

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem, Abt. M. HARTMANN.)

ÜBER FORMBILDENDE SUBSTANZEN
BEI ACETABULARIA MEDITERRANEA, IHRE RÄUMLICHE UND
ZEITLICHE VERTEILUNG UND IHRE HERKUNFT.

Von

JOACHIM HÄMMERLING.

Mit 30 Textabbildungen (65 Einzelbildern).

(Eingegangen am 22. September 1933.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	2
II. Technisches	4
III. Zur typischen und atypischen Entwicklung	5
IV. Die Grenzen des Wachstums und die Leistungsfähigkeit des Systems	18
V. Über den Determinationsgrad verschiedener Differenzierungen	22
1. Das Rhizoid	22
2. Wirtel	24
3. Konkurrenz zwischen Hut- und Wirtelbildung	24
VI. Formbildungsvermögen kernhaltiger Teilstücke	25
1. Wirkungen der Amputation und Beginn der Regeneration	25
2. Keimlinge und kleine Pflanzen	26
3. Mittelgroße Pflanzen	26
4. Große, hutlose Pflanzen	27
5. Hutpflanzen	29
6. Zeit- und Längenmessungen	32
a) Große, hutlose Pflanzen	32
b) Hutpflanzen	33
VII. Formbildungsvermögen kernloser Teilstücke	34
A. Große, hutlose Pflanzen	34
1. Mittelstücke	34
2. Vorderstücke	36
3. Kontrahierte Vorderstücke und „Vorderstücke“ mit zwei Schnitt- flächen	40
a) Kontrahierte Vorderstücke	40
b) Vorderstücke mit zwei Schnittflächen	41
4. Schlußfolgerungen (Nachweis von formbildenden Substanzen)	43
5. Einige Einzelfragen	46
a) Zur Frage der Hutbildung	46
b) Unterschiede zwischen verschiedenen Kulturen	46
6. Die $f_1 V_1$ -Serie	46
a) Allgemeines	46
b) Vorderstücke von 0,1 cm Länge	49
c) 0,25 cm lange Teilstücke	49
d) 0,5 cm lange Teilstücke	51
e) 1,5 cm lange Teilstücke	52
f) Verschieden lange Teilstücke, denen vorne gleich viel amputiert wurde	53
g) Eine Hypothese über die Natur der formbildenden Substanzen	54

	Seite
7. Über die Fähigkeit, ein Rhizoid zu regenerieren	58
8. Abschließende Erörterungen (besonders zum Problem der Polarität).	61
B. Jüngere Stadien	65
1. Keimlinge und kleine Pflanzen	65
2. Mittelgroße Pflanzen	65
C. Hutpflanzen	66
1. Pflanzen mit kleinem Hut	66
a) Vorderstücke	66
b) Mittelstücke	67
2. Pflanzen mit mittlerem — maximalem Hut	69
D. Zusammenfassung über die räumliche und zeitliche Verteilung der formbildenden Stoffe	70
E. Zeit- und Längenmessungen	70
VIII. Die Lebensdauer kernloser Teilstücke	70
IX. Der Einfluß des Kernes auf die Formbildung	71
1. Normale kernhaltige Teilstücke und doppelte Regenerationsversuche	71
2. Rhizoidunterteilungen	72
3. Inverse Transplantationen	73
4. Alterstransplantationen	74
X. Die Herkunft der formbildenden Stoffe. (Zugleich allgemeine Übersicht und Schluß.)	76
XI. Zusammenfassung der Hauptergebnisse	80
XII. Literaturverzeichnis	81

I. Einleitung.

Die Grundlage der in dieser Arbeit geschilderten Versuche sind Ergebnisse, über die bereits in zwei vorläufigen Mitteilungen kurz berichtet wurde (HÄMMERLING 1931, 1932). Es hatte sich gezeigt, daß die bekannte Schirmalge, *Acetabularia mediterranea*, nicht, wie bisher für alle Siphonocladialen angenommen, einzellig, aber vielkernig ist, sondern, daß sie bis zur Ausbildung der Cysten in der erwachsenen Pflanze auch *einkernig* ist¹. *Acetabularia* ist demnach eine einzige Zelle, auch im strengen Sinne. Die Frage, ob der riesige Kern der erwachsenen Pflanze, der aus einem monoenergiden Kern hervorgeht, noch monoenergid oder polyenergid im Sinne HARTMANNs ist, muß allerdings noch offenbleiben. In dieser Hinsicht ist aber nur der Umstand wichtig, daß außer dem als Einheit erscheinenden Kern andere Kerne bei *Acetabularia* nicht vorkommen. Die Formbildung vollzieht sich an einer Zelle mit einem Kern.

Die Formbildung ist dabei im einzelnen von ausgeprägter Eigenart: Aus der Zygote keimt ein Pflänzchen aus, das hinten ein Rhizoid ausbildet; im Rhizoid liegt auch stets der Kern. Nach vorne dagegen wächst der Stiel aus, der später an seiner Spitze vergängliche, sog. sterile Haarwirtel ausbildet (Abb. 10 b, S. 15). Diese fallen in der Regel bald nach ihrer Entfaltung ab, an der weiterwachsenden Spitze des Stieles werden

¹ Die Entwicklung bis zur Pflanze mit maximalem Hut hatte ich 1931 und 1932 als „vegetative Phase“ bezeichnet. Das war insofern nicht ganz richtig, als der Hut morphologisch nicht vegetatives Organ, sondern Sexualorgan ist, da er als Gametangienstand aufzufassen ist.

aber in Abständen von durchschnittlich 0,08—0,15 cm immer neue Wirtel gebildet. Zum Schluß entsteht dann ein bleibendes Gebilde, der Hut (Abb. 10c, d, S. 15). Dieser wächst beträchtlich heran und in ihm entstehen beim Abschluß der Entwicklung die Cysten, aus denen nach einer Ruheperiode Gameten ausschlüpfen. Rhizoid, Stiel, Wirtel, Hut und Cysten sind also die wohlunterscheidbaren Differenzierungen der einzelnen Pflanze. Die Pflanzen werden in Laboratoriumskulturen bis zu 5 cm lang, der Hut erreicht mitunter einen Durchmesser von 1 cm. *Acetabularia* dürfte daher nach der Menge der lebenden Substanz die größte bisher bekannte Zelle sein. (Im Freien werden die Pflanzen übrigens zum Teil noch bedeutend größer.)

Die Entwicklung dieser riesigen Zelle ist mannigfaltig genug, um mit der vielzelliger oder vielkerniger Organismen verglichen werden zu können. Der einzigartige Vorzug gegenüber diesen ist aber die Einfachheit der zellulären Organisation. So hat sich gezeigt, daß der Kern bei Formbildungsvorgängen nicht unmittelbar gegenwärtig zu sein braucht (1932). Denn kernlose Teile von *Acetabularia* können u. U. qualitativ vollkommene Formbildung leisten. (Um den Kern zu entfernen, braucht man nur das Rhizoid abzuschneiden.) Es hat sich weiter gezeigt, daß regionale Unterschiede in der Formbildungsfähigkeit kernloser Teile bestehen: An großen, aber noch hutlosen Pflanzen ist das Formbildungsvermögen vorne bedeutend besser als hinten oder in der Mitte. Auf Grund dieser Unterschiede konnte die Frage gestellt werden, ob hierfür vielleicht regional verschieden verteilte *formbildende Substanzen* verantwortlich zu machen sind. Die weiteren, in dieser Arbeit mitgeteilten Versuche zeigten, daß diese Vermutung zutreffend ist. Auch hierbei und bei daran anschließenden Fragen hat sich die Einzelligkeit von *Acetabularia* als wesentlich vereinfachender Umstand für die Deutung der Ergebnisse erwiesen, die Aufklärung der wichtigsten Fragen, nämlich die nach der Natur der formbildenden Substanzen und ihrer Herkunft, ist sogar nur dadurch möglich geworden.

Wenn kernlose Stücke von Pflanzen des gleichen Entwicklungsstadiums polare Unterschiede im Formbildungsvermögen zeigen, so erhebt sich die Frage, wie es hiermit bei jüngeren und älteren Pflanzen steht. Es hatte sich in dieser Richtung gezeigt (1932), daß bei Vorderstücken von alten Pflanzen ein wesentliches Sinken der Formbildungsfähigkeit festzustellen ist. Über solche Versuche soll in dieser Arbeit ebenfalls in vollständigerer Form, als das seinerzeit möglich war, berichtet werden. Es läßt sich auf diese Weise nicht nur Einblick in die regionale Verteilung formbildender Substanzen bei Pflanzen gleichen Alters, sondern gleichzeitig auch Einblick in ihre zeitliche Verteilung bei Pflanzen verschiedenen Alters gewinnen.

Neben anderen Fragen, auf die erst an Hand der Versuche selbst eingegangen werden soll, ist es Aufgabe dieser Arbeit, den Versuch

zu machen, auf folgende Fragen eine Antwort zu geben: 1. Lassen sich bei *Acetabularia mediterranea* formbildende Substanzen nachweisen? 2. Wie ist die räumliche und zeitliche Verteilung solcher Substanzen? 3. Lassen sich Aussagen über die Natur der formbildenden Substanzen machen? 4. Wo stammen die formbildenden Substanzen her? Bei der Darstellung der Versuche, die der Aufklärung dieser vier Fragen dienen, muß auch auf die in der vorläufigen Mitteilung geschilderten Versuche nochmals eingegangen werden, dieses Mal aber unter zahlenmäßiger Belegung, was seinerzeit absichtlich unterlassen wurde.

Es kann nicht das Ziel dieser Arbeit sein, eine endgültige Antwort auf alle aufgeworfenen Fragen zu geben. Wenn aber auch nur eine vorläufige Beantwortung gelingt, dann muß sich wenigstens im Prinzip verstehen lassen, worauf die so überraschende Fähigkeit kernloser Teilstücke zur Formbildung beruht. Aber diese Fähigkeit ist nicht ein isoliert stehendes Problem, vielmehr ist zum Verständnis des Verhaltens kernloser Teilstücke erforderlich, auch kernhaltige Teilstücke und normal sich entwickelnde Pflanzen auf ihre Leistungen zu prüfen. Durch Vergleichung kann dann versucht werden, die Gesamtheit der Formbildungsvorgänge auf ein Prinzip zurückzuführen.

II. Technisches.

Das Ausgangsmaterial stammt aus Rovigno. Die Untersuchungen wurden aber — von wenigen Ausnahmen abgesehen — an Pflanzen vorgenommen, die im Laboratorium aufgezogen wurden, und zwar an Pflanzen der f_1 - f_3 -Generation in den Jahren 1930—1932. Unter f_1 -Generation ist dabei die erste im Laboratorium heranwachsende Generation zu verstehen. Die Aufzucht erfolgte in der FÖYNSchen „Erdschreiber“-Lösung. Das Rezept ist in der vorläufigen Mitteilung von 1931 angegeben. Da es zum Teil dahin mißverstanden worden ist, als ob ich selbst die Lösung zusammengestellt hätte, so möchte ich hier betonen, daß das nicht der Fall ist, daß ich vielmehr das fertige, von FÖYN zusammengestellte und erprobte Rezept nur zu übernehmen brauchte. Ich selbst habe nur mit Erdlösung und synthetischen Meerwassergemischen Versuche gemacht. Die wesentliche Wirkung des Erdschreibers beruht auf dem Zusatz von Erdabkochung, die sich schon in den PRINGSHEIMSchen Versuchen an Süßwasserorganismen gezeigt hatte. Wie die Erdabkochung wirkt, ist allerdings noch heutigen Tages unbekannt. Auch bei *Acetabularia* hat sich der Erdschreiber ausgezeichnet bewährt. Am besten wuchs in ihm die f_1 , während die f_2 und f_3 ein merkliches Sinken der Lebenskraft erkennen ließ, die sich auch in einigen Regenerationsversuchen äußerte. Es war aber zum Glück nicht so stark, daß die Versuche dadurch wesentlich gestört wurden. Für gewisse Fragestellungen erwies sich dieser Umstand sogar als förderlich (S. 40).

Für die Formbildungsversuche ist es unerlässlich, Pflanzen aus gut wachsenden Kulturen zu nehmen. Denn wenn eine Pflanze bereits bei Anwesenheit des Kernes schlecht wächst, so ist das um so mehr zu erwarten, wenn kernlose Teile der gleichen Pflanze geprüft werden.

Die älteren Ausgangskulturen wurden in Kristallisierschalen mit Überfalldeckel in etwa 125 cm Erdschreiber gehalten. Die Schalen waren 8,5 cm breit und 5,5 cm hoch. Keimlinge wurden zum Teil in BOVERI-Schalen von etwa 15 cm Fassungsvermögen gehalten. Übertragung in neue Schalen erfolgte alle 7—10 Tage.

Die zu Versuchen dienenden Teilstücke wurden stets in BOVERI-Schalen gehalten, und zwar meist mehrere Stücke in einer Schale. Übertragung alle 5—7 Tage. Die f_1 -Pflanzen waren zum Teil noch nicht ganz frei von Mikroorganismen, besonders einer *Cryptomonas*- und *Chlorella*-Art, die sich mit Vorliebe auf den Pflanzen selbst festsetzten. Chlorellainfektionen lassen sich leider auch bei ursprünglich reinen, zum Teil schon mehrere Monate alten Kulturen nicht immer vermeiden; denn Süßwasserchlorellen gedeihen auch in Erdschreiber! Stärkere Infektionen lassen sich aber meist hintan halten, wenn man die Kulturen vor der Übertragung in Süßwasser gut abspült und durchschüttelt. Die nur in Seewasser gedeihenden Mikroorganismen werden hierdurch überdies sehr geschädigt und zum Teil abgetötet. Die Pflanzen können ohne Schädigung durch Plasmolyse wenigstens 1 Min. in Süßwasser bleiben. Freilich ist diese Behandlung nur bei älteren Pflanzen anwendbar. Bei jüngeren Pflanzen muß man sich mit Abspülen in Seewasser behelfen. Wenn eine Kultur nur mäßig infiziert ist und gut wächst, so kann sie unbedenklich zu Versuchen benutzt werden. Soferne auch die Versuchsstücke infiziert waren, wurden die Epiphyten mit einem feinen Pinsel oder auch mit Uhrmacherpinzetten aus rostfreiem Stahl abgestreift (überhaupt waren alle benutzten Stahlinstrumente aus rostfreiem Stahl). Außerdem wurde zum Teil auch Süßwasserbehandlung angewandt, die auch von kernlosen Teilen gut getragen wurde.

Über die Technik der Transplantationen, Rhizoidunterteilungen und Amputationen überhaupt habe ich die nötigen Angaben bereits 1932 gemacht. Dort ist auch bereits betont worden, daß die Laboratoriumspflanzen niemals die geringste Kalkablagerung zeigen, wie sie für Pflanzen, die im freien Meer aufgewachsen sind, so charakteristisch ist. Die Laboratoriumspflanzen sind also nur von ihrer sehr elastischen Cellulosehülle umgeben, was sich als großer Vorzug erwiesen hat.

III. Zur typischen und atypischen Entwicklung.

Zum Verständnis der unten geschilderten Versuchsergebnisse und um Wiederholungen zu vermeiden, möchte ich an dieser Stelle zusammenfassend diejenigen Einzelheiten aus Bau und Entwicklung der verschiedenen Differenzierungen schildern, die für die Auswertung der Versuche berücksichtigt wurden.

Der Stiel. Stets werden Wirtel und Hut an der äußersten Spitze des Stieles ausgebildet, niemals entstehen sie an dahinter liegenden Teilen. Jeder Ausbildung von Wirteln und Hut geht daher eine Stielbildung voraus. Das gilt sowohl für normale Pflanzen wie für kernhaltige und kernlose Regenerate. Bei den Regeneraten entsteht ein Wirtel oder Hut niemals an der Schnittfläche selbst, sondern der Beginn der Regeneration besteht immer im Auswachsen des Stieles. Über die Beschaffenheit des Stieles ist nicht viel zu sagen: Protoplasma und Chloroplasten sind, wie üblich, randständig. Hinten ist die Membran dicker als an den jüngsten Teilen. Vorne ist der wachsende Stiel zugespitzt (Abb. 16, S. 24). Mitunter wird bei der Stielregeneration der normale Wirtelabstand überschritten. (Als „Wirtelabstand“ sei hier und fernerhin kurz der normale Abstand zwischen zwei Wirteln bezeichnet.) Überschreitung des Wirtelabstandes kommt nicht allzu selten auch bei normal wachsenden Pflanzen vor, und zwar zeigen dann meistens — aber nicht immer — viele Pflanzen der gleichen Kultur dieses Verhalten. Es dürfte sich dabei um eine Modifikation

handeln; auf jeden Fall ist es eine labile Erscheinung: An derselben Pflanze können etwa mehrere Wirtel in normalem Abstände folgen, dann folgt eine Überschreitung des Wirtelabstandes, dann wieder normales Verhalten usw. Wenn demnach ein kernloses Stück den Wirtelabstand bei der Regeneration überschreitet, so darf man hieraus nicht ohne weiteres folgern, daß das an der Kernlosigkeit liegt; denn es könnte sich um Äußerung eines Zustandes handeln, der bereits der kernhaltigen Pflanze induziert war. In der Tat wurde Überschreitung des Wirtelabstandes meistens an kernlosen Teilen festgestellt, bei denen schon die Pflanzen der Ausgangskultur dieselbe Erscheinung aufwiesen. Wenn dagegen der Wirtelabstand überschritten wird und der Stiel bald danach sein Wachstum einstellt, dann muß das an mangelnder Regenerationsfähigkeit infolge der Abwesenheit des Kernes liegen; denn kernhaltige Regenerate und normale Pflanzen wachsen weiter und bilden nach Überschreitung des Wirtelabstandes doch alsbald einen Wirtel.

Die Fähigkeit, wenigstens einen Ansatz zur Stielregeneration zu machen, ist auch fast allen kernlosen Teilen eigen, sofern sie nicht allzu klein sind. Es ist dabei gleichgültig, ob es sich um eine vordere oder hintere Schnitthälfte handelt, und ebenso gleichgültig ist es, ob die kernlosen Stücke aus dem vorderen, mittleren oder hinteren Teil einer Pflanze stammen. Auch das Alter, angefangen von mittelgroßen bis zu völlig erwachsenen Pflanzen, spielt dabei keine Rolle. (Über die jüngeren Stadien s. S. 65.) Nur selten hat der regenerierte Stiel atypische Gestalt.

Die Fähigkeit zur Stielbildung geht bereits beträchtlich über das hinaus, was man nach den früheren Untersuchungen über das Verhalten kernloser Zellen erwarten konnte. Aus den Versuchen gerade an kernlosen *Pflanzenzellen* ist ja bekannt, daß kernlose Teile nicht einmal die Fähigkeit zur Membranbildung besitzen. Diese Fähigkeit kommt nun aber allen kernlosen Teilen von *Acetabularia*, den jüngsten wie den ältesten Stadien, zu. (Die jüngsten, bisher untersuchten Pflanzen sind Teilstücke von 32 Tage alten Keimlingen und etwa 0,15 cm Länge; die Länge des Teilstückes ist demnach ohne Bedeutung.)

Im strengen Sinne sind also kernlose Teile von *Acetabularia* zu 100% regenerationsfähig. Denn Membranbildung ist ja bereits eine regenerative Leistung. Relativ zu dem, was aber kernlose Teile bestimmter Art zu leisten vermögen, ist Membran- und Stielbildung doch eine recht bescheidene Leistung. Da nun die wesentlichen Unterschiede in der Leistung kernloser Teile verschiedener Herkunft und verschiedenen Alters erst dann deutlich werden, wenn man die verschiedene Fähigkeit zur Wirtel- und Hutbildung, also ausgesprochene *Formbildungsvorgänge*, berücksichtigt, so habe ich vorgezogen, die beiden primitivsten Fähigkeiten in den Tabellen und der weiteren Schilderung zu vernachlässigen: Teile, die nicht wenigstens einen Wirtel ausgebildet haben, sollen weiterhin als Teile ohne Formbildung bezeichnet werden, und zwar auch dann,

wenn ein etwa regenerierter Stiel den normalen Wirtelabstand überschritten hat. Die Bezeichnung „ohne Formbildung“ ist also im strengen Sinne nicht immer ganz zutreffend.

Die Wirtel. Die Wirtel folgen sich — immer an der Spitze des Stieles — in relativ regelmäßigen Abständen; bei älteren Pflanzen ist der Abstand 0,08—0,15 cm. Mitunter wird der Wirtelabstand, wie schon gesagt, überschritten, selten, wie hinzuzufügen ist, unterschritten. Zu Beginn stehen alle Haare eines Wirtels in offener Verbindung mit dem Stiel, später wird die Verbindung gelöst. Wenn der folgende Wirtel entfaltet wird, beginnt der vorhergehende meist schon zu vertrocknen und fällt späterhin ab.

Die Haare sitzen kranzförmig angeordnet in gleicher Höhe dem Stiel an. Ihre Zahl ist auch bei Pflanzen gleichen Alters recht wechselnd, bei großen, hutlosen Pflanzen sind es 10—20. Die Höchstzahl war 25. Als Regel kann gelten: Je dünner der Stiel, desto weniger Haare. Daher haben junge Pflanzen stets weniger Wirtelhaare als alte, denn ihr Stiel ist dünner. Die Basalhaare (Seitenglieder 1. Ordnung) tragen weitere Seitenzweige, die ebenfalls wirtelig verzweigt sind, und zwar bis zu Seitengliedern 5. Ordnung. Die Verzweigung ist oft eine Zweierverzweigung, es kommt aber auch Dreierverzweigung und einfache Verzweigung vor. So besteht ein einzelnes Haar bereits aus etwa 45 Teilen, ein ganzer Wirtel von 15 Haaren also aus 675 Einzelhärchen! Dadurch, daß sich am entfalteten Wirtel die einzelnen Härchen überdecken, entsteht jener zierliche Fächer, wie er für *Acetabularia* so charakteristisch ist.

Die Entwicklung eines Wirtels verläuft sehr einfach. Das erste Stadium besteht darin, daß sich am Ende des Stieles papillenartige Vorwölbungen zeigen, die zunächst noch ohne Chloroplasten, vielleicht auch ohne Plasma sind (Abb. 1a). Diese wachsen zu den Basalhaaren aus (Abb. 1b), aus denen dann die sekundären Haare usw. hervorsprossen. Die Entwicklung der einzelnen Teile erfolgt mehr oder weniger synchron. Zunächst ist der Wirtel noch geschlossen (ähnlich wie in Abb. 1b), später klappen die Basalhaare und ihre Sprosse auseinander; damit ist der Wirtel entfaltet (Abb. 10b, S. 15 und Abb. 19, S. 41). Bereits vor der eigentlichen Entfaltung kann der Stiel schon weiterwachsen.

Ein Wirtel, dessen Haare in der geschilderten Weise regelmäßig angeordnet sind und entfaltet werden, sei weiterhin als *typischer Wirtel* bezeichnet. Typische Wirtel werden außer von normal wachsenden Pflanzen auch von allen kernhaltigen Regeneraten sowie vielen kernlosen Stücken

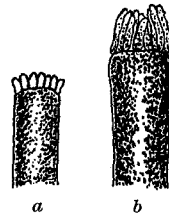


Abb. 1a—b. 586, 1v. Kernloses Vorderstück einer großen, hutlosen Pflanze. Entwicklung eines typischen Wirtels. a 25. 4. 32 19 Uhr. Papillenartige Vorwölbungen der Membran, noch ohne Chloroplasten. b 26. 4. 10 Uhr. Basalhaare des Wirtels vorgerückt, noch ohne Seitenglieder. Chloroplasten eingewandert. Etwa 45mal.

gebildet. Im letzten Falle werden aber nur 1—2, ganz selten 3 typische Wirtel gebildet, dann stockt das Wachstum (sofern es sich nicht um Stücke handelt, die nun außerdem noch einen Hut bilden).

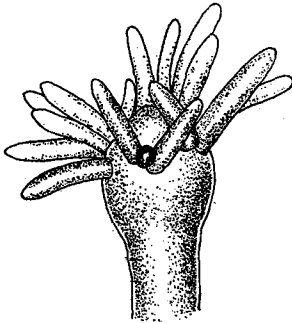


Abb. 2. 372, 2 m. Kernloses Vorderstück mit zwei Schnittflächen (s. S. 41) einer großen, hutlosen Pflanze. Vorne keulige Anschwellung = erster Ansatz zur Hutbildung. Darauf hat sich ein nur aus Basalhaaren bestehender Kümmerwirtel entfaltet. Etwa 37mal.

Zu typischen Wirteln mögen auch die Doppelwirtel gerechnet werden. Das sind Wirtel, die aus zwei unmittelbar übereinanderstehenden Kränzen normal verzweigter Haare bestehen. (Sie fallen deshalb schon durch ihre übergroße Dichte auf.) Die Ansatzstellen der Basalhaare alternieren dann miteinander. Da Doppelwirtel sehr selten auftreten, konnte ihre Entwicklung noch nicht aufgeklärt werden. Die Eigenschaft, Doppelwirtel zu bilden, blieb wie im Falle der Überschreitung des Wirtelabstandes auch den kernlosen Teilen solcher Pflanzen mitunter erhalten (Abb. 7, S. 12).

Die Doppelwirtel sind durch Übergänge mit den einfachen typischen Wirteln verbunden.

Den Gegensatz zu typischen Wirteln bilden die *Kümmerwirtel*. Diese sind von mannig-

facher Beschaffenheit. Im extremsten Falle sind nur wenige Basalhaare ausgebildet. In dem in Abb. 2 dargestellten Falle ist sogar die normale Zahl der Basalhaare vorhanden, und diese sind, wenn auch etwas unordentlich, „entfaltet“. (Über die keulige Anschwellung des Stieles s. unten.) In anderen Fällen ist die Entfaltung wieder recht unvollkommen. Einige oder alle Basalhaare können auch noch sekundäre Seitenzweige aufweisen, sei es nur im Ansatz oder in besserer Ausbildung. Sehr häufig sind Kümmerwirtel, bei denen nur wenige Haare vorhanden sind, aber diese sind lang, d. h. produzieren ihrerseits sekundäre und tertiäre Haare, die jedoch meist unvollkommen verzweigt sind (Abb. 3).

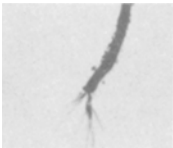


Abb. 3. 59 m. Kernloses Mittelstück einer großen hutlosen Pflanze. Vorne und hinten am 15. 7. je $\frac{1}{4}$ entfernt. 25. 7. hinten ein Kümmerwirtel aus wenigen atypischen Haaren regeneriert. Nur der hinterste Teil wiedergegeben. Etwa 4mal.

sehr häufig sind Kümmerwirtel, bei denen nur wenige Haare vorhanden sind, aber diese sind lang, d. h. produzieren ihrerseits sekundäre und tertiäre Haare, die jedoch meist unvollkommen verzweigt sind (Abb. 3). Von hier gibt es dann alle möglichen Übergänge bis zu typischen Wirteln. Im Einzelfalle ist die Zuordnung daher oft nicht leicht. Um nun die weitere Darstellung nicht mit allzu viel Untereinteilungen zu belasten, habe ich im folgenden

nur zwischen typischen und Kümmerwirteln unterschieden. *Als Kümmerwirtel sind dabei alle diejenigen Wirtel eingeordnet, die deutliche Entwicklungsstörungen aufwiesen, während diejenigen mit nur ganz leichten Störungen noch zu den typischen Wirteln gerechnet wurden.*

Kümmerwirtel können wie die typischen Wirtel ebenfalls von allen Formen gebildet werden. Aber bei kernhaltigen Regeneraten und normal

wachsenden Pflanzen sind sie seltene Ausnahmen, die auf einer vorübergehenden Störung beruhen. Dagegen treten Kümmerwirtel bei bestimmten kernlosen Teilen sehr häufig auf; das kann dann nur an dem Fehlen des Kernes liegen. Oft ist es so, daß kernlose Teile erst einen typischen Wirtel produzieren, danach einen Kümmerwirtel und damit ist die Formbildung beendet. Das Umgekehrte ist nur außerordentlich selten der Fall.

Der typische Hut. Wenn die Pflanzen eine bestimmte Länge erreicht haben, wird der Hut gebildet. Die Länge der Pflanzen bei der Hutbildung hängt sehr von äußeren Faktoren ab; hier sei nur so viel gesagt,

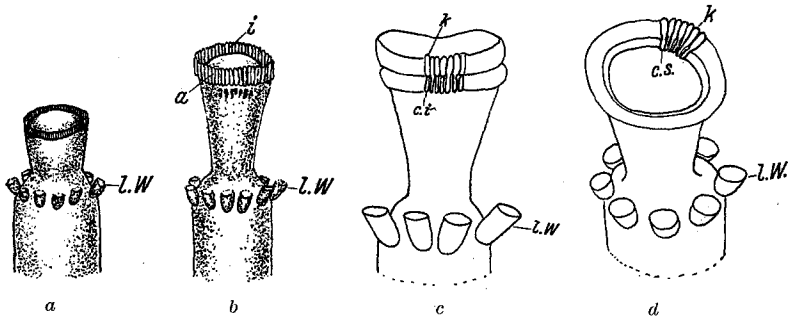


Abb. 4 a—d. Kernhaltige Teilstücke. Drei Entwicklungsstadien eines typischen Hutes. a 743, 3h. Erste Anlage. b 740, 1h. Anlagen größer geworden, aber noch einheitlich. a äußere, i innere Oberfläche. Unter sieben Anlagen Verdichtung der Chloroplasten. c 740, 3h. Von der Seite gesehen. Corona inferior (c. i.) zum Teil schon abgesetzt, zum Teil in Absetzung. d Derselbe Hut schräg von oben. Corona superior (c. s.) noch in Absetzung begriffen. k Hutkammer. l. W. Ansatzstelle des die Hutanlagen an sich überdeckenden letzten Wirtels. c, d nur einige Anlagen gezeichnet. a, b etwa 41mal, c, d etwa 45mal.

daß die Länge der zu den Versuchen benutzten Pflanzen bei der Hutbildung im allgemeinen 2,5—4 cm betrug. Der Hut folgt auf den letzten Wirtel in sehr dichtem Abstand, nämlich in einer Entfernung von durchschnittlich nur 0,02 cm.

Das erste Anzeichen der Hutbildung besteht darin, daß der Stiel nicht mehr zugespitzt ist, sondern sich keulenförmig oder wenigstens leicht kuppenförmig verbreitert. Am Ende der Kuppe entsteht darauf ein Wall, der eine feine Strichelung der Membran zeigt (Abb. 4a). Das ist die erste Andeutung der Anlagen, aus denen der Hut selbst entsteht. Die Anlagen grenzen sich durch Ausbildung von Wänden voneinander ab — die feine Strichelung ist der erste Ansatz dazu — und strecken sich in die Länge. Dabei wachsen sie ein wenig über das Ende der Kuppe hinaus, so daß man eine äußere und eine innere Oberfläche unterscheiden kann (Abb. 4b, a und i). Außen zeigt sich dabei unter manchen Anlagen, aber keineswegs unter allen, eine streifenförmige Verdichtung der Chloroplasten (das gleiche ist übrigens auch zum Teil unterhalb der Wirtelanlagen zu beobachten, Abb. 6). Im Falle der Abb. 4b waren z. B. 7 solcher Streifen vorhanden, die bald in den gleichförmig verteilten Chloroplasten-

belag übergangen. Mitunter reicht die Streifung aber viel weiter, bis fast zum letzten Wirtel. Diese Erscheinung ist wohl als eine innere Ordnung der Teilchen aufzufassen. Die Streifung koordiniert meistens, aber nicht immer, mit den Anlagen.

Aus den einheitlichen Uranlagen entstehen die drei für den typischen Hut charakteristischen Bestandteile des Hutes: die *Corona superior*, die *eigentlichen Kammern* und die *Corona inferior*. Nach den Beobachtungen

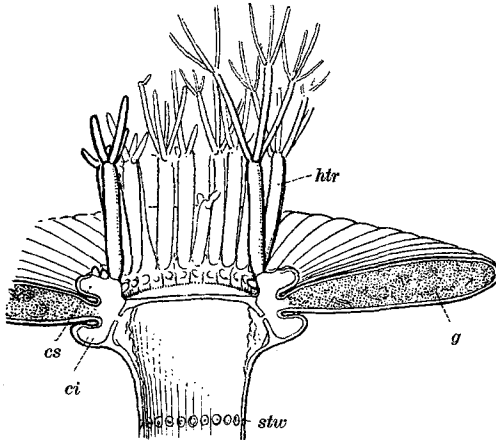


Abb. 5. Schema des Aufbaues eines fertigen Hutes. *stw* Narben des abgefallenen letzten Wirtels. *ci* Corona inferior, *cs* Corona superior, *g* Hutkammer (Gamentangium), *htr* Haartriebe aus der Corona superior sprossend. Aus OLTMANNs.

SOLMS-LAUBACHs entsteht zuerst die Anlage für die Corona superior, während die Corona inferior sich erst hinterher von der zukünftigen Kammer abtrennt. Bei der weiteren Entwicklung — ich habe mich dabei auf die Beobachtung lebender Hüte mit Trockensystemen beschränkt — zeigte sich nun, daß merkwürdigerweise die Corona inferior der superior vorausleitet. Wie aus Abb. 4c und 4d, die den gleichen Hut von außen und innen zeigen, hervorgeht, ist die Corona inferior schon zum größten Teil abgesetzt,

während die Corona superior noch in Abschnürung begriffen ist. Aus den beiden Abbildungen geht weiter hervor, daß die Corona inferior an der Außenseite, die Corona superior dagegen an der Innenseite der Anlagen entsteht. Der zwischen beiden liegende größere Teil der Anlagen wächst zu den eigentlichen Hutkammern aus. Indem nun die Anlagen der Hutkammern, die zunächst mehr oder weniger parallel zur Längsachse der Pflanze stehen, bei ihrem weiteren starken Wachstum lateralwärts wachsen, der Hut also seitlich immer mehr aufklappt — genau wie die Wirtel — (Abb. 5), entsteht als Folge zugleich eine Verschiebung der drei Komponenten, so daß am fertig aufgeklappten Hut zuunterst die Corona inferior liegt, dann die Hutkammern und darüber die Corona superior folgen (Abb. 5 und 30b, c, S. 74). Oft klappen die Hutkammern nicht ganz auseinander, so daß sie weniger als einen rechten Winkel zum Stiel bilden (Abb. 11d, S. 19), mitunter ist der Winkel aber auch größer als 90° (vgl. HÄMMERLING 1932, Abb. 1d). Aus der Corona superior wachsen während der Entwicklung des Hutes noch Haare aus (Abb. 5 und 20c, S. 42), während die Corona inferior niemals Haare oder auch nur Haaranlagen aufweist.

Von außen gesehen wird der Eindruck erweckt, als ob Corona inferior und superior vollkommen von den Kammern abgeschnürt sind. Das ist jedoch nicht der Fall; in Wirklichkeit handelt es sich nur um tiefere Einschnürungen (Abb. 5). — Da Hutkammern, Corona inferior und superior aus einheitlichen Anlagen entstehen, so sind von allen drei Bestandteilen immer gleich viel vorhanden. Die Zahl schwankt um 75 herum, selten sind höhere, häufiger niedrigere Zahlen festzustellen.

Die Hutkammern wachsen bis zu maximaler Größe heran, d. i. bis zu einem Durchmesser des Hutes von 6—7 mm, mitunter sogar 1 cm. Während des Wachstums verbreitert sich auch das Ende des Stieles immer mehr, so daß er zum Schluß eine leicht gewölbte Platte bildet (Abbildung 30c, S. 74).

Nachdem die Kammern maximale Größe erreicht haben, entstehen in ihnen, wie 1931 geschildert, die Cysten, und zwar durch Aufteilung des im Rhizoid liegenden Kernes in viele kleine Kerne, die in den Hut hinaufwandern und um deren jeden sich eine Cystenanlage abgrenzt. Der Primärkern der Cysten teilt sich dann in viele kleine Kerne auf. Aus den Cysten schlüpfen nach einer Ruheperiode einkernige Gameten aus und nach deren Kopulation beginnt der Zyklus sofort von neuem.

Typische Hüte, die sich an kernhaltigen Regeneraten entwickeln, sind von demselben Bau und derselben Entwicklung, wie eben geschildert (Abb. 11, S. 19). Sie bilden ebenfalls am Schluß Cysten aus. Und ebenso kann sich ein typischer Hut an kernlosen Stücken bestimmter Art (auch hinten) entwickeln (Abb. 17—20). Hüte von solchen Stücken bilden aber niemals Cysten aus. Das ist auch nicht verwunderlich, da sie niemals maximale Größe erreichen. Aber auch, wenn der Kern an einer Pflanze entfernt wird, die bereits einen maximalen Hut besitzt, so entstanden bisher ebenfalls niemals Cysten, was offenbar mit der Kernlosigkeit zusammenhängt.

Schließlich sei noch hervorgehoben, daß typische Hüte nicht immer den Idealtypus darstellen, d. h. eine mehr oder weniger kreisförmige Scheibe. So können während des Wachstums Wellungen auftreten (Abb. 18, S. 39). Auch können sich die Kammern an einer oder mehreren Stellen voneinander lösen. Im ersten Falle schieben sich die Kammern an der Spaltstelle bei dem weiteren Wachstum meist übereinander (Abb. 11b, S. 19), im anderen Falle können die Kammern ganz aus der Reihe wachsen. Solche Erscheinungen beruhen offenbar auf Spannungen, die beim Wachstum des Hutes entstehen.

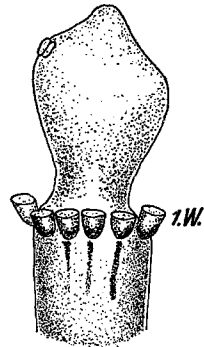


Abb. 6. 504, 1v. Kernloses Vorderstück einer großen hutlosen Pflanze. Am 18. 2. 32 hergestellt. Am 1. 3. vorne ein typischer Wirtel entfaltet (1. W.); nur Ansatzstellen der Haare gezeichnet. Unter 3 Haaren Verdichtung der Chloroplasten. Am 4. 3. ein einfacher Kümmerhut mit nur zwei Anlagen gebildet. 37mal.

Kümmerhüte. In der Entwicklung der typischen Hüte waren folgende Schritte festzustellen: 1. kuppenförmige Verbreiterung des Stieles; 2. Ausbildung einheitlicher Anlagen; 3. Abtrennung der Corona inferior und superior, wobei die Corona inferior auf dem von mir geprüften Stadium etwas vorseilt; 4. Auswachsen der Kammern. Auf jedem dieser Stadien kann die Entwicklung von Kümmerhüten stehenbleiben. Der einfachste Fall ist der, daß nur der Stiel kuppenförmig anschwillt. Da es sich hierbei um eine sehr geringfügige Leistung handelt, sind solche Stücke in der weiteren Schilderung nicht unter die Rubrik: Kümmerhut aufgenommen worden; vor allem auch deshalb nicht, weil ja ein eigentlicher Hut gar nicht angelegt wird. Zur Kuppe

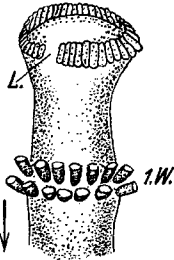


Abb. 7. 494, 2v. Kernloses Vorderstück einer Pflanze mit kleinem Hut. Am 15. 12. 32 hergestellt. Der vordere Hut (nicht gezeichnet) wird mittelgroß. Hinten entstand erst ein typischer Doppelwirtel (1. W.), danach ein Kümmerhut mit einheitlichen Anlagen und einer freien Lücke (L). ↓ vorne. Etwa 37mal.

können sich noch einige einheitliche Anlagen gesellen (Abb. 6). Von hier gibt es dann alle Übergänge (Abb. 7), bis der Stiel vollkommen von einheitlichen Anlagen umgeben ist. Doch ist bei Kümmerhüten dieser Art die Zahl der Anlagen wohl stets wesentlich geringer als bei Anlage typischer Hüte (z. B. Abb. 7, nur etwa 45 Anlagen, kernloses Stück).

Kümmerhüte haben aber sehr oft noch eine weitere, sehr charakteristische Entwicklung. Hierbei werden noch mehr oder weniger weitgehende Ansätze zur Entwicklung der drei Komponenten eines Hutes gemacht. Jedoch ist die Entwicklung ganz unkoordiniert und die einzelnen Teile haben atypische Form (Abb. 8a—b). Einzelne Anlagen können dabei einheitlich bleiben oder die Abschnürung von Corona inferior und superior bleibt unvollkommen; oft bleibt die

Corona superior besonders weit zurück, sie ist überhaupt niemals weiter entwickelt als die Corona inferior, was mit der normalen Entwicklungsfolge übereinstimmt. Auch die Kammern solcher Hüte bleiben ganz unvollkommen. Im ganzen bieten diese Kümmerhüte also das Bild hochgradiger Störungen; ihr Durchmesser wird selten größer als 0,1 cm. Meistens sind auch hier weniger Anlagen als normal vorhanden, doch kommt auch die normale Zahl vor. In solchen Fällen sieht der Hut auf dem Stadium der einheitlichen Anlagen mehr oder weniger typisch aus, und er entartet erst späterhin (vgl. 1932, Abb. 5, S. 51).

Während bei den Kümmerwirteln alle Übergänge bis zu den typischen Wirteln vorkommen, ist das bei den Kümmerhüten nicht der Fall. Diese sind daher immer ohne Schwierigkeit von typischen Hüten zu unterscheiden. Innerhalb der Gruppe Kümmerhüte selbst gibt es aber alle möglichen Übergänge. In der weiteren Schilderung sind nun als „Kümmerhüte“

alle Hüte der eben geschilderten Art eingereiht, sofern sie wenigstens einige einheitliche Anlagen aufwiesen.

Es gibt nun noch eine dritte Art von Hüten, die als *Defekthüte* bezeichnet seien. Diese sind dadurch charakterisiert, daß ein Teil des Hutes — meist der kleinere — Ausfallsstellen zeigt, während der andere Teil des Hutes ganz typisch ausgebildet ist. An der Ausfallsstelle können die Anlagen ganz fehlen, — das ist auch bei Kümmerhüten der Fall

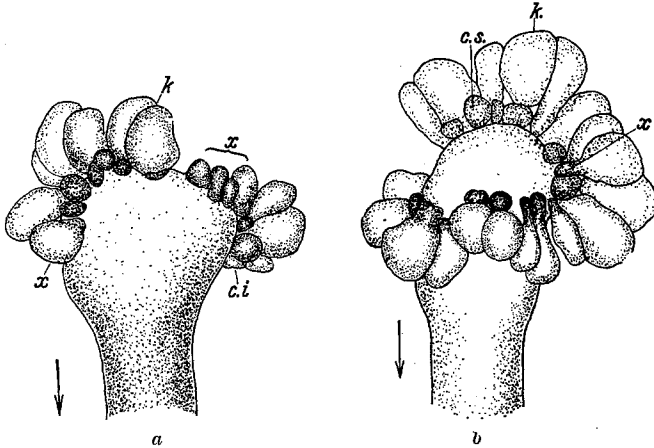


Abb. 8 a—b. 311v. Kernloses Vorderstück einer Pflanze mit kleinem Hut. Am 26. 10. 31 hergestellt. Der vordere Hut wurde mittelgroß, hinten entstand ein Kümmerwirtel und Kümmerhut. a 17. 12. Das Endstadium des heteromorphen Kümmerhutes von der Seite gesehen. Kammern (*k*) und Corona inferior (*c. i.*) unregelmäßig. 5 Anlagen ohne Corona inferior (*X*), zum Teil aber mit Ansätzen dazu (Einschnürung). b Von oben gesehen. Corona superior nur bei *c. s.* und einer anderen Stelle abgesetzt, sonst nicht. Zum Teil mit Einschnürungen (*X*) = Ansatz zu Corona superior, zum Teil Absetzung optisch vorgetäuscht. ↓ vorne. Etwa 31mal.

(Abb. 7) — oder der Hut ist an der Ausfallsstelle als Kümmerhut ausgebildet (Abb. 9). Defekthüte sind mit typischen Hüten durch alle Übergänge verbunden.

Sehr wichtig ist es nun — ebenso wie bei den Kümmerwirteln —, festzustellen, wo Defekthüte und Kümmerhüte vorkommen. Defekthüte kommen bei normalen Pflanzen, kernhaltigen Regeneraten und bei kernlosen Stücken vor, in allen 3 Gruppen aber recht selten. Wird daher ein Defekthut von einem kernlosen Stück ausgebildet, so darf man hieraus nicht den Schluß ziehen, daß das Fehlen des Kernes die Ursache der mangelhaften Ausbildung sei. Dagegen erreichen die ausgebildeten Partien von Defekthüten bei Anwesenheit des Kernes ohne weiteres annähernd oder ganz maximale Größe, während das bei kernlosen Stücken nicht der Fall ist. Das mangelhafte Wachstum muß also am Fehlen des Kernes liegen.

Ebenso entstehen Kümmerhüte bei allen 3 Gruppen. Man kann sogar sagen, daß Kümmerhüte bei normal wachsenden Pflanzen sehr

häufig entstehen. Von einem bestimmten Altersstadium ab wird dann nämlich ein Kümmerhut gebildet, der oft nur aus einheitlichen Anlagen besteht, aber der Stiel wächst sogleich weiter, er bildet einen typischen Wirtel aus, danach wieder einen Kümmerhut usf. Mit dem Weiterwachsen des Stieles ist das Wachstum des Kümmerhutes beendet; er wird eingeschmolzen. Auf die geschilderte Weise können mehrere (maximal fünf) Kümmerhüte übereinander entstehen, erst dann wird der typische Hut gebildet. Dieses Verhalten, das bei der überwiegenden Mehrzahl der Pflanzen beobachtet wurde, ist offenbar so aufzufassen, daß von einem bestimmten Entwicklungsstadium an die Pflanzen die Fähigkeit zur Hutbildung besitzen, jedoch zunächst in unvollkommener Form. Erst von einem bestimmten, nicht näher zu charakterisierenden „physiologischen Reifezustande“ ab wird die Potenz zur Hutbildung in vollkommener Weise realisiert. Dann entsteht ein typischer Hut.

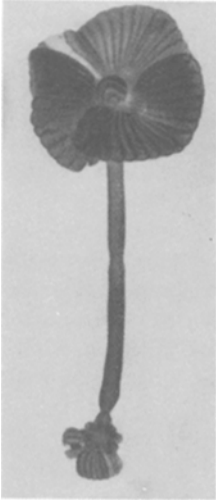


Abb. 9. 91v. Vorderstück einer Pflanze mit kleinem Hut. Hergestellt am 9. 8. 30. Am 20. 10. vorderer Hut groß, hinten Defekthut, dem ein typischer Wirtel vorausgegangen war. Etwa 4mal.

Wenn daher Pflanzen auf dem Vorstadium der Hutbildung kernlos gemacht werden und solche Stücke dann einen oder gar zwei Kümmerhüte produzieren, so darf daraus nicht geschlossen werden, daß sie etwa weniger geleistet hätten, als die Pflanze bei Anwesenheit des Kernes geleistet hätte. So produzierte z. B. einmal ein kernloses Vorderstück einen Doppelwirtel und darauf drei Kümmerhüte, die zudem als Ausnahme von der Regel (S. 19) ohne dazwischen geschaltete Wirtel entstanden. Die unberührten Pflanzen derselben Kultur wiesen aber zum Teil das gleiche Verhalten auf; auch hier blieb also, wie im Falle der Doppelwirtel und der Überschreitung des Wirtelabstandes, das abnorme Verhalten der kernhaltigen Pflanze beim kernlosen Teilstück erhalten. Nach der äußeren Beschaffenheit der Pflanzen läßt sich überhaupt nie voraussagen, ob sie erst noch einen oder mehrere Kümmerhüte und dann einen typischen Hut bilden würden oder ob sie gleich einen typischen Hut produzieren würden. Wenn dagegen das kernlose Stück nach Bildung eines Kümmerhutes nicht weiter wächst, dann muß das am Fehlen des Kernes liegen. Denn die kernhaltige Pflanze würde weiterwachsen, bis ein typischer Hut entsteht. Und ebenso muß es am Fehlen des Kernes liegen, wenn ein typischer Hut an kernlosen Teilen nicht maximale Größe erreicht.

Das Rhizoid. Am Hinterende der normal wachsenden Pflanze befindet sich das Rhizoid. Es entsteht aus einer keuligen Anschwellung (Abb. 15a, S. 23), aus der im Laufe der Entwicklung immer mehr kleine Ästchen

auswachsen. Besonders an jungen Rhizoiden ist dabei eine plättchenförmige Verbreiterung am Ende der Äste charakteristisch (Abb. 15 D). Von den jungen Rhizoiden wird ein Klebstoff abgeschieden, mit dem sie sich an den Glaswänden der Kulturgefäße anheften. Werden sie abgelöst, so heften sie sich alsbald wieder fest, was übrigens auch von dem Stadium der keuligen Anschwellung gilt. Ältere Pflanzen, die zum Zwecke der Übertragung immer wieder abgelöst werden, heften sich nicht mehr an der Glaswand fest. Die Rhizoidäste umschlingen sich dann vielmehr zum Teil gegenseitig. Die Verzweigung ist dann auch ziemlich reich, und die Äste wachsen zum Teil stark in die Länge, sie entarten also (Abb. 10).

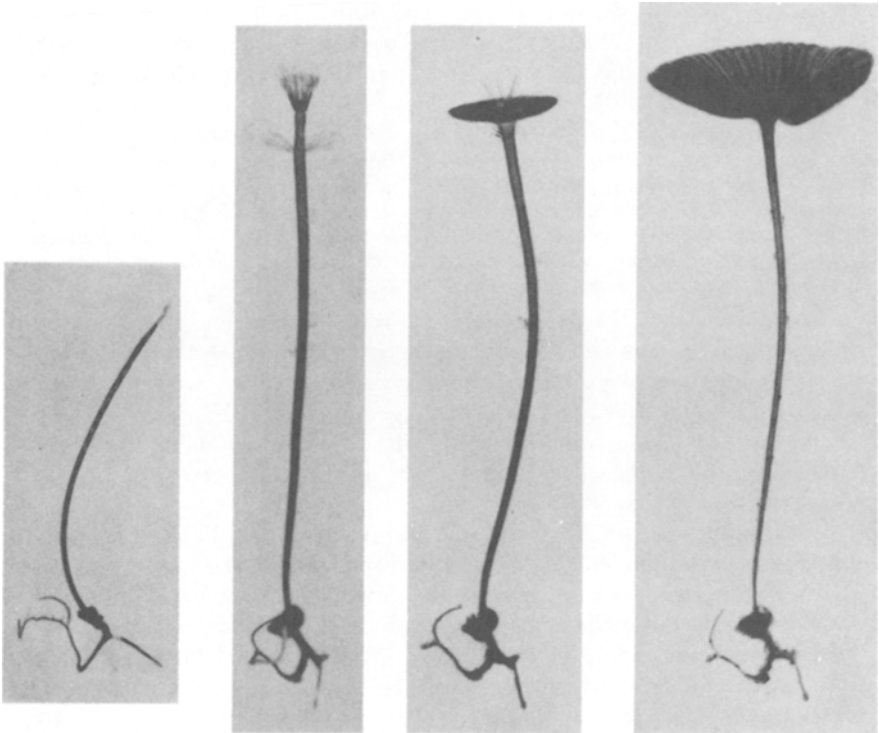
PRINGSHEIM hat in einem Referat in den Naturwissenschaften (1932) gemeint, daß die Bezeichnung „Rhizoid“ auf diese Gebilde wegen ihrer Verzweigung nicht ganz passend sei. Wenn auch einzelne Äste nicht mehr die typischen Rhizoidcharaktere erkennen lassen, was offenbar mit ihrer Funktionslosigkeit zusammenhängt, so ist das Gebilde doch im ganzen ein so typisches Rhizoid, daß ich keinen Grund sehe, diese Bezeichnung nicht anzuwenden. Vor allem zeigt die Entwicklung, daß es sich um ein Rhizoid handelt¹.

An kernhaltigen Regeneraten wird vorne unter den angewandten Bedingungen niemals ein Rhizoid regeneriert, sondern stets ein Vorderende. An gewissen kernlosen Stücken wurde dagegen, wenn auch nur selten, vorne ein Rhizoid (im Ansatz) gebildet. Die Fähigkeit, *hinten* ein Rhizoid zu bilden, ist aber zum Teil bei kernlosen Teilen recht gut entwickelt (Abb. 26). Die Einzelheiten hierüber mögen erst später mitgeteilt werden (S. 58). —

Zum Schluß dieses Kapitels sei zusammenfassend die Entwicklung einer normal wachsenden Pflanze an Hand einer Bilderserie wiedergegeben (Abb. 10), aus der gleichzeitig auch die Unterschiede der im Experiment unterschiedenen Altersklassen hervorgehen: Als *Keimlinge* seien weiterhin alle Pflanzen bezeichnet, die noch keinen Wirtel zur Ausbildung gebracht haben und höchstens 0,3 cm lang sind. Sie haben noch kein fertiges Rhizoid. Darauf folgen *kleine Pflanzen*, die schon einen oder mehrere Wirtel produziert haben; das Rhizoid ist bei diesen zum Teil schon in typischer Form entwickelt. Das nächste Stadium sind *mittelgroße Pflanzen* (Abb. 10a). Das sind Pflanzen von etwa 1—1,5 cm Länge, von denen nach ihrem ganzen Zustand, insbesondere nach ihrer Stieldicke, erwartet werden kann, daß sie bis zur Hutbildung wenigstens noch 3 Wirtel bilden (mag es sich nun um den ersten Kümmerhut oder gleich einen typischen Hut handeln). Das Merkmal des allgemeinen Zustandes, insbesondere die Dicke des Stieles, ist dabei wichtiger als die Länge; denn es gibt Pflanzen, die schon bei 1,5 cm Länge einen Hut bilden. Versuche an kernlosen

¹ Einem anderen Einwand PRINGSHEIMS muß ich aber zustimmen. Er betrifft die Definition: *Siphonocladales*. 1931 hatte ich gesagt, daß diese allgemein als *einzellige*, aber vielkernige Algen charakterisiert seien. Das ist jedoch falsch. Der Thallus der *Siphonocladales* ist vielmehr z. T. mehrzellig; selten auch einkernig.

Teilen dieses Stadiums müssen aus diesem Grunde immer durch Kontrolle normal wachsender Pflanzen der gleichen Kultur überprüft werden. Das nächstfolgende Stadium sind *große, noch hutlose Pflanzen*. Das sind Pflanzen, von denen erwartet werden kann, daß sie nur noch einen, höchstens zwei Wirtel vor der Hutbildung (Kümmerhut oder typischer Hut) ausbilden. Ebenso sollen hierunter auch alle Pflanzen



a 15. 1. 32.

b 17. 2.

c 10. 3.

d 28. 4.

Abb. 10 a–d. 447, 1. Serie der normalen Entwicklung einer Pflanze. a 15. 1. 32 mittelgroß, erster Wirtel vor Entfaltung (unbekannt, wieviel Wirtel vorher gebildet). b 17. 2. 5. Wirtel vor Entfaltung, Hut in Anlage. c 10. 3. Hut mittel. d 28. 4. Hut maximal. Etwa 4mal.

gerechnet werden, die bereits einen oder mehrere Kümmerhüte gebildet haben. Von solchen ist die Bildung eines typischen Hutes um so eher zu erwarten. Auch hier ist der allgemeine Habitus für die Zuordnung maßgebend. Aus Abb. 10b geht z. B. hervor, daß der Stiel wesentlich dicker geworden ist. Das Stadium der Abb. 10b hätte wenige Tage vor dem 17. 2. noch zur Klasse „große, hutlose Pflanzen“ gezählt werden müssen. Am 17. 2. war aber schon das folgende Stadium erreicht: *Hut in Anlage*. Von hier ab sind die Altersklassen nach festen, zahlenmäßig ausdrückbaren Massen zu unterscheiden, nämlich nach dem

Durchmesser und der Entwicklung des Hutes. Als Pflanzen mit *Hut in Anlage* sind alle solche Pflanzen gezählt, bei denen Corona superior und inferior noch nicht fertig ausgebildet waren. Darauf folgt das Stadium: *Hut sehr klein*. Das sind Pflanzen mit abgesetzter Corona superior und inferior und mit einem Durchmesser des Hutes von höchstens 0,15 cm. Hat der Hut einen Durchmesser von 0,2—0,25 cm, so wurde das Stadium als *Hut klein* bezeichnet, darauf folgen die Stadien *Hut mittel* ($D = 0,3—0,35$ cm Abb. 10c) und *Hut groß* ($D = 0,40$ bis 0,5 cm). Alle Pflanzen mit Hüten von mehr als 0,55 cm Durchmesser wurden als maximal bezeichnet, auch wenn sich zeigte, daß der Hut noch weiter wuchs (Abb. 10d, z. B. $D = 0,75$ cm); denn von dieser Größe an können an normalen Pflanzen unter Umständen schon Cysten gebildet werden.

An Hand dieser normalen Entwicklungsserie mögen nun noch einige andere Fragen, die zum Teil für die Auswertung der Experimente wichtig sind, erörtert werden. Der Stiel — vom oberen Ende des Rhizoides ab gerechnet — war bei der Hutbildung in diesem Falle nur ungefähr 2 cm lang. Schon oben (S. 9) war darauf hingewiesen worden, daß die Länge der Pflanzen bei der Hutbildung sehr von äußeren Faktoren abhängt. Es ist für *Acetabularia* eine allgemeine Regel, daß der typische Hut um so eher ausgebildet wird, mitunter schon bei 1,5 cm Länge, je besser die Entwicklungsbedingungen sind. Bedeutungsvoll erscheint mir dabei der Umstand, daß die Pflanzen, je bessere Bedingungen sie haben, auch um so kürzer bei der Hutbildung sind. In dicht besetzten Massenkulturen bilden die Pflanzen immer neue Wirtel, sie können dabei bis zu 5 cm lang werden, ja sie können in solchen Kulturen sogar ohne Hut bleiben! Mit anderen Worten: Je besser die äußeren Bedingungen, desto schneller erfolgt die *Reifung*, desto seltener gehen auch, wie hinzugefügt sei, der Bildung des typischen Hutes Kümmerhüte voraus. Es ist a priori wahrscheinlich, daß solche Pflanzen stets schneller wachsen, d. h. in der gleichen Zeit vorne mehr Stiel bilden als Pflanzen in schlechteren Bedingungen (bei Keimlingen ist es sicher der Fall, vgl. S. 26). Dann wäre aber der Umstand, daß sie bei der Hutbildung um so kürzer sind, nur noch auffallender. Ein Unterschied im Abstand zweier Wirtel ließ sich bei Pflanzen unter optimalen und weniger guten Bedingungen nicht feststellen. Demnach ist die Zahl der Wirtel bis zur Hutbildung offenbar nicht festgelegt, die Größe des Systemes spielt für die Hutbildung keine unabänderliche Rolle, entscheidend für die Hutbildung scheint vielmehr (innerhalb bestimmter Grenzen) vor allem der „physiologische Reifezustand“.

Vom Stadium „Hut in Anlage“ bis zur Cystenbildung ist kein Dickenwachstum mehr zu bemerken (Abb. 10b und d); im Gegenteil, es scheint, als ob die Pflanzen besonders hinten dünner werden. Das ist aber auf der Abbildung insofern vorgetäuscht, als nur der Protoplast durch die

nach innen zu stärker werdende Membran eingeengt wird. (Die Membran ist wegen ihrer Durchsichtigkeit auf den Abbildungen nicht oder kaum zu erkennen.) Das Längenwachstum ist bei *Acetabularia* nach allem Gesagten im wesentlichen Spitzenwachstum. Daneben ist aber in beschränktem Maße noch ein Längenwachstum anderer Art vorhanden, das als sekundäres Längenwachstum bezeichnet sei. Es besteht darin, daß sich der Abstand zwischen zwei Wirteln nach ihrer Ausbildung sekundär noch vergrößert. Nach der Hutbildung findet aber kein sekundäres Längenwachstum mehr statt. Da Messungen in dieser Richtung nur an wenigen Pflanzen gemacht wurden, bleibe dahingestellt, ob es sich um ein allgemeines Vorkommen handelt, ebenso, ob das sekundäre Längenwachstum auf die Dauer eine beträchtliche Längenzunahme bewirkt oder nicht.

Auch die für die Entwicklung benötigten Zeiten lassen sich an Hand der Pflanze 447,1 feststellen: am 26. 1. war der „2.“ Wirtel fast entfaltet, am 17. 2. der „vierte“. (Diesen Wirteln war eine nicht bekannte Zahl früherer Wirtel vorhergegangen!) In 22 Tagen wurden also 3 Wirtel gebildet, das sind pro Woche etwa 1 Wirtel. Auf jüngeren Stadien scheint das Wachstum langsamer zu verlaufen (auf dem Stadium „mittelgroß“ wurden bei 447,1 z. B. 10 Tage von Wirtel zu Wirtel gebraucht). Die Entwicklungszeiten für die einzelnen Hutstadien sind folgende (vom Stadium *Hut in Anlage* ab gemessen): Hut klein nach etwa 13 Tagen, Hut mittel nach etwa 22 Tagen, Hut groß nach etwa 34 Tagen, Hut maximal nach etwa 70 Tagen. Am 3. 5. hellte sich der Stiel auf, ein Zeichen, daß der Kern sich bereits in kleine Kerne aufgeteilt hatte (vgl. 1931, S. 641) und ungefähr am 8. 5. wurden die Cysten gebildet, d. h. ungefähr 80 Tage vergingen von der Anlage des Hutes bis zur Cystenbildung.

Da die Entwicklung der Pflanze 447,1 den durchschnittlichen Typus einer Normalentwicklung einzeln gehaltener Pflanzen darstellt, — die Pflanze wurde in einer BOYER-Schale unter denselben Licht- und Temperaturverhältnissen wie die Regenerate aufgezogen —, so können die hier mitgeteilten Werte als Vergleichswerte für kernhaltige und kernlose Regenerate gelten. Für kernlose Teile dienen aber außer normalen Pflanzen vor allem auch kernhaltige Regenerate, die aus der gleichen Region stammen, als Kontrolle.

IV. Die Grenzen des Wachstums und die Leistungsfähigkeit des Systems.

Wenn die Pflanzen einen typischen Hut ausgebildet haben, ist das Längenwachstum zu Ende. Die Wachstumsfähigkeit ist damit aber nicht erloschen. Die Wachstumsfähigkeit und auch die Fähigkeit zu neuer Formbildung ist vielmehr nur *gehemmt*. Das läßt sich leicht in allen solchen Fällen zeigen, wo beide Potenzen wieder aktiviert werden. Bereits WORONIN hat 1862 Pflanzen mit 2 typischen Hüten übereinander

abgebildet. Solche Fälle traten auch in meinen Zuchten gar nicht selten auf. Als erstes Beispiel sei ein kernhaltiges Regenerat gewählt. (Diese verhalten sich nach der Hutbildung genau wie normal aufgewachsene Pflanzen.) So wuchs aus dem bereits maximalen Hute eines solchen Regenerats (23h, Abb. 11c) plötzlich ein neuer Stiel aus. Dieser produzierte aber nicht gleich einen neuen Hut, sondern überraschenderweise erst zwei typische Wirtel und dann einen typischen Hut! (Abb. 11c.) Dieses Verhalten ist, wie ich glaube, eine sehr wichtige Regel. Denn wenn an einer huttragenden Pflanze oder einem huttragenden kernhaltigen Regenerat der Stiel „spontan“ weiterwächst oder auch der Hut amputiert wird, so wird ohne Ausnahme vor Bildung eines neuen Hutes erst mindestens

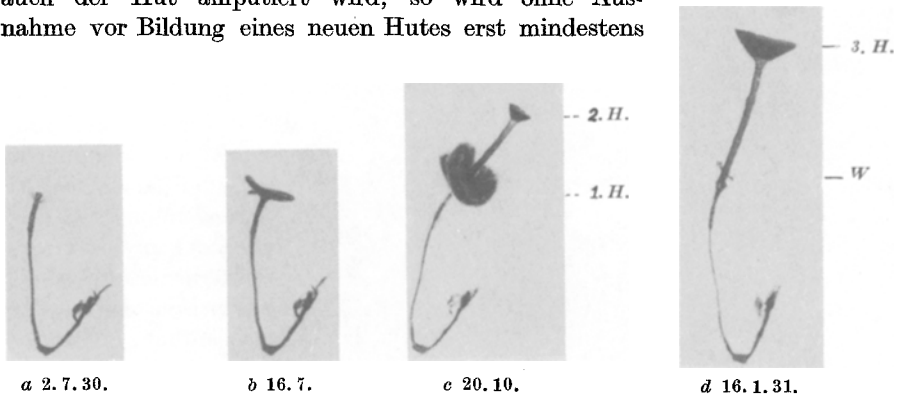


Abb. 11a–d. 23 v. Kernhaltiges Teilstück einer großen, hutlosen Pflanze ($\frac{1}{3}$), am 24. 6. 30 hergestellt. a 2. 7. Superregenerat mit einem typischen Wirtel und Hut in Anlage gebildet. b 16. 7. Hut schon fast groß. c 20. 10. Aus dem maximalen Hut (1. H.) Stiel weiter gewachsen. Nach zwei typischen Wirteln zweiter Hut gebildet (2. H.). d 16. 1. 31. Der Stiel ist nochmals weitergewachsen und hat einen weiteren typischen Wirtel, sowie einen 3. Hut (3. H.) gebildet. Die alten Hüte sind abgefallen. W Reste des ersten Wirtels, der nach dem 1. Hut gebildet wurde. Etwa 2mal.

ein typischer Wirtel ausgebildet, und zwar auch dann, wenn — wie bei 23 h — der alte Hut maximale Größe hatte. Niemals entstanden bisher zwei typische Hüte unmittelbar übereinander. (Die Zahl der Fälle einschließlich der Regenerate von Hutpflanzen ist weit über 100¹.) Es werden also in solchen Fällen stets Formbildungsvorgänge aktiviert, welche die Pflanze schon mehr oder weniger lange durchlaufen hatte. Das System wird bei jeder Neuaktivierung von Formbildung „verjüngt“. Die Entwicklung ist also zwar fortschreitend, aber nicht in dem Sinne, daß damit eine Wiederholung vergangener Entwicklungszustände unmöglich geworden wäre. Bei Kümmerhutbildungen wurde allerdings in seltenen Fällen beobachtet, daß zwei Kümmerhüte ohne Zwischenschaltung eines

¹ Die Regel gilt auch für andere Arten der Familie *Acetabulariaceae*, aber nicht für alle. So fand SOLMS-LAUBACH bei *Acetabularia Möbii* und ich selbst neuerdings bei *Acetabularia Wettsteinii* eine Pflanze, bei der die beiden Hüte unmittelbar aufeinander folgten.

Wirtels entstanden; aber in solchen Fällen entsprach der Abstand der Kümmerhüte ungefähr einem Wirtelabstand. Es handelt sich dabei also um abnormes Verhalten. Nur bei gewissen kernlosen Teilen entstand in sehr seltenen Fällen ein typischer Hut ohne vorhergehenden Wirtel (s. unten). — Im Falle 23h wuchs der Stiel aus dem zweiten Hut sogar nochmals aus, es wurde wiederum ein typischer Wirtel und danach ein dritter Hut gebildet (Abb. 11d). Dieser wurde am 16. 1. 31 amputiert, es setzte normale Regeneration ein, dann wurde das Stück fixiert und gefärbt: es hatte *einen* typischen Kern. Das Stück war also nach der

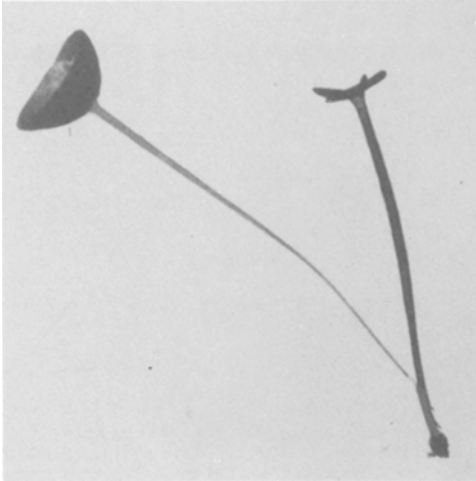


Abb. 12. 270. Einkernige Pflanze mit zwei Hüten.
Etwa 4mal.

ersten Amputation 7 Monate in ununterbrochener Formbildung begriffen (vom 24. 6. 30 bis 24. 1. 31) und dieser gingen weitere 5 Monate 20 Tage Formbildung von der Zygotenkeimung an voraus, die Pflanze war also im ganzen 12 Monate 20 Tage in dauernder intensiver, sogar 4mal erneuerter Formbildung begriffen. Das ist eine außerordentliche Mehrleistung des Systemes und besonders des Kernes. Denn unter normalen Verhältnissen hätte die Pflanze nur *einen* Hut und nach höchstens 8 Monaten Cysten gebildet.

Im Falle 23h fielen die beiden alten Hüte ab, da die plasmatische Verbindung des Hutes mit dem Stiel gelöst war. Es gibt indessen auch Fälle, wo die Verbindung nicht gelöst ist, der Stiel aber trotzdem weiterwächst und nach vorhergehender Wirtelbildung einen zweiten Hut bildet. Dann wachsen auch beide Hüte heran und in einem Falle wurden auch in beiden Hüten Cysten gebildet. In solchen Fällen ist die über das Normale hinausgehende Leistung des Systemes ebenfalls deutlich, wobei hinzugefügt sei, daß die beiden Hüte jeder für sich nicht etwa nur halb so schnell wachsen wie normalerweise. Während aber im Falle 23h das Mehr an Leistung *nacheinander* erfolgte, erfolgt es in solchen Fällen *gleichzeitig*.

Es gibt nun noch anders geartete Abweichungen von der Normalentwicklung, aus denen ebenfalls hervorgeht, daß auch zu gleicher Zeit mehr an Formbildung geleistet werden kann als bei normaler Entwicklung. So wurden bei der Pflanze 270 (Abb. 12) von einem Rhizoid

mit *einem* Kern — was cytologisch geprüft wurde¹ — zwei Hüte gebildet. Auf dem dicken kürzeren Hauptstiel saß ein mittlerer Hut, auf dem längeren Nebenstiel ein großer Hut. An beiden waren außerdem noch Ansatzstellen früherer Wirtel zu erkennen. Der Nebenstiel war offenbar von einem kleinen Seitenast ausgewachsen, was öfter vorkommt. Beide Hüte wuchsen mit normaler Geschwindigkeit gleichzeitig weiter. In anderen Fällen zeigte sich, daß die verschiedenen auf Nebenstielen sitzenden Hüte auch alle Cysten entwickelten.

Eine andere Pflanze (650, 1, Abb. 13) zeigt deutlich, daß die beiden letzten Wirtel, der eine auf dem Hauptstiel, der andere auf dem Nebenstiel, sich gleichzeitig entwickelt haben. Als die Pflanze photographiert wurde, hatte der Nebenstiel — der hier in ganz absonderlicher Art ausgewachsen war und hinten ein rhizoidähnliches Gebilde produziert hatte (s. unten S. 64) — noch einen Kümmerhut angelegt; gleichzeitig mit dessen geringem Wachstum wuchs der Hauptstiel weiter, bildete (wahrscheinlich) noch einen typischen Wirtel und dann einen Hut aus. Der Nebenstiel wuchs aber nicht weiter. Solche Stockungen treten an dem einen der Stiele öfter auf. Sie beruhen wahrscheinlich darauf, daß aus irgendeinem Grunde der „Kräftestrom“ weiterhin nur in den einen Trieb gelangt. Dafür spricht auch der Fall der Pflanze 631 (Abb. 14). Diese Pflanze hatte am 2. 5. 32 einen sehr kleinen Hut. An dem viertletzten Wirtel waren einige Basalhaare erhalten geblieben und mit dem Stiel in breiter Verbindung, was mitunter vorkommt. Eines dieser Haare wuchs nun zu einem Stiel aus, der einen typischen Wirtel bildete, darauf wurde ein Kümmerhut und danach ein zweiter typischer Wirtel gebildet. Die Formbildung beanspruchte den üblichen Zeitraum. Gleichzeitig wuchs der Hut mit

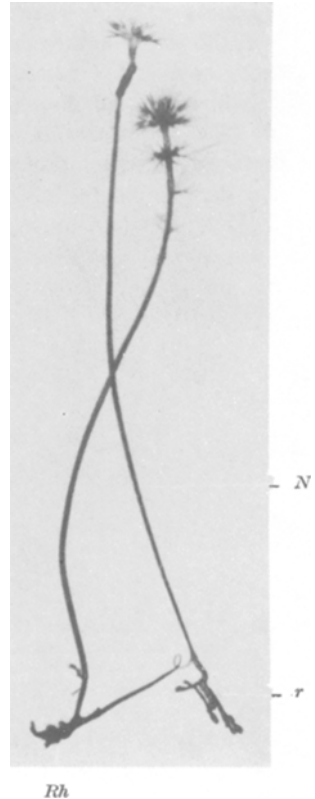


Abb. 13. 650, 1. Pflanze mit zwei Trieben. Beide gleichzeitig in Wirtelbildung begriffen. Der Nebentrieb (N) hat hintereinrhizoidähnliches Gebilde (r) und vorne außerdem einen (unschärf eingestellten) Kümmerhut produziert. Rh Kernhaltiges Rhizoid. Etwa 4mal.

¹ Solche cytologischen Prüfungen wurden deshalb vorgenommen, um den Einwand auszuschalten, daß solche Rhizoide etwa 2 Kerne enthielten. Derartige Fälle, über die in einer späteren Arbeit berichtet werden soll, wurden neuerdings nämlich aufgefunden. Unter vielen Hunderten wurden aber nur 3 solcher Pflanzen bzw. Keimlinge gefunden.

normaler Geschwindigkeit weiter und war am 30. 5. schon beinahe groß. Das Wachstum an dem neuen Trieb stockte aber wiederum vom 21. 5. ab.

In allen diesen Fällen wurde also zur gleichen Zeit mehr geleistet als es sonst der Fall ist. Und interessant erscheint auch die Tatsache, daß an einer einkernigen Pflanze Prozesse, die sonst aufeinanderfolgen, zu gleicher Zeit ablaufen können, in Haupt- und Nebetrieb offenbar unabhängig voneinander.

Aus der Tatsache, daß auch an der „erwachsenen“ Pflanze jederzeit wieder Wachstum und Formbildung ausgelöst werden kann und daß an der gleichen Pflanze sonst zeitlich getrennte Vorgänge zur gleichen Zeit ablaufen können, folgt, daß die Determination des Zeitpunktes der Entwicklung nicht festgelegt ist. Es folgt daraus weiter, daß *Acetabularia* den sogenannten *offenen Systemen* zuzurechnen ist. Insofern sind die geschilderten Vorgänge an Haupt- und Nebetrieben von *Acetabularia* nicht überraschend. Mit der Zurückführung der geschilderten Fähigkeiten von *Acetabularia* auf die Eigenarten eines offenen Systemes ist aber in Wirklichkeit nichts gewonnen. Denn das offene System ist ja durch die geschilderten Fähigkeiten *definiert*, womit zunächst nichts darüber ausgesagt ist, erstens wie diese Fähigkeit zustande kommt und zweitens, daß sie immer auf den gleichen Ursachen beruhen muß. Zwischen

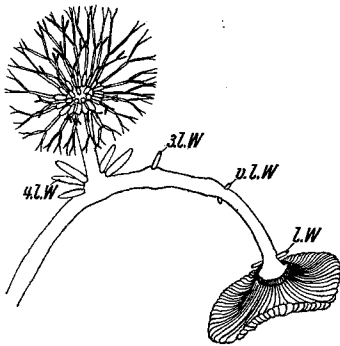


Abb. 14. 631. Pflanze mit Hut. Stiel aus einem Basalhaar des 4. letzten Wirtels ausgewachsen; Bildung eines typischen Wirtels. Etwa 9mal.

Acetabularia und etwa den offenen Systemen bei höheren Pflanzen besteht ein grundlegender Unterschied. Die höheren Pflanzen sind vielzellige Systeme, bei denen immer Anhäufungen von meristematischen Zellen vorhanden sind, die zeitlich und entwicklungsphysiologisch unabhängig voneinander zu Differenzierungsvorgängen veranlaßt werden können. Bei *Acetabularia* aber ist nur *eine Zelle mit einem Kern* vorhanden. Es scheint daher auf den ersten Blick nur der Schluß möglich, daß der gleiche Kern zur gleichen Zeit Formbildungsvorgänge leiten kann, die sonst aufeinander folgen. Es gibt indessen noch eine andere Möglichkeit der Deutung, auf die aber erst eingegangen werden kann, nachdem die Formbildungsfähigkeiten kernloser Teile ausführlich beschrieben worden sind.

V. Über den Determinationsgrad verschiedener Differenzierungen.

1. Das Rhizoid.

An normalen Keimlingen ist Hinterende und Vorderende deutlich zu unterscheiden. Das Vorderende hat die Eigenschaften des Stieles, während das Hinterende leicht keulig angeschwollen ist. Daraus geht,

wie geschildert, das Rhizoid hervor. Es erhebt sich nun die Frage, ob das zukünftige Schicksal, zu Rhizoid zu werden, bereits am Keimling unabänderlich bestimmt ist. Eine große Zahl von Naturexperimenten liefert eine klare Antwort auf diese Frage.

Am 24. 6. 30 wurde von einem etwa 0,4 cm langen Keimling ein kernhaltiges Regenerat von etwa $\frac{1}{3}$ der Ausgangsgröße hergestellt (Abb. 15a). Das präsumptive, noch keulige Rhizoid ließ schon die erste Spaltung in 2 zukünftige Äste erkennen. Bis zum 1. 7. wurde am Vorderende ein typischer Stiel regeneriert. Gleichzeitig wuchs das Hinterende in entgegengesetzter Richtung. Irgendwelche Stielcharaktere ließ es nicht erkennen, behielt vielmehr im wesentlichen den Charakter präsumptiver Rhizoide bei (Abb. 15b). Von da ab stockte aber das Wachstum am Vorderende und das äußerste Hinterende wuchs zu einem typischen Stiel aus (Abb. 15c—d), der am 12. 7. den ersten Wirtel bildete. Das ursprüngliche Vorderende wurde in der weiteren Entwicklung zu einem kleinen Anhängsel. Gleichzeitig bildete sich am Hinterende aus den ursprünglichen Rhizoidanlagen ein kleines Rhizoid aus (besonders bezeichnet sind in der Abb. 15 die Äste c, d und e), das im weiteren Verlauf der Entwicklung ein typisches Rhizoid wurde. Das gleiche Verhalten ließ sich in einer großen Zahl anderer Fälle feststellen. Es liegt also keine feste Determination vor. Da zudem das ursprünglich äußerste Hinterende der Pflanze zum Vorderende wurde, so hat sich die Formbildung unter Umkehrung der Polarität vollzogen.

Auch bei Pflanzen mit fertig entwickeltem Rhizoid können Rhizoidäste noch zu einem Stiel, der Wirtel und Hut bildet, auswachsen. Das wurde wiederum an einer ganzen Reihe kernhaltiger Regenerate (auch von Hutpflanzen) beobachtet, wobei eine Regeneration in normaler Richtung einsetzen oder auch von Anfang an ausbleiben konnte. (Ob der gleiche Vorgang auch an normal wachsenden Pflanzen vorkommt, wurde noch nicht geprüft.)

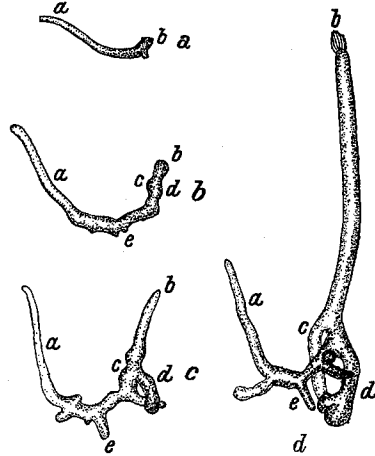


Abb. 15a—d. 18 h. Kernhaltiges Teilstück eines Keimlings. a 24. 6. 30 kurz nach der Amputation. b 1. 7. vorne in Regeneration, aber auch hinten gewachsen. a das Vorderende, b das präsumptive Rhizoid. c 4. 7. vorne nicht weitergewachsen; dagegen das vorher äußerste Hinterende zum Vorderende geworden. Gleichzeitig wachsen Rhizoidäste aus. d 12. 7. Der erste Wirtel am neuen Vorderende in Anlage. Auch Rhizoid weiterentwickelt. Die Buchstaben a—e kennzeichnen, was aus den einzelnen Teilen wird. Etwa 15mal.

2. *Wirtel.*

Der einzige bisher beobachtete Fall, der zeigt, daß aus einem Wirtelhaar ein Vorderende hervorgehen kann, ist bereits im vorigen Abschnitt geschildert worden (Abb. 14). Bei der Pflanze 631 waren am viertletzten Wirtel einige Basalhaare erhalten geblieben. Eins von diesen wuchs spontan zu einem Stiel aus, der seinerseits 2 Wirtel bildete. In einem anderen Falle wurde auch noch ein typischer Hut gebildet. Auch hier können also Formbildungsfähigkeiten ganz anderer Art, als in der normalen Entwicklung vorgesehen, aktiviert werden.

3. *Konkurrenz zwischen Hut- und Wirtelbildung.*

In der Abb. 2 ist — wie schon oben geschildert — ein kernloses Teilstück dargestellt, das einen kümmerlichen Wirtel auf einer keuligen Anschwellung

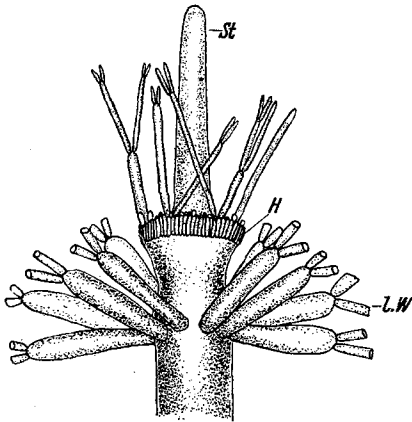


Abb. 16. 646, 3. Aus einem in Anlage begriffenen Hut (*H*) entsteht ein Wirtel. Die meisten Haare noch nicht ausgewachsen. *L. W.* letzter Wirtel (Haare abgeschnitten), *St* weitergewachsener Stiel. Etwa 31mal.

des Stieles ausgebildet hatte. Diese Anschwellung ist nichts anderes als das erste Stadium einer Hutentwicklung (vgl. S. 9). Die Entwicklung zum Hut ging aber nicht weiter, und es gewannen an der Stelle, wo eigentlich ein Hut hätte gebildet werden sollen, die Potenzen zur Wirtelbildung die Überhand. Fälle dieser Art sind ziemlich selten, dagegen sind gleichartige Vorgänge an späteren Stadien der Hutentwicklung auffallend häufig. Es entwickelte sich dann aus den noch einheitlichen Hutanlagen ein typischer Wirtel oder auch — was häufiger der Fall war — ein kümmerlicher Wirtel. Die Hutanlagen sind also auf diesem Stadium noch nicht fest

determiniert. Es findet offenbar eine Konkurrenz zwischen Wirtel und Hutentwicklung statt, und gerade bei schwach entwickelter Tendenz zur Hutbildung können die Wirtelbildungstendenzen die Oberhand gewinnen; denn ein Wirtel entstand an Stelle eines Hutes besonders oft an kernlosen Teilen, bei denen die erste Anlage des Hutes bereits als kümmerliche Hutanlage zu erkennen war. Aber auch bei Hutanlagen, die erwartungsgemäß zu einem typischen Hut hätten werden können, vollzog sich die gleiche Umschaltung, wie Abb. 16 zeigt. Wohl auf jeder Hutanlage entstand hier ein Haar, die aber nicht alle auswachsen. Zum Schluß wurde ein ziemlich typischer Wirtel entfaltet.

Man könnte vermuten, daß es sich hierbei nicht um einen gewöhnlichen Wirtel handele, sondern um die normalerweise aus der *Corona superior* auswachsenden

Haare. Eine solche Deutung wäre aber kaum aufrechtzuerhalten. Denn abgesehen davon, daß eine *Corona superior* gar nicht angelegt ist und die Haare in diesem Falle viel früher hätten auswachsen müssen als für gewöhnlich, würde die *Corona superior* an ganz anderer Stelle entstanden sein, nämlich nicht am oberen Rand der Anlagen, sondern unten auf der Innenseite.

Auf den späteren Stadien der Hutentwicklung wurde bisher niemals beobachtet, daß aus einer Anlage etwas anderes als normalerweise vorgesehen hervorging.

VI. Formbildungsvermögen kernhaltiger Teilstücke.

1. *Wirkungen der Amputation und Beginn der Regeneration.*

In günstigen Fällen geht durch die Schnittführung so gut wie kein Protoplasma verloren; das ist besonders dann der Fall, wenn sich der Protoplast unmittelbar nach dem Schnitt etwas kontrahiert. In anderen Fällen fließt nach dem Schnitt etwas Protoplasma mit Chloroplasten aus, jedoch meist sehr wenig. Nicht selten quillt über die Wundfläche eine kleine Blase hervor, die sich bald ablöst (Abb. 21 1—3c, S. 47). In vielen Fällen macht sich die Setzung der Wundfläche äußerlich dadurch bemerkbar, daß der sonst gleichmäßige Belag von Chloroplasten in Unordnung gerät, und zwar zum Teil bis zum Rhizoid hin. Das Teilstück erscheint dann durch Ballungen der Chloroplasten streifig und fleckig. Das hängt offenbar mit der Aufhebung des inneren Druckes der Pflanze zusammen; denn die unberührte Pflanze verhält sich wie ein prall gespannter, an beiden Enden verschlossener Schlauch. Bereits kurze Zeit nach der Amputation aber ist die alte, gleichmäßige Anordnung der Chloroplasten meist wieder hergestellt und am oberen Rand des Protoplasten hat sich eine neue, noch feine Membran gebildet. Schon hieraus geht hervor, daß die Störungen nach der Amputation nicht tiefgreifender Natur sein können.

1—2 Tage nach der Amputation, zum Teil auch später, beginnt das Auswachsen des neuen Stieles. Nicht selten bildet sich dabei vorerst eine kleine Blase, aus der weiterhin der Stiel auswächst. (Diese Blase ist nicht mit der bei der Amputation entstehenden identisch, denn diese löst sich ja ab.) Im weiteren Verlauf der Regeneration werden solche Blasen vollkommen einreguliert, oft schon mit dem ersten Auswachsen des Stieles, während die Einregulierung nur in seltenen Fällen erst später erfolgte. Der auswachsende Stiel wird meistens sehr bald ebenso dick wie der nicht regenerierte Stiel, oft sogar wesentlich stärker, so daß ein Superregenerat entsteht (Abb. 11 u. a.).

Alle älteren Pflanzen verhalten sich genau so, wie eben geschildert und das gleiche gilt für jüngere Stadien, nur daß bei den letzten im allgemeinen keine Superregenerate gebildet werden. Bei Keimlingen und kleinen Pflanzen gelangte auch die Regenerationsblase noch nicht zur Beobachtung.

2. Keimlinge und kleine Pflanzen (Tabelle 1, erste und zweite Horizontale).

Von Keimlingen wurden 42 kernhaltige Regenerate hergestellt. Die Pflanzen stammten (bis auf 3) alle von derselben Kultur und waren 32 Tage alt; ihre Länge schwankte zwischen 0,15—0,3 cm. Rhizoidäste waren meist noch gar nicht, höchstens im ersten Ansatz angelegt. Die kernhaltigen Regenerate waren höchstens halb so groß wie die Ausgangspflanze, zum Teil also kürzer als 0,1 cm. Nach 1—2 Tagen setzte bei

Tabelle 1. Formbildung kernhaltiger Teilstücke.

Stadium	Geprüft	Formbildung		
		vollkommen	unvollkommen	fehlend
Keimlinge	42	42	0	0
Kleine Pflanzen	31	31	0	0
Mittelgroße Pflanzen	55	52	2	1
Große Pflanzen ohne Hut . .	$f_1 V_1$ 322	322	0	0
	andere 68	67	1	0
Hut klein	77	75	2	0
Hut mittel	31	31	0	0
Hut groß bis maximal . . .	44	39	2	3
Hut verschiedener Größe . .	44	44	0	0
Summe	714	703	7	4

allen Stücken die Regeneration ein — zum Teil unter Polaritätsumkehr — und bald war die Ausgangsgröße der Pflanzen wieder erreicht, worauf die Formbildung normal weiter verlief. Zum großen Teil wurden die Pflanzen der Ausgangskultur, die wie üblich als Massenkultur gehalten wurde, von den Regeneraten in der Größe überholt. Das ist auf die besseren Lebensbedingungen der Regenerate zurückzuführen, die einzeln oder zu wenigen in einer Schale gehalten wurden.

Von der gleichen Kultur wurden 31 weitere kernhaltige Regenerate angelegt, als die Pflanzen 66 Tage alt waren. Ihre Länge betrug zu dieser Zeit 0,5—0,7 cm. Das Rhizoid war meist schon besser entwickelt, zum Teil war auch schon der 1. Wirtel gebildet worden. Es handelte sich also nach der oben gegebenen Einteilung meist um „kleine Pflanzen“. Auch hier erfolgte zu 100% Regeneration in der gleichen Art wie bei den Keimlingen.

3. Mittelgroße Pflanzen (Tabelle 1, dritte Horizontale).

Angelegt wurden 55 kernhaltige Regenerate. Meist wurde der ganze Stiel abgeschnitten, so daß nur das Rhizoid übrigblieb, zum Teil maßen die Regenerate aber auch $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ der Größe der Ausgangspflanzen. 52 Regenerate hatten vollkommenes Formbildungsvermögen, indem sie von der Wundfläche aus einen Stiel und eine ganze Reihe typischer Wirtel bildeten; zum Teil wurde auch bis zur Bildung des typischen Hutes gewartet, der nach 4—9 Wirteln gebildet wurde. Zwei weitere Regenerate

regenerierten zuerst ganz normal, blieben dann aber aus unbekanntem Ursachen stecken. Auch diese müssen zu den positiven Fällen gezählt werden. Denn als positiv sind alle diejenigen Leistungen aufzufassen, die über das hinausgehen, was kernlose Teile gleicher Art im günstigsten Falle leisten würden. Es handelte sich in diesem Falle um zwei Rhizoide ohne Stiel. Ein kernloses Rhizoid würde keinen Stiel bilden, während das eine der beiden Stücke sehr viel Stiel, das andere sogar einen typischen Wirtel regenerierte. Ein letztes Regenerat, ebenfalls ein Rhizoid, schließlich regenerierte überhaupt nichts (241.2r): es wurde fixiert und gefärbt, wobei sich zeigte, daß es keinen Kern mehr besaß. Dieser war offenbar abgestorben. Eine Schädigung und Abtötung des Kernes ist ja bei stiellosen Rhizoiden am ehesten zu erwarten, da der Kern hier der Wundfläche sehr nahe liegt. Auch bei den älteren Stadien zeigte sich, daß gerade Rhizoide keine Regeneration aufwiesen. Demnach sind gesunde kernhaltige Regenerate mittelgroßer Pflanzen zu 100% regenerationsfähig, und zwar in vollkommener Form, wobei die Länge des Teilstückes keine Rolle spielt. Reine Rhizoide regenerieren ebenso vollkommen wie Teile, denen vorne nur ein Teil des Stieles amputiert war. Die Regeneration setzte, unabhängig von der Länge, im allgemeinen nach 2—3 Tagen ein, etwas später als die Regeneration von Keimlingen und kleinen Pflanzen. Die Schnelligkeit der Neubildungen ist zum mindesten nicht geringer als bei normal wachsenden Pflanzen dieses Stadiums.

4. Große, hutlose Pflanzen (Tabelle 1, vierte und fünfte Horizontale).

Von großen hutlosen Pflanzen wurden insgesamt 390 kernhaltige Regenerate der verschiedensten Längen genauer geprüft. (Die von der Kultur $f_1 V_1$ hergestellten Regenerate sind in der Tabelle 1 besonders aufgeführt, da mit dieser Kultur auch eine große Versuchsserie an kernlosen Teilen durchgeführt wurde, zu der die kernhaltigen als Kontrolle dienten.) Nur ein Teilstück von der halben Länge der Ausgangspflanze regenerierte unvollkommen (267.1h). Es hatte die halbe Ausgangslänge und wuchs vom 10.—28. 9. unter Störungen und ohne Wirtelbildung. Am 28. 9. war es vorne „spontan“ kontrahiert. Offenbar handelte es sich hier um ein irgendwie krankes Teilstück.

Tabelle 2. Zahl der Wirtel vor der Bildung des typischen Hutes.
(Länge der Teilstücke: bis zu ein Fünftel der Ausgangsgröße.)

	Groß ohne Hut	Hut in Anlage — klein	Hut mittel	Hut groß — maximal	Summe der Hutpflanzen
1 Wirtel + Hut	18	31	16	8	55
2 Wirtel + Hut	31	11	3	2	16
3 Wirtel + Hut	11	6	1	2	9
4 Wirtel + Hut	1	2	1	0	3
Gesamtzahl d. Teilstücke	61	50	21	12	83

Zur Gesamtzahl (61 + 83) kommen 4 + 9 Teilstücke, die vor der Hutbildung ausgeschaltet wurden und wenigstens 3 Wirtel produziert hatten.

Sehen wir von Rhizoiden mit kurzem Stiel oder ohne Stiel ab, so verhielten sich die Regenerate dieses Stadiums so, als ob überhaupt keine Amputation erfolgt wäre. (Ihre Länge war $\frac{2}{3}$ — $\frac{1}{5}$ der Ausgangslänge; Tabelle 2, erste Vertikale.) Sie bildeten nämlich in großer Zahl bereits nach 1 Wirtel (18 Fälle, Abb. 11) oder nach 2 Wirteln (31) einen Hut. Nur 11 Pflanzen bildeten 3 Wirtel und 1 Pflanze 4 Wirtel und dann erst einen Hut. Dazu kommen 4 in der Anmerkung der Tabelle 2 aufgeführte Pflanzen, die vor der Hutbildung ausgeschaltet wurden, aber bis dahin 4—5 Wirtel gebildet hatten. Die Pflanzen mit 2 und mehr Wirteln bildeten zudem vor dem typischen zum Teil einen oder mehrere Kümmerhüte.

Schon bei den längsten Teilen ($\frac{2}{3}$) ist vorne im allgemeinen wenigstens 1 cm entfernt worden, bei den kürzeren entsprechend mehr. Selbst wenn solche Teile also 4 Wirtel und dann erst einen Hut regenerieren, ist ihre Länge wesentlich kleiner als die ursprüngliche Länge der Pflanze und noch kleiner als die Länge der unberührten Pflanzen bei der Hutbildung gewesen wäre. Dieses Verhalten besagt, daß der Reifungsprozeß, die Tendenz zur Hutbildung, auch an relativ kurzen Teilen, sehr schnell weiter vorschreitet. Die Reifung ist, wie schon aus dem Verhalten isolierter, normal sich entwickelnder Pflanzen geschlossen werden konnte, ein Vorgang, der in gewissen Grenzen unabhängig von der Größe des Systems fortschreitet; denn bei diesen konnte bereits bei 1,5 cm Länge ein Hut gebildet werden, während Pflanzen in Massenkulturen im allgemeinen erst bei 3 oder 4 cm Länge einen Hut produzieren. Bei den Regeneraten können Hüte sogar noch unter 1 cm Länge gebildet werden. Nach den Ergebnissen an kernhaltigen Teilen von Hutpflanzen und kernlosen Regeneraten (s. unten) kann sogar angenommen werden, daß der Reifungszustand der Teilstücke infolge der Amputation vorübergehend verringert wird. Das würde besagen, daß die Reifung danach um so schneller vorrückte.

Diese Regel gilt für alle Teile bis zu $\frac{1}{3}$ der ursprünglichen Länge der Pflanze. Vielleicht gilt sie auch noch bei Pflanzen von $\frac{1}{4}$ der Ausgangslänge; wenigstens zum Teil auch noch bei $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$ der Ausgangslänge, doch wurden hiervon nur wenige Teile untersucht. Die Regel gilt aber im allgemeinen nicht mehr für sehr kurze Teile, das sind Rhizoide ohne Stiel oder mit ganz kurzem Stiel. Bei großen hutlosen Pflanzen wurden allerdings nur 7 solcher Teile geprüft, und zwar Rhizoide ohne Stiel; aber die hieran erhaltenen Ergebnisse bestätigten sich auch auf den späteren Stadien (s. unten): 1 Rhizoid bildete 3 Wirtel und dann den Hut, 3 Rhizoide 5 Wirtel und die drei letzten 6 und 7 Wirtel. Gegenüber den Teilen mit längerem Stiel ist also im Durchschnitt eine wesentliche Erhöhung der Wirtelzahl festzustellen. Im Gefolge der starken Verkleinerung findet also auch eine tiefer greifende Veränderung des Systems als bei längeren Teilen statt, so daß die Tendenz zur Hutbildung stark gehemmt

wird. In Ausnahmefällen kann sie aber auch an kurzen Teilen recht schnell wieder zur Geltung kommen, wie aus dem einen Fall hervorgeht, bei dem bereits nach 3 Wirteln ein typischer Hut gebildet wurde.

Aus dem Verhalten der Rhizoide folgt, daß auch bei ihnen weniger regeneriert wird als entfernt wurde. Bei den längeren Teilen gibt es aber, wie nunmehr hinzugefügt sei, in sehr seltenen Fällen Ausnahmen von der Regel. Dann wird mehr Stiel regeneriert als gewöhnlich, ganz selten sogar so viel Stiel, wie entfernt war, und noch seltener mehr Stiel. In den beiden letzten Fällen handelte es sich um Teile, bei denen der Wirtelabstand zum mindesten wesentlich überschritten wurde, zum Teil bildeten sie auch gar keine Wirtel aus, obwohl bis zu 1 cm Stiel regeneriert worden war. Ebenso bildeten diese Teile auch nach langer Zeit noch keinen Hut aus. Offenbar war hier die Tendenz zur Hutbildung in besonders starkem Maße gestört, während der Stiel längere Zeit normal weiterwuchs. Gleichzeitig war aber auch die Wirtelbildung stark gehemmt. Aus solchen Fällen erweist sich, daß die sonst recht enge Koppelung zwischen Stiel und Wirtelbildung gelöst werden kann.

Auf Längen- und Zeitmessungen an den Regeneraten sei erst später eingegangen.

Zusammenfassend läßt sich über die kernhaltigen Regenerate großer, noch hutloser Pflanzen sagen, daß sie unabhängig von der Länge *vollkommenes* Formbildungsvermögen besitzen, und zwar zu 100%. Daß sie in den meisten Fällen weniger Stiel regenerieren als entfernt war, fällt dabei nicht ins Gewicht. Hinzugefügt sei noch, daß der neugebildete Hut ohne weiteres maximale Größe erreicht und Cysten bildet (vgl. 1932, Abb. 1).

5. Hutpflanzen.

Da die Stadien: Hut in Anlage bis Hut maximal sich in der Art des Formbildungsvermögens gleich verhalten, so können sie zusammen behandelt werden. In den Tabellen 1—3 sind die einzelnen Stadien zum Teil getrennt aufgeführt, so daß die Zahl der für die verschiedenen Stadien geprüften Pflanzen und ihr Verhalten leicht abgelesen werden kann.

Die Teile hatten die verschiedensten Längen, von Teilen, bei denen nur der Hut ohne Stiel entfernt wurde, bis zu Teilen, die aus stiellosem Rhizoid bestanden. Insgesamt wurden 196 Teilstücke untersucht (Tabelle 1, sechste — letzte Horizontale). 189 Teile hatten vollkommenes Formbildungsvermögen, so daß zum Schluß der Regeneration meist ein typischer Hut ausgebildet war. Auch hier erreichen die neugebildeten Hüte ohne weiteres maximale Größe und bilden Cysten aus. Bei den restlichen 7 Teilstücken mit mangelndem oder fehlendem Regenerationsvermögen läßt sich jedesmal ein Grund angeben, weshalb die Regeneration ausbleiben mußte oder doch konnte: Drei waren offensichtlich „krank“, drei — und zwar wiederum reine Rhizoide — erwiesen sich als

kernlos, und das letzte hatte einen im Absterben begriffenen Kern. Man darf daher behaupten, daß bei Teilstücken, die in jeder Hinsicht gesund sind, das Formbildungsvermögen zu 100% vollkommen ist (wobei erwähnt sei, daß von den 196 Teilen bis zur Hutbildung 106 geprüft wurden; der daraufhin nicht geprüfte Rest waren meistens reine Rhizoide).

Die Formbildung vollzog sich so, daß nach Entfernung des Hutes immer erst wenigstens ein typischer Wirtel gebildet wurde, ehe der neue Hut entstand. Niemals wurde sofort ein neuer Hut regeneriert. Hiermit bestätigt sich die Regel, daß bei Auslösung neuer Formbildungsvorgänge an reifen Pflanzen — auch bei maximalem Hut — zunächst Potenzen

Tabelle 3. Einfluß der Länge auf die Zahl der Wirtel vor der Hutbildung.
Stadium: Hut in Anlage — maximal.

	Nur Hut amputiert ¹	$\frac{3}{4}$ — $\frac{2}{3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{5}$	Rhizoide ²
1 Wirtel + Hut	19	11	18	7		
2 Wirtel + Hut	3	2	4	5	2	2
3 Wirtel + Hut	1	1	2	4	1	5
4 Wirtel + Hut			1	2		3
5 Wirtel + Hut						1
6 Wirtel + Hut und mehr						5
Gesamtzahl	23	14	25	18	3	16

eines früheren Entwicklungsstadiums aktiviert werden (S. 19). Diese Umschaltung hat aber nichts mit der bei Amputationen erfolgenden *Verkleinerung* des Systemes zu tun (innerhalb der hier berücksichtigten Grenzen, nämlich bis zu $\frac{1}{3}$ der Ausgangsgröße!). Das geht bereits aus dem Verhalten spontan weiterwachsender Pflanzen hervor, bei denen ja keine Verkleinerung des Systems erfolgt. Und das gleiche ließ sich auch durch Amputationen an Hutpflanzen erweisen. Wird nämlich nur der Hut amputiert, so wird ebenfalls wenigstens erst ein typischer Wirtel gebildet, bevor der neue Hut angelegt wird (Tabelle 3, erste Vertikale). Sofern es sich hierbei um Pflanzen mit kleinem Hut (6 Versuche), mittlerem Hut (10 Versuche) oder großem — maximalem Hut (15 Versuche) handelt, erfolgt allerdings immer noch eine Verkleinerung des System, da ja der Hut entfernt wird.

Aber auch wenn der Hut in erster Anlage begriffen ist und auf diesem Stadium abgeschnitten wird, ohne daß Stiel entfernt wird, verhalten sich die Teilstücke ebenso (12 Versuche). Also auch auf dem Stadium, wo die Hutbildungstendenzen gerade in unmittelbarer Wirkung begriffen sind, erfolgt durch die Amputation eine Umschaltung auf Wirtelbildung. Demnach ist der Reifungszustand, der die Hutbildung zur Folge hat, ein außerordentlich labiler Zustand. Das ist besonders deutlich, wenn aus einem Hut der Stiel unter Wirtelbildung spontan weiterwächst,

¹ Hierzu 20 weitere, bei denen vor Hutbildung wenigstens 1 Wirtel gebildet wurde.

² Hierzu 10 weitere, die in 30 Tagen sehr viel Stiel, aber keine Wirtel bildeten.

ohne daß die Verbindung des Hutes mit dem Stiel gelöst ist. Wenn sich auch äußere Ursachen in solchen Fällen nicht erkennen lassen, so müssen doch Änderungen in den äußeren Faktoren die Auslösung der neuen Formbildung bewirkt haben. Obwohl sie aber offenbar von geringfügigster Art sind, so können sie trotzdem eine Aufhebung des Entwicklungszustandes: Hutbildung, zur Folge haben, wodurch gleichzeitig der frühere Entwicklungszustand: Wirtelbildung, wieder aktiviert wird.

Die Umkehrung der Entwicklungsrichtung ist aber bei Teilen bis zu $\frac{1}{3}$ der Ausgangslänge stets nur von vorübergehender, meist sogar sehr kurzer Dauer. In den meisten Fällen (55) wurde nämlich nur ein Wirtel, in bedeutend weniger Fällen (16) 2 Wirtel und in noch weniger Fällen (12) 3 oder 4 Wirtel vor der Hutbildung regeneriert (Tabelle 2, zweite — letzte Vertikale); 9 Teilstücke wurden vor der Hutbildung ausgeschaltet, sie hätten bis dahin wenigstens 3 Wirtel regeneriert (Tabelle 2, Anm.). Sofern vorne nur genügend viel amputiert wurde, so ist ebenso wie bei den großen, hutlosen Teilstücken die definitive Länge der Pflanze daher wesentlich kleiner als die ursprüngliche Länge der Pflanze. Wurde aber nur der Hut entfernt, so werden die Pflanzen länger als sie ursprünglich waren. Das letzte zeigt nochmals — neben den spontan weiterwachsenden Pflanzen — mit besonderer Deutlichkeit, daß die Größe in bestimmten Grenzen für die Hutbildung nebensächlich ist. Die Frage der oberen Grenze wurde noch nicht untersucht; sie ließe sich durch Daueramputationen neugebildeter Hüte und durch Verlängerungen mit Hilfe von Transplantationen prüfen. Die untere Grenze liegt ziemlich tief. In Tabelle 3 sind die erhaltenen Werte für die verschiedenen Längen zusammengestellt. Danach ist wohl erst bei Teilen von $\frac{1}{3}$ der Ausgangslänge eine gewisse Erhöhung der durchschnittlichen Wirtelzahl zu bemerken. Ob das aber den wahren Verhältnissen entspricht, müßte an Hand eines größeren Materiales geprüft werden.

Die Versuche an Rhizoiden mit sehr wenig oder ganz ohne Stiel zeigen, daß auch bei ihnen noch der Entwicklungszustand: Hutbildung sehr bald wieder erreicht werden kann. So wurde an dem Rhizoid einer Pflanze mit kleinem Hut nur ungefähr 0,2 cm Stiel belassen. Daraus entwickelte sich ein ungefähr 0,5 cm langer Stiel, der bereits nach dem 2. Wirtel einen typischen Hut ausbildete; der definitive Stiel war also nur 0,7 cm lang. (Es ist dabei aber zu bedenken, daß die Zahl der Wirtel nicht für die Länge des Systems maßgebend ist, sondern die Länge des regenerierten Stieles, die in dem geschilderten Falle recht beträchtlich war.) Ein solches Verhalten ist indessen bei Rhizoiden nur selten festzustellen: Von 26 genau geprüften Fällen (Tab. 3) wurden nur in 2 Fällen 2 Wirtel und in 5 Fällen 3 Wirtel gebildet; in 9 weiteren Fällen wurden 4—8 Wirtel gebildet und in 10 weiteren Fällen wurde in 30 Tagen zwar sehr viel Stiel, aber weder Wirtel noch Hut gebildet. Ganz wie bei den

großen noch hutlosen Pflanzen erfolgt also durch starke Verkleinerung des Systems auch eine starke Verzögerung der Reifung, ja sogar die Wirtelbildung kann längere Zeit ausbleiben (s. hierzu auch die Längen- und Zeitmessungen).

Zusammenfassend läßt sich zu der Frage der Reifung also bisher sagen, daß die Aufhebung des Reifungszustandes bis zu einem gewissen Grade nichts mit der Verkleinerung des Systems zu tun hat, nur bei besonders starker Verkleinerung ist ein Einfluß auf die Wiedererreichung des ursprünglichen Reifungszustandes festzustellen.

6. Zeit- und Längenmessungen.

Der *Beginn der Regeneration* war bei den Stadien: groß, ohne Hut — maximaler Hut unabhängig von der Länge gleich, nämlich 1—3 Tage nach der Amputation.

a) *Große hutlose Pflanzen.* Im wesentlichen wurden Teilstücke der Kultur $f_1 V_1$ gemessen, und zwar entweder Stücke von der halben Ausgangslänge ($=\frac{1}{2}$ Teile, etwa 1,5 cm lang) oder Rhizoide mit ganz kurzem oder ohne Stiel. Die $\frac{1}{2}$ Teile regenerierten in 12 Tagen im Durchschnitt 0,25 cm Stiel (maximal 0,4 cm, minimal 0,1 cm), die Rhizoide 0,44 cm, also wesentlich mehr (maximal 0,55, minimal 0,30 cm). Die Maxima- und Minimaxwerte zeigen, wie stark die Variation im einzelnen sein kann. Das gilt auch für die folgenden Werte. Um wahre Durchschnittswerte zu erhalten, müßten daher sehr viele Teile gemessen werden, was bisher noch nicht geschehen ist. Im gegenwärtigen Falle wurden z. B. nur 14 Rhizoide und $17\frac{1}{2}$ Teile gemessen. Der Unterschied ist aber trotzdem sehr deutlich. Er beruht — sicher zum großen Teil, vielleicht auch ganz — darauf, daß der 1. Wirtel bei den $\frac{1}{2}$ Teilen bereits bei $\sim 0,19$ cm, bei Rhizoiden aber erst bei $\sim 0,42$ cm regeneriertem Stiel entstand. Denn mit der Wirtelbildung ist eine 2- bis 3tägige Sistierung des Stielwachstums verbunden. Bereits vom 6.—12. Tage nach der Amputation hat eine Angleichung in der Zunahme der Stiellänge stattgefunden: Rhizoide und $\frac{1}{2}$ Teile regenerierten in dieser Zeit ungefähr 0,19 cm Stiel (wobei von beiden auch schon Wirtel gebildet wurden). Sofern also die Sistierung bei Wirtelbildung außer Betracht gelassen wird, könnte die Wachstumsgeschwindigkeit des Stieles von Rhizoiden besten Falles in den ersten Tagen höher sein als an $\frac{1}{2}$ Teilen.

Von Bedeutung erscheint der Umstand, daß bei Rhizoiden der 1. Wirtel erst bei $\sim 0,42$ cm regeneriertem Stiel entstand, während er an $\frac{1}{2}$ Teilen bereits bei $\sim 0,19$ cm gebildet wurde. Bei Teilstücken von Hutpflanzen liegen die Verhältnisse ähnlich. Es findet also durch die starke Verkleinerung allgemein eine Hemmung der Wirtelbildung statt, nicht aber des Stielwachstums. Schon oben wurde hervorgehoben, daß diese sehr stark sein kann (wenn nämlich nach 30 Tagen noch kein Wirtel gebildet wurde). Auch bei den $\frac{1}{2}$ Teilen ist eine Hemmung der Wirtelbildung zu bemerken, aber sie ist wesentlich geringer als bei Rhizoiden. Der 1. Wirtel wird erst bei 0,19 cm gebildet, während normalerweise ein Wirtel gebildet wird, wenn der Stiel um 0,08—0,15 cm gewachsen ist. Bereits der 2. Wirtel wird aber sowohl bei Rhizoiden als bei $\frac{1}{2}$ Teilen im normalen Abstand angelegt (bei Rhizoiden vielleicht im allgemeinen in etwas geringerem Abstand als bei $\frac{1}{2}$ Teilen), die weiteren Wirtelabstände der Rhizoide lagen um 0,1 cm herum; ebenso verhielten sich $\frac{1}{2}$ Teile mit mehr als 2 Wirteln).

Schließlich ist zu sagen, daß bei Rhizoiden die Schnelligkeit des Stielwachstums vom 18. Tag nach der Amputation ab sank: in 6tägigen Zwischenräumen wurden bis zum 18. Tag $\sim 0,20$ cm regeneriert, vom 18.—36. Tag nur noch $\sim 0,15$ cm. Indessen sind auch hier starke individuelle Schwankungen zu beobachten. Bei $\frac{1}{2}$ Teilen ist nach dem 12. Tag ein noch stärkeres Sinken zu bemerken (0,12 cm);

hier liegt es aber daran, daß bereits der Hut gebildet wurde. Dieser hat, was auch für alle späteren Stadien gilt, normalen Abstand vom letzten Wirtel, nämlich $\sim 0,02$ cm.

Der 1. Wirtel wurde bei $\frac{1}{2}$ Teilen nach 6—9 Tagen, bei Rhizoiden entsprechend dem längeren Stielwachstum erst nach 7—12 Tagen entfaltet. Die 2. und 3. Wirtel waren nach jeweils weiteren 5—7 Tagen entfaltet, was dem bis zum 18. Tag bei allen Teilen gleichbleibenden Wachstum entspricht.

b) *Hutpflanzen*. 1. *Teile bis zu $\frac{1}{3}$ der Ausgangsgröße*. Bei Pflanzen mit kleinem Hut wurde der 1. Wirtel bereits nach 4—7 Tagen entfaltet. Die hohen Werte gelten hierbei vorzugsweise für Pflanzen aus f_2 - und f_3 -Kulturen, während die niedrigen für f_1 -Pflanzen gelten¹. Der 1. Wirtel wurde bei diesen also deutlich früher gebildet, also bei großen, hutlosen f_1 -Pflanzen (6—8 Tage). Die Regeneration begann aber nicht eher als bei diesen. Während also die Aktivierung der regenerativen Vorgänge nicht schneller vor sich geht, ist die Intensität der eigentlichen Formbildung bei Pflanzen mit kleinem Hut besonders groß. Das gilt vielleicht auch noch für die Zeit bis zur Entfaltung des 2. Wirtels. Die Teilstücke von Pflanzen mit mittlerem bis großem Hut entfalten erst nach 7—12 Tagen den 1. Wirtel. Es handelte sich bei diesen meist um f_2 -Pflanzen. Gegenüber den Pflanzen mit kleinem Hut ist also ein deutliches Sinken der Formbildungsintensität zu bemerken. Die Werte liegen aber noch ungefähr ebenso hoch wie bei großen, hutlosen f_2 -Pflanzen.

2. *Rhizoide*. Bei f_2 -Pflanzen mit kleinem Hut wurde der 1. Wirtel nach 8—12 Tagen entfaltet (bei großen, hutlosen f_2 -Pflanzen nach 9—12 Tagen); eine Steigerung der Formbildungsvorgänge ist also nicht zu bemerken. Bei Pflanzen mit mittlerem-großem Hut wurde der 1. Wirtel nach 11—13 Tagen gebildet; es scheint also — es wurden hiervon nur 8 Rhizoide geprüft — ein gewisses Sinken der Formbildungsintensität vorzuliegen, das aber nicht so ausgeprägt ist wie bei längeren Teilen. Der 2. und 3. Wirtel wurde in einem Abstand von jeweils 5—7 Tagen entfaltet; das ist der normale Wert; er gilt ebenso für Rhizoide von Pflanzen mit kleinem wie mit maximalem Hut.

Hinsichtlich der ersten Aktivierung von Neubildungsvorgängen ist also kein Unterschied zu bemerken, mag es sich um große, hutlose Pflanzen oder Pflanzen mit maximalem Hut, und mag es sich um lange oder kurze Teilstücke handeln: der Beginn des Auswachsens des neuen Stieles lag stets 1—3 Tage nach der Amputation. Dagegen finden wir darauf folgend ein Ansteigen der Formbildungskraft von großen, noch hutlosen Pflanzen bis zu Pflanzen mit kleinem Hut. Dann folgt ein Absinken bei Pflanzen mit mittlerem Hut. Ein weiteres Absinken ist nicht zu bemerken. Ansteigen und Absinken sind zwar deutlich, aber offenbar nicht sehr stark. Denn bei tiefer gehenden Eingriffen (Rhizoide) ist ein Ansteigen gar nicht mehr, das Absinken höchstens in geringem Maße zu bemerken. Auch ist die Änderung der Formbildungskraft nur von vorübergehender Dauer. Bei längeren Teilen ist (spätestens) mit der Hutbildung, bei Rhizoiden schon vor der Bildung des zweiten Wirtels der Wert wieder erreicht, der für Teilstücke großer, hutloser Pflanzen gilt.

Bei einem Vergleich der für Regenerate ermittelten Werte mit den für normal sich entwickelnden Pflanzen geltenden Werten ist im

¹ Hierin äußert sich die etwas geringere Vitalität der f_2 - und f_3 -Pflanzen; vgl. S. 4. Auch bei Teilstücken großer, noch hutloser f_2 -Pflanzen war Ähnliches festzustellen.

Wachstum eines neugebildeten Hutes und eines normal entstandenen kein Unterschied zu bemerken. In der Wirtelbildung liegen bei der Bildung des ersten Wirtels der Regenerate nicht unmittelbar vergleichbare Verhältnisse mit normal wachsenden Pflanzen vor. Da in dieser Richtung zudem noch besondere Messungen vorgenommen werden müßten, möge dahingestellt bleiben, ob Beschleunigungen oder Verzögerungen vorkommen. Der zweite Wirtel wurde an Rhizoiden 5—7 Tage nach Entfaltung des ersten Wirtels entfaltet; das ist ungefähr die normale Zeit.

VII. Formbildungsvermögen kernloser Teilstücke.

Entfernt man das Rhizoid mit oder ohne Stiel, so erhält man ein kernloses Teilstück. Von diesen sind zwei große Gruppen zu unterscheiden: 1. *Vorderstücke*. Das sind kernlose Teile, bei denen das Vorderende unberührt gelassen wurde. Sie können die verschiedensten Längen besitzen, je nachdem wieviel Stiel mit dem Rhizoid zusammen abgeschnitten wurde. Die kürzesten bisher untersuchten Vorderstücke sind nur 1 mm lang, die längsten reichen bis zur Ansatzstelle des Rhizoids. Vorderstücke haben also stets nur eine, und zwar eine hintere Schnittfläche. 2. *Mittelstücke*. Das sind solche Stücke, bei denen außer dem Rhizoid auch ein mehr oder weniger langer Teil des Vorderendes entfernt wurde. Sie haben also stets eine vordere und eine hintere Schnittfläche. Sie können ebenfalls von der verschiedensten Länge sein und sie können vor allem aus den verschiedensten Regionen der Pflanze stammen. Bei einem Mittelstück von $\frac{1}{3}$ der Ausgangslänge der Pflanze z. B. kann vorn $\frac{1}{3}$ und hinten $\frac{1}{3}$, oder vorn $\frac{2}{3}$ und hinten nur das Rhizoid entfernt worden sein usw. Es muß also bei Mittelstücken nicht nur ihre Länge, sondern auch ihre regionale Herkunft berücksichtigt werden.

Bei der Feststellung der Länge eines kernlosen (und auch kernhaltigen) Teilstückes ist zunächst die relative Länge wichtig, d. h. die Länge des Stückes relativ zur Länge der Ausgangspflanze. Denn diese kann ja auch im gleichen Entwicklungsstadium ziemlich schwanken. Außerdem muß — jedenfalls in gewissen Grenzen — die absolute Länge in Zentimeter berücksichtigt werden. Schließlich muß natürlich das Entwicklungsstadium berücksichtigt werden, von dem das Teilstück stammt.

A. Große, hutlose Pflanzen.

1. *Mittelstücke* (Tabelle 4).

Es sollen in diesem Abschnitt (mit einer Ausnahme) nur folgende Mittelstücke berücksichtigt werden: Die absolute Länge ist wenigstens 1 cm, die relative Länge wenigstens $\frac{1}{3}$. Vorne fehlt außerdem wenigstens 0,75 cm Stiel ($\frac{1}{4}$). Die einzelnen Teilstücke stammen aus den verschiedensten Regionen dieses Bezirkes. Zum Teil umfaßte ein Teilstück bereits den ganzen Bezirk, zum größeren Teil waren sie kürzer und

stammten aus der hinteren, mittleren oder vorderen Region des Bezirkes. Im ganzen wurden 112 Teilstücke geprüft, die aus verschiedenen f_1 - und f_2 -Kulturen stammten. (Von f_1 -Pflanzen wurden 18 Teilstücke, von f_2 -Pflanzen 94 hergestellt.) Hiervon blieben 96 (87%) ohne Formbildung (s. S. 7), während nur 16 (13%) Formbildung aufwiesen. Gegenüber den kernhaltigen Teilen ist also ein ganz starker Abfall festzustellen. Auch die Qualität der Formbildung hat außerordentlich nachgelassen: die beste Leistung war 1 typischer Wirtel und 1 Kümmerhut (1932, Abb. 5, S. 51) oder Kümmerwirtel (4 Teile), die schlechteste 1 Kümmerwirtel (7 Teile). In Tabelle 4 ist die Anzahl der von den 16 Teilen produzierten Neubildungen aufgezählt¹; auch daraus geht die mangelhafte Leistung deutlich hervor. Denn gesunde kernhaltige Teile leisten ja zu 100% *vollkommene* Formbildung. Bedenkt man aber auf der anderen Seite, daß es sich um kernlose Teilstücke handelt, so ist zum Teil schon eine recht beachtliche Leistung festzustellen. Zur Ausbildung eines typischen Hutes kam es indessen niemals. Dagegen könnte eingewendet werden, daß ja nur 16 Teile mit Formbildung geprüft werden konnten und daß etwa unter hundert solcher Teilstücke doch das eine oder andere

Tabelle 4. Mittelstücke großer, hutloser Pflanzen.
ohne Formbildung 96 (87%)
mit „ 16 (13%)
112

	Es wurden gebildet		
	v	h	zusammen
K w.	5	1	6
W typ.	5	1	6
K hut.	2	1	3
	12	3	15

vielleicht einen typischen Hut bilden würde. Das wäre immerhin möglich, auch aus einem anderen später zu besprechenden Grunde; aber, wenn überhaupt, würden Mittelstücke des hier berücksichtigten Bezirkes ohne Zweifel nur ganz ausnahmsweise einen typischen Hut bilden. Denn die 16 Teile mit Formbildung sind ja bereits die „Elite“ von 112 Teilstücken. Zu dieser Frage sei hier noch eine prinzipielle Bemerkung eingeschaltet: es kommt in diesem und den meisten anderen ähnlichen Fällen niemals so sehr darauf an, ob ein Teilstück absolut unfähig ist, eine bestimmte Formbildung zu leisten, sondern es kommt vor allem auf die relative Leistungsfähigkeit an, ob Teilstücke bestimmter Art im Durchschnitt weniger oder mehr leisten als andere Teilstücke.

Aus Tabelle 4 geht hervor, daß auch einige Heteromorphosen gebildet wurden, eine Fähigkeit kernloser Teile, auf die schon 1932 hingewiesen

¹ In dieser Art von Tabellen, die den besten Überblick für Vergleiche bieten, ist nicht berücksichtigt, was das einzelne Teilstück geleistet hat. Wenn wir z. B. in Tabelle 4 finden, daß im ganzen 6 typische Wirtel gebildet wurden, so ist damit nicht gesagt, daß die Teilstücke mit typischen Wirteln nur typische Wirtel gebildet haben. Sie haben zum Teil vielmehr, wie eben schon geschildert, noch 1 Kümmerwirtel oder Kümmerhut produziert. — In den Tabellen heißt: K w = Kümmerwirtel, W typ = typischer Wirtel, K hut = Kümmerhut, H typ = typischer Hut, v = vorne, h = hinten, ? = fraglich, ob vorne oder hinten.

wurde. Vorne findet aber viel leichter Formbildung statt als hinten. Im ganzen produzierten nur zwei Teilstücke hinten Neubildungen: das eine (59 m, Abb. 3, S. 8) bildete einen Kümmerwirtel, das andere einen typischen Wirtel und Kümmerhut (22 m; die Länge war nur $\frac{1}{6}$, vorn fehlte $\frac{1}{2}$, hinten $\frac{1}{3}$). 10 Teilstücke regenerierten nur vorn, während bei 4 Teilen unsicher blieb, ob die Regeneration wirklich vorne vor sich ging, wie angenommen wurde¹. Vorn *und* hinten regenerierte überhaupt kein Stück. Ob vorn nicht nur häufiger, sondern auch qualitativ besser regeneriert wird, läßt sich infolge des geringen Zahlenmaterials nicht sagen. Ebenso mag noch die Frage offenbleiben, ob die Regeneration etwa im vorderen Teil des umfaßten Bezirkes besser vor sich geht.

Die gegenüber kernhaltigen Teilen mangelhafte Regenerationsleistung muß auf das Fehlen des Kernes zurückgeführt werden. Denn ein kernhaltiges $\frac{1}{2}$ -Teilstück hat vollkommenes Formbildungsvermögen, wird aber außerdem das Rhizoid mit dem Kern entfernt, so ist die Formbildung sehr mangelhaft, fehlt sogar meist ganz. Gegen diesen Schluß ließen sich zwei Einwände erheben. Der eine würde sein, daß nicht die Entfernung des Kernes, sondern die des Rhizoides als solchen der wesentliche Grund für eine mangelhafte Leistung wäre; und der zweite könnte auf die Tatsache gestützt werden, daß zwei Schnittflächen vorhanden sind. Beide Einwände ließen sich durch später zu schildernde Versuche ausschalten (S. 41 und 72). Da das Fehlen des Kernes Ursache für die mangelhafte Regeneration sein muß, so ergibt sich umgekehrt, daß der Kern, wenn er in dem umfaßten Bezirk vorhanden ist, einen entscheidenden Einfluß auf die Art der Formbildung haben muß. Und worauf beruht dann wieder die zwar mangelhafte, aber doch vorhandene Formbildungsfähigkeit kernloser Mittelstücke? Die einfachste Erklärung wäre die Annahme einer Nachwirkung, die vom Kern herrührt, eine Annahme, die natürlich durch weitere Versuche geprüft werden muß, die aber zunächst einmal als Arbeitshypothese aufgestellt sei.

Zusammenfassung. Bei Mittelstücken von 1 cm und mehr Länge, denen vorn wenigstens 0,75 cm amputiert war, ist das Regenerationsvermögen quantitativ und qualitativ außerordentlich gegenüber kernhaltigen Regeneraten herabgesetzt. Die beste Leistung (von 112 Teilstücken) war 1 typischer Wirtel und 1 Kümmerhut oder 1 Kümmerwirtel. Nur selten erfolgt die Regeneration unter Umkehrung der Polarität.

2. Vorderstücke (Tabelle 5).

In diesem Abschnitt sollen die Ergebnisse geschildert werden, die an 51 Teilstücken aus verschiedenen f_1 - und f_2 -Kulturen erhalten wurden. Bis auf zu vernachlässigende Ausnahmen war die Länge der Vorder-

¹ Sofern nicht besondere Marken vorhanden sind oder die Stücke in bekannter Orientierung in den Schalen liegen, ist vordere und hintere Schnittfläche nicht zu unterscheiden.

stücke wenigstens 1 cm, zum Teil maßen sie aber auch 3—4 cm; bei den längsten fehlte hinten nur das Rhizoid. Die Längen entsprachen also ungefähr denen der im vorigen Abschnitt geschilderten Mittelstücke. Nur 6 Vorderstücke (12%) blieben ohne Formbildung, während 45 (88%) Formbildung aufwiesen. Wir finden also gegenüber den Mittelstücken ein außerordentliches Steigen der Formbildungsfähigkeit. Auch die Qualität der Formbildung ist viel besser; es wurden sehr viel typische Wirtel und sogar 8 typische Hüte gebildet. Gegenüber kernhaltigen Regeneraten finden wir aber sowohl quantitativ wie insbesondere qualitativ ein wesentliches Sinken der Leistungsfähigkeit. Denn kernhaltige Stücke leisten ja zu 100% vollkommene Formbildung. Allerdings ist dabei Voraussetzung, daß es sich um gesunde Teilstücke handelt. Sicherlich befinden sich auch unter kernlosen Teilen *jeder Art* „kranke“ Teile, sei es, daß der Kern der Pflanze bereits *vor* der Amputation abgestorben war oder anderweitige äußerlich nicht erkennbare Störungen vorlagen. Selbst wenn man aber hierfür einen Abzug von 5% macht, was sicher zu hoch gegriffen ist, bleibt der Unterschied deutlich genug. Einen Abzug in der gleichen Höhe wie bei kernhaltigen Teilen zu machen, ist nicht zulässig; denn bei diesen beruht das Ausbleiben von Formbildung zum großen Teil auf einem Zerfall des Kernes infolge seiner Lage dicht an der Amputationsstelle (Rhizoide!).

Die schlechteste Leistung war 1 Kümmerwirtel vorn (3 Fälle) oder 1 Kümmerhut (1 Fall). In mehreren anderen Fällen wurden mehrere Kümmerwirtel oder ein Kümmerwirtel und Kümmerhut gebildet. In den weitaus meisten Fällen aber wurde wenigstens 1 typischer Wirtel gebildet, zu dem dann außerdem meist noch andere Bildungen traten. Von den besonders guten Leistungen seien folgende angeführt: reg 177 v, Länge $\frac{4}{5}$, länger als 3 cm (Abb. 17 a—d). Nach der Amputation (25. 10. 30) wuchs der Stiel weiter, und zwar unter Bildung eines leichten „Superregenerates“ (soferne dieser Ausdruck hier gestattet ist; denn ein Regenerat im eigentlichen Sinne des Wortes liegt ja nicht vor, da vorne keine Schnittfläche vorhanden war. Trotzdem ist die Bezeichnung „Regenerat“ ganz kennzeichnend, da die Vorderstücke auch in anderen Fällen vorne so weiterwuchsen, als ob eine Schnittfläche vorhanden gewesen wäre, d. h. sie bildeten den ersten Wirtel unter Überschreitung des normalen Wirtelabstandes aus). Am 11. 11. (nach 17 Tagen) war der erste typische Wirtel entfaltet und ein bereits typischer, sehr kleiner

Tabelle 5. Gewöhnliche Vorderstücke großer, hutloser Pflanzen.

ohne Formbildung 6 (12%)
mit „ 45 (88%)

51

	Es wurden gebildet:		
	v	h	zusammen
K w.	21	7	28
W typ.	45	3	48
K hut.	16	4	20
H typ.	7	1	8
	89	15	104

Hut ausgebildet (Abb. 17 *a*). Am 24. 11. (nach 30 Tagen) wuchs der Stiel „spontan“ aus dem kaum gewachsenen Hut weiter — dieser wurde aufgelöst — und am 29. 11. (nach 35 Tagen) war der zweite typische Wirtel fast entfaltet (Abb. 17 *b*). Der Stiel wuchs aber noch weiter und am 12. 12. (nach 48 Tagen!) war der 3. typische Wirtel fast entfaltet (Abb. 17 *c*). Damit war die Formbildung aber immer noch nicht beendet, sondern bis zum 6. 1. 31 hatte sich ein zweiter typischer kleiner Hut

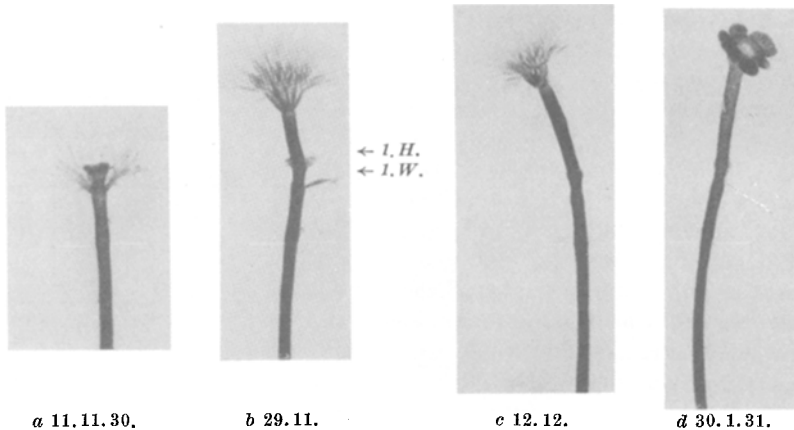


Abb. 17 *a-d*. 177v. Vorderstück einer großen, hutlosen Pflanze. $\frac{4}{5}$ s. Nur der vordere Teil mit dem Regenerat ist abgebildet. Amputiert am 25. 10. 30. *a* 11. 11. Vorne 1. Wirtel entfaltet, Hut typisch, sehr klein. *b* 29. 11. Stiel weitergewachsen. 2. typischer Wirtel vor Entfaltung. Reste des ersten Wirtels und Hutes noch deutlich (*1. W* und *1. H.*). *c* 12. 12. 3. typischer Wirtel vor Entfaltung. *d* 30. 1. 31. 2. typischer kleiner Hut. — = Beginn des Regenerates. Etwa 4mal.

gebildet, der nur noch wenig wuchs. Seine Kammern trennten sich zum Teil voneinander (Abb. 17 *d*). Die letzte Neubildung entstand also, nachdem das Teilstück mehr als 2 Monate kernlos war! Es wurde späterhin fixiert und erwies sich, wie zu erwarten, als kernlos¹.

Im Falle 177v wurde der zweite Hut erst außerordentlich spät angelegt; es war daher nicht zu erwarten, daß er besondere Größe erreichte. In

¹ Solche cytologischen Prüfungen wurden in ungefähr 60 Fällen mit guter Formbildung — der hier besprochenen und anderer Serien — vorgenommen, um den Einwand auszuschalten, daß der Kern in solchen Stücken nicht im Rhizoid, sondern im Stiel gelegen habe. Das ist aber, wie sich auch an den Präparaten vieler gewöhnlicher Pflanzen u. a. erwies, niemals der Fall gewesen. Zum Teil wurde auch das Rhizoid oder auch nur das Rhizoid allein untersucht, in dem dann meist der Kern gefunden wurde. In 6 Fällen wurde allerdings weder im kernlosen Teil, noch im Rhizoid der Kern gefunden. Das liegt daran, daß ein Verlust des kernhaltigen Rhizoidastes bei der meist unvermeidlichen Zerteilung des Rhizoides (verdeckende Äste!) nicht immer zu vermeiden ist. In den meisten cytologisch nicht geprüften Fällen wurde als Kontrolle die Formbildung des zugehörigen kernhaltigen Teilstückes geprüft. Das gilt auch für alle anderen Serien. — Über die Herstellung der Präparate s. 1931.

zwei anderen Fällen, wo der Hut früher angelegt wurde, erreichte er aber sogar das Stadium: groß; außerdem wurden vorher 2 (42 v, Hutdurchmesser etwa 0,52 cm) und 1 typischer Wirtel gebildet (185 v, Hutdurchmesser etwa 0,4 cm, Abb. 9, 1932, S. 55. Im Falle 185 v wurde der Wirtel im normalen Abstand vom letzten Wirtel gebildet, auch entstand kein „Superregenerat“). In zwei weiteren Fällen erreichte der Hut mittlere Größe.

Bisher wurden nur solche Teile besprochen, bei denen nur vorne Formbildung einsetzte. Aus Tabelle 5 geht aber hervor, daß auch an der hinteren Schnittfläche das gleiche geschehen konnte, jedoch ist die Zahl der Heteromorphosen wesentlich geringer. Das ergibt sich auch, wenn wir prüfen, wieviel Teilstücke vorne und wieviel hinten regeneriert haben: nur vorne „regenerierten“ 32 Teilstücke, nur hinten 2 Teilstücke. Außerdem aber regenerierten 11 Teile sowohl vorne als hinten! Aus einer Prüfung, wo bei diesen die besseren Leistungen erzielt wurden, ergibt sich, daß die Leistung in 9 Fällen vorne wesentlich besser war, in zwei Fällen war sie ungefähr gleich (und zwar gleich schlecht). Demnach ist die Formbildung bei solchen Stücken vorne im allgemeinen auch qualitativ besser als hinten. Wie es mit Teilen, die nur hinten regenerieren, steht, müßte an größerem Material geprüft werden. Es sei nun noch der beste Fall von vorderer *und* hinterer Formbildung beschrieben. Es ist das 88 v (Länge $\frac{1}{3}$, Abb. 18). Das Stück wurde am 9. 8. 30 angelegt. Am 15. 8. stand vorne der erste typische Wirtel vor Entfaltung und gleichzeitig war bereits ein Hut in Anlage. Dieser wurde typisch und erreichte mittlere Größe. Am 26. 8. wurde auch hinten ein typischer Hut gebildet, und zwar ohne vorhergehenden Wirtel, der ebenfalls mittlere Größe erreichte. Das ist für ein kernloses Teilstück eine außerordentliche Leistung.

Aus diesen Ergebnissen geht hervor, daß die gesamten Potenzen zur Bildung eines Vorderendes (Stiel, Wirtel, Hut) bereits vor der Entstehung dieser Differenzierungen außerhalb des Kernes im Plasma lokalisiert sind. Sie können zudem nicht nur am normalen Orte, nämlich vorne, sondern auch an einer hinteren Schnittfläche, in einer Region, wo an sich überhaupt keine Formbildung vorgesehen ist, aktiviert werden. Typische Wirtel und Hüte sind dabei ebenso vollkommen gebaut wie an kernhaltigen Teilen, nur daß die Hüte (bisher) nicht maximale Größe erreichten. Sollte es sich bei diesen Leistungen, was noch wahrscheinlicher



Abb. 18.

88 v. Vorderstück einer großen hutlosen Pflanze. $\frac{1}{3}$. Amputiert 9. 8. 30. Bis 11. 9. vorne ein typischer Wirtel (auf der Abbildung in Resten) und typischer Hut, hinten ein typischer Hut ohne Wirtel entstanden. Etwa 4mal.

geworden ist als bisher, um eine Nachwirkung des Kernes handeln, so würde diese sehr nachhaltig sein können; denn im Falle 177 v wurde noch nach 2 Monaten ein Hut gebildet!

Wenn Vorderstücke quantitativ und qualitativ so viel bessere Formbildung leisten als Mittelstücke, denen vorne $\frac{1}{3}$ oder mehr fehlt, so ist der Schluß naheliegend, daß im vorderen Drittel der Pflanze die formbildenden Faktoren quantitativ in besonders starkem Maße lokalisiert sind. Dieser Schluß ist zwar zulässig, aber vor der Hand noch nicht zwingend. Denn vorne, wo ja die Formbildung in überwiegendem Maße stattfindet, ist keine Schnittfläche gesetzt worden. Die Protoplasten bleiben dort mehr oder weniger in ihrer normalen Anordnung erhalten. Es wäre daher möglich, daß an sich die für die Formbildung verantwortlichen Faktoren über die ganze Pflanze in gleicher Weise verteilt wären, daß sie aber vorne besonders leicht aktiviert werden könnten. In dem folgenden Abschnitt sollen besondere Versuche zur Entscheidung dieser Frage dargestellt werden.

3. Kontrahierte Vorderstücke und „Vorderstücke mit zwei Schnittflächen“.

a) *Kontrahierte Vorderstücke.* Werden Vorderstücke hergestellt, so sind die Störungen, die durch die Amputation hervorgerufen werden, in einer ganzen Reihe von Fällen recht beträchtlicher Natur. Vor allem kontrahiert sich nicht selten der vorderste Teil des Protoplasten mehr

Tabelle 6. Kontrahierte Vorderstücke großer, hutloser Pflanzen:

ohne Formbildung	6 (25%)
mit „	19 (75%)
	25

	Es wurden gebildet			
	v	h	?	zusammen
K w . . .	3	0	1	4
W typ. . .	9	6	5	20
K hut . . .	3	2	0	5
H typ. . .	5	1	1	7
	20	9	7	36

oder weniger nach hinten (besonders bei f_2 -Stücken). Dabei bleibt ganz vorne oft eine kleine Portion unkontrahiert und zerfällt. Die Kontraktion kann sehr gering sein — etwa bis kurz hinter den letzten Wirtel oder noch weniger — sie kann aber auch recht beträchtlich sein. In solchen Fällen ist die ganze oder fast die ganze Menge des Protoplasten des Teilstückes auf einen kleineren Raum zusammengedrängt. Überschreitet die Kontraktion mehr als die Hälfte der Länge des Ausgangsteiles, so tritt meist keine Formbildung mehr ein. Es sollen daher nur solche Teile berücksichtigt werden, bei denen die Kontraktion maximal die Hälfte betrug (in den meisten Fällen war die Kontraktion wesentlich geringer).

Wenn sich der Protoplast kontrahiert hat, und zumal wenn vorne etwas Plasma und Chloroplasten zurückblieben, so ist die für das Vorderende bestehende Anordnung der Teilchen natürlich weitgehend aufgehoben. Da außerdem die überstehende Hülle abstirbt, so muß an dem neuen „Vorderende“ eine neue Abschlußmembran gebildet werden.

Kontrahierte Teilstücke verhalten sich daher so, als ob auch vorne eine Schnittfläche gesetzt worden wäre.

Im ganzen wurden 25 kontrahierte Vorderstücke geprüft (Tabelle 6) 6 (25%) blieben ohne Formbildung, 19 (75%) wiesen Formbildung auf. Gegenüber nicht kontrahierten Vorderstücken dürfte also ein gewisses Sinken der Häufigkeit der Formbildung vorliegen (12% und 88%), wobei indessen die kleine Zahl zu berücksichtigen ist. Prüfen wir aber die Qualität der Formbildung, so finden wir keineswegs eine Verschlechterung, im Gegenteil, es wurden relativ bedeutend weniger kümmerbildungen, mehr typische Hüte und ungefähr ebenso viel typische Wirtel gebildet. Wie sich diese Verbesserung erklärt, mag dahingestellt bleiben. Vielleicht ist sie nur zufälliger Natur (kleine Zahl!). Jedenfalls ist die Formbildung kontrahierter Vorderstücke nicht schlechter als die unkontrahierter Teile.

Die schlechteste Leistung war auch hier 1 Kümmerwirtel (2 Fälle) und 2 Kümmerwirtel (1 Fall), während in allen anderen Fällen (16) wenigstens ein typischer Wirtel gebildet wurde. Den typischen Hüten, also den besten Leistungen, ging stets ein typischer Wirtel voraus. Von den 7 Hüten erlangten 3 mittlere Größe, 1 wurde ein kleiner Defekthut (er wurde in der Tabelle 6 unter die typischen Hüte eingereiht, da er sich diesen sehr näherte). Ein weiterer Hut (Abb. 19) wurde fixiert, als er das Stadium klein erreicht hatte; er wäre wohl sicher noch weitergewachsen. Das Teilstück bildete außerdem hinten einen Kümmerhut aus. 2 Hüte hätten wahrscheinlich auch mittlere Größe erreicht, das Teilstück wurde jedoch ebenfalls vorher fixiert (Abb. 20). Sie entstanden an demselben Stück; erst wurde vorne ein typischer Wirtel und Hut gebildet und danach hinten das gleiche. Auch kontrahierte Vorderstücke können also vorne und hinten Formbildung leisten; und zwar können hinten wiederum vollkommen typische Differenzierungen entstehen.

b) *Vorderstücke mit zwei Schnittflächen.* Außer den kontrahierten Vorderstücken wurden auch noch „Vorderstücke mit zwei Schnittflächen“ untersucht. Bei diesen wurde außer der hinteren auch eine

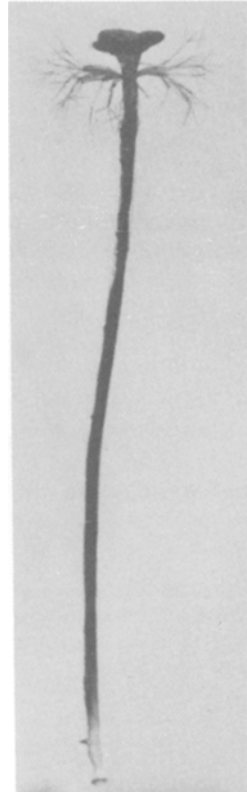
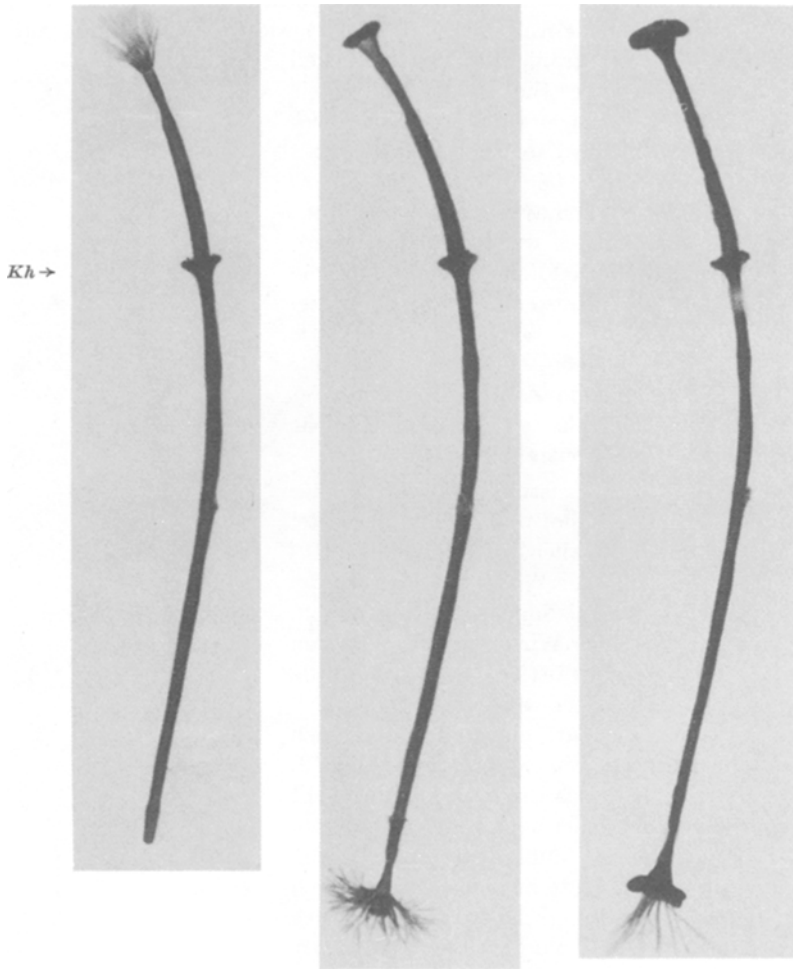


Abb. 19. 223 v. Am 24. 1. 31 ein Vorderstück von der halben Länge einer großen, hutlosen Pflanze angelegt; der Protoplast kontrahierte sich vorne um $\frac{1}{3}$ der Länge des Teilstückes, ganz vorne blieb dabei eine Portion Protoplasma zurück. 13. 2. Vorne hat sich ein typischer Wirtel und typischer, kleiner Hut, hinten ein Kümmerhut gebildet (unscharf eingestellt). Etwa 4mal.

vordere Schnittfläche gesetzt, indem die äußerste Spitze des Stieles amputiert wurde (und zwar immer zuerst). Hierbei schießt meist eine



a 6. 2.

b 21. 2.

c 12. 3.

Abb. 20 *a-c*. 221v. Kontrahiertes Vorderstück. Am 24. 1. 31 angelegt. Kontraktion wie bei 223v (Abb. 19). *a* 6. 2 vorne typischer Wirtel vor Entfaltung. *b* 21. 2 vorne typischer Hut sehr klein (Wirtel abgefallen), hinten typischer Wirtel entfaltet, typischer Hut in Anlage. *c* 12. 3. beide Hüte klein; aus dem heteromorphen Hut sprossen Haartriebe. Beginn des Regenerates. *Kh* früher gebildeter Kümmerhut. Etwa 4mal.

kleine Portion Protoplasma heraus. Nach der Amputation findet meist auch eine Kontraktion des Protoplasten von der vorderen Schnittfläche statt, genau wie bei den kontrahierten Vorderstücken. Solche Vorderstücke haben also zwei echte Schnittflächen wie die Mittelstücke. Die

Störung der normalen Struktur des Vorderendes ist bei ihnen noch wesentlich größer als bei kontrahierten Vorderstücken.

Im ganzen wurden 36 solcher Teilstücke geprüft. 13 (36%) blieben ohne Formbildung, 23 (64%) wiesen Formbildung auf (Tabelle 7). Gegenüber den Mittelstücken finden wir also eine wesentliche Steigerung der Regenerationshäufigkeit und auch die Qualität der Formbildung ist wesentlich besser (vgl. Tabelle 4). Dagegen finden wir gegen nichtkontrahierte Vorderstücke ein Sinken in Häufigkeit und Qualität. Das letzte beruht zum größten Teil darauf, daß für diese Serie nur f_2 -Pflanzen benutzt wurden, während für die vorhergehenden Serien f_1 - und f_2 -Pflanzen benutzt wurden. So ist es auch zu erklären, daß nur ein kleiner Defekthut gebildet wurde; denn die sämtlichen typischen Hüte der beiden vorigen Serien wurden nur von f_1 -Pflanzen gebildet, worin sich wieder die größere „Vitalität“ der f_1 -Kulturen äußert.

Tabelle 7. Vorderstücke mit zwei Schnittflächen großer, hutloser Pflanzen:

ohne Formbildung 13 (36%)
mit „ 23 (64%)
36

	Es wurden gebildet			
	v	h	?	zusammen
K w . . .	9	8	2	19
W typ. . .	8	4	1	13
K hut . . .	0	1	0	1
Defekthut.	0	1	0	1
	17	14	3	34

4. Schlußfolgerungen. (Nachweis von formbildenden Substanzen.)

Mittelstücke regenerieren schlecht, Vorderstücke gut. Das kann nicht darauf beruhen, daß Vorderstücke nur eine hintere Schnittfläche haben. Denn kontrahierte Vorderstücke und Vorderstücke mit zwei Schnittflächen regenerieren ebenfalls viel besser als Mittelstücke. Es kann auch nicht darauf beruhen, daß am unberührten Vorderende eine spezifische Struktur des Protoplasten irgendwelcher Art vorgebildet ist, die besonders gute Formbildung gestattet. Denn bei kontrahierten Vorderstücken und besonders solchen mit zwei Schnittflächen ist die normale Anordnung der Teilchen am Vorderende zum mindesten weitgehend aufgehoben. Die Unterschiede können nur durch die Annahme erklärt werden, daß *im vorderen Teil der großen hutlosen Pflanzen formbildende Faktoren in besonders großer Menge angehäuft sind. Die bei der Formbildung kernloser Teile in Wirksamkeit tretenden Faktoren sind also regional verschieden verteilt.* Daß es sich dabei um eine quantitativ, nicht qualitativ verschiedene Verteilung handelt, ist ebenfalls als sicher anzunehmen. Denn die Formbildung der Mittelstücke ist ja nur schlechter, nicht aber prinzipiell von der Formbildung der Vorderstücke verschieden.

Durch einen Vergleich der drei Vorderstückserien können wir aber noch einen weiteren Schluß ziehen. Bei den nichtkontrahierten Vorderstücken ist nämlich die Zahl der Heteromorphosen wesentlich geringer

als bei den beiden nichttypischen Vorderstückserien. Wie aus den Tabellen 5—7 leicht abgeleitet werden kann, ist das Verhältnis der Gesamtzahl der vorderen zu hinteren Neubildungen bei nichtkontrahierten Stücken 6 : 1, bei kontrahierten 2 : 1, und bei Stücken mit zwei Schnittflächen sogar fast 1 : 1. Der letzte Verhältniswert ist allerdings vielleicht zufallsbedingt. Denn prüft man, wie oft die *einzelnen Teilstücke* vorne und wie oft sie hinten Neubildungen produziert haben, so ergibt sich, wie hier nicht näher ausgeführt sei, daß zwar vorne bei allen drei Serien ein Überschuß besteht, daß er aber bei den beiden letzten wesentlich abgenommen hat, jedoch ohne daß sich eine weitere Abnahme bei der letzten Serie zeigte. Auf jeden Fall wird die Zahl der Heteromorphosen erhöht, während gleichzeitig die Zahl der vorderen Neubildungen abnimmt. Wie ist dieser auffällige Unterschied zu erklären? Die formbildenden Faktoren sind, wie wir sahen, hinten in geringerem Maße vorhanden als vorne. In allen drei Vorderstückserien sind sie an der hinteren Schnittfläche ursprünglich in \pm gleicher Menge vorhanden gewesen, da die Teile sich alle in denselben Längendifferenzen bewegten. Wenn nun bei den beiden nichttypischen Vorderstückserien hinten öfter Neubildungen entstehen, so müssen sich die formbildenden Faktoren dort angereichert haben, d. h. sie sind an die hintere Schnittfläche transportiert worden. Zu dem gleichen Schluß gelangen wir, wenn wir die Formbildungspotenz an der hinteren Schnittfläche von Vorderstücken mit der an der vorderen Schnittfläche von Mittelstücken vergleichen. Würden wir — was hier nicht näher zahlenmäßig ausgeführt sei (siehe auch Tab. 8 u. 9 S. 49, 51) — Teile vergleichen, bei denen die beiden Schnittflächen jeweils in gleicher Höhe liegen, so würden wir finden, daß an der hinteren Schnittfläche der Vorderstücke immer noch bessere Formbildung geleistet würde als an der vorderen Schnittfläche von Mittelstücken. Auch dieses Verhalten scheint mir nur so gedeutet werden zu können, einmal daß im Vorderstück an sich mehr formbildende Faktoren lokalisiert sind und zum andern, daß bei einem Vorderstück immer noch mehr formbildende Faktoren von vorne her an die hintere Schnittfläche transportiert werden können als bei Mittelstücken von hinten nach vorne an die vordere Schnittfläche. *Es sind demnach bei Acetabularia formbildende Substanzen vorhanden, und zwar formbildende Substanzen für „Vorderende“.* Mit dieser Grundannahme und der weiteren Annahme, daß die formbildenden Substanzen transportabel sind, lassen sich alle Formbildungsvorgänge an kernlosen Teilen verstehen. Die formbildenden Substanzen sind im vorderen Teile der Pflanze stärker angehäuft als hinten. Deshalb leisten Vorderstücke so viel öfter und besser Formbildung. Die normale Wanderungsrichtung geht offenbar nach vorne; daher finden wir vorne stets den Überschuß an Formbildung. Die formbildenden Substanzen können aber auch an die hintere Schnittfläche wandern; dann tritt dort Form-

bildung ein. Bei Vorderstücken ist so viel formbildende Substanz vorhanden, daß sie auch an der hinteren Schnittfläche in größerer Menge angehäuft werden kann, so daß auch dort typische Wirtel und sogar typische Hüte gebildet werden können. Bei den nichtkontrahierten Vorderstücken bleibt die Richtung des normalen Kräftestromes in besonderem Maße erhalten (was ja verständlich ist, da vorne nur geringfügige Störungen eintreten); offenbar ist aus diesem Grunde ein besonders großer Überschuß an vorderen Neubildungen festzustellen. Bei den nichttypischen Vorderstücken dagegen kann offenbar im Zusammenhang mit der recht beträchtlichen Störung am Vorderende die Tendenz der formbildenden Substanzen nach vorne zu wandern, abgeschwächt und besonders leicht umgekehrt werden, so daß die Zahl der hinteren Neubildungen sich erhöht. Bei den Mittelstücken wiederum ist die Störung an der vorderen Schnittfläche wesentlich geringer als bei den nichttypischen Vorderstücken — was auch äußerlich erkennbar ist; vgl. S. 48 —, daher bleibt die normale Wanderungstendenz erhalten und es treten nur selten Heteromorphosen auf (Tabelle 4).

Jedes kernlose Teilstück hat zwei Orte mit möglicher Formbildung, eine vordere Schnittfläche (oder ein unberührtes Vorderende) und eine hintere Schnittfläche. An beiden Orten können sich die formbildenden Substanzen anhäufen. Ihre normale Wanderungstendenz ist nach vorne gerichtet. Sammeln sie sich aber entgegengesetzt der gewöhnlichen Richtung in genügender Menge an einer hinteren Schnittfläche an, so setzt dort Formbildung ein. Damit scheint mir zugleich ein kleiner Teil des Polaritätsproblems, die Umkehrung der Polarität, sich einigermaßen aufzuklären. Überall dort, wo formbildende Substanzen für Vorderende sich anhäufen, entsteht ein Vorderende. Gelangen sie an eine hintere Schnittfläche, so entsteht dort ein Vorderende. Dasselbe geschieht, wenn sie in einen Rhizoidast gelangen; dasselbe geschieht aber auch, wenn sie in ein altes Wirtelhaar gelangen (vgl. Kap. V.). Die Formbildung vollzieht sich hier allerdings an kernhaltigen Pflanzen. Es ist aber, wie später noch eingehend erörtert werden soll, nicht anzunehmen, daß die Formbildung bei diesen durch prinzipiell andere Faktoren bewirkt werde als an kernlosen Teilen. Die Umkehrung der Polarität erscheint demnach nur als Spezialfall des allgemeinen Prinzips: *Anhäufung von formbildenden Substanzen*¹. Der Grad der Vollkommenheit der Formbildung richtet sich dabei offenbar nach der Menge der formbildenden Substanzen. Sind sehr wenig vorhanden, so entsteht gar nichts oder nur unvollkommene Gebilde, sind viel vorhanden, so entstehen entsprechend vollkommene Differenzierungen.

Welche Schlußfolgerungen sich hieraus für die Formbildung kernhaltiger Pflanzen oder Teilstücke ergeben, soll erst später erörtert werden.

¹ Weitere Erörterungen über das Polaritätsproblem siehe S. 61f.

Vorher soll die hier vertretene Auffassung an weiteren Versuchen nochmals geprüft und womöglich erweitert werden (Abschn. 6).

5. Einige Einzelfragen.

a) *Zur Frage der Hutbildung.* Wenn von großen hutlosen Pflanzen kernlose Vorderstücke hergestellt werden, so sollten darunter auch Pflanzen sein, die an sich unmittelbar vor der Hutbildung stehen. Man sollte daher erwarten, daß unter einer großen Zahl kernloser Teile eine Anzahl wäre, die sofort zur Hutbildung, sei es eines typischen oder Kümmerhutes, übergehen. Das war jedoch nur bei zwei Teilen der Fall; sie bildeten als erste Neubildung, und zwar am Vorderende, einen Kümmerhut aus (182 v und 349 v). In allen anderen Fällen war die erste Bildung immer ein Wirtel. Demnach ist anzunehmen, daß die Tendenz zur Hutbildung bereits durch Setzung einer *hinteren* Schnittfläche zunächst aufgehoben wird, ganz wie das auch bei kernhaltigen Regeneraten von Hutpflanzen der Fall war. Dafür spricht sehr deutlich auch der Umstand, daß bei Vorderstücken von Pflanzen mit Hut in Anlage der Stiel nach Setzung der hinteren Schnittfläche vorne ziemlich häufig weiterwuchs. Die gleiche Veränderung dürfte demnach auch bei *kernhaltigen* Regeneraten großer, noch hutloser Pflanzen vorliegen (vgl. S. 28).

b) *Unterschiede zwischen verschiedenen Kulturen.* Wie schon erwähnt, wurden die typischen Hüte der Vorderstücke (bis auf 1 Defekthut) sämtlich von Pflanzen aus f_1 -Kulturen produziert. In der Bildung von typischen Wirteln dagegen war kein Unterschied zu bemerken, vielleicht waren hierin die f_2 -Pflanzen sogar etwas im Überschuß. Aber auch zwischen den verschiedenen Kulturen derselben Generation ließen sich in einigen Fällen Unterschiede feststellen. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, sei nur soviel gesagt, daß vielleicht das Gefälle der formbildenden Substanzen nicht immer ganz gleich ist; bei manchen Kulturen ist vielleicht vorne besonders viel formbildende Substanz vorhanden, hinten besonders wenig u. ä. Es würde sich hierbei aber immer nur um relative, nicht um prinzipielle Abweichungen von der Norm handeln. Ob der oben geschilderte Unterschied zwischen den Vorderstücken der f_1 - und f_2 -Generation in ähnlicher Weise aufzufassen ist, muß aus verschiedenen Gründen dahingestellt bleiben.

Die tatsächlichen Unterschiede der Formbildungspotenz zwischen f_1 - und f_2 -Kulturen und die möglichen Unterschiede auch zwischen Kulturen der gleichen Generation ließen es als wünschenswert erscheinen, wenigstens einmal eine möglichst große und möglichst variierte Versuchsserie an Teilstücken ein und derselben Kultur durchzuführen. Nach einer Anzahl nicht gelungener Vorproben erwies sich die Kultur $f_1 V_1$ hierzu als geeignet. Die Ergebnisse sollen im folgenden Kapitel dargestellt werden. Aber noch aus anderen Gründen wurde diese Versuchsserie angelegt. Bisher steht zwar fest, daß bei *Acetabularia* ein Gefälle der formbildenden Substanzen von vorne nach hinten vorliegt, aber Aussagen über die Art des Gefälles im einzelnen sind nach den bisher dargestellten Versuchen nicht möglich. Denn die untersuchten Vorderstücke z. B. sind von recht beträchtlicher Länge, und es erhebt sich die Frage, wo bei ihnen die formbildenden Substanzen lokalisiert sind (ob nur ganz vorne oder mehr diffus verteilt u. a. m.). Auch wurden bisher Vorderstücke und Mittelstücke sowohl unter sich wie miteinander nur mehr pauschal verglichen, wobei auch noch nicht berücksichtigt werden konnte, wie sich Teilstücke von sehr verschiedener Länge verhalten und wie sich etwa gleich lange Mittelstücke aus der hintersten Region gegenüber solchen aus weiter vorne gelegenen Regionen verhalten.

6. Die $f_1 V_1$ -Serie.

a) *Allgemeines.* Die Kultur stammte von einer monözischen Pflanze, deren Cysten am 22. 6. 31 Gameten bildeten. Die Keimlinge und kleinen

Pflänzchen wuchsen zunächst in Schreiberlösung ohne Erdzusatz auf, erst später wurden sie in Erdschreiber gesetzt. Daher nahm ihre Entwicklung wesentlich längere Zeit in Anspruch, als das sonst der Fall ist. Die Pflanzen wuchsen aber außerordentlich gleichmäßig heran und erwiesen sich als sehr lebenskräftig. Mitte April 1932 hatte eine ganze Reihe von Pflanzen schon einen kleinen Hut, die meisten anderen waren auf dem Stadium: groß, ohne Hut. Oft hatten sie schon einen oder zwei Kümmerhüte gebildet (s. S. 14). Die Länge der zu den Versuchen

benutzten Pflanzen betrug meist ± 3 cm; sie gehörten stets zum Stadium: groß, ohne Hut. Eine Anzahl Pflanzen waren noch nicht so weit entwickelt, entwickelten sich zum Schluß der Versuche aber auch zu großen, noch hutlosen Pflanzen und konnten so zur Ausfüllung noch vorhandener Lücken verwendet werden. Die ersten Versuche wurden am 19. 4., die letzten am 4. 6. 32 angesetzt. Im ganzen wurden etwa 450 Pflanzen in die verschiedenartigsten kernlosen Teilstücke zerlegt, von 322 Pflanzen wurden außerdem die kernhaltigen Regenerate untersucht, die ohne Ausnahme vollkommene Formbildung aufwiesen (vgl. Tabelle 1).

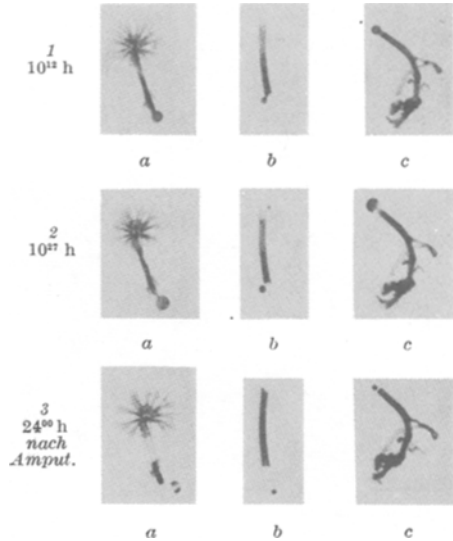


Abb. 21 a-c. Wirkungen der Amputation. $f_1 V_1$ -Pflanze von 2,58 cm Länge: Letzter Wirtel entfaltet, Kümmerhut in Anlage. 1a usw. die einzelnen Teilstücke. Nähere Erklärung im Text. Etwa 4mal.

Ehe auf die Ergebnisse eingegangen wird, soll kurz noch das Verhalten der verschiedenen Teilstücke nach der Amputation geschildert werden. Es sei hierzu eine $f_1 V_1$ -Pflanze, die zur Zeit der Aufteilung nur 2,58 cm lang war und bereits den zweiten Kümmerhut angelegt hatte, gewählt. Zu Versuchen wurden solche Pflanzen nicht eher benutzt, als bis der Stiel wirklich weitergewachsen war (außerdem war die geprüfte Pflanze zu kurz). Die Pflanze wurde am 1. 6. 32 um 10 Uhr 7 Min. in aufeinanderfolgende Teile zerlegt, von denen das Vorderstück von 0,32 cm, ein Mittelstück von 0,3 cm (vorne fehlte 1,04 cm, hinten fehlte 1,24 cm) und das kernhaltige Hinterstück ebenfalls von etwa 0,3 cm Stiellänge herausgegriffen sei. Bereits nach 5 Min. zeigte das Vorderstück starke Störungen (Kontraktion, Ausfließen einer Protoplasmaabläse mit Chloroplasten; Abb. 21, 1a). Die Störungen steigerten sich bis 10 Uhr 27 Min. weiter; der vorderste Teil kontrahierte sich nicht mit (2a). Der restliche Protoplast ballte sich hinten zu einem dichten Klumpen zusammen (3a). Solche übermäßige Störungen machen einen Teil von Vorderstücken — besonders kurze — zu Versuchen unbrauchbar. Noch stärker sind die Ausfälle bei Vorderstücken mit zwei Schnittflächen. Von 94 solcher Teilstücke, die 0,25 cm lang waren, zerfielen z. B. 66, so daß nur 28 für

Versuche brauchbar waren. Das Mittelstück zeigte wesentlich geringere Störungen: hinten eine kleine, vorne eine sehr kleine Blase ausfließend, außerdem ist ein Ansatz zur Kontraktion von vorne nach hinten zu bemerken (1*b*), der sich aber bereits um 10 Uhr 27 Min. (2*b*) wieder auszugleichen beginnt und sich bald danach (12 Uhr 7 Min.) ganz verloren hatte, nur vorne blieb eine geringe Kontraktion bestehen (3*b*). Die Neigung zu Kontraktionen von vorne nach hinten ist um so stärker, je weiter vorne das Teilstück entnommen wird; Kontraktionen von hinten nach vorne sind wesentlich seltener. Das Verhalten des kernhaltigen Teilstückes ist schon oben beschrieben worden, es sei daher an dieser Stelle nur kurz

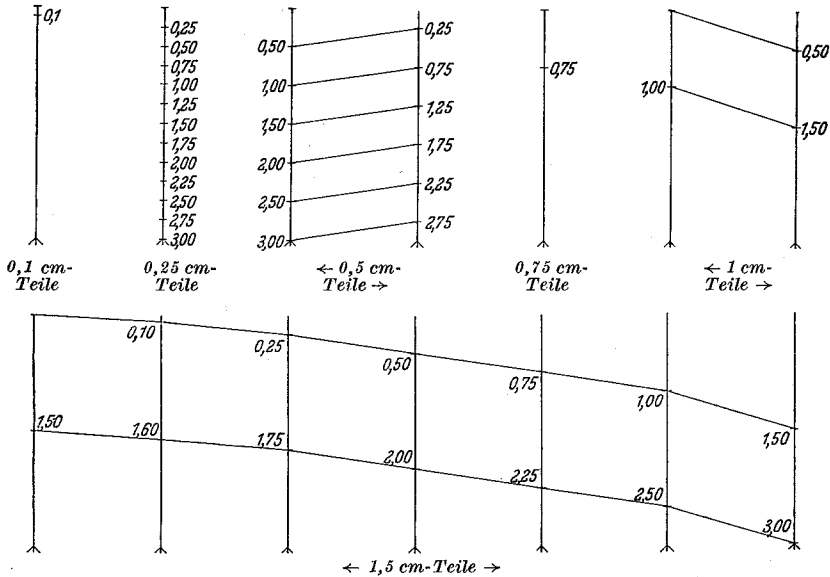


Abb. 22. Die verschiedenen mit f_1V_1 -Pflanzen angestellten Versuchsserien. Als Schema ist eine 3 cm lange Pflanze genommen, die einzelnen Teile sind also in natürlicher Größe eingezeichnet. Die kleinen Querstriche bedeuten jeweils Anfang oder Ende eines Teilstückes. Von den 0,5-cm-, 1-cm- und 1,5-cm-Stücken greifen die umfaßten Bezirke schachtelartig ineinander über, was durch Verbindungslinien zum Ausdruck gebracht worden ist. Von den 0,25-cm-, 0,5-cm- und 1,5-cm-Stücken wurden außer gewöhnlichen Vorderstücken auch Vorderstücke mit zwei Schnittflächen hergestellt.

auf die ausfließende Blase, sowie auf den sehr geringen Störungsgrad (Maximum 10 Uhr 22 Min.) verwiesen. Zwischen 10 Uhr 27 Min. und 3 Uhr 17 Min. setzte übrigens noch eine kurze Kontraktion ein, die sich aber vollkommen behob (3*c*). — Die Tatsache, daß in der Regel eine Kontraktion von vorn nach hinten stattfindet, spricht dafür, daß in der unberührten Pflanze ein Druckgefälle in der gleichen Richtung vorliegt. Ob die *starken* Störungen bei Teilen aus der vordersten Region nur darauf beruhen oder ob hier auch eine besondere Beschaffenheit des Protoplasten mitspielt, mag dahingestellt bleiben. Auch die kernlosen Teilstücke anderer Kulturen als der hier beschriebenen f_1V_1 -Pflanze verhielten sich ebenso.

Es wurden kernlose f_1V_1 -Teilstücke von sehr verschiedenen Längen hergestellt (Abb. 22). Die kürzesten waren nur 0,1 cm lang; hiervon wurden nur Vorderstücke angelegt. Ferner wurden die Pflanzen in Teilstücke von 0,25 cm (relative Länge $\frac{1}{12}$), 0,5 cm ($\frac{1}{6}$), 1 cm ($\frac{1}{3}$) und 1,5 cm

($\frac{1}{2}$) Länge zerlegt. Außerdem wurde eine Reihe Vorderstücke von 0,75 cm Länge ($\frac{1}{4}$) untersucht, auf die aber nur kurz eingegangen werden soll. Von den verschiedenen langen Vorderstücken wurde meist auch eine Serie mit zwei Schnittflächen hergestellt, um vollkommen vergleichbare Verhältnisse mit den dahinter liegenden Teilen zu gewinnen, die ja auch alle zwei Schnittflächen haben. Auf diese Weise wurden die verschiedenen Regionen der Pflanze in gleichmäßiger Weise umfaßt.

b) *Vorderstücke von 0,1 cm Länge*. Hiervon blieben nur 7 Stücke unkontrahiert. 4 Teile wiesen Formbildung auf: 1 Teilstück bildete 1 Kümmerhut, die 3 anderen bildeten je 1 typischen Wirtel aus. Trotz der außerordentlichen Kürze finden wir also eine sehr gute Formbildung vor! Die Teile zeigten auch sekundäres Längenwachstum (S. 18), so daß ein Teilstück zum Schluß 0,32 cm lang war, also mehr als dreifach so lang wurde. Auch die drei Teile ohne Formbildung zeigten einen Ansatz zur „Regeneration“, indem der Stiel etwas weiterwuchs. Die Formbildung fand nur vorne statt.

c) *0,25 cm lange Teilstücke* (Tabelle 8). An Vorderstücken konnten 18 untersucht werden. Nur 6 blieben ohne Formbildung, während die übrigen 12 sehr gute Leistungen aufwiesen. Im ganzen wurden nämlich

Tabelle 8. f_1V_1 -0,25-cm-Teile.

	Vorderstücke			Äußerste Spitze amputiert			0,25 cm amputiert	0,5 cm amputiert	0,75 cm und mehr amputiert
	12 mit + 6 ohne Formbildung			10 mit + 18 ohne Formbildung			3 mit + 21 ohne Formbildung	2 mit + 30 ohne Formbildung	0 mit + 229 ohne Formbildung
	v	h	Sa.	v	h	Sa.	?	?	
K w	1	0	1	0	1	1	0	2	0
W typ.	8	3	11	3	5	8	2	0	0
K hut	1	1	2	1	1	2	1	1	0
H typ.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10	4	14	4	7	11	3	3	0

11 typische Wirtel, dagegen nur 1 Kümmerwirtel produziert, außerdem wurden 2 Kümmerhüte gebildet. In Verbindung mit dem primären Längenwachstum fand sich auch hier zum Teil sekundäres Längenwachstum, so daß ein Teilstück 0,7 cm lang wurde und mehrere andere 0,5 cm. Die beste Leistung war 1 typischer Wirtel und ein Kümmerhut, die einmal vorne, einmal hinten entstanden. Die Formbildung kann demnach auch unter Umkehrung der Polarität erfolgen, jedoch nur selten (Abb. 23).

Von Vorderstücken mit zwei Schnittflächen stehen 28 Teile zur Verfügung. Nur 10 (36%¹) wiesen Formbildung auf. Dieses sprunghafte

¹ Ob diese und die folgenden Prozentzahlen immer wirklich wahre Durchschnittswerte sind, bleibe dahingestellt.

Sinken gegen typische Vorderstücke (66% mit Formbildung) ist vielleicht zufälliger Natur, jedenfalls kann ich zur Zeit keine befriedigende Erklärung dafür geben. [Bei 0,5 cm langen Vorderstücken mit zwei Schnittflächen ist zwar auch ein Sinken zu bemerken (100% : 77%), bei 1,5 cm langen Stücken fehlt es aber ganz; bei den ebenfalls meist langen f_2 -Stücken war dagegen wiederum ein starkes Sinken festzustellen (92% : 64%).] Die Qualität der gebildeten Differenzierungen war jedenfalls nicht wesentlich schlechter als bei gewöhnlichen Vorderstücken, was ähnlich bei den f_2 -Stücken der Fall war (S. 43). Gegenüber den typischen Vorderstücken ist auch ein Steigen der Heteromorphosen zu bemerken,



Abb. 23. f_1V_1 . 562,2 v. 0,25 cm Vorderstück. Hinten ein typischer Wirtel entfaltet. — = Beginn des Regenerates. Etwa 4mal.

ganz wie bei den vorhin geschilderten Vorderstücken (S. 43 f.). Sowohl bei den 0,25-cm-Teilen als auch bei den 0,5-cm-Teilen sind die Heteromorphosen sogar im Überschuß. Ob das auf einem Zufall beruht, mag dahingestellt bleiben; es ist jedenfalls nicht recht einzusehen, warum hinten die Regeneration leichter als vorne vor sich gehen sollte. Es mag daher genügen, festzustellen, daß es sich bestätigt, daß die Zahl der Heteromorphosen bei Vorderstücken mit zwei Schnittflächen steigt, was auch bei 1,5-cm-Teilen zu bemerken ist.

Bei 0,25-cm-Teilen, denen vorne 0,25 cm fehlte, war nun ein enormes Sinken der Regenerationskraft festzustellen: von 24 Teilen wiesen nur noch 3 Teile Formbildung auf. Fehlten 0,5 cm, so sank die Regenerationskraft noch weiter (30 ohne, 2 mit Formbildung), auch wurden in dieser Serie keine typischen Wirtel mehr gebildet. War vorne 0,75 cm amputiert worden, so trat überhaupt keine Formbildung mehr auf (43 Teile). Und ebenso war es bei allen darauffolgenden Teilen — vorne 1 cm, 1,25 cm usw. amputiert —, von denen im ganzen 186 Teile geprüft wurden.

Auf diese Weise können wir einen klaren Aufschluß über die Verteilung der formbildenden Substanzen gewinnen. Die Hauptmenge ist in dem vordersten, nur 0,25 cm langen Teil der Pflanze konzentriert. In dem dahinter liegenden Abschnitt von 0,25—0,75 cm ist nur noch wenig formbildende Substanz enthalten, die zudem weiter abnimmt, und in einer Entfernung über 0,75 cm vom Vorderende ist so wenig formbildende Substanz vorhanden, daß sie für ein 0,25 cm langes Teilstück nicht mehr ausreicht, um auch nur einen Kümmerwirtel zu bilden. Wie die Verteilung in dem vordersten Abschnitt von 0,25 cm ist, muß noch geprüft werden; dazu wäre nötig, kurze Teile herzustellen, denen vorne 0,1 cm, 0,15 cm usw. amputiert ist. Auch geben die 0,25-cm-Teile noch keinen Aufschluß darüber, ob hinten eine weitere Abnahme der formbildenden Substanzen vorliegt, denn von 0,75 cm ab findet ja überhaupt keine

Formbildung mehr statt. Zur Prüfung dieser letzten Frage wurden Versuchsserien mit längeren Teilstücken angelegt.

d) 0,5 cm lange Teilstücke (Tabelle 9).

Von 21 Vorderstücken regenerierten alle. Die Formbildung war, wie zu erwarten, qualitativ sehr gut. Wie bei den 0,25-cm-Stücken war die beste Leistung ein typischer Wirtel und 1 Kümmerhut (3 Teile). Auch die anderen Teile bildeten meist wenigstens 1 typischen Wirtel aus. Nur von 3 Teilen wurde (nur) hinten je ein typischer Wirtel gebildet, wir finden also wie immer bei typischen Vorderstücken vorne einen großen Überschuß an Formbildung.

Bei Vorderstücken mit zwei Schnittflächen (24 mit, 7 ohne Formbildung) finden wir wiederum den Anstieg der Heteromorphosen, ja sogar einen Überschuß, wovon schon oben die Rede war. Außerdem finden wir aber ein starkes Steigen der neugebildeten Differenzierungen überhaupt, das auch in schwächerem Maße bei den 0,5-cm-Teilen, denen vorne sogar 0,25 cm fehlte, zu bemerken war. Bei den 0,25-cm- und 1,5-cm-Teilen ist ein solches Ansteigen nicht festzustellen. Eine befriedigende Erklärung steht noch aus. Mehr als 1 typischer Wirtel wurde von nur vorne regenerierenden Teilen in 2 Fällen, von nur hinten regenerierenden Teilen in 4 Fällen gebildet, außerdem aber regenerierten 8 Teile sowohl vorne wie hinten, wobei die beste Leistung war: vorne 1 typischer Wirtel und Kümmerhut, hinten 1 typischer Wirtel und 1 Kümmerwirtel. Im ganzen leisteten diese Teile also auch bessere Formbildung als die Vorderstücke mit einer Schnittfläche.

Wenden wir uns nunmehr der folgenden Serie zu (vorne 0,25 cm amputiert),

Tabelle 9. f₁V₁-0,5-cm-Teile.

	Vorderstücke			äußerste Spitze amputiert			0,25 cm amputiert			0,5 cm amputiert			1 cm amputiert	1,25 cm amputiert	1,5 cm amputiert	1,75 cm und mehr amputiert			
	v	h	Sa.	v	h	Sa.	v	h	? Sa.	v	h	? Sa.	v	h	? Sa.	v	h	? Sa.	
K w.	1	0	1	7	4	11	0	1	5	6	2	4	8	6	4	2	0	0	0
W typ.	16	3	19	4	16	24	4	4	13	21	0	2	2	0	1	0	0	0	0
K hut.	4	0	4	4	6	10	4	0	7	7	0	0	3	1	3	3	0	0	0
H typ.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	21	3	24	19	26	45	4	5	25	34	2	2	9	13	8	7	7	5	0

4*

Tabelle 10. f₁V₁-1,5-cm-Teile.

	Vorderstücke		Äußerste Spitze amputiert		0,1 cm amputiert		0,25 cm amputiert		0,5 cm amputiert		0,75 cm amputiert		1 cm amputiert		1,5 cm amputiert											
	v	h	v	h	v	h	v	h	v	h	v	h	v	h	v	h										
K w . . .	1	1	3	6	2	4	3	7	1	1	13	4	4	21	6	4	8	18	6	1	10	17	17	0	17	
W typ. . .	27	11	18	9	17	12	19	6	2	27	10	2	11	23	6	1	9	16	1	0	7	8	6	0	6	
K hnt . .	12	3	7	8	15	12	11	12	0	23	14	6	1	21	5	4	5	14	6	1	2	9	10	1	11	
H typ. . .	1	2	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	41	17	58	29	23	52	33	25	4	62	37	13	16	66	17	9	22	48	13	2	19	34	33	1	34	

so finden wir bereits ein leichtes Sinken der Regenerationskraft (22 mit, 10 ohne Formbildung), die Zahl der Neubildungen ist zwar, wie schon erwähnt, größer als bei normalen Vorderstücken, dagegen kleiner als bei Vorderstücken mit zwei Schnittflächen, aber die Qualität der Neubildungen hat sich etwas verschlechtert. Von 22 Teilen regenerierten immerhin noch 7 vorne und hinten, wobei die beste Leistung war: hinten erst ein Kümmerwirtel, danach ein typischer Wirtel, später vorne ein typischer Wirtel. In den folgenden Serien verstärkte sich das Sinken der Regenerationskraft, auch der Qualität immer mehr. Von 1 cm ab wurden schon keine typischen Wirtel mehr gebildet und von 1,75 cm ab fehlte jede Formbildung. Es bestätigt sich also, daß die formbildenden Substanzen von vorne nach hinten abnehmen, wir sehen aber außerdem, daß auch von 0,75 cm ab eine weitere Substanzverminderung stattfindet, was aus der Prüfung der 0,25 cm langen Teile noch nicht ersichtlich war. Schließlich aber sehen wir, daß 0,5-cm-Teile, denen vorne 0,25 cm, 0,5 cm usw. amputiert war, wesentlich besser formbildungsfähig sind als die entsprechenden 0,25-Teile. Hierin ist einmal ein besonders klarer Beweis für die Wanderungsfähigkeit der formbildenden Substanzen zu erblicken: in einem 0,5 cm langen Stück ist mehr formbildende Substanz vorhanden, wenn es also besser regeneriert als ein entsprechendes 0,25-cm-Stück, so muß sich auch mehr formbildende Substanz an den Schnittflächen konzentrieren, d. h. dorthin wandern. Auf der anderen Seite ergibt sich wiederum eine deutliche Abhängigkeit zwischen Maß der Formbildung und Menge der formbildenden Substanz. Doch soll auf diese Frage erst später eingegangen werden (f).

e) 1,5 cm lange Teilstücke (Tabelle 10).
 Von 1,5 cm-Teilstücken liegt ebenfalls eine

vollkommene Serie vor, die noch kurz geschildert sei. Die Vorderstücke waren wieder zu 100% formbildungsfähig und wir finden hier zum erstenmal typische Hüte (30 Teile bildeten 3 typische Hüte). Von 0,75 cm Vorderstücken dagegen wurde noch kein typischer Hut und von 1 cm Vorderstücken nur 1 Defekthut gebildet. Sogar, wenn vorne 0,5 cm fehlten, wurde noch ein typischer Hut gebildet. Je länger die Teilstücke also sind, desto vollkommener wird die Hutbildungsfähigkeit. Wir finden außerdem noch nach Amputation von 0,25 cm fast 100%ige Formbildung. Von 0,5 cm an nimmt die Regenerationshäufigkeit ab und außerdem findet (schon von 0,25 cm an) eine Verschlechterung der Qualität der Neubildungen statt, die sich besonders in einem Ansteigen der Kümmerwirtel und relativem Sinken der Zahl der typischen Wirtel äußert. Wiederum steigt die Zahl der Heteromorphosen bei Teilen mit zwei Schnittflächen, sogar noch bei Teilen, denen vorne noch 0,25 cm fehlt. Bei weiter hinten gelegenen Teilen sinkt die Zahl der Heteromorphosen wieder, bis schließlich ganz hinten nur noch 1 Heteromorphose auf 33 vordere Bildungen entstand.

Betrachten wir die 1,5-cm-Mittelstücke, denen vorne 0,75 cm, 1 cm und 1,5 cm fehlte, so sehen wir, daß von insgesamt 105 f_1V_1 -Teilen 75 (75%) Formbildung aufwiesen, während von den vorhin beschriebenen aus ungefähr entsprechenden Regionen stammenden und in der Länge vergleichbaren 112 Mittelstücken nur 16 (13%) Neubildung produzierten (Tabelle 4)! Die f_1V_1 -Teile sind also besonders regenerationskräftig. Aus diesem Grunde sind die Pflanzen zu Versuchen der Art, wie in diesem Kapitel geschildert, besonders geeignet; denn dann müssen Ergebnisse an Teilstücken mit sinkender oder gar fehlender Regenerationsneigung als besonders beweiskräftig angesehen werden.

f) Verschieden lange Teilstücke, denen vorne gleich viel amputiert wurde. Etwas weiter oben wurde bereits darauf hingewiesen, daß ein 0,5 cm langes Teilstück, dem vorne etwa 0,25 cm amputiert war, besser regenerierte als ein kürzeres Teilstück aus der gleichen Höhe der Pflanze. Dieses Ergebnis scheint mir von großer Wichtigkeit zu sein, weshalb etwas ausführlicher dabei verweilt sei. Betrachten wir nochmals drei solcher Serien: die Länge der Teilstücke ist 0,25 cm, 0,5 cm und 1,5 cm, bei allen ist vorne 0,75 cm amputiert worden (Abb. 24 und Tabelle 11). Die Zahlen für die 0,5-cm-Teile sind dabei auf 25 Teile mit Formbildung umgerechnet worden, um sie mit den 1,5-cm-Teilen direkt vergleichbar zu machen. (Die realen Zahlen der 0,5-cm-Teile sind aus Tabelle 10 zu ersehen.)

Wenn wir immer von kurzen zu langen Teilstücken übergehen, so finden wir: 1. ein enormes Ansteigen der Teile mit Formbildung und ein Sinken der Teile ohne Formbildung (zweite Horizontale); 2. finden wir, daß die Zahl der Neubildungen ansteigt (letzte Horizontale); 3. finden wir eine starke Verbesserung der Qualität der Formbildung: nur 5 typische

Wirtel bei 0,5-cm-Stücken, dagegen 16 typische Wirtel bei 1,5-cm-Stücken. (Die Zahl der Kümmerwirtel und Kümmerhüte bleibt ungefähr gleich.) Bei 0,5-cm-Teilen ist weiterhin die Zahl derjenigen Teilstücke, die typische Bildungen produzierten, zur Zahl der Teilstücke mit reinen Kümmerbildungen 1:4, bei 1,5-cm-Teilen 5:4. Beziehen wir dieselben Verhältniswerte nicht auf die Teilstücke, sondern auf die Zahl der Neubildungen überhaupt, so ergibt sich: 0,5-cm-Teile 1 typische: 7 Kümmerbildungen, 1,5-cm-Teile

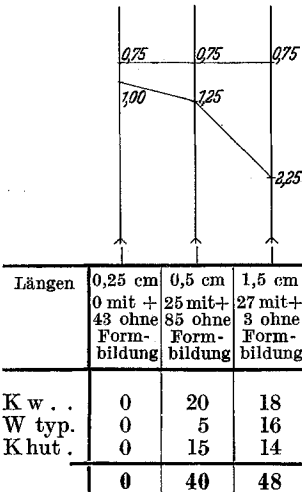


Abb. 24 und Tabelle 11. Schema dreier Versuchsserien mit verschiedenen langen f, V_1 -Teilen, vorne jeweils 0,75 cm amputiert. Darunter in Tabelle 11 die erhaltenen Werte.

1 typische: 2 Kümmerbildungen. Ähnliches ist der Fall, wenn nur die Zahl der typischen mit der Zahl der Kümmerwirtel verglichen wird: 1:4 gegen 1:1. Und betrachten wir die beiden besten Leistungen, so finden wir: 1 typischer Wirtel + 1 Kümmerhut bei 0,5-cm-Teilen, 2 typische Wirtel + 2 Kümmerhüte bei 1,5-cm-Teilen. Also, wie man den Vergleich auch anstellen mag, in jedem Falle ist eine wesentliche Verbesserung der Qualität festzustellen. Das gleiche würden wir bei allen entsprechenden Serien finden. — Bei den verschiedenen langen Vorderstücken liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als sie alle sehr gute Leistungen aufweisen, was verständlich ist, da ja bereits in einem sehr kurzen Vorderstück sehr viel formbildende Substanzen vorhanden sind. Die Erhöhung der Qualität der Formbildung äußert sich hier in der Verbesserung der Hutbildungsfähigkeit.

g) *Eine Hypothese über die Natur der formbildenden Substanzen.* Wie sind diese ausgeprägten Unterschiede zu deuten? Sie können nicht darauf beruhen, daß etwa ein 0,25-cm-Stück, dem vorne 0,75 cm fehlt, zu wenig Protoplasma und Chloroplasten enthält, um formbildungsfähig zu sein. Denn weiter vorn gelegene 0,25-cm-Stücke sind sehr gut formbildungsfähig. Dagegen sahen wir, daß in einem 0,5-cm-Stück mehr formbildende Substanz enthalten ist als in einem 0,25-cm-Stück und in einem 1,5-cm-Stück mehr als in einem 0,5-cm-Stück. Auf diesem Umstand beruht offenbar die bessere Leistung eines längeren Teilstückes. Das Maß der Leistungsfähigkeit eines Teilstückes ist also mehr oder weniger direkt proportional der vorhandenen Menge formbildender Substanzen, ein Schluß, der auch schon weiter oben (S. 45) gezogen werden konnte. Diese Regel sei weiterhin *Proportionalitätsregel* genannt (vgl. dazu aber S. 58). Sie beinhaltet, daß jedes kernlose Teilstück mit der gegebenen Ausgangsmenge an formbildender Substanz auskommen muß. *Diese Substanzen sind demnach nicht vermehrungsfähig.*

Es ist möglich, aus den eben geschilderten Ergebnissen auch noch einen Schluß auf die *Natur* der formbildenden Substanzen zu ziehen. Es wurde bisher mit Absicht die Frage ganz offengelassen, ob die formbildenden Substanzen lebender oder nichtlebender Natur sind. Um hierauf eine Antwort zu finden, muß zunächst einmal erwogen werden, was bei einer Formbildung überhaupt vor sich geht. Wenn ein kernhaltiges Teilstück (und ebenso eine unberührte Pflanze) Stiel, Wirtel und schließlich einen Hut ausbildet, so wird dabei die Menge der lebendigen Substanz, im wesentlichen also Plasma und Chloroplasten, vermehrt. Daran kann gar kein Zweifel sein. Bei kernlosen Teilen sind die Vorgänge von prinzipiell gleicher Art und schon hiernach muß man annehmen, daß auch bei der Formbildung eines kernlosen Teiles die Menge der lebendigen Substanz vermehrt wird. Man könnte zunächst allerdings daran denken, daß bei einem kernlosen Teilstück alle Neubildungen aus der Menge der vorhandenen lebenden Ausgangssubstanz gebildet würden, ohne daß diese zunähme. Diese Auffassung scheint mir aber unhaltbar zu sein. Wenn aus einem kernlosen, nur aus Stiel bestehenden Vorderstück etwa 3 typische Wirtel und 2 kleine Hüte gebildet werden (177 v, S. 37), oder 2 typische Wirtel und ein großer Hut entstehen (42 v, S. 39), so kann das nur auf einer Vermehrung des Protoplasten beruhen. Dasselbe muß der Fall sein, wenn kleine Vorderstücke von 0,1 cm und 0,25 cm Länge zum Schluß 0,3 cm und 0,72 cm lang geworden sind, wobei außerdem noch ein typischer Wirtel gebildet werden kann! Die Zunahme müßte sich auch cytologisch feststellen lassen, nämlich an Teilungen der Chloroplasten. Doch ist eine entsprechende Untersuchung bisher noch nicht vorgenommen worden¹.

Wie stark die Vermehrung von Protoplasma und Chloroplasten sein muß, geht auch aus folgender Überlegung hervor: bei Bildung eines Wirtels und eines Hutes muß eine große Oberfläche mit Plasma und Chloroplasten bedeckt werden; in jedem einzelnen Teilhaar eines Wirtels und vor allem in jeder Hutkammer, Corona inferior- und superior-Anlage ist der Belag randständig (wie im Stiel). Nehmen wir z. B. das Vorderstück 185 v (S. 39), so hatte der Hut 75 Kammern, jede Kammer war im Durchschnitt 0,15 cm lang; es war also, wenn man sich die einzelnen Kammern in einer geraden Linie aneinandergereiht denkt, eine Strecke von $0,15 \text{ cm} \times 75 = 11,25 \text{ cm}$ mit Plasma und Chloroplasten zu bedecken! Allerdings ist der Querschnitt dieser Strecke sehr gering. Dazu kommt aber ein aus etwa 675 Einzelhaaren bestehender typischer Wirtel (bei 42 v sogar 2 typische Wirtel), 75 einzelne Corona superior- und inferior-Teile und außerdem der regenerierte Stiel selbst. Und schließlich wurde von allen Teilen noch eine mehr oder weniger dicke Membran abgeschieden.

¹ Bei *Acetabularia wettsteini* ist die Chloroplastenvermehrung schon äußerlich zu beobachten: kernlose Teile, die infolge starken Chloroplastenverlustes ganz hell geworden waren, ergrünt allmählich wieder.

Selbst wenn wir uns nur auf die Zunahme der lebenden Substanz beschränken, so läßt sich diese zahlenmäßig zwar nicht ausdrücken, muß aber sehr erheblicher Art gewesen sein.

Wenn in den besten Fällen eine Vermehrung der lebenden Substanz erfolgt, dann wird das in den schlechten Fällen nicht anders sein. Die Menge an formbildender Substanz aber nimmt bei der Formbildung kernloser Teile nicht zu. Dieser Unterschied kann befriedigend nur dann erklärt werden, wenn man annimmt, *die formbildenden Substanzen seien nichtlebende, rein chemische Stoffe*. Denn nichtlebende Stoffe können nicht vermehrungsfähig sein. Würde man dagegen annehmen, die formbildenden Substanzen seien protoplasmatischer, also lebender Natur, so müßten zwei Sorten von Protoplasma vorhanden sein: erstens ein Plasma, aus dem die Neubildungen entstehen; dieses wäre vermehrungsfähig. Zweitens ein Plasma, das nicht vermehrungsfähig ist, und das wäre gerade dasjenige Plasma, das die andere Sorte zur Vermehrung und damit verbundenen Differenzierungsvorgängen veranlassen könnte! Mir scheint, daß diese Annahme so unwahrscheinlich ist, daß man sie ablehnen muß.

Überblicken wir nunmehr zusammenfassend die Ergebnisse an den f_1V_1 -Teilen, soweit sie in den vorstehenden Abschnitten besprochen sind, so finden wir einmal eine Bestätigung der Auffassungen, die aus den vorher erhaltenen Ergebnissen an anderen Kulturen abgeleitet worden sind. Außerdem aber gestatten die f_1V_1 -Versuche Schlüsse auf die Natur der formbildenden Substanzen und auf die genauere Verteilung in der unberührten Pflanze. Ob die Verteilung in allen Kulturen genau so ist, wie sie im Durchschnitt bei den f_1V_1 -Pflanzen war, mag dahingestellt bleiben, bis mehr Versuchsserien mit Teilen, die jeweils aus einer Kultur stammen, durchgeführt sind (vgl. S. 46 und S. 53). Eine prinzipiell andere Verteilung aber ist nicht zu erwarten: es ist nach allen Ergebnissen sicher, daß ein Gefälle der Formbildungsfähigkeit von vorne nach hinten vorliegt. Dieses Gefälle ist als Konzentrationsgefälle von formbildenden Stoffen aufzufassen. Die formbildenden Stoffe wandern an die Schnittflächen und häufen sich dort nach Maßgabe der von Anfang an vorhandenen Menge an. Davon hängt das Maß der Formbildung ab. Die normale Wanderungsrichtung geht nach vorne, aber auch nach hinten können sie wandern, um dann an einer hinteren Schnittfläche ein Vorderende entstehen zu lassen.

Zu der Frage der *Wanderung* der formbildenden Stoffe seien an dieser Stelle noch Erfahrungen mitgeteilt, die ebenfalls für diese Annahme sprechen:

In dem in Abb. 25 abgebildeten Falle war ein kurzes kernhaltiges Teilstück hergestellt worden. Dicht unter der Schnittfläche befand sich ein außerordentlich dünner Seitenast von unbekannter Entstehungsart.

Die Formbildung setzte nun ausnahmsweise nicht an der Schnittfläche, sondern an der Spitze des dünnen Seitenastes ein, und zwar wurde dort ein kräftiges Superregenerat gebildet. Dieses legte einen typischen Wirtel an, der aber bereits nicht mehr zur Entfaltung kam, da der Protoplast in dem Seitenast unterbrochen wurde, wie auf der Abbildung bereits zu erkennen ist¹. Solche Befunde zeigen, daß die formbildenden Substanzen ihre Wirkung an der Spitze eines ganz dünnen Seitenastes entfaltet haben. Das erscheint aber nur möglich, wenn sie eben dorthin *gewandert* sind. Damit bestätigt sich die Annahme der Wanderung und der Anhäufung der formbildenden Substanzen am Orte der Formbildung durch ein neues, von den übrigen unabhängiges Ergebnis. Aber noch ein weiterer Schluß wird nahegelegt. Befunde von der Art wie hier geschildert, lassen es als wahrscheinlich, wenn auch nicht als sicher erscheinen, daß sich der Protoplast lokal an der äußersten Spitze des dünnen Seitenastes *aktiv* vermehrt hat (vgl. auch S. 75). Unwahrscheinlich dagegen scheint es mir, daß sich in den dünnen Seitenast ein Strom von Protoplasma ergossen habe und an seiner Spitze gewissermaßen herausgequollen sei, und zwar aus folgenden Gründen. *Nachdem* Superregenerate an dünnen Seitenästen entstanden sind, wachsen sie sicher nicht durch Nachschub, sondern durch aktive Vermehrung des eigenen Protoplasten weiter; das ist in solchen Fällen besonders deutlich, bei denen Wirtel und Hut gebildet werden. Wenn sich der Protoplast aber *nach* ihrer Anlage aktiv vermehrt, dann dürften sie auch schon durch aktive Vermehrung des Protoplasten an der äußersten Spitze des dünnen Seitenastes *entstehen*, was auch mit dem normalen Spitzenwachstum von *Acetabularia* im Einklang steht; denn dieses beruht offenbar auf der Vermehrung des Protoplasten an der Spitze des Stieles. Plasma wandert also vermutlich nicht in den dünnen Seitenast ein, wohl aber formbildende Substanzen. Und so sprechen die hier geschilderten Befunde wiederum dafür, daß diese Substanzen nicht protoplasmatischer, sondern nichtlebender Natur sind.

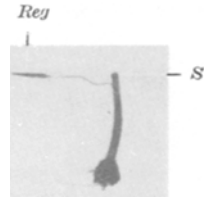


Abb. 25.
629,1 h. Kernhaltiges
Teilstück mit kurzem
Stiel. Die Regenera-
tion setzte nicht an
der Schnittfläche, son-
dern an einem ganz
dünnen Seitenast ein.
Reg das Regenerat,
s die ursprüngliche
Schnittfläche.
Etwa 4mal.

Die Natur der formbildenden Stoffe als nichtlebender, rein chemischer Stoffe kann zwar bei dem gegenwärtigen Stand der Untersuchungen nur erschlossen werden, ich sehe aber keine andere Möglichkeit, das Verhalten der verschiedenen Teilstücke auf andere Weise widerspruchsfrei

¹ In anderen ähnlichen Fällen ging die Formbildung normal weiter. Stets handelte es sich dabei zwar um kernhaltige Teilstücke, aber die formbildenden Stoffe sind bei diesen in derselben Weise an der Arbeit wie bei kernlosen Teilstücken (S. 71f.).

zu deuten. Es muß — neben anderen Fragen — die Aufgabe weiterer Versuche sein, zu prüfen, ob sich auch ein unmittelbarer Nachweis für die rein stofflich-chemische Natur der Formbildungsstoffe erbringen läßt. Ebenso muß die allgemein chemische Natur aufgeklärt werden; hierüber läßt sich zur Zeit nur sagen, daß die formbildenden Stoffe keinen Fermentcharakter besitzen können; denn das Wesen der Fermente besteht darin, daß sie bereits in geringster Menge eine vollkommene Aktivierung des jeweiligen Vorganges bewirken, während die formbildenden Stoffe in quantitativ verschiedenen Mengen auch verschiedengradige Wirkungen hervorrufen.

Und schließlich sei noch auf eine andere Frage hingewiesen: es stehen noch genauere Untersuchungen über den Gültigkeitsbereich der Proportionalitätsregel aus. In dieser Richtung liegt z. B. die Frage, ob die formbildenden Stoffe auch um so stärker erfaßt werden, je länger ein Teilstück ist. Bisher sind die längsten f_1V_1 -Teile ja nur 1,5 cm lang gewesen. In einem 2 cm und noch längeren Teilstück sind zwar mehr formbildende Stoffe vorhanden, es muß aber noch ermittelt werden, ob der von einer Schnittfläche ausgehende, aktivierende Reiz auch über sehr lange Strecken wirkt. Und ebenso müßte ermittelt werden, nicht nur ob in dieser Hinsicht ein Maximum, sondern auch, ob vielleicht ein Optimum vorliegt, nach dessen Überschreitung eine Abnahme der Leistungsfähigkeit erfolgen könnte. Die Proportionalitätsregel ist also zunächst nur für 0,25 cm, 0,5 cm und 1,5 cm lange Teile gültig; wie es mit den zwischen 0,5 und 1,5 cm stehenden Längen und noch größeren Längen steht, ist noch zu ermitteln. Und auch in dem bisher erfaßten Bereich ist zu bedenken, daß noch keine Aussage darüber gemacht werden kann, ob die ganze Menge formbildender Stoffe an die jeweiligen Orte mit Formbildung wandert. In einigen Fällen war ja das Maß der Formbildung unerwartet groß. Das könnte vielleicht darauf beruhen, daß die formbildenden Stoffe in besonderem Maße aktiviert worden wären. Der eigentliche Inhalt der Proportionalitätsregel ist überhaupt zunächst nur der, daß die Vollkommenheit der Formbildung in der Regel von der Menge der Stoffe abhängt, die sich am Orte der Formbildung ansammelt, und in der Regel sammeln sich eben um so mehr Stoffe an, je mehr vor der Amputation in dem fraglichen Bezirk vorhanden waren.

7. Über die Fähigkeit, ein Rhizoid zu regenerieren.

In den vorhergehenden Abschnitten sind nur solche Fälle von Formbildung kernloser Teile beschrieben worden, bei denen ein Vorderende gebildet wurde, sei es an einer vorderen oder hinteren Schnittfläche. Wie steht es nun mit der Fähigkeit, auch ein Hinterende, also ein Rhizoid, zu regenerieren? In der Mitteilung von 1932 (S. 51) mußte noch gesagt werden, daß, von ganz seltenen unklaren Ausnahmen abgesehen, nur Vorderenden gebildet wurden. Die f_1V_1 -Serie lieferte aber auch in dieser Frage ganz klare Ergebnisse. Es wurden nämlich von bestimmten Teilstücken Rhizoide in recht beträchtlicher Zahl regeneriert.

Die Rhizoide erreichten niemals vollkommen typische Ausbildung, sondern waren immer schwächer entwickelt als das normale, kernhaltige Rhizoid. Trotzdem waren sie meist eindeutig als Rhizoide zu erkennen. In Abb. 26a—d sind 4 solche Rhizoide von verschiedener Vollkommenheit wiedergegeben (Abb. 26b—c stammen nicht von f_1V_1 -Teilen, sondern

von $f_3 II_1 \times I_4$ -Teilen; s. u.). Die Rhizoidnatur dieser Bildungen ist an den Ästen besonders deutlich, die sich etwas umschlingen und am Ende die leicht plättchenförmige Verbreiterung zeigen, wie sie für kernhaltige Rhizoide charakteristisch ist. In vielen Fällen kam es aber nur zu einem Ansatz einer Rhizoidregeneration. In Abb. 26 *d* ist der Ansatz deutlich von Rhizoidcharakter, in anderen Fällen war er aber so schwach, daß man zweifeln konnte, ob es sich wirklich um den Ansatz zu einem Rhizoid handelte. Ich möchte aber doch annehmen, daß es Ansätze zu Rhizoiden waren, denn erstens liegen diese Gebilde auf dem Wege der

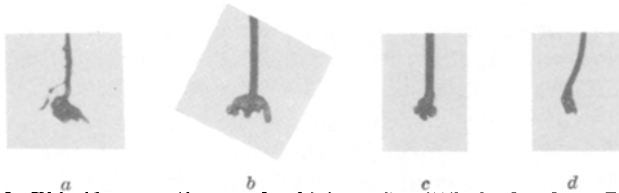


Abb. 26 *a-d*. Rhizoidregeneration an der hinteren Schnittfläche kernloser Teilstücke in verschiedenem Grade von Vollkommenheit. Jeweils nur der hinterste Teil abgebildet. *a* $f_1 V_1$ 732,4 m 0,5 cm lang, vorne 0,75 cm, hinten 1,75 cm amputiert. Vorne nur Ansatz zur Regeneration, hinten sehr gutes Rhizoidregenerat. *b* $f_2 II_1 \times I_4$ 552,2 m etwa 2 cm lang. Vorne 0,25 cm, hinten etwa 1,75 cm amputiert. Vorne gerade der dritte (!) typische Wirtel in Ausbildung (danach noch einen Kümmerwirtel gebildet), hinten gutes Rhizoidregenerat. *c* $f_2 II_1 \times I_4$ 550,3 m etwa 1,5 cm lang, vorne 0,25 cm, hinten etwa 1,25 cm amputiert. Vorne der zweite typische Wirtel vor Entfaltung, danach noch einen typischen Wirtel gebildet; hinten kleines Rhizoidregenerat. *d* $f_1 V_1$ 1 cm lang. Vorne 0,5 cm, hinten 1,5 cm amputiert. Vorne 1 typischen und 1 Kümmerwirtel regeneriert, hinten Rhizoidregeneration im Ansatz. Etwa 4mal.

Übergangsstadien von Ansätzen — deutlichen Rhizoiden, und zweitens entstanden sie besonders oft an den Orten, wo solche Übergangsstadien zu erwarten waren. — Die Rhizoide entstanden in den meisten, vielleicht sogar allen Fällen, ohne daß zuvor der Stiel auswuchs (wie es bei der Entstehung eines Vorderendes stets der Fall ist).

Tabelle 12. Neubildung von Rhizoiden bei kernlosen $f_1 V_1$ -Teilen.

Länge cm	Region	Mit rhiz. Regeneration			Ohne rhiz. Regeneration	Gesamtzahl der Teilstücke
		Ansatz	gut	Sa.		
1,5	hinten fehlt nur Rhizoid	18	16 ¹	34	6	40
1,5	hinten fehlt 0,5 cm und mehr	18 ²	11	29	185	214
0,5	hinten fehlt nur Rhizoid	1	0	1	28	29
0,5	hinten fehlt 0,25 cm und mehr	4	0	4	235	239
0,25	hinten fehlt nur Rhizoid	2	1	3	22	25
0,25	hinten fehlt 0,25 cm und mehr	0	0	0	306	306

¹ Davon 1 mal vorne. ² davon 3mal vorne. Alle anderen Rhizoide entstanden hinten.

In Tabelle 12 sind alle Befunde zusammengefaßt. Es handelt sich dabei um genau dieselben Teilstücke, die in den vorhergehenden $f_1 V_1$ -Tabellen hinsichtlich ihrer Fähigkeit, ein Vorderende zu bilden, zusammengestellt sind; die Rhizoidbildungsfähigkeit wurde dabei absichtlich außer

Betracht gelassen. Die Teilstücke sind in der Tabelle in umgekehrter Reihenfolge angeordnet als vorher, indem die hintersten direkt über dem Rhizoid endigenden Teilstücke zuerst angeführt sind. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß die Länge der unberührten f_1V_1 -Pflanzen ± 3 cm war; einem 1,5 cm langen Teilstück, dem hinten nur das Rhizoid fehlt, fehlen vorne also 1,5 cm usw. (vgl. hierzu Abb. 22). Aus der Tabelle geht hervor, daß 1,5 cm lange Teile häufiger und besser Rhizoide regenerieren, als 0,5 cm oder 0,25 cm lange Teile. Es geht weiter aus ihr hervor, daß das Rhizoidbildungsvermögen am besten bei solchen Teilen entwickelt ist, die hinten unmittelbar über dem Rhizoid endigen. An Teilstücken, die aus weiter vorn gelegenen Regionen stammen, ist es wesentlich unvollkommener entwickelt, fehlt bei den 0,25 cm langen Teilen sogar ganz. In Ergänzung zu der Tabelle ist noch hinzuzufügen, daß bei den 1,5 cm langen Teilen diejenigen Serien, denen hinten 0,5 cm und mehr fehlte, besten Falles nur eine geringfügig sich steigernde Abnahme der Rhizoidbildungspotenzen erkennen ließen (d. s. in Abb. 22 alle 1,5-cm-Teile bis auf das letzte rechts gelegene). Auch bei 1,5 cm langen *Vorderstücken* (denen hinten also 1,5 cm fehlt) wurden noch Rhizoide oder Ansätze dazu beobachtet. Die Rhizoide entstanden meist an der hinteren Schnittfläche, nur 4mal wurde *vorne* ein Rhizoid gebildet, und zwar von 1,5 cm langen Teilstücken. In 3 Fällen, darunter einem Vorderstück (!), kam es allerdings nicht über einen schwachen Ansatz hinaus, und nur in 1 Fall wurde ein etwas besseres Rhizoid gebildet (das betreffende Teilstück gehörte zur hintersten Serie). In einer Anzahl Fälle wurde von dem regenerierenden Teilstück *nur* ein Rhizoid gebildet, z. B. bei allen hintersten 0,25-cm- und 0,5-cm-Teilen (die ja nur sehr wenig Stoffe für Vorderende besitzen), in vielen anderen aber — besonders oft natürlich bei den 1,5-cm-Teilen — wurde an der entgegengesetzten Schnittfläche außerdem ein Vorderende gebildet (s. Erklärung zu Abb. 26*b—d*). Das kann auch eintreten, wenn das Rhizoid an einer vorderen Schnittfläche entstand, so daß das Vorderende hinten angelegt wurde. Bei solchen Teilstücken (3) ist die Polarität also vollkommen umgekehrt worden.

Wir erhalten demnach dasselbe Bild wie bei der Entstehung von Vorderenden, nur in umgekehrter Form: die Fähigkeit, ein Rhizoid auszubilden, ist *hinten* besonders gut entwickelt, sie ist außerdem um so besser, je länger die Teilstücke sind. Im ganzen ist aber die Fähigkeit, ein Rhizoid zu bilden, schwächer entwickelt als die entsprechende Fähigkeit, Vorderenden zu bilden. In Analogie zu den Schlußfolgerungen über die Entstehung eines Vorderendes scheint mir danach der Schluß berechtigt, daß *rhizoidbildende Stoffe* vorhanden sind. Sie sind hinten in relativ großer Menge vorhanden, weiter vorne in geringerer Menge. Absolut genommen, sind sie anscheinend auch in der günstigsten Region (hinten) in geringerer Menge vorhanden, als die Stoffe für Vorderende (vorne). In längeren Teilstücken sind mehr Rhizoidstoffe vorhanden als in den

aus der entsprechenden Region stammenden kürzeren, daher die bessere Rhizoidbildungsfähigkeit längerer Teilstücke. Die Rhizoidstoffe wandern im allgemeinen nach hinten, können aber auch nach vorne wandern, dann entsteht vorne ein Rhizoid. Und schließlich dürften die Rhizoidstoffe ebenso wie die „Stoffe für Vorderende“ nichtlebender Natur sein. Alle Befunde sprechen weiterhin dafür, daß die Rhizoidstoffe von anderer Art als die Stoffe für Vorderende sind, was sich allerdings zur Zeit nicht unmittelbar erweisen läßt. Wenn daher im folgenden von der Annahme eines Unterschiedes ausgegangen wird, so muß das mit einem gewissen Vorbehalt geschehen.

Die Ergebnisse an der f_1V_1 -Serie stehen noch ziemlich isoliert da, und es ist wünschenswert, sie an weiteren Versuchsserien zu bestätigen. Von anderen Kulturen wurden ungefähr 100 über dem Rhizoid endigende Teilstücke untersucht, die 1,5 cm oder länger waren. Von diesen wurden nur 5 Ansätze und 1 gutes Rhizoid — stets hinten — ausgebildet. Von den vielen weiter vorne gelegenen Mittelstücken der gleichen Kulturen wurde niemals ein Rhizoid, auch kein Ansatz dazu, gebildet. (Bei einer anderen Kultur $f_3 II_1 \times II_4$ scheint die Rhizoidbildungsfähigkeit besser entwickelt gewesen zu sein, doch wurden hiervon nur relativ wenige Teilstücke untersucht. Abb. 26b und c stammt von Teilstücken dieser Kultur). Offenbar ist das Rhizoidbildungsvermögen der f_1V_1 besonders stark ausgeprägt gewesen, wobei daran erinnert sei, daß auch sonst die f_1V_1 -Teile besonders regenerationskräftig waren (s. S. 53). Demnach stehen die Befunde an den f_1V_1 -Teilen nicht im Widerspruch zu den Ergebnissen an anderen Kulturen. — Wie hier vorweggenommen sei, wurde die Fähigkeit zur Rhizoidbildung im wesentlichen nur bei großen, hutlosen Pflanzen untersucht. Es wurden jedoch auch von Teilstücken mittelgroßer Pflanzen und einmal von einem Teilstück einer Pflanze mit kleinem Hut Rhizoide gebildet.

8. Abschließende Erörterungen (besonders zum Problem der Polarität).

In der unberührten, großen, noch hutlosen *Acetabularia*-Pflanze ist ein doppeltes Gefälle vorhanden. Das eine Gefälle geht von vorn nach hinten und kann aus der verschieden stark ausgeprägten Fähigkeit, ein Vorderende zu bilden, abgelesen werden. Das andere Gefälle geht in umgekehrter Richtung von hinten nach vorn; hierauf beruht die verschieden starke Fähigkeit, ein Rhizoid zu bilden. Die Gefälle — insbesondere das Vorn-Hinten-Gefälle — sind sehr wahrscheinlich *Konzentrationsgefälle nichtlebender Stoffe*. In den beiden Schemata der Abb. 27 ist die Stärke der beiden Gefälle wiedergegeben, soweit sie sich bisher aus den Versuchsergebnissen hat erschließen lassen. Dabei ist über die unmittelbaren Befunde hinausgehend angenommen worden, daß auch im hintersten und vordersten Teil des Stieles jeweils formbildende Stoffe in geringer Konzentration sich befinden; es ist kaum anzunehmen, daß diese Teile stets stoffleer sind. Durch einen Querstrich ist angedeutet, bis zu welcher Region sicher Stoffe vorhanden sind, jedenfalls bei einem Teil der Pflanzen. Bei den Stoffen für Vorderende ist weiterhin angenommen worden, daß sie auch in dem vordersten 0,25 cm langen Bezirk, wo sie ja in besonders großer Menge angehäuft sind, einen Abfall aufweisen. Ähnliches gilt für die Rhizoidbildungsstoffe. Das Rhizoid ist

leer gelassen worden; ob in ihm besonders viel Rhizoidbildungsstoffe konzentriert sind, muß ebenfalls noch ermittelt werden. Aus den Versuchsergebnissen folgt, daß das Konzentrationsgefälle nicht gleichmäßig ist, sondern im vordersten und ebenso im hintersten Teil der Pflanze ein relativ sehr starker Abfall erfolgt. Die Rhizoidbildungsstoffe sind vielleicht in geringerer Konzentration vorhanden als die Stoffe für Vorderende, was in den Schemata in entsprechender Weise angedeutet ist.

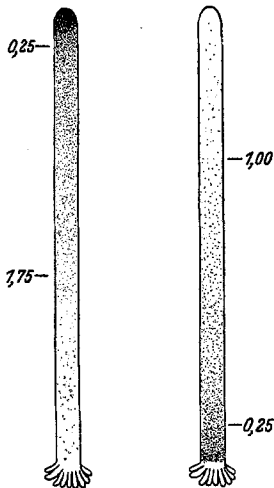


Abb. 27. Schema des Konzentrationsgefälles der Formbildungsstoffe. Links: Stoffe für Vorderende. Rechts: Rhizoidstoffe. Vergrößerung 2mal; daher stimmen die Zentimeterzahlen nicht mit der realen Länge der Abbildung überein.

In den meisten, vielleicht in allen kernlosen Teilstücken, sind also sowohl Formbildungsstoffe für Vorderende wie Rhizoidbildungsstoffe vorhanden. Was nun an einer Schnittfläche gebildet wird, hängt davon ab, welche Stoffe sich in genügender Menge an der Schnittfläche anreichern. In der Regel wandern die Stoffe für Vorderende nach vorne, die Rhizoidstoffe nach hinten; aber sie können beide auch in umgekehrter Richtung wandern. Findet an einem Teilstück eine doppelte Umkehrung statt, so entsteht vorne ein Rhizoid, hinten ein Vorderende; es erfolgt also völlige Umkehrung der Polarität, wofür oben ein Beispiel angeführt wurde. Es ist danach durchaus zu erwarten, daß mitunter auch einmal beide Stoffe in genügender Menge an *einer* Schnittfläche sich anhäufen. Vielleicht findet dann ein „Kampf“ zwischen ihnen statt und vielleicht sind einige Fälle so zu deuten, bei denen erst eine Gabelung an der hinteren Schnittfläche entstand, die wie ein Ansatz zur Rhizoidbildung aussah, doch wuchs dann der eine Ast weiter und bildete einen

Kümmertwirl aus. In einem anderen Fall wurde erst ein Kümmertwirl und danach anscheinend ein Ansatz zu einem Rhizoid gebildet. Damit konzentriert sich das Polaritätsproblem bei *Acetabularia* auf die Frage: *warum* wandern die Stoffe für Vorderende in der Regel nach vorne, die Rhizoidstoffe dagegen nach hinten? Die Aufklärung dieser Frage ist Aufgabe weiterer Untersuchungen.

Alles dieses gilt zunächst für kernlose Teile. Aber auch für die normale, wachsende, kernhaltige Pflanze liegen die Dinge ähnlich. Die beiden entgegengesetzt gerichteten Gefälle sind ja in der unberührten kernhaltigen Pflanze vorhanden. Es ist daher wiederum die Frage, warum konzentrieren sich die Stoffe für Vorderende besonders vorne und die Rhizoidstoffe hinten? Darüber läßt sich zur Zeit keine Aussage machen; wir wissen nur, daß es so ist. Damit erscheint aber der normale Ablauf der Formbildung weitgehend gewährleistet. Formbildung tritt überall

da ein, wo die entsprechenden Stoffe sich anhäufen und wo Formbildung zugleich möglich ist. Die Spezifität der Stoffe ist dabei der eigentlich verursachende Faktor für die *Art* der Formbildung. Nun ist an jedem normalen Vorderende Formbildung möglich, da dort aber auch die Stoffe für Vorderende sich anhäufen, so entstehen vorne immer diejenigen Differenzierungen, die für ein Vorderende charakteristisch sind. Hinten aber wird, nachdem das Rhizoid einmal ausgebildet ist, in der Regel keine Formbildung mehr geleistet. Die dort konzentrierten Rhizoidstoffe üben daher keine Wirkung aus. Schafft man aber Bedingungen, unter denen auch hinten neue Formbildung möglich wird, so kann neben dem alten ein neues Rhizoid entstehen. Das war z. B. bei mehreren Transplantationsversuchen der Fall. In Abb. 28 ist ein solches neuentstandenes (nicht vollkommen entwickeltes) Rhizoid wiedergegeben. In diesem Fall war eine Pflanze dicht über dem Rhizoid abgeschnitten worden und ein neues Vorderende, dem hinten nur das Rhizoid abgeschnitten war, übergeschoben worden. In den meisten derartigen Fällen erfolgt an der Transplantationsstelle nur Verwachsung, aber keine Formbildung; in einigen war aber der Wundreiz offenbar stark genug, um auch Formbildungsvorgänge zu aktivieren, und so entstand bei der abgebildeten Pflanze an der Verwachsungsstelle ein Rhizoid¹.

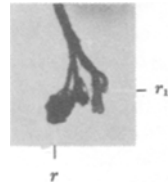


Abb. 28. 446.1t. Auf ein Rhizoid (*r*) ist ein Stiel einer anderen Pflanze transplantiert worden (+ Verwachsungsstelle). Dieser hat nach hinten ein akzessorisches Rhizoid (*r*₁) regeneriert. Etwa 4mal.

Die Verteilung der formbildenden Stoffe in der großen, hutlosen Pflanze ist derartig, daß in Verbindung mit den geschilderten Umständen die normale Polarität in der Regel *aufrechterhalten* bleibt. Man darf wohl annehmen, daß bei den jüngeren Stadien, also auch bei Keimlingen, die noch kein Rhizoid besitzen, die gleichen Verhältnisse vorliegen, nur in wesentlich abgeschwächter Form. Bei den Keimlingen dürfte das Rhizoid hinten entstehen, weil sich dort die Rhizoidstoffe anhäufen, die Stoffe für Vorderende aber werden wiederum an das entgegengesetzte Ende verfrachtet, so daß dort das Vorderende entsteht. Dabei spielen äußere Bedingungen in der Erhaltung des Normalzustandes offenbar eine nicht unwesentliche Rolle. So zeigte es sich, daß Keimlinge, die sich festgeheftet hatten und in Ruhe gelassen wurden, in normaler Polarität *heranwachsen*. Wurden sie dagegen abgelöst und durch häufige Übertragung u. a. an einer neuen Festheftung verhindert, so erfolgte auffallend oft eine Umkehrung der Polarität, wie es oben an kernhaltigen Regeneraten solcher Keimlinge beschrieben wurde. *Welche* äußeren und inneren

¹ Damit ist nicht gesagt, daß *nur* ein Rhizoid entstehen konnte. Wenn sich hinten einmal als Ausnahme Stoffe für Vorderende anhäufen, so entsteht dort ein neues Vorderende. Daß dem so sein kann, folgt aus den beschriebenen Polaritäts-umkehrungen an Rhizoiden (S. 23).

Faktoren im einzelnen für die Aufrechterhaltung oder Abänderung des Normalzustandes verantwortlich sind und welche Faktoren in der auskeimenden Zygote die Verschiedenartigkeit zwischen Vorder- und Hinterende *entstehen* lassen, ist eine Frage für sich. *Nachdem* die Verschiedenheit aber einmal entstanden ist, sind die Formbildungsstoffe die eigentlich verantwortlichen Faktoren für die *Art* der Formbildung. Alle übrigen Faktoren können nur fördernd oder abändernd auf die *Verteilung* dieser Stoffe einwirken.

In diesem Zusammenhang sei hinzugefügt, daß auch bei kernhaltigen Pflanzen Rhizoide mitunter am falschen Ort entstehen können. So z. B. in dem in Abb. 13, S. 21 wiedergegebenen Falle, bei dem ein Seitentrieb nach hinten ein rhizoidähnliches Gebilde produzierte. Ebenso wurde einmal eine Pflanze gefunden, die an einem kurzen, ziemlich weit vorne befindlichen Seitenast ein recht gutes Rhizoid gebildet hatte.

Wie oben schon hervorgehoben, engt sich auf Grund der beschriebenen Verhältnisse das eigentliche Polaritätsproblem auf die Frage ein: Warum werden die Stoffe für Vorderende in der Regel vorne, die Rhizoidstoffe hinten angereichert? Die Frage der Wirkungsart dieser Stoffe dagegen ist ein Formbildungsproblem. F. W. WENT (1932) hat die Hypothese aufgestellt, daß für polare Wanderungen spezifischer Stoffe bei höheren Pflanzen elektrische Potentialgefälle verantwortlich seien. Abgesehen davon, daß über die *Ursachen* des gerichteten Transportes bei *Acetabularia* noch keine Versuche ausgeführt wurden, stimmt die WENTsche Auffassung mit den bei *Acetabularia* gefundenen Verhältnissen überein: spezifische Stoffe werden in bestimmter Richtung transportiert. Die Ansichten LUNDS (s. 1925) über die Polarität bei Hydrozoen lassen sich dagegen nicht auf *Acetabularia* anwenden; denn LUND sieht das Wesen der Polarität allein in der Existenz eines elektrischen Potentialgefälles *ohne* Zwischenschaltung spezifischer Stoffe. Auf das übrige ausgedehnte Gebiet der Polaritätserscheinungen braucht hier nicht eingegangen zu werden, nur sei noch hinzugefügt, daß eine Unterscheidung von zwei Polaritätsformen — Differential- und Integralpolarität — wie sie ZIMMERMANN (1929) besonders für *Caulerpa* vornimmt, bei *Acetabularia* nicht erforderlich ist; denn bei *Acetabularia* beruht die Polarität der gesamten Pflanze wie jedes einzelnen kleinen Teilstückes auf demselben Prinzip.

Aus allen im vorstehenden geschilderten Befunden geht hervor, daß die Art der Formbildung von der Art der einwirkenden formbildenden Stoffe abhängt. Diese wirken also so, daß sie dem Protoplasma eine bestimmte Entwicklungsrichtung *induzieren*. Die Rhizoidstoffe induzieren Rhizoidbildungstendenzen, die Stoffe für Vorderende Stiel-, Wirtel- und Hutbildungstendenzen. Sie haben aber noch eine andere Wirkung, nämlich die, daß sie den Protoplasten zur Vermehrung veranlassen. Diese Wirkung muß deshalb von der ersten abgetrennt werden, weil Formbildung und reine Vermehrung ja an sich ganz verschiedene Vorgänge sind.

Wenn es nun Rhizoidstoffe und Stoffe für Vorderende gibt, so erhebt sich die Frage, ob es nur eine Art von Stoffen für Vorderende gibt oder mehrere Arten. Denn diese Stoffe induzieren ja die Tendenz zu morphologisch so verschiedenen Differenzierungen wie Wirtel und Hut. Daher

wäre es sehr verlockend anzunehmen, daß es auch Wirtelstoffe und von diesen unterschiedene Hutstoffe gibt. Indessen liegen die Verhältnisse viel zu kompliziert, als daß sich positive Befunde für diese Annahme anführen ließen. Zur Zeit muß ebenso mit der anderen Möglichkeit gerechnet werden, daß es nur *eine* Art von Stoffen für Vorderende schlechthin gibt, daß aber das Protoplasma für sich einen Reifungsprozeß durchläuft, so daß es, kurz gesagt, auf den gleichen Stoff in dem Zustand w mit Wirtelbildung, im Zustand h mit Hutbildung reagiert.

Mit dem Nachweis von Formbildungsstoffen scheint mir bei *Acetabularia* die berühmte SACHSSche Hypothese der Formbildungsstoffe experimentell bestätigt zu sein. Bei höheren Pflanzen sind formbildende Substanzen bereits bekanntgeworden, und zwar durch die Untersuchungen F. W. WENTs (1929) über wurzelbildende Stoffe. Diese sind nicht artspezifisch, da sie auch in Diastase enthalten sind. Bei *Acetabularia* muß die Frage der Artspezifität noch geprüft werden. In diesem Zusammenhange sei betont, daß die Formbildungsstoffe von *Acetabularia* wohl keine Ähnlichkeit mit dem *Auxin* haben, da es eben Formbildungsstoffe sind, während das *Auxin* ein reiner Wuchsstoff ist. Er bewirkt Zellwandstreckung, die zudem nicht auf Vermehrung des Protoplasmas beruht (F. A. F. C. WENT, 1933). —

Die regionale Verteilung der Formbildungsstoffe bei großen, hutlosen Pflanzen ist nunmehr klargestellt. In den folgenden Abschnitten (B—D) soll ihre regionale Verteilung auf den jüngeren und älteren Stadien geschildert werden, wodurch sich auch Aufklärung über die *zeitliche* Verteilung gewinnen läßt.

B. Jüngere Stadien.

1. Keimlinge und kleine Pflanzen.

Von Keimlingen wurden 39 Vorderstücke, von kleinen Pflanzen 31 Vorderstücke geprüft. Sie gehörten zu denselben Pflänzchen, deren kernhaltige Regenerate oben beschrieben wurden (S. 26). Die Länge der kernlosen Vorderstücke betrug etwa 0,15—0,60 cm, hinten war zum Teil nur das Rhizoid abgeschnitten. Die Teile blieben meist so groß, wie sie von Anfang an waren, zum Teil wuchsen sie ein wenig in die Länge.

2. Mittelgroße Pflanzen.

Hiervon wurden zunächst 25 Vorderstücke untersucht, die alle bis zum Rhizoid reichten. 9 blieben ohne Formbildung, 16 wiesen Formbildung auf. Diese war recht gut, indem, von einer Ausnahme abgesehen (1 Kümmerwirtel), wenigstens 1 typischer Wirtel (11 Teile) gebildet wurde. 3 Teilstücke produzierten je 2 typische Wirtel, eines davon außerdem noch 1 Kümmerwirtel. Hinten regenerierte nur ein Teilstück (typischer Wirtel), das gleiche Teilstück produzierte vorne 1 Kümmerwirtel. Drei Teilstücke wiesen hinten einen Ansatz zu

Rhizoidregeneration auf. Im ganzen wurden von den 16 Teilstückchen mit Formbildung 4 Kümmerwirtel und 18 typische Wirtel gebildet. Hüte, auch Kümmerhüte, entstanden niemals.

Interessant waren die Ergebnisse an Vorderstücken der Kultur $f_3 I_3 \times I_6$ vom 22. 8. 31. Hiervon wurden am 15. 12. 31 12 bis zum Rhizoid reichende Vorderstücke angelegt. Die Pflanzen hatten damals zwar schon Wirtel produziert, standen aber noch etwas vor dem Stadium mittelgroß. Alle 12 Teilstücke blieben ohne Formbildung (nur der Stiel wuchs zum Teil etwas weiter). Am 19. 2. 32 waren die übrigen Pflanzen z. T. größer als mittelgroß, hatten aber das Stadium groß ohne Hut noch nicht erreicht. Es wurden nunmehr 14 weitere, nicht alle bis zum Rhizoid reichende Vorderstücke angelegt. Sie wiesen *alle* Formbildung auf, und zwar recht gute! Es wurden nämlich im ganzen 4 Kümmerwirtel, 23 typische Wirtel und einmal sogar ein Kümmerhut (hinten) produziert. Die beste Leistung waren 3 typische Wirtel, sonst entstand wenigstens 1 typischer Wirtel. 3 Teilstücke regenerierten außerdem zugleich vorne und hinten. Offenbar waren am 15. 12. noch zu wenig formbildende Stoffe vorhanden, als daß Formbildung einsetzen konnte, dagegen hatten sie sich 2 Monate später so stark angereichert, daß nunmehr recht gute Formbildung geleistet werden konnte. Auch das Verhalten der übrigen Vorderstücke mittelgroßer Pflanzen weist in diese Richtung, denn ihr Formbildungsvermögen ist zwar recht gut, aber schwächer entwickelt als an Vorderstücken großer hutloser Pflanzen.

C. Hutpflanzen.

1. Pflanzen mit kleinem Hut.

a) *Vorderstücke* (Tabelle 13). Die Länge der geprüften Vorderstücke (53) schwankte meist zwischen $\frac{1}{3}$ und $\frac{2}{3}$; nur selten waren sie länger oder kürzer. Die Hüte dieser Vorderstücke wuchsen meist mehr oder weniger stark weiter, in 2 Fällen erreichten sie sogar maximale Größe. (Auch abgeschnittene Hüte ohne jeden Stiel können weiterwachsen, ein Hut erreichte hier das Stadium: groß.)

Tabelle 13. Vorderstücke von Pflanzen mit kleinem Hut.

ohne Formbildung: 24 (45%)
mit „ : 29 (55%)

53

Es wurden gebildet, stets
hinten:

K w.	10
W typ.	14
K hut	14
Defekthut	1
H typ.	5
	44

Wenn an Vorderstücken von Hutpflanzen neue Differenzierungen entstehen sollen, so ist das nur an der hinteren Schnittfläche möglich (sofern nicht der Stiel vorne „spontan“ weiterwächst). Dort entstanden sie auch in überraschend hoher Zahl, und zwar stets als Heteromorphosen. Von den 53 Teilstücken wiesen nämlich 29 (54,7%) Form-

bildung auf. Im allgemeinen dürfte die Formbildungsfähigkeit an der hinteren Schnittfläche sogar noch höher sein, da sich darunter 18 Vorder-

stücke einer offenbar sehr schlecht regenerationsfähigen Kultur befanden (nur 3 mit, 15 ohne Formbildung). Die Qualität der Formbildung war außerordentlich gut, was schon daraus hervorgeht, daß ein kleiner Defekthut (Abb. 9, S. 14) und 5 typische Hüte gebildet wurden. Die schlechteste Leistung war 1 kümmerwirtel (3 Fälle), die beste Leistung 1 typischer Wirtel und typischer Hut (ebenfalls 3 Fälle). Das eine dieser Teilstücke brachte es bis zum Stadium: Hut groß (66v), der vordere Hut zerfiel allmählich; die hintere Schnittfläche lag hier unmittelbar über dem

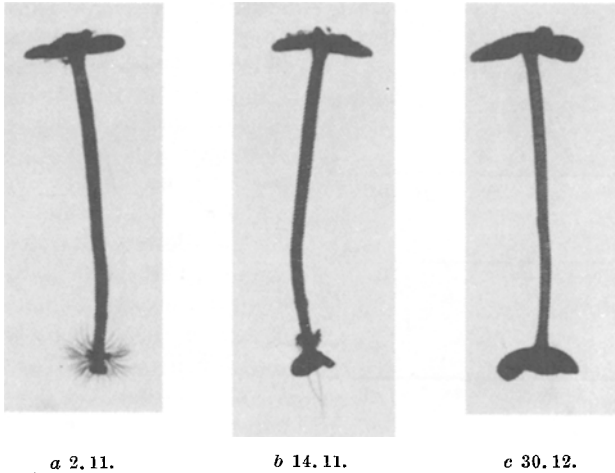


Abb. 29 a-c. 287v. Vorderstück einer Pflanze mit kleinem Hut, von der halben Ausgangslänge. Am 20. 10. 31 angelegt. a 2. 11. hinten ein typischer Wirtel entfaltet, Hut in Anlage. b, c 14. 11. und 30. 12. Der heteromorphe Hut wächst zu mittlerer Größe heran, der vordere Hut wird fast groß. Etwa 4mal.

Rhizoid, woraus hervorgeht, daß auch ganz hinten typische Hüte entstehen können. Ein anderes Teilstück (287v) brachte es bis zu einem mittelgroßen Hut, der vordere Hut wurde fast groß (Abb. 29). In 2 weiteren Fällen wurde ein typischer Hut ohne vorhergehenden Wirtel gebildet, der bei 496.2v „groß“ wurde; der vordere Hut zerfiel auch bei diesem Teilstück.

Bei Vorderstücken von Pflanzen mit kleinem Hut werden also außerordentlich viel formbildende Stoffe nach hinten verfrachtet. Das wird besonders deutlich, wenn man die Zahlen mit der Zahl der Heteromorphosen der 1,5 cm langen f_1V_1 -Vorderstücke vergleicht: 44:17 bei \pm gleichviel Teilstücken mit Formbildung. Auf dem Stadium: Hut klein sind demnach noch sehr viel formbildende Stoffe vorhanden.

b) *Mittelstücke*. 1. Vorne nur Hut amputiert, Längen wie unter a. Von „Mittelstücken“ aus der vordersten Region wurden 80 Teilstücke

geprüft (Tabelle 14)¹. 36 (45%) blieben ohne Formbildung, 44 (55%) wiesen Formbildung auf. Die Regenerationshäufigkeit dürfte ungefähr ebenso hoch, vielleicht etwas geringer sein als bei Vorderstücken. (Rein zahlenmäßig ist sie gleich, doch ist dabei zu bedenken, daß sich unter den Vorderstücken eine ganze Anzahl ungünstiger Teile befand.) Formbildung trat sowohl vorne als hinten ein, jedoch unter wesentlichem Überschuß von vorderen Neubildungen. Beide Schnittflächen wirken also wie bei hutlosen Pflanzen anziehend auf die Ansammlung der formbildenden Stoffe, besonders stark die vordere. Bei den Vorderstücken

Tabelle 14. Teilstücke von Pflanzen mit kleinem Hut, vorne nur den Hut amputiert.

ohne Formbildung: 36 (45%)
mit „ : 44 (55%)

80

	Es wurden gebildet		
	v	h	zusammen
K w. . . .	14	6	20
W typ. . .	17	8	25
K hut. . .	11	4	15
H typ. . .	2	0	2
	44	18	62

dagegen wurden außerordentlich viele und gute Heteromorphosen gebildet. Das ist auch verständlich: vorne war schon der Hut ausgebildet, so daß dort keine neuen Differenzierungen mehr entstanden; es war hier nur eine hintere Schnittfläche vorhanden, so daß die Konkurrenz einer vorderen Schnittfläche fehlte. Wenn aber auch eine vordere Schnittfläche vorhanden ist, so trägt diese Stelle in der Regel deshalb den Sieg davon, weil offenbar die *normale* Wanderungstendenz der Stoffe wiederum nach vorne gerichtet ist.

Die Leistungen der vordersten Mittelstücke waren noch sehr gut. Die besten Leistungen einzelner Teilstücke waren: 1 (nicht ganz) typischer, fast mittlerer Hut ohne vorhergehenden Wirtel, 1 ebensolcher kleiner Hut und einmal 3 typische Wirtel (stets vorne). Nach der Hutbildungsfähigkeit zu urteilen, hat die Leistungsfähigkeit gegenüber den Vorderstücken etwas abgenommen. Hieraus folgt, daß im vorderen Teil des Stieles immerhin noch sehr viel formbildende Stoffe vorhanden sind. Das Plus der Vorderstücke dürfte auf Kosten der im Hut lokalisierten Stoffe kommen.

Vergleichen wir die Teilstücke mit den „Vorderstücken mit zwei Schnittflächen“ großer hutloser Pflanzen, so hat sich das Formbildungsvermögen wohl im ganzen nicht wesentlich verschlechtert oder verbessert. Da die Zahlen der Tabellen 14 und 7 und 10 aus den angeführten Gründen nicht unmittelbar verglichen werden dürfen, so mag es an dieser kurzen Feststellung genügen.

¹ Ich möchte diese Teilstücke absichtlich nicht „Vorderstücke mit zwei Schnittflächen“ nennen, da sie mit denen großer, hutloser Pflanzen nicht direkt vergleichbar sind. Aus diesem Grunde ist es auch nicht überraschend, daß die Zahl der Heteromorphosen viel kleiner ist; denn die Störung bei Amputation des Hutes ist wesentlich geringer, als wenn bei der hutlosen Pflanze die äußerste Spitze abgeschnitten wird (vgl. Tabelle 14 mit Tabelle 7 und 10).

2. *Mittelstücke aus den hinteren Regionen.* Länge im allgemeinen $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$; vorne wenigstens $\frac{1}{3}$ amputiert. Hiervon wurden 93 Teilstücke geprüft, von denen der größte Teil, nämlich 89, ohne Formbildung blieb. Die beste Leistung der 4 regenerierenden Teilstücke war: 1 typischer Wirtel + Kümmerhut vorne, 1 typischer Wirtel hinten, Bildungen, die von demselben Teilstück produziert wurden. Im Vergleich zu den Teilstücken aus der vorderen Region ist also ein rapider Abfall festzustellen, woraus folgt, daß die Stoffe für Vorderende wie auf den jüngeren Stadien besonders vorne konzentriert sind. Im Vergleich zu den Mittelstücken großer hutloser Pflanzen hat die Formbildungsfähigkeit offenbar nachgelassen (vgl. Tab. 4).

2. *Pflanzen mit mittlerem bis maximalem Hut.*

An Vorderstücken mit mittlerem Hut wurden 40 geprüft. Die vorderen Hüte erreichten in großer Zahl maximale Größe, was meistens auch bei einzeln abgeschnittenen Hüten der Fall war. Hinten blieben 30 Vorderstücke (75%) ohne Formbildung, nur 10 (25%) wiesen Formbildung auf. Davon bildeten 4 Teile nur 1 Kümmerwirtel, 1 Teil 1 Kümmerhut, sonst wurde wenigstens 1 typischer Wirtel gebildet (4 Teile) und im besten Falle 1 typischer Wirtel und typischer Hut (1932, Abb. 8, S. 53). Die Formbildung kann also noch sehr gut sein, gegen die Vorderstücke der vorhergehenden Stadien ist jedoch im ganzen ein starkes Sinken der Formbildungsfähigkeit festzustellen. Von Pflanzen mit großem, maximalem Hut wurden 79 Vorderstücke geprüft; 54 (69%) blieben ohne Formbildung, 25 (31%) wiesen Formbildung auf. Es sieht danach so aus, als ob die Regenerationshäufigkeit gestiegen sei; doch dürfte das auf einem Zufall beruhen. Die Qualität der Formbildung hat jedenfalls weiter nachgelassen, denn von den 25 Teilen mit Formbildung bildeten 20 nur einen Kümmerwirtel, 1 einen Kümmerhut und nur 4 Teile bildeten einen typischen Wirtel + Kümmerwirtel oder Kümmerhut.

Von Mittelstücken aus der vordersten Region (vorne nur Hut amputiert) wurden nur solche von Pflanzen mit mittlerem Hut untersucht: 21 Teile, von denen 15 ohne Formbildung blieben. Von den 6 Teilen mit Formbildung produzierten 2 Teile nur 1 Kümmerhut, 3 Teile nur 1 typischen Wirtel, 1 Teilstück schließlich 1 typischen Wirtel und typischen Hut (es wurde auf dem Stadium: Hut klein fixiert). Alle Bildungen bis auf einen typischen Wirtel entstanden vorne. Die Regenerationsquote erscheint im Vergleich zu den Vorderstücken mit mittlerem Hut erhöht, wobei jedoch deren relativ geringe Zahl zu bedenken ist. Aus dem gleichen Grunde kann die Qualität der Leistungen nur mit Vorbehalt verglichen werden: sie scheint kaum schlechter zu sein. Gegenüber den vordersten Mittelstücken von Pflanzen mit *kleinem* Hut ist sie aber offenbar wesentlich schlechter.

An hinteren Mittelstücken von Pflanzen mit mittlerem Hut wurden 12 Teilstücke untersucht, von denen nur 1 einen Ansatz zu einem Kümmerwirtel oder Kümmerhut zeigte. Von Pflanzen mit großem, maximalem Hut wurden 26 Teile untersucht, von denen 1 einen Kümmerwirtel, 1 einen typischen Wirtel bildete. Gegenüber allen vorher geschilderten Teilstücken ist also eine mehr oder weniger starke Verschlechterung der Leistungsfähigkeit festzustellen.

D. Zusammenfassung über die räumliche und zeitliche Verteilung der formbildenden Stoffe.

Das Bild der räumlichen Verteilung der „Stoffe für Vorderende“ ist in allen Stadien das gleiche: vorne sind immer mehr Stoffe vorhanden als hinten. In der zeitlichen Verteilung ergibt sich folgendes Bild: zuerst sind sehr wenig Stoffe vorhanden, dann steigt die Menge an, so daß mittelgroße Pflanzen bereits recht gute Leistungen aufweisen können. Bei großen, noch hutlosen Pflanzen ist das Maximum an Stoffkonzentration erreicht, das bei Pflanzen mit kleinem Hut sich noch nicht wesentlich verändert. Bei noch älteren Pflanzen nimmt die Stoffmenge immer stärker ab. Allerdings ist diese Deutung nicht zwingend. Man könnte auch daran denken, daß an sich immer \pm gleich viel formbildende Stoffe vorhanden sind, daß aber das Plasma mittelgroßer Pflanzen noch nicht, das Plasma alter Pflanzen nicht mehr so gut mit den Stoffen reagieren kann. Aus weiter unten zu erörternden Gründen möchte ich der ersten Annahme den Vorzug geben (S. 77).

E. Zeit- und Längenmessungen.

Hierüber sei nur soviel gesagt, daß die Längenverhältnisse bei der Formbildung kernloser Teile (Wirtelabstände usw.) genau so wie bei langen kernhaltigen Teilstücken sind. Zeitlich kann die Formbildung in seltenen Fällen ebenso schnell ablaufen wie bei kernhaltigen Teilstücken, doch ist sie meist merklich, zum Teil sogar außerordentlich verlangsamt. Das ist besonders bei schlecht regenerationsfähigen Teilen der Fall. Manchmal entstand die erste Neubildung, die nicht die einzige zu bleiben brauchte, erst einen Monat nach der Amputation. Auch können bei einem und demselben Teilstück die Zeiten sehr wechseln, nicht nur in dem Sinne, daß es zuerst schneller, dann langsamer geht, sondern auch das umgekehrte Verhalten kommt vor. Schließlich sei noch erwähnt, daß bei der Entstehung von typischen und Kümmerwirteln an der gleichen Schnittfläche meist erst der typische, danach der Kümmerwirtel entstand, was auch verständlich ist. Aber auch das Umgekehrte kommt vor, wie schon S. 9 erwähnt. In solchen Fällen dürfte sich zuerst relativ wenig Stoff, bei der zweiten Bildung (typischer Wirtel) mehr Stoff angesammelt haben.

VIII. Die Lebensdauer kernloser Teilstücke.

Wenn ein kernloses Teilstück noch einen Monat nach der Amputation mit der Formbildung beginnen kann, so muß es bis zu diesem Zeitpunkt noch sehr lebenskräftig sein. Das ist auch ausnahmslos der Fall, sofern nicht äußere Faktoren ungünstig einwirken. Die durchschnittliche Lebensdauer von Teilstücken der Stadien: groß, ohne Hut — maximaler

Hut beträgt, wie 1932 bereits geschildert, über 3 Monate (100 Tage), was an mehreren hundert Teilstücken ermittelt wurde. Oft wurden die Teilstücke älter als 100 Tage, einige sogar 140—150 Tage. Das Maximalalter war 180 Tage (6 Monate; das Teilstück — 248.1 m — umfaßte die hintere Hälfte einer großen, hutlosen Pflanze). Für die durchschnittliche Lebensdauer ist es gleichgültig, woher das Teilstück stammt; kernlose Rhizoidstücke, Stielteile, isolierte Hüte und Teile von Hüten, selbst einzelne Kammern, sie alle bleiben im Durchschnitt 100 Tage am Leben. Ebenso ist die Größe offenbar ohne Einfluß, kleinste Teilstücke können ebenso lange am Leben bleiben wie große. Auch ist es für die Lebensdauer ohne Belang, ob das kernlose Teilstück eine Formbildung durchgemacht hat oder nicht. Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß *die Lebensdauer kernloser Teilstücke nichts mit der Menge der formbildenden Stoffe zu tun hat*. Aber früher oder später sind sämtliche kernlosen Teilstücke doch dem Tode verfallen, während kernhaltige Stücke bis zu 7 Monaten (vom Tage der Amputation an der bereits erwachsenen Pflanze gerechnet) in dauernder Regeneration, d. h. nicht bloß vegetierend, sondern in dauernder intensiver Formbildung gehalten wurden (S. 20). Das Absterben der kernlosen Stücke geht ganz allmählich vor sich. Äußerlich sichtbar ist, wie sich die Teilstücke verfärben. Bei Beginn des Versuches leuchtend grün, werden sie allmählich schmutzig braungrün und schließlich zerfällt das Stück. Die verfärbten Stücke sind aber noch am Leben, nicht etwa bereits abgestorben und nur ganz allmählich sich zersetzend. Um festzustellen, ob ein Stück noch am Leben war, gab es ein einfaches Kriterium. Durch leichten Druck mit einer Pinzette auf die Zellulosehülle wird die Struktur des Protoplasten und die kontinuierliche Anordnung der Chloroplasten sehr gestört; es entsteht an der Druckstelle eine helle Lücke. Bei lebenden Pflanzen stellt sich nach einiger Zeit die normale Ordnung wieder her, während an toten Pflanzen die Lücke natürlich nicht wieder ausgefüllt wird.

Auch die kernlosen Teilstücke mittelgroßer Pflanzen konnten in seltenen Fällen an 100 Tage alt werden, meist starben sie aber schon nach 70 bis 80 Tagen. Die Teilstücke von 66tägigen kleinen Pflanzen wurden im allgemeinen 50—60 Tage alt, die von 32tägigen Keimlingen nur 20 bis 30 Tage.

IX. Der Einfluß des Kernes auf die Formbildung.

1. Normale kernhaltige Teilstücke und doppelte Regenerationsversuche.

Kernlose Teilstücke besitzen zum Teil ein außerordentlich gut entwickeltes Formbildungsvermögen. Das schließt nicht aus, daß der Kern trotzdem den entscheidenden Einfluß auf die Formbildung besitzt. Der Einfluß des Kernes wird bewiesen durch das vollkommene Formbildungsvermögen *aller* Arten kernhaltiger Teilstücke. So regeneriert etwa ein 0,5 cm langes kernloses Teilstück aus der hintersten Region

einer großen, hutlosen Pflanze niemals, wird aber der Kern (mit dem Rhizoid) daran belassen, so ist die Formbildung vollkommen. Es war von vornherein anzunehmen, daß unter dem Einfluß des Kernes formbildende Stoffe für Vorderende in so großer Menge *neugebildet* und nach vorne verfrachtet werden, daß vollkommene Formbildung erfolgen kann. Dafür ließ sich auch ein unmittelbarer Nachweis erbringen, und zwar durch Versuche mit doppelter Regeneration.

Es wurden zunächst kernhaltige Teilstücke von großen hutlosen Pflanzen und Hutpflanzen hergestellt, und zwar höchstens von der

Tabelle 15. Ergebnisse des doppelten Regenerationsversuches.

ohne Formbildung: 0 (0%)
mit „ : 24 (100%)
24

	Es wurden gebildet		
	v	h	zusammen
K w. . . .	1	0	1
W typ. . . .	26	1 (3)	30
K hut	4	0 (1)	5
H typ. . . .	3	0 (2)	5
	34	7	41

halben Ausgangslänge. In solchen Teilstücken sind also zunächst sehr wenig formbildende Stoffe vorhanden, wie aus dem Verhalten kernloser Teile der gleichen Region hervorgeht¹. Nach 8—18 Tagen, nachdem mindestens der erste, höchstens der zweite Wirtel entfaltet war, wurde auch das Rhizoid mit dem Kern amputiert (20 Teilstücke). Vier Teilstücke wurden amputiert, nachdem schon der Hut in Anlage oder „sehr klein“ war. Sämtliche 24 Teilstücke leisteten sehr gute Formbil-

dung. (Die Ergebnisse sind in Tabelle 15 zusammengestellt; die von den 4 Teilstücken mit Hut gebildeten Heteromorphosen sind in Klammern gesetzt.) Es wurden sogar 5 typische Hüte, sämtlich mit vorhergehendem typischen Wirtel gebildet, von denen 3 über mittelgroß wurden! Es wird also unter dem Einfluß des Kernes in Bezirken, wo sonst sehr wenig formbildende Stoffe sind, sehr viel Stoff *neugebildet*, und zwar spätestens von Entfaltung des ersten Wirtels ab (8 Tage nach der ersten Amputation bereits in großem Überschuß). Durch entsprechende Amputationen an jüngeren Regeneraten muß noch ermittelt werden, von wann ab mehr Stoffe gebildet werden als an sich zur gerade entstehenden Differenzierung notwendig sind.

2. Rhizoidunterteilungen.

Auch durch andere Versuche konnte der Einfluß des Kernes auf die Neubildung formbildender Stoffe erwiesen werden. Die hierüber bereits 1932 mitgeteilten Ergebnisse wurden inzwischen zum Teil zahlenmäßig etwas vergrößert. Bei der ersten Art solcher Versuche handelt

¹ Die Versuche wurden nicht an den besonders regenerationskräftigen $f_1 V_1$ -Pflanzen ausgeführt, sondern an anderen Kulturen, bei denen die Regenerationskraft kernloser Teile nur ebenso stark war wie bei den in Tabelle 4 berücksichtigten Mittelstücken.

es sich um Aufteilung des Rhizoides in zwei oder mehr Teile. Da das Rhizoid aus vielen kleinen Ästen besteht, sind Unterteilungen in zwei oder mehrere Teile leicht auszuführen. Es regenerierte dann immer nur das Teilstück, in dem sich der Kern befand (1932, Abb. 3, S. 48), auch dann, wenn es das kleinste war; in 2 Fällen war das regenerierende Teilstück sogar winzig klein und bestand nur aus 1—2 kleinen Ästchen. Die Regeneration war vollkommen. Die kernlosen Teilstücke regenerierten niemals, auch dann nicht, wenn am Rhizoidteil ein langer Stiel belassen wurde. (Im letzten Falle sollten unter einer größeren Zahl wenigstens einige etwas regenerieren — wie Mittelstücke aus der hintersten Region — doch wurden hiervon nur wenige Teilstücke angelegt.) Diese Ergebnisse sind zu erwarten, wenn der Kern einen wesentlichen Einfluß auf die Formbildung besitzt. Der Kern kann nun in einem beliebigen Rhizoidast liegen. Von außen läßt sich aber nicht erkennen, in welchem Teil des zerstückelten Rhizoides er sich befindet. Wenn unsere Annahme richtig ist, so läßt sich *voraussagen*, daß er stets in dem regenerierenden Teil liegen muß. Das wurde durch die cytologische Prüfung am fixierten und gefärbten Präparat auch bestätigt.

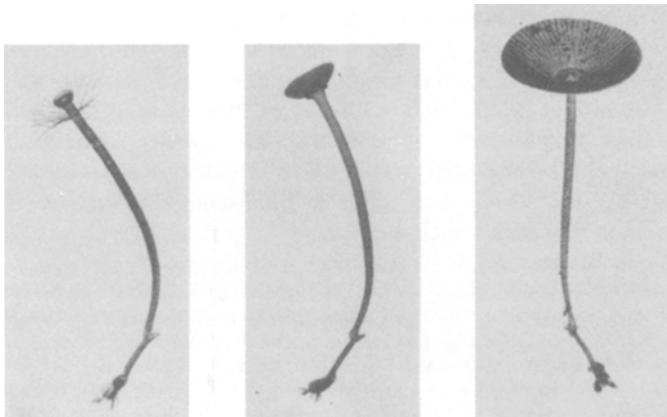
Es wurden 24 Rhizoide unterteilt. Bei zweien blieben alle Teile ohne Regenerat, was nicht überraschend ist (s. S. 27). Bei den übrigen 22 Rhizoiden regenerierte jeweils nur ein Teilstück, cytologisch ergab sich folgendes Bild: Alle Teile mit erwartetem Ergebnis: 11 Rhizoide; cytologisch nur den regenerierenden Teil geprüft (mit Kern): 7 Rhizoide, cytologisch keinen Teil geprüft: 2 Rhizoide. Zwei Rhizoide schließlich ergaben insofern einen unerwarteten Befund, als in den beiden regenerierenden Teilen der Kern nicht zu finden war; auch in den nicht regenerierenden Teilen war er nicht vorhanden. Beide regenerierenden Teile waren aber bei einer kurz vor der Fixierung erfolgenden Reinigung verletzt worden, wodurch offenbar der Kern zum Absterben gebracht worden war.

Aus diesen Versuchen — und den Paraffinversuchen; s. 1932 — geht zugleich hervor, daß nicht das Rhizoid als solches einen Einfluß auf die Formbildung hat. Der Einfluß geht vielmehr immer nur von dem im Rhizoid liegenden Kern aus.

3. *Inverse Transplantationen.*

Bei den inversen Transplantationen — über die technischen Einzelheiten vgl. 1932 — wurde von folgender Überlegung ausgegangen: an der hinteren Schnittfläche eines Mittelstückes, das mehr oder weniger dicht über dem Rhizoid endet, tritt meist keine Regeneration ein, oder wenn doch, so ist sie sehr unvollkommen (Tabelle 4 und Tabelle 10, letzte Gruppe). Gelingt es nun, einen Kern auf die hintere Schnittfläche so einwirken zu lassen, daß sich dort — unter seinem Einfluß neugebildete — formbildende Stoffe ansammeln, so muß die Regeneration vollkommen werden. Eine solche Möglichkeit bot sich durch Ausführung inverser Transplantationen. Dabei wurde ein Mittelstück aus der hintersten Region autoplastisch oder homoplastisch in inverser Richtung auf ein Rhizoid mit kurzem Stiel gepfropft, was durch Ein- oder Überschieben

relativ leicht gelingt. Die ehemals hintere Schnittfläche liegt dann „vorne“ und ist zugleich die einzige freie Schnittfläche. Von 28 inversen Transplantationen mißlingen nur 6, bei denen es zu keiner Verwachsung der beiden Komponenten kam. 22 Transplantate verwuchsen vollkommen; 15 wiesen vollkommene Formbildung auf, 7 blieben ohne Regenerat (Abb. 30; s. auch 1932, Abb. 2, S. 46). Es entstand bei vollkommener Regeneration immer ein Vorderende, Wirtel und typischer Hut, der Cysten ausbilden konnte. Daß bei 7 an sich gelungenen Transplantationen keine Formbildung einsetzte, ist zu verstehen, da das Rhizoid bei der



a 26. 8.

b

c 2. 11.

Abb. 30 a–c. 242 t. Inverse Transplantation auf ein Rhizoid mit kurzem Stiel. Transplantiert am 8. 8. 31 homoplastisch, Teilstücke von Hutpflanzen. a 26. 8. 31. 2. Wirtel entfaltet Hut in Anlage. b 8. 9. Hut klein. c 2. 11. Hut groß. Inverse Richtung des Transplantates *äußerlich* nicht zu erkennen; vgl. 1932, Abb. 2, S. 46. Etwa 4 mal.

Ausführung des Experimentes mitunter ziemlich stark in Mitleidenschaft gezogen wird, wodurch der Kern absterben kann. Bei Kontrolltransplantationen in normaler Polarität war das Verhältnis: 12 Transplantate mit vollkommener Regeneration: 5 ohne Regenerat, also nicht besser als bei inverser Transplantation.

Bei den inversen Transplantaten wurden also wiederum unter dem Einfluß des Kerns formbildende Stoffe neugebildet, die entgegengesetzt der normalen Wanderungsrichtung sich an der freien, ehemals hinteren Schnittfläche ansammelten und dort ein Vorderende entstehen ließen. Die Überwindung der normalen Wanderungsrichtung gelingt offenbar ohne Schwierigkeit.

4. Altertransplantationen.

Hierunter sollen Transplantationen verstanden werden, bei denen ein bereits „gealtertes“ kernloses Mittelstück auf ein kernhaltiges Rhizoid

gepfropft wurde. (Kernlose Teilstücke von \pm erwachsenen Pflanzen sind im Durchschnitt 100 Tage lebensfähig; S. 71.) Es wurden 15 Transplantationen ausgeführt, von denen 9 gelangen, d. h. es kam zu einer Verwachsung. Darunter waren 2 Fälle, in denen das kernlose Teilstück bereits 93 Tage alt und demzufolge von schmutzig braungrüner Farbe war. Das eine Teilstück ergrünte allmählich wieder, ging alsdann aber — ebenso wie das andere — durch einen unglücklichen Zufall verloren. In 6 Fällen trat nun Formbildung am freien Ende ein, und zwar vollkommene! Hiervon seien 3 Fälle kurz beschrieben. Bei 308 t war zunächst ein kernloses Mittelstück ($\frac{1}{3}$) aus der hintersten Region hergestellt worden, das ohne Formbildung blieb und nach 66 Tagen — verfrüht — bereits die charakteristische schmutzig braungrüne Färbung angenommen hatte. Es wurde nunmehr auf ein leuchtend grünes, kernhaltiges Rhizoid transplantiert. Innerhalb eines Monats ungefähr ergrünte das Transplantat allmählich von hinten her beginnend, wobei die Ergrünung an einer besonders schlechten Stelle längere Zeit stockte. Danach setzte die Regeneration ein. In einem anderen Falle (149 t₂) war ein entsprechendes Mittelstück bereits sehr früh, nach 47 Tagen, schmutzig braungrün geworden. Schon 1 Woche nach der in diesem Falle sogar inversen Transplantation setzte die Regeneration ein, und zwar ohne daß die schmutzig braungrüne Farbe zuvor verschwunden gewesen wäre, was erst viel später geschah. Das Regenerat war aber — ebenso wie das Rhizoid — leuchtend grün! Dieses Ergebnis scheint mir, abgesehen von der unmittelbaren Fragestellung, wiederum ein wichtiges Indizium, ja fast ein direkter Beweis dafür zu sein, daß bei der Formbildung die Vermehrungsprozesse — jedenfalls im wesentlichen — immer nur am äußersten Ende des wachsenden Stieles lokalisiert sind. Daraus geht wieder hervor, daß die Substanzen, die an die Spitze des Stieles gelangten, nicht plasmatischer Natur sein dürften. Allerdings wäre eine Bestätigung durch andere Fälle dieser Art erwünscht. (Vgl. S. 56 u. 57.) — Der Unterschied von 149 t₂ gegen 308 t ist vielleicht darin begründet, daß bei 149 t₂ der Altersprozeß noch nicht sehr vorgerückt war, so daß die Chloroplasten und Plasma sich noch vermehren konnten, wenn nur formbildende Stoffe auf sie trafen, während bei 308 t erst eine Auffrischung der alten Komponente erfolgen mußte. In einem dritten Falle schließlich wurde ein 72 Tage altes kernloses Mittelstück transplantiert. Im Verlauf von $3\frac{1}{2}$ Monaten wurden ungefähr 9 typische Wirtel gebildet (die Hutbildungsfähigkeit war offenbar gestört); dann wurde das Rhizoid wieder abgeschnitten. Das wiederum kernlose Teilstück produzierte danach noch einen typischen Wirtel, verhielt sich demnach wie die oben geschilderten doppelt regenerierenden Teilstücke (S. 72).

Läßt man also auf bereits gealterte, verfärbte kernlose Teilstücke einen Kern einwirken, so werden sie unter seinem Einfluß wieder zu alter Lebensfrische erweckt und können zudem noch vollkommene

Formbildung leisten! Ob die Wiederauffrischung des gealterten Protoplasten durch formbildende Stoffe oder durch andere vom Kern ausgehende Wirkungen erfolgt, muß dahingestellt bleiben. Für das hier in Frage stehende Problem genügt es, festzustellen, daß unter der Einwirkung des Kernes wieder formbildende Substanzen entstehen, so daß vollkommene Formbildung möglich wird.

X. Die Herkunft der formbildenden Stoffe.

(Zugleich allgemeine Übersicht und Schluß.)

Die verschiedensten, im vorigen Abschnitt dargestellten Versuche ergaben immer wieder, daß unter der *Einwirkung des Kernes formbildende Stoffe neugebildet werden*.

Der wichtigste Produktionsort dieser Stoffe ist demnach der Kern selbst. Wie kann man sich nun diese Wirkungsweise des Kernes vorstellen? Es gibt hier zwei Möglichkeiten. Im Experiment werden Formbildungsstoffe bestimmter Art erfaßt. Es wäre möglich, daß diese Stoffe von derselben Konstitution sind, wie sie vom Kern produziert werden, daß also der Kern bereits die eigentlichen Formbildungsstoffe abgibt. Es wäre aber auch möglich, daß die Kernstoffe nur das Anfangsglied einer Reihe sind, deren Ende erst die *eigentlichen* Formbildungsstoffe sind. In diesem Falle würden vom Kern Stoffe an das Plasma abgegeben werden, die nur eine unerläßliche Vorstufe wären und die erst mit dem plasmatischen Teil der Pflanze chemische Umsetzungen eingehen müßten, ehe die eigentlichen Formbildungsstoffe entstehen.

Die Formbildungsstoffe sind also direkte oder indirekte Kernstoffe. Der Kern produziert sie und gibt sie an das Plasma ab. Dort wandern sie, vielleicht nach chemischen Umsetzungen mit dem Plasma, nach vorne, sammeln sich an und entfalten dort ihre spezifischen Wirkungen. Das gilt für die Stoffe für Vorderende. *Mutatis mutandis* darf wohl das gleiche für die Rhizoidstoffe angenommen werden, auch für die weiteren Folgerungen. Die Stoffe werden im Überschuß produziert. Daher sind am unberührten Vorderende z. B. großer hutloser Pflanzen mehr Stoffe vorhanden, als an sich für die nächste Neubildung nötig sind. Es ist sicher, daß vom Kern während der Entwicklung immer von neuem Stoffe für Vorderende produziert werden, dagegen muß dahingestellt bleiben, ob das gleiche auch für die Rhizoidstoffe gilt. Es wäre möglich, daß nach der Ausbildung des Rhizoides keine neuen Rhizoidstoffe mehr entstehen, sondern daß nur der von früher herstammende Überschuß übrigbleibt. Wird der Kern entfernt, so können neue Stoffe nicht mehr entstehen, was auch der Fall ist (S. 54). Aber der Überschuß kann — wenn auch meist verzögert — doch noch seine Wirkung ausüben. Das wird zugleich durch die relativ hohe chemische Stabilität der Formbildungsstoffe ermöglicht: noch 2 Monate nach Entfernung des Kernes induzierten sie bei 177v einen typischen Hut! (S. 38). Als weiterer glücklicher

Umstand kommt hinzu, daß kernlose Teile an sich längere Zeit lebensfähig sind — bis zu 6 Monaten! Die Lebensfähigkeit ist *nicht* von der Quantität der formbildenden Stoffe abhängig. Nur die Formbildungsfähigkeit ist davon abhängig.

Wird das Vorderende entfernt, so sind in dem hinteren Teilstück zunächst relativ wenig Stoffe vorhanden; aber der Kern produziert alsbald neue Stoffe, die sich (nach eventuellen Umsetzungen) am neuen Vorderende ansammeln, und zwar nach 8—18 Tagen schon wieder in großem Überschuß (S. 72). Die definitiven Stoffe entstehen bereits ganz hinten, werden aber sofort nach vorne transportiert, wo sie sich aufstauen. Dabei können die hinteren Partien der Pflanze nicht ganz frei von Stoffen sein, und je weiter man nach vorne gelangt, desto mehr Stoffe werden sich dort befinden. So kann man auf Grund der Kernstoffhypothese das tatsächliche Vorn-Hinten-Gefälle beinahe voraussagen. Dieses Gefälle, und ebenso das Hinten-Vorn-Gefälle, das aus der Rhizoidbildungsfähigkeit abgelesen werden kann, ist ein Konzentrationsgefälle der verschiedenen Kernstoffe. Die Leistungsfähigkeit kernloser Teile hängt davon ab, wieviele Stoffe sich am Ort der Formbildung ansammeln, und die Ansammlung hängt wiederum von der Menge der jeweiligen Stoffe ab, die sich in dem ganzen Teilstück befinden (Proportionalitätsregel). Ganz vorne sind z. B. sehr viel Stoffe für Vorderende, aber sehr wenig Rhizoidstoffe angehäuft; daher ist vorne die Fähigkeit zur Bildung eines Vorderendes besonders gut, zur Bildung eines Rhizoides dagegen besonders schlecht. In kernlosen Teilen bleibt die normale Wanderungsrichtung der „Stoffe für Vorderende“ mehr oder weniger aufrecht erhalten; daher entstehen vorne mehr Neubildungen als hinten. Sie kann aber auch umgekehrt werden; dann entsteht an der hinteren Schnittfläche ein Vorderende. Für die Rhizoidstoffe gilt das Umgekehrte.

Wenn die Formbildungsstoffe Kernstoffe sind oder doch ursprünglich reine Kernstoffe waren, so ist es weiterhin einleuchtend, daß bei jüngeren Pflanzen der kleinere Kern noch relativ wenig Stoffe produziert, daß sich die Produktion aber später steigert, um bei älteren Hutpflanzen, bei denen ja keine neuen Differenzierungen mehr entstehen, wieder abzunehmen. Hierdurch würde sich die erst steigende, dann abnehmende Formbildungsfähigkeit kernloser Teile der verschiedenen Altersstadien erklären. Doch muß immerhin auch mit der auf S. 70 angeführten Möglichkeit gerechnet werden. Jedenfalls kann der Kern auch bei den ältesten Pflanzen noch zur Neuproduktion von Stoffen gebracht werden, denn kernhaltige Teilstücke solcher Pflanzen mit ursprünglich sehr wenig Formbildungsstoffen regenerieren vollkommen. Am stärksten ist die Neuproduktion von Stoffen anscheinend bei längeren kernhaltigen Teilstücken von Pflanzen mit kleinem Hut, denn bei diesen verliefen die Formbildungsvorgänge am schnellsten. Bei kurzen Teilen war aber keine Beschleunigung mehr zu bemerken (S. 33). Entweder haben

in solchen Fällen die allgemeinen Systembedingungen Einfluß auf die Stoffproduktion oder es könnte auch hier wieder der Faktor der Ansprechbarkeit des Systemes auf Induktionsreize eine Rolle spielen (vgl. hierzu noch S. 70).

Worauf es nun beruht, daß bei kernhaltigen Teilstücken von Hutpflanzen immer erst wenigstens ein Wirtel und danach der Hut gebildet wird, diese Frage und damit der ganze Fragenkomplex der Veränderung des Reifungszustandes — in fortschreitender und rück-schreitender Richtung — können erst dann aufgeklärt werden, wenn ermittelt worden ist, ob es verschiedene Stoffe für Vorderende (z. B. Wirtel- und Hutstoffe) oder nur einen Stoff gibt. Dann erst wird sich auch die merkwürdige Tatsache erklären lassen, daß eine Konkurrenz zwischen Hut- und Wirtelbildung stattfinden kann (S. 24) und die weitere Tatsache, daß an der normal sich entwickelnden Pflanze der Versuch, einen Hut auszubilden, oft zunächst mißlingt (S. 14). Unter diese Frage fällt auch die Tatsache, daß kurze kernhaltige Teilstücke mehr Wirtel als längere produzieren, und daß bei den kurzen die Wirtelbildungs-fähigkeit zunächst gehemmt ist (S. 32).

Da die Formbildungsstoffe im Überschuß produziert werden, so ist es verständlich, daß von einer einkernigen Pflanze Formbildung an zwei Trieben unterhalten werden kann. Ob aber vom Kern zu *gleicher* Zeit verschiedene Differenzierungsprozesse wie Hut- und Wirtelbildung geleistet werden können, ist wiederum eine noch offene Frage (S. 22). Es wäre möglich, daß in Wirklichkeit ein Nacheinander der Wirkung vorliegt. So könnte zunächst an dem einen Trieb ein Hut entstehen; der Überschuß an Stoffen kann aber sehr wohl so groß sein, daß das Wachstum des Hutes ohne unmittelbare Einwirkung des Kernes weitergeht. Das ist ja bei kernlosen Vorderstücken von Hutpflanzen sogar meist der Fall. Die ganze Formbildungskraft könnte sich dann auf den zweiten Trieb konzentrieren, der nunmehr Wirtel und evtl. ebenfalls einen Hut bildet. An Pflanzen mit zwei Trieben sind aber oft Stockungen an dem einen Trieb zu beobachten — vermutlich deshalb, weil in ihn aus irgendwelchen Gründen keine neuen Formbildungsstoffe mehr gelangen.

Die Formbildungsstoffe sind die eigentlich verursachenden Faktoren des Wachstums und der Formbildung von *Acetabularia*. Bisher konnte die Existenz von wenigstens zwei Arten solcher Stoffe wahrscheinlich gemacht werden. Sie induzieren dem Plasma Vermehrungs- und spezifische Formbildungstendenzen. In dieser Arbeit ist das Abhängigkeitsverhältnis von Formbildungsstoffen und damit dem Kern zum Plasma im wesentlichen nur von einer Seite her untersucht worden. Es gibt aber Anhaltspunkte, die darauf hinweisen, daß das Abhängigkeitsverhältnis nicht immer so einseitig ist. So bilden kurze kernhaltige Teilstücke von Hutpflanzen mehr Wirtel aus als längere; auch entsteht der erste Wirtel räumlich und zeitlich später (S. 32). Es besteht also eine wenn auch noch

rätselhafte Beziehung zwischen der Größe des Teilstückes und der Art der Formbildung. Sie ist um so auffallender, als sie nur für kernhaltige Teilstücke gilt; denn kernlose, kurze Teilstücke bilden den ersten Wirtel im normalen Abstand aus.

Die Lebensfähigkeit und Formbildungsfähigkeit kernloser Teile steht auf den ersten Blick in vollkommenem Widerspruch zu den Anschauungen über die Fähigkeiten kernloser Zellen, jedoch nur deshalb, weil die Erfahrungen an kernlosen Zellen anderer Organismen oft in dogmatischer Weise verallgemeinert wurden. Der Kern ist das Zentrum alles Lebensgeschehens; das zeigen sowohl alle Ergebnisse der Genetik als auch die Versuche an kernlosen Zellen. Das ist aber auch bei *Acetabularia* nicht anders. Darüber hinaus aber wurde aus dem Verhalten kernloser Zellen oft der Schluß gezogen, daß der Kern ganz allgemein zur Aufrechterhaltung des Lebens, vor allem aber zu Teilung und Formbildung unmittelbar gegenwärtig sein müsse. Gerade diese Verallgemeinerung ist aber nicht berechtigt. Neuerdings fand ja auch SELLEB, daß sich Schmetterlingseier ohne Beteiligung des Kernes furchen können und ebenso fanden JOLLOS und PÉTERFI sowie FANKHAUSER, daß kernlose Amphibienblastomeren teilungsfähig sind; das gleiche ist nach unveröffentlichten Ergebnissen von GROSS bei *Artemia salina*, dem Salzkrebschen, der Fall. Nach PROWAZEKs und SOKOLOFFs Versuchen sind kernlose Teilstücke von Infusorien (*Stentor*, *Dileptus*, *Bursaria*) sogar bis zu einem gewissen Grade formbildungsfähig; beide Autoren nehmen als Ursache an, daß vorher „Chromatin“ vom Kern an das Plasma abgegeben worden sei. Es ist daher zwar überraschend, aber nicht im Widerspruch zu wirklich begründeten Anschauungen stehend, wenn bei *Acetabularia* kernlose Teile lange Zeit lebensfähig und zum Teil qualitativ vollkommen formbildungsfähig sind. Beide Fähigkeiten sind ja auf vorhergegangene Kernwirkungen zurückzuführen.

Ist nun aber *Acetabularia* wirklich eine einkernige Pflanze und sind nicht vielleicht doch außer dem Riesenkern im Rhizoid kleine Kerne in den übrigen Teilen der Pflanze vorhanden? In dieser Hinsicht kann nur auf die entwicklungs-geschichtlich-cytologischen Untersuchungen hingewiesen werden (1931), aus denen sich kein Anhaltspunkt für eine solche Tatsache hat finden lassen. Nehmen wir aber trotzdem einmal an, es wären außerhalb des Rhizoides auch kleine Kerne vorhanden, so würde die beherrschende Rolle des Rhizoidkernes davon unberührt bleiben. Denn nur, wenn er vorhanden ist, ist die Formbildungsfähigkeit vollkommen, und zwar stets, auch wenn das Teilstück von winziger Größe, etwa ein Rhizoidast, ist. Die kleinen Kerne könnten aber von sich aus keinen Einfluß auf die Formbildung ausüben, ja würden nicht einmal ein Teilstück am Leben erhalten können. Sie hätten also von sich alleine aus keine Funktion auszuüben, die im Rahmen der hier geschilderten Befunde von Bedeutung ist; sie wären in dieser Hinsicht hochgradig degenerierte Kerne und auch sonst von rätselhafter Bedeutung. Unabhängig von den cytologisch zu beobachtenden Verhältnissen bilden also auch alle in dieser Arbeit geschilderten Versuche zumindest ein wesentliches Indizium, daß der Kern im Rhizoid der einzige Kern ist.

Die Versuche an *Acetabularia* sind zunächst rein entwicklungsmechanischer Natur. Der entscheidende Vorzug ist dabei die Einkernigkeit. Denn nur dadurch ist es möglich, Schlüsse auf die Wirkungsweise des Kernes zu ziehen und damit eine Verbindung zu genetischen Problemen herzustellen. Abgesehen von den allgemeinen Beziehungen, wie sie vorstehend hinsichtlich des Einflusses des Kernes auf die Formbildung geschildert sind, scheinen mir die Versuchsergebnisse noch für zwei besondere Probleme der Genetik von Bedeutung zu sein.

1. Wir müssen annehmen, daß im Kern von *Acetabularia* wie bei allen anderen Organismen die Gene lokalisiert sind, welche einen spezifischen Einfluß auf die Ausbildung der verschiedenen Differenzierungen haben. Nun sind die verschiedenen Gene von *Acetabularia* allerdings noch nicht bekannt. Aber kernlose Teile können alle Differenzierungen: Rhizoid, Stiel, Wirtel und Hut zur Ausbildung bringen. Wollte man annehmen, daß diese Differenzierungen völlig unabhängig von Genwirkungen entstehen könnten, so wäre die Rolle der Gene bei *Acetabularia* ganz rätselhaft, ja ihre Existenz eigentlich überflüssig. Daraus geht aber hervor, daß die Gene ihre Aufgabe schon lange erfüllt haben, ehe eine Differenzierung mit ihren speziellen Eigenheiten entsteht; denn an kernlosen Teilstücken können zum Teil noch zwei Monate nach Entfernung des Kernes neue Differenzierungen entstehen. Dabei können alle Differenzierungen an Orten entstehen, wo eine Vorbereitung zu Formbildungsvorgängen nicht getroffen sein kann (an allen *Schnittflächen*), so daß also nicht ein bereits eingeleiteter Vorgang nur noch abzulaufen brauchte.

2. Es ist ein allgemeines Postulat der Genetik, daß die Gene spezifische Stoffe produzieren, die im Plasma spezifische Wirkungen entfalten (GOLDSCHMIDT 1927). Durch Versuche CASPARIS (s. KÜHN) haben sich an die Blutbahnen abgegebene Genstoffe bei der Mehlmotte sogar unmittelbar nachweisen lassen. Bei *Acetabularia* haben sich ebenfalls spezifische Stoffe im Plasma nachweisen lassen, die aus dem Kern stammen. Aber bei *Acetabularia* fehlt noch jede Genanalyse. Es würde mir daher reichlich verfrüht erscheinen, diese Stoffe mit Genstoffen zu identifizieren. Zur Zeit muß dahingestellt bleiben, von welcher Komponente des Kernes die Formbildungsstoffe produziert werden. Daß sie aber aus dem Kern schlechthin stammen, darf nach allen Befunden wohl als sicher angenommen werden.

XI. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Kernhaltige Teilstücke von *Acetabularia* besitzen vollkommenes Formbildungsvermögen.

2. Kernlose Teilstücke können ein ziemlich vollkommenes Formbildungsvermögen besitzen.

3. Die Fähigkeit kernloser Teile, ein Vorderende zu bilden, ist regional verschieden. Vorne ist sie besonders gut, hinten besonders schlecht. Hinsichtlich der Rhizoidbildungsfähigkeit liegen die Verhältnisse genau umgekehrt.

4. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Unterschiede auf einem doppelten Konzentrationsgefälle nichtlebender, rein chemischer Formbildungsstoffe beruhen, von denen das eine von vorne nach hinten (Stoffe für Vorderende), das andere in umgekehrter Richtung geht (Rhizoidstoffe).

5. Die Formbildungsstoffe werden vom Kern produziert. Es ist möglich, daß nur der Kern sie produziert, es ist aber auch möglich, daß der Kern nur die unerläßliche Vorstufe produziert, und daß die Kernstoffe chemische Umsetzungen mit dem plasmatischen Teil der Pflanze eingehen müssen, ehe die eigentlichen Formbildungsstoffe entstehen.

6. Die Formbildungsstoffe sammeln sich am Orte der Formbildung an. Die normale Wanderungsrichtung der Stoffe für Vorderende ist nach vorne, die der Rhizoidstoffe nach hinten gerichtet. Sie kann aber auch abgeändert oder umgekehrt werden. Im letzten Falle entstehen an kernlosen Teilen Heteromorphosen: ein Vorderende an einer hinteren oder ein Rhizoid an einer vorderen Schnittfläche.

7. Die Art der Formbildung hängt von der Art der Stoffe ab, die sich am Orte der Formbildung ansammeln.

8. Das Maß an Formbildung hängt von der Menge formbildender Stoffe ab (Proportionalitätsregel).

9. In der kernhaltigen Pflanze sind die Vorgänge (6.—8.) so geregelt, daß die Aufrechterhaltung der normalen Polarität in der Regel gewährleistet ist.

10. Die Stoffe werden im Überschuß produziert. Sie sind chemisch sehr stabil. Auf diesen beiden Umständen und dem weiteren, daß kernlose Teile lange Zeit lebensfähig sind — eine Eigenschaft, die unabhängig von der Menge an Formbildungsstoffen ist —, beruht das Formbildungsvermögen kernloser Teile.

Literaturverzeichnis.

- Fankhauser, G.:** Über die Beteiligung kernloser Strahlungen (Cytaster) an der Furchung geschnürter Tritoneier. *Rev. suisse de Zool.* **36** (1929). — **Goldschmidt, R.:** *Physiol. Theorie der Vererbung.* Berlin: Julius Springer 1927. — **Hämmerling, J.:** Entwicklung und Formbildungsvermögen von *Acetabularia mediterranea*. (Vorläufige Mitteilung.) I. und II. *Biol. Zbl.* **51** u. **52** (1931/32). — **Jollos, V. u. T. Péterfi:** Furchung von Axolotleiern ohne Beteiligung des Kernes. *Biol. Zbl.* **43** (1923). — **Kühn:** Entwicklungsphysiologische Wirkungen einiger Gene von *Ephestia kühniella*. *Naturwiss.* **20** (1932). — **Lund, E. J.:** Experimental control of organic polarity by the electric current V. *J. of exper. Zool.* **41** (1925). — **Pringsheim, E.:** Botanische Mitteilungen (Referat). *Naturwiss.* **20**, 594 (1932). — **Prowazek, S.:** Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. *Arch. Protistenkde* **3** (1904). — **Sachs, J.:** Stoff und Form der Pflanzenorgane. *Arb. bot. Inst. Würzburg* **2** (1882). — **Seller, J.:** Furchung des Schmetterlingeies ohne Beteiligung des Kernes. *Biol. Zbl.* **44** (1924). — **Sokoloff, B.:** Das Regenerationsproblem bei Protozoen. *Arch. Protistenkde* **47** (1924). — **Solms-Laubach, H. Graf v.:** *Monograph of the Acetabulariaceae.* Trans. Linn. Soc. London. 2. Ser. Botany **5** (1895). — **Went, F. A. F. C.:** *Lehrbuch der allgemeinen Botanik.* Jena: Gustav Fischer 1933. — **Went, F. W.:** On a substance causing rootformation. *Proc. Kon. Ak. Wet. Amst.* **32** (1929). — Eine botanische Polaritätstheorie. *Jb. wiss. Bot.* **76** (1932). — **Woronin:** Recherches sur les algues marines *Acetabularia* Lamx. et *Esperia*. *Donn. Ann. sc. nat. Série 4, Bot. T.* **16**. Paris 1862. — **Zimmermann, W.:** Experimente zur Polarität von *Caulerpa* und zum allgemeinen Polaritätsproblem. *Arch. Entw.mechan.* **116** (1929).