

# Über äußere und innere Brutbecherbildung an den Antheridienständen von *Marchantia geminata*.

Von **Josef Dopuscheg-Uhlár.**

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

Auf meiner Reise in das Djeng-Gebirge auf Java machte mein malayscher Wagenlenker bei dem Weiler Tungara zwischen Bandjarnegara und Wonosobo Halt, um sein Reisfrühstück einzunehmen. Während dieses unfreiwilligen Aufenthaltes fand ich am nahegelegenen Waldrande jenseits der Brücke Banaran II eine *Marchantia*, deren Antheridienstände mir eine freudige Überraschung boten. Ich bemerkte, daß an mehreren Ständen einzelne Strahlen über ihre normale Länge weiter gewachsen waren, durch Verbreiterung ihres sonst schmalen Saumes Thalluscharakter angenommen und auch Brutbecher gebildet hatten. Es war also das zur Erzeugung männlicher Fortpflanzungszellen spezialisierte Organ aus dem Stadium der generativen zur vegetativen Fortpflanzung übergegangen. Die an diesem Findling nachträglich ausgeführten Untersuchungen und deren Ergebnisse sollen in Nachfolgendem dargelegt werden. Leider war die Quantität des Lebermooses welches die genannten Erscheinungen zeigte, an dem betreffenden Orte, nur sehr gering und ich fand auch in der näheren Umgebung nicht mehr davon, so daß einerseits eine Lebendsendung zu Kulturzwecken wegen der Gefahr des Austrocknens gewagt erschien, während andererseits auch das in Alkohol konservierte Material nicht genügte, um alle gewünschten Fragen beantworten zu können.

## Die normale Pflanze.

Nach Schiffner's Diagnosen<sup>1)</sup> und nach Vergleich mit den im Münchener Kryptogamen-Herbarium erliegenden, auf Java gesammelten *Marchantien*<sup>2)</sup> möchte ich die vorliegende Pflanze für *Marchantia geminata* Nees. halten. Ein besonders auffälliges Merkmal dieser Art be-

---

1) Schiffner, Über exotische Hepaticae. Nova acta Car. Leop. 1893, Vol. LX, Nr. 2. — Ders., Hepaticae der Flora von Buitenzorg, Bd. I.

2) Schiffner, Iter indicum 1893/94. Giesenhagen, Lebermoose der Tropenreise 1900. det. Stephani.

steht darin, daß die Hüllen an den weiblichen Hüten nicht wie bei den meisten Marchantien zwischen den Strahlen, sondern unter denselben auf der Mittellinie sich befinden. — *Marchantia Treubii* Schiff., welche genanntes Merkmal ebenfalls aufweist, unterscheidet sich, abgesehen von den Ventralschuppenanhängseln, die hier ganzrandig, bei *M. geminata* aber gezähnt sind, besonders noch dadurch, daß die Epidermis aufgesetzte Mamillenzellen zeigt.

Während der Antheridienstand bei *M. polymorpha* aus einem Träger und einer mehr oder weniger konzentrischen Scheibe besteht, auf welcher die Antheridien in radiären Strahlen eingesenkt sind, sitzen bei *M. gemi-*



Fig. 1. Normaler Antheridienstand. Die punktierte Linie zeigt die Grenze, innerhalb welcher die Antheridien liegen. Vergr. 4 : 1.

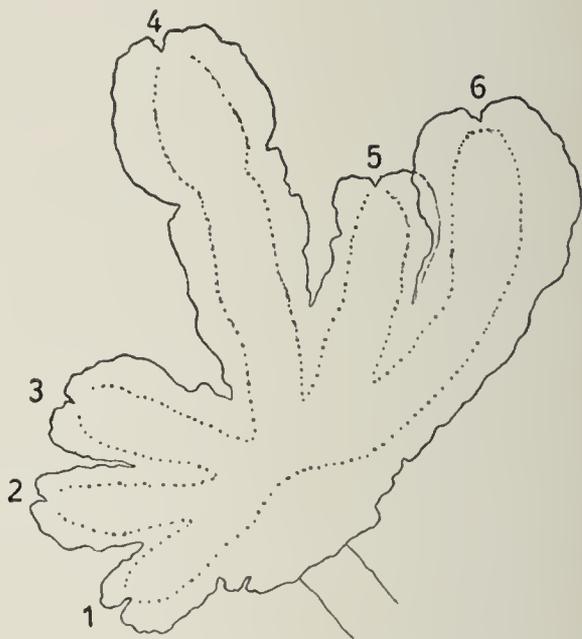


Fig. 2. Abnormaler Antheridienstand mit abnormal verlängerten und verbreiterten Ästen. Die Bildung der Antheridien wurde jedoch beibehalten. Punktierte Linie wie in Fig. 1. Vergr. 4 : 1.

nata wie bei vielen tropischen Marchantien die Strahlen exzentrisch auf dem Träger in Form eines handförmigen Verzweigungssystems.

In der Jugend sind aber auch hier die Stände noch ungeteilt und scheibenförmig, die Trennung findet erst später statt.

Ob nun das vorliegende Lebermoos wirklich *M. geminata* ist und die bisher nicht beobachtete Eigenschaft des Vegetativwerdens der Antheridienstände latent in sich trägt, oder ob diese Eigenschaft ein spezielles Merkmal des Findlings ist, der demnach eine neue Art darstellen würde, könnte nur durch Kulturversuche entschieden werden.

### Die abnormen Antheridienstände.

Die Abweichungen vom normalen Stande zeigen sich äußerlich in zwei Typen. Wie in Fig. 2 zu ersehen, bleiben einzelne Äste (ihre Zahl ist nicht konstant) im Wachstum zurück (1, 2, 3), während andere vor-

auseilen, über ihre normale Länge hinauswachsen. Gleichzeitig verbreitert sich der schmale Thallussaum, welcher den die Antheridien tragenden Mittelteil berandet, bis auf mehr als das Doppelte seiner normalen Breite. Diese Verbreiterung kann nun eine allmähliche sein (6) oder sie findet mehr unvermittelt statt (4). — Der ganze Stand hat aber hierbei seine Qualität als Erzeuger von männlichen Geschlechtszellen nicht — oder noch nicht geändert; denn durch Aufhellung erkennt man, daß die Antheridien noch bis an den Vegetationspunkt jedes Astes heranreichen. Im anderen Falle (Fig. 3) sind ebenfalls drei Strahlen im Wachstum zurückgeblieben, der vierte aber hat sich ganz unvermittelt zu einem normalen Thallus umgebildet, der durch einen Brutbecher äußerlich erkennen läßt, daß die innere Qualität ebenfalls eine andere geworden ist. Durch Aufhellung ergänzt sich diese Erkenntnis noch weiter, indem man sieht, daß die Antheridien nur bis zur Verbreiterungsstelle reichen. Außerdem zeigt es sich, daß an zwei Stellen auch im Innern des Gewebes Brutkörper gebildet wurden, die, durch Epidermis bedeckt, äußerlich noch nicht in Erscheinung getreten waren.

Zerlegt man einen Ast von letzterem Typus<sup>1)</sup> durch Querschnitte, so sieht man an einem basalen Schnitte 3—5 leere Antheridienhöhlen (Fig. 4). Mit der Verbreiterung des Saumes nimmt die Anzahl dieser Höhlen ab (Fig. 5, 6), sie verschwinden gänzlich und es folgt eine Zone parenchymatischen Gewebes, in die in einiger Entfernung von der letzten Antheridium-Höhle eine mit Brutkörpern erfüllte Höhle eingebettet ist (Fig. 7, 7a).

Diese Anlage und Ausbildung von Brutkörpern im Innern des thallosen Antheridienstrahles ist ein Novum und vom Standpunkte der Organbildung von mehrfachem Interesse. Nach den Untersuchungen



Fig. 3. Abnormaler Antheridienstand. Ein Ast desselben ist von der generativen Fortpflanzung zur vegetativen übergegangen. 1 offener Brutbecher; 2, 3 geschlossene Brutkörperhöhlen, die, äußerlich nicht erkenntlich, erst nach Aufhellung mit Kalilauge sichtbar wurden. Punktierte Linie wie in Fig. 1. Vergr. 6:1.

1) Die Typen sind natürlich nicht fixiert, sondern zeigen Übergänge.

von Hofmeister<sup>1)</sup>, Leitgeb<sup>3)</sup>, Barnes und Land<sup>3)</sup> werden bei *Marchantia* und *Lumularia* Brutkörper und Brutbecher normalerweise am Vegetationsscheitel aus Oberflächenzellen aufgebaut. Der Becher ent-

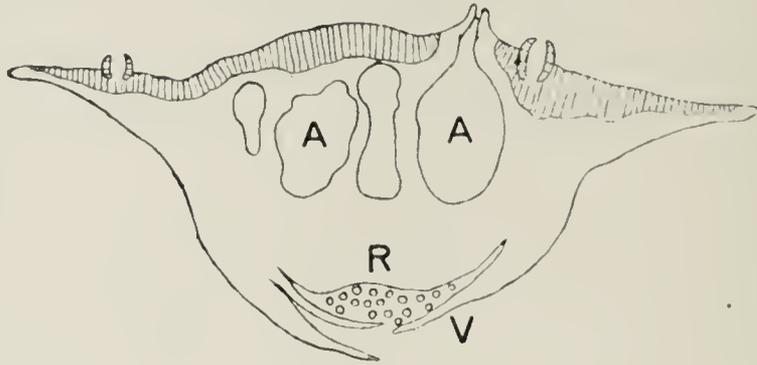


Fig. 4.

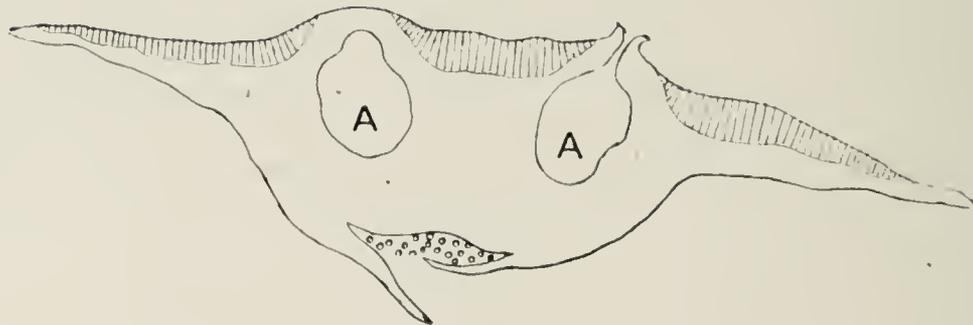


Fig. 5.

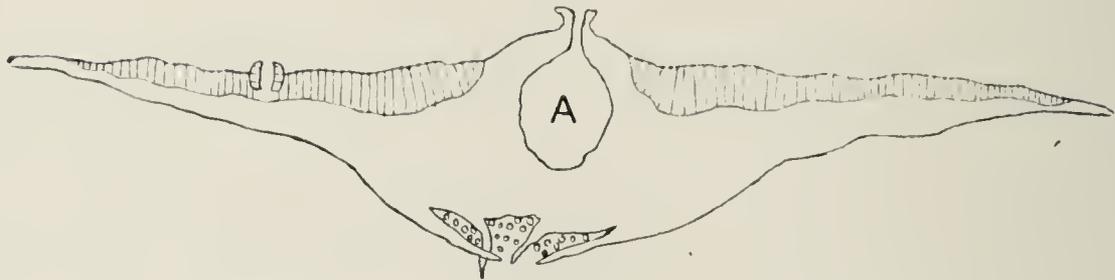


Fig. 6.

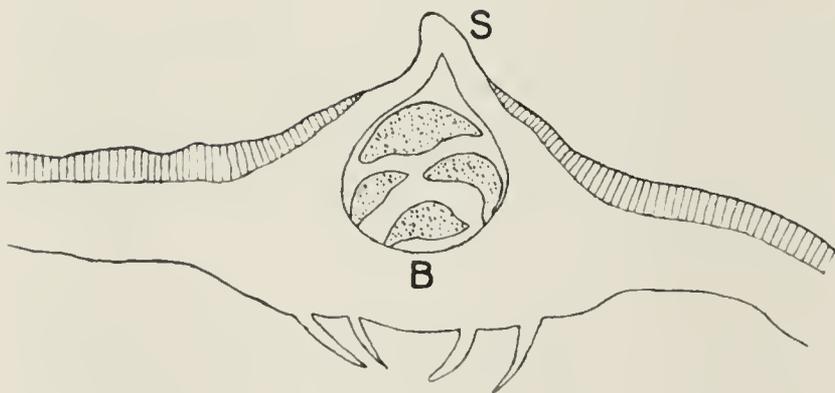


Fig. 7.

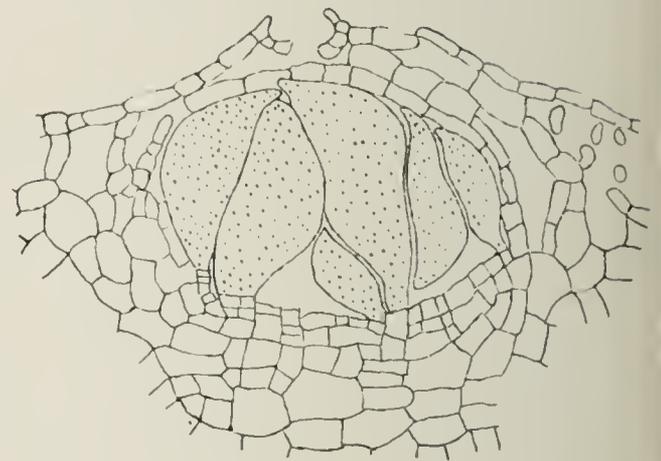


Fig. 7a.

Fig. 4—7. Querschnitte durch ein und denselben Ast eines Antheridienstandes (ähnlich Fig. 3) von der Basis gegen die Spitze zu. *A* leere Antheridienhöhlen, *V* Ventralschuppen, *R* Rhizoiden, *B* Brutkörperhöhle mit Stift (*S*), welcher über die Thallusoberfläche hervorsticht. Luftkammergewebe schraffiert. Brutkörper im Querschnitt, teilweise schon herausgerissen. Vergr. 40:1.

Fig. 7a. Detail einer Brutkörperhöhle von demselben Objekt wie vorher. Vergr. 130:1.

1) Fußnoten siehe nächste Seite.

steht aus einer ring- oder halbmondförmigen Zellwucherung und ist niemals geschlossen. Der Brutkörper nimmt von einer einzigen Oberflächenzelle seinen Ausgangspunkt.

Es sind demnach die dem Vegetationsscheitel zunächst befindlichen Brutbecher immer die jüngsten, während auf dem Aste Fig. 3 die Reihenfolge umgekehrt ist. Der Grund hierfür liegt offenbar darin, daß der offene Brutbecher wahrscheinlich in normalerweise am Vegetationsscheitel angelegt wurde, während die zwei anderen Bruthöhlen erst später gewissermaßen unter dem Einflusse der geänderten Qualität des Vegetationspunktes in Erscheinung traten. — Der Ausgangspunkt dieser Neubildungen konnte hier leider nicht ermittelt werden.

Aber nicht nur in dem Gewebe des thallos gewordenen Neuzuwachses entstehen die eben geschilderten Bruthöhlen. Die Untersuchungen ergaben, daß Brutkörper auch in älteren, äußerlich keine Veränderung zeigenden Teilen des Strahles auftreten können, und zwar in entleerten

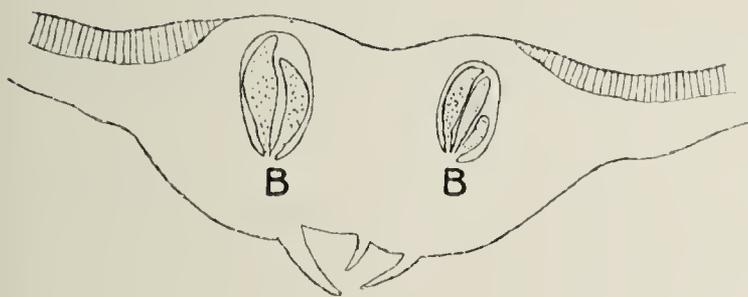


Fig. 8.

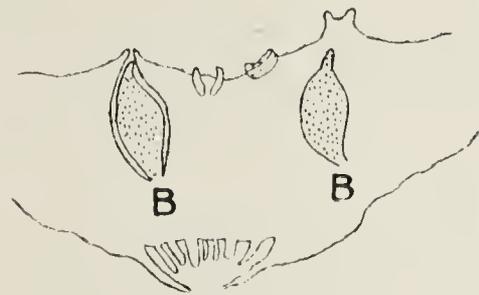


Fig. 9.

Fig. 8 u. 9. Abnorme Brutkörperbildung in leeren Antheridienhöhlen. *B* Brutkörper. Vergr. 40 : 1.

Antheridienhöhlen. Man findet dort Brutkörper einzeln oder zu mehreren (Fig. 8, 9). Daß es tatsächlich von Antheridien entleerte Höhlen sind, in denen sich die Brutkörper bilden, zeigt das Detail von Fig. 10, auf welcher die charakteristische Ausgangsöffnung der Antheridienhöhle deutlich zu ersehen ist.

In diesen älteren Gewebeteilen konnten auch die Anfänge dieser abnormalen Brutkörperentstehung festgestellt werden. Sie kennzeichnen sich durch Zellteilungen und Bildung von embryonalem Gewebe an der Basis von leeren Antheridienhöhlen (Fig. 11, 12 — *B*<sub>1</sub>). Doch zeigt derselbe Schnitt, daß der Ausgangspunkt der Neubildung auch unter einer

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851, pag. 50.

2) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose 1879.

3) Barnes and Land, The origin of the cupule of Marchantiaceae. Bot. Gazette 1908.

solchen Höhle, im Innern des Gewebes liegen kann ( $B_2$ ). Aber auch im Luftkammerngewebe, an der Basis von Luftkammern konnte der Beginn von Brutbecherwachstum gefunden werden (Fig. 13). In ähnlicher

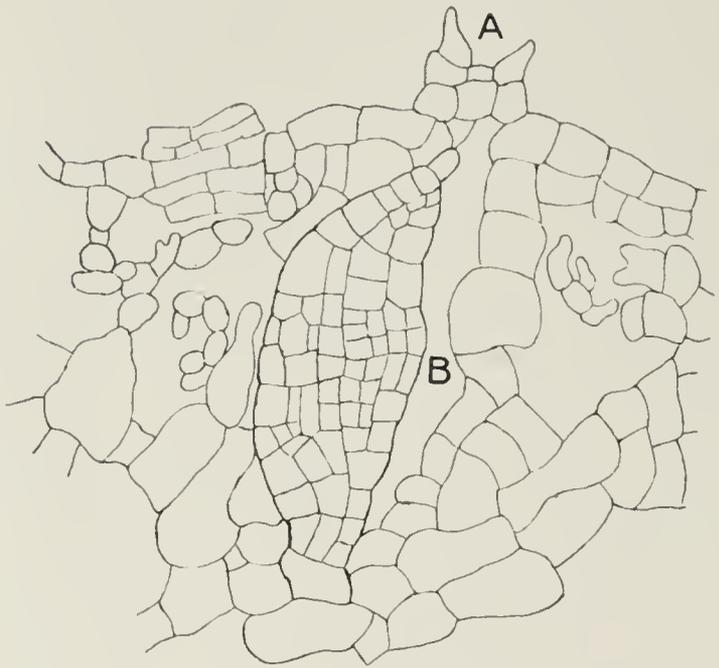


Fig. 10. Rechter Brutkörper in der Antheridienhöhle aus Fig. 9, stärker vergrößert. Vergr. 130 : 1.

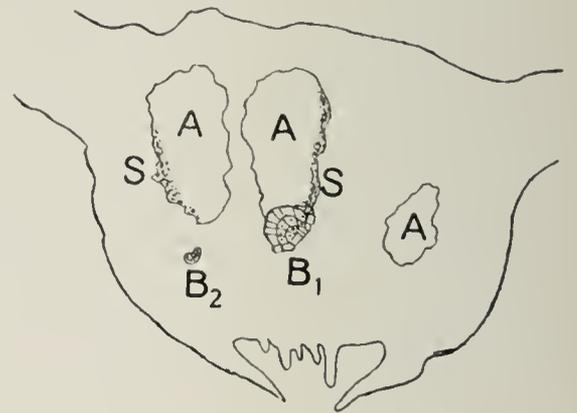


Fig. 11. Entstehung der Brutkörper im alten, nicht thallos gewordenen Teile des Astes. *A* Antheridienhöhlen,  $B_1$  embryonales Gewebe an der Basis,  $B_2$  Zellteilung unter der Basis von leeren Antheridienhöhlen. An den Wänden der letzteren tote Spermatozoidreste, punktiert.

Weise dürften auch die Brutkörper des jüngeren, umgewandelten, thallosen Aststückes ihr Wachstum beginnen.

Da in den untersuchten, normal aussehenden Antheridienständen

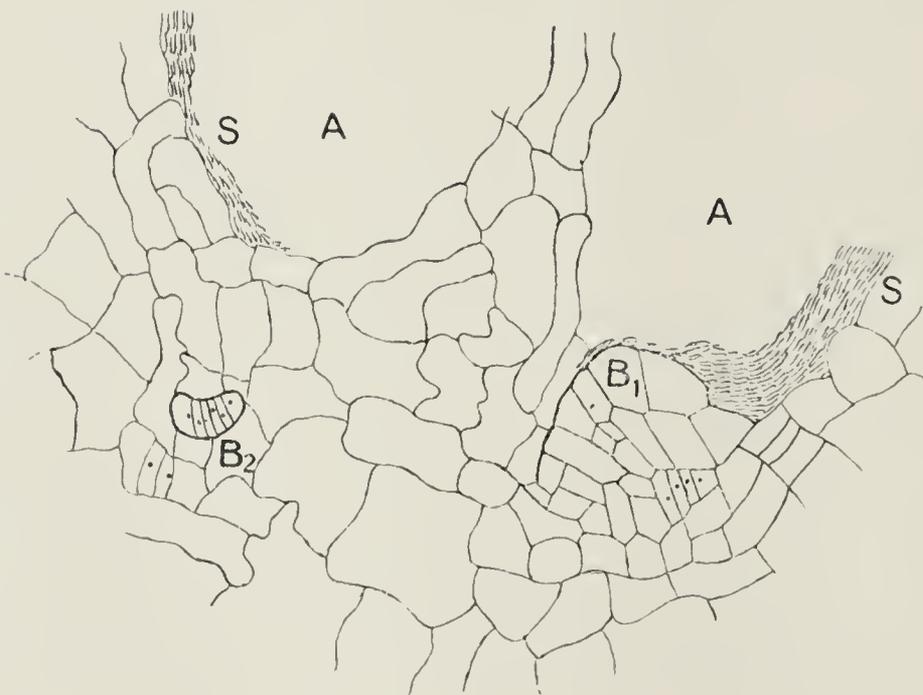


Fig. 12. Unterer Teil der Fig. 12, stärker vergrößert. Bezeichnung wie vorher. Vergr. 175 : 1.

derartige Neubildungen bis nun nicht beobachtet wurden, so muß angenommen werden, daß diese Brutkörperbildung im Innern des älteren Gewebes unter Einfluß der geänderten Qualität des thallosen Neuzuwachses vor sich geht, daß korrelative Beziehungen bestehen.

An einem Aste eines Antheridienstandes konnte äußerlich noch eine abnorme

Bildung beobachtet werden in Form eines ca. 0,1 cm hohen, über die Oberfläche hervorragenden Stiftes. Ein Querschnitt durch den-

selben zeigte, daß derselbe eine innere Bruthöhle nach oben abschloß (Fig. 14). Auch in Fig. 7 ist ob der Bruthöhle ein hier etwas kleinerer Stift zu sehen, der makroskopisch nicht wahrgenommen worden war.

Mit dieser Beobachtung entsteht die Frage, wie die unter der Epidermis eingeschlossenen Brutkörper ins Freie gelangen. An dem größeren Stifte (Fig. 14) befinden sich an der Spitze Papillen. Da die normal erzeugten Brutbecher von einem häutigen Rande umgeben sind, der mit eben solchen Papillen besetzt ist, könnte man schließen, daß dieser Stift dem über die Thal-lusoberfläche hervortretenden Teil des normalen Brutbechers homolog ist, daß er sich durch Auseinanderweichen und Umschlagen seiner Spitze öffnet und so die bisher eingeschlossenen Brutkörper ins Freie entläßt. —

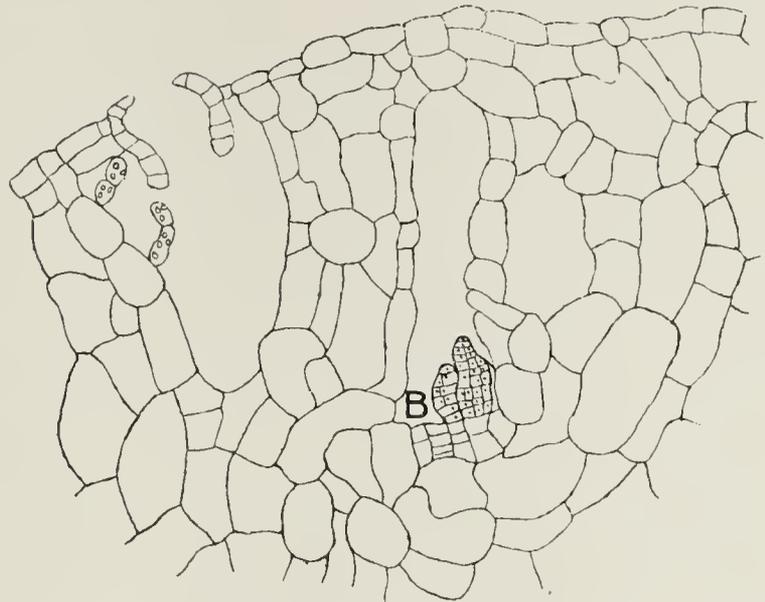


Fig. 13. Brutkörperbildung (B) in einer Atemhöhle. Vergr. 100:1.

Betrachtet man die scheinbar noch geschlossene Bruthöhle 2 in Fig. 3, so kann man bei hochgestelltem Mikroskop ein jüngeres Stadium eines solchen Stiftes sehen; eine kreisrunde Öffnung (Atemöffnung?), die von einer größeren Anzahl gleichartiger Zellen umgeben ist, welche sich über die Oberfläche bereits vorgewölbt haben. Die Weiterbildung zu dem Stifte durch interkalares Wachstum kann man sich leicht vorstellen. — Wir hätten dann die interessante Erscheinung, daß ein und dasselbe Organ (Brutbecher) auf einem engbegrenzten Raume auf zweierlei Art entstehen kann.

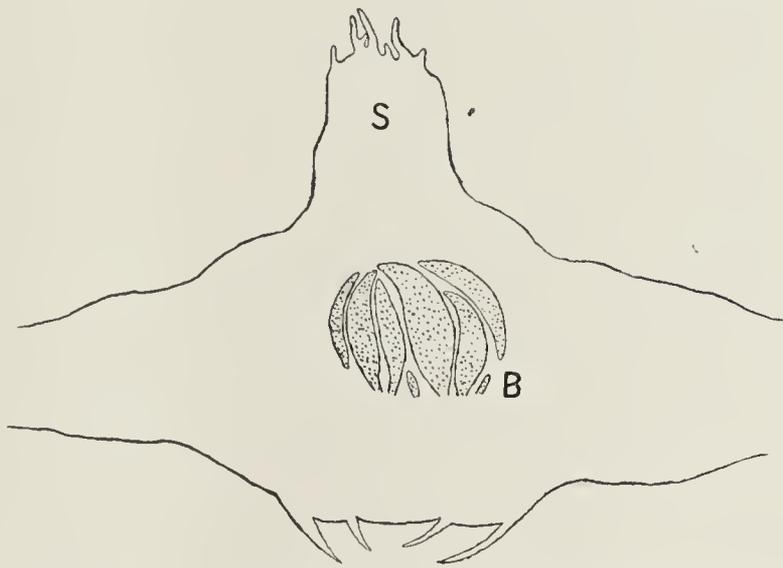


Fig. 14. Querschnitt durch eine Bruthöhle (B), über welcher sich ein Stift (S) gebildet hat. Dieser, der Länge nach halbiert und ausgebreitet, ist im unteren mehrere Zellschichten, im oberen nur eine Schicht stark. Vergr. 4:1.

Allerdings könnte auch der Ansicht Raum gegeben werden, daß der offene Brutbecher 1, Fig. 3 ebenfalls im Innern des Gewebes und nicht am Vegetationsscheitel entstanden sei. — Doch widerspricht dem

die Form dieses Bechers. Er ist nicht regelmäßig abgerundet, hat gegenüber dem Vegetationsscheitel eine Einbuchtung, wie ich sie bei auf dem normalen Thallus gewachsenen Brutbechern von *M. geminata* und der afrikanischen *M. planiloba* öfters beobachten konnte, der aber jedenfalls mit Wachstumsverhältnissen am Vegetationsscheitel zusammenhängt.

### Ursachen des abnormalen Wachstums.

Bevor ich an die Frage herantrete, welche äußere oder innere Bedingungen für das geschilderte Verhalten der abnormalen Antheridienstände als ursächlich angesehen werden müßten, möchte ich noch anführen, daß ein ähnlicher Fall bereits einmal von Leitgeb<sup>1)</sup> beobachtet worden war. Er fand ein weibliches Receptaculum von *M. polymorpha*, an welchem „an der Unterseite und genau an den Stellen, wo an normal gebauten Hüten die Archegonien stehen, sich zahlreiche Brutknospenbehälter gebildet hatten, die wie die Archegonien in Radialreihen standen, in deren jeder, die nach der Peripherie des Hutes am weitesten, die nach dem Stiele zu liegenden am wenigsten weit entwickelt sind. An den meisten Strahlen ist ein die Behälter tragender Sproß nicht erkennbar. Da und dort aber beobachtet man, der Lage nach einer Radialreihe von Archegonien entsprechend, eine vollkommen entwickelte Laubachse, die mit Brutknospenbehältern und an ihrer der Unterfläche des Hutes zugewendeten Seite mit den beiden Blattrainen (Ventralschuppen) besetzt und deren Scheitel nach dem Zentrum desselben gerichtet ist.“ Leider ist aus dieser Darstellung nicht zu ersehen, ob überhaupt Archegonien noch angelegt wurden, ob nicht etwa schon von Haus aus an Stelle der Archegonien Brutkörper auftraten, der formative Reiz zur Bildung des Receptaculums aber bereits in Wirksamkeit getreten war.

Daß auch sonst an den Infloreszenzen oder an den „Wurzelrinnen“ der Träger Adventivknospen auftreten, ist mehrfach bekannt geworden<sup>2)</sup> und nimmt bei der enormen Lebensaktivität und Regenerationsfähigkeit der Lebermoose nicht wunder. Doch haben diese Erscheinungen mit der Umstimmung an den Vegetationsscheiteln des generativen Sproßsystems nichts zu tun.

1) Leitgeb, Verhandlungen der botanischen Sektion der 48. Versammlung deutscher Naturforscher, Graz 1875. Botan. Zeitung 1875, pag. 747.

2) Lindberg, Hepaticae in Hibernia 1873 lectae. Art. soc. scient. fennicae 1875, Bd. X, pag. 468. — Klein, Über Sprossungen an den Infl. Strahlen von *March. polym.* Botan. Zentralbl. 1881, Bd. V, pag. 26.

Über die Bedingungen für den Eintritt der Brutbecherbildung und des Auftretens der Infloreszenzen wissen wir sehr wenig. Nach Dachnowski<sup>1)</sup> bildet *M. polymorpha* bei verminderter Lichtintensität und erhöhter Luftfeuchtigkeit weder Brutbecher noch Infloreszenzen; bei gesteigertem Lichtgenuß entstehen zuerst Brutbecher, hernach Infloreszenzen. Letztere können schon an Thalluslappen von 2,0 cm Länge und 0,7 cm Breite auftreten. Ohne Zweifel wird wie bei so vielen anderen Pflanzengruppen auch hier das Verhältnis der organischen zu den anorganischen Baustoffen eine Rolle spielen. Unter dieser Voraussetzung müßte man für unsere abnormale *M. geminata* annehmen, daß einzelne Antheridienäste (vielleicht durch lokale Beschattung) in andere Lichtverhältnisse gelangten, so daß sie die Fähigkeit zur Bildung von Geschlechtszellen verloren. — Auch wäre daran zu denken, daß die Wasserleitung seitens der Träger nicht gleichmäßig funktionieren könnte, wodurch ebenfalls Differenzen in der Qualität und Quantität der Baustoffe entstünden. — Daß auch das Zurückbleiben einzelner Äste im Wachstum und die Bevorzugung der anderen einen Einfluß haben könnte, wäre gleichfalls möglich.

Daß übrigens die Ausschläge für die eine oder andere Fortpflanzungsweise oft sehr gering sein müssen, ersehe ich aus meinen Versuchskulturen, die auf Grund des javanischen Fundes mit anderen Marchantiaceen angestellt wurden und noch nicht abgeschlossen sind. Thallusstücke, welche sich zweimal teilten, und also vier scheinbar gleichwertige Äste besitzen, können zu gleicher Zeit und unter denselben äußeren Bedingungen Brutbecher und Infloreszenzen bilden im Verhältnis 4 : 0, 3 : 1, 2 : 2, 0 : 4, 1 : 3. — Auch zeigte es sich, daß männliche Hüte, vom Thallus abgetrennt und als Stecklinge benützt, ihr Wachstum fortsetzen und auch in der Bildung von Antheridien nicht einhalten — ein Beweis dafür, daß ihre Anlage von dem die Infloreszenz tragenden Thallusstücke unabhängig sein dürfte. —

### Zusammenfassung.

Bei der javanischen *M. geminata* können die Antheridienstände vom generativen Zustande in den vegetativen übergehen, indem einzelne Strahlen aufhören Antheridien zu bilden, am Scheitel thallusartig weiterwachsen und Brutbecher erzeugen. Diese Brutbecher können in normaler Weise oberflächlich am Vegetationsscheitel entstehen, außerdem

---

1) Dachnowski, Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha*. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1907.

aber finden sich Brutkörper sowohl innerhalb des umgewandelten thallosen, als auch im alten, nichtveränderten Teile des Strahles, in alten leeren Antheridienhöhlen und auch in Athemhöhlen. Der Ursprung dieser Brutkörper liegt entweder an der Basis dieser Hohlräume oder unter denselben. — Über diesen inneren Bruthöhlen bilden sich Stifte, welche wahrscheinlich durch Auseinanderweichen und Öffnen zu normalen Brutbechern ähnlichen Gebilden werden und so die Brutkörper ins Freie lassen.

---

Der hohen Königl. Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Herrn Geheimrat Prof. von Goebel, Herrn Dr. J. Königsberger, Direktor von s'lands plantentuin und Herrn Dr. C. F. von Faber, Vorsteher des botanischen Laboratoriums in Buitenzorg erlaube ich mir für weitgehende Unterstützung und liebenswürdiges Entgegenkommen anlässlich meiner Tropenreise auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank abzustatten.

München, Mitte März 1914.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [108](#)

Autor(en)/Author(s): Dopuscheg-Uhlár J.

Artikel/Article: [Über äußere und innere Brutbecherbildung an den Antheridienständen von \*Marchantia geminata\* 261-270](#)