Untersuchungen über die Characeen.

Von

Dr. K. Giesenhagen.

(Hiezu Tafel X und 25 Text-Abbildungen.)

„Eh bien, malgré ces nombreux travaux des botanistes qui ont étudié les Charagnes sous les différents rapports, — malgré les découvertes, auxquelles des recherches persévérantes, ingénieuses pour la plupart, les ont conduits, tout n'a pas été dit encore sur ce sujet."

Der obenstehende Satz, den Montagne vor mehr als 40 Jahren schrieb, hat auch heute noch volle Geltung, obwohl in der seither verstrichenen Zeit eine nicht geringe Anzahl umfassender und bedeutungsvoller Arbeiten zu der schon zu Montagne's Zeiten recht umfangreichen Characeenlitteratur hinzugekommen sind. Ja, man kann nicht einmal sagen, dass es sich bei erneuten Untersuchungen über die Characeen nur um eine Nachlese handelt. Wir sind wohl durch die Arbeiten zahlreicher namhafter Gelehrter, unter denen auch ein de Bary, Braun, Mettenius, Naegeli, Pringsheim, Thuret genannt werden kann, über die fast starr zu nennende Regelmässigkeit in dem Bau der Characeen und über die allgemeinsten Fragen bezüglich der Lebensvorgänge bei diesen seltsamen Pflanzen unterrichtet; auch bezüglich der systematischen Stellung, der Kenntniss und Unterscheidung der Formen und ihrer geographischen Verbreitung gehören die Characeen zu den bestgekannten Pflanzengruppen: aber auf allen Gebieten der Morphologie sowohl wie der Physiologie und Biologie harren noch zahlreiche Fragen der endgültigen Lösung, und jede erneute Untersuchung fördert neue Räthsel ans Licht und stellt neue Probleme oft von principieller Bedeutung.

Die Einfachheit und Regelmässigkeit des Baues, die Durchsichtigkeit der Zellen und der ganzen Organisation lockt immer wieder zur Beobachtung und Untersuchung und verleitet immer wieder zu dem Glauben, dass es möglich sein müsse, für die seltsamen physiologischen Phänomene, Plasmaströmung, Kern- und Zelltheilung, Wachsthum, Reizkrümmung u. a. m., die sich unverdeckt direkt unter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0395-2

dem Auge des Beobachters abspielen, auch den ursächlichen Zusammenhang durch direkte Beobachtung aufzuklären. Und wenn auch das Resultat der Untersuchung weit hinter den gehegten Erwartungen zurückbleibt, so vermag es doch einen Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse zu bieten und was Einem zu erlangen versagt blieb, mag endlich Vielen erreichbar werden.

Ich bin seit mehreren Jahren mit dem Studium der Characeen beschäftigt, ursprünglich in der Absicht, Material zu gewinnen für eine zusammenfassende Darstellung, die alles, was über diese Familie bekannt ist, behandeln sollte, in der alle offenen Fragen bestimmt formulirt und nach Möglichkeit, soweit sie meiner Forschungsweise zugänglich sind, ihrer Lösung näher geführt werden sollten. Während meiner oftmals unterbrochenen Untersuchungen bin ich indess zu der Ueberzeugung gelangt, dass die mir gegenwärtig zur Verfügung stehende Zeit und Arbeitskraft für eine so umfangreiche Arbeit nicht ausreicht. Ich habe mich desshalb entschlossen, nunmehr in einer Reihe von einzelnen Abhandlungen die Resultate meiner bisherigen Untersuchungen niederzulegen und hoffe, auch so einen brauchbaren Beitrag zur Kenntniss der Characeen zu liefern.

I. Die Wurzelknöllchen der Characeen.

I.

An den im Schlamm steckenden Theilen einiger Characeen treten kleine, doch schon makroskopisch wahrnehmbare Knöllchen von weisser Farbe und verschiedener Gestalt auf, welche schon früh die Aufmerksamkeit der Sammler und Beobachter erregt haben. In früheren Zeiten hielt man diese Knöllchen für Kalkausscheidungen [1]) und begnügte sich damit, ihr Vorhandensein in den Diagnosen zu erwähnen. Später erkannte man, dass die Knöllchen mit Stärkekörnern erfüllt sind, und Montagne [2]) machte es denn in einer Arbeit über die Knöllchen von Chara stelligera wahrscheinlich, dass diese Gebilde Brutknospen darstellen, welche zur vegetativen Erneuerung und Vermehrung der Pflanze dienen. Die späteren Arbeiten über die Knöllchen der Characeen, unter denen besonders einige Abhandlungen

1) Ein schwedischer Botaniker hat sie in den dreissiger Jahren unseres Jahrhunderts gar für Molluskeneier erklärt. Al. Braun schrieb 1835 von der Chara stelligera: Die Knoten der 6zähligen Quirle gehen am untern Theil der Pflanze in 6strahlige, weisse, steinerne Sterne über. Flora 1835 p. 55.

2) Ann. des sciences nat. 3 série XVIII p. 63.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0396-8

von Durieu de Maissonneuve[1]) und je eine Arbeit von Clavaud[2]) und Wahlstedt[3]) zu nennen sind, übertrugen das Resultat, welches Montagne für die Chara stelligera gewonnen hatte, auch auf andere mit Knöllchen versehene Arten, ohne im Allgemeinen die Kenntnisse über Bau, Entwickelung und Function der Knöllchen wesentlich zu fördern.

Im fünften Band der zweiten Auflage von Rabenhorst's Kryptogamenflora hat in neuerer Zeit Migula, zugleich mit den Resultaten seiner eigenen Untersuchungen, kurz Alles zusammengefasst, was er über die Knöllchenbildung in der Litteratur fand. Ich denke, es wird den Leser am besten über den gegenwärtigen Stand der Frage orientiren, wenn ich Migula's Angaben an dieser Stelle kurz referire.

Migula unterscheidet zwischen einzelligen Wurzelknöllchen und mehrzelligen Bulbillen. Die ersteren Gebilde, welche beispielsweise bei Chara aspera vorkommen, sind aus einer einzigen kugeligen Zelle gebildet und stellen modificirte Wurzeln dar, die einzeln oder zu mehreren an kurzen Stielchen an einem Wurzelgelenk sitzen. Sie sind stärkeführende Reservestoffbehälter, welche den Winter lebend überdauern, während die übrige Pflanze abstirbt. Im Frühling entwickeln sich aus dem nächstgelegenen Wurzelgelenk und vielleicht auch aus dem Scheitel des Knöllchen neue Sprosse.

Die mehrzelligen, sternförmigen Bulbillen der Chara stelligera sind modificirte Stengelknoten, ihre Strahlen entsprechen den Blättern, meist sind deren sechs, seltener fünf oder sieben ausgebildet. Ausser den Strahlen, welche gewöhnlich aus zwei bis vier Zellen zusammengesetzt sind, enthalten die sehr regelmässig gebauten Sternchen noch einen mittleren Kranz von Zellen, welche die eigentliche Knotenzelle des Sprosses umgeben und einige der Zahl nach nicht genau bestimmte Zellen zwischen den Strahlen und zwischen den Zellen der einzelnen Strahlen. Die sternförmigen Bulbillen entstehen zu mehreren, an langen, schräg abwärts wachsenden Seitensprossen der unteren Stengelknoten. Bisweilen verzweigen sich diese Senksprosse, indem einzelne Zellen eines Knotens, welche normal zu Sternstrahlen werden, sich verlängern und durch Ausbildung von reservestoffhaltigen Knoten den Bau ihres Muttersprosses wiederholen. Die sternförmigen Brut-

1) Bull. de la soc. bot. de france 1859 p. 179 und 1860 p. 627.
2) Bull. de la soc. bot. de france 1863 p. 137.
3) Wahlstedt, Om Characeernas knoppar och öfvervintrind. Lund 1864.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0397-4

knöllchen treiben im Frühling neue Sprosse, indem die Knotenzellen in den Achseln der Strahlen zu Zweigen auswachsen oder seltener, indem einzelne Strahlen eines Sternchens unter Bildung einer Scheitelzelle direkt zu neuen Sprossen werden.

Auch die mehrzelligen Bulbillen von unregelmässig erdbeerartiger Gestalt, welche bei Chara baltica und Chara fragifera beobachtet worden sind, erklärt Migula für modificirte Stengelknoten. Neben ihnen sollen bei beiden Arten auch einzellige Wurzelknöllchen vorkommen, welche in Bau und Ausbildung mit den vorhin erwähnten einzelligen Knöllchen der Chara aspera und andern übereinstimmen.

Gegenüber der ausführlicheren Mittheilung über die sternförmigen Brutknöllchen der Chara stelligera muss es auffallen, dass die Angaben über die einzelligen Wurzelknöllchen so wenig eingehend sind. Wir erfahren nicht, welche Zelle des Wurzelknotens es ist, die das Knöllchen liefert und wie das angebliche Stielchen der Knolle zu Stande kommt. Ueber die Entstehung der neuen Pflanze an den Knöllchen kann gleichfalls nur eine allgemeine Angabe gemacht werden, nur die Thatsache wird als feststehend berichtet. Der Gang der Entwickelung, welche aus einem Wurzelknoten neue Sprosse hervorgehen lässt, ist unbekannt. Ebenso sind über die erdbeerförmigen Bulbillen die Angaben sehr wenig ausführlich, wir erfahren ausser der mehr vermuthungsweise ausgesprochenen Ansicht, dass sie Sprossknoten seien, weder über ihren Bau noch über ihre Entwickelung etwas Näheres.

Zur Beantwortung der hier berührten Fragen habe ich eine Reihe von Untersuchungen angestellt; ich will im Folgenden versuchen, das Resultat derselben im Zusammenhang darzustellen.

Ich beginne meine Darlegung mit den einzelligen Bulbillen von Chara aspera, welche Al. Braun in seiner Arbeit über die Saftströme der Characeen [1]) als kümmerliche einzellige Blätter bezeichnet. Die Chara aspera ist eine weit verbreitete Pflanze, sie kommt in ganz Europa, im nördlichen Afrika und in Nordamerika vor. In Deutschland ist sie besonders in den Küstenländern und im südlichen Gebiet nicht selten. Ich fand die Art ausser an vielen andern bayerischen Standorten in Menge in einigen kleinen Teichen im Ueberschwemmungsgebiet der Isar nahe bei München und bei Grosshesselohe. Dieser Umstand machte es mir möglich, die Entwickelung und das Verhalten der Pflanze zu jeder Jahreszeit in der freien Natur

1) Monatsberichte der Akademie der Wissensch. Berlin, 17. Mai 1852.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0398-0

zu beobachten und jeder Zeit lebendes Untersuchungsmaterial zu gewinnen. Ausserdem ist es nicht schwer, die Chara aspera im Glasgefäss zu cultiviren. Ich nehme die Gelegenheit, um einige allgemeine Bemerkungen über die Cultur der Characeen hier einzuzuschalten. Ich benütze für diese Culturen meist cylindrische Glasgefässe, welche 30 cm hoch und 25 cm breit sind. Der obere Rand ist rauh abgeschliffen und wird mit einer Glasplatte bedeckt. Auf den Boden des Gefässes wird eine 4 bis 5 cm dicke Schicht von gut gekochtem lockerem Torf gelegt und diese Schicht mit ziemlich grobkörnigem Quarzsand etwa 2 cm hoch überdeckt. Der Sand muss vorher gut ausgewaschen oder besser noch einige Stunden gekocht werden. Migula legt die Torfstücke auf den Sand, was wohl den gleichen Erfolg hat, aber nicht so gut aussieht.[1]) Für die Wasserfüllung habe ich mit gutem Erfolg filtrirtes Regenwasser verwendet. Wo es zur Verfügung steht, leistet nicht zu kalkhaltiges, klares Bach- oder Teichwasser ziemlich dieselben Dienste. In Berlin habe ich sogar in dem an organischen Stoffen sehr reichen Wasser des Landwehrkanals gute Culturen erzogen. Bisweilen kommt es dabei freilich vor, dass die Bacterien in den Gefässen überhand nehmen, was sich durch die leichte Trübung und den unangenehmen Geruch des Wassers augenblicklich verräth. In solchem Falle muss das Wasser rechtzeitig durch frisch filtrirtes ersetzt werden. Sehr häufig siedeln sich, besonders wenn man Bach- oder Teichwasser für die Culturen verwendet, an den Wänden des Gefässes und auch auf den cultivirten Characeen niedere Algen in so dichten Massen an, dass sie die Culturpflanzen wesentlich beeinträchtigen und man genöthigt wird, Abhilfe zu schaffen. Bei kräftigeren Characeen kann man eine grössere Wasserschnecke, etwa Limax paludosa, als Wasserpolizei in das Gefäss bringen, die dann die lästigen Eindringlinge nicht allzu kräftig werden lässt. Cultivirt man zartere Formen, so muss man sich durch Erneuern des Wassers und Abwischen der Glaswände zu helfen suchen, und mit der Pincette die Algenflocken so viel als möglich aus dem Characeenrasen herauszupfen. Am einfachsten ist es freilich, in weniger keimhaltigem Wasser eine neue Cultur anzusetzen. Zur Bepflanzung benutzt man bei Chara aspera am besten die im Winter oder Vorfrühling eingesammelten, vor Austrocknung bewahrten Wurzelknöllchen, welche vorsichtig in reinem Wasser ausgewaschen und möglichst von den anhängenden Sprossstücken befreit, einfach

1) Richter verwendete als Bodenfüllung für die Culturgefässe gut ausgefaulte Sumpferde. Flora 1894, p. 399.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0399-7

in das Gefäss gesenkt werden. Bei andern Arten verwendet man abgeschnittene Sprossknoten, die auf den Sand gelegt oder oberflächlich in denselben eingescharrt werden können. Manche Arten sind ausserordentlich zählebig, jeder Sprossabschnitt regenerirt sich mit Leichtigkeit. So cultivire ich seit mehr als drei Jahren einen schönen Rasen von Nitella gracilis, welcher aus wenigen Sprossstücken erzogen worden ist, die mir in feuchtem Fliesspapier als Muster ohne Werth aus dem bayerischen Wald durch die Post zum Bestimmen übersandt worden waren. In andern Fällen gelingt der Anbau von Characeen im Glassgefäss bei der angegebenen Methode nicht so leicht, ohne dass sich sicher feststellen lässt, welche Umstände an dem Misserfolg die Schuld tragen. Oft bietet dann noch die Aussaat reifer Sporen ein Mittel zur Erlangung einer Cultur. Wenn man die Characeen im Glasgefäss aus Brutknöllchen oder Stengelinternodien erzieht, ist es vortheilhaft, das Gefäss von Anfang an mit Wasser bis wenige Centimeter unter dem Rande zu füllen, so dass die Gefässe längere Zeit, ohne dass man nachzufüllen braucht, unberührt stehen können. Wird eine Nachfüllung nöthig, so ist darauf zu achten, dass das hinzugefügte Wasser dieselbe Temperatur hat, wie das Wasser im Gefäss und dass durch das Einfüllen keine zu starke Bewegung in der Wassermasse erzeugt und das Wasser nicht getrübt wird. Man findet gewöhnlich angegeben, dass für die Aufstellung der Culturgläser mit Characeen am besten ein Zimmer mit Nordfenstern geeignet ist, und diese Angabe ist insofern richtig, als man an einem solchen Platz keinerlei Vorrichtungen zur Verhinderung der zu starken Erwärmung des Wassers und der zu grellen Beleuchtung durch direktes Sonnenlicht zu treffen braucht. Indessen kann man auch an jedem anders gerichteten Fenster bei einiger Vorsicht gute Culturen halten. In Pringheim's Laboratorium standen meine Culturen zum Theil unmittelbar vor einem Südfenster, das während der heissen Sommermonate durch einen weissen Vorhang verhängt war. Es handelte sich dort freilich nur um die verhältnissmässig leicht zu cultivirende Chara fragilis und Chara foetida. Wenn das Zimmer hell genug ist, so ist es ziemlich gleichgültig, ob man die Culturgefässe direct vor ein Fenster stellt oder ob dieselben einige Meter vom Fenster entfernt ihren Platz bekommen.

II.

Kehren wir nun zu Chara aspera zurück und suchen wir uns zunächst über den Bau der ausgewachsenen Knöllchen zu informiren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0400-4

Man findet die Knöllchen in der freien Natur zu jeder Jahreszeit an den im Schlamm steckenden Theilen der zierlichen Pflanzen vor. Besonders zahlreich sind dieselben während des Herbstes und Winters, indess fehlen sie auch im Sommer nicht gänzlich. Die Knöllchen erscheinen dem blossen Auge meist als weisse Kügelchen von etwa 1 mm Durchmesser oder als Spindeln, sie sitzen meist einzeln oder zu zwei bis drei, seltener zu vier, an zarten glashellen Fäden, welche an den untern Sprossknoten der Pflanzen entspringend, im Schlamme abwärts wachsen. Man bezeichnet diese Fäden bekanntlich als die Wurzeln der Characeen und unterscheidet sie von den Sprossen, abgesehen von der Wachsthumsrichtung und dem Mangel an Chlorophyll, hauptsächlich durch die Art der Zelltheilung oder besser durch die Richtung der ersten Theilungswand. Während im Spross die erste Theilungswand annähernd quer zur Längsrichtung der Centralzelle auftritt, ist die erste Theilungswand in der Endzelle einer Haarwurzel S-förmig gebogen und steht in ihrem mittleren Theil meist vollständig parallel zur Längsrichtung der Zelle, so dass, wie A. Braun sich ausdrückt, die aus der Theilung hervorgehenden Zellen zwei umgekehrt mit den Sohlen aneinandergelegten Füssen gleichen. Ich werde in einer späteren Abhandlung Gelegenheit haben, auf diesen angeblich durchgreifenden Unterschied zwischen Spross und Wurzel zurückzukommen. Hier begnügen wir uns mit dem Hinweis, dass unter normalen Verhältnissen das Vorhandensein der S-förmigen Theilungswand wohl als ein Charakteristikum für die Wurzel angesehen werden kann. [1]) An der Fussspitze der rückwärtsliegenden Theilzelle (nicht an der Ferse, wie versehentlich Migula angibt) entsteht nun durch weitere Zelltheilungen ein Verzweigungsknoten, aus dem die Seitenwurzeln hervorsprossen, welche dünner sind als die Hauptwurzel, im Allgemeinen aber die Bauverhältnisse derselben wiederholen.

Diese Verzweigungsknoten sind es auch, welche bei Chara aspera zugleich mit den Seitenwurzeln den Wurzelknöllchen den Ursprung geben. Häufig treten auch an den auf gleiche Weise zu Stande kommenden Verzweigungsknoten der Seitenwurzeln neben Seitenwurzeln höherer Ordnung einzelne Knöllchen auf.

Migula gibt an, dass die Wurzelknöllchen bei Chara aspera an kurzen Fädchen an einem Wurzelgelenk stehen und und bildet einen Fall ab, in welchem die gezeichneten Knöllchen zarte Stielchen besitzen, deren Länge etwa den Durchmesser eines Knöllchens erreicht. Ich habe diese Anordnungsweise nie angetroffen, vielmehr fand ich, dass

1) Rabenhorst, Kryptogamenflora Bd. V p. 9.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0401-0

die Knöllchen stets unmittelbar und in derselben regelmässigen Weise an den Wurzelknoten angewachsen waren, so dass ich zu der Annahme gelangt bin, dass der von Migula beobachtete Fall, wenn anders nicht eine Sinnestäuschung dem sorgfältigen Beobachter einen Streich gespielt hat, nur eine äusserst seltene Ausnahme von der Regel darstellen kann.[1])

Um die Anheftungsweise der Knöllchen an dem Wurzelgelenk richtig zu verstehen, müssen wir uns zunächst daran erinnern, welche Theilungsvorgänge sich in der Knotenzelle des Wurzelgelenkes vollziehen. Die Fig. 1 stellt die aufeinanderfolgenden Stadien eines einfachen Falles von Wurzeltheilung bei Chara aspera dar. Die Abbildungen I bis III sind von der Seite, IV bis VI von vorne gesehen. Nachdem die schief gestellte, S-förmige Wand ausgebildet ist (I), entsteht (II) an der am weitesten abwärts reichenden Seite der älteren Zelle, welche also in dem von A. Braun gewählten Vergleiche der Fussspitze entspricht, unmittelbar über der Theilungswand eine Hervorwölbung. Nach einer weiteren mitotischen Theilung des Kerns der Zelle wird das vorgewölbte Ende durch eine schräge Wand, welche sich an die S-förmige Querwand ansetzt, von der Bodenzelle abgeschnitten (III). In andern Fällen ist diese Wand uhrglasförmig und schneidet, ohne die erste Wand zu berühren, eine linsenförmige Zelle von dem vorgewölbten Ende der oberen Fadenzelle ab. Die so entstandene Zelle theilt sich durch eine senkrechte Wand in eine rechte und eine linke Hälfte (IV). Jede der Hälften wird durch horizontal oder etwas schräg gerichtete Wände in einzelne Abschnitte zerlegt (V), von welchen die Entstehung seitlicher Organe ausgehen kann (VI).

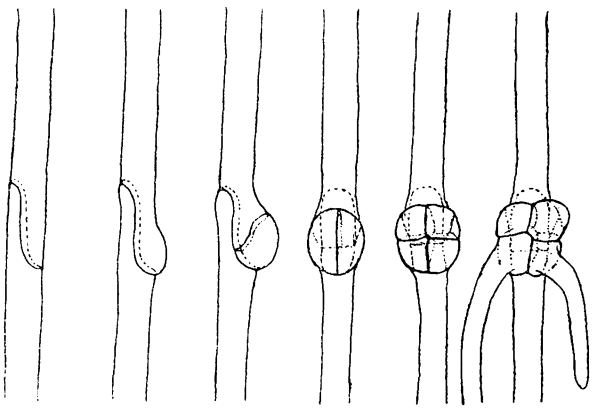


Fig. 1. Chara aspera. Aufeinanderfolgende Stadien bei der Ausbildung eines Wurzelknotens. 45/1.

1) Vergl. hierzu auch De Bary in Bot. Zeitg. 1875 p. 412.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0402-5

Der in den Figuren dargestellte einfachste Fall, dass aus den Theilzellen der Knotenzelle direct wieder Seitenwurzeln hervorgehen, kommt an dünneren Wurzelfäden häufiger vor, ich werde in einer späteren Abhandlung noch Gelegenheit finden, auf diesen Punkt zurückzukommen. Gewöhnlicher tritt indess noch eine weitere Zertheilung der vier primären Knotenzellen ein; bei der Entstehung von Wurzelknöllchen ist das die ausnahmslose Regel.

Wir finden nämlich bei allen erwachsenen Knöllchen, gleichviel wie gross die Zahl derselben am einzelnen Wurzelknoten ist, zwischen der kugeligen oder spindelförmigen Zelle, in welcher die Stärkekörner abgelagert sind, und der Fadenzelle des Wurzelhaares eine Schicht von Knotenzellen eingeschaltet, deren Zahl und Anordnung nicht in allen Fällen übereinstimmt.

Bei der Kleinheit des Objectes und bei der durch die Stärkekörner bewirkten Erschwerung der Präparation war es nicht leicht, über die Anordnung der Zellen in dem Basalknoten der Knöllchen Aufschluss zu bekommen; ich habe Hunderte von Knöllchen geschnitten, bis es mit gelang, deutliche Präparate zu erlangen.

Ich will versuchen, an der Hand einiger nach der Natur gezeichneter Abbildungen die Sachlage zu erörtern. In Fig. 2 ist ein Präparat dargestellt, welches von einem Wurzelknoten mit nur einem kugeligen Knöllchen gewonnen wurde. Die mit Stärkekörnern erfüllte Zelle des Knöllchens ist bis auf ein kalottenförmiges Stück der Zellwand in der Nähe der Ansatzstelle fortgeschnitten und die Stärkekörner aus dem Reststück sind völlig herausgewaschen. Die Fig. 2 *A* zeigt uns das kalottenförmige Stück der Knöllchenzelle von aussen, F_I—F_{II} ist der Abschnitt des Wurzelfadens, welcher den Verzweigungsknoten trägt. In der Mitte des Fadenstückes ist die erste S-förmige Theilungswand erkennbar. Die Theilzellen des Verzweigungsknotens, welche nicht an der Knöllchenbildung theilgenommen haben, sind unter vielfachen Zelltheilungen zu einem maulbeerartigen Zellhaufen herangewachsen, von welchem einzelne Seitenwurzeln ausgehen. Die Zellen des Haufens enthalten keine Reservestärke. Fig. 2 *B* zeigt dasselbe Präparat um 180° gedreht, so dass man in die Höhlung des kalottenförmigen Abschnittes der Knöllchenzelle hineinblicken kann. Am Grunde der Knöllchenzelle, welche im Allgemeinen eine sehr dicke Wand besitzt, ist eine kreisförmig umschriebene dünnere Wandstelle sichtbar, welche die Verbindung der Knöllchenzelle sowohl mit der primären Knotenzelle, aus welcher sie hervorgegangen ist, als auch mit einzelnen Zellen des maulbeerartigen Zellhaufens darstellt. Die unmittelbar an

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0403-1

der dünnen Wandstelle angrenzenden Zellen sind mit gelblichem körnerreichem Protoplasma dicht erfüllt, welches am frischen Präparat vielleicht nur infolge der Verletzung der Nachbarzelle das Phänomen der Rotation zeigte. Vacuolen sind in ihnen nicht sichtbar.

Nur selten ist die Zahl der Zellen, welche keine Stärke führen an dem Wurzelknoten, so gross wie in dem in Fig. 2 dargestellten Falle. Besonders wenn mehr als ein Knöllchen an einem Knoten sich entwickeln, lässt sich die Zahl und Anordnung der nicht zu Reserve-

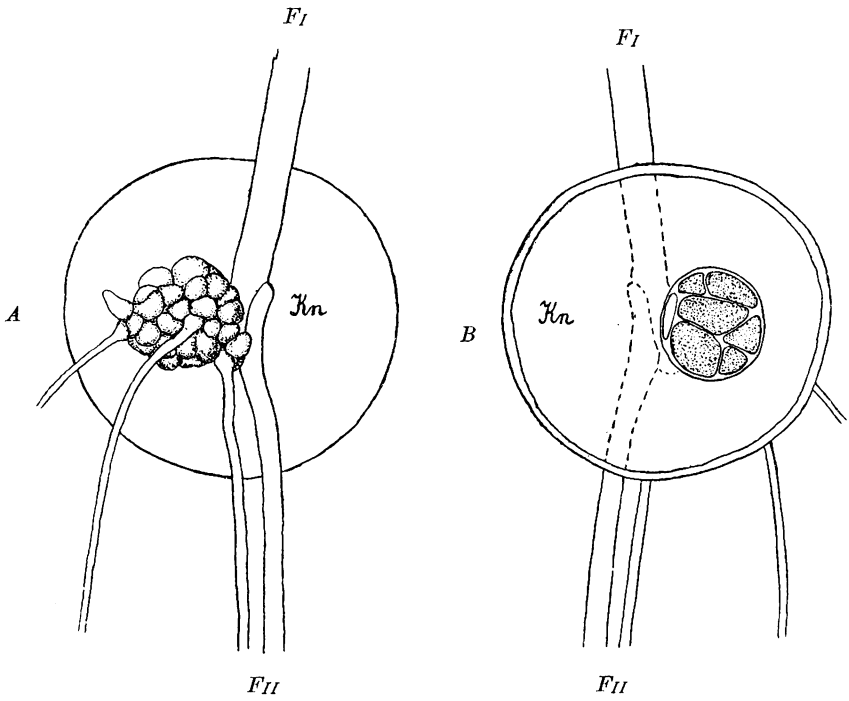


Fig. 2. Chara aspera. Wurzelfaden F_I—F_{II} mit dem kalottenförmigen Reststück eines theilweise fortgeschnittenen Knöllchens *Kn*. *A* von aussen, *B* von innen. 45/1.

stoffbehältern werdenden Zellen des Knotens leichter übersehen. So stellt Fig. 3 einen Fall dar, in welchem an einem Wurzelknoten zwei Knöllchen von spindelförmiger Gestalt entwickelt waren. Aus der Stellung der Knöllchen ist ohne Weiteres zu ersehen, dass sie den beiden unteren der vier primären Abschnitte der Knotenzelle entsprechen. Aus den beiden oberen Abschnitten haben sich nur kleine Zellgruppen entwickelt. Die Verbindung der Knolle mit der Faden-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0404-7

zelle vermittelt jederseits eine einfache Schicht aus wenigen Zellen, von denen in der Figur eine an der Basis jedes Knöllchens sichtbar ist.

Die Zusammensetzung dieser Schicht an der Basis der Knöllchen ist, wie schon oben angedeutet wurde, nicht in allen Fällen gleichartig, indessen lässt sich ganz allgemein das Vorhandensein einer Centralzelle constatiren, welche die directe Verbindung zwischen der Fadenzelle und dem Knöllchen vermittelt und in welcher wenigstens zeitweise kleine Körner von transitorischer Stärke nachgewiesen werden können. Neben dieser den Rest der primären Knotenzelle darstellenden Centralzelle liegen einige Zellen, welche als Tochterzellen der ersteren anzusehen sind. Am besten lässt sich die Sachlage an Längs- und Querschnitten durch die Basis der Knöllchen übersehen.

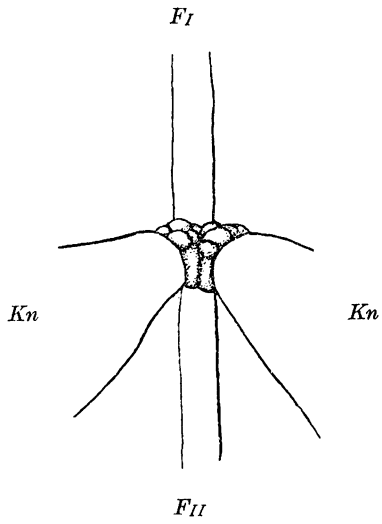


Fig. 3. Chara aspera. Wurzelfaden F_I—F_{II}, welcher an seinem Knoten zwei spindelförmige Knöllchen *Kn* trägt. 45/1.

Fig. 4 *A* stellt einen Längsschnitt durch die Basis eines kugeligen Knöllchens dar. Von den fünf Zellen, welche zwischen dem Knöllchen und der Fadenzelle liegen, ist die grösste, in der Figur mit *P* bezeichnete die Centralzelle, d. i. der Rest der primären Knotenzelle, aus welcher sich das Knöllchen entwickelt hat. Die darunter liegende kleinere Zelle ist eine von den wenigen seitlichen Abkömmlingen der primären Knotenzelle. Die drei übrigen Zellen sind aus einer andern primären Knotenzelle, welche kein Knöllchen bildete, hervorgegangen. In Fig. 4 *B* ist ein Querschnitt durch einen Wurzelknoten gezeichnet, an welchem nur ein einziges Knöllchen entwickelt war. F_I ist die Zelle des Wurzelfadens, welche den Verzweigungsknoten entwickelt hat. F_{II} ist ein kurzes, der Fusspitze entsprechendes Stück der nächst unteren Fadenzelle, zwischen beiden die S-förmige Wand im Querschnitt. In der Zellgruppe zwischen dem Knöllchen und der Fadenzelle erkennen wir auch hier leicht in der Centralzelle *P* den Rest der primären Knotenzelle, die rechts davon liegende Zellgruppe gehört der benachbarten primären Knotenzelle an, während die links liegenden Zellen *S*, *S'*, *S''* die seitlichen Tochterzellen derselben primären

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0405-3

Knotenzelle sind, aus welcher sich das Knöllchen entwickelt hat. Die Centralzelle *P* bleibt, soweit meine Erfahrung reicht, in der Folge ungetheilt und ist keiner weiteren Entwickelung fähig, während die seitlichen Tochterzellen der primären Knotenzelle sich weiter theilen oder direct zu seitlichen Organen auswachsen können.

Wenn wir unsere Betrachtung auf die Abkömmlinge einer einzelnen primären Knotenzelle beschränken, so können wir die Zellanordnung hier etwa mit der Zellanordnung im Blatt einer Chara ver-

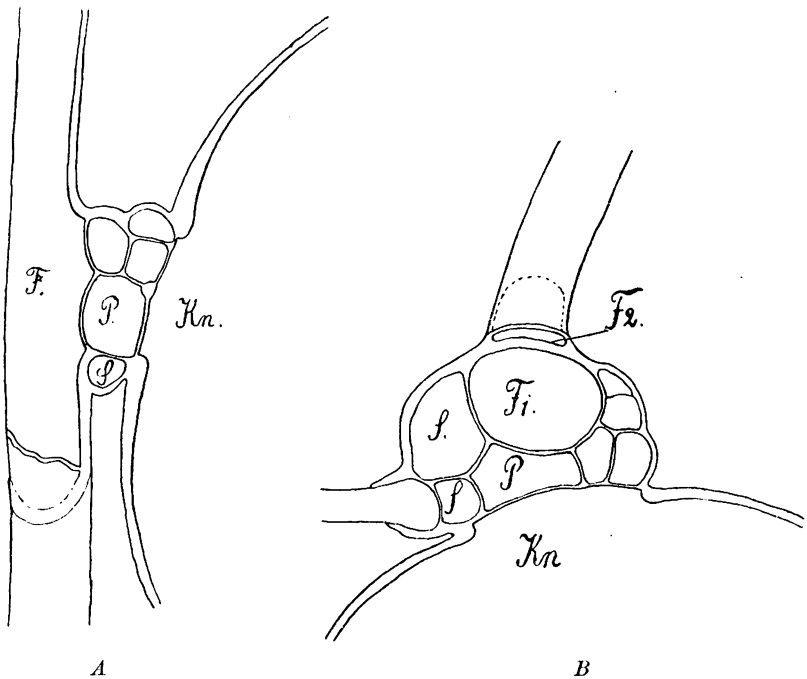


Fig. 4. Chara aspera. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt eines Wurzelknotens, welcher ein Knöllchen trägt, *Kn* Knöllchen, *F* Fadenzelle, welche den Knoten trägt, *P* Centralzelle, *S* peripherische Knotenzellen. 110/1.

gleichen. Wie dort zwischen zwei Internodien eine Gruppe von Knotenzellen liegt, welche aus einer nicht weiter entwickelungsfähigen Centralzelle und einem Kranz seitlicher weiter wachsthumsfähiger Zellen besteht, so folgt auch hier auf die einem Internodium entprechende Fadenzelle der Wurzel zunächst ein Knoten, bestehend aus einer centralen ausgewachsenen Zelle *P* und einigen entwickelungsfähigen seitlichen Zellen *S*. Die Stärke führende Zelle des Knöllchens selber müssen wir dementsprechend als eine Internodialzelle ansehen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0406-8

Bevor wir zur Besprechung der Eigenschaften dieser Internodialzelle übergehen, haben wir noch auf eine Beziehung zwischen der Zahl und der Stellung der Knöllchen an den Wurzelknoten einen Blick zu werfen. Wir haben gesehen, dass bei der ersten Theilung des Wurzelknotens vier primäre Knotenzellen gebildet werden (vergl. Fig. 1, V.), von denen jede den Ausgangspunkt für die Entstehung eines Knöllchens darstellen kann. Die vier Knotenzellen sind indess nicht in gleichem Grade für die Knollenbildung disponirt. Am meisten begünstigt sind offenbar die beiden unteren; denn wenn nur ein oder zwei Knöllchen an einem Wurzelknoten vorhanden sind, so sind dieselben stets aus den unteren Knotenzellen hervorgegangen,

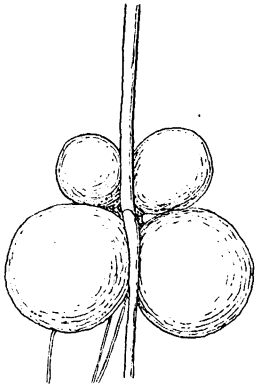


Fig. 5. Chara aspera. Wurzelknoten mit vier Knöllchen. 15/1.

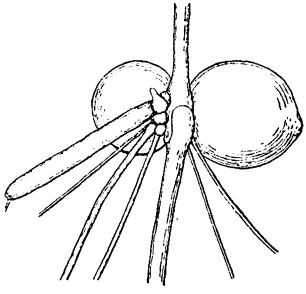


Fig. 6. Chara aspera. Wurzelknoten mit zwei kugeligen und einem cylindrischen Knöllchen. 22/1.

erst wenn drei oder vier Knöllchen gebildet werden, können auch die beiden oberen primären Knotenzellen an der Ausbildung theilnehmen, und häufig erkennt man, wie in dem in Fig. 5 dargestellten Falle, auch dann an der Grösse der Knöllchen leicht, dass die unteren primären Knotenzellen hinsichtlich ihrer Versorgung mit Reservestärke die Meistbegünstigten sind. Uebrigens kommt häufig genug der Fall vor, dass, selbst wenn drei oder mehr Knöllchen am Wurzelgelenk vorhanden sind, die beiden oberen Knotenzellen von der Ausbildung der Reservestoffbehälter keinen Antheil haben. Ein solcher Fall ist in Fig. 6 dargestellt. Dort ist neben zwei annähernd kugeligen ein fast cylindrisches Knöllchen vorhanden, welches direct aus dem Basalknoten eines der ersteren entspringt. In Fig. 6a ist ein Präparat gezeichnet, an welchem der Ursprung eines solchen secundären

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0407-4

Knöllchens ohne Weiteres ersichtlich ist. Das Präparat wurde dadurch gewonnen, dass das Knöllchen *AK* durch einen schrägen Schnitt zugleich von der Fadenzelle der Wurzel und von dem Basalknoten einer benachbarten Knolle getrennt wurde. Man sieht also in der Figur ausser dem kalottenförmigen Stück der Knollenmembran *AK* nur die Zellen des Basalknotens der Knolle selbst. Unter ihnen ist *P* der Rest der primären Knotenzelle, also die Centralzelle, S S_1 sind die seitlichen entwickelungsfähigen Zellen, von denen die eine S_1 zu einem kleinen spindelförmigen Knöllchen erwachsen ist, in welchem schon die Ablagerung der Reservestärke begonnen hat. Der Fall, dass an einem Wurzelknoten mehr als vier Knöllchen entwickelt werden ist verhältnissmässig selten. Selbstverständlich müssen dann immer ein oder einige Knöllchen secundär aus den Basalknoten anderer Knöllchen entstanden sein.

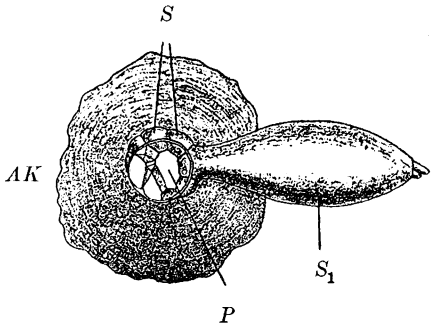
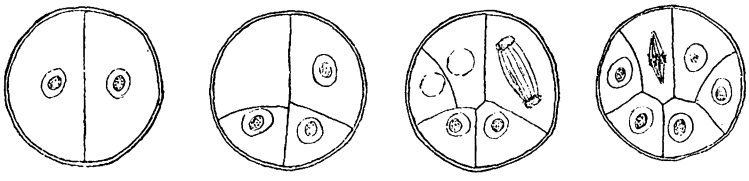


Fig. 6a. Chara aspera. Theil eines an der Basis abgeschnittenen Knöllchens *AK*. *P* die Centralzelle des Knotens, S S_1 peripherische Knotenzellen, S_1 junges Knöllchen. 55/1.

Der Umstand, dass die primären Knotenzellen für die Weiterentwickelung in bestimmter, von der Zelltheilungsfolge abhängiger



I II III IV

Fig. 7. Chara aspera. Querschnitt durch junge Sprossknoten. I—IV aufeinanderfolgende Theilungsstadien.

Weise verschieden veranlagt sind, gibt uns Veranlassung, die Theilung des Wurzelknotens und die Entstehung der vier primären Knotenzellen mit der Theilung und Entwickelungsfolge der Sprossknoten von Chara in Beziehung zu setzen. Nachdem von der Scheitelzelle an der Sprossspitze eine neue Zelle abgegrenzt worden ist, theilt sich die letztere bekanntlich durch eine uhrglasförmig nach oben gewölbte Wand in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0408-0

eine nach der Scheitelzelle hin gelegene Knotenzelle und in eine Internodialzelle, welch letztere keine weiteren Theilungen mehr erfährt. Verfolgen wir nun die weitere Entwickelung der Knotenzelle, so zeigt sich, dass zuerst in allen Fällen eine Längswand entsteht, welche die Knotenzelle annähernd genau halbirt (Fig. 7 I). Diese Längswand entspricht der Längswand in der Knotenzelle am Wurzelgelenk, welche in Fig. 1 IV auf Seite 388 dargestellt ist. In dem Sprossknoten entstehen darauf bald nach einander zwei Wände, je eine in jeder Hälfte, durch welche von den halbkreisförmigen Theilzellen des Knotens zwei Zellen abgeschnitten werden, wie es Fig. 7 II zeigt. Von diesen beiden Zellen ist immer die zuerst entstandene, in der Figur vorne rechts liegende Zelle die bei der Weiterentwickelung meist begünstigte, aus ihr geht der Basalknoten des normalen Achselsprosses hervor. Aus der andern Zelle entwickelt sich das grösste Blatt des Knotens, während aus den Restabschnitten der Knotenhälften die übrigen Blätter entstehen. Das in Fig. 7 II dargestellte Theilungsstadium entspricht also ganz dem Theilungsstadium des Wurzelknotens in Fig. 1 V, nur ist in dem Sprossknoten der Restabschnitt der Knotenhälfte bedeutend grösser als die abgeschnittene primäre Knotenzelle und erfährt dementsprechend, wie Fig. 7 III und IV zeigen, noch weitere Theilungen; während in dem Wurzelknoten, wenigstens in vielen Fällen, die bei der Entstehung der untern Knotenzellen auftretenden Theilungswände die Knotenhälften annähernd halbiren, so dass die Reststücke ohne weitere Theilung direct als primäre Knotenzellen sich verhalten. Dass aber auch hier die nach vorne abgeschnittenen Zellen für die Weiterentwickelung bevorzugt sind, haben wir aus ihrem Verhalten bei der Ausbildung von Reservestoffbehältern erkennen können.

Die Knöllchen der Chara aspera werden eigentlich mit Unrecht als einzellig bezeichnet. In Wirklichkeit enthält das kugelige oder spindelförmige Gebilde, als welches sich das einzelne Knöllchen makroskopisch darstellt, ausser der mit Reservestoffen erfüllten Internodialzelle noch eine Gruppe kleiner Zellen an der der Basis gegenüberliegenden Seite, welche nur wenig über die Kugeloberfläche hervorragen. Richten wir unser Augenmerk zunächst auf die Stärke führende Internodialzelle des Knöllchens, so finden wir dieselbe im ausgewachsenen Zustande mit einer stark verdickten Zellwand umgeben, welche auf dem Querschnitt deutliche Schichtung erkennen lässt. Jod und Schwefelsäure geben nur bei längerer Einwirkung der Säure vorwiegend in den innersten Membranschichten eine schwach bläuliche Färbung. Während die Innenseite der Wand völlig glatt ist, erscheint

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0409-8

die Aussenfläche derselben durch sehr zahlreiche Risse uneben. Die Richtung der Risse ist vorwiegend parallel der Richtung von der Basis des Knöllchens zur Spitze. Mikrotomschnitte der Wand lassen erkennen, dass die Risse durch mehrere der äussern Schichten der Zellwand nach innen reichen, niemals aber bis zur Hälfte der Wanddicke nach innen vordringen. Da an den jugendlichen, noch nicht zur definitiven Grösse herangewachsenen Knöllchen die Wand auch aussen völlig glatt ist, so muss die rissige Beschaffenheit der äussern Wandschichten dadurch zu Stande kommen, dass die älteren Wandschichten, nachdem sie von neugebildeten von innen her überlagert worden sind, der durch das Wachsthum des Zellinhaltes ausgeübten Dehnung nicht mehr nachzugeben vermögen, sondern quer zur Richtung der grössten Spannung, d. i. in der Meridianrichtung, an zahlreichen Stellen einreissen.

Den der Menge nach vorwiegenden Inhaltsbestandtheil bildet in der erwachsenen Internodialzelle des Knöllchens die Stärke, welche in Form rundlicher, scheibenartig abgeflachter Körnchen abgelagert ist (s. Tafel X Fig. 11). Die grössten Stärkekörner erreichen eine Länge bis zu 0,15 mm; neben ihnen finden sich alle Abstufungen bis herab zu den kleinsten Körnchen. An den grösseren Körnchen erkennt man leicht eine concentrische Schichtung, welche, ähnlich wie bei der Vicieenstärke, um einen länglichen, am trockenen Stärkekorn als rissige Höhlung erscheinenden Kern angeordnet ist. Die weitaus grösste Mehrzahl der Körner ist einfach und sehr vereinzelt finden sich meist kleinere Körnchen, welche zwei Schichtencentren aufweisen, also Zwillingsbildungen sind, oder grössere Körner, denen wie bei manchen Körnern der Sagostärke kleinere Theilkörner aufsitzen.

An den Stärkekörnern frischer Knöllchen lässt sich in Jod-Jodkalium leicht eine zarte gelbgefärbte Hülle nachweisen, welche den Körper der Leucoplasten darstellt. Bringt man frische Stärkekörner in Wasser, so sieht man gelegentlich den Leucoplasten aufquellen und sich als hyaline Blase von dem Körper des Stärkekorns abheben. Nach kurzer Zeit platzt die Blase und entlässt mit einem Ruck das Stärkekorn. In der gänzlich mit Stärke erfüllten Zelle ist der Protoplasmaleib wabenartig zwischen den Stärkekörnern ausgebreitet. Es gelang mir nicht, mit Sicherheit zu constatiren, ob nur ein einziger Zellkern vorhanden ist, oder ob, wie sonst in den Internodialzellen, eine Fragmentation des Kernes stattgefunden hat.

Die Zellengruppe, welche an dem der Basis gegenüberliegenden Ende des Knöllchens gelegen ist, entspricht ihrer Natur nach einem Verzweigungsknoten, in welchem sich im Allgemeinen die Zelltheilungs-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0410-9

folge in gleicher Weise abspielt wie in dem primären Verzweigungsknoten des Wurzelfadens. Fig. 8 *B* zeigt einen nicht gerade selten vorkommenden Fall von Zellanordnung in der apicalen Zellengruppe des Knöllchens. In der einen Zelle, welche den Ursprung der ganzen Gruppe bildete, ist eine Halbirungswand aufgetreten, in jeder Tochterzelle hat eine weitere Theilung stattgefunden, so dass vier Knotenzellen entstanden. Die beiden unteren derselben haben schon weitere Theilungen erfahren, indem an der Spitze eine Scheitelzelle abgeschnitten wurde, welche in der Figur nicht sichtbar ist; und indem das als Knoten bleibende Stück in eine nicht weiter entwickelungsfähige Centralzelle und in eine Randzelle getheilt wurde, welch letztere als Ausgangspunkt für die Entstehung von seitlichen Organen dienen kann. Figur 8 *A* stellt einen Fall dar, in welchem nur die erste Theilungswand in der Knotenzelle aufgetreten war. Die eine der Tochterzellen hatte sich, was aus der Figur nicht ersichtlich, direct weiter entwickelt, indem an der auswachsenden Zelle eine Scheitelzelle abgegrenzt war, aus welcher sich ein neuer Verzweigungsknoten entwickelt hatte, dem einige Haarwurzeln entsprangen, während die Scheitelzelle selbst für spätere Entwickelung disponibel war. Endlich ist in Fig. 8 *C* ein Fall gezeichnet, in welchem die beiden Theilhälften des an der Spitze des Knöllchens liegenden Knotens ungleich ausgebildet waren. Die in der Figur nach rechts gelegene Hälfte hat nur wenige Theilungen erfahren, die aus ihr hervorgegangenen Zellen sind zu Wurzelhaaren ausgewachsen. Die andere Seite des Knotens zeigt dagegen eine grössere Anzahl von Theilungswänden, durch welche dieselbe in drei primäre Knotenzellen zerlegt wurde, von denen die beiden äusseren nach Ausbildung einer Scheitelzelle schon wieder in bekannter Weise in eine centrale Zelle und in seitliche Zellen getheilt sind.

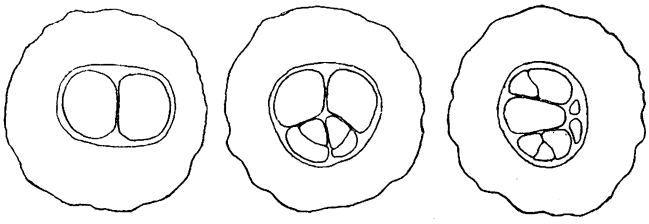


Fig. 8. Chara aspera. Verschiedene Fälle der Zellanordnung in der apicalen Zellgruppe eines Knöllchens. 82/1.

Die Wandstelle, durch welche die apicalen Knotenzellen von der stärkehaltigen Zelle des Knöllchens getrennt werden, ist ebenso

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0411-5

wie die Wandstelle an der Basis des Knöllchens unverdickt. Da die Knotenzellen nur flach sind, so ragen sie wenig über die äussere Oberfläche der Knöllchenzelle hervor und da andererseits ihre nach aussen liegende Wand fast ebenso stark verdickt ist als die Wand des Knöllchens, so gewinnt man auf Längsschnitten des Knöllchens den Eindruck, als ob die Zellen des apicalen Knotens gewissermassen in die Wand des Knöllchens eingebettet sind, wie das die Fig. 13 auf Tafel X erkennen lässt. Die Figur wurde nach einem Mikrotomschnitt gezeichnet. Die grössere Zelle links ist die Knotenzelle, nach aussen hin ist von derselben bereits eine Scheitelzelle abgeschnitten, eine weitere Theilungswand der Knotenzelle ist in dem Schnitt nicht getroffen.

Das Knöllchen, von welchem das in der Fig. 13 der Tafel X dargestellte Präparat gewonnen wurde, war frühzeitig im Herbst eingesammelt, und es mag damit in Zusammenhang stehen, dass die apicale Zellgruppe noch so wenig entwickelt war. In andern Fällen ist die Zahl der Zellen in der Gruppe am Knöllchenscheitel bedeutend grösser, wie das ja aus den Flächenansichten in Fig. 8 auf Seite 397 schon hervorgeht. Sehr häufig haben sich einzelne seitliche Zellen zu Wurzeln entwickelt, so dass das aus dem Schlamme gezogene Knöllchen an seinem Scheitel ein Haarbüschel trägt. Man könnte die Entstehung von Wurzeln aus dem Scheitel des Knöllchens schon als ein Moment der Keimung ansehen. Da indess aus den an der Knöllchenbasis liegenden Zellgruppen, wie wir früher gesehen haben, Haarwurzeln entspringen, welche die nöthige Wasserzufuhr zum Knöllchen vermitteln können, so ist die Wurzelbildung am Scheitel nicht unbedingt für die Weiterentwickelung erforderlich. Ich habe mehrfach keimende Knöllchen untersucht, welche am Scheitel zunächst nur Sprossanlagen entwickelten.

Für die Entstehung seitlicher Organe sind, wie wir gesehen haben, Zellen in grösserer Anzahl disponibel, nämlich zunächst die Zellen an der Basis des Knöllchens mit Ausnahme der einen, die wir, entsprechend der Braun'schen Bezeichnungsweise, als Centralzelle bezeichnet haben, sodann die Scheitelzellen und seitlichen Knotenzellen der apicalen Gruppe. Zum Theil werden diese Zellen für die Wurzelbildung verwendet, zum Theil aber bilden sie den Ursprung von Sprossanlagen, welche im Frühling hervortretend die Pflanze regeneriren.

Gewöhnlich entstehen an jedem Knöllchen mehrere Sprossanlagen, wobei die Zellen des basalen Knotens bevorzugt erscheinen. Indessen können auch die Vegetationspunkte an der Spitze des Knöllchens Sprossanlagen liefern, wie das aus der nach der Natur gezeichneten Fig. 9

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0412-1

ohne Weiteres ersichtlich ist. Die Sprossanlagen stellen sich in allen Fällen nach Form und Entwickelungsgang als Zweigvorkeime dar, die sich indessen wie es scheint, von den bei der Sporenkeimung entstehenden Vorkeimen durch ihr Verhalten unterscheiden. Al. Braun gibt nämlich an, dass bei Chara aspera, im Gegensatz zu andern Arten, der Vorkeimquirl gewöhnlich unausgebildet bleibt und weder Blätter, noch Sprosse hervorbringt, während der einzige Spross zweiter Generation vom Wurzelknoten erzeugt wird. Ich fand dagegen bei den aus Knöllchen erwachsenen Sprossen den Vorkeimquirl normal entwickelt mit einem oder gelegentlich zwei Sprossen zweiter Ordnung; daneben erwuchs meistens aus dem Wurzelknoten ein weiterer Spross zweiter Ordnung.

Um über diesen Punkt volle Klarheit zu erlangen und die Zelltheilungen lückenlos beobachten zu können, verwendete ich eine Methode, welche auch bei andern später zu erwähnenden Untersuchungen angewendet wurde und deren Beschreibung mir desshalb nicht überflüssig erscheint. Es handelt sich um eine Cultur der Characeensprosse unter Deckglas. Die Objectträger, welche ich für diesen Zweck verwende, messen 55×75 mm, die Deckgläser sind quadratisch bei einer Seitenlänge von 34 mm. Auf die Mitte des Objectträgers wird zunächst mit einer Pipette ein ziemlich grosser Wassertropfen gebracht, der aus einem Glase genommen ist, in welchem seit längerer Zeit Characeen cultivirt wurden.

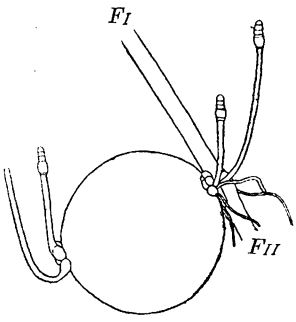


Fig. 9. Chara aspera. Austreibendes Knöllchen, F_I—F_{II} der das Knöllchen tragende Wurzelfaden der Mutterpflanze. 18/1.

In den Tropfen wird ein Wurzelknöllchen gebracht, das mit einem weichen Pinsel vorher vom anhaftenden Schlamm befreit wurde. Nachdem das Deckglas aufgelegt ist, wird von dem gleichen Wasser so viel hinzugethan bis der Raum unter dem Deckglas gänzlich erfüllt ist. Darauf wird der Deckglasrand mit einem dicken, mindestens 6 mm breiten Streifen von Vaseline umschmiert. Es ist darauf zu achten, dass vor dem Auftragen der Vaseline der Objectträger um den Deckglasrand gänzlich wasserfrei ist, weil sonst das Klebmittel nicht fest genug haftet. Das Knöllchen muss seinen Platz etwa in der Mitte des Deckglases einnehmen. Das Deckglas legt sich bei dieser Herstellungsweise von Präparaten immer etwas schief, so dass

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0413-7

der wassererfüllte Raum keilförmig ist. Wir richten uns so ein, dass die Kante des Deckglases, welche den Objectträger berührt, nach der einen Schmalseite des letzteren hin gerichtet ist. Es ist das von Bedeutung, weil wir, wenn wir den Wurzeln und Sprossen der jungen sich entwickelnden Pflanzen normale Entwickelungsbedingungen geben wollen, unsere Präparate senkrecht stellen müssen. Die Neigung des Deckglases gegen den Objectträger soll dabei verhindern, dass das eingelegte Knöllchen an den Deckglasrand sinkt. Wir müssen also die Aufstellung des Präparates so wählen, dass der dem Objectträger genäherte Deckglasrand nach unten gerichtet ist. Um mehrere derartige Präparate bequem aufstellen zu können, benütze ich Holzklötze, welche 12 cm lang, 5 cm breit und $2^1/_2$ cm hoch sind und welche oben vermittelst einer Säge mit fünf ca. 8 mm tiefen Quereinschnitten in gleichen Abständen versehen sind. In diese Einschnitte, deren Breite der Glasdicke der Objecttäger entspricht, werden die Präparate mit ihrem untern Rande hineingeschoben und das Ganze gegen Staub mit einer Glasglocke überdeckt.

Es kommt nicht selten vor, dass an den Präparaten das Wasser sich noch nachträglich durch die Vaseline einen Ausweg sucht, so dass das eingelegte Knöllchen nach einiger Zeit trocken liegt. Um das zu verhindern, habe ich verschiedene Mittel versucht, von denen mir am meisten empfehlenswerth scheint, den unteren Deckglasrand und die anstossenden Theile der Seitenränder mit geschmolzenem Paraffin von 40—50° Schmelzpunkt zu verstreichen. Man könnte fragen, wesshalb nicht statt der Vaseline überhaupt ein consistenteres Einschlussmittel gewählt wurde. Es hat sich indess gezeigt, dass alle sonst zur Verfügung stehenden Mittel, festes Paraffin, Wachs allein und mit Colophonium gemischt, Lackarten, Canadabalsam einen luftdichten Abschluss geben, so dass die eingeschlossenen Pflanzen nach kurzer Zeit ersticken. Die Vaseline dagegen gestattet, obwohl sie die Wasserverdunstung fast ganz herabsetzt, einen für die Lebenderhaltung der eingeschlossenen Pflanzen ausreichenden Gaswechsel. Ich konnte z. B. an einem Charawirtel, welcher am 9. November 1894 in ein Deckglaspräparat zu Versuchszwecken mittelst Vaseline eingeschlossen worden war und unberührt gelegen hatte, am 13. November 1895, also nach Jahresfrist, den Institutsgenossen noch kräftige Protoplasmaströmung demonstriren, die besonders deutlich wahrnehmbar war, da die neugebildeten Stengelinternodien unberindet geblieben waren. Die Methode der Verwendung von Vaseline zur Abschliessung lebender Präparate habe ich vor Jahren in Pringsheim's Laboratorium

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0414-3

kennen gelernt; ich hatte dieselbe nur meinen speciellen Zwecken anzupassen.

Wurzelknöllchen, welche ich aus meinem Vorrath gegen Ende des Januar in der angegebenen Weise ausgelegt hatte, trieben schon nach wenigen Tagen, es traten neben einander Wurzel und Sprossanlagen hervor, welche durch ihre entgegengesetzte Wachsthumsrichtung von Anfang an unterscheidbar sind. Eine der so gebildeten Sprossanlagen wurde nun in continuirliche Beobachtung genommen. Ich verfuhr dabei in der folgenden Weise. Ein Seibert'sches Mikroskop Stativ Nr. 4 wurde im Gelenk rechtwinkelig umgelegt, so dass die Fläche des Objecttisches genau senkrecht stand. Auf dem Objecttisch wurde das Präparat in aufrechter Stellung mittelst Klemmen so befestigt, dass die Spitze einer neu gebildeten Sprossanlage, welche noch keinerlei Theilungen erfahren hatte, sich in der Mitte des Gesichtsfeldes befand. Um die Beobachtung zu erleichtern, wurde statt des Oculars in die Tubusröhre das Knie eines Oberhäuser'schen Zeichenapparates von Seibert, aus welchem das die Linsen tragende Trichterstück mit dem kleinen Ocularprisma herausgezogen war, eingesetzt und so befestigt, dass das freie Rohr nach oben gerichtet war. In dieses Rohr passen ziemlich genau die Oculare der Zeiss'schen, Leitz'schen, Reichert'schen Mikroskope. Die Einbusse an Deutlichkeit des mikroskopischen Bildes, welche durch die Benutzung der nicht adaptirten Linsen verschiedener Systeme entsteht, ist bei den schwachen Vergrösserungen, die man der Dicke des Präparates wegen verwenden muss, nicht wesentlich. Ich benützte in dem speciellen Fall, dessen Ergebniss ich unten beschreiben will, das System Seibert Nr. III und das Ocular Leitz Nr. I; um direct zeichnen zu können, ersetzte ich das letztere durch das neue Zeichenocular von Leitz.

Zur Beleuchtung des Objectes verwandte ich ursprünglich einen Abbe'schen Beleuchtungsapparat mit Irisblende oder den Hohlspiegel einer gewöhnlichen Beleuchtungseinrichtung. Es schien aber durch die zu intensive Beleuchtung die Entwickelung des Sprosses ungünstig beeinflusst zu werden, wesshalb ich bei späteren Versuchen das Mikroskop ohne Blenden und Beleuchtungsspiegel einfach gegen ein Ostfenster meines Arbeitszimmers mit ziemlich freiem Horizont richtete. Während der dunkeln Tageszeit wurde mit Hilfe des eingesetzten Abbe'schen Apparates nur so lange, als für die Beobachtung und Zeichnung durchaus nöthig war, von einer Lampe her beleuchtet.

Bei der geschilderten Anordnung des Apparates ist es möglich, die Entwickelung der Sprossspitze in jedem Moment zu beobachten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0415-8

und zu zeichnen. Ich darf indess nicht vergessen zu erwähnen, dass das Bild, welches man im Gesichtsfelde erblickt und welches man mit Hülfe eines Zeichenapparates entwirft, ein Spiegelbild des Objectes ist, in welchem rechts und links gegeneinander vertauscht erscheinen. Für unsere Zwecke hat diese Umkehrung keine Bedeutung, da das Spiegelbild der ersten Entwickelungsstadien bei der symmetrischen Ausbildung der Sprossanlage ziemlich genau dem directen Bilde des um 180° um seine Achse gedrehten Objectes entspricht.

Ich will nun den zeitlichen Verlauf der Entwickelung einer Sprossanlage an einem Wurzelknöllchen von Chara aspera nach einem speciellen Falle schildern und durch die in der angegebenen Weise nach der Natur gezeichneten Fig. 1—10 auf Tafel X erläutern. Der zur Beobachtung gewählte Spross wuchs vielleicht infolge ungünstiger Beleuchtung mehrere Tage als cylindrischer Faden, der, abgesehen von seiner Wachsthumsrichtung, in nichts von einem Wurzelfaden verschieden war. Unmittelbar hinter dem fortwachsenden Scheitel befanden sich in dem dichten Protoplasma zahlreiche Glanzkörperchen, welche die bekannte Beweglichkeit zeigten. Der Zellkern war etwas in der Längsrichtung des Fadens gestreckt, eiförmig und lag ziemlich weit hinter der Spitze in der Nähe der Vacuole des Fadens, um welche das Protoplasma lebhaft strömte. Der Längenzuwachs des Fadens betrug in der Stunde annähernd 50 μ, so dass sich die Spitze ziemlich schnell aus der Mitte des Gesichtsfeldes verschob und mehrmals durch Verrücken des Präparates auf dem Objecttische in die zum Beobachten günstige Lage zurückgebracht werden musste. Am Nachmittage des 6. Februar verzögerte sich der Längenzuwachs des Fadens merklich und hörte endlich ganz auf. Der obere plasmaerfüllte Abschnitt des Fadens hatte sich etwa um ein Drittel seiner bisherigen Breite erweitert. Der Zellkern rückte allmählich nach oben bis etwa in die Mitte zwischen Vacuole und Fadenscheitel. Dort trat Karyokinese ein, welche etwa ½10 Uhr abends soweit beendet war, dass die Tochterkerne deutlich umgrenzt erschienen. Zwischen ihnen trat die zarte Anlage einer Theilungsmembran quer zur Längsachse des Fadens hervor. Dieses Stadium ist in der Fig. 1 der Tafel dargestellt. Während der folgenden Nacht wölbte sich der unter der Theilungswand liegende Abschnitt der untern Fadenzelle schwach keulenförmig heraus. Beide Tochterkerne theilten sich aufs neue und am Morgen des 7. Febr. war, wie Fig. 2 zeigt, sowohl in dem Endabschnitt des Fadens als auch unterhalb der keulenförmig angeschwollenen Stelle eine neue Querwand in der Ausbildung begriffen. Mittags 12 Uhr

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0416-4

waren diese Wände völlig ausgebildet und die Zellkerne in allen Zellen deutlich. Schon nach 2 Stunden bereiteten sich neue Theilungen vor, welche dazu führten, dass in der angeschwollenen Zelle unten eine flachscheibenförmige Zelle abgeschnitten wurde und dass der Endabschnitt des ganzen Fadens sich weiter durch eine Querwand gliederte. Abends $7^1/_2$ Uhr waren beide Theilungen vollendet. Die Fig. 4, 5, 6 stellen die aufeinander folgenden Stadien dar. Die von der angeschwollenen Zelle unten abgeschnittene Scheibe ist die Anlage des Wurzelknotens. Die Anlage des Vorkeimquirls geschah in der Nacht vom 7. zum 8. Februar. Nachts 1 Uhr befand sich der Kern der angeschwollenen Zelle (vergl. Fig. 7) wieder im Theilungsstadium und die erste Andeutung einer Theilungswand im oberen Theil der angeschwollenen Zelle war eben sichtbar. Am nächsten Morgen war diese Wand fertig gebildet und ausserdem zeigte sich eine neue Theilungswand in dem Endabschnitt des Fadens (Fig. 8). Die Fig. 9 und 10 zeigen weitere Theilungsstadien, welche im Lauf des 8. Februar in den beiden von der angeschwollenen Zelle abgeschnittenen Scheibenzellen, also in der Anlage des Vorkeimquirls und des Wurzelknotens auftraten. Da die Theilungswände hier zum Theil parallel zur Fläche des Gesichtsfeldes auftreten, so war ihre Reihenfolge nicht mehr in der angegebenen Weise festzustellen. Die continuirliche Beobachtung wurde desshalb unterbrochen und das Präparat weiterer Entwickelung überlassen. Nach einigen Tagen, am 12. Februar, hatte der Spross das in der nebenstehenden Textfigur 10 dargestellte Entwickelungsstadium erreicht; sowohl die Anlage des Vorkeimquirls als des Wurzelknotens zeigen normale Entwickelung. Nach einigen Wochen waren aus der ersteren ein Quirl von mehrgliedrigen Blättern und ein berindeter Spross zweiter Ordnung hervorgewachsen. An dem Wurzelknoten hatte sich neben einigen Wurzeln ein nacktfüssiger Zweig gebildet. Fig. 11 stellt dieses Stadium in schwacher Vergrösserung dar, wobei der mittlere Theil des inzwischen sehr lang herangewachsenen Internodiums zwischen dem Vorkeimquirl und dem Wurzelknoten der Raumersparniss wegen fortgelassen worden ist. In der Folge entwickelte sich der nacktfüssige Zweig des Wurzelknotens, ohne das Wachsthum des normalen Sprosses wesentlich zu

Fig. 10.
Chara aspera.
Spitze eines jungen Zweigvorkeimes.
180/1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0417-0

beeinträchtigen, zu einem kräftigen Spross. Die Entwickelung der Sprosse aus den Wurzelknöllchen ging in allen beobachteten Fällen in ähnlicher Weise vor sich, nur traten bisweilen an dem Vorkeimquirl, wie das ja auch bei den Keimpflanzen und Zweigvorkeimen anderer Arten beobachtet werden kann, statt des einen Sprosses zweiter Ordnung deren zweie auf.

Während aus den basalen und apicalen Knotenzellen des Wurzelknöllchens die Wurzeln und Sprosse sich entwickeln, gehen in der mit Stärke erfüllten Internodialzelle desselben eigenthümliche Veränderungen vor sich, welche nach einiger Zeit schon dem blossen Auge wahrnehmbar sind. Die Knöllchen erscheinen dann nämlich nicht mehr in ihrer ganzen Ausdehnung weiss, sondern sie sind theilweise durchscheinend geworden. Es beruht das darauf, dass ein Theil der Stärkekörner gelöst worden ist, den Beginn der Lösung kann man schon im Anfang der Keimungserscheinungen constatiren. Man findet dann zwischen den unveränderten Stärkekörnern solche, die in ihrem mittleren Theil feine Höhlungen und Kanälchen erkennen lassen. Bei fortschreitender Lösung erweitern sich die Löcher und das Korn erscheint auch in seinen Randpartien angegriffen, bis endlich durch die mehr und mehr um sich greifende Corrosion das ganze Korn in kleine Partikelchen zerfällt, welche isolirt weiter gelöst werden. In Fig. 12 auf Tafel X sind einige Stärkekörner in verschiedenen Stadien der Lösung dargestellt. Man sieht, dass die Lösung in ganz ähnlicher Weise verläuft, wie sie für die Stärke im Endosperme der Gramineen bekannt ist. Die noch unveränderten und die noch nicht völlig gelösten Stärkemassen sammeln sich in der Kugelzelle des austreibenden Knöllchens, dem Gesetze der Schwere folgend, in der zur Erde gerichteten Hälfte an, so dass also der von der Erde abgewendete Theil

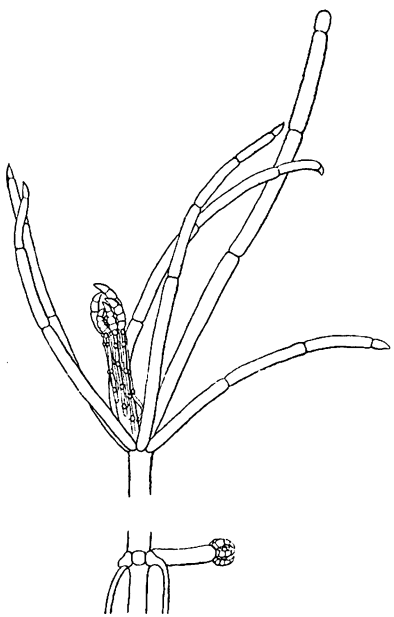


Fig. 11. Chara aspera. Vorkeimquirl und Wurzelknoten eines Zweigvorkeimes. 22/1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0418-6

jedes Kügelchens zuerst durchscheinend wird. Entsprechend der fortschreitenden Umwandlung und Fortführung der Stärke verlieren die Knöllchen während der Entwickelung der jungen Pflanzen mehr und mehr ihre weisse Farbe, bis sie endlich völlig durchsichtig und wasserhell erscheinen.

Ich will nicht unerwähnt lassen, dass ich in sehr vereinzelten Fällen die Knöllchen von Chara aspera durch einen Pilz angegriffen fand; das Innere der kugeligen Zelle war bisweilen völlig frei von Stärke und dicht erfüllt mit dem wattenartig verfilzten Mycel des dünnfädigen Pilzes. In den Fällen, in denen neben dem Pilzmycel noch ein Rest von Stärke in der Zelle sich vorfand, war jedes Stärkekorn dicht umsponnen von Pilzfäden. Spuren einer durch den Pilz bewirkten Lösung konnte ich indess nicht mit Sicherheit wahrnehmen. Am Ende einzelner Mycelfäden fanden sich kugelig angeschwollene, durch eine Querwand abgegrenzte, dickwandigere Zellen, die mit den Oogonien gewisser Saprolegniaceen einige Aehnlichkeit hatten. Es scheint mir nichts dagegen zu sprechen, dass der Pilz in diese Gruppe gehört. Eine genaue Bestimmung des Pilzes oder auch nur eine engere Umschreibung seiner systematischen Stellung konnte ich an dem wenigen, gelegentlich aufgefundenen Material nicht vornehmen; der Versuch, den Pilz im Culturgefäss auf den Knöllchen von Chara aspera zur Entwickelung zu bringen, misslang.

Auch durch niedere Thiere werden die stärkereichen Knöllchen bisweilen zerstört. So fand ich unter dem mir durch die Güte des Herrn Professor Schütt in Greifswald zur Verfügung gestellten Material aus dem Greifswalder Bodden ein völlig ausgewachsenes Knöllchen von Chara aspera, das durch seine gelbliche Färbung und durch seine Weichheit von den übrigen abstach und dadurch meine Aufmerksamkeit erregte. Ich glaubte zuerst, neues Untersuchungsmaterial für den oben erwähnten Pilz entdeckt zu haben, fand aber bei näherer Prüfung in dem Knöllchen statt des Pilzmycels und statt der Stärke einen schlammigen Detritus vor, in welchem zahlreiche Anguillula-artige Lebewesen lagen. Stärke war in dem Inhalt des Knöllchens auch durch Jodzusatz nicht mehr nachzuweisen.

Genau dieselbe Ausbildung und Zellanordnung wie die Knöllchen von Chara aspera besitzen die gleichen Organe an den Wurzelfäden von Lamprothamnus alopecuroides A. Br. (Chara Wallrothii Rupr.). Für die Beobachtung des Keimvorganges fehlte mir das Material. Wahlstedt[1]) sagt über die Keimung: „De knoppar som sålunde

1) L. J. Wahlstedt, Om Characeernas knoppar och öfvervintring, Lund 1864, pag. 40.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0419-4

framkomma, äro hos Ch. Wallrothii än vanliga adventivknoppar, än knoppgrenar" („Die Knospen, welche auf diese Weise hervorkommen, sind bei Chara Wallrothii entweder gewöhnliche Adventivknospen oder Zweigvorkeime"). Aus der Analogie könnte man schliessen, dass bei dem Lamprothamnus ebenso wie bei Chara aspera stets nur Zweigvorkeime aus dem Knöllchen erwachsen, und dass die von Wahlstedt beobachteten Adventivknospen die zur Entwickelung gelangten nacktfüssigen Zweige der primären Wurzelknoten sind; indess bedarf dieser Punkt noch der directen Prüfung.

Es kommen ferner auch noch bei dem australischen Lychnothamnus macropogon A. Br. ähnliche Brutknöllchen wie bei Chara aspera vor. Die Bulbillen sind hier besonders bei der var. tasmanica A. Br. sehr zahlreich und in grösserer Zahl an demselben Knoten vereinigt. Man findet bisweilen 12 und mehr Kügelchen in einer Gruppe. In einer solchen Gruppe sind aber neben mehreren von normaler Grösse stets einige sehr kleine Bulbillen vorhanden. Die grössten Knöllchen sind 0,75 bis 1,15 mm dick. Ueber die Anordnung der Bulbillen bei Lychnothamnus macropogon finde ich bei Braun[1]) die Bemerkung: „Bulbillen, denen der Chara aspera ähnlich, aber zahlreicher beisammen, oft 3—5 in einem Kreis, oft noch zahlreicher und dann über und unter dem Kreis".

Diese Angabe liess mich ursprünglich vermuthen, dass die Bulbillen hier in Quirlen um die Achse angeordnet seien, und dass die Knöllchen nicht Abkömmlinge eines schiefgetheilten Wurzelgelenkes seien, sondern an radiär gebauten unterirdischen Sprossknoten ständen; ich glaubte also gewissermassen ein Mittelding zwischen den Wurzelknöllchen der Chara aspera und anderer und den sternförmigen Knöllchen der Chara stelligera erwarten zu dürfen. Die Untersuchung, zu welcher mir das Herbarmaterial des Berliner botanischen Museums in dankenswerther Weise zur Verfügung gestellt war, ergab indess, dass auch die Knöllchen von Lychnothamnus macropogon an Wurzelknoten entspringen. Sie unterscheiden sich von den Knöllchengruppen der Chara aspera einzig darin, dass hier mehrere von den peripherischen Knotenzellen an der Basis der primären Knöllchen gleichfalls zu kugeligen oder birnförmigen Reservestoffbehältern werden, ein Vorkommniss, das in den Knöllchengruppen von Chara aspera, wie wir sahen, nur vereinzelt auftritt. Ueber den Bau und die Beschaffenheit der einzelnen Knöllchen bei Lychnothamnus macropogon

1) Braun-Nordstedt, Fragmente einer Monographie der Characeen. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss., Berlin 1882, pag. 103.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0420-5

kann ich nichts hinzufügen, was nicht schon bei den Knöllchen von Chara aspera gesagt worden wäre. Die Organe stimmen vollkommen überein, selbst bis auf die Form und Durchschnittsgrösse der Stärkekörner.

III.

Chara baltica soll nach Migula, welcher sich dabei wohl auf eine Angabe Durieu's[1]) stützt, zweierlei, nämlich vielzellige erdbeerartige und einzellige kugelförmige Bulbillen besitzen. Ich fand in der That an mehreren Exemplaren des Münchener Kryptogamenherbariums neben den charakteristischen mehrzelligen Knöllchen auch einzellige vor, die in Bezug auf Grösse und Gestalt, sowie auf die Zahl und Anhaftung der Knöllchen an den Wurzelgelenken denjenigen von Chara aspera völlig gleich waren. Auch durch genaueste mikroskopische Prüfung gelang es mir nicht, irgend welchen Unterschied gegenüber den Knöllchen von Chara aspera aufzudecken. Dieser Umstand erweckte den Verdacht, dass die untersuchten Knöllchen einer echten Chara aspera angehören möchten, welche vielleicht dem Rasen der Chara baltica beigemischt wuchs. In einem Falle konnte ich auch zwischen der Chara baltica vereinzelte Stämmchen einer sehr ähnlichen Form von Chara aspera auffinden. Wenn es an dem getrockneten Material auch nicht gelang, den Zusammenhang der die kugeligen Knöllchen tragenden Wurzelfäden mit den Stämmchen zweifellos nachzuweisen, so glaubte ich doch das Vorkommen von einzelligen Bulbillen bei Chara baltica in Zweifel ziehen zu müssen, um so mehr, als alle Angaben über das Vorkommen von beiderlei Bulbillen bei dieser Art, soweit mir bekannt, sich nur auf solche Standorte beziehen, an denen auch Chara aspera vorkommt. Um die Frage nach Möglichkeit der Entscheidung näher zu bringen, machte ich mich an die Untersuchung lebenden Materials, das mir durch Herrn Professor Schütt in Greifswald auf meine Bitte in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurde. Schon die nach dem Einsammeln an Ort und Stelle vorgenommene Etiquettirung der mir übersandten Gläser machte mich darauf aufmerksam, dass überall neben der Chara baltica die Chara aspera mitgesammelt wurde. Die Prüfung der Knöllchen ergab, dass die kugelförmigen Knöllchen mit einer einzigen Reservestoffzelle ausnahmslos mit Sprossen von Chara aspera in Verbindung standen. Während von den unterirdischen Theilen der Chara baltica in allen Fällen nur mehrzellige Bulbillen von

1) Bull. de la soc. bot. de France 1860 pag. 630 Anm.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0421-1

eigenthümlichem Bau gefunden wurden. Da diese Gebilde von den Knöllchen der Chara aspera wesentlich verschieden sind, und da auch bei den kleinsten von ihnen stets von Anfang an mehrere stärkehaltige Zellen angelegt werden, so habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass Chara baltica nur einerlei und zwar stets mehrzellige Bulbillen besitzt, und dass alle Angaben, welche dieser Art neben den mehrzelligen Bulbillen auch noch einzellige kugelige Wurzelknöllchen zuschreiben, auf Irrthum beruhen, welcher dadurch veranlasst wurde, dass zwischen den Rasen von Chara baltica zugleich Chara aspera wuchs.

Wir sind damit bei Chara baltica zu dem nämlichen Resultat gekommen, welches bei Chara fragifera schon früher von Alexander Braun constatirt worden ist. Der Entdecker dieser Art, Durieu de Maisonneuve, hatte ursprünglich nur die erdbeerartigen, aus vielen stärkehaltigen Zellen bestehenden Bulbillen gefunden, welche er in der Diagnose der neuen Art[1]) als bulbilli sphaeroidei, nonnumquam sublobati, albidi, 1—3 millim. crassi, cellulis vesiculosis undique mamillati, quasi fragiformes bezeichnete. In seiner zweiten Veröffentlichung über die Chara fragifera[2]) theilt Durieu mit, dass er neben den erdbeerartigen Bulbillen bei dieser Art auch einzellige gefunden habe, welche denjenigen von Chara aspera gleichen. Belegexemplare für diese Thatsache wurden von ihm in dem von Braun, Rabenhorst und Stizenberger herausgegebenen Characeenherbarium unter Nr. 73a ausgetheilt. Alexander Braun[3]) erkannte indessen bald, dass diese einzelligen Bulbillen, die Durieu als „bulbilles exceptionels“ oder als „bulbilles de second ordre“ bezeichnet hatte, gar nicht der Chara fragifera, sondern einer feinblätterigen Form von Chara aspera angehören, welche sich gelegentlich als Gast in den Dickichten der ersteren Art einfindet. Migula schreibt trotzdem bei der Besprechung der Angabe Durieu's: „Es ist wohl möglich, dass sich auch bei dieser Art eine Bildung echter Wurzelknöllchen ausser den oben erwähnten, den unterirdischen Stengelknoten angehörende Bulbillen finden“, wobei er unter echten Wurzelknöllchen der einzelligen kugeligen Bulbillen, unter Bulbillen der Stengelknoten die mehrzelligen, erdbeerartigen versteht. Gegenüber der Angabe Alexander Braun's, bei welcher ich eine Nachprüfung für überflüssig hielt und gegenüber der Thatsache, dass

1) Bull. de la soc. bot. de France 1859 pag. 186.

2) ebenda pag. 627.

3) Monatsbericht der Akad. d. Wiss. zu Berlin 1867 pag. 936.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0422-7

auch die mehrzelligen Bulbillen von Chara fragifera selbst bei minimaler Ausbildung stets schon aus mehreren stärkehaltigen Zellen bestehen, halte ich die von Migula ausgesprochene Vermuthung für verfehlt. Chara fragifera besitzt ebenso wie Chara baltica nur einerlei und zwar mehrzellige Bulbillen.

Es tritt nun zunächst die Frage auf, ob die mehrzelligen Bulbillen dieser beiden Arten an Sprossknoten entstehen oder ob sie, wie die oben besprochenen einzelligen Knöllchen, seitliche Auswüchse von Wurzelfäden sind. Die Erörterung dieser Frage hat schon verschiedene Autoren beschäftigt. Durieu de Maisonneuve hielt die erdbeerartigen Bulbillen der Chara fragifera in Analogie mit den sternförmigen Bulbillen von Chara stelligera für stengelständig; er nahm an, dass sie aus einer Zellanhäufung bestehen, welche sich an einem Sprossknoten rings um die Sprossachse entwickelt. Clavand fasst in seiner oben citirten Arbeit [1]) seine Ansicht dahin zusammen, dass die erdbeerartigen Bulbillen von Chara fragifera fast ausnahmslos wurzelständig sind. Dieser letzteren Ansicht schloss sich auch Al. Braun in seiner Arbeit über die Characeen Afrikas [2]) an. Migula [3]) dagegen vertritt, wie schon kurz erwähnt, auf Grund seiner Untersuchung die Ansicht, dass die mehrzelligen Bulbillen ohne Ausnahme den unterirdischen Stengelknoten angehören. Er schreibt: „Ob diese Bulbillen den Stengeln oder Wurzeln angehören, wird aber gewiss durch ihre Ein- oder Mehrzelligkeit entschieden. Bei Chara baltica finden sich an den unterirdischen Stengelknoton mehrzellige, den Sternchen bei Tolypellopsis vergleichbare, aber unregelmässige Bulbillen, an den Wurzeln einzellige, den bei Chara aspera vorkommenden ähnliche. Die Angabe, dass die mehrzelligen Bulbillen bei Chara fragifera den Stengelknoten und Wurzeln angehören, habe ich nicht bestätigt gefunden, bei den zahlreichen mir zu Gesicht gekommenen Exemplaren waren sie stets auf die Stengelknoten beschränkt".

In diesem Widerstreit der Meinungen kann uns nur eine sorgfältige Prüfung des Objectes selbst zu einer klaren Vorstellung führen. Ich beginne die Darstellung meiner Untersuchungsresultate mit der Chara baltica, von welcher mir hauptsächlich durch die Güte des Herrn Professor Schütt ein sehr reichliches Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand.

---

1) Bull. de la soc. bot. de France 1863 p. 140.
2) Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1867 p. 936.
3) Characeen p. 11.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0423-2

Wenn man Sprossstücke von Chara baltica, welche mit ihrem unteren Ende im Boden verborgen wuchsen, sorgfältig frei präparirt, so sieht man, wie Fig. 12 zeigt, dass die Internodien an den unterirdischen Theilen nicht, oder nur mangelhaft berindet sind. Auch die Knoten weisen gegenüber den oberirdischen Knoten mancherlei Abweichungen von der normalen Ausbildung auf. Die Blätter sind, wenn überhaupt vorhanden, sehr rudimentär, sie bestehen bisweilen nur aus einer einzigen, über dem Basilarknoten sich erhebenden cylindrischen Zelle (vergl. Fig. 13). Häufig sind zahlreiche Zellen des Knotens zu Wurzelhaaren ausgewachsen. Im Innern der meisten Zellen, welche den Knoten zusam-

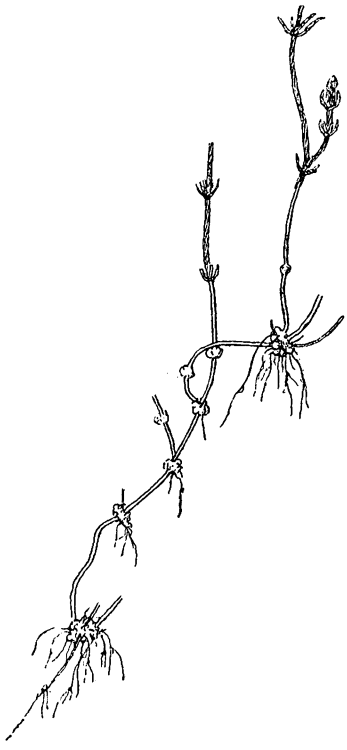


Fig. 12. Chara baltica. Unterirdischer Sprossabschnitt, dessen Knoten zu Bulbillen umgewandelt sind.

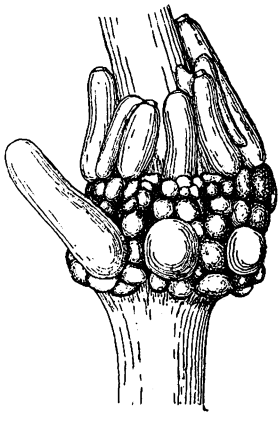


Fig. 13. Chara baltica. Unterirdischer Sprossknoten mit rudimentärer Blatt- und Rindenbildung. 30/1.

menhalten, gewahrt man bei mikroskopischer Betrachtung Stärkekörner in Menge, auf deren Vorhandensein die weissliche Färbung der unterirdischen Sprossknoten zurückzuführen ist.

Diese unterirdischen Knoten unterscheiden sich zum Theil nicht wesentlich von den gleichen Organen, die an den unterirdischen Sprosstheilen der meisten übrigen Characeen zu finden sind. Ihnen kommen ausser der rudimentären Entwickelung des Blattquirls, die auf den directen Einfluss der äusseren Umstände zurückzuführen sein

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0424-8

dürfte, keinerlei Eigenschaften zu, die nicht auch an dem normalen orberirdischen Sprossknoten in gleicher Weise vorhanden wären. Auch in den Zellen der letzteren findet sich Reservestärke vor, auch bei ihnen ist das Vermögen vorhanden, Haarwurzeln und Seitensprosse verschiedener Art zu bilden. Die verhältnissmässig grosse Zahl von Haarwurzeln, welche aus den unterirdischen Knoten entspringen, erklärt sich leicht durch den von dem umhüllenden Erdboden bewirkten Lichtabschluss, welcher ja, wie Richter[1]) für Chara fragilis nachgewiesen hat, die Rhizoidbildung günstig beeinflusst.

In einzelnen Fällen schlagen indess die unterirdischen Stengelknoten eine eigene Entwickelungsrichtung ein und bilden sich zu eigenartigen Organen aus, denen wir gegenüber den normalen Sprossknoten wegen ihres Baues und ihrer Function die Bezeichnung von Brutknöllchen nicht wohl versagen können. Im einfachsten Falle besteht die morphologische Besonderheit dieser Sprossknöllchen darin, dass an Stelle eines oder einiger Blätter kurze, zapfenförmige Vorsprünge entstehen, welche aus vielen mit Stärke erfüllten Zellen zusammengesetzt sind. In die Zellenordnung dieser zapfenartigen Vorsprünge ist schwer Einblick zu gewinnen. Nach dem Studium zahlreicher Objecte glaube ich annehmen zu können, dass in derartigen Vorsprüngen immer eine centrale Reihe von grösseren Zellen vorhanden ist, welche von einer ungleich dicken Lage von kleineren und kleinsten Zellen umgeben ist. Die centrale Zellreihe schliesst sich nach innen, wie auf dem in Fig. 14 gezeichneten Medianschnitt eines Zapfens deutlich erkennbar hervortritt, direct an eine der beiden flachen centralen Knotenzellen *Kn* des Sprosses an. Sie ist also offenbar aus einer der ursprünglichen peripherischen Knotenzellen, welche A. Braun als Urzellen der Blätter bezeichnet, hervorgegangen und entspricht demnach der centralen Zellreihe, d. h. den Internodial- und den centralen Knotenzellen der normalen Blätter. Aus der Form der Zellen in der centralen Reihe der zapfenartigen Auswüchse lässt sich ein Anhalt zur Unterscheidung zwischen Internodialzellen und Knotenzellen nicht

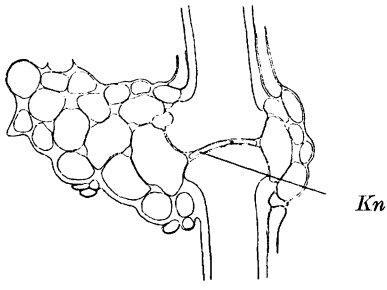


Fig. 14. Chara baltica. Medianschnitt eines Sprossknöllchens, *Kn* Knotenzelle der Sprossachse. 19/1.

1) Johannes Richter, Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. Flora 1894 p. 399.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0425-4

wahrnehmen, und auch bei Berücksichtigung des Zellinhaltes lassen sich keine Unterschiede zwischen den aufeinander folgenden Zellen auffinden. Sie sind alle mit Stärke erfüllt und enthalten alle durch Fragmentation des ursprünglichen Zellkerns zahlreiche Kerne. Ob auch hinsichtlich der Entwickelung völlige Uebereinstimmung herrscht, ist mir fraglich geblieben. Bisweilen glaubte ich wohl, aus der Anordnung und Wandbeschaffenheit der Zellen schliessen zu können, dass nur einzelne der Zellen in der centralen Reihe weitere Theilungen erfahren und den Ausgang für die Entstehung seitlicher Zellen bilden. Die Zellen, welche die centrale Zellreihe umgeben, würden dann den Blättchen und den Berindungszellen der normalen Blätter entsprechen. Ich muss das dahingestellt sein lassen und mich damit begnügen, gezeigt zu haben, dass überhaupt die zapfenförmigen Vorsprünge der Sprossknöllchen von Chara baltica metamorphosirte Blätter sind. Bisweilen gewinnen die Sprossknollen dadurch wesentlich an Umfang, dass alle Blatturzellen zu Knöllchenlappen werden und dass die äusseren Zellen der den Blättern entsprechenden Zäpfchen sich fortgesetzt theilen und zu Reservestoffbehältern anschwellen. Auf diese Weise kommen oft erbsengrosse und selbst bis zu 1 cm im Durchmesser haltende unregelmässig gelappte Zellkomplexe zu Stande, die eine grosse Menge von Stärke enthalten und bei der Keimung aus den zahlreichen Vegetationspunkten, welche über ihren Umfang vertheilt sind, einem ganzen Bündel von Sprossen der verschiedenen Arten, normalen Achselsprossen, nacktfüssigen Zweigen und Zweigvorkeimen, den Ursprung geben. Häufig bilden sich Doppelknöllchen, indem sich der normale Achselspross des zum Knöllchen anschwellenden Sprossknotens frühzeitig entwickelt und aus seinem ersten, nur durch ein kurzes berindetes Internodium von der Mutterknolle getrennten Knoten gleichfalls ein stärkehaltiges Knöllchen bildet, das in seiner Grösse nur wenig hinter dem Mutterknöllchen zurücksteht. Nachdem beim Austreiben aus beiden Knöllchen Wurzelfäden und Sprossanlagen in grosser Menge hervorgegangen sind, erscheinen die beiden Knöllchen bei oberflächlicher Beobachtung als ein gemeinsames Ganzes.

Ganz ähnliche Reservestoffknöllchen wie an den unterirdischen Sprossknoten treten nun bei Chara baltica auch an den Knoten der Wurzelfäden auf. In Fig. 15 ist ein solches Knöllchen dargestellt, bei dem die einseitige Entwickelung der Knotenzellen und das Vorhandensein einer schiefen Theilungswand in der Abstammungsachse keinen Zweifel darüber lassen, dass hier wirklich ein metamorphosirter Wurzelknoten verliegt. Die Zellenmasse des Knöllchens ist auch hier

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0426-0

in einzelne Lappen oder Zapfen zertheilt, in denen günstige Schnitte den centralen Strang grösserer Zellen erkennen lassen. Die in Fig. 15 dargestellte Wurzelknolle ist eine der grössten, die ich überhaupt beobachtet habe. Sehr häufig bleiben die Wurzelknollen kleiner und lassen dann eine lappige Zertheilung des Zellcomplexes nur undeutlich oder gar nicht erkennen. So zeigt Fig. 16*A* einen Fall, in dem kaum mehr als 10 mit Stärke dicht erfüllte Zellen an der Zusammensetzung des Wurzelknöllchens theilnehmen. Das in Fig. 16*B* im optischen Durchschnitt gezeichnete Knöllchen, welches von demselben Wurzelfaden stammt, wie dasjenige der Fig. 16*A*, besteht gleichfalls nur aus wenigen Zellen. Die Anlegung des Wurzelknotens ist hier in abnormer Weise erfolgt. Die schiefe Wand, welche im normalen Falle sehr stark geneigt und infolge dessen S-förmig ist, verläuft hier fast genau quer durch die cylindrische Fadenzelle. Die zweite Wand, welche sonst nur ein linsenförmiges Stück an der einen Seite der rückwärts liegenden Fadenzelle herausschneidet oder höchstens, indem sie zugleich an die S-förmige Wand ansetzt, die Spitze der Zelle als primäre Knotenzelle abtrennt, verläuft hier gleichfalls mit schwacher Neigung quer durch die ganze Fadenzelle und schneidet also ähnlich wie das bei der Entstehung der Sprossknoten der Fall ist, ein kurzes cylindrisches Stück zwischen den beiden Internodien als Knotenzelle heraus, deren weitere Zertheilung dann wie gewöhnlich mit dem Auftreten einer Halbirungswand eingeleitet wird. Auf diese Weise kommt es, dass hier die Zellen, welche aus der weiteren Zertheilung des Knotens hervorgehen, nicht

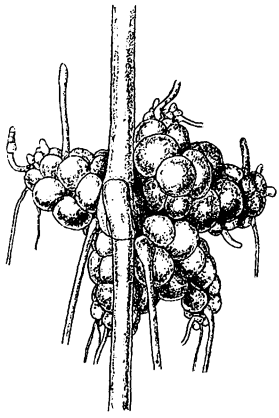


Fig. 15. Chara baltica. Wurzelknöllchen, F_I—F_{II} der das Knöllchen tragende Wurzelfaden. 11/1.

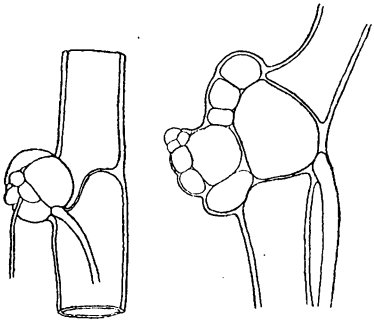


Fig. 16. Chara baltica. Wenigzellige Wurzelknöllchen. Bei *B* ist der Wurzelfaden abnorm getheilt. 30/1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0427-6

einseitig an dem Wurzelfaden entspringen, sondern rings um den Faden, wenn auch ungleichmässig, vertheilt sind. Die beschriebene Abnormität kommt gelegentlich auch bei anderen Arten vor, bei Chara baltica ist sie nicht selten. Wenn aus einem derartigen Wurzelknoten ein grösseres Knöllchen mit vielen stärkehaltigen Zellen hervorgeht, so gewinnt das Gebilde, wie Fig. 17 zeigt, einige Aehnlichkeit mit einem Sprossknoten. Das Vorhandensein anderer normaler Wurzelknoten an derselben Achse und ferner die schiefe Stellung der Theilungswände und die relativ grosse Höhe der primären Knotenzellen, endlich auch die ungleichseitige Ausbildung des Zellcomplexes können in solchem Falle als Unterscheidungsmerkmale zwischen diesen abnormen Wurzelknöllchen und den Sprossknöllchen dienen.

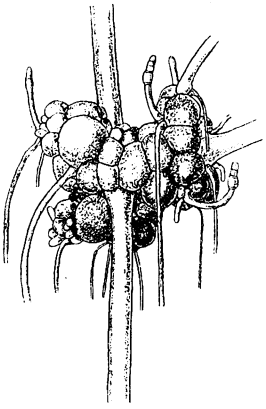


Fig. 17. Chara baltica. Grösseres Wurzelknöllchen am abnorm getheilten Knoten. 11/1.

Beim Austreiben sah ich aus den Wurzelknöllchen ausser den Wurzelfäden stets nur Zweigvorkeime hervorgehen. Es ist mir wahrscheinlich, dass darin ein principieller Unterschied zwischen Wurzelknöllchen und Sprossknöllchen besteht.

Die Wand der Knöllchenzellen ist bei Chara baltica aussen gewöhnlich sehr stark verdickt und zeigt deutliche Schichtung, nur die kleinen Zellen der Oberfläche, welche Vegetationspunkte darstellen, bleiben dünnwandiger. Im Innern zwischen den einzelnen Zellen bleiben die Wände zart bis auf starke, gleichfalls deutlich geschichtete Verdickungsleisten längs der Kanten, in denen drei oder vier Zellen zusammenstossen.

Die Stärkekörner sind meist rundlich, kreis- oder eiförmig, wenig abgeflacht und erreichen selten mehr als 60 μ im Durchmesser. Zusammengesetzte Körner sind in den Zellen der Wurzelknöllchen selten, in den Sprossknollen treten neben den einfachen Körnern bisweilen zahlreiche Zwillinge und selbst Gruppen von 4—6 Theilkörnern auf. An den kleinen Stärkekörnchen in den noch nicht sehr stärkereichen Zellen junger Knöllchen ist der Körper des Leucoplasten leicht nachweisbar. Die erwachsenen Stärkekörner zeigen eine deutliche Kernhöhlung und bisweilen schwache Andeutung einer concentrischen Schichtung. Häufiger ist eine radiale Struktur erkennbar, indem von der Kernhöhle aus viele zarte, im mikroskopischen Bild röthlich er-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0428-1

scheinende Spalten bis fast zum Rande des Kernes ausstrahlen. Die Auflösung des Stärkekorns bei dem Austreiben der Knöllchen geht in der bekannten Weise durch Corrosion von aussen her vor sich, indem zuerst feine Kanälchen auftreten, welche sich im Innern erweitern und verzweigen.

Die mehrzelligen Knöllchen der Chara fragifera stimmen nicht in allen Punkten mit den beschriebenen Knöllchen der Chara baltica überein. Wir haben auch hier zunächst die Frage zu erledigen, ob die Knöllchen Gebilde des Sprosses oder der Wurzelfäden sind. Mein Untersuchungsmaterial stammte von dem klassischen Standort der Chara fragifera, aus dem Étang de la Canau bei Bordeaux; es war nicht gerade sehr reichlich, genügte aber, um die vorliegende Frage mit aller Sicherheit zu entscheiden.

Die Bulbillen von Chara fragifera sind, wie sich schon bei Lupenvergrösserung erkennen lässt, nicht radiär gebaut, sondern sie sind nierenförmig gestaltet, wie aus den Fig. 18 *A* und *B* ersichtlich ist. Sie besitzen also an der einen Seite eine tiefe Einfaltung, welche sich bei der Seitenansicht makroskopisch als ein dunkler Strich darstellt, so dass die von ihrer Mutterachse losgelösten Bulbillen mit blossem Auge betrachtet, mit kleinen Gerstengraupen einige Aehnlichkeit zeigen. In der seitlichen Rinne liegt nun der Anheftungspunkt verborgen, durch welchen die Körperchen mit der sie tragenden Achse in Verbindung stehen.

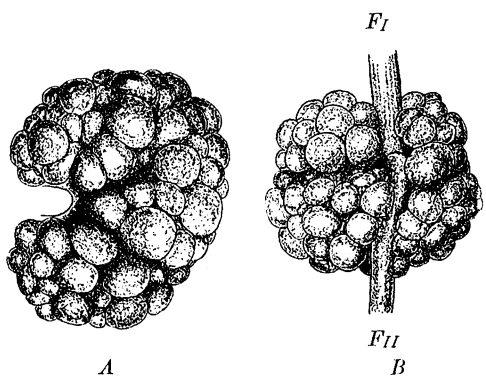
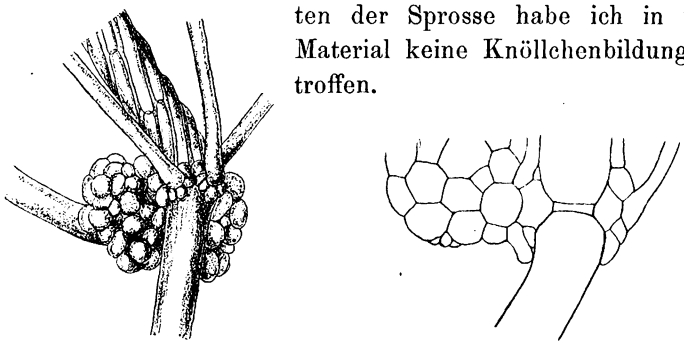


Fig. 18. Chara fragifera. Wurzelknöllchen. *A* von oben, *B* von der Seite, F_I—F_{II} der das Knöllchen tragende Wurzelfaden. 18/1.

In der Mehrzahl der Fälle bemerkt man neben dem Knöllchen keinerlei weitere seitliche Organe an der Achse. Bei einzelnen Bulbillen ist das aber doch der Fall, wie das in der Fig. 19 gezeichnete Beispiel beweist. In diesem Falle kann kein Zweifel darüber bestehen, dass der Knoten, welcher das Knöllchen trägt, ein Sprossknoten ist. Der Längsschnitt des Knotens Fig. 19 *B* zeigt in der Achse gerade Theilungswände und die für die Sprossknoten charakteristische Zellanordnung. Da das untere Internodium der Sprosse

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0429-0

keine Berindung besitzt, und da die Blattbildung des Knotens ausserordentlich rudimentär ist, so ist wohl anzunehmen, dass in dem vorliegenden Beispiel ein unterirdischer Knoten, vielleicht der erste Knoten eines nacktfüssigen Zweiges, der Träger des Knöllchens ist. An höher gelegenen Verzweigungsknoten der Sprosse habe ich in meinem Material keine Knöllchenbildung angetroffen.



A *B*

Fig. 19. Chara fragifera. Sprossknöllchen *A* von aussen 18/1, *B* im Längsschnitt 29/1.

Bei den meisten Knöllchen fehlen, wie erwähnt, an dem sie tragenden Knoten weitere seitliche Organe. Schon die darin ausgesprochene Dorsiventralität der Verzweigung lässt vermuthen, dass in diesen Fällen die tragende Achse eine Wurzel sei. Der Längsschnitt durch die Insertionsstelle des Knöllchens liefert den directen Beweis. Die Fig. 20 stellt den medianen Längsschnitt einer kleinen Bulbille dar. Die fadenförmige Achse zeigt an der Ansatzstelle des Knöllchens die für die Wurzelverzweigung charakteristische S-förmige Theilungswand. So finden wir also, entgegen der von Migula ausgesprochenen Meinung, die Ansicht Clavaud's[1]) bestätigt „que les bulbilles fragiformes du Chara fragifera dépendent presque tous des racines", — dass auch die mehrzelligen Bulbillen der Chara fragifera meistens an Wurzelfäden entspringen, dass aber vereinzelt auch derartige Bulbillen an Sprossknoten gebildet werden.

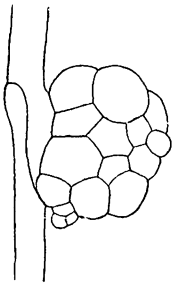


Fig. 20. Chara fragifera. Kleines Wurzelknöllchen im Längsschnitt 29/1.

Im Allgemeinen sind die Knöllchen bei Chara fragifera compact und nicht in dem Grade gelappt oder mit zapfenförmigen Vorsprüngen

1) a. a. O. p. 140.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0430-1

versehen wie die Knöllchen von Chara baltica. An jüngeren Knöllchen lässt sich aber trotzdem aus der Vertheilung der Vegetationspunkte ersehen, dass auch hier die Entstehung der Knöllchenzellen mit den normalen Zelltheilungsvorgängen im Wurzelknoten beginnt. Die Lage der Vegetationspunkte an der Oberfläche der Knöllchenzellen lässt sich hier besonders an noch nicht völlig ausgewachsenen Knöllchen selbst an einem einzelnen Mikrotomschnitt leicht bestimmen, wenn man die Beschaffenheit des Zellinhaltes, nämlich die relative Grösse der Stärkekörner beachtet. Die Stärkekörner in den einzelnen Zellen sind nämlich annähernd von gleicher Grösse. Ihre Gestalt ist kugelig oder eiförmig, ihre Grösse steigt selten über 75 μ im Durchmesser. Zusammengesetzte Körner habe ich in den an Mikrotomschnitten durchmusterten Wurzelknöllchen nicht finden können. Von der concentrischen Schichtung ist in den Stärkekörnern wenig sichtbar, nur das Schichtencentrum tritt als oft rissig erweiterte Kernhöhle hervor. Während nun, wie erwähnt, die Stärkekörner einer Zelle annähernd gleiche Grösse besitzen, unterscheiden sich die Stärkekörner verschiedener Zellen oft sehr wesentlich und zwar sind dieselben um so kleiner, je näher die Zelle mit einem Vegetationspunkte in Verbindung steht, d. h. je jünger die Zelle ist. Man findet daher auf einem Mikrotomschnitt, der einen Vegetationspunkt des Knöllchens getroffen hat, stufenweise nebeneinander alle Grössen der Stärkekörner, von den grössten bis herab zu solchen, deren Durchmesser kaum 5 μ beträgt, und je kleiner die Stärkekörner in einer Zelle sind, desto gleichmässiger und desto regelmässiger kreisrund erscheinen dieselben. In gewissem Grade ist diese Erscheinung auch in den Knöllchen von Chara baltica zu beobachten, indessen bietet dort die Verzweigung ein besseres Mittel zur Erkennung der Anordnung und Entstehungsfolge der Zellen.

Ueber das Austreiben der Knöllchen von Chara fragifera habe ich selber keine Erfahrungen sammeln können, da mir kein lebendes Material zur Verfügung stand. In der Litteratur finden sich darüber nur vereinzelte Angaben. Durieu pflanzte am Anfang August Bulbillen, welche bis Mitte October zahlreiche, etwa centimeterhohe, mit Blattwirteln versehene Pflänzchen brachten. Er sagt über dieselben: [1]) „Les tiges nouvelles m'ont paru s'échapper indifférement de tous les points de la périphérie, mais elles se fout jour seulement entre les mamelons et ne partent jamais de leur sommet.“ Diese Angabe ist darauf zurückzuführen, dass diejenigen Zellen der Knöllchenoberfläche,

1) Bull. de la soc. bot. de France 1859 t. VI, p. 182.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0431-7

welche als grössere Höckerchen hervortreten, stets ausgewachsene Reservestoffzellen mit grossen Stärkekörnern sind, während die zu weiterer Entwickelung befähigten Zellen der Vegetationspunkte klein bleiben und also in den Vertiefungen der Oberfläche zwischen den ausgewachsenen Stärkezellen liegen. Ob die entstandenen Pflänzchen direct als radiär gebaute Zweige aus dem Knöllchen hervorwuchsen oder ob ihre erste Anlage ein Zweigvorkeim ist, das hat Durieu nicht erwähnt. Nach der Analogie und nach meinen bisherigen Erfahrungen möchte ich aber wohl annehmen, dass auch bei Chara fragifera die Wurzelknöllchen nur Zweigvorkeime produciren können, während aus den Sprossknöllchen neben den Zweigvorkeimen auch radiäre Zweige entstehen können.

Während, wie wir sahen, bei Chara fragifera die Wurzelknöllchen gegenüber den zu Brutknöllchen ausgebildeten Sprossknoten an Zahl und Wichtigkeit bedeutend überwiegen, lernen wir bei Chara delicatula var. bulbillifera einen Fall kennen, bei welchem das umgekehrte Verhältniss statt hat. Alle Knoten am untern Ende der Stämmchen füllen sich mit Stärke und werden zu Ueberwinterungsorganen. Sie sind weiss gefärbt und erreichen nicht selten einen Durchmesser von mehr als 4 mm. An den Knoten der Wurzelfäden treten wohl auch einige stärkehaltige Zellen auf; die dadurch gebildeten Knöllchen erscheinen aber dem blossen Auge punktklein. Entsprechend der geringen Menge von Stärke sind auch diese Wurzelknöllchen für die Ueberwinterung und für die Erneuerung der Pflanze, wie es scheint, von untergeordneter Bedeutung.

Zwischen den Sprossknöllchen der Chara delicatula und den normalen Sprossknoten sind alle Uebergänge in sanfter Abstufung oft an demselben Stämmchen zu finden. An typischen Knöllchen mit rudimentärer Blattbildung ist die Anordnung der Zellen meist sehr unregelmässig, indem durch das nachträgliche Wachsthum der sich mit Stärke füllenden Zellen die ursprüngliche Gesetzmässigkeit in der Zellanordnung verwischt wurde. Man kann aber an Querschnittserien leicht constatiren, dass die Zellanordnung durch dieselben Theilungsvorgänge zu Stande gekommen ist, wie in den normalen Knoten. Es sind zwei Restzellen der primären Knotenzelle vorhanden, um welche sich die Gruppen der peripherischen Knotenzellen in derselben Weise anordnen, wie die Basilarknoten des Achselsprosses und der Blätter in den normalen Sprossknoten.

Die Stärkekörner in den Zellen der Knöllchen sind vorwiegend stab- oder spindelförmig, oft 4—5 mal so lang als breit, meist einfach,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0432-2

seltener zu zweien oder mehreren zusammengesetzt. Sie zeigen deutliche Schichtung. Die grösste gemessene Länge betrug 0,2 mm.

Ueber die Keimung der Brutknöllchen von Chara delicatula kann ich nur weniges hinzufügen. Da ich kein lebendes Untersuchungsmaterial zur Verfügung hatte, so muss ich mich auf die wenigen Angaben beschränken, die ich von vereinzelt im Herbarmaterial aufgefundenen ausgetriebenen Knöllchen entnehmen kann. Die kleinen wenigzelligen Knöllchen der Wurzelfäden fand ich stets unverändert. Ich zweifle nicht, dass aus den Zellen der Wurzelknoten unter günstigen Bedingungen auch Zweigvorkeime entstehen können, indess scheint es so, als ob für gewöhnlich die kräftigere Concurrenz anderer Vegetationspunkte die Bildung derselben zurückhält und bewirkt, dass die Stärke der Wurzelknoten später nach anderen Orten des Verbrauches fortgeführt wird. An den ausgetriebenen Sprossknöllchen sah ich ausser zahlreichen Wurzelfäden alle Arten von Seitensprossen, besonders häufig nacktfüssige Zweige. Nicht selten ist die Ausbildung von doppelten und mehrfach zusammengesetzten Knöllchen, welche, ähnlich wie bei Chara baltica, dadurch zu Stande kommt, dass die ersten Knoten der aus dem Knöllchen hervorgehenden Seitensprosse wieder zu Knöllchen werden.

IV.

Bei der Besprechung der Brutknöllchen von Chara stelligera sind wir genöthigt, zunächst eine allgemeinere Frage zur Lösung zu bringen und zwar die Frage, ob die Entwickelung der normalen Sprossknoten bei Chara stelligera bezüglich der ersten Zelltheilungen wesentlich anders verläuft als bei den übrigen Charen. Migula schreibt nämlich über diesen Punkt:

„Die Bildung des Stengelknotens und die Anlage der Blätter weicht von der der übrigen Charen etwas ab und ist wesentlich einfacher. Nachdem sich die primäre Knotenzelle differenzirt hat, scheinen sich aus dieser direct die peripherischen Zellen auszugliedern, ohne dass erst durch eine Quertheilung zwei secundäre Knotenzellen entstehen. Ich habe wenigstens auch an jungen Knoten niemals eine Querwand in der Knotenzelle wahrnehmen können, weder bei frischem, noch bei aufgeweichtem Herbarmaterial. An den jungen Sternchen habe ich dagegen einige Male Bildungen wahrgenommen, welche vielleicht eine derartige Querwand der Knotenzelle darstellten, wesshalb mir die obige Angabe noch nicht sicher erscheint.“

Es fehlte Migula offenbar an geeignetem Material, um über diese Frage endgiltig zu entscheiden. Mir war durch die Güte des

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0433-8

Herrn Professor Jost in Strassburg lebendes Material in ausreichender Menge zur Verfügung gestellt, wofür ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abstatte.

Die Cellulosewände der Chara stelligera sind verhältnissmässig schwach und hinfällig; es ist desshalb nicht leicht, gute Handschnitte, besonders durch jüngere Sprosstheile, zu bekommen, was ja bei andern Arten oft ohne grosse Mühe gelingt. Auch bei der Vorbereitung für das Mikrotom macht die Neigung der jungen Zellen zum Schrumpfen einige Schwierigkeiten. Gute Mikrotomschnitte geben ein sehr klares Bild und lassen ohne Weiteres die von Migula in Frage gestellte Zellanordnung in den Sprossknoten erkennen. Die Fig. 21 gibt einige

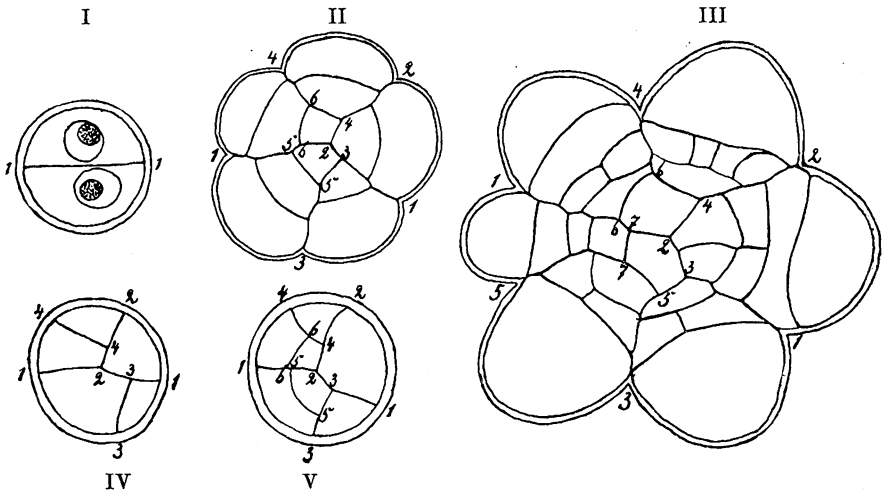


Fig. 21. Chara stelligera. Querschnitte junger Sprossknoten. I, II und III sind die Querschnitte der drei jüngsten Knoten des nämlichen Sprosses. IV und V sind Zwischenstadien zwischen I und II, welche an andern Sprossen beobachtet wurden. 240/1.

Querschnitte verschieden alter Sprossknoten wieder, aus denen die Reihenfolge der Zelltheilungen unschwer abgeleitet werden kann. Die Abbildungen I, II und III sind Querschnitte der drei jüngsten Knoten eines einzigen Sprosses, IV und V sind Zwischenstadien zwischen I und II, welche von andern Sprossspitzen genommen wurden. In der Abbildung I ist nur erst eine einzige Theilungswand in der Knotenzelle zu sehen, eben diejenige, welche die Zelle in zwei secundäre Knotenzellen zerlegt, in denen vorübergehend je ein ruhender Zellkern auftritt. Die Wand verläuft in ihrer ersten Anlage vollkommen gerade und theilt die Zelle in annähernd gleiche Hälften.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0434-4

Das Vorhandensein ruhender Kerne in den Hälften beweist, dass die Halbirungswand wenigstens für kurze Zeit die einzige Wand in dem Knoten ist. Auch in den übrigen schon weiter entwickelten Knoten ist diese erste Wand leicht auffindbar, sie ist in den Figuren mit 1—1 bezeichnet. In der Abbildung IV sind drei weitere Wände aufgetreten, von denen die älteste 2—2 sich fast in der Mitte an die erste Wand ansetzt Auf diese Weise wird von der einen Hälfte der ursprünglichen Knotenzelle, d. h. von der einen secundären Knotenzelle, ein sehr grosses Stück als erste peripherische Zelle abgeschnitten. Die später entstehenden peripherischen Zellen, welche durch die Wände 3—3 und 4—4 von den secundären Knotenzellen abgetrennt werden, sind kleiner und erfahren auch in der Folge eine weniger weitgehende Entwickelung als die erste. In Fig. V zeigt sich, dass der verbliebene Rest jeder der beiden secundären Knotenzellen durch eine Wand 5—5 resp. 6—6 in eine peripherische Zelle und in ein centrales Reststück zerlegt wird. Auf diese Weise sind also fünf peripherische Zellen entstanden, welche den Ausgangspunkt für weitere Entwickelung bilden, und zwei centrale Zellen, die Reste der secundären Knotenzellen, welche in der Folge keine Zelltheilungen mehr erfahren. Die Zahl der peripherischen Zellen des Knotens ist nicht immer gleich fünf, meist treten an kräftig entwickelten Sprossspitzen höhere Zahlen, besonders häufig die Sechszahl auf (vergl. Fig. 21, III).

Die zuerst ausgebildete peripherische Zelle ist, wie erwähnt, von allen die grösste und auch in der weiteren Entwickelung vor den übrigen bevorzugt, schon bevor sich ihre Aussenwand über den Umriss des Sprossknotens emporwölbt, verändert die Zelle ihren Umriss und drängt sich derart in die angrenzende secundäre Knotenzelle hinüber, dass die ursprünglich gerade verlaufende Halbirungswand 1—1 des Knotens an der Ansatzstelle der Wand 2—2 geknickt erscheint, wie das schon in der Fig. V ersichtlich ist, besonders aber in den älteren Stadien, welche in den Figuren II und III dargestellt sind, deutlich hervortritt. Es soll hier auf die Entwickelung der peripherischen Zellen nicht näher eingegangen werden, nur das muss noch erwähnt werden, dass alle peripherischen Zellen zu Blättern auswachsen, dass aber die zuerst gebildete ausserdem noch einem Achselspross den Ursprung gibt, und dementsprechend schon von Anfang an durch die Anordnung der auftretenden Theilungswände von ihren Nachbarinen verschieden ist. Wir können diese Angabe benutzen, um nun auch in ausgewachsenen Sprossknoten, in denen die grosse Zahl der Zellen die Orientirung erschwert, den Verlauf der ursprüng-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0435-0

lichen Halbirungswand und die beiden Reststücke der secundären Knotenzellen aufzusuchen.

In Fig. 22 ist der mittlere Querschnitt eines älteren Sprossknotens nach einem Mikrotompräparat dargestellt. Die Zeichnung weicht, wie schon eine oberflächliche Vergleichung lehrt, in wesentlichen Punkten von dem Schema ab, welches Migula in seiner Fig. 73 *c* gegeben hat. Während dort ringsherum an der Basis der ersten Blattinternodien die Zellen des Knotens genau gleichmässig ausgebildet und angeordnet sind, zeigt das nach der Natur gezeichnete Bild eine annähernde Uebereinstimmung nur in denjenigen Abschnitten des Knotens, welche unterhalb der mit II, III, IV und V bezeichneten Blattreste liegen; in dem mit I bezeichneten Knotenabschnitt ist die Zellanordnung dagegen wesentlich anders, bedeutend complicirter und wir dürfen daraus nach dem früher Gesagten schliessen, dass dieser Abschnitt dem zuerst entstandenen Segment des Knotens entspricht, welches ausser einem Blatt zugleich den Achselspross entstehen lässt. Durch Vergleichung mit den oben besprochenen jüngeren Entwickelungszuständen des Sprossknotens gelingt es nun leicht, den Verlauf der Halbierungswand und der successiven Theilungswände aufzufinden. In der Fig. 22 sind diese zuerst entstandenen Wände einfach und mit stärkeren Linien gezeichnet und dadurch von den übrigen doppelt contourirten Wänden abgehoben. Die Bezeichnung

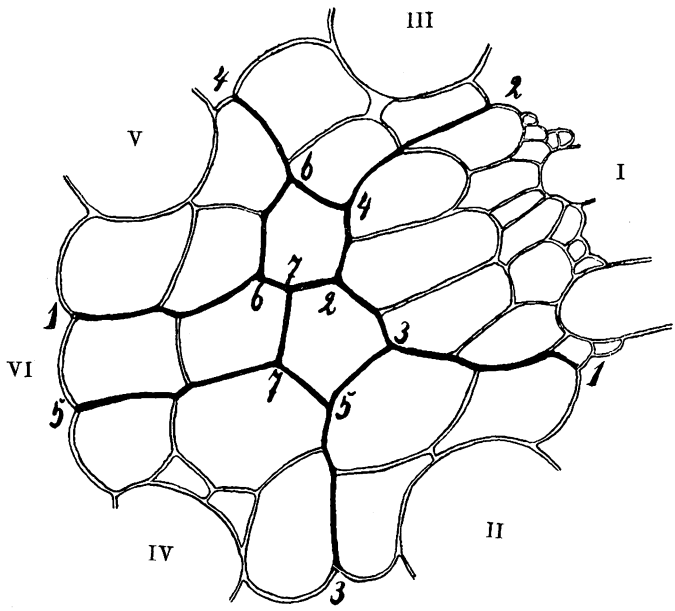


Fig. 22. Chara stelligera. Mittlerer Querschnitt eines älteren Sprossknotens. 42/1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0436-5

der Wände durch Nummern entspricht genau der in Fig. 21 angewendeten Bezeichnungsweise, eine directe Vergleichung dieser Figuren wird am schnellsten die Richtigkeit meiner Deutung und Numerirung ergeben.

Wir sehen, dass sich Chara stelligera in Bezug auf die ersten Theilungsvorgänge in den Sprossknoten von den übrigen Charen nicht unterscheidet. Da Migula auch über das Vorkommen der Halbirungswand in den zu Brutknöllchen werdenden Stengelknoten nur eine unsichere Angabe machen kann, so wird es wohl nicht überflüssig sein, zu bemerken, dass dort die ersten Theilungswände genau so auftreten wie in den beblätterten Knoten, deren Bau wir im Vorstehenden näher untersucht haben, und dementsprechend habe ich an ausgewachsenen Sternchen die Halbierungswand und die Reststücke der beiden secundären Knotenzellen an Mikrotomschnitten in allen Fällen leicht auffinden können. Um nicht die Zahl der Figuren bei meiner Arbeit übermässig anwachsen zu lassen, unterlasse ich es, diese an sich schon wahrscheinliche Thatsache durch Abbildungen zu belegen.

Es zeigt sich also, dass bezüglich der Zelltheilungsfolge ein Unterschied zwischen den gewöhnlichen Sprossknoten und den sternförmigen Brutknöllchen nicht constatirt werden kann. Auch bezüglich der Ablagerung von Stärke in den meisten Zellen des Knotens verhalten sich die oberirdischen Sprossknoten ebenso wie die unterirdischen Sternchen, und infolge dessen finden wir die ersteren zur Erzeugung neuer Sprosse nicht minder geeignet als die letzteren. In der normalen Entwickelung der Pflanze sterben am Ende der Vegetationsperiode nur die Internodialzellen der Sprosse und die Blätter ab, die Knoten werden dadurch isolirt und können beim Wiederbeginn der Vegetationszeit neue Sprosse in grösserer Anzahl erzeugen. Wir haben also keinen Grund, den oberirdischen Knoten im Gegensatz zu den sternförmigen Knoten der unterirdischen Sprosse die Bezeichnung als Bulbillen zu versagen. Ueberhaupt sind die Unterschiede der beiderlei Gebilde keinswegs sehr eingreifender Natur und grossentheils durch directe Beeinflussung von aussen her zu erklären.

Am auffälligsten ist das verschiedene Verhalten der beiden Knotenarten bezüglich der Beblätterung. An den oberirdischen Sprossknoten sehen wir die Blätter sich schon früh zu mehr oder minder langen Assimilationsorganen entwickeln, welche unter Umständen auch Träger von Geschlechtsorganen sind. Nach einer verhältnissmässig kurzen Lebensdauer, spätestens am Ende der Vegetationsperiode, zerfallen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0437-1

die Blätter vollständig, so dass an dem ausdauernden Knoten ausser der grubigen Vertiefung zwischen den Zellen der Basilarknoten keine Spur der Blätter mehr zu finden ist. An den unterirdischen Bulbillen stellen die den Blättern entsprechenden Glieder kurze Zäpfchen dar, deren Zellen durch die im Innern aufgehäufte Stärke weiss erscheinen und die während der ganzen Lebensdauer des Knotens erhalten bleiben. Es wäre an sich denkbar, dass die Strahlen der Bulbillen schon in ihrer ersten Anlage eine von der Ausbildung der normalen Blätter verschiedene Entwickelungsrichtung einschlagen, jedenfalls wird es nöthig sein, das Gegentheil, das unserer Auffassung von der Natur der Bulbillen entpricht, sicher zu constatiren. Es möge desshalb hier noch kurz auf die Eigenthümlichkeiten der Blattbildung eingegangen werden.

Die Blätter der oberirdischen Sprossknoten bestehen bei Chara stelligera, von den Basilarzellen abgesehen, in der Regel nur aus zwei annähernd cylindrischen Internodialzellen und einem zwischen ihnen eingeschalteten scheibenförmigen Knoten. Der letztere besteht bei den verschiedenen Blättern eines Sprosses, ja eines Quirls, aus ungleich vielen Zellen und auch die Zahl der aus demselben zur Entwickelung kommenden Blättchen ist nicht constant. Bisweilen unterbleibt die Blättchenbildung gänzlich, bisweilen treten 1 oder 2, selten 3 Blättchen an der zum Spross gewendeten Seite eines Knotens auf. Aus dem Knoten entspringen ausserdem bei fertilen Exemplaren die Sporenknöspchen oder die Antheridien.

So verschieden nun auch die endliche Ausgestaltung der Blattknoten sein kann, so sind doch, wie ich an zahlreichen Beispielen constatirte, die ersten Theilungen in der scheibenförmigen Zelle, welche zum Blattknoten wird, überall dieselben bezüglich der Richtung und der zeitlichen Aufeinanderfolge der Theilungswände. Erst im späteren Verlauf der Entwickelung treten Ungleichmässigkeiten ein, welche zum Theil durch directe Beeinflussung von aussen bedingt sein mögen. An der Hand der nach Mikrotomschnitten angefertigten Querschnittbilder von Blattknoten, welche in Fig. 23 zusammengestellt sind, wird es uns leicht gelingen, die Theilungsvergänge in der zum Blattknoten werdenden Scheibenzelle zu verfolgen. Alle Abbildungen in der Figur sind so orientirt, dass die Seite des Blattknotens, welche bei der Anlage der Sprossachse zugekehrt war, nach unten gerichtet ist. Die Zertheilung der scheibenförmigen Knotenzelle des Blattes beginnt stets damit, dass an der der Abstammungsachse des Blattes zugekehrten Seite durch eine bogenförmige Wand eine Segmentzelle abgeschnitten wird. In den Abbidungen der Fig. 23 ist diese erste

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0438-7

Wand übereinstimmend mit 1—1 numerirt. Die Abbildung I zeigt ausser dieser schon eine weitere Theilungswand 2—2, welche, fast in der Mitte der ersten Wand ansetzend, bogenförmig nach rechts zum Knotenumfang verläuft und also eine zweite peripherische Zelle von der Knotenzelle abschneidet. Die dritte Wand 3—3 setzt sich gleichfalls an die erste an, wendet sich aber mit 2—2 divergierend nach links

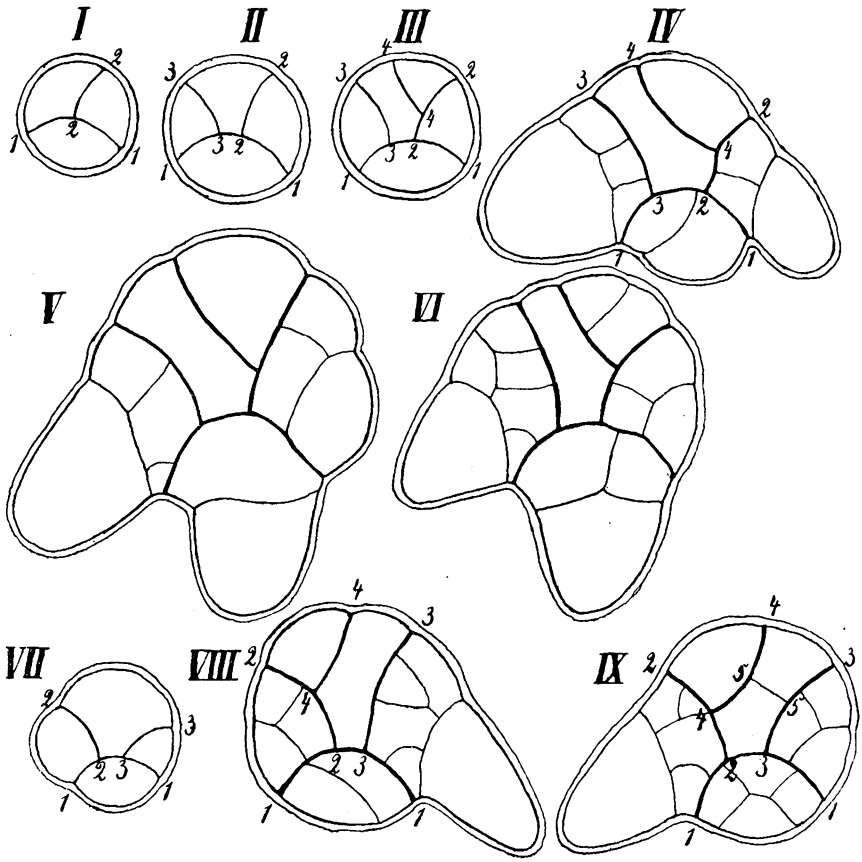


Fig. 23. Chara stelligera. Die Entwickelungsstadien der Blattknoten. 240/1. Vergl. Text auf Seite 424.

zum Umfang des Knotens. Zu den so gebildeten drei peripherischen Zellen kommt dann noch eine vierte, indem von der Wand 2—2 aus zum Umfang gehend eine weitere Theilungswand 4—4, welche nur schwach bogenförmig gekrümmt ist, das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle in zwei, wenn auch verschieden gestaltete, doch annähernd

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0439-5

gleich grosse Theilzellen zerlegt. Fig. 23 II zeigt das dadurch erreichte Theilungsstadium. Es sind also nunmehr im ganzen vier peripherische Zellen von der ursprünglichen Knotenzelle abgeschnitten und ausserdem ist noch ein Reststück der Knotenzelle vorhanden, welches zwischen den Wänden 3—3 und 4—4 gleichfalls die Peripherie des Knotens erreicht.

Dieses Stadium bildet mit geringen Abweichungen in allen untersuchten Fällen die Grundlage für die weitere Zertheilung der vegetativen Blattknoten und es ist auch an älteren, vielzelligen Blattknoten nicht schwer, die ersten Theilungswände und ihre gegenseitige Lage zu reconstruiren. Die weitere Zertheilung des Knotens geht, wie die Abbildungen IV, V und VI der Figur zeigen, hauptsächlich von den peripherischen Zellen aus und zwar sind diese Zellen in gewissem Grade nach ihrer Entstehungsfolge bei der Weiterentwickelung bevorzugt. Der Rest der primären Knotenzelle bleibt gewöhnlich von der weiteren Entwickelung ausgeschlossen. Bisweilen tritt indessen in demselben, wie die Abbildung IX erkennen lässt, eine Theilungswand 5—5 auf, so dass dann eine weitere peripherische Zelle und ein central gelegenes Reststück der primären Knotenzelle resultieren. Die Abbildung IX zeigt zugleich eine weitere Eigenthümlichkeit bezüglich der Anordnung der ersten Theilungswände. Während in den oben besprochenen, in Abbildung I—VI dargestellten Fällen die zweite peripherische Zelle in der rechten Hälfte des Knotens liegt, verläuft die Theilungswand 2—2 von ihrer Ansatzstelle an 1—1 aus nach links zur Peripherie. Die Wand 3—3 tritt hier ebenfalls umgekehrt wie in den vorher besprochenen Fällen rechts auf und die Wand 4—4 dagegen wieder links. Aus den in der Abbildung VII und VIII wiedergegebenen etwas jüngeren Stadien ähnlicher Knoten ist die Richtigkeit dieser Numerirungsweise leicht zu ersehen. Die hier dargestellten Blattknoten sind also nur die Spiegelbilder der gleichen Stadien in der ersten Reihe, im Uebrigen aber herrscht bezüglich der relativen Lage der Wände volle Uebereinstimmung. Welche Ursachen dabei mitwirken, ob die zweite peripherische Blattknotenzelle rechts oder links von der ersten gebildet wird und welche Correlationen zwischen diesen Verschiedenheiten und der Lage der Organe zu einander bestehen, werde ich in einer späteren Abhandlung in einem andern Zusammenhang klar zu legen suchen, hier genügt uns die Constatirung der Thatsache, welche bei der directen Vergleichung der vegetativen Blattknoten mit den Knoten der Sternchenstrahlen wohl berücksichtigt werden muss.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0440-6

Zu einer entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung der Sternchenstrahlen brauchbares Material in genügender Menge zu erlangen, ist äusserst schwierig, selbst wenn man in der nächsten Nachbarschaft eines Standortes der Pflanze wohnt. Meine Versuche, an cultivirten Exemplaren knöllchentragende Aeste zu erzielen, waren bisher hauptsächlich wohl wegen der Kürze der Zeit ohne Erfolg. Ich musste mich also auf das Studium ausgewachsener Knöllchen beschränken. Die auf diese Weise erlangten Resultate sind indess so vollkommen eindeutig, dass das Fehlen der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung kaum als ein Mangel empfunden werden kann. Die Knoten an den Strahlen

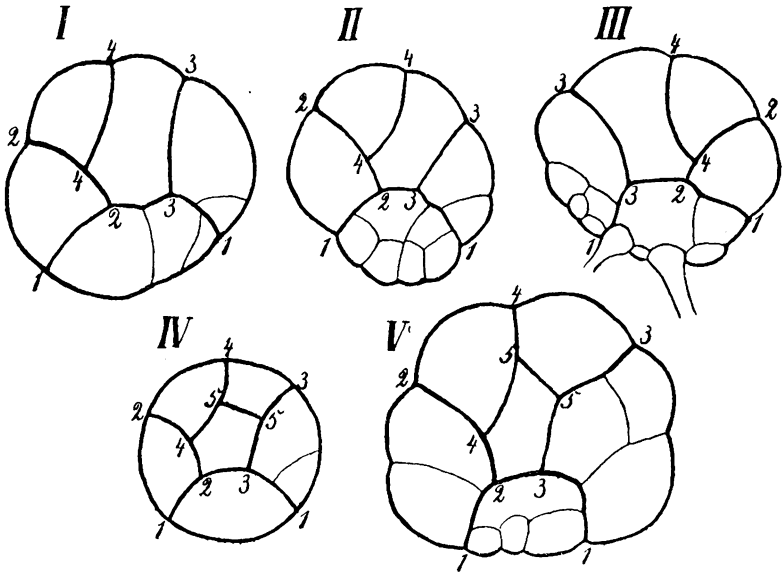


Fig. 24. Chara stelligera. Querschnitte durch verschiedene Blattknoten eines sternförmigen Knöllchens. 60/1.

der sternförmigen Bulbillen sind nämlich meist nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt, welche wohl bezüglich ihrer Grösse und ihres Zellinhaltes von den Zellen der jugendlichen Blattknoten abweichen, hinsichtlich ihrer Lagerung und gegenseitigen Beziehung dagegen mit jenen völlig übereinstimmen. Die directe Vergleichung der Fig. 23 mit den in Fig. 24 gezeichneten Querschnitten einiger Knoten aus den Strahlen unterirdischer Knöllchen wird das ohne Weiteres ergeben. Ich muss aber dabei bemerken, dass der Vergrösserungsmassstab, in dem die Abbildungen der Fig. 24 dargestellt sind, nur ein Viertel von der in Fig. 23 angewendeten Vergrösserung beträgt. Die Figuren sind auch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0441-2

hier wie in Fig. 23 so angeordnet, dass die Oberseite des Blattes, d. h. die Stelle des Knotens, welche der zur Abstammungsachse gegewendeten Seite eines oberirdischen Blattknotens entspricht, nach unten gerichtet ist. Die Numerirung der Wände entspricht ebenfalls der in Fig. 23 angewendeten. Es ergibt sich, dass auch bei den Knoten der Sternchenstrahlen die erste Wand 1—1 an der Blattoberseite eine peripherische Zelle abschneidet. In der Fig. III liegen die zweite und vierte Wand in der rechten Hälfte der Knotenzelle, in den übrigen Figuren treten sie in der linken Hälfte auf. Die Wand 5—5 ist in den ersten drei Figuren nicht vorhanden, in den beiden letzten schneidet sie von dem Reststück der Knotenzelle eine weitere peripherische Zelle ab. Wir sehen also, dass die Knoten der Knöllchenstrahlen in der ersten Anlage genau dieselben Eigenthümlichkeiten zeigen wie die Knoten der oberirdischen Blätter. Auch insofern kann noch eine Uebereinstimmung constatirt werden, als bei der weiteren Entwickelung der peripherischen Zellen die zuerst gebildeten bevorzugt sind. Während die seitlichen und besonders die rückwärts gelegenen peripherischen Zellen ohne weitere Theilungen zu ihrer definitiven Grösse heranwachsen und sich mit Reservestoffen füllen, werden die zuerst abgeschnittenen Zellen meistens weiter zertheilt, es wird meistens in unmittelbarer Nähe des Knotenumfanges eine grössere Zahl kleiner Zellen abgeschnitten, welche in mehreren Stockwerken übereinander gelagert sind. In den Figuren ist natürlich nur eine Lage derselben, nämlich diejenige, welche zufällig von der Schnittebene getroffen wurde, gezeichnet. Aus diesen oberflächlich gelegenen Tochterzellen der ursprünglichen peripherischen Zellen gehen bei der Keimung der Knöllchen Wurzelhaare oder auch neue Sprossanlagen hervor.

Die Unterschiede, welche zwischen den Blättern der oberirdischen Sprossknoten und den Strahlen der Bulbillen bestehen, sind also wie die Unterschiede zwischen den zweierlei Knoten selber nur secundärer Natur. Die erste Anlage erfolgt mit der gleichen Regelmässigkeit wie bei den oberirdischen Sprossknoten, aber die Internodialzellen bleiben klein, die Knotenzellen theilen sich weniger reichlich und in fast allen Zellen treten Stärkekörner in grösster Menge auf. Im Grunde genommen handelt es sich hier um dieselbe Erscheinung, wie bei der Entstehung der Reservestoffbehälter der Blüthenpflanzen, nämlich um eine Entwickelungshemmung in der Gewebebildung. Hier, wie dort erreichen die ganz normal angelegten Zellen nicht den vollen Grad der innern Ausbildung, sie bleiben weniger differenzirt und mehr

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0442-8

dem embryonalen Zustande ähnlich, ein Umstand, der ja für die Erhaltung und Neubildung von Vegetationspunkten besonders günstig sein muss.

Bevor wir zur Betrachtung des Keimungsvorganges übergehen, möge noch kurz die Beschaffenheit der Stärkekörner besprochen werden. Montagne[1]) gibt bei seiner mehrfach erwähnten Arbeit über die Vermehrung der Charen durch Bulbillen auch Abbildungen der Reservestärke von Chara stelligera und erwähnt mehrfach, dass die Form der Stärke ebenso wie die Form der Bulbillen bei den verschiedenen Characeen verschieden sei, ohne sich indess auf die Darstellung der Unterschiede näher einzulassen.

Neben einfachen Körnern von respectabler Grösse kommen auch zusammengesetzte mit 2 bis 4, selten mehr Theilkörnern vor. Die Theilkörner sind bisweilen nur locker aneinandergefügt und zerfallen dementsprechend leicht bei der Präparation trockener Sternchen. In lebenden Bulbillen werden sie wenigstens anfänglich durch die vom Leucoplasten gebildete gemeinsame Hülle zusammengehalten. Besonders deutlich erkennt man das in den Zellen der oberirdischen Sprossknoten, in denen die Stärkebildner grün gefärbt sind. Dort findet man nicht selten grosse Körnergruppen von einer gemeinsamen Hülle umgeben, welche an den Stellen, wo sie am dicksten ist, deutlich grün erscheint. Wir finden hier also ganz ähnliche Verhältnisse wie sie von Dodel[2]) und von Binz[3]) für Pellionia Daveauana und von Arthur Meyer[4]) unter Berichtigung der Angaben der beiden letztgenannten Autoren von derselben Pflanze, sowie von einigen andern beschrieben und abgebildet worden sind. Die verhältnissmässig grossen Stärkekörner oder Körnergruppen sind, wie überall deutlich ersichtlich, stets ganz von dem Stärkebildner umschlossen. Wegen der Grösse der Körner, ihrer Vielgestaltigkeit und ihrer Zusammensetzung, sowie wegen der Deutlichkeit der Stärkebildner auch bei verhältnissmässig schwacher Vergrösserung dürfte die Stärke aus den Knoten der Chara stelligera, wo sie leicht zu beschaffen ist, für Uebungskurse noch günstiger sein als die von Dodel und Arthur Meyer empfohlene Pellionia-Stärke. Ob auch hier vorübergehende Lösungsvorgänge im Anschluss an die Ausbildung seitlicher Organe die Form der Stärkekörner und die Spaltenbildung in ihrem Innern

1) Ann. des scienc. nat. III. Serie t. 18 pl. 2 Fig. 5 u. 6.

2) Flora 1892 pag. 267.

3) Flora 1892, Ergänzungsband pag. 35.

4) Untersuchungen über die Stärkekörner 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0443-4

beeinflusst, habe ich, weil es mit meiner Fragestellung nicht im direkten Zusammenhange lag, vorerst nicht weiter verfolgt, ich glaube aber, dass auch für darauf abzielende Untersuchungen die Stärke der Chara stelligera besonders günstig ist. Um dem Leser eine Vorstellung von den grossen, schön und deutlich geschichteten Stärkekörnern in den Sprossknoten der Chara stelligera zu geben, habe ich einige derselben in Fig. 14 auf Tafel I zur Darstellung gebracht. Ganz einfache Körner trifft man in den oberirdischen Knoten seltener als die zusammengesetzten, unter den letzteren kommen neben andern gelegentlich auch halbzusammengesetzte mit gemeinsamen Aussenschichten vor. In den Zellen der sternförmigen Bulbillen ist die Zahl der einfachen Stärkekörner gewöhnlich grösser als diejenige der zusammengesetzten.

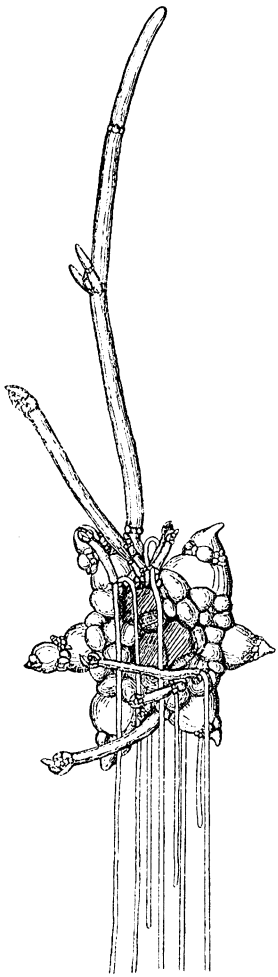


Fig. 25.
Chara stelligera.
Austreibende Bulbille. 9/1.

Bei der Keimung der Bulbillen werden die Stärkekörner in der gewöhnlichen Weise durch Diastasewirkung aufgelöst und verschwinden allmählich aus den durchsichtig werdenden Zellen, deren Inhalt während des Keimungsvorganges lebhafte Rotation zeigt. Ich habe zum Studium des Keimungsvorganges wieder die gleiche Methode verwendet, die ich bei der Keimungsgeschichte der Bulbillen von Chara aspera eingehend beschrieb. Die im Deckglaspräparat befindlichen Sternchen entwickelten schon nach wenigen Tagen zahlreiche Haarwurzeln und nach und nach traten mehrere Sprosse auf, die sich Monate lang normal verhielten. Ein derartiges zum Austreiben gebrachtes Sternchen ist in Fig. 25 abgebildet. Die Figur lässt erkennen, dass die Wurzelfäden sowohl wie die Sprossanlagen aus der Oberseite der Sternchen, d. h. aus der zur Sprossspitze hin gerichteten Seite derselben entspringen. Man erkennt an dieser Seite deutlich zwei grubenförmige Vertiefungen zwischen den Zellen, von denen die grössere, mehr central gelegene der Stelle entspricht, an

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0444-0

welcher die nächstobere, nunmehr zerfallene Internodialzelle der Hauptsprossachse sich ansetzte. Die kleinere Grube ist der Ort, an welchem der normale Achselspross aus dem Knoten entsprang. Durch das Vorhandensein dieser zweiten Grube, sowie durch die ungleiche Grösse der Zellen im Basilarknoten der Strahlen erscheint in der Figur das Sternchen viel unregelmässiger als in den Abbildungen Montagne's, Clavaud's, Migula's und Anderer, welche merkwürdiger Weise alle übereinstimmend die Sternchen nur von der viel regelmässigeren Unterseite dargestellt haben. Da das Sternchen ein Sprossknoten ist, so fehlt es an demselben, auch wenn der normale Achselspross bereits verschwunden ist, nicht an Zellen, welche zu Vegetationspunkten werden können, wir sehen sowohl aus dem Basilarknoten des Achselsprosses als aus denjenigen einzelner Blätter sowohl accessorische Zweige (nacktfüssige Zweige) als auch Zweigvorkeime hervorgehen. Die Frage, welche Zellen in diesen Basilarknoten die Fähigkeit besitzen, die eine oder die andere Zweigart aus sich hervorgehen zu lassen, oder ob etwa jede beliebige Zelle zum Spross auszuwachsen vermag, soll später erörtert werden. Sie steht in engster Beziehung zu der bisher unerledigten Frage, wie überhaupt die Verzweigung an den Sprossknoten der Characeen vor sich geht und kann nur im Zusammenhang mit derselben eingehend behandelt werden, was uns an dieser Stelle zu weit führen würde.

Migula, welcher Gelegenheit hatte, die Chara stelligera am natürlichen Standort zu beobachten, berichtet, dass die Strahlen der Sternchen gelegentlich und unter gewissen Umständen direct zu Seitenzweigen auswachsen können. Den Fall, dass aus den Knotenzellen der Blätter Sprossanlagen hervorgehen, habe ich in meinen Deckglaspräparaten mit Sicherheit constatiren können. Die Endzelle der Strahlen aber sah ich niemals zum Spross auswachsen, wodurch natürlich Migula's Beobachtung noch keineswegs in Zweifel gezogen werden soll.

V.

Nachdem wir nun in den einzelligen Wurzelknöllchen der Chara aspera, des Lamprothamnus alopecuroides und des Lychnothamnus macropogon, ferner den mehrzelligen Bulbillen von Chara baltica, Chara fragifera und Chara delicatula und endlich in den Sternchen der Chara stelligera die verschiedenen Formen der bei den Characeen auftretenden Brutknöllchen kennen gelernt haben, mag noch die Frage nach der Verbreitung derartiger Organe in der Familie der Characeen erörtert werden. In der Litteratur finden sich noch hin und wieder

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0445-5

Angaben über das Vorkommen von Brutknöllchen bei andern als den von uns bisher genannten Arten. So gibt z. B. Durieu[1]) an, er habe ausser andern auch bei Chara Baueri A. Br. (= Ch. sceoparia Bauer) (Monographie pag. 118), ferner bei Chara foetida und fragilis Brutknöllchen gefunden und bezüglich der Gattung Nitella spricht er auf Grund seiner Beobachtungen die Vermuthung aus, dass die meisten, wenn nicht alle Arten, mit Bulbillen versehen sind. Mit Namen führt er als sicher bulbillentragend die folgenden Arten auf: Nitella opaca, N. capitata, N. translucens, N. tenuissima, N. gracilis. Von der letzteren Art schreibt er:[2]) en outre, dans cette espèce on voit un tube unicellulé, sensiblement plus gros que les tubes radicellaires, partir du bulbe radical, se renfler à son extrémité en bulbe secundaire, qui bientôt émet des racines et donne naissance à un nouvel individu: c'est un véritable stolon.

Eine weitere Angabe über das Vorkommen von Bulbillen bei andern als den im Vorstehenden eingehender behandelter Characeen findet sich bei Clavaud in einer nachträglich hinzugefügten Anmerkung. Es heisst dort: Ai-je besoin de dire, que les bulbilles étoilés, de même que les bulbilles oviformes, ne sauraient être l'apanage exclusif d'une espèce unique, et qu'on peut les rencontrer ailleurs au moins exceptionellement? Ayant trouvé, le 31 juillet dernier, dans l'étang de Saint-Julien-en-Born (Landes), une plante, qu'il convient de rapporter au Chara connivens Salzm., j'ai observé, sur l'un des individus recueillis, deux étoilés parfaitement identiques avec celles du Ch. stelligera. — Zum Theil werden diese Angaben der beiden französischen Autoren auf ungenauer Beobachtung beruhen, so hat Durieu bei den Nitellen offenbar den sprossreichen Vorkeimquirl, beziehungsweise den Wurzelquirl des Vorkeims für ein Brutknöllchen gehalten. Die Chara fragilis, welche Bulbillen trug, wird höchst wahrscheinlich eine Chara delicatula gewesen sein, welche früher mit jener Art vereinigt wurde. Auch ob das sternförmige Knöllchen, welches Clavaud einer Chara connivens zuschreibt, nicht einer Chara stelligera angehörte, erscheint mir zweifelhaft. Dagegen entbehren die Angaben über das Vorkommen von Bulbillen bei Chara scoparia und Chara foetida der reellen Grundlage nicht. Ich sah eine Chara foetida longebracteata vom Aschauer Weiher bei Berchtesgaden, an welcher kleine, stärkereiche Wurzelknöllchen vor-

1) Bull. de la soc. bot. de France 1860 t. VII p. 627 f.
2) a. a. O. p. 630/31.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0446-1

handen waren, die mit den kleinen ungelappten Wurzelknöllchen der Chara baltica vergl. Fig. 16 A auf Seite 413 die grösste Aehnlichkeit besassen.

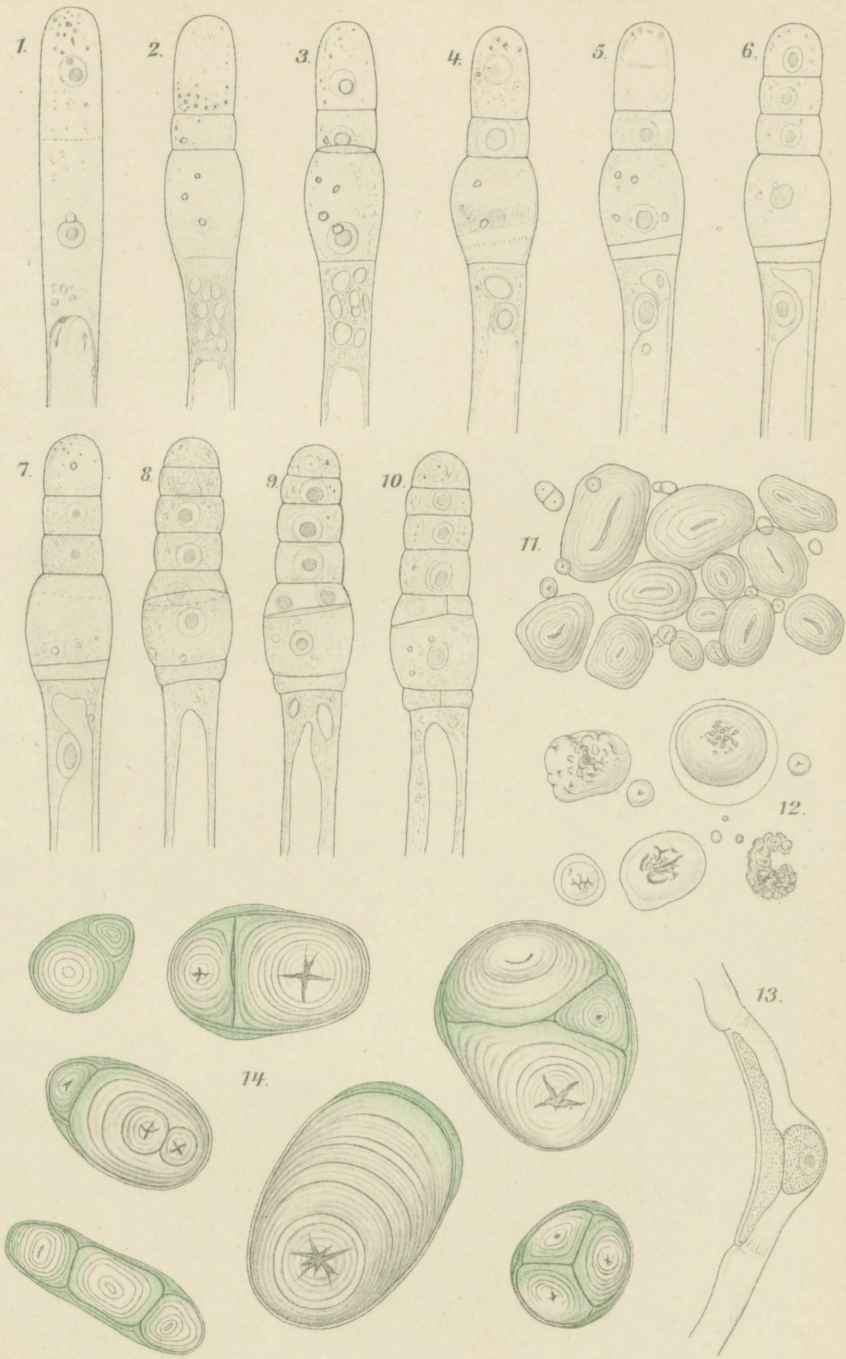
Ausser bei den schon genannten Arten beobachtete ich ferner gelegentlich sowohl Sprossknollen als auch, wenngleich seltener, kleine Wurzelknöllchen bei verschiedenen, zur nächsten Verwandtschaft der Chara baltica gehörigen Arten, so bei Chara rudis, Ch. hispida, Ch. horrida, Ch. intermedia, Ch. polyacantha.[1]) Es waren stets die untersten, wohl unterirdisch erwachsenen Sprossknoten, die durch die Anschwellung und weisse Färbung sich schon makroskopisch als besondere Ueberwinterungsorgane erkennen liessen. Bei allen diesen Arten können übrigens auch die oberirdischen Stengelknoten als Ueberwinterungsorgane functioniren, indem sie bei dem Zerfall der Pflanze erhalten bleiben und im Beginn der neuen Vegetationsperiode zahlreiche neue Sprosse erzeugen, welche anfangs durch die in dem Knoten aufgespeicherten Reservestoffe ernährt werden. Ein genereller Unterschied zwischen den normalen Sprossknoten und den weissen, stärkereichen Brutknöllchen existirt also hier noch weniger als etwa bei Chara stelligera, und dass die letzteren Gebilde im Entwickelungsgang dieser Arten keine sehr wichtige Rolle spielen, erhellt schon aus ihrem mehr gelegentlichen Auftreten. In manchen Jahren und an manchen Standorten sucht man an zahlreichen Exemplaren nach ihnen vergebens.

Wir sind am Ende unserer Untersuchung angelangt; ich habe mich bemüht, zunächst überall die thatsächlichen Verhältnisse im Aufbau und in dem Verhalten der verschiedenen Bulbillen, welche bei Characeen bekannt geworden sind, nach Möglichkeit festzustellen und glaube als allgemeinstes und wichtigstes Resultat meiner Untersuchung den Satz ansehen zu dürfen, dass die Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit, welche den Bau und die Entwickelung der Characeen beherrscht, auch bei den Bulbillen, gleichviel welcher Art dieselben sind, keine Ausnahme erleidet, und dass die Bulbillen in allen Fällen nur als Modificationen oder als Metamorphosen gewisser vegetativer Organe angesehen werden müssen.

---

1) Für Ch. hispida und Ch. baltica gibt übrigens A. Braun schon 1852 das Vorkommen von unterirdischen, mit Amylum erfüllten, überwinternden Stengelknoten an.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0447-7



K. Giesenhagen del.

W. A. Meyn, Lith. Inst. Berlin, S.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0501-5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: 82

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

Artikel/Article: Untersuchungen über die Characeen. 381-433