

Archegoniatenstudien.

von

K. G o e b e l.

3. Rudimentäre Lebermoose.¹⁾

Hierzu Tafel II.

Wie es unter den Gattungen bezüglich der systematischen Gliederung einförmige und vielförmige, eine reiche Mannigfaltigkeit von Arten zeigende gibt, so verhalten sich auch grössere Gruppen nahe verwandter Pflanzen bezüglich ihrer Organbildung sehr verschieden. Eines der auffallendsten Beispiele für diesen Satz bieten uns die Muscineen: die Laubmoose stellen eine Gruppe dar, deren Gestaltungsverhältnisse einen im Grossen und Ganzen starren und einförmigen Eindruck machen, während wenige Beispiele die Lebermoose einen Gestaltungsreichthum aufweisen, dem wir nur aus andern Verwandtschaftskreisen an die Seite stellen können. Die dürrtigen Beispiele, welche die Lehrbücher immer wieder vorführen, lassen freilich nicht ahnen, dass die Mannigfaltigkeit der vegetativen Gliederung hinter der der Samenpflanzen nicht zurücksteht, und dabei sind die Verschiedenheiten der Organbildung mit einander vielfach durch Uebergänge verbunden. Es ist gleichsam hier der „Gestaltungstrieb“ noch nicht zur Ruhe gekommen, und seine Produkte erscheinen noch nicht so scharf von einander gesondert wie sonst, weil sie uns vollständiger erhalten sind, als in andern Pflanzengruppen. Um so näher muss die Frage liegen, wie die einzelnen Formen mit einander zusammenhängen, und ob sich ihre Gliederung auf denselben Ausgangspunkt zurückführen lässt, der oben (a. a. O.) auf Grund der Untersuchung einer rudimentären Moosform und der Geschlechts-generation der Farne angenommen wurde. Es wurde diese Frage zum Theil schon bei früherer Gelegenheit von mir zu beantworten versucht. Indess waren mir damals zwei wichtige Formen noch unzugänglich,²⁾ und auch sonst ergab sich neues Material.

1) 1. u. 2. s. Flora, 76. Bd., Ergänzungsband z. Jahrgang 1892 pag. 92—116.

2) Durch die Freundlichkeit von Herrn Prof. Bayley Balfour in Edinburgh erhielt ich von Spruce gesammeltes Material aus dem dortigen Universitätsherbarium.

Dass auch bei den Lebermoosen rudimentäre Formen (im Sinne von Sachs) vorkommen, darauf wurde früher schon hingewiesen. Es seien hier zunächst die Organisationsverhältnisse derselben etwas eingehender geschildert; in wie weit aus ihnen sich allgemeinere Schlüsse ziehen lassen, wird später zu erörtern sein.

1. *Protocephalozia ephemeroïdes* (Cephalozia) Spruce.

Die Artbenennung deutet auf eine charakteristische Eigenthümlichkeit dieser Art schon hin. Es ist ein Lebermoos, das insofern an das Verhalten des Laubmooses *Ephemerum* erinnert, als das *Protonema* hier eine andere Rolle spielt als sonst, nämlich nicht nur ein vorübergehendes Jugendstadium darstellt, sondern auch im erwachsenen Zustand der Pflanze hervortritt, und zwar in der Art, dass die beblätterten Sprosse lediglich als Anhängsel des „*Protonemas*“ erscheinen, deren Function es ist, die Geschlechtsorgane hervorzubringen.

Der Entdecker dieser interessanten Lebermoosform schildert dieselbe folgendermaassen¹⁾ „I found this curious little plant in two localities, not far from the confluence of the Casiquari and Rio Negro in Venezuela, growing on moist earth in shade and on little mounds thrown up by mud worms. I had already found a minute *Phascoide* moss (*Ephemerum aequinoctiale* Spruce) in similar sites; it is the only *Phasum* known to me that grows on the hot plains of the equator, and at first sight I took the *Proto-Cephalozia* for a second species of the same genus; for I saw on the lumps of mould only a greenish confervoid film, with large perichaetia standing out of it here and there — very like the *Ephemerum serratum* on our garden pots in England. The prothallium of all *Cephaloziae* is narrow and thread-like — very different from the suborbicular prothallium and propagula of *Radula*, *Lejeunea*, and many other *Hepaticae*: and it approaches the nearest of any among *Hepaticae* to the *protonema* of true mosses, to that the latter name would not be inapt for it.“

Dem sei hinzugefügt, dass das *Protonema* ebenso wie ein Laubmoosprotonema aus zwei Theilen besteht, einem unterirdischen, von Spruce nicht erwähnten, und einem oberirdischen. Die Fäden des letzteren sind reich verzweigt und mit einer derben Membran versehen, die aussen mit buckligen Verdickungen versehen ist. Die Fadenäste sind zweizeilig geordnet und bilden dichte Rasen.

Die unterirdischen *Protonema*äste haben eine dünnere, glatte Membran und entbehren das Chlorophylls. Die Sexualsprosse ent-

1) Spruce, On *Cephalozia* (a genus of *Hepaticae*) Malton 1882, pag. 12.

stehen an dem unteren Theile der oberirdischen Fäden. In Fig. 9 auf Tafel II ist ein Faden abgebildet, der einen männlichen Sexualspross trägt. Dieser ist aus der Spitze eines kurz bleibenden Fadenastes hervorgegangen, und zeigt die typische Struktur eines beblätterten Lebermooses, die Blätter des Sexualastes, von denen bei den männlichen jedes ein Antheridium umhüllt, haben wie die Abbildung zeigt, ganz die typische Form eines Jungermannieenblattes (vgl. Taf. II., Fig. 6). Auch Amphigastrien — die Spruce nicht erwähnt — sind vorhanden, freilich in sehr rudimentärem Zustand. Sie stimmen im Wesentlichen mit denen unten für „*Pteropsiella frondiformis*“ zu besprechenden überein. Auf den Bau der weiblichen Aeste mag hier nicht näher eingegangen werden, da auch sie nicht von dem sonst Bekannten abweichen.

Die Entwicklungsgeschichte der Sexualäste konnte ich leider an dem getrockneten Material nicht verfolgen und vermag daher nicht anzugeben, ob dieselben mit einfacher gestalteten Blattanlagen beginnen. Jedenfalls wachsen die Sexualäste in den beobachteten Fällen niemals vegetativ weiter, sie sind lediglich Träger der Sexualorgane.

Vergleichen wir nun die Bildung von Protocephalozia mit den verwandten Formen z. B. der verbreiteten Cephalozia (*Jungermannia*) *bicuspidata*. Nach Hofmeister's¹⁾ und Grönland's²⁾ Mittheilungen bilden sich aus der keimenden Spore zunächst Zellfäden, die sich auch verzweigen können, dann aber — und zwar zuweilen schon sehr früh — in die Bildung eines beblätterten Stämmchens übergehen, dessen erste Blätter als einfache Zellreihen erscheinen, und erst allmählich eine höhere Gliederung gewinnen. Die ersten Keimungsstadien stimmen also mit dem „Protonema“ von Protocephalozia überein, letztere ist nichts anders als eine Form, welche die Jugendform bis zur Bildung der Sexualorgane beibehalten hat, als deren Hüllen hier ebenso wie bei *Buxbaumia* die Blätter erscheinen.

2. *Pteropsiella frondiformis* (Cephalozia fr.) Spruce.

Merkwürdiger noch als die soeben kurz beschriebene Form ist eine zweite, gleichfalls zu Cephalozia gehörige, über die ich aber zu einer wesentlich andern Auffassung gelangt bin, als ihr Entdecker. Er sagt (a. a. O. pag. 11) „Bei *Pteropsiella* verschwinden die Stammblätter vollständig, und sind ersetzt durch einen breiten grünen Flügel,

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen pag. 28, Taf. IX, Fig. 8—14.

2) Groenland, Mémoire sur la germination de quelques Hépatiques, Ann. d. sc. nat. 1854.

von 4—12 Zellreihen Breite auf jeder Seite des Stammes (— oder vielmehr der Mittelrippe — G.) genau wie bei *Blyttia*, *Metzgeria* etc.; zu einer dieser Gattungen könnte man die Pflanze zu stellen versucht sein, wäre nicht beobachtet, dass die cladogenen weiblichen Involucren und die männlichen Aehren aus breiten blattartigen, zweilappigen „bracts“ bestehen und dass das Perianth und die Kapsel genau so wie bei *Cephalozia* gebaut sind. Betrachtet man Inflorescenz und Fructification zusammen mit dem Verzweigungsmodus als die wesentlichen Merkmale für die Trennung der Gattungen, so kann *Pteropsiella* nur als Subgenus von *Cephalozia* eingereiht werden, aber für die, welche den Unterschied zwischen einem frondosen und einem foliosen Spross als hinreichendes Trennungsmerkmal für Gattungen betrachten, wird *Pteropsiella* eine besondere Gattung darstellen.“

Betrachtet man *Pteropsiella* nur wenig eingehend, so wird man die soeben kurz widergegebene Schilderung allerdings bestätigt finden. Man sieht einen schmalen, bandförmigen Thallus, der, abgesehen von seiner Mittelrippe, wie bei *Metzgeria* einschichtig ist und sich auszeichnet durch seine Verzweigung. Dieselbe ist nämlich niemals eine seitliche — wie überhaupt in der Gattung *Cephalozia* — sondern stets eine ventrale: es entspringen die Seitensprosse ausschliesslich aus der Unterseite der Mittelrippe. Manche derselben sind zunächst flagellenähnlich, um sich dann weiterhin zu verbreitern. Hier entspringen auch die Zweige, welche die Geschlechtsorgane tragen. Diese allein sind beblättert (Taf. II Fig. 4) und niemals entspringen die Geschlechtsorgane an dem Thallus. Der letztere ist mit Haarwurzeln an seinem Substrat befestigt, dieselben entspringen meist von der Unterseite, zuweilen auch am Rande.

Es liegt hier also eine Combination von einem „thallosen“ und einem foliosen Lebermoose vor, ähnlich wie ich eine solche früher, die unten zu erwähnende *Lejeunia Metzgeriopsis*,¹⁾ beschrieben habe. Schon bei der Beschreibung dieses merkwürdigen Lebermooses habe ich darauf hingewiesen, dass es wünschenswerth sei, den *Pteropsiella*-Thallus daraufhin zu untersuchen, ob derselbe nicht gleichfalls Anhangsorgane trage, wie sie bei dem von *Metzgeriopsis* in Gestalt gegliederter Zellreihen auftreten.

Dies ist nun in der That der Fall.

1) Morphol. und biolog. Studien in Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VII pag. 54 ff. und: Ueber die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889 pag. 17 ff.

Schon bei Betrachtung eines ausgewachsenen Thallus fallen nämlich eigenthümliche, von Spruce nicht erwähnte Anhangsorgane auf.

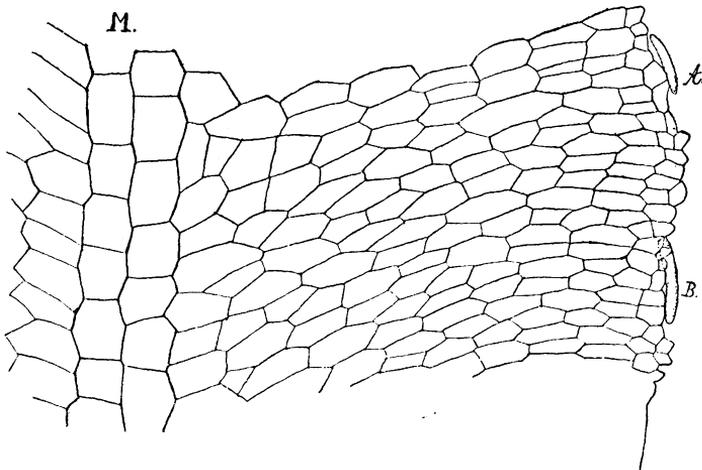


Fig. 1. *Pteropsiella frondiformis*, Oberansicht eines Thallusstückes, M Mittelrippe.

Fig. 1 zeigt ein Thallusstück von oben gesehen. Bei M sind zwei die Mittelrippe deckende Zellreihen sichtbar, welche, um sie besser hervorzuheben, stärker ausgezogen sind, als die Zellen, welche die beiden Flügel bilden. Es ist nur ein Stück des Flügels rechts gezeichnet. Am Rande desselben fallen zwei, annähernd quer angeheftete Zellen A und B von wurstförmiger Gestalt auf, welche für das Verständniss des Aufbaues von *Pteropsiella* wichtig sind. Sie erinnerten mich sofort an ganz ähnliche Gebilde, wie sie *Zoopsis*¹⁾ aufweist. Das in Fig. 1 abgebildete Stück entstammt einem ziemlich breiten, d. h. mit wohl entwickelten Seitenflächen versehenen Thallus. Auffälliger treten die geschilderten Anhangsgebilde auf an schmalen *Pteropsiellasprossen*, wie ein solcher in Fig. 2

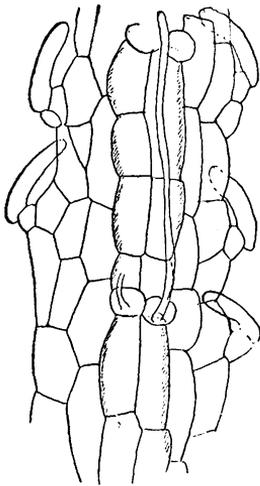


Fig. 2. *Pteropsiella frondiformis*. Schmächtiger Thallus von unten.

von der Unterseite dargestellt ist. Die Unteransicht zeigt nun weiter, dass die Haarwurzeln nicht regellos entspringen, sondern in Gruppen, zu zwei oder mehr, in bestimmten Abständen, und ferner, dass auch die auf der

1) Vgl. Buitenzorger Annalen VII, pag. 62.

Ventralseite entstehenden Zweige — seien sie nun vegetativ oder Träger der Sexualorgane — in gesetzmässiger Anordnung stehen, nämlich stets vor einer Wurzelhaargruppe, nur dass nicht vor jeder derselben ein Zweig steht.

Diese Gesetzmässigkeit rührt daher, dass auf der Ventralseite Amphigastrien sich finden — allerdings in sehr rudimentärer Ausbildung, zu denen sowohl Haarwurzeln als Seitenzweig in Beziehung stehen; letztere entspringen vor den Amphigastrien, wie es scheint „endogen“, d. h. nach Durchbrechung einer die Knospe deckenden Gewebelage. Die Betrachtung jüngerer Theile des Thallus (Fig. 3)

zeigt, dass die Amphigastrien über den Zustand von „Primordialpapillen“ nicht hinauskommen, d. h. im Grunde ebenso einfach gebaut sind, wie die Schleimhaare, die auf dem Thallus echt thalloser Formen sich finden. Jedes Amphigastrium besteht aus 4 Zellen: zwei Papillen (die wahrscheinlich auch hier Schleim absondern) und zwei Trägerzellen. Wenn es zur Bildung von

Haarwurzeln kommt, erfahren die letzteren weitere Theilungen durch Längs- und Querwände, es entsteht aus ihnen eine kleine Zellgruppe, welche den Haarwurzeln den Ursprung gibt. Das erklärt die oben erwähnte Anordnung der letzteren.

Die Vorgänge am Scheitel sind nicht leicht aufzuklären. Frisches Material würde hierin wohl keine grossen Schwierigkeiten bieten, wohl aber war dies der Fall bei dem getrockneten, nur in beschränkter Menge zur Verfügung stehenden. Die Pflänzchen wurden zunächst in verdünnter Kalilauge so lange aufgeweicht, bis sie durchsichtig waren, dann mit Congoroth gefärbt. Der Scheitel ist geschützt durch dichte Bedeckung mit Haargebilden, welche sich über ihn herlegen (Fig. 3 und 6). Diese sind erstens die Papillen der jungen Amphigastrien, welche nach oben gekrümmt die Scheitel-

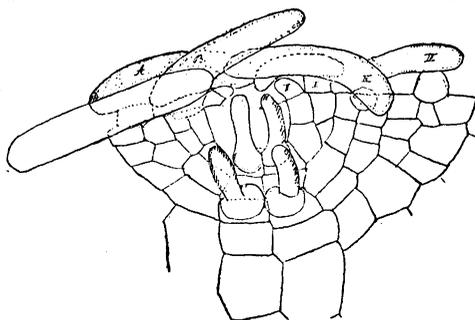


Fig. 3. *Pteropsiella frondiformis*, Thallusspitze von unten. Sichtbar zwei Amphigastrien, A, B; II, I; IV, III; die zu je einem seitlichen Segment gehörigen Balkenhaare.

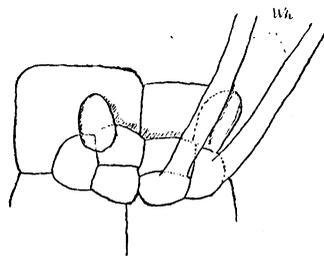


Fig. 4. *Pteropsiella frondiformis*, Amphigastrium, aus den Haarwurzeln (Wh) entspringend.

der jungen Amphigastrien, welche nach oben gekrümmt die Scheitel-

zelle verdecken, und zweitens die eigenthümlichen wurstförmigen oben erwähnten randständigen Haargebilde. Dieselben sind dadurch, dass sie quer zu ihrer Anheftungsstelle auswachsen, für den Schutz des Scheitels, über den sie sich herüberlegen, ganz besonders geeignet.

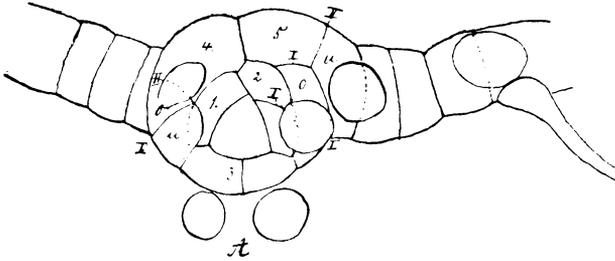


Fig. 5. *Pteropsiella frondiformis*. Scheitelansicht des Thallus.

Es ist charakteristisch, dass — wie unten noch an einem andern Beispiel gezeigt werden soll — diese Haarform verschwindet, sobald ein Schutz des Vegetationspunktes durch ausgiebigere Blattbildung eintritt.

Zunächst nun konnte mit aller Sicherheit festgestellt werden, dass die thallosen *Pteropsiella*-Sprosse eine dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle besitzen, wie sie für die foliosen Lebermoose als allgemein vorhanden angenommen wird (dass es eine Ausnahme gibt, soll später gezeigt werden).

Diese Scheitelzelle gliedert denn auch in ganz derselben Weise wie bei den foliosen Formen drei Reihen von Segmenten ab, eine ventrale und zwei laterale. Aus jedem ventralen Segment geht ein Amphigastrium hervor — ebenfalls genau wie bei den foliosen Formen, ausserdem betheilt sich das ventrale Segment bei der Bildung der Mittelrippe, es liefert die zwei Zellreihen, welche dieselbe nach unten hin bedecken (V, V, Fig. 7) und einen Theil des Innengewebes. In Fig. 4 ist das jüngste ventrale Segment bereits durch eine Längswand getheilt, eine weitere Schilderung der Reihenfolge der Theilungswände wäre ohne Interesse.

Der Scheitel ist so nach unten gekrümmt, dass der grösste Theil der freien Oberfläche der Scheitelzelle nach dieser Seite hin gerichtet ist. Dies erschwert die Orientirung über die Theilungsvorgänge in den lateralen Segmenten. Zunächst aber konnte ein für die Auffassung der Gestaltungsverhältnisse wichtiger Punkt festgestellt werden, und

zwar der, dass aus jedem lateralen Segment zwei der randständigen Papillen hervorgehen.

Jeder, der die Entwicklungsvorgänge bei den foliosen Lebermoosen kennt, weiss, dass bei ihnen aus den lateralen Segmenten die Blätter hervorgehen, und dass diese ausgezeichnet sind durch eine früh schon auftretende Gliederung in zwei Hälften, die sich dann späterhin vielfach als zwei gesonderte Blattgipfel u. s. w. darstellen. Ganz ähnlich sehen wir also auch bei *Pteropsiella* jedes laterale Segment zwei Anhangsorgane hervorbringen, und dadurch eine Zweitheilung angedeutet, ähnlich wie bei den foliosen Formen. So gehören z. B. in Fig. 3 A und B, II und I, IV und III je zu einem Segment. Die beiden Anhangsorgane eines Segmentes treten ungleichzeitig auf, das der Scheitelzelle fernere zuerst. Es bildet sich eine Papille, die durch eine Querwand in eine obere und eine Trägerzelle getheilt wird, erstere wächst dann, wie die Abbildungen zeigen, quer zur Trägerzelle aus, und legt sich balkenförmig über den Scheitel her. Die Trägerzelle ist an älteren Thallustheilen meist nicht mehr sichtbar. Sei es, dass sie — was offenbar vielfach geschieht — den übrigen Randzellen gleich geworden, sei es, dass sie zusammengesunken ist.

Berücksichtigen wir nun die soeben geschilderte Wachstumsweise, so finden wir so viele Analogieen mit derjenigen der foliosen Formen, dass wir sagen können:

Statt mit *Spruce Pteropsiella* als eine echt thallose Form zu bezeichnen, können wir sie vielmehr als eine foliose betrachten, deren Seitenblätter horizontal gestellt und mit einander verschmolzen, am Rande des „Thallus“ aber noch durch je zwei haarförmige Anhangsorgane bezeichnet sind.“

Inwieweit diese Vorstellung auch im phylogenetischen Sinne richtig ist, mag weiterhin erörtert werden. Hier ist zunächst noch auf das Verhalten der lateralen Segmente zurückzukommen.

Fig. 5 gibt ein Bild der Vorstellung, welche ich mir über die Theilung der lateralen Segmente gebildet habe, es ist eine Oberansicht eines Thallusscheitels, gewonnen durch Aufrechtstellung eines abgeschnittenen Vegetationspunktes,

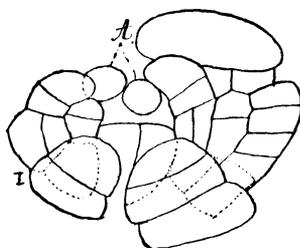


Fig. 6. *Pteropsiella frondiformis* Spr. Zerdrückter Thallusscheitel von der Thallusoberseite gesehen. A die Spitzen der aufwärts gekrümmten Amphigastrien.

Es sind fünf Segmente sichtbar, dieselben sind ihrer Altersfolge nach mit 1—5 bezeichnet. In dem ventralen Segment 3 ist eine Längswand aufgetrennt, wodurch die beiden zu den Amphigastrialpapillen auswachsenden Zellen von einander getrennt sind, von dem nächsten ventralen Segment sind nur die Spitzen der Papillen A sichtbar. Das laterale Segment 2 ist theils durch eine schief zu den Segmentwänden gestellte mit I bezeichnete Wand, deren Verlauf nicht mit aller Sicherheit festgestellt werden konnte. Indess scheint es, dass sie bei weiterem Verlaufe des Wachsthums so verschoben wird, dass sie in Segment 4 schon die freie Aussenseite (Unterseite) der Segmentwand trifft. Nun ist das Segment in zwei, in der Oberansicht ungleich grosse Hälften zerlegt, in der oberen grösseren tritt eine annähernd rechtwinklig stehende Wand II auf.¹⁾ Dadurch sind zwei, annähernd in eine Ebene neben einander liegende Zellen o und u entstanden. Jede derselben bildet eine Papille, zunächst o dann u. Die Zellen o und u aber wachsen als Zellfläche beträchtlicher weiter, theilen sich und bilden den Flügel, wie das aus den Flächenansichten weiter hervorgehen wird. Ein Querschnitt durch einen Thallus nahe der Spitze (Fig. 7) zeigt, dass von den die Mittelrippe deckenden

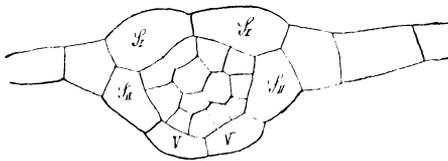


Fig. 7. *Pteropsiella frondiformis*. Thallusquerschnitt nahe der Spitze V, V die aus den ventralen, S die aus den lateralen Segmenten hervorgegangenen Deckzellen der Mittelrippe.

Zellen die beiden untern (V, V) aus dem ventralen, die seitlichen (SI, SII) aus dem lateralen Segment hervorgingen. Alle drei betheiligen sich an der Bildung des aus langgestreckten Zellen bestehenden inneren Gewebes der Mittelrippe.

Vergleichen wir nun die soeben geschilderten Theilungsvorgänge, so sehen wir auch in ihnen eine Analogie mit denjenigen bei den foliosen Formen, insofern als wie bei diesen das Segment durch eine Wand in zwei Zellen zerlegt

1) Eine andere Auffassung der Theilungen ist gleichfalls möglich. Betrachten wir Segment 5, so könnte die obere, gebrochene Wand die Theilungswand I sein, an die sich II nach unten hin ansetzende (die Zahlen muss man sich hinwegdenken). Es stimmt diese Auffassung auch mit der Oberansicht Fig. 6, welche einen zerdrückten Vegetationspunkt darstellt, ganz gut. Welche von beiden Auffassungen — nur um diese beiden kann es sich handeln — richtig ist, war bei meinem Material nicht zu entscheiden. Es war mehr die Analogie mit Zoopsis etc., welche mich der im Texte gegebenen den Vözug geben liess.

wird, die sich dann an der Blattbildung betheiligen. Es erhellt ferner, dass die oben — zunächst nur vergleichsweise angenommene — Verschiebung und Verwachsung der „Blätter“ eine congenitale, schon durch die Schiefstellung der ersten Theilungswand eingeleitet ist. Würde die in der Anmerkung auf p. 90 erörterte Deutung die richtige sein, so würde bei den foliosen Formen insofern ein Unterschied bestehen, als aus der oberen Segmenthälfte bei *Pteropsiella* kein Anhangsorgan hervorginge. Indess ist diese Frage nicht von ausschlaggebender Bedeutung, was gezeigt werden sollte, ist, dass bei *Pteropsiella* sich ein ganz ähnliches Missverständniss des Aufbaues geltend gemacht hat, wie bei einer verwandten Form, der gleichfalls merkwürdigen *Zoopsis*.

Indess sei hier für *Pteropsiella* zunächst noch das Verhalten der Sexualsprosse erwähnt. Ganz ebenso wie bei *Protocephalozia* sind sie beblättert, ich verweise auf die Figuren 4 und 5 auf Tafel II. Dabei kann ein thalloser Spross, der schon ziemliche Länge erreicht hat, an seinem Scheitel in einen foliosen, männlichen Sexualspross übergehen (Fig. 5), ein steriles Weiterwachsen eines Sexualsprosses aber wurde auch hier niemals beobachtet. Das Auftreten der höheren Gliederung ist durchaus an die Bildung der Sexualorgane geknüpft, als deren Hüllen die Blätter erscheinen. Die Gestaltung der männlichen und weiblichen Sexualsprosse stimmt im Wesentlichen mit der bei *Protocephalozia* überein, wie schon der Vergleich der in den Figuren 6 und 9 abgebildeten männlichen Sexualsprosse zeigt. Die Blätter sind stark schief gestellt, jedes trägt ein Antheridium in seiner Achsel, und zeigt die Andeutung von zwei Blattzipfeln; die Balkenhaare, welche für den vegetativen Thallus so charakteristisch sind, sind aber verschwunden, und durch einfache Papillen ersetzt. Bei den Perichaetialblättern der weiblichen Aeste (vgl. Taf. II, Fig. 4) tritt die Uebereinstimmung mit einem gewöhnlichen Jungermannieenblatte noch mehr hervor.

In dieselbe Gattung (oder wenn man will, dieselbe Gruppe) wie *Pteropsiella* gehört eine *Cephalozia*-Art, die ich in Britisch-Guiana fand. Es ist ein kleines, erdbewohnendes Moos, dessen sterile Sprosse hier zwar schon in Sprossachse und Blätter gegliedert sind, aber trotzdem von den fertilen abweichen.

Diese Abweichung zeigt sich in Gestalt und Stellung der Blätter. Diese stehen nämlich am sterilen Spross fast horizontal; wenn sie dicht aufeinander folgen, tritt eine kaum merkliche unterschlächtige Deckung hervor. Jedes Blatt trägt zwei Papillen, die den beiden meist kaum

hervortretenden Blattlappen entsprechen. Die eine dieser Papillen zeigt nun noch deutlich die Wurstform, welche für die Primordialpapillen (Balkenhaare) der *Pteropsiella*

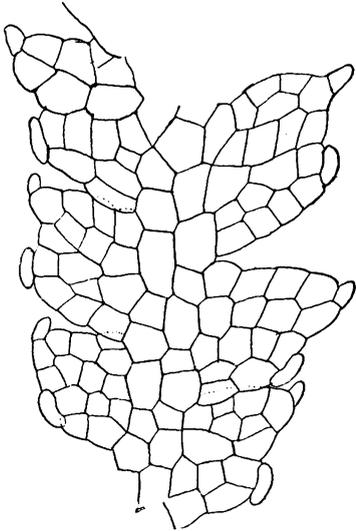


Fig. 8. *Cephalozia* sp. Flächenansicht eines Sprosses von oben.

so charakteristisch ist, und auch bei *Zoopsis* sich befindet, die andere hat die Gestalt einer einfachen, papillenförmig verlängerten Endzelle. Die Amphigastrien sind wie bei *Pteropsiella* gebaut, d. h. also auf dem Stadium der Primordialpapillen stehen geblieben. Denkt man sich die Blätter mit einander verschmolzen, so erhält man die Gestalt der *Pteropsiella*, das Stämmchen erscheint dann als Mittelrippe.

An den Antheridienästen stehen die Blätter nicht fast horizontal, sondern schief, sie sind deutlich zweilappig und zwar trägt jeder der Lappen eine einfache Papille, die

wurstförmige Primordialpapille wird nicht mehr ausgebildet. Ebenso sind die Perichaetialblätter der weiblichen Aeste wie gewöhnliche Jungermannieenblätter ausgebildet, nur viel grösser als die der männlichen Aeste; wenn man das Lebermoos oberflächlich betrachtet, so macht es einen ganz ähnlichen Eindruck, wie *Pteropsiella*. Genauere Untersuchung aber zeigt, wie erwähnt, dass sterile und fertile Sprosse auch hier zwar in ihrem Habitus verschieden sind, erstere aber nicht einen Thallus, sondern einen beblätterten Spross darstellen, ersteren aber kann man aus letzterem ableiten, wenn man sich die Blätter mit einander verschmolzen denkt.

Des Vergleiches halber muss *Zoopsis* hier noch angeführt werden, obwohl ich dieselbe früher schon kurz geschildert habe.¹⁾

Spruce sagt von *Zoopsis* (a. a. O. pag. 11) „*Zoopsis* was at first curiously mis understood, Taylor having described the stem as a frond, with crenate or sinuato-repand margins, the supposed crenations being true, though minute and scale-like leaves.“ Eine ähnliche, wengleich leichter erklärliche Täuschung ist nun auch Spruce, wie oben nachgewiesen wurde, bei *Pteropsiella* vorgekommen.

Zoopsis steht den gewöhnlichen foliosen Lebermoosen schon näher,

1) Morph. u. biol. Studien a. a. O.

indem bei ihr ein Stämmchen ausgebildet ist, das freilich wie der Querschnitt Fig. 9 zeigt, ausgeprägt dorsiventralen Charakter hat. Die grossen Oberflächenzellen des Stämmchens besorgen hier vorwiegend die Assimilation. An ihm stehen die Blätter, bei *Zoopsis argentea* meist nur bestehend aus zwei Zellen, welche die eigentliche Blattfläche darstellen, jede dieser Zellen trägt ein Anhangsgebilde, und zwar die eine eine wurstförmige Zelle wie bei *Pteropsiella*, die andere eine kleine Zellreihe. Aehnlich,

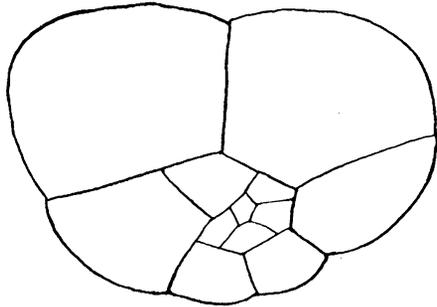


Fig. 9. *Zoopsis argentea*. Stammquerschnitt stark vergr.

aber bezüglich der Haargebilde, welche die Blätter tragen, abweichend ist eine Form, die ich unter Lebermoosen fand, die Herr Dr. Karsten in Amboina gesammelt hat. Ein Stück des Stämmchens dieser *Zoopsis* ist in Fig. 10 abgebildet, aus der hervorgeht, dass hier jede der Blattzellen ein zweizelliges charakteristisches Haar trägt. Es soll diese Form (von der nur einige wenige Stämmchen unter andern Moosen gefunden wurden) hier als *Zoopsis setigera* vorläufig bezeichnet werden. Sie stimmt sonst mit *Z. argentea* überein, namentlich stehen die rudimentären Blätter ebenso wie bei der letzteren am ausgewachsenen Stämmchen horizontal, so dass sie nur kleine Vorsprünge der oberen abgeflachten Stammseite darstellen. Wie die Seitenansicht bei *Zoopsis argentea* zeigt, und schon in meiner früheren Abhandlung nachgewiesen ist, findet hier aber eine wirkliche, im Verlauf der Entwicklung eintretende Verschiebung statt; ursprünglich werden die Blätter angelegt wie bei den andern foliosen Lebermoosen, und zwar entwickelt auch hier der (einzellige) „Oberlappen“ des Blattes sein Anhangsgebilde früher als der Unterlappen, ganz ähnlich wie bei *Pteropsiella*. An den Sexualsprossen tritt dann die höhere Entwicklung der an den sterilen nur rudimentär vorhandenen Blätter ein.

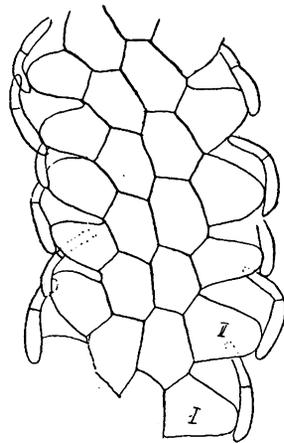


Fig. 10. *Zoopsis setigera*. Oberansicht eines Sprossstückes. Die Blätter bestehen nur aus je zwei Trägerzellen, u. den daran sitzenden Haaren.

Die Uebereinstimmung sowohl wie die Differenzen der beiden Formen (*Pteropsiella* und *Zoopsis*) bedürfen wohl keiner näheren Erläuterung. Lehrreich in dieser Beziehung ist namentlich auch ein einmal beobachteter Fall bei *Pteropsiella*, in welchem ein Segment eines Sprosses den Versuch zur Bildung eines freien Blattes gemacht hatte. Dasselbe ist, wie Fig. 11 zeigt, etwas schief zur Thallusebene

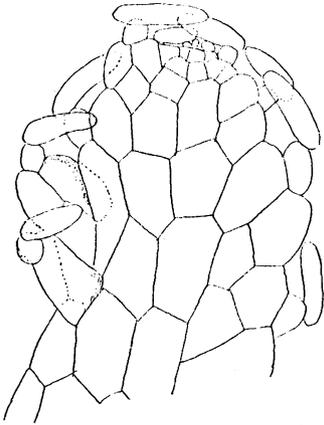


Fig. 11. *Pteropsiella frondiformis*. Oberansicht eines schwächtigen Sprosses. Links ein (etwas schief gestelltes) Blatt, stark vergr.

gestellt, sein Vorderrand wird von dem Hinterrand des nächstfolgenden „Blattes“ — das aber schon nicht mehr als freies Blatt ausgebildet ist — etwas gedeckt. Wahrscheinlich waren die ersten, zur Bildung eines Sexualsprosses führenden stofflichen Veränderungen hier eingetreten, hatten dann aber wieder aufgehört, so dass der Spross nun vegetativ weiter wuchs. Es war hier aber, wie die Abbildung zeigt, eine wirkliche, wengleich nur rudimentäre Blattfläche vorhanden, welche ganz ebenso wie die von *Zoopsis* zwei Anhängsel trägt. Ehe auf eine weitere Besprechung dieser Erscheinungen eingegangen wird, ist hier noch an einen andern Fall zu erinnern.

3. *Lejeunia Metzgeriopsis*.

Es war mir vor einer Reihe von Jahren geglückt, in Java eine Lebermoosform zu finden, die ebenso wie *Pteropsiella* die Charaktere eines thallosen und eines foliosen Lebermooses combinirt. Sie besitzt einen Metzgeria ähnlichen, durch Brutknospen sich reichlich vermehrenden Thallus, der erst bei der Bildung der Sexualorgane in die foliose Form übergeht. Ich nannte dieses interessante Lebermoos zunächst *Metzgeriopsis pusilla*. Später¹⁾ wies ich nach, dass es offenbar eine *Lejeunia* ist, da diese Gattung, deren Keimung vorher nicht bekannt war, aus der Spore ebenfalls zunächst einen flachen, dem der *Metzgeriopsis* ähnlichen Thallus entwickelt, der aber nur unbedeutliche Grösse erreicht, und dann bald in die beblätterte Pflanze übergeht, während er bei *Lejeunia Metzgeriopsis* den eigentlichen Vegetationskörper darstellt.

Bezüglich aller Einzelheiten kann ich auf meine frühere Mittheilung verweisen. Für Leser, welchen dieselbe nicht zugänglich

1) Ueber die Jugendzustände der Pflanzen Flora 1889, pag. 14.

sein sollte, gebe ich hier einige Abbildungen, nach neuem Material, welches ich Herrn Dr. G. Karsten verdanke.

Es ist eine winzige, auf Blättern epiphytisch lebende Form, deren reich verzweigter Thallus in dem in Fig. 14 abgebildeten Falle eine Anzahl von Antheridienästen entwickelt hat. Im Gegensatz zu *Pteropsiella* entstehen die Sexualsprosse hier stets aus der Scheitelzelle der Thallussprosse selbst, nicht aus ventralen Seitenzweigen, ebenso wie bei *Lejeunia* aus der Scheitelzelle des bei der Keimung entstandenen Thallus die beblätterte Pflanze hervorgeht. Es sind kurze beblätterte Sprosse, die stets in diöcischer Vertheilung auf dem Thallus gefunden wurden. Da Pflanzen mit weiblichen Sexualsprossen früher nur in geringer Anzahl zur Beobachtung kamen, so sei über deren Bau hier noch Folgendes bemerkt.¹⁾ Ebenso wie früher fand

1) Nachträgl. Anmerkung: Während des — durch die Herstellung der Figuren aufgehaltene — Druckes des vorliegenden Heftes erschien eine Mittheilung „Morphologie und systematische Stellung von *Metzgeriopsis pusilla* von Dr. Victor Schiffner (Sep.-Abdr. aus der österr. botan. Zeitschr., Jahrgang 1893, No. 4 ff.). Das einzige Neue von einigem Belang, was dieselbe bietet, ist die eingehende Beschreibung weiblicher Pflanzen, von denen in dem früher von mir gesammelten Material nur äusserst spärliche Jugendstadien vorhanden waren; übrigens besass ich seit Jahren die oben erwähnten weiblichen Pflanzen, mir eine gelegentliche Ergänzung meiner früheren Beobachtungen vorbehaltend. Gegen meine Deutung von *Metzgeriopsis* glaubt Herr Dr. Schiffner polemischen zu müssen. Als ich *Metzgeriopsis* fand, war die Keimung von *Lejeunia* noch gänzlich unbekannt. Ich habe dieselbe desshalb untersucht, und erkannt, dass die ersten Keimungsstadien von *Lejeunia* dem Thallus von *Metzgeriopsis* entsprechen. Auf Grund dieser Thatsache habe ich *Metzgeriopsis* einfach zu *Lejeunia* gestellt, was Dr. Schiffner lediglich bestätigt, obwohl er im Eingang seiner Mittheilung meint, die genaue systematische Stellung der Pflanze sei bisher unklar geblieben. Nachdem er gegen meine in den Studien ausgesprochenen theoretischen Darlegungen, die er offenbar gar nicht richtig verstanden hat, ausführlich polemisiert hat, sagt er (pag. 14) „Später hat sich Goebel allerdings auch der von mir hier vertretenen Deutung angeschlossen, indem er (l. c. in Flora 1889 pag. 14) *Metzgeriopsis* unter den Fällen anführt, in denen die beblätterte Pflanze, welche die Geschlechtsorgane trägt, als Anhängsel des Vorkeims erscheint.“

Das ist denn doch eine erstaunliche Darstellungsweise! Im Jahre 1889 soll ich mich einer (von mir selbst aufgestellten) Deutung „angeschlossen“ haben, die Herr Dr. Schiffner im Jahre 1893 „vertritt“. Auf wessen Seite das „Anschliessen“ war, braucht wohl keine Hervorhebung. Dr. Schiffner würde besser gethan haben, seine Notiz nicht mit einer solchen mehr als überflüssigen Polemik aufzubauchen.

Ich soll ferner *Metzgeriopsis* und *Pteropsiella* gewaltsam in eine Parallele „gepresst“ haben. Was *Pteropsiella* eigentlich ist, ist aber erst durch die oben von mir dargelegten Beobachtungen ermittelt worden, so lange nur Spruce's Darstellung vorhanden war, war es vollständig berechtigt, die beiden merk-

ich stets nur eine diöcische Vertheilung der Geschlechtsorgane. Die weiblichen, als winzige Knospen erscheinenden Pflänzchen brachten zunächst einige Blätter hervor, deren Zahl keine konstante ist (mehrfach waren es vier). Sie werden nach oben hin grösser und bestehen aus einem kleineren Unter- und einem grösseren Oberlappen, an der Grenze beider sind sie eingefaltet. Dass an ihnen, und zwar nicht

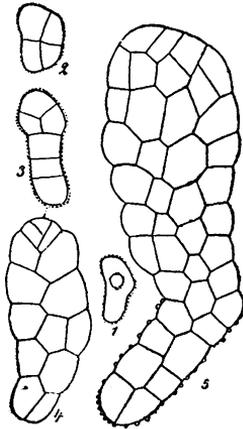


Fig. 12. Keimung von *Lejeunia*: aus der keimenden Spore geht ein mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsender Thallus hervor, dessen Spitze dann frühzeitig in einen beblätterten Spross übergeht.

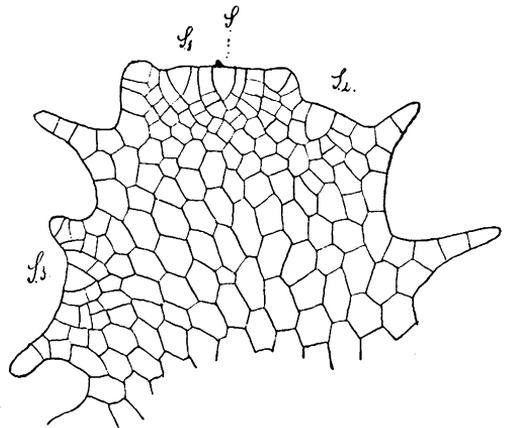


Fig. 13. *Lejeunia Metzgeriopsis*, Thallusscheitel S, S₁, S₂, S₃ Scheitelzellen. S₂ ist im Wachstum zurückgeblieben.

selten in beträchtlicher Zahl Brutknospen auftreten können, die mit den am Thallus gebildeten ganz übereinstimmen, wurde schon bei der ersten Beschreibung mitgeteilt, ebenso dass der weibliche Ast mit einem einzigen Archegonium abschliesst. Das Perianth war bei den früher beschriebenen nur in sehr geringer Zahl zur Beobachtung gelangten weiblichen Sexualästen nur im ersten Jugendstadium vorhanden. Es möge desshalb angeführt sein, dass sich dasselbe zu relativ be-

würdigen Formen in Parallele zu stellen, ich kann bezüglich alles Weiteren desshalb einfach darauf verweisen.

Herr Dr. Schiffner meint, dass die Seitenflügel der frons von *Pteropsiella* nicht aus reihenweiser Verwachsung von Seitenblättern entstanden sein können, sei aus morphologischen Gründen ohne Weiteres klar. Wie es sich mit dieser Klarheit verhält, zeigt die obige Darlegung, die nachweist, dass die „morphologischen Gründe“ gerade das Gegentheil klar machen. Uebrigens habe ich schon in den „Studien“ darauf aufmerksam gemacht, dass die Möglichkeit, den Thallus von *Pteropsiella* von einem beblätterten Stämmchen abzuleiten, bestehe.

trächtlicher Grösse entwickelt. Es ist dasselbe nicht in allen Fällen von gleicher Gestalt, deren Beschreibung als für unsere Zwecke hier unwesentlich der Lebermoos-Systematik überlassen werden kann. Erwähnt sei noch, dass an der Basis der weiblichen sowohl wie der männlichen Sexualäste sich einige Haarwurzeln entwickeln. An den männlichen Aesten folgen auf zwei sterile Blätter diejenigen, welche die Antheridien (zwei) in ihren Achseln tragen. Auch an den Hüllblättern lässt sich ein Ober- und Unterlappen unterscheiden, obwohl sie an Grösse meist wenig differiren, allein der Unterlappen trägt auf seiner Spitze eine Keulenpapille (die höchst wahrscheinlich Schleim absondert), der Oberlappen eine einfache Zelle.

Dass der Thallus von *Metzgeriopsis* nur eine höhere Entwicklung des „Protonemas“, wie es bei andern *Lejeunien* sich findet, darstellt, zeigt die aus meiner früheren Abhandlung hier wiederholte Fig. 12 (s. pag. 96). Es sei an der Hand derselben daran erinnert, dass der Vorkeim sehr bald übergeht in eine mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsende Zellfläche. Bei *L. Metzgeriopsis* aber erreicht dieselbe nicht nur bedeutendere Grösse und längere Entwicklungsdauer, sie verzweigt sich auch und bringt seitliche Anhangsgebilde in Gestalt von Zellreihen hervor. Letztere sind von besonderem Interesse, da sie als die Vorläufer der Blätter zu betrachten sind. Dieselben treten bei manchen foliosen Lebermoosen gleichfalls in dieser einfachen Gestalt auf, nicht nur bei der Keimung, sondern bei einigen auch späterhin. Und dasselbe gilt auch für einen Entwicklungskreis thalloser Formen. Bekanntlich ist die alte Eintheilung der Lebermoose in thallose (früher auch als frondose bezeichnet) und foliose namentlich seit *Leitgeb's* Untersuchungen hinfällig geworden. Unter den „anakrogynen“ Lebermoosen befinden sich Formen, die gleichfalls beblätterte Sprosse bilden. Es



Fig. 14. *Lejeunia Metzgeriopsis*, Habitusbild einer männlichen Pflanze, etwa 16mal vergr.

sei erinnert an *Fossombronia* und *Treubia*,¹⁾ bei denen die Blattbildung ganz besonders auffallend hervortritt. Es sind dies indess Formen, in deren unmittelbarer Verwandtschaft thallose Ausbildung des Vegetationskörpers nicht bekannt ist. Wohl aber ist dies der Fall bei der Gattung *Symphyogyne*.

In der Küsten-Cordillere Venezuelas offenbar weit verbreitet ist ein Lebermoos, welches *Karsten*²⁾ als „*Amphibiophytum dioicum*“ beschrieben und abgebildet hat. Ich traf dasselbe an verschiedenen Stellen der Küsten-Cordillere. So in einer Waldschlucht bei Caracas, bei der Colonia Tovar und auf der Cumbre de San Hilario.

Fig. 8 auf Tafel II gibt eine Vorstellung über den Habitus dieser Pflanze. Sie gleicht vollständig einer beblätterten Lebermoosform, ist aber gabelig verzweigt und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass *Amphibiophytum* als Gattung zu streichen und mit *Symphyogyne* zu vereinigen ist, möglicherweise ist es nichts anderes als *S. sinuata*.³⁾ Dies ergibt sich nicht nur aus der Stellung der Geschlechtsorgane und der ganzen Bildungsweise derselben, sondern auch aus der anatomischen Beschaffenheit des Stämmchens. Wie bei *Symphyogyne* ist das meist etwas abgeplattete Stämmchen des vor-

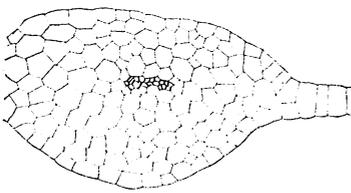


Fig. 15. *Amphibiophytum*
Stämmchenquerschnitt, vergr.

liegenden Lebermooses durchzogen von einem Bündel enger, langgestreckter Zellen, die auf dem in Fig. 15 abgebildeten Querschnitt sich deutlich von dem weitmaschigen übrigen Gewebe abheben.

Hier interessirt uns indess nur die Blattbildung. Die Blätter sind annähernd horizontal gestellt, einschichtig und endigen mit einer kurzen Papille oder einer zweizelligen Zellreihe. Am Rande tragen die jungen Blätter einige der dreizelligen Schleimhaare, welche auch auf der Ober- und Unterseite des Stämmchens in der Gegend des Vegetationspunktes massenhaft auftreten.

1) Die Blätter dieser Formen nicht als Blätter zu bezeichnen, hiesse die überflüssige Namengeberei, die in der Botanik wieder einzuroissen droht, vermehren.

2) H. Karsten, *Florae Columbiae terrarumque adjacentium specimen selecta* t. I, pag. 39, Tab. XX.

3) Vgl. *Leitgeb*, Untersuchungen über die Lebermoose III, pag. 69 ff, wo auf den Uebergang vom Thallus zur foliosen Form bei *Symphyogyne* schon aufmerksam gemacht ist.

Im Vegetationspunkt werden die Blätter als gesonderte Sprossungen angelegt, derselbe besitzt eine zweischneidige Scheitelzelle. Die Blätter stehen von Anfang an horizontal. Ebenso wie bei *Treubia* wird nicht die ganze Segmentaussenfläche zur Blattbildung verwendet, sondern nur ein verhältnissmässig kleiner, mittlerer Theil derselben. Auf die dabei auftretende Zellenanordnung braucht hier nicht näher eingegangen zu werden, es genügt, auf die Figuren 16 und 17 zu verweisen, ebenso ist es nicht erforderlich, hier auf die Zellenanordnung beim Aufbau der freien Stammoberfläche einzugehen.

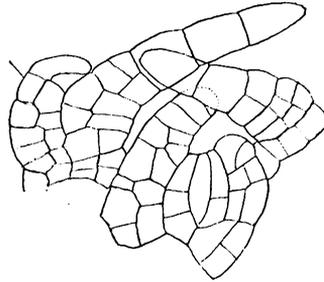


Fig. 16. Flächenschnitt durch einen schwächtigen Spross von „*Amphibiophytum dioicum*“.



Fig. 17. Sprossende von *Amphib.* von unten, das unterste Blatt rechts ist grösstentheils weggeschnitten.

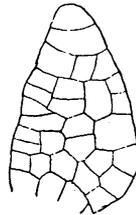


Fig. 17a. Junges Blatt von *Amphib. dioicum*.

Bezüglich der Sporogonien sei hier nur erwähnt, dass der Archegonienbauchtheil sich hier nach der Befruchtung nur wenig weiter entwickelt. Statt seiner umgibt den schlanken Embryo eine mehrschichtige Hülle, welche aus dem Wachstum des Gewebes auf dem die Archegonien stehen, des Archegonienpolsters, hervorgegangen ist. Auf dem Gipfel dieser Hülle, die später wie eine Kalyptra durchbrochen wird, stehen die unbefruchtet gebliebenen Archegonien. Die fructificirenden Sprosse stellen ihr Wachstum ein, der Vegetationspunkt geht in Dauergewebe über und das Ende derartiger Sprosse erscheint dann meist unregelmässig gelappt.

Scheinbar weicht diese Symphyogyneform weit ab von der Gestaltung der übrigen. Dieselben haben bekanntlich einen wiederholt gabelig getheilten, bandförmigen Thallus, der sich auf einem unteren cylindrischen Theile erhebt, und sich durch cylindrische Ausläufer

fortsetzt, die sich über die Erde erhebend flach werden und zu dem gabelig verzweigten Thallus mit begrenztem Wachstum sich entwickeln.



Fig. 18. *Symphyogyne*. Umriss eines (gegabelten) jungen Thalluslappens.

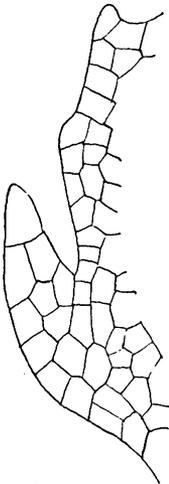


Fig. 19. *Symphyogyne*. Thallusrand stark vergr., unten ein „Zahn“, weiter oben ist derselbe über das einzellige Stadium nicht hinausgekommen.

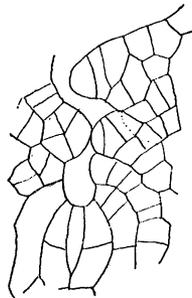


Fig. 20. *Symphyogyne*. Scheitel im optischen Durchschnitt (von der Fläche).

Eine von mir bei Tovar gesammelte Form zeigte am Rande, namentlich der fructificirenden Sprosse, Zähne, die zuweilen kaum hervortretend, bald nur aus wenigen (3) Zellen bestehen, bald, wie in Fig. 19, zu einer kleinen Zellfläche sich gestalten. Untersucht man nun den Vegetationspunkt, so zeigt sich, dass diese „Zähne“ ganz ebenso angelegt werden, wie die Blätter von „Amphibiophytum“, während im fertigen Zustande die eine Pflanze einen Thallus, die andere ein beblättertes Stämmchen besitzt. Der Vegetationspunkt der *Symphyogynesprosse* liegt in einer Einbuchtung, aus jedem Segment der zweischneidigen Scheitelzelle geht ein Anhangsorgan hervor, das hier aber nur unbedeutende Grösse erreicht, während die Sprossachse selbst sich stark verbreiternd zum Thallus auswächst.

So sehen wir also innerhalb ein und derselben Gattung bei einer Form die Differenzirung des Vegetationskörpers sich auf eine hohen Stufe erheben, lediglich dadurch, dass das Wachstum der bei anderen Arten angelegten Anhangsorgane dem der Achse gegenüber gesteigert erscheint. Jugendliche Sprosse von „Amphibiophytum“ zeigten

übrigens nicht selten eine einfachere Gestaltung des Vegetationskörpers, indem die Blattbildung ganz zurücktrat.

Suchen wir nunmehr die am Eingang aufgeworfene allgemeine Frage zu beantworten, so ist zunächst darauf hinzuweisen, dass es verfehlt sein würde, die merkwürdigen Gestaltungsverhältnisse von

Formen wie *Pteropsiella*, *Zoopsis* und *Metzgeriopsis* ohne Weiteres phylogenetisch zu verwerthen, in der Weise, dass man annimmt, der Vegetationskörper stelle hier das ursprüngliche Gestaltungsverhältniss dar. Gemeinsam ist ja allen diesen Formen das, dass die Sprosse, welche die Geschlechtsorgane tragen, abweichen von den vegetativen, und dies Verhältniss ist auch sonst bei den Lebermoosen verbreitet, wie ich dies an dem Beispiel von „*Kurzia crenacanthoidea*“, einem Lebermoos, das früher für eine Alge gehalten wurde, gleichfalls gezeigt habe.¹⁾ Wenn nun auch der Satz, dass die Ontogenie die Phylogenie wiederholt und demgemäss den ersten Entwicklungsstadien — also den vegetativen — ein besonderes Gewicht für die Beurtheilung des phylogenetischen Entwicklungsganges zukommt, ein sehr wichtiger ist, so ist doch nicht zu vergessen, dass die vegetativen Stadien vielfach durch Anpassung verändert sind, und dass zuweilen gerade im Aufbau der Sexualsprosse, die dieser Anpassung nicht unterliegen, das ursprüngliche Gestaltungsverhältniss auftreten kann. Es genüge auf zwei Beispiele hinzuweisen, von denen das eine in der Fortsetzung dieser Studien etwas eingehender zu behandeln sein wird.

Bei *Schistostega osmundacea*, einem der merkwürdigsten unserer Laubmoose, sind sterile und fertile Sprosse auffallend verschieden.²⁾ Die sterilen sind bekanntlich zweizeilig beblättert, in ihrem äusseren Umriss einem gelappten Farnblatt ähnlich, die fertilen dagegen sind radiär, mit mehrreihiger dreizeiliger Blattstellung und stimmen so mit dem Aufbau der übrigen Moosstämme überein. Wie die Entwicklungsgeschichte — so weit sie bis jetzt untersucht ist — zeigt, stellt die Gestaltung der fertilen Sprosse hier zweifellos das ursprünglichere Verhältniss dar, und die der sterilen ist zustande gekommen durch eine durch Beleuchtungsverhältnisse inducirte Anpassung.

Ganz ähnlich verhalten sich die Selaginellen, deren sterile Sprosse bei den meisten Formen dorsiventral, deren fertile radiär sind. Und dass diese Umänderung früher Entwicklungsstadien selbst bei den Vorkeimen eintreten kann, habe ich sowohl an dem Beispiel der Laubmoosprotonemen als an dem der Lebermoosvorkeime zu zeigen versucht. Die Verschiebung der Blätter von *Zoopsis* und *Pteropsiella* in eine Ebene, die sonderbare „Verschmelzung“ derjenigen der letztgenannten Form in einen Thallus, die Balkenform der Blattpapillen,

1) Morphol. und biologische Studien, Ann. du jardin bot. de Buitenzorg Vol. IX pag. 37.

2) Unter den Algen bietet ein auffallendes Beispiel dieser Art, das ich früher (Schilderungen I pag. 164) angeführt habe, *Polysiphonia* (*Placophora*) *Binderi*.

welche oben geschildert wurde, werden wir also wohl als Anpassungsmerkmale zu betrachten haben. Nur ist nicht nöthig anzunehmen, dass etwa *Pteropsiella* abstamme von einer wirklich beblätterten Form, bei der also die freien Blattflächen ursprünglich entwickelt waren, wie bei der oben angeführten mit *Pteropsiella* nahe verwandten *Cephalozia*-Art. Vielmehr kann die eigenthümliche Entwicklung zum Thallus schon erfolgt sein auf einem früheren Entwicklungsstadium, etwa dem, welches die *Zoopsis*-Stämmchen aufweisen. Und gerade die Vergleichspunkte mit *Zoopsis* veranlassen mich, auch *Pteropsiella* noch unter den rudimentären Lebermoosen aufzuführen, obwohl ihr Aufbau jetzt in einem andern Lichte erscheint, als früher. Es zeigt uns die Betrachtung aller dieser sonderbaren Gebilde und die Vergleichung der Keimungsstadien der anderen Lebermoose von einfachen Formen ausgehend eine Weiterentwicklung, die auf inneren Gründen beruht.

Wie bei den Laubmoosen sehen wir bei der Keimung bei den aufrechten Formen auch hier aus der Spore ein fadenförmiges Protoneuma hervorgehen. Dies erfährt bei *Protocephalozia* eine höhere Differenzirung nur an den Aesten, welche die Sexualorgane tragen. Es sind diese Aeste zu Zellkörpern geworden, welche Anhangsorgane tragen, die als Blätter die Sexualorgane umhüllen. Bei anderen Formen zeigen sich diese Anhangsorgane auch an den sterilen Sprossen, aber in wesentlich einfacherer Form. Wir sehen sie an dem, als verzweigter, sich selbstständig durch Brutknospen vermehrender Thallus auftretenden Vorkeim von *Metzgeriopsis* als einfache, aber in gesetzmässiger Weise am Scheitel angelegte Zellreihen, wenn man will als Haare. Wir sehen sie bei *Zoopsis* über das Stadium der Haarbildung gleichfalls kaum hinausgelangen,¹⁾ und die *Amphigastrien* verharren auch bei der oben beschriebenen beblätterten *Cephalozia* auf diesem einfachen Entwicklungszustand, während die lateralen Anhangsgebilde sich hier schon zu Blättern entwickelt haben. *Pteropsiella* kann nun, wie eben erwähnt, schon in dem Stadium, welches etwa *Zoopsis* entspricht, eine Umbildung erfahren haben, indem die lateralen Segmente miteinander vereint wachsen, indess kann man natürlich auch eine Umbildung aus

1) Ich sehe derzeit keine Veranlassung, die rudimentäre Blattbildung von *Zoopsis* als eine „Anpassung“ zu bezeichnen, während andererseits zu betonen ist, dass diese rudimentären Blätter übereinstimmen mit den Primärblättern, wie sie bei der Keimung anderer folioser Jungermannieen auftreten. Auch an den Keimsprossen der letzteren ist es das Stämmchen, welches zunächst das Assimilationsorgan darstellt.

einem wirklich beblätterten Spross annehmen.¹⁾ Die Sexualsprosse aber zeigen überall die höhere Ausbildung und stimmen so in ihrer Gliederung mit der des Vegetationskörpers anderer Lebermoose überein. Deshalb erscheinen uns Formen wie Protocephalozia, Pteropsiella, Zoopsis u. a. als embryonale, d. h. solche, die auf einem Entwicklungsstadium stehen geblieben sind, das andere Lebermoose nur bei der Keimung noch durchlaufen, Formen aber, die auch ihrerseits theilweise Anpassungsumbildungen erfahren haben, ebenso wie Buxbaumia uns als eine Form erschien, die auf einem Entwicklungsstadium stehen bleibt, das andere Laubmoose nur bei der Keimung durchlaufen. Die Gestalt eines Thallus aber kann, wie aus dem Obigen hervorgeht, auch in dem Entwicklungsgang der foliosen Lebermoose auftreten, als Weiterentwicklung aus der einfach fadenförmigen Vorkeimform. Die Differenz zwischen anakrogynen („thallosen“) und akrogynen („foliosen“) Formen aber dürfte ihre tiefere Begründung eben darin finden, dass bei den letzteren die höhere Entwicklung des Vegetationskörpers in Verbindung steht mit dem Auftreten der Sexualorgane, wie bei den Laubmoosen, welche alle akrogyn sind. Bei den anakrogynen Lebermoosen aber ist dies nicht der Fall. Auch wo Blätter auftreten, stehen sie zur Bildung der Sexualorgane nicht in Beziehung, der Schutz²⁾ derselben wird auf andere Weise erreicht. Es wurde an dem Beispiel von Symphyogyne nachgewiesen, dass die Differenz von beblätterten und thallosen Formen innerhalb einer und derselben Gattung auftreten kann, und dass die Verhältnisse am Vegetationspunkt bei beiden sogar übereinstimmende sein können, so dass es nur von den weiteren Wachstumsverhältnissen abhängt, ob ein Thallus mit unscheinbaren, zuweilen ganz verwischten Anhangsorganen, oder ein beblätterter Spross entsteht. Auf einen Punkt sei hier zum Schluss noch hingewiesen. Alle die Formen, die wir als „embryonale“ bezeichnet haben, also unter den Laubmoosen Buxbaumia und Ephemerum, unter den Lebermoosen Protocephalozia, Pteropsiella, Lejeunia zeichnen sich aus durch beträchtliche Kleinheit, sowohl ihrer Geschlechtsgeneration als auch der ungeschlechtlichen (des Sporogoniums).

1) Ich gehe auf diesen Punkt hier nicht näher ein, da sich in einem der folgenden Abschnitte der „Archegoniatenstudien“, der die Blattbildung der Lebermoose behandelt, Gelegenheit bieten wird, darauf zurückzukommen.

2) Dass die Blätter der Sexualsprosse nicht nur als schützende Hülle, sondern auch als Assimilationsorgane dienen, bedarf kaum der Betonung.

4. Zur Kenntniss der Entwicklung von Riella.

„Aus der Mannigfaltigkeit der Formen der Lebermoose“, sagt Hofmeister,¹⁾ „tritt durch die eigenthümlichste Tracht weit hervor die Montagne'sche Gattung Riella, vor allem die Algier'sche Riella helicophylla, deren drei Zoll hohes, wendeltreppenförmiges, aufrechtes Laub zu den wunderbarsten Gebilden des Pflanzenreiches gehört“.

Wir kennen jetzt sieben Arten²⁾ dieser merkwürdigen, im Wasser lebenden Gattung, von denen diejenige, welche Hofmeister zur Untersuchung diente, die Riella Renteri, derzeit lebend nicht mehr bekannt ist, da der einzige Standort, an dem sie früher im Genfer See gefunden wurde, durch einen Bau zerstört ist. Es ist zugleich die einzige Art, deren Keimungsgeschichte genauer untersucht wurde.

Junge, aus Sporen oder aus Adventivsprossen hervorgegangene Individuen sind nach Hofmeister kurze Zellreihen, die am Vorderende in eine schmale Zellfläche übergehen. „Schon zeitig eilen die Zellen der einen Seite des Vorderrandes in Vermehrung und Ausdehnung denen der anderen beträchtlich voraus, so dass der Vegetationspunkt der jungen Riella seitlich abgelenkt wird.“ An der minder entwickelten Seite des Sprosses bildet sich dann eine mehrschichtige Mittelrippe. Die Rippe bildet den einen Rand des flachen Stengels, der einem Stengelglied von Marchantia verglichen werden kann, dessen häutiger linker Flügel entfernt wurde“.

Zu einer anderen Auffassung gelangte Leitgeb,³⁾ dessen Untersuchungen, weil ihm Keimstadien nicht zur Verfügung standen, indess in einem wichtigen Punkt zu ergänzen sind. Nach ihm ist der „Flügel“ der Riellen nicht, wie dies nach der Deutung von Hofmeister (und Montagne) der Fall wäre, einer Thallushälfte etwa einer Marchantia oder einer Metzgeria zu vergleichen, sondern eine kammartige Entwicklung der Mittelrippe, welcher wie bei anderen Lebermoosen die Geschlechtsorgane eingesenkt sind, die beiden Seiten des Flügels verhalten sich also gleich, es entspricht nicht eine der Rücken-, die andere der Bauchseite.

Trotz dieser Untersuchungen schien mir nun die Hofmeister'sche Auffassung etwas für sich zu haben, da ich in Südamerika nicht selten

1) W. Hofmeister, Zur Morphologie der Moore. Ber. der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissenschaften. Math. physikal. Classe. 22. April 1854.

2) Vgl. Trabut, Revision des espèces du genre Riella, revue générale de botanique III p. 449.

3) Untersuchungen über die Lebermoose V, pag. 74 ff.

thallose Lebermoose z. B. *Blyttia*-Arten traf, deren eine Thallushälfte fast ganz verschwunden war, so dass hier eine Form vorliegen würde, die der Hofmeister'schen Vorstellung über *Riella* entspricht, und auch sonst schien mir das Wachstum von *Riella* weiterer Aufklärung bedürftig.

Es war mir deshalb sehr erwünscht, durch die Freundlichkeit des Herrn Professor Trabut in Algier junge Pflanzen von *Riella Battandieri* und *R. Clausonis* untersuchen zu können.

Das jüngste beobachtete Stadium¹⁾ gehörte einem Adventivspross an, der sich am unteren Ende einer Keimpflanze (wahrscheinlich von *R. Clausonis*) entwickelt hatte (Fig. 21). Die adventive Sprossung entspringt aus dem Rande der älteren Pflanze, unterhalb einer Haarwurzel (H). Sie stellt eine einfache Zellfläche dar, welche schief zur Papirebene gestellt ist, wesshalb die linke Hälfte derselben in der Zeichnung etwas verkürzt erscheint. Die Zellenanordnung bedarf keiner Erläuterung. Die Zellfläche wächst nun heran, und schon vor dem Auftreten einer (resp. wie aus dem Nachstehenden hervorgehen wird, zweier) Rippen, treten an derselben Anhangsgebilde auf. Der Flügel ist also keineswegs, wie Leitgeb meinte, als eine Wucherung der Mittelrippe zu betrachten, da er schon vorhanden ist ehe diese angelegt wird. Die Anhangsorgane zeigen sich zunächst in Gestalt kleiner Zellpapillen (vgl. den unteren Theil von Fig. 21), welche am Rande stehen. Indess nicht auf der ganzen Längserstreckung desselben. Der Vegetationspunkt liegt hier nämlich interkalar. Schon in dem jungen Adventivspross, der in Fig. 21 abgebildet ist, ist eine Gliederung in zwei Theile angedeutet. Der obere, breitere Theil der Fläche stellt die Anlage des Flügels dar, der untere gibt später der oder den Rippen den Ursprung, zwischen beiden liegt der Vegetationspunkt, resp. die Vegetationspunkte. Wir haben uns

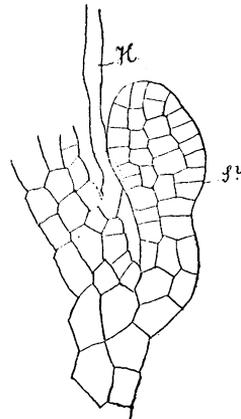


Fig. 21. *Riella* (wahrscheinlich *Clausonis*). Basis eines verletzten Keimlings, welcher rechts unten einen Adventivspross entwickelt hat, dessen oberes Ende sich zum Flügel gestaltet. S? Stelle, an der der Vegetationspunkt auftritt.

1) Auf die Verschiedenheit in den ersten Keimungsstadien der Riellen, über die Herr Prof. Trabut mir einige Mittheilungen zu machen die Güte hatte, möchte ich hier nicht näher eingehen, da ich später darüber eingehend berichten zu können hoffe. Erwähnt sei, dass die in Fig. 1 auf Taf. II abgebildete Keimpflanze aus einem Zellkörper entsprang, die andern aus Zellfäden hervorgingen.

den Vorgang offenbar so vorzustellen, dass ursprünglich die ganze Zellfläche meristematisch ist, dann aber nur der unterhalb der Verbreiterung liegende Theil embryonalen, d. h. Vegetationspunkt-Charakter behält, und zwar entweder nur auf einer oder auf beiden Seiten. Im letzteren Fall entsteht ein Doppelpflänzchen, wie es in Fig. 3 auf Taf. II abgebildet ist, in ersterem ein einseitiges (Fig. 2 auf Taf. II). Die randständigen Papillen vergrössern sich bei älteren Exemplaren

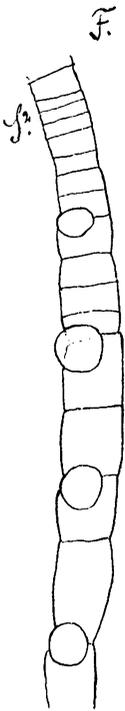


Fig. 22. *Riella Clausonis*. Kantenansicht eines einschichtigen Keimpflänzchens in d. Vegetationspunktgegend. F. Basis d. Flügels, S Vegetationspunkt, unterhalb desselben auf der Kante Papillen.

zu Zellreihen, die bald in Zellflächen übergehen (vgl. Fig. 23, 24), als welche die Schuppen an der älteren Pflanze entwickelt sind. Und nachdem zuerst nur randständige vorhanden waren, bilden sich später auch solche auf der Fläche, und der Rand unterhalb des Flügels wird mehrschichtig, er bildet sich zur Rippe aus, aus der mehrere Reihen von Schuppen (welche vor Allem als Schutzorgane des Vegetationspunktes functioniren) und zahlreiche Haarwurzeln entspringen, mittelst deren das aufrecht im Wasser wachsende Pflänzchen sich auf dem Grunde befestigt. Schon die Entwicklung der Doppelpflänzchen

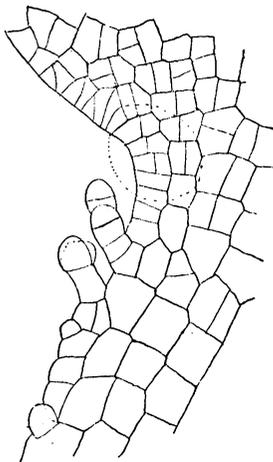


Fig. 23. *Riella Clausonis*. Vegetationspunkt einer Keimpflanze. Die Rippe ist noch nicht ausgebildet.

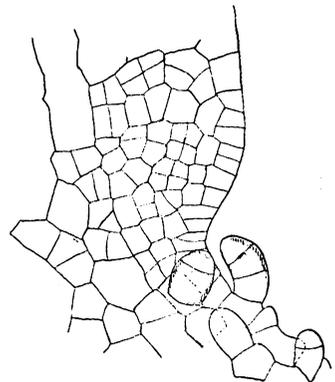


Fig. 24. *Riella Clausonis*. Vegetationspunkt einer Keimpflanze. Es sind schon flächenständige Papillen aufgetreten.

zeigt nun, dass die Hofmeister'sche Deutung nicht haltbar ist, und dasselbe geht, wie schon Leitgeb hervorgehoben hat, aus der Stellung

der Geschlechtsorgane hervor. Die Antheridien sind dem Flügel eingesenkt, sie stehen, wie Fig. 2 und 3 auf Taf. II (bei A) zeigen, in Gruppen, die Archegonien entspringen aus der Mittelrippe. Während die Antheridien bei der monöcischen *Riella Battandieri* auf der Flügel-seite des Vegetationspunktes, also oberhalb desselben entspringen, stehen die Archegonien einzeln zwischen den Schuppen auf der Rippe, also unterhalb des Vegetationspunktes.

Riella weicht also von den übrigen Lebermoosen noch mehr ab, als nach *Leitgeb's* Ansicht der Fall wäre, vor Allem durch den Besitz eines interkalaren Vegetationspunktes, von dem man wird allerdings annehmen dürfen, dass er seine Lage einer durch die „Flügelbildung“ eintretenden frühzeitigen Verschiebung verdankt.¹⁾ Die Hauptdifferenz gegenüber den anderen Lebermoosen aber besteht darin, dass die Entwicklung des Thallus hier von vorne herein nicht in der Horizontal- sondern in der Verticalebene erfolgt, eine Erscheinung, die zweifellos mit dem Wachstum dieser Pflanzen im Wasser zusammenhängt. Als Landpflanze würde *Riella* in dieser Form wohl kaum existenzfähig sein.

Da sich die Pflanzen in der „Profilstellung“ entwickeln, so liegt es nahe, diese Wachstumsrichtung zu den Beleuchtungsverhältnissen in Beziehung zu bringen. Indess wird sich darüber nur an den Standorten selbst etwas ermitteln lassen. Erwähnt sei, dass durch die bei einigen Arten — aber wohl kaum so stark wie in dem bekannten Bild in der *Exploration d'Algérie* — eintretende Drehung des Thallus die Profilstellung für die älteren Theile wieder aufgehoben wird. Vielleicht sind die Arten mit gedrehtem Thallus solche, die in grösserer Tiefe, also bei geschwächtem Lichtzutritt wachsen, während durch die Verticalstellung die in seichtem Wasser wachsenden Pflänzchen der Einwirkung starken Lichtes weniger ausgesetzt sein werden. Es mag hiebei daran erinnert werden, wie empfindlich gerade viele Wasserpflanzen für starke Lichtintensitäten sind, wovon man sich bei Kulturversuchen leicht überzeugen kann.

Sind diese Erwägungen richtig, so würde die Entwicklungsrichtung des Thallus einer *Riella* sich zu derjenigen eines *Marchantia-*

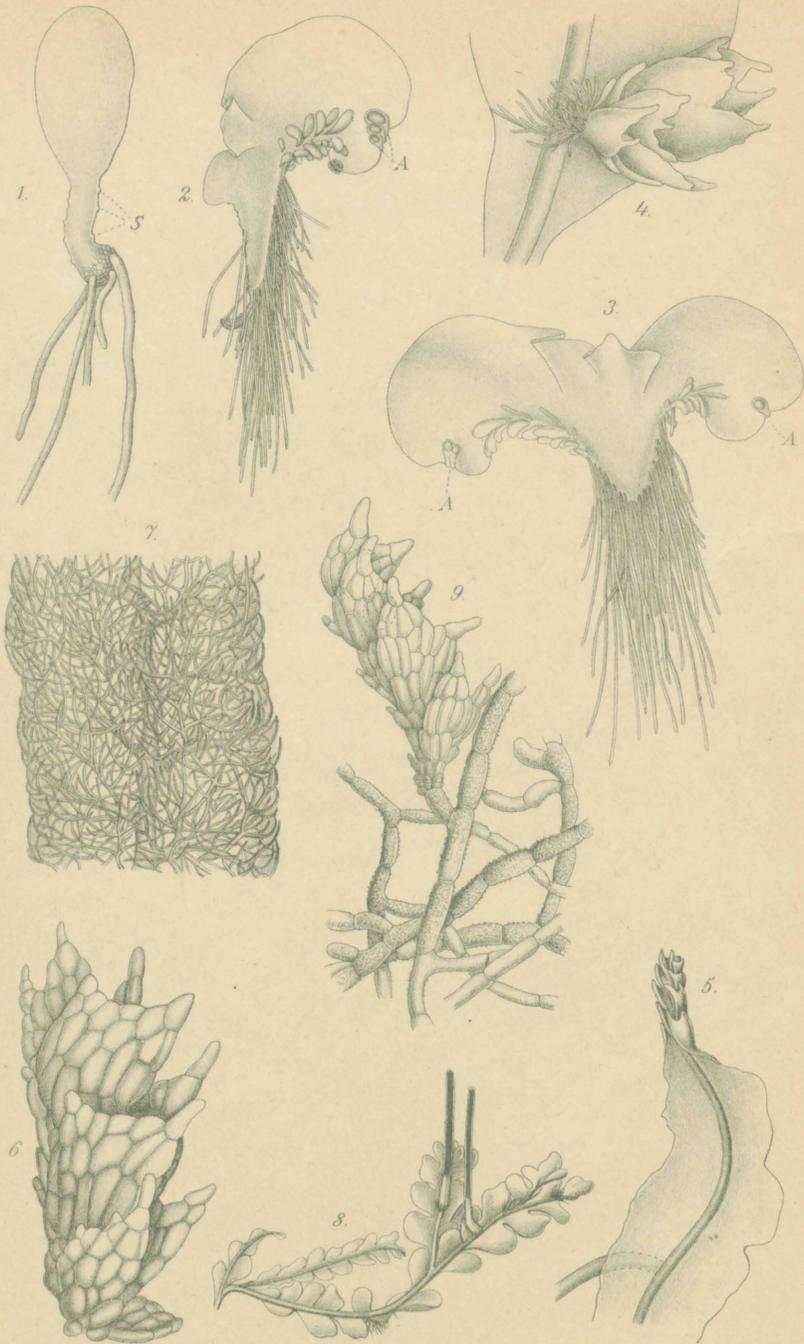
1) Bei den *Riellen*, deren Thallus gedreht ist, tritt die interkalare Lage des Vegetationspunktes in den älteren Stadien nicht hervor (vgl. *Leitgeb's* Abbildungen a. a. O. Taf. VII), indess dürften dieselben bei der Keimung sich ähnlich verhalten, wie die oben beschriebenen. Denkt man sich in *Leitgeb's* Fig. 1a und 2a den Flügel so stark entwickelt, dass sein Aussenrand in die Längsrichtung der Tafel fällt, so erhält der Vegetationspunkt auch hier interkalare Lage.

oder Metzgeria-Thallus ähnlich verhalten, wie die eines Acacia-Phyllo-
dium zu der eines gewöhnlichen Blattes. Was die Anhangsgebilde
anbelangt, so stellen sie wie bei den Marchanticeen eine Weiterent-
wicklung von Haargebilden dar, wie wir sie ja auch bei vielen andern
thallosen Lebermoosen als Schutzorgane des Vegetationspunkts finden.

Für die von Anfang an eintretende Profilstellung des Thallus ist
mir ein weiteres Beispiel unter den Bryophyten und Thallophyten der-
zeit nicht bekannt.

Tafelerläuterung.

- Fig. 1. Keimpflanze von Riella (Battandieri [?]). Aus einem Zellkörper entspringt
eine vertikale Zellfläche, die auf beiden Seiten einen Vegetationspunkt
besitzt, der obere Theil ist der Flügel, am unteren sind eine Anzahl Pri-
mordialpapillen angelegt (vom Lithographen versehentlich mit S statt mit P
bezeichnet). Vergr.
- Fig. 2. Aeltere Keimpflanze von Riella mit einseitiger Entwicklung, bei A An-
theridien, an der „Rippe“ haben sich Schuppen entwickelt. 9/1.
- Fig. 3. Etwas ältere, aber zweiseitig entwickelte Keimpflanze (vergr.).
- Fig. 4. Pteropsiella (Cephalozia) frondiformis Spr. Unterer Theil eines Thallus
mit aus der Mittelrippe entspringendem weiblichen Sexualspross. 30/1.
- Fig. 5. Thallus von Pteropsiella oben in einen männlichen Spross übergehend.
- Fig. 6. Männlicher Spross stark vergrössert. (100/1)
- Fig. 7. Stück einer tropischen Trichocolea, die Blätter zu einem Haarfilz entwickelt
(bezieht sich auf die in der Fortsetzung der Archegoniatenstudien zu be-
sprechende Blattbildung der Lebermoose (vergr.).
- Fig. 8. „Amphibiophytum dioicum“ Krst. (Symphygyne). Fruktificirende weibliche
Pflanze (Sporogonien noch nicht aus der Hülle hervorgetreten). (Nat. Grösse).
- Fig. 9. Protecephalozia ephemeroïdes Spr. (Cephalozia) Protonema mit männlichem
Sexualspross. (110/1).



W.A. Meyn lith. Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [77](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: [Archegoniatenstudien. 3. Rudimentäre Lebermoose. 82-108](#)