stellt im Flächenschnitt eine schmale, mehr ovale als runde Scheibe dar (Fig. 2). Bei älteren Basalknoten tritt die langgestreckte, mehr viereckige als ovale Form stark hervor (Fig. 7), da die Ausdehnung der Blattbasis in der Längsrichtung schneller fortschreitet, als auf dem Äquator der Knotenoberfläche.

1) K. Giesenhagen, l. c. II. Flora. Bd. 85. 1898. S. 33.

Nach innen hin grenzt der Basalknoten an die erste Internodialzelle des Blattes und zwei benachbarte Sproßinternodien (Fig. 2 E), vorne an die 2. Gliederzelle (resp. Internodialzelle) des Blattes, seitlich an zwei benachbarte Blattbasalknoten (Fig. 1 G). Die Basalknoten zelle besitzt oben, unten, als auch seitlich, also ringsherum, einen Streifen freier Oberfläche (Fig. 1 G, Fig. 2 Taf. I).

Gehen wir jetzt zur weiteren Entwicklung der Basalknoten zelle der primären Blätter II—VIII über.

Der Basalknoten ist den übrigen Blattknoten homolog, und verhält sich auch bei der Teilung wie ein Blattknoten, zeigt also eine charakteristische Abweichung vom Teilungsvorgang der Sproßknoten. Es wird nämlich eine Reihe von Segmentzellen abgegliedert ohne vorheriges Auftreten einer Halbierungswand, wie es bei dem Sproßknoten der Fall ist. Übereinstimmend mit den bis jetzt untersuchten Characeen wird auch bei *Ch. delicatula* zuerst das gegen die Sproßspitze gerichtete Segment  $u_1'$  ausgeschnitten (Fig. 2 A und E). Die Wand 1—1 verläuft etwas schief von vorne nach hinten (Fig. 2 E). Dann werden nacheinander die seitlichen Zellen  $u_2'$  und

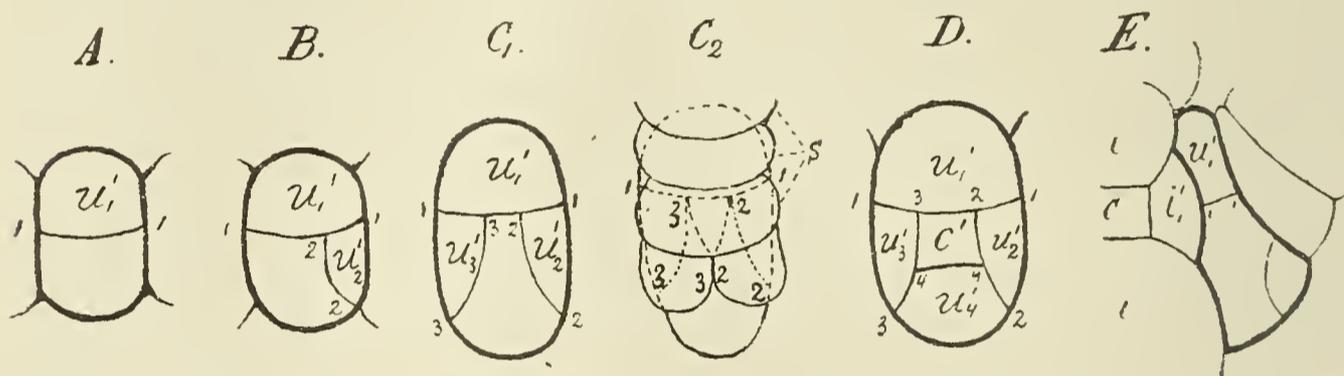


Fig. 2. Entwicklungsstadien eines Blattbasalknotens.

A.—D. Tangentialschnitte; Bildung der vier Segmente  $u_1'$   $u_4'$ ; C<sub>1</sub>. und C<sub>2</sub>. zwei aufeinanderfolgende Tangentialschnitte durch denselben Basalknoten, um den Verlauf der Wände 2<sup>0</sup>—2 und 3—3 zu demonstrieren; s die auf den Basalknoten folgenden Blattglieder; E. Längsschnitt durch einen jungen Basalknoten.

Vergr.:  $\frac{190}{1}$ .

$u_3'$  und zwar meistens die vorne rechts gelegene zuerst angelegt (Fig. 2 B und C). Der Kranz der peripheren Zellen wird schon durch die 4. Zelle  $u_4'$  geschlossen (Fig. 2 D); es besteht also der sogenannte Basalknoten eines primären Blattes aus fünf Zellen: vier peripheren Zellen und einer nicht mehr teilungsfähigen zentralen Zelle  $c'$ . Denselben Teilungsvorgang finden wir bei sämtlichen primären Blättern des Sproßknotens, das Blatt I mitgerechnet. Die Formel lautet:

$$k' = u_1' + u_2' + u_3' + u_4' + c',$$

und sie gilt sowohl für *Ch. delicatula* als auch für *Ch. fragilis*. In dem für die Zerteilung des Basalknotens aller Characeen von Giesenhagen aufgestellten Gesetz:

$$k' = c' + u_1' + u_2' + \dots + u_{n-1} + u_n'$$

haben wir also für  $n$  stets die Zahl 4 einzusetzen. Bei *Ch. stelligera* ist die Zahl der Zellen  $u'$  wechselnd, und in dieser Hinsicht nähert

sich diese Art mehr den Nitellen. *Lamproth. alop.*, wo  $n = 2$  ist, kann infolge dieser Konstanz der *Ch. delic.* und *Ch. fragilis* schon eher an die Seite gestellt werden. Freilich wird bei *Lamprothamnus* die Zentralzelle  $c'$  zu einem Zellkomplex, bei *fragilis* und *delicatula* bleibt sie stets ungeteilt; dieser Unterschied ist aber von untergeordneter Bedeutung, da die Vielzelligkeit der Zentralzelle bei *Lamproth. alop.* nur zur Verstärkung des Basalknotens dient, und zu keinerlei abweichenden Neubildungen führt. Da bei *Lamproth.* die Zentralzelle sehr groß ist (sie bildet in erster Anlage ungefähr  $\frac{1}{3}$  des Basalknotens, in ausgewachsenem Zustande sogar fast  $\frac{1}{2}$  desselben), so ist eine solche nachträgliche Zerteilung derselben sehr einleuchtend. Bei *Ch. delicatula* wird der größte Teil der Basalknoten-zelle zur Bildung der vier Segmentzellen  $u_1'$ — $u_4'$  verwendet, der verbleibende Rest, die Zentralzelle  $c'$  ist im Verhältnis zum gesamten Basalknoten klein, und es sind nachträgliche Teilungen, wie sie bei *Lamproth.* zur Fächerung des großen Raumes eintreten, hier überflüssig.

Jede der 4 peripheren Zellen des Basalknotens von *Ch. delicatula* dient einem ganz bestimmten Zwecke. Eine ebenso vollständig durchgeführte Differenzierung fehlt allen von Giesenhagen und Ernst untersuchten Arten. Am wenigsten ist sie ausgeprägt bei den Nitellen; bei letzteren ist die Zahl der in einem Knoten auftretenden Zellen eine sehr schwankende; der Ring der peripheren Zellen bleibt z. B. bei *N. gracilis* und *N. syncarpa* nach unten offen; bei *N. cernua* und *N. hyalina* wird er aber meistens schon geschlossen. Aus den Abkömmlingen der Zelle  $u_1'$  können verschiedenartige akzessorische Gebilde entstehen, wie radiäre Sprosse, Zweigvorkeime, Wurzelfäden; die Zellen  $u_2'$ ,  $u_3'$  usw. entwickeln sich meistens nicht mehr, oder liefern, wie bei *N. cernua*, durch fortgesetzte Teilungen rings um die Blattbasen ein feinmaschiges Gewebe. Nur bei *N. hyalina* tritt die Differenzierung der peripheren Zellen mehr hervor, indem die Zellen  $u_2'$ ,  $u_3'$  und  $u_4'$  in der Regel zu ganz identischen Stipularblättchen werden. Bei *Tolypella* ist der Ring der peripheren Zellen geschlossen, aus denselben entstehen frühzeitig, abweichend von den Nitellen, akzessorische Blättchen mit Geschlechtsorganen, oder blattähnliche Strahlen mit endständigen Antheridien, oder direkt Oogonien. Eine scharfe Differenzierung der Anlagen tritt auch hier nicht auf. Viel höher differenziert ist der Basalknoten von *Lamprothamnus alop.* Erstens ist die Zahl der Segmentzellen eine ganz bestimmte, nämlich 2. Dann bildet die Zelle  $u_2'$  nur einzellige Stipularblättchen (1—3), in der Regel nur eines. Die höchste Differenzierung tritt aber bei den berindeten Charen auf. Bei *Ch. fragilis* und *delicatula* z. B. ist also die Zahl der Segmente konstant 4; jedes derselben entwickelt sich zu einem ganz bestimmten Gebilde. Aus der Zelle  $u_1'$  geht ein sog. oberer Berindungs-lappen des Sproßinternodiums und ein Komplex von embryonalen Zellen hervor. (Eine Ausnahme bildet die Zelle  $u_1'$  des Blattes I, von welcher kein Berindungs-lappen gebildet wird). Aus den Zellen  $u_2'$  und  $u_3'$  gehen die Stipularblätter hervor. Die Zelle  $u_4'$  bildet

den nach unten gerichteten Berindungsplatten des Sproßinternodiums.

Bevor wir zu der weiteren Entwicklung der 4 Segmentzellen übergehen, wollen wir uns etwas näher mit ihrer Form beschäftigen. Diese läßt sich am besten an einer schematisierten Figur veranschaulichen, ähnlich derjenigen, die Giesenhagen für den Basalknoten von *N. gracilis* gezeichnet hat. Fig. 3 A stellt einen ganz

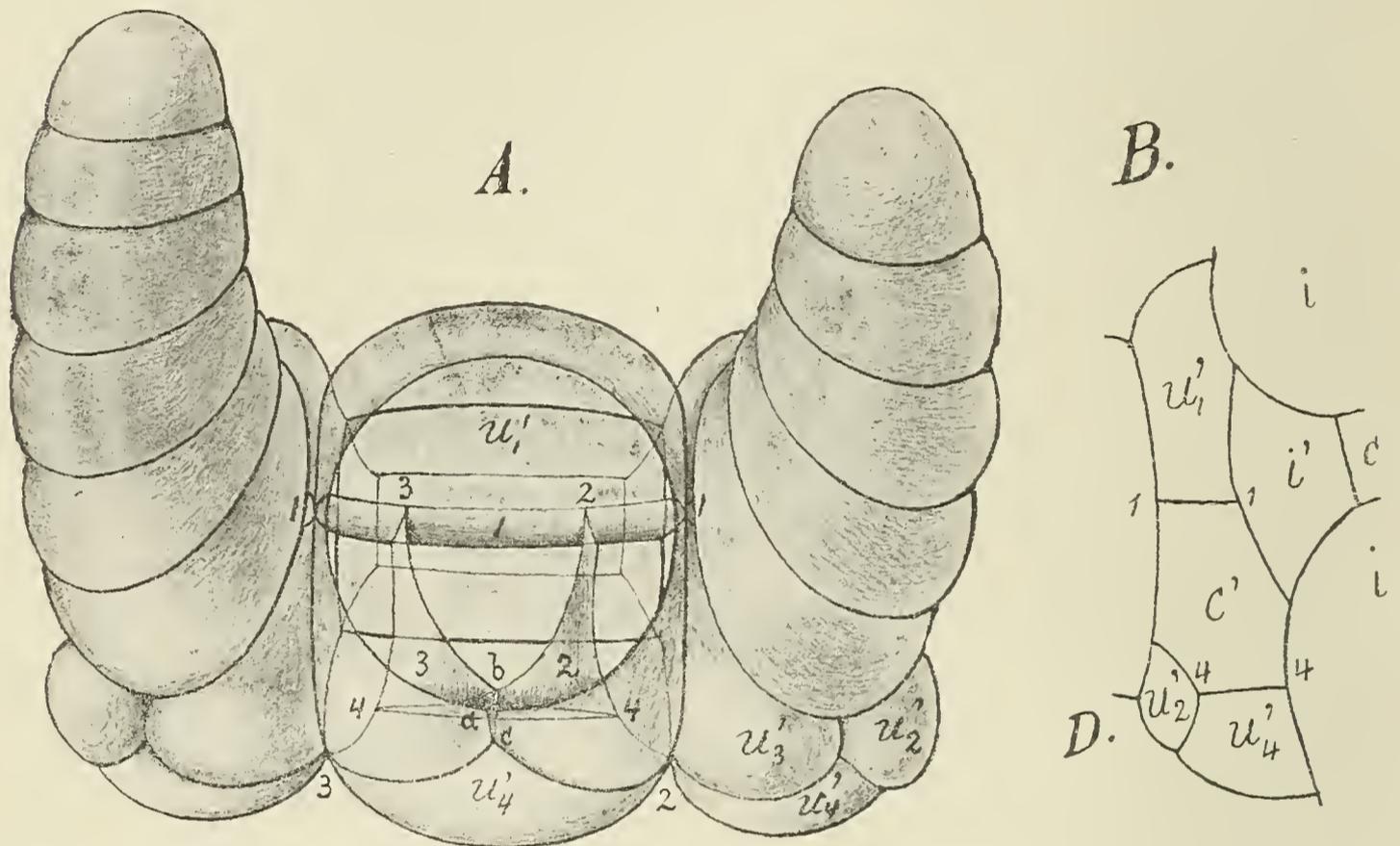


Fig. 3. Schema der Zellanordnung im Basalknoten eines Blattes von *Ch. delicatula*.

A. von vorne gesehen, B. im Medianschnitt.  $u_1' u_4'$  sind vier periphere Segmente;  $c'$  die Zentralstelle des Basalknotens;  $a b c$  dreieckiges gemeinsames Wandstück zwischen  $u_3'$  und  $u_2'$ ;  $i$  Sproßinternodien;  $c$  eine der beiden Zentralzellen des Sproßknotens;  $i'$  das Blattinternodium. Vergr.:  $\frac{470}{1}$ .

jungen Sproßknoten in der Vorderansicht dar. Das obere Sproßinternodium ist nur wenig gestreckt, das untere etwas stärker. Von den drei Blättern ist das mittlere, genau nach vorne gegen den Beschauer gerichtete, so gezeichnet, als sei es durch einen Schnitt, mit Ausnahme des Basalknotens, von dem Sproßknoten gänzlich abpräpariert. Der Kreis in der Mitte der Figur stellt die Kontur der Wand dar, zu welcher der Schnitt parallel verläuft; sie ist auch die vordere Wand des Basalknotens. Fig. 3 B zeigt einen medianen Längsschnitt desselben Basalknotens, der uns über die Tiefenverhältnisse der Zellen desselben ein genaues Bild gibt.

Der Basalknoten stellt wie erwähnt, ursprünglich eine flache, binkonkave Scheibe dar, die im Umriß eher oval als rund erscheint. Frühzeitig, meistens noch bevor die Segmente  $u_2'$  und  $u_3'$  des Basalknotens gebildet sind, verändert sie schon ihre Gestalt, indem der untere Teil sich nach unten und nach vorne vorzuwölben beginnt; dadurch wird der Streifen freier Oberfläche im unteren Teil des Basalknotens größer als im oberen (Fig. 3 B).

Schauen wir durch die vordere Wand des Basalknotens (Fig. 3 A) wie durch ein Fenster in denselben hinein, so sehen wir in erster Linie 3 Wände: die obere, fast horizontale, welche den Basalknoten fast in 2 Hälften teilt, ist die primäre Wand 1—1, die das erste Segment  $u'_1$  bildet; vorne stößt sie auf die vordere Wand des Basalknotens, und etwas schräg nach hinten verlaufend, setzt sie sich an die primäre Internodialzelle  $i'$  des Blattes an (Fig. 3 B). Die zwei seitlichen Wände, 2—2 und 3—3, verlaufen schief, sie bilden die beiden seitlichen Segmente  $u'_2$  und  $u'_3$ . Jede dieser Wände ist schwach konkav gegen die Mitte des Basalknotens gebogen (Fig. 8 A). Der untere und hintere Teil jeder seitlichen Wand besitzt eine sehr schwache Krümmung gegen die Peripherie des Knotens; dadurch bekommt jede Wand in ihrem unteren Teile eine wenn auch nur sehr unmerklich ausgeprägte S-artige Form. Fast in der Medianebene des Knotens stoßen die Wände 2—2 und 3—3 aufeinander, aber nicht in einem Punkte an der Peripherie der vorderen Wand des Basalknotens (der Kreis in der Fig. 3 A), sondern sie schneiden sich in einer Linie  $b-c$  (Fig. 3 A, 8 A). Es entsteht dadurch ein Dreieck  $abc$ , das eine gemeinsame Wand zwischen den Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$  bildet. Der Punkt  $a$  dieses Dreiecks ist der Schnittpunkt dreier Flächen, nämlich der vorderen Wand des Basalknotens, der Wand 2—2 und der unteren hervorgewölbten Wand des Basalknotens; er befindet sich auf dem Kreis der Fig. 3 A. Der Punkt  $b$  ist der Schnittpunkt dreier Wände: der Wände 2—2, 3—3 und der vorderen Wand des Basalknotens; endlich der Punkt  $c$ — der Wände 2—2, 3—3 und der unteren hervorgewölbten Wand des Basalknotens.

Neben den 3 Wänden 1—1, 2—2 und 3—3 sieht man in dem Basalknoten noch eine vierte, 4—4, die das vierte Segment  $u'_4$  abschneidet, und zugleich den Ring der peripheren Zellen schließt. Sie verläuft folgendermaßen: hinten stößt sie an das Sproßinternodium, dann verläuft sie parallel zur Wand 1—1 und vorne trifft sie die Kante  $a-b$  des Dreiecks  $abc$ . Seitlich stößt sie an die Wände 2—2 und 3—3 der Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$ . Die Form dieser Wand ist eine dreieckige, wie man aus dem Querschnitt in der Fig. 8 A sehen kann. Die durch die Wand 4—4 gebildete Zelle  $u'_4$  wird durch die Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$  gewissermaßen umfaßt, sie liegt also zwischen denselben. Der Form nach kann sie mit einer dreieckigen stumpfen Pyramide verglichen werden, deren obere Fläche von der Wand 4—4 eingenommen wird, deren Basis nach außen zwischen den Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$  hervorgewölbt ist, und deren Seitenwände durch je einen Streifen des Sproßinternodiums und der Wände 2—2 und 3—3 gebildet werden.

Wenden wir uns jetzt der weiteren Entwicklung der durch fortgesetzte Teilungen der Blattscheitelzelle  $v'$  erzeugten Gliederzellen  $g'$  zu.

Nach Bildung einer innerhalb der schon früher bestimmten Grenzen schwankenden Zahl von Gliedern stellt die Scheitelzelle ihre Teilung ein, und wächst zu einem spitzen Endglied aus ( $v'$  Fig. 2 Taf. I). Nach Beendigung der Tätigkeit der Scheitelzelle,

bei rasch wachsenden Sprossen noch früher (Fig. 4 A), tritt in aufsteigender Reihenfolge, also basifugal, die Zerteilung jeder Gliederzelle in eine große, bikonkave Knotenzelle K und eine darunter liegende, linsenförmige, fast zum Verschwinden flache Internodialzelle ein (Fig. 4). Es ist zu bemerken, daß in den ersten Stadien

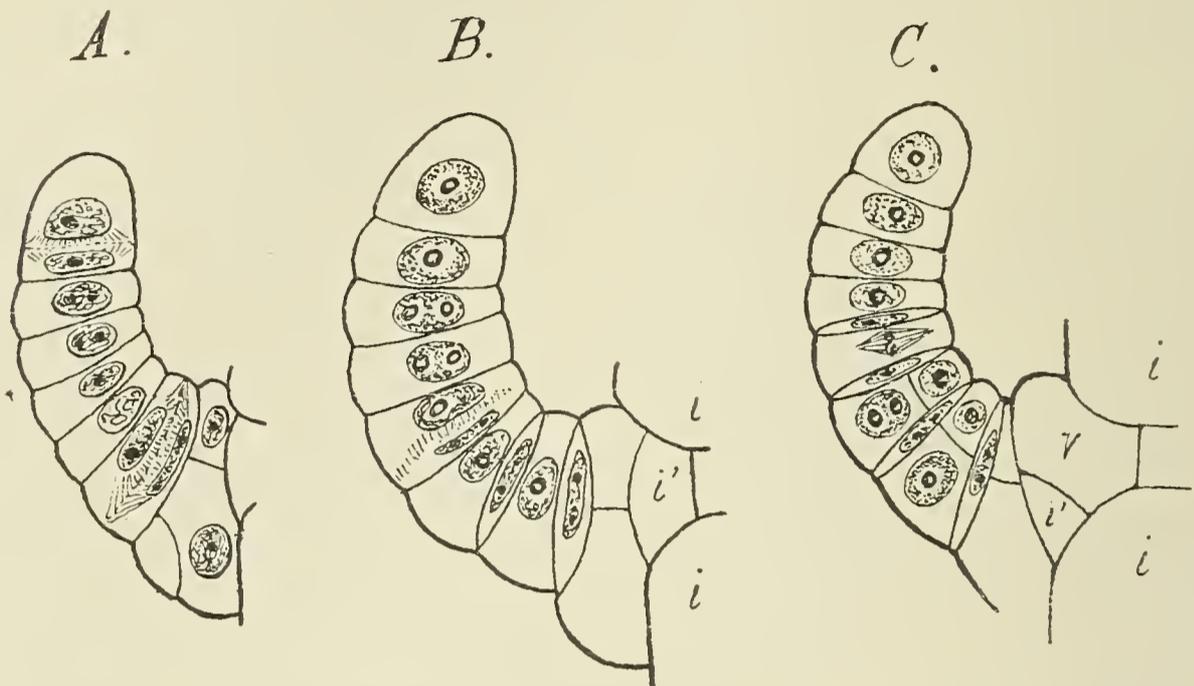


Fig. 4. Verschiedene Stadien in der Blattentwicklung. Mediane Längsschnitte.

A. Die Tätigkeit der Blattscheitelzelle ist noch nicht beendet (Mitose); die unterste, dem Basalknoten direkt aufsitzende Gliederzelle beginnt sich eben in Knotenzelle und Internodialzelle zu teilen. B. Die zwei untersten Gliederzellen haben ihre Teilung in Knotenzelle und Internodialzelle vollendet; die dritte teilt sich eben (Mitose). C. Die Blattknotenzellen fangen an Segmente anzugliedern. Vergr.:  $270/1$ .

der Entwicklung die erste, den Basalknoten und die primäre Internodialzelle liefernde Gliederzelle gegenüber den anderen bevorzugt ist; meistens treten im Basalknoten schon die ersten Teilungen ein, bevor noch die zweite Gliederzelle in Knoten und Internodium zerfällt (Fig. 4 A).

Die Internodialzellen teilen sich nicht mehr, strecken sich dagegen später stark in die Länge. Von jeder der primären Knotenzellen dagegen wird eine Anzahl von Segmenten abgegliedert (Fig. 5 A—E). Das erste Segment wird an der dem Sprosse zugekehrten Seite angelegt, dann werden rechts und links neue Segmente gebildet, bis der Ring vollständig geschlossen ist. Die Zahl der so gebildeten Segmente ist oft an einem und demselben Blatte eine wechselnde, meistens zwischen 5 und 7 (Fig. 5 E und G). Gewöhnlich nimmt die Zahl der Segmente von der Basis des Blattes gegen die Spitze hin ab. Der in der Fig. 5 F dargestellte Knoten ist der oberste, der in Fig. 5 G der nächst fünfte. Die Bildung der Segmente tritt gleich nach Bildung der Knotenzelle auf, und braucht nicht auf die Bildung sämtlicher Knotenzellen des Blattes zu warten: dementsprechend ist auch ihre Reihenfolge, in der Bildung der primären Segmente in erster Linie, eine aufsteigende. An intensiv wachsenden Sprossen jedoch folgt die Bildung der

Segmente so rasch auf einander, daß meistens die primären fast gleichzeitig gebildet werden; in seltenen günstigen Fällen kann man dagegen die aufsteigende Reihenfolge einschlagen sehen (Fig. 4 C). Die letztgebildeten Segmente können für den Nachweis einer aufsteigenden Richtung nicht dienen, da infolge der wechselnden Zahl der Segmente der aufeinanderfolgenden Knoten desselben Blattes der Ring der peripheren Zellen an dem obersten Knoten früher als am unteren geschlossen werden kann.

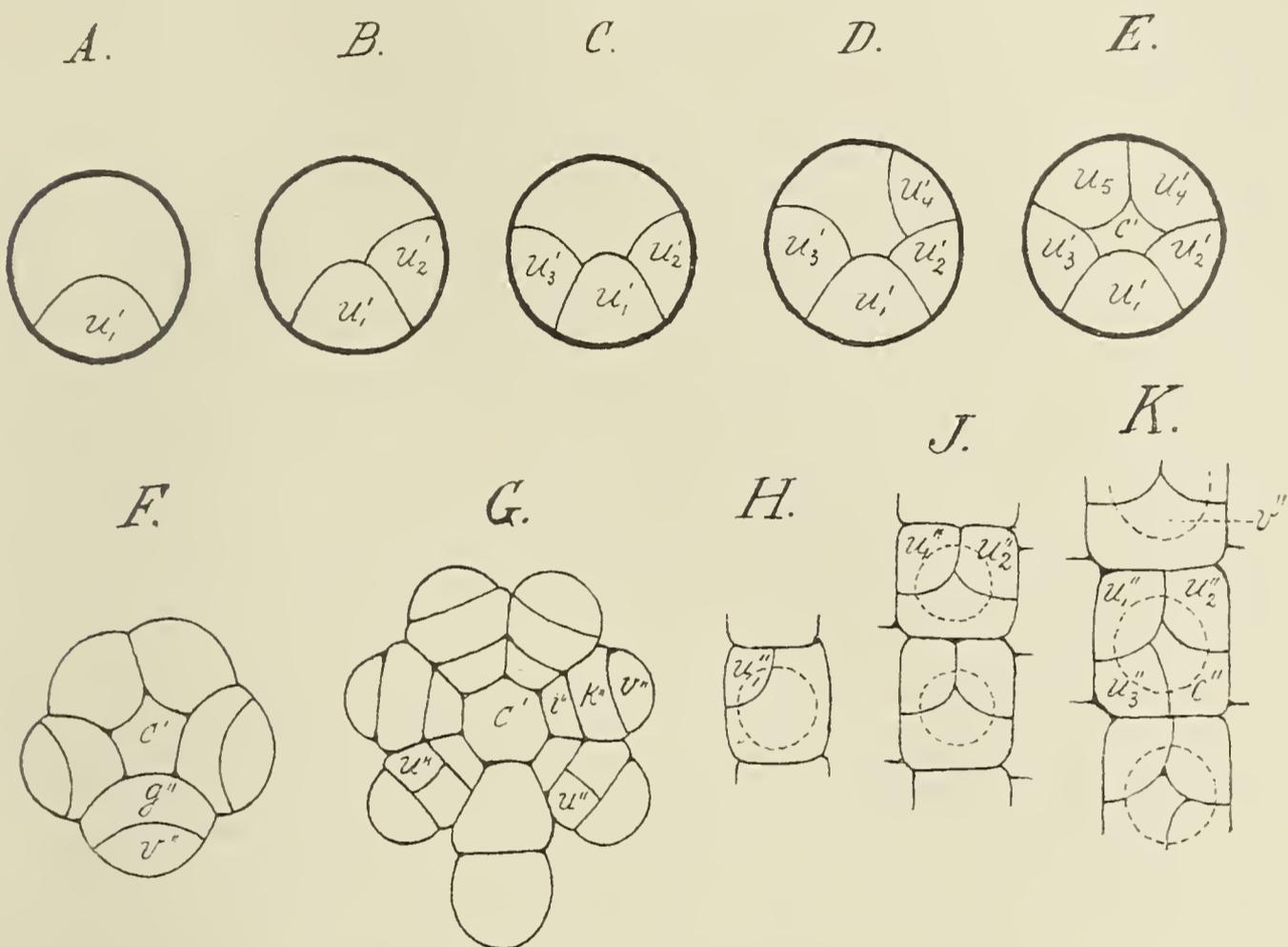


Fig. 5. Entwicklung eines Blattknotens.

A.—E. Bildung der ersten Segmente (im Querschnitt).  $u'$  Segmentzellen,  $c'$  Restzelle. F. Teilung der Segmentzelle  $u'$  in Gliederzelle  $g''$ ,  $c$  Scheitelzelle  $v''$  des Blättchens zweiter Ordnung. G. Die Gliederzelle  $g''$  zerfällt in Internodialzelle  $i''$  und Basilarknoten  $k''$  des Blättchens zweiter Ordnung. H. I. K. Entwicklung der Blattberandung aus der Zelle  $k''$ ;  $u''$  die Segmente;  $c''$  die Restzelle.

Vergr.:  $\frac{270}{1}$ .

Die weitere Entwicklung der Segmentzellen, die als Urzellen  $u'$  der Blätter 2. Ordnung aufzufassen sind (die primären Blätter sind Blätter 1. Ordnung), stimmt in ihren ersten Stadien mit derjenigen der Urzellen  $u$  der primären Blätter überein. An sterilen Blättern ist der Vorgang in allen Segmenten derselbe: es tritt eine zur Oberfläche des Blattes parallele Wand auf, die die Segmentzelle in eine kleine runde Scheitelzelle  $v''$  und eine große, im Umriß 4-eckige Gliederzelle  $g''$  teilt (Fig. 5 F, Fig. 2 Taf. I). Die Scheitelzelle teilt sich nicht mehr, sie wächst zu einem Endglied aus, das auf der inneren Seite des Blattes eine beträchtliche Länge erreichen kann, während es hinten meistens als kleines rundes Höckerchen auftritt. Bei allen Blattknoten, mit Ausnahme des jüngsten und des ältesten, teilt sich die Gliederzelle  $g''$  wieder

parallel der ersten Teilungswand in eine äußere Knotenzelle  $K''$ , den Basilarknoten des Blättchens 2. Ordnung (Urzelle der Blattberindung), und eine innere Internodialzelle  $i''$  (Fig. 5 G. Fig. 2, Taf. I).

$$\begin{aligned} u' &= v'' + g'' \\ g'' &= k'' + i'' \end{aligned}$$

Die Internodialzelle  $i''$  erfährt keine weiteren Teilungen mehr, der Basilarknoten teilt sich aber weiter, ähnlich einem gewöhnlichen Blattknoten, durch Bildung peripherer Segmente (Fig. 5 H, I, K). Meistens wird zuerst links oben eine Zelle  $u''_1$  abgegliedert (Fig. 5 H), obwohl die Abweichungen von dieser Regel nicht selten sind (Fig. 5 K). Dann wird anschließend an  $u''_1$  rechts eine Zelle  $u''_2$  abgetrennt, wonach die Abgliederung von  $u''_3$  links unten folgt. Nach A. Braun<sup>1)</sup> wird bei den berindeten Charen der Ring durch eine 4. periphere Zelle geschlossen, bei *Ch. fragilis* sollen sich aber die 4 Rindenzellen in der Mitte vereinigen „so daß die Zentralzelle zu fehlen scheint“. Er fährt weiter: „unterhalb der Vereinigungsstelle sieht man jedoch eine kleine Zelle durchschimmern, welche nichts anderes sein kann, als die Zentralzelle, welche durch Schiefheit der Teilungsrichtung von den 4 peripheren Zellen überwölbt wird.“ Ihre Form soll „kreisrund, scheibenförmig und von geringerem Umfang, als die darüber liegende Ansatzfläche des Blättchens“ sein.

Nach Analogie mit anderen berindeten Charen, die nach A. Braun 4 periphere und eine ganz deutliche Zentralzelle in dem Basilarknoten aufweisen, müßte auch bei *Ch. fragilis* und *delicatula* eine Zentralzelle vorhanden sein, d. h. es müßte außer den 3 vorhandenen noch eine 4., den Ring der peripheren Zellen schließende Zelle gebildet werden. Ich habe eine große Anzahl von Quer-, Tangential- und Längsschnittserien untersucht, konnte aber nie eine 4. Segmentzelle finden. Daß eine solche fehlt, scheint mir aus folgendem hervorzugehen: Wäre der Ring geschlossen, so müßte ich 5 Kerne in den Serien finden (entsprechend den 5 Zellen), es waren aber mit seltenen Ausnahmen (davon später) immer 4 Kerne vorhanden. Man könnte mir einwenden, daß die 4. Segmentzelle noch nicht gebildet worden sei. Nach der Beschaffenheit der Kerne aber war es leicht festzustellen, daß sie nicht mehr mitotisch teilungsfähig waren (siehe S. 25).

Gestützt auf diese Tatsachen muß ich zu der Annahme kommen, daß bei *Ch. fragilis* und *delicatula* in der Regel drei der Berindungsröhren die ausgewachsenen und langgestreckten peripheren Segmente des Basilarknotens sind, während das vierte Berindungsröhrchen aus der langgestreckten Restzelle gebildet wird. Die Bestätigung dieser Annahme finden wir auch in der Fig 6 A, wo nur 2 der peripheren Segmente gebildet wurden, die zu oberen Rindentröhrchen ausgewachsen sind, die Restzelle bildet einen einzigen Schlauch nach unten. Es kann sein, daß A. Braun die unter dem Basilarknoten

<sup>1)</sup> Braun, A. Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme. (l. c. S. 261 und 275.)

durchschimmernde primäre Internodialzelle des Blättchens 2. Ordnung für eine Zentralzelle des Basalknotens hielt.

Beim Auswachsen und Strecken der Blattinternodien wachsen und strecken sich die Berindungszellen ebenfalls; sie sind gewöhnlich einzellige Schläuche, dicht an die Internodien angeschmiegt. Im allgemeinen stoßen die entsprechenden Rindenröhrchen in der

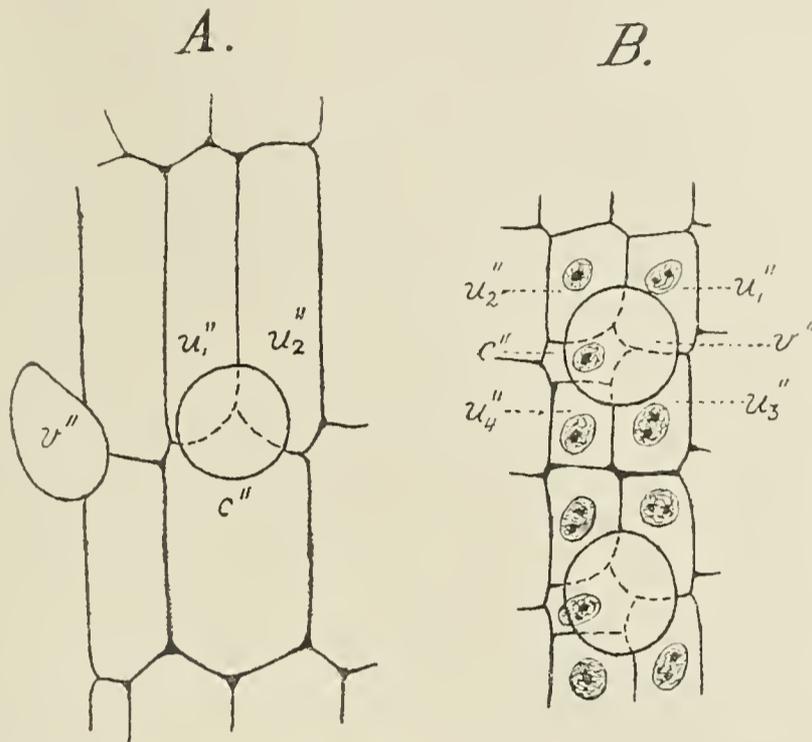


Fig. 6. Abweichungen in der Entwicklung der Blattberindung.

A. Ein Basalknoten lieferte nur zwei obere Segmentzellen  $u_1''$  und  $u_2''$ , die zu oberen Rindenschläuchen auswachsen; die Restzelle  $c''$  bildet einen einzigen Schlauch nach unten. B. In jedem Basalknoten sind vier Segmente gebildet  $u_1''$   $u_4''$ ; die Restzelle  $c''$  grenzt seitlich an den benachbarten Rindenschlauch. Vergr.:  $160/1$ .

Mitte des Internodiums aufeinander, da die Blätter keine Spiralenordnung der Knoten und nur selten die Drehung der Internodien aufweisen. Es treten aber oft Abweichungen von dieser Regel auf, da die Zahl der oberen Rindenröhrchen am Internodium meistens kleiner ist, als die der unteren (infolge der nicht selten auftretenden ungleichen Zahl der Urblattzellen 2. Ordnung  $u'$  der Blattknoten).

Bei normalen Sprossen wird jedes Blattinternodium, mit Ausnahme des ersten und zweiten, durch auf- und absteigende, in der Mitte des Internodiums sich treffende, Schläuche berindet. Das erste Internodium weist gar keine Berindung auf, da es ganz im Sproßknoten verborgen bleibt ( $i_1'$ ). Das zweite wird nur von den absteigenden Schläuchen berindet (sie nehmen ihren Ursprung aus dem zweiten Blattknoten), da der erste Blattknoten, der Basalknoten, keine Blattberindung liefert.

Die Streckung der Blätter tritt, wie es A. Braun<sup>1)</sup> betont, in basipetaler Richtung, am Endglied beginnend, auf. In der Fig. 2 auf der Tafel I sieht man diese Erscheinung sehr schön an den verschiedenen Altersstadien der Antheridien; die unteren treten noch

<sup>1)</sup> Braun, A. Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme. (l. c. S. 243.)

als Höcker auf, während die oberen ein schon ziemlich fortgeschrittenes Stadium aufweisen.

Ihrer Entstehung nach muß man die Berindungsschläuche der Blätter als metamorphosierte Blättchen auffassen; es besteht somit ein Blatt 2. Ordnung aus einem nicht gestreckten Internodium, dem darauf folgenden Blattknoten (Basilarknoten) und einem Endglied. Der einzige Blattknoten liefert 4 einzellige Blättchen 3. Ordnung, die zu Berindungsschläuchen metamorphosiert sind.

Bisweilen treten Abweichungen von der Regel in der Entwicklung der Blattberindung auf. So kann z. B. eine 4. Segmentzelle in dem Basilarknoten gebildet werden, deren Teilungswand aber so verläuft, daß der Ring durch dieselbe dennoch nicht geschlossen wird (Fig. 6B). Manchmal treten, wie schon erwähnt worden ist, nur 2 obere Segmente in dem Basilarknoten auf, die zu oberen Berindungsschläuchen auswachsen; die ganze Restzelle bildet einen einzigen nach unten wachsenden Berindungsschlauch (Fig. 6A). Eine sehr häufig vorkommende Abweichung in der Berindung treffen wir an den jüngsten, an das nackte Endglied grenzenden Blattknoten. Wie erwähnt (S. 44), weicht schon diese Zelle in ihren ersten Teilungen von denen der übrigen Blattknoten ab. Die Scheitelzelle  $v''$  des obersten Blättchens 2. Ordnung wird fast immer so von der Urzelle  $u'$  abgegliedert, daß die Wand oben an das nackte Endglied stößt (Fig. 2 Taf. I). Hierdurch wird es dem Basilarknoten unmöglich, Berindungszellen nach oben zu bilden.

Die Gliederzelle  $g''$  wird direkt, wie bei den Nitellen, zu einer Knotenzelle (Basilarknoten)

$$g'' = k''.$$

Von dem Basilarknoten  $k''$  wird seitlich eine Zelle abgegliedert; die Teilungswand verläuft so, daß der Knoten fast in zwei Hälften getrennt wird; die Segmentzelle wächst zum ersten Berindungsschlauch, die Restzelle zum zweiten aus. Von der Restzelle wird oft eine Scheitelzelle abgegliedert, die einen der beiden Berindungsschläuche bildet. Bei der Bildung dieser Scheitelzelle verläuft die Teilungswand so, daß sie oben an die hintere Wand der Zelle  $v''$ , unten an das oberste Blattinternodium stößt. (Fig. 2 Taf. I.)

## 2. Sproßberindung und Stipularblätter.

a) Entwicklung der Zellen  $u_1'$  und  $u_4'$  des Basalknotens eines primären Blattes.

Die Zelle  $u_1'$  streckt sich entsprechend dem anliegenden Sproßinternodium. Es tritt hierauf eine fast horizontale Teilungswand auf (Fig. 7A und Fig. 7F), die die Zelle  $u_1'$  in eine Scheitelzelle  $v''$  und eine Gliederzelle  $g''$  zerlegt. Die Teilungswand verläuft so, daß der Gliederzelle vorne in der Achsel zwischen dem Blatte und seinem Basalknoten eine schmale Zone freier Oberfläche bleibt (Fig. 7F). Die Zelle  $v''$  ist die Scheitelzelle des nach oben wachsenden Berindungslappens, die Gliederzelle  $g''$  wird direkt zu einer Knotenzelle, welche sich ganz ähnlich der Zelle  $u_1'$  des Basalknotens der

Blätter von Nitellen, *Lamprothamnus alopecuroides* und *Chara stelligera* verhält. Es tritt nämlich zuerst eine Halbierungswand auf (Fig. 7 C),

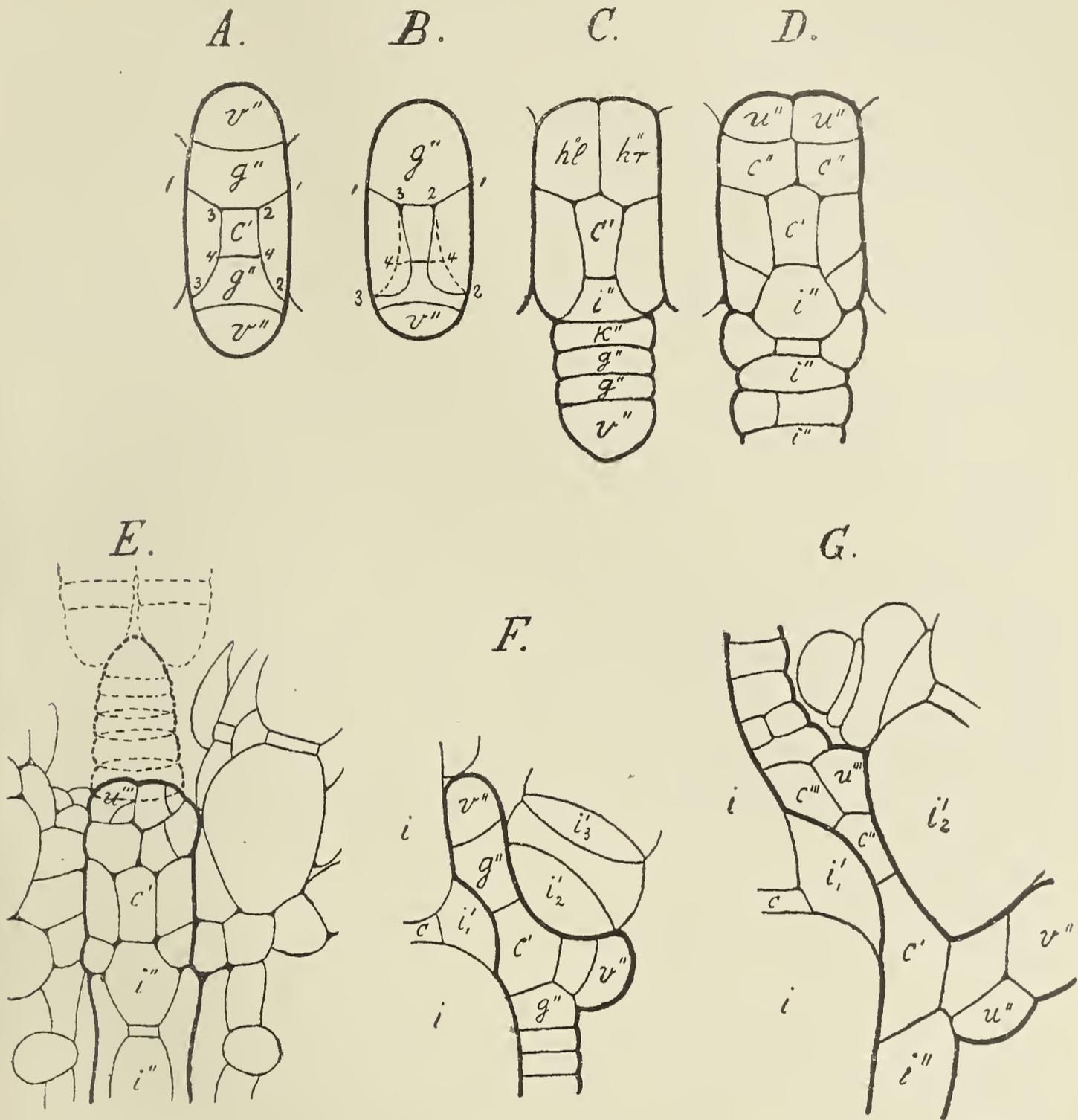


Fig. 7. Ältere Entwicklungsstadien eines Blattbasalknotens.

A. und B. zwei aufeinanderfolgende Tangentialschnitte durch denselben Basalknoten; Bildung der Zellen  $v''$ , Scheitelzellen der Stengelberindung. C. Teilung der Gliederzelle  $g''$  in zwei Hälften  $h''l$  und  $h''r$ . D. Abgliederung der Segmente  $u''$  von  $h''l$  und  $h''r$ . E. Die Zellen  $u''$  erfahren weitere Teilungen. A.—E. Tangentialschnitte. F. und G. Längsschnitte durch zwei Basalknoten auf verschiedenen Stadien der Entwicklung.  $v''$  Scheitelzellen der Berindung und des oberen Stipularblattes;  $g''$  Gliederzellen nach Bildung der Zellen  $v''$ ;  $u'''$  eine von  $u''$  abgegliederte Zelle;  $c'''$  Restzelle nach Abgliederung von  $u'''$ ;  $i_1''$  das erste Blattinternodium,  $i_2'$   $i_3'$  die folgenden;  $i$  Internodialzellen des Sprosses;  $c$  eine der beiden Zentralzellen des Sproßknotens;  $c'$  Zentralzelle des Basalknotens;  $c''$  Restzellen nach Bildung der Segmente  $u''$ .

Vergr.: Fig. A.—D.  $190/1$ ; Fig. E.—F.  $250/1$ .

welche die Zellen  $h''l$  und  $h''r$  von einander scheidet. Ähnlich wie in einem Sproßknoten werden dann von diesen Halbierungszellen

periphere Segmente abgliedert ( $u''$  — Fig. 7D) in der Regel nur zwei obere, da meist nur oben eine ziemlich große freie Zone vorhanden ist. Die seitlich vorhandene freie Oberfläche eines jeden Basalknotens ist außerordentlich schmal und kann daher keine Rolle bei der Entwicklung spielen. Unter Umständen, wenn nach Bildung der 2 ersten Segmente  $u''$  noch ziemlich viel freie Oberfläche den Zellen  $h''l$  und  $h''r$  übrig bleibt, kann noch ein weiteres Segment rechts oder links von den schon vorhandenen gebildet werden (Fig. 7E). Mehr als 3 Segmente habe ich nie gesehen, und diese Zahl kommt so selten vor, daß man sie wohl als Ausnahme annehmen darf.

In den beiden Zellen  $u''$  erfolgen ferner weitere Teilungen, die diese Zellen in eine kleinere oder größere Anzahl von Zellen höherer Ordnung  $u'''$  zerlegen (Fig. 7E u. G); dieselben verharren in einem Ruhestadium und können unter besonderen Umständen zu Rhizoiden, Zweigvorkeimen oder nacktfüßigen Zweigen auswachsen.

Diese Entwicklung der Zelle  $u_1'$  gilt für die Basalknoten aller primären Blätter mit Ausnahme des Blattes I, dessen Entwicklung wir später, zusammen mit derjenigen des Achselsprosses, betrachten wollen.

Betrachten wir jetzt die Entwicklung der Zelle  $u_4''$  des Blattbasalknotens. Diese wölbt sich zunächst nach unten vor und es wird von ihr die Scheitelzelle  $v''$  des nach unten wachsenden Berindungslappens abgliedert (Fig. 7A u. B). Die Restzelle  $g''$  teilt sich weiter in eine Knoten- und Internodialzelle (die Knotenzelle ist der Scheitelzelle  $v''$  zugekehrt), ähnlich einer gewöhnlichen Blattgliederzelle. Sie weicht in dieser Hinsicht von der ihr homologen, bei der Teilung der Zelle  $u_1'$  entstandenen  $g''$  Zelle, sehr stark ab.

Die Scheitelzellen  $v''$  des oberen und unteren Berindungslappens entwickeln sich ganz ähnlich; wir wollen also ihre Entwicklung gemeinsam verfolgen.

Hand in Hand mit den sich streckenden Sproßinternodien, ebenso rasch wie dieselben wachsend, und dicht an sie angeschmiegt, entsteht ein Rindenlappen aus der Zelle  $v''$ , indem dieselbe immer fortwachsend neue Zellen abgliedert. Die Teilungsfähigkeit der Scheitelzelle ist eine begrenzte, ähnlich wie an einem Blatte. Die nach oben wachsenden Lappen stoßen mit den nach unten wachsenden des nächst jüngeren Knotens ungefähr in der Mitte des Sproßinternodiums zusammen. Es ist leicht einzusehen, warum die oberen und unteren Lappen von Anfang an mit ihren Scheitelzellen sich gegenseitig berühren: Es stehen eben schon vor dem Beginn der Streckung des Internodiums die benachbarten Sproßknoten mit ihren Außenflächen im Kontakt. — Da jeder Sproßknoten gegenüber dem nächstunteren um eine Blathälfte nach rechts gedreht ist (der Winkel zwischen den Halbierungswänden zweier aufeinander folgender Sproßknoten beträgt eine halbe Blattbreite), so stoßen die oberen und unteren Lappen nicht direkt wie die Blattberindungsschläuche aufeinander, sondern sie greifen vielmehr „prosenchymatisch“ ineinander (Fig. 7E). Durch oft auftretendes ungleiches Wachstum der Lappen greifen die einen tiefer als die andern ineinander, was die nicht

selten vorkommende ungleiche Länge der Rindenröhrchen zur Folge hat. Die Zahl der Gliederzellen, mit der die Scheitelzelle  $v''$  ihre Teilungen abschließt, ist bei *Ch. delicatula* meistens 7—8; nur selten tritt die Zahl 6 auf; *Ch. fragilis* besitzt auch 7—8 Glieder. Wie wir sehen, unterscheiden sich die Berindungsrippen von den Blättern erster Ordnung in dieser Hinsicht nur wenig.

Die einzelnen Glieder des Berindungsrippens, der auf dem Querschnitt halbkreisförmig ist, teilen sich, vom zuerst angelegten Glied nach dem noch in Teilung begriffenen Scheitel zu fortschreitend, sehr rasch. Jedes Glied wird in eine sehr flache, halblinsenförmige Internodialzelle und eine hohe bikonkave Knotenzelle geteilt. Die Knotenzelle jedes Gliedes ist dem Scheitel des Rippen zu-gekehrt (Fig. 7 E).

Jede der Knotenzellen verhält sich entsprechend den gewöhnlichen Blattknoten, d. h. es werden periphere Segmente ohne vorheriges Auftreten einer Halbierungswand abgegliedert. In der Fig. 8 c sieht man auf einem Querschnitt durch ein Sproßinternodium die aufeinander folgenden Stadien der Segmentbildung. Infolge der einseitigen dichten Ansmiegung an das Stengelinternodium wird der Kreis der Segmentzellen nicht vollständig geschlossen, sodaß die Restzelle dem Stengelinternodium unmittelbar anliegt. Es werden stets drei periphere Zellen gebildet. Zuerst wird jenes Segment  $u_1''$  abgegliedert, das dem Sproßinternodium gegenüber liegt und mit demselben nicht in Berührung kommt. Dann werden die seitlichen Segmente  $u_2''$  und  $u_3''$  gebildet, die einerseits an das Sproßinternodium, andererseits an das erstgebildete Segment  $u_1''$  stoßen. Die Reihenfolge der Abgliederung der peripheren Segmente  $u_2''$  und  $u_3''$  ist regellos, indem bald das rechte, bald das linke zuerst gebildet wird. Auf dem in Fig. 8 c dargestellten Querschnitt ist in dem mittleren Knoten das rechte zuerst gebildet worden, in dem rechten wird offenbar gerade das linke Segment (Mitose) gebildet.

Die hier geschilderte Reihenfolge der Bildung der Segmente ist ausnahmslos Regel sowohl für *Ch. delicatula* als auch *fragilis*. Wir heben das besonders hervor, weil Migula<sup>1)</sup> über die Teilungen des Berindungsknotens unrichtige Angaben macht. Er schreibt nämlich: „aber noch ehe ein Unterschied in der Längenausdehnung zwischen Knoten- und Internodialzelle bemerkbar ist, teilt sich erstere durch zwei radiale Wände in drei neben einander liegende Zellen, von denen die beiden seitlichen bei der nun folgenden Streckung des Stengelinternodiums mitgestreckt werden und sich zwischen ursprüngliche Internodialzelle des Rindenrippens einschieben.“ Und weiter auf Seite 24: „Eine besondere Beachtung verdient noch die kleine Zelle des Rindenknotens, welche übrig bleibt, nachdem auf beiden Seiten die Nebenreihen abgegliedert sind. Sie teilt sich durch eine der Stengeloberfläche parallele Wand in eine kleine untere, von den Internodialzellen bei dem ferneren Wachstum oft bis zum Verschwinden zusammengepreßte Zelle, und eine obere, die bei

1) W. Migula. l. c. S. 21 u. 24.

einer ganzen Reihe von Formen noch eine besondere Entwicklung erhält. In einfachstem Falle bleibt sie allerdings als wenig hervortretender, rektangulärer oder rundlicher Zellhöcker auf das Niveau des Stengels beschränkt (*C. fragilis*).“

Aus diesen Worten geht hervor, daß nach Migula zuerst die seitlichen Zellen eines Berindungsknotens und erst später die mittlere Zelle gebildet wird; wie wir gesehen haben, tritt aber stets der umgekehrte Fall ein. Meine Untersuchung betrifft allerdings nur *Ch. fragilis* und *delicatula*, es ist aber nicht wohl denkbar, daß bei anderen Chara-Arten eine andere Reihenfolge als bei *Ch. fragilis* vorkommen soll, um so mehr, als die verschiedenen Formen der Berindung, die wir bei Charen finden, erst nachträglich beim Wachstum und bei der verschiedenartigen Ausbildung der drei primären Zellen des Knotens auftreten. Nur *Ch. barbata* und *Ch. imperfecta* weichen von der allgemeinen Regel ab, indem bei ersterer keine Nebenreihen vorkommen, und die Knotenzelle sich direkt zu einem Stachel ausbildet, bei der zweiten aber sogar die Knotenzellen fehlen sollen, indem die primären Gliederzellen keine weitere Teilungen erfahren (A. Braun)<sup>1</sup>).

Beim Wachstum des Sproßinternodiums wachsen auch die Internodialzellen der Berindungslappen zu langen Röhren aus, zugleich folgen diesem Wachstum die beiden Zellen  $u_2''$  und  $u_3''$  jedes Berindungsknotens, auch lange Röhren bildend. Da zwei aufeinander folgende Knoten eines Rindenblattes noch vor dem Strecken des Rindeninternodiums sich mit ihren Rändern berühren, so stoßen die sich streckenden Zellen  $u_2''$  und  $u_3''$  von zwei unmittelbar aufeinander folgenden Knoten ungefähr in der Mitte des zwischen diesen Knoten liegenden Internodiums zusammen. (Fig. 3 Taf. 1.)

Jedes Rindenblatt besteht so aus drei parallelen Zellreihen; die Mittelreihe besitzt abwechselnd lange und kurze Zellen, die Nebenreihen bestehen nur aus langgestreckten Zellen. Die Zelle  $u_1''$  bleibt bei *Ch. delicatula* und *fragilis* meistens nur als mehr oder weniger hervorragender Höcker vorhanden; bei *Ch. delicatula* ist die Hervorragung im allgemeinen deutlicher als bei *Ch. fragilis*.

Nehmen wir an, daß die Zahl der Blätter an einem Quirl gleich  $n$  ist, so wird die Zahl der absteigenden Lappen auch gleich  $n$  sein, während die der aufsteigenden  $n-1$  ist, da das Blatt I keinen aufsteigenden Rindenlappen bildet. Dementsprechend ist die Zahl der absteigenden Zellreihen gleich  $3n$ , der aufsteigenden  $3n-3$ . Es entsteht aber dadurch keine Lücke in der Berindung, wie dies bei der Berindung der fertilen Blätter der Fall ist, da die von dem Blatt II und Blatt III eines Sproßknotens ausgehenden Rindenlappen sich aneinander schließen. Es kommt vor, bei *Ch. fragilis* und *delicatula* zwar selten, daß die letzt gebildeten Glieder der Lappen sich nicht in Knoten- und Internodialzellen teilen. Lücken zwischen den Hauptreihen werden in diesem Falle, wie auch Migula<sup>2</sup>) bemerkt,

<sup>1</sup>) Braun, A. Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme. (l. c. S. 257.)

<sup>2</sup>) W. Migula l. c. S. 24.

dadurch vermieden, daß die Zellen der Nebenreihen vorhergehender Knoten sich stärker strecken.

Bei *Ch. fragilis* sind die Nebenreihen ungefähr gleich den Mittelreihen entwickelt, die Berindung ist daher viel regelmäßiger, als bei *Ch. delicatula*, wo die Mittelreihen die Nebenreihen an Stärke der Ausbildung übertreffen.

A. Braun sagt, daß die Lappen nur in ihrer ersten Ausbildung, bis zur Bildung der primären Knotenzelle, den Blättern gleichen, von da an aber eine wesentlich andere Ausbildung zeigen. Aus dem im vorstehenden geschilderten Entwicklungsgang geht aber wohl hervor, daß die aus den Zellen  $v_1''$  und  $v_4''$  des Basalknotens entstehenden Berindungslappen in ihrer Entwicklung vollständig mit den Blättern übereinstimmen. Wie am Blatte erzeugt die Scheitelzelle eine Reihe von Gliederzellen, die nachträglich in eine Knoten- und Internodialzelle zerfallen; nach Beendigung ihrer Tätigkeit wächst die Scheitelzelle zu einem Endglied aus. Ebenso wie bei den Blättern werden einige der letztgebildeten Glieder nicht in Knoten- und Internodialzelle geteilt. — Auch die Entwicklung eines jeden Berindungsknotens stimmt mit der eines Blattknotens überein. Das charakteristische für den Blattknoten ist die Bildung von peripheren Segmenten ohne vorheriges Auftreten einer Halbierungswand. Der Kranz der peripheren Zellen braucht nicht geschlossen zu sein, wie es z. B. bei *Ch. stelligera* und den meisten Nitellen der Fall ist. Bei der Entwicklung eines Berindungsknotens haben wir nun dieselbe Segmentierung gefunden; der Ring der peripheren Zellen ist nicht geschlossen, da ein Teil des Lappens dem Sproßinternodium dicht angeschmiegt ist; die Bildung einer vierten Zelle wäre daher überflüssig.

Die dem Basalknoten entspringenden Berindungslappen sind als Blättchen 2. Ordnung aufzufassen, homolog denjenigen an anderen Blattknoten. Die aus den Berindungsknoten entspringenden Gebilde, das mittlere Höckerchen und die beiden Nebenröhrchen, sind Blätter 3. Ordnung, homolog den Berindungsschläuchen der Blätter 1. Ordnung.

#### b) Entwicklung der Zellen $u_2'$ und $u_3'$ des Basalknotens.

Die Stipularblätter entstehen, wie erwähnt wurde, aus den Zellen  $u_2'$  und  $u_3'$  des Blattbasalknotens. Die Entwicklung dieser Zellen geht sehr frühzeitig vor sich. Bevor noch die Zelle  $u_4'$  des Basalknotens gebildet wird, beginnen die Zellen  $u_2'$  und  $u_3'$  sich hervorzuwölben, selbstverständlich in jener Richtung, wo ihnen freier Raum zur Verfügung steht. Aus den Figuren 7 F und 8 A kann man eine Vorstellung über diese Richtung gewinnen. In Fig. 7 F, die einen Längsschnitt durch einen ziemlich alten Basalknoten darstellt, bildet die Richtung der Hervorwölbung gegenüber der horizontalen beinahe einen Winkel von  $45^\circ$ . In Fig. 8 A, einem Querschnitt durch den unteren Teil eines drittjüngsten Sproßknotens, sieht man, daß die Hervorwölbung der Zellen  $u_2'$  und  $u_3'$  mit der Medianebene des Basalknotens einen Winkel von wieder ungefähr  $45^\circ$  bildet.

Die Hervorwölbung und weitere Entwicklung findet frühzeitig, aber nicht an allen Basalknoten desselben Sproßknotens zugleich, statt. An einem Basalknoten kann z. B. die Hervorwölbung schon beginnen, während in einem anderen desselben Sproßknotens die Zelle  $u_3'$  noch nicht gebildet ist (Fig. 8A). — Die Hervorwölbung hat zur Folge, daß das Dreieck abc (Fig. 3), das bei seiner Entstehung (bei Bildung der Zelle  $u_3'$ ) eine zur Medianebene des Basalknotens schiefe Richtung besitzt (Fig. 8A<sup>2</sup>), rasch eine Medianstellung einnimmt (Fig. 8A<sup>1</sup>).

Nachdem die Zellen  $u_2'$  und  $u_3'$  stark nach außen gewölbt sind und als Papillen unter dem Blatte hervorragen (Fig. 7F), wird von jeder dieser Zellen durch eine perikline, in Beziehung auf das Blatt fast tangential, Wand eine Scheitelzelle  $v''$  abgegliedert (Fig. 8B). Es tritt also, wie bei einem gewöhnlichen Blatte, die Teilung der Urzelle nach dem Gesetze ein:

$$u' = v'' + g''$$

Die perikline Wand verläuft so, daß die Restzelle  $g''$  eine kleinere oder größere Zone freier Oberfläche bekommt.

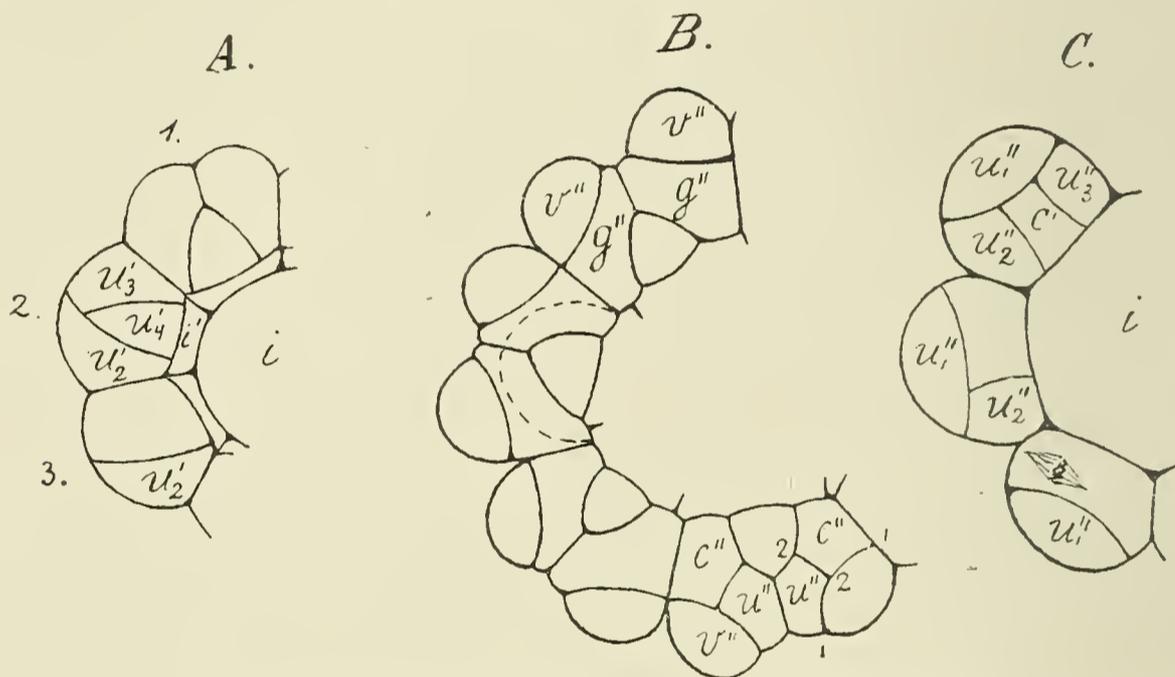


Fig. 8. A. und B. Erste Entwicklungsstadien der Stipularblätter. Querschnitte durch den unteren Teil des Basalknotens zweier junger Sprosse von *Ch. delicatula* (etwas unter der Wand 4—4 [siehe Fig. 3A] und parallel zu derselben).

A. Bildung der seitlichen Segmentzellen  $u_2'$  und  $u_3'$  des Basalknotens. B. Teilung jeder Urstipularzelle  $u_2'$  und  $u_3'$  in eine Scheitelzelle  $v''$  des oberen Stipularblattes und eine Gliederzelle  $g''$ ; Zerfall der Gliederzelle  $g''$  in eine Segmentzelle  $u''$  (Scheitelzelle des unteren Stipularblattes) und eine Restzelle  $c''$ . C. Teil eines Querschnittes durch ein junges Sproßinternodium. Entwicklung der Berindungsknoten. Im Knoten rechts ist das vordere Segment  $u_1''$  gebildet; die Restzelle bereitet sich eben zur weiteren Segmentierung vor. Im mittleren Knoten ist das vordere Segment  $u_1''$  und eines der seitlichen gebildet; im Knoten links sind bereits alle drei Segmente gebildet. Vergr. der Fig. 8 <sup>270</sup>/<sub>1</sub>.

Aus der Scheitelzelle  $v''$  geht das obere Stipularblatt hervor, das gewöhnlich einzellig ist. Je nachdem die stets vorhandene, dem Dreieck abc anliegende freie Zone sich mehr oder weniger rings herum erstreckt, wird von der Restzelle eine kleinere oder größere Anzahl Zellen abgegliedert; mindestens wird in jeder

Gliederzelle  $g''$  eine Zelle gebildet, die dem Dreieck  $abc$  mit einer Seite anliegt. Die Wand 2—2 (Fig. 8 B), durch welche diese Zelle aus der Gliederzelle ausgeschnitten wird, verläuft fast senkrecht zu der Wand 1—1 des oberen Stipularblattes, aber etwas schief zur Medianebene des Basalknotens. In ihrem oberen Teil nähert sie sich mehr dem Dreieck  $abc$ , als in ihrem unteren. Die gebildete Zelle wird zu dem unteren Stipularblatt. Die beiden unteren Stipularblätter eines jeden Basalknotens besitzen eine gemeinsame, durch das Dreieck  $abc$  gebildete Wand. Sie wachsen bei *Ch. fragilis* und *delicatula* in der Regel nur wenig aus; ihre freie Oberfläche wölbt sich ziemlich stark, und sie werden meistens zu runden oder ovalen Papillen (Fig. 9).

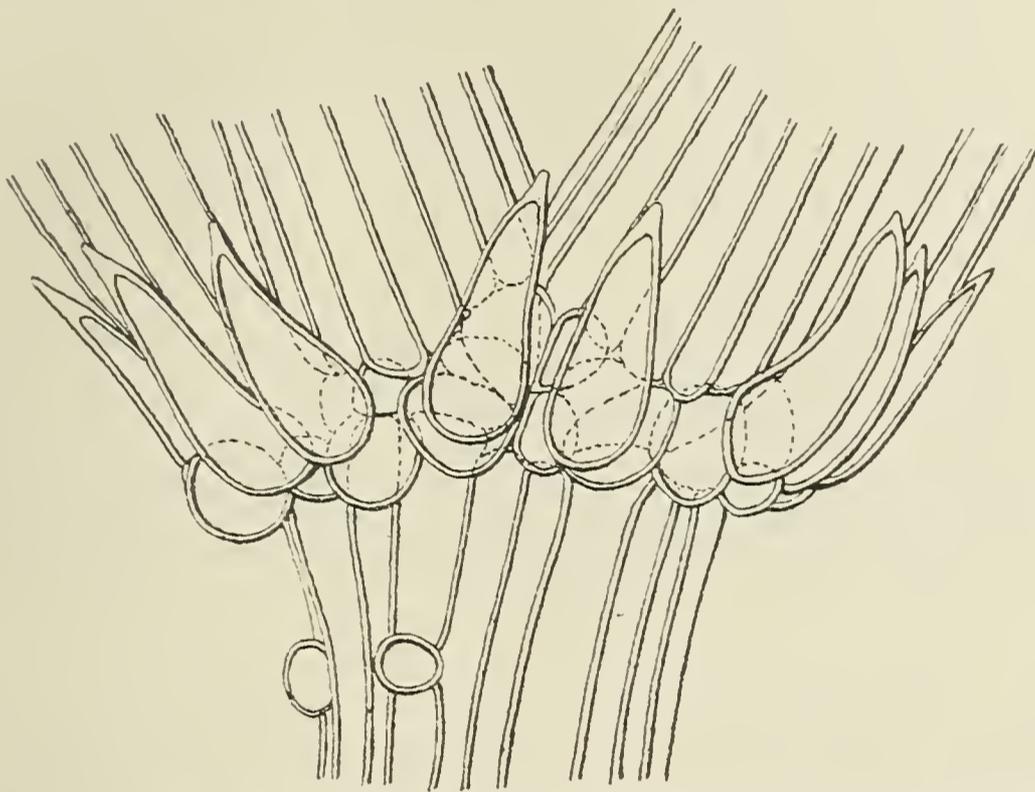


Fig. 9. Verschiedene Formen der Ausbildung der Stipularzellen von *Ch. delicatula f. bulb.*

Die oberen Stipularblätter stets einzellig, langgestreckt; aus der Restzelle ist eine kleinere oder größere Anzahl von Segmenten abgeschnitten. Vergr.  $\frac{80}{1}$ .

Sie wölben sich in der Regel, entsprechend der freien Oberfläche, nach unten und nach der einen Seite, infolgedessen werden die oberen Stipularblätter etwas auseinandergeschoben und mehr gegen das Blatt gedrückt.

In der Fig. 9, die einen Sproßknoten von *Ch. delicatula* in Ansicht darstellt, sieht man verschiedene Variationen in der Ausbildung der unteren Stipularblätter einerseits, im Auftreten weiterer peripherer Zellen andererseits.

Wir finden hier bei der Entwicklung einer jeden Urstipularzelle ein ganz ähnliches Verhalten, wie bei *Lamprothamnus alop.* Auch dort wird von der Urstipularzelle eine Scheitelzelle abgliedert, die zu einem einzigen Stipularblatt auswächst; rechts und links von der Scheitelzelle werden von der Restzelle Segmente abgliedert, die gelegentlich auch zu Stipularblättern sich differenzieren können.

Wenn wir uns die Frage stellen, als was für Gebilde die Stipulae morphologisch aufzufassen sind, so gelangen wir zweifellos zu der Annahme, daß es typische Blätter sind. Sie entstehen aus Segmentzellen eines Blattknotens, ähnlich den Berindungsflächen. Jede Segmentzelle  $u'_2$  und  $u'_3$  des Blattbasalknotens teilt sich in eine Scheitel- und eine Gliederzelle, ein ganz ähnlicher Vorgang, wie er sich bei der Entwicklung der Blätter, Blättchen 2. Ordnung und den Berindungsflächen abspielt.

Die Scheitelzelle wächst zu dem oberen Stipularblatt — dem Blättchen 2. Ordn. aus; dasselbe haben wir bei den Blättchen 2. Ordn. an den übrigen Blattknoten gefunden; in letzterem Falle wird die primäre Gliederzelle in Internodium und Basalknoten geteilt, von welchem letzterem die Blättchen 3. Ordnung, die Blattberindungsflächen, ihren Ursprung nehmen. Bei der Entwicklung der Stipularblätter unterbleibt die Teilung der primären Gliederzelle; sie wird direkt zu einem Basalknoten, ähnlich wie bei den Nitellen und dem letzten Knoten eines primären Blattes bei *Ch. fragilis* und *delicatula*.

Aus diesem Basalknoten werden periphere Zellen, die Scheitelzellen der Blättchen 3. Ordnung, ausgeschnitten. Wie wir sehen, sind also oberes und unteres Stipularblatt nicht gleichwertig, denn das erste ist ein Blatt 2., das zweite ein solches 3. Ordnung: das erste entspricht der Mittelreihe der Sproßberindung und den Blättchen 2. Ordnung an den primären Blättern — das zweite den Nebenreihen und den Berindungsflächen der primären Blätter.

Ferner begründen einige weitere Tatsachen die hier vertretene Auffassung. Es begnügen sich nämlich manchmal die Urstipularzellen nicht mit der Bildung einer Scheitel- und Gliederzelle, sondern die Scheitelzelle fährt fort sich weiter zu gliedern, ähnlich wie an einem gewöhnlichen Blatte. In den Figuren 3, 4, 5 und 6 auf Taf. I sind verschiedene Formen von Stipularblättern dargestellt, ausgehend von ganz normalen, einzelligen, bis zu solchen, die in einen Blattknoten, ein gestrecktes oder nicht gestrecktes Internodium, eine Knotenzelle mit Anlagen von Blättchen und eine Endgliederzelle gegliedert sind. Bisweilen kommt es auch vor, daß die Blattknoten solcher Stipularblätter auch Berindung entwickeln (Fig. 5 Taf. I).

In der Fig. 5 Taf. I sieht man, daß die Knotenzelle aus 4 peripheren Zellen und einer zentralen Zelle besteht: es ist ein typischer Blattknoten. Das zwischen der primären Gliederzelle und der Knotenzelle liegende Internodium ist sehr flach und hat sich nicht gestreckt, deshalb scheint es, als ob die Knotenzelle dem Basalknoten direkt anliegen würde; daneben sieht man aber in derselben Fig. 5 ein anderes Stipularblatt, dessen Internodium gestreckt ist.

Die Berindung dieser Stipularblättchen ist sehr merkwürdig. Wenn man das Habitusbild eines berindeten Stipularblättchens in Fig. 6 Taf. I betrachtet, so sucht man vergebens nach einem Knoten, und man könnte glauben, daß das Blatt nur aus berindeten

Internodien bestehe; die Erklärung geben Längsschnitte durch ein solches Stipularblatt (Fig. 10). Die Fig. 10 A stellt einen fast medianen Schnitt, die Fig. 10 B einen mehr oberflächlichen durch dasselbe Stipularblatt dar.

Die inneren kleineren Zellen  $i''$  können nichts anderes als ungestreckt gebliebene Internodialzellen sein, von denen allerdings die

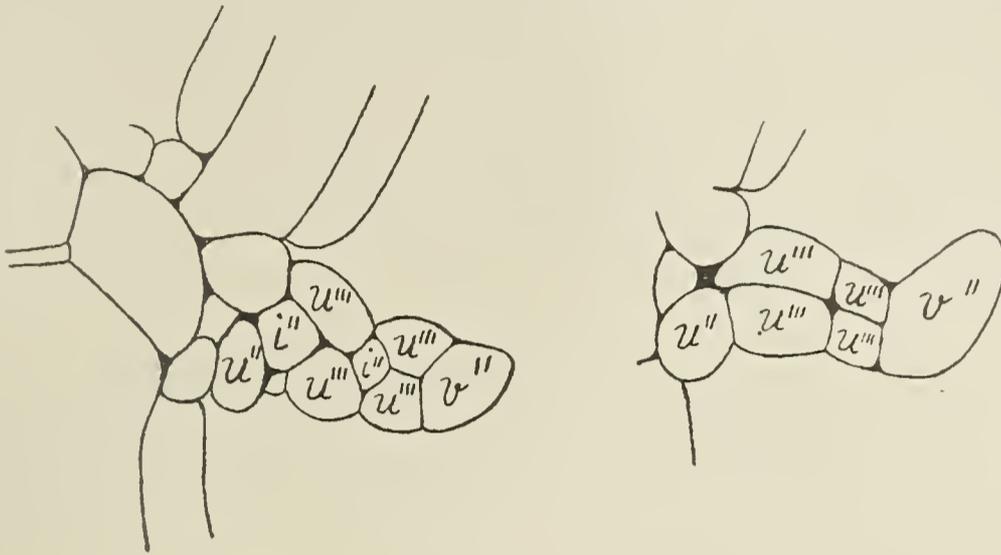


Fig. 10. Zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte durch ein berindetes Stipularblatt von *Ch. delicatula* var. *verrucosa*.

A. medianer Schnitt. B. tangentialer Schnitt (Flächenschnitt).  
 $v''$  Scheitelzelle (Endglied),  $u''$  das untere Stipularblatt,  $i''$  Internodialzellen des oberen Stipularblattes;  $u'''$  die Berindungslappen.  
 Vergr.  $\frac{70}{1}$ .

untere, der Blattbasis zunächst liegende Zelle, mehr als die obere, dem Scheitel zuliegende, gestreckt ist. Wir finden hier weiter zwei Knoten, deren Segmentzellen direkt zu Berindungslappen  $u'''$  werden. Da keine Zentralzelle zu sehen ist, so muß man annehmen, daß der Ring der peripheren Zellen nicht geschlossen, sondern die Restzelle auch zu einem Berindungslappen ausgewachsen ist, ähnlich wie wir es bei der Entwicklung der Blattberindung gesehen haben.

Diese merkwürdigen Stipularbildungen habe ich bei *Ch. delicatula* var. *verrucosa* beobachtet; ich habe die betreffenden Pflanzen im Juni in einem Lehmtümpel bei Zürich gefunden und zuerst als Form *bulbillifera* betrachtet. Bei genauer Untersuchung im Laboratorium zeigte sich aber, daß sie keine echten Bulbillen, sondern nur angeschwollene Knoten besaßen. Die Pflanzen wurden in einem Zylindergefäß am Fenster aufbewahrt. Es entwickelten sich rasch frische Sprosse, die bald zu fruktifizieren begannen. Bei der Untersuchung der neu gebildeten Sprosse sah ich zufällig jene merkwürdigen Stipularbildungen, die bei weiterer Untersuchung an zahlreichen der frischen Sprosse vorgefunden wurden. Freilich scheint es keine für diese Form normale Bildung zu sein, da sie nur an den im Laboratorium ausgewachsenen Sprossen beobachtet wurde, die von den älteren Sprossen durch ihre viel hellere Farbe leicht zu unterscheiden waren. Jedenfalls aber weisen diese Bildungen darauf hin, daß die Stipularblätter zweifellos modifizierte Blätter sind.

Es sprechen also auch diese anormalen Bildungen für die Richtigkeit der Annahme (siehe A. Ernst l. c. S. 17), daß die berindeten Charen von einer Urform abstammen, bei welcher die Abkömmlinge des Basalknotens der primären Blätter keine Differenzierung in Berindungsblätter und Stipularblätter zeigten, sondern gewöhnliche gleich ausgebildete Blättchen 2. Ordnung waren. Vermutlich steht *Nitella hyalina* mit ihren aus dem Basalknoten entspringenden Stipularblättern, die sich von den gewöhnlichen Blättern 2. Ordnung meistens gar nicht unterscheiden, der Urform der berindeten Charen sehr nah. Gehen wir von dieser Annahme aus, so ist begreiflich, daß die Stipularblätter der differenzierten Charen bisweilen auch zu Berindungsblättern werden können, wie das der seltene in Fig. 6 Taf. I dargestellte Fall zeigt.

### 3. Achselsproß und akzessorische Sprosse.

Wie wir schon früher angedeutet haben (S. 35), wird die Teilung der Zelle  $u_1$  eines jungen Sproßknotens durch folgende Formeln ausgedrückt:

$$u_1 = v' + g_1'$$

$$g_1' = k_1' + i_1' + V''$$

Ebenso wie in jedem anderen Segment  $u$  des Sproßknotens wird der vorgewölbte Teil der Zelle  $u_1$  als  $v'$  von der Gliederzelle  $g_1'$  abgetrennt (Fig. 11A). Der Unterschied gegenüber den anderen

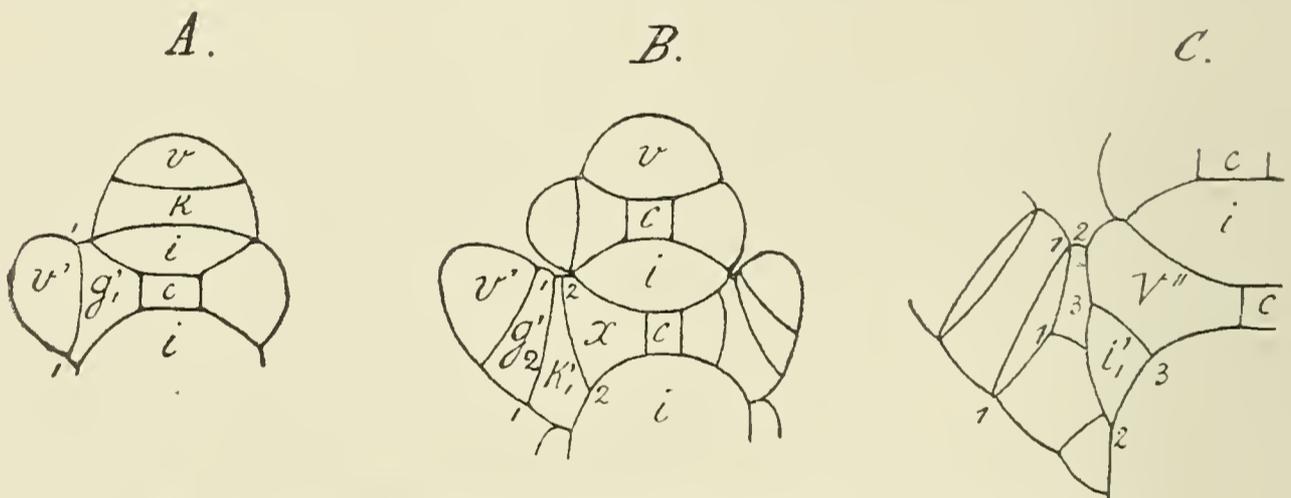


Fig. 11. Erste Entwicklungsstadien eines Achselsprosses.

A. Teilung der Urblattzelle  $u_1'$  in  $v'$  und  $g_1'$  (Wand 1—1). B. Zerfall der primären Gliederzelle  $g_1'$  in die Basalknotenzelle  $k_1'$  des Blattes I und die Zelle  $x$  (Wand 2—2). C. Die Zelle  $x$  teilt sich in das untere Blattinternodium  $i_1'$  und die Urzelle  $V''$  des Achselsprosses (Wand 3—3): —  $v$  Scheitelzelle des Hauptsprosses,  $k$  Knotenzelle,  $i$  Internodialzellen des Hauptsprosses,  $c$  eine der beiden Restzellen des Sproßknotens. Vergr.  $\frac{200}{1}$ .

Zellen  $u$  ist der, daß die Wand 1—1 im oberen Teile mehr nach außen liegt, und die Gliederzelle  $g_1'$  in ihrem oberen Teile so eine größere freie Oberfläche bekommt, als es bei anderen Blättern des Knotens der Fall ist. In der Gliederzelle  $g_1'$  tritt bald eine Teilung auf, die den Basalknoten  $k_1'$  von der mehr im Sprosse verborgenen Zelle  $x$  trennt (Fig. 11B). Die Wand 2—2 setzt sich unten an das Hauptsproßinternodium an, oben aber weder an das obere

Hauptspießinternodium — wie bei den übrigen Blättern des Sproßknotens — noch an die erste Teilungswand 1—1 der Blattanlage (wie bei *Ch. stelligera*), sondern nimmt eine mittlere Stellung zwischen diesen beiden Extremen ein und stößt an die freie Oberfläche der Gliederzelle  $g_1'$ . Auf diese Weise bekommt sowohl die Knotenzelle  $k_1'$  als die Zelle  $x$  eine freie Oberfläche, allerdings mit dem Unterschiede, daß die Zelle  $k_1'$  ringsherum freie Oberfläche besitzt, während die Zelle  $x$  solche nur oben und etwas seitlich bekommt.

Die Zelle  $x$  wird noch vor der Ausbildung der Scheitelzelle des Achselsprosses durch eine schief verlaufende Wand 3—3 in eine kleine Zelle  $i_1'$  und die Urzelle  $V''$  des Achselsprosses geteilt (Fig. 11C). Die Wand 3—3 verläuft ganz ähnlich wie bei *Ch. stelligera*, indem sie sich unten an das untere Hauptspießinternodium, oben an den Basalknoten  $k_1'$  ansetzt. Die Lage der Zelle  $i_1'$  gegenüber dem Basalknoten des Blattes I gleicht so der, welche das primäre Internodium eines Blattes II—VIII gegenüber seinem Basalknoten einnimmt (vergleiche Figuren 4C und 4B).

Wir können also die Zelle  $i_1'$  als die primäre Internodialzelle des Blattes I ansehen. Ganz dasselbe hat Giesenhagen<sup>1)</sup> bei *Ch. stelligera* nachgewiesen.

Nachträglich tritt bei *Ch. fragilis* und *delicatula* ganz wie bei *Ch. stelligera* in der Zelle  $i_1'$  des Blattes I eine senkrechte Halbierungswand auf, die die Zelle  $i_1'$  in  $i_1'r$  und  $i_1'l$  scheidet (vgl. Fig. 12E δ).

Das Fehlen dieser Wand, Querrichtung derselben oder Auftreten von zwei Teilungswänden, wie dies Giesenhagen<sup>2)</sup> für *Ch. stelligera* angibt, konnte ich bei der *Ch. delicatula* und *Ch. fragilis* nie sehen.

Der Basalknoten  $k_1'$  entwickelt sich wie bei den übrigen Blättern, mit der Ausnahme, daß die Bildung eines oberen Berindungsflappens unterbleibt.

Es tritt in der Zelle  $u_1'$  ohne Vorausbildung einer Scheitelzelle direkt eine Halbierungswand auf. Im weiteren Verhalten sich die beiden Hälften ganz genau, wie die entsprechenden Zellen anderer Blätter; es ist aber eine gewisse Verspätung in ihrer Entwicklung bemerkbar, die auf ihre besondere Stellung zwischen dem Achselsprosse und dem Blatte zurückzuführen ist. Es wird nämlich infolge der Hervorwölbung und weiteren Entwicklung der Urzelle des Achselsprosses die Zelle  $u_1'$  des Knotens  $k_1'$  zu einer sehr flachen Scheibe zusammengepreßt, was wahrscheinlich auf ihre weitere Entwicklung hemmend wirkt.

Die Urzelle  $V''$  entwickelt sich im großen und ganzen genau wie bei *Ch. stelligera*. Es tritt zuerst eine Hervorwölbung an der freien Oberfläche auf, die bald als die Scheitelzelle  $v''$  des Achselsprosses abgeschnitten wird (Fig. 12A).

Die Restzelle  $g''$  wird direkt zum Basalknoten des Achselsprosses, während sich die Scheitelzelle  $v''$  ähnlich einer Hauptspieß-

<sup>1)</sup> K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 85. 1898 S. 54.

<sup>2)</sup> K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 85. 1898 S. 55.

scheitelzelle zu einem Sprosse entwickelt, der dem Hauptsprosse prinzipiell gleichwertig ist. Wie wir sehen, ist die Angabe Migulas,<sup>1)</sup> daß der Achsel sproß bei den Charen aus jener Zelle seinen Ursprung

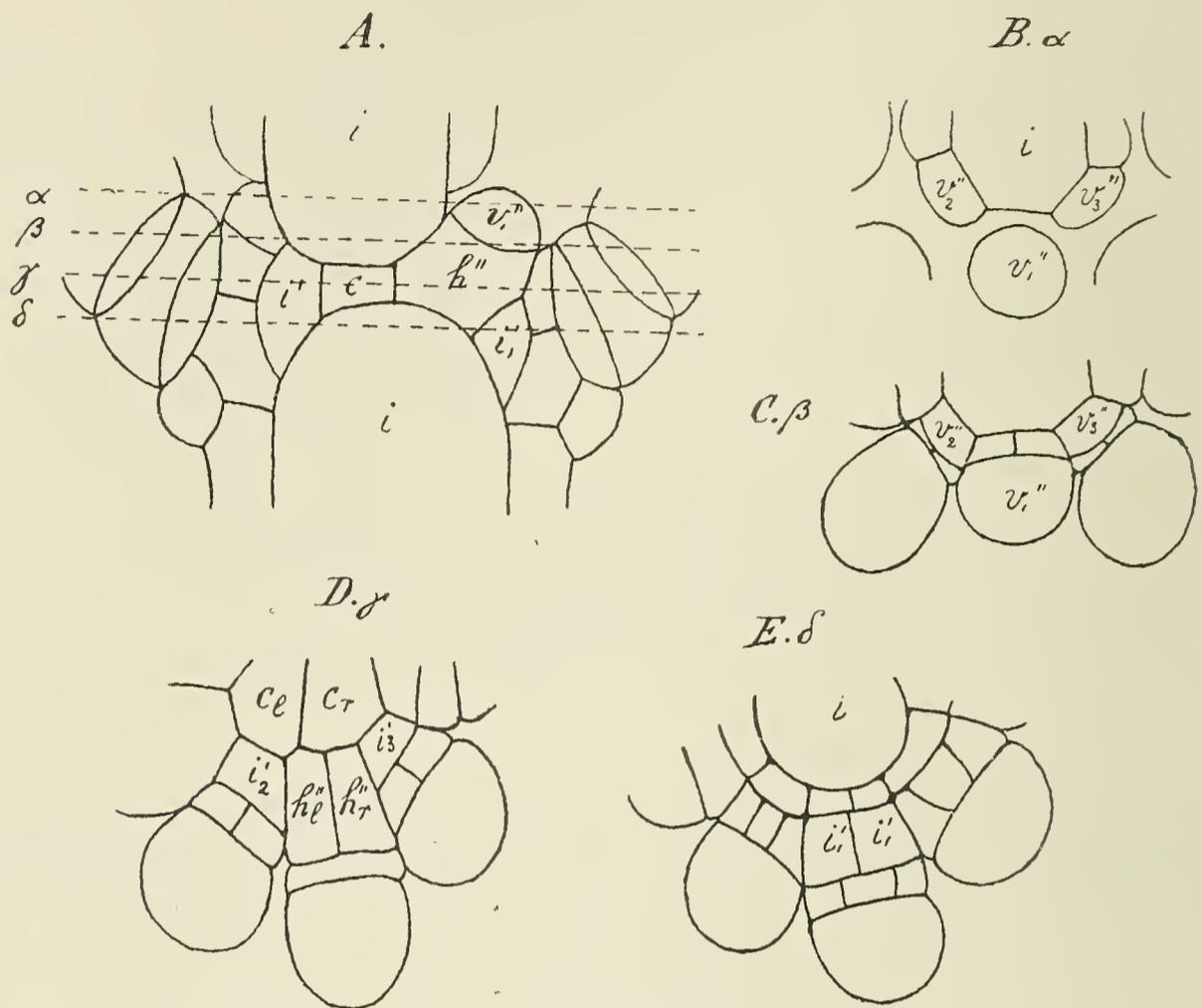


Fig. 12. A. Längsschnitt durch einen Sproßknoten und den noch ganz jungen Achsel sproß von *Ch. delicatula*.

v'' die Scheitelzelle des Achsel sprosses, h'' eine der beiden Hälften der Gliederzelle g'', c eine der beiden stammeigenen Zellen, i<sub>1</sub>' das erste Internodium des Blattes I, i' erste Blattinternodien, i Hauptsproßinternodien, B, C, D, E. Sukzessive Querschnitte in der durch die Geraden α—δ in A angedeuteten Reihenfolge. Bezeichnungen wie im A. Vergr.  $\frac{270}{1}$ .

nehme, die bei anderen Blättern zum Berindungsappen wird, eine durchaus unrichtige.

Es bleibt noch die Entwicklung des Basalknotens des Achsel sprosses zu verfolgen.

Wir wollen zuerst die Form desselben festzustellen suchen. Dazu benutzen wir die Fig. 12, die sowohl einen medianen Längsschnitt durch den Achsel sproß, als auch eine Serie von Querschnitten durch einen entsprechend alten Sproß darstellt. Die Basis des Basalknotens des Achsel sprosses wird durch einen Teil des Sproßinternodiums gebildet (Fig. 12 A). An diese Basis schließt sich die durch die beiden stammeigenen Zellen c gebildete Wand an (Fig. 12 A und D), hierauf folgt wieder ein gewölbter und nach vorne reichender Teil des oberen Hauptsproßinternodiums (Fig. 12 A). Seitlich grenzt der Basalknoten an die Zellen g<sub>2</sub>' und g<sub>3</sub>' der Blätter II und III, oder eventuell an die aus diesen hervorgegangenen Zellen k<sub>2</sub>' + i<sub>2</sub>'

<sup>1)</sup> W. Migula, l. c. S. 29.

und  $k_3' + i_3'$  (Fig. 12D). Vorne wird der Basalknoten geschlossen durch die Wand 3—3 der Zelle  $i_1'$  und ein Wandstück des Blattbasalknotens  $k_1'$  (Fig. 12A).

Ganz ähnlich wie in einem Sproßknoten tritt in dem Basalknoten als erste Wand eine Halbierungswand auf, die in der Medianebene des Achselsprosses liegt. Nach hinten setzt sie sich an eine der zentralen Zellen des Sproßknotens so an, daß eine der Halbierungszellen nämlich  $h''1$  mit beiden stammeigenen Zellen des Sproßknotens in direkter Verbindung steht (Fig. 12D).

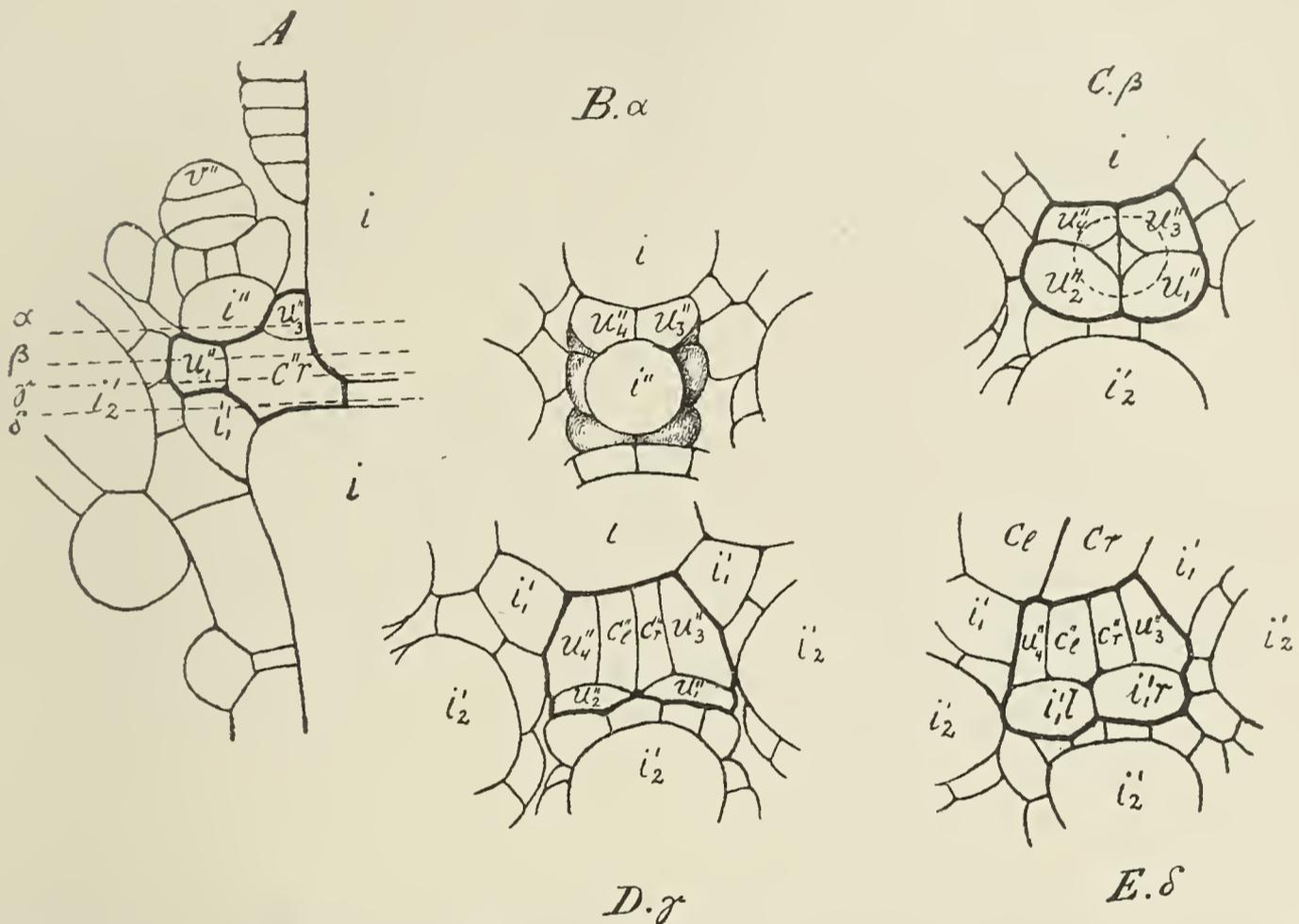


Fig. 13. A. Medianer Längsschnitt durch einen Achselsproß von *Ch. delicatula*.

B. C. D. E ( $\alpha$ — $\beta$ ). Sukzessive Querschnitte durch den Basalknoten des Achselsprosses in der durch  $\alpha$ — $\beta$  in A angedeuteten Reihenfolge.  $v''$  Scheitelzelle des Achselsprosses,  $i$  Hauptsproßinternodien,  $i_1'$  das unterste Blattinternodium,  $i_2'$  das nächstfolgende Blattinternodium;  $u_1''$ ,  $u_2''$ ,  $u_3''$ ,  $u_4''$  die peripheren Segmente des Basalknotens des Achselsprosses,  $i''$  das unterste Achselsproßinternodium,  $c''l$  und  $c''r$  die beiden Restzellen des Basalknotens des Achselsprosses;  $cl$  und  $cr$  die stammeigenen Zellen. Vergr.  $75/1$ .

Die weitere Entwicklung geht von der dem Blatte zugekehrten Seite aus. Zunächst entstehen hier rechts und links von der Halbierungswand zwei periphere Zellen  $u_1''$  und  $u_2''$  (Fig. 13A und C). Die Teilungswände verlaufen bogenförmig und stoßen unten an die Zelle  $i_1'$  (Fig. 13A), oben an das erste Achselsproßinternodium, seitlich einerseits an die Halbierungswand, andererseits an einen benachbarten Blattbasalknoten (Fig. 13C). Jene merkwürdige Umbiegung der Wand der Zelle  $u_1''$  resp.  $u_2''$ , auf welche Giesenhagen bei *Ch. stelligera* aufmerksam macht, habe ich weder bei *Ch. fragilis*, noch bei *Ch. delicatula* gesehen.

Ferner werden in jeder Halbierungszelle noch je eine periphere Zelle  $u_3''$  und  $u_4''$  gebildet (Fig. 13 C, D, E). Die Wände, durch welche diese abgetrennt werden, stoßen vorn an die peripheren Zellen  $u_1''$  und  $u_2''$  (Fig. 13 C, D) und die Zellen  $i_1'$  (Fig. 13 E).

In ihrem oberen Teile verlaufen sie von vorn nach hinten schief zur Halbierungswand, stoßen bald an dieselbe und setzen sich zugleich an das erste Achselsproßinternodium (Fig. 13 C, 14 A, B). Nach unten biegen sie etwas um und, zur Halbierungswand fast parallel verlaufend, erreichen sie die stammeigenen Zellen des Hauptproßinternodiums (Fig. 13 D, E, Fig. 14). Da die beiden Zellen  $u_3''$  und  $u_4''$  an die Halbierungswand stoßen, so wird der Kranz der peripheren Zellen im Basalknoten des Achselsprosses vollständig geschlossen. Es besteht somit der Basalknoten des Achselsprosses bei *Ch. delicatula* und *fragilis* aus 4 peripheren Zellen und zwei Zentralzellen

$$k_1' = u_1'' + u_2'' + u_3'' + u_4'' + c''l + c''r.$$

A.

B.

C.

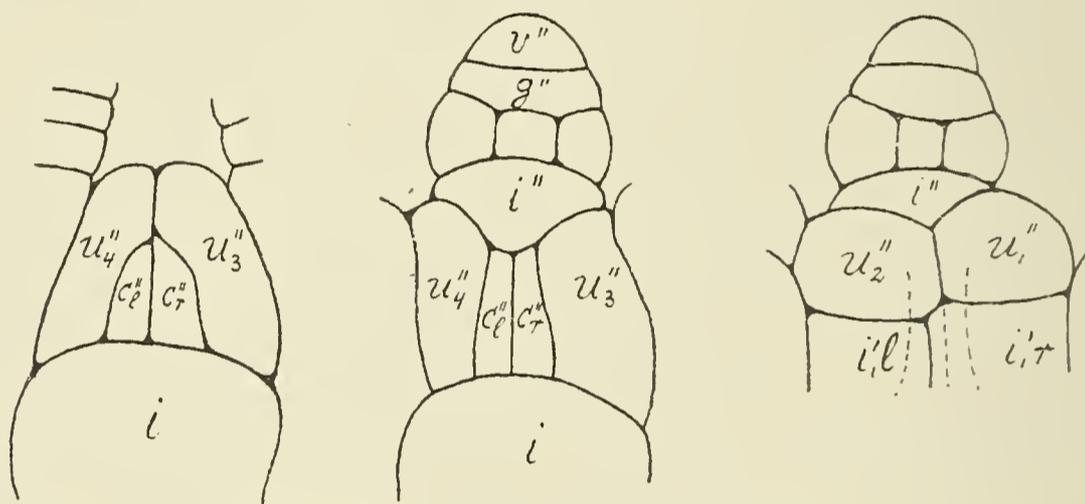


Fig. 14. Sukzessive Tangentialschnitte durch ein und denselben Achselsproß von *Ch. delicatula*.

A, B, C entspricht der Reihenfolge in der Richtung von der Sproßachse gegen das Blatt I:  $u_1''$ ,  $u_2''$ ,  $u_3''$ ,  $u_4''$  periphere Segmente des Basalknotens des Achselsprosses,  $c''l$  und  $c''r$  die beiden Zentralzellen,  $i_1'l$  und  $i_1'r$  die beiden Hälften der primären Internodialzelle des Blattes I,  $i$  das Hauptproßinternodium,  $i''$  das unterste Achselsproßinternodium. Vergr.  $270/1$ .

An intensiv wachsenden Sprossen verläuft die bisher geschilderte Entwicklung des Achselsproß-Basalknotens sehr rasch. Wenn wir in der Fig. 2 Taf. 1 den dritten und vierten Hauptproßknoten miteinander vergleichen, so können wir über die rasche Entwicklung des Basalknotens des Achselsprosses und des Achselsprosses selbst eine gute Vorstellung gewinnen. In der Ausbildung und weiteren Entwicklung überholt der Hauptproß infolge größerer Wachstumsgeschwindigkeit den Achselsproß und erst später, wenn der Hauptproß seine Wachstumsenergie gewissermaßen erschöpft hat, kann ihn der Achselsproß einholen.

Bei der weiteren Entwicklung des Basalknotens verändern sich nur die peripheren Zellen stark, die Zentralzellen bleiben an Gestalt unverändert, sie nehmen nur an Größe zu.

Von den peripheren Zellen werden die  $u_1''$  und  $u_2''$  direkt zu Urzellen der akzessorischen Sprosse (ganz ähnlich wie bei *Ch. stelligera*); bei *Ch. delicatula* habe ich nie beobachtet, daß diese Entwicklung unterbleibt.

Hier will ich nur die erste Entwicklung dieser Zellen schildern, später, bei der allgemeinen Betrachtung der akzessorischen Bildungen, werden wir dann die Bedingungen kennen lernen, unter welchen diese ersten Anlagen zu Sprossen auswachsen können.

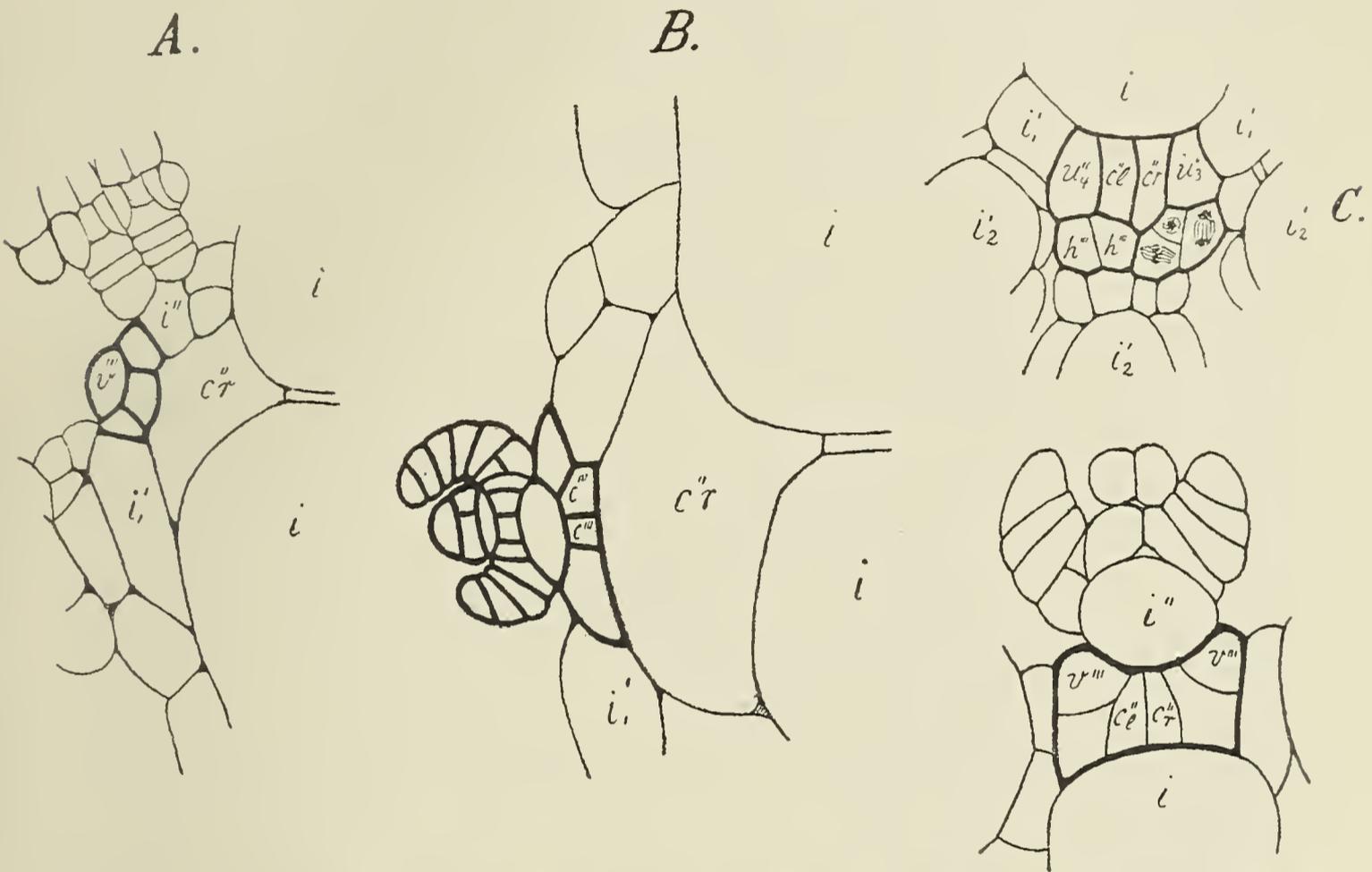


Fig. 15. A und B zwei akzessorische Sprosse in verschiedenen Stadien der Entwicklung.

$v'''$  die Scheitelzelle,  $c'''$  die Zentralzellen im Basalknoten des akzessorischen Sprosses;  $i$  die Hauptsproßinternodien;  $c''r$  die rechte Zentralstelle des Basalknotens des Achselsprosses;  $i_1'$  das erste Internodium des Blattes I;  $i''$  das erste Internodium des Achselsprosses. Vergr.  $120/1$ . C. Querschnitt eines Basalknotens des Achselsprosses von *Ch. delicatula*.  $u_3''$  und  $u_4''$  die beiden seitlichen Segmentzellen;  $c''l$  und  $c''r$  die beiden Zentralzellen im Basalknoten des Achselsprosses. Die Zellen  $u_1''$  und  $u_2''$  haben bereits eine weitere Entwicklung erfahren; der Schnitt hat die Basalknoten der beiden akzessorischen Sprosse getroffen;  $h'''$  die beiden Hälften des Basalknotens des einen akzessorischen Sprosses; in dem Basalknoten des zweiten akzessorischen Sprosses ist bereits ein Segment gebildet und zwei andere in Bildung begriffen (Mitose). Vergr.  $260/1$ . D. Tangentialer Schnitt durch den Basalknoten eines Achselsprosses. Von den Zellen  $u_3''$  und  $u_4''$  sind bereits Vegetationspunkte abgeschnitten ( $v'''$ );  $c''l$  und  $c''r$  die Zentralzellen des Basalknotens. Vergr.  $130/1$ .

Die Entwicklung geht folgendermaßen vor sich: nach der Hervorwölbung der Zelle  $u_1''$  resp.  $u_2''$  wird sie in die Scheitelzelle  $v'''$  und die Gliederzelle  $g'''$  des akzessorischen Sprosses geteilt. Die Gliederzelle wird direkt, wie bei dem Achselsprosse, zum Basalknoten des akzessorischen Sprosses. Es tritt in derselben eine Halbierungswand auf, die fast parallel zur Halbierungswand im Basalknoten

des Achselsprosses verläuft (Fig. 15C,  $h''' + h'''$ ). Dann werden in  $h'''l$  und  $h'''r$  ähnlich wie in einem Sproßknoten periphere Zellen abgegliedert. In der Figur 15C sieht man an einem Querschnitt durch den Basalknoten des Achselsprosses die erste Entwicklung der Zellen  $u_1''$  und  $u_2''$ . Der Schnitt wurde so geführt, daß er die Basalknoten der beiden akzessorischen Sprosse traf. In dem linken ist bereits die Halbierungswand gebildet, in dem rechten sieht man schon eine periphere Zelle abgeschnürt und zwei Karyokinesen zur Bildung weiterer peripherer Zellen. In diesem Falle tritt eine Eigentümlichkeit auf: es werden zuerst jene Zellen gebildet, die dem Zentrum des Sprosses zugekehrt sind, im Vergleich zum Basalknoten des Achselsprosses, also in umgekehrter Reihenfolge. Wahrscheinlich verhält sich der Basalknoten des akzessorischen Sprosses dem Achselsprosse gegenüber, wie der Basalknoten des letzteren gegenüber dem Blatte I.

Die ersten Entwicklungsstadien des akzessorischen Sprosses sind schon verhältnismäßig früh vorhanden, folgen aber dem rasch wachsenden Hauptsprosse in der weiteren Entwicklung nur in sehr langsamem Tempo nach. Die Figur 15B stellt eine Partie eines Längsschnittes durch einen alten, jedenfalls einjährigen Sproß dar, der auch einen der zwei akzessorischen Sprosse getroffen hat; der Achselsproß war gut ausgewachsen, vielleicht 10 bis 15 cm lang. Wie wir sehen, besitzt der akzessorische Sproß schon einen verhältnismäßig wohl ausgebildeten Blattknoten, der andere akzessorische Sproß war auf demselben Stadium.

Aus den peripheren Zellen des Basalknotens eines jeden akzessorischen Sprosses können unter günstigen Verhältnissen wiederum akzessorische Sprosse höherer Ordnung sich entwickeln.

Gehen wir jetzt zu der Entwicklung der peripheren Zellen  $u_3''$  und  $u_4''$  des Basalknotens des Achselsprosses über. Von ihnen wird eine größere oder kleinere Anzahl von Zellen höherer Ordnung abgegliedert (Fig. 15D,  $v'''$ ), die unter günstigen Bedingungen Adventivgebilde verschiedener Art liefern können, wie Rhizoiden, Zweigvorkeime und nacktfüßige Zweige. Akzessorische Sprosse habe ich nie aus den Zellen  $u_3''$  und  $u_4''$  sich entwickeln sehen. Es scheint, daß nur die primär angelegten Zellen des Basalknotens des Achselsprosses  $u_1''$  und  $u_2''$  im Stande sind akzessorische Sprosse zu liefern.

Damit sind wir am Ende der Darstellung des ersten Teiles unserer Untersuchung angelangt. Das eingehende Studium hat ergeben, daß *Chara delicatula* und *Chara fragilis* sich in der ganzen Entwicklung des Vegetationskörpers nur in ganz unwesentlichen Punkten unterscheiden.

Gehen wir jetzt zum zweiten Teil unserer Aufgabe, zur Untersuchung der für *Ch. delicatula* f. *bulbillifera* so charakteristischen Sproß- und Wurzelknöllchen über, die der echten *Ch. fragilis* vollständig fehlen.

## B. Untersuchungen über die vegetative Vermehrung von *Chara delicatula* f. *bulbillifera*.

Zieht man einen Sproß von *Ch. delicatula* f. *bulbillifera* sorgfältig aus dem Substrate, so fallen sofort an den unterirdischen Teilen der Pflanze zahlreiche kleinere und größere fast schneeweiße, mehr oder weniger runde Gebilde auf. Es sind dies die sog. „Knöllchen“, die schon bei der Besprechung der äußeren Morphologie (S. 3 und 7) erwähnt worden sind. Ihrer Entstehung nach können wir sie in Stengel- und Wurzelknöllchen einteilen.

### I. Stengelknöllchen.

*Chara delicatula* f. *bulbillifera* ist eine mehrjährige Pflanze. Die Überwinterung wird erstens durch alle unteren, mit Stärke erfüllten Stengelknoten besorgt, in exquisiter Weise aber durch unterirdische besonders ausgebildete Sproßknöllchen, die noch in stärkerem Maße als die oberirdischen Stengelknoten mit Reservematerial erfüllt sind. Die Sproßknöllchen sind also nichts anderes als besonders ausgebildete Stengelknoten. Ihre besondere Gestalt ist darauf zurückzuführen, daß ihnen normal ausgebildete Blätter stets fehlen. Untersucht man einen Sproß vom Vegetationspunkt gegen die Basis hin, so kann man alle Übergänge zwischen normalen Knoten und den unterirdischen Sproßknöllchen wahrnehmen. Unterhalb einer größeren Anzahl von Sproßknoten mit normalen Blättern finden sich andere, deren Blätter immer mehr und mehr rudimentär werden; die Anzahl der Blattglieder nimmt stark ab und im einfachsten Falle findet sich die ungeteilt bleibende Scheitelzelle, die dem Basalknoten direkt aufsitzt. Nicht selten schlagen die Blätter eine besondere Entwicklung ein, so daß auf Schnitten die Teilungsfolge dieser rudimentären Blätter manchmal nur schwer festzustellen ist. Die Berindung der Sproßinternodien ist unvollkommen oder fehlt ganz. Querschnittserien durch solche Knoten zeigen aber, daß die Gesetzmäßigkeit in der Teilung wenigstens bis zur Bildung der Basalknoten-zellen  $k'$  der primären Blätter innegehalten worden ist.

Besondere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung zeigten die Sproßknöllchen an den im Laboratorium gezogenen Pflanzen. Die Figuren 1—5 Tafel II veranschaulichen die Form und Differenzierung der Knöllchen. Fig. 1 Taf. II ist ein Längsschnitt durch ein kleines Knöllchen, welcher uns zeigt, daß die Anordnung der Zellen sich nur wenig von derjenigen des normalen Sproßknotens unterscheidet. Zwischen den beiden Internodialzellen liegen die flachen, zusammengepreßten, stammeigenen Zellen, dann folgt nach links die Internodialzelle  $i_1'$  des rudimentären Blattes und darauf der Basalknoten. In demselben sieht man deutlich die Zentralzelle ohne Stärke, oberhalb derselben die Abkömmlinge der Zelle  $u_1'$  mit einem Stück des oberen Berindungsschlauches; unterhalb der Zentralzelle die Abkömmlinge der Zelle  $u_4'$  und seitlich die Zelle  $u_3'$  resp.  $u_2'$ . Auf dem Basalknoten sitzt die kegelförmige Scheitelzelle des Blattes. Die Zellen des

Basalknotens, mit Ausnahme der Zentralzelle und einiger kleinen embryonalen Zellen, sind mit Stärke erfüllt.

Ein ähnliches Bild zeigt Fig. 3 Taf. II, obwohl hier die Zell-anordnung schon etwas komplizierter erscheint.

In der Figur 4 Tafel II, die ein Sproßknöllchen wiedergibt, sieht man deutlich die zapfenförmigen Scheitelzellen der Blätter. Die aus den Zellen  $u_1'$  hervorgegangenen embryonalen Zellen bilden einen dichten Kranz um die Basis des oberen Sproßinternodiums. Merkwürdigerweise sind die Stipularblätter fast normal ausgebildet; diese regelmäßige Gestaltung habe ich aber trotz Untersuchung einer großen Zahl typischer Sproßknöllchen nur dies eine Mal gesehen.

In Fig. 2 Taf. II ist der Habitus des Knöllchens und die Anordnung seiner Zellen sehr unregelmäßig. Aus der großen Zahl kleiner Zellen sehen wir drei zapfenförmige Zellen hervorragen, die in Analogie mit den gleichgestalteten Gebilden in Figuren 4 und 1 wohl als Blattscheitelzellen zu deuten sind. Auf der rechten Seite des Sproßknöllchens um die Insertionstelle des Zweigvorkeimes herum, sieht man eine große Zahl von Zellen, in deren Anordnung man keinen Einblick gewinnen kann, ferner sieht man hinten einen mehrzelligen Zapfen, der an eine ähnliche Bildung am Stengelknöllchen von *Ch. baltica* erinnert (Giesenhagen<sup>1)</sup>).

In Fig. 5 Taf. II sind wieder die Zellen  $i_1'$  und die stamm-eigenen Zellen deutlich erkennbar, über die Bedeutung der anderen Zellen ist dagegen wenig zu sagen. Vermutlich gehören die links von der Längsachse des Sprosses gelegenen Zellen (des dargestellten Längsschnittes) einem stark metamorphosierten Blatt an. Wir sehen eine mittlere und zwei äußere Zellreihen; die mittleren Zellen sind vielleicht die Knoten und Internodien des Blattes, die äußeren dessen stark metamorphosierte Rindenzellen und Blättchen 2. Ordnung; dagegen ist eine solche Ableitung für den auf der rechten Seite des Schnittes gelegenen Zellkomplex ohne Anhaltspunkte.

In den besprochenen Figuren sind nur einige einfachere Formen dargestellt worden. Es kommen aber oft viel kompliziertere Gebilde zu stande, besonders wenn die ersten Knoten des Achselsprosses sich auch mit Reservestoffen anfüllen, ebenfalls zu Knöllchen werden und mit den Knöllchen des Hauptsprosses einen zusammenhängenden Komplex bilden.

Sämtliche Sproßknöllchen sind aus mehr oder weniger großen, nicht mehr teilungsfähigen und aus kleineren embryonalen Zellen zusammengesetzt. Die ersteren sind meist reich mit Stärke erfüllt und weisen fragmentierte Kerne auf. Die ebenfalls nicht mehr teilungsfähigen, flachen Zentralzellen sind stets ohne Stärke. Nur aus embryonalen Zellen können adventive Gebilde hervorgehen. Verglichen mit einem normalen Knoten ist die Zahl der embryonalen Zellen an einem Stengelknöllchen eine größere.

Die Stärkekörner der Stengelknöllchen unterscheiden sich von denen der Wurzelknöllchen in keiner Weise, wir wollen sie deshalb bei der Untersuchung der Wurzelknöllchen besprechen.

<sup>1)</sup> K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 411.

## II. Wurzelknöllchen.

Wurzelknöllchen sind an *Ch. delicatula* seltener als Stengelknöllchen und meistens bedeutend kleiner. In der Natur habe ich selten größere Exemplare gefunden; an den im Laboratorium kultivierten Pflanzen jedoch waren die Knöllchen nicht nur reichlicher vorhanden, sondern erreichten auch eine bedeutende Größe. Die größten, die ich gesehen habe, hatten einen Durchmesser von 4 mm.

Die größeren Formen sind makroskopisch sehr oft von den Stengelknöllchen nicht zu unterscheiden; die mikroskopische Untersuchung von Längsschnitten dagegen gibt über ihre Entstehung leicht Aufschluß.

Die Wurzeln der Characeen sind bekanntlich lange farblose Schläuche mit Spitzenwachstum. Fast das ganze Zellumen wird durch den Zellsafttraum ausgefüllt, der, ähnlich wie in einer Internodialzelle des Sprosses, beim Wachstum der Urzelle durch Zusammenfließen der sich bildenden Vacuolen entsteht.

Das Protoplasma bildet einen dünnen Wandbeleg und eine größere Anhäufung an der Spitze. In der Plasmakappe des Scheitels befindet sich der Kern. Zwischen demselben und dem Scheitel des Schlauches befindet sich eine Ansammlung von kleinen, ihrer chemischen Natur nach unbekanntem Glanzkörpern, die nach neuesten Untersuchungen von Giesenhagen<sup>1)</sup> und Schröder<sup>2)</sup> als Statolithen fungieren sollen. Ob dieselben in einer Vacuole oder direkt in Plasma sich befinden, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden.

Im wandständigen Plasma findet in den inneren Schichten Rotation statt; die Plasmakappe des wachsenden Scheitels ist in Ruhe.

Auf einige Tatsachen mich stützend, bin ich zu der Annahme gekommen, daß auch in den Rhizoiden wie in den Internodialzellen des Sprosses eine äußerst zarte, unbewegliche, äußere Protoplasmaschicht vorkommt. Zufällig fand ich nämlich einige Rhizoiden, in welchen die innere Wandseite, in ganz ähnlicher Weise wie die Internodialzellen des Sprosses mit Chlorophyllkörnern, mit langgestreckten Stärkekörnern von eigentümlicher Form bedeckt war (Fig. 16); da dieselben ruhig blieben, während das Plasma lebhaft Strömung zeigte, so müssen sie sich in einer ruhenden Plasmaschicht befunden haben.

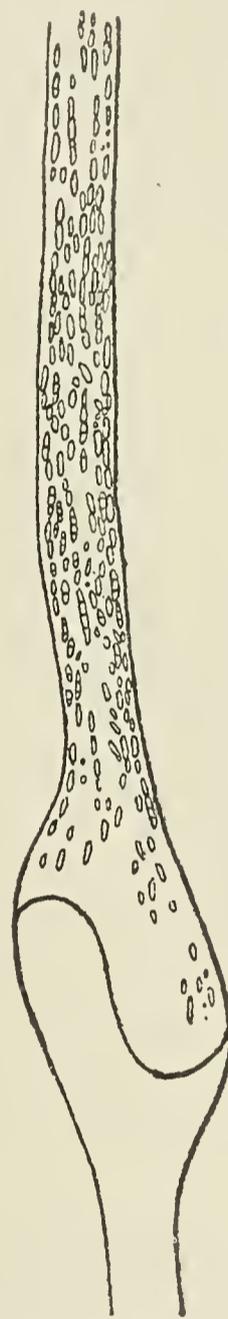


Fig. 16.

Wurzelschlauch, dessen innere Wand mit Stärkekörnern besetzt ist. Vergr.  $40/1$ .

<sup>1)</sup> Giesenhagen, K., Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara. (Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. XIX Jahrg. 1901. S. 277—285.)

<sup>2)</sup> Schröder, H., Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Beihefte zum botan. Zentralblatt. Bd. XVI. 1904. S. 269—288.)

Diese merkwürdige Erscheinung des Auftretens von Stärkekörnern in den langgestreckten Zellen der Rhizoiden habe ich nur an wenigen Exemplaren gefunden; ob es auch Reservestärke war, gleich der in den Wurzelknöllchen, konnte ich nicht entscheiden.

Nachdem das einzellige Rhizoid eine gewisse Länge erreicht hat, tritt in demselben eine Teilung ein, wodurch 2 ungleich große Zellen gebildet werden, erstens eine kleine, dicht mit Plasma erfüllte Zelle, die wieder die Fähigkeit besitzt zu einem Wurzelschlauch auszuwachsen und die wir dementsprechend als Scheitelzelle  $v$  auffassen können, und zweitens eine lange Restzelle  $g$ .

Die Teilungswand ist nicht senkrecht zur Längsachse der Wurzel gerichtet, sondern verläuft Sförmig, in ihrem mittleren Teil fast parallel zur Längsachse der Wurzel (Fig. 17 A). Durch fortwährendes

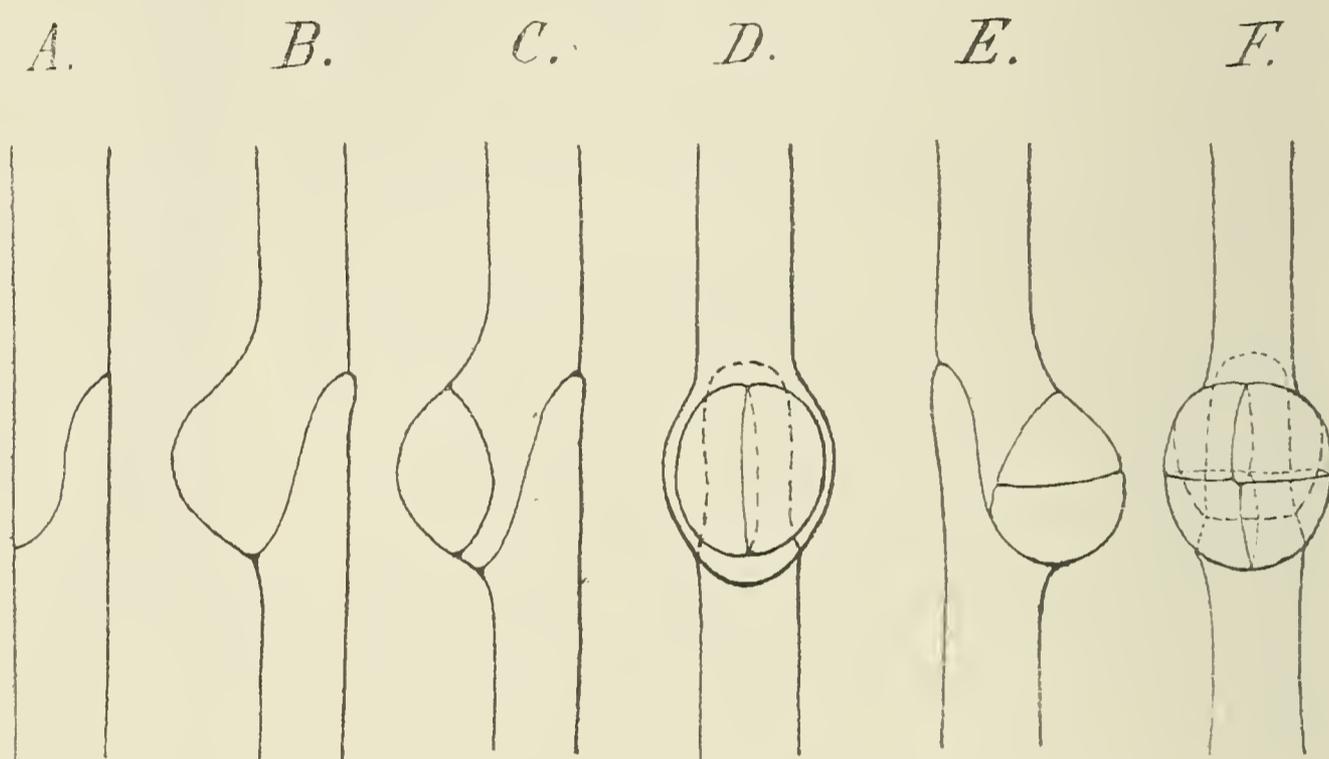


Fig. 17. Aufeinanderfolgende Stadien der Ausbildung des Wurzelknotens.  
Erklärung im Texte. Vergr.  $120/1$ .

Spitzenwachstum der Scheitelzelle und wiederholte Teilungen derselben entsteht ein langer mehrzelliger Schlauch, in welchem die Zellen durch die für die Wurzeln charakteristischen Sförmigen Wände getrennt sind. Zwei solche Zellen gleichen, wie sich A. Braun ausdrückt, zwei umgekehrt mit den Sohlen aneinander liegenden Füßen. Jede dieser Zellen besitzt an der der Scheitelzelle  $v$  zugekehrten SWand eine größere Ansammlung von Protoplasma. Bald nach der Teilung der Wurzel in  $v$  und  $g$  wölbt sich die Fußspitze der Zelle  $g$  nach außen (Fig. 17b); diese Hervorwölbung ist mit Plasma dicht erfüllt und wird von der Zelle  $g$  nach einer vorausgehenden mitotischen Kernteilung durch eine schräge perikline Wand abgetrennt (Fig. 17C). Diese perikline Wand setzt sich entweder nach unten an die Sförmige Querwand (Fig. 17E) oder erreicht dieselbe nicht, so daß eine kalottenförmige Zelle abgeschnitten wird (Fig. 17C). Der letztere Fall kommt bei *Chara delicatula* f. *bulbillifera* am häufigsten vor.

Die größere der beiden Zellen entwickelt sich nicht weiter, es tritt bald eine Fragmentation ihres Kernes ein; die kleine Zelle teilt sich dagegen weiter, wobei aus ihr ein sog. Verzweigungsknoten entsteht. Wir haben hier also einen analogen Vorgang wie bei einem Sprosse, da sich die Gliederzelle in einen Knoten und eine nicht weiter entwicklungsfähige Internodialzelle teilt

$$(g = k + i).$$

Die Zelle  $k$  teilt sich durch eine senkrechte Wand in zwei gleich große Hälften, ganz ähnlich wie in einem Sproßknoten ( $k = hl + hr$ ) Fig. 17 D. In jeder Hälfte tritt eine fast horizontale oder etwas schräg gerichtete Wand auf, die jede Halbierungszelle in fast gleich große Hälften zerlegt (Fig. 17 E und F).

Analog den Teilungen im Sproßknoten haben wir es hier nach der mir wohl begründet erscheinenden Annahme von Giesenhagen<sup>1)</sup> nicht mit einer sekundären Halbierung zu tun, sondern mit einem Segmentierungsvorgang, wobei nur zwei Segmente gebildet werden, die fast die Hälfte der Halbierungszellen einnehmen. Für *Ch. aspera* gibt Giesenhagen an, daß diese Segmente die 2 unteren Zellen seien; er zieht diesen Schluß daraus, daß beim Vorhandensein von nur 2 Wurzelknöllchen diese stets aus den unteren Zellen stammen, die als Segmentzellen entwicklungsfähiger als die Restzellen sind. Bei *Ch. delicatula* ist eine ähnliche Beweisführung nicht möglich, da die Knöllchen eine ganz andere Form als bei *Ch. aspera* besitzen, nämlich maulbeerartig oder nierenförmig wie bei *Ch. fragifera* sind, und es oft kaum festzustellen ist, ob alle der 4 Zellen des Verzweigungsknotens oder nur einige derselben sich an der Bildung des Knöllchens beteiligt haben. In einigen Fällen gelang es mir jedoch dies zu verfolgen. So sieht man in der Figur 8 Tafel II deutlich, daß das kleine Knöllchen aus oberen Zellen des Verzweigungsknotens sich entwickelt hat, während eine der zwei unteren zum Ausgangspunkt einer gewöhnlichen Seitenwurzel wurde.

Einen ganz ähnlichen Fall haben wir in der Fig. 18 C (man sieht an dem Längsschnitt durch das wenigzellige Knöllchen nur eine große, mit Stärke erfüllte, nicht mehr teilungsfähige Zelle). Dies alles spricht eigentlich nur dafür, daß keine von den 4 Zellen zur Knöllchenbildung besser befähigt ist als die andere. Fig. 7 Taf. II gibt uns eher Anhaltspunkte dafür, welche der 4 Zellen wir als Segmentzellen aufzufassen haben. Es sind hier offenbar die unteren Zellen, die zu Rhizoiden auszuwachsen beginnen, während von den Restzellen seitlich Segmente abgegliedert wurden, die ihrerseits zu Rhizoiden auswachsen. Dies Beispiel spricht also ganz besonders für die von Giesenhagen angenommene Analogie zwischen Sproßknoten und dem Verzweigungsknoten der Rhizoiden.

Die Knöllchen, die aus dem Verzweigungsknoten durch fortgesetzte Teilungen aller oder einiger der 4 Zellen ihren Ursprung nehmen, sind bei *Ch. delicatula f. bulbifera* von verschiedener Größe, von punktkleinen bis zu solchen, die, wie erwähnt, im Maximum 4 mm Durchmesser besitzen.

<sup>1)</sup> K. Giesenhagen, l. c. Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 396.

Makroskopisch betrachtet, erscheinen sie als kleinere oder größere weiße Kügelchen. Sie weisen keine lappige Zerteilung auf, wie es bei *Ch. baltica* der Fall ist; sie sind viel mehr kompakt und zeigen viele Ähnlichkeit mit den Knöllchen von *Ch. fragifera*, sowohl dem Habitus, als auch der Anordnung der Zellen nach. Eine genaue Kenntnis des inneren Baues dieser Knöllchen ist nicht leicht zu gewinnen.

An jungen oder älteren wenigzelligen Knöllchen ist die Anordnung noch verhältnismäßig leichter bestimmbar. In Figur 9 Tafel II sieht man deutlich die SWand, ferner die erste Halbierungswand. Aus jeder der 4 Zellen des Verzweigungsknotens hat sich ein kleiner Zellkomplex entwickelt. Die am reichsten differenzierte

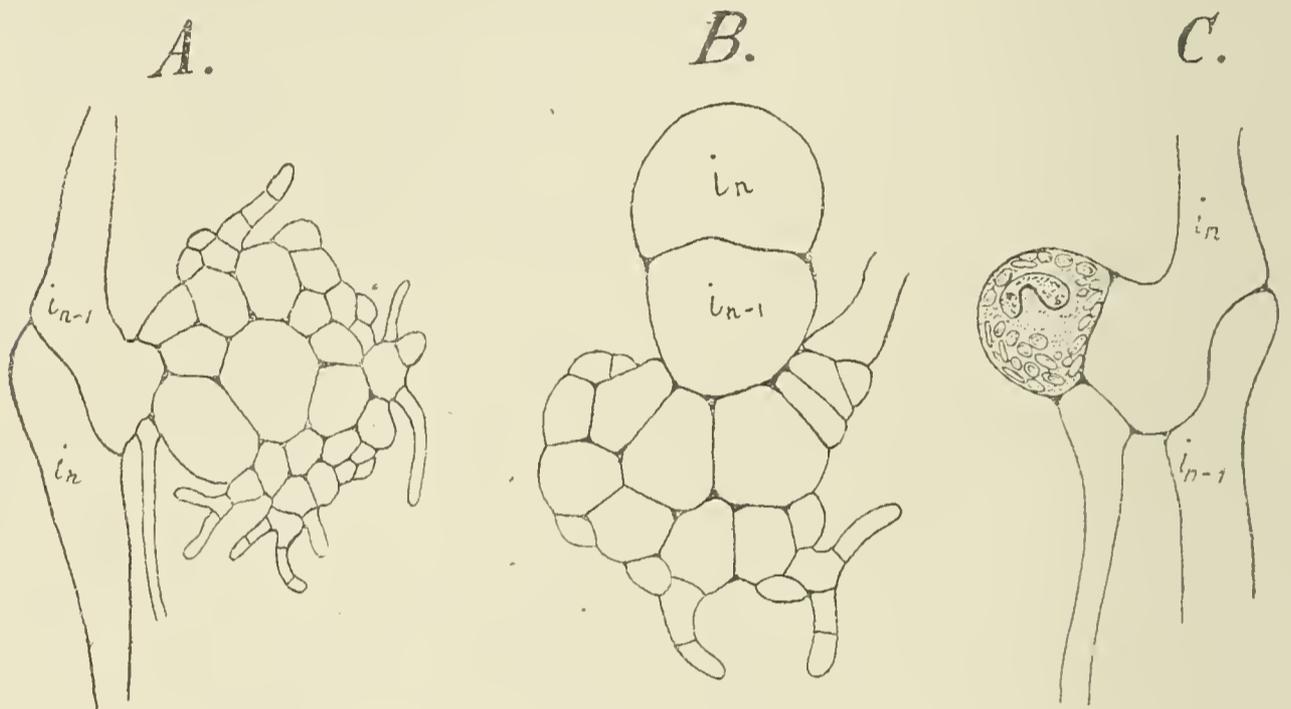


Fig. 18. A Längsschnitt, B Querschnitt durch Wurzelknöllchen.

$i_n$  und  $i_{n-1}$  zwei aufeinanderfolgende Wurzelzellen (Internodien) nach der Abgliederung der Urzelle des Verzweigungsknotens. Einige von den an der Peripherie gelagerten Vegetationspunkten haben schon Wurzeln und Zweigvorkeime (mit Querwänden versehene Schläuche, siehe S. 125) geliefert. A. Vergr.  $\frac{35}{1}$ , B Vergr.  $\frac{70}{1}$ . C. Längsschnitt durch ein wenigzelliges Knöllchen; es ist nur eine Restzelle auf dem Schnitt getroffen; aus einer der beiden unteren der 4 Zellen des Verzweigungsknotens hat sich eine Wurzel entwickelt. Vergr.  $\frac{62}{1}$ .

Zelle (links oben) bildete einige Vegetationspunkte, von welchen einer zum Wurzelfaden ausgewachsen ist, und einige größere mit Stärke erfüllte Zellen. Die linke untere Knotenzelle lieferte 3 Zellen: die linke obere ist die Scheitelzelle, die untere die Restzelle, von der seitlich noch ein Vegetationspunkt abgliedert wurde. Aus der rechten oberen Knotenzelle sind 4 Zellen hervorgegangen: eine Scheitelzelle, zwei seitlich von der Restzelle abgliederte Zellen, und die Restzelle selbst. Von der rechten unteren Knotenzelle wurde nur eine Zelle abgliedert.

Diese Abkömmlinge der 4 primären Zellen des Verzweigungsknotens bilden ein zusammenhängendes Knöllchen.

An älteren, großen Knöllchen ist die Anordnung der Zellen oft eine sehr komplizierte. Aber selbst an diesen kann man wie

an den wenigzelligen immer feststellen, daß die Bildung des Knöllchens durch die gewöhnlichen Teilungen im Wurzelknoten eingeleitet wird. In dem Querschnitt (Fig. 18 B) sieht man deutlich die erste Halbierungswand; jedes der Segmente hat einen Zellkomplex gebildet, welche zusammen ein einziges kompaktes Knöllchen darstellen. Ferner geht aus der Figur hervor, daß die Größe der Zellen gegen die Peripherie hin abnimmt, zu äußerst stets die kleinen embryonalen Zellen liegen. Das gleiche sehen wir auf dem Längsschnitt (Fig. 18 A) durch ein Wurzelknöllchen.

Zur Orientierung über die Entstehungsfolge der Zellen dient uns dieselbe Methode, die Giesenhagen für *Ch. fragifera* eingeführt hat. Hat man nämlich einen Vegetationspunkt auf einem Längsschnitt getroffen, so beobachtet man in der Richtung vom Vegetationspunkte bis zur Basis des Knöllchens in den Zellen die relative Größe der Stärkekörner. Die Stärkekörner derselben Zelle unterscheiden sich wenig von einander, diejenigen verschiedener Zellen in Betreff ihrer Größe oft sehr stark, denn je näher die Zellen dem Vegetationspunkte liegen, desto kleiner sind die Stärkekörner. Bei *Ch. delicatula* finden wir in Anordnung und Größe der Stärkekörner ähnliche Verhältnisse wie bei *Ch. fragifera*.

Der größte Teil eines Knöllchens besteht aus nicht mehr teilungsfähigen Zellen, die mit Stärke erfüllt sind. Infolge ihrer Größe überwölben sie oft die zahlreichen kleinen embryonalen Zellen.

Die Stärkezellen besitzen Vacuolen, die bei den größten Zellen einen inneren Saft Raum bilden können, der jedoch nie eine bedeutende Größe erreicht. Plasma und Stärkekörner zusammen übertreffen ihn stets an Volumen. Ferner besitzen diese Stärkezellen je nach dem Alter eine größere oder kleinere Zahl von fragmentierten Kernen, während die embryonalen Zellen über einen großen, kugeligen oder scheibenförmigen Kern verfügen.

Die Stärkekörner der Knöllchenzellen sind nach Giesenhagen vorwiegend stab- oder spindelförmig, oft 4—5mal so lang als breit, meist einfach, selten zwei- bis vielfach zusammengesetzt, stets deutlich geschichtet. In meinem Untersuchungsmaterial besaßen sie meist ovale oder rundliche, selten spindelförmige oder viereckige Gestalt; sie waren meist einfach, nicht selten auch doppelt zusammengesetzt; die Schichtung konnte deutlich bemerkt werden. Der Größe nach waren sie sehr verschieden, die größten waren 60  $\mu$  lang und 30  $\mu$  breit, die kleinsten besaßen 1  $\mu$  im Durchmesser.

Die Stärkekörner kommen außer in den Zellen der Stengelknoten, der Stengel- und Wurzelknöllchen auch etwa in Internodialzellen vor: erstens in der ersten nackten Fußzelle nacktfüßiger Zweige, zweitens in den schon erwähnten Zellen der Rhizoiden (Fig. 16). Jedoch scheint hier das Vorkommen der Stärkekörner nur eine Ausnahme zu sein. Ich konnte es nur in 2 Fällen nachweisen, in denen die Anordnung der Stärkekörner gleich derjenigen der Chlorophyllkörner in einer Sproßinternodialzelle war. Der Form nach unterscheiden sich die in nacktfüßigen Zweigen gefundenen Stärkekörner wesentlich von den in Rhizoiden vorkommenden. Im ersteren Falle waren fast alle einfach stabförmig oder seltener spindelförmig, die

Längsachse parallel der Längsachse der Zelle; im zweiten dagegen waren die verschiedensten Formen der Stärkekörner vorhanden, wie aus den Figuren 8—11 Tafel I ersichtlich ist. Charakteristisch sind die merkwürdigen Einschnürungen, die parallel zu einander und quer zur Längsachse des Kornes gerichtet sind; meist verlaufen sie rings um das Korn herum, manchmal aber, wie bei dem spindelförmigen Korn in Figur 9 Tafel I, ist die Einschnürung eine einseitige. Mitunter sah man, daß an der Spitze des Kornes 2 kleine Körner, wie durch Sprossung gebildet, sich emporrichteten. Eine Schichtung war bei diesen Körnern gar nicht zu sehen; dagegen zeigten alle die typische Jodreaktion; in Chloralhydrat quollen sie rasch auf, und erst während dieser Quellung war eine schwache Schichtung wahrnehmbar (Fig. 11 Taf. I). Vermutlich handelt es sich um ähnliche mehrfach zusammengesetzte Stärkekörner wie bei *Ch. stelligera* (Giesenhagen).<sup>1)</sup>

### III. Biologische Bedeutung der Knöllchen.

Die vegetative Fortpflanzung, auch als monogene oder ungeschlechtliche bezeichnet, deren vorwiegend quantitativer Charakter als bloße „Vermehrung“ besonders hervorzuheben ist, kommt mit wenigen Ausnahmen fast allen Pflanzen zu. Auch die Characeen besitzen neben der typischen geschlechtlichen auch eine ausgeprägt vegetative Fortpflanzung. Im einfachsten Falle werden keine besonderen Organe gebildet, der Sproßknoten mit seinen zahlreichen, in den Blattachsen befindlichen, embryonalen Zellen steht alsdann im Dienste der Vermehrung. Durch Absterben der Internodien werden die einzelnen Knoten frei, gelangen auf den Boden, und die Vegetationspunkte liefern neue junge Pflanzen. Unter Umständen braucht der Knoten von der Mutterpflanze nicht losgelöst zu werden; neue Sprosse werden auch an den intakten Sprossen erzeugt. Bei einigen Formen werden aber, ohne daß der Sproßknoten seine Fähigkeit zur Vermehrung verliert, besondere Organe, die speziell im Dienste der vegetativen Vermehrung stehen, gebildet.

Es sind das die Sproß- und Wurzelknöllchen. Es ist einleuchtend, daß solche besondere Vermehrungsorgane von großer biologischer Bedeutung für die Pflanze sind. Ein Knöllchen besitzt häufig mehr Vegetationspunkte als ein normaler Knoten, dementsprechend kann auch seine Leistungsfähigkeit größer sein. Gewöhnliche Sproßknoten bilden nur unter besonderen Bedingungen neue Sprosse; Sproß- und Wurzelknöllchen dagegen, die fast ausschließlich im Substrat gebildet werden, können jederzeit zur Bildung neuer Sprosse angeregt werden. Der oberirdische Stengelknoten ist ferner äußeren schädlichen Einflüssen viel mehr ausgesetzt als das in der Erde befindliche Knöllchen. Wenn wir uns erinnern, daß außer der Umwandlung von Sproßknoten in Sproßknöllchen auch die zahlreichen Rhizoiden eine große Zahl von Wurzelknöllchen er-

<sup>1)</sup> Giesenhagen, K. l. c. Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 431.

zeugen können, so werden wir erst recht die biologische Bedeutung der Knöllchen verstehen.

Nicht alle Characeen mit besonderen vegetativen Vermehrungsorganen besitzen sowohl die einen als die anderen Formen. Bei den einen, wie bei *Ch. aspera*, werden nur Wurzelknöllchen, bei *Ch. fragifera* und *Ch. delicatula* f. *bulbillifera* Wurzel- und Stengelknöllchen, bei *Ch. stelligera* nur die letzteren gebildet. Sogar bei solchen Arten, die beide Formen der Vermehrungsorgane besitzen, ist meistens die eine gegenüber der anderen in ihrer Keimungsfähigkeit herabgesetzt; so sind bei *Ch. fragifera* die Wurzelknöllchen, bei *Ch. delicatula* die Sproßknöllchen von größerer Bedeutung.

Betrachten wir jetzt die aus Sproßknoten, Sproßknöllchen und Wurzelknöllchen durch Keimung entstehenden Adventivgebilde: Wir können dreierlei Sproßarten unterscheiden, die im Dienste der vegetativen Vermehrung entstehen:

1. die schon in der Morphologie des Sproßknotens beschriebenen akzessorischen Sprosse, die aus dem Basalknoten des Achsel sprosses ihren Ursprung nehmen;

2. nacktfüßige Zweige;

3. Zweigvorkeime.

Die Bildung der akzessorischen Sprosse haben wir bereits untersucht; wir wollen jetzt die weitere Entwicklung, sowie auch die Bedingungen kennen lernen, unter welchen die akzessorischen Sprosse zur Ausbildung gelangen können.

An sämtlichen einjährigen Sprossen, die im Laboratorium sich ausgebildet hatten, waren makroskopisch nie akzessorische Sprosse zu sehen, da aber festgestellt werden kann, daß solche Gebilde auf einem gewissen Entwicklungsstadium an jedem Quirl vorhanden sind, so muß man zu der Annahme kommen, daß sie während einer Wachstumsperiode (Frühling, Sommer, Herbst) unter ganz normalen Bedingungen nicht zu stärkerer Ausbildung gelangen, als wie sie in Fig. 15B dargestellt sind. Daß sie aber unter besonderen Verhältnissen auch an einjährigen Sprossen auswachsen können, haben die nachfolgend beschriebenen Versuche ergeben. Als Material zu denselben benutzte ich die im Laboratorium überwinterten Sprosse, die im Frühling ein üppiges Wachstum zeigten. Drei Reihen von Versuchen wurden angestellt. In der ersten Versuchsserie A wurden nur angewurzelte Sprosse gebraucht. In der zweiten Serie B wurden isolierte Sproßknoten frei im Wasser liegend gehalten; die Knoten waren jung, vielleicht einen Monat alt. — Endlich in der dritten Serie C wurden die isolierten Knoten mit Erde bedeckt oder ein Teil des mit der Wurzel im Substrat gelassenen Sprosses wurde umgebogen und dann ebenfalls mit Erde bedeckt.

Beginn der Versuchsserie A 10./3. 1904.

1. An mehreren angewurzelten Sprossen wurde die Vegetationsspitze abgeschnitten, ebenso die Achselsprosse an den 1—3 der Vegetationsspitze folgenden Sproßknoten.

2. Die Vegetationsspitze wurde abgeschnitten, am nächstfolgenden (ersten) Knoten der sehr kleine Achselsproß freigelassen, dagegen am 2. und 3. Knoten abgeschnitten.

3. Die Vegetationsspitze wurde freigelassen, am 1. 2. und 3. Knoten wurde der Achsel sproß abgeschnitten.

Schon nach wenigen Tagen konnte man an einigen Knoten die sich entwickelnden akzessorischen Sprosse sehen; am 23./3. erreichten sie eine Länge von 2—5 mm; am 14./4. waren sie 6—12 mm lang und entwickelten sich weiter ganz normal wie gewöhnliche Sprosse.

Aus dieser Versuchsserie ergab sich folgendes:

a) an sämtlichen Knoten, wo der Achsel sproß fehlte, bildeten sich akzessorische Sprosse aus;

b) die Ausbildung sämtlicher akzessorischer Sprosse begann am ältesten Knoten, dessen Achsel sproß weggeschnitten worden war, und schritt gegen den Scheitel hin; die größten waren also am unteren Knoten, die kleinsten am oberen. An Knoten mit erhalten gebliebenem Achsel sproß erfolgte keine Entwicklung der akzessorischen Sprosse:

c) im Versuche 2 nahm, wie man es auch nach den Arbeiten Richters<sup>1)</sup> erwarten konnte, der sich rasch entwickelnde Achsel sproß des obersten Knotens die Stelle der fehlenden Vegetationsspitze ein; an seiner Basis bildeten sich die jüngsten akzessorischen Sprosse;

d) an jedem Knoten entwickelten sich stets 2 akzessorische Sprosse I. Ordnung; gewöhnlich waren sie gleich lang; es kam aber auch vor, daß der eine in seinem Wachstum gehemmt wurde, so daß in späteren Stadien die Sprosse ungleiche Länge hatten;

e) das unterste Internodium des akzessorischen Sprosses war stets normal berindet gleich dem Achsel sprosse;

f) an stark entwickelten akzessorischen Sprossen konnte man in einigen Fällen schon ziemlich gut entwickelte akzessorische Sprosse II. Ordnung sehen; sie nahmen ihren Ursprung aus dem Basalknoten des akzessorischen Sprosses I. Ordnung und waren ganz normal berindet. Jeder akzessorische Sproß I. Ordnung besaß nur einen einzigen akzessorischen Sproß II. Ordnung und stets an der dem Achsel sprosse abgewendeten Seite.

Nach dem, was wir über die Anatomie des akzessorischen Sprosses I. Ordnung kennen gelernt haben, ist es klar, warum der akzessorische Sproß II. Ordnung sich auf der dem Achsel sprosse abgewendeten Seite entwickelt hat.

Versuchsserie B. An sämtlichen Knoten wurden die Achsel sprosse weggeschnitten.

Es ergab sich dasselbe Resultat wie in der Versuchsserie A. Außer den akzessorischen Sprossen entwickelten sich zahlreiche Rhizoiden aus embryonalen Zellen der Basalknoten der Blätter.

Versuchsserie C. An sämtlichen Sproßknoten wurden die Achsel sprosse abpräpariert. Die Versuche ergaben folgendes: die akzessorischen Sprosse entwickelten sich rascher als in den Versuchen A und B; in einigen Fällen waren auch akzessorische Sprosse II. Ordnung zu sehen, und zwar wieder an der dem Achsel sprosse abgewendeten Seite. Merkwürdigerweise zeigten die untersten Inter-

<sup>1)</sup> Richter, J., Über Reaktion der Characeen auf äußere Einflüsse. (Flora. Bd. 78. Jahrg. 1894. S. 399—423.)

nodien der akzessorischen Sprosse den Typus der nacktfüßigen Zweige mit allen Übergängen zu fast normal berindeten Sprossen, eine vollständig normale Berindung wurde in keinem Falle gebildet.

Aus den Versuchen A, B und C lassen sich folgende Schlüsse ziehen: die akzessorischen Sprosse verhalten sich gegenüber dem Achselsprosse in ähnlicher Weise wie der letztere sich gegenüber dem Hauptsprosse verhält. Die Amputation des Achselsprosses bewirkt als auslösender Reiz das Weiterwachsen der schon vorhandenen akzessorischen Sprosse, welche nun die Funktion des Achselsprosses übernehmen. Das Fehlen der Vegetationsspitze spielt keine große Rolle, wenn an dem obersten Quirl der Achselsproß gut entwickelt ist. Daß beim 2. Versuch (in A) auch die an der Basis des frei gelassenen Achselsprosses befindlichen akzessorischen Sprosse sich entwickelt haben, kann man leicht verstehen, da der Ersatz des Sproßgipfels durch den kleinen Achselsproß des obersten Knotens erfolgen mußte, was ein starkes Wachstum des ganzen Achselsprosses mit seinem Basalknoten zur Folge hatte; das Wegschaffen der Vegetationsspitze wirkt auf den nur sehr langsam sich entwickelnden Achselsproß in ähnlicher Weise fördernd wie das Aufwachen zum neuen Wachstum im Frühling auf die überwinterten Sproßteile. — Auf die merkwürdige im Versuche C festgestellte Tatsache der Bildung nacktfüßiger Zweige an Stelle der akzessorischen Sprosse wollen wir später zurückkommen.

Die bisher geschilderten Versuche wurden mit jungen, einjährigen Sprossen angestellt. An den Knoten überwinterner Pflänzchen (vorwiegend an den unteren, mit Reservestoffen reichlich erfüllten Knoten) entwickelten sich stets außer dem Achselsprosse auch normal berindete akzessorische Sprosse. An unterirdischen, überwinterten Sproßknoten (unter unterirdischen Sproßknoten verstehen wir solche, die beim Einpflanzen der Sprosse in der Kultur mit Erde bedeckt wurden, also künstlich unter die Erde gelangt sind; es sind dieselben natürlich den Sproßknöllchen nicht gleichwertig), die meist sehr stark angeschwollen waren, entwickelten sich die akzessorischen Sprosse reichlicher als an den oberirdischen; in einem Falle fand ich außer dem normal berindeten Haupt- und Achselsprosse noch 6 weitere normal berindete akzessorische Sprosse.

Das Auftreten normal berindeter akzessorischer Sprosse war an den überwinterten unterirdischen Sproßknoten mindestens so häufig, als das der anormal berindeten. Die normal berindeten akzessorischen Sprosse sind nur an den Sproßknoten, nie aber an den Sproßknöllchen zu finden. An Sproßknöllchen fehlen also typische akzessorische Sprosse stets; diese Abweichung erklärt sich, wenn wir uns des Versuches C erinnern, wo an dem mit Erde bedeckten Knoten die akzessorischen Sprosse zu mehr oder weniger typischen nacktfüßigen Zweigen wurden. An einem intakten typischen Sproßknöllchen ist es oft sehr schwer, über die Anordnung und den morphologischen Wert der Zellen klar zu werden; so kann man auch nicht beurteilen, ob die bei der Keimung sich entwickelnden nacktfüßigen Zweige eigentlich akzessorische Sprosse mit nacktem erstem Internodium sind oder nicht.

Während die typischen akzessorischen Sprosse nur an den Sproßknoten vorkommen, findet man die nacktfüßigen Zweige sowohl an den Sproßknoten als auch an den Sproßknöllchen.

An überwinterten unterirdischen Sproßknoten und Sproßknöllchen entwickeln sich die nacktfüßigen Zweige oft in großer Menge, ohne irgend einen künstlichen Reiz so, daß ein ganzes Büschel von Zweigen sich aus der Erde emporhebt; an unterirdischen Stengelknoten kommen sie oft neben normalen akzessorischen Sprossen vor. An den untersten oberirdischen überwinterten Sproßknoten können sie sich bisweilen ohne irgend welchen künstlichen Reiz entwickeln, kommen aber viel spärlicher als an den unterirdischen Sproßknoten vor. An den jungen einjährigen Knoten habe ich sie nie gesehen. Das Bedecken von jungen Sprossen mit Erde wirkt als Reiz und verursacht die Bildung von nacktfüßigen Zweigen an den Knoten, wie durch zahlreiche Versuche festgestellt werden konnte. Zur Bildung der nacktfüßigen Zweige sind nicht nur die embryonalen Zellen des Basalknotens des Achselsprosses befähigt, sondern auch solche im Basalknoten der Blätter, nämlich die Abkömmlinge der Zelle  $u_1'$ . Bisweilen können die nacktfüßigen Zweige auch aus anderen Zellen des Sproßknotens ihren Ursprung nehmen. In einem Falle z. B. entwickelte sich an der Stelle des Achselsprosses ein mächtiger normaler nacktfüßiger Zweig. In dem auf der Tafel II Figur 3 vorgeführten Falle bildete sich der Achselsproß zuerst ganz normal aus. Das unterste Internodium ist normal berindet, ebenso die Blätter des ersten Knotens; das 2. Internodium dagegen ist vollständig nackt, aus seiner Basis und an dem zweiten Knoten sind die Berindungsrippen zu freien Schläuchen (Blättern) ausgewachsen; aus der Urzelle des Achselsprosses hat sich ein ganz normaler nacktfüßiger Zweig entwickelt nach Art der von Pringsheim<sup>1)</sup> beschriebenen.

Aus diesen, sowie auch aus den im Versuche C angegebenen Tatsachen geht hervor, daß zwischen den normalen Sprossen und den nacktfüßigen Zweigen sich keine scharfe Grenze ziehen läßt, morphologisch unterscheiden sie sich nicht von einander. Wahrscheinlich sind die nacktfüßigen Zweige nur als Bildungsabweichungen der berindeten Sprosse aufzufassen, an welchen die Berindung eines oder mehrerer Sproßinternodien (vielleicht infolge starker Streckung oder durch das Wachstum im Substrate, Lichtmangel usw.) unterbleibt.

Daß Richter<sup>2)</sup> die akzessorischen Sprosse nicht erwähnt, ist wohl darauf zurückzuführen, daß an isolierten Wirteln oder an ganzen Sprossen, die mit Erde bedeckt werden, die akzessorischen Sprosse sich meistens als nacktfüßige Zweige ausbilden. Die Zahl 2—4 an einem Knoten, die er für die nacktfüßigen Zweige angibt, stimmt mit der Zahl der gewöhnlichen akzessorischen Sprosse am Sproßknoten überein.

Die Zweigvorkeime entstehen viel seltener als die nacktfüßigen Zweige, sowohl an überwinterten ober- als unterirdischen Stengel-

<sup>1)</sup> Pringsheim, N. Gesammelte Abhandl. Bd. II. 1895. S. 253—286

<sup>2)</sup> Richter, J. l. c.

knoten und Stengelknöllchen. Sie bilden sich entweder autonom, als auch infolge besonderer Reize (vgl. Richter<sup>2</sup>). Im Vergleich mit den nacktfüßigen Zweigen treten sie der Zahl nach, wie Giesenhagen bemerkt hatte und ich bestätigen kann, sehr stark zurück.

An den Wurzelknöllchen konnte ich nie Sproßbildung nachweisen. Analog den Wurzelknöllchen anderer Arten sollten sie ebenfalls Zweigvorkeime liefern. Zahlreiche Versuche haben aber negative Resultate erbracht. Einige Tatsachen lassen mich jedoch vermuten, daß unter

besonderen Umständen Zweigvorkeime gebildet werden können. Beim Ausziehen von im Laboratorium kultivierten Sprossen fand ich einige Male auch eine Anzahl von besonderen Sproß- und Wurzelknöllchen; sie waren ganz weiß, sehr groß, nicht selten erreichten sie die Größe von 4 und mehr mm im Durchmesser. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Wurzelknöllchen deshalb so groß schienen, weil sie von einem Geflecht von Rhizoiden und ähnlichen Gebilden umhüllt waren. Zuerst glaubte ich, daß die letzteren auch

Rhizoiden seien, da sie der Form nach den Rhizoiden sehr ähnlich waren. Das Vorhandensein von typischen Quer- und nicht SWänden ergab jedoch zweifellos, daß es keine Rhizoiden waren. Sie sind vielmehr mit jungen Vorkeimen zu vergleichen. Da es mir aber nicht gelungen ist, diese Gebilde zur weiteren Entwicklung zu veranlassen, so muß ich die Frage nach ihrer Bedeutung offen lassen.

Jene vorkeimartigen Gebilde entstehen nicht nur an mehrzelligen, großen Knöllchen, sondern auch an ganz kleinen (Fig. 19 A und B). Fig. 12 Taf. II stellt den „Zweigvorkeim“ des in der Figur 17 B dargestellten Knöllchens bei stärkerer Vergrößerung dar; man sieht ganz deutlich die typischen Querwände.

Ähnliche Gebilde kommen, wie an dem in Fig. 7 Taf. I dargestellten Querschnitt zu ersehen ist, auch an der Peripherie der Stengelknöllchen vor.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Professor Dr. A. Ernst, in dessen Laboratorium diese Arbeit ausgeführt worden ist, für seine vortrefflichen Ratschläge meinen besten Dank auszusprechen.

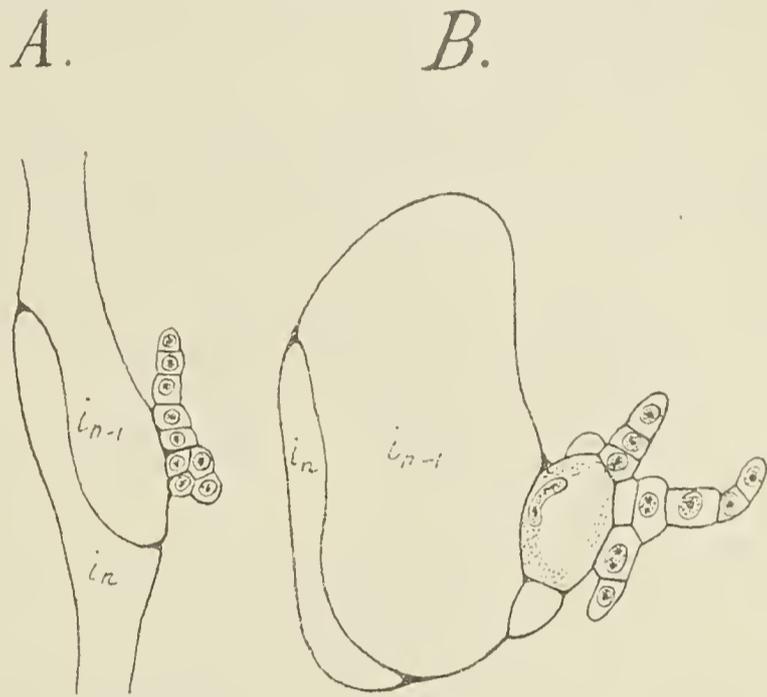


Fig. 19. A Längsschnitt, B Querschnitt durch ein kleines Wurzelknöllchen.

In B sind zwei „Zweigvorkeime“ entstanden, in A ein einziger, der aus einer der 2 oberen primären Zellen des Wurzelknotens sich direkt entwickelt hatte.  $i_n$  und  $i_{n-1}$  die aufeinanderfolgenden Wurzelzellen (Internodien) nach der Abgliederung der Urzelle des Verzweigungsknotens. Vergr.  $\frac{70}{1}$ .

## Literaturverzeichnis.

- Agardh, C. A., Systema algarum. 1824. S. 130.
- Askenasy, E., Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in wachsenden Teilen zu bestimmen. (Verhand. d. naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. II. 1880. S. 70—146.)
- Braun, A., Übersicht der schweizerischen Characeen. (Neue Denkschriften der schweizer. Gesellschaft für Naturwissenschaften. X. 1849. S. 21.)
- , Characeen. (Cohns Kryptogamenflora von Schlesien. Bd. I. S. 353—411.)
- , Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. (Monatsberichte d. k. Akad. d. Wissenschaften in Berlin. 1852. S. 220—268; 1853. S. 45—76.)
- Dębski, Br., Beobachtungen über Kernteilung bei Chara fragilis Desv. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXX. 1897.)
- Ernst, A., Die Stipularblätter von Nitella hyalina [DC.] Ag. (Vierteljahrschrift d. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. Jahrg. XLIX. 1904. Heft 1.)
- Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen. I. Die Wurzelknöllchen der Characeen. (Flora. Bd. 82. Jahrg. 1896. S. 381—433.) II. Der Bau der Sproßknoten bei den Characeen. (Flora. Bd. 83. 1897. S. 160—202 und Bd. 85. 1898. S. 19—64.)
- , Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara. (Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. XIX. Jahrg. 1901. S. 277—285.)
- Itzigsohn, H., Charologisches. (Botan. Zeit. 1850. S. 337—340.)
- Migula, W., Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. (Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. V. 1897. S. 7.)
- Pringsheim, N., Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. Jahrg. 1895. S. 243—286.
- Richter, J., Über Reaktion der Characeen auf äußere Einflüsse. (Flora. Bd. 78. Jahrg. 1894. S. 399—423.)
- Schröder, H., Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Beihefte zum botan. Zentralblatt. Bd. XVI. 1904. S. 269—288.)

## Figurenerklärungen zu Tafel I.

Fig. 1. Habitusbild von *Chara delicatula* f. *bulbillifera* A. Bräun. Vergr.: 1:1.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine Sproßvegetationsspitze von *Chara delic.* f. *bulbill.* mit den 4 jüngsten Knoten. *v* Scheitelzelle des Sprosses, *i* Internodialzellen.

Erster Sproßknoten: *c* zentrale Restzelle. *u* peripherisches Segment.

Zweiter Sproßknoten: *c, c* zentrale Restzellen. *u* peripherisches Segment; *v'* Scheitelzelle des Blattes, *g'* erste Gliederzelle des Blattes.

Dritter Sproßknoten: *c, c* zentrale Restzellen. *v'* Blattscheitelzelle. *g'* Blattgliederzelle, die sich in *k'* Blattknoten- und *i'* Blattinternodium teilt. Der Basalknoten des rechten Blattes hat sich schon mehrfach geteilt: *u'*, die Urzelle des oberen Berindungsflappens, *u'₁* — des unteren. *c'* zentrale Restzelle des Basalknotens. *v''* — die Urzelle des Achselsprosses. *i'*, die erste Internodialzelle des Blattes I.

Vierter Sproßknoten: *c* zentrale Restzelle. *v', v'* Blattscheitelzellen. *g'* Blattgliederzelle. Die Blätter sind bereits in Knoten und noch nicht gestreckte Internodien *i'* gegliedert. Die Blattknoten sind segmentiert (Segm. *u'*); die Segmente *u'* haben sich in *v''*, Scheitelzelle des Blättchens 2. Ordn., u. *g''* Gliederzelle desselben geteilt; die Gliederzellen *g''* haben sich in *k''* u. *i''* geteilt; die Basalknoten *k''* der Blättchen 2. Ordn. bilden schon durch Segmentierung die Urzellen *u''* der Blattberindung.

Die Sproßberindung zeigt eine Gliederung in Internodien *i''* und Knoten, welche schon segmentiert sind: *u''* das vordere Segment, *c''* die Restzelle.

Stipularblätter: *v''* Scheitelzelle des oberen, *u''* des unteren Stipularblattes, *c''* die Restzelle.

Achselsproß: *v''* die Scheitelzelle, die erste Gliederzelle hat sich schon in Knoten und Internodium *i''* geteilt. An dem Basalknoten des Achsel-

sprosses ist schon eine Teilung zu sehen:  $u''$ , eine der 4 peripheren Zellen des Basalknotens,  $c''r$  die rechte Zentralzelle.  $i'$ , das erste Internodium des Blattes I. Vergr.: 180 : 1.

Fig. 3, 4, 5 u. 6. Verschiedene Ausbildungsformen der Stipularblätter bei *Chara delicatula f. verrucosa*.

Fig. 3. Das rechte Stipularblatt des mittleren Blattes besitzt einen Blattknoten, das linke Anlagen zur Berindung. Vergr.: 260 : 1.

Fig. 4. 3 Stipularblätter besitzen deutlich ausgebildete Blattknoten. Bei einem Stipularblatt hat sich das erste Internodium des Stipularblattes gestreckt.

Bei einem Blattknoten des Stipularblattes sieht man deutlich die Gliederung in 4 periphere Segmente und eine zentrale Zelle. Vergr.: 40 : 1.

Fig. 5. Ein Stipularblatt ist berindet, ein anderes in Internodium, Blattknoten und eine Endzelle gegliedert. Vergr.: 40 : 1.

Fig. 6. An dem mittleren Blatte hat sich die rechte Urstipularzelle normal, die linke dagegen zu einem Berindungslappen entwickelt; das rechte obere Stipularblatt des linken primären Blattes zeigt eine gabelige Verzweigung. Vergr.: 25 : 1.

Fig. 7. Querschnitt eines Sproßknöllchens. An der Peripherie sieht man zahlreiche, quergeteilte Schläuche, vermutlich Zweigvorkeime. Vergr.: 40 : 1.

Fig. 8, 9, 10 u. 11. Stärkekörner aus den Rhizoiden von *Ch. delicat. f. bulb.*  
In 11 desgl. nach Behandlung mit Chloralhydrat. Vergr. 8, 9 u. 11: 1300 : 1.  
Vergr. 10: 260 : 1.

Fig. 12. Ein unterirdischer Sproßknoten von *Ch. delicatula f. bulbifera* mit einem nacktfüßigen Zweige und einem Zweigvorkeime. Vergr.: 20 : 1.

## Figurenerklärungen zu Tafel II.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein kleines Stengelknöllchen.  $v'$  Scheitelzelle des Blattes, darunter der Basalknoten;  $i'$  das erste Blattinternodium.  $i, i$  die Sproßinternodien, das obere noch berindet; zwischen den Sproßinternodien liegen die zentralen Restzellen des Sproßknotens. Vergr.: 36 : 1.

Fig. 2. Keimendes Sproßknöllchen. 4 nacktfüßige Zweige auf verschiedenen Stadien der Entwicklung, ein Vorkeim  $z$  und zahlreiche Rhizoiden. Vergr.: 7 : 1.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein Sproßknöllchen. Alle Zellen mit Ausnahme der beiden Sproßinternodien  $i$ , der zentralen Restzellen des Sproßknotens und der embryonalen Zellen sind mit Stärke gefüllt. Vergr.: 36 : 1.

Fig. 4. Sproßknöllchen mit gut ausgebildetem Stipularkranz; die großen Zellen  $v'$  sind die Blattscheitelzellen, die kleinen größtenteils Abkömmlinge der Basalknoten-zellen. Vergr.: 30 : 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Sproßknöllchen.  $i$  Sproßinternodien,  $i'$  die untersten Blattinternodien. Vergr.: 50 : 1.

Fig. 6 u. 7. Rhizoiden mit jungen Verzweigungsknoten. Die Zellen derselben wachsen zu Rhizoiden aus. Vergr.: 150 : 1.

Fig. 8. Ein kleines Wurzelknöllchen, das sich aus den oberen Zellen des Verzweigungsknotens entwickelt hat. Eine der beiden unteren Zellen des Verzweigungsknotens wächst zu einem Rhizoid aus. Vergr.: 150 : 1.

Fig. 9 u. 10. Kleine Wurzelknöllchen. Vergr. 9: 130 : 1, Vergr. 10: 62 : 1.

Fig. 11. Ein keimendes Wurzelknöllchen. An einigen Stellen sieht man neben den typischen Rhizoiden die mit Querwänden versehenen Schläuche (vermutlich Zweigvorkeime). Vergr.: 25 : 1.

Fig. 12. Zweigvorkeime eines kleinen Wurzelknöllchens. Vergr.: 230 : 1.

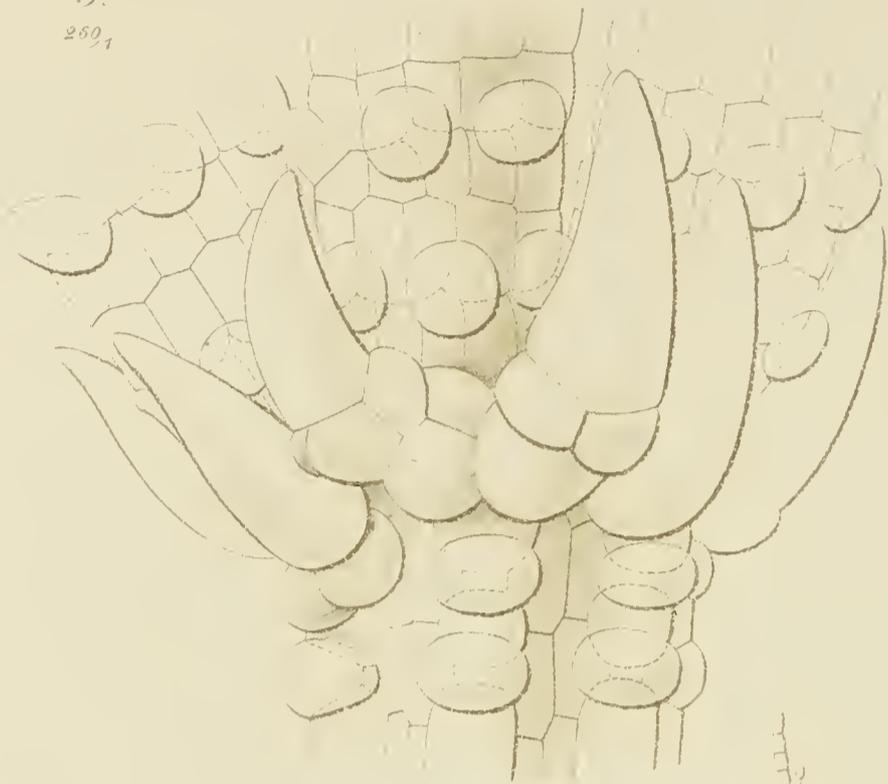
Fig. 13. Ein abnorm sich entwickelnder Achselsproß. Das erste, dritte und die weiteren Internodien sind normal berindet, das zweite dagegen ist nackt;  $b$  die frei wachsenden Berindungsschläuche; der unterste Achselsproß  $a$  des abnormen Sprosses ist typisch nacktfüßig;  $z$  Zweigvorkeim. Vergrößerung: 25 : 1.





Beilage zum Botanischen Centralblatt Bd. XX, Abl. I.

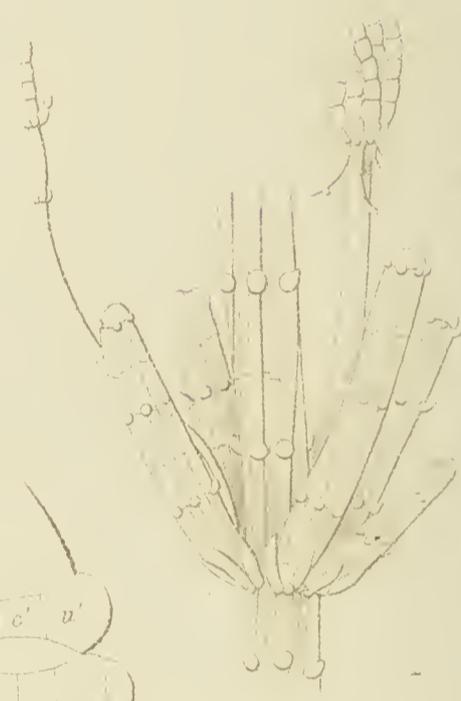
5.  
2607



2.  
1807

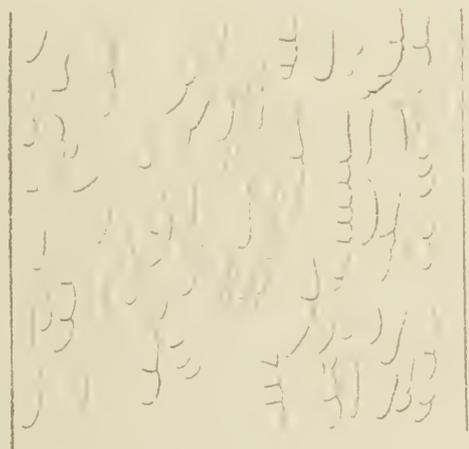
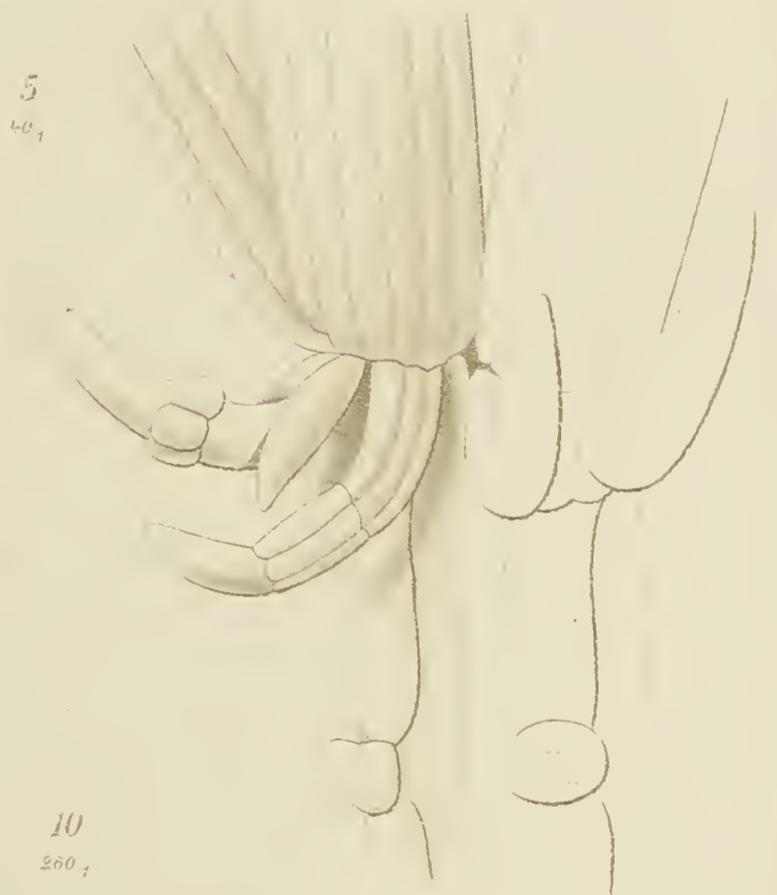
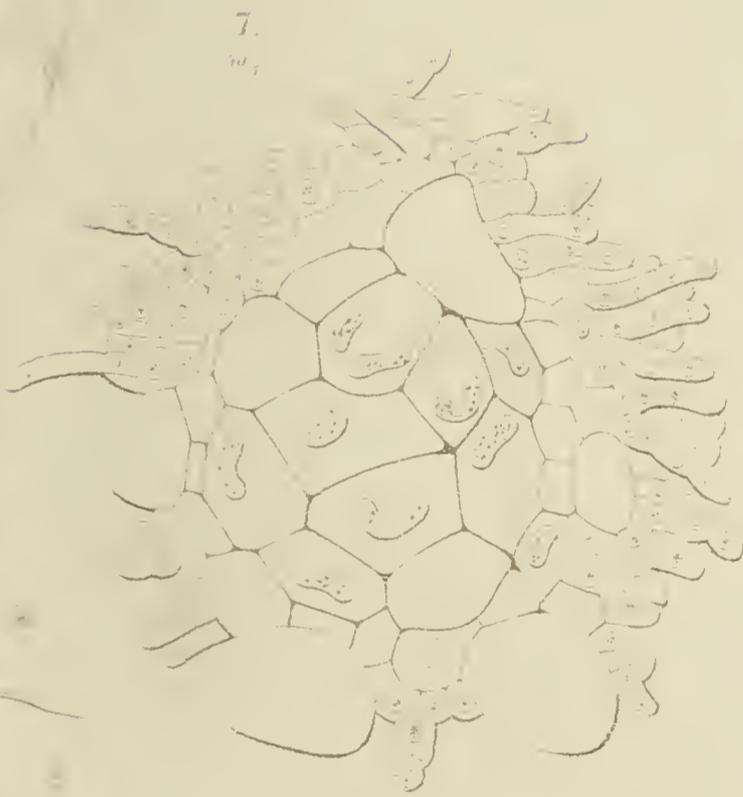
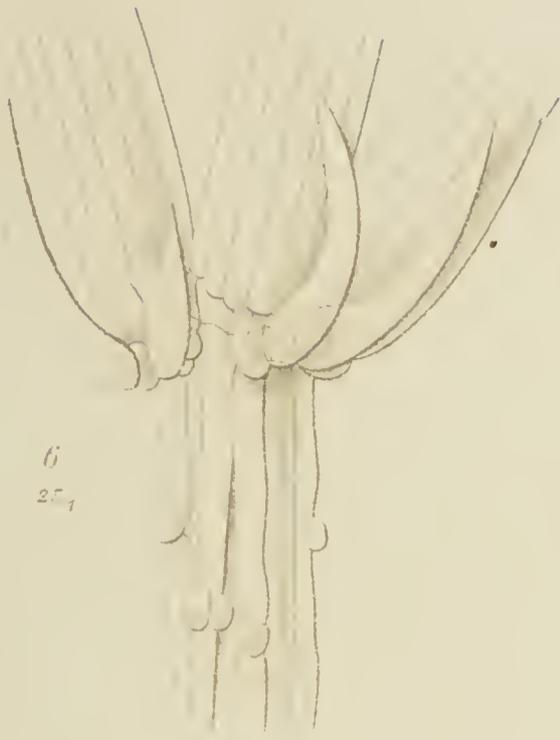


12.  
207



8.  
13007









Beihefte zum Botanischen Centralblatt Bd. XV. Abt. I.





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [BH\\_20\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Kuczewski Otto

Artikel/Article: [Morphologische und biologische Untersuchungen an Chara delicatula f. bulbifera A. Braun. 25-76](#)