

Ueber Pseudo-Hermaphroditismus und andere Missbildungen der Oogonien von *Nitella syncarpa* (Thuill.) Kützing.

(Arbeit aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zürich.)

Von

Alfred Ernst.

(Hierzu Tafel I—III.)

Dank den grundlegenden und vielfach erschöpfenden Arbeiten von Braun, Nägeli, De Bary, Pringsheim und Sachs gehören die Characeen in Bezug auf Morphologie und Entwicklungsgeschichte schon seit einigen Jahrzehnten zu den bestbekanntesten Pflanzenklassen. Das Studium dieser Litteratur macht daher den angehenden Characeenforscher sofort mit einer reichen Fülle von morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen bekannt, von deren Richtigkeit er sich durch eigene Prüfung jederzeit überzeugen kann, da diese Pflanzen ebenso leicht zu untersuchen als aufzufinden sind.

Im Frühjahr 1899 begann ich das Studium der Characeen und das Sammeln der in der Umgebung Zürichs vorhandenen Arten. Die günstigen Witterungsverhältnisse ermöglichten es mir, schon in diesem ersten Sommer fast alle für unsere Gegend schon früher constatirten Arten aufzufinden. Wie schon aus Al. Braun's „Uebersicht der schweizerischen Characeen 1849“ zu entnehmen ist, treten einige Charen bei Zürich an zahlreichen Standorten und in bedeutender Menge auf; die Nitellen dagegen kommen nur in einer beschränkten Zahl und an wenigen Standorten vor.

Die nach J. Müller, *Les Characées genevoises*, im Gebiete Genfs reichlich vorkommende *Nitella syncarpa*, deren Vorhandensein in fast sämtlichen Schweizerseen erwähnt wird, scheint nach meinen bisherigen Funden auch bei uns die am häufigsten vorkommende Art zu sein.

Nägeli fand sie schon vor 50 Jahren im Zürichsee am sog. Zürichhorn; 1890 wurde sie von Dr. Overton an demselben Standorte, sowie am Ausflusse der Limmat, beim Bauschänzli, gesammelt. Ausser an diesen beiden Orten habe ich sie im vergangenen Sommer noch an einigen anderen Stellen des unteren Seetheiles, z. B. in einer Bucht bei Wollishofen, gefunden. Auch im Greifensee scheint sie nicht gerade selten zu sein.

Nitella syncarpa bewohnt aber nicht nur den Grund unserer Seen, sondern nimmt auch mit kleineren Wasseransammlungen vorlieb; so fand ich sie in einem Waldweiher bei Zollikon und in einigen Lehmgruben bei Altstätten.

Nitella syncarpa (Thuill.) Kützing gehört zu den dioecischen Arten. Männliche und weibliche Pflanzen kommen bei uns etwa gleich häufig und fast immer gemischt vor. Sie bilden dichte Büsche oder sogar ausgedehnte Rasen. Die weiblichen Pflanzen sind zwar etwas kräftiger gebaut, von den männlichen aber doch nur im fertilen Zustande sicher zu unterscheiden.

Nach A. L. Braun ist bei *Nitella syncarpa* nicht der blättertragende Stengelknoten, sondern der Wurzelknoten des Vorkeims der sprossreichste der ganzen Pflanze. Er schwillt zu einer zelligen Kugel von bedeutendem Umfange an, schickt zahlreiche Wurzeln nach unten und eine mitunter bedeutende Sprosszahl nach oben aus. Ich zählte deren in einem Falle 26; nach Braun können aber bis zu einem halben Hundert aus demselben Knoten entstammen. „Einige dieser Sprosse legen sich nieder und bilden in einiger Entfernung von der Mutterpflanze ähnliche an Wurzeln und Sprossen reiche Anschwellungen“ (Braun).

Die einzelnen Sprosse erreichen eine Länge von 30—60 cm; die Zahl ihrer Internodien ist nie bedeutend, sie schwankt zwischen 5 und 9. Die unteren derselben erreichen, besonders an weiblichen Pflanzen, eine Länge von 6—7,5 cm.

Die Blätter stehen gewöhnlich zu sechs im Quirl; die von Migula¹⁾ erwähnten zwei kürzeren accessorischen Blätter sind nicht immer vorhanden oder finden sich vielfach durch zwei Blätter von gewöhnlicher Grösse ersetzt, so dass viele Quirle achtzählig erscheinen. Die Blätter selbst tragen wieder 1—3 einzellige Blättchen mit charakteristischer, langausgezogener Zellwandspitze. Blatt und Blättchen haben zusammen nur selten die Länge des folgenden Stengelinternodiums.

Aus jedem Blattquirl entsprossen fast constant zwei Zweige, welche in den unteren Quirlen zur Länge des Hauptsprosses heranwachsen, in den oberen Quirlen stets kürzer sind als die Blätter, manchmal sogar in den Blattwinkeln versteckt bleiben und dann nur aus 2—4 zusammengedrängten Quirlen kurzer, fertiler Blätter bestehen.

Besonders die Pflanzen aus dem Weiher zu Zollikon und den Lehmlöchern zu Altstätten weisen die typische, zonenweise Inkru-

1) W. Migula, Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. (Rabenhorst's Kryptogamenflora, V. Bd. pag. 99.)

station der Stengel auf, ihre Blätter haben ein starres Aussehen und fühlen sich steif an.

Die Charenpflanzen zeichnen sich bekanntlich durch ausserordentliche Schwankungen in den absoluten und relativen Grössenverhältnissen aus. Das Anpassungsvermögen an die physiologischen Bedingungen des Standortes ist bei *Nitella syncarpa* so gross, dass Migula für diese Art auf die Aufstellung von wirklichen, constanten Formen verzichtet und nur einige Wachstumsformen unterscheidet. Für den Zürichsee constatirt er eine *forma Thuilleri* mit dunkelbraunem oder schwarzem Kern (reife Spore) von normaler Grösse, aber mit feinen, dünnen, nur wenig vortretenden Leisten. Da dieses Hauptcharacteristicum dieser Form aber allen von mir gefundenen Pflanzen abgeht, will ich sie eher der *forma lacustris* zuweisen, deren Vorhandensein für die Schweiz im Allgemeinen und für Genfer-, Vierwaldstätter- und Zugersee im Speciellen von ihm ebenfalls bestätigt wird.

I. Die Oogonien der normalen weiblichen Pflanzen.

1. Entwicklung und Bau des normalen Oogoniums.

Am Schlusse seiner allgemeinen Besprechung von *Nitella syncarpa* erwähnt Migula¹⁾ eine für diese Art ganz besonders starke Neigung zu Missbildungen. Ich lasse hier die Beschreibung der von ihm beobachteten Abnormitäten folgen. „Nicht selten tritt an Stelle des Sporenknöspchens an dem fertilen Blatt ein neuer fertiler Blattquirle auf oder sogar ein Spross, der mehrere fertile Quirle trägt; gewöhnlich sind dann mehrere oder selbst alle Blätter dieses Quirles in gleicher Weise abnorm ausgebildet. Zuweilen treten an einem Blatt neben einem solchen abnormen Spross noch zwei, drei oder vier Blättchen auf oder es sind diese Blättchen durch ähnliche Sprosse ersetzt.“ Ferner beobachtete er einmal den Fall, dass ein Blatt gegabelt war und die beiden vorhandenen Blättchen an ihren Enden Sporenknöspchen trugen, aber keine Blättchen zweiter Ordnung entwickelten. Als eine andere eigenthümliche, aber seltene Missbildung erwähnt er weiter eine Art Fasciation der sterilen Blätter, die durch Verwachsung der Internodialzellen zweier neben einander liegender Blätter zu Stande komme. Seine Untersuchungen an Pflanzen von verschiedenen Standorten veranlassen ihn zu dem überraschenden Schluss, dass nur die weiblichen Pflanzen von solchen Missbildungen befallen zu sein schei-

1) W. Migula, Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz pag. 103.

nen und dass sie auch bei diesen an gewisse Localitäten geknüpft seien, während sich die männlichen Pflanzen an allen Orten immer vollständig normal entwickeln.

Meine Untersuchungen an *Nitella syncarpa* gaben mir oftmals Gelegenheit, mich von der Richtigkeit dieses Satzes zu überzeugen und die von Migula angeführten Missbildungen wahrzunehmen. Für die Fasciation der Blätter allein ist mir bis jetzt kein Beispiel zu Gesicht gekommen, dagegen fand ich besonders an meinen Culturpflanzen wiederholt zwei, drei, sogar vier Blätter desselben Quirls spiralig mit einander verschlungen.

Ich will die erwähnten Missbildungen nicht in den Rahmen dieser Arbeit ziehen, sondern mich auf eine grössere Reihe von teratologischen Bildungen an den weiblichen Geschlechtsorganen, den Sporen- oder Eiknospchen, Oogonien, beschränken. Da diese Missbildungen in verschiedenen Stadien der Entwicklung der Oogonien eintreten können, ist es wohl angezeigt, zuerst ein Bild der normalen Entwicklungsweise derselben zu entwerfen. Sie weicht zwar bei *Nitella syncarpa* in Bezug auf Zelltheilungsfolge nicht von der durch Braun¹⁾ gegebenen, für alle Arten gültigen Entwicklungsfolge ab und ist zudem bereits von Overton²⁾ und Götz³⁾ einlässlich behandelt worden. Es wird sich aber im Laufe der Darstellung Gelegenheit bieten, einige neue Details einzuflechten und zudem wird durch dieselbe die Besprechung der Abnormitäten wesentlich erleichtert und vereinfacht.

Wie bei den anderen Nitellen entstehen auch bei *Nitella syncarpa* die Oogonien an den Blattknoten. Während an männlichen und sterilen Pflanzen die peripherischen Segmentzellen des Blattknotens zu getheilten oder ungetheilten Blättchen auswachsen, werden sie an den fruchtbaren weiblichen Pflanzen zur Anlage der Oogonien. Gewöhnlich trägt ein Blatt zwei bis drei, seltener ein oder vier Sporenknospchen. Die an jungen Blättern leicht zu beobachtenden Grössendifferenzen der einzelnen Sporenknospchen werden durch die zeitliche Aufeinanderfolge in der Anlage verursacht. Das grösste Oogonium geht aus der erstangelegten Segmentzelle und die folgenden aus den nächst ältesten Randzellen hervor. Wenn die primär entstehenden zwei bis

1) A. Braun, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen.

2) E. Overton, Zur Kenntniss des Baues und der späteren Entwicklung der Eiknospe und Spore bei den Characeen. Bot. Zentralbl. 1890.

3) G. Götz, Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg. 1899.

vier Eiknospen manchmal bereits ihre volle Grösse erreicht haben, können nachträglich an den übrigen Knotenzellen nochmals junge Sporenknöspchen entstehen.

Die Entwicklung der ersten Segmentzelle des Blattknotens zur Oogoniumanlage beginnt bereits an den jungen Blättchen des ersten Blattquirls unter der Scheitelzelle, sobald die Zelltheilungen des Blattes selbst erfolgt sind. Sie wölbt sich stark nach aussen und ihr Kern wandert in die entstehende Papille hinein. Obschon ich mein Material zu den verschiedensten Tageszeiten fixirt habe, ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, die den folgenden Zelltheilungen vorausgehenden Kerntheilungsstadien wahrzunehmen.

Nach erfolgter Kerntheilung wird die Papille durch eine Querwand in eine obere kleine Scheitelzelle und eine untere Zelle getheilt. Letztere verhält sich bei den meisten Arten wie eine vom Sprossscheitel erzeugte primäre Segmentzelle, indem sie sich in eine obere Knoten- und eine untere Internodialzelle theilt. Bei *Nitella syncarpa* dagegen geht diese Zelle nicht bloss eine, sondern zwei Zelltheilungen ein. Zuerst wird gegen den Blattknoten hin eine Basalzelle und erst später unter der Scheitelzelle die sog. Knotenzelle gebildet. Das verbleibende Mittelstück ist die eigentliche Stielzelle, die sich in der Folge ausserordentlich stark entwickelt. Die Basalzelle verbleibt gewöhnlich im Knoten; nicht selten aber wölbt sie sich nach aussen und erreicht fast die Länge der eigentlichen Stielzelle, so dass der Stiel des Oogoniums zweizellig erscheint.

Die weiteren zur Bildung des Oogoniums führenden Zelltheilungen sind ausschliesslich auf die Knoten- und die Scheitelzelle beschränkt; die erstere liefert die Sporenhülle, die Scheitelzelle dagegen nach einigen vorausgehenden Theilungen die Eizelle.

Wie bei den Blattknoten bilden sich an der Knotenzelle der Oogoniumanlage peripherische Segmentzellen, während eine erste Theilung durch eine diametrale Wand unterbleibt. Die Zahl der gebildeten Segmentzellen beträgt in der Regel fünf; als seltene Ausnahmen habe ich einige Male sechs, einmal sogar sieben constatirt. Sie wachsen mit ganz unbedeutenden Grössenunterschieden (die erst angelegte ist natürlich die grösste), an den Seiten zusammenstossend, rings an der Scheitelzelle empor. Diese hat ihr Volumen indessen auch stark vergrössert und sitzt der Knotencentralzelle als Halbkugel auf. Wenn sie von den Hüllzellen in ihrer unteren Hälfte umkleidet wird, finden in ihr einige rasch auf einander folgende Theilungen statt. Zunächst wird an der Spitze der Scheitelzelle, die von Braun als

Kernzelle bezeichnet wird (besser wäre wohl prim. Scheitelzelle), eine kleine, flache Zelle abgegliedert, deren Wand gegen die Sprossseite hin geneigt ist. Eine zweite, ebenfalls uhrglasförmige, aber verticale Wand setzt am Rande der ersten Theilzelle an und schneidet von der grösseren Restzelle eine weitere Zelle ab, die bis zur Basis hinreicht. Hier wird endlich noch eine dritte Zelle gebildet, die vom Reste der Scheitelzelle durch eine horizontale Wand getrennt ist. Während diese drei Zellen von der ursprünglichen Scheitelzelle abgegliedert werden, wächst die jeweilige Restzelle immer stark, im Gegensatz zu den klein bleibenden Segmenten. Dieses Wachsthum findet einseitig, und zwar von der früheren Vorderseite aus statt, so dass die Restzelle nach einiger Zeit wieder den Scheitel einnimmt und die frühere Scheitelpartie nach unten und hinten verschoben wird, bis die drei kleinen, von Braun als Wendezellen bezeichneten Segmente zuletzt vollständig an den Grund der starkgewachsenen Restzelle zu liegen kommen. Diese wird nun zur eigentlichen Eizelle, während die Wendezellen sich nicht mehr weiter entwickeln. Sie sind am Grunde der Eizelle und natürlich mit dieser innerhalb der Sporenhülle noch längere Zeit sichtbar, bis sie schliesslich durch die mächtige Vergrösserung der Eizelle zusammengepresst werden und verschwinden. Ueber ihre jetzige oder frühere Bedeutung ist man heute noch völlig im Unklaren, und Migula¹⁾ bezeichnet sie als ihrer Bedeutung und ihrem Wesen nach völlig unbekannt. Dass wir es mit rudimentär gewordenen Zellen zu thun haben, zeigt ausser ihrer späteren vollständigen Verkümmern auch das eigenthümliche Verhalten ihrer Kerne. Die Kerne der Wendezellen und der Eizelle entstehen nach den Untersuchungen von Götz und Debski²⁾ durch karyokinetische Theilungen. Die bei jeder Karyokinese entstehenden Tochterkerne entwickeln sich aber jeweilen verschieden, indem der für die Wendezelle bestimmte sich nur langsam entwickelt, während der andere rasch gebildet wird und dann so schnell wächst, dass bereits eine beträchtliche Grössendifferenz der beiden Kerne vorhanden ist, bevor zwischen ihnen eine Membran gebildet wird.

Sind die drei Wendezellen gebildet, so sind die Hüllzellen so weit gewachsen, dass sie sich über der Eizelle an einander legen.

1) W. Migula, Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz pag. 44.

2) B. Debski, Beobachtungen über Kerntheilungen an *Chara fragilis*. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 30 u. 32.

Schon etwas vorher ist in ihnen eine erste Theilung erfolgt, welche an der Spitze eine kleinere Zelle abtrennte. Es erfolgt nun noch die für die Nitellen charakteristische zweite Theilung der unteren grösseren Zelle, indem sie sich nach Analogie der primären Gliederzellen der Blätter in eine untere secundäre Gliederzelle und eine obere niedere Knotenzelle theilt. Diese theilt sich mit der erstgebildeten Endzelle nur noch wenig am Wachsthum; die zehn Zellen schliessen sich vielmehr über dem Scheitel der Eizelle zu dem kleinen und unbedeutenden Krönchen zusammen.

Alle Zellen der nunmehr vollständigen Oogoniumanlage enthalten nur je einen Kern. Er erfüllt in solch jugendlichen Stadien noch einen grossen Theil der Zelle. Der Kern der Stielzelle ist scheibenförmig; er wächst später zu der ungewöhnlichen Grösse von 40—50 μ heran und bietet dann wohl eines der schönsten Beispiele ruhender Kerne. Knotencentralzelle wie auch die Krönchenzellen haben kleine, kugelige Kerne, die nach der Theilung nicht mehr zu wachsen scheinen; die ursprünglich ebenfalls runden Kerne der eigentlichen Hüllzellen werden später schwach bandförmig, aber allerdings nicht in so bedeutendem Maasse, dass sie wie bei *Nitella mucronata* und *hyalina* $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ einer Windung der Hüllzelle mitmachen würden. Dass die Hüllzellen durch Fragmentation ihres Kernes ähnlich den Internodialzellen der Blätter und Stengel vielkernig werden, wie es Kaiser¹⁾ erwähnt, scheint mir für *Nitella syncarpa* unwahrscheinlich; ich habe wenigstens an den vielen Hundert Sporenknöspchen meiner Präparate nicht ein einziges Beispiel dafür finden können.

Die Kerne der Eizelle und der Wendezelle sind bedeutend stärker tingirbar als die übrigen Kerne der Oogoniumanlage; sie scheinen also chromatinreicher zu sein; überdies weisen sie stets ein deutliches Kernkörperchen auf, welches in den Kernen der Stiel-, Knoten- und Hüllzellen nur in den allerjüngsten Stadien wahrzunehmen ist.

Das in dieser Weise mit all seinen Theilen angelegte Oogonium hat erst eine Länge von 75—100 μ . Es wächst jetzt ausserordentlich rasch in die Länge. Die secundären Gliederzellen der Hüllblätter liegen der Eizelle, wenigstens in ihrem unteren Theile, ganz an und wachsen nun in rechtsspiraligen Windungen und dicht an einander gedrängt so rasch, dass die Eizelle ihrem Wachsthum nicht zu folgen vermag. In Eiknöschen, die 200—250 μ Länge und eine

1) O. Kaiser, Ueber Kerntheilungen der Characeen. Bot. Ztg. 1896 pag. 75.

halb so grosse Breite haben, hat die Eizelle kegelförmige Gestalt und füllt sowohl in Breite als Länge den von den Hüllblättern umschlossenen Raum erst zu einem kleinen Theile aus. Auch die Krönchenzellen haben sich bis zu diesem Wachstumsstadium an der allgemeinen Ausdehnung betheilig, so dass das Krönchen eine Länge von 30—40 μ , also ein Sechstel der Gesamtlänge des jungen Sporenknöspchens hat.

In Oogonien von der eben genannten Grösse befindet sich der Kern der Eizelle noch im unteren Drittel der Zelle; das Protoplasma derselben bildet ein schönes Wandbelege und zwischen grossen Vacuolen ein Maschennetz, in welchem der Kern sich befindet. Es beginnt nun in der Eizelle die Bildung von grossen Stärkekörnern, welche die Zelle undurchsichtig machen. Diese Stärkeeinlagerung nimmt bald solche Dimensionen an, dass die langgestreckte Eizelle nun fast ebenso stark in die Breite als in die Länge wächst.

Mit einer Länge von 450—600 μ und einer Breite von 330—480 μ hat das Sporenknöspchen die definitive Grösse erreicht; die Eizelle ist nun kugelig oder hat sogar manchmal ihren grössten Diameter in der Breitenachse des Knöspchens und erfüllt dessen ganzen Hohlraum.

Die jungen Geschlechtssprosse der *Nitella syncarpa* sind von einer zähen Gallerthülle umschlossen. Da diese wie Cellulose reagirende Gallerte die Sporenknöspchen dicht umgibt, würde sie das Eindringen der Spermatozoiden verunmöglichen. Nachdem aber das eigentliche Wachstum beendigt ist, schwellen die Hüllzellen in ihren oberen Theilen stark an, das Krönchen wird dadurch abgesprengt, die Gallert-hülle zerrissen und die gequollenen Enden der Hüllzellen treten so weit aus einander, dass ein geräumiger Gang zur Eizelle hinabführt. Durch diesen Quellungsvorgang vergrössern sich die Dimensionen des Oogoniums bis zu 680 μ Länge und 500 μ Breite. Selbstverständlich bleibt die Eizelle bei diesem ganzen Vorgange unbetheiligt

Der Vorgang der Befruchtung und die Entwicklung der Oospore (des sog. Kerns) sind uns durch die Arbeiten von De Bary¹⁾, Braun, Overton und Götz bekannt gemacht worden. Ich begnüge mich mit dem Hinweis auf die Arbeiten dieser Forscher, weil sich meine eigene Untersuchung nicht mit der Weiterentwicklung des empfängnisfähigen Oogoniums befasste.

1) De Bary, Ueber den Befruchtungsvorgang bei den Charen. Berichte der Berliner Akademie. 1871.

2. Teratologische Abweichungen.

Von der geschilderten normalen Entwicklungsweise des Sporenknöspchens finden nun, wie eingangs erwähnt worden ist, viele Abweichungen statt. An den von mir untersuchten Pflanzen entwickelten sich nur etwa 75 %, gegen den Herbst hin sogar kaum 50 % der Oogonien normal.

Recht viele Sporenknöspchen bleiben im Wachstum stehen, wenn sie eine Länge von 200—300 μ erreicht haben. Der Grund hiefür liegt jedenfalls in einer frühzeitigen nicht erklärbaren Verkümmern der Eizelle. Dieselbe hat ungefähr gleiche Grösse und Form wie in den normal weiter wachsenden Sporenknöspchen; dagegen unterbleibt die Einlagerung der Stärke vollständig, so dass die Eizelle, wie die Wendezellen, nur vacuoliges Protoplasma und den Kern aufweist. Die Wendezellen sind beim Wachstumsprozesse der Eizelle in völlig normaler Weise an den Grund verschoben worden. Während sie aber bei dem durch die Stärkebildung sich steigernden Wachstum der Eizelle jeweilen vollständig zusammengepresst und schliesslich ganz verdrängt werden, zeigen sie hier im Vergleich zur Eizelle eine ganz bedeutende Grösse, welche nur durch nachträgliches Wachstum erworben worden sein kann.

Solche kleine und nicht befruchtungsfähige Sporenknöspchen, deren Eizelle keine Stärke enthält, die aber sonst an gar keinem anderen Merkmal von gleich grossen normalen Oogonien zu unterscheiden sind, fand ich in allen von mir untersuchten Pflanzen von den genannten Standorten immer in grosser Zahl.

Sehr häufig zeigen diese anormalen Oogonien eine weitere eigenthümliche Missbildung, die bereits von Nägeli und A. Braun beobachtet und von letzterem¹⁾ folgendermaassen beschrieben worden ist: „Bei *Nitella syncarpa* beobachtete ich Sporenknöspchen, bei welchen die Blätter des Involucrums, anstatt zum Sporangium zu verwachsen, sich zum freien Quirl entwickelt hatten, während der mittlere, im normalen Falle die Spore bildende Theil als verlängerte Zelle erschien, welche die den Endgliedern der Nitellenblätter gewöhnliche, mit auffallender Verdickung und deutlicher Schichtung der Zellhaut verbundene Zuspitzung zeigte. Quirlstrahlen als auch der Mittelstrahl zeigten dabei entweder noch röthliche Farbbälchen wie sie dem normalen Involucrum zukommen, oder in anderen Fällen grüne nach Art der Blätter.“ Die

1) A. Braun, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. (Bericht über die Verhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1853, pag. 65.)

gleiche Missbildung wird auch von Overton in seinen „Beiträgen zur Histologie und Physiologie der Characeen“ kurz erwähnt.

Von den bereits beschriebenen Sporenknöspchen, die sich nur bis zu einer Grösse von 200—300 μ entwickeln, finden sich die mannigfaltigsten Uebergangsformen zu der von Braun beschriebenen und auch bei uns häufigen Missbildung, bei welcher die Blätter des Involucrums sich zum freien Quirl entwickeln. Manchmal findet die Windung der Hüllzellen zum Involucrum in ihren unteren Hälften noch vollständig normal statt; ohne sich aber dann zum Krönchen zusammen zu neigen, können 1—3 Hüllzellen in ihren oberen Hälften frei auswachsen, so dass der Schutz der Eizelle unten ein vollständiger, oben dagegen ein bloss theilweiser ist. Vielfach wachsen aber die Hüllblätter in den ersten Stadien bereits frei von einander und umschlingen sich erst in ihren oberen Hälften zu zweien oder dreien wie dies in Fig. 24 Taf. III dargestellt ist. Endlich können die Hüllblätter wirklich vollständig von einander getrennt auswachsen, so dass sie alle in phantastischen Krümmungen von der langgestreckten, dünnen Eizelle abstehen. Während nach Braun die einen dieser umgestalteten Sporenknöspchen wie das normale Involucrum noch röthliche Chromatophoren haben und andere grüne nach Art der Blätter, scheint nach meinen Untersuchungen dieser Unterschied nur ein zeitlicher zu sein. Die Hüllzellen haben in allen diesen Fällen die den normalen Sporenknöspchen des entsprechenden Alters zukommende Färbung. Durch das Vorherrschen des Chlorophylls über den röthlichen Farbstoff erscheinen sie zuerst grün; später dagegen wiegt der rothe Farbstoff vor und die Hüllzellen nehmen eine ähnliche Färbung an, wie sie von den Schildzellen der Manubrien bekannt ist. Dass aber immer beide Farbstoffe vorhanden sind, zeigt die Wiederholung des Versuchs, durch welchen Overton die beiden Farbstoffe trennte. Bei Behandlung mit Chloralhydrat scheiden sie sich nämlich von einander, indem der rothe zunächst in ölartige Tropfen zusammenfliesst, um bald in Nadeln, die sich meist in rosettenförmige Gruppen anordnen, auszukrystallisiren, während sich das Chlorophyll gleichmässig in die Zellen vertheilt und bald entfärbt wird.

Während bei den Charen und Nitellen die Blattzahl der vegetativen Quirle kaum innerhalb einer Art vollständig constant bleibt, ist die Fünfzahl der Hüllblätter der Oogonien bei allen Arten gemein. Ausnahmen sind meines Wissens bis jetzt noch nicht constatirt worden und werden wohl auch nicht häufig vorkommen. Dass sie aber nicht ein Ding der Unmöglichkeit sind, zeigen zwei meiner Präparate, die

je ein Knöspchen mit aufgelöstem Hüllquirl aus sechs, bezw. sieben Hüllblättern enthalten.

Im centralen Theile dieser aufgelösten Oogonien finden wir die langauswachsende Eizelle und an ihrem Grunde die drei Wendezellen, deren Vorhandensein Braun seiner Zeit übersehen zu haben scheint. Wie bei den bereits beschriebenen, nicht vollständig ausgewachsenen Sporenknöspchen haben sich die Wendezellen noch etwas am Wachstum betheiliget, weisen aber im übrigen die regelmässige Lage auf, ein Beweis, dass auch hier wiederum die Abnormität erst nach der Anlage sämtlicher Zellen eines normalen Sporenknöspchens begonnen hat.

Die Eizelle selbst zeigt wirklich manchmal die von Braun erwähnte, stark verlängerte, blattähnliche Form; meistens ist sie aber nicht von derjenigen der besprochenen anormalen Knöspchen verschieden und gleicht somit auch der Eizelle der entsprechend grossen normalen Eiknospen. Stärke- oder Oeleinlagerung ist auch hier vollständig unterblieben, ebenso habe ich im Gegensatze zu Braun weder grüne, noch röthliche Farbträger wahrnehmen können. Gewöhnlich ist aber am Scheitel die Membran nach Art der Endglieder der vegetativen Blätter, freilich in viel geringerem Maasse, kappenartig verdickt.

Bei einer weiteren Gruppe von Missbildungen, die freilich weniger häufig zu treffen sind, beginnt das abnorme Verhalten bereits an der erst dreizelligen Oogoniumanlage, die also aus Scheitel-, Knoten- und Stielzelle besteht. Während bei normaler Ausbildung die Weiterentwicklung durch Zelltheilungen in der Knoten- und Scheitelzelle verursacht wird, kann bei Verzögerung dieses Theilungsprocesses das Wachstum der Stielzelle in erste Linie treten, so dass sie fast zur vollständigen Länge des jungen Blattstrahles heranwächst. Die Ausbildung des Involucrum, von Ei- und Wendezellen ist in diesem Falle gewöhnlich eine mangelhafte; nur in wenigen Fällen habe ich auf solchen blattähnlichen Stielzellen ordentlich ausgebildete Sporenknöspchen getroffen. Die primäre Scheitelzelle wächst häufig ohne Bildung der Wendezellen zu einem kegelförmigen Gebilde heran; in der Knotenzelle können alle fünf oder doch wenigstens eine bis zwei Segmentzellen angelegt werden, die in diesem Falle (Fig. 1 u. 2 Taf. I) sich ebenfalls zu bedeutender Länge entwickeln können, wobei aber die Bildung aller Krönchenzellen oder doch wenigstens der unteren unterbleibt. Indem in Scheitel- und Knotenzelle endlich jede Theilung unterbleibt (Fig. 4 u. 5 Taf. I), erscheint das Sporenknöspchen zu einem einfachen Blättchen rückgebildet, das zwar nicht einem gewöhn-

lichen Blattendglieder, sondern eher den Blättern des Hüllquirls entspricht (vgl. Fig. 5 u. 24), die ja wahrscheinlich noch eine phylogenetisch ältere Form der Blätter beibehalten haben.

Eine dritte Missbildung, die gelegentlich wohl bei allen Charen und Nitellen auftritt, bei uns aber namentlich an *Chara hispida* und *ceratophylla* schön zu beobachten ist, entsteht durch das Ausbleiben der Schalenbildung an sonst normalen Sporenknöschen. Im Herbst 1899 hatte ich vielfach Gelegenheit, diese abnormen, kreideweissen Eiknöschen auch an *Nitella syncarpa* wahrzunehmen. Braun und Migula bringen diese Erscheinung mit einem vermuthlichen Ausbleiben der Befruchtung in Beziehung; ich möchte mich in der Erklärung eher Overton anschliessen, der vermuthet, dass diese Abnormität durch das frühzeitige Absterben der Hüllblätter bedingt werde.

II. Die pseudo-hermaphroditischen Oogonien einer weiblichen Pflanze aus der Herdern bei Altstätten.

Ende September 1899 untersuchte ich in der Herdern bei Altstätten zwei bei früheren Excursionen noch nicht durchforschte grössere Ausstichtümpel, die nur durch einen etwa 1 m breiten Damm von einander getrennt sind. Der kleinere mit etwa 80 m² Oberfläche und nicht mehr als 1—1,5 m Tiefe war ganz mit *Nitella syncarpa* erfüllt. Die Pflanzen bildeten eine dichte Decke, welche alle anderen Pflanzen, wie *Chara hispida* und *aspera*, *Elodea canadensis* und *Potamogeton natans* verband und theilweise überwucherte. Im benachbarten grösseren Tümpel fanden sich weniger und in getrennten Rasen wachsende männliche und weibliche Pflanzen, während die ganze Nitelladecke des kleineren Wasserbeckens, die mit Tausenden der rothgelben, zu Köpfchen zusammengedrängten Antheridien besetzt war, aus lauter männlichen Pflanzen zu bestehen schien. Bei genauerer Untersuchung entdeckte ich nun in kleiner Entfernung von einander und rings von reichlich fructificirenden männlichen Pflanzen umgeben, zwei vollständig grüne Büsche, die nicht nur wegen der fehlenden Antheridienköpfchen, sondern auch durch kräftigere Ausbildung der Stengel und Blätter sofort meine Aufmerksamkeit erregten. Von den weiblichen Pflanzen des benachbarten Tümpels unterschieden sie sich weniger durch Grösse und Färbung als namentlich durch den Mangel der zu dieser Jahreszeit bereits mit den reifen, schwarzen Sporen ausgestatteten Eiknospen. Allen Blättern fehlten die sonst an sterilen Blättern immer vorhandenen 1—3 Blättchen vollständig; sie stimmten hierin mit fertilen Blättern überein; überdies trugen sie etwa

in ihrer Mitte, also wohl an den zwischen den beiden Strahlen gelegenen Knoten, ein Gallertklümpchen, in welchem mit der Lupe gelbe Punkte wahrzunehmen waren. Unter dem Mikroskop offenbarten sich diese als Sporenknöspchen von geringer Grösse, aber normaler Form, von denen ein Theil vollständig mit Zellfäden erfüllt war, deren Uebereinstimmung mit den spermatogenen Fäden der Antheridien sofort auffallen musste.

Um diese überraschende Bildung genauer studiren zu können, holte ich mir von jenen beiden Büschen einen genügenden Theil, wobei ich Sorge trug, einen ansehnlichen Rest unversehrt am Orte zu belassen. Eine erneute Durchforschung des Tümpels ergab, dass wenigstens an den zugänglichen Stellen keine ähnlichen oder normalen weibliche Pflanzen mehr vorhanden waren.

Einen Theil des gesammelten Materials fixirte ich in Flemming'scher Lösung, einen anderen mit fast concentrirter Pikrinsäure. In beiden Fixirlösungen verblieben die Sprosse 12 Stunden, wurden hierauf unter vielfacher Wassererneuerung während zwei Tagen ausgewaschen und schliesslich in 30proc. Alkohol und in 10proc. Glycerin-Campher aufbewahrt. Zum Vergleich mit anderen Formen von *Nitella syncarpa* wurden einige Sprosse auf Papier aufgezogen, und ein Rest gedieh in zwei Glasgefässen so gut, dass nicht nur immer frisches Material zur Untersuchung vorhanden war, sondern im Laufe der nächsten Monate noch mehrmals kleinere Mengen fixirt werden konnten.

Nachdem ich am lebenden Material die Entwicklung dieser merkwürdigen Sporenknöspchen in ihren groben Zügen verfolgt hatte, schritt ich zur Herstellung von tingirten Dauerpräparaten, welche allein im Stande sind, die genaueren Verhältnisse der Kern- und Plasmastruktur erkennen zu lassen und nun zudem als Belege zu den folgenden Ausführungen dienen.

Zu einfachen Färbungen benutzte ich Hämatoxylin, Hämalaun, Boraxcarmin, und zur Herstellung von Doppelfärbungen die von Guignard¹⁾ und Belajeff²⁾ verwendeten Mischungen von Methylgrün-Fuchsin, Methylgrün-Eosin. Sehr schöne Doppelfärbungen der spermatogenen Fäden erhielt ich auch durch nach einander folgende Tinction mit Hämatoxylin und Fuchsin. Da mit Chromsäuregemischen fixirtes Material die Farbstoffe nicht mehr ganz leicht aufnimmt,

1) L. Guignard, Développement et constitution des Anthérozoïdes. Revue générale de Botanique. 1889.

2) W. Belajeff, Ueber Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora, Ergänzungsband 1894.

verblieb es gewöhnlich mehrere Stunden in ziemlich concentrirten Lösungen; bei Anwendung von Boraxcarmin sogar zwei Tage. Ich zog es vor, auf diese Weise zu überfärben und nachher beim Auswaschen durch Anwendung einiger Tropfen Salzsäure-Alkohol (1proc. concentr. HCl in 100 Theilen 80proc. Alkohol) eine leichte Rückfärbung eintreten zu lassen. Dieses Verfahren hatte zudem noch den grossen Vortheil, dass den Hüllzellen der Oogonien der Farbstoff fast vollständig entzogen wurde und so die in Frage kommenden inneren Zellen des Oogoniums um so besser sichtbar waren.

Recht schöne Präparate erhielt ich durch die bekannte, allmähliche Entwässerung mit Aethyl- und Amylalkohol, Aufhellung in Xylol und Einbettung in Canadabalsam. Da indessen bei dieser Behandlungsweise die jungen Sprosse mit ihren dichtstehenden Quirlen recht hart wurden und sich unter dem Deckglas nicht immer übersichtlich aus einander drücken liessen, suchte ich nach einem anderen Einbettungsmedium. Reines Glycerin mochte ich der raschen Entfärbung wegen nicht anwenden und griff deshalb nach dem Beispiele Belajeff's zu einer concentrirten Farblösung in Glycerin. Dr. Overton empfahl mir als Einbettungsmedium auch das früher von ihm vielfach verwendete Kaliumacetat.¹⁾ Die gefärbten Sprosse wurden einige Stunden in eine verdünnte Lösung desselben verbracht und konnten nachher ohne den geringsten Nachtheil in einen Tropfen einer 80proc. Lösung unter Deckglas gebracht werden. Nachdem nach einigen Tagen noch ein Theil des enthaltenen Wassers verdunstet war, wurde die Lösung durch einen Ring von Canadabalsam nach aussen abgeschlossen. Dieser ebenso einfachen als zweckmässigen Methode verdanke ich meine besten und übersichtlichsten Präparate.

1. Abnorme Entwicklung der centralen Zellen des Oogoniums.

Die Sporenknöspchen werden an den Knoten der fertilen Blätter dieses anormalen Stockes zu 3—5 angelegt. Die Fünffzahl ist hier sehr häufig, während ich bis jetzt bei normalen Pflanzen noch niemals fünf Knöspchen an demselben Knoten fand. Die Anlage des ersten Oogoniums erfolgt auch hier schon, wenn das Blatt noch zum obersten Quirl unter der Scheitelzelle des jungen Sprosses gehört. Rasch folgen der ersten Anlage zwei, drei andere nach, so dass das noch ganz kurze Blättchen an seinem Knoten vollständig mit Oogoniumanlagen umstellt erscheint. Die Untersuchung wird

1) Siehe auch Strasburger's bot. Practicum pag. 90.

dadurch einigermassen erschwert, indem durch den leichtesten Druck des Deckglases einzelne Anlagen ganz oder theilweise unter einander zu liegen kommen und zu mancher Unsicherheit in der Auffassung Anlass geben können.

Wie die Fig. 5—8 Taf. I zeigen, erfolgt die Anlage dieser Sporenknöspchen genau in der früher beschriebenen, normalen Weise. Sind Basal-, Stiel-, Knoten- und Scheitelzelle gebildet, so beträgt ihre Gesamtlänge immer 48—52 μ und dies auch noch, wenn bereits die ersten Theilungen in der Knoten- und Scheitelzelle erfolgen. Die Breite der halbkugeligen Scheitelzelle beträgt 26 μ . Messungen der entsprechenden Anlagen an normalen Pflanzen ergeben die gleichen Zahlen.

Die nun zu schildernde Weiterentwicklung aber ist eine anormale und weist aus diesem Grunde viele individuelle Abweichungen auf, welche die Aufstellung eines allgemein giltigen Entwicklungsschema unmöglich machen. Infolge dessen stellen meine zur Veranschaulichung dienenden Zeichnungen keineswegs Stadien dar, welche von jedem einzelnen Sporenknöspchen im Laufe seiner Entwicklung durchlaufen werden, sie zeigen uns bloss einige der vorkommenden Entwicklungsstadien, die allerdings so gewählt und zusammengestellt sind, dass sie doch im Allgemeinen den gesammten Entwicklungsprocess darstellen.

Sobald in der Knotenzelle die Bildung der peripherischen Segmente beginnt, schreitet auch die halbkugelige Scheitelzelle zur ersten Theilung. An der gleichen Stelle, wo bei normalen Oogoniumanlagen die erste Wendezelle gebildet wird, erfolgt die Anlage einer Zelle, die sich von einer gewöhnlichen ersten Wendezelle durch bedeutendere Grösse auszeichnet. Bei der Entwicklung der Sporenknöspchen normaler Pflanzen ist, wie früher bemerkt wurde, der Kern der erstgebildeten Wendezelle bedeutend kleiner als derjenige des verbleibenden Restes der Scheitelzelle, den wir als secundäre Scheitelzelle bezeichnen wollen. Dass diese Grössendifferenz nach der Theilung durch Wachstum des einen Kerns, und zwar desjenigen der sich später weitertheilenden secundären Scheitelzelle verursacht wird, bezeugt das Verhalten der Kerne bei diesen anormalen Oogoniumanlagen. Da hier die erste Wendezelle nicht in Ruhe verharret, sondern sich noch vor der secundären Scheitelzelle theilt, wächst ihr Kern gleichzeitig und fast gleich stark wie derjenige der secundären Scheitelzelle, so dass die beiden Zellen auch in Bezug auf Kerngrösse beinahe gleichwertig sind.

Es ist ferner bereits auf Seite 6 gesagt worden, dass nicht nur nach, sondern bereits während der Bildung der Wendezellen der Rest der Scheitelzelle, die secundäre Scheitelzelle, weiterwächst und dass die Wachstumszone nicht mehr dem ursprünglichen Scheitel entsprechen kann, sondern einer nach vorn gerichteten Partie angehört. Durch die veränderte Wachstumsrichtung wird auch in unserem speciellen Falle die Wand zwischen den beiden Zellen aus ihrer ursprünglichen Lage am Scheitel verschoben und kommt schliesslich ungefähr parallel zur Richtung des Längenwachsthums des ganzen Oogoniums zu stehen. Fig. 9 Taf. I zeigt uns die Grössen- und Lagenverhältnisse der beiden Zellen im optischen Schnitt. In der Folge kann der Grössenunterschied zwischen der ersten Wendezelle und der secundären Scheitelzelle durch rascheres Wachstum der ersteren noch geringer werden, so dass die beiden Zellen fast ganz gleiches Aussehen haben und nur noch durch ihre Stellung zu unterscheiden sind. (Die erste Wendezelle wird immer auf der dem Blatte zugekehrten Seite angelegt.) Während bei normaler Bildung nur die secundäre Scheitelzelle sich weitertheilt und die Wendezelle sich nur noch wenig vergrössert, kann hier in derselben bereits eine Kerntheilung erfolgt sein, bevor sich die secundäre Scheitelzelle zur Bildung der zweiten Wendezelle anschickt. In den Fig. 10 und 11 Taf. I ist die Wand zwischen secundärer Scheitelzelle und erster Wendezelle ungefähr parallel der Bildebene, so dass die Wendezelle über derselben liegt und von der secundären Scheitelzelle nur eine schmale, von der Wendezelle nicht verdeckte Randpartie zu sehen ist. Durch eine zur Wachstumsrichtung senkrechte Wand wird die Wendezelle nach dem Auseinanderrücken der beiden Kerne in zwei Zellen getheilt (Fig. 11 Taf. I).

Hierauf findet auch in der secundären Scheitelzelle Kerntheilung statt und die auftretende Zellwand (Fig. 12 Taf. I) nimmt ursprünglich ungefähr die gleiche Richtung wie in den normalen Oogonien ein. Die beiden entstandenen Zellen können also ebenfalls als zweite Wendezelle und tertiäre Scheitelzelle aufgefasst werden. Da nun aber auch diese zweite Wendezelle weiterwächst, kann jene Wand einseitig gehoben werden, so dass sie fast senkrecht zur Wachstumsrichtung gestellt wird. Indem die tertiäre Scheitelzelle sich nochmals theilt, wird nach unten eine Zelle gebildet, welche der Entstehungsfolge nach der dritten Wendezelle entspricht (Fig. 14 Taf. II).

Während am Scheitel der Oogoniumanlage diese veränderten Theilungen stattfinden, wachsen Hüllblätter, Stiel- und Basalzelle und

selbstverständlich auch die Blattzellen in vollständig normaler Weise heran. Die beiden noch kurzen Blattstrahlen strecken sich mächtig, ihre ursprünglich runden Kerne ziehen sich unregelmässig in die Länge, vergrössern ihr Volumen und zerfallen schliesslich durch directe Theilung (Fig. 10 Taf. I) in zwei oder mehrere Stücke, deren rasch nachfolgende Grössenzunahme und Theilungen die Zellen bald mit einer grossen Zahl der unregelmässig geformten Kerne füllen.

In ganz bedeutendem Maasse ist bis jetzt auch die Stielzelle, manchmal mit ihr sogar die Basalzelle gewachsen (Fig. 11 Taf. II); die erstere erreicht ja in allen bis jetzt besprochenen Stadien (auch noch in Fig. 14 Taf. II) fast die Grösse des ganzen, von ihr getragenen Oogoniums. Später freilich wächst sie fast gar nicht mehr in die Länge, sondern bloss noch in die Breite und erreicht schon mit 60μ Länge und 90μ Breite ihre definitive Grösse.

Die Anlage und das Auswachsen der fünf peripherischen Segmente der Knotenzelle geschieht (Fig. 9—12 Taf. I u. II) ebenfalls in vollständig normaler Weise. Indem sie die durch die Theilungsfolge bedingten kleinen Grössenunterschiede beibehalten, wölben sie sich nach aussen und wachsen gegen den Scheitelcomplex empor. In Fig. 12 sind bei mittlerer Einstellung zwei derselben nebst der Knotencentralzelle gezeichnet. Ihr Protoplasma ist vacuolig; der mittelständige, nur ein deutliches Kernkörperchen aufweisende Kern steht durch zahlreiche Protoplasmastränge mit dem Wandbeleg in Verbindung. Die Bildung der ersten Krönchenzellen findet wie gewöhnlich statt, wenn die Hüllzellen die Höhe der Eizelle erreicht haben (Fig. 13 Taf. II). Da sie in regelmässiger Vertheilung um die aus der Scheitelzelle entstandenen Zellen angeordnet sind und so also in dieser Höhe eine Menge von Kernen und Zellwänden in allen Richtungen über- und neben einander liegen, ist das Studium gerade dieser Stadien bedeutend erschwert, um so mehr noch als die plasmareichen Hüllzellen sich ebenfalls stark färben, so dass die in Frage kommenden inneren Zellen nur an ausnehmend durchsichtigen Präparaten vollkommen wahrzunehmen und genau zu zeichnen sind.

Nachdem die Hüllblätter den centralen Zellencomplex vollständig umschlossen haben, theilen sich die unteren Zellen nochmals durch eine horizontale Wand in die eigentlichen Hüllzellen und die niedrigen, unteren Krönchenzellen. Diese schliessen über dem Scheitel vollständig zusammen und bilden mit den oberen Zellen das zehnzellige Krönchen. Indem die Hüllzellen nun weiter rasch in die Länge wachsen, entsteht ein Sporenknöschen, das sich äusserlich gar nicht

von den gleich grossen Gebilden normaler weiblicher Pflanzen unterscheiden lässt. Die Chromatophoren der Hüllzellen (die Krönchenzellen bleiben auch hier farblos) erscheinen zuerst durch Ueberwiegen des Chlorophylls grün und nehmen erst nach vollendetem Wachsthum eine gelbliche Färbung an, bis sie schliesslich die orangerothe Farbe der gewöhnlichen Sporenknöspchen aufweisen.

Diese anormalen Sporenknöspchen erreichen eine Länge von 230—290 μ und eine Breite von 170—230 μ . Sie stimmen also in der Grösse vollständig mit demjenigen normalen Entwicklungsstadium überein, auf welchem die Einlagerung der Stärke und damit die Ausweitung der Eizelle beginnt und sind deshalb identisch mit den zahlreichen auf dieser Stufe verbleibenden Oogonien der normalen Pflanzen. Wie bei diesen bildet die Länge der oben zum Krönchen sich zusammenneigenden Zellen $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{4}$ der gesammten Länge. Da die durch die Stärkeaufnahme seitens der Eizelle bedingte Spannung der Hüllzellen nicht eintritt, wird das Krönchen selbstverständlich nicht abgeworfen. In den älteren Quirlen habe ich bis jetzt nur ein einziges Sporenknöspchen getroffen, von welchem das Krönchen vielleicht abgefallen und nicht nur durch die beginnende Zersetzung verloren gegangen ist.

Die bereits früher betonte grosse Anomalie in der Entwicklung dieser anormalen Sporenknöspchen gilt in ganz besonderem Maasse für die ersten der nun noch zu beschreibenden Zelltheilungen und Wachstumsprocesse der centralen Zellengruppe. Während aus der ersten Wendezelle unter Umständen ein grösserer Zellkörper seinen Ursprung nehmen kann, unterbleibt eine weitere Ausbildung der zweiten und dritten Wendezelle sowie der quaternären Scheitelzelle gewöhnlich. In einer grossen Anzahl von Fällen (Fig. 15, 16, 18, 27 und 33) wachsen sie zusammen zu einer ähnlichen Form heran, wie sie die langgestreckte Eizelle der nicht vollständig entwickelten Sporenknöspchen normaler Pflanzen zeigt. Freilich sind dabei die beiden Wendezellen und die Eizelle nicht in allen Fällen in einem bestimmten Verhältniss am Wachsthum betheiligt. Fig. 27 zeigt namentlich eine Streckung der quaternären Scheitelzelle (Eizelle), während in den Fig. 15, 16 und 18 alle drei Zellen annähernd gleiche Entwicklung zeigen. In dem in Fig. 17 dargestellten Stadium ist sogar eine Theilung unterblieben und die Endzelle (tertiäre Scheitelzelle) zeigt am Scheitel eine auffällig stark verdickte Membran, also eine Analogiebildung zu den von Braun beschriebenen Membranverdickungen der Eizellen, der von ihm erwähnten Missbildungen. Nicht selten finden

aber entweder an der Eizelle allein oder sogar auch an den beiden Wendezellen noch nachträgliche Theilungen durch annähernd horizontale Wände statt, so dass sich, wie in der Fig. 23 z. B. fünf Zellen am Aufbau dieses Gebildes betheiligen. Die Kerne dieser Zellen sind meistens wandständig, das Protoplasma auf einen Wandbeleg nebst wenigen Fäden reducirt, welche zwischen den grossen mit Zellsaft erfüllten Vacuolen ein schwaches Netzwerk bilden.

Aeusserst ungleichmässig ist auch die Entwicklung der aus der ersten Wendezelle entstehenden Zellen, so dass ich auch hier wieder darauf angewiesen bin, an Stelle einer allgemein giltigen Entwicklungsfolge einige besonders charakteristische Formen zu beschreiben. Wie wir früher sahen, theilte sich die erste Wendezelle bereits, bevor die secundäre Scheitelzelle zur Theilung schritt, und in Fig. 13 sehen wir einen Fall dargestellt, wo von der unteren der aus der ersten Wendezelle entstandenen Zellen durch eine uhrglasförmige Wand, welche an der horizontalen Wand ansetzt, eine seitliche Zelle abgetrennt wird. Eine Differenzirung der tertiären Scheitelzelle in Eizelle und dritte Wendezelle folgt diesem Theilungsschritte erst später (Fig. 14 Taf. II).

In dem in Fig. 15 Taf. II dargestellten Oogonium sind aus der ersten Wendezelle sogar nur zwei Zellen entstanden, von denen die eine, von halbkugeliger Gestalt, der unteren seitlich aufsitzt. Jener gleichwerthig trägt die unterste Zelle in Fig. 16 drei oder vier kugelige Zellen, die wir, wie die spätere Entwicklung zeigt, den secundären Köpfcenzellen in den Antheridien homolog setzen können. Da die Hüllblätter dieses Sporenknöspchens nicht vollständig zusammenschliessen, sind diese Köpfcenzellen theilweise aus dem Sporenknöspchen herausgewachsen.

Sowohl in Fig. 17 als 18 zeigt die unterste Zelle eine ganz bedeutende Grösse; in der weiteren Ausbildung dagegen ist in diesen beiden Fällen wieder eine grosse Verschiedenheit eingetreten. Im einen Fall (Fig. 17) trägt die grosse unterste Zelle noch eine ebenso breite, aber weniger hohe Zelle, die wie die untere und die beiden Zellen der übrigen reducirten Eianlage wandständigen Kern und vacuoliges Protoplasma zeigt. Ihr selber sitzen theils direct, theils indirect eine grössere Zahl von köpfcenförmigen Zellen auf, die sich durch ihr stark gefärbtes Plasma und die grossen Kerne als theilungsfähige Zellen charakterisiren. In Fig. 18 dagegen trägt die bereits erwähnte stark entwickelte Zelle drei Gruppen von je drei Zellen, von denen einige ebenfalls im Begriffe waren, sich nach aussen kugelig vorzuwölben.

Es würde zu keinem Ziele führen, alle die mannigfaltigen Formen darzustellen oder zu beschreiben, welche diese Entwicklungsstadien in meinen Präparaten bieten. Eine grössere Gruppe derselben möchte ich indessen doch noch anführen, die, obwohl unter einander wieder äusserst verschieden, doch wohl auf eine gemeinsame Art und Weise entstanden sind.

In vielen Fällen tritt nämlich schon nach der ersten Theilung der primären Scheitelzelle eine Abweichung von der geschilderten Entwicklung ein. In einigen Präparaten finde ich am Scheitel der Oogoniumanlage drei Zellen neben einander, die wie in Fig. 19 Taf. II allerdings von verschiedener Grösse sind. Diese drei Zellen können nun auf zwei Arten entstanden sein. Die primäre Scheitelzelle kann nach der vorausgegangenen Kerntheilung in die gleich grossen secundäre Scheitelzelle und erste Wendezelle zerfallen sein, von denen die letztere dann durch eine ebenfalls der Wachstumsrichtung parallele Wand die kleinste, rechts gelegene Zelle abschnitt. Die erstgebildete Wendezelle kann aber auch im Wachstum zuerst zurückgeblieben sein, während die secundäre Scheitelzelle sich mächtig entwickelte und hierauf in normaler Weise die zweite Wendezelle bildete, die nun allerdings eine veränderte Stellung erhielt und grösser als die erste ausfiel. Ich bin geneigt, diesen letzteren Entwicklungsgang als den wahrscheinlicheren zu betrachten, indem ich trotz der geringen Grösse der rechtsliegenden Zelle sie als erste und die mittlere als zweite Wendezelle auffasse. Dass bei solchen anormalen Bildungen sich das abweichende Verhalten selbst in den kleinsten Details äussern kann, ist ja zur Genüge bekannt, und so sehen wir gerade auch in der folgenden Fig. 20 das Grössenverhältniss der beiden Zellen umgekehrt. In dieser Figur haben sich die tertiäre Scheitelzelle sowie die angrenzende zweite Wendezelle schon getheilt; ich bin nicht ganz sicher, ob auch in der ersten Wendezelle bereits die Kerntheilung erfolgt ist, indem in dem betreffenden Präparate bei etwas tieferer Einstellung gegen die Knotencentralzelle hin noch ein Kern sichtbar wird, der aber vielleicht der darunter gelegenen Hüllzelle angehört und deshalb nicht eingezeichnet worden ist.

Von den in den Fig. 21—24 dargestellten Fällen ist die Entwicklung aus drei so neben einander liegenden Anlagen am besten in Fig. 23 zu erkennen. Jene haben sich ungleich entwickelt und einander auch theilweise aus der ursprünglichen Stellung verdrängt. Die tertiäre Scheitelzelle hat sich nicht nur in die dritte Wendezelle und die Eizelle getheilt, sondern ist durch weitere Theilungen zu

einem fünfzelligen Gebilde geworden, während die erste und zweite Wendezelle drei Mal, beziehungsweise bloss zwei Mal zur Theilung geschritten sind.

In den Fig. 21 und 22 erkennen wir leicht je die drei grösseren Zellen als Derivate der tertiären Scheitelzelle; die beiden anderen Anlagen dagegen haben eine ausserordentliche Anzahl von Theilungen erfahren, so dass in den beiden Figuren nur die im optischen Schnitt gelegenen Zellen gezeichnet werden konnten; sie werden aber genügen, um die völlige Gesetzlosigkeit der Bildung des entstandenen Zellkörpers zu demonstrieren.

Aus den gegebenen Beispielen geht nun jedenfalls hervor, dass aus der primären Scheitelzelle sich zwei oder drei getrennte Zellgruppen entwickeln, von welchen eine der Eizelle mit einer oder zwei Wendezellen entspricht, die zweite und eine eventuelle dritte dagegen durch eine ungewöhnliche Entwicklung aus der ersten, beziehungsweise auch aus der zweiten Wendezelle hervorgegangen sind. Während in den der Eizelle und den eigentlichen Wendezellen entsprechenden Zellen das Plasma frühzeitig einen Wandbeleg bildet und die Kerne ebenfalls wandständig werden, tragen die adventiv entstandenen Anlagen eine verschiedene Zahl von kugeligen, oder doch an der freien Oberfläche stark gewölbten Zellen mit stärker tingirbarem Plasma und grossen Kernen, die unmittelbar unter den sich nach auswärts wölbenden Flächen liegen.

2. Die Bildung der spermatogenen Fäden.

Nachdem die Sporenknöspchen ihre definitive Grösse erreicht haben, beginnt an den kugeligen Zellen die Bildung spermatogener Fäden. Um die Gleichwerthigkeit derselben nach Form und Entstehung mit den wirklichen spermatogenen Fäden der Antheridien zu zeigen, scheint es mir angebracht, zuerst mit einigen Worten an die Entwicklung der Antheridien und der in ihnen gebildeten spermatogenen Fäden zu erinnern.

Die Entwicklungsgeschichte der Antheridien ist zum ersten Male durch Braun erforscht und in seiner Arbeit „Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen“ ¹⁾ beschrieben. Seinen hauptsächlich an *Nitella syncarpa* und *Chara scoparia* gemachten Untersuchungen gingen gleichzeitig und unabhängig geführte durch Nägeli an *Nitella syncarpa* parallel, und ebenfalls zu den gleichen

1) Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1853, pag. 56.

Resultaten gelangte später noch Sachs mit *Nitella flexilis* und *Chara fragilis*. Unter diesen Umständen konnten meine eigenen Untersuchungen nur zur Orientirung dienen und ich begnüge mich deshalb auch, aus der Entwicklungsgeschichte der Antheridien nur das nochmals kurz darzustellen, was ich für die vorliegende Arbeit als nothwendig erachte.

Die Antheridien der Nitellen haben den morphologischen Werth einer Blattendzelle und stehen deshalb bei *Nitella syncarpa* zwischen den Seitenblättchen, welche aus dem Knoten des Blattstrahles erster Ordnung ihren Ursprung nehmen. Zuzufolge ihrer ausserordentlichen Fruchtbarkeit eignet sich *Nitella syncarpa* besonders gut zu dieser entwicklungsgeschichtlichen Studie. An einem einzigen jungen Spross kann man gewöhnlich fast alle ersten Theilungsstadien vorhanden finden, da unter den nach einander angelegten Blättchen eines Quirls jedes dem nächstjüngeren etwa um eine Zelltheilung vorausgeht.

Die jüngsten Blätter des ersten Blattquirles unter der Scheitelzelle des Sprosses bestehen aus zwei Zellen; aus der unteren derselben entsteht die Internodialzelle und die obere Knotenzelle. Die obere, kugelige Zelle dagegen wird zum Antheridium. Die zunächst erfolgenden Theilungen bewirken die Differenzirung einer köpfchenförmigen Endzelle und einer Stielzelle, welche in einem späteren Stadium selber wieder in eine untere Scheibenzelle und eine obere, später flaschenförmige Zelle zerfällt. Die zum eigentlichen Antheridium werdende, halbkugelige Endzelle schwillt nun zu einer unten abgestumpften Kugel an und theilt sich während dieser Gestaltsveränderung durch zwei rechtwinklig auf einander stehende Längswände und eine Querwand in acht Octanten. Diese theilen sich parallel der Kugeloberfläche in acht äussere und acht innere Zellen. Nachdem diese letzteren sich auf die nämliche Art und Weise nochmals getheilt haben, besteht das junge Antheridium aus 24 Zellen, die nach acht Radien geordnet sind und drei in einander steckenden Kugeln angehören.

Während der weiteren Entwicklung zeigen die drei Zellschichten, deren Zellen bis anhin eng an einander schlossen, verschiedene Wachstumsrichtung, wodurch im Innern der Kugel die Bildung von Hohlräumen bedingt wird. Die acht Zellen der äusseren Schicht vergrössern sich hauptsächlich in tangentialer Richtung und werden zu den plattenförmigen Schildzellen, die mit gewellten Rändern in einander greifen; die mittleren Zellen dagegen nehmen in radialer Richtung an Grösse zu, werden infolge des tangentialen Wachstums

der äusseren Zellen von einander getrennt und sitzen jenen in ihrer Mitte in säulenförmiger Gestalt auf. Sie wurden deshalb von Braun als Griffzellen (*manubria*) bezeichnet. Die inneren acht Zellen endlich zeigen weder bedeutende Volumen- noch Gestaltsveränderung; als fast kugelige Köpfchen stossen sie im Centrum des Antheridiums fest zusammen. Von ihnen aus geht dann die Bildung der das männliche Organ bestimmenden Theile. Aus jedem Köpfchen entstehen in dem gegen die Peripherie hin sich erweiternden Hohlraume 3—6 kugelige oder unregelmässig gestreckte Zellen, die secundären Köpfchen, von denen wieder jedes durch Sprossung 3—5 Fäden spermatogener Zellen den Ursprung gibt.

Diesen secundären Köpfchen der Antheridien sind nun die in verschiedener Zahl gebildeten kugeligen Zellen der hermaphroditischen Sporenknöspchen homolog. Sowohl an den einen als an den anderen dieser Zellen entstehen nämlich durch einen sprossungsähnlichen Vorgang kegelförmige Hervorragungen, die nach erfolgter Kerntheilung der Mutterzelle als selbständige Zellen abgeschieden werden. Diese Bildung ist an einigen der bereits besprochenen Figuren (Fig. 17, 22 und 24) schon eingetreten. Fig. 25 Taf. III zeigt uns eine solche Köpfchenzelle aus einem anormalen Sporenknöspchen bei stärkerer Vergrößerung. Die eine der beiden kegelförmigen Hervorwölbungen ist bereits zweizellig; die jungen Zellen enthalten einen grossen Kern sowie reichliches Protoplasma. Von genaueren bildlichen Darstellungen aus der Entwicklungsgeschichte des Antheridiums sind mir nur die Figuren von Sachs in seinem „Lehrbuch der Botanik, IV. Auflage“ bekannt.¹⁾ In seiner Fig. 210 pag. 302, die einen Schnitt durch ein junges Antheridium von *Nitella flexilis* darstellt, tragen die primären Köpfchen die gleichen Stadien der secundären Köpfchen mit beginnender Fadenbildung, wie sie in meiner Fig. 25 Taf. III zu ersehen sind.

Wie in den normalen Antheridien erfolgt nun die Bildung der langen, vielzelligen spermatogenen Fäden nicht nur durch Theilungen der Scheitelzelle, sondern durch intercalares Wachstum, d. h. auch die übrigen Zellen des Fadens haben ein ebenso bedeutendes Wachstum und sind in ebenso rascher Theilung begriffen, wie die Scheitelzelle, so dass der Faden schon nach kurzer Zeit aus einer grossen Zahl gleichartiger, scheibenförmiger Zellen besteht, deren Höhe nur

1) Sie finden sich auch reproducirt in: Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie von Goebel, sowie in der Bearbeitung der Characeen in Engler u. Prantl's „Natürlichen Pflanzenfamilien“.

einen Bruchtheil ihrer Breite beträgt. Die Belege hiefür sind die folgenden Figuren. In Fig. 26 Taf. III gehen von einer Köpfcenzelle aus die Anlagen zu fünf Fäden. Vier derselben sind zweizellig und der Vergleich mit der vorigen Figur zeigt, dass die an die Köpfcenzelle stossenden Zellen durch intercalares Wachstum fast die doppelte Länge erreicht haben. Sie haben nun die auch in Antheridien zu findende Maximalgrösse von Spermatozoidurmutterzellen von 21μ Höhe und 13μ Breite. Die letztere Dimension bleibt während des ganzen Wachstums sowohl an den spermatogenen Fäden der Antheridien als auch der anormalen Eiknospen unverändert. Infolge der vielen und rasch auf einander folgenden Theilungen der einzelnen Zellen wird die Höhe der Tochterzellen jeweilen nur noch etwas grösser als die Hälfte ihrer Mutterzelle. Fig. 27 Taf. III zeigt uns ein vollständiges Sporenknöspchen, in welchem auf zwei Köpfcen sechs zum Theil bereits etwas weiter entwickelte Fäden sind. Die Höhe der einzelnen Zelle beträgt bei den offenbar jüngeren Zellen links 15μ , die Breite wie gewöhnlich 13μ . In den vier Fäden der Fig. 28 dagegen ist die Zellenhöhe noch geringer geworden; am längsten zehnzelligen Faden ist sie bereits kleiner als der Diameter des Fadens. Die Kerne sind in diesem Stadium kugelig, sie haben keinen deutlichen Nucleolus, dagegen wohl einige grössere Chromatinkörner; auch das die Zellen erfüllende Protoplasma enthält einzelne Körnchen einer stärker färbaren Substanz. Die rasch an Länge zunehmenden Fäden werden durch die geringe Grösse des Innenraums des Sporenknöspchens zu den gleichen mannigfaltigen Windungen gezwungen, wie in dem Hohlraum der Antheridien. Sie umgeben dabei die central gelegene, verkümmerte Eizelle so vollständig, dass diese gar nicht mehr wahrgenommen werden kann (Fig. 28 Taf. III) und das Sporenknöspchen bei nur oberflächlicher Betrachtung für ein vollständig normales, mit stärkehaltiger, den ganzen Innenraum erfüllenden Eizelle angesehen werden könnte.

Zur weiteren Untersuchung der Entwicklungsstadien dieser Fäden gelingt es jeweilen leicht, durch schwachen Druck einzelne derselben zwischen den Hüllblättern heraus zu drücken. In mehreren Fällen war es sogar möglich, den ganzen centralen Theil dieser Sporenknöspchen isolirt zu erhalten. Indem ich zuerst die Stielzelle entfernte und dann durch anhaltenden leichten Druck die Hüllblätter von ihrer Knotencentralzelle löste, trat der centrale Theil mit der Ei- und den Wendezellen voran heraus, während die Fäden, ihre ursprüngliche gegenseitige Lagerung verändernd, erst allmählich folgten.

Fig. 33 Taf. III ist die genaue Darstellung eines dieser Präparate. Ueber der Knotencentralzelle sind zwei stark ausgewachsene Wendezellen und die reducirte Eizelle wahrzunehmen. Die aus der ersten Wendezelle hervorgegangenen Zellen können hier, wenigstens der Function nach, mit Zellen der Antheridien verglichen werden. Die unterste derselben entspricht ungefähr dem Manubrium, die beiden folgenden zwei primären Köpfchen, von denen das eine zwei, das andere ein secundäres Köpfchen trägt. An diesen sind drei, vier, bzw. fünf Fäden spermatogener Zellen entstanden.

Wenn, wie in Fig. 16 Taf. II dargestellt ist, die Hüllzellen nicht vollständig zusammenschliessen, so erfüllt nur ein Theil der spermatogenen Fäden den Hohlraum des Knöspchens, während die anderen sich durch die Lücke hinausdrängen und scheinbar ohne Nachtheil unverändert ihr Wachsthum fortsetzen. Die Zahl der in diesem Falle sich bildenden Fäden scheint sogar noch eine grössere zu sein, und ich bin im Besitze von Präparaten mit Sporenknöspchen, an denen mehr als 20 Fäden durch eine Lücke der Oogoniumwand hinausgewachsen sind. Ebenso gut kann ihre Bildung und Entwicklung stattfinden, wenn die Hüllblätter (Fig. 24 Taf. III) vollständig frei von einander wachsen. Diese letzteren Stadien erleichtern natürlich das Studium dieser Bildungen sehr, es sind z. B. die Fig. 26 und 28 nach einer solchen Oogoniumanlage mit geöffnetem Hüllquirl gezeichnet worden.

Die fast vollständig ausgebildeten Fäden unterscheiden sich von denjenigen der Antheridien einzig in ihrer Gesamtlänge und der davon bedingten Zellenzahl. In den ausgewachsenen Fäden der Antheridien von *Nitella syncarpa* ist die Zellenzahl eine sehr schwankende. Ich habe Fäden von 120—200 Zellen gefunden; Braun gibt für diese Art als Maximum sogar 225 an, während er z. B. bei *Chara fragilis* im Durchschnitt nur 80 Zellen fand. In diesen Sporenknöspchen dagegen zählen die Fäden gewöhnlich nur 60—80 Zellen. Diese kleinere Anzahl der spermatogenen Zellen dürfte aber gegenüber der Thatsache, dass sie in ihren Dimensionen während ihrer ganzen Entwicklung genau mit den normalen der Antheridien übereinstimmen, von geringer Bedeutung sein.

Die Spermatozoidurmutterzellen (Fig. 30 und 31) zeigen wie in den Antheridien auf 13μ Breite noch 8μ Höhe in der Längsrichtung des Fadens. Ihre Kerne sind zuerst noch rundlich (Fig. 29) und das Protoplasma bildet einen Wandbeleg, von dem aus zahlreiche Fäden an dem central gelegenen Kerne ansetzen. Wie die Fig. 30 und 31

zeigen, kann aber schon in diesen Zellen eine leichte Streckung des Kerns in der Richtung der nunmehrigen grössten Ausdehnung der Zelle erfolgen. Indem diese Zellen sich nochmals theilen, entstehen die scheibenförmigen Spermatozoidmutterzellen, deren Höhe noch etwas mehr als 4μ , also den dritten Theil des Grundflächendurchmessers, beträgt (Fig. 34 Taf. III).

Die Spermatozoidmutterzellen finden sich in Sporenknöspchen des dritten und vierten Blattquirls unterhalb des Sprossscheitels. Ob in diesen vollständig normal aussehenden Spermatozoidmutterzellen die Bildung der Spermatozoiden erfolgt, vermag ich bis jetzt noch nicht bestimmt zu entscheiden. Die Entwicklungsstadien der Spermatozoiden der Antheridien sind mir sowohl aus den Arbeiten von Guignard und Belajeff als auch aus zahlreichen eigenen Präparaten der Antheridien von *Nitella syncarpa* bekannt. Der Vergleich der beiderlei Präparate zeigt mir nun, dass einmal die aus dem Sporenknöspchen herausgewachsenen Fäden nach der Bildung der Spermatozoidmutterzellen langsam zu Grunde gehen und ihre Kerne verschwinden. Nach einigen anderen Präparaten scheint dagegen in den geschützten Fäden des Knöspchennern (Fig. 34) die Ausbildung von Spermatozoiden begonnen zu haben. Stadien mit deutlicher Differenzirung des Spermatozoidkörpers und der Cilien besitze ich aber noch nicht. An den unteren Quirlen der Pflanze sind die Sporenknöspchen noch vorhanden; in ihrem Innern sind noch die Eizelle mit den unteren Wendezellen sowie 2—3 der von der ersten Wendezelle gebildeten Zellen sichtbar. Secundäre Köpfchen mit spermato-genen Fäden dagegen finden sich nicht mehr. Der Umstand, dass diese Sporenknöspchen im Uebrigen noch ganz gut erhalten sind, lässt den Schluss nicht unberechtigt erscheinen, dass die spermato-genen Fäden nicht durch Verwesung zu Grunde gegangen sind, sondern in ihnen die Bildung von Spermatozoiden erfolgt ist. Da diesen anormalen Sporenknöspchen eine Gallerthülle, wenigstens im erwachsenen Zustande fehlt, hätte dem Austritt der Spermatozoiden zwischen den Hüllschläuchen hindurch kein Hinderniss entgegen gestanden.

An männlichen Pflanzen, die ebenfalls am 20. September 1899 (für *Nitella syncarpa* zu einer sehr vorgerückten Jahreszeit) fixirt worden waren, fanden sich die Spermatozoidmutterzellen ebenfalls in den Geschlechtsorganen des dritten und vierten Quirls unterhalb des Sprossscheitels. In den unteren Quirlen dagegen waren verhältnissmässig nur wenige Antheridien mit mehr oder weniger ausgebildeten Spermatozoiden. In vielen Antheridien schienen die Spermatozoid-

mutterzellen sich in einem Ruhezustand zu befinden, in anderen dagegen waren sie, nach dem Aussehen ihrer Kerne zu schliessen, in deutlich sichtbarem Zerfall begriffen.

Sowohl in den zwitterigen Sporenknöspchen als in den normalen Antheridien kann also die Ausbildung der Spermatozoiden durch die ungünstigen Witterungsverhältnisse der vorgerückten Jahreszeit beeinträchtigt worden sein. Aus diesem Grunde möchte ich abwarten, ob vielleicht dieses Jahr, sei es an meinen Culturexemplaren, sei es an dem am natürlichen Standorte verbliebenen Stocke, meine Untersuchungen noch zu einem günstigeren Endresultate kommen werden.

Mitte Juli dieses Jahres (1900) konnte ich zum ersten Mal wieder an den bis dahin des hohen Wasserstandes wegen unzugänglichen Standort dieser anormalen *Nitella* gelangen. Leider musste ich die Entdeckung machen, dass die *Elodea canadensis* sich auf Kosten der anderen Pflanzen stark vermehrt und gerade auch die mir wichtige Stelle vollständig überdeckt hatte, so dass die *Nitella syncarpa* nicht mehr zu finden war.

Meine beiden Culturen dagegen überwinterten vortrefflich. Die Anlage von zahlreichen hermaphroditischen Sporenknöspchen erfolgte noch bis in den Januar hinein. Nach der Winterruhe begann im Frühjahr die Weiterentwicklung mit der Bildung mehrerer steriler Blattquirle. Seit Juni entstehen nun wieder fertile Quirle mit 3—5 Oogonien an jedem Blättchen. Die einzelnen Sporenknöspchen stimmen in ihrer Grösse vollständig mit den letztjährigen überein, aber die Bildung von spermatogenen Fäden findet nur noch in einer kleineren Zahl derselben statt. Viele enthalten ausser der Eizelle und zwei grossen Wendezellen noch 2—3 andere Zellen, welche an Stelle der ersten Wendezelle entstanden sind; nicht selten sind aber alle ungewöhnlichen Theilungen unterblieben, so dass diese Sporenknöspchen vollständig mit den auf Seite 9 beschriebenen der normalen weiblichen Pflanzen übereinstimmen. Meine Hoffnung, die Ausbildung der Spermatozoiden noch vollständig verfolgen zu können, hat sich aber nicht erfüllt.

III. Versuch einer Erklärung und Deutung.

Auch im Falle, dass die anormale Entwicklung der Oogonien dieser *Nitella syncarpa* nicht zur vollständigen Ausbildung von Sper-

matozoiden führen würde, haben wir es hier mit einer sehr merkwürdigen und meines Wissens wenigstens für die niederen Kryptogamen vereinzelt stehenden Erscheinung zu thun. Da diese interessante Pflanze in einem Tümpel mit sonst ausschliesslich normalen männlichen Pflanzen gefunden wurde, ist die Vermuthung gerechtfertigt, dass sie aus einer männlichen Pflanze entstanden sein könnte. Wäre dies wirklich der Fall, so würden wohl überall da, wo die beschriebene anormale Entwicklung in ihrem Verlaufe gestört wurde oder nicht erfolgte, etwa wieder männliche Charaktere auftreten. Man dürfte in diesem Falle z. B. etwa endständige Oogonien, Oogonien und Seitenblättchen in demselben Quirl, Entwicklungsstadien von Antheridien zu finden hoffen. Da aber die geringsten Andeutungen solcher Uebergänge absolut fehlen und, wie im zweiten Theile dieser Arbeit mehrfach hervorgehoben worden ist, diese pseudohermaphroditischen Geschlechtsorgane in vielen Beziehungen mit den unvollständig ausgebildeten Sporenknöspchen normaler weiblicher Pflanzen übereinstimmen, so nehme ich an, dass uns hier eine abnorm entwickelte weibliche Pflanze vorliegt. Die gleiche Entwicklungsstörung, welche an allen weiblichen Pflanzen eine grössere Anzahl von Oogonien in ihrer vollständigen Ausbildung hemmt, muss in dieser Pflanze in noch bedeutend höherem Grade eingetreten sein, da von den Tausenden von Oogonien sich kein einziges normal entwickelte.

Ob die beiden etwa 1 m aus einanderstehenden Büsche aus verschiedenen Sporen entstanden sind oder zusammen nur eine einzige Pflanze bildeten, ist schwierig zu entscheiden. Im letzteren Falle hätten wir es mit einem Stocke von ungewöhnlich starker vegetativer Entfaltung zu thun (vgl. pag. 2); die erstere Annahme dagegen würde den Schluss nahe legen, dass eine Entwicklung, die hier an zwei selbständigen Pflanzen in gleichem Sinne erfolgt ist, auch noch an anderen Orten auftreten kann und dann wohl von biologischer Bedeutung sein muss. In jedem Falle aber kann diese teratologische Erscheinung, wenn sie überhaupt als solche aufzufassen ist, nicht bloss durch besondere Lebensbedingungen der Pflanzen an diesem speciellen Standorte verursacht worden sein, denn die Produktion von neuen Sporenknöspchen mit spermatogenen Fäden erfolgte noch in gleichem Maasse an dem Theil der Pflanze, welcher aus dem stagnierenden Tümpelwasser in das filtrirte Seewasser der zürcherischen Wasserleitung verpflanzt worden war.

Aehnliche Fälle der Vermischung der männlichen und weiblichen Geschlechtscharaktere scheinen bei den höheren Thallophyten und den

Archegoniaten noch nicht beschrieben worden zu sein ¹⁾; dagegen kommen entsprechende Missbildungen, wie Umwandlung von Staubblättern in Ovula, Fruchtblättern zu Staubblättern, Pollenbildung in den Carpellern oder sogar im Innern des Ovulums bei Phanerogamen nicht sehr selten vor. So beschreibt ²⁾ z. B. Mohl den Fall, dass in der Wand sonst normaler Carpelle von *Chamaerops humilis* Pollenbildung stattfand, Masters einen Fruchtknoten von *Baeckea diosmaefolia*, in welchem anstatt der Ovula vollständig entwickelte Staubgefäße standen. Sachs erklärt diese und andere Monstrositäten durch die Annahme, „dass bei gewissen Störungen der Ernährung und Saftbewegung die Bildungssubstanz männlicher Organe in die bereits angelegten weiblichen und umgekehrt diejenige weiblicher in männliche Organe eindringen kann und dass die dadurch erzeugten Missbildungen um so weiter fortschreiten, je mehr die eine organbildende Substanz durch die andere verdrängt wird“. Auch in diesem neuen Beispiele ist ohne Zweifel eine Störung in der Ernährung und Saftbewegung in den Geschlechtsorganen eingetreten; ein deutlicher Beweis hiefür ist ja schon das Fehlen der Stärke in den Eizellen sowohl der unentwickelt gebliebenen Sporenknöspchen der normalen als auch der zwitterigen der anormalen Pflanze. Da aber hier die Bildung der neuen Geschlechtszellen von Zellen ausgeht, die im normalen Verlaufe der Entwicklung bedeutungslos geworden sind und die männlichen Zellen eben auf einem weiblichen Stocke einer diöcischen Pflanze erzeugt werden, so ist die Sachs'sche Erklärung für diesen Fall offenbar nicht ausreichend.

Die Organismen haben bekanntlich die Fähigkeit, in ihrem Idioplasma latente Anlagen von Charakteren mitzuführen, welche an ihren Vorfahren einst vorhanden waren, an ihnen selbst aber nicht mehr oder doch nur rudimentär vorkommen. Kommen solche Anlagen unter günstigen Umständen zur Ausbildung, so findet also ein Rückschlag auf früher vorhanden gewesene Verhältnisse statt. Die Wendezellen der Characeen sind nun ohne Zweifel nutzlos und rudimentär

1) Herr Prof. Dr. Goebel macht mich auf pag. 243 seiner „Organographie der Pflanzen“ II. Theil Heft 1 aufmerksam, wo er erwähnt, dass in einem Falle bei einem Moose Gebilde, halb Antheridien, halb Archegonien, beobachtet worden waren. Aehnliche Fälle sind besprochen in K. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. (Schenk's Handbuch der Botanik, III pag. 122 u. w.)

2) Citirt nach Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, II, pag. 1178.

gewordene Organanlagen, welche in der gewöhnlichen ontogenetischen Entwicklung bei Chara in der Ein-, bei Nitella in der Dreizahl noch angelegt werden, aber im Verlaufe der weiteren Entwicklung zu Grunde gehen. Wenn nun bei der beschriebenen anormalen Weiterentwicklung die Kerne von einer oder von zweien dieser Zellen ebenso rasch sich bilden und ebenso rasch wachsen, wie diejenigen der gleichzeitig entstehenden Restzellen, die Zellen selber grösser angelegt werden, ihre Wandrichtungen im Allgemeinen aber dieselben bleiben, so ist dies als Beginn eines Rückschlages aufzufassen. Da nun aber noch ein weiteres Moment in die eingeleitete Weiterentwicklung eingreift, führt dieselbe nicht mehr zur Bildung der ursprünglichen phylogenetischen Verhältnisse.

Nachdem die primäre Scheitelzelle sich durch eine fast aequale Theilung in die erste Wendezelle und die secundäre Scheitelzelle getheilt hat, findet gleichzeitig (in vielen Fällen schon vorher) mit der Weiterentwicklung der letzteren auch eine solche der Wendezelle statt, welche zur Bildung von Zellen führt, die mit den Manubrien, primären und secundären Köpfchen der Antheridien verglichen werden können. Die den secundären Köpfchen der Antheridien entsprechenden Zellen tragen wie diese 2—4 Fäden spermatogener Zellen. Wie wir früher gesehen haben, kann auch die zweite Wendezelle sich ähnlich der ersten entwickeln und einen Zellcomplex erzeugen, der einem Achtel eines Antheridiums entspricht.

Ohne diese Complication würden die drei Theilungen der primären Scheitelzelle zur Entstehung von vier Zellen führen, von denen die erste $\frac{1}{2}$, die zweite $\frac{1}{4}$ und die dritte Wendezelle und die Eizelle je $\frac{1}{8}$ der ursprünglichen primären Scheitelzelle darstellen würden.

Indem ich nun annehme, dass diese stärkere Entwicklung und Ausbildung der Wendezellen darauf hindeutet, dass bei Vorfahren der Characeen am Scheitel der weiblichen Geschlechtsanlage vier oder vielleicht acht gleichwerthige Zellen entstanden, komme ich in Widerspruch mit den bis jetzt als giltig betrachteten Ansichten über den morphologischen Werth der Oogonien der Characeen. Ich trete deshalb noch kurz auf dieselben und die mit dieser Frage zusammenhängende andere über die Stellung der Characeen im natürlichen System ein.

Bei den zahlreichen Versuchen, der merkwürdigen Classe der Charales eine bestimmte Stelle im natürlichen System anzuweisen, haben die Geschlechtsorgane und die Oogonien ganz besonders eine grosse Rolle gespielt. Nachdem sie dabei von den älteren Botanikern

bald als Kapsel, Beere, Steinfrucht, Nüsschen, von Bischoff dann als Sporocarpium aufgefasst worden waren, bemühte sich Hofmeister, die Characeen unmittelbar den Archegoniaten nach unten anzureihen. Hiezu wurde er nicht zum wenigsten durch die äussere Aehnlichkeit des Oogoniums mit den Archegonien veranlasst. Der Mangel eines Generationswechsels und die von ihm entdeckte gänzlich verschiedene Bildungsweise des Oogoniums veranlassten Braun, eine solche nahe Verwandtschaft mit den Archegoniaten zu verneinen. Die heute herrschende Ansicht stimmt noch immer mit Braun überein, und Migula fasst seine diesbezüglichen Betrachtungen folgendermaassen zusammen: „Die Characeen müssen aus dem Rahmen der Thallophyten verwiesen werden, und da wir sie bei graphischer Darstellung nicht neben den Moosen abhandeln können, so ist ihre Stellung zwischen Bryophyten und Thallophyten als Phycobrya oder besser Charophyta immer noch die natürlichste.“

Durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der Oogonien von *Nitella opaca* und *flexilis* kam Götze¹⁾ zu Ergebnissen, welche ihn veranlassten, die Uebereinstimmung der Oogonien mit Archegonien von neuem zu betonen. Nachdem das Oogonium mit all seinen Zellen vollständig angelegt ist und bereits die Stärkeeinlagerung in der Eizelle begonnen hat, findet nach ihm am Kerne der Eizelle eine Ausscheidung von Kernsubstanz statt. Der — auf diese ungewöhnliche Art entstehende — kleinere Kern wandert nun gegen den plasmareichen Empfängnissfleck hinauf, geht aber meistens schon auf dem Wege oder dann dort angekommen zu Grunde. Götze deutet ihn nun als den letzten Rest der Bildung einer Bauchkanalzelle, die Wendezellen als reducirte Archegoniumwandung, deren Reduction verständlich sei, wenn man annehme, dass ursprünglich eine vollständige Wandung vorhanden war, diese aber in ihrem ganzen Umfange überflüssig wurde, in dem Maasse als — wahrscheinlich aus den Blättern des nächsten Quirles — eine zweite secundäre Hülle sich entwickelte.

Dieser Auffassung der Wendezellen und damit des ganzen Oogoniums kann ich mich, wie schon gesagt, nicht anschliessen. Es ist mir wohl bekannt, dass Missbildungen im Allgemeinen nicht zur Lösung von Fragen über morphologische Werthigkeit berechtigen. (Ich habe aus diesem Grunde auch unterlassen, im ersten Theile dieser

1) G. Götze, Ueber die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg. 1899.

Arbeit aus der Reduction eines Sporenknöspchens zu einem dreizelligen blattähnlichen Gebilde irgend welchen Schluss zu ziehen.) Wie ich aber auf Seite 29 ausführte, ist in dem hier besprochenen Falle die Einleitung zu der eigenthümlichen Ausbildung der ersten und zweiten Wendezelle wohl als Rückschlag aufzufassen. Nachdem in der primären Scheitelzelle die karyokinetische Kerntheilung vollendet ist, zeigen die Tochterkerne nicht wie an anderen Pflanzen verschiedenes Wachsthum und infolge dessen noch vor der Zelltheilung verschiedene Grösse. Die beiden Kerne sind vielmehr fast vollständig gleichwerthig und die sich bildende Zellwand theilt die Scheitelzelle ungefähr parallel der Längsachse der Oogoniumanlage so, dass die entstehende erste Wendezelle und die secundäre Scheitelzelle beinahe gleich gross sind. Auch die beiden folgenden Kern- und Zelltheilungen führen wieder zur Entstehung von gleich grossen Zellen, so dass nach den drei Theilungen die Eizelle bloss noch $\frac{1}{8}$ der ursprünglichen Scheitelzelle repräsentirt. Aus diesen Thatsachen glaube ich schliessen zu können, dass auch bei den Vorfahren unserer Characeen die drei in Frage kommenden Theilungswände zum mindesten nicht die jetzige Lage hatten und die nun als Wendezellen bezeichneten Zellen in einem anderen Grössen- und Lagenverhältniss zur Eizelle standen. In diesem Falle kann der auf der heutigen äusseren Aehnlichkeit dieser Zellen mit Wandzellen eines Archegoniums fussende Vergleich nicht mehr aufrecht erhalten werden. Viel wahrscheinlicher erscheint es, dass die Wendezellen eben die Reste von vier oder acht Zellen sind, die in ihrer Entstehung und Anordnung mit den Octanten eines jungen Antheridium übereinstimmten.¹⁾ Die in der Folge eintretende stärkere Entwicklung der einen dieser Zellen bedingt die Verkümmern der anderen, welche bei den vegetativ stärker differenzirten Charen schon weiter vorgeschritten ist als bei den noch einfach gebauten und ursprünglicheren Nitellen.

1) Prof. Goebel hat bereits 1884 in seiner „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ im Gegensatz zu anderen Ansichten jener Zeit die ursprüngliche Uebereinstimmung von Antheridien und Oogonien bei niederen Pflanzen dazulegen versucht. Oltmann's Untersuchung über die Entwicklung der Sexualorgane bei *Coleochaete pulvinata* (Flora 1898) sowie die vorliegende Arbeit ergeben die Richtigkeit seiner Ansicht für *Coleochaete* und *Nitella*.

Verzeichniss der benützten Litteratur.

- Belajeff W., Ueber Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora, Ergänzungsband zum Jahrgang 1894.
- Braun A., Uebersicht der schweizerischen Characeen. 1849.
- — Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1852 u. 1853.
- — Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1856.
- — Die Characeen. Kryptogamenflora von Schlesien, herausgeg. von F. Cohn. I. 1876.
- Celakovsky L., Ueber die morphologische Bedeutung der sog. Sporenknöschen der Characeen. Flora 1878.
- De Bary, Ueber den Befruchtungsvorgang bei den Charen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1872.
- Debski B., Beobachtungen über Kerntheilung bei Chara fragilis. J. f. wiss. Bot. XXX. 1897.
- De Vries H., Intracellulare Pangenesis. 1889.
- Goebel K., Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie. 1882.
- — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Handbuch der Botanik, herausgeg. von A. Schenk. III. Bd. 1884.
- Götz G., Ueber die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg. 1899. Heft 1.
- Guignard L., Développement et constitution des anthérozoïdes. Revue générale de Botanique. Tome I. 1889.
- Migula W., Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamenflora. V. Bd. 1897.
- Overton E., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen. Bot. Cbl. 1890. Bd. XLIV.
- Sachs J., Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. 1874.
- — Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen.
- — Ueber Zellenanordnung und Wachstum; Stoff und Form der Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. II. Bd.
- Strasburger E., Das botanische Praktikum. III. Aufl. 1897.
- Weismann A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. 1892.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

- Fig. 1 Die blattstrahlartig verlängerte Stielzelle trägt ein unregelmässig entwickeltes Oogonium. Die fünf Hüllblätter sind frei ausgewachsen und haben nur die oberen Krönchenzellen gebildet. Die Scheitelzelle scheint nur eine Wendezelle und eine kleine Eizelle gebildet zu haben. 100 : 1.
- Fig. 2. Stielzelle stark verlängert; die Theilungen der Knoten- und Scheitelzelle erfolgten nur zum kleinsten Theil und führten nur zur Entstehung eines einzigen zweizelligen Hüllblattes. Die Bedeutung der beiden rudimentären kleinen Zellen ist unbestimmt. Alle Zellen führen auffallend viele Stachelkugeln. 80 : 1.

- Fig. 3. Stielzelle lang ausgewachsen; in der Knotenzelle ist ein einziges Segment gebildet worden, das sich schwach nach aussen vorwölbt, die Scheitelzelle ist ohne Theilung kegelförmig ausgewachsen. Alle vier Zellen haben grosse Vacuolen (lebendes Material). 430 : 1.
- Fig. 4 u. 5. Knoten- und Scheitelzelle haben gar keine Theilung erfahren und sind jedenfalls auch nur wenig gewachsen. Fig. 4: 280 : 1; Fig. 5: 80 : 1.
- Fig. 6. Junges Blatt aus dem ersten ausgebildeten Quirl unterhalb des Sprossscheitels. *st I* Strahl I. Ordnung, *st II* Strahl II. Ordnung, *s* u. *s*₁ zwei Segmentzellen des Blattknotens, von denen sich *s*₁ zur Anlage eines Oogoniums nach aussen vorwölbt. 360 : 1.
- Fig. 7. Die Knotensegmentzelle hat sich in die Scheitelzelle *a* und eine viel grössere untere Zelle *b* getheilt, aus welcher Basal-, Stiel- und Knotenzelle der Oogonumanlage hervorgehen. 360 : 1.
- Fig. 8. *a I* Scheitelzelle, *k* Knotenzelle, *st* Stielzelle, *b* Basalzelle der Oogonumanlage. 360 : 1.
- Fig. 9. Die (primäre) Scheitelzelle hat sich in die secundäre Scheitelzelle *a II* und die erste Wendezelle *w I* getheilt. Dieser Theilung vorausgehend hat die Knotenzelle die fünf peripherischen Segmentzellen gebildet (von denselben sind in der Zeichnung nur zwei berücksichtigt worden). 360 : 1.
- Fig. 10. Die erste Wendezelle *w I* ist wie die secundäre Scheitelzelle *a II* gleichmässig gewachsen. Sie liegt über der sec. Scheitelzelle, so dass von dieser nur eine schmale Randpartie sichtbar ist. Der Kern von *w I* hat sich bereits getheilt. In der Blattzelle sind durch Fragmentation des ursprünglichen Kerns bereits zwei Kerne entstanden, von denen der eine eben in zwei ungleiche Theile zerfällt. 290 : 1.
- Fig. 11. Stiel- und Basalzelle stark gewachsen, die letztere sich ebenfalls nach aussen vorwöl bend. Die Segmentzellen der Knotenzelle beginnen zu den Hüllblättern auszuwachsen. Die erste Wendezelle hat sich in zwei Zellen getheilt. 360 : 1.
- Fig. 12. *b* Basalzelle, *st* Stielzelle, *k* Knotencentralzelle, *hb* u. *hb*₁ die beiden im optischen Schnitt sichtbaren Hüllblattanlagen. Die secundäre Scheitelzelle hat die zweite Wendezelle *w II* und die tertiäre Scheitelzelle *a III* gebildet. Diese beiden Zellen sind theilweise durch die beiden aus der ersten Wendezelle *w I* entstandenen Zellen verdeckt. 360 : 1.

Tafel II.

- Fig. 13. Der Uebersichtlichkeit wegen sind nur die central gelegenen Zellen ausgeführt, alles andere dagegen ist nur in den Umrissen gezeichnet worden. Von der unteren der aus der ersten Wendezelle entstandenen zwei Zellen ist durch eine uhrglasförmige Wand eine seitliche Zelle abgetrennt worden. Tertiäre Scheitelzelle *a III* und die zweite Wendezelle *w II* sind zusammen stärker gewachsen als der aus der ersten Wendezelle entstandene Zellkörper. Hüllblätter mit den oberen Krönchenzellen. 460 : 1.
- Fig. 14. Die tertiäre Scheitelzelle hat sich in die dritte Wendezelle *w III* und die quaternäre Scheitelzelle *a IV* (Eizelle) getheilt. *w II* zweite Wendezelle. Die drei aus der ersten Wendezelle entstandenen Zellen haben sich noch nicht weiter getheilt. Die längeren Zellen der Hüllblätter haben sich in die scheibenförmigen unteren Krönchenzellen und die eigentlichen Gliederzellen

getheilt. Die Stielzelle *st* hat etwa die gleichen Dimensionen wie das ganze übrige Oogonium. Ihr Kern weist schon in diesem Stadium eine ansehnliche Grösse auf. 360 : 1.

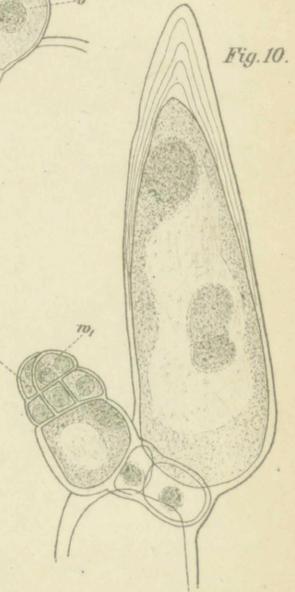
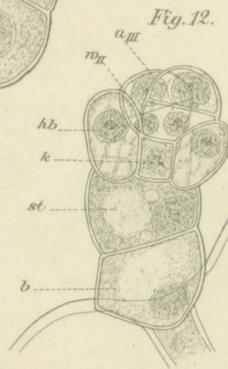
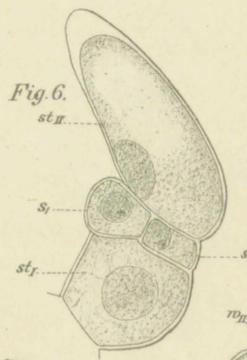
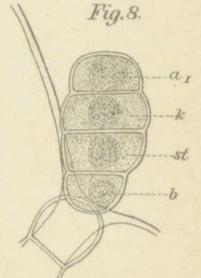
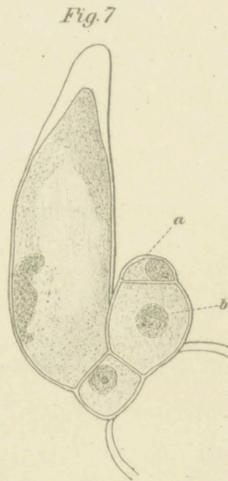
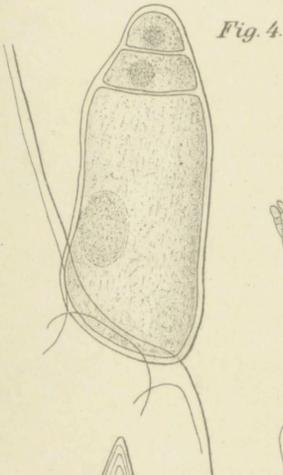
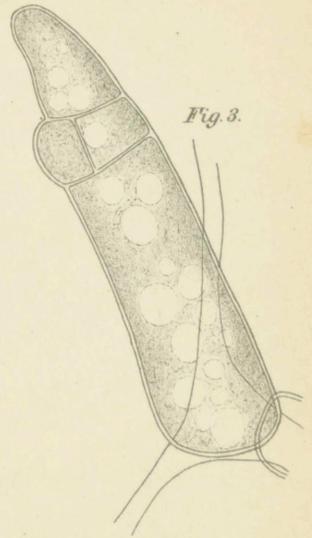
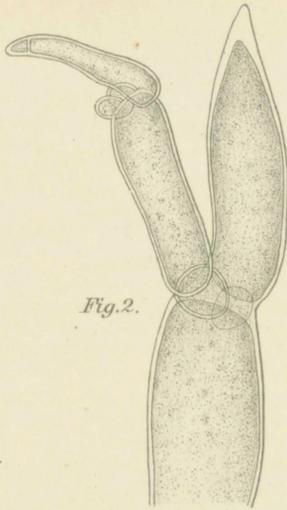
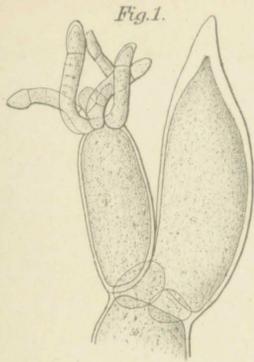
- Fig. 15. Aus der ersten Wendezelle sind nur zwei Zellen hervorgegangen, von welchen die seitliche halbkugelige Form annimmt. *w_{II}*, *w_{III}* und *a_{IV}* haben ungefähr gleiche Grösse. 360 : 1.
- Fig. 16. Die unterste der aus der ersten Wendezelle entstandenen Zellen trägt drei oder vier plasmareiche kugelige Köpfcenzellen. Da die Hüllblätter nicht zusammenschliessen, sind jene zum Theil durch die entstandene Lücke hinausgewachsen. *w_{II}* zweite, *w_{III}* dritte Wendezelle, *a_{IV}* quaternäre Scheitelzelle (Eizelle). 360 : 1.
- Fig. 17. Die beiden ersten aus der Theilung der ersten Wendezellen hervorgegangenen Zellen haben eine ungewöhnliche Grösse erreicht und tragen theils direct, theils durch Vermittlung anderer Zellen eine grössere Zahl von Köpfcenzellen. An einigen derselben hat bereits die Anlage der spermatogenen Fäden begonnen. *w_{II}* zweite Wendezelle, *a_{III}* die tertiäre Scheitelzelle hat sich nicht mehr getheilt; ihre Membran ist am Scheitel stark verdickt. 360 : 1.
- Fig. 18. *w_{II}* und *w_{III}* zweite und dritte Wendezelle; sie haben sich gleich stark entwickelt wie *a_{IV}* die quaternäre Scheitelzelle. Die erste Wendezelle hat sich zunächst stark vergrössert und dann durch einen sprossungsähnlichen Vorgang die Bildung der je dreizelligen Gebilde veranlasst. Einige Zellen derselben wölben sich nach Aussen vor und hätten jedenfalls auch spermatogene Fäden gebildet. 360 : 1.
- Fig. 19. Zwei rasch auf einander folgende Theilungen der primären Scheitelzelle haben zur Bildung der ersten und zweiten Wendezelle geführt. *w_I* erste Wendezelle, *w_{II}* zweite Wendezelle, *a_{III}* tertiäre Scheitelzelle. Die drei Zellen und ihre Kerne sind ungleich gross, die letzteren mit deutlichen Kernkörperchen. 460 : 1.
- Fig. 20. Das hier dargestellte Stadium ist ohne Zweifel die Weiterentwicklung eines mit der Fig. 19 übereinstimmenden. Doch muss das Grössenverhältniss der drei Zellen ein günstigeres gewesen sein. *a_{IV}* quaternäre Scheitelzelle, *w_{III}* dritte Wendezelle. Die zweite Wendezelle hat sich ebenfalls in zwei Zellen getheilt. In der ersten (in der Figur links gelegenen) Wendezelle ist bei tiefer Einstellung ebenfalls noch ein zweiter Kern sichtbar; er gehört aber vielleicht einer Hüllzelle an und ist deshalb nicht eingezeichnet worden. 460 : 1.
- Fig. 21. Ueber der Centralknotenzelle gehen von zwei Zellen aus eine grosse Zahl anderer Zellen, von denen nur ein Theil bei mittlerer Einstellung gezeichnet wurde. Peripherisch liegen einige plasmareiche Zellen, an denen theilweise die Bildung der spermatogenen Fäden beginnt. Ausserdem bilden drei ungefähr gleich grosse Zellen die Form einer normalen Eizelle nach. 360 : 1.
- Fig. 22. Aehnlicher, ebenfalls schwer zu erklärender Complex der central gelegenen Zellen. In der Hauptsache wird er wohl aus der ersten und zweiten Wendezelle entstanden sein. Wie in der vorigen Figur repräsentiren die grösseren Zellen wahrscheinlich die Eizelle und die dritte Wendezelle. Eine derselben, wahrscheinlich die Eizelle, hat sich nochmals getheilt. *a_{IV}* Eizelle (?), *w_{III}* Wendezelle. 360 : 1.

Fig. 23. Aus der ersten und zweiten Wenzelzelle, der tertiären Scheitelzelle sind drei getrennte Zellkörper mit ungleicher Zellenzahl entstanden. *aIV* quaternäre Scheitelzelle, *wII* zweite Wenzelzelle, *wI* erste Wenzelzelle. 360 : 1.

Tafel III.

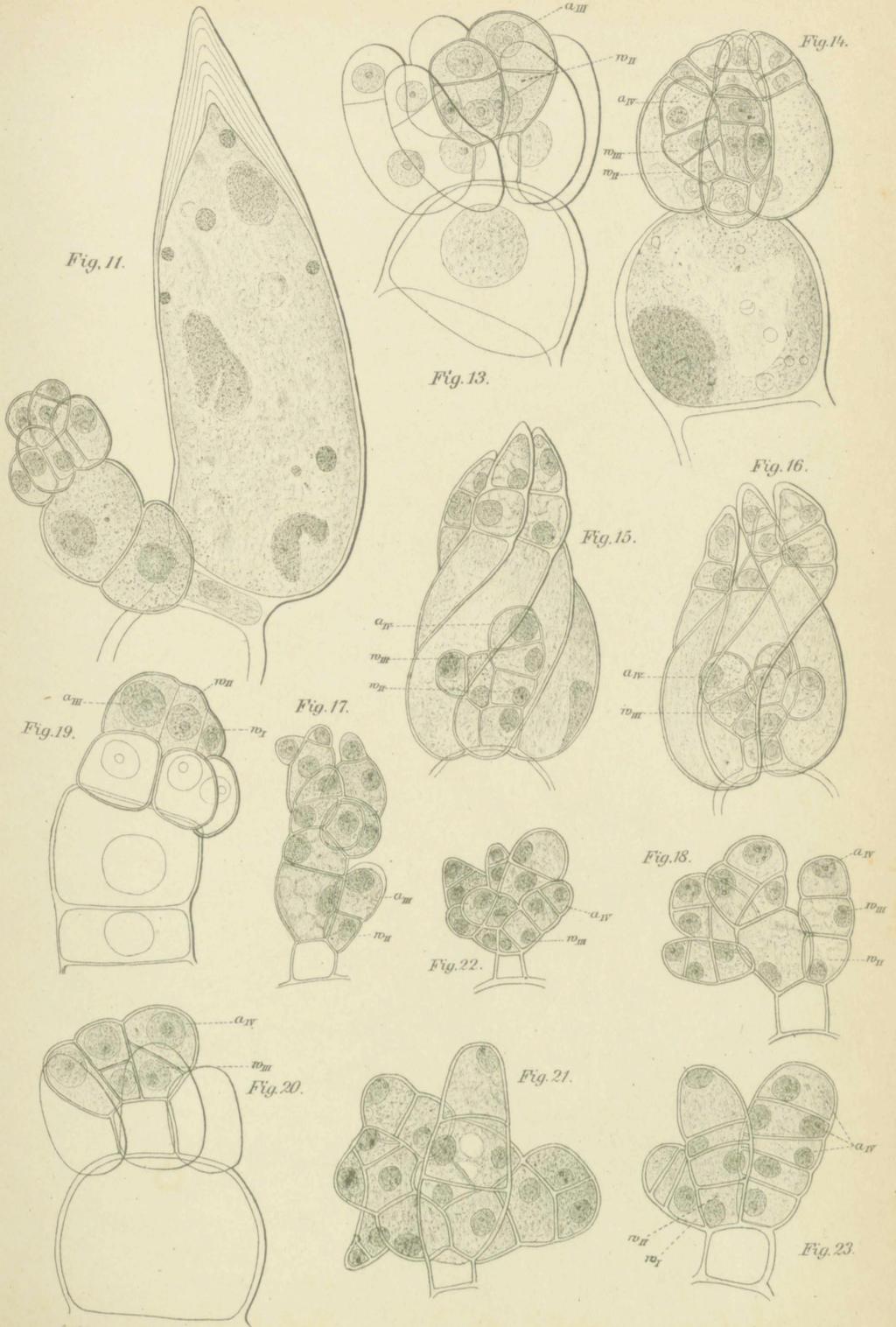
- Fig. 24. Hüllblätter getrennt wachsend, je zwei sich umschlingend. Die anormale Ausbildung hat dessen ungeachtet ihren Verlauf genommen und zur Entstehung eines grösseren Zellkörpers geführt. 360 : 1.
- Fig. 25. Köpfcenzelle mit einer ein- und einer zweizelligen Anlage spermatogener Fäden. 460 : 1.
- Fig. 26. Zellcomplex aus einer Wenzelzelle eines Oogoniums hervorgegangen, dessen Hüllblätter frei auswuchsen. Die unterste Zelle trägt zwei Köpfcen k_1 und k_2 . Am kleineren k_1 sind fünf spermatogene Fäden angelegt worden. Auch das grössere Köpfcen k_2 trägt im Präparate mehrere Fäden. 460 : 1.
- Fig. 27. Oogonium, in welchem spermatogene Fäden gebildet werden. *k* Knoten-centralzelle, *wII* zweite Wenzelzelle, *wIII* dritte Wenzelzelle, *aIV* Eizelle. Die unterste der aus der ersten Wenzelzelle entstandenen Zellen trägt zwei Köpfcen, das eine mit drei, das andere mit zwei jungen Fäden. 500 : 1.
- Fig. 28. Köpfcenzelle mit vier spermatogenen Fäden mit zehn, sechs und vier Spermatozoidmutterzellen. 460 : 1.
- Fig. 29. Vier Spermatozoidmutterzellen. Grundflächendiameter der einzelnen Zellen 13μ , Höhe 8μ . Kerne kugelig mit 1—2 Kernkörperchen. 1000 : 1.
- Fig. 30 u. 31. Spermatozoidmutterzellen vor der letzten Theilung. Die einzelnen Zellen noch etwas niedriger als in Fig. 29. Die Kerne in der Richtung der nunmehrigen grössten Dimension etwas gestreckt; ein bis mehrere Kern- oder grössere Chromatinkörperchen. 1000 : 1.
- Fig. 32. Kurzes Adventivblatt; der Blattstrahl II. Ordnung fehlt. Von den drei scheinbar endständigen Sporenknöschen sind zwei vollständig mit spermatogenen Fäden erfüllt; im dritten sind von den aus der ersten Wenzelzelle entstandenen Zellen nur noch zwei vorhanden. 100 : 1.
- Fig. 33. Die ganze centrale Zellpartie aus dem Hüllquirl herauspräparirt. *k* Knoten-centralzelle, *wII* zweite Wenzelzelle, *wIII* dritte Wenzelzelle, *aIV* Eizelle. *m* manubrienartige Zelle, *p* *k* primäre Köpfcen, *s* *k* secundäre Köpfcen. Die spermatogenen Fäden bestehen aus 50—60 Spermatozoidmutterzellen. 360 : 1.
- Fig. 34. Spermatozoidmutterzellen. Diameter der Zellen 13μ , Höhe etwas mehr als 4μ . Kerne an die eine Seitenwand gelagert und das Protoplasma ebenfalls etwas von der gegenüberliegenden Wand zurückgezogen. 1000 : 1.





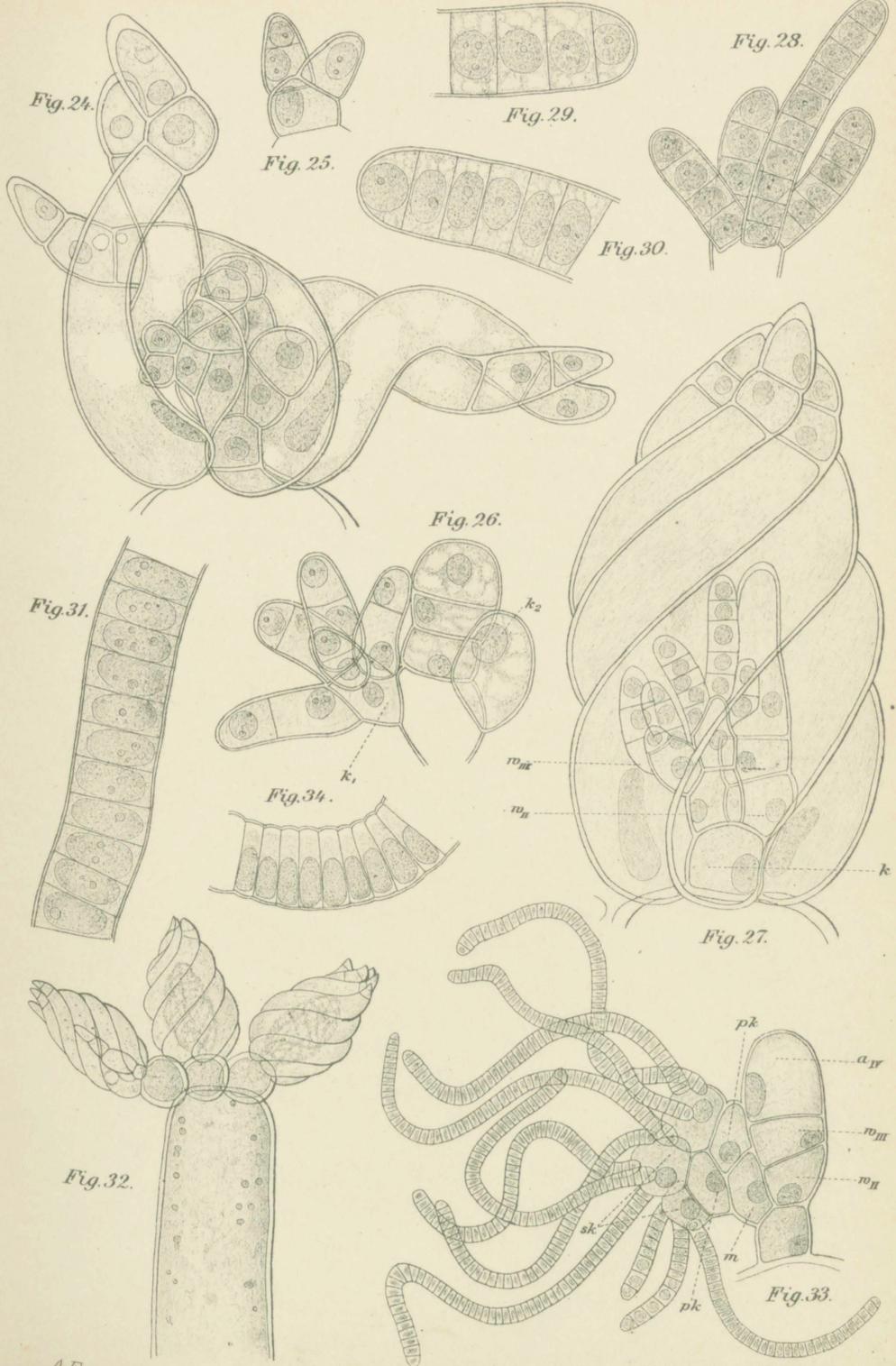
A. Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin, S. 53.



A. Ernst del.

L. J. Thomas Lith. Inst., Berlin S. 53.



A. Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Ernst Alfred

Artikel/Article: [Ueber Pseudo-Hermaphroditismus und andere Missbildungen der Oogonien von Nitella syncarpa \(Thuill.\) Kotzing. 1-36](#)