Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von Lycopodium clavatum L., L. annotinum L. und L. Selago L.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit 35 Abbildungen im Text.)

Inhalt. Einleitung (pag. 220). Zur Biologie der Sporen (pag. 223). Die Sporenaussaaten (pag. 227). Die ersten Keimungszustände der Sporen von L. clavatum und L. annotinum (pag. 228). Die ersten Keimungszustände der Sporen von L. Selago (pag. 231). Weitere Kulturen der jungen Prothallien (pag. 233). Weitere Entwicklung der Prothallien des Typus L. clavatum (pag. 235). Erste Entwicklungsstufe (pag. 235). Der Endophyt in derselben (pag. 237). Zweite Entwicklungsstufe (pag. 238). Der Endophyt in derselben (pag. 242). Dritte Entwicklungsstufe (pag. 243). Der Endophyt in derselben (pag. 245). Weitere Entwicklung des Prothalliums von L. Selago (pag. 247). Erste Entwicklungsstufe (pag. 247). Der Endophyt in derselben (pag. 247). Zweite Entwicklungsstufe (pag. 249). Die Rhyzoide und der Endophyt (pag. 250). Dritte Entwicklungsstufe (pag. 254). Der Endophyt (pag. 259). Die Sexualorgane und der Embryo (pag. 262). Zusammenfassung (pag. 265).

Die vielen vergeblichen Bemühungen um die Keimung der Sporen einiger Lycopodien, welche bis in das 18. Jahrhundert zurückreichen, ergeben eine nicht uninteressante Literatur, aus der ich hier nur einiges Hauptsächliche anführen will.

Vor Hofmeister's Entdeckung des Generationswechsels (1851)[1]) konnten die Forscher zu keiner Klarheit über die zu erwartenden Ergebnisse der Keimung solcher Sporen gelangen. Man faßte die feinen Sporen aller Kryptogamen als Samen auf, aus denen, wie bei höheren Pflanzen, die Keimlinge direkt zu entstehen hätten. Noch in der ersten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts sprach man den Kryptogamen eine geschlechtliche Fortpflanzung ganz ab (z. B. Willdenow[2]) 1810, Bischoff[2]) 1828). Auch Spring[3]) mit seinen sich auffallend widersprechenden Angaben zeigte noch völlige Unklarheit in dieser Frage.

---

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851.

2) Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse, Nürnberg 1828, pag. 121 u. 126.

3) Spring, Monographie de la famille des Lycopodiacées, I, 1842, pag. 16.

Einmal behauptet er durch eine Sporenaussaat von L. clavatum und L. complanatum verschiedene junge Pflanzen erhalten zu haben, und bald darauf[1]) gesteht er, daß die Keimung der Sporen von Lycopodium nicht bekannt und wissenschaftlich bewiesen sei, und stellt hierauf fußend die sehr hinfällige Hypothese auf, nach welcher die jetzt lebenden Gattungen der Lycopodiaceen (Lycopodium, Psilotum und Tmesipteris) nur männliche Formen seien, die weiblichen aber durch geologische Katastrophen oder andere Ursachen verloren gingen, weshalb man Keimungsergebnisse solcher Sporen nicht erwarten könne.

Hofmeister brachte Licht in diese Fragen und gab uns den Schlüssel zum Verständnis der Fortpflanzungserscheinungen der höheren Pflanzen. Durch seine Untersuchungen wurde bekanntlich die charakteristische Tatsache festgestellt, daß die Entwicklung sämtlicher höherer Pflanzen zwei unterschiedliche, scharf auseinander zu haltende Generationen zu durchlaufen hat. Die erste, die aus der Keimung der Sporen entsteht, ist die Geschlechtsgeneration (Prothallium, Gamophyt), weil sie Geschlechtsorgane erzeugt. Durch eine Befruchtung erst geht aus dieser die zweite, die ungeschlechtliche oder sporentragende Generation (Sporophyt) hervor.

Hofmeister verfolgte auch die Keimung der Sporen von einer Anzahl verschiedener Pteridophyten-Gattungen. Er hatte aber mit wiederholten Aussaaten der Sporen von L. clavatum, L. inundatum und L. Selago nur Mißerfolge[2]). Seine Annahme, daß von solchen Sporen zunächst Prothallien gebildet würden, welche Antheridien und Archegonien trügen, hat durch die Prothallienfunde einer Anzahl Arten von Lycopodium in neuerer Zeit von Fankhäuser, Treub, Goebel, Lang und dem Verfasser volle Bestätigung gefunden.

De Bary[3]) beobachtete den ersten Fall einer Sporenkeimung von L. inundatum und verfolgte die ersten Entwicklungsstadien dieses Prothalliums bis zu einem elfzelligen Zellkörper, was ihm durch folgende Kulturversuche gelang: Er säte die Sporen dieser Art auf einige vom Standort mitgenommene Bodenstücke aus, die in flache Gefäße ausgebreitet wurden und kultivierte die Aussaaten während eines Winters teils im Gewächshause, teils im Zimmer. Während die Mehrzahl der Sporen unverändert blieb, erhielt er doch schon 9 Tage nach der Aus-

---

1) Spring, a. a. O., II, 1849, pag. 317 u. 318.

2) Hofmeister, a. a. O. pag. 126.

3) De Bary, Über die Keimung der Lycopodien. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. 1858.

saat ein siebenzelliges, chlorophyllhaltiges Prothallium. Bei wiederholten Versuchen wurden noch etwa 25 Keimungszustände gefunden. Diese gelangten bis zur Entwicklungsstufe eiförmiger chlorophyllführender Zellkörper von nicht über 11 Zellen und starben dann ab. Alle Bestrebungen aber, weitere Entwicklungsstadien zu erhalten, blieben erfolglos und zwar, wie man jetzt annehmen darf, deswegen, weil zu einer Weiterentwicklung der Prothallien die Beihilfe eines symbiotischen Pilzes nötig war, der in der Kultur fehlte.

Beck[1]) hatte Sporen von L. inundatum, annotinum, clavatum, alpinum und Selago in Wasser und auf Torf ausgesät und unter verschiedener Temperatur und Beleuchtung kultiviert. Während diese Aussaaten bei fast allen Arten erfolglos waren, brachten aber die von L. inundatum (einige in 6 Wochen, andere in 6 Monaten) zahlreiche Keimungszustände hervor, von denen die größten 10 Zellen ausmachten, worauf dann ein Absterben eintrat. Es gestaltete sich also alles bei dieser Art wieder so, wie es vorher schon von de Bary dargestellt war. Von L. clavatum beobachtete Beck noch, daß nach einer zweijährigen Kultur dieser Sporen in Gartenerde einzelne angetroffen wurden, deren Exosporium unregelmäßig zerrissen oder abgestreift war, und welche zahlreiche Chlorophyllkörner enthielten. Letztere Angaben dürften wohl, wie auch Beck vermutet, einen unnormalen Zustand dieser Sporen darstellen, da, wie ich gefunden habe, die Sporen von L. clavatum nicht schon nach zwei Jahren keimen, auch bei ihrer Keimung das Exospor weder unregelmäßig zerreißen noch abstreifen und auch chlorophyllfrei bleiben. Luerssen's[2]) kurze Angabe, daß er in dem aufgerissenen Exospor der Sporen von L. clavatum, welche fast zwei Jahre in der Erde lagen, nur vereinzelt kleine, bis dreizellige Vorkeime beobachtete, entzieht sich der näheren Beurteilung, da keine Zeichnungen über solche Zustände vorliegen.

Einen weiteren Fortschritt in der Frage nach der Keimung solcher Sporen brachte Treub[3]) in seiner wichtigen Abhandlung über das Prothallium von L. cernuum, einer in den Tropen sehr verbreiteten Form. In dem botanischen Garten zu Buitenzorg säte er Sporen dieser Art auf toniger Erde aus und kultivierte seine Aussaat in einem Zimmer. Nach ungefähr 4—6 Wochen erhielt er eine große Anzahl der ersten

---

1) Beck, Einige Bemerkungen über den Vorkeim von Lycopodium, Österreich. bot. Zeitschr. 1880, pag. 341—344.

2) Luerssen, Handb. d. syst. Bot. I, pag. 633.

3) M. Treub, Études sur les Lycopodiacées. Annales du Jard. bot. de Buitenzorg 1884, Vol. IV, pag. 107 ff.

Phasen der Keimung und konnte die Entwicklung dieser auch chlorophyllhaltigen Prothallien auf eine weitere Höhe verfolgen, wie die Forscher, welche das demselben Prothalliumtypus zugehörige von L. inundatum beobachteten. Aber in einer gewissen Entwicklungsstufe, in welcher einzelne junge Prothallien sogar ein erstes kleines Antheridium entwickelten, starben sie ab. Doch wurde es Treub möglich, durch die im Freien gefundenen Formen den ganzen Entwicklungsgang dieses Prothalliums bis zu den geschlechtsreifen Formen lückenlos zur Kenntnis zu bringen.

Dann hat Treub[1]) ferner noch von einer zweiten Lycopodiumform, welche er an einem Orte des Berges Salak bei Buitenzorg fand und mit dem Namen L. salakenze Treub belegte, die Sporenkeimung bis zur Entwicklung vollkommener Prothallien verfolgt. Diese Art ist der von L. cernum nahe verwandt. Auch ihre sexuelle Generation gehört dem Typus von L. cernuum an, welcher Form sie auch näher kommt als der unserer einheimischen Art von L. inundatum. Die Sporen von L. salakense säte Treub im Laboratorium des botanischen Gartens von Buitenzorg auf Torfstücke im Januar 1886 aus. Die Keimung begann einige Tage nach der Aussaat, und es bildeten sich eine Anzahl Prothallien in der ersten Keimungsphase, wie die von L. cernuum und L. inundatum aus. Hierauf trat aber ein langer Stillstand in der Entwicklung ein, welche dann erst 6 Monate später wieder aufgenommen wurde und nun auch zu unvollkommenen, mit Geschlechtsorganen ausgestatteten, pilzfreien Prothallien führte.

So sind denn bis dahin die Vorgänge der Keimesgeschichte nur dreier Lycopodium-Arten mit chlorophyllführenden Prothallien bekannt geworden, einer pilzfreien (L. salakense), und zweier leicht verpilzter Formen (L. cernum und L. inundatum), und durch diese Kenntnis ist uns nur ein Prothalliumtypus, welchem diese drei Arten angehören, näher getreten, nämlich der von L. cernuum. Die vielen Bemühungen aber um die Enträtselung der Keimesgeschichte solcher Arten, welche den ganzsaprophytischen Typen: L. Phlegmaria, L. clavatum, L. complanatum und L. Selago angehören, hatten bisher nur Mißerfolge zu verzeichnen.

Zur Biologie der Sporen.

Die Sporen der Lycopodien, namentlich die des L. clavatum, sind volkstümlich und unter Namen wie „Hexenmehl“, „Blitzpulver“, „Semen Lycopodii“, „gelbes Streupulver“ der Apotheken u. a. m. allgemein be-

1) Annales 1888, Vol. VII, pag. 141—146.

kannt. Sie werden als Heilmittel, bei physikalischen Versuchen, auch in der Technik verwendet, und alljährlich werden Tausende von Zentnern zumeist von Rußland ausgeführt. Diese äußerst kleinen, staubfeinen Sporen von kugel-tetraëdrischer Form haben etwa 0,03 mm Durchmesser. Also messen erst 33 Stück in eine Reihe gelegt zusammen 1 mm. Ihre Oberfläche ist mit einem Leistennetz besetzt, welches enge unregelmäßige Maschen bildet (vgl. Fig. 1).

Die Sporen von L. annotinum sind von gleicher Form, nur etwas größer (Durchmesser 0,04 mm) und ihre Exine besitzt ein Leistennetz mit weiteren Maschen (vgl. Fig. 2), welches auch, wie bei den Sporen von L. clavatum auf der gewölbten Grundfläche am besten ausgebildet, auf den drei Pyramidenflächen aber nach den Sporennähten zu undeutlich wird und verschwindet (Fig. 1 u. 2). Diese beiden Sporenarten sind also der Beschaffenheit ihrer Oberflächen nach Leistennetzsporen, welchen die Sporen von L. Selago als Tüpfelsporen gegenüber stehen (vgl. Fig. 3).

L. Selago ist die einzige europäische Art, die Tüpfelsporen erzeugt. Diese Sporen sind zwar, wie die der anderen Arten, von radiärem, tetraëdrischem Bau, aber mit wenig gewölbter Grundfläche und geringer Achsenhöhe, im Querschnitt dreieckig mit abgerundeten Ecken (Durchm. 0,04 mm). Das Exosporium erscheint mit zahlreichen rundlich-tüpfeligen Gruben unregelmäßig besetzt, namentlich an der basalen Fläche, nach dem Sporenscheitel hin verlieren sie sich. Unterhalb der Basis jeder Sporennaht befindet sich eine kurze, quere Schloßleiste, die an ihren Enden nach dem Grunde der Spore zu hakig gekrümmt ist. Weitere Leisten fehlen.

Wir haben hier also die Keimung zweier verschiedener Sporentypen der Lycopodien der Netzrelief- und der Tüpfelsporen zu verfolgen.

Da ich die Prothallien dieser Arten mehrfach und zwar als unterirdisch wachsende Saprophyten fand, zuerst solche von L. annotinum 1884[1]), so lag es nahe zu prüfen, wie diese Sporen vermöge ihrer physikalischen Eigenschaften zur Entwicklung hypogäischer Prothallien in den Boden gelangen konnten. Ich stellte fest[2]), daß diese Sporen leicht vom Luftstrom fortgetragen werden, aber auch so fest fremden Körpern anhaften, daß selbst eine starke Luftbewegung sie nicht abtreibt, dann aber von Wassertropfen, welche zum benetzbaren Körper

1) Bruchmann, Das Prothallium von L. annotinum. Bot. Zentralbl. 1885, pag. 23.

2) Bruchmann, Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien, Gotha 1898, pag. 5—8.

größere Adhäsion als zu den unbenetzbaren Sporen haben, abgelöst und zu Boden geführt werden können. Auch wies ich nach, daß die Luft, welche sie in den bienenzellartigen Vertiefungen ihres Netzreliefs festhalten, die Ursache ihrer Unbenetzbarkeit ausmacht, welche aber durch Alkohol aufgehoben werden kann. Die Tüpfelsporen schließen Luft in den Tüpfeln der Exine ein. Daß diese Lufthülle der Sporen nicht nur „ein geeignetes Flieg- und Schwimm-, also Verbreitungs-, sondern auch ein Bestattungsmittel" sei, erläuterte ich durch Versuche, bei welchen ein Frühjahrsregen (1896) den Sporen Erdstücke des Waldbodens zu durchdringen half, auf welchem Wege sie ihre Lufthülle abstreiften und benetzbar wurden, also so für eine Keimung Bestattung erlangten.

Lüstner[1]) will in seiner Sporenbiologie die Oberflächenbeschaffenheit der Sporen von einer Anzahl Kryptogamen mit ihren Entwicklungsbedingungen in Einklang bringen und unterscheidet drei Sporentypen, welche den drei in jener Zeit bekannten Prothallientypen der Lycopodien entsprechen.

1. Typus des Lycopodium annotinum: Netzsporen mit stark entwickeltem Leistenrelief. Ihre Unbenetzbarkeit befähigt sie unter Beihilfe des Wassers tief in den Boden zu gelangen, wo sich aus ihnen chlorophyllose, saprophytische Prothallien entwickeln. (Mehrere einheimische Arten, z. B. L. clavatum und L. annotinum.)

2. Typus des Lycopodium cernuum: Sporen mit fast verschwundenem, undeutlichem Netzrelief. Sie besitzen nicht die Fähigkeit, Bodentiefe zu erreichen, und keimen ohne Sporenruhe an der Erdoberfläche, wo reich mit Chlorophyll ausgestattete Prothallien aus ihnen hervorgehen. (Nur eine einheimische Art: L. inundatum.)

3. Typus des Lycopodium Phlegmaria. Die Tüpfelsporen mit Chlorophyll weisen auf eine schnelle Wasseraufnahme und rasch eintretende Keimung hin. (Nur eine einheimische Art: L. Selago).

Die Unbenetzbarkeit der Netzreliefsporen erklärt Lüstner[2]) in nicht richtiger Weise. Er gibt an, daß die Leisten derselben nicht frei seien, daß sie vielmehr nach außen von einem feinen Häutchen überzogen würden und so sich zahlreiche Kammern bildeten, welche die Luft eingeschlossen hielten. Erst beim Durchdringen des Bodens würde das Außenhäutchen allmählich durchgerieben, und nun erst sei die Spore benetzbar. Auch sollen nach Lüstner[3]) einmal benetzbar gewordene Sporen diese Eigenschaft für immer behalten.

---

1) Lüstner, Beiträge zur Biologie der Sporen. Jenaer Inaug.-Diss. 1898.
2) Lüstner, a. a. O. pag. 12.
3) a. a. O. pag. 18.

Meine Bemerkungen zu Lüstner's Ansichten habe ich bereits in meiner Abhandlung über die Prothallien mehrerer europäischer Lycopodien ausgesprochen[1]) und brauche sie daher nicht zu wiederholen.

Großes Interesse für die Sporen der Lycopodien bekundet auch Burgeff. In dem Abschnitt seines Werkes über Samenbiologie[2]) hebt er hervor, daß die Samen einheimischer Orchideen eine Oberflächenstruktur besitzen, welche an das Leistennetz der Sporen der Lycopodien erinnern, auch in bezug auf ihre Benetzbarkeit dieselben Versuchsergebnisse bringe. Aber die Unbenetzbarkeit solcher Samen und Sporen sei kein Vorteil für eine gute Bestattung. Denn eine Nachuntersuchung der Verhältnisse mit den Sporen von L. clavatum brachte Burgeff ein Resultat, das dem von mir und Lüstner gefundenen entgegensteht. Es lautete: Eine Unbenetzbarkeit der Sporen verhindert ihr Eindringen in den Boden, statt es zu fördern. Mithin könnten leichtbenetzbare Sporen (z. B. die von L. inundatum und L. Selago) auch leicht eine gute Bestattung erhalten. Burgeff deutet dann im weiteren die Unbenetzbarkeit der Sporen zunächst als eine Einrichtung zum leichteren Austrocknen in der Kapsel der Mutterpflanze und zu einer damit verknüpften begünstigten Abtragung durch den Wind. Ferner stehe mit der hohen Unbenetzbarkeit noch eine zweite wichtige Funktion im Zusammenhange, nämlich die ihrer Keimung. Die Keimung der Netzsporen habe Analogie mit der der terrestrischen Orchideen-Samen, bei beiden löse ein Pilz die Keimung aus. Und die Ausbildung der Unbenetzbarkeit sei als eine „Abwehr gegen die zu rasche Abgabe chemotropisch auf den Pilz wirkender Stoffe zu deuten". Die Leistenreliefs seien also Merkmale für eine pilzabhängige, eine mykotrophe Keimung. Die leicht benetzbaren Tüpfelsporen seien chlorophyllführende und raschkeimende Sporen, welche die Keimung selbständig ohne Pilz begännen, und der Endophyt infiziere das junge Prothallium erst.

Mit dieser Hypothese Burgeff's aber läßt sich mein Keimungsbefund der Sporen von L. clavatum, L. annotinum und L. Selago, also solcher von Netz- und Tüpfelsporen, nicht in Einklang bringen. Diese drei Arten beginnen ihre Keimung ohne eine Pilzinfektion und sind einer selbständigen Entwicklung bis zu einem gewissen, wenn auch geringerem, Grade wie bei L. inundatum und L. cernuum, fähig.

---

1) a. a. O. pag. 103—106.

2) Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen, Jena 1909, p. 148—167.

Die Sporenaussaaten.

Die Prothallien von L. clavatum, L. annotinum und L. Selago, um deren Entwicklung es sich hier handeln soll, sind, wie bekannt, unterirdisch wachsende Ganzsaprophyten und stellen zwei verschiedene Typen dar, den von L. clavatum, wozu auch das Prothallium von L. annotinum gehört, und den von L. Selago.

Die Funde dieser Prothallien veranlaßten mich, auch Versuche über die Keimung der Sporen derselben Arten anzustellen. Zu diesem Zwecke suchte ich mir zunächst Bestände älterer Pflanzen, von welchen ich während mehrerer Jahre das nötige Sporenmaterial ernten konnte. Die Sporenreife hängt sehr von der Witterung des Sommers ab. Die Sporen von L. clavatum reifen in höhergelegenen Gebieten des Thüringer Waldes im September bis Oktober. Die von L. annotinum streuen meist Ende Oktober, bei Eintritt des ersten Frostes aus, und die von L. Selago nie in dem Jahre ihrer Entstehung, sondern erst im darauffolgenden Frühling.

Die reifen, abgeschnittenen Ähren ließ ich, zwischen Zeitungspapier gelegt, sich ihrer Sporen entledigen. Auch schnitt ich frische Ähren in Stücke und mischte beide Produkte mit leichter Topferde, nämlich einem Gemisch von Heide-, Laub-, Misterde und Sand. Im Walde aber, beim Einbetten der Sporenaussaaten fügte ich dem Gemenge noch Walderde bei und grub es dann in Löcher von etwa 10 cm Tiefe. Auch füllte ich solche Erdgemische mit den Sporen in Blumentöpfe, denen ich den Boden ausgeschlagen, und versenkte sie in den Waldboden. Solche Aussaaten wurden gekennzeichnet und in weiteren Jahren durch neue Anlagen von Aussaaten an verschiedenen Waldstellen vermehrt. Ich wählte im Thüringer Walde meist bei Oberhof (800 m ü. d. M.) für die Aussaaten solche Waldstellen aus, an welchen ich schon Prothallien gefunden hatte oder die solchen Fundstellen gut entsprachen. Natürlicher wäre es wohl gewesen, wenn ich die Sporen auf die Bodenfläche des Waldes gestreut und dem Regen die Einbettung überlassen hätte, dann wäre aber eine Entführung der Sporen durch Wind und Wasser nicht ausgeschlossen gewesen.

Die Kontrolle der Aussaaten wurde meist nur einmal im Jahre, zuletzt noch seltener vorgenommen und bestand darin, daß ein kleines Erdstück solcher Aussaatstelle entnommen und von Teilchen dieser Erdprobe die ihr untermischten Sporen sorgfältig mikroskopisch geprüft wurden.

Meine Geduld im Warten auf die Keimung wurde dabei auf eine sehr harte Probe gestellt. Es keimten aber endlich die Sporen einiger

Aussaaten und zwar die von L. Selago nach 3 bis 5 und die von L. clavatum und L. annotinum nach 6 und 7 Jahren; weitere Jahrgänge solcher Aussaaten dieser Arten bestätigten solche ungewöhnlich lange Sporenruhe. Für eine lange Wartezeit waren manche meiner Aussaaten nicht genügend kenntlich gemacht, auch durch Änderungen im Forstbetriebe vernichtet oder in dem inzwischen aufgewachsenen Dickicht unzugänglich und unauffindbar geworden.

Am besten bewährten sich für eine Gewinnung geschlechtsreifer Prothallien, auf welche ich bei L. Selago etwa 6 bis 8 Jahre und bei L. clavatum und L. annotinum etwa 12 bis 15 Jahre zu warten hatte, die Aussaaten in Blumentöpfen. Sie gaben jederzeit genau umgrenzt den mit Sporen durchmischten Erdballen für eine Kontrolle an, und hatten sie auch Ährenstücke erhalten, so ließen die lange der Fäulnis widerstehenden, nierenförmigen Sporangienschalen mit ihrem Inhalte bequem eine große Menge Sporen für eine Prüfung finden.

Solch eine Kontrolle mit Zuhilfenahme von Sporangien lehrte auch erkennen, daß die meisten Sporen aus dem Inhalte eines Sporangiums von L. clavatum und L. annotinum nicht keimfähig sind. Nur wenige, in einzelnen Fällen kaum 5 %, zeigten sich mit Plasma ausgestattet, erschienen bei mikroskopischer Prüfung dunkel, keimten endlich und auch dann noch unregelmäßig. In solcher späten Keimung der Sporen mit so geringen Keimprozenten, ferner noch in der unregelmäßigen und langsamen Entwicklung der Prothallien, besonders dieser beiden Arten, scheint mir ein großer Grad von Rückständigkeit seinen Ausdruck zu finden. Von L. Selago aber fand ich, daß sämtliche Sporen eines Sporangiums keimfähig sind, sie keimten aber auch unregelmäßig.

Die ersten Keimungszustände der Sporen von L. clavatum und L. annotinum.

Die Vorgänge der Sporenkeimung sind bei diesen beiden Arten so übereinstimmend, daß ich sie nicht für jede Art besonders zu beschreiben nötig habe.

Die durch ihren plasmatischen Inhalt dunkel erscheinenden Sporen dieser Arten sind kurz vor ihrer Keimung kugelig aufgetrieben und sprengen nach einer langen Sporenruhe endlich ihre Sporenschale, welche vom Scheitel her in den drei Nähten regelmäßig dreilappig aufreißt, aus welcher Öffnung das Sporeninnere als kugelige Blase hervortritt (Fig. 1).

Die erste Teilung in der Spore ist schon vor deren Aufbruch vor sich gegangen und bei deren Öffnung erkennbar. Es zeigt sich dann, daß an dem Winkel einer der drei Exosporenrisse, nach der Basis der

Spore hin, durch eine schwachgekrümmte Wand eine kleine Zelle von der Peripherie der Sporenzelle abgetrennt ist, welche die Form einer bikonvexen Linse hat (*r* in Fig. 1 u. 2). Diese kleine linsenförmige Zelle wird an dem Spalt des Exospors nur zu einem kleinen Teile sichtbar. Ihr größerer Teil wird vom unteren Teile des Exospors gedeckt. Durch eine Drehung der Spore in eine Seitenlage gebracht, wird sie am besten erkannt (*B* u. *C* in Fig. 1 u. 2); auch unterstützt eine Färbung der keimenden Spore z. B. mit Jodgrün-Fuchsin u. a. m. ihr Auffinden. Den Zeitpunkt der Entstehung dieser Zelle konnte ich nicht feststellen. Jedenfalls wird sie nicht lange vor dem Aufspringen der Schale in der Spore abgegliedert. Nur in einigen Fällen sah ich

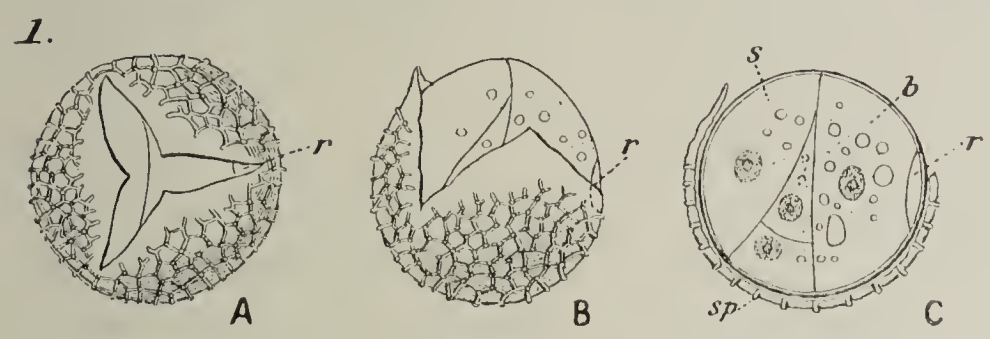

Fig. 1.

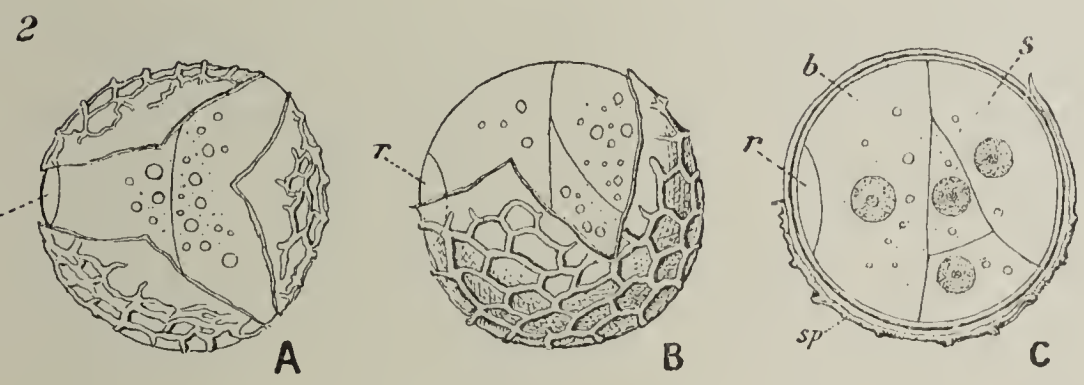

Fig. 2.

Fig. 1. Keimende Sporen von L. clavatum. — Fig. 2. Desgl. von L. annotinum. *A* Frühes Keimungsstadium, *B* weiteres Entwicklungsstadium. *C* Letzteres im optischen Durchschnitt gesehen. In allen Darstellungen bezeichnet *r* die linsenförmige Zelle, *b* die Basalzelle, *sp* die Sporenschale und *s* die Scheitelzelle des jungen Prothalliums. Vergr. 580.

einen kleinen Zellkern und ein wenig Plasma in ihr. Meist erscheint sie inhaltsarm, ja später ganz leer. Auch vergrößert sie sich nicht weiter; nur eine sekundäre Verdickung, namentlich an ihrer äußeren Membran, wird später bemerkbar. An der keimenden Spore von L. clavatum ist diese linsenförmige Zelle sehr klein und nicht leicht zu entdecken (*r* in Fig. 1), an der von L. annotinum wird sie etwas deutlicher (*r* in Fig. 2), gut erkennbar aber an der von L. Selago (*r* in Fig. 3). Wälzt man solche Sporen unter Druck mit dem Deckglas so, daß ihre Schale abgesprengt wird und das Sporeninnere ohne Schale gesehen werden kann, so überzeugt man sich, daß hier nicht etwa eine Faltung in der Sporenhaut die linsenförmige Zelle vortäuscht. Auch kann diese

Zelle später noch an der Basalzelle junger Prothallien erkannt werden, wie ich dies beispielsweise an dem Prothallium von L. complanatum nachwies[1]). (Man vergleiche auch diese Zelle in den weiteren Figuren.)

Wie aus den Nachweisungen Belajeff's hervorgeht[2]), ist diese Zelle, welche in gleicher Form und an übereinstimmender Stelle der Spore bei den männlichen Prothallien aller Wasserfarne und denen von Selaginella und Isoëtes vorkommt, als eine rudimentäre Rhizoidzelle aufzufassen, welche den ersten Rhizoiden der echten Farne homolog ist. Diese bedeutungsvolle Zelle wird aber in den Darstellungen der keimenden Sporen von L. inundatum durch de Bary und Beck und von L. cernuum, auch L. salakense durch Treub nicht angegeben, da sie leicht übersehen werden konnte, sicher aber bei jeder keimenden Sporenart dieser Gattung vorkommt.

Die bei unseren keimenden Sporen aus den Exosporenspalten hervorgewölbte Sporenzelle zeigt sich arm an plasmatischem Inhalt. Sie enthält eine geringe Anzahl kleiner, auch einige größere Körnchen, die sich als Stärke, Eiweiß und Ölkörper ausweisen.

Die zweite Teilung (an anderen Arten bisher als erste angesehen) erfolgt gleich nach dem Aufbrechen der Sporenschale durch eine Ebene, die in der Richtung der Sporenachse vom Scheitel bis zur Sporenbasis führt (*A* in Fig. 1 u. 2). Diese Wand, welche die Sporenzelle in zwei Halbkugeln zerlegt, kehrt stets die eine Fläche der kleinen, linsenförmigen Zelle zu. Die Halbkugel dieser Seite liegt in jedem Falle unter dem Schalenspalte der Linsenzelle, sie teilt sich nicht weiter und wird einschließlich der Linsenzelle zur Basalzelle des Prothalliums (*b* in Fig. 1 u. 2). Die Zelle der anderen Seite liegt unter zwei Sporenspalten und ist die Scheitelzelle des jungen Vorkeims (*s* in Fig. 1 u. 2). Bei den vielen keimenden Sporen dieser beiden Arten, die ich untersuchte, fand ich keine Verschiedenheit in dieser ersten Teilungsweise. Bei diesen beiden Arten wird also nicht der Scheitel der Spore, sondern eine unter zwei Spalten der Exine liegende Seite der Sporenzelle zur Scheitelzelle des Prothalliums. Anders melden es die Keimesgeschichten von L. inundatum, L. cernuum und L. salakense, bei welchen einmal die „erste“ Scheidewand in veränderlicher Richtung zur Sporen-

---

1) Bruchmann, Das Prothallium von Lycopodium complanatum. Bot. Ztg. 1908, p. 170, Fig. 2.

2) Belajeff, Über die männlichen Prothallien der Wasserfarne. Bot. Ztg. 1898, pag. 175 ff.

achse auftreten kann (bei L. salakense sogar senkrecht zu ihr) und dann auch der Scheitel der Sporenzelle Scheitel des Prothalliums wird.

Die halbkugelförmige Scheitelzelle teilt sich sehr bald durch eine vom Grunde der Spore her schief zur zweiten Teilungswand geneigte Wand, die dritte in der Entwicklung (Fig. 1 *B* und 2 *B*), und die so abgeteilte, keilförmige Gliederzelle wird darauf durch eine zu ihrer Außenfläche parallele Wand in zwei ungleiche Zellen, in eine achsile und eine peripherische zerlegt (Fig. 1 *C* u. 2 *C*). Nur in einzelnen Fällen sah ich, daß bei beiden Arten die keilförmige Gliederzelle durch eine vom Scheitel der Spore her führende Wand, also aus entgegengesetzter Richtung, der Scheitelzelle abgeschnitten wurde.

Nach solcher Entwicklungshöhe eines kugeligen Zellkörpers von fünf Zellen, nämlich der Basalzelle mit linsenförmiger Zelle, des in zwei Zellen zerlegten keilförmigen Segmentes und der Scheitelzelle, tritt bei beiden Arten übereinstimmend ein Ruhezustand in der Entwicklung des jungen Prothalliums ein, der über 1 Jahr dauern kann.

Das Prothallium hat aber eine Vorstufe der Entwicklung vollständig selbständig vollbracht. Sowohl die Keimung der Spore als auch die erste Entwicklung ist ohne Beihilfe eines Pilzes vor sich gegangen. Das vollständige Fehlen der Chloroplasten in unseren jugendlichen Prothallien ist ja selbstverständlich, da ihre Entwicklung vollständig unterirdisch vor sich ging; allein, wenn ich solche Formen auch dem Lichte aussetzte, wurde Chlorophyll dennoch nicht erzeugt. Die ganze Entwicklung verlief vielleicht nur auf Kosten vorhandener spärlicher Reservestoffe. Denn eine Absorption von Humusstoffen schien mir deswegen nicht vor sich zu gehen, da der Zelleninhalt immer ärmlich war.

Die ersten Keimungszustände der Sporen von L. Selago.

Bei der Keimung dieser Tüpfelsporen beginnt der hyaline Inhalt, wie auch der homogene, stark lichtbrechende Kern, kernige Struktur anzunehmen. Bevor noch das Exosporium gesprengt wird, gliedert sich in einer Sporenecke, also am Grunde einer der drei Sporennähte, die schon an den anderen Arten hervorgehobene kleine unscheinbare Zelle ab (*r* in Fig. 3 *A*), welche wir als erste, aber rudimentäre Rhizoidzelle dieser Prothallien deuten. Nach dem Aufbrechen der Sporenschale wird hier die linsenförmige Zelle deutlicher als bei den anderen beiden Arten. Doch verschwinden auch hier Zellkern und Zellinhalt meistens bald, und ihre Membran erscheint später schwach getüpfelt (*r* in Fig. 3 *A*—*F*).

Die Sporenschale der keimenden Spore reißt an ihren drei Nähten auf (Fig. 3 *B*), und das heraustretende Sporeninnere quillt konisch abgerundet hervor, also nicht kugelförmig, wie bei den behandelten beiden Arten (Fig. 3 *C*—*F*), die Sporenzelle erscheint arm an Inhalt.

Die zweite Teilungswand (erste Hauptwand) hat auch hier eine bestimmte Richtung, die aber stets schief zur Sporenachse gestellt wird (Fig. 3 *C* u. *D*) und dabei die eine Seite der linsenförmigen Zelle zukehrt, nach der sie die Basalzelle des Prothalliums abgliedert (*b* in Fig. 3 *D* u. *F*). Die basale Zelle dieses Prothalliums nimmt also mehr von dem basalen Teile der Spore in sich auf als bei den beiden anderen Arten. Auch wird hier der ganze Scheitelteil der Spore zur Scheitelzelle des Prothalliums gewonnen (*s* in Fig. 3 *D*). Somit werden schon beim Beginne der Entwicklung durch die Richtung der ersten Hauptwand die beiden Prothalliumtypen unterschieden.

3.

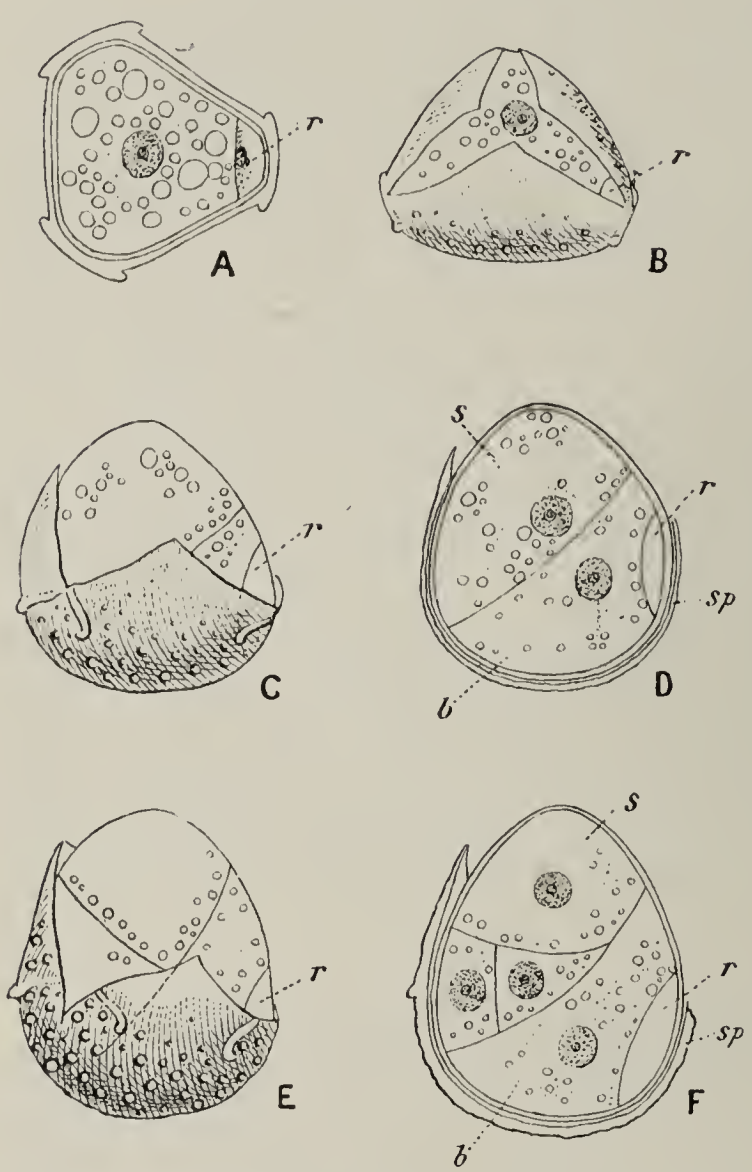

Fig. 3. Keimende Sporen von L. Selago. *A* und *B* frühe Keimungsstadien, *C* und *E* weitere Entwicklungsstadien, *D* und *F* die letzteren im optischen Durchschnitt gesehen. In allen Abbildungen bezeichnet *r* die linsenförmige Zelle, *b* die Basalzelle, *sp* die Sporenschale und *s* die Scheitelzelle des jungen Prothalliums. Vergr. 580.

Die folgende Wand, welche von der Scheitelzelle die erste keilförmige Gliederzelle absondert, erscheint von der Spore aus schief zur jüngsten Wand gestellt (Fig. 3 *E*). Der Absonderung dieser Zelle folgt auch bald ihre Zerlegung in die halbringförmige peripherische und die achsile Zelle (Fig. 3 *F*), und hierauf tritt ein Stillstand in der Weiterentwicklung ein.

Somit haben wir auch hier in selbständiger Entwicklung eiförmige, fünfzellige Prothallien erhalten, welche etwa 2 Jahre früher als die kugelförmigen von L. clavatum und L. annotinum, aber auch ohne Beihilfe eines Pilzes solche Entwicklungshöhe erreichten.

Weitere Kulturen der jungen Prothallien.

Da ich bei der Kontrolle meiner Sporenaussaaten diese zunächst nicht über die Entwicklung der oben beschriebenen fünfzelligen Prothallien hinauskommen sah, versuchte ich solche Keimlinge durch eine Kultur im Zimmer zu fördern. Ich säte keimende Sporen aus, welche mir immer aus meinen Waldaussaaten in reicher Anzahl die leicht auffindbaren nierenförmigen Sporangien lieferten, sofern ich seinerzeit Ährenstücke in den Boden eingebettet hatte.

Die keimenden Sporen aus den Sporangien unserer drei Arten breitete ich auf gut ausgekochte Torfstücke aus, tränkte diese Aussaaten mit Nährlösung und kultivierte sie unter Glasglocken teils in diffusem Lichte, teils ganz dunkel. Gegen 2 Jahre erhielten sich solche Kulturen. In keinem Falle aber brachte ich die jungen fünfzelligen Prothallien auf höhere Entwicklung. Sie blieben chlorophylllos, erhielten sich über 1 Jahr in gleicher Form und starben dann ab. Noch ungeöffnete keimfähige Sporen von demselben Alter keimten in solchen Kulturen und gingen auch nur die bekannten wenigen Teilungen ein.

Somit erfuhr ich, daß unsere Prothallien einer selbständigen Entwicklung nur bis zu einem Jugendstadium, das ist zur Höhe eines fünfzelligen Körpers fähig sind und über diese Stufe weder durch eigene Assimilation noch durch eine selbständige saprophytische Lebensweise hinauskommen. Von hier ab bedürfen sie zur Weiterentwicklung der Beihilfe eines Pilzes. Auf eine Infektion durch ihren Pilzgenossen können sie aber längere Zeit, sogar über 1 Jahr, in gesundem Zustande warten.

Hätte ich diesen jungen Keimlingen in solcher Entwicklung zu einer Vereinigung mit ihrem Symbionten in der Weise verhelfen können, wie es uns zuerst die Experimente Bernard's für die Sämlinge von Orchideen gezeigt haben[1]), so dürfte eine künstliche Weiterentwicklung unserer Prothallien sicher erzielt worden sein. Ich versuchte auch, um eine Infektion dieser Jugendstadien zu erreichen, sie mit älteren Prothallien zusammen zu kultivieren. Leider verhinderte ein Vertrocknen dieser Kultur den Erfolg.

Für eine Reinkultur des Endophyten vom Prothallium des L. clavatum gab ich ältere Formen dieser Art an Burgeff ab[2]). Leider wurden dessen Versuche nicht mit Erfolg gekrönt. Auch frische Sporen

---

1) Bernard, Noël, Le champignon endophyte des Orchidées. 1904. Auch weitere Publikationen desselben Autors von 1905, 1906, 1908 u. 1909.

2) Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen, Jena 1909, pag. 164.

dieser Art kultivierte ich, behufs einer Anregung zur schnelleren Keimung, längere Zeit mit älteren Prothallien, jedoch ohne Erfolg zusammen. Ich kann mir auch nicht vorstellen, wie einzellige Sporen, wenn sie vom Pilze infiziert worden sind, keimen können. Wie aus einer Anzahl Beobachtungen an vom Pilze infizierter Zellen hervorgeht, können solche sich wohl noch vergrößern, aber keine Teilungen mehr eingehen. Demnach müßte ja jede unserer einzelligen Sporen, auch wenn sie von dem befreundeten Pilzgenossen befallen wird, absterben. Bei den Kontrollen meiner Aussaaten habe ich auch des öfteren von Pilzen befallene und abgestorbene Sporen angetroffen.

Wie nun aus dem Vorstehenden hervorgeht, konnte ich dem natürlichen Verlaufe der Entwicklung dieser Prothallien nicht vorgreifen, sondern mußte abwarten, was das Schicksal im Schoße des Waldbodens weiter über meine Sporenaussaaten verfügte. Eine Anzahl derselben und selbst solche, welche ich an Fundstellen von Prothallien angelegt hatte, brachten selbst nach 15 und mehr Jahren keine Resultate. Eine mikroskopische Prüfung von solchen Bodenproben zeigte vielfach geöffnete, aber leere Sporenschalen. Die Sporen waren also nach ihrer Keimung abgestorben, weil ihnen ihr symbiotischer Pilz zur weiteren Entwicklung gefehlt hatte.

Vielleicht darf man aus solcher Erfahrung schließen, daß die für die Entwicklung von Lycopodiumprothallien nötigen Pilze im Waldboden nicht überall gegenwärtig sind, selbst da auch wieder verschwinden können, wo sie schon einmal waren. Ob vielleicht der Boden von ihnen ausgebraucht werden kann, oder auch ihre spezifischen toxischen Ausscheidungen ihr weiteres Wachstum auf Jahre hemmen können, wird man wissen, wenn man diese Pilze genauer kennt.

Von einigen meiner Waldkulturen gewann ich geschlechtsreife Prothallien, auch solche mit Keimpflanzen. Von L. clavatum und L. annotinum zuerst von Aussaaten, die ich im Jahre 1894 angelegt hatte, welche dann 1900 die Anfangsstadien der Sporenkeimung zeigten und 1906 junge, geschlechtsreife Prothallien ergaben. Auch weitere Aussaaten der Sporen dieser Arten bestätigten mir, daß ich auf ihre ersten Keimungsstadien 6 Jahre und auf eine Entwicklung bis zu jungen, geschlechtsreifen Prothallien weitere 5—6 Jahre warten müsse. Und vergleicht man noch diese kleinen Prothallien dieser Art (Fig. 15 u. 16) mit den größeren Formen meiner Prothallienfunde (Fig. 17 u. 18), so wird man letztere vielleicht noch 6—10 Jahre älter schätzen dürfen.

Die Sporen von L. Selago keimen nicht nur früher, wie die vorgenannten Arten, auch ihre Prothallien entwickeln sich in kürzerer

Zeit. Eine erste erfolgreiche Aussaat vom Jahre 1900 hatte schon 1906 auf vollkommen entwickelte Prothallien mit zwei- und dreiblätterigen Keimpflanzen geführt.

Jugendliche Entwicklungsstadien der Prothallien dieser drei in Frage stehenden Arten las ich mit einiger Mühe aus jüngeren Aussaaten heraus; so wurde es mir möglich, ihre Entwicklung zu verfolgen. Bemerken will ich hier noch folgendes. Bei meinen Topfkulturen machte ich die Beobachtung, daß die beste Entwicklung der Prothallien immer an der Peripherie des Topfballens stattfand. Im Inneren desselben blieben sie mehr und mehr zurück und fehlten in der Mitte ganz. Auch zeigte sich an der Peripherie des Erdballens sowie an den Wänden der Blumentöpfe eine starke Myzelentwicklung von vielleicht befreundeten Pilzen. Das Bedürfnis nach atmosphärischer Luft oder speziell nach dem Sauerstoff derselben, welches diese Gewächse, wie auch alle Saprophyten in hohem Grade haben, dürfte diese Erscheinung hervorrufen.

Weitere Entwicklung der Prothallien des Typus L. clavatum.

Schon früher habe ich die Prothallien von L. clavatum und L. annotinum nach Form und Bau übereinstimmend gefunden und daher zu einem Typus, zu dem von L. clavatum zusammengefaßt. Auch die Entwicklung dieser Gebilde ist bei beiden Arten die gleiche, weshalb sie auch hier nicht getrennt aufzuführen sind.

Im Laufe der Entwicklung wechseln diese Prothallien dreimal ihre Wachstumsweise. Daher kann man an ihrem Aufbau ganz ungezwungen drei Entwicklungsstufen unterscheiden. Die erste selbständige Entwicklung zu einem fünfzelligen Prothallium war nur eine Vorstufe oder eine Einleitung zu einer bis an das Lebensende unselbständigen, nämlich zu einer mit einem Pilzgenossen im harmonischen Bunde stehenden Entwicklung.

Erste Entwicklungsstufe.

Ein Fadenpilz mit unseptierten Hyphen, welcher ein unserem jungen Prothallium benachbartes Humusteilchen ausbeutet, sendet eine einzelne Hyphe, welche vielleicht chemotropisch durch osmotische Stoffe vom Prothallium angelockt war, demselben zur Infektion zu. Oder ein an einem solchen Prothallium vorbeiwachsendes Myzel zweigt einen einzelnen Faden zum Eintritt in dasselbe ab. Nie befällt der Pilz die Scheitelzelle, meist zuerst die Basalzelle, aber auch durch die äußere Zelle des ersten keilförmigen Segmentes nimmt er seinen Eingang in das Prothallium (Fig. 4—7). Er rüttelt es aus dem Ruhezustand auf und bedingt seine dauernde Entwicklung.

Schon in der Eintrittszelle, welche also die älteste Pilzzelle des Prothalliums wird, beginnt sogleich die Deformierung der Hyphe. Sie wächst zu sehr feinen, vielfach verzweigten Fäden aus, die den sich vergrößernden Zellkern knäuelartig umspinnen, ohne der Zelle Schaden zuzufügen. Schon die Ausbreitung des Pilzes in der ersten Zelle erweist sich sogleich für die Weiterentwicklung des Prothalliums förderlich. Die vorhandenen Zellen vergrößern sich und die Scheitelzelle findet zu weiteren Teilungen Anregung. Sie gliedert zunächst durch eine schiefe Wand ein zweites keilförmiges Segment von der dem ersten entgegengesetzten Seite ab, welches sich auch durch eine Wand parallel zur äußeren Fläche in zwei Zellen, in eine äußere und eine innere zerlegt (Fig. 4). Während nun der Endophyt von der Basis des Pro-

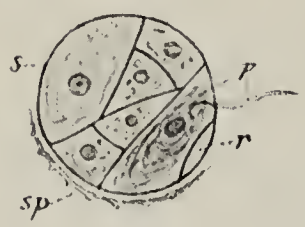

Fig. 4.

Fig. 5.

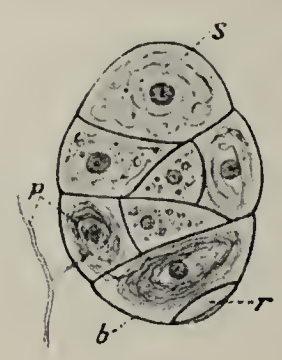

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 4—7. Junge, von einem Pilze infizierte Entwicklungsstadien der Prothallien von L. clavatum (4 u. 6) und L. annotinum (5 u. 7) im achsilen Längsschnitt. In diesen Figuren bezeichnet *r* die linsenförmige Zelle, *b* die basale Zelle, *s* die Scheitelzelle, *sp* die Sporenschale und *p* den Pilzgenossen. Vergr. 470.

thalliums her sich ausbreitet, schneidet die Scheitelzelle in weiterer Folge, wie sie begonnen, durch abwechselnd nach den Seiten geneigte Wände mehrere keilförmige Segmente ab (Fig. 5 u. 6). Auch teilen sich diese in der schon angeführten Weise in äußere und innere Zellen, welche auch noch weitere Teilungen erleiden können (Fig. 4—7).

Mithin entsteht zunächst auch hier bei beiden Arten aus dem Wachstum mit der Scheitelzelle ein eiförmiger Zellkörper in ganz derselben Weise, wie er uns von de Bary zuerst für das Anfangsstadium des Prothalliums von L. inundatum festgestellt wurde und durch Beck Bestätigung fand, ferner auch durch Treub an L. cernuum und L. salakense hervorgehoben wurde. Die vorliegenden Zeichnungen der ersten Entwicklungsperiode dieser Prothallien sind, abgesehen von der Richtung der ersten Hauptteilung in der Spore, ganz übereinstimmend. Auch Beck's unveröffentlichte Zeichnungen über die Zustände des Prothalliums von L. inundatum, welche er mir gütigst zur Einsicht übergab, unterschieden sich nicht von denen de Bary's. Ferner läßt

noch die Anordnung der Zellen in dem Bau der Spitze des Prothalliums von L. complanatum einen gleichen ersten Entwicklungsverlauf erkennen. Man darf daher wohl annehmen, daß die erste Entwicklungsstufe, deren Aufbau durch eine zweischneidige Scheitelzelle vor sich geht, bei allen Prothallien-Arten von Lycopodium übereinstimmend angetroffen werden wird. In der Anzahl der Segmente, welche die Scheitelzelle abgibt, bevor für sie eine andere Wachstumsweise eintritt, dürften wohl die einzelnen Arten, wie auch die Individuen sich nur unwesentlich unterscheiden. Bei L. inundatum sind vier solcher Teilungen der Scheitelzelle durch abwechselnd geneigte Wände beobachtet, bei L. cernuum etwa drei bis vier, bei L. salakense desgleichen. Bei L. clavatum und L. annotinum aber bringt es die Scheitelzelle auf etwa fünf bis sieben Segmente, bevor sie für ein anderes Scheitelwachstum zerteilt wird (Fig. 7). Bei letzteren wird auch diese erste Entwicklungsstufe zum größeren Teile in Abhängigkeit von einem Pilze gewonnen, was andere Arten selbständig vollbringen.

Der Endophyt in der ersten Entwicklungsstufe. Bei vielen Orchideen tritt der Pilz in den Zellen deutlich in zweierlei Formen auf. W. Magnus[1]), der solche differenzierte Verpilzung zuerst an Neottia Nidus avis beobachtete, unterschied Zellen mit degenerierten Pilzhyphen: „Verdauungszellen“ von solchen mit nicht degenerierten Hyphen: „Wirtzellen“. Darauf sind auch noch die „Einlaßzellen“ mit ihren den Pilz anlockenden Eigenschaften bekannt geworden („cellules de passage“ nach Janse[2]). Eine solche Differenzierung ist in der Verpilzung unserer Prothallien nicht nachzuweisen. Beide Arten bewohnt der gleiche Pilz, der hier Typuspilz ist, für welchen keine besonderen Einlaß- und Wirtzellen eingerichtet werden. Der aus dem Substrat kommende Pilzfaden füllt sogleich die Eintritts- sowie jede weitere Zelle mit gleichen, feinen und dichten Knäueln an (Fig. 4—7). Die Kerne der befallenen Zellen vergrößern sich zwar etwas, erleiden aber sonst keine Veränderung. Auch die Knäuel in den Zellen werden nicht vollständig verdaut, so daß noch die ältesten Pilzzellen von ausgewachsenen Prothallien gesund und Anilinfarben gut speichernd angetroffen werden. Diese Knäuelzellen entsprechen wohl den „Verdauungszellen“ der Orchideen. Es bleibt aber bei ihnen eine vollständige Verdauung und eine Bildung von „Pilzklumpen“ aus. Die Pilzzellen

1) W. Magnus, Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis L. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXV, Heft 2.

2) Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, XIV, pag. 93.

unserer Prothallien töten den eingeschlossenen Pilz nicht, sondern erhalten ihn für ihre Lebenszeit ausnutzbar.

Der Nutzen, den der eben in die jungen Prothallien eingetretene Pilz bringt, wird an der auffallenden Vermehrung von Stickstoffverbindungen, namentlich aber von Kohlenhydraten in Form von Stärke bemerkbar. Schon wenn der Pilzgenosse nur erst ein oder zwei Zellen des jungen Gamophyten bezog, wird schon mit einer Speicherung solcher Stoffe ein Anfang gemacht (Fig. 4—6).

Die Verteilung der Endophyten ist schon in dem jungen Prothallium einer strengen Ordnung ohne Ausnahme unterworfen. Der Pilz verbreitet sich von seiner Eintrittsstelle aus nur über die scheitelfernen peripherischen Zellen und meidet stets alle zentralen, auch schon die erste der Basalzelle angrenzende dieser Art (Fig. 4—7). Es müssen die Zellen somit die Macht besitzen, den Pilz in seinem Wachsen vielleicht durch anlockende oder abweisende Inhaltsstoffe zu beherrschen. So formiert denn der Endophyt in unserem eiförmigen Prothallium mit seinen dichten Myzelknäueln in den peripherischen Zellen einen Pilzbecher um die zentralen (Fig. 7), und solch ein ganzsaprophytischer Pflanzenkörper stellt eine der denkbar einfachsten Formen von Symbiose dar, von welchem wir genau wissen, daß er nur durch Anregung und unter Mithilfe des Pilzgenossen wachsen kann.

Den morphologischen Aufbau dieser ersten Entwicklungsstufe des Gamophyten beeinflußt der Pilz nicht, denn dieser wurde selbständig ohne Pilz begonnen und mit ihm so, wie bei anderen ohne Pilz wachsenden Arten weiter geführt. Die Einwirkung des Endophyten hat hier lediglich physiologische Bedeutung und bezieht sich auf die Nutzbarmachung der Humusstoffe des umschließenden Bodens. In welcher Weise dies hier und bei anderen Ganzsaprophyten geschieht, harrt noch der experimentellen Darlegung. Hypothesen sind hierüber schon mehrfach aufgestellt.

Was ich für die Symbiose des Prothalliums von Lycopodium schon früher bemerkte[1]), kann auch für solche von der Ausbildung der Fig. 7 gelten. Der ununterbrochene Pilzmantel befindet sich in den peripherischen Zellschichten, also in solchen, welchen die Aufnahme der Nährstoffe zukommt. Aus der erfolgreichen Gewinnung und Speicherung solcher Baustoffe in den inneren Zellen ist zu erkennen, daß die Gegenwart des Pilzes solche Tätigkeit begünstigt. Es stellt der pilzbeherbergende Mantel unserer Prothallien eine Verdauungsschicht

1) a. a. O. pag. 26.

vor, welche die von außen eintretenden Humusstoffe zu passieren haben, um hier in brauchbare Bildungsstoffe Umsetzung und im Inneren Speicherung zu finden. Eine gleiche Hypothese hat auch Magnus bei seinen Studien an der Neottia Nidus avis gewonnen. Die in den zentralen Zellen gespeicherten Stoffe dürfen sicher vom Plasma dem Myzelmantel entnommen werden, und sie können hier immer aufs neue Ergänzung finden. Wie dies geschieht, ist nicht klar, entweder durch die Pilzverbindung mit dem Humusmyzel oder durch die ganze Oberfläche des Prothalliums, vielleicht sind auch beide Zufuhrwege im Gebrauch.

Das Myzel unserer Prothallien hat während der ersten Entwicklungsperiode nur durch die eine Eintrittshyphe Verbindung mit dem Substrat, auch in der Form von Fig. 8 mit nicht mehreren. Ob diese einzelne Kommunikationszuleitung zunächst genügen mag, wenn man sich noch vergegenwärtigt, daß solche Entwicklungsstufe sehr langsam erzielt wird, und vielleicht eine ganze Vegetationsperiode in Anspruch nimmt? Vielleicht aber dürfte auch von dem Endophyten der Erwerb von brauchbaren organischen Stoffen durch osmotische Energie und enzymatische Ausscheidungen nach außen vor sich gehen. Ich verweise noch auf die neueren Auffassungen der Orchideensymbiose von Bernard und Burgeff.

Zweite Entwicklungsstufe.

Nachdem die Scheitelzelle unserer Prothallien eine geringe Anzahl Segmente abgegeben hat, wird sie antiklin in mehrere Zellen zer-

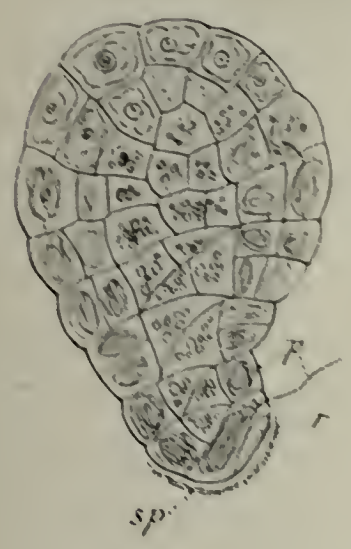

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 8. Junges Prothallium von L. annotinum mit meristematischem Scheitelwachstum im Längsschnitt gesehen. *sp* Sporenschale, *r* linsenförmige Zelle und *p* der Pilzgenosse. Vergr. 216.

Fig. 9. Junges Prothallium von L. clavatum in Oberflächenansicht mit den ersten Rhizoiden. *sp* Sporenschale. Vergr. 160.

legt (Fig. 7), wodurch die zweite Form des Scheitelwachstums eingeleitet wird. Diese ist ein Wachstum durch ein Scheitelmeristem mit Initialen (Fig. 8), ähnlich dem Scheitelwachstum der Sporenpflanze. Bei dieser Wachstumsweise verbreitert sich der Scheitel, und das Prothallium geht nunmehr von einem eiförmigen Zellkörper in einen birnförmigen über. Die innere Differenzierung bleibt zunächst noch die vorige, nur die Rindenzellen vermehren sich (Fig. 8), und dann wachsen auch bald aus der Oberflächenschicht die ersten Rhizoide aus (Fig. 9). Letztere entstehen aus den Meristemzellen der Epidermis, bevor noch der Pilz in diese Zone gelangt, und werden nur in mäßiger Anzahl entwickelt, können aber dafür in großer, den Durchmesser des Prothalliums mehrere Male übertreffender Länge in das Substrat auswachsen. Solange die Rhizoide jung sind, bleibt ihnen der Pilz fern, später aber nimmt er durch einige von ihnen gern seinen Aus- und Eingang.

Die erste jugendliche Prothalliumform macht später an älteren, vollständig erhaltenen die nach abwärts gerichtete Spitze eines Kegels aus (z. B. Fig. 12 u. 14). „Tubercule primaire“ nennt Treub den ältesten Teil seiner Prothallien, welche Bezeichnung aber für unsere Formen, die immer in einer „Spitze“ auslaufen, nicht zutrifft. Schon früher habe ich von solchen Spitzen unserer einheimischen Prothallien von Lycopodium-Arten hervorgehoben, daß sie vielfach gekrümmt, ja manchmal hakig gebogen vorkommen. Die Verfolgung ihrer Entwicklung erklärt diese Erscheinung durch eine Einwirkung des Geotropismus in der zweiten Entwicklungsperiode.

Von der keimenden Spore aus, gleichviel in welcher Lage sie sich befindet, wächst das junge Prothallium zunächst der Richtung seiner Scheitelzelle nach, was nach allen Raumrichtungen geschehen kann. Gibt aber das Prothallium sein Wachstum mit der Scheitelzelle auf, und tritt ein Scheitelmeristem an deren Stelle, so wird nunmehr von hier ab seine Wachstumsrichtung dem negativen Geotropismus unterworfen. Das Prothallium lenkt allmählich in die aufrechte Richtung ein und beharrt in ihr. So entsteht dann je nach der anfänglichen Abweichung von solcher Richtung an dem primären Teile eine mehr oder weniger gekrümmte Spitze. Ich bemerke noch, daß auch Treub bei der Kultur der Prothallien von L. cernuum nach der Entwicklung ihrer „ersten Phase“ einen ziemlich ausgesprochenen negativen Geotropismus bei dem Weiterwachsen eintreten sah[1]).

Anfänglich läßt das Prothallium nur zwei auseinander zu haltende Gewebeschichten, die peripherische und die zentrale, unterscheiden, was

1) a. a. O. pag. 119.

auch ein Querschnitt durch die Spitze einer älteren Form zeigt (Fig. 11). In dieser zweiten Entwicklungsperiode aber kommt noch eine dritte Gewebeschicht dazu, welche zwischen der Rinde und dem zentralen oder Speichergewebe eingeschoben erscheint, und von mir schon früher als „Palisadenschicht“ hervorgehoben wurde. Die Zellen derselben werden mit ihrer Längsrichtung senkrecht zur Oberfläche des Prothalliums gestellt (Fig. 10, 12 u. 14) und lassen dadurch ihre Aufgabe, dem Zellkörper gegen seitlichen Druck Festigkeit zu verleihen, erkennen. Diese einzellige Schicht erreicht hier aber nur bescheidene Ausbildung, und es bleiben ihre Zellen in der Länge weit hinter denen

Fig. 10.

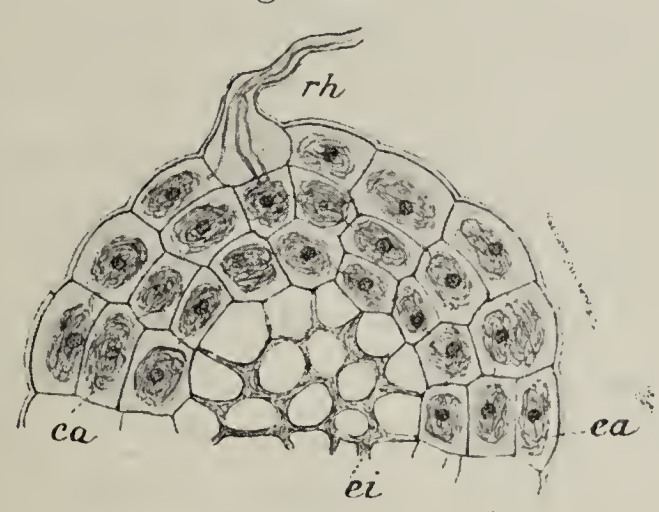

Fig. 11.

Fig. 11. Querschnitt durch den spitzen, d. i. ältesten Teil eines Prothalliums von L. annotinum. *ca* Intrazellularer Endophyt der äußeren Zellreihen, *ci* interzellularer Endophyt des zentralen Gewebes und *rh* Rhizoid mit ausstrahlenden Pilzhyphen. Vergr. 180.

Fig. 10. Junges Prothallium von L. clavatum im medianen Längsschnitt mit meristematischem Scheitelwachstum (*m*). *b* Basale Zelle. Vergr. 108.

der Palisadenschicht des Prothalliums von L. complanatum zurück. Auch beherbergt sie den Pilz, wie die Rindenzellen, nämlich intrazellulär, während die gleichnamige Schicht bei L. complanatum als Stoffspeicher dient und den Endophyten interzellulär führt. Man kann die Differenzierung dieser Schicht bis in das Scheitelmeristem hinauf verfolgen und finden, daß der Pilz schon recht früh in ihr Wohnung nimmt.

Auch das Scheitelwachstum zeigt noch am Ende dieser Entwicklungsstufe eine bemerkenswerte Änderung in seinem Meristemwachstum. Es begann mit einem großzelligen, ungeschichteten Scheitelmeristem (Fig. 8) und führt bei zunehmender Größe des Prothalliums auf ein geschichtetes, kleinzelliges (Fig. 10), mit dem es gewiß dem ansehnlichen

Pflanzenkörper vorteilhafter im Erdreich vorzudringen und Raum zu gewinnen möglich wird. Man erkennt an dem birnförmigen, noch ganz vegetativen, radiär gebauten Zellkörper, wie ihn die Fig. 10 im Längsschnitt zeigt, einen Vegetationspunkt, dessen äußere Zellreihen sich meistens antiklin teilen und seitlich zur Erzeugung mehrerer Rindenschichten auch periklin. Unterhalb des in Zellreihen formierten Scheitelmeristems findet sich am Gipfel des zentralen Gewebes ein nicht aufgereihtes und in Allwärtsteilung stehendes Meristem, von welchem die zentralen und Palisadenzellen abstammen.

Der Endophyt in der zweiten Entwicklungsstufe. Die Wohnungsordnung des Pilzes in dieser Entwicklungsphase ist durch Fig. 10 gezeigt. Der Pilz füllt mit seinem feinen und gleichen Knäuelmyzel Zelle für Zelle der Rindenschichten, einschließlich der epidermidalen Zellen, aus. Im oberen Teile erst beginnt er die Epidermis zu meiden. Nach dem Inneren des Prothalliums hin schließt seine intrazelluläre Wohnungsweise mit den Palisadenzellen scharf ab. In der Speicherschicht, welche bei solcher Entwicklungshöhe den zentralen Körperteil ausmacht, beginnt sich der Pilz interzellular einzurichten, was an den ältesten zentralen Zellen am besten bemerkt wird. Hier breitet er sich zwischen den Zellwänden zuweilen so aus, daß er sie aus ihrer Ordnung verdrängt (Fig. 11). Die gleiche Beobachtung hat auch Treub an dem primären Teile des Prothalliums von L. cernuum hervorgehoben. Auch die Speicherschicht des Prothalliums von L. complanatum beherbergt zwischen den Zellen einen Pilz.

So bewohnt also der Pilz in zwei verschiedenen, scharf gesonderten Behausungsformen das ganze junge Prothallium und folgt dem fortwachsenden Meristem in gemessener Entfernung. Aus den frisch infizierten Zellen verschwindet alsbald ihr körniger Inhalt, namentlich die Stärke, und die befallene Zelle verliert ihre Teilungsfähigkeit.

Während wir am Beginn dieser Entwicklungsstufe nur eine einzige Kommunikation des Endophyten mit dem Substrate kannten (Fig. 8), entstehen im weiteren Wachstum nach der Entwicklung von Rhizoiden deren mehrere. Durch einige Rhizoide entsendet er Hyphen in den Humus, welche diese meist ihrer ganzen Länge nach durchziehen. Aber solche Pilzausstrahlungen sind nur spärliche und unregelmäßige Verbindungen des Endophyten nach außen, welche nur, wenn man an die sehr langsame Entwicklung des Prothalliums denkt, für eine Nahrungsaufnahme in Frage kommen könnten. Gewiß aber sind die langen Rhizoide von dem Prothallium nicht zwecklos angelegt und dürften hier in erster Reihe für die Nahrungszufuhr in Betracht kommen. Bei

den ganz jungen, noch rhizoidlosen Formen waren die ihnen unmittelbar angrenzenden Humusstoffe für ihre Ernährung ausreichend. Die größeren Prothallien aber senden für eine Ausbeutung auch entfernter Bodengebiete Rhizoide aus. Und der Erfolg der Bemühung um die Humusschätze findet durch eine sehr reiche Speicherung von Baustoffen in der zentralen Zellschicht deutlichen Ausdruck. Da nun dieser Speicher von dem dichten Pilzmantel des Endophyten, durch welchen die wertvollen Baustoffe ihren Eingang nehmen müssen, eng umschlossen wird, so kann dieser Endophyt ohne physiologische Mitarbeit an der Gewinnung der Speicherstoffe nicht gedacht werden.

So hat denn unser Prothallium in seiner fortschreitenden Entwicklung und dem Wechsel des Scheitelwachstums einen soliden radiären Grundbau mit einer für solche Pflanzen ungewöhnlichen Gewebedifferenzierung und starker Speicherung von Baustoffen aufgeführt in Lebensgemeinschaft mit einem Endophyten, der einen geordneten Wohnsitz in ihm einnimmt (Fig. 10).

Dritte Entwicklungsstufe.

Nachdem das Prothallium in einer Anzahl von Jahren seinen Grundbau vollendet hat, tritt es in seine letzte Entwicklungsperiode, in welcher es endlich blüht, also Antheridien und Archegonien entwickelt, auch Embryonen und Keimpflanzen erzieht, und wieder kann es eine Reihe von Jahren in solchem blühfähigen Zustand beharren. Auch diese Entwicklungsstufe wird durch eine neue Wachstumsweise, nämlich durch ein meristematisches Randwachstum mit dorsiventraler Gewebeflächenausbildung charakterisiert.

Figur 12 stellt ein Prothallium dar, das den Übergang zwischen einer ganz vegetativen Form mit meristematischem Scheitelwachstum (Fig. 10) und einer blühfähigen mit ausgesprochenem Randwachstum (Fig. 14) bildet. Der Übergang in die blühfähige Gestalt wird am Umbau des Scheitels bemerkbar; derselbe verbreitert sich allmählich, und der birnförmige Zellkörper wird in eine Kegelform übergeführt. Die Meristemzellen der Scheitelmitte verlieren ihre ergiebige Teilungsweise und hören auf, ein vegetatives Meristem zu sein, um, wie sich später zeigt, den Charakter eines generativen zu erhalten. Sie werden großzellig, teilen sich seltener, sind aber, namentlich in der äußeren Schicht, plasmareich. Der vegetative Bildungsherd weicht allmählich von der Scheitelmitte und drängt ringsum zentrifugal nach außen, und das Prothallium wächst in einem Ringwall mit bilateralem Randwachstum, welches ich schon früher an größeren Formen beschrieb.

Es wird auf der verbreiteten und nach oben gerichteten Prothalliumfläche ein Blütenboden gewonnen, und zugleich in der Prothalliumachse zwischen der trichterförmig ausweichenden Speicherschicht in konischer Form ein neues zentrales Gewebe eingebaut (ein Zentralgewebe der Blütenform), welches an seiner tiefsten Stelle mit wenig Zellen der ursprünglich zentralen Speicherschicht aufgestellt ist, aufwärts

Fig. 12.

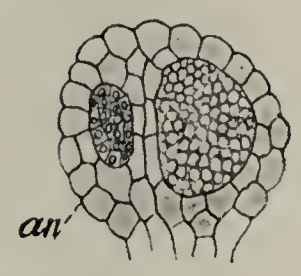

Fig. 13.

Fig. 12 u. 13. L. clavatum.

Fig. 12. Medianer Längsschnitt durch ein in den blühfähigen Zustand übergehendes Prothallium. *b* Die basale Zelle, *m* das Rand- und *gm* das generative Meristem.

Fig. 13. Eine frühe Antheridienentwicklung, wie sie öfter auf solchen noch unreifen Prothallien in der Form der Fig. 12 emporgetrieben wird. Vergr. 108.

mit der Verbreiterung des Prothalliums Schritt hält und allseitig vom Randmeristem her mit dem peripherischen generativen Gewebe zugleich ergänzt wird. Dieses für das blühfähige Prothallium neue zentrale Gewebe hat zumeist weitere, auch längere Zellen wie die anderen Gewebe, erscheint arm an Inhalt und ganz pilzfrei. Es dürfte der generativen Fläche, also dem Blütenboden, zur Leitung von Stoffen dienen, welche aus der angrenzenden Speicherschicht gelöst und in der Leitungsschicht aufwärts dem generativen Meristem zugeführt werden.

Zuweilen beginnen schon bei solchen Entwicklungsformen, die eben den Blütenboden differenzieren (Fig. 12), einige Zellen des generativen Oberflächenmeristems in lebhaften Teilungen aufzutreiben und kleine Antheridienköpfchen mit wenig Antheridien von der Form der Fig. 13 auszubilden. Meist aber erst nach einer größeren Ausdehnung des

Blütebodens, namentlich bei Beginn einer Vegetationsperiode, wird das generative Meristem der Scheitelmitte von einem einheitlichen Antrieb beseelt, Geschlechtsorgane zu entwickeln, und zwar zunächst von einer Art, meist männliche (Fig. 14), seltener weibliche. Solche Jugend-

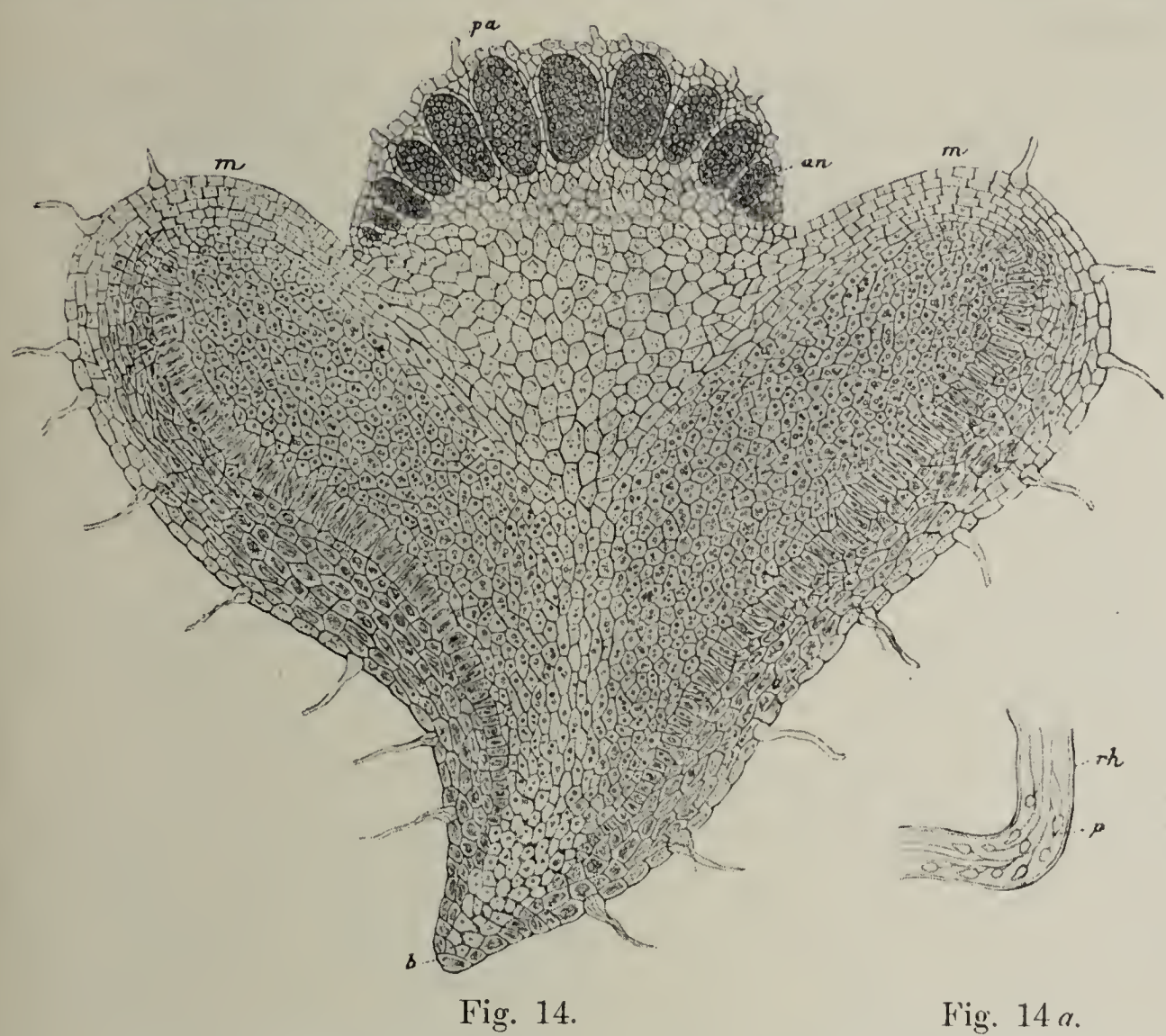

Fig. 14. Fig. 14 *a*.

Fig. 14. Medianer Längsschnitt durch ein junges, noch diözisches Prothallium von L. clavatum mit erster Antheridienblüte. *b* Die basale Zelle, *m* das Randmeristem. *an* Antheridien und *pa* kleine Paraphysen. Vergr. 40.

Fig. 14 *a*. Ein Rhizoid (*rh*) mit Sporangienbildung des Endophyten (*p*). Vergr. 235.

formen, mit ihrem ersten Blütenschmuck aufschäumenden Bechern vergleichbar (Fig. 15), sind zunächst diözisch, wie ich das auch von dem jungen Prothallium von L. complanatum hervorhob. Haben junge Prothallien bereits eine Keimpflanze zu ernähren, so waren sie weibliche Formen, denen dann benachbarte männliche frühe Befruchtung brachten (Fig. 16). Ältere Formen sind monözisch.

Von der Entwicklung der Antheridien und Archegonien, ferner auch der des Embryos habe ich früher schon ausführlich berichtet.

Der Endophyt in dieser bilateralen Wachstumsperiode, in welcher Pilzbehausung und Stoffspeicherung immer aneinander grenzen, ist an alten Prothallienformen genügend gekennzeichnet. Bemerken will ich nur noch, daß ich wenige Fälle antraf, in welchen dieser Endophyt in einzelnen Rhizoiden zur Sporangienbildung geschritten war (Fig. 14 *a*).

Ob solche einzeln an den Enden der Myzeläste auftretende Sporangienanlagen ausreichen, um Fischer's[1]) Angaben zu bestätigen, daß der Endophyt der Prothallien von L. inundatum, L. cernuum und L. annotinum „zweifellos" ein Pythium sei und zwar P. de Baryanum, lasse ich dahingestellt.

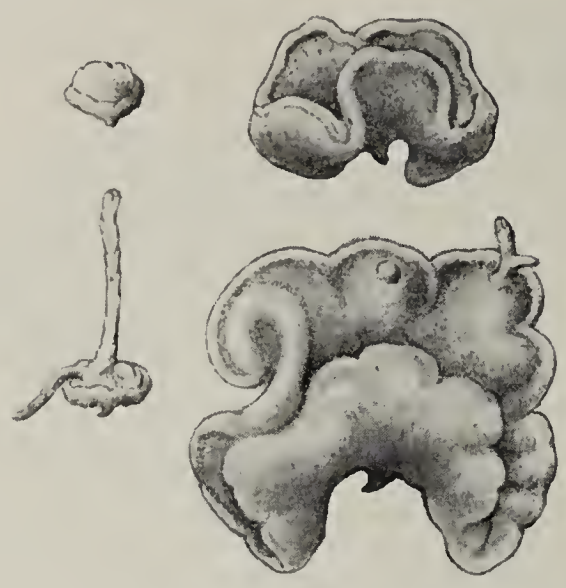

Fig. 15—18. Geschlechtsreife Prothallien von L. clavatum (Fig. 15 u. 17) und L. annotinum (Fig. 16 u. 18). Vergr. 3. Die nach abwärts gerichteten Spitzen stellen ihren radiär gebauten ältesten Teil dar. Fig. 15 junges männliches, Fig. 16 junges weibliches Prothallium mit Keimpflanze. Fig. 17 u. 18 ältere monözische Formen, Fig. 18 mit zwei jungen Keimpflanzen.

Die interessante Mannigfaltigkeit der älteren Formen unseres Prothalliumtypus, welche sich aus ihrem sehr ungleichen Randwachstum ergeben, habe ich schon durch eine Anzahl Figuren belegt[2]). Hier stelle ich nur zwei geschlechtliche jugendliche Formen, welche von ihrer Pilzinfektion an gerechnet 5—6 Jahre oder von der Sporenaussaat an etwa 12 Jahre alt sind, zwei älteren Formen in gleicher Vergrößerung gegenüber. Gewiß wird man nun gern die größeren Formen 5—8 Jahre älter einschätzen mögen, wodurch man genötigt wäre, die Lebensdauer solcher Formen auf etwa 20 Jahre zu bemessen.

Auf die Abhandlung von Lang: The Prothallus of Lycopodium clavatum L. (Ann. of Botany, Vol. XIII, No. L, June 1899) möchte ich an dieser Stelle noch aufmerksam machen. Sie erschien ein Jahr nach meiner Arbeit: Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien (Gotha 1898) und wurde infolge eines glücklichen Fundes von sieben Prothallien in Glen Dol (England) niedergeschrieben. Lang konnte durch seine Untersuchung alle von mir gemachten Angaben bestätigen und durch Abbildungen belegen. Nur den primären Teil des Prothalliums, die Spitze, welche als der radiäre und in der Entwicklung besonders hervortretende wichtig ist, konnte er nicht finden (a. a. O. pag. 281, Anm.). Weiter ist nicht bekannt geworden, ob noch andere Forscher diese eigenartigen Gamophyten der Lycopodien mit Erfolg gesucht haben.

1) Rabenhorst's Kryptogamenflora, Bd. I, Pilze, IV. Abteilung, pag. 405.
2) a. a. O. Taf. I u. II.

Weitere Entwicklung des Prothalliums von L. Selago.

(Die Figuren 19 bis 35 betreffen sämtlich das Prothallium von L. Selago.)

Das Prothallium von L. Selago stellt bekanntlich einen nach Form und Bau ganz eigenartigen Typus dar, welcher dem der exotischen Art von L. Phlegmaria näher steht als denen unserer anderen einheimischen Arten. Dennoch gibt die Entwicklung dieses Gamophyten ganz zwanglos die drei dem vorigen Typus parallelen Stufen wieder.

Erste Entwicklungsstufe.

Die Einzelheiten dieser Entwicklungsstufe im Aufbau des eiförmigen Zellkörpers sind genau die gleichen wie bei den Prothallien von L. clavatum und L. annotinum. Auch hier hat ein Fadenpilz, der in das auf ihn wartende fünfzellige Prothallium eintritt, Anregung und Hilfe für das fernere Wachstum zu bringen. Die Scheitelzelle solches infizierten Prothalliums gibt nur wenige Teilungen in bekannter Weise ab, und der sich entwickelnde kleine, eiförmige Zellkörper gleicht dem aller bekannten Formen (Fig. 19), geht aber recht bald durch Zerlegung der Scheitelzelle in die zweite Wachstumsweise über (Fig. 20).

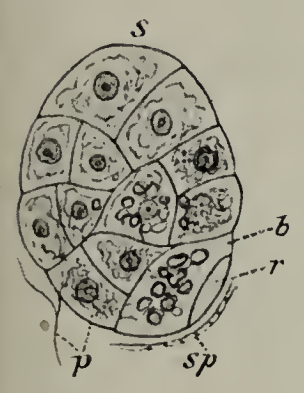

Fig. 19.

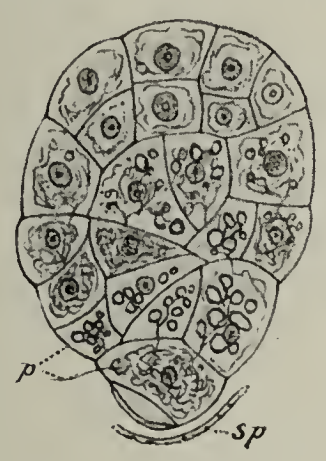

Fig. 20.

Fig. 19. Junges, eiförmiges Prothallium mit Scheitelzelle *s*. *sp* Sporenschale, *b* basale Zelle mit erster rudimentärer Rhizoidzelle *r*, *p* eintretender Fadenpilz, der in den Zellen teils Myzelfilz, teils Sporangiolen bildet. Vergr. 470.

Fig. 20. Junges Prothallium, welches durch eine Zerlegung seiner Scheitelzelle in die zweite Entwicklungsstufe eintritt. *sp* Sporenschale, *p* der Pilzgenosse. Vergr. 470.

Der Endophyt dieses Prothalliums tritt in ihm von Anfang an mit ganz anderen Eigenschaften auf, wie der in den vorigen Arten, und gehört gewiß einer anderen Pilzart an. Die bekannten Pilzknäuel fehlen hier, dafür bildet der Pilz in einigen Zellen ein Gewirr von feinen, dichten, die ganze Zelle ausfüllenden Myzelfäden, also eine filzige Pilzmasse, welche ich in meiner früheren Darstellung dieses Prothalliums „geknudelte und geballte Pilzklumpen“ nannte[1]). In den meisten Zellen des Prothalliums aber finden sich einige feine und verzweigte Fäden, die meist eine größere Anzahl rundlicher Körperchen von verschiedener Größe und granuliertem Inhalte an ihren Enden tragen[2]). Diese eigenartigen Pilzkörper, welche ich früher „Sphaerome“

1) a. a. O. pag. 93.

2) a. a. O. vgl. Fig. 39 auf Taf. VII.

nannte[1]), haben ganz den Charakter der von Janse zuerst und in einer großen Anzahl von Pflanzen gefundenen Pilzgebilde, die er mit dem Namen „Sporangiolen" bezeichnete[2]). Unser Endophyt ist daher den Sporangiolen-Pilzen zuzurechnen, der sich in einigen Zellen des Prothalliums mit seinem filzigen Gewebe gleichsam fundiert, um von solcher Basis aus in anderen Zellen auf verzweigtem Myzel seine traubenförmigen Sporangiolen zu entwickeln. In mehreren Zellen finden sich auch beide Pilzformen vor.

Den Anfang in dieser Pilzgenossenschaft macht das uns schon bekannte fünfzellige, eiförmige Prothallium (Fig. 3 *F*), welches in seinem Ruhezustand wohl über 1 Jahr auf seinen Pilzgenossen warten kann. An dieses tritt aus dem Humus ein äußerst feiner, etwa 0,4 μ messender Pilzfaden als Nothelfer und nimmt ganz unauffällig, wie auch der Endophyt in den jungen Prothallien des vorigen Typus, seinen Eingang in die Basalzelle oder in die ihr benachbarte erste peripherische Segmentzelle, und erfüllt diese zuerst infizierte Zelle sogleich mit feinem, filzigem Myzel. Der Kern dieser Zelle vergrößert sich etwas und erleidet selten auch eine auffällige Formveränderung. Sogleich aber mehren sich die Inhaltsstoffe in den anderen Zellen, besonders treten kleine Stärkekörner und Fettkörperchen hervor, und die unterbrochenen Teilungen in der Scheitelzelle werden wieder aufgenommen.

In diesem Prothallium nun, welches sich ganz so wie auch die anderen weiter entwickelt, befällt aber der Pilz in seiner ferneren Ausbreitung von der Basis her Zelle für Zelle und hält sich nur vom Scheitel respektvoll zurück. Schon in der zweiten Zelle, die er bezieht, schreitet er zur Sporangiolenentwicklung, zuweilen auch in der dritten; auch bildet er darauf wohl beide Wuchsformen zugleich oder nur dichten Filz in der nächsten Zelle. Es ist ersichtlich, daß dieser Sporangiolenpilz in seinem Prothalliumquartier zunächst weder an eine bestimmte Wohnordnung noch an eine Regel in der Entwicklung seiner Wuchsformen gebunden ist.

Dieses anfängliche Auftreten der Sporangiolen in den jungen Prothallien, sogar in der Basalzelle und anderen peripherischen Zellen steht aber im auffallenden Gegensatze zu den Resultaten, die Janse aus der Untersuchung der Wurzelpilze einer großen Anzahl sehr verschiedener Pflanzen gewonnen hat, welche lehrte, daß der Endophyt nur in den tieferen Zelllagen der Wurzel, in seiner dritten, der tiefsten Be-

1) a. a. O. pag. 94.

2) Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XIV, 1896.

hausungsregion Sporangiolen hervorbringt[1]). Vom Anfang der Infektion an bis zu einem höheren Alter des Prothalliums tritt unser Endophyt in der Sporangiolenform am häufigsten auf. In den frisch befallenen Zellen treten zunächst an feinverzweigten Hyphenenden nur kleine, kugelförmige Anschwellungen hervor, die sich je nach Umständen mehr oder weniger schnell vergrößern und auch gegeneinander gepreßt unregelmäßige Formen annehmen. Die Zellkerne solcher Sporangiolenzellen lassen keine Veränderung erkennen, und in den Zellen entstehen mit dieser Pilzform zugleich Stärkekörner und Fettkörper, die auch nach weiterer Ausbreitung des Pilzes in ihnen kaum ganz verschwinden. Auch scheitelwärts in den noch unbefallenen Zellen zeigen sich Baustoffe im Überfluß, für welche zunächst noch eine besondere Speicherschicht im jungen Prothallium fehlt.

Dieses neue und übersichtliche Bild der jungen Genossenschaft, welches die Figuren 19 und 20 veranschaulichen, dürfte für eine Deutung leicht erscheinen. Auch dieser Pilz, der das junge Prothallium aus seiner Lethargie zu reißen vermochte, wird in seinen beiden intrazellulären Wuchsformen ein notwendiger Helfer bei der Zubereitung des Baumaterials sein, dessen Rohstoffe noch nicht durch Absorbierungshaare, sondern mittels der Oberfläche des Pflanzenkörpers endosmotisch aufgenommen werden. Auch dürfte ja die einzelne Infektionshyphe durch eine Zuleitung nötiger Stoffe Dienste leisten. Die beiden Pilzformen in den Zellen sind auch in alten Prothallien nicht abgetötete und aufgebrauchte Verdauungsformen. Daß die Filzmassen den Hyphenknäueln anderer Gamophyten von Lycopodium analog sind, liegt nahe. Aber auch die Sporangiolen dürften solche Pilzorgane vorstellen, durch welche dem Zellplasma gelöste organische Substanz in brauchbaren Verbindungen überliefert wird.

Zweite Entwicklungsstufe.

Durch ein Wachstum mittels eines Scheitelmeristems wird diese Entwicklungsperiode auch hier charakterisiert. Eine Zerlegung der Scheitelzelle leitet diese neue Wachstumsweise ein (Fig. 20), und es bildet sich nunmehr am Scheitel des Prothalliums ein ungeschichtetes Meristem, durch dessen anti- und perikline Teilungen bei deutlichem Initialwachstum ein birnförmiger Zellkörper von radiärem Baue gewonnen wird (Fig. 21). Solch junges Prothallium besitzt in seinem Innern ein Parenchym von unregelmäßigen polyedrischen Zellen, dem jede Differenzierung fehlt. Aber an der Peripherie des Prothalliums

1) a. a. O. pag. 150.

macht sich bei seinem weiteren Wachstum allmählich eine beachtenswerte Sonderung einer einschichtigen, flachzelligen Epidermis bemerkbar, welche in zunehmender, reicher Anzahl Rhizoide entwickelt (Fig. 22 u. 23). Auch ist noch die Differenzierung einer zweiten einzelligen peripherischen Schicht, einer Hypodermis, hervorzuheben, die namentlich an älteren Formen deutlich hervortritt (vgl. Fig. 25 u. 27) und als besonders charakterisirte Pilzwohnung auffällt.

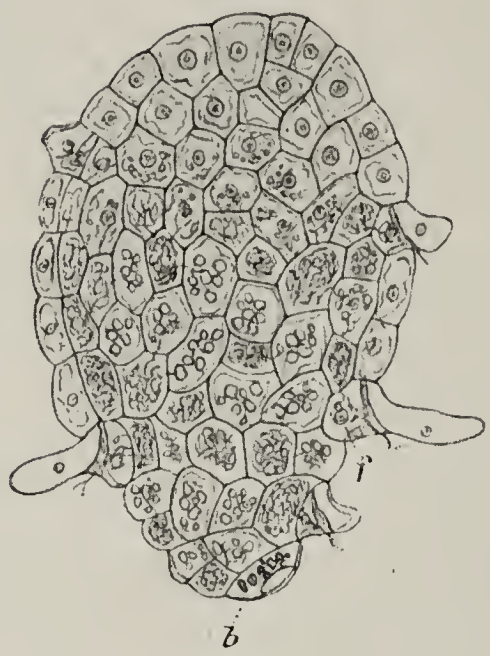

Fig. 21.

Fig. 21. Junges, birnförmiges Prothallium mit den ersten Rhizoiden. *f* Eine Fersenzelle des Rhizoidenfußes, *b* Basalzelle. Vergr. 170.

Fig. 22 u. 23. Junge, birnförmige Prothallien der zweiten Entwicklungsstufe in Oberflächenansicht. Vergr. 122.

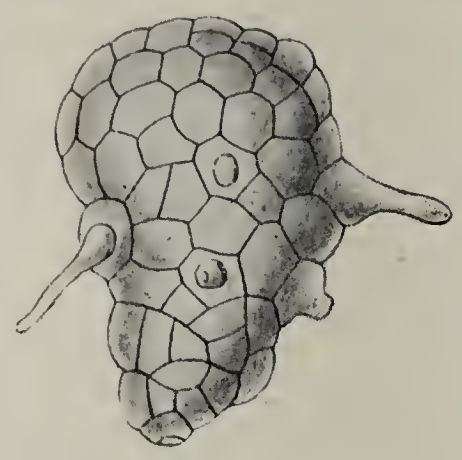

Fig. 22.

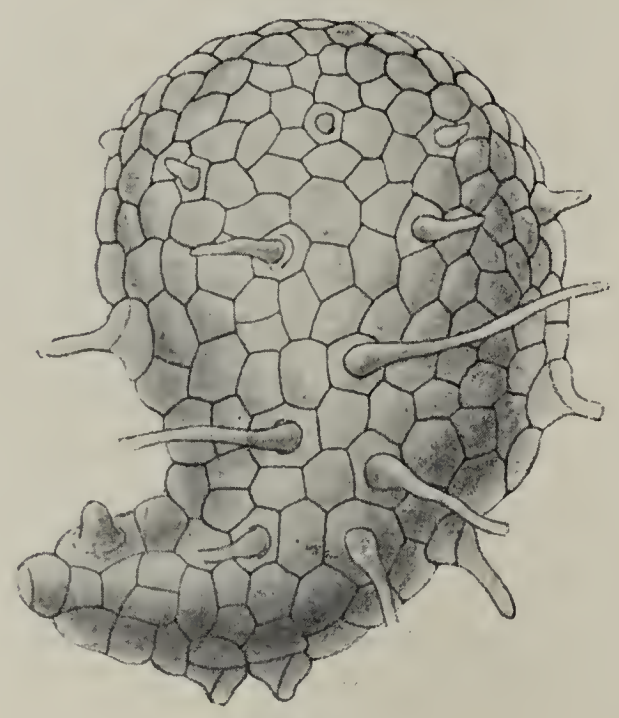

Fig 23.

Diesen sich zuerst aufbauenden ältesten Teil des Prothalliums trifft man häufig an größeren Formen als gekrümmte Spitze an (vgl. z. B. Fig. 23, 34 u. 35), und wir wissen nun schon, daß auch an dieser Art bei Beginn der zweiten Entwicklungsperiode der Geotropismus sich Geltung verschafft und diesen jungen Gewebekörper nunmehr im Boden senkrecht aufwärts führt. Die größere oder kleinere Abweichung der Wachstumsrichtung von der Senkrechten in der ersten Entwicklungsperiode bringt also auch hier die mehr oder weniger hervortretende Spitzenkrümmung hervor.

Rhizoid und Endophyt. Die Rhizoide dieses Gamophyten verdienen als sehr interessante Organe unsere besondere Aufmerksamkeit.

Jedes Wurzelhaar zeigt, im radiären Längsschnitt des Prothalliums gesehen, einen auffallend konstruierten, in zwei Zellen geteilten Haarfuß (Fig. 24 *D*). Bleibt man bei dem Bilde, welches diesen basalen Teil mit einem Fuße vergleicht, so ist der stets scheitelwärts gerichtete basale Rohrteil ein vorderes geringeres Fußstück, die Fußspitze (*rh*), und die stets nach abwärts zeigende untere und größere Zelle die Sohl- und Fersenzelle (*f*). Dieser immer gleich gebaute Fußteil der Rhizoide gibt nur in solcher Seitenansicht der Fig. 24 *D* ein richtiges

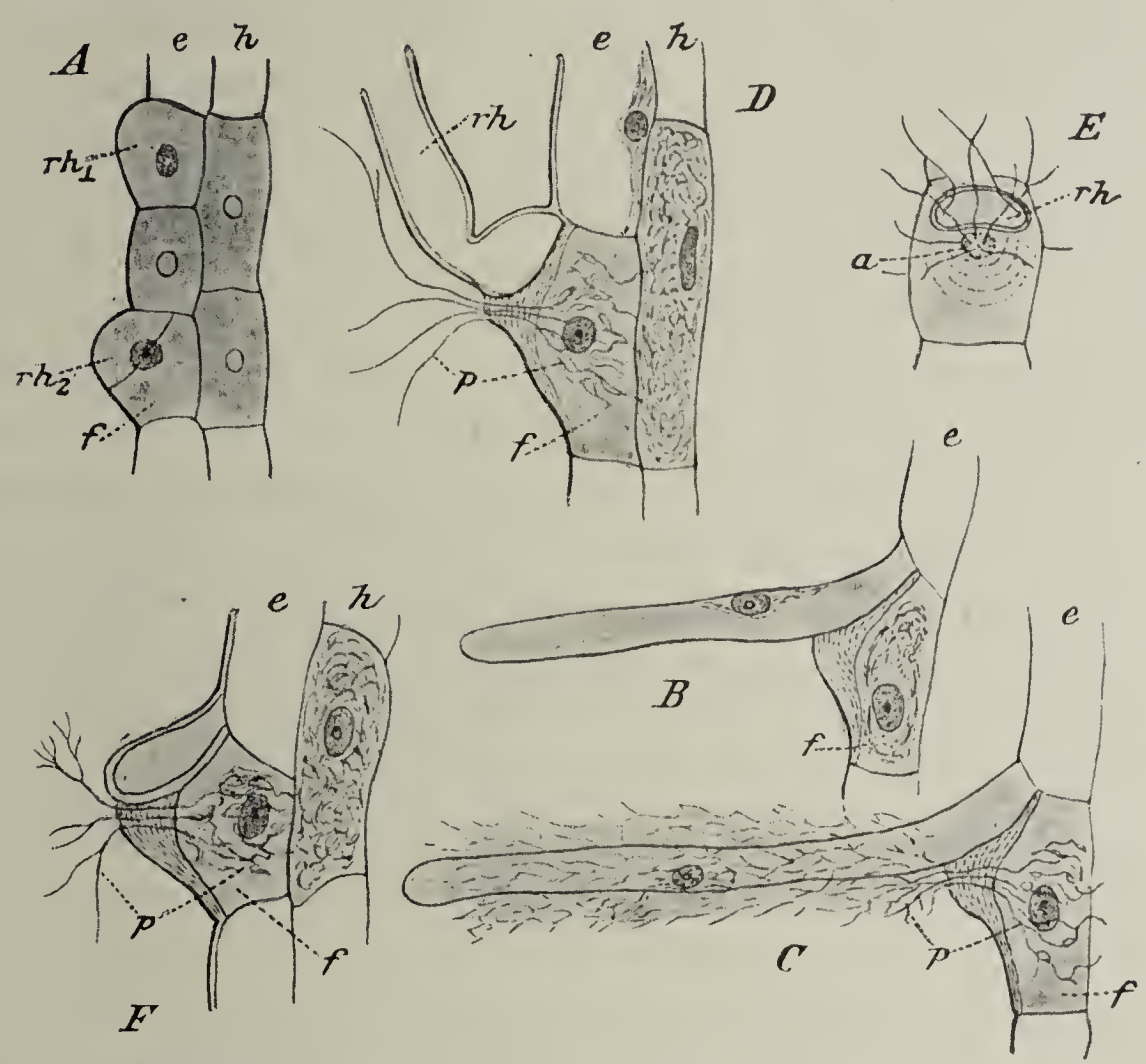

Fig. 24. *A—F* Rhizoide, die in radialen Längsschnitten des Prothalliums gezeichnet sind. *e* Epidermis, *h* Hypodermis, *rh* das Rhizoid, *f* die Fersen- oder Provokations-, auch Pilzausführungszelle des Haarfußes, *p* der ausstrahlende Pilz. *A* Erste Entwicklungsstadien des Rhizoids. *B* Junges Haar, dessen Fersenzelle *f* noch pilzfrei ist. *C* Ein Haar, von dem aus seiner Basis ausgetretenen Pilze umsproßt. *D* Haarfuß eines älteren Haares mit einer Verbiegung am Haarrohre. *E* Solches in Oberflächenansicht, *rh* das Haarrohr im Querschnitt und *a* die Austrittsmarke des Endophyten. *F* Haarbasis ohne eine Entwicklung der eigentlichen Haarröhre. Vergr. 270.

Bild und wird in anderen Schnittansichten unklar. Man erkennt nun an solcher Aufnahme (Fig. 24 *D*), daß der weit in das Substrat reichende absorbierende Teil, also das Haarrohr, die von ihm im Humus aufgenommenen Stoffe noch direkt der darüberliegenden Epidermiszelle zur weiteren Verbreitung und Verarbeitung zuleiten kann. Die andere stets in der Wachsrichtung des Prothalliums abwärts zeigende größere Zelle, die Sohl- und Fersenzelle (*f* in Fig. 24), hat in jedem Falle nach

außen und nach dem Haarrohr hin, besonders aber in der ihm angrenzenden Ecke eine starke, sekundäre Verdickung ihrer Membran aufzuweisen. Anderen Epidermiszellen fehlen verdickte Außenwände. Der Inhalt dieser Haarfuß-Zelle erscheint durch die sekundär verdickte Zellulose-Membran nach außen hin sowohl gegen die absorbierten Stoffe des eigentlichen Haares als auch gegen einen direkten Eintritt der Humusstoffe für seine besondere physiologische Aufgabe abgestaut oder abgesperrt zu sein. Keine dieser Haar-Fersenzellen ist ohne Pilzmyzel, und immer erkennt man, daß Pilzfäden aus einer angrenzenden verpilzten Hypodermiszelle (*h* in Fig. 24) in sie eintreten, sich in ihr, wie in einer Wirtszelle, zu kräftigem, verzweigtem, auch unregelmäßig verdicktem Pilzmyzel entwickeln und stets durch den stärksten Teil der Zellulosemembran, d. i. an der dem Haarrohr angrenzenden Zellecke, in mehreren Fäden auswandern.

Diese physiologisch höchst bedeutungsvolle Haarfußzelle erscheint somit als eine Animier- oder Provokationszelle, welche einmal den Pilz, vielleicht mit gewissen Enzymen, aus dem Innern des Prothalliums zur Einkehr reizt, ihn dann gut pflegt und, nachdem die Reizstoffe im Zellinnern aufgebraucht, durch solche, mit denen ihre verdickte Zellwand imprägniert ist, zur Auswanderung durch diese in das Substrat zwingt. Diese Pilzexpeditionszelle, wie sie in Fig. 24 *B*—*F* dargestellt ist, fehlt keinem Rhizoid des Prothalliums. Ein solcher Haarfuß, von oben gesehen, läßt deutlich das Haarrohr im Querschnitt erkennen (*rh* in Fig. 24 *E*) und von der Expeditionszelle *f* fällt besonders das Austrittsmal des Pilzes, der Pilzkrater (*a* in Fig. 24 *E*), als eine rundliche, matte Stelle auf, von welcher die Pilzenzyme die primäre Membran verschwinden ließen. Das Haarrohr aber ist stets pilzfrei.

Die Entwicklung dieses eigenartigen Organs kann nur in radiären Längsschnitten unseres Saprophyten richtig erkannt werden. Nahe dem Meristem wölbt sich eine Epidermiszelle zur Haarentwicklung etwas hervor (rh_1 in Fig. 24 *A*) und teilt sich darauf durch eine schiefe nach Innen scheitelwärts etwa auf die Mitte der Antikline geführte Wand in eine obere, die eigentliche Haarzelle, und in eine untere, die Sohl- und Fersenzelle oder auch Pilzexpedierzelle des Haarfußes (rh_2 in Fig. 24 *A*). Während darauf das Haar auszuwachsen beginnt, erhält die andere Zelle als einzige unter allen übrigen Epidermiszellen die sekundäre Zelluloseverdickung an ihrer Außenwand und dadurch ihre Abstauung. Auch wird sie für ihre Funktion mit größerem Zellkern und dichtem Plasma ausgerüstet (Fig. 24 *B*). Damit erscheint dieser Zellagentprovokateur für seine Aufgabe fertig zu sein. Seine geheime Aus-

rüstung ist Geschäftsgeheimnis. Hat dann im Inneren des Prothalliums der Endophyt in der Hypodermisschicht die Höhe einer fertig entwickelten Provokationszelle erreicht, so nehmen sogleich einige seiner Fäden aus ihr, sicher einer chemotropischen Reizung folgend, Eintritt in eine solche Haarfußzelle. Daß die übrigen Epidermiszellen pilzfrei bleiben, wurde schon hervorgehoben. Nur einige unregelmäßige Verzweigungen geht der Pilz in dieser Zelle ein und eilt, nahe dem Haarrohr, durch die stärkste Membranverdickung in einer Anzahl sehr feiner Fäden hinaus. Hier verzweigt sich das Myzel vielfach filzig und umspinnt mit seinem Filze das junge, in Funktion getretene Haar und durchwächst auch das Substrat (Fig. 24 *C*). Es sei hierbei noch besonders hervorgehoben, daß die beiden sehr verschiedenen Absorptionsorgane, die gewiß auch dem Humus verschiedene Stoffe abgewinnen, getrennte Zuleitung zum Prothallium besitzen.

Wenn auch die Ausbildung des Haares nicht immer gerät, die der Expeditionszelle schlägt nie fehl. Man trifft Fälle an, bei welchen es bei einer Rhizoidanlage nur zur Auswölbung der Epidermiszelle kam, dann verdickte diese Zelle ihre Außenwand und setzte darauf eine Pilzauswanderung mit Erfolg in Szene. Fig. 24 *F* zeigt einen Fall, bei welchem die Teilung in der Rhizoidmutterzelle wohl eintrat, allein das Auswachsen der Haarrohrzelle unterblieb und nur die Ausbildung und die Funktion der Pilzausführungszelle, wie es scheint der wichtigste Teil der Haaranlage, war gediehen.

Auf das reiche Vorkommen der Rhizoide an unserem Prothallium wird besser später, bei dem Studium der älteren Formen aufmerksam zu machen sein. Hier soll nur noch folgendes bemerkt werden: da jedes Wurzelhaar mit einer Pilzexpeditionszelle verbunden ist, so dürfte die Funktion beider Organe im besonderen ursächlichen Zusammenhange mit einander stehen. Die reiche Pilzdurchfilzung des Substrates in der Umgebung des jugendlichen Haares von seinem Fuße her (Fig. 24 *C*) könnte vielleicht dafür sprechen, daß in dem Bereiche der endosmotischen Stoffe des Rhizoids der Pilz sich gut ausbreiten und Beute machen kann, und die Ausbeutung des Humus in solcher Rhizoid-Pilz-Kompagnie besonders vorteilhaft für beide Symbionten sein werde. Bei den in Funktion stehenden Haaren haftet das Pilzgeflecht mit den Humusteilchen fest dem Haarrohre an, bei älteren ist dies nicht mehr der Fall.

Bei meiner ersten Darstellung des Prothalliums von L. Selago habe ich leider den interessanten Bau der Rhizoidfüße übersehen, da ich solche hauptsächlich an Querschnitten eingehend prüfte und zeichnete,

in welcher Ansicht sie aber unklare Bilder geben (man vgl. a. a. Tafel 7 Fig. 39).

Treub[1]) hat an den Rhizoiden des Prothalliums von L. Phlegmaria einen ähnlichen, wenn auch nicht gleichen, dennoch sehr bemerkenswerten Haarfuß gefunden. Es schneiden die Haare hier durch eine zu ihrer Längsrichtung quere Wand ihren ganzen basalen Teil für die Fußzelle ab, und es verdickt die eigentliche Haarzelle ihre nach der Fußzelle gerichtete Wand. Der Endophyt des Prothalliums, welcher im Inneren desselben nur Knäuel aus dichten Fäden bildet, nimmt Eintritt in die Fußzelle, und ein oder zwei Fäden treten an der Seite der Haarfußzelle ins Substrat und umspinnen das Haarrohr. Diese Erscheinung ist auch an diesem Prothallium ganz beständig, und jeder Haarfuß hat seine Pilzexpedition. Allein die Absorptionsstoffe des eigentlichen Haares scheinen nur einen indirekten und durch die Abstauung mangelhaften oder vielleicht keinen Zutritt zum Prothallium erlangen zu können.

In dem Prothallium von L. Selago fährt der Endophyt zunächst in der Weise, wie er begonnen, fort, mit seinen beiden Wohnformen Zelle für Zelle auszufüllen. Doch mit der eintretenden Differenzierung einer Epidermis meidet er diese äußere Schicht bis auf ihre Haarfersenzelle, und die zweite, die Hypodermis, bezieht er nur noch mit seinem Filzmyzel.

Dritte Entwicklungsstufe.

Ganz wie in der entsprechenden Entwicklungsstufe der oben beschriebenen Prothallien wird auch hier eine nochmalige Änderung des Scheitelwachstums vorgenommen. Das Scheitelwachstum geht in ein Randwachstum über, womit endlich auch eine Differenzierung eines neuen achsilen Gewebes Hand in Hand geht (Fig. 25).

Der kleine Prothalliumkörper beginnt beim Eintritt in diese Entwicklungsstufe sich scheitelwärts allmählich zu verbreitern, und das erstere sich fleißig teilende, kleinzellige Meristem, welches die kurzen polygonalen Zellen des Pilzquartiers schuf, drängt mit seiner Tätigkeit aus der achsilen Scheitelstellung ringsum achsifugal zur Seite (*m* in Fig. 25) und überläßt einem größerzelligen, sich seltener teilenden sekundären Meristem die Scheitelmitte (*gm* in Fig. 25), welches nun ein neues zentrales Zellgewebe, das Leit- und Speichergewebe, dem Prothallium einbaut.

---

1) a. a. O. II, § 6, Pl. XXII.

So wächst das Prothallium in tieferem und festem Erdreich, wo es schlecht ernährt wird, in enger und mehr gestreckter Form, aber zunächst in radiärem Bau aufwärts. Dagegen entsteht unter günstigen Bedingungen in lockerem Erdreich, namentlich nahe der Erdoberfläche, eine konische, recht verbreitete radiale Oberflächenform in lebhafter Ergrünung, wie ich solche schon früher durch die Figuren 12, 25 und 37 auf Taf. VI veranschaulicht habe. Das zentrale Gewebe solcher Formen hat gute Ausbreitung erfahren; seine stets pilzfreien Zellelemente sind gestreckt und weitlumig und speichern Stärke im Überfluß (a. a. O. Fig. 37 auf Taf. VI). Das sich emporarbeitende Meristem des zentralen Gewebes, welches für seine Erweiterung vom Randmeristem nach Bedarf Ergänzung findet, zeigt sich dann endlich in seiner generativen Eigenschaft. Es entwickelt Archegonien, Antheridien und Paraphysen in reicher Anzahl (siehe a. a. O. Fig. 37 auf Taf. VI). Kommt es dann bei solchen Formen zur Entwicklung eines Embryos, so empfängt derselbe durch die im generativen und abwärts im zentralen Leitgewebe aufgespeicherten Baustoffe eine vorzügliche Versorgung.

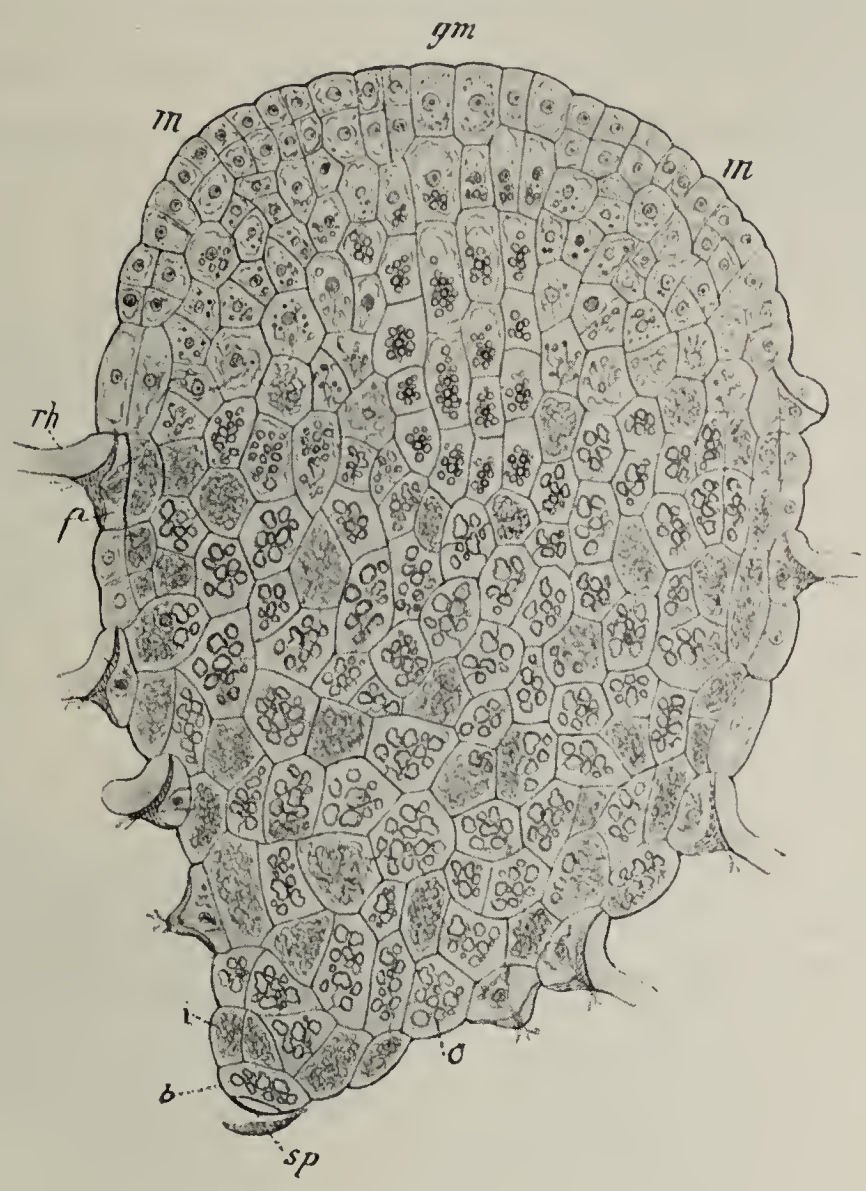

Fig. 25. Medianer Längsschnitt durch ein junges Prothallium im Beginn seiner dritten Entwicklungsstufe. *sp* Sporenschale, *b* Basalzelle, *i* filziges Pilzmyzel und *o* Sporangiolen in den Zellen. *rh* Rhizoidröhre und *f* Fersenzelle eines Haarfußes. *m* Randmeristem, *gm* generatives Meristem. Die reiche Ausstattung des zentralen Gewebes mit Stärkekörnern ist nur angedeutet. Vergr. 122.

In meinen Topfkulturen gewann ich die gedrungenen, äußerlich den jungen Prothallien von L. clavatum und L. annotinum ähnlichen Formen nicht. Ich erzielte nur die gestreckten Formen, wie sie die Figuren 32—35 darstellen. Aber auch solche besitzen immer in ihrem unteren Teile den radiären Bau, wie ihn die Fig. 26 mit dem zentralen Gewebe im Querschnitt darstellt. Dieses Bild zeigt allerdings die schöne,

auffallende Differenzierung nicht, welche z. B. eine gleiche Aufnahme des Prothalliums von L. complanatum darbietet (vgl. Bot. Zeit. 1908, pag. 170, Fig. 6). Wenn auch die Epidermis besonders durch ihre gestreckten, pilzfreien Zellen gut hervortritt, so ist doch das weitere, bis an das zentrale reichende innere Gewebe ein parenchymatisches, gleichförmiges Pilzquartier. Eine Palisadenschicht fehlt, weil dieses Prothallium einer Entwicklung in tieferen Bodenschichten nicht angepaßt erscheint.

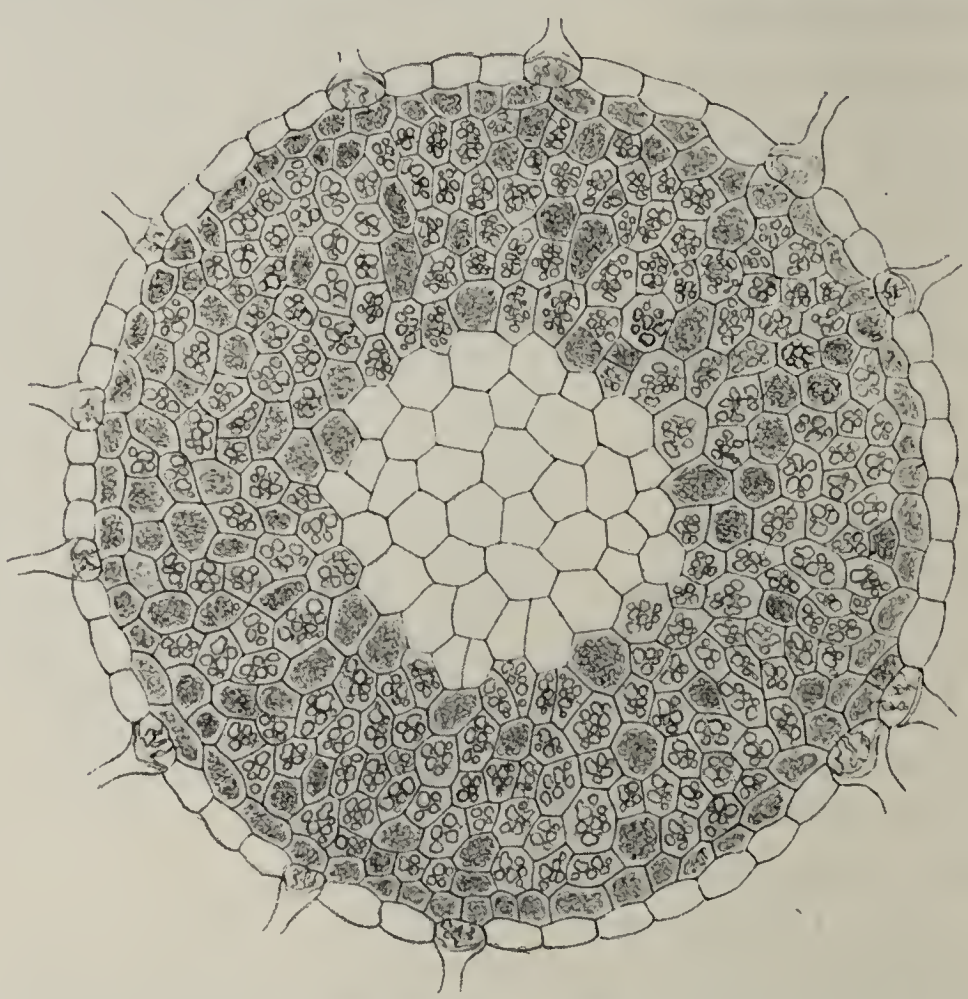

Fig. 26. Querschnitt durch einen oberen, radiär gebauten Prothalliumteil mit pilzfreiem, zentralen Gewebe, ringsumgeben von den Schichten des Pilzquartiers. Die pilzfreie Epidermis zeigt sich durch pilzführende Haarfußzellen unterbrochen. Vergr. 130.

Die im Bodeninneren wachsenden gestreckten Prothallienformen führen bald nach kürzerem oder längerem, weiterem oder engerem radiären Wachstum durch ein Vorstreben des Randmeristems von einer Seite in ein dorsiventrales über. In Fig. 32 auf Taf. VI meiner früheren Abhandlung über dieses Prothallium habe ich eine derartige Form in Oberflächenansicht bei 50facher Vergrößerung dargestellt. Man sieht an dieser Zeichnung, daß dieser Gamophyt über dem kurzen, ringsum mit Rhizoiden besetzten Teile auf einmal beginnt, auf der einen Seite einzelne oder in Gruppen gestellte Antheridien zu erzeugen, welche mit kleinen oder größeren Paraphysen umstellt werden. Solcher deutlich erkennbaren generativen Seite ist die andere mit Rhizoiden besetzte als vegetative gegenüberzustellen.

Die Gelegenheit, dieses Prothallium noch einmal zur Besprechung zu bringen, benutze ich, um seine gestreckten Formen auch in medianen Längsschnitten zu veranschaulichen. Figur 27 zeigt solch ein Beispiel seiner Überführung aus der radialen in die dorsiventrale Form. Dadurch, daß das Randwachstum des Prothalliums an einer Seite ganz eingestellt wurde, konzentrierte es seine Kraft, um in der dorsiventralen Form leichter vorzudringen. In solcher Ansicht kann die vegetative Seite mit dem Pilzquartier und den Rhizoiden von der generativen von Anfang an ganz deutlich unterschieden werden (Fig. 27). Denkt man

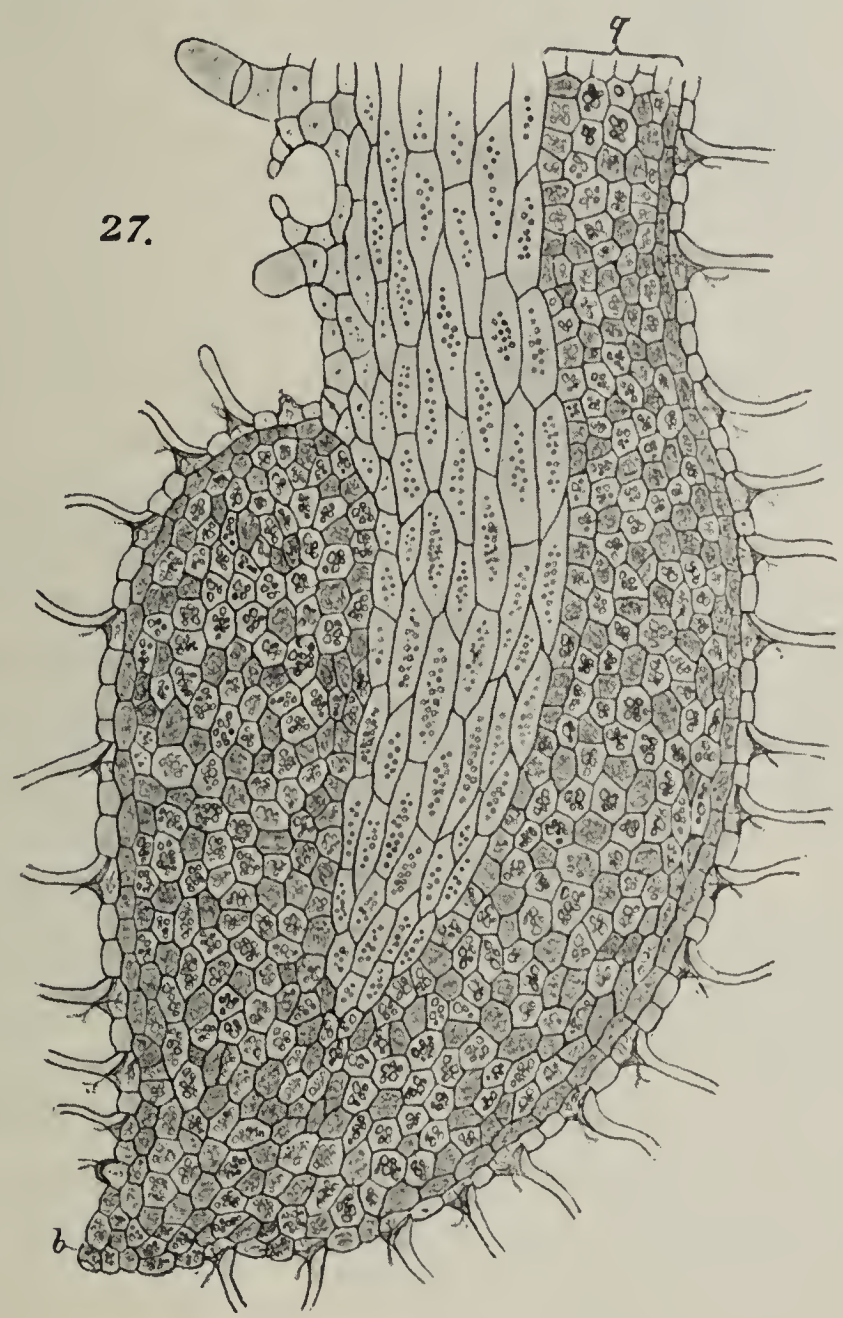

Fig. 27. Längsschnitt durch ein älteres Prothallium, der seinen radiär gebauten Teil im Übergange zu dem dorsiventralen zeigt. *b* Basalzelle, *q* das Pilzquartier. Die generative Seite zeigt ein leeres Antheridium und Paraphysen. Aus jeder Haarfuß-Fersenzelle treten Pilzfäden heraus. Vergr. 250.

Fig. 27.

sich den dorsiventralen Teil der Figur 27 in der Weise, wie er begonnen, nach aufwärts weiter entwickelt, und endlich sein Scheitelende so abgeschlossen, wie es die Figuren 28, 30 oder 31 zeigen, so hat man ein vollständiges Bild des ganzen, in gestreckter Form und dorsiventraler Ausbildung wachsenden Gamophyten.

Treub kennt eine dorsiventrale Ausbildung des Prothalliums von L. Phlegmaria nicht, obgleich dies einzelne seiner Darstellungen (z. B.

Fig. 1 u. 2 auf Pl. XIX und Fig. 1 auf Pl. XX) fast vermuten lassen; auch unterscheidet er vegetative und generative Zweige an ihm. Hier aber sind alle Auswüchse und Auszweigungen, wie letztere auch zuweilen vorkommen (vgl. Fig. 35 u. auf Taf. VI meiner früheren Abhandlung Fig. 4, 10, 16, 17, 31 u. 33) bilateral und generativ.

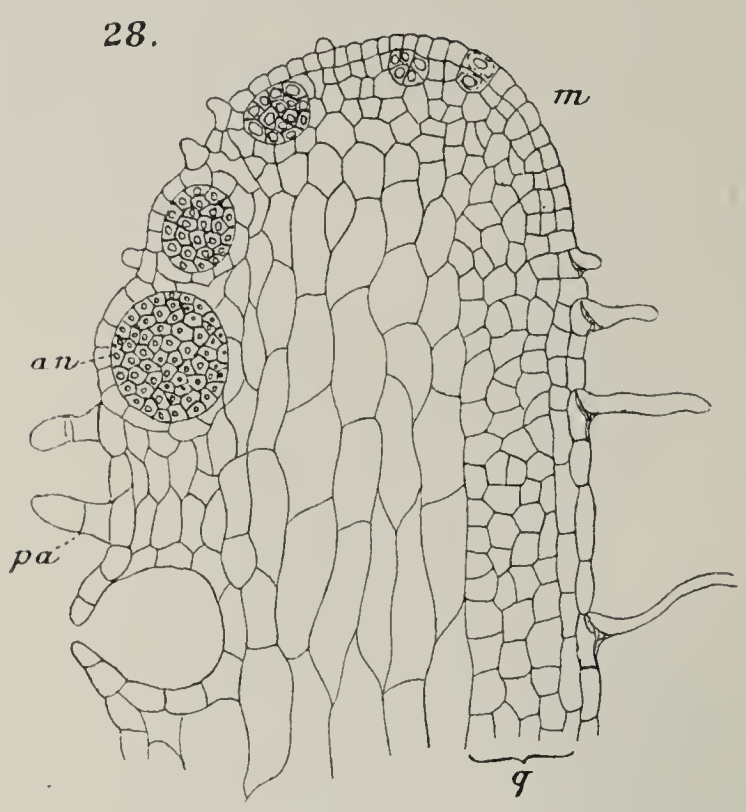

Fig. 28. Medianer Längsschnitt durch ein Antheridien entwickelndes dorsiventrales Sproßende eines Prothalliums mit *an* Antheridien und *pa* Paraphysen an der generativen und dem Pilzquartier *q* mit Rhizoiden an der vegetativen Seite. *m* Das Meristem. Vergr. 250.

Solche zylindrischen Prothallienteile werden scheitelwärts von einem ungeschichteten Meristem beherrscht (*m* in Fig. 28), welches nach der generativen Seite hin meristematische Zellen abgibt, von denen schon hoch am Scheitel Geschlechtsorgane und Paraphysen Anlage und Entwicklung finden, auf welche auch das Gewebe der ganzen generativen Seite zurückzuführen ist. Dann entsteht weiter vom Scheitelmeristem nach der Mitte des gestreckten Zellkörpers hin ein weit-, auch langlumiges Zentralgewebe, welches unter günstigen Umständen reich mit Stärke angefüllt erscheint (man vergleiche die Wiedergabe solches bilateralen Teiles im Querschnitt a. a. O. auf Taf. VI Fig. 38). An das zentrale Gewebe schließt sich nach der Rückseite, gipfelfern in scharfer Abgrenzung, das kleinzellige Parenchym des Pilzquartiers an (*q* in Fig. 28 u. 29), und peripherisch läßt die Rückenseite zwei, meist langgestreckte einfache Zelllagen unterscheiden, eine hypodermale und eine epidermale, welch letztere die in unserer Saprophytenwelt einzig dastehenden Rhizoide entwickelt.

Die Rhizoide treten an den bilateralen Prothallienteilen, namentlich, wenn sie schwach und dürftig sind, in geringerer Anzahl als an den radiären auf. Aber an stärkeren Sprossungen, namentlich an solchen, welche Archegonien erzeugen und sich auf die Entwicklung des Embryos einrichten, kommen sie dicht gestellt vor und erreichen ansehnliche Länge (Fig. 30 *C*).

Unter den einheimischen Prothallien von Lycopodium vermag diese Art die bestentwickelten Paraphysen aufzuweisen, welche denen

von L. Phlegmaria nicht nachstehen. An dürftigen Sprossen sind sie zwar kurz und einzellig, aber an stärkeren wachsen sie zu weiten und mehrzelligen Zellreihen in üppigen Formen aus. Auch verzweigte Formen, welche Treub hervorhebt und abbildet, traf ich, wenn auch selten, an (man vgl. Fig. 30 *C* und 31 mit Treubs Abbildungen a. a. O. auf Pl. XIX). Das Auswachsen der Spitzen dieser Haare zu Brutknospen habe ich bis jetzt nur in einem Falle angetroffen. Es wäre vielleicht eine empfehlenswerte Aufgabe, der vegetativen Vermehrungsweise dieses Prothalliums experimentell nachzuforschen.

Der Endophyt gewährt in dem erwachsenen Prothallium einen vollständigen Überblick seiner ganzen Ausbreitungsweise. Wie Fig. 27 erkennen läßt, ist ihm ein großes Gebiet, das gesamte kleinzellige Hautparenchym, zur Wohnung gegeben, welchem die Funktion der Aufnahme und Zubereitung der Nahrung bei unserem Ganzsaprophyten zusteht und welches äußerlich durch Rhizoide gekennzeichnet ist. In dem radiär gebauten Teile macht das Pilzquartier den größten Teil des Zellkörpers aus (man vgl. Fig. 26 u. 27), wo es das geringere, zentrale Leitgewebe, das er meidet, trichterförmig umgibt. In dem dorsiventralen Teile nimmt es die ganze vegetative Seite ein, wo es das Leitgewebe einseitig rinnig umfaßt (man vgl. die Querschnittaufnahme a. a. O. Fig. 38 auf Taf. VII). Nur die Epidermis dieses infizierten Prothalliumgebietes bleibt pilzfrei, mit Ausnahme der Rhizoidfersenzellen, durch deren jede der Pilz in Gesellschaft der Rhizoide seine Verbindung mit dem Substrat erlangt.

Als dieser so reichzellig untergebrachte und gut mit üppigen Pilzformen eingerichtete Endophyt einstmals als ein sehr schlichter Pilzfaden seinen Eingang in das Prothallium nahm, war es mit letzterem dürftig bestellt. Es vermochte nur ein paar basale Zellen zur Aufnahme für den Genossen zu bereiten, die es zwar selbständig schuf, aber damit das Ende seines selbständigen Könnens erreichte. Die Vereinigung mit dem Genossen brachte sogleich gute Ernährung und rüstigen Weiterbau durch das Meristem.

In dem basalen Prothalliumteile gefiel es dem Pilze anfangs in jeder Zelle. Er bezog mit seinen Organen zunächst alle Zellen, und Sporangiolen konnten sogar in peripherischen Zellen vorkommen. Als darauf das Prothallium aber weiter fortschreitend mit der Differenzierung einer Epidermis begann, trat auch zugleich einige Ordnung in der Besiedlungsweise des Pilzes ein. Er meidet die Epidermis und deren Haarröhren bis auf die Expeditionszellen der Rhizoide, und die zweite peripherische Schicht bezieht er nur mit Filzmyzel. Von da

aber nach dem Innern bis an das Zentralgewebe zeigt seine intrazelluläre Bewohnung beide Besiedlungsformen durcheinander (man vgl. Fig. 26 u. 27). Mit dem Filzmyzel, dessen Zellen in unregelmäßigen, aneinanderschließenden Zügen das Pilzquartier durchziehen, dürfte der Endophyt in seinem Wohnsitz eine sichere Grundlage gewinnen, von welcher er die feinen, einfachen oder verzweigten Fäden zur Bildung der Sporangiolen in benachbarte Zellen aussendet.

An Baustoffen ist selbst im Pilzquartier kein Mangel. Auch die mit Filzmyzel erfüllten Zellen lassen oft noch kleine Stärkekörner nachweisen, und in den mit Sporangiolen besetzten Zellen finden sich Fettkörper und größere zusammengesetzte Stärkekörner in reicher Zahl.

Bei dem Fortwachsen des Pilzes dem Meristem des Prothalliums zu, eilt er in der Hypodermis den übrigen Zellen des Pilzquartiers voraus, von wo aus er dann in der Höhe neuentstandener absorbierender Haare in deren Fersenzelle tritt und darauf im Substrat sein Absorptionsmyzel äußerlich dem Haare zugesellt (Fig. 24 *C*). Dies dürfte zu einer Ausbeutung des Humus in nutzenbringender Wechselwirkung dieser Organe und einer Zuleitung der von jedem nach seiner Eigenart gewonnenen Stoffe an die Mantelschicht des Prothalliums führen, wo eine weitere Verarbeitung vor sich geht.

Von der Hypodermis, aber auch vom Inneren der Pilzbehausung aus, folgt die Besiedlung weiterer Zellen zögernd nach. Und in dem reichen Inhalte der Zellen, in welchen der Pilz sich eben einnistet, werden zunächst feine, verzweigte Fäden sichtbar, die durch ein schnelleres Wachstum als Filzmyzel- und durch langsameres als die Sporangiolenform erkennbar werden. Ganz kleine, kugelige Anschwellungen an den Myzelenden verraten die Entstehung der Sporangiolen, welche je nach Umständen in kräftigen Prothallien schnellere, in dürftigen langsame Vergrößerung finden.

Das Zusammenleben zwischen Pilz und Prothallium kann auch an dieser Form als ein durchaus gutartiges gedeutet werden, da selbst bei älteren Formen selbst in ihren ältesten basalen Zellen weder eine Verdauung des Pilzes noch ein Absterben der Zellkerne bemerkbar wird.

Zur Biologie der Symbiose der Orchideen sind neuerdings von Bernard und Burgeff sehr wertvolle Arbeiten erschienen, welche gute Fortschritte zum Mykorrhizaproblem liefern und auch Licht auf die Symbiose der Lycopodienprothallien werfen dürften. So z. B. könnte die von Burgeff experimentell ermittelte Tatsache, daß bei den Orchideenpilzen ein großes Bedürfnis nach atmosphärischem Sauerstoff besteht, auch für den Pilz des Prothalliums von L. Selago Geltung haben, und

würde die kümmerliche Entwicklung dieser Prothallien in tieferen und festeren Erdschichten verständlich machen.

Wir bleiben aber der allgemeinen Mycorrhizafrage fern und beschränken uns hier lediglich auf das vorliegende schöne Beispiel eines Ganzsaprophyten. Wir erinnern uns zunächst der hilflosen Jugendform dieses Prothalliums, welche ohne Pilzinfektion zugrunde gehen mußte, und sehen darauf seine guten Erfolge in der Pilzgenossenschaft. Die Unterkunft des Pilzes in dem ganzen Rindengewebe ist seiner Aufgabe entsprechend geschehen; auch erscheint der regelmäßig wiederkehrende Zwang an den Pilz, jedem Absorptionsorgan des Prothalliums auch die Seinigen zu zweckmäßiger Wechselwirkung zugesellen zu müssen, ihn als Vasallen zu kennzeichnen. Gutes Weiterwachsen und eine reiche Speicherung von Baustoffen erzielt das Prothallium, eine üppige intrazelluläre Pilzeinrichtung erreicht aber auch dieser Endophyt, welcher in der selbständigen Humusausbeutung nur sehr feine, sich verzweigende Hyphen bildet. Das Laboratorium der Baustoffbereitung ist das ganze Rindenparenchym. In den vielen kleinen Arbeitszellen des Pilzquartiers geht die Zerlegung und Umformung der herbeigeführten Humusstoffe durch den Pilzgenossen unter Einwirkung des Zellplasmas vor sich. In diesen Zellen etabliert der Pilz unter dem Reize des Plasmas seine leistungsfähigen Humusumformungsmaschinen, die Filzmyzele und Sporangiolen, welche scheitelwärts immer aufs neue Vermehrung finden. Für eine gute Zuleitung des Humusmaterials sorgen die zahlreichen Rhizoide mit den regelmäßig an ihren Füßen hervortretenden Absorptionshyphen des Pilzes, ferner auch die Epidermis, deren äußere Wände ohne Verdickungen bleiben. Und die erste Speicherung der Arbeitserträge geschieht bereits im Pilzquartier selbst, besonders in den Sporangiolenzellen, darauf in den gestreckten pilzfreien achsilen Zellen.

Auch bei diesem Prothallium komme ich zu der gleichen Auffassung seiner Symbiose, wie ich sie schon früher annahm[1]) und auch für den Typus L. clavatum wiederholt habe.

Hinzufügen möchte ich hier noch, daß ich in Gesellschaft aller Prothallien von L. Selago, auch wenn sie verschiedenen Fundstellen entstammten, einen Fadenpilz vorfand, der mit kräftigem, etwa 3 μ starkem, sich vielfach verzweigendem Myzel, welches reich an Schnallenbildung war, auch zuweilen Fusionen zeigte, ganz nahe den Prothalliennkörpern den Humus durchzog, ohne eine Gemeinschaft mit den Prothallien einzugehen.

1) a. a. O. pag. 26.

Die Sexualorgane und der Embryo.

Wie wir wissen, erreicht auch dieses Prothallium in seiner dritten Entwicklungsstufe seinen blühfähigen Zustand, und wir haben die gedrungenen blühenden Formen, welche an der Erdoberfläche entwickelt sind, von den gestreckten, im Inneren des Erdreichs wachsenden zu unterscheiden. Wie aus einer in Figur 25 dargestellten radiären Form die Geschlechtsreife (siehe Figur 37 auf Tafel VI meiner früheren Abhandlung) gewonnen wurde, ist schon besprochen worden. Bei den bilateralen Prothallien trifft man zumeist Antheridien an, die in akropetaler Folge einzeln bei dürftigen Prothallien auch unvollkommen ausgebildet oder an stärkeren in Gruppen fortgesetzt entwickelt werden (siehe Fig. 32 auf Taf. VI), folglich finden sich meist immer reife Spermatozoiden vor. Dagegen entwickeln dann endlich solche Prothallien in günstigen Bodenverhältnissen namentlich nahe der Erdoberfläche unter Zunahme ihres Umfangs eine reiche Anzahl von Archegonien und stellen nach der Entwicklung eines Embryos ihr Endwachstum ein (Fig. 30 *C*). Ein Längsschnitt, durch solche Prothallienscheitel geführt, kann je nach den Umständen Zustände einer vollständigen Entwicklung der Antheridien (Fig. 28) oder der Archegonien (Fig. 29) bringen.

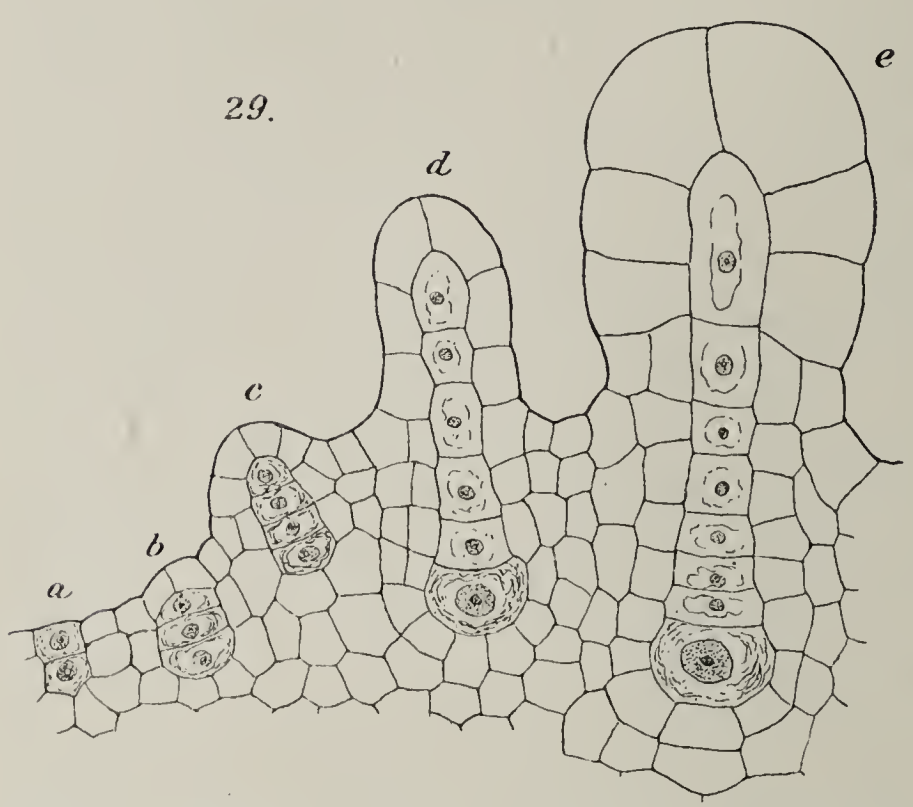

Fig. 29. Archegonien *a* bis *e* in den verschiedenen Entwicklungsstadien im Längsschnitt gesehen. Vergr. 270.

Antheridien sowohl wie Archegonien entstehen, wie bekannt, aus einer einzigen peripherischen Zelle im Meristem der generativen Seite, und es läßt sich hier gut verfolgen, daß die durch eine Perikline abgetrennte peripherische Zelle bei den Antheridien der meist einschichtigen Deckelschicht und bei den Archegonien nicht periklin geteilten Halszellen den Ursprung geben. Die zweite innere Zelle von der Anlage der Geschlechtsorgane läßt dann bei den Antheridien die Spermatozoiden-Mutterzellen, bei den Archegonien die Halskanalzellen und das Ei entstehen. Gut entwickelte Antheridien sowie auch Archegonien

erhalten vom inneren, diese Organe umgebenden Gewebe eine Umscheidung. Bei meiner früheren Darstellung dieses Prothalliums hatte ich eine besondere Abbildung der Archegonien unterlassen, die ich durch Fig. 29 nachtrage. Es soll damit neben anderen Gleichheiten, welche dies Prothallium mit dem von L. Phlegmaria finden läßt, gezeigt werden, daß ihre Archegonien mit Ausnahme der Zahl der Halskanalzellen mit

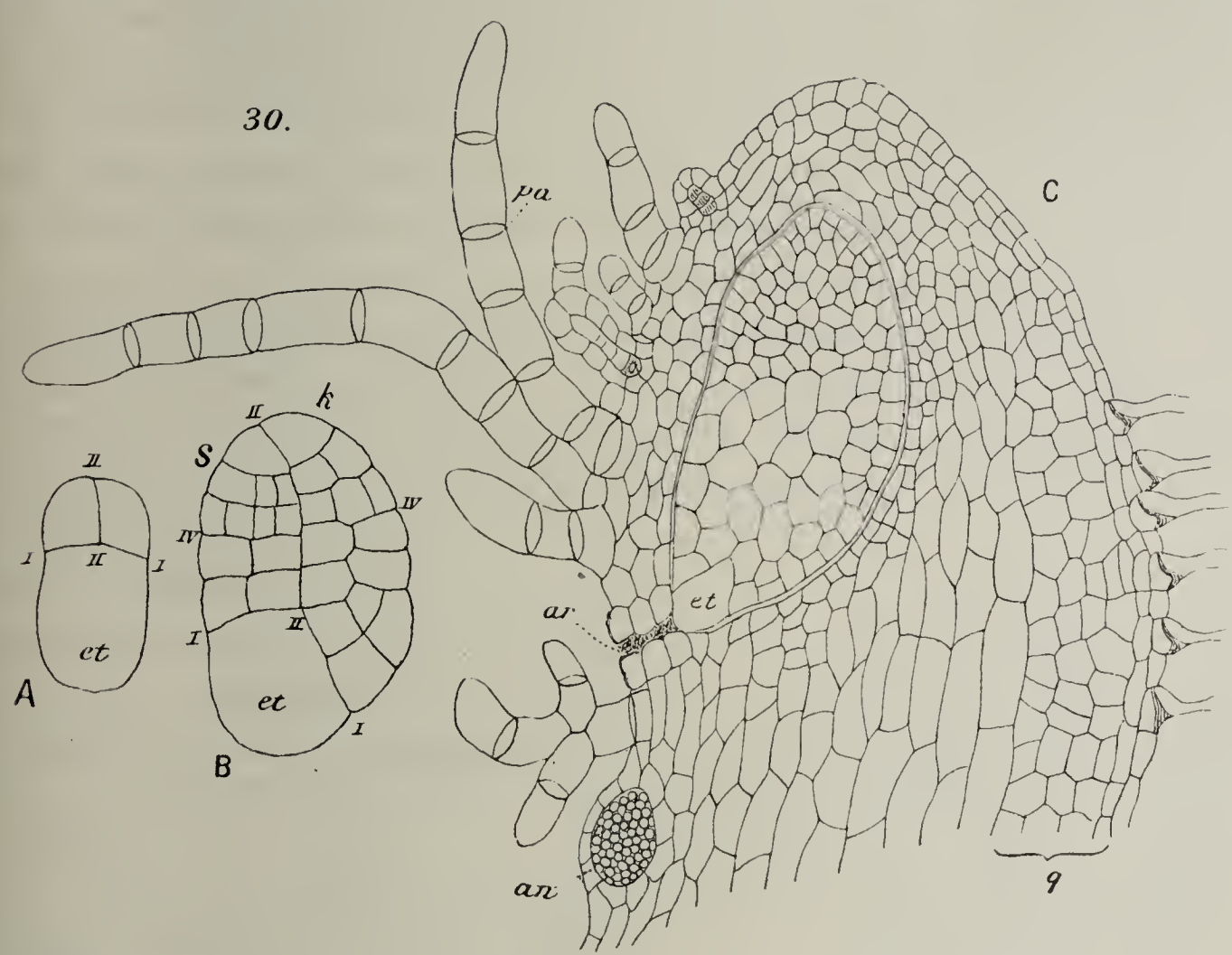

Fig. 30. *A* und *B* junge Entwicklungsstadien des Embryos im Längsschnitte. *et* Embryoträger, *I* die Basalwand, *II* die Transversalwand und *IV* die die Stammetage vom Fuße (dem Epibasal) trennende Wand, *s* die Scheitelseite und *k* die des Keimblattes. Vergr. 240. *C* Medianer Längsschnitt durch ein stärkeres, Archegonien besitzendes, auch einen Embryo entwickelndes Prothalliumende. *an* Ein Antheridium, *ar* Archegonien und *pa* Paraphysen auf der generativen, Wurzelhaare und das Pilzquartier *q* auf der vegetativen Seite. Der eingeschlossene Embryo ist im Sinne der Figur *B* aufgenommen. Vergr. 96.

den einfachen, achsial ungeteilten Formen gut übereinstimmen. Namentlich ist an unserem Prothallium auch der tiefere Einbau der Eizelle in das generative Gewebe hervorzuheben, der namentlich aber bei dem von L. complanatum neben der großen Anzahl der Halszellen besonders auffällt.

Zur Darstellung der Entwicklung des Embryos, die mir mein früheres Material nicht vollständig zu verfolgen gestattete, will ich, gestützt auf die Figuren 30 und 31, noch einiges (zur Vervollständigung) nachtragen. Mehr noch wie bei L. Phlegmaria findet hier die

Entwicklung des Embryos einen klaren Ausdruck. So ist von der Aufführung des Grundbaues die durch Wand IV erfolgte Gliederung des Embryos in die Fuß- und Sproßetage später noch an erwachsenen Keimpflanzen auffindbar (man vgl. Fig. 30 *B*, *C*, 31 und a. a. O. auf Taf. VII, Fig. 42 u. 43).

Der Fuß des monokotylen Embryos wird der schwachen Prothalliumform entsprechend wenig umfangreich und bleibt hinter der Größe der voluminösen, kugelig hervorgewölbten Saugorgane der großen Prothallientypen von L. clavatum und L. annotinum sehr zurück. Nur wenig wölbt er sich in das Prothallium vor und wird an dieser konvexen Stelle auch etwas papillös, aber nicht so stark, wie bei dem entsprechenden Organ des L. Phlegmaria.

Die Eizelle wird nach ihrer Befruchtung eine verhältnismäßig große, zartwandige Zelle, bevor sie ihre Teilung eingeht. Die erste Teilungswand (Basalwand, I in Fig. 30) schneidet von der Eizelle nach dem Archegoniumhalse hin den Embryoträger (*et* in den Figuren) ab, welcher, soweit ich gesehen, immer einzellig bleibt und noch an erwachsenen Keimpflanzen als erste größte Zelle des Fußes am Mutterarchegonium hervortritt (man vgl. alle bezüglichen Figuren). Daß nun die Wände II und III (Transversal- und Medianwand) die bekannten achsilen Längsteilungen, welche die Oktanten ergeben, und die Epibasalwand die quere Teilung derselben unternehmen und den Grundbau vollenden, sind bekannte, aber hier besonders gut hervortretende Tatsachen. Auch die Zurückführung der einzelnen Organe des Embryos auf die Teile des Grundbaues erscheint hier mög-

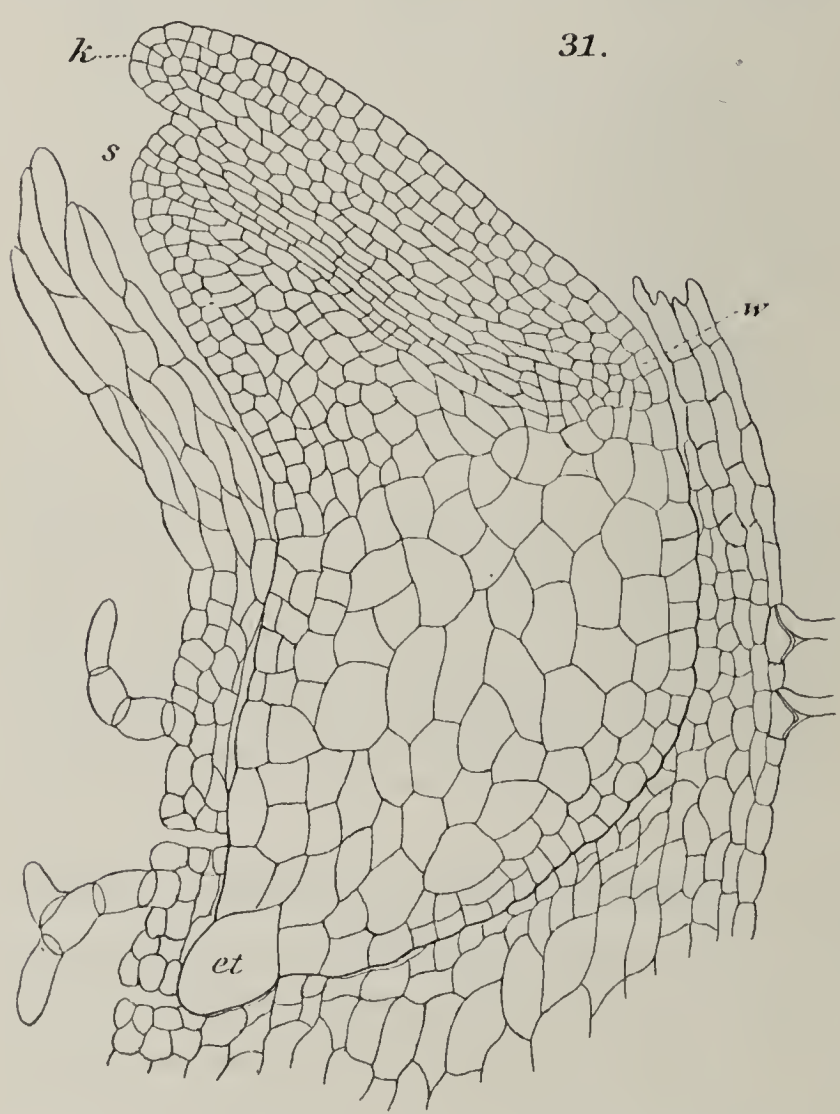

Fig. 31. Das Ende eines Prothalliums mit junger, eben ausbrechender Keimpflanze. *et* Embryoträger. Die Scheidung zwischen Fuß- und Sproßetage ist gut erkennbar. *w* Anlage der ersten Wurzel, *s* Sproßscheitel und *k* das erste Keimblatt. Vergr. 96.

lich. Das ganze zwischen Wand I und IV liegende epibasale Glied wird zur Fußetage (Fig. 30 *B*), die halbkugelige, über Wand IV sich aufbauende Sproßetage ergibt in dem dieser Wand angrenzenden Teile das Hypokotyl (vgl. Fig. 30 *B* mit 31). Die Stammknospe selbst geht aus den beiden oberen, an der konkaven Seite der Transversalwand liegenden Oktantenteilen hervor, und die beiden Oktanten der konvexen (der vorgewölbten Fußseite) geben dem Keimblatte den Ursprung.

Früh schon nimmt der Embryo im Prothallium die durch den Geotropismus bedingte aufrechte Richtung an und erhält dabei die L. Selago und L. Phlegmaria charakterisierende Form (Fig. 30 *B* u. *C*).

Eine Kalyptra, welche, wie in dem Prothallium von L. Phlegmaria, den Embryo haubenartig überwächst, fehlt hier. Der Embryo streckt sich im Prothallium sein Gewebe absorbierend vor, zersprengt endlich dasselbe und wächst dann, je nach seiner Lage zur Erdoberfläche, mit einer mehr oder weniger interkalaren Streckung seines Hypokotyls dem Lichte zu, wo er ein tiefes Grün annimmt.

Die erste Wurzel tritt spät am Grunde des Hypokotyls nahe der Fußetage hervor. Über ihre Anlage, sowie über die weitere Entwicklung der Keimpflanze verweise ich auf meine frühere Darstellung.

Die zum Schluß noch beigefügten Abbildungen einiger blühenden und Keimpflanzen entwickelnden Prothallienformen von L. Selago (Fig. 32—35) sind Ergebnisse meiner Topfkulturen. Dieselben brachten mir nicht die Mannigfaltigkeit der Formen, welche die im Freien gefundenen wohl darzubieten vermögen (man vgl. a. a. O. Fig. 1—32 auf Taf. VI). Dennoch habe ich ihre Entstehung als eine solche, die zum ersten Male aus einer eigenen Kultur gewonnen wurde, freudig begrüßt.

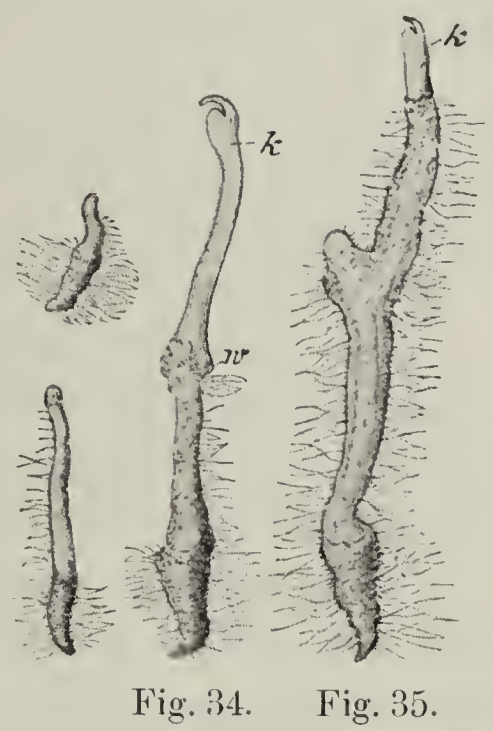

Fig. 32—35. Vier gestreckte Prothallienformen von L. Selago in verschiedener Stärke und Größe. *k* Eine junge Keimpflanze, *w* ihre erste Wurzel. Vergr. 6.

Zusammenfassung.

Wenn hiermit auf die lange vergeblich gestellte Frage nach der Keimung der Sporen einiger einheimischer Lycopodium-Arten eine erste

Antwort gebracht wird, so kann diese bei solcher Materie nicht vollständig ausreichend ausfallen und sollte zu weiteren Prüfungen anregen.

Auffallend erscheint zunächst die ungewöhnlich lange Zeit der Sporenruhe besonders bei L. clavatum und L. annotinum. Ob diese vielleicht durch eine Einwirkung unbekannter Reizmittel verkürzt werden könnte? Erfahrungen an den Sporen von L. Selago lassen dies fast vermuten, da solche in einigen Fällen schon im dritten Jahre keimten, in anderen aber, z. B. solchen, bei welchen Sporen im Rohhumus ausgesät waren, erst im siebenten Jahre.

Ungewöhnlich sind auch die geringen Prozente der keimenden Sporen von L. clavatum und L. annotinum, die doch bei L. Selago normal erscheinen. Es fragt sich nun, ob diese große Rückständigkeit auch den Sporen dieser Arten in anderen Waldgebieten zukommt.

Die hier in Frage stehenden Netzrelief- und Tüpfelsporen gehören ganz extremen Formen der Gattung Lycopodium an und erzeugen auch unterschiedliche Prothalliumtypen. Dennoch lassen sich auffallende Übereinstimmungen in der Entwicklung der Prothallien erkennen.

Beide Sporenarten keimen selbständig, vom Pilze unabhängig, und haben auch eine bis zu einem fünfzelligen Prothallium unabhängige Entwicklung. Darauf tritt bei dem Prothallium für das ganze fernere Leben desselben eine Abhängigkeit von einem Pilzgenossen ein.

Als erstes wichtiges Erzeugnis dieser Sporenkeimung ist eine kleine linsenförmige Zelle hervorzuheben, welche in solcher Form auch bei anderen Pteridophytengruppen bekannt ist und als rudimentäres Rhizoid gedeutet wurde.

Die erste Entwicklungsstufe unserer Prothallien führt, wie bei allen bisher bekannten Arten dieser Gattung, auf die Herstellung eines eiförmigen Zellkörpers, der unter der Herrschaft und Teilungsweise einer zweischneidigen Scheitelzelle steht.

In dem weiteren Entwicklungsgange unterscheiden sie sich von allen bekannten Formen, unterliegen aber auch einer Einwirkung des Geotropismus.

In der zweiten Entwicklungsstufe gewinnen unsere beiden Formen einen radiären, birnförmigen Zellkörper, welcher durch ein Scheitelmeristem wächst. Dasselbe ist bei L. Selago ungeschichtet, bei L. clavatum und L. annotinum nur anfangs ebenso und führt auf ein geschichtetes über.

Auch in dem inneren Bau dieser Zellkörper und in der Entwicklung der Rhizoide ergeben sich wesentliche Unterschiede. In dem L.-

clavatum-Typus baut sich in langsamerem Fortschritte ein für eine lange Lebenszeit aufgeführte hochdifferenzierte und widerstandsfähige Prothalliumform auf, die für L. Selago einfacher ausfällt, schneller entsteht und vergeht.

Die dritte (letzte) Entwicklungsstufe bringt bei den Typen zuerst die Überführung des meristematischen Scheitelwachstums in ein Randwachstum hervor, womit zugleich der Einbau eines achsilen Leitgewebes von einem sekundären Meristem der Scheitelmitte her verbunden ist. Schließlich geht die Scheitelmitte in generatives Gewebe und zur Entwicklung der Geschlechtsorgane über und findet dann ringsum oder auf einer Seite von dem Meristem durch eine dorsiventrale Wachstumsweise Ergänzung. Diese Entwicklungsstufe zeigt die Prothallien Blüten tragend und Keime entwickelnd.

In beiden Prothallien-Typen bewohnt der Pilzgenosse das ganze an das achsile anschließende Rindengewebe, bei dem L.-clavatum-Typus in den äußeren Schichten intra-, in den inneren interzellulär, dagegen bei dem L.-Selago-Typus nur intrazellulär.

Auch in der Wohnform sind die Endophyten bei beiden Typen verschieden. In dem L.-clavatum-Typus bildet der Pilz nur Knäuel in seinen Zellquartieren und nimmt scheinbar unregelmäßigen fakultativen Aus- und Eintritt. In dem L.-Selago-Typus bezieht der Pilzgenosse in Form von Filzmyzel und Sporangiolen die Zellen seines Quartiers, eine erste, einmalige Infektion ist für die ganze Lebenszeit des Prothalliums ausreichend, aber an jeder Fersenzelle des Rhizoidfußes erreicht der Pilz regelmäßige Verbindungen mit dem Substrat.

Die Pilzgenossenschaft führt bei beiden Typen auf einen guten Erwerb an Nährstoffen, namentlich auf eine reiche Speicherung der Stärke.

Für den Typus des L. clavatum findet man nur bei dem von L. complanatum Ähnlichkeiten. Auch zeigt die Form ihrer Embryonen Übereinstimmendes. Der Typus von L. Selago hat mit dem von L. Phlegmaria Verwandtschaft, und die embryonale Entwicklung erscheint bei beiden fast in allen Einzelheiten übereinstimmend.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 101

Autor(en)/Author(s): Bruchmann Hellmuth

Artikel/Article: Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von Lycopodium clavatum L., L. annoti- num L. und L. Selago L 220-267