# Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden.

Von **Kurt Schoene.**

## Einleitung.

Die folgenden Untersuchungen wurden von dem Gesichtspunkt geleitet, die reichen Mengen bekannten Materials über die Biologie der Laubmoosrhizoiden zu ergänzen. Es war selbstverständlich, daß neben den Rhizoiden der eigentlichen Laubmoospflanze auch denen des Protonemas Aufmerksamkeit zu schenken war; von diesen aber besonders den bei der Keimung auftretenden Rhizoiden, da deren Entwicklung noch wenig Beachtung gefunden hat. Eine Untersuchung der Keimungsvorgänge unter alleiniger Berücksichtigung der Rhizoidenentfaltung der keimenden Sporen wäre jedoch ein einseitiges Vorhaben gewesen; Rhizoid wie Chloronema stehen in engster Korrelation und verlangen eine gemeinsame Behandlung. Es ergab sich somit die Notwendigkeit, um zu einem richtigen Verständnis der bei der Sporenkeimung auftretenden Rhizoidenbildung zu gelangen, die Keimung der Sporen im allgemeinen ohne alleinige Betonung der Rhizoiden ins Auge zu fassen.

## Historisches.

Die Keimung der Laubmoossporen wurde zuerst von Hedwig[1]) eingehend beschrieben und richtig abgebildet. Den Anschauungen der damaligen Zeit entsprechend verglich er diesen Vorgang mit der Keimung des Samens höherer Pflanzen, nannte die Spore selbst den Samen und den Vorkeim Cotyledo.

Weit genauer waren die Untersuchungen Nägelis und Schimpers über die Sporenkeimung und die Entwicklung des Vorkeims. Nägeli beobachtete zuerst, daß das konfervenähnliche Protonema auch in den Boden eindringen könne, daß dann die Membran braune Farbe annimmt und daß die Querwände nicht mehr senkrecht, sondern schief zu den Längswänden orientiert sind. Schimper berücksichtigte hauptsächlich

---

1) Hedwig, „Fundamentum muscorum“, Vol. II, 1782.

die biologischen Verhältnisse des Protonemas und wies auf die Ähnlichkeit seiner Wurzelfäden mit den Wurzelhaaren der Gefäßpflanzen hin.

Nach ihnen haben zahlreiche andere Forscher, wie Gümbel[1]), Müller-Thurgau[2]), Goebel[3]) und Paul[4]), die Untersuchung der Sporenkeimung von neuem aufgenommen. Auf ihre speziellen Verdienste einzugehen, würde zu weit führen; es sei hier nur eine Zusammenfassung der bekannten Keimungserscheinungen bei Funaria hygrometrica, dem für diese Beobachtungen am meisten verwandten Objekt, gegeben.

Bringt man Sporen dieses Laubmooses in für sie günstige Keimungsbedingungen, so schwillt nach einiger Zeit der Inhalt der Spore stark an und sprengt das die Sporenzelle umgebende Exosporium, oft mit solcher Heftigkeit, daß es fortgeschleudert wird und das Endospor frei liegt. Bald darauf wölbt sich das Endospor nach einer Seite schlauchförmig vor, und diese Ausstülpung wird durch eine Querwand von dem Inhalt der Sporenzelle abgetrennt. Durch acropetales Wachstum dieses Schlauchs entsteht ein mehrzelliges, chlorophyllführendes Gebilde, das Protonema, im Bau und Habitus einer Confervoidee gleichend. Die das Protonema in einzelne Zellen gliedernden Querwände stehen normal zu den Längswänden oder weichen nur wenig von einem rechten Winkel ab. In zahlreichen Fällen entsteht auch an der diesem Faden entgegengesetzten Seite eine der ersten ganz gleiche Ausstülpung, die denselben Entwicklungsverlauf wie diese nehmen und zu grünem Protonema werden kann. Ebenso häufig tritt aber der Fall ein, daß diese zweite Ausstülpung zu einem chlorophyllarmen Rhizoid wird, das das Bestreben zeigt, in den Boden einzudringen, und dessen Querwände eine Neigung von 45° aufweisen. Derartige Rhizoiden mit den gleichen Eigenschaften können sich auch als seitliche Auszweigungen des grünen Protonemas bilden.

Abweichungen von dieser eben beschriebenen Keimungsart zeigen nach Zederbauer[5]) Arten der Gattungen Hypnum, Rhodobryum,

---

1) Gümbel, „Der Vorkeim", Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Moospflanze." Nova acta Leop., T. XXIV, 1854.

2) Müller-Thurgau, „Die Spormooskeime und Zweigvorkeime der Laubmoose." Sachs, Arbeiten des Bot. Instit. Würzburg I, pag. 475.

3) Goebel, „Muscineen". Handb. d. Bot. von Schenk, Breslau 1882, Bd. II, pag. 383.

4) Paul, „Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden." Englers Jahrbücher, Bd. XXXII, pag. 231.

5) E. Zederbauer, „Beobachtung der Keimung bei einigen Laubmoosen", Österreichische bot. Zeitschrift, 52. Jahrg., Wien 1902, pag. 84 u. 85.

Bryum, Leskea, Amblystegium, Mnium und Barbula, indem aus der Spore nur ein grüner Protonemafaden oder ein zweiter an irgend einer Stelle der Spore entspringt, ein von der Spore ausgehendes Rhizoid dagegen wie bei Funaria fast nie zu beobachten ist.

Die Keimung der Sphagnaceensporen wurde zuerst von Hofmeister[1]) untersucht. Er stellte fest, daß diese Sporen nicht wie die übrigen Moose zu einem Fadenvorkeim, sondern zu einem thallusartigen Flächenprotonema auskeimen. Schimper[2]) unterzog die Sporenkeimung der Sphagnaceen einer Nachuntersuchung, sowohl auf festem Substrat wie auf Wasserkulturen, und unterschied zwei Formen von Vorkeimen bei diesen Moosen, ein Landprothallium und ein Wasserprothallium. Das erstere entspricht der von Hofmeister beschriebenen Form. Aus der Endzelle eines kurzen fadenförmigen Gebildes entsteht durch Teilung nach zwei Richtungen des Raumes ein Flächenvorkeim von lebermoosartigem Habitus und mit in die Unterlagen eindringenden Rhizoiden. Das „Wasserprothallium" gleicht nach Schimpers Angaben dem oben beschriebenen konfervenartigen Protonema von Funaria und entbehrt der Flächenbildung, so daß die jungen Pflänzchen direkt vom fadenförmigen Vorkeim aus entstehen.

Goebel[3]) wies nach, daß die Schimperschen Angaben über ein Wasser- und Landprothallium auf einem Irrtum beruhen. Auf experimentellem Wege stellte er fest, daß sich unter gewissen Umständen der Eintritt der Flächenbildung hinausschieben läßt, daß aber unter normalen Verhältnissen auch auf oder in Wasser flächenförmiges Protonema entsteht.

Müller-Thurgau[4]) wies darauf hin, daß der Unterschied zwischen Rhizoid und grünem Protonema kein durchgreifender ist, da auch im ersteren senkrechte Querwände vorkommen. In neuerer Zeit hat namentlich Correns[5]) den Beziehungen beider Gebilde Aufmerksamkeit geschenkt und eine Anzahl Übergänge zwischen den extremen Formen von Rhizoid und Chloronema festgestellt. Als Chloronema bezeichnet er das mit quergestellten Scheidewänden, reichlichem Chlorophyllgehalt und unveränderten Membranen versehene grüne Protonema. Die

1) Hofmeister, „Zur Morphologie der Moose". Ber. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften, math.-physik. Anst. 1854.

2) Schimper, W. Ph., „Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose." Stuttgart 1858, pag. 12.

3) Goebel, „Über die Jugendzustände der Pflanzen". Flora 1889, pag. 10 ff.

4) Müller-Thurgau, l. c., pag. 480.

5) Correns, „Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge." Jena 1899, pag. 342.

Rhizoiden charakterisiert er gegenüber dem Chloronema als Zellfäden mit schief angelegten Scheidewänden, die blasse, oft stäbchenförmige Chloroplasten oder nur Leucoplasten führen. Ihre Membranen sind meist modifiziert und verschiedenartig gefärbt.

Die Verwandtschaft von Chloronema und Rhizoid äußert sich in der Möglichkeit des Überganges der einen Form in die andere. Schon Nägeli und Schimper beobachteten, daß aus dem Erdreiche heraustretende Rhizoiden infolge der Wirkung des Lichtes mit hyalinen Membranen und senkrecht gestellten Querwänden weiterwuchsen, daß sie sich stark mit Chlorophyll anreicherten und den Charakter von grünem Protonema annahmen.

Goebel[1]) suchte die Bedingungen zu finden, unter denen die Schief- oder Querstellung der Wände eintritt. Ohne daß es ihm gelang, diese Fragen zu lösen, zeigte er doch, daß die mit der Umwandlung der einen Form in die andere verbundene Stellungsänderung der Scheidewände nicht durch einfache Lichtwirkung bedingt ist. Es gelang ihm zwar, unterirdische Rhizoiden durch Lichteinfluß in Chloronema mit senkrechten Querwänden überzuführen, dagegen schritten mit Zucker ernährte Dunkelkulturen von Funaria nicht zu schiefer Anlage der Querwände. Gegen die Annahme der Lichtwirkung als Ursache für die Stellung spricht ferner der Umstand, daß am Moospflänzchen auch im Licht Rhizoiden mit schiefen Wänden angelegt werden. Goebel sagt: „Es ist zwar das Licht höchstwahrscheinlich eine Bedingung dafür, daß ein Rhizoid zu einem grünen Protonemafaden wird, aber außerdem wirken offenbar noch andere Faktoren, namentlich Korrelationsverhältnisse mit.“

Die Schiefstellung der Querwände in den Moosrhizoiden hat zu verschiedenen Deutungen Anlaß gegeben.

Die Arbeiten Leitgebs[2]) über die Segmentierung der Scheitelzelle und die Blattanlagen der Laubmoose brachten Sachs auf den Gedanken, daß die von ihm am Protonema beobachteten abweichenden Querwandorientierungen ebenso wie die Anlage von Seitensprossen gewisse Analogien mit dem von Leitgeb am Vegetationspunkt der Moosstämmchen gefundenen Bau zeigten, und er sprach die Vermutung aus, daß das Protonema und seine ihm gleichartigen Rhizoiden eine sehr schmächtige Form des Moosstämmchens selbst darstellen. Müller-

---

1) Goebel, „Organographie der Pflanzen.“ Jena 1898, pag. 340.

2) Leitgeb, „Wachstum des Stämmchens von Fontinalis antipyretica und Sphagnum, sowie die Entwicklungsgeschichte ihrer Antheridien.“ Sitzungsbericht der k. k. Akademie der Wissenschaften, Wien 1868 und 1869.

Thurgau[1]) hat dieser von Sachs geäußerten Ansicht eine sichere Basis zu geben gesucht. Er vergleicht die Lage und Anordnung der Rhizoidenquerwände mit den am Vegetationspunkt des entwickelten Moospflänzchens auftretenden Zellteilungsfolgen und gelangt zu dem Resultat, daß die Segmentierung die gleiche ist wie die des Moosstämmchens, nur mit dem Unterschied, daß im Rhizoid die Hauptwände der aufeinander folgenden Segmente so weit von einander entfernt sind, daß sie sich nicht mehr schneiden können und daß in ihnen eine Gewebebildung ausbleibt. Diese Ähnlichkeit im Bau von Rhizoid und Sproß wird nach Müller-Thurgau noch dadurch gesteigert, daß die Verzweigung der Rhizoiden in ihren morphologisch wichtigen Punkten mit der Blatt- und Sproßbildung des Moosstämmchens vollständig analog ist.

Es ließen sich nach dieser Auffassung die Rhizoiden in ihrem morphologischen Bau auf den Moossproß zurückführen. Sie würden nur einen in die Länge gezogenen Moossproß darstellen, dessen Hauptwände durch Intervalle getrennt sind und dessen Gewebebildung durch Teilungen innerhalb der Segmente unterbrochen ist. Drei Hauptwände der Scheitelzelle eines Sproßvegetationspunktes schneiden sich; denkt man sie sich durch sehr schnelles Wachstum der Zelle auseinandergerückt, so daß sich Intervalle zwischen ihnen bilden, dann hätte man ein Gebilde, wie es im Rhizoid verwirklicht ist. Würde man sich umgekehrt aber in einem Rhizoid die Intervalle zwischen drei morphologisch zugehörigen Querwänden wegdenken, so bekäme man die dreischneidige Scheitelzelle eines Moossprosses.

Diese rein morphologische, von Müller-Thurgau gegebene Erklärung der Schiefstellung der Querwände ist von Goebel[2]) einer eingehenden Kritik unterzogen worden, die ihre Unhaltbarkeit gezeigt hat. Goebel zeigte, daß die vorausgesetzte spiralige Anordnung der schiefen Querwände nach drei Richtungen des Raumes, derart, daß je drei aufeinander folgende Querwände, sich-schneidend gedacht, eine dreischneidige Scheitelzelle ergeben würden, nicht vorhanden ist. Aber selbst bei Erfüllung dieser Bedingungen wären die häufig vorkommenden sohlenförmig gebogenen Querwände mit denen einer Stammscheitelzelle nicht in Analogie zu bringen. Die Schiefstellung der Querwände findet sich außerdem nicht allgemein, sondern nur bei einem Teil der Rhizoiden, auf diejenigen mit senkrecht stehenden Querwänden ist diese Hypothese nicht anwendbar, ebensowenig wie auf die oberirdischen grünen Teile

1) Müller-Thurgau, l. c., p. 475.
2) Goebel, Organographie, pag. 341.

des Protonemas. Goebel kommt zu dem Schluß, daß die Schiefstellung „eine durch die veränderten Anforderungen hervorgerufene Modifikation der Querstellung“ ist, die zu morphologischen Schlüssen nicht berechtigt.

Eine biologische Deutung der Schiefstellung gibt Haberland[1]), er sagt: „Diese schiefe Stellung der Querwände, eine Förderung des Prinzips der Oberflächenvergrößerung, erleichtert im Verein mit ihrer Zartwandigkeit den osmotischen Stoffwechsel zwischen den einzelnen Zellen und steigert so das Leitungsvermögen des ganzen Zellfadens.“

Vor kurzem hat Giesenhagen[2]) den Versuch gemacht, mit Hilfe der von ihm aufgestellten Hypothese von der Polarität des Zellkerns und unter Annahme einer variablen Konsistenz des Plasmas eine entwicklungsmechanische Erklärung für die Schiefstellung der Querwände zu geben.

Giesenhagen nimmt an, daß, abgesehen von solchen Fällen, in denen zwischen den Achsen der Tochter- und Mutterkerne keine Gesetzmäßigkeiten bestehen, in denen der Zellkern entweder eine bestimmte Organisationsstufe noch nicht erreicht oder diese bereits überschritten hat, der Zellkern der Pflanzen auch im Ruhezustande polar gebaut ist, das heißt, daß er sich nur in einer im voraus fixierten Weise mitotisch teilen kann. Die Lage der Kernspindel oder Kernachse des Tochterkerns ist bei der Mehrzahl der Gewächse zu der des Mutterkerns bestimmt orientiert und zwar sind die häufigsten zwischen beiden Kernspindeln vorkommenden Lagenbeziehungen die isokline und die dekussierte. Im ersteren Falle fällt die Richtung der Tochterkernachse mit der der Mutterkernspindel zusammen, im anderen Falle liegt die Tochterkernspindel in einer zur Achse des Mutterkerns senkrecht stehenden Ebene. Die Richtung der Teilungswand, mit deren Bildung die Zellteilung abschließt, wird durch die Lage der Äquatorialebene der Kernfigur bestimmt, ihre Lage entspricht einer relativen Gleichgewichtslage nach den Plateauschen Regeln. Nicht selten tritt jedoch die Polarität des Kerns zur Mutterkernachse nicht deutlich hervor, weil der Zellkern resp. die Kernspindel aus ihrer ursprünglichen Richtung verschoben worden sind. Dann nimmt die Äquatorialplatte keine Gleichgewichtslage im Sinne der Plateauschen Gesetze ein, aber es wird in der Regel vor der Vollendung der Teilungswand „die der Äquatorialebene nächstliegende relative Gleichgewichtslage durch eine Verschiebung der Berührungsfläche der Tochterzellen eingenommen, welche sich als ein rein

1) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904, pag. 203.

2) Giesenhagen, „Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche“, Stuttgart 1905.

mechanischer Vorgang aus der Kohäsion der Zellinhaltskörper erklären läßt.“ Durch dieses Aufsuchen der Gleichgewichtslage wird auch bei geneigter Orientierung der Kernspindel ein rechtwinkliger Ansatz der Querwand an die Wand der Mutterzelle erreicht.

Bei Beobachtung der Kernteilungsvorgänge in den Rhizoiden der Laubmoose fand Giesenhagen, daß der Zellkern von dem Augenblick an, wo seine Polarität bei der beginnenden Karyokinese erkennbar wird, bis zur Ausbildung der Querwand seine schiefe Lage beibehält. Die Aufsuchung der Gleichgewichtslage der beiden Tochterzellen unterbleibt gänzlich oder die Verschiebung der Äquatorialebene in die Gleichgewichtslage wird derart verzögert, daß die Teilungswand noch vor Erreichung der Gleichgewichtslage an die Wand der Mutterzelle ansetzt, so daß die Querwand eine doppelt gebogene, sohlenförmige Gestalt annimmt und zu einer Übergangsfläche zwischen der schief gestellten und der geraden Querwand wird. Die Ursache, weswegen in den Rhizoiden die Äquatorialebene die Gleichgewichtslage durch eine Verschiebung der Berührungsfläche der Tochterzellen nicht oder nur teilweise aufsucht, liegt in der von äußeren Umständen abhängigen „Konsistenz des Kernmaterials und des ihn umhüllenden Protoplasmas. Diese Konsistenz stellt in den Zellen der Moosrhizoiden eine variable innere Bedingung im Sinne von Klebs dar“. In den oberirdischen grünen Zellen des Protonemas ist sie im Gegensatz zu den Rhizoidenzellen derart, daß eine Aufsuchung der Gleichgewichtslage durch Verschiebung der Tochterzellkörper nicht verhindert wird.

Die ursprüngliche Schiefstellung der Kernspindel in den Rhizoiden führt Giesenhagen auf die Polarität des Zellkerns zurück. Die regelmäßige Aufeinanderfolge rechtsschiefer und linksschiefer Querwände in den Ästen des Protonemas von Ephemeropsis tjibodensis und im Rhizoidenfilz einiger tropischer Moose macht eine dekussierte Kernteilungsfolge in den Rhizoiden wahrscheinlich. Die Fälle, in denen die Rhizoidenquerwände nicht den regelmäßigen bei dekussierter Kernteilung zu erwartenden Wechsel in der Neigung der Querwände gegen die Längswand zeigen, erklärt Giesenhagen aus Verschiebungen der Kernachse aus ihrer ursprünglichen Lage durch äußere und innere Faktoren.

Ebenso wie die Schiefstellung der Querwände hat auch die Funktion der Rhizoiden eine sehr verschiedene Beurteilung erfahren.

Die ältesten Autoren identifizieren die Rhizoiden auf Grund äußerer Analogien mit den Wurzeln der höheren Pflanzen und schreiben ihnen, den Begriff Wurzel auch für sie beibehaltend, die gleichen Funktionen wie diesen zu.

Eine Berücksichtigung der Fähigkeit der Laubmoospflanze, mit oberirdischen Organen an der Wasseraufnahme teilzunehmen und die Erkenntnis des grundverschiedenen Baus echter Wurzeln und Rhizoiden mußten auch die Anschauungen über die Funktion der Rhizoiden beeinflussen. Während man auf der einen Seite an der Analogie mit den echten Wurzeln festhält und dementsprechend auch ihre Funktion beurteilt, neigen einige Forscher der Ansicht zu, daß sie fast ausschließlich Haftorgane darstellen.

Goebel[1]) verurteilt die einseitige Auffassung der Wasseraufnahme durch Blatt und Stengel. Aus der ausgiebigen Entwicklung des Rhizoidensystems vieler Moose läßt sich schließen, „daß dasselbe nicht lediglich einen Haftapparat darstellt, daß vielmehr die Aufnahme gelöster Stoffe aus dem Boden wesentlich mit in Betracht kommt.“ Er spricht von einer Arbeitsteilung der Rhizoiden und nimmt an, daß die letzten Auszweigungen in ihren Leistungen den Wurzelfasern der höheren Pflanzen zu vergleichen sind, indem sie wie diese die Erdpartikelchen umwachsen. Die stärkeren Stränge dagegen dienen der mechanischen Festigung und der Leitung der durch die Rhizoidenästchen aufgenommenen Nahrung.

Auch Haberlandt[2]) vergleicht die Rhizoiden mit den Wurzeln; er sagt: „So wie die Wurzeln und Wurzelhaare haben natürlich auch die Rhizoiden neben ihrer Funktion als Absorptionsorgane eine mechanische Aufgabe als Haftorgane zu erfüllen.“ Für die Fels- und Rindenbewohner unter den Laubmoosen, die in bezug auf ihre Nährstoffe ganz auf die Niederschläge und die Staubpartikelchen ihrer Polster angewiesen sind, tritt die mechanische Bedeutung der Rhizoiden in den Vordergrund.

Die Ansicht, daß die Rhizoiden aller Laubmoose ihrer Hauptfunktion nach Haftorgane darstellen, hat in neuester Zeit Paul[3]), gestützt auf biologische Beobachtungen im Freien, eingehend zu begründen gesucht. Als beweisend für seine Anschauungen betrachtet er den Umstand, daß die Rhizoiden der Laubmoose stets proportional ihrer mechanischen Beanspruchung entwickelt sind.

Bei Untersuchung eines kleinen und großen Moospflänzchens, die beide auf einem Substrat gleicher Zusammensetzung gewachsen sind, findet er bei Vergleichung der Rhizoidenlängen, daß das kleinere Pflänzchen im Verhältnis zum größeren die längeren Rhizoiden besitzt, daß also

1) Goebel, Organographie. pag. 362.
2) Haberlandt, l. c., pag. 205.
3) Paul, l. c., pag. 231.

die Entfaltung des Rhizoidensystems nicht von der Größe des Pflänzchens abhängig ist. Den Grund für diese Erscheinung sucht Paul darin, daß die Rhizoiden größerer wie kleinerer Pflänzchen die obere Schicht des Substrats durchdringen müssen, bevor sie sich genügend verankern können, da eine Festhaftung in oberen, leicht dem Austrocknen ausgesetzten Schichten des Bodens ihnen keinen Schutz gegen Winde gewähren würde. Die größeren Pflänzchen entwickeln von vornherein längere Rhizoiden, die kleineren dagegen sind zu einer stärkeren Ausbildung ihres Rhizoidensystems gezwungen, um sich fest verankern zu können.

Auch bei verschiedener physikalischer Beschaffenheit des Bodens sind die Rhizoiden ungleich lang ausgebildet, so besitzen die Sandbewohner Polytrichum juniperinum Willd., Polytrichum piliferum Schreb., Ceratodon purpureus Brid., Tortula ruralis Ehrh., Racomitrium canescens Brid. und Brachythecium albicans Br. eur. besonders lange Rhizoiden. Polytrichum juniperinum Willd., eine Sand bevorzugende Art, hat im Vergleich zu gleichgroßen Formen dieser Gattung, die Substrate festerer Beschaffenheit bevorzugen, kräftigere und längere Rhizoiden. Mit der Festigkeit des Bodens wird den Rhizoiden auch das Eindringen erschwert, sie finden dann aber bereits in oberen Schichten Gelegenheit sich festzuheften, ohne daß sie bei solcher Bodenbeschaffenheit Gefahr liefen, von den Winden weggefegt zu werden. Je fester demnach der Boden, wie Lehm und Ton, desto kürzer werden die Rhizoiden.

Als weitere Belege für seine Ansicht führt Paul Hypnum cupressiforme L. und Eurhynchium praelongum Br. eur. an, beides Arten, die auf Böden jeder Zusammensetzung und als Epiphyten vorkommen. Hypnum cupressiforme z. B. zeigt auf Sandboden die für Sandbewohner charakteristischen langen Rhizoiden. Auf festerem Boden werden die Rhizoiden kürzer, an geschützten Stellen, wie in Wäldern, wo es zur Ausbildung rasenartiger Flächen kommt, unterbleibt ihre Ausbildung ganz. Wenn es sich dagegen an exponierten Stellen wie Bäumen, Dächern usw. ansiedelt, bildet es reichlich Rhizoiden.

Die im Wasser flutenden Moose (Fontinalis, Cinclidotus) zeichnen sich durch reichliche kräftige Rhizoidenentwicklung aus. Bei Bewohnern stehender Gewässer unterbleibt jede Rhizoidenbildung, gelangen aber solche Formen auf festen Boden, ans Ufer, auf Steine oder Äste, so schreiten sie sofort wieder zur Ausbildung von Rhizoiden, um sich festzuheften.

Aus allen diesen angeführten Beobachtungen schließt Paul, daß die Rhizoiden der Laubmoose in erster Linie Haftorgane sind, da es

sich in allen Fällen bei geringeren mechanischen Ansprüchen um eine Reduktion oder ein Ausbleiben von Haftorganen handelt, bei erhöhten mechanischen Anforderungen dagegen um Entfaltung eines kräftigeren und längeren Rhizoidensystems.

Die Tatsache, daß die Acrocarpen mehr und reichlicher Rhizoiden bilden als die Pleurocarpen, erklärt Paul damit, daß letztere infolge ihrer reichlichen Verzweigung sich miteinander verflechten und auf diese Weise Halt gewinnen; während die Acrocarpen als meist orthotrope von einander unabhängige Pflänzchen, ohne wirksamen gegenseitigen Schutz, einen solchen durch Rhizoiden an der Basis ihrer Stämmchen benötigen.

Eine Stütze seiner Anschauung erblickt Paul ferner darin, daß bei rhizoidenlosen Moosen die Stoffaufnahme auf Schwierigkeit stoßen müßte, wenn den Rhizoiden wirklich die Rolle, als alleinige Absorptionsorgane zu fungieren, zufiele. „Aber abgesehen von dieser unwahrscheinlichen Eigenschaft der Rhizoiden tritt auch die Anfnahme von Wasser durch dieselben so hinter der durch die große Fläche der Blätter erfolgenden zurück, daß sie von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Es bleibt also nur übrig, daß die Hauptfunktion der Rhizoiden in einer mechanischen Leistung besteht.“

---

## Keimung von Laubmoossporen auf Nährlösungen verschiedener Konzentration und Entwicklung des Protonema.

Zur Verwendung kamen Sporen folgender Moose: Funaria hygrometrica Sibth., Bartramia pomiformis L., Polytrichum commune L., Grimmia pulvinata Sm., Orthotrichum cupulatum Hofm., Bryum caespiticium L., Sphagnum squarrosum Pers. und Sphagnum acutifolium Ehrh.

Bei der Aussaat erhielten Wasserkulturen den Vorzug, weil sie, von Bequemlichkeitsrücksichten abgesehen, eine leichte, die Beschädigung der Objekte ausschließende Entnahme gestatteten. Als Kulturgefäße dienten Reagensgläser, die bis zu $^3/_4$ ihrer Höhe mit der Nährlösung gefüllt wurden. Um die natürlichen Bedingungen hinsichtlich der Beleuchtungsverhältnisse nachzuahmen, wurden die Gläser anfangs in ihrem unteren Teil bis zum Niveau der Flüssigkeit mit schwarzem Papier umwickelt; diese Maßregel wurde aber bald fallen gelassen, da die umwickelten Kulturen gegenüber ganz vom Licht bestrahlten keinen Unterschied in der Rhizoidenentwicklung zeigten.

Aufgestellt wurden die Kulturen hinter die Scheiben von nach Osten schauenden Fenstern und stets vor direktem Sonnenlicht geschützt.

Die Sporen von Funaria und Bryum wurden ausgesät in Nährlösungen von 0,002 %, 0,004 %, 0,008 % und 0,0123 % nach der Vorschrift von Benecke[1]), nämlich: salpetersaures Kali ($KNO_3$) : 1,0 g, Tricalciumphosphat ($Ca_3P_2O_8$) : 0,5 g, Magnesiumsulfat ($MgSO_4 + 7H_2O$) : 0,5 g, Eisensulfat ($FeSO_4 + 7H_2O$) : 0,05 g. Außerdem wurden Aussaaten von Sporen dieser beiden Moose in Knopsche Nährlösungen gemacht von 0,175 %, 0,5 % und 0,7 %. Für die Sporen der übrigen Moose kamen nur die Konzentrationen von 0,004 %, 0,008 % und 0,175 % zur Verwendung. Alle Versuchsserien wurden 3—4mal wiederholt.

In den Kulturgefäßen schwammen die Sporen, wahrscheinlich infolge ihres durch die Ölmassen bedingten geringen spezifischen Gewichts, nach der Aussaat auf der Oberfläche der Flüssigkeit; sobald der Keimungsverlauf zu prüfen war, konnten mit Hilfe einer Nadel leicht Objekte entnommen werden.

Der Keimungsbeginn der verschiedenen Moose war sehr ungleich. Bereits am Tage nach der Aussaat keimten gewöhnlich die Funariasporen, ihnen folgten die Bryumsporen; diejenigen der übrigen Moose trieben ziemlich spät aus, oft erst nach Verlauf einiger Tage, zuletzt die Sphagnumsporen.

Die Art des Auskeimens war bei Orthotrichum, Grimmia, Bartramia und Polytrichum auf allen Kulturen im Gegensatz zu Funaria und Bryum vollständig gleich. Ihr Keimungstypus war der einfachste bei Laubmoosen bekannte; die Sporen trieben nach Sprengung des Exosporiums und Anschwellung des Inhalts ohne jede Rhizoidbildung zu Chlorophyll führenden Gebilden, mit senkrechten oder schwach geneigten Querwänden, dem Chloronema, aus. Abweichend verhielten sich die Funaria- und Bryumsporen; bei ihnen zeigte sich ein komplizierterer Keimungstypus, da neben dem Chloronema auch Rhizoiden auftraten (Fig. 1). Die Mehrzahl der Bryumkulturen schritt allerdings ebenfalls zu bloßer Chloronemabildung und nur zwei Kulturen mit Nährlösungen von der Konzentration zu 0,008 % und 0,175 % hatten schmale, zahlreiche gestreckte Chlorophyllkörner führende Rhizoiden gebildet. Bei Funaria trat diese Differenzierung in Rhizoid und Chloronema besonders scharf hervor und fand sich auf allen Kulturen mit Ausnahme zweier zu je 0,008 %. Es bot daher Funaria das geeignetste Objekt,

1) Benecke, „Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata.“ Bot. Ztg. 1903, pag. 43.

um die mit Rhizoidbildung verknüpften Keimungsvorgänge näher zu beobachten.

Die verschiedenen möglichen Keimungsarten, wie sie sich aus dem Auftreten von Chloronema und Rhizoid, besonders rücksichtlich des Zeitpunktes ihres Erscheinens ergaben, waren bei Funaria die folgenden:

1. Die Spore keimt nur zu Chloronema aus.
2. Zuerst entsteht das Rhizoid, später das Chloronema.
3. Rhizoid und Chloronema werden gleichzeitig angelegt.
4. Zuerst entsteht das Chloronema, das Rhizoid nachher.

*Fig. 1.*

Von diesen vier angeführten Fällen war der zweite der häufigste, der dritte und vierte waren selten; der erste trat auf zwei Kulturen besonders zahlreich auf, fehlte aber kaum einer Kultur.

In bezug auf die Ausbildung der Rhizoiden zeigten die keimenden Funariasporen auf den Kulturen verschiedener Konzentration merkliche Abweichungen.

Die Kulturen niederer Konzentration wiesen die längsten Rhizoiden auf, die mit Knopscher Nährlösung hergestellten die kürzesten. Bei höherer Konzentration war die Zahl der ohne jede Rhizoidenbildung auskeimenden Sporen eine beträchtlichere als bei den übrigen Kulturen, überschritt oft sogar 50 %.

Benecke[1]) vermutet hinsichtlich der Rhizoidenbildung am Protonema im Hinblick auf die verschiedenen Resultate von Heald[2]), der nur spärliche und Müller-Thurgau[3]), der reichliche Rhizoidenbildung beobachtete, daß sie von verschiedener Ernährung abhängig sei. Die oben erwähnten Beobachtungen bestätigen die von Benecke ausgesprochene Ansicht für die bei Funaria der Spore entkeimenden Rhizoiden. Allerdings muß erwähnt werden, daß sich die Rhizoidengrößen von den niederen Konzentrationen nach den höheren zu nicht

1) Benecke, l. c., pag. 37.

2) Heald, „Gametophytic regeneration as exhibited by mosses, and conditions for the germination of cryptogam spores.“ Inaug.-Diss., Leipzig 1897, pag. 59.

3) Müller-Thurgau, l. c., pag. 480.

gleichmäßig stufenweise verjüngten, sondern daß sich wirkliche Größendifferenzen nur bei Vergleich von Rhizoiden der hohen und niederen Konzentrationen finden ließen.

Als weiteres Moment für die Keimung der Funariasporen kommt neben der Konzentration der Nährlösung wahrscheinlich auch der Reservestoffgehalt der Spore in Frage. Einige wenige Kulturen niederer Konzentration zeigten, wie erwähnt, ausschließlich die einfachste Art der Keimung, das Austreiben zu Chloronema ohne Rhizoidbildung. Diese Erscheinung ebenso wie die Tatsache, daß auf fast allen Kulturen diese Keimungsart zu finden war, dürfte auf reichlicheren Reservestoffgehalt der Sporen zurückzuführen sein.

Bei den Sporen von Bryum und denen der übrigen Moose war eine Abhängigkeit der Keimung von der Konzentration der Nährlösung nicht festzustellen, da erstere, wie oben erwähnt, nur in wenigen Fällen, die letzteren überhaupt nicht zu Rhizoidenbildung schritten.

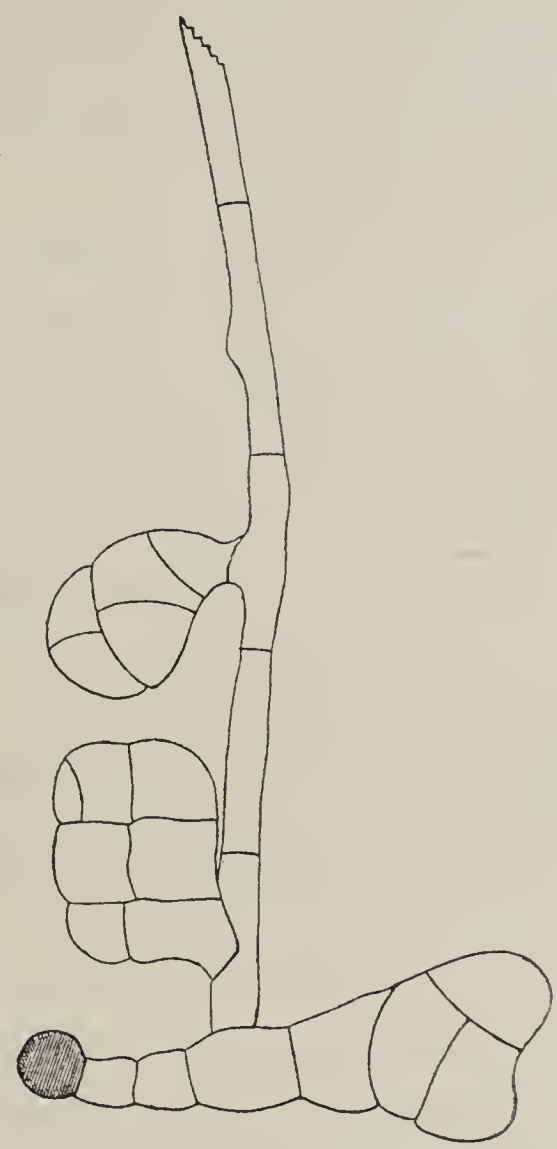
8 bis 14 Tage nach der Aussaat wurde das Chloronema aller Moose in seinen nach dem Vegetationspunkt zu gelegenen Teilen meist chlorophyllarm und feinfädig, indem es sich nach den Enden zu verjüngte, ohne jedoch geneigte Querwände zu zeigen. Das Chloronema von Bartramia war nach 14 Tagen $^3/_4$ cm lang geworden und führte solche feinfädige, ungebräunte Enden, stellenweise auch Moosknospen, von deren Basis lange Rhizoiden mit stark gebräunten Querwänden ausstrahlten. Charakteristisch für Bartramia war, daß ihre Sporen stets nur an einem Punkt zu Chloronema austrieben, während die der übrigen Moose, besonders der Bryumarten meist mehrseitig zu Chloronema auskeimten. Bei den Bryum-und Funariakulturen, die bis zu $1^1/_2$ cm langes Protonema zeigten, trat in vielen Fällen nach ungefähr 3 Wochen eine Bräunung der Wandungen des größeren Teils des Chloronema ein. Diese Neigung des letzteren, sich auf Wasserkulturen im Alter zu bräunen, scheint bei Funaria, besonders aber bei Bryum eine ganz allgemeine zu sein; seltener trat sie mir auch bei Kulturen auf festem Substrat entgegen. Die feinfädigen Fortsätze des Chloronemas waren am Ende der Beobachtungszeit zu braunen Rhizoiden mit Querwänden von 45° Neigung fortgewachsen. Außer diesen Rhizoiden traten analog gebaute als seitliche Auszweigungen des Chloronemas auf. Bei Bartramia und Polytrichum unterblieb dieses Auswachsen zu braunen Rhizoiden, ebenso wie ihre seitliche Anlage.

Diejenigen Rhizoiden von Funaria und Bryum, die bei der Keimung dem Sporeninhalt entsprangen, erreichten unter normalen Bedingungen nie eine beträchtliche Länge, höchstens 0,4 mm; nur selten

war an ihnen eine schwache Bräunung zu beobachten und niemals eine stärkere Neigung der Querwände als um 25°. Im Gegensatz zu anderen Rhizoidenformen unterblieb bei ihnen jede Verzweigung. Auf den Kulturen mit Knopscher Nährlösung traten sie bald nach ihrem Erscheinen gänzlich in den Hintergrund, viele von ihnen hatten durch Vermehrung ihres Chlorophyllgehaltes Chloronemacharakter angenommen; bei anderen hatten sich nur die Endzellen stark mit Chlorophyll angereichert.

Die Wasserkulturen zeigen deutlich, wie schwankend das Auftreten der bei der Keimung entstehenden Rhizoiden ist und daß nur Funaria zu ihrer regelmäßigen Ausbildung schreitet. Um eine vorhandene Abhängigkeit der Rhizoidenentwicklung vom Substrat festzustellen, säte ich Sporen von Bryum und Bartramia auf Tonscherben und Torf — beide mit Nährlösung getränkt — aus, aber es gelang mir nicht eine auf Kontaktreiz beruhende Einwirkung des Substrats zu beobachten.

*Fig. 2.*



Ebensowenig wie bei Bryum-, Bartramia- und Orthotrichumsporen war bei Sphagnumsporen ein Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf die Rhizoidenentwicklung zu beobachten. Alle keimten, mit wenigen Ausnahmen, auf Wasserkulturen zu Chloronema aus.

An den Sphagnumprotonemen konnte ich die vielfach übersehenen Angaben Goebels, wonach es auch auf Wasserkulturen zur Bildung flächenförmiger Vorkeime kommt, und das Irrtümliche der früher angeführten Schimperschen Beobachtungen bestätigen. Zwar wird der Eintritt der Flächenbildung öfters hinausgeschoben, aber niemals bleibt sie aus.

Erwähnenswert ist noch eine Art vegetativer Fortpflanzung der flächenförmigen Vorkeime mit Hilfe von Chloronemafäden, analog denen der Moose mit konfervenartigen Protonema, die namentlich bei Sphagnum acutifolium auf Wasserkulturen überaus häufig eintrat (Fig. 2). In diesen Fällen entsprang einer der Zellen des Flächenvorkeims oder des anfangs gebildeten Keimfadens gewöhnlich ein dem letzteren ganz gleich gebauter Chloronemaast mit nur senkrecht gestellten

Querwänden und sehr reichlichem Chlorophyllgehalt. An diesem bildeten sich Vorwölbungen, die die ersten Anlagen zu neuen flächenförmig entwickelten Vorkeimen darstellten.

## Keimung bei Nitrat- und Phosphatmangel[1]).

Die Anregung zu den folgenden Versuchen gaben die interessanten Beobachtungen Beneckes[2]) an Brutknospen von Lunularia cruciata, die bei Nitrat- und Phosphatmangel keimten. Benecke fand, daß auf nitratfreien Lösungen die Brutknospen gegenüber solchen auf kompletten Kulturen ein sehr verstärktes Rhizoidenwachstum aufwiesen, auf phosphatfreien Kulturen dagegen zunächst ein normales und erst später bei trägerem Thalluswachstum eine Förderung der Rhizoidentwicklung. Die phosphathungrigen Rhizoiden erreichten jedoch nie die Länge der Stickstoffhungrigen.

Die gleiche Versuchsanstellung auf die Sporen der Laubmoose anzuwenden, erschien als eine dankenswerte Aufgabe, mußte sie doch unter Umständen Aufschluß bringen, ob die bei Funariakulturen beobachtete Erscheinung, daß die Funariasporen zu besonders kräftiger Rhizoidentwicklung befähigt sind, mit ihrem Nitratbedürfnis in Zusammenhang steht.

Die Kulturversuche wurden in gleicher Weise wie die früheren in Reagensgläsern vorgenommen.

Die Messung der in ziemlich weiten Grenzen schwankenden Chloronema- und Rhizoidengrößen geschah derart, daß eine Anzahl Fäden größter und kleinster Länge beider Formen mit Hilfe des Okularmikrometers gemessen und aus den erhaltenen Werten der Mittelwert in die Tabelle aufgenommen wurde.

Die Längen für Rhizoid und Chloronema sind in Teilstrichen der Okularmikrometerskala wiedergegeben, da sie Größendifferenzen besser veranschaulichen als Angaben in Millimetern. 1 Teilstrich der Mikrometerskala entspricht 0,004 mm.

1) Erst nach Abschluß meiner Versuche lernte ich die Untersuchungen von Becquerel über die Keimung von Laubmoossporen auf Lösungen verschiedenen Nährgehalts kennen. (Paul Becquerel: „Sur la germination des spores d'Atrichum undulatum et d'Hypnum velutinum, et sur la nutrition de leurs protonémas dans des milieux stérilisés.“ Compt. rend. Paris, 7. Nov. 1904.) Nach Becquerel ist das Fehlen mineralischen Stickstoffs der Entfaltung der Sporen hinderlich; sie gehen, kaum ausgekeimt, zugrunde. In der Lösung ohne Phosphor lebten die Protonemata der beiden Moosarten nur einen Monat; „s'étant très peu développés ils ont perdu de plus en plus leur teinte verte et sont devenus rougeâtres.“

2) Benecke, l. c., pag. 19.

Die Keimung der Funariasporen auf kompletter Nährlösung begann auf allen Kulturen mit Rhizoidbildung; die Fälle der einfachsten Auskeimung zu Chloronema unter Wegfall der Rhizoiden waren sehr selten und konnten die in den folgenden Tabellen verzeichneten Werte nicht beeinflussen. Die Bryumsporen und die übrigen Moossporen keimten dagegen nur zu Chloronema aus.

### A. Keimung bei Nitratmangel.

Ausgesät wurden Sporen von Funaria hygrometrica Sibth., Bryum caespiticium L., Bartramia pomiformis Hedw., Polytrichum commune L., Sphagnum acutifolium Ehrh. und Sphagnum squarrosum Pers. auf verschiedene Konzentrationen einer vollständigen und einer nitratfreien Nährlösung. Beide, den Angaben Benecke's[1]) entnommen, enthielten auf je 100 ccm aq. dest.:

| I | II |
|---|---|
| $1,_0$ g $KNO_3$ | $0,_8$ g KCl |
| $0,_5$ g $Ca_3P_2O_8$ | $0,_5$ g $Ca_3P_2O_8$ |
| $0,_5$ g $MgSO_4 + 7\,H_2O$ | $0,_5$ g $MgSO_4 + 7\,H_2O$ |
| $0,_{05}$ g $FeSO_4 + 7\,H_2O$ | $0,_{05}$ g $FeSO_4 + 7\,H_2O$. |

Die stickstofffreie Nährlösung unterschied sich von der Normallösung durch einen Ersatz von salpetersaurem Kalium durch Chlorkalium in dem Verhältnis, daß der osmotische Druck der beiden Lösungen gleich blieb.

Für die Sporen von Funaria hygrometrica ergaben sich bei Konzentrationen von $0,_{0082}$% resp. $0,_{0074}$% (je 4 ccm von I und II anf je 1000 ccm verdünnt) und $0,_{0123}$% resp. $0,_{0111}$% (je 6 ccm von I und II auf je 1000 ccm verdünnt) folgende tabellarisch zusammengestellte Längen von Chloronema und Rhizoid:

Konzentration:
$0,_{0082}$%, $0,_{0074}$%,
ausgesät am 6. Juli:

| | Mit N | | Ohne N | |
|---|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Chloronema | Rhizoid |
| 7. Juli | — | 5 | — | 7 |
| 8. „ | — | 10 | — | 20 |
| 9. „ | 10 | 20 | — | 50 |
| 10. „ | 25 | 25 | — | 65 |
| 11. „ | 30 | 25 | — | 100 |
| 12. „ | 35 | 30 | — | 100 |
| 13. „ | 40 | 35 | — | 105 |
| 14. „ | 42 | 35 | — | 110 |
| 15. „ | 50 | 40 | — | 110 |
| 19. „ | 50 | 40 | — | 110 |

1) Benecke, l. c., pag. 43.

Konzentration:

$0{,}0123\,\%$, $0{,}0111\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

| | Mit N | | Ohne N | |
|---|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Chloronema | Rhizoid |
| 7. Juli | — | 6 | — | 12 |
| 8. „ | — | 10 | — | 38 |
| 9. „ | 10 | 30 | — | 60 |
| 10. „ | 30 | 35 | — | 70 |
| 11. „ | 35 | 40 | — | 95 |
| 12. „ | 40 | 45 | — | 100 |
| 13. „ | 45 | 45 | — | 100 |
| 14. „ | 50 | 50 | — | 110 |
| 15. „ | 55 | 50 | — | 110 |
| 19. „ | 70 | 50 | — | 120 |

Ein Überblick über die Tabellen zeigt, daß auf Kulturen mit und ohne Stickstoff anfangs Rhizoiden entstehen, daß sich aber bereits am Tage nach der Aussaat Längenunterschiede geltend machten, indem die Rhizoiden der stickstoffreien Kultur im Wachstum vorauseilen. Am 9. Juli tritt auf den vollständig ernährten Kulturen Chloronemabildung ein und von nun an beginnt eine ganz verschiedene Weiterentwicklung der beiden Aussaaten. Während bei der kompletten Kultur hauptsächlich das Chloronema zur Entfaltung kommt, tritt bei den stickstoffreien Kulturen ausschließlich eine mächtige Entwicklung des Rhizoids ein, wobei das Chloronema ganz unterdrückt wird. Am 19. Juli haben die Rhizoiden der stickstoffreien Kultur mehr als die doppelte Länge im Verhältnis zu denen der Vergleichskultur erreicht. (Fig. 5 zeigt das Bild einer bei Stickstoffmangel ausgekeimten Spore.)

Ein wesentlich anderes Bild zeigen die Tabellen von Bryum, Bartramia und Polytrichum:

Bryum:

$0{,}0082\,\%$, $0{,}0074\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

| | Mit N | | Ohne N |
|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Hemmungsbildung |
| 7. Juli | — | — | — |
| 8. „ | — | — | 3 |
| 9. „ | 6 | — | 9 |
| 10. „ | 18 | — | 10 |
| 11. „ | 25 | — | 18 |
| 12. „ | 50 | — | 21 |
| 13. „ | 60 | — | 25 |
| 14. „ | 60 | — | 25 |
| 15. „ | 80 | — | 25 |
| 18. „ | 100 | — | 30 |
| 1. August | 2 mm | | 30 |

## Bryum:

$0{,}0123\,\%$, $0{,}0111\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

| | Mit N | | Ohne N |
|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Hemmungsbildung |
| 7. Juli | — | — | — |
| 8. „ | 2 | — | 4 |
| 9. „ | 10 | — | 12 |
| 10. „ | 20 | — | 18 |
| 11. „ | 25 | — | 20 |
| 12. „ | 40 | — | 20 |
| 13. „ | 45 | — | 25 |
| 14. „ | 50 | — | 25 |
| 15. „ | 60 | — | 28 |
| 18. „ | 90 | — | 30 |
| 1. August | 1,50 mm | | 30 |

## Bartramia:

$0{,}0082\,\%$, $0{,}0074\,\%$,

ausgesät am 29. Juni:

| | Mit N | | Ohne N |
|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Hemmungsbildung |
| 30. Juni | — | — | — |
| 1. Juli | — | — | — |
| 2. „ | — | — | — |
| 3. „ | 2 | — | — |
| 4. „ | 30 | — | — |
| 5. „ | 40 | — | — |
| 6. „ | 60 | — | 5 |
| 7. „ | 100 | — | 5 |
| 8. „ | 130 | — | 10 |
| 9. „ | 150 | — | 15 |
| 10. „ | 180 | — | 20 |
| 12. „ | 210 | — | 28 |
| 14. „ | 250 | — | 38 |

## Polytrichum:

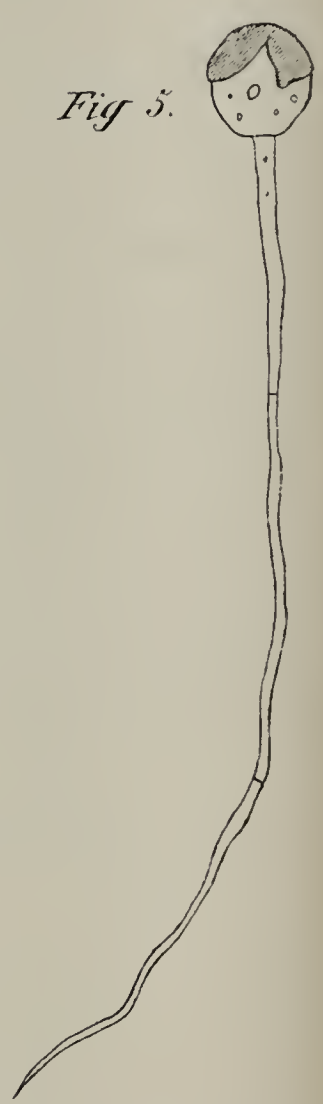
$0{,}0082\,\%$, $0{,}0074\,\%$,

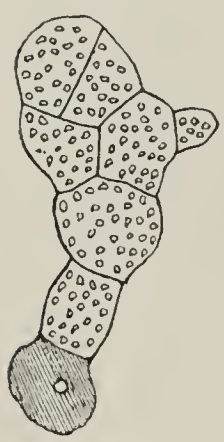
ausgesät am 29. Juni:

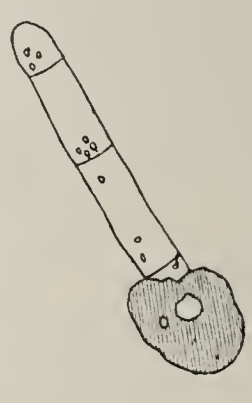
| | Mit N | | Ohne N |
|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Hemmungsbildung |
| 30. Juni | — | — | — |
| 1. Juli | — | — | — |
| 2. „ | — | — | — |
| 5. „ | 3 | — | — |
| 7. „ | 6 | — | — |
| 9. „ | 10 | — | — |
| 10. „ | 15 | — | 5 |
| 11. „ | 20 | — | 5 |
| 12. „ | 30 | — | 5 |
| 13. „ | 33 | — | 6 |
| 14. „ | 35 | — | 6 |
| 18. „ | 70 | — | 7 |

Die Kulturen mit vollständiger Nährlösung ergeben, wie die Tabellen zeigen, nur Chloronemabildung. Die stickstoffreien Kulturen zeigten chlorophyllose Gebilde, die weder ausgesprochenen Chloronema- noch Rhizoidencharakter hatten. Bei fast gleicher Breite wie das Chloronema und, wie dieses, mit nur senkrecht orientierten Querwänden glichen sie mehr dem Chloronema, während sie mit den fädigen Rhizoiden von Funaria oder Bryum keinerlei Analogien zeigten. Da sie infolge ihres nur äußerst spärlichen Chlorophyllgehaltes dem eigentlichen Chloronema nicht unterzuordnen sind, erscheint es am zweckmäßigsten, sie als Hemmungsbildungen zu bezeichnen. (Fig. 6 Hemmungsbildung von Bryum.)

Die Bryumaussaaten zeigten bisweilen bei Stickstoffmangel, wie Funaria, eine beschleunigte Keimung; diese Erscheinung war indessen nicht eine allgemeine. Niemals war sie bei Bartramia oder Polytrichum zu beobachten. Am ungünstigsten wurden die Polytrichumsporen in der Keimung bei fehlendem Stickstoff beeinflußt, zwar zeigten alle nach Verlauf mehrerer Tage schwache Vorwölbung, die größte beobachtete Längenausdehnung erreichten aber nur sehr wenige.



Die Sporen von Sphagnum acutifolium und Sphagnum squarrosum konnte ich bei Stickstoffmangel in keinem Falle zur Bildung von flächenförmigen Protonemen bringen. Der sehr chlorophyllarme Keimling (Fig. 4, daneben Fig. 3, ein normal ernährter gleichaltriger Keimling, beide 5 Wochen alt) bestand nur aus einem kurzen, farblosen, schlauchförmigen Gebilde mit senkrechten Querwänden und gestreckten Zellen von rechteckigem Umriß, während die Zellen des Chloronemas der normalen Form gewöhnlich gewölbte Außenwände zeigen. Das fast gänzliche Fehlen des Chlorophylls gab diesen Gebilden

ein rhizoidenähnliches Aussehen, sie stellen aber ähnlich wie bei Bryum und Bartramia Hemmungsbildungen dar.

Die stickstoffreien Kulturen aller Arten von Moossporen zeigten von Beginn der Keimung an schon makroskopisch einen auffälligen Unterschied gegenüber vollkommen ernährten hinsichtlich der Färbung. Der letzteren eigene grüne, durch die Gegenwart des Chlorophyllfarbstoffes bedingte Farbenton fehlte jenen gänzlich. Die Ausbildung der Chlorophyllkörner war nicht unterdrückt, ihre Färbung war jedoch so blaß, daß sie erst bei starker Vergrößerung in Erscheinung trat und bei Besichtigung mit unbewaffnetem Auge die braunen Exinen der Sporen das Aussehen bestimmten.

Die Stärkebildung bei Stickstoffhunger war bei weitem nicht so reichlich als auf den vollständig ernährten Kulturen, hingegen fand sich Öl in sehr großen Mengen in Gestalt kleiner Tröpfchen. Besonders großtröpfiges Öl und sehr geringe Stärkemengen führten die Bryumkeimlinge. Die normal ernährten Kulturen speicherten fast ausschließlich Stärke und nur sehr selten Öl. Die Sporen von Bryum keimten auch bei Stickstoffmangel meist mehrseitig aus; die von Funaria schritten verhältnismäßig selten und dann erst, nachdem das zuerst gebildete Rhizoid eine beträchtliche Länge erreicht hatte, zur Bildung eines neuen Rhizoid.

Alle bei Stickstoffhunger gezüchteten Protonemen konnten bei Übertragung auf normal zusammengesetzte Nährlösung leicht zu Chlorophyll- und Chloronemabildung veranlaßt werden. Sporen von Funaria mit 60 Teilstrichen langen Rhizoiden, auf stickstoffreier Lösung gezüchtet, zeigten auf diese Weise bereits am nächsten Tag schon makroskopisch lebhafte Grünfärbung und an der Spore ausgekeimt Chloronema von zwei Teilstrichen Länge. Das Rhizoidenwachstum geriet dabei ins Stocken. Hemmungsbildungen von Bryum, auf Knopsche Nährlösung gebracht, wiesen nach drei Tagen intensive Chlorophyllbildung und nur noch ganz minimale Ölmengen auf.

### B. Keimung bei Phosphatmangel.

Zur Anwendung kamen Nährlösungen folgender Zusammensetzung:

| | |
|---|---|
| 1,0 g $KNO_3$ | 1,0 g $KNO_3$ |
| 0,5 g $Ca_3P_2O_8$ | 0,5 g $CaSO_4$ |
| 0,5 g $MgSO_4 + 7\,H_2O$ | 0,5 g $MgSO_4 + 7\,H_2O$ |
| 0,05 g $FeSO_4 + 7\,H_2O$ | 0,05 g $FeSO_4 + 7\,H_2O$ |

in je 100 ccm aq. dest. gelöst.

Versuche mit Funaria- und Bryumsporen führten zur Aufstellung folgender Tabellen:

Funaria:

$0{,}0082\,\%$, $0{,}0082\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

| | Mit P. | | Ohne P. | |
|---|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Chloronema | Rhizoid |
| 7. Juli | — | 5 | — | — |
| 8. „ | — | 10 | — | 5 |
| 9. „ | 10 | 20 | — | 30 |
| 10. „ | 25 | 25 | — | 40 |
| 11. „ | 30 | 25 | — | 50 |
| 12. „ | 35 | 30 | — | 60 |
| 13. „ | 40 | 35 | — | 65 |
| 14. „ | 42 | 35 | — | 68 |
| 15. „ | 50 | 40 | — | 70 |
| 19. „ | 50 | 40 | — | 75 |

Funaria:

$0{,}0123\,\%$, $0{,}0123\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

| | Mit P. | | Ohne P. | |
|---|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Chloronema | Rhizoid |
| 7. Juli | — | 6 | — | — |
| 8. „ | — | 10 | — | 4 |
| 9. „ | 10 | 30 | — | 35 |
| 10. „ | 30 | 35 | — | 45 |
| 11. „ | 35 | 40 | — | 50 |
| 12. „ | 40 | 45 | — | 60 |
| 13. „ | 45 | 45 | — | 60 |
| 14. „ | 50 | 50 | — | 65 |
| 15. „ | 55 | 50 | — | 70 |
| 19. „ | 70 | 50 | — | 75 |

Bryum:

$0{,}0082\,\%$, $0{,}0082\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

| | Mit P. | | Ohne P. | |
|---|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Chloronema | Rhizoid |
| 7. Juli | — | — | — | — |
| 8. „ | — | — | — | — |
| 9. „ | 6 | — | — | — |
| 10. „ | 18 | — | — | — |
| 11. „ | 25 | — | 5 | — |
| 12. „ | 50 | — | 5 | — |
| 13. „ | 60 | — | 6 | — |
| 14. „ | 60 | — | 10 | — |
| 15. „ | 80 | — | 15 | – |
| 18. „ | 100 | — | 18 | — |
| 1. August | 2 mm | | 40 | — |

Bryum:

$0{,}0123\,^0/_0$, $0{,}0123\,^0/_0$,

ausgesät am 6. Juli:

| | Mit P. | | Ohne P. | |
|---|---|---|---|---|
| | Chloronema | Rhizoid | Chloronema | Rhizoid |
| 7. Juli | — | — | — | — |
| 8. „ | 2 | — | — | — |
| 9. „ | 10 | — | — | — |
| 10. „ | 20 | — | 3 | — |
| 11. „ | 25 | — | 8 | — |
| 12. „ | 40 | — | 8 | — |
| 13. „ | 45 | — | 10 | — |
| 14. „ | 50 | — | 12 | — |
| 15. „ | 60 | — | 20 | — |
| 18. „ | 90 | — | 30 | — |
| 1. August | $1^1/_2$ mm | | 40 | — |

Funaria keimt bei Phosphormangel nicht gleichzeitig mit der Normalkultur aus. Auf beiden Kulturen, phosphorfreien wie phosphorhaltigen, ergrünen die Sporen zu gleicher Zeit; das Auskeimen bei Phosphorhunger erfolgt jedoch einen Tag später. Diese Verzögerung in der Entwicklung hält indessen nicht an, denn bereits am dritten Tag haben die Rhizoiden der phosphorfreien Kultur die der Vergleichskultur an Länge übertroffen. Diese nachträglich aufgetretene Beschleunigung der Rhizoiden dauert fort und nach zehn Tagen erreichen die Rhizoiden fast die doppelte Länge der auf normalen Kulturen gewachsenen, ohne aber die Länge der bei Stickstoffmangel beobachteten zu erlangen.

In zahlreichen Fällen erfolgte bei Funaria das Auskeimen in ziemlich breiten chloronemaartigen Gebilden mit viel Chlorophyll. Im weiteren Entwicklungsverlauf trat jedoch der Rhizoidencharakter des Fadens deutlich hervor. Chlorophyllarm, wie gewöhnlich auf vollständiger Nährlösung, blieben indessen die Rhizoiden bei Phosphorhunger nur selten, namentlich alte Rhizoiden reicherten sich mit dunkelgrünen Chlorophyllkörnern an. Auffällig war bei Funaria auf allen Kulturen ohne Phosphor die intensiv grüne Färbung der Chlorophyllkörner gegenüber denen der Normalkulturen [1]).

Das Auskeimen der Funariasporen erfolgte bisweilen nicht nur an einer Stelle; nach etwa neun Tagen, als die Rhizoiden eine größere Länge erreicht hatten, trat bei einigen an dem dem Rhizoid entgegengesetzten Pol kurze Chloronemabildung ein, gekennzeichnet durch den

1) Dieser Fall von tiefgrüner Färbung des Chlorophylls bei Phosphormangel scheint nicht vereinzelt zu sein; auch Berthold beobachtete bei phosphorfrei gezogenen Exemplaren der grünen Zimmertradescantia eine „schön dunkelgrüne“ Färbung der Blätter. (G. Berthold, „Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation“, 2. Teil, 1. Hälfte. Leipzig 1904, pag. 196.)

großen Chlorophyllreichtum und die größere Breite gegenüber den Rhizoiden. In seltenen Fällen war ein direktes Auskeimen zu Chloronema bei solchen Sporen zu beobachten, die im Vergleich zu anderen sehr spät austrieben.

Bei Bryum wurde der Zeitpunkt des Auskeimens noch weiter als bei Funaria hinausgeschoben. Das Auskeimen trat erst am vierten oder fünften Tage nach der Aussaat ein. Die Sporen verharrten bis dahin in ergrüntem Zustand; die Chlorophyllfarbe war nur bisweilen die intensiv grüne, bei Funaria beobachtete. Die ausgekeimten Bryumsporen zeigten anfangs deutlich Chloronemacharakter. Etwa vom zehnten Tag an trat er jedoch zurück und das Chloronema bräunte sich am Vegetationspunkt. Nach einigen weiteren Tagen hatte sich die Bräunung auf alle Teile des Protonemas ausgedehnt; von Inhaltsbestandteilen traten dann nur noch großtröpfiges, grünschimmerndes Öl und geringe Stärkemengen hervor.

Nach dem Aussäen auf phosphorfreie Nährlösung verschwinden bei Sporen aller Arten die großen Ölquantitäten im Innern der Spore und es kommt zur Bildung von stäbchenförmigen, oft kräftig gefärbten Chlorophyllkörnern. Der Sporeninhalt besteht dann meist aus geringen Mengen Öl und großen grünen Klümpchen von stärkebeladenen Chlorophyllkörnern. Im weiteren Entwicklungsverlauf treten bei Funaria die Ölmengen immer mehr zurück, um so kräftiger entwickeln sich die Stärkemengen. Am 1. August hatte diese Stärkebildung bei Funaria derart zugenommen, daß der ganze Sporeninhalt mit großen, dicken Ballen dicht angefüllt war, ohne daß die Öltropfen gänzlich verschwunden waren.

Die Ergebnisse der angestellten Versuche sind die folgenden: Wie bei der Keimung auf normalen Nährlösungen, so zeigt Funaria auch bei Mangel an unentbehrlichen Nährstoffen, wie Stickstoff und Phosphor, gegenüber den Sporen anderer Moose erhebliche Unterschiede. Bei Stickstoffmangel machen alle Funariasporen von ihrer Fähigkeit, Rhizoiden zu bilden, Gebrauch, und zwar kommt es zu einer abnorm langen Rhizoidenbildung infolge Stickstoffhungers, und schon im Keimungsbeginn macht sich vollständig ernährten Kulturen gegenüber ein Unterschied in der Länge der ausgekeimten Fäden bemerkbar. Den anderen Moossporen kommt, soweit sie von mir untersucht worden sind, dieses Vermögen, so energisch wie Funaria zu reagieren, nicht zu; sie schreiten nur zu Hemmungsbildungen, doch löst auch bisweilen bei ihnen Stickstoffmangel einen Wachstumsreiz aus, indem die stickstoffreien Kulturen ein anfänglich kräftigeres Austreiben beobachten lassen.

Darin, daß die Sporen von Bryum, Bartramia und Polytrichum im Gegensatz zu denen von Funaria mit einer Rhizoidüberverlängerung nicht zu reagieren vermögen, liegt ein Beweis dafür, daß die bei Funaria beobachtete kräftige Rhizoidentfaltung mit gesteigerten Ansprüchen auf Nährsalze, besonders stickstoffhaltige, in Zusammenhang zu bringen ist.

Bei Sporen aller Moose unterbleibt infolge Nitratmangels eine Chloronemabildung gänzlich, da der fehlende Stickstoff einen entscheidenden Einfluß auf die Bildung des Chlorophyllfarbstoffs gewinnt. Die blaßgrüne Färbung der Leucoplasten, wie sie sich bei starken Vergrößerungen beobachten läßt, ist jedenfalls auf geringe Mengen Chlorophyllfarbstoff zurückzuführen, die sich mit Hilfe von Stickstoff, der in geringen Mengen im Innern der Spore in geeigneter Form aufgespeichert war, bilden konnten.

Weniger tiefeingreifende Veränderungen bei der Sporenkeimung bedingt Phosphormangel. Die Wirkung ist bei Funaria eine ähnliche, wie sie Benecke bei Lunularia cruciata beobachtet hat. Funaria schreitet mit wenig Ausnahmen zur Bildung von Rhizoiden; ihre Entwicklung gegenüber solchen der Vergleichskulturen ist zunächst eine verzögerte, dann eine beschleunigte. Bryum bildet keine Rhizoiden aus, sondern Chloronema, das bald den Charakter von Intermediärbildungen annimmt. Das Chloronema wird bei Phosphormangel nicht wie bei fehlendem Stickstoff vollständig unterdrückt, aber zweifellos an seiner normalen Entfaltung gehindert, obwohl Phosphormangel die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffs nicht beeinträchtigt, ja bisweilen sogar zu fördern scheint.

Das Verhalten der Keimungsrhizoiden von Funaria bei Stickstoff- und Phosphormangel charakterisiert dieses Pflänzchen deutlich als Nitrat- oder Ruderalmoos. Man kann sich im Freien leicht von seiner Nährsalzgier überzeugen, wenn man die Standorte dieser Pflänzchen untersucht. Sie gedeihen nur dort, wo ihnen reichliche Nährsalzquellen gewährleistet sind. Im höchsten Grade auffällig ist ihre Vorliebe für verlassene aschenreiche Feuerstätten mit verkohlten Holzresten in Wäldern. Diese kahlen Stellen werden zuerst von ihnen besiedelt und erscheinen dann zur Zeit der Sporogonreifung als gelbe bis dunkelrote Inseln inmitten der übrigen Vegetation so dicht von den Pflänzchen bewohnt, daß sie Konkurrenten im Fortkommen zu hindern scheinen.

Ebensogern als auf Aschenresten siedelt sich Funaria, wie kaum ein anderes Moos, auf Blumentöpfen und Beeten an, die der menschlichen Pflege unterstehen.

Noch der Untersuchung bedarf es, wie sich andere Nitratmoose, z. B. Splachnumarten, bei der Keimung verhalten und ob ihre Rhizoiden bei Stickstoffmangel die gleiche intensive Überverlängerung zeigen. Sporen solcher Moose waren mir leider nicht zugänglich.

## Formen der Rhizoiden.

Bei Untersuchung der Entwicklung des Rhizoidensystems der Laubmoose von der keimenden Spore an zeigt sich, daß die an seinem Aufbau beteiligten Elemente gewisse Verschiedenheiten in der Membranbeschaffenheit und der Stellung der Querwände aufweisen.

Diejenigen Rhizoiden, die hinsichtlich der letzteren Eigenschaft sich am engsten an das mit senkrecht orientierten Querwänden versehene Chloronema anschließen, sind die bei der Keimung der zu konfervenartigen Protonemen austreibenden Sporen von Funaria und Bryum auftretenden Formen (Fig. 1).

In der Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle standen die Querwände dieser Rhizoiden senkrecht zu den Längswänden. Müller-Thurgau[1]) berichtet, daß nur die zuerst angelegten Querwände eine zur Außenwand normale Stellung einnehmen, die jüngeren dagegen geneigt sind; ich konnte mich, besonders an sehr langen, bei Stickstoffhunger gezüchteten Rhizoiden davon überzeugen, daß die Mehrzahl von ihnen durch senkrecht stehende Querwände gegliedert sind. Daneben kommen solche Formen vor, deren Querwände anfangs senkrecht stehen, später um 25° geneigt sind. Als Hauptkennzeichen der in Rede stehenden Rhizoiden muß hervorgehoben werden, daß sie farblose, fädige, unverzweigte und sehr chlorophyllarme Gebilde darstellen, die dem Chloronema an Breite beträchtlich nachstehen. Als zweites Merkmal kommt hinzu, daß ihre Querwände entweder durchgehend oder nur teilweise senkrecht orientiert sind. Hinsichtlich der Neigung der Querwände bestehen demnach zwischen Chloronema und Rhizoid nur insofern Unterschiede, als bei letzterem eine schwache Neigung der Querwand mehr oder weniger häufig auftritt. Das Chloronema zeichnet sich gegenüber diesen Rhizoiden, die sich von der Ansatzstelle an nach ihrem Ende hin verjüngen, durch konstanten Durchmesser aus; es führt zahlreiche meist rundliche Chlorophyllkörner und kontrastiert dadurch mit den chlorophyllarmen, spindelförmige, oft kettenförmig aneinandergereihte Chlorophyllkörner führenden Rhizoiden.

---

1) Müller-Thurgau, l. c., pag. 480.

Die hyalinen Rhizoiden, die bei der Keimung der Sphagnumsporen auftreten, sind mit den eben beschriebenen Rhizoiden von Funaria und Bryum nicht in allen Stücken in Analogie zu bringen. Abgesehen von geringfügigen Breitenunterschieden dieser beiden Formen sind ihre Anlagen verschieden. Nach Sprengung des Exosporiums nimmt bei Sphagnum die Sporenzelle in der Keimungsrichtung stark an Volumen zu und treibt an dem vom Exosporium freien Pol, falls es zu einer von Rhizoidenbildung begleiteten Keimung kommt, zwei Schläuche aus, deren einer zum eigentlichen Chloronema, der andere zum Rhizoid wird. Es findet demnach hier die Anlage von Rhizoid und Chloronema nebeneinander statt, eine Erscheinung, die bei der Keimung von Funaria oder Bryum nicht zu beobachten ist; bei letzteren entspringen Rhizoid und Chloronema im häufigsten Falle an zwei annähernd einander entgegengesetzten Polen und nur selten werden sie zueinander senkrecht, nie aber nebeneinander wie bei Sphagnum ausgebildet. Außer dem eben beschriebenen kommt bei Torfmoosen ein anderer ebenso häufiger Keimungsmodus vor: Das Rhizoid wird nicht aus der Sporenzelle selbst gebildet, sondern geht erst aus der darauf folgenden Chloronemazelle hervor. Dieser Fall, daß das bei der Keimung auftretende Rhizoid der der Sporenzelle benachbarten Zelle entspringen kann, findet sich niemals bei Funaria oder Bryum. Die Stellung der Querwände der Sphagnumrhizoiden war in ihren zuerst angelegten, bisweilen durch reichlicheren Chlorophyllgehalt schwach Chloronemacharakter zeigenden Teilen meist senkrecht, wurde aber nach den Enden hin allmählich schiefer, bis schließlich Neigungswinkel von 45° auftraten. Rhizoiden mit ausschließlich senkrecht orientierten Scheidewänden habe ich nicht beobachten können.

Eine feinfädige, fast farblose Form von Rhizoiden mit nur senkrecht orientierten Querwänden fand ich in seltenen Fällen bei Polytrichum und Bryum als seitliche Auszweigungen des Chloronema. Sie stellen einen besonderen Rhizoidentypus dar, der auch auf Wasserkulturen nicht fehlt. Ihrem Bau nach entsprechen diese Rhizoiden den Formen wie sie Heald[1]) bei Bryum capillare und Goebel[2]) bei Physcomitrium pyriforme beobachtete. Ähnlichkeiten dieser Rhizoiden mit den Keimungsrhizoiden von Funaria und Bryum bestehen, aber bei beiden sind Zeit und Ort der Entstehung verschieden. Die Keimungsrhizoiden nehmen ihren Ursprung aus der Sporenzelle, noch ehe andere

---

1) Heald, l. c., pag. 40.

2) Goebel, „Über die Jugendzustände der Pflanzen“, Flora 1889, pag. 8.

Rhizoiden angelegt sind; die in Rede stehenden Rhizoiden entstehen erst sekundär vom entwickelten Chloronema aus.

Hat das Chloronema eine gewisse Mächtigkeit erlangt, so schreitet es in der Mehrzahl der Fälle zur Ausbildung von kräftigeren, meist braun gefärbten Rhizoiden mit durchgehend um 45° geneigten Querwänden. Diese Rhizoiden, die eine direkte Fortsetzung oder eine seitliche Auszweigung des Chloronemas darstellen, kann man als die eigentlichen Rhizoiden des Protonemas bezeichnen. Sie sind charakterisiert durch den gleichmäßigen, nur am Vegetationspunkt verengerten Durchmesser, durch ihren sehr geringen Chlorophyllgehalt und durch ihre stark, gewöhnlich um 45° geneigten Querwände. Nicht zu leugnen ist allerdings, daß die gegebene Charakteristik in einem Falle versagt, denn sie läßt sich auf die feinen Auszweigungen der Wurzelfilzrhizoiden nicht anwenden, weil hier häufig senkrecht gestellte Querwände vorkommen. Belanglos erscheint es, daß die letzte Querwand der feinen unterirdisch wachsenden Rhizoidenäste oft senkrecht gestellt ist.

Die für diese Rhizoiden aufgestellte Charakteristik kann nicht als erschöpfend gelten, sie betont nur die diesen Rhizoiden gemeinsam zukommenden Merkmale. Zu ihnen treten noch bei einzelnen Gruppen verschiedene Kennzeichen hinzu, die eine Aufstellung folgender Untertypen gestatten:

1. Glatte, meist braun gefärbte Rhizoiden.
2. Papillöse Rhizoiden.
3. Farblose Rhizoiden mit Verwachsungen.
4. Kabelrhizoiden.

Der Gruppe der glatten, meist braun gefärbten Rhizoiden gehören die Mehrzahl der Laubmoosrhizoiden an, z. B. Cinclidotus riparius Host, Orthotrichum cupulatum Hoffm., Grimmia pulvinata Sm., Barbula muralis Timm., Schistotega osmundacea W. et M., Leucodon sciuroides Schwaegr., Andreaea petrophila Ehrh., Funaria hygrometrica Sibth., Dicranum scoparium Hedw., Thuidium delicatulum Br. et Sch., Hypnum molluscum Hedw., Hylocomium splendens Br. et Sch., Ceratodon purpureus Brid., Dicranum undulatum Hedw. Die Längsmembranen dieser Rhizoiden sind vollständig eben und mit braunem bis violettem Farbstoff imprägniert. Seine chemische Zusammensetzung ist noch unbekannt und eine Analyse wird voraussichtlich dadurch auf große Schwierigkeiten stoßen, daß er in reichlicher Menge schwer zugänglich ist. Mir scheint die Vermutung berechtigt, daß er zu den Phlobaphenen gehört, jenen im Pflanzenreich

weit verbreiteten Farbstoffen, welche z. B. Walter[1]) in den sklerotischen Elementen der Farne analytisch nachgewiesen hat.

Die gefärbten Membranen besitzen eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen chemische Agentien, besonders gegen Säuren und Alkalien. Starke Kalilauge verändert, von Quellung abgesehen, die imprägnierte Membran der Rhizoiden selbst bei längerem Einwirken nicht, nur Eau de Javelle und Schultzes Macerationsgemisch üben eine tiefeingreifende Veränderung auf den Farbstoff aus. Schon nach fünf Minuten langem Einwirken hat ersteres Reagens den Farbstoff größtenteils vernichtet. Charakteristisch ist das von Correns[2]) und Paul[3]) beobachtete Verhalten aller gefärbten Rhizoiden gegen konzentrierte Schwefelsäure. Sobald diese Säure in Berührung mit den Membranen kommt, tritt augenblicklich eine kräftige Purpurfärbung auf, die um so kräftiger ist, je reicher der Farbstoffgehalt des Untersuchungsobjektes. Nach Pauls Angaben reagieren von den untersuchten Arten nur die gelbbraunen Rhizoiden von Ceratodon purpureus Brid. und Georgia pellucida Rabenh. nicht in der angegebenen Weise. Es scheint demnach, daß der die Rhizoiden imprägnierende Farbstoff keine einheitliche Zusammensetzung hat.

Die physiologische Bedeutung des Farbstoffs liegt jedenfalls in einer Erhöhung der Widerstandsfähigkeit der Membranen; hierfür sprechen besonders die Beobachtungen Pauls. Er ließ Rhizoiden mehrere Tage in konz. $H_2SO_4$ liegen und fand, daß die hyalinen ungefärbten Teile sehr bald aufgelöst wurden, während die mit Farbstoff imprägnierten Partien allein übrig blieben. Außerdem scheint in der Tat, wie Paul hervorhebt, die Menge des vorhandenen Farbstoffs proportional der Inanspruchnahme der Rhizoiden auf Zug zu sein.

Gewöhnlich sind nicht alle Teile des Rhizoids gleich stark imprägniert; nach dem Vegetationspunkt hin zeigt sich eine Abstufung im Farbenton. Das Ende ist bei den meisten hyalin. Oft geschieht der Übergang zum hyalinen Teil plötzlich, indem der Farbstoff mit einer Querwand aufhört, seltener, z. B. bei Mniumarten, ist die Abstufung in der Farbe eine vollständigere, indem die Längswände der letzten Zelle nach dem apikalen Ende hin allmählich farblos werden. Kräftiger gefärbt sind bei vielen Rhizoiden diejenigen Partien der Längswand, von denen Querwände ihren Ursprung nehmen. Bei Behandlung mit Eau de

1) Walter, „Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne usw.“ Bibl. Bot., Heft 18, 1890.

2) Correns, l. c., pag. 128.

3) Paul, l. c., pag. 237—38.

Javelle verschwindet an diesen Stellen der Farbstoff stets zuletzt. Auch beim teilweisen Übergang eines Rhizoids in Chloronema, wo es zur Auflösung des Farbstoffs kommt, sind es die Querwandpartien der Längsmembran, die bis zuletzt ihren Farbstoff bewahren. Die Auflösung geht von den mittleren Teilen der Längswände einer einzelnen Rhizoidenzelle aus; umgekehrt war an Chloronema und hyalinen Rhizoidenenden von Encalypta streptocarpa zu beobachten, daß die Bräunung bei den Querwandpartien beginnt und von hier aus allmählich die Längsmembran ergreift.

Allgemein scheinen die mit Farbstoff imprägnierten Teile nicht mehr wachstumsfähig zu sein; der Vegetationspunkt bleibt immer hyalin und nur bei breiten, ausgewachsenen Rhizoiden tritt er gefärbt auf. Bei Bildung von Seitenästen an alten braunen Rhizoidenteilen durch Austreiben von früh angelegten, ebenfalls gefärbten schlummernden Knospenanlagen wird deren Farbstoff resorbiert.

Die dritte Gruppe von Rhizoiden unterscheidet sich von der eben beschriebenen dadurch, daß die Oberfläche des ganzen Rhizoids, auch die der feinsten Auszweigungen dicht mit zahllosen Papillen besetzt ist. Die Rhizoiden dieser Gruppe sind ebenfalls mit Farbstoff imprägniert und auch die Papillen sind schwach gefärbt. Diese Papillen, von denen Schimper[1]) annahm, daß sie ein von den Wurzelzellen ausgeschiedenes klebriges Sekret darstellen, sind Wucherungen der Rhizoidenlängswände und sind gegen chemische Agentien ebenso widerstandsfähig als diese. Ihre Gestalt ist unregelmäßig und ihre Größe schwankend, die Basis oft schmäler als die Spitze. In mechanischer Hinsicht dürften sie die Rhizoiden wesentlich unterstützen, indem sie durch Bildung einer rauhen Fläche eine sichere Verankerung im Erdreich gewährleisten. Fraglich scheint es, ob sie in ernährungsphysiologischer Hinsicht der Moospflanze irgend welchen Nutzen bieten. Nicht unberechtigt wäre jedoch die Annahme, daß sie eine Bedeutung als Kapillarapparat für Wasser haben. Von diesem Gesichtspunkt aus ließen sie sich den Papillen und Mamillen an Blättern und Stengelteilen vieler Moose vergleichen, deren Bedeutung als solche angenommen ist[2]). Für diese Funktion spräche auch der Umstand, daß ich die zwischen den Papillen befindlichen Hohlräume niemals mit Erdpartikelchen ausgefüllt fand, was eine solche Bedeutung ausschließen würde.

Die zentrifugale Papillierung der Laubmoosrhizoiden findet ihr Gegenstück in der Innenpapillierung der Zäpfchenrhizoiden der Leber-

1) Schimper, W. Ph., „Icones morphologicae etc.“ Stuttgartiae 1860, pag. 11.
2) Goebel, Organographie, pag. 364—65.

moose. Allerdings kann man in letzterem Falle streng genommen von Papillen nicht sprechen, da hier die Auswüchse mehr leistenförmige sind. Beide Gebilde sind indessen homolog, da sie ihre Entstehung der gleichen Unterlage verdanken; Beziehungen in ihren Funktionen lassen sich nicht auffinden.

Durch besonders kräftige und große Papillierung ist die Gattung Bartramia ausgezeichnet: Bartramia pomiformis Hedw., Bartramia Halleriana Hedw.. Bartramia Oederi Gunner, Bartramia ithyphylla Brid., Bartramia stricta Brid. Kleinere Papillen zeigen die Rhizoiden von: Mnium affine Bland., Mnium hornum Hedw., Anacalypta lanceolata Röhl., Bryum roseum Schreb., Mnium undulatum Hedw. und viele andere.

Die dritte Gruppe umfaßt nur die Gattungen Buxbaumia und Diphyscium. Ihre Rhizoiden sind vollkommen farblos, aber insofern iuteressant, als häufig Verschmelzungen von einzelnen Rhizoiden vorkommen, so daß H-förmige Bildungen auftreten. Eingehend ist diese Gruppe von Haberlandt[1]) und Paul[2]) beschrieben worden.

Ebenfalls farblos sind die Rhizoiden bei der großen Familie der Polytrichaceen. Sie nehmen eine Ausnahmestellung dadurch ein, daß die einzelnen Rhizoiden sich zu einem Kabel verflechten, derart, daß um ein besonders starkes zentrales Rhizoid schwächere Rhizoiden sich winden. Der Vorteil der kabelartigen Rhizoidengeflechte liegt in einer Erhöhung der Zugfestigkeit und der Möglichkeit einer kapillaren Wasserleitung zwischen den einzelnen Gebilden des Kabels[3]).

Eine besondere Stellung nehmen die Rhizoiden von Encalypta streptocarpa Hedw. und Barbula ruralis Hedw. ein; es sind gewöhnliche glatte braungefärbte Rhizoiden, deren plasmatischer Inhalt eine zähe Schleimschicht von wechselnder Dicke ausgeschieden hat. Bei Barbula ruralis Hedw. ist diese Schleimschicht zart und farblos und infolgedessen schwer zu beobachten, oft aber durch dem Schleim anhängende Fremdkörper in ihrem Verlauf gekennzeichnet. Bei Encalypta streptocarpa Hedw. ist die dicke, bräunlich gefärbte Schleimschicht an älteren Rhizoiden erhärtet und zeigt auf Querschnitten bisweilen konzentrische Schichtung, was wahrscheinlich macht, daß nicht nur einmalige Schleimabsonderung stattgefunden hat. Besonders kräftige Schleimanhäufung findet sich bei Encalypta streptocarpa bisweilen

1) Haberlandt, l. c., pag. 223.

2) Paul, l. c., pag. 248.

3) Paul, l. c., pag. 238; Vaupel, „Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten", Flora 1903, pag. 266—68.

an den hyalinen Teilen des Rhizoids; und am Vegetationspunkt kann es zur Bildung einer wurzelhaubenartigen Hülle kommen. Encalypta streptocarpa ist ein kalkbevorzugendes Moos und mit Vorliebe ein Bewohner der Spalten des Kalkgebirges; der Schleim wird den Rhizoiden als Gleitmittel das Eindringen in die Gesteinsmassen erleichtern und den zarten Vegetationspunkt vor dem Gestein schützen. Außerdem vermag der Schleim Wasser festzuhalten und so die Rhizoiden vor Austrocknung zu bewahren.

Die Bedeutung eines charakteristischen Merkmals für die Rhizoiden der Encalyptaceen kommt dieser Schleimhülle nicht zu, wenigstens habe ich sie bei Encalypta vulgaris nie beobachten können.

Bei Barbula ruralis dürfte die bei den Rhizoiden dieses Mooses beobachtete Fähigkeit, Sandkörnchen, die mit ihnen in Berührung kommen, zusammenzukleben [1]), auf diese Schleimabsonderung zurückzuführen sein.

Häufig ließ sich bei Rhizoiden von Encalypta streptocarpa, seltener bei solchen anderer Arten, beobachten, daß in den einzelnen Zellen in Richtung der Längswand, von den Ansatzstellen der Querwand ihren Anfang nehmend, Bogenlinien auftraten, die offenbar von Membranfaltungen herzurühren schienen. Auf Querschnitten und durch Macerieren des Materials konnte ich mich von der Richtigkeit dieser Vermutung überzeugen. Wahrscheinlich lösen sich beim Eintrocknen innere Membranlamellen leicht ab.

---

## Bedeutung und Funktion der Rhizoiden.

Die Wurzeln und wurzelartigen Gebilde dienen allgemein einem doppelten Bedürfnis der pflanzlichen Organismen, dem der sicheren Fixierung am Standort und dem der Aufnahme des zum Lebensbetrieb notwendigen, im Substrat verteilten Wassers mit den in ihm gelösten Nährstoffen. Diese beiden Funktionen der Wurzeln stehen einander in der Regel an Wichtigkeit nicht nach. Eine Verschiebung im Verhältnis der Bedeutung beider Aufgaben tritt jedoch dann ein, wenn die Pflanze an oberirdischen Teilen Organe zur Ausbildung bringt, die — zu Leistungen analog denen der Wurzeln befähigt — eine Entlastung der Wurzeln herbeiführen müssen. Hierbei kommt ausschließlich eine Entlastung in ernährungsphysiologischem Sinne in Frage: sie kann so weit gehen, daß die Wurzeln, wie wir als extremes Beispiel bei den Epiphyten finden, nur noch Haftorgane darstellen.

1) Goebel, „Die Muscineen“, Handb. d. Bot. v. Schenk, Bd. II, pag. 374.

Es fragt sich nun, wie liegen die Verhältnisse bei den Laubmoosen, deren Pflänzchen mangels einer Cuticula als Ganzes zur Wasseraufnahme befähigt sind. Sind die Rhizoiden der Laubmoose in der Tat, wie Paul von rein biologischen Gesichtspunkten ausgehend annimmt, in erster Linie Haftorgane, und tritt ihre Bedeutung als nahrungsaufnehmende Organe ganz zurück?

Es ist unmöglich, diese Frage auf rein experimentellem Wege zu lösen, da zur Größenbestimmung der außerdem allzu heterogenen Funktionen keine Methoden vorliegen. Eine derartige Untersuchung kann sich nur darauf beschränken, Versuche anzustellen, die einen Einblick in die Funktion der Rhizoiden gestatten.

Für den Nachweis, daß ein Organ der Nahrungsaufnahme dient, erschien mir eine geeignete Methode die folgende: Man läßt Pflanzenteile, die zur Bildung des zu untersuchenden Organes befähigt sind, teils auf stickstoffreier, teils auf normaler isotonischer Nährlösung wachsen und vergleicht ihren Wachstumsverlauf. Tritt dann im Vergleich zur Normalkultur bei der stickstoffreien Kultur Überverlängerung oder überhaupt reichlichere Rhizoidenbildung infolge von Stickstoffhunger ein, so muß das fragliche Organ in Beziehung zur Aufnahme des Stickstoffs stehen; es wäre sonst nicht verständlich, warum der Stickstoffmangel eine Verlängerung resp. Vermehrung dieser Organe bedingt.

In diesem Sinne habe ich die schon früher beschriebenen Versuche bei der Keimung der Funariasporen angestellt und gefunden, daß die Rhizoiden der stickstoffreien Kulturen energisch auf das Fehlen dieses Stoffes reagierten, indem sie ohne Ausnahme mit der Bildung überverlängerter Rhizoiden antworteten. Liegt hierin schon ein deutlicher Hinweis auf die hohe ernährungsphysiologische Bedeutung dieser Rhizoiden, so kommen noch andere Beobachtungen hinzu, die mich zu der Annahme veranlassen, daß die der Spore entkeimenden Wurzelfäden neben Haftorganen auch unentbehrliche Ernährungsorgane darstellen.

Die Rhizoiden treten, wie früher erwähnt, auf Nährlösungen aller Konzentrationen auf; auf denen höchster Konzentration bleiben sie im Gegensatz zu denen niederer kurz, stellen also bald ihr Wachstum ein. In dieser Erscheinung der Abhängigkeit der Rhizoidenbildung von der Konzentration liegt ein Beweis dafür, daß die Rhizoidenentfaltung in enger Beziehung zur Nahrungsaufnahme steht.

Die Bevorzugung der Funariasporen gegenüber denen der früher untersuchten Arten in der Ausbildungsfähigkeit von Rhizoiden erscheint unverständlich, wenn wir diese Rhizoiden nur als Haftorgane betrachten,

da die Standorte dieser Moose die gleich günstigen sind und deshalb an die Keimungsrhizoiden all dieser Moose die gleichen Anforderungen in mechanischer Hinsicht gestellt werden. Die Ursache der stärkeren Rhizoidenbildung der Funariasporen kann nur in dem gesteigerten Nährsalz — spec. Nitratbedürfnis dieser Sporen liegen. Als Reservestoff enthalten sie nur geringe Mengen von stickstoffhaltigen Stoffen; um ihren großen Bedarf an Stickstoff bei der schnell erfolgenden Chloronemabildung zu decken, bedarf es der Oberflächenvergrößerung der Rhizoiden.

Auch den bei der Keimung anderer Moossporen bisweilen auftretenden Rhizoiden wird man einen höheren ernährungsphysiologischen Wert nicht absprechen können; nur erscheint ihre Aufgabe im Vergleich zu denen von Funaria weit geringer infolge der meist bescheideneren Ansprüche ihrer Chloronemata an Stickstoff. Daraus dürfte sich das Verhalten der Bryumsporen bei Stickstoffmangel erklären.

Paul nimmt auch für diese Sporenkeimungsrhizoiden vorwiegend mechanische Bedeutung in Anspruch und als Beweis hierfür führt er das Ergebnis eines von ihm nachgeprüften Experiments von Meyen an. Paul[1]) sagt: „Läßt man Moossporen — ich nahm wieder solche von Funaria — das eine Mal auf feuchtem Sand, das andere Mal auf reinem Wasser auskeimen, so entwickeln sich aus den ersteren entweder vorwiegend oder mit dem grünen Protonema gleichen Schritt haltend Rhizoiden; im zweiten Falle dagegen unterbleibt die Entwicklung derselben und es schwimmt nur grünes Fadengewirre auf dem Wasser.“ Paul sieht in der Unterdrückung der Rhizoiden auf der Wasserkultur ein Ausbleiben der Entwicklung von Haftorganen und einen Beweis für die mechanische Funktion der Rhizoiden. Ich habe wiederholt Funaria-, Bryum- und Sphagnumsporen ausgesät, um mich von der Richtigkeit dieses Experiments zu überzeugen, aber niemals gelang es mir, ausschließlich ein grünes Fadengewirre von Chloronema zu beobachten. Auf Regenwasser waren weder die Bryum- noch die Funariasporen zu normalem Auskeimen zu bringen. Beide zeigten chlorophyllose Hemmungsbildungen mit vorwiegend braunem Aussehen. Die Funariasporen waren nach 5 Wochen nur stark aufgequollen, die Bryumsporen waren teilweise ganz kurz zu gebräunten Gebilden mit grünschimmerndem Öl und sehr blassen Chlorophyllkörnern ausgekeimt. Kräftigere Entwicklung wiesen nur die Sporen von Sphagnum squarrosum auf; sie zeigten teilweise ziemlich lange, schmale Hemmungsbildungen, wie ich sie früher schon bei Stickstoffmangel beobachtet hatte,

1) Paul, l. c., pag. 262.

nur waren im vorliegenden Falle die Chlorophyllkörner zahlreicher und nicht ganz so blaß. Auch das Aussehen dieser Kulturen war infolge des vorherrschenden Farbentones der Exinen braun.

Noch ungünstiger gestalteten sich die Versuche auf destilliertem Wasser, wo es fast nur zu Auftreibungen und Mißbildungen kam. Einen Erfolg im normalen Auskeimen hatte ich erst bei Anwendung von Brunnenwasser. Es gelang festzustellen, daß Funaria auf Brunnenwasser ohne Ausnahme zunächst zur Bildung langer Rhizoiden und erst sekundär zur Entfaltung spärlichen Chloronemas schritt. Damit, daß die Funariasporen imstande sind, auf Wasserkulturen Rhizoiden zu bilden, fällt der Beweisversuch Pauls, daß diese Rhizoiden in erster Linie Haftorgane sind.

Die eingangs erwähnte Methode zur Prüfung der Funktion der Rhizoiden suchte ich auch auf die Rhizoiden der eigentlichen Laubmoospflanze anzuwenden. Zur Benutzung kamen Konzentrationen von $0{,}004\,\%$ resp. $0{,}003\,\%$, $0{,}008\,\%$ resp. $0{,}007\,\%$ und $0{,}051\,\%$ resp. $0{,}046\,\%$ der früher angegebenen Nährlösungen und $^1/_2$—2 cm lange, sorgfältig in Regenwasser und aqua destillata gereinigte rhizoidenlose Zweigstücke folgender Moose: Mnium hornum Hedw., Mnium affine Bland., Mnium undulatum Hedw., Encalypta streptocarpa Hedw., Hypnum crista cratensis L., Hypnum purum L., Hylocomium splendens Br. et Sch., Hypnum triquetrum L., Thuidium delicatulum Br. et Sch., Cinclidotus riparius Br. et Sch. und Fontinalis antipyretica L.

Das Verhalten der Moosteile auf nitratfreien Kulturen war jedoch nicht immer ein von den Normalkulturen abweichendes. In beiden ging bei Verwendung der Konzentrationen von $0{,}004\,\%$ resp. $0{,}003\,\%$ und $0{,}008\,\%$ resp. $0{,}007\,\%$ die Ausbildung der Rhizoiden genau parallel. Weder in den ersten Tagen noch nach 1—3 Wochen zeigten die nitratfreien Kulturen eine Überverlängerung oder Vermehrung der Rhizoiden. Dagegen zeichneten sich auf beiderlei Nährkulturen die einzelnen Moose untereinander durch verschieden reiche Rhizoidenentwicklung aus. Durch gleich kräftiges Austreiben der Rhizoiden waren die Mniumarten und Encalypta charakterisiert; ihre Rhizoiden erreichten bis zu $1^1/_2$ cm Länge. Winzige und äußerst spärliche Rhizoiden bildeten die pleurocarpen Moose: Thuidium delicatulum und die Hypnumarten an den Abtrennungsstellen ihrer Zweige und an einzelnen Seitenästchen. Fontinalis bildete nur in einem Falle auf einer nitratfreien Kultur am Stengel einige vereinzelte $1^1/_2$ mm lange Rhizoidenbündel, Cinclidotus hingegen gar keine. Es findet also eine Abnahme in der Fähigkeit der Rhizoiden-

bildung von den Acrocarpen oder zentralstrangführenden Moosen über die Pleurocarpen nach den Wassermoosen hin statt.

Ebensowenig wie Hellkulturen zeigten nitratfreie und nitratführende Dunkelkulturen dieser Konzentrationen eine Differenz in der Entwicklung der Rhizoiden. Letztere hatten aber bedeutendere Länge, als die der gleichzeitig aufgestellten Hellkulturen erreicht.

Ein teilweise verändertes Bild boten die Kulturen der Konzentration $0{,}_{051}$ % resp. $0{,}_{046}$ %, für die Zweigstücke von Mnium undulatum Hedw., Mnium hornum Hedw., Hypnum crista cratensis L. und Fontinalis antipyretica L. zur Benutzung kamen, indem hier eine Förderung des Rhizoidenwachstums und eine Vermehrung der Rhizoiden auf den nitratfreien Lösungen deutlich in Erscheinung trat. Am frühesten, etwa nach 10 Tagen, machten sich die Unterschiede bei jungen Zweigstückchen von Mnium undulatum Hedw. geltend. Auf den kompletten Lösungen entwickelten sich nur wenige und kurze Rhizoiden, auf den nitratfreien bedeutend zahlreichere und längere an allen Teilen des Moosstückes. Die größte Länge der Rhizoiden auf nitratfreien Kulturen erzielte ich an jungen Teilen von Mnium hornum; nach 3 Wochen zeigten die stickstoffhungrigen Moosstücke die auffälligsten Unterschiede gegenüber solchen der Normalkulturen hinsichtlich der Entfaltung der Rhizoiden; sie waren nicht nur länger und zahlreicher, sondern auch reicher verästelt. Gegenüber diesen zentralstrangführenden Moosen zeigten Hypnum crista cratensis L. und Fontinalis das schon früher bei den anderen Konzentrationen geschilderte Verhalten.

Wenn auch die in der angegebenen Weise vorgenommenen Untersuchungen zu keinem einheitlichen Endergebnis führten, so sind sie immerhin geeignet, auf die Funktion der Rhizoiden einiges Licht zu werfen. Im Verhalten der Rhizoiden der zentralstrangführenden Moose auf den nitratfreien Lösungen macht sich das Bestreben geltend, aus einem der Ernährung des Sproßsystems hinderlichen Medium in ein ihre normale Funktion gestattendes zu gelangen und die nährsalzaufnehmende Oberfläche durch Vermehrung ihrer Zahl zu vergrößern. Diese Verlängerung und Vermehrung der Rhizoiden repräsentiert eine typische Regulation, die allerdings in unserem Falle durch den gänzlichen Mangel von Stickstoff ihr Ziel verfehlt[1]). Daß die Rhizoiden diese Regulation übernehmen, kann nur für ihre ernährungsphysiologische Funktion sprechen, wie anderseits das Ausbleiben derartiger Regu-

1) Vgl. hierzu die interessanten Ausführungen Beneckes. Benecke, l. c., pag. 40—42.

lationen bei Hypnum und Fontinalis auf eine untergeordnete Bedeutung ihrer Rhizoiden als Organe der Nahrungszufuhr hinweisen muß.

Benecke[1]) unterzog rhizoidenfreie Stücke von Ricciapflänzchen derselben Versuchsanstellung, wie ich sie bei Fontinalis und Cinclidotus angewandt habe und konnte beobachten, daß die stickstoffreie Kultur mit besonders reichlicher Rhizoidenentwicklung reagierte. Das Verhalten der wasserbewohnenden Laubmoose bei Stickstoffmangel ist demnach ein gänzlich verschiedenes gegenüber den von Benecke untersuchten amphibisch lebenden Riccien.

Einen weiteren Hinweis auf die Leistungen der Rhizoiden der Laubmoospflanze geben die Untersuchungen, die Rostock[2]) über die Aufnahme und Leitung des Wassers in den Moospflänzchen angestellt hat.

Rostock unterscheidet entsprechend der Ausbildung des Zentralstranges im Moosstämmchen drei Gruppen von Laubmoosen: Moose mit Zentralstrang, Moose mit rudimentärem Zentralstrang und Moose ohne Zentralstrang. Alle drei Gruppen weisen interessante Verschiedenheiten auf. Die Moose der I. Gruppe mit Zentralstrang kommen an feuchten Orten vor, wo zur Aufnahme für die stets zahlreichen Rhizoiden reichlich Wassermengen zu Gebote stehen. Die Pflänzchen zeigen aufrechten Wuchs, freie unbehinderte Entfaltung der Blätter und eine gewisse Unabhängigkeit voneinander. Die Transpiration ist kräftig und als Assimilationsprodukt findet sich in den meist isodiametrischen Zellen Stärke. Gruppe II und III dagegen führt mit Ausnahme der Barbulaarten nur wenige Rhizoiden und bewohnt trockne, für die Wasseraufnahme schwerlich in Frage kommende Standorte oder Gewässer; die Transpiration fällt. da die Pflänzchen als Assimilationsprodukt in langgestreckten Zellen Zucker führen, gering aus. Von den Wassermoosen abgesehen, kriechen die Stämmchen, dicht mit eng anliegenden Blättchen besetzt, am Boden hin und neigen zu engem Zusammenschluß. Gruppe I bewirkt die Nährsalzaufnahme durch die Rhizoiden und den inneren Transpirationsstrom, die Formen der Gruppe II und III besitzen in dem eng anliegenden Blattwerk ein zur Leitung und Festhaltung des Wassers wirksames Kapillarsystem, das es den am Boden hinkriechenden Pflänzchen ermöglicht, mit ihrer ganzen Oberfläche Nährsalze aufzunehmen. Die Wasserspeicher der ungeträngten Formen sind die großen Kapillarräume der dicht anliegenden Blätter; ihre Füllung geschieht ohne Ver-

1) Benecke, l. c., pag. 35.

2) Rostock, „Über Aufnahme und Leitung des Wassers in der Laubmoospflanze. Inaug.-Diss. Jena. Erfurt 1902.

mittlung der Rhizoiden durch Kapillarwirkung. Der Wasserspeicher der Gruppe I ist der Zentralstrang, seine Versorgung mit Wasser übernehmen fast ausschließlich die Rhizoiden, da nach Rostocks Experimenten die Blätter aufgesogenes Wasser nur in ihrem eigenen Interesse verwenden.

Entsprechend dem von Rostock geschilderten verschiedenen Verhalten der Moose bei der Wasseraufnahme und Speicherung je nach dem Fehlen oder Vorhandensein des Zentralstrangs, muß die Funktion der Rhizoiden eine sehr ungleiche sein. Den Rhizoiden der zentralstrangführenden Moose kommt infolge ihrer Bedeutung als zentralstrangfüllende Organe eine hohe ernährungsphysiologische Aufgabe zu, von deren Wichtigkeit folgende von Rostock angeführte Beobachtung überzeugt: Pflänzchen von Mnium punctatum, in feuchtem Substrat wurzelnd, wurden bei ausgeschlossener äußerer Wasserleitung der Stammspitzen beraubt und in feuchte Atmosphäre gebracht. Nach 1 Stunde traten aus der Schnittfläche Flüssigkeitstropfen aus. Der Wassertransport nach oben durch Rhizoiden und Zentralstrang war also ein äußerst reger.

Mit dem Wegfall des Zentralstranges und dem Auftreten geringerer Transpiration und einer äußeren kapillaren Leitung und Speicherung durch dicht anliegende Blättchen oder Paraphyllien findet eine Entlastung der Rhizoiden in ernährungsphysiologischem Sinne statt. Die Bedeutung der Rhizoiden als Organe der Nahrungszufuhr schwindet und ihre Funktion als Haftorgane tritt in den Vordergrund. In dem Maße, als sie mehr mechanischen Zwecken dienen, muß bei der Mehrheit dieser Moose ihre Zahl eine Verringerung erfahren und sie werden nur noch dort zahlreicher auftreten, wo sich die Notwendigkeit der Fixierung des Pflänzchens am Standort geltend macht. Reichliche Rhizoidenentfaltung müssen deshalb infolge erhöhter Ansprüche an das mechanische Haftsystem zentralstranglose Epiphyten und Gesteinsmoose aufweisen. Auch Vertreter der zentralstrangführenden Moose, die sich an exponierten Stellen angesiedelt haben, werden natürlich ein kräftigeres Rhizoidensystem als gewöhnlich zeigen.

Am weitesten ist die Reduktion der Rhizoiden als Ernährungsorgane bei den Wassermoosen gegangen; hier bedarf es keines Beweises, daß sie ausschließlich Haftorgane darstellen.

Wir finden also bei den Laubmoosen eine Abstufung im ernährungsphysiologischen Verhalten der Rhizoiden, derart, daß die ernährungsphysiologische Bedeutung, bei den Formen mit Zentralstrang beginnend, nach den zentralstranglosen Moosen hin abnimmt, bis sie bei den Wassermoosen vielleicht gänzlich schwindet.

Zur Beurteilung der Aufgaben der Protonemarhizoiden liegen bis auf die Sporenkeimungsrhizoiden, deren Bedeutung ich klargelegt habe, keine Anhaltspunkte vor. Meines Erachtens scheint jedoch die Annahme gerechtfertigt, daß sie wesentlich als Haftorgane zu würdigen sind, da auch dem Chloronema, infolge der engen Berührung mit dem Boden, eine direkte Aufnahme der Nährsalze möglich ist.

Die gewonnenen Resultate stimmen nur zum Teil mit denen Pauls überein, nur insofern, als die Rhizoiden der Laubmoose ohne oder mit rudimentärem Zentralstrang in Frage kommen. Die abweichenden Auffassungen erklären sich aus der Verschiedenheit der Wege, die wir eingeschlagen haben, um zum Ziel zu gelangen. Paul kommt unter Vernachlässigung der zentralstrangführenden Moose zu der Ansicht, daß die Rhizoiden kaum andere als mechanische Bedeutung haben könnten. Seinen Darlegungen kann man nicht den Vorwurf der Einseitigkeit ersparen, denn bei Prüfung seiner Beweise findet man, daß sie gegenteilige Ansichten nicht ausschließen. Als Argument für seine Anschauung betrachtet er unter anderem den Umstand, daß die Rhizoiden dort, wo sie am stärksten in Anspruch genommen werden, am kräftigsten entwickelt sind, so je nach der Beschaffenheit des Bodens, auf Sandboden am längsten, auf Tonboden am kürzesten. Aus dieser von Paul nachgewiesenen Tatsache, daß die Rhizoiden auf dem lockeren Sandboden am längsten sind, läßt sich nicht folgern, daß diese Verlängerung ausschließlich im Zusammenhange mit der Haftfunktion der Rhizoiden steht. Es mußte berücksichtigt werden, daß mit der Änderung der Bodenbeschaffenheit neben den mechanischen Bedingungen auch die Bodenqualität und damit Luftgehalt, Nährgehalt und Wasserkapazität des Bodens andere werden und als wichtige Faktoren die Gestaltung der Rhizoiden beeinflussen. Für höhere Pflanzen ist auf die Längenunterschiede in der Entwicklung des Wurzelsystems auf magerem Sandboden und anderen fetteren Substraten mehrfach hingewiesen worden[1]), und solche Beobachtungen mußten bei Beurteilung der Funktion wurzelähnlicher Organe, bei denen mit der Möglichkeit ernährungsphysiologischer Bedeutung zu rechnen war, Beachtung finden.

Ebensowenig liegt in der Tatsache, daß die Rhizoiden bei schwimmenden Moosen fehlen, eine Stütze von Pauls Anschauung. Die Rhizoiden können wie die Wurzeln vieler phanerogamer Hydrophyten im Wasser auch deshalb überflüssig sein, weil die Nährstoffaufnahme auch ohne ihre Beihilfe in ausreichendem Maße erfolgen kann. Übrigens

---

1) Vgl. z. B. Benecke, l. c., pag. 37.

konnte ich mich davon überzeugen, daß die Ausbildung der Rhizoiden auf Wasser nicht immer unterdrückt wird. Funariapflänzchen, mit wenigen kurzen Rhizoiden auf Tonscherben festgeheftet, waren in ein Glasbecken mit sehr reinem Regenwasser gebracht worden. Nach einiger Zeit lösten sich die Pflänzchen los und schwammen nun teilweise untergetaucht auf der Oberfläche. Nach sechs Wochen hatten die $^1/_2$ cm großen Pflänzchen $3^1/_2$ cm lange braune Rhizoiden gebildet, die keine Neigung verrieten, in Chloronema überzugehen. Ich vermute, daß diese Rhizoidenbildung dem Nahrungsbedürfnis der Pflänzchen in dem nährstoffarmen Regenwasser entsprang, und daß es sich hier um eine Bestätigung der Anschauung Klemms[1]) handelt, wonach Rhizoidenbildung ein Zeichen für Bedürfnis der Pflanzen an Nährsalzen ist.

## Die Schiefstellung der Querwände in den Laubmoosrhizoiden.

Die junge Zellwand in sich teilenden Zellen nimmt in der großen Mehrzahl der Fälle eine solche Stellung ein, daß sie eine relativ kleinste Fläche, eine sogenannte Minimalfläche, darstellt; sie setzt sich einer älteren in derselben Weise an, wie es eine gewichtslose Flüssigkeitslamelle tun würde. Diese merkwürdige Ähnlichkeit im Verhalten von Zellwand und Flüssigkeitslamelle gab Veranlassung, die Erscheinung der Zellwandbildung auf die für Flüssigkeitslamellen geltenden, von Plateau und seinen Schülern eingehend erforschten Gesetze zurückzuführen. Ein Beispiel auffälliger Querwandstellung, das dem bei Flüssigkeitslamellen studierten Verhalten nicht entspricht, bieten die Rhizoiden der Laubmoose. Die das Rhizoid gliedernden Trennungswände stellen in der Mehrzahl der Fälle nicht Flächen minimae areae dar, sondern nehmen eine zu den Längswänden geneigte Stellung ein.

Das abnorme Verhalten der Rhizoidenquerwände legt die Vermutung nahe, daß diese Abweichung von einer sonst fast allgemeinen Gesetzmäßigkeit keine zufällige sein kann, sondern eine für den Organismus vorteilhafte Einrichtung darstelle. Offenbar von einem solchen Gesichtspunkt aus gab Haberlandt, nachdem die Unhaltbarkeit der Müller-Thurgauschen Theorie bewiesen war, seine Erklärung für das sonderbare Verhalten der Querwände, wonach ihre Schiefstellung eine „Forderung des Prinzipes der Oberflächenvergrößerung“ sei und den osmotischen Stoffverkehr der einzelnen Zellen erleichtere. Seine Ansicht hat meines Wissens ohne Kritik allgemein Anerkennung gefunden

1) Klemm, „Über Caulerpa prolifera“, Flora 1893, pag. 484.

und es dürfte kaum gelingen, Einwände schwerwiegender Natur ihr gegenüber geltend zu machen. Ein Moment, das zu ihren Ungunsten spricht, sei hier angeführt: Die Rhizoiden der Wassermoose, z. B. der Fontinalis- und Cinclidotusarten, haben, wie Haberlandt[1]) selbst erwähnt, die rein mechanische Aufgabe, diese Pflanzen an der Unterlage zu befestigen und doch zeigen sie eine Neigung der Querwände, oft stärker als von 45°. Eine Erklärung für diese Erscheinung vermag die Haberlandtsche Theorie nicht zu geben, weil hier jede wenigstens kräftigere Stoffleitung ausgeschlossen ist; man könnte höchstens einwenden, daß es sich bei den Wassermoosrhizoiden um eine erbliche Fixierung handelt.

Läßt dieser Einwand ein gewisses Bedenken für Haberlandts Theorie zu, so darf nicht verkannt werden, daß dort, wo den Rhizoiden eine kräftige Stoffleitung zufällt, besonders bei den zentralstrangführenden Moosen, eine schiefe Stellung der Querwände dem osmotischen Stoffverkehr förderlich sein muß; ob sie aber wirklich in seinem Dienst steht und aus dem Bedürfnis beschleunigten Stoffaustausches von Zelle zu Zelle entstanden ist, kann nicht als feststehende Tatsache betrachtet werden. Auch grüne Protonemateile dienen, wenn sie sich unmittelbar an Rhizoiden anschließen, dem Weitertransport der Nährsalze, ohne daß damit eine Schiefstellung der Querwände verbunden wäre.

Da auch die früher angeführte Giesenhagensche Erklärung für die Schiefstellung infolge ihres teilweise hypothetischen Charakters keine absolute Klärung der in Rede stehenden Verhältnisse zu geben vermag, erscheint es notwendig, auch von einem anderen Gesichtspunkt aus eine Lösung der Frage über die Bedeutung der schiefgestellten Querwände zu versuchen. Man könnte annehmen, daß es mechanische Bauprinzipien sind, die diese Ausnahme von der Regel erforderlich machen, und daß es sich bei den Rhizoiden um besonders zugfeste Konstruktionen handelt, die dem speziellen Zweck angepaßt sind, mechanischen Eingriffen, denen die Rhizoiden als ausdauernde Gebilde etwa bei wechselndem Wassergehalt des Substrats, Gefrieren und Wiederauftauen usw. ausgesetzt sind, energisch Widerstand entgegenzusetzen. Weiterhin wäre zu erwägen, ob die Schiefstellung bei der Inanspruchnahme dieser Organe auf Biegungsfestigkeit Vorteile zu bieten vermag.

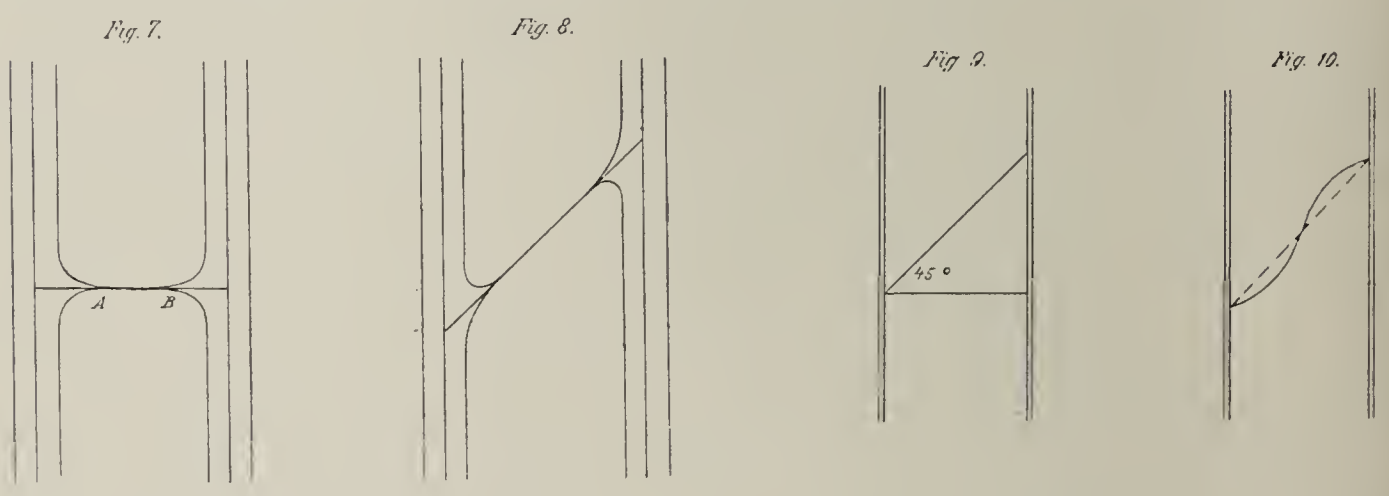
Ehe eine Erörterung der angedeuteten Fragen vorgenommen werden kann, bedarf es einer möglichst genauen Feststellung des anatomischen Baus der Rhizoiden, speziell der Verkittung der Quermembranen mit den Längsmembranen.

---

1) Haberlandt, l. c., pag. 205.

Besonders geeignete Objekte für dieses Studium boten wegen ihrer beträchtlichen Breite und Größe die Rhizoiden von Encalypta streptocarpa Hedw. und Barbula ruralis Hedw. Es wurde zunächst versucht, mittelst Microtom Quer- und Längsschnitte von ihnen herzustellen, doch scheiterten alle Versuche in dieser Richtung an der Sprödigkeit des Materials.

Mit Hilfe stärkster Vergrößerungen und bei Anwendung von Ölimmersion, besonders leicht nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle, gelang es mir festzustellen, daß sich die Rhizoidenlängswand aus zwei ungleichwertigen Teilen zusammensetzt, einer äußeren kontinuierlichen, wahrscheinlich homogenen, nicht lamellierten Schicht, die in ihrer Ausdehnung der ganzen Rhizoidenoberfläche gleichkommt und aus inneren, nicht kontinuierlichen Verdickungsschichten, die in ihrer Gesamtheit von gleichem oder größerem Durchmesser als die äußere Schicht sind[1]). Diese Verdickungsschichten greifen auf den peripheren Teil der schiefen Querwand über und diese selbst sieht man als dunkleren Streifen die Verdickungsschichten benachbarter Zellen trennen, um sich vielleicht an eine zwischen den beiden Schichten befindliche kontinuierliche Lamelle anzusetzen. Ein durch die Achse des Rhizoids gelegter Längsschnitt würde dann schematisiert ein Bild, wie es Fig. 8 zeigt, geben. Würde die Querwand nicht schief, sondern normal zur Außenwand orientiert sein, so ergäbe sich das in Fig. 7 dargestellte Schema.




Denkt man sich nun ein solches Rhizoid mit senkrecht orientierten Querwänden wie in Fig. 7 einer Zugkraft ausgesetzt, so werden die zwischen den Querwänden gelegenen Teile der äußeren und inneren Schicht gedehnt. Zugleich werden aber auch die Querwandpartien in Anspruch genommen und es wird Gefahr vorhanden sein, daß sich die auf die Querwände übergreifenden sekundären Verdickungsschichten in

1) Haberlandt (l. c., pag. 203) erwähnt, daß sich die Außenwandung der Rhizoiden im Alter deutlich in zwei Schichten differenziert.

*A* und *B* von ihren Ansatzstellen trennen, wodurch ein Zerreißen der kontinuierlichen Schicht leicht eintreten könnte. Die Verankerung der Verdickungsschichten würde nun eine um so sicherere sein, je weiter sie auf die Querwand übergreifen, damit wäre aber der Nachteil einer beträchtlichen Verminderung des dünnen, den Stoffaustausch ermöglichenden Teils der Querwand verbunden.

Fassen wir demgegenüber den in den Rhizoiden verwirklichten schiefen Verlauf der Querwand ins Auge, so stellt diese eine viel größere, weil elliptische Fläche dar. Mit dieser Vergrößerung sind aber mehr Ansatzstellen für die Verdickungsschichten als früher bei kreisförmigem Durchmesser gegeben, ihre Verankerung muß demnach weit sicherer sein und dem Rhizoid größeren Schutz gegen Zerreißen verleihen. Zugleich können sich die Verdickungsschichten auf der Querwand ausbreiten, ohne daß deshalb der unter Umständen für den Stoffaustausch in Frage kommende Teil eine so weitgehende Beschränkung erführe.

Die Vorteile einer Schiefstellung der Querwände in mechanischer Hinsicht sind demnach nicht zu verkennen. Die gefährdeten Punkte *A* werden nicht auf einen Kreis, sondern auf eine Ellipse verteilt, so daß die Haftflächen der sekundären Verdickungsschichten wesentlich vergrößert werden.

Von der Vergrößerung, die die Ansatzstellen der Verdickungsschichten bei der Schiefstellung der Querwand erfahren, kann man sich leicht ein zahlenmäßiges Bild schaffen. Nehmen wir an, in einem Rhizoid von kreisförmigem Querschnitt sei eine Querwand um 45° geneigt, gegenüber einer der Längswand senkrecht aufsitzenden Membran. (Fig. 9.) Dann stellt die letztere eine Kreisfläche dar, die geneigte Wand eine Ellipse; die Kreisfläche selbst ist die Projektion der Ellipse und daher ist:

$$\text{Ellipse mal cos } 45^0 = \text{Kreis},$$

$$\text{Ellipse} \times \frac{1}{\sqrt{2}} = \text{Kreis}$$

$$\text{Ellipse} = 1{,}4 \times \text{Kreis oder}$$

$$\text{Ellipse} = \text{Kreis} + \frac{4}{10}\,\text{Kreis}.$$

Die Differenz in der Flächengröße einer um 45° geneigten Querwand und einer den Längswänden senkrecht aufsitzenden Fläche ist demnach 0,4. Die Flächenausdehnung einer normal orientierten Querwand wächst um 0,4 ihrer früheren Größe, wenn sie in eine zur Längswand um 45° geneigte Lage übergeführt wird. Eine Größenzunahme

um 0,4 bei einer Drehung der Normalwand um 45° erfahren alle ihre Flächenteilchen, folglich auch die Flächenstücke der Querwand, an denen die sekundären Verdickungsschichten angeheftet sind, und wir können sagen, daß zwischen den Größen der Verwachsungsflächen der Verdickungsschichten einer normal orientierten und einer um 45° geneigten Querwand folgende Gleichung besteht:

Verwachsungsfläche einer um 45° geneigten Querwand = Verwachsungsfläche der normal orientierten Querwand + 0,4 der Verwachsungsfläche der normal orientierten Querwand.

Die bei dieser Berechnung gemachte Annahme, daß die Querwände eine Neigung von 45° zeigen, entspricht der Querwandneigung der Mehrzahl aller Rhizoiden. Nicht selten sind jedoch die Fälle, in denen die Querwand eine gewellte Fläche darstellt, so daß nicht alle Teile der Querwand die gleiche Lagenorientierung gegenüber der Längswand zeigen. Denkt man sich durch die beiden Endpunkte des größten Durchmessers einer solchen gewellten Querwand eine Ebene gelegt, die das Rhizoid in der gleichen Richtung des Raumes teilt, so erhält man in der Mehrzahl der Fälle eine Fläche, die einen Winkel von 45° mit der Längswand einschließt (Fig. 10). Vergleicht man die gewellte Fläche mit der einfachen um 45° geneigten hinsichtlich der Vorteile, die einem Ansatz von Verdickungsschichten geboten werden, so liegt es klar, daß die gewellte Querwand infolge ihrer vergrößerten Oberfläche den Verdickungsschichten einen noch vorteilhafteren kräftigeren Schutz gegen Losreißen von der Querwand gewähren muß, als die ebene um 45° geneigte Membran.

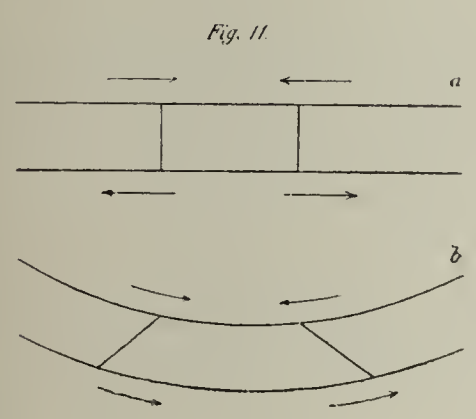
Man kann die Wellung der Querwand ebenso wie ihre Schiefstellung als eine mechanisch vorteilhafte Einrichtung bezeichnen, die dem Rhizoid ermöglicht, auftretenden Zugkräften energisch Widerstand entgegenzusetzen.

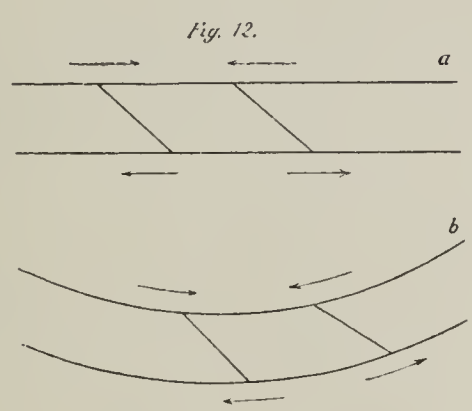
Das Prinzip, welches im Bau der Rhizoiden zur Anwendung kommt, ist jenes bekannte, die meisten mechanischen Gewebe und Zellenzüge beherrschende Prinzip der Oberflächenvergrößerung zum Zwecke innigerer Verkittung der einzelnen Elemente. Die feste Verbindung einzelner Zellen wird ihmzufolge durch eine möglichste Vergrößerung der Berührungsflächen zu erreichen gesucht; diejenige Zellengestalt. die diesen Anforderungen des Prinzips der Oberflächenvergrößerung voll entspricht, ist die prosenchymatisch zugespitzte, sie findet deshalb in Fällen, wo es sich um kräftige mechanische Beanspruchung handelt, fast ausschließlich Verwendung.

Auch im Bau der Rhizoiden kann man, wenn man ihre inneren Verdickungsschichten in Betracht zieht, von einer Annäherung an die prosenchymatisch zugespitzte Gestalt sprechen, nur sind die Verdickungsschichten nicht in sich geschlossen, um den Stoffaustausch zu ermöglichen.

Nicht minder zu unterschätzen sind die Vorteile, die einem mit schiefgestellten Querwänden ausgestatteten Rhizoid bei auftretenden Biegungskräften geboten sind.

Fig. 11*a* stelle ein Rhizoid mit normal orientierten Querwänden dar, Fig. 11*b* das gleiche Rhizoid einer Biegung ausgesetzt. In dem Augenblick, wo diese auf das Rhizoid einwirkt, treten die in ihrer Richtung durch Pfeile angedeuteten Kräfte auf; die eine Kraft, an der Angriffsstelle der biegenden Ursache wirkend, sucht die Fasern des Rhizoids zu kürzen, die andere an der Gegenseite auftretend, dehnt die Fasern. Diese beiden antagonistisch wirkenden Kräfte verschieben die Querwände aus ihrer ursprünglichen Lage und stellen sie schief zur Längswand, und zwar suchen bei senkrechtem Ansatz der Quer-




wände die gesamten Biegungskräfte die Wände schief zu stellen. Stehen dagegen die Wände von vornherein schief, wie in der großen Mehrzahl der Rhizoiden (Fig. 12*a* u. *b*), so suchen nur die senkrecht zu den Querwänden auftretenden Komponenten derselben deren Stellung zu verändern, während die übrigen Komponenten parallel zu den Querwänden außer Frage kommen.

Bei senkrecht zum Längszylinder orientierten Wänden kann man nach jeder Seite biegen, die Deformation — gleich kräftige Biegungsursache vorausgesetzt — wird immer dieselbe sein. Bei schief gestellten Querwänden ist die Richtung der Biegung nicht gleichgültig. Erfolgt die Biegung nach der Seite der Fig. 12*b*, so ist die Deformation am geringsten. Bei Biegung nach vorn oder hinten wird die Deformation eine andere, aber sie ist immer geringer als bei senkrecht orientierten Querwänden.

Es wird also die Zelle, falls die Querwände geneigt stehen, bei auftretenden Biegungskräften nur wenig deformiert, da sich die Stellung der Querwände nur unwesentlich ändert. Die Schiefstellung verhindert eine allzu starke Deformation des Zellinhaltes und verringert die Spannung, die bei einer Biegung des Rhizoids zwischen sekundären Verdickungsschichten und Querwand auftreten muß.

---

## Zusammenfassung.

Die Sporen der untersuchten Laubmoosarten zeigen bei der Keimung hinsichtlich der Ausbildung des Rhizoids wesentliche Unterschiede. Zur regelmäßigen Anlage gelangt dasselbe nur bei Funaria, während die Sporen der übrigen Moose nur selten oder keine Rhizoiden ausbilden[1]). Entsprechend verschieden ist das Verhalten der keimenden Sporen bei Nitrat- und Phosphatmangel. Bei Stickstoffhunger schreitet Funaria zu einer mächtigen Überverlängerung des Rhizoidensystems unter vollständiger Unterdrückung des Chloronemas, die übrigen Moossporen entwickeln sich zu chlorophyllosen Hemmungsbildungen. Phosphormangel verzögert zunächst die Keimung, doch kommt es bei Funaria bald zu einer Überverlängerung der Rhizoiden, die indessen nicht die bei Nitratmangel beobachtete erreicht. Das Chloronema wird bei Funaria nicht unterdrückt, erfährt aber nur eine sehr geringe Ausbildung. Bryum bildet bei Phosphorhunger Chloronema, das sich kräftiger als das von Funaria entfaltet, aber sich bald bräunt und den Charakter von Intermediärbildungen annimmt. Das abweichende Verhalten der Funariasporen gegenüber den Sporen der anderen Moose, das in der regelmäßigen Entfaltung der Rhizoiden bei der Keimung und in der Überverlängerung bei Nitrat- und Phosphatmangel seinen Ausdruck findet, charakterisiert Funaria hygrometrica deutlich als Ruderalpflanze.

---

1) Nach Abschluß vorliegender Arbeit bot sich Gelegenheit, die Keimungsvorgänge bei Physcomitrium pyriforme Brid., einem mit Funaria häufig vergesellschaftet vorkommenden Moose zu beobachten. Es zeigte sich, daß seine Sporen nach dem Typus von Funaria auskeimen, d. h. regelmäßig ein Rhizoid ausbilden; Physcomitrium dürfte deshalb ebenfalls zu den Ruderalmoosen zu zählen sein. Unterschiede der Protonemata beider Moose zeigen sich darin, daß am Chloronema von Physcomitrium die schon von Goebel („Über die Jugendzustände der Pflanzen", Flora 1889, pag. 8) beschriebenen fädigen Rhizoiden mit normal gestellten Querwänden als Auszweigungen oder Fortsetzungen des Chloronema zahlreich auftreten; ferner darin, daß die Sporen von Physcomitrium häufig an mehreren Stellen zu Chloronema austreiben.

Die Rhizoiden der Laubmoose zeigen eine Abstufung in ihrem ernährungsphysiologischen Verhalten, derart, daß ihre Bedeutung als Organe der Nahrungszufuhr, bei den Formen mit Zentralstrang beginnend, nach den zentralstranglosen Moosen hin abnimmt, bis sie bei den Wassermoosen vielleicht gänzlich schwindet, während die mechanische Bedeutung in gleichem Sinne wächst.

Die Schiefstellung der Rhizoidenquerwände stellt eine mechanisch vorteilhafte Einrichtung dar, die den Rhizoiden ermöglicht, auftretenden Zugkräften energisch Widerstand zu leisten. Durch die Schiefstellung findet eine wesentliche Vergrößerung der Ansatzflächen der Verdickungsschichten statt, wodurch die Gefahr einer Loslösung abgeschwächt wird. Außerdem verhindert die Schiefstellung bei eintretender Biegung des Rhizoids eine allzu starke Deformation der plasmatischen Zellinhalte.

---

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut zu Jena unter Leitung des Herrn Professor Dr. Stahl ausgeführt.

Für seine mir in liebenswürdigster Weise stets zuteil gewordene Unterstützung gestatte ich mir, meinem hochverehrten Lehrer meinen wärmsten Dank auch an dieser Stelle auszusprechen.

---

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Schoene Kurt

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden 276-321