

Arbeiten aus dem Laboratorium für allgemeine Botanik
und Pflanzenphysiologie der Universität Zürich.

Fegatella conica (L.) Corda.

Eine morphologisch-physiologische Monographie.

Von

Eugen Bolleter,
Zürich.

Mit 16 Abbildungen und Tafel XII u. XIII.

Einleitung.

Die Lebermoose (*Hepaticae*) haben in den letzten Dezennien das Interesse der Botaniker in hervorragendem Maße in Anspruch genommen. Ihr Formenreichtum ist außerordentlich groß; die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen sind zum Teil beträchtlicher als diejenigen zwischen den Laub- und Lebermoosen selbst. Die *Hepaticae* stellen ein wichtiges Verbindungsglied dar in der Entwicklung der Pflanzenwelt von den niedern Kryptogamen zu den höhern Pflanzen; gerade darum sind sie von zahlreichen Gelehrten zur Lösung von Fragen herbeigezogen worden, die von allgemeiner Bedeutung sind. Es sei beispielsweise nur an die Wichtigkeit erinnert, welche den Lebermoosen in cytologischer Beziehung zukommt.

Unter den *Hepaticae* sind besonders die *Marchantiaceen* Gegenstand vergleichender Untersuchungen gewesen. Bei großer Einfachheit der äußern Form findet sich eine weitgehende Differenzierung im innern Bau, insbesondere in der Gestaltung der Sexualspore. Die bisher am besten bekannte Art, die als Typus der *Marchantiaceen* in allen Lehrbüchern der systematischen Botanik beschrieben wird, ist *Marchantia polymorpha* L., zugleich wegen ihrer weiten Verbreitung und ihres häufigen Vorkommens eines der für Untersuchungen und Demonstrationszwecke am leichtesten erhältlichen Lebermoose. Kny hat ihr in seinem Werk „Botanische Wandtafeln“ eine Serie von 7 Tafeln gewidmet, welche in lückenloser Folge den Bau und die Entwicklungsgeschichte illustrieren; sie sind begleitet von einem ausführlichen Text, in dem das bis zur Herausgabe des Werkes (1890) Bekannte zusammengefaßt und nach eigenen Untersuchungen vervollständigt ist¹⁾. Seither ist aber das von Kny entworfene

¹⁾ Kny, L., Bau und Entwicklung v. *March. polymorpha* L. (Sonderabdruck aus dem Text der VIII. Abt. der „Bot. Wandtafeln“. 1890.)

Bild von *Marchantia polymorpha* durch zahlreiche Forschungen in wesentlichen Punkten ergänzt oder korrigiert worden. Daneben sind auch immer mehr andere *Marchantiaceen* in den Vordergrund des Interesses gerückt¹⁾. Auffallenderweise ist aber *Fegatella conica* eines der häufigsten Lebermoose, im allgemeinen nur wenig untersucht worden; besonders über die Entwicklung der Sexualsprosse, der Geschlechtsorgane und der Sporangien klärt uns die bisherige Literatur noch nicht genügend auf. Ich will es daher versuchen, ein möglichst vollständiges Bild des Baues und der Entwicklungsgeschichte dieser *Marchantiacee* zu entwerfen. Es wird so vielleicht möglich sein, der Entscheidung von Fragen näher zu kommen, die bei Berücksichtigung bloß vereinzelter Faktoren weniger leicht, unrichtig oder gar nicht beantwortet werden können. Auch wird sich im Verlaufe der Darstellung zeigen, daß *Fegatella conica* in manchen Beziehungen vom Typus der *Marchantiaceen*, als den wir *Marchantia polymorpha* anzusehen gewohnt sind, abweicht, ohne in dessen minder interessante Verhältnisse aufzuweisen.

I. Allgemeines.

Fegatella conica (L.) Corda²⁾ ist ein in der ganzen nördlichen gemäßigten Zone allgemein verbreitetes Lebermoos, das sich aber nur an schattigen und feuchten Stellen ansiedelt. Man findet es an Bachufern, an berieselten Mauern und Felsen, in Höhlen, Schluchten usw. An Bächen trifft man es nur an dem stets beschatteten Ufer; es liebt die steilsten und demnach schattigsten Stellen desselben, wo es oft überschwemmt oder in einen Sprühregen gehüllt wird.

Fegatella conica ist durch einen großen, etwas lederartigen, glänzend dunkelgrünen Thallus ausgezeichnet, dessen Ränder ziemlich geradlinig, oft auch leicht gewellt sind. Er ist gabelig geteilt und besitzt eine besonders auf der Unterseite deutlich wahrnehmbare Mittelrippe. Am Ende buchtet sich der Thallus

¹⁾ Vgl. Göbel, Organographie. 1898. p. 236—338, und die daselbst zerstreut sich findenden Literaturangaben.

²⁾ Wenn ich in vorliegender Arbeit den Namen *Fegatella conica* beibehalten habe, so geschah es darum, weil diese Bezeichnung den Nichtsystematikern geläufiger sein dürfte als der Name *Conocephalus conicus* (L.) Dumort., welcher der Pflanze heute aus Prioritätsgründen von den Systematikern beigelegt wird (vgl. Schiffner, in Engler u. Prantl, die natürl. Pflanzenfamilien. Lieferung 91, pag. 34. Über die Nomenclatur vgl. ferner Nees ab Esenbeck, Naturgesch. der europ. Lebermoose. Bd. IV. p. 181, und Underwood, Distribution of the N. Americ. *Marchantiaceae*. (Bot. Gaz. XX. 1894. p. 67).

Als *Hepatica fontana* oder *Lichen stellatus* war die Pflanze früher offizinell.

zu zwei rundlichen Lappen aus, zwischen denen die Scheitelbucht liegt (Taf. XIII).

Auf der Oberseite erkennt man schon mit bloßem Auge eine deutliche Felderung. Die Felder sind im allgemeinen rechteckig; die schmälern Seiten sind aber oft gebrochen, so daß Fünf- oder Sechsecke entstehen. Ihre Anordnung ist eine streng gesetzmäßige; im medianen Teil des Thallus verlaufen sie zur Längsrichtung desselben parallel; von hier an liegen sie in der Richtung trajektorischer Kurven, und am Rande stehen sie senkrecht zur Randlinie. Ungefähr in der Mitte jedes Feldes findet sich eine kleine, weißliche, kegelförmige Erhöhung mit einer Öffnung an der Spitze; da sie schon mit unbewaffnetem Auge sehr deutlich wahrnehmbar ist, kann *Fegatella* auf den ersten Blick von allen andern *Marchantiaceen*, welche engere Luftkanäle besitzen, leicht unterschieden werden. Die Unterseite läßt von einer Felderung nichts erkennen; die starke Mittelrippe zeigt sich mit kleinen Schuppen und einem weißlichen Wurzelfilz bedeckt, vermittelt dessen der Thallus am Boden festgeheftet ist. Die frische Pflanze riecht terpentinartig und hat einen eigentümlichen, etwas bitteren Geschmack.

Fegatella ist dioecisch. An den ♂ Pflanzen findet man im Frühjahr und Frühsommer in der Scheitelbucht einzelner Zweige oval-scheibenförmige Gebilde mit zahlreichen, kegelförmigen Papillen, die Antherienstände (Fig. 5 C, Taf. XII 1). Die ♀ Pflanzen zeigen vom Sommer an in den Scheitelbuchten kleine, konische, sitzende Fruchtstände (Fig. 15 m), die im folgenden Frühjahr durch einen hyalinen Stiel emporgehoben werden (Taf. XIII), worauf die grünlichen Sporen zur Aussaat gelangen.

Jedes pflanzliche Individuum zeigt, den verschiedenartigen Bedingungen des Standorts entsprechend, gewisse Eigentümlichkeiten, die es von andern Pflanzen derselben Art unterscheiden. Besonders in der Dauer der Entwicklungsphasen machen sich die Standortsverhältnisse geltend. Ich war daher bestrebt, für die folgenden Untersuchungen zunächst nur Pflanzen desselben Standorts, desselben Rasens, zu verwenden; so allein ließ sich eine genaue Kenntnis der Entwicklungsgeschichte ermitteln. Zum Vergleiche wurden natürlich auch Pflanzen zahlreicher anderer Stellen herangezogen, und es zeigte sich, daß gerade bei *Fegatella* größere oder kleinere Variationen sehr oft vorkommen, sei es in der Größe, Dicke, Farbe oder Verzweigung des Thallus, sei es in der Entwicklung der Schuppen und Rhizoiden oder in der Ausbildung der Sexualorgane und Sporen (vgl. Abschn. VI). Ich glaube daher, daß eine genaue Angabe der Standortsverhältnisse für die hauptsächlich zur Untersuchung gekommenen Pflanzen für das Verständnis des Baues und der Entwicklung von Bedeutung ist.

Am nordöstlichen Fuße einer von SO nach NW streichenden, ziemlich steilen, reich bewaldeten Bergkette (Albis-Ütlibergkette bei Zürich) findet sich ein großer, schattiger Platz (die Örtlichkeit heißt „im Sihlwald“), dessen südliche Ecke niemals

von einem Sonnenstrahl getroffen wird. Gegen die Bergelehnen hin ist eine ungefähr 1 m hohe Mauer aus Kalktuffsteinen errichtet, die das stets von oben durch den Waldboden sickende Wasser längere Zeit festhalten. Auf dieser Mauer findet sich in der genannten Ecke ein *Fegatella*-Rasen von einer Größe und Schönheit, wie ich anderswo keinen ähnlichen habe finden können; er besitzt eine Ausdehnung von etwa 6 qm (vgl. Taf. XIII). Ein kleines Stück inmitten dieses Rasens ist ♂, sonst ist er ♀ und fruktifiziert besonders reichlich in der Umgebung des ♂ Thallus.

Die Entwicklung ging an dem genannten Standort in den Jahren 1902—04 durchschnittlich in folgender Weise vor sich:

A. ♂ Pflanzen:

März, April. Mit dem Wiederbeginn des Wachstums wird in den Winterknospen sofort die Antheridienscheibe mit den Antheridien angelegt.

Mai. Die Antheridienscheiben nehmen die oben geschilderte Ausbildung an, und in den Antheridien finden zahlreiche Teilungen statt, deren Ergebnis die Spermatidmutterzellen sind.

Juni. Gleich zu Anfang des Monats gehen die Spermatozoiden ihrer Reife entgegen. Die Antheridien entleeren sich explosionsartig. Die Geschlechtssprosse mit den entleerten Antheridien sind noch lange zu erkennen; sie werden aber bald schwärzlich und beginnen zu desorganisieren.

B. ♀ Pflanzen.

April, Mai. Die Archegonienstände mit den Archegonien werden Ende April oder Anfang Mai an den jungen Sprossen in der Scheitelbucht angelegt.

Juni. Die Archegonien sind in der ersten Hälfte des Monats empfängnisfähig; die Archegonienstände sind aber noch im Thallus verborgen. Sie können nur an der kleinen Aufstülpung der obersten Thallusschichten erkannt werden, die durch ihr Wachstum bedingt ist: die Felder erscheinen etwas verzerrt und sind heller grün als die umliegenden Partien des Thallus. Die Befruchtung geht vor sich.

Juli. Die Archegonienstände treten über die Thallusfläche hervor und nehmen die Gestalt an, die der Pflanze den Artnamen verschafft hat: sie werden kegelförmig und hutartig. Der Embryo wird zum Sporogon, an dem ein eiförmiger Kapselteil und der längliche, zugespitzte Fuß zu unterscheiden sind.

August, September. Der Inhalt der Kapsel differenziert sich zu Elateren und Sporenmutterzellen.

Oktober. Zu Anfang des Monats sind die 3—4 spirigen Elateren und die einzelligen Sporen fertig entwickelt. Der Hut ist immer noch sitzend. In diesem Stadium verharren die Pflanzen in der Winterruhe.

März. Bei Wiederaufnahme des Wachstums beginnen die Sporen in den Sporogonien zu keimen. Der Hut sitzt zunächst immer noch dem Thallus auf.

April. Vereinzelt schon Ende März, besonders aber im April streckt sich der Stiel in wenigen Tagen auf die Länge von etwa 6 cm; hiernach findet die Aussaat der vielzelligen Sporen statt, die durch das Wasser verbreitet werden.

II. Bau des Thallus.

Ein Längs- oder Querschnitt durch den dorsiventralen Thallus von *Fegatella conica* zeigt uns wie bei andern *Marchantiaceen* folgende Schichten von oben nach unten : 1. die obere Epidermis mit den Atemöffnungen, 2. die Luftkammerschicht, welche das eigentliche Assimilationsgewebe enthält, 3. das interstitienlose Gewebe, das von der obern Schicht scharf abgetrennt ist und der Aufspeicherung und Fortleitung der Nährstoffe dient, weshalb es auch als Speichergewebe bezeichnet werden kann, 4. die untere Epidermis, deren Abgrenzung nach oben keine deutliche ist (Fig. 1 A, Fig. 2 A). Von dieser vierten Schicht aus entstehen die Rhizoiden und Schuppen. Dazu kommt ein besonderes, *Fegatella* eigentümliches Schleimgewebe, das in Form mächtiger Zellstränge das interstitienlose Gewebe durchzieht (sl.).

Die obere Epidermis ist einschichtig und besteht aus lückenlos zusammenschließenden Zellen von polygonalem Grundriß (Fig. 1, B. C); stellenweise liegen auch zwei Zellen übereinander. Nach außen findet sich eine dünne Kutikula. Die Zellen entbehren der Chlorophyllkörner vollständig oder besitzen deren nur wenige.

Unter der Epidermis liegt die Luftkammerschicht. Die einzelnen Luftkammern sind voneinander durch Wandungen aus meistens einer, stellenweise auch zwei bis mehr Zellschichten getrennt. Die Zellen derselben verhalten sich wie die Epidermiszellen; sie sind chlorophyllarm oder gänzlich chlorophyllos. Das Innere der Luftkammern ist mit einem äußerst lockeren Assimilationsgewebe erfüllt. Dasselbe besteht aus gegliederten Fäden, die am Grunde der Kammern entspringen und sich wie bei *Marchantia* nach Art der *Cladophora*-Fäden verzweigen (Fig. 1, B). Die Zahl der Zellen, welche in einem Faden aneinandergereiht sind, beträgt 2—8. Die Fäden endigen entweder frei unter der Epidermis, oder sie sind, wenigstens in den seitlichen Teilen der Luftkammern, mit derselben verwachsen. Die einzelnen Zellen sind tonnenförmig aufgetrieben, in der Seitenansicht oft etwas dreieckig, und enthalten zahlreiche Chlorophyllkörner.

Ungefähr in der Mitte der Epidermisfläche, welche eine Luftkammer überspannt, findet sich eine Atemöffnung, deren Bau von derjenigen bei *Marchantia polymorpha* bedeutend abweicht. Hier sind die Atemöffnungen Schornsteinen vergleichbar, welche das Dach der Luftkammern durchsetzen, mit ihrem mittleren

Teil sich demselben einfügen und aus vier Stockwerken bestehen. Bei *Fegatella* wölbt sich einfach ein Teil der Epidermis nach außen kegelförmig vor und läßt eine breite Öffnung frei, welche die Verbindung der Luftkammer mit der äußern Luft bewerkstelligt. (Fig. 1B.). Der hervorgewölbte Epidermisteil setzt sich aus 4—6 Stockwerken zusammen, deren jedes einen Ring von 5—8 Zellen bildet, welche leicht nierenförmig gebogen sind. (Fig. 1C.) Die innersten Ringzellen bilden in der Seitenansicht einen scharfen gebräunten Rand, der auf der Flächenansicht als

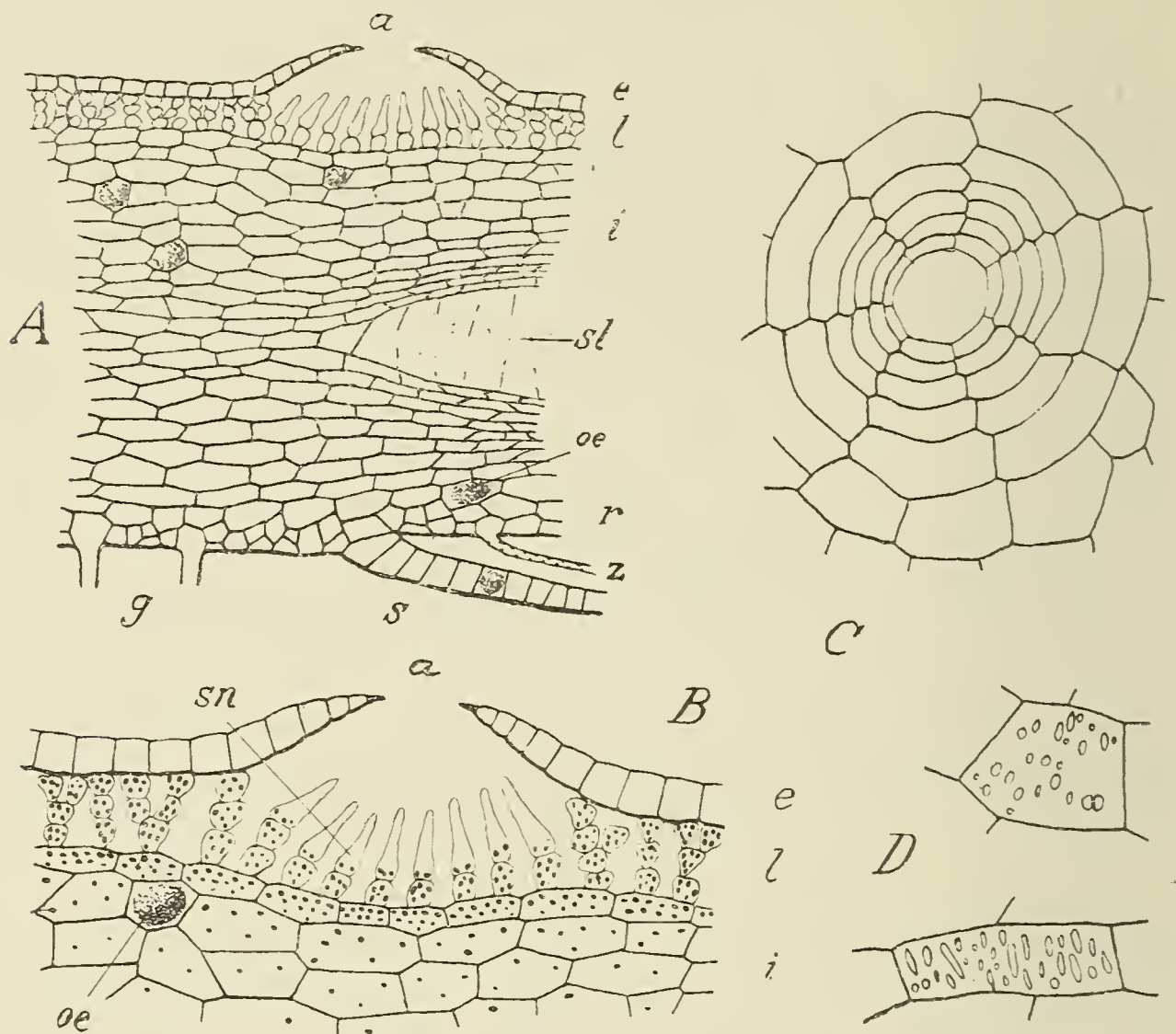


Fig. 1.

A. Längsschnitt durch die Mittelrippe des Thallus. 68_1 . B. Atemöffnung im Schnitt. C. Atemöffnung von oben gesehen 220_1 . D. Einzelne Zellen aus den interstitienlosen Zellschichten, mit Tüpfeln. 400_1 . e. Epidermis. l. Luftkammerschicht, i. interstitienloses Gewebe. r. untere Epidermis, sl. Schleimschlauch, g. glatte Rhiz., z. Zäpfchenrhizoiden. s. Schuppe, a. Atemöffnung. oe. Ölkörper, sn. Schnabelzellen.

breiter Saum erscheint, und dessen Kontur gegen die Öffnung hin außerordentlich zart ist. Die sämtlichen Zellen der Atemöffnung sind untereinander fest verbunden. Turgorschwankungen vermögen nur eine geringe, kaum sichtbare Veränderung der Öffnung zu bewirken, die jedenfalls, bei der Weite der letztern, beinahe belanglos ist. Bei niederm Turgor sind die schmalen Ringzellen stärker gebogen und lassen die einzelnen Ringe etwas sternartig erscheinen; bei hohem Turgor schwindet die wellenförmige Biegung der Zellen, und diese bilden annähernd einen

Kreis (Fig. 1 C, im turgeszierenden Zustand gezeichnet). Ein Verschuß der Spaltöffnungen findet nicht statt.

Unmittelbar unter der Öffnung zeigt das Assimilationsgewebe eine besondere Ausbildung, wie sie andern *Marchantiaceen* fehlt. Die obersten Zellen der sich hier findenden Assimilationszellfäden sind in eine lange, farblose Spitze ausgezogen und enthalten Chlorophyllkörner nur im basalen, an die übrigen Zellen angrenzenden Teil. Diese Zellen, die sog. Schnabelzellen, konvergieren mehr oder weniger gegen die Öffnung in der Epidermis hin (Fig. 1 B, sn.). Kamerling hat die Funktion dieser Zellen eingehend untersucht¹⁾ und gefunden, daß sie eine besonders starke Verdunstung zeigen. Wir haben in ihnen einen Endpunkt der Wasserbahnen zu sehen. Zwar wird auch Wasser durch die Epidermis verdunstet; da dieses Wasser aber nur durch die meist einschichtigen Luftkammerwände der Epidermis zugeführt wird, so wäre die Verdunstung der nur an feuchten Orten vorkommenden Pflanze zu gering. Durch die Ausbildung der Schnabelzellen wird die totale Verdunstung außerordentlich gesteigert. Die Öffnung selbst ist verhältnismäßig sehr groß; sie erreicht einen Durchmesser von 0,04—0,05 mm. Hierdurch wird der Austritt des Wasserdampfes aus der Luftkammer erleichtert, da Wasserdampf nur langsam diffundiert; sie ist aber zu klein, als daß Wassertropfen leicht ins Innere eindringen könnten. Luftströmungen, die über den Thallus hinweggehen, erhöhen die Verdunstung; da an der Oberfläche derselben durch die entstehende Reibung eine ruhigere Luftschicht gebildet wird, ist es von Vorteil, daß die Atemöffnungen etwa 0,05 mm über den Thallus hervorragen. Es birgt diese Einrichtung überdies den Vorteil in sich, daß das Wasser, welches von außen auf die Pflanze gelangt, rascher vom Gipfel der Erhebung abfließt und so die Verdunstung nicht beeinträchtigt. Dies ist um so wichtiger, als der Thallus benetzbar ist. Dem scharfen Rand des innersten Ringes kommt nach Kamerling die Bedeutung zu, den Luftstrom abzufangen, damit der Wind in die Luftkammern hineinwehe (im Gegensatz zu den schornsteinartigen Atemöffnungen, die den Wind wie ein Kamin auf dem Dache abhalten wollen). Wahrscheinlicher ist aber die Ansicht Haberlandts. Zwischen den scharfen Kanten der die Spalten abgrenzenden Kutikularleisten kann sich das Wasser nur in Form eines wenig widerstandsfähigen Häutchens festhalten, welches sehr leicht platzt oder bald durch Verdunstung verschwindet.²⁾

Unter der Luftkammerschicht, die das eigentliche Assimilationsgewebe darstellt, findet sich das sog. interstitienlose Gewebe, welches der Speicherung zu dienen hat. Es besteht aus großen, lückenlos zusammengefügt, in der Richtung der Längsachse des Thallus gestreckten Zellen, die stets eine große

¹⁾ Kamerling, Z. Biol. u. Physiol. d. *Marchantiaceen*. (Flora. 1897. Erg. Bd. p. 49.)

²⁾ Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. III. Aufl. 1904. p. 412.

Menge von Stärkekörnern aufweisen, namentlich in der Nähe des Vegetationspunktes und der Luftkammerschicht. Auch zur Winterszeit sind sie reichlich mit Stärke versehen. Chlorophyllkörner finden sich in geringer Zahl in den obersten Zellen (Fig. 1 B. B.). In jugendlichen Stadien zeigen die Zellen vollkommen glatte Wände, später werden dieselben so verdickt, daß rundliche oder längliche, tüpfelartige Partien übrig bleiben (Fig. 1 D). Die Richtung dieser Tüpfel ist senkrecht zur Längsrichtung der Zellen.

Nach unten geht das interstitienlose Gewebe über in die kleinzellige, untere Epidermis. Ihre Zellen sind isodiametrisch

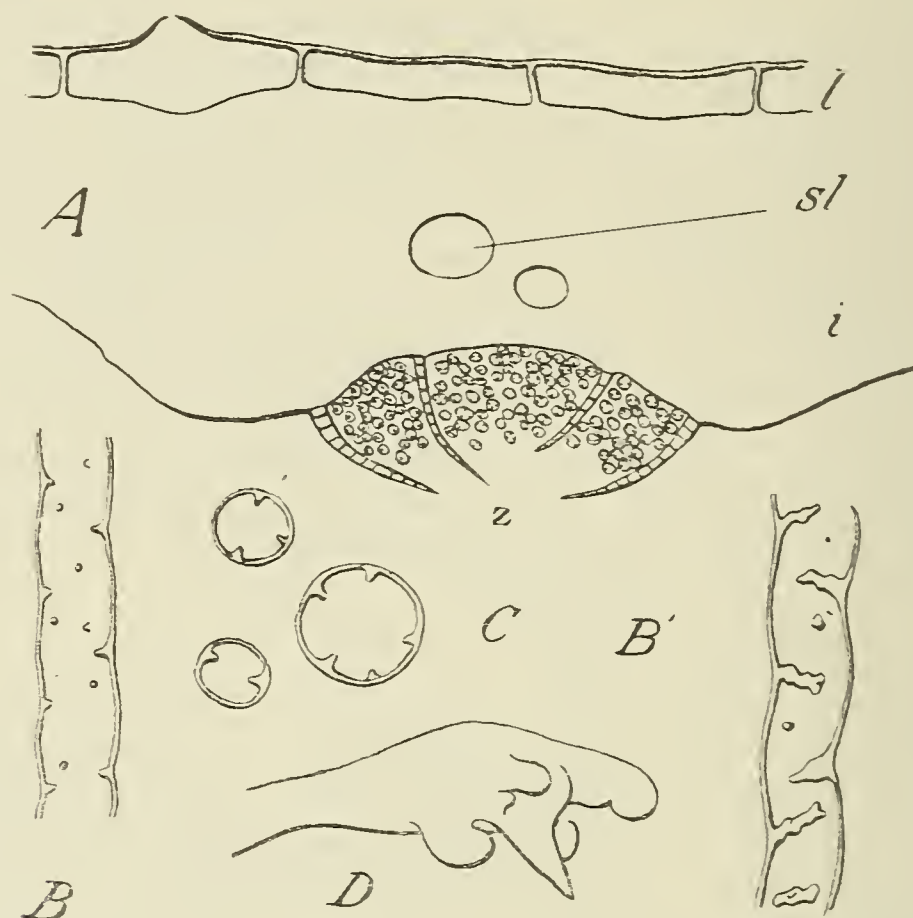


Fig. 2.

A. Querschnitt durch die Mittelrippe eines Thallus ³⁸₁. l. Luftkammerschicht. i. interstitienloses Gewebe. sl. Schleimschläuche. z. Zäpfchenrhizoiden und Schuppen. B, B'. C. Zäpfchenrhizoiden. B, B' Längsansicht. C. Querschnitt. ⁴⁰⁰₁. D. Monströses Ende eines glatten Rhizoids. ²²⁰₁.

und bilden 2—3 Schichten (Fig. 1 A). Die Membranen sind oft intensiv rot gefärbt. In der Epidermis der Mittelrippe nimmt man große Zellen wahr, welche tiefer in den Thallus hineinragen als die umgebenden Zellen. Von ihnen aus entspringen die Rhizoiden.

Die Rhizoiden treten, wie bei allen *Marchantieen*, in zwei Formen auf, zwischen denen zahlreiche Übergangsformen vorkommen; man unterscheidet glatte Rhizoiden u. Zäpfchenrhizoiden. Die ersteren finden sich auf der ganzen Mittelrippe, mit Ausnahme des vordersten, dem Vegetationspunkte zunächst gelegenen Abschnittes, inseriert. Es sind bis 2 cm lange, einzellige Schläuche; ihre Membranen bestehen aus Cellulose und sind innen und außen vollkommen glatt. Die glatten Rhizoiden wenden sich gleich

nach ihrem Ursprung vom Thallus weg, so daß sie auf demselben mehr oder weniger senkrecht stehen. Sie sind stets mit Bodenteilchen verwachsen und zeigen dadurch an, daß sie sowohl der Aufnahme von Nährstoffen wie auch der Festheftung des Thallus am Boden dienen. Nicht selten sind sie mehr oder weniger spiralig gewunden; ferner kommen kurze Abzweigungen vor, namentlich an den Enden, die auch sonst oft keulige, traubige oder andere abnorme Form annehmen. Diese Mißbildungen sind auf Hemmnisse zurückzuführen, welche sich dem in einer bestimmten, einmal angenommenen Richtung rasch wachsenden Rhizoid plötzlich in den Weg stellen; in dem Bestreben, sich dem Hindernis mit einer möglichst großen Oberfläche anzupressen, bildet es seitliche Auszweigungen, Lappen usw. (Fig. 2 D).¹⁾

Die Zäpfchenrhizoiden entspringen in großer Zahl aus der unteren Epidermis der Mittelrippe, immer in der Achsel von Schuppen (Fig. 1 Az, 2 Az). Sie verlaufen eine kurze Strecke parallel der Unterseite des Thallus und strahlen vom Ende derselben an nach außen. Sie besitzen meist einen bedeutend geringeren Durchmesser als die glatten Rhizoiden, seltener den gleichen (Fig. 2 C), und sind an der Innenseite stets durch Wandverdickungen ausgezeichnet, im einfachsten und häufigsten Falle Zäpfchen von kreisförmigem Umriß, welche mehr oder weniger tief in das Zellumen hineinragen. Diese Zäpfchen, die oft spiralig gruppiert sind, verschmelzen aber nicht selten miteinander; dadurch entstehen dann förmliche Cellulosebalken, welche beinahe das ganze Lumen des Rhizoids durchsetzen; auch sind die Zäpfchen öfters mit unregelmäßigen Leisten und Warzen versehen. Die unverdickten Stellen der Rhizoidmembranen wölben sich häufig nach außen. Dies ist besonders dann der Fall, wenn die Zäpfchen weit in das Zellinnere vorspringen. — Ähnliche Verdickungen werden gelegentlich auch in den glatten Rhizoiden beobachtet. Auch sie sind Bildungen der Membran, wie Lämmermayr nachgewiesen hat.²⁾ Die Zäpfchen sind nach Kamerling der ziemlich dicken Wandung der Rhizoiden eingesenkt, ähnlich wie die Cellulosebalken bei *Caulerpa*.³⁾

Die Funktion der Zäpfchenrhizoiden ist von Kamerling aufgeklärt worden. Leitgeb schrieb ihnen eine mechanische Bedeutung zu⁴⁾; Kny sieht in den Zäpfchen eine Einrichtung zur Ertötung der Kapillarwirkung der Rhizoiden⁵⁾; Czapek glaubt, daß sie wegen ihres Sphagnolgehalts eine antiseptische Wirkung

¹⁾ Vgl. Haberlandt, l. c., p. 196. Die hier gebrachten Abbildungen können ebensogut von *Fegatella* wie von *Linaria Cymbalaria* herkommen.

²⁾ Lämmermayr, Üb. d. eigentümlich ausgebildeten Vorsprungsbildungen in d. Rhiz. d. *Marchantiaceen*. (Öst. Bot. Zeitschr. 1898. p. 321/24.)

³⁾ Kamerling, l. c., p. 9.

⁴⁾ Leitgeb, Untersuchungen üb. d. Lebermoose. Heft VI. Die *Marchantineen*.

⁵⁾ Kny, Bau u. Entwicklung v. *March. polym.* 1890. p. 471.

hätten¹⁾; Haberlandt vermutet, daß sie lediglich dazu dienen, die absorbierende Oberfläche des Rhizoids zu vergrößern²⁾. Kamerling fand, daß sie den Zweck haben, eine ungestörte Wasserbewegung in den Rhizoiden zu ermöglichen³⁾. Wenn bei der Verdunstung in den Zellen des Assimilationsgewebes das Wasser aus den Zellen des interstitienlosen Gewebes und den Rhizoiden nicht rasch genug folgen kann, entstehen Dampfblasen, welche sich unter der Einwirkung von Zugspannungen ausdehnen. Durch die Zäpfchen werden diese Blasen in der Mitte des Rhizoids aufgespannt erhalten, wodurch ermöglicht wird, daß das Wasser oberhalb desselben mit demjenigen unterhalb kommuniziert. Die Fortpflanzung der saugenden Wirkung von unten nach oben ist so gesichert; das Wasser fließt an den Zäpfchen vorbei. Die Rhizoiden bleiben funktionsfähig in einem Moment, wo die Pflanze gerade viel Wasser braucht. Überdies ist durch den ununterbrochenen Zusammenhang bei Aufhören der Wasserzufuhr von außen eine verhältnismäßig vollständige Ausnützung des in den Rhizoiden vorhandenen Wassers möglich. Da die Wandung der Rhizoiden für Luft undurchlässig ist, so entsteht dann im Innern ein mit Wasserdampf gesättigter, luftverdünnter Raum. Bei jeder Anfeuchtung aber wird durch den Atmosphärendruck das Wasser wieder in diesen Raum hineingepreßt, so daß die Verdunstung ungehindert weiter gehen kann. Bei schwacher Transpiration, z. B. in der Nacht, speichern also die Rhizoiden Wasser auf⁴⁾.

Wenn ich mich nach meinen eigenen Beobachtungen der Ansicht Kamerlings anschließe, so halte ich es dennoch für wahrscheinlich, daß sekundär den Zäpfchenrhizoiden auch einzelne der Funktionen zukommen, die ihnen von den oben angeführten Autoren zugeschrieben werden. Gewiß wird durch die Zäpfchen eine beträchtliche innere Oberflächenvergrößerung und damit vermehrte Absorption bewirkt. Auch die antiseptische Wirkung, welche die Zäpfchen ausüben nach Czapek, ist nachgewiesen; Zäpfchenrhizoiden sind nur selten verpilzt, während in den glatten Rhizoiden Pilzfäden häufig beobachtet werden⁵⁾. Ferner kommt den Zäpfchenrhizoiden unter Umständen eine mechanische Bedeutung zu; ich halte eine solche für die Stiele der reifen Sporogonienstände als sicher⁶⁾. Indem sie stets dichte Bündel bilden, vermögen sie übrigens Wasser auch kapillar

¹⁾ Czapek, Z. Chemie d. Zellmembranen bei d. Laub- u. Leberm. (Flora. Bd. 86. 1899. pag. 361/381.)

²⁾ Haberlandt, l. c., pag. 202.

³⁾ Hamerling, l. c., pag. 835.

⁴⁾ Eine ähnliche Funktion schreibt Strasburger den zarten Spiralleisten zu, welche an den Verdickungsbändern der Gefäße höherer Pflanzen vorkommen. Er nimmt an, daß sie dem Wasser in den Jaminschen Ketten den Durchgang zwischen Luftblasen und Wand erleichtern. Vgl. Haberlandt, l. c., pag. 569.

⁵⁾ Vgl. Abschnitt VI.

⁶⁾ Vgl. Abschnitt VII, pag. 205.

zwischen sich festzuhalten und zu leiten, eine Wirkung, die durch die Schuppe, in deren Achsel sie entspringen, erhöht wird (Fig. 2 A)¹⁾. Jedenfalls kommt den Zäpfchenrhizoiden eine viel ausgiebigere Wasserversorgung für den Thallus zu als den glatten. Nach Göbel²⁾ treten sie deshalb besonders bei xerophytischen Lebermoosen auf. Da sie bei *Fegatella* in großer Zahl vorhanden sind, müßten wir daraus schließen, daß diese Pflanze ebenfalls xerophytisch ist; wir werden sehen, daß dies in der Tat

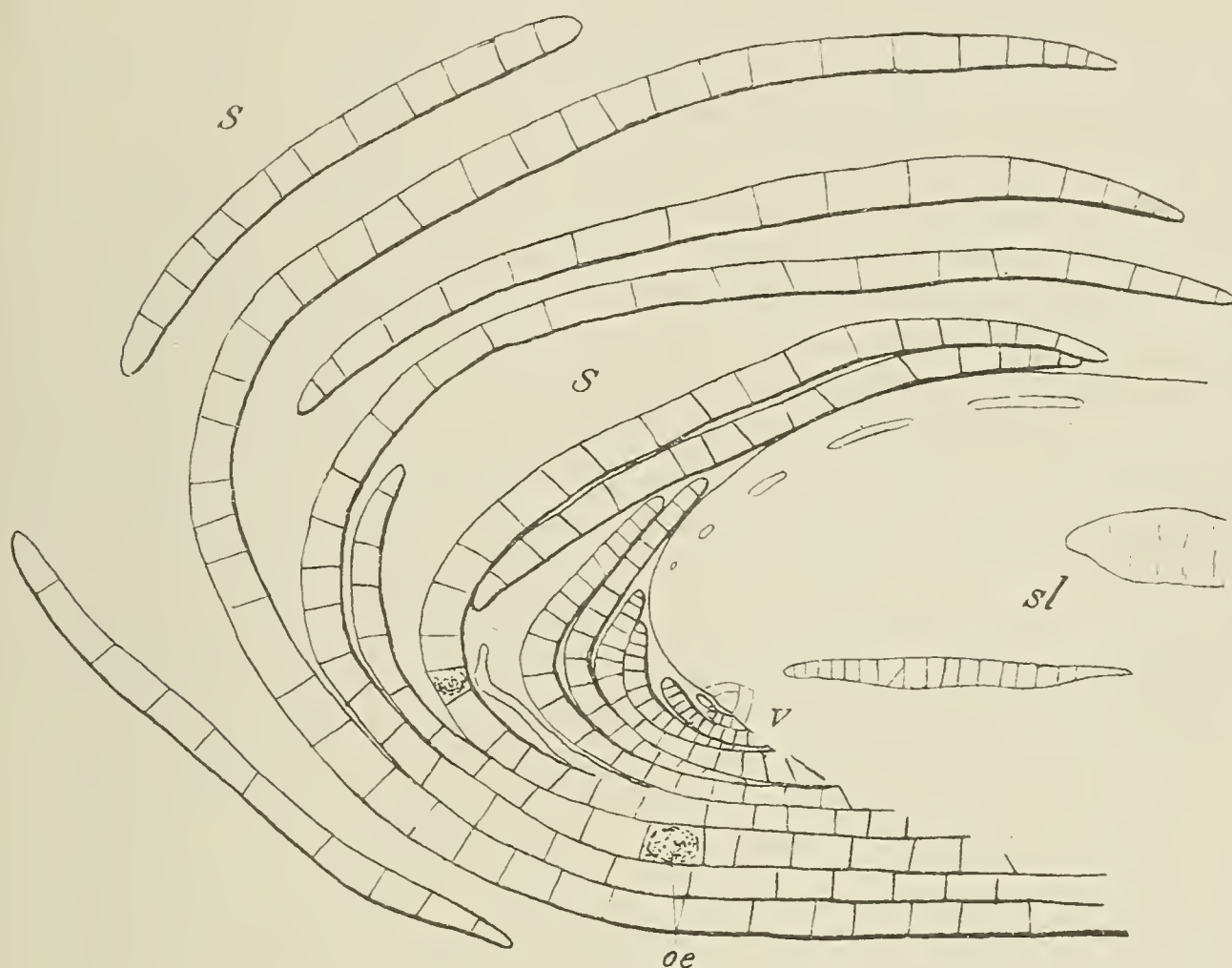


Fig. 3.

Medianer Längsschnitt durch das Ende eines Thallussprosses.

v = Vegetationspunkt. *sl* = Schleimschläuche. *s* = Schuppen.

oe = Ölkörper. 121/1.

der Fall ist, obwohl sie ausschließlich an feuchten Standorten vorkommt³⁾.

Nach Kamerling⁴⁾ kommen in den glatten Rhizoiden von *Fegatella* bisweilen Durchwachsungen vor, ähnlich wie sie von Kny für *Marchantia polymorpha* und *Lunularia vulgaris* beschrieben worden sind⁵⁾. Die Basis der den Rhizoiden angrenzenden Zellen wölbt sich nach genanntem Autor in den Innenraum derselben hinein und bildet ein sekundäres Rhizoid. Ich selbst

¹⁾ S. pag. 338.

²⁾ Göbel, Organogr., pag. 273.

³⁾ S. pag. 340.

⁴⁾ Kamerling, l. c., pag. 35.

⁵⁾ Kny u. Böttger, Üb. Durchwachsungen an d. Wurzelhaaren der *Marchantiaceen*. (Sitz.-Ber. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. XXI.)

konnte solche Durchwachsungen trotz eifrigen Suchens an vielen Pflanzen nicht auffinden¹⁾.

Neben den Rhizoiden weist die Unterseite des Thallus noch ein weiteres Anhangsgebilde auf, die Schuppen. Wir finden sie einzig an der Mittelrippe inseriert, wo sie in 2 Reihen zu beiden Seiten der Längsachse auftreten und miteinander alternieren. Es sind einschichtige Zellflächen, welche von der untern Epidermis aus ihren Ursprung nehmen und nach vorn verlaufen. Die in der Nähe der Scheitelpartie gelegenen Schuppen weisen am vordern Ende ein rundliches Anhängsel auf, das sich von der eigentlichen Schuppe scharf absetzt, auch dunkler, meist intensiv rot gefärbt ist; seine Ränder sind an der Stelle, wo es mit derselben in Verbindung steht, nach unten gebogen. Diese Schuppenanhängsel, welche die jungen Schuppen darstellen, bilden einen bedeutsamen Schutz für den Vegetationspunkt, indem sie das Wasser von demselben abhalten. Um ihre Wirksamkeit als Schutzorgane zu erhöhen, stehen sie am Scheitel außerordentlich dicht beieinander und sind über die Scheitelbucht hinaufgebogen (Fig. 3). An den in größerer Entfernung vom Ende des Thallus weg liegenden Schuppen sind die Anhängsel abgefallen; ihre Bedeutung für die Schuppen liegt jetzt im Schutz der Zäpfchenrhizoiden, welche in dichten Bündeln in ihren Achseln liegen. Da diese Rhizoiden in erster Linie der Wasserzufuhr dienen, wird durch die Schuppen eine Wasserabgabe nach unten hin verhindert, zugleich aber die Kapillaritätswirkung erhöht (Fig. 2 A).

Unmittelbar am Scheitel finden wir die Schuppen im Zusammenhang mit Papillen von keulenförmiger Gestalt (Fig. 3). Sie sind einzellig und sondern einen Schleim ab, welcher um den Vegetationspunkt eine denselben gegen Austrocknung schützende Hülle bildet, bei großer Feuchtigkeit aber eine zu starke Durchtränkung der meristematischen Gewebe des Scheitels verhindert.

Die für *Fegatella* charakteristischen „Schleimschläuche“ finden sich im interstitienlosen Speichergewebe. Schon in der Nähe des Scheitels zeigen sich einzelne Reihen von Zellen, die sich durch geringeren Längendurchmesser, aber größere Breite von den gewöhnlichen Zellen der unter den Luftkammern vorkommenden Schicht auszeichnen (Fig. 3). Auf dem Querschnitt haben sie kreisrunden, nicht polygonalen Umriß (Fig. 2 A). Chlorophyllkörner und Stärkeeinschlüsse fehlen ihnen vollständig, während sie in den Zellen des umliegenden Gewebes vorhanden sind. Etwas weiter vom Sproßende zurück zeigen diese Zellstränge einen wasserhellen, bei Alkoholmaterial schwach bräunlich erscheinenden Inhalt, der stark quellbar ist und das Volumen der einzelnen Zellen außerordentlich vergrößert; die Querzellwände werden aufgelöst, so daß wirkliche Schläuche entstehen. Das Vorkommen von Schleim ist schon makroskopisch zu er-

¹⁾ Ich vermute, daß diese Durchwachsungen identisch sind mit den Pilzhyphen, die man in den glatten Rhizoiden häufig findet. Vgl. pag. 388.

kennen; bei jedem Schnitt, den man durch die Mittelrippe des Thallus führt, tritt ein fadenziehender Inhalt heraus. Schneidet man mit Alkohol fixierte Objekte, so erscheinen die Schleimschläuche als von bloßem Auge sichtbare, weißliche Streifen. Bei genauerer Untersuchung ergibt sich, daß ihr Inhalt stark aufgequollen ist, so daß die angrenzenden Zellen zusammengepreßt oder zerrissen sind. Färbt man die Präparate mit Delafields Hämatoxylin, so zeigt sich oft eine Schichtung in mehr oder weniger konzentrischer Anordnung. In älteren Thallusteilen sind die Schleimgänge leer und desorganisiert¹⁾.

Während sich das Auftreten dieser Stränge auf die Mittelrippe beschränkt, finden sich in den seitlichen Thallusteilen verstreut einzelne Schleim enthaltende Zellen. Sie liegen ebenfalls im interstitienlosen Gewebe, meist in der Nähe der Luftkammerschicht, niemals in den Wänden dieser selbst oder in der Epidermis. Der Schleim zeigt auf frischen Schnitten dieselbe homogene Beschaffenheit und dasselbe chemische Verhalten, wie Prescher nachgewiesen hat²⁾; bei Alkoholmaterial tritt die gleiche Färbung ein, und läßt sich dieselbe Schichtung erkennen. Übrigens finden sich Übergänge zwischen Schleimzellen und Schleimschläuchen, indem oft 2 Schleimzellen hintereinander auftreten, oder die Schleimschläuche auf 2—3 Zellen reduziert sind.

Leitgeb schreibt dem Schleimgewebe einen Einfluß auf das Längenwachstum zu³⁾, während sie Prescher als Schwellkörper betrachtet, welche „die Säftespannung da auf das Maximum bringen sollen, wo es am nötigsten ist“⁴⁾. Ich möchte mich eher der Ansicht Göbels anschließen, nach welcher es der Wasserspeicherung zu dienen hätte. Die Schleimorgane ziehen das Wasser an und halten es fest; dadurch tragen sie auch sekundär zur Straffheit des Gewebes bei. Es scheint zwar auf den ersten Blick fraglich zu sein, ob eine Pflanze, die nur an ausgesprochen feuchten Standorten vorkommt, eines solchen Wasserspeichers bedürfe. Allein Göbel hat nachgewiesen, daß Einrichtungen zum Festhalten von Wasser nicht nur bei xerophyten Lebermoosen auftreten, sondern selbst bei solchen, welche an tiefend nassen Stellen leben⁵⁾. Wenn sich im Wasser nur geringe Mengen von Aschenbestandteilen finden, so müssen zur Gewinnung der nötigen Quantität derselben große Wassermengen

¹⁾ Schon Nees ab Esenbeck beobachtete diese Gebilde, deutete sie aber als horizontale Lufthöhlen (Naturgesch. d. eur. Leberm. 1838. pag. 188). Erst Göbel erkannte ihre Natur (Z. vgl. Anat. d. March. II. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. II. p. 529 ff.) Prescher beschrieb sie eingehend (D. Schleimorgane d. Marchantiaceen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. 1832. I. Abt. pag. 132/158.)

²⁾ loc. cit., pag. 149.

³⁾ Leitgeb, l. c.

⁴⁾ Prescher, l. c., pag. 154.

⁵⁾ Göbel, Org., pag. 279. Besondere Wassergewebe treten auch bei Phanerogamen auf, welche feuchte Standorte bevorzugen; selbst Mangrovepflanzen besitzen wasserspeichernde Einrichtungen. Vgl. Haberlandt, l. c., pag. 357.

verdunstet werden. Gewiß weisen die überaus großen Atemöffnungen zusammen mit dem für *Fegatella* charakteristischen Verdunstungsapparat darauf hin, daß die Transpiration bei dieser Pflanze eine ganz beträchtliche sein muß. Es kommt aber ein weiterer Umstand hinzu. *Fegatella* ist nämlich, trotz des feuchten Standorts, eigentlich nicht hygrophiler, sondern xerophytischer Natur, wie schon Golenkin vermutete¹⁾. Bei anhaltend trockener Witterung²⁾ führen viele Bäche, an deren Ufer *Fegatella* wächst, kein Wasser mehr; auch an Mauern und Felsen, die sonst berieselt werden, fehlt dann die Zufuhr. Die Pflanze müßte, wenn sie keine Einrichtung zum Festhalten des Wassers besitzen würde, zugrunde gehen. Nun vermag sie aber wochenlang ohne Wasseraufnahme doch mehr oder minder frisch zu bleiben; die Wasserentziehung ist demnach eine äußerst langsame. Bei Befeuchtung lebt sie rasch wieder auf. Die Ursache dieser Erscheinung muß, bei der doch sonst kräftigen Verdunstung, die durch ein Schließen der Atemöffnung nicht geregelt werden kann, das Vorkommen reichlichen Schleimes sein. Auch dadurch, daß sich die Schleimschläuche im leitenden interstitienlosen Gewebe finden und in der Richtung des Verlaufes von dessen Zellen liegen, wird eine Beziehung zwischen ihnen und dem Wasserleitungsgewebe wahrscheinlich. Da sie schon unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt auftreten, erhöhen sie den Schutz, den die Schuppen und Schleimpapillen demselben von außen zuteil werden lassen: Verhütung einer zu starken Austrocknung, welche die Teilungsvorgänge behindern könnte³⁾.

Die verschiedenen Gewebe, aus denen der Thallus besteht, sind am Aufbau desselben in ungleichem Maße beteiligt. Er ist in der Mitte am stärksten, da es hier zur Bildung einer Mittelrippe gekommen ist; die Hauptmasse derselben ist interstitienloses Gewebe, welches von den Schleimschläuchen durchzogen wird. Gegen den Rand hin wird der Thallus allmählich dünner. Von dieser Dickenabnahme wird die Luftkammerschicht am wenigsten betroffen. Die Kammern sind bis an den Rand hin ausgebildet und zeigen nur eine geringe Verminderung der Höhe. Sie grenzen zuletzt direkt an die untere Epidermis. Der äußerste Rand des Thallus ist eine einfache Zellschicht, welche zur Epidermis gehört und farblos erscheint.

Wie die meisten Lebermoose, ist auch *Fegatella* durch den Besitz von Ölkörpern ausgezeichnet (Fig. 1, 3, 4). Es sind

¹⁾ Golenkin, D. mykorhizaähnlichen Bildungen d. Marchantiaceen. (Flora. Bd. 90. 1902. pag. 218.)

²⁾ Wie sie gerade im Sommer 1904 herrschte.

³⁾ Nach Walliczek (Studien üb. d. Membranschleime veget. Organe. Jahrb. f. wiss. Bot. XXV. 1893. p. 209/277) ist die physiologische Funktion der Membranschleime von Blattepidermen und des Innern vegetativer Teile, sowohl oberirdischer wie unterirdischer, ebenfalls die Speicherung von Wasser und die Abgabe desselben zur Zeit des Bedarfs an das umliegende Gewebe. Daß der Schleim in alten Thallusteilen von *Fegatella* fehlt, findet seine Analogie bei den höhern Pflanzen darin, daß er auch in älterer Rinde und fertigen Blütenorganen fehlt, während er in unverkorkter Rinde und in den Knospen vorkommt.

dies rundliche oder ovale Gebilde, die aus einer Grundmasse, dem Stroma, und einer Menge feiner, eingelagerter Öltröpfchen bestehen. Sie besitzen im frischen Thallus eine bräunliche Farbe und können daher leicht von den Schleimzellen unterschieden werden; auch erfüllen sie die Zelle, in der sie liegen, nicht vollständig. Sie kommen in allen Teilen des Thallus vor, im interstitienlosen Gewebe, in der Epidermis und in den Schuppen. Die umgebenden Zellen bilden meist eine rosettenartige Figur, in ähnlicher Weise, wie man sie öfters im Umkreis der Rhizoidenzellen findet¹⁾.

Pfeffer²⁾, Küster³⁾ und Lohmann⁴⁾ haben die Ölkörper chemisch näher untersucht und gefunden, daß sie Sekretionsprodukte sind, die, einmal abgelagert, im Stoffwechsel selbst keine weitere Verwendung haben. Wohl aber kommt ihnen eine große biologische Bedeutung zu als Schutzkörper für die Pflanze. Bringt man unsere gewöhnlichen Schnecken zu einem unter einer Glasglocke befindlichen Rasen von *Fegatella*, so sieht man bald, daß sie eine große Abneigung gegenüber demselben zeigen. Selbst junge, zarte Pflanzen bleiben völlig unberührt, auch wenn die Tiere viele Tage haben hungern müssen. Stahl hat beobachtet, daß größere pflanzenfressende Tiere, z. B. Kaninchen, die Rasen ebenfalls gänzlich verschonen⁵⁾. Da mechanische Verteidigungsmittel der Pflanze fehlen, so ist es klar, daß die Sicherung vor Tierfraß lediglich von innern Organen abhängt, und es ist natürlich, dieselbe in dem terpertinartigen Geruch und dem eigentümlich bitteren Geschmack zu suchen. Es ist Lohmann gelungen, hierfür den Beweis zu erbringen. Er hat das ätherische Öl der Ölkörper isoliert und seine Terpennatur nachgewiesen. Mit demselben tränkte er dann Stücke von Filtrierpapier; sie blieben von den Schnecken verschont, während reines Filtrierpapier gefressen wurde. Es deuten übrigens auch das vorzugsweise periphere

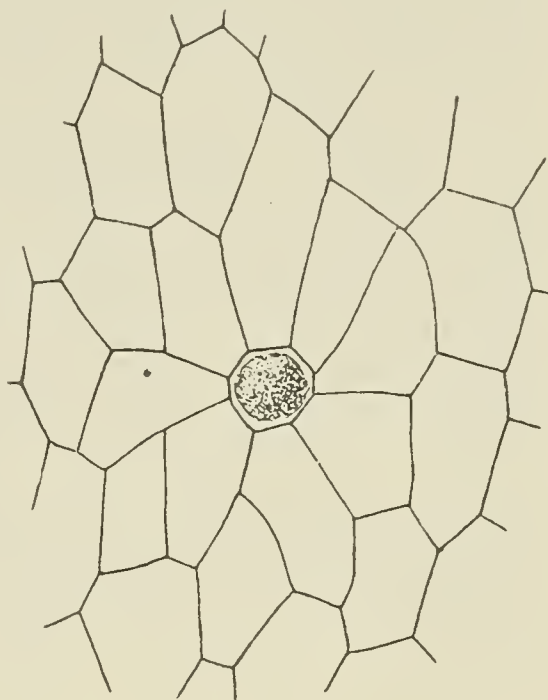


Fig. 4.
Ölkörperzelle (aus d. Epidermis eines reifen Sporogonienstandes) 400/1. Vgl. dazu die Fig. bei Warnstorf, *Hedwigia* XL, 1901, pag. 134.

¹⁾ Diese Ähnlichkeit hat Warnstorf (Üb. d. Rhizoideninitialen in den Ventralschuppen der March. *Hedwigia*. XL. 1901. pag. 132/135) dazu verleitet, die Ölkörperzellen in den Schuppen von *Fegatella* für Rhizoideninitialen zu halten. Vgl. dazu Quelle (Bemerk. *Hedwigia*. XLI. 1902. pag. 174—77).

²⁾ Pfeffer, *Flora*. 1874.

³⁾ Küster, *Die Ölkörper d. Lebermoose*. Inaug.-Diss. Basel 1894.

⁴⁾ Lohmann, *Beitrag z. Biologie d. Leberm.* (Bot. Zentr. Beihefte. XV. 1903. pag. 2.)

⁵⁾ Stahl, *Pflanzen u. Schnecken*. 1888. (*Jenaische Zeitschr. f. Nat. u. Medizin*. Bd. XXII. N. F. XV.)

Vorkommen der Ölkörper und ihr frühzeitiges Entstehen am Thallus auf ihre Schutzfunktion hin¹⁾.

III. Bau und Entwicklung der Sexualsprosse.

Fegatella conica ist dioecisch. Am Thallus selbst läßt sich aber weder in der äußern Erscheinung noch im innern Bau etwas erkennen, was darauf hinweisen könnte, ob wir eine männliche oder weibliche Pflanze vor uns haben.

Beiderlei Sexualorgane entstehen an mehrfach gabelig verzweigten Sproßsystemen. Bei den ♂ Pflanzen haben dieselben die Gestalt einer Scheibe, welche am Ende eines gewöhnlich gestalteten Thalluslappens demselben an- oder eingefügt ist (Fig. 5 C, Taf. XII, 1); bei den ♀ Exemplaren bilden sie zunächst kleine, außerordentlich kurz gestielte, im Thallus noch verborgene und deshalb äußerlich kaum wahrnehmbare Hüte, welche in der Fortsetzung der Mittelrippe liegen (Fig. 5 D, E). Daß die Scheibe des Antheridienstandes wie der Archegonien tragenden Hüte metamorphosierte Sproßsysteme sind, geht aus der Entwicklungsgeschichte und ihrem Bau im fertigen Zustande hervor.

¹⁾ Lohmann hat auch die chemische Zusammensetzung verschiedener Lebermoose untersucht (l. c.) und beim Thallus von *Fegatella* folgende Resultate gefunden:

Die zur Prüfung gelangende Trockensubstanz enthielt

Rohfett	2,3	‰
Gesamt N.	2,35	„
„ Eiweiß N.	2,08	„
Unverdaut N.	0,8	„
Rohfaser	12,0	„
Rohasche	9,4	„

Die Rohasche enthielt ihrerseits

0,46	‰ Kohle
6,2	„ Sand
9,7	„ CO ₂
82,8	„ reine Asche (= 7,8 ‰ der Trockensubstanz).

Die reine Asche setzte sich zusammen aus

Fe ₂ O ₃ (+ AlO ₂)	3,3	‰
Mn ₂ O ₃	Spuren	
Ca O	15,0	‰
Mg O	8,6	„
K ₂ O	36,6	„
Na ₂ O	6,4	„
P ₂ O ₅	7,8	„
SO ₃	13,3	„
Cl	6,4	„
Si O ₂	5	„
(ab O Cl ₂)	— 1,5	„
	100,9	„

Bedeutsam in dieser Zusammenstellung ist, daß die Asche kein J enthielt, das nach früheren Beobachtungen hätte vorhanden sein sollen. Die von Czapek aufgefundenen Stoffe Sphagnol u. Dicranumgerbsäure, die er für Schutzmittel hält, sind nach Lohmann eine Ursache der außerordentlichen Resistenz der Pflanzen gegen Verwesung.

A. Antheridienstand, Antheridien und Spermatozoide'n.

Die Antheridienstände werden im Frühjahr unmittelbar aus den Winterknospen gebildet.¹⁾ Diese zeigen meist zwei Scheitel und stellen demnach einen gegabelten Sproß dar. Mit der Wiederaufnahme des Wachstums nach der Winterruhe entwickelt sich der eine der beiden Scheitel in normaler Weise weiter zu einem gewöhnlichen, sterilen Sproß, beim anderen erfolgt nach jeweiliger Verbreiterung der Scheitelzelle im Vegetationspunkt rasch aufeinander eine dreimalige Gabelung, so daß ein scheibenförmiges Gebilde mit acht Scheitelzellen entsteht. Dicht hinter und über denselben werden die ersten Antheridien angelegt; die Erzeugung weiterer Geschlechtsorgane findet in akropetaler, also scheitelwärts fortschreitender Reihenfolge statt. Während der Bildung des Sexualsprosses hat sich der sterile Schwestersproß unbehindert weiter entwickelt; durch sein starkes Längenwachs-

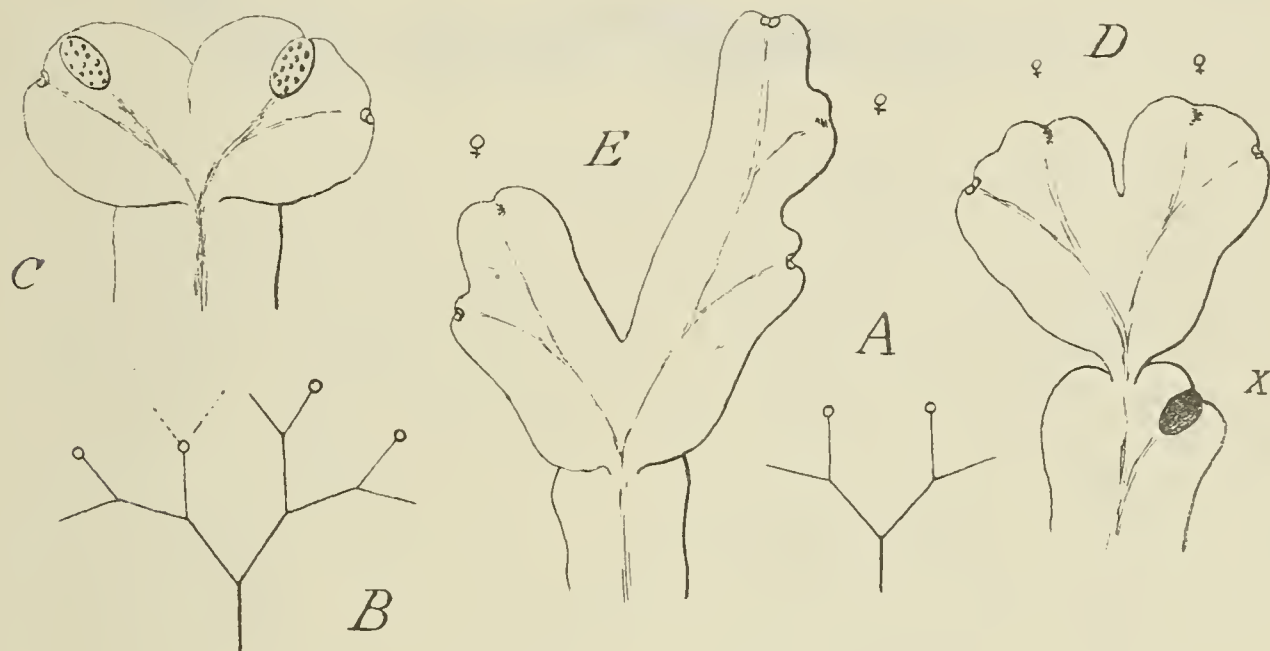


Fig. 5.

Anlage der Sexualsprosse. A, B Schema. C ♂ Pflanze. D, E ♀ Pflanzen.
Nat. Gr. x Stelle, wo der vorjährige Archegonstand sich entwickelte.

tum drängt er den Antheridienstand zur Seite, und es erscheint nun derselbe als eine seitliche Sprossung des Thallus (vgl. Fig. 5 E; ♂ u. ♀ Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung gleich). Umgekehrt kann aber auch der sterile Gabelzweig durch die Entwicklung des fertilen Sprosses in seinem Wachstum gehemmt oder unterdrückt werden; es findet sich dann die Antheridien-scheibe am Ende des ursprünglichen Muttersprosses (Taf. XII. 1). Öfters kommt es vor, daß beide Scheitel der Winterknospe sich gabeln, ehe ein fertiler Sproß angelegt wird (Fig. 5). Es sind alsdann vier Scheitel vorhanden, von denen die beiden inneren zu Antheridienständen werden (C). Da die letztern stark in die Breite wachsen, drängen sie die sterilen Sprosse vollständig zur Seite, so daß diese in beinahe diametral entgegengesetzten Rich-

¹⁾ Über den Bau der Winterknospen, s. p. 385.

tungen weiter wachsen. So gewinnen sie Raum, um sich völlig ungestört entwickeln zu können. Hierin haben wir den Grund dafür zu erblicken, daß die fertilen Zweige stets die inneren sind: die sterilen würden sich, wenn sie nicht außen wären, in ihrem Wachstum und ihrer Verzweigung gegenseitig hemmen. Auch dann, wenn ein Sexualsproß und ein steriler Zweig innen wären, käme es bei der reichen Verzweigung bald zu einer ungünstigen gegenseitigen Beeinflussung; wie die Verhältnisse tatsächlich liegen, kann am raschesten ein möglichst großes Terrain erobert

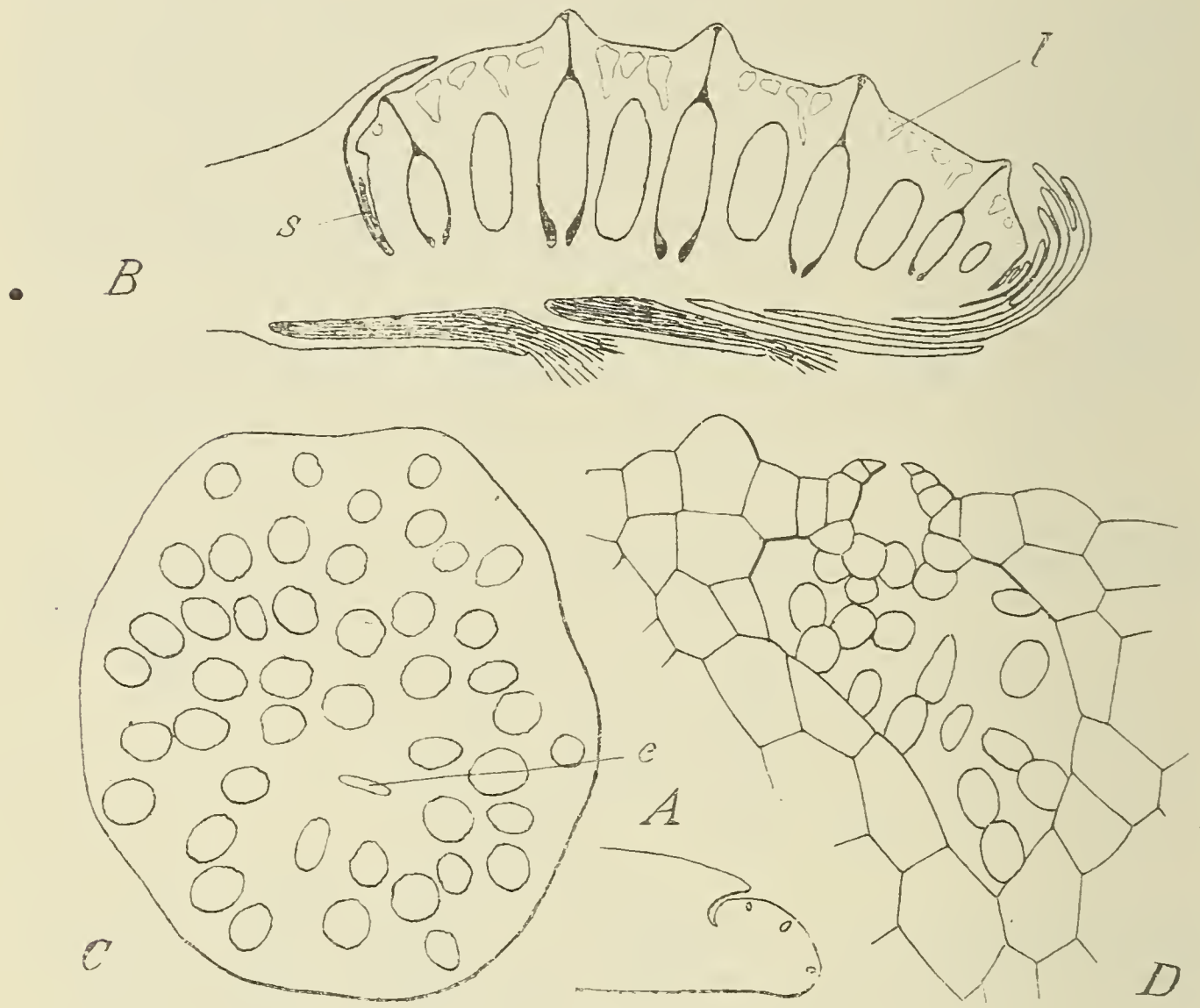


Fig. 6.

Antheridienstand. A. am Anfang d. Entwicklung $20\times$. B, C zur Zeit der Reife. B. Längsschnitt, C. Querschnitt parallel zur Oberfläche $15\times$. l Luftkammern, s. Schleimpapille, e. entleertes Antheridium. D. Atemöffnung aus dem Antheridienstand $400\times$.

werden, ohne daß die Ausbildung der Geschlechtssprosse beeinträchtigt wird.

Der fertige Antheridienstand ist in seinem Gesamtumriß eine etwas längliche, elliptische Scheibe (Fig. 6 C). Am Umfang zeigen sich, was ein Schnitt parallel zur Oberfläche leichter bemerkbar macht, ganz schwache Einbuchtungen, deren tiefste genau in der Mediane liegt. Der Oberseite dieser Scheibe sind die zahlreichen Antheridien eingesenkt, von denen, der Entstehungsfolge entsprechend, die äußersten die jüngsten sind (Fig. 5 B). Eine genaue Betrachtung ergibt, daß die Antheridien in den Ausbuch-

tungen der Scheibe näher an der Peripherie gelegen sind als in den Einbuchtungen. In ihrer sonstigen Verteilung lassen sie keine weitere Gesetzmäßigkeit erkennen: sie erscheinen regellos über die ganze Scheibe verteilt.

Ein Längsschnitt durch einen Antheridienstand zeigt die Antheridien in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien (Fig 6 B). Sie liegen je in einer tiefen, flaschenförmigen Einsenkung, deren Hals durch eine vorstehende, kegelförmige Papille führt und mit einer besonders ausgebildeten Spaltöffnung nach außen mündet. Die Epidermis bildet nämlich über dem obersten Teil des Halses eine etwas hervorgewölbte Decke, ähnlich wie wir sie bei den Atemöffnungen des Thallus gefunden haben (Fig. 7 o. o); nur besitzen alle Zellen dieselbe Breite, die letzten endigen keineswegs mit einem scharfen Rand, und die Öffnung ist außerordentlich klein. Zwischen den Ausmündungskanälen finden sich einzelne Luftkammern, deren Atemöffnungen von denjenigen des Thallus im Bau abweichen, dagegen einige Ähnlichkeit aufweisen mit den für *Marchantia polymorpha* typischen, schornsteinartig ausgebildeten (Fig. 6 D). Von der Unterseite der Epidermis sprossen dünnwandige Zellen in das Innere der Kammer hinein, welche die Öffnung sehr verengern und nicht selten beinahe zu verschließen scheinen. Die Kammern erstrecken sich zum Teil bis zu den Antheridien hinab; sie enthalten ein äußerst lockeres Gewebe, das mit dem Assimilationsgewebe in der Luftkammerschicht des Thallus übereinstimmt. Die Endzellen einzelner Fäden sind länglich, etwas zugespitzt und farblos; eigentliche Schnabelzellen fehlen indessen. Einige Epidermiszellen sind nach außen papillenartig vorgestülpt; sie erinnern wiederum an *Marchantia*, auf deren oberer Epidermis sich ebenfalls Papillen finden. Die Zellen zwischen den Luftkammern der Antheridienstände enthalten zahlreiche Chlorophyllkörner; auch Ölkörper sind reichlich vorhanden, in der Ausbildung, wie sie oben beschrieben worden ist (p. 341). In dem Gewebe zwischen den Antheridien finden sich Schleimzellen. Unter dem eigentlichen Antheridienstand, welcher dem mütterlichen Thallus aufsitzt, zieht sich interstitienloses Gewebe hin; es gehört der Mittelrippe desselben an. In der Rinne zwischen Rezeptakulum und Thallus treten Schleimpapillen auf (Fig. 6 B, s). Solche finden sich übrigens auch in den Gruben, in denen die Antheridien sitzen (s. unten). Wenn die Scheibe nicht im Thallus eingeschlossen ist (Taf. XII, 1), so können wir mehrere Schuppenreihen wahrnehmen, die den Ausbuchtungen derselben entsprechen. — Der gesamte Bau der Antheridienstände zeigt also deutlich, daß dieselben nichts anderes sind als metamorphosierte, stark verkürzte Sproßsysteme. Denkt man sich die Ausbuchtungen der Scheibe stärker und diese letztere auf einem Stiele emporgehoben, so entsteht der bekannte, für die ♂ Pflanzen von *Marchantia polymorpha* typische Sexualsproß.

Die Entwicklung des einzelnen Antheridiums stimmt in den wesentlichsten Zügen mit den Befunden von Stras-

burger¹⁾ u. Kny²⁾ an *March. polymorpha* überein; die auftretenden Hauptunterschiede sind fast durchweg auf veränderte Raumverhältnisse zurückzuführen. Jedes Antheridium geht aus einer einzelnen Oberflächenzelle des jungen Rezeptakulums hervor; diese Zelle, die dem zweiten Segment dorsalwärts angehört, wölbt sich nach außen vor und teilt sich dann durch eine Querwand in eine obere und eine untere Zelle (Fig. 7 a, b). Jene wird zur Mutterzelle des Antheridiums, diese zum Stiel. In der ersteren erfolgen sukzessive mehrere weitere Querteilungen, meist 3—4 (Fig. 7 c); es können deren aber auch mehr auftreten, so daß die

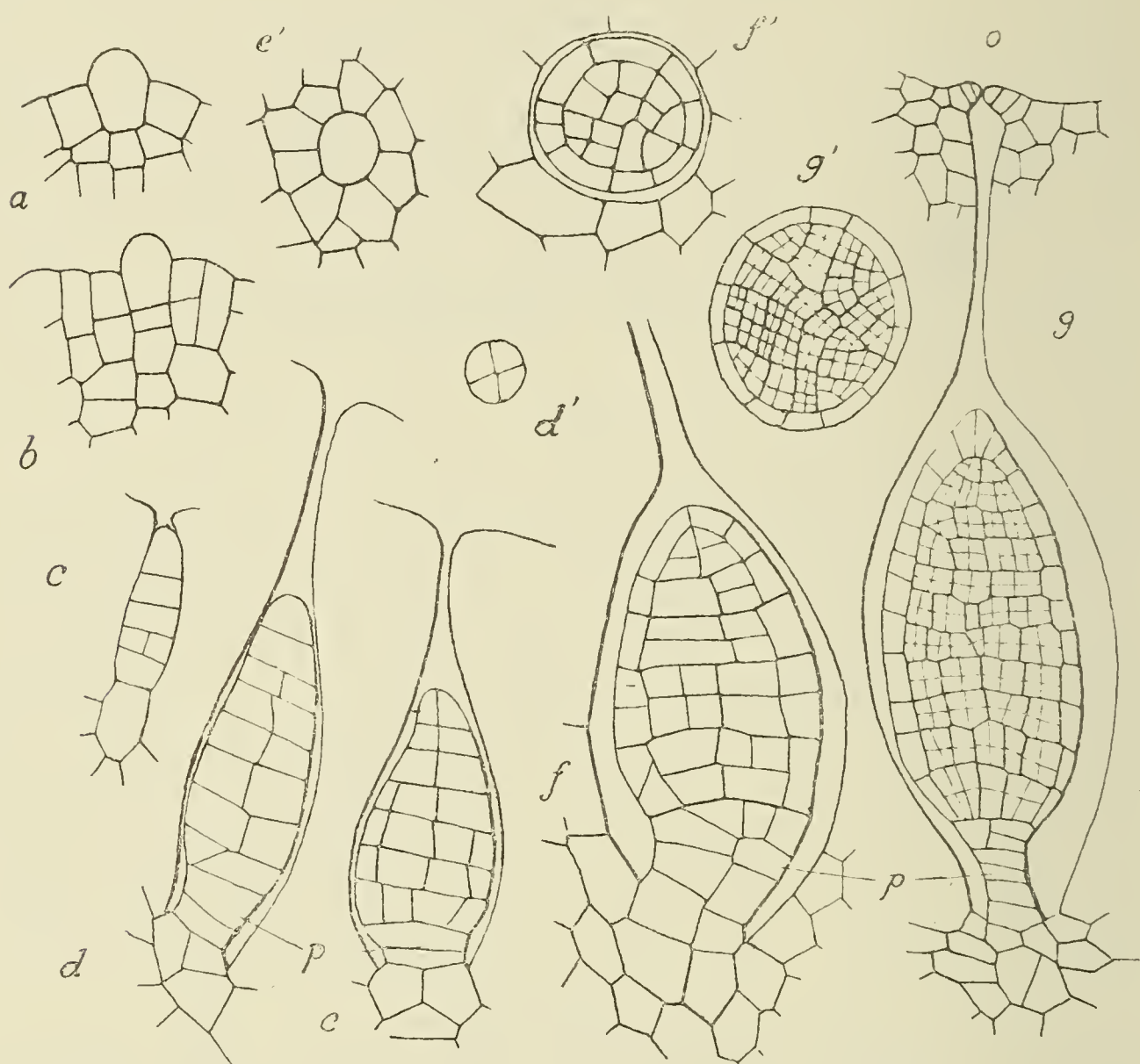


Fig. 7.

Entwicklung des Antheridiums a-f¹ $\frac{400}{1}$, g-g, $\frac{220}{1}$. o. Auswurfsöffnung für die Spermatozoiden. p. Fuß.

Zahl der übereinander liegenden Zellen bis acht beträgt, ohne daß zuvor eine Längsteilung erfolgt ist. Es hängt die Zahl der Querteilungen offenbar von der Schnelligkeit des Wachstums des Rezeptakulums ab; bei rascher Entwicklung desselben wird das Antheridium eingengt und kann sich anfangs nur nach einer Richtung teilen. Die Längsteilungen, die von der Basis des eigentlichen Antheridiums aus nach der Spitze hin fortschreiten,

¹⁾ Strasburger, D. Geschlechtsorgane u. d. Befruchtung b. *March. pol.* (Prings. Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 409|22.)

²⁾ Kny, l. c., p. 378 f.

teilen die vorhandenen Stockwerke in zwei, dann in vier Zellen, welche, vom Scheitel aus gesehen, die Form von Kreisquadranten haben (d, d¹). Diese Längswände treffen nicht immer aufeinander. Die nächstfolgende Teilungswand ist periklin, parallel zur Außenfläche des Antheridiums (e); dadurch wird jeder Kreisquadrant in eine äußere und eine innere Zelle zerlegt. Die Gesamtheit der äußeren Zellen liefert die Wandung des Antheridiums; aus den inneren Zellen entstehen die Spermatozoidenmutterzellen. Noch bevor diese Teilung im obersten Stockwerk vor sich gegangen ist, haben sich die unteren Antheridialzellen schon weiter zu teilen begonnen. Die innere Zelle jedes Stockwerks zerfällt durch drei aufeinander senkrecht stehende Wände in acht ungefähr würfelförmige Zellen (f, f¹). Während dann der soeben geschilderte Teilungsprozeß sich auch in den oberen Stockwerken vollzieht, schreitet die Teilung in den neuen unteren Zellen in gleicher Weise weiter, so daß ein System von tesseralen Zellen entsteht, welche schließlich die Spezialmutterzellen für die Spermatischen (Spermatozoidmutterzellen) abgeben (g, g¹). Die Scheidewände der einzelnen Zellen treffen fast stets aufeinander, so daß diese kontinuierliche Reihen bilden; nur an dem gebogenen Rande der Antheridien ist die regelmäßige Anordnung der Zellen hier und da unterbrochen. Auch lassen sich der immer feiner werdenden Wände wegen die ursprünglicheren Mutterzellen in späteren Entwicklungsstadien meist noch deutlich verfolgen.

Gleichzeitig mit den Antheridialzellen teilen sich auch die Wandzellen, indessen nur durch solche Wände, die auf dem Umfang senkrecht oder wenig schief stehen (f, g), so daß die Wandung stets einschichtig bleibt. An der Spitze des Antheridiums ist die Wandung in ein zapfenartiges Gebilde vorgezogen (g), das in den Halskanal vordringt. Die Stielzelle, die zu Anfang der Antheridiumentwicklung gebildet wurde, hat sich während dieser Vorgänge ebenfalls geteilt; durch Querwände ist sie in 5—6 Stockwerke zerfallen, von denen die obersten durch Längsteilung wieder 2—4 Zellen bilden können (f, g).

Gleichzeitig mit dem Antheridium wächst auch das umliegende Gewebe. Indem dessen Zellen sich rascher vermehren als diejenigen des Antheridiums, besonders durch perikline Wände, wächst es rasch über die Geschlechtsorgane hinaus, so daß diese gleichsam in das Rezeptakulum hineinversenkt werden. Das Gewebe desselben schließt über den Antheridien wieder zusammen und läßt nur einen engen, kanalförmigen Hohlraum frei, durch den später die Spermatozoiden entleert werden. Die diesem Kanal zunächst gelegenen Oberflächenzellen der Scheibe bilden durch rascheres Wachstum eine kegelförmige Hervorragung (Fig. 6); die epidermalen Randzellen, welche an den Kanal anschließen, teilen sich 2—3 mal durch bloß antikline Wände, wodurch eine Art Spaltöffnung entsteht (s. oben). Die Luftkammern werden schon mit den Antheridien angelegt, in ähnlicher Weise wie am Thallus (Fig. 14B); das starke Dickenwachstum und die dichte Stellung

der Geschlechtsorgane aber bewirken weiterhin eine abweichende Ausbildung, indem sie nach unten etwas kegelförmige Gestalt annehmen (Fig. 6). Auch die Atemöffnungen entwickeln sich nicht wie diejenigen des Thallus; wohl tritt wie dort die Epidermis über die Oberfläche der Scheibe etwas hervor: doch werden nur 3—4 Ringe gebildet, die beinahe übereinanderliegen (Fig. 6 D). Dagegen werden Zellen vom basalen Ring aus nach innen abge-sondert.

Die Wände des Antheridiums liegen den Seitenwänden der flaschenförmigen Vertiefung im Rezeptakulum nicht allseitig an, so daß, besonders an der Basis, ein freier Raum übrig bleibt. Bei reifenden Antheridien wachsen einzelne Zellen vom Grunde aus in denselben hinein und werden zu einzelligen, keulenförmigen Paraphysen, die nach Form und Inhalt vollständig den Schleimpapillen am Vegetationspunkt des Thallus gleichen.

Die Spermatogenese (Taf. XII. 11—24) verläuft bei *Fegatella* im allgemeinen in der gleichen Weise, wie von Ikeno vor kurzem für *Marchantia polymorpha* beschrieben wurde¹⁾. Das Zytoplasma der tesseralen Antheridialzellen weist eine größere Zahl kleinerer und größerer Vakuolen auf. Der Kern ist von demselben scharf abgesetzt: in seinem Innern sind mehrere dunkle Körperchen zu sehen, während ein größerer Nukleolus stets fehlt, wahrscheinlich weil die Kerne in fortdauernder Teilung begriffen sind. Die Teilung eines Kernes wird dadurch eingeleitet, daß sich eine schnabelartige Verlängerung desselben bildet (11). Etwas später hat er eine mehr regelmäßige, längliche Form angenommen; an den beiden Enden zeigt sich je eine Spindel mit feinen Fasern (12), deren Pole sich im Zytoplasma, nur in geringer Entfernung von der Kernmembran, befinden. Die dunkeln Körperchen, die Chromatinkörperchen, haben die Mitte des Kernes eingenommen. Der Umriss des letztern verliert sich; die Spindelfasern reichen bis in die Mitte, und die Chromosomen, acht an der Zahl, ordnen sich zur Äquatorialplatte an. Es sind kurze, dicke Gebilde, welche sich alsbald in die Richtung der Fasern stellen (13). Es erfolgt nun ihre Teilung, worauf die Tochterchromosomen gegen die Pole rücken (14). Auf dem nächsten Stadium sehen wir die zwei Tochterkerne fertig gebildet: sie entsprechen in ihrem Bau dem anfangs beschriebenen Kern (15). Zentrosomen konnte ich an den Spindelpolen der beschriebenen Prä-

¹⁾ Ikeno, Beitr. z. Kenntnis d. pflz. Spermatogenese: Die Spermatog. v. *March. pol.* Bot. Zentr., Beih. XV, 1903. p. 65 88. Als das günstigste Material für die Untersuchung der Chromosomen erwies sich solches, das mit 96 % Alkohol fixiert worden war. Die Objekte wurden in Schnitte von 3 μ zerlegt und mit Delafields Hämatoxylin gefärbt; indessen ergaben auch schon 6 μ dicke Schnitte ganz günstige Bilder. Für das Studium der Zentrosomen wurde Material mit der schwächeren Flemmingschen Lösung fixiert und nach Zerlegung in 3—6 μ dicke Schnitte mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin gefärbt, mit und ohne Vorfärbung, ferner auch das Flemmingsche Dreifärbungsverfahren angewendet. Es gelang mir aber nicht hiermit sehr befriedigende Resultate zu erzielen.

parate, die mit Alkoholmaterial hergestellt werden waren, keine wahrnehmen; da ich sie aber bei der Bildung der Spermatozoiden habe konstatieren können, so zweifle ich nicht daran, daß sie sich hier schon finden. Auch stimmt die Ausbildung des Kerns mit der von Ikeno bei *Marchantia* beschriebenen überein, wo dieser Forscher sie beobachten konnte. Nach ihm tritt das Zentrosom zuerst in dem Schnabelfortsatz des Kerns auf (11); es durchbricht die Kernmembran und teilt sich in zwei, welche sich voneinander entfernen und an die entgegengesetzten Seiten des Kerns begeben. Eine radiale Anordnung von Strahlen um den Spindelpolkern konnte ich ebenso wenig wie Ikeno wahrnehmen, dagegen eine etwas hellere Partie im Zytoplasma. Im Asterstadium konnte Ikeno die Zentrosomen nur noch gelegentlich erkennen; im Dispirem waren sie verschwunden.

Ikeno hat auch als erster nachgewiesen, daß die Spermatozoiden von *Marchantia polymorpha* nicht direkt aus den tesseralen Zellen des Antheridiums hervorgehen, sondern daß letztere vorher eine diagonale Teilung erfahren, ohne daß eine Scheidewand zwischen den beiden Tochterzellen gebildet wird. Erst diese sind die eigentlichen Spermatiden oder Spermatozoidenmutterzellen, so daß die tesserale Antheridialzelle als Mutterzelle der Spermatiden, nicht der Spermatozoiden, betrachtet werden muß. Ganz dieselbe Entstehung haben die Spermatozoiden von *Fegatella*. Bei der Bildung der Spermatiden nimmt die Spindelachse in der würfelförmigen Zelle des Antheridiums eine schiefe, diagonale Stellung ein (16), statt wie bei den frühern Teilungen mit einer Wandung parallel zu sein. Der Modus der Kernteilung stimmt im übrigen mit demjenigen bei Bildung der Antheridialzellen überein. Ist die Zellteilung vollzogen, so zeigen die Plasmamassen Dreiecksform mit abgerundeten Ecken (18). Das Zentrosom ist zunächst im rechten Winkel gelegen, wo es sich bei der Teilung befunden hat. Dann rückt es in einen der spitzen Winkel des Dreiecks; hierbei kommen die Zentrosomen, welche den beiden Schwesterspermatiden angehören, nebeneinander oder einander entgegengesetzt zu liegen (19). Nun strecken sie sich in Länge; sie sind dabei der Oberfläche der Plasmamasse dicht angeschmiegt (20). Wie bei *Marchantia* tritt in diesem Stadium ein ziemlich großer, rundlicher Körper auf, der die gleiche Färbung wie das Zentrosom aufweist, aber nie in einer Zellecke gelegen ist. Dieser Körper ist, nach der Bezeichnungsweise Ikenos, der „chromatoide Nebenkörper“¹⁾. Nunmehr rundet sich die Spermatide ab. Es bildet sich zwischen Zentrosom und Kern ein Verbindungsstück aus, bei dessen Aufbau wahrscheinlich der chromatoide Nebenkörper beteiligt ist; wenigstens nimmt er an Größe ab (21). Der Kern verlängert sich und wird schmal und bogenförmig. Vom Zentrosom aus werden zwei lange Zilien gebildet, die zunächst dem Plasmakörper dicht anliegen und ihn umfassen (22). Dieser schwindet immer mehr zusammen; eine

¹⁾ Ikeno, l. c., p. 78.

Zeit lang bleibt er noch als dürftiger Rest am hintern Ende des entstandenen Spermatozoids haften (23), um schließlich ganz zu verschwinden.

Die fertigen Spermatozoiden bestehen aus einem dickern, 13—20 μ langen Körper und zwei etwa doppelt so langen, feinen, fadenförmigen Zilien¹⁾. Der Körper ist leicht spiralig gewunden (24).

Unmittelbar vor der Entleerung aus dem Antheridium sieht man je zwei Spermatozoiden noch gerollt und dicht nebeneinander in einer Zelle eingeschlossen. Bei der Reife werden diese Spermatidenmutterzellen, nicht die einzelnen Spermatozoiden, herausgepreßt. Erst außerhalb des Rezeptakulums werden diese durch Auflösung der einschließenden Wandung frei.

Die Entleerung der Antheridien findet in einer für *Fegatella* sehr charakteristischen, von *Marchantia* abweichenden Weise statt. Wird ein Wassertropfen auf eine reife Antheridien-scheibe von *Marchantia* gebracht, so breitet sich derselbe rasch über deren Oberfläche aus und erscheint alsbald milchig getrübt²⁾: bei mikroskopischer Untersuchung ergibt sich, daß der Tropfen eine Unzahl noch geschlossener Spermatidmutterzellen enthält. Wird der gleiche Versuch mit *Fegatella* ausgeführt, so bleibt der Tropfen liegen, ohne sich zu trüben, oder er wird rasch aufgesogen. Bringt man dagegen über reifen Rezeptakeln ein Deckglas oder einen Objektträger an, in einer Entfernung bis auf 4 cm vom Thallus entfernt, so kann man nach einiger Zeit auf demselben einen milchigen Tropfen beobachten, der sich voller Spermatozoiden erweist. Es hat also eine explosive Entladung des Antheridieninhalts stattgefunden³⁾.

Ich versuchte die Bedingungen festzustellen, welche die Entleerung der Antheridien verursachen oder befördern. Es ergab sich, daß die Entladungen besonders zahlreich erfolgen, wenn die Pflanzen dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt werden. Ein Thallusrasen wurde um 1/2 4^h aus dem Schatten an die Sonne gebracht. Von bloßem Auge oder mit der Lupe konnte zunächst keine Entleerung wahrgenommen werden. Sodann wurde in einer Höhe von 2 cm über der Pflanze ein Objektträger angebracht. Im Verlaufe von zwei Stunden war er über und über mit milchigen Tropfen bespritzt, welche alle Spermatozoiden enthielten. An trüben Tagen und im Schatten konnten ebenfalls Explosionen konstatiert werden, wenn auch weniger zahlreich als im Sonnenlicht; selbst im Dunkeln fanden vereinzelte Entladungen statt. Nach Cavers sollen solche beim Überführen

¹⁾ Besonders deutlich treten die Zilien an solchen Objekten hervor, die man auf dem Objektträger eintrocknen ließ und mit Fuchsin (= Methylgrün) färbte.

²⁾ Strasburger, Bot. Praktikum. IV. Aufl. 1902. p. 483.

³⁾ Ein ähnliches Ausspritzen des Spermatozoidenkreises ist meines Wissens noch bei keiner anderen *Marchantiacee* beobachtet worden. Dagegen erwähnt Göbel eine ähnliche Erscheinung für *Frullania* (Org. pag. 238. Anm.). Bei *Fegatella* hat zuerst Cavers (1902) die explosive Entladung beobachtet (Explosive discharge of Antherozoids in *Feg. con.* Ann. of Bot. XVII. p. 270).

der Pflanzen vom Schatten an die Sonne augenblicklich stattfinden, zuerst in rascher Aufeinanderfolge, nach einigen Minuten etwas langsamer, worauf sie ganz eingestellt werden. Es gelang mir nicht, diese Beobachtung bestätigen können, obwohl ich den Versuch mit vielen Thallusrasen, mit Rezeptakeln in allen möglichen Reifezuständen, wiederholt habe. Dagegen konnte ich konstatieren, daß große Bodenfeuchtigkeit die Entleerung der Antheridien fördert. Hält man die eine von zwei sonst vom gleichen Rasen stammenden Kulturen feucht, so ergibt sich bald, daß nach einer bestimmten Zeit bei ihr viel zahlreichere Entladungen stattgefunden haben. Es scheinen mir daher für das Ausspritzen des Spermatozoidenbreies zwei Bedingungen notwendig zu sein: Feuchtigkeit und Wärme. Die Wirkung der Insolation bei den Versuchen läßt sich auf die stärkere Erwärmung zurückzuführen. In der freien Natur kann das Sonnenlicht wegen des ausschließlichen Vorkommens an schattigen Standorten für die Entladung der Antheridien von *Fegatella* sowieso nicht inbetracht kommen.

Wenn wir die Frage nach dem Mechanismus des Entleerungsvorgangs zu beantworten suchen, so müssen wir nicht nur die Antheridienwandung, sondern auch das zwischen den Antheridien befindliche Gewebe inbetracht ziehen. In diesem sind zahlreiche Schleimzellen enthalten. Von dem Vorkommen des Schleims in den Rezeptakeln kann man sich schon makroskopisch überzeugen; führt man durch ein solches einen Schnitt, so bleibt auf dem Messer eine milchige Flüssigkeit liegen, die sich durch ihre fadenziehende Eigenschaft und durch die Färbung mit Methylenblau als schleimhaltig zu erkennen gibt (sie ist getrübt durch Spermatischenmutterzellen). Unter Umständen, welche eine starke Transpiration begünstigen, also bei bedeutender Wärme und genügender Bodenfeuchtigkeit wird ein lebhafter Transpirationsstrom hervorgerufen; der Schleim absorbiert einen Teil des aufsteigenden Wassers, und es tritt eine merkliche Volumenvergrößerung ein. Dieselbe bewirkt ein Zusammenpressen des Antheridiums, das gestreckt und in den Mündungskanal vorgeschoben wird, was um so eher geschehen kann, als die Antheridienwandung am Scheitel einen leicht zugespitzten Zapfen bildet. Da auch in ihren Zellen selbst ein hoher Turgor herrscht, besonders im basalen Teil, wo die Paraphysen wasseranziehend wirken, wird der Spermabrei zusammengedrückt; es kommt zu einer wachsenden Spannung, bei deren plötzlicher Auslösung ein einmaliges, momentanes Herauspressen des gesamten Inhalts erfolgt. Der ganze Vorgang wird leicht verständlich, wenn man ihn mit der Wirkungsweise eines „Spray“-apparates vergleicht: die Antheridienwandung entspricht der Wand des Gummiballs, welcher mit der Hand zusammengedrückt wird; diese ist durch das schleimhaltige Zwischengewebe ersetzt, und das Spritzrohr wird dargestellt durch den zapfenartigen Fortsatz des Antheridiumscheitels einerseits und den ganzen, auf einer hervorragenden Papille endenden Mündungskanal

anderseits¹⁾. Nachdem die Wand gesprengt ist, wird auch der Inhalt einzelner Antheridiumwandungszellen selbst mit den Spermatidenmutterzellen herausgespritzt; regelmäßig findet man in der ausgeworfenen Masse eine größere Anzahl von Chlorophyllkörnern liegen²⁾.

Nach der Entleerung liegen die Wände der Antheridien als schlaffe, leere Schläuche in den Gruben des Rezeptakulums. Öfters zeigen sie sich im Querschnitt gestreckt (Fig. 6 C. e); dies ist darauf zurückzuführen, daß bei der Volumenzunahme durch Quellung der Druck in der einen Richtung etwas größer war als in der andern. Auch sind die Wände der Zellen des Zwischengewebes meist zerrissen.

B. Archegonienstände und Archegonien.

Die Archegonienstände werden in gleicher Weise angelegt wie die männlichen Rezeptakeln; beide sind daher auf den frühesten Entwicklungsstufen einander sehr ähnlich (Fig. 6 A. Fig. 8 A). Indessen findet die Bildung des weiblichen Standes aus der Winterknospe noch nicht bei der Wiederaufnahme der Lebensprozesse, sondern erst nach der Aussaat der Sporen statt, also Ende April oder Anfang Mai. Sie ist alsdann bereits zu einem ziemlich entwickelten Sproß herangewachsen. Untersucht man aber die Sprosse näher, die aus einer einzigen Winterknospe entstanden sind, so findet man die gleiche Regelmäßigkeit in der Anordnung der Sexualsprosse wie bei den ♂ Pflanzen: nach einer doppelten Gabelung sind die fertilen Sprosse immer die innern (Fig. 5 D). Treten die Archegonienstände erst bei der dritten Verzweigung auf, so werden sie auch dann nach innen angelegt. Abweichungen, die ziemlich häufig vorkommen, lassen sich bei genauer Prüfung immer auf die ungleiche Entwicklung oder unterbliebene Weiterbildung einzelner Sprosse zurückführen. So erscheinen wegen stärkeren Wachstums des sterilen Sprosses die Archegonienstände wie die Antheridienscheiben als seitliche Auspressungen (Fig. 5 E). Die Ursache dieser Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der ♀ Rezeptakeln ist dieselbe wie bei den ♂ Pflanzen (vgl. p. 344).

Die Archegonien werden, den Antheridien entsprechend, auf der dorsalen Seite des ganz jungen Rezeptakulums, dicht hinter den Vegetationspunkten, angelegt. Hierauf tritt aber ein lebhafteres Breitenwachstum an der oberen Wölbung desselben ein; die Zellen werden so am Rande bedeutend größer und zeigen jetzt im Längsschnitt durch den Stand einen fächerförmigen Verlauf. Die Scheitelzellen selbst sowie die hinter ihnen liegenden Archegonienanlagen werden dadurch zunächst an

¹⁾ Göbel vergleicht in seiner Organogr. (p. 238) den Entleerungsmechanismus der Lebermoosantheridien überhaupt mit einem Sprayball; bei *Fegatella* ist aber die Analogie eine viel weitgehendere, da hier ein wirkliches Ausspritzen erfolgt.

²⁾ Sie erleichtern wegen ihrer Färbung das Aufsuchen der beinahe farblosen Spermatozoiden unter dem Mikroskop außerordentlich.

den seitlichen Rand des Rezeptakulums gerückt (Fig. 8 A); da das stärkere Wachstum auf der Oberseite immer noch fort dauert, gelangen sie weiter auf die Unterseite und kommen schließlich in eine schmale Rinne zu liegen, in deren innersten Winkel die Scheitelzellen wahrnehmbar sind (Fig. 8 B, Fig. 9 f). Der ganze Archegonienstand hat so eine hutförmige Gestalt angenommen; der basale Teil desselben, in welchem verhältnismäßig nur wenig Zellteilungen stattfanden, ist zum Stiel des Hutes geworden.

Die ♀ Rezeptakeln sind wie die Antheridienstände das Ergebnis einer dreimaligen Gabelung des ursprünglichen Sprosses. Daher werden auch die Archegonien ziemlich gleichzeitig an

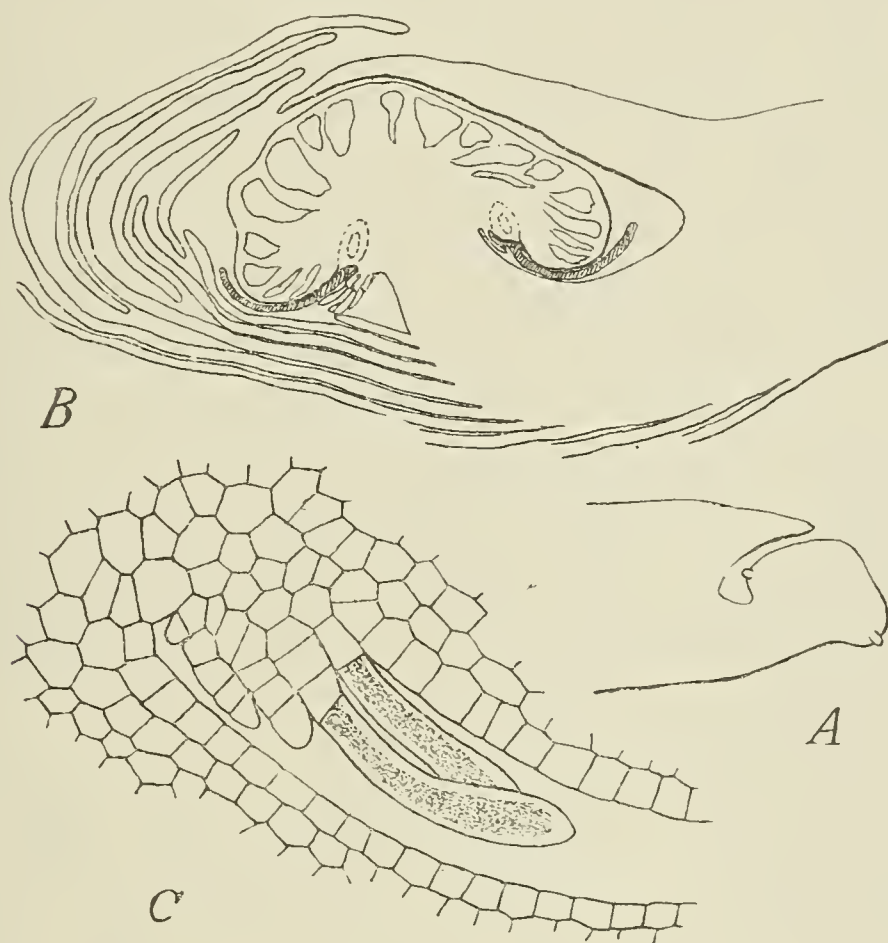


Fig. 8.

Archegonienstand. A. Ein frühes Stadium der Entwicklung $50/1$.

B. Zur Zeit der Archegonienreife $38/1$. C. Hutrinne mit Schleimpillan $220/1$. Die Archegonhalse schraffiert.

allen acht Scheiteln des Standes angelegt, je eines hinter einem Vegetationspunkt, seltener zwei. Sie sind ungefähr gleich weit voneinander entfernt; nur diejenigen, welche der Medianen der rückwärts gerichteten Seite zunächst liegen (auf der Medianlinie selbst werden keine Archegonien gebildet), sind etwas weiter voneinander entfernt (Taf. XII, 2, 3). Sie finden sich auf den beiden äußersten Sprossen des zur Scheibe abgerundeten Gabelungssystems. An einem Hut mit reifen Archegonien ragen die Halse derselben über den Rand hinaus. Sie liegen in schwachen Einbuchtungen, die dadurch entstanden sind, daß an den Stellen, wo die Archegonien und Scheitelzellen am jungen Rezeptakulum lagen, die Umkrümmung nach unten eine gesteigerte, raschere war; die steril bleibenden Partien, die den verwachsenen Seiten-

lappen der ursprünglichen Einzelsprosse entsprechen, sind deshalb etwas mehr nach außen gewölbt. Nur die beiden äußersten Lappen des Sproßsystems sind noch deutlicher einzeln zu erkennen; da die basalen Partien allein miteinander verschmolzen, blieb am Rande eine Bucht, die aber notwendigerweise steril sein muß (Taf. XII, 2, 3).

Wenn wir die Archegonienstände von *Fegatella* mit den bekannten ♀ Rezeptakeln von *Marchantia polymorpha* vergleichen, so finden wir im wesentlichen vollständige Übereinstimmung. Die Schirmstrahlen, die für *Marchantia* so charakteristisch sind und in der Zahl neun auftreten, entsprechen in ihrer Lage den Ausbuchtungen des Hutes von *Fegatella*; sie liegen zwischen den Archegongruppen und neben den beiden hintern derselben gegen die Mediane zu. Ein junges ♀ Rezeptakulum von *Marchantia*, an welchem die Schirmstrahlen erst als schwache Wölbungen des Randes ausgebildet sind, weist in dieser Beziehung die größte Ähnlichkeit mit dem Archegonienstand von *Fegatella* auf.¹⁾ Die Unterschiede sind, was die Entstehung des Hutes anbetrifft, sekundärer Natur. Bei *Marchantia* beträgt die Zahl der Archegonien, welche in einer Bucht zwischen den Schirmstrahlen auftreten, 14 und mehr, die in akropetaler Reihenfolge angelegt werden, während an deren Stelle bei *Fegatella* ein einziges Archegonium auftritt. Es ist aber durchaus nicht selten, daß auch hier zwei Archegonien an einem Sproßscheitel vorkommen, ihre Entstehungsfolge ist dann ebenfalls akropetal (doch gelangt später nur eines zur Weiterentwicklung). Daß bei *Marchantia* im Hutschiel zwei Rinnen, bei *Fegatella* nur eine auftreten, ist kein unterscheidendes Merkmal von Bedeutung.

Wenn die morphologische Deutung des Hutes bisher Schwierigkeiten bereitet hat,²⁾ so liegt der Grund darin, daß nicht immer acht Archegonien in so deutlichen Scheiteltaschen angelegt werden, sondern öfters nur 5—7, am meisten indessen sechs. Damit verändert sich auch die Form des Hutes; er ist 5—7 eckig, wodurch die Ähnlichkeit mit *Marchantia* gestört ist. Der Grund für diese Reduktion der Archegonien ist nicht schwer zu finden. Wir wissen, daß beim Thallus oftmals die Weiterbildung eines Sprosses unterbleibt oder zwei Schwestersprosse sich in ihrer Verzweigung und Entwicklung sehr verschieden verhalten (Fig. 5E). In gleicher Weise können bei der Anlage des ♀ Rezeptakulums eine oder mehrere Gabelungen unterbleiben; das Resultat ist dann ein Sproßsystem mit 5—7 statt acht Scheiteln.

Der Archegonienstand ist an der Oberseite wie in den Randpartien der Unterseite von einer großen Zahl mehr oder weniger tiefen Luftkammern durchzogen (Fig. 8B), welche durch Wände aus einer Zellschicht voneinander getrennt sind. Sie münden

1) Vgl. Fig. 13 in Kny, l. c., p. 382, die ein junges, ♀ Rezeptakulum von unten gesehen darstellt (nach Leitgeb), mit unserer Taf. XII, 3.

2) Vgl. Leitgeb, Unt. d. Leberm. VI, und Schiffner in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenform., Hepat., Lief. 91, p. 35.

nach außen mit einer Atemöffnung, die übereinstimmt mit den Spaltöffnungen der Antheridienscheiben und ihre Ausbildung ähnlichen Druckverhältnissen verdankt. Assimilationszellen, wie sie in den Luftkammern des Thallus oder der ♂ Rezeptakeln vorhanden sind, fehlen zur Zeit der Archegonienreife; dies beruht wohl darauf, daß der Hut dann noch im Thallus eingeschlossen ist. Dagegen kommen vereinzelte Chlorophyllkörner bereits in allen Zellen der Kammerwände vor. Das übrige Gewebe des Hutes ist typisches interstitienloses Gewebe; in der Nähe der Luftkammerschicht treten Schleimzellen auf. Auf der Unterseite des Archegonienstandes, zwischen Hut und Stiel, finden sich die für wachsende Scheitel charakteristischen Schuppen und Schleimpapillen (Fig. 8C); sie werden später durch zahlreiche Rhizoiden ersetzt, welche vom basalen Teil des Hutes aus ihren Ursprung nehmen. Der Stiel ist rundlich und besitzt an der gleichzeitigen Unter- und Vorderseite eine Rinne, welche die Fortsetzung von der Thallusmittelrippe bildet. Dementsprechend entspringen aus seiner der Höhlung zugekehrten Epidermis Rhizoiden, welche sie der Länge nach durchziehen. Bei ganz jungen Hüten fehlen sie noch, wie ja auch an sterilen Sprossen im vordersten Teil anfangs keine Wurzelhaare auftreten.

Die Bildung und Entwicklung der Archegonien erfolgt im wesentlichen wie bei *Marchantia polymorpha*¹⁾. Einzelne Zellen der Oberfläche des jungen Rezeptakulums, die Randzellen des zweiten dorsalen Segmentes, wölben sich nach außen vor und bilden ungefähr in der Höhe der Hutoberfläche eine Querwand, wodurch die Archegonmutterzelle abgetrennt wird (Fig. 9a). Diese Zelle vergrößert sich in radialer Richtung des Hutes, und es tritt eine zweite Querwand auf, welche eine untere Zelle, die Stielzelle, von der oberen trennt. Letztere wird zum eigentlichen Archegonium (b). Durch drei sich unter spitzem Winkel schneidende Längswände wird sie zunächst in zwei peripherische und eine mittlere, gleichseitig dreieckige, zerlegt (d¹). Diese zerfällt durch Bildung einer Querwand in der Nähe des Scheitels in eine Deckel- und eine Innenzelle (c); gleichzeitig vermehren sich die peripherischen Zellen auf sechs, indem in jeder eine Längswand entsteht (d). Nunmehr erfolgt eine Querteilung ungefähr in halber Höhe des ganzen Archegoniums, wodurch zwei Stockwerke entstehen; die Zahl der Wandzellen beträgt jetzt 12, während die Innenzelle in zwei Zellen gesondert ist (d). Von diesen wird die untere, die sekundäre Zentralzelle, zum Bauchteil des Archegoniums; aus der oberen werden die Halskanalzellen gebildet. Das untere Stockwerk des peripheren Teils gibt die Bauchwandung ab; die oberen Zellen, in denen von nun an einzig noch Querteilungen auftreten, werden zum Hals, dessen Wandung demnach aus sechs Längsreihen besteht. Am Aufbau desselben ist indessen auch die Deckelzelle beteiligt. Sie teilt sich

¹⁾ Strasburger, D. Geschlechtsorg. u. d. Befr. v. *March. pol.*, p. 416. Kny, Bau u. Entwickl. von *March. pol.* p. 384.

nach Art einer dreiseitigen Scheitelzelle; es werden Segmente abgegeben, die sich unter einem Winkel von 60° schneiden. f stellt die Scheitelpartie eines mittleren Entwicklungsstadiums des Archegoniumhalses dar; der Kern der Deckelzelle hat sich bereits geteilt; es ist aber das Segment noch nicht durch eine Zellwand abgetrennt. Ist dies geschehen, so wird dasselbe durch eine radiäre Wand in zwei Zellen zerlegt, so daß der Querschnitt durch

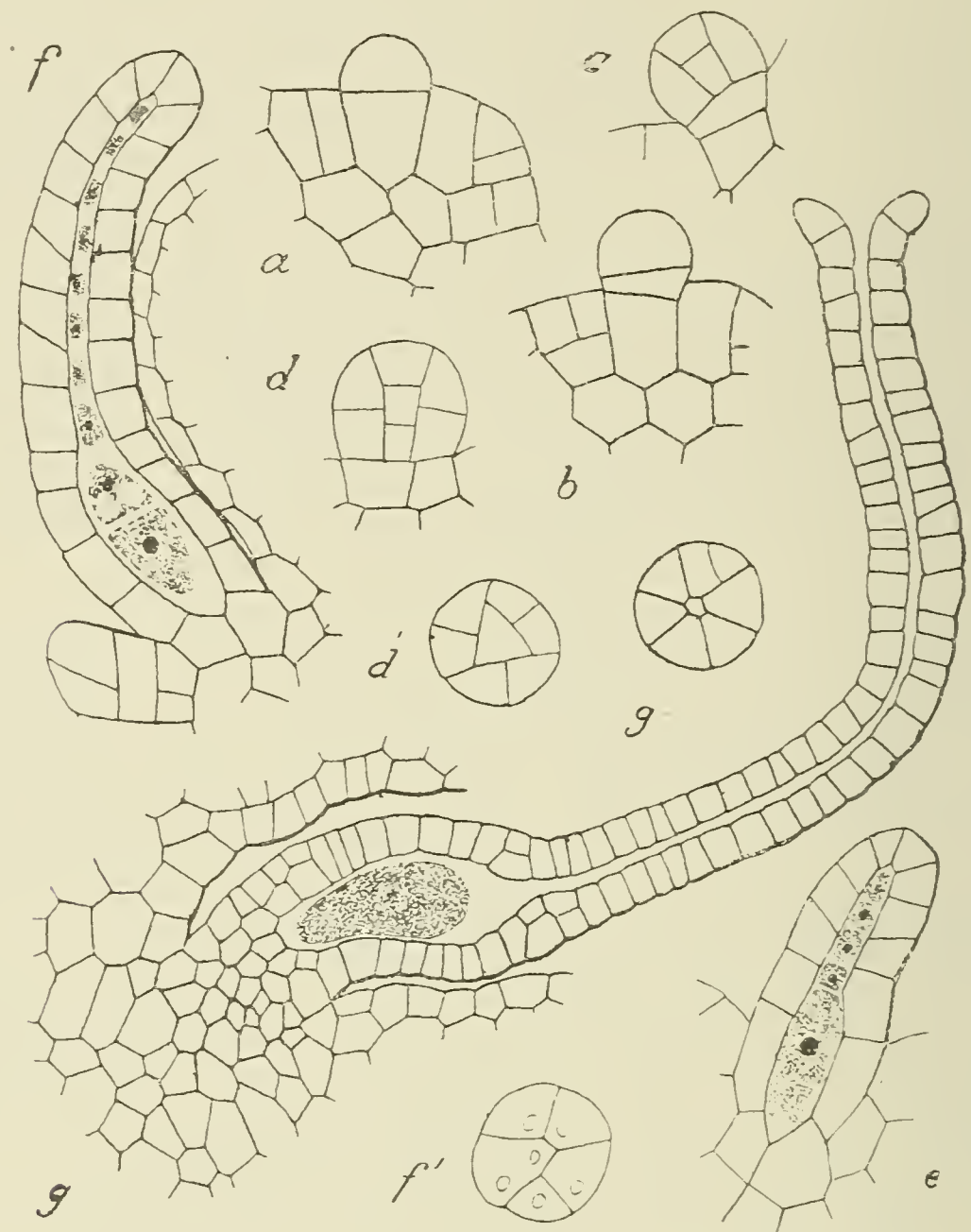


Fig. 9.

Entwicklung des Archegoniums. Die Querschnitte sind mit d. gleichem Buchstaben bezeichnet wie d. zugehörigen Längsschnitte. g. Hals-, f. Scheitelpartie des Halses; die Endzelle sondert soeben ein Segment ab (Kernteilung)

a—f. $400\times$, g. $220\times$.

den Hals alsdann deren sechs, statt fünf wie in der Figur, aufweisen würde. Da im Hals ein starkes interkalares Wachstum stattfindet, so treten auch Querwände auf, welche die Zahl seiner Stockwerke stets erhöhen. Im reifen Archegonium beträgt dieselbe bis 32, also mehr als bei allen anderen *Marchantiaceen*; ¹⁾

¹⁾ Vgl. Janczewski, Vgl. Untersuch. üb. d. Entwicklungsgesch. der Archegonien. (Bot. Zeit. 1872. p. 377 ff.)

den Abschluß bildet die kleine Deckelzelle. Abweichungen vom normalen Aufbau des Halses kommen nicht selten vor; in einzelnen Zellen der sechs Längsreihen kann eine neue radiäre Wand gebildet werden, oder es wird eine Wand so angelegt, daß sie eine der Seitenwände mit der peripheren verbindet (g'). Im basalen Teil kommt es oft zur Bildung von periklinen Wänden, so daß dort die Halswand zweischichtig ist (g). Meist zeigt ferner der Verlauf der Längsreihen eine geringe Drehung um die Achse des Halses.¹⁾ — Die Teilungen, die in der Halskanalzelle bei der Entwicklung des Archegoniums stattfinden, gehen mit denjenigen in der Halswandung nicht parallel. Es entstehen im ganzen acht Zellen, zwischen denen aber keine Zellwände ausgebildet werden (e, f).

Während der Bildung des Halses sind auch weitere Teilungen im untersten Stockwerk, das an die Stielzelle grenzt, vor sich gegangen. Die mittlere Zelle hat sich in eine untere, die Eizelle, und eine obere, die Bauchkanalzelle, getrennt, ohne daß aber zwischen beiden eine Wandung eingeschaltet worden wäre. Die ursprünglichen sechs Außenzellen haben, dem größeren Querdurchmesser der wachsenden Zentralzelle entsprechend, sowohl Quer- als Längsteilungen erfahren, so daß die aus derselben hervorgegangenen Zellen von einer vielzelligen, aber meist einschichtigen Wand umgeben sind. (g).

Aus der Stielzelle geht durch Teilung in verschiedenen Richtungen ein massiger Gewebekörper hervor, der nach oben hin die Bauchwandung des Archegoniums vervollständigt (g).

Während das Archegonium bei seiner Anlage noch über den Umfang des Hutes hervorragte, ist der untere Teil, der Archegoniumbauch und die basale Partie des Halses, gleich den Antheridien, durch stärkeres Wachstum des umliegenden Gewebes in eine Grube hinein zu liegen gekommen (Fig. 8 B, 9 f, g, Taf. XII, 3). Durch die Mündung derselben führt der Archegoniumhals nach außen, so daß sein Ende sich in der schmalen Rinne zwischen Thallus und Hutrand befindet. In der Einbuchtung, die dieser an der betreffenden Stelle besitzt, bohrt er sich vermöge seines Spitzenwachstums gleichsam weiter; vielleicht ist im Zusammenhang damit die Torsion zu erklären. Hat er den äußersten Teil des Hutes erreicht, so richtet er sich nach oben, wodurch er die zur Aufnahme der Spermatozoiden günstigste Lage erreicht. Diese Krümmung ist bedingt durch ein ungleiches Wachstum des Halses an der oberen und unteren Seite. Man findet auf der Konvexseite des aufgebogenen Halses längere Zellen als auf der oberen, konkaven; auch treten dort nicht selten Wände auf, denen auf der anderen Seite keine entsprechen.

¹⁾ Eine ähnliche Torsion wurde bei *March. polym.* von Strasburger beobachtet (l. c. p. 417). Gayet bildet eine solche ab für *Sphagnum* und *Liochlaena* und erwähnt sie für *Pellia* (Recherches sur l. développ. de l'Archég. chez les Muscin. Ann. d. scienc. nat. Sér. VIII. bot. T. 3. 1897. Taf. 9 u. 10. p. 198).

Die Reife der Archegonien wird dadurch vorbereitet, daß der genannte Inhalt der Halskanalzellen und der Deckelzelle sich zu einem Schleime verflüssigt, der aus einer peripheren, homogenen Schicht und einem körnigen, axilen Strang besteht. Auch die Bauchkanalzelle verschleimt; in Präparaten aus Alkoholmaterial kann man in ihr dann oft eine Schichtung erkennen, die derjenigen in den Schleimzellen des Thallus ähnlich ist. Der Inhalt der Eizelle zieht sich von der Membran zurück und wird zu einer Primordialzelle (g); zwischen ihr und der Bauchwandung tritt ebenfalls eine dünne Schicht aus Schleim auf.

C. Die Befruchtung.

Die erste Phase des Befruchtungsaktes, das Eindringen der Spermatozoiden in den Archegonienhals, ist wegen ihrer Größe sehr leicht zu beobachten. An einem mit reifen Archegonien versehenen, vom Thallus losgelösten Hut sind die Archegoniumhalse schon von bloßem Auge als feinste, über den Hutrand hervorragende Papillen bemerkbar (vgl. Taf. XII, 2, 3). Durch Aufnahme von Wasser quillt der Schleim in dem Halse an; die Endzellen des letzteren weichen auseinander, und die Schleimmasse wird entleert. Man sieht öfters einen Teil der körnigen Substanz vor der Mündung liegen bleiben. Bringt man nun einen Tropfen mit Spermatozoiden hinzu, den man mittelst eines raschen Querschnittes durch einen reifen Antheridienstand erhalten hat, so sammeln sie sich sofort vor dem offenen Archegonhalse an und dringen zu mehreren in denselben ein. Die neu Ankommenden bleiben vor der Öffnung liegen, bewegen sich noch längere Zeit, 10—20 Min., immer an demselben Punkt, zuerst rasch, dann langsamer, bis sie schließlich jegliche Bewegung einstellen. Einzelne der in den Kanal eingedrungenen Spermatozoiden können in demselben stellenweise noch wahrgenommen werden; den eigentlichen Akt der Befruchtung, die Vereinigung von Spermatozoid und Eizelle, kann man aber der geringen Durchsichtigkeit des Archegoniumbauches wegen nicht mehr genau verfolgen. Wie bei *Marchantia polymorpha*¹⁾ sieht man auch bei *Fegatella*, daß bei Nichtbefruchtung der Halsteil des Archegoniums sich nicht schließt, sondern offen allmählich zugrunde geht. Bei befruchteten Archegonien schließt sich der Hals durch von oben nach unten schreitende Verengerung, und man kann lange Zeit einen noch lebenden und einen abgestorbenen, braunen Halsteil erkennen.

Die Überführung der Spermatozoiden von den männlichen auf die weiblichen Pflanzen soll nach Cavers durch den Wind stattfinden²⁾. Dies erscheint mir indessen sehr zweifelhaft, da an den Orten, an denen *Fegatella* wächst, der Wind meist keinen Zutritt hat, so in Schluchten und Höhlen, wo die Pflanze oft reichlich fruktifizierend angetroffen wird. Bei dioecischen *Mar-*

¹⁾ Strasburger, Prakt. IV. Aufl. 1902. p. 485.

²⁾ Cavers, l. c. p. 272.

chantiaceen geschieht nach Göbel die Übertragung der Spermatozoiden zu den Archegonien durch Regentropfen, welche auf die männlichen Rezeptakeln auffallen und über die weiblichen Pflanzen hingespitzt werden.¹⁾ Daraufhin weist nach ihm schon die Scheibenform der ♂ Infloreszenzen, deren Bedeutung darin liegt, daß ein Wassertropfen, der auf dieselben gelangt, sich rasch ausbreiten kann; beim Vorhandensein von reifen Antheridien entleeren diese ihren Inhalt, und durch einen neuen Wassertropfen wird der Spermatozoiden enthaltende weggespült. Für *Fegatella* kann diese Anschauung Göbels nicht zutreffend sein, da auf die Antheridienscheiben gelangendes Wasser sich nicht mit Spermatozoiden anfüllt; es ist oben gezeigt worden, daß diese durch eine explosiv erfolgende Entladung mehrere cm in die Höhe gespritzt werden. Damit wird für die Pflanze dasselbe erreicht wie bei *Marchantia* durch das Emporheben der ♂ Rezeptakeln auf langen Stielen. Göbel nimmt mit Recht an, daß die auf gestielte Scheiben auffallenden Regentropfen weiter abgespritzt werden als solche, die auf den Thallus niederfallen. Das Gleiche ist der Fall durch die Explosion bei *Fegatella*. Während aber bei *Marchantia* auch die ♀ Hüte lang gestielt sind, und so einen von nahen Antheridienständen abgespritzten Tropfen direkt auffangen können, sind bei *Fegatella* die Archegonienstände sitzend und im Thallus zur Zeit der Reife noch verborgen. Durch die momentane Entladung werden die Spermatozoiden weit weggespritzt und fallen irgendwo auf einen Thallus hinunter, möglicherweise auf einen weiblichen. Durch über denselben hinrollende Wassertropfen, die vom Regen oder vom Schaum des vorüberfließenden Baches herrühren, in einer Höhle von der Decke herabfallen, gelangen die einzelnen Spermatozoiden der Mittelrippe entlang an das Thallusende, an dem sich ein Hut mit reifen Archegonien befindet. Über die Scheitelbucht ragen wie an sterilen Sproßenden einzelne Schuppen schützend empor (Fig. 8B); indem durch das Wachstum des Hutes das Thallusgewebe zu einem winzigen, blos an der etwas heller grünen Farbe und den etwas verzerrten Luftkammern kenntlichen Höcker aufgetrieben wurde, sind an der Seite desselben zwei Rinnen entstanden, die unter die Schuppen hinabführen. In diese Rinnen werden die Spermatozoiden geleitet; sobald der sie enthaltende Tropfen bei den Schuppen ankommt, wird er sofort durch Kapillarität eingesogen und gelangt so in den schmalen, den Hut umgebenden Hohlraum. Der Schleim des Archegoniumhalses quillt in das Wasser aus; die Spermatozoiden werden chemotraktisch angezogen und können nun die Befruchtung vollziehen. Die an der Hutbasis sich befindenden zahlreichen Schleimpapillen dienen dazu, den Wassertropfen mit den Spermatozoiden lange Zeit festzuhalten; es ist dies sowohl für die Archegonien wie für die längere Erhaltung der Spermatozoiden von größter Wichtigkeit, um so mehr, als *Fegatella* dioecisch ist und nur

¹⁾ Göbel, Org., p. 310.

wenige Archegonien in einem Hute, 5—8. ausgebildet werden¹⁾. Die Bedeutung der Schleimpapillen als wasserhaltende Organe wird übrigens durch ihr dichtes Beisammenstehen infolge Kapillaritätswirkung noch erhöht²⁾.

Wären nach der Entleerung aus dem Antheridium die Spermatozoiden auf den eigenen männlichen Thallus niedergefallen, so wäre es trotzdem sehr wohl möglich, daß sie durch Regen oder Gischt auf eine weibliche Pflanze hinübergeschwemmt werden. Dies ist dann der Fall, wenn männliche und weibliche Pflanzen dicht beieinander oder durcheinander wachsen, wie das ja häufig beobachtet wird. Ebenso oft aber findet man sie weit getrennt voneinander, und doch kann man reichliche Fruktifikation wahrnehmen. In solchen Fällen werden der Regen oder das Wasser des Baches nur noch ausnahmsweise die Vermittler der Befruchtung sein; wahrscheinlicher ist, daß hier Tiere die Übertragung der Spermatozoiden besorgen, wie Kienitz-Gerloff³⁾, Gayet⁴⁾ und Göbel⁵⁾ für andere Moose angenommen haben. Tatsächlich kann man, besonders im Frühjahr und Sommer, allerlei kleine Tiere, wie Spinnen und Käfer, über die Moosrasen hinkriechen sehen; sie finden in der Tierwelt, die sich zwischen den Rhizoiden und den übereinander liegenden Thallusschichten, von denen die unteren am Absterben sind, aufhält, reichliche Ausbeute⁶⁾. Kriechen sie über den Thallus hin, auf dem ein ausgespritzter Tropfen mit Spermatozoiden liegt, so beladen sie sich mit demselben, schleppen ihn mit und streifen dieselben an einem weiblichen Thallus möglicherweise ab. Daß eine Übertragung durch Tiere wirklich stattfinden kann, zeigt folgende Beobachtung: An einem männlichen Thallus mit reifen Antheridien hatte eine kleine Spinne ihr Netz in einer Höhe von 1—2 cm über den Scheiben gesponnen, indem sie die Fäden an aufgerichteten Sprossen befestigt hatte. An diesen Fäden hingen eine große Anzahl kleinerer und größerer milchiger Tröpfchen, die alle voll Spermatozoiden waren. Wenn die Spinne den Fäden entlang kroch, so schleppte sie diese Tröpfchen notwendigerweise mit sich und streifte sie an dem Thallusende, wo sie den Faden befestigt hatte, ab. Wenn männliche und

¹⁾ In einem Spermatozoiden enthaltenden Tropfen, der auf einen Objektträger ausgeworfen wurde, hörte alle Bewegung nach drei Stunden auf: wahrscheinlich vermögen sich aber einzelne Spermatozoiden länger zu erhalten. Im Moment des Ausspritzens ist ein großer Teil der Spermatozoiden noch unbeweglich in den Spermatidmutterzellen; indem sie erst später und ungleichzeitig zu schwärmen beginnen, ist dafür gesorgt, daß unter normalen Umständen lange Zeit hindurch immer einzelne Spermatozoiden für die Befruchtung bereit sind.

²⁾ Vgl. Kienitz-Gerloff. Üb. d. Bedeutung d. Paraphysen. (Bot. Zeitschr. 1886. Sp. 250.)

³⁾ Kienitz-Gerloff, l. c. Sp. 250.

⁴⁾ Gayet, Recherches etc. (Ann. d. scienc. nat. Sér. VIII. Bot. T 3. 1897. p. 230.)

⁵⁾ Göbel, Org. pag. 305.

⁶⁾ Vgl. Richters, D. Tierwelt d. Moosrasen. (Ber. d. Senckenbg. Nat. Ges. 1900. pag. 100.)

weibliche Pflanzen durcheinander wachsen, so ist auf eine solche Weise für die Befruchtung reichlich gesorgt¹⁾. Wahrscheinlich ist, daß die Vermittlung der Befruchtung sowohl durch das Wasser wie durch Spinnen, vielleicht auch andere Tiere, geschieht. Bleibt die eine Art der Übertragung der Spermatozoiden aus, so kann die andere noch erfolgen. Jedenfalls ist sie eine sehr wirksame, da man an einzelnen Standorten die Thallusrasen reich fruktifizierend findet, trotzdem die Pflanze dioecisch ist. Auch der Umstand, daß die Archegonien in einem Hute auf eine so kleine Zahl, 5—8, beschränkt sind, während bei *Marchantia polymorpha* deren 100 und mehr vorkommen²⁾, beweist, daß die Befruchtung immer eine reichliche sein mußte, sonst ließe sich die Reduktion der Archegonien auf eine so kleine Zahl kaum erklären³⁾. Dieser steht gegenüber eine außerordentliche Menge von Antheridien und Spermatozoiden. Wir dürfen auf ein Antheridium 250 000 Spermatozoiden nehmen; da die Zahl der Antheridien in einem männlichen Rezeptakulum durchschnittlich mindestens 40 beträgt, so ergibt sich, daß ein Antheridienstand 10 Millionen Spermatozoiden erzeugt. Die Aussicht, befruchtet zu werden, wird für die wenigen Archegonien noch dadurch erhöht, daß die Antheriden nicht gleichzeitig, sondern nacheinander, also während längerer Zeit zur Reife gelangen⁴⁾.

IV. Entwicklung des Sporogons und der Sporen.

Nach der Befruchtung umgibt sich die Eizelle mit einer dünnen Membran. Sie füllt allmählich den ganzen Innenraum des Archegonbauches aus. Gleichzeitig teilen sich die Zellen der Wandung des letzteren, insbesondere durch perikline Wände. Das Ergebnis dieser Teilungen ist, noch bevor in der Eizelle weitere Veränderungen vor sich gegangen sind, eine 3—5schichtige Hülle, welche den Embryo zu einer Zeit schützen soll, da der

1) Die Möglichkeit, daß Spinnen zur Übertragung der Spermatozoiden bei *Fegatella* beitragen, wäre beinahe ausgeschlossen, wenn letztere nicht auf explosivem Wege in die Höhe geschleudert würden. Vielleicht dürfen wir dies gerade als eine Wechselbeziehung zwischen Pflanze und Tier betrachten, ähnlich wie bei höhern Pflanzen die Blüten eingerichtet sind für Bestäubung durch Insekten, Vögel oder Schnecken.

2) Kny, Bau u. Entwicklung v. Mch. pol. p. 382.

3) Jedenfalls ist das Auftreten von zwei Archegonien hintereinander, von denen doch nur eines zur Reife gelangt, eine atavistische Erscheinung.

4) Man könnte, wenn man *Fegatella*-Rasen so reichlich fruktifizierend findet, auch an Parthenogenesis denken; hat sich doch in den letzten Jahren gezeigt, daß dieselbe durchaus keine so seltene Erscheinung ist, als man bisher angenommen hat, und wahrscheinlich wird die Zahl der Pflanzen, bei denen Parthenogenesis beobachtet werden kann, sich in den nächsten Jahren vergrößern. Indessen deuten meine bisherigen Beobachtungen darauf hin, daß *Fegatella* bei Nichtbefruchtung auch keine Sporogonien bildet. Parthenogenesis ist eine besondere Form der ungeschlechtlichen Vermehrung; da eine solche aber bei *Fegatella* in ausgiebigem Maße in anderer Weise auftritt (Abschnitt VII), so vermute ich, daß Parthenogenesis hier überhaupt nicht zu erwarten ist.

Hut nicht mehr vom Thallusgewebe umhüllt wird¹⁾. Nunmehr wird durch eine primäre Querwand, die zur Längsachse des Archegoniums senkrecht, seltener etwas schief, steht, die Eizelle in zwei Zellen zerlegt. Aus der dem Archegoniumhals zugekehrten Zelle wird später die Kapsel des Sporogons; aus der andern geht der Fuß derselben hervor. Jede dieser beiden Zellen teilt sich zunächst wiederum durch eine Querwand, so daß der langgestreckte Embryo nun aus vier übereinander liegenden, einzelligen Stockwerken besteht (Fig. 10b). In den beiden obern wird die Zahl der Zellen durch zwei aufeinander senkrecht stehende, in der Richtung der Längsachse verlaufende

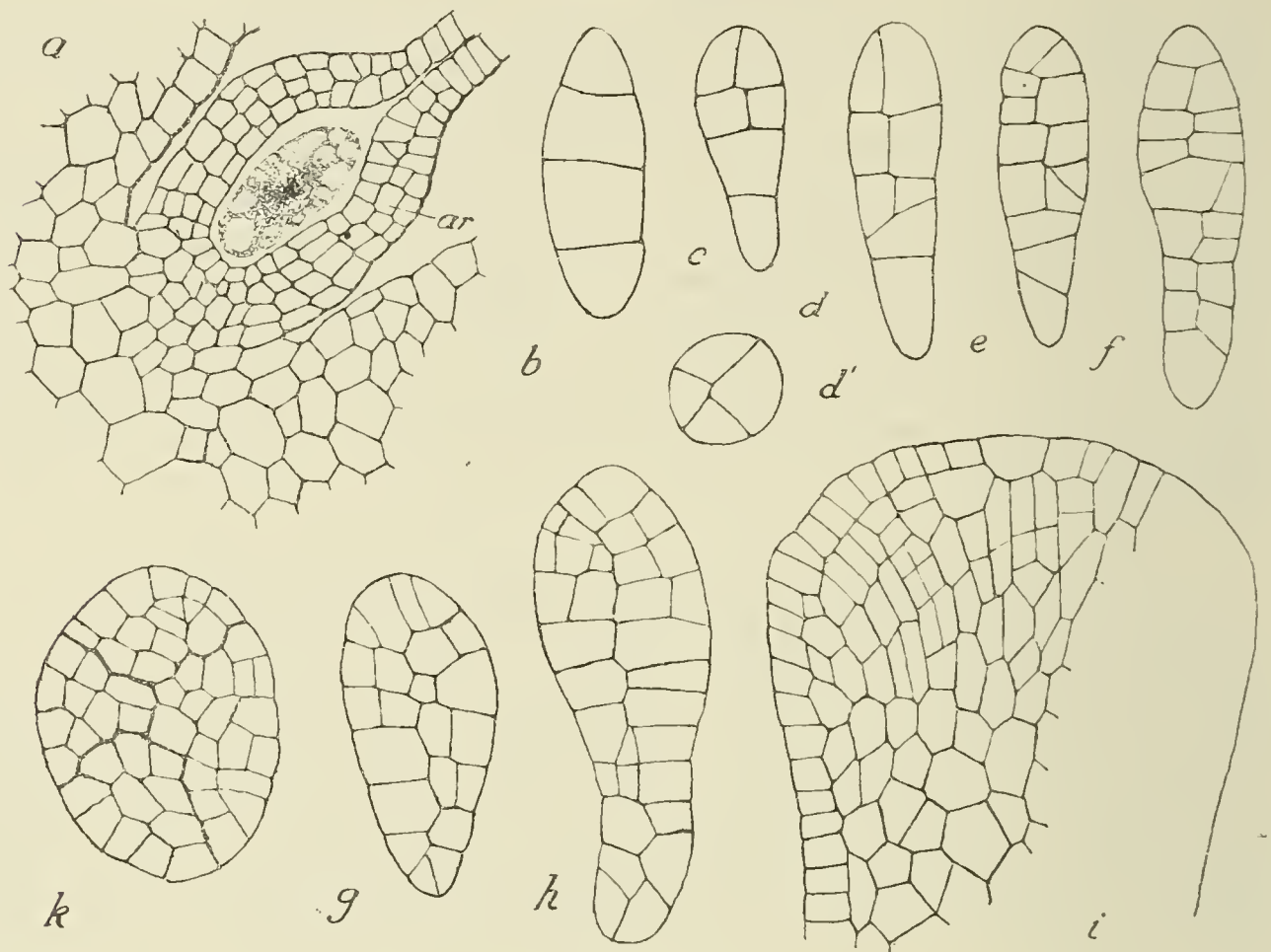


Fig. 10.

Entwicklung d. Sporogons ⁴⁰⁰/₁. Längsschnitte;
d', k = Querschnitte. ar = Archegonwandung.

Wände auf je vier erhöht (c), worauf durch weitere Querwände auch die Stockwerke vermehrt werden (d, f). In der sich streckenden, von der Archegonwand mehr eingeeengten, untern Hälfte des Embryos erfolgen die ersten Teilungen parallel zur primären Querwand; einzelne der Wände stehen nicht selten mehr oder weniger schief auf der Peripherie. Hierauf treten auch Längswände auf (c, f, g, h). Die spätern Teilungen des basalen Teils können in ihrer Reihenfolge nicht mehr genau verfolgt werden: es treten Wände in verschiedenen Richtungen auf, welche das Bild so verändern, daß sich auch die ersten Teilungswände nicht mehr erkennen lassen. Im apikalen Teil des Embryos sind

¹⁾ Die Bildung dieser Hülle kann auch stattfinden, wenn keine Befruchtung vorangegangen ist.

unterdessen perikline Wände aufgetreten (*h*), welche eine Sonderung in eine periphere Schicht und ein inneres Gewebe bewirken, dessen später entstehende Zellen länglich und in Reihen angeordnet sind (*i*)¹). Sie werden zum sporogenen Gewebe der Sporogonkapsel, während die Randzellen die Anlage der Wandung derselben darstellen. Auch in der basalen Hälfte des Embryos wird eine Wandschicht gebildet; das Innere ist von isodiametrischen Zellen ausgefüllt.

Da das Längenwachstum der Kapsel stärker ist als das Wachstum in die Breite, so werden die Zellen des Kapselinnern in der Richtung der Längsachse bedeutend gestreckt, wobei ihre Enden prosenchymatisch ineinander greifen. Ein kleinerer Teil dieser Zellen wird zu Sporenmutterzellen; aus den andern entstehen die Elateren.

Anfänglich ist zwischen den beiden Arten von Zellen kein Unterschied zu erkennen. Bald aber tritt eine Differenzierung in der Weise auf, daß wir auf einem mittleren Entwicklungsstadium des Sporogons die zu Sporenmutterzellen werdenden mit körnigem protoplasmatischen Inhalt erfüllt finden, während die Elaterenzellen eine große Menge von Stärkekörnern aufweisen. Dies weist offenbar darauf hin, daß die Elaterenzellen zu dieser Zeit die Funktion von Nährzellen für das sporogene Gewebe ausüben. Sie eignen sich hierzu vortrefflich vermöge ihrer langgestreckten Gestalt, welche sie zu Leitungsbahnen sozusagen prädestiniert²). Die äußersten Elaterenzellen stehen mit der Kapselwandung in direkter Verbindung (Fig. 11). Die Wände zeigen etwas gallertige Beschaffenheit.

Die Sporenmutterzellen lösen sich schließlich aus dem Verbande los, indem eine besondere, dicke Zellmembran gebildet wird. Durch eine zweimalige Kern- und Zellteilung werden hierauf aus jeder vier Sporen gebildet.

Der genauere Vorgang ist dabei folgender (Taf. XII, Fig. 25—31)³). Die Sporenmutterzelle ist langgestreckt, nicht

¹) Einzelne Schnitte durch junge Embryonen zeigen eine derartige Anordnung der Zellen, daß man vermuten möchte, die beiden Embryohälften besäßen Wachstum mit einer Scheitelzelle (Fig. 10, *g*, *h*). Hofmeister (Vgl. Untersuch. d. Keimung, Entfaltung u. Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851, p. 48—60) schreibt den Embryonen von *Reboulia*, *Riccia*, *Targionia*, *Marchantia* u. *Fegatella* in der Tat Wachstum durch eine zweiflächige Scheitelzelle zu. Die Eizelle wird nach ihm durch eine stark geneigte Scheidewand geteilt; die entstehenden Zellen wären Scheitelzellen, welche durch Abgabe von Segmenten den Embryo bilden. Dieser wäre dann eine bloße Doppelreihe von gestreckten Zellen; nach Beendigung des Längenwachstums soll die Zellvermehrung in die Breite beginnen, am stärksten an der Spitze. — Es ist möglich, daß wir für eine kurze Zeit wirklich Wachstum mit einer Scheitelzelle annehmen dürfen; auch bei *Targionia* treten in dem langgestreckten Embryo zunächst Querwände auf, und kann es trotzdem für kurze Zeit zur Bildung einer zweisehnidigen Scheitelzelle kommen: später tritt im oberen Teil Quadrantenbildung ein (Göbel, Org., p. 328).

²) Göbel, Org., pag. 326.

³) Die günstigsten Präparate für die Beobachtung der Spindeln und Chromosomen erhielt ich bei Fixierung mit absolutem Alkohol und Färbung

vierlappig (25). Wenn sie sich zur Teilung anschickt, besitzt der Zellkern etwas längliche Form; an einem seiner Enden liegt der große, rundliche Nukleolus, der in seinem Innern einige Vakuolen aufweist. In dem den Kern umgebenden Zytoplasma finden



Fig. 11.

A. Längsschnitt durch ein junges Sporogon ³⁰₁.
 B. Elaterenzellen u. Sporenmutterzellen ²²⁰₁. C. Anlage des Deckels ¹²¹₁.
 c = Calyptra (Bauchwandung des Archegoniums.)

sich stets einige stark gefärbte Körperchen, die nahe der Peripherie gelegen sind. Endlich zerfällt der Nukleolus in mehrere, meist vier, kleine Nukleolen; diese werden aufgelöst und zu gleicher Zeit die Chromosomen sichtbar. An beiden Enden des

der Schnitte mit Delafields Hämatoxylin; um eventuell die Zentromosen beobachten zu können, wurde auch mit Flemmingscher Lösung fixirtes Material auf verschiedene Weisen gefärbt und untersucht. Doch konnte ich wegen des Vorhandenseins von anderen gleichartig tingierten Körperchen, die alle zentrosomenartig sind, über ihre Existenz noch nicht mit Sicherheit ins Klare kommen.

Kerns treten von einem Punkt ausgehende Fasern auf, die Kernmembran verschwindet, und die Stelle des Nukleus wird nunmehr von den Verbindungsstrahlen einer vollständigen Spindel eingenommen, in deren Äquatorgegend sich die Chromosomen sammeln (26). Die Spindel ist bipolar; die beiden Pole, von denen aus eine außerordentlich deutliche Strahlung in das umgebende Plasma geht, sind ziemlich weit voneinander entfernt, so daß sie sehr lang und schmal erscheint. Im Zytoplasma sind eine große Zahl feinsten Körnchen aufgetreten, während die größeren peripheren verschwunden sind. Nach ihrer Spaltung rücken die Chromosomen rasch auseinander und bilden an den Spindelpolen einen dichten, einheitlichen Knäuel, der das Zentrum der Ausstrahlung bildet (27). In der Mitte der Spindel wird nun eine etwas dunklere Linie bemerkbar; dort geht die Bildung der Zellplatte vor sich. Die Verbindungsfasern werden in der Mitte dicker und gleichzeitig kürzer; hierdurch kommen die Pole näher an den Äquator zu liegen, während die seitlichen Fäden der Spindel mehr gegen die Membran hin verschoben werden. Die Spindel ist jetzt kürzer und breiter, ziemlich kugelig geworden. Nunmehr verschwinden die Fasern an den Polen gänzlich, und die dort liegenden Tochterkerne umgeben sich mit einer Membran (28). Beide sind einander ziemlich nahe; zwischen ihnen liegt die Zellplatte, welche sich aber auf beiden Seiten noch nicht bis zur Peripherie der Zelle erstreckt, so daß die Zweiteilung des Kerns nicht von einer Zellteilung begleitet ist. In jedem Tochterkern können wir mehrere kleinere Körperchen wahrnehmen, welche wahrscheinlich Nukleolen darstellen. Die Kerne sind in ein Stadium relativer Ruhe eingetreten; von einem vollständigen Ruhestadium kann jedenfalls wegen des Fehlens eines einheitlichen Nukleolus, der vor und nach der Sporenteilung vorkommt, nicht gesprochen werden. Die zweite Mitosis verläuft in ähnlicher Weise wie die erste (29, 30). In den entstandenen Kernen sind wiederum mehrere dunklere Körperchen wahrnehmbar, die etwas später zu einem größeren Nukleolus verschmelzen. Die beiden sekundären Spindeln zu beiden Seiten der primären Zellplatte sind meist mehr oder weniger gleichsinnig orientiert. Ihre Zellplatten verbreitern sich ebenfalls von der Mitte der Spindel aus und gelangen schließlich auf der einen Seite an die Peripherie, während sie sich auf der andern an die die ganze Sporenmutterzelle durchsetzende Zellplatte der ersten Teilung ansetzen. Hierdurch wird auf diese von zwei entgegengesetzten Richtungen ein Zug ausgeübt; sie erscheint dann zweimal gebrochen (30). Wenn endlich die Zellplatten durch Zellwände ersetzt werden, entsteht die Tetrade¹⁾.

Dies ist der normale Verlauf der Sporogenese.

¹⁾ Nach Farmer (On the spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. Vol. IX. 1895. pag. 469—523; Further investigation on the spore-formation in *Fegatella conica*, do, pag. 666) treten zwischen den vier Tochterkernen fünf Spindeln auf, indem je zwei und

Öfters treten aber kleinere und größere Unregelmäßigkeiten auf. Nicht selten ist die primäre Spindel von Anfang an statt lang und schmal auffallend breit und kurz, und die Chromosomen sammeln sich auf einer Seite des Äquators an (31). Dadurch wird sie etwas dreieckig; in zwei Ecken sind die Pole, von denen aus die in ihrem Verlaufe ungestörten Verbindungsfasern gehen und die den Mittelpunkt eines gewöhnlichen Strahlenbüschels bilden; im dritten Eckpunkt liegen die Chromosomen. Auch von diesem Punkt aus sieht man oft kurze Strahlen in das umliegende Zytoplasma abgehen, so daß wir gleichsam eine tripolare Spindel vor uns haben. Das Resultat ist aber doch nur die Bildung von zwei Tochterkernen¹⁾. Auch bei der zweiten Mitosis können statt der normalen Spindeln „tripolare“ auftreten.

Ist die Bildung der vier Tochterzellen, der Sporen, in der Sporenmutterzelle vollzogen, so umgeben sie sich mit einer doppelten Membran. Zunächst bleiben sie noch längere Zeit als Tetrade im Zusammenhang, fallen aber schließlich auseinander und erfüllen das Innere der Sporogonkapsel.

Die Elaterenzellen, welche nach der ersten Ausbildung der Sporenmutterzellen unter sich ein zusammenhängendes Gewebe bilden, fallen bald durch Quellung ihrer Mittellamellen auseinander und zeigen eine außerordentlich zarte Membran. Bald werden in ihnen zwei Verdickungsleisten angelegt, die an den Enden ineinander übergehen und sich in ihrem Verlaufe 1—2 mal verzweigen, so daß die fertigen Elateren fast stets 3—4 Ränder aufweisen (Taf. XII, 8). Die ausgebildeten Elateren sind langgestreckt und an beiden Enden zugespitzt; ihr Längendurchmesser beträgt 0,2—0,3 mm, die größte Breite 0,01 bis 0,02 mm. Einzelne derselben sind verzweigt (Fig. 12 C); solche unregelmäßig gestaltete Schleuderzellen kommen aber nur an den beiden Enden der Kapsel vor, wo die Elateren etwas auseinanderstrahlen und so Raum für Verzweigung gewinnen. Gewöhnlich geht dann eines der beiden primären Spiralbänder in den einen, das zweite in den andern Zweig über; dieselben scheinen sich infolge ihrer Spannung einfach zurück-, voneinander losgerollt zu haben (C). Unter den verzweigten Elateren treten als Seltenheit auch abnorme Formen auf, die sich aber zum Teil durch Verwachsung zweier benachbarter Schleuderzellen erklären lassen²⁾.

Die einschichtige Kapselwand wird beim Wachstum des Sporogons so sehr gedehnt, daß sie an mittleren Entwicklungs-

zwei derselben miteinander verbunden sein sollen, es würden demnach auch fünf Zellwände gebildet. Ich selbst konnte im Stadium der zweiten Kernteilung nie mehr als zwei Spindeln auffinden.

¹⁾ Farmer (l. c.) betrachtete die Ausbildung der tripolaren Spindel als den normalen Vorgang; durch Verlängerung infolge Auseinanderrücken der Zentrosphären wird sie nach ihm bipolar.

²⁾ Vgl. die Figuren in Tilden, On the morphology of Hepatic flaters, (Minnesota Bot. Stud. Bull. Nr. 9. 1894. p. 43/52.)

stadien oft nur noch undeutlich zu erkennen ist. Am Scheitel dagegen tritt eine lebhafte Zellteilung in derselben ein, deren Resultat ein 5—10 schichtiger Zellkomplex ist, welcher $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ der Sporogonbreite in Anspruch nimmt (Fig. 11 A, C). Er wird zum Deckel der Kapsel. Mit der Ausbildung der Sporen und Elateren hört die Volumenvermehrung der Kapsel auf. Nun vergrößern sich die Zellen ihrer Wandung in radialer Richtung, teilen sich antiklin und bilden zuletzt eine immer noch einschichtige Wand, deren Zellen in der Längsrichtung des Sporogons am längsten, in quer tangentialer Richtung am kürzesten sind (Fig. 12 B, a. b). Hierauf werden ringförmige, einander

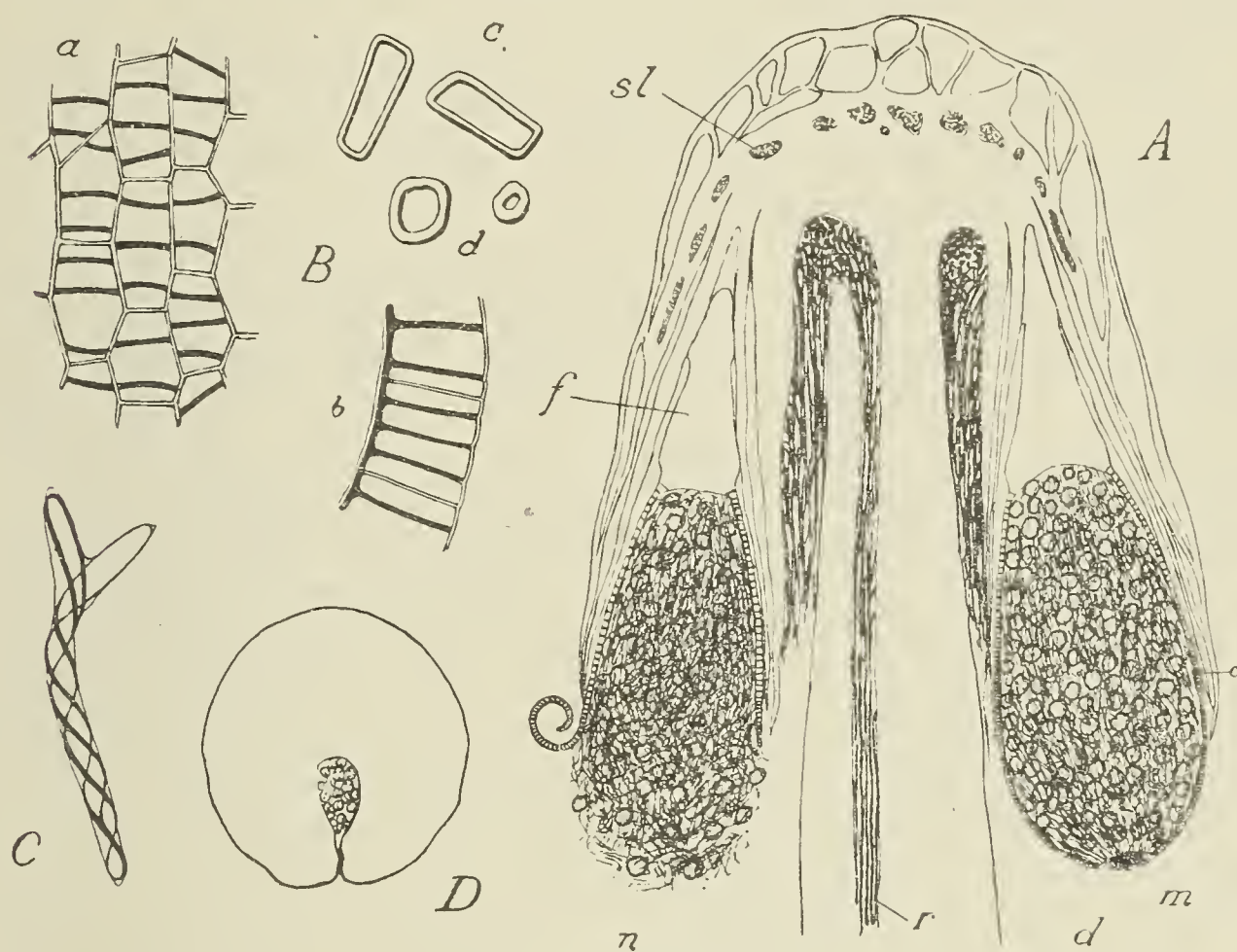


Fig. 12.

A. Hut m. reifen Sporogonien 15_{11} . Kapsel bei m geschlossen, bei n geöffnet. d Deckel, c Calyptra, f Fuß d. Sporogons, sl Schleimzellen, r Stielrinne mit Rhizoiden. B. Zellen aus d. Kapselwand 220_{11} . a von außen gesehen, b radiärer Schnitt, c d einzelne Ringe, d aus d. Deckel. C. Verzweigte Elatere 220_{11} . D. Querschnitt durch d. Stiel 20_{11} .

parallele Verdickungsleisten angelegt, in den der Basis der Kapsel näher gelegenen Zellen 2—4, in der Mitte 3—5 und am Scheitel 3—4. Die letztern Zellen sind schmaler als diejenigen der Mitte und Basis; ihre Ringe aber sind bedeutend dicker und breiter und ragen viel weiter in das Zellumen hinein. In den Zellen des Deckels werden nur 1—2 Membranringe angelegt, die Verdickungen der verschiedenen Zellen verlaufen aber einander nicht parallel. Sind zwei Ringe vorhanden, so sind sie öfters durch spiral verlaufende Verdickungen verbunden, so daß wir hier einen Übergang von den Ringen der Wandzellen zu den Spiralbändern der Elateren haben. Es kommen überdies

vom Deckelstück aus in das Kapselinnere hineinragende, zapfenförmige, spitzige Zellen vor, die entweder nur 4—6 Ringe oder Ringe mit Spiralbändern enthalten. Zwischen diesen Zapfen entspringen normale Elateren. Auch in den gewöhnlichen Schleuderzellen findet man hier und da einzelne Ringe am Ende, ebenso wie in den Wandzellen gelegentlich Spiralen auftreten können. In derjenigen Kapselhälfte, welche dem Deckel zugekehrt ist, verholzt neben den genannten ringförmigen Partien auch die ganze innere Wand der Zellen, so daß dort die Ringe miteinander verbunden sind (Fig. 12, B b)¹⁾. Gleich diesen wird auch die Verdickung der Innenwand der Zellen gegen den Deckel zu immer stärker.

Ausnahmsweise kommt es vor, daß sich die Kapselwandung schon auf einem frühen Entwicklungsstadium in das Innere hineinstülpt und eine tiefe Falte bildet, welche dasselbe teilweise oder vollständig durchsetzt.

Die basale Hälfte des Embryos wird zum Fuß des Sporogons. Es wurde früher erwähnt, daß sich sein Gewebe durch isodiametrische Ausbildung der Zellen von demjenigen des Kapselteiles unterscheidet. Bei der Entwicklung des Sporogons tritt im Fuße eine Sonderung ein; in dem der Kapsel zugewendeten Teil desselben findet eine lebhaftere Zellvermehrung statt, so daß seine Zellen bald einen bedeutend kleineren Durchmesser haben als die der Basis. Letztere besitzt kegelförmige Gestalt und ist mit der Innenseite der vielzelligen Archegonbauchwandung verwachsen (Fig. 11 A, 12 A); sie scheint daher dieser selbst anzugehören und ist nur durch ihre bedeutend größeren, länglichen, etwas schleimenthaltenden Zellen als besonderes Gebilde erkennbar. Dieser Teil des Fußes dient als Saugorgan oder Haustorium für das Sporogon und vermittelt die Zufuhr der plastischen Baustoffe von dem Gewebe des Hutes und des mütterlichen Thallus her. Die ihm zunächst gelegenen Zellen der Archegonwandung zeigen einen etwas reicheren Zellinhalt und Membranen mit Anlagerung von schleimiger Substanz; die Zellen des Archegonfußes, die den Übergang zum Gewebe des Hutes bilden, zeichnen sich aus durch kleines Lumen, isodiametrische Form und sehr zarte Membranen. Der zwischen Kapsel und Haustorium gelegene Teil des Sporogonfußes weist einen achsilen Strang besonders langer und schmaler Zellen auf. In denjenigen Zellen, welche die Kapselwandung nach der Basis hin vervollständigen, treten wie in jener ringförmige Verdickungen auf.

Durch das Wachstum der Kapsel ist die Wandung des Archegonstandes außerordentlich gedehnt und beinahe unkenntlich geworden; sie umgibt als dünne, mehrschichtige Hülle mit zum Teil geschrumpften Membranen den vordern Abschnitt des

¹⁾ Ein Längsschnitt durch ein Stück der Kapselwand hat daher große Ähnlichkeit mit dem Annulus der Farnsporangien.

Sporogons. Bis zur Reife desselben sind stets noch die gebräunten Überreste des Halses wahrzunehmen (Fig. 11 A).

Das reife Sporogon ist eine längliche, birnförmige Kapsel, welche am apikalen Ende eine kleine, rundliche, nabelartige Stelle besitzt. Diese kennzeichnet das Deckelstück, dessen Zellen reichlich mit Verdickungsleisten ausgestattet sind (Fig. 12 A m, Taf. XII, 4). Die Wandung ist infolge der verholzten Partien tief dunkelbraun gefärbt; schon von bloßem Auge läßt sich eine feine Längsstreifung erkennen, die dem Verlauf der Längswände der Zellen entspricht. Das Innere der Kapsel ist mit Sporen und Elateren in großer Zahl locker angefüllt. Der kegelförmige Fuß ist ein blasser, durchscheinender Gewebekörper, der sich leicht von dem Gewebe des Hutes löst (Fig. 12 a bis f).

In der vegetativen Ausbildung des Hutes ist seit der Befruchtung keine wesentliche Änderung eingetreten. Das Assimilationsgewebe in den tiefen, meist schmalen Luftkammern ist nur sehr dürftig ausgebildet und dürfte kaum seiner Aufgabe noch entsprechen. In dem angrenzenden Teil des interstitienlosen Gewebes finden sich zahlreiche Schleimzellen (Fig. 12 A sl).

Die lückenlos zusammenschließenden Zellen selbst verlaufen vom Stiele aus in einem Bogen gegen den Fuß des Sporogons hin. Durch das Wachstum der Kapsel ist das Gewebe des Hutes, soweit es dieselbe umgibt, in die Länge gezerzt worden und dem Zerreißen nahe. Der Stiel hat sich unmerklich verlängert; er ist 4—6 mm hoch geworden. Es hat in ihm eine lebhaft Zellvermehrung stattgefunden, deren Ergebnis eine große Zahl von in regelmäßigen Längsreihen angeordneten Zellen ist; der Querdurchmesser derselben übertrifft den Längendurchmesser. Sie sind reichlich mit Stärkekörnern erfüllt. In der Rinne verlaufen zahlreiche Zäpfchenrhizoiden, die teils von der Innenseite derselben entspringen, teils von oben hereinragen. Auch der Raum zwischen Hut und Stiel ist mit einer dichten Masse von Rhizoiden erfüllt, deren Ursprungszellen auf der Unterseite des Hutes liegen (vgl. Fig. 12 A).

Unmittelbar vor der Sporenaussaat, die in den Monaten März und April stattfindet, beginnt sich der Stiel des Hutes, in dem die reifen Sporogonien sitzen, zu strecken. Auf die neun Monate lange Periode, während welcher die Länge des Stiels beinahe unverändert blieb, folgt eine kürzere, die sich durch fehlende Zellteilung, aber außerordentlich rasches Längenwachstum auszeichnet: in acht Tagen erreicht der Stiel eine zehnmal größere Höhe, nämlich 4—8 cm (Taf. XIII). Die Rinne, die schon von Beginn der Hutbildung an vorhanden war, bleibt durch die Streckung im allgemeinen unverändert; durch ihren Verlauf zeigt sie jetzt, schon von bloßem Auge sichtbar, eine schwache, nach rechts gerichtete Torsion des Stiels an. Die anfangs vorhandene Stärke ist am gestreckten Stiel vollständig

verschwunden. Die Streckung findet über der ganzen Länge statt; im basalen Teile ist sie indessen am wenigsten stark¹⁾.

Die Stiele zeigen positiven Heliotropismus. Sie sind so lichtempfindlich, daß sie schon nach 1—2 Stunden bei einseitiger Beleuchtung Krümmungen ausführen. Selbst abgeschnittene Stiele, die auf die Erde gelegt wurden, richteten sich an ihrem dem Licht zugekehrten Teile etwas auf. Durch schwaches Licht wird das Längenwachstum des Stiels gesteigert, ebenso durch große Feuchtigkeit, durch starkes Licht und mehr oder weniger trockene Luft dagegen gehemmt.

Schon mit der Lupe kann man in dem durchscheinenden Stiel die zahlreichen peripheren Ölkörperzellen wahrnehmen.

Nachdem der Hut mit den Sporogonien in die Höhe gehoben worden ist, findet bei trockener Luft die Öffnung derselben statt. An der Grenze des Deckelstücks, wo die Wandung der Kapsel mit den regelmäßig angeordneten Verdickungsringen übergeht in das kleinzellige Gewebe des Deckels, dessen Ringe regellos gruppiert sind, entsteht ein Querriß. Dieser verlängert sich rasch und läuft um den ganzen Deckel herum, der dadurch losgelöst wird. Noch bevor dies vollständig geschehen ist, sind von dem kreisförmigen Riß aus eine Anzahl von Längsrissen entstanden, die bis gegen die Mitte der Kapselwand verlaufen (Taf. XII, 4, 5). Die hierdurch erzeugten Lappen rollen sich nun nach außen zurück bis dahin, wo die Innenwände der Zellen nicht mehr verholzt sind (4, 6). Bereits beim Beginn dieses Zurückrollens ist ein lockerer Ballen von Elateren und Sporen frei geworden. Die Elateren schrumpfen beim Eintrocknen ein und führen dabei eine schwache, drehende Bewegung aus. Die großen und schweren Sporen werden dadurch nicht weggeschleudert; es wird aber die gesamte Masse lockerer, als sie im geschlossenen Sporogon war, und da dieses nach unten hin geöffnet ist, verstäubt sie leicht. In dem Maße, wie sich die Kapselzähne weiter einrollen, wird immer mehr Sporen-Elaterenmasse frei; nach und nach wird der ganze Inhalt entleert. Die Ausstreuung der Sporen ist also nicht eine einmalige, momentane, sondern erfolgt allmählich; da ein Sporogon ca. 4500 Sporen enthält, so ist dies von größter Bedeutung. In trockener Luft dauert das Zurückrollen der Wandung 5—10 Minuten²⁾. Wird das geöffnete Sporogon befruchtet, so rollen sich die Zähne wieder auf, so daß die Kapsel annähernd geschlossen ist. Schließlich löst sie sich aus dem Innern los, indem sie durch den etwas

¹⁾ Eine ganz ähnliche Streckung findet bei *Pellia epiphylla* statt (Askenasy. Bot. Zeit. 1874. Sp. 237): nur ist es hier der Fuß des Sporogons, der sich streckt, wobei er in 3—4 Tagen eine 40 mal größere Länge erreicht. Nach Askenasy erfolgt das Streckenwachstum nicht in der ganzen Länge des Stieles gleichmäßig, sondern unter Ausbildung einer Zone stärksten Wachstums, die in der Höhe der Kapsel liegt.

²⁾ Vergl. Göbel, Üb. Funktion u. Anlegung d. Lebermooselateren. (Flora. 80. 1895. pag. 33.)

Andreas. Üb. d. Bau d. Wand. u. d. Öffnungsweise d. Leb.-Sporog. (Flora. 1899. pag. 161/213.)

quellenden Archegonbauch herausgepreßt wird, und fällt zu Boden (Fig. 12 A bis f, Taf. XI.I).

Die ausgestreuten, grünlichen Sporen schwanken in der Größe zwischen 0,06 mm und 0,10 mm. Sie sind kugelig, zeigen aber durch vorhandene Kanten trotzdem noch ihre Entstehung in Tetraden an. Die Wand der Sporen besteht aus zwei Häuten; dem zarten, farblosen Endospor und dem dickern Exospor, das in die kutinisierte Exine und die braune Perinie zerfällt; letztere bildet eine Anzahl von größeren und kleineren Wäzchen, die im optischen Schnitt halbkugelig bis beinahe kugelförmig sind. Die größeren, die etwa 1,5 μ hoch werden, kommen nur an derjenigen Fläche vor, welche der Außenfläche der Tetrade entspricht; die kleineren, die auch bei starker Vergrößerung nur als Punkte erscheinen, treten auf der gesamten Oberfläche auf. Die Warzen haben wohl nur den Zweck, das Haftenbleiben auf der Erde durch die rauhe Oberfläche zu erleichtern. — Ein Schnitt durch die Sporen zeigt uns, daß sie vielzellig sind; die Keimung hat also bereits im Sporogon begonnen (s. folg. Absch.).

Fegatella kommt nur an feuchten Orten vor. Untersucht man im Sommer einen solchen Standort genauer, so beobachtet man, wenn die Pflanze im Frühjahr fruktifiziert hat, an entblößten Stellen unterhalb des Rasens eine Menge junger Pflänzchen, die alle aus Sporen entstanden sind. Forscht man nach den Umständen, unter denen die letzteren an die betreffende Stelle hingekommen sein mögen, so findet man, daß einzig das Wasser als Verbreitungsmittel inbetracht kommen konnte. Regen oder Wassertropfen aus dem nahen Bache schwemmen die Sporen, die nach dem Verlassen des Sporogons auf den Thallus niedergefallen waren, weg. Der Wind, der sonst bei den meisten Lebermoosen zur Verbreitung der Sporen beiträgt¹⁾, kann für *Fegatella* nicht von derselben Bedeutung sein; in Höhlen, an steilen Bachufern, in engen Schluchten findet er keinen Zutritt, und doch zeigen sich da reichlich keimende Sporen. Bei der Verbreitung durch den Wind sind die Sporen klein und leicht; die Größe derselben bei *Fegatella* schließt den Wind wiederum aus. In der Höhlung des Thallus, aus welcher der bald nach der Aussaat verwelkende Hutstiel emporsproßte, kann man oft eine größere Anzahl von Sporen in Keimung finden (vgl. Fig. 5 D bei x). Sie wurden durch Wasser dahingeführt²⁾.

¹⁾ Göbel, Org., pag. 330.

²⁾ Der Mechanismus für die Öffnung der Sporenkapsel ist derart, daß sich die Zähne nur bei schwindendem Turgor, bei trockener Luft einrollen können. Hiermit scheint die Annahme, daß die Sporen durch Wasser verbreitet werden, im Widerspruch zu stehen. Allein es darf nicht vergessen werden, daß Aussaat und Verbreitung der Sporen nicht durchaus in demselben Moment stattfinden müssen. Durch das Öffnen der Sporogonkapseln fallen die Sporen in den meisten Fällen auf den Thallus nieder. Hier werden sie gelegentlich vom Regenwasser, vom Sprühregen des Baches usw. weggeschwemmt und gelangen irgendwo zur Entwicklung. Die Sporen keimen zwar am besten unmittelbar oder kurze Zeit nach der Aussaat; indessen wächst ja die Pflanze nur an feuchten Orten, und gerade im Frühjahr sind

V. Keimung der Sporen.

Die Sporen zeigen, wenn sie unter günstigen Bedingungen ausgesät worden sind, zunächst eine nach allen Seiten gleichmäßige Volumenvergrößerung. Dann entstehen zwei bis drei glatte Rhizoiden. Ihre Bildung macht sich bemerkbar in einer starken Dehnung des Exospors über den Initialzellen, welche dadurch auffällig wird, daß auf den auftretenden Höckern die Warzen viel weiter voneinander entfernt sind als an der übrigen Wandfläche. Schließlich vermag das Exospor der Dehnung nicht weiter zu widerstehen; es wird gesprengt, und das farblose Rhizoid tritt hervor. Es ist schlauchförmig und stets einzellig: es verlängert sich durch Spitzenwachstum. Während des Wachstums der Rhizoiden dauert die Volumenvergrößerung der Sporen noch längere Zeit fort. Sie schwellen so stark an, daß ihr Durchmesser den anfänglichen zuletzt vier bis sechsmal übertrifft. Infolgedessen wird das Exospor ringsum außerordentlich gedehnt, die Wärrchen rücken weiter auseinander, und die Zellwände im Innern treten immer deutlicher hervor. Am neunten bis zehnten Tage nach der Aussaat wird es an einer bestimmten Stelle gesprengt, und ein Zellhöcker, die Sproßanlage, tritt hervor. Er bildet zunächst einen etwas schnabelartigen Fortsatz der Spore, an dessen Spitze eine Scheitelzelle bemerkbar ist. Beim Weiterwachstum des Sprosses wird er zylindrisch. Nachdem er eine Zeit lang in derselben Richtung fortgewachsen ist, biegt er im rechten Winkel um, verbreitert sich zu einer Fläche und bildet nunmehr bei der weiteren Entwicklung den normalen Thallus.

Die Zellteilungen in den Sporen und jungen Pflanzen gehen folgendermaßen vor sich: Schon im Sporogon des sitzenden Hutes treten Teilungen der Sporen auf. Die drei ersten Zellwände, die einander gleichwertig sind und aufeinander senkrecht stehen, zerlegen die Spore in acht Oktanten. In jedem derselben tritt dann eine neue Wand auf, die annähernd parallel zu einer der bestehenden Wände verläuft, mit den andern aber und mit der Oberfläche rechte Winkel bildet (Fig. 13 A, a, b). Hierbei haben diese neuen Wände gleichsinnige oder ungleiche Richtung. In jedem Oktanten finden sich nunmehr zwei Zellen,

die Bedingungen derart, daß die Sporen nicht austrocknen werden. Darum besitzen sie auch die Fähigkeit nicht, längere Zeit ausgetrocknet verbringen zu können. Eine gewisse Analogie zu den verschiedenen Faktoren, die bei der Aussaat und Verbreitung der Sporen notwendig sind, liegt darin, daß die Entleerung der Antheridien in verhältnismäßig trockener Luft, bei großer Wärme stattfindet, während bei der Übertragung der Spermatozoiden neben kleineren Tieren auch das Wasser eine gewisse Rolle zu spielen scheint. — Auch bei *Pellia* werden die Sporen durch das Wasser verheiretet. Diese *Jungermanniacee* kommt fast stets in Gemeinschaft mit *Fegatella* vor. (s. p. 381). Beide Pflanzen streuen ihre Sporen gleichzeitig aus: sie weisen eine ähnliche Streckung des Stieles auf, welcher bei *Pellia* dem Sporogonfuß entspricht, bei *Fegatella* das ganze Rezeptakulum trägt. Die Analogie erstreckt sich sogar auf die Zahl der Sporen; wie ich bei *Fegatella* (s. p. 370) fand Jack bei *Pellia epiphylla* deren 4500 (nach Göbel, Org., p. 324—25). Bei beiden Pflanzen keimen die Sporen schon im Sporogon (s. Kap. VI).

deren eine die Form einer dreiseitigen Scheitelzelle besitzt. Die andere, keilförmige, teilt sich durch eine Querwand (A c). Hierauf sondert die erwähnte Scheitelzelle in der bekannten Weise ein Segment ab (A d, B'). Zu dieser Zeit ungefähr findet die Aussaat der Sporen statt; es weisen diese indessen auch die weiter zurückliegenden Stadien auf (alle Sporen bei A stammen aus demselben geöffneten Sporogon). Eine Spore kann jetzt, wenn

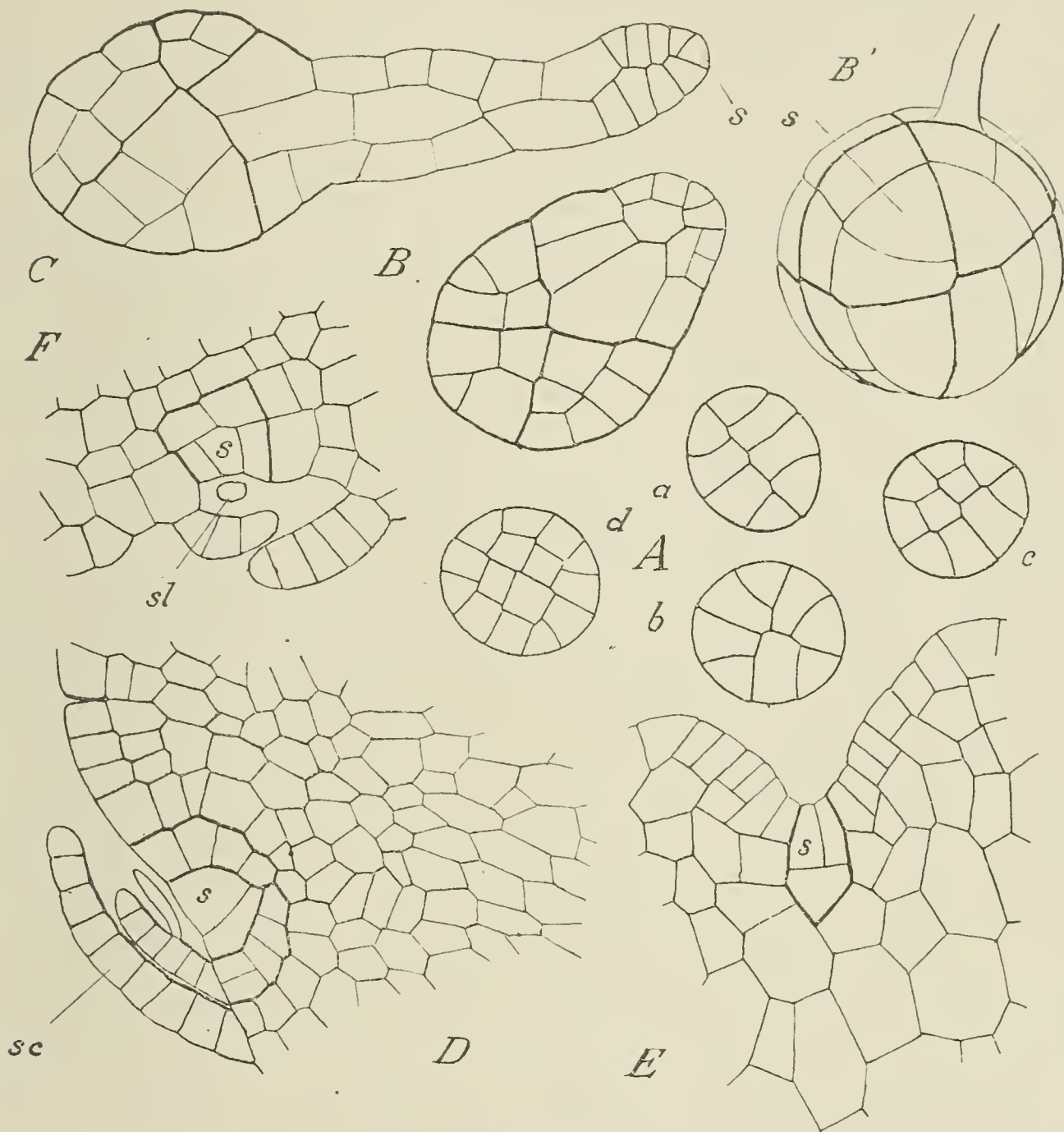


Fig. 13.

A. Sporen aus einer reifen Sporenkapsel $220/1$. B, C, aussprossende Sporen, B' von d. dem Sproß entgegengesetzten Seite gesehen. $220/1$. D, E, F. Vegetationspunkt. D medianer Schnitt, E von oben, F Querschnitt, senkrecht zur Längsachse $400/1$. s, Scheitelzelle, sl, Schleimpapille, sc, Schuppe.

die Teilungen gleichmäßig vor sich gegangen sind, acht typische Scheitelzellen aufweisen, von denen jede die Fähigkeit besitzt, sich zu einem Sprosse zu entwickeln; es bildet aber nur derjenige einen solchen aus, der das meiste Licht empfängt (s. 13 B). Hier und da sieht man auch zwei nebeneinander liegende Oktanten zu Sproßanlagen auswachsen, die sich miteinander vereinigen. Durch abwechselnd nach drei Seiten abgegliederte Seg-

mente entsteht nun ein zylindrisches Gebilde, dessen Streckung wesentlich interkalarem Wachstum zuzuschreiben ist (B.C). Gleichzeitig mit der Tätigkeit der Scheitelzelle finden auch in den entstandenen Segmenten Teilungen statt; durch eine perikline Wand werden eine Innen- und eine Außenzelle gebildet, in denen dann abwechselnd antikline und perikline Wände auftreten. Die Gliederung der Segmentzellen und die Teilung der Scheitelzelle fallen jedoch nicht immer zusammen; es kommt vor, daß sich das jüngste Segment schon geteilt hat, bevor ein anderes abgeschnitten ist; oft werden aber auch mehrere Segmente gebildet, bevor eine Teilung in einem derselben wahrgenommen werden kann (C). Es erfolgt also die Zellteilung nicht immer in derselben bestimmten Regelmäßigkeit; die Verschiedenheiten werden teilweise durch äußere Einflüsse, wie Intensität des Lichtes, Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Menge der gelösten Nährstoffe, teilweise wohl auch durch innere Ursachen bedingt. Bei schwachem Licht und größerer Luftfeuchtigkeit entwickelt sich das zylindrische Pflänzchen unverändert weiter; bei genügend starker Beleuchtung und gemäßigtem Feuchtigkeitsgehalt wird aber der bisher positiv heliotropische Sproß transversal heliotropisch. Die eine Seite der Sproßspitze ist nunmehr beschattet, wodurch ihr Wachstum etwas gehemmt wird. Die Teilungen in den Segmenten auf der belichteten Seite erfolgen rascher; diese eilt durch ihr Wachstum der Scheitelzelle gleichsam voran und drängt sie auf die Unterseite. Die schräg auswärts nach unten abgegliederten Segmente rücken infolge der Beschattung auf die Seite, um in günstigere Lichtverhältnisse zu kommen, und werden dadurch in ihrem Wachstum so gefördert, daß auch die Oberseite überholt wird und die Scheitelzelle in eine tiefe Bucht, die sogenannte Scheitelbucht, zu liegen kommt.¹⁾ Infolgedessen erfährt ihre Form eine Veränderung; an ihrer Außenfläche, wo sie bis anhin am breitesten war, wird sie durch die im Wachstum voraneilenden, seitlichen Partien eingeengt, sozusagen zusammengedrückt, wodurch ihre größte Breite weiter nach hinten, ungefähr in die Mitte ihrer Längachse, rückt (vgl. Fig. 13 E). Diese Änderung der Form bewirkt, daß die Segmentierung nicht mehr in der bisherigen Weise vor sich gehen kann; von nun an sieht man, daß Segmente nach allen vier Seiten, oben und unten, rechts und links abgegeben werden, wodurch der Thallus massiger wird. Wir haben jetzt statt der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle eine keilförmige, eine sogenannte Scheitelkante (D, E, F)²⁾ Der Übergang scheint so stattzufinden, daß da,

¹⁾ Auch die Laubmoose wachsen mit einer dreiseitigen Scheitelzelle. Die definitive Blattstellung kommt aber ebenfalls erst durch eine nachträgliche Verschiebung der Segmente in seitl. Richtung zustande. Diese findet so früh statt, daß sie beim 9. Segment ihre definitive Größe erreicht hat. Dann hat die eigentliche Stengelbildung noch nicht oder eben erst begonnen. Die Verschiebung zeigt sich darin, daß der Winkel, den Außen- und Innenkante des Segmentes bilden, mit dem Alter zunimmt. (Vgl. Correns, Üb. Scheitelwachstum, Blattstellung etc. bei den Laubmoosstämmchen. (Bot. Unt. Festschrift f. Schwendener. 1899. p. 385—420.)

²⁾ Kny. Üb. falsche u. echte Dichotomie i. Pflanzenreiche. (Bot. Zeit. 1872. Sp. 341f, 699 f.)

wo die zusammengepreßte Scheitelzelle am breitesten ist, eine Wand auftritt, welche parallel zur unteren, hinteren Seitenlinie der Pyramide verläuft, auf allen vier Wänden derselben aber ungefähr senkrecht steht. Die hierdurch nach vorn abgegliederte Zelle besitzt demnach eine freie, schwach gewölbte Außenwand, zwei nach vorn und unten schwach konvergierende Seitenwände und zwei mit letzteren einen rechten Winkel bildenden, leicht gebogenen, nach rückwärts sich schneidenden Wänden, von denen die eine nahezu horizontal gelegen ist, während die andere sich mehr der vertikalen Lage nähert (Fig. 13, D, E, F). Die neue Segmentierung findet in der Weise statt, daß abwechselnd oben und unten und auf den beiden Seiten durch antikline, je zu einer der vier Seitenflächen der Scheitelzelle parallele Wände Zellen abgeschnitten werden, von denen die seitlichen annähernd die gleiche Form haben wie die Scheitelzelle selbst. Ihre Entstehung zeigt auch, daß sie derselben anfangs vollständig gleichwertig sind; welche der beiden Tochterzellen bei einer seitlichen Segmentierung zur Scheitelzelle werden wird, hängt von der medianen Lage und besonders der Abgabe neuer Segmente ab.¹⁾

Um die Bedingungen kennen zu lernen, welche die Keimungsvorgänge beeinflussen, wurden eine größere Anzahl von Versuchen angestellt. Zunächst wurden Sporen ausgesät auf gewöhnliches und destilliertes Wasser, in $\frac{1}{4}$ 0/0 Knopsche Nährlösung und in Zuckerlösung von 5 0/0 Konzentration. Es ergab sich, daß die Rhizoiden stets entstehen, wenn die Sporen genügend Wasser finden. In der Schnelligkeit und Art der Ausbildung bestehen aber Unterschiede; in der Knopschen Nährlösung entwickelten sich die Rhizoiden langsamer als in den andern verwendeten Flüssigkeiten und erreichten nicht dieselbe Länge. Ähnliche Resultate gewann Benecke bei Untersuchung der Brutknospenkeimung von *Lunularia cruciata*²⁾. Er schreibt dieses Verhalten der Rhizoiden dem Vorhandensein von N zu, dessen Fehlen die Sporen zur Bildung längerer Rhizoiden zwingt, und nennt es „Etiollement infolge N-Hungers.“ In wenigen Tagen stehen aber die nach N hungernden Kulturen den mit Nährlösung behandelten nach; diese entwickeln sich besser und weiter als die andern, die allmählich mangels an Nährstoffen zu degenerieren anfangen. Im destillierten Wasser waren die Rhizoiden oft leicht hin und her gewunden, was auch in der freien Natur häufig vorkommt. In der Zuckerlösung zeigten sie sich kork-

¹⁾ Kny vermeidet bei ähnlichen Fällen (*Marchantia polym.*, *Aspidium filix Mas*) sorgfältig die Bezeichnung Scheitelzelle und gebraucht statt dessen den Ausdruck „gleichwertige terminale Randzellen.“ Obwohl es gewiß möglich ist, daß durch stärkeres Breitenwachstum auf der einen Seite der Scheitelregion die bisherige, mediane Scheitelzelle zur Seite gedrängt werden und ihre axiale Stellung dauernd einbüßen kann, ziehe ich es doch vor, die übliche, einfache, klare Ausdrucksweise „Scheitelzelle“ weiter zu verwenden. Auch der Name „Initialzelle“ wäre eine passende Bezeichnung.

²⁾ Benecke, Üb. d. Keimung d. Brutknospen v. *Lunul. cruc.* (Bot. Zeit. 1903. Abt. I. Heft 1. p. 19, 41.)

zieherartig gewunden, waren am Ende keulenförmig angeschwollen und besaßen dort eine verdickte Membran.

Die Lage der Rhizoidinitialzellen an der Oberfläche der Spore ist eine sehr wechselnde, unbestimmte; sie stehen oft nahe beisammen, können einander aber auch diametral gegenüberliegen. Wenn drei Rhizoiden vorhanden sind, so sind ihre Initialen nicht selten gleichmäßig über den Umfang der Spore verteilt, selbst bei einseitigem Licht. Daraus folgt, daß die ersten Rhizoiden nicht an eine durch äußere Einflüsse bestimmte Stelle der Sporen gebunden sind. Auch bilden sie sich sowohl im Dunkeln wie im diffusen und hellen Tageslicht.

Spielt also das Licht bei der Anlage der Rhizoiden an der Spore keine Rolle, so ist es von um so größerer Wichtigkeit für die Bildung des aus der Spore hervortretenden Sprosses. Im Dunkeln tritt keine Sproßbildung ein; das Chlorophyll, das in der Spore schon bei der Aussaat enthalten ist, geht nach längerer Zeit zugrunde. Um die Wirkung einseitigen Lichtes zu ermitteln, wurden mehrere einer photographischen Kamera ähnliche Kammern aus Pappdeckeln verwendet, die eine Tiefe von ungefähr 40 cm besaßen und in der vordern Wandung eine kreisrunde Öffnung von 8 cm Durchmesser hatten. Durch diese fand das Licht Zutritt.¹⁾ In „feuchten Kammern“ erfolgte Aussaaten wurden in verschiedener Entfernung von der Lichtquelle angebracht, so daß das diffuse Tageslicht schief auf dieselben auffiel. Es konnte dabei u. a. konstatiert werden, daß die Fähigkeit der Sproßbildung ungefähr proportional der Entfernung von der Lichtquelle ist; die nächsten Sporen sproßten aus, die entferntesten starben rasch ab, diejenigen mit mittlerer Entfernung blieben grün, trieben aber keine Sprosse. Durch allmähliches Steigern der Lichtmenge konnten auch Sporen in größerer Distanz zum Aussprossen gebracht werden. Wenn Sporen, die einige Tage zu wenig Licht erhalten hatten, um sich entwickeln zu können, stärkerer Beleuchtung ausgesetzt wurden, trat auch bei ihnen Sproßbildung ein. Es ist demnach Licht von genügender Intensität eine der ersten Bedingungen für die Bildung eines Pflänzchens. Direktes Sonnenlicht wirkt zerstörend auf die Kulturen; es ist also ein Licht von mittlerer Intensität am günstigsten. Dieses experimentelle Ergebnis stimmt mit den Beobachtungen, die man an den natürlichen Standorten mit jungen Pflänzchen machen kann, überein. *Fegatella* wird nie an Stellen gefunden, die auch nur zeitweise von der Sonne beschienen werden; ebensowenig im tiefen Waldesdunkel. Sie liebt schattige, aber nicht zu dunkle Stellen; an Bächen findet sie sich meist nur am einen, beschatteten Ufer.

Die oben erwähnten Versuche ergaben ferner, daß die jungen Sprosse bei unveränderter Einfallsrichtung des Lichtes diesem

¹⁾ Indem flache Flaschen, die mit Kupferoxyammoniak- oder Kaliumbichromatlösung gefüllt waren, vor die Mündung gebracht wurden, konnte auch die Wirkung des einseitigen homogenen Lichtes studiert werden.

entgegenwachsen, also positiv heliotropisch sind. Waren die Lichtstrahlen parallel der Unterlage der Sporen, so schmiegen sich die Pflänzchen derselben an; bei schief einfallendem Licht hoben sie sich schief vom Boden ab. Wurde dieselbe senkrecht vom Lichte getroffen, so bildeten auch die Sprosse einen rechten Winkel mit ihr¹⁾. Die Spitze des Sprosses ist deshalb immer am stärksten beleuchtet; man findet in der Scheitelgegend auch die größte Menge von Chlorophyllkörnern, so daß dieselbe intensiv grün ist, während die mehr zurückliegenden Partien nur blaßgrün sind. Hierdurch wird die Beobachtung des Verlaufs der Zellwände in der Nähe des Vegetationspunktes an lebenden Pflanzen sehr erschwert. Bei allseitigem Lichte wachsen die Sprosse dem Maximum desselben entgegen.

Auch die Länge der Sporen hängt, ähnlich wie diejenige der Stiele der Sporogonrezeptakeln, wesentlich von der Intensität des Lichtes ab. Bei schwachem Licht werden sie bedeutend länger als bei starkem, dafür bleiben sie schmaler. Die gleiche Wirkung übt eine sehr feuchte Atmosphäre aus. Werden die jungen Pflänzchen längere Zeit unter dem Einflusse dieser Faktoren, schwachem Licht und feuchter Luft, belassen, so wachsen sie auch unverändert weiter, d. h. sie zeigen stets zylindrische Gestalt und wachsen in der Richtung des einfallenden Lichtstrahles. Wirken dagegen Licht von genügender Intensität und Luft mit nicht zu großem Feuchtigkeitsgehalt auf die Pflänzchen ein, so beginnen die Sprosse bald sich am Ende in die Fläche auszubreiten; diese aber ist transversal heliotropisch und stellt sich daher senkrecht zum einfallenden Lichte. Werden die früheren Bedingungen wieder hergestellt, so wird der Sproß wiederum lang und schmal und positiv heliotropisch.

Um zu erfahren, ob das Licht schon von Anfang an die Stelle der Spore bestimme, aus welcher der Sproß hervortritt, wurden in der angegebenen Weise eine größere Zahl von Aussaaten auf Objektträgern mit angeheftetem Filtrierpapier gemacht und letztere senkrecht zum einseitig einfallenden Lichte aufgestellt. Einige derselben wurden je nach 3—4 Tagen umgekehrt, so daß die belichtet gewesene Seite nunmehr unbelichtet war; das Licht mußte jetzt die Unterlage, das feuchte Filtrierpapier, durchdringen, bevor es die Sporen traf. Vermittelt geeigneter Blendschirme wurde dafür gesorgt, daß die Lichtintensität unter allen Umständen die gleiche war²⁾. Es ergab sich folgendes: Von der Aussaat bis zum Hervortreten des Sprosses dauerte es normalerweise zehn Tage. Die während dieser Zeit

¹⁾ Bei den Versuchen zur Beobachtung der Sproßbildung wurden besonders Aussaaten auf sterilisierter Torferde, sowie auf mit $\frac{1}{4}$ ‰ Knopschen Nährlösung getränktem, weißem Filtrierpapier ausgeführt. Letztere Kulturen, bei denen Objektträger als Unterlage für das Filtrierpapier dienten, konnten in jede beliebige Lage gebracht werden; auch konnte man die Objekte stets unter dem Mikroskop, selbst bei stärkerer Vergrößerung, kontrollieren.

²⁾ Nach dem Vorgehen Winklers (Üb. d. Einfluß auß. Fakt. auf d. Teil von *Cystosira barbata*. Ber. deutsch. bot. Ges. XVIII. 1900) fixierte ich

umgekehrten Objektträger wiesen später Sprosse auf, welche dem Lichte und demnach auch der Unterlage zugerichtet waren. Dieselben waren nur kurz, breit, etwas plattgedrückt: die Sporen, leicht kenntlich an den derberen Zellwänden, unter denen besonders diejenigen der Oktanten deutlich ersichtlich waren (Fig. 13, B'), sowie an den Rhizoiden mit ihren Ursprungszellen, zeigten sich leicht vom Substrat abgehoben. Bei seitlicher Ansicht war eine große Zahl von Rhizoiden zu erkennen, die alle von der Unterlage weggerichtet waren, sich also als negativ heliotropisch erwiesen. Bei den bis zur Aussprossung unverändert belassenen Objekten waren die Sprosse ebenfalls auf der dem Lichte zugekehrten Seite entstanden und wandten sich deshalb senkrecht von der Unterlage ab. Wurden sie jetzt umgekehrt, so wuchsen sie zunächst noch in der gleichen Richtung weiter, modifizierten aber ihr Wachstum bald so, daß sich der Scheitel senkrecht zum einfallenden Licht stellte, also in die normale, auch bei erwachsenen Pflanzen vorkommende Lage gebracht wurde, oder sie gingen zu Grunde. Die mit der Umkehrung entstandenen Rhizoiden zeigten sich negativ heliotropisch und waren von der Unterlage abgewendet, während alle früheren ins Filtrierpapier eingedrungen waren. Die von Anfang an ungestört entwickelten Pflanzen erwiesen sich als die schönsten und kräftigsten: sie legten am 20. Tage nach der Aussaat eine Scheitelbucht an und richteten sich transversal heliotropisch auf.

Diese Beobachtungen zeigen, daß sich der hervortretende Sproß immer aus demjenigen Oktanten der Spore entwickelt, welcher dem Licht zugewendet ist¹⁾. So lange die Weiterbildung eines Oktanten noch nicht begonnen hat, ist jeder zur Sproßbildung befähigt; es kann also durch entsprechende Abänderung der Belichtung auch aus einem ursprünglich vom Lichtquell abgewendeten Oktanten ein Sproß erzogen werden. Hat die Bildung des Sprosses aber einmal begonnen, so kann sein weiteres Wachstum nicht mehr dadurch gehemmt werden, daß ein anderer Oktant nunmehr in die bezüglich des Lichtes günstigste Lage gebracht wird.

Das unter normalen Verhältnissen wachsende Pflänzchen entwickelt sich so, daß die dem Licht zugekehrte Seite zur morphologischen Oberseite wird, welche die Spaltöffnungen aufweist, während sich auf der entgegengesetzten Seite die Rhi-

Sporen auch mit Gelatine auf Objektträgern, ebenso mit Eiweiß etc. Mit Gelatine entwickelten sich die Sporen eine Zeit lang normal, bald aber traten trotz allen Vorsichtsmaßregeln Bakterien auf, welche die Kulturen, die bis zum Aussprossen längere Zeit hätten brauchen müssen, unbrauchbar machten.

¹⁾ Auch dann, wenn die Drehung des einfallenden Lichtes statt 180° nur 90° betrug, entwickelte sich der jetzt das Maximum von Licht erhaltende Oktant zum Sprosse. Diese Änderung des Lichteinfalls wurde dadurch bewirkt, daß die horizontal liegenden Objektträger um 180° in ihrer Ebene gedreht wurden; da das Licht schief auffiel, war die tatsächliche Änderung des Lichtwinkels nur etwa 90° .

zoiden ausbilden. Am Sproßende werden keine solchen angelegt, sie bilden sich erst in einiger Entfernung vom Scheitel und treten etwa am dritten Tage nach dem Aussprossen auf; sie gehören dem Typus der glatten Rhizoiden an. Da das aus der Spore tretende Pflänzchen zylindrisch ist, so ist eine Bilateralität desselben vorher noch nicht zu erkennen, um so weniger, da auch noch keine Spaltöffnungen wahrgenommen werden können. Wenn aber Sproßrhizoiden einmal gebildet werden, so entstehen sie alle auf der dem Lichte abgewendeten Seite. Um zu sehen, ob die nunmehr vorhandene Bilateralität noch umkehrbar sei, wurden die Objektträger mit den Kulturen so um 180° gedreht, daß die bisherige Unterseite mit den Rhizoiden nach oben zu liegen kam, also dem Lichte zugekehrt war. Alle neuen Rhizoiden wurden auf der jetzigen Oberseite angelegt; nur in seltenen Fällen konnte auch auf der entgegengesetzten Seite die Anlage eines Rhizoids beobachtet werden. Dagegen konnte man kurze Zeit nach der Drehung des Objekts die jüngsten Rhizoiden auf der Seite entstehend wahrnehmen, also weder auf der jetzigen Ober- noch auf der Unterseite, während die älteren, längeren, in größerer Nähe der Spore entstandenen noch halb und weiter zurück ganz nach oben schauten. Daraus schon, bei älteren Pflanzen noch besser, ließ sich deutlich erkennen, daß der Sproß eine Drehung um seine eigene Achse, eine Torsion ausführte, um die schon anfangs vorgebildete Unterseite, die gewaltsam nach oben gekehrt worden war, wieder in die frühere Lage zu bringen. Die Bilateralität war demnach am dritten Tage nach dem Aussprossen, als die Rhizoiden entstanden, bereits fixiert und konnte nicht mehr umgekehrt werden.

Die gleichen Versuche wie die genannten, die im natürlichen Lichte, dem diffusen Tageslicht, angestellt wurden, kamen auch bei Anwendung homogenen, farbigen Lichtes, Orange und Blau, zur Ausführung. Es wurden neben den oben erwähnten Kammern (pag. 376, Anm.) die bekannten Sachsschen doppelwandigen Glasglocken verwendet, deren Außenraum mit Kalibichromat- oder Kupferoxydammoniak-Lösung gefüllt war. Die Resultate sind die gleichen wie im gemischten: auffällige Verschiedenheiten konnten keine konstatiert werden. Das blaue Licht begünstigt das Wachstum, was eine allgemeine Erscheinung in der Pflanzenwelt ist. Der Zeitpunkt, in dem die Scheitelbucht auftritt, wird früher erreicht.

Mit der Flächenausbildung des Sprosses stellt er sich, wie bereits des öfteren erwähnt wurde, senkrecht zur Richtung des auffallenden Lichts. Die anfängliche Oberseite geht unter allen Umständen in diejenige des Thallus über, beim Abwärtswachsen des Sprosses direkt durch einfache Umbiegung, beim Aufwärtswachsen durch gleichzeitige Deckung desselben. Gelingt es nicht, sie in die richtige Lage zu bringen, so geht das Pflänzchen zugrunde. Die Sprosse sind also, wie der Thallus der entwickelten Pflanze, ausgesprochen transversal heliotropisch. Dagegen können sie nicht transversal geotropisch genannt werden: im Hinter-

grunde von Höhlen findet man oft Pflanzen, deren Thallus so gestellt ist, daß er beinahe senkrecht auf der mehr oder weniger wagrechten Gesteinsunterlage steht¹⁾; so empfängt er das Licht, dessen Strahlen wagerecht in den Raum eindringen, direkt.

Ein Vergleich mit andern *Marchantiaceen* ergibt, daß der Keimungsvorgang bei *Fegatella* in bezug auf morphologische Gestaltung wesentlich reduziert ist²⁾. Bei der für diese Familie typischen Keimung wird zunächst ein fadenförmiger, mehrzelliger Keimschlauch, ein Protonema, gebildet, dessen Wachstum ein begrenztes ist. Die Endzelle desselben schwillt kopfförmig an und wird zunächst durch eine Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt, deren obere durch Längswände in vier Quadranten zerfällt, während sich die untere meist nur in zwei bis drei Zellen gliedert. Dieser Zellkörper ist die Keimscheibe, die noch weiter in die Breite wachsen kann. Die Anlage des jungen Pflänzchens geht immer aus einem der vier oberen Quadranten hervor; in den andern erlischt das Wachstum nach kurzer Zeit. Es ist zwar jeder Quadrant zur Weiterbildung befähigt; es entwickelt sich aber nur derjenige, der dem Lichte zugekehrt ist. Für die Sproßbildung ist Licht von bestimmter Intensität notwendig; die Pflanze wächst zunächst dem Lichte entgegen; die beleuchtete Oberseite wird auch zur anatomischen, und die Bilateralität ist, sobald einmal ausgeprägt, unwiderruflich fixiert. Aus einer Vergleichung dieses Verhaltens, das z. B. für *Marchantia polymorpha* angegeben worden ist, mit der Keimung von *Fegatella* ergibt sich, daß der Sproß, der hier unmittelbar aus der Spore hervorgeht, dem jungen *Marchantia*-Pflänzchen vollständig gleichwertig ist. Bei *Fegatella* ist die Bildung eines Keimschlauchs gänzlich unterblieben; die Zellgruppe, die in den Sporen schon vor ihrer Aussaat entsteht, entspricht der Keimscheibe von *Marchantia*. Während aber bei dieser nur ein Quadrant des oberen Stockwerks zum Sprosse werden kann, weil es eben bei seiner Bildung die dem Lichte zugekehrte Hälfte ist, besitzt bei *Fegatella* jeder Quadrant diese Fähigkeit, da die Oktantenbildung unabhängig vom Lichte im Sporogon geschieht.

Ähnlich wie *Fegatella* verhalten sich einige weitere Lebermoose, so *Pellia* und *Dendroceros*, deren Sporen ebenfalls schon im Sporogon keimen³⁾. Nach Lampa bilden auch *Radula*, *Scapania*, *Targionia* keinen Keimschlauch, ihre Sporen teilen sich aber nicht schon in der Sporenkapsel, sondern erst in der Erde⁴⁾; sie nehmen demnach eine Mittelstellung zwischen *Marchantia* und *Fegatella* ein.

¹⁾ Z. B. in der Höhle von Thaingen bei Schaffhausen.

²⁾ Leitgeb, Unt. üb. d. Leberm., VI; Leitgeb, D. Keimung d. Lebermoosp. in ihr. Bez. z. Licht. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. 1876. Abt. I. p. 425/35), Göbel, Org. pag. 329/38; Lampa, Unters. an ein. Lebermoosen. (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. 1902. Bd. 111. Abt. I. pag. 1177/87.)

³⁾ Göbel, l. c., pag. 329.

⁴⁾ Lampa, l. c., pag. 1184.

Daß der Keimschlauch bei *Fegatella* nicht mehr zur Ausbildung gelangt, ist offenbar durch Anpassung an äußere Faktoren bedingt worden. Die Sporen werden wie diejenigen von *Pellia* in den ersten Frühlingstagen ausgestreut; man findet beide Pflanzen untereinander gemischt an denselben Standorten. Für die Keimung sind, wie oben gezeigt worden, Feuchtigkeit und genügendes Licht notwendig; erstere wird durch das Vorkommen an feuchten Stellen gesichert, letzteres dadurch gewährleistet, daß zur Zeit der Keimung die meisten umgebenden Pflanzen noch mehr oder weniger unbelaubt sind und dem Maximum von diffusem Tageslicht den Zutritt lassen. Diese Erhöhung der Lichtintensität ist nicht gleichgültig; bei andern Lebermoosen wird die Erreichung der nötigen Lichtmenge für das Pflänzchen gerade durch den Keimschlauch ermöglicht, der um so länger wird, je schwächer das Licht ist¹⁾. Durch Reduktion des zarten Keimschlauchs bei *Fegatella* wird auch rascher eine von äußern Einflüssen weniger bedrohte, resistenz- und regenerationsfähige Pflanze herangebildet²⁾.

Die günstigen Bedingungen, welche die Sporen von *Fegatella* schon zur Zeit ihrer Aussaat umgeben, machen es auch erklärlich, daß die Dauer der Keimfähigkeit eine sehr beschränkte ist. Am ehesten keimen sie, wenn sie unmittelbar nach der Aussaat auf das Substrat gelangen; wenn sie 8 Tage lufttrocken aufbewahrt worden sind, sind nicht mehr alle zur Aussprossung fähig. Nach Verlauf von 3—4 Wochen entwickeln sich nur noch ganz vereinzelte Sporen.

VI. Entwicklung des Thallus.

Die Bildung des Thallus geht, wenn die Keimpflanze aus dem Stadium des zylindrischen Sprosses in dasjenige des Flächenwachstums übergegangen ist, durch Segmentierung der keilförmigen Scheitelzelle vor sich (p. 375). Die Segmente werden nach vier Seiten hin abgeschnitten; durch perikline und antikline Wände werden nun Zellen gebildet, so daß allmählich ein massiger Gewebekörper, der Thallus, entsteht. Die seitlichen Randzellen der Scheitelskante werden infolge der wiederholten Längsteilungen in der Scheitelregion mehr und mehr von der Medianen ab- und nach den flügel förmigen Rändern des Thallus hinübergedrängt. Da sie jetzt eine lebhaftere Zellteilung aufweisen als die der Scheitelzelle zunächst gelegenen Zellen, mit der Entfernung von der Medianlinie aber immer mehr nur senkrecht zur Oberfläche stehende Wände gebildet werden, wird der Thallus gegen den Rand hin stets dünner und zuletzt einschichtig.

Die normale Verzweigung erfolgt, wie bei *Marchantia polymorpha* und den andern *Marchantiaceen*, durch echte Gabe-

¹⁾ Göbel, Org., pag. 334.

²⁾ Ähnlich wie durch die Viviparie bei höhern Pflanzen.

lung. Die Scheitelzelle verbreitert sich; dann teilt sie sich durch eine Wand in zwei gleich große Zellen, welche sich fortan als gesonderte Scheitelzellen weiterbilden. Zwischen den neuen Vegetationspunkten entsteht ein Mittellappen, welcher die verschmolzenen Innenflügel der Tochtersprosse darstellt, die sich später trennen. Neben der Verzweigung in der Ebene des Thallus erfolgt noch eine weitere auf der Unterseite. Während bei einzelnen Lebermoosen die letztere Form der Verzweigung überwiegt

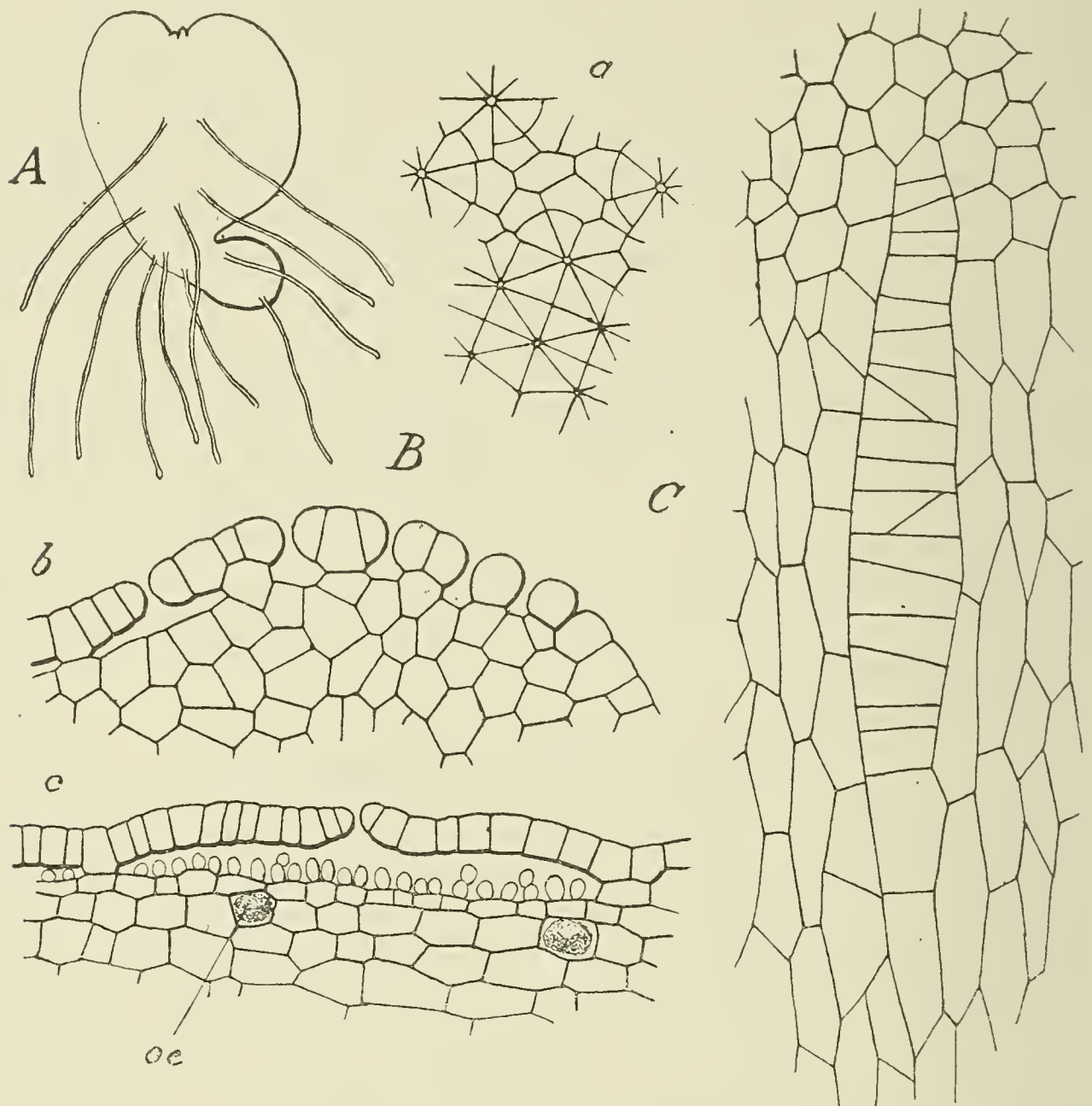


Fig. 14.

A. Junges Pflänzchen, mit noch anhaftender Spore. $\frac{38}{1}$. B. Entwicklung der Spaltöffnung. a. Scheitelpartie von vorn; b, c. Längsschnitte. $\frac{400}{1}$. (Vgl. auch Fig. 1, B,C). oe. Ölkörper. C. Junger Schleimschlauch. s. Scheitelpartie, dicht hinter d. Veget. Punkt. $\frac{400}{1}$

(*Hymenophytum*) und bei anderen beide Arten einander das Gleichgewicht halten (*Plagiochasma*, *Clevea*)¹⁾, tritt bei *Fegatella* die ventrale Verzweigung zurück und stellt eine Form der vegetativen Vermehrung dar. Im Herbst findet die Bildung gegliederter Thallome dadurch statt, daß die Ausbildung der Laminarfläche unterbleibt; es werden Winterknospen gebildet.

¹⁾ Göbel, Org. p. 248—49.

Die Entwicklung und Differenzierung der einzelnen Gewebe findet auf folgende Weise statt. Die Luftkammern werden dicht über dem Vegetationspunkt angelegt. Wo vier Oberflächenzellen zusammenstoßen, entsteht ein Interzellularraum, der eine schmale Grube darstellt. (Fig. 14 B a b). Diese Gruben werden allmählich vertieft und verbreitert; die peripheren Zellen teilen sich nur antiklinal und bilden so die Decke derselben. Indem in den vier genannten Zellen zunächst diagonale Wände auftreten, finden wir ein Grübchen von sechs bis acht Zellen umgeben (B a). Es werden keine neuen Radiärwände mehr gebildet, sondern nur tangential in größerer Anzahl: das Ergebnis ist in unmittelbarer Umgebung der Grubenöffnung, unter welcher unterdessen ein größerer Luftraum entstanden, eine Anzahl von Ringen, meist fünf bis sechs, die alle aus sechs bis acht Zellen bestehen (Fig. 1 C.). Beim weiteren Wachstum der Epidermis, bei dem neue Teilungen nur außerhalb dieser Ringe eintreten, werden die letzteren etwas über die Thallusfläche emporgepreßt (Fig. 14 c) und bilden so die Atemöffnungen. Zwischen den einzelnen Lufträumen bleiben Kammerwände übrig, in denen meist nur zur Oberfläche parallele Wände vorkommen; sie bleiben demnach einschichtig. An der Basis der Kammern sprossen kugelige Zellen hervor (c), welche zu Zellfäden werden und sich verzweigen können. Die in den seitlichen Teilen der Lufträume sich befindenden verwachsen gewöhnlich mit der einschichtigen Epidermis; diejenigen unter den Atemöffnungen erfahren eine besondere Ausbildung. Sie zeichnen sich von den anderen Fäden bald dadurch aus, daß ihre obersten Zellen gegen die Öffnung hin in einen langen, spitzen, chlorophyllosen Fortsatz, den „Schnabel“, verlängert sind (Fig. 1 B).

Die Ventralschuppen entstehen in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes (Fig. 3, Fig. 13, D, F). Schon das erste bauchständige Segment wächst, nachdem eine mediane Längsteilung stattgefunden hat, zu einer Ausstülpung aus, aus welcher hierauf eine schleimhaltige Papille entsteht. Diese legt sich der Scheitelzelle dicht an. Auf der dieser abgewendeten Seite entsteht an der Basis, noch bevor die Papille fertig gebildet ist, eine Anschwellung, welche dieselbe bald bedeutend an Größe übertrifft und sich fortgesetzt senkrecht zur Außenfläche teilt, so daß eine Zellfläche mit breiter Basis entsteht, die Schuppe. Da die Zellteilungen rasch stattfinden, wird sie durch die Scheitelfurche hindurch nach der Dorsalseite verschoben; sie legt sich schützend über den Vegetationspunkt hin. Die Anlage der Schleimpapillen und damit der Schuppen geschieht abwechselnd zu beiden Seiten der Medianen; deshalb greifen die Schuppen zwischen einander hinein und liegen über dem Scheitel wie die Blätter eines Buches, um so einen sichern Schutz gegen Austrocknung und zu starke Befeuchtung zugleich zu bilden. Bei der weiteren Flächenausdehnung der Schuppen werden ihre Ränder in der engen Scheitelmulde durch die Flügel des Thallus nach außen

umgebogen; es entsteht so eine Einschnürung, welche der Weite der Mulde entspricht.

Die Schuppen bestehen nunmehr aus zwei Teilen: der an der Unterseite inserierten eigentlichen Schuppe und dem Schuppenanhängsel, dessen Zellwände immer tiefrot gefärbt sind. Bei der Sproßstreckung werden die Schuppenanhängsel nach der Ventralseite zurückgezogen, was leicht möglich ist, da sie durch die neu entstehenden Schuppen von der Scheitelzelle weg und in den weitem Teil der Mulde hinausgedrängt worden sind. Doch ist ihre Funktion erfüllt, und in einiger Entfernung vom Scheitel fallen sie ab. Die Insertion der eigentlichen Schuppen ist von der anfänglich queren beim Wachstum des Thallus in eine längsgerichtete übergegangen. Da die freien Ränder nach innen gelegen sind, bilden sie jetzt einen Kanal, in welchem die Zäpfchen rhizoiden verlaufen (Fig. 2 A).

Die Entwicklung der Rhizoiden erfolgt von der unteren Epidermis aus. Ihr erstes Auftreten kennzeichnet sich durch eine papillenartige Hervorragung oder Hervorwölbung der äußern Wandung der Epidermiszellen. Da in der Umgebung einer solchen Rhizoideninitiale noch weitere Teilungen vor sich gehen, sehen wir dieselben bald als größere Zellen die untere, zwei- bis dreischichtige Epidermis durchsetzen (Fig. 1 A). Das Wachstum der Rhizoiden ist Spitzenwachstum. Dicht hinter dem Scheitel ist das Wachstumsvermögen erloschen. Die Zäpfchen der Zäpfchenrhizoiden entstehen erst etwas weiter zurück. Am vordersten Teil des Sprosses entstehen keine Rhizoiden; zuerst treten die glatten, weiter nach hinten dann auch die Zäpfchenrhizoiden auf.

Die Schleimorgane werden schon sehr nahe am Vegetationspunkt angelegt (Fig. 14 C). Sie erscheinen hier als Zellreihen, deren Zellen breiter sind als lang; während die umgebenden Zellen mit Ausnahme derjenigen des Scheitels, mehr längliche Form haben. Es treten in ihnen gelegentlich auch schiefe Wände auf, seltener Längswände. Die Membranen dieser ersten Schleimzellen unterscheiden sich nicht von denjenigen der umliegenden Zellen, wohl aber der Inhalt. In jüngeren Stadien erfüllt ein feinkörniges Plasma den ganzen Innenraum. Chlorophyllkörner und Stärke fehlen dagegen. Mit wachsender Entfernung vom Scheitel werden die dünnen Membranen verdickt durch eine homogene, stark lichtbrechende Substanz, die zunächst eine dünne Lamella darstellt, dann aber rasch zu größerer Dicke heranwächst und das Lumen beinahe vollständig ausfüllt. Gleichzeitig werden die Zellen größer und strecken sich dabei etwas in die Länge. Zuletzt ist alles Plasma in der Schleimbildung aufgegangen.

In ähnlicher Weise werden die einzelnen Schleimzellen angelegt. Auch sie treten schon nahe am Scheitel auf; ebenso die Ölkörper. In den Ölkörperzellen wird zuerst das Stroma sichtbar, in dem allmählich dann auch die Öltröpfchen wahrgenommen werden können.

Am Ende der Vegetationszeit, im Oktober oder November, stellt der Thallus sein bisheriges Längen- und Breitenwachstum ein, meist in dem Moment, da eine Gabelung des Vegetationspunktes stattgefunden hat. Das gemeinsame Fußstück wird durch interkalares Wachstum zu einem zapfenförmigen Fortsatz. Die Seitenränder rollen sich ein wenig nach oben ein, und die intensiv rot gefärbten Schuppen legen sich über dem Ganzen schützend zusammen. In diesem Zustand macht der Sproß die Winterruhe durch: er ist zur Winterknospe geworden (Taf. XIII). Wenn im Frühjahr das Wachstum wieder aufgenommen wird, so entwickeln sich die beiden Scheitel zu normalen Sprossen; die eingeschlagenen Ränder werden flach gelegt und die Schuppen bei der Streckung auf die Ventralseite zurückgezogen. Der eine der beiden Vegetationspunkte kann sich aber auch zu einem Sexualsproß entwickeln.

Nicht immer jedoch werden Winterknospen ausgebildet. Der Scheitel behält sein bisheriges Aussehen bei, und der Thallus unterscheidet sich nicht von einem gewöhnlichen (Taf. XIII). Nach Leitgeb unterbleibt die Entwicklung des Wintertriebes dann, wenn zur Zeit, da er angelegt werden sollte, nicht eine Gabelung eingetreten ist.

Da sich der Vorgang der Winterknospenbildung alljährlich wiederholt, finden wir stets die auseinander hervorgegangenen Thallome mehrerer Jahre in Verbindung. Die jüngsten Sprosse sind hellgrün und zart, während die vorjährigen eine dunklere Farbe, größere Breite, intensiveren Glanz und zähere, etwas lederartige Konsistenz haben. Die dreijährigen Sprosse sind meist bräunlich, da sie gemeinsam abzusterben anfangen. Die reiche, gabelige Verzweigung bringt es mit sich, daß die älteren Thallome von den jüngeren bald überdeckt werden. So kommt es, daß wir oft drei bis fünf verschiedene Thallusschichten übereinander finden, von denen die untern in verschiedenem Grade im Zerfall begriffen sind und eine reichliche Humusbildung bedingen. Diese kommt selbstverständlich den jüngeren Sprossen zugute.

Auf die Ausbildung der äußern Gestalt haben äußere Faktoren den größten Einfluß. Besonders spielen Licht und Feuchtigkeit eine große Rolle. Im Sonnenlicht gedeihen die Pflanzen nicht; da die Verdunstung zu groß ist, trocknet die Pflanze aus, wobei sich ihre Ränder nach unten einrollen.¹⁾ Werden die Rasen unter Lichtabschluß gehalten, so treten die bekannten Etiolierungserscheinungen ein. Die neugebildeten Sprosse wachsen senkrecht in die Höhe, sind also negativ geotropisch; die Seitenränder sind dorsalwärts eingerollt. Das Assimilationsgewebe bildet sich nur in Form einzelner Zellen aus, weshalb die Sprosse farblos erscheinen. Dabei zeigen aber die

¹⁾ Nicht nach oben. Kamerling erwähnt zwar, daß bei *March. polym.*, *Lunul. cruc.*, *Feg. con.* unregelmäßige Krümmungen nach oben vorkommen (Z. Biol. und Phys. d. March. p. 62).

Triebe ein bedeutendes Längenwachstum; die Schuppeninsertionen sind weit auseinander gerückt. Verzweigung und Rhizoidenbildung unterbleiben. Diese Erscheinungen beruhen nicht allein auf dem Lichtmangel, sondern auch auf dem mit dem Lichtabschluß meist zusammengehenden größeren Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre und der dadurch herabgesetzten Verdunstung. *Fegatellapflanzen*, die in feuchter Luft bei diffusem Licht kultiviert werden, zeigen nämlich dasselbe starke Längenwachstum mit bedeutender Verschmälerung, Verdünnung und rinniger Ausbildung der Sprosse; diese sind aber positiv heliotropisch. Die Verzweigung ist eine spärliche; ebenso die Ausbildung von Rhizoiden.

Ähnlich verhalten sich die Sprosse, welche von künstlich im Wasser untergetauchten Rasenstücken ausgebildet werden; sie sind lang, schmal, etwas rinnig und wachsen dem Lichte direkt entgegen. Unter dem Mikroskop zeigen sich die Zellen sehr lang gestreckt; die Atemöffnungen sind sehr klein und weisen nur ein bis zwei Ringe auf, deren innerer keinen scharfen Rand besitzt wie am normalen Thallus, sondern aus im Querschnitt rundlichen Zellen besteht. Die Luftkammern sind sehr lang und schmal; sie treten erst weit hinter dem Scheitel auf und sind wenig zahlreich. Assimilationsgewebe wird keines mehr gebildet. Rhizoiden sind sehr spärlich vorhanden. In den langgestreckten Schuppen sowie in der Epidermis der Ober- und Unterseite fallen die vielen Ölkörperzellen auf. Die Verzweigung ist außerordentlich reduziert. Die Scheitelbucht ist winzig klein, nur mikroskopisch erkennbar. Die Schuppenanhängsel sind auf wenige Zellen beschränkt: die Schuppen legen sich nicht mehr über den Vegetationspunkt her, sondern liegen ihm bloß noch auf.¹⁾

Neben Licht und Feuchtigkeit können noch andere Faktoren Veränderungen im Bau des Thallus bewirken. Die Keimungsversuche an Sporen zeigen, daß ein größerer oder geringerer N-Gehalt des aufgenommenen Wassers die Länge der Rhizoiden beeinflusst. Wahrscheinlich übt auch die übrige Zusammensetzung des Bodens einen gewissen Einfluß auf die Ausbildung des Thallus aus, ähnlich wie bei höheren Pflanzen nach der Bodenunterlage sich verschiedene Varietäten derselben Art oder selbst verschiedene Arten herausgebildet haben (s. unten). Nach Jönsson und Olin²⁾ sowie nach Lohmann³⁾ ist auch der Fettgehalt der Lebermoose nach den Standorten verschieden. Auf trockenem Boden wachsende Pflanzen sind fettreicher als solche, die an feuchten Stellen vorkommen.

¹⁾ Nach Schiffner in Engler-Prantl. Nat. Pfl.-Fam. *Hepaticae*. kommt eine Varietät von *Fegatella conica* im Wasser schwimmend vor: vielleicht weist sie der beschriebenen Wasserform ähnliche Merkmale auf.

²⁾ Jönsson und Olin. D. Fettgehalt d. Moose. 1898. Nach Inhaltsangabe in Just. 1898. I. p. 218.

³⁾ Lohmann, Beitrag z. Biologie d. Leb. (Bot. Zentralbl. Beih. XV. 1903.)

Es wurde schon im I. Abschnitt erwähnt, daß bei *Fegatella* Änderungen in Form, Farbe, Verzweigung des Thallus usw., also Standortsvarietäten, nicht selten seien.¹⁾ Im folgenden will ich auf einzelne derselben noch näher eingehen.

Etwa 15 Minuten von der auf p. 329 u. 330 näher beschriebenen Stelle entfernt, in einer von offenem Laubwald beschatteten Schlucht, in welcher der Wind nur selten Zutritt findet, kommt ein *Fegatella*-Rasen von größerer Ausdehnung vor, der alljährlich reichlich fruktifiziert. Er wächst an einem steilen Bachufer, das öfters von Sprühregen übergossen wird. Der ganze Thallus ist von gedrungener Gestalt. Die Verzweigung findet in kurzen Abständen statt. Abstehende Rhizoidenbüschel treten schon dicht hinter dem Scheitel auf. Die Luftkammern sind nicht langgestreckt, eher quadratisch. Der sterile Schwestersproß der Antheridienscheiben ist klein oder ganz unterdrückt; die Rezeptakeln erscheinen darum nie als seitliche Aussprossungen des Thallus, sondern bilden anscheinend die axiale Fortsetzung desselben und sind nur von einem schmalen Streifen thallosen Gewebes umgeben (Taf. XII, 1).²⁾ Im Frühjahr war die ganze Unterseite des Thallus, nicht nur die Schuppen, sowie eine etwa fünf Zellreihen breite Lage im interstitienlosen Gewebe, unmittelbar unter der Luftkammerschicht der Mittelrippe, intensiv rot gefärbt. Die gleiche Färbung wiesen die männlichen Rezeptakeln an der Unterseite sowie in den oberen und seitlichen peripherischen Gewebeschichten auf.

Die Reife der Geschlechtsorgane fand schon Mitte Mai statt, also volle zwei bis drei Wochen früher als an dem erstgenannten Standorte. Es liefert diese Tatsache einen Beweis für den Satz Stahls, daß die Pflanzen im Wärme absorbierenden Blattrot ein Mittel besitzen, die Stoff- und Kraftwechselprozesse zu beschleunigen.³⁾ Durch den Besitz stark rot gefärbter Membranen wurde der betreffende Rasen in den Stand gesetzt, die größere Lichtmenge, die ihn vor der Belaubung der Sträucher und Bäume umgab, rasch auszunützen. Die später gebildeten Sprosse sind denn auch weniger rot oder vollständig grün gefärbt. — Auch die Aussaat der Sporen hatte früher stattgefunden.

Mit der Rotfärbung des Thallus hängt eine andere wichtige Erscheinung eng zusammen, nämlich das Vorkommen von Mykorrhizen. Sämtliche Zellen des Thallus, deren Membranen rot gefärbt sind, zeigen sich mit Pilzhyphen dicht erfüllt. Diese

¹⁾ Diese Bezeichnung im Sinne Kamerlings gebraucht (Z. Biol. u. Phys. d. March. p. 59).

²⁾ Diese Form ist wahrscheinlich identisch mit derjenigen, welche Nees ab Eisenbeck, Nat. d. eur. Leb., p. 180, als var. β . *decipiens*, beschreibt: „lobis masculis pedunculatis, receptaculo, migulo margine foliaceo irregulariter lobato cincto.“ Sie bildete sich nach Nees zwischen den Pflanzen der gewöhnlichen Form u. besaß kleine Felder, so daß sie beinahe einen Thallus von *Preissia* vortäuscht.

³⁾ Stahl, Üb. bunte Laubblätter. (Ann. du jard. de Buit. Vol. XIII. p. 162.)

sind glattwandig, ohne Querwände, verzweigt und mit körnigem Plasma erfüllt (Taf. XII. 9); sie dringen durch die Tüpfel der Zellwände hindurch, und folgen so dem Wachstum des Thallus bis in die Nähe des Scheitels. Die durcheinander verlaufenden Fäden verstopfen oft die ganze Zelle. Stärke- und Chlorophyllkörner, die in den nicht infizierten Zellen des Speichergewebes stets vorkommen, fehlen hier. Verfolgt man die Fäden in ihrem Verlaufe genauer, so sieht man, daß sie von den glatten Rhizoiden her in das interstitienlose Gewebe eindringen, dieses quer durchziehen und dann die obersten Zellen desselben vollständig ausfüllen. In die chlorophyllhaltigen Zellen des Assimilationsgewebes treten sie nicht ein. Die Rhizoiden sind oft der ganzen Länge nach von Hyphen durchzogen, meist einem einzelnen Faden, seltener mehreren; in den Zäpfchenrhizoiden kommen sie nur ganz ausnahmsweise vor.

Die Mykorrhizen treten bei *Fegatella* überall auf, wo sich eine intensive Rotfärbung des Thallus vorfindet. Die nicht rot gefärbten, grünen Pflanzen zeigen zwar gelegentlich auch einzelne Pilzfäden, aber nur in wenigen Rhizoiden. Golenkin fand sowohl die in der Umgebung von Moskau vorkommenden Pflanzen wie die vom Kaukasus erhaltenen infiziert¹⁾ und erwähnt, daß die Membranen der pilzführenden Zellen rot gefärbt seien. Auch in denjenigen Exemplaren von *Fegatella conica*, welche sich getrocknet in Gottsches und Rabenhorsts Herbarien vorfanden und von verschiedenen europäischen Standorten stammten, konnte Golenkin Pilzhyphen nachweisen. Pflanzen, die Dr. Ernst Mitte April 1902 im botanischen Garten zu Neapel sammelte, zeigten ebenfalls zahlreiche Mykorrhizen, wiederum nur in denjenigen Zellen des Speichergewebes, deren Membranen rot gefärbt waren. Es scheint mir indessen, daß die üppigsten und kräftigsten *Fegatellar*asen nicht verpilzt sind oder viel weniger als die schwächlichen. Dicht oberhalb der Stelle, wo die oben näher beschriebenen Pflanzen wachsen, findet sich ein ausgedehnter, dichter Rasen mit außerordentlich breiten, glänzend grünen Sprossen. Mykorrhizen fehlen im interstitienlosen Gewebe. Im gleichen Rasen tritt aber auch, vermischt mit demselben, die gedrungener, rot gefärbte, reich verpilzte Form auf. Auch Némec und Peklo geben an, daß üppigere Pflanzen wenig oder nicht verpilzt seien, während schwächlichere Formen desselben Standorts sehr stark infiziert sein können.²⁾

Wir dürfen also wohl annehmen, daß Mykorrhizabildung den Thallus in seinem vegetativen Wachstum etwas hemmt:

¹⁾ Golenkin, D. Mykorrhiza ähnlichen Bildungen der *Marchantiaceen*. (Flora. 90. 1902. p. 209—20.)

²⁾ Némec, Üb. d. Mykorrhiza bei *Calypogeia trichomanis*. (Bot. Zentr. Beih. XVI. 1904. p. 253—61.) Peklo, Üb. d. Mykorrh. bei den *Muscineen*. (Bull. internat. de l'Ac. d. Sciences de Bohême. 1903.) (Zitiert nach Bot. Zentr. H. 14. 1904). — Golenkin behauptet das Gegenteil (l. c. p. 217).

die Nährstoffe, die von den Pilzen aufgezehrt werden, können eben der Pflanze für ihr eigenes Wachstum direkt nicht mehr zugute kommen. Dagegen tritt in der Fruktifikation keine Veränderung ein; es scheint sogar, daß die verpilzten Formen besonders reichlich Geschlechtssprosse erzeugen, und man möchte geneigt sein, einen Zusammenhang zu suchen zwischen der frühen Reife der Sexualorgane und der Mykorrhiza. Es ist jedoch wahrscheinlicher, die Verlegung der Reifezeit in eine frühere Periode, wie schon oben erwähnt wurde, dem Vorhandensein der Rotfärbung zuzuschreiben. Auch bei den meisten andern dunkelfarbigem Moosrasen spielt sich die Vegetation hauptsächlich in der kühleren Jahreszeit ab;¹⁾ viele der in den Alpen vorkommenden Laub- und Lebermoose, unter ihnen auch *Fegatella*, sind sehr oft rot gefärbt, ohne Mykorrhizen zu enthalten. Die Bedingungen sind hier eben derart, daß die Wachstumserscheinungen möglichst beschleunigt werden müssen.

Ich vermute, daß die Rotfärbung, welche für *Fegatella* von so großer Bedeutung ist, auch dem Pilze einfach günstigere Wachstumsbedingungen schafft. Für die nötige Feuchtigkeit ist bei den Einrichtungen, welche die Pflanze für die Wasseraufnahme und -Speicherung besitzt, vortrefflich gesorgt. Daß dieselben auch dem Pilze zugute kommen, folgt daraus, daß sich das Vorkommen der Mykorrhiza auf die Mittelrippe beschränkt, wo die Schleimzellen allein auftreten und zugleich die Leitung des Wassers stattfindet. Es muß aber noch ein weiterer Umstand inbetracht gezogen werden. Die pilzführenden Pflanzen treten besonders da auf, wo ein humusreicher Boden als Unterlage dient. Ein solcher ist sowieso von zahlreichen Pilzhypen durchzogen; eine Infektion des Thallus von den Rhizoiden aus ist daher sehr leicht möglich. Sie werden aber fehlen, wenn der Boden humusfrei ist; in der Tat findet man bei denjenigen Pflanzen von *Fegatella*, welche auf bloßen Felsen, z. B. Kalktuffsteinen wachsen, keine Mykorrhizen.²⁾

Nach Erwägung der bekannten Tatsachen sind wir wohl berechtigt, anzunehmen, daß im allgemeinen der Pflanze durch die Mykorrhiza kein direkter Schaden, aber auch kein Nutzen erwächst, während umgekehrt der Pilz aus seinem Vorkommen im Speichergewebe des Thallus gewisse Vorteile ziehen dürfte. Wir

¹⁾ Stahl, l. c., p. 167—68. Rotfärbung kommt auch den Narben aller solcher Pflanzen zu, welche durch frühzeitiges Blühen ausgezeichnet sind, z. B. *Corylus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Poterium* usw.

²⁾ Auch unter den höhern Pflanzen treten die mykorrhizenführenden nur auf humusreichem Boden auf. Die Ursache hierfür ist nach Stahl (d. Sinn. d. Mykorrhizabildung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV. 1900. p. 618 f.), daß dem Humusboden gewisse Eigenschaften zukommen, welche den grünen Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln den Kampf ums Dasein erschweren. Es wäre denkbar, daß etwas ähnliches bei *Fegatella* bestände. Um den Kampf erfolgreicher aufnehmen zu können, hätte sich die Pflanze wenigstens an humusreichen Orten einen gewissen Pilz tributär gemacht, der sie der Herstellung bestimmter Betriebsstoffe mehr oder weniger enthebt.

hätten es demnach bei *Fegatella* mit einem Fall von harmlosem Parasitismus zu tun.

Eine weitere Standortsvarietät wurde am Gotthard in einer Höhe von 1200 m gesammelt. Der kräftige Thallus war in seinem vordersten Teile auf der Unterseite grün, im übrigen intensiv rot gefärbt. Auch die nächst der Luftkammerschicht gelegenen Zellen des interstitienlosen Gewebes besaßen rote Membranen und enthielten viel Stärke. Die assimilierenden Zellen in den Kammern waren besonders groß. Die Zäpfchen der Rhizoiden zeigten fast ausnahmslos eine etwas abnorme Entwicklung: statt der gewöhnlichen, zäpfchenförmigen Verdickungen fanden sich solche von unregelmäßiger Form, sie waren gewunden, oft verzweigt und durchsetzten das Lumen des Rhizoids fast vollständig (vgl. Fig. 2 B'). Zahlreiche Rhizoiden vom Durchmesser der glatten wiesen ebenfalls Zäpfchen auf, so daß die Zäpfchenrhizoiden die andern an Zahl weit überwogen. In den letztern waren hier und da Querwände vorhanden sowie Verdickungen, wie sie von Lämmermayr beschrieben worden sind.¹⁾ Männliche und weibliche Pflanzen wuchsen durcheinander. Die Antheridienscheiben zeigten ebenfalls Rotfärbung. Eine Infektion des Thallus mit Pilzen war nicht wahrzunehmen; nur ganz vereinzelte glatte Rhizoiden waren von einem breiten Mycelfaden durchzogen. Die Bedeutung der Rotfärbung an einer Stelle, wo der Winter viel länger anhält als der Sommer, ist schon oben angegeben worden. Die anormale Ausbildung der Rhizoiden, stark gewundener Verlauf und große Zäpfchen hängen wahrscheinlich mit dem Substrat zusammen. Dasselbe wurde durch verwitterten, kieselsäurehaltigen Glimmerschiefer gebildet und war sehr humusarm.

In der Schlucht von Pfäffers wächst auf dem Flysch-schieferschutt ein ausgedehnter Rasen von *Fegatella*, der von den bis jetzt beschriebenen Pflanzen dadurch abweicht, daß der Rand des Thallus mehr oder weniger stark gewellt ist. Wo im interstitienlosen Gewebe rote Membranen waren, konnte eine überaus starke Verpilzung wahrgenommen werden, welche sehr leicht bis in die glatten Rhizoiden zu verfolgen war. Die weiblichen Sexualsprosse waren zu der genannten Zeit außerordentlich weit entwickelt: bereits waren die Sporentetraden angelegt und in einzelnen Sporogonien in Sporen auseinandergefallen. Zugleich waren die Elateren fertig ausgebildet. Die weitgeschrittene Entwicklung der weiblichen Hüte läßt darauf schließen, daß auch die Befruchtung früher als gewöhnlich stattgefunden haben muß. Wieder ist es die Rotfärbung, welche die Reife beschleunigte.

Ganz ähnlich verhalten sich Pflanzen, welche anfangs August 1902 und 1903 an den Abhängen von Hohensalzburg in Österreich gesammelt wurden. Die weiblichen Rezeptakeln zeigten sich im Stadium der Tetradenbildung. Die stark geröteten

¹⁾ S. oben p. 335.

Thallome waren außerordentlich reich mit Mykorrhizen behaftet.¹⁾

Im botanischen Garten zu Zürich befindet sich in einem Gewächshaus am Boden, etwas beschattet durch ein Blumen-
gestell, ein *Fegatellarasen*, der mehr als acht Jahre noch nicht fruktifizierte. Der Thallus ist außerordentlich dünn und besitzt ein etwas wässriges Grün, das sich bei Kulturen immer einstellt, wenn sie in feuchter Atmosphäre wachsen. Von Rotfärbung ist keine Spur vorhanden: Pilzhyphen fehlen dem Thallus vollständig. Die Mittelrippe ist dünn und schwach ausgebildet: die alternierenden Schuppen greifen median übereinander und scheinen deshalb beinahe hintereinander inseriert zu sein. Die Schuppenanhängsel sind sehr klein und nicht rot gefärbt, was sonst auch bei solchen Pflanzen der Fall ist, deren Thallus keine Rotfärbung aufweist. Die Scheitelbucht ist so gering, daß sie oft kaum wahrgenommen werden kann. Das Assimilationsgewebe zeigt eine bedeutende Entwicklung. Die Öffnungen der Luftkammern sind auffallend groß.

An andern Standorten gesammelte Pflanzen zeigten gegenüber den beschriebenen keine augenfälligen Besonderheiten. Auch sie bestätigen, daß Mykorrhizabildung nur bei Rotfärbung und Vorhandensein von Humussubstanzen im Boden vorkommt.

VII. Ungeschlechtliche Vermehrung.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung findet bei *Fegatella conica* auch eine ausgiebige ungeschlechtliche statt. Dieselbe äußert sich auf zwei Arten: Bildung von Adventivsprossen und Erzeugung von Brutknöllchen.

Um die Rolle zu untersuchen, welche die Adventivsproßbildung für *Fegatella* besitzt, wurde eine große Zahl von Versuchen angestellt, bei deren Ausführung ich mich zunächst an die vortreffliche Arbeit Vöchtings anlehnte.²⁾ Vöchting hat seine Experimente hauptsächlich an *Lunularia vulgaris* vorgenommen; er fügt bei, daß auch mit *Lunularia* verwandte Lebermoose die gleichen Erscheinungen gezeigt, daß dieselben sich aber viel langsamer abgespielt hätten. Um die Entwicklungsgeschichte von *Fegatella* vollständig kennen zu lernen, war es trotzdem notwendig, die Versuche Vöchtings auch an dieser Pflanze zu wiederholen und zu ergänzen, und da die Resultate nicht durchweg dieselben waren, so mögen sie in aller Kürze hier angeführt werden.

Wird ein Stück des seitlichen Teiles eines Thallus dermaßen entfernt, daß Mittelrippe und Scheitel nicht verletzt werden, so

¹⁾ Nach Nees ab Esenbeck, Nat. d. eur. Leb., p. 185, kommt die Varietät *decipiens* an Mauern von Salzburg vor.

²⁾ Vöchting, Üb. d. Regeneration d. *Marchantieen*. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. 1885. p. 367—414.)

wächst das Sproßende unverändert weiter. Das abgeschnittene Stück wird nicht ergänzt; wohl aber wird vom Vegetationspunkt aus ein neuer Lappen ausgebildet, wobei die entstandene Versmälerung bestehen bleibt. Ist bei der Verletzung auch ein Stück der Mittelrippe entfernt worden, so wächst der Scheitel nicht unmittelbar weiter, sondern erzeugt einen neuen Sproß: das gleiche geschieht, wenn die Mittelrippe an mehreren Stellen einfach durchschnitten wird. Entfernt man den Scheitel, so verhält sich das abgeschnittene Stück in derselben Weise (Fig. 15 b). An dem zurückgebliebenen Thallus bildet sich auf der Unterseite an der Mittelrippe, dicht hinter der Schnittfläche, ein neuer Vegetationspunkt aus, der zu einem Adventivsproß wird (vgl. c, e, h'). Dieser ist, so lange er unter dem Thallus gegen das apikale Ende hin verläuft, zylindrisch und ohne Atemöffnungen; am Licht wächst er zur Fläche aus, deren Oberseite wie gewöhnlich Luft-

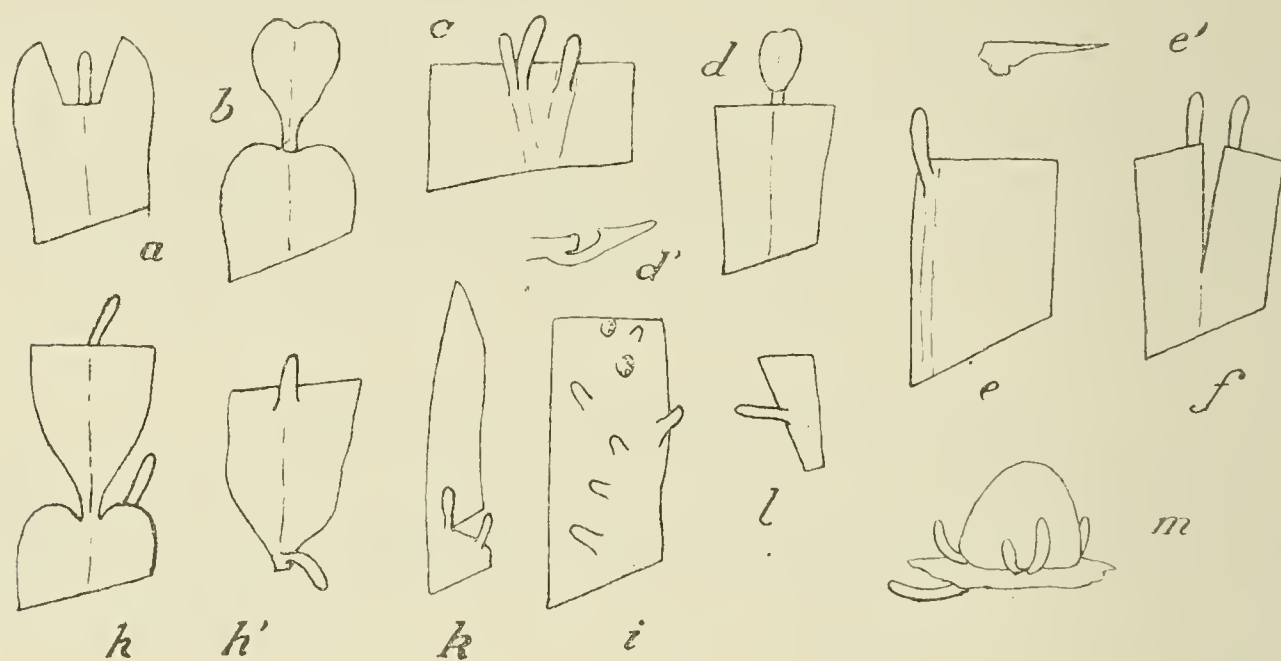


Fig. 15.

a—l. Abgeschnittene Thallusstücke mit Adventivsprossen.
m. ♀ Hut mit Adventivsprossen. Wenig vergrößert.

kammern aufweist. Diese Fläche ist dann mit dem Muttersproß durch eine schmale, rundliche Brücke verbunden (d, d'). Dasselbe geht vor sich, wenn mit dem Scheitel auch eine der Seitenflächen oder beide entfernt werden, ohne daß die Mittelrippe verletzt wird (d, e). Wird diese median durchschnitten, so bilden sich zwei Adventivsprosse aus, je einer an der innern Seite des betreffenden Teils derselben, meist dicht hinter der apikalen Schnittfläche oder dann in geringer Entfernung derselben (f).¹⁾ Wird der Thallus so zerschnitten, daß nur ein Stück der seitlichen Fläche übrig bleibt, also auch die Mittelrippe entfernt ist, so tritt eine wichtige Änderung in der Adventivsproßbildung ein. Es werden jetzt auf der Unterseite eine ganze Anzahl von Sprossen erzeugt ohne eine bestimmte Orientierung der Ursprungsstelle, wie das bis anhin der Fall gewesen ist; es ist keine Bevorzugung,

¹⁾ Oft bilden sich auch längs der Wundfläche kleine Sprosseaus.

weder der Spitze noch der Basis des Stückes, zu erkennen (i). Bei diesem Versuch dauert es indessen länger, bis die Sprosse auftreten, als bei den vorher beschriebenen Experimenten. Die Größe des abgeschnittenen Stückes hat auf die Sproßbildung nur den Einfluß, daß mit dem Kleinerwerden auch die Zahl der Sprosse geringer wird (i, l); ein einzelner Sproß wird gebildet, wenn es auch außerordentlich klein, $\frac{1}{2}$ —1 mm², ist. Wird der Schnitt nahe an der Basis eines Sprosses geführt, also in der Nähe der Stelle, wo er mit seinem Muttersproß zusammenhängt, so entwickelt sich ein Adventivsproß wie in oben genannten Fällen am apikalen Ende der Mittelrippe; sehr oft tritt aber noch ein zweiter Sproß auf, da, wo die Mittelrippe des neuen aus derjenigen des alten Thallus hervorgegangen ist (h, h'). Auch vorjährige Thallusstücke zeigen einen weniger ausgeprägten Gegensatz zwischen Spitze und Basis bei der Bildung von Adventivsprossen.

Die Zeit, welche für die Erzeugung von solchen ventralen Sprossen notwendig ist, nimmt mit dem Alter des Thallus zu. Zwei Monate alte Pflänzchen bildeten schon nach sechs Tagen neue Sprosse; auch die abgeschnittenen Stücke wuchsen sofort weiter. Bei älteren Thallusstücken dauerte es 2—3 Wochen, bis Adventivsprosse sichtbar wurden.

Im Dunkeln zeigt sich in der Adventivsprossbildung gegenüber dem Lichte kein prinzipieller Unterschied. Sie geht etwas langsamer und in schwächeren Maße vor sich; die neuen Sprosse werden schmal und röhrenförmig und wachsen vertikal nach oben.

Werden die Thallusstücke verkehrt auf das Substrat gelegt, so entwickeln sich Adventivsprosse wie bei den in normaler Lage befindlichen; sie richten sich aber sofort empor, da sie nicht erst das Licht zu suchen haben, und bilden sich zur Fläche aus, welche sich senkrecht zum einfallenden Lichtstrahl stellt. Diese Lage wird eventuell durch eine Torsion erreicht, nämlich dann, wenn die zur morphologischen Oberseite prädestinierte Seite des Sprosses, die dem apikalen Ende des Stückes zugekehrt ist, vom Lichte abgewendet war.

Abgeschnittene Rhizoiden werden vom Thallus in reichlichem Maße regeneriert. Dies ist nicht der Fall, sobald die ihrer Wurzelhaare beraubten Thallusstücke verkehrt auf ihre Unterlage gebracht werden. Dafür ist jetzt die Zahl der Adventivsprosse eine größere als bei normal liegenden Thallomen: sie treten sowohl an beiden Enden der Mittelrippe wie auf den Seitenteilen des Thallus auf.

Mit der Tatsache, daß selbst kleinste Stücke der Pflanze noch Adventivsprosse zu bilden vermögen, stimmt es überein, daß auch zum Teil schon in Verwesung begriffene Thallome, wenn sie nur noch wenig lebensfähiges Gewebe enthalten, reichlich Sprosse treiben. Hierin liegt wohl die Hauptbedeutung der Regeneration des *Fegatella*-Thallus; denn gerade solche zum

Teil schon desorganisierte Stücke zeigen in der Natur reiche Sproßbildung, während bloße Verletzungen des Thallus infolge der vortrefflichen Schutzeinrichtungen selten sind. Die Erscheinungen an isolierten Stücken, wie sie oben geschildert worden sind, treffen am natürlichen Standort nicht immer zu: an Schnittflächen, die sich an im Rasen verbleibenden Gabelzweigen finden, unterbleiben Neubildungen nicht selten, indem einfach die Schwestersprosse vermehrte Nahrungszufuhr bekommen.

Neben der Adventivsproßbildung, die durch Zerstückelung des Thallus hervorgerufen wird, wurden auch die Sexualsprosse in ihrem diesbezüglichen Verhalten untersucht. Bei weiblichen Hüten trat Sproßbildung auf, gleichwohl ob sie im Herbst oder erst im Frühjahr von ihren Stielen losgelöst wurden. Die neuen Sprosse, die in der Zahl 1—5 nach 3—4 Wochen erschienen, entsprangen alle von der Unterseite des Hutes, welche mit dem Stiel eine Rinne bildet, also der Mittelrippe des Thallus entspricht (Fig. 15 m). Selbst kleinere Hutstücke erzeugten Adventivsprosse. War an den Hüten ein kurzes Stück Thallus belassen worden, so kam es mehrfach vor, daß nicht nur aus der Hutrinne heraus einige Sprosse traten, sondern auch gleichzeitig ein etwas größerer Sproß aus dem Gewebe auf der Unterseite desselben entstand (Fig. 15 m).

Auch die männlichen Infloreszenzen erzeugten, wenn sie abgelöst wurden, Adventivsprosse auf der Unterseite.

Bei den Experimenten Vöchting's über die Sproßbildung an den Stielen der weiblichen Infloreszenzen von *Marchantia polymorpha* zeigte es sich, daß Neubildungen fast ausnahmslos an allen Stielen und Stielstücken, meist am basalen Teile, auftraten¹⁾. Die Versuche, die ich in ähnlicher Weise mit *Fegatella* angestellt habe, verliefen sämtlich erfolglos, gleichviel, ob mit jüngern oder ältern Stielen, mit oder ohne Hut oder anhaftendem Thallusstück. Übrigens ist dieses Resultat kein überraschendes. Der Stiel bei *Marchantia* streckt sich schon vor, während oder unmittelbar nach der Befruchtung: durch den Stiel findet lange Zeit hindurch die Nahrungszufuhr für die ganze Sporophytengeneration statt. Er trägt deshalb hier vollständig den Charakter des Thallus: demgemäß wird er auch in gleicher Weise Adventivsprosse erzeugen können. Bei *Fegatella* ist der Stiel mehr eine ephemere Erscheinung; seine Bedeutung liegt einzig darin, den Hut in die für die Aussaat der Sporen günstigste Lage zu bringen, nicht aber, demselben irgend welche Nahrungszufuhr zu vermitteln. So geht ihm gleichsam die Fähigkeit ab, Baustoffe leiten zu können; dies ist, aber bei der Bildung von Adventivknospen notwendig. Auch sind die Stiele, wenn die Streckung vollzogen ist, aller plastischen Stoffe bar.

Die Adventivsprosse nehmen ihren Ursprung stets auf der Unterseite des mütterlichen Thallus. Sie gehen aus den Zellen

¹⁾ Vöchting, l. c., pag. 386.

der untersten Lagen hervor, die länger als die übrigen teilungsfähig bleiben. Nach Schostakowitsch¹⁾ teilen sich zunächst einige Zellen der unteren Epidermis, die in der Nähe der apikalen Schnittfläche liegen, durch radiale, aufeinander senkrecht stehende Wände in vier, dann durch eine zur Thallusfläche parallele Wand in acht Zellen. Durch weitere Teilungen entsteht ein kleiner, anfangs radiär gebauter Gewebekörper, an dem Dorsiventralität noch nicht unterschieden werden kann. Diese tritt gleichzeitig auf mit der Bildung einer Scheitelregion am Gipfel desselben auf der der apikalen Schnittfläche abgekehrten Seite. Mit den von der entstandenen Scheitelzelle abgegliederten Segmenten erscheinen auf der Ventralseite, welche der Bauchseite des Thallus entspricht, die Schuppen, die anfangs nur aus einzelnen Zellen bestehen. Der Sproß wächst dem apikalen Ende des mütterlichen Thallus, also der Lichtquelle entgegen; am Rande desselben krümmt er sich aufwärts. Dann aber breitet er sich rasch in die Fläche aus; es wird eine Scheitelbucht ausgebildet, und wir haben den gewöhnlichen Sproß vor uns.

Die jungen Sprosse lösen sich leicht vom Mutterthallus los und wachsen weiter; sie bilden eigene Rhizoiden aus und bedürfen daher des Zuflusses von Nahrung seitens der Mutterpflanze nicht mehr. Solche abgelöste Sprosse können, wenn sie noch nicht im Boden festgeheftet sind, durch das Wasser leicht weggeschwemmt werden; sie tragen so in ähnlicher Weise wie die Sporen zur Verbreitung der Pflanze bei.

Bedingungen für die Adventivsproßbildung sind Wärme, Feuchtigkeit und genügende Nährstoffe. Das Licht kommt, wie die Versuche im Dunkeln lehren, nicht in Betracht. Alle zugeführten Nährstoffe werden normal nach dem apikalen Ende des Thallus geleitet, wo der Zellaufbau des Vegetationspunktes vor sich geht. Ist dieser entfernt worden, so werden sie zunächst nicht verbraucht; sie sammeln sich an, was sich durch eine große Zahl von Stärkekörnern kundgibt, und geben dadurch den Anstoß zur Neubildung. Nach Schostakowitsch sollen sich in CO_2 -freier Luft kleinere Sprosse entwickeln²⁾.

In zweiter Linie wird die Bildung neuer Sprosse durch den Wundreiz bedingt, der einen Strom von Nährstoffen nach der verletzten Stelle bedingt (Fig. 15 k). Eine Regeneration der verlorenen Teile findet zwar nicht statt; auch sind die der Wundfläche nächst gelegenen Zellen so geschädigt worden, daß sie absterben. Die Umbildung muß daher weiter zurück stattfinden; ist die Mittelrippe vorhanden, so tritt sie an dieser ein: fehlt sie, so kann sie an irgend einer Stelle des Thallus vor sich gehen. An älteren Thallusstücken treten Sprosse auch am basalen Ende auf, indem die Polarität mit zunehmendem Alter

¹⁾ Schostakowitsch, Über d. Reproduktions- u. Regenerationserscheinungen b. d. Leberm. (Flora. 79. 1894. Erg. Bd. p. 350, 384.)

²⁾ Schostakowitsch, l. c., pag. 379.

verwischt wird. Dies läßt sich nach Göbel so erklären, daß man dem Vegetationspunkt eine nur beschränkte Wirkung als Anziehungszentrum für die Stoffbewegung zuschreibt¹⁾; in bestimmter Entfernung vom Scheitel hört die Anziehung auf, so daß Neubildungen an einer beliebigen Stelle entstehen können. Die Gewinnung der neuen Nährstoffe geschieht teils aus dem Boden vermittelt der glatten Rhizoiden, teils aus den hintern, absterbenden Thallusteilen.

Adventivsprosse werden in allen Jahreszeiten ausgebildet mit Ausnahme des Winters, da alsdann die Stoffbewegung überhaupt zum Stillstand gekommen ist. Bringt man indessen im Zustand der Winterruhe gesammelte, vollständig durchgefrorene Pflanzen ins warme Zimmer, so können auch sie bald zur Erzeugung solcher Sprosse angeregt werden.

Daß *Fegatella conica* sich auch durch Brutknöllchen zu vermehren vermag, ist von allen denen, welche die Pflanze früher genauer beschrieben haben, übersehen worden²⁾. Karsten hat sie 1887 zufällig entdeckt³⁾.

Die Bildung der Brutknöllchen kann leicht künstlich hervorgerufen werden, wenn man *Fegatella*-Rasen in feuchter Atmosphäre ins Dunkel bringt. Das beste Resultat erzielte ich, als ich im Frühjahr einige Rasenstücke einfach in der geschlossenen Botanisiertrommel mehrere Wochen beließ und nur ab und zu für genügende Feuchtigkeit sorgte. Nach 3—4 Wochen war eine große Zahl von Brutknöllchen vorhanden. Im Sommer und Herbst gelingt der Versuch viel weniger: auch scheinen sich nicht alle Pflanzen gleichmäßig zu verhalten. Sehr

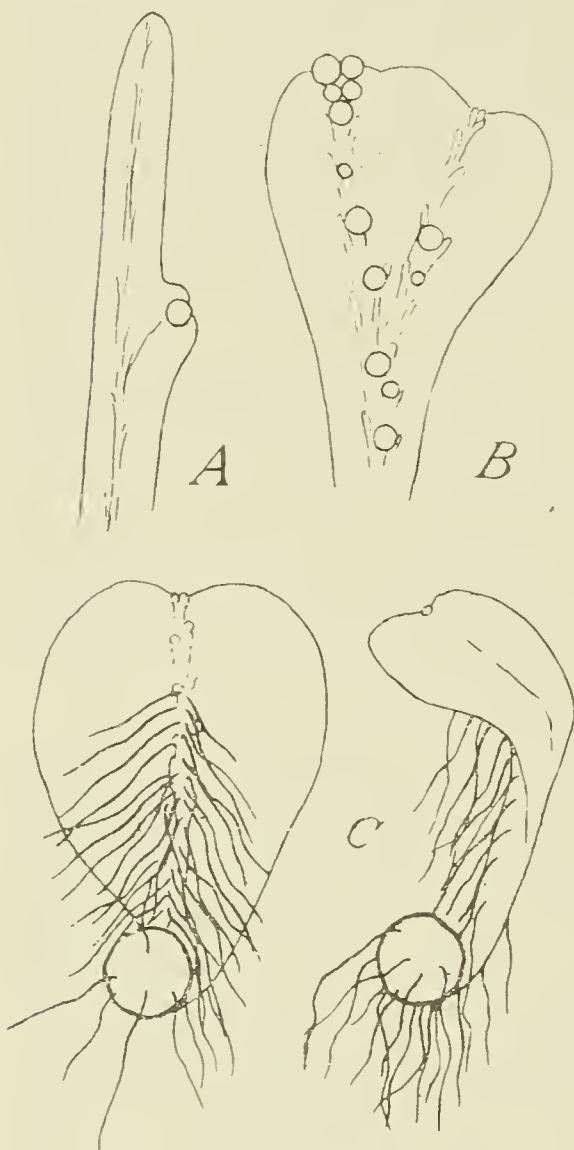


Fig. 16.

A. B Brutknöllchen am Thallus etwas vergrößert.
C keimende Brutknöllchen ¹⁵ 1.

oft wachsen dieselben einfach zu langen, etiolierten Sprossen aus oder bilden Adventivknospen, wie sie bereits beschrieben worden sind.

¹⁾ Göbel, Organogr., p. 111: Üb. d. Regeneration im Pflanzenreiche. (Biol. Centr. XXII. 1902. pag. 500 01.)

²⁾ Schmidel, Icones plantarum etc., 1747, p. 117/122. Nees ab Esenbeck, Nat. d. eur. Leb. 1838. IV. Bd. p. 179/196. Leitgeb, Unt. üb. d. Leb. VI. Heft. 1881. pag. 94.

³⁾ Karsten, Beitr. z. Kennt. v. Feg. con. (Bot. Zeit. 1887. Sp. 649/65.)

Die Brutknöllchen stellen grüne oder bräunliche Kügelchen dar, die etwas kleiner als ein Stecknadelkopf sind, an der Mittelrippe sitzen und von einem Filz aus Rhizoiden bedeckt werden (Fig. 16 A, B. Taf. XII, 10). Die parenchymatischen Zellen, aus denen sie bestehen, sind reichlich mit Stärke- und Chlorophyllkörnern erfüllt. Die Entstehung stimmt mit derjenigen der Adventivsprosse im ganzen überein. Ein kleiner Komplex von Zellen auf der Unterseite der Mittelrippe geht eine lebhafte Zellteilung ein. Es entsteht allmählich ein Gewebehöcker, der zuletzt zu einer kleinen Kugel wird, die mit dem Mutterthallus nur noch durch eine schmale Zellbrücke verbunden ist. An der entgegengesetzten Seite ist die Kugel ein wenig eingesenkt; im Grunde der Einsenkung liegt der Vegetationspunkt. Inzwischen sind aus zahlreichen Oberflächenzellen des Gebildes glatte Rhizoiden entstanden, die das Knöllchen einhüllen. Am Scheitel, den ihre Enden bedecken, sind sie spiralig eingerollt. Bei der Verwesung des Thallus werden die Brutknöllchen frei und entwickeln sich unter günstigen Umständen sofort zu einem Pflänzchen. Sie können sich aber auch zu einem Sproß ausbilden, ohne daß sie sich vom Mutterthallus loslösen.

Das Wachstum der Brutknöllchen geht vom Vegetationspunkt aus. Durch rasche Bildung und Teilung der Segmente entsteht ein zylindrischer Körper, welcher dem Lichte entgegenwächst. Das ganze Gebilde hat jetzt größte Ähnlichkeit mit einer keimenden Spore; nur stellt das Knöllchen einen größeren Zellkomplex dar als die Spore (vgl. Fig. 16 C mit Fig. 14 A). Genügende Lichtintensität bewirkt, daß der Scheitel sich flächenartig ausbreitet und senkrecht zum auffallenden Licht stellt. Nun werden auch Rhizoiden und Atemöffnungen ausgebildet.

Die durch die Abwesenheit des Lichtes bedingte langsame Desorganisation des Thallus in Verbindung mit genügender Feuchtigkeit scheint die Bildung von Brutknöllchen anzuregen. In der Natur mögen diese Bedingungen dadurch erfüllt werden, daß mehrere Thallusschichten oft übereinander liegen, wobei die untern in Verwesung übergehen (s. pag. 385). Die Mittelrippe bleibt am längsten erhalten: hier werden deshalb die Brutknöllchen gebildet. Da aber statt der letztern häufig Adventivknospen entstehen, dürfen wir annehmen, daß zwischen den beiden genannten Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung kein bedeutender Unterschied besteht. Beide gehen ineinander über, da ja die Adventivsprosse sich nicht selten loslösen, die Knöllchen aber schon keimen, bevor sie vom Mutterthallus abgetrennt sind. Die Brutknöllchen sind auch ihrer Entstehung nach nur als Adventivsprosse zu bezeichnen.

Wahrscheinlich waren die Differenzen auf einer frühern Stufe der phylogenetischen Entwicklung größere. Schon oben wurde gezeigt, daß *Fegatella* xerophytische Anpassungen besitzt (pag. 340); ich vermute daher, daß die Pflanze früher an trockneren Orten vorkam, als dies jetzt der Fall ist. Damals mußte

die Ausbildung eines Dauerstadiums von Nutzen sein. Als ein solches sind die Brutknöllchen zu betrachten. Da bis zu einer gewissen Grenze am Thallus um so mehr Rhizoiden vorhanden sind, je weniger feucht die Atmosphäre ist, so ist anzunehmen, daß auch der Rhizoidenfilz, der die Brutknöllchen einhüllt, ein dichter war; so waren dieselben vortrefflich vor Austrocknung geschützt. Heute findet sich die Pflanze nur noch an feuchten Orten. Sie vermag zwar immer noch Knöllchen zu bilden: die Fähigkeit derselben aber, Trockenperioden überstehen zu können, ist verloren gegangen. Brutknöllchen, die Karsten sieben Tage lufttrocken aufbewahrte, trieben nicht mehr aus. Ich selbst habe zahlreiche Keimungsversuche mit Knöllchen ausgeführt, zum Teil unmittelbar, nachdem sie vom Thallus abgelöst worden waren. Es keimten nur wenige zu Pflänzchen heran.

Karsten betrachtet die Brutknöllchen als ausgiebiges Verbreitungsmittel. Ich kann mich seiner Ansicht nicht anschließen. In der Natur konnte ich sie trotz eifrigen Suchens nur ganz selten finden. Wenn sie eine bedeutende Rolle spielen würden, so wäre wohl ihre Existenz so feinen Beobachtern, wie Schmid, Nees ab Esenbeck und Leitgeb es waren, nicht entgangen. Die Erzeugung von einfachen Adventivknospen, die sich im Licht und im Dunkeln bilden, an grünen und absterbenden Thallomen entstehen und sich eventuell loslösen können, ist als wirksameres und sichereres Mittel zur Vermehrung und Verbreitung von *Fegatella* anzusehen.

Schon Schmidel erwähnt, daß *Fegatella* nicht überall fruktifiziere¹⁾, und in der Tat scheinen Geschlechtsorgane gar nicht häufig aufzutreten. Dem ist aber in Wirklichkeit nicht so. Fast an allen Standorten in der Nordostschweiz, an denen ich *Fegatella* fand, konnte ich bei genauerer Prüfung männliche oder weibliche Rezeptakeln wahrnehmen. Die Archegonstände sind allerdings zur Zeit, da die Archegonien reif sind, im Thallus verborgen. Wenn die Befruchtung ausbleibt, was infolge der Doecie leicht möglich ist, entwickeln sich dieselben nicht mehr oder nur noch wenig weiter, so daß die Vermutung erweckt wird, es seien keine Sexualorgane angelegt worden. Da die Antheridienscheiben sitzend sind, so sind sie viel weniger auffällig als die gestielten Infloreszenzen von *Marchantia polymorpha*, und vom Juni an degenerieren sie bereits. Auch die gestielten Hüte mit den reifen Sporogonien bleiben sehr oft wegen der frühen Aussaat der Sporen unbeachtet; im April schon ist wegen der raschen Verwesung der wasserreichen Stiele von ihnen oft nichts mehr wahrzunehmen. Da *Fegatella* sich auch ungeschlechtlich in ausgiebigem Maße zu vermehren vermag, so kommt es allerdings vor, daß keine Geschlechtsorgane angelegt werden. Dies ist aber im allgemeinen eine Ausnahme. Hierher gehört das Vorkommen im botanischen Garten zu Zürich (s. pag. 391);

¹⁾ Schmidel, Icones pl., p. 120.

indessen läßt sich hier das Ausbleiben von Sexualsprossen auf äußere Faktoren zurückführen.

Diese sind derart, daß sie für das vegetative Wachstum des Thallus wohl als optimale bezeichnet werden können. Die Luft ist stets gleichmäßig feucht; des geschlossenen Raumes wegen gerät sie wenig oder nicht in Bewegung, so daß eine zu große Transpiration verhindert, durch ein gut entwickeltes Assimilationsgewebe und einen wohl ausgebildeten Verdunstungsapparat aber auf das richtige Maß gebracht wird. Da die Pflanzen sich in einem Gewächshaus befinden, in dem die Temperatur auch im Winter nie unter 6—8° sinkt, so ist diese keinen großen Schwankungen unterworfen; ebenso bleibt sich die Belichtung, die von mittlerer Intensität ist, ungefähr gleich. Der Rasen wird regelmäßig mit Wasser begossen, so daß auch in der Bodenfeuchtigkeit und in der Aufnahme der Nährstoffe keine erheblichen Unterschiede sich geltend machen können. Von tierischen Feinden sind die Pflanzen natürlich verschont; den Boden durchwühlen Würmer, wodurch derselbe indessen eher für eine ausgiebige Ausnutzung vorbereitet wird.

Die üppige Ausbildung des Rasens und sein rasches Wachstum sowie die auffallend regelmäßige Verzweigung und Ausbreitung über den Boden hin beweisen zur Genüge, daß sich die Pflanzen unter den für ihr vegetatives Fortkommen günstigsten Bedingungen befinden. Absterbende Thallusstücke treiben rasch wachsende Adventivsprosse; auch losgelöste kleinere Thallusteile erzeugen solche in kurzer Zeit¹⁾. Durch sie findet auch die Verbreitung statt; sie wird, wie sehr deutlich ersichtlich ist, vermittelt des Wassers bewirkt, mit dem die Pflanzen begossen werden. Da alle die herrschenden Verhältnisse jahraus jahrein so ziemlich unverändert bleiben, ist es leicht erklärlich, daß keine Geschlechtsorgane gebildet werden; es besteht für die Pflanzen keine direkte Notwendigkeit hierfür. Irgend eine Änderung der bestehenden äußeren Faktoren aber ist für das Auftreten von geschlechtlichen Fortpflanzungsorganen die allgemeinste Bedingung²⁾.

Welcher Art sind nun diese Abänderungen, welche eine Erzeugung von Sexualorganen zu bewirken vermögen? Selbstverständlich wird die Frage nur auf experimentellem Wege bestimmt beantwortet werden können³⁾. Immerhin vermögen wir uns vielleicht der Lösung derselben auch durch einige Überlegung wenigstens zu nähern.

¹⁾ Die absterbenden Pflanzen sind blaß, weißlich, während in der freien Natur zugrunde gehende ihre Desorganisation in einem Bräunlichwerden äußern. — Versuche, durch welche im Sommer Brutknöllchen erzeugt werden sollten, blieben erfolglos.

²⁾ Jost, Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie. 1904. p. 434f.

³⁾ Das Versetzen von Pflanzen aus dem bot. Garten in den Sihlwald, wo alljährlich reichliche Fruktifikation stattfindet, wird darüber entscheiden, ob äußere oder innere Ursachen das Ausbleiben der Bildung von Geschlechtsorganen bewirken. Umgekehrt sind Pflanzen aus normalen Bedingungen in diejenigen des Gewächshauses versetzt worden.

Bei schwachem Licht und bedeutender Feuchtigkeit bildet sich der Thallus von *Fegatella* schmal und rinnig aus und strebt dem Licht direkt entgegen. Bei Lichtabschluß ist die Entwicklung ähnlich; die Sprosse, die beinahe eine Röhre bilden, also radiär gebaut sind, richten sich aber vertikal nach oben. In gleicher Weise verhält sich der Stiel der weiblichen Rezeptakeln; auch er ist im Licht positiv heliotropisch, im Dunkeln negativ geotropisch und stellt eine Rinne dar. Während aber beim Sproß die Schuppen und Rhizoiden auf der Außenseite der Röhre sind und die Oberseite die innere Wandung derselben bildet, haben wir beim Infloreszenzstiel die Rhizoiden innen, während die morphologische Oberseite nach außen gekehrt ist. Es untersteht längst keinem Zweifel mehr, daß derselbe ein modifizierter Sproß ist: dies zeigt sich bei seiner Bildung unzweideutig. Bei andern *Marchantiaceen*, z. B. bei *Marchantia polymorpha* und *geminata*, besitzt er noch die typischen Merkmale des Thallus; er weist auf der den zwei Rinnen entgegengesetzten Außenseite mehrere Luftkammern mit Assimilationsgewebe und Atemöffnungen auf¹⁾. Sproß und Stiel verhalten sich also in bezug auf die Einrollung fundamental verschieden; dies läßt es als wahrscheinlich erscheinen, daß auch bei ihrer Bildung entgegengesetzte Faktoren mitgewirkt haben. Da sich beide im Dunkeln und schwachen Licht gleich verhalten, so kann das Licht zunächst keine große Rolle gespielt haben; wir haben nur die Feuchtigkeit in Betracht zu ziehen. Weil aber die Erzeugung röhrender Sprosse von großem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre abhängt, läßt sich vermuten, daß bei der Bildung der Stiele verhältnismäßig große Trockenheit tätig war. Dies lehrt auch die Beobachtung.

Schon in der Natur sieht man, daß bei einiger Trockenheit die Ränder von *Fegatella*-Sprossen sich etwas nach unten einrollen. Läßt man aber Rasenstücke ganz austrocknen, so wird die Einrollung so stark, daß dieselben den Thallus auf der Unterseite berühren. Die Ursache ist nicht schwer aufzufinden. Durch die Transpiration der oberen Schichten wird den untersten Zellen der seitlichen Teile, wo das interstitienlose Gewebe auf ein Minimum reduziert ist, das Wasser zuerst entzogen; die Abnahme des Turgors bewirkt eine bedeutende Einrollung nach unten. In der Mitte des Thallus wird durch die Verdunstung den untersten Zellen ebenfalls Wasser entnommen; es strömt aber solches nach, da die Zäpfchenrhizoiden innerlich und äußerlich kapillar Flüssigkeit festhalten oder leiten. Indem aber oben die Transpiration so rasch vor sich geht, daß das Wasser aus den unteren Teilen des Thallus nicht zu folgen vermag, findet in den obersten Zellen zuerst eine Turgorabnahme statt; die Folge ist eine Aufwärtskrümmung des vordern Thallusendes. Diese Erscheinung entspricht der ursprünglichen, ersten Aufrichtung des Sprosses zum Stiele. Wurde ein gewisser Grad der Trockenheit

¹⁾ Vgl. Fig. 12 bei Kamerling, Biol. u. Phys. d. March. (Flora. 1897.)

nicht überschritten, so konnte er sein Wachstum fortsetzen; daß dies in der gleichen Richtung geschah, hat nichts Auffallendes, weil röhrlige, also nahezu oder ganz radiäre Organe immer orthotrop sind¹⁾.

Wenn sich die beiden seitlichen Ränder des Thallus so einrollen, daß sie die breite Mittelrippe, zu deren Seiten die Schuppen mit zahlreichen Zäpfchen-Rhizoiden verlaufen, berühren, so haben wir einen Stiel mit zwei von Rhizoiden erfüllten Rinnen, also ganz so, wie er bei *Marchantia* und *Preissia* vorkommt. Geht die Einrollung so weit, daß die beiden Thallusseiten in der Medianlinie zusammenstoßen, so erhalten wir einen Stiel mit einer einzigen Rinne, wie *Fegatella* und *Fimbriaria* ihn besitzen (Fig. 12 D). Die Luftkammern mit dem Assimilationsgewebe verschwinden allmählig, ebenso werden die Schuppen zuletzt nicht mehr ausgebildet, da die Rhizoiden ihres Schutzes nicht mehr bedürfen. Sie sind ja jetzt allseitig vom Thallus umgeben. Daß nicht auch sie verschwunden sind, hängt mit der Funktion zusammen, die sie übernommen haben; wahrscheinlich tragen sie durch das Wasser, das sie leiten oder kapillar zwischen sich festhalten, zur Straffheit und damit zur Festigkeit des Stieles bei (s. pag. 336). Sie verhindern auch eine rasche Austrocknung des Stiels, der bei *Fegatella* von so hyaliner Beschaffenheit ist. Vergleichen wir die verschiedenen *Marchantiaceen* in bezug auf die Ausbildung des Stiels miteinander, so können wir von dem Moment an, wo derselbe noch ein typischer Sproß ist, alle Übergänge finden bis zu einem solchen, der seine Abstammung kaum mehr erkennen läßt (*Fegatella*).

Diese Erörterungen scheinen nur zu zeigen, unter was für Umständen der Stiel, nicht aber ein Geschlechtssproß, sich zu bilden vermochte. Allein beide Bildungen hängen eng miteinander zusammen. Bei *Marchantia* findet die Erzeugung des Stiels fast gleichzeitig mit der Anlage der Geschlechtsorgane statt, indem sowohl die Antheridien- wie auch die Archegonienstände schon vor ihrer Reife gestielt sind. Das weist darauf hin, daß die Faktoren, welche die Bildung eines Stiels anfänglich bedingten, zugleich auch günstig waren für die Anlage von Sexualorganen.

Aber auch auf die erste Anlegung der Geschlechtssprosse selbst, welche der Bildung von Antheridien und Archegonien vorausgeht, vermag die Untersuchung des Einflusses äußerer Faktoren auf die Gestaltung des Thallus einiges Licht zu werfen. Bei großer Feuchtigkeit ist die Verzweigung der langen und schmalen Sprosse eine sehr spärliche. Unter normaleren Bedingungen, wenn die Feuchtigkeit gerade in dem Maße vorhanden ist, als es sich für das bloße Wachstum am günstigsten erweist, werden die Sprosse ziemlich breit und verzweigen sich

¹⁾ Sachs, Über orthotr. u. plagiotr. Pflanzenteile. (Gesam. Abhdl. XXXVIII. 1878.) Göbel, Org. p. 59.

reichlich und regelmäßig (bot. Garten). Werden die Pflanzen aber trockener kultiviert, so wird das Längenwachstum noch mehr eingeschränkt, und der Thallus verzweigt sich so, daß die Abstände zwischen den einzelnen Gabelungen sehr kurz sind. Auch die Einbuchtungen zwischen zwei Schwestersprossen sind infolgedessen sehr klein, ja oft kaum sichtbar. Denken wir uns nun eine solche Verzweigung in rascher Aufeinanderfolge dreimal hintereinander regelmäßig vor sich gehend, so muß ein rosettenartiger Thallus mit acht Scheitelbuchten, sieben Mittel- und zwei Randlappen entstehen. ganz so, wie wir ihn in einem jungen weiblichen Hut von *Fegatella* vor uns haben¹⁾.

In den männlichen und weiblichen Rezeptakeln von *Fegatella* treten Atemöffnungen auf, wie sie in ähnlicher Weise am Thallus von *Marchantia* vorkommen. Den Grund hierfür hat man bis anhin immer in mechanischen Momenten gesucht (siehe pag. 347 u. 355); es dürfte aber noch ein weiterer Umstand in Betracht zu ziehen sein. *Marchantia* kommt häufig an sonnigen Stellen vor; die schornsteinartigen Atemöffnungen sind solchen Standorten angepaßt, während der Verdunstungsapparat bei *Fegatella* auf eine feuchte Umgebung hinweist. Nun fehlt der letztere den Infloreszenzen, während die ersteren vorhanden sind; dies zeigt, daß bei ihrer Bildung Bedingungen herrschten, die eine Herabsetzung der Transpiration nötig machten. Diese wird öfters dadurch noch vermindert, daß die Spaltöffnungen durch Wucherungen von den basalen Zellen aus beinahe oder gänzlich verstopft werden (Fig. 6 D)²⁾. Zudem ist das Assimilationsgewebe in den Luftkammern der Rezeptakeln nur dürftig ausgebildet: im allgemeinen haben auch die einzelnen Zellen etwas elliptische Form, ähnlich wie sie Stahl für die grünen Zellfäden bei der Sonnenform von *Marchantia* beschreibt³⁾.

1) Ähnliche Beobachtungen können wir an anderen Lebermoosen machen. Die Wasserform von *Riccia fluitans* besitzt schmale Sprosse, und die Gabelung findet in längeren Abständen statt: die Landform dagegen weist viel weitere Thallome mit sehr kurzen Abständen der Verzweigungsstellen auf. Vgl. Göbel, Org., Abbildg. auf pag. 248 u. 273, „Bonner Lehrbuch“ VI. Aufl. 1904. pag. 335.

2) Auch bei höhern Pflanzen, z. B. *Thea japonica* und *Prunus Laurocerasus*, wird die Transpiration durch Verstopfung der Spaltöffnungen erschwert (vgl. Haberlandt, Phys. Pflanzenanat. 1904. pag. 409 10.)

3) Stahl. Üb. d. Einfluß d. sonn. u. schatt. Standorts. (Zeitschr. f. Nat. Wiss. XVI. N. F. IX. 1. 2. 1883.)

Vielleicht ist auch die schirmartige, gewölbte Ausbildung mancher junger Antheridienstände, z. B. *Marchantia polymorpha*, sowie die weitgehende Abwärtskrümmung, welche die weiblichen Hüte bis zur Archegonreife durchmachen, auf die gleichen Ursachen zurückzuführen, wie die Einrollung des Thallus zum Stiel. Durch diese Überwölbung waren die Archegonien geschützt, z. B. gegen zu starke Transpiration: zugleich wurde auch ein Weggespültwerden eines Spermatozoiden enthaltenden Tropfens oder die rasche Verdunstung desselben verhindert. Die Umkrümmung kam also den Archegonien in mehrfacher Hinsicht zu gute; es ist begreiflich, wenn diese Art der Ausbildung dauernd in das Konstruktionsprinzip der Pflanze aufgenommen wurde.

Es ist also nach diesen Ausführungen wahrscheinlich, daß die erste Bedingung zur Erzeugung von Sprossen mit Sexualorganen eine Verminderung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft ist, wodurch die Transpiration gesteigert wird. Auch bei Pilzen wurde gefunden, daß in der dampfgesättigten Atmosphäre die Bildung von Fortpflanzungsorganen unterdrückt wird, während sie bei weniger Luftfeuchtigkeit reichlich eintritt¹⁾. Im allgemeinen wird die Transpiration auch um so größer sein, je stärker das Licht ist. Intensives Licht wird demnach die Bildung von Geschlechtsorganen fördern, schwaches hemmen. Starkes Licht bewirkt auch eine Erregung chemischer Prozesse; Umbildungen von Nahrungsstoffen werden eingeleitet, welche die schlummernden Anlagen zur Entfaltung bringen können. Ähnliches ist wiederum bei den Pilzen konstatiert worden²⁾; Klebs erwähnt auch, daß in der Tat bei Lebermoosen schwaches Licht die Erzeugung von ♀ Geschlechtsorganen behindere³⁾. Bei Blütenpflanzen ist ebenfalls mehrfach gefunden worden, daß eine bestimmte Lichtintensität, wenn nicht der auslösende Reiz, so doch eine Bedingung für die Blütenbildung ist⁴⁾.

Gleich vielen andern Pflanzen, besonders Algen und Pilzen, weist auch *Fegatella conica* unter Umständen nur Zellwachstum und Zellteilung auf; so lange keine Eingriffe in den normalen Gang des Wachstums erfolgen, so lange also die für dasselbe charakteristischen Bedingungen vorhanden sind, tritt keine Fortpflanzung ein, weder geschlechtliche noch ungeschlechtliche. Verletzungen oder Verwesung einzelner Teile der Pflanzen bewirken zunächst eine örtliche Veränderung der Stoffwanderung und dadurch die Erzeugung neuer Vegetationspunkte, Adventivknospen und Brutknöllchen. Eine Änderung in den umgebenden Faktoren, wie Erhöhung der Transpiration durch Abnahme des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft oder starkes Licht, bewirkt eine chemische Veränderung der Nährstoffe und regt die Pflanze zur Bildung besonders metamorphosierter Sprosse mit Geschlechtsorganen an. Die erstere Art der Fortpflanzung findet im ganzen unter den gleichen äußern Bedingungen statt wie das Wachstum, sie bewirkt einen möglichst raschen Ersatz für die zugrunde gegangenen Pflanzenteile oder Pflanzen und dient zugleich einer raschen Ausbreitung; sie kann deshalb zu jeder Zeit auftreten. Da die geschlechtliche Fortpflanzung unter für das Wachstum ungünstigen Umständen zustande gekommen zu sein scheint, so dürfen wir annehmen, daß ihr Endprodukt darauf berechnet ist, das Fortbestehen der Art über ungünstige Zeiten hinaus zu sichern. Die Produkte beider Arten der Fortpflanzung, der geschlechtlichen wie der ungeschlechtlichen,

¹⁾ Klebs, Z. Physiologie d. Fortpflanzung einiger Pilze. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV. 1900. pag. 122 f.)

²⁾ Klebs, l. c., pag. 143.

³⁾ Klebs, Üb. d. Einfluß auf d. Fortpfl. d. Gewächse. (Biol. Centr. XIII. 1893. pag. 641 f.)

⁴⁾ Jost, Vorl. üb. Pflanzenphys. 1904. pag. 445.

würden sich also im wesentlichen nur in qualitativer Hinsicht unterscheiden.

Die Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit wurden im Laboratorium für allgem. Botanik und Pflanzenphysiologie an der Universität Zürich in den Jahren 1902—04 ausgeführt, und es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. Ernst, dem Leiter desselben, für seine Ratschläge, das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und die Mühe, welcher er sich bei der Durchsicht derselben unterzog, meinen besten Dank auszusprechen.

An dieser Stelle danke ich auch Frl. Pauline Wettstein im Sihlwald für ihre Mithülfe beim Sammeln des Materials, sowie Herrn Walter Anderhub in Zürich für die Aufnahme und Überlassung der Photographie, nach welcher Taf. XIII. hergestellt wurde.

Literaturverzeichnis.

- Andreas, J.: Üb. d. Bau d. Wand u. d. Öffnungsweise des Lebermoossporangiums. (Flora. 1899. p. 161—213.)
- Askenasy, Bot. Zeitschr. 1874. Sp. 237. (Sitzungsber.)
- Benecke, W.: Üb. d. Keimung d. Brutknospen von *Lunularia vulgaris*. (Bot. Zeit. 1903. Orig. Abt. H. I. p. 19—46.)
- Cavers, F.: Explosive discharge of antherozoids in *Feg. conica*. (Ann. of Bot. XVII. p. 270.)
- Chamberlain: Mitosis in *Pellia*. (Bot. Gaz. XXXVI. 1903. p. 28—51.)
- Czapek: Z. Chemie d. Zellmembran bei d. Laub- u. Lebermoosen. (Flora. 1899. p. 361—381.)
- Davis, B. M.: Nuclear studies on *Pellia*. (Ann. of Bot. XV. 1901. p. 147—170.)
- Farmer: On spore-formation. (Ann. of Bot. VIII. p. 35.)
- : On the spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. (Ann. of Bot. IX. p. 469—523.)
- : Further investigations on the spore-format. in *Feg. conica*. (Ann. of Bot. IX. p. 666.)
- : The quadripolar spindle in the spore-mothercells of *Pellia epiphylla*. (Ann. of Bot. XV. 1901. p. 431.)
- Garjeanne: D. Ölkörper d. Jungermanniales. (Flora. 1903. p. 457—82.)
- : Üb. d. Mykorrhiza d. Lebermoose. (Beiheft Bot. Zentr. XV. H. 3.)
- Gayet, A.: Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées. (Ann. des sciences nat. Sér. VIII. Bot. T. III. 1897. p. 162—258.)
- Göbel, K.: Üb. d. Verzweigung dorsiventraler Sprosse. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg. II. p. 430.)
- : Zur Embryologie d. Archegoniaten. (do. II. p. 437.)
- : Z. vergleich. Anatomie der Marchantiaceen. (do. II. p. 529.)
- : Die Muscineen. (In Schenk., Handb. d. Bot. II. Band. 1882. p. 315—401.)

- Göbel, K.: Vgl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane. (Schenks Handb. d. Bot. Bd. III. 1. p. 99—432.)
- : Archegoniatenstudien. III. (Flora. 1893. p. 98.)
- : Üb. Funktion u. Anlegung d. Lebermooselateren. (Flora. LXXX. 1895. p. 1—37.)
- : Üb. d. Öffnungsmechanismus d. Moosantheridien. (Suppl. Ann. d. jard. de Buitenz. 1898.)
- : Organographie. 1898.
- : Üb. d. Regeneration im Pflanzenreiche. (Biol. Zentr. XXII. 1902. p. 385.)
- Golenkin: D. Mykorrhiza ähnlichen Bildungen d. Marchantiaceen. (Flora. XC. 1902. p. 209—20.)
- Haberlandt, G.: Physiol. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
- Hofmeister: Vgl. Untersuchungen d. Keimung, Entfaltung u. Fruchtbildg. höherer Kryptogamen. 1851. p. 48—60.
- Van Hook: Notes on the division of the cell a nucleusin siouworts. (Bot. Gaz. XXX. 1900. p. 394—99.)
- Janczewski: Vgl. Untersuch. üb. d. Entwicklungsgesch. d. Archegonien. (Bot. Zeit. 1872. p. 377f.)
- Ikeno: Beiträge z. Kenntniss d. pfl. Spermatogenese: D. Sperm. b. *Marchantia polymorpha*. (Beih. Bot. Zentr. XV. 1903. p. 65—88.)
- Jost, L.: Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie. 1904.
- Kamerling, Z.: Z. Biologie u. Physiologie d. *Marchantieae*. (Flora. 1897. Erg.-Bd. p. 1—68.)
- : Z. Biol. u. Physiol. d. Zellmembran. 1897.
- : D. Bewegungsmechanismus d. Lebermooselateren. (Flora. 1898. p. 157—169.)
- Karsten, G.: Beiträge z. Kenntniss v. *Feg. conica*. (Bot. Zeit. 1887. Sp. 649—655.)
- Kienitz-Gerloff: Vgl. Untersuchungen üb. d. Entwickl.-Gesch. d. Lebermoosporogonien. (Bot. Zeit. 1874. Sp. 861—235.)
- : Üb. d. Bedeutung d. Paraphysen. (Bot. Zeit. 1886. Sp. 248—255.)
- Klebs, G.: Üb. d. Einfluß d. Lichtes auf d. Fortpflanzung d. Gewächse. (Biol. Zentr. XIII. 1893. p. 64.)
- : Die Bedingungen d. Fortpflanzung b. einige Pilzen u. Algen. 1896.
- : Einige Ergebnisse d. Fortpflanz. Physiologie. (Ber. dtsh. bot. Ges. XVIII. 1900. p. 202.)
- : Z. Physiol. d. Fortpflanz. einiger Pilze. Teil III. Allgem. Betracht. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV. 1900. p. 80—203.)
- : Üb. willkürliche Entwicklungsveränderungen b. d. Pflanzen. 1903.
- : Üb. Probleme d. Entwicklung. (Biol. Zentr. Bd. XXIV. 1904. p. 257ff.)
- Kny, L.: Üb. echte u. falsche Dichotomie i. Pflanzenreiche. (Bot. Zeit. 1872. Sp. 341, 699.)
- : Bau u. Entwicklung von *March. polymorpha*. (Sonderabdruck aus dem Text d. VIII. Abt. d. Bot. Wandtaf. 1890.)
- Kny u. Böttger: Üb. Durchwachsungen a. d. Wurzelhaaren d. Marchantiaceen. (Sitz.-Ber d. Bot. Ver. d. Prov. Brand. XXI.)
- Küster: D. Ölkörper d. Lebermoose u. ihr Verhältniss zu d. Elaioplasten. (Inaug.-Diss.) Basel. 1895.

- Lämmermeyr: Üb. d. eigentümlich ausgebildeten inneren Vorsprungsbildungen i. d. Rhizoiden d. Marchantiaceen. (Öst. Bot. Ztschr. 1898. p. 321—324.)
- Lampa, E.: Untersuchungen an einigen Lebermoosen. (Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Band CI. Abt. 1. 1902. p. 477—87.) (Keimung einiger Lebm.).
- Leitgeb, H.: D. Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Bez. z. Lichte. (Sitz. Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 74. Abt. 1. 1876. p. 425—35.)
- : D. Infloreszenzen d. Marchantiaceen. (do. Bd. 81. Abt. 1. 1880.)
- : D. Atemöffnungen d. Marchantiaceen. (do. 1680.)
- : Untersuchungen üb. d. Lebermoose. Heft. VI. Die Marchantiaceen. 1881.
- Lohmann, J., Beitrag zur Biologie d. Lebermoose. (Beih. Bot. Zentr. XV. 1903. p. 2.)
- Mirbel, M.: Anatomische u. physiol. Untersuchungen über *Marchantia polymorpha*. 1831. Aus d. Frz. übersetzt v. Plotow, (als Anhang b. Nees ab Esenbeck, s. unten. p. 445.)
- Moore, A.: The mitosis in the spore-mother-cell of *Pallavicinia*. (Bot. Gaz. XXXVI. 1903. p. 384—388.)
- Nees ab Esenbeck, Ch. G.: Naturgeschichte d. europ. Lebermoose. Bd. IV. 1838. (D. Marchantiaceen.)
- Némec: Üb. d. Mykorrhiza b. *Calypogeia trichomanes*. (Beih. Bot. Zentr. XV. 1904. p. 253—68.)
- Peklo: Üb. d. Mykorrhizen bei Muscineen. (Bull. intern. de l'Ac. d. Sc. d. Bohême. 1903. Nach Bot. Zentr. 1904.)
- Pfeffer: Studien üb. Symmetrie u. spezifische Wachstumserscheinungen. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg. I. 1874. p. 77.)
- Prescher: D. Schleimorgane b. d. Marchantiaceen. (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 86. Abt. 1. 1882. p. 132—58.)
- Quelle: Bemerkungen zu Warnstorf, Üb. d. Rhiz. Init. (Hedwigia. XLI. 1902. p. 174—77.)
- Richters: D. Tierwelt d. Moosrasen. (Ber. d. Senckenbg. Nat. Ges. 1900. p. 100.)
- Ruge, G.: Beitrag z. Kenntnis d. Vegetationsorgane d. Lebermoose. (Flora. 1893. p. 279—312.)
- Sachs, J.: Üb. Anordnung d. Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. (Gesammelte Abh. über Pflanzenphysiologie. Bd. II. Abh. 39. 1878.)
- : Üb. orthotrope u. plagiotrope Pflanzenteile. (do. Abh. 38. 1878.)
- Satter: Beiträge z. Entwicklungsgesch. d. Lebermoosantheridiums. (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 86. Abt. I. 1882.)
- Schiffner: Hepaticae. (In Engler-Prantl. D. natürl. Pflanzenfam.)
- Schilling: Anatomisch-biolog. Untersuch. üb. d. Schleimbildung d. Wasserpflanzen. (Flora. 78. 1894. p. 280.)
- Schmidel, J. C.: Icones plantarum et analyses etc. 1747. p. 117—122.
- Schostakowitsch, W.: Üb. d. Reproduktions- u. Regenerationserscheinungen b. d. Lebermoosen. (Flora. 79. 1894 (Erg.-B.) p. 350—84.)
- Stahl, E.: Pflanzen u. Schnecken. (Jenaisch. Zeitschr. f. Nat. u. Med. XXII. N. F. XV. 1888.)

- Stahl, E.: Üb. d. Einfluß d. sonn. u. schatt. Standorts auf d. Laubblätter.
(do. XVI. N. f. IX. 1883.)
- : Üb. bunte Laubblätter. (Ann. du jardin de Buitenz. Vol. XIII. p. 137—216.)
- : D. Sinn d. Mykorrhizabildung. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV. 1900. p. 532—668.)
- Strasburger, E.: Die Geschlechtsorgane u. d. Befrucht. bei *March. polymorpha*. (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 409/422.)
- : Histol. Beitr. IV. II. Teil. Schwärmsporen. Gameten, pflanzl. Spermatogenese u. d. Wesen d. Befruchtung. 1892.
- : Bot. Praktikum. IV. Aufl. 1902.
- : Noll. Schenk Karsten. Lehrbuch der Botanik. VI. Aufl. 1904. „Bonner Lehrbuch“.
- Tilden, E.: On the morphologie of hepatic elaters, with special reference to the tranching elaters of *Conocephalus conicus*. (Minnesota Bot. Stud. Bull. N. 9. 1894. p. 63—52.)
- Underwood: The evolution of the Hepaticae. (Bot. Gaz. XIX. 1894. p. 347.)
- : Distribution of the N.-Americ. *Marchantiaceae*. (Bot. Gaz. XX. 1894. p. 67.)
- Vaupel, Fr.: Beiträge z. Kenntnis einiger Bryophyten. (Flora. 92. 1903. p. 346—370.)
- Vöchting, H.: Üb. d. Regeneration d. Marchantieen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. 1885. p. 367—414.)
- Voigt: Beiträge z. vgl. Anatomie d. Marchantiac. (Bot. Zeit. 1879.)
- Walliczek, W.: Studien üb. d. Membranschleime vegetat. Organe. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXV. 1893. p. 209—277.)
- Warnstorff: Üb. d. Rhizoideninitialen in d. Ventralschuppen d. Marchant. (Hedwigia. XL. 1901. p. 132—135.)

Figurenerklärung.

Tafel XII.

1. Antheridienstand zur Zeit der Reife. $\frac{9}{1}$.
2. Archegonienstand z. Zeit d. Reife, v. oben gesehen. } $\frac{20}{1}$.
3. „ „ „ „ „ v. unten „ }
4. Hut mit reifen Sporogonien, diese in verschiedenen Stadien des Öffnens. $\frac{6}{1}$.
5. Einzelnes Sporogonium, sich mit Längsrissen öffnend. } $\frac{9}{1}$.
6. do. mit zurückgeschlagenen Zähnen. }
7. Einzelne Spore. $\frac{220}{1}$.
8. Elatere. $\frac{220}{1}$.
9. Einzelne Zellen aus dem interstitienlosen Gewebe, mit Mykorrhizen. $\frac{400}{1}$.
10. Brutknöllchen. $\frac{38}{1}$.
- 11—24. Spermatogenese. $\frac{1700}{1}$.
 - 11—15. Teilung der Antheridialzellen.
 - 16—18. Bildung der Spermatiden.
 - 19—23. Bildung der Spermatozoiden aus den Spermatiden.
 24. Spermatozoiden.

25—31. Sorogenese. ⁴⁵⁰/₁.

25. Sporenmutterzelle.

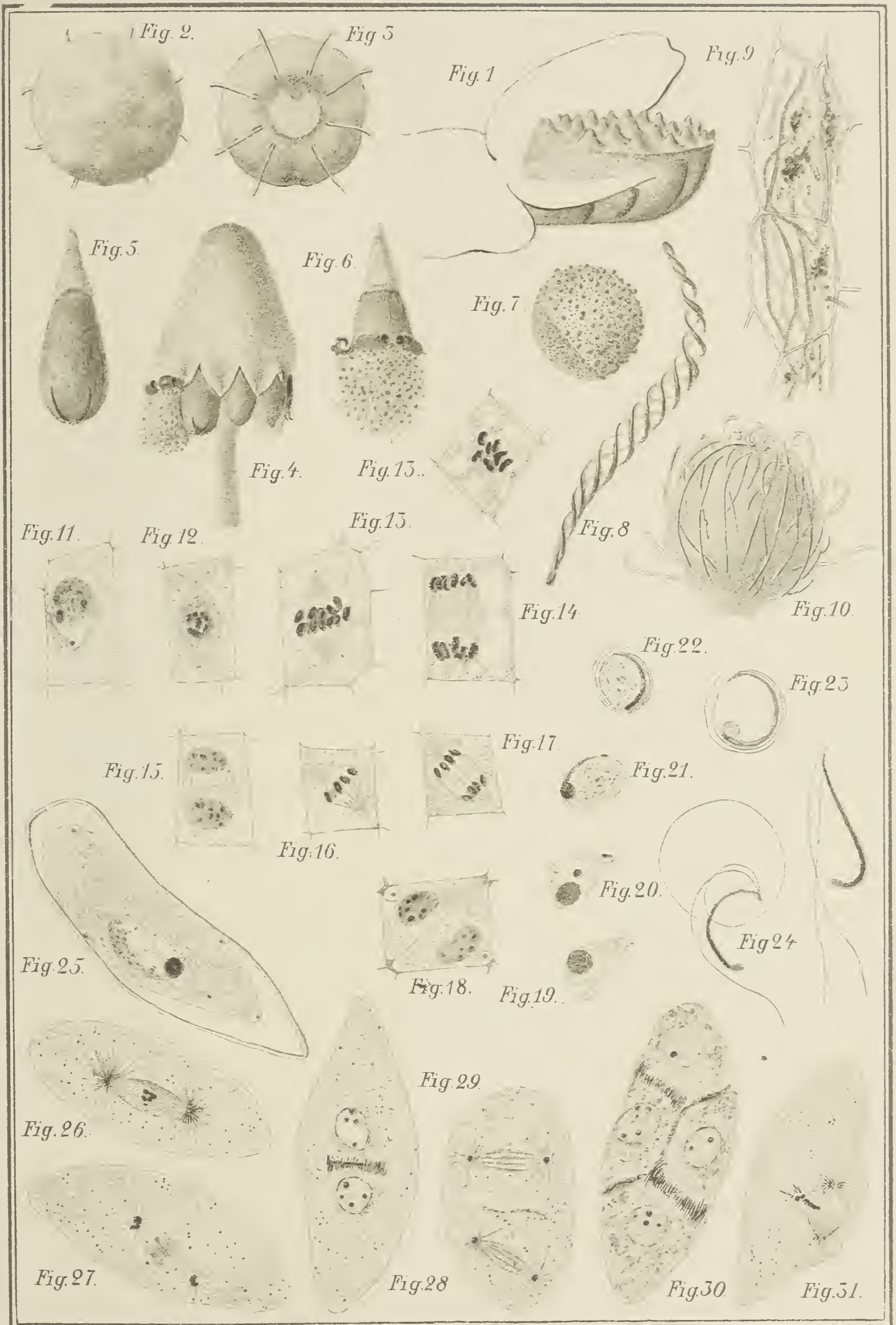
26—28. Erste Kernteilung.

29—30. Zweite „

31. „Tripolare Spindel“.

Tafel XIII.

Photographie eines Rasenstückes, im Sihlwald. An Ort und Stelle aufgenommen am 20. April 1904. Natürliche Größe. Thallus mit Areolen und Atemöffnungen, im untern Teile die Winterknospen sichtbar, die sich eben zu entfalten beginnen. In der Ecke links ein Stiel mit Sporogon von *Pellia calycina* N. a. E. In zahlreichen Hüten sind die Sporogonien bereits herausgefallen.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [BH_18_1](#)

Autor(en)/Author(s): Bolleter Eugen

Artikel/Article: [Fegatella conica \(L.\) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie. 327-408](#)