

# Die Stipularblätter von *Nitella hyalina* (D C.) Ag.

Von

Alfred Ernst.

---

Hiezu Tafel VIII.

---

Die mit einer Scheitelzelle von unbegrenzter Teilbarkeit wachsenden Sprosse der *Characeen* sind bekanntlich in regelmässiger Weise in Internodien und Knoten gegliedert. Die Internodien bestehen aus einer einzigen langgestreckten Zelle, die bei einem Durchmesser von  $\frac{1}{2}$ —2 Millimeter und einer Länge bis zu 2—3 Dezimeter zu den grössten Zellen des Pflanzenreiches gehören. Die Sprossknoten dagegen sind Zellkörper von der Form niedriger, bikonkaver Scheiben, aus welchen 1—2 in der Art des Wachstums und im Bau mit dem Hauptspross völlig übereinstimmende Seitensprosse hervorgehen, sowie ein Quirl seitlicher Triebe mit beschränkter Teilungsfähigkeit der Scheitelzelle und also begrenztem Längenwachstum. Diese quirlständigen Seitensprosse bezeichnet man gewöhnlich als Blätter. Unterhalb des Blattwirtels weisen viele Vertreter der *Characeae* einen ein- oder mehrreihigen Kranz einzelliger Stipular- oder Nebenblättchen auf, die entweder in der Zahl der Haupt-

---

Für die von einer Kommission der schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft herausgegebenen „Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz“ habe ich die Ausarbeitung einer Monographie der *Characeen* übernommen. Dieselbe wird voraussichtlich erst in mehreren Jahren zum Abschluss gelangen. Entwicklungsgeschichtlich-anatomische sowie physiologische Untersuchungen, die von mir oder unter meiner Leitung ausgeführt werden und in nächster Zeit zur Veröffentlichung gelangen, bilden dafür einen Teil der Vorarbeiten.

Mein Assistent, Herr O. Kuczewski, der nächstens die Resultate einer dieser Untersuchungen mitteilen wird, hat für die vorliegende Arbeit zum Teil die Herstellung der notwendigen Schnittserien, die Präparation der Sprossknoten sowie die Auswahl der in den Textfiguren dargestellten Schnitte und Präparationen besorgt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.

blätter oder wie bei den meisten Chara-Arten in doppelter Zahl vorhanden sind. Die Stipularblätter nehmen ihren Ursprung ebenfalls aus dem Knoten des Hauptsprosses, auch die Berindungszellen, welche die beiden angrenzenden Internodialzellen mit einer mehr oder weniger vollständigen Rindenschicht überdecken.

Ausser den Seitensprossen, Blättern, Stipularblättern und Berindungszellen, deren Anlagen schon in den jüngsten Knoten unterhalb der Vegetationsspitze zur Entwicklung gelangen, treten am Sprossknoten der *Chareae* wie der einfacher gebauten *Nitelleae*, denen Stipularkranz und Berindung fehlen, oft noch in späteren Entwicklungsstadien und sogar an Knoten längst ausgewachsener Blattquirle secundäre oder accessorische Bildungen auf. Es sind Adventivsprosse mit unbegrenztem Wachstum, Adventivblätter, die in ihrer Ausbildung gewöhnlich hinter den normalen Blättern zurückstehen, Zweigvorkeime und nicht selten ganze Büschel von Rhizoiden.

Die wirtelständigen Blätter werden am jungen Sprossknoten nacheinander angelegt und verhalten sich auch in ihrer späteren Entwicklung verschieden. In der Achsel des erst angelegten Blattes entsteht zum Beispiel der erste Seitenspross des Quirls, der Achsel spross, sowie während der späteren Entwicklung die Mehrzahl der accessorischen Sprosse. Nach der Anlage des ersten Blattes entstehen die folgenden, häufig abwechselnd je eines auf der linken und eines auf der rechten Seite des ersten am Umfange des Knotens, so dass die letzten an der dem ersten gegenüberliegenden Seite des Knotens nebeneinander zu liegen kommen.

Während der Hauptspross und der Seitenspross des Quirls in der fortwährenden Teilung und Neuerzeugung ihrer Scheitelzelle die Möglichkeit einer unbegrenzten Gliederbildung besitzen und die Glieder in derselben Ordnung, in welcher sie gebildet wurden, zur fertigen Entwicklung bringen, schliessen die quirlständigen Triebe ihre Bildung mit einer bestimmten Zahl von Gliedern ab. Ihre Scheitelzelle nimmt selbst den Charakter einer Gliederzelle an und die Ausbildung der Gliederzellen schreitet von den letztgebildeten zur erstgebildeten, also im Vergleich zu demselben Vorgange im Sprosse in entgegengesetzter Richtung vor. Wegen dieses besonderen Verhaltens wurden die quirlständigen Kurztriebe von A. Braun als Blätter bezeichnet. Ihr Bau zeigt einen dem

Sprosse ähnlichen Wechsel von Internodialzellen und scheibenförmigen Knoten, deren peripherische Zellen ebenfalls zur Bildung von Seitenorganen mit beschränktem Wachstum, der Seitenblättchen befähigt sind, die bei den *Nitelleae* wiederum verzweigt sein können, bei den meisten *Chareae* einfach bleiben.

Die Zahl der im normalen Verlaufe des Wachstums an den Knoten eines Sprosses angelegten und ausgebildeten Blätter ist für die einzelnen Arten verschieden und namentlich bei den *Chara*-Arten auch in den aufeinanderfolgenden Quirlen desselben Sprosses häufig starken Schwankungen unterworfen. *Chara fragilis* z. B. hat 6—9 Blätter im Quirle, manchmal bei einer grossen Zahl von Quirlen gleichmässig sechs Blätter. *Chara hispida* dagegen weist nicht nur an verschiedenen Stöcken, sondern auch an den Knoten desselben Sprosses Blattzahlen von 8—15 auf.

Bei den *Nitelleae* ist die Zahl der Blätter allgemein kleiner und auch für die einzelne Art konstanter. Wir finden z. B. bei *Nitella translucens* 4—6, bei *Nitella opaca*, *mucronata*, *gracilis*, *tenuissima* u. a. fast immer 6 Blätter im Quirl. Bei *Nitella flexilis* und *capitata* wird die Blattzahl häufig durch das Auftreten von 1 oder 2 accessorischen Blättern auf 7—8 vermehrt. Bei *Nitella syncarpa*, *Tolypella intricata* und *nidifica* ist die Ausbildung von zwei accessorischen Blättern fast Regel und einige wenige Arten bilden wie *Nitella cernua* 8 normale Blätter. Von diesen *Nitellen* mit kleiner aber verhältnismässig konstanter Blattzahl unterscheidet sich *Nitella hyalina* wesentlich, indem bei ihr unter einem Quirl von 8 stark entwickelten Blättern an demselben Sprossknoten noch ein verschiedengliedriger Kranz etwas kleinerer Blätter auftritt.

Als Maximalzahl der letzteren wird von Braun<sup>1)</sup> und Migula<sup>2)</sup> 16 angegeben, da nach ihrer Annahme je 2 dieser Blättchen am Grunde eines gewöhnlichen Blattes zur Entwicklung gelangen können. Bei der Untersuchung kräftiger Exemplare ist es leicht möglich, an zahlreichen Sprossknoten eine grössere Anzahl

<sup>1)</sup> A. Braun, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsberichte d. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1852. pag. 251.

A. Braun, Characeen in Cohns Cryptogamenflora von Schlesien. Bd. I, pag. 377. Breslau 1877.

<sup>2)</sup> W. Migula, Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora. V. Bd. 1897. p. 191.

dieser Blättchen, 18—22 zu zählen. Die im nachfolgenden dargestellte Entwicklungsgeschichte des Sprossknotens ergibt, dass unter jedem der 8 quirlständigen grossen Blätter nicht nur 2, sondern 3 kleinere gebildet werden können, ihre Maximalzahl also 24 beträgt.

Ausser diesen in einem Kranze angeordneten kleineren Blättern, die von der Basis der 8 grösseren abwärts wachsen, finden sich nicht selten in den Achseln der normalen Blätter weitere Blättchen, deren Zahl kleiner ist als die des unteren Kranzes und wohl nur in sehr seltenen Fällen über 10 hinausgehen dürfte. An einem kräftig entwickelten Sprossknoten von *Nitella hyalina* finden sich also ausser den 8 Hauptblättern ein Kranz von höchstens 24 abwärts wachsenden Blättern und eine Anzahl ähnlich gestalteter in den Achseln der Hauptblätter, so dass die Gesamtzahl bis 40 steigen kann. Der ungewöhnliche Blattreichtum ihrer Sprossknoten bedingt den eigenartigen, im Vergleich mit anderen einheimischen *Nitellen* sofort auffallenden Habitus dieser *Nitella*-Art, die zwar in allen Erdteilen vorkommt, dennoch selten ist<sup>1)</sup>.

Im Nachfolgenden soll der vegetative Aufbau von *Nitella hyalina* eingehend besprochen werden.

### I. Die Seitenorgane des Sprossknotens von *Nitella hyalina*.

*Nitella hyalina* (D C.) Ag. ist in der Schweiz an einer grösseren Anzahl von Standorten gefunden worden. Sie wurde nach Braun<sup>2)</sup> und Müller<sup>3)</sup> an verschiedenen Stellen des Genfersees, aux Pierrettes bei Lausanne, bei Morges, Versoix, bei Bellerive in der Nähe Genfs getroffen. Ferner wird ihr Vorkommen im Murtener-, Züricher- und Bodensee erwähnt.

Das Material zu meiner Untersuchung stammt von Versoix und Bellerive am Genfersee und von einem neuen, von Dr. A. Pestalozzi entdeckten Standorte der Pflanze am Lago di Varese in Oberitalien. Bei Versoix und Bellerive, ebenso bei

<sup>1)</sup> A. Braun und O. Nordstedt, Fragmente einer Monographie der Characeen. Abhandlungen d. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1882. pag. 78—79.

A. Braun, Die Characeen Afrikas. Monatsberichte d. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1867. pag. 890.

<sup>2)</sup> A. Braun, Übersicht der schweizerischen Characeen. Neue Denkschriften der schweiz. Gesellschaft für Naturwissenschaften. X. 1849. pag. 10.

<sup>3)</sup> J. Müller, Les Characées genevoises. pag. 54.

Gavirate am Varesesee bildet *Nitella hyalina* am schlammig-sandigen Ufer in einer Tiefe von einigen Zentimetern bis einem Meter unscheinbare Rasen aus Stöckchen mit zahlreichen, 5—20 Zentimeter hohen, mässig verzweigten Sprossen. Sie ist häufig zonenweise stark inkrustiert, so dass nur einzelne schmale Zonen der Stengelinternodien, die Basis der Blattstrahlen und etwa ein Teil der Blattendglieder frei bleiben und hellgrün erscheinen.

Die Internodien der Sprosse sind von verschiedener Länge. Die untersten sind häufig  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  Zentimeter lang, diejenigen an den Sprossscheiteln dagegen gewöhnlich sehr stark verkürzt, so dass sich die Blattquirle eng aneinanderreihen. Die Blätter zeichnen sich durch kurze, gedrungene Internodialzellen aus und die 8 Hauptblätter schliessen mit den zahlreichen Blättchen desselben Knotens, viel mehr als es bei anderen einheimischen *Nitellen*, selbst bei der am meisten köpfchenbildenden *Nitella tenuissima* der Fall ist, zu dichten Köpfchen von  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  Zentimeter Durchmesser zusammen. In der Kultur hält sich *Nitella hyalina* sehr gut und zeigt unter günstigen Bedingungen kräftigeres Wachstum und grössere Dimensionen als an ihren natürlichen Standorten. So erreichen die Sprosse der von mir seit drei Jahren gehaltenen Pflanzen eine Länge von 30 Zentimetern, ihre Internodien sind  $1\frac{1}{2}$ —3 Zentimeter lang, die Blätter länger und meistens auch reichlicher gegliedert als bei den an den Standorten gesammelten Pflanzen. Der Durchmesser der Köpfchen beträgt  $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  Zentimeter. Die Verzweigung bleibt wie bei den im Freien gewachsenen Pflanzen eine mässige. Schwächer entwickelte Quirle zeigen gewöhnlich nur einen kurz bleibenden Seitenspross, der nicht oder nur wenig aus dem Köpfchen der Blätter herausragt. An den mittleren Knoten kräftiger Hauptsprosse kommen nicht selten in der Achsel desselben Blattes 2—3 Seitensprosse (der normale Achselspross und 1—2 accessorische Sprosse aus dessen Basalknoten) zur Entwicklung, welche in ihrem weiteren Wachstum fast die Länge des Hauptsprosses erreichen.

Von den anderen kleinen und ebenfalls köpfchenbildenden *Nitellen* ist *Nitella hyalina* schon von blossem Auge daran zu unterscheiden, dass die dichten Köpfchen an ihrer Oberfläche wie eingeschnürt erscheinen. Sie setzen sich aus einem grösseren oberen und einem kleineren unteren Teile zusammen; der erstere wird von den 8 grossen Hauptblättern und den achselständigen kleineren

Blättern, der letztere von dem Kranze der abwärts wachsenden Blättchen des Knotens gebildet.

Die 8 grossen quirlständigen Hauptblätter sind mit Rücksicht auf ihre Entstehung als Ausstrahlungen I. Ordnung der Achse, als Hauptstrahlen zu bezeichnen. Ein Hauptstrahl von *Nitella hyalina* besteht aus dem Basalknoten, das heisst einer Gruppe von Zellen, welche unmittelbar an der Ursprungsstelle des Blattes im Sprossknoten gelegen sind, nach ihrer Entwicklung aber zum Blatte gerechnet werden müssen und 1—4 Gliedern, von denen die 1—3 erst gebildeten aus Internodialzelle und Knoten bestehen, während das letzte Glied ungeteilt bleibt. Am ersten Knoten des Hauptstrahles werden aus peripherischen Zellen Ausstrahlungen II. Ordnung, Seitenblätter oder Seitenstrahlen erzeugt. Ihre Zahl variiert zwischen 5—8; gewöhnlich sind an kräftigen Pflanzen 6—7 vorhanden (Fig. 1 und 2, Taf. VIII). Einige derselben sind einfache zweizellige Strahlen, aus einer langgestreckten zylindrischen Gliederzelle und einer kleinen, spitzen Zelle, dem *Mucro*, bestehend. Die Mehrzahl der Seitenblättchen sind ebenso kräftig entwickelt wie die Fortsetzung des Hauptstrahles über dem ersten Knoten, indem ihr erstes Glied ebenfalls aus einer Internodialzelle und einem Knoten besteht, aus dessen peripherischen Zellen Ausstrahlungen III. Ordnung entstehen. Diese, in der Zahl von 3—6, können wiederum aus einem zweizelligen Strahl oder aus Internodium und Knoten bestehen, an welchem zum Schlusse 2—5 Ausstrahlungen IV. Ordnung in Form zweizelliger Endstrahlen gebildet werden. Die am zweiten Knoten des Hauptstrahles entstehenden Seitenblättchen — ebenfalls Ausstrahlungen II. Ordnung — erreichen nicht die Grösse derjenigen des ersten Knotens, sondern nur die seiner Ausstrahlungen III. Ordnung. Ihre eigenen Blättchen III. Ordnung entsprechen denjenigen IV. Ordnung des ersten Knotens und die am dritten Knoten des Hauptstrahles entstehenden Blättchen II. Ordnung entsprechen in Verhalten und Form den Ausstrahlungen IV. Ordnung des ersten, denjenigen III. Ordnung des zweiten Hauptstrahlknotens. In gut ausgebildeten Quirlen ist also ein Unterschied der nach dem ersten Gliede folgenden Fortsetzung des Hauptstrahles und den Ausstrahlungen II. Ordnung, den Seitenblättchen des ersten Blattknotens, nicht wahrnehmbar; in weniger vollkommen entwickelten Blattquirlen nimmt indessen, wie in Fig. 3 und 4 der

Taf. VIII an verschiedenen Blättern wahrzunehmen ist, die Teilungsfähigkeit der Seitenblätter stärker ab als diejenige des Hauptstrahles. Alle knotenlosen Seitenblätter II. und III. Ordnung sind wie die letzten Endstrahlen immer zweizellig und bestehen, wie das in Fig. 11, Taf. VIII abgebildete Stipularblättchen, aus einer langen Gliederzelle, deren Teilung in Internodial- und Knotenzelle unterblieben ist, und der zum schmalen, spitzigen Mucro ausgewachsenen Scheitelzelle.

An kräftigen Pflanzen sind die Dimensionen der Hauptblätter aus Köpfchen von 1,5—2,5 Zentimeter etwa die folgenden<sup>1)</sup>:

	Länge		Durchmesser	
	Mittel aus 50 Messungen	Mittel aus 50 Messungen	Mittel aus 50 Messungen	Mittel aus 50 Messungen
	μ	μ	μ	μ
1. Internodialzelle I der Hauptblätter . . . . .	2000—6000	3200	100—225	160
2. Internodialzellen II u. gleichwertige Gliederzellen zweizelliger Endstrahlen . . .	375—1850	985	75—180	127
3. Internodialzellen III u. gleichwertige Gliederzellen von Endstrahlen . . . . .	300—1350	920	60—150	115
4. Gliederzellen der Endstrahlen IV. Ordnung . . . . .	250—1350	820	45—135	96
5. Spitzchen oder Mucrozelle aller Endstrahlen . . . . .	65— 120	94	20— 50	41

An der Basis der Hauptblätter entspringen bei *Nitella hyalina* vom Knoten abwärts gerichtete Blätter, die von Braun den accessorischen Blättern der anderen *Nitellen* homolog gesetzt wurden, die wir in der Folge ihrer besonderen Entstehungsweise entsprechend mit Migula als Stipularblätter benennen wollen. Wie an den Fig. 1 und 2 von Taf. VIII zu ersehen ist, erreichen die

<sup>1)</sup> Da ein Unterschied zwischen der Fortsetzung des Hauptstrahles über dem ersten Knoten und den Seitenstrahlen des letzteren gewöhnlich nicht vorhanden ist, bezeichnen wir das Internodium des ersten Blattgliedes mit I, die vom Knoten desselben ausgehenden Internodialzellen und Gliederzellen von Endstrahlen mit II, die von den nächstfolgenden Knoten ausgehenden mit III und IV. Die Gliederzellen zweizelliger Endstrahlen, welche neben knotenbildenden Blättchen bereits am ersten, sehr häufig aber an dem über der Internodialzelle II folgenden Knoten auftreten, stimmen in ihrer Länge mit den Internodialzellen der gleichwertigen knotenbildenden Blättchen überein, sind dagegen gewöhnlich etwas dicker.

Stipularblätter auch an wohl entwickelten Pflanzen niemals die Dimensionen und denselben Grad der Gliederung wie die Hauptblätter. Sie zeigen gewöhnlich nur einen, seltener zwei blättchen-erzeugende Knoten. Die Zahl der Seitenblättchen am ersten Knoten beträgt 3—7; viele derselben sind, wie an den Fig. 1 und 2 der Taf. VIII zu ersehen ist, zweizellige Endstrahlen und nur wenige haben einen blättchenbildenden Knoten, an welchem als Ausstrahlungen III. Ordnung 2—6, gewöhnlich aber nur 2—3 Endstrahlen entstehen. Ähnlich wie an den Hauptblättern erhält sich auch an den Stipularblättern die Teilungsfähigkeit etwas länger an der Fortsetzung des Hauptstrahles über dem ersten Knoten als an den sonst gleichwertigen Seitenblättchen desselben. An dem in Fig. 1, Taf. VIII dargestellten Sprossknoten zeigen vier Hauptstrahlen der Stipularblätter einen zweiten blättchenbildenden Knoten, während alle Seitenblättchen des ganzen Kranzes zu Endstrahlen geworden sind; von den Stipularblättern der Fig. 2, Taf. VIII zeigen zwei die zweite Teilung ebenfalls ausschliesslich am Hauptstrahl, zwei andere am Hauptstrahl und einem Seitenstrahl. Wie an Fig. 7, Taf. VIII zu ersehen ist, ist das Internodium des zweiten Hauptstrahlgliedes auch sonst etwas stärker entwickelt als die zu Endstrahlen gewordenen Seitenblättchen. Diese stärkere Entwicklung des Mittelstrahles kann auch dann noch zum Ausdruck kommen, wenn eine Teilung seiner Gliederzelle unterbleibt und er ebenfalls als Endstrahl ausgebildet wird (Fig. 8, Taf. VIII). In dem in Fig. 10, Taf. VIII dargestellten Blättchen ist im Knoten die Abgliederung der peripherischen Zellen, nicht aber das Auswachsen derselben zu Seitenstrahlen erfolgt, während als Fortsetzung des Hauptstrahles ein kurzer Endstrahl gebildet worden ist.

Die Dimensionen der Stipularblätter sind die folgenden:

	Länge		Durchmesser	
		Mittel aus 50 Messungen		Mittel aus 50 Messungen
	μ	μ	μ	μ
1. Internodialzelle I und gleichwertige Gliederzellen von knotenlosen Strahlen . . .	645—3000	1125	60—210	135
2. Internodialzellen II u. gleichwertige Gliederzellen von Endstrahlen . . . . .	360—1575	1020	55—225	145
3. Gliederzellen der Endstrahlen III. Ordnung . . . . .	240—1050	815	60—195	118
4. Mucro aller Endstrahlen . .	50— 125	85	25— 48	38



Aus der Vergleichung dieser Angaben für die Stipularblätter mit denjenigen für die Hauptblätter geht hervor, dass die Stipularblätter in den Dimensionen ihrer Glieder wie auch in der Art ihrer Gabelung fast vollständig mit den Ausstrahlungen II. Ordnung, den am ersten oberen Blattknoten entstehenden Seitenblättchen, übereinstimmen. Wie sich im folgenden Abschnitt dieser Abhandlung ergeben wird, sind sie mit denselben auch in Bezug auf Entstehung gleichwertig.

Ausser diesen Stipularblättern, die vergleichbar den einzelligen Stipularblättchen am Sprossknoten vieler Chara-Arten, von der Basis der normalen Blätter ausgehen, finden sich an blattreichen Knoten, wie bereits erwähnt wurde, andere in der Achsel der Hauptblätter. Die Zahl derselben ist immer viel kleiner als die der unteren Blättchen. Gewöhnlich kommen nur einige wenige, 2—5 vor (in Fig. 1, Taf. VIII sind 4 achselständige Stipularblättchen), einigemal wurden 7, einmal 9 gezählt. In ihrer Ausbildung stehen sie fast ausnahmslos hinter denjenigen des unteren Kranzes zurück. Das Internodium des Hauptstrahls ist etwas dünner und weniger lang und der einzige Blattknoten (Fig. 1, Taf. VIII) trägt nur 2—4 Endstrahlen. Viel häufiger als den unteren Stipularblättern fehlt ihnen auch der erste blättchenbildende Knoten, so dass das ganze Blättchen als zweizelliger Strahl ausgebildet ist (Fig. 11, Taf. VIII).

Zahl, Grösse und Teilungsfähigkeit der Stipularblätter sind nicht konstant, unterliegen vielmehr bedeutenden Schwankungen. An kräftigen Sprossen erreichen besonders an den mittleren Knoten die 8 normalen Blätter ihre beste Ausbildung (Fig. 1 und 2, Taf. VIII) und mit ihnen die Stipularblättchen. Ungünstigere Lebensbedingungen, die eine schwächere Entwicklung der Hauptblätter zur Folge haben, bedingen gleichzeitig eine stärkere Abnahme der Stipularblätter an Zahl und Grösse, wobei deren Teilungsfähigkeit entsprechend derjenigen der Seitenstrahlen des ersten Hauptblattknotens abnimmt. An reichbeblätterten Knoten kräftiger Pflanzen beträgt die Zahl der unteren Stipularblättchen meistens 14—18; sie kann auch grösser sein, und nicht selten wurden 18—21, in einem Falle sogar 23 gezählt. In Fig. 2, Taf. VIII sind 20 Stipularblätter vorhanden. An Knoten mit vielzähligem Stipularblattkranz ist auch die Zahl der achselständigen Stipularblätter am grössten.

Unter ungünstigen Kulturbedingungen nimmt zunächst die Zahl der achselständigen Blättchen, in geringerem Masse diejenige der unteren Stipularblätter ab; nachdem die ersteren verschwunden sind, wird auch die Zahl derjenigen des unteren Kranzes reduziert. Es gelangen an schwächer entwickelten Pflanzen meistens weniger als 16, etwa 4—10, zur Entwicklung, bisweilen werden gar keine Stipularblätter mehr ausgebildet. Mit abnehmender Zahl wird auch die Ausbildung der einzelnen Blättchen immer unvollständiger. In vielzähligen Quirlen (Fig. 1 und 2, Taf. VIII) ist die Ausbildung der Stipularblättchen mehr oder weniger gleichmässig. An blattärmeren Knoten (Fig. 3, Taf. VIII) können nebeneinander alle Reduktionsformen auftreten, die von dem in Figur 7 dargestellten Stadium zu demjenigen der Fig. 8, 9, 10 und zuletzt zum einfachen, zweizelligen Endstrahl führen (Fig. 11, Taf. VIII). Die einfachen, zweizelligen Endstrahlen, die in vielzähligen Stipularblattkränzen nicht häufiger sind als am ersten oberen Knoten der normalen Blätter, überwiegen an blattarmen Quirlen.

Von Interesse dürfte noch sein, dass die Ausbildung der Stipularblätter schwach ist oder ganz ausbleiben kann, auch unter Bedingungen, die eine gute Entwicklung der normalen Blätter ermöglichen. Das in Fig. 4, Taf. VIII gezeichnete Sprosstück, das an einem Knoten 8 gut ausgebildete normale Blätter, aber gar keine Stipularblätter zeigt, stammt aus einer Kultur, in welcher eine Anzahl Sprosse mit Torf vollständig überdeckt worden waren. Nach einiger Zeit wuchsen aus dem Untergrunde kräftige Sprosse hervor, von denen einige am ersten Knoten nur die 8 normalen Blätter bildeten. Vielleicht sind diese Sprosse als accessorische Sprosse aufzufassen, die mit den nacktfüssigen Zweigen der *Charen* in der Ausbildung eines auffallend langen und kräftigen Internodiums unter dem ersten Knoten übereinstimmen. Genauere Angaben über diese stipularblattlosen Sprossknoten, wie auch über die Ausbildung der Haupt- und Stipularblätter an Keimpflanzen sollen in einer der nächsten Arbeiten gemacht werden.

Die im Vorstehenden beschriebenen eigenartigen Verhältnisse in der vegetativen Gestaltung von *Nitella hyalina* liessen eine Untersuchung über die Entwicklung und den Bau der in so reichem Masse zur Blattbildung befähigten Sprossknoten wünschenswert erscheinen. Von einem eingehenden Studium der Zellteilungsfolgen

im wachsenden Sprossknoten war ein genauer Aufschluss über die Entstehung der Seitensprosse mit unbegrenztem Wachstum, der Hauptblätter, der unteren und der achselständigen Stipularblätter und über ihr gegenseitiges Verhältnis zu erwarten. Sie versprach also diejenigen Resultate, auf Grund welcher die der *Nitella hyalina* eigentümlichen Stipularblätter mit Bildungen anderer *Characeen*, vor allem dem Stipularkranz der *Chareae* verglichen werden können, eine Vergleichung, die sich sofort aufdrängt, da schon die Übereinstimmung in der Anordnung der Stipularblätter von *Nitella hyalina* und der *Charen* die Vermutung einer gewissen Homologie der morphologisch allerdings sehr verschiedenen Bildungen erweckt.

## II. Die Entwicklung des Sprossknotens und seiner Seitenorgane bei *Nitella hyalina*.

Die Entwicklung des Sprosses und der Blätter der *Characeen* sind in ihren Hauptzügen schon sehr oft beschrieben worden. Zuerst und am eingehendsten von dem Altmeister der Characeenkunde A. Braun <sup>1)</sup> in seinen Abhandlungen über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der *Characeen* und zusammenfassend im allgemeinen Teil seiner Bearbeitung der *Characeen* in Cohns Cryptogamenflora von Schlesien. Die ausführlichen späteren Darstellungen, wie diejenigen von Sachs <sup>2)</sup>, Migula <sup>3)</sup>, Wille <sup>4)</sup> basieren vollständig auf den grundlegenden Untersuchungen Brauns und bestätigen in der Hauptsache die Richtigkeit des Bildes, das Braun vom Aufbau der *Characeen* entworfen hat. Die strenge Gesetzmässigkeit, welche den so regelmässigen Bau der *Characeen* bedingt, wird in diesen Darstellungen, was den Gang der vegetativen Ausgestaltung anbetrifft, nur für die Teilungen der Scheitelzelle und

<sup>1)</sup> A. Braun, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der *Characeen*. Monatsberichte d. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1852 und 1853.  
A. Braun, *Characeen* in Cohns Cryptogamenflora v. Schlesien. I Bd. 1876.

<sup>2)</sup> J. Sachs, Lehrbuch der Botanik und  
K. Goebel, Grundzüge d. Systematik u. speziellen Pflanzenmorphologie. 1882.

<sup>3)</sup> W. Migula, l. c.

<sup>4)</sup> N. Wille, *Characeae* in Englers natürlichen Pflanzenfamilien. I. Teil, Abt. 2, 1897.

die ersten Teilungen im Sprossknoten nachgewiesen. Der Nachweis ihrer Gültigkeit für die späteren Teilungen wurde nicht erbracht, vielfach sogar die Ansicht vertreten, dass im späteren Verlaufe der Knotenentwicklung Teilungen ohne bestimmte Ordnung erfolgen und deshalb am ausgewachsenen Knoten eine Zurückführung der einzelnen Zellen und der Zellanordnung auf die die ersten Teilungen so scharf bestimmenden Bildungsgesetze nicht mehr möglich sei. Im Gegensatze zu diesen Anschauungen ist in neuerer Zeit durch die sorgfältig ausgeführten und klar dargestellten Untersuchungen von Giesenhagen<sup>1)</sup> für eine ganze Reihe von *Characeen* (*Nitella gracilis*, *syncarpa* und *cernua*, *Tolypella intricata* und *nidifica*, *Lamprothamnus alopecuroides* und *Chara stelligera*) die vollständige Gesetzmässigkeit aller späteren Teilungen im Sprossknoten wie auch der Entstehung der accessorischen Gebilde des Knotens nachgewiesen worden. Es wird sich im Verlaufe dieser Besprechung von *Nitella hyalina* vielfach Gelegenheit bieten, die Resultate Giesenhagens zur Vergleichung heranzuziehen, und es werden deshalb auch für die einzelnen Zellen und Zellteilungsfolgen die von Giesenhagen eingeführten Bezeichnungen und Formeln gebraucht, was sowohl im Interesse der Kürze, als der Ermöglichung einer raschen Vergleichung liegen dürfte.

Die Teilungen am Vegetationspunkte von *Nitella hyalina* stimmen mit den bekannten Vorgängen am Scheitel der anderen *Characeae* und *Nitelleae* überein. Der Sprossscheitel wird von einer halbkugelig vorgewölbten Scheitelzelle eingenommen, welche mit Protoplasma und mit dem grossen kugeligen Zellkern dicht erfüllt ist. Der letztere teilt sich karyokinetisch mit einer in der Längsachse des Sprosses verlaufenden Spindel in 2 Tochterkerne, zwischen welchen im weiteren Verlaufe der Teilung eine Wand senkrecht zur Längsachse gebildet wird. Die Scheitelzelle *v* wird durch dieselbe in eine neue Scheitelzelle *v* und eine unter derselben gelegene Zelle *g* geteilt (Fig. 5, Taf. VIII und Fig. 1, A), welche als Mutterzelle eines Sprossgliedes, d. h. eines Internodiums mit dem dazu gehörigen

<sup>1)</sup> K. Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen.

1. Die Wurzelknöllchen der Characeen. Flora oder allg. bot. Zeitung. 82. Bd. Jahrg. 1896.
2. Der Bau der Sprossknoten bei den Characeen. Flora. 83. Bd., Jahrg. 1897, pag. 160—202 und Flora. 85. Bd., Jahrg. 1898, pag. 19—64.

Knoten zu betrachten ist und von A. Braun<sup>1)</sup> als primäre Gliederzelle bezeichnet wurde. Durch wiederholte Teilungen in gleichem Sinne werden von der stets wieder zur ursprünglichen Grösse heranwachsenden Scheitelzelle zahlreiche Gliederzellen erzeugt. Jede derselben teilt sich unmittelbar nach ihrer Entstehung, noch bevor die nächstfolgende Teilung der Scheitelzelle stattfindet, durch eine schwach nach unten gebogene Wand in 2 ungleiche Zellen (Fig. 1, B), eine obere scheibenförmige Zelle  $k$ , die als primäre Knotenzelle bezeichnet wird, und eine untere, zunächst bikonkav linsenförmige, sekundäre Gliederzelle oder Internodialzelle  $i$ . Die Gesetzmässigkeit in der Aufeinanderfolge dieser ersten Teilungen am Vegetationspunkte, welche bis jetzt bei allen untersuchten *Characeen* gefunden worden ist, stellt Giesenhagen in Form folgender Gleichungen dar:

$$\begin{aligned} V &= (v + g) \\ &= [v + (k + i)]. \end{aligned}$$

Da die in der rechten Seite der Gleichung mit  $v$  bezeichnete junge Scheitelzelle immer wieder zur Grösse der ursprünglichen Scheitelzelle  $V$  heranwächst und sich hierauf von neuem in eine junge Scheitelzelle und eine Gliederzelle teilt, die sich ihrerseits wieder in primäre Knotenzelle und sekundäre Gliederzelle (Internodialzelle) gliedert, so wird der Aufbau des aus einer Urscheitelzelle hervorgehenden Sprosses durch die Gleichung

$$V = [v + (k_n + i_n) + (k_{n-1} + i_{n-1}) + \dots + (k_2 + i_2) + (k + i)]$$

dargestellt.

Die sekundäre Gliederzelle (Internodialzelle) erfährt keine weiteren Teilungen mehr. Sie wird zur Dauerzelle und bildet, indem sie stark in die Länge wächst, das auch in älteren Entwicklungsstadien stets einzellig bleibende Internodium zwischen zwei aufeinanderfolgenden Sprossknoten. Die Knotenzelle  $k$  hingegen wird durch gesetzmässig verlaufende Teilungen zu einer vielzelligen, niedrigen Zellscheibe, an welcher zunächst die Anlagen der normalen Blätter und wenig später diejenigen der Stipularblätter entstehen.

<sup>1)</sup> A. Braun, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme l. c. pag. 234.

Die erste Teilung der primären Knotenzelle erfolgt durch eine Teilungswand, welche die in der Oberansicht kreisförmige Zelle (Fig. 2, A) in zwei gleich grosse Zellen, die sekundären Knotenzellen oder Halbierungszellen teilt. Die Lage der halbierenden Längswand ist für jeden Knoten genau bestimmt. Sie steht nämlich in dem Sinne in Beziehung zur Halbierungswand des nächst älteren Knotens, als ihre Schnittlinie auf dem Umfange der Knotenzelle gegenüber der korrespondierenden Linie des unteren Knotens um eine halbe Blattbreite verschoben ist. Da an jedem Knoten die Anordnung der entstehenden seitlichen Organe durch die Lage der Halbierungswand bedingt ist, so wird durch die Verschiebung der Halbierungswände der aufeinanderfolgenden Knoten die später deutlich wahrnehmbare Alternanz der Blätter aufeinanderfolgender Quirle und die Spiralstellung der erst gebildeten Blätter der Sprossknoten, der Primärblätter, sowie der aus deren Achsel hervorsprossenden Achselsprosse bewirkt.

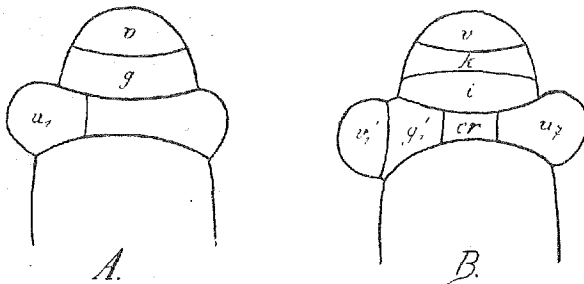


Fig. 1.

A und B. Sprossspitzen von *Nitella hyalina* mit verschiedenen Teilungsstadien. (Eingehende Besprechung der einzelnen Zellen und Zellteilungsfolgen dieser wie auch aller folgenden Figuren im Text). Vergr.: 300:1.

Denken wir uns nun einen wachsenden Spross von *Nitella hyalina* aufrecht so vor uns orientiert, dass die Spirallinie der Primärblätter vorn am Scheitel des Sprosses endigt, so muss am jüngsten Knoten, in welchem gerade die ersten Teilungen vor sich gehen, das Primärblatt vorn in die Mitte zu liegen kommen. Die Halbierungswand der primären Knotenzelle geht also von vorn nach hinten, wenn wir mit Giesenhagen die Seite des Knotens, welche bei dieser Orientierung gegen den Beschauer gerichtet ist, als die

vordere, die entgegengesetzte als hintere Seite des Knotens bezeichnen. Die beiden Halbierungszellen sind bei dieser Orientierung mit  $hr$  und  $hl$  als rechte und linke Halbierungszelle zu benennen. Jede derselben zerfällt in der Folge durch inaequale Teilungen in eine mittlere Restzelle  $c$  und einen Kranz peripherischer Zellen, der Segmentzellen  $u$ . In beiden Halbierungszellen beginnt diese Zellbildung auf derselben Seite, vorn an der Halbierungswand und zwar ist die rechte Halbierungszelle zunächst bevorzugt. Nach vorausgegangener Kernteilung erfolgt eine Teilung derselben durch eine vertikale Wand, welche von der Halbierungswand ausgehend den Umfang der Knotenzelle rechts vorn schneidet und so eine Zelle von der Halbierungszelle abtrennt, welche von oben betrachtet ungefähr als Ausschnitt der ganzen primären Knotenzelle erscheint. Durch eine entsprechende Teilung wird hierauf in der Halbierungszelle  $hl$  vorn links an der Halbierungswand eine Segmentzelle gebildet (Fig. 2, B). Dieser ersten folgen in jeder Halbierungszelle weitere Teilungen durch senkrechte Wände, von denen die zuerst nachfolgende nicht mehr von der Halbierungswand, sondern von der ersten Teilungswand ausgehend bogenförmig zum Umfang der kreisförmigen primären Knotenzelle verläuft. An diese zweite Teilungswand schliesst sich eine ähnlich verlaufende dritte an (Fig. 2, C) und schliesslich wird in jeder Halbierungszelle durch einen vierten Teilungsschritt der Restausschnitt der Halbierungszelle, welcher von der Halbierungswand der primären Knotenzelle und Flächen der ersten, zweiten und dritten Teilungswand begrenzt wird, durch eine senkrechte Wand, welche von der dritten Teilungswand direkt zur Halbierungswand hinübergeht, in eine vierte peripherische und eine zentrale Zelle geteilt.

Aus jeder Halbierungszelle des Sprossknotens von *Nitella hyalina* entstehen also durch diese Teilungen vier peripherische Segmentzellen und eine zentrale Restzelle. Die 8 peripherischen Zellen des Knotens sind die von Giesenhagen mit  $u$  bezeichneten Urzellen der Blätter. Nachdem im Verlaufe der eben besprochenen Teilungen in der rechten und linken Halbierungszelle je die erste peripherische Zelle gebildet worden, ist die Reihenfolge der weiteren Teilungen meistens die, dass von der rechten Halbierungszelle nach der ersten auch die dritte, fünfte und siebente, von der linken dagegen ausser der zweiten noch die vierte, sechste und achte peripherische Zelle gebildet wird.

Indessen verlaufen nach der Bildung der peripherischen Zellen  $u_1$  und  $u_2$  (Fig. 2, B) die weiteren Teilungen so rasch, dass auch bei *Nitella hyalina* wohl wie bei den von Giesenhagen untersuchten Arten, diese Reihenfolge nicht strenge innegehalten wird, was der kurzen Intervalle wegen, die zwischen den aufeinanderfolgenden Teilungen liegen, auch nicht von Bedeutung sein kann. Um aber für die einzelnen peripherischen Zellen des Knotens genaue Bezeichnungen zu haben, empfiehlt es sich doch, dieselben in der Reihenfolge zu numerieren, als ob die regelmässige Abwechslung in der Teilung der benachbarten Halbierungszellen Regel wäre. Wir bezeichnen infolgedessen die peripherischen Zellen von  $hr$  von vorn nach hinten als  $u_1$ ,  $u_3$ ,  $u_5$  und  $u_7$ , diejenigen der linken Halbierungszelle  $hl$  als  $u_2$ ,  $u_4$ ,  $u_6$  und  $u_8$  und die aus den peripherischen Zellen entstehenden Blätter, entsprechend dem Index ihrer Urzelle als Blatt I, II, III etc. Bezeichnet man noch die entstandenen zentralen Restzellen nach ihrer Entstehung aus  $hr$  und  $hl$  als  $cr$  und  $cl$ , so kann das von Giesenhagen für die besprochenen Teilungen aufgestellte Teilungsgesetz für *Nitella hyalina* in der folgenden Formel zum Ausdruck gebracht werden:

$$\begin{aligned} k &= hr + hl \\ &= (cr + u_1 + u_3 + u_5 + u_7) + (cl + u_2 + u_4 + u_6 + u_8) \\ &= (cr + cl) + (u_1 + u_2 + u_3 + u_4 + u_5 + u_6 + u_7 + u_8). \end{aligned}$$

In der letzten Gleichung enthält der erste Klammersausdruck der rechten Seite diejenigen Elemente des jungen Knotens, welche bei der weiteren Entwicklung zu den stammeigenen Zellen des Knotens werden, während von den im zweiten Klammersausdruck zusammengefassten peripherischen Zellen alle seitlichen Bildungen des Knotens abzuleiten sind.

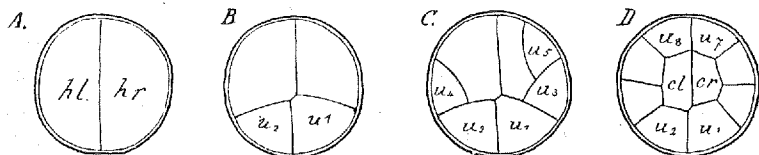


Fig. 2.

A—D. Querschnitte junger Sprossknoten von *Nitella hyalina* mit verschiedenen Stadien der Zerlegung in die peripherischen Zellen  $u$  und die beiden zentralen Restzellen  $cl$  und  $cr$ . Vergr.: 300:1.



Die beiden stammeigenen Zellen *cr* und *cl* (Fig. 2, *D* und Fig. 3, *A* u. *B*) erweisen sich bei der weiteren Entwicklung als von sekundärer Bedeutung. Mit der Kräftigung der anstossenden Internodialzellen nimmt auch der Durchmesser des Knotens in gleichem Masse zu und an der entsprechenden Flächenvergrösserung haben natürlich auch die beiden zentralen Restzellen Anteil. Mit dieser Dehnung ist gewöhnlich eine Zerteilung der grösser werdenden Fläche durch einige Teilungen verbunden. In jeder der beiden Restzellen tritt bei der ersten Teilung eine Wand senkrecht zur Halbierungswand auf, so dass die beiden Zellen in 4 kreuzweis gelagerte etwa gleich grosse Tochterzellen zerlegt werden. Jede derselben wird bei einer weiteren Teilung durch eine der Halbierungswand ungefähr parallel verlaufende Wand wiederum in 2 mehr oder weniger gleichwertige zerlegt. Nicht selten unterbleibt bei diesem zweiten Teilungsschritt in den einen dieser Tochterzellen eine Teilung, während in anderen noch eine dritte Teilung erfolgen kann. Die Gesamtzahl der durch diese Teilungen aus den beiden Zellen *cr* und *cl* hervorgehenden Zellen ist niemals beträchtlich. Sie beträgt höchstens 7—12 und es steht auch die grössere oder geringere Zahl derselben in keiner Beziehung zur sonstigen Ausgestaltung des Knotens. In Fig. 3, *A—E* sind Querschnitte durch 5 verschieden alte Sprossknoten gezeichnet. In den Stadien *A* und *B* sind die beiden Restzellen *cl* und *cr* noch ungeteilt; in *C* und *D* ist die erste Teilung derselben in die kreuzweis liegenden Tochterzellen erfolgt; in *E* sind dieselben durch eine weitere Teilung in eine grössere und eine kleinere Zelle zerlegt worden und in einer der kleineren der 8 Zellen hat noch eine dritte Teilung stattgefunden. In dem in Fig. 4 dargestellten Querschnitt durch einen alten Sprossknoten besteht der aus den beiden zentralen Restzellen hervorgegangene Complex aus 8 Zellen, deren Wände die Reihenfolge der stattgefundenen Teilungen noch deutlich erkennen lassen. Von den 4 erst gebildeten Tochterzellen ist eine nicht mehr weiter geteilt worden, während in den 3 anderen eine ziemlich aequale Teilung erfolgte. In einer der aus denselben hervorgegangenen Einzelzellen wurde noch eine Teilung vollzogen, so dass die Gesamtzahl der stammeigenen Zellen auf 8 vermehrt worden ist.

Von ungleich grösserer Bedeutung als die Teilungen der stammeigenen Zellen sind diejenigen der 8 peripherischen Zellen *u*.

Bevor wir auf dieselben eintreten, soll vorerst noch kurz die Form dieser Zellen beschrieben werden. Die uhrglasförmigen Wände, welche die primäre Knotenzelle von den anstossenden Internodialzellen scheiden, sind, wie früher schon erwähnt worden ist, mit den konvexen Seiten gegen einandergekehrt, so dass die Knotenzelle zu einer bikonkaven Scheibe wird. Die aus dieser primären Knotenzelle hervorgehenden zentralen Restzellen und peripherischen Zellen sind daher von ungleicher Höhe. Die zentralen Zellen *cr* und *cl* (Fig. 1, B) sind am niedrigsten und bilden, wie in späteren Stadien der aus ihnen hervorgehende Zellkomplex, ein flach tafelförmiges Zentralstück. Die peripherischen Zellen *u* sind an ihrer Innenseite am niedrigsten. Gegen den Umfang der primären Knotenzelle hin werden sie höher, so dass sie also stumpfe Pyramiden bilden, deren Grundflächen an der Knotenoberfläche, deren abgestumpfte Spitzen an einer der Restzellen liegen und deren Seitenflächen von zwei Teilungswänden und je einem Stück der oberen und unteren Querwand der primären Knotenzelle gebildet werden.

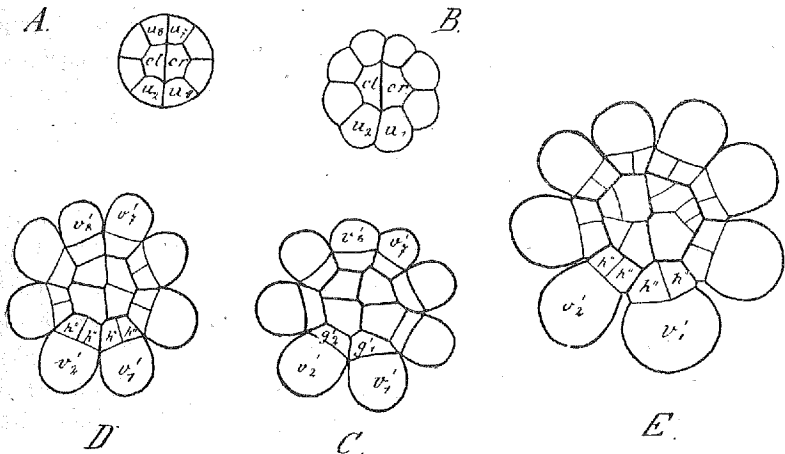


Fig. 3.

Querschnitt junger Sprossknoten von *Nitella hyalina*. A. Unmittelbar nach der Ausbildung der peripherischen Zellen *u* und der zentralen Restzellen. B. Beginn der weiteren Entwicklung durch Hervorwölbung der Aussenwände der peripherischen Zellen über die Knotenoberfläche. C. Teilung der peripherischen Zellen *u* in die Blattscheitelzelle *v'* und erste Gliederzelle *g'*. D und E. Zerlegung der zentralen Restzellen in den Komplex der stammeigenen Zellen. Vergr.: 180:1.

Während des Wachstums des gesamten Knotens erfahren die peripherischen Zellen bald eine Gestaltsveränderung, indem sich ihre Aussenwand über die Oberfläche des Knotens hervorzuwölben beginnt. Nachdem der vorgewölbte Teil ungefähr halbkugelige Form angenommen hat, wird er nach vorausgegangener karyokinetischer Teilung des Kernes, durch eine zum Umfang tangentiale Wand, als eigene Zelle von der peripherischen Zelle  $u$  abgetrennt.

Wie die Vergleichung der in Fig. 3,  $A-E$  dargestellten Querschnitte zeigt, ist die Entwicklung der Segmentzellen eines Knotens in keinem Stadium eine gleichzeitige. Das erst gebildete Segment  $u_1$  der rechten Halbierungszelle beginnt sich am frühesten zu entwickeln, ihm folgt das entsprechende Segment  $u_2$  der linken Halbierungszelle (Fig. 3,  $B$ ), dann nacheinander  $u_3, u_4-u_3$ , so dass  $u_1$  und  $u_2$  auf jeder weiteren Entwicklungsstufe (Fig. 3,  $C-E$ ) immer am stärksten, die gegenüberliegenden  $u_7$  und  $u_8$  am schwächsten entwickelt sind, die ersteren sich zuerst, die letzteren sich zuletzt teilen.

Aus dem weiteren Entwicklungsgange geht hervor, dass die peripherischen Zellen  $u$  als Urzellen der Blätter zu bezeichnen sind; ihre erste Teilung durch die tangential zur Knotenoberfläche verlaufende Wand entspricht dem Teilungsvorgang einer Sprossscheitelzelle  $V = v + g$  und kann daher durch die Gleichung

$$u = v' + g'$$

dargestellt werden, in welcher  $v'$  die Scheitelzelle,  $g'$  die erste Gliederzelle des Blattes bedeuten (Fig. 1,  $B$  und Fig. 3,  $C$ ). Entsprechend einer Sprossscheitelzelle ist  $v'$  zu weiteren Teilungen nach der Gleichung  $V = v + g = [v + (k + i)]$  befähigt. Im Unterschiede zur Sprossscheitelzelle ist diese Teilungsfähigkeit aber beschränkt. Nach Erzeugung von 3—4 weiteren Gliederzellen, die sich, die letzte ausgenommen, in Internodial- und Knotenzelle teilen, geht die Teilungsfähigkeit verloren und die Scheitelzelle wächst zu dem spitzen Mucro aus, der die letzte ungeteilt bleibende Gliederzelle krönt.

In Analogie mit dem im Sprosse erfolgenden Teilungsvorgang  $g = (k + i)$  und dem Verhalten der, durch die späteren Teilungen der Blattscheitelzelle erzeugten Gliederzellen wäre zu erwarten, dass auch die Gliederzellen  $g'$  des Teilungsvorganges  $u = v' + g'$ , später in eine Knotenzelle und eine Internodialzelle zerlegt würden. Dieser

Teilungsvorgang, den Giesenhagen bei *Lamprothamnus alopecuroides* und *Chara stelligera* festgestellt hat und der auch bei anderen *Chara*-Arten erfolgt, unterbleibt bei *Nitella hyalina* wie bei den von Giesenhagen untersuchten *Nitella*-Arten. Es werden die Zellen  $g'$  ohne vorhergehende Teilung direkt zu den Blattbasalknoten und zeigen in ihrem weiteren Verhalten vielfache Übereinstimmung mit den übrigen primären Blattknotenzellen. An diesen wird ähnlich wie in den primären Knotenzellen des Sprosses ein Kreis peripherer Zellen gebildet, die aber nur eine einzige zentrale Restzelle umschliessen, da in charakteristischer Weise, in Abweichung vom Teilungsmodus des Sprossknotens, die Teilung der primären Blattknotenzelle in die beiden Halbierungszellen unterbleibt. Die Bildung der peripherischen Zellen ist wiederum eine einseitig fortschreitende, wobei das erste Segment auf der dem Sprosse zugekehrten Seite der Blattanlage, das letzte auf der gegenüberliegenden Rückenseite derselben angelegt wird.

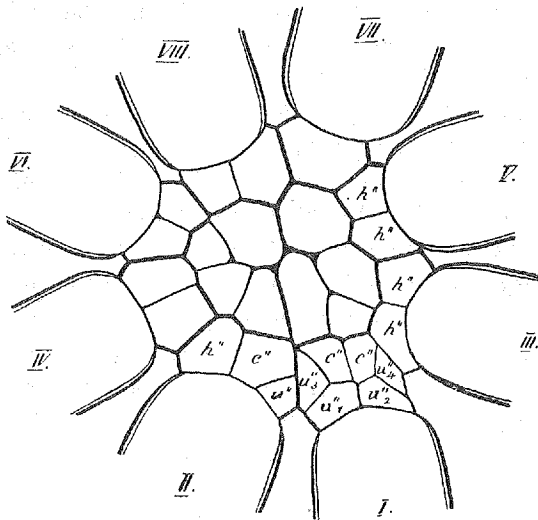


Fig. 4.

Querschnitt durch einen erwachsenen Sprossknoten von *Nitella hyalina*. Basalstücke der Blattinternodialzellen der Blätter I—VIII. In den Basalknoten der Blätter III—VIII sind die Zellen  $h''$  getroffen worden, in demjenigen von Blatt II die aus einer Zelle  $h''$  entstandenen Zellen  $c''$  und  $u''$ ; an der Basis des Blattes I, das den Achselspross bildet, 6 Zellen aus dem Basalknoten des Achselsprosses.

Vergr.: 180:1.

Am ersten Blattknoten von *Nitella hyalina* werden gewöhnlich 5 bis 8 Segmentzellen gebildet; diese sind als Urzellen der Ausstrahlungen II. Ordnung, der Seitenblättchen zu betrachten, welche in ihrer weiteren Entwicklung der Fortsetzung des Hauptstrahles gleichwertig sind. Am zweiten und dritten Blattknoten ist die Anzahl der auftretenden peripherischen Zellen entsprechend der früher für diese Knoten angegebenen Zahl von Seitenblättchen kleiner, der Ring der Segmente wird gewöhnlich nicht geschlossen, so dass die Restzelle auf der vom Spross abgewendeten Seite des Blattes bis an die Knotenoberfläche reicht.

Während am ersten freien, vom Sprossknoten durch das Internodium I getrennten Blattknoten der Teilungsvorgang also durch den Ausdruck

$$k' = c' + u'_1 + u'_2 \dots \dots + u'_{5-8}$$

bezeichnet werden kann, finden in der Zelle  $g'$ , die als Basalknoten des Blattes im Sprossknoten eingesenkt ist, nur eine kleinere Anzahl von Teilungen statt. Es hat diese Verminderung der Zahl der peripherischen Zellen im Basalknoten gegenüber dem nächstfolgenden Blattknoten, die nicht nur bei *Nitella hyalina*, sondern auch bei allen andern bis jetzt untersuchten Arten der *Chareae* und *Nitelleae* mehr oder weniger stark vorgeschritten ist, ihren Grund offenbar in der Beschränkung der freien Oberfläche der Basalknotenzellen. Bei der von Giesenhagen untersuchten *Nitella gracilis* besitzen die Basalknoten im ausgewachsenen Zustande wie auch während der ganzen Entwicklung annähernd kreisförmigen Umriss. Bei *Nitella hyalina* treten wie bei den anderen *Nitellen* die jungen Blattanlagen ebenfalls zuerst in der Form halbkugeliger Höcker über die Oberfläche des Knotens hervor; da aber in der Folge die Dehnung ihrer Basis schneller fortschreitet als die Zunahme des Knotenumfanges, wird der Umriss der Basis später oval. Die Blattbasen erscheinen durch den gegenseitigen Druck seitlich zusammengepresst und ihr Durchmesser ist in der Richtung der Längsachse des Sprosses um  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  grösser als der Querdurchmesser. Diese im Vergleich zu den *Nitellen* der *Mucronata*-Gruppe durch die dichtere Stellung der 8 Blattanlagen bewirkte Formabweichung bedingt auch, dass die Teilungswand, welche die Urzelle  $u$  nach der Teilung  $u = v' + g'$  in Scheitelzelle und Gliederzelle teilt, nicht ringsum an die freie Oberfläche der Hervorwölbung

ansetzt. Die gedrängt stehenden Blattanlagen stossen seitlich mit einer viel grösseren Fläche aneinander als bei den sechsblättrigen Nitellen, so dass die erste Teilungswand sehr vieler Blattanlagen (Fig. 3, C—E) statt der freien Oberfläche diese Berührungsfläche trifft. Die basale Knotenzelle jedes Blattes ist also vor ihrer Weiterentwicklung eine niedrige, plattenförmige Zelle mit einer nach aussen gerichteten ovalen Grundfläche, über welcher die Scheitelzelle *v'* sich erhebt, und einer viereckigen durch die niedrigen stammeigenen Zellen gebildeten zweiten Grundfläche (Fig. 3, C—E und Fig. 1, B). Seitlich wird sie begrenzt durch die beiden Internodialzellen und die Basilknoten der beiden benachbarten Blattanlagen und zeigt ferner einen schmalen, an die äussere Grundfläche anstossenden Gürtel freier Oberfläche, welcher an den Enden des grösseren Durchmessers der ovalen Grundfläche am besten, an den Schmalseiten derselben weniger stark oder gar nicht ausgebildet ist.

In den späteren Entwicklungsstadien ändert sich der Umriss der aus der Basalknotenzelle hervorgehenden kleinen Zellgruppe, indem das Wachstum des Knotenumfanges die Ausdehnung der ihrer definitiven Ausbildung nahe stehenden Blattbasen überholt. An den ausgewachsenen Knoten sind die Blattbasen gewöhnlich wieder kreisrund und rücken nicht selten infolge der grossen Dehnung der Gesamtknotenoberfläche auseinander, so dass sie durch schmale Streifen freier Knotenoberfläche getrennt sind.

Wie schon von A. Braun<sup>1)</sup> und Migula<sup>2)</sup> angegeben wird, werden durch die Teilungen der Basalknotenzellen diejenigen Zellen gebildet, aus denen die Stipularblätter ihren Ursprung nehmen. Um den Unterschied der Stipularblätter von *Nitella hyalina* gegenüber den accessorischen Blättern anderer *Nitellen* zu charakterisieren, macht Migula über die Entstehung der Basalknotenzelle und ihre späteren Teilungen die nachfolgenden Angaben: „Nachdem sich von der Knotenzelle am Scheitelpunkte die 8 Blattzellen abgegliedert haben, teilt sich jede derselben durch 2 rasch aufeinanderfolgende Scheidewände in 3 Zellen, von denen die unterste sofort noch einmal in eine obere und eine sehr flache untere Scheibenzelle

<sup>1)</sup> A. Braun, Characeen in Cryptogamenflora von Schlesien. pag. 377.

<sup>2)</sup> W. Migula, l. c. pag. 194.

zerfällt. Während die 3 obersten Zellen an der Bildung des Blattes beteiligt sind, nehmen die Stipularblätter aus der untersten ihren Ausgang. Es gliedern sich nämlich, ähnlich wie die primären Blattzellen aus dem Stengelknoten, aus dieser untersten Zelle ohne vorherige Querteilung 4 Zellen ab, von denen 2 auf der Blattinnenseite, 2 auf der Blattaussenseite stehen und deren Zellwände sich nicht berühren. Die nach der Blattinnenseite abgeschnittenen Zellen haben in der Regel keine weitere Entwicklung, die auf der Blattaussenseite, also unter den Blättern am Stengel stehenden, entwickeln sich zu den Stipularblättern, deren Ausbildung eine verschiedene sein kann. Ursprünglich waren also stets 16 Stipularblätter angelegt und meist kommen diese auch zur Entwicklung; zuweilen wachsen jedoch einzelne Zellen nicht weiter, sondern bleiben ungeteilt und deshalb ist die Zahl der entwickelten Stipularblätter manchmal eine geringere als 16<sup>4)</sup>. Diese Ausführungen Migulas, aus denen übrigens nicht mit Sicherheit die Vorstellung zu gewinnen ist, welche sich ihr Verfasser von der räumlichen Anordnung der besprochenen Zellen machte, sind sowohl was die Entstehung der Basalknotenzelle als auch ihre Teilungen anbetrifft, unrichtig. In Bezug auf die Entstehung der Basalknotenzelle und die Zahl der Stipularblättchen sind sie bereits im vorstehenden, in Bezug auf die Entwicklung der Stipularblätter im folgenden berichtet.

Eine genaue Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Basalknotens, wie sie durch Giesenhagen für eine Anzahl von Arten erlangt worden ist, erfordert auch bei den einfach gebauten *Nitellen* wie *Nitella mucronata*, *gracilis*, *tenuissima*<sup>1)</sup> ein eingehendes Studium. Für *Nitella hyalina* gestaltete sich die Untersuchung der

<sup>1)</sup> Herr O. Kuczewski dehnte auf meine Veranlassung hin eine orientierende Untersuchung der Entwicklung des Sprossknotens und der Teilungen in der Basalknotenzelle bei der von Giesenhagen ausführlich beschriebenen *Nitella gracilis* auch auf die zwei nahe verwandten Arten, *Nitella mucronata* und *Nitella tenuissima* aus. Die Ergebnisse seiner Untersuchung an diesen drei *Nitellen*, die wir ihrer nahen Verwandtschaft wegen im nachfolgenden als *Mucronata*-Gruppe bezeichnen wollen, stehen mit den Angaben Giesenhagens für *Nitella gracilis* in vollkommener Übereinstimmung. Das besondere Verhalten von *Nitella tenuissima* und *mucronata* in Bezug auf die Entstehung accessorischer Gebilde, kommt für diese Arbeit nicht in Betracht und wird jedenfalls in einer der nachfolgenden Mitteilungen besprochen werden.

Sprossknoten, der zahlreichen Blätter und Stipularblätter wegen, noch um einiges mühsamer. An älteren Knoten von *Nitella hyalina* kann man sich wie bei den anderen Arten zunächst über die Zahl und die Anordnung der Zellen des Basalknotens orientieren, indem man die Blätter und Stipularblätter über ihrer Basis sorgfältig wegpräpariert, worauf die Zellen des Basalknotens durch den durchschnittenen Blattstumpf wie durch ein Fenster sichtbar werden. Aus der Anordnung der Zellen des Basalknotens kann auf ihre Entstehungsfolge geschlossen werden; eine genaue Kenntnis derselben konnte aber erst nach der Herstellung einer grösseren Zahl von Mikrotomschnitt-Serien durch die aufeinanderfolgenden jüngsten Knoten am Sprosscheitel gewonnen werden. Ausser Querschnitten und medianen Längsschnitten durch Sprossspitzen mit mehreren aufeinanderfolgenden jungen Knoten bieten zum Studium der Basalknotenzelle namentlich die tangentialen Längsschnitte instruktive Bilder, von denen die in Fig. 5 zur Darstellung gewählten ein vollständiges Bild der Zellteilungsvorgänge im Basalknoten geben dürften.

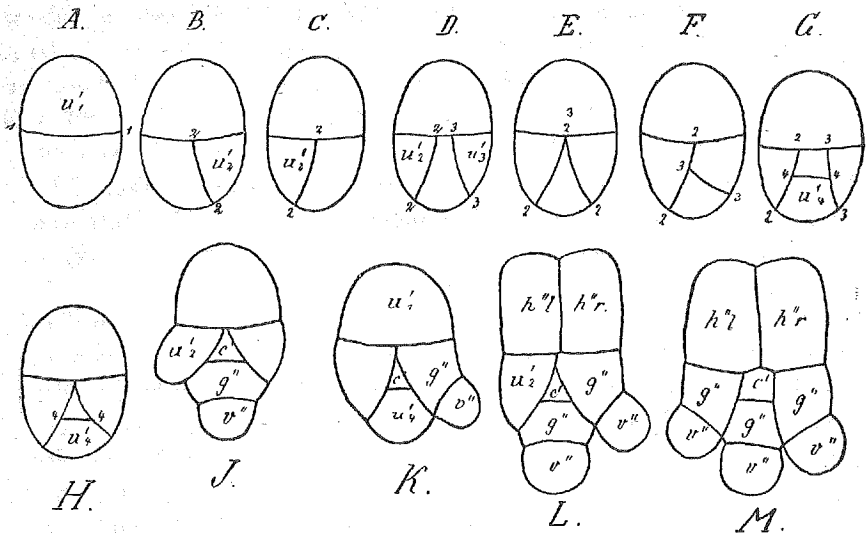


Fig. 5.

*Nitella hyalina*. A—H Bildung der vier peripherischen Zellen  $u'_{1-4}$  und der Restzelle  $c$  durch die Teilungen der Basalknotenzelle. J—M Weiterentwicklung der Segmente  $u'_{2-4}$  durch Teilung in Scheitelzelle  $v''$  und erste Gliederzelle (Basalknotenzelle)  $g'$  der Stipularblätter; erste Teilung von  $u'_1$  der Blätter II—VIII in die Halbierungszellen  $h''$ . Vergr.: 180:1.



Die Bildung der peripherischen Zellen des Basalknotens beginnt wie bei den oberen Blattknoten auf der inneren, das heisst der dem Spross zugewendeten Seite mit einer unpaaren Zelle und schreitet links und rechts von derselben gegen die Aussenseite des Blattes, die Rückenseite hin fort. Die erste Teilungswand teilt die in tangentialen Längsschnitten elliptische Basalknotenzelle, indem sie schwach nach unten gebogen von links nach rechts verläuft, in die erste Segmentzelle  $u'_1$  und eine gewöhnlich nur wenig grössere Restzelle (Fig. 5, A). Diese teilt sich in dem Sinne weiter, dass links und rechts je noch eine der Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$  abgeschnitten werden, deren Wände von der ersten Teilungswand ausgehend bogenförmig gegen den Umfang der Restzelle hin verlaufen. Lage und Grösse der durch diese beiden Teilungen entstehenden Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$  sind nicht immer vollständig gleich. Bald wird  $u'_2$  auf der rechten (Fig. 5, B), bald auf der linken Seite (Fig. 5, C) abgeschnitten. Die rechts oder links gelegene Zelle  $u'_2$  kann ferner kleiner, gleich gross oder grösser sein als die sich weiter teilende Restzelle, wodurch ein verschiedener Verlauf der die Zelle  $u'_3$  abgliedernden Teilungswand bedingt wird. Im ersteren Falle (Fig. 5, D) schneiden die beiden Teilungswände 2 und 3 die erste Teilungswand getrennt, die Restzelle wird also innen noch von einem Stück der ersten Teilungswand begrenzt; im zweiten Falle stossen die beiden Teilungswände an der ersten Wand aufeinander (Fig. 5, E) und drittens kann die dritte Teilungswand (Fig. 5, F) statt von der ersten Teilungswand von der zweiten aus bogenförmig gegen die Peripherie hin angelegt werden.

Bei *Nitella mucronata*, *gracilis* und *tenuissima* wird bisweilen nach der Bildung der Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$  durch eine weitere Teilung entweder rechts oder links eine Zelle  $u'_4$  gebildet, der Ring der peripherischen Zellen durch dieselbe aber nicht geschlossen, so dass die Restzelle  $c'$  noch bis an den Umfang des Knotens reicht. Bei *Nitella hyalina* wird dagegen bei der fast ausnahmslos erfolgenden Anlage der Zelle  $u'_4$  die Restzelle so geteilt, dass die neue Teilungswand auf den Wänden 2 und 3 senkrecht steht und innerhalb der peripherischen Zelle  $u'_4$  eine zentrale Restzelle  $c'$  entsteht (Fig. 5, G und H). Die zentrale Restzelle  $c'$  des Basalknotens erfährt in der Folge keine weiteren Teilungen mehr.

Von den peripherischen Zellen  $u'$  stimmen  $u'_2$ ,  $u'_3$  und  $u'_4$  der Basalknoten aller 8 Blätter in ihrer weiteren Entwicklung überein, während das Segment  $u'_1$  sich von denselben verschieden und im Basalknoten des Blattes I wiederum anders als in denjenigen der Blätter II–VIII verhält. Wir betrachten zunächst die weitere Entwicklung der peripherischen Zellen  $u'_2$ ,  $u'_3$  und  $u'_4$ . Sie sind zur Bildung der Stipularblätter befähigt, die, wie wir gesehen haben, in ihrer Ausbildung mit den Ausstrahlungen II. Ordnung, den Seitenblättchen des ersten, eigentlichen Blattknotens übereinstimmen. Das Vermögen der Stipularblattbildung kommt in gleicher Weise allen 3 Zellen zu und es gelangen an kräftigen Pflanzen auch stets an einigen Basalknoten der 8 Blätter eines Quirls alle 3 Anlagen der Stipularblätter zur Entwicklung. An schwächer entwickelten Knoten beschränkt sich die Weiterentwicklung meistens auf zwei der drei Zellen. Dabei sind diejenigen mit der grössten freien Oberfläche, gewöhnlich die mittlere  $u'_4$  und eine der beiden seitlichen,  $u'_2$  oder  $u'_3$  bevorzugt.

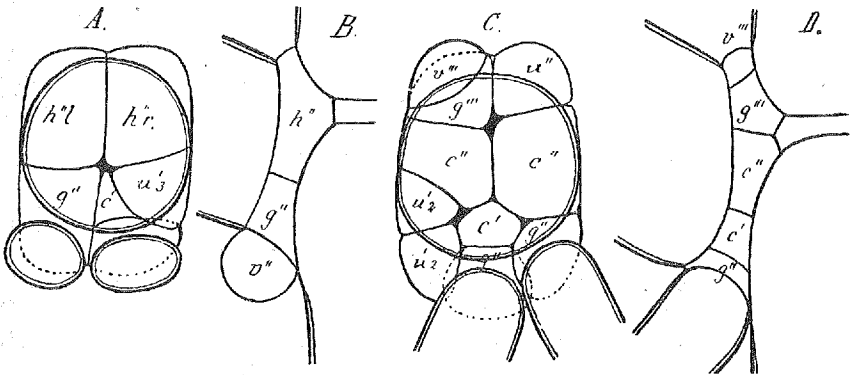


Fig. 6.

Basalknoten ausgewachsener Blätter von *Nitella hyalina*. A und C Ansicht des Basalknotens, nachdem Hauptblatt und Stipularblatt weggeschnitten worden waren; B und D Längsschnitte durch die Basalknoten mit entsprechender Zellteilung. Vergr. 180:1.

Die begünstigten Zellen wölben sich an der freien Oberfläche papillenartig vor und es wird die zuletzt halbkugelige Hervorwölbung durch eine Querwand als Scheitelzelle  $v''$  von dem im

Knoten verbleibenden Basalstück, der ersten Gliederzelle  $g''$  abgeschnitten (Fig. 5,  $J-M$ ). Es entspricht diese Teilung dem Teilungsvorgang  $u = v + g$  des Hauptsprosses und ist dem Teilungsvorgang am ersten Blattknoten homolog. Die Teilungsfähigkeit der Scheitelzellen  $v''$  der Stipularblätter ist beschränkt. Im besten Falle erzeugen sie drei Gliederzellen, von denen die beiden ersten sich wiederum in Knotenzelle und Internodialzelle teilen, während die dritte mit der verkümmerten Scheitelzelle zu einem zweizelligen Endstrahl auswächst. Entsprechend der verschiedenen Ausbildung der Ausstrahlungen II. Ordnung am oberen Blattknoten, kann die Zahl der Teilungen von  $v''$  noch mehr reduziert werden. Statt zwei knotenbildenden Gliederzellen kann nur eine gebildet werden, so dass Stipularblätter von der Ausbildung der in den Fig. 8, 9 und 10, Taf. VIII dargestellten entstehen, oder es kann schliesslich die Zelle  $v''$  schon nach einer ersten Teilung zum Mucro auswachsen und mit der ungeteilt bleibenden Gliederzelle einen einfachen zweizelligen Strahl bilden (Fig. 11, Taf. VIII).

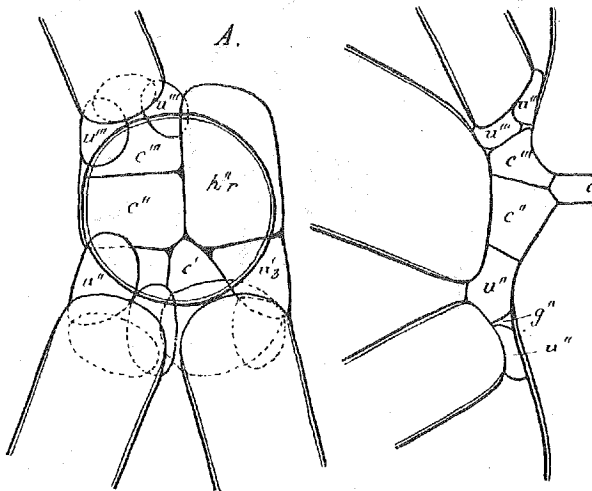


Fig. 7.

Basalknoten eines Hauptblattes mit zwei unteren und einem oberen Stipularblatt von *Nitella hyalina*. A Nach Entfernung des Hauptblattes von der Fläche gesehen, B im Längsschnitt durch den Sprossknoten Vergr.: 180:1.

Die Zellen  $g''$  verhalten sich analog den bei der Teilung der Segmentzellen  $u$  des Sprossknotens entstehenden untersten Gliederzellen  $g'$ , indem sie ohne vorausgehende Teilung in Knotenzelle und Internodialzelle direkt zu den Basalknotenzellen der Stipularblätter werden. Sie bleiben später entweder ungeteilt (Fig. 6, *A* und *D* und Fig. 9, *A*) oder gliedern einige peripherische Segmentzellen  $u''$  ab (Fig. 7, *A* und *B*).

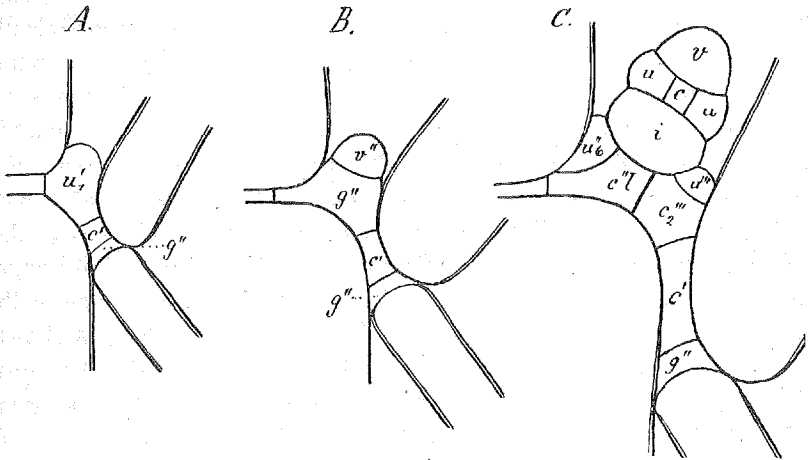


Fig. 8.

*A—C* Längsschnitte durch den Sprossknoten und den Basalknoten von Blatt I mit verschiedenen Entwicklungsstadien des normalen Achselsprosses von *Nitella hyalina*. Vergr.: 180:1.

Während nach der ersten Teilung der Basalknotenzelle  $g'$  von der Restzelle die peripherischen Zellen  $u'_2$ ,  $u'_3$  und  $u'_4$  gebildet werden und diese die Anlagen der unteren Stipularblätter erzeugen, teilt sich auch die erstgebildete Segmentzelle  $u'_1$  weiter und zwar im Basalknoten des Blattes I anders als in denjenigen der Blätter II—VIII. Im Gegensatz zu den Zellen  $u'_{2-4}$  bildet  $u'_1$  der Basalknoten II—VIII keine Scheitelzelle, sondern teilt sich nach Art einer Knotenzelle durch eine mediane Längswand in 2 gleichwertige Halbierungszellen, die wir als  $h''$  bezeichnen können (Fig. 5, *L* und *M*). Diese bleiben bei der weiteren Entwicklung ungeteilt (Fig. 6, *A* und *B*), oder teilen sich in eine Restzelle  $c''$  und eine grosse Segmentzelle  $u''$ , welcher der Streifen freier Ober-

fläche zufällt (Fig. 6, C und D). Einzelne dieser Zellen  $u'$  stimmen in ihrem weiteren Verhalten mit den Zellen  $u'_{2-4}$  überein, indem sie ebenfalls zur Bildung eines Stipularblättchens befähigt sind. Sie wölben sich an ihrer freien Oberfläche papillenartig vor und es wird die Hervorwölbung als Scheitelzelle  $v'''$  durch eine Querwand von der basalen Zelle  $g'''$  abgetrennt, welche analog  $g'$  und  $g''$  als erste Gliederzelle aufzufassen ist. Sie wird wie jene, da die Teilung in Knoten- und Internodialzelle unterbleibt, direkt zum Basalknoten des Stipularblättchens, das aus der Scheitelzelle  $v'''$  hervorgeht. Entsprechend den Zellen  $g'$  kann auch  $g'''$  ungeteilt bleiben oder bei weiterer Entwicklung in eine Restzelle  $c'''$  und einige peripherische Zellen  $u'''$  zerlegt werden (Fig. 7, A und B).

Aus der Zelle  $u'_1$  des Basalknotens von Blatt I geht der normale Achselspross des Knotens hervor. Es verhält sich infolgedessen diese Zelle abweichend von den Zellen  $u'_1$  der übrigen Blattbasen. Sie teilt sich nicht wie diese durch eine Längswand, sondern liefert zunächst durch Abgliederung einer halbkugelig vorgewölbten Partie die Scheitelzelle des Achselsprosses (Fig. 8, A und B). Sie verhält sich also in der Art ihrer Teilung übereinstimmend mit den Zellen  $u'_{2-4}$  des Basalknotens aller Blätter und es kann ihre Teilung mit der Formel  $u'_1 = v' + g'$  bezeichnet werden. Ein Unterschied dieses Vegetationspunktes  $v'$  des Segmentes  $u'_1$  von Blatt I und derjenigen der Segmente  $u'_{2-4}$  zeigt sich erst in ihrem späteren Verhalten. Aus den Zellen  $v''$ , die von den Segmenten  $u'_{2-4}$  abgeschnitten werden, gehen Bildungen beschränkten Wachstums, die Stipularblätter, hervor; die Zelle  $v'$  des Segmentes  $u'_1$  erzeugt den Achselspross mit unbegrenztem Wachstum, indem sie sich wie eine Scheitelzelle eines Hauptsprosses unbegrenzt, entsprechend der Gleichung

$$V = v + g$$

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

teilt. In den Knotenzellen wiederholen sich die gleichen Teilungsvorgänge wie in den Knoten des Hauptsprosses nach der Formel

$$k = hr + hl$$

$$= cr + cl + (u_1 + u_2 + \dots \dots \dots u_7 + u_8).$$

Für die bei der Teilung der Zelle  $u'_1$  mit der Sprossscheitelzelle  $v'$  entstehende Zelle  $g'$  wäre nach Analogie der Teilungen

im Hauptsprosse ebenfalls eine Teilung nach der Formel  $g = k + i$  zu erwarten. Sie unterbleibt aber wie bei den primären Gliederzellen  $g'$  der Hauptblätter und den Zellen  $g''$  der aus den Segmenten  $u'_{2-4}$  hervorgehenden Stipularblätter und es erfolgen in derselben die Teilungen einer gewöhnlichen Sprossknotenzone. Sie wird also zunächst durch eine Längswand, welche in der Medianebene des Blattes I liegt, in die beiden Halbierungszellen zerlegt, die wir in diesem speziellen Falle als  $h''_r$  und  $h''_l$  zu bezeichnen haben. Von diesen werden peripherische Zellen  $u''$  gebildet, von denen die ersten  $u''_1$  und  $u''_2$  auf der dem Tragblatte zugekehrten Seite der Halbierungswand angelegt werden, und die letzten  $u''_5$  und  $u''_6$  ( $u''_7$  und  $u''_8$  wurden niemals beobachtet), an die entgegengesetzte Seite der Halbierungswand anschliessend den Kreis vollenden. Die 6 peripherischen Zellen  $u''$  umgeben die beiden Restzellen  $c'''$ . Analog den peripherischen Zellen  $u$  eines Hauptsprossknotens kommt auch den Zellen  $u''$  die Natur von Vegetationspunkten zu und sie sind, wie im folgenden zu ersehen ist, als Urzellen weiterer, verschieden gestalteter seitlicher Organe zu betrachten.

Einige dieser Zellen entwickeln sich sofort weiter. Eine derselben wird zur Mutterzelle des accessorischen Sprosses, der an zahlreichen Knoten kräftiger Pflanzen mit dem Achselspross der Achsel des Blattes I entspringt und dem Achselspross an Länge gewöhnlich nur wenig nachsteht. Diese Zelle ist nicht etwa, wie zu erwarten wäre, eine dem Tragblatte zugekehrte älteste Zelle  $u''_1$  oder  $u''_2$ , sondern eine der seitlich gelegenen  $u''_3$  und  $u''_4$ , denen im Vergleich mit  $u''_1$  und  $u''_2$  offenbar eine grössere freie Oberfläche zukommt und die daher besser zu weiterer Entwicklung befähigt sind. In Fig. 9, A ist  $u''_3$  zur Urzelle des accessorischen Sprosses geworden. Die Entwicklung desselben gestaltet sich vollständig übereinstimmend mit derjenigen des normalen Achselsprosses aus der peripherischen Zelle  $u''_1$ . Der papillenartig vorgewölbte äussere Teil der Zelle wird durch eine Querwand als Scheitelzelle  $v'''$  abgetrennt, welche wie  $v''$  des Achselsprosses in ihren Teilungen dem Teilungsgesetz der Scheitelzelle des Hauptsprosses folgt. Das untere Stück  $g'''$  wird als Basalknoten in die zwei zentralen Restzellen und den Kranz peripherischer Zellen  $u'''$  geteilt, denen wiederum die Natur von Vegetationspunkten zukommt und von denen eine vielleicht einen accessorischen Spross II. Ordnung erzeugt.

Der Ursprung des accessorischen Sprosses aus dem Basalknoten des Achselsprosses ist auch in Fig. 9, *B* sehr gut zu ersehen. Vom Basalknoten des Blattes II sind die beiden Halbierungszellen  $h''$  des Segmentes  $u'_1$  getroffen worden, von demjenigen des Blattes III die zwei peripherischen  $u'_2$  und  $u'_3$  sowie die Restzelle  $c'$ .

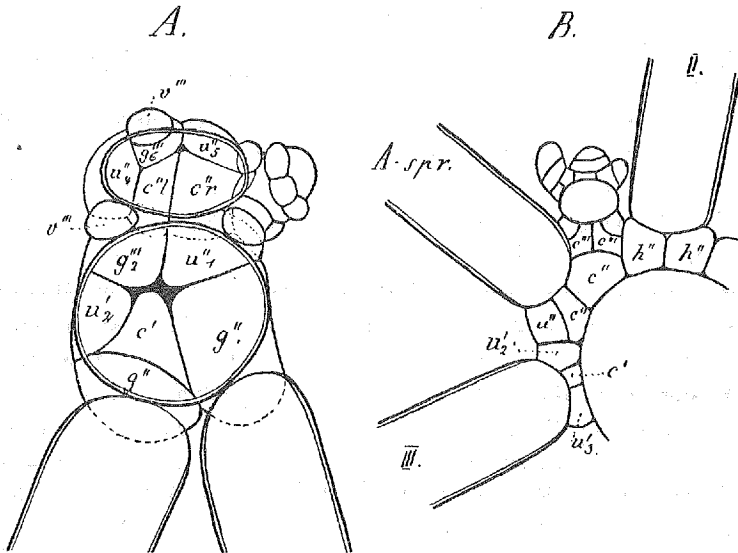


Fig. 9.

*Nitella hyalina*. Entwicklung des accessorischen Sprosses. *A*. Basalknoten des Blattes I mit 2 unteren Stipularblättern, dem Basalknoten des Achselsprosses, dem aus  $u'_3$  entstandenen accessorischen Spross und 2 Scheitelzellen  $v''$ . Vergr.: 180:1. *B*. Partie eines schief geführten Querschnittes durch einen ältern Sprossknoten, in welchem die Blätter II und III, der Achselspross mit dem aus seinem Basalknoten entspringenden accessorischen Spross getroffen sind. Vergr.: 80:1.

Blatt I ist infolge der Entwicklung des Achselsprosses (*A-spr.*) gegenüber den benachbarten Blättern etwas nach unten gedrängt und daher in dem dargestellten Schritte nicht getroffen worden. Es zeigt der Schnitt dagegen die Basis des Achselsprosses mit den beiden zentralen Restzellen  $c''$ , einer peripherischen Zelle  $u''$  und den aus einer gleichwertigen Segmentzelle  $u''$  entstandenen accessorischen Spross, der nach zweimaliger Teilung seiner Scheitelzelle

bereits aus Scheitelzelle, Segmentzelle, einem Knoten mit Blattanlagen und der dazugehörigen Internodialzelle sowie dem Basalknoten besteht. Dieser zeigt im Längsschnitt die durch die Halbierungswand getrennten Restzellen  $c'''$  sowie zwei peripherische Zellen  $u'''$ .

Bei *Nitella gracilis* kann bei tüppiger Entwicklung der Pflanze ausser dem ersten accessorischen Spross aus einer zweiten peripherischen Zelle  $u''$ , z. B. aus  $u''_4$  des Achselspross-Basalknotens ein weiterer accessorischer Spross erzeugt werden. Bei *Nitella hyalina* nimmt in denjenigen Fällen, wo neben dem Achselspross zwei accessorische Sprosse in derselben Blattachsel auftreten, der zweite nicht dem ersten gleichwertig aus einer Zelle  $u''$  seinen Ursprung, sondern vielmehr aus einer Zelle  $u'''$  des Basalknotens des ersten accessorischen Sprosses, ein Vorgang, der übrigens auch bei *Nitella tenuissima* Regel zu sein scheint.

Ausser der den ersten accessorischen Spross liefernden Zelle  $u''_3$  vom Basalknoten des Achselsprosses entwickeln sich gewöhnlich noch 1—2 ihrer Schwesterzellen weiter. Die von denselben gebildeten Scheitelzellen  $v'''$  (Fig. 9, A) zeichnen sich aber nicht durch unbegrenzte Teilungsfähigkeit aus, sondern liefern, indem sie nur 1—2 Gliederzellen erzeugen, ähnlich den Zellen  $v'''$  der Basalknoten der Blätter II—VIII Stipularblätter. In Fig. 9, A haben die Segmentzellen  $u''_2$  und  $u''_6$  sich in  $v'''$  und  $g'''$  geteilt und in Fig. 10 ist aus der Zelle  $u''_4$  des Basalknotens des Achselsprosses ein Stipularblättchen hervorgegangen.

In den bei der Bildung des accessorischen Sprosses und der Stipularblättchen nicht verwendeten peripherischen Zellen  $u''$  im Basalknoten des normalen Achselsprosses unterbleibt die Abgliederung einer Scheitelzelle. Sie werden, wenn sie sich dennoch weiterentwickeln, direkt zu Knotenzellen, in welchen die Halbierungswand gewöhnlich nicht angelegt wird, die dagegen eine variierende Zahl von peripherischen Zellen und eine Restzelle liefern können. Nicht selten bleiben sie übrigens völlig ungeteilt. Dieselben Entwicklungsmöglichkeiten kommen auch den peripherischen Zellen  $u'''$  im Basalknoten des accessorischen Sprosses zu, von denen in der Regel nur eine einen accessorischen Spross II. Ordnung liefert, während die Ausbildung von Stipularblättern aus denselben nicht beobachtet worden ist.



Nach dieser Orientierung über die Entstehung der accessori-schen Sprosse ist der vollständige Verlauf der Entwicklung der Hauptsprossknoten und der seitlichen Organe, welche im normalen Gange der primären Knotendifferenzierung angelegt werden, klar-gelegt und damit auch die Aufgabe, die Entwicklung der Stipularblätter und ihr Verhältnis zu den normalen Blättern und den Seitensprossen festzustellen, gelöst. Bevor wir aber zu einer kurzen Besprechung der erhaltenen Ergeb-nisse übergehen, dürfte es sich empfehlen, sich noch einmal rasch den gesamten Aufbau eines Sprossknotens mit allen Seitenorganen zu vergegenwärtigen. Es ist dies an Hand von Figur 10 leicht möglich. In derselben sind die, für die Ableitung der seitlichen Organe allein in Betracht kommenden, Basalknoten der 8 Blätter derart nebeneinander zur Darstellung gebracht worden, als ob der Sprossknoten an seinem Umfang zwischen Blatt VII und VIII durch-schnitten und bandförmig in eine Ebene ausgebreitet worden wäre. Da die peripherischen Zellen eines Knotens nicht nur untereinander, sondern natürlich auch mit der Gruppe der zentralen, stammeigenen Zellen, die in der Figur nicht enthalten sind, zu einem festen Gewebekörper verbunden sind, ist diese Art der Präparation allerdings nicht möglich. Die Ausführung der Zeichnung wurde vielmehr durch eine Variation des Verfahrens ermöglicht, das von Giesenhagen zur Herstellung entsprechender Figuren verwendet worden ist. An wohl entwickelten Knoten von Sprossen, die vorher mit Chromessigsäure fixiert worden waren, wurden die Hauptblätter, Stipularblätter, Achselspross und accessori-scher Spross sorgfältig unmittelbar über ihrer Basis wegpräpariert und hierauf das Spross-stück mit dem blattlosen Knoten mit Hämatoxylin oder Bismarck-braun schwach gefärbt, in Xylol oder Nelkenöl aufgehellt und unter Deckglas in der Aufhellungsflüssigkeit beobachtet. Durch leichtes Verschieben des Deckglases wurde das Sprosstück mit dem Knoten gedreht, so dass nach und nach die 8 Blattbasen nach oben zu liegen kamen und gezeichnet werden konnten. Die einzelnen Zeichnungen wurden dann der Reihenfolge der Blattbasen entsprechend aneinander gefügt. In denselben sind die weggeschnit-tenen Hauptblätter und der Achselspross als doppelt kontou-rierte Kreise, die Stipularblätter dagegen in der Seitenansicht mit einem kurzen Stumpfe des ersten Internodiums dargestellt worden.

Am einfachsten gestaltet sind an dem als Beispiel gewählten Knoten die Basalknoten der beiden jüngsten Blätter VII und VIII. Bei der Teilung der Basalknotenzelle  $g'$  von Blatt VII ist zunächst durch die horizontal verlaufende Wand die grosse periphere Zelle  $u'_1$ , hierauf  $u'_2$  und  $u'_3$  und durch eine letzte Teilung  $u'_4$  und  $c'$  entstanden. Die Zelle  $u'_1$  ist durch die Halbierungswand in die beiden Zellen  $h''$  geteilt worden;  $u'_2$  und  $u'_4$  haben Stipularblätter gebildet; eine Weiterentwicklung von  $u'_3$  und die Abgliederung peripherischer Zellen von den Basalknotenzellen  $g'$  der Stipularblätter ist nicht erfolgt. Im Basalknoten des jüngsten Blattes VIII hat sich die eine der beiden Zellen  $h''$  in  $c'$  und  $u''$  geteilt, dagegen ist die Bildung der Segmente  $u'$  schon frühzeitig unterbrochen worden, so dass  $u'_3$  und  $u'_4$  fehlen. Die Restzelle  $c'$  ist ausnahmsweise von einem grossen Stück der Knotenoberfläche begrenzt. Die gebildete periphere Zelle  $u'_2$  ist durch eine Querwand in die Scheitelzelle  $v''$  eines Stipularblattes und eine Basalknotenzelle geteilt worden, eine Weiterentwicklung der beiden Zellen ist indessen noch nicht erfolgt.

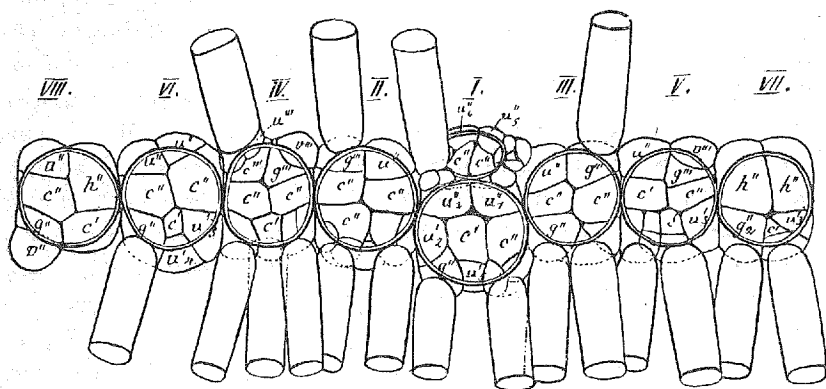


Fig. 10.

Die Basalknoten der 8 Blätter und des Achselsprosses eines ausgewachsenen Hauptprossknotens von *Nitella hyalina*. Vergr. 80:1.

Die Vergleichung aller 8 Basalknoten zeigt, dass mit Ausnahme des eben beschriebenen Blattes VIII in allen anderen die Vierzahl der peripherischen Zellen  $u'$  Regel ist (im Basalknoten von Blatt I, ebenso in Figur 6, C, findet sich noch eine weitere,

5. Segmentzelle), und dass durch die peripherischen Zellen der Kranz um die zentrale Restzelle vollständig geschlossen wird. Wie im Basalknoten von Blatt VII sind auch bei Blatt III und V je ein Stipularblatt aus  $u'_2$  und  $u'_4$  hervorgegangen. In den Basalknoten der Blätter I und II nehmen die Stipularblätter von den Segmenten  $u'_2$  und  $u'_3$  ihren Ursprung. Im Basalknoten von Blatt VI ist die Stipularblattbildung auf  $u'_2$  beschränkt geblieben, und am Basalknoten VIII ist erst die Abgliederung der Scheitelzelle von der peripherischen Zelle  $u'_2$  erfolgt. Nur im Basalknoten des Blattes IV sind aus allen 3 Zellen  $u'_{2-4}$  Stipularblätter entstanden. Die Zellen  $g''$ , welche mit den Scheitelzellen der Stipularblätter durch die erste Teilung der peripherischen Zellen  $u'$  entstanden und als Basalknotenzellen der Stipularblätter aufzufassen sind, haben keine weiteren Teilungen mehr erfahren (III, VII, VI) oder haben in verschiedener Zahl und Anordnung peripherische Zellen  $u''$  von einer Restzelle  $c''$  abgegliedert. Die Zellen  $u'_1$  der Basalknoten II—VIII sind ausnahmslos durch eine Halbierungswand in die beiden Zellen  $h''$  geteilt worden, in welchen weitere Teilungen nur im Knoten VII vollständig unterblieben sind. In allen anderen dagegen sind weitere Teilungen erfolgt, indem entweder von der einen (Blatt VIII) oder von beiden (Blatt II—VI) durch eine auf der Längswand mehr oder weniger senkrecht stehende Wand eine grosse peripherische Zelle  $u''$  von einer Restzelle  $c''$  abgeschnitten wurde. Den Zellen  $u''$  kommt das Vermögen zur Bildung einer Scheitelzelle zu, welche in Form einer halbkugelig vorgewölbten Partie der Zelle durch eine Querwand als  $v'''$  von der Gliederzelle  $g'''$  abgetrennt wird. Die Scheitelzelle  $v'''$  ist in zwei Fällen (Blatt IV und V je aus  $h''$  entstanden) latent geblieben, während sie in II, IV und III je zu einem Stipularblättchen ausgewachsen ist. In IV sind von der Gliederzelle  $g'''$ , der Basalknotenzelle des Stipularblattes, einige peripherische Zellen  $u'''$  und eine Restzelle  $c'''$  gebildet worden.

Der Basalknoten des Blattes I hat in normaler Weise den Achselspross erzeugt, indem von der Zelle  $u'_1$  eine halbkugelige Hervorwölbung durch eine Querwand als Scheitelzelle  $v''$  von der Gliederzelle  $g''$  abgetrennt wurde. Der durch die späteren Teilungen von  $v''$  erzeugte Achselspross ist ebenfalls über seiner Basis wegpräpariert worden und der aus der Zelle  $g''$  entstandene

Basalknoten desselben sichtbar. Die Zelle  $g''$  ist zuerst durch eine Halbierungswand in die beiden Halbierungszellen  $h''$  zerlegt worden. Die Bildung der peripherischen Zellen  $u''$  hat in den beiden Halbierungszellen  $h''$  an der dem Tragblatte zugekehrten Seite, rechts und links der Halbierungswand, mit  $u''_1$  und  $u''_2$  begonnen und an der entgegengesetzten Seite mit den jüngsten Segmenten  $u''_5$  und  $u''_6$  ( $u''_7$  und  $u''_8$  werden nicht gebildet) aufgehört. Die peripherische Zelle  $u''_3$  ist zur Urzelle des noch wenig entwickelten accessorischen Sprosses geworden; aus  $u''_4$  ist ein Stipularblättchen entsprossen, während die übrigen Schwesterzellen  $u''$  noch keine weiteren Teilungen erfahren haben.

Die Betrachtung des in Figur 10 enthaltenen Übersichtsbildes über die Blattbasalknoten eines Sprossknotens zeigt, dass an demselben ausser denjenigen Zellen, aus welchen die verschiedenen seitlichen Organe ihren Ursprung genommen haben, den nicht mehr weiter entwicklungsfähigen Zellen, wie den stammeigenen Zellen  $c$ , den zentralen Restzellen  $c'$ ,  $c''$  und  $c'''$ , in jedem Basalknoten noch eine grosse Zahl von Zellen verschiedener Wertigkeit, deren Schwesterzellen bei der Bildung der seitlichen Organe verwendet worden sind, latent bleiben. Solche Zellen sind:

1. Peripherische Zellen  $u''_{2-4}$ , die nicht zu Stipularblättchen geworden sind und überhaupt noch keine Teilung erfahren haben.
2. Scheitelzellen  $v''$ , die von den Segmenten  $u''_{2-4}$  abgegliedert worden sind, aber sich nicht zu Stipularblättchen entwickelten.
3. Ungeteilt gebliebene Zellen  $g''$  (Basalknotenzelle der Stipularblätter) und peripherische Zellen  $u'''$ .
4. Ungeteilt gebliebene Zellen  $h''$  der Blätter II—VIII.
5. Von den Halbierungszellen  $h''$  der Blätter II—VIII abgegliederte peripherische Zellen  $u''$ , die von diesen erzeugten, aber nicht ausgewachsenen Scheitelzellen  $v'''$ .
6. Basalknotenzellen  $g'''$  der aus  $v'''$  entstandenen Stipularblättchen und die von denselben abgeteilten peripherischen Zellen.
7. Die peripherischen Zellen  $u''$  des Basalknotens des normalen Achselsprosses, die nicht Urzelle des accessorischen Sprosses oder eines Stipularblättchens geworden sind.
8. Die peripherischen Zellen  $u'''$  des Basalknotens des accessorischen Sprosses und die Basalknotenzellen oder deren peripherische Segmente der unter 7 aufgeführten Stipularblättchen.

Auf die Besprechung der Adventivgebilde, welche nach der primären Differenzierung des Sprossknotens aus einzelnen der aufgezählten entwicklungsfähigen Zellen noch entstehen können oder deren Bildung experimentell veranlasst werden kann, soll nicht an dieser Stelle, sondern in einer späteren Abhandlung eingetreten werden, welche auch die Ergebnisse experimenteller Untersuchungen an anderen *Nitelleae* und *Chareae* enthalten wird.

### III. Die Bedeutung der Stipularblätter von *Nitella hyalina*.

Wenn zum Schlusse die Entwicklung des Sprossknotens und seiner Seitenorgane von *Nitella hyalina* mit derjenigen der von Giesenhagen eingehend untersuchten Vertreter der verschiedenen Characeengattungen kurz verglichen werden soll, um dadurch vielleicht einen Aufschluss über die Bedeutung der Stipularblätter zu erhalten, so sind als Vergleichspunkte offenbar die Entstehung der Basalknotenzellen, die Anordnung und Zahl ihrer peripherischen Zellen  $u'$ , sowie die aus diesen Zellen hervorgehenden Seitenorgane in den Vordergrund zu stellen.

1. Die Entstehung der Basalknotenzellen  $g'$  stimmt für *Nitella hyalina* mit allen anderen bis jetzt untersuchten Nitellen (*Nitella gracilis*, *syncarpa*, *cernua*, *mucronata*, *tenuissima*) und Tolypellen (*Tolypella intricata* und *nidifica*) überein. Nach der Teilung  $u = v' + g'$  unterbleibt im Gegensatze zu den Gliederzellen der Sprosse und den aus den späteren Teilungen von  $v'$  hervorgehenden Gliederzellen der Blätter die Teilung  $g' = k' + i'$ , und es wird die Gliederzelle  $g'$  direkt zur Basalknotenzelle. Bei den von Giesenhagen untersuchten *Chareae*, *Lamprothamnus alopecuroides* und *Chara stelligera*, jedenfalls auch bei der Mehrzahl der anderen *Chara*-Arten, findet dagegen die Teilung der Zelle  $g' = k' + i'$  in eine gegen die stammeigenen Zellen hin liegende Internodialzelle  $i'$  und eine äussere Basalknotenzelle  $k'$  statt.

2. Zahl und Anordnung der peripherischen Zellen  $u'$  im Basalknoten.

Bei *Nitella mucronata*, *gracilis* und *tenuissima* wird von der Basalknotenzelle  $g'$  durch eine erste Teilungswand, die schwach nach unten ausgebogen von links nach rechts verläuft, die grosse

peripherische Zelle  $u'_1$  von einer Restzelle abgetrennt. Von dieser werden hierauf gewöhnlich rechts und links noch je eine peripherische Zelle  $u'_2$  und  $u'_3$  durch Wände abgeschnitten, welche von der ersten Teilungswand ausgehend schwach bogenförmig zum Umfange des Knotens verlaufen. Eine weitere peripherische Zelle  $u'_4$  kann durch eine ähnliche inaequale Teilung der Restzelle gebildet werden und schliesst entweder an  $u'_2$  oder  $u'_3$  an. Durch dieselbe wird aber der Ring der peripherischen Zellen nach unten hin nicht geschlossen. Die Restzelle  $c'$  erreicht daher noch den Umfang des Knotens. In ähnlicher Weise verläuft die Bildung der peripherischen Zellen  $u'$  bei *Nitella syncarpa*. Bei *Nitella cernua*, ferner bei *Tolypella intricata* und *nidifica* ist die Zahl der peripherischen Zellen  $u'$  grösser, an zahlreichen Knoten sind sie auch am ganzen Umfange der Basalknotenzelle entwickelt, so dass  $c'$  zu einer zentralen, allseitig von den Segmentzellen  $u'$  begrenzten Restzelle wird. Auch bei *Chara stelligera* wird eine wechselnde Zahl peripherischer Zellen gebildet, wobei ebenfalls in einzelnen Fällen der Ring derselben geschlossen wird, während in anderen Knoten der letzte Teilungsschritt unterbleibt und die Restzelle  $c'$  bis an den Knotenumfang reicht. Die Zerlegung der Zelle  $g'$  stimmt bei *Nitella hyalina* in den ersten Teilungen vollständig mit den Nitellen der Mucronata-Gruppe überein. Nach der Entstehung der peripherischen Zellen  $u'_{1-3}$  erfolgt nun aber bei *Nitella hyalina* mit wenigen Ausnahmen (Figur 6, C; Figur 10, I) eine 4. Teilung durch eine Wand, welche, an die Teilungswände 2 und 3 ansetzend, von einer kleinen zentralen Restzelle  $c'$  eine peripherische Zelle  $u'_4$  abtrennt, welcher nun das verbliebene Reststück der freien Oberfläche gehört.

Mit dieser Teilung der Restzelle in eine 4. peripherische Zelle  $u'$  und eine zentrale Restzelle zeigt *Nitella hyalina* ein Verhalten, das weniger an dasjenige der anderen *Nitelleae* und der von Giesenhagen untersuchten beiden Vertreter der *Chareae* als an dasjenige sich anschliesst, das von Herrn Kuczewski nächstens für *Chara fragilis* und *delicatula* genauer beschrieben werden wird und das vermutlich auch anderen berindeten Arten der Gattung *Chara* zukommt.

3. Ursprung und Art der Seitenorgane des Sprossknotens.

Aus der Zelle  $u'_1$  des Basilarknotens I entsteht bei *Nitella hyalina* der normale Achselspross. Dieselbe Entwicklung findet auch bei *Nitella mucronata*, *gracilis* und *tenuissima*, ferner bei *Nitella cernua* statt, während bei *Nitella syncarpa* und bei den Tolypellen die Achselsprosse ebenfalls aus dem Basilarknoten, aber durch andere Teilungsvorgänge gebildet werden. Bei *Lamprothamnus*, *Chara stelligera*, *Chara fragilis* und *delicatula* und jedenfalls auch bei anderen berindeten *Chara*-Arten ist dagegen der Achselspross als Abkömmling der Zelle  $i'$  zu betrachten, welche durch die Teilung  $g' = h' + i'$  mit der Blattbasilarknoten-zelle  $h'$  aus der Gliederzelle  $g'$  entstanden ist. Die Zellen  $u'_1$  der Basalknoten der Blätter II—VI liefern bei *Nitella mucronata*, *gracilis* und *tenuissima* sowie bei den anderen bereits beschriebenen *Nitelleae* und *Chareae* keine Scheitelzelle. Sie werden zu Knotenzellen, welche in die beiden Halbierungszellen geteilt werden, von denen wiederum jede in eine Restzelle und eine verschiedene Anzahl peripherischer Zellen zerlegt wird. Eine Weiterentwicklung dieser letzteren zu seitlichen Organen findet gewöhnlich nicht statt. Auch bei *Nitella hyalina* bilden die Zellen  $u'_1$  der Blattbasalknoten II—VIII nicht unmittelbar eine Scheitelzelle. Sie erfahren ebenfalls zuerst eine Längsteilung in die Halbierungszellen. Von jeder Halbierungszelle  $h''$  wird nur eine einzige peripherische Zelle  $u''$  erzeugt, welcher die gesamte freie Oberfläche von  $h''$  zufällt. Diese Zellen  $u''$  sind nun zur Bildung von Scheitelzellen III. Ordnung ( $v'''$ ) beim nächsten Teilungsschritte befähigt. Bei *Chara fragilis* und *delicatula* verhalten sich die Zellen  $u'_1$  in den Basalknoten des Blattes I und der anderen Blätter gerade umgekehrt als bei den Nitellen. Im Basalknoten von Blatt I (in dessen Achsel der Achselspross aus  $i'$  entsteht) bildet  $u'_1$  keine Scheitelzelle, sondern wird sofort zur Knotenzelle, durch deren Teilung Halbierungszellen und nachher peripherische Zellen gebildet werden. Die Zellen  $u'_1$  der Basalknoten aller übrigen Blätter erzeugen dagegen bei ihrer ersten Teilung einen Vegetationspunkt  $v''$ , der zu einem Rindenblatt auswächst, und eine Gliederzelle  $g''$ , welche als Basalknoten des Rindenblattes bezeichnet werden kann und dieser Wertigkeit entsprechend die gewöhnlichen Teilungen der Blattknoten-zellen erfährt.

Die übrigen peripherischen Zellen  $u'_{2-4}$  der Basalknoten

stehen bei *Nitella syncarpa*, *gracilis* u. a. in ihrer Entwicklungsfähigkeit weit hinter dem erstgebildeten Segmente  $u'$ , zurück. Bei *Nitella gracilis* beobachtete Giesenhagen in einem einzigen Falle, dass eine derselben einem Sprossvegetationspunkt den Ursprung gab. Die Entwicklung war in jenem Falle derjenigen des Segmentes  $u'$ , ähnlich. Der halbkugelig vorgewölbte freie Scheitel der Zelle wurde als Scheitelzelle durch eine Querwand abgeteilt. Der im Knoten steckende Teil der ursprünglichen Zelle  $u'$  wurde zum Basalknoten des angelegten Sprosses und teilte sich zunächst durch eine Halbierungswand. Gewöhnlich unterbleibt aber in diesen Zellen  $u'_{2-4}$  die Abscheidung einer Sprossscheitelzelle, sie werden direkt zu Knotenzellen, welche sich entweder nach dem Auftreten einer Halbierungswand oder direkt durch Abtrennung vereinzelter peripherischer Zellen weiter teilen; nicht selten bleiben sie auch ungeteilt und unverändert im Sprossknoten erhalten.

Nicht viel anders ist das Verhalten dieser Zellen bei *Chara stelligera*. Im Basalknoten der Tolypellen dagegen zeigen sie besonders in der fertilen Region des Sprosses eine ungewöhnliche Entwicklungsfähigkeit. Sie wachsen hier schon frühzeitig zu accessorischen Blättchen aus, welche Geschlechtsorgane tragen, werden zu blattähnlichen Strahlen mit einem endständigen Antheridium oder können direkt zu einem *Oogonium* werden.

Von grösserer Bedeutung ist eine Vergleichung unserer Befunde bei *Nitella hyalina* mit denjenigen Giesenhagens bei *Lamprothamnus*. Im Basalknoten von *Lamprothamnus* (Flora 1898, p. 35) werden besonderer Formverhältnisse wegen nur zwei peripherische Zellen, eine obere  $u'_1$  und eine untere  $u'_2$  gebildet, zwischen welchen als medianer Streifen die Restzelle  $c'$  erhalten bleibt. Die Zelle  $u'_2$  teilt sich bei *Lamprothamnus* entsprechend den peripherischen Zellen an den oberen Blattknoten durch eine tangentielle Wand in eine innere und eine äussere Zelle. Die letztere wird von Giesenhagen als  $u''$  bezeichnet und stellt einen Vegetationspunkt dar, welcher sich zu einem einzelligen Blättchen entwickelt. Von der innern Zelle  $c''$ , der Restzelle von  $u'_2$ , werden gewöhnlich rechts und links von dem Vegetationspunkt des Blättchens noch weitere Zellen  $u''$  abgeschnitten, von welchen sich gelegentlich, wenn Raum- und Ernährungsverhältnisse es gestatten,



noch die eine oder andere zu einem einzelligen Blättchen auswachsen kann. Die Restzelle teilt sich meist entsprechend ihrer Vergrößerung beim Heranwachsen des Blättchens durch eine vertikale Wand in zwei gleichwertige Tochterzellen. Die Gesamtheit der Blättchen, welche aus den Zellen  $u'_2$  eines Sprossknotens entspringen, bilden den für *Lamprothamnus alopecuroides* charakteristischen Stipularkranz. Ihre Zahl ist meistens gleich derjenigen der normalen Blätter 8, selten durch einige accessorische vergrößert. In den Segmenten  $u'_1$  der Basalknoten von *Lamprothamnus* verläuft die Zellteilung ähnlich wie in den Zellen  $u'_2$ , während dagegen die entstehenden Vegetationspunkte vorerst noch in Ruhe verharren. Im ausgewachsenen Segmente finden sich also wiederum einige peripherische Zellen  $u''$ , von denen in älteren Knoten nicht selten die erst angelegte zu einem einzelligen Blättchen auswächst. Dem normalen äusseren Stipularkranz kann also ein ähnlicher, gewöhnlich nicht vollzähliger Kranz von Blättchen in den Blattachsen gegenüberzustehen kommen.

Diesen einzelligen Blättchen des unteren und oberen Stipularblattkranzes von *Lamprothamnus alopecuroides* sind die Stipularblätter von *Nitella hyalina* — diejenigen des unteren Kranzes allerdings eher als die oberen — als Gebilde ähnlicher Entstehung anzureihen. Die Teilungen der Zellen  $u'_{2-4}$  von *Nitella hyalina*, denen bei *Lamprothamnus* die eine Zelle  $u'_2$  entspricht, sind nach meiner Ansicht allerdings nicht, wie es Giesenhagen für *Lamprothamnus* angibt, als Abgliederung einer peripherischen Zelle  $u''$  von einer Restzelle aufzufassen. Eine Teilung dieser Zellen erfolgt erst, nachdem durch Wachstum an der freien Oberfläche eine halbkugelige Hervorwölbung entstanden ist. Sie wird vollzogen durch eine Teilungswand, welche die Hervorwölbung von dem im Innern des Knotens verbleibenden Teil der Zelle  $u'$  trennt. Es stimmt dieser Teilungsvorgang also vollständig mit der Teilung  $u = v + g$  der Segmentzellen des Sprossknotens und der Zelle  $u'_1$  des Basalknotens von Blatt I überein, welche durch die Teilung  $u'_1 = v'' + g''$  ebenfalls eine halbkugelig vorgewölbte Scheitelzelle liefert. Infolge dieser Übereinstimmung müssen auch die von den Segmenten  $u'_{2-4}$  gebildeten Scheitelzellen mit  $v''$  und die zu ihrer Entstehung führende Teilung mit  $u'_{2-4} = v'' + g''$  bezeichnet werden. Erst die Zellen  $g'$

verhalten sich dann wie Knotenzellen und erzeugen peripherische Zellen  $u''$ . Abweichend von *Lamprothamnus* verhalten sich auch die Zellen  $u'_1$  der Blätter II—VIII, indem sie nicht unmittelbar einen Vegetationspunkt, sondern nach vorher vollzogener Halbierung und Bildung von zwei peripherischen Zellen zwei Vegetationspunkte erzeugen können. Diese sind allerdings infolge ihrer besonderen Entstehung den Vegetationspunkten  $v''$  nicht gleichwertig und daher auch als Vegetationspunkte nächst höherer Ordnung mit  $v'''$  bezeichnet worden. Die aus denselben hervorgehenden seitlichen Organe, die oberen Stipularblätter stimmen dagegen, entsprechend den aus den Zellen  $u'_1$  bei *Lamprothamnus* entstehenden accessorischen Blättchen, mit denjenigen des unteren Kranzes in ihrer weiteren Ausbildung überein.

Bei den berindeten *Chara*-Arten werden, wie zunächst von Herrn Kuczewski für *Chara fragilis* und *delicatula* gezeigt werden wird, bei der Teilung der Basalknotenzelle ebenfalls 4 peripherische Zellen  $u'$  gebildet, welche in ihrer Grösse und Lagerung mit den entsprechenden Zellen bei *Nitella hyalina* mehrfache Übereinstimmung zeigen. Alle 4 Zellen der Basalknoten von *Chara fragilis* und *delicatula* liefern Vegetationspunkte, die in ihrer weiteren Entwicklung allerdings zu verschieden gestalteten seitlichen Organen auswachsen. Von diesen durch die Teilung  $u' = v'' + g''$  entstehenden Scheitelzellen  $v''$  erzeugen die von den Zellen  $u'_2$  und  $u'_3$  gebildeten die Stipularblättchen. Diese bestehen in der Regel aus einem Basalknoten und einer ungetheilten, spitz auslaufenden Gliederzelle. Nicht selten kommt ihnen aber eine Gliederung in Basalknoten, berindetes oder unberindetes Internodium, Knoten mit Blättchenanlagen und Endgliederzelle zu. Die von  $u'_1$  und  $u'_4$  erzeugten Scheitelzellen ( $u'_1$  von Blatt I erzeugt im Gegensatze zu allen anderen gleichwertigen Zellen keine Scheitelzelle) wachsen zu besonders gestalteten Blättern aus, welche als Rindenblätter<sup>1)</sup> sich an der Berindung der Sprossinternodien beteiligen. Das von  $u'_1$  abzuleitende Blatt gehört zur Berindung der unteren Hälfte des über dem Knoten gelegenen nächst jüngern Internodiums;  $u'_4$  liefert ein Rindenblatt, das abwärts wachsend zur Berindung des unteren Stengelinternodiums gehört.

<sup>1)</sup> A. Braun, Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme der Characeen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin 1852, p. 255.

Ein bedeutender Unterschied in der Teilung der Segmentzellen  $u'$  von *Chara fragilis* und *Nitella hyalina* liegt allein im Verhalten der Zellen  $u'_1$ . Bei *Chara fragilis* und *delicatula* liefern alle diese Zellen (diejenige von Blatt I ausgenommen) eine Scheitelzelle; bei *Nitella hyalina* bildet gerade  $u'_1$  von Blatt I die Scheitelzelle des Achselsprosses, während die andern Zellen  $u'_1$  direkt zu Knotenzellen werden, aber nach vorausgegangener Teilung in Halbierungszellen und Abgliederung der peripherischen Zellen  $u''$  indirekt 2 Vegetationspunkte bilden können, die ebenfalls zur Blattbildung befähigt sind.

Alle aus den Vegetationspunkten  $v'$  eines Sprossknotens von *Nitella hyalina* und *Chara delicatula* und *fragilis* hervorgehenden Sprosse sind, mit Ausnahme desjenigen, der auf das Segment  $u'_1$  von Blatt I von *Nitella hyalina* zurückzuführen ist, begrenzten Wachstums oder Blätter. Bei *Nitella hyalina* sind die Blätter, welche von den Scheitelzellen  $v'$  und  $v''$  erzeugt werden, einander völlig gleichwertig und stimmen in ihrer Ausbildung mit den Seitenblättchen des nächst folgenden Blattknotens überein. Wie diese unterliegen sie in ihrer Ausbildung Schwankungen, welche durch Änderungen in den Vegetationsbedingungen verursacht werden. Bei *Chara* haben die von  $u'_{1-4}$  erzeugten Blätter zweierlei Gestalt. Aus den Segmenten  $u'_2$  und  $u'_3$  leiten sich die Stipularblättchen ab, welche im einfachsten Falle aus der zu einem Strahl ausgewachsenen Scheitelzelle bestehen; von  $u'_1$  und  $u'_4$  nehmen dagegen die den benachbarten Sprossinternodien anliegenden und mit denselben wachsenden Rindenblätter<sup>1)</sup> ihren Ursprung. Diese bestehen aus einer grösseren Anzahl von Gliedern, die in Internodium und blättchenbildenden Knoten geteilt sind.

Die im vorstehenden enthaltene kurze Vergleichung der Entwicklung der Sprossknoten und ihrer Seitenorgane von *Nitella hyalina* mit derjenigen der wenigen bis jetzt in dieser Beziehung genau untersuchten Vertreter der verschiedenen Characeengattungen scheint mir zu zeigen, dass von weiteren vergleichenden, entwicklungsgeschichtlich-anatomischen Untersuchungen an einer grösseren Anzahl von Arten vielleicht die jetzt noch fehlen-

<sup>1)</sup> S. a. L. J. Gelakovsky, Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. Flora, 90. Band, Jahrg. 1902, p. 443.

den Anhaltspunkte für die Phylogenie der Characeen zu erwarten sind. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen inbezug auf die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse der *Nitelleae* und *Chareae* die nachfolgenden Überlegungen und Vermutungen aufkommen.

Die Arten der Gattung *Nitella* werden gegenwärtig nach Nordstedt<sup>1)</sup> nach der Beschaffenheit der Endstrahlen eingeteilt in

- A. *Monarthrodactylae* mit einzelligen Blattendstrahlen,
- B. *Diarthrodactylae* mit zweizelligen und
- C. *Polyarthrodactylae* mit mehrzelligen Blattendstrahlen.

Die *Diarthrodactylae*, die 40 von den 78 *Nitella*-Arten umfassen, werden nach der Form und Zahl der Blätter unterschieden in

*Homoeophyllae* mit 6—8, meistens 6 normalen Blättern am Sprossknoten und

*Heterophyllae* mit 6—8, gewöhnlich 8 normalen Blättern und einer verschiedenen Zahl von kleineren Stipularblättern an demselben Sprossknoten.

Zu den *Heterophyllae* gehören nur die 4 Arten: *Nitella congesta*, *hyalina*, *heterophylla* und *conglobata*. *Nitella congesta* A. Br.<sup>2)</sup> gehört zu den stattlichsten Characeen. Die 8 normalen Blätter sind vor allen anderen Nitellen am reichsten, meistens viermal geteilt. In der ersten Hauptteilung kommen bis 11, in allen anderen meistens 5—8 Strahlen vor. Auf jedes der 8 normalen Blätter kommen 5—6 Nebenblätter, welche 2—3 mal geteilt sind. Es finden sich also an einem wohlentwickelten Knoten bis 60 morgensternartig geordnete Blätter, grössere und kleinere gemischt, aber nach aussen eine mit den Spitzen dicht besetzte Kugelfläche bildend, so dass der ganze Quirl ein ungemein buschiges Aussehen erhält. An *Nitella congesta* dürfte sich *Nitella hyalina* mit 8 normalen, 2—3 mal geteilten Hauptblättern und bis zu 30 Stipularblättern anschliessen. Indessen ist bei *Nitella hyalina* die Zahl der Stipularblätter keineswegs konstant, sie kann weniger als 16 betragen oder es kann überhaupt kein einziges

<sup>1)</sup> A. Braun und O. Nordstedt, l. c., pag. 8—16.

<sup>2)</sup> A. Braun, *Charae australes et antarcticae*. (Hooker's Journ. of Botany I, 1849, pag. 198.)

A. Braun, Über die Richtungsverhältnisse d. Saftströme. l. c. 1852, p. 252.

A. Braun und O. Nordstedt, l. c., pag. 79.

Stipularblatt zur Ausbildung gelangen. Kleinere Zahlen von Stipularblättern weisen auch *Nitella heterophylla* (1—14) und *Nitella conglobata* (1—6) auf. So weit sich vorläufig aus den Literaturangaben beurteilen lässt (geeignetes Untersuchungsmaterial der afrikanischen und australischen Arten steht mir zur Zeit nicht zur Verfügung), bilden die drei australischen Arten, *Nitella congesta*, *heterophylla* und *conglobata*, mit der in Australien ebenfalls vorkommenden und über alle Erdteile verbreiteten *Nitella hyalina* eine Artengruppe von engerer Verwandtschaft, und es scheint mir wohl möglich, dass wir in dieser Artengruppe diejenigen der heute noch lebenden Formen zu sehen haben, die den Urformen der Characeen noch am nächsten stehen dürften.

Diese Urformen haben wir uns vielleicht in der Gestalt einfacher und sehr regelmässig gebauter Nitellen vorzustellen, deren Aufbau etwa durch folgende Teilungs- und Entwicklungsvorgänge zustande kam: Die Sprossscheitelzellen erzeugen, durch fortwährende Teilungen  $V = v + g$ , Gliederzellen, die ihrerseits sich in Knotenzelle und Internodialzelle teilen. Die Differenzierung der Knotenzelle stimmt in ihren ersten Teilungen ebenfalls mit denjenigen der heutigen Formen überein, indem nach der Teilung  $k = hl + hr$  in den beiden Halbierungszellen die peripherischen Segmente abgegliedert werden. Diese sind die Urzellen wirtelig gestellter Seitensprosse mit mehr oder weniger begrenztem Wachstum. Die Mutterzellen der Seitensprosse wachsen papillenartig über die Oberfläche des Hauptknotens hinaus. Ein Teil der vorgewölbten Partie wird durch eine Querwand von einer Restzelle, der ersten Gliederzelle des Blattes, abgetrennt und wird zu einer Scheitelzelle, die sich in ihren weiteren Teilungen von der Hauptspross-Scheitelzelle nur dadurch unterscheidet, dass ihre Teilungen nach wenigen Teilungsschritten gewöhnlich eingestellt werden. Sie erzeugen also eine beschränkte Anzahl von Gliederzellen. Von diesen erfahren die erst angelegten eine weitere Teilung in Knotenzelle und sekundäre Gliederzelle (Internodialzelle), die zuletzt gebildeten dagegen bleiben in grösserer oder kleinerer Zahl ungeteilt. An den Blattknoten werden wiederum peripherische Zellen, Urzellen von Seitenblättchen, gebildet, welche in ihrem Baue mit den Hauptstrahlen übereinstimmen, die Teilungsfähigkeit ihrer Scheitelzelle schon nach Erzeugung einer noch kleineren Zahl von Gliederzellen einbüssen.

Die Restzellen der peripherischen Segmente des Hauptsprosses verhalten sich wie die übrigen Gliederzellen des Blattes. Sie teilen sich in eine obere Knotenzelle und eine untere Internodialzelle. Durch die Streckung der Internodialzelle kommt die zu ihr gehörende Knotenzelle, der erste Blattknoten, in eine mehr oder weniger grosse Entfernung vom Hauptspross zu liegen und erzeugt gleich den anderen Blattknoten in regelmässiger Weise peripherische Segmente und aus denselben die Seitenblättchen. Da der Sprossknoten nur aus zwei Zellen oder einer kleinen aus denselben hervorgehenden Zellgruppe besteht, an welche die den Anschluss mit dem Knoten des Hauptsprosses vermittelnden untersten Internodien der Blätter ansetzen, kann die Festigkeit des ganzen Sprosssystemes nur eine geringe sein. Sie wird aber offenbar erhöht, wenn das unterste Blattinternodium kürzer bleibt als die nächstfolgenden Blattinternodialzellen. Eine solche, im Interesse der Herstellung grösserer Festigkeit des Sprosssystemes liegende Verkürzung des ersten Internodiums ist nun jedenfalls schon bei alten Formen der *Characeen* erfolgt und ist für die Ausgestaltung verschiedener, von jenen abstammenden Formkreise von Bedeutung geworden.

Indem nach der Teilung der Restzelle (ersten Gliederzelle) in Internodialzelle und Knotenzelle die Streckung der Internodialzelle immer unbedeutender wird und dieselbe schliesslich die Form einer flachen, scheibenförmigen Zelle erhält, wird der zu ihr gehörende erste Blattknoten entsprechend der Verkürzung der Internodialzelle immer weniger über die Oberfläche des Sprossknotens gehoben. Er verbleibt an der Oberfläche des Sprossknotens und wird schliesslich nach vollständiger Verkürzung der Internodialzelle wie diese ebenfalls zu einem Bestandteil desselben. Bei denjenigen Formen, welche in ihrer weiteren Differenzierung zu den *Nitelleae* führen, unterbleibt, nachdem die Internodialzelle ihre Bedeutung vollständig verloren hat, die zur Bildung derselben notwendige Teilung. Die Restzelle wird direkt zu einer Knotenzelle, die also zum grössten Teil im Sprossknoten eingeschlossen bleibt und nur einen kleinen Teil freier Oberfläche behält. Diese Verlagerung der untersten Knotenzelle und ihre Umwandlung zum Blattbasalknoten beeinflusst natürlich auch die nachfolgenden Teilungen. Infolge der Beschränkung der freien Oberfläche wird die Zahl, wie auch die

Weiterentwicklung der peripherischen Zellen des Basalknotens im Vergleich zu den übrigen Blattknoten eingeschränkt.

In der Gruppe der *Nitelleae Diarthrodactylae heterophyllae* finden wir nun Formen, bei welchen infolge dieser Veränderungen die Zahl der peripherischen Zellen im Basalknoten der Blätter etwa auf die Hälfte derjenigen des folgenden Knotens reduziert ist. Die einzelnen peripherischen Zellen haben entsprechend der Anordnung des verbliebenen Restes freier Oberfläche eine bestimmte Anordnung erhalten. Sie haben auch ihre weitere Entwicklungsfähigkeit mehr oder weniger bewahrt und sind imstande, gleich den Zellen des folgenden Blattknotens Seitenblätter zu erzeugen. Indessen nimmt diese Entwicklungsfähigkeit der peripherischen Basalknotenzellen bereits innerhalb dieser kleinen Artengruppe ab. Sie ist noch am stärksten bei *Nitella congesta*, schon bedeutend schwächer bei *Nitella hyalina* und für diese genauer bekannte Art mit dem Wechsel der Kulturbedingungen starken Schwankungen ausgesetzt. Bei *Nitella heterophylla* und *conglobata* entwickeln sich an einem Sprossknoten nur noch wenige (14—1) peripherische Zellen aller 8 Basalknoten zu Blättchen.

Bei der Gruppe der *Nitelleae Diarthrodactylae homoeophyllae* ist die Zahl der peripherischen Zellen im Basalknoten noch mehr zurückgetreten und den verbleibenden Zellen das Vermögen zur Bildung von Seitenblättchen im normalen Entwicklungsgange vollständig verloren gegangen. Dass auch bei diesen Formen einst eine Weiterentwicklung der peripherischen Basalknotenzellen möglich war, geht schon daraus hervor, dass diesen Zellen wenigstens noch die Fähigkeit zur Erzeugung accessorischer Gebilde erhalten geblieben ist. Von den *Diarthrodactylae homoeophyllae* sind vielleicht die *Polyarthrodactylae* und die *Monarthrodactylae* abzuleiten. Bei den ersteren kann die Zellenzahl der Blattendstrahlen grösser geworden sein, indem bei einer grösseren Anzahl endständiger Gliederzellen die Teilung in Knotenzelle und Internodialzelle unterblieb. Die letzteren sind entstanden, indem der Blatthauptstrahl auf eine einzige knotenbildende Gliederzelle reduziert wurde und die an dem einen Blattknoten entstehenden Endstrahlen durch blosses Auswachsen der Scheitelzelle einzellig blieben.

Von ähnlichen Urformen wie die *Nitelleae Diarthrodactylae heterophyllae* sind vielleicht auch alle *Chareae* abzuleiten, bei wel-

chen übrigens die bei den *Nitelleae* völlig unterdrückte Teilung der ersten Gliederzelle  $g'$  der Sprossknoten,  $g' = k' + i'$  noch stattfindet. Die Internodialzelle ist allerdings zu einer ganz flachen Scheibe reduziert und der erste Blattknoten wie bei den *Nitelleae* ebenfalls als Basalknoten in den Sprossknoten verlagert geblieben. Wie bei den *Nitelleae heterophyllae* ist auch bei der Entwicklung des Formenkreises der *Characeae* durch diese Umwandlung des ersten freien Blattknotens zum Basalknoten die Anzahl seiner peripherischen Zellen reduziert worden. Bei einem Teil der Formen ging auch die Entwicklungsfähigkeit dieser Zellen verloren, es entstanden die rindenlosen Vertreter der *Characeae* mit ebenfalls ganz rudimentärem Stipularkranz. Bei anderen Arten blieb einzelnen in der Lagerung bevorzugten Zellen die Entwicklungsfähigkeit gewahrt. Sie wachsen entsprechend den peripherischen Zellen der übrigen Blattknoten zu den bei den *Characeae* gewöhnlich einzellig bleibenden Seitenblättchen aus, die meistens den unterhalb der Blätter befindlichen Stipularkranz bilden. Bei einer grösseren Anzahl von Formen blieb endlich allen erhaltenen peripherischen Zellen die Fähigkeit der Erzeugung einer Scheitelzelle gewahrt. Während aber bei den *Nitelleae heterophyllae* die sämtlichen Blättchen des Basalknotens in ihrer Ausbildung untereinander und mehr oder weniger mit denjenigen des folgenden Blattknotens übereinstimmen und wie diese im kleinen den Bau des Hauptsprosses wiederholen, erhalten bei den *Characeae* diese Blättchen, zum Teil infolge Anpassung an eine neue Funktion, verschiedene Form. Die einen derselben, welche aus den beiden seitlichen der 4 peripherischen Basalknotenzellen hervorgehen, sind wie die Seitenblättchen der übrigen Blattknoten meistens zu einzelligen Strahlen reduziert und bilden den Stipularkranz. Die aus dem oberen und unteren der 4 Segmente hervorgehenden dagegen haben stets die ältere Form der Seitenblättchen mit der Gliederung in Internodien und Knoten beibehalten und werden, sich den Sprossinternodien anlegend und gewöhnlich im Kontakt mit denselben weiterwachsend, zu den, bei den einzelnen Arten verschieden gestalteten, Rindenblättern.

Im Sinne dieser wenigen Andeutungen dürfte vielleicht der Aufschluss über die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Gattungen und Artengruppen der Characeen er-



folgen, der von einer Ausdehnung der entwicklungsgeschichtlich-anatomischen Untersuchung auf eine grössere Anzahl von Arten zu erwarten ist. Dazu bilden die Untersuchungen Giesenhagens, die vorliegende sowie einige weitere, die in nächster Zeit veröffentlicht werden, die ersten Vorarbeiten.

Zürich, den 15. April 1904.

### Literaturverzeichnis.

- Braun, A.*, Charae australes et antarcticae. Hookers Journ. of Botany and Kew Garden Miscellany I. 1849. pag. 193—204.
- — Übersicht der schweizerischen Characeen. Neue Denkschriften der schweiz. Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften. X. 1849. pag. 1—23.
- — Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Monatsberichte d. k. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1852. pag. 220—268; 1853. pagt 45—76.
- — Characeen aus Columbien, Guyana und Mittelamerika. Monatsberichte d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1858. pag. 349—368.
- — Die Characeen Afrikas. Monatsberichte d. Akad. d. Wissensch. in Berlin. 1867. pag. 782—800 und 873—944.
- — Characeen in Cohns Cryptogamenflora von Schlesien. Bd. I, pag. 353—411.
- Braun, A. und Nordstedt, O.*, Fragmente einer Monographie der Characeen. Abhandl. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 1882. pag. 1—211.
- Celakovsky, L. J.*, Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. Flora od. allgem. botan. Zeitung. 90 Bd. Jahrg. 1902. pag. 433—465.
- Giesenhagen, K.*, Untersuchungen über die Characeen. I. Die Wurzelknöllchen der Characeen. Flora, 82 Bd. Jahrg. 1896. pag. 381—433. II. Der Bau der Sprossknoten bei den Characeen. Flora, Bd. 83. 1897. pag. 160—202 und Bd. 85. 1898. pag. 19—64.
- Goebel, K.*, Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie. Leipzig 1882. pag. 58—71.
- Leonhardi, H.*, Die bisher bekannten österreichischen Armleuchtergewächse, besprochen vom morphogenetischen Standpunkte. Verhandl. d. naturforsch. Vereins in Brünn. II, Bd. 1863. pag. 122—224.
- Migula, W.*, Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora. V Bd. 1897.
- Müller, J.*, Les Characées genevoises. Separat-Abdr. pag. 42—94.
- Sachs, J.*, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874.
- Sydow, P.*, Die bisher bekannten europäischen Characeen. Berlin 1882.
- Wille, N.*, Characeae in Engler, natürliche Pflanzenfamilien. I. Teil, 2. Abt. pag. 161—175.

## Figurenerklärungen zu Tafel VIII.

- Fig. 1: Sprossknoten von *Nitella hyalina* in Seitenansicht. 8 normale Blätter mit 2—3 blättchenbildenden Knoten; 15 nach unten gehende Stipularblätter (3 weitere auf der hinteren Knotenseite entspringende sind nicht gezeichnet) mit 1—2 blättchenbildenden Knoten; 4 Stipularblätter in den Achseln der normalen Blätter mit 1 blättchenbildenden Knoten. Vergr.: 7:1.
- Fig. 2: Sprossknoten mit normalen und Stipular-Blättern nach Entfernung der beiden Sprossinternodien mit der unteren Seite nach oben flach ausgebreitet. Im Zentrum die stammeigenen Zellen des Knotens, der Kranz der nach unten gewachsenen 20 Stipularblätter. Hauptblätter meistens mit 2, Stipularblätter mit wenigen Ausnahmen mit nur 1 blättchentragenden Knoten. Vergr.: 7:1.
- Fig. 3: Sprossknoten mit kümmerlicher Blattbildung. Die 8 Hauptblätter fast durchweg mit einem einzigen blättchentragenden Knoten. Die Stipularblätter mit 2—4 Endstrahlen am Knoten, eines zu einem zweizelligen Endstrahl reduziert. Vergr.: 7:1.
- Fig. 4: Sprossknoten mit 8 wohl entwickelten normalen Blättern mit 3 Knoten; es sind keine Stipularblätter zur Ausbildung gelangt. Vergr.: 7:1.
- Fig. 5: Längsschnitt durch eine Sprossvegetationsspitze mit den drei jüngsten Knoten. *v* Scheitelzelle des Sprosses. *g* Gliederzelle.

Erster Sprossknoten: *c* zentrale Restzelle, *u* noch ungeteiltes peripherisches Segment; *g'* und *v'* erste Gliederzelle und Scheitelzelle eines Blattes. *i* Internodialzellen des Sprosses.

Zweiter Sprossknoten: *c* zentrale Restzelle. *u'<sub>1</sub>* und *u'<sub>3</sub>* Zellen aus dem Basalknoten der normalen Blätter, *v'* Scheitelzellen der Blätter, *g'* noch ungeteilte Gliederzellen, *u'* peripherische Zellen am ersten Blattknoten. *i'* Internodium der Blätter. Die Entwicklung der Stipularblätter aus *u'<sub>2-4</sub>* der Basalknoten ist noch nicht erfolgt.

Dritter Sprossknoten: *c, c* zentrale Restzellen. Im Basalknoten der Blätter haben vielfache Teilungen stattgefunden. Die peripherischen Zellen *u'<sub>1</sub>* sind in die Halbierungszellen geteilt worden, diese wiederum haben sich in Restzelle *c''* und peripherische Zelle *u''* gegliedert.

Aus den Segmenten *u'<sub>2-4</sub>* sind bereits die Anlagen der Stipularblätter entsprungen. *g'<sub>1</sub>* Gliederzelle der Teilung  $u'_{2-4} = g' + v'$ . *g'<sub>2</sub>* zweite Gliederzelle, welche sich in der Folge (im Blättchen rechts ist diese Teilung bereits erfolgt) in Internodialzelle *i''* und Knotenzelle *k''* teilt. *v''* Scheitelzellen der Stipularblätter, *u''* peripherische Zelle am ersten Knoten des Stipularblättchens.

$i'$  Internodialzellen,  $g'$  Gliederzellen der normalen Blätter,  $c'$  zentrale Restzellen,  $u'$  peripherische Segmentzellen der Blattknoten,  $g'''$  und  $v'''$  erste Gliederzelle und Scheitelzelle eines Seitenblättchens ( $u' = g'' + v''$ ).  $v'$  Scheitelzellen der normalen Blätter. Vergr.: 180:1.

Fig. 6: Partie eines Sprossknotens nach Entfernung der Sprossinternodien von der unteren Seite betrachtet und gezeichnet. Im Sprossknoten sind die stammeigenen Zellen wahrnehmbar. Aus dem Basalknoten der Hauptblätter  $A$  und  $C$  haben 2, aus demjenigen des Blattes  $B$  3 Stipularblätter ihren Ursprung genommen. An der Basis der Stipularblätter sind die peripherischen Zellen  $u''$ , die von den Zellen  $g''_1$  gebildet worden sind, wahrnehmbar. Vergr.: 35:1.

Fig. 7—11: Verschiedene Ausbildungsformen der Stipularblätter. In Fig. 7 zeigt der Hauptstrahl 2 blättchenbildende Knoten, am ersten derselben sind 6 Seitenblättchen, am zweiten deren 2. Fig. 8 und 9. Stipularblättchen mit nur einem blättchenerzeugenden Knoten. Fortsetzung des Hauptstrahles in Fig. 8 stärker, in Fig. 9 gleich den Seitenstrahlen entwickelt. Fig. 10. Die peripherischen Zellen  $u''$  des Stipularblattknotens sind nicht zu Seitenstrahlen ausgewachsen. Fig. 11. Die Scheitelzelle des Stipularblattes hat eine einzige Gliederzelle erzeugt, in welcher die Teilung  $g'' = k'' + i''$  nicht erfolgt ist; das Stipularblatt entspricht daher in seiner Ausbildung den zweizelligen Endstrahlen, die ebenfalls aus einer ungeteilten Gliederzelle und der zum Muero ausgewachsenen Scheitelzelle bestehen. Vergr.: 35:1.

Fig. 12: Partie eines Endstrahles mit der zum Muero gewordenen Scheitelzelle. Vergr.: 115:1.

