© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoiden.

Von

Hans Bischoff.

Mit 12 Abbildungen im Text.

I. Teil.

Die Rhizoiden der Lebermoosbrutknospen.

I. Kapitel.

Historisch-kritische Vorbemerkungen.

Schon mehrfach sind die tropistischen Eigenschaften der Rhizoiden von Lebermoosbrutknospen Gegenstand eingehenden Studiums gewesen. Besonders ihr Heliotropismus wurde studiert, aber auch Untersuchungen über den Geotropismus liegen vor. Was den ersteren anbelangt, so stimmen von Anfang an alle Forscher darin überein, daß die Rhizoiden sich negativ heliotropisch vom Lichte abwenden, und eigene Beobachtungen können dies bestätigen. Unsicher sind dagegen noch immer die Ansichten über den Geotropismus. Die ersten diesbezüglichen Versuche rühren von Pfeffer (8) her, der Brutknospenkulturen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata,* die hängend gezogen worden waren und Rhizoiden nach abwärts getrieben hatten, um 180° drehte, so daß nun die Rhizoiden frei in die Luft emporragten. Nach einigen Tagen krümmten sich die Spitzen der Rhizoiden nach abwärts. Es wird aber die Frage offen gelassen, ob diese Krümmungen auf eine Verringerung des Turgors oder auf einen Einfluß der Schwerkraft zurückzuführen seien.

Später hat Haberlandt (5) Untersuchungen über den Geotropismus der Brutknospenrhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* angestellt. Er kommt dabei auf Grund sorgfältiger Versuche zu dem Resultat, „daß die fortwachsende Spitze des Organes unter dem Einfluß der Schwerkraft ihre Wachstumsrichtung ändert.“ Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Versuchsmethode war folgende: Auf einen Objektträger wurde ein rechteckig ausgeschnittener Papprahmen gelegt, der mit Wasser durchtränkt war und infolgedessen an der Unterlage festhaftete. Es konnte also der Objektträger vertikal aufgestellt werden, ohne daß ein Abfallen des Papprahmens zu befürchten war. An der oberen inneren Seite des Rahmens wurden nun Brutknospen der genannten Lebermoose ausgesät, die ebenfalls durch Wasser hängend gehalten wurden. Zu der Seite, an der sich die Brutknospen befanden, fand eine genügende Wasserzufuhr durch einen Fließpapierstreifen statt. Ein auf den Papprahmen aufgelegtes Deckglas sorgte für den Abschluß der feuchten Kammer. Um die heliotropischen Krümmungen auszuschließen, die bei einseitiger Beleuchtung sicher aufgetreten wären, mußte der vertikal aufgestellte Objektträger auf einer in horizontaler Ebene rotierenden Klinostatenscheibe befestigt werden. Der gänzliche Ausschluß des Lichtes ist unzulässig, da im Dunkeln die Rhizoiden spärlich oder auch gar nicht wachsen. Nachdem an den hängenden Brutknospen Rhizoiden entstanden waren, wurde der Objektträger um 90° gedreht, und dabei ergab sich nach einiger Zeit das bereits oben zitierte Resultat. Über die Krümmung selbst äußert sich Haberlandt in folgender Weise: „Ein merkwürdiges Verhalten der Rhizoiden, welches ich wiederholt, doch nicht an jedem Rhizoide beobachtet habe, besteht darin, daß das nach der geotropischen Krümmung schräg abwärts wachsende Rhizoid nach einiger Zeit in derselben Ebene sich ein zweites Mal, eventuell selbst ein drittes Mal abwärts krümmt. Wenn diese zweite respektive dritte Krümmung gleichfalls eine geotropische Reizkrümmung ist, was wohl kaum zu bezweifeln sein dürfte, so zeigen die Rhizoiden eine periodische Änderung, und zwar eine Steigerung ihrer geotropischen Empfindlichkeit, infolge welcher ihr Grenzwinkel früher oder später verkleinert wird.“ — Daß bei der Versuchsanstellung Haberlandts alle nötigen Vorsichtsmaßregeln getroffen waren, kann nicht bestritten werden.

Neuerdings ist nun eine Arbeit von Weinert (14) erschienen, in der der gleiche Gegenstand behandelt wird. Dem Verfasser war die Arbeit von Haberlandt nicht bekannt, er griff daher auf den Pfefferschen Versuch zurück, der mit demselben Erfolge wiederholt wurde. Die Abwärtskrümmung der Spitzen der Rhizoiden kann bei dieser Versuchsanstellung, wie erwähnt, sowohl auf mangelnden Turgor wie auf geotropische Reaktion zurückgeführt werden. Eine sichere Entscheidung hält auch Weinert nicht für möglich. Es wurden daher von ihm neue Versuche in der Art angestellt, daß Objektträger, mit Fließpapier umwickelt, vertikal in einem Becherglase aufgerichtet wurden, wobei das untere Ende des Fließpapieres in Wasser tauchte. An der vertikalen Fläche wurden dann die Brutknospen von *Marchantia* ausgesät und eine doppelte Glasglocke darüber gedeckt, um genügende Luftfeuchtigkeit herzustellen. Für genügende Helligkeit unter Vermeidung einseitig einfallenden Lichtes sorgte ein entsprechend aufgestellter Schirm. Nun beobachtete Weinert die Anlage der Rhizoiden mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einem Horizontalmikroskop. Dabei ergab sich, daß auf der unteren, nach abwärts gekehrten Hälfte der Brutknospen mehr Rhizoiden entstanden als auf der oberen, was ohne Zweifel auf einen Einfluß der Schwerkraft zurückzuführen ist und von Weinert auch so aufgefaßt wird. Die auf den oberen Hälften der Brutknospen entstandenen Rhizoiden waren schräg nach aufwärts gerichtet und behielten diese Richtung, obwohl sie weitergewachsen waren, noch während zweier folgender Beobachtungstage bei. Die längeren Rhizoiden waren nach dieser Zeit mit der Spitze etwas nach abwärts gekrümmt; ebensoviele sollen aber auch ihre Spitze nach oben gerichtet haben, was freilich aus der von Weinert beigegebenen Zeichnung nicht hervorgeht. Diese Krümmungen werden nun wie bei dem Pfefferschen Versuch als auf Turgorverlust beruhend oder vielleicht auch von anderen Einflüssen, aber nicht vom Geotropismus, abhängig gedeutet. Die Versuche mußten schon drei Tage nach dem Auswachsen der Rhizoiden abgebrochen werden, da die Rhizoiden nach dieser kurzen Zeit bereits kollabierten.

Diese Tatsachen, sowie der Umstand, daß die Rhizoiden auch an liegenden Brutknospen unter gewissen Umständen nach oben emporwachsen können, bestimmen Weinert zu folgendem Schlusse: „Die Rhizoiden der Brutknospen sind nicht geotropisch, weder beim Auswachsen noch auch dann, wenn sie schon eine beliebige Länge erreicht haben.“

Im Oktober 1910 stellte mir Herr Hofrat Professor Dr. Haberlandt die Aufgabe, die Richtigkeit der Weinertschen Angaben nachzuprüfen. Auf Grund meiner Untersuchungen komme ich nunmehr zu einer Ansicht, die mit der von Weinert vertretenen in Widerspruch steht.

Absichtlich habe ich im Vorstehenden die Weinertschen Versuchsangaben näher geschildert, um an der Hand derselben auf die einzelnen Fehler, die sich darin finden, eingehen zu können. — Die hauptsächlichsten Schwierigkeiten bei dem Operieren mit den frei in die Luft hineinragenden Brutknospenrhizoiden liegen in ihrer außerordentlichen Empfindlichkeit gegenüber Feuchtigkeitsschwankungen und in ihrem starken negativen Heliotropismus. Während der letztere aber leicht durch Anwendung eines Klinostaten oder vorgestellten Schirmes ausgeschaltet werden kann, stößt die Erhaltung der gleichmäßigen Feuchtigkeitssättigung der Luft, besonders auch während des Beobachtens mit dem Mikroskop, auf mannigfache Schwierigkeiten. Schon ein geringer Unterschied in dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft kann ein Kollabieren der Rhizoiden bedingen. Bei der oben angeführten Versuchsanstellung von Haberlandt waren die beiden Hauptschwierigkeiten aus dem Wege geschafft, da die feuchte Kammer während des Mikroskopierens nicht geöffnet zu werden brauchte und für allseits gleiche Beleuchtung gesorgt war. Weinert dagegen gibt nichts darüber an, wie er die Beobachtung seiner Kulturen mit dem Horizontalmikroskop vornahm. Da er aber eine doppelwandige Glasglocke über das Becherglas, in dem der Objektträger stand, gestülpt hatte, muß man wohl annehmen, daß diese während des Beobachtens abgehoben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wurde. Denn anders wäre eine Beobachtung mit dem Horizontalmikroskop nicht möglich gewesen. Daß aber der dabei eintretende trockenere Luftstrom — die Außenluft ist sicher trockener gewesen als die in dem geschlossenen Gefäß enthaltene — eine Schädigung der Rhizoiden bedingen konnte und auch tatsächlich bedingt hat, ist klar. Schon nach drei Tagen kollabierten sie bei dieser Art der Beobachtung, wie Weinert selbst angibt. Wie die seiner Abhandlung beigefügte Zeichnung aber zeigt, befanden sich die Rhizoiden zu dieser Zeit in einem verhältnismäßig jungen Entwicklungsstadium. Sie haben vielfach kaum die Länge des Durchmessers einer Brutknospe erreicht, wogegen es mir gelang, im feuchtigkeitsgesättigten Raum kräftige Rhizoiden von drei- bis vierfacher Brutknospenlänge zu erzielen. Daraus ergibt sich also von vornherein die Hinfälligkeit der Weinertschen Behauptung, daß Rhizoiden „von jeder beliebigen Länge“ nicht geotropisch seien. — Auf die Gründe, die das anfangs scheinbare Fehlen der geotropischen Sensibilität bedingen, werde ich später zu sprechen kommen.

II. Kapitel.

Versuchsanordnungen.

Anfangs wurde bei meinen Experimenten die von Haberlandt angegebene Versuchsanordnung angewandt. Die Kulturen wurden teils in den Räumen des Botanischen Instituts, teils in den dazugehörigen Kalt- und Warmhäusern aufgestellt, aber in allen Fällen mit negativem Erfolge, der höchstwahrscheinlich auf störende Substanzen, die in der benutzten Pappe vorhanden waren, zurückzuführen ist. Auch ein vorheriges Auskochen der Pappe bewirkte keine Änderung. Daß auch in das Substrat keine Rhizoiden hineingewachsen waren, ging daraus hervor, daß sich die Brutknospen mit Wasser ohne weiteres von der Unterlage, dem Papprahmen, abheben ließen. — Als diese Methode auf Schwierigkeiten stieß, wurde folgende neue Versuchsanordnung getroffen, die sich als recht zweckmäßig erwies und deshalb auch während der ganzen Versuchszeit beibehalten werden konnte. Große dünnwandige Petrischalen von 15 cm Durchmesser und 2,5 cm Höhe wurden am Rande mit dicken Fließpapierstreifen ausgelegt, die mit Wasser vollgesogen waren. In diesen Fließpapierring klemmte ich parallel zwei Streifen aus Spiegelglas, die 12 cm lang, 2 cm breit und 2,5 mm dick waren. Diese Glasstreifen wurden vorher ebenfalls mehrmals mit nassem Fließpapier umwickelt. Die Streifen waren so eingesetzt, daß sie dem Deckel und Boden der Schale die Schmalseiten, nicht die Fläche zukehrten. Die Brutknospen wurden nun am Rande der Streifen so ausgesät, daß sie ihre Kante dem Beschauer zuwandten und man sie also beim Beobachten mit dem Horizontalmikroskop in der Profilansicht sah. Dann konnte der Glasdeckel darübergedeckt und der schmale Raum zwischen Deckel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Schale mit feuchtem Fließpapier ausgelegt werden, damit von außen keine trockene Luft hineingelangen konnte. Diese feuchten Kammern wurden in Tonschalen, deren Boden immer mit Wasser bedeckt war, vertikal gestellt, so daß die Luft in der Schale gleichmäßig feucht erhalten wurde. Sämtliche Kulturen, die in dieser Art angelegt waren, wurden im Gewächshaus aufgestellt, wo sie bei einer Temperatur, die während der Wintermonate zwischen 18° C und 22 ° C schwankte, vorzüglich gediehen. Da die Temperatur annähernd konstant blieb, trat nur selten ein Beschlagen der Wände der feuchten Kammern ein, das die Beobachtung dann freilich störte. Ein Öffnen der Schale mußte nach Möglichkeit aus den oben angeführten Gründen vermieden werden, da selbst bei einem Feuchtigkeitsgehalt von 80—90 %, wie er in dem Treibhause mit einem Haarhygrometer gemessen wurde, die Rhizoiden sehr bald geschädigt wurden. — Die Brutknospen in den Schalen ließen sich unter diesen Bedingungen mit dem Horizontalmikroskop meist gut durch die dünne Deckelwand der Schale hindurch beobachten. Je nach den Fragen, die zu beantworten waren, wurden die Schalen nun so gestellt, daß die Brutknospen auf den horizontalen Streifen lagen oder an ihnen hingen, oder daß die Streifen vertikal standen und die Brutknospen also sich in derselben Ebene befanden. Anfänglich wurden zu den einzelnen Versuchen durchschnittlich 50 Brutknospen von *Marchantia polymorpha* oder *Lunularia cruciata* genommen, später jedoch weniger, um das Bild möglichst übersichtlich zu erhalten.

Was die Verwendung dieser feuchten Kammern für Klinostatenversuche anbelangt, so machte auch diese weiter keine Schwierigkeiten. Die Schale selbst wurde mit geschmolzenem Wachs an der Scheibe eines Pfefferschen Klinostaten befestigt, indem über die erhitzte Metallplatte flüssig gemachtes Wachs gegossen und die Glasschale dann fest darauf gedrückt und abgekühlt wurde. Die so angebrachten Schalen saßen sehr fest. Danach wurden die Kulturen wie gewöhnlich hergerichtet. Eine dauernde Wasserzufuhr war, wie sich bei späteren Versuchen ergeben hatte, nicht nötig, und es genügte, wenn das Papier täglich neu befeuchtet wurde. Dies konnte ohne Öffnen der Schalen vorgenommen werden. Sollten diese Klinostatenkulturen mikroskopisch untersucht werden, so war es natürlich nötig, die Rotation für die Dauer der Beobachtungszeit zu unterbrechen. Diese Unterbrechung hatte jedoch keinerlei störenden Einfluß. — Bei all diesen Versuchen war die Gefahr des Kollabierens, die eine zu trockene Luft leicht mit sich bringen konnte, beseitigt. Die Schalen wurden im Treibhause so aufgestellt, daß sie allseits von gleichem diffusem Lichte getroffen wurden. Es kam dabei der Umstand sehr zu statten, daß während der ganzen Versuchszeit von Mitte November bis Ende Februar nur an wenigen Tagen der Himmel nicht bewölkt war. Das Auftreten von heliotropischen Krümmungen war bei der gewählten Aufstellung ausgeschlossen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III. Kapitel.

Die Bedingungen für das Entstehen der Rhizoiden.

Im Folgenden soll nun zunächst auf die Bedingungen, die für das Auswachsen der Rhizoidinitialzellen von Wichtigkeit sind, eingegangen werden Diese sind für *Marchantia polymorpha* sowohl wie auch für *Lunularia cruciata* die gleichen. Es sei hier bemerkt, daß diese beiden Arten für alle folgenden Untersuchungen als Versuchsobjekte dienten. Pfeffer (18) war anfangs auf Grund seiner eingehenden Experimente zu der Ansicht gekommen, daß „durch Beleuchtung das Hervorwachsen von Wurzelhaaren auf der vom Licht getroffenen Seite in keiner Weise verhindert wird“, und daß „sowohl unter der alleinigen Wirkung der Erdschwere, wie auch unter der alleinigen Wirkung des Kontaktes mit einem soliden Körper Wurzelhaare aus den Brutknospen von *Marchantia* hervorgelockt werden, wenn nur gewisse notwendige Keimungsbedingungen, genügende Feuchtigkeit, Temperatur und auch Beleuchtung dargeboten sind.“ Später erkannte er nach Untersuchungen von Zimmermann (15) auch dem Licht einen beträchtlichen Einfluß zu, indem er feststellte, daß einseitige Beleuchtung das Auswachsen der Wurzelhaare hemme. Er konstatierte ferner den entwicklungshemmenden Einfluß trockener Luft, wobei er zu dem Schlusse kam, daß an horizontal hängenden Brutknospen je nach dem Feuchtigkeitsgrade der Luft die freie Unterseite oder die im Kontakt mit dem Substrat stehende zenithwärts gekehrte Seite zahlreiche und längere Rhizoiden bilde. Außerdem sollen sich nach Pfeffer die Rhizoiden in feuchter Luft oft besser entwickeln als im Wasser, was ich bestätigen kann.

Neuerdings stellte Dachnowski (3) die Feuchtigkeit als Hauptfaktor in den Vordergrund und meinte, daß sich eine Einwirkung des Lichtes und der Schwerkraft fast gar nicht erkennen lasse. Als ein weiterer Faktor für die Entwicklungsvorgänge komme das Alter der Brutknospen in Betracht, sowie ihre Herkunft von vegetativen oder geschlechtlichen Thallomen. Als Optimum für das Auskeimen wird eine Temperatur von 25—30° C angegeben. Auch chemische Reize sind nach Benecke (1) von großer Bedeutung. So konnte auch ich einmal die Beobachtung machen, daß in ein bestimmtes, wohl nicht besonders gut gereinigtes Filterpapier keine Rhizoiden hineinwuchsen, was bei Anwendung eines anderen Fließpapieres sofort eintrat. Auch das Ausbleiben der Rhizoidenbildung in den Kulturen in Papprahmen möchte ich auf eine derartige Ursache zurückführen. Dachnowskis Behauptung, daß Licht und Schwerkraft so gut wie gar keinen Einfluß auf das Auswachsen der Brutknospenrhizoiden haben, ist meiner Ansicht nach nicht richtig. Denn wie bereits Weinert nachgewiesen hat und wie ich bestätigen kann, ist eine vorherige Beleuchtung der Brutknospen nötig, um die Rhizoiden zu guter Entwicklung zu bringen. — Daß auch die Schwerkraft für das Auswachsen der Wurzelhaare in Betracht kommt, geht aus folgender Beobachtung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hervor. Zieht man eine Kultur von Brutknospen von *Marchantia* oder *Lunularia* an vertikalem Glasstreifen, wie oben angegeben wurde, so zeigt sich nach einiger Zeit, daß auf den unteren Hälften der Brutknospen mehr Rhizoiden entstehen wie auf den oberen, ein Unterschied, den ich bei Klinostatenkulturen (Rotation an horizontaler Achse) niemals feststellen konnte. Daß es hier nicht Luftfeuchtigkeitsdifferenzen sein können, die diese Erscheinung bedingen, ist mit Sicherheit daraus zu folgern, daß an sämtlichen Brutknospen, die sich in derselben feuchten Kammer befanden, gleichgiltig in welcher Höhe sie angebracht waren, dieselbe Erscheinung wahrzunehmen war. Einige Zahlenbeispiele mögen zur Veranschaulichung dieser immerhin bemerkenswerten Tatsache dienen. Die Zahl der Rhizoiden auf der unteren Brutknospenhälfte verhielt sich zu der auf der oberen Hälfte bei *Marchantia* z. B. wie 15 : 1, 17 : 3, 39 : 6, 28 : 5 etc.; bei *Lunularia* wie 31 : 11, 39 : 5 etc. In Klinostatenkulturen, bei denen man keine physikalisch obere und untere Hälfte der Brutknospen unterscheiden kann, lagen dagegen Verhältniszahlen vor, wie z. B. 28 : 32 bei *Marchantia* und 29 : 36 bei *Lunularia*. Es besteht also zwischen den fixierten und den in Rotation befindlichen Kulturen in dieser Hinsicht ein großer Unterschied. — Wenn die Brutknospen unter solchen Kulturbedingungen älter werden und wahrscheinlich alle Initialzellen auf der unteren Hälfte ausgewachsen sind, dann entstehen freilich auch noch auf der oberen Seite Rhizoiden, doch wird wohl nie die Zahl der auf der unteren Seite hervorgewachsenen erreicht. Diese Erscheinung ist daher am besten an Brutknospen, deren Rhizoiden eben erst hervorbrechen, zu konstatieren.

Es sei mir hier gestattet, einige Bemerkungen einzuschalten, die die Erscheinung des reichlichen Auswachsens der Rhizoiden auf der unteren Hälfte der vertikal gestellten Brutknospen vielleicht zu erklären imstande sind.[1]) Da diese Erscheinung, wie erwähnt, am Klinostaten nicht zu beobachten ist, muß man annehmen, daß sie durch die Schwerkraft bedingt wird, also nach Sachs (Flora. 94. pag. 231: „Physiologische Notizen“) und Pfeffer (Pflanzenphysiologie. I. pag. 21) als barymorphotisch zu bezeichnen ist. Es lag natürlich nahe, nach Analogie der Statolithentheorie des Geotropismus auch hier nach Inhaltskörpern zu suchen, die sich unter dem Einfluß der Schwerkraft verlagern und dadurch vielleicht den Anstoß zur Rhizoidbildung geben. Wie bekannt, durchziehen die Rhizoidinitialzellen bei *Lunularia* die Brutknospen von einer Seite zur anderen unweit des Randes. Es sind lange, bogenförmig gekrümmte Zellen, deren konkave Seite gegen den Rand der Brutknospe gewendet ist. Die Wände der Initialzellen stehen mehr oder weniger senkrecht zur gewölbten Oberfläche der Brutknospe, wodurch schon ihre bogige Gestalt bedingt wird. Im Innern der

[1]) Die nachstehend beschriebenen Beobachtungen über Umlagerung des Kernes und der Stärkekörner in den Rhizoidinitialen und ihre Bedeutung für den Ort der Anlage der Rhizoiden hat nach mündlicher Mitteilung Herr Prof. Haberlandt schon vor längerer Zeit angestellt und gedenkt darüber später eingehend zu berichten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Initiale liegt in reichlichem Plasma eingebettet ein großer Kern, der von ansehnlichen Stärkemengen umgeben ist. Der Zellkern samt den ihn umgebenden Stärkekörnern ist umlagerungsfähig. Wie sich aus Schnittserien durch Brutknospen, die in bestimmte Lage gebracht und in Juelscher Lösung fixiert worden waren, mit Sicherheit ergab, liegt der Kern stets auf der physikalisch unteren Zellwand. Wird also eine Lunulariabrutknospe vertikal aufgestellt, so müssen in der unteren Brutknospenhälfte die Kerne mitsamt der Stärke in die unteren, der Außenwand zugekehrten Winkel der Initialzellen hinabsinken und dort einen Druck auf die Plasmahaut ausüben. Nach welcher Seite, ob nach der dem Substrat zugekehrten oder abgewandten, sich der Kern bei vertikal aufgestellten Brutknospen bewegt, dürfte größtenteils von seiner vorherigen Lage abhängen. Dagegen werden in den Initialzellen der oberen Brutknospenhälfte die Kerne infolge der Gestalt der Initialen das Bestreben haben, nach dem Innern der Brutknospe hinzusinken. Der Vergleich mit der nebenstehenden schematischen Figur 1 macht dies ohne weiteres klar. Figur 1a[1]) zeigt dies Verhältnis für *Lunularia*. Analoge Betrachtungen lassen sich auch für Marchantiabrutknospen (Fig. 1b) anstellen, nur mit dem Unterschiede, daß hier die Initialzellen nicht durchgängig sind und daß bedeutend weniger Stärke in ihnen vorhanden ist, die aber auch um den Zellkern gruppiert und mit demselben umlagerungsfähig ist. In vertikal gestellten Brutknospen entwickeln sich also jene Initialen vor allem zu Rhizoiden, in welchen Kern und Stärke auf die den Außenwänden anliegende Plasmakante drücken, und darin liegt eine gewisse Bestätigung der Ansicht, daß dieser Druck für die Rhizoidbildung von Bedeutung sei.

IV. Kapitel.

Der Geotropismus der Rhizoiden.

Wenn die jungen Rhizoiden auszuwachsen beginnen, so stehen sie anfänglich etwa senkrecht zu der betreffenden Stelle der Brutknospenoberfläche, d. h. also, es wächst das Rhizoid zunächst in der Richtung seiner Mutterzelle weiter, ohne darin durch äußere Kräfte, z. B. die Schwerkraft, beeinflußt zu werden. Auf Grund seiner Experimente war Pfeffer bereits zu der Ansicht gekommen, daß in den Brutknospen unter Voraussetzung der nötigen Keimungsbedingungen eine „eigene Kraft“ zur Geltung kommt, „welche bestrebt ist, die hyalinen Zellen zu Wurzelhaaren ausbilden zu lassen.“ „Diese eigene Kraft“, fährt Pfeffer fort, „wollen wir uns als eine zu den an Punkten der konvexen Flächen der Brutknospen angelegten Tangenten rechtwinklige und nach außen wirkende vorstellen.“ Es tritt also, um es kurz zu sagen, autogener Exotropismus

[1]) Die Pfeile an dieser wie an den folgenden Figuren geben die jeweilige Richtung der Schwerkraft an.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf. — Wenn nun Weinert nach seinen Untersuchungen den Brutknospenrhizoiden den Geotropismus absprechen zu müssen glaubte, so war er dabei insofern im Recht, als Rhizoiden von der Länge, wie sie Weinert untersuchte, noch kaum eine geotropische Krümmung erkennen lassen, diese vielmehr, wie wir sehen werden, erst später auftritt. Allerdings hat Weinert auch Krümmungen beobachtet, die hier aber sowohl nach oben wie nach unten gerichtet gewesen sein sollen, und wie er selbst zugibt, immerhin die Frage unentschieden lassen, ob es sich nicht doch um Kollabierungserscheinungen handelte.

Die Versuche, die mich zu der Überzeugung bringen, daß die Brutknospenrhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* geotropisch reagieren, wurden in den oben beschriebenen feuchten Kammern vorgenommen. Die Brutknospen wurden dabei hängend, liegend oder auch an vertikaler Wand gezogen. Nachdem die Rhizoiden eine bestimmte Länge erreicht hatten, wurden die Kulturen um 90° oder auch um 180° gedreht. Klinostatenkulturen wurden, wie oben angegeben, durchgeführt.

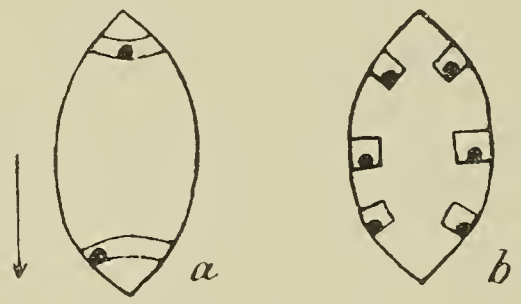

Fig. 1.
Schematische Darstellung der Zellkernlage in den Rhizoidinitialen vertikal gestellter Brutknospen von *Lunularia* (*a*) und *Marchantia* (*b*).

Im Folgenden mögen nun die Versuchsergebnisse zusammengestellt werden, und zwar zunächst für den Fall, daß die Brutknospen horizontal hängend gezogen wurden. An einer Kultur von 27 Marchantia-Brutknospen hatten sich auf der freien, physikalisch unteren Seite 168 Rhizoiden entwickelt. Diese waren in der Richtung der Initialzellen mehr oder weniger senkrecht zur Brutknospenoberfläche ausgewachsen und spreizten deshalb büschelartig auseinander. Eine größere Anzahl der Rhizoiden zeigte die bereits von Haberlandt beschriebenen Knie, die sie aus ihrer exotropischen Lage in eine mehr oder minder vertikale Stellung brachten. Bei jenen Rhizoiden, die bei der angegebenen Lage der Brutknospen von vornherein nur wenig von der vertikalen Richtung abwichen, war eine solche knieförmige Krümmung nicht vorhanden. Die Kultur (Fig. 2a zeigt einige Brutknospen derselben) wurde, nachdem dies festgestellt war, um 90° gedreht und nach 48 Stunden (Fig. 2b) wieder untersucht. Dabei zeigten sich nun unabstreitbar geotropische Erscheinungen. Sämtliche Rhizoiden, mit Ausnahme der kürzesten, hatten unter dem Einfluß der Schwerkraft ihre Wachstumsrichtung geändert, teilweise unter Bildung von zwei Knien. Auch an den nach der Drehung aufwärts gewandten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Rhizoiden traten Krümmungen auf. Da aber niemals spitzwinklige, vielmehr stets stumpfe Knie gebildet werden, so können diese Rhizoiden selbstverständlich nach der ersten Kniebildung noch nicht in eine auch nur annähernd vertikale Lage gelangen, sondern sie nähern sich vielfach überhaupt erst der horizontalen. Durch wiederholte Kniebildung kann es aber dazu kommen, daß auch solche nach aufwärts gerichtete Rhizoiden schließlich in eine annähernd positiv geotropische Lage gelangen; daß die Rhizoiden dazu eine ganz besondere Länge erreichen müssen, ist klar. Manche Rhizoiden, die erst durch eine doppelte Kniebildung eine horizontale Lage erreicht hatten, besaßen dann schon eine Länge von mehreren Brutknospendurchmessern. Damit hatten sie aber ihre Maximallänge unter den gegebenen Kulturbedingungen erreicht, wuchsen nicht mehr weiter und konnten daher auch ihre Lage nicht mehr

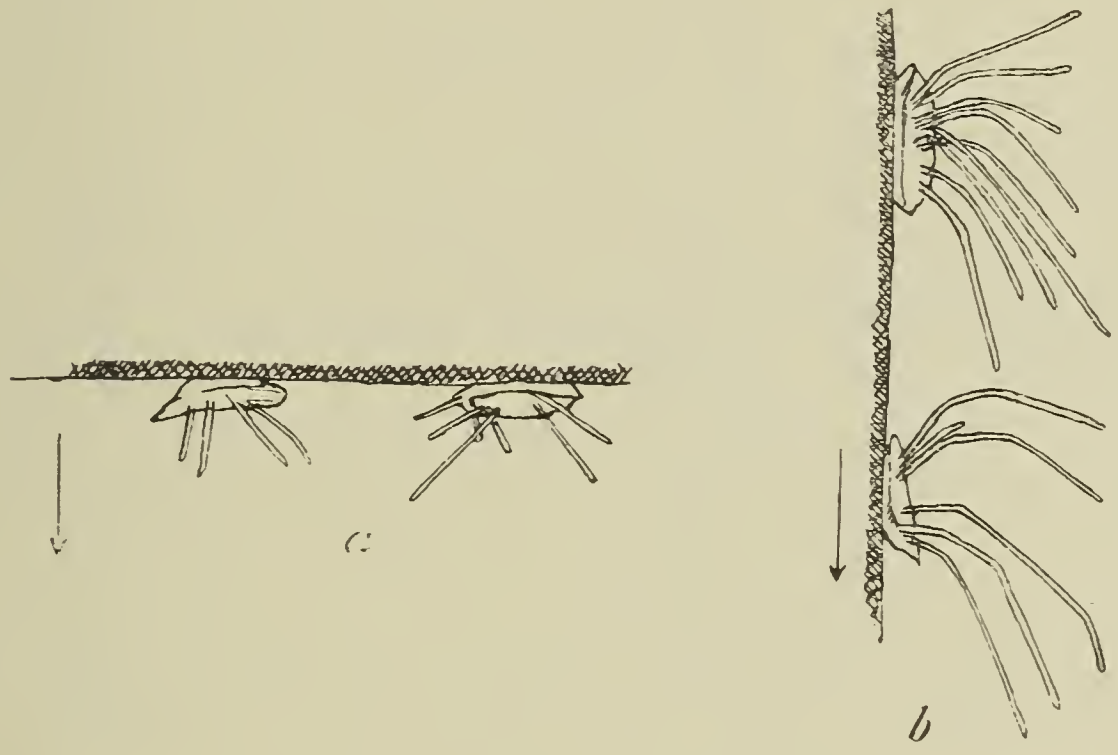

Fig. 2. *Marchantia polymorpha.*

verändern. Die Winkel, die bei der Kniebildung auftreten, betragen ca. 140—160°. Spitzere Winkel kommen nur sehr selten vor. — Ganz analoge Erscheinungen waren an entsprechenden Kulturen von Lunularia-Brutknospen zu beobachten. Es erübrigt deshalb, hier näher auf sie einzugehen, und es sei nur auf die Figur 3 verwiesen, die die Stellung der Rhizoiden vor (Fig. 3 a) und 48 Stunden nach der Drehung (Fig. 3 b) um 90° darstellt. Aus diesen Versuchen geht bereits mit Sicherheit hervor, daß die Brutknospen-Rhizoiden zu geotropischen Krümmungen befähigt sind, und daß die Endstellung in der Regel nicht durch kontinuierliche Krümmung, sondern durch die schon von Haberlandt beobachtete Kniebildung erreicht wird. Häufig ist es schwer zu entscheiden, ob man es mit knieförmigen oder mit gleichmäßigen Krümmungen zu tun hat, da die ersteren, wenn sie mehrfach aufeinander folgen, das Bild einer mehr oder minder stetigen Kurve hervorrufen können. Wurden Brutknospen von *Marchantia* und *Lunularia* zunächst

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hängend gezogen, dann aber nicht um 90°, sondern um 180° gedreht, so daß sie nunmehr auf dem Substrat auflagen und die Rhizoiden frei in die Luft emporragten, so war das Resultat ein wesentlich anderes. Diese Versuchsanordnung war die bereits von Pfeffer angewandte. Da, wie aus den vorigen Betrachtungen schon hinreichend hervorgeht und durch andere Beobachtungen noch weiter bestätigt wird, die Rhizoiden mehr oder weniger positiv geotropisch sind resp. es erst im Verlauf ihres Wachstums werden, so bedeutet eine solche Umkehrung der Rhizoiden eine annähernde Versetzung in die Inverslage, aus der eine Umkehrung infolge des

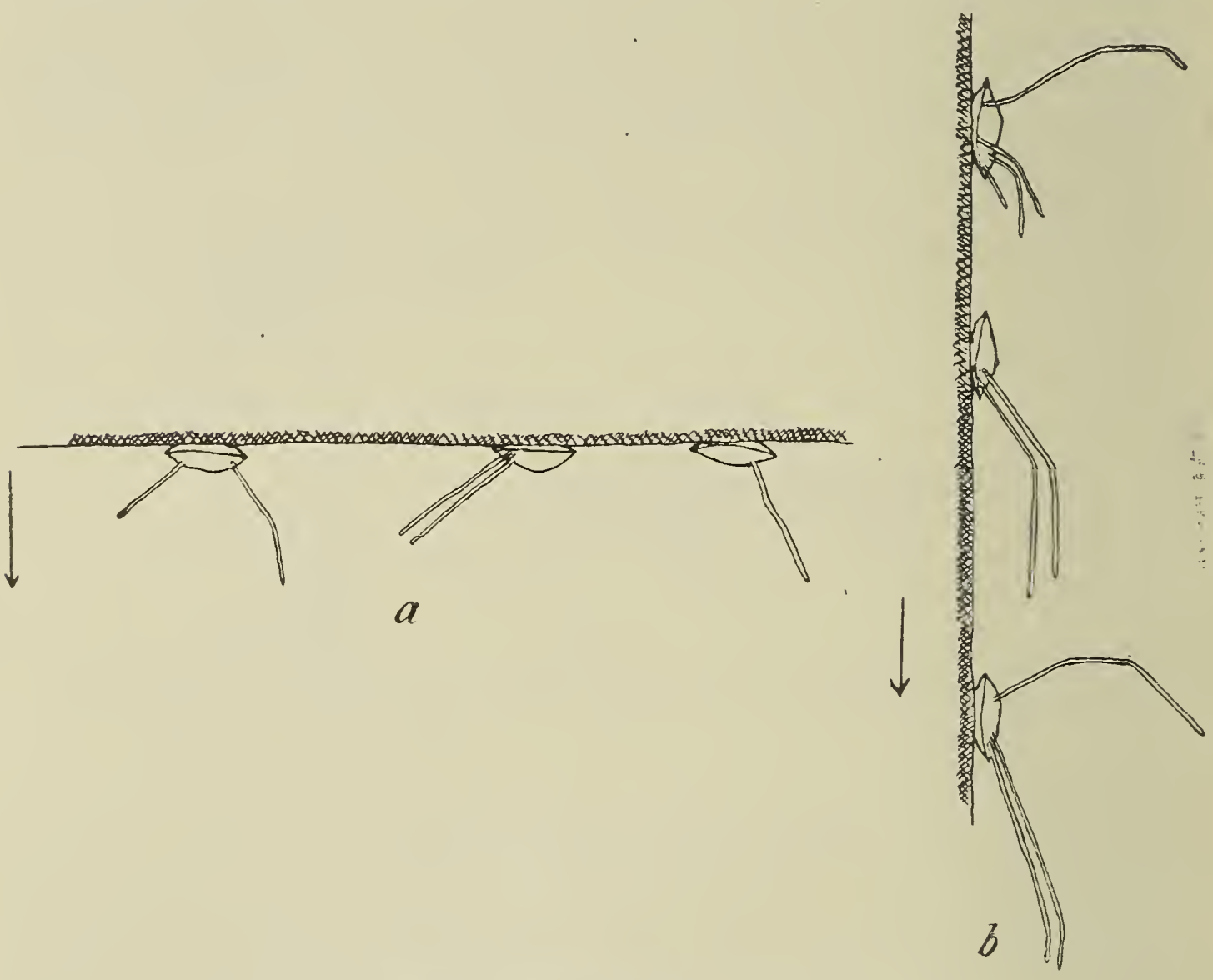

Fig. 3. *Lunularia cruciata.*

stumpfen Krümmungswinkels nur schwer vonstatten gehen kann. Wenigstens ist es mir nicht gelungen, trotz günstigster Kulturbedingungen, Rhizoiden zur Umkehr zu bringen. Bald wird auch das Wachstum der nach oben gekehrten Rhizoiden eingestellt, so daß sich mit ihnen schlecht experimentieren läßt. Dem scheinen die Ergebnisse der Versuche von Zimmermann zu widersprechen, die auch von Pfeffer und anderen Autoren bestätigt werden, daß nämlich von unten hell beleuchtete, auf Wasser schwimmende Brutknospen frei in die Luft hinein Rhizoiden kräftig entwickeln, vorausgesetzt natürlich, daß die Luft feuchtigkeitsgesättigt ist. Unter diesen Umständen überwiegt zunächst der negative Heliotropismus den Geotropismus, so daß die Rhizoiden entgegen der Schwerkraftrichtung vertikal emporwachsen. Es scheint aber auch ein Wachs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tumsreiz durch die einseitige Beleuchtung auf die Rhizoiden ausgeübt zu werden, da sie bei den Versuchen der genannten Autoren nach aufwärts wuchsen, in meinen Versuchen aber, wo für gleichmäßige Lichtverteilung gesorgt war, ihr Wachstum bald einstellten.

Es wären jetzt die Versuche zu besprechen, bei denen die Brutknospen an vertikaler Wand gezogen waren. Über das Auswachsen der Rhizoiden unter diesen Umständen ist bereits gesprochen worden. Erwähnt möge noch werden, daß die Rhizoiden, die auf der oberen (akroskopen) Hälfte der Brutknospen entstehen, gewöhnlich gegenüber den auf der unteren Hälfte befindlichen ein verlangsamtes Wachstum zeigen. Die Rhizoiden wachsen bei dieser Versuchsanordnung sowohl nach der freien, wie auch nach der dem Substrat anliegenden Seite aus, vorausgesetzt, daß das Papier nicht irgendwie verunreinigt ist; denn dann kann es vorkommen, daß Rhizoiden nur auf der freien Seite entstehen. — Dreht man solche an vertikalem Substrat gezogenen Kulturen derart um 90°, daß nunmehr die freie Seite der Brutknospe mit ihren Rhizoiden nach abwärts gewandt ist, so sind diese schräg gerichteten Rhizoiden bestrebt, nach einiger Zeit in eine der vertikalen möglichst genäherte Richtung unter Bildung von Knien überzugehen. Gleichzeitig wird auch noch das Wachstum der ursprünglich in der vertikalen Lage auf der oberen Brutknospenhälfte befindlichen Rhizoiden gefördert, da die betreffende Partie der Brutknospe jetzt in ähnlicher Weise der Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt ist wie der zuvor abwärts gewandte Teil. — Eine Drehung von ursprünglich ebenso angelegten Kulturen um 45° statt um 90° gab nach einiger Zeit ein im wesentlichen ähnliches Bild. Ob das spärliche Auftreten von Knien im Sinne der Schwerkraft unter diesen Umständen auf den kleineren Drehungswinkel und die damit verbundene geringere Reizung zurückzuführen ist, will ich dahingestellt sein lassen.

Es wäre jetzt noch der Fall zu besprechen, in welchem die ursprünglich vertikal gestellten Kulturen um 180° gedreht wurden, so daß nunmehr die Rhizoiden nach aufwärts gerichtet waren. In dieser Stellung befinden sich von vornherein auch jene Rhizoiden, welche an vertikal gestellten Brutkörpern auf der nach aufwärts gekehrten Seite entstanden und eine zeitlang gerade fortgewachsen sind. An solchen läßt sich vielfach das Auftreten von Knien beobachten, welche die schräg aufwärts gerichteten Rhizoiden in eine annähernd horizontale Lage bringen. Derselbe Erfolg wird in größerem Umfange erzielt, wenn man in angegebener Weise die ganze vertikale Kultur so dreht, daß die ursprünglich schräg nach abwärts gewandten Rhizoiden nach oben ragen. Unter diesen Umständen läßt sich besonders gut und häufig das Auftreten knieförmiger Krümmungen beobachten, die auch hier den gleichen stumpfen Winkel bilden wie bei den vorigen Kulturen. Ebenso wächst das Rhizoid nach einem Knie erst eine Strecke lang weiter, um dann ein neues Knie zu bilden. Daß bei den unter besonders spitzem Winkel gegen die Vertikale geneigten Rhizoiden auch nach zwei Kniebildungen noch nicht einmal die Horizontale erreicht zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden braucht, ist selbstverständlich. Eine Folge davon, daß der Krümmungswinkel der Rhizoiden eine annähernd konstante Größe ist, zeigt die nicht selten zu machende Beobachtung einer Parallelverschiebung derselben. Dies ist folgendermaßen zu verstehen. Hatte ein Rhizoid in seiner ursprünglichen Lage bereits ein Knie unter bestimmtem stumpfen Winkel gebildet, so wird nun nach der Umdrehung um 180° annähernd derselbe Winkel als Wechselwinkel unter dem Einfluß der Schwerkraft angelegt, und das Rhizoid wächst in seiner ursprünglichen Richtung nur parallel verschoben weiter. Um die eben beschriebenen Resultate zu erhalten, ist es notwendig, die Kulturen zu einer Zeit umzudrehen, in welcher die Rhizoiden noch wachstumsfähig sind und ehe sie die positiv geotropische Ruhelage erreicht haben. Andernfalls verlassen die Rhizoiden nach einer Drehung um 180° ihre Lage nicht mehr.

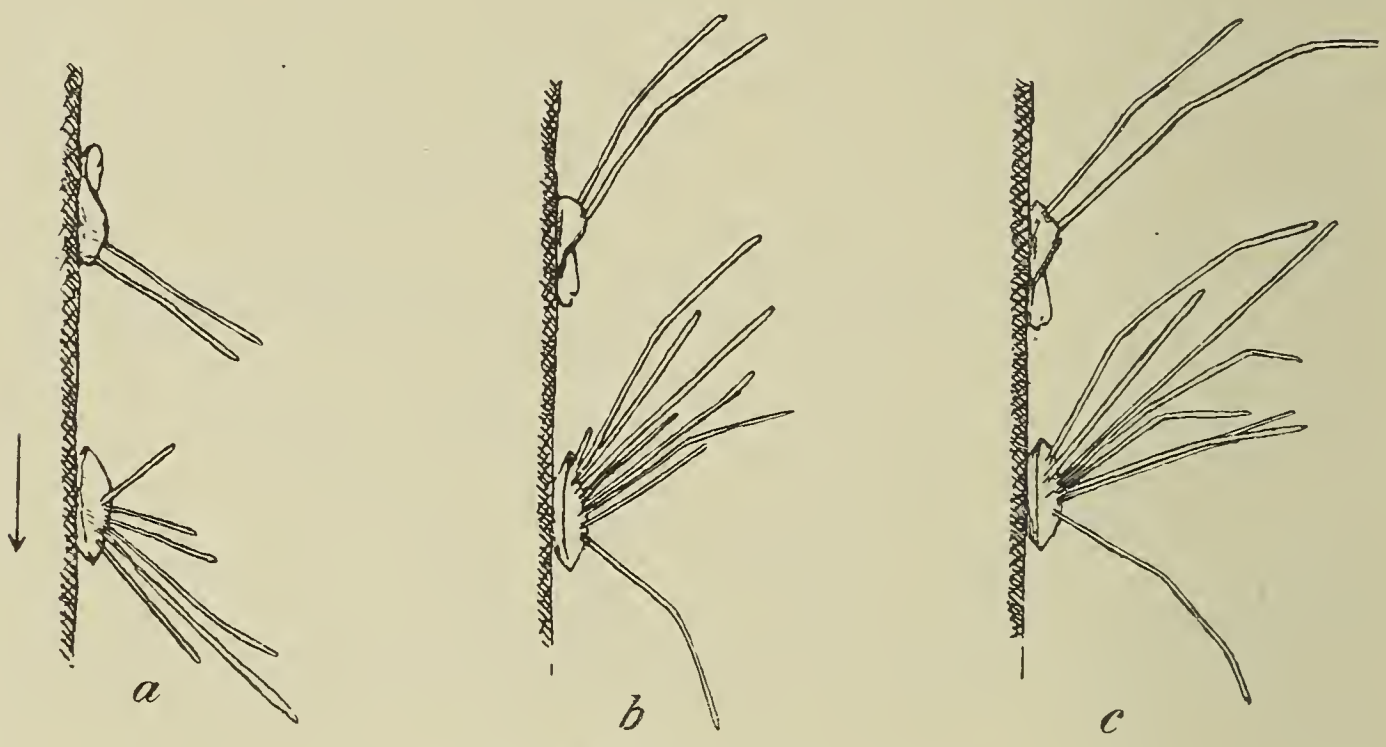

Fig. 4. *Marchantia polymorpha.*

Dafür sind wohl die beiden folgenden Gründe ausschlaggebend. Hat das Rhizoid sein Wachstum eingestellt, so kann es sich natürlich nicht mehr geotropisch krümmen. Gelangt ferner ein Rhizoid, das genau senkrecht nach abwärts eingestellt war, bei der Drehung in die Inverslage, so dürfte auf ein solches ebensowenig ein geotropischer Reiz ausgeübt werden als auf eine invers gestellte Wurzel. Während aber letztere durch ihre Nutation alsbald wieder in eine Reizlage gelangt, scheint das Rhizoid gradlinig weiter zu wachsen und daher keine Reizung mehr zu erfahren. Wenigstens konnten sowohl an jenen Rhizoiden, welche bei vertikal gestellten Kulturen von vornherein mehr oder minder senkrecht nach aufwärts wuchsen, wie auch an jenen, welche durch entsprechende Drehung von Vertikal- oder Horizontalkulturen in diese Lage gebracht wurden, auch dann keine Krümmungen beobachtet werden, wenn sie noch weiter wuchsen. Schließen ferner schräg aufwärts gerichtete Rhizoiden mit der Vertikalen nur sehr kleine Winkel ein, so daß die zur Längsachse der Rhizoiden senkrechte Schwerkraft-Kom-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ponente einen sehr geringen Wert annimmt, so wird in dieser Lage die Reizschwelle augenscheinlich nicht erreicht, denn trotz mehrtägiger Versuchsdauer traten in diesen Fällen keine Krümmungen ein.

Auf folgende Beobachtungen sei hier noch aufmerksam gemacht. Werden Rhizoiden erst gemessen und dann durch Drehung der Kultur gereizt, so findet man später bei neuerlicher Messung, daß bei einzelnen Rhizoiden das geotropische Knie an jener Stelle auftritt, wo sich vor der Reizung die Spitze befand, wogegen an anderen Exemplaren die Krümmung erst eingetreten war, nachdem das Rhizoid eine zeitlang in der ursprünglichen Richtung weitergewachsen war. Bei letzteren Rhizoiden ist also die Krümmung anscheinend später eingetreten als an ersteren. Das könnte auf längerer Dauer der Präsentationszeit oder auch der Reaktionszeit

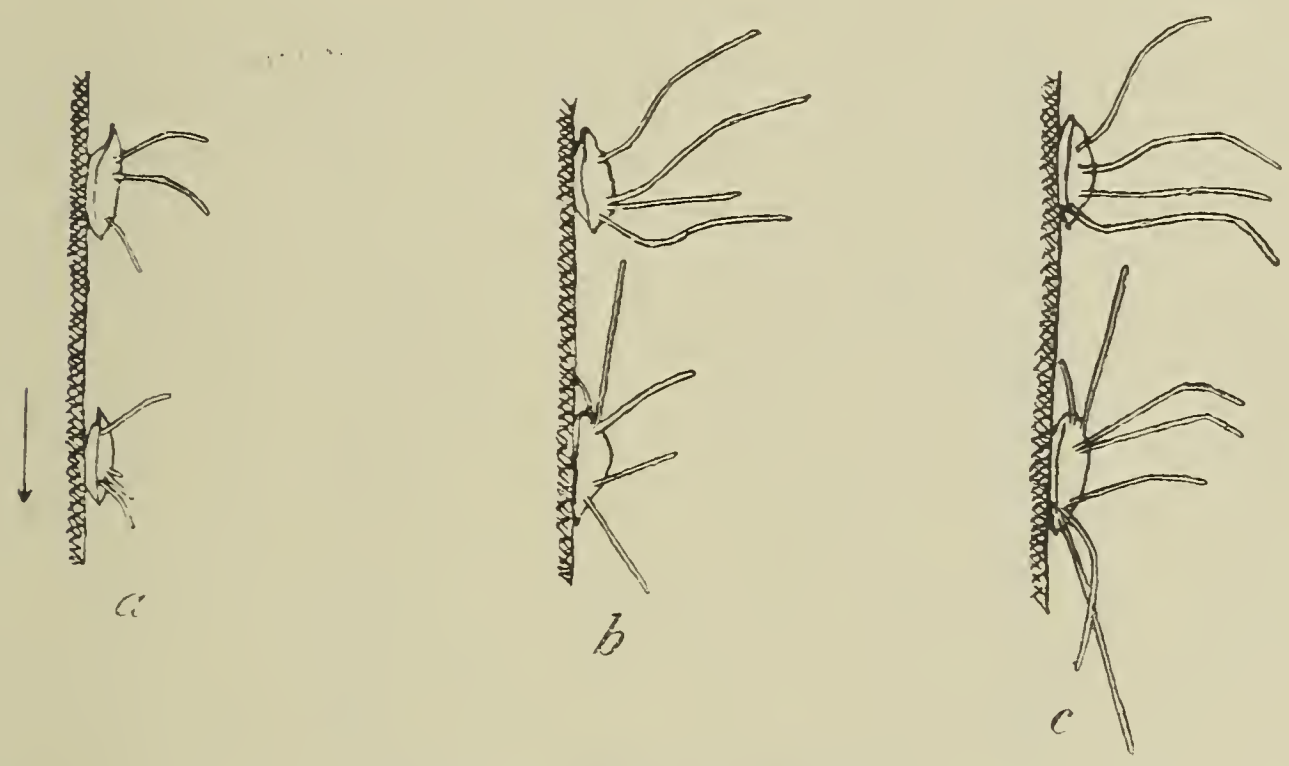

Fig. 5. *Lunularia cruciata.*

beruhen. Doch ist es auch möglich, daß an jenen Rhizoiden, die sich nach der Umkehrung, ohne vorher gradlinig weiterzuwachsen, gekrümmt hatten, ein Stillstand im Wachstum aufgetreten ist.

Alle diese Beobachtungen an Rhizoiden vertikal gestellter Brutknospen konnten sowohl bei *Marchantia* wie auch bei *Lunularia*, allerdings bei *Marchantia* deutlicher und klarer. gemacht werden. Figuren 4a und 5a zeigen Brutknospen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata* mit auswachsenden Rhizoiden kurz vor der Drehung, Figuren 4b und 5b 24 Stunden danach, und schließlich Figuren 4c und 5c 48 Stunden nach der Drehung.

Wir kommen nunmehr auf die Klinostatenversuche zu sprechen, deren Ergebnis ebenfalls den Geotropismus der Brutknospenrhizoiden beider untersuchter Lebermoosarten bestätigt. Die Kulturen wurden in der oben beschriebenen Weise angelegt und am Klinostaten befestigt, so daß sie um eine horizontale Achse rotierten. Dadurch wurde die einseitige geotropische Reizung sowohl der Rhizoidinitialen als auch der auswachsenden Rhizoiden selbst verhindert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sowohl bei *Marchantia* wie auch bei *Lunularia* zeigten die unter diesen Umständen verhältnismäßig spärlich auswachsenden Rhizoiden ein verlangsamtes Wachstum gegenüber den Wurzelhaaren der Brutknospen, die dauernd in fixer Lage gehalten wurden. Dieses spärliche Auswachsen und das verlangsamte Wachstum bei Ausschluß einseitiger geotropischer Reizung spricht sehr dafür, daß die Schwerkraft nicht nur auf die Anlage, sondern auch auf das weitere Wachstum der Rhizoiden fördernd einwirkt. Die Rotation am Klinostaten hat ferner den Erfolg, daß die Rhizoidinitialen ohne Bevorzugung einzelner Teile der Brutknospen gleichmäßig auswachsen und daß schließlich die Rhizoiden selbst keine bestimmte Richtung durch Bildung von Knien aufzusuchen bestrebt sind.

Fig. 6. *Marchantia polymorpha.*

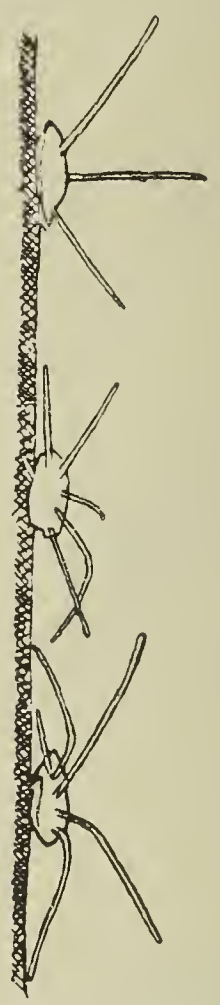

Fig. 7. *Lunularia cruciata.*

Diese Knie, die eine so charakteristische Eigentümlichkeit der fixen Kulturen waren, fehlen bei den Klinostatenkulturen fast ganz. Figur 6 und 7 zeigen das Verhalten der Brutknospenrhizoiden an Klinostatenkulturen für *Marchantia* sowohl wie auch für *Lunularia*. Nur vereinzelt treten Knie auf, und zwar sind sie dann gegen das Substrat hin gerichtet. Dabei handelt es sich jedenfalls um schwache hydrotropische Krümmungen. Es zeigt sich nämlich, daß vor allem die an den Brutknospen am weitesten peripher stehenden Rhizoiden, die dem nassen Substrat am nächsten liegen, sich manchmal gegen dieses zu nach rückwärts krümmen. Bei Ausschaltung des Geotropismus kann eben schon ein sehr geringer hydrotropischer Reiz zu einer Reaktion führen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

V. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Im Folgenden soll noch die Cytologie der Brutknospenrhizoiden besprochen werden, und zwar mit Rücksicht darauf, ob sich aus ihr Anhaltspunkte gewinnen lassen für die Art und Weise, wie die Perzeption des Schwerkraftreizes in den Rhizoiden vermittelt wird. In der Einteilung der Rhizoiden schließe ich mich der von Weinert gegebenen in „anliegende“ und „abstehende“ und nicht der in Zäpfchen- und glatte Rhizoiden an, da die erstere Einteilung vom reizphysiologischen Standpunkte aus zweifellos die richtigere ist. Zu den abstehenden Rhizoiden, die für die Lebermoosbrutknospen allein in Betracht kommen, gehören neben glatten auch solche mit schraubig gestellten, zäpfchenförmigen Membranverdickungen, die von den anliegenden Zäpfchenrhizoiden der Thallome durch weitläufigere Verteilung der Zäpfchen und gewöhnlich auch größere Weite der Lumina zu unterscheiden sind. Diese zäpfchenführenden, abstehenden Rhizoiden sind mit den glatten Wurzelhaaren durch mannigfache Übergänge verbunden. Auch kann ein Rhizoid, das in der Basalhälfte glatt ist, in der Spitzenhälfte schraubig gekerbt sein und Zäpfchen besitzen, die gewöhnlich eine mehr oder weniger hirschgeweihartig verästelte Form zeigen. Die Zäpfchenrhizoiden treten, wie oben gesagt, bereits an den Brutknospen mit den glatten Rhizoiden zusammen auf und sind in ihrem Verhalten gegenüber der Schwerkraft und dem Lichte von letzteren nicht zu trennen.

Was nun zunächst die Initialzellen anbelangt, so zeichnen sich diese vor den übrigen Zellen der freien Brutknospenfläche durch ihren hyalinen Inhalt aus. Pfeffer gibt zwar an, daß sich in den Rhizoidmutterzellen keine Stärke finde; aber ich habe dies niemals bestätigt gefunden. Stets waren mehr oder minder große Stärkemassen nachweisbar, wie auch Benecke angibt. Die außerordentliche individuelle Variabilität der Brutknospen mag hier diese Verschiedenheit vielleicht erklären. Die Stärke der Initialzellen ist meinen Beobachtungen nach gewöhnlich etwas kleinkörniger als die in Assimilationszellen enthaltene. Sie ist gleichmäßig um den Kern verteilt, und zwar bei *Lunularia* in größeren Mengen wie bei *Marchantia*. Wie schon erwähnt, sinkt der Kern mit der ihn umgebenden Stärke auf die physikalisch untere Seite der Zelle, ohne daß dabei, soweit ich beobachten konnte, eine Veränderung in der Lage der Stärkekörner zum Kerne eintritt.

Das Wachstum des Rhizoids beginnt mit einer Vorwölbung der Initialzelle, und dann wächst das Rhizoid mit strengem Spitzenwachstum exotrop weiter. Dies Spitzenwachstum wurde von Haberlandt durch Reisstärke-Marken nachgewiesen.

Das Plasma verteilt sich beim Auswachsen so, daß es überall als Wandbeleg vorhanden ist und in der Spitze eine größere Ansammlung bildet. Es zeigt eine außerordentlich träge Eigenbewegung, so daß erst nach längerer Beobachtungszeit bei mittlerer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vergrößerung eine nur geringe Verschiebung einzelner Partien zu erkennen ist.

Es ist jetzt die Frage aufzuwerfen, was aus der in den Rhizoidinitialen vorhandenen Stärke wird. Diese wandert in das junge Rhizoid und bleibt hier zunächst erhalten. In den jungen Rhizoiden findet man kurz nach dem Auskeimen die Stärke allenthalben gleichmäßig verteilt. Später, wenn die Rhizoiden an Länge zugenommen haben, befindet sich die Stärke in einer Zone hinter der Spitze, die sich weit nach rückwärts erstreckt und unscharf begrenzt ist. Gewöhnlich sind dann die Stärkekörner, die weiter vorn im Rhizoid liegen, kleiner als die hinteren. Der Kern befindet sich ebenfalls in kurzer Entfernung von der Spitze, entweder noch von Stärke umgeben oder vor der stärkehaltigen Zone. Jedenfalls ist aber in der allein wachstumsfähigen Spitzenkalotte des Rhizoides keine Stärke, oder höchst selten einmal ein vereinzeltes Stärkekorn nachzuweisen. Untersucht man schließlich Rhizoiden von noch größerer Länge, die aber immer noch wachstumsfähig sind, so fehlt diesen gänzlich die Stärke. Trotzdem reagieren sie geotropisch. Auch eine Umlagerung der Stärkekörner bei bestimmter Orientierung war nicht zu konstatieren. In jungen Rhizoiden, die aus vertikal gestellten Brutknospen schräg nach aufwärts wuchsen, wies die Stärke keine Lagerung auf, die sie nicht auch ebenso gut in schräg nach abwärts gerichteten Rhizoiden hätte innehaben können. Sie sinkt vor allem niemals in die Rhizoidenbasis zurück. Hieraus geht zur Genüge hervor, daß die Stärkekörner der Brutknospenrhizoiden der untersuchten Lebermoose nicht als Statolithen fungieren können. — Sucht man nach anderen Körperchen, die eventuell als Statolithen in Betracht kommen könnten, so fallen in den Spitzen der Rhizoiden kleine, stärker lichtbrechende Körnchen auf. Sie färben sich mit Eosin rosa und mit Hämatoxylin-Eisenalaun dunkelviolett bis schwarz und heben sich bei diesen Färbungen von der gleich aber schwächer gefärbten Umgebung verhältnismäßig gut ab. Ob diese Körnchen oder eventuell andere in dem grobkörnigen Plasma vorhandene Körperchen — Mikrosomen — als Statolithen fungieren, muß dahingestellt bleiben.

Jedenfalls zwingen diese Beobachtungstatsachen nicht zu der Annahme, daß die Geoperzeption entgegen der Annahme der Statolithentheorie in der Weise erfolgt, wie sie von Fitting und Linsbauer hypothetisch angenommen wird. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. p. 390 und Flora. 1907. p. 296.)

II. Teil.

Die Rhizoiden der Lebermoosthallome.

I. Kapitel.

Vorbemerkungen.

Der Unterschied zwischen den Brutknospen- und den Thallus-Rhizoiden der Lebermoose ist ein weit größerer als man anfänglich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

meinen möchte. Was zunächst ihre Entstehungsorte anbelangt, so entwickeln sich die Rhizoiden der Brutknospen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata* aus präformierten Initialzellen. Nach den Angaben von Leitgeb, die ich bestätigen kann, besitzen auch die Thallomlappen eigene Initialzellen für ihre Rhizoiden, die sich allerdings erst früher oder später differenzieren und nicht immer von den benachbarten Protoderm- resp. Epidermiszellen so auffallend abweichen wie an den Brutknospen. — Auf den häufig vorkommenden Fall, daß abgestorbene Rhizoiden von neuem durchwachsen werden, sei hier nur hingewiesen. — Wie schon oben gesagt wurde, ist die Einteilung der Rhizoiden in glatte und zäpfchenführende Rhizoiden eine vom rein physiologischen Standpunkte aus nicht verwendbare. Die Gründe dafür sind bereits angegeben worden. Man muß vielmehr mit Weinert eine Einteilung in anliegende und abstehende Rhizoiden vornehmen. Während die abstehenden Rhizoiden schon an den Brutknospen auftreten, kommen die anliegenden erst am Thallus vor. Was die Bedeutung der letzteren anbelangt, so ist man bekanntlich der Ansicht, daß sie ausschließlich der Wasserversorgung dienen. Sie liegen der Unterseite des Thallus an und schieben sich, ein Dochtsystem bildend, zwischen den Ventralschuppen hindurch. Diese Rhizoiden besitzen ohne Ausnahme stets Zäpfchen. Sie scheinen weder heliotropisch noch geotropisch zu sein und werden überdies durch die Ventralschuppen in bestimmter Lage am Thallus gehalten. Sie kommen demnach für die vorliegende Arbeit nicht in Betracht. Wenn daher im Folgenden von Thallusrhizoiden die Rede ist, so sind damit stets die abstehenden Rhizoiden gemeint, falls nicht besonderes dazu bemerkt ist.

Es fragt sich nun, ob zwischen den durch zahlreiche Übergänge miteinander verbundenen zäpfchenführenden und glatten abstehenden Rhizoiden im tropistischen Verhalten Unterschiede irgend welcher Art zu konstatieren sind. Es sei gleich hier bemerkt, daß solche Differenzen nicht aufgefunden wurden. Unter gleichen Umständen war das Verhalten aller abstehenden Rhizoiden stets das gleiche.

Was nun die verschiedenen Tropismen der abstehenden Thallusrhizoiden anbelangt, so liegen darüber nur wenige Untersuchungen vor. Molisch (7) konnte bereits den Hydrotropismus der Thallusrhizoiden von *Marchantia*, *Lunularia* und *Fegatella* durch folgenden Versuch feststellen. Er deckte über eine an senkrechter Achse in horizontaler Ebene rotierende Klinostatenscheibe einen Bogen nasses Fließpapier, so daß dessen Rand ringsherum ca. 1 cm überhing. Auf der Scheibe wurde über das Papier Erde aufgetragen und diese dauernd feucht gehalten. Danach befestigte Molisch Thallusscheitelpartien der genannten Lebermoose auf der Erde, so daß sie über den Rand der Scheibe hinausragten. Über das Ganze wurde eine Glasglocke gestülpt. Die neu entstandenen Rhizoiden wuchsen nun hydrotropisch im Bogen dem nach abwärts überhängenden feuchten Papierrande zu. Eine heliotropische Krümmung war durch die Rotation ausgeschlossen. Die hydrotropische Krüm-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mung erfolgte senkrecht zur Schwerkraftrichtung. Ob dabei der Geotropismus überwunden wurde, oder ob ein solcher überhaupt nicht vorhanden war, läßt sich aus diesem Versuche nicht ersehen.

Über den Heliotropismus der Thallusrhizoiden liegen Untersuchungen von Weinert vor. Die darauf bezüglichen Versuche stoßen bei den Thallusrhizoiden insofern auf größere Schwierigkeiten als bei den Brutknospenrhizoiden, als nämlich die Thallome selbst bestrebt sind, ihre Dorsalseite transversal-phototropisch dem einfallenden Lichte zuzuwenden. Wenn man also Licht auf einen solchen Thallus einseitig einfallen läßt, so wendet der Thallus diesem seine Oberseite zu, und dadurch gelangen die zunächst exotrop auswachsenden Rhizoiden von vornherein in eine Stellung, die mit einer eventuellen negativ phototropischen Richtung der Rhizoiden zusammenfällt. Um dies zu vermeiden, ließ Weinert Thallusrhizoiden, was leicht geschieht, durch Fließpapier hindurchwachsen und konnte nun, nachdem die Thallome derart fixiert waren, mit den Rhizoiden allein operieren. Hierbei zeigte sich, daß die Thallusrhizoiden schwach negativ heliotropisch sind, bedeutend schwächer als die Brutknospenrhizoiden. Auf Grund seiner Untersuchungen an den Rhizoiden der Brutknospen glaubte Weinert, auch den Thallusrhizoiden jede geotropische Reaktionsfähigkeit absprechen zu müssen. Daß aber auch hier ein Irrtum vorliegt, ergeben meine Versuche.

II. Kapitel.

Versuchsanordnung.

Untersucht wurden die abstehenden Thallusrhizoiden von *Marchantia polymorpha*, *Lunularia cruciata* und *Fegatella conica*. Für diese Versuche benutzte ich die feuchten Kammern, die ich auch für die Brutknospenkulturen angewandt hatte. Die Thallome, die für die Versuche gebraucht werden sollten, wurden möglichst sorgfältig von der Erde, auf der sie gewachsen waren, abgehoben und ca. 1,5—2 cm hinter der Scheitelbucht quer durchgeschnitten. Von diesen Stücken wurden dann die Rhizoiden mit einer scharfen Schere möglichst dicht an ihrer Basis abgetrennt. Dies konnte ruhig geschehen, ohne daß später die Rhizoidenentwicklung darunter zu leiden gehabt hätte. Die so hergerichteten Thallusteile wurden nun mit ihrer Dorsalseite auf das Substrat, also in diesem Falle auf die mit nassem Fließpapier umwickelten Glasstreifen gelegt. An diesen hafteten die Thallome so fest, daß sie in keiner der gewählten Lagen abfielen. Die Schalen wurden nun entweder so gestellt, daß die Glasstreifen horizontal lagen oder vertikal standen. Die Pflanzen befanden sich in ersterem Falle an der Unterseite der Glasstreifen. Die Petrischalen waren so orientiert, daß ihre schmale Seite, also der Rand, in die Hauptrichtung des einfallenden Lichtes eingestellt war. Dieses wurde außerdem durch einen vorgestellten Papierschirm abgedämpft, so daß heliotropische Krümmungen zumal bei dem an und für sich schon geringen Phototro-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

pismus der Thallusrhizoiden nicht zu befürchten waren. Die vertikal gestellten Thalli kehrten dabei ihre Ventralseite von der Seite des Lichteinfalls ab. Durch diese Orientierung wurden auch Krümmungen des Thallus unter dem Einflusse des Lichtes umgangen. Da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, daß die Rhizoiden in ihrer Richtung durch die Wachstumsrichtung des Thallus beeinflußt werden könnten, wurden die Versuche an vertikalem Substrat derart ausgeführt, daß die Scheitel entweder nach oben oder nach unten gewandt waren. Hierbei wäre eine durch die Thallusorientierung hervorgerufene Richtungsänderung der Rhizoiden sofort zu erkennen gewesen.

III. Kapitel.

Versuchsergebnisse.

Betrachtet man die Rhizoidenbüschel von Lebermoosthallomen, welche sich unter dem Einfluß horizontal einfallenden Lichtes transversal-phototropisch aufgerichtet haben — besonders schön lassen sich diese Beobachtungen an den kräftigen Thallomen der *Fegatella conica* machen —, so wird man häufig finden, daß die Rhizoiden büschelförmig auseinanderspreizen, ohne eine bestimmte Richtung zu bevorzugen. Hierdurch kann leicht der Anschein erweckt werden, als ob die Thallusrhizoiden ageotropisch wären. Gewöhnlich sind solche Rhizoidenbüschel aber noch ziemlich kurz und erreichen auch keine beträchtliche Länge, trotz der feuchtwarmen Treibhausluft, in welcher sie sich bei meinen Versuchen befanden. Diese Rhizoiden können nun bereits entstanden sein, als der Thalluslappen noch horizontal lag, und stehen nun, nachdem sich der Thallus aufgerichtet hat, mehr oder minder senkrecht von ihm ab. Derartige Beobachtungen beweisen also noch nichts und zwar um so weniger, als sich auch an den kurzen, jungen Brutknospenrhizoiden noch keine geotropische Krümmungsfähigkeit bemerkbar machte. Ein anderer Faktor, der Täuschungen hervorrufen kann, ist der Hydrotropismus. Wie wir bereits oben auf Grund der Versuche von Molisch gesehen haben, ist der Hydrotropismus imstande, Rhizoiden aus der Schwerkraftrichtung zu bringen. Ein Fall, der mir gelegentlich bei einem Versuche begegnete und deutlich zeigt, wie stark der Hydrotropismus sein kann, mag hier erwähnt werden. Bei einer Kultur von Lebermoosthallomen, die vertikal stehend in einer Petrischale angelegt war, hatten die freien Ventralseiten der Thallome kräftige und lange Rhizoiden entwickelt. Dabei zeigte es sich, daß die Rhizoiden desjenigen Thallus, der sich am weitesten oben an dem Glasstreifen befand, aufwärts gegen die feuchte Fließpapierauslegung der Petrischale sich emporgekrümmt hatten. Die gleiche Erscheinung im umgekehrten Sinne wiesen die Rhizoiden des am weitesten unten befindlichen Thallus auf. Es konnte sich hier nur um hydrotropische Krümmungen handeln, die also im ersten Falle entgegen der Schwer-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kraftrichtung, im anderen Falle aber im Sinne des Geotropismus auftraten. Aus diesem Grunde wurde bei späteren Kulturen die Vorsichtsmaßregel gebraucht, die Thalli nicht zu nahe dem Rande der Schale anzubringen.

Durch den Heliotropismus dürften kaum Täuschungen bewirkt werden, da er, wie Weinert nachgewiesen hat, nur sehr schwach ist, also bei abgedämpftem diffusem Licht sich überhaupt nicht bemerkbar machen wird.

Diese einzelnen Fehlerquellen, die, wie gezeigt, bei der Beobachtung am natürlichen Standort schwer zu vermeiden sind, werden bei der oben geschilderten Versuchsanordnung ausgeschaltet, so daß es hier möglich sein muß, sichere Schlüsse über das Fehlen oder Vorhandensein des Geotropismus zu ziehen. Bei allen Versuchen nun, die nach den oben gemachten Angaben ausgeführt wurden, zeigten die Rhizoiden der drei untersuchten Lebermoosspezies einen deutlichen, wenn auch verhältnismäßig geringen Geotropismus, und zwar erst dann, wenn die Rhizoiden eine beträchtliche Länge erreicht hatten. In der Regel kommt es nur zu schwachen Krümmungen; manchmal aber sind diese so stark, daß die Rhizoiden schließlich doch vertikal nach abwärts gerichtet sind. Diese Abwärtskrümmung ist nicht etwa eine passive; denn man kann die Kulturen um 180° drehen, ohne daß die Rhizoiden ihrer eigenen Schwere folgend hinabsinken.[1]) — Stumpfwinklige Knie, wie sie für die Brutknospenrhizoiden charakteristisch sind, treten hier kaum auf; vielmehr erscheinen die einzelnen Rhizoiden gleichmäßig gekrümmt. Die Thallusrhizoiden dürften, obwohl sie schließlich eine vertikale Richtung einzunehmen imstande sind, als schwächer geotropisch zu bezeichnen sein, wie die der Brutknospen, da es bei ihnen viel länger dauert, bis die geotropische Ruhelage erreicht wird. Ob der Grund in einer geringeren geotropischen Empfindlichkeit zu suchen ist, oder darin, daß hier ein stärkerer autogener Exotropismus auftritt, muß natürlich dahingestellt bleiben. Vorhanden ist letzterer sicher; er bedingt das anfänglich mehr oder weniger senkrecht zum Thallus vor sich gehende Auswachsen der Rhizoiden.

IV. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Es ist schon mehrfach darauf hingewiesen worden, daß für unsere Untersuchungen nur die abstehenden Thallusrhizoiden in Betracht kommen. Ihrer cytologischen Beschaffenheit nach sind sie nur wenig verschieden oder überhaupt nicht zu trennen von den Brutknospenrhizoiden. Ein Unterschied liegt darin, daß in ihnen nur ganz zu Anfang ihrer Entwicklung Stärke zu beobachten ist, die aus der Initialzelle in sie eintritt. Häufig ist aber auch

[1]) Dasselbe gilt, wie nachträglich bemerkt sei, auch für die Brutknospenrhizoiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in ganz jungen Rhizoiden keine Stärke zu finden. Der Kern wandert ziemlich weit nach vorn und liegt dann meist direkt hinter der Spitze. Es ist oft nicht leicht, ihn in älteren Rhizoiden aufzufinden, doch gelingt es, unter Anwendung geeigneter Färbemethoden (Haematoxylin-Eisenalaun oder auch Jodwasser) ihn sichtbar zu machen. Ähnlich wie in den Brutknospenrhizoiden ist auch in den Thallusrhizoiden der protoplasmatische Wandbeleg ausgebildet. In jüngeren Rhizoiden findet sich meist auch hier eine Plasmaansammlung an der Spitze. Wenn nun das Rhizoid an Länge zunimmt, wird der Plasmabelag dünner und die Plasmaansammlung in der Spitze nimmt ab, bis auch sie schließlich nur die Dicke des übrigen Wandbeleges hat. Auch in den abstehenden Thallusrhizoiden wurden Körper, die mit Sicherheit als Statolithen angesprochen werden könnten, nicht aufgefunden.

V. Kapitel.

Die Tropismen der Thallus- und Brutknospen-Rhizoiden.

Wie Weinert nachgewiesen hat, ist der Heliotropismus der Brutknospenrhizoiden bedeutend stärker wie der der Thallusrhizoiden. Meine Untersuchungen haben das gleiche Resultat auch für den Geotropismus ergeben. Es fragt sich nun, ob irgend welche Gründe vorhanden sind, die diese schwächere Ausbildung der beiden Tropismen an den Thallusrhizoiden biologisch verständlich machen. Ich glaube, darauf eine bejahende Antwort geben zu können. Wir wollen zunächst von dem Thallus und seinen Rhizoiden ausgehen. Hat sich ein Thalluslappen infolge einseitiger Beleuchtung vom Substrate aufgerichtet, so werden die daran befindlichen Rhizoiden frei abstehen, und es wird längerer Zeit bedürfen, ehe sie ein Substrat erreichen. In diesem Falle ist es nun zweifellos am zweckmäßigsten, wenn die Rhizoiden hydrotropisch nach dem Orte der größten Feuchtigkeit wachsen. Der Geotropismus oder Heliotropismus könnte möglicherweise schädlich werden, wenn er nicht in demselben Sinne wie der Hydrotropismus wirkt. Denn er könnte es verhindern, daß die Rhizoiden rasch den Ort der größten Feuchtigkeit erreichen. Es wird aber unter natürlichen Bedingungen überhaupt nur selten vorkommen, daß der Thallus sich vom Substrat erhebt. Vielmehr liegt er diesem beim Auskeimen der Brutknospe schon von vornherein mit seiner Ventralseite an, und die weitere transversalphototropische Einstellung des Thallus bedingt es in der Regel, daß derselbe am Substrate fortwächst, ohne sich abzuheben. Es ist daher klar, daß die Rhizoiden schon durch die Richtung des Thallus in eine Lage gebracht werden, in der sie der Pflanze von Nutzen sein können. Die Rhizoiden werden dem Boden zugewandt sein, ohne selbst Krümmungen ausführen zu müssen. Besonders ausgeprägte Tropismen sind daher an Thallusrhizoiden nicht notwendig, da der Thallus, indem er durch Transversal-Phototropismus seinem eigenen Lichtbedürfnis genügt, auch die Rhizoiden in eine für sie günstige Lage bringt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sehen wir uns nun unter demselben Gesichtspunkte die Brutknospenrhizoiden an, so finden wir große Unterschiede, die wohl imstande sind, ihren stärkeren Phototropismus und Geotropismus zu erklären. Die Brutknospen sind, ehe sie zu Thallomen auszuwachsen beginnen, nicht dazu befähigt, selbständig Krümmungen auszuführen und ihre Lage zu ändern. Hieraus könnten nun erklärlicherweise mannigfaltige Nachteile für die Brutknospenrhizoiden entstehen, wenn sie nicht auf Grund bestimmter Tropismen ihre Richtung selbst ändern könnten. Freilich werden auch sie meist, aber nicht immer, an der dem Substrat zugewendeten Seite gebildet, doch darf nicht vergessen werden, daß die Brutknospen leicht durch Regentropfen etc. aus ihrer Lage gebracht werden können. Es ist daher sehr wichtig, daß die Rhizoiden, wenn solche schon vorhanden waren, alsbald wieder dem Substrate zuwachsen, wozu sie ihre Tropismen in ausgezeichneter Weise befähigen. Es ist ferner daran zu erinnern, daß die Rhizoiden der Brutknospen sicherlich auch die Aufgabe haben, diese am Substrat zu befestigen. Dazu eignet sich aber der positive Geotropismus und auch der negative Heliotropismus besser als der Hydrotropismus, welch letzterer die Rhizoiden eventuell einem Wassertropfen zuführt. Die fortwachsenden Lappen des Thallus dagegen bedürfen keiner sofortigen Befestigung, da sie ja mit den festhaftenden älteren Teilen zusammenhängen.

III. Teil.

Die Rhizoiden der Farnprothallien.

I. Kapitel.

Vorbemerkungen.

Über die Physiologie der Farnprothallienrhizoiden liegen nur wenige Untersuchungen vor. Einige ausführlichere Angaben verdanken wir Leitgeb (16, 17).

Die Farne, mit denen Leitgeb arbeitete, waren *Ceratopteris thalictroides, Struthiopteris germanica* und *Osmunda regalis*. Er kam auf Grund seiner Experimente, auf die ich im Folgenden noch näher zu sprechen komme, zu folgenden Ergebnissen, „daß

1. die Dorsiventralität der Prothallien eine Lichtwirkung ist und durch die Schwerkraft gar nicht bestimmt wird,
2. daß bei veränderter Beleuchtung eine Umkehrung der Thallusseiten erfolgt (die Dorsiventralität ist den Prothallien daher nicht inhärent),
3. daß Archegonien und Rhizoiden sich immer an der Schattenseite entwickeln."

Über die Tropismen, speziell den Geotropismus, liegen also keine Angaben vor, sondern nur über den Einfluß äußerer Faktoren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf die Anlage der Rhizoiden. — Leitgeb verfuhr bei seinen verschiedenen Versuchen folgendermaßen:

Ceratopteris-Sporen wurden auf horizontalem Substrat ausgesät und dann so beleuchtet, daß das Licht einseitig und zwar möglichst parallel zur Oberfläche des Substrates einfiel. Die auswachsenden Prothallien stellten sich mit der zur Dorsalseite werdenden Fläche schräg zur Richtung des einfallenden Lichtes und bildeten auf der Schattenseite Rhizoiden. Wurde nun das Substrat in derselben Ebene um 180° gedreht, so daß das einfallende Licht nunmehr die vorherige Schattenseite traf, so geschah zweierlei. Die Prothallien, die sich vorher nur wenig aufgerichtet hatten, krümmten sich derart, daß ihre ursprünglich belichtete Seite wieder zur belichteten wurde. Jene Prothallien dagegen, die vorher ziemlich steil aufrecht gestanden hatten, bildeten jetzt auf der ursprünglichen Oberseite Rhizoiden.

Ein anderer Versuch, zu dem wieder Ceratopteris-Prothallien als Untersuchungs-Objekte dienten, war der folgende: Die Sporenaussaaten wurden auf einer horizontalen Klinostatenscheibe rotiert. Das Licht fiel parallel zur Oberfläche der Scheibe ein. Die jungen Prothallien stellten sich dann mehr oder weniger vertikal auf, mit dem Scheitel nach oben. Hierbei entstanden die Rhizoiden auf beiden Seiten, während die Archegonien sich nur auf einer Seite ausbildeten. An schnell rotierenden Prothallien zeigte sich die auffallende Erscheinung, daß die Rhizoiden an der Spitze blasenförmig aufgetrieben waren.

Ein dritter Versuch wurde mit Struthiopteris-Prothallien angestellt. In einem Hohlzylinder aus Ton wurden an der Innenfläche Sporen von *Struthiopteris* ausgesät. Dann wurde der Zylinder oben mit einem Moospfropfen zugestopft, durch den für genügende Feuchtigkeit gesorgt war. Ein schräg vorgestellter Spiegel reflektierte von unten her Licht senkrecht hinein. Nach einiger Zeit hatten sich die Prothallien so entwickelt, daß sie horizontal lagen, also senkrecht vom Substrat abstanden. Rhizoiden und Archegonien waren auf der zenithwärts gekehrten Seite entstanden. Aus diesen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß die Rhizoiden auf der schwächer beleuchteten Seite entstehen. Sie wachsen dann in der vom Lichte abgewendeten Richtung weiter, doch läßt sich aus den Versuchen Leitgebs nicht sicher entnehmen, ob dafür autogener Exotropismus oder negativer Heliotropismus verantwortlich zu machen ist. Denn der Transversal-Phototropismus der Prothallien bringt die Rhizoiden von vornherein in eine Lage, die mit einer eventuellen negativ heliotropischen Ruhelage der letzteren zusammenfällt. Irgend welche geotropische Krümmungen hat Leitgeb anscheinend nicht beobachtet.

Da sich nun bei den Versuchen mit Lebermoosbrutknospen ergeben hatte, daß der negative Heliotropismus den positiven Geotropismus leicht überwinden und dadurch Täuschungen in den Versuchsresultaten herbeiführen kann, mußten die Versuche mit den Farnprothallien derart angestellt werden, daß unter Ausschaltung eines eventuellen Phototropismus der Geotropismus allein untersucht werden konnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

II. Kapitel.

Versuchsanordnung.

Es handelte sich zunächst darum, festzustellen, in wieweit die Rhizoiden der jüngsten Prothallien, besonders das primäre Rhizoid, geotropisch reagieren, oder ob sich überhaupt kein Einfluß der Schwerkraft auf die Rhizoiden geltend mache. Dann war die Frage zu beantworten, wie sich die Rhizoiden älterer Prothallien verhalten.

Zur Frage nach dem Geotropismus des primären Prothalliumrhizoides, sowie der nächst jüngeren Rhizoiden wurden Kulturen auf Agar und auf Wasser angelegt. Agar wurde in etwa 3—4 mm dicker Schicht in flachen Petrischalen ausgegossen. Nach dem Erstarren wurden dann Sporen von *Struthiopteris germanica*, einer Spezies, die mir auch bei allen folgenden Versuchen als Hauptuntersuchungsobjekt diente, darauf ausgesät. — Für die Kulturen auf Wasser wurden kleine Uhrgläschen verwendet, die in flachen Petrischalen standen, deren Boden mit Wasser bedeckt war. In die Uhrgläschen wurde dann ebenfalls Wasser gefüllt und die Sporen darauf ausgesät. Durch Bedeckung der Petrischalen war für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt. Die Kulturen, die in dieser Weise angelegt waren, wurden dicht an einem Fenster auf eine auf einem Dreifuß liegende Glasplatte gesetzt und durch einen Spiegel von unten her beleuchtet. Es war damit eine annähernd gleich starke Beleuchtung beider Seiten erreicht, so daß weder eine typisch dorsiventrale Ausbildung der Prothallien noch heliotropische Krümmungen zustande kommen konnten. Die Petrischalen brauchten bei Untersuchung dieser Kulturen mit schwacher Vergrößerung nicht aufgedeckt zu werden. — Eine dritte Methode, die ebenfalls zur Untersuchung der ersten Rhizoiden diente, war die folgende: Auf einen Objektträger wurden mit Kanadabalsam Streifen aus Spiegelglas rahmenförmig aufgekittet, aber so, daß eine Längsseite des Rechteckes offen blieb. Dann wurde ein anderer Objektträger ebenfalls mit Kanadabalsam aufgeklebt. So war eine Kammer mit einer offenen Seite geschaffen. In diese Kammer wurde nun Agar hineingegossen und, nachdem die Oberfläche desselben erstarrt war, wurden die Sporen darauf ausgesät. Diese Kultur stellte ich dann senkrecht in einer feuchten Kammer auf, deren Wände rings mit Fließpapier ausgelegt waren, um eine möglichst diffuse Beleuchtung zu erzielen. Diese Objektträgerkulturen ließen sich unter dem Mikroskop noch bei mittlerer Vergrößerung untersuchen, ohne daß eine Entfernung aus der feuchten Kammer auf die Rhizoiden einen schädlichen Einfluß ausgeübt hätte.

Für die Versuche mit älteren Prothallien wurden dieselben feuchten Kammern angewandt, wie für die Kulturen mit Lebermoosbrutknospen. Als Material verwandte ich hierfür ältere, schon ausgewachsene Prothallien von *Pteris serrulata* und *Aspidium molle*, die bereits auf der Ventralseite Archegonien trugen. Diese Prothallien standen mir in größerer Menge zur Verfügung und erwiesen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich beim Experimentieren als ein geeignetes Untersuchungsobjekt. Erwähnt möge werden, daß ein verschiedenes Verhalten der genannten Spezies nicht zu konstatieren war. Die Prothallien wurden mit der Dorsalseite auf das nasse Fließpapier gelegt und hafteten daran so fest, daß sie in keiner der gewählten Lagen abfielen. Die Versuche wurden derart angestellt, daß die Prothallien liegend, hängend oder an vertikalem Substrate kultiviert wurden, und dabei so, daß die Ventralseite frei war. Die bereits vorhandenen Rhizoiden wurden mit einer scharfen Schere glatt abgeschnitten. Daß dies für die Neubildung von Rhizoiden in keiner Weise störend war, ergab sich bei den Versuchen. Es genügte selbst, nur Teile des Prothalliums zu verwenden, da diese ebenfalls ausgiebig Rhizoiden zu produzieren imstande waren.

III. Kapitel.

Versuchsergebnisse.

An 2 Kulturen auf Wasser und auf Agar, die in ihren Versuchsergebnissen anfänglich die gleichen Befunde aufwiesen und die ich deshalb hier zusammen behandeln will, ließ sich zunächst Folgendes feststellen. Schon wenige Tage nach der Aussaat der Struthiopteris-Sporen trat bei beiden Kulturen am gleichen Tage die Keimung ein. Meist bildete sich dabei, ehe überhaupt eine Zellteilung eingetreten war, ein Teil des Keimschlauches als primäres Rhizoid aus, das unter den gegebenen Bedingungen nach den verschiedensten Richtungen wuchs. Es fanden sich darunter Rhizoiden, die senkrecht in das Substrat hineindrangen, also den Anschein eines positiven Geotropismus erweckten; andere standen aber senkrecht vom Substrat ab; die meisten waren schräg gerichtet, und zwar entweder nach oben oder nach unten. Dies zeigte sich deutlich erst nach einigen Tagen, nachdem die Rhizoiden eine genügende Länge erreicht hatten. Die einzelnen Wurzelhaare waren dabei aber nicht gerade, sondern mehr oder minder geschlängelt gewachsen. Da für genügendes Licht gesorgt war, ergrünten die heranwachsenden Prothallien; ferner nahmen sie, da die Sporen nicht allzu dicht ausgesät waren, bald Flächenform an. Auch in diesem Alter boten die Kulturen in Bezug auf die Rhizoiden kein wesentlich anderes Bild. Die jungen Prothallien selbst wandten ihre Flächen nach allen beliebigen Richtungen. Rhizoiden kamen aus beiden Seiten der Prothallien hervor und zeigten keine bevorzugte Wachstumsrichtung. Die neu hinzugekommenen Rhizoiden verhielten sich also wie die primären. — Erst nach längerer Zeit zeigte sich dann an diesen Kulturen noch, daß die Entwicklung der Prothallien in der Agarkultur bessere Fortschritte machte, wie die auf Wasser. Bei der letzteren stellten die Prothallien bald ihr Wachstum ein und starben ab, während die auf Agar gezogenen kräftig weiter gediehen. Ein ähnliches Resultat in Bezug auf die Richtung der Rhizoiden lieferte eine Struthiopteris-Sporen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aussaat auf Agar, die zwischen 2 Objektträgern in der oben beschriebenen Weise angelegt war. An der anfangs vertikal gestellten Kultur waren nur wenige Rhizoiden entstanden, die nach verschiedenen Richtungen wuchsen. Eine Drehung der Kultur um 90° bewirkte keine Umänderung der Wachstumsrichtung, vielmehr wuchsen die Rhizoiden in ihren Richtungen weiter fort. — Aus allen diesen Beobachtungstatsachen ergibt sich also das gemeinsame Resultat, daß die primären Prothallienrhizoiden von *Struthiopteris germanica* vollkommen ageotropisch sind.

Für die nunmehr zu schildernden Versuche mit älteren Prothallien wurden, wie oben bereits gesagt, dieselben feuchten Kammern, wie ich sie für die Lebermoosbrutknospen verwendete, benutzt.

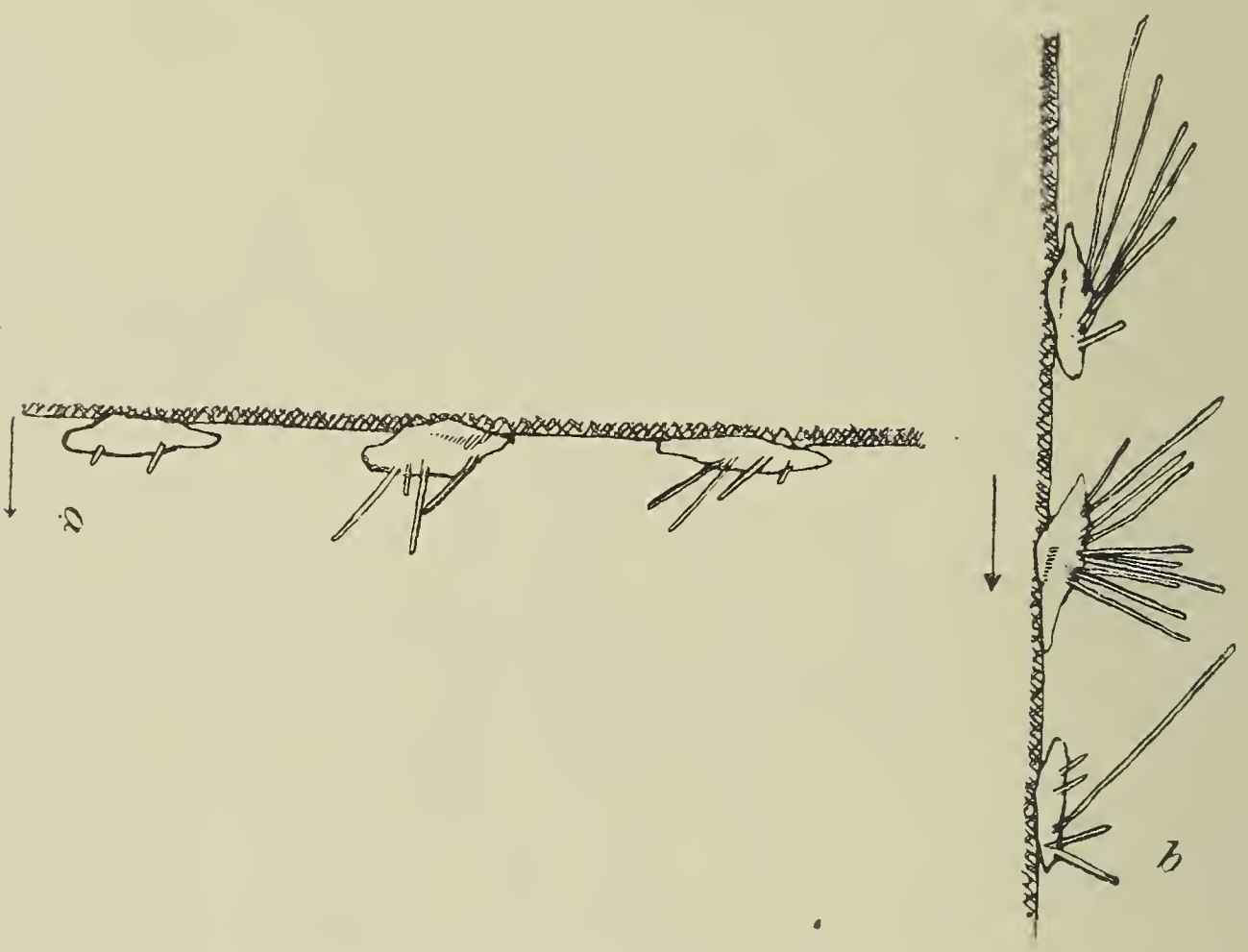

Fig. 8. *Aspidium molle.*

Als Untersuchungsobjekte dienten die Prothallien der beiden bereits genannten Farne, *Pteris serrulata* und *Aspidium molle*. Einige Tage nach Anlage der Kulturen traten die ersten neuen Rhizoiden auf — die alten waren in angegebener Weise vorher abgeschnitten worden —, ohne eine bestimmte bevorzugte Wachstumsrichtung zu zeigen (Fig. 8a). Diese Kulturen waren zunächst so angelegt worden, daß die Ventralseiten der Prothallien als freie Seiten nach abwärts gekehrt waren. Durch eine Drehung um 90° wurde dann erreicht, daß die Prothallien vertikal standen. Die Rhizoiden, die sich bereits an den hängenden Prothallien entwickelt hatten, wuchsen nach der Drehung in derselben Richtung wie früher weiter, ohne irgend welche Knie oder Krümmungen zu bilden; auch die neu hinzukommenden ließen keine bevorzugte Richtung erkennen. Sie wuchsen in gleicher Weise schräg nach aufwärts wie auch nach

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

abwärts, und zwar erreichten auch die aufwärts wachsenden Rhizoiden schon innerhalb von 5 Tagen eine recht beträchtliche Länge (Fig. 8b).

Andere Kulturen wurden von vornherein so angelegt, daß die Prothallien die Ventralseite nach aufwärts kehrten. Auch hier entwickelten sich die Rhizoiden kräftig und wuchsen frei in die Luft hinein, je nach ihrem Entstehungsort mehr oder weniger senkrecht zum Substrat. Sie ließen ebenfalls keine Krümmungen unter dem Einfluß der Schwerkraft erkennen. Auch Wachstumshemmungen, wie sie unter ähnlichen Umständen an den Rhizoiden der Lebermoosbrutknospen auftraten, machten sich hier nicht bemerkbar. Außer diesen Kulturen wurden ferner solche angelegt, bei denen die Prothallien von Anfang an vertikal standen. Auch diese trieben Rhizoiden nach der freien Seite aus, die büschelförmig abstanden, ohne in ihrer Wachstumsrichtung durch die Schwerkraft beeinflußt zu werden.

Aus allen meinen Versuchen, betreffend den Einfluß der Schwerkraft auf die Rhizoiden der Farnprothallien, geht also hervor, daß die Anlage der Rhizoiden in keiner Weise abhängig von der Schwerkraft ist, und daß die Rhizoiden selbst ageotropisch sind.

IV. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Da die Rhizoiden von *Struthiopteris germanica* sowohl, wie von *Pteris serrulata* und *Aspidium molle* in anatomischer Hinsicht keinen wesentlichen Unterschied aufzuweisen haben, so mag es genügen, sie im Folgenden gemeinsam zu besprechen. Es zeigte sich zunächst, daß die einzelnen Rhizoiden in Bezug auf ihren Inhalt, wie auch auf die Verteilung desselben sich recht verschieden verhalten, daß es aber nicht möglich ist, eine Einteilung derselben auf anatomischer Grundlage vorzunehmen.

Was zunächst den Entstehungsort der Rhizoiden anbelangt, so sei darauf hingewiesen, daß sie nicht aus besonders präformierten Initialzellen entstehen, wie an den untersuchten Lebermoosbrutknospen, sondern daß jede beliebige oberflächlich gelegene Zelle dazu befähigt ist, zu einem Rhizoid auszuwachsen. Bald nachdem der Keimschlauch sich vorgestülpt und die Sporenmembran zersprengt hat, entsteht gewöhnlich am basalen Ende der Zelle ein kleiner Buckel, der sich rasch weiter entwickelt und ein primäres Rhizoid liefert, das gegenüber den später hinzukommenden Rhizoiden verhältnismäßig kurz bleibt. Anfänglich bildet nun fast jede neu entstehende Zelle des zunächst nur fadenförmigen Prothalliums an ihrem basalen Ende ein Wurzelhaar. Später findet dann ein mehr lokalisiertes Auftreten der Wurzelhaare statt, indem diese hauptsächlich an der Mittelrippe des Prothalliums entstehen und nicht auf dessen flach ausgebreiteten Seitenpartien. Die Hauptmenge der Rhizoiden bleibt auf die hintere Hälfte des Prothalliums beschränkt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Betrachten wir nun den Inhalt der Rhizoiden und seine Verteilung. Was zunächst das Protoplasma anbelangt, so ist es stets als ein überall gleichmäßig starker Wandbeleg entwickelt, der auch an der Spitze meist nur dünn bleibt. Nur in seltenen Ausnahmefällen findet sich dort eine größere Plasmaansammlung, wie sie ähnlich in den Spitzen der abstehenden Lebermoosrhizoiden vorhanden ist. In diesem Wandbeleg liegt nun der große Kern ziemlich weit hinter der Spitze, oft selbst in der basalen Hälfte des betreffenden Rhizoides, während er bei den Lebermoosbrutknospen-Rhizoiden, worauf bereits oben hingewiesen wurde, dicht hinter der Spitze liegt. Der Kern selbst hat die Form einer Biconvex-Linse. In dem protoplasmatischen Wandbeleg liegen ferner häufig Chloroplasten oder auch Leukoplasten, die mitunter noch Stärke führen. Es konnten hier ziemlich lange Wurzelhaare gelegentlich aufgefunden werden, in denen solche Chloro- und Leukoplasten mit Stärke nachweisbar waren; dagegen fehlten sie vielfach schon jungen Rhizoiden, während andere sie besaßen, so daß ihr Vorkommen individuell recht verschieden ist. Irgend welche Beziehungen dieses Vorkommens von Stärke in den Rhizoiden zu dem Entstehungsort oder in Abhängigkeit von äußeren Umständen waren nicht erkennbar, da selbst aus Nachbarzellen stammende Rhizoiden dergleichen Differenzen zeigten. Eine Umlagerung der Stärke infolge der Gravitation war in stärkeführenden Rhizoiden niemals zu konstatieren. Das Fehlen geotropischer Empfindlichkeit dürfte biologisch darauf zurückzuführen sein, daß das „apoheliogene“ [1]) Entstehen der Rhizoiden in Verbindung mit dem Transversal-Phototropismus der Prothallien einen Geotropismus der Rhizoiden überflüssig macht. Das Prothallium wird infolge seines Transversal-Phototropismus unter natürlichen Bedingungen stets eine solche Lage einnehmen, daß die dem Boden zugewandte Seite die dunklere ist und an dieser dann die Rhizoiden entstehen. Eine senkrechte Aufrichtung des Prothalliums an horizontalem Substrat dürfte am natürlichen Standorte nur selten vorkommen, und darum ist der Geotropismus für die Rhizoiden der Farnprothallien entbehrlich.

IV. Teil.

Die Rhizoiden der Laubmoose.

I. Kapitel.

Historische Vorbemerkungen.

Über die Physiologie der Rhizoiden der Laubmoose liegt eine Reihe von Arbeiten vor, aber nur wenige befassen sich mit dem Geotropismus dieser Organe.

[1]) Ich verstehe unter „apoheliogener“ Entstehung die Anlage von Tochterorganen auf der vom Licht abgewandten Seite des Mutterorganes.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Während Haberlandt (22) die Ansicht vertritt, daß die Laubmoosrhizoiden hauptsächlich ein Absorptionsgewebe darstellen, das dem der Wurzeln hinsichtlich seiner Leistungsfähigkeit durchaus nicht nachsteht, ist Paul (25) anderer Meinung, indem er die Laubmoosrhizoiden als Haftorgane betrachtet und diese Funktion vor allen übrigen in den Vordergrund stellt. Auf diese Fragen näher einzugehen, ist nicht meine Aufgabe. Ein eventueller Geotropismus der Rhizoiden wird diesen zur Ausübung beider Funktionen nützlich sein.

Czapek (21) konnte an der Hand von Zentrifugalversuchen zeigen, daß die Protonemafilze diageotropisch reagieren. Er schreibt darüber: „Ein sehr interessantes Vergleichsobjekt, welchem gleichfalls Sachs lebhafteste Aufmerksamkeit schenkte, ist das Moosprotonema von *Funaria hygrometrica*. Die Protonemafilze sind genau so wie *Marchantia* ausgezeichnet diaphototropisch. Wie der Umstand beweist, daß alle Seitenzweige in einer zur Lichteinfallsrichtung senkrechten Ebene entstehen und sich auch darin ausbreiten, kommt den Protonemafäden auch Photoauxesis zu, d. h. Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf Entstehung und Ausbildung seitlicher Organe. Wie mir Zentrifugalversuche zeigten, die ich bei Wiederholung der Sachs'schen Experimente ebenfalls anstellte, sind diese Protonemafilze entschieden diageotropisch."

Die hauptsächlichsten Angaben und Versuche über den Geotropismus der Laubmoosrhizoiden verdanken wir Němec (23, 24). Lassen wir den Autor selbst sprechen: „Junge Hauptrhizoiden der keimenden Brutknospen (von *Bryum argenteum*) enthalten in ihrer Endzelle reichliche Stärke, sie sind auch deutlich positiv geotropisch. Die bei *Fissidens taxifolius* im Dunkeln in der Blattachsel erwachsenden, negativ geotropischen Rhizoiden haben anfangs in der Endzelle eine körnchenführende Vakuole, wie sie Giesenhagen in den Rhizoiden der Characeen beobachtet hat. Später wird dieselbe durch eine reichliche, in der Endzelle sich bildende Stärke ersetzt. Die Stärke dieser Endzellen der Rhizoiden führt in der Längsrichtung der Zellen sehr träge Bewegungen unter dem Einfluß der Schwerkraft aus (*Bryum argenteum*), oder sie verschiebt sich in dieser Richtung überhaupt nicht. Sie liegt jedoch im wandständigen Plasmabeleg und kann sehr leicht, nachdem die Rhizoiden aus ihrer vertikalen Lage gebracht wurden, einen Druck auf die Plasmahaut ausüben."

Eine andere wichtige Mitteilung über den Geotropismus der Laubmoosrhizoiden, auf die bereits kurz hingewiesen wurde, verdanken wir ebenfalls Němec (24). Er stellt nämlich fest, daß das im Dunkeln aus Fissidens-Stämmchen gezogene Protonema negativ geotropisch ist. Eine wohl zutreffende Erklärung für diese Erscheinung sieht Němec in folgendem Versuchsergebnis: Stämmchen des genannten Mooses wurden mit einer ca. 1 cm dicken Erdschicht überschüttet. Nach 4 Monaten erschienen an der Oberfläche zahlreiche neue Stämmchen. Man muß sich also vorstellen, daß die verschütteten Moosstämmchen nach oben Protonemafäden emporschicken, die an der Oberfläche des Substrates neues ergrünendes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chloronema und daran Moospflänzchen bilden. — Die Erscheinung des negativen Geotropismus war bereits von Correns (20) für Protonema, das aus Bryum-Brutkörperchen gezogen war, nachgewiesen worden.

II. Kapitel.

Versuchsanordnungen.

Für die Versuche wurden anfangs Sporen verschiedener Moose *(Funaria hygrometrica, Catharinea undulata, Dicranum scoparium* und *Polytrichum commune)* auf Nähragar (0,5 % NH_4NO_3, 0,5 % KH_2PO_4, 0,2 % $MgSO_4$, 0,2 % $Ca(NO_3)_2$, 0,001 % $Fe_3[PO_4]_2$, 2 % Agar, 96,6 % Wasser) in flachen Petrischalen ausgesät, um an den jungen Moospflänzchen, die sich ev. aus dem Chloronema entwickeln würden, das Verhalten der primären Hauptrhizoiden unter dem Einfluß der Schwerkraft studieren zu können. Aus nicht bekannten Gründen unterblieb ein Auskeimen der Moossporen, so daß diese Versuche als erfolglos abgebrochen werden mußten. Es wurde deshalb des weiteren mit jungen Moosstämmchen von *Bryum argenteum, Br. capillare* sowie *Leptobryum pyriforme* experimentiert, deren Verhalten stets das gleiche war, so daß es im Folgenden nicht nötig sein wird, diese drei Formen auseinander zu halten. Zu den Versuchen dienten Pflänzchen von ca. 1 cm Länge, wie sie sich auf Erde, die mit Chloronema dicht überzogen war, im Gewächshaus des Institutes reichlich vorfanden. Die kleinen Stämmchen wurden vom Substrat abgehoben, nach Möglichkeit von den anhaftenden Erdpartikelchen durch vorsichtiges Abspülen befreit und nunmehr auf Nähragar von der oben angegebenen Zusammensetzung in Petrischalen ausgelegt. Die Stämmchen, die dem Agar so ihrer Länge nach anlagen, konnten je nach der Stellung der Schale senkrecht mit der Spitze nach aufwärts oder abwärts, oder auch horizontal liegend und hängend gezogen werden. Ferner wurde dieselbe Versuchsanordnung getroffen, wie ich sie oben bei der Besprechung der Farnprothallienkulturen geschildert habe, im Glasrahmen zwischen zwei Objektträgern, die in feuchten Kammern aufgestellt wurden. Hier wurden die Moosstämmchen mit ihrem basalen Ende senkrecht in den Agar hineingesteckt und waren in dieser Lage gut zu beobachten. Sonderbarerweise entwickelten sie sich unter diesen Kulturbedingungen sehr schlecht weiter, was meiner Ansicht nach nur auf eine schädigende Einwirkung des als Klebmittel verwendeten Kanadabalsams zurückgeführt werden kann, da die dem Agar zugesetzten Stoffe, wie sich bei den übrigen Kulturen ergab, keine Wachstumshemmung oder -Störung zur Folge hatten. Diese Versuchsanordnungen dienten hauptsächlich für die Untersuchung von Hauptrhizoidensystemen, die wohl von jenen Rhizoiden zu unterscheiden sind, die seitlich an den Stämmchen einen mehr oder minder dichten Filz bilden. Für die Untersuchung dieser zweiten Gruppe von Rhizoiden wurden andere Versuchsmethoden angewandt:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Größere Stämmchen der zu untersuchenden Moose wurden zu diesem Zwecke mit einem feinen Seidenfaden gegen einen Objektträger gebunden. Mehrere der so hergerichteten Kulturen klemmte ich dann in eine größere Glasschale, die mit feuchtem Fließpapier ausgelegt war, ein, worauf die Schale wieder zugedeckt wurde. Auch submerse Kulturen, bei denen die Stämmchen in gleicher Weise gegen einen Objektträger gebunden waren, wurden angelegt. — Die in den flachen Petrischalen hergerichteten Kulturen konnten jederzeit mit dem Mikroskop untersucht werden, jedoch nur bei Anwendung schwacher Objektive. Ein Öffnen der Schalen mußte nämlich vermieden werden, um ein Kollabieren der Rhizoiden zu verhindern, das in trockener Luft leicht eintritt, wenn auch die Empfindlichkeit der Laubmoosrhizoiden hierin der der Lebermoosrhizoiden weit nachsteht. — Da der Nähragar genügend wasserreich war, so wurde eine besondere Wasserzufuhr, wie sie für die Versuche mit Lebermoos- und Farnprothallien-Rhizoiden angewandt werden mußte, überflüssig. Hydrotropische Erscheinungen, die ev. den Geotropismus hätten störend beeinflussen können, waren hierbei ausgeschaltet. Heliotropische Krümmungen wurden durch Aufstellen eines Papierschirmes verhindert, der eine gleichmäßige diffuse Beleuchtung der Kulturen bewirkte. Auch gänzlich verdunkelte Kulturen wurden angelegt. — Sämtliche Versuche gelangten im Treibhause zur Ausführung.

III. Kapitel.

Versuchsergebnisse.

Wir wollen zunächst das Verhalten der Hauptrhizoiden-Systeme betrachten. Ich verstehe darunter solche Systeme von Rhizoiden, die im Gegensatz zu den häufig vorkommenden, senkrecht vom Moosstämmchen abstehenden und meist dicht gestellten Filzrhizoiden in den Boden dringen, indem sie einerseits der Ernährung der Pflanze dienen, andererseits aber auch die Funktion von Haftorganen zu erfüllen haben.

Solche Hauptrhizoiden finden sich bei allen Laubmoosen, während Filzrhizoiden nicht an allen Arten vorkommen.

Wie Correns (20) an einer großen Anzahl von Beispielen dargelegt hat — es muß hier auf seine Arbeit verwiesen werden —, besteht zwischen dem Protonema, oder besser gesagt „Chloronema", und den typischen Rhizoiden keine feste Grenze. Charakteristisch für das Chloronema sind gerade Querwände, farblose Membranen, reichlicher Besitz von Chlorophyllkörnern. Im Gegensatz dazu besitzen die typischen Rhizoiden modifizierte braune Membranen, schräge Querwände, wenige oder gar keine Chlorophyllkörner. Zwischen diesen beiden Formen gibt es zahlreiche Übergänge. Sogar ein und derselbe Zellfaden kann in verschiedenen Teilen verschiedenen Charakter tragen. Darüber sagt Correns l. c. einmal: „Der Übergang eines Rhizoides in einen Chloronemafaden ist ent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weder ein rascher, fast plötzlicher, oder es wachsen am Rhizoid ruhende Anlagen zu etwas dickeren Fäden aus, deren Äste wieder dicker werden und so fort."

Im Folgenden sollen nun an der Hand von Figuren die einzelnen Versuchsergebnisse besprochen werden. Die nebenstehende Figur 9 zeigt ein Moosstämmchen, das in einer Petrischale in vertikaler Stellung auf Agar festlag und in diffusem Lichte kultiviert

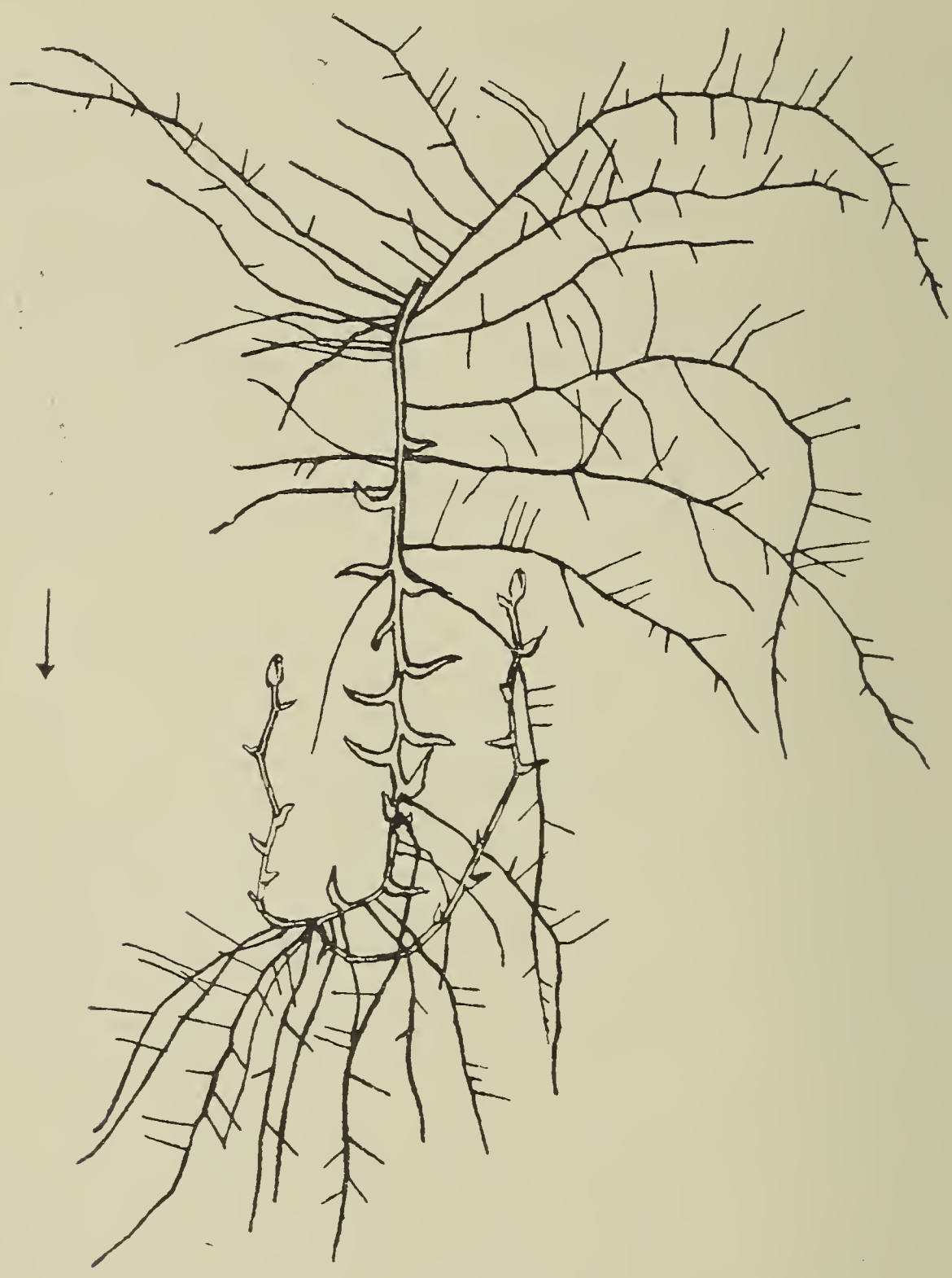

Fig. 9.

wurde. Sein basales Ende war dabei nach oben gerichtet. Dies Stämmchen ist weitergewachsen und es sind an ihm zwei junge Stämmchen entstanden, die sich nunmehr entgegen der Richtung der Schwerkraft emporgerichtet haben. Wie aus der Figur ersichtlich, sind überall an den Stämmchen Rhizoiden entstanden, die als typische Hauptrhizoiden und nicht als Filzrhizoiden ausgebildet sind, was schon aus ihrer bedeutenden Länge zur Genüge hervor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geht. Die Rhizoiden sind nach einem anfangs scheinbar ageotropischen Wachstum mit ihren Spitzen allmählich in eine mehr oder minder der Schwerkraftrichtung zugekehrte Lage eingerückt und zwar nicht unter Bildung von Knien, sondern in Bögen von ziemlich großen Radien. Wie ferner aus der Figur zu ersehen ist, werden die kurzen, an den Hauptrhizoiden entstehenden Seitenrhizoiden in keiner Weise durch die Schwerkraft beeinflußt, sondern wachsen unter einem für sie charakteristischen Eigenwinkel vom Hauptrhizoid fort. Im vorliegenden Falle waren zufälligerweise diese Seitenrhizoiden wie typisches Chloronema ausgebildet, doch

Fig. 10.

ist dies weiter nicht von Bedeutung, da in anderen Fällen auch Seitenrhizoiden mit schrägen Querwänden, modifizierten Membranen und wenig Chlorophyll keine geotropische Reaktion erkennen ließen, während die dazugehörigen Hauptrhizoiden positiv geotropisch waren. Auch die Anlage der Seitenrhizoiden wird nicht durch die Schwerkraft beeinflußt, wie ohne weiteres aus der Zeichnung erkannt werden kann.

Nachdem das vorliegende Moospflänzchen noch zwei Tage in der ursprünglichen Lage kultiviert worden war, wurde es in der gleichen Ebene um 90° gedreht, so daß die Stämmchen nunmehr horizontal lagen. Nach einigen Tagen zeigte sich ein Bild, wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

es die folgende Figur 10 darstellt. Die Figur gibt nur den unteren Teil der vorigen wieder. Die einzelnen Rhizoiden sind noch größtenteils leicht zu identifizieren. Die an der Basis der urt sprünglichen Hauptstämmchen entstandenen Rhizoiden, die in devorausgehenden Figur die typischen Bögen zeigten, haben jetzr ihr Wachstum eingestellt, und auch der ältere Teil des Stämmchens zeigt keine Veränderungen mehr; nur die neu zuwachsenden jüngeren Teile sind noch zu Krümmungen befähigt. Es zeigte sich eine deutliche Tendenz der horizontal liegenden Rhizoiden, mit ihren Spitzen bogenförmige, nach abwärts gerichteten Krümmungen unter dem Einfluß der Schwerkraft auszuführen. Eine Richtungsänderung der Seitenrhizoiden ist auch hier nicht zu konstatieren.

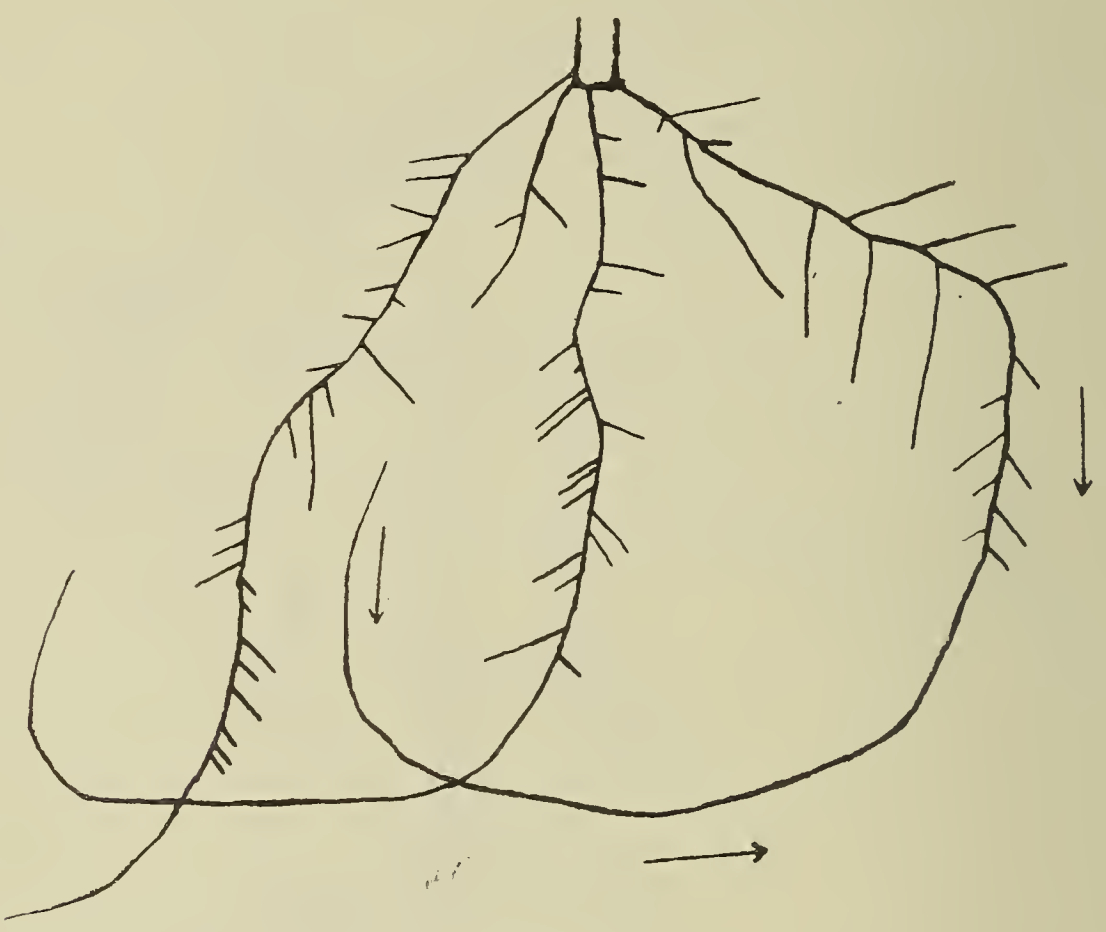

Fig. 11.

Wesentlich anders war das Ergebnis, wenn Moosstecklinge im Dunkeln kultiviert wurden. Versuche dieser Art sind bereits von Němec angestellt worden, worauf oben schon hingewiesen wurde. Meine Resultate waren im Wesentlichen die gleichen, konnten aber noch in einiger Hinsicht erweitert werden. Ein Moosstämmchen (Fig. 11), an dessen basalem Ende sich bereits 4 Hauptrhizoidensysteme entwickelt hatten, diente zu diesem Versuche. Das Stämmchen wurde an eine Agarfläche sanft angedrückt, so daß es festhaftete und seine Längsachse vertikal stand. In dieser Lage wurde es einige Tage in diffuser Beleuchtung gelassen. Die weiter gewachsenen Partien der Rhizoiden haben jetzt, wie aus der Figur deutlich zu entnehmen ist, eine von ihrer ursprünglichen Lage abweichende Richtung unter dem orientierenden Einfluß der Schwerkraft angenommen. Die Seitenäste der Hauptrhizoiden tragen typischen Rhizoidencharakter, und nur vereinzelt finden sich solche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit mehr Chloronema-artigem Habitus. — Nunmehr wurde diese Kultur um 90° gedreht, so daß die Achse des Stämmchens, sowie die ursprünglich vertikal stehenden Rhizoidenteile eine horizontale Lage einnahmen. Ein übergedeckter schwarzer Pappsturz diente zum Lichtabschluß. Nach einigen Tagen zeigte sich die sehr auffallende Erscheinung, daß die Rhizoiden sich entgegen der Schwerkraftrichtung, also negativ geotropisch, in einem großen Bogen emporgerichtet hatten. Das in der Figur am weitesten links dargestellte Rhizoid stellte im Dunkeln bald sein Wachstum ein, während die beiden anderen sich kräftig weiterentwickelten. Es konnte daher eine Rückdrehung der ganzen Kultur in die ursprüngliche Lage vorgenommen werden, und diese hatte eine nochmalige Krümmung der Rhizoiden in negativ geotropischem Sinne zur Folge. Es ist hiermit erwiesen, daß nicht nur im Dunkeln negativ geotropische Rhizoiden entstehen (Correns, Němec), sondern daß auch Rhizoiden, die im Lichte entstanden und einige Zeit auch im Hellen positiv geotropisch reagiert haben, bei ihrer Verdunkelung eine geotropische Umstimmung erfahren, die aus den oben erwähnten biologischen Gründen als recht zweckmäßig erscheinen muß. Auf die charakteristische Erscheinung des Fehlens von Seitenrhizoiden an im Dunkeln gewachsenen Hauptrhizoiden ist meines Wissens noch nicht hingewiesen worden. Ferner zeigten diese im Dunkeln gezogenen Rhizoiden farblose Membranen. Eine scharfe Grenze zwischen den beiden verschiedenen Membranmodifikationen war jedoch nicht zu konstatieren, vielmehr vollzog sich der Übergang allmählich in der ersten bogenförmigen Krümmung. Die Querwände sind schräg wie bei typischen Rhizoiden, und Chloroplasten fehlen bei den dunkel gehaltenen Rhizoiden gänzlich.

Im Folgenden mögen nun noch einige Fälle besprochen werden, die zwar nicht die tropistischen Eigenschaften der Rhizoiden, sondern die des Chloronemas und der Zwischenformen betreffen, aber doch in diesem Zusammenhang wegen der nahen Verwandtschaft von Rhizoiden und Chloronema erwähnt werden müssen. Es kann vorkommen, daß an typischen Chloronemafäden direkt mehr oder minder rhizoidenähnliches Protonema entsteht, das dann gleichfalls Krümmungen nach abwärts ausführt. Wir haben es also in diesem Falle mit positivem Geotropismus zu tun, während Czapek (vergl. oben) es dem Protonema-Diageotropismus zuschreibt. Dieser Widerspruch dürfte darauf zurückzuführen sein, daß Sachs und Czapek mit typischem Chloronema experimentierten, während es sich bei meinen Versuchen um Übergangsformen zwischen Chloronema und Rhizoiden handelte. Diese Zwischenstufen verhalten sich also wie typische Rhizoiden.

Bei einem anderen Versuche wurden Flocken von echtem Chloronema ca. 1 cm tief in Agar eingetaucht und in diffuser, gleichmäßiger Beleuchtung weiter kultiviert, Dabei trat eine dem negativen Geotropismus der verdunkelten Rhizoiden analoge Erscheinung auf. Das fadenförmige Chloronema wuchs schräg nach oben empor, wobei sich vielfach die Beobachtung machen ließ, daß die Chloroplasten sich an den oberen und unteren Querwänden der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellfäden ansammelten. In gleicher Weise unter Agar kultivierte Moosstämmchen entwickelten allseits gleich beleuchtet schräg nach aufwärts wachsendes Chloronema von demselben Habitus. Daß es sich nicht um Aerotropismus handelte, bewies eine Umkehrung der Kultur, wobei die freie, von Luft getroffene Agarseite nun nach unten gekehrt war. Auch hier wuchs das Chloronema schräg nach oben, diesmal also weiter in den Agar hinein.

Dasselbe Verhalten zeigte eine in Wasser submers angelegte Kultur. Auch hier entstand schräg nach oben wachsendes Chloronema aus den einzelnen vertikal gestellten Moosstämmchen. Ob die Richtung unter diesen Umständen durch den Auftrieb im Wasser beeinflußt wird, mag dahingestellt bleiben. Wir müssen also unter den angewandten Versuchsbedingungen für das Chloronema einen Klinogeotropismus annehmen und zwar einen negativen, d. h. nach aufwärts gerichteten. Wenn nun das Chloronema nach Sachs und Czapek normalerweise diageotropisch (d. h. transversalgeotropisch [1]) reagiert, so müssen wir auch in diesem Falle eine Umstimmung annehmen, die durch das völlige Eintauchen in das Substrat bedingt wird und den Transversalgeotropismus in einen negativen Klinogeotropismus verwandelt. Ausschlaggebend für diese Umstimmung dürfte wohl der Sauerstoffmangel sein.

Anhangsweise möge hier kurz mitgeteilt werden, inwieweit ein Einfluß der Schwerkraft auf die Anlage der Rhizoiden zu beobachten war. Bei Hauptrhizoidensystemen konnte ein solcher überhaupt nicht wahrgenommen werden.

Was die Entstehung der, wie oben bereits kurz erwähnt, ageotropischen Filzrhizoiden anbelangt, so habe ich nur wenige diesbezügliche Versuche angestellt und zwar mit Stämmchen von *Mnium rugicum*, *Mnium hornum* und *Dicranum scoparium*. Von diesen Formen zeigt *Mnium rugicum* die beste Ausbildung von Filzrhizoiden. Wurden die Pflänzchen horizontal gelegt, so kamen in gleicher Weise auf der nach oben wie der nach unten gekehrten Seite Rhizoiden zum Vorschein, ebenso wie an senkrecht gestellten Stämmchen. Ein Einfluß der Schwerkraft ließ sich also auch hier nicht erkennen. — Auch die aus den Blättern hervorkommenden Rhizoiden bleiben kurz und haben das Aussehen von Filzrhizoiden, wenn sie sich auch nicht so dicht wie am Stamm entwickeln. Bei *Mnium rugicum* ließ sich beobachten, daß die Rhizoiden stets aus der physikalisch unteren Seite des Blattes entstanden, wobei es gleichgültig blieb, ob dies die morphologische Ober- oder Unterseite des Blattes war. Diese mit einer von Correns gemachten Mitteilung, daß die Rhizoiden nach der morphologisch unteren Seite des Blattes auswachsen, in Widerspruch stehende Beobachtung spricht allerdings in diesem speziellen Falle für eine barymorphe Entstehung.

---

[1]) Vergl. bezügl. dieser Bezeichnung: Pfeffer, Bd. II. pag. 598.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

IV. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Oben war bereits auf die Gesichtspunkte der Einteilung des Protonemas nach Correns hingewiesen, nach denen Chloronema und Rhizoiden als extreme Fälle ein und derselben Vegetationsform aufzufassen sind. Diese Fragen sind hier nicht weiter zu erörtern; es handelt sich für uns vielmehr nur darum, festzustellen, ob ein ähnlich funktionierender Statolithenapparat, wie er sich bei Wurzeln findet, auch hier zu konstatieren ist. Němec (23) hat bereits darauf hingewiesen, daß in den Laubmoosrhizoiden Stärke vorkommt, die bei einer untersuchten Form, bei *Bryum argenteum*, umlagerungsfähig ist, bei vielen anderen Moosen dagegen nicht.

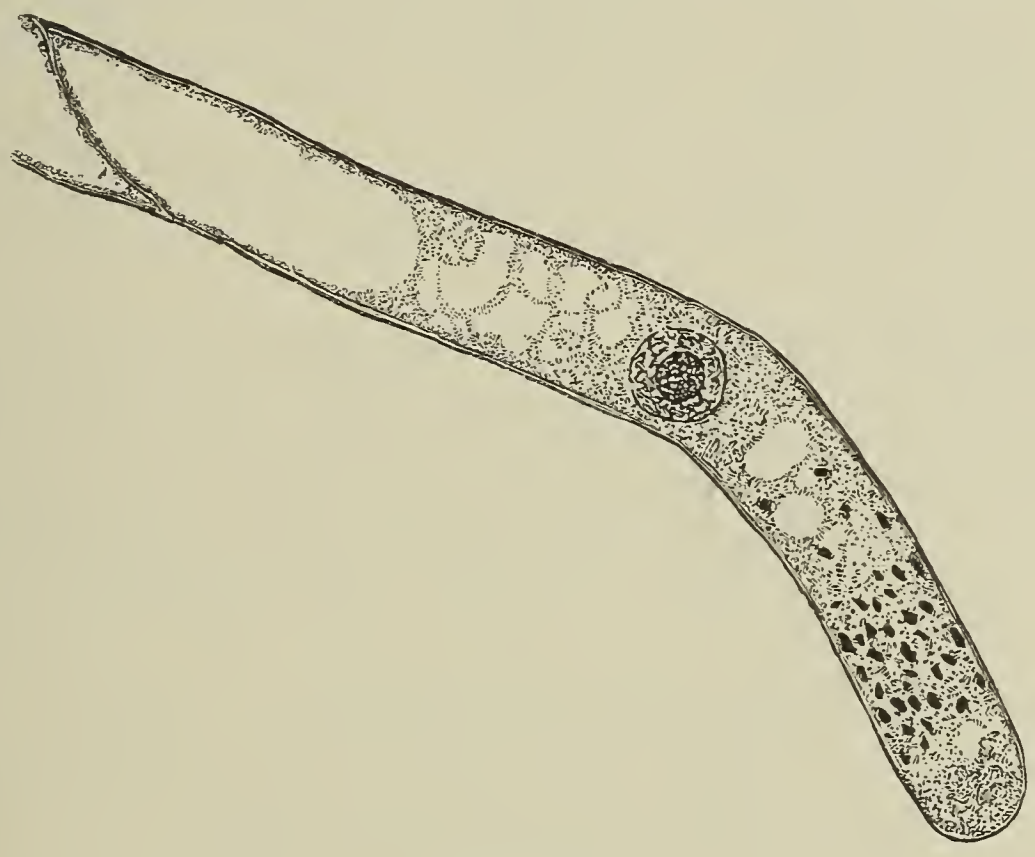

Fig. 12.

Diese Stärkekörner könnten als Statolithen fungieren. Die Befunde von Němec kann ich bestätigen. — Die beigegebene Zeichnung (Fig. 12) stellt die vorderste Zelle eines Hauptrhizoides von *Bryum capillare* mit ihrem Statolithenapparat dar. Wenn auch die Stärke, die sich hier im vorderen Teil der Spitzenzelle befindet und der Plasmahaut vielfach anliegt, nicht umlagerungsfähig ist, so kann sie doch einen Druck gegen die Plasmahaut ausüben und so zur Perzeption des Schwerkraftreizes führen. Dieselbe Stärkeansammlung an der Spitze beobachtete ich auch bei den anderen untersuchten Laubmoosen. Der Zellkern liegt hier hinter der Stärke führenden Zone. Auch in den weiter rückwärts befindlichen Zellen kommt häufig Stärke in Leuko- oder Chloroplasten vor. Doch nimmt sie hier keine bestimmte Lage ein, sondern ist rings um die Zelle im Plasmaschlauch gleichmäßig verteilt.

Auch hinter der Spitze der im Dunkeln nach aufwärts gewachsenen Rhizoiden findet sich Stärke vor. Bemerkt werden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

muß noch, daß in den ageotropischen Nebenrhizoiden und Filzrhizoiden keine Stärke hinter der Spitze zu finden ist, während sie in geotropischen Hauptrhizoiden der untersuchten Arten wie erwähnt stets auftritt.

Zusammenfassung.

In Folgendem mögen die wichtigsten Ergebnisse meiner Versuche noch einmal kurz zusammengestellt sein.

1. Die Rhizoiden der Brutknospen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata* sind entgegen der von Weinert vertretenen Ansicht geotropisch. Sie krümmen sich im Laufe des Wachstums meist unter Bildung von Knien nach abwärts und erreichen schließlich eine mehr oder minder ausgesprochene positiv geotropische Gleichgewichtslage.
2. Die Rhizoiden der Thallome von *Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata* und *Fegatella conica* sind gleichfalls positiv geotropisch, aber schwächer als die Brutknospenrhizoiden.
3. Die Perzeption des Schwerkraftreizes findet in den untersuchten Lebermoosrhizoiden nicht unter Mitwirkung von Statolithenstärke statt.
4. Die Rhizoiden der Farnprothallien sind ageotropisch.
5. Die Hauptrhizoiden der Laubmoose (im Speziellen: *Bryum capillare, Bryum argenteum* und *Leptobryum pyriforme*) sind im Lichte positiv geotropisch; die Filzrhizoiden und Seitenrhizoiden sind ageotropisch.
6. Bei Verdunkelung von ursprünglich im Lichte gewachsenen Rhizoiden erfolgt eine Umstimmung, indem anstelle des positiven negativer Geotropismus tritt
7. In den Spitzen der Hauptrhizoiden der untersuchten Laubmoose findet sich Statolithenstärke.

Benutzte Literatur.

A. Arbeiten, betreffend Rhizoiden von Lebermoosen.

1. Benecke, Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia cruciata* (Bot. Zeitg. 1903. p. 19 ff.)
2. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. p. 175 f.)
3. Dachnowski, Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha.* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. p. 254 ff.)
4. Frank, Einfluß des Lichtes auf die Differenzierung der Ober- und Unterseite bilateraler Gebilde. (Bot. Zeitg. 1872. p, 765.)
5. Haberlandt, Über das Längenwachstum und den Geotropismus der Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia.* (Österr. bot. Zeitschr. 1889. No. 3.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

6. Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. (Flora. 1897. Erg.-Bd. p. 1 ff.)
7. Molisch, Untersuchungen über den Hydrotropismus. (Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 88. 1883. Juliheft.)
8. Pfeffer, Studien über Symmetrie und specifische Wachstumsursachen. (Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. I. 1874. p. 75 ff.)
9. —, Zur Kenntnis der Contactreize. (Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen. I. 1885. p. 483 ff.)
10. —, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. II. 1904.
11. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. (Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. II. 1882. p. 226 ff.)
12. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. (Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen. I. p. 135 ff.)
13. Stameroff, Zur Frage über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. (Flora. 1897. p. 135 ff.)
14. Weinert, Untersuchungen über Wachstum und tropistische Bewegungserscheinungen der Rhizioden thallöser Lebermoose. (Bot. Zeitg. 1909. p. 201 ff.)
15. Zimmermann, Über die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantiathallus. (Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. II. 1882. p. 665 ff.)

B. **Arbeiten, betreffend Rhizoiden der Farnprothallien.**

16. Leitgeb, Über Bilateralität der Prothallien. (Flora. 1877. p. 174.)
17. —, Studien über Entwicklung der Farne. (Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 80. Abt. I. 1879. Juliheft.)
18. —, Über Bilateralität der Prothallien. (Flora. 1879. p. 317.)
19. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. II. 1904.

C. **Arbeiten, betreffend Rhizoiden der Laubmoose.**

20. Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose. Jena 1899.
21. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Bot. Jahrb. XXXII. 1898. p. 265 ff.)
22. Haberlandt. Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Laubmoose. (Jahrb. f. Wiss. Bot. XVI. p. 359 ff.)
23. Němec, Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. (Beih. z. Botan. Centralbl. XVII. 1904. p. 59 ff.)
24. —, Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. (Jahrb. f. Wiss. Bot. XLIII. 1906. p. 501 ff.)
25. Paul, Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Bot. Jahrb. XXXII. 1903. p. 231 ff.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: BH_28_1

Autor(en)/Author(s): Bischoff Hans

Artikel/Article: Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoiden. 94-133