

Archegoniatenstudien¹⁾.

Von K. Goebel.

(Mit 45 Abbildungen im Text.)

XIII. *Monoselenium tenerum* Griffith.

Inhaltsübersicht.

1. Einleitung. Pag. 43—48.
2. Eine verschollene Lebermoosgattung. Pag. 48—50.
3. Beschreibung der Pflanze aus Kanton. Pag. 50—79.
4. Ist die beschriebene Form wirklich Griffith's *Monoselenium*? Pag. 79—85.
5. Die Bedeutung von *Monoselenium* für die Gesamtauffassung der Marchantiaceen-Reihe. Pag. 85—96.
Übersicht der Ergebnisse. Pag. 96.

Einleitung.

Eine der Hauptschwierigkeiten, welche sich der phylogenetischen Betrachtung entgegenstellen, ist bekanntlich die, daß, selbst wenn es gelungen ist, die Gestaltungsverhältnisse in „natürliche“ Reihen anzuordnen, die Entscheidung darüber, ob diese Reihen aufsteigende oder absteigende sind, oft unsicher bleibt. Die Ansichten darüber wechseln denn auch: was der eine für rückgebildet hält, erscheint dem andern als primitiv. Es braucht nur erinnert zu werden an Angiospermen wie die Cupuliferen, Casuarinen und andere.

Bald sind sie auf dem ansteigenden Aste der Kurve phylogenetischer Betrachtung, bald auf dem absteigenden.

Besser daran schien man bei den Lebermoosen zu sein.

Hier haben wir bei den „Marchantiales“ eine sehr natürliche Reihe, deren Anordnung zunächst gegeben ist durch die Gestaltung der Sprosse, welche die Sexualorgane tragen. Bei *Marchantia*, *Preissia* u. a. sehen wir die Antheridien und Archegonien auf Sprossen begrenzten Wachstums in „Stände“ vereinigt; dadurch, daß sich die fertilen Thallusäste verzweigen, bilden sich bekanntlich die eigentümlichen „Infloreszenzen“, „Receptacula“ oder „Stände“ dieser Gattungen. Bei anderen, z. B. *Plagiochasma* (Fig. 1) stehen die Sexualorgane zwar in Gruppen auf besonderen, der Rückenseite des Thallus entspringenden „Trägern“. Aber der Scheitel des Thallus setzt sein vegetatives Wachstum fort, er wird nicht in die Bildung der „Stände“ mit einbezogen. Endlich bei *Riccia* fehlt auch die Gruppierung der Sexualorgane in „Stände“, sie stehen zerstreut auf dem Thallus.

1) Ein Zufall gab Veranlassung, den früheren Abschnitten dieser, eigentlich abgeschlossenen, Untersuchungen einen weiteren hinzuzufügen.

Die Deutung dieser Reihe schien einfach und unzweideutig. Riccia erschien als primitiv, als Anfang der Reihe, Marchantia als abgeleitet, als ein Endpunkt. Das war um so einleuchtender, als auch das Verhalten der Sporogonien damit übereinzustimmen schien. Bei Riccia werden bekanntlich mit Ausnahme der Wandzellen alle Teilungsprodukte der befruchteten Eizelle zu Sporenmutterzellen. Das Sporogon hat also weder einen „Fuß“ (ein Haustorium) noch Elateren. Bei Corsinia ist ein Fuß vorhanden, aus dessen Streckung bei

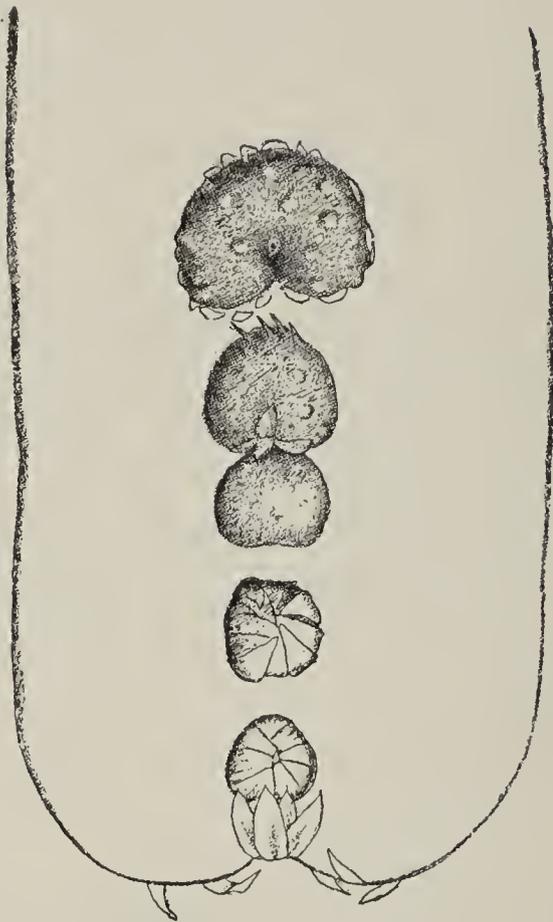


Fig. 1. *Plagiochasma Aitonia* Nees (aus Goebel, *Organographie*). Habitusbild einer männlichen Pflanze, etwa achtmal vergrößert. Auf der Oberseite des Thallus sind fünf Antheridienstände, die beiden jüngsten (vordersten) sind noch ganz von den Hüllschuppen bedeckt. Am ältesten sieht man deutlich die halbmondförmige Gestalt.

anderen Formen ein Kapselstiel sich ableiten läßt, und außer den Sporen bringt die Kapsel sterile Zellen (Fig. 45, Ib), welche zwar noch nicht als Elateren funktionieren (wie dies bei den höheren Formen der Fall ist), aber doch als deren Vorläufer betrachtet werden können. Also auch die Sporogone schienen darauf hinzudeuten, daß Riccia am Anfang, Marchantia und Verwandte am Schlusse der Reihe stehen.

Anderweitige Deutungsversuche, einzelner in diese Reihe gehörender Gestaltungsverhältnisse, glaubte Leitgeb widerlegt zu haben.

So war Hofmeister¹⁾, welcher, wie er besonders hervorhebt, nur spärliches Material untersuchen konnte, zu der Ansicht gelangt, daß die „Stände“ der Marchantiaceen Sprosse seien, selbst dann, wenn sie, wie die Antheridienstände von *Reboulia* als Polster auf der Thallus-

oberseite auftreten; er führt als Grund dafür namentlich an, daß „ihre Außenseite häufig rudimentäre Blätter²⁾ trägt“.

Leitgeb³⁾ wendet sich zunächst gegen die Anschauung, daß „alle Formen der männlichen wie weiblichen Stände durch Metamorphose eines

1) Hofmeister, *Vergleichende Untersuchungen* (1851), pag. 60.

2) So bezeichnete Hofmeister die Ventralschuppen.

3) Leitgeb, *Untersuchungen über die Lebermoose*, VI, pag. 21.

Zweiges entstanden“ seien. Diese (Hofmeister'sche) Deutung sei völlig willkürlich für jene Formen, bei denen der Träger vom Rande entfernt mitten auf dem Thallus inseriert ist. Eine dorsale Aussprossung — und darin wird man ihm wohl allgemein beistimmen — könne hier nicht vorliegen, da solche bei Lebermoosen überhaupt nicht vorkommen. Vielmehr sei dann, wenn die Stände wie bei *Plagiochasma*, *Reboulia* ♂ usw. rein dorsal stehen, der Sproßscheidung nicht mit zur Bildung des Standes verwendet worden. Besonders deutlich sei dies bei *Plagiochasma*, wo (wie auch Fig. 1 zeigt) oft mehrere „Stände“ hintereinander auf der Thallusrückseite stehen.

Er konstruiert also die schon erwähnte aufsteigende Entwicklungsreihe, deren niederste Vertreter die Riccien mit dorsal auf unbegrenzt wachsenden Thallusästen stehenden Sexualorganen sind. Dann sammeln sich die letzteren Gruppen (*Corsinia*, *Plagiochasma*), auf einer höheren Stufe wird das Scheitelwachstum sistiert, und schließlich treten Verzweigungssysteme auf, wie die bekannten „Schirme“ vieler *Marchantiaceen*; z. B. *Marchantia* und *Preissia*, während bei *Sauteria*, *Fimbriaria*, *Duvalia*, *Grimaldia*, *Reboulia* das weibliche *Receptaculum* ebenso wie bei *Plagiochasma* und *Clevea* das Produkt einer dorsalen Wucherung unmittelbar hinter dem Scheitelrand sei; der Scheitel selbst aber nicht in die Bildung des *Receptaculum* einbezogen werde und unter Umständen (z. B. bei *Reboulia*) seine vegetative Tätigkeit wieder aufnehmen könne.

Ganz einfach liegen freilich die Sachen auch bei dieser Deutung nicht. Im 4. Heft seiner Untersuchungen über die Lebermoose sagt Leitgeb (p. 75) bei *Sauteria* und *Peltolepis* entspringe der gemeinsame Fruchtstiel immer aus einer Laubbucht, sei also ausnahmslos die unmittelbare Fortsetzung der Sproßachse und zeige daher auch immer eine (oder zwei) Ventralfurchen; später aber (p. 76) führt er an, daß es bei anderen *Marchantiaceen*, z. B. *Fimbriaria* (auch bei *Sauteria* hier und da) vorkomme, daß mitten auf dem Thallus sterile Fruchtböden gefunden werden „Wir sehen aus dieser monströsen Bildung, daß die Anlage des Fruchtbodens auch bei *Sauteria alpina* ganz unabhängig vom Scheitel erfolgt, also auch hier als dorsale Wucherung aufzufassen und somit die Einbeziehung des Scheitels erst ein späterer Vorgang ist.“

Diese Auffassung ist aber nur dann möglich, wenn es sich bei diesen dorsalen Ständen um verkümmerte Bildungen handelt, welche es nicht zu einer Verzweigung bringen. Wo eine solche eintritt, ist dies natürlich nur unter Einbeziehung des Scheitels möglich. Wir werden nun sehen, daß solche Fälle tatsächlich vorkommen.

Aber auch abgesehen davon stehen der Leitgeb'schen Deutung von vornherein zwei Schwierigkeiten entgegen.

Einerseits würden bei Formen wie *Grimaldia* und *Reboulia* die männlichen und weiblichen „Stände“ einen verschiedenen „morphologischen Wert“ haben. Die Antheridienstände wären nämlich dorsale Thalluswucherungen, die Archegonienstände dagegen sind hier zweifellos Verzweigungssysteme. Bei *Marchantia*, *Preissia* und anderen dagegen stimmen die Antheridien- und die Archegonienstände miteinander überein. Eine solche Verschiedenheit innerhalb einer natürlichen Reihe ist um so unwahrscheinlicher, als, wie später ausgeführt werden soll, auch bei allen anderen Lebermoosen die Träger der beiderlei Sexualorgane homologe Gebilde sind.

Andererseits müßten bei den dorsalen Ständen, z. B. *Plagiochasma*, die Schuppen eine andere Bedeutung haben als an denen, welche Verzweigungssysteme darstellen. Bei den letzteren sind die Schuppen nichts anderes als die auf der Thallusunterseite an den vegetativen Sprossen auftretenden Ventralschuppen. Hofmeister bezeichnete diese als Blätter, und das Auftreten dieser „Blätter“ auch an den dorsalen Ständen war für ihn offenbar der Hauptgrund, auch letztere als „Sprosse“ zu bezeichnen. Freilich könnte man nach den in der Literatur vorhandenen Abbildungen glauben, daß solche Schuppen auch auf dem der Oberseite entsprechenden Teile der Stiele, z. B. von *Marchantia*-Ständen vorkommen. In diesem Falle würden also selbst hier die Schuppen als dorsale Neubildungen auftreten, wie sie an sterilen Sprossen von *Marchantieen* sich sonst nie finden.



Fig. 2. *Marchantia foliacea*. Querschnitt durch den Stiel einer weiblichen „Infloreszenz“. Die Oberseite schraffiert, auf der Unterseite zahlreiche Schuppen. In der Mitte ein Strang von Leitungsgewebe.

Die Untersuchung einiger *Marchantia*-Arten mit schuppenbesetztem Stiel ergab aber, daß diese Ansicht nicht zutrifft, die Schuppen vielmehr der Thallusunterseite angehören¹⁾.

Querschnitte durch den Stiel lassen die Oberseite, welche der Thallusoberseite zugekehrt ist, an ihrem Bau wenigstens im oberen Teil des Stieles leicht erkennen (Fig. 2), denn dort sind Luftkammern mit Atemöffnungen ausgebildet. Dieser Teil ist abgeflacht und

1) Sachs (Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile, Ges. Abhandlungen, II, pag. 1008) bezeichnet die Träger als durch Einrollung fast „radiär“, und meint pag. 1026 „die dünnen Stiele der Fruchträger sind ja annähernd etwas Ähnliches,

trägt keine Schuppen. Diese gehören vielmehr zweifellos der Stielunterseite an und sind den Ventralschuppen der Thallusunterseite homolog. Dabei ist es für unsere Betrachtung ohne Bedeutung, ob man den ganzen konvexen Teil des Stieles (mit Ausnahme der abgeflachten Seite) als Unterseite betrachten oder annehmen will, daß in ihm sich außer den zwei Rhizoiden führenden Rinnen noch weitere gebildet haben, in denen nur Ventralschuppen sich befinden.

In diesem Falle also sind die Schuppen Ventralschuppen, und dasselbe gilt auch für Fälle wie *Plagiochasma*, wenn man nicht annehmen will, daß hier eine Umkehrung der Dorsiventralität stattgefunden habe, wie sie bei den Marchantiaceen sonst nicht bekannt ist. Bekanntlich ist die Dorsiventralität hier, sobald sie einmal aufgetreten ist, eine „inhärente“, man kann durch Umkehrung weder die Bildung von Schuppen noch die von Rhizoiden auf der Thallusoberseite hervorrufen.

Nun gelingt allerdings der Pflanze in manchen Fällen eine Umkehrung der Dorsiventralität, welche wir mit künstlichen Mitteln bis jetzt nicht haben erreichen können¹⁾, aber immerhin wird man einen solchen Vorgang bei den Marchantiaceen zunächst nicht für wahrscheinlich halten. Die andere Alternative könnte annehmen, die Schuppen auf der Oberseite seien aus einer Verbreiterung von haarähnlichen Anhängseln entstanden, wie sie sich z. B. auf der Oberseite des Thallus mancher Riccien und in den Schleimpapillen der Brutknospenbehälter von *Marchantia* vorfinden.

Eine solche Annahme wäre aber nur berechtigt, wenn die andere, viel näher liegende sich als unhaltbar erweisen sollte.

Trotz dieser Schwierigkeit hat die Leitgeb'sche Theorie, daß die Reihe *Riccia-Corsinia-Plagiochasma* eine aufsteigende sei, in welcher sich eine immer frühzeitiger eintretende Einbeziehung des Scheitels

wie ein zusammengerollter Thallus; freilich so, daß dabei noch deutlich die eine Längshälfte als Unterseite, die andere als Oberseite erscheint“. Nach dem im Texte oben Mitgeteilten ist vielmehr der Stiel deutlich dorsiventral mit überwiegender Entwicklung der Stielunterseite, eine „Einrollung“ findet nicht statt. Die Sachs'sche Anschauung war wohl beeinflusst von seiner allgemeinen Auffassung betreffs der Beziehungen zwischen der Struktur und der Richtung der Pflanzenorgane, Anschauungen, welche in der Form, die sie damals erhielten, wohl nicht haltbar sind. Dorsiventrale Pflanzenteile sind so geworden, weil sie plagiotrop sind, nicht umgekehrt (vgl. *Organographie*, pag. 56) und können, wie gerade die Träger der Marchantiaceen-Stiele zeigen, auch orthotrop werden.

1) So bei *Selaginella*, vgl. Goebel, *Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella*. *Flora*, Bd. 88 (1901), pag. 225.

in die Bildung der „Stände“ nachweisen lasse, allgemeine Zustimmung gefunden; sie wird als die einzige zu Recht bestehende vorgetragen.

Erst neuerdings sind von einzelnen Autoren (aber aus anderen Gründen), Zweifel an der primitiven Stellung der Riccien geäußert worden.

Indes ist die Leitgeb'sche Theorie meiner Ansicht nach nichts weniger als sicher begründet.

Dieser Widerspruch gründet sich auf die Untersuchung einer merkwürdigen Marchantiacee, welche eines der seltenen Beispiele eines „connecting link“ darbietet.

Diese Form kam zufällig zu meiner Kenntnis. Der Münchener botanische Garten erhielt vor zwei Jahren durch das deutsche Konsulat in Kanton eine Theepflanze mit Erde.

Die Theepflanze kam leider tot an, ich ließ aber die Erde feucht halten, um etwa darin enthaltene Keime zur Entwicklung zu bringen.

Es bildete sich auch nach einiger Zeit eine üppige Vegetation von Moosen (*Physcomitrium* u. a.), auch Farne, (*Lygodium*, *Aspidium*), ferner eine *Oxalis* u. a. traten auf. Namentlich fielen mir aber einige *Pellia*-ähnliche Lebermoose auf. Es gelang aus dem anfangs sehr spärlichen Material auf Lehm, welcher mit Glasglocken bedeckt war, allmählich eine Anzahl üppiger Kulturen heranzuziehen. Außerdem wurde die Zahl der Pflanzen durch Sporenaussaat vermehrt, so daß schließlich ausreichendes Untersuchungsmaterial vorlag. Die genauere Untersuchung führte mich zu dem Resultat, daß hier eine Marchantiacee vorliegt, welche mit der von Griffith vor langer Zeit beschriebenen, seither gänzlich verschollenen Gattung *Monoselenium* identisch oder ihr doch nahe verwandt ist. Um diese Behauptung zu stützen ist es notwendig, zunächst auf Griffith's Angaben näher einzugehen.

2. Eine verschollene Lebermoosgattung.

In dem nach Griffith's Tode herausgegebenen „*Notulae ad plantas asiaticas*“¹⁾ wird im II. Teil *Monoselenium* beschrieben. Der Freundlichkeit von Colonel Dr. Prain verdanke ich eine Abschrift der in Kew befindlichen handschriftlichen Bemerkungen von Griffith, welche im folgenden wiedergegeben sei. Der Name wird erklärt „*nomen ob pedunculatum unisulcatum*“.

Die Beschreibung in Griffith's Manuskript lautet:

1) Posthumous papers. *Notulae ad plantas asiaticas*, Part II (1849), pag. 341.

„No. 2. Monosolenium. — Iconogr. Assam, t. 39, t. 2.

Aggregata, caespites densos informes formans. Frondes depressae, amoene virescentes, tenerae, membranaceae, spathulatae, simplices vel divisae, subrepandae, apice bilobae, infra radicanes praesertim secus venam unicam centralem crassam purpurascens. Anatomia cellulosa, cellulis¹⁾ laxis rotundatis oblongisve, paginae inferioris in radículas saepe elongatis. Cuticula²⁾ prorsus nulla. Radiculae longae, simplices saepe undulatae, hyalinae, teniores vacuae granulas numerosas continentes, his receptaculi intra involucra ortis et in pedunculi sulcum decurrentibus. Receptaculum peltatum, breviter pedunculatum, lobatum, supra concavum et punctis³⁾ multis albis opacis notatum, marginibus erectis undulatis inflexis- infra plicato-convexum. Pedunculus linealis, supra vel postice sulcatus, sulco radículas receptaculi foventes. Thecae globosae, tot quot lobi receptaculi et iis alternantes, brevissime stipitatae sitae (et reconditae) in fundo cavitatis e duplicatione frondis ortae, extrorsum hiantes, oris margine supero truncato, stylo theca duplo brevior apice dilatato, medio spacelato coronata, e membrana cellulosa.

Theca interna membranacea, tenuissima, e cellulis lineari-angulatis, cellularum vestigiis hinc illinc adhaerentibus. Sporula junior fluido mucilaginoso immersa, filis irregularibus grumosis immixta, constantia e cellulis ovatis massam grumosam continentibus.

Involucrum e duplicatura frondis ortum — supra planum, infra plicato-convexum — extrorsum hians oris margine supero truncato. In receptaculi pagina inferiore insidentes vidi corpora bina approximata theciformia, e cellulis irregularibus superimpositis singulis seriebus. Juncturis seriei elevatis et plicam quasi referentibus, apice planiusculo e cellulis radiantibus, his disci minimis obovatis. Dehiscunt lapsu hujus membranae tumque theca apice multidentata. Cellularum serie quaque cellulam unicam fibre spirali donatam referente — Nuda tantum vidi.

Legit Wallichius primo in agris arenosis Cheikwar cum Antheroceroti arctissime mixtum. Postremum reperi in sylvis Theae in humidis copiose vigentem.

Sporula maturiora e nucleo 3-nato rarius 4-nato grumoso in cellula content. mixta cum cellularum vestigiis quam maxime irregularibus.

1) Venae cellulis elongatis densis.

2) Unter Cuticula verstand Griffith die Epidermis (cfr. a. a. O. pag. 324), er teilt die Marchantiaceen ein in „Cuticulosae und Ecuticulosae“, zu letzteren gehört Monoselenium (G.).

3) Punctis e presentia receptaculorum fluidi mucilaginosi.

Flos masculus epiphyllus in nervo sessilis et infra flor. foemineum carnosus-rotundatus, depressus, superficie papillosus. Antherae cellulosae nucleum grumosum continentes in excavationibus floris reconditae.

Gemmae nullae.

Flores foeminei an solitarii.

Als besonders charakteristisch sei aus dieser Beschreibung hervorgehoben:

1. Monosolenium ist eine Marchantiacee mit einem sehr einfachen Thallusbau, ohne Luftkammern, die Farbe des Thallus wird später oft dunkelrot.

2. Sie besitzt eine monoecische Verteilung der Träger der Sexualorgane. Die männlichen stehen hinter den weiblichen, erstere stehen ohne Stiel auf der Thallusmitte, letztere sind kurz gestielt. Der Stiel hat auf dem Querschnitt eine Furche, der Hut ist oben vertieft, gelappt und mit weißen Punkten besetzt. —

Auf andere Merkmale wird später einzugehen sein, zunächst sei die Pflanze selbst beschrieben. Es sei nur noch erwähnt, daß getrocknete Exemplare der Griffith'schen Pflanze weder in Kew noch (nach freundlicher Mitteilung von Capt. Gage) in Kalkutta vorhanden sind. Auch in anderen Herbarien habe ich vergeblich darnach gesucht.

3. Beschreibung der Pflanze aus Kanton.

Es wurde oben schon bemerkt, daß ihr Habitus (auch durch die hellgrüne Färbung) an den der Pellia-Arten erinnert. Nur ist der Thallus dünn und durchscheinend, so daß man von oben den Verlauf der der Thallusunterseite angeschmiegtten Zäpfchenrhizoiden erkennen kann. Diese können auf den ersten Blick den Anschein erwecken, als ob hier eine rudimentäre Felderung vorkäme, wie sie bei Dumortiera auftritt. Indes ist eine solche, wie wir sehen werden, überhaupt nicht vorhanden.

Namentlich an trocken gehaltenen Kulturen sieht man dem Thallus nahe den Rändern nicht selten kleine weiße Körper aufliegen. Die naheliegende Annahme, sie möchten aus Calciumcarbonat bestehen, bestätigte sich nicht. Wahrscheinlich entstammen sie den Schleimpapillen der Ventralschuppen, welche am Vegetationspunkt nach der Thallusoberseite übergreifen.

Außerdem ist der Thallus (ebenso wie das weibliche Receptaculum) mit zahlreichen weißen Punkten versehen. Diese sind aber nicht durch die Schleimzellen bedingt (wie Griffith annahm), sondern durch die Ölzellen, welche bei auffallendem Lichte hell, bei durchfallendem dunkel

erscheinen. Da die Ölzellen seit Stahls Untersuchungen wohl mit Recht als Schutzmittel des Thallus gegen Tierfraß betrachtet werden, sei erwähnt, daß sie bei *Monosolenium* — wenigstens unter den hiesigen Verhältnissen — nur einen ungenügenden Schutz darbieten.

Meine Kulturen waren nicht selten böse zerfressen. Namentlich waren die Spitzen der Thallusäste abgenagt. Vielleicht leiden sie deshalb mehr, weil hier die Ölzellen noch nicht ganz fertig sind, und das Gewebe besonders zart ist.

Wenn man die Töpfe ganz unter Wasser taucht, kommt der Schuldige — eine kleine Nacktschnecke — zum Vorschein und kann dann vertilgt werden. Möglich, daß im Vaterland der Pflanzen solche Nacktschnecken entweder nicht vorkommen, oder andere Pflanzen vorfinden, die ihnen mehr zusagen als *Monoselenium*, auf welches sie in den Reinkulturen der Töpfe allein angewiesen waren. Auch *Monoclea* leidet übrigens in unseren Kulturen stark von Schneckenfraß, während *Marchantia*, *Corsinia* u. a. meist ganz verschont bleiben.

Übrigens erholten sich nach Tötung der Schnecken die *Monoselenium*kulturen rasch. Sie trieben unterhalb der zerstörten Scheitel ventrale Sprosse aus, welche in verhältnismäßig kurzer Zeit auf dem lehmigen Boden kräftig heranwuchsen.

Obwohl der Nachweis, daß es sich um *Monoselenium* handelt, erst später geführt werden kann, sei doch die Pflanze jetzt schon so bezeichnet. *Monoselenium* ist eines der raschwüchsigsten Lebermoose, welche ich kenne. Die kleinen Thallusstücke, die ich ursprünglich gefunden hatte, ergaben in einigen Wochen eine aus reich verzweigten großen Pflanzen bestehende Kultur. Auch die Keimung erfolgt sehr rasch: am 18. März ausgesäte Sporen hatten am 27. April schon einen mit bloßem Auge sichtbaren, meist schon gegabelten Thallus entwickelt. Diese Raschwüchsigkeit wird mitbedingt durch die hygrophile Ausbildung des dünnen Thallus, wir finden sie ja namentlich auch bei Wasserpflanzen.

Was die Größenverhältnisse anbelangt, so sei erwähnt, daß der Thallus eine Breite von etwa 0,6 cm, eine Länge von über 4 cm mißt und sich wiederholt gabelt (Fig. 8), selbstverständlich sind die Größenverhältnisse je nach der Ernährung schwankend.

Die Farbe ist gewöhnlich das eigentümlich helle Grün (*laete viridis* der Systematiker) wie es für *Pellia* und *Moerkia* unter den thalluslosen Lebermoosen charakteristisch ist. Doch fanden sich auch, namentlich bei Pflanzen, welche dem Rande der Tonschalen angeschmiegt wuchsen, solche, welche das dunklere Grün aufweisen, welches für die meisten

Aneura-Arten bezeichnend ist. An älteren Thallustrieben findet sich eine dunkelrote Färbung, welche gewöhnlich zunächst auf die Mittelregion des Thallus beschränkt ist, sich aber auch weiter seitlich — schließlich auf die ganze Thallusbreite — erstrecken kann. Sie beruht, wie bei anderen derartigen Fällen, auf einer Farbstoffeinlagerung in die Zellenmembranen hauptsächlich der Thallusunterseite, aber auch im oberen Teil kann später dieselbe Färbung auftreten und sogar die Zellenwand der Rhizoiden¹⁾ (meist die der Zäpfchenrhizoiden) zeigt sich oft schön violettrot gefärbt, während sie normal farblos sind.



Fig. 3. Schnitt durch einen Thallus, auf welchem ein Antheridienstand (♂) und ein Archegonienstand (♀) sich befinden. An der Unterseite sind zwei Ventral sprosse (*A A*) entstanden, welche sofort zur Bildung weiblicher Stände geschritten sind (schwach vergrößert).

dann meist sofort ein weiblicher folgt. Auf die „androgynen“ Stände wird unten zurückzukommen sein. Der kurze vegetative Teil dieser Ventral sprosse ist vielfach etwas abnorm gestaltet, der Flügel fehlt zum Teil, namentlich unten, die Basis erscheint dann stielartig²⁾, ist stellenweise einseitig entwickelt oder in einzelne Lappen geteilt.

Daß diese Ventral sprosse so rasch zur Bildung von Sexualorganen übergehen, erinnert an die Erscheinung, daß auch bei Adventivsprossen, welche aus Blättern blühender Pflanzen entstehen, in manchen Fällen

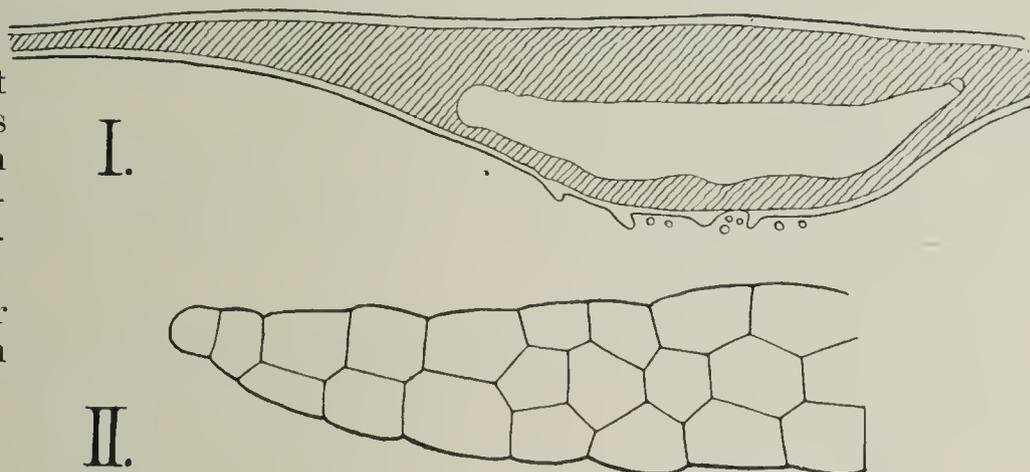
1) Bekanntlich finden sich gefärbte Rhizoiden normal bei einigen Jungermaniaceen, z. B. Fossombronia-Arten.

2) Derartige Stände können leicht Anlaß zu der irrigen Annahme geben, als ob Monoselenium zu den Marchantiaceen gehöre, welche gestielte Stände besitzen.

die Blütenbildung rascher eintritt, als an den anderen Blättern entstammenden. Die eigentümliche Ventralsproßbildung an den männlichen Ständen wird unten zu schildern sein. Als Veranlassung der reichlichen Ventralsproßbildung dürfen wir wohl die Anhäufung von Reservestoffen in den zur Fruktifikation schreitenden Thallusästen betrachten. Finden diese Baustoffe keine Verwendung bei der Embryobildung, so tritt Ventralsproßbildung ein, welche an besonders gut ausgestatteten Ständen auch trotz der Bildung von Embryonen eintreten kann.

Der anatomische Bau¹⁾ des Thallus ist ein für eine Marchantiacee sehr einfacher. Vor allem fehlt die Luftkammerschicht vollständig. Sie wird auch am Scheitel nicht angelegt²⁾. Es erinnert dies sofort an das freilich mit dem angeführten nicht ganz übereinstimmende Verhalten von Dumortiera. Indes sollen die Beziehungen zu dieser Gattung erst später erörtert werden. Ein Querschnitt durch

Fig. 4. I. Querschnitt durch einen Thallus (schwach vergr.) nach Behandlung mit Jodjodkalium. Die stärke-speichernden Zellen schraffiert. II. (stärker vergr.) Querschnitt durch den Thallusflügel.



den Thallus zeigt, daß die Chlorophyllkörper in der obersten und untersten Zellschicht des Thallus vorzugsweise vorhanden sind. Die mittlere Partie des Thallus dient einerseits der Stoffspeicherung, andererseits der Stoffleitung. Behandelt man einen Querschnitt durch einen älteren Thallusteil mit Jod-Jodkalium (Fig. 4, I), so tritt das Vorhandensein von Reservestärke (in großen zusammengesetzten Körnern) auffallend hervor. Nur eine zentrale Partie des Thallus führt, wie Fig. 4, I zeigt, keine Stärke. Es ist dies das durch engere, langgestreckte Zellen

1) Von diesem soll nur das für Monoselenium Charakteristische hervorgehoben werden. Die so oft beschriebene Marchantiaceenanatomie hier nochmals anzuführen liegt kein Grund vor.

2) Der Satz „Ventralschuppen, Luftkammerschicht, Assimilationsgewebe und Atemöffnungen fehlen keiner zu den Marchantiaceen gehörigen Pflanze vollständig“ (Ernst, „Untersuchungen über Entwicklung . . . von Dumortiera“, Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, II. Sér., Tome VII, pag. 154) hat also keine Gültigkeit mehr. Monoselenium ist eine unzweifelhafte Marchantiacee, hat aber keine Spur von Luftkammerschicht, Assimilationsgewebe und Atemöffnungen.

ausgezeichnete Leitungsgewebe. Der dickere mittlere Thallusteil, welcher nach einigen Zählungen etwa 11 Zellen von oben nach unten aufweist — die Zahl mag aber, je nach den Ernährungsverhältnissen, etwas schwanken —, geht ganz allmählich in die Flügel über, welche auf einer ziemlich großen Strecke nur aus drei Zellschichten bestehen, dann, wie Fig. 4, *II* zeigt, in zwei und schließlich am Rande in eine Zellschicht übergehen. Eine so starke Verdünnung der Thallusflügel, die ja auch ihre Durchsichtigkeit erklärt, ist bei den untersuchten Dumortiera-Arten nicht vorhanden, sie bedingt ja auch das „durchscheinende“ Aussehen des Thallus. Außer den erwähnten Assimilations-, Speicher- und Leitungszellen finden sich im Thallus noch zahlreiche Schleimzellen und Ölzellen. Beide sind gewöhnlich vereinzelt zwischen die übrigen Zellen eingestreut, die Schleimzellen fanden sich nie in der äußeren Zellage des Thallus, während die Ölzellen auch hier auftreten können; sie fehlen selbst der „Calyptra“ der Sporogonien nicht.

Die Schleimzellen sind besonders charakteristisch und namentlich auch deshalb von Interesse, weil sie der Gattung Dumortiera nach den vorliegenden Untersuchungen ganz fehlen¹⁾. Der Schleim liegt der Zellmembran als dicker Belag auf. Die Zahl der Schleimzellen ist eine beträchtliche.

Auf der Unterseite des Thallus befinden sich die Ventralschuppen und die Rhizoiden.

Erstere sind in der Mittelregion des Thallus in großer Zahl vorhanden. Auf dem Querschnitt des Thallus erscheinen sie nur als niedere Leisten. Obwohl sie von zarter Textur und schmal sind (vgl. den Flächenschnitt Fig. 5, in welchem die Ventralschuppen meist quer getroffen sind), schützen sie den Vegetationspunkt, über den sie sich — ohne Ausbildung eines besonderen „Spitzenanhängsels“ — herbiegen, doch in ausgiebiger Weise. Namentlich auch dadurch, daß der Vegetationspunkt durch sie mit einer Schleimkappe bedeckt wird. Der Schleim wird abgesondert von zahlreichen am Rande, teilweise auch in der Nähe des Randes auf der Fläche der Schuppen stehenden Schleimpapillen. An Keimpflanzen sind die Schuppen im Grunde nichts anderes als Schleimpapillen, deren Basalzellen sich zu einer kleinen Zellfläche entwickelt (Fig. 39, *II*, *III*). An älteren Pflanzen sind die Zellen der Schuppen chlorophyllhaltig, was wohl mit der Durchsichtigkeit des Thallus zusammenhängt. Stärke ist in den Zellen der den Scheitel be-

1) Vgl. Ernst, Untersuchungen über Entwicklung, Bau und Verteilung der Infloreszenzen von Dumortiera. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, II. Sér., Tome VII, 1908.

deckenden Schuppen vorhanden. Sie liefert wohl auch das Material für die Schleimbildung. Nicht chlorophyllhaltig sind die Schleimpapillen und die in den Schuppen befindlichen Ölzellen¹⁾.

Auch die Seitenteile des Monoseleniumthallus besitzen Schuppen, aber in geringerer Zahl und Größe (vgl. Fig. 6, I).

Wie bei anderen Marchantiaceen können auch bei Monoselenium aus den Schuppen Zäpfchenrhizoiden entspringen. Die meisten aber entstehen direkt an der Unterseite des Thallus und verlaufen dem Thallus angeschmiegt nach der Mittelrippe hin, wo sie sich zu einem Strange vereinigen. Sie erreichen eine Länge von über 2 cm, und sind von

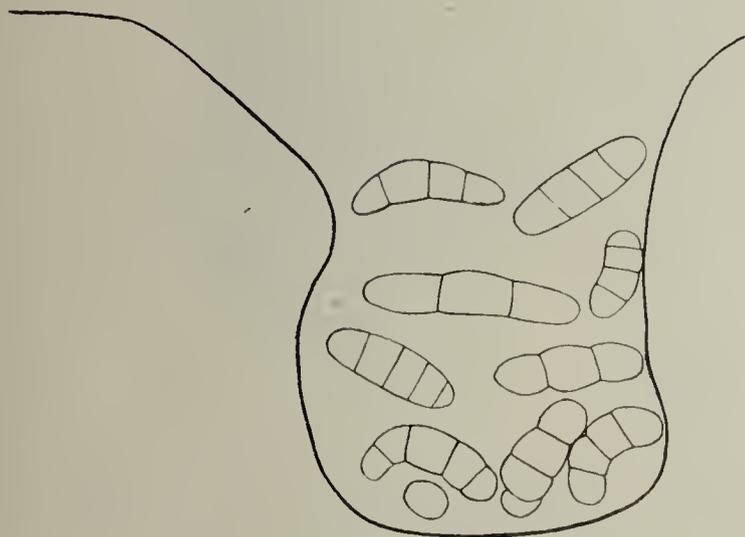


Fig. 5.

Fig. 5. Optischer Flächenschnitt durch die Scheitelschuppe eines Thallus. Zahlreiche quergetroffene Ventralschuppen (welche sich über den Vegetationspunkt herlegen) sichtbar. Vergr.

Fig. 6. Stärker vergrößert als Fig. 5. I. Flächenständige Schuppe der Thallusunterseite. Aus der (in der Figur nach oben gekehrten) Basis entspringen Zäpfchenrhizoiden. II. Über den Vegetationspunkt herüberragendes Stück einer Ventralschuppe. Die Chlorophyllkörper sind schematisch angedeutet, die Ölzellen durch Schraffierung ihres Ölkörpers. Die hellen Zellen am Rande sind Schleimpapillen.

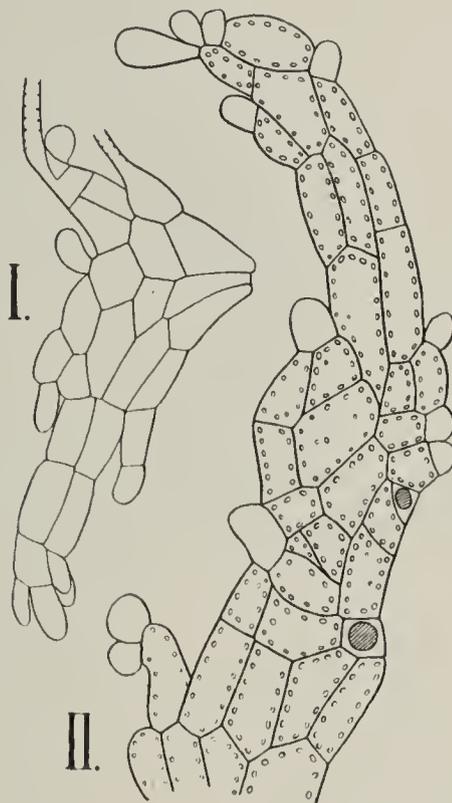


Fig. 6.

variablen Durchmesser. In manchen sind die zäpfchenförmigen Wandverdickungen ganz klein, punktförmig in anderen stärker entwickelt. Sie erreichen aber nie die starke Ausbildung, wie sie z. B. bei *Marchantia* sich findet. Die glatten Rhizoiden dringen meist direkt in den Boden ein.

Trotz seines hygrophilen Baues hat also *Monoselenium* ein recht ausgiebiges Rhizoidensystem, dessen Vorhandensein mit dem üppigen und raschen Wachstum der Pflanze bedingen dürfte. Außerdem erfordert ein so leicht gebauter Thallus ein Verhältnis zu der viel „solideren“

1) Bei *Dumortiera* sind nach Ernst die Zellen der Ventralschuppen ohne Chlorophyll (a. a. O. pag. 108). Indes ist solches bei dünnen Thalluszweigen von *D. hirsuta* vorhanden.

Konstruktion eines Marchantiathallus natürlich auch weniger Baumaterial und kann deshalb rascher aufgebaut werden.

Die Träger der Sexualorgane.

Monoselenium hat männliche und weibliche „Stände“ in monoecischer Verteilung. Und zwar stehen die männlichen Stände hinter den

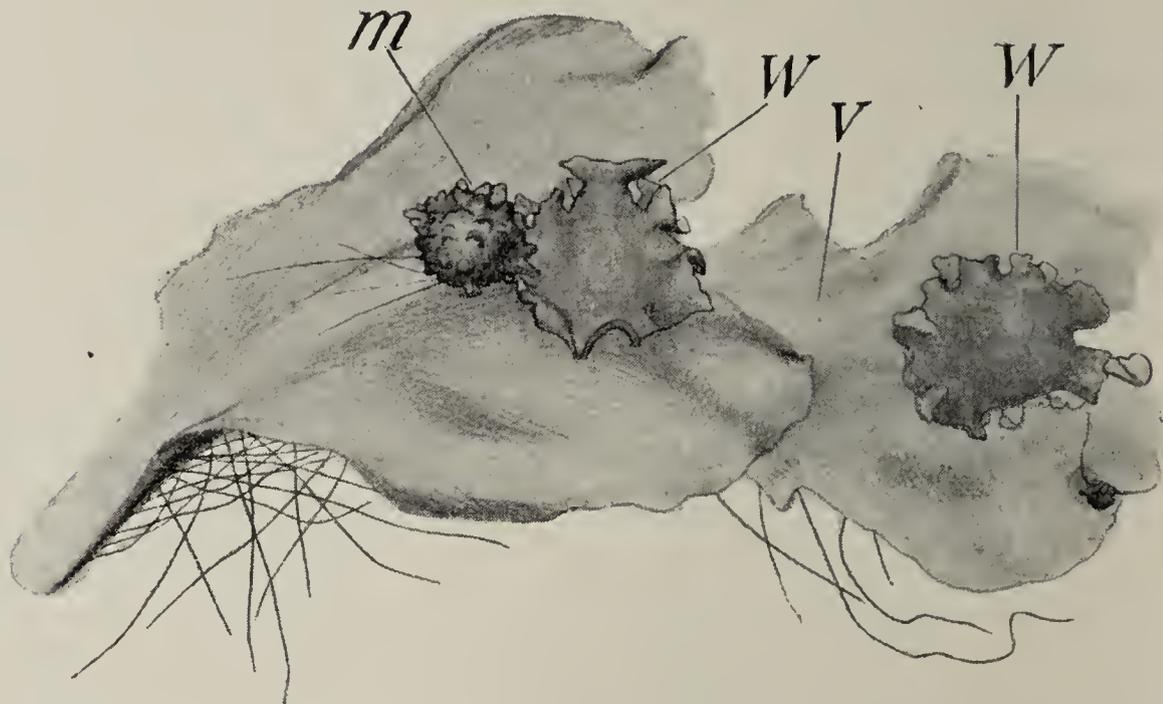


Fig. 7. Thallus mit Antheridienstand (*m*) und Archegonienstand (*W*). Letzterer ist unbefruchtet geblieben. Es hat sich ein Ventralsproß (*v*) entwickelt, welcher einen neuen Archegonienstand hervorgebracht hat. Vergr.

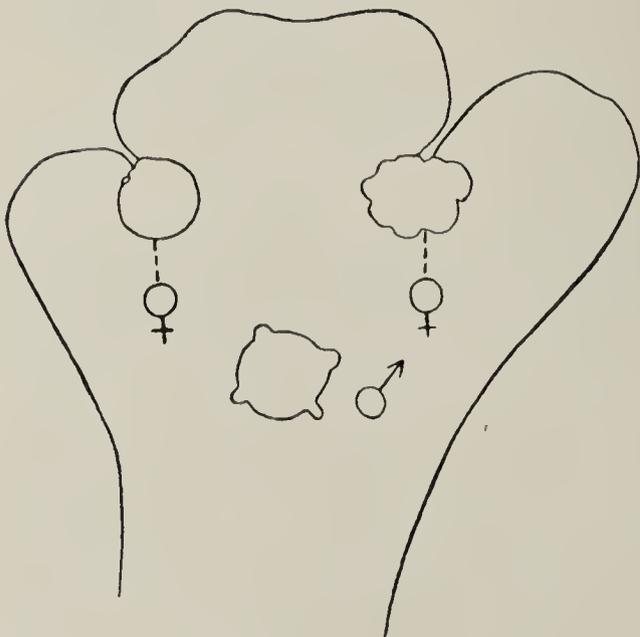


Fig. 8. Thallus mit einem dorsalen Antheridienstand (♂) und zwei terminalen Archegonständen (♀). Vergr.

weiblichen auf der Rückenseite des Thallus, entweder unmittelbar (Fig. 7) (und zwar meist so dicht, daß vielfach der dem männlichen Stand anliegende Teil des weiblichen in seinem Wachstum gehemmt wird) oder durch ein Thallusstück von ihnen getrennt (Fig. 9), wenn sich der Thallus vor dem männlichen Standpunkt gabelt, kommt das in Fig. 8 wiedergegebene Bild zustande, daß ein männlicher Stand hinter zwei weiblichen steht; seltener finden sich zwei unmittelbar nebeneinander stehende Antheridienstände. Die weiblichen Stände bilden

gewöhnlich den Abschluß eines Thalluszweiges, doch können auch sie dorsal am Thallus auftreten.

Die männlichen Stände sind bedeutend kleiner (etwa 2 mm im Durchmesser) als die weiblichen (welche einen Durchmesser von 7 mm

erreichen können) und mit zitzenförmigen Hervorragungen¹⁾ bedeckt, welche die Mündungsstellen der Gruben bilden, in welche die Antheridien versenkt sind. Die Antheridienstände sind anfangs sitzend, später zuweilen ganz kurz gestielt, wobei der stielartige Teil ausgebaucht zu sein pflegt, etwa wie der Stiel eines Boletushutes.

Zuweilen findet sich auf der Thallusoberseite eine langgestreckte zur Anheftung des Antheridienstandes hin verlaufende Erhebung (Fig. 9 *st*), welche ganz so aussieht, als ob der Stiel des Antheridienstandes mit der Thallusoberseite verwachsen wäre. Ich erwähne diese Erscheinung, weil unten gezeigt werden soll, daß der Stiel der Antheridienstände in der Marchantiaceen-Reihe eine so starke Rückbildung erfährt, daß er schließlich ganz verschwindet. Dies ist auch bei *Monoselenium* der Fall. Gelegentlich aber treten Fälle auf, wie die erwähnten, in welchen es noch sozusagen zum Versuche einer Stielbildung kommt. Übrigens fehlt dem Stiele in diesem Falle Furchen- und Rhizoidbildung.

Ehe auf die Beschreibung der Hüte näher eingegangen wird, sei noch erwähnt, daß gelegentlich auch androgyne Hüte vorkommen, und zwar solche, welche in ihrem vorderen Teile Archegonien, in ihrem hinteren Antheridien trugen (Fig. 10). Solche androgyne Stände sind bei *Preissia* und *Dumortiera* schon länger bekannt, und neuerdings von Ernst eingehend untersucht werden.

Besonders eigentümlich ist zuweilen die Geschlechtsverteilung in den an Adventivsprossen entstandenen weiblichen Ständen. Hier fanden

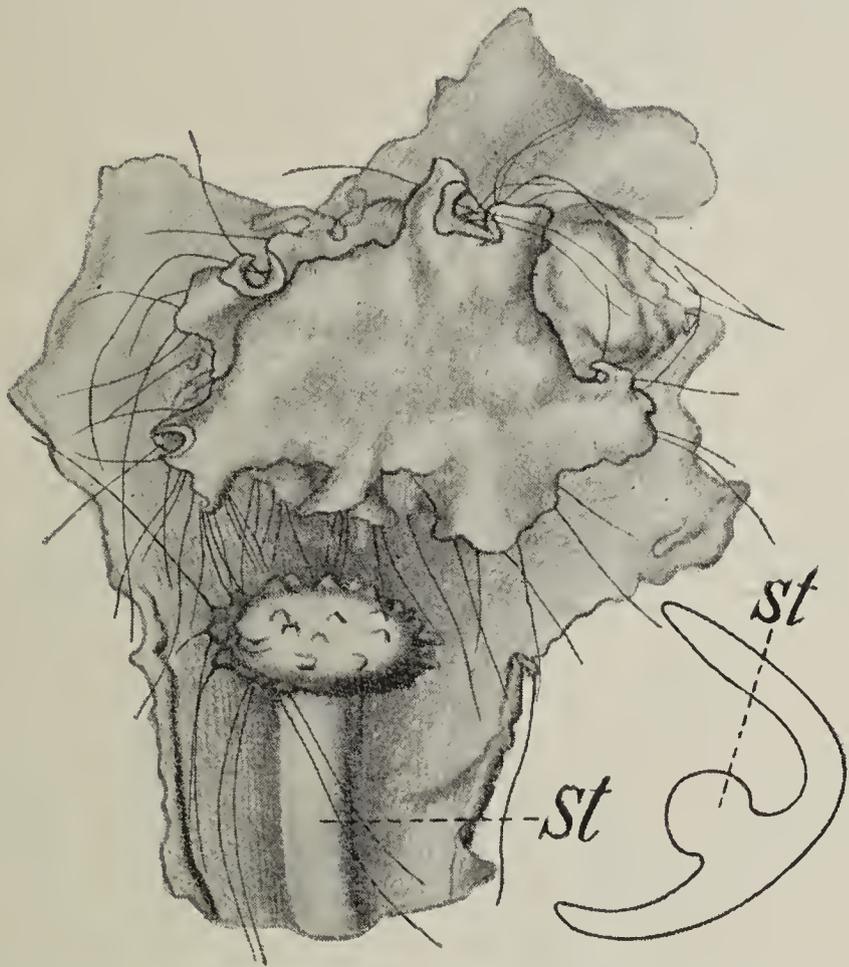


Fig. 9. Thallus mit Antheridien- und Archegonienstand, beide durch ein Thallusstück von einander getrennt. Der Antheridienstand sitzt einer mit dem Thallus verschmolzenen stielförmigen Erhebung (*st*) an. Rechts unten ist der Thallus unterhalb des Antheridienstandes im Querschnitt dargestellt.

1) Ihre Größe ist indes sehr verschieden, bei manchen Antheridienständen treten sie kaum hervor.

sich nämlich mehrmals Antheridien in den Archegoniengruppen (Fig. 11). Die Antheridien stehen dann ebenso wie die Archegonien frei auf der Thallusoberseite. Ob sie zur Reife gelangen, vermag ich nicht zu sagen, da ich in diesen Ständen keine ganz reifen Antheridien antraf; in manchen Fällen starben sie jedenfalls vor der Reife ab. Indes liegt auch kein Grund vor anzunehmen, daß dies stets eintreten werde. Wer

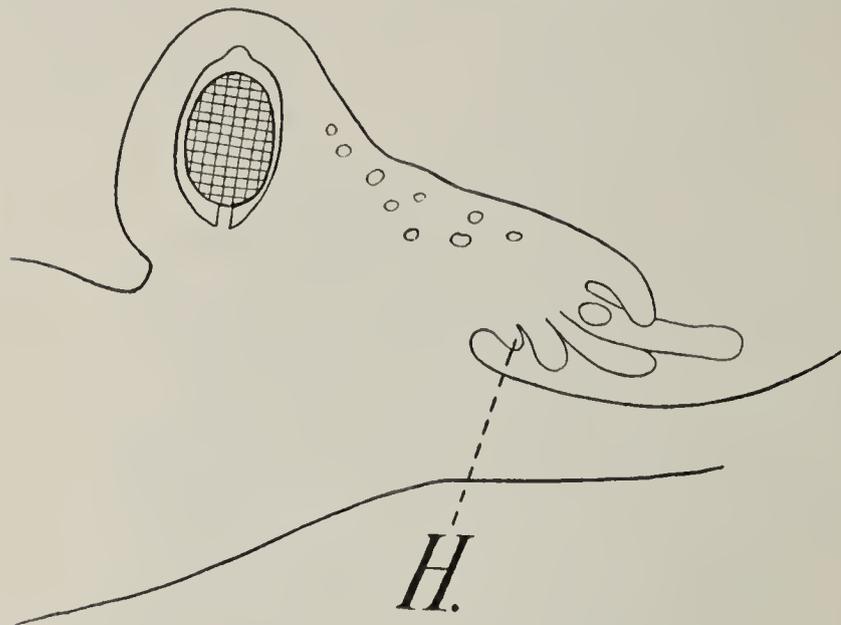


Fig. 10. Längsschnitt durch einen androgynen Stand. *H* unterer Teil der Hülle, welche später die Archegonien umgibt.

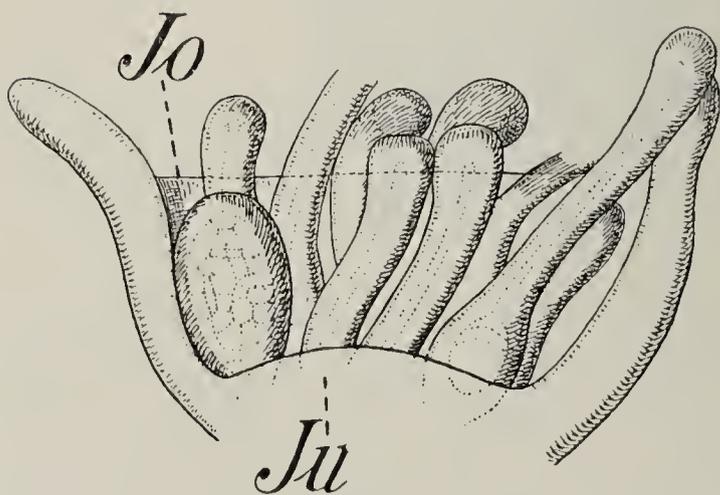


Fig. 11. Archegoniengruppe eines weiblichen Standes von unten. Links befindet sich in dieser Gruppe ein Antheridium. Außerdem sind 10 Archegonien darin (eins ist nicht sichtbar). *Ju* der untere, *Jo* der obere Teil der Hülle.

Sommer über steril üppig weiter gewachsen waren, in der ersten Hälfte des Oktober sichtbar. Man kann aus dem Verhalten in der Kultur selbstverständlich keinen sicheren Schluß auf das an den natürlichen Standorten ziehen. Immerhin aber erscheint es wahrscheinlich, daß auch an diesen die Entwicklung der Sexualorgane periodisch erfolgt, etwa im Oktober beginnt und die Sporenreife einige Monate darauf (in der

der Pflanze „Zielstrebigkeit“ zuschreibt, wird dann vielleicht in diesen eingesprengten Antheridien ein Auskunftsmittel erblicken, um die Befruchtung auch an diesen, sonst ja meist rein weiblichen Ständen zu ermöglichen. Bei der Seltenheit der Erscheinung ist aber das Mittel jedenfalls kein sehr wirksames. Ähnliches wird später von *Corsinia* zu berichten sein.

Bau und Entwicklung der Stände bedürfen einer genaueren Schilderung, da sie nicht nur für die Gattungscharakteristik sehr wichtig, sondern auch für die oben erwähnte Frage nach der Gesamtauffassung der Marchantiaceen von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Antheridienstände.

Die erste Andeutung der Bildung von Sexualorganen war in meinen Kulturen, welche den

Kultur waren Mitte Januar reife Sporogone vorhanden), etwa von Januar bis April erfolgt.

Es ist dies von Interesse, weil Ernst¹⁾ von den von ihm in Java untersuchten Dumortiera-Arten angibt, daß sie keine Periodizität aufweisen, er fand bei beiden dort wachsenden Arten in den Monaten November bis Juli stets fruktifizierend.

Von *D. irrigua* wird angegeben, daß in Irland die Früchte sich im März zeigen, aber erst im April und Mai des nächsten Jahres reifen²⁾. Es wäre von Interesse zu erfahren, ob bei dieser Art eine erbliche oder eine direkt induzierte Periodizität vorliegt.

Die männlichen Fruchtscheiben entstehen in der Scheitelbucht des Thallus (Fig. 12). An der Oberflächenansicht zeigt sich, daß ebenso

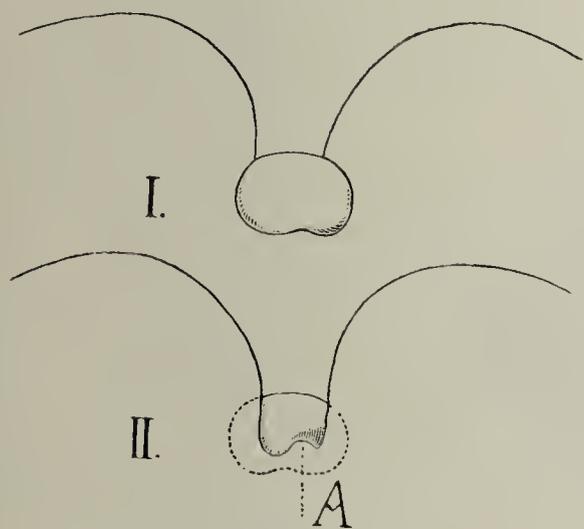


Fig. 12.

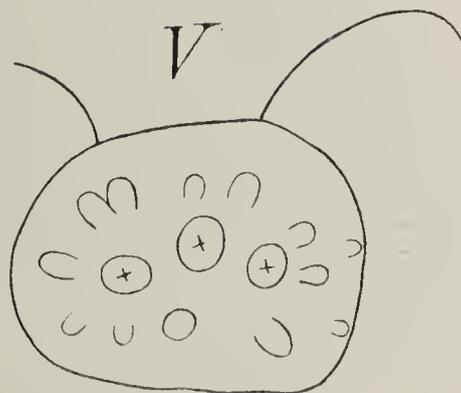


Fig. 13.

Fig. 12. Thallusscheitel mit jungem Antheridienstand. In I. von oben, in II. von unten. *A* Anlage des Ventralsprosses, welcher den Thallus fortsetzt.

Fig. 13. Älterer Antheridienstand von oben. Die ältesten Antheridien sind mit Kreuzchen bezeichnet. *V* Scheitelbucht des Thallus.

wie bei *Dumortiera* (vgl. Ernst a. a. O., p. 175) die Reihenfolge der Antheridienentwicklung, wenn man einen Antheridienstand mittlerer Entwicklung (Fig. 13) betrachtet, die ist, daß die ältesten Antheridien etwa in der Mitte der Scheibe liegen und von hier aus nach dem Rande hin jüngere Stadien sich finden.

Am Rande bleibt die Scheibe länger embryonal. Hier entstehen demzufolge neue Antheridien.

Diese lassen sich ebensowenig wie bei *Dumortiera* in einzelne Gruppen einordnen, von denen jede einem der Thallusvegetationspunkte

1) Ernst a. a. O. pag. 109.

2) Nees von Esenbeck, Naturgeschichte der europäischen Lebermoose, IV (1838), pag. 159. In den hiesigen *Dumortier*kulturen treten die Stände der Sexualorgane nicht das ganze Jahr auf, im Sommer waren z. B. keine vorhanden. Möglicherweise liegt das an der zu hohen Temperatur.

entsprechen würde, die sich am Aufbau des Antheridienstandes beteiligen. Denn eine Ausgliederung solcher Vegetationspunkte findet hier nicht mehr statt. Doch ist der Rand der Scheibe zuweilen mehr oder minder stark gelappt. Die Lappen entsprechen wohl den Mittel-lappen, welche an den weiblichen Hüten so charakteristisch ausgebildet sind, sie wären dann an den männlichen Hüten als eine Art Rückschlagsbildung zu betrachten. Für die Deutung der Hüte ist wichtig, daß sich auf ihrer Unterseite Zäpfchenrhizoiden und Ventralschuppen finden, wenn auch gegenüber andern Gattungen an Zahl und Größe sehr reduziert (Fig. 14.).



Fig. 14. Männlicher Stand, welcher ausnahmsweise einen gelappten Rand hat, von unten. Man sieht auf der Unterseite Rhizoiden und Ventralschuppen.

nicht mehr vom hinteren Ende des Standes nach vorn zu jünger werden, sondern daß eine zentrale Anordnung hervortrete. Im Zentrum befinden sich die ältesten Antheridien, von hier aus verlaufen gegen den Rand hin Gruppen sukzessiv jünger werdender Antheridien. Das stimmt auch für *Monoselenium*. Erwähnen wir schließlich noch, daß die Antheridienscheiben namentlich in der Jugend oft deutlich eine Ausbuchtung zeigen (Fig. 12) und sich so der für die Antheridienstände von *Plagiochasma*, *Duvalia* u. a. charakteristischen Halbmondform nähern.

Namentlich aber ist auch die oben erwähnte Entstehungsfolge der Antheridien von Bedeutung. Schon in seinen ersten Veröffentlichungen über „Die Infloreszenzen der Marchantiaceen“ hob Leitgeb als charakteristisch¹⁾ für die aus Verzweigungssystemen gebildeten Antheridienstände hervor, daß die Antheridien

1) Sitzungsber. der k. k. Akademie der Wissensch. in Wien 1880, pag. 7 des S.-A.

Besonders eigentümlich ist ihre dorsale Stellung. Es fragt sich, entstehen die Antheridienstände von vornherein in dieser Lage oder werden sie erst nachträglich auf die Rückenseite verschoben? Mir ist es nicht zweifelhaft, daß sie terminal entstehen und sekundär auf die Thallusoberseite zu liegen kommen, dadurch, daß ein frühzeitig entstehender Ventralsproß sich bildet, welcher gemeinsam mit dem Thallus, welcher den Antheridienstand hergebracht hat, weiter wächst.

Betrachtet man einen Sproß mit Antheridienstand wie den in Fig. 12 abgebildeten von unten, so sieht man unterhalb des Antheridienstandes einen kleinen Vorsprung (*A*), welcher in der Flächenansicht in der Mitte weiter hervorragt als am Rande und sich an die noch embryonalen Seitenteile des Thallus ansetzt.

Dieser Vorsprung ist in ganz jungen Stadien noch nicht vorhanden, kann aber auf etwas schief verlaufenden Schnitten leicht durch die alsdann getroffenen Seitenteile des Thallus vorgetäuscht werden.

Er überbrückt später die Scheitelbucht unterhalb der Scheibe, setzt sich an die noch meristischen Thallusränder neben dem Antheridienstand an und verschiebt mit ihnen fortwachsend

die Scheibe auf die Thallusoberseite. Mit anderen Worten, es bildet sich unterhalb des Antheridienstandes sehr frühzeitig ein ventraler Seitensproß, welcher sich in die Verlängerung des Thallus einstellt.

Diese Auffassung wird bestätigt durch die Untersuchung von Längsschnitten. Das jüngste beobachtete Stadium ist in Fig. 15 abgebildet. Der Vegetationspunkt des Thallus hat hier eine Verdickung erfahren. Es ist eine deutlich in der Längsrichtung des Thallus liegende Hervorwölbung entstanden, in der fächerförmig divergierende Antiklinen bemerkbar sind. Der Scheitel lag ursprünglich bei *x*, er ist gegenüber der Unterseite des Thallus etwas hervorgewölbt.

In der bei *y* liegenden Einbuchtung treten lebhafte Zellteilungen auf, hier bildet sich der Scheitel des Ventralsprosses, welcher den

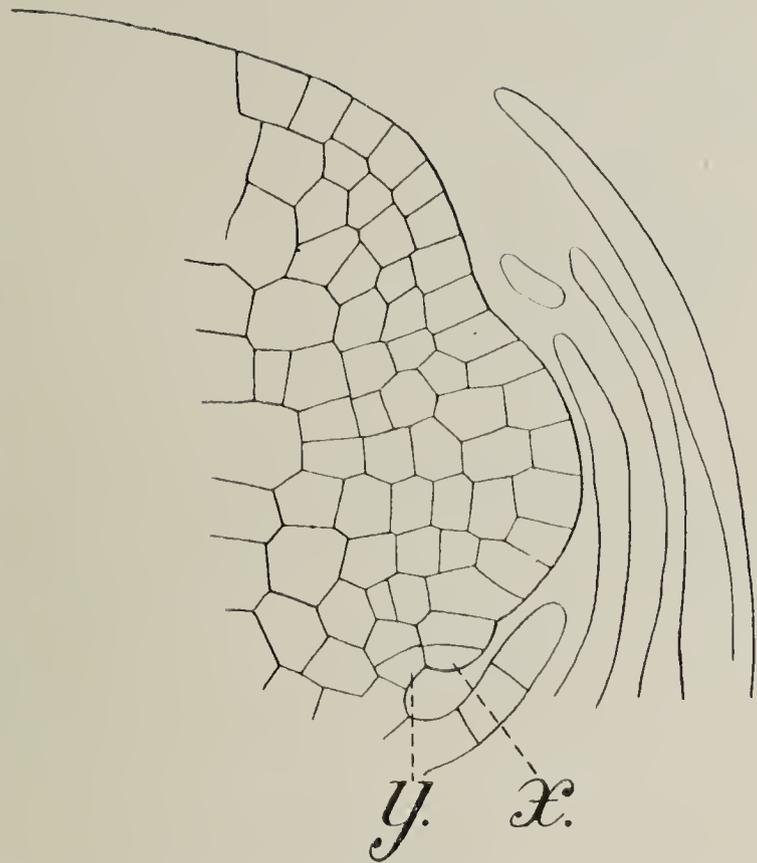


Fig. 15. Längsschnitt durch einen ganz jungen Antheridienstand. *x* Unterer Rand des verbreiterten Vegetationspunkts, *y* Stelle, an der der ventrale Seitensproß später auftritt.

Thallus fortsetzt. In späteren Stadien ist die Trennung des Antheridienstandes vom Thallus eine deutlichere, schon deshalb, weil am ersteren allmählich eine Verbreiterung des oberen Teiles hervortritt, wodurch der untere dann als Einschnürung (Stielanlage) erscheint (Fig. 16, 17). Gleichzeitig tritt der Vegetationspunkt des Ventralprosses deutlicher hervor (*y* Fig. 16, 17).

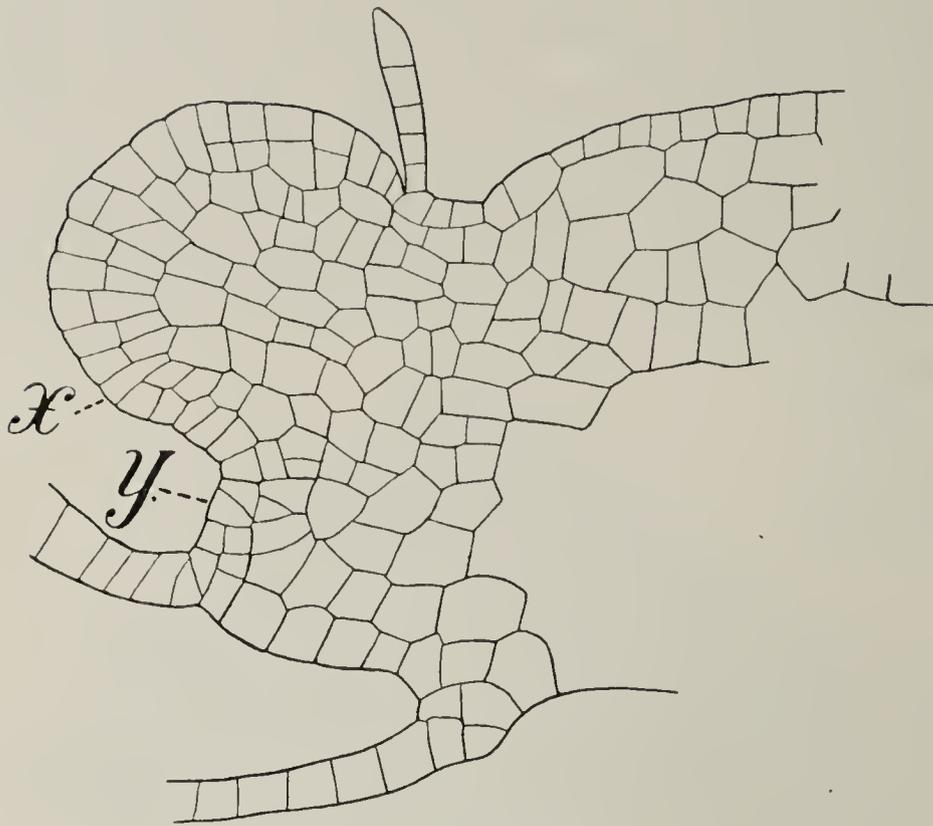


Fig. 16.

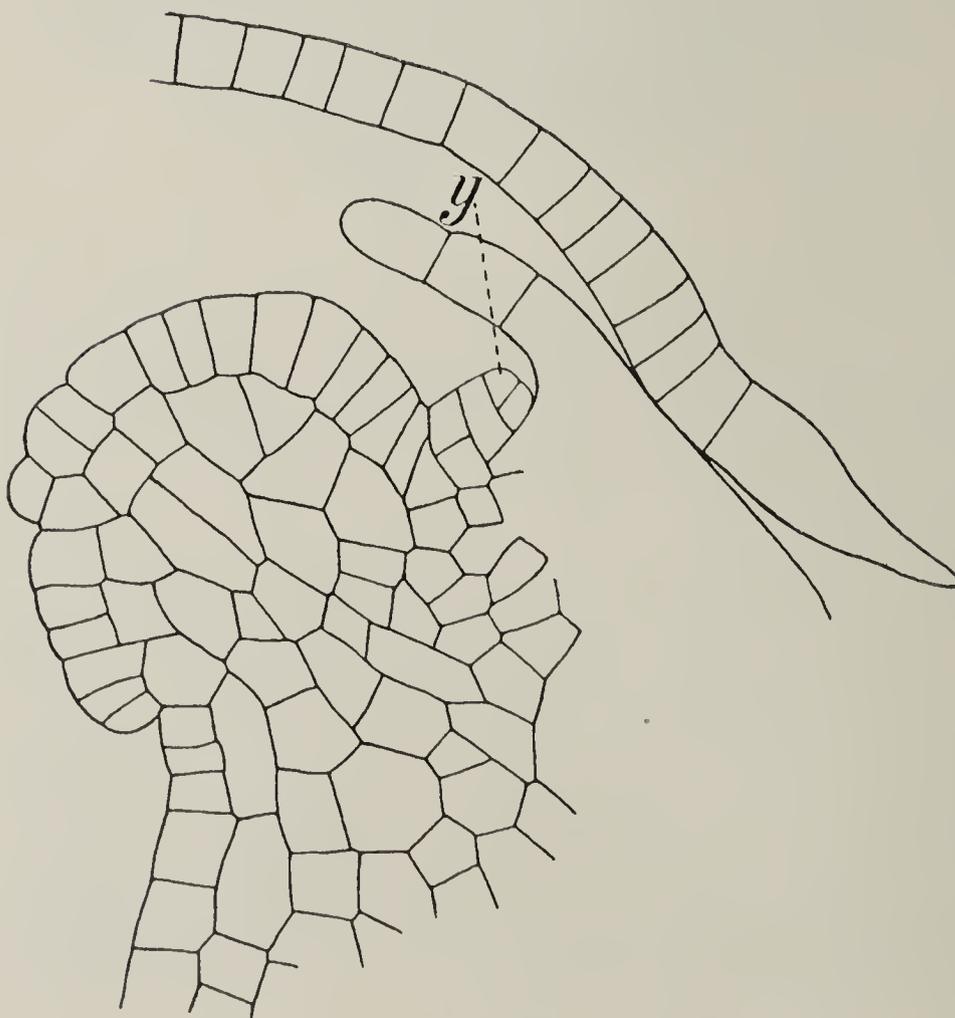


Fig. 17.

Fig. 16 u. 17. Längsschnitte durch junge Antheridienstände (vergr.). Erklärung im Text.

In Fig. 16 ist eine Ventralschuppe des Antheridienstandes getroffen, welche der Thallusoberseite zugekehrt ist. Es ist ja der ganze Rand der Antheridien-scheibe meristisch.

In Fig. 18 ist schon im wesentlichen die dorsale Stellung erreicht, von welcher wir ausgingen, der Ventralproß hat sich ganz in die Verlängerung des Thallus gestellt, aus dessen Ende der Antheridienstand hervorging.

Er schreitet entweder sofort zur Bildung eines Archegonienstandes oder wächst zunächst vegetativ weiter und bildet den Archegonienstand erst später.

Solche Ventral sprosse sind ja bei Marchantiaceen durchaus nicht selten. Namentlich finden sie sich auch an Infloreszenzen, vielfach nicht nur bei solchen, welche abortieren, sondern auch bei normal funktionierenden. So z. B. bei *Preissia*. Fig. 19 stellt ein Thallusstück dar mit einem weiblichen Stande J_2 . An dessen Basis hat sich ein Ventral sproß N gebildet, welcher aber mit dem alten Thallus, dessen Abschluß J_2 bildet, nur durch eine schmale Ansatzstelle zusammenhängt. Dies erklärt sich ohne weiteres dadurch, daß der Ventral sproß, wie der Längsschnitt Fig. 20 zeigt, hier erst viel später entsteht, resp. sich viel langsamer entwickelt als bei *Monoselenium*. Denkt man sich aber in Fig. 19 die bei l mit selbständigen Flügeln versehenen Thalli statt dessen miteinander vereinigt, so erhält man einen scheinbar auf der Thallusoberfläche entspringenden Stand. Es ist also der Antheridienstand von *Monoselenium* keine dorsale Wucherung, wie es zunächst

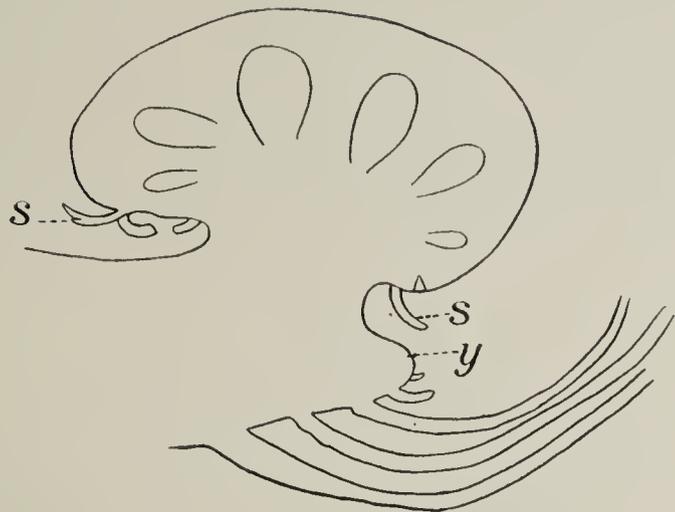


Fig. 18. Längsschnitt durch einen Antheridienstand mittlerer Entwicklung, in welchem Antheridien schon angelegt sind, schwächer vergrößert als Fig. 17 und 18. *s* Ventral schuppen des Antheridienstandes.

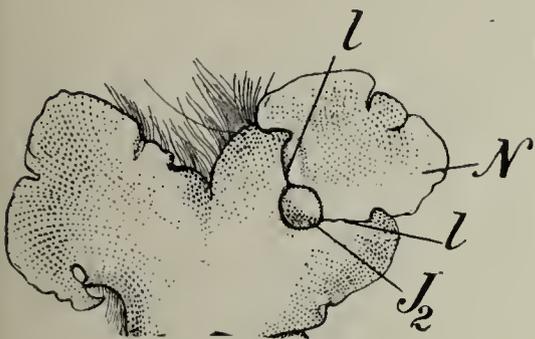


Fig. 19.

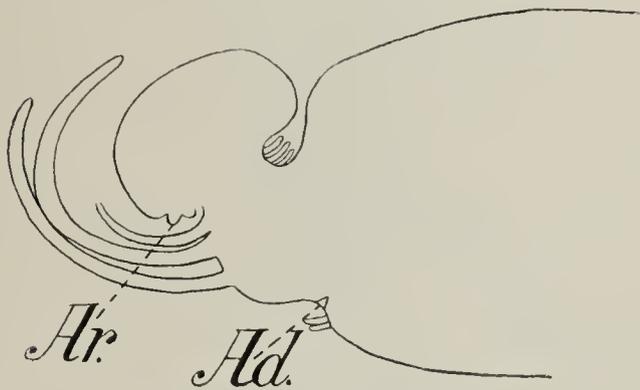


Fig. 20.

Fig. 19. *Preissiana commutata*. Thallus von oben, vgl. Text. Zweimal vergrößert.

Fig. 20. Längsschnitt durch einen Thallus von *Preissia commutata* mit jungem Archegonienstand. *Ar.* Archegonium, *Ad.* Anlage eines Ventral sprosses.

den Anschein hat, sondern er entspricht einem aus Scheitelverzweigung hervorgegangenen Sproßsystem, welches frühzeitig durch Bildung eines Ventral sprosses auf die Thallusoberseite verschoben wird. Es wird auf die meiner Ansicht nach für die Gesamtauffassung der Marchantiaceen und Riccien wichtige Bedeutung dieses Verhaltens unten ein Zusammenhang mit anderen einzugehen sein. — Hier sei nur noch folgendes hervorgehoben. Einmal die Tatsache, daß auch in den Ständen anderer

Marchantiaceen die bei *Marchantia*, *Preissia* u. a. so auffallend hervortretende Zusammensetzung mit verschiedenen, durch Gabelung entstandenen Strahlen sehr zurücktritt. So z. B. bei *Fegatella*, wo sie bei den männlichen und weiblichen Ständen zwar entwicklungsgeschichtlich noch zu erkennen, aber so schwach ausgeprägt ist, daß Leitgeb im Zweifel war, ob er diese Gattung seinen „Compositae“ zuzählen sollte. Nach den Untersuchungen von Cavers und Bolleter ist aber daran nicht zu zweifeln. Für *Dumortiera* wurde schon erwähnt, daß dort die Teilung der männlichen Stände in einzelne Vegetationspunkte ebenso verwischt ist, wie bei *Monoselenium*, in beiden Fällen ist die zentrifugale Entwicklungsfolge der Antheridien noch der letzte Rest, der auf die ursprüngliche Zusammensetzung des Standes hindeutet.

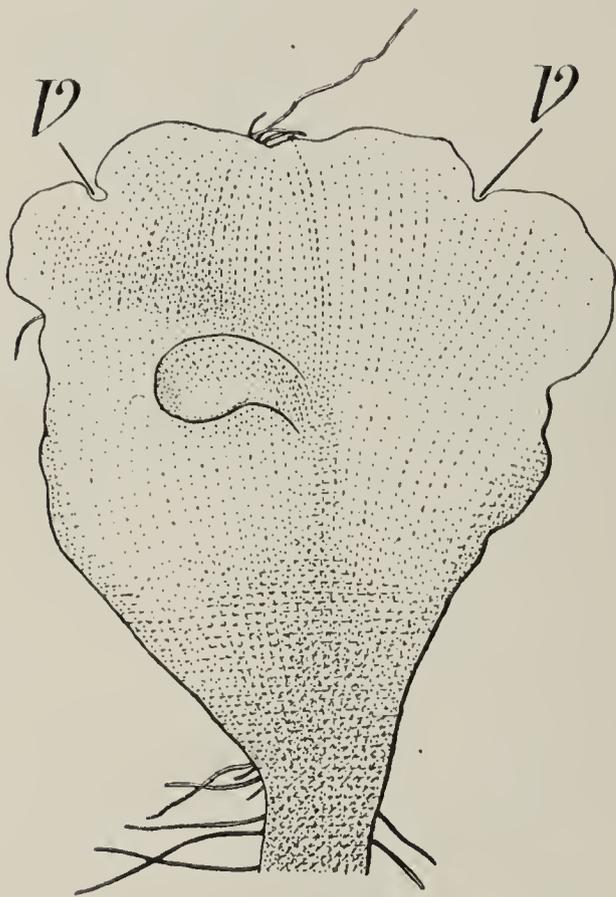


Fig. 21.

Fig. 21. Thallus mit dorsalem Lappen. *V V* Vegetationspunkte.

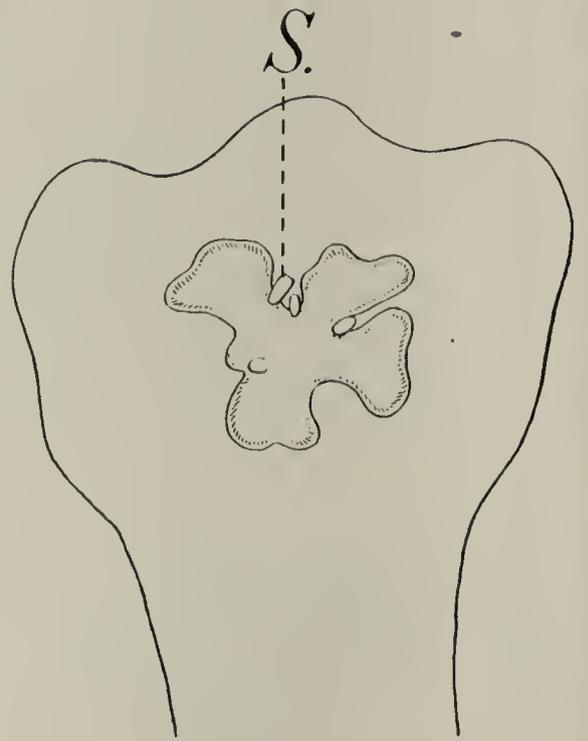


Fig. 22.

Fig. 22. Thallus mit kümmerlichem dorsalem Archegonstand. *S* Ventralschuppen.

Zweitens ist, wenn die männlichen Stände, wie hier nachzuweisen versucht wurde, den weiblichen homolog sind (während das bei der Leitgeb'schen Auffassung bei den pag. 46 angeführten, mit *Monoselenium* übereinstimmenden Marchantiaceen nicht der Falle wäre), folgendes verständlich:

1. Das Vorkommen androgynen Hüte. Wären die männlichen Stände dorsale Thalluswucherungen, so würden diese androgynen Hüte in ihrem hinteren Ende solche dorsalen Auswüchse, in ihrem vorderen

Verzweigungssysteme darstellen, während sie nach der hier vorge-tragenen Auffassung einheitlich organisiert sind.

2. Die Tatsache, daß auf der Unterseite der männlichen Monoseleniumstände Ventralschuppen sich finden, welche zwar in geringerer Zahl und Größe als sonst auftreten, aber mit den normal auf der Thallusunterseite vorkommenden Ventralschuppen ganz übereinstimmen.

Ebenso finden sich, wenngleich spärlich, Zäpfchenrhizoiden an der Unterseite (und am Rande) männlicher Hüte. Auf dorsalen Thalluswucherungen sind aber Rhizoiden nicht zu erwarten.

3. Das gelegentliche Vorkommen von sterilen, ihr Wachstum bald einstellenden aber mit einigen Rhizoiden versehenen grünen Lappen

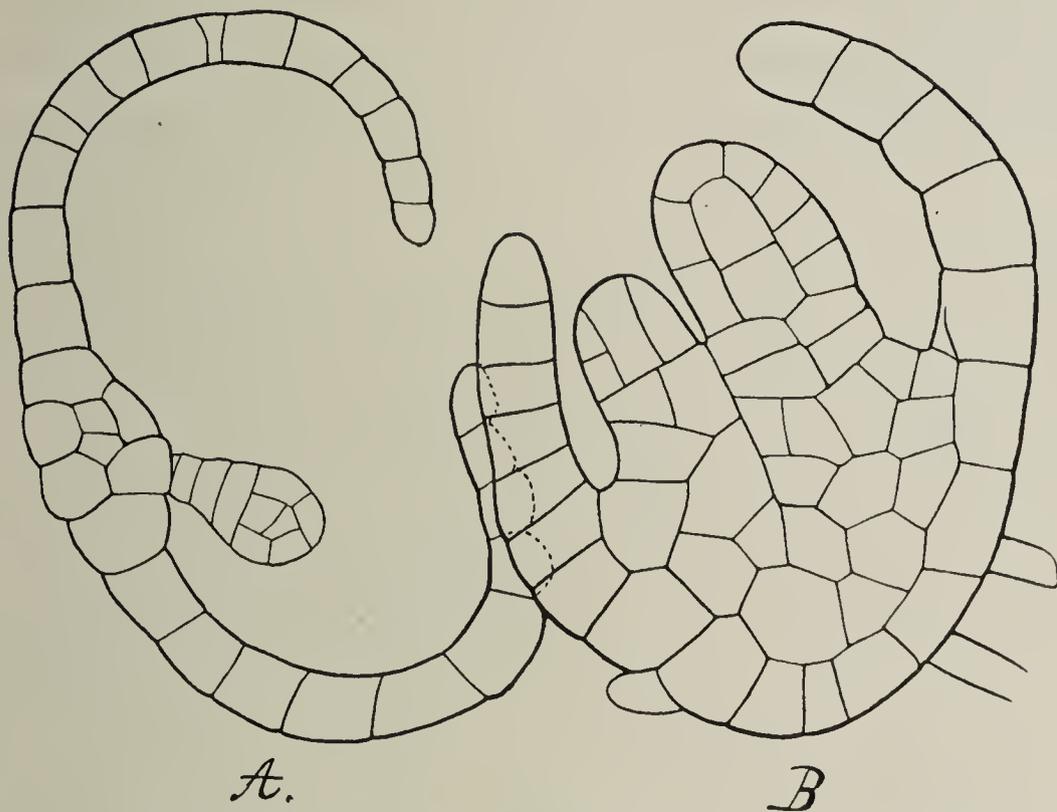


Fig. 23. *Metzgeria furcata*. *A* Querschnitt durch einen männlichen, *B* durch einen weiblichen Sproß.

auf der Thallusoberseite (Fig. 21). Diese sind offenbar abortierte männliche Stände, bei welchem infolge frühzeitiger Hemmung der Antheridienbildung eine vegetative Entwicklung eintrat. Das Wachstum wurde aber bald eingestellt und durch den Ventralsproß weitergeführt. Diese Auffassung wird gestützt durch das Vorkommen ganz kümmerlicher Antheridienstände, welche aber noch einige (in einem Fall) drei Antheridienanlagen haben.

4. Die Tatsache, daß zuweilen auch die — unzweifelhaft terminal angelegten — Archegonienstände in derselben Weise dorsal verschoben werden (Fig. 22).

Damit ist nachgewiesen, daß Antheridien- und Archegonienstände von Monoselenium einander homolog sind. So ist es auch bei allen

anderen thallosen Lebermoosen, wenn auch die Tragsprosse der verschiedenen Leistung entsprechend verschieden ausgebildet sind. So zeigt z. B. Fig. 23 *A* u. *B* je einen Querschnitt durch einen männlichen und einen weiblichen Thallusast von *Metzgeria furcata*. Archegonium und Antheridium stehen an derselben Stelle der Thallusoberseite, nur ist im weiblichen Aste die Mittelrippe viel entwickelter als im männlichen; hier kann eine ausgiebige Stoffzufuhr und Stoffablagerung für die Embryonen stattfinden, während die männlichen Äste nach Entleerung der Antheridien zugrunde gehen. Die stärkere Entwicklung der Mittelrippe hat wohl die des Flügels korrelativ gehemmt.

Dasselbe gilt für alle andern thallosen Jungermanniaceen, überall stimmen Antheridien und Archegonien in ihrer Stellung überein, selbst da, wo die antheridientragenden Äste eine so starke Rückbildung erfahren haben, wie bei *Hymenophytum flabellatum* ¹⁾. Da, wie oben erwähnt, auch bei einer



Fig. 24. Nicht ganz medianer Längsschnitt durch einen Thallus mit Antheridienstand und Archegonienstand. Im Antheridienstand ist durch den Schnitt ein Antheridium herausgerissen worden, es zeigt seinen langen, gebogenen Stiel.

anderen eine Ausnahme sich finden sollte. Bei *Monoselenium* liegt eine solche Ausnahme nach dem oben dargelegten nur scheinbar vor. Die Antheridienstände entsprechen vielmehr Verzweigungssystemen, obwohl sie dorsal auf dem Thallus stehen.

Das wird die Möglichkeit bieten, später auch andere scheinbare Ausnahmen als abgeleitete Bildungen zu erkennen.

Das Antheridium weicht in seiner Gestaltung wie in seiner Entwicklung von dem der übrigen Marchantiaceen einigermaßen ab. Gewöhnlich zeichnen sich die Marchantiaceen-Antheridien aus durch keulen-

1) Goebel, Archegoniatenstudien, X. Flora 1906, Bd. 96, pag. 115.

Anzahl Marchantiaceen dieselbe Homologie männlicher und weiblicher Stände klar hervortritt — eine Homologie, die sich auch darin ausspricht, daß die Archegonien ebenso wie die Antheridien auf der Thallusoberseite entstehen, obwohl sie im fertigen Zustand vielfach scheinbar auf der Unterseite sich finden — so wäre es verwunderlich, wenn bei

förmige Gestalt (während die der Jungermanniaceen mehr der Kugelform sich nähern) und durch einen kurzen Stiel. Die von *Monoselenium* nähern sich der Jungermanniaceenform. Sie sind verglichen mit *Marchantia*, *Fegatella* u. a. mit einem kürzeren Körper und einem längeren Stiel versehen (Fig. 24). Letzterer besteht aus einer Zellreihe, deren Zahl 6 erreichen kann; öfters, aber nicht immer, sind die Stielzellen der Länge nach geteilt; da die Antheridien in Höhlungen eingeschlossen liegen¹⁾, welche eine Geradestreckung des Stieles nicht immer gestatten, so ist dieser öfters gekrümmt. Zum Vergleich ist in Fig. 25, 2 der massive Stiel eines Antheridiums von *Dumortiera irrigua* dargestellt; Fig. 25, 1 zeigt den sonderbaren schnabelförmigen Fortsatz der Wand, welcher sich in den engen Kanal des Ausmündungsganges der Antheridienhöhle eindrängt und ihn für die Spermatozoiden offen hält.

Wie bei allen Marchantiaceen, stehen auch bei *Monoselenium* die Antheridien in Gruben.

Ursprünglich ragt die Antheridienmutterzelle über die Oberfläche des Trägers etwas hervor (Fig. 26, 1), später wird sie in eine Grube versenkt, aus deren Wand im unteren Drittel außerdem einige Schleimpapillen zu entspringen pflegen²⁾ (Fig. 26, 7). Während nun bei den übrigen Marchantiaceen der Körper des Antheridiums aus einer Anzahl von Querscheiben entsteht, in

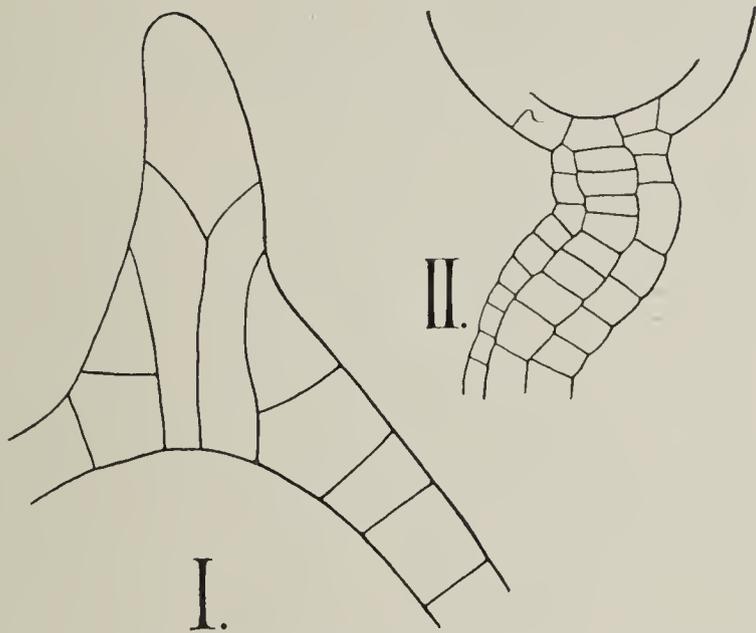


Fig. 25. *Dumortiera irrigua*. I. Längsschnitt durch den oberen Teil der Wandschicht eines Antheridiums. II. Dessen Stiel. (Vergr.)

denen Quadrantenteilung und dann Sonderung von Wandschicht und Innenzellen stattfindet³⁾, schließt sich die Antheridienentwicklung von *Monoselenium* der von *Sphaerocarpus* an, indem der Antheridienkörper gewöhnlich aus zwei (selten aus drei Fig. 26, 10, oder auch aus einer) Zellen am Ende der Antheridiumanlage hervorgeht (Fig. 26, 5, 7). In diesen findet dann die übliche Quadrantenteilung statt (Fig. 26, 11). Aber nicht selten ist die Teilung auch eine weniger

1) Gewöhnlich ist in jeder Grube nur ein Antheridium, mehrmals traf ich auch zwei an.

2) Diese können auch zu — sogar verzweigten — Zellreihen werden, gewöhnlich sind sie aber einzellig.

3) Goebel, Organographie, pag. 240.

regelmäßige und nähert sich der, welche für die meisten Jungermanniaceen charakteristisch ist. Für diese gilt bekanntlich die Regel, daß in der Antheridiummutterzelle eine Längsteilung auftritt, welche die Zelle halbiert. In jeder Tochterzelle treten nun zwei Wände auf, welche schief zur Außenwand verlaufen. Ich habe früher¹⁾ die Ansicht zu begründen gesucht, daß diese Wände verschobene Quadrantenwände seien, wobei ein Quadrant steril bleibt, und zur Bildung der Antheridienwand benutzt wird.

Die Entwicklung der Monoseleniumantheridien scheint mir diese Auffassung zu stützen.

Außer Antheridien, welche die normale Quadrantenteilung zeigen (Fig. 26, 5, 9, 11) finden sich hier nämlich solche, die im Querschnitt vollständig, oder in einer Hälfte dem Jungermanniaceen-Antheridium gleichen (Fig. 26, 8, 12, 13), indem die Wand $\times \times$ sich nicht rechtwinklig, sondern schief zur Außenwand ansetzt.

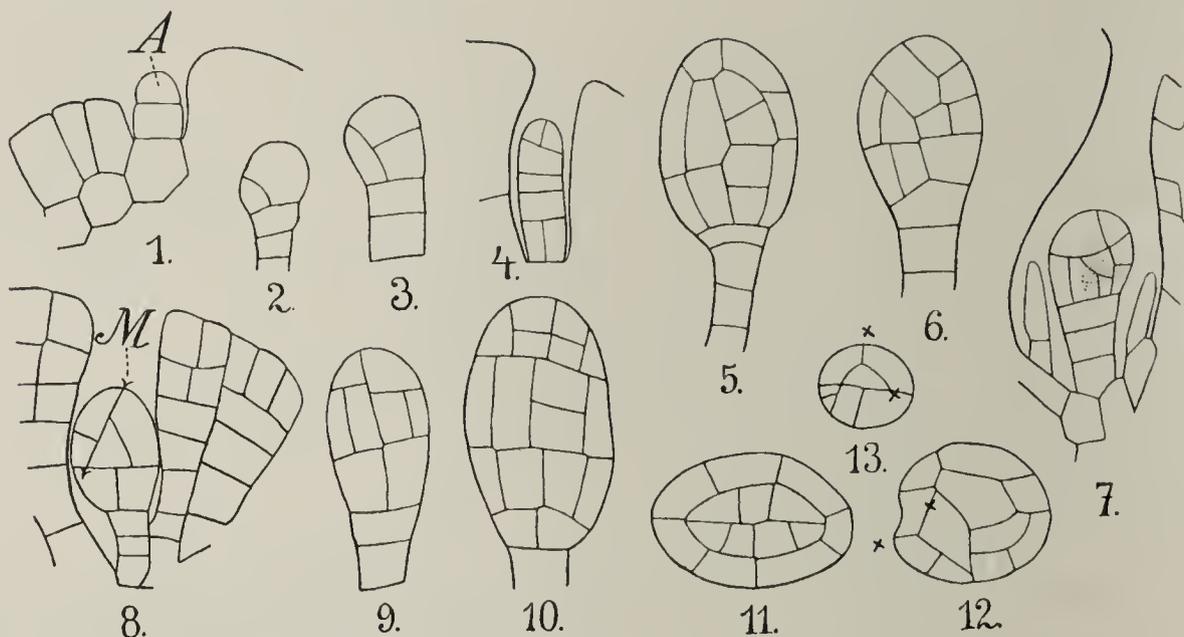


Fig. 26. Längsschnitte durch Antheridien verschiedener Entwicklungsstadien. Vgl. den Text.

Außerdem sehen wir die sonst median verlaufende erste Längswand gleichfalls nicht selten schief zur Längsachse orientiert (Fig. 26, 2, 3, 6). Schon hier kommt also ein ungleiches Verhalten der beiden Schwesterzellen vor, von welchen wahrscheinlich gelegentlich die kleinere sich nur an der Wandbildung beteiligt.

Es kommen sogar Teilungen vor, die an die der Laubmoosantheridien erinnern (Fig. 26, 6).

Also teils normale Quadrantenteilung wie bei Marchantiaceen, teils eine Übereinstimmung mit den Jungermanniaceen, ein Verhalten, welches

1) Goebel, Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Sexualorgane. Flora 1902, Bd. 90, pag. 201.

den Schluß rechtfertigen dürfte, daß das Verhalten der letzteren aus dem der ersteren abgeleitet ist. Auch in betreff der Antheridienentwicklung nimmt also *Monoselenium* eine gewisse Mittelstellung ein. Freilich ist nicht zu vergessen, daß bei der Schwierigkeit, welche die Verfolgung des Zellaufbaues bietet, man bei anderen Formen sich gewiß vielfach mit der Feststellung besonders klarer typischer Fälle begnügt hat, die zuweilen wohl nur die Mittellinie bilden, um welche herum die Abweichungen sich gruppieren. Aber die Plastizität ist zweifellos eine ungleiche. Bei den Laubmoosen z. B. wird die Zellenanordnung so weit bis jetzt bekannt ist (mit Ausnahme von *Sphagnum*) starr festgehalten, bei den Lebermoosen finden wir, wie die oben angeführten Fälle zeigen eine viel größere Variationsbreite.

Die älteren Antheridien zeigen eine starke Vergrößerung der Wandzellen, namentlich an der Spitze der Antheridien tritt diese schon frühzeitig ein, und erweitert auch den vorher engen Kanal der Antheridiumgrube. Auch die Zellen, welche die Antheridienkammer auskleiden, nehmen später an Größe bedeutend zu, wahrscheinlich enthalten sie Schleim. Zweifellos erfolgt die Entleerung des Spermatozoidenbaues durch den Druck, welchen die Wand auf den Inhalt ausübt, und zwar ist kaum zu bezweifeln, daß der Inhalt herangespritzt wird, wie bei anderen *Marchantiaceen* mit sitzenden Antheridien Scheiben. Da die Archegonienhalse, und mit ihnen die Ventralschuppen des Archegonienstandes nach oben gebogen sind, können sie dann leicht in Berührung mit spermatozoidhaltigen Tropfen kommen. Jedenfalls war die Embryobildung in meinen Kulturen eine sehr reichliche.

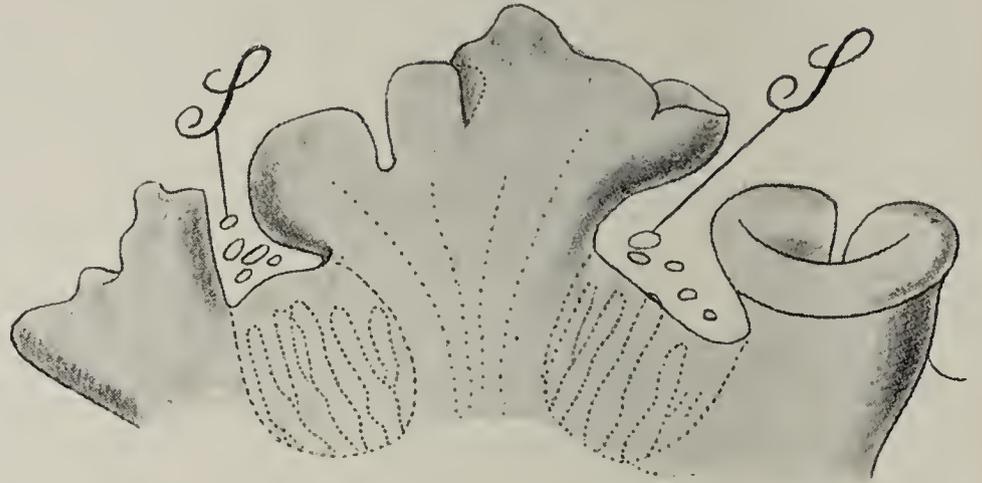
Daß die weiblichen Stände aus der wiederholten Gabelung eines Thallus hervorgegangen sind, ist auch ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung klar.

Die Archegoniengruppen, deren Zahl von 4 (an schwächlichen, als Adventivsprosse entstandenen Ständen) bis 10 schwankt, sind getrennt durch die Mittellappen, welche früh schon über den Rand der Scheibe vorspringen. Die Archegonien treten in jeder Gruppe in größerer Zahl auf (bis zu 12).

Später wachsen diese Mittellappen zu den oben erwähnten nach außen verbreiterten Lappen aus (Fig. 27), deren Ränder nach unten gebogen sind. Sie tragen zahlreiche, nach der Mitte des Standes zu gerichteten Rhizoiden, auch gelegentlich Ventralschuppen. Die Archegonien sind wie bei *Dumortiera* ohne Spur eines Perianths (Fig. 28) die Hülle, in welcher sie stecken, besteht aus zwei Teilen, einem unteren, welcher sich an die nach unten geschlagenen Ränder der Mittellappen

ansetzt (*J.o.* Fig. 28) und einem oberen (*J.o.* Fig. 28). Der untere Teil der Hülle geht aus dem weiter gewachsenen Thallusaste, welcher die Archegonien trägt, hervor, der obere stellt eine dorsale Wucherung dar. In Fig. 31 ist ein Längsschnitt durch eine ganz junge Arche-

Fig. 27. Stück eines Hutes von oben. Man sieht zwei schon in einer taschenförmigen Hülle steckende Gruppen von Archegonien. *S* Ventral-schuppen, welche sich nach der Oberseite des Hutes hin biegen und Wasser festhalten. Bei dem zentralen Mittel-lappen ist der Verlauf der auf seiner Unter-seite entspringenden Rhizoiden durch Punktierung angedeutet. (Vergr.)



goniengruppe gezeichnet. *S* ist der später zum untern Teil der Hülle aus wachsende Scheitel, an der mit *J.o.* bezeichneten Stelle entsteht später die Überwölbung.

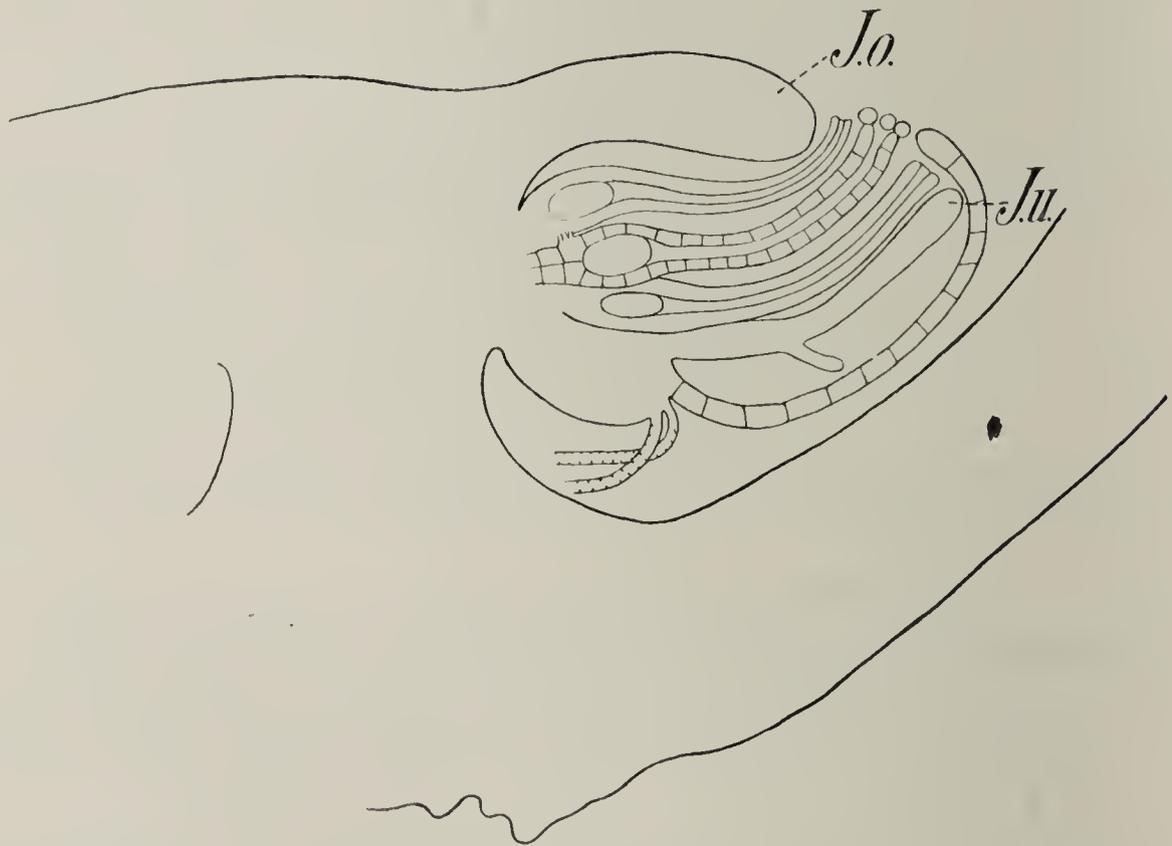


Fig. 28. Längsschnitt durch einen weiblichen Hut (Querschnitt durch einen Thallus). *J.o.* oberer, *J.u.* unterer Teil der Hülle. Man sieht bei dem geöffneten Archegonium, daß sich die Zellen der Öffnungskappe isolieren.

Demgemäß ist der untere Teil der Hülle (welcher wie Fig. 11 zeigt, zunächst im Wachstum gegenüber dem oberen zurückbleibt) später mit Ventralschuppen und Rhizoiden ausgestattet, welche an dem oberen selbstverständlich fehlen.

Auch bei *Dumortiera hirsuta* (vor 20 Jahren in Venezuela gesammelt) fand ich auf dem unteren Teil der Hülle Ventralschuppen. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei anderen Marchantiaceen, nur ist *J.o.* hier manchmal sehr dünn, *J.u.* bei *Marchantia* z. B. verhältnismäßig kurz¹⁾. Fig. 30 zeigt einen Querschnitt durch die Hülle von *Fimbriaria africana*, die zwar ebenso zustande gekommen ist wie die von *Monoselenium* aber eine beträchtliche Verschiedenheit des oberen und unteren Teils der Hülle zeigt, der erstere ist ein massiger Gewebskörper, der letztere nur eine Zellschicht dick.

Bei anderen Lebermoosen liegen ganz ähnliche Vorgänge vor, nur ist z. B. bei *Monoclea* und noch auffallender bei *Pellia J.u.* der Thallus selbst, *J.o.* ein kleiner Auswuchs desselben.

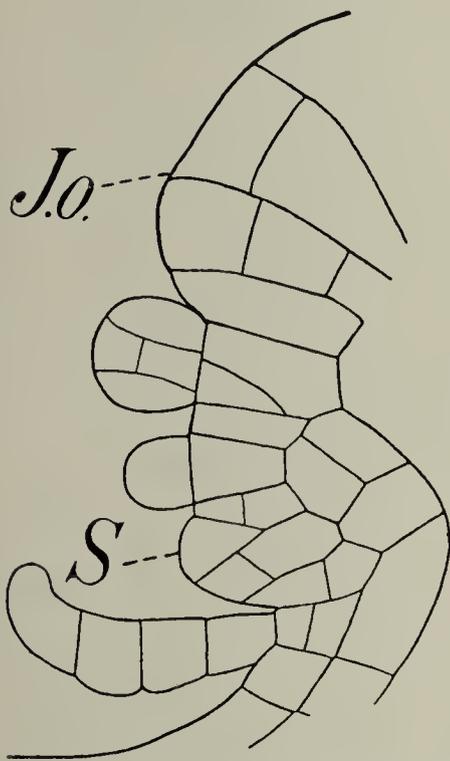


Fig. 29. Längsschnitt durch eine junge Archegonien-Gruppe (vgl. Text).

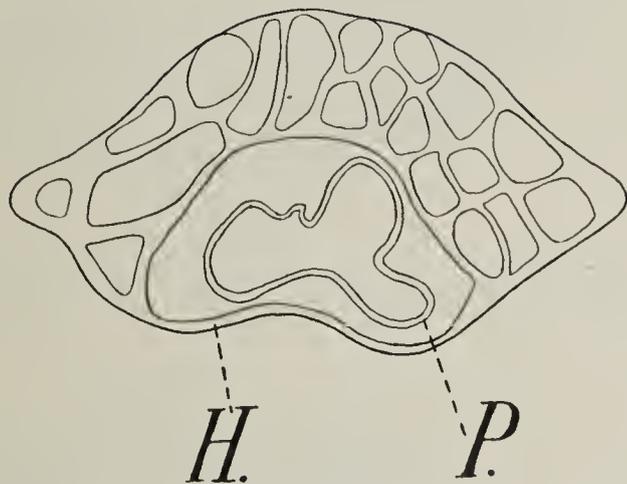


Fig. 30. *Fimbriaria africana*. Querschnitt durch die Hülle einer Archegonengruppe. *H* unterer Teil der Hülle, *P* Perianth eines (nicht gezeichneten) Archegoniums.

Die Hülle von *Monoselenium* wird vor der Befruchtung angelegt, wächst aber nach dieser noch beträchtlich heran (Fig. 31 u. 32). dabei springen die Seitenteile der Mittellappen in mittleren Stadien oft bedeutend über *J.u.* vor, die Mündung der Hülle nach außen erscheint dann besonders weit.

Die Fig. 32 zeigt auch, daß der weibliche Stand einen Stiel besitzt. Dieser bleibt aber äußerst kurz. Er tritt äußerlich gar nicht

1) Das „Perichaetium“ entspricht den nach unten eingeschlagenen Rändern der Mittellappen, welche häutig ausgewachsen sind, indes sind diese Ränder nach dem Stiel zu durch einen entsprechenden Auswuchs des Vegetationspunktes vereinigt. Vgl. die treffliche Abbildung von Sachs (Goebel, Grundzüge der Systematik usw., Fig. 115, pag. 178).

hervor, denn er verlängert sich auch nach der Befruchtung nicht. Es ist deshalb nicht ganz leicht über seine Beschaffenheit ins klare zu kommen, auch scheint diese nicht stets gleich zu sein.

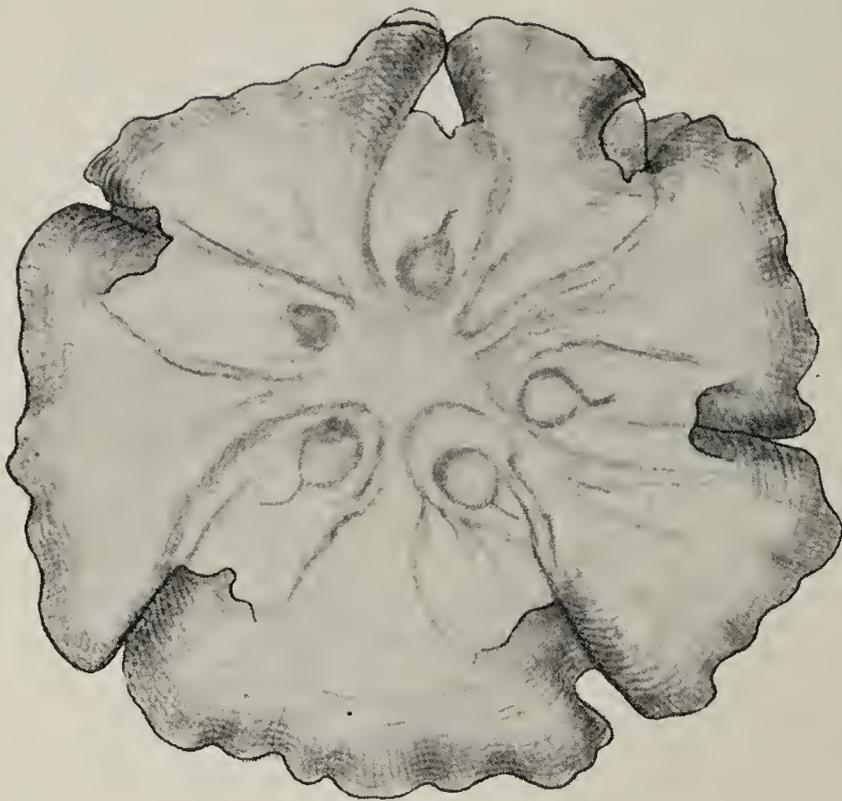


Fig. 31.

Fig. 31. Ein weiblicher Stand (mit Embryonen mittlerer Entwicklung) von oben; etwa 12 fach vergrößert.



Fig. 32.

Fig. 32. Desgl. von unten.

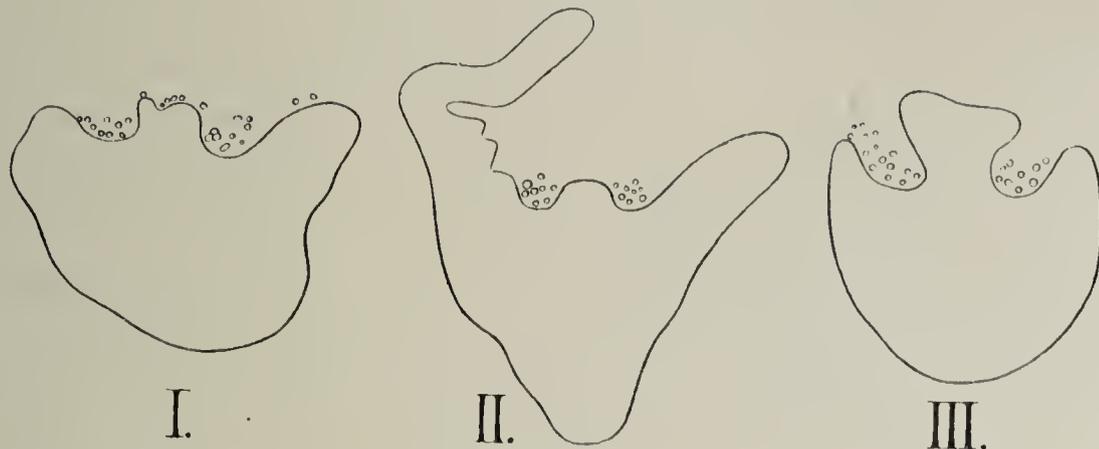
in einer Hülle an, häufiger aber nur eines. Die Embryoentwicklung wurde nicht im einzelnen verfolgt. Es sei deshalb nur hingewiesen auf die Abbildungen Fig. 35, 1—3, welche zeigen, daß der Embryo anfangs schlank, fast spindelförmig ist, später aber mehr in die Breite sich entwickelt. Eine regelmäßige Quadrantenteilung tritt im Embryo

Ein Querschnitt, wie der in Fig. 33, I abgebildete, zeigt eine Übereinstimmung mit der Beschaffenheit der zweirinnigen Stiele anderer Marchantiaceen (z. B. von Dumortiera, Fig. 35, III) darin, daß auch hier zwei durch eine mittlere Erhebung (welche gegen die Ansatzstelle des Stiels hin schwächer wird Fig. 33, II) getrennte Furchen. In diesen verlaufen Rhizoiden, aber die Furchen sind im Gegensatz z. B. zu denen von Marchantia, Preissia u. a. weit offen, und die Rhizoiden verhältnismäßig spärlich. Sie entspringen übrigens auch an anderen Stellen des Stieles.

Von den Archegonien einer Gruppe werden öfters mehrere befruchtet (Fig. 34) und man trifft auch nicht selten mehr als ein Sporogon

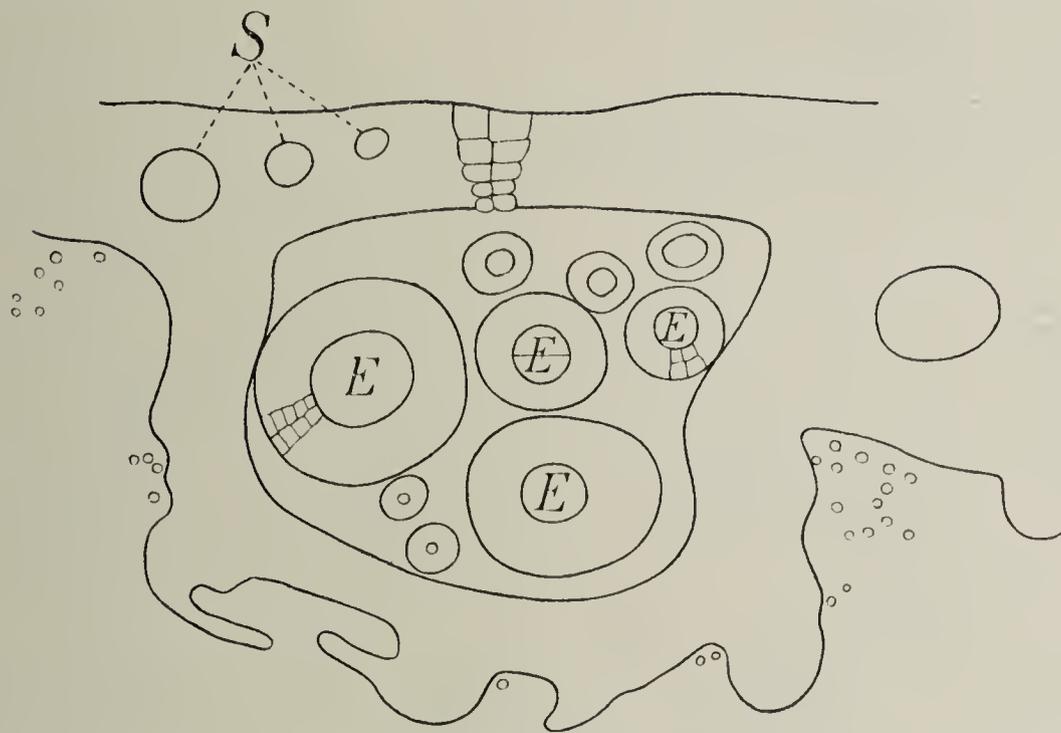
jedenfalls nicht immer auf, es verlaufen die ersten Längswände häufig schief. Er hat untere Zellen, die durch ihren dichten Inhalt sich als

Fig. 33. I. und II. Querschnitte durch den Stiel eines weiblichen Standes von *Monoselenium*, III. eines solchen von *Dumortiera hirsuta*.



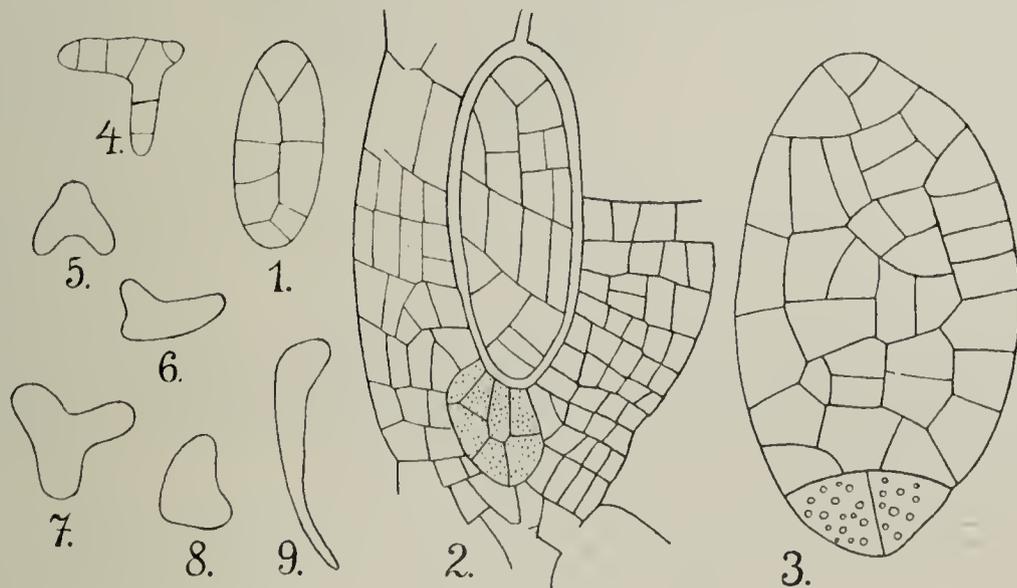
ein Haustorium bildend kennzeichnen, auch die dem Haustorium gegenüberliegenden Zellen der Kalyptra sind in ihrer Beschaffenheit von den

Fig. 34. Querschnitt durch die Hülle eines Archegonienstandes mit 4 Embryonen (E). S Schleimzellen. Auf dem unteren Teil der Hülle sind Ventralschuppen und Rhizoiden getroffen.



anderen verschieden (Fig. 35, 2). Die Nährstoffe, auf deren Kosten der Embryo lebt, werden zunächst, wenigstens teilweise, in dem unteren Teil des Archegonienbauchs gespeichert. Der Archegoniumbauch wächst

Fig. 35. 1. Embryo im Längsschnitt; 2. befruchtetes Archegonium mit Embryo im Längsschnitt; 3. älterer, frei präparierter Embryo; 4.—9. Elateren; bei 4. die ringförmigen Verdickungen eingetragen.



heran und wird bis über den Embryo hinaus mehrschichtig. Die Reife der Sporogonien zeigt sich durch das Dunkelwerden der durch die Hülle hindurchschimmernden Kapseln an, die zuletzt als schwarze, fast kugelige Körper (von ca. $\frac{3}{4}$ —1 mm) Durchmesser erscheinen. Wenn

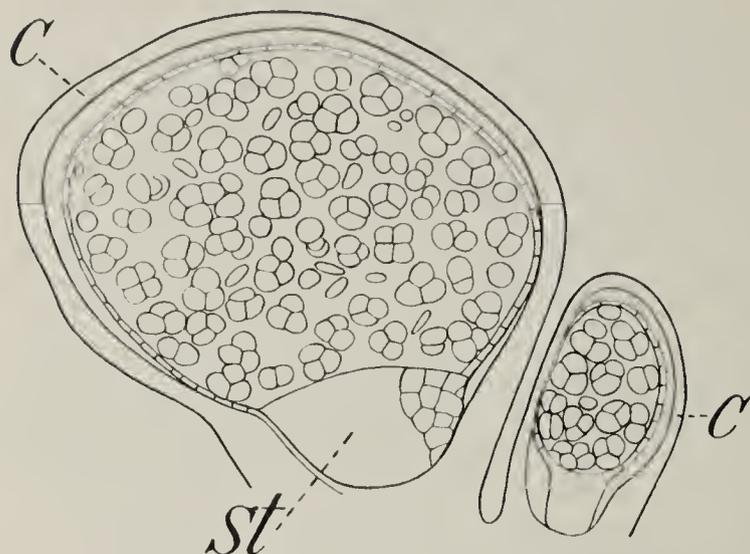


Fig. 36. Zwei fast reife Kapseln aus einer Hülle im Längsschnitt. *C* Calyptra (nicht ganz median getroffen); *st* Stiel.

mehr als eine Kapsel aus einer Archegoniumgruppe hervorgeht, zeigen die weniger gut ernährten nicht selten eine Verzweigung, ihre Größe sinkt auf einen Bruchteil der normalen Kapseln herab. Namentlich erscheint der „Fuß“ der Kapseln dann nur noch als ein kleines Anhängsel (Fig. 36 rechts), was wegen des Vergleichs mit *Sphaerocarpus* u. a. von Interesse ist. Die Sporen gelangen trotzdem normal zur Reife.

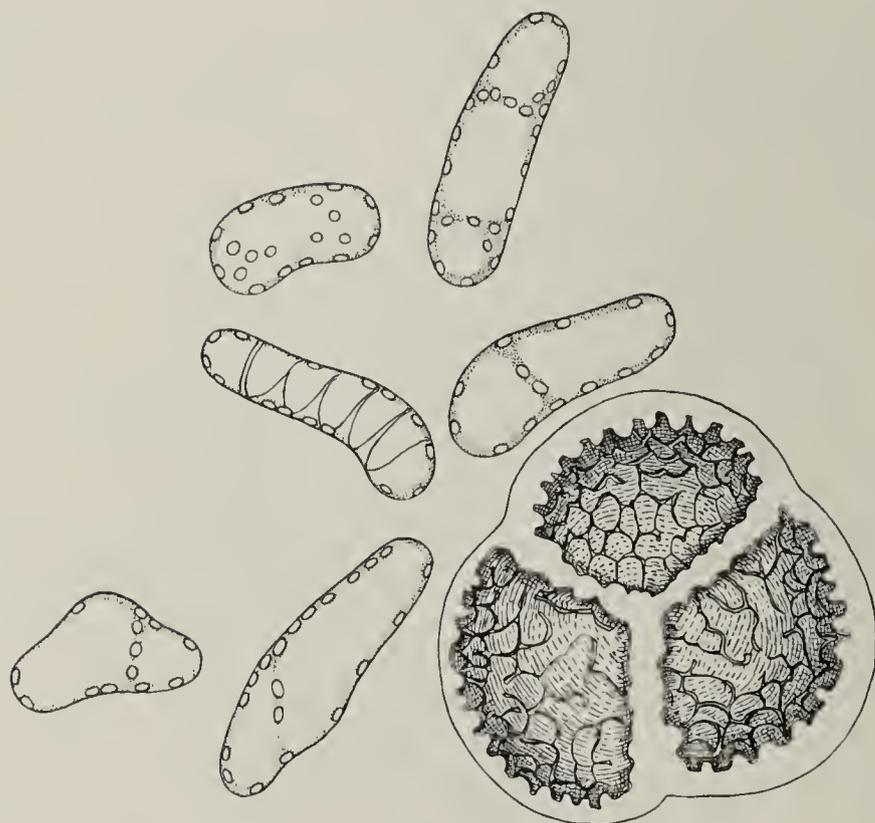


Fig. 37. Sporentetrade und „Elateren“ aus einer fast reifen Kapsel. Vergr.

Die Kapseln zeigen einen sehr merkwürdigen Bau namentlich insofern, als hier eine Mitwirkung der „Elateren“ zur Sporenverbreitung nicht stattfindet, sondern die Elateren so stark rückgebildet sind, daß sie unmittelbar den Übergang zu den „Nährzellen“ von *Corsinia*, *Riella* und *Sphaerocarpus* vermitteln. Bekanntlich sind die Elateren der „typischen“

Lebermoose im reifen Zustand tote Zellen mit einer oder zwei schraubig gewundenen dunkelgefärbten Verdickungsleisten, gelegentlich kommen auch ringförmige Verdickungen vor.

Diese Elateren übertreffen bei den sonstigen Lebermoosen die Sporen um ein vielfaches an Länge. Bei *Monoselenium* sind sie erstens

verhältnismäßig sehr kurz und zweitens noch bei der Sporenreife mit lebendem Inhalt versehen (Fig. 37). Als durchschnittliche größte Länge der Sporen, welche in ihren Dimensionen wenig variieren, fand ich 61μ . Viele „Elateren“ sind nicht länger, manche sogar etwas kürzer als die Sporen. Andere erreichen 70, 82, 95, 122 μ . In einem extremen Falle betrug die Länge etwas über 160 μ , so daß sie also schwankt etwa zwischen 58 und 160 μ . Nicht selten zeigen die Elateren auch Ansätze zu Verzweigungen (Fig. 38, 4--7). Das kommt ja auch bei anderen Lebermoosen vor. Immerhin ist es nicht überflüssig anzuführen, daß Griffith (a. a. O., Pl. LXXV B) solche Auszweigungen auch für sein Monoselenium abbildet.

Nicht weniger schwankend als die Länge ist auch die innere Beschaffenheit der Elateren. Daß sie lebenden Inhalt besitzen, wurde schon angeführt. Sie zeigen Chlorophyllkörper (wie die „sterilen Zellen“ von *Corsinia*) und Stärke (aber in geringerer Menge als in unreifen Kapseln, in welchen auch die Sporenmutterzellen Stärke führen); auch der Zellkern ist deutlich wahrnehmbar.

Viele haben gar keine Wandverdickungen, bei anderen treten sie in Gestalt einer zarten, farblosen Schraubenlinie, seltener von Ringen (Fig. 35, 4) auf. Vielfach ist die Verdickungsleiste so dünn, daß sie kaum wahrnehmbar ist. Nur verhältnismäßig wenige bringen es zu einer Braunfärbung ihrer schraubenförmigen Verdickungsleiste. Unter den zahlreichen untersuchten Elateren hatten zwei schraubenlinige Verdickungsleisten. Aber auch diese können wegen ihrer geringen Größe bei der Sporenverbreitung keine aktive Rolle spielen, man kann im physiologischen Sinne hier von „Elateren“ also eigentlich nicht mehr sprechen.

Die Gestaltung dieser Zellen ist sehr bemerkenswert. Denn wir finden bei Monoselenium in einer und derselben Kapsel sterile Zellen („Elateren“) wie sie sonst auf verschiedene Marchantiaceen-Gattungen verteilt sind. Einerseits chlorophyllhaltige Zellen ohne Wandverdickung, wie sie z. B. für *Corsinia* charakteristisch sind, andererseits solche, welche in ihrem Bau dem der „Elateren“ von *Funicularia* (*Boschia*) entsprechen. Über diese nur sehr wenig untersuchte Gattung liegen nur die Angaben und Abbildungen von Leitgeb¹⁾ vor. Demnach scheinen die Elateren mit denen von Monoselenium in der Länge ziemlich übereinzustimmen (60—90 μ). Aber „lebende“ Elateren scheinen in der Kapsel

1) A. a. O., IV, pag. 57.

nicht vorzukommen, sondern nur solche mit wohlentwickelter Wandverdickung. *Funicularia* ist, wie auch der Bau der Kapselwand zeigt, eine weniger stark rückgebildete Form als *Monoselenium*. Bei dieser Gattung zeigt die Betrachtung der „Elateren“ deutlich, daß sie gegenüber denen anderer *Marchantiaceen* als Hemmungsbildungen zu betrachten sind. Sie behalten ihren lebenden Inhalt, zeigen hier und da noch Wandverdickungen, aber sehr reduziert. Sie bleiben also auf einem Stadium stehen, das für die Elateren anderer *Marchantiaceen* ein Durchgangs-, nicht das Endstadium ist, während die Sporenmutterzellen sich weiterentwickeln und verhältnismäßig bedeutende Größe erreichen. Der Inhalt an Chlorophyll, Stärke usw., den die reduzierten Elateren führen zu einer Zeit, in welcher die Sporen schon fertig sind, geht mit ihnen — anscheinend nutzlos — zugrunde.

Die Sporen sind tetraëdrisch. Sie hängen in ganz reifen Kapseln vielfach noch in Tetraden zusammen, was bekanntlich bei einigen *Sphaerocarpus*-Arten regelmäßig der Fall ist. Übrigens tritt bei den isolierten Sporen die Gestalt eines Kugeltetraëders nicht immer deutlich hervor, da die drei der gewölbten Grundfläche aufgesetzten Seiten nicht sehr hoch und die Kanten nicht verdickt sind; vielfach ist auch eine dieser Flächen kleiner als die beiden andern, was mit der nicht stets ausgeprägt-tetraëdrischen Teilung der Sporenmutterzellen zusammenhängt. Die Sporen fallen auf durch ihre Größe und ihre dunkelgefärbte, mit Netzleisten verdickte Außenwand. Sie führen als Reservestoff namentlich Fett und sind unmittelbar nach der Reife keimfähig. Daß sie auch eine Ruheperiode durchmachen können, ist nach ihrem ganzen Bau wahrscheinlich. Der unter der Kapsel liegende sterile Teil des Sporogons streckt sich bei der Reife etwa auf das dreifache, aber hebt die Kapsel nicht auf einem Stiele über die gesprengte Calyptra empor, er wird zu einem zapfenförmigen Gebilde; die Kapsel ragt nur in ihrer oberen Hälfte über die gesprengte Calyptra heraus, so daß die Sporen nicht über den Rand der Scheibe hinaus gelangen würden, wenn sie nicht durch Wasser, Wind oder kleine Tiere fortgeschafft werden. Sie werden wohl durch Regengüsse fortgeschwemmt werden. Sollte das Substrat, auf welchem die Pflanze lebt, etwa zeitweilig austrocknen, so können sie natürlich auch mit dem Staub weiter geweht werden. Besondere Einrichtungen zur Übergabe der Sporen an die Luftströmungen besitzt die Pflanze aber, wie aus dem oben mitgeteilten hervorgeht, nicht. Denn weder erhebt sich der Stiel der Scheibe, an welcher die Sporogonien sitzen, noch hat letzterer einen deutlichen Stiel, noch wirken die Elateren bei der Sporenaussaat mit.

Daß in den reifen Kapseln viele Sporen noch als Tetraden zusammenhängen, ist nicht nur des Vergleiches mit *Sphaerocarpus*¹⁾ wegen erwähnenswert, sondern auch deshalb, weil sich darin gleichfalls ein Stehenbleiben auf einem Entwicklungsstadium ausspricht, das andere Lebermoose in der reifen Kapsel schon hinter sich haben, es ist die Auflösung der Wände der „Spezialmutterzellen“ in diesem Falle unterblieben.

Dem entspricht auch der Bau der Kapselwand. Dieser ist an den ganz reifen Kapseln nicht ganz leicht zu untersuchen, weil diese außerordentlich leicht zerfallen; vielleicht verquellen die Mittellamellen nach längerer Befeuchtung. Wie bei anderen Marchantiaceen ist die Kapselwand einschichtig, nur am Scheitel mehrschichtig. Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß ihre Zellen (ebenso wie die Elateren) bei der Reife noch Inhalt besitzen (der sogar schwach grüne Chromatophoren aufweist). Dagegen fanden sich bei mehreren der untersuchten Kapseln keinerlei Wandverdickungen. Nur in dem am Scheitel liegenden mehrschichtigen Teil der Kapselwand traf ich gelegentlich kleine Membranstrecken etwas verdickt und bräunlich gefärbt an. Bei anderen Kapseln traten aber noch Wandverdickungen auf, und zwar im oberen Teile. Wie bei den Elateren ist aber auch in der Kapselwand die Ausbildung der Verdickungsleisten eine schwankende. In selteneren Fällen waren in den Kapselwandzellen fünf bis sechs ringförmige, sogar etwas braun gefärbte Verdickungsleisten. Öfter waren die letzteren farblos und in geringerer Zahl (ein bis zwei in der Zelle), auch nicht als vollständige Ringe ausgebildet. Zuweilen sieht man nur die Ansatzstelle des Ringes oder Halbringes, dieser selbst aber fehlt.

Es ist also die Ausbildung der Zellen der Kapselwand — den anderen Marchantiaceen gegenüber — als eine rückgebildete zu bezeichnen. Jedenfalls nimmt *Monoselenium* durch diesen einfachen Kapselbau eine Sonderstellung ein. Wie erwähnt, zerfällt die Kapselwand in einzelne Fetzen, teilweise sogar — aber seltener — lösen sich einzelne Zellen los.

Die Sporenkeimung soll nur kurz besprochen werden (vgl. Fig. 38).

Bekanntlich entsteht bei den typischen Marchantiaceen vom Ende eines Keimfadens eine „Keimscheibe“, die sich rechtwinklig zur Längsachse des Keimfadens abplattet und am Rande zum Thallus auswächst. Daß diese Keimscheibe nicht etwa etwas Besonderes, einen von der

1) Vgl. Fig. 214, pag. 321 in Goebel, Organographie.

eigentlichen Pflanze unterscheidbaren Vorkeim“ darstelle, habe ich früher nachzuweisen versucht¹⁾. Auch bei *Monoselenium* tritt dies hervor.

Aus der Spore entwickelt sich — und zwar in den beobachteten Fällen nicht an dem Scheitel, sondern seitlich (Fig. 38, 1) — ein sehr kurzer Keimschlauch; dieser bildet ein nicht durch eine Querwand abgetrenntes Rhizoid²⁾ (Fig. 38, 1). Es ist auch später an seinem Chlorophyllmangel leicht erkennbar. Eine von diesem Keimschlauch deutlich abgesetzte Keimscheibe kam nicht zur Beobachtung, wenn auch manche Bilder durchaus an die bei andern *Marchantiaceen* beobachteten Stadien erinnern (Fig. 38, 7). Es zeigt der Keimschlauch meist frühzeitig

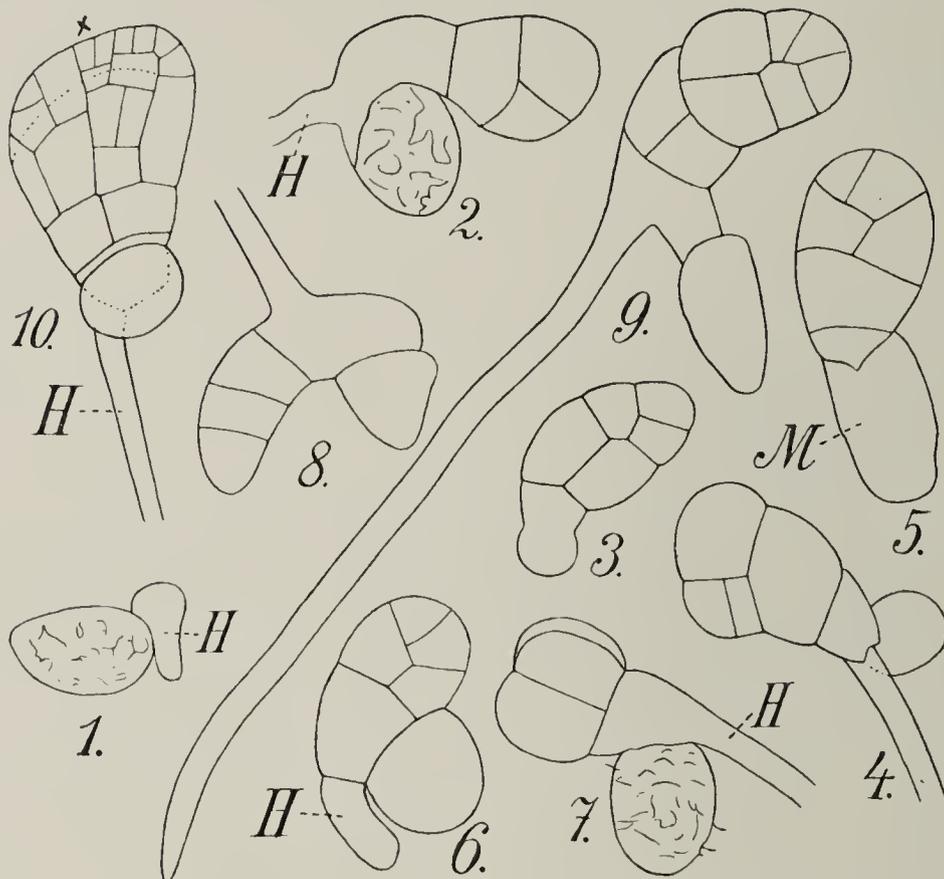


Fig. 38. Keimung der Sporen in verschiedenen Entwicklungsstadien.

eine (positiv hydrotropische?) Krümmung, welche die an seiner Spitze entstehende junge Pflanze in horizontale Lage bringt (Fig. 38, 3, 9). Fig. 38, 8 zeigt ihn in Seitenansicht. Die Verbreiterung zu einer Fläche findet frühzeitig statt. Eine „zweischneidige“ Scheitelzelle, wie sie vorausgehend bei den *Marchantiaceen* gebildet

wird, tritt bei *Monoselenium* jedenfalls nicht regelmäßig auf. Man könnte in Fig. 38, 3, 5 eine solche annehmen, in Fig. 38, 10 ist aber bei \times offenbar schon das Scheitelmeristem vorhanden, ohne daß eine zweischneidige Scheitelzelle vorangegangen wäre. Im übrigen möchte ich auf die Figuren verweisen, da eine eingehende Diskussion der Zellenanordnung kein besonderes Interesse darbieten würde.

Auf die Entwicklung der Ventralschuppen an der Keimpflanze wurde schon früher aufmerksam gemacht (vgl. Fig. 39, II, III). Daß

1) *Organographie*, pag. 334; *Archegoniatenstudien XI*. *Flora* 1907, Bd. 97, pag. 219.

2) Vgl. das übereinstimmende derselben von *Sphaerocarpus* a. a. O.

zunächst nur glatte, erst später Zäpfchenrhizoiden auftreten, ist eine wohl allen Marchantiaceenkeimpflanzen eigene Erscheinung.

4. Ist die beschriebene Form wirklich Griffith's Monoselenium?

Das von Griffith als Monoselenium beschriebene Lebermoos ist, wie oben erwähnt, seither vollständig verschollen, ebenso wie dies lange mit Calobryum der Fall war. Schon Mitten¹⁾ führt es in seiner Zusammenstellung der ostindischen Lebermoose als von ihm nicht gesehen an.

In Stephani's „species hepaticarum“²⁾ und in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“³⁾ wird es mit einem Fragezeichen zu Cyathodium gestellt, von Stephani speziell zu *C. aureo-nitens*. Das ist aber, wie die Angaben und Abbildungen von Griffith zeigen, ganz ausgeschlossen. Cyathodium hat im Thallus große Lufthöhlen, von Monoselenium gibt er ausdrücklich an, daß es keine „Epidermis“ habe (vgl. pag. 49). Es

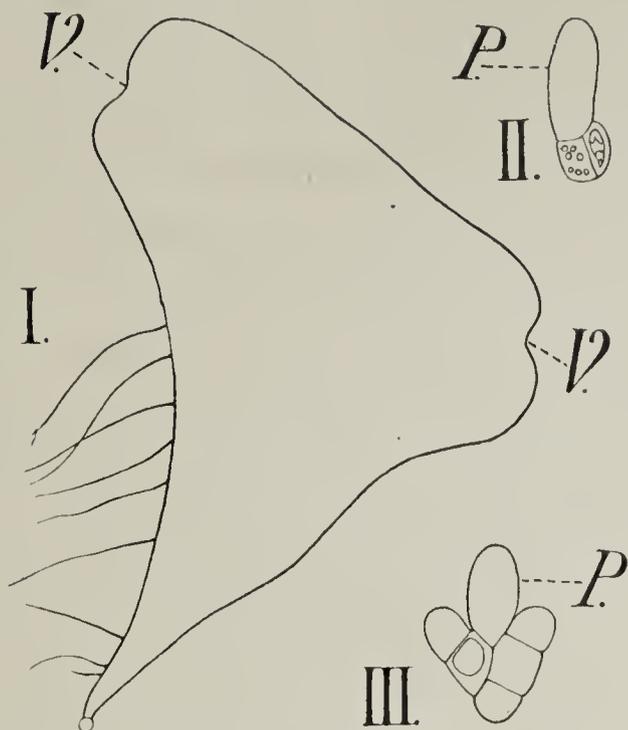


Fig. 39. I. Keimpflanze nach der ersten Gabelung; V Vegetationspunkte. II. und III. erste Ventralschuppen einer Keimpflanze; P Schleimpapille. II. und III. stärker vergrößert als I.

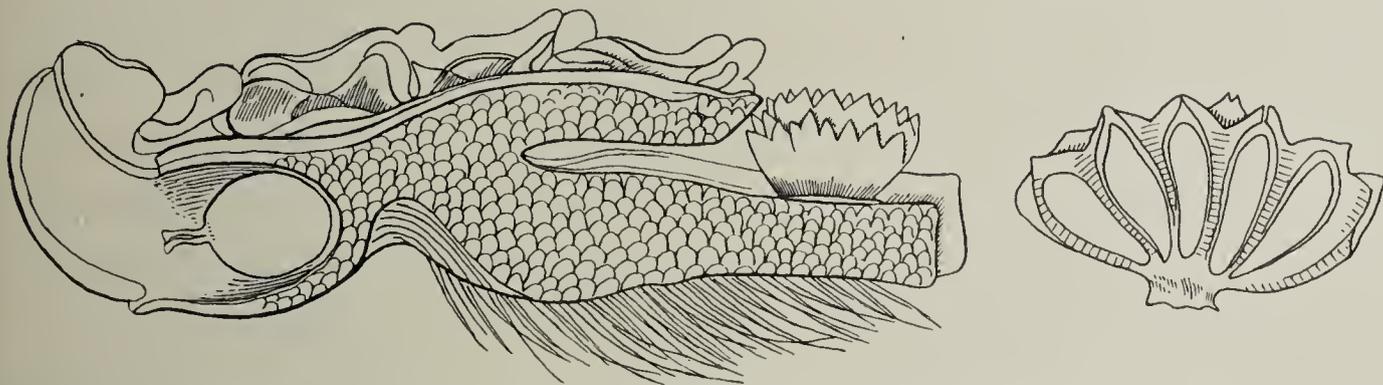


Fig. 40. Nach Griffith (1/2 des Originals), links Längsschnitt durch einen Thallus mit männlichem und weiblichem „Stand“; rechts Längsschnitt durch einen männlichen Stand.

ist doch nicht anzunehmen, daß einem Beobachter wie Griffith ein so grober Irrtum untergelaufen sein sollte, daß er *Cyathodium aureo-nitens* (von ihm als *Synhymenium aureo-nitens* bezeichnet) zweimal unter verschiedenen Namen beschrieb.

1) W. Mitten, *Hepaticae Indiae orientalis*. Proceed. of the Linnean Society, Vol. V.

2) I, pag. 63.

3) I, 3, 1, pag. 27.

Zweitens sitzen, wie Griffith's Beschreibung und Zeichnung (Fig. 40) zeigt, die Antheridienstände von *Monoselenium* dorsal auf dem Thallus. Bei *Cyathodium* sind sie dagegen ventralen Ursprungs und stimmen auch in ihrer äußeren Gestalt nicht mit denen von *Monoselenium* überein (vgl. die Kopie der Griffith'schen Abbildung) (Fig. 42). Ebenso fehlen bei *Cyathodium* die Schleimzellen.

Daß man *Monoselenium* vermutungsweise zu *Cyathodium* stellte, ist aber wohl nur durch die Abbildung 11 und 12 bei Griffith begründet, welche zwei „Körper“ darstellt, die er auf der Unterseite der Receptaculum fand (vgl. die Angaben auf pag. 49). Sie zeigen einen eigentümlichen Zellenbau und öffnen sich wie eine „Theca apice multidentata“, nachdem eine „Membran“ am Scheitel abgefallen ist. Das erinnert einigermaßen an die *Cyathodium*-Sporogonien, deren Wand nach Abfall des Deckelstückes oben acht Zähne zeigt. Aber diese „Corpora“ gehören meiner Ansicht nach gar nicht zu *Monoselenium*, was Griffith auch gar nicht behauptet. Denn er unterscheidet zwischen den thecae (Sporogonien) des *Monoselenium*, deren Lage er ganz zutreffend beschreibt (sie sitzen im Grund einer aus einer Duplikatur des Frons gebildeten Höhlung) und diesen auf der unteren Fläche des Trägers gefundenen „corpora theciformia“. Es ist dabei zu beachten, daß es sich bei Griffith nicht um eine ausgearbeitete Beschreibung handelt, sondern um posthum herausgegebene Notizen, und in der Figurenerklärung wird (Fig. 11) eines der *corpora theciformia* — bezeichnet als „curious thing adhering to the receptacle“ — was die hier dargelegte Auffassung, daß sie sich nicht auf *Monoselenium*-Sporogonien bezieht, weiter als zweifellos erscheinen läßt.

Die Vermutung, daß Griffith's *Monoselenium* zu *Cyathodium* zu ziehen sei, ist also nicht aufrecht zu erhalten. Dagegen stimmt die oben beschriebene *Marchantiacee* so sehr in vielen Beziehungen mit *Monoselenium* überein, daß ich es als mit ihm identisch bezeichnen möchte. Da kein Vergleichsmaterial zur Verfügung steht¹⁾, ist man allerdings auf einen Indizienbeweis angewiesen, der nicht als absolut sicher bezeichnet werden kann.

1) Das einzige Mittel, um Griffith's Pflanze auch jetzt noch zu erlangen, wird also sein, daß man an den von ihm angegebenen Standorten darnach sucht. Ist die dort gefundene Pflanze mit der hier beschriebenen identisch, so dürfte das ein weiterer Beweis für die hier vorgetragene Auffassung sein. Kapt. Gage, der Direktor des botan. Gartens in Kalkutta, war so freundlich, Nachforschungen an ersterem in Aussicht zu stellen.

Wenn man aber Griffith's Beschreibung (pag. 49) mit der Schilderung, welche oben von mir gegeben wurde, vergleicht, so sieht man, daß folgende besonders charakteristische Eigenschaften übereinstimmen¹⁾: Beide Lebermoose haben Thallusäste, welche als „*amoene virescentes, tenerae, membranaceae*“ bezeichnet werden müssen, beide *venam unicam centralem crassam purpurascentem*“. Beide „*receptaculum peltatum breviter pedunculatum, lobatum, et punctis multis opacis notatum, marginibus erectis undulatis inflexis-infraplicato-convexum*“.

Bei beiden sitzen die Sporogonien „*tot quot lobi receptaculi et iis alternantes*“ und sitzen in einer nach außen weit klaffenden Hülle. Die Beschaffenheit der Kapselwand und der Elateren hat Griffith, welcher nur junge Kapseln hatte, nicht untersucht, hier kann also kein Vergleich stattfinden. Schließlich ist auch nicht ohne Bedeutung, daß sowohl Griffith's Monoselenium als das hier beschriebene Lebermoos in Theepflanzungen gefunden wurden, wo sie offenbar nicht selten sind. Die einzige Differenz, welche man anführen könnte, liegt in der Beschaffenheit des Stiels des Archegonienstandes. Davon, daß er „*unisulcatus*“ ist, also im Querschnitt annähernd halbmondförmig, stammt ja der Gattungsname, der insofern nicht sehr bezeichnend ist, als es andere Marchantiaceen mit nur einer Stiefurche gibt. Eine so tiefe Furche, wie Griffith sie a. a. O., Pl. LXXV B. Fig. 2, zeichnet, habe ich nicht gesehen, wohl ist der Stielquerschnitt im unteren Teil annähernd halbmondförmig (Fig. 33), enthält aber zwei Rinnen mit Rhizoiden. Indes ist der Vorsprung zwischen den beiden Rinnen hier ein verhältnismäßig unbedeutender; namentlich nach der Basis des kurzen Stieles hin wird er noch kleiner; einmal fand ich auch nur ein Rinne. Es ist wegen der Kürze des Stiels nicht ganz leicht einen befriedigenden Querschnitt durch ihn zu erhalten, so daß mir die Annahme, daß Griffith das Vorhandensein zweier Furchen übersehen haben könnte, gerechtfertigt erscheint. Seine Zeichnung kann mich von dieser Annahme nicht abhalten. Abgesehen davon, daß ja in Ausnahmefällen auch einfurchige Stiele vorkommen, kann sie auch in anderer Beziehung nicht ganz richtig sein. Man sieht (a. a. O., Fig. 2) statt der Ventralschuppen auf der Hutunterseite sechs Bündel von Gebilden, welche genau Staubblättern gleichen²⁾.

1) Die besonders in Betracht kommenden Eigenschaften sind hier durch Sperrdruck hervorgehoben.

2) Es ist mir nachträglich klar geworden, wie diese sonderbare Zeichnung zustande gekommen sein wird. Griffith zeichnete offenbar die auf der Unterseite des Hutes nach dem Stiel hin ausstrahlenden Rhizoiden. Diese sind mit breiterer

Ich kann also, gegenüber den zahlreichen anderen Übereinstimmungen, die Stielbeschaffenheit nicht als ausschlaggebend für die Nichtübereinstimmung der vorliegenden Pflanze mit Griffith's Monoselenium betrachten. Wenn ich ihr keinen neuen Namen gebe, so bewegen mich dazu in erster Linie die oben angeführten sachlichen Gründe, andererseits die hohe Achtung vor den Arbeiten von W. Griffith, und der Wunsch nicht einen Namen zu schaffen, der später doch als Synonym zu Monoselenium gezogen werden könnte. Sollte sich — was mir aber sehr unwahrscheinlich ist — je herausstellen, daß Griffith und ich verschiedene Pflanzen vor uns gehabt haben, so kann ja dann immer noch ein neuer Namen gebildet werden.

Es fragt sich aber, ob Monoselenium überhaupt als selbständige Gattung berechtigt, oder etwa in eine der schon bestehenden einzureihen ist. Dabei wird man in erster Linie an Dumortiera denken, auf welche oben auch schon mehrfach hingewiesen wurde. Namentlich erinnert ja der merkwürdige Thallusbau von Monoselenium noch am meisten an den von Dumortiera.

Bekanntlich ist auch bei Dumortiera eine eigenartige Reduktion des Thallusbaues den übrigen Marchantiaceen gegenüber zu beobachten; wie zuerst Leitgeb¹⁾ zeigte, wird am Scheitel die Luftkammerschicht zwar noch angelegt, aber frühzeitig rückgebildet. In den „Pflanzenbiologischen Schilderungen“²⁾ wurde auf die Beziehung dieser Erscheinung zu der Lebensweise der Pflanze hingewiesen und gezeigt, daß die Rückbildung bei den verschiedenen Arten ungleich weit gehen kann.

Es findet sich nämlich bei manchen noch ein Rest des den Luftkammern entsprossenden Assimilationsgewebes, während andere davon nichts mehr aufweisen³⁾. Die Luftkammerschicht wird aber auch bei den untersuchten Formen am Scheitel stets noch angelegt, wenn sie auch später am Thallus verschwindet.

Zu denselben Resultaten gelangt später Ernst (a. a. O.): *D. velutina* zeigt noch ein deutliches Assimilationsgewebe, bei *D. trichocephala* sind nur noch wenige papillenförmige Assimilationszellen vorhanden,

Basis dem „Mittellappen“ eingefügt. Diese Verbreiterung wurde bei der Wiedergabe der Zeichnung zur Anthere, die Rhizoiden zu Filamenten!

1) Leitgeb, Über die Marchantiaceengattung *Dumortiera*, Flora 1880, Bd. 63, pag. 309; ferner Untersuchungen über die Lebermoose, VI, pag. 14, 1881.

2) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II, pag. 222, 1893.

3) Die a. a. O. besprochene *Dumortiera* aus Ceylon dürfte wohl zu *D. trichocephala* gehören, von der wahrscheinlich auch Formen vorkommen, bei denen die Reste des Assimilationsgewebes ganz verschwunden sind.

die an älteren Teilen des Thallus ganz verschwunden sind. Auch hier aber wird die Luftkammerschicht am Scheitel noch angelegt.

Campbell¹⁾ fand bei *D. trichocephala* von den Sandwichs-Inseln dagegen auch am Scheitel keine Spur mehr von Luftkammerbildung und Assimilationszellen²⁾. Diese Form würde also mit *Monoselenium* übereinstimmen. Ob es tatsächlich verschiedene Formen von *D. trichocephala* gibt, welche unter denselben äußeren Bedingungen, eine verschieden weitgehende Reduktion ihres anatomischen Baues zeigen, bedarf der näheren Feststellung. Es könnte ja bei *D. trichocephala* ein ähnlicher Fall vorliegen, wie Giesenhagen³⁾ ihn für *Asplenium obtusifolium* nachgewiesen hat, eine Sammelspezies, welche teils Formen mit Spaltöffnungen und Intercellularräumen, teils solche ohne diese — also mit hygrophiler Rückbildung aufweist. Andererseits könnte die von Campbell untersuchte Form von *D. trichocephala* möglicherweise auch eine Standortmodifikation sein, welche unter anderen Bedingungen noch Andeutungen von Luftkammerbildung zeigt.

Da die Pflanze, wie mir Herr Prof. D. Campbell mitzuteilen die Freundlichkeit hatte, seiner Erinnerung nach steril auf Hawaii gesammelt wurde, so ist es auch möglich, daß sie mit dem hier näher beschriebenen *Monoselenium* zusammenfällt. Es dürfte von Interesse sein, bei Untersuchung der Lebermoosflora von Hawaii auf diese Frage zu achten, zumal *Monoselenium* zweifellos eine der merkwürdigsten Formen der Marchantiaceenreihe darstellt. Sollte sie auf Hawaii vorkommen, so würde ihre bis jetzt bekannte Verbreitung also sein: Assam, Südchina (Kanton) und Hawaii.

Nehmen wir aber an, daß bei *Dumortiera* die Vereinfachung des Thallusbaues auf dieselbe Stufe wie bei *Monoselenium* zurücksinken könne, so genügt dies selbstverständlich noch nicht, um letztere Gattung in erstere einzureihen, ebensowenig wie man des übereinstimmenden Blattbaues wegen z. B. *Todea (Leptopteris) superba* zu den Hymenophyllen stellen wird.

1) D. H. Campbell, The structure and development of mosses and ferns, pag. 49 (Newyork 1905).

2) Bei Adventivsprossen von *D. hirsuta* war in meinen Kulturen die Anlage der Luftkammerschicht und der Assimilationszellen noch ganz unterblieben, nachdem sie eine Länge von 5 mm, eine größte Breite von 4 mm erreicht hatten, während an normalen Sprossen die spinnwebeartigen Reste der Luftkammerschicht deutlich hervortreten. — Die Ventralschuppen waren bei den erwähnten Adventivsprossen übrigens chlorophyllhaltig, offenbar auch hier wegen der Dünneheit des Thallus.

3) Giesenhagen, Über hygrophile Farne. Flora 1892, Bd. 76, pag. 157—181.

Zwischen Monoselenium und Dumortiera sind folgende Unterschiede vorhanden:

Monoselenium.

Hat Schleimzellen.

Hat dorsale Antheridienstände.

Die Antheridienstände haben keinen oder nur einen ganz wenig entwickelten Stiel. Dieser ist ungefurcht.

Die weiblichen Hüte sind ganz kurz gestielt, der Stiel verlängert sich auch dann nicht, wenn Sporangien gebildet werden.

Die Archegoniengruppen wechseln mit den „Strahlen“ des Hutes ab.

Die Elateren sind kurz und stark rückgebildet.

Die Kapsel öffnet sich unregelmäßig, ringförmige Wandverdickungen können noch auftreten, sind aber zuweilen ganz rückgebildet.

Der Bau der Kapsel ist speziell bei Dumortiera irrigua durch die Untersuchungen von Andreas²⁾ näher bekannt; es ist wohl anzunehmen, daß die anderen Arten sich ebenso verhalten.

Charakteristisch ist, daß ein aus mehreren Zellschichten bestehendes „Deckelstück“ am Scheitel der Kapsel sich vorfindet, das bei der Reife als unregelmäßig begrenzter Deckel sich abhebt, worauf die Kapselwand in Lappen sich teilt. Die Zellen der Kapselwand sind teils mit quergestellten ringförmigen, teils mit schraubenförmigen Verdickungen versehen.

Bei Monoselenium dagegen ist der Bau der Kapsel, wie oben nachgewiesen wurde, ein viel einfacherer; man kann im oberen mehrschichtigen Teil der Kapselwand noch eine Andeutung des „Deckel-

Dumortiera.

Hat keine Schleimzellen¹⁾.

Hat terminale Antheridienstände.

Die Antheridienstände besitzen einen Stiel, welcher zwei Rinnen hat, wie der der Archegonstände.

Der Stiel der weiblichen Hüte ist gut entwickelt. Er verlängert sich bei der Sporenreife und erreicht nach Ernst bei *D. trichocephala* und *D. velutina* eine Länge von 5—10 cm.

Die Archegoniengruppen liegen unten den Strahlen.

Die Elateren sind normal ausgebildet.

Die Kapsel hat ein Deckelstück und eine Wand mit meist ringförmig verdickten Zellen.

1) Wenigstens sind solche bei keiner Art bis jetzt nachgewiesen.

2) Andreas, Über den Bau der Wand und die Öffnung des Lebermoosporogons. Flora, 86. Bd. (1899), pag. 176. — Ernst (a. a. O. pag. 178) gibt bei den von ihm untersuchten Arten nichts über das von Andreas nachgewiesene „Deckelstück“ an.

stückes“ sehen. Aber die Verdickung der Zellwände ist zuweilen bis auf kleine Reste geschwunden.

Es dürfte demnach die generische Selbständigkeit von Monoselenium keinem Zweifel unterliegen, wenn man sie auch als mit Dumortiera nahe verwandt bezeichnen kann. Die Unterschiede beider Gattungen aber sind bedeutend größer als z. B. die zwischen Marchantia und Preissia.

5. Die Bedeutung von Monoselenium für die Gesamtauffassung der Marchantiaceen-Reihe.

Wenn in der obigen Darstellung die Gestaltungsverhältnisse von Monoselenium etwas eingehender geschildert wurden, so geschah dies hauptsächlich ihrer theoretischen Bedeutung wegen.

Daß Monoselenium eine rückgebildete Form darstellt, tritt in mehreren Beziehungen deutlich hervor. Es ist dabei charakteristisch, daß hier, wie bei andern Fällen von Rückbildung, ein Schwanken im Grade der Rückbildung stattfindet, wofür oben mehrfach Beispiele angeführt wurden.

Die Rückbildung ist deutlich zunächst bezüglich der „Stände“. An diesen sehen wir gegenüber Dumortiera reduziert die Stiele, sie treten an den männlichen Ständen gar nicht mehr oder nur sehr wenig entwickelt auf, und bleiben bei den weiblichen auch nach der Befruchtung ganz kurz. Ebenso zeigt die Gestalt und Stellung namentlich der männlichen Stände deutlich eine Rückbildung.

Dadurch wird aber Monoselenium wichtig für die Beantwortung der oben (pag. 45) aufgeworfenen Frage. Wir können sie jetzt dahin beantworten, daß in der Marchantiaceen-Reihe eine Reduktion der aus Scheibe und Stiel bestehenden „Stände“, welche die Sexualorgane tragen, in folgenden Richtungen stattfindet:

1. Die Scheibe zeigt ursprünglich sowohl bei den männlichen als bei den weiblichen Ständen deutlich ihre Zusammensetzung aus einzelnen Zweigen. Die Antheridien und Archegonien bilden demgemäß besondere Gruppen je hinter einem der Vegetationspunkte der Scheibe (Fig. 41, *II*), so z. B. bei Marchantia. Der nächste Schnitt ist, daß die Trennung der einzelnen Vegetationspunkte der Scheibe nicht mehr deutlich hervortritt. Die Scheibe zeigt aber ihre ursprüngliche Zusammensetzung aus einem sproßsystem noch dadurch, daß die Antheridien vom Zentrum der Scheibe nach dem Rande hin sich entwickeln (Fig. 41, *III*). So ist es schon bei den männlichen Ständen von Preissia¹⁾, an deren

1) Leitgeb a. a. O., VI, pag. 111.

Homologie mit den weiblichen wohl niemand zweifeln wird, bei denen von *Dumortiera* und noch ausgesprochener bei *Monoselenium*. Übrigens handelt es sich dabei im wesentlichen um ein Stehenbleiben auf einem Entwicklungsstadium, welches auch die Scheiben anderer Marchantiaceen durchlaufen. Allerdings sind wir über die Entwicklung der „Stände“ trotz der zahlreichen Abhandlungen über diese Gruppe immer noch sehr lückenhaft unterrichtet, namentlich fehlt ganz die Entwicklungsgeschichte

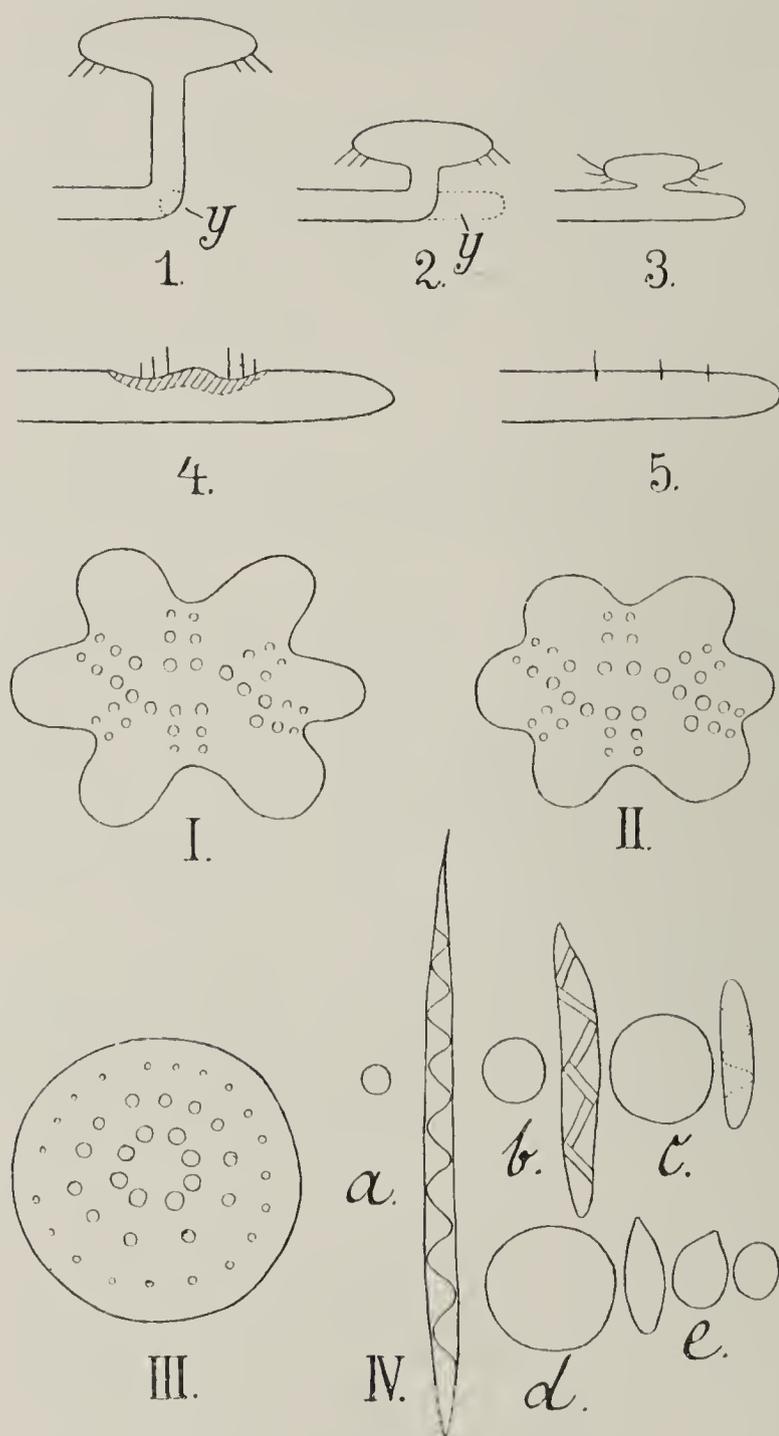


Fig. 41.

der Antheridienstände ausländischer Formen, bei welchen (wie z. B. bei denen von *Marchantia chenopoda*) der Aufbau aus einzelnen Thallusästen ganz besonders deutlich hervortritt. Es mag sein, daß bei diesen die Entstehung wirklich auch durch sukzessive Gabelungen erfolgt. Bei anderen aber, z. B. bei den weiblichen Hüten von

Fig. 41. Schema für die Reduktionen in der Marchantiaceen-Reihe. 1—5 betrifft der Stände. Die Archegonien sind durch Striche angedeutet, *y* Ventralsproß, 1 entspricht dem Verhalten von *Preissia*, 2 u. 3 dem von *Monoselenium*, 4 dem von *Corsinia*, 5 dem von *Riccia*. I, II, III Männliche Scheiben von oben, Reduktion der Strahlen (hinter welchen eigentlich die Antheridiengruppen gezeichnet sein sollten), IV Reduktion der Elateren und Größenzunahme der Sporen; *a* entspricht dem Verhalten der Mehrzahl der Jungermanniaceen und Marchantiaceen, *b* dem mancher Marchantiaceen, *c* dem von *Monoselenium*, *d* dem von *Corsinia*, *e* dem von *Sphaerocarpus*.

Marchantia polymorpha und *Preissia* ist, wie es scheint, die Entwicklung der Hüte schon dahin abgekürzt, daß sie zunächst einen einheitlichen meristematischen Rand haben, an welchem dann einzelne — den Mittelappen entsprechende — Stellen in Dauergewebe übergehen. Dieser letztere Vorgang unterbleibt bei den genannten männlichen Ständen, ebenso bei den weiblichen von *Plagiochasma*.

2. Die Stielentwicklung wird an den männlichen Ständen reduziert (so z. B. bei *Lunularia*, *Fegatella* u. a. ¹⁾). Am Stiele unterbleibt weiterhin die Bildung der Furche (bzw. der Furchen) und der Rhizoiden. So bei *Monoselenium* (falls der Stiel überhaupt entwickelt wird). Auch die Ventralschuppen werden spärlich oder in vereinfachter Gestalt entwickelt. Schließlich wird die Stielbildung ganz unterdrückt, der Stand sitzt dem Thallus unmittelbar auf. So meist bei *Monoselenium* ♂, namentlich aber auch bei *Plagiochasma* (♂ und ♀). Bei *Plagiochasma* sind auch die bei *Monoselenium* an den männlichen Ständen noch vorhandenen Rhizoiden verschwunden. Aber an den weiblichen Ständen ist die Übereinstimmung mit den „compositae“ noch deutlich erkennbar. Denn die Archegonien stehen in vier Gruppen. Diese können auf ein Archegonium reduziert sein und werden ganz ähnlich umwallt, wie es bei den anderen *Marchantiaceen* der Fall ist. In Fig. 42, I würden z. B. die mit *M* bezeichneten Teile des Standes dem Mittellappen entsprechen, nur daß es hier nicht mehr zur deutlichen Aussonderung zwischen den Vegetationspunkten und den Mittellappen kommt, was oben ja auch für die männlichen Stände von *Monoselenium* nachgewiesen wurde.

Es fällt dann selbstverständlich auch die Notwendigkeit weg, den bei *Plagiochasma* erst nach der Befruchtung entstehenden Stiel der Träger als dem Stiel der *Marchantia*fruchtträger nicht homolog zu betrachten (etwa so, wie das *Pseudopodium* von *Sphagnum* nicht homolog ist mit der *Seta* der Laubmoosporogonien). Die ganze Auffassung wird eine viel einheitlichere.

3. Es ändert sich die Stellung der „Stände“. Dies ist bedingt durch ein zeitlich früheres Auftreten der bei manchen Formen an den Ständen auftretenden Ventralsprosse (Fig. 43, 1—3); wenn ein solcher Ventralsproß sehr frühzeitig auftritt, so wird dadurch der Stand auf die Rückenseite des Thallus verschoben, wie dies oben für *Monoselenium* nachgewiesen wurde (Fig. 43, 2, 3).

1) Eine Reduktion der Stielbildung findet sich merkwürdigerweise schon innerhalb der Gattung *Marchantia*, bei *March. acaulis* St., einer sehr merkwürdigen Form, über welche ich später Näheres mitteilen zu können hoffe.

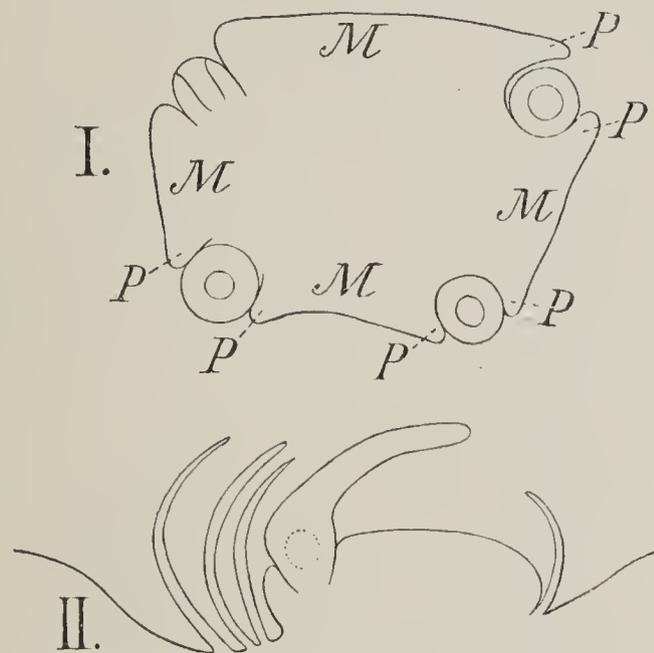
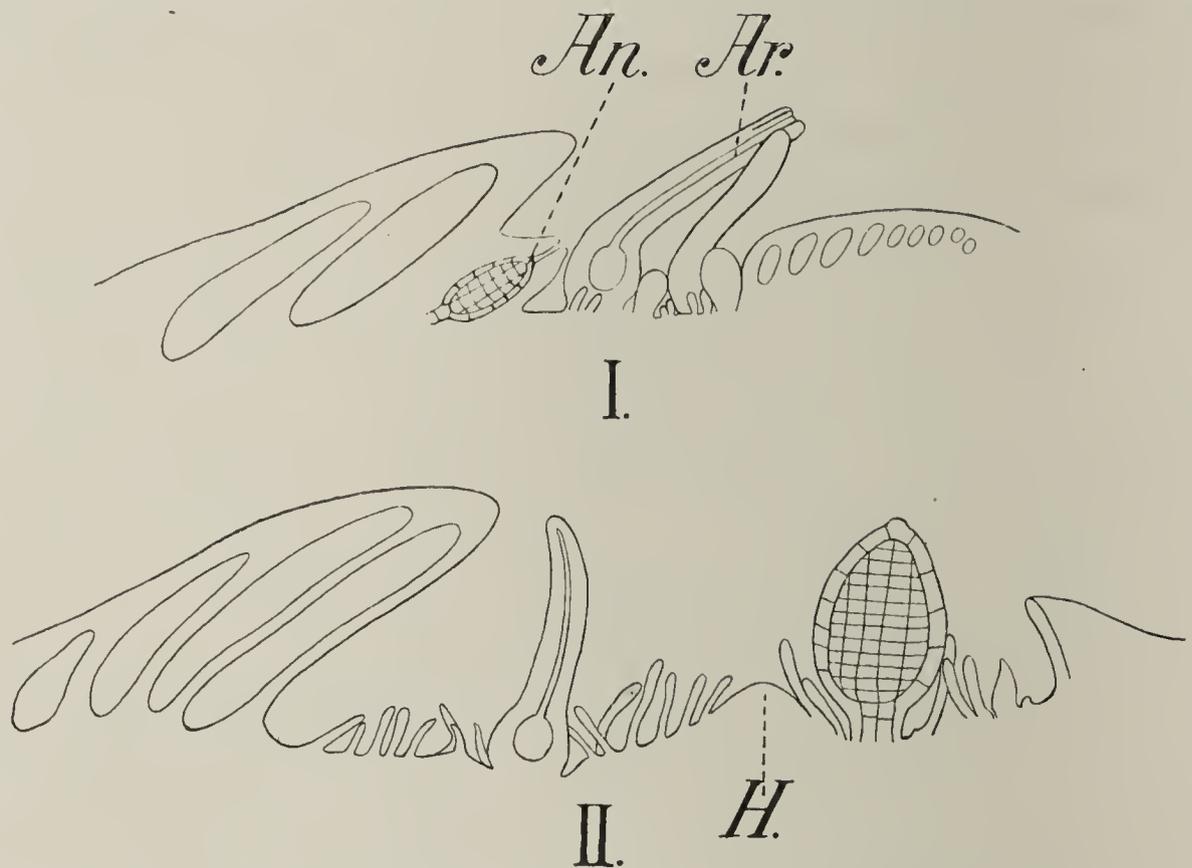


Fig. 42. *Plagiochasma crenatum*.
I. Flächenschnitt durch einen Archegonienstand. II. Längsschnitt.
Vgl. Text.

4. Der „Stand“ verliert schließlich auch den Charakter eines besonders ausgebildeten Trägers der Sexualorgane. So bei *Corsinia* (Fig. 41, 4). Hier stehen die Antheridien und Archegonien in Gruppen auf der Thallusoberseite. Die Antheridien sind in Gruben eingesenkt, und irgendeine Schuppenbildung um die Stände findet nicht mehr statt. Bei den weiblichen Ständen sind zahlreiche zarte Schuppen vorhanden, welche wir wohl auch hier als ursprünglich den Ventralschuppen homolog betrachten dürfen.

Zunächst sei auf die Geschlechtsverteilung eingegangen. Leitgeb¹⁾ sagt „*Corsinia* wird als streng dröcisch angegeben. Dies ist sie aber nicht. So fand ich gar nicht selten vor Antheridienständen Fruchthöhlen angelegt und es schloß sich die Archegongruppe fast unmittelbar an die vordersten Antheridien an. Ob auch das Umgekehrte stattfinden

Fig. 43. *Corsinia marchantioides*.
Längsschnitte durch androgyn Stände. *An.* Antheridium, *Ar.* Archegonien, *H.* Anlage der Hülle.



kann, ob nämlich anfangs weibliche Sprosse später männliche Organe ausbilden können, weiß ich nicht, mir kam dieser Fall nie vor.“

Bei den von mir untersuchten, im Münchener Garten kultivierten Pflanzen war der von Leitgeb vermißte Fall nicht selten. Die weiblichen Pflanzen zeigten Antheridien in den Archegonienständen in verschiedener Verteilung. Mit dem von Leitgeb beschriebenen Verhalten männlicher Pflanzen stimmte noch am meisten überein der, daß ein Antheridium, normal in die „Höhle“ versenkt, am hinteren Ende eines Archegonstandes sich fand (Fig. 43 I). Aber die Antheridien können

1) A. a. O., IV, pag. 48, 1879.

merkwürdigerweise auch frei, d. h. nicht versenkt, auf der Thallusoberseite stehend, zwischen den Archegonien auftreten ¹⁾ (Fig. 43, II). Zwischenformen zwischen Antheridien und Archegonien, wie sie bei Laubmoosen bekannt sind, wurden nicht gefunden.

Die befruchteten Archegonien sind außen von einer, oft schuppenförmig erscheinenden „Hülle“ umgeben, welche Lindenberg zuerst genauer beschrieben hat ²⁾. Er bezeichnet sie als „Perichaeium“. Leitgeb ³⁾ sagt, daß die Hülle ein Gebilde sei, welches sich mit der Entwicklung der Früchte aus dem Fruchtboden erhebe, also den sogenannten Perianthium bei *Marchantia* entspreche ⁴⁾.

Ich fand bei zahlreichen untersuchten Pflanzen, daß die Anlage der „Hülle“ schon in Archegonständen erfolgt, in denen kein Archegonium befruchtet ist. Über ihre Gestalt geben am besten Flächen-

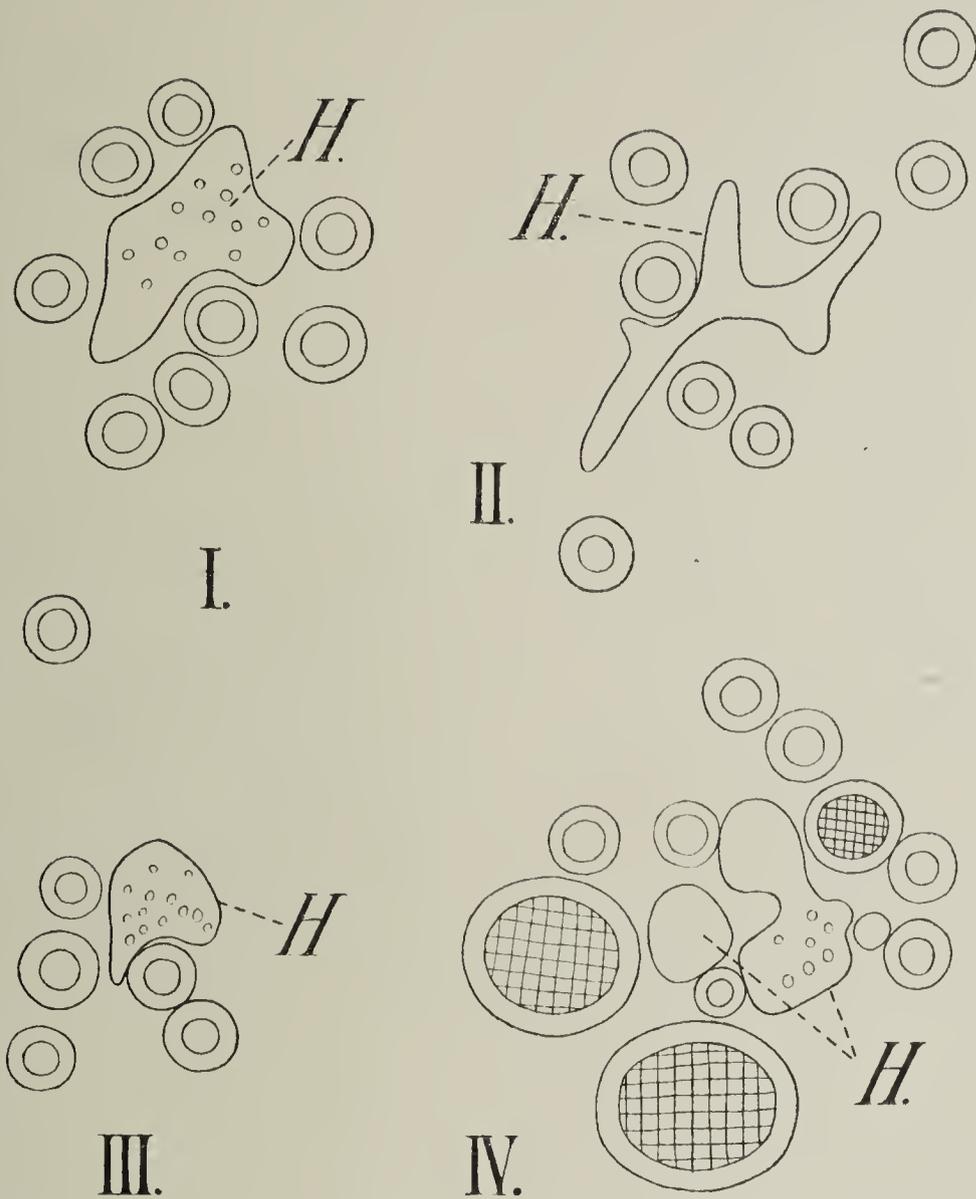


Fig. 44. *Corsinia marchantioides*. Flächenschnitte durch Archegonienstände. H. Hülle, IV. androgyner Stand mit 3 Antheridien.

schnitte durch den Thallus Auskunft. Man sieht in den meisten Fällen

1) Freie Antheridien beobachtete Leitgeb in androgynen Hüten von *Preissia* (Untersuchungen über die Lebermoose, VI, pag. 112—113).

2) Flora 1833, pag. 166.

3) A. a. O., IV, pag. 50.

4) Später (Heft VI, pag. 28) scheint Leitgeb seine Ansicht geändert zu haben, er sagt dort: Der zwischen den Archegonien stehende Höcker sei das Analogon der den Blütenboden vieler *Marchantiaceen* bildenden Scheibe, während die aus seinem Rande sich entwickelnden Lamellen ihr Äquivalent in den Randteilen ihrer Hüllen finden.

einen Gewebehöcker, der meist mit kleinen Lufthöhlen von dem für den *Corsinia*-Thallus charakteristischen Bau versehen ist, zuweilen ist er mehrarmig (Fig. 44, *II*) und wenn, wie dies einigemal beobachtet wurde, zwei getrennte Höcker vorkommen, so beruht dies wohl auf der Unterdrückung der beide verbindenden Gewebepartie¹⁾. Diese Höcker wachsen nach der Befruchtung heran und bilden die Hülle. Diese kann aber nicht als „Perianth“ bezeichnet werden. Es sind, wie mir scheint, nur zwei Deutungen möglich. Entweder kann man in der Hülle eine Thalluswucherung sehen, welche die Antheridien ähnlich, nur nicht so vollständig umwallt, wie dies bei den Antheridien der Fall ist, oder die Hülle stellt einen, verspätet auftretenden und seine Weiterentwicklung erst nach der Befruchtung erreichenden „Stand“ dar oder vielmehr dessen mittleren Teil. Dann kann man den *Corsinia*-Archegonstand betrachten als entstanden aus einem sehr stark abgeflachten Plachiochasma-ähnlichen Stand, dessen Mitte sich erst später erhebt (Fig. 41, *IV*). Die Schuppen, welche in großer Zahl die Archegonien umgeben, sind dann, wie schon oben bemerkt wurde, von Ventralschuppen abzuleiten. Die „Hülle“, in welche der Stand auswächst, aber entspricht dann nicht, wie Leitgeb zuerst meinte, einem Perianth von *Marchantia*, sondern, gemäß der Bezeichnung Lindenbergs, einem Perichaetium.

Beweisen läßt sich eine solche Auffassung nicht. Man kann sie nur als eine, aus vergleichenden Gründen wahrscheinliche Vermutung bezeichnen, welche sich in eine, mit großer Deutlichkeit wahrnehmbaren Reihe einfügt; namentlich entspricht ihr auch die Bildung steriler Zellen im *Corsiniasporogon*.

Dieselbe Erscheinung, die bei *Corsinia* auftritt, daß die männlichen Stände stärker rückgebildet sind, als die weiblichen, sahen wir auch bei *Monoselenium* und einer Anzahl von *Marchantiaceen* (z. B. *Exormotheca*²⁾, *Reboulia*) die Stellung der Antheridien entspricht hier im Wesentlichen derjenigen, welche bei *Riccia* auch die Archegonien haben, d. h. sie stehen in der Mittellinie des Thallus in akropetaler Reihenfolge. Nur wird bei *Riccia* schließlich auch die Gruppenbildung aufgegeben.

1) In Rabenhorst's Kryptogamenflora, Bd. VI, Lebermoose, 4. Lief. (1907), pag. 226, heißt es, daß die Archegonien von zahlreichen Hüllschuppen umgeben seien, die „Hand in Hand mit der Sporogonenteilung herauswachsen“. Dies ist offenbar ein Mißverständnis, die zarten Schuppen der Archegoniengrube sind wohl mit den Hüllen verwechselt; erstere werden weiter oben als „gegliederte Haarzellen“ bezeichnet.

2) Vgl. Goebel, Flora 1905, Bd. 95, pag. 247, Fig. 3.

Während bei *Monoselenium* die Verschiebung der Stände auf die Thallusrückenseite noch als eine frühzeitig eintretende Sympodienbildung erkennbar ist, wächst in den anderen genannten Fällen der Thallus nach Anlage der Stände direkt weiter. Es bedarf dazu, wie ein Blick auf die Figuren 15—18 zeigt, nur einer ganz geringen Änderung. Von Sympodien abgeleitete Monopodien kennen wir auch sonst. Es sei nur an die früher viel erörterten Beispiele der Boragineenblütenstände, der Vitaceen u. a. erinnert, auch die Entwicklung vieler Farnblätter könnte hier angeführt werden. In all diesen Fällen handelt es sich, wie der Vergleich zeigt, um eine Abkürzung der Entwicklung. Die Pflanze nimmt sich sozusagen nicht mehr die Zeit, erst die ursprünglich vorhanden gewesene sympodiale Entwicklung im einzelnen durchzuführen, sie geht zur monopodialen über.

Eine Rückbildung ist auch nachweisbar in den Sporogonien, und zwar sowohl im Bau der Sporogonienwand, als in dem der Elateren.

Monoselenium bildet eine deutliche Mittelstufe zwischen den Marchantiaceen, welche sich (in für die einzelnen Gattungen charakteristischer Weise) öffnende Sporogonien besitzen und denen, bei welchen die Sporogonien geschlossen bleiben und die Sporogonwand bei der Reife verwittert (*Corsinia*) oder schon vor der Reife zugrunde geht (*Riccia*). Die Zellen der Kapselwand zeigen nur noch Reste schwacher Verdickungen, bei den meisten sind diese wie bei *Corsinia* ganz geschwunden. Vor allem aber sind die „Elateren“ eigentümlich. Wir sahen, daß diese auffallend kurz, chlorophyllhaltig und entweder mit gar keiner oder einer nur schwachen oft ungefärbt bleibenden Verdickungsleiste versehen sind. Sie stimmen also überein mit den chlorophyllhaltigen, den Elateren homologen „Nährzellen“ von *Corsinia*, *Riella* und *Sphaerocarpus* und haben keine Bedeutung mehr für Ausschleuderung der Sporen.

In Fig. 45 sind bei derselben Vergrößerung Sporen und Elateren gezeichnet einerseits von einer foliosen (nicht näher bestimmten) Jungermanniacee (*IIIa*, *IIIb*), andererseits von *Monoselenium* (*IIa*, *IIb*) und von *Corsinia* (*Ia*, *Ib*). Es tritt ohne weiteres hervor, daß Sporen und Elateren in ihrer Ausbildung sich umgekehrt proportional verhalten: je größer die Sporen, desto kleiner sind verhältnismäßig die Elateren,

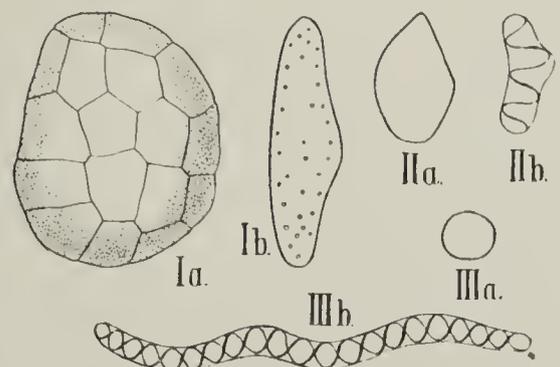


Fig. 45. Ia Spore (mit gefeldertem Epispor), Ib „Elatere“ von *Corsinia marchantiacea*, IIa, IIb dergleichen von *Monoselenium*, IIIa, IIIb von einer unbestimmten foliosen Jungermanniacee.

bis sie schließlich ganz verschwinden. Ohne Zweifel wird dieser Satz in einzelnen Fällen auch Ausnahmen erfahren können¹⁾. Aber er trifft auch z. B. innerhalb der Gattung *Dumortiera* zu.

Bei *Dumortiera trichocephala* gibt Stephani für die Sporen 25 μ , für die Elateren 600 μ an. Bei *Dumortiera hirsuta* 34 μ und 380 μ . Nach Ernst (a. a. O. pag. 170) haben die Elateren bei den von ihm untersuchten zwei *Dumortiera*-Arten eine Länge von 440—820 μ , die Sporen eine Länge von 45—60 μ und eine Breite von 25—40 μ . Bei *Monoselenium* sind die Sporen 60 μ lang, die Elateren 60—150 μ .

Auch bei den Laubmoosen dürften die kleistokarpen, durch Rückbildung entstandenen Formen im allgemeinen die größten Sporen haben²⁾, wie denn ja auch ihre Zahl eine weit geringere ist, als in den mit einem Ausstreunungsmechanismus versehenen Kapseln. Die Sporen der Polytrichaceen z. B. haben 8—10 μ Durchmesser, die von *Ephemerum* (Kleistokarp) 50—70 μ , die von *Archidium* (Kleistokarp) 160—200 μ . Die Beziehungen zur Art der Sporenaussaat sind ja in beiden Fällen klar. Ebenso, daß es sich bei beiden Reihen um eine Rückbildung, nicht um eine aufsteigende Entwicklung von kleistokarpen zu höheren Sporogonien handelt. Bei den Laubmoosen ist bekannt, daß kleistokarpe Formen in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen auftreten; sie werden jetzt wohl allgemein als rückgebildet betrachtet; läßt sich ja doch die Rückbildung des Peristoms und des Annulus vielfach in verschiedenen Stufen wahrnehmen. Bei den Lebermoosen dagegen sind Formen, wie *Riccia*, unter Leitgeb's Einfluß als primitiv betrachtet worden. Nun liegt aber in *Monoselenium*, wie mir scheint, eine so

1) Eine solche wäre z. B. vorhanden, wenn die von Solms-Laubach (die Marchantiaceae Cleveideae und ihre Verbreitung, Bot. Zeitung 1899, Heft II) für die Sporen von *Clevea*, *Peltolepis* und *Sauteria* angegebenen Maße richtig wären, (für erstere wird eine Breite von 450—500 μ , für letztere ein Durchmesser von etwa 600 μ angegeben). Es dürfte dabei je eine Null zu viel sein. Denn Stephani (*Species hepaticarum* I, 1900) gibt für *Sauteria alpina* 50 μ (Elateren bis 200 μ), für *Clevea hyalina* Sporen 51 μ , Elateren 98 μ , für *Cl. Rousseliana* Sporen 51 μ , Elateren 180 μ an, für *Peltolepis* Sporen 50 μ , Elateren 205 μ . Diese Zahlen stimmen mit der oben vorgetragenen Anschauung überein. Selbstverständlich ist eine strenge Korrelation von Sporen- und Elaterengröße nicht zu erwarten, das geht ja schon daraus hervor, daß bei annähernd gleicher Sporengröße die Länge der Elateren variiert, wie dies schon bei *Monoselenium* hervortritt. Die größten Sporen kommen unter den Lebermoosen vor bei den kleistokarpen Formen: *Oxymitra*, *Corsinia*, *Riccia*, hier sind Sporen von 120 μ Länge gemessen. Die einzelnen *Riccia*-Arten verhalten sich aber verschieden, manche haben auch viel kleinere Sporen; das dürfte auf einer sekundär eingetretenen Minusvariation beruhen.

2) Vgl. z. B. die Angaben von Schliephacke, Flora 1888, pag. 40.

deutlich für Rückbildung sprechende Gattung vor, daß die Wagschale sich ganz nach der anderen Seite senkt. Vielleicht wird es auch nicht an der Meinung fehlen, Monoselenium habe „werdende“ Elateren, sei also eine nach oben weisende Form. Diese Auffassung näher zu erörtern, scheint mir indes nicht geboten. Denn die bei Monoselenium sich findenden Verhältnisse stimmen so sehr überein mit zahllosen andern Beispielen, in denen wir ein Organ von bestimmter Funktion diese verlieren und damit in Verbindung auch eine Hemmung in der Ausbildung eintreten sehen, daß wir auch hier an einer Rückbildung wohl nicht zweifeln können.

Zudem ist ja auch im Thallusbau eine Rückbildung, wenn wir die verwandte Dumortiera berücksichtigen, deutlich wahrnehmbar.

Nur eine Frage sei hier noch kurz berührt.

Wir sahen, daß bei den Kapseln die Rückbildung der Elateren Hand in Hand geht mit einer solchen der Kapselwand und des Kapselfußes (Stiels). Ein solches charakteristisches Zusammenwirken scheint zunächst sehr rätselhaft, daß es zweckmäßig ist, braucht ja kaum betont zu werden. Es scheint mir aber auch die Möglichkeit einer kausalen Auffassung zu bestehen. Die Menge der einem reifenden Sporogon zur Verfügung stehenden Baumaterialien ist eine begrenzte. Denken wir nun, daß die Sporenmutterzellen frühzeitig mehr davon in Anspruch nehmen als bei anderen Formen, so kann dadurch die Entwicklung der Elateren wie der Kapselwand korrelativ gehemmt werden. Es würde diese Annahme auch damit übereinstimmen, daß die Sporen bei diesen Formen eine besondere Größe erreichen.

Daß zeitliche Verschiebungen im Entwicklungsgang tiefgreifende Änderungen herbeiführen können, sehen wir ja auch sonst. Bei Monoselenium beginnt die Kapselbildung wie bei anderen Marchantiaceen. Aber die Entwicklung der Sporen wird frühzeitig gefördert, die des Stieles, der Elateren und der Kapselwand gehemmt.

Fragen wir uns, welche Folgerung für die systematische Gliederung der Marchantiaceen sich aus den oben dargelegten Tatsachen ergeben, so zeigt sich zunächst, daß eine Einteilung dieser Gruppe nach den „Ständen“ nur zwei Abteilungen ergibt, die Compositae und die Simplicies. Letztere sind gebildet von den Targioniaceen (einschließlich Cyathodium), welches eine schwacher Lichtintensität angepaßte Rückbildung darstellt, erstere umfassen den Rest, einschließlich der bisher nicht dazu gestellten Formen.

Der Stand der „Simplicies“ entspricht bekanntlich Einem-Strahl desjenigen der Compositae. Welche von beiden Gruppen man als die

„primitivere“ betrachten soll, ist nicht leicht zu entscheiden, man kann ja ebensogut die *Compositae* durch Eintreten der Verzweigung von den *Simplices* ableiten, als umgekehrt die letzteren durch Unterbleiben der Verzweigung aus ersteren.

Die männlichen Sprosse von *Targionia* und *Cyathodium* aber tragen jedenfalls deutlich den Charakter der Reduktion an sich — sie erscheinen als ventrale Anhängsel des Thallus, welche bei *Targionia* zuweilen noch einen schmalen Saum von vegetativem Gewebe haben, der bei *Cyathodium* ganz verloren gegangen ist. Eine ähnliche Reduktion der männlichen Äste kommt ja auch bei *Jungermanniaceen* vor, z. B. bei *Hymenophytum*. Dies würde eher dafür sprechen, daß die *Simplices* eine reduzierte Abteilung der *Compositae* darstellen. Lassen wir diese Frage indes offen, so könnte man die weitere daran anknüpfen, ob man die *Riccien* von den *Simplices* oder den *Compositae* ableiten soll. Es könnte ja auch bei den ersteren der Thallus nach Anlegung der Sexualorgane vegetativ weiter wachsen, und dann weiterhin die für *Riccia* eigentümliche Verteilung eintreten. Bedenken wir indes den schönen Übergang der durch *Monoselenium* zwischen den *Compositae* und *Corsinia* hergestellt wird, so neigt sich die Wagschale der Wahrscheinlichkeit auch hier dazu, die *Compositae* als die Gruppe zu betrachten, von der die *Riccien* als reduzierte Formen ausstrahlen. Alle diese Folgerungen können selbstverständlich nur als wahrscheinlich, nicht als sicher in Betracht kommen. Es scheint mir aber gerade in dieser Reihe eine Reihe von so wertvollen Anhaltspunkten für die vergleichende Betrachtung vorzuliegen, wie sie sonst im Pflanzenreiche sich nur sehr selten findet.

In dem oben Mitgeteilten ist versucht worden darzulegen, daß wir es bei der *Marchantiaceen-Riccienreihe* mit einer absteigenden, nicht, wie bisher allgemein angenommen wurde, mit einer aufsteigenden zu tun haben.

Ich habe früher¹⁾ darauf hingewiesen, weshalb absteigende Reihen für uns leichter erkennbar sind, als aufsteigende. Es gibt aber noch einen anderen Grund. Die ersteren sind ja meistens zweifellos jünger als die letzteren. Es wird also mehr Aussicht darauf vorhanden sein, daß Zwischenstufen sich noch erhalten haben, als bei den aufsteigenden Reihen.

Es sei erinnert z. B. an die schönen Zwischenformen, welche bei den *Scrophulariaceen* zwischen den mit fünf Staubblättern und den mit

1) *Organographie*, pag. 51.

zwei Staubblättern versehenen Blüten bekannt sind, ein Beispiel, dem sich zahlreiche andere anschließen ließen, namentlich auch das hier dargelegte.

Es lassen sich an Monoselenium leicht noch weitere Betrachtungen anknüpfen. Vor allem wird das Beispiel einer Marchantiacee, welche die Luftkammerbildung vollständig entbehrt, die Berechtigung, Formen wie *Sphaerocarpus* und *Riella* den Marchantiales anzugliedern¹⁾, noch mehr hervorheben. Daß die genannten Lebermoose tatsächlich hierher, und nicht wie Leitgeb meinte, zu den Jungermanniaceen gehören, habe ich in dem vorhergehenden Abschnitte dieser Studien nachzuweisen gesucht. Was den vegetativen Aufbau betrifft, so brauchen bei Monoselenium ja nur die Zäpfchenrhizoiden ihre Verdickungen zu verlieren, und die Ventralschuppen weiter vereinfacht zu werden, um die Übereinstimmung mit *Sphaerocarpus* herzustellen; fast dasselbe gilt für *Monoclea*. Letztere Gattung aber hat in der starken Entwicklung der Sporogonstiele ein Merkmal, das mit den thallosen Jungermanniaceen übereinstimmt. Indes soll hier nicht erörtert werden, ob man berechtigt ist, die thallosen Jungermanniaceen von den Marchantiaceen abzuleiten; ohne daß bestimmte Zwischenformen vorhanden sind, ist über mehr oder weniger unsichere Hypothesen doch nicht hinauszukommen. Doch sei daran erinnert, daß die Struktur der Antheridien bei den Marchantiaceen eine primitivere ist als bei den Jungermanniaceen, und daß sich die letztere von ersterer ableiten läßt. Dafür spricht ja auch die oben erörterte Variation in der Entwicklung der Antheridien von Monoselenium.

Die frühere Annahme dagegen, daß die Gestaltung der Sporogonien bei einigen Gliedern der Marchantiaceenreihe (*Riccia*, *Corsinia*) eine primitive sei, erscheint nunmehr als sehr unwahrscheinlich. Es ist damit die Theorie, daß bei der Entwicklung der Moossporogonien ein Sterilwerden ursprünglich fertiler Zellen stattgefunden haben, noch nicht als unhaltbar erwiesen. Aber diese Annahme ist jedenfalls nur eine von verschiedenen Möglichkeiten. Man kann z. B. gegenüber der Auffassung, daß bei den Sporogonien der Bryophyten ein Sterilwerden bestimmter Zellen eingetreten sei, auf welcher die Bildung der Columella der Laubmoose und bei *Anthoceros* beruht, auch die Columella als relativ primitiv betrachten¹⁾, und als ihre Reste die Elaterenträger von *Aneura*, *Pellia* und *Gottschea splachnophylla*; während die Elateren aus

1) Goebel, Archegoniatenstudien XII. Flora 1908, Bd. 98, pag. 321.

2) Vgl. H. Schenck, Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Engler's Botan. Jahrb. 1908, Bd. XLII.

Bildungen, wie sie die „trabeculae“ der Isoetessporangien darstellen (und bei *Anthoceros* tatsächlich vorkommen), abgeleitet werden können. Solche Möglichkeiten sind indes zunächst nur insofern nützlich, als sie die Unsicherheit phylogenetischer Ableitungen dartun können und vor einseitigen Theorien warnen. Die in neuerer Zeit oft einen so großen Raum einnehmenden phylogenetischen Spekulationen verhalten sich doch da, wo Zwischenstufen fehlen, meist nur wie die Gewürze, die wir unseren Speisen zusetzen. Einen Nährwert haben sie nicht, sie machen aber die Tatsachen schmackhafter. Nur in seltenen Fällen erheben sich unsere phylogenetischen Spekulationen über die Aufstellung mehr oder minder vager Vermutungen und zwar, wie zu zeigen versucht wurde, namentlich dann, wenn es sich um Rückbildungsreihen handelt. Dafür bieten auch die Marchantiaceen ein Beispiel, denn die regressive Gestaltung der Marchantiaceenreihe scheint mir durch *Monoselenium* so fest begründet zu sein, als es überhaupt bei solchen Reihen möglich ist. Von Formen wie *Marchantia* führt ein fast lückenloser Übergang hinunter zu solchen wie *Riccia*. Eine kleine Lücke besteht aber zwischen der Sporogonbildung dieser Gattung und der von *Corsinia* und *Sphaerocarpus*. Vielleicht wird auch diese Lücke sich noch ausfüllen lassen.

Zusammenfassung.

1. Mit Griffith's verschollener Lebermoosgattung *Monoselenium tenerum* (welche nicht synonym ist mit *Cyathodium*) stimmt in den Grundzügen überein, eine aus Kanton stammende sehr merkwürdige Marchantiacee, welche deshalb in der vorliegenden Abhandlung als *Monoselenium* bezeichnet ist.

2. Sie zeichnet sich aus durch absoluten Mangel von Luftkammern, was, wie der Vergleich mit *Dumortiera* zeigt, auf einer Rückbildung beruhen dürfte. Sie ist aber von *Dumortiera* durch eine Reihe von Merkmalen unterschieden.

3. Die Geschlechtsorgane stehen in Ständen, die sie zu den „Compositae“ stellen; Antheridien und Archegonienstände werden nacheinander gebildet. Bei den Antheridienständen treten die Teilungen der Scheibe und die Schuppenbildung aber zurück, sie werden durch frühzeitige Ventralsproßbildung auf die Thallusoberseite verschoben, was gelegentlich auch mit den weiblichen Ständen geschieht.

4. In den Sporogonien ist die Elaterenbildung so reduziert, daß die chlorophyllhaltigen, für die Sporenverbreitung nicht mehr in Be-

tracht kommenden „Elateren“ einen direkten Übergang zu den „Nährzellen“ von *Corsinia*, *Sphaerocarpus* und *Riella* bilden.

5. Die Formen der Riccien-Marchantiaceen-Reihe, welche dorsale „Stände“ oder auch dorsale, nicht in Stände gruppierte Antheridien und Archegonien haben, sind nicht, wie seit Leitgeb angenommen wurde, primitiv sondern reduziert. Dasselbe gilt höchst wahrscheinlich auch für die Sporogone von *Riccia*, welche den bei *Monoselenium*, *Corsinia*, *Sphaerocarpus* und *Riella* begonnenen Vorgang der Elaterenrückbildung bis zum vollständigen Verschwinden der Elateren durchgeführt haben.

Dabei zeigt sich, daß die männlichen Stände der Reduktion früher unterliegen als die weiblichen, sie verlieren den Charakter der Selbstständigkeit bei manchen Formen, bei welchen ihn die weiblichen Stände noch haben.

6. „Androgyne“ Stände fanden sich nicht nur bei *Monoselenium* (in verschiedener Ausbildung) sondern auch bei *Corsinia*; die Trennung der Geschlechter ist also, wie die schon länger bekannten Beispiele von *Preissia*, *Dumortiera* u. a. zeigen, bei Marchantiaceen eine ziemlich labile.

Herrn Kustos Dr. Kupper möchte ich für die Überwachung der Kulturen, Herrn Dr. Wolpert für Ausführung von Mikrotomschnitten bestens danken.
