

<b>Zeitschrift:</b>	Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Botanische Gesellschaft
<b>Band:</b>	41 (1932)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Lebermoossporen
<b>Autor:</b>	Schmid, Ed.
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-27743">https://doi.org/10.5169/seals-27743</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Lebermoossporen.

Mit 21 Figuren und 23 Tabellen.

Von *Ed. Schmid*, Kilchberg-Zürich.

(Arbeit aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.)

Eingegangen am 6. November 1931.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite		Seite
Einleitung . . . . .	9	6. <i>Calypogeia trichomanis</i> . . .	47
Methodisches . . . . .	11	7. <i>Fegatella conica</i> . . .	49
Hauptteil . . . . .	13	8. <i>Preissia commutata</i> . . .	52
A. Versuche mit Osramlicht . . .	13	9. <i>Grimaldia dichotoma</i> . . .	54
1. <i>Aneura pinguis</i> . . . .	13	C. Die Wirkung der Verdunkelung auf die Sporen . . . .	55
2. <i>Pellia Fabbrioniana</i> . . .	15	1. <i>Fegatella conica</i> . . . .	55
3. <i>Haplozia atrovirens</i> . . .	17	2. <i>Aneura pinguis</i> . . . .	56
4. <i>Chiloscyphus polyanthus</i>	18	3. <i>Pellia Fabbrioniana</i> . . . .	56
5. <i>Lophocolea heterophylla</i>	20	4. <i>Pellia Neesiana</i> . . . .	58
6. <i>Calypogeia trichomanis</i>	23	5. <i>Calypogeia trichomanis</i> .	58
7. <i>Radula complanata</i> . . .	23	6. <i>Frullania dilatata</i> . . . .	59
8. <i>Frullania dilatata</i> . . .	25	7. <i>Grimaldia dichotoma</i> . . .	59
9. <i>Fegatella conica</i> . . . .	28	D. Die Wirkungen des Wechsels von Belichtung und Verdunkelung . . . . .	59
10. <i>Preissia commutata</i> . . .	30	E. Der Einfluss der Temperatur	60
11. <i>Grimaldia dichotoma</i> . . .	37	F. Versuche mit CO <sub>2</sub> -freier Luft	62
B. Versuche mit Tageslicht . . .	40	Zusammenfassung der Ergebnisse	67
1. <i>Aneura pinguis</i> . . . .	40	Schlussbetrachtungen . . . . .	69
2. <i>Pellia Neesiana</i> . . . .	41	Literaturverzeichnis . . . . .	70
3. <i>Pellia Fabbrioniana</i> . . .	42		
4. <i>Chiloscyphus polyanthus</i>	44		
5. <i>Lophocolea heterophylla</i>	45		

## Einleitung.

G. Klebs hat in seinen klassischen Untersuchungen über die Entwicklungsphysiologie der niederen und höheren Pflanzen die Auffassung vertreten, dass jeder Entwicklungsgang als das Resultat des Zusammenwirkens der gegebenen spezifischen Struktur mit bestimmten Bedingungen zu betrachten sei. Der typische Entwicklungsgang kommt nach ihm dadurch zustande, dass die jeweils in der freien Natur herrschenden Aussenbedingungen bestimmte, in der Struktur gegebene Potenzen zur Entfaltung bringen. Klebs glaubt daher, dass der Entwicklungsgang den mannigfältigsten Änderungen unterworfen werden könne, sobald die äussern Bedingungen selbst geändert werden. (Klebs 1914, 1916 usw.)

Klebs schreibt der erblichen Anlage eine relativ geringe Bedeutung bei der Entstehung der Formen zu; um so grösser ist nach ihm die Wirkung der äussern Faktoren, ja, das Lebewesen ist zur Hauptsache als ein Produkt dieser herrschenden Bedingungen zu betrachten.

Es ist klar, dass eine solche Auffassung gerade im Zeitalter der Vererbungslehre auf heftigen Widerstand stossen musste, um so mehr, als, wie Klebs selbst zugibt, es bisher nur bei einer verhältnismässig kleinen Anzahl von Fällen möglich war, den genauen Nachweis für diese Anschauung zu führen. Wenn diese Fälle zur Hauptsache niedere Pflanzentypen, wie Algen, Pilze, Farne umfassen, so ist dies wohl kein blosser Zufall; denn die einfachere Organisation, wie z. B. die Faden- oder Flächenform dieser Pflanzentypen erlaubt schneller eine augenfällige Veränderung durch Änderung der äussern Bedingungen. Dass aber in dieser Hinsicht auch verhältnismässig einfache Organismen, wie die Lebermoose, sich sehr verschieden verhalten, wird an Hand der vorliegenden Untersuchung gezeigt werden, gibt es doch unter dieser Pflanzengruppe Formen, die einer solchen Beeinflussung leicht zugänglich sind, während andere trotz Änderung der Bedingungen starr an ihrem Entwicklungsmodus festhalten.

Die ersten ausführlichen Untersuchungen über die Rolle des Lichtes bei der Keimung der Lebermoossporen stammen von Leitgeb (1874 bis 1882), nachdem schon Mirbel (1831), Gottsche (1843), Grönlan (1855), Loret (1867), Fellner (1875), Hansel (1876) u. a. einzelne Beiträge geliefert hatten. Leitgeb (1876) erkannte vor allem die Bedeutung der Lichtintensität und unterschied auch scharf zwischen dem eigentlichen Austreiben der Sporen und der Anlage des Thallus. Seine diesbezüglichen Untersuchungen erstreckten sich aber nur auf einige Marchantiaceen, während er bei der grossen Gruppe der foliosen Lebermoose sich nur mit kurzen Angaben begnügte. Von späteren Autoren, die sich mit der Frage der Keimung der Lebermoossporen beschäftigten, meistens allerdings, ohne auf die physiologische Seite der Erscheinungen einzutreten, nenne ich Goebel (1889, 1930), Kny (1890), Klebs (1893), Schostakowitsch (1894), Treboux (1897), E. Lambla (1902), Campbell (1905), Humphrey (1906), K. Müller (1906/11), Buch (1920), Bergdolt (1926), O'Hanlon (1926, 1930), Jung (1927), Teodorescu (1928), Chalaud (1929, 1930), Fleischer (1929), Tiwary (1929), Menge (1930), Orth (1930, 1931). Dabei überwiegt die Beschreibung der Keimung thalloser Formen, wie vor allem der Marchantiaceen. Ergänzende Untersuchungen, namentlich über die Frage des Lichteinflusses, schienen mir daher — vor allem auch im Hinblick auf die Untersuchungen von Klebs an Farnsporen — wünschenswert.

Da es sich bei der Sporenkeimung grossenteils um gleich oder ähnlich verlaufende Vorgänge, wie bei vielen Regenerationserschei-

nungen handelt, sei auch die zahlreiche Literatur über die Regeneration der Lebermoose gebührend berücksichtigt. Schon Vöchtинг (1885) ist auf Grund seiner Untersuchungen zum Schlusse gekommen, dass jede Zelle der Lebermoose befähigt sei, wieder eine ganze Pflanze zu bilden, und Schostakowitsch (1894), wie auch Kreh (1909) wiesen vor allem auf die Uebereinstimmung der Keimungsformen hin, wobei ersterer auch den grossen Einfluss des Lichtes nicht unerwähnt liess. Auf die physiologische Seite der Regenerationserscheinungen und der Entwicklung der Lebermoose überhaupt treten namentlich die Arbeiten von Zimmermann (1882), Pfeffer (1885), Haberlandt (1889, 1914), Kammerling (1897), Benecke (1903), Golenkina (1904), Dachnowski (1907), Weinert (1909), Buch (1921), Wann (1925), Gertz (1926), Förster (1927), M. Lilienstern (1927/30) ein.

Zur Vergleichung mögen auch noch einige Untersuchungen aus dem Gebiet der Laubmoose kurz genannt werden, wie z. B. die von Heald (1898), Correns (1899), Schulz (1901/02), Béquerel (1906), Laage (1906), Schoene (1906), Pringsheim (1921), Davy de Virville (1925), Leads (1930), G. Schweizer (1930). Es wird sich noch Gelegenheit bieten, auf verschiedene der angeführten Arbeiten näher einzugehen.

Die vorliegende Untersuchung wurde in den Jahren 1918—1921 im Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Vorsteher des Instituts, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, für die gütige Ueberlassung eines Arbeitsplatzes, sowie die Gewährung aller notwendigen Hilfsmittel meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

### Methodisches.

Die grosse Mehrzahl der Versuche wurde auf Agar-Agar, dem 1,5 % Marchalscher (1906) Nährlösung zugesetzt war, durchgeführt. Ich benützte hierzu kleine Glasdosen mit Deckel von zirka 5 cm Durchmesser, in welche der Agar in einer Schicht von 4—5 mm Dicke ausgegossen wurde (siehe C. Servetaz 1913). Ein kleinerer Teil der Kulturen wurde auch auf Filtrerpapier mit Marchalscher oder Knopperscher Nährlösung angesetzt, teils in Glasschalen, teils in kleinern Erlenmeyerkolben.

Um die Kulturen mit einer konstanten Lichtquelle beleuchten zu können, brachte ich sie in bestimmte Abstände von einer elektrischen Lampe (meist Osram), welche in einem Dunkelkasten von 2,5 : 0,6 : 0,6 m befestigt war. Um die Lampe herum befand sich ein aus Glas hergestellter, doppelwandiger, zylindrischer Wassermantel, der ununterbrochen von kaltem Wasser durchströmt wurde. Dadurch gelang es,

die Temperaturwirkung der Lampenstrahlung grösstenteils auszuschalten. Dreimalige tägliche Messungen in unmittelbarer Nähe der Lampe und am entgegengesetzten Ende des Dunkelkastens ergaben Temperaturunterschiede von 0,5 bis 1,5° C, also Grössen, die bei der Beurteilung der Ergebnisse kaum in Frage kommen. Die Kulturschalen befanden sich in horizontaler Lage auf dem Boden des Dunkelkastens, sodass sie also schräg von den Lichtstrahlen getroffen wurden. Unter den in den Versuchen genannten Entfernung ist immer der Horizontalabstand vom Fusspunkt der senkrecht herabhängenden Lampe zu verstehen. Sierp (1918) hat in einer ausführlichen Arbeit auf die Fehlerquellen, die bei solchen Versuchen zu berücksichtigen sind, aufmerksam gemacht. Die Lichtstärke wurde nicht gemessen, kann aber nach der Formel  $J = \frac{J_0}{r^2} \cos. \alpha$  berechnet werden, wobei natürlich ein

durch den Wassermantel bedingter Verlust in Abzug gebracht werden muss. Ebenso ist die allmähliche Abnahme der Lampenstärke zu berücksichtigen, die immerhin durch Einsetzen neuer Lampen wieder ausgeglichen wurde.

Das Sporenmaterial für einen Versuch wurde wenn möglich stets aus demselben Sporogon genommen. Hält man die Sporogone bis zur Reife in feuchter Atmosphäre, so genügt meist die Uebertragung in die trockene Zimmerluft, um sie innert weniger Minuten oder Sekunden zum Aufspringen zu bringen. Dann können die Sporen leicht auf den Agar ausgestreut werden. Von einer Desinfektion, wie sie Servetta (1913) empfiehlt, sah ich in den meisten Versuchen ab, da ich bald die Erfahrung machte, dass Bakterien und Pilze erst dann eine Kultur zu schädigen vermochten, wenn sie dieselbe völlig überwucherten, eine Beobachtung, die neuerdings auch von Teodorescu (1928) bestätigt wird.

Die Untersuchungen wurden an folgenden Vertretern durchgeführt:

- Aneura pinguis* (L.) Dum.  
*Pellia Fabroniana* Raddei.  
*Pellia Neesiana* Gottsche.  
*Haplozia atrovirens* (Schleicher) Dum.  
*Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum.  
*Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda.  
*Calypogeia trichomanis* (L.) Corda.  
*Radula complanata* (L.) Dum.  
*Frullania dilatata* (L.) Dum.  
*Fegatella conica* (L.) Corda.  
*Grimaldia dichotoma* Raddei.  
*Preissia commutata* (Lindenberg) Nees.

### A. Versuche mit Osramlicht.

Versuche mit einer — wenn auch nicht absolut konstanten Lichtquelle, wie sie die elektrische Glühlampe bietet, erlauben bei gleichem Nährboden, gleicher Temperatur und gleicher Luftzusammensetzung die rein quantitative Wirkung des Lichtfaktors auf den Keimungsprozess und die Formbildung zu ergründen. Die konstante Belichtung hat zudem den Vorteil, dass die Resultate in verhältnismässig kurzer Zeit erzielt werden, namentlich, wenn man höhere Lichtstärken anwendet.

#### 1. *Aneura pinguis*.

Vers. N° 37 vom 17.IV.—25.VII.1918. Temp. 14—21° C.

Tab. I.

Entfernung von der Lampe	Zahl der Zellen nach			Durchschnittliche Länge und grösste Breite der Keimlinge in mm nach		
	16 Tagen	35 Tagen	71 Tagen	16 Tagen	35 Tagen	71 Tagen
20 cm	2	4—7	20—30	0,038 : 0,031	0,092 : 0,052	0,562 : 0,119
40 "	2	3—6	20—30	0,038 : 0,032	0,070 : 0,042	0,605 : 0,106
60 "	1	1—3	2—4	0,032 : 0,027	0,040 : 0,037	0,052 : 0,045
80 "	1	1—2	2—3	0,027 : 0,025	0,037 : 0,032	0,047 : 0,040
100 "	1	1	2—3	0,027 : 0,025	0,034 : 0,031	0,050 : 0,042
120 "	1	1	2	0,027 : 0,025	0,032 : 0,032	0,040 : 0,037

Die Keimung beginnt mit einem allseitigen Wachstum der Sporen, das sich aber bald hauptsächlich in einer Richtung bemerkbar macht, indem die Spore aus der Kugelgestalt in die Eiform übergeht. Das Exospor wird dabei langsam gedehnt und schliesslich auf einer Seite

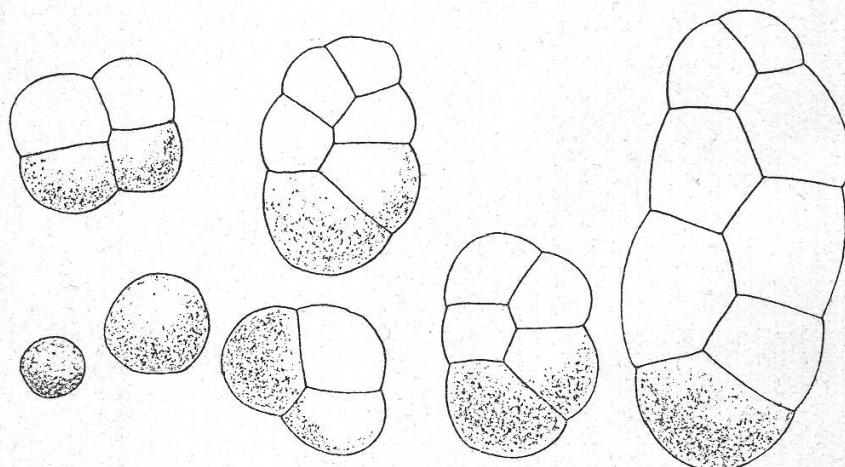


Fig. 1. *Aneura pinguis* (L.) D u m. Verschiedene Entwicklungsstadien der Spore. Vergr. 252.

gesprengt. Trotz der dunkeln Farbe der Aussenhaut schimmert der grüne Inhalt deutlich durch. Die erste Teilung erfolgt quer zur Längsrichtung der gestreckten Spore. In allen Osramlichtversuchen teilte sich in der Folge nur die vordere, d. h. die aus dem Exospor mehr oder weniger stark hervorgewachsene Zelle. Die zweite Wand steht etwas schief, oft auch senkrecht auf der ersten. Sie zerlegt die vordere Zelle in einen stumpfwinkligen und einen spitzen Kugelsektor (Fig. 1), von denen der erstere zur Scheitelzelle des Keimlings wird. Letztere teilt sich weiter durch entgegengesetzt schräg zueinander verlaufende Wände. Es entsteht so zunächst eine längliche, schmale Keimscheibe aus zwei Zellreihen, die mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst. Erst nach einiger Zeit treten Teilungen in einer weitern Richtung auf; der Thallus wächst nun auch in die Dicke.

Aus der Versuchsreihe Nr. 37 geht zunächst hervor, dass mit abnehmender Lichtstärke eine Verzögerung der Keimung eintritt. Während in einer Entfernung von 20 bis 40 cm die 1. Teilung schon nach 10 bis 12 Tagen erfolgte, konnte dieselbe in 80 cm Entfernung erst nach 30 Tagen und bei 120 cm erst nach 36 Tagen beobachtet werden. Die Art und Weise der Keimung blieb indessen bei der ganzen Versuchsreihe gleich, es konnten keine Formunterschiede festgestellt werden. Hingegen gestaltete sich die Schnelligkeit des Wachstums bei den verschiedenen Lichtstärken sehr verschieden. In einer Entfernung von 100 cm waren nach 100 Tagen keine Keimlinge über das dreizellige Stadium hinaus gelangt, d. h. kaum 0,05 mm lang, während die Keimlinge aus 20 cm Entfernung nach dieser Zeit bereits eine maximale Durchschnittslänge von 1,5 mm besessen. Auffallend ist in der Tabelle der grosse Unterschied zwischen den in 20 und 40 cm und den in 60 und mehr cm gewachsenen Keimpflanzen.

Nur in vereinzelten Fällen beobachtete ich als Abweichung von der oben beschriebenen Art der Keimung die Entstehung einer kurzen Zellreihe von 2 bis 3 Zellen, auf welche dann die Segmentbildung folgte.

Das erste Rhizoid erschien in der genannten Versuchsreihe ziemlich spät, bei den der Lampe am nächsten stehenden Keimpflanzen nach zirka 30 Tagen; die Zahl der Zellen betrug bereits 7—9. Es entsteht aus einer kleinen, von einer Segmentzelle abgetrennten Zelle und ist stets gerade gestreckt. Meist steht es senkrecht vom Keimling ab und zeigt keinerlei Beeinflussung durch die Lichtrichtung. Die in 60 und mehr cm Entfernung gewachsenen Keimlinge zeigten auch nach 100 Tagen keine Rhizoide.

2. *Pellia Fabbroniana*.

Tab. II.

Vers. N° 63 a—e vom 7.II.1919. Durchschn. Temp. 13,5° C.

Länge und grösste Breite der Sporen, resp. Keimlinge in  $\mu$ .

nach	Entfernung 20 cm	60 cm	100 cm	140 cm
7 Tagen	225 : 148	163 : 114	126 : 97	126 : 93
15 "	485 : 150	308 : 138	188 : 114	154 : 112
22 "	949 : 169	616 : 138	326 : 129	215 : 129
29 "	2116 : 277*	1410 : 94*	570 : 63*	416 : 55*
36 "	2704 : 317	1771 : 101	962 : 74	570 : 55
43 "	3188 : 320	2325 : 108	1395 : 77	816 : 55

\* = grösste Breite des aus der Spore hervorgewachsenen Keimlings.

Tab. III.

Zellenzahl des grössten Breitendurchmessers obiger Keimlinge.

nach	Entfernung 20 cm	60 cm	100 cm	140 cm
29 Tagen	7—10	4—5	3—4	2—3
36 "	11—13	4—6	3—4	2—3
43 "	11—13	4—7	3—4	2—3

Tab. IV.

Rhizoidlänge (in  $\mu$ ) und Rhizoidzahl obiger Keimlinge.

nach	Entfernung 20 cm	60 cm		100 cm		140 cm		
		Lge.	Z.	Lge.	Z.	Lge.	Z.	
2 Tagen	49	1	52	1	40	1	46	1
7 "	105	1	58	1	48	1	47	1
15 "	665	1—2	237	1	61	1	61	1
22 "	1878	1—3	319	1—2	166	1	154	1
29 "	2310	1—4	755	1—2	385	1	190	1
36 "	3696	2—5	1078	1—3	847	1—2	225	1
43 "	—	—	1232	1—3	986	1—2	250	1

Die ellipsoidischen Sporen von *Pellia* sind wie diejenigen von *Fegatella* mehrzellig. Ihre durchschnittliche Grösse beträgt 125 : 95. Am einen Ende der Spore befindet sich eine chlorophyllarme, linsenförmige Zelle, welche als Rhizoidzelle zu bezeichnen ist, da aus ihr stets das erste Rhizoid austritt. Dieses erscheint meist schon in den ersten 24 Stunden und ist an der Spitze leicht grünlich gefärbt und gekrümmmt oder gewunden. Die weiteren Veränderungen an der Spore bestehen zunächst nur in einer Grössenzunahme derselben. Diese wird durch die Lichtintensität wesentlich beeinflusst; das stärkste Wachstum erhielt ich zunächst der Lampe (Entfernung 20 cm). Von 40 bis 140 cm nahm es entsprechend der geringern Lichtstärke ab. In den

grössten Entfernungen vollzog sich das Wachstum äusserst langsam, so dass nach 7 Tagen die Sporen noch fast gleiche Grösse besassen, wie zu Beginn des Versuchs. Aus der Tabelle II geht der Einfluss der Lichtintensität auf die Sporenkeimung, resp. Grössenzunahme der Thallome sehr schön hervor. Das schwächere Licht bedingt nicht nur ein langsameres Längenwachstum, sondern namentlich auch ein Schmälerwerden der Keimpflanzen, deren Breite bei geringer Lichtintensität nur noch 2—3 Zellreihen erreicht und damit geringer wird, als der Breitendurchmesser der Sporen. Das heisst also, dass die *Längsteilungen* beim Auswachsen der Sporen im schwachen Lichte aufhören (vgl. Tab. III).

Untersucht man das Verhältnis von Breite zu Länge in einem gewissen Zeitpunkt, so ergibt sich folgendes : Es betrug (Tab. II) nach 43 Tagen

in 20 cm Abstand	=	10,0 %
» 60 » »	=	4,6 %
» 100 » »	=	5,5 %
» 140 » »	=	6,7 %

Man könnte diese Grösse als Formfaktor bezeichnen, da durch sie das Aussehen des Thallus bestimmt wird. Das plötzliche Absinken auf 4,6 wird bedingt durch den sehr starken Rückgang des Breitenwachstums, der hier einsetzt. Der darauffolgende langsame Wiederanstieg ist hingegen eine Folge der Abnahme des Längenwachstums. Die Verminderung der Lichtstärke äussert sich also zunächst vor allem in dem sehr starken Rückgang des Breitenwachstums, sodann aber auch in einem, etwas langsamer verlaufenden, Absinken des Längenwachstums.

Während das primäre Rhizoid im starken und schwachen Lichte ungefähr gleichzeitig erscheint, ist das Auftreten der weitern Rhizoide vom Lichte abhängig (siehe Tab. IV). Sie brechen zuerst bei den am stärksten belichteten Sporen hervor; in der Entfernung von 140 cm waren auch nach 43 Tagen keine sekundären Rhizoide gebildet. Das erstentstandene Rhizoid zeigt aber nur eine verhältnismässig geringe Längenzunahme. Die in den Entfernungen von 20 und 60 cm nachträglich gebildeten Rhizoide übertreffen das primäre um ein Mehrfaches seiner Länge, so dass also die starke Längenzunahme bei 20, 60 und auch 100 cm ausschliesslich sich auf die sekundären Rhizoide bezieht. Solche brechen in der Folge auch aus dem Keimschlauch, resp. aus der Unterseite des Thallus hervor. Sie erreichten, wie aus Tab. IV hervorgeht, nach sieben Tagen eine Länge von 0,1 mm, nach 36 Tagen aber etwa das Fündunddreissigfache, während die bei 140 cm gewachsenen Rhizoide nur bis auf das Fünffache der ursprünglichen Dimension kamen. Es zeigt sich also auch hier, dass die Zahl und Grösse der Rhizoide von der Grösse des Keimplings, resp. der Spore und damit auch von der Lichtintensität wesentlich abhängt.

Die Rhizoide enthalten fast immer ein wenig Chlorophyll. In den jüngeren Rhizoiden findet sich an der Spitze oft eine ganze Ansammlung von Plastiden, die aus der ursprünglichen Zelle ausgewandert sind und sich mit dem fortschreitenden Wachstum im Rhizoid verteilen. Die im Substrat gewachsenen Rhizoide sind häufig spiralförmig gewunden, indes die an der Oberfläche entstandenen mehr gerade gestreckt erscheinen.

3. *Haplozia atrovirens*.

Tab. V.

Vers. N° 103 vom 3.III—6.IV.1920. Osramlampe 100 K.

Durchschn. Temp. zirka 14,9° C. Zahl der Zellen des Keimlings.

nach	Entfernung von der Lampe			
	20 cm	70 cm	120 cm	170 cm
19 Tagen	1—3	1—2	1	1
27 "	2—5	1—4	1—2	1
34 "	3—7	2—6	1—2	1

Die hellbraunen Sporen vergrössern sich zunächst und ergrünern langsam. Hierauf bildet sich unter starker Dehnung des Exospors eine Vorwölbung, die sich durch eine Querwand von der Sporenlamelle abtrennt. Das Auftreten der ersten Teilung erfolgte um so früher, je intensiver die Sporen belichtet waren. In 170 cm Entfernung erhielt ich auch nach 14 Tagen noch keine Keimung, jedoch zeigte sich bei einem Teil der Sporen eine leichte Ergrünung.

Der weitere Verlauf der Teilungen gestaltete sich nicht nur zeitlich verschieden, indem entsprechend der grösseren Lichtintensität die Zahl der Zellen rascher wuchs, sondern es ergaben sich auch bezüglich der Form der Keimlinge bemerkenswerte Unterschiede. Wie aus der Figur 2 hervorgeht, wird bei einem Abstand von 20 cm die zweite Teilungswand stets entweder schief oder senkrecht zur ersten angelegt. Diese gegenseitige Lage der Wände wiederholt sich auch bei den folgenden Teilungen, so dass von Anfang an kompakte Keimflächen entstehen. Meist teilt sich dabei nur die eine der zwei erstgebildeten Zellen weiter; doch beobachtete ich auch Fälle, wo in der zweiten Zelle ebenfalls

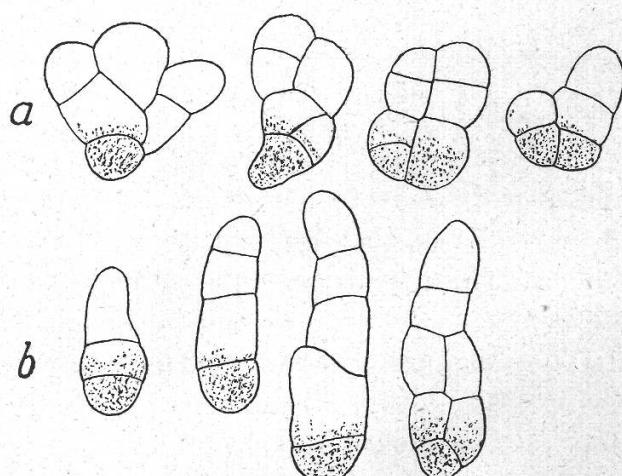


Fig. 2. *Haplozia atrovirens* (Schleicher) Dum. 34 Tage alte Keimlinge. a = in 20 cm, b = in 70 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K. Vergr. 252.

eine Halbierungswand auftrat. Anders nun bei einem Abstand von 70 cm. Hier entwickelte sich die Mehrzahl der Keimlinge zu fadenförmigen Vorkeimen, indem alle weiteren Teilungswände parallel zu der ersten sich anlegten. Zwar zeigten sich auch hier noch Anklänge an den oben geschilderten Typus, doch in Minderzahl. Diese Formen der Keimlinge erinnern ganz an die von Leitgeb (1882, Heft II, S. 67 und Tafel XI) beschriebenen und gezeichneten Protonemastadien von *Alicularia scalaris*, und es dürfte damit die Frage nach der Ursache der bei diesem Lebermoos auftretenden Formverschiedenheiten entschieden sein. Leitgeb erwähnt ferner ähnliche Formbildung für *Trichocolea*, *Jungermannia trichophylla* und *hyalina*, *Lepidozia reptans* und vermutet denn auch, dass die Form des Protonemas mehr durch äussere Ursachen bestimmt werde. Es ist aber nicht die Feuchtigkeit, wie er in erster Linie glaubt, die bestimmenden Einfluss gewinnt, sondern die Lichtintensität.

Ein Versuch (Nº 111 vom 8.IV.1920) mit der tausendkerzigen Halbwattlampe bei täglich 10 Stunden Belichtung ergab einen bedeutend beschleunigten Keimungsverlauf. Die ersten Teilungen traten in 20 cm Entfernung schon am 9., in 40 und 60 cm Entfernung am 10. Tage auf. Nach Verlauf von 14 Tagen waren in allen drei Schalen vierzellige Keimflächen zu finden. Der fadenförmige Typus fehlte hingegen, wie zu erwarten war, überall.

#### 4. *Chiloscyphus polyanthus*.

Tab. VI.

Versuch Nº 108 vom 26.III.—6.IV.1920. Osramlampe 100 K.

Durchschn. Temp. 14,5° C. Zahl der Zellen des Keimplings.

nach	Entfernung von der Lampe			
	20 cm	70 cm	120 cm	170 cm
4 Tagen	1—2	1	1	1
8 "	2—3	1—2	1	1
11 "	3	2	1	1

Die Keimung der braunen Sporen beginnt mit einer Vergrösserung und Ergrünung derselben. Dies ging um so rascher vor sich, je näher die Sporen der Lichtquelle lagen. *Chiloscyphus* gehört zu jenem Typus der Lebermose, deren Sporen durch fortwährende Querteilungen eine Kette von Zellen bilden. Das Auftreten der ersten Teilung verspätet sich entsprechend der Entfernung von der Lichtquelle. In dem kurzen Versuch (Nº 108) vermochten innert 11 Tagen nur die Sporen in 20 und 70 cm Entfernung sich zu teilen. Wo eine zweite Teilungswand auftrat, verlief diese stets parallel zu der ersten. Rhizoide wurden keine gebildet.

Nach Verlauf von 11 Tagen wurden die zwei vorderen Kulturen ans Tageslicht, die zwei hintern in die Dunkelkammer gestellt, um ihr weiteres Verhalten zu prüfen. Die Sporen der beiden ersten Schalen entwickelten sich innerhalb weiterer 6 Tage zu 5—6-, resp. 3—5zelligen, kettenförmigen Keimlingen, die von der Spore aus nach zwei entgegengesetzten Enden ausgekeimt hatten. Bei den grösseren derselben machte sich bereits der Beginn einer Verästelung dicht an der ursprünglichen Sporenzelle, die an ihrer braunen Färbung noch zu erkennen war, bemerkbar. Es bildete sich hier zunächst eine Ausstülpung, die dann durch eine Wand abgetrennt wurde.

Bei den ins Dunkel gestellten Schalen (Temperatur 12—14° C.) fand keine nachträgliche Sporenteilung statt. Die 11tägige schwache Belichtung hatte also nicht vermocht, im Dunkeln eine solche auszulösen.

Tab. VII.

Versuch N° 112 vom 10.IV.—1.V.1920. Halbwattlampe 1000 K.  
Schalen vertikal in der Höhe des Lampenmittelpunktes, also horizontal  
beleuchtet. Durchschn. Temp. zirka 14° C.

Eintritt der ersten Teilungen nach :

	Entfernung von der Lampe				
	14 cm	20 cm	40 cm	60 cm	80 cm
1. Teilung	7 Tagen	6 Tagen	5 Tagen	4 Tagen	4 Tagen
2. "	abgestorben	9 "	8 "	7 "	7 "
3. "	—	12 "	10 "	9 "	9 "

Im Versuch N° 112 (Tab. VII) wurde die Einwirkung einer starken Lichtquelle untersucht. Die Belichtung erfolgte täglich während zehn Stunden. Der Versuch ist dadurch von besonderem Interesse, als er deutlich dartut, dass mit dieser Lichtstärke das Optimum der Lichtintensität bereits überschritten ist. Dieses dürfte zwischen zirka 800—1200 K. liegen. In nächster Nähe des Wasserkühlers, d. h. bei einer Lichtintensität von zirka 4000—5000 HK. zeigten die Keimlinge deutliche Spuren schädigender Einwirkung. Die Sporen nahmen nicht wie sonst die freudig grüne Farbe an, sondern blieben gelbgrün. Zwar entwickelten sich bei 20 cm Entfernung innert 2—3 Wochen Keimlinge bis zu 5 Zellen, die aber nach und nach völlig gebleicht wurden und schliesslich abstarben. Während ich beim Eingehen infolge zu hoher Temperatur jeweilen eine Braunfärbung der Sporen und Keimlinge beobachten konnte, wurden sie in diesem Falle völlig farblos. Die schädliche Wirkung ist also wohl ausschliesslich der zu hohen Lichtstärke zuzuschreiben. Immerhin ist zu bemerken, dass bei 5000 HK. der Keimungsvorgang der Sporen noch nicht völlig unterbunden wird,

wohl aber die Lebensfähigkeit der Keimschläuche. Letzteres ist auch noch der Fall in 20 cm Entfernung. Das Maximum der Keimungsmöglichkeit dürfte wohl nicht viel über 5000 HK. liegen.

Das rascheste Wachstum erhielt ich in der Entfernung von 60 cm, wo nach 13 Tagen die Keimschläuche bereits 2—3 Seitenäste mit insgesamt 7—10 Zellen gebildet hatten. Nach 21 Tagen bot sich folgendes Bild der Keimlinge :

	Entfernung von der Lampe				
	14 cm	20 cm	40 cm	60 cm	80 cm
Zahl der Seitenäste	0 abgestorben	0 abgestorben	3—5 z.T. verzweigt	4—6 z.T. verzweigt	3—5 unverzweigt

Ausser der verschiedenen starken Verzweigung und der Zellenzahl zeigten die Keimlinge keine Formunterschiede. Bei allen erfolgte die Bildung von Zellen ungefähr gleicher Grösse durch parallele Teilungs-wände.

In einem weiteren Versuch (Nº 87) wurde die Einwirkung sehr schwachen elektrischen Lichtes mittelst einer Tungsramlampe von 16 K. in 1—4 m Entfernung untersucht. Die 73tägige ununterbrochene Belichtung vermochte keine einzige Spore zur Keimung zu bringen. Dass die Sporen trotzdem noch lebten, ging daraus hervor, dass sie, ans Tageslicht gestellt, nachträglich keimten und beblätterte Pflanzen lieferten. Die in 1 m Entfernung aufgestellte Schale empfing eine Anfangslichtstärke von 16 HK., die übrigen Schalen entsprechend weniger. Das Minimum der für die Keimung notwendigen Lichtstärke liegt somit, wie auch aus Versuch Nº 108 hervorgeht, zwischen 16 und 100 HK.

##### 5. *Lophocolea heterophylla*.

Tab. VIII.

Versuch Nº 39 vom 19.IV.1918. Osramlampe 100 K.

Temp. 14,5—25,5° C. Zahl der Zellen des Keimschlauches.

nach	Entfernung von der Lampe					
	20 cm	50 cm	80 cm	110 cm	140 cm	170 cm
21 Tagen	1—4	1—2	1	1	1	1
28 "	2—7	1—3	1—2	1	1	1
41 "	5—10	2—3	1—3	1—2	1	1
53 "	—	2—4	2—3	1—2	1	1
69 "	10—26	4—8	2—6	1—3	1—2	1—2
82 "	bis 70	8—17	3—7	2—4	1—3	1—2

Die hellbraunen Sporen beginnen bei der Keimung zunächst eine grünlich gefärbte Ausbuchtung von ungefähr Sporenbreite zu treiben,

welche hierauf durch eine Wand abgetrennt wird. Die ersten Teilungen traten in der am stärksten belichteten Schale erst nach 16—20 Tagen auf. Wie aus der Tab. VIII wiederum hervorgeht, verspätet sich die Keimung mit zunehmender Entfernung von der Lichtquelle. Doch erhielt ich auch in 170 cm Abstand noch Keimung, allerdings erst nach zwei Monaten. Am günstigsten wirkte die Entfernung von 20 cm. Hier nahm die Zellenzahl auffallend rasch zu (s. Fig. 3 und 4), so dass ich in vier Monaten Pflanzen mit Stengeln, Blättern, Unterblättern und Rhizoiden erhielt, die freilich in ihrem Aussehen von den im Freien gewachsenen zunächst stark abwichen. Nach weiteren zwei Monaten hingegen hatten die in weniger dichten Rasen gewachsenen Pflanzen ein vollständig normales Aussehen erlangt. Es war eine deutliche Differenzierung in zweilappige und fast ganzrandige Blätter, wie sie für diese Art charakteristisch ist, eingetreten. Die erstgebildeten Blätter waren schmal linealisch und bestanden aus einer einzigen Zellreihe. Nach oben nahm ihre Breite und Länge allmählich zu. Auch die ersten Unterblätter, die übrigens erst weiter oben am Spross auftraten, wie dies auch Schostakowitsch (1894) für seine aus Brutzellen ausgewachsenen Pflanzen angibt, bestanden aus einer Zellreihe, die höchstens an der Basis eine Längsteilung aufwies. Erst die späteren waren breiter, gabelten sich und bildeten schliesslich auch Seitenzipfel. Meine Beobachtungen bezüglich der Sprossdifferenzierung decken sich also völlig mit den Angaben Leitgeb (1882).

Wie aus den Fig. 3—5 ersichtlich ist, entsteht zunächst in allen Entfernungen von der Lampe ein Keimschlauch, der durch parallele, ungefähr in gleichen Abständen auftretende Wände in Zellen gegliedert ist. Die Sporenzelle kann darin noch während einiger Zeit an ihrer bräunlichen Farbe erkannt werden. Im stärkeren Licht (Fig. 3—5 a) beobachtete ich häufig ein Auskeimen nach zwei entgegengesetzten Seiten. Hat der Keimschlauch eine Länge von zirka 3—7 Zellen erreicht, so tritt die erste Längs- oder auch Schrägwand auf, entweder in einer End- oder einer Binnenzelle. Dies führt aber noch keineswegs zur Sprossanlage, sondern bedeutet nur den Anfang einer Verzweigung des Keimschlauches. Wenn Leitgeb (1 c, Heft II, S. 65) von einer selteneren Verzweigung des Keimfadens von *Lophocolea* spricht, so trifft dies eben nur für eine bestimmte Lichtstärke zu. In

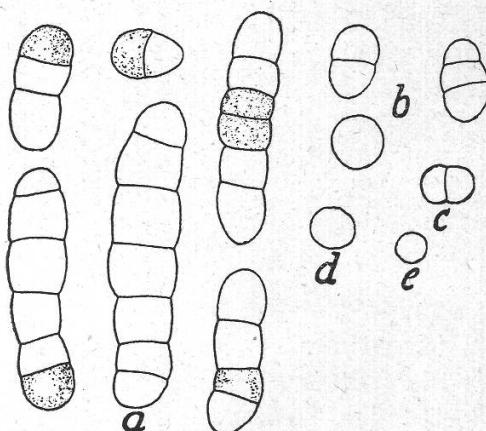


Fig. 3. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. Erste Entwicklungsstadien der Spore, 28 Tage alt. a = in 20 cm, b = in 50 cm, c = in 80 cm, d = in 110 cm, e = in 170 cm Abstand von der Osramlampe 100 K. Vergr. 252.

der am stärksten belichteten Schale betrug die Zahl der Seitenäste nach acht Tagen bis zu einem Dutzend und mehr, indes in 80 und mehr cm Entfernung sich bis dahin noch gar keine Verzweigungen gebildet hatten. Jedoch konnte ich solche in 80 cm Abstand nach 145 Tagen vereinzelt feststellen. Die Anlage einer eigentlichen Scheitelzelle und damit die Einleitung der Sprossbildung erfolgte in der vordersten Schale erst nach drei Monaten.

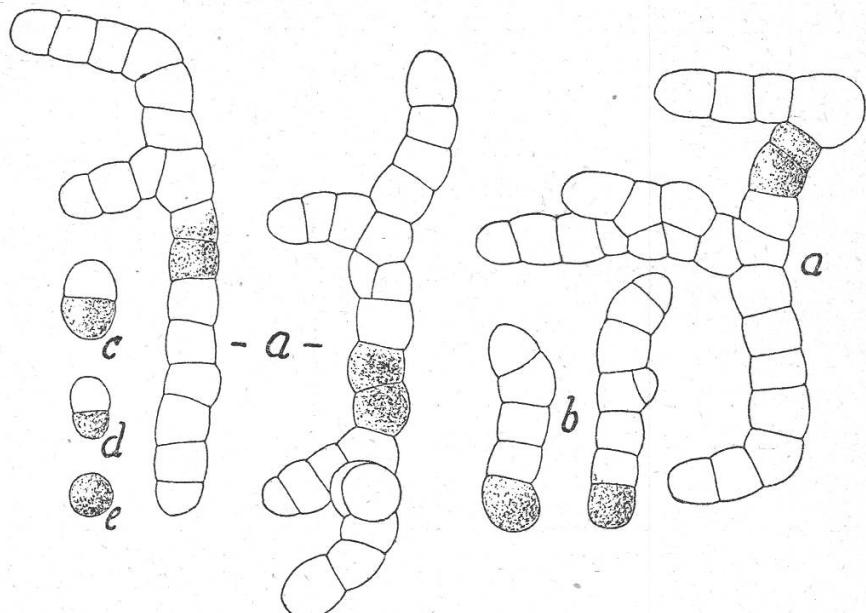


Fig. 4. *Lophocolea heterophylla* (Schrader.) Dum. Keimlinge 69 Tage nach der Aussaat der Sporen. *a* = in 20 cm, *b* = in 50 cm, *c* = in 110 cm, *d* = in 140 cm, *e* = in 170 cm Abstand von der Osramlampe 100 K. Vergr. 252.

Die in 80 cm Entfernung gewachsenen Keimschläuche waren nach 145 Tagen in weitaus der Mehrzahl unverzweigt, obschon ihre Zellenzahl bereits acht und mehr betrug. Darunter befanden sich auch solche mit abwechselnd schrägen Wänden. Im Verlaufe von 6½ Monaten kam es auch hier zur Bildung von kleinen Pflänzchen mit schmalen Blättern.

In einem weiteren Versuch (Nº 113 vom 8.IV.1920) wurde der Einfluss stärkeren Lichtes auf die Sporenkeimung untersucht. Ich benützte dazu wiederum eine Halbwattlampe von 1000 K., die jeden Tag 10 Stunden brannte. Die ersten Teilungen erfolgten nach :

	Entfernung von der Lampe			
	20 cm	40 cm	60 cm	80 cm
1. Teilung	9 Tagen	8 Tagen	8 Tagen	9 Tagen
2. „	11 „	10 „	11 „	13 „

Das Optimum der Lichtintensität liegt hier bei 40—60 cm Abstand. Gegenüber dem vorhergehenden Versuch (Nº 39) ergibt sich eine we-

sentliche Verkürzung des Keimungsvorganges. Während dort die ersten Keimungen in 20 cm Abstand erst nach 16—20 Tagen auftraten, erfolgten sie hier schon am 8. Tage. Auch in diesem Falle fand die Keimung der Sporen häufig nach zwei Seiten statt. Bei der bedeutenden Lichtintensität entwickelten sich innert 14 Tagen Keimschläuche bis zu 5 Zellen, die durch parallele Wände abgegrenzt waren. Die Zellvermehrung erfolgte also etwa in doppelt so rascher Zeit wie in Versuch № 39.

#### 6. *Calypogeia trichomanis.*

Versuch № 61 c vom 14.II.—10.III.1919. Osramlampe 100 K.

Durchschn. Temp. 14,2° C.

Die Schale mit den ausgesäten Sporen wurde in 20 cm Entfernung von der Lichtquelle aufgestellt. Die Sporen vergrösserten sich rasch, und schon nach 5 Tagen konnten die ersten Teilungen, bei zirka 5 % der Sporen, beobachtet werden. Die Entwicklung vollzog sich wie folgt:  
nach 5 Tagen : 5 % 2zellig;

» 12 » 5 % 5zellig, 30 % 4zellig, 50 % 3zellig, 10 % 2zellig,  
5 % 1zellig;  
» 20 » 15 % 9—10zellig, 50 % 7—8zellig, 25 % 6zellig, 10 % weniger als 6zellig.

Im Verlauf weiterer 4 Tage, d. h. nach 24 Tagen, stieg die Zahl der Zellen bis auf 25 bei einzelnen Keimlingen. Erst bei dieser Grösse traten die ersten, noch kurzen Rhizoide auf. Bezuglich der Art der Entwicklung der Protonemen verweise ich auf die weiter unten dargestellte Beschreibung der im Tageslicht gewachsenen Keimlinge. Es zeigten sich in der Form derselben keinerlei Unterschiede zwischen den im Tages- und im Osramlicht gezogenen Pflanzen. Auch hier erhielt ich kompakte Zellkomplexe, die je nach ihrer Grösse 2 bis mehr fortwachsende Vegetationspunkte besassen.

#### 7. *Radula complanata.*

Tab. IX.

Versuch № 105 vom 3.III.—6.IV.1920. Osramlampe 100 K.

Durchschn. Temp. zirka 14° C. Zahl der Zellen des Keimlings.

nach	Entfernung von der Lampe			
	20 cm	70 cm	120 cm	170 cm
5 Tagen	1—2	1—2	1	1
9 "	2—4	1—2	1	1
13 "	2—12	2—8	1—2	1—2
19 "	4—16	2—10	1—4	1—2
27 "	bis 20	4—12	2—4	1—2
34 "	" 33	bis 16	2—8	1—4

*Radula* nimmt mit *Madotheca* (siehe Leitgeb 1882) unter den Lebermoosen insofern eine besondere Stellung ein, als bei der Sporenenkeimung ein scheibenförmiger Vorkeim von ovaler Gestalt entsteht,

dessen Bildung schon von Hoffmeister und später von Leitgeb (1882) beschrieben worden ist. Beide sind zu denselben Resultaten gelangt und erwähnen nur geringfügige Unterschiede in der Ausbildung des Keimlings. Es schien mir nun von besonderem Interesse, zu untersuchen, ob und inwiefern die Form des Vorkeims durch Variation der Lichtstärke beeinflusst werden könne.

Im Versuch № 105 war dies in keiner Weise der Fall. Es zeigte sich lediglich wie bei allen bisher besprochenen Pflanzen eine Verlangsamung des Keimungsvorganges entsprechend der Abnahme der Lichtstärke (Tab. IX). In allen Entferungen von der Lichtquelle wurden die zwei ersten Teilungswände senkrecht oder annähernd senkrecht zueinander angelegt, so dass stets vier Quadranten entstanden. Damit ist der Anfang zur Entwicklung der scheibenförmigen Zellfläche gemacht. Die zweite Teilungswand trat in den beiden zuerst gebildeten Zellen nicht immer gleichzeitig auf, wie überhaupt die Entwicklung der beiden Sporenhälfte und auch der einzelnen Quadranten Unterschiede, doch nur geringfügiger Art, aufwies. So starke Unregelmässigkeiten, wie sie Leit-

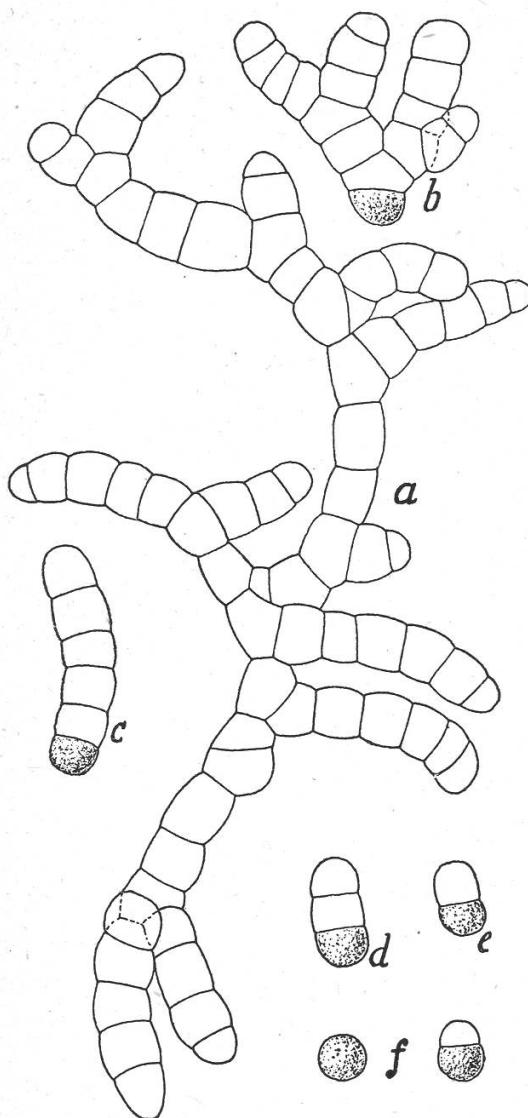


Fig. 5. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. 82 Tage alte Keimlinge. *a* = in 20 cm, *b* = in 50 cm, *c* = in 80 cm, *d* = in 110 cm, *e* = in 140 cm, *f* = in 170 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K. gewachsen.  
Vergr. 252.

Leitgeb (1882) in seinen Fig. 12—14 widergibt, konnte ich nie beobachten.

Bei der Keimung findet eine fortwährende Dehnung der Sporenenchine statt. Selbst an den bis 33 Zellen zählenden Keimscheiben konnte ich dieselbe in Form dunkelbrauner, über die ganze Oberfläche zerstreuter Punkte noch wahrnehmen. Rhizoide traten bis zu diesem Stadium keine auf.

In einem weiteren Versuch (Nº 114 vom 8.IV.1920) mit einer 1000 K. Halbwattlampe bei täglich 10stündiger Belichtung wurde die Einwirkung stärkeren Lichtes geprüft (Abstand 20 cm). Die Entwicklung vollzog sich in den Anfangsstadien gleich, wie bei dem schwächeren Licht der 100 K. Lampe, indem auch zunächst vier Quadrantenzellen gebildet wurden, die sich dann weiter zu der ovalen Zellscheibe entwickelten. Hier zeigte sich insofern ein Unterschied gegenüber Versuch

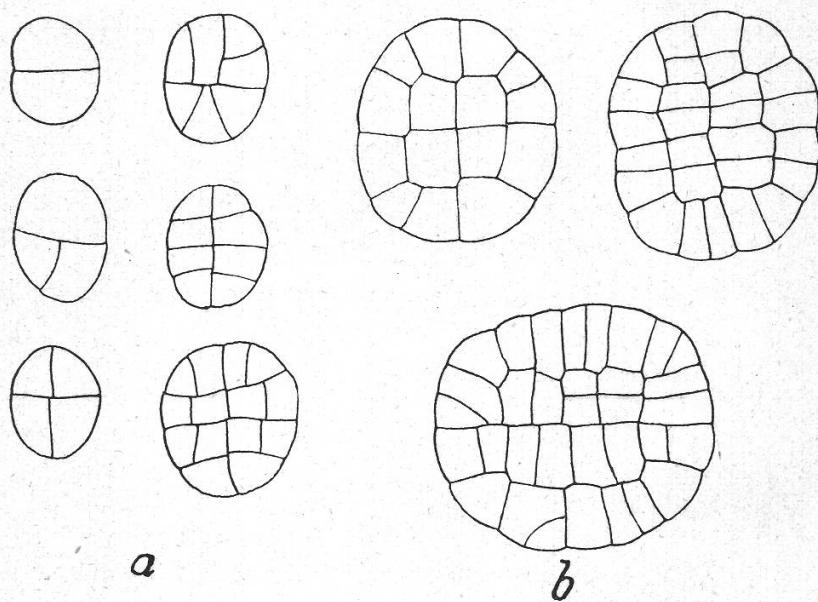


Fig. 6. *Radula complanata* (L.) D u m. Verschiedene Entwicklungsstadien der Spore.  $a = 13$  Tage,  $b = 34$  Tage alt.  
Vergr. 252.

Nº 105, als die Zellscheibe nach dem Stadium von zirka 16 Zellen in 2 Zellagen zerfiel, während jene noch mit zirka 32 Zellen einschichtig blieb. Die Aufeinanderfolge der Teilungen vollzog sich entsprechend der grösseren Lichtstärke rascher als im oben erwähnten Versuch, und zwar am schnellsten bei 20 cm Entfernung. Die Radula-Sporen und -Keimlinge ertragen also ohne Schädigung recht bedeutende Lichtstärken, was übrigens auch mit dem Vorkommen der Pflanzen an oft stark belichteten Baumstämmen übereinstimmt. Rhizoide konnte ich auch in diesem Versuch keine an den Keimscheiben feststellen (siehe Fig. 6).

#### 8. *Frullania dilatata*.

Die Sporen dieser Lebermoosart stellen der Untersuchung ihres Teilungsvorganges erhebliche Schwierigkeiten entgegen, da die einzelnen Teilungswände in dem hellgrünen Zellinhalt gar nicht hervortreten. Selbst bei Anwendung von plasmolysierenden Flüssigkeiten sind die einzelnen Zellen nur schwer zu unterscheiden. Ich beschränkte mich

daher auf eine blosse Messung der Längs- und Querdurchmesser der Keimkörper.

Tab. X.

Versuch N° 101 vom 13.XI.1919—3.IV.1920. Osramlampe 100 K.

Durchschn. Temp. zirka 13,5° C. Grösse der Keimkörper in  $\mu$ .

nach	Entfernung von der Lampe			
	20 cm	70 cm	120 cm	170 cm
7 Tagen	70 : 63	65 : 58	58 : 53	58 : 50
27 "	95 : 82	73 : 65	60 : 54	62 : 52
54 "	132 : 115	87 : 75	73 : 63	70 : 63

Tab. XI.

## Zahl der Rhizoide.

nach	Entfernung von der Lampe			
	20 cm	70 cm	120 cm	170 cm
27 Tagen	1—3	0	0	0
54 "	3—10	0—2	0—1	0
66 "	bis 15	0—3	0—1	0
Durchschnittliche Länge der Rhizoide in $\mu$				
66 Tagen	251	85	42	0

Die erste Teilung trat in einer Entfernung von 20 cm schon nach vier Tagen ein, nachdem sich die Sporen von durchschnittlich 56 : 43 auf 67 : 60 vergrössert hatten. Sie ist als helle Querlinie in der etwas länglich gestreckten Spore zu beobachten. Nach drei weiteren Tagen konnten zwei senkrecht aufeinanderstehende Streifen als Andeutung der stattgehabten zweiten Teilung erkannt werden. Im Verlauf der weiteren Teilungen entwickelt sich ein kugeliger bis ellipsoidischer oder eiförmiger, kompakter Zellkörper, der ganz an die mehrzelligen Sporen von Fegatella erinnert. An seiner Oberfläche entspringen nach allen Seiten Rhizoide, deren Zahl mit dem weiteren Wachstum des Keimlings zunimmt. Dabei ist bemerkenswert, dass dieselben nach allen Richtungen auswachsen, also weder geo-, noch phototropisch sind. Da, wo sie über dem Substrat sich entwickelten, nahm ihre Oberfläche eine eigentümlich knorrig-höckerige Gestalt an, während sie im Agar völlig glatt blieben. Ihre Form war gerade gestreckt oder leicht gebogen. Ihre Zahl und Länge erreichte in nächster Nähe der Lampe die höchsten Massen (siehe Tab. XI), und zwar war der Unterschied zwischen den in 20 und in 70 cm Entfernung gewachsenen bedeutend grösser, als zwischen den in 70 und 120 cm gebildeten, was auch mit den Grössenverhältnissen der Keimkörper übereinstimmt. Auch hier erweisen sich

also Zahl und Länge der Rhizoide als eine Funktion der zugehörigen Vorkeime.

In der am stärksten belichteten Schale entstanden nach zirka zwei Monaten kleine Höcker, mit den ersten Blättern. Sie waren meist in Einzahl, hie und da aber auch zu zweien an einem Vorkeim zu bemerken. Im Verlauf von weitern  $1\frac{1}{2}$  Monaten entwickelten sie sich zu kleinen Pflänzchen mit bis zu acht Blättern und wenigen Unterblättern, während im gleichen Zeitraum in der Entfernung von 70 cm bis zu fünf Blättern angelegt

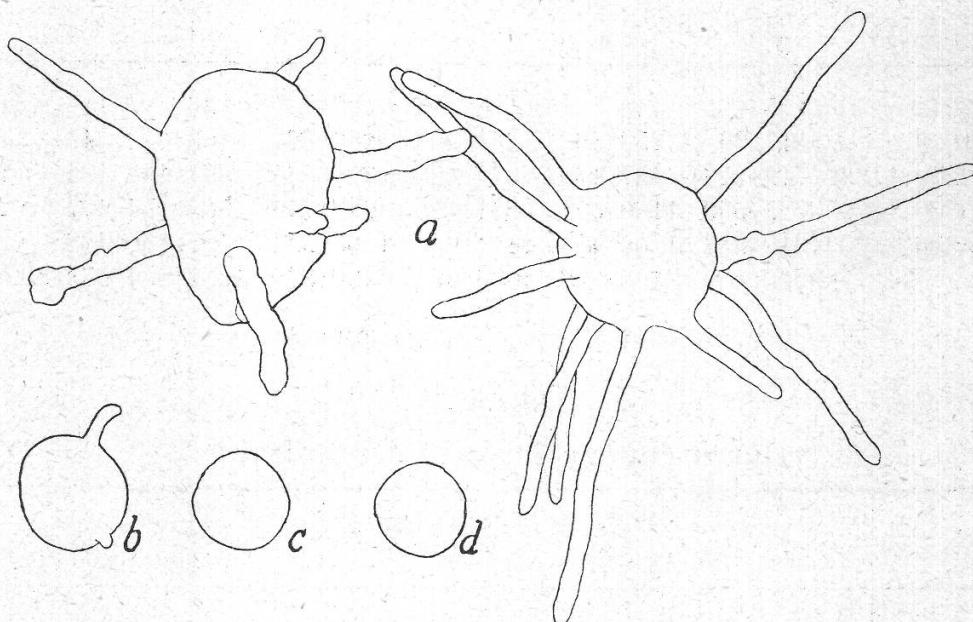


Fig. 7. *Frullania dilatata* (L.) Dum. 54 Tage alte Keimkörper.  
a = in 20 cm, b = in 70 cm, c = in 120 cm, d = in 170 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K. gewachsen. Vergr. 147.

waren, bei 120 cm Abstand nur kurze Höcker mit noch undeutlichen Blattanlagen und bei 170 cm überhaupt noch keine Keimhöcker auftraten. Hier kam es zwar im weitern Verlauf des Versuches noch zur Bildung von 1—2 kurzen Rhizoiden, dann aber standen die Keimkörper langsam ab, ohne Blattanlagen gebildet zu haben. Das erste Auftreten derselben in den Entfernungen von 70 und 120 cm erfolgte in einem Zeitpunkt, da der Keimkörper selbst noch bedeutend kleiner war, als im entsprechenden Stadium bei 20 cm Abstand. In Uebereinstimmung damit betrug auch die Zahl der Rhizoide in 120 cm Abstand höchstens 4 gegenüber bis zu 15 im entsprechenden Stadium von 20 cm Distanz. Die Sprossanlage ist also in weitem Masse unabhängig von der Grösse des Vorkeims.

Goebel (1930) wirft die Frage auf, ob Formen wie *Frullania* und *Madotheca* — man könnte wohl auch *Radula* noch beifügen — unter bestimmten Bedingungen auch ein «Fadenprotonema» bilden. Ich glaube diese Frage, soweit sie den Einfluss der Lichtintensität betrifft, verneinen zu können. Diese hochstehenden Gruppen der Lebermoose

scheinen sich also unter anderem durch besondere Formfestigkeit ihrer Keimlinge auszuzeichnen.

9. *Fegatella conica*.

Tab. XII.

Versuch № 34 vom 17.IV.—16.VII.1918. Osramlampe 100 K.

Länge und grösste Breite der Sporen, resp. der Thallusanlagen in  $\mu$ .

nach	Entfernung von der Lampe							
	10 cm*	20 cm	40 cm	60 cm	80 cm	100 cm	120 cm	150 cm
14 Tage	304	195	149	186	127	136	113	111
21 "	1029	317:99	259:86	289:95	260:82	166	146	131
28 "	2302:1439	718:223	487:163	379:120	326:86	277:145	194	169
42 "	5300:1600	3025:690	1180:317	961:185	693:148	508:154	407	252
56 "	6600:1860	4910:832	1700:484	1454:240	1263:234	715:160	453	265:74
90 "	—	8200:860	3465:739	4096:391	3480:379	1632:254	539:89	570:105

\* = der Vertikalabstand von der Lampe betrug hier nur 23 cm.

Tab. XIII.

Durchschnittliche Zahl der Rhizoide.

nach	Entfernung von der Lampe							
	10 cm*	20 cm	40 cm	60 cm	80 cm	100 cm	120 cm	150 cm
14 Tage	18	2	2	1	1	1	0	0
21 "	—	3	2	2	2	1	0	0
Durchschnittliche Länge der Rhizoide in $\mu$								
14 Tage	744	91	82	66	46	30	—	—
21 "	—	219	160	142	—	62	—	—

\* = der Vertikalabstand von der Lampe betrug hier nur 23 cm.

Die Keimung der mehrzelligen kugeligen Sporen von *Fegatella conica* beginnt mit dem Austreiben von Rhizoiden. 48 Stunden nach der Aussaat waren solche schon in allen Schalen zu bemerken. In der am stärksten belichteten besassen alle Sporen 1—5 Rhizoide, während die am schwächsten belichteten erst vereinzelte kurze aufwiesen. Gleichzeitig erfolgt eine allseitige Vergrösserung der Sporen, und zwar hängt diese in starkem Masse von der Lichtintensität ab, ebenso das weitere Wachstum der Rhizoide. Die anfängliche Grösse der Sporen betrug 0,06—0,10 mm. Ihre Vergrösserung geht aus Tab. XII hervor. Dabei fällt der bedeutende Unterschied zwischen den in unmittelbarer Nähe der Lampe und den in 20 cm Entfernung befindlichen Keimlingen auf. Bei erstern bildeten sich überhaupt keine eigentlichen Keimschlüche von der Spore aus, wie dies sonst bei geringerer Lichtinten-

sität der Fall ist, sondern die Spore vergrösserte sich derart, dass die Thallusfläche direkt aus ihr hervorzusprossen begann. Nach 28 Tagen zeigte diese bereits die bekannte Herzform. Bei den grössten Thallomen waren bis zu 15 Luftkammern mit Spaltöffnungen angelegt, indes bei den in 20 cm Abstand gewachsenen Keimlingen erst die Verbreiterung zum Thallus begonnen hatte und die übrigen überhaupt noch keine Flächenbildung aufwiesen. Im starken Licht zeigte sich ferner nicht selten die Entwicklung von zwei Thallusflächen aus derselben Spore.

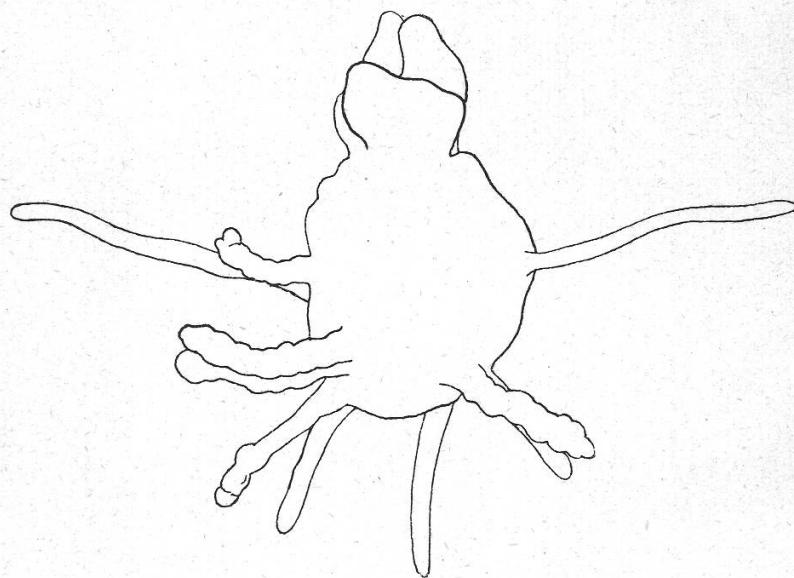


Fig. 8. *Frullania dilatata* (L.) Dum. 68 Tage alter Keimling mit Blattanlagen. Vergr. 147.

Die Anlage der Fläche tritt um so später auf, je geringer die Lichtintensität ist und erfolgte z. B. in 150 cm Entfernung erst nach 80—90 Tagen. Dabei blieb der Thallus ganz schmal bandförmig. Wie die Tab. XII zeigt, bleiben die am schwächsten belichteten Keimlinge bis zu diesem Stadium hinter den andern an Länge zurück. Dies ändert sich aber später, sie holen jene ein, ja übertreffen sie schliesslich, erfahren aber weiter keine Verbreiterung.

Aus der Tab. XIII geht hervor, dass die Zahl der Rhizoide mit dem Wachsen der Spore und des Keimlings zunimmt. In den schwach beleuchteten Schalen traten dieselben aber nur langsam auf. Auch ist ihre durchschnittliche Länge hier bedeutend geringer. Sie nimmt dann entsprechend dem Wachstum der Sporen und Keimlinge zu. Dabei fällt wiederum die bedeutende Zahl und Länge der Rhizoide der ersten Schale gegenüber der nächstfolgenden auf, was wiederum dem Größenunterschied der Sporen entspricht. Die Zahl und Länge der Rhizoide steht auch hier wieder in einem bestimmten Verhältnis zur Grösse des Keimlings. Die anfänglich gebildeten Rhizoide waren alle glatt; die ersten Zäpfchen-Rhizoide beobachtete ich in der vordersten Schale erst

nach 5 Wochen, d. h. zirka 8 Tage nach der Anlage der ersten Luftkammern und Atemöffnungen.

In einem Versuch (Nº 92 vom 8.IV.—19.VI.1919) wurde mittelst einer 16kerzigen Tungsramlampe (ohne Wasserkühler) bei einer Entfernung von 1—5 m die Wirkung ganz schwacher Lichtintensität geprüft. Nach 40 Tagen ununterbrochener Belichtung waren in 1 m

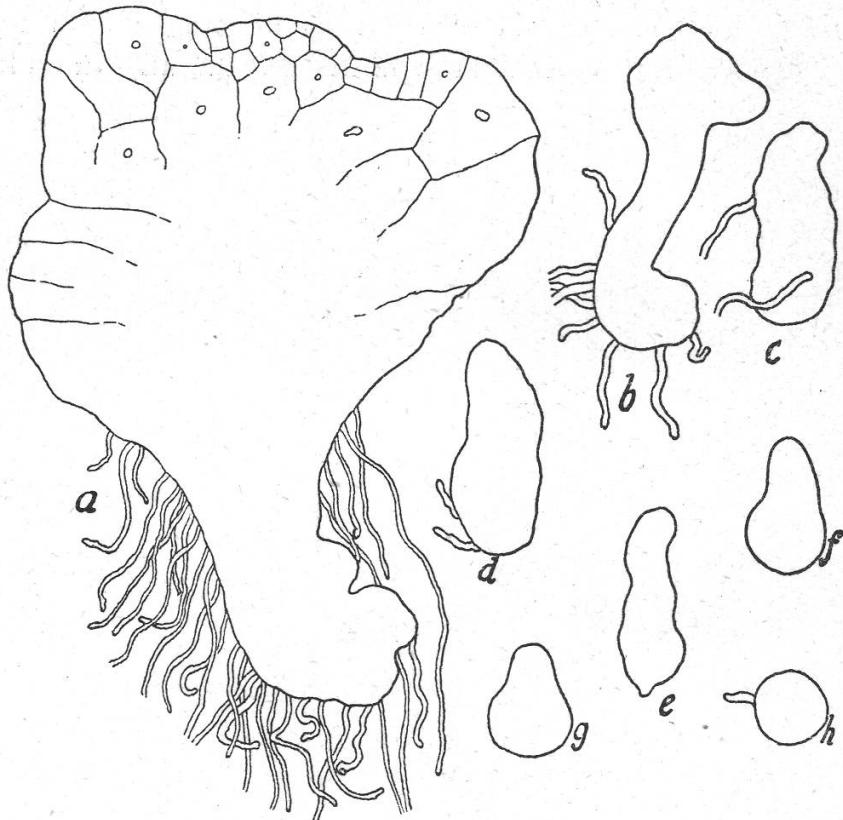


Fig. 9. *Fegatella conica* (L.) Corda. 28 Tage alte Keimlinge. *a* = in 10 cm Horizontal- und 23 cm Vertikaldistanz vom Mittelpunkt der Osramlampe 100 K.; *b* = in 20 cm, *c* = in 40 cm, *d* = in 60 cm, *e* = in 80 cm, *f* = in 100 cm, *g* = in 120 cm, *h* = in 150 cm Entfernung von derselben Lampe. Vergr. *a* = 33, *b*—*h* = 51.

Entfernung von 500 Sporen 24 mit kurzen, grünen Keimhöckern versehen, also 4,8 % gekeimt, während von den Sporen in 5 m Entfernung nur vereinzelte kleine Keimhöcker aufwiesen. Auch nach 70 Tagen war die Zahl der gekeimten Sporen in allen Kulturen sehr gering. Die längsten Keimhöcker massen 75  $\mu$  bei einer Sporengroßesse von 100  $\mu$ . Als ich die Schalen nachher ans Tageslicht brachte, trat bei vielen Sporen eine nachträgliche Keimung ein. Die untere Grenze für die Sporenkeimung liegt also hier noch unter 0,5 HK.

#### 10. *Preissia commutata*.

Ein erster Versuch (Nº 53 vom 19.VI.1918) mit einer Osramlampe von 100 K. ergab das überraschende Resultat, dass in den Abständen

von 20 bis 180 cm die Sporenkeimung ungefähr gleichzeitig erfolgte. Sie wird eingeleitet durch eine Sprengung des ziemlich dicken Exospors, worauf ein grüner Keimschlauch hervorbricht. Dies fand am 6. Tage nach der Aussaat der Sporen bei einer Temperatur von durchschnittlich 20° C statt. Am 7. Tage mass ich folgende durchschnittliche Längen der Keimschläuche (in  $\mu$ ) :

Entfernung von der Lampe				
20 cm	60 cm	100 cm	140 cm	180 cm
68	115	98	145	140

Das Chlorophyll fand sich unmittelbar hinter der Spitze in grösserer Menge, indes die hintern Partien beinahe farblos erschienen. Alle Schläuche waren streng parallel zueinander gegen die Lichtquelle gerichtet; doch zeigte sich hie und da, dass eine Spore anfänglich nach der dem Lichte abgewendeten Seite auskeimte, dass dann aber der Keimschlauch scharf um 180° umbog. Bei einem Teil der ausgekeimten Sporen konnte ich auch Rhizoide beobachten, wie dies H a n s e l (1876) für seine Keimungsversuche auf feuchter Lehmerde erwähnt.

Schon aus den oben angeführten Zahlen für die Länge der Keimschläuche geht, wenn auch etwas undeutlich, hervor, dass mit abnehmender Lichtstärke die Länge der Keimschläuche zunimmt. In einer zweiten Versuchsreihe wurden die erhaltenen Resultate einer nochmaligen Prüfung unterzogen und zunächst die Keimung in den verschiedenen Entfernungen von der Osramlampe 100 K. genauer festgestellt (Versuch № 56 vom 13.VII.—26.VII.1918. Temp. 20—21°).

Zahl der nach vier Tagen gekeimten Sporen in %

Entfernung von der Lampe

20 cm	60 cm	100 cm	140 cm	180 cm
28	31	26	35	36

Es zeigte sich also auch in diesem Versuch eine ziemlich gleichzeitig auftretende Keimung innerhalb der Lichtstärken von zirka 1700 HK. bis zu zirka 4,5 HK.

Tab. XIV.

Durchschnittliche Länge der Keimschläuche in  $\mu$ .

nach	Entfernung von der Lampe				
	20 cm	60 cm	100 cm	140 cm	180 cm
5 Tagen	231	523	447	554	616
7 "	770	1063	1001	1355	1355
9 "	1278	1294	1355	1663	1632
11 "	1324	1509	1555	1756	1801
13 "	1401	1586	1571	1802	1833

Der Versuch bestätigte ferner die schon oben erwähnte Tatsache, dass mit abnehmender Lichtstärke die Keimschläuche länger werden. Dies zeigte sich schon am 2. Tage der Keimung. Diese begann am 3.—4. Tage nach der Sporenaussaat und war am 5. bereits bis auf wenige Sporen allgemein. Bis zum 7. Tage blieben alle Keimschläuche einzellig. Somit konnte das Auftreten der ersten Querwand noch keinen Einfluss auf die Länge der Keimschläuche ausüben, diese musste vielmehr einzig durch die Lichtstärke bedingt sein. In allen Entfernung von der Lichtquelle war der Zuwachs in den ersten Tagen am grössten, dann nahm die Schnelligkeit des Wachstums sukzessive ab und kam in 100—180 cm Abstand schon nach 14 Tagen, d. h. 10 Tage nach der Keimung, fast völlig zum Stillstand. In den beiden vordern Schalen hingegen erreichte es pro Tag immer noch zirka  $40\ \mu$ , obschon hier nun Querteilungen aufgetreten waren. Daraus darf wohl geschlossen werden, dass die geringe Lichtintensität bei 100—180 cm Entfernung nach dem Verbrauch der in der Spore vorhanden gewesenen Reservestoffe nicht ausreichend ist für die Bildung der das weitere Wachstum der Keimschläuche ermöglichen Baustoffe.

Während die in 100—180 cm Entfernung gewachsenen Keimschläuche sämtlich einzellig blieben, traten in den beiden stärker belichteten Schalen Querwände auf, bei 60 cm allerdings nur selten. Die ersten Querteilungen waren am 9. Tage zu finden. Am 13. Tage zählte ich bis zu 7, resp. 4 hintereinanderliegende Zellen, deren Länge recht unregelmässig war. Längs- oder Schrägteilungen konnte ich hingegen bis zu diesem Zeitpunkt nirgends feststellen. — Auch bei dieser Versuchsreihe fiel mir mehrmals auf, dass Keimschläuche anfangs vom Lichte wegwuchsen, sogar bis auf Längen von  $600\ \mu$ , dann plötzlich scharf umbogen, um dem Lichte nun zuzustreben (Fig. 10 k). Hier und da kam es auch, wie Fig. 10 l zeigt, zu Verzweigungen der Keimschläuche.

*Preissia* zeigt somit bezüglich der Entwicklung der Keimschläuche durchaus ähnliche Verhältnisse, wie sie Klebs (1916) für die Keimpflanzen der Farnsporen nachgewiesen hat: in ganz schwachem Lichte entstehen nur einzellige Keimschläuche; bei etwas grösserer Lichtstärke erfahren diese Querteilungen, deren Zahl um so grösster wird, je stärker die Lichtintensität ist.

Eine dritte Versuchsreihe (Nº 126 vom 2.II.1921) wurde ohne Anwendung des Wasserkühlers mittelst der Osramlampe 100 K. mit eingetrocknetem Sporenmaterial, das ich im Juni 1920 aus dem Gebirge mitgebracht hatte, durchgeführt. Die Temperatur lag, da der Raum nur schwach geheizt wurde, bedeutend niedriger, als bei dem oben beschriebenen Versuche und zeigte einen stärkeren Anstieg gegen die Lampe hin. Sie betrug im Mittel

bei 20 cm  $13,8^\circ$ ,      bei 100 cm  $12,1^\circ$ .

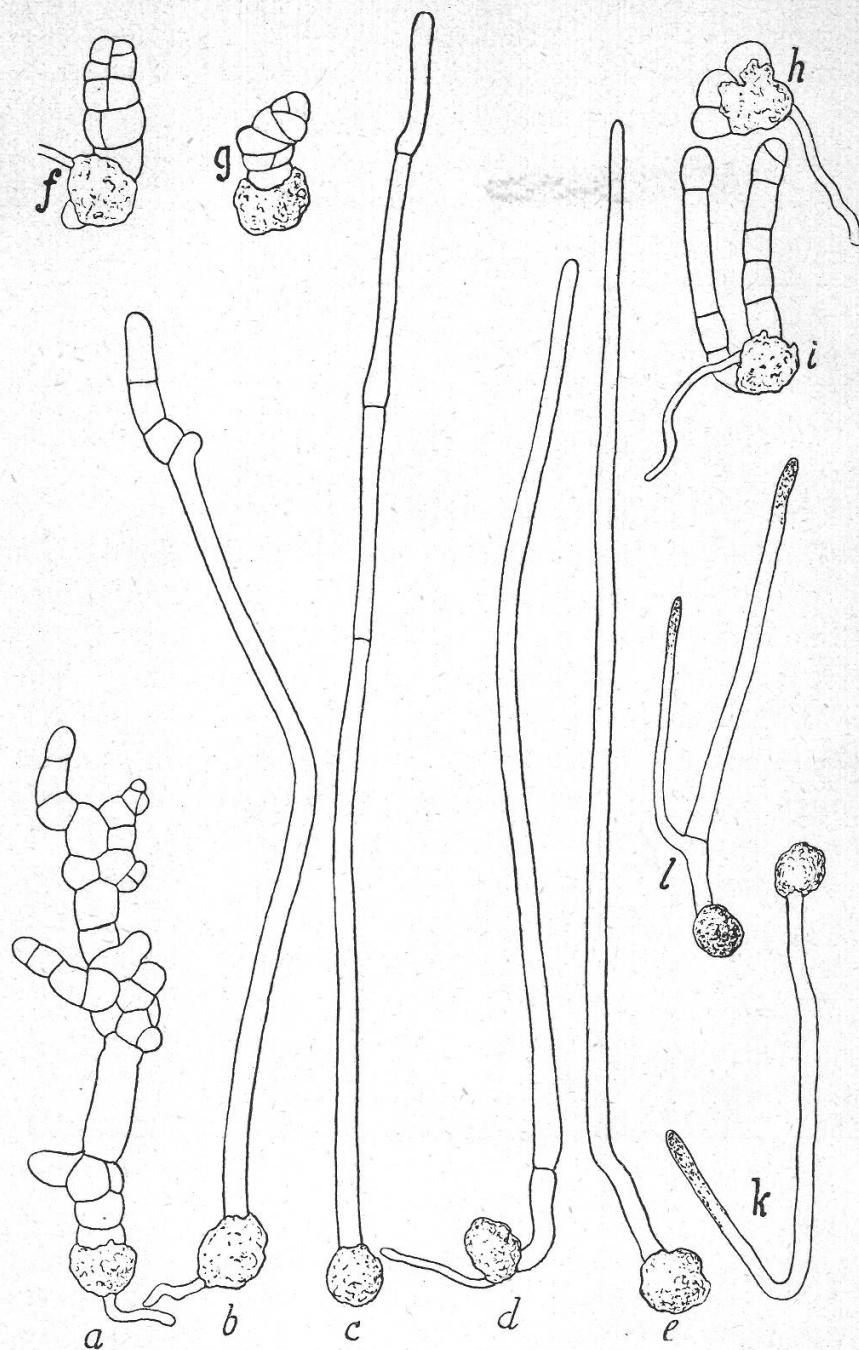


Fig. 10. *Preissia commutata* (Lindenberg) Nees.  
a—e = 28 Tage alte Keimlinge. a = in 20 cm, b = in 60 cm, c = in 100 cm, d = in 140 cm, e = in 180 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K. (Vers. No. 126 vom 2.II.1921.) Vergr. 105. f—i = 9 Tage alte Keimlinge, dicht bei der Osramlampe 100 K. gewachsen. (Vers. No. 131 vom 21.II.1921.) Vergr. 78. k = Keimschlauch aus 140 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K., anfänglich vom Lichte weg gewachsen, dann scharf umgebogen; l = verzweigter Keimschlauch aus 60 cm Abstand von der Lampe. Beide Keimlinge 7 Tage alt. (Vers. No. 56 vom 13.VII.1918.) Vergr. 51.

Daraus ergab sich einmal ein wesentlich späteres Auftreten der ersten Keimungsstadien, nämlich am 12.—14. Tage nach der Aussaat. Dieses dürfte zwar zum Teil auch dem Umstände zuzuschreiben sein, dass zu diesem Versuch nicht wie oben frisches Sporenmaterial verwendet worden war. Sodann zeigte sich eine deutliche Verzögerung mit abnehmender Lichtstärke und Temperatur. Am 17. Tage nach der Aussaat zählte ich folgende Keimungsprozente:

Abstand von der Lampe				
20 cm	60 cm	100 cm	140 cm	180 cm
53,2	29,6	10,7	7,4	4,5

Diese Verzögerung ist gegenüber den Versuchen N<sup>rn</sup> 53 und 56 so auffallend, dass hierfür nicht nur die Differenz in den Temperaturen von 20 cm bis 100 cm Abstand verantwortlich gemacht werden kann; sondern offenbar ist der Hauptgrund darin zu suchen, dass die in den Versuchen N<sup>rn</sup> 53 und 56 herrschenden Temperaturen dem Optimum nahe liegen und daher die Unterschiede in der Lichtstärke für den Keimungsvorgang als solchen weniger zur Wirkung kommen lassen, fand doch auch Klebs (1916) für die Farnsporen, dass optimale Temperatur eine stärkere Keimung veranlasst, als niedere, trotz geringerer Helligkeit. Ob auch das Alter der Sporen einen Einfluss ausübte, vermag ich nicht zu entscheiden.

Im Versuch N° 126 erhielt ich auch in Entferungen von 100 und 120 cm noch Querteilungen, offenbar als Wirkung der durch das Fehlen des Wasserkühlers bedingten grösseren Lichtintensität. Die ersten Querwände traten auf:

	Entfernung von der Lampe			
	20 cm	60 cm	100 cm	140 cm
nach Tagen	13	16	16	19

Bei 100 und 140 cm waren immerhin nach 28 Tagen weitaus die Mehrzahl der Keimschläuche einzellig, nur wenige 2—3-, resp. bis 8zellig.

Aus der Fig. 10 geht hervor, dass bei den am stärksten belichteten Keimpflänzchen nicht nur die Zellenzahl grösser ist, sondern die Zellen dementsprechend auch bedeutend kürzer ausfallen, was wiederum mit den Ergebnissen von Klebs (1916) für die Farne übereinstimmt. In 20 cm Entfernung von der Lichtquelle erhielt ich schon nach 17 Tagen die ersten schräg oder längs gerichteten Teilungswände. Diese führten aber meist noch nicht zur Bildung einer zusammenhängenden Keimfläche, wie sie von Leitgeb (1876) beschrieben wurde, oder eines

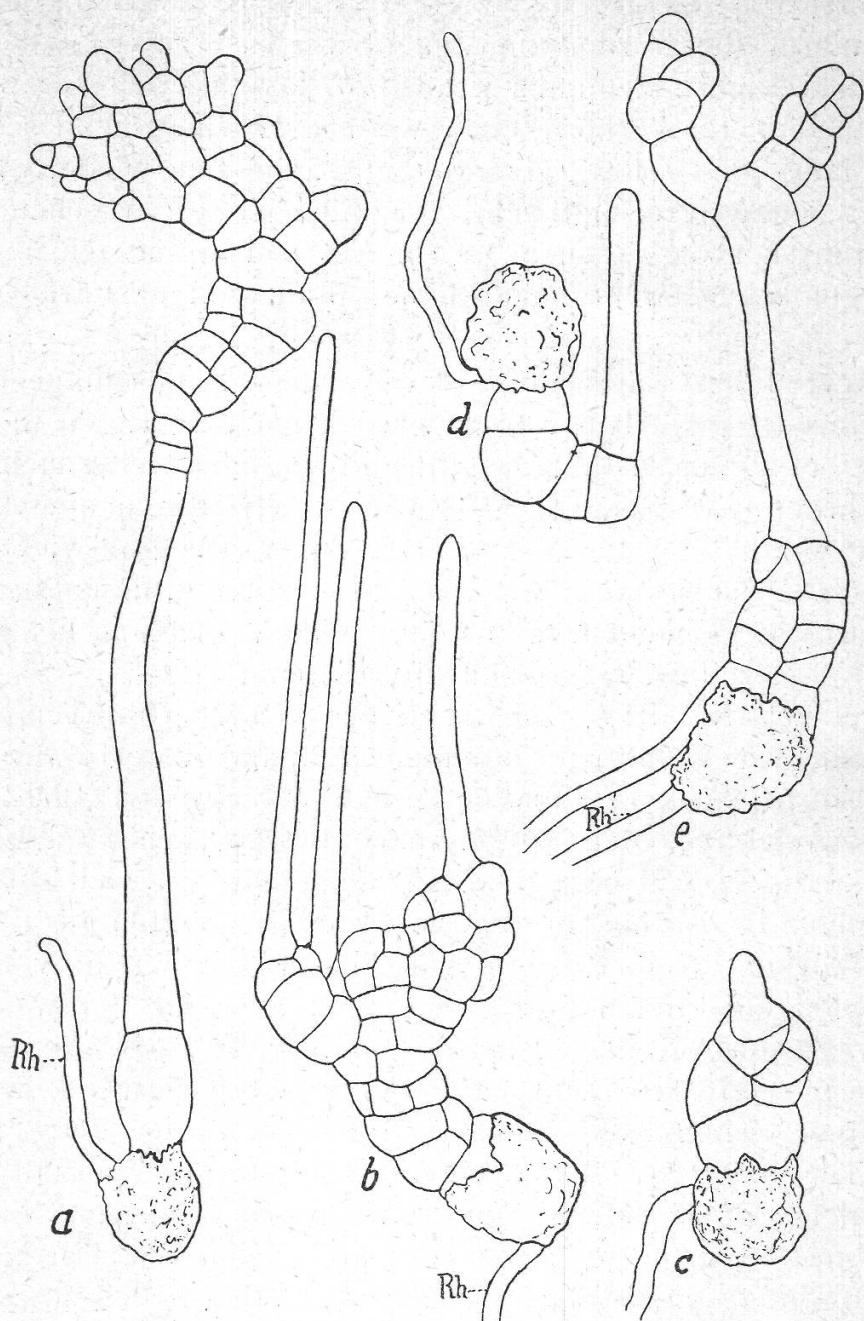


Fig. 11. *Preissia commutata* (Lindenberg) Nees.  
a = 45 Tage alter Keimling aus 60 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K. b = Keimling während 16 Tagen dicht bei der Osramlampe 100 K. aufgezogen, dann in 180 cm Entfernung versetzt und dort während weiteren 10 Tagen belichtet. c—d = Keimlinge während 20 Tagen im Tageslicht dicht an einem Ostfenster, dann während weiteren 3 Tagen in Osramlicht 100 K. bei 160 cm Entfernung gezogen. e = Keimling während 20 Tagen im Tageslicht dicht an einem Ostfenster, dann während 5 Tagen in 160 cm, hierauf während weiteren 5 Tagen in 20 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K. gezogen. Vergr. 147.

Keimkörpers, wie ihn H a n s e l (1876) und E. L a m p a (1902) abbilden, sondern die vordersten Zellen wuchsen öfters wiederum zu kürzern oder längern Schläuchen aus, so dass allerlei Verzweigungen zustande kamen. Im Verlaufe einer weitern Woche gingen schliesslich, indem die längs und schräg gerichteten Wände sich wiederholten, vielzellige, oft verzweigte und sehr verschiedenartig aussehende Keimkörper daraus hervor. Auch in 60 cm Abstand erhielt ich im Verlaufe von 45 Tagen solche, wenn auch kleinere und weniger stark verzweigte (Fig. 11 a).

Die in 180 cm Entfernung gewachsenen Keimschläuche, welche sämtlich einzellig geblieben waren, wurden nach 28 Tagen in die Nähe der Lampe bei 20 cm Distanz gestellt und zeigten bereits nach 24 Stunden am Vorderende eine Anschwellung, welche durch eine Querwand abgetrennt wurde. Im Laufe zweier weiterer Tage entwickelten sich daraus bis zu vier kurze Endzellen, womit der Anfang zur Bildung einer Keimfläche gemacht war. 14 Tage nach Versetzung der Keimlinge hatte ich 15—30zellige Keimscheiben erhalten.

Im Versuch N° 131 b vom 24.II.1921 (Durchschn. Temp. 15° C.) zog ich zunächst Keimlinge in einem Abstand von 15 cm von der Lampe, also in starkem Licht. Zufolge der grossen Lichtintensität entwickelten sich aus den Sporen nach beträchtlicher Vergrösserung entweder kurze, in Zellen gegliederte Schläuche, die sich sofort durch Längsteilungen in Zellflächen umformten, oder es traten aus den Sporen direkt Zellkörper in einer Breite von bis zu 3 Zellen hervor, oder in dritten Fällen entstanden aus einer Spore 2, sogar 3 etwas längere, in Zellen gegliederte Keimschläuche (siehe Fig. 10 f—i). An den kurzen Keimköpern zeigte sich sehr bald die erste Schrägwand, welche zur Bildung einer Scheitelzelle führte. Nach 16 Tagen hatte ich stark gelappte Thallome von bis zu  $600 \mu$  Durchmesser erhalten, deren Rhizoidzahl bis zu 15 betrug. Nun wurden die Pflänzchen in die Entfernung von 180 cm gestellt. Zuerst trat bei den kleineren Keimlingen eine Veränderung ein, indem einzelne endständige Zellen zu Schläuchen auswuchsen, welche entweder 1zellig blieben oder in selteneren Fällen sich in 2—4 längliche Zellen teilten. Einige Tage später begannen auch die grösseren Zellkomplexe 1—4 lange Schläuche auszutreiben (Fig. 11 b). Dass es sich hierbei nicht um Rhizoidbildung handeln konnte, ging nicht bloss aus den lebhaft grün gefärbten Spitzen, sondern vor allem auch aus dem streng positiven Heliotropismus derselben hervor. Es sei hier wieder auf die vollständig übereinstimmenden Resultate von K l e b s (1916) bei seinen Versuchen mit Farnprothallien hingewiesen.

Die Fig. 11 b zeigt einen Keimling, der während 20 Tagen im Tageslicht dicht an einem Ostfenster aufgezogen, dann in Osramlicht von 100 K. bei 160 cm Entfernung 5 Tage lang gehalten und hierauf

während weiterer 5 Tage vom gleichen Licht aus 20 cm Distanz bestrahlt worden war. Auch aus dieser Figur (Vers. N° 130 a) gehen deutlich die Wirkungen der stärkern und schwächern Belichtung auf die Formbildung und das Wachstum hervor.

In den Versuchen N° 126 und 131 b beobachtete ich, dass in den meisten Fällen zuerst das primäre Rhizoid aus der Spore hervorbrach und erst nachher der Keimschlauch. Da dies jedoch nicht ausschliesslich der Fall war, so wurde allgemein als Zeitpunkt der Keimung das Hervortreten des Keimschlauches bezeichnet. Das primäre Rhizoid zeigte bald mehr oder weniger gerade, bald korkzieherartig gewundene oder unregelmässig gekrümmte Form. Gegenüber dem Lichte und der Schwerkraft erwies es sich vollständig indifferent, es wuchs in den verschiedensten Richtungen von der Spore weg. Nicht so die sekundären Rhizoide. Diese wendeten sich alle deutlich vom Lichte weg, waren also negativ heliotropisch. Es zeigte sich also auch hier ein auffallender Gegensatz im Verhalten des primären Rhizoids und der sekundären.

### 11. *Grimaldia dichotoma*.

Tab. XV.

Versuch N° 123 vom 29.I.—9.III.1921. Osramlicht 100 K.

Durchschnittliche Temp. 13,2° C.

Durchschnittliche Länge der Keimschläuche in  $\mu$ .

nach	Entfernung von der Lampe				
	20 cm	60 cm	100 cm	140 cm	160 cm
7 Tagen . .	67	180	153	185	108
11 " : :	740	735	880	995	850
18 " : :	1187	2217	2156	2333	1817
32 " : :	—	—	2695	2972	2710

Die Versuche mit *Grimaldia* zeigten im allgemeinen ähnliche Resultate, wie diejenigen mit *Preissia*. Im Versuch N° 123 traten die ersten Sporenkeimungen in den Entfernungen von 20—140 cm nach C, bei 180 cm nach 7 Tagen auf. Die Zahl der Keimprozente nahm deutlich mit der Entfernung vom Lichte ab. Wie bei *Preissia* wird die dicke, braune Exine an einer Stelle gesprengt, und es tritt ein grüner Keimschlauch hervor. Nur bei einem Teil der Sporen konnte ich gleichzeitig ein farbloses, dünnes Rhizoid beobachten.

Das Strecken der Keimschläuche gestaltete sich ziemlich ungleichmassig, wie die Tab. XV zeigt. Immerhin erreichten sie auch hier bei den geringern Lichtintensitäten eine grössere Länge. Am 14.II., d. h.

nach 16 Tagen, traten in 20 cm Abstand von der Lichtquelle die ersten Querteilungen auf. Diese erfolgten insgesamt am Vorderende der Schläuche, indem sich hier eine köpfchenförmige Anschwellung bildete, die sich dann durch eine Querwand vom übrigen Teil des Fadens ab-

trennte. Im Laufe der folgenden Tage entstand daraus eine Reihe von 4—5 kurzen, hintereinander liegenden Zellen, in denen alsbald auch Längswände auftraten (Fig. 12b, c). Vom Tage der Bildung der ersten Querwand an blieben die betreffenden Keimlinge im Längenwachstum bedeutend hinter den ungeteilten Schläuchen zurück (Tab. XV).

Die langen Keimschläuche sind nur an der Spitze grün gefärbt, der grösste Teil erscheint grau bis farblos. Die Graufärbung wird durch zahlreiche Tröpfchen bedingt, welche zur Hauptsache in der Nähe der Spitze liegen. Ein Zusatz von Sudan III nebst leichter Erwärmung über der Flamme ergab typische Rotgoldfärbung. Ebenso lösten sich die Tropfen in Aether rasch auf. Es handelt sich also um Fettkugeln, welche den Sporen reichlich als Reservematerial mitgegeben werden.

In 32 Tagen hatten sich in der vordersten Schale bereits längliche, schmale Thallome entwickelt mit einer grössern Zahl Rhizoide; neben ihnen waren auch noch einzellige Schläuche sichtbar. Im Verlaufe weiterer 10 Tage wuchsen die erstern zu Thallusflächen mit Luftkammern und zahlreichen Rhizoiden aus.

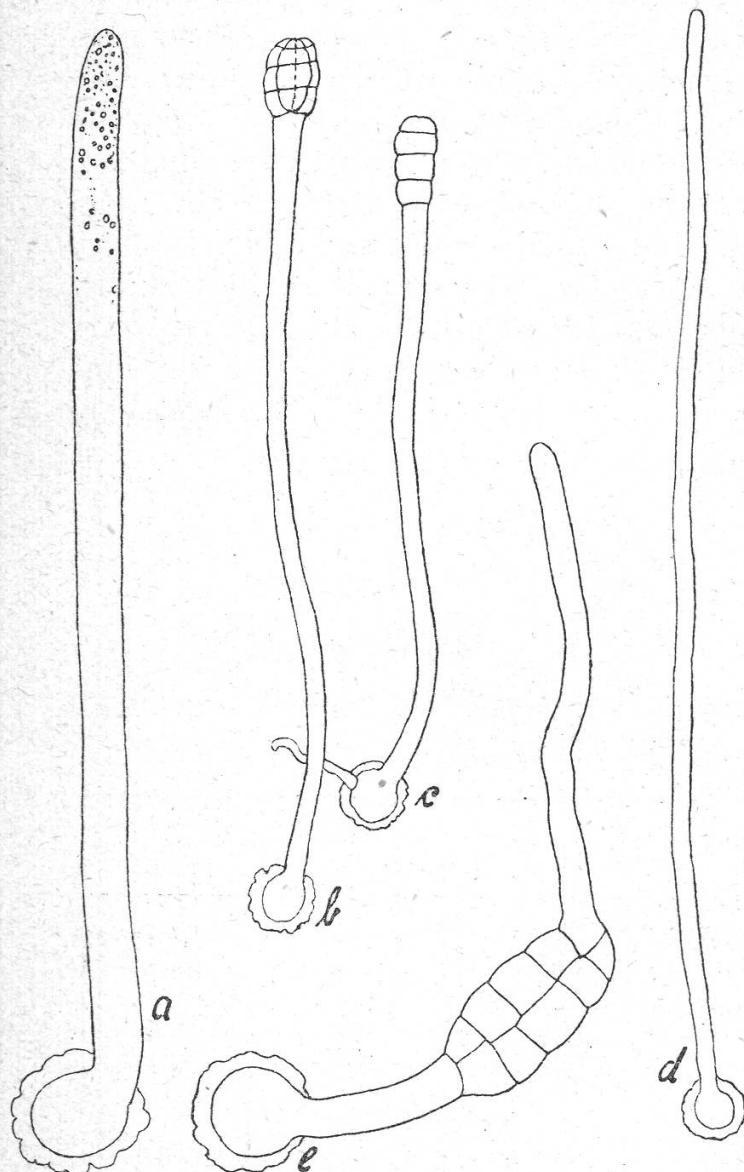


Fig. 12. *Grimaldia dichotoma* Raddi. Keimschlauch mit Oeltröpfchen, 10 Tage nach der Aussaat der Sporen, Temp. ca. 12° C. Vergr. 147. b—d = 18 Tage alte Keimlinge aus 20 cm Entfernung von der Osramlampe 100 K. Vergr. 78. e = Keimling während 15 Tagen im Tageslicht dicht an einem Ostfenster, dann während weitern 8 Tagen in Osramlicht 100 K. bei 180 cm Entfernung gezogen. Vergr. 147.

In den Entfernungen von 60—180 cm erhielt ich innert 32 Tagen nur einzellige Schläuche. Der Zuwachs betrug in den letzten 14 Tagen durchschnittlich per Tag  $40 \mu$ , gegenüber  $121 \mu$  in den ersten 14 Tagen der Keimung. Es war also bereits eine starke Verlangsamung des Wachstums eingetreten, ja in 180 cm konnte ich am 9.III., d. h. 34 Tage nach Beginn der Keimung, einen völligen Stillstand feststellen, die Schläuche begannen abzusterben. Sie erschienen zu dieser Zeit völlig entleert, das Reservefett war aufgezehrt.

Es ist bemerkenswert, dass bei *Grimaldia* keinerlei Uebergänge vom einzelligen zum vielzelligen Keimschlauch auftreten, das Zwischenstadium des aus wenigen langen Zellen bestehenden Keimfadens, wie ich es bei *Preissia* fand, konnte ich hier nie bemerken.

Die in 140 cm Entfernung aufgestellte Schale wurde nach 32 Tagen in unmittelbare Nähe der Lampe verbracht. Die Schläuche waren zu dieser Zeit schon völlig von Reservestoffen entblösst. Schon am folgenden Tage zeigte sich eine deutliche Anschwellung am Vorderende, die am dritten Tage durch eine Querwand abgetrennt wurde. Die grössere Lichtstärke vermochte also innert 24 Stunden die Keimfäden zur Bildung von Endzellen und damit zur Entstehung eines Keimkörpers zu veranlassen.

Am 4.III.1921 wurde ein umgekehrter Versuch (Nº 129 a) angestellt. Ich brachte Keimkörper, die vorher an einem Ostfenster bei Tageslicht gezogen worden waren und zum Teil bis zu 10 Endzellen nebst einer kurzen basalen Schlauchzelle aufwiesen, in Osramlicht 100 K. bei einer Entfernung von 180 cm. Nach 5 Tagen (Temp.  $14,8^\circ C$ ) zeigte sich noch keine Veränderung an den Keimlingen; hingegen war eine Anzahl noch ungekeimter Sporen zu langen einzelligen Schläuchen ausgewachsen. Am 8. Tage hatten die kleineren Keimkörper aus ihrer Endzelle einen Schlauch ausgetrieben; die grösseren folgten innert einer Woche nach, und zwar gingen die Schläuche gelegentlich auch aus Seitenzellen hervor (Fig. 12 e). Man hat es also wie bei *Preissia* in der Hand, durch entsprechenden Wechsel in der Lichtintensität bald vielzellige kompakte Keimkörper, bald lange einzellige Schläuche zu erhalten.

Ein weiterer Versuch (Nº 131 a vom 21.II.1921), bei welchem die Schale mit den ausgesäten Sporen dicht an die 100 K. Osramlampe gestellt wurde, jedoch ohne Zwischenschaltung des Wasserkühlers, zeigte schon nach 3 Tagen die ersten Keimungen, dank dem Zusammenwirken einer Lichtintensität von zirka 5000 HK. und einer ansehnlichen Wärmestrahlung. Diese beiden Faktoren vermochten in den folgenden Tagen je eine zweimalige Zellteilung zu bewirken, so dass am 7. Tage nach der Aussaat der Sporen bereits bis zu 50 Zellenzählende, mehrschichtige Thallusflächen entstanden waren.

## B. Versuche mit Tageslicht.

### 1. *Aneura pinguis*.

Die ersten Versuche wurden am 20.III.1918 auf Filtrerpapier, das mit Marchalscher Lösung getränkt war, angestellt, und ergaben teilweise Keimung der Sporen, indem sich in der Regel 4 Quadranten bildeten, von denen der eine durch Abtrennung von Schräg- oder Parallelwänden das weitere Wachstum übernahm. Die zwei ersten Teilungen erfolgten mehr oder weniger innerhalb der vergrösserten Spore, deren dunkelbraune Membran stark gedeckt erschien, was namentlich an den auseinandergerückten warzigen Höckern zu bemerken war. Erst nachher beginnt die eine der 4 Quadrantenzellen sich vorzustülpen, wobei die Spitze nun ohne Warzen ist. Doch kommt es auch schon nach der ersten Teilung zur Anlage einer schießen Wand in der aus der Spore vorgewachsenen Zelle (vgl. Fig. 1). Rhizoide werden zunächst keine gebildet. Die Kulturen entwickelten sich nur langsam, bleichten mehr und mehr, offenbar unter der Wirkung der höher steigenden Sonne, der sie während der Vormittagsstunden ausgesetzt waren, und gingen nach 2 Monaten ein.

Zu gleicher Zeit wurden Sporen in Erlenmeyerkolben auf Watte mit Marchalscher Lösung ausgesät. Sie wurden an einem Ostfenster aufgestellt, zum Teil in einiger Entfernung von demselben, und keimten durchwegs sehr gut. Bis zum November desselben Jahres hatten sich Thallome bis zu 12 mm Länge und 4 mm Breite entwickelt, an denen auch die Anlagen von Fortpflanzungsorganen sichtbar wurden. Einige der angelegten Kulturen konnten über 2 Jahre in den Kolben gezogen werden. Im Herbst des 2. und im Frühling des 3. Jahres entstanden eine Anzahl Sporogone. Auch in späteren Kulturen kam es zur Bildung von Antheridien und Archegonien.

In einem weiteren Tageslichtversuch (Nº 65 a vom 19.II.1919) auf Agar mit 1,5 % Marchalscher Lösung wurden die Schalen an einem Ostfenster aufgestellt bei einer Temperatur von 15—18° C. Nach 12 Tagen traten die ersten Teilungen auf, denen bald weitere in der oben beschriebenen Weise folgten, so dass nach 28 Tagen zum Teil bis zu 12 Zellen gebildet waren unter Verbreiterung des Keimplants und gleichzeitiger Entstehung einer zweiten Zellage am Vorderende. Zu dieser Zeit traten auch die ersten Rhizoide auf, und zwar in der Nähe der Sporenzelle. Nach 64 Tagen erreichten die Keimpflanzen eine durchschnittliche Länge von 0,75 mm bei einer grössten Breite am Vorderende von 0,38 mm. Sie nahmen mehr und mehr Herzform an unter steter Verbreiterung und Verdickung des Thallus und Bildung neuer Rhizoide, deren Zahl in diesem Stadium bis zu 10 betrug bei einer durchschnittlichen Länge von 1,25 mm. Sie waren meist gerade gestreckt oder nur leicht gebogen und enthielten wenig Chlorophyll, das

bei der Entstehung hineingewandert war. Bei den längern beobachtete ich nicht selten eine deutliche Wandverdickung an der Spitze oder auch knötchen- oder zäpfchenförmige Bildungen.

Die Verbreiterung zum Thallus beginnt allmählich, oft schon von der 5. Zelle an, so dass eine Abgrenzung zwischen Vorkeim und Thallus nicht festgestellt werden kann.

In der Literatur finden sich nur wenige Angaben über die Keimung der *Aneura*-Sporen. Kny (1865/66) hat als erster Sporen von *Aneura palmata* auf feuchtes Holz ausgesät und erhielt in Zellen gegliederte Keimschläuche, an deren Ende dann eine Scheitelzelle angelegt wurde. Auch Leitgeb (1874/82) berichtet Aehnliches über die Keimung von *A. pinguis* und gibt Abbildungen von *A. palmata*. Ebenso erwähnt Campbell (1905) für *A. palmata* die Bildung eines gegliederten Zellfadens, analog den Angaben Kny's. Neuerdings hat R. Jung (1927) die Keimung bei den verwandten Arten *Metzgeria furcata* und *conjugata* untersucht und ist dabei neben kleinern Abweichungen zu ganz ähnlichen Ergebnissen gekommen, wie ich sie für *A. pinguis* sowohl im Tages-, wie im Osramlicht erhalten habe. Auch Goebel (1889 und 1930) gibt in seiner Organographie eine entsprechende Beschreibung für *Metzgeria furcata*, bildet allerdings auch einen Keimschlauch ab, bei dem auf die ersten zwei schiefen Wände wieder eine Anzahl paralleler Wandbildungen erfolgte. Auf was für Ursachen die Bildung eines gegliederten Zellfadens zurückzuführen sei bei *Aneura* und *Metzgeria*, ist mir vorläufig noch nicht klar; jedenfalls ist dies bei *A. pinguis* die Ausnahme und steht in keinem Zusammenhang mit der Lichtintensität.

## 2. *Pellia Neesiana*.

Im Versuch N° 11 p vom 6.III.1918 wurden die Sporen auf Filtrierpapier, das mit Marchalscher Lösung getränkt war, ausgesät und hierauf 2 m von einem Ostfenster entfernt aufgestellt. Die durchschnittliche Temperatur betrug 12—14° C. Nach 12 Tagen hatte ungefähr  $\frac{1}{4}$  der Sporen das erste Rhizoid ausgetrieben. Alle waren deutlich vergrössert und schön grün gefärbt. Das Wachstum gestaltete sich folgendermassen:

nach	Länge der Spore resp. des Keimlings	Grösste Breite
28 Tagen . . . . . . . . . .	250 $\mu$	170 $\mu$
42 " . . . . . . . . . .	320 "	185 "
62 " . . . . . . . . . .	616 "	246 "
78 " . . . . . . . . . .	908 "	277 "

Nach 28 Tagen zeigten sich die ersten sekundären Rhizoide als kurze Höcker. Auch waren deutliche Keimhöcker auf den stark ver-

grösserten Sporen sichtbar. Im Verlaufe weiterer 14 Tage entwickelten sich diese zu länglichen, walzenförmigen Vorkeimen. Hier und da beobachtete ich, dass zwei solche aus einer Spore auskeimten. Etwa 1½ Monate nach der Sporenaussaat hatte ziemlich allgemein die Anlage des Thallus eingesetzt.

3. *Pellia Fabroniana*.

Der Versuch N° 64 d vom 18.II.1919 ergab, dass die Lichtmenge des Februar bereits genügend ist, um bei entsprechend günstiger Temperatur eine rasche Keimung zu ermöglichen. Die Schale mit den ausgesäten Sporen wurde dicht am Ostfenster eines auf den übrigen Seiten fensterfreien Raumes, dessen mittlere Temperatur während der Versuchsdauer zirka 15,5° C betrug, aufgestellt. Schon am folgenden Tage hatte sich bei zirka 35 % das primäre Rhizoid gebildet. Nach 6 Tagen besass 90 % der Sporen ein solches. Die Messungen ergaben folgendes Wachstum :

nach	Länge der Spore resp. des Keimlings	Grösste Breite	Durchschnittliche Maximallänge der Rhizoide
6 Tagen . . . . .	169 $\mu$	123 $\mu$	139 $\mu$
14 " . . . . .	339 "	185 "	554 "
28 " . . . . .	1663 "	246 "	3881 "

Nach 28 Tagen wurden die Keimlinge in 6 m Entfernung vom Fenster versetzt, um zu untersuchen, was für einen Einfluss die Abschwächung des Lichtes auf die jungen Thallome ausübe. 14 Tage später mass ich

2556  $\mu$  Länge und 293  $\mu$  Breite.

Die Keimlinge waren also langsamer gewachsen, der Zuwachs betrug durchschnittlich 893  $\mu$  gegenüber 1324  $\mu$  in den zwei vorangegangenen Wochen. Eine Formveränderung zeigte sich nur bei wenigen, indem entweder vorn in der Mitte des Thallus ein bedeutend schmäleres Thallusstück sich gebildet hatte oder nur die eine Seite als Gabelast ausgewachsen war.

Aehnliche Grössenverhältnisse ergaben zwei weitere Versuche, die fast gleichzeitig in verschiedenen Räumen derselben Ostfront, jedoch bei etwas niedriger Temperatur angestellt wurden. Dementsprechend war auch das Wachstum etwas langsamer, wie aus folgenden 2 Tabellen hervorgeht :

Tab. XVI.

Versuch N° 62 b vom 14.II.1919. Durchschn. Temp. 12,<sup>6</sup>° C.

nach	Länge der Spore resp. des Keimlings	Grösste Breite	Durchschnittliche Maximallänge der Rhizoide	Zahl der Rhizoide
5 Tagen . . .	169 $\mu$	134 $\mu$	194 $\mu$	1
7 " . . .	169 "	134 "	280 "	1
10 " . . .	184 "	139 "	308 "	1—2
13 " . . .	246 "	169 "	385 "	1—4
18 " . . .	354 "	170 "	708 "	—
21 " . . .	447 "	170 "	1478 "	—

Tab. XVII.

Versuch N° 62 e vom 14.II.1919. Durchschn. Temp. 12,<sup>8</sup>° C.

nach	Länge der Spore resp. des Keimlings	Grösste Breite	Durchschnittliche Maximallänge der Rhizoide	Zahl der Rhizoide
5 Tagen . . .	160 $\mu$	123 $\mu$	108 $\mu$	1
7 " . . .	169 "	126 "	239 "	1
10 " . . .	179 "	134 "	308 "	1—2
13 " . . .	231 "	154 "	351 "	1—4
18 " . . .	354 "	174 "	627 "	1—4
21 " . . .	492 "	175 "	904 "	—

Eine Vergleichung dieser Resultate mit den im Osramlicht 100 K. gewonnenen, zeigt ein wesentlich stärkeres Wachstum im Tageslicht. Da ich keine Messungen über die Stärke des Tageslichtes ausführte, können natürlich keinerlei bestimmte Schlüsse aus den Vergleichszahlen gezogen werden. Immerhin ging aus den verschiedenen Versuchen hervor, dass das Auftreten der ersten Keimhöcker sowohl im Tages-, wie im Osramlicht ungefähr bei derselben Sporengrösse einsetzt, nämlich, wenn die Sporen ungefähr 220—250  $\mu$  lang und zirka 140—170  $\mu$  breit sind.

Es gelang mir auch, Kulturen auf Watte und auf Agar mit Marchalscher Lösung bis zu Thallomen von 2 cm Länge aufzuziehen, ohne sie indes zur sexuellen Fortpflanzung zu bringen. Sie zeigten durchwegs eine grosse Empfindlichkeit gegen direkte Sonnenbestrahlung.

Die Keimung der *Pellia*-Sporen ist auch von Leitgeb (1882) kurz untersucht worden. Goebel (1930) erwähnt, dass das Keimpflänzchen gewöhnlich an dem der Rhizoidzelle gegenüberliegenden Ende entstehe. « Indes kann der Zellkörper (d. h. die mehrzellige Spore) auch so sich lagern, dass an diesem Ende gleichfalls Rhizoiden auftreten und die Anlage der Pflanze in der Mitte des Vorkeimkörpers

eintritt. » (S. 905.) Und weiter: « Offenbar sind es äussere Faktoren (wahrscheinlich das Licht), die bestimmen, wo die Anlage stattfindet, und die durch Anlegung des Rhizoids angedeutete Polarität des Vorkeims ist keine ein für alle mal feststehende; sie tritt nur ein, wenn der Keimling aufrecht stehend sich entwickelt, auch verhalten sich die Pelliaarten in dieser Beziehung nicht gleich. » Ich kann dieser Beobachtung und Auffassung Goebels nicht in allen Teilen beistimmen. Einmal sah ich unter den vielen Tausenden keimender Sporen von *Pellia Fabbroniæ* nie ein seitliches Auswachsen des Keimkörpers, obwohl diese sich in den verschiedensten Lagen, horizontal, schräg, vertikal und in allen Richtungen zur Lichtquelle auf dem Substrat entwickelten. Nur bei *Pellia Neesiana* beobachtete ich in wenigen Fällen ein solches Auskeimen, das aber ebensowenig in erkennbarer Beziehung zur Lage der Sporen gegenüber der Lichtquelle stand. Sodann zeigte sich bei der Erscheinung des Absterbens der Sporen, auf die ich im Kapitel über die Wirkung der Verdunkelung noch zu sprechen kommen werde, klar und deutlich ihre Polarität, die ja übrigens schon durch das stete Auftreten der Rhizoidzelle dokumentiert wird.

#### 4. *Chiloscyphus polyanthus*.

Die am 28.III.1918 (Versuch № 22 e) auf Filtrierpapier, das über Watte gelegt und von Marchalscher Lösung durchtränkt war, ausgesäten Sporen zeigten nach 3 Wochen durchwegs deutlichen Keimungs-

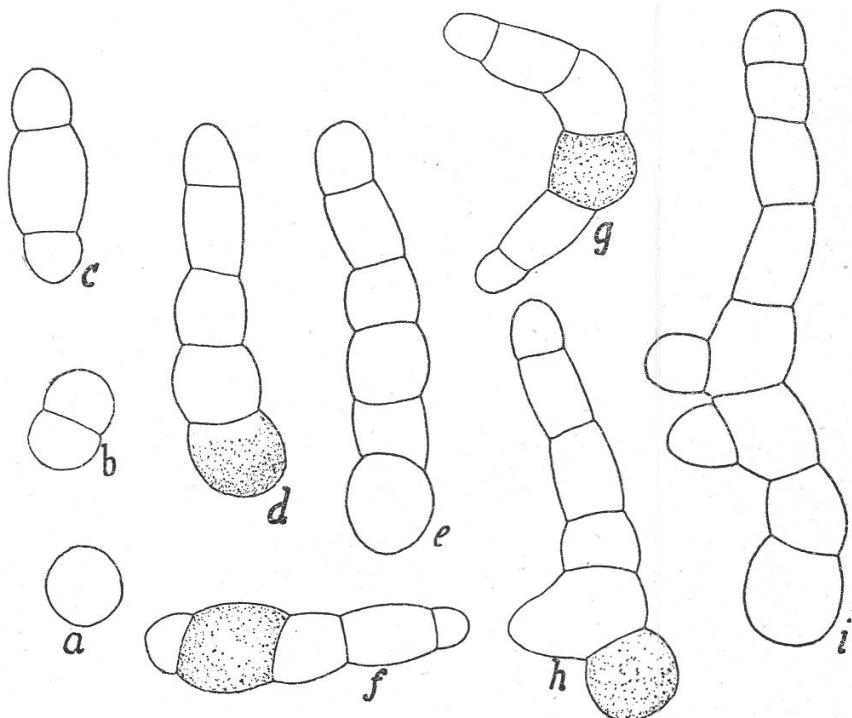


Fig. 13. *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda. Verschiedene Entwicklungsstadien der Sporen aus Tageslichtversuch. (Vers. № 22 e vom 28.III.1918.) Vergr. 252.

beginn. Doch trat die erste Teilung erst nach 4 Wochen auf. Die weiteren Teilungen folgten sich rascher, so dass nach weiteren 4 Wochen bereit 5—11 Zellen vorhanden waren, offenbar eine Wirkung des stärker werdenden Tageslichtes. Eine Anzahl Sporen trieb nach zwei entgegengesetzten Richtungen Keimschläuche. Ferner entstanden etwa von der 6. Woche an am ursprünglich einfachen, perl schnurartigen Keimfaden senkrecht zur Hauptachse Verästelungen, welche in der Nähe der Sporenzelle entsprangen (Fig. 13).

Es gelang mir auch, Keimlinge auf Agar mit Marchalscher Lösung in Erlenmeyerkolben bis zu fertigen Pflanzen aufzuziehen. Doch waren diese durchwegs kleiner, als die im Freien gewachsenen, und gelangten nicht zur Fortpflanzung. Ebenso wichen sie im Habitus mehr oder weniger von jenen ab.

### 5. *Lophocolea heterophylla*.

Versuch № 39 g vom 19.IV.1918. Temp. 14—24,5° C.

Die Sporen wurden gleichzeitig mit denjenigen im Osramlicht ausgesät und zeigten folgende Entwicklung :

Zahl der Zellen des Keimschlauches :

nach 21 1—3	28 3—6	41 8—13	53 Tagen 12—20 Zellen
----------------	-----------	------------	--------------------------

Die erste Teilung der Spore fand also ungefähr zu gleicher Zeit statt, wie bei der Osrambeleuchtung mit 100 K. in der Entfernung von 20—50 cm, d. h. bei einer Lichtstärke von zirka 180—1700 HK. Die weiteren Teilungen erfolgten zunächst ebenfalls mit ungefähr gleicher Schnelligkeit (vgl. Tab. VIII), erfuhrten dann aber nach dem ersten Monat eine Beschleunigung, offenbar als Wirkung der steigenden Lichtintensität des Mai.

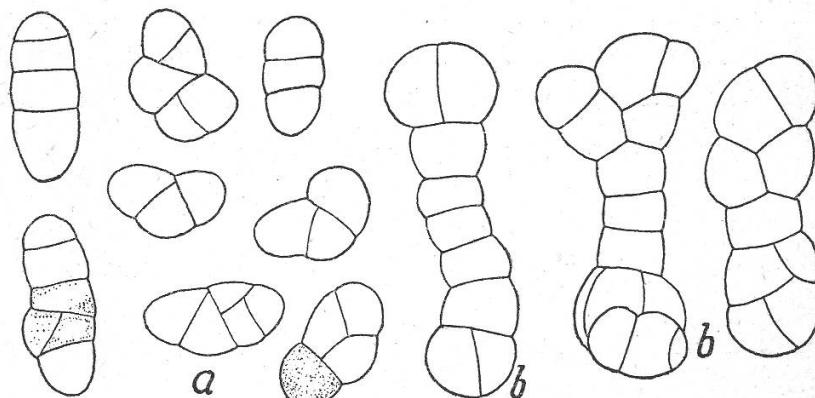


Fig. 14. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum.  
a = 28 Tage alte, b = 41 Tage alte Keimlinge in Tageslicht gewachsen. (Vers. No. 39 g vom 19.IV.1918.) Vergr. 252.

Von besonderem Interesse ist nun aber die stark abweichende Form der im Tageslicht gebildeten Keimlinge. Schon die ersten Teilungen erfolgen in der Mehrzahl anders als jene im Osramlicht. Statt der ausschliesslich parallelen Scheidewände treten frühzeitig schräge auf, welche abwechselnd schief verlaufen, so dass eigentliche Scheitelzellen entstehen (Fig. 14 a). Doch gibt es auch Fälle, wo zunächst eine einfache Zellreihe von 3—7 Zellen gebildet wird, deren Enden alsdann

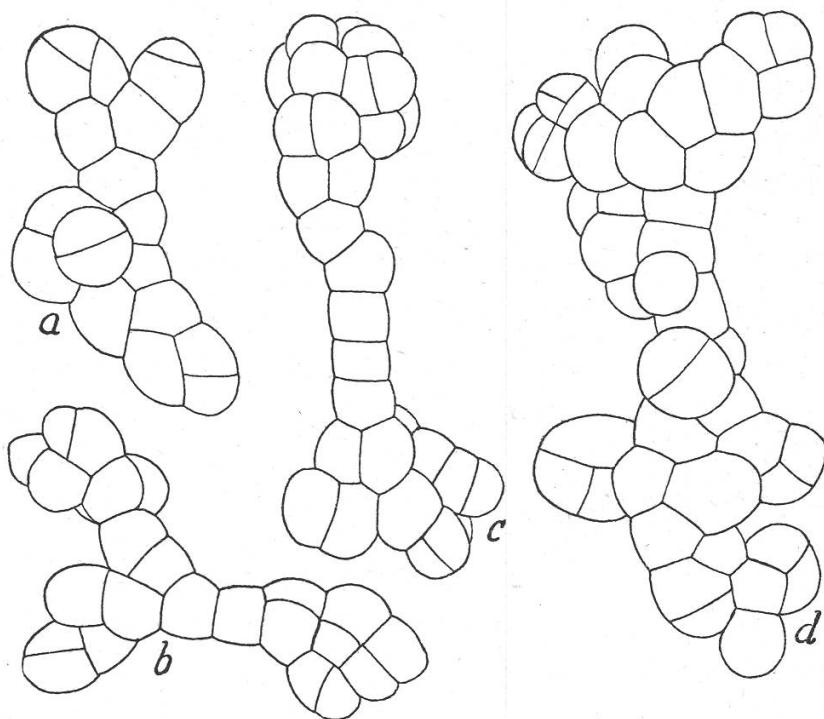


Fig. 15. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. Keimlinge aus Tageslichtkultur. a = 53 Tage, b u. c = 69 Tage, d = 82 Tage alt. (Vers. No. 39 g vom 19.IV. 1918.) Vergr. 252.

schräge oder Längsteilungen eingehen (Fig. 14 b). Letztere erfolgen alsbald nach verschiedenen Richtungen, so dass an den Enden der kürzern oder längeren Zellreihen klumpenförmige Zellkomplexe entstehen. Auch einzelne Zellen der ursprünglichen Zellreihe vermögen seitlich auszuwachsen und ähnliche Komplexe zu bilden. So bietet der Keimling in seiner kompakten Masse ein charakteristisches Bild gegenüber dem im Osramlicht gewachsenen, locker verzweigten Keimschlauch (Fig. 15).

Rhizoide konnte ich auch bei den  $2\frac{1}{2}$  Monate alten Keimlingen keine beobachten.

Wodurch wird diese Formverschiedenheit der im Tages- und im Osramlicht gewachsenen Keimlinge bedingt? Im Osramlichte erhielt ich auch bei den stärksten Intensitäten keine derartigen Formen, wenn-

gleich auch einzelne Längs- oder Schrägteilungen, welche zur Verzweigung der Schläuche führten, auftraten. Ich kann daher diese Abweichung in der Form nicht einer verschiedenen Lichtintensität zuschreiben, sondern betrachte sie als Wirkung der verschiedenen Qualität des Tages- und Osramlichtes. Das an blauen Strahlen reichere, an roten ärmere Tageslicht fördert also offenbar das Auftreten von Längs- und Schrägteilungen, wie dies auch Klebs (1916/17) für die Farnprothallien nachgewiesen hat.

Neuestens hat Chalaud (1930) die Keimung von *Lophocolea* und *Chiloscyphus* untersucht, ohne indes auf die Lichtwirkung besonders einzutreten. Die Abbildungen, welche er gibt, stimmen mit den von mir erhaltenen Formen im grossen überein. Wenn er aber glaubt, als erster nachgewiesen zu haben, dass aus einem Protonema dieser Lebermoose mehrere Pflänzchen entstehen können, so trifft dies zum mindestens für *Chiloscyphus*, wo Klebs schon 1893 diesbezügliche Beobachtungen machte, nicht zu.

#### 6. *Calypogeia trichomanis*.

Versuch N° 44 c vom 20.IV.—15.VII.1918, in 2½ m Entfernung von einem Ostfenster.

Die ersten Keimungen erfolgten nach zirka 14 Tagen. Am 17. Tage war bei der Hälfte der Sporen die erste Teilung vollzogen. Die Spore nimmt zunächst ovale bis eiförmige Gestalt an, worauf die erste Querwand gebildet wird. Meist ist dabei die Sporenzelle deutlich grösser als die neugebildete. Nach 28 Tagen waren vereinzelte zweite Teilungen zu bemerken. Die neue Teilungswand stand dabei stets senkrecht oder leicht schief zur ersten. Die eine der beiden neuen Zellen übernimmt nun in der Folge die Rolle einer Scheitelzelle, indem sie sich durch abwechselnd schiefe Wände weiter teilt (Fig. 16). Es entsteht so von Anfang an ein kompakter Keimkörper. Die Zahl der Zellen betrug nach

28 Tagen	...	2—3
35 "	...	3—6
46 "	...	5—10
55 "	...	8—12

Zu gleicher Zeit wurden Kulturen auf mit Marchalscher Lösung getränkter Watte und auf Agar in Erlenmeyerkolben angelegt, die bis zum Herbst vollständig entwickelte Sprosse bildeten.

Ein zweiter Versuch (N° 46 a, b vom 24.IV.1918) ergab ähnliche Resultate. Die eine Schale (a) wurde dabei in 80 cm, die andere (b) in 3 m Entfernung vom Ostfenster aufgestellt. Die Keimung vollzog sich unter den beiden Lichtintensitäten folgendermassen :

nach 14 Tagen		Entfernung	
		0,80 m	3,00 m
28	»	1zellig	1zellig
35	»	2—3 »	1(—2) »
44	»	2—7- (meist 5- und 6zellig)	1—2 »
51	»	10—24zellig	1—4 »
		15—40 »	2—10 »

Das stärkere Licht in der Nähe des Fensters bedingte eine wesentliche Beschleunigung der Sporenkeimung und der Entwicklung der

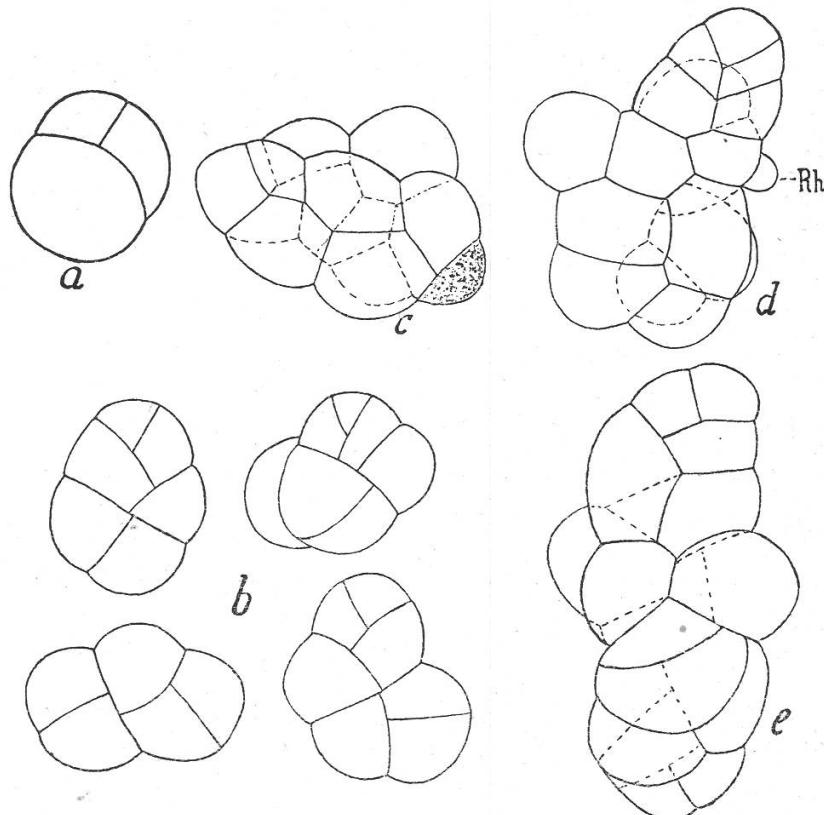


Fig. 16. *Calypogeia trichomanis* (L.) Corda. Keimlinge aus Tageslichtkultur. (Vers. No. 46 a vom 24.IV.1918.)  
a = 28 Tage, b = 35 Tage, c = 44 Tage, d und e = 51 Tage  
alt. Vergr. 252.

Keimlinge. Nach 51 Tagen hatten sich in der vordersten Schale ansehnliche Zellkomplexe mit 2—6 Auswüchsen, an deren Spitze je eine Scheitelzelle sass, gebildet, während in der entfernteren Schale die Keimlinge höchstens 10zellig waren. Die Form der Keimlinge wies hingegen keine Unterschiede auf, sie zeigten im schwächeren Lichte die gleiche, nur langsamere Entwicklung als im stärkeren.

Die Anlage des ersten Rhizoids erfolgt verhältnismässig spät, wenn der Keimling schon 20 und mehr Zellen zählt.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führte ein dritter Versuch (Nº 61 d vom 14.II.1919). Nach 27 Tagen erschienen, bei einer Durchschnitts-

temperatur von zirka 16° C, die ersten Rhizoide. Infolge der höhern Temperatur vollzog sich die ganze Entwicklung rascher. Nach 45 Tagen hatten sich bereits Pflänzchen mit 4—5 Blättern und einem Unterblatt gebildet. Allerdings waren diese noch sehr klein, die Blätter höchstens 4 Zellreihen breit, das Unterblatt nur ein zweizelliger Stachel. Dabei beobachtete ich, dass aus demselben Protonema bis zu 5 Pflänzchen sich entwickeln konnten.

Auch auf Watte mit Knopscher Nährlösung erhielt ich schöne, wenn auch etwas kleine Pflänzchen.

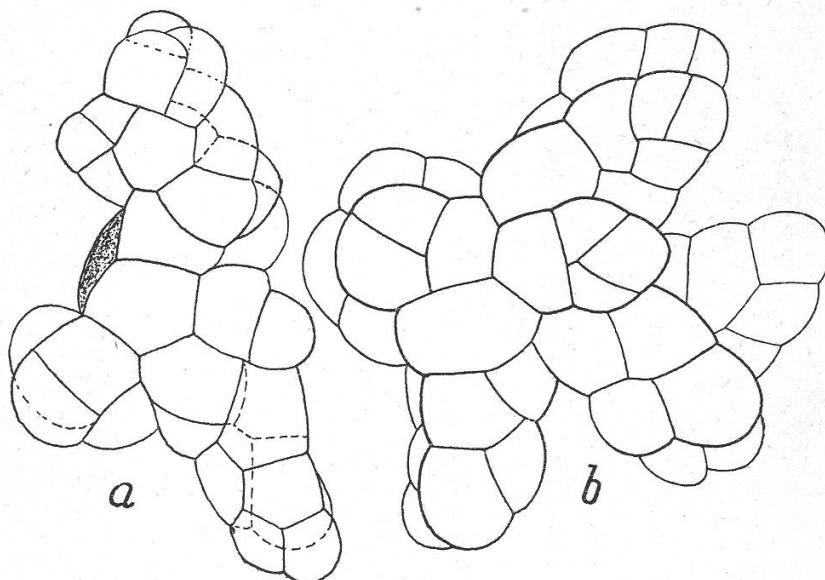


Fig. 17. *Calypogeia trichomanis* (L.) Corda. Zwei 51 Tage alte Keimlinge mit mehreren Scheitelzellen.  
(Vers. No. 46 a vom 24.IV.1918.) Vergr. 252.

#### 7. *Fegatella conica*.

Eine erste Versuchsreihe (Nº 18) wurde am 14.III.1918 mit 3 verschiedenen Lichtstärken angesetzt. Die Schalen mit den ausgesäten Sporen wurden in Abständen von  $\frac{1}{2}$ ,  $2\frac{1}{2}$  und 4 m von einem Ostfenster aufgestellt. Die durchschnittliche Temperatur betrug zirka 11° C.

Die Keimung begann in allen Gefässen ungefähr zu gleicher Zeit mit dem Austreiben des primären Rhizoids. Nach 12 Tagen zeigten sich bereits bedeutende Unterschiede in der Grösse der Sporen, wie auch der Zahl und Länge der entstandenen Rhizoide. Erstere hatten ihr Volumen der Lichtintensität entsprechend vergrössert. In der vordersten Schale betrug die Zahl der Rhizoide 2—3, meist korkzieherartig gewunden, in der mittlern 1—2, in der hintern 1, kaum länger als der Sporendurchmesser. Am 17.IV., d. h. nach 34 Tagen, bestimmte ich folgende Durchmesser der Sporen :

vordere Schale	mittlere Schale	hintere Schale
539 $\mu$	354 $\mu$	185 $\mu$

Der anfängliche Sporendurchmesser betrug zirka  $85 \mu$ . Entsprechend dem Größenunterschied der Sporen zählte ich

7—13                  1—3                  1—2 Rhizoide.

Bei den stark vergrößerten Sporen der vordern Schale beobachtete ich nicht selten die Anlage von 2 Vegetationspunkten, was zur Bildung zweier nur an der Spore zusammenhängender Thallome führte (Fig. 18 a). B o l l e t e r (1905) erwähnt das gelegentliche Auswachsen zweier nebeneinander liegender Oktanten der Spore; doch gibt er an, dass die Sprossanlagen alsdann miteinander verschmelzen.

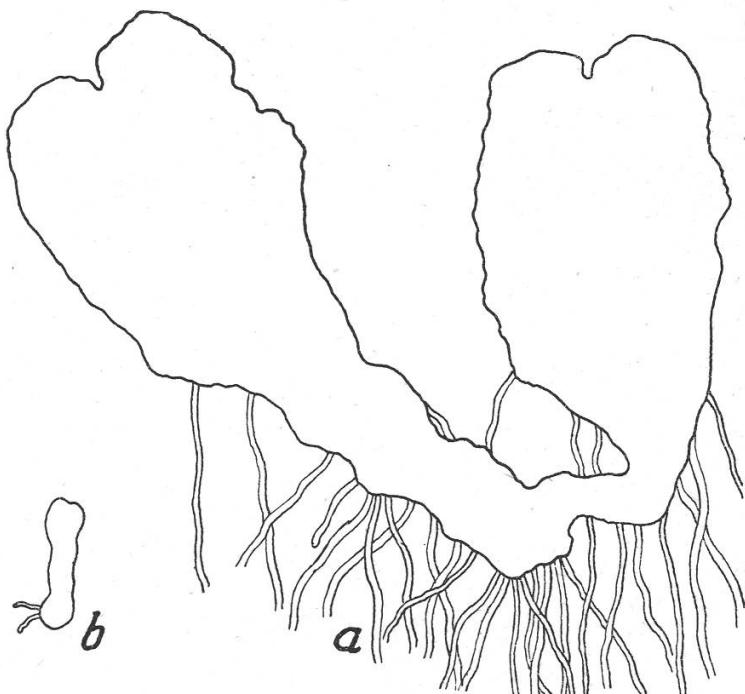


Fig. 18. *Fegatella conica* (L.) Corda. Zwei 69 Tage alte Keimlinge;  $a = 0,5$  m,  $b = 5$  m von einem Ostfenster. Bei  $a$  sind 2 Thallome aus derselben Spore hervorgegangen. (Vers. No. 18 vom 14.III.1918.) Vergr. 33.

Nach 48 Tagen besassen die meisten Thallome der ersten Schale eine Scheitelbucht, während dies bei den Keimlingen der zweiten Schale nur selten und bei jenen der dritten überhaupt nicht der Fall war. Ich stellte folgende Zahlenverhältnisse fest :

Tab. XVIII.

	Gesamtlänge in $\mu$	Breite in der Mitte		Zahl der Rhizoide	Durchschnitts- liche Maximal- länge der Rhizoide in $\mu$
		in $\mu$	in Zellen		
1. Schale . . .	1075	314	7—11	11—22	2687
2.    "    . . .	373	119	3—5	1—5	391
3.    "    . . .	212	80	3—4	0—3	78

Entsprechend der grössern Dimension war auch die Zahl der Rhizoide in der ersten Schale bedeutend grösser. Mit Ausnahme der 1—2 primären Rhizoide zeigten alle deutlich negativen Heliotropismus. Besonders auffallend ist wiederum der starke Grössenunterschied der bei den verschiedenen Lichtintensitäten gewachsenen Rhizoide. Er wird allerdings hauptsächlich durch die sekundären Rhizoide bestimmt, doch sind auch die primären in der Länge deutlich verschieden.

Nach 12 weiteren Tagen, also 60 Tage nach erfolgter Sporenaussaat, wies die erste Schale Thallusflächen bis zu 3 : 1,7 mm auf gegenüber 1,2 : 0,4 mm in der zweiten und 0,3 : 0,1 mm in der dritten Schale. Die grossen Thallome der vordersten Schale waren meist herzförmig und zeigten bereits zahlreiche Luftkammern mit Atemöffnungen. Auch Oelkörperzellen konnten in grösserer Zahl bemerkt werden. In der mittleren Schale fand ich ebenfalls vereinzelte Luftkammern, indes in der hinteren Schale noch keinerlei Verbreiterung zur Thallusfläche aufgetreten war.

In einem weiteren Versuch (Nº 14 vom 3.III.1918) wurde der durchschnittliche tägliche Zuwachs der Sporen gemessen. Diese wurden auf mit Marchalscher Nährlösung getränktem Filtrierpapier ausgesät und an einem Nordfenster aufgestellt. Die durchschnittliche Temperatur betrug anfänglich 8° C und stieg dann langsam auf 11° C bei einem Minimum von 6,5 und einem Maximum von 12° C. Die folgende Tabelle gibt Aufschluss über die Grössenzunahme :

Tab. XIX.

Datum	Durchmesser der Sporen in $\mu$	Täglicher Zuwachs in $\mu$	Maximallänge der Rhizoide in $\mu$
3. III. 1918 . . .	85,4	—	—
5. " " . . .	92,1	3,35	—
8. " " . . .	105,0	4,3	140—168
10. " " . . .	112,4	3,7	200—340
12. " " . . .	118,5	3,05	310—500
14. " " . . .	123,0	2,25	420—616
16. " " . . .	126,0	1,5	—
18. " " . . .	130,8	2,4	560—640
20. " " . . .	135,1	2,15	—
22. " " . . .	144,1	4,5	—
24. " " . . .	152,9	4,4	—
26. " " . . .	159,6	3,35	—
28. " " . . .	162,2	1,3	840—1400

Die Grössenzunahme der Sporen vollzog sich also verhältnismässig langsam, was wohl auf die etwas niedere Temperatur und geringere

Lichtintensität zurückzuführen ist. Dabei hatten sich nach und nach bis zu 5 Rhizoide aus einer Spore entwickelt. Die erstgebildeten erreichten eine im Verhältnis zur Sporengröße beträchtliche Länge.

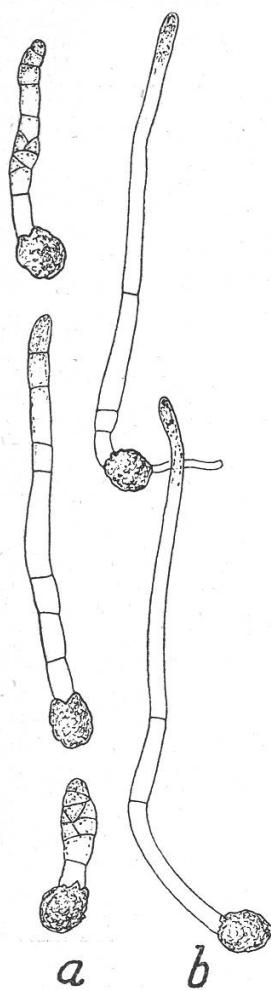


Fig. 19. *Preissia commutata* (Lindenberg) Nees.  
13 Tage alte Keimlinge aus Tagessichtversuch  
No. 56 h, i vom 13.VII.1918.) a =  
4 m, b = 6 m von einem Ostfenster entfernt. Vergr.51.

Die niedere Temperatur bedingte eine starke Verzögerung der Keimung. Das erste Rhizoid war erst am 32. Tage nach der Aussaat sichtbar. Das erwartete Austreiben der Keimschlüche erfolgte aber überhaupt nicht, sondern es trat eine starke Vergrösserung der Sporen bis auf das Doppelte ihres Durchmessers ein, verbunden mit Teilungen im Innern derselben.

### 8. *Preissia commutata*.

Versuch № 56 g, h, i vom 13.VII.1918.

Es wurden 3 Schalen mit Sporen in Entfernungen von 2, 4, 6 m von einem Ostfenster aufgestellt. Die Keimung trat ziemlich gleichzeitig am 5. Tage ein. Schon am 6. zeigte sich aber ein deutlicher Unterschied in der Länge der Keimschlüche: diejenigen der entferntesten Schale erreichten fast die doppelte Länge, wie die der vordersten. Umgekehrt nahm die Zellenzahl mit der Entfernung vom Lichte ab. Sie betrug am 13. Tage:

in der vordersten Schale . . . . .	6—32
» » mittleren Schale . . . . .	4—8
» » hintersten Schale . . . . .	1—6

Dabei zeigten die Keimlinge der vordersten Schale bereits das Bild stark verbreiteter, grüner Flächen mit Scheitelzelle, während in der mittleren Schale nur wenige Keimlinge Längs- oder Schrägtteilungen aufwiesen. Interessant war hier, dass bei manchen Keimschlüchen, nachdem sie einige schräge Wände gebildet und sich etwas verbreitert hatten, wieder nur Querteilungen auftraten. Offenbar befanden sie sich nahe der untern Grenze der für die Bildung von Schräg- oder Längswänden notwendigen Lichtintensität, die natürlich je nach der Witterung wechselte. In der hintersten Schale wurde diese überhaupt nicht erreicht, denn es traten hier gar keine Längs- oder Schrägwände, sondern nur Querteilungen, und diese meist in grossen Abständen auf (Fig. 19).

Das andere Extrem der Keimungsform der *Preissia*-Sporen erhielt ich in einem Versuch vom 17.II.1921 (№ 130 b), bei welchem eine Schale im Freien vor einem Ostfenster aufgestellt worden war.

Es ist hier der Ort, auf die ziemlich zahlreiche Literatur über die Keimung der Marchantiaceen-Sporen hinzuweisen. Leitgeb (1876) hat diese Abteilung der Lebermoose bereits zum Gegenstand eingehender Untersuchungen über den Einfluss der Lichtintensität gemacht und dabei die Abhängigkeit der Länge der Keimschlüche von der Lichtintensität festgestellt. Hansel (1876) erwähnt in seiner Arbeit über die Keimung der *Preissia*-Sporen ebenfalls die Wirkung des Lichtes, während E. Lampe mehr auf die morphologischen Verhältnisse bei der Keimung einiger Marchantiaceen, sowie von *Fossombronia* und *Anthoceros* eingehet. In der Untersuchung von Schostakowitsch (1894) finden sich Angaben nebst Figuren über das Verhalten der *Preissia*-Keimlinge, mit denen meine Befunde völlig übereinstimmen. In neuerer Zeit hat M. O'Hanlon (1926) die Keimung der Sporen von *Marchantia polymorpha* besprochen. Aus ihren Mitteilungen geht hervor, dass *Marchantia* sich dem *Preissia*-Typus anschliesst, indem das Keimfadenstadium bei ganz schwachem Lichte einzellig bleibt, bei etwas stärkerer Beleuchtung einen in Zellen gegliederten, algenähnlichen Faden darstellt. Sehr eingehende Untersuchungen über die Keimung der Marchantiaceen-Sporen (*Clevea Rousseliana*, *Sauteria alpina*, *Marchantia polymorpha*, *Plagiochasma rupestre*) verdanken wir sodann Bergdolt (1926) und Mengé (1930), die beide die Wichtigkeit der Lichtintensität für die Entwicklung feststellten. Auch Teodorescu (1928), der sich mit *Bucegia romana* und *Preissia commutata* beschäftigte, glaubt, die mannigfaltigen Formen, die er bei seinen Keimungsversuchen erhielt, vor allem den Lichtverhältnissen zuschreiben zu müssen, wenn schon dies nicht der einzige wirkende Faktor sei. Einzig Treboux (1905) will bei *Marchantia* und *Reboulia*, sowie bei *Pellia* und den Brutknospen von *Marchantia* gefunden haben, dass die Keimung auch ohne Lichtwirkung stattfinden könne. Seine Angaben stehen aber, wenigstens was die Keimung der Lebermoossporen anbetrifft, völlig vereinzelt da und dürften nach allem, was wir heute über die Lichtwirkung kennen, als widerlegt gelten. Auch die Ansicht Chalauds (1928), der die verschiedene Länge der Keimschlüche, die er bei *Fossombronia pusilla* feststellte, vor allem auf den Einfluss schlechter Lebensbedingungen, wie Bakterienwirkung, zurückführen möchte und daher die Annahme Goebels (Organographie) von der Wirkung der Lichtintensität nicht für berechtigt hält, muss angesichts des zahlreich vorliegenden Tat-sachenmaterials abgelehnt werden. Damit soll nicht gesagt sein, dass nicht auch andere Faktoren, wie z. B. Keimung in einem flüssigen Medium, Einfluss auf die Entwicklung der Keimschlüche haben können. Soviel scheint nun aber festzustehen, dass das Licht ein ausschlaggebender Faktor ist.

Es möge auch noch kurz auf die zahlreichen Angaben über die Rolle des Lichtes bei der Entwicklung der verschiedenen Brutorgane der Lebermoose hingewiesen werden. So betont Schostakowitsch (1894) die grosse Aehnlichkeit der durch Regeneration und Brutknospenkeimung gewonnenen Keimungsformen mit jenen aus Sporen erhaltenen. Auch M. Liliestern (1927) hat den Einfluss der Lichtintensität auf die Formbildung bei *Marchantia polymorpha* nachgewiesen, ebenso Förster (1927), Kreh (1909) und andere,

so dass zu erwarten ist, dass eingehendere Untersuchungen über die Lichtwirkung bei den Regenerationserscheinungen zu Resultaten führen werden, die mit jenen der Sporenkeimung völlig übereinstimmen.

#### 9. *Grimaldia dichotoma*.

Im Versuch № 123 *g, h* vom 29.I.1921 wurden 2 Schalen mit ausgesäten Sporen in verschiedener Entfernung vom Fenster des obengenannten Versuchsraums aufgestellt. In der dem Lichte nähern Schale (*g*) traten die ersten Keimungen am 6., in der entfernteren Schale (*h*) am 9. Tage ein (Temp. 11—12° C). Schon bei den ganz kurzen Keimschlüchten war zum Teil das erste Rhizoid sichtbar. In der stärker beleuchteten Schale bildeten sich am 8.—9. Tage an der Spitze der Keimlinge kopfige Anschwellungen (Fig. 20 *a*), in denen die Hauptmasse des Protoplasmas mit den Chloroplasten sich ansammelte, wobei letztere oft eine strahlige Anordnung zeigten. Schon am

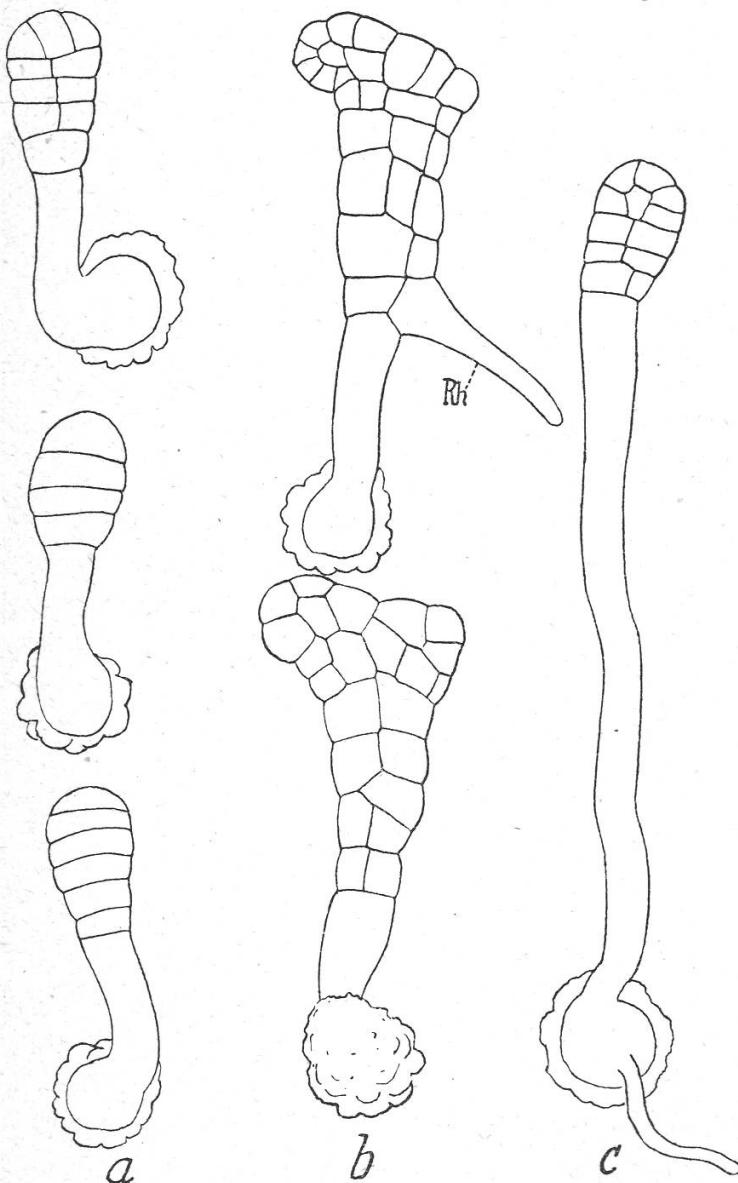


Fig. 20. *Grimaldia dichotoma* Raddi. Keimlinge aus Tageslichtkulturen. *a* = 4 m von einem Ostfenster entfernt, 11 Tage alt; *b* = 18 Tage alt, gleiche Entfernung; *c* = 18 Tage alt, 6 m vom Ostfenster entfernt.

Vergr. 147.

10. Tage waren diese Verdickungen durch die ersten Querteilungen abgetrennt. Während anfänglich die Schläuche zahlreiche Fettröpfchen enthielten, nahm die Zahl derselben mit dem Wachstum und den Querteilungen deutlich ab. Vom 11. Tage an beobachtete ich auch Längswände in den vordersten Zellen, während die Zahl der Querwände bis zu 6 betrug. Die Basalzelle nahm zu dieser Zeit  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  der Gesamtlänge des Keimlings ein. Eine ganze Reihe von Keimlingen blieb jedoch einzellig.

Etwa vom 14. Tage an begann vorn eine Verbreiterung und Verdickung der Keimlinge, die sich nun allmählich zu senkrecht zum Lichteinfall gestellten Keimscheiben entwickelten, wobei das zweite Rhizoid auftrat, das aus einer Zelle der drei ersten Stockwerke, welche auf die Basiszelle folgen, hervorgeht. Im Verlaufe von 2 weiteren Tagen, also am 16. Tage nach der Sporenaussaat, war die Scheitelbucht deutlich sichtbar, im Alter von einem Monat erschienen auch die ersten Atemöffnungen.

In der zweiten Schale (*h*) vollzogen sich die Entwicklungsvorgänge entsprechend der geringern Lichtstärke langsamer. Am 13. Tage waren noch alle Keimschläuche einzellig, erreichten aber eine Länge bis zum Dreifachen jener der vordern Schale (Fig. 20 c). Am 14. Tage beobachtete ich die erste Querteilung, der im Verlaufe von 2 weiteren Tagen eine zweite nachfolgte. Mit dem 18. Tage waren bei einzelnen Keimlingen bis zu 4 Endzellen abgetrennt, die zum Teil auch schon eine Längswand aufwiesen. Nach einem Monat fand ich Keimlinge mit 8 Stockwerken, von denen die vordersten sich allmählich verbreiterten.

### C. Die Wirkung der Verdunkelung auf die Sporen.

Bei verschiedenen Versuchspflanzen wurde die Wirkung kürzerer oder längerer Verdunkelung auf die Sporen untersucht. Zu diesem Zwecke brachte ich Schalen mit ausgesäten Sporen in die Dunkelkammer und hielt sie dort während einer bestimmten Zeit, um sie dann wieder dem Lichte auszusetzen. In keinem einzigen Falle kam es, wie schon Leitgeb und andere feststellten, im Dunkeln zu einer Keimung. Bei Laubmoosen finden sich in der Literatur vereinzelte Angaben über Keimung im Dunkeln (Goebel 1897, Heald 1898); bei den Farnen sind eine ganze Anzahl bekannt, deren Sporen sämtlich oder wenigstens teilweise ohne Licht keimen können (Nagai 1914).

#### 1. *Fegatella conica*.

Im Versuch № 83 vom 6.IV.1919 waren sowohl nach 25tägiger, wie nach 50tägiger Verdunkelung die Sporen weder gewachsen, noch ausgekeimt, noch hatten sie Rhizoide gebildet. Bei einzelnen Sporen waren 1—2 schwache farblose Höcker sichtbar, die sich offenbar zu

Rhizoiden entwickelt hätten. Die Keimfähigkeit blieb unter den gegebenen Verhältnissen (Aussaat der Sporen auf Agar mit Marchalscher Lösung vor der Verdunkelung) gut erhalten. Nach 50 Tagen Verdunkelung keimten von 750 Sporen nur 99 nicht, also zirka 13 %, während nach der 25tägigen Verdunkelung überhaupt keine Einbusse zu konstatieren war.

Während B o l l e t e r (1905) ebenfalls keine Keimung im Dunkeln erhielt, erwähnt er hingegen die Bildung von Rhizoiden auch bei Lichtmangel. Ich konnte bei den auf Agar mit Marchalscher Lösung gezogenen Kulturen selbst nach 50 Tagen keine solchen beobachten, was natürlich nicht besagen soll, dass sie auf andern Nährböden nicht austreiben könnten. Es ist ja durch die Arbeiten von B e n e c k e (1903), D a c h n o w s k i (1907), W e i n e r t (1909), G e r t z (1926) nachgewiesen worden, dass Rhizoide auch im Dunkeln austreiben können. 11 Tage nach der Keimung der vorher verdunkelt gewesenen Sporen fand ich im Abstand von 25 cm von einer 100 K. Lampe 2—5 Rhizoide pro Keimling mit einer Länge bis zu 1,8 mm.

### 2. *Aneura pinguis*.

Versuch № 72 vom 7.III.1919.

Die Sporen einer frisch geöffneten Kapsel wurden auf Agar mit Marchalscher Lösung ausgesät und sofort in die Dunkelkammer gestellt. Dort verblieben sie z. T. 10, z. T. 25 und 40 Tage, ohne dass eine Keimung eingetreten wäre. Dann brachte ich jede Schale vor die Osramlampe 100 K. im Abstand von 25 cm. In allen 3 Schalen traten Keimungen auf, aber in beschränkter Menge. Nach einmonatlicher Belichtung betrug die Zahl der gekeimten Sporen nur 16 %.

### 3. *Pellia Fabroniana*.

Mit dieser Pflanze wurde ein ähnlicher Versuch, wie mit *Aneura pinguis*, durchgeführt (№ 64 vom 18.II.1919). Die Verdunkelung betrug 6, 14 und 28 Tage. Hier beobachtete ich im Dunkeln die Bildung kurzer Rhizoidhöcker aus der am einen Pol der länglichen, mehrzelligen Spore gelegenen Rhizoidzelle. Eine weitere Verlängerung derselben fand aber im Dunkeln nicht statt, ebensowenig eine Vergrösserung der Sporen oder gar Zellteilungen in denselben. Die länger andauernde Verdunkelung hatte hier ebenfalls eine Abnahme der Keimfähigkeit zur Folge. Letztere betrug :

nach 6tägiger Verdunkelung =	85 %
» 14 » » =	72 %
» 28 » » =	51 %

Es findet also bei diesen zarten, auch gegen direktes Sonnenlicht äusserst empfindlichen Sporen eine verhältnismässig rasche Abnahme des Keimvermögens statt.

In bezug auf den Verlauf der Keimung ergab sich, dass die länger verdunkelten Sporen sich langsamer vergrösserten. Dies geht aus folgender Gegenüberstellung der Durchschnittsgrösse von Sporen, die je 3 Wochen belichtet worden waren, hervor :

6 Tage im Dunkeln . . . . .	1,324 : 0,135 mm
14    »    »    » . . . . .	1,263 : 0,123   »
28    »    »    » . . . . .	0,878 : 0,123   »

Die lange andauernde Verdunkelung bedeutet offenbar eine starke Schädigung der Sporen infolge Verbrauchs der Reservestoffe, so dass sie längere Zeit nötig haben, um sich zu erholen. Auffallenderweise wurde das Wachstum der Rhizoide hiervon nicht betroffen, sie erreichten in allen 3 Schalen ungefähr gleiche Länge :

1. Schale . . . . . . . . . . .	2,681 mm
2.    »    . . . . . . . . . . .	2,325   »
3.    »    . . . . . . . . . . .	3,080   »

Die lang andauernde Verdunkelung der 3. Schale hatte nun aber doch gewisse Veränderungen in der Rhizoidbildung zur Folge. Statt dass wie bei normaler Keimung zunächst nur die Rhizoidzelle am einen Pol austrieb, entstanden vielfach schon 5—7 Tage nach Beginn der Belichtung 1—2 neue, seitlich hervorbrechende Rhizoide, deren Zahl im Laufe von 3 Wochen auf 2—4 stieg. Sie enthielten etwas Chlorophyll und wuchsen teils schräg, teils senkrecht empor, zum Teil auch waagrecht, also nach den verschiedensten Richtungen.

Die längere Verdunkelung bewirkte auch eine Braunfärbung der anfänglich hellgrünen Sporen. Während der nachfolgenden Belichtung färbte sich zuerst der Vegetationspol der ellipsoidischen Sporen wieder grün, indes der Rhizoidpol nicht selten seine braune Färbung beibehielt. Er scheint also zuerst abzusterben, was ich auch bei solchen Keimlingen beobachteten konnte, die nachträglich wieder ins Dunkel gestellt wurden.

Nachdem festgestellt war, dass die Sporenkeimung nur im Lichte erfolge, wurde auch die Frage geprüft, ob die Bildung mehrzelliger Sporen, wie sie *Pellia* besitzt, unabhängig vom Lichte stattfinden könne. Goebel (Organographie 1930) betrachtet ja solche Sporen lediglich als erste Stadien einer schon im Sporogon begonnenen Keimung und glaubt, dass dies in Beziehung zum Standort stehe, da es sich bei all diesen Formen um Hygrophyten handle. Ich brachte Thalome mit jungen Sporogonen schon im Herbst in die Dunkelkammer (Versuch № 94 vom 22.X.1919), um sie dort ausreifen zu lassen. Die Untersuchung einer Anzahl Sporenkapseln ergab, dass die Sporen zu dieser Zeit alle einzellig und in Tetraden verbunden, aber schön grün, mit reichlich Chlorophyll versehen waren. Am 19.I.1920, also nach zirka 3 Monaten, nahm ich einige Kapseln heraus und, da sie nicht selbst aufsprangen, zerdrückte ich sie und strich die Sporen auf Agar

aus. Ihre durchschnittliche Grösse erreichte  $0,082 : 0,052$  mm; sie waren also kleiner, als die im Lichte gebildeten und bestanden nur aus 4—6 Zellen. Es hatten also im Dunkeln nur 2—3 Teilungen stattgefunden. Auch die Sporogone waren bedeutend kleiner als gewöhnlich.

Die Keimung der im Dunkeln gezogenen Sporen gestaltete sich sehr langsam und unregelmässig. Immerhin erhielt ich im Verlaufe von

2 Monaten Keimlinge bis zu 0,14 mm Länge und mit bis zu 5 Rhizoiden bei einem Abstand von 30 cm von der Osramlampe 100 K. Damit dürfte gezeigt sein, dass auch die im Dunkeln gezogenen und nicht zu Normalgrösse entwickelten *Pellia*-Sporen zur Keimung befähigt sind.

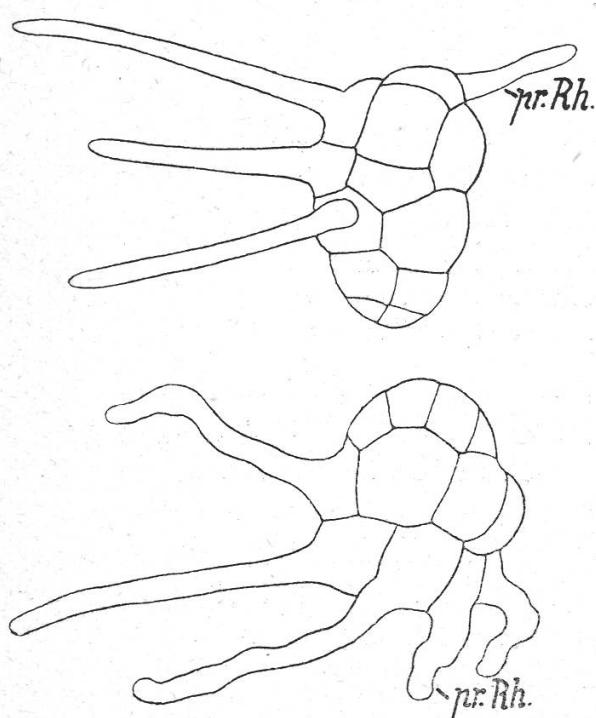


Fig. 21. *Pellia Neesiana* Gottsche. Auskeimende Sporen, welche während 40 Tagen im Dunkeln, dann 8 Tage im Lichte der Osramlampe 100 K. in 30 cm Abstand gehalten worden waren. (Vers. No. 78 vom 25.III.1919.) Vergr. 147.

Belichtung entstanden 2—5 Rhizoiden nahe der Rhizoidzelle. Während das primäre Rhizoid nach den verschiedensten Richtungen auswuchs, schienen diese mehrheitlich negativ heliotropisch zu sein (Fig. 21). Dies ist wohl auch der Grund, warum die Mehrzahl auf der dem Lichte abgewendeten Seite der Sporen entsprang.

#### 5. *Calypogeia trichomanis*.

Die ausgesäten Sporen (Versuch N° 70 vom 7.III.1919) wurden 10, 25 und 40 Tage im Dunkeln gehalten und hierauf durch Osramlicht gleicher Stärke bestrahlt. In keiner der drei Schalen konnte eine Grössenzunahme der Sporen, geschweige eine Zellteilung im Dunkeln wahrgenommen werden. Ebensowenig zeigten die Sporen eine Verminderung ihrer Keimfähigkeit. Hingegen keimten sie etwas weniger rasch also solche, die unmittelbar dem Lichte ausgesetzt wurden.

### 6. *Frullania dilatata*.

Im Versuch N° 102 vom 20.XI.1919 hielt ich die ausgesäten Sporen 40, 60 und 103 Tage in der Dunkelkammer, worauf sie in der gewohnten Weise belichtet wurden. Selbst nach der 100tägigen Verdunkelung keimten noch zirka 50 % der Sporen, bei der 40- und 60tägigen war das Keimprozent bedeutend höher. Auch hier entwickelten sich wie bei den nicht verdunkelten Sporen dieser Art zunächst nach allen Richtungen Rhizoide, später aber nur noch auf der dem Lichte abgewandten Seite.

### 7. *Grimaldia dichotoma*.

Eine 32tägige Verdunkelung bei durchschnittlich 13° C vermochte nach erfolgter Belichtung den Beginn der Keimung nicht zu verzögern (Versuch N° 123 f vom 29.I.1921).

## D. Die Wirkungen des Wechsels von Belichtung und Verdunkelung.

Es ist bereits auf die Wirkung des Wechsels verschiedener Lichtstärken hingewiesen worden. Im folgenden soll untersucht werden, auf was für eine Dauer sich die Belichtung jeweilen auswirke. Die betreffenden Versuche wurden hauptsächlich mit *Chiloscyphus polyanthus* ausgeführt. Die auf Agar mit Marchalscher Lösung ausgesäten Sporen wurden jeweilen einige Tage belichtet, dann ins Dunkel gestellt, event. nochmals dem Lichte ausgesetzt.

In einem ersten Versuch (N° 88 a vom 7.IV.1919) erfolgte die Belichtung 4 Tage. In dieser Zeit hatten sich zirka 30 % der Sporen in 2 Zellen geteilt, während die übrigen noch 1zellig waren. Ich stellte nun die Kultur in die Dunkelkammer. Nach weiteren 4 Tagen waren 89 % 2zellig, 8 % 3zellig und noch 3 % 1zellig. Es hatten also im Dunkeln weitere Teilungen stattgefunden. Dann aber trat Stillstand ein. Ich beobachtete die Kultur noch während 9 Tagen, ohne aber irgendwelche Veränderungen feststellen zu können. Eine abermalige Belichtung unter gleichen Bedingungen führte erst am 5. Tage zu neuen Teilungen.

Eine zweite Kultur wurde am 5. Tage verdunkelt und wies 90 % 2zellige Sporen auf, wobei die zweite Zelle zum Teil beträchtlich länger war und eine baldige weitere Teilung erwarten liess. Nach zweitägiger Verdunkelung stellte ich 30 % 3zellige, 68 % 2zellige und 2 % 1zellige Keimlinge fest. Die Pflanzen verharren in diesem Zustand während der ganzen Verdunklungsdauer von 23 Tagen. Hierauf setzte ich die Schale neuerdings dem Lichte aus und erhielt am 5. Tage neue Zellteilungen.

Eine Reihe weiterer Versuche führte zu übereinstimmenden Ergebnissen. Daraus geht hervor, dass die Lichtwirkung bereits nach

1—2 Tagen abklingt und höchstens noch eine Teilung im Dunkeln möglich ist. Es bedarf hierauf einer verhältnismässig längern Belichtung (in den genannten Versuchen 4—5 Tage), um neue Zellteilungen einzuleiten.

In einem Versuch mit Sporen von *Preissia commutata* (Nº 56 k vom 13.VII.1931) belichtete ich die ausgesäten Sporen zunächst 48 Stunden mit Osramlicht und brachte sie hierauf in die Dunkelkammer. Während in parallel angelegten Versuchen mit konstanter und gleich starker Beleuchtung die Keimung am 4. Tage einsetzte, genügte hier die 2tägige Belichtung und nachfolgende 2tägige Verdunkelung nicht, um eine Keimung hervorzubringen. Als ich aber die Sporen wieder 2 Tage am Lichte hielt, trieben die ersten Keimschläuche aus. Eine abermalige Verdunkelung von 3 Tagen ergab eine deutliche Verlängerung derselben, wie auch der Rhizoide. Ein weiterer regelmässiger Wechsel von Belichtung und Verdunkelung in Intervallen von 2—3 Tagen vermochte die Keimlinge aber nicht bis zum gleichen Stadium der Entwicklung zu bringen, wie bei ununterbrochener Belichtung. Immerhin blieben sie in bezug auf Zellenzahl nur wenig hinter jenen zurück. Daraus darf geschlossen werden, dass auch eine intermittierende Belichtung, bei der aber die Zahl der Lichtstunden etwas grösser sein muss, zu gleichen Resultaten führt wie die konstante Belichtung. Zu ähnlichen Ergebnissen ist auch Klebs (1916) bei seinen Versuchen mit Farnprothallien gelangt.

### E. Der Einfluss der Temperatur.

Ich stellte mir vor allem die Aufgabe, die untere und obere Temperaturgrenze für die Keimung der Lebermoossporen festzustellen. Leider stand mir keine Einrichtung zur Verfügung, welche gestattete, die Temperatur ständig auf einer niedern Stufe zu halten. Ich musste mich deshalb mit Versuchen in der kältern Jahreszeit begnügen.

Am 17.II.1921 (Versuch Nº 129 und 130) brachte ich Schalen mit ausgesäten Sporen von *Grimaldia dichotoma*, die ich von Hrn. Dr. Gams, Zürich, erhalten hatte, und von *Preissia commutata*, welche seit dem Sommer 1920 trocken aufbewahrt worden waren, vor das Fenster eines Ostzimmers, bei welchem zu dieser Jahreszeit noch kein direktes Sonnenlicht hinzukam. Zwei entsprechende Schalen wurden hinter dem gleichen Fenster im Zimmer aufgestellt. Die durchschnittliche Temperatur betrug :

a) im Freien	Durchschnitt	Minimum	Maximum
18.II. — 1.III.1921	3,15°	-0,5°	7,5°
2.III.—12.III.1921	6,2°	0,5°	10,6°
13.III.—22.III.1921	9,0°	4,6°	13,6°
23.III.—31.III.1921	11,5°	5,5°	15,6°

b) im Zimmer	Durchschnitt	Minimum	Maximum
18.II.—1.III.1921	14,0°	12,0°	14,5°
2.III.—12.III.1921	15,3°	13,0°	16,5°
13.III.—22.III.1921	16,3°	15,0°	18,0°
23.III.—31.III.1921	15,9°	15,0°	17,0°

Im Zimmer erfolgte die erste Keimung

bei *Grimaldia* . . . . . am 9. Tage

bei *Preissia* . . . . . am 14. Tage.

2zellige Keimschläuche waren bei ersterer bereits 2 Tage, bei letzterer 4 Tage später zu bemerken.

Im Freien trat eine wesentliche Verzögerung ein. *Grimaldia* bildete erst 30 Tage nach der Aussaat, d. h. am 19.III.1921, die ersten Keimschläuche. Bei *Preissia* kam es (wie schon früher erwähnt) nicht zur Bildung eigentlicher Keimschläuche, sondern einfach zur Vergrösserung der Sporen und schliesslichen Zweiteilung derselben. Diese erfolgte am 1.IV.1921, d. h. nach 42 Tagen.

Das erste Rhizoid entwickelte sich bei *Preissia* im Zimmer am 12. Tage, im Freien aber erst am 35. Tage, das ist am 24.III.1921. Bringt man nun die Keimungszeit bei Zimmertemperatur, die also bei dem noch schwachen Februar-März-Licht, aber bei einer sicher genügend hohen Temperatur (14—15° C) nötig ist, von jener im Freien ermittelten in Abzug, so kann man den Beginn der Keimungswirkung für die *Grimaldiasporen* ungefähr auf den 10. März, für die *Preissiasporen* (Bildung des 1. Rhizoids) auf den 12. März ansetzen. An diesen Tagen betrug aber die durchschnittliche Temperatur 5—8° C. Berücksichtigt man ferner, dass durch die andauernd niedere Temperatur der Vorgang der Keimung noch verlangsamt wird, so wird man nicht stark fehlgehen, wenn man als untere Temperaturgrenze für die Keimung dieser Sporen zirka 5—6° C annimmt.

Um die obere Temperaturgrenze festzustellen, bediente ich mich zweier Thermostaten, die von der gleichen Lampe oder vom Tageslicht beleuchtet wurden. Im einen wurde die Temperatur auf 14—17° C gehalten, im andern auf 24—27° C.

Am 19.II.1919 brachte ich Sporen von *Aneura pinguis* in die Thermostaten (Versuch N° 65 e, f). Nach 15 Tagen waren im Wärmeschrank mit 14—17° C

12 % 3zellig, 12 % 2zellig, 76 % 1zellig.

Alle Sporen erschienen lebhaft grün.

Im zweiten Wärmeschrank aber, dessen Temperatur 24—27° C betrug, blieben alle Sporen ungeteilt und nahmen braun-graue Farbe an. In den folgenden Tagen fanden wenige, zirka 0,5 %, Teilungen zum Zweizellen-Stadium statt. Als dann aber die Temperatur vorübergehend auf 29° C stieg, starben sämtliche Sporen ab.

Gleichzeitig wurden in den beiden Thermostaten auch Kulturen von *Fegatella conica* gehalten (Versuch № 66 d, e). 15 Tage nach Beginn des Versuchs waren im wärmeren Schrank  $\frac{2}{3}$  der Sporen bereits abgestorben;  $\frac{1}{3}$  war ganz wenig vergrössert und hatte 1, in seltenen Fällen 2 Rhizoide getrieben. Der Temperaturanstieg auf 29° vernichtete auch hier die ganze Kultur. Im kühlern Thermostaten entwickelten sich die Sporen vorzüglich und wuchsen ohne Bildung eines Keimschlauches direkt zu Thallomen aus, die nach 1½ Monaten bereits Luftkammern und Spaltöffnungen besassen.

Aehnliche Resultate erhielt ich bei *Pellia Fabroniana* (Versuch № 62 c, d vom 14.II.1919). Die Sporen des wärmeren Thermostaten wuchsen nur unwesentlich und trieben das erste Rhizoid aus, um dann langsam abzusterben. Im andern Wärmeschrank entstanden hingegen innert drei Wochen gut entwickelte, gegabelte Thallusflächen mit bis zu 12 Rhizoiden.

Die Sporen von *Calypogeia trichomanis* trieben bei einer Temperatur von 24—27° C in 20 Tagen etwa zu 85 % 2—5zellige Keimlinge aus, während die andern bei 14—17° C sich in der gleichen Zeit zu Keimlingen von 15—20 Zellen entwickelten (Versuch № 61 a, b vom 14.II.1919). Der vorübergehende Anstieg der Temperatur auf 29° C verursachte auch hier das Absterben sämtlicher Pflänzchen.

Bei *Chiloscyphus polyanthus* erhielt ich bei einer Temperatur von 27° C überhaupt keine Keimung, während sich bei 17° C schöne perl schnurförmige Keimpflänzchen mit zahlreichen, dem Lichte zustrebenden Seitenästen gebildet hatten (Versuch № 90 vom 8.IV.1919).

Aus den angeführten Versuchen geht also hervor, dass die obere Temperaturgrenze für die Keimung der Lebermoossporen bei 27—28° C liegt.

Sowohl die untere als namentlich die obere Grenze der Keimungstemperatur liegt also bei den untersuchten Lebermoossporen wesentlich tiefer als bei den Farnsporen. (Siehe Klebs 1916.)

## F. Versuche mit CO<sub>2</sub>-freier Luft.

Die Versuche mit CO<sub>2</sub>-freier Luft bieten insofern bedeutende Schwierigkeiten, als es sehr schwer, vielleicht sogar unmöglich ist, das CO<sub>2</sub>-Gas ohne schädigende Nebenwirkungen völlig fernzuhalten. Die CO<sub>2</sub> bindenden Mittel, wie KOH, Ca(OH)<sub>2</sub> oder Ba(OH)<sub>2</sub> wirken gleichzeitig wasserentziehend, trocknen daher den Agar aus oder dicken die Nährflüssigkeit ein. Zudem ist es nicht ausgeschlossen, dass ihre Dämpfe auch schädigende Einflüsse auf die Sporen oder jungen Keimlinge ausüben. Dies kann namentlich dann der Fall sein, wenn offene Kulturschalen in geschlossene Gefäße mit konzentrierter KOH usw. gestellt werden. Zudem kommt hinzu, dass durch die Atmung fort-

während CO<sub>2</sub> erzeugt und wohl auch zum Teil sofort wieder zur C-Assimilation verwendet wird. Letztere Auffassung scheint mir darin eine Bestätigung zu finden, dass z. B. in dichten Haufen liegende Sporen rascher auskeimen als zerstreut gesäte, eine Beobachtung, die auch von Mengen (1930) gemacht worden ist.

Die Versuche wurden auf zwei Arten durchgeführt. Im einen Fall brachte ich die Kulturschalen mit den ausgesäten Sporen unter eine Glasglocke, an welche davor und dahinter je zwei Zylinder mit KOH und 1 mit Ca(OH)<sub>2</sub> angeschlossen waren. Täglich wurde mittelst einer Wasserstrahlpumpe neue Luft durchgesogen. Gleichzeitig wurden daneben Kulturen in gewöhnlicher Luft aufgestellt. Die Belichtung aller Schalen erfolgte mittelst einer Osramlampe von 100 K. in gleichen Abständen. Die Ergebnisse der Versuche sind in folgender Tabelle zusammengefasst:

Tab. XX.

Versuch № 108 vom 3.III.1920.

	nach	in CO <sub>2</sub> -freier Luft	in gewöhnlicher Luft
<i>Haplozia atrovirens</i> . .	28 Tagen 38 "	1zellig 1 "	1—4zellig 3—10 "
<i>Calypogeia trichoman.</i> . .	20 " 28 " 38 "	1—4 " 1—6 " 1—8 "	6—16 " 12—24 " 30—40 "
<i>Radula complanata</i> . .	20 "	1 "	2—6 "
<i>Pellia Fabroniana</i> . .	18 " 27 "	0,12 : 0,09 μ 0,14 : 0,10 "	0,28 : 0,10 μ 0,72 : 0,10 "

Die Sporen von *Pellia* waren nach 45 Tagen bei CO<sub>2</sub>-freier Luft noch grün, zeigten aber keine weitere Veränderung. Die Keimung der Calypogeiasporen vollzog sich in CO<sub>2</sub>-freier Luft zuerst nur bei den zu Haufen zusammengeballten Sporen, während sie bei den einzeln liegenden später einsetzte. Auch zeigten die Keimlinge in ihrer Form eine auffallende Abweichung von den in gewöhnlicher Luft gewachsenen. Während sich hier im Verlaufe von 4 Wochen kompakte Zellkörper bildeten, trieben die CO<sub>2</sub> frei gehaltenen Sporen zum Teil fadenförmige Keimlinge. Wo etwa die Spore sich in gewöhnlicher Weise durch zwei senkrecht aufeinander stehende Wände in 4 Zellen geteilt hatte, wuchsen zwei davon zu Schläuchen aus. Dieses auffallende Verhalten hatte ich weder bei Tageslicht, noch bei elektrischem bis anhin beobachtet. Es ist dies allerdings der einzige Fall, wo ich eine Formveränderung durch Entzug der Kohlensäure feststellen konnte. Er erinnert an die Ergebnisse von Klebs (1916), der bei den Farn-

sporen ebenfalls fadenförmige Keimlinge und bei Prothallien Auswachsen von Schläuchen erhielt.

Es sollen noch kurz die Ergebnisse der zweiten Versuchsanordnung mitgeteilt werden. Bei diesen Versuchen stellte ich kleine Kulturschalen mit den ausgesäten Sporen in eine grössere Schale mit konzentrierter KOH. Ich verwendete als Nährboden teils Agar mit Marchalscher Lösung, teils blosse Nährlösung. Es zeigte sich aber, dass eine verhältnismässig rasche Eindickung der Substrate erfolgte.

Tab. XXI.

Versuch № 107 vom 5.III.1920.

	nach	in CO <sub>2</sub> -freier Luft	in gewöhnlicher Luft
<i>Pellia Fabbrioniana</i> . . .	18 Tagen	klein geblieben	bedeutend gewachsen
<i>Calypogeia trichoman</i> . . .	18 "	1zellig	2—12zellig
<i>Haplozia atrovirens</i> . . .	18 "	1 "	1—5 "
<i>Fegatella conica</i> . . . .	8 "	klein geblieben, mit 1 Rhizoid	stark gewachsen, mit 1—4 Rhizoiden

Tab. XXII.

Versuch № 63 vom 17.II.1919.

*Pellia Fabbrioniana* nach 11 Tagen. Osramlampe 100 K.

Abstand von der Lampe	Sporengroesse		Rhizoidzahl		Rhizoidlänge	
	CO <sub>2</sub> -frei	gewöhnliche Luft	CO <sub>2</sub> -frei	gewöhnliche Luft	CO <sub>2</sub> -frei	gewöhnliche Luft
20 cm	0,15 : 0,10	0,31 : 0,16	1	1—2	0,091	0,160
60 "	0,15 : 0,10	0,22 : 0,12	1	1	0,078	0,060
100 "	0,13 : 0,09	0,13 : 0,10	1	1	0,046	0,060
140 "	0,13 : 0,09	0,14 : 0,11	1	1	0,041	0,047

Tab. XXIII.

Versuch № 77 vom 25.III.1919.

*Pellia Neesiana*. CO<sub>2</sub>-freie Luft. Statt KOH wurde Ba(OH)<sub>2</sub> verwendet.

nach	Entfernung von der Osramlampe 100 K.					
	30 cm			60 cm		
	Sporengroesse	Rhizoidzahl	Rhizoidlänge	Sporengroesse	Rhizoidzahl	Rhizoidlänge
7 Tagen	0,19 : 0,14	1	0,04	0,15 : 0,12	1	0,04
15 "	0,31 : 0,15	1—4	0,15	0,25 : 0,12	1—2	0,10
23 "	0,37 : 0,18	1—4	0,15	0,32 : 0,14	1—2	0,10

Die Ergebnisse der Versuche mit CO<sub>2</sub>-freier Luft sind also nicht einheitlich: zum Teil fand gar keine Keimung statt, zum Teil stark

verlangsamte, ein Resultat, das auch Correns (1899) bei seinen Versuchen mit Laubmoosen erhalten hat. Nun ist es, wie ich schon eingangs bemerkte, sehr wohl möglich, dass in den letztern Fällen eben doch kleine Mengen von CO<sub>2</sub> zur Verfügung standen. Trotz mehrfach wiederholter Versuche konnte ich keine eindeutige Klärung der Frage herbeiführen. Das gesamte Verhalten der Lebermoossporen gegenüber der Lichtintensität scheint mir allerdings eher für die Auffassung zu sprechen, dass sowohl bei der Keimung, wie auch bei der weitern Thallusbildung die CO<sub>2</sub>-Assimilation mitwirke. Zwar wollen Heald (1899) und Schulz (1901) für die Moossporen den Nachweis erbracht haben, dass die Keimung in CO<sub>2</sub>-freier Atmosphäre erfolge, nach Schulz sogar ebenso rasch wie in normaler Atmosphäre, und auch Klebs (1916) erhielt Sporenkeimung, Prothalliumbildung, aber nur bei gleichzeitig wirkendem stärkerem Tageslicht. Doch gibt er zu, dass die Assimilation absolut niemals ausgeschlossen sei. Seine Ergebnisse können natürlich auch gedeutet werden als Wirkung einer stark geschwächten C-Assimilation. Dies gilt namentlich auch für jene Fälle, wo bei schwachem Licht und bei starkem Licht in CO<sub>2</sub>-freier Atmosphäre gleichartige Formveränderungen auftraten, das heisst Bildung von 1- oder mehrzelligen Keimschlüchen und Ausbleiben der Flächenbildung. In beiden Fällen kann es sich um ein und dieselbe Ursache handeln, nämlich um die Wirkung einer verminderten Assimilationsfähigkeit, da für beide Fälle dieselbe geringe CO<sub>2</sub>-Menge anzunehmen ist. Wenn z. B. Klebs (1916, S. 58) bei einem Versuch mit ganz schwachem Licht in gewöhnlicher Luft 19,5% Keimlinge, in CO<sub>2</sub>-freier 17% erhielt, so scheint mir dies gerade eine Bestätigung meiner Auffassung zu sein; denn in der CO<sub>2</sub>-freien Atmosphäre konnte durch Atmung soviel CO<sub>2</sub> produziert werden, dass es für die geringe Assimilationsfähigkeit ausreichte, während umgekehrt in der gewöhnlichen Luft der Ueberschuss von CO<sub>2</sub> wegen der geringen Lichtstärke für die Assimilation nicht ausgenützt werden konnte.

Zwar bestreiten neuestens Kostytschew (1931) und seine Schule die Gültigkeit des Lundegårdhschen Gesetzes (1921, 1924) und wollen nur die Lichtspannung als begrenzenden Faktor gelten lassen. Für die Wichtigkeit der CO<sub>2</sub>-Konzentration bei der C-Assimilation sprechen aber vorderhand noch so viele und gewichtige Tatsachen, dass die neue Auffassung Kostytschews von der Photosynthese noch als auf allzu theoretischem Boden stehend betrachtet werden muss.

Für die Auffassung, dass die C-Assimilation bei der Keimung der Lebermoossporen und speziell bei dem Wachstum des Protonemas eine entscheidende Rolle spielt, scheint mir auch die oben mitgeteilte und auch von Menge (1930) erwähnte Beobachtung zu sprechen, dass die in Haufen liegenden Sporen vor den einzeln gesäten zu keimen

anfangen. Dies lässt sich ungezwungen aus einer grössern CO<sub>2</sub>-Ansammlung in den Sporenhäufen erklären. Abgesehen davon, dass die Mehrzahl der Versuche negativ ausfiel, d. h. keine Keimung stattfand in CO<sub>2</sub>-freier Luft, zeigten doch auch die positiven Ergebnisse eine deutliche Hemmung, sowohl im Auskeimen, als auch im nachträglichen Wachstum. Ich möchte hier noch auf einen Gegensatz hinweisen zwischen den Befunden von Schulz (1901) und denen von Klebs (1916). Ersterer berichtet, dass Moos- und Farnsporen, welche zu keimen begonnen haben, im Dunkeln weiterwachsen und dabei lange, dünne Schläuche bilden. Nach Klebs (1916, S. 39) aber hört das Wachstum bei dauernder Dunkelheit nach kurzer Zeit völlig auf, eine Tatsache, mit der sich meine Ergebnisse, wie ich bereits ausführte, völlig decken.

Von weitern Autoren, die sich mit der Einwirkung einer CO<sub>2</sub>-freien Atmosphäre auf die Lebenserscheinungen der Lebermoose beschäftigt haben, nenne ich Schostakowitsch (1894), der bei seinen Versuchen meistens ein völliges Ausbleiben der Regenerationserscheinungen feststellte und nur bei *Fegatella*, *Preissia* und *Pellia* kleine Sprosse erhielt. Teodorescu (1899) beobachtete bei *Marchantia* und *Lunularia* in CO<sub>2</sub>-freier Atmosphäre fast kein Wachstum, in Luft mit 1,5—2% CO<sub>2</sub> aber sehr starke Sprossentwicklung mit Anlage von Brutorganen. Nicht uninteressant ist auch eine Mitteilung Chandhuris (1927), nach welcher durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Zufuhr bei *Marchantia palmata* die sexuelle Fortpflanzung herbeigeführt werden kann.

Goebel (1897) ist es gelungen, die Sporen des Laubmooses *Funaria* auf Agar-Agar mit 1—2% Traubenzucker im Dunkeln zur Keimung zu bringen und Protonemen von beträchtlicher Grösse zu erhalten. Der Zuckerzusatz bedingte dabei eine rasche und kräftige Entwicklung, die Bildung der Moosknospen trat oft früher als in andern Kulturen und in grösserer Menge auf.

Einen wertvollen Beitrag zur Klärung dieser Frage verdanken wir der Arbeit Buchs (1919/1920) über die innern Bedingungen der Sprossbildung am Protonema des Lebermooses *Sphenolobus Michauxii*. Buch geht von der Annahme aus, dass bei allmählicher Eintrocknung des Nährbodens die Vorgänge der C-Assimilation und der Eiweissynthese herabgesetzt werden, was zu einer Abnahme der Konzentration der organischen Stoffe in den Zellen führe. Er fand nun, dass « unter denjenigen Pflanzen, welche die geringste Möglichkeit hatten, organische Stoffe in sich zu konzentrieren, viele im Protonemakörperstadium weiterwuchsen, ohne Sprosse hervorbringen zu können, und diejenigen Keimpflänzchen derselben Kultur, welche Sprosse hervorgebracht hatten, bei der allmählich sich verringerten Möglichkeit der synthetischen Herstellung organischer Stoffe wieder zum Protonemakörperstadium zurückkehrten » (S. 34). Da der Traubenzucker für

sich allein wirkungslos schien, kommt Buch zum Schlusse, dass die Sprossbildung am Protonema nicht von der Konzentration der C-Hydrate allein abhänge, « sondern wahrscheinlich hauptsächlich von der Erreichung einer gewissen Konzentration organischer N-Verbindungen in den Zellen; wird diese nicht erreicht, so entstehen auch keine Sprosse, und sinkt die Konzentration dieser Sprosse im Sprossvegetationspunkt unter dieses Minimum, so erfolgt Umkehr zum Protonemastadium » (S. 41).

Halten wir diese Befunde mit denjenigen über die Lichtwirkung auf die Entwicklung der Lebermoossporen (und auch der Farnsporen, nach Klebs) zusammen, so ist es unschwer, sie in Einklang zu bringen, ja sie scheinen mir geradezu eine Bestätigung der Auffassung zu sein, dass die gesamten, durch die Lichtintensität bewirkten Entwicklungs- und Formbildungsprozesse bei den Lebermoosen in erster Linie von der stärkern oder schwächeren C-Assimilation abhängen. Der Grad derselben muss selbstverständlich auch zu einer stärkern oder schwächeren Konzentration organischer N-Verbindungen in den Zellen führen. Es ist dabei auch an eine direkte Lichtwirkung auf die Eiweißsynthese zu denken, wie dies von Palladin (1899) und andern namentlich für die blauen Strahlen behauptet wird. Damit würde auch ohne weiteres die Tatsache übereinstimmen, dass die Zellteilungen im stärkern und, wie Klebs für die Farnprothallien gezeigt hat, vor allem im blauen Lichte zunehmen und schliesslich in allen Richtungen des Raumes stattfinden. Klebs weist ja selbst in seinen Arbeiten mehrfach auf die Bedeutung der C-Assimilation für die Zellteilung und die Prothalliumbildung hin. So sagt er z. B. (1917, 2. T., S. 130): « Unzweifelhaft hängt das Auftreten der 3. Teilung unter den bisher angewendeten Bedingungen von einer noch höhern C-Assimilation ab als die Flächenbildung. » Man braucht also nicht, wie Klebs es tut, eine besondere, fermentartige Substanz, einen Katalysator, zu Hilfe zu nehmen, der bald positiv, bald negativ wirken soll, und auch die allzu hypothetische Annahme besonderer rot und blau empfindlicher Substanzen in den Zellen fällt damit ohne weiteres dahin.

Ich bin mir wohl bewusst, dass die theoretische Erörterung dieser Fragen zurzeit noch auf schwachem Boden steht. Weitere Untersuchungen werden zeigen müssen, in welcher Weise die Mitwirkung des Lichtes bei der Entwicklung der Lebermoose usw. zu verstehen ist. Dass es sich dabei vor allem aber um eine trophische Wirkung handelt, scheint mir heute schon sehr wahrscheinlich.

#### Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Keimung aller untersuchten Lebermoossporen erfolgt nur im Lichte. Als unterste Grenze wurde für *Fegatella conica* eine (Osram) Lichtintensität unter 0,5 HK. gefunden.

2. Es existiert ein deutliches Lichtoptimum für die Keimung, von welchem aus sowohl bei abnehmender, als auch zunehmender Lichtstärke sich der Keimungsvorgang mehr und mehr verzögert. Die obere Lichtgrenze für die Existenzmöglichkeit der jungen Keimlinge liegt tiefer als jene für die Keimung.

3. Die Entwicklung der Spore geschieht bei den einzelnen Gruppen in sehr verschiedener Weise. Die Form des Protonemas kann aber nur zum Teil durch die Lichtintensität beeinflusst werden, am stärksten bei den Marchantiaceen, gar nicht bei *Frullania*. Wohl aber ist die Grösse wesentlich von der Lichtstärke abhängig.

4. Bei *Preissia* entstehen in schwachem Lichte lange einzellige Keimschläuche, bei etwas stärkerem quergeteilte Schläuche. Die Zahl der Querteilungen nimmt mit steigender Lichtintensität zu, die Länge der Zellen ab. Flächenbildung durch Auftreten von Längs- oder Schrägwänden beginnt erst bei noch höherer Lichtintensität.

*Grimaldia* bildet in schwachem Lichte ebenfalls nur einzellige Keimfäden, deren Länge mit steigender Lichtintensität abnimmt.

Bei genügend starkem Licht kann sowohl bei *Preissia*, wie bei *Grimaldia*, die Flächenbildung direkt aus der Spore heraus erfolgen.

Flächenförmige Protonemen von *Preissia* und *Grimaldia* können durch Versetzen in schwaches Licht wieder zum Austreiben langer Zellschläuche veranlasst werden.

5. Bei den mehrzelligen Sporen von *Pellia* und *Fegatella* macht sich die Wirkung des schwachen Lichtes in einer Verschmälerung des Keimschlauches bis auf 2—3 Zellreihen geltend.

6. *Haplozia* bildet in schwachem Lichte gegliederte Zellfäden, in stärkerem sofort Zellflächen.

7. Die Protonemen von *Lophocolea* und *Chiloscyphus* sind in schwachem Lichte einfache, gegliederte Zellfäden, die sich bei grösserer Lichtintensität (Osram) stark verzweigen. Im stärkeren Tageslicht bildet *Lophocolea* klumpenförmige Zellkörper mit mehreren Scheitelzellen.

8. Weder bei *Haplozia*, noch bei *Lophocolea* und *Chiloscyphus* können in schwachem Lichte ungeteilte Keimfäden erhalten werden.

9. *Aneura pinguis* bildet im schwachen Lichte schmale Zellflächen aus zwei Reihen Segmentzellen, nur selten kurze Zellfäden aus wenigen Zellen.

10. Bei *Calypogeia trichomanis* entstehen im schwachen und starken Lichte Zellkörper, die sich nur durch die Anzahl der Vegetationspunkte, welche mit steigender Lichtintensität zunimmt, unterscheiden.

11. *Radula complanata* bildet auch im schwachen Lichte eine einschichtige Zellfläche, die bei stärkerer Belichtung mehrschichtig wird.

12. Bei den Keimlingen von *Frullania dilatata* ergaben sich keinerlei durch die Lichtintensität bedingte Formunterschiede.

13. Ein primäres Rhizoid, d. h. ein solches, das direkt aus der Spore oder ihrer unmittelbaren Nähe hervorbricht, entsteht, zwar nicht in allen Fällen, nur bei *Preissia*, *Grimaldia*, *Fegatella*, *Pellia*. Bei den übrigen untersuchten Arten, welche sämtliche den Jungermanniaceen angehören, bildet sich das erste Rhizoid erst später aus dem Protonema.

14. Das primäre Rhizoid verhält sich geo- und heliotropisch indifferent.

15. Die Grösse und Zahl der Rhizoide ist von der Grösse der Keimlinge und damit indirekt von der Lichtintensität abhängig.

16. Bringt man junge Keimlinge ins Dunkel, so klingt die Lichtwirkung nach ein bis zwei Tagen ab (Aufhören der Zellteilungen, resp. des Wachstums).

17. Als untere Temperaturgrenze für die Sporenkeimung unserer einheimischen Lebermoose dürfte 5—6° C gelten. Die obere Grenze liegt bei 27—29° C.

18. In CO<sub>2</sub>-freier Luft tritt entweder gar keine oder zum mindesten eine stark gehemmte Entwicklung ein. Die Entwicklung der Lebermoos-Protonemen scheint also in engem Zusammenhang mit dem Vorgang der C-Assimilation zu stehen.

### Schlussbetrachtungen.

Die vorliegenden Untersuchungen dürften gezeigt haben, dass die Anschauungen Klebs', wenigstens was die Lebermoose anbetrifft, nur eine beschränkte Gültigkeit haben. Eine Änderung des Entwicklungsganges durch Änderungen in der Quantität der Lichtenergie lässt sich nur bei einem Teil der Lebermoose in stärkerem Umfang feststellen, bei andern ist sie geringfügiger Natur oder überhaupt nicht erzielbar.

Auffallend ist, dass die am meisten beeinflussbaren *Marchantiales* (und wahrscheinlich auch die *Anthocerotales*) sich in dieser Beziehung völlig gleich verhalten, wie die Farnprothallien. Es liegt daher nahe, die Frage engerer verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen diesen Pflanzengruppen in den Kreis der Erörterungen zu ziehen, eine Frage, der trotz ihres vorläufig noch hypothetischen Charakters eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden kann. Schon E. Lampa (1909) kommt in ihrer Untersuchung über die Ontogenese von *Peltolepis grandis* zu dem Schlusse, dass eine « Identität der Entwicklung von Farnprothallium und mindestens der Marchantiaceenreihe » (S. 413) vorliege, und betrachtet dies als eine weitere Stütze für die Annahme, dass die Lebermoose den Farnen näherstehen als die Laubmoose. Dass dies tatsächlich der Fall ist, dürfte nach unseren heutigen Kenntnissen über die Entwicklungsverhältnisse dieser Pflanzengruppen kaum mehr bezweifelt werden.

Literaturverzeichnis.

- Becquerel, P. Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum*. Nutrition et développement de leurs protonemas dans des milieux stérilisés. Revue gen. de Bot. 18. 1906.
- Benecke, W. Ueber die Keimung der Brutknospen von *Lunularia cruciata*. Bot. Zeitg. 61. 1903.
- Bergdolt, E. F. Untersuchungen über *Marchantiaceen*. Botan. Abhandlungen 10. Jena 1926.
- Bischoff. Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoide. Beih. bot. Zentralblatt. 28. 1913.
- Bolleter, E. *Fegatella conica* (L) Corda. Eine morphol.-physiol. Monogr. Diss. Zürich 1905.
- Borodin, J. Ueber die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Mélanges biol. St. Petersbourg 6. 1868.
- Buch, H. J. Physiol. u. morphol. experiment. Studien an beblätterten Lebermoosen. Oeversikt av Finska Vetenskap Societ. Förhandlingar. 62. 1919/20.
- Photo- u. Hydrotropismus der Lebermoospfl. Oeversikt av Finska Vetenskap Förhandl. 64. 1921.
- Campbell, D. H. Mosses and Ferns. New York 1905.
- Carvers. On asexual reproduction and regeneration in *Hepaticae*. New Phytologist 2. 1903.
- Chalaud, G. Le cycle évolutif de *Fossombronia pusilla* Dum. Revue gén. Bot. 41/42. 1929/30.
- Les premières phases du développement du gametophyte chez *Lophocolea cuspid. Limpr.* et chez *Chiloscyphus polyanthus* (L) Corda. Comptes Rend. Acad. Paris 191. 1930.
- Chandhuri, H. A short study on the configuration and the formation of sex organs in *Marchantia palmata* in relat. to cert. ext. factors. Journ. of Indian Bot. Soc. 6. 1927.
- Correns, C. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.
- Dachnowski, A. Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiol. von *Marchantia polym.* Jahrb. f. wissensch. Bot. 44. 1907.
- Davy de Virville, A. Action de la lumière sur les mousses. Comptes rend. Acad. Sc. Paris 1925.
- Fellner, F. Keimung der Sporen von *Riccia glauca*. Jahresber. des acad. naturwissensch. Vereins Graz. 1. 1875.
- Fleischer, M. Die Sporenkeimung und veget. Fortpflanzung der *Ephemeropsis tjibodensis*. Ann. Bryologici 2. 1929.
- Förster, K. Die Wirkung äusserer Faktoren auf die Entwicklg. u. Gestaltbildg. bei *Marchantia polym.* Planta 3. 1927.
- Gertz, O. Zur Physiologie d. Rhizoidenbildg. bei den Brutkörpern v. *Lunularia cruciata* L. Acta Universit. Lundens 22. 1926.
- Goebel, K. Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 72. 1889.
- Laboratoriumsnotiz. Flora 83. 1897.
- Organographie. 2. T. 3. Aufl. 1930.
- Golenkin, M. Morphol. experiment. Untersuchungen über die Lebermose. Wissensch. Blätter der Moskauer Univers. 21. 1904.
- Gottsch. Anat.-physiol. Untersuchungen an *Haplomitrium Hookeri*. Acta Acad. Leopold. Carol. 20. 1. T. 1843.
- Grönland, J. Mémoires sur la germination de quelques Hépatiques. Ann. scés. nat. 4me série. 1. 1854.
- Haberlandt, G. Ueber das Längenwachstum u. den Geotropismus der Rhizoide von *Marchantia* u. *Lunularia*. Oesterreich. bot. Zeitschrift 39. 1889.

- Haberlandt, G. Ueber die Perception des geotrop. Reizes. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 18. 1900.
- Zur Entwicklungsphysiologie der Rhizoiden. Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wissensch. Phys.-math. Kl. 12. 1914.
- Hansel, V. Ueber die Keimung von *Preissia commutata*. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. I. Abt. 74. 1876.
- Heald, F. Gametophyt Regeneration as exhibited by Mosses and Condit. for the Germination of Cryptogamic Spores. Diss. Leipzig 1898.
- Humphrey, H. B. The developm. of *Fossombronia longiseta* Aust. Ann. of Bot. 20. 1906.
- Jung, R. Entwicklungsgesch. Untersuchgn. über Metzgeria u. einige Farnvorkeime. Diss. Marburg 1927.
- Kamerling. Zur Biologie u. Physiologie d. Marchantiaceen. Flora 84. 1897.
- Klebs, G. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzg. der Gewächse. Biolog. Zentralbl. 13. 1893.
- Ueber Probleme der Entwicklung. Biolog. Zentralbl. 1904.
- Ueber das Verhältnis der Aussenwelt auf die Entwicklung der Pflanze. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch. 1913.
- Ueber das Treiben einheim. Bäume, spez. d. Buche. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch. 1914.
- Zur Entwicklungs-Physiologie der Farnprothallien. I—III. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch. Math.-Nat. Kl. 1916/17.
- Kny, L. Beiträge zur Entwicklungsgesch. der laubigen Lebermoose. Pringsheims Jahrb. 4. 1865/66.
- Bau und Entwicklung von *Marchantia polymorpha*. Erläuterungen zu den bot. Wandtafeln, 1890.
- Kostytschew, S. Die neue Vorstellung von der Photosynthese. Planta 13. 1931.
- Kreh, W. Ueber die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. 90. 1909.
- Laage, A. Bedingungen der Keimung von Farn- u. Moossporen. Diss. Halle 1906.
- Lampa, E. Untersuchungen an einigen Lebermoosen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Math.-Phys. Kl. Wien 111. 1902.
- Ueber die Beziehungen zwischen dem Lebermoosthallas u. dem Farnprothalium. Oesterr. bot. Zeitschrift 59. 1909.
- Langer, H. Zur Kenntnis der tropist. Krümmung bei Lebermoosrhizoiden. Berichte d. deutsch. Bot. Ges. 37. 1919.
- Leach, W. Note on the effect of growing mosses in a moisture saturated atmosph. and under conditions of darkness. New Phytologist 29. 1930.
- Lehmann, E. u. Ottendorfer. Ueber katalyt. Wirkungen des Lichtes bei der Keimung lichtempfindl. Samen. Zeitschr. f. Bot. 5. 1913.
- Leitgeb, H. Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, I. Abt. 74. 1876.
- Untersuchungen über die Lebermoose. Jena 1874/82.
- Lilienstern, M. Physiolog.-morpholog. Untersuchung über *Marchantia polym* in Reinkultur. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 45. 1927.
- Physiolog. Untersuchung über *Marchantia polym.* in Reinkultur. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 46. 1928.
- Erschwerte Wasserversorgung als einer der Faktoren der sexuell. Fortpflanzung bei *Marchantia polym.* Berichte d. deutsch. bot. Ges. 48. 1930.
- Lundegårdh. Ecological studies in the assimilation of certain forest-plants and shore-plants. Sv. bot. Tidskr. 15. 1921.
- Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924.

- Marchal, E. et Em. Recherches experim. sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques. Mémoires publ. par l'Acad. royale de Belgique. 1. 1906.
- Mengen, Fr. Die Entwicklung der Keimpflanzen von *Marchantia polym. L.* und *Plagiochasma rupestre* (Forst) Stephani. Flora 124. 1930.
- Meyer, K. J. Die Sporophyten-Entwicklung und die Phylogenie bei den *Marchiales*. Planta 13. 1931.
- Meylan, Ch. Les Hépatiques de la Suisse. Zürich 1924.
- Mirbel, M. Anatom. u. physiol. Untersuchungen über *Marchantia polym.* 1831.  
(Als Anhang bei Nees ab Esenbeck: Naturgesch. d. europ. Lebermoose. 4. 1838.)
- Müller, K. Die Lebermoose. Rabenhorsts Kryptogamenflora. Leipzig 1906—11.
- Nagai, J. Physiol. Untersuchungen über Farnprothallien. Flora N. F. 6. 1914.
- O'Hanlon, M. E. Germination of spores and early stages in development of Gametophyte of *Marchantia polym.* The Botan. Gazette 82. 1926.
- Gametophyte-development in *Reboulia hemisphaerica*. Amer. Journ. of Bot. 17. 1930.
- Orth, R. Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammer-Entwicklung der Marchantiaceen. Flora 124. 1930.
- Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammer-Entwicklung der Ricciaceen. Flora 125. 1931.
- Palladin, W. Influence de la lumière sur la formation des matières protéiques actives. Rev. gén. de bot. 11. 1899.
- Pfeffer, W. Zur Kenntnis der Kontaktreize. Untersuchungen aus dem Bot. Instit. Tübingen. 1. 1885.
- Pringsheim, E. Physiol. Studien an Moosen. Jahrb. f. wiss. Bot. 60. 1921.
- Servettaz, C. Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des mousses en milieux stérilisés. Ann. sciences nat. botanique. 17. 1913.
- Schoene, K. Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Flora 96. 1906.
- Schostakowitsch, W. Ueber die Reproduktions- u. Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 79. 1894.
- Schulz, U. Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beih. Bot. Zentralbl. 11. 1911/12.
- Schweizer, G. Physiol.-morphol. Studien über *Funaria hygrometrica L.* in Reinkultur. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 48. 1930.
- Sierp, H. Ueber die Lichtquellen bei pflanzenphysiol. Versuchen. Biolog. Zentralbl. 38. 1918.
- Theodorescu, E. C. Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes. Rev. gén. de Bot. 11. 1899.  
— Sur le protonéma des Marchantiacées. Arch. de Botan. 2. 1928.
- Tiwary, N. K. A preliminary note on the germination of the spores of *Cyathodium sp.* Journ. Indian Bot. Soc. 8. 1929.
- Treboux, G. Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Berichte d. deutsch. Bot. Ges. 23. 1905.
- Vöchting. Ueber Regeneration der Marchantieen. Jahrb. f. wiss. Bot. 16. 1885.
- Wann, F. B. Some of the factors involved in the sexual reproduction of *Marchantia polym.* Amer. Journ. of Bot. 12. 1925.
- Weinert, Hs. Untersuchungen über Wachstum und tropist. Bewegungserscheinungen der Rhizoiden thallöser Lebermoose. Bot. Ztg. 67, 1909.
- Zimmermann, A. Ueber die Einwirkung des Lichtes auf den *Marchantia Thallus*. Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg. 2. 1882.