Untersuchungen über die Characeen.

Von

Dr. K. Giesenhagen.

Hiezu Tafel III und IV.

II. Der Bau der Sprossknoten.

III. Nitella cernua A. Br.

Nitella cernua gehört zu den wenigst gekannten Arten. Sie wurde 1856 von J. Golmer in Venezuela entdeckt und von Al. Braun in den Monatsberichten der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin im Juni 1858 zuerst kurz beschrieben. Die Maassangaben, welche Al. Braun in der Beschreibung gibt, beziehen sich, wie er ausdrücklich angibt, auf die zusammengedrückte Pflanze. Es scheint also, als ob Al. Braun nur getrocknete Exemplare zur Untersuchung benutzt hat. Ausser einigen Detaildarstellungen von Blatt- und Sprossspitzen und von Antheridien und Oogonien in der Braun-Nordstedt'schen Monographie [1]) sind mir keine Abbildungen dieser merkwürdigen Art bekannt geworden. Ich halte es desshalb nicht für überflüssig, ein Habitusbild dieser Pflanze nebst einer eingehenderen Beschreibung der Gestaltungsverhältnisse hier zu geben, um so mehr, als die Braun'sche Diagnose einiger Berichtigungen und Zusätze bedarf. Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der Sprossknoten habe ich besonders desshalb unternommen, weil Braun angibt, dass diese grosse, schöne Art mit keiner anderen nähere Verwandtschaft hat, und weil ich also erwarten durfte, hier eigenartige Bauverhältnisse anzutreffen. Das Untersuchungsmaterial, welches ich benutzte, ist von Herrn Professor Goebel auf seiner im Jahre 1890/91 unternommenen Reise nach Venezuela eingesammelt und mir in freundlichster Weise zur Verfügung gestellt worden. Es besteht neben getrockneten Exemplaren in Alkoholmaterial. Bei den in Alkohol conservirten Pflanzen sind die stattlichen Internodien der Sprosse und Blätter ebenso wie bei den getrockneten zu papierdünnen Streifen zusammengefallen und vielfach geknickt und gebogen. Legt man aber eine solche Pflanze in reines Wasser, so dehnen sich alle unverletzten Zellen in kurzer Zeit und nehmen ihre natürliche Lage vollkommen

1) Fragmente einer Monographie der Characeen. Abh. d. Berliner Akademie 1882 Taf. 1 Fig. 12–19.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0023-9

wieder an. Der hydrostatische Druck im Innern der langen Internodien wird so vollkommen wieder hergestellt, dass sie auch ausserhalb des Wassers auf kurze Zeit ihre innere Festigkeit behalten und ohne einzuknicken emporgehoben werden können.

Die Pflanze gehört zu den grössten Characeen, Sprosstheile von Meterlänge habe ich unter den getrockneten Exemplaren häufiger gesehen; es handelte sich dabei aber immer nur um Bruchstücke von ganzen Pflanzen, deren Länge wohl nach der Tiefe des Wassers schwankt, wahrscheinlich aber unter entsprechenden Umständen beträchtlich über das angegebene Maass hinausgehen kann. Die Internodien der Sprosse erreichen bei einer Dicke von ca. 3 mm nicht selten eine Länge von 25 cm, und das unterste Internodium der Quirlblätter, welches in der Dicke nur wenig hinter den Sprossinternodien zurückbleibt, wird an manchen Knoten bis zu 10 cm lang. Das ganze übrige Blatt ist dagegen auf ein mit blossem Auge kaum wahrnehmbares Krönchen reducirt, welches nach Al. Braun „der Gabeltheilung anderer Arten derselben Section entspricht". In dem Krönchen erkennt man mit der Lupe leicht die central stehende einzellige Spitze des Hauptstrahls Zwischen ihr und dem gestreckten unteren Blattinternodium liegt ein Blattknoten, an dem sich regelmässig fünf peripherische Zellen und aus diesen ebenso viele Blättchen entwickeln, welche an Grösse der Spitze des Hauptstrahles ungefähr gleichbleibend, das Krönchen auf der Kuppe des robusten Blattinternodiums darstellen. Es handelt sich hier also nicht um eine Gabelung, sondern um eine typische monopodiale Wirtelbildung, bei welcher alle Seitenäste zu ungefähr gleicher Entwickelung gelangen. Die Zahl der Quirlblätter an den einzelnen Sprossknoten ist gewöhnlich 8. In der Achsel eines oder einiger Blätter stehen Seitensprossen zu drei oder mehreren, welche in der vegetativen Region den Aufbau des Hauptsprosses wiederholen können. An fertilen Exemplaren sind die zahlreichen Seitenäste der oberen Sprossknoten hauptsächlich mit die Träger der Geschlechtsorgane. Bevor wir auf die Schilderung der fertilen Sprossabschnitte näher eingehen, ist es nöthig, noch einer eigenthümlichen vegetativen Sprossbildung zu gedenken, welche bisher nicht bekannt geworden ist. An manchen Quirlen entspringen nämlich Ausläufer, welche in ihrer äusseren Erscheinung, abgesehen von ihrer bedeutend grösseren Länge und ihrer Neigung nach abwärts, den Blättern ähnlich sehen und wohl mit ihnen verwechselt worden sind. An diesen Sprossen, welche deutlich aus der Achselregion am Sprossknoten entspringen, ist nämlich ebenso wie an den Blättern nur ein

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0024-5

einziges gestrecktes Internodium vorhanden, welches beträchtliche Länge erreichen kann. An dem auf Taf. III abgebildeten männlichen Sprossstück betrug die Länge dieses Internodiums bei dem in Bruchstücken dargestellten Ausläufer des untersten Quirls 25 cm. Der ganze übrige Spross mit mehreren Blattquirlen und Seitensprossen ist zu einem kappenförmigen Gewebekörper zusammengedrängt, welcher die vordere Kuppe des gestreckten Internodiums einnimmt und bei oberflächlicher Betrachtung makroskopisch nicht viel anders erscheint, als das Krönchen an der Spitze der vegetativen Blätter. Schon bei schwacher Vergrösserung sieht man freilich, dass die Kuppe am vorderen Ende der Ausläufer, wie das in Fig. 4 auf Taf. IV dargestellt ist, viel mehr Spitzen aufweist, als das sechsspitzige Blattkrönchen; es ist auch nicht schwer, in den einzelnen Spitzengruppen die Quirlblätter der oberen Knoten und die Achselsprosse derselben zu erkennen. Alle diese Sprosstheile an der Spitze des Ausläufers sind in zähen Schleim eingehüllt, der die jugendlichen Organe gegen Verletzung und Auslaugung schützt und das Eindringen der Ausläuferspitze in den Schlamm am Grunde des Gewässers wesentlich erleichtern muss. Wir haben in den Ausläufern wohl offenbar eine Einrichtung zur vegetativen Vermehrung zu sehen, die sich in biologischer Beziehung der Ausläuferbildung bei Chara stelligera an die Seite stellen lässt. Ueber das weitere Schicksal der Ausläufer kann ich aus meinem Material nichts Bestimmtes ersehen, es bleibt zu untersuchen, ob etwa unter dem Einfluss der Dunkelheit die jüngeren Internodien des Ausläufers sich unter dem Boden nachträglich strecken oder ob nur die von den anderen Knoten erzeugten Seitensprosse zu neuen oberirdischen Sprossen heranwachsen: eine Untersuchung, die freilich nur mit lebendem Material im Heimathland der Pflanze exact durchgeführt werden könnte.

Die Geschlechtsorgane, Antheridien und Oogonien sind bei Nitella cernua auf verschiedene Individuen vertheilt und infolge der verschiedenen Stellung der Geschlechtsorgane an den Blättern und der abweichenden Ausbildung der Seitenstrahlen an den fertilen Blättern sind die männlichen und weiblichen Pflanzen schon makroskopisch leicht zu unterscheiden. Auf Tafel III ist in Figur 1 ein grösseres Stück einer männlichen, in 2 die Sprossspitze einer weiblichen Pflanze gezeichnet, an denen die habituelle Verschiedenheit der beiden Geschlechter deutlich ersichtlich ist.

Die Antheridien, welche in ihrem Bau keinerlei wesentliches Abweichen von dem bekannten in den Lehrbüchern oft genug ab-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0025-1

gebildeten Typus aufweisen und welche auch hinsichtlich ihrer Grössenverhältnisse keine Besonderheit zeigen, stehen an den Blättern an Stelle des Endgliedes, welche an den sterilen Blättern wie vorhin beschrieben die Mitte des Krönchens einnimmt. Der Knoten unterhalb des Antheridiums entwickelt ebenso wie am sterilen Blatt fünf Seitenblättchen, welche infolge der Verbreiterung der Basis des Antheridiums mehr abstehend oder spreitzend sind als die gleichen Theile im Krönchen eines gewöhnlichen Blattes. Da die seitlichen Blättchen unterhalb des Antheridiums sehr klein bleiben und sich meist der Kugel des Antheridiums dicht anschmiegen, so sind sie mit blossem Auge nicht oder doch nur undeutlich wahrnehmbar. An den älteren Knoten der männlichen Pflanzen weichen die fertilen Blätter in ihrer Ausbildung und Stellung nicht wesentlich von den sterilen Blättern ab. In den Seitensprossen und auch gegen die Spitze des Hauptsprosses hin erscheint bei reichlicher Fructification die Blattbildung etwas reducirt. Die untersten Internodien der Blätter bleiben schwächer und kürzer und in der Gipfelknospe drängen sich die Quirle der mit wohlentwickelten Antheridien versehenen kurzen Blätter, indem auch die Hauptsprossinternodien verkürzt bleiben, zu doldenartigen Gebilden zusammen, wie das in der Abbildung 1 der Tafel III besonders deutlich an dem abwärtsgekrümmten Seitenspross des untersten Hauptsprossquirles erkennbar ist. Die Abwärtskrümmung, welche dieser Spross aufweist, tritt häufig, wenn auch nicht immer, bei fertilen Seitensprossen auf und ist für Al. Braun der Grund für die Benennung der Pflanze als Nitella cernua gewesen. Sie findet sich auch an den weiblichen Exemplaren in ähnlicher Weise.

Die Oogonien weisen im Gegensatz zu den terminal gestellten Antheridien eine laterale Stellung auf. Die Blätter, an denen sie stehen sind im wesentlichen ebenso gebaut wie die sterilen Blätter, d. h. sie bestehen, abgesehen vom Basalknoten, aus einem gestreckten unteren Internodium und einem viel kürzeren Endglied. Zwischen diesen beiden Zellen liegt ein Knoten, der regelmässig fünf peripherische Zellen erzeugt. Von diesen fünf Zellen können nun eine oder zwei oder drei zu Oogonien auswachsen, während die übrigen zu normalen Seitenblättchen werden. Dabei beginnt die Oogonienbildung aus dem Segment u_1 des Knotens, also an der Ober- oder Innenseite des Blattes. Die zur Entwickelung gelangenden Seitenblättchen stehen also stets nach aussen an den aufsteigenden Blättern. Die Blättchen der weiblichen Blätter sind ebenso wie das Endglied derselben regelmässig etwas grösser als die Blättchen der männlichen Blätter und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0026-7

das Endglied der sterilen. Sie sind mit blossem Auge deutlich zu sehen und bedingen durch ihre Form und Stellung gerade das charakteristische Aussehen der weiblichen Pflanze. Es neigen sich nämlich diese Theile mehr oder weniger nach dem Innern des Blattquirls zu, so dass sie sich fast wie eine Schutzhülle über die im Innern des Quirls verborgenen Oogonien herlegen. Hiezu kommt noch, dass hier wie bei der männlichen Pflanze die fertilen Köpfchen der Haupt- und Seitensprosse ganz in zähen Schleim eingehüllt sind, der aus einer Umwandlung der äusseren Zellwandlagen hervorgehend alle Theile gleichmässig überzieht. In der Figur 3 der Tafel III ist ein Blättchen mit drei Oogonien dargestellt, an welchem auch die Schleimhülle durch Schattierung angedeutet ist. Der Kern der Oogonien wird von Al. Braun richtig als sexgyratus bezeichnet, seine Grösse beträgt nach demselben Autor 0,55—0,62 mm. Ich habe diese Angaben nicht nachprüfen können, da an meinem Untersuchungsmaterial keine völlig reifen Oogonien zu finden waren. Aus demselben Grunde habe ich auch nicht constatiren können ob, wie Nordstedt mit einem vorsichtig beigefügten Fragezeichen angibt, das kleine stumpfe Krönchen der Oospore bis zur Reife erhalten bleibt oder ob es abgeworfen wird.

Wir wenden uns nun zur Untersuchung des Aufbaues der Sprossknoten. Gegenüber der einheimischen Nitella finden wir hier den Sprossknoten aus ausserordentlich vielen Zellen zusammengesetzt, was allerdings den riesigen Dimensionen entspricht, welche die Knoten hier bei der kräftigen Entwickelung aller angrenzenden Internodien erlangen. Besonders auffällig ist ein feinmaschiges Gewebe aus ziemlich gleichmässigen parenchymatischen Zellen, welches die freie Knotenoberfläche zwischen und neben den Blättern einnimmt. Dieses Parenchym tritt an den Spitzen der Ausläufer, wo die Blattinternodien nicht bis zur gegenseitigen Berührung anschwellen, besonders deutlich hervor, wie aus der Figur 4 auf Tafel IV leicht ersichtlich ist. Aber auch an den gewöhnlichen Sprossknoten ist es mächtig entwickelt und sein Vorhandensein macht es geradezu unmöglich, aus dem Studium des ausgewachsenen Knotens allein einen Einblick in die morphologische Bedeutung der einzelnen Zellen und Zellengruppen zu erlangen. Die Verfolgung der Entwickelungsgeschichte der schnellwüchsigen Knoten gibt uns dagegen leicht über alle Fragen Aufschluss und zeigt uns als bemerkenswerthestes Resultat, dass der Bau der Sprossknoten dieser mächtigen Form in allen wesentlichen Punkten denselben Typus vertritt, den wir bei der kleinsten bisher untersuchten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0027-3

Form Nitella gracilis kennen gelernt haben. Dieser Umstand überhebt uns der Mühe, die Entwickelung aller Blattbasen bis ins Einzelne zu verfolgen; ich werde nur die wesentlichsten Punkte zur Orientirung des Lesers in allgemeinen Zügen an der Hand einiger Abbildungen erläutern.

In der jugendlichen Sprossknotenzelle am Vegetationspunkt verläuft die Theilung in der normalen Weise durch das Auftreten der Halbirungswand und Anlegung von vier peripherischen Zellen in jeder Knotenhälfte. Auffällig ist dabei nur gegenüber den bisher besprochenen Formen die bedeutende Förderung der Vorderseite des Knotens. So zeigt die Figur 43 *A*, welche den Querschnitt eines jungen Knotens darstellt, dass das Blatt I in allen seinen Theilen bis zu

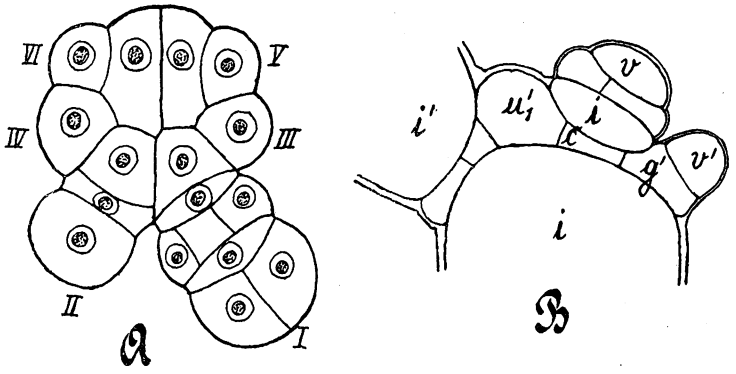


Fig. 43. Nitella cernua. *A* Querschnitt eines jungen Sprossknotens. 100/1. *B* medianer Längsschnitt des Sprossgipfels. 210/1.

dem von ihm getragenen Antheridium bereits angelegt ist, während an der entgegengesetzten Seite des Knotens die Abgrenzung der peripherischen Zellen noch nicht beendet ist. Die Zertheilung der peripherischen Zellen *u* geht in allen Segmenten in gleicher Weise vor sich, indem durch eine Querwand in dem vorgewölbten Theil die Zelle in eine Vegetationsspitze und eine Basalzelle getrennt wird. Die letztere wird direct zum Basalknoten des Blattes. In der Figur 43 *B* ist in dem dargestellten Längsschnitt an dem älteren der beiden Knoten rechts eine Blattanlage getroffen, in welcher lediglich erst die Theilung nach der Formel $u = v' + g'$ erfolgt ist, links dagegen ist in dem gezeichneten Schnitt das in der Entwickelung vorauseilende Blatt I median längs getroffen. Die Blattspitze ist fortgelassen. Unter dem bereits stark verbreiterten Blattinternodium *i'* liegt eine Gruppe von Zellen, der Basalknoten des Blattes, welcher

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0028-9

aus der Zelle g' hervorgegangen ist. Das Segment u'_1 dieses Basalknotens hat seine freie Oberfläche bereits als Vegetationspunkt des Achselsprosses emporgewölbt und dadurch die Spitze des Hauptsprosses merklich gegen die Rückseite des Knotens hinübergeschoben. Ganz wie bei Nitella gracilis wird also auch hier die basale Zelle bei der ersten Blattheilung g' direct zum Basalknoten und das erste Segment dieses Basalknotens bildet im Blatt I direct den Vegetationspunkt des Achselsprosses. Bezüglich der übrigen peripherischen Segmente, welche im Basalknoten der Blätter entstehen, ist zu bemerken, dass hier in der Regel der Kranz dieser Zellen rings um die Blattbasis herumreicht, während bei Nitella gracilis und auch bei Nitella syncarpa der Ring nach unten offen bleibt, so dass die centrale Zelle des Basalknotens c' an der Blattunterseite bis an den Knotenumfang reicht.

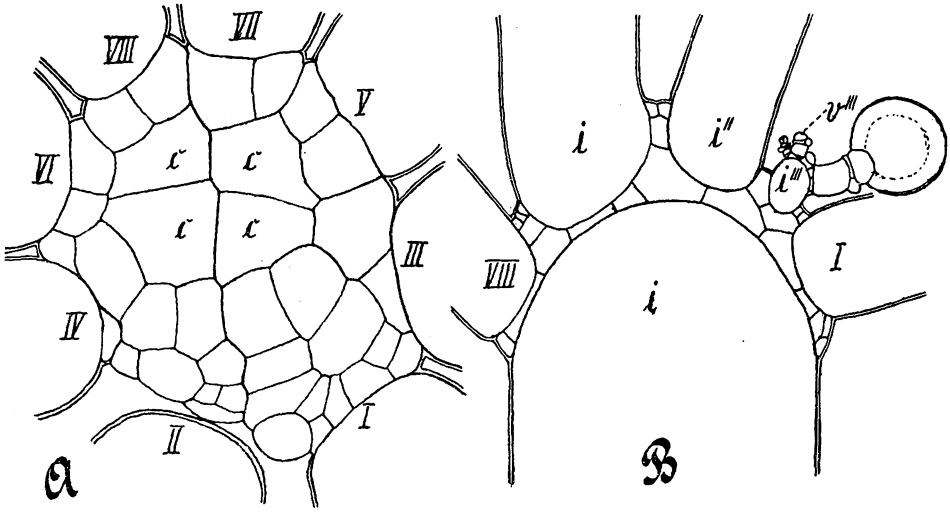


Fig. 44. Nitella cernua. *A* Querschnitt eines jungen Sprossknotens. 100/1. *B* medianer Längsschnitt eines Sprossknotens. 34/1.

Wir verfolgen nun zunächst die Weiterentwickelung der Zelle u'_1 in dem Blatt I. Sie theilt sich in $v'' + g''$, wobei wiederum g'' direct zum Basalknoten des Achselsprosses wird, während v'' in der Folge nach dem Theilungsgesetz

$$V = v + (k + i)$$

die Wachsthumsverhältnisse des Hauptsprosses wiederholt. Die Zertheilung des Basalknotens des Hauptsprosses beginnt normal mit der Halbirungswand. Die Anlage der peripherischen Zellen beginnt an

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0029-7

der zum Blatt gewendeten Seite. Eine oder einige dieser peripherischen Zellen im Basalknoten des Achselsprosses werden zu Vegetationspunkten von Seitensprossen zweiter Ordnung, aus deren Basalknoten unter günstigen Bedingungen wiederum Seitensprosse höherer Ordnung hervorgehen können. In Figur 44 *B* ist der Längsschnitt eines noch jungen Sprossknotens dargestellt, welcher das erste Blatt und seine Achselprodukte median getroffen hat. *i*, *i* sind die angrenzenden Hauptsprossinternodien, von denen das obere durch die Entwickelung des Achselsprosses nach der Knotenrückseite, d. h. gegen das Blatt VIII merklich verschoben ist. I ist das erste Internodium des Hauptblattes. Aus dem Segment u'_1 seines Basalknotens hat sich der normale Achselspross entwickelt, von dem der Basalknoten und ein Stück des ersten Internodiums *i''* in der Figur zu sehen sind. Aus einer nach dem Blatt I hin gelegenen peripherischen Zelle dieses Basalknotens ist eine Sprossanlage zweiter Ordnung hervorgegangen, deren unteres Internodium mit *i'''* und deren Scheitelzelle mit *v'''* in der Figur bezeichnet sind. Der erste Knoten dieses Sprosses hat bereits seinen Blattquirl angelegt, das in der Entwickelung voraufeilende Blatt I trägt an der Spitze schon ein junges Antheridium, und in seiner Achsel erkennt man schon deutlich die Anlage eines Sprossvegetationspunktes, welche aus dem ersten Segment seines Basalknotens entstanden ist. Die übrigen peripherischen Zellen im Basalknoten des Achselsprosses dagegen verhalten sich ebenso wie die nicht primären Segmente der Blattbasis, sie theilen sich wiederholt, indem an der freien Oberfläche kleinere Zellen von einem im Innern liegenden Reststück abgeschnitten werden. Indem infolge der bedeutenden Erweiterung der anstossenden Hauptsprossinternodien die freie Oberfläche sich fortgesetzt vergrössert, gewinnen die so entstandenen Zellen *u''* und *u'''* Raum zum Wachsthum und ermöglichen fortgesetzt Theilungen in derselben Weise, so dass endlich rings um die Blattbasen und Seitensprosse überall, wo das Gewebe des Knotens die Oberfläche erreicht, das kleinmaschige Parenchym zustande kommt, dessen Vorhandensein an erwachsenen Knoten die Deutung der Zellen erschwert. Die Oberfläche dieses Parenchyms wird also von peripherischen Zellen höchster Ordnung u^n gebildet, darunter liegen die Reststücke der Zellen *u* nächstniederer Ordnung und so fort bis zurück auf die Reststücke der ursprünglichen peripherischen Zellen des Blattknotens, welche die centrale Zelle *c'* der Blattbasis direct umgeben. Ueber das Verhalten dieser centralen Zellen habe ich noch einiges hinzuzufügen. Die centralen Zellen der Hauptsprossknoten *cl* und *cr*

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0030-7

theilen sich wie bei den übrigen Nitellen auch bei unserer Pflanze nachträglich in mehrere Stücke. In dem Querschnitt eines noch verhältnissmässig jungen Knotens in Figur 44 sind z. B. vier Zellen *c* vorhanden, in älteren Knoten trifft man nicht selten die doppelte Zahl und mehr an. Während nun aber bei Nitella gracilis und Nitella cernua die centrale Zelle *c'* der Blattknoten ungetheilt bleiben, theilen sich die gleichen Zellen bei Nitella cernua, entsprechend der enormen Ausdehnung des Querdurchmessers der Blattbasis, im Laufe der Entwickelung ein- oder meist mehrmals durch Halbirungswände, so dass auch dadurch die Zahl der Zellen im Basalknoten des einzelnen Blattes noch wesentlich erhöht und die Uebersicht erschwert wird.

Es wäre für mich von besonderem Interesse gewesen, die Regenerationsfähigkeit der Sprossknoten von Nitella cernua experimentell prüfen zu können, dazu fehlte mir aber das lebende Material. Die Untersuchung der normalen Sprosse ergab darüber nur, dass die Zahl der verhandenen Seitenknospen in der Achsel des Blattes I unter Umständen, durch die Entstehung neuer Anlagen aus den Basalknoten des primären Achselsprosses und seiner Abkömmlinge recht bedeutend werden kann, die Oberflächenvergrösserung infolge des Anschwellens der Internodien gewährt fortgesetzt Raum für Neubildungen, und indem einige dieser Anlagen sich direct als Seitenachseln erheben, andere als Ausläufer im Boden den Ausgangspunkt für neue Sprossgenerationen abgeben, ist sicher für die vegetative Ausbreitung der Pflanze aufs Beste gesorgt. Ob aber nicht neben den normalen Sprossen auch Zweigvorkeime vorkommen können, oder ob nicht etwa bei Zerstörung aller normalen Vegetationspunkte die Pflanze die Fähigkeit zur Erzeugung neuer Sprossanlagen auf dem Wege der Vorkeimbildung besitzt, das zu entscheiden, muss späterer Untersuchung vorbehalten bleiben.

IV. Tolypella.

Die von mir untersuchten Arten der Gattung Tolypella schliessen sich hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte ihrer Vegetationsorgane und des Baues der Sprossknoten sehr nahe an Nitella syncarpa und ihre nächstverwandten Gattungsgenossen an. Die ersten Theilungsstadien der jungen Knotenzellen zeigen auch hier eine deutliche Förderung der Vorderseite, die durch die vorauseilende Entwickelung der Segmente u_1 und u_2 auch an älteren, aber noch nicht völlig ausgewachsenen Knoten besonders deutlich wahrnehmbar wird. Die stamm-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0031-3

eigenen Knotenzellen *cl* und *cr* erfahren wie bei den Nitellen einige Halbirungstheilungen. Die Segmentzellen sind normal in der Sechszahl vorhanden, ausnahmsweise mögen an kräftigen Sprossen deren 7 oder 8 auftreten. Aus den Zellen u_3, u_4 etc. entstehen Blätter mit normalen Basalknoten. Die peripherischen Zellen dieser Blattbasalknoten sind aber gewöhnlich allseitig entwickelt, so dass die Centralzelle der Knoten *c'* nirgend ein Stück freier Oberfläche besitzt. Noch in einer andern Beziehung weichen die Basalknoten der Blätter III, IV etc. bei den Tolypellen von den gleichnamigen Gebilden der Nitellen ab. Ihre peripherischen Zellen zeigen nämlich besonders in der fertilen Region des Sprosses eine bei den Nitellen nicht gewöhnliche Entwickelungsfähigkeit. Sie werden schon früh zu accessorischen Blättchen, welche Geschlechtsorgane tragen, oder zu blattähnlichen Strahlen, welche ein endständiges Antheridium tragen, oder aber direct zu Oogonien.

Migula gibt an, dass diese accesorischen Bildungen stets in der Achsel des Hauptblattes entstehen, nur gelegentlich durch frühzeitige Verschiebung der Zellen auf die Seite gerückt erscheinen. Bei Tolypella intricata und Tolypella nidifica, welche ich zur Untersuchung verwendete, habe ich diese Angaben nicht bestätigt gefunden, vielmehr sah ich sehr häufig auch die seitlich gelegenen peripherischen Zellen der Blattbasen zu accessorischen Blättern oder zu Geschlechtsorganen sich entwickeln, ja nicht selten entsprangen die Antheridienstrahlen oder Oogonien, und zwar von ihrer ersten Anlage an, direct aus der der Achsel gegenüberliegenden unteren Seite des Blattbasalknotens, wie das aus der Figur 5 auf Tafel IV, welche einen Sprossgipfel von Tolypella intricata darstellt, ohne Weiteres ersichtlich ist.

Auf die weitere Ausbildung der Quirlblätter, welche die Tolypellen hauptsächlich von den Nitellen unterscheidet und mit der Blattbildung der Charen eine gewisse Aehnlichkeit aufweist, soll an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden. Dagegen ist es nöthig, die Entwickelung der Sprossknotensegmente u_1 und u_2 noch kurz zu betrachten. An erwachsenen Knoten von Tolypella stehen in der Regel zwei Achselsprosse, wie in Figur 6 auf Tafel IV erkennbar ist. Die Abbildung stellt einen Sprossknoten von Tolypella nidifica von oben gesehen dar. Aus dem Verlauf der in der Figur hervorgehobenen und durch Zahlen in der bekannten Weise bezeichneten ersten Theilungswänden des Hauptsprossknotens lässt sich ersehen, dass jedem der Segmente u_1 und u_2 je einer dieser Sprosse, Spr. I

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0032-9

und Spr. II, angehört. Ausser dem Seitenspross, dessen Insertion in der Figur durch einen Kreis angedeutet ist, sehen wir aus jedem der Segmente auch noch zwei seitliche Organe entspringen, von denen nur die Basalstücke gezeichnet sind. In dem speciellen Fall, der für die Figur 6 zur Vorlage diente, waren diese vier seitlichen Organe ohne Ausnahme Blätter mit normaler Verzweigung, welche Geschlechtsorgane trugen. Wir haben also hier genau dasselbe Verhalten wie bei Nitella syncarpa und können dementsprechend diese vier Blätter, wie in der Figur geschehen ist, mit I und I*, II und II* bezeichnen und können nun die Figur 6 in allen Theilen direct vergleichen mit der Darstellung eines Sprossknotens von Nitella syncarpa, welche in Figur 41 gegeben wurde. Ein rein äusserlicher Unterschied kann darin gefunden werden, dass bei Nitella die Blätter I und II normaler Weise kräftiger sind als I* und II*, dass dagegen bei Tolypella nidifica in der Regel das umgekehrte Verhältniss statthat.

Nicht immer entstehen, wie in der Figur 6, zwei Blattanlagen unterhalb der Seitensprosse im Knoten von Tolypella, bisweilen tritt an Stelle eines derselben ein Antheridienspross. Dieser Fall ist in Figur 7 auf Tafel IV dargestellt. Die Abbildung zeigt einen noch ziemlich jungen Sprossknoten von Tolypella intricata von oben. Das obere Internodium ist fortgeschnitten, in der Höhlung seiner Basis sieht man zwei stammeigene Knotenzellen, *cl* und *cr*, welche noch keine weitere Halbirungstheilung erfahren haben. Die Zellfolge der ersten Theilungen des Sprossknotens ist aus der Bezeichnung der Quirlblätter mit Zahlen leicht zu entnehmen. Aus dem Segment u_1 sind ausser der noch jungen Anlage des Seitensprosses Sp. I zwei Blätter, I und I*, hervorgegangen, von denen wiederum das hintere, I*, das kräftigere war. Von den Provenienzen des Segmentes u_2 zeigt die Figur nur die Basis des Sprosses Sp. II und das Antheridium *An*, welches an Stelle des Blattes II* steht und dementsprechend bezeichnet ist. Das Blatt II war in dem gezeichneten Präparat noch sehr klein und wird durch die Basis des Seitensprosses vollkommen verdeckt. Uebrigens fehlt es für das Auftreten eines Geschlechtsorganes an Stelle eines Blattes in einem der seitensprossbildenden Segmente des Sprossknotens von Tolypella auch bei Nitella syncarpa nicht an einem Analogon. Ich habe früher den Fall beschrieben und durch eine Abbildung belegt, dass bei Nitella syncarpa unterhalb des aus dem Segmente u_1 eines Sprossknotens entspringenden Seitensprosses, also an Stelle des Blattes I*, ein Oogonium steht.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0033-5

Interessant ist übrigens an dem in Figur 7 auf Tafel IV dargestellten Sprossknoten von Tolypella intricata auch noch das Verhalten der Segmente III und IV. In beiden ist die Blattanlage noch sehr in der Entwickelung zurück. Durch eine in der Figur nicht sichtbare Wand ist die Blattspitze von dem Basalknoten des Blattes abgetrennt worden. Die Blattspitze tritt erst als kleines einzelliges Höckerchen über die Knotenoberfläche hervor, aus dem Basalknoten aber hat sich bereits je ein Antheridienstrahl entwickelt, der hier gerade aus einer Zelle u' der Unterseite des Knotens hervorgeht.

Ueber den Gang der Entwickelung der seitlichen Organe aus den Segmenten u_1 und u_2 im Sprossknoten der Tolypellen ist schwer Aufschluss zu erlangen. Es schien nur indess die Reihenfolge der Entstehung hier eine wesentlich andere zu sein als bei Nitella syncarpa. Bei der letzteren entsteht, wie in einem früheren Abschnitt eingehend erörtert wurde, zuerst das Blatt I resp. II und dann neben demselben nach hinten zu simultan die Anlage des Seitensprosses und des ihn deckenden Blattes I* resp. II*. Bei Tolypella scheint dagegen der Seitenspross als primäres Gebilde aufzutreten, aus dessen Basalknoten sich Blatt I und I* beziehungsweise II und II* als seitliche Bildungen entwickeln.

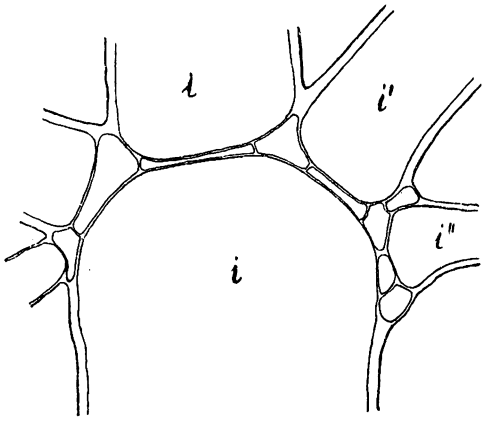


Fig. 44a. Tolypella nidifica. Längsschnitt eines Hauptsprossknotens. Die Basis des Seitensprosses I ist median getroffen. *i*, *i* Internodien des Hauptsprosses, *i'* unterstes Internodium des Seitensprosses, *i''* unterstes Internodium des Blattes I*, welches aus dem Basalknoten des Seitensprosses entspringt. (64/1.)

Der durch die Basis eines Seitensprosses geführte Längsschnitt eines Sprosses in Figur 44 *a* zeigt uns demgemäss unterhalb des unteren Internodiums *i'* des Seitensprosses einen flachen Basalknoten, aus

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0034-1

dessen unterer Peripherie sich das Blatt erhebt, an seiner Basis gleichfalls einen Knoten tragend. Dieses Blatt mit seinem Basalknoten ist also anzusehen als das Produkt einer peripherischen Zelle u' in dem Basalknoten des Seitensprosses. Wir werden später noch Veranlassung haben, auf diesen Punkt zurückzukommen.

Ueber die Regenerationsfähigkeit der Sprossknoten von Tolypella habe ich meine Untersuchungen noch nicht zum Abschluss bringen können. Für die Mittheilung dessen, was sich an cultivirten Exemplaren über diesen Punkt eruiren liess, wird sich später noch Gelegenheit bieten.

V. Lamprothamnus alopecuroides.

Lamprothamnus alopecuroides zählt mit zu denjenigen Arten, welche bei oberflächlicher Untersuchung am meisten die Ansicht zu bestätigen scheinen, dass die Zellanordnung in den Sprossknoten keine bestimmte Gesetzmässigkeit erkennen lasse. Man braucht nur die leicht sichtbaren Basalknoten einiger Blätter an einigen durchsichtig gemachten Sprossknoten derselben Achse zu vergleichen, um

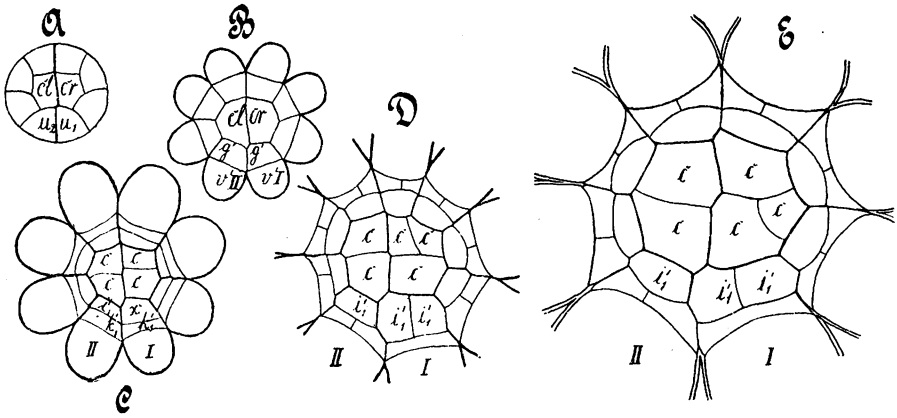


Fig. 45. Lamprothamnus alopecuroides. *A—E*, Die fünf jüngsten Knoten eines Sprossgipfels im Querschnitt. 200/1.

zahlreiche unter sich unähnliche Bilder zu bekommen, deren Zellenanordnungen scheinbar regellos und von Fall zu Fall wechselnde sind. Die Zellbilder der Blattbasen sind dabei so ganz anders zusammengesetzt als diejenigen der bisher besprochenen Nitellen, dass eine Zurückführung derselben auf die Bildungsgesetze, welche bei jenen Arten übereinstimmend die Zelltheilungsvorgänge beherrschen, geradezu unmöglich erscheint. Anders ist das freilich, wenn wir die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0035-7

Entwickelungsgeschichte der Sprossknoten verfolgen. Wir sehen dann, dass auch hier ohne Zwang dasselbe Schema und dieselbe Buchstabenbezeichnung Anwendung finden kann, welche wir bei der Untersuchung der Nitellen einführten, dass auch beim Aufbau der Sprossknoten von Lamprothamnus die gefundene Gesetzmässigkeit, abgesehen von unwesentlichen durch die besonderen Umstände erklärbaren Arteigenheiten keine Ausnahmen erleidet.

In Figur 45 sind Querschnittbilder der fünf jüngsten Knoten eines Sprosses nach Mikrotomschnitten dargestellt. Für denjenigen, der meinen Ausführungen bis hierher aufmerksam gefolgt ist, bedürfen dieselben kaum eines Commentars. Wie die Figur *A* ergibt, erfolgt bei Lamprothamnus die Zerlegung der Urzelle des Knotens in stammeigene und peripherische Zellen genau wie bei den vorherbesprochenen Arten nach dem Gesetz:

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

Die stammeigenen Zellen *cr* und *cl* theilen sich entsprechend ihrer zunehmenden Flächenausdehnung durch senkrechte Wände weiter, so dass im erwachsenen Knoten 4, 5 oder noch mehr stammeigene Zellen *c* zu finden sind; sie verhalten sich also genau ebenso wie die entsprechenden Zellen der Nitellen. Peripherische Zellen sind gewöhnlich zu achten vorhanden. Diese Zahl ist aber nicht durchaus constant, die Abbildung *D* zeigt z. B. in der rechten Knotenhälfte fünf, im Ganzen also neun Blattanlagen.

Wir lassen nun vorerst wieder das Segment u_1 unberücksichtigt und verfolgen zunächst die Entwickelungsgeschichte der übrigen, welche sich übereinstimmend verhalten. In der Figur *B* sind sämmtliche Blattanlagen nach dem Gesetz $u = v^1 + g^1$ durch eine Perikline in eine Scheitelzelle und eine erste Gliederzelle zerlegt. Die Gliederzelle g', welche bei den Nitellen direct zum Basalknoten des Blattes wird, theilt sich hier nochmals durch eine Perikline in eine innere keilförmige und in eine äussere scheibenförmige Zelle. Die letztere der beiden bildet die Urzelle des Basalknotens. Offenbar entspricht also das Auftreten dieser zweiten Theilungswand dem für die Theilung der Sprossglieder geltenden Gesetz: $g = k + i$. Das basale Blattglied g' wird in eine Internodialzelle i'_1 und in eine Knotenzelle k'_1 zerlegt. In der Figur *C* sind die Zellen des Segments II dementsprechend bezeichnet und für die übrigen Segmente gilt, wie aus der Abbildung ohne Weiteres hervorgeht, dieselbe Regel. Die Zellen i'_1, welche auf diese Weise gebildet wurden, erfahren wie alle Internodialzellen keinerlei weitere Ent-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0036-3

wickelung, welche zur Bildung neuer Vegetationspunkte führen könnte. Sie wachsen auf ihre definitive Grösse heran, ohne dass überhaupt eine weitere Zelltheilung stattfindet.

Die in den Segmenten angelegten Basalknoten k'_1 verhalten sich auch in der weiteren Entwickelung in allen wesentlichen Punkten übereinstimmend. Machen wir uns zunächst mit der Form der Zelle k'_1 etwas näher bekannt. Bei den Nitellen besitzen die Basalknoten während ihrer Entwickelung und im ausgewachsenen Zustande in der Tangentialebene des Hauptsprosses annähernd kreisförmigen Umriss. Bei Lamprothamnus ist das in der Regel nicht der Fall. Anfänglich treten freilich auch hier die Blattanlagen als halbkugelige Höckerchen über die Oberfläche des Knotenumfanges hervor, aber indem die Ausdehnung der Blattbasis schneller fortschreitet als die Zunahme des Knotenumfanges, wird der Umriss derselben oval. Die Blattbasen erscheinen gewissermassen durch den gegenseitigen Druck seitlich zusammengedrückt, so dass ihr Durchmesser in der Richtung der Längsachse des Sprosses oft fast das Doppelte des Querdurchmessers beträgt. In einem gewissen Zusammenhang mit dieser Erscheinung steht es, dass die erste Theilungswand in der jungen Blattanlage sich nicht ringsherum an die freie Oberfläche der Vorwölbung ansetzt. Die Blattanlagen stehen so dicht gedrängt am Knotenumfang neben einander, dass sie sich seitlich mit grösserer Fläche berühren und dass die erste Perikline in jeder Anlage seitlich statt freie Oberfläche diese Berührungsfläche trifft. Die Abbildungen der Figur 45, in denen ja die Blattbasen quer geschnitten sind, ergeben das ohne Weiteres. Oben und unten nach den Hauptsprossinternodien zu besitzt natürlich die abgeschnittene erste Gliederzelle g'_1 schmale Stücke freier Oberfläche, welche bei dem nächsten Zelltheilungsschritt nach dem Gesetz $g = k + i$ ganz der Knotenzelle zufallen, während die Internodialzelle allseitig ins Innere des Zellkomplexes eingeschlossen ist. Die eben angelegte, zu weiterer Entwickelung befähigte, basale Knotenzelle jedes Blattes ist also eine flache, scheibenförmige Zelle mit ovalem Umriss, welche an ihren Schmalseiten oben und unten bandförmige Stücke freier Oberfläche besitzt. Begrenzt wird diese Zelle nach rückwärts, d. h. nach dem Innern des Sprossknotens zu, von der zugehörigen Internodialzelle und von den angrenzenden Hauptsprossinternodien, seitlich von den Basalknotenzellen der benachbarten Segmente und nach vorne von dem Vegetationsscheitel des Blattes resp. von einer aus demselben hervorgegangenen Zelle. Wir können die Figur 46 benützen, um von diesen eigenartigen Raumverhältnissen

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0037-9

eine anschauliche Vorstellung zu gewinnen und zugleich auch die Weiterentwickelung des Basalknotens kennen zu lernen.

Der in der Figur 46 *B* dargestellte mediane Längsschnitt einer Sprossspitze zeigt unterhalb der Scheitelzelle *v* drei durch Internodialzellen *i* getrennte Knoten in verschiedenen Entwickelungsstadien. Die Höhe der Blattanlagen nimmt nach unten hin schnell zu, sie beträgt im zweiten Knoten etwa doppelt so viel, im dritten fast dreimal so viel als in dem jüngsten Knoten. Der Durchmesser der Internodien und dem entsprechend der Umfang der Knoten nimmt dagegen viel langsamer zu. Da die Figur sorgfältig mit der Camera bei 200maliger Vergrösserung gezeichnet wurde, so können wir aus derselben leicht absolute Werthe gewinnen. Wir gehen dabei von der wahrscheinlichsten Annahme aus, dass die Zahl der Blattanlagen in allen drei Knoten dieselbe und zwar gleich acht ist.

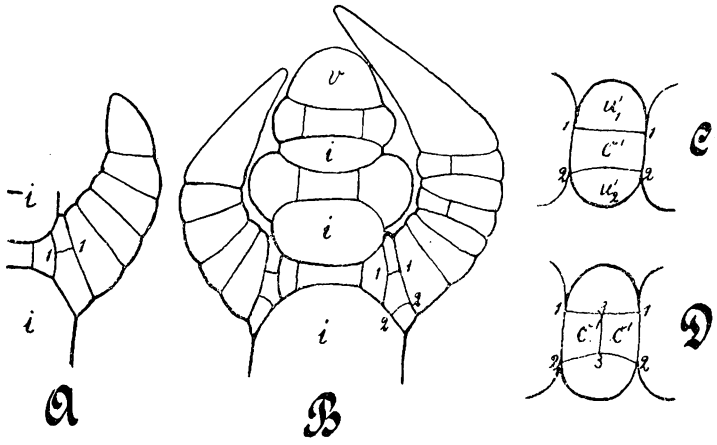


Fig. 46. Lamprothamnus alopecuroides. *A* medianer Längsschnitt eines Blattes. *B* medianer Längsschnitt einer Sprossspitze. *C*, *D* Vorderansicht des Basalknotens junger Blätter. 200/1.

Der Durchmesser des jüngsten Knotens beträgt oben 12,5, unten 13,5 mm, im Durchschnitt 13 mm, woraus sich die absolute Grösse des Durchmessers auf 65 μ, der mittlere Umfang des jüngsten Knotens auf 204 μ berechnet. Für jede der acht Blattbasen ist also eine Breite von 25,5 μ zur Verfügung. Die Höhe der Blattbasen beträgt in diesem Knoten in der Zeichnung 5,5 mm, absolut also 27,5 μ, so dass die Blattbasen in ihrem Umfang nur erst wenig von der Kreisform abweichen. Im zweiten Knoten bekommen wir als mittlere Grösse des Knotenumfanges auf dem gleichen Wege 220 μ für jedes Blatt, als

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0038-4

Querdurchmesser der Basis 27,5 μ. Die Höhe beträgt aber schon 47,5 μ, so dass schon hier eine wesentliche Abweichung von der Kreisform vorhanden sein muss. Im dritten Knoten berechnet sich die Blattbreite auf ca. 39 μ bei einer Höhe von 65 μ, so dass also die beiden Achsen der eliptischen Blattbasis etwa im Verhältniss 3 : 5 stehen. Das gleiche Verhältniss zeigen annähernd die in Figur *C* und *D* in der Vorderansicht dargestellten Blattbasen. Später ändert sich das Verhältniss dadurch, dass das Wachsthum des Knotenumfangs die Ausdehnung der sich ihrer definitiven Ausbildung nähernden Blattbasis wieder überholt. An ausgewachsenen Knoten sind die Blattbasen bisweilen fast annähernd kreisrund, und nicht selten rücken dieselben durch diese Wachsthumsverschiebung, obwohl sie in ihrer Jugend unmittelbar aneinander gedrängt waren, eine kurze Strecke weit auseinander, so dass zwischen ihnen die Zellen der Basalknoten an freier Oberfläche gewinnen.

Die eigenthümliche Form und Lagerung, welche die Urzelle des Basalknotens während ihrer jugendlichen Entwickelung besitzt, beeinflusst nun in besonderer Weise die Zellbildung im Innern derselben. Peripherische Zellen, welche Vegetationspunkte liefern, können in dem Knoten nur dort entstehen, wo freie Aussenwand die Entwickelung ermöglicht, d. h. also nur oben und unten in der ovalen Zelle. Es werden desshalb in der Regel auch nur zwei peripherische Zellen gebildet, je eine an jedem der mit freier Aussenfläche versehenen Enden der scheibenförmigen ovalen Urzelle. Zuerst entsteht als u'_1 die obere peripherische Zelle. Die Wand, welche sie von der Restzelle abtrennt, ist in den Abbildungen der Figur 46 mit 1—1 bezeichnet. Dieselbe verläuft in der oberen Hälfte des Ovals ziemlich geradlinig von rechts nach links, indem sie sich nach rückwärts in ihrem ganzen Längsverlaufe an die Wand der Internodialzelle i'_1 ansetzt. Die zweite peripherische Zelle u'_2 liegt der ersten gegenüber in der unteren Hälfte der Urzelle des Knotens. Sie wird durch eine gleichfalls fast geradlinig den Knoten durchquerende Wand (2—2 in den Figuren) von der Restzelle c' abgetrennt. Da diese Wand nach rückwärts schräg absteigend an die Wand des unteren Hauptsprossinternodiums ansetzt, so steht die zweite peripherische Zelle mit der Zelle i'_1 nicht in unmittelbarer Verbindung. Sie entwickelt sich in der Folge genau ebenso wie alle peripherischen Zellen an den oberen Knoten steriler Blätter, d. h. sie theilt sich durch eine in Beziehung auf das Blatt tangentiale Wand in eine innere und eine äussere Zelle. Die letztere ist eine peripherische Zelle u'', wie wir sie ja auch in einzelnen der Segmente u'

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0039-2

der Blattbasen bei den Nitellen auftreten sahen. Sie stellt einen Vegetationspunkt dar, welcher sich zu einem einzelligen Blättchen entwickelt. Von der inneren Zelle, die wir als Reststück des Segmentes u'_2 mit c'' zu bezeichnen haben, werden gewöhnlich rechts und links von dem Vegetationspunkt des Blättchens noch weitere Zellen u'' abgeschnitten, von denen gelegentlich, wenn die Raum- und Ernährungsverhältnisse es ermöglichen, noch die eine oder andere zu einem einzelligen Blättchen auswachsen kann. Die Restzelle selber theilt sich meist entsprechend ihrer Vergrösserung beim Heranwachsen des Blättchens durch eine verticale Wand in zwei gleichwerthige Tochterzellen. Die Gesammtheit der Blättchen, welche aus dem Segment u'_2 den Blattbasen eines Sprossknotens entspringen, bilden den eigenthümlichen Stipularkranz, welcher Lamprothamnus alopecuroides auszeichnet. Ihre Zahl ist, wie sich aus der obigen Darstellung ergibt, in der Regel gleich der Zahl der Blätter, selten grösser als dieselbe.

Ich habe die Entwickelung des Segmentes u'_2 der Blattbasis zuerst geschildert, weil dieselbe verhältnissmässig einfach ist, und weil ihre peripherischen Zellen mit dem Auswachsen zu einzelligen Blättchen einen definitiven Abschluss ihrer Entwickelung erlangen. Das Segment u'_1 der Basalknoten der Blätter liefert dagegen die Vegetationspunkte, welche ihre Entwickelungsfähigkeit längere Zeit bewahren und unter günstigen Umständen Adventivbildungen entstehen lassen können. Im Grunde verläuft die Zelltheilung in dem Segment u'_1 genau so, wie sie soeben für u'_2 geschildert wurde, nur mit dem Unterschied, dass der Vegetationspunkt, der im letzteren Segment das Blättchen liefert, vorerst in Ruhe verharrt. Wir haben also in dem ausgewachsenen Segment eine Anzahl von peripherischen Zellen u'' und als Reststück des Segmentes eine Zelle c'', die sich häufig in zwei oder drei gleichwerthige und keiner weiteren Entwickelung fähige Zellen theilt. Die Analogie mit dem Segment u'_2 wird noch dadurch bestätigt, dass in älteren Knoten nicht selten je eine der Zellen u'' eines Blattbasalknotens zum einzelligen Blättchen auswächst, so dass dann dem normalen Stipularkranz des Blattwirtels ein ähnlicher, wenn auch unvollkommener Kranz von Blättchen in den Blattachseln gegenübersteht.

Wir haben nun noch einen Blick zu werfen auf das Verhalten der Zelle c'_1, des Reststückes der Urzelle des Basalknotens, welches nach Abtrennung der beiden peripherischen Segmente in der Mitte des ovalen Knotenumfanges übrig geblieben ist. Bei den Nitella gracilis und syncarpa bleibt, wie wir früher gesehen haben, dieses

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0040-3

Stück ungetheilt. Hier aber findet ähnlich wie bei Nitella cernua eine mehrmalige Theilung statt, so dass am ausgewachsenen Blatt statt der einen 4, 5, 6 oder selbst noch mehr centrale Zellen im Basalknoten vorhanden sind. Alle diese Zellen entbehren der Fähigkeit, Vegetationspunkte zu liefern. Wir können demnach die Theilungsvorgänge vergleichen mit den Theilungen, die die stammeigenen Knotenzellen bei den Nitellen und bei Lamprothamnus erfahren. Es handelt sich einfach um die Zerlegung der sich oft auf die 50fache Flächengrösse ausdehnenden Zelle in einzelne Zellabschnitte, einem Vorgang, dessen biologische Bedeutung offenbar in der Erhöhung der Festigkeit der Verbindung zwischen Spross und Blatt zu sehen ist. Dieses biologische Bedürfniss wird ausserdem noch dadurch befriedigt, dass die hier auftretenden Wände ebenso wie die Wand, welche das Segment u'_1 von der Restzelle c' trennt, und wie die Theilungswand der Zelle c'' in dem Segment u'_1 nachträglich sehr starke Verdickung erfahren, so dass dadurch der ausgewachsene Basalknoten einen sehr eigenthümlichen Anblick gewinnt.

Die Zertheilung der Centralzelle des Basalknotens beginnt in der Regel mit einer Halbirungswand, welche sich, wie aus der Figur *46 D* ersichtlich ist, annähernd rechtwinklig an die erstgebildeten Wände 1—1 und 2—2 ansetzt. Die späteren Theilungen stehen offenbar unter dem Einfluss der Dehnungen, welche durch die Flächenvergrösserung der Blattbasis und der betreffenden Partie der Knotenoberfläche herbeigeführt werden. Wo die Ausdehnung der Blattbasis gleichmässig erfolgt, gehen die weiteren Theilungen in derselben Weise vor sich wie in den stammeigenen Zellen eines Sprossknotens, d. h. die aufeinander folgenden Wände stehen annähernd senkrecht aufeinander. Einen solchen Fall stellt uns die in Figur 47 *B* abgebildete Blattbasis dar. Die Wände, welche in diesem Basalknoten die peripherischen Segmente u'_1 und u'_2 von dem centralen Reststück c' trennen, sind entsprechend den Figuren 46 *B* und *C* mit 1—1 und 2—2 bezeichnet. In dem Segment u'_1, welches also den Zellkomplex oberhalb der Wand 1—1 bildet, sehen wir drei Zellen c'', welche durch nachträgliche, durch die sich steigernde Flächenausdehnung des Basalknotens bedingte Theilungen aus der ursprünglich einen Restzelle dieses Segmentes entstanden sind. Den mit freier Oberfläche versehenen Theil des Segmentes u'_1 nehmen die peripherischen Zellen u'' ein. Der Zellcomplex unterhalb der Wand 2—2 ist aus dem Segment u'_2 hervorgegangen. Wir sehen in demselben eine Zelle c'', neben ihr jederseits eine peripherische Zelle u'' und nach unten zu vor

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0041-9

derselben die Basis eines einzelligen Blättchens, welches aus einer Zelle u'' erwachsen ist.

Alle bisher nicht erwähnten Zellen in dem Basalknoten, der Abschnitt also, welcher zwischen den Wänden 1—1 und 2—2 liegt, sind als Abkömmlinge der centralen Restzelle c' in Figur 46 *C* anzusehen und dementsprechend mit diesem Buchstabenzeichen versehen. Aus der Lagerung der Zellen im ausgewachsenen Zustande kann noch die Reihenfolge der Zelltheilungen leicht ersehen werden. Zuerst trat eine senkrechte Halbirungswand auf, welche in der Figur entsprechend der Bezeichnung in Figur 46 *D* mit den Zahlen 3—3 versehen ist. Jede Halbirungszelle theilte sich in der Folge durch eine zur Richtung der grössten Längenausdehnung der betreffenden Zelle annähernd senkrechte Wand 4—4, 5—5, so dass im Ganzen vier Zellen c' entstanden. Von diesen ist die grösste, unten rechtsliegende, dann noch einmal durch die Wand 6—6 halbirt worden.

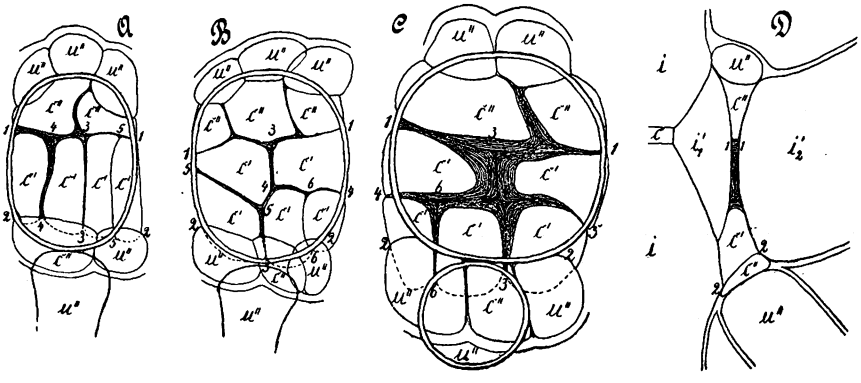


Fig. 47. Lamprothamnus alopecuroides. Zelltheilung im Basalknoten der Blätter *A*, *B*, *C* von vorne gesehen, *D* im medianen Längsschnitt. 130/1.

Ganz ähnlich ist die Zertheilung in dem etwas älteren Basalknoten in Figur 47 *C* erfolgt, welcher zugleich die enorme nachträgliche Verdickung der Theilungswände in dem centralen Reststück des Basalknotens demonstriren soll. In dem in Figur 47 *A* dargestellten jüngeren Basalknoten ist dagegen die Zerlegung der Centralzellen in anderer Weise erfolgt, so nämlich, dass die auf die Wand 3—3 folgenden Wände 4—4 und 5—5 beide mit dieser gleichlaufend vertical gerichtet sind. Die Mannigfaltigkeit der möglichen Fälle ist mit diesen wenigen Beispielen natürlich längst nicht erschöpft, man braucht nur einen Blick auf die in Figur 50 auf Seite 45 dargestellten acht Blattbasen eines einzigen Sprossknotens zu werfen, um acht

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0042-5

neue Beispiele für die Zertheilung der centralen Restzelle c' zu gewinnen. Und jeder weitere Knoten vermag neue Fälle darzubieten. Allen gemeinsam ist aber, dass die hier entstandenen Zellen niemals neue Vegetationspunkte liefern, dass ihre Theilungen stets Halbirungstheilungen sind. Da die Zellen c' in dem Basalknoten der Blätter einen verhältnissmässig grossen Raum einnehmen, so bedingt ihre Configuration ganz wesentlich das Bild, welches der Anblick eines Basalknotens im ausgewachsenen Zustande darbietet. Ihre wechselnde Lagerung ist also der Grund, wesswegen die Zellanordnung in dem Basalknoten der einzelnen Blätter von Lamprothamnus so verschieden ist und weshalb einem Beobachter, dem nur das fertige Objekt vorliegt, der Aufbau des Sprossknotens bei dieser Art besonders wechselnd und regellos erscheinen muss. Sehen wir aber von der nachträglichen und für die Ausbildung von Vegetationspunkten unwesentlichen Theilungen in der Zelle c' ab, so erfolgt die Zertheilung des Basalknotens der Blätter auch hier genau nach dem früher entwickelten Gesetze, welches ganz allgemein für die Blattknoten gilt:

$$k' = c' + u'_1 + \ldots u'_n,$$

wobei $n = 2$ ist, und wobei entsprechend der Vertheilung der freien Oberfläche an der Urzelle des Basalknotens die beiden peripherischen Segmente einander gegenüber an der oberen und an der unteren Seite des Knotenumfanges zu liegen kommen.

Während die Zellscheibe des Basalknotens bei der Entwickelung so mächtig an Ausdehnung gewinnt, nimmt auch die Zelle i'_1, welche die Verbindung des Basalknotens mit den stammeigenen Knotenzellen vermittelt, sehr wesentlich an Grösse zu, ohne indess, wie früher betont wurde, weitere Zelltheilungen zu erfahren. Die endgiltige Lagerung dieser Zelle im ausgewachsenen Knoten ist aus der Figur 47 *D* zu ersehen, welche einen in Bezug auf den Hauptspross radialen Medianschnitt durch eine Blattbasis darstellt. Der Basalknoten selber erweist sich in dieser Figur als dünne biconcave Scheibe. In dem Raum zwischen der Wand 1—1 und 2—2 liegt eine Zelle c' und über derselben ist eine Strecke der sehr stark verdickten Wand 3—3 (vergl. Figur 47 *C*) der Länge nach vom Schnitt getroffen. Die beiden Zellen, welche oberhalb der Wand 1—1 im Knoten liegen, gehören dem Segment u'_1 an. Beide, sowohl die peripherische u'' als die Restzelle c'', grenzen nach rückwärts an die Zelle i'_1. Das Segment u'_2 dagegen, dessen Zellen unterhalb der Wand 2—2 gelegen sind, steht mit der Internodialzelle in keinem Falle in directer Verbindung. Es ist also hier das Lagerungsverhältniss der Zellen trotz der enormen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0043-1

Vergrösserung aller Elemente genau dasselbe geblieben wie bei der ersten Anlage der Wände 1—1 und 2—2 (vgl. Figur 46 *B*). Die Wand 2—2, welche bei ihrer Entstehung ein wenig schräg nach abwärts gegen die Oberwand des angrenzenden Sprossinternodiums geneigt ist, behält diese Schrägstellung auch im ausgewachsenen Sprossknoten bei, obwohl die obere Partie des angrenzenden Sprossinternodiums zugleich mit der Wachsthumsstreckung eine bedeutende Formveränderung erfährt. Die Schrägstellung der Wand 2—2 bewirkt, dass die Zellen des Segmentes u'_2 in der Vorderansicht des Basalkotens ziemlich weit über die unteren Zellen c' hinaufgreifen, was in den Figuren 47 *A, B* und *C* durch die Strichelung der unteren Wände der Centralzellen angedeutet wird.

Wir haben nun, um über die Zusammensetzung der Sprossknoten bei Lamprothamnus alopecuroides vollständig orientirt zu sein, noch die Entwickelung des Segementes u_1 zu verfolgen. Nachdem von Zelle u_1 die Vorwölbung als Scheitelzelle des Blattes I abgetrennt worden ist, tritt auch hier wie bei den übrigen Blättern in dem rückwärtsgelegenen Theilstück, das als erste Gliederzelle in der Figur 45 *B* mit g' bezeichnet ist, eine weitere Zelltheilung ein, indem durch eine Perikline der erste Blattknoten k'_1 abgetrennt wird. Die Theilungswand verläuft aber hier etwas anders als in den übrigen Blättern; während nämlich dort alle freie Oberfläche der Zelle g' dem jungen Blattknoten zufällt, bleibt in dem Segmente I ein beträchtliches Stück der freien Oberfläche in der Achsel des Blattes für die Restzelle, die wir mit x bezeichnen wollen, übrig. Die Zelle x zeigt dementsprechend ein wesentlich anderes Verhalten als die Zellen i'_1 der übrigen Segemente, welche durch einen ähnlichen Zelltheilungsvorgang entstanden sind, sie theilt sich weiter und zwar zunächst in der Weise, dass durch eine annähernd horizontale Wand der mit dem Stück freier Oberfläche versehene Theil der Zelle in der Achsel des Blattes als besondere Zelle abgetrennt wird. Diese Zelle ist die Urzelle des normalen Achselsprosses, muss also als V'' bezeichnet werden. Die Restzelle der Zelle x ist nunmehr gänzlich von Zellen eingeschlossen und liefert keine Vegetationspunkte mehr, sie theilt sich nur noch durch eine senkrechte, in Beziehung auf den Hauptspross radiale Wand in zwei gleichwerthige Zellen, welche sich in der Folge genau so verhalten wie die Zellen i'_1 der übrigen Blätter. Wir bezeichnen sie dementsprechend auch mit diesem Zeichen, wie das in der Figur 45 *D* und in den Längsschnitten der Figur 48 geschehen ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0044-7

Gegenüber den Nitellen zeigt nach dem Gesagten Lamprothamnus bezüglich der Entstehung des normalen Achselsprosses eine sehr wesentliche Eigenthümlichkeit. Dort ist der Achselspross das Produkt des basalen Blattknotens, hier geht seine Urzelle neben dem basalen Blattknoten aus der ersten Gliederzelle des Segmentes hervor. In Formeln ausgedrückt, stellt sich die Zertheilung des Segmentes u_1 z. B. bei Nitella gracilis in folgender Weise dar:

$$u_1 = v' + g'$$
$$g' = k'_1 = c' + u'_1 + u'_2 + \ldots$$
$$u'_1 = V''$$

Für Lamprothamnus lautet dagegen die Formel:

$$u_1 = v' + g'$$
$$g' = k'_1 + i'_1 + V''$$

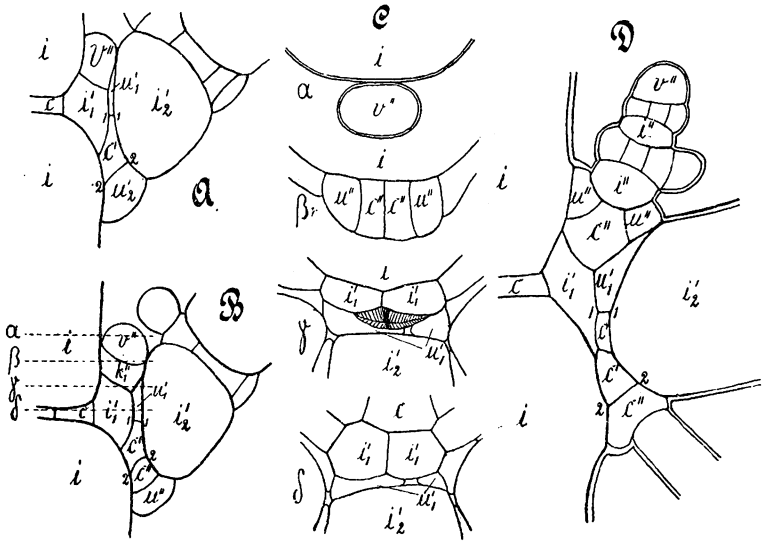


Fig. 48. Lamprothamnus alopecuroides. *A*, *B*, *D* mediane Längsschnitte durch verschieden alte Stadien des Blattes I und seines Basalknotens, *C* successive Querschnitte durch den Basalknoten des Blattes I und des zugehörigen Achselsprosses. 130/1.

Die räumlichen Beziehungen zwischen den Zellen der Blattbasis und dem Achselspross ergeben sich leicht aus den Abbildungen der Figur 48, welche uns zugleich über das weitere Verhalten der Zelle V'' Aufschluss gewähren. In der Figur *A* ist die Urzelle des Achselsprosses V'' noch ungetheilt. Die Wand, welche sie von i'_1 scheidet, verläuft etwas schräg von dem Basalknoten des Blattes nach rückwärts zu der Wand des oberen Hauptsprossinternodiums. Von

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0045-3

allen Zellen der Blattbasis stehen also nur die Zellen i'_1 mit den stammeigenen Zellen c des Hauptsprossknotens in directem Zusammenhang. Ich hebe das besonders hervor, weil, wie wir später sehen werden, andere Arten ein abweichendes Verhalten in dieser Beziehung aufweisen. Der Basalknoten des Blattes lässt auf dem Längsschnitt in der Figur *A* bereits die ersten beiden Theilungswände erkennen, durch welche die peripherischen Zellen u'_1 und u'_2 von dem centralen Reststück c' abgeschnitten werden. In der Figur *B* ist der Scheitel des Achselsprosses mehr über die Oberfläche hervorgetreten und eine erste Querwand hat die Anlage in die Scheitelzelle V'' und den Basalknoten k''_1 zerlegt. Ungefähr dem gleichen Entwickelungsstadium wie die Figur *B* entsprechen auch die vier in Figur *C* gezeichneten successiven Querschnitte durch das Segment I eines Sprossknotens, welche wie die übrigen Abbildungen der Figur 48 nach Mikrotomschnitten gezeichnet sind. Die Höhenlage der Querschnitte in dem Knoten ist in der Figur *B* durch vier gestrichelte Querlinien angedeutet, welche mit denselben griechischen Buchstaben bezeichnet sind wie die entsprechenden Schnitte.

Der Schnitt α hat nur das obere Hauptsprossinternodium und die Scheitelzelle des Achselsprosses getroffen. Er zeigt uns, dass in der Jugend die Sprossanlage ovalen Umriss besitzt, entsprechend dem für die erste Anlage disponibeln Raum. Später gewinnt die Sprossbasis infolge des Wachsthums des ganzen Zellcomplexes an Raum, so dass sich ihr Umfang nachträglich der Kreisform nähert. Der Querschnitt β geht durch den jungen Basalknoten des Achselsprosses. Derselbe weist eine Halbirungswand auf, wie jeder normale Sprossknoten und in jeder Halbirungszelle ist vorerst dort, wo der meiste freie Raum vorhanden war, je eine peripherische Zelle abgetrennt worden. Der dritte Querschnitt γ hat alle drei Componenten des Zellcomplexes berührt. An das obere Hauptsprossinternodium i grenzen beiden Zellen i'_1. Dem Blattinternodium i'_2 sind nach dem Knoteninnern zu zwei aus dem Segment u'_1 des Basalknotens hervorgegangene Zellen benachbart, und zwischen diesen beiden Zellgruppen erscheint noch ein kleines Stück von dem Basalknoten des Achselsprosses, das in der Abbildung schraffirt ist. Endlich der Schnitt δ, welcher durch die stammeigenen Zellen des Hauptsprossknotens geht, liegt ganz unterhalb des Achselsprosses; er hat nur die Zellen i'_1 und einen Theil vom Basalknoten des Blattes getroffen. Dieser Querschnitt hat mit dem in gleicher Höhe geführten Querschnitt durch jeden andern nicht primären Blattknoten grosse Aehnlichkeit; er unterscheidet sich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0046-8

von jenen allein dadurch, dass die verhältnissmässig grosse Zelle i'_1 durch eine radiale Halbirungswand getheilt erscheint.

Die Figur *D* zeigt einen Längsschnitt durch einen etwas älteren Sprossknoten. Der Achselspross hat bereits mehrere Blattwirtel angelegt. In seinem Basalknoten sind auch vorne und hinten peripherische Zellen sichtbar. Indem nämlich infolge des Wachsthums an der Basis des Achselsprosses allmählich mehr freie Oberfläche gewonnen wird, treten in dem Basalknoten des Achselsprosses ausser den beiden in dem Querschnitt β der Figur *C* mit u'' bezeichneten noch weitere peripherische Zellen auf, so dass normaler Weise der Kranz der peripherischen Zellen ringsherum völlig geschlossen wird.

Auch der Basalknoten des Blattes zeigt in der Figur *D* schon weitere Entwickelung. Die centrale Zelle c' ist schon in mehrere Abschnitte zerlegt, von denen im medianen Längsschnitt zwei getroffen wurden. Im Segment u'_2 sehen wir eine Restzelle c'' und eine zum einzelligen Blättchen ausgewachsene peripherische Zelle, von welcher nur das basale Ende gezeichnet ist. Im Segment u'_1 dagegen hat der Schnitt nur eine Zelle getroffen. Das Verhalten dieses Segmentes unterscheidet sich gewöhnlich etwas von dem des gleichnamigen Segmentes der übrigen Blattbasen. Dadurch nämlich, dass die sich ausdehnende Basis des Achselsprosses den Raum in der Blattachsel ausfüllt, wird die Ausbildung von peripherischen Zellen u'' in dem oberen Abschnitt des Blattknotens bisweilen gänzlich unterdrückt, das Segment u'_1 theilt sich dann nichtsdestoweniger, entsprechend der grösseren Flächenausdehnung, die es durch das Wachsthum der Blattbasis gewinnt, durch eine Halbirungswand in derselben Weise, wie es in anderen gleichnamigen Segmenten bei der Restzelle der Fall ist. Bisweilen bleibt dem Segmente u'_1 der Blattbasis seitlich neben der Basis des Achselsprosses ein Stück freier Oberfläche und es treten dann meist rechts und links neben der Sprossbasis oder auch nur einerseits peripherische Zellen u'' in dem Segmente auf. Auf dem medianen Längsschnitt ist davon natürlich nichts zu sehen, dort wird auch in diesem Falle wie in der Figur 48 *D* nur eine Restzelle des Segmentes getroffen, welche den Knotenumfang nach oben hin zwischen Achselspross und Blatt nicht erreicht. Endlich tritt auch der Fall ein, dass genau wie bei den übrigen Blättern im Segment u'_1 des Basalknotens oben in der Mitte eine peripherische Zelle zur Ausbildung gelangt. Ein solcher Fall ist in Figur 49 *A* dargestellt. Dieser letztere Fall tritt bisweilen dann ein, wenn die Urzelle des Achselsprosses, wie es an reichlich mit Geschlechtsorganen versehenen Spross-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0047-4

abschnitten bisweilen geschieht, lange Zeit in einem frühen Entwickelungsstadium verharrt. Der in Figur 49 *A* im Längsschnitt gezeichnete Sprossknoten ist, wie aus dem Durchmesser des unteren Blattinternodiums geschlossen werden kann, ungefähr ebenso alt, wie der in Figur 49 *B* in der Vorderansicht gezeichnete. Während aber am letzteren der Achselspross schon seinen Basalknoten und einen ersten Blattwirtel angelegt hat, ist die Sprossanlage in der Figur *A* noch einzellig. Für das Segment u'_1 des Basalknotens des Blattes war also zur Entwickelung einer peripherischen Zelle nach oben hin genügender Raum vorhanden.

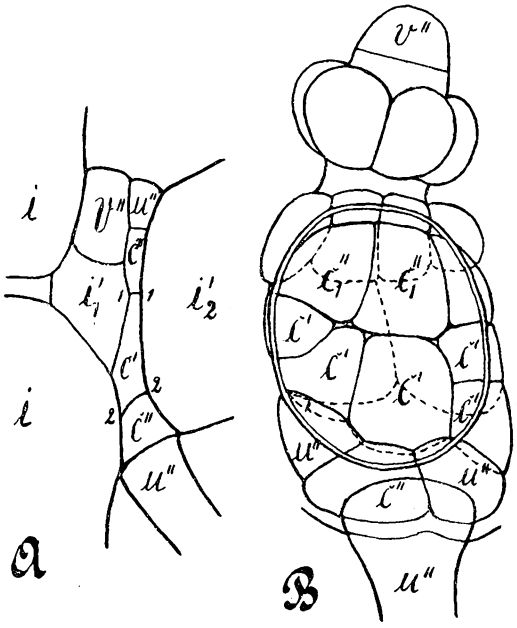


Fig. 49. Lamprothamnus alopecuroides. Basalknoten des Blattss I. *A* im Medianschnitt, *B* von vorne gesehen. 200/1.

Möge nun zum Schluss noch der seitliche Anschluss der einzelnen Blattbasen eines Hauptsprossknotens an einem concreten Beispiel demonstrirt werden. Die Figur 50 stellt die acht Blattbasen und den Achselspross eines älteren Sprossknotens neben einander dar. Wir haben diese Art der Darstellung ja schon mehrmals verwendet, so dass ich wohl nicht noch einmal nöthig habe, über die Bedeutung und die Herstellung einer solchen Figur allgemeinere Angaben zu machen. Für das Verständniss des speciellen Falles muss ich hinzu-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0048-0

fügen, dass der Achselspross und die zu ihm als Basalknoten zu rechnende Zellgruppe schattirt sind. Alle im Grunde der abgeschnittenen Blattinternodien sichtbaren Zellen der Basalknoten sind mit der ihnen zukommenden Bezeichnung versehen. Alle ausserhalb des Blattumfanges liegenden oberflächlichen Zellen sind peripherische Zellen höherer Ordnung, also Zellen u'' und deren Abkömmlinge. Je eine derselben unterhalb jedes Blattes ist zur einzelligen Stipula ausgewachsen. An den Basen der Blätter II, IV und VI finden wir auch oben, d. h. in der Achsel des betreffenden Blattes, je ein einzelliges Blättchen, von dem in der Figur ebenso wie von den Stipula der Raumersparniss wegen nur der untere Theil gezeichnet wurde. Nach den gegebenen Erklärungen ist es leicht, die Herkunft und den morphologischen Werth jeder einzelnen Zelle in dem dargestellten Knoten zu bestimmen.

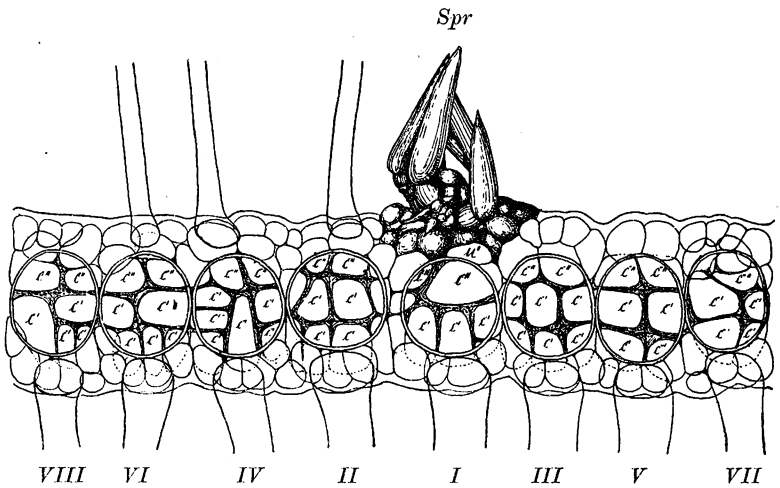


Fig. 50. Lamprothamnus alopecuroides. *I—VIII* die acht Basalknoten der Blätter eines Sprosses. *Spr* der Achselspross des Blattes *I*. 45/1.

Wir haben also hiermit auch für Lamprothamnus alopecuroides die Vorbedingung erfüllt, von welcher das Verständniss der accessorischen Bildungen abhängig ist. Die Zahl der Vegetationspunkte, welche hier im ausgewachsenen Sprossknoten zur Entstehung von seitlichen Organen Veranlassung geben können, ist im Vergleich mit den Nitellen nicht sehr gross zu nennen. In jeder Blattbasis sind nur zwei peripherische Zellen gebildet, von denen die eine u'_2, welche nach der Blattunterseite zu gelegen ist, schon während des Heranwachsens des Knotens ihre vegetative Kraft in der Ausbildung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0049-8

eines einzelligen Blättchens erschöpft. Die andere peripherische Zelle der Blattbasen u'_1 bildet wohl in der Blattachsel einige wenige peripherische Zellen mit der Natur eines Vegetationspunktes aus, indess gelangen diese ruhenden Vegetationspunkte zum geringsten Theil zur Weiterentwickelung. Seitenzweige oder Zweigvorkeime sah ich in keinem einzigen Falle aus ihnen hervorgehen, auch dann nicht, wenn der normale Seitenspross experimentell entfernt wurde. Dagegen ist in der vegetativen Region der Pflanze der Fall nicht selten, dass einige dieser Zellen u'', welche aus dem Segment u'_1 der Blattbasen entstammen, zu einzelligen Blättchen nach der Art der Stipulae auswachsen, ein Fall, der durch die Blätter II, IV und VI in Figur 50 demonstrirt wird.

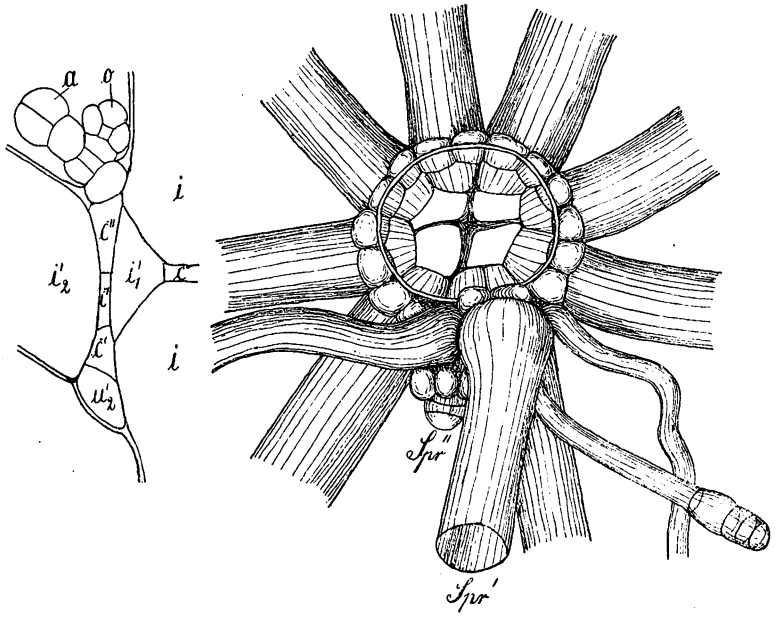


Fig. 51. Lamprothamnus alopecuroides.
A Medianschnitt einer Blattbasis mit achselständigen Geschlechtsorganen. 130/1.
B Sprossknoten von oben mit Seitenachsen und Zweigvorkeim. 64/1.

An den fructificirenden Sprossabschnitten schlagen diese Zellen bisweilen einen anderen Entwickelungsgang ein, indem aus ihnen Geschlechtsorgane, Antheridien und Archegonien hervorgehen. Für dieses Verhalten bildet die in Figur 51 nach einem Mikrotomlängsschnitt gezeichnete Blattbasis einen Beleg. Das Segment u'_2 ist in dieser Blattbasis noch unentwickelt, während die gleichen Zellen in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0050-9

den benachbarten Blattbasen desselben Sprossknotens schon zur Ausbildung einer Stipula fortgeschritten waren. Von dem Segment u'_1 ist nur die centrale Restzelle c'' mit Buchstabenbezeichnung versehen, alle in der Figur unbenannten Zellen sind aus einer Zelle u'' dieses Segments hervorgegangen; an dem so in der Blattachsel entstandenen seitlichen Organ ist die Anlage eines terminalen Antheridiums a und eines seitlichen Oogoniums o schon deutlich erkennbar.

Für die Neubildung seitlicher Achsen kommt im Sprossknoten von Lamprothamnus hauptsächlich der Basalknoten des normalen Achselsprosses in Betracht; dieser bildet mit seinen peripherischen Zellen und ihren Abkömmlingen allerdings einen nahezu unerschöpflichen Entwickelungsherd, aus dem alle Arten seitlicher Achsen hervorsprossen können. Ich habe aus der Zahl der Deckglasculturen, an denen ich die Anlage von Adventivbildungen beobachtete, einen verhältnissmässig einfachen Fall ausgewählt und in Figur 51 *B* zur Darstellung gebracht. Die Figur zeigt einen Sprossknoten von oben. Die angrenzenden Hauptsprossinternodien waren im Präparat fortgeschnitten. Dagegen blieben die Blätter, von denen in der Figur nur die basalen Enden gezeichnet sind, erhalten und zeigten in ihren Internodialzellen während der Versuchsdauer lebhafte Plasmaströmung. An dem isolirten Sprossknoten entwickelte sich zunächst der normale Seitenspross, aus seinem Basalknoten sprossten zwei Haarwurzeln hervor, die in der Dicke auffällig verschieden waren. Die dickere derselben verzweigte sich anfangs normal. Am zweiten Verzweigungsknoten bildete sich einer der Seitentriebe zu einem Zweigvorkeime aus. Nachdem der normale Achselspross im untersten Internodium und die dickere Haarwurzel mit Erhaltung des ersten Verzweigungssystems im zweiten Internodium abgeschnitten waren, gelangte aus dem Basalknoten des normalen Seitensprosses zunächst die Anlage eines weiteren radiären Seitensprosses *Spr''* der Figur zur Entwickelung; das Wachsthum dieses radiären Triebes war sehr langsam, hauptsächlich wohl, weil sich auf dem Scheitel und an den Seiten ein dichter Belag von Cyanophyceen angesammelt hatte. Bald entsprang neben dieser Anlage aus dem Sprossknoten ein Zweigvorkeim, der sich schnell über den Cyanophyceen-Belag hervorstreckte und an seiner Spitze die charakteristischen ersten Theilungen erfuhr. In diesem Stadium ist das Präparat gezeichnet worden. Wir haben also hier einen radiären Adventivspross, einen Zweigvorkeim und Haarwurzeln neben einander. Ich möchte es dem Vorhandensein der Cyanophyceen im Präparat zuschreiben, dass in dem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0051-5

soeben geschilderten Fall der Sprossknoten so einfach blieb, dass besonders die Zahl der Haarwurzeln so auffallend gering war. In anderen Fällen ging aus dem Basalknoten des normalen Seitensprosses, in dem sich fortgesetzt aus den vorhandenen peripherische Zellen höherer Ordnung ausbildeten, ein complicirter Zellkörper hervor, der an seiner Oberfläche zahlreiche entwickelungsfähige Vegetationspunkte trug, und aus welchem neben den Sprossanlagen Haarwurzeln in grösserer Menge hervortraten. An abgeschnittenen Sprossknoten, welche in einem grösseren Glase zur Entwickelung gebracht wurden, drangen die Haarwurzeln in den die Bodenfüllung des Culturglases bildenden Sand ein und einige von ihnen trugen an den Wurzelknoten runde weisse Brutknöllchen, wie sie in einer früheren Abhandlung für Chara aspera eingehender beschrieben worden sind. Durch die Anlage dieser Brutknöllchen ist die Erhaltung des Lebens auch für den Fall gesichert, dass durch irgend welche Zufälligkeit die neugebildeten Sprossanlagen während der winterlichen Unterbrechung der Vegetation zu Grunde gehen.

VI. Chara stelligera.

Ueber die ersten Theilungen in Sprossknoten von Chara stelligera habe ich schon in der Abhandlung über die Wurzelknöllchen der Characeen Mittheilungen gemacht, so dass ich mich hier mit dem kurzen Hinweis auf die in der Figur 52 gegebenen Querschnittbilder begnügen kann. In den Abbildungen dieser Figur sind die Knotenquerschnitte so orientirt, dass die Vorderseite, d. h. diejenige, an welcher das Segment u_1 zur Ausbildung gelangt, nach rechts gewendet ist. Die Zellwände sind nach der Reihenfolge ihrer Entstehung mit 1—1, 2—2 u. s. w. bezeichnet.

Wir sehen, dass bezüglich der ersten Theilungen gegenüber den vorher besprochenen Arten keinerlei wesentliche Abweichungen vorhanden sind. Nach dem Auftreten der Halbirungswand wird, mit dem Segment u_1 beginnend, in der bekannten Reihenfolge ein geschlossener Kreis peripherischer Zellen abgeschnitten, welche die Urzellen der Blätter sind. Die Zahl der peripherischen Zellen ist nicht immer die gleiche. Am häufigsten werden sechs peripherische Zellen gebildet, bisweilen sind deren nur fünf oder gar vier, seltener mehr als sechs vorhanden. Von den peripherischen Segmenten liefert das zuerst gebildete u_1 ausser einem Blatt den normalen Seitenspross, die übrigen erzeugen in der Regel nur je ein Blatt und verhalten sich bezüglich der Ausbildung der basalen Zellgruppe ziemlich überein-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0052-1

stimmend, zeigen indess gegenüber den entsprechenden Zellen im Sprossknoten der besprochenen Nitellen einige Abweichungen. Schon sehr früh tritt in diesen blattbildenden Zellen eine perikline Wand auf, welche die Zelle nach dem Gesetz $u = v' + g'$ in eine vorgewölbte Scheitelzelle v' und eine zum grössten Theil im Sprossknoten verborgene Gliederzelle g'_1 zerlegt. Die Scheitelzelle theilt sich bald darauf ein zweites Mal nach demselben Gesetz. Die Zelle g'_1, welche in den Blättern der Nitellen direct zum Basalknoten des Blattes wird, theilt sich hier, wie bei Lamprothamnus, noch ein Mal durch eine Perikline in eine innere Zelle i'_1 und in eine scheibenförmige äussere Zelle, welch letztere an das unterste Internodium des Blattes grenzt und zum Basalknoten auswächst. Diese Theilungsfolge der Zelle g'_1 entspricht also offenbar wieder der Theilung einer Sprossgliederzelle in Knoten und Internodium nach der Formel $g = k + i$.

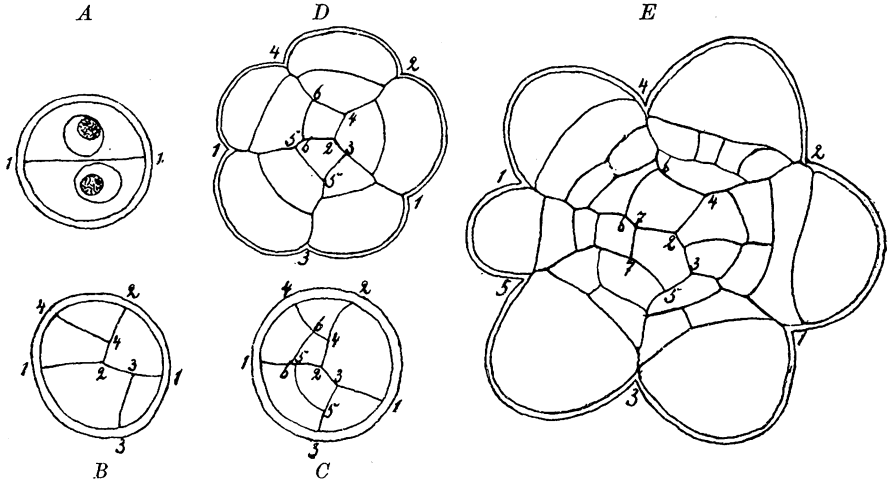


Fig. 52. Chara stelligera. Querschnitte junger Sprossknoten in aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien. 1—1 die Halbirungswand. 2—2, 3—3 die die Abtrennung der peripherischen Zellen bewirkenden Wände nach ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge nummerirt. 240/1.

Die innere Zelle i'_1 bleibt in der Folge ungetheilt. Die Zertheilung der so entstandenen basalen Knotenzelle k'_1 der jüngeren Blätter von Chara stelligera ist leicht zu verstehen, wenn wir uns zunächst an den Theilungsprocess der oberen Blattknoten erinnern, welcher früher schon eingehend besprochen wurde. In den oberen Blattknoten wird, wie aus der Figur 53 leicht zu ersehen ist, ohne vorherige Halbirung eine wechselnde Anzahl peripherischer Zellen gebildet. In einzelnen

Regensburgische Botanische Gesellschaft

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0053-7

Fällen, so z. B. in dem in Abbildung IX dargestellten Knoten ist der Ring der peripherischen Zellen geschlossen, die Restzelle also central gelegen, in anderen Fällen unterbleibt der letzte Theilungsschritt, so dass die Restzelle auch im ausgewachsenen Knoten noch bis an den Knotenumfang reicht. Die erste peripherische Zelle u'_1

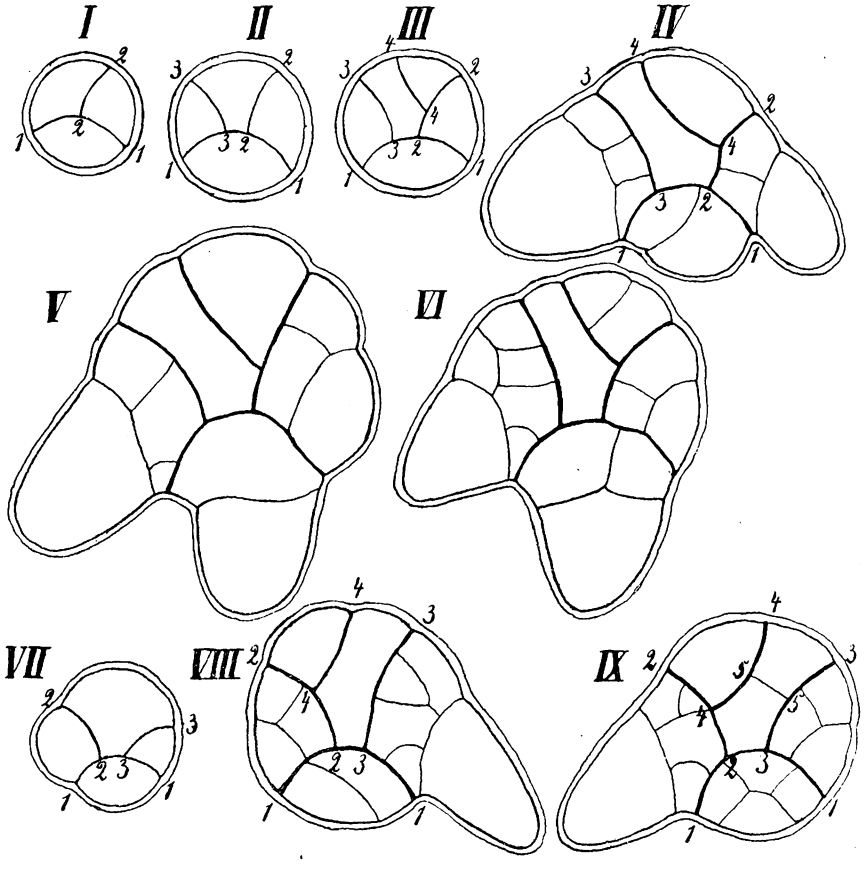


Fig. 53. Chara stelligera. Querschnitte verschieden alter Blattknoten. Die Reihenfolge der Zelltheilungen ist durch die Numerirung der Wände (1—1, 2—2 u. s. w.) angegeben. 240/1.

entsteht immer an der zum Spross gewendeten, d. i. an der Oberfläche des Blattes. Genau so wie hier, verläuft nun auch die Zelltheilung in dem Basalknoten der Blätter II, III u. s. w. Zuerst wird an der Oberseite eine Zelle u'_1 abgeschnitten, darnach folgt rechts oder links oder beiderseits eine weitere peripherische Zelle u'_2 und resp. u'_3. Das Reststück bleibt dann in der Regel ungetheilt. Das

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0054-2

Segment u'_1 theilt sich weiter durch eine Halbirungswand, jede der Halbirungszellen kann eine oder mehrere peripherische Zellen höherer Ordnung u'' bilden. Auch in den peripherischen Zellen u'_2 und u'_3 treten bisweilen Halbirungswände auf. Die Einzelheiten dieses Entwickelungsganges waren nicht immer leicht aufzuklären, nachdem aber einmal der Gang der Zelltheilungen klargelegt ist, sind auch die Bilder erwachsener Basalknoten leicht verständlich. Im Allgemeinen stimmt der Aufbau des Knotens der jüngeren Blätter von Chara stelligera mit demjenigen der entsprechenden Blätter von Nitella gracilis und ihren Verwandten überein, nur finden wir stets unterhalb der

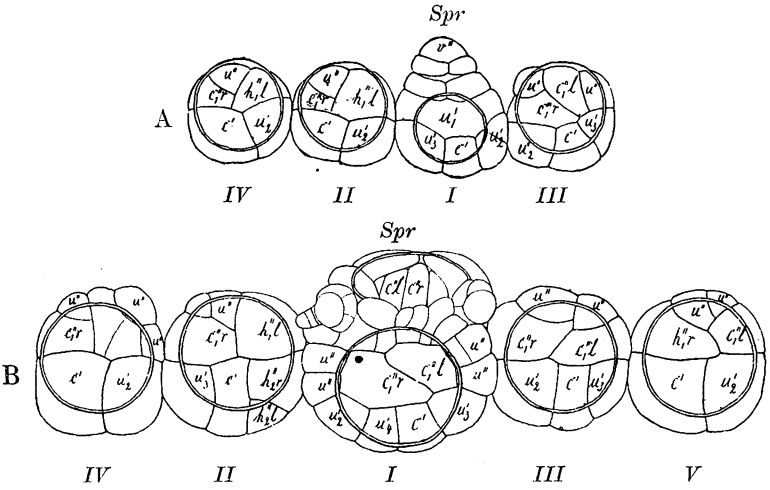


Fig. 54. Chara stelligera. Basalknoten der Blätter zweier junger Sprossknoten. *A* 95/1. *B* 65/1.

Scheibe des Basalknotens die Internodialzelle, welche den Nitellen fehlt. Ich will zur Demonstration des Gesagten die Basalknoten zweier Blattquirle eines verarmten Sprosses von Chara stelligera hier in naturgetreuer Abbildung vorführen. An dem oberen der in Figur 54 dargestellten Sprossknoten waren nur 4, am unteren noch 5 Blätter entwickelt. In den Basalknoten der Blätter II und IV in der Abbildung *A* und in denen der Blätter IV und V der Abbildung *B* ist ausser dem schon weiter vertheilten Segment u'_1 nur noch eine peripherische Zelle u'_2 gebildet, die Blätter *A* III und *B* II und III weisen dagegen ausser dem oberen Segment neben dem Reststück c' jederseits eine peripherische Zelle auf, u'_2 und u'_3, von denen die erstere im Blatt *B* II bereits in zwei Halbirungszellen h''_2r und h''_2l zerlegt worden ist. In wohlentwickelten Knoten kräftiger Pflanzen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0055-8

findet man fast immer unten im Knoten beiderseits neben der Restzelle peripherische Zellen. Bisweilen wird auch der Ring der peripherischen Zellen geschlossen, indem sich die Restzelle c' durch eine Perikline in eine innere und eine peripherische Zelle theilt. Das Segment u'_1 nimmt in allen Fällen ungefähr die Hälfte des ganzen Knotenumfanges ein. Die Halbirungswand ist in den dargestellten Knoten überall schon gebildet. Bei *A* II und IV und ebenso bei *B* II und V ist eine der Halbirungszellen h'' dieses Segmentes noch ungetheilt, die andere aber und beide Halbirungszellen der übrigen Blätter weisen schon weitere Theilungen auf, durch welche die Halbirungszelle in eine oder einige peripherische Zellen u'' und in ein Reststück c'' zerlegt wurde.

Werfen wir nun auch noch einen Blick auf den Basalknoten des Blattes I in den beiden Figuren, so ist mit Hilfe der eingetragenen Zeichen der morphologische Werth der einzelnen Zellen auch hier leicht zu erkennen. Im Blatt I der Abbildung *A* weist der Basalknoten neben der Restzelle c' drei peripherischn Segmente u'_1, u'_2 und u'_3 auf, von denen das eine mit u'_2 bereits in zwei Zellen zertheilt ist, während u'_1 vorerst noch ungetheilt blieb. Dass indess dies erste Segment sich bezüglich der Zelltheilung nicht anders verhält als das Segment u'_1 der übrigen Blätter geht aus der Abbildung *B* hervor, welcher den Basalknoten des Blattes I schon in weiter vorgerücktem Entwickelungsstadium zeigt. Dort ist das Segment u'_1 bereits halbirt und jede Halbirungszelle ist in eine Restzelle c''_1 und in eine geringe Anzahl peripherischer Zellen u'' zerlegt worden. Ausserdem ist hier in der Basis des stark verbreiterten Blattes noch ein viertes peripherisches Segment u'_4 gebildet worden. Es ergibt sich also, dass sich der Basalknoten des Blattes I in allen wesentlichen Punkten genau so verhält, wie der Basalknoten der übrigen Blätter, und dass der Achselspross nicht wie bei Nitella gracilis und N. cernua ein Abkömmling dieses Knotens ist. Um den Ursprung des Seitensprosses, den Bau seines Basalknotens und den Zusammenhang desselben mit dem soeben besprochenen Basalknoten des Blattes I zu verstehen, ist es nöthig, die Entwickelungsgeschichte des Segmentes u_1 des Hauptsprossknotens von Anfang an zu verfolgen.

Die erste Theilung, welche in diesem Segment eintritt, trennt genau so wie bei den übrigen Blatturzellen den vorgewölbten Theil der Zelle als Scheitelzelle v' des Blattes von dem basalen Glied g'_1 ab. In dem letzteren tritt alsbald eine Theilung auf, die Theilungswand, welche hier den Basalknoten des Blattes von der im Spross verborgenen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0056-4

untersten Zelle scheidet, setzt sich aber nicht, wie in den übrigen Blattbasen, oben und unten an die Wände der Hauptsprossinternodien an, sondern sie convergirt nach oben mit der ersten Theilungswand der Blattanlage und setzt sich an dieselbe an, so dass die scheibenförmige Urzelle des Basalknotens hier nach oben hin keilförmig gestaltet ist und oben den Umfang des Blattes nicht erreicht. In der Figur 55 *A* ist der mediane Längsschnitt durch das Blatt I eines jungen Knotens gezeichnet, aus welchem die Anlage des Basalknotens ersichtlich ist. Durch die Wand 1—1 ist die Scheitelzelle abgetrennt worden, welche sich bereits wieder in $v' + g'_2$ zertheilt hat. Die Wand 2—2, welche sich unten an das Hauptsprossinternodium, oben an die Wand 1—1 ansetzt, zerlegt die basale Gliederzelle in die

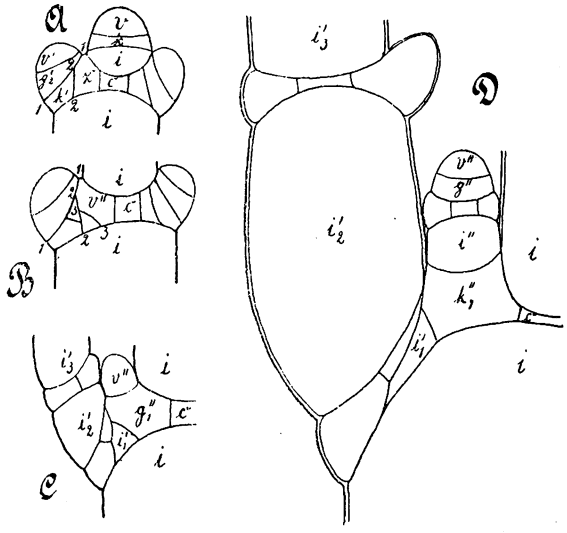


Fig. 55. Chara stelligera. Mediane Längsschnitte durch die Basis des Blattes I und des Seitensprosses an verschiedenen alten Hauptsprossknoten. Erklärung der Buchstaben und Zahlen im Text. 150/1.

keilförmige Knotenzelle k' und in eine grösstentheils im Hauptsprossknoten verborgene Zelle, welche in der Figur 55 *A* mit x bezeichnet ist. Diese letztere Zelle entspricht ihrer Entstehung nach der untersten Internodialzelle i'_1 der übrigen Blätter, deren Vorhandensein oben als ein auffälliger Unterschied zwischen dem Bau des Knotens der Charen und der Nitellen bezeichnet worden ist. Sie unterscheidet sich indess von diesen inneren Internodien, die ganz in den Hauptsprossknoten eingeschlossen sind, dadurch, dass sie infolge des schiefen Verlaufes der Wand 2—2 ein schmales Stück freier Oberfläche besitzt, welches

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0057-0

in der Achsel zwischen dem Blatt und dem nächst oberen Internodium des Hauptsprosses liegt. Aus der Zelle x entwickelt sich der Seitenspross. Bevor indess an derselben die Scheitelzelle zur Ausbildung gelangt, findet regelmässig noch eine Zelltheilung in ihr statt, welche in Figur 55 B im Längsschnitt der Blattanlage dargestellt ist. In dem Winkel nämlich, welcher in der Zelle x zwischen der Oberwand des unteren Hauptsprossinternodiums und der unteren Wand des Blattbasalknotens gebildet wird, tritt eine Wand 3—3 auf, welche die Zelle x in zwei ungleich grosse Zellen zerlegt. Die grössere derselben bezeichnen wir als Urzelle des Seitensprosses mit V''.

Ungefähr dasselbe Entwickelungsstadium des Basalknotens des Blattes I zeigen die Figuren 1 und 2 auf Tafel IV. Beide Figuren stellen dasselbe Object und zwar 1 in Aussenansicht, 2 im medianen (optischen) Längsschnitt, dar. In der Abbildung ist der obere Theil des Blattes I an der der Linie m—n in 2 entsprechenden Stelle fortgeschnitten, so dass der Basalknoten freiliegt; in demselben sind erst zwei peripherische Segmente u'_1 und u'_2 gebildet worden. Die Urzelle des Seitenzweiges v'' ist bereits deutlich über die Oberfläche des Hauptsprossknotens emporgewölbt. Die morphologische Natur der kleinen durch die Wand 3—3 in Figur 46 B von der Zelle x abgetrennten Zelle ist aus dem weiteren Verhalten derselben gleichfalls leicht festzustellen. Es zeigt sich nämlich, dass dieselbe keine Vegetationspunkte mehr zu liefern vermag. In selteneren Fällen schliesst diese Zelle ihre Entwickelung mit einfachem Wachsthum ab, gewöhnlich tritt in ihr entsprechend der Querausdehnung, welche sie mit der Verbreiterung der Basis des heranwachsenden Blattes I erleidet, eine senkrechte Theilungswand auf, seltener deren zwei. In der Figur 1 auf Tafel IV sieht man die beiden Theilzellen dieser Zelle unter dem Basalknoten des Blattes I durchscheinen. Die Lage, welche diese Zelle oder ihre Tochterzelle im erwachsenen Spross zu dem Basalspross des Blattes I einnehmen, gleicht so genau derjenigen, welche das im Hauptsprossknoten verborgene unterste Internodium i'_1 der übrigen Blätter zu dem entsprechenden Basalknoten zeigt, dass wir auch diese Zelle und die aus ihr gewöhnlich hervorgehenden beiden Tochterzellen als unterstes Internodium i'_1 des Blattes I ansehen können. Dass noch nachträglich eine Theilungswand in der Zelle i'_1 auftritt, kann die Berechtigung zu diesem Schluss nicht mindern, es handelt sich hier offenbar um eine für die Entwickelung unwesentliche Zelltheilung, ähnlich derjenigen, die wir in den stammeigenen Centralzellen der Nitellen beobachten konnten. Sie kann wie in diesen ganz

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0058-6

unterbleiben oder nach Bedarf sich wiederholen. Ausserdem habe ich auch den Fall beobachten können, dass die Zelle i'_1 in einem Blatt, welches keinen Achselspross deckte, eine Halbirungstheilung erfahren hatte, die dort freilich im Zusammenhang mit der Gestalt der Blattbasis, welche sehr weit auf das untere Stamminternodium herabgerückt war, in der Querrichtung verlief. Bevor wir nun die Entwickelung der Zelle V'' weiter verfolgen, mag zuerst noch die Eigenthümlichkeit, welche die Zertheilung der basalen Gliederzelle g'_1 des Blattes I bei Chara stelligera aufweist, in einer Formel festgelegt und mit dem Verhalten der gleichen Zelle bei den Nitellen verglichen werden. Für Nitella gracilis fanden wir die Formel

$$u_1 = v' + g'_1$$
$$g'_1 = k'_1$$

d. h. die Urzelle des Blattes I theilt sich in eine Scheitelzelle und eine zum grössten Theil im Hauptsprossknoten steckende erste Gliederzelle, welche direct zum Basalknoten des Blattes wird.

Für die Blätter II, III . . . von Lamprothamnus alopecuroides und ebenso für die gleichen Blätter der Chara stelligera gilt die Formel

$$u = v' + g'_1$$
$$g'_1 = k'_1 + i'_1$$

d. h. die Urzelle dieser Blätter theilt sich in Scheitelzelle und Gliederzelle. Die letztere wird wie im Hauptspross in Knoten und Internodium zerlegt. Für das Blatt I der Chara stelligera endlich muss unsere Formel lauten

$$u_1 = v' + g'_1$$
$$g'_1 = k'_1 + i'_1 + v''$$

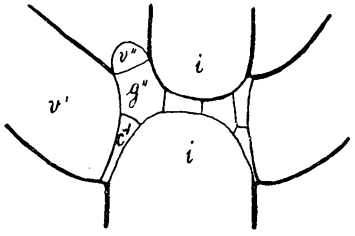


Fig. 56. Nittella gracilis. Längsschnitt eines Sprossknotens. Links ist Blatt I mit dem Achselspross median getroffen. v'' Scheitelzelle des Seitensprosses. g'' erste Gliederzelle desselben, welche direct zum Basalknoten wird.

d. h. die Blatturzelle theilt sich in eine Scheitelzelle und in eine erste Gliederzelle, aus der letzteren gehen der Blattknoten, das Internodium und die Urzelle des Seitensprosses hervor. Wir treffen also hier genau dieselbe Formel an, welche für das Verhalten der Zelle g'_1 im primären Segment der Knoten von Lamprothamnus alopecuroides im Abschnitt V dieser Abhandlung constatirt worden ist, wenngleich die äussere Erscheinung des durch die Formel dargestellten Theilungsvorganges dort eine wesentlich andere ist.

Die Zelle V'', die Urzelle des Sprosses, entwickelt sich, wie die Vergleichung der Figuren 55 *B*, *C* und *D* ergibt, zunächst durch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0059-4

Hervorwölbung an der freien Oberfläche. Die Vorwölbung wird alsbald als Scheitelzelle v'' abgeschnitten. Die zurückbleibende Gliederzelle g''_1 wird direct zum Basalknoten des Sprosses. Wir haben also hier, wenn wir von dem Ursprung der Zelle V'' absehen, genau dasselbe Verhalten dieser Zelle wie bei Nitella gracilis, wir können bezüglich der Entwickelung des Achselsprosses die Figur 55 *C* direct mit der Figur 56 vergleichen, welche das entsprechende Stadium der Achselsprossbildung bei Nitella gracilis darstellt.

Wir haben nun noch die weitere Ausbildung der Zelle $g''_1 = k''_1$ des Achselsprosses zu verfolgen. Dieselbe geht, wenn wir von den durch die räumliche Lagerung und die Gestalt der Zelle bedingten geringen Abweichungen absehen, genau in derselben Weise vor sich, wie die Ausbildung der Hauptsprossknoten nach dem Gesetz

$$\begin{aligned} k &= hr + hl \\ &= (cr + cl) + (u_1 + u_2 + \ldots u_{2n}). \end{aligned}$$

Die Form der Zelle g''_1 ändert sich während der Entwickelung, wie schon die Vergleichung ihrer Längsschnitte in Figur 55 *C* und *D* ergibt, nicht unwesentlich, besonders durch die Dickenzunahme der Hauptsprossinternodien und durch die Ausdehnung des Basalknotens des Blattes I. Die Form, welche die Zelle zur Zeit der ersten Zelltheilung einnimmt, ist nicht leicht räumlich darstellbar; ich will versuchen, dieselbe mit Hinweis auf den Querschnitt der Zelle in Figur 52 *E* und auf den Längsschnitt in Figur 55 *D* kurz zu beschreiben. Die Bodenfläche der Zelle wird von einem Wandstück des unteren Hauptsprossinternodiums gebildet. Nach rückwärts im Innern des Hauptsprossknotens grenzen die schmalen Wände der beiden im stumpfen Winkel aneinander stossenden stammeigenen Centralzellen, über denen sich als Fortsetzung der Rückwand der Zelle gewölbt nach vorne vorrückend die Wand des oberen Hauptsprossinternodiums erhebt. Seitlich grenzen die Urzellen des Blattes II und III oder die aus ihnen hervorgegangenen Zellen i'_1. Die Vorderwand der Zelle wird gebildet von der Innenwand der Zellen i'_1 des Blattes I, darüber von einem schmalen Streifen der Unterwand des Basalknotens und noch höher von einem kleinen kreisbogenförmigen Wandstück des ersten gestreckten Internodiums i'_2 des Blattes I. Oben schliesst die Zelle ein sattelförmiges Wandstück, aus dem sich mit ovaler oder annähernd kreisrunder Basis die Scheitelzelle des Sprosses v'' oder das aus ihr hervorgegangene Internodium i'' erhebt. Von dieser sattelförmigen Oberwand ist ein rings um die Zelle v'' respektive i'' gelegenes Stück freie Oberfläche, deren Flächen-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0060-5

ausdehnung beiderseits vorne seitlich von dem Seitenspross am beträchtlichsten ist.

In der soeben beschriebenen Zelle tritt nun stets als erste Wand eine senkrechte Halbirungswand auf, welche nach rückwärts meist an das Wandstück der Zelle *cl* im Hauptsprossknoten ansetzt, so dass die eine der entstehenden Halbirungszellen *h"r* mit den beiden stammeigenen Zellen des Hauptsprossknotens in directer Verbindung steht. Die Fig. 52 *E* auf Seite 49 stellt ein Entwickelungsstadium dar, in welchem der Basalknoten des Seitensprosses gerade erst die Halbirungswand aufweist. In dem in der Figur nach rechts liegenden Segment u_1 sind im Ganzen sechs Zellen sichtbar; die äusserste derselben ist der untere Theil eines Internodiums des aufsteigenden Blattes, die zweite Zelle, welche sich quer durch das ganze Segment erstreckt, ist das Segment u'_1 im Basalknoten des Blattes. Das anstossende Zellenpaar sind die Zellen i'_1, die wir als unterstes Internodium des Blattes deuten mussten. Den Rest endlich bilden die Halbirungszellen des Seitensprossknotens. Die grössere derselben, welche in der Figur nach oben gelegen ist und welche nach unserer Bezeichnungsweise *h"r* heissen muss, steht nach dem Innern des Hauptsprossknoten zu mit beiden stammeigenen Centralzellen in unmittelbarer Berührung.

Die weitere Zertheilung des Basalknotens des Seitensprosses geht von der zum Tragblatt gewendeten Seite aus, die wir demnach also als Vorderseite zu bezeichnen haben. Dort entstehen rechts und links von der Halbirungswand die peripherischen Segmente $u"_1$ und $u"_2$. Die gebogenen Wände, durch welche diese beiden Zellen von den Halbirungszellen abgetrennt werden, gehen indess nicht bis auf die Bodenfläche der Knotenanlage hinab, sondern sie setzen sich unten an denjenigen Theil der Vorderwand an, welcher von dem Basalknoten des Blattes I und von der zugehörigen Internodialzelle i'_1 gebildet wird. In allen Fällen biegt sich die Wand, welche das Segment $u"_1$ abtrennt, unmittelbar an der Halbirungswand nach oben um, so dass dort die Restzelle der Halbirungszelle einen zapfenartigen Fortsatz behält, welcher gewisermaassen unter der Zelle $u"_1$ hindurch mit einer bestimmten Zelle des Blattbasalknotens in directer Verbindung bleibt. In meinem Material wiesen alle daraufhin untersuchten Sprossknoten an dem Basalknoten des Seitensprosses dieselbe Erscheinung auf, so dass ich nicht umhin kann, dieser scheinbar geringfügigen morphologischen Einzelheit eine gewisse Bedeutung beizumessen; wir werden darauf später zurückkommen.

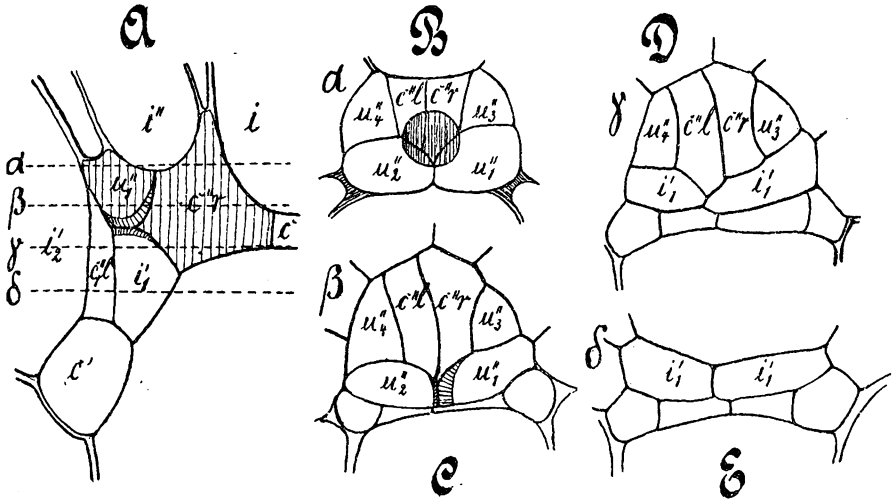
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0061-1

In jeder Halbirungszelle tritt nach der Anlage der Zellen u''_1 und u''_2 ein weiteres peripherisches Segment, die Zellen u''_3 und u''_4, auf. Die Wände, durch welche dieselben von den centralen Restzellen abgetrennt werden, setzen nach vorne an die ersten peripherischen Zellen an und verlaufen bis auf den Boden der Knotenanlage herabgehend annähernd parallel mit der Halbirungswand nach hinten. Bisweilen treten dann in dem schmalen Oberflächenstück, welches rückwärts von u''_3 und u''_4 zwischen dem Internodium des Hauptsprosses und des Seitensprosses liegt, noch zwei weitere peripherische Zellen u''_5 und u''_6 auf, welche den Ring der peripherischen Zellen nach hinten schliessen. Entsprechend den Oberflächenverhältnissen dringen die Zellen aber niemals in die Tiefe bis zur Bodenfläche des Segmentes vor; die Theilungswand, welche sie abtrennt, setzt an die Wände der Zellen u''_3 resp. u''_4 an und verläuft gegen die Halbirungswand hin schräg nach oben aus, so dass also die centralen Restzellen des Knotens $c''r$ und $c''l$ unter allen Umständen mit den gleichen Zellen des Hauptsprossknotens cr und cl in Berührung bleiben.

Bis zu dem nunmehr erreichten Stadium spielt sich der Entwickelungsvorgang in dem Segment u' aller Hauptsprossknoten von Chara stelligera, abgesehen von unwesentlichen Abweichungen, in gleicher Weise ab. Erst in der weiteren Entwickelung der peripherischen Zellen können je nach der Einwirkung der äusseren Umstände Verschiedenheiten hervortreten, die, wenn sie auch in jedem Falle mit den Bildungsgesetzen in Einklang stehen und keineswegs durch regellose Wucherungen beliebiger Zellen entstanden sind, doch eine directe Vergleichung der einzelnen Sprossknoten schwierig und unübersichtlich gestalten würden. Wir werden also das im bisher geschilderten Entwickelungsgange erreichte Stadium als Ausgangspunkt für die vergleichende Betrachtung verwenden, und es ist desshalb nöthig, dass wir uns die Raumverhältnisse und die gegenseitige Beziehung aller Zellen in diesem Stadium möglichst deutlich vor Augen stellen. In Figur 57 *A* ist ein medianer Längsschnitt durch den Basalknoten des Blattes I und des zugehörenden Seitensprosses nach einem Mikrotomschnitt gezeichnet. Die von dem Schnitt annähernd gestreifte Halbirungswand des Seitensprossknotens, welche in der Ebene der Zeichnung liegt, ist durch Schraffirung angedeutet. Die Bedeutung der einzelnen Zellen ist aus der eingetragenen Bezeichnung leicht zu entnehmen. Den punktirten Querlinien in der Figur entsprechen von oben nach unten die vier Querschnittbilder *B*, *C*, *D*, *E* in der Figur 48, welche einer Serie von Querschnitten durch die aus dem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0062-6

Segment u_1 hervorgegangenen Zellgruppe eines Hauptsprossknotens entnommen sind. Ich brauche wohl nicht zu sagen, dass die Präparate, welche die Längs- und Querschnittbilder lieferten, nicht von dem nämlichen Knoten herstammen, wichtig aber scheint es mir, zu erwähnen, dass ich, um die Bilder neben einander verwenden zu können, nichts weiter geändert habe, als dass ich den Vergrösserungsmaassstab des Längsschnittbildes ein wenig verringerte. Dadurch ist wohl am besten der Beweis geliefert, dass nicht, wie man annahm, die Zelltheilungen in den Sprossknoten von Fall zu Fall wechselnd und ungleichmässig sind, sondern dass auch hier der Entwickelungsgang von der gleichen strengen Gesetzmässigkeit beherrscht wird, die in den anderen Theilen der Pflanze unsere Verwunderung erregt.



Figur 57. Chara stelligera. *A* medianer Längsschnitt durch die Basis des Blattes und des Seitensprosses. *B*, *C*, *D*, *E* successive Querschnitte, welche den gestrichelten Querlinien in *A* von oben nach unten in der Reihenfolge der griechischen Buchstaben entsprechen.

In den Querschnittbildern sind die zum Basalknoten des Seitensprosses gehörigen Zellen in der entsprechenden Weise mit Zeichen versehen, ebenso die beiden Zellen i'_1, welche zusammen das erste Internodium des Blattes darstellen. Die Zellen des Basalknotens des Blattes I sind der Uebersichtlichkeit wegen nicht bezeichnet worden, man wird durch Vergleichung der Querschnittbilder mit dem Längsschnitt in Figur 57 *A* und mit der Vorderansicht des entsprechenden Knotens in Figur 54 *B* ohne Schwierigkeit erkennen, dass von den vier Zellen, welche in den Figuren 57 *C*, *D* und *E* als Componenten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0063-2

des Blattbasalknotens auftreten, die beiden mittleren, die Reststücke der Halbirungszellen des Segmentes u'_1 sind, während die beiden seitlichen Zellen peripherische Segmente dieser Halbirungszellen darstellen. Es handelt sich also hier um die Zellen, welche in dem Basalknoten des Blattes I in Figur 54 *B* von links nach rechts die Bezeichnungen u''; c''_1r; c''_1l und u'' tragen. Mit Hilfe dieser Angaben und der eingetragenen Bezeichnungen dürften die Querschnittbilder in Figur 57 ohne Schwierigkeit verständlich sein. Der schraffirte Kreis in der Mitte der Figur 57 *B* ist das abgeschnittene Stück der Bodenwand des ersten Internodiums des Seitensprosses. Die schraffirte Wandstelle in der Zelle u''_1 der Figur 57 *C* zeigt die Stelle an, wo die von der Halbirungswand des Knotens zurücktretende erste Theilungswand den zapfenförmigen Fortsatz der Zelle $c''r$, wie früher erwähnt, zu dem Basalknoten des Blattes I vordringen lässt. In Figur 3 auf Tafel IV habe ich versucht, die Zellgruppe an der Basis des Blattes I und des Seitensprosses körperlich darzustellen und zwar sind die einzelnen Theile dieser Zellgruppe isolirt gezeichnet. *A* stellt den Achselspross dar. Derselbe trägt oben die Scheitelzelle v'' und besitzt ausser dem Basalknoten schon einen zweiten Knoten, an dem die Blätter des Quirls oben als Zellhöckerchen hervortreten. Das zwischen beiden Knoten liegende Internodium hat sich noch nicht gestreckt. An dem Basalknoten ist vorne ein unschattirter Kreisbogen sichtbar, die Stelle, an welcher der Knoten mit dem Blattinternodium i'_2 (vergl. Fig. 57) in Berührung steht. Die beiden Zellen, welche direct an die Fläche des Kreisbogens nach rückwärts anschliessen, wölben sich als breite Höcker über die Oberfläche des Knotens empor. Es sind die Zellen u''_1 und u''_2 des Basalknotens. Unter ihnen schauen seitlich die Zellen u''_3 und u''_4 hervor und in der Mitte die Centralzellen $c''r$ und $c''l$ des Basalknotens. An der Zelle $c''r$ ist vorne ein rhombisches Stück mit einem Sternchen bezeichnet, es ist das Flächenstück, welches sich direct an den Basalknoten des Blattes und zwar an die Zelle c''_1l anschliesst. Die Figur *B* zeigt die beiden Zellen, welche das Basalinternodium i'_1 des Blattes I zusammensetzen. Die schraffirten Flächenstücke an der oberen Rückwand dieser beiden Zellen sind die Berührungsflächen mit den Zellen des Basalknotens des Seitensprosses. Die schraffirten seitlichen Flächen grenzen an die Basalinternodien i'_1 der benachbarten Blätter. Die mit dem Sternchen bezeichnete obere Einbuchtung zwischen den beiden Zellen lässt das gesternte Flächenstück der Zelle $c''r$ frei. Die Oberfläche und die nach unten hin sanft geneigten Flächenstücke dieser beiden

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0064-8

Zellen grenzen in der natürlichen Lage an die Zellen des Blattbasalknotens. Der letztere ist in der Figur *C* dargestellt, seine Zellen sind durch die eingetragene Bezeichnung genügend charakterisirt, das Stück der Unterfläche in der Zelle *c''l*, welches mit der Centralzelle *c''r* zum Basalknoten des Seitensprosses in Berührung tritt, ist wiederum durch ein Sternchen bezeichnet. Um die natürliche gegenseitige Lage der hier isolirt gezeichneten Zellgruppen wieder herzustellen, müsste man sich also die beiden Figuren *B* und *C* soweit nach oben verschoben denken, dass die in ihnen gezeichneten Sternchen mit einander und mit dem Sternchen in der Figur *A* zusammenfallen.

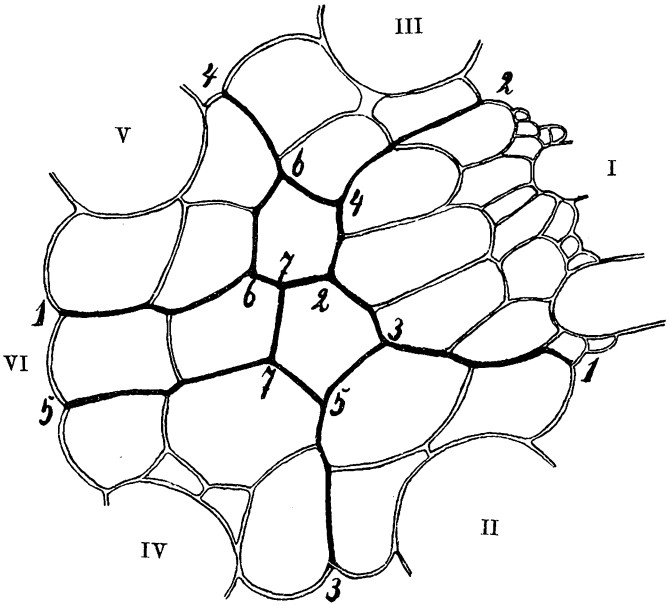


Fig. 58. Chara stelligera. Mittlerer Querschnitt eines älteren Sprossknotens. 42/1.

Der Basalknoten des Seitensprosses durchläuft meist sehr schnell das einfache Entwickelungsstadium, welches wir im Vorstehenden geschildert haben. Es handelt sich bei den eintretenden Veränderungen aber stets nur um eine Weiterentwickelung der peripherischen Zellen. Die im Innern des Basalknotens verborgenen Zellen bleiben unverändert, so dass man auch an Querschnitten ausgewachsener Knoten den Grundplan der ursprünglichen Zertheilung des Basalknotens des Seitensprosses stets noch erkennen kann. Der in Figur 58 gezeichnete Querschnitt eines alten Sprossknotens zeigt in dem aus

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0065-4

der ersten peripherischen Zelle hervorgegangenen Abschnitt I nach innen zu drei annähernd parallele Wände. Die beiden Zellen, welche der Hauptsache nach von diesen drei Wänden eingeschlossen werden, sind die Centralzellen $c''r$ und $c''l$ im Basalknoten des Seitensprosses. Beiderseits neben ihnen an ihre Längsseiten grenzend liegen die Reststücke der Segmente u''_3 und u''_4. Die nach aussen hin vor diesen vier Zellen liegenden Zellengruppen sind Theilzellen der Segmente u''_1 und u''_2.

An jedem Querschnitt, der in der Höhe der Centralzellen durch irgend einen Sprossknoten von Chara stelligera gelegt wird, findet man dasselbe Bild und damit den sicheren Beweis, dass bei der Ausbildung der Knoten nicht Zufall und Unregelmässigkeit, sondern unwandelbare Entwickelungsgesetze herrschen müssen.

Wie der Querschnitt des erwachsenen Knotens in Figur 58 zeigt, sind es vor allen Dingen die Zellen u''_1 und u''_2, welche Theilungen erfahren, die in der Regel zur Ausbildung von Sprossvegetationspunkten führten. Im einfachsten und zugleich gewöhnlichsten Falle wird dabei die Zelle direct zur Urzelle des Adventivsprosses, welche sich genau so, wie die Urzelle des normalen Seitensprosses, in eine Scheitelzelle und in eine Gliederzelle theilt. Die letztere wird direct zum Basalknoten, ihre Halbirungswand ist so gerichtet, dass die beiden centralen Restzellen mit der betreffenden Centralzelle des Seitensprossknotens in Berührung stehen. Die peripherischen Zellen dieser Adventivsprosse können zum Theil wieder direct zu Urzellen von Seitensprossen höherer Ordnung werden. Wenn wir erwägen, dass ausser den zahlreichen auf diese Weise gebildeten Vegetationspunkten auch die Abkömmlinge der peripherischen Zellen u''_3 und u''_4 im Basalknoten des normalen Seitensprosses Sprossvegetationspunkte liefern können, dass ferner, wie wir früher gesehen haben, auch in der Basis jedes anderen Blattes gewisse Zellen als ruhende Vegetationspunkte liegen, welche unter entsprechenden äusseren Umständen zu Sprossen auszuwachsen vermögen, so müssen wir bekennen, dass schon dadurch das Reproductionsvermögen der Sprossknoten von Chara stelligera als ein besonders hohes erscheint. Daneben aber können ausser den Wurzelhaaren auch noch Zweigkeime gebildet werden, welche die radiären Sprosse in einiger Entfernung von dem mütterlichen Knoten zur Entwickelung bringen und dadurch mit der Vermehrung der Individuen zugleich eine Ausbreitung der aus einem Knoten entspringenden Colonie über ein weiteres Areal vermitteln. Man darf diese Wirkung der Zweigvorkeime nicht unter-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0066-0

schätzen, es handelt sich nicht um kurze Strecken von wenigen Millimetern, wie man vermuthen könnte, wenn man die Abbildungen vergleicht, welche Pringsheim von den Zweigvorkeimen der Chara fragilis gegeben hat,[1]) sondern das basale Glied der Zweigvorkeime erreicht unter bestimmten äusseren Umständen eine Länge bis zu 20 cm, vielleicht noch mehr; meine Experimente über diesen Punkt lassen einen sicheren Schluss über die obere Grenze dieser Ueberverlängerung des untersten Gliedes bisher überhaupt nicht zu. Ich werde später noch Gelegenheit finden auf diese Eigenthümlichkeit der Zweigvorkeime zurückzukommen.

In meiner Abhandlung über die Wurzelknöllchen der Characeen habe ich nachgewiesen, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Bau der zu Brutknöllchen umgewandelten Knoten der unterirdischen Sprosse und demjenigen der oberirdischen gleichfalls mit Stärke erfüllten Sprossknoten nicht vorhanden ist. Wir können also, um für den Ursprung und die Anordnung der Adventivsprosse am Hauptsprossknoten von Chara stelligera ein concretes Beispiel zu haben, hier dieselbe Figur verwenden, welche in jener Abhandlung zur Demonstration des Austreibens eines Brutknöllchens gegeben wurde und deren genauere Interpretation dort für später in Aussicht gestellt wurde. Der in Figur 59 dargestellte Sprossknoten trägt sechs Blätter, deren zahlreiche Internodien ebenso wie die Mehrzahl aller Knotenzellen mit Stärke vollgepfropft waren. Die Narben, welche das zerfallende Internodium des Hauptsprosses und dasjenige des normalen Seitensprosses hinterlassen haben, sind als grubige Vertiefungen wahrzunehmen. Die grösste derselben, über welche sich das Internodium des Haupt-

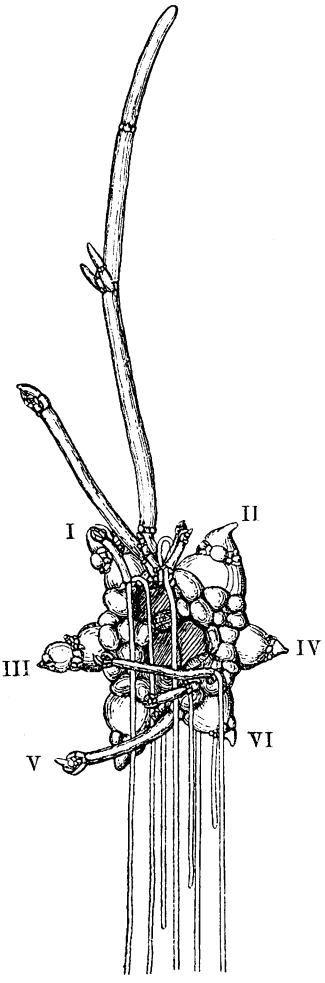


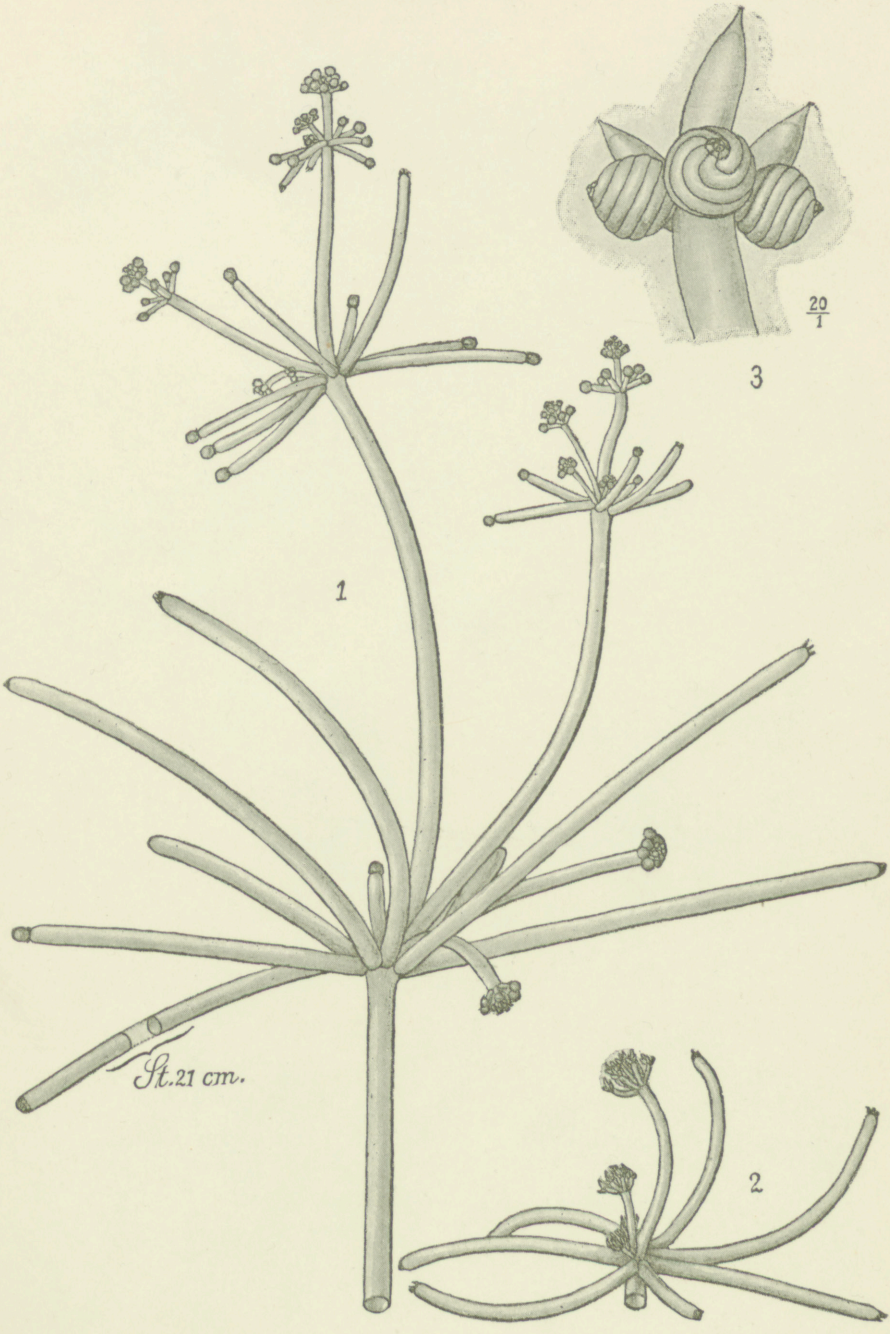
Fig. 59. Chara stelligera. Austreibende Bulbille. 9/1.

1) Pringsheim's Jahrbücher Bd. III, Taf. IX, X, XI.

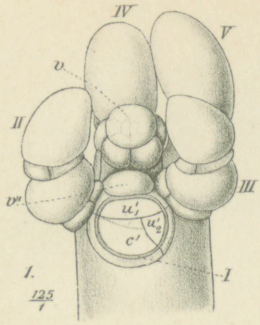
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0067-6

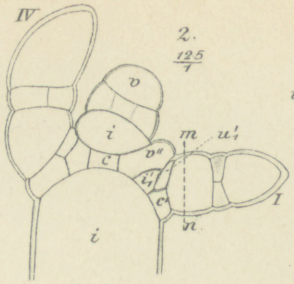
sprosses erhob, lässt im Grunde ein Stück der ursprünglichen Halbirungswand und die beiden stammeigenen Zellen *cr* und *cl* erkennen. Die kleinere Grube war in dem der Zeichnung zu Grunde liegenden Präparat ganz mit einer Wucherung einzelliger Grünalgen erfüllt, so dass die Basalzellen des Seitensprossknotens nicht deutlich sichtbar waren. Die Lage dieser Narbe im Verein mit dem sichtbaren Theil der Halbirungswand gestattet uns aber die Numerirung der Blätter zu bestimmen, wie sie in der Figur vorgenommen ist. Ueber dem Blatt I unmittelbar am Rande der Narbe, welche der Seitenspross hinterlassen hat, stehen zwei radiäre Seitensprosse. Dieselben sind aus den Segmenten u''_1 und u''_2 im Basalknoten des Seitensprosses hervorgegangen. Der in der Figur links stehende dieser beiden Adventivsprosse, welcher also dem Segment u''_1 entspricht, ist klein geblieben, aus seinem Basalknoten entspringen einige Wurzelfäden, der andere stärker entwickelte Spross dagegen trägt aus der Zellgruppe an seiner Basis neben Wurzelfäden zwei weitere Adventivsprosse und zwei Zweigvorkeime, von denen der eine noch sehr klein ist, der zweite aber in der Figur als stattlichstes Adventivgebilde erscheint. Weitere Adventivsprosse und Haarwurzeln sind an den Basalknoten der Blätter V und VI aufgetreten; sie entspringen sämmtlich aus den peripherischen Abkömmlingen der Halbirungszellen des Segmentes u'_1. Die Blätter II, III und IV wiesen zu der Zeit, als das Präparat gezeichnet wurde, noch keinerlei Entwickelung auf; später traten auch an ihren Basalknoten, und zwar gleichfalls aus dem Segment u'_1, Haarwurzeln auf. Entsprechend der Bevorzugung, welche die Oberseite der Basalknoten der Blätter bei Chara stelligera erfährt, finden wir auch hier alle Adventivbildungen, nur an der Oberseite des Knotens von den an der Unterseite gelegenen Zellen wies nach Abschluss des Experimentes keine einzige eine weitere Entwickelung auf. Die Wurzelfäden, welche in der Figur unter dem Blatt VI hervortretend scheinbar der Unterseite des Knotens entstammen, entsprangen aus der zum Achelspross gehörigen Zellgruppe an der Basis des Blattes I und aus dem Wurzelknoten des grösseren Zweigvorkeims; sie waren nur unten herum gewachsen, was bei der aufrechten Stellung, die dem Knöllchen während des Austreibens gegeben wurde, nicht zu verwundern ist.

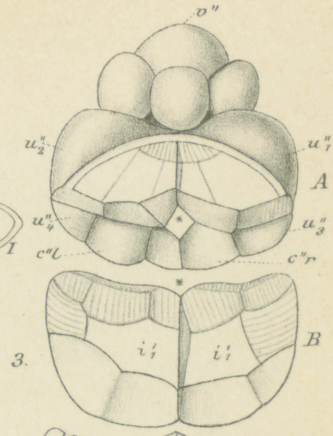
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0068-2

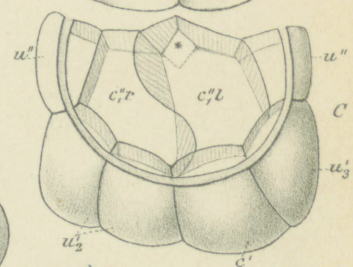


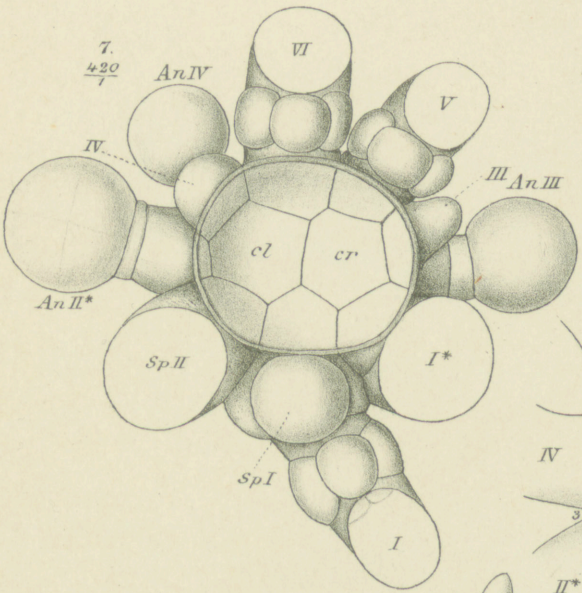
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0506-4

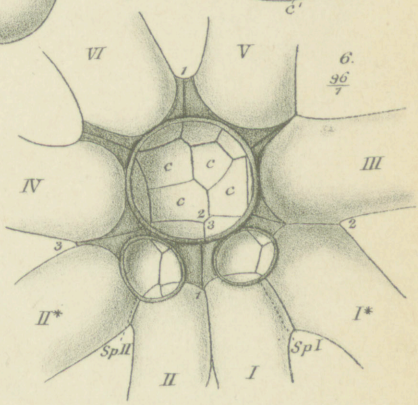


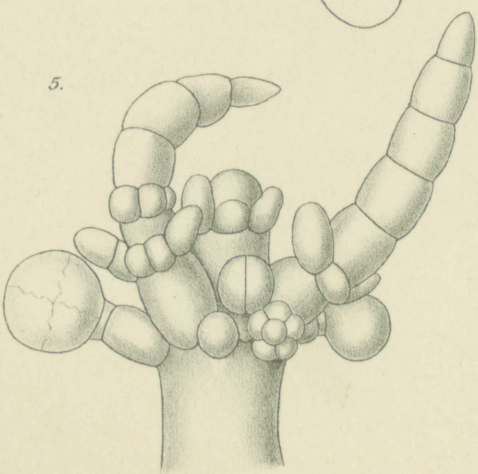


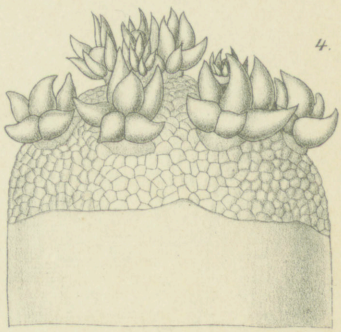












H. Giesenhagen del.

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

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0507-0

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: 85

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

Artikel/Article: Untersuchungen über die Characeen. II. Der Bau der Sprossknoten. 19-64