Die Verpilzung der Lebermoosrhizoiden.

Von **A. J. M. Garjeanne**, Venlo.

(Mit Tafel XI u. XII und 9 Abbildungen im Text.)

In den Jahren 1902 und 1903 war ich in der Lage, eine größere Zahl von in den Niederlanden vorkommenden Lebermoosen auf das Vorhandensein von Hyphen in den Rhizoiden zu prüfen[1]). Bekanntlich waren solche Hyphen schon vor vielen Jahren gefunden worden und speziell nach den Untersuchungen von Golenkin und Němec wurden sie als Mykorrhizen aufgefaßt.

Für diese Auffassung sprechen mehrere Eigentümlichkeiten dieser Bildungen. So werden in sehr vielen Fällen die Nachbarzellen der Rhizoidinitialen nicht zerstört oder auch nur erkrankt; die Pilzhyphen bleiben in vielen Fällen auf die Rhizoiden beschränkt; die in der Luft wachsenden Rhizoiden sind häufig pilzfrei, auch wenn die im Boden wachsenden Rhizoiden desselben Stämmchens stark verpilzt sind usw. Sehr merkwürdig ist auch die Struktur der Mykorrhiza bei Calypogeia, wie sie von Němec ausführlich beschrieben wurde und von mir in den Niederlanden beobachtet werden konnte.

Gegen die Mykorrhizanatur der Verpilzungen sprechen u. a. folgende Umstände: Nicht alle Lebermoose mit verpilzten Hyphen sind Humusbewohner, dagegen fand man echte Humusbewohner immer oder doch sehr häufig pilzfrei. Weiter findet man bisweilen zwischen stark verpilzten Exemplaren solche, welche nur oder fast nur intakte Rhizoiden aufweisen und welche doch äußerlich nicht von den verpilzten Exemplaren zu unterscheiden sind. Einen deutlich günstigen Einfluß hat die Lebermoosmykorrhiza also wohl nicht.

Ebensowenig gelingt es aber einen schädlichen Einfluß zu beweisen. Zwar sterben bisweilen verpilzte Zellen ab, aber das sind doch nur wenige und man kann kaum annehmen, daß dadurch die Pflanze merkbar geschwächt wird.

Schon 1903 bekam ich aber die Überzeugung, daß eine nützliche Einwirkung der Mykorrhizabildungen eigentlich nur in Analogie mit den besser bekannten Fällen bei Phanerogamen vermutet wird; dagegen eine schädliche Wirkung, wenn meistens auch gering, direkt beobachtet werden konnte.

---

1) A. J. M. Garjeanne, Über die Mykorrhiza der Lebermoose. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 471 ff.

Fast gleichzeitig mit meinen Beobachtungen hatte Peklo die Mykorrhiza der Lebermoose in Böhmen untersucht[1]). In der Einleitung seiner Arbeit gibt er eine Übersicht der verschiedenen Meinungen, welche man sich über die Bedeutung der Mykorrhiza im allgemeinen geformt hat. In dem Abschnitt über die Jungermanniae foliosae konstatiert er, daß er die foliösen Jungermannien nicht nitratfrei fand (was nach Stahl eine Eigenschaft der echten Mykorrhizenpflanzen sein würde). Ebensowenig fehlte die Verpilzung bei stärkeführenden Arten, während nach Stahl stärkebildende Pflanzen nicht sehr häufig eine Mykorrhiza ausbilden.

Auch Peklo[2]) beobachtete das Regellose der Verpilzungen. An demselben Standorte waren einige Arten verpilzt, während andere, z. B. die foliösen Jungermannien pilzfrei waren.

Vergleichen wir hiermit die Sachlage bei den typisch mykotrophen Pflanzen, so sehen wir hier eine weitgehende Wechselwirkung zwischen Pilz und Wirtspflanze. Wie z. B. Burgeff[3]) bei den Orchideen gezeigt hat, kommen viele Arten über die ersten Keimungsstadien kaum hinaus, wenn die Infektion mit dem Pilze unterbleibt. Hier ist also die Mykorrhiza eine unerläßliche Bedingung für die Entwicklung, und man wäre fast geneigt unsere Orchideen als eine Art Doppelwesen zu betrachten, etwa in demselben Grade wie einige Flechtenarten. Jedenfalls liegt hier wohl, wie auch Bernard[4]) in seiner schönen Arbeit über die Orchideen und ihre Wurzelpilze dartut, ein typischer Fall von Symbiose vor, wobei nur nicht festzustellen ist, ob sie eine rein mutualistische ist, wie Burgeff meint.

Nennen wir hier noch die Befunde bei Monotropa, welche von Peklo[5]) untersucht wurde. Es gibt zweierlei Monotropapflanzen; die eine Form lebt auf Lehmboden und ist nur schwach oder gar nicht von Wurzelpilzen infiziert, die andere Form findet man auf humösem Substrat und zeigt konstant eine Mykorrhiza. Für die auf Lehm wachsende Monotropaform ist die Verpilzung offenbar nicht von prinzipieller Bedeutung, die pilzfreien Exemplare kommen eben so gut weiter

---

1) Jaroslav Peklo, Einiges über die Mykorrhiza bei den Muscieneen. Bull. intern. de l'Acad. d. Sc. de Bohème 1903.

2) J. Peklo, l. c. pag. 19 ff. des Separatdruckes.

3) H. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. 1909.

4) N. Bernard, L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champign. commensaux. Ann d. Sc. nat. 1909.

5) J. Peklo, Die epiphytischen Mykorrhizen nach neuen Untersuchungen I. Monotropa Hypopitys L. Bull. intern. de l'Acad. d. Sc. de Bohème 1900.

wie die verpilzten. Für die Humusform der Monotropa ist aber nach Peklo der Pilz unentbehrlich. Die Bedeutung der Verpilzung würde man in diesem Falle zu suchen haben in einer mehr oder weniger weitgehenden Zersetzung von Humuslösungen, welche zu den Monotropawurzeln gelangen.

Soviel ergibt sich aus den genannten und den vielen anderen Mykorrhizauntersuchungen, daß, worin man auch die Bedeutung des Pilzes für die höhere Pflanze erblicken will, sehr verschiedene Stufen der Verpilzung bestehen und daß bei den Lebermoosen (abgesehen vielleicht von den eigentümlichen Verpilzungen bei Calypogeia und Jungermannia barbata) die Symbiose auf einer niedrigen Stufe steht.

Bei den „echten" Mykorrhizen wird man sich doch meistens irgendeinen Vorteil für die infizierte Pflanze vorstellen. Der Pilz verkehrt bei den verschiedenen Mykorrhizen und in verschiedenen Entwicklungsstadien in verschiedenen Umständen, aber man bekommt meistens den Eindruck, daß die infizierte Pflanze versucht den eingedrungenen Pilz zu übermeistern.

Seit 1903 nun hatte ich mehrfache Gelegenheit im Freien gesammelte Lebermoose (und zwar hauptsächlich foliose Jungermannien, über die hier berichtet werden soll) auf ihre Verpilzung zu untersuchen. Die Überzeugung, daß wir die Lebermoosverpilzung als etwas ziemlich Zufälliges und Inkonstantes zu betrachten haben, wurde dadurch verstärkt. Es wurde untersucht, ob die Rhizoidverpilzung bei den foliösen Jungermannien eine allgemein verbreitete Erscheinung ist, weiter wurden einzelne, etwas abweichende Infektionen untersucht und schließlich wurde ein Pilz isoliert, womit auch gelungene Infektionsversuche gemacht wurden. Hierüber wird in den folgenden Zeilen berichtet.

I. Über das Vorkommen der Lebermoosverpilzung in den Niederlanden.

Zunächst sei hier kurz referiert über die Resultate, welche ich schon 1903 erhalten hatte[1]).

Bei Calypogeia trichomanis kommen zwei Arten von Rhizoidverpilzungen vor: solche vom Němec'schen Typus, (wahrscheinlich verursacht von der Pezizee Mollisia Jungermanniae), welche sich durch die eigentümliche Zäpfchenbildung in den Nachbarzellen der Rhizoiden auszeichnen, und eine zweite Form, bei welcher der Pilz dichte Hyphenknäuel in den Rhizoidnachbarzellen bildet. Eine schädigende Wirkung

1) A. J. M. Garjeanne, l. c. pag. 471—483. Doch auch die ältere Literatur.

des Pilzes ist im ersten Falle kaum, im zweiten Falle aber recht deutlich bemerkbar.

Auch bei Jungermannia connivens ist die Rhizoidverpilzung häufig. Es gelang zu zeigen, daß wenigstens drei verschiedene Pilzarten in die Rhizoiden eindringen konnten, wenn auch die gewöhnlichste Verpilzung meistens von derselben (?) Pilzart verursacht wurde. Dieser Pilz drang ebenfalls in die Nachbarzellen, zerstörte dort nach einiger Zeit den ganzen Zellinhalt und drang dann in andere Zellen hinein. Auch hier ist also der Pilz dem Lebermoose wohl schädlich.

Ebenso waren Jungermannia divaricata und bicuspidata meistens und stark verpilzt. Bisweilen fand man im Rhizoidende einen Hyphenknäuel, ohne daß sich Hyphen im basalen Teile des Rhizoids befanden. Bei der erstgenannten Art (und zwar bei Exemplaren aus einem Walde bei Hilversum) wurde dreimal beobachtet, daß Hyphen aus einer keimenden Spore in ein Rhizoid drangen. Obwohl damals die Pilzart nicht näher untersucht wurde, so füge ich hier hinzu, daß die Spore wahrscheinlich einer Hyphomyzetenart entstammte (vielleicht einer der Dematiae).

Die Beobachtung der Verpilzung von Jungermannia ventricosa ergab u. a., daß der Pilz, welcher in den Rhizoiden, aber auch an der Außenseite des Stämmchens und der Blätter wuchs, auch Algenkolonien in den Blattachseln umspann.

Ich füge hier hinzu, daß ich in späteren Jahren dasselbe mehrfach beobachten konnte. Der Rhizoidpilz erscheint hier wohl als sehr wenig spezialisiert, er bildet nicht nur eine „Mykorrhiza", sondern er umspinnt auch die ganze Pflanze und bildet überdies noch eine „Halbflechte" mit Algen.

Mit den schon genannten Arten stimmten hauptsächlich überein (hinsichtlich der Verpilzung): Sarcoscyphus Funckii und Ehrharti, Jungermannia crenulata und exsecta und Alicularia scalaris. Bei letztgenannter Art zeigten sich das ganze Stämmchen und auch die Blätter verpilzt und (ich hebe das hier besonders hervor) die Hyphen waren in diesen Teilen kürzer und dicker, häufig bildeten sie Sproßmyzelien.

Der Zellinhalt wurde hier schließlich desorganisiert, und zwar unter sehr eigentümlichen Desorganisationserscheinungen der Ölkörper, welche sonst doch so wenig von äußeren Umständen beeinflußt werden.

Auf moorigem Sandboden fanden sich jedoch Alicularien, welche in viel geringerem Maße verpilzt waren, die Blattzellen waren pilzfrei, die Ölkörper waren normal.

Wenig pilzreich zeigten sich: Scapania nemorosa und irrigua, Jungermannia (Scapania) albicans, Jungermannia inflata, Lophocolea bidentata und heterophylla[1]). Die vier erstgenannten Arten bilden überhaupt nur wenige und kurze Rhizoiden. Lophocolea bidentata wurde von Němec immer pilzfrei angetroffen und auch im Baarner Wald wuchsen sehr schöne und kräftige Exemplare mit etwa 6 cm langen Stämmchen, welche völlig pilzfrei waren. Dagegen waren auf sandigem Boden gewachsene Exemplare infiziert. Lophocolea heterophylla[1]) ist häufiger verpilzt als Lophocolea bidentata.

Ptilidium ciliare wurde (damals) immer pilzfrei angetroffen.

Lepidozia reptans zeigte zwei Arten von Rhizoiden, welche nur schwach verpilzt waren. Němec fand diese Art bisweilen pilzfrei. Von rindenbewohnenden Arten zeigten sich die Rhizoiden meistens pilzfrei, in Radularhizoiden konnten sogar niemals Hyphen beobachtet werden. Obwohl die frondosen Jungermannien hier unbesprochen bleiben sollen, wollen wir doch auf den Befund bei Metzgeria weisen, weil dieses Lebermoos unter gleichen Umständen wächst wie Radula, Madotheca usw., aber doch häufig verpilzte Rhizoiden zeigte. Zwar war der Hyphentypus nicht der gewöhnliche, denn die Hyphen waren dunkel, ziemlich dick und kurzzellig.

Fügen wir hier noch hinzu, daß Němec bei Jungermannia bicrenata Hyphen fand, welche in oidienartige Stücke zerfielen, etwa wie oben schon für Alicularia angegeben wurde, nur daß bei Jungermannia bicrenata keine Sproßmyzelien entstanden. Schließlich findet man bei Peklo[2]) noch eine ganze Reihe von Lebermoosen angeführt, deren Rhizoiden in Böhmen von Hyphen durchwachsen sind. Die von mir seit 1903 gesammelten Lebermoose wuchsen hauptsächlich an verschiedenen Lokalitäten in der Umgebung von Hilversum, während seit 1. Dezember 1908 in der Gegend von Venlo gesammelt wurde. Es zeigte sich nun, daß keine einzige Art konstant hyphenlose Rhizoiden hatte, aber auch daß keine einzige Art immer infiziert war. Folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die beobachteten Arten und ihre Verpilzung.

Fossombronia cristata	Gewöhnlich mit verpilzten Rhizoiden, bisweilen schwach verpilzt. Die Exemplare auf einem ziemlich trockenen Moorweg bei Hilversum hatten völlig unverpilzte Rhizoiden.

1) Garjeanne, l. c. pag. 480 steht: L. minor. Dies ist eine Verschreibung.
2) J. Peklo, l. c. pag. 16—22. 1903.

Sarcoscyphus Ehrharti	Fast nur mit verpilzten Rhizoiden. Exemplare am „Gooier Gracht“ unweit Laren bei Hilversum waren pilzfrei.
Sarcoscyphus Funckii	Diese Art zeigte häufig in allen Teilen starke Verpilzung. Bisweilen waren Rhizoiden ganz mit Hyphen vollgepfropft, ja sogar außerhalb des Rhizoids fand sich mehrfach noch eine Pilzhülle. Völlig pilzfrei fand ich nur einzelne Exemplare auf nassem Sandboden. Auch in meinen Kulturen fanden sich unverpilzte Pflänzchen.
Alicularia scalaris	Meist mit Rhizoidhyphen, aber alle Grade der Verpilzung kommen vor.
Alicularia minor	Weniger verpilzt als vorige Art. Sie ist in den Niederlanden sehr viel seltener, wenn auch stellenweise häufig. Ihre Standorte sind offener, nasser und sandiger als die der vorigen Art. Pilzfreie Exemplare ziemlich viel.
Plagiochila asplenioides	Nur wenige Exemplare konnten untersucht werden, von diesen wenigen waren 30 % völlig pilzfrei, die übrigen waren nur schwach infiziert.
Scapania compacta	Fast konstant verpilzt. Eine sehr üppige Kultur auf Moorerde im Blumentopf war pilzfrei.
Scapania irrigua	Schwach verpilzt. Hunderte Rasen bei Venlo zeigten keine verpilzten Hyphen.
Scapania albicans	Häufig infiziert, aber immer nur mit wenigen Hyphen. Völlig pilzfreie Rhizoiden bei „Lage Vuursche“ unweit Hilversum.
Scapania nemorosa	Die Art hat bisweilen fast gar keine Rhizoiden und ist dann auch nur schwach verpilzt. Völlig pilzfrei im Baarner Wald.
Jungermannia crenulata	Alle Grade von Verpilzung. Ziemlich häufig waren Flagellen pilzfrei.
Jungermannia setacea	Hilversumer Exemplare waren schwach verpilzt (1904), aber am selben Standorte in 1907 stark verpilzt!
Jungermannia exsecta	Typische Rhizoidverpilzung ist nicht so häufig, dagegen sind die Rhizoide fast immer von Hyphen umsponnen, welche hie und da durch die Wandung in das Rhizoid hineindringen. Gänzlich pilzfrei bei Venlo 1910.
Jungermannia hyalina	Schwach verpilzt, sehr häufig gar nicht.
Jungermannia incisa	Wurde nur in der Umgebung von Hilversum gesammelt, auf nacktem, ziemlich feuchtem Humusboden. Die äußerst zahlreichen Rhizoiden waren stark verpilzt. In meinen Kulturen waren sie jedoch z. T. pilzfrei, ohne sich äußerlich von den verpilzten Exemplaren zu unterscheiden.
Jungermannia barbata	Die von Peklo beschriebene Form der Rhizoidverpilzung konnte ich bei meinen Venloer Exemplaren nicht finden. Im Gegenteil zeigten sich die langen, dünnen Rhizoiden fast pilzfrei. Nur einzelne ältere Stengelstücke waren mit den daran wachsenden Rhizoiden stark verpilzt.

Jungermannia connivens	Eine der stärkst verpilzten Arten. Die Rhizoiden sind häufig ganz mit Hyphen gefüllt. Ganze Rasen aber, welche im Baarner Wald an offenen Stellen gesammelt wurden, zeigten sich pilzfrei. Die Entwicklung dieser Pflänzchen war eine sehr üppige.
Jungermannia divaricata	Diese und einige verwandte Cephaloziellen fanden sich fast immer hochgradig verpilzt. Ich führe hier folgendes an: An einzelnen Exemplaren, welche ich im Frühling 1910 am „Stalberg" bei Venlo einsammelte, hatte sich eine Nematodengalle gebildet. Diese Triebspitzengalle (meines Wissens die erste Nematodengalle, welche überhaupt an Lebermoosen beobachtet wurde) entwickelte an ihrer Spitze eine ganze Zahl von orthotropen Rhizoiden. Diese Rhizoiden, welche für die Ernährung der Pflanze von keinem Werte sein konnten, waren sehr stark verpilzt! Überdies beweist dieser Fall, daß die Infektion der Rhizoiden auch bei Cephaloziellen vom Stämmchen aus stattfinden kann. In meinen Kulturen hatte ich sehr üppige pilzfreie Rasen. Diese Exemplare waren in allen Teilen sehr viel kräftiger und schöner entwickelt, als die der verpilzten Stammkultur.
Jungermannia bicuspidata	Meist weniger stark infiziert als die vorige Art. Bei Venlo auch ganz pilzfrei zwischen Gras auf einer Wiese.
Jungermannia inflata	Über diese Art wird weiter unten ausführlich berichtet.
Jungermannia bicrenata	Ebenso häufig pilzfrei wie verpilzt, ohne erkennbaren Zusammenhang mit der Bodenart.
Jungermannia ventricosa	Sehr verpilzte Exemplare sind häufig.
Lophocolea bidentata	Ebenso häufig verpilzt wie pilzfrei.
Lophocolea minor	Bei Venlo fast immer pilzfrei und auch die verpilzten Rhizoiden zeigten nicht den üblichen Verpilzungstypus. Nur wenige und sehr dünne Hyphen umschlangen den Basalteil des Rhizoids, drangen aber halbwegs in das Rhizoid und wuchsen darin nur wenig (etwa 8—12 μ) weiter.
Lophocolea heterophylla	Diese kleine, am Fuße der Waldbäume so häufige Art ist gewöhnlich verpilzt. In 1909 bei Hilversum gesammelte Exemplare waren pilzfrei.
Chiloscyphus polyanthus	Im Freien sah ich nur pilzfreie Exemplare. In meinen Kulturen habe ich sehr häufig stark verpilzte Rhizoiden beobachtet.
Calypogeia trichomanis	Juli 1910 sammelte ich pilzfreie Exemplare am Rande einer Wiesenpfütze bei Venlo.
Lepidozia reptans	In allen Stadien der Infektion angetroffen.
Ptilidium ciliare	Fast immer pilzfrei. Verpilzte Exemplare u. a. bei Venlo.

Radula complanata	Mit einzelnen verpilzten Rhizoiden an Buchenstämmchen am „Hooge Vuursche“ unweit Hilversum. Meist ganz pilzfrei.
Madotheca platyphylla	Untersucht wurden nur Exemplare aus dem „Alkmaar der Hout“ bei Alkmaar. Fast ganz unverpilzt. Die Hyphen, welche in einzelnen Rhizoiden sich vorfanden, waren dick, braun, septiert, kurzzellig.
Frullania dilatata	Fast ganz unverpilzt. Wie bei Madotheca waren die einzelnen in einigen Rhizoiden wachsenden Hyphen nicht vom gewöhnlichen Typus der Rhizoidhyphen, sie waren auch hier dick, braun und in kurze Zellen gegliedert.

Andere Arten von foliosen Jungermannien sind nicht auf das Vorkommen von Rhizoidverpilzungen untersucht worden.

Aus obenstehender Aufzählung ergibt sich, daß alle untersuchten Arten sowohl mit als ohne Hyphen in den Rhizoiden gefunden werden können. Bei einigen Arten ist Verpilzung Regel, bei anderen (wie bei den baumbewohnenden) Ausnahme. Jedoch kommen auch pilzfreie und infizierte Exemplare der gleichen oder verschiedener Arten an den gleichen Standorten, ja durcheinander vor. Es gibt Arten, welche sehr leicht infiziert werden, andere, welche für Pilze wenig Anlockendes zu haben scheinen. Bei einigen Arten werden fast nur die Rhizoiden und ihre Nachbarzellen infiziert, bei anderen dringen sie auch in die Zellen des Stämmchens oder sie umspinnen die ganze Pflanze. Hierbei wird wohl die chemische Zusammenstellung des Zellinhalts eine Rolle spielen. Die Ölkörper sind hier jedenfalls von keiner großen Bedeutung. In den Rhizoiden findet man zwar bei den meisten genannten Arten einige kleine, bisweilen winzige Ölkörperchen, auch wenn die Zellen des Stämmchens und der Blätter deren viele und große zeigen. Doch konnte ich nicht den Eindruck bekommen, daß hierin vielleicht ein Grund vorliegen könnte für die meist deutliche Vorliebe der Pilzhyphen für die Rhizoiden.

II. Spezielle Fälle der Verpilzung.

a) Lophozia (Jungermannia) inflata.

Die Wahl dieser Lophozia-Art als Untersuchungsobjekt erscheint vielleicht nicht als eine besonders geeignete. In typischen Exemplaren bildet sie nur spärliche Rhizoiden aus, aber in der Umgebung von Venlo kommt sie so viel und in so vielen Standortsformen vor, daß die Vermutung nahe liegt, hier den Einfluß des Bodens auf die Verpilzung beobachten zu können.

Auf Waldboden, unter Heidesträucher usw. wachsen stattliche, ausgedehnte Rasen von mehr oder weniger freudiggrüner Farbe, welche

aber an heller beleuchteten Standorten in braungrün, braun bis fast schwarz übergehen kann. Daselbst sind auch die Pflänzchen kleiner, sie bilden dichter verworrene Rasen mit kleineren Blättern. Doch sind sie an den großen birnförmigen oder kreiselförmigen Perianthen sofort zu erkennen.

Rhizoiden findet man bei den größeren orthotropen Exemplaren fast nur am Basalende des Stämmchens. In der Kultur entstehen sie auch am oberen Teil, wo überhaupt ziemlich häufig stark papillös ausgewachsene Epidermiszellen gefunden wurden. Es sind dies aber keine Rhizoiden, sie enthalten Chlorophyll und bleiben immer kürzer.

In den Rhizoiden findet man bisweilen eine Verpilzung, wie sie auch bei anderen Jungermannien häufig ist: lange, farblose, dünne Hyphen laufen parallel durch das Rhizoidlumen. Daneben wurde aber auch eine andere Art der Verpilzung gefunden, welche einerseits Ähnlichkeit zeigte mit der von mir für Metzgeria beschriebenen Form[1]), andererseits an die Němec'sche Form der Calypogeiaverpilzung erinnert.

Diese Calypogeia-Mykorrhiza wird gebildet von Hyphen, welche in die Rhizoiden eintreten und welche im keulenförmig angeschwollenen Ende ganze Knäuel bilden. Von diesem Knäuel aus gehen rechte, unverzweigte Hyphen zur Rhizoidbasis und bilden dort ein, den benachbarten Zellwänden dicht anliegendes pseudoparenchymatisches Gewebe. Von diesem Pseudoparenchym aus dringen fingerförmige, haustorienähnliche Fortsätze in die Chlorophyll und Ölkörper enthaltenden Nachbarzellen, ohne diese jedoch zu desorganisieren. Der Zellkern hat (wie Němec beschreibt) seine Lage in der Nähe der Zäpfchen, eine Eigentümlichkeit, welche ich bei niederländischen Calypogeien nicht beobachten konnte.

Bei Lophozia inflata waren die Rhizoiden weniger dicht von Hyphen durchwachsen, diese bildeten keine Knäuel in den Rhizoidspitzen. Die Hyphen waren an der Rhizoidbasis kurzgliedrig, in der Richtung der Rhizoidspitze werden die Hyphenzellen länger, auch etwas dünner und weniger gebogen.

Die kurzen Hyphenzellen am Basalende bildeten ein an der Wand der Nachbarzellen liegendes Gewebe. Einige wenige kurze und dicke Fortsätze dringen in die Nachbarzellen hinein, aber es gehen auch Fortsätze nach unten in das Rhizoid (Fig. 1).

---

1) Garjeanne, l. c. pag. 481.

Tangentielle Schnitte zeigen das Bild dieser Hyphenkomplexe besser. Es ist locker und häufig wenig # zellig; die Zahl der in eine Zelle eindringenden Haustorien beträgt meistens zwei oder drei, nur selten bis fünf. Während die kurzen, vom „Pseudoparenchym“ ausgehenden und in das Rhizoid eindringenden Fortsätze alsbald in die Länge wachsen, bleiben die haustorienähnlichen Zapfen in den Nachbarzellen längere Zeit kurz; bisweilen schwellen sie kugelförmig an. Später aber scheint der Pilz die anfänglich ungünstigen Umstände überwunden zu haben. Denn an älteren Stengelstücken, welche gebräunt und mit halbverwesenen Blättern besetzt sind, sind die Nachbarzellen meist von Hyphen erfüllt.

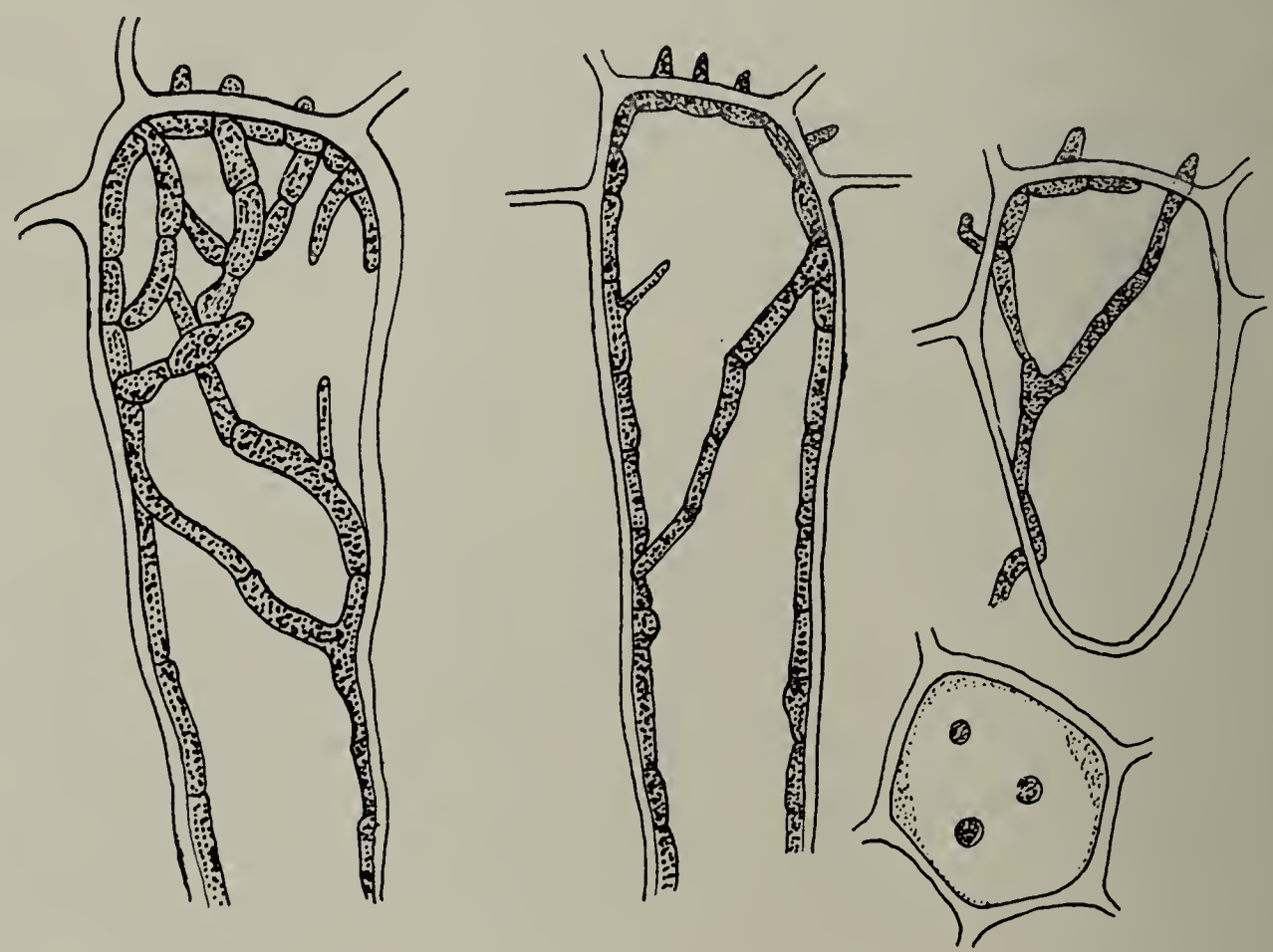

Fig. 1. Rhizoiden von Lophozia inflata. Basalende mit Hyphen und Fortsätzen in den Nachbarzellen. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Die Braunfärbung des Stämmchens ist fast auf die hyphenführende Zellschicht beschränkt.

Die normalen Rhizoiden der Lophozia inflata sind rechte zylindrische Schläuche, welche nur an der Basis bisweilen eine schwache Erweiterung zeigen. In jungem Zustande sind sie noch plasmareich, führen drei bis sechs Ölkörper und anfänglich noch einige Chlorophyllkörner, welche später verschwinden. Die ausgewachsenen Rhizoiden haben eine Protoplasmaansammlung an der Spitze, übrigens gibt es nur eine dünne wandständige Protoplasmaschicht; die Ölkörper sind unverändert ge-

blieben, erscheinen aber kleiner durch die beträchtliche Größenzunahme des Rhizoids.

Werden diese Rhizoiden auf irgendeiner Weise von Pilzen befallen, dann wird der lebendige Inhalt alsbald desorganisiert. Das Protoplasma ballt sich zusammen und bildet kleine Klümpchen oder drei bis vier größere Ansammlungen von elliptischer Gestalt (Fig. 2). Etwas später verschwinden auch die Ölkörper. Anfänglich bleiben in den Protoplasmaresten noch deutliche, wenn auch winzige Öltröpfchen übrig, welche aber später auch verschwinden.

Schließlich verschwinden auch die Protoplasmareste. Die Pilzhyphen bilden dann den einzigen Inhalt des Rhizoids. Offenbar ist der Pilz sowohl die Ursache der Desorganisation als der Verbraucher der Reste.

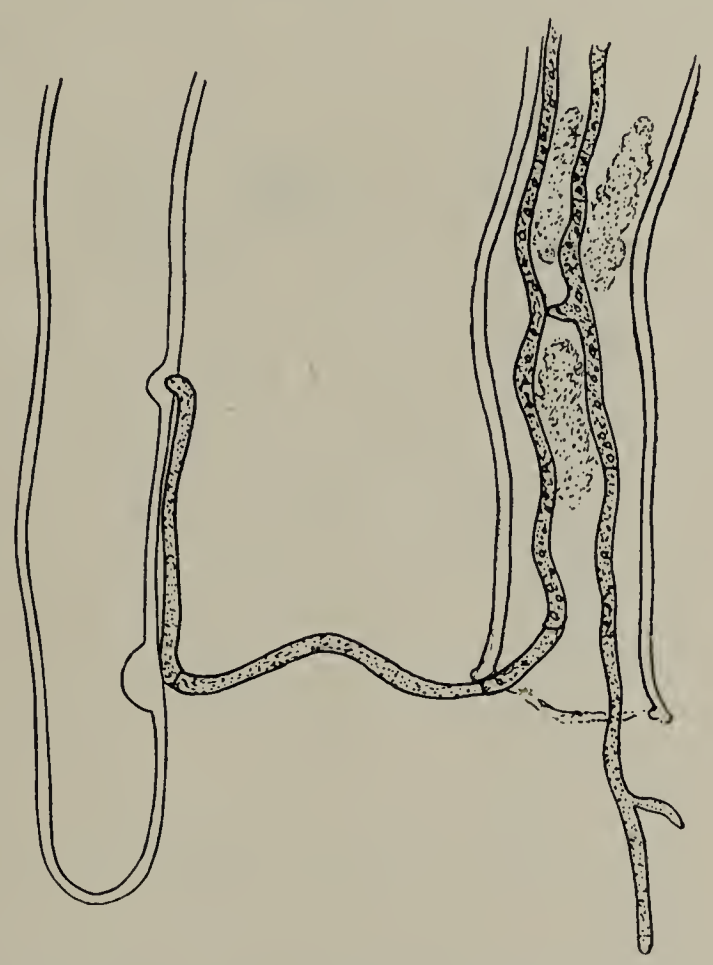

Fig. 2. Die aus einem Rhizoid hervorwachsenden Hyphen infizieren ein zweites Rhizoid. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Immer sind nur einzelne Rhizoiden von den oben beschriebenen Hyphen durchwachsen, wenigstens wenn man normale, frisch aussehende Exemplare untersucht. Dagegen kann man fast alle Rhizoiden von Pilzen verstopft finden an alten, stark gebräunten Pflänzchen, deren Blätter bis auf Reste ihres Inhalts beraubt sind. Daß dieses bestimmt kranke Äußere mit der Entwicklung der Rhizoidpilze zusammenhängt, ist klar, nur kann nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, was hier Ursache und Folge sei. Jedenfalls geht aber eine stärkere Entwicklung der Rhizoidpilze mit Absterbungserscheinungen des Lebermooses zusammen.

Wie schon oben gesagt wurde, ist diese Němec'sche Form der Rhizoidverpilzung keineswegs die einzige. Weitaus die meisten Exemplare der Lophozia inflata zeigen in ihren Rhizoiden nur dünne, hyaline Hyphen, welche aus der Rhizoidbasis in die Nachbarzellen eindringen können und dort eine Bräunung der Zellwände und ein Verschwinden des Zellinhalts verursachen (Fig. 3).

Bei früheren Untersuchungen von Calypogeia und Jungermannia connivens wurde festgestellt, daß sehr häufig die Infektion des Rhizoids vom Boden aus in die Rhizoidspitze stattfindet. Bei Lophozia inflata verhält sich die Sache bei meinen Venloer Exemplaren anders. Die Infektion findet häufiger statt vom Stämmchen als vom Boden aus. Man beobachtet zahllose infizierte Rhizoiden, deren Spitze noch ganz intakt und pilzfrei ist, während am Basalende schon Hyphen eindringen. Dieses Eindringen geschieht nicht (oder meistens nicht) von der Nachbarzelle aus, aber es finden Hyphen, welche an der freien Oberfläche des Stämmchens und der Blätter vegetieren, ihren Weg in das Innere des Rhizoids (Fig. 4). Daneben findet man folgendes:

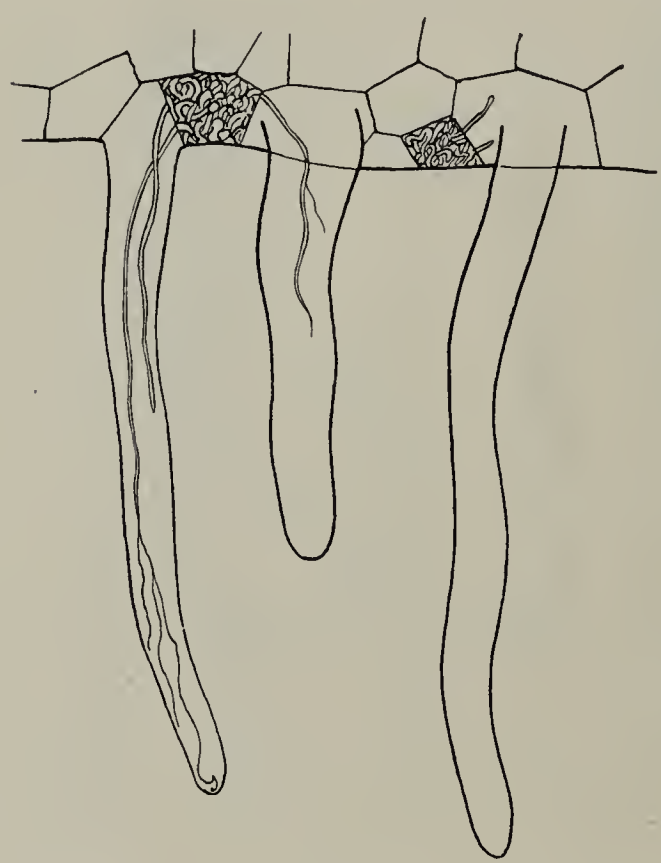

Fig. 3.

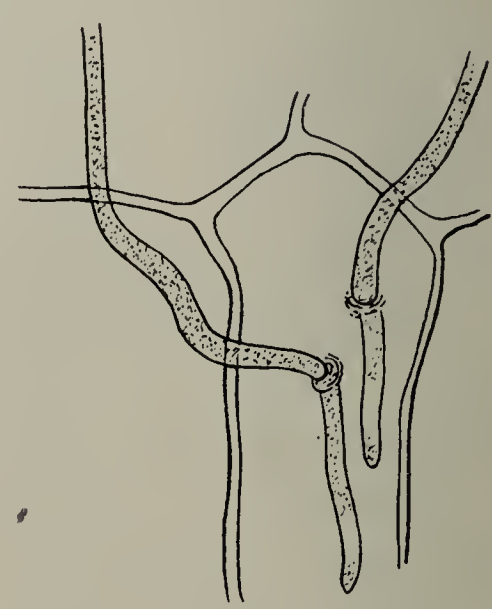

Fig. 4.

Fig. 3. Die gewöhnliche Infektionsform der Inflata-Rhizoiden. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 4. Seitliche Infektion der Rhizoiden. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Die Infektion des Rhizoids erfolgt von irgeneiner der Nachbarzellen aus, aber die Hyphen brechen, nachdem sie in das Rhizoid eingedrungen sind, wieder aus diesem hervor und bilden einen strahligen Hyphenkranz an der Rhizoidbasis. Dies scheint aber selten zu sein, ich konnte es zweimal beobachten, aber vielleicht gehört der Pilz hier einer anderen Art als in den übrigen Fällen.

Weiter kann die Infektion vom Boden aus seitlich an der Rhizoidwand erfolgen. Auch dieses ist nicht sehr häufig, wenigstens sehr viel seltener als der gleiche Vorgang bei Jungermannia connivens und ventricosa.

Die Rhizoiden von Lophozia inflata haben sehr deutlich die Eigenschaft (welche übrigens allen lebenden Zellen mehr oder weniger zukommen werde), sich gegen das Eindringen der Pilzhyphen zu verwehren. Das geschieht durch Bildung von Zelluloseverdickungen, welche sehr lange Zeit erhalten bleiben können, aber schließlich unter schleimiger Degeneration verschwinden oder unscheinbar werden.

Die Bildung von abnormen Zelluloseverdickungen in Lebermoosrhizoiden wurde schon vor Jahren beobachtet bei Marchantiales. Sie wurden beschrieben von Lämmermayr[1]). Im allgemeinen sind solche Membranverdickungen dort zu erwarten, wo wachstumshemmende Faktoren ihren Einfluß gelten lassen[2]). Daß aber diese Bildungen in den Rhizoiden von Marchantien vorkommen, ist eben nicht so verwunderlich.

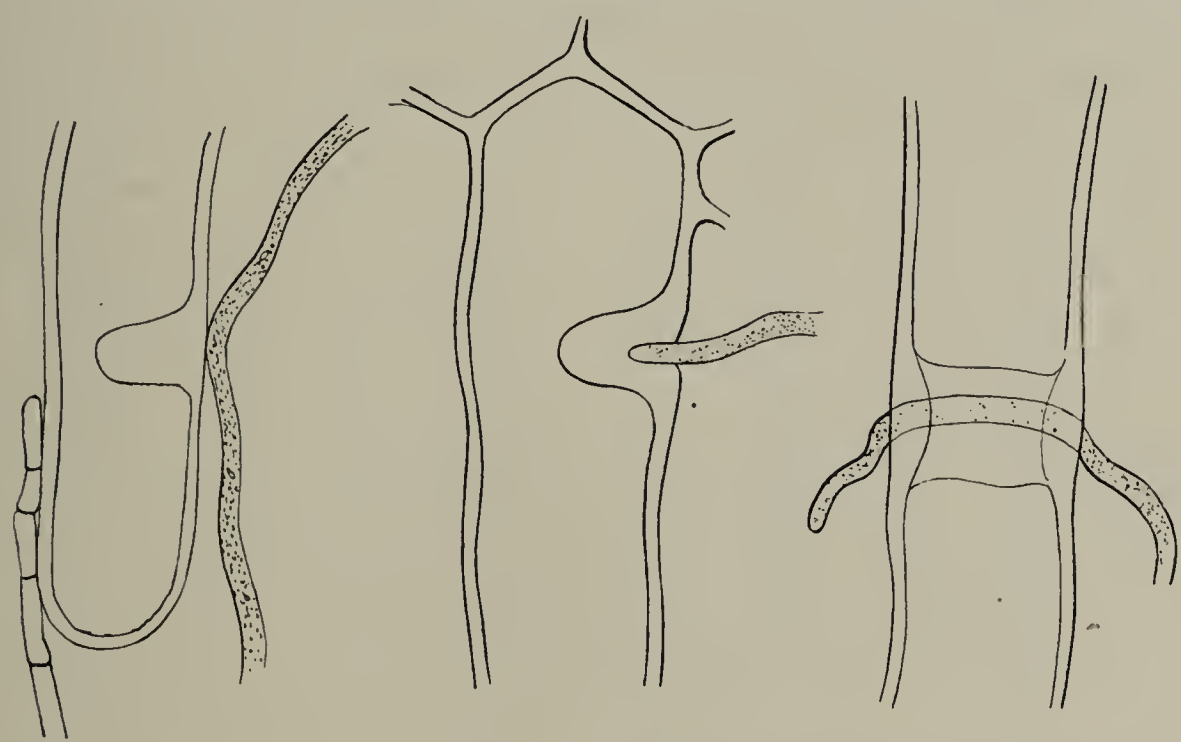

Fig. 5. Zellwandverdickungen unter dem Einfluß von Hyphen. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Man hat beobachtet, daß an den Stellen, wo Hyphen in die Zellwand hineinzubohren versuchen oder da, wo sie schon die Wand durchbohrt haben und in den Plasmaleib der Zelle eindringen, Zelluloseverdickungen auftreten. Anfänglich sind diese Verdickungen knopfartig, später wachsen sie zu dünnen, die Hyphen umgebenden Scheiden aus[3]). Sogar können Plasmareste in infizierten Zellen sich in Zellulose verwandeln[4]).

---

1) Lämmermayr, Über eigentümlich ausgebildete innere Vorsprungsbildungen in den Rhizoiden von Marchantien. Österr. bot. Zeitschr. 1898, Bd. L, pag. 321.

2) Vgl. E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie 1903, pag. 62, 63 ff.

3) Küster, l. c. pag. 62.

4) W. Magnus, Studien über die Mycorrhiza von Neottia nidus avis. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXV, pag. 205.

Solche Zellwandverdickungen scheinen sich bei den Lophoziarhizoiden schon zu bilden, wenn eine Hyphe sich gegen die Außenwand des Rhizoids anliegt. Ein solches Rhizoid ist in Fig. 5 abgebildet. Die Hyphe war bis an die Rhizoidwand gewachsen, hat dann aber ihre Richtung gewechselt. Dennoch hat sich im Lumen des Rhizoids ein dicker, zapfenähnlicher Fortsatz gebildet.

Fig. 5 zeigt den Fall einer halbringförmigen Verdickung. Die Hyphe hat sich gegen die Außenwand gelegt und ist, immer die Wandung berührend, weiter gewachsen, so daß sich ihre Spitze wiederum an der anderen Seite zeigt. Im Rhizoid hat sich ein halbkreisförmiger Wall gebildet.

Sehr häufig findet man aber auch Wandverdickungen ohne nachweisbaren Zusammenhang mit Pilzen (Fig. 6). Die Hyphen können in diesen Fällen doch sehr gut die Ursache der Zellwandverdickungen sein, sind aber später in eine andere Richtung gewachsen, fortgerissen oder abgebrochen. Es gibt auch zahllose, so jüngere wie auch ältere Rhizoiden, welche keine Spur dieser abnormen Verdickungen zeigen.

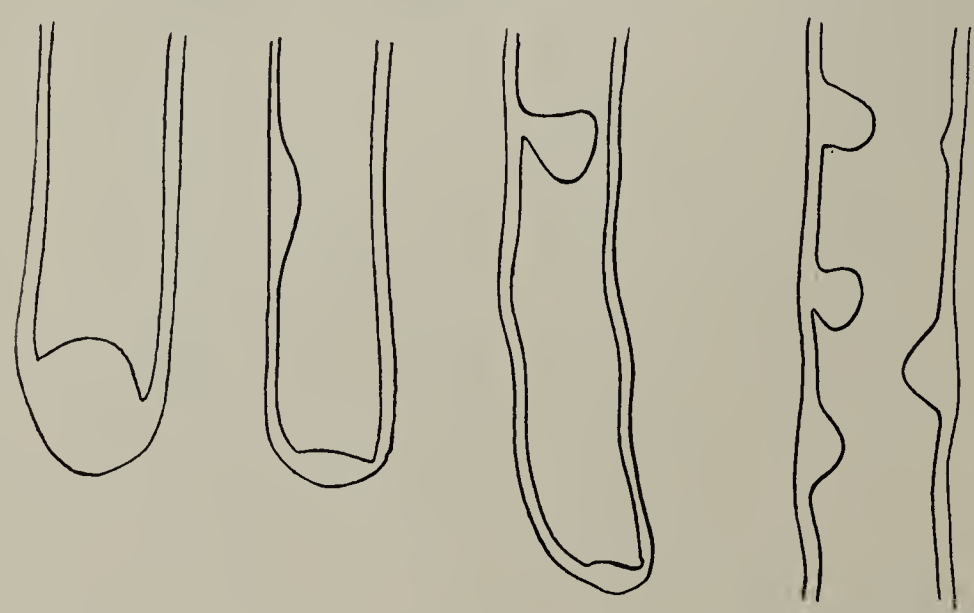

Fig. 6. Zellwandverdickungen der Lophozia inflata-Rhizoiden. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Sehr häufig sind die Verdickungen an der Rhizoidspitze. Man findet alle Übergänge zwischen kaum sichtbaren Zellwandverstärkungen und großen, mehr als halbkugeligen Vorstülpungen. Im letzteren Falle ist häufig die ganze Rhizoidspitze aufgeschwollen.

Wenn auch an diesen verdickten Spitzen häufig Hyphenreste beobachtet werden konnten, würde es sich nur durch schwer ausführbare Kulturversuche beweisen lassen, daß die Verdickungen von Pilzhyphen verursacht werden. Folgende Beobachtungen dürften aber den Verband zwischen Hyphen und Zelluloseverdickungen ohne weiteres beweisen. Man findet gar nicht selten Rhizoiden, deren Wand tatsächlich von Hyphen angebohrt sind und wo es dem Pilze gelang, in das Rhizoid durchzudringen. Aber sofort scheint hier die Hyphe durch einen

Zellulosemantel umgeben zu werden, die Hyphe wächst zwar weiter, aber auch die Zelluloseumhüllung vergrößert sich und bildet gleichsam eine Scheide, welche die Hyphe einschließt. Endlich erreicht die Hyphe die gegenüberliegende Wand.

Nun wächst sie entweder gar nicht weiter, vielleicht nicht, weil die doppelte Umhüllung (die Zelluloseschicht und die Rhizoidwand) ihr das Weiterwachsen verhindern, oder aber es gelingt ihr die Hindernisse zu überwinden und sie wächst, nachdem sie das Rhizoid verlassen hat, ruhig weiter. In dem Rhizoid bleibt nun eine mehr oder weniger zarte Zelluloseröhre zurück (Fig. 7).

Es gelang, diese merkwürdige Durchquerungen in allen Entwicklungsstadien zu beobachten. Im großen ganzen erinnert der Vorgang sehr an die „Haustorien"bildung, wie sie z. B. von Grant Smith[1]) für Erysipheen beschrieben worden ist. Auch hier verursacht die dicht an einer Zellwand liegende Hyphe zunächst eine Anschwellung, so daß

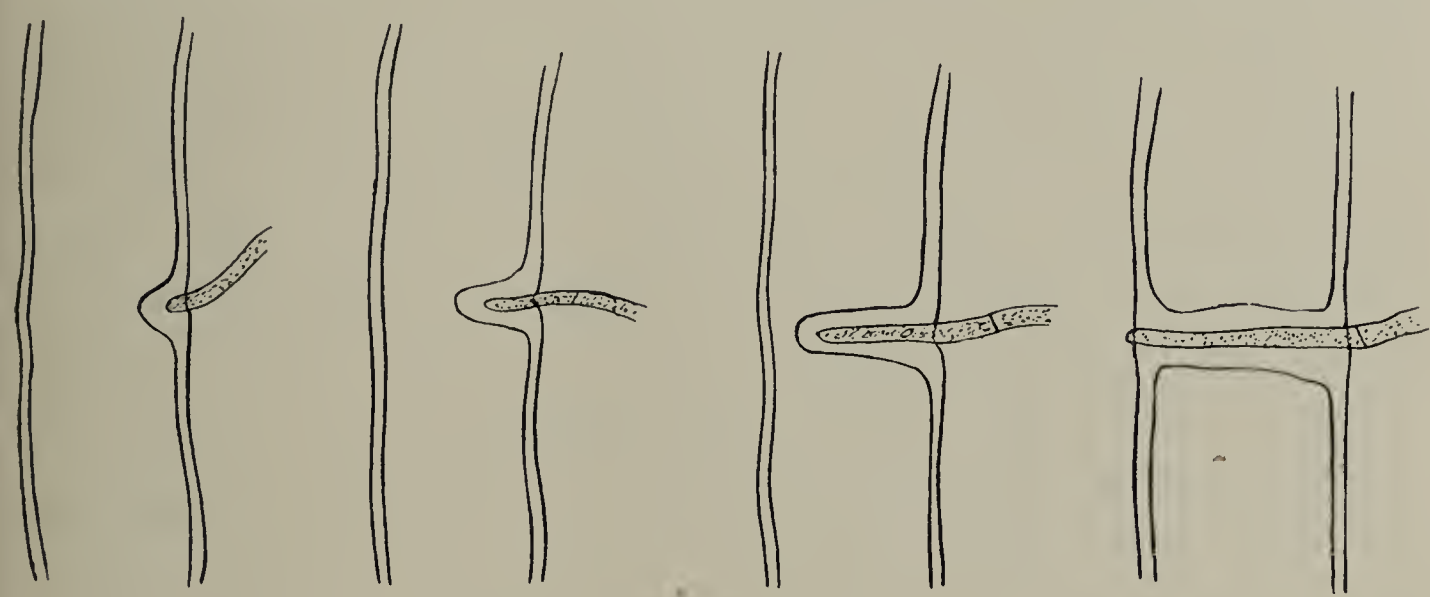

Fig. 7. Durchquerung eines Rhizoids. Die Hyphe bleibt von einem Zellulosemantel umhüllt. Vergr. $^{560}/_{1}$.

ein halbkugeliger Zellulosepfropf entsteht. Darin dringt eine feine Ausstülpung der Hyphe.

Entweder kann nun die Zelluloseverdickung vom jungen Haustorium durchbohrt werden (wobei uns hier nicht weiter interessierende Vorgänge sich abspielen) oder die eindringende Hyphe bleibt, auch beim weiteren Wachstum, von einer Zellulosescheide umhüllt, so daß ein direkter Kontakt zwischen Pilz und lebendigem Zellinhalt vorgebeugt wird. Bisweilen wird aber der Zellulosepfropf (der immer granulös wird) gelöst.

1) G. Smith, The Haustoria of the Erysiphaceae. Bot. Gaz., No. 29, pag. 153.

Auch bei den Verdickungen, welche von den Rhizoidpilzen an die Rhizoidwandungen gebildet werden, muß etwas ähnliches stattfinden. Denn es gelingt offenbar einzelnen oder mehreren Hyphen, in das Rhizoid einzudringen. Doch scheint mir der Vorgang bei den Rhizoidpilzen noch etwas einfacher zu sein als bei den rein parasitären Erysipheen.

Daß die gebildete Hülle wirklich Zellulose enthält, konnte mit den üblichen Reagentien festgestellt werden. Die Färbung mit Chlorzinkjodlösung erfolgt sehr langsam, so daß vielleicht neben Zellulose noch andere Stoffe vorhanden sind. Die von Lämmermayr beschriebenen und abgebildeten sphärokristallinischen Strukturen in den Verdickungen der Marchantienrhizoiden waren bisweilen auch in den Lophoziarhizoiden zu beobachten, wenn auch nicht zu deutlich. In den Fällen, wo die Sphäriten sichtbar waren, wird der Zellulosegehalt ein größerer sein, aber einzelne Verdickungen, zumal an der Rhizoidspitze, enthalten auch Glukogen, wie mit der Errera'schen Reaktion festgestellt wurde.

Die Verdickungen der Rhizoidspitzen verschleimen leichter und öfter als die Verdickungen an den Seitenwänden. Sobald die Spitze zu verschleimen angefangen hat, dringen Hyphen leicht in das Innere des Rhizoids durch und wachsen darin weiter. Doch finde ich bei Lophozia inflata, daß die von der Spitze aus infizierten Rhizoiden weniger stark verpilzt sind als die, worin vom Stämmchen aus Hyphen gewachsen sind. Im ersteren Falle findet man das Maximum der Hyphenentwicklung an den Wänden der Nachbarzellen, wo sie z. B. die oben beschriebenen pseudoparenchymatischen Belege bilden und kurze Fortsätze in die Nachbarzellen dringen lassen.

Diese Fortsätze können weiter auswachsen, denn in späteren Stadien sind die Nachbarzellen ganz mit einem Hyphenknäuel erfüllt. Ich konnte nur einzelne Zwischenstufen finden; von einem bestimmten Moment aus wachsen die „Haustorien" offenbar schnell weiter. Dieser Moment tritt ein, wenn der Zellinhalt bis zu einem gewissen Grade desorganisiert ist, denn es scheint, daß die Gegenwart von intakten Chlorophyllkörnern die Entwicklung des Pilzes erschwert.

Wenden wir uns jetzt noch zu den bei Lophozia inflata häufigeren Verpilzungen, welche also nicht der Němec'schen Form angehören. Wenn man Rasen unseres Lebermooses einsammelt an feuchten Spätsommer- und Herbsttagen, so ergibt die Untersuchung der einzelnen Pflänzchen, daß sie von Hyphen umsponnen sind.

Das sind natürlich zum größten Teile ganz harmlose Epiphyten, welche eben in dem Rasen günstige Feuchtigkeitszustände finden. An

den oberen jüngeren Teilen sind die Pilzhyphen seltener, und man findet an offenen, hell beleuchteten Stellen auch wohl Rasen, welche an ihren oberen Teilen unverpilzte Pflänzchen enthalten.

Doch sind auch diese an den älteren, unteren Teilen, zumal an der Unterseite des Stämmchens verpilzt. Die Hyphen haften bisweilen, wie Epheu an einem Baume, an der Ventralseite. Es entsteht schließlich ein ganzes Netzwerk von Hyphen, deren kurze Seitenzweige entweder bloß an der Epidermis haften oder auch in die Zellen durchdringen und dort ein verworrenes Knäuel bilden, unter vollständiger Desorganisation des Zellinhalts.

Die Infektion der Rhizoiden erfolgt nun in nicht wenigen Fällen von diesen mit Hyphen erfüllten Zellen aus. Denn es sind immer oberflächliche Zellen, welche verpilzt sind, häufig sind es die Nachbarzellen der Rhizoiden und es scheint den Hyphen leichter zu sein, in die Rhizoiden als in andere chlorophyllhaltigen Zellen einzudringen.

In diesen Fällen kann man kaum von einer Mykorrhiza sprechen; doch ist die Struktur der Rhizoidverpilzung hier genau dieselbe, wie bei so vielen anderen Jungermannien.

Wenn auch die Blätter nicht pilzfrei sind, so ist doch die Verpilzung des Stämmchens eine kräftigere wie die der Blätter. Hier kriechen die Hyphen sehr häufig genau über die Querwände der Zellen (auch z. B. bei Alicularia scalaris). Sogar sehr junge Blätter können schon infiziert sein. Die Hyphen dringen dann bisweilen in die apikalen Schleimzellen der beiden Blattlappen ein und verursachen dort ein Hyphenknäuel, welches weniger verworren ist als die in den Zellen des Stämmchens gebildeten.

Die Untersuchung der Lophozia inflata verstärkt also wohl nicht den Glauben an eine typische Mykorrhiza für diese Art; der Verband zwischen Pilz und Lebermoos ist ein sehr zufälliger, verschiedene Pilzarten können in die Rhizoiden eindringen und dort bisweilen recht eigentümliche Strukturen verursachen, aber die gleichen Pilze infizieren auch Stamm und Blätter, sogar die Schleimzellen der jungen Blätter und die Infektion erfolgt nicht immer vom Boden, sondern auch vom Stämmchen aus. Übrigens ist der Einfluß des Pilzes auf die infizierten Zellen immer ein ungünstiger, die Rhizoiden versuchen sich gegen seitlich eindringende Hyphen zu schützen durch Bildung von aus Zellulose und Glukogen aufgebauten Verdickungen.

Bei Vergleichung von Exemplaren mit verpilzten und unverpilzten Rhizoiden zeigten sich im allgemeinen die unverpilzten freudiger grün und etwas üppiger entwickelt, der Unterschied ist aber meistens nur

ein kleiner. Stark verpilzte Exemplare sehen entschieden kränklich aus und beweisen damit den ungünstigen Einfluß der Verpilzung.

Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß nicht vielleicht doch noch etwas Gutes aus der Verpilzung für das Lebermoos entstehen kann.

b) Arten von Cephaloziella und Cepholozia.

Die untersuchte Cephalozia-Art war Cephalozia bicuspidata Dum. Es ist weniger leicht zu sagen, welche Cephaloziellen zur Untersuchung gelangten. Bei der ganz allgemeinen Verbreitung der Verpilzungen ist es aber weniger nötig, daß die Bestimmung der Arten absolut richtig sei, die untersuchten Arten stimmten jedenfalls ökologisch sehr überein. Im Labyrinth der Cephaloziellensystematik verirrt man, ohne authentisches Vergleichsmaterial, alsbald. Ich habe Formen mit Amphigastrien an den gewöhnlichen Zweigen als Cephalozia byssacea Heeg[1]), solche ohne Amphigastrien als Cephalozia divaricata Heeg[1]) aufgefaßt, was für meine in den Niederlanden gesammelten Exemplare ungefähr richtig sein könnte.

Die genannten Cephaloziellen sind sehr stark verpilzt, nicht nur ihre Rhizoiden, sondern auch die Blätter und das Stämmchen. Die kleinen zarten Pflänzchen, welche bisweilen nur einen schwärzlich grünen Überzug auf nackter Erde bilden, sind häufig so mit Pilzhyphen, Moosprotonemen, Algenfäden und schleimigen Algenkolonien durchwoben, daß sie eine zusammenhängende Schicht bilden.

Dagegen findet man üppigere und in allen Teilen kräftige Exemplare zwischen anderen Moosen und Lebermoosen, auf torfigem Boden usw.

Die Untersuchung eines besonders schön entwickelten, lebhaft grünen Rasens, der unter sehr günstigen Umständen gewachsen war, ergab, daß die Rhizoiden zum weitaus größten Teile ganz pilzfrei waren. Die wenigen verpilzten Rhizoiden waren überdies nur von einigen Hyphen durchwachsen, welche offenbar nur zufälligerweise in die Rhizoiden gewachsen waren.

Dagegen sind die düstergrünen, ärmlichen Pflänzchen, deren Blätter fast ganz in Brutkörner zerfallen und die mit schlüpfrigen Algen flache Krusten auf Waldpfaden usw. bilden, immer verpilzt.

Die Rhizoiden, welche an ihren Spitzen häufig ein wenig erweitert sind, werden von Hyphen ganz gefüllt. Wie ein Docht zieht ein Hyphenbündel durch das Lumen des Rhizoids. Aber auch die oberflächlichen

---

1) Heeg, Lebermoose Niederösterreichs, pag. 95 u. 96.

Zellen des Stämmchens sind häufig von braunen Pilzmassen gefüllt, es können diese verpilzten Zellen in ganze Reihen aneinanderliegen.

Bei den Cephaloziellen konnte niemals eine Verpilzung der Němecschen Form beobachtet werden. Hier aber gab es wiederum etwas anderes. Es zeigte sich, daß die Hyphen, welche in den Rhizoiden, aber auch in Zusammenhang mit diesen an der Außenseite des Stämmchens und der Blätter wuchsen, eine gewisse Vorliebe hatten für die Brutkörner, welche am Blattrande und hauptsächlich an den Blattspitzen gebildet werden.

Die Brutkörner, welche an der Spitze des Stämmchens zu einem Köpfchen gehäuft sind, werden häufig so von Hyphen umsponnen und durchwoben, daß die ganze Brutkörnermenge dadurch zusammenhängt, auch wenn man z. B. das Deckglas etwas hin- und herschiebt. In Kulturen (worüber weiter unten berichtet werden soll) wuchsen die Hyphen häufig in der Richtung eines Brutkörnchens, umklammerten es mehr oder weniger fest, aber wuchsen doch schließlich in einer anderen Richtung weiter. Daß die Hyphen nicht immer in der Richtung eines Brutkörnchens wuchsen, hatte wahrscheinlich seine Ursache in der großen Entfernung von Hyphe und Brutkorn.

Der Zusammenhang dieser Brutkörner umspinnenden Hyphen mit den rhizoidbewohnenden ließ sich unschwer nachweisen. Es sind in weitaus den meisten Fällen farblose Hyphen, seltener treten kurzgliedrige, braune Hyphen auf, während braune, langzellige Hyphen zwar häufig epiphytisch, aber niemals endophytisch beobachtet wurden.

Bei frischgrünen Cephaloziellen, welche im allgemeinen nur wenig verpilzte Rhizoiden besitzen, findet man doch häufig mehrere Zellen an der Außenseite des Stämmchens mit einem dichten Hyphenknäuel gefüllt. Von diesen aus gehen Hyphen in die Rhizoiden, wie man besonders leicht sehen kann in den Fällen, wo die Hyphen noch nicht bis an die Spitze des Rhizoids durchgedrungen sind.

Nicht uninteressant ist es zu sehen, daß in einzelnen Fällen zwei verschiedene Arten von Hyphen in einem Rhizoide wachsen. So sah ich bei Cephaloziella divaricata neben den fast überall vorhandenen farblosen, fast ungegliederten Hyphen auch etwas dickere, welche aus etwa 30 μ langen Zellen aufgebaut waren und deren Oberfläche durch eine feine Inkrustation etwas rauh war.

Wenden wir uns jetzt zu Cephalozia bicuspidata. Sie ist meist weniger stark verpilzt als die genannten Cephaloziellen, auch wurde bei Venlo ein ganz pilzfreier Rasen beobachtet, welcher von sehr schönen, kräftigen und freudiggrünen Exemplaren gebildet wurde.

Sammelt man aber die Cephalozia auf Waldboden, so kann man fast gewiß sein, verpilzte Rhizoiden anzutreffen.

Aber diese Rhizoiden sind sehr häufig nur an ihren Spitzen verpilzt. Während die jungen unverpilzten Rhizoiden eine nur wenig angeschwollene Spitze besitzen, beobachtet man an den älteren Teilen des Stämmchens Rhizoiden mit stark und ganz unregelmäßig angeschwollenem Ende. Es sind eben diese stark angeschwollenen Teile, welche mit Hyphen gefüllt sind. Diese bilden dort eine verworrene Masse von etwas hin- und hergebogenen Fäden. Deutlich kann man sehen, wie diese Pilzfäden vom Boden aus in das Rhizoid gedrungen sind, denn die Stelle, wo sie sich durch die Rhizoidwandung gebohrt haben, ist leicht zu beobachten. Bei schwacher Vergrößerung sieht man diese Pilzknäuel als stärker lichtbrechende Massen in den Rhizoidspitzen liegen.

Daß die Hyphen fast immer an der Außenwand des Rhizoids abgebrochen sind, wird sich wohl dadurch erklären lassen, daß beim aus der Erde Ziehen der Pflänzchen die Hyphen abgerissen werden.

Die ganze Verpilzung erinnert sehr an die ersten Stadien der Infektion bei Jungermannia connivens, für welche Art die Rhizoidverpilzung schon im Jahre 1903 beschrieben und abgebildet wurde[1]). Bei dieser Art geht die Sache aber weiter. Vom Pilzknäuel in der Rhizoidspitze aus wachsen bald einzelne Hyphen dem Stämmchen zu, sie dringen durch die Wand der chlorophyllführenden Zellen und haben darin alsbald den ganzen Inhalt verdrängt.

Soweit kommt es nun bei Cephalozia bicuspidata meistens nicht. Zwar habe ich in 1907 bei Hilversum Exemplare gefunden, wo die Sache sich fast ganz wie bei Jungermannia connivens verhielt, aber bei meinen Venloer Pflänzchen von 1909 und 1910 konnten nur sehr wenige Hyphen den Weg finden durch das Innere des Rhizoids und zur Infektion des Stämmchens gelangen. Zwar wurde der Versuch in vielen Rhizoiden gemacht, aber der basale Teil der Rhizoiden blieb öfters pilzfrei und gesund.

Dagegen ist die Spitze mit dem Hyphenknäuel ganz geschwollen und unregelmäßig gelappt.

Das Ganze macht den Eindruck einer Pilzgalle von zwar sehr einfacher Struktur.

Ähnliche gelappte Rhizoiden findet man z. B. auch bei Lophocolea heterophylla, welche Art häufig an denselben Stellen wie

---

1) Garjeanne, l. c. pag. 476 ff.

Cephalozia bicuspidata wächst. Doch konnte ich da keine Pilzknäuel beobachten.

Weiter muß noch erwähnt werden, daß bei Cephalozia die kurzen einzelligen Haare meist von Hyphen durchwachsen sind, wenn die Pflanze überhaupt von Pilzen infiziert ist.

Ich glaube wohl behaupten zu dürfen, daß man auch bei anderen Jungermannien leicht noch abweichende Verhältnisse und Strukturen finden kann. Die ganze Verpilzung macht eben den Eindruck eines von äußeren Umständen und vom reinen Zufall abhängigen Vorgangs.

Mucor rhizophilus n. sp., ein Pilz aus den Rhizoiden.

Wie wir gesehen haben, können verschiedene Pilzarten in die Rhizoiden eindringen. Einige Arten, wie Mollisia Jungermanniae (welche Němec in Böhmen auf Calypogeia trichomanis fand und welche von mir auch in den Niederlanden auf diesem Lebermoose angetroffen wurde) verursachen recht eigentümliche Verpilzungen. Auch bei Jungermannia barbata und, wie oben gezeigt wurde, bei Lophozia inflata kann man ähnliche Strukturen finden. Bei der genannten Lophozia-Art ist aber wohl nicht die Mollisia, welche die Verpilzung verursacht, sondern irgendeine Art der Fungi inperfecti.

Die genannten, mehr ins Auge fallenden und eigentümlicheren Verpilzungen sind aber recht selten in Vergleichung mit dem üblichen Typus. Wenn auch meistens keine andere Unterschiede bei den Rhizoidhyphen beobachtet werden als größere oder geringere Dicke, Abweichungen in der Verzweigung, Knäuelbildung und Farbe, und bisweilen sich die Inhaltskörper der Hyphen viel deutlicher zeigen, so kann man doch dann und wann in den Rhizoiden Hyphen sehen, welche sofort als zu einer anderen Art gehörig zu erkennen sind.

Eine Untersuchung der Pilzarten aus den Rhizoidverpilzungen würde sich also wohl als eine mykologische Spezialarbeit gestalten. Wenn dies auch nicht beabsichtigt wurde, so war es doch der Mühe wert, wenigstens in einem Falle zu versuchen, die Pilzart zu isolieren, welche die „normale“ Rhizoidverpilzung verursacht.

Hierzu wurde nun ursprünglich Alicularia scalaris gewählt. Dieses Lebermoos stand, wie Lophozia inflata, immer von verschiedenen Lokalitäten zur Verfügung, aber während die Lophozia nicht immer und dann meist nicht stark verpilzt war, zeigten die Aliculariarhizoiden in weitaus den meisten Fällen eine deutliche Verpilzung. Dazu kommt, daß sich die ziemlich kräftigen Aliculariapflänzchen ohne allzu große

Schwierigkeiten von epiphytischen Hyphen befreien lassen, was z. B. bei den mit Pilzen überwachsenen Cephaloziellen geradezu unmöglich ist.

Wird ein Aliculariapflänzchen nach oberflächlicher Reinigung in irgendeine Nährstofflösung gebracht (z. B. Pflaumendekokt oder eine mineralische Nährstofflösung), so entwickelt sich alsbald eine ganze Pilzflora. Ganz ähnliche Erfahrungen machte auch Peklo bei seinen Kulturen der Pilze aus den Mykorrhizen von Fagus und Carpinus[1]). Eine Aufzählung der so erhaltenen Pilze ist natürlich nutzlos, es sind eben die zurzeit auf dem Waldboden und den dort wachsenden Pflanzen epiphytisch lebenden Arten.

Folgende Methode lieferte bessere Resultate. Ein mit verpilzten Rhizoiden dicht bewachsenes Stämmchen von Alicularia wurde unter der Wasserleitung während etwa 15 Minuten abgespült. Dann wurde unter dem Präpariermikroskop nachgesehen, ob die Rhizoiden nicht mehr an der Außenseite mit Hyphen bewachsen waren. Dies war, wenn auch natürlich nicht bei allen, doch bei mehreren der Fall. Mit einer lanzettförmigen Präpariernadel wurden nun solche gereinigte Rhizoiden abgeschnitten. Nachdem ein Glasrohr in der Bunsenflamme in eine feine Spitze ausgezogen war, wurden mit dieser Spitze die freischwimmenden, abgeschnittenen Rhizoiden aufgenommen.

Inzwischen wurden hohlgeschliffene Objektträger zur Anfertigung von feuchten Kammern sterilisiert. Auf die Deckgläser gelangten Tropfen der folgenden Nährstofflösungen: 5 % Zuckerwasser, Pflaumendekokt, Dekokt von Aliculariapflänzchen, Dekokt von Alicularia unter Beifügung von 1 % Ammoniumtartrat und etwas Zigarrenasche; das gleiche Dekokt aber mit 3 % Ammoniumtartrat.

Es gelang, in diese Tropfen eins oder zwei der abgeschnittenen Rhizoiden zu bringen. Doch wurden nur diejenigen Tropfen, welche nur ein einzelnes Rhizoid enthielten, weiter beobachtet.

Merkwürdigerweise gelang die Entwicklung wenigstens eines Rhizoidpilzes in allen diesen Nährstoffen, was schon auf geringe Ansprüche hinweist, wählerisch ist er nicht. Schon nach wenigen Stunden fingen die Hyphen zu wachsen an, es war leicht zu beobachten, daß die in die Flüssigkeit auswachsenden Hyphen mit den Hyphen im Rhizoidlumen zusammenhingen (Fig. 8).

Freilich war die Entwicklung in den verschiedenen Hängetropfen nicht die gleiche. Am wenigsten geeignet war wohl die 5 %ige Zucker-

---

1) J. Peklo, Beiträge zur Lösung des Mikorrhizaproblems. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1909, Bd. XXVII, pag. 239 ff.

lösung, es dauerte bei Zimmertemperatur etwa 24 Stunden, bevor die Hyphen merkbar zu wachsen angefangen hatten. Das Protoplasma in den Hyphen war stark vakuolisiert und zeigte so auffallende und schöne Schaumstruktur, daß an abnorme Umstände gedacht werden mußte.

Nachdem diese Kultur etwa 4 Tage alt geworden war und die Zuckerlösung sich etwas konzentriert hatte (das Deckglas war am Rande nicht verschlossen) hatte sich auch das Bild des Pilzes geändert. Die dünnen Fäden waren z. T. in hefenartige Conidien zerfallen, teils auch waren die Hyphenzellen kürzer und dicker geworden und hatten sich neue Seitenzweige aus diesen dickeren Hyphen entwickelt.

Es zeigte sich, daß durch Verdünnung der Zuckerlösung die Bildung von Conidien aufhörte, die Conidien zu neuen Fäden auswuchsen und auch das Wachstum im allgemeinen beschleunigt wurde.

In den übrigen Hängetropfen war die Entwicklung meist eine üppigere. Besonders in Pflaumendekokt und in Alicularіadekokt mit 3 %igem Ammoniumtartrat und Zigarrenasche war das Deckglas in wenigen Tagen bewachsen mit aus der Flüssigkeit hinauswachsenden Hyphen.

Die Kulturen in hängenden Tropfen bildeten den Ausgangspunkt von Reinkulturen.

Bevor aber eine genauere Beschreibung dieser Kulturen und des so erhaltenen Pilzes gegeben wird, muß folgendes erwähnt werden:

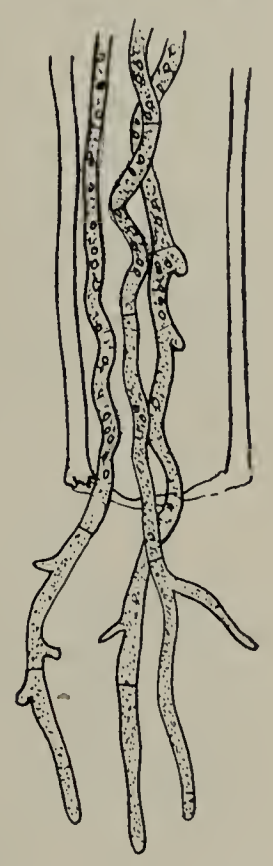

Fig. 8. Aus dem Rhizoid hervorwachsende Hyphen. Vergr. $^{560}/_{1}$.

Wie oben angegeben wurde, stammten die ersten Pilzkulturen aus Rhizoiden der Alicularia scalaris. Da aber schon ohne Kultur beobachtet werden kann, daß bisweilen stark abweichende Pilzarten in den Rhizoiden wachsen, wurden mehrere Kulturversuche gemacht, um auch andere unzweifelhafte Rhizoidpilze in Reinkultur zu bekommen. So lieferten die eigentümlich infizierten Rhizoiden der Lophozia inflata eine Penicillium-Art. Es ist zwar sehr wahrscheinlich, daß dieses Penicillium die Ursache ist der „Němec'schen" Verpilzungsform, allein es gelang später nicht, diese Verpilzungen durch Infektion pilzfreier Lophozia-Kulturen künstlich zu erhalten. Wurden aber Lophoziarhizoiden, welche in gewöhnlicher Weise von hyalinen Hyphen durchwachsen waren, nach oben angegebener Methode abgeschnitten und in Kulturflüssigkeiten gebracht, so wurde hier (neben anderen

Arten) die nämliche Pilzart erhalten, wie aus den Rhizoiden der Alicularia.

Diese ersten Kulturen stammten von im Oktober 1908 bei Venlo eingesammelten Lebermoosen. Später wurden noch einige andere Arten gesammelt und die Kulturversuche wurden November 1909, März 1910 und Juli 1910 wiederholt. In der untenstehenden Tabelle sind die Resultate verzeichnet. Mit + sind angegeben die Kulturen, welche dieselbe Pilzart lieferte wie die Alicularien.

	Okt. 1908	Nov. 1909	März 1910	Juli 1910	
Alicularia scalaris . . .	+	+	+	+	
Lophozia inflata . . .	+	+	+	+	
Jungermannia connivens		+	+	—	
Jungermannia ventricosa		+	+	+	
Calypogeia trichomanis .		±	+	—	
Scapania albicans . . .			+	+	
Lophocolea bidentata . .		—	—	—	
Lophocolea heterophylla		+	+	+	
Cephalozia bicuspidata .		+	+	+	
Jungermannia crenulata .		+	+	+	Die Kultur dieses Lebermooses wurde mir aus Hilversum zugeschickt.

Mit — sind angegeben die Kulturen, welche mir die später zu beschreibende Pilzart nicht lieferten. Die acht zuletzt genannten Lebermoose wurden im Oktober 1908 nicht kultiviert, die Scapania albicans auch nicht in 1909. Daß Jungermannia (Cephalozia) connivens im Juli 1910 keine positive Resultate lieferte, ist vielleicht dem zuzuschreiben, daß die Pflänzchen am Fuße eines Eichenstumpfes, aber mehr auf dem Baume als auf der Erde wuchsen und sich also nicht unter den gleichen Bedingungen wie die übrigen erdbewohnenden Arten entwickelten. Anderes Material stand zurzeit nicht zu Diensten.

Es läßt sich erwarten, daß bei Wiederholung der Versuche mit geeigneten Exemplaren die positiven Resultate von 1909 und März 1910 wiederum auftreten.

Immer negativ verhielt sich Lophocolea bidentata, in merkwürdigem Gegensatz mit der verwandten Lophocolea heterophylla. Aus meinen Lophocolea bidentata-Pflanzen (aus der Umgebung von Venlo, wo aber die Art nicht so häufig ist wie z. B. bei Hilversum) entwickelten sich zwei Pilze, eine Cladosporium-Art und Botrytis cinerea, letztere wahrscheinlich als echter Parasit in den Rhizoiden wachsend.

Wenn nun auch bei den Kulturen der Rhizoidpilze wiederholt andere Arten auftraten, so zeigt doch die Tabelle, daß aus fast allen untersuchten Arten die gleiche Pilzart wie aus Alicularia scalaris erhalten wurde. Da weitere Infektionsversuche, wie später gezeigt werden soll, im allgemeinen gelangen, so sind wir wohl nicht weit von der Wahrheit entfernt, wenn wir sagen, daß die ursprünglich aus Alicularia scalaris isolierte Pilzart die Hauptursache ist der bei Venlo zu beobachtenden Rhizoidverpilzungen der Lebermoose[1]), vielleicht mit Ausnahme von Calypogeia und Lophocolea bidentata.

Diese lebermoosliebende Pilzart nun ist ein Mucor. Sie muß wohl sehr allgemein verbreitet sein und nicht nur in den Rhizoiden, sondern auch in der Erde und epiphytisch fast überall in meiner Umgebung sich vorfinden. Damit in Übereinstimmung ist die Anspruchslosigkeit der Art, wie sie aus den schon erwähnten und aus allen übrigen Kulturversuchen hervorgeht.

Nicht nur ist der Pilz in der Natur häufig, er erweist sich in den Kulturen als sehr plastisch. Das erklärt auch, wie es kommt, daß man beim Anblick der dünnen, vielfach septierten Hyphen in den Rhizoiden wohl nicht an einen Zygomyzeten denkt.

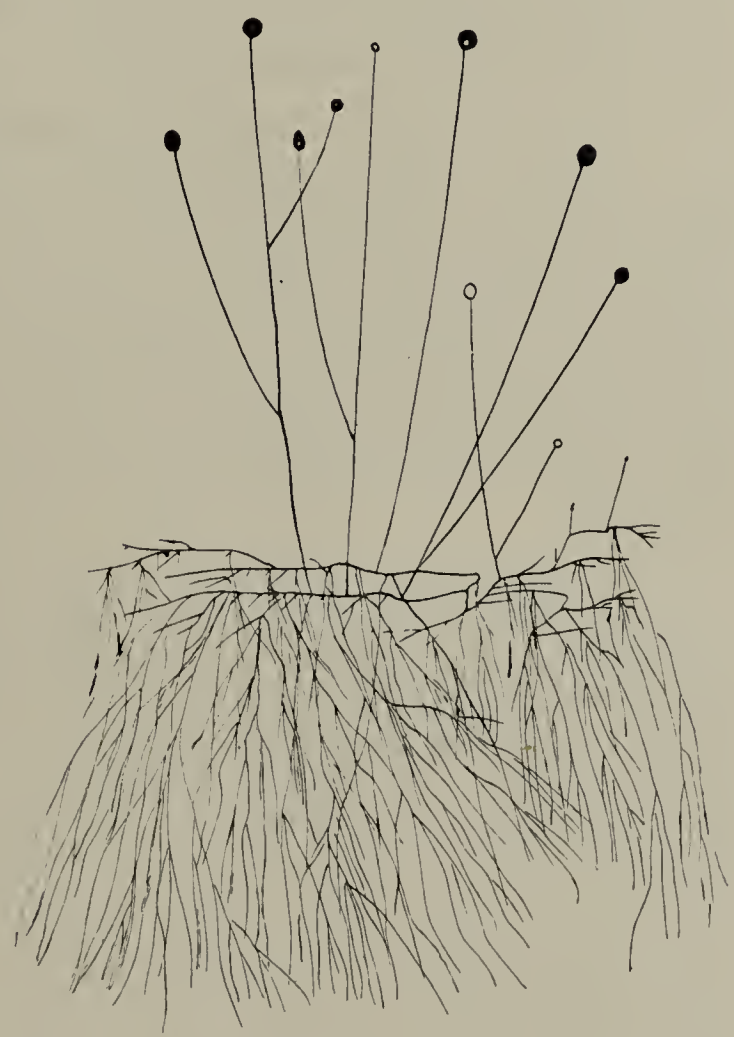

Fig. 9. Mucor rhizophilus. Habitus. $^{12}/_{1}$.

Die nachfolgende Beschreibung ist abgefaßt nach einer Kultur auf Alicularia dekokt, dem so viel Gelatine beigefügt wurde, daß die Masse nach Abkühlung erstarrte. Weiter enthielt die Gelatine 1 % Ammoniumtartrat und einige Zigarrenasche. Übrigens kann die Zusammensetzung des Nährbodens innerhalb ziemlich weiter Grenzen abgeändert werden, ohne daß dadurch das Äußere des Pilzes sich merklich änderte (Fig. 9):

1) Kulturversuche mit Hilversumer Exemplaren habe ich, mit Ausnahme von Jungermannia crenulata, nicht gemacht. Diese Art lieferte übrigens positive Resultate.

Nährmyzel und Luftmyzel sehr deutlich verschieden. Das Nährmyzel dringt bis 2 cm tief in die Gelatine ein und besteht aus wurzelähnlich verzweigten Hyphen, welche anfänglich farblos, später aber gelblich bis rötlich sein können. Die Verästelungen sind sehr verschieden dick, der Übergang von dickeren in dünneren Hyphen erfolgt häufig fast plötzlich. Die gelbliche bis rötliche Färbung wird verursacht durch die in den Hyphen sehr zahlreichen Öltröpfchen. Das Nährmyzel besitzt eine sehr ausgesprochene Neigung zur Querwandbildung. Diese Querwände entstehen ursprünglich ziemlich weit auseinander, später aber kommen mehrere bis viele neue Wände hinzu. Die so geformten Zellen sind meist tonnenförmig, dünnwandig und können sowohl miteinander in Zusammenhang bleiben wie auch als Oidien abgeschürt werden. In beiden Fällen entwickeln sich leicht neue Hyphen aus diesen Gebilden.

Neben diesen Fortpflanzungszellen liefert das Nährmyzel noch zwei andere: Chlamydosporen und Sproßmyzelien. Chlamydosporen unterscheiden sich von den oben genannten Oidien durch ihre etwas dickere Wandung und dunklere Farbe, sie entwickeln sich nur unter ungünstigen Umständen, hauptsächlich Austrocknung und stärkeren Zuckergehalt des Nährbodens. Funktionell sind sie den Oidien gleich, diese aber bilden sich schon in jungen Kulturen, jene entstehen meist erst später.

In Zuckerlösungen (so schon in 5 %igem Zuckerwasser) zerfallen schließlich ganze Faden in kleine elliptische, farblose und dünnwandige Zellen, welche hefeartig sprossen. Außer Öl findet man in dem Nährmyzel immer Glukogen, besonders in den dünneren Hyphen, welche in Zuckerlösungen wachsen. Eigentümlich ist eine Bildung von Inkrustationen um die Hyphen. Das Luftmyzel ist rein weiß, auch später ist es noch weiß, aber durch die zahllosen Sporen aus den zerflossenen Sporangien, zerknickte Sporangienstiele usw. wird es etwas grau. Die jungen Sporangien bilden sich in normalen Kulturen schon nach 2 bis 3 Tagen; die Sporangienbildung kann längere Zeit auf sich warten lassen in Kulturen in kleinen Glasdosen, also wohl in dampfgesättigtem Raum. Auch auf Nährboden mit mehr als 4 %igem Ammoniumtartrat unterbleibt die Sporangienbildung einige Zeit und wird auch später niemals eine ausgiebige.

Der Sporangienstiel ist 1—1½ cm lang, einzellig oder mit einigen wenigen Wänden, 10—12 μ dick, meistens recht und wenig verzweigt bis unverzweigt. In ungünstigen Umständen ist der Basalteil etwas hin- und hergebogen.

Die jungen Sporangien sind gelblich, werden später braun und zuletzt schwarz. Ihre Größe schwankt zwischen 25 μ und 50 μ, sehr selten sind sie größer. Die Wand ist sehr feinstachelig oder glatt und zerfließt zuletzt. In feuchten Kammern erfolgt die Auflösung der Sporangienwand so schnell, daß man bisweilen zahlreiche Sporen in Schleim eingebettet findet, ohne Spur einer Sporangiumwand. Die Columella ist rund, glatt, etwa 14—20 μ groß.

Die Zahl der Sporen beträgt 50—100, sie sind farblos und klein, ellipsoidisch, 2—3 μ breit, 4—5 μ lang.

In den Kulturen bildeten sich an den Rändern der Gelatine, also gegen die Wand des Reagenzglases, Zweige des Luftmyzels, welche oidienartige Conidien abschnürten. Diese Oidien keimen sofort.

Die Zygosporen, welche nur in Massenkulturen auftraten, sind klein (etwa 50 μ), gelb bis gelbbraun, warzig.

Recht stark ist die Neigung dieser Mucor-Art zur Bildung von Riesenzellen, wie sie z. B. auch von Ritter für Mucor spinosus und andere Arten beschrieben worden sind[1]). Diese Riesenzellen haben längliche, birnförmige oder kugelige Gestalt, sie sind dünnwandig und können entweder fast nur eine oder einige große Vakuolen oder auch körniges Protoplasma enthalten. In älteren Riesenzellen findet man zahlreiche Fetttropfen von schwach gelblicher Farbe.

Die von Ritter beobachtete Riesenzellenbildung bei Mucor spinosus erfolgt in verschiedenen Nährstofflösungen bei Anwesenheit freier Zitronensäure, aber besonders ausgiebig bei Kultur in zuckerhaltigen Lösungen mit anorganischen Ammonsalzen als Stickstoffquelle und geringen Mengen organischer Säuren[2]). Aus seinen Versuchen zieht Ritter den Schluß, daß die Riesenzellenbildung bei den von ihm untersuchten Arten bedingt wird durch die H-Ionen, welche sich in der Lösung befinden durch die Anwesenheit der geringen Säuremengen. Eigentümlichkeiten der Riesenzellen werden dann durch die übrigen Bestandteile der Nährlösungen verursacht.

Für die Mucor-Art der Lebermoosrhizoiden liegen offenbar die Verhältnisse anders. Denn die Riesenzellen treten in allen Kulturen auf, so z. B. in Pflaumendekoktgelatine, Gelatine mit 1—4 % Milchzucker (hier besonders zahlreich und schön) usw.[3]). Zwar bildet auch Mucor racemosus Riesenzellen ohne Säurezusatz, aber dann sind doch

1) G. Ritter, Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1907, Bd. XXV, pag. 255 ff.

2) Ritter, l. c. pag. 259.

3) Die Reaktion der Gelatine war mit etwas Zigarrenasche neutralisiert.

wenigstens Ammonsalze und auch NaCl in der Nährlösung vorhanden. Basidiobolus ranarum bildet Riesenzellen in Zucker-Peptonlösung mit 10 % Glyzerin bei 30°.

Die Mucor-Art bildet, wie gesagt, Riesenzellen in allen Nährlösungen, welche zur Verwendung kamen. Aber wenn die Reaktion des Nährbodens untersucht wurde nach längerer Kultur des Pilzes, so zeigt sie sich eine ziemlich starke Säure. Vielleicht erfolgt die Riesenzellenbildung in den Kulturen auch hier nach der Säurebildung durch den Pilz.

Die Riesenzellenbildung ist ohne Bedeutung für die Frage nach der Bedeutung der Rhizoidenverpilzungen für die Lebermoose. Denn, wenn wirklich die Riesenzellen auftreten nach Bildung irgendeiner Säure, so bildet sich diese Säure doch nur in den Kulturen und nicht in den Lebermoosrhizoiden. Man findet nie eine Spur von Riesenzellenbildung in den Rhizoiden. Sollten aber die Hyphen in den Rhizoiden Säure bilden, so könnte die Verpilzung für die Aufnahme anorganischer Nahrung aus dem Boden von Bedeutung sein. Schließlich muß noch bemerkt werden, daß zwischen Chlamydosporen, Oidien und Riesenzellen alle Übergangsstadien gefunden werden können. Die Mucor-Art aus den Rhizoiden ist wohl nicht beschrieben, wenn sie auch eine in meiner Umgebung sehr häufige sein muß. Wir geben darum hier folgende Diagnose:

Mucor rhizophilus n. sp. Nährmyzel reichlich verzweigt, anfänglich weiß, später gelblich bis schwach rötlich. Luftmyzel weiß. Sporangienträger wenig verzweigt bis unverzweigt, etwa 1—1½ cm lang, ± 12 μ dick, recht, nur an der Basis bisweilen etwas hin- und hergebogen. Sporangien meist 25—50 μ dick, kugelig, anfänglich gelblich, später dunkel, braun bis schwarz, mit zerfließender, meist glatter, aber bisweilen schwach inkrustierter Wand mit oder ohne Basalkragen. Columella kugelig, etwa 15—30 μ dick, farblos, glatt. Sporen ellipsoidisch oder (trocken) an einer Seite etwas abgeflacht, höchstens 6 μ lang, 2—3 μ dick. Zygosporen klein, ± 50 μ, gelblichbraun, schwach warzig.

Myzel öfters mit vielen Zellwänden, bildet leicht dünnwandige Chlamydosporen, oidienartige „Conidien", Mucorhefe und Riesenzellen.

Die Art ist zwar mit Mucor racemosus sehr verwandt, unterscheidet sich aber sofort durch die dünnwandigen Chlamydosporen, die zerfließenden Sporangien und die viel kleineren Sporen. So bestehen auch Ähnlichkeiten mit Mucor erectus Bain., Mucor fragilis Bain., Mucor genevensis Lender u. a.

Es ist merkwürdig, daß Mucor rhizophilus nicht schon gefunden wurde von Oudemans und Koning, welche die Pilze aus dem Waldboden des „Spanderswoud" zwischen Hilversum und Bussum kultivierten und beschrieben[1]). Ich habe selbst viele Lebermoose im Spanderwoud gesammelt und auch dort die fast universelle Infektion der Rhizoiden beobachten können. Unter den von diesen Autoren beschriebenen Pilzen sind drei Mucor-Arten[2]): Mucor geophilus Oud., Mucor Saccardoi Oud. und Mucor racemosus Fres. Die erstgenannte Art unterscheidet sich von Mucor rhizophilus durch den immer deutlichen Basalkragen, die stärkere Bestachelung der Sporangienwand, die meist sehr viel größeren Sporangien, die besonders große Columella usw. Auch die sehr kleinen chlamydosporenähnlichen Zygosporen sind deutlich verschieden von den Zygosporen des Mucor rhizophilus.

Mucor Saccardoi hat schwach violetten Zellsaft, immer unverzweigten Sporangienträger, Sporangien mit Apophyse usw. Auch diese Art kann also unmöglich mit Mucor rhizophilus identisch sein.

Während also bei Venlo aus fast allen Lebermoosen Mucor rhizophilus zu züchten ist, fehlt diese Art wahrscheinlich im Spanderswoud. Auch die später im Spanderswoud gefundene Mucor-Art (Mucor adventitius Oud.) stimmt nicht mit Mucor rhizophilus überein; sie hat immer einen Basalkragen, größere Sporen und leichtfarbige Sporangien.

Es scheint also, daß die Rhizoidverpilzungen in der Umgebung von Hilversum (speziell im Spanderswoud) von anderen Pilzarten verursacht werden als in der Umgebung von Venlo. Doch erhielt ich auch Mucor rhizophilus aus Hilversumer Exemplaren von Jungermannia crenulata.

Da nun Mucor racemosus ein so verbreiteter Pilz ist, welcher sich auch nur in Größenverhältnissen, in der Wanddicke der Chlamydosporen und in der Öffnungsweise der Sporangien von Mucor rhizophilus unterscheidet, liegt der Gedanke nahe, daß die Rhizoidverpilzungen vielleicht auch vom typischen Mucor racemosus verursacht werden können.

Es gelang tatsächlich, die Rhizoiden mit Mucor racemosus zu infizieren. Die wenigen Versuche mit dieser Pilzart machen es aber schwierig zu beurteilen, ob wirklich überall Mucor racemosus als Stellvertreter von Mucor rhizophilus auftreten kann.

Jedenfalls ist Mucor rhizophilus eine mit Mucor racemosus sehr nahe verwande Art. Man findet z. B. in Kulturen der erstgenannten

1) Oudemans et Koning, Prodrome d'une flore mycologique etc. Arch. néérl. 1902, Sér. II, Tome VII.

2) l. c. pag. 270—280, Tafel V und VI.

Art bisweilen Sporangien von 60—70 μ, ja sogar von 108 μ Durchmesser. Auch ist die Columella, wenn auch fast immer kugelig, doch bisweilen etwas birnförmig. Der Basalkragen, der bei Mucor racemosus immer vorhanden ist, fehlt bei Mucor rhizophilus meistens oder ist nur als äußerst schmaler Streifen sichtbar. Die Sporangien einer Kultur auf Brot mit Pflaumendekokt zeigten später allgemein einen Basalkragen.

Die Farbe der reifen Sporangien ist bei Mucor rhizophilus immer schwarz oder sehr dunkelbraun. Die Sporen sind immer kleiner als bei Mucor racemosus.

Kultur- und Infektionsversuche.

Um den Einfluß der Rhizoidverpilzungen studieren zu können, galt es zunächst absolut pilzfreie Kulturen der zu untersuchenden Lebermoose zu erhalten.

Folgende Arten wurden dafür ausgewählt: Lophozia inflata, Cephalozia bicuspidata, Cephaloziella sp. Jungermannia ventricosa. Sämtliche Kulturen wurden in Glasdosen auf Torfstücke angelegt, nachdem der Torf während 5—6 Stunden in einige Male gewechseltem Wasser ausgekocht worden war. Die Torfstücke wurden getränkt mit von der Crone'schen oder mit Pfeffer'scher Nährlösung, und zwar so, daß die Stärke der Lösung in den Torfstücken etwa die normale war. Auch wurden Versuche gemacht mit einer von der Crone'schen Lösung der halben Stärke.

Bei Lophozia inflata dienten die Perianthen zur Erlangung einer pilzfreien Kultur. Wie bekannt, sind die meisten Perianthen dieser Art zwar vollständig entwickelt, aber sie umschließen fast nur abortierte Archegonien. Die Ansatzstelle des Perianths besteht aus kleineren, weniger durchsichtigen und dünnwandigen Zellen, welche sehr leicht losgerissen werden können. Unter geeigneten Bedingungen haften die Perianthen sich mittels Rhizoiden fest und wachsen dann zu mehreren Stämmchen aus[1]).

Durch Überstreichen mit der Hand wurden nun von einem größeren Rasen der Lophozia inflata die meisten Perianthen losgerissen und dann in eine Uhrschale mit Wasser gebracht. Bei schwacher Vergrößerung wurden diejenigen Exemplare ausgesucht, welche keine anhaftenden Pilzhyphen zeigten und die nicht von Milben bewohnt waren (was doch sehr häufig der Fall ist).

---

1) V. Schiffner.

Die ausgesuchten Perianthen wurden Stück für Stück unter der Wasserleitung abgespült und dann in die Glasdosen gebracht.

Es sei hier beiläufig bemerkt, daß die Entwicklung von Pflänzchen aus den Perianthen eine längere Zeit in Anspruch nahm als man nach Schiffner's Mitteilung erwarten durfte. Es bildeten sich an der Basis und an etwaigen Rissen zunächst Rhizoide, und in etwa 4—6 Monaten hatten sich junge Pflänzchen entwickelt.

Auch wurde eine Kultur angelegt durch Schwimmenlassen der Perianthen auf von der Crone'schen Lösung. Diese Perianthen entwickelten sich besonders schlecht, nach einem Jahre waren die jungen Pflänzchen kaum über ein Zwergstadium hinausgekommen.

Bei Jungermannia ventricosa, Cephalozia bicuspidata und die Cephaloziella lieferten die Brutkörner leicht pilzfreie Kulturen. Besondere Vorsichtsmaßregeln wurden hier kaum in acht genommen, die Resultate waren ganz gut; nur in einem einzigen Falle entwickelte sich auf die Cephaloziellakultur eine Isariaförmige Pilzvegetation.

Die in den Glasdosen sich entwickelnden Lebermoose, welche also in absolut feuchtem Raum wuchsen, blieben in Größe alle hinter den in der Natur gesammelten Exemplaren zurück. Die stark positiv heliotropischen Pflänzchen sahen schmächtiger aus, ihre Blätter waren kleiner und bleicher. Doch mußten die Glasdosen verschlossen bleiben, wie folgender Versuch zeigt:

Von einer Glasdose mit einer Jungermannia ventricosa-Kultur wurde der Deckel während zwei Stunden abgenommen und die Dose offen auf dem Arbeitstische stehen gelassen. Danach wurde die Dose wiederum verschlossen. Nach einigen Tagen hatten sich auf dem Torf und auf den Lebermoosen folgende Pilze entwickelt: Rhizopus nigricans, Penicillium glaucum und ein steriles weißes Myzelium, das unbestimmbar war.

Diese infizierte Kultur wurde später mehrfach auf Rhizoidverpilzungen untersucht. Es zeigte sich aber, daß die Hyphen der genannten Arten zwar die Stämmchen umsponnen, nicht aber in die Rhizoiden eindrangen.

Wenn nun auch die zufällige Pilzflora aus dem Arbeitszimmer also wohl nicht imstande ist, die Rhizoiden zu infizieren, so würden doch die Hyphen eine spätere Untersuchung nach Infektion mit Mucor rhizophilus beschwerlich machen.

Alle Lebermooskulturen sind daher nur wenig und dann noch sehr vorsichtig gelüftet werden.

Zur Infektion der Lebermoose wurden den Reinkulturen des Mucor rhizophilus kleine Myzelstücke mit oder ohne Sporangien entnommen und diese Stücke zwischen die Stämmchen und Blätter der Moose gebracht. Die Hyphen breiteten sich schnell über die Pflänzchen aus, umsponnen schnell Blätter und Stamm, aber die Infektion der Rhizoiden ließ meistens ziemlich lange auf sich warten. Es kann sein, daß die feuchten Torfstücke den Pilz wenig anlockten, doch wurden immer, wie aus den folgenden Tabellen hervorgeht, die Rhizoiden infiziert.

I. Lophozia inflata.

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das + Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	18. Dez. 09	28. Dez. 09	Febr. 10	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	16. Dez. 09	28. Dez. 09	Ende Jan. 10	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	12. Dez. 09	24. Dez. 09	Mitte Jan. 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	11. Dez. 09	21. Dez. 09	Mitte Jan. 10	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	20. Febr. 10	2. März 10	Ende März 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	20. Febr. 10	1. März 10	Ende März 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	18. Febr. 10	1. März 10	Ende März 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	15. Febr. 10	28. Febr. 10	Mitte März 10	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	1. Juni 10	14. Juni 10	Anfang Juli 10	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	1. Juni 10	15. Juni 10	Anfang Juli 10	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	30. Mai 10	14. Juni 10	Anfang Juli 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	31. Mai 10	14. Juni 10	Anfang Juli 10	$^1/_2$ Pfeffer'scher „

Resultate dieser Versuchsreihe: Die Infektion der Rhizoiden mit Mucor rhizophilus gelingt bei Lophozia inflata in allen Fällen. Die Infektion war immer stärker, wenn das Lebermoos auf Torf mit Pfeffer'scher als auf Torf mit von der Crone'schen Nährlösung gewachsen war. Die Nährlösung von halber Stärke begünstigt die Infektion. Der günstige Einfluß der Zusammensetzung und der Konzentration ist im Sommer viel geringer oder fast Null. Die Infektion erfolgt im Frühling am schnellsten.

(Tabelle II s. nächste Seite oben.)

Resultate dieser Versuchsreihe. Auch hier gelingt die Infektion ohne Ausnahme. Die Pfeffer'sche Lösung fördert, wie in der ersten Versuchsreihe, die Infektion, und auch hier ist die schwächere Lösung die günstigere. Die Infektion erfolgt bei Cephalozia bicuspidata schneller als bei Lophozia inflata. Im Sommer verhalten sich von der Crone'sche und Pfeffer'sche Lösung mit Bezug auf die Infektionsbeschleunigung fast gleich.

II. Cephalozia bicuspidata.

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das ± Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	10. Dez. 09	10. Dez. 09	Mitte Jan. 10	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	10. Dez. 09	14. Dez. 09	Mitte Jan. 10	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	8. Dez. 09	11. Dez. 09	Anfang Jan. 10	½ v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	5. Dez. 09	10. Dez. 09	Anfang Jan. 10	½ Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	10. Febr. 10	2. März 10	Mitte März 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	14. Febr. 10	1. März 10	Mitte März 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	11. Febr. 10	26. Febr. 10	Anfang März 10	½ v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	11. Febr. 10	24. Febr. 10	Anfang März 10	½ Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	20. Mai 10	12. Juni 10	Ende Juni 10	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	20. Mai 10	12. Juni 10	Ende Juni 10	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	27. Mai 10	12. Juni 10	Ende Juni 10	½ v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	26. Mai 10	11. Juni 10	Ende Juni 10	½ Pfeffer'scher „
13	1. Juni 10	16. Juni 10	28. Juni 10	abgebrochen	v. d. Crone'schen „
14	1. Juni 10	15. Juni 10	28. Juni 10	„	Pfeffer'scher „
15	1. Juni 10	15. Juni 10	28. Juni 10	„	½ v. d. Crone'schen „
16	1. Juni 10	14. Juni 10	27. Juni 10	„	½ Pfeffer'scher „

Die Kulturen 13—16 mußten beim Eintritt der Ferien abgebrochen werden.

III. Cephaloziella spec.

Die Resultate der Infektion von Cephaloziella sind weniger befriedigend als bei den schon besprochenen Arten. Zwar haben die Infektionsversuche Erfolg gehabt, aber die Pilze entwickelten sich auf Blättern und Stämmchen so außerordentlich, daß die Lebermoose ganz

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das ± Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	6. Dez. 09	12. Dez. 10	Ende Dez. 09	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	6. Dez. 09	11. Dez. 10	Ende Dez. 09	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	6. Dez. 09	11. Dez. 10	Ende Dez. 09	½ v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	5. Dez. 09	11. Dez. 10	± 24. Dez. 09	½ Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	12. Febr. 10	14. Febr. 10	Ende Febr. 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	12. Febr. 10	14. Febr. 10	Ende Febr. 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	12. Febr. 10	14. Febr. 10	Ende Febr. 10	½ v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	8. Febr. 10	10. Febr. 10	Ende Febr. 10	½ Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	18. Mai 10	abgestorben	abgestorben	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	16. Mai 10	±18. Mai 10	abgestorben	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	16. Mai 10	20. Mai 10	Ende Mai 10	½ v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	16. Mai 10	abgestorben	abgestorben	½ Pfeffer'scher „

in einem Pilzmantel gehüllt waren. Sie erkrankten und starben ab, wodurch die Kulturen bisweilen nicht lange genug fortgesetzt werden konnten.

Resultate der Versuchsreihe. Der Einfluß der Nährstoffkonzentration bleibt derselbe. Die Infektion erfolgt schnell.

Es muß hier bemerkt werden, daß die Daten etwas weniger zuverlässig sind als bei den vorangehenden Versuchsreihen. In der vierten Spalte sind die Tage angegeben, an welchen eine Infektion von mindestens 10 Rhizoiden an einem Stämmchen beobachtet wurde.

Die Hyphen legten sich fast wie Kletterpflanzen um die Rhizoiden. Wenn auch, wie aus der Tabelle hervorgeht, die Infektion der Rhizoiden mit Mucor rhizophilus gelang, so war doch das Verhältnis zwischen Lebermoos und Pilz ein anderes als in den beiden vorhergehenden Fällen. Vielleicht wird in der Natur die Rhizoidinfektion bei den Cephaloziellen meistens durch eine andere Pilzart verursacht.

IV. Jungermannia ventricosa.

Die aus den Brutkörnern hervorgegangenen Kulturen dieses Lebermooses erinnerten sehr an die langstengeligen, kleinblätterigen Formen, wie man sie zwischen Hypnazeen in Waldgräben unter Calluna usw. findet. Rhizoiden waren nur spärlich entwickelt, nur an den Stammspitzen bildeten sich Rhizoidbündel, welche aber, wie auch die Luftrhizoiden bei anderen Arten, nur spärlich infiziert wurden.

Kulturen	Datum der Infektion	Die ersten infizierten Rhizoiden gefunden	Mehrere Rhizoiden infiziert	Das ± Maximum der Infektion wurde erreicht	Auf Torf mit
1	27. Nov. 09	14. Dez. 09	22. Dez. 09	Mitte Jan. 10	v. d. Crone'schen Lösung
2	27. Nov. 09	12. Dez. 09	20. Dez. 09	Mitte Jan. 10	Pfeffer'scher „
3	27. Nov. 09	12. Dez. 09	20. Dez. 09	± 10. Jan. 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
4	27. Nov. 09	12. Dez. 09	abgestorben	abgestorben	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
5	1. Febr. 10	24. Febr. 10	2. März 10	Ende März 10	v. d. Crone'schen „
6	1. Febr. 10	22. Febr. 10	2. März 10	Ende März 10	Pfeffer'scher „
7	1. Febr. 10	20. Febr. 10	EndeFebr.10	Mitte Febr. 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
8	1. Febr. 10	20. Febr. 10	25. Febr. 10	Mitte Febr. 10	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
9	12. Mai 10	27. Mai 10	3. Juni 10	abgestorben	v. d. Crone'schen „
10	12. Mai 10	27. Mai 10	4. Juni 10	Mitte Juni 10	Pfeffer'scher „
11	12. Mai 10	27. Mai 10	3. Juni 10	Mitte Juni 10	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
12	12. Mai 10	25. Mai 10	1. Juni 10	Mitte Juni 10	$^1/_2$ Pfeffer'scher „
13	1. Juni 10	18. Juni 10	24. Juni 10	abgebrochen	v. d. Crone'schen „
14	1. Juni 10	14. Juni 10	20. Juni 10	„	Pfeffer'scher „
15	1. Juni 10	16. Juni 10	20. Juni 10	„	$^1/_2$ v. d. Crone'schen „
16	1. Juni 10	14. Juni 10	20. Juni 10	„	$^1/_2$ Pfeffer'scher „

Resultate dieser Versuchsreihe. Die Infektion erfolgt nicht so schnell wie bei Cephalozia und Cephaloziella, dagegen wurde das ungefähre Maximum der Infektion schneller als bei Cephalozia. Der Einfluß der Nährlösung ist weniger deutlich.

Fassen wir die Resultate der Infektionsversuche zusammen, so steht wohl fest, daß Mucor rhizophilus imstande ist, Rhizoidverpilzungen verursachen zu können. Über die Zeit, welche zur Infektion nötig ist, die verschiedenen Intervalle zwischen den erhaltenen Daten und den Einfluß der Nährungsflüssigkeiten läßt sich kaum etwas mehr als das schon Gesagte mitteilen. Diese unter den besonderen Bedingungen der Kulturen erhaltenen Resultate haben ohne weitere Versuche keinen Wert zur Beurteilung der Infektionen in der Natur. Zwar zeigt es sich, daß eine konzentriertere Nährlösung und somit auch wohl eine kräftigere Ernährung der Lebermoose die Verpilzung etwas hemmt, und daß diese Hemmung stärker ist bei von der Crone'schen als bei Pfeffer'scher Nährlösung.

Äußerlich sehen die Lebermooskulturen auf den verschiedenen Flüssigkeiten einander völlig ähnlich, nur scheint es, als wären die auf schwacher Nährlösung kultivierten Lebermoose etwas stärker heliotropisch. Wenn die Infektion also ungleich schnell und stark erfolgt, so muß man wohl annehmen, daß die auf der stärkeren Nährlösung kultivierten Lebermoose resistenter sind als die, welche auf schwächerer Lösung wachsen. Es könnte zwar sein, daß die Nährlösung auch auf die Entwicklung des Pilzes hemmend wirkte. Wie aber aus den Tabellen hervorgeht, wird der Unterschied zwischen den Infektionen der verschiedenen Kulturen im Sommer immer undeutlicher. Die Lebermoose (wenigstens in den Kulturen) assimilieren dann kräftiger. In diesen besseren Umständen ist es für die Lebermoose anscheinend weniger wichtig, auf welche Weise und in welcher Stärke ihnen die Mineralstoffe dargeboten werden.

Wenn die Infektion im Sommer schneller erfolgt als in den anderen Jahreszeiten und sie auch schneller verläuft, so kann das sehr gut dadurch verursacht werden, daß Mucor rhizophilus bei etwas höherer Temperatur bedeutend schneller wächst.

Alles in allem bekommt man den Eindruck, daß kräftige Lebermoose, welche genügende Nährung aufnehmen können und an etwas kühlen Stellen wachsen, weniger leicht infiziert werden als Lebermoose unter anderen Lebensbedingungen.

Die Beobachtungen im Freien stimmen der Hauptsache nach hiermit überein.

Einen Augenblick könnte man meinen, daß vielleicht die stärkere und schnellere Verpilzung der weniger kräftig ernährten Lebermoose diesen bei der Nahrungsaufnahme behilflich sein könnte. Das würde allerdings stimmen mit einer Auffassung der Rhizoidverpilzungen als echte Mykorrhiza. In den Kulturen aber ist die Verpilzung der Anfang einer Erkrankung, die schließlich zum Absterben führen kann. Im Freien wird die Verpilzung nur sehr selten so intensiv (häufiger z. B. bei den Cephaloziellen), der Pilz ist dann mehr Saprophyt als Parasit, während er in der Kultur entschieden parasitär auftritt.

Bei den verschiedenen Kulturen und auch bei der Beobachtung der eingesammelten Lebermoose tun sich mehrere Fragen auf mit Beziehung auf die Art und Weise der Verpilzung usw.

Wie kommt es, daß die Luftrhizoiden so ganz selten infiziert werden, auch dann, wenn alle oder fast alle Bodenrhizoiden von Hyphen durchwachsen sind? Mucor rhizophilus hat ein Nährmyzel, das positiv geotropisch, schwach negativ heliotropisch und hygrophil ist. Man beobachtet den Pilz auf den Lebermoosen immer nur in vegetativem Zustande. Die Hyphen werden also meistens die feuchteren, dunkleren Stellen an der Ventralseite des Stämmchens aufsuchen. Das führt sie bei den kriechenden Pflänzchen von selbst auf die Unterseite. Vom Stämmchen aus, worüber die Hyphen kriechen, werden die Rhizoiden infiziert, weil der Pilz jedenfalls parasitäre Neigungen hat, aber in die Rhizoiden leicht eindringen kann und vielleicht auch besser wächst als in den Chlorophyll führenden Zellen des Stämmchens. Die Rhizoiden bieten dem Pilze günstigere Wachstumsbedingungen als die oberen Erdschichten. Chemotropie wird auch hier ihre Rolle spielen.

Bei orthotropen Lebermoosen oder bei aufrecht wachsenden Stammspitzen werden die helleren, trockeneren Teile vom Pilze gemieden; die Luftrhizoiden haben schon dadurch geringere Infektionschancen. Die Luftrhizoiden wachsen häufig in etwas horizontaler Richtung, auch werden sie hell durchleuchtet. Diese und noch wohl andere Umstände könnten vielleicht die Ursache sein der seltenen Infektion dieser Rhizoiden.

Daß die Mukorhyphen überhaupt die Rhizoiden aufsuchen, auch wenn der Pilz in den oberen Bodenschichten vegetiert, ist in bezug auf die halb parasitische Lebensweise wohl begreiflich. Immerhin werden schwache, halb abgestorbene oder defekte Rhizoiden leichter infiziert als ganz gesunde Rhizoiden. Dieses findet aber häufig statt, wenn die Infektion vom Stämmchen aus erfolgt. Überhaupt scheint Mucor rhizo-

philus eher Epiphyt als Endophyt zu sein. Das Äußere der in den Rhizoiden wachsenden Hyphen erinnert an die dünnen, mit Glukogen gefüllten Hyphen, wie man sie immer in den Kulturen, ausgehend von dickeren Hyphen, finden kann. Diese dünneren Hyphen entstehen aber auch dann, wenn durch Austrocknen des Nährmediums oder Erschöpfung der Nährquelle die Wachstumsbedingungen ungünstig werden. Zur gleichen Zeit treten dann in diese Hyphen ziemlich zahlreiche, dünne Querwände auf, wodurch auch die Ähnlichkeit mit Mucorineenhyphen verloren geht.

Es scheint also dem Pilze in den Lebermoosrhizoiden doch nicht so besonders gut zu gefallen. Nachdem der Inhalt der Rhizoiden größtenteils vom Pilze desorganisiert und aufgenommen worden ist, finden die Hyphen nur dann wiederum Nahrung, wenn sie entweder in eine grüne Zelle des Stämmchens eindringen oder das Rhizoid wiederum verlassen (was aber, wie ich meine, nur ausnahmsweise stattfindet).

Zur Sporangienbildung bringt der Pilz es dann auch auf dem Lebermoose nicht. Dafür fehlt genügende Nahrung. Kaum ist diese vorhanden oder die Sporangienbildung usw. erfolgt innerhalb einiger Tage.

Der Nutzen des Zusammenlebens mit einem Lebermoose ist für den Mukor also wohl temporär, nachdem die infizierten Rhizoiden keine Nährstoffe mehr darbieten, besorgen sie den Hyphen zwar noch eine „Wohnung", aber weiter nichts. Die Infektion der grünen Zellen ist jedenfalls den meisten Pilzen (wie auch Mucor rhizophilus) nicht leicht, wahrscheinlich ist der Zellinhalt für die Entwicklung des Myzels von ungünstiger Zusammensetzung.

Ob das Lebermoos irgendeinen Nutzen von der Infektion mit Pilzen haben kann, ist nicht leicht zu beurteilen. In den Kulturen wurde dem Lebermoose alle Nahrungsstoffe in genügenden Quantitäten dargeboten. Daß es durch die Infektion der Rhizoiden und besonders durch die der grünen Zellen benachteiligt wird ist klar. Aber vielleicht können doch im Freien die mit Hyphen durchwachsenen Rhizoiden leichter Wasser und anorganische Nahrungsstoffe aus dem Boden aufnehmen als die unverpilzten Rhizoiden. Die Transpiration der Lebermoose scheint eine geringe zu sein, die Aufnahme von Wasser erfolgt leicht durch die Blätter, weshalb die Rhizoiden häufig mehr Haftorgane als „Wurzeln" sind. Die dochtartig durchwachsenen Rhizoiden saugen wahrscheinlich ziemlich stark das Bodenwasser auf, vielleicht wird diese Wirkung noch verstärkt durch die Anwesenheit eines Pilzknäuels in der Nachbarzelle des Rhizoids.

Schließlich aber werden alle diese Meinungen und Spekulationen nur verursacht durch die Neigung, immer etwas Nützliches zu suchen in organischen Strukturen, Symbiosen, Genossenschaften oder wie man das Zusammenleben zweier oder mehrerer Organismen nennen will. Wir wissen, daß solche Symbiosen nützlich sein können, die schädlichen sind uns auch bekannt. Die Symbiose zwischen Lebermoos und rhizoidbewohnenden Pilzen erscheint als eine ziemlich neutrale, wobei Nutzen und Schaden einander aufheben.

Es ist aber sehr wohl möglich, daß aus solch einem neutralen oder sogar schädlichen Beginn sich eine nützliche Symbiose entwickeln kann. Die Rhizoidverpilzungen der Jungermannien können als rudimentäre Mykorrhizen aufgefaßt werden; weiter zurück als bis an die Bryophyten wird man im Pflanzenreiche wohl nicht zu gehen haben, um die einfachsten Mykorrhizen anzutreffen.

Jedenfalls ist die Symbiose zwischen Jungermanniacee und Mucor rhizophilus eine sehr zufällige, die große Plastizität des Pilzes macht es begreiflich, daß seine Hyphen so verschiedene Lebermoosarten infizieren können.

Zusammenfassung.

1. Die Verpilzung der Rhizoiden von foliösen Jungermanniales ist eine weit verbreitete Erscheinung.

2. Doch ist die Verpilzung keineswegs konstant; dieselbe Lebermoosart kann verpilzte und unverpilzte Rhizoiden haben.

3. Die Verpilzung wird, je nach Umständen, von verschiedenen Pilzarten verursacht.

4. Bei einigen Lebermoosarten (z. B. Calypogeia trichomanis, Lophozia inflata u. a.) kommen neben anderen Verpilzungsformen auch solche vor, wobei der Pilz haustorienartige Fortsätze in die grünen Nachbarzellen des Rhizoids eindringen läßt (die Němec'sche Form der Verpilzung).

5. Bei einigen anderen Lebermoosarten (Cephalozia bicuspidata, Cephalozia connivens) bilden die Hyphen dichte Knäuel in den aufgeschwollenen Rhizoidspitzen (Pilzgallen).

6. Bei Lophozia inflata verursacht der Pilz, wenn er in die Rhizoiden eindringen will, Zellwandverdickungen aus Zellulose und Glukogen.

7. Diese Verdickungen erleichtern aber das Eindringen nicht, denn sie umgeben häufig die eindringende Hyphenspitze und verhindern dadurch das Eindringen in das Zellinnere.

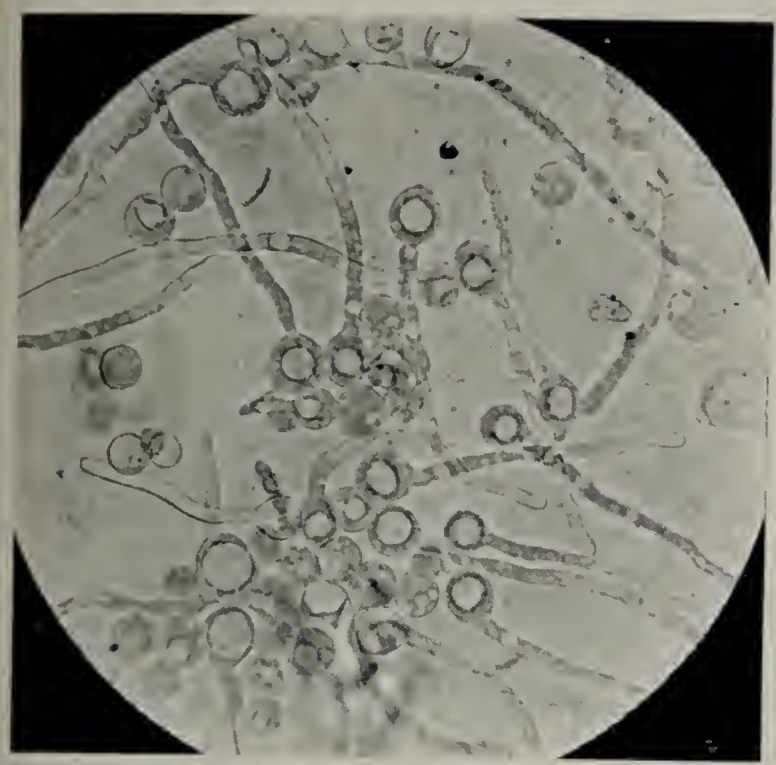

Fig. 1.

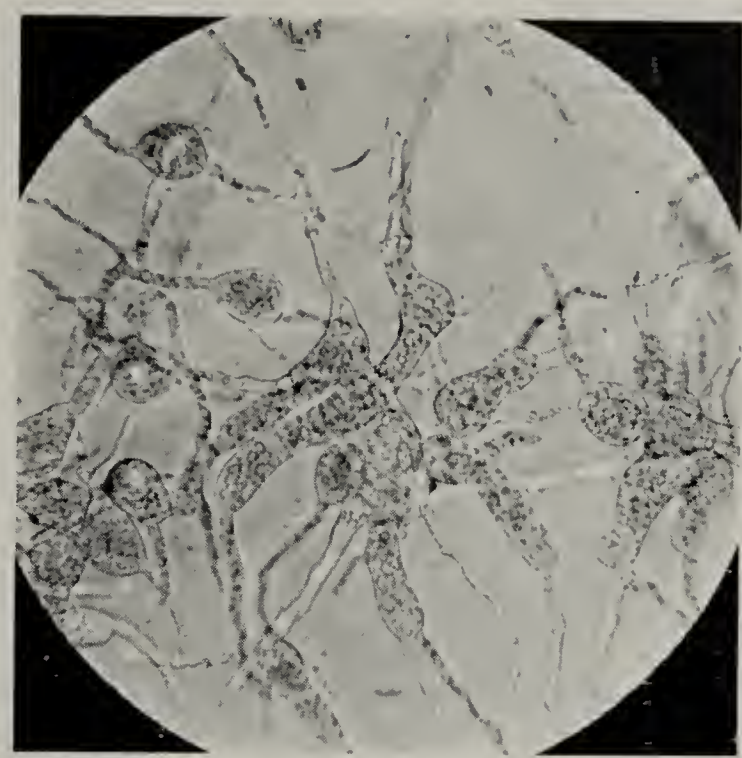

Fig. 2.

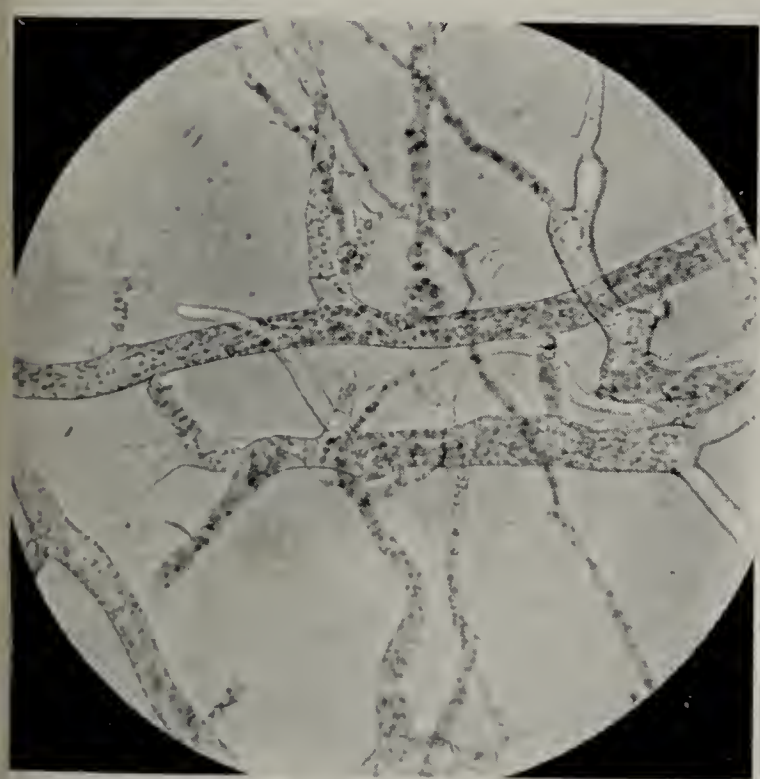

Fig. 3.

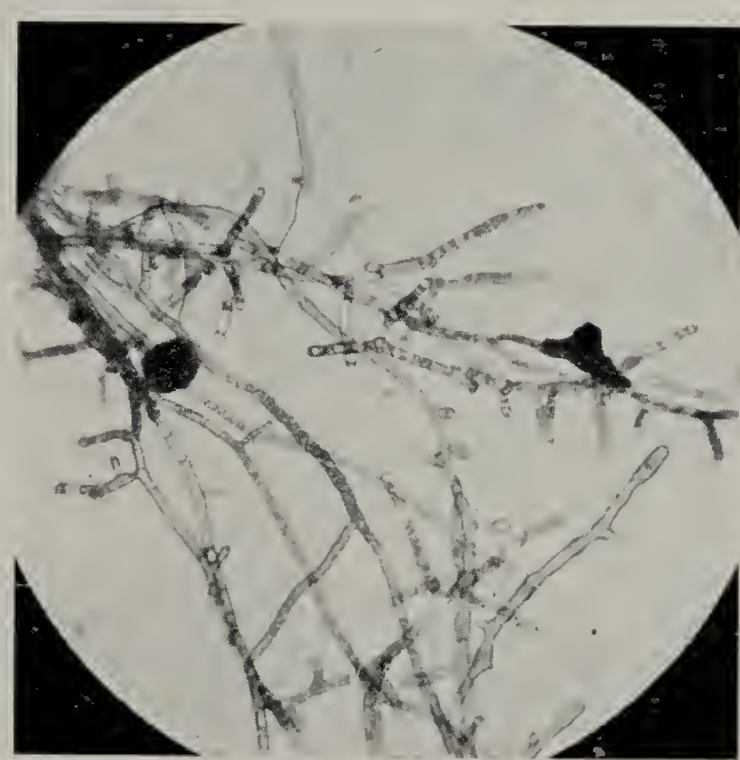

Fig. 4.

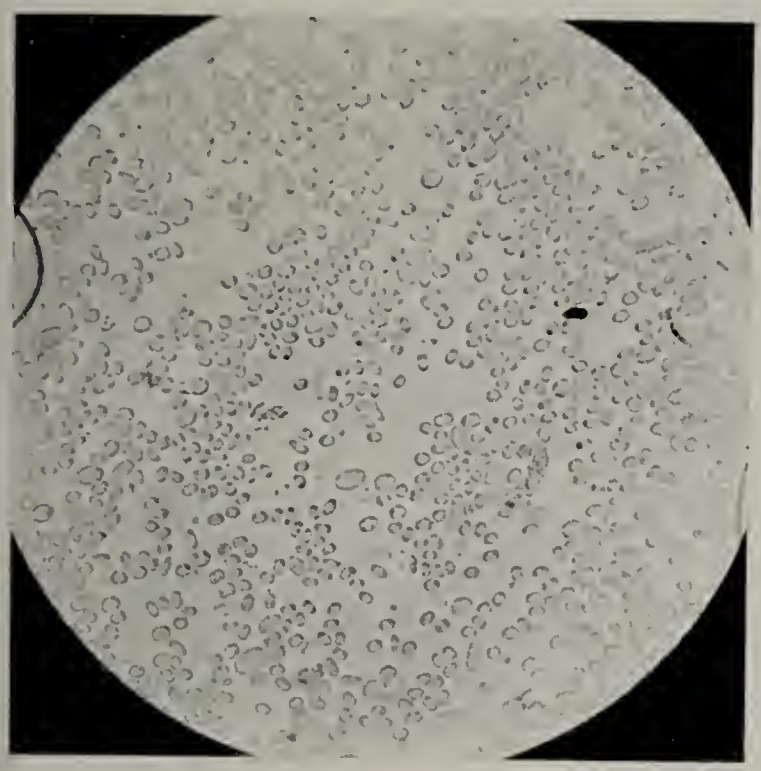

Fig. 1.

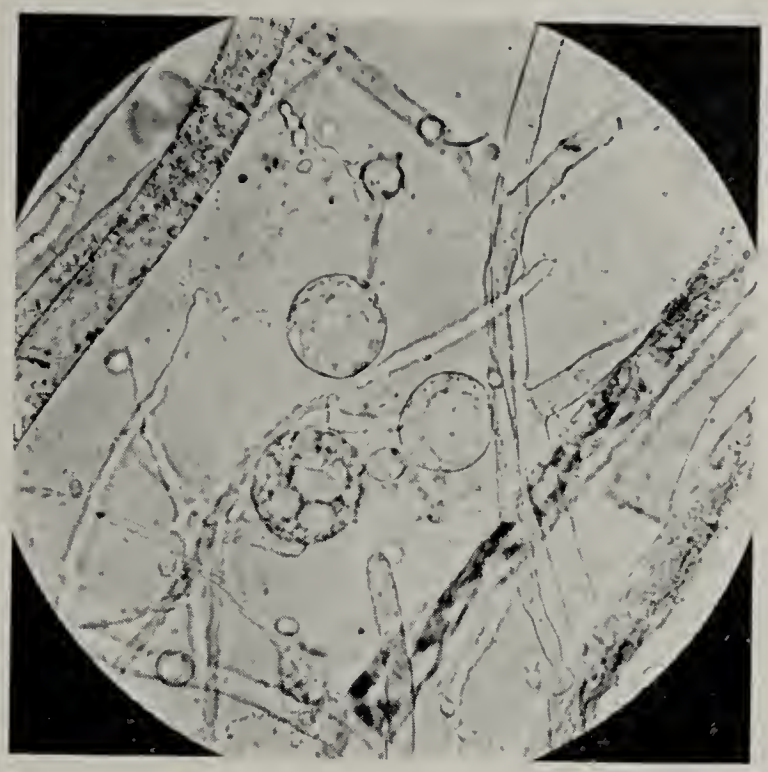

Fig. 2.

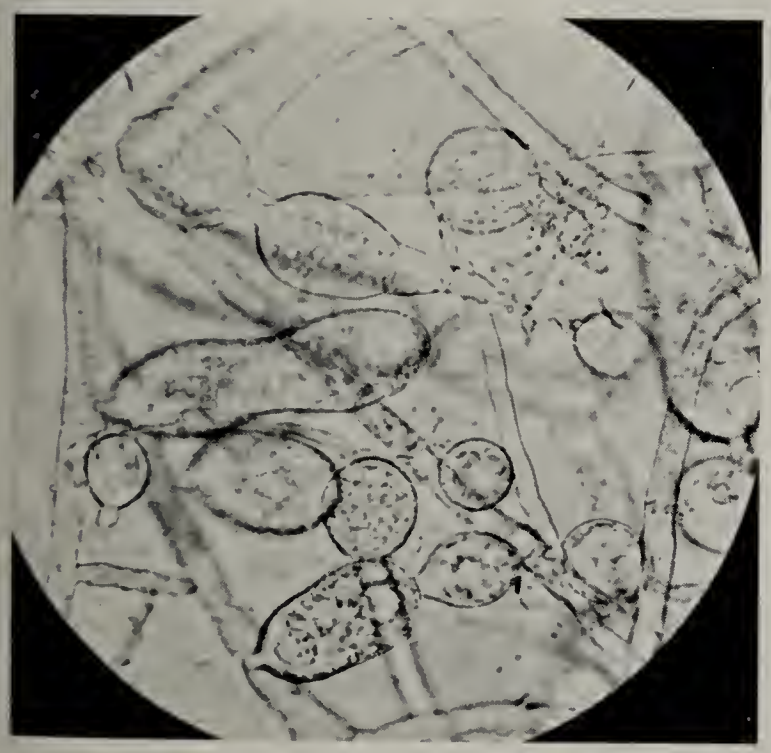

Fig. 3.

Fig. 4.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

8. Einen sichtbar günstigen Erfolg hat die Rhizoidverpilzung nicht, ebensowenig aber verursacht sie irgendwie bedeutenden Schaden.

9. Die Infektion der Rhizoiden erfolgt je nach Umständen vom Boden aus oder vom Stämmchen aus. Letzteres ist bei Lophozia inflata sehr häufig.

10. Die Zellen des Stämmchens, welche vom Pilze infiziert werden, sind immer oberflächlich gelegen.

11. Die Infektion der chlorophyllhaltigen Zellen gelingt nur schwer, die ganze infizierte Zelle wird erst von Hyphen ganz erfüllt, bevor eine Nachbarzelle infiziert wird.

12. Unter anderen Pilzarten, welche in der Provinz Limburg (Niederlande) die Lebermoosrhizoiden bewohnen, befindet sich fast immer eine Mukorart, Mucor rhizophilus n. sp., sehr verwandt mit Mucor racemosus.

13. Diese Art hat wenig verzweigte Sporangienträger, kleine Sporangien mit kugeliger Columella, stark verzweigtes Nährmyzel, eine ausgesprochene Neigung zur Zellwandbildung, bildet leicht Chlamydosporen und oidienartige Conidien.

14. Besonders auffallend sind die zahllosen Riesenzellen, welche in älteren Kulturen leicht entstehen.

15. Die Infektion mit Mucor rhizophilus gelingt, je nach der Jahreszeit und dem Ernährungszustand des Lebermooses, früher oder später, aber immer leicht.

Figurenerklärung zu Tafel XI und XII.

Sämtliche Mikrophotogramme sind bei gleicher Kameralänge (25 cm) nach frischen, ungefärbten Präparaten angefertigt.

Tafel XI (Mucor rhizophilus).

Fig. 1. Keimung der Chlamydosporen. Obj. D, Oc. IV.

Fig. 2. Entwicklung des typischen Myzels aus den dünnen Fäden, die in den Aliculariarhizoiden wachsen. Obj. D, Oc. IV.

Fig. 3. Teile des Nährmyzels. Obj. D, Oc. IV.

Fig. 4. Nährmyzel in Milchzuckergelatine. Dunkle Inkrustationen haben sich an zwei Stellen gebildet. Obj. A, Oc. IV.

Tafel XII (Mucor rhizophilus).

Fig. 1. Sporen. Obj. D, Oc. IV.

Fig. 2. Riesenzellen und einzelne „Oidien". Obj. D, Oc. IV.

Fig. 3. Riesenzellen. Obj. D, Oc. IV.

Fig. 4. Riesenzellen in Milchzuckergelatine. Obj. D, Oc. IV.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 102

Autor(en)/Author(s): Garjeanne Anton J.M.

Artikel/Article: Die Verpilzung der Lebermoosrhizoiden 147-185