

Zur Regeneration der Laubmoose,

von

JOHANNA WESTERDIJK.

EINLEITUNG.

Es ist bekannt, dass bei einer grossen Zahl von Moospflanzen jedes Organ nach der Abtrennung von den übrigen Teilen Protonema hervorbringt, welches neue Pflanzen bilden kann. So wurde die Entwicklung von Protonema beobachtet aus Blättern und Stammstücken. G o e b e l ¹⁾ beschreibt sogar (bei Schizostega) den Übergang der Scheitelzelle in Protonema. Was aber die Rhizoiden betrifft, so herrschte lange Zeit die Ansicht, es genüge, dieselben dem Einflusse des Lichtes auszusetzen, um Protonemabildung hervorzurufen, ohne dass irgend welche, für die übrigen Organe notwendige Ursache zu einem Regenerationsvorgang vorhanden sei, weil eben Rhizoiden und Protonema als zwei äusserste Formen einer und derselben Bildung aufgefasst werden, deren spezifische Eigenschaften von der Beleuchtung abhängig sind.

Dieser Ansicht war S a c h s. ²⁾ Er behauptet: Sekundäres Protonema kann sich nun aber auch aus jedem Rhizoid, wenn es dem Lichte ausgesetzt und feucht gehalten wird, bilden; bei manchen Arten (Mnium, Bryum, Barbula, u. a.)

1) G o e b e l. Sitzungsberichte der Bayr. Akademie 1896.

2) S a c h s. Lehrbuch der Botanik 4te Auflage. p. 366.

genügt es, einen Moosrasen mit seinem Wurzelfilz nach oben gekehrt, einige Tage lang feucht zu halten, um hunderte von Pflanzen auf diese Weise entstehen zu sehen."

Bei Müller-Thurgau¹⁾ findet sich eine Abbildung, welche zeigt, dass die über den Boden wachsenden Rhizoidzweigen grün gefärbt sind und völlig mit dem Protonema übereinstimmen. Diese Figur finden wir öfters in Lehrbüchern zurück, wie z. B. in Luerssen's Handbuch der systematischen Botanik. Der Verfasser giebt an: „Die den Wachstumstypus der oberirdischen Vorkeimzweige genau wiederholenden Rhizoiden der Vorkeime können aber unter günstigen Verhältnissen wieder aus dem Boden hervorstechen und dann sogleich wieder die Eigenschaften chlorophyllhaltiger Zweige annehmen.

Es können aber auch die von den Rhizoiden der Vorkeime morphologisch und physiologisch nicht unterschiedenen Rhizoiden beblätterter Moospflänzchen über die Bodenoberfläche hervorstechen und ausserhalb der Erde zu normalen Vorkeimmaxen oder Zweigvorkeimen sich entwickeln: sie passen sich also wie die Protonemarhizoiden den veränderten Lebensbedingungen an."

Goebel²⁾ hat aber nachgewiesen, dass der Vorgang nicht auf einer einfachen Lichtwirkung beruht. Seine im Dunkeln gekeimten und mit Zucker ernährten Sporen von *Funaria* produzierten ein Protonema mit geraden Querwänden, das aber des Chlorophylls entbehrte. Er betrachtet das Licht nur als eine Bedingung; als ausschlaggebend für die Bildung des Protonemas aber andere Faktoren, nach seiner Meinung wahrscheinlich Correlationsverhältnisse. Experimentelle Beweise fehlen aber noch.

1) Müller Thurgau. Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1874.

2) Goebel. Organographie. pag. 340.

Correns ¹⁾ beschreibt einen Fall (*Eurhynchium striatum*), wo er die Ablösung der Rhizoiden vom Stamm als Ursache der Verwandlung in Protonema betrachtet. Sie wäre hier also die Folge eines inneren Umstandes.

Eine zweite innere Ursache sieht er in der Konstitution der Species, während er nur für den Chlorophyllgehalt die äusseren Umstände als massgebend betrachtet.

De Forest Heald ²⁾ erwähnt den Übergang von Protonema in Rhizoiden nach Verdunklung, ohne weitere Angaben.

Es schien nach diesen sehr unvollständigen Angaben von Interesse, die Frage näher experimentell zu prüfen.

Es ist also der Zweck folgender Untersuchungen, die verschiedenen Umstände festzustellen, unter welchen einerseits Protonema, andererseits Rhizoiden an der Moospflanze entstehen, beziehungsweise, wie die Umwandlung der einen Form in die andere erfolgen kann.

Bevor ich zu der Einteilung und zur Beschreibung der Versuche übergehe, will ich ein paar Worte vorausschicken: *über den Begriff Rhizoid und Protonema.*

Die charakteristischen Eigenschaften der *Rhizoiden* sind:
 schiefstehende Scheidewände;
 Wandfärbung zuletzt braun oder rötlich;
 farblose, mit Plasma dicht erfüllte Spitzen;
 kleine längliche Leucoplasten;
 Seitenäste erster oder zweiter Ordnung manchmal viel dünner als die Hauptäste.

Diejenigen für das *Protonema*:

querstehende Scheidewände;
 Membrane farblos;
 der ganze Faden mit grossen Chloroplasten dicht erfüllt, die Seitenäste von der Dicke des Mutterastes.

1) Correns. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. pag. 342—343.

2) De Forest Heald. A study of Regeneration, as exhibited by Mosses. Botanical Gazette. 1898 p. 169.

Die Rhizoiden dienen zur Stoffaufnahme und zur Befestigung der Pflanze in dem Boden; das Protonema dagegen produziert die jungen Pflanzen, bezweckt somit eine möglichst grosse Ansammlung von Assimilaten.

Die beiden Organe, die also durch verschiedene, in ihrer respektiven Funktion bedingten Merkmale charakterisiert sind, sind wesentlich nur die beiden extremen Entwicklungsformen eines und desselben Gebildes. Diese Auffassung findet ihre Berechtigung in den zahlreichen Uebergangsformen, die man zwischen den beiden wahrgenommen hat, und in der Tatsache, dass es Moose gibt, bei denen nur eine Form vorkommt, bei denen man also die Rhizoiden nicht vom Protonema unterscheiden kann.

ABSCHNITT I.

EINTEILUNG DER VERSUCHE UND METHODISCHES.

Einteilung.

Die Bedingungen, welche Ursache sein könnten, dass die Moospflanzen in einem Falle Protonema, im andern Rhizoiden hervorbringen, sind zweierlei Art: 1. äussere, 2. innere.

Die äusseren Bedingungen, welche in Betracht kommen sind:

- a. das Licht,
- b. die mechanische Beschaffenheit des Cultursubstrats (Kontakt),
- c. die chemische Zusammensetzung desselben,
- d. der Feuchtigkeitsgrad.

Die inneren Bedingungen sind alle Ernährungsbedingungen im weiteren Sinne.

a. Correlationsverhältnisse.

Auf das Entfernen von verschiedenen Teilen reagiert die Pflanze durch „Regeneration“. Für die Neubildungen, die bei diesem Prozess entstehen, werden die Nahrungsstoffe verwendet, die sonst dem entfernten Teil zukommen würden. Der entfernte und der neue Teil treten in antagonistische Correlation zu einander, d. h. das Vorhandensein des einen Teiles hemmt die Entwicklung des andern.

Inwiefern nun Protomena und auch Rhizoiden als „Correlationsbildungen“ auftreten können, soll durch die Experimente erläutert werden.

b. Das Entwicklungsstadium der Pflanze.

Auch das Alter der Pflanze, das Vorhandensein oder Fehlen von Geschlechtsorganen oder Früchten und die damit zusammenhängende Qualität und Quantität von Nahrungsstoffen, dürften von Einfluss sein auf das Entstehen des einen oder des andern Organes.

c. Die Nahrungsbedingungen, denen die Pflanze vorher ausgesetzt war.

Die Quantität der Assimilate, durch vor- oder nachteilige Wachstumsbedingungen verursacht, könnte auf die Ausbildung von Rhizoiden oder Protonema entscheidend wirken.

Es wirken nun bei jedem Experimente immer verschiedene dieser Bedingungen zusammen, und wollte man für jede Bedingung gesondert die Experimente beschreiben, so würden zahllose Wiederholungen entstehen.

Ich beschreibe die Versuche deshalb nach der Reihenfolge, wie sie mir am übersichtlichsten vorkommt. Den Einfluss jeder Bedingung an und für sich will ich dann in einem letzten „allgemeinen“ Abschnitt besprechen.

Ich mache folgende Einteilung:

I. Versuche mit Pflanzen in horizontaler Lage.

a., b., c., etc. Verschiedene Nährböden.

Art der Versuchspflanze.

a., b., etc. Beleuchtet und verdunkelt.

1., 2., 3., etc. Ganze Pflanzen und verschiedene Teile.

Anhang: Wiederholung einzelner Versuche mit vorher in abnormalen Bedingungen cultivierten Pflanzen.

II. Versuche mit Pflanzen in vertikaler Stellung.

a., b., c., etc. auf verschiedenen Substraten.

a., b., etc. Der abwärts oder aufwärts gekehrte Pol eingesteckt.

Art der Versuchspflanze.

- A., B., Stellung aufrecht oder umgekehrt.
 1., 2., 3., etc. Ganze Pflanzen und verschiedene Teile.
 III. Versuche mit primärem Protonema.

In diesen Versuchsreihen treten die obengenannten inneren und äusseren Bedingungen in verschiedener Combination auf.

Methodisches.

Die Methode ist bei diesen Untersuchungen sehr einfach. Im Anfang von jeder Versuchsreihe will ich näheres angeben, doch hier will ich erwähnen, dass die zu untersuchenden Pflanzen cultiviert wurden in einer Nährlösung oder auf verschiedenen mit derselben getränkten Nährböden. Die Nährflüssigkeit hatte die Zusammenstellung wie sie von der Crone¹⁾ angibt, nämlich:

1 Gr. Kaliumnitrat, 0.5 Gr. Calciumsulfat, 0.5 Gr. Magnesiumsulfat, 0.5 Gr. einer Mischung (1:1) von Ferrophosphat und tertiärem Calciumphosphat, nicht in 1 L. destillierten Wassers (wie die Angabe), sondern in 4 L. gelöst. Die stärkere Lösung zeigte sich für einige Moose unbrauchbar.

Wenn nicht näheres angegeben, so ist immer, wenn von „in Flüssigkeit cultiviert“ die Rede ist, diese Nährlösung gebraucht.

Die Gefässe, in denen die Cultur stattfand und die Nährböden wurden nicht sterilisiert. Versuche zeigten, dass dieses Verfahren überflüssig ist. In den warmen Monaten: Juni, Juli und August, trat eine Invasion von niedern Organismen, speziell von Cyanophyceen und farblosen Infusorien auf, die während einiger Zeit die Cultur unmöglich machten. Während der übrigen Jahreszeit hat man keine Schwierigkeiten,

¹⁾ G. von der Crone. Ergebnisse von Untersuchungen über die Wirkung der Phosphorsäure auf die höhere Pflanze und eine neue Nährlösung. Diss. Bonn 1904.

wenn jede Woche frisch gemachte Nährlösung aufgegossen wird. Nur in den Culturen, denen Zucker zugefügt wurde, waren die Moose gewöhnlich nach zwei Wochen ganz von Bakterien und Hefen umspinnen.

Versuche mit Hinzufügung von Thymol und anderen Antiseptica in verschiedenen Konzentrationen, erwiesen die Moose weit empfindlicher als die Bakterien.

Die Versuchspflanzen.

In Betracht kamen nur solche Moose, welche überhaupt regenerieren und welche möglichst rasch regenerieren, damit die Gefahr für Verunreinigung möglichst klein wird.

Als ungeeignet erwiesen sich auch Arten mit bleibendem Wurzelfilz.

Am meisten geeignet zeigte sich:

1. *Hookeria quadrifaria* (*Pterygophyllum* Smith eine neuseeländische Art, welche in grösseren Quantitäten auf *Dicksonia antarctica* Labill und *Cyathea medullaris* Sw. im Münchener botanischen Garten vorkam. Als Schattenpflanze musste man sie im diffusen Licht cultivieren. Eine Eigentümlichkeit dieser Art, (welche auch andern Arten eigen ist, z.B. der europäischen verwandten Art *Pterygophyllum* (*Hookeria*) *lucens* (L.) Brid), welche die Regenerationserscheinungen noch interessanter macht, ist die Bildung von Brutknospen an den Blättern aus einer bestimmten Initialenschicht, nämlich der dritten oder vierten Zellreihe vom Rande. Diese Brutknospen sind Protonemafäden, die sich allmählich zu Brutorganen, mit Haken versehen, umbilden. (Abbildung bei Goebel.¹⁾ Speziell im Herbst findet man die Blätter mit einem Saum von Brutorganen bedeckt.

¹⁾ Goebel. Beiträge zur Kenntniss australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906. fig. 49.

2. *Fissidens taxifolius* (L) Hedw.
Fissidens adiantoides (L) Hedw.
3. *Tortula muralis* (L) Hedw.
4. *Funaria hygrometrica* (L) Sibth.
5. *Dicranella curvata*. (Hedw.) Schimper
6. *Ceratodon purpureus* (L) Brid.
7. *Mnium undulatum* (L) Weis.
Mnium rostratum Schrad.
8. *Polytrichum commune*. L.
9. *Catharinaea undulata*. (L)
10. *Aulacomnium palustre* (L.) Schwägr.

ABSCHNITT II.

BESCHREIBUNG DER VERSUCHE.

I. Versuch mit Pflanzen in horizontaler Lage.

Die Cultur fand statt in Petrischalen. — Das Substrat bestand aus:

- a. Filtrierpapier mit Nährlösung getränkt.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

CULTUREN BELEUCHTET.

1. Unverletzte Pflanzen

entwickeln am untern Pol direkt aus dem Stamme zahlreiche neue Rhizoiden, die sich durch die dünne Schicht des Papiers hindurchbohren und dann gezwungen sind sich an dessen Unterseite auszubreiten. Protonemaäste entstehen nur vereinzelt und namentlich an Rhizoiden, deren Spitzen abgebrochen waren ¹⁾ beim Loslösen aus dem Substrat.

1) Siehe über die Morphologie der Protonemaentwicklung in Abschnitt III.

Ausserdem ergrünen verschiedene Rhizoiden, das heisst, die stäbchenförmigen Leucoplasten nehmen eine grüne Farbe an; dabei bleiben aber die Wände braun und die Scheidewände schief. Die Endknospe ist stark gewachsen, hat sich aufgerichtet und ihre Blätter nach allen Seiten ausgebreitet. Manchmal entstehen an der Aufrichtungsstelle Rhizoiden.

2. Pflanzen, deren Vegetationspunkt entfernt ist.

In diesem Falle entwickelt sich eine grosse Menge Protonema aus den Rhizoiden. Alle Seitenzweige entwickeln sich als echtes Protonema, und auch der Stamm selbst produziert keine Rhizoiden mehr, sondern Protonema. Auch die apicale Schnittfläche erzeugt Protonemafäden, doch in viel geringerem Masse wie der basale Teil. Nach ein bis zwei Monaten Cultur sieht man öfters, dass wieder Rhizoiden sich zu entwickeln anfangen, und dann hauptsächlich aus dem Stamme, bald mehr in der Mitte, bald den Polen genähert, doch immer nur dann, wenn Seitensprossen ausgetrieben haben. Nie beobachtete ich, dass die jungen Sprosse selbst Rhizoiden erzeugten, so wie wir das für andere Arten sehen werden. Auch die Blattinitialen können in diesem Falle zu Rhizoiden auswachsen, während sie in der ersten Zeit auch nur Protonema erzeugen.

3. Entfernen wir den Wurzelpol,

so wächst entweder die Endknospe sehr stark, während sich an der basalen Schnittfläche sehr wenig Protonema, mitunter auch ein einzelnes Rhizoid entwickelt, oder (aus einem unaufgeklärten Grund) die Pflanze zeigt kein weiteres Wachstum; dann wächst aber in sehr üppiger Weise Protonema aus dem basalen Pol hinaus, welches dann auch machmal zur Brutknospenbildung übergeht.

4. Vegetationspunkt und Wurzelpol entfernt.

Beide Pole, der basale und der apicale erzeugen eine Menge

von Protonema, jedoch ist der erste bei weitem der bevorzugte. Auch hier hat Seitensprossentwicklung wieder Rhizoidenbildung über den ganzen Stamm zur Folge. Am basalen Pol entwickeln sich anfänglich öfters Übergangsformen zwischen Rhizoiden und Protonema: es sind das namentlich Fäden mit schiefstehenden Scheidewänden, sehr schwach gebräunten Membranen und grossen Chloroplasten. Auch andere Kombinationen der verschiedenen Merkmale können vorkommen: schliesslich entsteht aber nur noch Protonema.

Einen etwas anderen Verlauf hat die Regeneration in den oben beschriebenen Fällen, wenn die Pflanzen, mit denen man experimentiert, mit Brutknospen bedeckt sind. Die Menge Protonema, die nach Entfernung von einem oder beiden Polen gebildet wird, ist eine bedeutend grössere; Seitenknospen entwickeln sich fast nie. Bei vielen Exemplaren bedeckt sich auch der Stamm mit zahlreichen Brutknospen und die bisher noch ruhenden Blattinitialen treiben aus.

Auch bei unverletzten Pflanzen unterbleibt manchmal die Entwicklung der Endknospe und dann bilden auch die Rhizoiden ein grosses Quantum Protonema. Es scheint die ganze Pflanze in besonderer Weise dazu disponiert zu sein, Protonema zu erzeugen.

5. Stämme, deren Blätter entfernt sind, mit oder ohne Wurzelpol und Vegetationspunkt treiben eine Unmenge von Protonemafäden, hauptsächlich um die Anlagen der Seitensprosse herum. Letztere entwickeln sich nicht oder nur sehr wenig. Oft entfaltet sich das erste Blättchen, welches man zwischen den Protonemabüscheln hervorsticht. Lässt man hie und da ein Blatt sitzen, so treibt auch dieses in ausgiebiger Weise Protonema. Der basale Pol ist wieder der bevorzugte.

6. Isolierte Rhizoiden, das heisst, das untere Stammesstück mit den zugehörigen

Rhizoiden werden gesondert cultiviert. Ungefähr die Hälfte der untersuchten Exemplare starb mir ab, doch aus den übrigen entwickelte sich Protonema. Neue Rhizoiden sah ich nicht entstehen.

7. Isolierte Blätter.

In der Natur findet man meistens die Initialen zu Brutorganen ausgewachsen; seltener beobachtet man Protonemafäden oder Rhizoiden. In den oben beschriebenen Culturen, wo auch die Blätter mit dem Stamm in Verbindung waren, entwickelten sich hauptsächlich Brutorgane. Abgetrennte Blätter in der Cultur bilden dagegen nur Protonemafäden aus den Initialen. Nur ausnahmsweise fand ich einen Faden, der sich in ein Brutorgan umgewandelt hatte. Nach vier oder fünf Wochen schien es mir, dass die Protonemafäden sich in Rhizoide verwandeln wollten; sie zeigten nämlich eine deutliche Bräunung der Membrane. Bei näherer Untersuchung stellte es sich aber heraus, dass diese Bräunung nur der Anfang des Absterbens war.

Es fragte sich nun, ob nach Entfernung der Initialen das übrige Blattgewebe Neubildungen zu produzieren im Stande sei. Die äussersten, Initialen enthaltenden Zellschichten wurden vorsichtig entfernt, und nun gingen die Leitzellen des Blattes zur Protonemabildung über und zwar sehr oft reichlich an der Basis. (Fig. 3.) Den Mittelnerve zu entfernen und das zwischenliegende Blattgewebe weiter zu cultivieren, gelang nicht. Die Stücke sind wahrscheinlich zu klein.

Betrachten wir schliesslich noch das Schicksal des *Regenerationsprotonemas*, so finden wir, dass dasselbe in keinem Falle eine Knospe erzeugt hat. Länger als zwei Monate lässt es sich nicht in Cultur behalten, offenbar sind die Bedingungen für eine dauernde Cultur ungünstig. Auch auf den Baumfarnen fand ich öfters Stämmchen, die Protonema erzeugt hatten, oder ausgekeimte Brutknospen; doch junge Pflanzen hatten sie nicht gebildet.

CULTUREN VERDUNKELT.

Gänzlich verdunkelte Pflanzen. Die Petrischalen werden mit schwarzem Papier überzogen.

An keiner der Versuchspflanzen tritt eine nennenswerte Produktion von Rhizoiden oder Protonema auf; viele zeigen jedoch ein Austreiben von Seitenprossen, die aber schliesslich doch mit dem Mutterstamme zu Grunde gehen.

Teilweise verdunkelte Pflanzen.

Spannen wir schwarzes Papier über den basalen Pol, so fährt dieser in allen Fällen (sei es, dass die Spitze des Stammes abgeschnitten ist oder nicht) fort, Rhizoiden zu produzieren. Nicht also der apicale Pol, der, wenn er verdunkelt wird, keine Neubildungen produziert. Ein Paar Mal zeigten sich Zwischenbildungen, niemals echte Rhizoiden. Verdunkelt man einen Pol, der vorher Protonema entwickelt hatte, so stirbt dieses unter dem Papier ab. In keinem Falle bildet es neue Zweige; ist der Pol ein basaler, so erzeugt wohl der Stamm selbst neue Rhizoiden.

Isolierte Stämme, Blätter und Rhizoiden regenerieren nicht im Dunkeln.

TORTULA MURALIS.

CULTUREN BELEUCHTET.

1. Unverletzte Pflanzen.

Beim Abspülen der Erde von den Tortulapflänzchen wurden sehr oft sämtliche Rhizoiden mit abgerissen. Um ein intaktes Rhizoidensystem zu bekommen, kann man die Pflanze einige Zeit in Wassercultur züchten, mit verdunkeltem Rhizoidenteil. Gewöhnlich haben sich nach 10—12 Tagen genügend Rhizoiden gebildet. Zwar zeigen die Rhizoiden in Wassercultur nie so feine Verzweigungen wie in der Erde, doch für unsere Zwecke genügt es. Cultiviert

man solche Pflanzen auf Filtrierpapier am Lichte weiter, so wird nur hie und da ein Seitenzweig von den Rhizoiden als Protonema ausgebildet; die Hauptmasse der neugebildeten Fäden hat Rhizoidnatur, doch immer nur dann, wenn die Pflanzen ein kräftiges Wachstum zeigen. Stellt die Endkospe ihr Wachstum ein und übernimmt keine Seitenknospe ihre Rolle, so entwickeln sowohl die Rhizoiden, als auch der ganze Stamm sehr viel Protonema.

Die Rhizoiden zeigen vielfach „Ergrünung“, behalten aber dann ihre braune Farbe und ihre schiefen Scheidewände bei.

2. Schneidet man einen der beiden Pole ab, so ist für *Tortula* zu bemerken, dass die Protonemabildung über die ganze Stammesoberfläche erfolgt. Es ist kein Unterschied zwischen basalem, apicalem Pol und Stammesmitte zu beobachten. An den Polen erfolgt die Neubildung nie an den Schnittflächen, sondern immer etwas davon entfernt und zwischen diesen, den ganzen Stamm bedeckenden Protonemafäden entstehen auch öfters einzelne Rhizoiden.

Ausserdem wachsen Seitenknospen aus, die selbst massenhaft Rhizoiden und nie Protonema bilden. Löst man diese Seitensprosse vorsichtig vom Stamme los, so fahren sie fort Rhizoiden zu bilden wie früher.

Zwischen der Bildung von Protonema und von Seitentrieben am Mutterstamm ist eine sehr deutliche Correlation zu bemerken.

Nebenbei will ich hier noch das Auftreten von Brutknöllchen in zwei Culturen erwähnen. Es waren kräftig wachsende Stämmchen, die in den Blattachsen Brutknöllchen erzeugten. Diese Bulbillen entstanden auf einer Protonema-Zelle, die nach Correns ¹⁾ erst nachträglich

1) Correns. l. c. pag. 388.

zwischen den Stamm und der umgebildeten Seitenastanlage (das Knöllchen) eingeschoben wird. Auch an den Rhizoiden treten dieselben Organe auf und zwar an den dem Lichte ausgesetzten. Dieses sei bemerkt im Gegensatz zu Sachs' Angabe. Dieser Forscher fasst die Gebilde auf als umgebildete Knospen, die an unterirdischen Protonemaäste entstehen und sich erst am Licht wieder weiter entwickeln.

Es gelang mir nicht die Bedingungen herauszufinden, die die Knöllchenbildung veranlassen. Die Culturen, in denen sie auftrat, waren einige Zeit ausgetrocknet gewesen, doch es gelang mir nicht durch absichtlich veranlasste Trockenheit wieder Knöllchen hervorzurufen. Es scheint überhaupt sehr fraglich, ob man sie wirklich als Brutorgane auffassen darf. Correns betrachtet sie als Reservestoffbehälter. Auch die Bulbillen in meinen Culturen konnte ich nicht zur Keimung bringen.

Besonders reichlich ist auch die Protonemabildung der entblätterten Stämme oder Stammstücke, doch ist hier die Production um die Anlagen der Seitenknospen herum nicht (wie bei *Hookeria*) lokalisiert. Die Blätterregeneration ergibt nur Protonema, besonders reichlich aus dem basalen Teil.

Das Regenerationsprotonema zeigt gewöhnlich einen Zerfall. Es bilden sich dann intercalare Trennungszellen, die manchmal den ganzen Faden in einzelne Zellen oder in perlschnur-artige 3. oder 4. zellige Bruchstücke auflösen. (Fig. 8).

Einige Male traten Knospen auf, die sich zu jungen Pflanzen entwickelten. Es scheint für *Tortula*, sowie für *Hookeria* das Filtrierpapier kein günstiger Nährboden zu sein.

CULTUREN VERDUNKELT.

Ganze Stammstücke fahren fort am unteren Pol normal Rhizoiden zu bilden. Wenn bei Vegetationspunktsentfer-

nung auch der Stamm zur Regeneration übergeht, so entwickeln sich aus demselben Zwischenbildungen, bald gerad-wändige, bald schief-wändige Fäden mit stäbchenförmigen Leucoplasten; manchmal aber auch mit ziemlich stark grünen Chloroplasten. Jedenfalls sind sie sehr verschieden von den am untern Pol sich bildenden Rhizoiden; sie machen den Eindruck, als ob sie zu Protonema bestimmt wären, sich aber wegen Lichtmangels nicht ausbilden könnten.

Die verdunkelten, abgetrennten Blätter treiben anfänglich ebenso viele Regenerationsfäden, wie die beleuchteten, doch in der zweiten oder dritten Woche hört die Produktion gewöhnlich auf. Die Fäden haben blassgrüne Chloroplasten, doch geradestehende Querwände und die Membranen bleiben farblos. Echte Rhizoiden entwickeln sich nie.

FISSIDENS ADIANTOIDES UND TAXIFOLIUS.

(Die Resultate sind für beide Arten dieselben.)

CULTUREN BELEUCHTET.

1. Unverletzte Pflanzen fahren fort Rhizoiden zu bilden am basalen Pol. Einzelne Seitenzweige entwickeln sich jedoch immer zu Protonema. Ausserdem entwickeln sich aber büschelweise in verschiedenen Blattachseln mächtige Rhizoiden. Die Endknospe wächst weiter, vertikal in die Höhe.

2. Entfernt man den Vegetationspunkt, sowie den basalen Pol, so wachsen aus letzterem und aus den Blattachseln (wie aus der apicalen Schnittfläche) immer zuerst Rhizoiden heraus. Letztere sind zwar viel kräftigere Organe als die ursprünglichen Rhizoiden der Pflanze, doch sie haben (siehe Fig. 10) braune Membranen, schiefe Querwände und längliche, doch grüne Chloroplasten. Aber

immer sind die Seitenzweige und öfters auch die Verlängerung dieser Rhizoiden als Protonema ausgebildet.

Wohl möchte ich noch hinzufügen, dass diese Regenerationsrhizoiden bedeutend dicker sind, als diejenigen, welche ursprünglich an der Basis der Pflanze vorkommen. In der Natur findet man an den Fissidensstämmchen stellenweise (niemals axillär) Büschel von winzigen Rhizoiden, die sehr dünn und sehr kurz sind und wahrscheinlich Haftorgane repräsentieren, mit welchen die Pflanze sich in der Erde festheftet. Letztere Organe konnte ich nicht dazu zwingen, in Protonema überzugehen. Entfernung des Vegetationspunktes und Beleuchtung hatten keinen Erfolg: die Rhizoiden blieben unverändert.

Das Auswachsen von Seitenknospen ist äusserst selten bei Fissidens und wenn letzteres stattfindet, so bewurzeln die Seitentriebe sich, ohne dass der Hauptstamm wieder zur Rhizoidenbildung zurückkehrt, wie dieses bei Hookeria der Fall war.

Entblätterte Stämme
zeigen eine ausserordentlich reiche Protonemabildung, denen auch wieder Rhizoiden vorangehen. Immer sind diese Gebilde beschränkt auf die Blattachsen.

Abgetrennte Blätter
regenerieren nicht.

Isolierte Rhizoiden
zeigen eine geringe, doch deutliche Protonemabildung.

Das Regenerationsprotonema zeigt Knospenbildung nach sechs Wochen.

CULTUR VERDUNKELT.

Die unverletzten Pflanzen entwickeln aus den Blattachsen Rhizoiden. Dasselbe zeigen die auf beiden Seiten geschnittenen. Der basale Pol bildet in keinem Fall etwas neues: die ganze Regeneration ist sehr mangelhaft.

Verdunkeln wir Regenerationsprotonema, so gehen diese Fäden nie in Rhizoiden oder Uebergangsbilde über. Wohl entstehen die zwei letztgenannten aus dem Stamm: der verdunkelte Protonemaast selbst ist nicht zu weiterm Wachstum fähig.

CERATODON PURPUREUS.

Diese Art stimmt in ihren Regenerationsverhältnissen durchaus überein mit *Tortula muralis*. Nur ist die Seitenknospenentwicklung überwiegend. Protonema wird in geringerem Masse erzeugt. Letzteres bildet typische Brutorgane, die an Anzahl die Knospenbildung bei weitem übertreffen. (Fig. 13.)

Zwischen dem Regenerationsprotonema finden sich öfters Rhizoiden. Keine von beiden Bildungen ist an bestimmte Stellen gebunden; auch fängt die Produktion nicht an den Polen an.

Isolierte kräftig wachsende Seitensprosse zeigen wieder eine Produktion von Rhizoiden, ohne jegliche Protonemafäden.

Dagegen verhalten sich die am Regenerationsprotonema entstandenen Knospen, die an ihren zuerst entstandenen Rhizoiden zahlreiche gedrungene, stark verzweigte Protonemaäste bilden, verschieden.

DICRANELLA CURVATA.

Sowohl geköpfte, als nicht geköpfte Exemplare treiben Seitenknospen aus, die Rhizoiden bilden. Am Stamme unterbleibt fast jede Protonemabildung. Hie und da entsteht ein Faden, ausserdem vereinzelte Rhizoiden. Die schon vorhandenen ergrünen.

Entblätterte Stämme erzeugen etwas mehr Protonema, aber immer gemischt mit Rhizoiden.

Das Protonema bildet Knospen.

Im Dunkeln treten nur sehr spärliche Neubildungen auf und in diesem Falle sind die auftretenden Rhizoiden über den Stamm verbreitet. Die abgetrennten Blätter regenerieren nicht.

FUNARIA HYGROMETRICA.

Wenn man diese Art zuerst im Dunkeln cultiviert, damit unverletzte Rhizoiden entstehen, gehen letztere, wenn dem Licht ausgesetzt, nur in geringem Masse zur Protonemabildung über. Die Leucoplasten ergrünen, doch die neugebildeten Querwände sind gerade, und die Wände bräunen sich nach einiger Zeit. Nach längerer Culturzeit, (die ersten Resultate ergeben sich schon nach 4—5 Tagen) gewöhnlich nach 3 Wochen, gehen aber die nach allen Seiten sich ausbreitenden Rhizoiden zur Knospenbildung über, d. h. es bildet sich seitlich ein Protonemaast, der zu einer Knospe auswächst. Dies geschieht aber nur dann, wenn der Stamm-Vegetationspunkt sein Wachstum eingestellt hat und wenn im allgemeinen die Culturbedingungen schlechter geworden sind. Ausnahmen gibt es hier auch: es waren einige Exemplare mit kräftig wachsender Spitze, die an den Rhizoiden zahlreiche neue Pflanzen erzeugten.

CULTUR VERDUNKELT.

Verdunkelte Exemplare treiben am Stamme echte Rhizoiden und bleiche Übergangsgebilde.

Die Blätter, wenn abgetrennt, treiben immer blassgrüne Protonemaäste. Niemals konnte ich da Übergangsgebilde beobachten.

POLYTRICHUM VULGARE

scheint die Fähigkeit, Protonema zu bilden, gänzlich ab-

zugehen, wenn man sie auf Filtrierpapier legt. Auch neue Rhizoiden entwickeln sich nicht. Ebenso verhält sich:

CATHARINEA UNDULATA.

Dieses Moos zeigt nur eine sehr deutliche Ergrünung der Rhizoiden. (fig. 14). Auch:

DICRANUM SCOPARIUM

verhält sich wie beide letztern. Stammeszerstücklung hat keine Protonemabildung zur Folge; neue Rhizoiden werden nicht erzeugt und die Blattregeneration ist eine sehr spärliche: am Licht entsteht hellgrünes Protonema, im Dunkeln blassgrünes, doch immer mit geraden, farblosen Scheidewänden. Als letztes in der Versuchsreihe will ich erwähnen:

MNIUM UNDULATUM und ROSTRATUM,

(CULTUREN BELEUCHTET.)

weil diese Moose die Eigentümlichkeit zeigen, dass ihr Protonema und ihre Rhizoiden identisch ausgebildet sind.

Legt man unverletzte erwachsene Pflanzen auf Filtrierpapier, so treiben dieselben am basalen Pol einzelne neue Rhizoiden.

Entfernt man den Vegetationspunkt, so unterbleibt die Protonemabildung; wohl treiben Seitenknospen aus, doch wenn die Blätter entfernt sind, tritt kein Protonema hervor. Es fragte sich nun, ob nicht der allerobere Stammesteil noch fähig sei Neubildungen zu erzeugen. Es scheint wirklich noch eine embryonale Gewebzone da zu sein; denn wenn man die alleräußerste Spitze abschneidet, so wachsen Fäden aus dem Stamme heraus, die man auf den ersten Blick für Rhizoiden halten

würde: die Wände sind braun, die Querwand schief, die Chloroplasten zwar rundlich, aber schwach grün, nur fehlen die für die Rhizoiden so charakteristischen, farblosen, mit Plasma erfüllten Spitzen.

Vergleichen wir mit diesen die Rhizoiden so wie wir sie in der Natur an der Pflanze finden, so fällt uns im allgemeinen nur die geringere Dicke und geringere Verzweigung der letzteren auf. Die Seitenzweige der Regenerationsfäden sind im allgemeinen kurz und haben einen gebuchteten und geknickten Verlauf.

Sehr oft ist aber der Unterschied sehr undeutlich.

In viel höherem Masse, als erwachsene Pflanzen, zeigen junge isolierte Seitensprosse und Ausläufersprosse, die noch in kräftigem Wachstum begriffen sind, die Regeneration. Ist der Vegetationspunkt entfernt worden, so entstehen diese „Protonemen“ an den beiden Polen, später auch aus der Mitte des Stammes; wenn aber die Pflanze unverwundet war, so wächst dieselbe in die Höhe, produziert dann in verschiedenen Blattachsen ein Büschel von Organen, die sich von den oben erwähnten „Protonemen“ dadurch unterscheiden, dass sie viel schlanker sind, weder Leucoplasten noch Chloroplasten aufweisen und ein begrenztes Wachstum zeigen.

Ich cultivierte einen Teil der Pflanzen unter Nährlösung; bei einem andern Teil steckte ich diese Organe in Sand ein: sie entwickelten sich nicht weiter. Vielleicht sind es ähnliche Gebilde, wie die „Hafrhizoiden“ von *Fissidens*. Jedenfalls will ich sie als *Rizoiden* bezeichnen.

Nach einer Culturzeit von 7-8 Wochen scheinen auch die Culturbedingungen für *Mniumpflanzen* weniger gut zu werden. Die neuen Blätter werden kleiner und kleiner, schliesslich ganz rudimentär. Sehr oft legt sich zuerst der Spross und heftet sich mit Rhizoiden am Substrate fest und krümmt dann das dünne, rasch wachsende Ende wieder aufwärts. Der Habitus ist genau derjenige der Ausläufer,

denen wir häufig an den Spitzen der Mniunstämmchen begegnen. (fig. 16.)

Da die Pflanze unmöglich an Lichtmangel leiden konnte, so ist sehr wahrscheinlich Nahrungsmangel hier die Ursache der Ausläuferbildung, was um so mehr plausibel erscheint, wenn wir sehen dass in einer Topfcultur in Gartenerde die Bildung unterblieb. Es gelang mir nun nicht die Ausläufer in gutem Humusboden zur Bildung von normalen Blättern zurückzubringen. Die Pflanzen waren leider schon so sehr geschwächt, dass sie bald zu Grunde gingen.

Die Blätter von *Mnium undulatum* regenerieren sehr leicht. Es bildet sich wieder nur dieses „Protonema“ mit Rhizoidennatur, dass so ausserordentlich wenig Chlorophyll behält. Die Fäden entstehen zuerst hauptsächlich aus den Nerven, nachher ebenso reichlich aus dem Blattgewebe selbst und zwar auf beiden Flächen, sei es dass die morphologische Oberseite oder die morphologische Unterseite die Kontaktfläche ist.

Isolierte Rhizoiden regenerieren nicht.

Das aus den Blättern entstandene „Protonema“ schreitet viel eher zur Knospenbildung über, als dasjenige, das aus dem Stamme seinen Ursprung nimmt. Das blattbürtige Protonema breitet sich als ein brauner Rasen um das Blatt herum aus und bildet eine ganze Kolonie von jungen Pflanzen (fig. 15). So zählte ich einmal 23 Pflanzen, die aus einem Blatt ihren Ursprung genommen hatten.

Letztere entsenden zahlreiche schmale Rhizoiden, so, wie wir sie an der Pflanze ursprünglich antreffen. Die meisten haben keine Spur von Chlorophyll und waren jedenfalls in dieser Hinsicht vom Blattprotonema zu unterscheiden.

CULTUREN VERDUNKELT.

Vergleichen wir mit diesen Versuchen eine Reihe von im Dunkeln angestellten Versuchen so finden wir, dass

im Anfang die Regeneration in derselben Weise vor sich geht, wie in den beleuchteten Culturen. Nach 15 Tagen finden wir aber einen deutlichen Unterschied. Wohl haben sich in beiden Fällen Knospen entwickelt, sogar in den Dunkel-Culturen noch früher wie in den beleuchteten, doch es geht im Dunkeln das Protonema bald zurück und die jungen Pflanzén entwickeln keine, oder rudimentäre Blätter. Die Fäden sind aber in Dunkel- und Lichtkultur identisch.

b. CULTUR AUF SAND.

Obwohl Sand ein mehr natürliches Substrat ist als mit Nährlösung getränktes Fliesspapier, so ist doch aus praktischen Gründen der grössere Teil der Versuche auf letzterem Substrat angestellt worden; erstens einmal, weil auf Sand viel leichter Verunreinigung durch Algen auftritt, zweitens, weil auf Filtrierpapier alle Pflanzenteile dem Licht gleichmässig ausgesetzt sind und sich nicht, wie das im Sand sehr leicht möglich ist, einzelne Teile dem Licht entziehen können indem sie sich in den Sand einbohren. Es wurden die Untersuchungen angestellt mit:

Hookeria quadrifaria

Fissidens adiantoides

Mnium undulatum

Tortula muralis.

In allgemeinen sind die Resultate nicht verschieden von den vorigen. Wo sich auf Filtrierpapier Rhizoiden bildeten, bilden sie sich auch auf Sand; dasselbe kann auch gesagt werden vom Protonema. — Die Rhizoidenentwicklung ist jedenfalls üppiger auf Sand. Wenn Protonemafäden in den Sand eindringen, so werden sie mehr oder weniger blass.

Für die Regenerationsprotonemen ist dieses Substrat entschieden vorteilhafter; denn sie zerfallen in viel geringerem Masse in Brutorgane und produzieren bei *Fissidens*

sogar Knospen. Bei *Hookeria* unterbleibt die Bildung von jungen Pflanzen wieder gänzlich.

c. CULTUREN AUF AGAR-AGAR.

Es wurde Agar-Agar in destilliertem Wasser gelöst und der Boden mit Nährlösung feucht gehalten.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

CULTUREN BELEUCHTET.

Verschieden von den vorigen sind die Tatsachen, die sich aus der Cultur auf Agar-Agar ergeben.

Bei *Hookeria* konnte ich in keinem einzigen Fall das Entstehen von neuen Rhizoiden constatieren.

Nehmen wir Pflanzen mit oder ohne Vegetationspunkt oder Wurzelpol, Pflanzen, deren Seitenknospen oder Endknospen entwickelt sind oder nicht, es bildet sich in allen Fällen Protonema, das in allen Richtungen den Agarboden durchwächst. Am untern Pol, sei es aus den Rhizoiden, sei es aus dem Stamme selbst, findet die üppigste Protonemabildung statt, die ich überhaupt bei *Hookeria* beobachten konnte. Auch ist nach 3½ Monaten das Protonema noch nicht zerfallen, sondern es wächst immer weiter. Neue Pflanzen entstehen aber nicht. Am apicalen Pol, wenn die Endknospe abgeschnitten ist, ist die Quantität geringer; ist die Endknospe intakt, so wächst sie vertikal nach oben mit neuen Blättern, die, wenn noch sehr jung, sich schon mit Brutknospen bedecken. Sind letztere Organe schon an den altern Blättern anwesend, so bilden sie Keimschläuche, die aber nicht wie die Fäden an den Polen das Substrat durchwachsen, sondern ziemlich kurz bleiben.¹⁾

Der Unterschied in den auf Filtrierpapier und Sand

1) Vergleiche später die Wasserculturen. p. 40.

regenerierenden Exemplaren liegt hauptsächlich darin, dass falls sich Seitenknospen entwickeln, der Hauptstamm nicht mehr Rhizoiden erzeugt.

Verdunkelt man nun die untern Pole, indem man diese in ein Reagenzröhrchen mit Agar, das mit schwarzem Papier umhüllt ist, einsteckt, so stellen die Protonemafäden ihr Wachstum ein und gehen schliesslich zu Grunde.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

Intakte Pflanzen entwickeln keine neuen Rhizoiden, weder am untern Pol, noch an den verschiedenen Blattachsen, so wie es auf Filtrierpapier die ganzen Pflanzen zu tun pflegen.

Nach Entfernung eines Stammstückes bilden die Rhizoiden Protonema, wie zuvor. Auch hier scheint das Substrat ungeeignet zu sein für die Entwicklung von Rhizoiden.

TORTULA MURALIS.

Es konnte kein Unterschied wahrgenommen werden zwischen der Cultur auf Filtrierpapier oder Sand einerseits und der auf Agar anderseits.

Vergleichsweise sollten sich hier Wasserculturen dieser Moose anschliessen, so dass im Gegensatz zu den vorigen Versuchen der Kontakt mit festen Teilen ausgeschlossen ist. Diese Experimente lassen sich besser in Zusammenhang mit denen über Polarität beschreiben. Ich verweise deshalb auf Seite 36.

Als Anhang zu diesen Versuchsreihen will ich noch einige Versuche mit Pflanzen erwähnen, die vorher durch die Cultur in kohlenstofffreier Luft abgeschwächt waren.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

Ein Teil wurde 14 Tage lang in kohlenstofffreier Atmosphäre cultiviert, in einem Exsiccator mit Kalilauge, ein anderer Teil während vier Wochen unter denselben Verhältnissen. Für genügende Feuchtigkeit wurde aber Sorge getragen, auch für weitere günstige Culturbedingungen, indem nämlich die Pflanzen sammt den Baumfarnwurzeln, denen sie aufsassen, in Humuserde gebracht wurden.

In keinem der beiden Fälle war mittelst Jod Stärke nachzuweisen, aber die Farbe der Pflanzen war blässer geworden, sie hatten ein schwächtiges Aussehen.

Diejenigen, die während 14 Tagen ohne Kohlensäure geblieben waren, zeigten aber, nachdem sie in kohlenstoffhaltige Luft gebracht worden sind eine Regeneration, die von der oben beschriebenen nicht abweicht.

Die 4 Wochen ohne CO₂ gebliebenen Pflanzen sind teilweise abgestorben, teilweise zeigen sie eine verzögerte Regeneration. Einige Exemplare erholten sich aber, so dass nach zweiwöchiger Cultur die Regeneration qualitativ und quantitativ ihren normalen Verlauf nahm.

MNIUM UNDULATUM.

Die Pflanzen werden teilweise 14 Tage, teilweise 4 Wochen und teilweise 6 Wochen ohne Kohlensäure gestellt. In allen drei Fällen regenerieren ganze Pflanzen, entblätterte Stämme und abgetrennte Blätter in normaler Weise. Lässt man jedoch die Regeneration an vorher abgeschwächten oder normalen Pflanzen in kohlenstofffreier Luft vorsichgehen, so bringen die Pflanzen mit grosser Mühe einige Protonemafäden hervor, die möglichst bald zur Produktion von Knospen übergehen. An den Blätterprotonemen entwickeln sich sogar Pflänzchen, die aber nie einen Cm. Grösse erreichen.

Bevor ich zur Beschreibung der Versuche mit Pflanzen in vertikaler Stellung übergehe, sei hier als Uebergang etwas über den Zweck und über die Methodik dieser Experimente mitgeteilt.

In den bisher beschriebenen Versuchen haben wir immer die Pflanzen gelegt, so dass die beiden Stammespole denselben Bedingungen ausgesetzt waren. Es hat sich dabei herausgestellt, dass was Protonema und Rhizoidenbildung anbelangt, bei *Hookeria* und *Mnium* die Pole die bevorzugten Stellen für ihre Entstehung sind. (Selbstverständlich ist hier nur von solchen Stücken die Rede, bei denen der Anlass zur Regeneration durch Entfernung eines Teiles an einem der beiden Pole gegeben war.) Die Neubildungen waren immer qualitativ identisch; entstand am basalen Pol Protonema, (sei es an den Rhizoiden, sei es aus dem Stamm) so entwickelte es sich gleichfalls am apicalen Pol, doch in viel geringerer Quantität. Auch am übrigen Stammteil entwickelten sich Regenerationsbildungen, gewöhnlich aber erst viel später. Bei *Tortula*, *Dicranella*, *Funaria*, scheint nur der untere Pol bevorzugt, während der übrige Teil des Stammes sich gleich verhält.

Erfolgt die Regeneration durch Austreiben von Seitensprossen, so ist keine Bevorzugung an bestimmten Blattachsen wahrzunehmen.

Es fragte sich nun, wie verhalten sich die Laubmoose, wenn man sie vertikal in irgend ein Substrat einsteckt; die beiden Pole befinden sich dann unter verschiedenen Bedingungen. Es ist bekannt, dass Stecklinge von höheren Pflanzen in diesem Fall einen qualitativen Unterschied in den Neubildungen an den Polen aufweisen, mit andern Worten, eine Polarität. Ueber diese Erscheinung bei Laubmoosen konnte ich in der Litteratur keine Angaben finden. *Correns* ¹⁾ gibt an für Stecklinge von *Thamnum*

1) l. c. pag. 279.

alopecurum, dass bei niederliegenden Stammstücken die basale Schnittfläche vor der apicalen bevorzugt ist und dass er an letzterer eine reichlichere Rhizoidenbildung hervorrufen könne, indem er das apicale Ende vertical in Sand einstecke. Es schien hier deshalb von Interesse Versuche über diese Frage anzustellen und ich bediente mich folgender Methoden:

Ich cultivierte die Pflanzen in Cylindergläsern und füllte diese teilweise mit Sand, der mit Nährlösung benetzt wurde. Nachher cultivierte ich nur noch unter Flüssigkeit, (gewöhnlich Nährlösung), weil es sich ergab dass unter diesen Umständen die Regenerationsfäden rascher und in grösseren Mengen austreiben.

Um den apicalen Pol in die Bedingungen des basalen zu bringen ohne die Lage der Pflanze zum Erdcentrum zu ändern, machte ich folgende Einrichtung:

In einen kleinen Erlemeyerkolben (100 ccm. Inhalt) brachte ich etwas Sand, füllte den Kolben weiter mit Nährlösung und spannte ein Stück Gaze von grosser Maschenweite über die Oeffnung. Beim Umkehren kann keine Flüssigkeit herauslaufen und es sinkt der Sand in den Hals des Kolbens. Wir haben also in dem umgekehrten Kolben, von unten angefangen: Sand, (in dem Halse) Nährlösung und eine Luftschicht. Die Stecklinge brachte ich mit dem obern Pol durch die Gaze in den Sand hinein und der umgedrehte Erlemeyerkolben, aus dem also die Stecklinge mit der Basis hinunter hängen, brachte ich in dieser Lage in ein Cylinderglas in dessen Raum also die Stämmchen frei hervorragten. Das Cylinderglas wurde mit Nährlösung gefüllt bis zur Oeffnung des Kölbchens. Die Stecklinge sind dann mit dem apicalen Pol in Sand eingesteckt; der übrige Teil ist unter Wasser und die Lage zum Erdcentrum ist eine aufrechte geblieben. Versuche in dieser Weise vorgenommen sind also vollkommen vergleichbar mit denjenigen, bei welchen die Pflanzen, mit dem basalen

Pol in Sand eingesteckt, unter Wasser cultiviert wurden. Daneben kann man dann die Bedingungen für beide Pole gleich machen, indem man in den Erlemeyer bloss Nährlösung und keinen Sand hineinbringt. Die Stecklinge sind dann auf ihrer ganzen Länge beleuchtet und in Wasser getaucht. Will man den Teil der in den Kolben hineingesteckt ist verdunkeln, so spannt man schwarzes Tuch über die Oeffnung und klebt schwarzes Papier um den Kolben.

II. VERSUCHE MIT PFLANZEN IN VERTIKALER LAGE.

a. Cultur auf Sand.

a. Pflanzen, deren nach unten gekehrter Pol in Sand eingesteckt ist.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

A. Stellung aufrecht. (der basale Pol ist der eingesteckte.)

Die Versuche wurden im Frühjahr angestellt; daher wiesen die Pflanzen keine Brutknospen auf.

1. Unverletzte Pflanzen.

An der Basis treten zahlreiche neue Rhizoiden auf. Der übrige Teil des Stammes bleibt ohne Regenerationsfäden. Nur entwickeln sich neue Rhizoiden.

2. Nach Entfernung der Spitze bildet der apicale Pol Protonemafäden, die zwar kurz bleiben (noch kürzer bleiben sie, wenn in feuchter Luft, statt in Wasser cultiviert wird) jedoch sehr regelmässig auftreten ohne vorhergehende Zwischenbildungen. (Fig. 17.) Brutknospenentwicklung tritt nicht immer auf.

3. Pflanzen mit entfernter Spitze und entferntem Wurzelpol.

Regenerieren wie die Stecklinge im Falle 2.

4. Entfernung des Wurzelpoles,

Ergibt dasselbe Resultat wie unverletzte Pflanzen.

B. Stellung umgekehrt. (Der apicale Pol eingesteckt.)

Cultiviert man dagegen die Stämmchen in umgekehrter Lage so ergibt sich für:

1. Unverletzte Pflanzen.

Die eingesteckte Spitze wächst weiter und krümmt sich aus dem Sande hinaus, bildet Rhizoiden aus dem Stammesteile, der mit dem Sande in Berührung ist, ja, sogar die eingesteckten Blätter erzeugen Rhizoiden. Die Rhizoiden am basalen Pol bringen spärlich Protonema hervor. Entfernt man den Rhizoiden tragenden Teil, so bildet die Schnittfläche in ausserordentlich üppiger Weise Protonemafäden.

Die Quantität von Protonema übertrifft bedeutend diejenige, die aus dem apicalen Pol ihren Ursprung nimmt, wenn dieser aufwärts gekehrt und abgeschnitten ist. Die nicht mit dem Sande in Berührung tretenden Blätter entwickeln Brutorgane oder auch lange Protonemafäden, deren Seitenzweige wieder Brutknospen bilden.

2. Spitze entfernt.

Der apicale, eingesteckte Pol treibt einen Büschel von Rhizoiden; die Blattregeneration ist gleich derjenigen für die unverletzten Pflanzen beschrieben.

3. Entfernung von Spitze und Wurzelpol ergibt wieder die Bildung von Protonema aus dem basalen aufwärts gekehrten Teil.

Macht man die nämlichen Versuche im Herbst, wenn die Blätter mit Brutknospen überdeckt sind, so treiben letztere in der Nährlösung mächtig Protonema, welches sich der Lichtquelle zuwendet. Die Pflanzen sind von grünen, flottierenden Fäden ganz umgeben.

Dagegen scheinen die Stecklinge jetzt viel mühsamer Rhizoiden zu bilden. Der apicale Pol treibt kaum Rhizoiden, wenn er in Sand eingesteckt wird. Ebenfalls unter-

bleibt die Rhizoidenbildung der mit dem Boden in Berührung tretenden Blätter.

Auf den *Hookeria*-Pflänzchen die auf dem Baumfarn wachsen ist die Brutknospenzahl an den zu oberst stehenden Blättern eine weit grössere, als an den untern. Gewöhnlich haben die letzteren gar keine. Man kann die Blätter aber veranlassen auszutreiben, indem man den obern Stammestheil entfernt. Die untern Blätter erzeugen dann eben so viel Protonema, wie es die oberen tun würden.

4. Entblätterte Stämme.

Treiben massenhaft Protonema (niemals Brutorgane) um die Anlagen der Seitenknospen herum.

Stecken wir den einen Pol ein, der in einer der oben beschriebenen Weisen Protonema gebildet hat, so können wir konstatieren, dass die Fäden farblos werden, und dass sich aus dem eingesteckten Pol neue Rhizoiden entwickeln; doch niemals sehen wir Rhizoiden als Seitenzweige oder als Fortsatz von Protonemaästen entstehen.

Oefters tritt eine Bräunung auf, die von den Scheidewänden ausgeht; doch das Ende ist immer dass die Fäden absterben.

Der Übersichtlichkeit halber gebe ich hier noch ein Schema von den Regenerationsverhältnissen bei *Hookeria*, in vertikaler, sowie in horizontaler Stellung. 1)

1) Erklärung zu den Figuren im Text: (siehe nächste Seite).

Einfache Linie ist Rhizoid.

Doppelte Linie ist Protonema.

Punkt ist Brutknospe.

I und II. Pflanzen liegend auf Filtrierpapier.

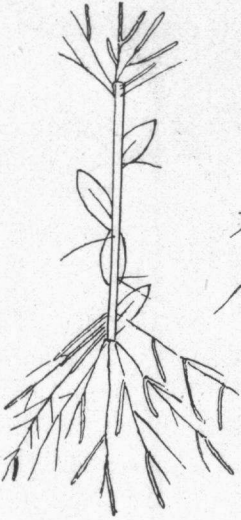
III und IV. Pflanzen basal in Sand eingesteckt (Cultur in feuchter Luft).

V und VI. Pflanzen apical in Sand eingesteckt (Cultur in feuchter Luft).

a. Pflanzen ohne Vegetationspunkt.

b. Pflanzen mit Vegetationspunkt.

I
a



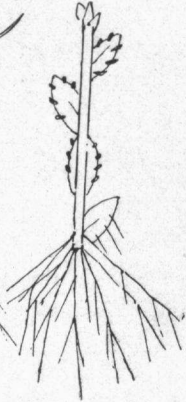
II
b



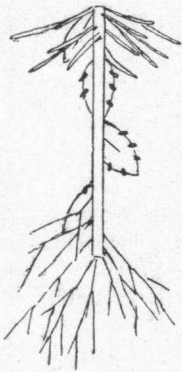
III
a



IV
b



V
a



VI
b



FISSIDENS ADIANTOIDES.

Genau dieselben Versuche sind mit dieser Gattung angestellt worden. Die Resultate sind dieselben wie bei *Hookeria*. Wieder entstehen basal Rhizoiden und apical Protonema (letzteres reichlicher wie bei *Hookeria* und immer aus den der Schnittfläche am meisten genäherten Blattachsen), doch bei umgekehrter Lage ist die Protonemabildung (am basalen Pol) bei weitem üppiger. 1) Es gehen der Protonemabildung nie, wie das bei den auf Filtrierpapier oder Sand liegenden Pflanzen der Fall war, echte Rhizoiden oder Zwischenbildungen voraus. 2) Bei den Stecklingen ist die Entwicklung von Rhizoiden oft nicht nur auf den eingesteckten Teil beschränkt, sondern erfolgt auch, doch spärlicher, aus etwas höheren Blattachsen; ausserdem sind sie da manchmal als Zwischenformen ausgebildet.

Entfernung der Blätter hat auch hier eine üppige Produktion von Protonema aus den Blattachsen zur Folge.

MNIUM UNDULATUM.

Junge Ausläufersprosse zeigen, sowie bei früheren Versuchen, wieder keinen Unterschied von Rhizoiden und Protonema. Beide Pole produzieren dieselben Gebilde. Nur ist bei dieser Pflanze von Interesse, dass auch die Blätter am Stamm regenerieren und zwar in den Fällen, wo die Spitze abgeschnitten war. Es treiben aber nur die Blätter, die mit dem Sand in Berührung sind „Protonema“ aus, es bilden sich ganze Knäuel. 3) Isolierte Fäden finden

1) Am basalen Pol entstehen die Protonemafäden aus der Schnittfläche.

2) Pag. 17.

3) Die Regenerationsfäden bei *Mnium* bezeichne ich nur mit dem Namen „Protonema“.

sich hie und da an den obern Blättern. In zwei Fällen unter den 27 Stämmchen, die ich untersuchte, trat eine äusserst spärliche Rhizoidenbildung an mit Endknospe versehenen Pflanzen auf. In der Mitte des Stammes bildet sich hie und da „Protonema“. An natürlichen Standorten fand ich auch verschiedene Exemplare, die an den untersten, den Boden berührenden Blättern „Protonema“ entwickelt hatten. In einigen Fällen war die Spitze angefressen worden. Die andern Exemplare cultivierte ich weiter, teilweise in Wasser, teilweise in feuchter Luft, schnitt sogar ein Stück vom Wurzelpol ab, doch der Stamm zeigte kein Endwachstum mehr. Die Endknospe war also nicht mehr entwicklungsfähig, was dieselbe Folge zu haben scheint wie das Entfernen des Vegetationspunktes. Wohl muss ich hinzufügen, dass die Produktion in künstlichen Culturen viel üppiger war wie in der Natur.

FUNARIA HYGROMETRICA UND TORTULA MURALIS.

A. Stellung aufrecht.

Beide Pflanzen, die besonders leicht regenerieren, zeigen in der Cultur unter Wasser eine üppige Produktion von Protonema und an letzterem eine Unmenge von jungen Pflanzen. Das Protonema zeigt aber keine poläre Bevorzugung: es tritt über den ganzen Stamm auf. Wächst die Endknospe, (oder eine der dieselbe ersetzenden Seitenknospen) so tritt bedeutend weniger, aber doch noch immer ziemlich viel Protonema hervor.

B. Bei Cultur in umgekehrter Stellung stellt gewöhnlich die Endknospe ihr Wachstum ein, und der aufwärts gekehrte, basale Pol ist dann die bevorzugte Stelle für Protonemabildung.

Auch wiederholte ich den in der Einleitung von Sachs erwähnten Versuch, nämlich das Umdrehen eines Moosrasens. *Tortula muralis* zeigt in der Stellung wirklich eine

üppige Production von Protonema aus den Rhizoiden und bildet eine Menge neuer Pflanzen. Ich hebe hier aber besonders hervor, dass weder die Endknospe, noch die Seitenknospen ausgetrieben haben.

β. Pflanzen, deren nach oben gekehrter Pol in Sand eingesteckt ist.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

A. Stellung aufrecht. (Der apicale Pol in Sand eingesteckt)

1. Unverletzte Pflanzen.

Die eingesteckte Endknospe ist nach drei Wochen abgestorben. Etwas unterhalb derselben treibt der Stamm spärliche Rhizoiden; manchmal sind die Querwände gerade und die Leucoplasten ergrünt. Aus den basalen, in Wasser schwebenden Rhizoiden und aus dem basalen Stammteil bildet sich eine Masse von Protonema.

2. Bei auf beiden Seiten abgeschnittenen Pflanzen treibt der basale Pol Protonema, der apicale, eingesteckte, Rhizoiden. Diese entstehen oben aber nur in sehr geringer Quantität; in vielen Fällen entsteht sogar nichts.

B. Stellung umgekehrt. (Der basale Pol in Sand eingesteckt)

1. Ist die Pflanze unverletzt, so treibt nur der basale Pol wenige Rhizoiden, oder auch gar keine.

2. An beiden Seiten abgeschnittene Pflanzen treiben am basalen Pol Rhizoiden, wie es mir vorkam, im allgemeinen etwas mehr, wie die apicalen Pole in aufrechter Stellung, doch jedenfalls viel weniger in Anzahl, als wenn einer der beiden Pole abwärts gekehrt eingesteckt war.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

A. Stellung aufrecht.

1. Unverletzte Pflanzen.

Am basalen Pol wird gewöhnlich kein, oder nur wenig Protonema gebildet; nie beobachtete ich neue Rhizoiden. Der apicale eingesteckte Teil entwickelt Rhizoiden, die kaum in den Sand hinein dringen, sondern über die Gaze wachsen und an ihrer Spitze öfters gerade Wände und viel Chlorophyll entwickeln.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen.

Direkt unterhalb des eingesteckten Teiles entwickelt sich auch Protonema; ebenso aus den mittleren Blattachsen, die von Flüssigkeit umgeben sind. Der basale Pol treibt Rhizoiden, in zwei Fällen auch ein paar Protonema-Aste.

B. Stellung umgekehrt.

1. Unverletzte Pflanzen.

Die meisten Exemplare bilden gar nichts; einige zeigen Übergangsgebilde aus Blattachsen, die mit der Gaze in Berührung sind.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen. Der apicale, ins Wasser hängende Teil produziert sehr viel Protonema, auch verschiedene darauf folgende Blattachsen tun dasselbe; der basale, eingesteckte Pol zeigt einige schwächliche Rhizoiden.

Die Versuche mit *Fissidens* wurden zuerst in der Weise gemacht, dass der nach oben gekehrte Pol in Torf eingesteckt wurde. Die Resultate in Torf und in Sand waren gleich.

Die übrigen Moose, mit denen sonst experimentiert wurde, sind nicht brauchbar für diese Art von Versuchen. Die *Tortula*- und *Funariapflänzchen* sind zu klein; *Mnium* kann ausser Betracht bleiben, wegen der Identität von Protonema und Rhizoiden.

b. Cultur in Wasser.

- a. Pflanzen, deren nach unten oder nach oben gekehrter Pol in ein verdunkeltes Gefäss mit Wasser eingesteckt ist.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

Die Resultate sind dieselben für die nach unten und nach oben eingesteckten Pole. Ich werde also nur diejenigen für die nach unten eingesteckten Pole beschreiben.

A. Stellung aufrecht.

Im ersten Monat weist der basale Pol, ob er angeschnitten war oder nicht, keine Neubildungen auf. Dagegen nach $6\frac{1}{2}$ Wochen zeigen die Pflanzen wenige, aber sehr lange Rhizoiden. Der apicale Pol produziert entweder nichts oder Protonema, je nachdem der Vegetationspunkt anwesend ist oder nicht.

B. Stellung umgekehrt.

Keine der Versuchspflanzen entwickelt auch nur die geringste Neubildung an dem eingesteckten Teil. War die Spitze vorhanden, so wächst auch diese nicht weiter, und in beiden Fällen (mit oder ohne Spitze) treibt der basale Pol eine grosse Quantität von Protonema.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

A. Stellung aufrecht.

Hier sind nach zwei Monaten Cultur noch keine Rhizoiden ausgewachsen; ein Exemplar zeigte deren drei sehr lange.

B. Auch wenn der apicale Pol eingesteckt ist, (die Stellung also eine umgekehrte ist) entstehen keine Neubildungen. Bei einigen wächst die Endknospe etwas weiter; ist diese abgeschnitten, so bleibt der Zustand unverändert.

Ist der basale Pol aufwärts gekehrt eingesteckt, so treiben viele Seitenknospen aus, die sich durch den schwarzen Stoff, welcher über den Erlemeyer-Kolben gespannt ist, hindurchbohren und stark etiolieren.

β. Pflanzen, die auf der ganzen Oberfläche beleuchtet sind.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

A. Stellung aufrecht.

1. Unverletzte Pflanzen.

Der basale Pol erzeugt aus den abgebrochenen Rhizoiden etwas Protonema. Die Endknospen wachsen gewöhnlich nicht weiter. An den Blättern haben die Brutknospen ausgetrieben.

2. An beiden Seiten geschnitten.

An beiden Schnittflächen entwickelt sich ein Büschel von Protonema, gewöhnlich aus dem basalen Pol reichlicher, als aus dem apicalen. Letzterer trägt öfters keine Neubildungen.

B. Stellung umgekehrt.

1. Unverletzte Pflanzen.

Nur die Blattinitialen haben ausgetrieben; weder am basalen noch am apicalen Pol sind Neubildungen entstanden.

2. Auf beiden Seiten geschnitten.

In dieser Lage tragen beide Schnittflächen Protonema und wieder der hinuntergekehrte, also in diesem Falle der apicale, reichlicher, im Gegensatz zu den aufrecht gestellten Pflanzen.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

A. Stellung aufrecht.

1. Unverletzte Pflanzen.

Die Rhizoiden bilden nichts Neues. In der Nähe des Vegetationspunktes kommen gewöhnlich aus 2 oder 3 Blattachsen Rhizoiden hervor, während

2. auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen aus denselben Blattachsen eine Unmenge von Protonemafäden hervorbringen

B. Stellung umgekehrt.

1. Unverletzte Pflanzen.

Der grössere Teil der apicalen Pole hat nichts gebildet; einige wenige entwickeln ein paar Rhizoiden oder Übergangsgebilde, während der basale Pol unverändert bleibt.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen entwickeln dagegen an beiden Polen viel Protonema. Eine spezielle Bevorzugung der einen oder andern Schnittfläche konnte ich nicht beobachten.

Als Übergang zu folgenden Versuchen will ich bemerken, dass das Resultat der vorigen Anlass gab zu folgender Frage: Wäre nicht (und die letzten Versuchsreihen machten es wahrscheinlich) dem Kontakt mit kleinen festen Teilchen ein grösserer Einfluss auf die Bildung der Rhizoiden zuzuschreiben? Um dieses zu entscheiden wurden im folgenden bestimmte Teile einer Pflanze mit dem Sande in Berührung gebracht. Auch Parallelculturen wurden angestellt mit in Flüssigkeit getauchten und feuchter Luft ausgesetzten Teilen.

VERSUCHE ÜBER DEN KONTAKT AUF MECHANISCH UND
CHEMISCH VERSCHIEDEN BESCHAFFENEN BÖDEN.

Pflanzen mit beiden Polen oder mit der Mitte des Stammes eingesteckt.

a. Cultur auf Sand.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

1. Unverletzte Pflanzen.

A. Die beiden Pole werden eingesteckt.

Der basale Pol fährt in normaler Weise fort Rhizoiden zu produzieren. Wenn die Endknospe sich weiter entwickelt, so wächst dieselbe aufwärts und erzeugt Rhizoiden an dem den Sand berührenden Teil, sonst bleibt die Spitze unverändert, mit Ausnahme der eingesteckten Blätter, die aus ihren Initialen Rhizoiden entwickeln.

B. Stecken wir die Mitte des Stammes in den Sand hinein, so entwickeln sich aus den eingesteckten Blattinitialen Rhizoiden. Am basalen Pol bilden einige abgeschnittene Rhizoidenspitzen Protonemafäden.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen. An beiden eingesteckten Schnittflächen bilden sich sehr deutliche Rhizoiden, ebenso an den eingesteckten Blättern.

War dagegen die Mitte des Stammes eingesteckt, so bilden nicht nur die Blätter, sondern auch der Stamm selbst Rhizoiden. Die beiden Pole entwickeln in vielen Fällen Protonema oder Protonema mit Brutknospen. Die Bildung der letzteren konnte man durch Cultur unter Wasser steigern.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

1. Unverletzte Pflanzen.

Der basale Teil und die obersten Blattachseln entwickeln viele Rhizoiden, wenn in den Sand eingesteckt. Wenig Rhizoiden bilden sich, wenn die mittleren Blattachseln die eingesteckten sind.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen.

Die basale Schnittfläche und die obersten Blattachseln zeigen ein grosses Quantum neuer Rhizoiden. Öfters entwickelt sich eine Seitenknospe an dem höchsten Punkt

des gekrümmten Stammes. War die Mitte des Stammes eingesteckt, so produzieren die mittleren Blattachsen Rhizoiden, die beiden aufwärts gekehrten Pole Protonema.

MNIUM UNDULATUM.

1. Unverletzte Pflanzen.

Die beiden Pole junger Sprossen entwickeln, wenn eingesteckt, „Protonema“. Wenn erwachsene Pflanzen gebraucht wurden, so konnte man die Spitzen nur dazu bringen, indem man die Blätter entfernte, also Wundflächen erzeugte.

War die Mitte des Stammes eingesteckt, so entstehen an dieser Stelle Protonemafäden, aber wenig zahlreich. Einmal nur beobachtete ich ein Blatt, das auch austrieb.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen.

Es reagieren nicht nur die Stammesschnittflächen, sondern auch alle eingesteckten Blätter mit „Protonema“-Produktion in besonders üppiger Weise. Es treiben nur die jungen Teile der Blätter, welche mit dem Sand in Berührung sind, aus. ¹⁾

Auch die Mitte des Stammes, wenn eingesteckt, erzeugt „Protonema“. *Mnium* eignet sich der Grösse seiner Blätter halber vorzüglich zu Kontaktversuchen mit Blättern. ²⁾

3. Blätter.

Steckt man Blätter entweder mit der Basis oder mit der Spitze in den Sand hinein, so produzieren sie zuerst auf der ganzen Oberfläche „Protonema“, nach drei Wochen Cultur bemerkt man aber, dass aus dem eingesteckten Teil eine den übrigen Teil bedeutend überwiegende Menge von Protonema entsteht. Es bildet sich da ein ganzer Knäuel von Fäden. Setzt man nachher die Cultur unter Wasser, so wachsen die Fäden des oberen Teiles wohl

1) Die Versuche ergaben die gleichen Resultate, ob unter oder ohne Wasser cultiviert.

2) Mit *Hookeria* ist solches unmöglich: die Blätter sind zu klein.

etwas nach, aber Büschel entstehen nie. Es werden auch Blätter mit Spitze oder Basis durch schwarzes Tuch hindurch in ein mit schwarzem Papier überzogenes und mit Nährlösung gefülltes Gefäss getaucht. Es sind in diesem Falle die Bedingungen der Verdunklung und der Feuchtigkeit erfüllt (wie in den Sand-Wasserculturen), doch fehlt der Kontakt mit feinen Sandteilchen. Das Resultat ist, dass der verdunkelte Teil ebenso viel Regenerationsfäden produziert, wie der beleuchtete.

Schaltet man die Bedingung der Verdunklung aus, steckt man also die abgeschnittenen Blätter durch Gaze hindurch und cultiviert unter Wasser, so ist die Verteilung des Protonemas wieder über die ganze Fläche dieselbe.

b. Cultur auf feingeriebenem Filtrierpapier.
(Mit Nährlösung getränkt)

HOOKERIA QUADRIFARIA.

1. Unverletzte Pflanzen.

Der basale Pol erzeugt Rhizoiden, der apicale treibt keine Neubildungen wenn die Pflanze mit beiden Seiten eingesteckt wird. Wird dagegen die Mitte des Stammes vergraben, so ist die Rhizoidenproduktion gleich der auf Sand.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen.

Zuerst bildet nur der basale Pol Rhizoiden, schliesslich geht auch der apicale zur Regeneration über, erzeugt dann aber Protonemafäden und zwar mit zum Teil schiefen Querwänden, doch ohne Bräunung der Membrane und mit blassgrünen Chromatophoren. Echte Rhizoiden, wie sie apical im Sand auftreten, beobachtete ich nur äusserst selten. Wohl treiben die Blätter rhizoidenartige Gebilde.

Dasselbe ist über die Neubildungen zu bemerken, die sich aus der eingesteckten Stammesmitte entwickeln. Es bilden sich auch hier Protonemafäden von rhizoidartigem

Charakter, es bleiben aber die Wände typisch farblos. Manchmal kommen auch echte Rhizoiden vor.

FISSIDENS ADIANTOIDES & TAXIFOLIUS.

1. Unverletzte Pflanzen.

So wie im Sand, entwickeln der basale Pol und die obersten Blattachsen Rhizoiden. Ebenso verhalten sich die mittleren Blätter, wenn diese mit dem Papierbrei in Berührung sind.

2. Viel üppiger ist die Produktion (auch hier gab es natürlich wieder Ausnahmen), wenn ein Steckling in derselben Weise kultiviert wird.

MNIUM UNDULATUM.

Wiederum zeigen die Stammes- und Blattteile, die vom Brei umgeben sind, eine büschelartige Produktion von Regenerationsfäden, gegen welche die Anzahl der aus den übrigen Teilen entstehenden Fäden eine verschwindend kleine ist.

Mit *Hookeria quadrifaria* wurden noch Versuche angestellt, in welchen wir auf einen schmalen, zweimal umgebogenen Streifen Filtrierpapier die Mitte des Stammes legten, so dass beide Pole frei hervorragten. Es zeigt sich dann bei:

1. Unverletzten Pflanzen, dass keiner van den beiden Polen irgend welche Neubildung erzeugt. Zwei Mal beobachtete ich Protonemabildung aus den Rhizoiden. Die Endknospe war nicht weiter ausgewachsen.

Auch in der Mitte treten nur dann Rhizoiden auf, wenn eine Seitenknospe ausgetrieben hat. Die Seitentriebe sehen gewöhnlich nicht sehr kräftig aus, wahrscheinlich wegen der mangelhaften Nahrungsaufnahme. ¹⁾

1) Die Versuche unter Wasser anzustellen war nicht gut möglich, da die Pflanzen immer an die Oberfläche kommen.

2. Auf beiden Seiten geschnittene Pflanzen, entwickeln basal sowie apical Protonema, das gewöhnlich nicht sehr in die Länge wächst, jedoch nach kurzer Zeit zur Produktion von Brutknospen übergeht. Wiederum ist am untern Pol die Quantität eine grössere und es stellt sich hier die Bildung früher ein als am apicalen. Das schliesslich über die ganze Stammesoberfläche (der mittlere, den Kontakt vermittelnde Teil ist bei diesen nicht bevorzugt) auftretende Protonema schreitet schon in dem zwei- oder drei-zelligen Stadium zur Brutknospenbildung über.

Unter andern chemischen Nährböden kommen noch in Betracht: Feingeriebener Granitstein, feingeriebener Ziegelstein, feingeriebes Glas und Kalkstein.

Was die Körnergrösse anbelangt, so war diejenige des Glases am feinsten, staubförmig; fast ebenso fein zerrieben war der Ziegelstein. Beim Kalkstein kamen zwei verschiedene Modificationen in Betracht, die eine staubförmig, die andere aus ziemlich grossen Stücken bestehend.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

Auf dem Granitboden ist das Resultat nicht abweichend von dem, das wir mit der Cultur auf sandigem Boden erreicht haben.

Einen andern Erfolg hat die Cultur auf Ziegelstein. Wenn auf beiden Seiten eingesteckt und angeschnitten, treten nur (und in weniger als 50 % der Fälle) aus der basalen Schnittfläche einige sehr kümmerlich entwickelte Rhizoiden auf, die kurz und dick bleiben und kaum in das Substrat hinein zu wachsen vermögen. Der apicale Pol zeigt in keinem Fall Neubildungen. Ich will noch hinzufügen, dass bei vertikal gestellten, also auf einer Seite eingesteckten Pflanzen, an der dem Substrate abgewandten Schnittfläche in normaler Weise Protonema entsteht. Auch treiben die Brutknospen normal aus. Ein chemisch hemmendes Substrat ist Ziegelstein wahrscheinlich nicht.

Kalkstein. In Kalkstein regenerieren keine der eingesteckten Teile, seien es Pole oder Mittelstücke. Wohl entwickeln die aufwärts gekehrten Schnittflächen der vertikal gestellten Stämmchen Protonema, doch diese Entwicklung hört bald auf und nach drei Wochen sterben die meisten Stecklinge ab.

Feingeriebene Glas. Auch in diesem Substrat ist am basalen Pol die Rhizoidenentwicklung eine sehr spärliche; der apicale Pol produziert nichts, wenn er eingesteckt ist. Falls die Stecklinge vertikal stehen, so ist die Protonemabildung an der aufwärts gekehrten Schnittfläche normal, sowie auch bei Auskeimung der Blattinitialen.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

Granit. Wie für Hookeria, wirkt auch hier der Granitboden in ähnlicher Weise wie Sand.

In Ziegelstein entwickeln weder die Pole noch die Stammesmitteln Neubildungen. Die Regeneration an den aufwärts gekehrten Polen ist normal.

Die Stecklinge auf Kalkboden zeigen auch eine normale Regeneration, d.h. es entstehen so wie auf Sand auf zwei Seiten Rhizoiden, jedoch wachsen die Fäden besser in den körnigen als in den staubförmigen Kalk hinein.

Cultur auf Glasboden hatte wieder keinen Erfolg.

POLYTRICHUM, CATHARINEA UND DICRANUM

zeigen auch auf diesen Medien keine Spur von Rhizoiden- oder Protonemabildung.

C. CULTUR AUF AGAR.

Leider stand mir, wie ich diese Rubrik von Versuchen aufstellte, kein Material von Hookeria mehr zur Verfügung, da das Material auf dem Baumfarn gänzlich zurückgegan-

gen war. Es sind deshalb nur Versuche mit Fissidens und Funaria angestellt worden.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

1. Unverletzte Pflanzen.

Wenn der Stamm auf beiden Seiten eingesteckt ist, so produziert der basale Pol nur Rhizoiden, der eingesteckte apicale Teil nichts. War nur die Mitte eingesteckt, so treten weder Rhizoiden noch Protonema auf.

2. Pflanzen, deren Basis und Spitze entfernt worden sind entwickelten dagegen eine Unmenge von Protonema.

FUNARIA HYGROMETRICA.

Funaria erzeugt gewöhnlich Protonema und Rhizoiden durch einander; so auch hier an den eingesteckten Stammteilen. Bei Cultur unter Wasser bedeckt sich die ganze Stammesoberfläche mit beiden Gebilden.

NÄHRBODEN MIT ORGANISCHER SUBSTANZ.

Cultur in Nährlösung mit Zufügung von 1 oder $\frac{1}{2}$ % Glucose.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

AM LICHT.

Es sei vorher bemerkt, dass die Culturen mit Hookeria am allermeisten von Bacterien und Hefen infiziert werden, die Pflanzen zerfressen. Auch wenn man jeden Tag die Culturflüssigkeit erneuert, kann man eine Cultur doch nie länger wie 14 Tage halten.

Hookeria verträgt nur $\frac{1}{2}$ % Glucose; 1% wirkt auf die Dauer schädlich.

Die unverletzten Pflanzen zeigen gewöhnlich keine Ver-

änderung. Es entwickelt der Wurzelpol wenige Rhizoiden, doch es treiben nicht einmal die Blattinitialen, oder (wenn vorhanden) die Brutknospen aus. Statt dessen füllen sich die Blattzellen und Brutknospen mit einer ungeheuren Menge von Stärke.

Nicht sehr verschieden verhalten sich die Stecklinge. Vielleicht ist die Protonemaquantität, die am apicalen Pol entsteht etwas grösser, als in den Culturen ohne Zucker, ja in einigen Fällen beobachtete ich sogar Protonemafäden, die sich aus der Stammesmitte entwickelten, was sonst nicht oft vorkommt. Doch auch hier zeigt sich die merkwürdige Erscheinung der Stärkeanhäufung in den Blättern, ohne dass diese darauf zu einer entsprechend grossen Regeneration übergehen. ¹⁾

Ich brachte die ganzen Pflanzen und auch abgetrennte Blätter teilweise in Nährlösung ohne Zucker, teilweise legte ich sie auf Sand, doch in keinem Falle erfolgte eine besonders üppige Regeneration aus den vor Stärke strotzenden Blättern. Die Pflanzen treiben etwas Protonema, doch gehen sie gewöhnlich nach einer Woche zu Grunde.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

Fissidens zeigt keinen Unterschied zwischen den mit Zucker ernährten und in gewöhnlicher Nährlösung cultivierten Pflanzen. Die Regeneration stimmt mit derjenigen der auf Filtrierpapier liegenden Pflanzen überein, nur fehlen Rhizoiden. Auch hier ist aber eine sich über längere Zeit ausdehnende Cultur wegen Verunreinigung unmöglich. Von besonderer Stärkeanhäufung konnte ich auch nichts wahrnehmen.

1) Die Versuchspflanzen wurden in einer dünnen Nährlösungsschicht cultiviert, welcher die betreffenden Substanzen zugefügt sind. Obwohl die Pflanzen also nicht in „vertikaler Lage“ cultiviert wurden, will ich sie lieber hier erwähnen, weil die Versuche sich besser an die vorhergehenden anschliessen.

MNIUM UNDULATUM.

Mnium undulatum dagegen zeigt eine ansehnliche Steigerung der Regeneration in Zuckerlösungen. Die Concentration konnte man bis auf 7 % steigern. Stammstücke reagieren durch eine viel raschere Production von ungewöhnlich zahlreichen und langen „Protonema“fäden.

Beblätterte Stämme zeigen dieselbe Erscheinung hauptsächlich an den Blattachsen; auf zwei Seiten geköpfte, dagegen polar. Jedoch treten die Fäden an der ganzen Oberfläche des Stammes hervor, falls die Blätter entfernt worden sind.

Die mit dem Stamm in Verbindung gebliebenen Blätter regenerieren unter diesen Umständen nicht. (Vergl. Pag. 40.)

Abgetrennte Blätter zeigen eine viel üppigere „Protonema“bildung; Knospen treten nicht in grösserer Anzahl auf.

FUNARIA HYGROMETRICA.

Die in Glucose-Lösung cultivierten Stämmchen, ob sie der Spitze entbehren oder nicht, (in keinem der beiden Fälle wuchsen resp. die Seitenknospen oder die Endknospe weiter) zeigen eine ausserordentlich grosse Production von Protonema. In den Parallelculturen ohne Hinzufügung von Zucker entstehen ausser Protonema vielfach noch Rhizoiden, während die Zuckerculturen fast ausschliesslich Protonema vorweisen.

Steckt man die Pflanzen in Sand ein und cultiviert sie unter Nährlösung-Zucker, so entstehen an dem den Sand berührenden Teil normale Rhizoiden.

Weder an *Polytrichum*-, noch an *Catharinea*- oder *Dicranum*-stämmchen konnte ich nach Hinzufügen von Zucker eine Production von Protonema hervorrufen.

TORTULA MURALIS.

Tortula-Pflänzchen cultivierte ich in Glycerin-Nährlö-

sung. Das zugefügte Glycerin förderte die Regeneration; die Protonemabildung war eine besonders üppige. Rhizoiden traten fast nicht auf.

NÄHRBODEN (FLÜSSIGKEIT) MIT ZINKSULFAT.

Zinksulfat ist bekanntlich giftig für die Pflanzen, doch hat es sich in sehr verdünnter Lösung als ein, das Wachstum der Pilze förderndes Reizmittel erwiesen. Es fragte sich, ob vielleicht bei Moosen diese Verbindungen fördernd auf die Regeneration (sei es auf die Produktion von Rhizoiden, sei es auf die Produktion von Protonema) wirken.

Ich fügte der Nährlösung verschiedene Quantitäten Zn SO₄ zu; es zeigte sich:

HOOKERIA QUADRIFARIA.

- 0.04 % Absterben
- 0.01 % Langsames, doch nach einer Woche vollkommene Absterben
- 0.001 % Regeneration etwas verzögert.
- 0.004 % Normale Regeneration
- 0.001 % " " "
- 0.04 % war der kritische Prozentsatz, indem er fördernd auf das Wachstum von *Aspergillus niger* wirkte.

FISSIDENS ADIANTOIDES.

0.04 Zn SO₄. Regeneration stark herabgesetzt. Was die Qualität der entstehenden Fäden anbelangt, kein Unterschied. 0.02 zeigt dieselbe Einwirkung wie 0.04 %.

0.01%. Nach 3 Wochen treten noch keine Absterbungserscheinungen auf, doch die Regeneration ist im Vergleich zu den Parallelculturen eine sehr geringe.

0.001%. Die Regeneration ist nicht verschieden von derjenigen in Culturen ohne Zinkzusatz. Seitenknospen wachsen in keinem der Fälle aus.

FUNARIA HYGROMETRICA.

Die Pflanzen werden in Sand eingesteckt und unter Wasser cultiviert. Es treiben in den Culturen ohne Zusatz von Zinksulfat die geköpften und ungeköpften Pflanzen aus allen Stammestheilen eine Unmenge von Protonema, das sich stark heliotropisch krümmt. Dazwischen entwickeln sich ausserdem Rhizoiden, die sich alle nach der gegenüberliegenden Seite hin wenden. Dazu kommt noch eine grosse Menge von Seitentrieben.

Das Protonema fängt nach 4-tägiger Cultur an Knospen zu bilden. Bald schweben eine Unmenge junger Pflanzen in der Nährflüssigkeit, die selbst Rhizoiden entwickeln, welche in den Sandboden hineindringen.

Die Culturen, welche zur Nährflüssigkeit 0.4% Zn SO₄ zugesetzt erhielten, zeigen gar keine Protonemafäden oder ganz vereinzelt, die sehr bald nach dem Entstehen zu Grunde gehen. Dagegen entwickeln sich ohne irgend welche Verzögerung die Seitentriebe. Sie sind meistens sogar länger als diejenigen in der Cultur ohne Zinkzusatz, doch treiben sie keine Rhizoiden, wie das die Seitentriebe in normaler Nährlösung zu tun pflegen.

Bei einer Konzentration von 0.001 wachsen Protonema und Rhizoiden wieder aus dem Stamme heraus, so wie in den Parallelculturen.

Genau dasselbe Verhalten wie Funaria zeigt TORTULAMURALIS.

III. VERSUCHE MIT PRIMÄREM PROTONEMA.

Sporenkeimung auf verschiedenen Nährböden.

FUNARIA HYGROMETRICA.

Keimung auf Sand.

Das Protonema bringt eine Menge Rhizoiden hervor

schon bevor sich junge Pflanzen entwickelt haben. Nur eine Cultur produziert Knospen. Das andere Protonema erzeugt Rhizoiden, die in den Boden hinein wachsen.

Keimung auf Agar.

Das Protonema, an dem die Knospenbildung unterbleibt, bildet fast keine Rhizoiden. Die Quantität ist jedenfalls verschwindend klein gegenüber der auf Sand entstandenen.

Keimung in Nährlösung.

Das Protonema zeigt keine Rhizoidenbildung. Wohl entwickeln die jungen Pflanzen solche an der Basis. Anfänglich entstehen an der Stelle auch noch Protonema-Äste später nur noch Rhizoiden.

Keimende Brutkörper

von

AULACOMNIUM PALUSTRE.

Die Cultur auf Sand konnte mir nicht gelingen. Die Brutkörper keimen nur in geringem Masse, trotzdem ich den Sand sehr feucht hielt.

In Nährlösung entwickelt sich das Protonema aber in sehr üppiger Weise. Nach 5-6 Wochen treten die ersten Knospen auf. Während der nächstfolgenden zwei Wochen wachsen die jungen Pflänzchen kräftig, bilden an der Basis Protonemafäden und Rhizoiden durcheinander. Bei einigen schnitt ich die Spitze ab. Die Folge ist, dass mehr Protonema aus der Stammesbasis hinaus wächst und dass dazu die Seitenzweige der Rhizoiden sich alle zu Protonemafäden entwickeln.

Dann aber fangen sie an schwächer auszusehen, die Spitzen sterben allmählich ab, (vielleicht weil sich Algen in der Nährlösung entwickeln.) Dagegen ist die Protonema-production an der Basis eine ebenso ausgiebige wie zuvor.

Schliesslich geht auch das Protonema zu Grunde.

ABSCHNITT III.

I. MORPHOLOGISCHES.

I. Über das Entstehen von Protonema aus Rhizoiden.

Wenn sich Protonema-Äste aus den Rhizoiden entwickeln, so kann dies auf zweierlei Arten geschehen:

1. Das Protonema entsteht als Seitenast eines Rhizoids.
2. Die Fortsetzung des Rhizoids nimmt Protonema-artigen Charakter an.¹⁾

In keinem Falle konnte ich beobachten, dass eine Rhizoidenzelle sich nachträglich änderte und die charakteristischen Merkmale des Protonemas annahm. Wohl können die Leucoplasten der Rhizoiden ergrünen, doch die Stellung der Scheidewände ändert sich unter keinen Umständen; ebenso ist die braune Farbe der Membranen eine bleibende. Das umgekehrte Verhalten, die Entwicklung von Protonema aus Rhizoiden, trat in meinen Culturen nicht auf.

Was jede Art für sich betrifft, so lässt sich folgendes bemerken:

HOOKERIA QUADRIFARIA.

Protonema-Äste entwickeln sich in den zwei oben beschriebenen Fällen aus Rhizoiden.

1. Als Seitenäste entwickeln die Protonemafäden sich immer direkt oberhalb der Scheidewände. Es gibt hier keine (so wie das für andere Arten zu beschreiben ist) ruhenden „Augen.“ Wenn ein Rhizoid Seitenäste in Protonemaform treibt, stellt es selbst das Wachstum ein. (Fig. 2.)
2. An einem normalen Rhizoid sah ich nie Protonema-Äste als Fortsetzung entstehen. Jedoch an abgebrochenen Rhizoiden entwickeln sich sehr oft endständige Protone-

1) Beispiel dieses zweiten Modus bei Correns, l. c. Pag. 415.

ma-Äste. Wie aus der Fig. 1 ersichtlich, entsteht da der grüne Ast nicht an der Stelle eines Seitenzweiges, (er müsste dann oberhalb der Querwand seinen Ursprung nehmen) sondern er schliesst sich direkt an die Scheidewand an. Sehr häufig verzweigt sich der Protonemafaden unmittelbar nach seinem Ursprung.

TORTULA MURALIS.

1. Bei *Tortula* finden wir immer zahlreiche ruhende Augen, ¹⁾ die entweder als Rhizoiden oder als Protonema auswachsen können.

Es können diese Seitenäste auf folgende Art entstehen:

I. Das Auge wächst direkt zum Protonemafaden aus. (Fig. 4.)

II. Der Protonema-Ast wächst seitlich aus dem Auge heraus. Letzteres bleibt als solches bestehen. (Fig. 5.)

III. Das Auge wächst zu einem Rhizoid aus, und treibt ausserdem etwas oberhalb der Insertionsstelle einen oder mehrere Protonema-Äste. (Fig. 5.)

Meine Versuche, diese verschiedenen Entstehungsarten auf mehrfache Culturbedingungen zurückzuführen, blieben ohne Erfolg.

2. Bei *Tortula* zeigt sich sehr deutlich, dass ein Rhizoid sich direkt als Protonema fortsetzen kann. Ein Verhalten, wie das *Hookeria* zeigt, trat in meinen Culturen nicht auf.

FUNARIA HYGROMETRICA.

Hier herrscht die Entstehung der Protonemafäden als Seitenzweige oberhalb der Querwände vor, doch es treten auch gelegentlich Protonemazellen als direkte Fortsetzung von Rhizoiden auf.

1) Abbildung bei Haberlandt. *Physiol. Pflanzenanatomie*. 3. Aufl. Fig. 78.

CERATODON PURPUREUS.

Die Protonemafäden wachsen an unbestimmten Stellen aus den Rhizoiden heraus. Beziehungen zu den Querwänden fand ich nicht. Auch als Fortsetzung von Rhizoiden treten sie auf. (Fig. 12.)

FISSIDENS ADIANTOIDES.

1. Die Protonema-Äste entstehen als Seitenzweige etwas oberhalb der Scheidewände, doch ohne dass ruhende Knospen angedeutet sind. (Fig. 9.)

2. Als Verlängerung von ursprünglich dem Stamm entspringenden Rhizoiden treten auch öfters Protonemafäden auf.

Nebenbei möchte ich bemerken, dass sich von diesen in feuchter Luft oder in Wasser, auf Agar oder auf Filtrierpapier entstehenden Protonemen diejenigen, die sich auf sandigem Boden entwickeln, verschieden verhalten. Die Äste schlängeln sich um die Sandkörner herum, haben sehr grosse Chlorophyllkörner und die Seitenzweige entspringen nicht an bestimmten Stellen. (Fig. 11.)

II. Die Initialen.

Correns hat zuerst darauf hingewiesen, dass nicht jede beliebige Zelle einer Moospflanze zur Regeneration fähig sei, sondern dass sich dieses Vermögen auf bestimmte, bald in der Form, bald in physiologischer Hinsicht sich vom übrigen Gewebe unterscheidenden Zellen, beschränke. Nur über die Blattinitialen von Hookeria und Mnium kann ich etwas näheres mitteilen; an den Stämmen waren sie nicht nachzuweisen.

HOOKERIA QUADRIFARIA.

Wie früher bemerkt, befinden sich die Initialen in der

3. oder 5. Zellreihe vom Blattrande entfernt; stellenweise findet man sie zu Gruppen vereinigt, sehr oft auch einzeln, umringt von Nicht-Initialen. Die Initialen sind Zellen, die sich von dem umliegenden Gewebe durch geringere Grösse, geringeren Chlorophyllgehalt und grösseren Plasmagehalt unterscheiden. (Fig. 20.)

Der Turgor übertrifft denjenigen der übrigen Zellen; in einer 5% Lösung von Kalisalpeter tritt nur sehr schwer Plasmolyse ein, während die Nicht-Initialzellen eine unmittelbare Contraction des Plasmas zeigen. Conzentrierter Schwefelsäure und Chlorzinkjod gegenüber verhalten sich die Initialwände den übrigen gleich. (Fig. 21.)

Man kann mittelst Jod oder Eosin die Initialen sehr stark aus dem übrigen Gewebe hervortreten lassen (in letzterem Falle nach vorhergehendem Abtöten des Blattes), indem sie von genannten Stoffen intensiver gefärbt werden als das übrige Blattgewebe; beide Reaktionen deuten auf einen höheren Plasmagehalt. In den Blattnerven, die nach Entfernung der Initialen zur Protonemabildung übergehen, konnte ich keine spezialisierten Zellen nachweisen.

MNIUM UNDULATUM.

Auch hier findet man bestimmte Initialen, die durch ihre Kleinheit und ihren geringen Chlorophyllgehalt auffallen. Durch die bei Hookeria mit Erfolg angewandten Reaktionen liess sich aber kein Unterschied vom übrigen Gewebe nachweisen. (Fig. 22.)

ABSCHNITT IV.

SCHLUSSFOLGERUNGEN.

Betrachten wir die Resultate der vorigen Untersuchungen, so ergibt sich zunächst dieses:

Protonema entsteht an irgend einem Pflanzenteil nur dann, wenn die Ursache für eine Regeneration durch Entfernung von gewissen Teilen gegeben ist.

Die Rhizoiden machen, nach oben beschriebenen Versuchen, in Bezug auf diesen Satz keinen Unterschied. Diese Behauptung geht aus den Versuchen hervor, welche den Unterschied an Pflanzen mit und an solchen ohne Vegetationspunkt klarlegten. Die Pflanzen erzeugen nur dann Protonema aus den Rhizoiden, wenn der Vegetationspunkt entfernt worden, oder keines weiteren Wachstums fähig ist. Entwickelt die Endknospe sich weiter, so entsteht allerdings gelegentlich etwas Protonema, doch gewöhnlich an abgebrochenen Rhizoiden, dort, wo wahrscheinlich der Wundreiz einen Anlass zur Regeneration bot. Die Endknospe und das Protonema sind Correlanten von einander: ist erstere entfernt, so bildet sich letzteres aus. Eine deutliche Correlation tritt aus den Versuchen mit *Hookeria* hervor, wo der Wurzelpol entfernt worden war. Trotzdem die basale Schnittfläche verwundet war, tritt an derselben bei starkem Wachsen der Endknospe kein Protonema hervor. Die im Wachstum begriffene Endknospe kann nach Entfernung durch einen Seitenspross ersetzt werden und dann wird auch die Protonemabildung an den Rhizoiden bedeutend herabgesetzt. Dass in dem Sachs'schen Versuch (Umdrehen eines Moosrasens) die Entwicklung von Protonema aus den Rhizoiden vor sich geht, möchte ich als die Folge der Entwicklungshemmung der Endknospe auffassen. Vergleichen wir z. B. den auf Pag. 30 genannten Versuch mit *Hookeriapflänzchen*, wo die Spitze, trotz des Einsteckens in Sand, ihr Wachstum fortgesetzt hat, so finden wir auch da eine verschwindend kleine Protonemamenge, die auf die Verwundungen an den Rhizoiden zurückzuführen wäre. Steckt man dagegen die Spitze tief ein, sodass die Endknospe abstirbt, so ist die Protonemamenge grösser. Ist aber der Wurzelpol entfernt,

so ist, (wie in dem Schema angegeben) die Protonema-bildung eine bedeutende.

Als wichtig betrachte ich auch die Tatsache, dass die jungen kräftig wachsenden Seitensprossen der Tortula- und Ceratodonpflänzchen trotz der Beleuchtung nur Rhizoiden und niemals Protonema entwickeln. Sind auch, was das Rhizoidensystem anbelangt, die älteren, aus der Erde losgelösten Pflänzchen niemals intakt, so dass immer eine Spur Protonema gebildet wird, so sind doch diese jungen Seitenknospen in keiner Weise verwundet worden und zeigen darum auch durchaus keine Protone-maproduktion.

Bei *Hookeria* scheint der Mutterstamm die Bildung der Rhizoiden für den Seitenspross und mit diesem den höheren Anspruch, den die stark wachsenden Triebe an die Nahrungsaufnahme stellen, übernommen zu haben. (Pag. 10.)

Wir sehen also an der Produktion von Rhizoiden unter Lichteinfluss, dass nicht dieser die Ursache für Protone-mabildung sein kann. Wohl ist das Licht eine Bedingung, die ausser diesen innern, ernährungsstörenden Faktoren ¹⁾ erfüllt sein muss, wenn das Protonema sich normal ausbilden soll.

Die teilweise verdunkelten *Hookeriapflanzen* (Pag. 13) konnten trotz der Entfernung des Vegetationspunktes namentlich am verdunkelten Teil kein Protonema hervorbringen. Verdunkeltes Regenerationsprotonema bildet sich nicht weiter aus.

Andere Gattungen (*Tortula*, *Funaria*) die im Dunkeln wohl regenerieren, zeigten entweder Fäden mit bleichen Chloroplasten und geraden Scheidewänden (was gewöhnlich für die Blätter der Fall ist) oder mehr oder weniger schiefwändige Übergangsgebilde. (am *Tortulastamm*). Pag. 16. Jedenfalls geht ein Protonema-Ast durch Verdunklung nicht

1) c. f. pag. 5.

in ein Rhizoid über. Es scheint mir dass verschiedene Gattung in dieser Beziehung graduell differieren.

Sollen aber an der Stelle von Protonema, wenn der Anlass zur Regeneration durch Entfernung eines Stückes gegeben ist, im Dunkeln Rhizoiden entstehen, so muss noch eine zweite Bedingung erfüllt sein, nämlich: der Kontakt mit festen Teilchen.

Paul ¹⁾ wies darauf hin, dass Moose, wenn sie ins Wasser geraten, keine Rhizoiden ausbilden.

Ich halte für die Ausbildung eines normalen Rhizoidensystems den Kontakt mit festen Teilchen für einen unentbehrlichen Faktor. Dafür sprechen die Versuche mit homogenen Substraten, wie Wasser und Agar-Agar es sind. Auf letzterem Boden bildeten weder Hookeria, noch Fissidens Rhizoiden aus, trotzdem auch Versuche im Dunkeln vorgenommen wurden.

Auch in Culturen, in welchen der Wurzelpol in Wasser eingesteckt und verdunkelt war, traten keine Rhizoiden auf. Hookeria zeigte deren einige wenige, die eine ausserordentliche Länge erreichten und sich nicht verzweigten. Die „Modellierung“ des Rhizoidensystems scheint an die mechanische Beschaffenheit des Substrates gebunden zu sein. Entscheidend auf die Ausbildung der Regenerationsfäden in Form von Rhizoiden, wirkt auch der Kontakt auf den in Sand eingesteckten Pol der Stecklinge.

Wird der eine Pol (sei es der apicale oder der basale) in Wasser eingesteckt und verdunkelt, (Ausschaltung des Kontaktes) so bildet er nichts, während er, wenn in Wasser eingesteckt und beleuchtet, Protonema erzeugt. (Ausschaltung von Kontakt und Verdunklung).

Einstecken von beiden Polen in ein sandiges Substrat hat Produktion von Rhizoiden an beiden Schnittflächen

¹⁾ Paul. Beiträge zur Kenntniss der Biologie der Laubmoose. Englers Jahrbücher Bd. 32 Pag. 262.

zur Folge. Ebenso produziert die Stammesmitte nur dann Rhizoiden, wenn dieselbe eingesteckt worden ist.

Fissidens scheint allerdings eine Ausnahme zu machen. Es entstehen bei dieser Pflanze auch Rhizoiden aus nicht Kontakt vermittelnden Blattachsen.

Auch bei Mnium wird die Entwicklung der Regenerationsfäden durch Kontakt bedeutend bevorzugt. Man vergleiche bloss was Länge und Quantität betrifft, die Fäden, die sich in Wasser entwickeln mit denen, die beim Kontakt mit Sand oder Filtrierpapier entstanden.

Gerade die Eigenschaft, dass ihre Ausbildung so sehr vom Kontakt beeinflusst wird, würde auf eine „Rhizoiden“ Natur dieser zweideutigen Gebilde hinweisen. Bei anderen Gattungen, wo die Regenerationsbildungen eine völlige Protonemanatur besitzen, übt der Kontakt auf sie keine vorteilhafte Wirkung aus; im Gegenteil, die Protonemaentwicklung wird gerade durch entgegengesetzte Bedingungen gefördert; so namentlich durch ein flüssiges Milieu. Ich mache hier bloss aufmerksam auf die enorme Ausbreitung, die das Blattprotonema von Hookeria in Flüssigkeit erreicht, auf die Steigerung der Protonemabildung an der apicalen Schnittfläche von Hookeria- und Fissidensstämmen unter Wasser, schliesslich auf die Keimung der Hookeria-Brutknospen unter Wasser, die in feuchter Luft unterbleibt. Ja, ich möchte den charakteristischen Merkmalen für Rhizoiden und Protonema (wie auf Pag. 3) eine physiologische Eigenschaft hinzufügen; nämlich zu denjenigen der Rhizoiden: „Entwicklung an Kontakt mit festen Teilchen gebunden“, und zu der von Protonema: „Entwicklung durch ein wässriges Milieu bedeutend gefördert“.

Doch die Regenerationsgebilde an den Blättern und Stämmen von Mnium deshalb als Rhizoiden zu erklären, im Gegensatz zu allen andern Regenerationsbildungen, die Protonemanatur haben, möchte ich nicht. Es ist aber merkwürdig, dass das Protonema mit der äussern

Form von *Mnium* auch diese Eigenschaft übernommen hat!

Auch die schon von Paul ¹⁾ und vorher von Meijen und nachher von mir gemachten Versuche mit *Funaria*-Sporen, bei denen in Wasser die Ausbildung von Rhizoiden am Protonema unterblieb, auf Sand dagegen deutlich zu Tage trat, weist auf den unentbehrlichen Einfluss des Kontaktes auf die Ansbildung der Rhizoiden hin. Ausserdem sprechen meine auf Agar-Agar gemachten Versuche dafür.

Wir haben gesagt, dass der Kontakt ein solcher mit festen Teilchen sein soll. Sand und der eine gleiche Struktur zeigende Granit erwiesen sich am vorteilhaftesten. Feingeriebenes Filtrierpapier zeigte sich schon als weniger geeignet, vielleicht weil die Teilchen weicher sind. Für den mittleren Teil des Stammes scheint der Kontakt bei *Hookeria* ungenügend zu sein. Sehr fein geriebener Ziegelstein, sowie sehr fein zerriebenes Glas, welche beide mit Wasser einen dichten, undurchdringlichen Brei liefern, scheinen der Rhizoidenentwicklung entgegen zu wirken, sowie es auch für Ton angegeben wird. ²⁾ In diesem Substrat bleiben die Rhizoiden am kürzesten.

Bei diesen Nährsubstraten kam nur das mechanische Moment in Betracht. Durch seine chemische Natur scheint bloss Kalkstein hemmend auf die Rhizoiden-Ausbildung von *Hookeria* zu wirken, weil die Pflanzen absterben. *Fissidens* dagegen verträgt es gut.

Chemisch fördernd auf die Ausbildung von Protonema wirken die organischen Substanzen. (Glycose und Glycerin) Die Tatsache der Stärkeanhäufung bei *Hookeria* und das Unterbleiben der Protonema-Auswachsung ist mir ganz unerklärlich.

Bei *Mnium* ist eigentümlich, dass die Regenerationsfäden hier wieder deutlich Protonemanatur zeigen.

1) Paul. l. c. 262.

2) Paul. l. c. 240.

Es scheint mir aber nicht, dass die Anwesenheit von verschiedenen chemischen Substanzen auf die Entstehung von Protonema oder Rhizoid entscheidend wirkt. Wohl scheint Zinksulfat für Protonema- und Regenerationsbildung hemmend zu sein, während es die Seitenknospen in geringerem Masse beeinflusst.

Was nun die Polaritätsfrage anbelangt, für deren Entscheidung die Versuche in vertikaler Lage angestellt worden sind, so lehren uns diese Versuche, dass die Stecklinge unten Rhizoiden und oben Protonema erzeugen, doch auch zu gleicher Zeit, dass beim Umdrehen der Stecklinge das umgekehrte Verhältniss auftritt und zwar so, dass, wenn der basale Pol aufwärts gekehrt ist, dieser viel mehr Protonema erzeugt, als der apicale, wenn dieser aufwärts gekehrt ist.

Vergleichen wir was bei den höheren Pflanzen geschieht, wenn der apicale Pol in die Bedingungen des basalen gebracht wird, so finden wir, dass sich auch hier ein sogenanntes, „Umstimmen der Polarität“ vollziehen lässt, indem am basalen Pol sich die Organe des apicalen entwickeln, oder es ist wohl die Polarität durch äussere Umstände nicht zum Ausdruck gekommen (wie Goebel sagt). Doch dann und hierauf lege ich ganz besonders Gewicht, entwickeln sich diese Organe sehr kümmerlich. ¹⁾ Bei diesen Moosen ist eben bei umgekehrter Cultur die Ausbildung des Protonemas an der aufwärts gekehrten Schnittfläche eine viel reichlichere. Es muss also die Eigenschaft Regenerationsfäden zu erzeugen am basalen Pol eine viel stärker ausgeprägte sein, als am apicalen, gleichgiltig ob die Fäden als Rhizoiden oder als Protonema

1) Diese Angaben sind entnommen aus Goebel Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora, 1905. Ergbd. Heft II.

ausgebildet sind. Die Natur dieser Gebilde wird dann durch die äusseren Umstände bedingt.

Eben wegen des obengenannten Unterschiedes will ich den Moosen eine Polarität, d. h. eine bestimmte Verteilung der organbildenden Stoffe, absprechen.

Es wäre von Interesse zu untersuchen, ob die Bildung von Rhizoiden und von Protonema an bestimmte Stoffe gebunden sei. Die Versuche, die ich in dieser Richtung anstellte, gaben mir keine Erläuterungen. Die microchemische Reaktion auf Zucker (Osazonreaktion) deutete in beiden Fällen auf sehr wenig, manchmal auf das Fehlen des Zuckers; jedenfalls konnte von einem Vergleich nicht die Rede sein. Ebenso war es mit den Reaktionen auf K, Mg, P und Nitraten.

In derselben Richtung wären vielleicht die Beziehungen zwischen Seitensprossen und Protonema zu suchen. Est ist noch völlig unklar; warum bei der Regeneration bald Entwicklung von Protonema, bald diejenige von Seitentrieben vorherrscht. Auch hier besteht eine gewisse Correlation.

Auch die unregelmässige Verteilung der Seitentriebe am Stamm deutet auf ein Fehlen der Polarität hin. Eigentümlich ist bei *Hookeria*, dass das Stammprotonema sich hauptsächlich am basalen Pol ausbildet, während die Entwicklung der Brutknospen (oder, wenn unter Wasser kultiviert wird, des Protonemas) hauptsächlich an den oberen Blättern stattfindet.

Die Lage der Pflanzen zum Erdcentrum, mit anderen Worten, der Geotropismus, scheint keinen entschiedenen Einfluss auf die Entstehung von Rhizoiden oder Protonema zu haben. Vielleicht bilden sich an dem aufwärts gekehrten Pol, wenn er eingesteckt ist, die Rhizoiden weniger leicht aus, weil sie in der Richtung der Schwerkraft wachsen müssen und hier keinen Kontakt finden.]

Für verschiedene Arten ist der Einfluss des vorheri-

gen Zustandes in Bezug auf die Regeneration verschieden. Die zarten Hookeriastämmchen zeigen nach einem Aufenthalt in kohlenstofffreier Luft eine bedeutend geschwächte Regeneration, während die kräftiger gebauten *Mnium*stämmchen ebenso üppig regenerieren.

Was das Entwicklungsstadium der Pflanzen anbelangt, so fand ich nur bei *Mnium* einen Unterschied in der Regeneration zwischen jungen und erwachsenen Stämmen.

Versuche mit fruktifizierenden Pflanzen zeigten keinen besonderen Unterschied; deshalb habe ich sie oben nicht beschrieben.

Obwohl nicht in direktem Zusammenhang mit meiner Arbeit stehend, möchte ich zum Schluss noch einen eigentümlichen Fall von an einer abnormalen Stelle entwickelten Geschlechtsorganen bei *Mnium undulatum* erwähnen. Wie aus der Fig. 21 ersichtlich, sind hier die Archegonien auf dem mittleren Teil des Stammes entstanden, aber sie zeigen keine regelmässige Anordnung. Leider hatte ich den Vegetationspunkt schon abgeschnitten, bevor ich diese Abnormität bemerkte. Es wäre von Interesse gewesen zu sehen, ob sich auch an der normalen Stelle Geschlechtsorgane ausgebildet hätten.

Die Arbeit wurde auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. G ö e b e l angefangen. Herr Prof. S c h i n z gestattete mir freundlichst die Arbeit in seinem Laboratorium zu Ende zu führen.

Beiden Herren Professoren meinen herzlichsten Dank für ihre in jeder Hinsicht bereitwillige Hilfe.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

- Fig. 1. *Hookeria quadrifaria*. Entstehung von Protonema aus einem Rhizoid.
- " 2. Idem. Die Protonema-Äste entstehen als Seitenzweige.
- " 3. Idem. Entwicklung von Protonema-Ästen aus den Mittelnervzellen, nach Entfernung der Initialschicht.
- 3a. Idem.
- " 4. *Tortula muralis*. Entstehung von Protonema-Ästen an einem Rhizoid. Die schlafenden Augen sind direkt zu Protonema ausgewachsen.
- " 5. Idem. Das Auge hat einen Protonema-Ast und ein Rhizoid getrieben.
- " 6. Idem. Das Auge selbst ist zu einem Rhizoid ausgewachsen und letzteres hat seitlich einen Protonema-Ast ausgetrieben.
- " 7. Idem. Protonemabildung als Fortsetzung eines Rhizoids.
- " 8. Idem. Brutkörperbildung am Protonema auf Filterpapier.
- " 9. *Fissidens adiantoides*. Entstehung eines Protonema-Astes aus einem Rhizoid.
- " 10. Idem. Ein Protonema-Ast (P) mit Rhizoidnatur an einem verwundeten Stamm entstanden und ein Rhizoid (R).
- " 11. Idem. Protonema auf Sand entstanden.
- " 12. *Ceratodon purpureus*. Entstehung von Protonema an einem Rhizoid.
- " 13. Idem. Brutkörper, welche sich aus dem zerfallenden Protonema gebildet haben. a. Trennungszelle.

- Fig. 14. *Catharinea undulata*. Ergrüntes Rhizoid.
 „ 15. *Mnium undulatum*. Regeneration eines Blattes.
 „ 16. Idem. Anfang der Ausläuferbildung.
 „ 17. *Hookeria quadrifaria*. Entwicklung von Protone-
 mafäden an der Schnittfläche des apicalen, auf-
 wärts gekehrten Poles.
 „ 18. *Hookeria quadrifaria*. Blattinitialen.
 „ 19. Idem. Turgorercheinungen im Blatte. Die Initi-
 alen (c) zeigen keine oder geringe Plasmolyse.
 „ 20. *Mnium undulatum*. Austreibende Blattinitiale.
 „ 21. Idem. Bildung von Archegonien seitlich am
 Stamm.

ÜBERSICHT DER BENUTZTEN LITERATUR.

- CORRENS, C. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge, 1899.
- CRONE, G. VON DER, Ergebnisse von Untersuchungen über die Wirkung der Phosphorsäure auf die höhere Pflanze. Diss. Bonn 1904.
- FOREST HEALD, F. DE, A study of Regeneration as exhibited by Mosses. Botanical Gazette. 1898.
- GOEBEL, K. Organographie der Pflanzen, 1898.
- „ Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten, Flora 1906.
- „ Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905 Ergänzungsband.
- „ Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsberichte der königl. Bayrischen Academie. 1896.
- HABERLANDT, G. Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Auflage 1904.
- MÜLLER—THURGAU, H. Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg. Bd. I. 1874.
- PAUL, H. Beiträge zur Biologie der Laubmoos-rhizoiden. Englers Jahrbücher. Bd. 32.

