

Über Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Pflanzenkörper bei Chara.

Von

Karl Bessenich.

Mit 14 Textfiguren.

Die strenge Gesetzmäßigkeit, mit der die Characeen ihren Pflanzenkörper aufbauen, hat seit ihrem Bekanntwerden (vgl. z. B. Bischoff, 1828; Vaucher, 1821 und Agardh, 1826) zahlreiche Botaniker zu näheren Untersuchungen gereizt. Die wesentlichsten Beiträge zur Kenntnis der Characeen verdanken wir Al. Braun, der die Anatomie, die Richtungsverhältnisse der Saftströme und die Systematik eingehend dargestellt hat. In neuerer Zeit sind außer den Goebelschen Aufzeichnungen vor allem die Abhandlungen von Giesenhagen, Kuczewski und Richter für die folgenden Ausführungen von Bedeutung gewesen. Goebel (1918) behandelt die Symmetrieverhältnisse und die Beeinflussbarkeit der Organbildung, Richter (1894) die Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Im einzelnen werde ich den Zusammenhang mit den vorliegenden Untersuchungen im Laufe der Erörterungen je nach Bedarf herstellen.

In den angeführten Abhandlungen wurde die Frage, wieweit gesetzmäßige physiologische Beziehungen innerhalb des Chara-Organismus bestehen, naturgemäß mehrfach gestreift, aber niemals eingehend behandelt. Wenn dieses Problem nun in der vorliegenden Arbeit angeschnitten wird, so soll damit versucht werden, eine Lücke auszufüllen, indem einerseits die in der Literatur zerstreuten Angaben gesammelt, andererseits durch neue Versuche weitere Beiträge geliefert werden. Wenn diese nicht vollständig sind, so lag das daran, daß mir die Zeit dazu fehlte, die Untersuchungen weiter

fortzuführen, und daß das Material und die Methodik an sich Schwierigkeiten boten.

Die Untersuchungen wurden im botanischen Institut der Bonner Universität vom Wintersemester 1920/21 bis zum Sommersemester 1922 ausgeführt. Beginn und Durchführung der Versuche wurden mir bei steter Anregung und nachdrücklichster Förderung durch Herrn Prof. Dr. Fitting in jeder Weise erleichtert. Ihm spreche ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aus.

Abschnitt I.

Kulturbedingungen.

Ist genügend Material zum Ansetzen von Kulturen vorhanden, so pflanzt man am besten die Spitzen der Sprosse so ein, daß mindestens ein, besser zwei Knoten unter, und höchstens drei bis vier Knoten über der Erde sind. Ist weniger Material verfügbar, so kann man auch die Sprosse in einzelne Knoten zerschneiden und letztere dann ganz unter die Erde bringen. Mit beiden Methoden wurden gute Resultate erzielt. Dagegen ist es nie gelungen, lange Sprosse als Stecklinge einzupflanzen und so eine sofort fertige Kultur anzulegen. Das Material wurde, soweit es nicht im botanischen Garten und in der Umgebung von Bonn zu haben war, bezogen von den Herren Prof. Ernst-Zürich, Prof. Glück-Heidelberg, und besonders von Herrn Apotheker Dr. Sonders in Oldesloe in Holstein. Für diese freundliche Unterstützung bin ich den genannten Herren zu großem Dank verpflichtet. In feuchtem Fließpapier und in einer Blechdose versandt, hielten sich die *Chara*-Arten tadellos, während die Nitellen und Tolypellen, sowie *Lamprothamnus* für Kulturen zu stark geschwächt waren. Die Arten aus Schleswig-Holstein stammten ausnahmslos aus Brackwasser, ließen sich aber sehr gut in süßem Wasser kultivieren. Für die Kulturen eigneten sich am besten runde Glasküvetten, etwa 30 cm breit und 60 cm hoch, wobei sich die vorteilhafteste Höhe des Gefäßes natürlich nach der normalen Sproßlänge der kultivierten Art richtet. Bei *Chara horrida* und *hispida* würden Gefäße von etwa 80 cm Höhe angebracht sein, während z. B. *Chara delicatula* mit einer Wasserhöhe von 40 cm reichlich auskommt. Als Substrat benutzte ich eine etwa 8 cm hohe Schicht von Komposterde, die mit einer Sandschicht von etwa 2 cm Höhe

überdeckt wurde. Erde und Sand müssen natürlich fein gesiebt sein; diese Mischung bewährte sich dann besser als der von Giesenhagen (1896) statt Komposterde verwendete Torf. Die Kulturen müssen kühl und nicht zu hell stehen; vor allen Dingen empfiehlt es sich, sie gegen allzu starkes Seitenlicht zu schützen. Diese Bedingungen waren, wenn auch nicht ganz nach Wunsch, so doch annähernd in einem Gewächshaus des botanischen Gartens gegeben. Sämtliche kultivierten Arten ließen sich auf diese Weise gut überwintern; im Frühjahr wurden jeweils auf die eben beschriebene Weise neue Kulturen angesetzt.

Es wurden folgende Arten kultiviert und zu den Versuchen verwendet: *Chara foetida*, *fragilis*, *horrida*, *hispida*, *baltica*, *aspera*, *delicatula* und *jubata*. Die Arten habe ich nach Migula (1897) bestimmt.

Abschnitt II.

Untersuchungen über die Qualitäten der einzelnen Zellen des Vegetationspunktes.

Bei Beginn dieser Untersuchungen mußte sich das Augenmerk zunächst auf die Sproßscheitelzelle als die wichtigste des ganzen Gewebes richten. Es entstand die Frage: Welche Zelle des Vegetationspunktes wird die entfernte Scheitelzelle ersetzen, und wird dies überhaupt eine dieser Zellen tun? Die Scheitelzelle mußte also allein abgetötet werden. Die Methodik bot einige Schwierigkeiten. Ich versuchte, eine sorgfältig spitzgeschliffene Nähnadel im Mikrotomschlitten, auf einem Stiel befestigt, einzuspannen und hiermit die Zelle unter dem Mikroskop anzustechen. Die Führung war sehr genau, so daß die Zelle ohne Schwierigkeiten getroffen werden konnte, doch war die Zellwandung zu widerstandsfähig; sie stülpte sich ein wie ein Handschuhfinger und wölbte sich nach Zurückziehen der Nadel elastisch wieder vor. Nach mehreren Fehlschlägen gelang es mir, mit sehr fein ausgezogenen Glasnadeln die Operation auszuführen. Ein Glasstab wurde zunächst zu einem nicht zu feinen Faden ausgezogen; alsdann wurde dieser Faden von oben vorsichtig der leuchtenden Gasflamme genähert und gleichzeitig an beiden Enden ein leichter Zug ausgeübt, bis das Glas schmolz und sich so zum zweiten Mal ausziehen ließ. So erhielt ich sehr spitze und doch widerstandsfähige Nadeln, mit denen ich unter dem binokularen Präpariermikroskop nach einiger Übung den Stich frei-

händig ausführen konnte. Ein glatter Einstich gelingt jedoch auch dann nicht; der Stich muß vielmehr bohrend ausgeführt werden. Ob nun die Scheitelzelle allein angestochen war, konnte im einzelnen Versuch leider nicht mit Sicherheit gesagt werden; sehr häufig sind gewiß auch die Zellen 2-4 (Fig. 1) verletzt worden; die übrigen blieben jedoch bestimmt unverletzt.

Der Seitenvegetationspunkt, der potentiell in Zelle 7 oder 9

vorhanden ist, wuchs nach der Operation schnell hervor und setzte sich an die Stelle der angestochenen Scheitelzelle (Fig. 2 u. 3). Eine derartige, der Zelle 7 in Fig. 1 entsprechende Zelle sitzt am Fuße jedes Seitenkurztriebes, so daß diese Zellen in ihrer Gesamtheit den Knoten im Kreise umgeben. Eine Ausheilung der Stichwunde wurde nie beobachtet (übereinstimmend mit Susan Nichols, 1922).

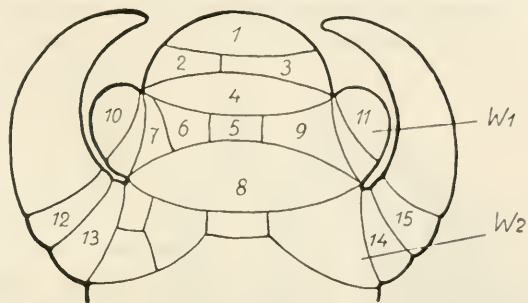


Fig. 1. *Chara fragilis*.

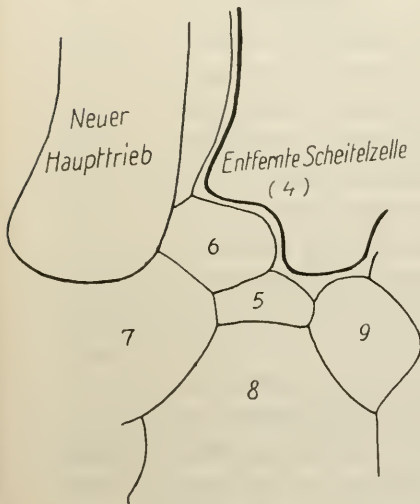


Fig. 2.

Chara fragilis.



Fig. 3.

In Fig. 2 ist der neue Haupttrieb schon zu erheblicher Länge herangewachsen; die Membran, welche die (abgestorbene) Zelle 4 von Zelle 6, 5 und 9 in Fig. 1 trennt, ist, da sie jetzt den Ab-

schluß nach außen bildet, stark verdickt worden. Fig. 3 zeigt ein jugendlicheres Stadium, in dem gerade der neue Haupttrieb sich über die anderen Zellen erhebt. Das Wachstum innerhalb dieses Vegetationspunktes geht normal weiter, sowohl was die Zellteilungen, wie was das Streckungswachstum betrifft (Fig. 4 u. 5).

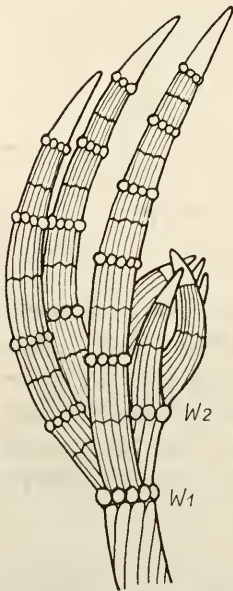


Fig. 4. *Chara fragilis*.

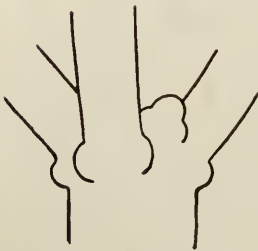


Fig. 5. *Chara fragilis*.

Vor der Operation zu Beginn des Versuches zeigte z. B. eine Pflanze das Bild von Fig. 1. Im Wirtel W_2 sind beim Freipräparieren der Scheitelzelle drei Kurztriebe stehen geblieben; Wirtel W_1 blieb unberührt, da er den Zugang zur Scheitelzelle nicht störte. Die Scheitelzelle wurde alsdann angestochen. Am Ende des Versuches zeigte die Pflanze das Bild von Fig. 4. Die drei stehengebliebenen Kurztriebe des Wirtels W_2 haben sich normal entwickelt. Auch Wirtel W_1 hat sich vollständig entwickelt. Aber dieser scheinbar normalen Knospe fehlt in der Mitte der Vegetationspunkt. Biegt man die Kurztriebe auseinander, so zeigt sich das Bild von Fig. 5: der eigentliche Vegetationskegel fehlt, aber sein jugendlicher Stellvertreter rechts beginnt seine Laufbahn. Diese Versuche wurden ausgeführt an *Chara fragilis* und *foetida*, und zwar 18 an *Chara fragilis*, 9 an *foetida*. Mit positivem Resultat verliefen 8 bzw. 4. Bei den restlichen Versuchen waren die Pflanzen zu sehr geschwächt und regenerierten nicht.

Auffallend war bei diesen Versuchen, daß die Kurztriebe am jüngsten Knoten eines Sprosses, dessen Scheitelzelle zerstört war,

sich später nicht entfalteten, wie das normal der Fall ist, sondern knospenartig zusammengeneigt blieben, obwohl sie sich ganz normal entwickelten (Fig. 6). Die Wirtel W_5 und W_6 gehören dem Regenerationsseitenlangtrieb an, der die Hauptknospe ersetzte; bei W_2 und W_3 waren die Kurztriebe bei der Operation entfernt worden.

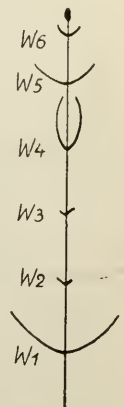


Fig. 6.
Ch. fragilis.

Als Resultat läßt sich, freilich mit Vorbehalt, feststellen, daß keine der noch jungen, eben erst abgegliederten Zellen des Hauptvegetationspunktes, soweit sie noch leben, beim Wegfall der Scheitelzelle diese ersetzt. Die verletzte Scheitelzelle wird endgültig aufgegeben. Zelle 7 oder 9 (Fig. 1) sind „Organreserven“ im Sinne Goebels und stellen den Ersatz. Allerdings muß nochmals hervorgehoben werden, daß ich nicht festzustellen vermochte, ob nicht auch die unterhalb der Scheitelzelle gelegenen zartwandigen Zellen des Vegetationspunktes bei der Operation verletzt, oder ob sie nicht infolge der Abtötung der Scheitelzelle sonst indirekt tödlich geschädigt werden.

Dieses Resultat stimmt überein mit den zytologischen Befunden Debskys (1897) und Strasburgers (1908). Diese beobachteten, daß bei den Teilungen der Scheitelzelle nicht zwei gleichwertige Tochterkerne entstehen, sondern daß der Knotenkern viel dicker ist, als der Kern der Internodialzelle. Die Kerne machen alsdann eine Reihe von Veränderungen durch, die sich besonders auf den Nukleolus erstrecken und die von Debsky im zweiten Teil seiner Arbeit beschrieben worden sind (S. 645). Die ursprüngliche Gestalt des Kernes der Scheitelzelle behalten nur die Kerne der an dem oberen peripheren Teil der Knoten gelegenen Zellen, welche Rhizoiden, Zweigvorkeime und nacktfüßige Seitenzweige erzeugen können (Fig. 10, S. 224; vgl. auch Pringsheim, 1863). Alle anderen Kerne sind sofort nach ihrer Bildung für einen ganz bestimmten Zweck festgelegt und können nach den vorliegenden Versuchsergebnissen und nach den Beobachtungen der genannten Autoren in ihrer Entwicklung nicht zurückgeschraubt werden (vgl. auch Goebel, 1918, S. 345).

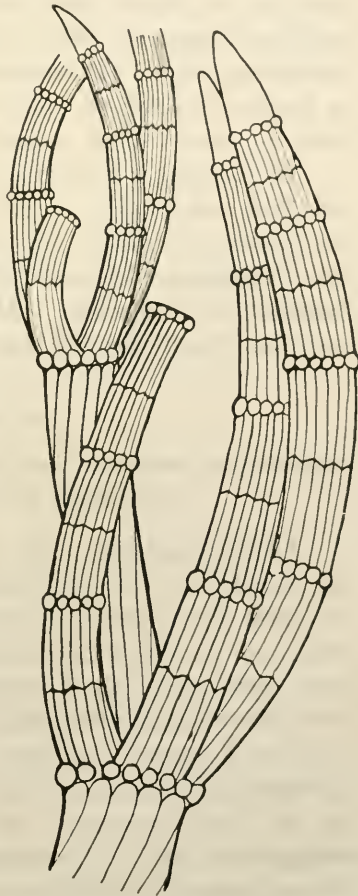


Fig. 7. *Chara fragilis*.

Weiter ist am Vegetationspunkte bei den Zellen 10 und 11 (Fig. 1), d. h. den Scheitelzellen der Kurztriebe, die Abtötung möglich. Da sie nicht so widerstandsfähig und länger sind, als die Sproßscheitelzelle, so konnten sie mit Sicherheit in der oben beschriebenen Weise allein angestochen werden. Solche Versuche habe ich an *Chara fragilis* und *foetida* ausgeführt. Die bereits gebildeten Segmente dieser Zellen werden trotz dieses Eingriffes weiter differenziert und strecken sich auch auf ihre normalen Längen; es werden jedoch keine neuen Segmente gebildet, da die Scheitelzelle, die hierzu allein in der Lage ist, fehlt und nicht ersetzt wird.

Ein derartiger Kurztrieb bietet also im ausgewachsenen Zustand das Bild von Fig. 7. Außer den aufgezeichneten verliefen noch vier weitere Versuche mit gleichem Resultat. Auch hier ist also keine Rückkehr eben erst differenzierter Zellen in den embryonalen Zustand zu beobachten. Da keine Organreserve verfügbar ist, kann auch kein Ersatz gestellt werden.

Abschnitt III.

Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem Streckungswachstum des zugehörigen Sprosses.

Die Beobachtung, daß das Streckungswachstum in den Zellen der Kurztriebe und am Hauptsproß in den jugendlichen Zellen unterhalb des Vegetationspunktes ebenso wie ihre weitere Differenzierung auch ohne Scheitelzelle fortschreitet, legte die Vermutung nahe, daß auch das Streckungswachstum des ganzen Sprosses ohne Scheitelzelle weitergehen werde.

Die Versuche, die diese Frage klarstellen sollten, setzte ich in folgender Weise an: Es wurden planparallele Küvetten (etwa 12 · 12 · 2 cm) verwendet, als Substrat diente fein gesiebter und ausgeglühter Sand. In diese Gefäße wurden Sprosse von drei Knoten Länge als Stecklinge eingepflanzt, und zwar in eine Küvette *Chara hispida*, in eine andere *Chara horrida*, in eine dritte *Chara baltica* (je vier Pflanzen). Die Kulturen blieben zunächst 6 Tage sich selbst überlassen, bis mit Sicherheit angenommen werden konnte, daß die Sprosse Rhizoiden regeneriert und ihr normales Streckungswachstum aufgenommen haben. Alsdann wurde mit Millimeterpapier, das gegen die Küvettenwandung gehalten wurde, jeden Morgen der Zuwachs der einzelnen Internodien mit einer Genauigkeit bis auf $\frac{1}{2}$ mm zu bestimmter Stunde gemessen. Nachdem die

Pflanzen so 14 Tage gewachsen waren, wurden sie mit einem feinen Scherchen dekapitiert und die Zuwachse der einzelnen Internodien weiterhin täglich gemessen. Aus den so erhaltenen Zahlen wurden für jede Art Mittelwerte des täglichen Zuwachses für jedes Internodium errechnet, indem für ein jedes die absoluten Wachstumswerte der Versuchspflanzen addiert und die Summen durch die Zahl der Individuen dividiert wurden. Die Resultate sind in Fig. 8 und 9 graphisch dargestellt. So erhielt ich den durchschnittlichen Tageszuwachs für jedes Internodium aller Individuen und durch

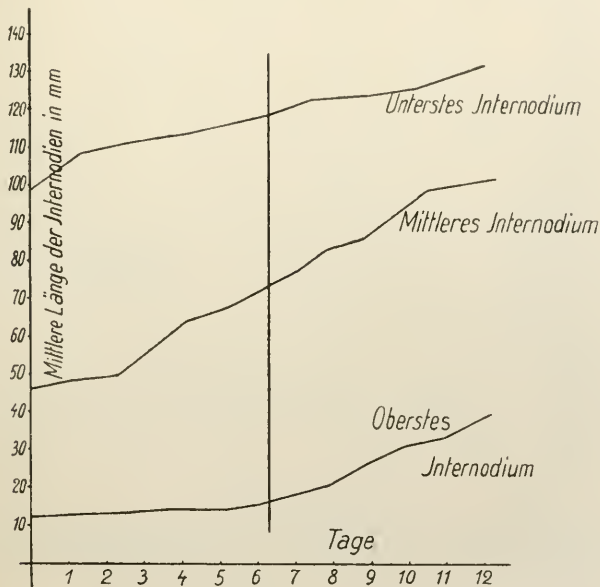


Fig. 8. *Chara hispida*. Auf der Senkrechten ist jedesmal die ganze Länge des fraglichen Internodiums eingetragen, um auch den Zuwachs im Verhältnis zur Gesamtlänge zu zeigen.

Addition dieser für die Internodien geltenden Werte den mittleren täglichen Zuwachs der ganzen Pflanze. Fig. 9 bringt diese letzteren für die ganze Sprosse geltenden Werte in Form einer Kurve zur Anschauung; Fig. 8 gibt dagegen das mittlere tägliche Wachstum der einzelnen Internodien aus dem Versuch mit *Chara hispida* wieder. Hier gilt die unterste Kurve dem obersten (kleinsten), die oberste dem untersten (größten) Internodium. Die Kurve (Fig. 8) ist ausgeführt, um zu zeigen, daß auch nicht einzelne Internodien ihr Wachstum wesentlich verlangsamen. Der Zeitpunkt der Dekapitation ist durch den senkrechten Strich in der Mitte angegeben.

Die Kurven zeigen, daß bei *Chara hispida* und *horrida* Abschneiden des Scheitels keinen wesentlichen Einfluß auf das Streckungswachstum hat, selbst nicht auf das oberste Internodium des Stumpfes. Nur die Kurve von *Chara baltica* (Fig. 9) senkt sich etwas nach der Dekapitation, jedoch nicht bis zur Horizontalen; hier scheint ein Einfluß des Wundreizes vorzuliegen. Daß auch bei den Kurztrieben Zerstörung der Scheitelzelle keinen auf-

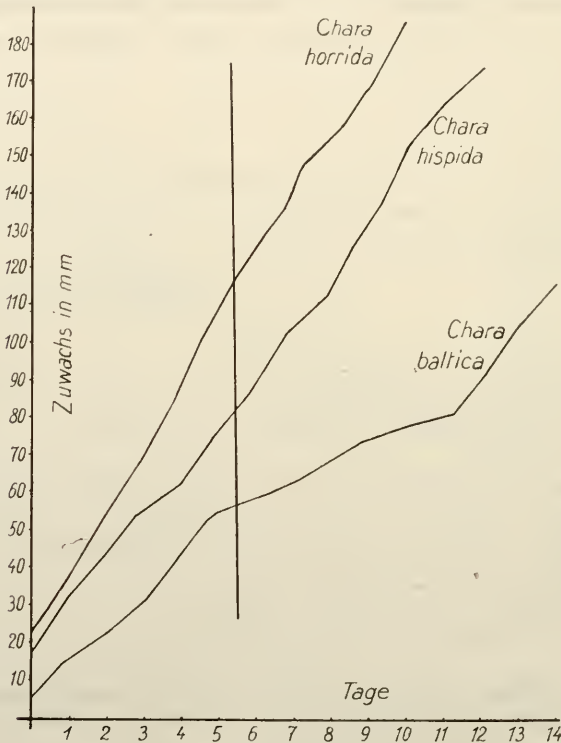


Fig. 9. Auf der Senkrechten sind nur die absoluten Zuwachswerte eingetragen, weil diese die Schwankungen im Zuwachs deutlicher erkennen lassen (vgl. Text der Arbeit).

fälligen Einfluß auf ihr Streckungswachstum hat, sieht man schon durch Betrachtung von Fig. 7. Sonach hat Entfernung der Scheitelzelle weder bei den Lang- noch bei den Kurztrieben einen größeren Einfluß auf das Streckungswachstum.

Dieses Versuchsergebnis widerspricht den Deutungen, die Richter in seiner Arbeit „Über die Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse“ (1894) seinen Tabellen auf S. 402 gibt. Er führt da die Wachstumshemmung bei Sprossen, die ihrer Rhizoiden

durch Abschneiden kurz über dem Substrat beraubt sind, auf alleinige Einwirkung des Wundreizes zurück. Der Wundreiz beim Entfernen des Vegetationspunktes dürfte aber nicht geringer sein, als der beim Abschneiden an der Basis. Es würde dies also ein Argument sein für die Richtigkeit der an sich schon überzeugenden Versuche Bierbergs, der nachweisen konnte, daß die Characeenrhizoiden nicht nur Befestigungsorgane, sondern Organe der Nahrungsaufnahme sind. „Sie verhalten sich wie die Wurzeln einer Samenpflanze zur Sproßachse“ (1909).

Ferner geben diese Versuche eine Basis zur Prüfung der Frage, ob auch die geotropische Reaktionsfähigkeit zum Vegetationspunkt der Hauptachse in Beziehungen steht. Entfernt man den Vegetationspunkt, so wird dadurch das Streckungswachstum nicht sistiert; eine geotropische Reaktion ist also noch möglich, wenn sie nicht durch den Wundreiz oder durch das Fehlen des Vegetationspunktes verhindert wird. Ich habe solche Versuche mit verschiedenen Arten angestellt; die Resultate deuten darauf hin, daß Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und der geotropischen Reaktionsfähigkeit bestehen; fehlt ersterer, so scheint die geotropische Reaktion auszubleiben, bis ein neuer Vegetationspunkt die Stelle des verlorenen eingenommen hat (vgl. Abschnitt II). Da meine Ergebnisse aber noch keine sicheren Schlüsse gestatten, glaube ich von einer ausführlichen Darlegung an dieser Stelle absehen zu müssen.

Abschnitt IV.

Über die Abhängigkeit der Neubildungen an den Sproßknoten vom Vorhandensein des Vegetationspunktes.

Bereits von Richter (1894) wurde darauf aufmerksam gemacht, daß jedem, auch dem jüngsten Wirtel, sofern er fertig differenziert ist, die Fähigkeit innewohnt, Rhizoiden zu bilden. Man kann das leicht zeigen, wenn man die einzelnen Knoten isoliert und in Wasser oder in Sand legt. Die in Fig. 10 mit einem Kreuzchen versehenen Zellen wachsen alsdann sehr bald zu Rhizoiden aus, die dicke Zöpfe bilden. Es sind dies die oben (S. 219) erwähnten Zellen, deren Kerne allein die ursprüngliche Gestalt des Scheitelzellkerns behalten (Debsky, 1897). Es liegt also nahe, sich zu fragen, warum denn an der normalen Pflanze nicht alle Knoten Rhizoiden bilden, wie sie das zweifellos könnten, sondern nur die untersten.

Diese Frage zu klären, war das Ziel der folgenden Versuche. Die Methodik bot dabei die größten Schwierigkeiten. Auf der

einen Seite werden normalerweise Rhizoiden unter der Erde, also in Dunkelheit und in Kontakt mit festen Körpern, gebildet; und zwar hat Richter die Dunkelheit als den wichtigsten Faktor nachweisen können. Auf der anderen Seite vertragen die Pflanzen völlige Verdunkelung sehr schlecht; sie sterben alsdann schon nach wenigen Wochen ab, wie die später (S. 230) angeführten Versuche zeigen. Alle Knoten mußten nun unter den gleichen Außenbedingungen zur Bildung von Rhizoiden angeregt werden. Die besten Bedingungen hierfür wären völlige Verdunkelung und Kontakt mit festen Körpern. Diese Außenbedingungen stellen aber gleichzeitig die ungünstigsten Lebensverhältnisse für die ganze Pflanze dar; diese braucht vor allem Licht. Es mußte daher versucht werden, einen Mittelweg zwischen beiden Extremen zu finden, der einerseits die Lebensenergie der Pflanze nicht zu sehr schwächt (diese ist letzten Endes auch für die Rhizoidenbildung der wichtigste Faktor), andererseits die Knoten doch zur Rhizoidenbildung anregt. Folgende drei Methoden wurden versucht:



Fig. 10.

1. Die Sprosse wurden einfach horizontal in Teichwasser in Glasschalen gelegt; die Resultate waren nicht gut und führten nur bei 30% der Versuche zum Ziel, da die Außenbedingungen weder der Bildung von Rhizoiden noch der Pflanze selbst zuträglich waren.

2. Die Sprosse wurden horizontal ganz in Sand gelegt und mit einer leichten Sanddecke bedeckt; die Resultate waren ebenfalls unbefriedigend, da die Bildung der Wurzelfäden zwar sehr durch Dunkelheit und Kontakt gefördert, die Lebenstätigkeit der Pflanze jedoch sehr stark behindert war.

3. Die Sprosse wurden horizontal auf Sand gelegt, mit einer aufgelegten dünnen Glasplatte an den Sand angedrückt und in Dämmerlicht gehalten. Diese Versuchsanordnung zeitigte die brauchbarsten Ergebnisse, da sowohl die Bedürfnisse der Pflanze (mäßige Belichtung) berücksichtigt, wie die Rhizoidenbildung durch mäßige Verdunkelung und Kontakt mit festen Körpern gefördert wurden.

Zu diesen Schwierigkeiten trat noch hinzu, daß während der Wintermonate diese, wie die anderen Versuche nicht angesetzt

werden konnten, da die Charen normalerweise nicht überwintern; sie reagieren ungefähr von Dezember bis März überhaupt nicht, sehen gelb und kränklich aus und können nur gerade am Leben gehalten werden. Nur die später noch zu besprechenden Versuche an Vorkeimen ließen sich sehr gut im Februar ausführen.

Es sollen nun die Ergebnisse der Versuche besprochen werden.

I. Gruppe. 35 Sprosse von *Chara fragilis* wurden horizontal in Wasser gelegt; die Seitenvegetationspunkte waren sämtlich entfernt worden, 12 besaßen noch ihren Hauptvegetationspunkt, bei 23 war dieser mit einer feinen Pinzette entfernt worden. Nach 42 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und die Pflanzen untersucht. 11 Individuen waren noch brauchbar und hatten Rhizoiden gebildet; der Rest war abgestorben und verfault. Das Resultat ist in Tabelle 1 angegeben. In der obersten Horizontalreihe stehen die Nummern der Individuen; diese sind bei den Pflanzen, denen ihr Hauptvegetationspunkt belassen worden war, unterstrichen. Den Pflanzen, deren Nummern nicht unterstrichen sind, fehlte der Hauptvegetationspunkt. Die während des Versuches neu gebildeten Wirtel sind mit einem \times versehen. Die Zahlen geben die Zahl der gebildeten Rhizoiden an; sie wurden unter dem Präpariermikroskop gezählt, wobei natürlich kleinere Fehler möglich sind. War ihre Zahl sehr groß, so mußte sie geschätzt werden; sie ist mit dem Zeichen ∞ und $\frac{\infty}{2}$ veranschaulicht worden. Der an der Pflanze zu oberst gelegene Knoten ist auch in der Tabelle der oberste.

Tabelle 1. *Chara fragilis*.

		Individuen										
		<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	5	6	7	8	9	10	11
Knoten von oben nach unten	— \times	— \times	— \times	— \times	22	4	3	4	—	8	4	
	—	— \times	— \times	— \times	15	—	2	10	4	2	—	
	12	6 \times	8 \times	— \times	—	—	—	—	3	7	6	
	7	8	15	6 \times	2	—	—	—	6	—	3	
	9	15	24	16	3	—	2	1	2	10	—	
		19	17	3	—	—	1	—	2	—	—	
		4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		7	—	6	—	—	—	2	—	—	—	
				2	—	—	—	—	—	—	—	

Man sieht, daß bei allen Pflanzen, denen der Hauptvegetationspunkt fehlt, kein Gegensatz zwischen Spitze und Basis bezüglich der Rhizoidenbildung besteht, während bei den vier Pflanzen mit

Vegetationspunkt die letzten 2—3 Wirtel keine Rhizoiden gebildet haben. Diese letzteren Wirtel sind alle während des Versuches neu gebildet, eine Pflanze ausgenommen. Daß aber auch an solchen, während des Versuches entstandenen Knoten Rhizoiden auftreten können, sofern jene nur durch Weiterwachstum der Sproßspitze genügend weit von dem Vegetationspunkt abgerückt sind, zeigen drei dieser Sprosse (Tab. 1): Bei jedem derselben sind an dem untersten neu gebildeten Knoten Rhizoiden in größerer Zahl aufgetreten. Daß auch die jüngeren neu gebildeten Knoten reichlich Zeit gehabt hätten, Rhizoiden auszubilden, geht aus der Tatsache hervor, daß nach meinen Beobachtungen an allen vier Sprossen sämtliche Wirtel schon innerhalb der ersten 7 Tage des Versuches entstanden sind, die Versuche danach noch 42 Tage weiter liefen¹⁾. Die letzten neu aufgetretenen Rhizoiden beobachtete ich am 28. Tage nach Ansetzen des Versuches. Sonach hätten also alle neu entstandenen Wirtel bis zu den jüngsten hin Zeit genug gehabt, Rhizoiden zu bilden, wenn sie nicht einer korrelativen Hemmung durch den Vegetationspunkt unterlegen wären.

Tabelle 2.

	<i>Chara foetida</i>					<i>Chara horrida</i>				
	Individuen					Individuen				
	<u>1</u>	<u>2</u>	3	4	5	<u>6</u>	<u>7</u>	8	9	10
Knoten von oben nach unten	— ×	—	1 A	1 A 5 R	3 R	— ×	—	1 A	2 A	1 A
	— ×	—	8 R 2 A 2 V	2 A	1 R 2 A	—	—	2 A	1 A	—
	— ×	2 R	5 R 2 A	1 A	2 A	—	—	—	1 A	—
	2 R	—	10 R 3 A 1 V	2 A	2 R	—	—	—	—	2 A
	40 R	—	1 A	—	1 A	40 R	—	1 A	2 A	—
	—	1 A	1 A	—	—	2 R	8 R	—	2 A	—
	—	1 A	—	—	—	—	—	2 A	2 A	—
	1 R	—	—	—	—	—	—	1 A	—	2 A
	1 A	—	—	—	—	—	—	—	3 A	2 A

R = Rhizoiden. A = nacktfüßige Seitenzweige. V = Zweigvorkeime.

1) Wir haben es also mit einem vollkommenen Wachstumsstillstand zu tun, der, wie das Verhalten eingewurzelter verdunkelter Pflanzen nahe legt (vgl. S. 230), durch den Lichtmangel herbeigeführt sein dürfte. Daß dieser Wachstumsstillstand aber kaum die Ursache für das Ausbleiben der Rhizoidenbildung an den jüngeren neu gebildeten Knoten sein kann, dürfte schon daraus hervorgehen, daß die Rhizoiden an dem ältesten neu gebildeten Wirtel erst nach den ersten 7 Tagen (nach 28 Tagen) ausgebildet wurden.

II. Gruppe. Eine Versuchsreihe nach der zweiten Methode wurde mit *Chara hispida*, *horrída* und *foetida* angesetzt. Auch hier wieder glückten von 40 Versuchen nur 10; sie sind in Tabelle 2 angeführt. Die Versuche mit *Chara hispida* mußten ganz aufgegeben werden, da diese Art nur sehr schwer unter derartigen Bedingungen Rhizoiden bildet, wie auch Zacharias (1889) gefunden hat. Rhizoiden sind auch bei *Chara horrída* und *foetida* nur in geringer Zahl regeneriert worden, doch sind die Beziehungen zum Vorhandensein des Vegetationspunktes auch an der Verteilung der übrigen Regenerationsgebilde, der nacktfüßigen Seitenzweige und Zweigvorkeime (vgl. Pringsheim, 1863) klar zu erkennen.

III. Gruppe. Nach der dritten Methode wurde wieder mit *Chara fragilis* gearbeitet; diese Art eignet sich am besten für solche Versuche. Auch hier gelangen aber von 28 Versuchen nur 18, die in Tabelle 3 zusammengestellt sind; immerhin ist der Prozentsatz günstiger als bei der Versuchsanordnung in Gruppe I und II. Die Ergebnisse sind dieselben wie vorher: die dekapitierten Pflanzen haben am ganzen Sproß gleichmäßig Rhizoiden gebildet, die unverletzten nur in der unteren Hälfte. Mit anderen Worten: Fehlt der Vegetationspunkt, so werden Rhizoiden gleichmäßig an allen Knoten neu gebildet.

Tabelle 3. *Chara fragilis*.

		Individuen																				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18			
Knoten von oben nach unten	—	—	—	—	7	18	5	6	3	6	—	—	×	—	×	—	×	8	—	6	4	8
	—	—	—	5	1	15	2	4	—	5	—	—	×	—	—	×	3	10	2	—	5	
	—	—	—	7	11	2	1	—	2	—	—	—	—	4	—	×	5	3	—	—	7	
	∞	∞	2	2	—	1	3	3	2	3	—	—	15	—	5	—	3	1	—	—		
	∞	∞	8	12	3	2	8	—	4	25	∞	8	10	—	4	1	3	2	—	—		
	∞	26	2	—	—	—	1	—	2	10	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	3	
	∞	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	3	—	—	6	—	—	—	—	—	—	
							1							1								

Die Versuche zeigen, daß zwischen dem Auftreten von Neubildungen an den Knoten und dem Vorhandensein des Vegetationspunktes Beziehungen bestehen. Welcher Art diese Beziehungen sind, darüber gestatten die Ergebnisse keine Schlußfolgerung; es ist denkbar, daß die oberen Knoten nach dem Fortfallen des Vegetationspunktes besser ernährt und so zu Neubildungen befähigt

werden, denkbar ist auch, daß der Wundreiz oder die Polarität eine Rolle spielen. Ist letzteres der Fall, so kann es sich wohl nur um eine labile Polarität im Sinne Pfeffers (Handbuch, S. 187) handeln, da sie nach Entfernen des Vegetationspunktes nicht mehr zu beobachten ist, wenigstens soweit Neubildungen an den Knoten in Frage kommen.

Abschnitt V.

Beziehungen zwischen der Symmetrie des Sprosses und seines Vegetationspunktes.

Die Arbeit schließt sich hier an die oben erwähnte Abhandlung Goebels (1918) an. Dieser stellt den Satz auf, daß alle Knoten der Characeen dorsiventral gebaut sind, und begründet ihn durch den Hinweis auf den zellulären Aufbau der Knoten. Die trotzdem radiärsymmetrische Beschaffenheit des ganzen Sprosses wird durch die Spirotrophie erreicht, wodurch Plus- und Minusseiten der Knoten gleichmäßig um die Peripherie des Pflanzenkörpers verteilt sind. Diese Spirotrophie kommt zunächst dadurch zustande, daß in jedem Knoten die mediane Wand gegen die gleiche Wand des nächst unteren Knotens gleichsinnig um einen Winkel verschoben ist, der dem halben Intervall zweier Blätter entspricht, was im folgenden Linksabweichung genannt werden soll (vgl. Fig. 13, S. 232). Hierzu kommt noch die mit dem Streckungswachstum einsetzende Linkstorsion der Internodialzellen und Berindungsschläuche.

Es wurden nun folgende drei Fragen gestellt:

1. Ist die Dorsiventralität der Knoten induziert oder inhärent?
2. Ist die Linksabweichung induziert oder inhärent?
3. Ist die Linkstorsion induziert oder inhärent und läßt sie sich von der Linksabweichung trennen?

Ad 1. Sproßknoten sind für solche Versuche nicht geeignet, weil die Dorsiventralität bereits in sehr jungem Zustand des obersten embryonalen Knotens dicht unter der Scheitelzelle festgelegt wird und solche Knoten dem Experiment kaum zugänglich sind. Deshalb verwendete ich Vorkeime von *Chara aspera* und versuchte den ersten Knoten am Vorkeim zu beeinflussen (Fig. 11 a, S. K.). Die Vorkeime wurden aus Wurzelknöllchen gewonnen, die im Februar einer Kultur von *Chara aspera* entnommen und nach den Angaben Giesenhagens (1896) unter Deckgläschen

kultiviert wurden. Nach etwa 10 Tagen zeigten sich fast regelmäßig im warmen Zimmer junge Vorkeime, die negativ geotropisch kerzengerade nach oben wuchsen. Der Vorkeim ist, soweit man sehen kann, zunächst radiärsymmetrisch, er wird erst dorsiventral durch Anlegung der schrägen Wand am Sproßknoten (Fig. 11 a S. K.), die in derselben Figur durch Kreuzchen bezeichnet ist. Es mußte nun versucht werden, die Vorkeime so zu beeinflussen, daß diese Wand parallel zu den anderen Wänden angelegt wurde. Damit wäre der Knoten nicht mehr dorsiventral, vorausgesetzt, daß die Dorsiventralität nicht trotzdem durch die späteren Zellteilungen innerhalb des Knotens bewirkt würde. An Faktoren, die die Dorsiventralität normalerweise induzieren könnten und die daher auszuschalten waren, kamen vor allem in Frage Schwerkraft und Licht.

Ich habe daher Vorkeime von *Chara aspera* in Deckglas-kulturen auf dem Klinostaten gedreht. Die Vorkeime wurden in einem Stadium, das Fig. 11 b zeigt, also noch ohne Differenzierung, horizontal auf das Drehwerk gebracht und um ihre Längsachse gedreht, bis die ganzen Zellteilungen einschließlich der Anlage der fraglichen Wand beendigt waren. Diese Zellteilungen nahmen ungefähr 5 Tage in Anspruch. Das Resultat war, daß auch auf dem Klinostaten die schräge Wand normal schräg angelegt wurde, was die mikroskopische Untersuchung am Ende des Versuches zeigte. Da aber eine Induktion schon vor Versuchsbeginn stattgefunden haben konnte, wurden Knöllchen zum Teil noch ohne Vorkeime, zum Teil mit solchen, die gerade wahrnehmbar waren, auf den Klinostaten gebracht und in der eben angegebenen Weise gedreht. Aber auch dann wurde die fragliche Wand in den während des Versuches gebildeten Vorkeimen normal schräg angelegt. Es wäre also zwecklos gewesen, zu versuchen, die späteren Zellteilungen des Knotens zu beeinflussen, da die Dorsiventralität im Knoten ja bereits festgelegt war.

Ein anderer Faktor, der in Frage kommen konnte, ist das Licht. Es wurden daher noch ungekeimte Knöllchen vollständig verdunkelt und unberührt gelassen, bis alle Zellteilungen in dem während des Versuches gebildeten Vorkeim beendigt waren. Die Zeit, die die Pflanze für die Differenzierung braucht, war aus Erfahrung als ungefähr 5—6 Tage bekannt. Die Knöllchen blieben daher im

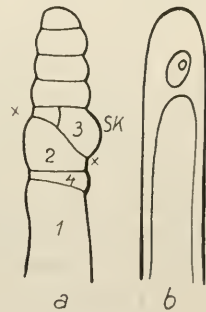


Fig. 11.

allgemeinen 8 Tage im Dunkeln. Bei der Untersuchung stellte sich jedoch stets heraus, daß die fragliche Wand auch in der Dunkelheit schräg angelegt war. Nur die unterste Zelle des Vorkeims hatte sich bedeutend verlängert, eine Erscheinung, die auch bei nacktfüßigen Seitenzweigen in der Dunkelheit beobachtet wurde. Im Anschluß hieran wurde nebenher geprüft, ob auch die ausgewachsenen Pflanzen etiolieren können. Die verdunkelten Pflanzen stellten jedoch ihr Streckungswachstum fast gänzlich ein, sahen nach 8 Tagen sehr kränklich aus, und waren nach 14 Tagen vollständig abgestorben und auseinandergefallen.

Es läßt sich also feststellen, daß die Dorsiventralität der Knoten nicht von außen induziert ist, etwa so, wie Pfeffer es für *Marchantia* nachgewiesen hat (1897). Zum mindesten ist sie nicht durch Schwerkraft oder Licht induziert, und es ist schwer vorstellbar, welcher andere Faktor noch in Frage kommen könnte.

Ich habe mich auch vielfach bemüht, für diese Versuche die sog. Zweigvorkeime aus isolierten Knoten zu erhalten. Pringsheim gibt an, daß er solche leicht aus den Nodien der Charazeen in genügender Zahl erhalten habe (1863). Richter konnte diese Angaben nicht bestätigen. Auch mir ist es trotz größter Mannigfaltigkeit der Außenbedingungen nur in ganz seltenen Fällen gelungen, auf diese Weise Vorkeime zu erhalten, so selten, daß ihre Zahl zu Versuchen nicht ausreichte.

Auch gelang es nicht, aus Oosporen im Winter Vorkeime zu erhalten. Die Oosporen wurden in mannigfacher Weise behandelt: sie wurden in Wasser, in Sand, in Schlamm ausgesät, verdunkelt und belichtet gelassen; aber alles war vergeblich. Dann wurden sie nach den Angaben Fischers (1907) mit 0,1 mol. HCl behandelt. Ferner ließ ich sie 14 Tage lang vollkommen austrocknen, brachte sie alsdann 8 Tage bei 35° im Thermostaten wieder in Wasser, schließlich setzte ich sie, da sie darin nicht keimten, in einer Küvette in Sand aus und stellte sie ins Gewächshaus. Ferner ließ ich Oosporen vollkommen einfrieren und verbrachte sie nach 8 Tagen ins warme Zimmer; sie wurden dann ebenfalls nach etwa weiteren 14 Tagen ungekeimt in einer Küvette in Wasser und Sand ausgesät und zu dem anderen Versuch ins Gewächshaus gestellt. Das Material aus den beiden letzten Versuchen keimte 3 Monate später im März, ein Beweis, daß die Oosporen Austrocknen und Einfrieren zu überstehen vermögen. Bei dieser Aussaat in Sand oder Schlamm bestand der sehr störende Fehler, daß die Oosporen

sich ganz dem Auge entzogen und erst wiederzufinden waren, wenn sie durch den schon ziemlich weit entwickelten Vorkeim den Ort ihrer Lage verrieten. Da ich inzwischen aus den Wurzelknöllchen mit Leichtigkeit beliebig viele Vorkeime erhalten hatte, so wurden die Keimversuche mit Oosporen eingestellt.

Ad 2. Die Frage, ob die Linksabweichung induziert oder inhärent ist, wurde auf ähnliche Weise geprüft. Durch einen von außen einwirkenden Faktor wurde versucht, die Abweichung innerhalb des Vegetationspunktes zu verändern. Der Gedanke drängte sich auf, daß irgendwelche bestimmt gerichteten Druck- oder Zugspannungen in den noch einzelligen embryonalen Knoten die Richtung der Medianwand bestimmen. Solche könnten durch die Entwicklungsvorgänge im nächst unteren embryonalen Knoten hervorgerufen werden.

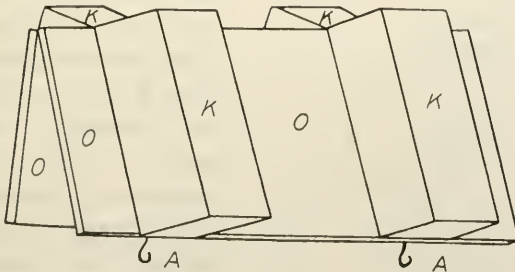


Fig. 12.

Ich habe mich also bemüht, solche hypothetisch angenommenen Spannungen zu beseitigen oder sie in andere Richtung zu lenken, indem ich die Frage zu lösen versuchte, welchen Einfluß gerichtete Druckkräfte auf die Anlage der Medianwand haben. Zu diesem Zweck habe ich mir Quetschen hergestellt, wie sie Fig. 12 schematisiert wiedergibt. Sie bestanden aus zwei schräg gegeneinander geneigten Objektträgern (O), deren Abstand voneinander unten 4, oben 0,7 mm betrug. Durch Korkstückchen (K), die an beiden Seiten angebunden waren, wurden sie auf den *Chara*-Kulturen schwimmfähig gemacht; Glasgewichte, die an dem unten angebrachten Haken (A) hingen, hielten den Apparat im Wasser aufrecht. Eingewurzelte Charensprosse wurden nun mit den Spitzenenden in die verhältnismäßig weite Öffnung von unten her vertikal eingeschoben, bis die Knospe zwischen den enger werdenden Objektträgern leicht gequetscht wurde und infolgedessen festsaß. Bei andauerndem

Wachstum mußte nun der Vegetationspunkt immer höher in den stets enger werdenden Raum sich einschieben, und der Druck von beiden Seiten mußte immer größer werden.

Das Resultat dieser Versuche ist in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Dauer der Einwirkung der Quetsche ist in der Tabelle angegeben; nach Abbruch des Versuches schnitt ich die Versuchssprosse ab, präparierte den Vegetationspunkt unter dem Präpariermikroskop frei und schnitt ihn mit einem feinen Messerchen möglichst kurz ab, so daß höchstens die drei jüngsten Knoten noch vorhanden waren. Darauf überführte ich ihn zur Aufhellung in Chloralhydrat, wonach er unter dem Präpariermikroskop aufrecht gestellt werden mußte. Es bewährte sich sehr, zu dem Chloral-

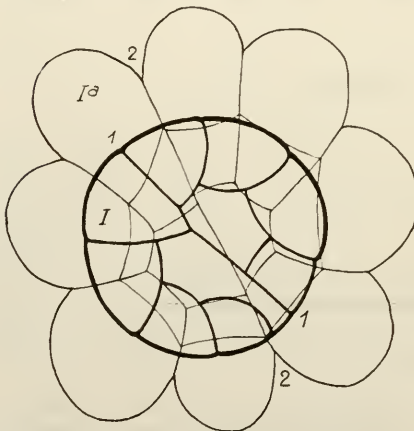


Fig. 13.

hydrat eine annähernd gleiche Menge Glycerin zuzugeben, sobald das Chloralhydrat seine aufhellende Wirkung getan hat. Diese Mischung hat den großen Vorzug, nicht zu verdunsten und eine schleimige sirupöse Konsistenz zu haben. Letzteres ist besonders angenehm bei der Aufrichtung des Vegetationspunktes, die eine ziemliche Übung erfordert. War sie ausgeführt, so wurde der Vegetationspunkt unter das normale Mikroskop gebracht und von oben betrachtet. Man erhält von solchen aufgestellten Vegetationspunkten Bilder wie Fig. 13. In dieser Figur ist der kleine dunkel gezeichnete Knoten, den man bei hoher Einstellung sieht, der jüngste, der schwächer gezeichnete größere, der bei tiefer Einstellung scharf wird, der zweitjüngste Knoten. Die fraglichen medianen Wände sind mit den Nummern 1 und 2 versehen. Diese Wände 1 und 2 „schneiden sich“, wie gesagt, normalerweise unter einem Winkel, der dem halben Intervall zweier Blätter entspricht. Oltmanns Angabe (1904), dieser Winkel betrage 30° , muß also auf die Individuen mit sechs Gliedern im Quirl beschränkt werden.

Solche Ansichten der gequetschten Scheitel wurden bei hoher und tiefer Einstellung mit dem Zeißschen Zeichenapparat gezeichnet;

hydrat eine annähernd gleiche Menge Glycerin zuzugeben, sobald das Chloralhydrat seine aufhellende Wirkung getan hat. Diese Mischung hat den großen Vorzug, nicht zu verdunsten und eine schleimige sirupöse Konsistenz zu haben. Letzteres ist besonders angenehm bei der Aufrichtung des Vegetationspunktes, die eine ziemliche Übung erfordert. War sie ausgeführt, so wurde der Vegetationspunkt unter das normale Mikroskop gebracht und von oben betrachtet. Man erhält

alsdann wurden auf dem Papier die Winkel gemessen, die die medianen Wände der Knoten miteinander bilden. Als Fehlergrenze wurde eine Abweichung von 5° nach oben wie unten zugelassen. Zum Vergleich mit jeder Versuchspflanze wurde eine normale unberührte Kontrollpflanze untersucht. In der Tabelle ist stets der Winkel vom jüngsten I. zum nächstälteren II. Knoten angegeben. Den Winkel zwischen II. und III. Knoten konnte ich meist auch noch feststellen, jedoch waren in dem III. Knoten durch das Abschneiden hin und wieder Verzerrungen eingetreten, die die Resultate unbrauchbar machten. Wo der Winkel vom II. und III. Knoten durch das Abschneiden des Scheitels nicht beeinflußt war, ist er als zweite Zahl angegeben.

Tabelle 4.

Material	Zahl der Blätter im Quirl	Versuchsdauer	Die Winkel im Hauptvegetations- punkt betragen bei	
			Kontrollpflanze	Versuchspflanze
<i>Chara fragilis</i>	6	21 Tage	$29^{\circ}/30^{\circ}$	$25^{\circ}/16^{\circ}$
"	6	21 "	$29^{\circ}/29^{\circ}$	18°
"	6	21 "	$28^{\circ}/30^{\circ}$	$26^{\circ}/17^{\circ}$
"	6	23 "	$28^{\circ}/30^{\circ}$	$14^{\circ}/46^{\circ}$
"	6	23 "	$30^{\circ}/31^{\circ}$	$18^{\circ}/21^{\circ}$
"	6	23 "	$30^{\circ}/28^{\circ}$	$17^{\circ}/22^{\circ}$
"	6	40 "	30°	27°
"	6	40 "	$29^{\circ}/31^{\circ}$	15°
"	6	40 "	28°	$17^{\circ}/20^{\circ}$
" <i>foetida</i>	7	14 "	$26^{\circ}/25^{\circ}$	$10^{\circ}/17^{\circ}$
"	7	14 "	$25^{\circ}/27^{\circ}$	$9^{\circ}/36^{\circ}$
"	7	14 "	24°	37°
"	7	30 "	23°	13°
"	7	30 "	26°	$12^{\circ}/18^{\circ}$
"	7	21 "	$25^{\circ}/23^{\circ}$	$17^{\circ}/14^{\circ}$
"	7	21 "	25°	9°

Die Tabelle zeigt, daß der Winkel, in dem sich die medianen Wände benachbarter Knoten schneiden, ganz erheblich durch die Einwirkung der Quetschung beeinflußt worden ist. Meist ist er kleiner geworden, hin und wieder aber auch größer. Es gelang aber nie, die Linksabweichung in eine Rechtsabweichung zu verwandeln.

Es war nun weiter die Frage, ob auf diese Weise eine neue Winkelstellung induziert werden kann. Dies scheint nicht so zu sein: Ich ließ die Pflanzen nach ihrer Befreiung aus der Quetsche noch während der in Tabelle 5 angegebenen Zeit weiterwachsen.

Die Messung der Veränderung in der Linksabweichung, wie sie S. 233 beschrieben worden ist, war unmittelbar nach der Entfernung der Quetsche nicht durchführbar, da die Pflanzen, wie gesagt, noch weiter wachsen sollten. Bei einsetzendem Streckungswachstum der Internodialzellen tritt die Linkstorsion der Internodien auf und verändert die Winkel, die zwei benachbarte Knoten miteinander bilden. Deshalb konnte ich auch bei Abbruch des Versuches nicht feststellen, wie groß die durch die Quetschung herbeigeführte Veränderung in der Linksabweichung war. Ich glaube aber nach den in Tabelle 4 zusammengestellten Versuchsergebnissen zu der Annahme berechtigt zu sein, daß auch bei den vorliegenden Versuchen eine ähnliche Beeinflussung der Winkelstellung der medianen Knotenwände stattgefunden hat. Die Ergebnisse dieser Versuche bringt Tabelle 5.

Tabelle 5.

Zahl der Versuche	Material	Zahl der Blätter im Quirl	Einwirkung der Quetsche	Nachträglich gewachsen	Abweichung	Oberster Winkel im Durchschnitt
6	<i>Chara fragilis</i>	6	27 Tage	24 Tage	links	30°
7	" <i>foetida</i>	7	21 "	18 "	"	26°
5	" <i>baltica</i>	10	28 "	10 "	"	18°
3	" <i>horrida</i>	9	20 "	15 "	"	20°

Es läßt sich also feststellen, daß die Pflanzen nach ihrer Befreiung aus der Quetsche zu der normalen Abweichung zurückkehren. Die Linksabweichung der medianen Knotenwände kann durch Druckwirkungen von außen nur vorübergehend, nicht dauernd nach Aufhebung der mechanischen Einwirkung verändert werden. Sie scheint somit inhärent zu sein.

Ad 3. Zur Prüfung der Frage, ob die Linkstorsion beeinflußt und von der Linksabweichung getrennt werden kann, wurden wieder die Spitzenenden von kräftig wachsenden Sprossen in die oben beschriebenen Quetschen eingeschoben. Der Gedankengang war folgender: Die Linksabweichung läßt sich, wie die eben besprochenen Versuche gezeigt haben, wenigstens vorübergehend durch äußere Einwirkungen beeinflussen. Hängt nun die Linkstorsion mit der Linksabweichung zusammen, so muß sich eine Veränderung der Linksabweichung auch in der Linkstorsion ausdrücken; es müßte also eine stärkere oder schwächere Torsion der Internodien das Resultat sein. Von *Chara horrida*, *hispida* und *fragilis* wurden je 6 Sproßenden in die Quetschen gebracht und verblieben 28 Tage

in diesen. Sie wurden dann befreit und wuchsen wiederum 28 Tage frei, in welcher Zeit sie durchschnittlich vier neue Wirtel bildeten. Die Internodien, die vor 4 Wochen in der Quetsche gewesen waren, hatten sich gestreckt. Das erhoffte Resultat trat jedoch nicht ein; beim Vergleich mit Kontrollpflanzen stellte sich heraus, daß die Torsion der fraglichen Internodien ganz normal war. Dagegen waren die darunter liegenden Internodien, die sich während der Einwirkung der Quetsche gestreckt hatten, sehr wenig tordiert, offenbar aus dem einfachen Grunde, weil die Stengelspitze durch die Quetsche festgehalten und so eine Torsion verhindert worden war. Die Internodien zeigten häufig das Bild von Fig. 14: Die Berindungsschläuche haben sich stärker gestreckt, als der mehr oder weniger behinderten Torsion der Internodialzelle entspricht, und mußten sich daher stellenweise von letzterer ablösen und nach außen vorwölben.

So beantwortete dieser Versuch gleich beide Fragen: Die Torsion ist unabhängig von der Linksabweichung; sie läßt sich nicht dadurch dauernd beeinflussen, daß man sie eine Zeitlang von außen her hemmt; auch sie ist also inhärent.



Fig. 14.

Abschnitt VI.

Das Problem von Rechts- und Linkstendenz bei *Chara*.

Schon seit Al. Braun ist bekannt, daß der Aufbau von *Chara* Besonderheiten dadurch bietet, daß bei verschiedenen morphologischen Eigenschaften immer wiederkehrend an einer und derselben Achse in gleichsinniger Weise rechts oder links einseitig bevorzugt wird. Das gilt, wie wir schon sahen, an den Haupttrieben für die Winkel, die die Medianwände der aufeinanderfolgenden Knoten miteinander bilden; es gilt auch für die Ausbildung der Seitenlangtriebe, ferner für die sogenannte Torsion der Berindungsschläuche und für die Plasmaströmung in den meisten Zellen. Ähnlich einseitige Bevorzugungen finden sich für gewisse Eigenschaften an den Vorkeimen, an den Seitenkurztrieben und an den Gametangien.

Rechts und links gebrauche ich hier immer im Sinne des Botanikers und nenne eine Schraubenlinie links (aufsteigend), wenn

sie für den außenstehenden Beobachter von links unten nach rechts oben, also im entgegengesetzten Sinne wie der Uhrzeiger läuft, rechts (aufsteigend) im umgekehrten Fall. Sind Eigenschaften an einem morphologischen Gebilde in links aufsteigender Schraubelinie ausgebildet, so spreche ich kurz von Linkstendenz, im entgegengesetzten Falle von Rechtstendenz. Eigenschaften mit Linkstendenz bezeichne ich wohl auch als linkstendierend, solche mit Rechtstendenz als rechtstendierend. Ist keine Seite gleichsinnig bevorzugt, so sage ich, es liegt keine Tendenz vor. Für eine jede an einer Achse einseitig entwickelte Eigenschaft ist natürlich festzustellen, ob dafür eine Tendenz besteht, und gegebenenfalls, welcher Art diese ist.

Da wir nun seit Al. Braun wissen, daß bei *Chara* gewisse Eigenschaften an den Haupt- und Seitentrieben eine bestimmte Tendenz zeigen, so taucht die morphologisch sehr wichtige Frage auf, ob die gleiche Tendenz (rechts oder links) für eine jede aller der morphologischen Eigenschaften immer wiederkehrt, die überhaupt bei *Chara* eine bestimmte Tendenz aufweisen. Ferner ist genau zu ermitteln, ob bezüglich einer oder aller morphologischen Eigenschaften mit Tendenz bei allen morphologisch gleichwertigen Teilen des gleichen Individuums, bei allen Individuen derselben Art oder verschiedenen *Chara*-Arten, oder gar bei allen Gattungen der Characeen ausnahmslos immer die gleiche Tendenz wiederkehrt, oder ob Rechts- und Linkstendenz gleich häufig sind.

In der Literatur über die Characeen finden sich, zumal bei Al. Braun, wohl Angaben, die diese Fragen zum Teil zu beantworten erlauben, doch sind sie sehr verstreut, wie überhaupt das Tendenzproblem, das morphologisch kaum weniger wichtig und fesselnd ist, als die sonstigen Symmetrieverhältnisse des Pflanzenkörpers, in den morphologischen Lehr- und Handbüchern, soweit ich sehe, nicht zusammenfassend behandelt, oder auch nur seiner Bedeutung entsprechend gewürdigt worden ist. Deshalb möchte ich versuchen, die Angaben für die Characeen hier zusammenzufassen und durch einige neue Beobachtungen und Schlußfolgerungen zu erweitern. Dabei werde ich, wie im vorhergehenden Abschnitt unter Linksabweichung den Winkel verstehen, den die Medianwände in den aufeinander folgenden Knotenzellen miteinander bilden, unter Torsion der Internodien die Drehung, die bei diesen Zwischenknotenstücken sich in der schraubigen Ausbildung der Berindungsschläuche und in dem Verlauf der Plasmaströmung in diesen Zellen

äußert: Bei allen berindeten Charen gilt nämlich, wie es scheint, als ausnahmslose Regel, daß die Tendenz der Plasmaströmung in den Internodialzellen jener Torsion gleichgerichtet ist, weswegen ich mich für berechtigt halte, auch bei der Plasmaströmung von Torsion zu sprechen.

Man kann den Pflanzenkörper der Characeen in Organe mit Links- und solche mit Rechtstendenz einteilen, wobei die jeweilig herrschende Tendenz nicht immer in Erscheinung zu treten braucht. Aus der Tatsache, daß sie dann, wenn sie sichtbar wird, stets in derselben Weise auftritt (entweder rechts oder links gerichtet), glaube ich schließen zu dürfen, daß sie auch da, wo sie nicht durchgehends zu beobachten ist, wie z. B. bei Kurztrieben und Rhizoiden, doch latent vorhanden ist.

Ich beginne mit der Betrachtung der Rhizoiden. Sie bestehen aus langgestreckten unberindeten Zellen, die durch S-förmige Wände voneinander getrennt sind. Die Protoplasmaströmung innerhalb einer Rhizoidenzelle zeigt Rechtstendenz, doch ist die Schraubenlinie meist sehr steil aufsteigend, so daß häufig eine Tendenz nicht mehr vorzuliegen scheint. Linkstendenz habe ich bei keiner der untersuchten Arten gefunden, selbst nicht als Ausnahmerecheinung. Al. Braun (1852, S. 46) gibt an, der Strom steige auf der Innenseite nach der Spitze des Rhizoids, bezogen auf den zugehörigen Sproß, ab und gibt so Anlaß zu der Vermutung, der Saftstrom tendiere nicht. Genaue Beobachtung zeigt aber, daß auch die Rhizoiden von einer bestimmt und zwar rechts gerichteten Tendenz beherrscht werden, daß also Goebels Vermutung (1918, S. 362), es liege eine schwache Spirotrophie vor, richtig ist.

Am Vorkeim habe ich bis zur Anlage der ersten Wände keine Tendenz beobachten können. Sowie aber die Differenzierung des Keimes beginnt, ändern sich diese Verhältnisse vollkommen, indem zwar die langgestreckte, unterste Zelle des Vorkeims, der Rest des ursprünglichen Gebildes, untordiert bleibt, die neu abgegliederten Zellen aber einen stets linkstordierten Saftstrom aufweisen. Insbesondere konnte ich dies an der Zelle, die in Fig. 11a zwischen dem primären Knoten (3) und dem Wurzelknoten (4) sitzt, bei Vorkeimen von *Chara aspera* und *Chara fragilis* deutlich beobachten und hierdurch die Angaben Alexander Brauns (1852) ergänzen. Die übrigen neugebildeten Zellen des Vorkeims, insbesondere die ganze Vorkeimspitze, strecken sich nicht mehr; es war daher nicht mit Sicherheit zu sagen, ob der Saftstrom auf so kurzer Strecke

tordiert ist. Zelle 3 und 4 in Fig. 11a sind transitorische Zellen und zeigen keine Torsion, wie dies bei allen transitorischen Zellen der Characeen der Fall ist (Alexander Braun, 1852).

Diese Linksdrehung zeigt von nun ab die gesamte Hauptachse der grünen Pflanze, und zwar in allen Eigenschaften, soweit sie überhaupt tendieren. Die Internodien mit ihren Berindungsschläuchen sind genau wie der Saftstrom stets links tordiert. In den Knoten sind die medianen Wände (Fig. 13, S. 232) immer gleichfalls einer „Linkstendenz“ entsprechend links abweichend gegeneinander versetzt, wie das im vorigen Abschnitt beschrieben worden ist. In dem Kranz von Zellen, der nach der Anlage der medianen Wand in der Knotenzelle gebildet wird, ist stets die links von der medianen Wand liegende Zelle die älteste, also zuerst angelegte (Fig. 13, Zelle I und Ia). Ferner steht stets in der Achsel des Kurztriebes, der aus dieser zuerst gebildeten Zelle hervorgeht, der Seitenlangtrieb, so daß die Verbindungslinie der gesamten Seitenlangtriebe an einem Sproß eine linksaufsteigende Schraubenlinie ist. Die Achsen der Seitenlangtriebe verhalten sich genau wie die Achse des Hauptsprosses, d. h. sie zeigen in allen tendierenden Eigenschaften ausschließlich und stets Linkstendenz.

Gehen wir nun zu den Kurztrieben über, so zeigen diese zumeist keine Torsion; sind sie aber tordiert, so weisen sie stets eine Rechtstendenz auf. Auch konnte ich sehr häufig in meinen Kulturen bei kränklichen Pflanzen beobachten, daß die Kurztriebe sich einander nähern und darauf rechts, nie links umeinander winden; es ist beides ein Zeichen dafür, daß in den Kurztrieben zum mindesten eine latente Rechtstendenz vorliegt.

Die Seitentriebe zweiter Ordnung, die Gametangien, zeigen ebenso wie die Kurztriebe erster Ordnung Rechtstendenz. Die Hüllschläuche umgeben also das Oogonium in einer Rechtsspirale. In dem Antheridium, das äußerlich allerdings keinerlei Tendenz zeigt, ist der Saftstrom da, wo eine solche Feststellung bei der Kleinheit der Zellen noch möglich ist, rechtsdrehend (vgl. Al. Braun, 1853, S. 59 ff.).

Schon diese Ähnlichkeit der Geschlechtsorgane mit den eigentlichen Kurztrieben spricht dafür, daß man trotz der Versuche Goebels, der Antheridien vergrünen ließ und in einen Langtrieb umwandelte, die Gametangien als Kurztriebe ansehen kann; denn erstens sind sie in der normalen Form Organe von begrenztem Wachstum, und zweitens lassen sie sich auch in Kurztriebe überführen, wie ebenfalls Goebel gezeigt hat (1918).

Demnach gilt für sämtliche, bisher daraufhin untersuchte Characeen, und zwar für alle Individuen aller Arten und aller Gattungen das, wie es scheint, ausnahmslose Gesetz, das die Achsen aller Langtriebe (Vorkeime, Hauptsprosse und Seitenlangtriebe) Linkstendenz, die Achsen aller Kurztriebe und die Rhizoiden Rechtstendenz aufweisen, sich also antidrom verhalten. Auf die allgemeine Gesetzmäßigkeit, daß alle Langtriebe Linkstendenz, alle Kurztriebe Rechtstendenz haben, ist bisher noch nicht aufmerksam gemacht worden.

Das sind sehr auffallende Verhältnisse, und es erscheint lohnend, nach Vergleichen in der übrigen belebten Natur zu suchen.

Im Pflanzenreiche fallen zunächst die gesamten Windepflanzen ins Auge. Über die Erscheinung des Windens gibt es viele Hypothesen, von denen noch keine erwiesen ist. Gesichert ist nur die Beobachtung, daß der Geotropismus beim Winden eine maßgebende Rolle spielt. Aber er allein genügt nicht; es müssen Zirkumnutationen oder die spezifische Eigenschaft, an der rechten oder linken Flanke geotropisch zu reagieren, hinzukommen. Beides kann nur inhärent sein und gestattet den Schluß auf einen inneren Gegensatz zwischen rechts und links. Die Tendenz, in der sich dieser innere Gegensatz auswirkt, ist im allgemeinen bei den verschiedenen Arten konstant; z. B. winden Hopfen und Geisblatt stets rechts, *Pharbitis* windet immer links. Das gilt offenbar für Haupt- und Seitenachsen, die also homodrome Tendenz haben; sonst müßte man doch gelegentlich entgegengesetzt windende Stengel beobachten. Nur bei wenigen Pflanzen ist eine Abwechslung in der Tendenz bei einer und derselben Achse zu beobachten; z. B. winden *Bowiea volubilis* und *Loasa lateritia* abwechselnd rechts und links und bilden ein Analogon zu den alternierenden Furchungsteilungen im Tierreich (Jost, 1913).

Noch auffallender sind die Verhältnisse von rechts und links bei *Saxifraga granulata* (Brenner, 1908); es gibt hier einen rechten und einen linken Typus, die beide annähernd gleich häufig sind. Sie sind zunächst durch die rechts oder links gedrehte Spirale der Blattstellung für den von oben die Pflanze ansehenden Beobachter zu unterscheiden. Die Gipfelblüte ist insofern im gleichen Sinne wie der zugehörige Sproß gedreht, als die zehn Antheren in der der Spirale des Stengels entsprechenden Reihenfolge aufbrechen. Dagegen zeigen die Seitenblüten eine der Spirale des Stengels entgegengesetzte Reihenfolge des Öffnens der Staubbeutel, was auf

eine antidrome Tendenz hindeutet; die Seitenblüten nächster Ordnung schließen sich wieder der Tendenz des Stengels an, und so fort; so tendieren die Triebe ungerader Ordnung gleich, die Triebe gerader Ordnung dagegen ungleich, wie der Hauptsproß. Es herrscht also Antidromie. Die übrigen Pflanzen mit schraubiger Blattstellung scheinen sich insofern dem *Saxifraga*-Typus anzuschließen, als es gleichviel Individuen mit Rechts- und Linkstendenz ihrer Grundspirale gibt, so daß also an den Hauptachsen nicht nur eine Tendenz wie bei den Characeen vorkommt.

Aus der Formenfülle des Tierreiches soll als Beispiel nur die Tendenz, die bei vielen Schnecken zu beobachten ist, angeführt werden: Die meisten Schnecken sind „rechtsgewunden“, d. h. sie zeigen Linkstendenz im Sinne des Botanikers, und zwar ist der Windungssinn meist für die ganze Gattung konstant. Doch kommen auch Ausnahmen vor; so ist z. B. *Fulgus perversus* eine „linksgewundene“ Art innerhalb ihrer rechtsgewundenen Gattung (Bronn, 1896). Die Tendenz tritt schon bei den Furchungsteilungen der *Blastula* auf und entspricht stets der Tendenz des ausgewachsenen Tieres. So sind bei der „linksgewundenen“ *Physa* die kleinen Blastomeren in linksgedrehter, bei der zu den „rechtsgewundenen“ Schnecken gehörigen *Limax* in rechtsgedrehter Spirale gegen ihre großen Schwesterzellen verschoben (Hesse-Doflein, 1914).

Bei dieser Vielheit der Erscheinungen, deren Beispiele sich noch vermehren ließen, liegt es nahe, nach etwas Gemeinsamen zu suchen. Das Gemeinsame kann aber nur die zu den erblichen spezifischen Eigenschaften des Organismus gehörende, bestimmte gerichtete Tendenz sein. Daß hiervon auch Ausnahmen vorkommen, und hin und wieder das normale Rechts oder Links mit der anomalen entgegengesetzten Seite vertauscht wird, wie das z. B. bei manchen Individuen der normal rechtsgewundenen Weinbergschnecke und einer Art von *Turbinella* der Fall ist, das kann kein Gegenargument sein. Denn es spricht nichts dagegen, daß ein Organismus, der in anderen Eigenschaften mutieren kann, auch bezüglich der seine Form bestimmenden Tendenz solche Fähigkeiten besitzt.

Abschnitt VII.

Schlußbetrachtung und Zusammenfassung.

Wenn auch die Characeen den Thallophyten zugerechnet werden, so zeigen sie doch in dem morphologischen Aufbau ihrer „Sprosse“

mancherlei auffällige Anklänge an den Bau der Kormophyten. Diese Tatsache legt die Frage nahe, ob innerhalb der Characeensprosse auch schon ähnliche enge korrelative Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und der zugehörigen Achse bestehen, wie bei den Kormuspflanzen, und ferner, ob gewisse allgemeine morphologische Eigenschaften, wie die Symmetrieverhältnisse der Knoten und anderer Teile erst durch Außenumstände induziert werden oder inhärenter Natur sind. Das waren die Hauptfragen, die meinen Untersuchungen zugrunde lagen.

1. Was die Beziehungen zwischen Vegetationspunkt und zugehöriger Achse betrifft, so hat sich gezeigt, daß in der Tat auch in dieser Hinsicht die Ähnlichkeit zwischen der *Chara*-Pflanze und einem Kormophyten in vieler Beziehung sehr groß ist. Ähnlich wie bei letzterem wird ein weggenommener Vegetationspunkt durch Aufrichtung des obersten Seitenlangtriebes ersetzt. Auch dann, wenn sämtliche Seitenlangtriebe beseitigt sind, findet keine Regeneration des entfernten Hauptvegetationspunktes aus den angrenzenden embryonalen Zellen statt, sondern dieser wird durch einen Vegetationspunkt ersetzt, der sich aus einer als Organreserve anzusehenden Zelle des obersten Knotens bildet. Ähnlich verhalten sich die Seitenlangtriebe, wenn man ihnen ihren Vegetationspunkt nimmt. Die Kurztriebe verfügen über keine Organreserve und können daher bei Verlust ihrer Scheitelzelle keinen Ersatz stellen.

Weitere Korrelationen zwischen dem Vegetationspunkt und der zugehörigen Achse äußern sich nach meinen Beobachtungen darin, daß die Neubildungen an den Sproßknoten in — ihrer Art nach nicht ermittelten — Beziehungen zum Vegetationspunkt stehen. Normalerweise treten an dem über dem Substrat abgeschnittenen Sproß nur an der unteren Hälfte Neubildungen, und zwar besonders Rhizoiden, auf. Fehlt aber der Vegetationspunkt, so verteilen diese sich annähernd gleichmäßig an der ganzen Achse.

Zwischen Streckungswachstum und Vegetationspunkt bestehen keine Beziehungen, insofern ersteres durch die Dekapitation nicht wesentlich verlangsamt wird. Diese Versuche bieten die Möglichkeit zu prüfen, ob zwischen dem Vegetationspunkt und der geotropischen Reaktionsfähigkeit Beziehungen bestehen. Entsprechend angestellte Versuche brachten leider keine gesicherten Ergebnisse, wenn sie auch darauf hinweisen, daß die geotropische Reaktion von der Anwesenheit des Sproßvegetationspunktes (oder eines Ersatzscheitels) abhängig ist.

2. Hinsichtlich der Symmetrieverhältnisse konnte ich feststellen, daß die Dorsiventralität im ersten Knoten des Vorkeimes weder durch die Schwerkraft noch durch das Licht induziert wird; sie scheint vielmehr ebenso wie die Dorsiventralität der „Sproß“knoten inhärent zu sein. Erblich inhärent ist offenbar auch die einsinnige Tendenz (vgl. diesen Begriff Abs. VI), die sich in der Ausbildung vieler Eigenschaften an den Lang- und Kurztrieben ausspricht. Anders läßt sich doch wohl das bei allen Characeen allgemein und ausnahmslos geltende Gesetz nicht verstehen, daß bei sämtlichen daraufhin untersuchten Charen die Achsen aller Langtriebe, und zwar bezüglich aller tendierenden Eigenschaften Linkstendenz, aller Kurztriebe aber, antidrom, Rechtstendenz zeigen. Eine Umkehr der Tendenz herbeizuführen, ist mir nicht gelungen, wohl aber habe ich durch einseitigen Druck auf den Vegetationspunkt den Winkel, den die Medianwände in den aufeinander folgenden Knoten miteinander bilden, vorübergehend ändern und zwar meist verkleinern können.

Angeführte Literatur.

1826. Agardh, Über die Anatomie und den Kreislauf der Charen. Act. Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., Vol. XIII, P. I. Bonn.
1909. Bierberg, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stoffwechsel. Flora, 99.
1828. Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse. 1. Lieferung: Charen und Equiseten. Nürnberg.
- 1852/53. Braun, Al., Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Berlin.
1876. Derselbe, Characeen. Kryptogamenflora von Schlesien von Ferd. Cohn, 1. Breslau.
- 1897/98. Debsky, Beobachtungen an *Chara fragilis*. Jahrb. f. wiss. Bot., 30 u. 32.
1907. Fischer, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 25.
- 1896–98. Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen. Flora, 82, 83, 85.
1918. Goebel, Zur Organographie der Characeen. Flora, 110.
1914. Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. Leipzig und Berlin.
1909. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.
1906. Kuczewski, Morphologische und biologische Untersuchungen an *Chara delicatula f. bulbifera*. Beihefte z. Bot. Centralbl., 20, 1.
1897. Migula, Die Characeen. Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich u. der Schweiz. Leipzig.
1922. Nichols, Methods of healing in some algal cells. Amer. Journal of Botany, 9.

1904. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena.
1874. Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, **1**. Leipzig.
1897. Derselbe. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Leipzig.
1863. Pringsheim, Über die Vorkeime und nacktfüßigen Seitenzweige der Charen. Jahrb. f. wiss. Bot., **3**.
1894. Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora, **78**.
1908. Strasburger, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift. Wien.
1821. Vaucher, Sur les Characées. Mémoires de la société de Physique et d'histoire naturelle de Genève, Tome 1^{er}. Genève.
1889. Zacharias, Über Entstehung und Wachstum der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Bot., **20**.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Bessenich Karl

Artikel/Article: [Über Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Pflanzenkörper bei Chara. 214-243](#)