

Experimente an Sporophyten von *Funaria hygrometrica*.

Von Helene Herzfelder.

Mit 5 Abbildungen im Text.

II.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Teil: Zur Formveränderung des <i>Funariasporophyten</i> auf künstlichem Wege	476
1. Haube als Hemmungsfaktor für die Setenschwellung. 2. Abklingen der Setenschwellung bei Neueintritt der Hemmung. 3. Abhängigkeit der radiären Kapselausbildung von dem mechanischen Eingriff nur eine mittelbare.	
II. Teil: Geotropisches Verhalten normaler und experimentell veränderter Sporophyte	480
1. Positiver Geotropismus der normalen Kapseln. 2. Unterschiede in der geotropischen Reizbarkeit normaler und anormaler Seten bei Horizontal-lage. 3. Unterbleiben einer geotropischen Umstimmung bei den anormalen Seten.	
III. Teil: Unterschiede zwischen normalen und anormalen Sporophyten bei isolierter Kultur	484
1. im Regenerationsvermögen. 2. in der Entwicklungsfähigkeit.	
Zusammenfassung	489

Die vorliegenden Untersuchungen schließen eng an Experimente aus dem Jahre 1920, die 1921 veröffentlicht wurden¹⁾, an. Daher möchte ich jene einleitend streifen und glaube dies am kürzesten und anschaulichsten an Hand von Fig. 1 tun zu können. 1a stellt im Gegensatz zu den normalen Pflanzen von 1b einen durch frühzeitiges Entfernen der Haube veränderten *Funariasporophyten* dar. Es ist ohne weiteres ersichtlich, worin die Veränderung besteht: Die experimentell gewonnene Pflanze hat eine verdickte Seta und eine aufrechte und radiäre Kapsel. Auf den ersten Blick scheint sie einer ganz anderen Art anzugehören.

Die Fragen nach den „inneren“ Gründen für diese auf künstlichem Wege erzielbare Abweichung von der Norm, Fragen, die zum Teil in jener I. Mitteilung aufgeworfen wurden, mögen hier zunächst diskutiert werden, soweit diesbezügliche Experimente vorliegen.

Es war da zu entscheiden, ob der mechanische und ein möglicherweise davon ausgehender chemischer Reiz beim Hochstreifen resp. Losreißen der Haube für den Erfolg des Experiments verantwortlich zu

1) Flora, Bd. 114, Heft 3/4, S. 385.

machen war, oder ob, wie l. c. (S. 389) auch angenommen wurde, die Haube als solche einen Einfluß auf die Gestaltung ausübe.

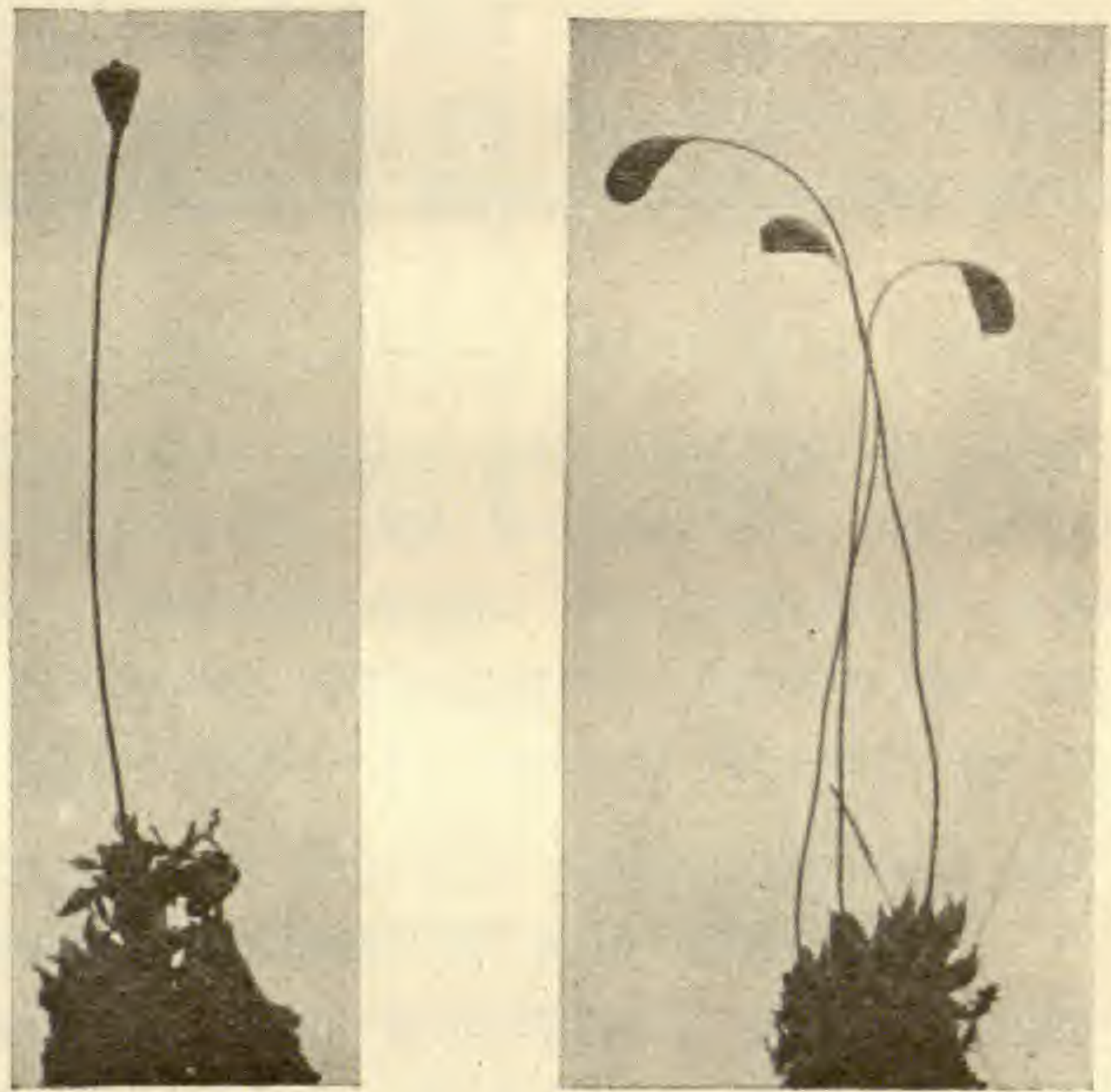
Es handelte sich zunächst also darum, den mechanischen Reiz des Experiments von dem Moment des Nichtvorhandenseins der Haube zu trennen.

Das ergab praktisch große Schwierigkeiten. Es hatte sich schon in den bereits veröffentlichten Experimenten erwiesen, daß ein Schlitzen des bauchigen Haubenteils, was leicht ohne Berühren und Verletzen der Setaspitzen möglich ist, keinerlei Veränderung an den Pflanzen hervorruft. So zeigten sich mir zwei Möglichkeiten, um jene Forderung zu erfüllen. Die eine bestand darin, die Haube, und zwar den engen Halsteil, bis zur allerobersten Spitze von untenher zu entfernen, ohne auf die Setenspitze einen mechanischen Reiz auszuüben. Da sich dieser Weg aber praktisch nicht einwandfrei lösen ließ, sei zuerst der andere erörtert. Dieser war auf folgende Überlegung gegründet:

War das Vorhandensein der Haube für den Erfolg gleichgültig, so mußte das gleiche Resultat wie beim Enthauben auch dann erreicht werden, wenn die Hauben abgezogen und unmittelbar danach wieder auf die Seten geschoben wurden.

Dies wurde nun in reichlichem Maße versucht und ergab sehr verschiedene Resultate, was anfänglich auf den Reifezustand der Pflanzen bezogen wurde. Bei späteren eingehenderen

Versuchen aber zeigte es sich, daß die Resultate viel mehr in der Hand des Experimentators lagen. Wurde nämlich die Haube vollkommen oder nahezu vollständig zurückgeschoben, so daß zwischen Seta- und Haubenspitze kein oder nur ein kleiner Zwischenraum blieb, so zeigten die behandelten Pflanzen keinerlei Schwellungsreaktion. Kam hingegen die Setaspitze in den Haubenbauch oder höchstens 1 mm (ca.) darüber zu liegen, so erfolgte eine Schwellung, die zunächst vollkommen der bei Entfernen der Haube entstehenden glich.



a

b

Fig. 1. a) Anormaler Funariasporophyt durch Entfernen der Haube erzeugt.
b) Normaler Funariasporophyt.

Bei einem Teil der Pflanzen fand auch die weitere Entwicklung entsprechend statt, d. h. die Schwellung reichte bis an die Kapsel, diese wuchs aufrecht und mehr oder minder radiär (s. Fig. 2a). Es war dies der Fall bei den Pflanzen, deren Kapseldifferenzierung etwa 3 Wochen nach Versuchsbeginn sichtbar wurde. — Weitans die Mehrzahl der Sporogone aber — es wurden ja meist nur jüngere Pflanzen verwandt — zeigten nach einigen Tagen eine spindelförmige Gestalt, wie sie Fig. 2b wiedergibt und entwickelten sich schließlich zu Pflanzen vom Typ der Fig. 2c. Ich habe eine sehr große Zahl solcher Pflanzen

sich entwickeln und reifen sehen, so daß ich das Abklingen jener Schwellung, wie es auf der Zeichnung zu sehen ist, unbedingt als Regel ansprechen muß.

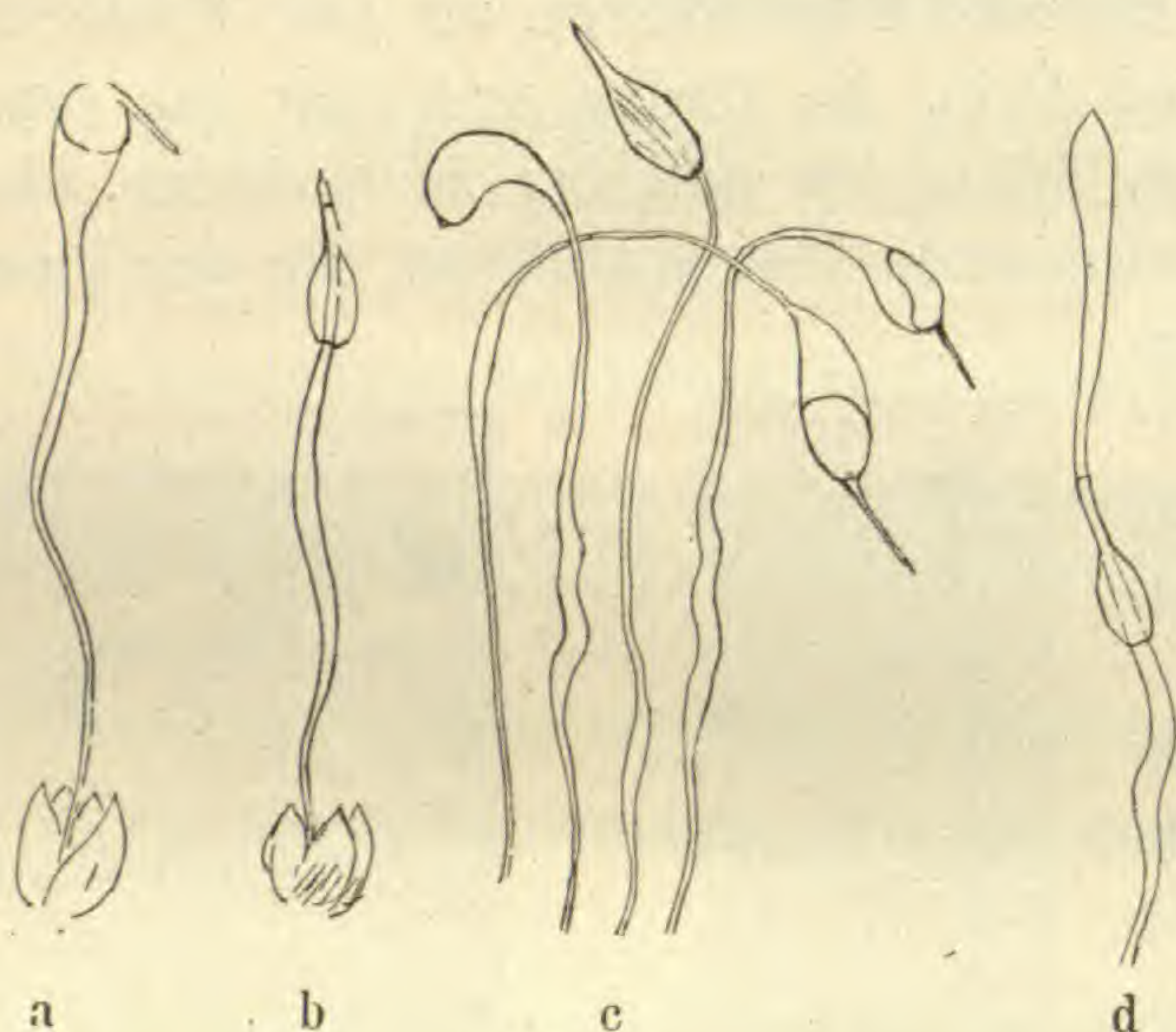


Fig. 2.

Es zeigte sich ferner, daß das Hochschieben der Hauben bis in die entsprechenden Endlagen vollkommen die gleichen Resultate lieferte. Das beim Abziehen der Hauben und Wiederbedecken unvermeidliche wiederholte Berühren

der Sporogonspitze übt also keinen besonderen Reiz dabei aus¹⁾.

Es wirkt also in den oben beschriebenen Experimenten — Abziehen resp. Hochziehen und völliges Zurückschieben der Hauben — der enge Haubenhals gleichsam als Zwangsjacke über der Meristemzone unterhalb der Sporogonspitze und verhindert die Setenschwellung.

Bei den durch Fig. 2c repräsentierten Pflanzen, bei denen das Stielmeristem nur einige Zeit hindurch Ausdehnungsmöglichkeit besaß, erstreckt sich die Schwellung auch nur auf einen Teil der Seta, um allmählich völlig zu verklingen.

Wenn man sich nun vergegenwärtigt, daß die Erscheinung des Abklingens bei den völlig von der Haube befreiten Pflanzen niemals auftritt, gleichviel in welchem Entwicklungsstadium das Experiment aus-

1) Ich möchte hier kurz einfügen, daß Versuche, die normal behaubte Setenspitze einschließlich der Meristemzone durch Reiben u. dgl. mechanisch oder durch Äthereinwirkung chemisch zu reizen, erfolglos geblieben waren.

geführt wird, kann man zur Klärung dieser Erscheinung wohl nicht Ausklingen einer Reizwirkung, sondern nur Neueintritt einer Hemmung annehmen.

Sehr überzeugend ist hierfür z. B. ein Fall wie der in Fig. 2d abgebildete. Es handelt sich um eine Pflanze, bei der die Haube 2—3 mm hochgeschoben und dann der obersten Spitze beraubt worden war. Es ist zu sehen, daß die Schwellung unterhalb wie oberhalb der Haubenröhre eingetreten und nur durch dieselbe ein kurzes Stück weit eingedämmt ist.

Die oben aufgeworfene Frage nach dem Einfluß der Haube auf die Gestaltung ist also durch diese Versuche dahin beantwortet, daß die Haube allerdings die Verdickung der Seta unmöglich macht. Daraus ergibt sich aber nun sofort eine zum Verständnis der „Anormalität“ sehr wesentliche Frage: Ist überhaupt ein besonderer Reiz erforderlich, um die Setenschwellung hervorzurufen, oder genügt es, die Zwangsjackenwirkung der Haube aufzuheben, ist mit anderen Worten das normale jugendliche *Funariasporogon* in seiner Ausbildung durch die Haube behindert?

Entfernen des Haubenhalsteils ohne Reizung der Spitze würde ja leicht die Antwort darauf geben, wenn nicht, wie oben bereits angedeutet wurde, technische Schwierigkeiten der Ausführung im Wege ständen. An Pflanzen, die vor Versuchsbeginn in trockenem oder mäßig feuchtem Raume gestanden haben, läßt sich der Haubenhals nur bei einem sehr niederen Prozentsatz ohne eingreifende Verletzung des sehr empfindlichen Setameristems entfernen, während an Pflanzen aus einem feuchtigkeitsgesättigten Raume Haubenspitze und Setenspitze sich allzuleicht gegeneinander verschieben und schon dadurch ein Reiz eintreten kann.

Immerhin gelang es schließlich, eine Anzahl Pflanzen unverletzt ihrer Hauben bis auf ein Stück von 1—1,5 mm Länge (von der Spitze aus gemessen) zu entkleiden und mit Pflanzen, deren Hauben leicht hochgeschoben und 1—1,5 mm unter der Setenspitze abgeschnitten worden waren, zu vergleichen. Der Versuch ergab bei letzteren keinen höheren Prozentsatz der Setenschwellung als bei ersteren und auch andere Versuche scheinen darauf hinzuweisen, daß zur Schwellung kein Reiz von der Spitze auszugehen braucht. Die Tatsache aber, daß ein völliges Entfernen der Haubenenge ohne Beeinflussung der Spitze technisch nicht möglich war, eine auf 1 mm Länge gekürzte Haube aber von der wachsenden Setaspitze in feuchter Luft allzuleicht abgeworfen wird, so daß also auch die Scheitelzelle anderen Außenfaktoren

als im bedeckten Zustande ausgesetzt ist, läßt keine sichere Entscheidung der Frage zu. Vielleicht gelingt es später noch auf anatomischem Wege, darüber Aufklärung zu erlangen.

Ich stelle mich mit der oben geäußerten Ansicht, daß das Experiment die Aufhebung einer Hemmung bewirkt, in Gegensatz zu der in Mitteilung I, S. 387/88 geäußerten. Damals nahm ich auch in Unkenntnis der später erzielten Pflanzen, wie Fig. 2c sie typisiert, an, daß das gleiche Moment, das die Setenschwellung verursacht, auch die Kapselabänderung zur Folge habe, sofern der „Reiz“ — oder die Aufhebung der Hemmungswirkung — nur zeitig genug in der Entwicklung erfolge.

Nachdem nun durch neuere Experimente erkannt wurde, daß jene Schwellung zum Stillstand kommen kann, ehe die Kapsel sich differenziert, und dann ohne ihre Bildung zu beeinflussen, ist es sicher, daß die Ursache der radiären Ausbildung der Kapseln mit dem Schwellungsanlaß nicht identisch ist.

Durch Studium der Gründe für das Hängen und die dorsiventrale Ausbildung der typischen Funariasporogone hoffte ich auf die abweichenden Ursachen für das Auftreten der radiären Form zu kommen. — Eine „Lastkrümmung“ liegt beim Hängen der Funariakapseln natürlich nicht vor, wie man sich ja unmittelbar überzeugen kann; dreht man die Pflanzen um 180° , so bleiben die Kapseln in ihrer Lage zur Seta fixiert. Es bleiben also zwei Möglichkeiten, um die Krümmung des ursprünglich radiären Sporogons zu erklären, geotropische und Lichteinwirkung.

Ich brachte daher einen Topf mit jungen aufrechten Funariasporophyten, an denen noch keine Kapselschwellung zu sehen war, in langsame Umdrehung [1 Umdrehung in ca. 20 Minuten] um die horizontale Klinostatenachse. Bei Abbruch des Versuchs waren die vollständig entwickelten Kapseln durchweg dorsiventral, aber nahezu aufrecht. Die Seten vor allem zeigten nirgends Krümmungen, auch nicht bei der am stärksten gekrümmten Pflanze, deren Kapsel mit der Seta einen Winkel von etwa 100° einschloß. Die leichte Krümmung der Kapseln war eine verschieden gerichtete, so daß Verstöße gegen die Korrektheit des Versuchs — der Klinostat war im Laufe des fünf-wöchentlichen Versuchs mehrmals eine kurze Zeit stehen geblieben — das Resultat, daß die natürliche Krümmung der Funariasporogone eine positiv geotropische ist, wohl nicht in Frage stellen. Auf Wiederholung des etwas umständlichen Versuchs wurde verzichtet, um so mehr als mir im Laufe der weiteren Untersuchungen die Arbeit von

True¹⁾ bekannt wurde, der auf anderem Wege für *Mnium* und *Funaria* positiven Geotropismus der Kapseln festgestellt hatte.

Gleichzeitig mit Beginn des Klinostatenversuchs war ein Topf mit jungen *Funariaseten* in horizontale Lage gebracht worden, um hieran allgemein die geotropische Reizbarkeit der Seten zu untersuchen. Nach 4 Tagen etwa machte sich bei all den Pflanzen, die zu Versuchsbeginn < 3 cm gewesen waren, eine Aufwärtskrümmung in die Vertikale unter stumpfem Winkel bemerkbar, der nach weiteren 7—10 Tagen eine Abwärtskrümmung folgte. So wiesen die meisten Pflanzen nach Verlauf von 14 Tagen eine S-förmige Krümmung auf. Es ist zu bemerken, daß diese zweite Krümmung auftrat, lange bevor eine Kapselanschwellung zu sehen war.

Eine Pflanze hingegen, die zu Versuchsbeginn mehrere Zentimeter lang gewesen war und 14 Tage danach Kapselanschwellung zeigte, hatte sich nicht negativ geotropisch aufgekrümmt; wohl aber führte die schwellende Kapsel eine positive geotropische Bewegung aus.

Es lag nunmehr auf der Hand, zu fragen: Wie verhalten sich enthaubte Seten, wenn man sie in horizontale Lage versetzt? Es war zu erwarten, daß die experimentelle Beantwortung dieser Frage das anormale Verhalten der enthaubten Pflanzen bezüglich des Ausbleibens der Kapselkrümmung beleuchten werde. In der Tat ergaben sich einige interessante Tatsachen:

Bei einem ersten Versuch wurden zahlreiche *Funarien* eines Topfes, die eine Länge bis zu 4 cm etwa aufwiesen, aber noch keine Kapselanschwellung und keinerlei Krümmung zeigten, enthaubt, der Topf sodann in Horizontallage gebracht. Nach 1—2 Tagen zeigten sämtliche Versuchspflanzen, deren Spitzen intakt geblieben waren, eine scharf rechtwinklige Aufbiegung, wobei die Krümmungsstelle ca. 3 mm unter der Spitze lag. Die normalen Vergleichspflanzen des gleichen Topfes dagegen hatten überhaupt noch nicht reagiert oder ließen in einigen Ausnahmefällen eine minimale stumpfwinklige Aufkrümmung erkennen. Erst nach 4—7 Tagen zeigten sie alle eine negative geotropische Reaktion, und zwar durchwegs in weit schwächerer Form als die enthaubten; in keinem Fall bestand eine scharf rechtwinklige Aufbiegung wie bei jenen²⁾.

1) True, R. H., Notes on the physiology of the sporophyte of *Funaria* etc. Beih. z. bot. Zentralblatt XIX, 1906, S. 34.

2) True spricht l. c. S. 38 von einer „Eigenrichtung“ der jungen Sporophyten bei *Mnium*. Meine Erfahrungen an *Funaria* sprechen dagegen; beide Gattungen verhalten sich wohl unterschiedlich. Bei meinen Versuchen zeigten auch die normalen Seten bis zu den jüngsten Stadien hinab negativen Geotropismus.

Der Unterschied in der geotropischen Empfindlichkeit zwischen normalen und enthaubten Pflanzen zeigte sich also nicht allein in der Reaktionszeit, sondern auch der Reaktionsgröße. Ob diese Tatsache allein von der bei den enthaubten Pflanzen gesteigerten Wachstumsintensität abhängig ist, soll später erörtert werden. Hier wollen wir zunächst den weiteren Reaktionsverlauf der beiderlei Pflanzen verfolgen (s. Fig. 3).

Am 9. Tage nach Versuchsbeginn wies die Mehrzahl der normalen Pflanzen eine leichte Krümmung nach unten, also eine Umkehr

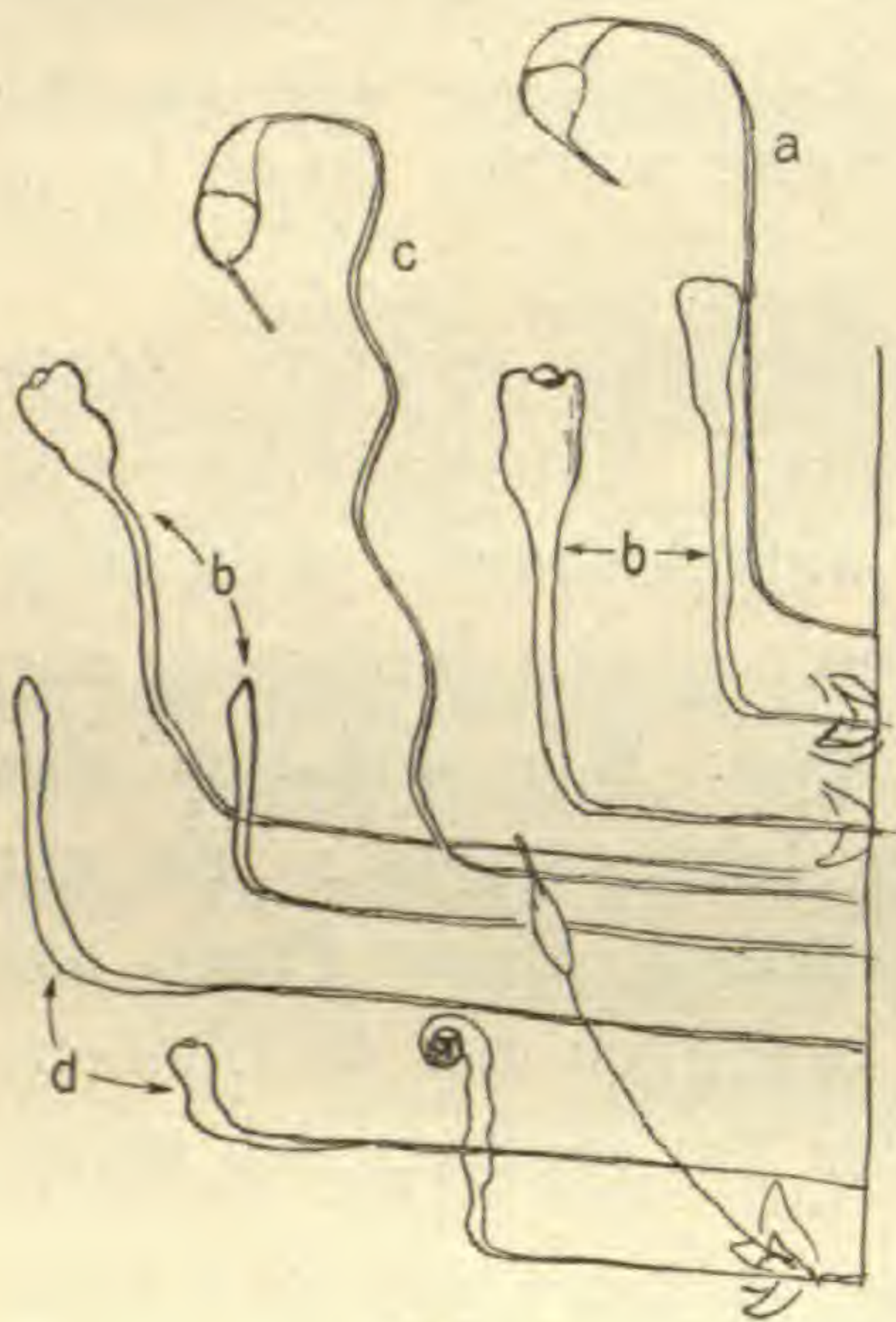


Fig. 3.

der geotropischen Reaktion auf (s. das oben Gesagte). Von dieser Umkehr der Reaktion war bei den enthaubten auch in der Folgezeit nichts zu sehen, so daß also auch hier wie in allen früheren Enthaubungsexperimenten in der Vertikalstellung die Kapselkrümmung, einschließlich der Setenkrümmung, die wir nunmehr als eine positiv geotropische bezeichnen können, unterblieb (s. Fig. 3a und b).

Die an diesem Versuch geschilderten Resultate fanden in zahlreichen anderen Bestätigung. — Von diesen seien hier nur die Dunkelversuche erwähnt. Die Versuchsanordnung war folgende: Kleine Töpfe, die zum Teil normale, zum Teil

im Dunkelzimmer enthaubte Pflanzen enthielten, wurden in Horizontallage unter einem Dunkelsturz in einem Schrank des Dunkelzimmers aufgestellt. Kontrolltöpfe standen in einem hellen Nordhaus, dessen Temperatur eine etwas höhere war als die des Dunkelzimmers. Das Resultat, nämlich die nach ca. 24 Stunden beginnende Aufkrümmung der enthaubten Pflanzen in die Vertikale, ist schon vorweggenommen; es sei hier nur noch bemerkt, daß sich an einem Topf, bei welchem die Ausgangslage der Pflanzen keine gleichmäßig horizontale gewesen war, deutlich erkennen ließ, daß die Horizontale als stärkste Reizlage wirksam, d. h. die Krümmung hier am schärfsten rechtwinklig war. — Längere Zeit hindurch, etwa bis zum Eintritt der positiv geotropischen Krümmung normaler Pflanzen, konnten diese Dunkelkulturen nicht fortgesetzt werden, da natürlich durch den Lichtmangel die Weiterentwicklung sehr bald gehemmt war. So konnten sie nur für die Aufkrümmung der Seten aus der Horizontalen den Beweis der Unabhängigkeit vom Licht erbringen, nicht aber für die Kapselbiegung.

Wir kehren nun zu der Frage zurück, ob und wie weitgehend die Verschiedenheit der geotropischen Reaktion normaler und haubenloser Pflanzen von der Verschiedenheit des Wachstums abhängig ist. Es konnte ja sein, daß nur ein rascheres Wachstum der durch das Enthaubungsexperiment aus ihrer Hemmung befreiten Pflanzen die raschere Reaktion im einen Falle ermöglichte und ein zeitigerer Stillstand des Längenwachstums im Gefolge davon die zweite, d. h. die positiv geotropische Krümmung unmöglich machte.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden Wachstumsmessungen an normalen und enthaubten Pflanzen wagrecht gestellter Töpfe vorgenommen¹⁾, deren Resultate ich der Kürze halber nur zusammenfassend ohne Zahlen geben will.

Allerdings fand eine stärkere Zunahme des Längenwachstums bei den enthaubten Pflanzen in der ersten Woche — besonders deutlich am ersten Tage nach Versuchsbeginn — statt und konnte z. B. an einer im Dezember angestellten Versuchsreihe auch im Gesamtwachstum von 3 Wochen festgestellt werden. Doch wäre auch die Wachstumszunahme der normalen Pflanzen innerhalb einer Woche etwa bedeutend genug gewesen, um eine deutliche Aufwärtskrümmung herbeizuführen. In Einzelfällen hatten sie sogar das Wachstum von langsamer wachsenden enthaubten Pflanzen weit überholt, ohne auch nur in einem einzigen Falle die Reaktionsgröße der anormalen zu erreichen.

Alle bezüglichen Versuchsreihen erwiesen einwandfrei, daß es sich bei der Setenaufkrümmung aus der Horizontalen nicht etwa allein um eine durch langsameres Wachstum maskierte, sondern um eine tatsächlich bedeutend geringere geotropische Empfindlichkeit der normalen Pflanzen gegenüber den enthaubten handelte.

Dagegen zeigten die Messungen, daß zu einem Zeitpunkt, an welchem die normalen, aus der Horizontale aufgebogenen Pflanzen eine entgegengesetzte Abwärtsbewegung ausführten, die anormalen geschwollenen Seten nur mehr ein schwaches Längenwachstum aufwiesen, jedenfalls an Wachstumsgeschwindigkeit hinter den normalen weit zurückblieben. Von einem Wachstumsstillstand aber war auch hier keine Rede. Bei einer Reihe trat z. B. trotz durchschnittlichen Zuwachses von 4 mm an anormalen Pflanzen bei gleichzeitig ausnahmslos eintretender positiver Reaktion der normalen Pflanzen des gleichen Topfes keine Abwärtsbewegung ein.

1) Die Töpfe waren unmittelbar nach dem Enthauben eines Teiles der Pflanzen in Horizontallage gebracht worden.

Es unterbleibt also die positiv geotropische Reaktion der enthaubten Seten ebenso wie die der Kapseln selbst an den enthaubten Pflanzen.

Es sei hier noch bemerkt, daß bei den normalen Pflanzen die Bewegung mit dieser S-förmigen Krümmung noch nicht abschließt, sondern die horizontal gelegten Pflanzen insgesamt etwa 5 Wochen nach Versuchsbeginn wieder nach oben gewandt sind, um diesen Wechsel unter Umständen noch einmal zu wiederholen, vorausgesetzt, daß der Zeitpunkt der Setenkrümmung vor oder während der Kapselschwellung noch nicht erreicht ist (s. Fig. 3 c). Zusammenfassend sei hier wiederholt:

Die *Funariaseta* ist im enthaubten Zustande viel stärker negativ geotropisch als im normalen. Auch nach erfolgter Schwellung — und diese kann schon viele Tage alt sein — ist der negative Geotropismus sehr ausgeprägt, wie Fig. 3 d lehrt. Dagegen unterbleibt eine positive Ausgleichsreaktion, wie sie an den normalen eintritt.

Der aufrechte Wuchs enthaubter Kapseln, besser gesagt ihre Abweichung vom hängenden Typ ist also wohl durch das ausgesprochen negativ geotropische Verhalten der geschwellten Seta bedingt. — Ob zwischen der Dorsiventralität der normalen Kapseln und ihrem positiven Geotropismus eine direkte Beziehung besteht, geht bisher aus den Versuchen noch nicht hervor. Der Klinostatenversuch spricht dagegen, doch wäre dies Resultat noch zu überprüfen.

Daß die Kapseln von *Funaria* auch phototropisch empfindlich sind, wurde von True¹⁾ durch Versuche belegt und auch von Goebel²⁾ verschiedentlich hervorgehoben. Versuche über den Lichteinfluß auf haubenlose Kapseln stehen meinerseits noch aus. Ich konnte bisher nur die Unabhängigkeit der Setenaufkrümmung vom Licht an Dunkelversuchen erweisen.

Versuche zur Kultur isolierter haubenloser Sporogone.

Es folgen nun Ergebnisse mehrerer Versuchsreihen, denen ganz andere Fragestellungen als bisher zugrunde lagen, wenn mich auch zu diesen Versuchen die erhöhte Wachstumsintensität der enthaubten Pflanzen animiert hatte. Zunächst wollte ich feststellen, ob sich Unterschiede in der Lebensfähigkeit isolierter Sporophyte sowie der Fähigkeit, zu regenerieren, zwischen normalen und durch Enthauben zu größerer Zellteilungsarbeit gereizten Seten beobachten lassen. Die Tatsache, daß isolierte

1) l. c.

2) Organogr. II, 2, S. 859/60.

Sporophyten in geeigneter Feuchtkultur sekundäres Protonema entwickeln, ist längst¹⁾ bekannt; daß dasselbe diploid ist und diploide Gametophyten erzeugt, ist von El. und Em. Marschal²⁾ beschrieben worden.

Es zeigte sich nun, wie ich erwartet hatte, daß die enthaubten Seten in ganz anderem Maße „regenerierten“ als die normalen, aber auch weit entwicklungsfähiger im isolierten Zustande sind als diese. Als außerordentlich günstiges Substrat für die Versuche erwies sich Knop-Agar. Meine Versuchsgefäße waren Petrischalen verschiedener Größe. (Filtrierpapier, das mit Nährlösung angefeuchtet war, sowie Sand und Erde erwiesen sich weit weniger brauchbar als Agar, weshalb im folgenden nur von den Agarkulturen die Rede sein wird.)

Bei den ersten Versuchen lagen die isolierten Sporophyte dem Agar auf. Es wurden verglichen:

- a) Seten mit Hauben mit solchen, die
- b) bei Versuchsbeginn enthaubt worden waren,
- c) bereits einige Tage vorher enthaubt und angeschwollen waren,
- d) schon mehrere Wochen vorher durch Hochziehen und Zurückschieben der Hauben angeschwollen und bei Versuchsbeginn der Hauben beraubt worden waren.

In a, b und c befanden sich ganze und ein- bis mehrfach zerschnittene Seten; d enthielt nur geteilte Seten.

Im Verlauf von einem Monat ließen sich folgende Beobachtungen anstellen:

1. Der Unterschied in der geotropischen Reaktion, der oben für normale im Gametophyten steckende Sporophyten geschildert wurde, trat bei den isolierten noch stärker hervor. Die Setenspitzen von b waren am Tage nach Versuchsbeginn steil rechtwinklig aufgerichtet, wobei sich ein minimaler Unterschied zwischen den ganzen Seten und den Setenstücken — von welchen selbstverständlich nur die Spitzenstücke wachstums- und daher reaktionsfähig waren — zeigte, indem die ganzen Seten schon nach 24 Stunden rechtwinklig aufgebogen, zum Teil sogar überkrümmt waren, während die Stücke erst nach weiteren 1—2 Tagen vollständig die Vertikale erreicht hatten. — Gleichzeitig war bei den Pflanzen von a nur eine ganz schwache Aufkrümmung, und zwar nur bei einem kleinen Teil der Pflanzen zu bemerken, die sich auch im weiteren Verlauf des Versuchs, offenbar infolge von Wachstumshemmung, nicht verstärkte. Bei c und d trat überhaupt keine negativ geotropische

1) Correns, Vermehrung der Laubmoose, S. 421.

2) El. u. Em. Marchal: Aposporie et sexualité chez les mousses. Bruxelles 1907. (Extr. d. Bull. de l'Acad. roy. de Belg. Nr. 7, 1907).

Reaktion ein, anscheinend ebenfalls infolge einer Hemmung des Längenwachstums.

2. Während die normalen Seten von a innerhalb von 7 Wochen, nach welcher Zeit die Kultur wegen Veralgung vernichtet wurde, keine beginnende Kapselentwicklung aufwiesen, gelangte die Hälfte der isolierten Pflanzen von b — bei Versuchsbeginn enthaubt! — nach 5—6 Wochen zur Kapselbildung, und zwar zeigte sich kein Unterschied zwischen den verkürzten und den ganzen Seten in der Wachstumszunahme oder in der Kapselbildung. Auch in Kultur d, wo die Pflanzen alle mehrfach geteilt, die Spitzenstücke also sehr klein waren, war unter 7 Pflanzen an 1 Kapselneubildung, an 2 Kapselwachstum bzw. -Reifung zu beobachten. — Es ist also hier die größere Widerstandsfähigkeit der haubenlosen Pflänzchen im isolierten Zustande bei Feuchtkultur zu betonen, während ja bei normaler Abhängigkeit vom Gametophyten die behaubten viel mehr geschützt sind. Hier handelt es sich um Widerstandsfähigkeit der nach Notreife strebenden Sporophyten gegenüber Veralgen und Verpilzen, dort in erster Linie um Widerstandsfähigkeit gegen Lufttrockenheit, zu starke Besonnung usw.

3. Unterschiede im Regenerationsvermögen: Die normalen Pflanzen, die teils ganz, teils halbiert in meinen Versuchen verwendet wurden, brachten im Verlauf von einem Monat auf Agar nur am unteren Ende des Setafußes sowie der Ringstelle, wo der Fuß der Vaginula vorher dicht angepreßt war, Protonema hervor, also nur an Stellen, wo beim Herausziehen der Seten aus den Scheidchen minimale Zellfetzen des Gametophyten mit dem Sporophyten mitgerissen sein konnten. An den Schnittflächen, wo nach den sonstigen Erfahrungen Protonemabildung zu erwarten war, unterblieb sie während dieser Zeit. Ganz ähnlich war das Resultat bei den zu Versuchsbeginn enthaubten Seten, die ein starkes Streben nach Notreife aufwiesen.

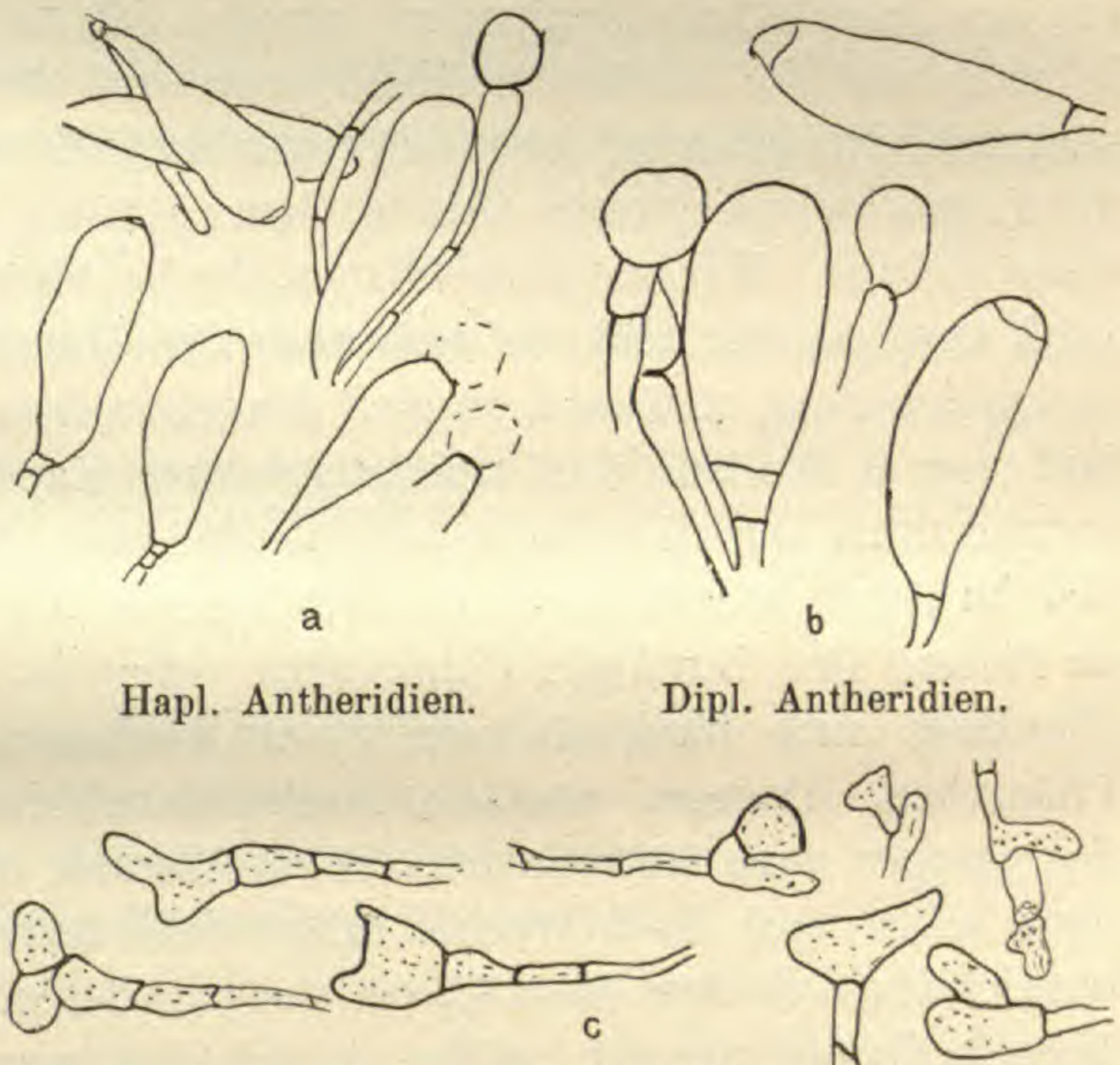
Reichliche Protonemabildung, und zwar einwandfrei vom Sporophyten ausgehend, zeigten dagegen die Pflanzen von c und d. Bei den ganzen Pflanzen war die Seta Spitze bevorzugt, bei den mehrfach geteilten Seten die obere Schnittfläche des zweiten Stückes (von der Spitze aus gerechnet). Doch fand sich auch reichlich Chloronema an den unteren Schnittflächen des ersten Teilstückes. Der Unterschied zwischen den Pflanzen von b und denen von c und d ist wohl darauf zurückzuführen, daß bei jenen die Wachstumsenergie auf die Weiterentwicklung des Sporophyten verwandt wurde, wozu offenbar der Enthaubungs-„reiz“ Veranlassung gab, während hier die gesteigerte Zellteilungstätigkeit bereits wieder abgenommen hatte.

4. Man erhält auf Knop-Agar an dem aus dem Sporophyten stammenden Protonema sehr leicht auch Gametophyten, die normal und üppig wachsen, ohne daß man sie auf Erde bringt. Die ersten apospor erzeugten Moospflänzchen traten bei d auf, und zwar nach etwa 1 Monat, während bei c und b erst 10 Tage später beblätterte Knospen sich zeigten. Das üppige Wachstum von Chloronema, von Rhizoidbüscheln und von jungen Pflänzchen¹⁾ wurde nur in geringem Maße von Algen beeinträchtigt, während die normalen Seten mit ihrem spärlichen Protonema nach ca. 6 Wochen an Veralgung zugrunde gingen. An Zweig-

kulturen, die wiederholt auf neuen Knop-Agarböden von den aposporen Gametophyten von d gemacht wurden, waren ca. $\frac{1}{2}$ Jahr nach Versuchsbeginn (im Oktober) kräftige Antheridienstände gebildet worden. Fig. 4 b stellt Antheridien

daraus in ihrem Größenverhältnis zu normalen reifen Antheridien (4 a) dar und bestätigt die Angabe von El. und Em. Marchal²⁾, daß sich

die Größen haploider und diploider Antheridien etwa wie 2:3 verhalten, während ich an den Dimensionen der Blätter und der ganzen Pflänzchen keine deutlichen Unterschiede wahrnehmen konnte. Archegonien traten erst mehrere Monate später auf, sie entsprachen in der Größe den Antheridien. Die Paraphysen zeigten vielfach anormale Gestalt³⁾ s. Fig. 4 c.



Paraphysen aus dipl. Kulturen.

Fig. 4.

1) Die Rhizoiden, ja selbst beblätterte Pflänzchen — etwa bei Umkehrung von Petrischalen — vermögen den Agar mühelos zu durchdringen; letztere erleiden dabei nur geringe Hemmung in ihrer Entwicklung und unbedeutende Torsionen.

2) Aposporie et sex. etc. II. (1909).

3) Ähnliche Gestaltsveränderungen an Paraphysen werden von J. Schweizer, Flora, Bd. 116, Heft 1/2, S. 40 für *Splachnum sphaericum* angegeben.

Die hier beschriebenen Resultate waren an jungen Sporophyten gewonnen worden, die alle schon eine beträchtliche Größe im Augenblick der Isolierung aufwiesen, durchschnittlich wohl 1—1 $\frac{1}{2}$ cm Höhe erreicht und infolgedessen bereits verdickte Außenmembranen hatten. Im folgenden seien die hiervon abweichenden Erscheinungen bei Kultur sehr jung isolierter Sporophyten (Embryonen) auf Agar erwähnt. Es handelt sich hierbei um Seten, deren Länge bei Versuchsbeginn zwischen 3 und 9 mm schwankte. Mit Hilfe des Präpariermikroskops waren sie aus der Blatthülle und, soweit sie haubenlos zum Versuch dienten, aus der Scheide herauspräpariert worden. Es zeigten sich Unterschiede, je nachdem die isolierten Embryonen auf den Agar gelegt oder senkrecht in den Agar gesteckt wurden. Erstere brachten etwa nach 10 Tagen an den geschwollenen Setaspitzen sehr reichlich Chloronema hervor. Nur an einer Pflanze, die bei Versuchsbeginn etwa 8 mm groß gewesen war und die eine über ein längeres Stück ausgedehnte Setenschwellung und sehr starkes Längenwachstum, schließlich im Verlauf von 9 Wochen eine wohlausgebildete Kapsel mit auffällig stark entwickeltem Deckel aufwies, zeigte sich keine Chloronemabildung. Bei den im Agar steckenden Seten aber trat an der Basis und meist nur an dieser, also im Agar, Chloronema sehr viel später auf. Es kam allerdings auch innerhalb von 8—9 Wochen zur Bildung mehrerer Pflänzchen. Dagegen war die rasche Entwicklung der Kapseln resp. das Streben nach Notreife bei diesen Pflanzen noch viel augenfälliger; denn schon nach 4—5 Wochen zeigte sich deutlich eine starke Kapselentwicklung an den 1—1 $\frac{1}{2}$ cm langen Seten. All diese notreifen Kapseln hatten ziemlich radiäre Ausbildung, waren natürlich sehr viel kleiner als normale äußerlich reife Kapseln und hatten in der Regel sehr gut entwickelte Deckel. Besonders häufig war eine Form mit deutlicher Einschnürung unter der Kapsel (s. Fig. 5).

An aufliegenden Embryonen, deren Fuß abgeschnitten worden war, trat die Kapselabschnürung noch beschleunigter als in den bisher beschriebenen Fällen ein, und wiederum zeigte sich als häufigste Form die in Fig. 5 dargestellte.

An liegenden Seten, deren Spitzen abgeschnitten worden waren, trat schon nach 6 Tagen reichlich Chloronema auf, wobei jedesmal der Fuß der Seten abstarb, da ihm offenbar die Nährstoffe entzogen wurden.

Die hier geschilderten kleinen Notreife-Kapseln wurden anatomisch untersucht und ergaben hierbei folgende Tatsachen: Es ist überall ein Archespor, wenn auch teilweise vermindert, dem ganz primitiven Bau dieser Kapseln entsprechend, angelegt; die Kolumella

ist nirgends durch eine Luftschicht isoliert und ist oft weit in den Deckel hinein verlegt. — Die Einengungszone zwischen der geschwollenen Seta und der Kapsel besteht aus meristematischen Zellen.

Ob diese notreifen Kapseln lebensfähige Sporen hervorbringen können, wurde nicht untersucht.

Auf alle Fälle ist eine weitgehende Selbständigkeit des Sporophyten in diesen Versuchen zutage getreten, freilich nur an den enthaubten Exemplaren. Sie entwickelten sich von einer Länge von ca. 7 mm bis zu einer Länge von 1—1,5 cm und erlangten eine im wesentlichen normale, wenn auch reduzierte Kapsel. Die normal behaubten isolierten Sporophyten dagegen kamen nicht zur Kapselbildung, entgegen den Ergebnissen Goebels an *Catharinea*¹⁾, der vermutlich mit bedeutend älteren Sporophyten experimentiert hatte. (Verschiedenes Verhalten der verschiedenen Moosarten kann selbstverständlich auch Ursache der entgegenstehenden Resultate sein.)

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchungen seien folgendermaßen zusammengefaßt: Die Schwellung der Seta, die durch Entfernen der Haube in Erscheinung tritt, unterbleibt, wenn die abgezogene Haube unmittelbar nach dem Entfernen wieder so weit auf die Seta geschoben wird, daß das Stielmeristem in den engen Haubenhals zu liegen kommt. Diese Hemmung des Dickenwachstums der Seta durch die Haubenenge ist vermutlich auch für die normale Sporophytausbildung bestimmend, so daß für die Erklärung der „Anormalität“, wie sie durch das Experiment ausgelöst wird, kein besonderer Reiz anzunehmen ist, nur die Aufhebung dieser Hemmung.

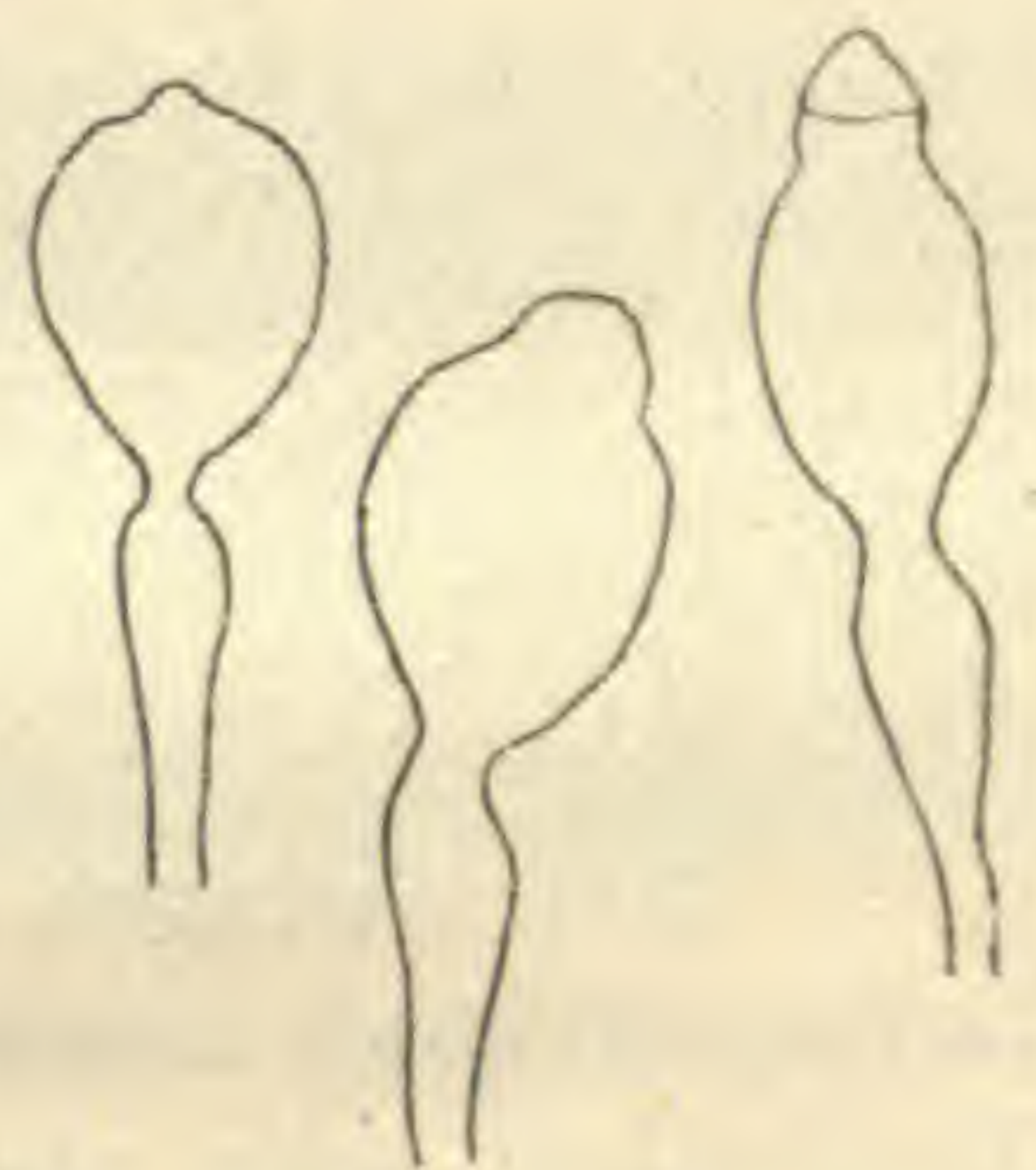


Fig. 5.

Experimentelle Verschiebung der Setenspitze aus dem engen in den bauchigen Teil der Haube hat eine begrenzte Schwellung der Seta zur Folge, die sich je nach dem Zustand des Sporophyten und je nach den Außenbedingungen über ein kleineres oder größeres Stück erstreckt. In allen Fällen, in denen diese Schwellung vor der Kapseldifferenzierung abklingt, bleibt sie ohne Einfluß auf die Ausbildung des Sporogons, d. h. die Kapseln dieser Pflanzen nehmen hängende und dorsiventrale Gestalt an wie die normalen im Gegensatz zu den völlig enthaubten Pflanzen.

Die haubenlosen Sporophyten — Pflanzen im Zustand des Schwellens wie solche, die bereits längere Zeit geschwellte Seten haben — unter-

1) Goebel, Organ. II, S. 536.

scheiden sich in ihrem geotropischen Verhalten wesentlich von den normalen. In Horizontallage gebracht, krümmen sie sich viel rascher und intensiver in die Vertikale. Während sich die normalen Pflanzen nach kurzer Zeit hingegen positiv geotropisch krümmen, wohl durch eine autonome Ausgleichskrümmung, und dieser Wechsel zwischen negativ und positiv sich auswirkendem Geotropismus in mehrfacher Folge stattfinden kann, bleiben die anormalen geschwellten Pflanzen negativ geotropisch in der Vertikale fixiert.

Es gibt dies auch eine Richtlinie zur Beurteilung der radiären Kapselausbildung bei den experimentell erzeugten Pflanzen im Vergleich zur dorsiventralen bei den normalen. D. h. soweit die Nichtberücksichtigung der Lichteinwirkung einen Schluß zuläßt, ist anzunehmen, daß die Abänderung des geotropischen Verhaltens mit der Abänderung der Symmetrie in kausalem Zusammenhang steht.

Mit der gesteigerten Zellproduktion und gesamten Wachstumsenergie infolge der Enthaubung hängt eine gesteigerte Widerstandsfähigkeit bei Isolierung des Sporophyten vom Gametophyten zusammen, so daß es bei enthaubten Exemplaren im Gegensatz zu normalen gelang, Embryonen von 7 mm Länge isoliert zur Weiterentwicklung und einer Art Notreife der Kapseln zu bringen.

Zum Gelingen all der geschilderten Versuche ist natürlich eine beträchtliche Luftfeuchtigkeit notwendig, da die enthaubten Pflanzen in ihrer Meristemzone gegen Trockenheit sehr viel empfindlicher sind als die durch die Hauben geschützten normalen Pflanzen. Bei Betrachtung der Zahlen (Längenmaße und Zeitdauer) vergegenwärtige man sich daher immer, daß es sich um Pflanzen handelt, die in feuchtem Raume kultiviert wurden.

Herrn Geheimrat von Goebel, in dessen Institut vorliegende Versuche angestellt wurden, sei auch an dieser Stelle für die gütige Gewährung der Arbeitsmöglichkeiten und für sein stetes Entgegenkommen der ergebenste Dank ausgesprochen.

München-Nymphenburg, Botanisches Institut.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [116](#)

Autor(en)/Author(s): Herzfelder Helene

Artikel/Article: [Experimente an Sporophyten von Funaria hygrometrica 476-490](#)