

Bedingungen der Keimung von Farn- und Moosporen.

Von

A. Laage,
Charlottenburg.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Die Bedingungen der Keimung der Farn- und Moosporen in Licht und Dunkelheit sind in den letzten vier Jahrzehnten von den verschiedensten Forschern zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden.

Ganz besonders legte man sich dabei die Frage vor, ob die Sporen der Moose und Farne in Übereinstimmung mit den Samen höherer Pflanzen bei Ausschaltung der Lichtwirkung, also in vollkommener Dunkelheit, zu keimen imstande sind; eine Frage, die man in der Annahme, daß sich die Samen und Sporen nach dieser Richtung hin selbstverständlich gleich verhalten müßten, lange Zeit unbeachtet gelassen hatte. Erst im Jahre 1868, als J. Borodin die Entdeckung machte, daß die Sporen vieler Moose und Farne im Gegensatz zu den Samen höherer Pflanzen im Dunkeln nicht zu keimen imstande seien, wurde die Aufmerksamkeit der Botaniker auf diesen Gegenstand gelenkt. Die Untersuchungen jedoch, die nunmehr von den verschiedensten Forschern nach dieser Richtung hin angestellt wurden, führten trotz häufiger Anwendung derselben Methode und oft auch — wenigstens hinsichtlich der Art — desselben Sporenmaterials zu so widersprechenden Resultaten, daß diese Frage bis heute noch nicht als vollkommen gelöst gelten kann.

Bevor ich nun zur Besprechung meiner eigenen Versuche übergehe, wird es von Vorteil sein, zunächst die Hauptresultate früherer, über den Einfluß des Lichtes auf Moos- und Farnsporenkeimung handelnder Arbeiten noch einmal kurz zu schildern:

Die bereits erwähnten, im Jahre 1868 von J. Borodin angestellten Versuche hatten das Ergebnis, daß die Farnsporen, wenigstens die von ihm untersuchten Arten: *Aneimia Phyllitides*, *Allosorus sagittatus*, *Aspidium molle*, *Polypodium repens*, *Phegopteris*

effusa, *Asplenium alatum*, *Asplenium species* und *Asplenium lasiopteris* im Dunkeln nicht zu keimen imstande seien, daß vielmehr Licht für das Zersprengen des Exospors nötig sei. Dasselbe gilt nach ihm auch für die Keimung der Sporen des Moores *Polytrichum commune*.¹⁾ Seine Angaben wurden in den siebziger Jahren von Schmidt (1870 p. 20) an Sporen von *Aspidium violaceum*, *Aspidium filix mas* und von Kny (1872 p. 4) an solchen von *Osmunda* bestätigt, während ungefähr um dieselbe Zeit die Untersuchungen Goepperts und Scheltings zu gerade entgegengesetzten Resultaten führten. Goeppert (siehe Schmidt, l. c. p. 21.) benutzte wie Kny Sporen von *Osmunda gracilis* und *Osmunda regalis*, die in völliger Dunkelheit nach seinen Angaben sämtlich schon sechs Tage nach der Aussaat gekeimt waren. Von den beiden untersuchten Arten erwiesen sich die Sporen von *Osmunda regalis* bei Kultur im Dunkeln als noch etwas keimkräftiger wie diejenigen von *Osmunda gracilis*. Ein ähnliches Ergebnis hatten die Untersuchungen Scheltings (1875), der besonders *Aneimia Phyllitides*, *Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas* und *Aspidium falcatum* auf ihre Keimungsenergie im Dunkeln untersuchte. Er fand — ähnlich wie Goeppert für *Osmunda* — daß die genannten Farnsporenarten in völliger Dunkelheit zu keimen imstande seien, daß jedoch der Vorkeim hier eine wesentlich andere Ausbildung erfährt als bei Kultur der Sporen im Licht; es kommt nämlich im Dunkeln nie zur Ausbildung eines flächenförmigen Prothalliums; vielmehr werden nur Zellfäden erzeugt, die sich zwar bisweilen verzweigen, aber nur selten mehr als acht Zellen bilden. — Diese von Schelting gewonnenen Resultate stehen also insofern mit denen Borodins in direktem Widerspruch, als hier im Gegensatz zu dort gefunden wurde, daß die Sporen von *Aneimia Phyllitides* auch im Dunkeln zur Keimung fähig sind.

Kurz nach dem Erscheinen der Arbeiten Goepperts und Scheltings wies H. Leitgeb in einer kürzeren Abhandlung: „Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte“ nach, daß für jene Sporen Licht eines bestimmten „Minimums von Intensität“ notwendig sei; während es ungefähr um dieselbe Zeit Milde (1877 p. 44—45) gelang, *Equisetum*-Sporen in völliger Dunkelheit zum Keimen zu bringen.

Im Jahre 1897 erschien dann die Abhandlung von Forest Heald: Gametophytic regeneration as exhibited by mosses, and conditions for the germination of cryptogam spores. Diese enthält sehr ausführliche Angaben über die Bedingungen der Keimung der Moossporen und schildert kurz einige Versuche über diese Vorgänge bei den Farnen und Schachtelhalmen. Unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. bei gewöhnlicher Temperatur und anorganischer Ernährung, sind nach ihm weder Moos- noch Farnsporen in

¹⁾ Eine historische Übersicht über die bis zum Jahre 1884 erschienenen Arbeiten über die Keimung der Moose und Lebermoose gibt S. O. Lindberg: „Historika data rörande var kännedom om moss-sporens groning.“ Helsingfors 1884. [Rektorprogramm.]

völliger Dunkelheit zu keimen imstande. — Moossporen keimen im Dunkeln nur in einer Lösung von Traubenzucker und häufig, wenn auch schlecht, in Peptonlösung.

Was die Farne anbetrifft, so benutzte Forest Heald zu seinen Untersuchungen nur die Sporen von *Ceratopteris thalictroides* und *Alsophila Loddigesii*. Diese waren bei gewöhnlicher Temperatur im Dunkeln nicht zum Keimen zu bringen, keimten aber bei einer Temperatur von 32° C. bei Lichtabschluß nach Verlauf von ca. 16 Tagen.

Healds Resultate wurden im Jahre 1902 durch eine Arbeit von N. Schulz: „Über die Einwirkung des Lichtes auf Keimungsfähigkeit der Moose, Farne und Schachtelhalme“ im wesentlichen bestätigt. Auch er fand, daß Farn- und Moossporen bei gewöhnlicher Temperatur und anorganischer Ernährung im Dunkeln nicht zu keimen imstande sind; bei höherer Temperatur (32°) keimen — wie schon Forest Heald beobachtete — die Sporen des Farnes *Ceratopteris thalictroides* auch in völliger Dunkelheit. Moossporen sind nur in Lösungen von Glucose oder Pepton bei völligem Lichtabschluß zu keimen imstande.

Auf Grund der geschilderten Ergebnisse stellte Heald im Resumé seiner Arbeit den allgemeinen Satz auf, daß Farne nur bei höherer Temperatur im Dunkeln zu keimen imstande seien, und glaubte damit den Widerspruch in den Resultaten von Borodin und Schmidt, Goeppert und Schelting gelöst zu haben.

Daß jedoch dieser Satz in seiner Allgemeinheit nicht genügend begründet ist, leuchtet ein; denn die Erfahrungen Healds, der nur mit Sporen zweier Farnspezies arbeitete, waren keinesfalls hinreichend genug, um a priori auf die Sporen sämtlicher Filicinen angewendet werden zu können. — Von besonderem Interesse in seiner Arbeit ist die Entdeckung, daß Moossporen in einer Lösung von Traubenzucker und in Peptonlösung in völliger Dunkelheit zu keimen imstande sind und sich darin von den Farnen und Schachtelhalmen unterscheiden.

Es ließ sich vermuten, daß auch die Farnsporenkeimung durch bestimmte chemische Stoffe in Licht und Dunkelheit herbeigeführt oder wenigstens günstig beeinflußt wurde. In wie weit diese Vermutung berechtigt war, und ob ferner auch andere Farne die von Heald in obigem Satze ausgesprochene Annahme bestätigen oder nicht, wird nachfolgender Bericht meiner eigenen, hauptsächlich nach diesen beiden Richtungen hin angestellten Versuche zu zeigen haben.

I. Bedingungen der Keimung einiger Farnsporenarten in Licht und Dunkelheit.

Meine Versuche mit Farnsporen ergaben, daß deren Verhalten bezüglich der Keimung in völliger Dunkelheit je nach ihrem Alter und der Spezies ein grundverschiedenes ist. Zur Anwendung kamen:

1. Frische Sporen von

Osmunda regalis

Polypodium Dryopteris

Aspidium filix mas
Aspidium spinulosum
Aspidium aculeatum
Pteris cretica
Pteris aquilina
Scolopendrium officinarum
Balantium antarcticum
Asplenium lucidum

2. Anderthalb- bis zweijährige Sporen von

Aspidium filix mas
Alsophila australis
Polypodium aureum

3. Sechsjährige Sporen von

Aspidium filix mas
Aspidium angulare
Mohria caffrorum
Alsophila procera
Dicksonia Wendlandi
Lygodium pinnatifidum

Von sämtlichen erwähnten Spezies zeigt *Osmunda regalis* in der Art der Keimung im Dunkeln ein besonders charakteristisches Verhalten, das offenbar mit seinem auffallend reichlichen Chlorophyllgehalt ursächlich zusammenhängt. Weil außerdem die Keimung sämtlicher übrigen untersuchten Arten im wesentlichen stets mehr oder weniger übereinstimmt, so möchte ich *Osmunda* an die Spitze meiner Schilderung stellen und vollkommen getrennt behandeln.

A. *Osmunda regalis*.

Angewandt wurden vollkommen frisch gesammelte Sporen. Diese unterscheiden sich von den meisten übrigen Farnsporen durch ihre leichte Keimfähigkeit in Aqua destillata bei Belichtung. Im Gegensatz zu den meisten andern können sie unter diesen Bedingungen bereits nach zwei Tagen in Zellteilung eintreten, die bis zur Bildung von etwa 5—6 Zellen und Rhizoid vorschreiten kann. Sogar in vollkommener Dunkelheit sind die frischen *Osmunda*-Sporen in destilliertem Wasser zur Keimung fähig. Allerdings bleibt im Dunkeln der Zellenkörper meist ungeteilt; nur selten werden bei der Keimung einzelne Teilungen beobachtet, d. h. die Keimung besteht hier im wesentlichen nur in einem Platzen der Exine.

Es zeigte sich nun — und dies bedeutet für *Osmunda regalis*-Sporen einen zweiten, charakteristischen Unterschied von sämtlichen übrigen — daß sie im Dunkeln in destilliertem Wasser bei der Keimung Stärke bilden. Diese Tatsache ist insofern interessant, als eine ähnliche Erscheinung bereits von N. Schulz an einer auch von Forest Heald untersuchten Farnsporenart, *Ceratopteris thalictroides*, beobachtet wurde. Auch die Sporen dieses Farnes, die ja, wie

Forest Heald fand und Schulz bestätigte, nur bei höherer Temperatur im Dunkeln zu keimen imstande sind, bilden bei 30° in völliger Dunkelheit bereits nach drei Tagen — also bei Beginn der Keimung — reichlich Stärke aus, während bei 20 Grad am Licht ausgesäte Sporen erst am zwölften Tage Stärkebildung zeigen. — Auch bei den Sporen von *Osmunda regalis* ließ sich durch Behandlung mit Chloraljod konstatieren, daß die ungekeimten Sporen vollkommen von Stärke frei waren und daß sich nur dort Stärke zeigte, wo sie mindestens in das erste Stadium der Keimung eingetreten waren, d. h. wo die Exine bereits geplatzt war. Die Stärkebildung erfolgt immer und unter allen Bedingungen, welche die Keimung zulassen, sowohl in destilliertem Wasser, wie in Lösungen von Metallsalzen usw., von deren Wirkung später noch die Rede sein wird. Im weiteren Verlauf der Keimung wird nun die gebildete Stärke von den Sporen jedenfalls zum Stoffaufbau verwendet, denn nach einiger Zeit ist sie meist wieder verschwunden. So bildeten die Sporen zum Beispiel in dem fast unlöslichen Eisenphosphat 5—6 Zellen, die nach 1½ Wochen mit Stärke noch reichlich versehen waren. Nach 1½ Monaten war keine Stärke mehr nachweisbar und das Wachstum der Kulturen damit beschlossen.

In Glucose als Nährlösung tritt — im Gegensatz zu den Moosporen und in Übereinstimmung mit sämtlichen andern von mir untersuchten Farnsporen — keine Aufnahme und Kondensierung des Traubenzuckers zu Stärke, d. h. also auch keine Vermehrung der in den gekeimten Sporen enthaltenen Stärke ein. Im Gegenteil, die Keimung ist hier, wie aus Tab. II ersichtlich, sogar prozentual geringer, als in den angewandten Mineralsalzen.

Hiernach lag die Annahme nahe, daß die Stärkequelle für die Keimung in den Sporen selbst zu suchen ist, d. h. daß die Spore selbst irgend ein Kohlehydrat in sich enthalten muß, welches bei der Keimung von der Spore zu Stärke kondensiert wird. — Der Nachweis eines solchen Kohlehydrates ist bisher nicht gelungen: Ein wässriges Extrakt zerriebenen Sporenmaterials gab auch nach Behandlung mit Invertin oder Kochen mit verdünnter Säure nur negative Resultate bei der Prüfung mit Fehlingscher Lösung. Gleichwohl werden die oben geschilderten Keimungsvorgänge nicht anders als durch die Annahme eines in den Sporen enthaltenen Kohlehydrates zu erklären sein.

Die Keimung in Aqua destillata steht derjenigen in anorganischen Salzen oder chemischen Reizmitteln bedeutend nach. In destilliertem Wasser trat die Keimung erst nach etwa 20 Tagen ein und ging nur selten bis zur Bildung von Zellwänden; in den genannten Lösungen kommt es stets bis zur Bildung mehrerer Zellen.

Es zeigt sich bei der Anwendung von Nährsalzen für *Osmunda*-Sporen als Bedingung der Keimung im Dunkeln, daß jene in ziemlich verdünnten Lösungen angewandt wurden. Während ich z. B. im Lichte mit genannten Sporen in 2% Knopscher Nährlösung bereits in zwei Tagen das Anfangsstadium der Keimung beobachtete und nach einiger Zeit stattliche Prothallien erhielt, trat im Dunkeln bei dieser Konzentration überhaupt keine Keimung

mehr ein (siehe Tab. I). Das Optimum der Keimung in Knopscher Nährlösung liegt bei Dunkelkulturen etwa bei 0,06%. Bei dieser Konzentration tritt in der Spore bald Zellteilung ein, die allerdings hier nur etwa bis zur Bildung von 3—4 Zellen vorschritt.

Besser als in Knopscher Nährlösung war die Keimung in den Lösungen der einzelnen Bestandteile, z. B. in 0,01% $MgSO_4$ und 0,01% $Ca(NO_3)_2$, besonders gut aber in 0,01% K_3PO_4 (siehe Tab. II).

Während ich in 0,01% Knop nach 12 Tagen erst bei etwa 30% Sporen eine Keimung mit durchschnittlich drei Zellen beobachtete, waren in 0,01% K_3PO_4 nach derselben Zeit bereits 80% Sporen mit 5—6 Zellen gekeimt, ein Resultat, das bei keinem anderen Nährsalze zu erzielen war. Da nun Trikaliumphosphat sehr leicht in Mono- und Dikaliumphosphat zerfällt und auch in dem von mir angewandten Material, wie wenigstens aus der sauren Reaktion der Lösung hervorging, bereits Zerfallsprodukte vorlagen, prüfte ich auch die Wirkung der beiden anderen Kaliumphosphate. Die Resultate mit Mono- und Dikaliumphosphat waren unter einander gleich, aber nicht so günstig, wie die mit Trikaliumphosphat. Die Versuche beweisen also, daß bei den erstgenannten Experimenten das unzersetzte Trikaliumphosphat das wirksame Agens gewesen ist.

Was nun fernerhin den Einfluß organischer Substanzen auf die Keimung der *Osmunda*-Sporen im Dunkeln anlangt, so haben wir schon oben gesehen, daß Glucose keinen besonders fördernden Einfluß auf die Keimung hat. Es wurden vorzugsweise andere organische Verbindungen in ihrer Wirkung auf *Osmunda*-Sporen näher geprüft, und zwar einige organische Eisensalze wie Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Am. Citr., die auch die Keimung einiger von mir untersuchter *Bryophyten* im Dunkeln günstig beeinflussen. Auch bei den *Osmunda*-Sporen läßt sich derselbe günstige Einfluß — sogar in noch stärkerem Grade als bei den Moosen — konstatieren; ich erzielte z. B. mit 0,01% Ferr. Am. Citr. ein noch etwas günstigeres Resultat als mit dem fast unlöslichen phosphorsauren Eisen (siehe Tab. II).

Nach allem Gesagtem wird also die Keimung der *Osmunda*-Sporen im Dunkeln besonders befördert durch K_3PO_4 , $Fe_2PO_4 + 8H_2O$ und einige organische Eisensalze.

Andererseits geht selbst im günstigsten Falle (z. B. bei Verwendung von 0,01% K_3PO_4) das Wachstum nur bis zur Bildung von etwa 6 Zellen und endet, wenn die zu Anfang gebildete Stärke im Dunkeln schwindet,

Die ganze Art der Keimung und besonders der überaus günstige Ausfall der Keimung in dem beinahe unlöslichen Eisenphosphat brachten auf den Gedanken, daß vielleicht auch die bekannten üblichen Reizmittel imstande wären, die *Osmunda*-Sporen im Dunkeln zur Keimung und Zellteilung anzuregen. — Diese Vermutung bestätigte sich.

So trat z. B. in 0,001% Fe_2Cl_6 bereits nach 4 Tagen die Keimung ein, und nach 12 Tagen waren schon gegen 70% mit durchschnittlich 4 Zellen gekeimt, ein Resultat, das etwa dem in

Eisenphosphat gleichkommt. Dasselbe günstige Resultat erhielt ich mit 0,001 % FeSO_4 .

Nach Forest Heald sind sämtliche Farnsporen, zum mindesten aber die von ihm untersuchten Arten, im Dunkeln nur durch höhere Temperatur, d. h. etwa 30°C ., zum Keimen zu bringen. — Daß dies für *Osmunda*-Sporen nicht zutreffend ist, geht bereits aus dem Obengesagten hervor, da die geschilderten Versuche stets bei gewöhnlicher Zimmertemperatur ($19\text{—}21^\circ \text{C}$.) angestellt wurden. Um weiterhin den Einfluß höherer Temperaturen auf die Keimung der *Osmunda*-Sporen im Dunkeln zu untersuchen, setzte ich mit sämtlichen von mir angewandten Kulturmedien Parallelkulturen bei 30°C . an. Aus diesen ersah ich, daß die Keimung bei 30° meist etwas eher eintritt, als bei gewöhnlicher Temperatur; das Endresultat aber war dasselbe wie bei den andern Versuchen, d. h. die Keimung schreitet auch bei höherer Temperatur nicht weiter fort als zur Bildung von 5—6 Zellen; ihr Eintritt wird zwar durch höhere Temperatur ein wenig beschleunigt, für den weiteren Verlauf der Entwicklung aber ist sie bedeutungslos.

Von wesentlichem Einfluß auf die Keimung nicht nur der *Osmunda*-Sporen, sondern auch sämtlicher anderen Farnsporenarten im Dunkeln ist das Alter des betreffenden Sporenmaterials.

Sämtliche oben beschriebenen Versuche sind mit frisch gesammelten *Osmunda*-Sporen angestellt worden. Es ließ sich nun zeigen, daß die *Osmunda*-Sporen, jedenfalls infolge ihres starken Chlorophyllgehaltes und vielleicht auch wegen ihrer ungewöhnlich zarten Exine, ihre Keimfähigkeit sehr schnell verlieren. Dieser Verlust der Keimfähigkeit stellt sich nun, wie ich konstatierte, zuerst im Dunkeln und erst bedeutend später im Licht ein. Während bei Dunkelkulturen bereits zwei Monate nach der Ernte die Sporen keine Keimungserscheinungen mehr beobachten ließen, erhielt ich bei Kultur am Licht selbst bei Sporen, die schon vier Monate alt waren, noch gute Prothallien und bei Anwendung besonders nährkräftiger Lösungen (1% Knop) sogar noch nach fünf Monaten, allerdings in letzterem Fall erst ein bis zwei Wochen nach der Aussaat und überdies nur an zirka 30% der verwendeten Sporen. Es ist also bei so altem Material die Keimkraft bereits stark im Schwinden begriffen.

Beachtenswert ist, daß die Keimfähigkeit besser erhalten bleibt, wenn die Sporen vor der Aussaat am Licht nicht in lufttrockenem Zustande aufbewahrt werden, sondern in Flüssigkeit — etwa destillierten Wassern — liegen bleiben.¹⁾

So erhielt ich an Sporen, die zwei Monate lufttrocken aufbewahrt und dann im Dunkeln auf vier weitere Monate in destilliertes Wasser gebracht worden waren, schon nach drei Tagen noch auffallend reichliche Keimungen (80%), sobald die Sporenkulturen ans Licht gebracht wurden. Entsprechend den oben mitgeteilten

¹⁾ N.B. Vorausgesetzt natürlich, daß ihr Alter wenigstens zwei Monate beträgt, da sonst Keimung eintreten würde, und daß man sie in völlige Dunkelheit bringt.

Erfahrungen waren an den Dunkelkulturen keinerlei Keimungserscheinungen wahrnehmbar geworden. Die Resultate des letztgenannten Versuchs im Vergleich mit den fünf Monate alten, lufttrocken gebliebenen Sporen lassen die günstige Wirkung des Aufenthalts im Feuchten ohne weiteres erkennen.

B. Bedingungen und Art der Keimung einiger Polypodiaceen.²⁾

Von den Sporen der hier in Betracht kommenden Arten unterscheiden sich die *Osmunda*-Sporen durch ihr schön grünes Aussehen, das von vornherein auf einen reichen Chlorophyllgehalt schließen läßt, und durch die zarte Exine. — Alle übrigen sind mit einer ziemlich festen, von einem braunen oder gelben Farbstoff imprägnierten Cuticula versehen, dank deren sie gegen Trockenheit und andere äußere Einflüsse bedeutend widerstandsfähiger sind und demnach auch ihre Keimfähigkeit im Licht wie im Dunkeln bedeutend länger behalten, als die empfindlichen *Osmunda*-Sporen. Diesen Gegensatz betont schon Sadebeck in seiner 1881 im Handbuch der Botanik von A. Schenk erschienenen Arbeit über die Gefäßkryptogamen; er konstatiert dort die Tatsache, daß Farnwedel, welche zehn bis zwanzig Jahre im Herbarium aufbewahrt worden waren, noch keimfähige Sporen enthielten, während die grünen Sporen der Osmundaceen nach ihm nur wenige Tage ihre Keimfähigkeit behalten sollen. Wenn nun auch die letzte Tatsache meinen oben bereits mitgeteilten Versuchsergebnissen über *Osmunda regalis* nicht ganz entspricht, so glaube ich doch, nach meinen im folgenden noch zu schildernden Erfahrungen an Farnsporen oben geschilderter Art, daß diese wohl bisweilen ein derart hohes Alter erreichen können.

Auch ich stellte mit sechs derartigen Arten, die mir von Herrn Professor Klebs gütigst zur Verfügung gestellt und von ihm im Jahre 1898 im botanischen Garten zu Kew in England gesammelt worden waren, und so zur Zeit meiner Versuche (a. 1904) bereits ein Alter von zirka 6 Jahren hatten, einige Keimungsversuche im Licht und Dunkeln an. Es zeigte sich, daß hier trotz des hohen Alters die Keimfähigkeit, wenigstens bei Aussaat im Licht, bei einigen Arten noch nachweisbar war: Es gelang, an zwei Arten (*Mohria caffrorum* und *Lygodium pinnatifidum*) in 1% bis 0,1% Knop bei Aussaat am Licht noch Keimfähigkeit nachzuweisen. Bei den vier andern Arten allerdings, *Aspidium filix mas*, *Aspidium angulare*, *Alsophila procera* und *Dicksonia Wendlandi*, verliefen alle Versuche resultatlos. In völliger Dunkelheit jedoch war keine dieser sechs Arten mehr imstande zu keimen; es scheint also auch hier, wie bei *Osmunda*-Sporen, die Keimkraft zuerst im Dunkeln zu schwinden.

Von den meisten andern Arten lag mir nur minder altes, anderthalb- bis zweijähriges und frisch gesammeltes Material vor; es wird sich jedoch annehmen lassen, daß auch bei ihnen die Keimkraft sich ungleich besser konserviert als bei *Osmunda*-Sporen. Vergleichende Versuche mit anderthalb- bis zweijährigem Sporenmaterial in Halle

²⁾ Angabe der hier in Betracht kommenden Arten siehe Einleitung.

kultivierter Arten ließen selbst bei Dunkelkulturen — mit Ausnahme von *Alsophila australis* — noch die Keimfähigkeit der ausgesäten Sporen nachweisen, so daß diese Arten auch hinsichtlich ihres Verhaltens im Dunkeln durch ihre hohe, gut konservierte Keimkraft sich von *Osmunda*sporen unterscheiden.

Ein zweiter charakteristischer Unterschied ist der, daß keine der untersuchten Arten im Dunkeln Stärke zu bilden vermag weder wie *Osmunda* aus gespeicherten löslichen Kohlehydraten, noch wie die Moose unter Verwendung des von außen zugeführten Zuckermaterials. Sogar gekeimte Sporen von *Pteris aquilina*, *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas* usw., die ich in Glucose oder auf Agar + Glucose brachte, vermochten ebenso wenig wie *Osmunda* Glucose aus dem Substrat aufzunehmen und zu Stärke zu kondensieren.

In dem folgenden Teil meiner Abhandlung kommen nun nur noch die oben angegebenen, frischen und anderthalb- bis zweijährigen Arten in Betracht.

Wir wollen zunächst konstatieren, unter welchen Bedingungen die Sporen keimen, in welchem Grade ihre Keimfähigkeit sich unter verschiedenen Bedingungen betätigt, über die unter verschiedenen Bedingungen ungleiche Geschwindigkeit ihrer Entwicklung berichten und in einem letzten Abschnitt über allerhand morphologische und anatomische Erscheinungen, die an den Sporen und jungen Pflanzen beobachtet wurden, Bericht erstatten.

1. Einfluß des Lichtes und der Temperatur.

Von hervorragendem Einfluß auf die Keimung der Sporen ist die Einwirkung des Lichtes insofern, als bei Licht die Keimung im allgemeinen schneller eintritt und reichlicher ausfällt als im Dunkeln. Die Frage ist von den Autoren, die sich bisher experimentell mit der Keimung der Farnsporen beschäftigt haben, wiederholt geprüft worden, und wir haben bereits in der Einleitung die Ergebnisse der hauptsächlichsten über diesen Gegenstand handelnden Arbeiten des Näheren kennen gelernt.

Meine eignen Untersuchungsergebnisse bezüglich des Einflusses des Lichtes auf die Farnsporenkeimung decken sich mit den Angaben früherer Autoren nur zum Teil und sind folgende:

Auch bei sonst gleichen äußeren Bedingungen ist die Zahl der in völliger Dunkelheit keimenden Sporen, d. h. ihre Keimkraft bei Lichtabschluß, eine ungleiche. Bei weitem am besten keimten im Dunkeln die Sporen von *Pteris aquilina* und *Scolopendrium officinarum*; im Verhältnis zu diesen beiden Arten ist die Keimkraft der folgenden: *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica* bei Kultur im Dunkeln schon bedeutend geringer, aber doch stets noch ganz gut nachweisbar. Eine ganz vereinzelt Keimung bei Kultur im Dunkeln wurde an Sporen von *Aspidium aculeatum*, *Aspidium spinulosum* und *Blattaria antarcticum* beobachtet. Niemals habe ich in völliger Dunkelheit zum Keimen bringen können die Arten: *Asplenium lucidum*, *Alsophila australis* und *Polypodium aureum*.

Nach dem Prozentsatz der keimenden Sporen sind die Arten in Tab. III geordnet. In ihr verdanken vielleicht *Polypodium aureum* und *Alsophila australis* ihre Stellung zum Teil dem Einfluß des Alters.

Diese Ergebnisse bestätigen also die Angaben Scheltings, bezüglich der Keimung von *Pteris aquilina* und *Aspidium filix mas* in völliger Dunkelheit, widersprechen denen von Schmidt, der behauptete, daß *Aspidium filix mas* im Dunkeln nicht zu keimen imstande sei.

Vor allem aber, und darauf möchte ich hier noch einmal besonders hinweisen, zeigen sie, daß sich die Farnsporen in Bezug auf ihre Keimungsenergie in völliger Dunkelheit grundverschieden verhalten; *Pteris aquilina* und *Scotopendrium officinarum* übertreffen bezüglich ihrer Keimkraft bei Lichtabschluß die übrigen Arten bei weitem. — Der Satz von N. Schulz: „Farnsporen keimen nur im Lichte“, ist also — in dieser Allgemeinheit ausgesprochen — falsch. Auch die Behauptung von Forest Heald: „Farne seien im Dunkeln nur bei höherer Temperatur zu keimen imstande“, hat sich durch meine Versuche — wenigstens an den von mir untersuchten Arten — nicht bestätigt.

Eine befördernde Wirkung auf die Keimung im Dunkeln ließ sich durch Erhöhung der Temperatur bei keiner der angewandten Farnsporenarten erzielen. Bei 25° war bezüglich des Prozentsatzes und des Eintritts der Keimung gegenüber den bei gewöhnlicher Temperatur (19—21°) erzielten Resultaten noch kein großer Unterschied zu konstatieren. Bei 30° habe ich bei einigen Arten (*Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas*, *Aspidium spinulosum* und *Polypodium Dryopteris*) eine Verhinderung, bei anderen, besonders *Bolantium antarcticum*, wenigstens eine Verlangsamung der Keimung beobachtet.

2. Einfluß der Konzentration und des osmotischen Druckes.

Die Konzentration der angewandten Nährlösung ist bei Keimungsversuchen, die bei Abschluß des Lichtes angestellt wurden, von großer Bedeutung. Es hat sich herausgestellt, daß, ähnlich wie bei *Osmunda*, auch bei den anderen untersuchten Arten das Maximum der Konzentration, das von den Sporen ertragen wird, verschieden hoch liegt, jenachdem man die Sporen im Dunkeln oder am Licht aussät. Ähnliche Verschiebungen erfährt die Lage des Optimums. So liegt z. B. bei der Kultur in Knopscher Nährlösung das Optimum im Dunkeln meist bei ca. 0,1%, also etwas höher als bei *Osmunda regalis*-Sporen; in 1% Knopscher Nährlösung tritt zwar noch eine Keimung ein, aber langsamer und nur bei verhältnismäßig wenig Sporen. In 2,5% Knopscher Nährlösung, bei den meisten Arten schon bei 2%, ist im Dunkeln überhaupt keine Keimung mehr zu konstatieren. — Aber auch bei 2% Knop ist bei den widerstandsfähigen Arten (*Pteris aquilina*) die Keimung nicht mehr normal; bei 0,1% Knop werden im Dunkeln ziemlich lange Keimschläuche gebildet, in 2% nur noch Rhizoiden.

Im Gegensatz hierzu liegt bei Kultur der meisten Farnsporen im Licht das Maximum der Keimung etwa bei 4%. Freilich verhalten sich auch hierin die einzelnen untersuchten Spezies verschieden;

Polypodium Dryopteris und *Alsophila australis* zeigen schon bei 3 ‰ Knop eine ganz anormale und bei 4 ‰ Knop überhaupt keine Keimung mehr, während *Pteris aquilina* in 3 ‰ Knop noch ganz normal keimt und erst in 4 ‰ Knop einige unten noch näher zu besprechende anormale Keimungserscheinungen beobachten läßt. Bei 4,5 ‰ Knop hört dann auch bei dieser Art die Keimung auf.

Um nun zu sehen, ob bei den im vorigen Kapitel geschilderten Versuchen die beschriebenen Keimungsvorgänge mehr der osmotischen Druckwirkung der Knopschen Nährlösung zuzuschreiben sind als ihrem chemischen Charakter, untersuchte ich zunächst die osmotische Wirkung einiger Salze auf die Keimung der Farnsporen in Licht und Dunkelheit. Die Versuche wurden mit *Pteris aquilina*-Sporen, und zwar mit Normallösungen von KNO_3 , MgSO_4 und NaCl ausgeführt; es ergab sich (siehe Tabelle IV), daß die Keimung in verschiedenen Konzentrationen der einzelnen angewandten Nährsalze auch prozentual verschieden war, daß aber zwischen den isotonischen Lösungen verschiedener Salze bezüglich des Prozentsatzes der gekeimten Sporen fast keine Übereinstimmung herrschte. So trat z. B. in KNO_3 0,005 N nach zehntägiger Kultur im Licht bei fast sämtlichen Sporen — 95 ‰ — Keimung ein, während in der isotonischen Lösung von MgSO_4 nur 75 ‰, von NaCl nur 85 ‰ der ausgesäten Sporen gekeimt waren. — Noch auffälligere Unterschiede im Prozentsatz der gekeimten Sporen traten uns bei Kultur auf isotonischen Lösungen genannter drei Salze im Dunkeln entgegen; auf KNO_3 0,005 N waren hier nach zehn Tagen ebenfalls fast sämtliche Sporen — 97 ‰ — gekeimt, während in MgSO_4 0,005 N nur bei 30 ‰, in NaCl 0,005 N nur bei 40 ‰ Sporen Keimung beobachtet wurde. Das besagt; daß die Keimung zwar von der osmotischen Wirkung der einzelnen chemischen Substanzen nicht unabhängig ist, daß sie aber besonders vom chemischen Charakter der einzelnen Agentien beeinflußt wird.

3. Einfluß chemischer Stoffe.

Eine auffallende Steigerung des Wachstums ließ sich, wie bei *Osmunda*, so auch bei den meisten übrigen Farnsporenarten durch Zusatz gewisser organischer Eisensalze, Ferr. Amm. Citr. Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr. erzielen. So erschienen z. B. die Dunkelkulturen von *Pteris aquilina* oder *Scolopendrium officinarum* auf 0,01 ‰ Ferr. Am. Citr. bereits nach drei Wochen wie von einem dichten, mycelartigen, nahezu farblosen Rasen überzogen; es waren nach dieser Zeit etwa 95 ‰ Sporen mit Keimschläuchen und Rhizoiden gekeimt.

Was die Einwirkung von Kohlehydraten, insbesondere von Glucose auf die Keimung anbelangt, so läßt sich wiederum sagen, daß Glucose auf keine der untersuchten Arten eine sonderlich fördernde Wirkung hat. In einigen Fällen (z. B. bei *Pteris aquilina* und *Scolopendrium officinarum*) habe ich zwar in Glucose 1 ‰ Keimung beobachtet, doch ist dieselbe, sowohl was den Prozentsatz der gekeimten Sporen anlangt, als auch die Anzahl der gebildeten

Zellen, bedeutend schlechter als in Mineralsalzen. (z. B. in 0,1 % Knop); eine Aufnahme und Kondensierung von Glucose und Stärke findet in keinem Falle statt; überhaupt habe ich bei keiner dieser Arten bei der Keimung im Dunkeln eine Stärkebildung, wie wir sie bei den *Osmunda*-Sporen kennen gelernt haben, beobachtet.

Ferner wäre noch kurz auf die Wirkung von Nitraten, besonders KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ und NaNO_3 zu verweisen. Es ließ sich zeigen, daß die Gegenwart schon geringer Mengen von Nitraten besonders bei einer Spezies (*Pteris aquilina*) ausreichte, um gewisse formative Prozesse bei der Keimung in bestimmtem Sinne zu beeinflussen. Da jedoch für die zunächst vorliegende Frage, ob überhaupt Keimung eintritt oder nicht und wie hoch der Prozentsatz der keimenden Sporen ist, die Wirkung der Nitrate nicht in besonderem Grade in Betracht kommt, verschieben wir ihre Besprechung auf das letzte Kapitel „Bedingungen der Keimschlauch- und Rhizoidbildungen.“

Zum Schluß möchte ich noch einige Worte über den Einfluß der üblichen chemischen Reizmittel auf die Keimung der hier in Betracht kommenden Farnsporen sagen. Während es mir bei *Osmunda regalis* gelang, die Keimung im Dunkeln, z. B. durch Kultivieren auf einer Lösung von 0,001 % Fe_2Cl_6 , zu beschleunigen und in jeder Beziehung günstig zu beeinflussen, waren meine Versuche, die übrigen Farnsporenarten mit Eisenchlorid im Dunkeln zum Keimen anzuregen, erfolglos. Auch Lösungen von Metallen (Cu oder Fe) vermochten nicht, die nach meinen bisherigen Ergebnissen im Dunkeln nicht keimfähigen Arten (*Alsophila australis*, *Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum*) zum Keimen zu bringen. —

4. Chlorophyll-Bildung und Verteilung.

Sät man Farnsporen im Dunkeln aus, so entstehen — geeignete Ernährungsverhältnisse vorausgesetzt — grüne Keimschläuche. Ihr Gehalt an Chlorophyll entstammt den Sporen selbst. Obwohl von den Farnen gelegentlich behauptet worden ist, daß sie im Dunkeln Chlorophyll entwickeln können, gaben mir meine Kulturversuche von Farnsporen im Dunkeln keine Anhaltspunkte für die Annahme, daß bei der Entwicklung grüner Keimschläuche im Dunkeln Neubildung von Chlorophyll stattfände. Man sieht sofort nach der Keimung das Chlorophyll in den Keimschlauch wandern, der bei den meisten Arten eine grüne Färbung annimmt.

Daß die ungekeimten Sporen tatsächlich meist reichlich Chlorophyll enthalten, ergab sich aus der spektroskopischen Untersuchung des Sporenextraktes (in Alkohol) von *Aspidium filix mas* und *Pteris aquilina* nach vorheriger sorgfältiger Trennung der Sporen von den Sporogonen. Bei manchen andern Arten, besonders *Polypodium Dryopteris*, erschwerte die braune Farbe des Extraktes, die durch teilweise Lösung des Farbstoffes der Sporenexine entstand, die Prüfung auf Chlorophyll.

Daß nun außer dem in den Sporen enthaltenen Chlorophyll, das im ersten Stadium der Keimung aus dieser in den Keimschlauch

wandert, bei Kultivierung im Dunkeln keine Neubildung von Chlorophyll stattfindet, ergibt sich aus folgender Beobachtung:

Werden junge Keimpflanzen — insbesondere solche von *Pteris aquilina*, *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas* oder *Pteris cretica* — längere Zeit im Dunkeln fort kultiviert, so wächst der Keimschlauch nicht unbeträchtlich in die Länge, sein Chlorophyll bleibt dabei dauernd in gehäuften Massen unmittelbar an der Spitze des Keimschlauches vereinigt, die somit ganz mit Chloroplasten vollgepfropft erscheint, während der basale Anteil völlig chlorophyllfrei ist. Es bildet sich dabei meist nur eine Zellwand, welche die mit Chlorophyll gefüllten Spitzenzellen abgrenzt, und eine weitere in dem basalen, chlorophyllfreien Teile des Keimschlauches. Eine Bildung von acht Zellen, wie sie Schellting — der ja auch zwei der vier oben von mir genannten Arten (*Pteris aquilina* und *Aspidium filix mas*) zu seinen Untersuchungen benutzte — beobachtet haben will, habe ich bei diesen Farnsporenarten nie gesehen.

In noch späteren Phasen sieht man nun, daß sich der Keimschlauch septiert; es entsteht eine kleine mit Chloroplasten gefüllte Spitzenzelle und ein großes, basales, farbloses Schlauchstück. Offenbar handelt es sich bei dieser Wandbildung um eine sogenannte Kappenbildung, durch die sich das nach der Spitze des Keimschlauches hin zusammengezogene Protoplasma abgrenzt. (Siehe Figur 1.)



Fig. I. Spore von *Pteris aquilina* nach dreimonatlicher Kultur in 0,1% Knop im Dunkeln.

Noch später, wenn die Kultur ans Licht gebracht wird, sehen wir, daß das basale, farblose Ende kollabiert und zu Grunde geht, während die grüne Spitzenzelle wächst und in Zellteilung eintritt. Verbleibt die Kultur noch längere Zeit im Dunkeln, so sehen wir früher oder später das Chlorophyll der grünen Endzelle degenerieren. Bringt man die farblos gewordenen Schläuche rechtzeitig ans Licht, so kann man ihre Spitzenzellen von neuem ergrünen sehen. Diese Umwandlung von grünen Chromatophoren in farblose und die Rück-

verwandlung der farblos gewordenen Chromatophoren in grün pigmentierte dürften einiges Interesse auch vom Standpunkte der allgemeinen Zellenphysiologie verdienen. Wir verweisen hier auf die Resultate Zumsteins (1900 S. 149) und Karstens (1901 S. 404), welche in grünen Flagellaten und in braunen Diatomeen die gefärbten Chromatophoren unter geeigneten Ernährungsbedingungen farblos werden sahen, und auf die Erfahrungen von Haberlandt (1902 S. 69), der an isolierten Zellen von *Lamium purpureum* bei Kultur in Knopscher Nährlösung die Chlorophyllkörner zu kleinen, Leukoplasten ähnlichen Gebilden sich verwandeln sah; die Rückverwandlung von Leukoplasten zu grünen Gebilden konnte Zumstein an seinem Objekte (*Euglena gracilis*) ebenfalls studieren. Die



Fig. II. *Balantium antarcticum*-Spore in 0,1% Knop nach einmonatlicher Kultur im Dunkeln.

im obigen geschilderte Kappenbildung und das lange Auswachsen des Keimschlauches bei Kultivierung von Farnsporen in völliger Dunkelheit läßt sich besonders gut an den schon genannten Arten, *Pteris aquilina*, *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas* und *Pteris cretica* studieren und scheint für die Keimung der meisten Farnsporenarten im Dunkeln typisch zu sein. Unter den zahlreichen, von mir untersuchten Arten zeigt nur *Balantium antarcticum* ein etwas abweichendes Verhalten insofern, als der Keimschlauch hier nicht so lang auswächst und auch in völliger Dunkelheit einige chlorophyllhaltige Zellen zu bilden imstande ist. (Siehe Fig. 2.)

Leider habe ich den Chlorophyllgehalt dieser Art infolge Mangels an Sporen nicht auf spektroskopischem Wege feststellen können. Ob hier vielleicht außerdem im Gegensatz zu den meisten anderen Farnsporenarten eine geringe Neubildung von Chlorophyll im Dunkeln vorlag, ließ sich ebenfalls nicht konstatieren.

Die Sporen von *Polypodium Dryopteris* wichen nur insofern von dem oben geschilderten Typus ab, als ihre Keimschläuche im

Dunkeln ziemlich kurz blieben (siehe Fig. 3). Im übrigen stimmt ihre Keimung mit der Art der übrigen überein; auch hier ist also eine Neubildung von Chlorophyll ausgeschlossen.

Endlich wurden noch einige Beobachtungen über den Einfluß von Metallen auf die Chromatophoren angestellt. Es stellte sich heraus, daß sowohl in Eisen- wie in Kupferwasser¹⁾ bei Kultur am Licht die Keimschläuche nahezu farblos waren; es hatte also offenbar eine weitgehende Zerstörung des Chlorophylls und keine Neubildung stattgefunden. Dasselbe Resultat ließ sich auch bei Kultur in Leitungswasser erzielen, dessen Wirkung vermutlich auf seinen geringen Cu- oder Fe-gehalt zurückzuführen ist. Statt der gewöhnlich auftretenden grünen Chromatophoren fanden sich in allen diesen Kulturen in den sonst normal entwickelten Keimschläuchen große, farblose, lichtbrechende Körper, die sich bei näherer Untersuchung als ansehnliche Stärkekörner herausstellten.

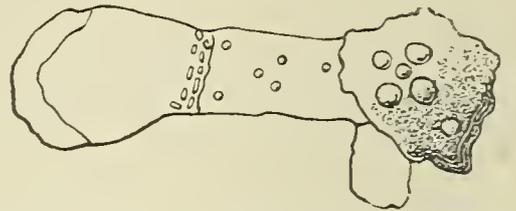


Fig. III. *Polypodium Dryopteris*-Spore in 0,01% Knop nach 1 $\frac{1}{2}$ monatlicher Kultur im Dunkeln.

3. Deformationen von Rhizoiden und Keimschläuchen.

Bei Kultur von *Pteris aquilina* in sehr verdünnten Lösungen (Aqua destillata) oder besonders hohen Konzentrationen Knopscher

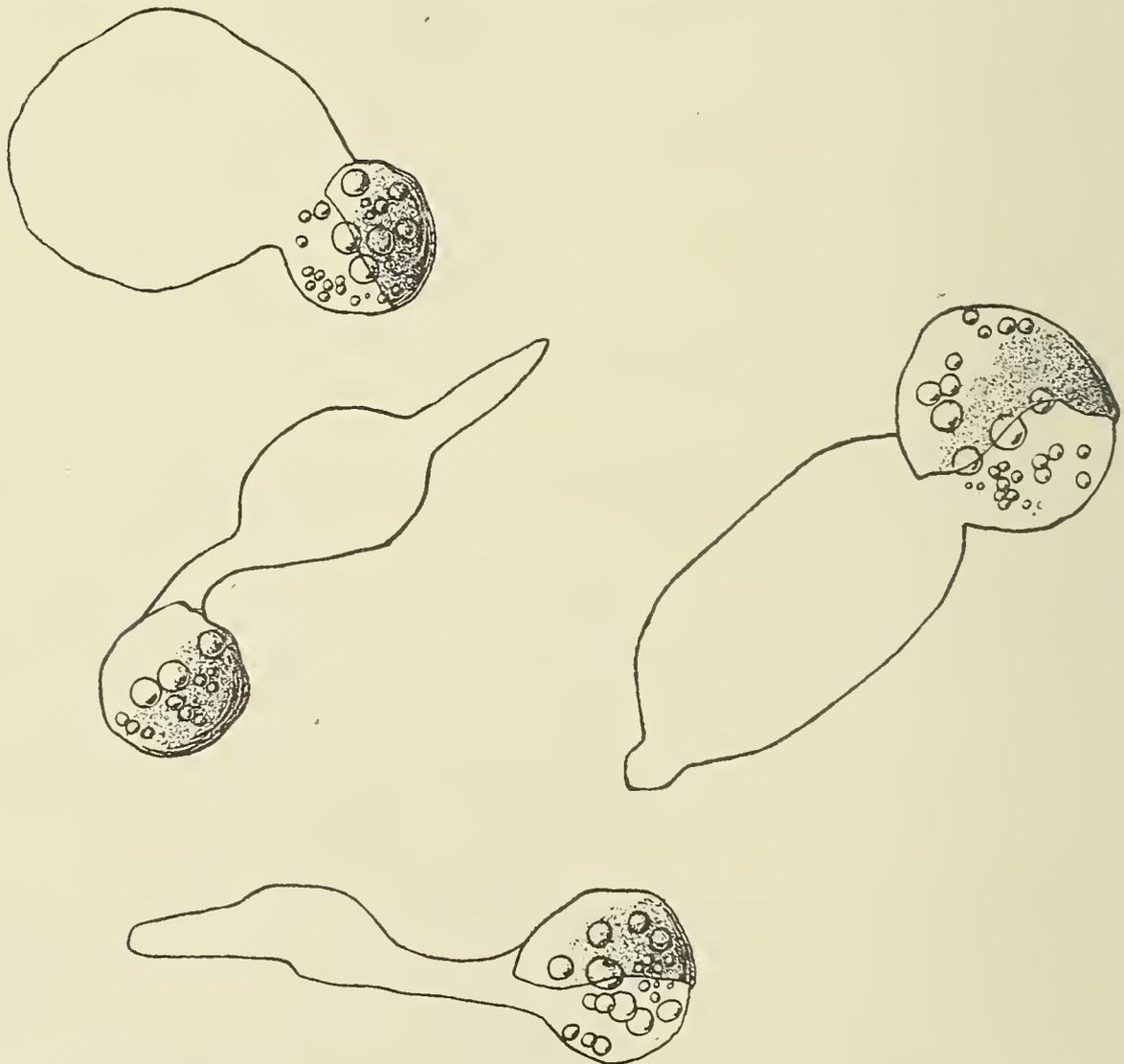


Fig. IV. *Pteris aquilina*-Sporen mit hypertrophisch erweiterten Rhizoiden nach einmonatlicher Kultur in Aqua dest. im Licht.

¹⁾ Weitere Literatur bei E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, S. 37.

Nährlösung zeigten die Rhizoiden nicht ihre normale zylindrische Form, sondern waren an den Spitzen breiter oder kugelförmig aufgetrieben. Es handelt sich hier um die bekannten, an Wurzelhaaren, Pilzhypen, Siphoneen oftmals beobachteten Deformationen, die bei extremer Ausbildung in Kugelform erscheinen können. Ähnliche Formen, wie sie Fr. Schwarz (1883)¹⁾ an Wurzelhaaren beobachtete, erzielen wir bei Kultur in Aqua destillata an den Rhizoiden der Farne. (Siehe Fig. 4.)

Mit diesen mißgestalteten Rhizoiden vergleichen möchten wir gewöhnliche Deformationen, die bei Kultur in hochprozentiger Nähr-

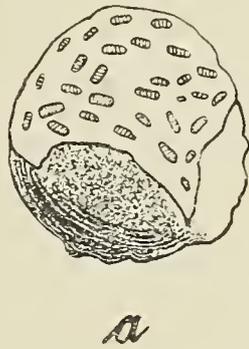
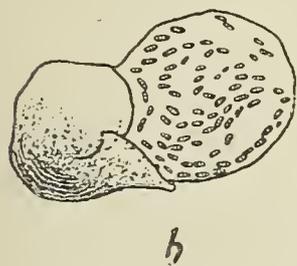


Fig. V. *Pteris aquilina*-Sporen nach zwei-monatlicher Kultur in 4% Knop im Licht; a) hypertrophisch erweiterter Keimschlauch; b) Zellinhalt im Loslösen von der Sporenhaut begriffen.

lösung (4% Knop), in der ja die Rhizoidbildung fast vollständig unterdrückt ist, an Keimschläuchen sich beobachten ließen. Hier sehen wir den Inhalt der Spore als grüne, kugelförmige Blase aus der geborstenen Sporenhaut sich vorwölben und zuweilen von dieser sich schließlich loslösen (Fig. 5 a und Fig. 5 b). Die meisten der isolierten grünen Kugeln erfuhren keine weitere Ent-

wicklung; in wenigen Fällen entstanden durch Teilung aus ihnen kurze Zellenreihen oder kleine aus wenig Zellen gebildete Zellenplatten.

C. Über das Verhältnis von Keimschlauch- und Rhizoidbildung:

a) einiger Polypodiaceen bei Kultur in verschiedenen Konzentrationen Knopscher Nährlösung.

Die Keimung der Sporen und die morphologischen Charaktere der dabei entstehenden Keimschläuche und Rhizoiden sind bereits von zahlreichen Autoren ausführlich beschrieben worden. Eine zusammenfassende Darlegung, die hauptsächlich auf den an Gleicheniaceen und Osmundaceen gewonnenen Ergebnissen basiert, hat Sadebeck geliefert. Sadebeck spricht von den Veränderungen der Sporenhäute, der Veränderung des Zellinhaltes und von den frühzeitigen Teilungen der ganzen Zelle: „Durch den Teilungsvorgang im Innern der keimenden Spore ist in den meisten Fällen bereits die erste Haarwurzel von der primären Prothalliumzelle abgetrennt worden, die Haarwurzel erfährt im weiteren nur noch einige Längsstreckung, aus der ersten Prothalliumzelle dagegen entsteht ein Zellfaden oder eine Zellfläche oder auch ein Zellkörper, Formen des Prothalliums, welche sich oft zu einer recht ansehnlichen Größe zu entwickeln vermögen.“

Speziell auf *Aspidium filix mas* beziehen sich die von Kny in den Erklärungen zu seinen Wandtafeln gelieferten Angaben und Abbildungen; an Sporenaussaaten wurde der Beginn der Keimung

nach 7—8 Tagen dadurch bemerkbar, daß die Innenhaut des Epispors gesprengt wurde. Im Zelleninhalt traten schon jetzt zahlreiche, scharf begrenzte Chlorophyllkörper hervor. Die Entwicklung des Prothalliums wird dadurch eingeleitet, daß an der noch ungeteilten Sporenzelle eine Hervorragung bemerkbar wird, die sich bald durch eine Querwand als erstes Wurzelhaar abgrenzt. Dasselbe ist chlorophyllfrei oder chlorophyllarm und dringt in den Boden ein. Nun streckt sich entweder die chlorophyllhaltige Zelle in einer dem ersten Wurzelhaar entgegengesetzten Richtung und erfährt Quersäuerung, oder sie erzeugt, bevor dies geschieht, zunächst noch ein oder zwei neue Wurzelhaare. Zuweilen unterbleibt die Bildung von Wurzelhaaren an der unteren grünen Prothalliumzelle vollständig.“

Es soll in den nachfolgenden Zeilen unsere Aufgabe sein, diese und ähnliche Angaben früherer Autoren zu vervollständigen. Kny kultivierte seine Sporen auf Sand oder Erde — wir werden sehen, daß die Prozesse der Keimung von den Kulturbedingungen weitgehend beeinflußt werden, und werden festzustellen versuchen, welche von den äußeren Bedingungen auf den einen oder anderen der geschilderten Wachstums- und Gestaltungsvorgänge von maßgebender Bedeutung ist.

Kny spricht von der Ausbildung einer sich streckenden und sich teilenden grünen Zelle und dem farblosen Wurzelhaar; wir ersehen aus seiner Schilderung, daß bei den von ihm gewählten Kulturbedingungen zuweilen nur der grüne Keimschlauch entstand und das Wurzelhaar — zunächst wenigstens — nicht zur Entwicklung kam.

Wir wollen versuchen, festzustellen, ob bei der Entscheidung der Frage: Keimschlauch oder Wurzelhaar? äußere Bedingungen mitwirken.

Es lassen sich nach meinen Erfahrungen vier verschiedene Typen der Keimung unterscheiden:

1. entweder es entsteht zuerst der grüne Keimschlauch und dann das Rhizoid,

2. oder es geht umgekehrt das Rhizoid in der Entwicklung dem grünen Keimschlauch voraus,

oder es finden die extremen Möglichkeiten ihre Verwirklichung, daß:

3. nur ein grüner Keimschlauch entsteht oder

4. nur ein Rhizoid.

Es mußte wünschenswert erscheinen, zu präzisieren, welchen äußeren Bedingungen diese Typen entsprechen. Bis zu einem gewissen Grade kann unsere Aufgabe als gelöst betrachtet werden; wenigstens ist es für einige Arten gelungen, die Bedingungen zu finden, unter welchen ein Rhizoid entsteht, die Bildung des Keimschlauches aber unterdrückt wird. Weiterhin ließ sich ermitteln, unter welchen Bedingungen die Bildung des Rhizoids — unter Umständen um mehrere Wochen — der Bildung des Keimschlauches voraussetzte. Eine vollkommene Unterdrückung der Rhizoiden ist

mir nicht gelungen; doch habe ich wenigstens die Bedingungen gefunden, unter denen bei fast sämtlichen gekeimten Sporen nur Keimschläuche auftraten und die Rhizoiden nur ganz ausnahmsweise zur Entwicklung kamen.

Über die Ergebnisse meiner experimentellen Untersuchungen gebe ich nachfolgenden Bericht:

Die Frage: Rhizoid- oder Keimschlauchkeimung? ist besonders von zwei Faktoren abhängig, nämlich erstens von der Konzentration und zweitens von der chemischen Qualität des Substrates. — Wir beginnen mit dem Einfluß ungleich hoher Konzentrationen auf die Keimung der Farnsporen:

Kulturen in destilliertem Wasser ergaben nachstehenden Befund:

Im Licht erschien bei sämtlichen von mir untersuchten Arten bei Kultur in Aqua destillata zuerst das Rhizoid. Bei den meisten Arten kommt nun nach etwa 2—3 Wochen auch der Keimschlauch zur Entwicklung und bildet etwa 4—5 Zellen. Eine Ausnahme hiervon machen nur *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, bei denen kein Keimschlauch zur Entwicklung kam. — Ob nun hier, wo ausschließlich Rhizoidbildung beobachtet wurde, vielleicht nur die kurze Dauer unserer Versuche den angegebenen Befund bedingt

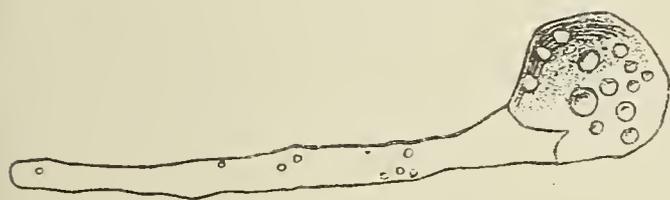


Fig. VI. *Pteris aquilina*-Spore nach $\frac{1}{4}$ -jähriger Kultur in Aqua dest. im Licht, Rhizoidbildung zeigend.

hat, wurde an Kulturen der beiden Arten *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* zu ermitteln versucht. Hier ließ sich konstatieren, daß selbst nach $\frac{1}{4}$ -jähriger Kultur in Aqua destillata noch kein Keimschlauch zur Entwicklung gekommen war (siehe Fig. 6). Die

Entwicklung des Keimschlaches erfordert hier, wie ich wenigstens für eine der beiden Arten, *Pteris aquilina*, mit Bestimmtheit feststellen konnte, gewisse chemische Substanzen, über deren Einfluß später noch näher die Rede sein wird.

Bei Kultur in völliger Dunkelheit keimte nur eine der von mir untersuchten Arten in Aqua destillata, nämlich *Pteris aquilina*, und zwar kamen auch hier nur Rhizoiden zur Entwicklung. — Bei schwachen Konzentrationen Knopscher Nährlösung (0,01 % Knop) und in gewöhnlichem Leitungswasser war der Befund in Licht und Dunkelheit zunächst noch ein ähnlicher wie bei den Kulturen in Aqua destillata. Es entstand erst das Rhizoid; später aber bildeten nun hier sämtliche Arten, auch *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, in Licht wie im Dunkeln Keimschläuche aus.

Von großem Interesse ist im Vergleich zu diesen Resultaten der Befund an Lösungen höherer Konzentrationen: Bei 1,5 oder mehr % kommen bei den meisten Arten in Lichtkulturen, wenigstens beim größten Prozentsatz der Sporen, erst die Keimschläuche und dann die Rhizoiden zur Entwicklung; — bei Kultur im Dunkeln ließ sich dasselbe Resultat schon bei 0,5—1 % Knop erzielen. —

Je höher wir nun bei Lichtkulturen die Konzentrationen wählen, um so mehr tritt die Bildung des Rhizoids zurück, um so

mehr erscheint sie verspätet. Eine Konzentration, durch deren Anwendung die Bildung eines Rhizoids sich dauernd unterdrücken ließ, wurde nicht gefunden. Doch ist es mir gelungen, Konzentrationen der Knopschen Nährlösung zu finden, bei denen die Zahl der Rhizoiden im Verhältnis zu derjenigen der Keimschläuche auf ein Minimum reduziert ist, bei denen ich nur ganz vereinzelt Rhizoïden beobachtete. In Lichtkulturen liegt diese Konzentration für die meisten Arten bei etwa 3 ‰ Knop, nur für *Pteris aquilina*, das etwas widerstandsfähiger zu sein scheint, erst bei 4 ‰ Knop (siehe Fig. 7 a und b).

Bei Kultur in völliger Dunkelheit wird in höheren Konzentrationen (1,5 — 2 ‰ Knop) bei einigen Arten, *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, im Gegensatz zu den Lichtkulturen die Bildung des Keimschlauches unterdrückt; ich beobachtete z. B. bei *Pteris aquilina* in 2 ‰ Knop in völliger Dunkelheit ausschließlich Rhizoiden. Bei den anderen Arten, die im Dunkeln Keimungserscheinungen beobachten ließen, scheint auch im Dunkeln bei höheren Konzentrationen die Rhizoidbildung unterdrückt, die Bildung des Keimschlauches befördert zu werden. Doch möchte ich ausdrücklich bemerken, daß für diesen Fall meine Erfahrungen nicht ausreichend genug sind, um dies — wenigstens für die anderen Arten — mit Bestimmtheit anzugeben.

Wir resumieren unsere Resultate folgendermaßen:

Schwache Konzentrationen Knopscher Nährlösung befördern in Licht und Dunkelheit die Entwicklung des Rhizoids und unterdrücken die Bildung der Keimschläuche unter Umständen ganz und

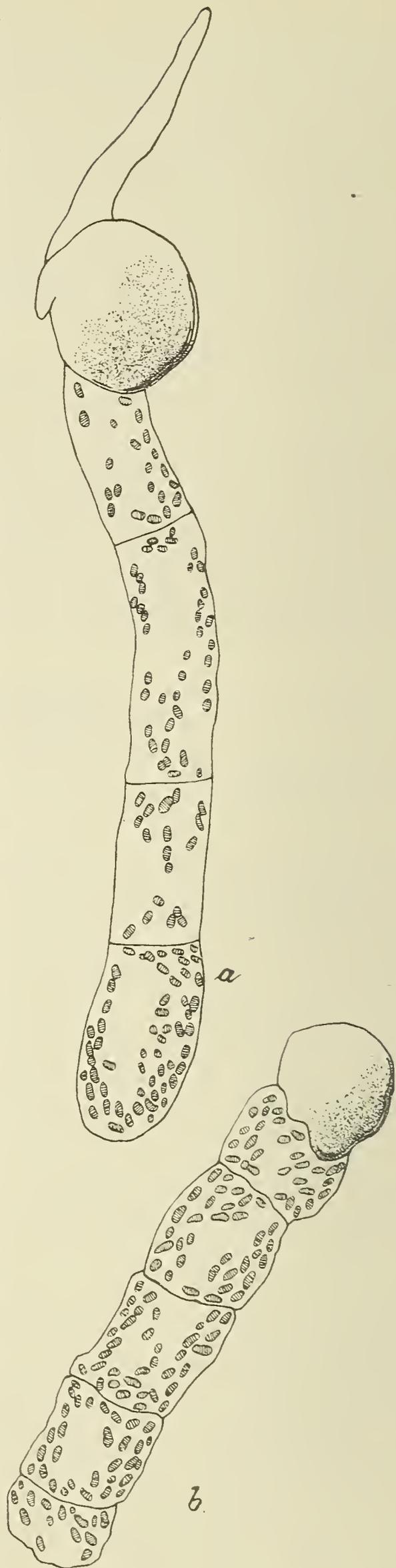


Fig. VII. a) Normale Keimung einer *Pteris aquilina*-Spore in 1,5 ‰ Knop im Licht; b) Unterdrückung der Rhizoidbildung in 4 ‰ Knop. — Beobachtung nach ca. 1 Monat.

gar; hohe Konzentrationen beschleunigen die Keimschlauchbildung und halten das Wachstum des Rhizoids zurück, ohne die Bildung des letzteren ganz unterdrücken zu können. — In völliger Dunkelheit tritt bei einigen Arten — *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* — bei Kultur in höher prozentiger Knopscher Nährlösung der umgekehrte Fall ein, indem hier höhere Konzentrationen (2 % Knop) die Keimschläuche wieder gänzlich verschwinden lassen. Für die anderen, im Dunkeln keimenden Arten stimmen die Keimungserscheinungen in höher prozentiger Knopscher Nährlösung mit denjenigen am Licht überein.

Unsere bisherigen Betrachtungen beziehen sich ausschließlich auf die Knopsche Nährlösung und legen deren Wirkungen bei Anwendung verschiedener Konzentrationen bei Licht- und Dunkelkulturen klar. — Inwieweit die hierbei erzielten Resultate ausschließlich auf Rechnung der verschiedenen Konzentrationsgrade zu setzen sind, oder die chemischen Qualitäten der angewandten Stoffe als wirksame Faktoren mit im Spiele sind, wird sich erst ermitteln lassen, wenn wir auch Versuche mit Lösungen einzelner Substanzen zum Vergleich heranziehen können, insbesondere mit Lösungen der einzelnen in der Knopschen Nährlösung enthaltenen Komponenten.

Bevor wir zur Besprechung der weiteren Versuchsergebnisse übergehen, wird zum besseren Verständnis folgende kurze Rekapitulation am Platze sein:

Bei Kultur in gew. Aqua dest. im Licht bildeten sämtliche Arten erst Rhizoiden und später Keimschläuche aus; ausgenommen hiervon waren nur *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, deren Sporen in Aqua dest. im Licht zwar der Rhizoid-, nicht aber der Keimschlauchbildung fähig waren. — Im Dunkeln keimten in Aqua dest. nur die Sporen von *Pteris aquilina*. Die Sporen sämtlicher übrigen Arten waren in Aqua dest. bei völligem Lichtabschluß der Keimung nicht fähig; einige von ihnen, *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica*, ließen sich aber durch Anwendung geeigneter Konzentrationen Knopscher Nährlösung im Dunkeln zum Keimen bringen. —

Aus dieser Betrachtung ergaben sich also zwei Hauptfragen:

1. Welche chemischen Substanzen sind im Stande, die Sporen von *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* in Licht und Dunkelheit zur Keimschlauchbildung zu bringen?

2. Welche Salze der Knopschen Nährlösung veranlassen die Keimung von *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica* in völliger Dunkelheit, bei denen im Licht schon in gew. Aqua dest. nach längerer, etwa vierwöchentlicher Kultur Keimschlauchbildung eintrat?

Von den unter 1 genannten Arten wurde *Pteris aquilina*, von den unter 2 genannten *Aspidium filix mas* in Bezug auf Keimschlauch- und Rhizoidbildung näher untersucht.

b) Keimschlauch- und Rhizoidbildung der Sporen von *Pteris aquilina*.

Wir beginnen unsere Schilderung mit den Ergebnissen, die sich mit KNO_3 erzielen ließen. Ausgegangen wurde von einer

Normallösung (Molekulargewicht 101), die in verschiedenen Verdünnungen zur Anwendung kam. Auf ihr wurden Sporen von *Pteris aquilina* ausgesät. Acht Tage nach der Aussaat ergab sich, daß bei starker Verdünnung — im Licht wie im Dunkeln — fast alle Sporen (97 %) gekeimt waren und aus ihnen Keimschläuche und Rhizoiden zur Entwicklung gekommen waren (siehe Fig. 8).



Fig. VIII. *Pteris aquilina*-Spore in 0.005 N KNO_3 nach 8-tägiger Kultur im Licht; die Keimschlauchentwicklung in N-haltigem Substrat zeigend.

Bei steigender Konzentration nahm der Prozentsatz der gekeimten Sporen ab, derart, daß bei Lichtkultur auf 0,04 N nur noch 30 %, bei 0,08 N 15 % und bei 0,1 N nur 2 % keimten.

Noch schneller erfolgt die Abnahme bei Dunkelkulturen, wo wir bei der gleichen Konzentration nur 20, bzw. 8, bzw. 1 % gekeimt finden. Noch eingehender berichtet über die Beziehung zwischen Prozentsatz der Keimung und der Konzentration der Lösung Tabelle IV.

Von besonderem Interesse ist es, daß bei steigender Konzentration von KNO_3 ebenso wie von kompletter Knopscher Nährlösung in völliger Dunkelheit die Keimschläuche in ihrer Entwicklung schließlich gehemmt werden: schon bei 0,06 N treten bei Dunkelkulturen nur noch Rhizoiden auf.

Wichtige Aufschlüsse gestattet der Vergleich mit der Wirkung anderer Salze z. B. MgSO_4 . Dieses Salz kam in derselben Konzentration zur Anwendung (auf Normallösung bezogen) wie KNO_3 . Es wurden aber hier in keiner der angewandten Konzentrationen Keimschläuche gebildet, obwohl — wie des näheren in Tabelle IV ersehen werden mag — wenigstens bei Kultur im Licht fast alle Sporen keimten. Dasselbe Resultat ließ sich mit NaCl erzielen, das auf den Prozentsatz der keimenden Sporen nebenbei bemerkt günstiger wirkte als das genannte Mg-salz. Auch bei NaCl wurden niemals Keimschläuche gebildet.

Von den bisher genannten Substanzen veranlaßt, wie aus dem Gesagten hervorgeht, nur KNO_3 bei nicht allzu hoher Konzentration die Bildung grüner Keimschläuche. Da nun der Vergleich mit mannigfachen anderen Substanzen gezeigt hat, daß die physikalisch osmotischen Wirkungen der angewandten Lösungen ohne Belang für die Keimschlauchbildung sind, müssen wir den Grund für die mit KNO_3 erzielten Effekte in den chemischen Qualitäten dieser Substanz suchen. Es bleibt zu prüfen, ob auch andere Kaliumverbindungen in gleichem Sinne wirken wie KNO_3 und weiterhin wie andere Nitrate die Organbildung beeinflussen.

Von den Komponenten der Knopschen Nährlösung kommt zunächst $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ in Betracht. Es ergab sich, daß bei Anwendung von Lösungen der gleichen Konzentration wie sie bei den anderen Salzen zur Verwendung kamen, durch $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ sich ähnliche Effekte erzielen ließen wie durch KNO_3 , außer Rhizoiden werden auch Keimschläuche gebildet. — Was den Einfluß der Konzentrationen anlangt, vergleiche man Tabelle IV. — Weiterhin kam NaNO_3 zur Anwendung, in dessen Lösungen ich ebenfalls schon bei Anwendung in sehr verdünnter Form (0,005 N) Keimschlauchbildung beobachtete.

Während also MgSO_4 und NaCl in Licht und Dunkelheit nur Rhizoiden entstehen lassen, veranlassen die Nitrate KNO_3 , NaNO_3 und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ die Bildung grüner Keimschläuche. Um KNO_3 mit anderen K-Verbindungen in seiner Wirkung vergleichen zu können,

wurde K_2HPO_4 herangezogen; in Lösungen von diesem kamen nur Rhizoiden zur Entwicklung (vgl. Tabelle IV). Es scheint also die Wirkung des KNO_3 schon hiernach nicht auf seinem K-Gehalt zu beruhen, sondern auf seinem N-Gehalt; phosphorsaure Salze scheinen die Bildung des Keimschlauches

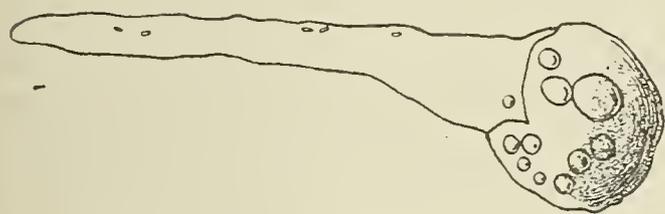


Fig. IX. *Pteris aquilina*-Spore in K_2HPO_4 0,005 N nach achtwöchentlicher Kultur; Keimschlauchbildung durch N-Mangel unterdrückt.

nicht hervorrufen zu können. (Siehe Figur IX.) Der Nachweis für die Richtigkeit dieser Vermutung ergab sich aus Versuchen mit Na_2HPO_4 , in dessen Lösungen ebenfalls im Licht wie im Dunkeln stets nur Rhizoiden zur Ausbildung kamen.

Es fragt sich nun, in welcher Form der N die Keimschlauchentwicklung am intensivsten beeinflusst, ob die Nitrite, Ammonsalze und andere N-Verbindungen in ihrer Wirkung auf die Keimschlauchbildung mit derjenigen der Nitrate übereinstimmen oder nicht. Zu diesem Zweck wurden von den Ammonsalzen NH_4NO_3 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ und NH_4Cl , von den Nitriten KNO_2 und außerdem eine in starker Verdünnung angewandte Lösung von NH_3 in ihrer Wirkung auf die Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen in Licht und Dunkelheit untersucht. Diese stimmte insofern mit derjenigen der Nitrate überein, als sämtliche letztgenannten Salze, sowohl die Ammonsalze als auch KNO_2 und die NH_3 -Lösung im Lichte Keimschlauchbildung hervorriefen. Ein ganz auffälliger Unterschied jedoch in der

Wirkung der Nitrate und der übrigen N-Verbindungen zeigte sich bei Kultur der Sporen in völliger Dunkelheit. Während nämlich die Nitrate hier nach zehntägiger Kultur (ebenso wie im Lichte) nahezu an sämtlichen gekeimten Sporen Keimschläuche erzeugt hatten, waren in derselben Zeit auf Lösungen der übrigen N-haltigen Salze fast nur Rhizoiden zur Entwicklung gekommen; nach längerer, 4—5 wöchentlicher Kultur erschienen dann allerdings auch auf Lösungen der Nitrite und Ammonsalze an fast sämtlichen der ausgesäten Sporen die Keimschläuche. Bei Kultur im Licht ist also die Wirkung der Nitrite und Ammonsalze dieselbe wie diejenige der Nitrate; bei Kultur in völliger Dunkelheit zeigt sich nur insofern ein Unterschied in der Wirkung beider N-Quellen, als die Entwicklung der Keimschläuche in Nitrit- bzw. NH_4 -Salzlösungen etwas langsamer vor sich geht als in Lösungen der Nitrate. Wenn also auch im Lichte kein Unterschied in der Wirkung von Nitriten und Nitraten zu bemerken ist, so geht doch wohl aus der bedeutend besseren und schnelleren Entwicklung der Keimschläuche in Nitratlösungen in völliger Dunkelheit klar hervor, daß die Nitrate für *Pteris aquilina*-Sporen doch noch eine etwas bessere N-Quelle sind als die Nitrite. Hierdurch bestätigt sich also die nach bisherigen Erfahrungen gültige Anschauung, daß die meisten Phanerogamen, überhaupt viele Pflanzen, am besten mit Nitraten gedeihen (Pfeffer, 1897, S. 395).

Über die Frage nach der „Stickstoffernährung der grünen Pflanzen“ veröffentlichte erst im Januar 1905 O. Treboux (1905 S. 570—72) in einer vorläufigen Mitteilung wichtige Beiträge. Verfasser verglich eine Reihe von anorganischen und organischen Verbindungen miteinander bezüglich der Frage, inwieweit sie imstande wären, den gesamten Stickstoffbedarf der grünen Pflanzen zu decken.

Zur Untersuchung gelangten die verschiedensten Vertreter des Pflanzenreichs und zwar Cyanophyceen, Diatomeen, Chlorophyceen, Leber- und Laubmoose, Farne, Schachtelhalme und Angiospermen.

Von seinen Hauptresultaten ist hier folgendes zu erwähnen und von besonderem Interesse:

„Nitrite erwiesen sich meist als eine gute N-Quelle, falls nur die Reaktion der Nährlösung eine alkalische ist. Saure Nährlösungen dagegen wirken durch Freimachung der stark giftigen salpetrigen Säure tödlich. — Im Vergleich zu den Nitraten zeigen Nitrite denselben oder einen etwas besseren Nährwert.“

Zu dieser letzten Frage habe ich schon oben Stellung genommen in der Schilderung meiner vergleichenden Versuche über die Wirkung von Nitraten und Nitriten auf die Keimschlauchbildung der *Pteris aquilina*-Sporen. Nitrate haben auf die Keimung — wenigstens bei Kultur im Dunkeln — einen noch etwas stärker fördernden Einfluß als Nitrite; in Lichtkulturen war in der Einwirkung von Nitraten und Nitriten kein Unterschied zu konstatieren. Was ferner die erste Frage: über den Einfluß von Nitritlösungen in saurer oder alkalischer Reaktion auf die Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen anlangt, so stimmen meine Resultate in dieser

Beziehung vollkommen mit denen 'Treboux' überein, d. h. Nitritlösungen in saurer Reaktion wirkten durch Freimachung der stark giftigen, salpetrigen Säure auf die *Pteris aquilina*-Sporen tödlich.

In den diese Frage betreffenden Versuchen wurde als Nitrit KNO_2 angewandt, das in wässriger Lösung eine deutlich alkalische Reaktion zeigt; zum Ansäuern der Nitritlösung wurde eine Lösung von KH_2PO_4 benutzt; beide Salze kamen in Normallösungen zur Anwendung. — Das Optimum der Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen in KNO_2 -Lösung lag bei 0,01 N; daher wurde KNO_2 in einer solchen Lösung angewandt und zum Ansäuern derselben verschiedene Mengen einer Normallösung von KH_2PO_4 zugesetzt. (Siehe Tab. V.) — Es ergab sich, daß schon bei Zusatz einer ganz minimalen Menge KH_2PO_4 , nämlich schon in einer Lösung von KNO_2 0,01 N + KH_2PO_4 0,005 N keine Spur von Keimung eintrat, während in den Lösungen der einzelnen Salze, also KNO_2 0,01 N 60% und KH_2PO_4 0,005 N 95% der ausgesäten Sporen gekeimt waren. In den Normallösungen von KH_2PO_4 wurden — trotz der sauren Reaktion — bis zu 0,4 N Keimung oder infolge N-Mangels wenigstens Rhizoidbildung beobachtet. Hieraus geht also deutlich hervor, daß es nicht die saure Reaktion der Nährlösung an sich ist, welche die Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen verhindert, sondern die spezielle Wirkung der durch die Phosphorsäure ausgetriebenen stark giftigen salpetrigen Säure.

Fassen wir die gewonnenen Resultate kurz zusammen, so ergeben sich folgende Bedingungen für die Keimschlauch- und Rhizoidbildung der *Pteris aquilina*-Sporen:

In N-freien Lösungen kommen stets nur Rhizoiden zur Entwicklung. Einen ganz intensiven Einfluß auf die Ausbildung des Keimschlauches sowohl im Licht als auch in Dunkelheit haben die Nitrate (KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$), indem auf Lösungen von geeigneter Konzentration hier wie dort fast sämtliche Sporen Keimschläuche ausbilden. Nitrite in alkalischer Lösung, Ammonsalze und NH_3 in stark verdünnter Lösung stimmen bei Kultur im Licht in ihrer Einwirkung auf die Keimschlauchbildung mit den Nitraten fast vollkommen überein; bei Kultur der *Pteris aquilina*-Sporen im Dunkeln zeigt sich nur insofern ein Unterschied dieser Salze von den Nitraten, als in Lösungen derselben die Keimschläuche bedeutend langsamer zur Ausbildung kommen als in Nitratlösungen. Nitrite, in saurer Lösung zur Anwendung gebracht, wirken auf die *Pteris aquilina*-Sporen infolge des Freiwerdens der giftigen salpetrigen Säure tödlich, d. h. verhindern die Keimung vollkommen.

c) Keimschlauch- und Rhizoidbildung von *Aspidium filix mas*-Sporen.

Die Sporen von *Aspidium filix mas* bilden wie diejenigen sämtlicher übrigen Arten — ausgenommen *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* — im Licht in dest. Wasser nach längerer, etwa vierwöchentlicher Kultur Keimschläuche aus, während sie in völliger Dunkelheit in Aqua destillata keinerlei Keimungserscheinungen zeigen;

sie keimen aber bei Lichtabschluß in geeigneten Konzentrationen Knopscher Nährlösung. — Es fragt sich also: Welche Salze der Knopschen Nährlösung führen bei Kultur im Dunkeln die Keimung der *Aspidium filix mas*-Sporen herbei?

Zur Untersuchung wurden demnach zunächst die Salze der Knopschen Nährlösung angewandt, und zwar: KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, K_2HPO_4 und MgSO_4 .

Beim Vergleich von Licht- und Dunkelkulturen ergab sich nach 10 Tagen, daß in den Lösungen von KNO_3 0,005 N und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 0,005 N im Licht bereits Keimschläuche und Rhizoiden zur Entwicklung gekommen waren, während nach dieser Zeit in den Lösungen der beiden anderen Salze, K_2HPO_4 und MgSO_4 , noch keinerlei Keimungserscheinungen zu beobachten waren.

Nach längerer, 18tägiger Kultur waren in KNO_3 0,005 N im Licht bereits 95 %, im Dunkeln 15 % der ausgesäten Sporen gekeimt (siehe Tab. VI), und ein ähnliches Resultat ließ sich bei Kultur der Sporen in Lösungen von $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ erzielen, während aber in den Lösungen dieser beiden Salze in Licht und Dunkelheit Keimschläuche (im Licht bereits 3—4zellige) ausgebildet wurden, trat in den Lösungen von K_2HPO_4 überhaupt keine Keimung ein, in denjenigen von MgSO_4 nur Rhizoidbildung.

Daraus geht also deutlich hervor, daß die Keimung der *Aspidium filix mas*-Sporen bei Lichtabschluß sicher durch die Einwirkung der beiden in der Knopschen Nährlösung anwesenden Nitrate herbeigeführt wurde, während die beiden anderen Salze, K_2HPO_4 und MgSO_4 , auf die Keimung in völliger Dunkelheit so gut wie keinen, auf die Keimung im Licht nur ganz geringen Einfluß haben.

Aus diesen Ergebnissen ersehen wir also, daß die Keimung der Sporen von *Aspidium filix mas* in den Lösungen der Nitrate im Licht bereits nach zehn Tagen, also bedeutend früher eintritt, als bei Kultur der Sporen in destilliertem Wasser; während ferner in destilliertem Wasser nach vierwöchentlicher Kultur nur wenige Sporen Keimschläuche ausgebildet hatten, waren in geeigneten Nitratlösungen besonders denjenigen von KNO_3 , nach 18 Tagen bereits bei fast sämtlichen der ausgesäten Sporen Keimschläuche von etwa drei bis vier Zellen zur Entwicklung gekommen. — Die Keimung, insbesondere die Keimschlauchbildung in Nitratlösungen ist also sowohl, was die Dauer bis zum Eintritt der Keimung, als auch was den Prozentsatz der zur Entwicklung kommenden Keimschläuche anlangt, bedeutend besser als diejenige in destilliertem Wasser.

Daß aber überhaupt in Aqua destillata im Licht einige der ausgesäten *Aspidium filix mas*-Sporen der Keimschlauchbildung fähig sind, ist nach den mitgeteilten Versuchsergebnissen wohl nicht anders erklärlich, als durch die Anwesenheit von Spuren N-haltiger Salze (Nitrate) in dem angewandten destillierten Wasser.

Zum Vergleich der Wirkung der Nitrate mit denjenigen anderer N-haltiger Salze auf die Keimung von *Aspidium filix mas*-Sporen wurden von den Nitriten KNO_2 , von den Ammonsalzen NH_4Cl herangezogen. — Auf Lösungen beider Salze von geeigneter Konzentration war nach

18-tägiger Kultur zwar ein sehr hoher Prozentsatz der ausgesäten Sporen gekeimt (siehe Tabelle VI), doch waren hier fast nur Rhizoiden und nur ganz vereinzelte Keimschläuche zur Ausbildung gekommen. — Vergleichen wir also dieses Resultat, mit demjenigen auf Lösungen von KNO_3 und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, so ergibt sich, daß bei den Sporen von *Aspidium filix mas* der Einfluß der Nitrate auf die Keimschlauchbildung noch weit förderlicher ist, als bei den *Pteris aquilina*-Sporen.

d) Rhizoidbildung einiger Polypodiaceen bei Kultur auf Leitfähigkeitswasser.

Nachdem die Frage nach den Bedingungen der Keimschlauchbildung ihre vorläufige Erledigung gefunden hat, liegt es nahe, zu fragen, ob auch die Bildung der Rhizoiden die Einwirkung bestimmter chemischer Reagenzien voraussetzt, oder ob der Aufenthalt in völlig reinem Wasser (sonstige günstige Entwicklungsbedingungen vorausgesetzt) genügt, um die Sporen zur Bildung eines Rhizoids anzuregen.

Benecke (1903) hat in seinen wertvollen Untersuchungen über die Entwicklung von *Lunulariabrutknospen* gezeigt, daß zur Bildung

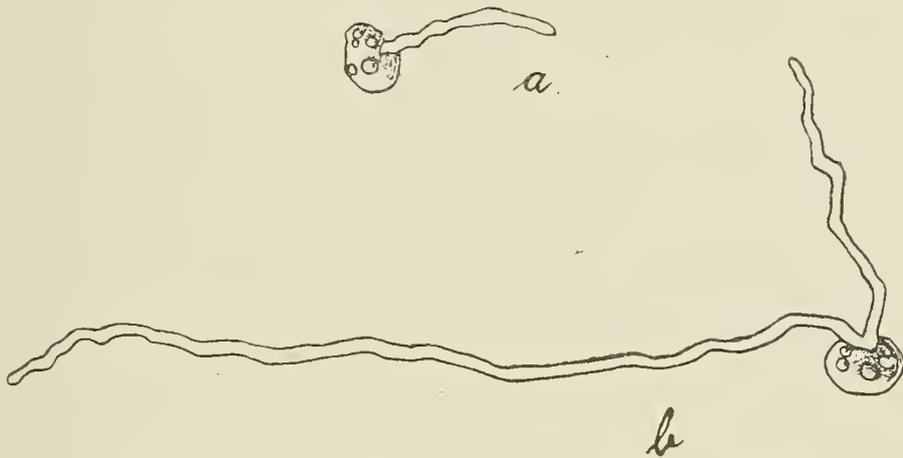


Fig. 10. *Pteris aquilina*-Spore: a) nach $\frac{1}{4}$ jähriger Kultur in gewöhnlichem destillierten Wasser; b) nach 4wöchentlicher Kultur in Leitfähigkeitswasser im Licht: infolge Nährsalzmangel Etiolierung der Rhizoiden.

der Rhizoiden geringe Mengen gelöster Stoffe erforderlich sind, um Rhizoidbildung anzuregen; bei Kultur auf völlig reinem Wasser, in besonderen Jenenser Gläsern, blieb die Rhizoidbildung aus.

Es erschien nun möglich, daß auch die Farnsporen solche Beziehungen erkennen ließen, und es wurden daher Versuche mit zahlreichen Arten, darunter auch mit *Pteris aquilina* angestellt, derart, daß die Sporen in ausgelaugten Gläsern auf Leitfähigkeitswasser (Kahlbaum, Berlin) zur Aussaat kamen. Der Unterschied im Verhalten dieser Sporen mit denen auf schlechthin destilliertem Wasser war auffallend genug; während auf letzterem schon sechs Tage nach der Aussaat sich reichlich Rhizoiden entwickelt hatten, war in den anderen selbst nach drei Wochen noch keinerlei Entwicklung erkennbar. — Nach anderthalb Monaten trat bei einigen Arten (*Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris*, *Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum*) im Licht Rhizoidkeimung ein, während bei anderen (*Aspidium aculeatum* und *Aspidium spinulosum*)

sogar auch diese unterblieb, d. h. überhaupt keinerlei Keimung eintrat. — Bei Kultur in völliger Dunkelheit wurde bei keiner der untersuchten Arten — auch nicht bei *Pteris aquilina* — irgend eine Keimungserscheinung beobachtet.

In den Fällen, wo Rhizoidkeimung beobachtet wurde, waren die Rhizoiden meist sehr stark in die Länge gewachsen und durchschnittlich etwa fünfmal so lang, als in Parallelkulturen auf gewöhnlichem destilliertem Wasser. Besonders charakteristisch war diese Erscheinung bei *Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris* und *Polypodium aureum* (siehe Fig. 10 a und b).

Eine ähnliche Beobachtung machte F. Noll (1901 S. 7) an den Wurzeln von Weizenkeimlingen. Es zeigte sich, daß bei Stickstoffmangel in der gleichen Entwicklungszeit das Wurzelsystem dieser Keimlinge in allen seinen Teilen, Haupt- wie Nebenwurzeln, die vier- bis sechsfache Länge erreichte, als in den Vergleichskulturen mit normaler Nährlösung. „Da nun die Überverlängerung des Wurzelsystems auch dann genau so ausfiel, wenn die stickstofffreie Lösung mit den stickstoffhaltigen isotonisch gemacht wurde, so kann die Überverlängerung der betreffenden Wurzelsysteme nicht durch die verschiedene osmotische Kraft der Nährlösungen bedingt sein, sondern ist eine durch das Fehlen des Stickstoffs ausgelöste Reaktion, ein Hungeretiolum, welches ganz besonders auffällig durch Stickstoffmangel, viel weniger durch das Fehlen anderer, wenn auch unentbehrlicher Aschenbestandteile in der Nährlösung hervorgerufen wird.“ — Welcher Stoff in den von mir oben geschilderten Versuchen auf Leitfähigkeitswasser durch sein Fehlen die ansehnliche Verlängerung der Rhizoiden herbeiführte, habe ich nicht näher untersucht; sicher aber wird in den von mir angestellten Kulturen die Rhizoidverlängerung durch das gänzliche Fehlen gelöster Nährsalze herbeigeführt. Denn schon die in gewöhnlichem destilliertem Wasser gelösten Spuren von Salzen sind imstande, bei den meisten von mir untersuchten Farnsporenarten eine ganz normale Keimung, häufig sogar geringe Keimschlauchbildung herbeizuführen: bei *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* kommen in gewöhnlichem destilliertem Wasser allerdings nur Rhizoiden zur Entwicklung, die aber wenigstens bezüglich ihrer Länge eine ganz normale Ausbildung zeigen. Es liegt also hier eine der von Noll beobachteten vollkommen analogen Erscheinung vor, eine durch den gänzlichen Mangel an Nährsalzen herbeigeführte Etiolierung der Rhizoiden genannter Farnsporenarten; ein geringer Unterschied meiner Versuchsergebnisse von denen Nolls besteht nur insofern, als die Wurzeln der von Noll benutzten Weizenkeimlinge schon durch das Fehlen wägbarer Mengen stickstoffhaltiger Salze zu jenem „Hungeretiolum“ veranlaßt wurden, während dies bei den Rhizoiden der von mir untersuchten Farnsporenarten erst durch Anwendung von Leitfähigkeitswasser — d. h. eines Wassers, in dem möglichst jede Spur von Nährsalzen fehlte — erreicht wurde.

Vergleichen wir noch einmal die Resultate der Versuche auf Leitfähigkeitswasser mit denen auf gewöhnlichem destilliertem Wasser, so zeigt sich zwischen beiden insofern ein bemerkens-

werter Unterschied, als bei den Arten, die auf gewöhnlichem destillierten Wasser Keimschläuche entwickelten, auf Leitfähigkeitswasser die Keimschlauchbildung unterdrückt war und entweder nur Rhizoiden zur Entwicklung kamen, oder überhaupt keine Keimung eintrat. In diesem letzten Falle scheint also auch die Rhizoidbildung ähnlich wie bei den Lebermoosen (cf. Benecke 1903) von der Gegenwart gelöster Stoffe abhängig zu sein oder wenigstens durch sie gefördert zu werden. — Vereinzelte Keimschläuche wurden bei Kultur auf Leitfähigkeitswasser nur bei Sporen von *Alsophila australis* beobachtet; doch ist es wahrscheinlich, daß in diesem einen Falle jene vereinzelt Keimschlauchbildung durch geringe Spuren aus dem Glase aufgenommener Salze herbeigeführt wurde.

II. Bedingungen der Keimung der Sporen einiger Moose.

Zur Anwendung kommen Sporen von:

Funaria hygrometrica,
Bryum caespiticium,
Polytrichum commune.

Es wurde besonders der Einfluß verschiedener organischer und anorganischer Salze auf die Keimung genannter Moosporenarten in Licht und Dunkelheit untersucht.

Forest Heald fand, daß Moosporen unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. bei anorganischer Ernährung und gewöhnlicher Temperatur, in völliger Dunkelheit nicht zu keimen imstande sind. Sie keimen im Dunkeln nur in einer Lösung von Traubenzucker und häufig, wenn auch nicht ganz so gut, in Peptonlösung.

In meinen Versuchen machte ich es mir zur Aufgabe, die von Heald gefundenen Resultate zu ergänzen, also zu prüfen, ob in Wirklichkeit bei anorganischer Ernährung die Keimung der Moosporen in völliger Dunkelheit unmöglich ist, und zweitens, zu untersuchen, ob nicht auch andere organische Verbindungen imstande sind, die Moosporenkeimung bei Lichtabschluß herbeizuführen oder wenigstens günstig zu beeinflussen.

Die Beantwortung beider Fragen ist mir zwar nicht vollkommen gelungen, doch möchte ich wenigstens über die von mir gewonnenen Resultate in Kürze berichten.

Zu meinen Versuchen benutzte ich zunächst frische, aus dem Gewächshause stammende Sporen von *Funaria hygrometrica*. — Bei Anwendung anorganischer Salze ergab sich nach meinen Beobachtungen, daß genannte Sporen wohl imstande sind, bei völligem Lichtabschluß zu keimen, wenn nur die Konzentration des Substrates richtig gewählt wird. Dieselbe liegt nämlich auch bei den Moosporen bei Kultur in völliger Dunkelheit bedeutend tiefer als im Licht. — So tritt z. B. in 0,5% Knopscher Nährlösung im Licht bereits nach einigen, etwa 5—6 Tagen Keimung ein, und nach 14 Tagen sind darin bereits etwa 60% der ausgesäten Sporen gekeimt (siehe Tab. VII). Im Gegensatz hierzu wurde bei Kultur in völliger Dunkelheit in 0,5% Knop überhaupt keine Keimung

beobachtet; hier lag das Optimum der Keimung etwa bei 0.01 % Knop, doch waren auch hierin nach 14 tägiger Kultur erst etwa 30 % der ausgesäten Sporen gekeimt. Ein höherer Prozentsatz wurde — wenigstens bei Kultur in anorganischen Salzen — bei Lichtabschluß nie beobachtet.

Die ausgesäten *Funaria hygrometrica*-Sporen wurden nun längere Zeit in Knopscher Nährlösung im Dunkeln fort kultiviert, um zu sehen, ob die Sporen imstande sind, das in ihnen enthaltene Öl, welches gleich nach dem Platzen der Exine deutlich in den Sporen zu sehen war, im Dunkeln zu lösen und beim Stoffaufbau zu verwenden. — Es zeigte sich jedoch, daß dieses Öl bei Kultur der Sporen im Dunkeln selbst nach längerer Zeit — 2—3 Monaten — nicht schwindet; während in den ans Licht gestellten Moosporen bereits nach 1—2 Tagen Stärkebildung auftritt und die Ölmenge allmählich abnimmt, d. h. das in den Moosporen enthaltene Öl löst sich jedenfalls nur am Lichte.

Diese Beobachtung bestätigt also diejenige von Forest Heald und N. Schulz; sie weicht nur insofern von denjenigen genannter beider Forscher ab, als diese überhaupt keine Keimung in völliger Dunkelheit sahen und folglich annahmen, daß die Sporen bei Lichtabschluß deswegen nicht keimten, weil das Licht zum Auflösen der in den Sporen angesammelten Nährstoffe und zum Zersprengen des Exospors nötig sei.

Was die Art der Keimung anlangt, so habe ich nur zu erwähnen, daß die gekeimten Sporen stets einen chlorophyllhaltigen, 1—2-zelligen Keimschlauch und ein chlorophyllfreies, meist ziemlich langes Rhizoid ausgebildet hatten.

Eine der beschriebenen, sowohl bezüglich der Art als auch des Prozentsatzes der gekeimten Sporen, ganz analoge Erscheinung wurde an Sporen von *Bryum caespitium* bei Kultur in stark verdünnter Knopscher Nährlösung und völliger Dunkelheit beobachtet, während die Sporen von *Polytrichum commune* bei anorganischer Ernährung im Dunkeln keinerlei Keimungserscheinungen zeigten.

Um nun festzustellen, ob bei Lichtabschluß die Keimung der genannten Sporen der speziellen Wirkung irgend eines in der Knopschen Nährlösung enthaltenen Salzes zuzuschreiben ist, kamen ferner die einzelnen in diesen Lösungen enthaltenen Substanzen in verschiedenen Konzentrationen zur Anwendung.

Die Keimung in den Lösungen dieser Salze ($MgSO_4$, $Ca(NO_3)_2$, KNO_3 und K_3PO_4) war von derjenigen in Knopscher Nährlösung nicht wesentlich verschieden und auch in der Wirkung der einzelnen Salze war kein Unterschied zu bemerken. Es trat in sämtlichen Lösungen Keimung ein, wenn nur die Konzentration geeignet, d. h. tief genug gewählt wurde; und auch der Prozentsatz der gekeimten Sporen war in Lösungen der einzelnen Salze nahezu derselbe wie derjenige in Knopscher Nährlösung. Aus Versuchen mit sauren Lösungen von KH_2PO_4 , basischen Lösungen von K_2HPO_4 , und dem in wäßriger Lösung neutralen K_3PO_4 ergab sich ferner, daß die Reaktion des Substrates keinen besondern Einfluß auf die

Keimung ausübt; denn auch hier war in der Keimung in Lösungen genannter dreier Salze kein Unterschied zu bemerken.

Bei Kultur in Aqua destillata blieb die Keimung in völliger Dunkelheit stets aus; sie trat erst ein, wenn dem Wasser geringe Spuren irgend eines Salzes zugeführt wurden; selbst durch Zufügen geringer Spuren von NaCl gelang es die Keimung herbeizuführen.

Metallsalze, z. B. CuSO_4 und Cuprum Amm. Citr. wirken schon in sehr starker Verdünnung giftig; so blieb schon in 0,01 % CuSO_4 -Lösung die Keimung aus.

Die beschriebene Erscheinung wurde sowohl an Sporen von *Funaria hygrometrica* als auch an denen von *Bryum caespiticium* beobachtet, während *Polytrichum commune* in Lösungen anorganischer Salze überhaupt nicht zur Keimung zu bringen war.

Als Erklärung für die geschilderten Keimungserscheinungen genannter Moossporen läßt sich wohl nichts anderes sagen, als daß dieselben der geringen osmotischen Druckwirkung der dem Wasser zugeführten Spuren von Nährsalzen zuzuschreiben sind.

Außer den frischen, dem Gewächshaus entstammenden Sporen, wurden dann noch solche, in der freien Natur, und zwar an einem sehr sonnigen, ziemlich trockenen Orte gesammelten Sporen von *Funaria hygrometrica* verwendet.

Dieselben waren in völliger Dunkelheit in Lösungen anorganischer Salze auf keine Weise zum Keimen zu bringen, allerdings war auch der Prozentsatz der im Licht keimenden Sporen niedriger als derjenige jener Gewächshaussporen. — Es scheint hiernach die Keimkraft, insbesondere diejenige bei Lichtabschluß auch von den äußeren Bedingungen, unter denen sich die Sporen entwickelten, abhängig zu sein.

Von organischen Stoffen kamen außer Glukose besonders einige organische Eisensalze, Ferr. Amm. Citr., Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr., zur Anwendung.

Lösungen dieser Salze, die ja schon die Keimung der Farnsporen günstig beeinflussten, hatten auch auf die Moossporenkeimung eine fördernde Wirkung.

Dieselbe zeigte sich besonders in der Steigerung des Prozentsatzes der gekeimten Sporen und in einer ziemlich starken Verlängerung der Rhizoiden; so waren z. B. in einer Lösung von 0,01 % Ferr. Amm. Citr. nach 18-tägiger Kultur bereits 60 % der ausgesäten Sporen von *Funaria hygrometrica* gekeimt, ein Resultat, das sich mit keinem anderen anorganischen Salze erzielen ließ.

Ungefähr dasselbe Ergebnis wurde erzielt bei Kultur von *Bryum caespiticium*-Sporen, während die Sporen von *Polytrichum commune* auch auf Lösungen genannter Eisensalze nicht zum Keimen zu bringen waren. — Jene in starker Trockenheit, also unter ungünstigen äußeren Bedingungen erwachsenen Sporen von *Funaria hygrometrica* waren auch in den genannten organischen Eisensalzen bei Lichtabschluß der Keimung nicht fähig.

Bei Kultur von Moossporen auf Traubenzuckerlösungen ergaben sich dieselben Resultate, wie sie Forest Heald erzielt hat. — Die Sporen sämtlicher von mir untersuchten Arten keimten auf

Lösungen von Glukose auch in völliger Dunkelheit und waren infolge von Aufnahme von Glukose und Kondensierung derselben zu Stärke stets sehr stark angeschwollen. Am günstigsten erwies sich eine Lösung von etwa 3 % Glukose. — Auch bei Kultur auf reinem Agar waren die Sporen der drei genannten Arten der Keimung in völliger Dunkelheit fähig.

Fassen wir die gewonnenen Resultate zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Die Sporen von *Polytrichum commune* sind weder in verdünnten Lösungen anorganischer Salze, noch in solchen einiger organischer Eisensalze, Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Amm. Citr., im Dunkeln zu keimen imstande.

2. Sporen von *Funaria hygrometrica* und *Bryum caespitium* keimen bei Lichtabschluß in starkverdünnten Lösungen anorganischer Salze; ihre Keimung im Dunkeln wird außerdem befördert durch einige organische Eisensalze, wie Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Amm. Citr.

3. Die Sporen sämtlicher genannter Arten keimen bei Lichtabschluß auf reinem Agar und besonders in Lösungen von Glukose; bei Kultur in Traubenzuckerlösungen war das Wachstum — wie schon Forest Heald beobachtete — von Stärkespeicherung und einem starken Aufquellen der Sporen begleitet.

Hiernach erwies sich als günstigster Nährboden für die Kultur der von mir untersuchten Moossporen in völliger Dunkelheit eine Lösung von 2 % Agar + 2 % Glukose + 0,01 % Knop + 0,01 % Ferr. Amm. Citr.

Durch eine der Aussaat vorangehende sorgfältige Sterilisation der Mooskapseln in 1 % Formaldehyd (Heald 1897 S. 58) gelang es mir, ziemlich bakterien- und pilzfreie Kulturen zu bekommen und die Sporen längere Zeit im Dunkeln zu kultivieren.

Es entwickelten sich ziemlich lange und häufig verzweigte Keimschläuche und enorm lange Rhizoiden. Die letzteren wuchsen nicht wie die Keimschläuche auf dem Substrat kriechend fort, sondern erstreckten sich in die Luft. Ihre starke Entwicklung ist sicher dem Einfluß der Dunkelheit zuzuschreiben; denn sie zeigten sich in sämtlichen angewandten Lösungen stärker entwickelt als die Keimschläuche; ihr starkes Wachstum kann also jedenfalls nicht von der besonderen Wirkung irgend eines Salzes herrühren.

Es wurden nun in dem oben genannten Nährmedium 2 % Agar + 2 % Glukose + 0,01 % Knop + 0,01 % Ferr. Amm. Citr. der Verlauf der Keimung und des Wachstums näher verfolgt. Dabei zeigte sich folgendes:

Bei der Keimung schwellen die Sporen infolge Aufnahme von Glukose und Kondensierung derselben zu Stärke sehr stark an. Sowohl die ursprüngliche Spore als auch der Keimschlauch sind dicht mit Stärkekörnern erfüllt. Nach 1½ Monaten zeigt sich in lebhaft gewachsenen Kulturen, daß nur noch ganz geringe Spuren von Stärke in der ursprünglichen Spore vorhanden waren, während Keimschläuche und Rhizoiden vollkommen stärkefrei waren. Die

Anschwellung der Sporen war infolgedessen wieder vollkommen zurückgegangen.

Die geschilderte Erscheinung erklärt sich dadurch, daß die Glukose in den lebhaft gewachsenen Zellen entweder gar nicht mehr in Stärke umgewandelt, sondern gleich zum weiteren Stoffaufbau verwandt wird, oder daß die Zellen nicht mehr fähig sind, weitere Glukose aufzunehmen. — Es wurde daher untersucht, ob das Protonema imstande ist, vielleicht aus einer stärker prozentuierten Zuckerlösung noch Zucker aufzunehmen. — Hierzu wurde kräftig gewachsenes, stärkefreies Protonema in 10, 8, 6 und 4⁰/₁₀ Traubenzuckerlösungen gebracht. — Bereits nach 5 Tagen zeigte sich namentlich in den Kulturen mit 4 und 6⁰/₁₀ Glukoselösung in Keimschläuchen und Rhizoiden eine deutliche Vermehrung der Stärke. — Das Protonema hatte also die Fähigkeit, Glukose aufzunehmen, noch nicht verloren; es war also jedenfalls noch in lebhaftem Wachstum begriffen. In der Tat war das übertragene Protonema nach zwei Monaten noch stark gewachsen und die Stärke dann nach dieser Zeit wieder vollkommen geschwunden.

Es ließ sich auf diese Weise ein stattliches Protonema erzielen, das allerdings bei Kultur in völliger Dunkelheit nicht zur Knospenbildung zu bringen war.

Zusammenfassung.

I. Bedingungen der Keimung einiger Farnsporenarten in Licht und Dunkelheit.

A. *Osmunda regalis*.

1. Frische Sporen von *Osmunda regalis* keimen im Dunkeln bei gewöhnlicher Temperatur in destilliertem Wasser und entwickeln dabei — jedenfalls aus in der Spore aufgespeicherten Kohlehydraten — Stärke; die Keimung schreitet hier allerdings nur bis zum Platzen der Exine.

2. Ihre Keimung wird besonders befördert durch K_3PO_4 , $Fe_2PO_4 + 8H_2O$ und einige organische Eisensalze: Ferr. Am. Citr., Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr. Bei Anwendung sämtlicher Nährsalze zeigt sich als Bedingung der Keimung im Dunkeln, daß jene in ziemlich verdünnten Lösungen angewendet werden, und zwar liegt das Optimum der Keimung im Dunkeln stets bei bedeutend schwächerer Konzentration der betreffenden Nährlösung als im Licht. Auch chemische Reizmittel — z. B. 0,001⁰/₁₀ Fe_2Cl_6 und 0,001⁰/₁₀ $FeSO_4$ — sind imstande, die *Osmunda regalis*-Sporen im Dunkeln zur Keimung und besonders zur Zellteilung anzuregen.

3. Der Verlust der Keimkraft der *Osmunda regalis*-Sporen tritt zuerst — etwa zwei Monate nach der Ernte — im Dunkeln und erst später — nach ca. vier Monaten — im Licht ein.

B. Bedingungen und Art der Keimung einiger Polypodiaceen.

1. Die Keimkraft der von mir untersuchten Polypodiaceen bei Lichtabschluß ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden:

a) Bei weitem am besten keimen im Dunkeln die Sporen von *Pteris aquilina* und *Scolopendrium officinarum*.

b) Im Verhältnis zu diesen beiden Arten ist die Keimkraft der folgenden: *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica* bei Kultur im Dunkeln schon bedeutend geringer.

c) Die Sporen von *Aspidium aculeatum*, *Aspidium spinulosum* und *Balantium antarcticum* keimen nur ganz vereinzelt in völliger Dunkelheit.

d) Niemals habe ich im Dunkeln zum Keimen bringen können die Arten: *Asplenium lucidum*, *Alsophila australis* und *Polypodium aureum*. Stärkebildung wurde bei der Keimung in völliger Dunkelheit bei keiner der genannten Arten beobachtet.

2. Höhere Temperatur (25° und 30° C.) wirkte auf die Keimung sämtlicher von mir untersuchten Polypodiaceen in völliger Dunkelheit nachteilig ein.

3. Die Keimung in Licht und Dunkelheit ist zwar von der osmotischen Wirkung der einzelnen chemischen Substanzen nicht unabhängig, wird aber besonders vom chemischen Charakter der einzelnen Agentien beeinflußt.

4. Eine auffallende Steigerung des Wachstums ließ sich wie bei *Osmunda*, so auch bei den meisten übrigen Farnsporenarten durch Zusatz gewisser organischer Eisensalze: Ferr. Amm. Citr., Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr. erzielen. Kohlehydrate und besonders Glukose haben auf keine der untersuchten Arten eine sonderlich fördernde Wirkung. Die üblichen chemischen Reismittel — Fe_2Cl_6 und FeSO_4 in stark verdünnter Lösung, Fe- und Cu-wasser — sind nicht imstande, die nach meinen Erfahrungen im Dunkeln nicht keimfähigen Arten (*Alsophila australis*, *Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum*) zum Keimen zu bringen.

5. Eine Neubildung von Chlorophyll bei der Keimung von Farnsporen im Dunkeln findet nach meinen Beobachtungen nicht statt; für *Balantium antarcticum* ließ sich diese Tatsache nicht mit Sicherheit feststellen. Bei Kultur in Eisen- oder Kupferwasser am Licht findet eine weitgehende Zerstörung und keine Neubildung von Chlorophyll statt. Statt der gewöhnlich auftretenden grünen Chromatophoren finden sich in diesen Kulturen in den sonst normal entwickelten Keimschläuchen große farblose lichtbrechende Körper, die sich bei näherer Untersuchung als ansehnliche Stärkekörner herausstellten.

6. Ähnliche Deformationen, wie sie Fr. Schwarz an Wurzelhaaren beobachtete, ließen sich bei Kultur in destilliertem Wasser an den Rhizoiden der Farnsporen erzielen. Dieselben zeigten dann nicht ihre normale cylindrische Form, sondern waren an der Spitze breiter oder kugelförmig aufgetrieben. In hohen Konzentrationen Knopscher Nährlösung (4% Knop), in denen die Rhizoidbildung unterdrückt ist, waren die Keimschläuche entsprechend deformiert;

sie schwellen blasenförmig an und traten bisweilen in Kugelform aus der geborstenen Sporenhaut heraus.

C. Über das Verhältnis von Keimschlauch- und Rhizoidbildung:

a) einiger Polypodiaceen.

Bei Kultur in gewöhnlichem destillierten Wasser bildeten sämtliche Arten erst Rhizoiden und später Keimschläuche aus; ausgenommen hiervon waren nur *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, deren Sporen in Aqua destillata im Licht zwar der Rhizoid-, nicht aber der Keimschlauchbildung fähig waren. Im Dunkeln keimten in Aqua destillata nur die Sporen von *Pteris aquilina*. Schwache Konzentrationen Knopscher Nährlösung befördern in Licht und Dunkelheit die Entwicklung des Rhizoids und unterdrücken die Bildung der Keimschläuche; hohe Konzentrationen beschleunigen die Keimschlauchbildung und halten das Wachstum des Rhizoids zurück. In völliger Dunkelheit tritt bei einigen Arten — *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* — in höher prozentiger Knopscher Nährlösung der umgekehrte Fall ein, indem hier höhere Konzentrationen die Keimschläuche wieder gänzlich verschwinden lassen.

b) Die Sporen von *Pteris aquilina* bilden in N-freien Lösungen nur Rhizoiden und keine Keimschläuche aus. Einen ganz intensiven Einfluß auf die Ausbildung des Keimschlauches sowohl im Licht als auch im Dunkeln haben die Nitrate (KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$), indem auf Lösungen von geeigneter Konzentration hier wie dort fast sämtliche Sporen Keimschläuche ausbilden. Nitrite in alkalischer Lösung, Ammonsalze und NH_3 in stark verdünnter Lösung stimmen bei Kultur im Licht in ihrer Einwirkung auf die Keimschlauchbildung mit den Nitraten fast vollkommen überein; bei Kultur der *Pteris aquilina*-Sporen im Dunkeln zeigt sich nur insofern ein Unterschied dieser Salze von den Nitraten, als in Lösungen derselben die Entwicklung der Keimschläuche bedeutend langsamer vor sich geht als in Nitratlösungen. Die Nitrate sind also für die *Pteris aquilina*-Sporen eine doch noch etwas bessere N-Quelle als die Nitrite und Ammonsalze.

Nitrite, in saurer Lösung zur Anwendung gebracht, wirken auf die *Pteris aquilina*-Sporen infolge des Freiwerdens der giftigen salpetrigen Säure tödlich, d. h. verhindern die Keimung vollkommen.

c) Die Sporen von *Aspidium filix mas* keimen im Dunkeln nicht in Aqua destillata, wohl aber in Knopscher Nährlösung; die Keimung wird sicher durch die Einwirkung der beiden in der Knopschen Nährlösung anwesenden Nitrate (KNO_3 und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$) herbeigeführt, während die beiden anderen Salze (K_2HPO_4 und MgSO_4) auf die Keimung in völliger Dunkelheit gar keinen, auf die Keimung im Licht nur ganz geringen Einfluß haben, indem sie hier nur die Bildung vereinzelter Rhizoiden veranlassen.

Lösungen von Nitriten und Ammonsalzen sind — im Gegensatz zu den Nitratlösungen — nicht imstande, die Bildung des Keimschlauches herbeizuführen; es entstehen hier nur Rhizoiden, während auf Nitratlösungen in Licht und Dunkelheit Keimschläuche

zur Entwicklung kommen. Der Einfluß der Nitrates auf die Keimschlauchbildung der *Aspidium filix mas*-Sporen ist also noch weit förderlicher als bei den *Pteris aquilina*-Sporen.

d) Durch Kultur auf Leitfähigkeitswasser ließ sich bei einigen Arten — *Aspidium aculeatum* und *Aspidium spinulosum* — auch die Bildung der Rhizoiden unterdrücken, sodaß hier überhaupt keine Keimung eintrat. Bei den anderen Arten: *Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris*, *Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum*, die z. T. in gewöhnlichem destillierten Wasser Keimschläuche ausbilden, ließ sich durch den völligen Mangel an Nährsalzen wenigstens die Entwicklung von Keimschläuchen unterdrücken; es kamen hier nur Rhizoiden zur Entwicklung.

Die Rhizoiden waren in Leitfähigkeitswasser infolge des gänzlichen Fehlens von Salzen sehr stark verlängert, eine Erscheinung, die mit dem von Noll beobachteten „Hungeretiolement“ der Wurzeln von Weizenkeimlingen zu vergleichen ist.

II. Bedingungen der Keimung einiger Moossporenarten in Licht und Dunkelheit.

1. Die Sporen von *Funaria hygrometrica* und *Bryum caespiticium* keimen bei Lichtabschluß in stark verdünnten Lösungen anorganischer Salze. Ein Unterschied in der Einwirkung der einzelnen angewandten Nährsalze auf den Prozentsatz und die Art der

(Fortsetzung des Textes siehe S. 114 unten.)

Tabelle I.

Keimung der Sporen von *Osmunda regalis* in Licht und Dunkelheit bei Kultur in Knopscher Nährlösung. (Prozentsatz der gekeimten Sporen nach 14 tägiger Kultur). Zählmethode.¹⁾

	Im Licht:	Im Dunkeln:
Knop 4 ‰	10 ‰	—
Knop 3 ‰	30 ‰	—
Knop 2 ‰	40 ‰	—
Knop 1.5 ‰	45 ‰	10 ‰
Knop 1 ‰	55 ‰	20 ‰
Knop 0.5 ‰	45 ‰	25 ‰
Knop 0.1 ‰	40 ‰	45 ‰
Knop 0.06 ‰	35 ‰	60 ‰
Knop 0.02 ‰	35 ‰	55 ‰
Knop 0.01 ‰	30 ‰	40 ‰
Knop 0.005 ‰	28 ‰	25 ‰

¹⁾ Es wurde eine gewisse Menge von Sporen gezählt und die Anzahl der von derselben gekeimten Sporen bestimmt; das Verhältnis der beiden erhaltenen Zahlen wurde in Prozente umgerechnet und dann auf dieselbe Weise der Prozentsatz von noch 2—3 anderen Mengen Sporen berechnet. — Das Mittel aus sämtlichen gewonnenen Ziffern ergibt dann einen annähernd genauen Wert für den Prozentsatz der gekeimten Sporen, der dann als Angabe für obige Tabelle verwendet wurde. — Dieselbe Methode wurde für sämtliche Tabellen angewandt, in denen sich in der Überschrift die Bemerkung „Zählmethode“ findet.

Tabelle II.

Prozentsatz der gekeimten Sporen und Anzahl der gebildeten Zellen von *Osmunda regalis* bei Kultur im Dunkeln und gewöhnlicher Zimmertemperatur (19—21 ° C) nach 12 tägiger Kultur. Zählmethode.

Substrat	Keimung bei:	Anzahl der Zellen
Aqua destillata noch	keine Keimung	
Glukose 1 %	15 %	2—3 Zellen
Knop 0,1 %	20 %	2—3 Zellen
Knop 0,01 %	30 %	2—3 Zellen
MgSO ₄ 0,1 %	30 %	3 Zellen
MgSO ₄ 0,01 %	60 %	3 Zellen
Ca (NO ₃) ₂ 0,1 %	35 %	3 Zellen
Ca (NO ₃) ₂ 0,01 %	60 %	3—4 Zellen
K ₃ PO ₄ 0,1 %	35 %	3—4 Zellen
K ₃ PO ₄ 0,01 %	80 %	5—6 Zellen
K ₂ HPO ₄ 0,1 %	40 %	4—5 Zellen
K ₂ HPO ₄ 0,01 %	65 %	4—5 Zellen
KH ₂ PO ₄ 0,1 %	40 %	4—5 Zellen
KH ₂ PO ₄ 0,01 %	60 %	5 Zellen
Ferr. Amm. Citr. 0,1 %	50 %	3—4 Zellen
Ferr. Amm. Citr. 0,01 %	70 %	4 Zellen
Ferr. Kal. tartr. 0,1 %	50 %	4 Zellen
Ferr. Kal. tartr. 0,01 %	65 %	4 Zellen
Fe ₂ PO ₄ 0,1 %	50 %	4 Zellen
Fe ₂ PO ₄ 0,01 %	70 %	4—5 Zellen
Fe ₂ Cl ₆ 0,01 %	—	—
Fe ₂ Cl ₆ 0,005 %	40 %	4 Zellen
Fe ₂ Cl ₆ 0,001 %	70 %	4 Zellen
Fe ₂ SO ₄ 0,005 %	45 %	3—4 Zellen
Fe ₂ SO ₄ 0,001 %	60 %	4 Zellen

Tabelle III.

Prozentsatz der gekeimten Sporen der von mir untersuchten Polypodiaceen bei Kultur in vollkommener Dunkelheit und gewöhnlicher Temperatur 19—21 ° C. (Beobachtung nach 1½ Monaten.) Zählmethode.

	Knop 1 %	Knop 0,12 %	Knop 0,01 %	Ferr. Am. Citr. 0,1 %	Ferr. Am. Citr. 0,01 %
1. <i>Pteris aquilina</i>	35 %	97 %	75 %	50 %	95 %
2. <i>Scolopendrium officinarum</i>	30 %	95 %	70 %	50 %	90 %
3. <i>Aspidium filix mas</i>	20 %	40 %	35 %	30 %	45 %
4. <i>Polypodium Dryopteris</i>	8 %	45 %	35 %	15 %	30 %
5. <i>Pteris cretica</i>	8 %	25 %	20 %	10 %	30 %
6. <i>Aspidium spinulosum</i>	5 %	20 %	20 %	8 %	30 %
7. <i>Aspidium aculeatum</i>	—	15 %	10 %	5 %	15 %
8. <i>Asplenium lucidum</i>	—	—	—	—	—
9. <i>Alsophila australis</i>	—	—	—	—	—
10. <i>Polypodium aureum</i>	—	—	—	—	—

Tabelle IV.

Prozentsatz der gekeimten Sporen von *Pteris aquilina* nach 10 tägiger Kultur in Normallösungen verschiedener N-freier und N-haltiger Salze in Licht und Dunkelheit. Zählmethode. K = Keimschlauch, R = Rhizoid, N = Normal.

	KNO ₃ im Licht	KNO ₃ im Dunkeln	MgSO ₄ im Licht	MgSO ₄ im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	—	—	6° R	5° R
0,08 N	15° K und R	8° R	20° R	7° R
0,06 N	25° K und R	20° R	30° R	9° R
0,04 N	35° K und R	20° R, 10° K	50° R	15° R
0,02 N	60° K und R	35° K und R	60° R	20° R
0,01 N	95° K und R	70° K und R	80° R	25° R
0,005 N	97° K und R	97° K und R	75° R	30° R

	NaCl im Licht	NaCl im Dunkeln	Ca(NO ₃) ₂ im Licht	Ca(NO ₃) ₂ im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	2° R	—	15° K und R	—
0,08 N	15° R	6° R	20° K und R	3° R
0,06 N	20° R	8° R	35° K und R	15° R
0,04 N	20° R	10° R	50° K und R	15° R
0,02 N	30° R	20° R	70° K und R	20° K und R
0,01 N	40° R	35° R	80° K und R	25° K und R
0,005 N	85° R	40° R	95° K und R	50° K und R

	K ₂ HPO ₄ im Licht	K ₂ HPO ₄ im Dunkeln	Na ₂ HPO ₄ im Licht	Na ₂ HPO ₄ im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	—	—	—	—
0,08 N	8° R	2° R	—	—
0,06 N	15° R	5° R	15° R	—
0,04 N	20° R	10° R	20° R	5° R
0,02 N	50° R	18° R	40° R	8° R
0,01 N	70° R	20° R	70° R	15° R
0,005 N	80° R	30° R	80° R	20° R

	NaNO ₃ im Licht	NaNO ₃ im Dunkeln	NH ₄ NO ₃ im Licht	NH ₄ NO ₃ im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	5° K und R	—	—	—
0,08 N	7° K und R	3° K und R	10° K und R	—
0,06 N	30° K und R	10° K und R	15° K und R	5° R
0,04 N	70° K und R	15° K und R	20° K und R	7° R
0,02 N	75° K und R	25° K und R	35° K und R	15° R
0,01 N	90° K und R	50° K und R	40° K und R	10° K, 20° R
0,005 N	85° K und R	65° K und R	80° K und R	5° K, 25° R

	(NH ₄) ₂ SO ₄ im Licht	(NH ₄) ₂ SO ₄ im Dunkeln	NH ₄ Cl im Licht	NH ₄ Cl im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	—	—	—	—
0,08 N	1 % K und R	—	2 % K und R	—
0,06 N	10 % K und R	—	10 % K und R	—
0,04 N	15 % K und R	5 % R	30 % K und R	5 % R
0,02 N	20 % K und R	7 % R	40 % K und R	22 % K, 25 % R
0,01 N	80 % K und R	22 % K, 15 % R	70 % K und R	22 % K, 27 % R
0,005 N	85 % K und R	4 % K, 30 % R	75 % K und R	22 % K, 30 % R

	KNO ₂ im Licht	KNO ₂ im Dunkeln
0,5 N	—	—
0,1 N	—	—
0,08 N	3 % K und R	—
0,06 N	10 % K und R	—
0,04 N	30 % K und R	5 % R
0,02 N	40 % K und R	30 % R
0,01 N	85 % K und R	50 % R
0,005 N	90 % K und R	70 % R

Tabelle V.

Prozentsatz der gekeimten Sporen von *Pteris aquilina* in angesäuerter Nitritlösung (KNO₂^{norm.} + KH₂PO₄^{norm.}) und in Normallösungen der einzelnen Agenzien KNO₂ und KH₂PO₄. Beobachtung nach 8 tägiger Kultur. K = Keimschlauch, R = Rhizoid, N = Normal. Zählmethode.

	im Licht	KH ₂ PO ₄ im Licht	KNO ₂ im Licht
KNO ₂ 0,01 N + KH ₂ PO ₄ 0,005 N	—	80 % R	95 % K und R
KNO ₂ 0,01 N + KH ₂ PO ₄ 0,01 N	—	60 % R	70 % K und R
KNO ₂ 0,01 N + KH ₂ PO ₄ 0,02 N	—	30 % R	50 % K und R
KNO ₂ 0,01 N + KH ₂ PO ₄ 0,04 N	—	10 % R	20 % K und R

Tabelle VI.

Keimung von *Aspidium filix mas* — Sporen in Normallösungen N-haltiger und N-freier Salze. Beobachtung nach 18 tägiger Kultur. K = Keimschlauch, R = Rhizoid. Zählmethode.

	KNO ₃ im Licht	KNO ₃ im Dunkeln	KNO ₂ im Licht	KNO ₂ im Dunkeln
0,04 N	—	—	—	—
0,02 N	15 % R	—	10 % R	—
0,01 N	30 % K und R	5 % R	50 % R	5 % R
0,005 N	95 % K und R	15 % K und R	70 % R	10 % R

	NH ₄ Cl im Licht	NH ₄ Cl im Dunkeln	K ₂ HPO ₄ im Licht	K ₂ HPO ₄ im Dunkeln
0,04 N	5 ^o / _o R	—	—	—
0,02 N	30 ^o / _o R	—	—	—
0,01 N	90 ^o / _o R	5 ^o / _o R	—	—
0,005 N	80 ^o / _o R	10 ^o / _o R	—	—
	MgSO ₄ im Licht	MgSO ₄ im Dunkeln	NaCl im Licht	NaCl im Dunkeln
0,04 N	—	—	—	—
0,02 N	—	—	—	—
0,01 N	15 ^o / _o R	—	10 ^o / _o R	—
0,005 N	20 ^o / _o R	—	20 ^o / _o R	—

Tabelle VII.

Prozentsatz der gekeimten Sporen von *Funaria hygrometrica* nach 14tägiger Kultur in Knopscher Nährlösung in Licht und Dunkelheit. Zählmethode.

	Im Licht	Im Dunkeln
Knop 1 ^o / _o	55 ^o / _o	—
Knop 0,5 ^o / _o	60 ^o / _o	—
Knop 0,12 ^o / _o	45 ^o / _o	—
Knop 0,06 ^o / _o	40 ^o / _o	5 ^o / _o
Knop 0,03 ^o / _o	40 ^o / _o	8 ^o / _o
Knop 0,01 ^o / _o	35 ^o / _o	30 ^o / _o

Keimung genannter Moossporen wurde nicht gefunden. Die Erscheinung ist jedenfalls der geringen osmotischen Druckwirkung der dem Wasser zugefügten Spuren von Salzen zuzuschreiben.

Die Keimung der Sporen der beiden oben genannten Moose in völliger Dunkelheit wird stark befördert durch Lösungen einiger organischer Eisensalze: Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Amm. Citr.

2. Die Sporen von *Polytrichum commune* sind weder in verdünnten Lösungen anorganischer Salze, noch in solchen der erwähnten organischen Eisensalze im Dunkeln zu keimen imstande.

Literatur-Verzeichnis.

1903. Benecke, W.: Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia cruciata*. (Botan. Zeitung. 1903. Heft 2.)
 1868. Borodin, J.: Bull. de l'Académie Imp. des sciences de St. Pétersbourg. T. XII. 1868. S. 432—438.
 1902. Haberlandt: Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. (Sitzungsbericht der Akademie in Wien. Math.-naturwissensch. Abteilung. 1902. S. 69.)

1897. Heald, E.: Gametophytic regeneration as exhibited by mosses, and conditions for the germination of cryptogam spores. [Inaugural Dissertation.] Leipzig 1897.
1901. Karsten: Über farblose Diatomeen. (Flora. Bd. LXXXIX. 1901. Ergänzungsband. S. 404.)
1872. Kny: Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik. T. VIII. 1872. S. 4
1903. Küster, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903. S. 37.
1876. Leitgeb, H.: Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. (Sitzungsbericht der Akad. der Wissenschaften in Wien. Bd. LXXIV. 1876. S. 1.)
1877. Milde: Botanische Zeitung. Bd. XXXV. 1877. S. 44—45.
1901. Noll, F.: Über das Etiolationelement der Pflanzen. (Separatabdruck aus den Sitzungsberichten der niederrheinischen Gesellschaft f. Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1901. S. 7.)
1897. Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie. S. 395.
1881. Sadebeck: Die Gefäßkryptogamen. (Schenk, Handbuch der Botanik. Breslau 1881.)
1875. Schellting: Einige, die Entwicklung der Farnprothallien betreffende Fragen. (Bull. d. Kaiserlich Neurussischen Universität. Bd. XVII. 1875.) [Russisch.]
1870. Schmidt: Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Breslau 1870. S. 20.
1902. Schulz, N.: Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Moose, Farne und Schachtelhalme. (Beihefte zum Botan. Centralblatt. Bd. XI. 1902.)
1883. Schwarz, Fr.: Die Wurzelhaare der Pflanzen. (Untersuchung aus dem botan. Institut zu Tübingen, herausgegeben von Pfeffer. Bd. I. Heft 2. Leipzig 1883.)
1905. Treboux, O.: Zur Stickstoffernährung der grünen Pflanze. — Vorläufige Mitteilung. — (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 22. 1905. S. 570—572.)
1900. Zumstein: Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis*. (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XXXIV. 1900. S. 149.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [BH_21_1](#)

Autor(en)/Author(s): Laage A.

Artikel/Article: [Bedingungen der Keimung von Farn- und Moosporen 76-115](#)