Ueber die Reproductions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen.

Von

W. Schostakowitsch.

Die überaus bedeutende Verbreitung der Lebermoose ist in hohem Grade durch die Fähigkeit zur ausgiebigen ungeschlechtlichen Fortpflanzung bedingt. Diese ungeschlechtliche Vermehrung geschieht entweder vermittelst der Adventivsprosse oder der aus einer oder vielen Zellen bestehenden, von der Mutterpflanze sich ablösenden besonderen Gebilde, welche Brutzellen, Brutkörnchen oder Brutknospen heissen, je nachdem sie aus einer oder vielen Zellen bestehen. Diese Gebilde entwickeln sich unter günstigen Bedingungen zu vollständigen Pflanzen. Fast unter allen Gattungen der Lebermoose gibt es Arten, welche dieses Mittel der Verbreitung besitzen. Den einfachsten Fall der Vermehrung durch Adventivsprosse stellt Metzgeria furcata vor. Jede der die Pflanze zusammensetzenden Zellen kann unter den gewissen Umständen die neue Pflanze reproduciren. Gerade diese Pflanze zeigt am besten, dass es keine Grenze zwischen Adventivsprossen und Brutknospen gibt. Einige Arten von Metzgeria vermehren sich vermittelst der Adventivsprosse, welche sich im Zusammenhange mit ihrer Mutterpflanze entwickeln; bei anderen Metzgeriaarten lösen sich die Anlagen der Adventivsprosse von der Pflanze ab und entwickeln sich weiter selbständig, in diesem Falle also geht die Vermehrung mittelst der Brutknospen von statten.

Anders geht die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei der Aneura und den foliosen Jungermannien von statten. Diese produciren erst besondere Gebilde, Brutknospen, welche die Fähigkeit, die mütterliche Pflanze zu entwickeln, besitzen.

Die Entwickelung der Brutkörnchen von Aneura ist besonders interessant wegen der Analogie mit der Bildung der Schwärmsporen bei Algen. Ruge (Beiträge zur Kenntniss der Vegetationsorgane

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0354-5

der Lebermoose, Sep.-Abdr. aus Flora 1893, H. 4, p. 27) beschrieb die Entstehung dieser Gebilde folgendermaassen: „Bei diesem Pflänzchen beobachtet man auf der Oberfläche des Laubes eine ungemein reiche Brutzellenbildung, und zwar liegt an jüngeren Thallustheilen innerhalb fast jeder Oberflächenzelle ein im ausgebildeten Zustande kugelig sphäroidales Brutkörnchen, das mit einer ziemlich derben Membran umgeben und durch eine Querwand getheilt ist. Dasselbe schlüpft nach Sprengung der Oberhaut der Mutterzelle wohl infolge der Quellung der inneren Schichten heraus, und man sieht daher die Oberflächenzellen auf Schnitten vielfach leer, mit durchbrochener Oberhaut, sonst aber intacten Wänden."

Bei den foliosen Jungermannien bilden sich Brutknospen meistens an den Blättern, deren Zipfel in diesem Falle mehr oder weniger grosse Ansammlung von Brutknospen tragen. Diese Brutknospen entstehen auf zwei verschiedene Arten. Im ersten Falle, der öfters vorkommt, geht die Entwickelung der Brutknospen von dem Vegetationspunkte aus. Hieher gehört z. B. die Brutkörnchenbildung von Jungermannia curvifolia.

Der Dorsalzipfel jedes Blattes der Brutkörnchen producirenden Pflanze bleibt unvollkommen entwickelt und hat an seinem Ende Häufen von Brutkörnchen. Noch die ganz jungen nur aus einigen Zellen bestehenden Blätter (Fig. 1) sind schon in der Bildung der Brutkörnchen begriffen. Die Zellen, aus denen später der Dorsalzipfel des Blattes hervorgeht, stülpen sich aus; diese Ausstülpungen trennen sich durch Querwände und wachsen zu langen verzweigten Ketten aus, wobei die Zellen den Hefezellen ähnlich sind. Diese Zellen vergrössern sich allmählich, runden sich ab und stellen bei den ganz entwickelten Blättern einen Haufen lose mit einander verbundener Zellen vor, welche sehr leicht auseinander fallen. Jede einzelne Zelle stellt jetzt ein reifes Brutkörnchen dar, welches die ganze Pflanze zu reproduciren im Stande ist.

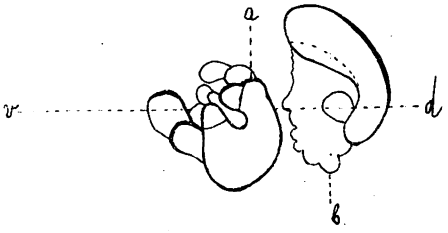


Fig. 1. (415/1)
Jungermannia curvifolia Ende des die Brutkörnchen producirenden Sprosses von oben. v Vegetationspunkt; d Dorsalseite; a der Dorsalzipfel des Blattes mit Brutkörnchen; b das zweite Blatt umgedreht.

Bei Jungermannia curvifolia wurden nur wenige Zellen jedes Blattes zur Bildung der Brutkörnchen verbraucht. Bei anderen Junger-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0355-1

mannien, welche auch Brutkörnchen bilden, geht nach und nach immer die grössere und grössere Zahl der Zellen der aufeinander folgenden Blätter zur Brutkörnchenbildung und schliesslich wird das ganze Gewebe des Blattes für Brutknospenbildung verwendet und die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente werden total für Brutkörnchen verbraucht. Solche Fälle kann man oft bei Jungermannia bicuspidata beobachten (der Vegetationspunkt der in der Brutknospenbildung begriffenen Junger. bicuspidata ist von Leitgeb abgebildet. Untersuchungen über Lebermoose Heft 3, Taf. VII, Fig. 10). Die andere seltenere Art der Brutknospenbildung besteht darin, dass die Randzellen der ganz erwachsenen Blätter sich zu theilen anfangen und sich zu Brutknospen entwickeln.

In der Thätigkeit des Vegetationspunktes tritt keine Aenderung ein und die jungen neugebildeten Blätter haben durchaus normale Form.

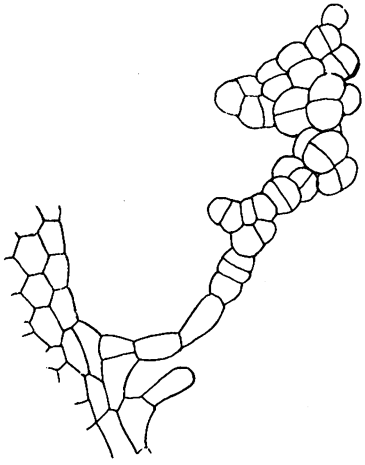


Fig. 2. (115/1)
Lophocolea bidentata. Randpartie des Blattes mit einem Brutkörnchen producirenden Haar.

Solche Brutknospen besitzen einige Lejenia-Arten, Radula complanata etc. Die Randzellen der Blätter von Lophocolea bidentata produciren auch ähnliche Brutknospen, welche nur dadurch von den obenerwähnten sich unterscheiden, dass jede Brutknospe oder, hier besser gesagt, Brutzelle aus einer Zelle besteht. Die Art ihrer Entwickelung aus Randzellen ist mit der Bildung der Brutkörnchen bei Jungermannia curvifolia ganz identisch.

Manchmal wachsen die Randzellen in den langen gegliederten Haaren, die an ihren Enden Brutkörnchen bilden. (Fig. 2.)

In vielen Fällen ist die Entstehung der Brutkörnchen an ein besonders differenzirtes Organ gebunden. Das anschauliche Beispiel stellt Marchantia polymorpha vor, bei der die Brutknospen sich in besonderen Organen Brustknospenbehälter bilden. Zwischen den beiden extremen Fällen, in denen jedes Blatt Brutknospen producirt und in denen Brutknospenbildung streng localisirt ist, existiren zahlreiche Zwischenstufen. Die Sprosse vieler foliosen Jungermannien, welche Brutkörnchen bilden, hören auf Blätter zu erzeugen, werden ortho-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0356-7

tropisch, wachsen senkrecht empor und bilden an ihren Enden zahlreiche Brutknospen (z. B. Calypogeia Trichomanes). Ruge (Beiträge zur Kenntniss etc.) hat eine Metzgeria beschrieben, die von Dr. Lagerheim in Quito gesammelt wurde und besondere stielrunde, emporwachsende Sprosse besass, welche an ihren Enden eine Menge von Brutknospen producirten.

Eine ähnliche Metzgeria wurde von mir in der „Partnachklamm" (Garmisch) gefunden.

Die Bedeutung der Brutknospen für die Vermehrung der Lebermoose ist sehr bedeutend, da die Zahl der durch eine Pflanze producirten Brutknospen manchmal sehr beträchtlich ist. So gibt Reinsch z. B. an (Der Bau und die Genesis der Brutkörner der Jungermannia undulata, Linnaea Bd. 29), dass jedes Blatt von Jungermannia undulata im Durchschnitt 672 und das Ende des Sprosses sogar bis 3400 Brutzellen bildet. Wie dieses Mittel der Vermehrung zwischen den Lebermoosen verbreitet ist, kann man daraus sehen, dass es zwischen einheimischen Lebermoosen mehr als 40[1]) Arten mit Brutknospenbildung gibt.

Die Keimung der Brutknospen ist wenig untersucht. Ausser sehr mangelhaften Angaben von Berggren (jaktagelser öfver Mossornas könlösa Fortplantning genom Groodknoppar och med dem analoga Bildungsar) über die Keimung der Brutkörnchen von Jungermannia ventricosa und saxicola ist mir keine andere Arbeit bekannt. Desshalb habe ich eine Aussaat der Brutkörnchen einiger Lebermoose gemacht und die Keimung dieser Gebilde untersucht.

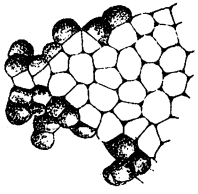


Fig. 3. (276/1) Blattzipfel von Lophocolea bidentata mit Brutkörnchenbildung.

Fig. 4. (276/1) Brutkörnchen von Lophocolea bidentata.

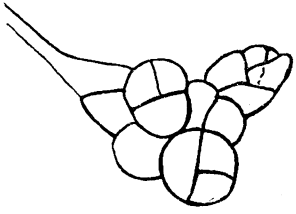


Fig. 5. (415/1) Brutkörnchen mit erster aus ihm hervortretender Pflanzenanlage.

Die Brutkörnchen von Lophocolea bidentata stellen unregelmässige Anhäufungen von lose mit einander verbundenen Zellen dar. Diese Aggregate fallen von den Blättern ab und wachsen einige Zeit

1) Nach Nees v. Esenbeck.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0357-2

lang, wobei jede Zelle zur Zellkette auswachsen kann. Manchmal beobachtet man ein Wachsthum vermittelst einer zweischneidigen Scheitelzelle (Fig. 4), einige Zellen wachsen zu den Rhizoideen aus.

Die Anlage der Pflänzchen geschieht dadurch, dass in der Endzelle eine Wand schief zur Längsachse der Zellkette auftritt, gleich darauf eine andere in der entgegengesetzten Richtung. Die dritte Wand bildet schon die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle (Fig. 5). (Man vergleiche Leitgeb's Unt. üb. Lebermoos. H. 2 pag. 67). Die Scheitelzelle liegt also nicht direct auf der Längsachse der Kette, sondern seitlich. Die ersten Segmente, welche die Scheitelzelle bildet, entwickeln ganz rudimentäre, aus einer Längsreihe der Zellen bestehende Blätter. Nur von gewisser Zeit ab nehmen die Blätter normale Form an. Die Amphigastria treten viel später auf.

Die junge aus der Brutknospe hervorwachsende Pflanze hat durchaus normales Aussehen, nur ist sie bedeutend kleiner als die gewöhnliche Lophocoleapflanze.

Die Brutkörnchen von Calipogeia Trichomanes stellen ovale aus zwei Zellen bestehende Körper vor. Bei der Keimung wachsen beide Zellen oder nur eine in mehr oder weniger lange Schläuche aus (Fig. 6), welche aus vielen Zellen bestehen, die durch zur Länge des Schlauches senkrechte Wände getrennt sind. Manchmal wächst von Anfang an das Brutkörnchen mittelst zweischneidiger Scheitelzelle und bildet dann keine prothonemaähnlichen Schläuche, sondern eine Zellfläche (Fig. 6). Einzelne Zellen der gebildeten Schläuche wachsen in Rhizoide aus.

Nach einiger Zeit tritt in der Endzelle des Schlauches die erste schiefe Wand (Fig. 6, Schema 11), gleich darauf die zweite in entgegengesetzter Richtung (Fig. 6, Schema 22) auf; diese zwei Querwände bilden eine zweischneidige Scheitelzelle; in dieser treten zwei Wände schief zur Richtung der zwei ersten Wände auf (Fig. 6, Schema 33). Durch diese Wände ist eine dreiseitige pyramidale Scheitelzelle construirt (Fig. 6, Schema 334).

Die gebildete Scheitelzelle segmentirt sich nach drei Richtungen und von da an geht der Wachsthumsprocess der jungen Pflänzchen gleich demjenigen der vollkommenen Pflanze vor sich. Die Abbildung (Fig. 6) der jungen aus dem Brutkörnchen entwickelten Pflanze, zeigt, dass die ersten Segmente ungetheilt bleiben und keine Blätter besitzen. Später fangen die Blätter an sich zu bilden und sind anfangs ganz einfach aus einer Längsreihe von Zellen gebaut.

Die Keimung der Brutkörnchen von Jungermannia exsecta unter-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0358-8

scheidet sich sehr wenig von der Entwickelung der Brutkörnchen bei Calypogeia. Das Brutkörnchen wächst auch zu einem einfachen Schlauche aus, der bisweilen verzweigt sein kann. Die Entstehungsart der Pflanze am Schlauche stimmt vollkommen mit Calypogeia überein. Die Entwickelung ist nur in soweit verschieden, dass bei Jungermannia exsecta schon die ersten Segmente Blätter bilden, welche anfangs nur aus einer oder zwei Zellen bestehen.

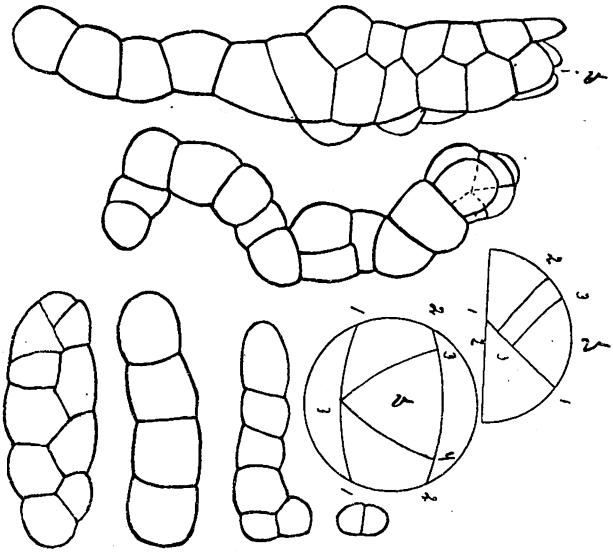


Fig. 6. (415/1)
Calypogeia Trichomanes. Keimung der Brutkörnchen. Unten die ersten Keimungsstadien; in der Mitte der Vorkeim mit Pflanzenanlage. Das Schema stellt dieses Stadium von oben und von der Seite dar, oben die junge Pflanze mit ersten rudimentären Blättern, v Vegetationspunkt.

Die Brutkörnchen von Jungermannia curvifolia haben nur lange aus vielen durch Querwände getrennten Zellen gebildete Schläuche erzeugt. Es ist mir nicht gelungen, den Uebergang zur Entwickelung der Pflanze zu sehen.

Aneura pinguis besitzt auch aus zwei Zellen bestehende Brutkörnchen. Bei der Keimung treiben beide oder nur eine Zelle ähnlich wie bei den obenbesprochenen Jungermannien gegliederte Schläuche (Fig. 7 b, c). Die ersten zwei schiefen gegen einander geneigten Wände, welche eine zweischneidige Scheitelzelle construiren, treten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0359-6

zuweilen sehr früh (Fig. 7 d) zuweilen erst dann auf, wenn der Keimschlauch schon aus vielen Zellen besteht (Fig. 7 e).

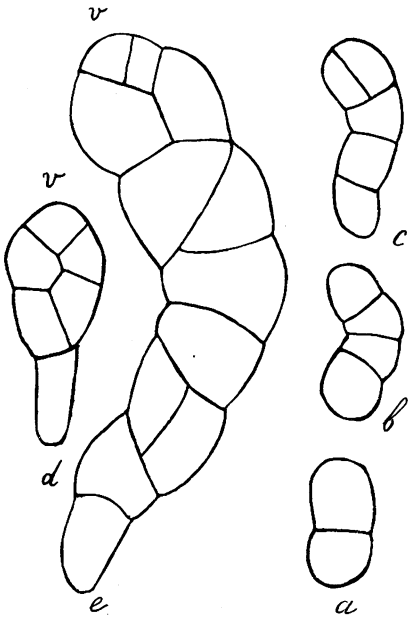


Fig. 7. (415/1)
Aneura pinguis. Keimung der Brutkörnchen. a Das reife Brutkörnchen; b, c, e die aufeinander folgenden Entwickelungsstadien; v Vegetationspunkt.

Die gebildete zweischneidige Scheitelzelle schneidet Segmente nach links und rechts ab; jedes Segment theilt sich anfangs durch verticale, dann auch durch horizontale Querwände und das junge Pflänzchen gewinnt bald das gewöhnliche Aussehen der Aneura.

Aus diesen Beispielen geht klar hervor, dass die Keimung der Brutkörnchen und die Keimung der Sporen der Jungermannien ganz analoge Vorgänge sind. (Die Brutknospen der Marchantieen sind von den Sporen dieser ganz verschieden. Die Entwickelung der Pflanze geht hier ganz anders von statten, als bei der Keimung der Marchantieen-Sporen.)

Die Brutkörnchen bilden bei der Keimung einen Vorkeim, der nach seiner Gestalt dem Vorkeime der Sporen betreffender Jungermannien vollkommen ähnlich ist. So z. B. bilden die Brutkörnchen von Aneura, Jungermannia curvifolia etc. meistens einen fadenförmigen Vorkeim. Doch kann der Vorkeim manchmal die Gestalt einer Zellfläche besitzen. Und wir wissen, dass die Sporen dieser Jungermannien bei der Keimung sich auch ähnlich verhalten.

Die Bildungsart der Pflanze am Vorkeime, die ersten Stadien der Entwickelung zeigen auch sehr viel Gemeinsames mit entsprechenden Vorgängen bei der Sporenkeimung. Z. B. gleichen die Brutknospen von Radula complanata vollständig dem Vorkeime, der bei der Keimung der Radulasporen sich bildet, und die Entwickelung der Pflanze aus der Brutknospe stimmt vollkommen mit der Keimung der Radulasporen überein, welche Leitgeb beschrieben hat (Untersuchungen über Lebermoose II. Heft pag. 64).

Die Brutkörnchen stimmen mit den Sporen auch in ihren Beziehungen zu den äusseren Einflüssen überein. Die Brutknospen von

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0360-8

Aneura, Jungermannia curvifolia etc., welche auf Torf gesäet und bei sehr schwacher Beleuchtung cultivirt wurden, haben sehr lange verzweigte prothonemaähnliche Schläuche gebildet, welche keine Spur eines Uebergangs zur Pflanze erkennen lassen, obwohl sie schon sehr lange cultivirt waren. Sie wurden $2^1/_2$ Monate lang beobachtet (Fig. 8).

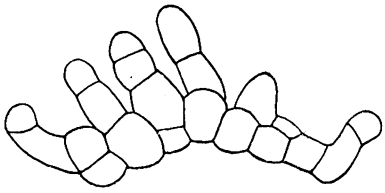


Fig. 8. (276/1) Calypogeia Trichomanes. Ein Vorkeim aus einer lange Zeit im Halbdunkel gehaltenen Cultur.

Es ist eine wohlbekannte Thatsache, dass das Licht einen grossen Einfluss auf die Keimung der Lebermoossporen hat. Leitgeb hat gefunden (Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsbericht der K. Acad. der Wiss. Bd. LXXIV 1876), dass die Sporen von Marschantieen bei schwachem Lichte nur einen Keimschlauch bilden und nach längerer oder kürzerer Zeit zu Grunde gehen. Die Versuche von Klebs (Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralbl. 1893) haben erwiesen, dass ähnliche Beziehungen auch bei anderen Lebermoosen existiren.

Die Sporen von Chiloscyphus polyanthus, welche bei schwacher Beleuchtung kultivirt wurden, haben reichliches Prothonema erzeugt, auf dem man sogar nach 9 Monaten keine Spur von Knospen bemerken konnte.

Das Prothonema der Laubmoose besitzt die gleichen Eigenschaften. Klebs (l. g.) hatte eine über $1^1/_2$ Jahre alte Cultur von einem Funariaprothonema, das bei schwacher Beleuchtung keine Moosknospe gebildet hat. Ausgehend von den Resultaten dieser Versuche macht Klebs die Annahme, dass das Licht von gewisser Intensität für die Knospenbildung auf dem Prothonema nöthig ist. Er vermuthet, dass das Licht in diesem Falle als Erreger gewisser chemischer Processe wirkt, welche für die Knospenentwickelung unentbehrliche Stoffe bilden. Einige Versuche, die ich mit dem Blattprothonema von Mnium angestellt habe, fallen, wie mir scheint, zu Gunsten dieser Annahme aus.

Das Blattprothonema von Mnium, welches in vollständiger Dunkelheit kultivirt wurde, erzeugte in der Regel keine einzige Moosknospe; unterdessen hat das Prothonema am Lichte zahlreiche Moosknospen gebildet.

Da das Prothonema in diesem Falle Lichtzutritt hatte und desshalb assimiliren und die nöthigen Baustoffe bilden konnte, so wurde

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0361-3

zum Vergleiche noch ein anderer Versuch gemacht. Das Prothonema wurde nämlich am Lichte in der kohlensäurefreien Luft kultivirt. Nach einiger Zeit hat das Prothonema einige, jedenfalls wenige und kleine Knospen gebildet. So konnte ich in diesem Falle den specifischen Lichteinfluss auf die Pflanze constatiren.

Es wurden von mir einige Versuche mit den Sporen von Marchantieen angestellt, um die Beziehungen zwischen der Lichtintensität und dem Uebergange von einem Stadium der Entwickelung zum anderen näher zu bestimmen. Als besonders günstiges Object für solche Versuche haben sich die Sporen von Preissia commutata erwiesen. Die Keimung der Preissia wurde von Hansel beschrieben (Hansel, Ueber die Keimung der Preissia commutata, Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wiss. 73. Bd. 1876). Die keimende Spore bildet den Keimschlauch, der an seinem Ende die aus vier Zellen bestehende Keimscheibe erzeugt. Eine von dieser Zellen bildet eine zweischneidige Scheitelzelle, vermittelst dieser wächst der Vorkeim einige Zeit lang, dabei theilt sich jedes Segment durch verticale Querwände und wächst im spitzen Fortsatz aus.

Auf solche Weise entsteht eine eigenthümliche krause Zellfläche. In der Scheitelzelle tritt bald die erste Querwand auf, und die Scheitelzelle geht in die charakteristische prismatische Scheitelzelle von Marchantieen über, welche sich nach drei Richtungen theilt. Von diesem Momente an wird am Vorkeime eine normale Pflanze angelegt.

Man kann also bei der Keimung von Preissia folgende drei Stadien unterscheiden: das des Keimschlauches und der Keimscheibe, ferner das des Vorkeims mit der zweischneidigen Scheitelzelle und dann als drittes Stadium dasjenige, wenn aus dem Vorkeime die vollkommene Pflanze hervorgegangen ist.

Hansel hat einige abnorme Fälle abgebildet, in denen die zweischneidige Scheitelzelle des Vorkeims zum Schlauche auswächst, welcher wieder eine Keimscheibe producirt. Die Ursache dieser Erscheinung hat Hansel nicht angegeben.

Der mächtige Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Lebermoossporen liess mich vermuthen, dass diese abnorme Fälle durch das Licht hervorgerufen sind. Die Versuche haben diese Vermuthung bestätigt. Die Sporen von Preissia, die man bei schwachem Lichte cultivirt, erreichen nur das erste Entwickelungsstadium, d. h. sie bilden nur einen Keimschlauch und eine Keimscheibe, eine von den Zellen der ersteren wächst wieder zu einem Schlauche aus u. s. w.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0362-9

Wenn wir die mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsenden Vorkeime aus dem Lichte in das Halbdunkel bringen, so wachsen jetzt die Scheitelzellen nach einiger Zeit in Schläuche aus (F. 9, 10).

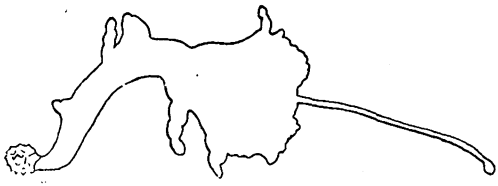


Fig. 9. (60/1)
Preissia commutata. Ein Vorkeim, dessen Scheitelzelle in einen Schlauch ausgewachsen ist.

Diese Schläuche bilden am Lichte wieder eine Keimscheibe, einen Vorkeim und endlich die vollkommene Pflanze.

Solche Versuche kann man mit einem Vorkeime beliebig oft wiederholen; das Resultat bleibt immer dasselbe. Die Figur 10 stellt z. B. einen Vorkeim

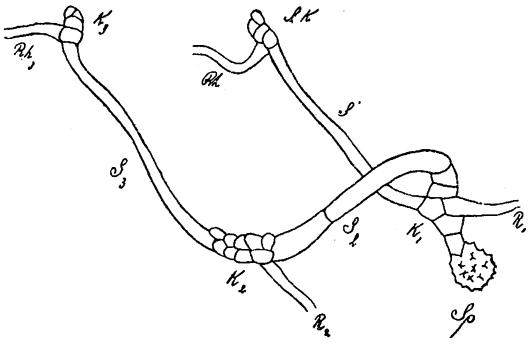


Fig. 10. (77/1)
Preissia commutata. Ein Vorkeim nach dreimaliger Verdunkelung. Sp Spore; S_2 S_3 Keimschläuche, K_1, K_2, K_3 erste, zweite und dritte Keimscheibe; Rh Rhizoide.

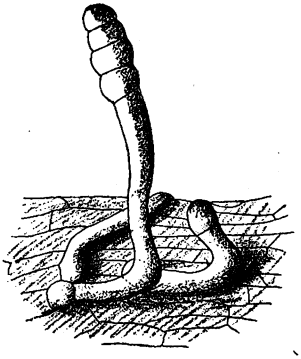


Fig. 11. (415/1)
Preissia commutata. Theil der Unterseite des Vorkeims mit jungen Adventivsprossen.

von Preissia mit drei Keimscheiben dar. Dieser Vorkeim wurde dreimal der Wirkung des Lichtes und dreimal der der Dunkelheit ausgesetzt.

Mit dem Uebergange des Vorkeims in die vollkommene Pflanze geht diese Fähigkeit verloren. Jetzt bildet die Pflanze in dem Halbdunkel schmale gelbliche Sprosse, welches die gewöhnliche Folge der Etiolement darstellt. Wir sehen also, dass das Licht von gewisser Intensität nicht nur den Uebergang von einem Stadium der Entwickelung zum anderen hervorruft, sondern auch die Pflanze nöthigen kann, sich aus einem älteren Stadium zu einem einfacheren entsprechend der betreffenden Lichtintensität zurückzukehren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0363-5

Der Vorkeim von Preissia besitzt noch eine merkwürdige Eigenschaft. Aehnlich, wie es bei einigen Farnprothallien der Fall ist, kann sich auch der Vorkeim von Preissia Adventivsprosse bilden, welche wiederum Vorkeime erzeugen.

Bei vielen im Halbdunkel cultivirten Vorkeimen von Preissia wachsen (Fig. 11) einige Zellen der Unterseite in lange Schläuche aus, welche sich durchaus wie Keimschläuche verhalten, d. h. sie bilden an ihrem Ende eine Keimscheibe, dann einen Vorkeim und endlich die vollkommene Pflanze.

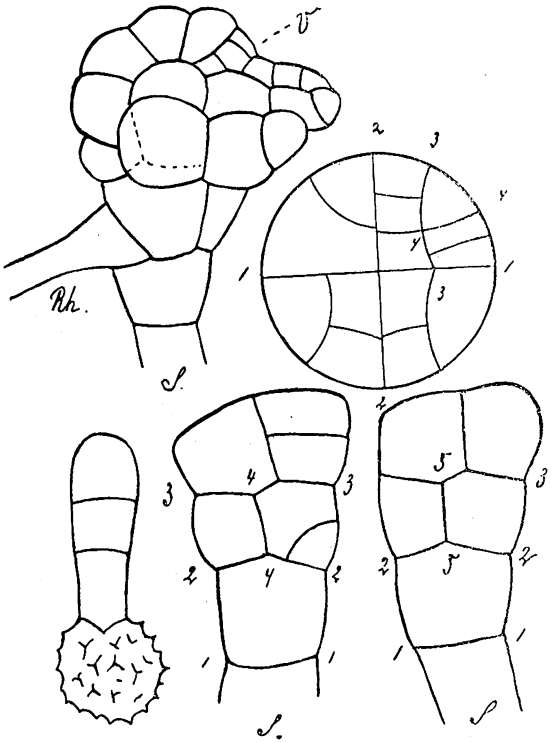


Fig. 12. (415/1)
Plagiochasma Aitonii. Keimung der Sporen. Rechts unten junge Keimscheibe von der Seite (eine ist um 180° gedreht), oben die junge Pflanze. V Vegetationspunkt; S Keimschlauch; Rh Rhizoid; das Schema stellt den Verlauf der Theilungswände der Keimscheibe dar. Die Ziffern zeigen die Entstehungsfolge der Wände.

Aehnliche Versuche wurden auch mit Sporen von Plagiochasma Aitoni angestellt.

Da die Keimung der Plagiochasma noch nicht bekannt ist, so will ich sie zunächst beschreiben. Die Sporen von Plagiochasma sind denjenigen der Preissia sehr ähnlich. Sie sind rundlich, das Endospor hyalin, das Exospor gelb gefärbt. Die Oberfläche der Sporen ist mit Höcker bedeckt; diese sind blasige Auftreibungen des Exospors.

Bei der Keimung vergrössern sich die Sporen etwas, dann zerreisst das Exospor an einer beliebigen Stelle und das Endospor tritt aus dem Riss als Schlauch hervor (Fig. 12).

Der Schlauch ist positiv heliotropisch, wächst zum Lichte hin; bald sammelt sich das Chlorophyll am Ende des Schlauches an und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0364-1

es tritt die erste zur Länge des Schlauches senkrechte Wand auf (Fig. 12). Die abgeschnittene Zelle theilt sich in drei auf einander liegende Zellen. Die unterste Zelle bleibt ungetheilt; in der zweiten tritt eine verticale Längswand (Fig. 12) und später eine schiefe Wand

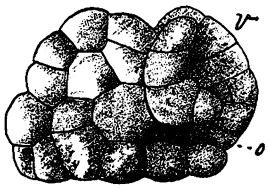


Fig. 13. (415/1) Plagiochasma Aitonii. Die Keimscheibe von oben. V Scheitelzelle; o die ersten Vertiefungen.

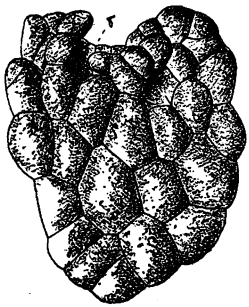


Fig. 14. (210/1) Plagiochasma Aitonii. Keimscheibe mit jungen Pflänzchen von oben. V Vegetationsregion.

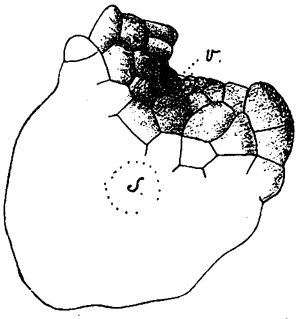
auf (Fig. 12), die eine Zelle abschneidet, welche später zum ersten Rhizoid auswächst (Fig. 12 Rh.). Die oberste Zelle theilt sich durch zwei verticale rechtwinkelig sich schneidende Wände in vier Zellen. Jede dieser vier Zellen theilt sich nach dem an Figur 12 dargestellten Schema, d. h. es treten in jeder Zelle Anticlinen und Periclinen auf. Aus einer Randzelle eines gewöhnlich der Insertionsstelle des ersten Rhizoides gegenüber liegenden Segmentes geht die Pflanze hervor (Fig. 12). Dieses Segment wächst anfangs mittelst einer zweischneidigen Scheitelzelle, die nach links und rechts Segmente bildet, in denen verticale Querwände auftreten, und übertrifft bald in seiner Grösse die anderen Segmente, in welchen sehr bald jede Theilung aufhört.

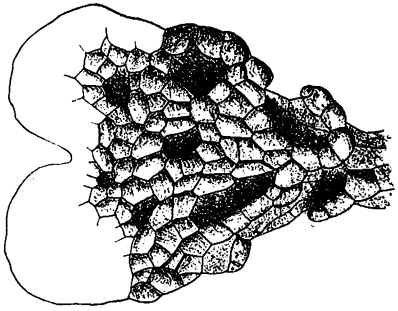
Das junge Pflänzchen entwickelt sich in der Fläche der Keimscheibe, also rechtwinkelig zum Keimschlauche. In der Scheitelzelle tritt sehr bald eine Querwand auf und es geht die zweischneidige Scheitelzelle in die prismatische über.

Da die Segmente, welche die Scheitelzelle bildet, sehr stark in die Höhe wachsen, sich über die Oberfläche ausstülpen und die Scheitelzelle verdecken (Fig. 13), so ist es schwer, dieses Stadium zu sehen. Jedenfalls zeigt das noch ganz junge Pflänzchen (Fig. 14, 15) gewöhnlich eine prismatische Scheitelzelle oder sogar eine ganze

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0365-6

Scheitelregion. Die Segmente, welche jetzt die Scheitelzelle bildet, wachsen rascher als die Scheitelregion, desshalb bildet sich eine Ausbuchtung, in der der Scheitel liegt.





Plagiochasma Aitonii.

Fig. 15. (210/1)
Keimscheibe von unten. V Scheitelregion; S Insertionsstelle des Keimschlauches.

Fig. 16. (120/1)
Die junge Pflanze mit Kanälen und Vertiefungen.

Zur Oberfläche wird immer die Seite, welche die unmittelbare Fortsetzung der Oberfläche der Keimscheibe vorstellt. Bei dieser Pflanze ist die Entwickelungsart der Athemhöhlen merkwürdig. Es war schon früher erwähnt, dass die ersten Segmente sich über die Oberfläche der Keimscheibe hervorstülpen. Die Betrachtung der etwas älteren Stadien (Fig. 14, 16) zeigt, dass an der Oberfläche der Pflanze die eigenthümlichen Canäle und Vertiefungen entstehen. Diese Canäle und Vertiefungen entstehen dadurch, dass einige neben einander liegende Zellen sich nicht emporstülpen, von den benachbarten Zellen überholt werden und den Boden dieser Vertiefungen bilden. Diese Bildungen sind anfänglich ziemlich gross und unregelmässig, werden nach und nach kleiner und kleiner, endlich bekommen sie eine ganz regelmässige Form, die der Form der jungen Athemhöhlen ganz ähnlich ist.

Bei den noch älteren Stadien verschwinden sie gänzlich und die Athemhöhlen entstehen erst in einiger Entfernung von der Scheitelregion.

Die junge Aussaat der Plagiochasmasporen wurde ins Halbdunkel gestellt und nach einiger Zeit untersucht. Weitaus die grösste Zahl der jungen Pflänzchen hatte ganz normales Aussehen und nur vereinzelt konnte man solche treffen, bei denen die Scheitelzelle zum Schlauche auswuchs. Da der Vorkeim der Plagiochasma sehr rasch zur vollkommenen Pflanze übergeht, so ist es schwer eine solche Aussaat zu bekommen, bei der die Mehrzahl der Pflänzchen noch die zweischneidige Scheitelzelle hatte, d. h. noch Vorkeime darstellte.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0366-2

(Bei der Preissia wächst der Vorkeim verhältnissmässig lange mit der zweischneidigen Scheitelzelle.) Durch diesen Umstand erkläre ich mir warum nur bei einigen Vorkeimen die Scheitelzelle in einem Schlauche auswuchs. Desshalb scheint es mir die Analogie mit Preissia zu berechtigen.

Es war schon früher die Analogie zwischen Brutkörnchen und Sporen hervorgehoben. Die Pflanze, welche die Brutknospen zu produciren im Stande ist, besitzt sie doch nicht immer. Von welchen Ursachen die Brutknospenbildung abhängt, das wissen wir nicht. Die Versuche, welche ich mit Metzgeria furcata unter verschiedenen äusseren Einflüssen angestellt habe, um einige Beziehungen zwischen der Bildung der Brutknospen und den Wirkungen äusserer Einflüsse zu finden, haben kein Resultat ergeben.

Es bleibt noch zu erwähnen übrig eine noch von Nees ab Esenbeck betonte Beziehung zwischen der Fructification und der Bildung der Brutknospen. Diese Beziehung besteht darin, dass in der Regel nur die sterilen Pflanzen die Brutknospen bilden.

Unter allen Lebermoosen, die Brutknospen bilden, ist Metzgeria furcata besonders merkwürdig. Dieses Lebermoos beweist durch die Bildung der Brutknospen sehr anschaulich, dass jede Zelle, welche sich am Aufbau des Lebermooses betheiligt, unter gewissen Bedingungen im Stande ist, die ganze Pflanze zu reproduciren. Bei anderen Lebermoosen wurde vereinzelt beobachtet, dass die Zellen, welche sonst andere Functionen verrichten, doch gelegentlich die Pflanze reproduciren. So hat z. B. Leitgeb (Untersuchungen über Lebermoose Heft II) einen ähnlichen Fall bei Jungermannia bicuspidata beschrieben, wo die Zellen der Ventralseite des Stengels manchmal in Schläuche auswachsen, an deren Enden die Pflanze entsteht. In „Jugendzustand der Pflanze“ (Goebel, Flora 1886) ist ein Blatt von Lejeunia abgebildet, eine der Randzellen dieses Blattes hat einen Vorkeim gebildet.

Solche zerstreute Beobachtungen geben Anlass zur Vermuthung, dass die einzelnen Zellen aller Lebermoose, die sonst andere Functionen haben, unter gewissen Umständen die ganze Pflanze reproduciren können. Diese Fähigkeit ist schon lange für Laubmoose constatirt.

Es ist bekannt, dass die Zellen der abgeschnittenen Laubmoosblätter unter gewissen äusseren Bedingungen ein reichliches Prothonema mit Moosknospen erzeugen. Ueber diese Fähigkeit bei den Lebermoosen existirt nur eine Arbeit von Vöchting: „Ueber die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0367-8

Regeneration der Marchantieen". Vöchting hat gezeigt, dass die Marchantieen eine merkwürdige Fähigkeit zur Regeneration besitzen, oder es können, mit anderen Worten, die einzelnen Zellen der Marchantieen die ganze Pflanze reproduciren.

Als Versuchspflanze diente dem Vöchting hauptsächlich nur Lunularia vulgaris; deshalb schien es nicht überflüssig zu untersuchen, wie sich andere Lebermoose verhalten.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in dieser Arbeit zusammengestellt. Als Hauptresultat hat sich ergeben, dass alle Lebermoose sehr regenerationsfähig sind.

Die Untersuchungsmethode bestand darin, dass die ganze Pflanze in kleine Stücke zerschnitten und auf Torf- oder Gypsplatten cultivirt wurde.[1])

Torf und Gypsplatten wurden mit Nährstofflösungen durchtränkt. Nach diesen kurzen Bemerkungen gehen wir über zur Besprechung der Regeneration bei den einzelnen Arten der Lebermoose.

Anthoceros laevis.

Am einfachsten regenerirt sich Anthoceros laevis. Da die Ränder des Anthocerosthallus viele Vegetationspunkte besitzen, so wurden für die Untersuchung nur solche Stücke genommen, die aus dem Thallus ausgeschnitten wurden. Nach einiger Zeit fangen einige Zellen, vorzüglich in der Nähe der Apicalschnittfläche[2]) und der abgeschnittenen Ränder an, sich über die Fläche des Thallus auszustülpen und zu theilen. Weitaus die grösste Zahl der sich regenerirenden Zellen findet sich an der Unterseite. Auf der Oberseite kann man nur zerstreut die sich theilenden Zellen treffen. Die zwei ersten verticalen sich rechtwinkelig schneidenden Wände theilen die Zelle in vier Tochterzellen. Gleich darauf treten Querwände parallel der Fläche des Thallus auf (Fig. 17). Die ersten Wände schneiden sich gewöhnlich rechtwinkelig und die junge Sprossanlage besteht meistens aus rechteckigen Zellen. Eine der Randzellen

---

1) Bei foliosen Jungermannien wurden die abgeschnittenen Blätter cultivirt.

2) Es sei hier bemerkt, dass Anthoceros gewöhnlich die rundliche, etwas krause Gewebeplatten darstellt. Der Rand des Thallus hat viele Vegetationspunkte. Die Pflanzen, welche ich für meine Versuche genommen, wurden aus Italien geschickt und hatten während der Reise etwas gelitten. Sie wuchsen schlecht und haben lange, schmale Sprosse gebildet, die wenige Vegetationspunkte vornehmlich am Vorderende besitzen. Desswegen spreche ich von dem Apicalende.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0368-4

der Anlage bildet sich zur Scheitelzelle des Sprosses um. Figur 17 stellt im optischen Längsschnitte eine junge Sprossanlage dar. In der Scheitelzelle v ist schon die erste Theilungswand eingetreten. Die Scheitelzelle ist gewöhnlich sehr frühzeitig schon angelegt. Die jungen Sprosse wachsen ziemlich langsam und stellen anfangs sehr schmale ($^1/_2$ mm) lange Sprosse dar, welche sich nach dem Lichte hin zu krümmen. Wie die Sprosse bezüglich der Ober- und Unterseiten orientirt sind, ob immer die Unterseite des Adventivsprosses die Fortsetzung der Unterseite des Thallus vorstellt, möchte ich nicht behaupten, da es nicht möglich war, bei den jungen Sprossen Ober- und Unterseite zu unterscheiden, da die Rhizoiden und Schleimspalten an der Unterseite viel später auftreten, zu einer Zeit, wenn die Sprosse schon ziemlich lang, gekrümmt und tordirt sind. Jedenfalls scheint mir die oben erwähnte Vermuthung als richtig. Jedes Stück des Thallus erzeugt eine sehr grosse Zahl von Adventivsprossen. Nach einiger Zeit sind die Thallusstücke buchstäblich mit einer Schaar junger Sprosse bedeckt.

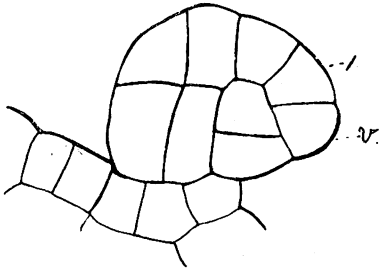


Fig. 17. (415/1)
Ein junger Adventivspross im optischen Durchschnitt. V Scheitelzelle; 1 das erste Segment.

Marchantieen.

Aus dem Tribus der Marchantieen wurden Fegetella conica und Preissia commutata untersucht. Die Bildung der Adventivsprosse bei diesen Pflanzen geht ähnlich wie bei der von Vöchting beschriebenen Lunularia vulgaris von statten. Auf den Thallusstücken, die auf Torf gelegt und genügend feucht gehalten wurden, bemerkt man schon nach dem Verlaufe von vier bis fünf Tagen den Anfang der Regeneration. Die Zellen der Unterseite, nämlich des Rindengewebes, die in der Nähe von der Apicalschnittfläche liegen, fangen sich zu theilen an. Jede Zelle theilt sich in vier Zellen, durch die zwei verticalen Wände. In vier dieser Tochterzellen entstehen bald Querwände senkrecht und parallel zur Fläche des Thallus. Da gewöhnlich viele neben einanderliegende Zellen sich zu regeneriren anfangen, so ist der regelmässige Verlauf der Theilungswände sehr bald gestört, wegen des Druckes, den die sich regenerirenden, stark wachsenden und über die Oberfläche hervorstülpenden Zellen gegen einander üben. Nach

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0369-2

einiger Zeit ist es nicht mehr möglich, zu erkennen, welche Zellen von einer Mutterzelle stammen. Nach den ersten radialen Theilungen treten auch tangentiale auf und die sich theilenden Zellen bilden einen mehr oder weniger cylindrischen Gewebehöcker. In dieser Zeit besitzt die Anlage des zukünftigen Sprosses keine Dorsiventralität und ist durchaus radiär gebaut. Die Dorsiventralität erscheint gleichzeitig mit der Bildung der Scheitelregion. Die Vegetationsregion bildet sich am Gipfel des Höckers an der von der Apicalschnittfläche abgekehrten Seite. Diese Region besteht aus einigen nebeneinander liegenden prismatischen Zellen, die viereckige Form, von oben gesehen, haben. Diese Zellen bilden abwechselnd Segmente nach Dorsal- und Vertralseiten. Die Dorsal- und Vertralseiten sind immer so orientirt, dass die Unterseite des alten Thallus und Adventivsprosses zusammenfallen. Gleich nach der Bildung der Scheitelregion erscheinen auch aus Zellen der Ventralseite die Schuppen, die anfangs rudimentär und nur aus einigen Zellen gebaut sind. Die Theile des jungen Sprosses, die nach links und rechts ausserhalb der die Dorsal- und Ventralseite verbindenden Linie liegen, wachsen viel rascher als die Scheitelregion; deswegen kommt bald eine Ausbuchtung zu Stande und von jetzt an nimmt die Scheitelregion durchaus normales Aussehen an. Die Athemhöhlen sind als Grübchen sehr früh angelegt. Die Unterseite des jungen Adventivsprosses wächst rascher als die Oberseite, desshalb krümmt sich der Spross und seine Oberseite kommt ins Licht. Von diesem Moment an kommt der Spross in die natürliche Lage, wächst rasch in die Breite und unterscheidet sich bald gar nicht mehr von der fertigen Pflanze. Aus einem Stücke entstehen gewöhnlich bei der Apicalschnittfläche vier bis fünf Sprosse.

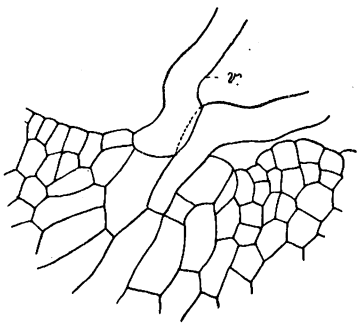


Fig. 18. (415/1)
Preissia commutata. Scheitel eines Vorkeims. V die abgeschnittene Scheitelzelle. Das der Scheitelzelle nächst liegende Segment ist zum Keimschlauch ausgewachsen.

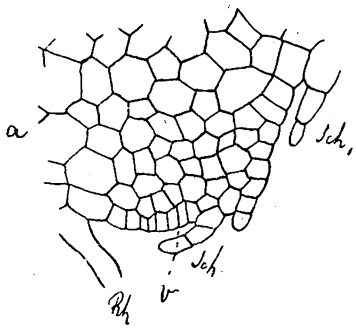
Die Entwickelungsgeschichte der Adventivsprosse von Preissia weicht von derjenigen der Fegatella nur insoweit ab, als sich hier immer nur ein Spross bildet. Zwei Adventivsprosse entstehen nur in dem Falle, wenn die Apicalschnittfläche knapp hinter den Thallusverzweigungen verläuft. Ich habe auch die Regeneration bei den Vorkeimen der Preissia untersucht. Wie früher gezeigt war, kann die

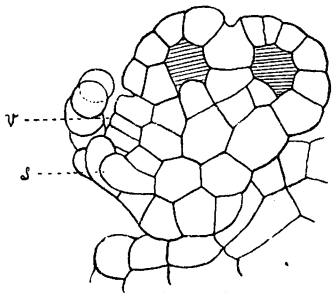
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0370-3

zweischneidige Scheitelzelle des Preissiavorkeims genöthigt werden zu einem Schlauche auszuwachsen. Bei den auf solche Weise behandelten Pflanzen ist es leicht, nur die Scheitelzelle abzuschneiden. Nach einiger Zeit wächst das jüngste Segment zum Schlauch aus, der am Ende einschwillt und eine aus vier Zellen bestehende Scheibe bildet (Fig. 18). Eine der vier Zellen wächst zum Vorkeime aus, es wiederholen sich also ähnliche Vorgänge, wie bei der Keimung der Preissiasporen. Da diese Cultur zufällig in die Halbdunkelheit gestellt wurde, so konnte die neben der abgeschnittenen Scheitelzelle liegende Zelle in einem Schlauch nur wegen Lichtabschluss auswachsen. Wie sich die Keimpflänzchen von Preissia am Lichte regeneriren, konnte ich nicht untersuchen, da wegen vorgerückter Jahreszeit keine Spore mehr gefunden werden konnten.

Corsinia marchantioides.

Corsinia steht in Bezug auf die Regeneration den Marchantieen sehr nahe. Die Adventivsprosse entstehen auf den Thallusstücken immer knapp bei der Apicalschnittfläche. Hier fing die ganze Zone von Zellen der Mittelrippe, die an der Unterseite dicht an der Apical-





Corsinia marchantioides.

Fig. 19. (415/1)
Ein Querschnitt durch den jungen Adventivspross. V Scheitelregion; Sch Schuppen; a Apicalende des Stückes.

Fig. 20. (415/1)
Ein junger Adventivspross an dem Assimilationsgewebe; linke Hälfte: Oberflächenansicht; rechte Hälfte: optischer Querschnitt. V Vegetationsregion; S Schuppen.

schnittfläche liegen, an, sich zu theilen. Desswegen entsteht bald an der Mittelrippe ein fast ununterbrochener Gewebewulst, der sogar mit blossem Auge wegen seiner frischgrünen Farbe sichtbar ist.

Dieser Gewebewulst besteht, wie aus den Querschnitten (Fig. 19) klar ist, aus sehr vielen jungen Anlagen der Adventivsprosse. Diese

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0371-9

Anlagen bilden noch, so lange sie jung sind, eine Scheitelregion. Die Vegetationsregion geht aus einer oberflächlichen Zelle der Anlage hervor.

Aus diesen vielen Adventivsprossen gelangen nur wenige, gewöhnlich vier bis fünf, zur völligen Entwickelung. Die Unterseite des jungen Adventivsprosses, welche, wie bei Fegatella und Preissia, unmittelbar die Fortsetzung der Unterseite des Thallusstückes vorstellt, wächst rascher und der Spross biegt sich nach oben, so dass seine Oberseite ins Licht kommt. Jetzt wächst der junge Spross viel üppiger und gewinnt bald sein normales Aussehen. Bei den Thallusstücken der Corsinia regenerirt sich gewöhnlich das Rindengewebe. Doch sind andere Gewebearten auch regenerationsfähig. Das Assimilationsgewebe, welches von dem Rindengewebe durch den der Oberfläche parallelen Schnitt abgetrennt und in die passenden Wachsthumsbedingungen gebracht ist, erzeugt bald zahlreiche Adventivsprosse, welche von den Zellen der Luftkammerwände gebildet sind.

Oefters merkt man, besonders wenn die abgeschnittene Schicht des Assimilationsgewebes ziemlich dünn ist, die Bildung der Adventivsprosse ausgehend von den Epidermiszellen.

Das Assimilationsgewebe von Corsinia besteht bekanntlich aus einer Reihe der Luftkammern, die durch die einschichtigen Wände von einander getrennt und öfters in zwei Stöcken angeordnet sind. Gewöhnlich bilden sich die Sprosse an der Stelle, wo zwei Wände sich treffen.

Jeder Spross geht aus einer Zelle hervor. Die Zelle theilt sich durch tangentiale und radiale Wände und bildet einen mehr oder weniger rundlichen, aus wenigen Zellen bestehenden Körper: die Anlage des Sprosses (Fig. 20).

Diese Anlagen stülpen sich entweder über die Oberfläche des Schnittes hervor oder sind meistens zunächst in die Luftkammern eingeschlossen. Infolge dessen bildet sich die Scheitelregion auf verschiedenen Seiten der Anlage, ohne Beziehung zur Ober- und Unterseite, dem Apical- und Basalende des Gewebestückes. Wahrscheinlich sind in diesem Falle die Raumverhältnisse bestimmend. Gleich nach der Bildung der Scheitelregion wachsen die Ventralsegmente zu den Schuppen aus und gleichzeitig erscheinen die Athemhöhlen. Die Figur 20 stellt z. B. einen sehr jungen Spross dar, bei dem man schon zwei grosse primäre und eine kleine secundäre Athemhöhlen wahrnehmen kann. Nach zwei Wochen sind schon die Stücke des

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0372-5

Assimilationsgewebes mit den zahlreichen Adventivsprossen bedeckt, welche an ihrem Grunde viele Rhizoide bilden, und es stellt bald jeder eine selbständige Pflanze dar, da das sie verbindende Assimilationsgewebe zu Grunde geht.

Riccien.

Aus der Tribus der Riccien wurden Riccia crystallina, natans und fluitans untersucht. Die Stücke des Thallus der R. fluitans wurden schwimmend auf Wasser, die der Riccia natans und crystallina auf Torf cultivirt.

Bei allen diesen Riccien bilden sich bei der Regeneration die Adventivsprosse an der Unterseite des Thallus. Die Unterseiten der Riccia natans und fluitans sind mit Schuppen bedeckt. Die Unterschuppen von R. fluitans stellen zarte einschichtige Gewebelamellen vor, welche zur Unterseite fest angeschmiegt sind. Die Schuppen sind in einer Reihe angeordnet. Die Unterseite von R. natans ist mit kleinen, unregelmässig angeordneten Schuppen ganz bedeckt. Die Adventivsprosse bei diesen zwei Riccien entstehen unter den Schuppen, bei der R. natans unmittelbar an der Vorderfläche des Stückes, bei R. fluitans am Gewebe der Mittelrippe unter jeder Schuppe von der apicalen bis zur basalen Schnittfläche.

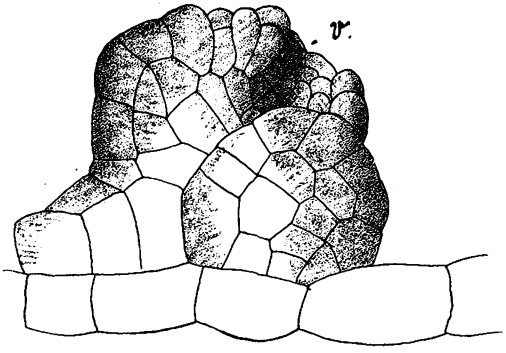
Weil das Abpräpariren der Schuppen grosse Schwierigkeiten macht, so konnte ich die ersten Stadien der Sprossentwickelung nicht untersuchen.

Die jungen Sprosse kommen unter den Schuppen schon mit einer Vegetationsregion versehen hervor. Die Sprosse von R. natans biegen die sie bedeckende Schuppe zurück, die der R. fluitans brechen durch. Die R. fluitans ist in dieser Hinsicht sehr interessant, dass die Bildung der Adventivsprosse von dem Vorhandensein einer Unterschuppe abhängig ist. Dass bei R. natans die Adventivsprossen unter den Schuppen sich bilden, stellt nichts Merkwürdiges dar, da es hier nicht anders sein kann, weil die ganze Unterseite mit Schuppen bedeckt ist. Bei der R. fluitans stehen die Unterschuppen ziemlich weit von einander und trotzdem wurde die Entwickelung des Sprosses aus dem Gewebe zwischen den zwei Unterschuppen höchst selten beobachtet. Die Ursache dieses Zusammenhanges ist für mich nicht klar. Die Schnitte durch den Thallus zeigen, dass das Gewebe unter den Schuppen dem Gewebe, welches zwischen den Schuppen liegt, durchaus gleich gebaut ist.

Jeder Adventivspross der Riccia crystallina entwickelt sich aus einer Zelle der Mittelrippe. Die Zelle theilt sich anfangs wie bei

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0373-1

allen vorher schon besprochenen Lebermoosen in vier Zellen, dann treten Querwände auf und es bildet sich ein mehr oder weniger ovaler Gewebehöcker. Die Stelle, wo die Scheitelregion erscheint, ist nicht bestimmt, d. h. die Scheitelregion kann liegen an jeder Stelle der Anlage (Fig. 21). Zuweilen kann man wahrnehmen, dass sich die Scheitel-



Riccia crystallina.

Fig. 21. (415/1).
Ein junger Adventivspross, der an der Unterseite des Thallusstückes sitzt. V Scheitelregion.

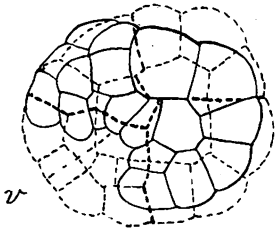


Fig. 22. (415/1)
Eine Sprossanlage von oben. Die punktirten Linien stellen das Bild bei etwas tieferer Einstellung dar.

region aus dem einen der vier Segmente bildet (Fig. 22). Anfangs ist die Scheitelregion anders gebaut als bei den ganz erwachsenen Pflanzen. Auf der Dorsalseite ist nämlich keine Furche vorhanden (Fig. 21). Die Scheitelregion liegt an der Unterseite in einer kleinen Einbuchtung und besteht aus einer oder zwei Zellen. Nach einiger Zeit bildet sich auch eine Dorsalfurche, da die Segmente stärker an der Unterseite als an der Oberseite wachsen. Ein Stück des Thallus erzeugt gewöhnlich viele Adventivsprosse, die an der Mittelrippe von der apicalen bis zur basalen Schnittfläche ansetzen.

Die foliosen Jungermannien.

Die foliosen Jungermannien stimmen in dem Verlauf der Regenerationserscheinungen mit einander ziemlich überein. Die Blätter eignen sich am besten für die Untersuchung. Die Stücke des Stengels stellen kein günstiges Untersuchungsobject desshalb vor, da die Mehrzahl der Jungermannien (Leitgeb's Untersuchungen etc. Heft II) viele ruhende Vegetationspunkte am Stengel besitzt, welche sich nach der Zerstückelung des Stengels entwickeln.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0374-6

Die jungen Pflänzchen, welche sich aus den Blattzellen entwickeln, sind am Blatte ohne irgend eine Beziehung zur Spitze und Basis angeordnet. Bei einigen Lebermoosen liegen die Zellen, welche die Pflanze erzeugen, in einiger Entfernung von einander, bei anderen regenerirt sich ein ganzer Complex neben einander liegender Zellen (Fig. 23).

Bei allen Jungermannien bildet die sich regnerirende Zelle anfangs einen Zellkörper, ähnlich einem Vorkeime. Aus einer Zelle dieses Vorkeims geht die Scheitelzelle der Pflanze hervor. Die Sprossentwickelung aus den Blattzellen der Jungermannien ähnelt in einigen Zügen der Entwickelung der Pflanze aus ihren Sporen; z. B. sind die Vorkeime, welche aus den Zellen des Blattes von Madotheca oder Frullania entstehen, den Sporenvorkeimen durchaus gleich; die Art der Pflanzenentwickelung aus diesen beiden Gebilden verhält sich ebenso. Gewiss stellt der Blattvorkeim [1]) immer einen Zellkörper vor, die Sporenvorkeime — sehr oft Zellfäden. Aber die jungen Pflänzchen, die aus den Blattzellen hervorgekommen sind, stimmen in der Form ihrer rudimentären Blätter, in dem späteren Auftreten der Amphigastria mit den jungen Sporenkeimlingen überein. Es bleibt also nur ein Unterschied in der Form der Vorkeime. Wir wissen, dass viele Jungermannien Sporen bei ihrer Keimung oder Zellfäden, oder Zellfläche, einige sogar Zellkörper zu bilden im Stande sind (z. B. Alicularia). Es geht daraus hervor, dass die Form von Vorkeime dieser Lebermoose sehr variabel ist. Die Form des Vorkeims bleibt für eine Jungermannia nicht immer gleich und hängt vielmehr von äusseren Einflüssen ab, von Licht, Schwerkraft etc. Desswegen

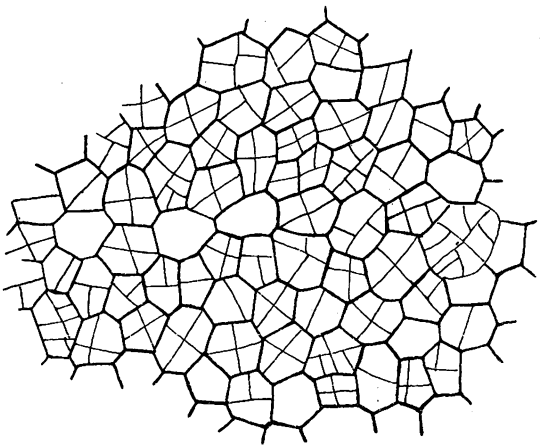


Fig. 23. (415/1)
Plagiochila asplenioides. Ein Stück des Blattgewebes
Fast sämmtliche Zellen sind in Theilung begriffen.

1) Es sei hier erwähnt, dass die Versuche, prothonemaartige Blattvorkeime durch die Cultur im Halbdunkel hervorzurufen, kein Resultat erwiesen haben.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0375-2

scheint es mir gerechtfertigt zu sein die Regenerationserscheinungen bei den foliosen Jungermannien als Analogon der Keimung von Sporen zu betrachten. Es war schon früher erwähnt, dass fast sämmtliche Zellen des Blattes einiger Jungermannien sich zu regeneriren anfangen. In diesem Falle bleiben viele Sprossanlagen auf jüngeren Entwickelungsstadien stehen.

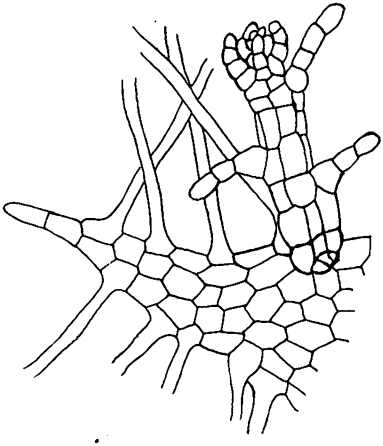


Fig. 24. (415/1)
Lophocola bidentata. Ein Blattzipfel mit Adventivpflänzchen.

Bei Chilsocyphus polyanthus und Plagiochilla asplenioides wachsen manchmal einige Zellen der Blattfläche zu Rhizoiden aus; dann reproduciren fast sämmtliche neben diesen Rhizoiden liegende Zellen die Pflänzchen. Die Ursache dieser Erscheinung ist klar. Die Rhizoiden ziehen aus dem Torf die Nährstoffe aus und auf Kosten dieser Nährstoffe kann ein ausgiebiger Wachsthumsprocess stattfinden. Ueberhaupt die abgeschnittenen Blätter fast sämmtlicher Jungermannien erzeugen ganze Mengen von Rhizoiden (Fig. 24). Jetzt kommen wir zur näheren Betrachtung der Regenerationsvorgänge bei den Jungermannien.

Frullania dillatata und Madotheca platyphilla.

Die Regenerationserscheinungen bei Frullania und Madotheca vollziehen sich ganz ähnlich. Einige Zellen des abgeschnittenen Blattes theilen sich erst durch die zwei zur Blattfläche senkrechten sich rechtwinkelig schneidenden Wände in vier Zellen. Dann treten in diesen Zellen Querwände parallel der Blattfläche auf, so dass aus der Mutterzelle jetzt acht Zellen hervorgegangen sind, welche in zwei Etagen über einander liegen. Die vier unteren Zellen bleiben ohne Veränderung und stellen Stielzellen des Sprosses dar. Jede der oberen Zellen theilt sich ziemlich regelmässig. Als das Resultat dieser Theilung kommt ein ovaler aus vielen Zellen bestehender Körper (Fig. 25) zu stande, der dem Vorkeime der betreffenden Jungermannien ganz ähnlich ist. Bei Frullania wachsen

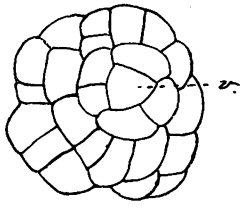


Fig. 26. (415/1)
Madotheca pl. Ein Vorkeim von oben. V Scheitelzelle.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0376-8

einige Zellen des Vorkeims zu den Rhizoiden aus. Eine der äusseren Zellen des Vorkeims bildet sich zu einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle um (Fig. 25 v). Schon die ersten Segmente dieser Scheitelzelle (Fig. 26) bilden Blätter, welche ziemlich vollkommen sind und aus drei Theilen bestehen. Die Amphigastria treten später auf. Bei Madotheca bemerkt man öfters, dass aus einem Vorkeime zwei Sprosse hervorgehen können.

Jungermannia Mülleri.

Viele Zellen der abgeschnittenen Blätter von Jungermannia Mülleri bilden anfangs die Vorkeime, welche denjenigen der Madotheca ähnlich sind, nur bestehen sie aus wenigen Zellen. Einige Zellen des Vorkeims wachsen zu Rhizoiden aus (Fig. 28). Die ersten zwei Querwände sind orientirt wie bei Madotheca, d. h. die Mutterzelle des Sprosses besteht jetzt aus vier Zellen, die als Kreisquadranten angeordnet und über die Blattfläche hervorgestülpt sind. Wie die darauffolgenden Theilungen verlaufen und wie die Scheitelzelle sich bildet ist aus Figur 29 ersichtlich. Nur das fünfte oder sechste Segment bildet Blätter (Fig. 30). Die allerersten Blätter haben schon die Form der Blätter von erwachsenen Pflanzen, nur sind sie erheblich kleiner.

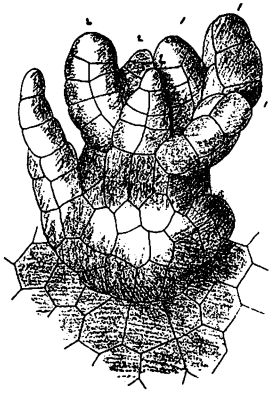


Fig. 27. (415/1) Ein junges Adventivpflänzchen, das am Blattgewebe sitzt.

Plagiochilla asplenioides.

Ganz ähnlich geht der Regenerationsprocess bei Plagiochilla von statten. Auch hier bildet sich eine Scheitelzelle nach Art von Jungermannia Mülleri. Nur darin liegt ein Unterschied, dass schon die jüngsten Segmente die Blätter produciren, welche anfangs nur aus einer Längsreihe von Zellen bestehen.

Plagiochilla zeichnet sich von allen anderen Jungermannien durch massenhaftes Vorkommen der Knospen an den Blättern aus. Die Figur 23 stellt z. B. ein kleines Stück des Blattgewebes dar, an dem fast sämmtliche Zellen in Regeneration begriffen sind.

Lejeunia serpilifolia.

Die abgeschnittenen Blätter von Lejeunia produciren die Pflänzchen meist aus den Randzellen. Die Randzelle stülpt sich über den Blatt-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0377-4

rand hervor, theilt sich durch eine dem Blattrande parallele Wand. Die untere Zelle bildet die Stielzelle des Vorkeims und bleibt unge-

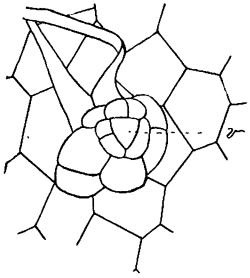
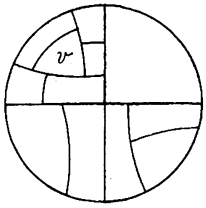
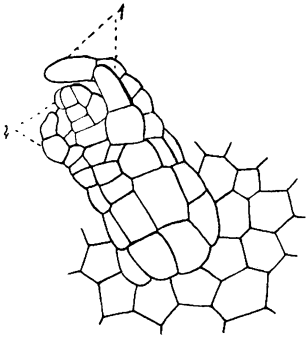


Fig. 28. (415/1)
Ein Stück des Blattgewebes mit einem Vorkeime. V Scheitelzelle.

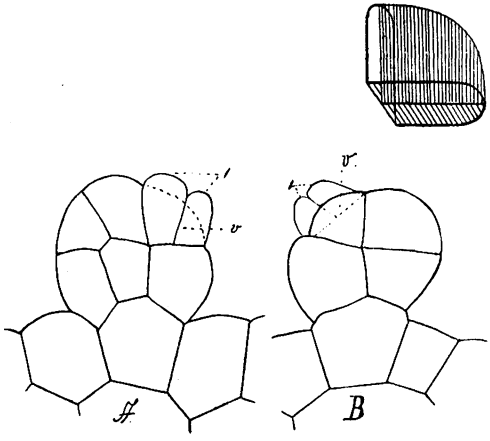


Jungermannia Mülleri.
Fig. 29.
Das Schema der Theilungen des Vorkeims.
V Scheitelzelle.



(Fig. 30. (415/1)
Die junge Advenitvpflanze. 1 und 2 das erste und zweite Blatt.

theilt oder es tritt in ihr eine verticale Wand auf. Die obere Zelle theilt sich durch zwei verticale Wände in vier Zellen in denen Querwände



Lejeunia serpyllifolia.
Fig. 31. (415/1)
A Ein junger Vorkeim. B derselbe Vorkeim um 180° gedreht. V Scheitelzelle.

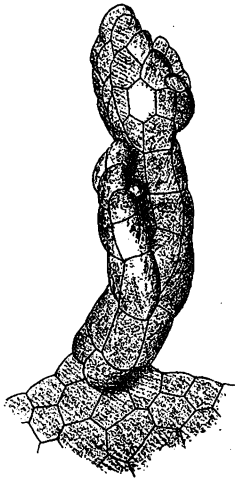


Fig. 32. (415/1)
Ein junges Adventivpflänzchen.

auftreten. In einer dieser vier Zellen entsteht eine zur Blattfläche parallele Wand, welche diese Zelle in zwei dreiseitig pyramidale

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0378-9

Zellen theilt, von denen eine zur Scheitelzelle wird (Fig. 31). Schon das erste Segment der Scheitelzelle producirt ein Blatt, welches sehr rasch wächst und umgibt von allen Seiten die junge Knospe (Fig. 32).

Chiloscyphus polyanthus und Lophocolea bidentata.

Die Bildung der Pflänzchen aus den Blattzellen der betreffenden Jungermannien unterscheidet sich von allen anderen dadurch, dass hier eine aus vier auf gewöhnlicher Weise gebildeten Zellen sehr rasch die Scheitelzelle bildet (Fig. 33). Dabei bleiben die drei anderen Zellen meistens ungetheilt (Fig. 33). Manchmal bemerkt man bei Chiloscyphus, dass die in der Theilung begriffenen Zellen statt eine Adventivknospe zu bilden, zwei bis drei Rhizoide produciren ohne sich weiter zu entwickeln.

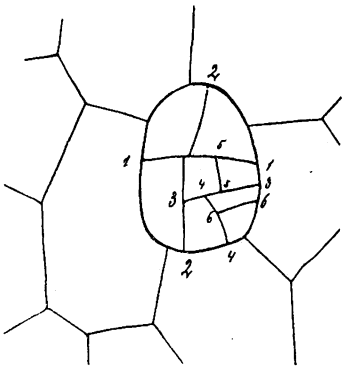


Fig. 33. (415/1) Chiloscyphus polyanthus. Ein Stück des Blattgewebes mit einem Vorkeim. (Etwas schematisirt.) 6 6 4 Scheitelzelle.

Haplomitrium Hookeri.

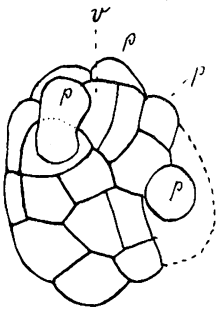
Ich habe von Herrn Prof. Goebel ein Exemplar dieser seltenen Pflanze bekommen. Dieses Pflänzchen war in einer lange vernachlässigten Cultur gefunden.

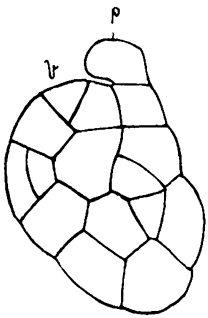
Der Vegetationspunkt war, wie es scheint, abgestorben, und die Blätter trugen Adventivknospen. Dieses Pflänzchen wurde in Stücke zerschnitten und auf Torf cultivirt. Jedes Stammstück hat viele Sprosse erzeugt, welche interkalar entstanden sind. (Die Entstehungsgeschichte von solchen Sprossen ist von Leitgeb beschrieben. Unters. üb. Lebermoose H. III p. 71).

Die abgeschnittenen Blätter von Haplomitrium sind auch regenerationsfähig. Der Regenerationsprocess geht hier bedeutend langsamer als bei den anderen Lebermoosen. Die Zellen des Blattes, die vorwiegend in der Nähe von Blattzähnen liegen, theilen sich anfangs in vier Zellen, wie auch bei anderen Jungermannien. In diesen vier Zellen treten Querwände auf und es bildet sich ein rundlicher Vorkeim (Fig. 34). Der Stiel, durch den dieser Vorkeim mit dem Blattgewebe verbunden ist, besteht gewöhnlich aus zwei bis vier Zellen. Eine der Zellen dieses Vorkeims wird zur Scheitelzelle (Fig. 34, 35). Die Scheitelzelle hat, von oben gesehen, die Form

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0379-8

eines gleichseitigen Dreiecks und bildet auf drei Seiten Segmente. Jedes Segment trägt eine kolbenartige Papille (Fig. 34). Innerhalb sehr langer Zeit bilden die Segmente nur solche Papillen; desswegen scheint der junge Spross den unbeblätterten Sprossen, welche bei dieser Pflanze oft vorkommen, sehr ähnlich.





Haplomitrium Hookeri.

Fig. 34. (415/1) Ein Vorkeim. V Scheitelzelle; p Papillen.

Fig. 35. (415/1) Optischer Durchschnitt durch einen Vorkeim. V Scheitelzelle; p Papille.

Die Blätter entwickeln sich ganz allmählich. Die älteren Segmente haben mehr entwickelte Blätter. Anfangs theilt sich die Zelle, welche die Papillen trägt, nach Art einer zweischneidigen Scheitelzelle in drei Zellen (Fig. 37), und bleibt auf diesem Entwickelungsstadium stehen. Die folgenden Blätter entwickeln sich mehr vollkommen, indem sie durch diese zweischneidige Scheitelzelle (Fig. 36, 37, 38, 39) wachsen. Die Papille sitzt immer an der Scheitelzelle.

Es bleibt bei den ganz erwachsenen Blättern keine Spur von dieser Papille.

Die oben beschriebenen Versuche beweisen sehr klar, in wie hohem Grade die Lebermoose regenerationsfähig sind. Fassen wir die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen mit Beziehung auf die Arbeit von Vöchting (Ueber Regeneration u. s. w.) zusammen, so sehen wir, dass fast alle morphologisch-differenzirten Organe der Lebermoose (Thallus, Blätter, Inflorescenzen, Infloreszensstiel, Brutbecher, Brutknospen, Vorkeime etc.) unter gewissen Umständen regenerationsfähig sind. Bei der Untersuchung stellt sich heraus, dass fast alle anatomisch-differenzirten Gewebearten eine Rolle dabei spielen können.

Die Zellen des Blattparenchyms der Rindenschicht, des Assimilationsgewebes etc. reproduciren unter gewissen Umständen die Pflanze. Wie erstaunlich die Lebenszähigkeit bei diesen zarten Pflänzchen ist, zeigt sehr anschaulich folgender Versuch von Vöchting (Unters. über Leberm. etc. Sep.-Ab. p. 15): „Ein Stück aus der Mittelfläche eines kräftigen Thallus von Lunularia wurde mit einem scharfen Messer auf einer glatten Korkplatte so fein zerschnitten, dass die Theilstücke

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0380-9

schliesslich einen grobkörnigen Brei darstellten. Die grössten Stücke mochten etwa die Grösse eines halben Cubikmillimeter haben, während die kleinsten erheblich kleiner waren. Dieser Brei wurde auf feuchtem Sande ausgebreitet und vor störenden äusseren Einflüssen möglichst geschützt. Nach einiger Zeit wurden anfänglich einzelne, dann immer zahlreichere junge Sprosse sichtbar, und schliesslich ging eine ganze Schaar junger Sprosse aus der breiartigen Masse hervor. Die Untersuchung ergab, dass die weitaus grösste Mehrzahl der Stücke frisch geblieben und im stande gewesen war, Adventivsprosse zu erzeugen."

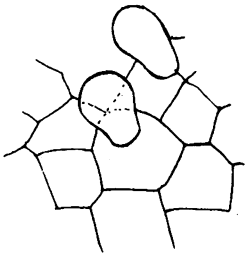


Fig. 36. (415/1)

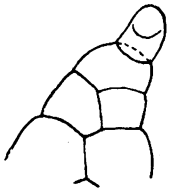
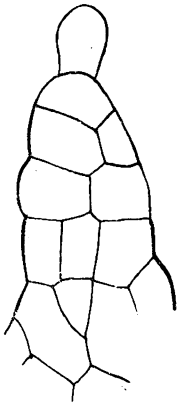
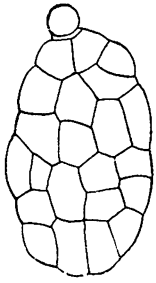


Fig. 37. (415/1)





Haplomitrium Hookeri.
Fig. 38. (415/1) Fig. 39.
Die aufeinander folgenden Stadien der Blattentwickelung.

Ich habe selber mehrmals das Vorkommen der Knospen an Blattfragmenten von Frullania beobachtet, welche nicht grösser als $^1/_8$ bis $^1/_4$ qmm waren und aus zehn bis zwanzig Zellen bestanden. Diese Versuche berechtigen zu folgendem Schluss: es kann jede einzelne Zelle aller Gewebe der Lebermoose unter gewissen Bedingungen ganzen Organismus wieder erzeugen. Der experimentelle Beweis dieser Thatsache ist wegen rein praktischen Schwierigkeiten, die für jedermann klar sind, kaum ausführbar. Vöchting kommt auch zu einem ähnlichem Schluss, wenn er nach Besprechung des vorhererwähnten Experiments schreibt: „Dieser Versuch zeigt klar, welcher Grad von Widerstandsfähigkeit gegen äussere Eingriffe dem Thallus unserer Pflanze eigen ist, welche Lebensenergie auch den kleinsten Zellcomplexen noch innewohnt. Hier lässt sich nahezu streng und vollgültig der Beweis führen, dass auch in jeder einzelnen vegetativen Zelle potentiell der ganze Or-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0381-5

ganismus erhalten ist; ja es dürfte nicht unmöglich sein, die Wahrheit dieses Satzes an unserer Pflanze unter geeigneten Bedingungen experimentell direct zu beweisen" (l. g. 16). Dieser Schluss kann desto mehr berechtigt sein, weil wie wir schon gesehen haben, nicht ein Complex von Zellen, sondern meist eine einzelne Zelle bei der Regeneration der Gewebestücke die Pflanze reproducirt.

Es liegen keine Gründe vor, dass diese Zelle sich anders verhält, wenn sie aus dem Verbande mit den anderen Zellen ausgelöst wird.

Also besitzt fast jede einzelne Zelle der Lebermoose die bei dem gewöhnlichen Lebensverlauf latente Eigenschaft, den ganzen Organismus wieder zu erzeugen. Diese latente Eigenschaft gelangt nur unter gewissen Bedingungen zum Ausdruck. Worin diese Eigenschaft bestehen mag, sei dahin gestellt. Wir wissen, dass alle Zellen, welche einen Organismus aufbauen, in gegenseitigen Verhältnissen stehen. Die Function, welche sie im Organismus verrichten, ist einerseits durch ihre individuellen Eigenschaften, andererseits durch Einfluss von anderen Zellen bestimmt. So lange ein Organismus als Ganzes functionirt, bleiben gegenseitiger Zusammenhang und Beeinflussung in der ihn aufbauenden Zelle. Sind aber einmal die Functionen des Organismus gestört, so verschwindet mehr oder weniger auch der Zusammenhang zwischen den Zellen und die bis jetzt schlummernden Eigenschaften der Zelle können zum Vorschein kommen. Mit anderen Worten stehen die verschiedenen möglichen Functionen einer Zelle in Correlationsverhältniss. Das Aufhören einer dieser Functionen ruft die Thätigkeit einer anderen hervor.

Für das Stattfinden der Regeneration ist, ausser genügender Wärme und Feuchtigkeit, hauptsächlich auch die Gegenwart gewisser Mengen von Nährstoffen durchaus nothwendig. Bei normalem Lebensverlauf wandern die durch die Assimilationsthätigkeit gebildeten Nährstoffe zum Vegetationspunkte, wo die lebhafteste Theilung, Wachsthum und Neubildung der Pflanzenorgane und desshalb auch der grösste Verbrauch der Baumaterialien stattfindet.

Mit Abschneiden des Vegetationspunktes finden die plastischen Baustoffe keinen Verbrauch mehr; ihr Quantum vermehrt sich nach und nach durch die Assimilation, endlich sammeln sich Baustoffe in grosser Menge an und geben den Zellen das Material, auf deren Kosten die Regeneration stattfindet.

Die Nothwendigkeit der plastischen Baustoffe ergibt sich sehr klar aus folgenden Versuchen. Die abgeschnittenen Blätter von Lejeunia, Frullania, Radula und anderen Jungermannien wurden auf Torfstücke

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0382-0

gelegt und verdunkelt. Während der ganzen Versuchszeit waren die Culturen genügend feucht gehalten.

Nach $2^1/_2$ Monaten wurden die Culturen untersucht und es ergab sich, dass die Blätter abgestorben waren und keine einzige Knospe gebildet haben.

Das Unterbleiben der Regeneration in diesem Falle kann aus zweierlei Ursachen geschehen sein; entweder wegen Lichtabschluss, welches möglicherweise, ähnlich wie bei Bildung der Pflanze aus Vorkeime der Lebermoose, irgend eine specifische Wirkung auf Regenerationserscheinungen hat; z. B. als Erreger von gewissen chemischen Processen (nicht Assimilation), welche die für die Regeneration nöthigen Stoffe bilden, oder im Mangel an plastischen Baustoffen.

Für die Entscheidung dieser Frage wurde die Versuchsanstellung etwas verändert. Die abgeschnittenen Blätter der betreffenden Pflanzen wurden auf Gypsplatten, welche mit Nährstofflösung durchtränkt waren, gelegt. Die Cultur wurde unter die luftdicht verschlossene Glasglocke gebracht. Die Kohlensäure aus der Luft unter der Glocke wurde mittelst Kalilauge absorbirt. Die Glocke habe ich mit Adspirator und mit besonderem Apparat verbunden, wodurch es möglich war, zu jeder Zeit sich zu überzeugen, dass die Luft unter der Glocke keine Spur von Kohlensäure enthielt. Bei solcher Versuchsanstellung wurden die Pflanzen nur auf diejenige Menge der Baustoffe angewiesen, welche ihr Gewebe enthält. Die Assimilation wurde ausgeschlossen und die specifische Lichtwirkung konnte in die Erscheinung treten, da Licht ungehindert zutreten konnte. Nach Verlauf eines Monats wurden die Blätter untersucht und dabei wurde keine einzige Knospe gefunden. Aus diesem Versuche geht unzweifelhaft hervor, dass das Licht keinen specifischen Einfluss auf die Regeneration hat und das Unterbleiben der Regeneration nur wegen Mangel an Baustoffen geschah.

Die Stücke des Thallus von Fegatella conica, Preissia commutata, Pellia epiphylla, welche auf Torf cultivirt wurden, haben auch in der Dunkelheit lange, gewundene, etiolirte Sprosse gebildet.

In der kohlensäurefreien Luft produciren sie die kleine aber ganz normal gebaute Sprosse. Dieses abweichende Verhalten stellt nichts Merkwürdiges vor. Die Thallusstücke[1]) der obenerwähnten Lebermoose besitzen in genügender Menge Baustoffe, um einige schwache Sprosse zu erzeugen. Das zarte einschichtige Gewebe der Blätter

1) Die Thallusstücke waren ungefähr $^1/_2$—$^1/_4$ qcm gross.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0383-6

von Lejeunia etc. ist fast durchsichtig und enthält nur wenige Stärkekörner; das saftige, compacte Gewebe von Fegatella u. a. ist dagegen mit Stärke und anderen Baustoffen gefüllt. Es sei hier noch das Verhalten von Riccia fluitans erwähnt.

Die Thallusstücke der R. fluitans, welche auf Wasser schwammen und zugleich verdunkelt waren, gehen immer in sehr kurzer Zeit zu Grunde, ohne irgend eine Spur von der Regeneration zu zeigen. Die ebenso behandelten Stücke auf dem Wasser, aus dem Kohlensäure durch Kochen ausgetrieben war, haben in kohlensäurefreier Luft einige Adventivsprosse erzeugt. Mir scheint, dass man die Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache in dem raschen Verfall des Chlorophylls der Riccia in der Dunkelheit suchen muss.

Es besitzen nicht nur die verschiedenen Arten der Lebermoose verschiedene Regenerationsfähigkeit, sondern ist diese Fähigkeit bei einem und demselben Lebermoose in verschiedener Zeit verschieden. So z. B. regenerirt sich am Ende Januar und Februar Frullania dillatata sehr leicht und sehr rasch. Es genügte, den Vegetationspunkt abzuschneiden, um in 7—10 Tagen eine Menge von Adventivknospen auf den Blättern zu bekommen, obwohl gleichzeitig viele ruhende Sprossanlagen hervorkamen, wodurch die Pflanze wieder viele Vegetationspunkte bekam. In diesem Falle ist jene geringe Wachsthumshemmung schon hinreichend, um das Hervorkommen vieler Knospen zu erzeugen. Im Sommer fand bei dieser Pflanze nur selten eine Regeneration statt. Der Grund dieser Erscheinung liegt, wie mir scheint, nicht nur in ungleichen Mengen von Baustoffen in den Blättern im Frühjahr und Sommer (die Blätter enthalten im Sommer entschieden weniger Nährstoffe), sondern auch in besonderer hemmender Wirkung der Fructification auf die vegetativen Processe der Pflanze.

Es sei hier erinnert, dass auch zwischen Fructification und Production der Brutknospen ähnliche Beziehungen existiren. Die anatomisch-differenzirten Gewebearten eines und desselben Lebermooses verhalten sich in Beziehung auf die Regenerationsfähigkeit ganz verschieden.

Diese Erscheinung sieht man am besten bei der Regeneration des aus verschiedenen Geweben bestehenden Stückes irgend welchen Lebermooses. Zu den höchstentwickelten Lebermoosen gehören Marchantieen und einige Riccieen, z. B. Corsinia marchantioides. Wenn wir den Thallus von Corsinia in kleine Stücke zerschneiden und diese Stücke auf feuchten Torf legen, so entstehen in einiger Zeit an der Unterseite, aus der Mittelrippe einige Adventivsprosse.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0384-2

Diesen Versuch können wir beliebig oft wiederholen, immer regeneriren sich die Zellen der Mittelrippe. Um andere Gewebearten zur Regeneration zu bringen, muss man sie von dem Mittelrippegewebe abtrennen. Die Stücke des Thallus von Corsinia, die nur Assimilationsgewebe enthalten, regeneriren sich sehr reichlich. Dies ist auch der Fall mit der Epidermis.

Offenbar ist das Mittelrippegewebe mehr regenerationsfähig, als alle anderen Gewebearten bei den Lebermoosen. Es ist leicht erklärlich, warum das Assimilationsgewebe und die Epidermis sich nicht regeneriren können, so lange als sie im Zusammenhange mit dem Mittelrippegewebe bleiben, weil das Gewebe der Mittelrippe gleich Adventivsprosse, folglich auch Vegetationspunkte bildet, d. h. es bilden sich wieder Verbrauchstätten für Baustoffe und von diesem Augenblicke an kehren das Assimilationsgewebe und die Epidermis wieder in solche Lage wie bei der normalen Pflanze zurück. Durch dieselbe Ursache, d. h. durch Auftreten eines oder vieler Vegetationspunkte, erklärt sich die Erscheinung, dass nicht alle ganz gleichartigen Zellen des Blattes von Frullania oder eines anderen Lebermooses sich regeneriren und Knospen bilden können. Wegen der rein individuellen Verschiedenheiten theilen sich einige Zellen rascher als andere, welche entweder gar nicht regeneriren oder es bleibt ihr Regenerationsvermögen auf einem gewissen Stadium stehen.

Die verschiedene Regenerationsfähigkeit der verschiedenen Gewebearten kann von zwei Umständen abhängig sein. Die verschieden differenzirten Zellen können nicht gleich entwickelte latente Regenerationsfähigkeit besitzen; oder es ist diese Fähigkeit bei allen Zellen durchaus gleich. Der Unterschied liegt in anderen Zelleigenschaften, z. B. in dem Vorhandensein einer bestimmten Menge von Baustoffen, in der Dicke der Zellmembranen u. a. m.

Wir gehen jetzt zu den Ursachen über, welche für den Entstehungsort der Adventivsprosse maassgebend sind.

Bei foliosen Jungermannien, scheint es, ist die Bildung der Knospen am Blatte betreffs ihrer Stellung keinem Gesetze unterworfen. Die Zellen der abgeschnittenen Blätter von Madotheca oder Frullania regeneriren sich ohne irgend ein erkennbares Verhältniss zu ihrem Orte auf dem Blatte. Bei einigen, z. B. bei Lejeunia, sind die Randzellen reproductionsfähig; bei anderen findet sich der Regenerationsprocess nur bei den von einander getrennt liegenden Zellen; bei anderen regeneriren sich viele nebeneinander liegende Zellen (z. B. Plagiochilla Fig. 23). Hieraus geht hervor, dass der Ort der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0385-8

Regeneration bei foliosen Jungermannien nicht durch die Lage der Zelle, sondern durch individuelle Zelleneigenschaften bestimmt ist, welche für die Regeneration günstig sind. Anders verhalten sich die thallosen Lebermoose. Vöchting behauptet in seiner obenerwähnten Arbeit, dass zwischen Basis und Spitze der Marchantieen ein scharf ausgesprochener physiologischer Gegensatz herrscht, der darin besteht, dass nur die Spitze Adventivsprosse zu erzeugen fähig ist. Bei allen seinen Versuchen haben die Adventivsprosse sich von der Unterseite des Thallus knapp hinter der Apicalschnittfläche gebildet. Nur einmal hat Vöchting eine Ausnahme bemerkt: nämlich ein Stück des Lunulariathallus hat den Adventivspross aus der basalen Schnittfläche erzeugt. Aber nicht alle thallosen Formen folgen streng dem Gesetze der Bildung der Adventivsprosse bei der apicalen Schnittfläche. Die Stücke des Thallus von Preissia und Fegatella, welche senkrecht der Längsachse zerschnitten wurden, bilden gewöhnlich Sprosse auch knapp hinter der Apicalschnittfläche. Man kann aber auch öfters solche Fälle treffen, wo die Adventivsprosse fast bei der basalen Schnittfläche erscheinen. Noch abweichender verhalten sich die Theilstücke, bei welchen die Mittelrippe halbirt ist. An solchen Stücken bilden sich gewöhnlich viele Adventivsprosse längs der Mittelrippe. In vielen Fällen gelangen sogar die dem basalen Ende zunächst liegenden Sprosse früher zur Entwickelung.

Andere thallose Lebermoose folgen noch weniger diesem Gesetze.

In dieser Beziehung zeichnen sich Riccien besonders aus. Die Thallusstücke von Corsinia bilden allerdings Adventivsprosse dicht an der apicalen Schnittfläche, aber das Assimilationsgewebe, das durch den Schnitt parallel der Thallusfläche von dem Mittelrippegewebe getrennt ist, bildet, unter passende Vegetationsbedingungen gebracht, eine Menge von Adventivsprossen ohne erkennbare Beziehung zu dem Apical- und Basalende.

Die Riccia crystallina und fluitans bilden viele Adventivsprosse, die auf der ganzen Länge der Mittelrippe des Stückes sitzen.

Das Licht und die Schwerkraft haben keinen Einfluss auf die Bestimmung der Stelle, wo diese Neubildungen entstehen. Die Stücke von Fegatella, Preissia, Pellia, die auf die Torfplatte in gewöhnlicher Lage und umgekehrt gebracht wurden, haben doch immer an der Unterseite die Adventivsprosse gebildet. Aus den abgeschnittenen Blättern der foliosen Formen wachsen die Knospen an der beleuchteten und verdunkelten Seite hervor.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0386-4

Mit Riccia fluitans wurden viele Versuche angestellt, um den Einfluss des Lichtes und der Schwerkraft auf den Entstehungsort der Adventivsprosse zu ermitteln. Die Thallusstücke wurden auf das Wasser theils in gewöhnlicher, theils in verkehrter Lage gebracht und mittelst eines Spiegels von unten beleuchtet. Nach dem Verlaufe von anderthalb Wochen wurden die sämmtlichen Versuchspflanzen untersucht.

Die Ergebnisse sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Zahl der Versuchspflanzen		beleuchtet von der	Zahl der Adventivsproses an der	
			Oberseite	Unterseite
Der 1. Versuch	16	Unterseite	—	39
	2	Oberseite	—	5
Der 2. Versuch	16	Unterseite	—	81
	8	Oberseite	—	34
Summa	42			159

Also alle 42 Pflanzen haben insgesammt 159 Sprosse gebildet, alle von der Unterseite, ungeachtet der verschiedenen Lagen zur Schwerkraft und Lichtquelle. Dieser Versuch zeigt sehr anschaulich, dass der Ort der Regeneration nicht durch äussere Kräfte, etwa Licht, Schwere, sondern durch innere Zelleneigenschaften bestimmt wird. Ungeachtet der scheinbaren Unbestimmtheit der Stelle der Neubildungen bei den Regenerationserscheinungen der Lebermoose scheint mir doch eine bestimmende Ursache dafür vorzuliegen.

Ich glaube, dass die Richtung der plastischen Baustoffe in der unverletzten Pflanze den Ort der Regeneration in erster Linie bestimmt. Die Erklärung der Regenerationserscheinungen durch den Strom der Nährstoffe ist gar nicht neu. Schon alte Physiologen machten solche Annahme. Es ist gewiss, dass diese Annahme nicht alle Erscheinungen bei höheren Pflanzen ungezwungen erklären kann, doch ist in Bezug auf die Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen diese Annahme ganz ausreichend und desshalb scheint sie mir annehmbar zu sein.

Bei den unbeschädigten Pflanzen wandern normalerweise die Baustoffe zum Vegetationspunkte. Wenn der Vegetationspunkt abgeschnitten ist, so bewegen sich doch die Baustoffe in der alten Richtung, sammeln sich bei der apicalen Schnittfläche an und ermöglichen die Bildung der Regeneration. In zweiter Linie ist der Wundreiz maassgebend.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0387-9

Es ist bekannt, dass die Verletzungen einen Strom der Nährstoffe zu der Wunde und Neubildungen der Gewebe hervorrufen. Man kann als Wirkung des Wundreizes auffassen, dass die Stücke von Fegatella, bei denen die Mittelrippe halbirt wurde, die Adventivsprosse längs der Mittelrippe erzeugen. Durch die Wirkung des Baustoffstromes erklären sich ungezwungen die Regenerationserscheinungen bei dem Assimilationsgewebe von Corsinia. Das Assimilationsgewebe hat keinen continuirlichen Nährstoffstrom und deswegen sammeln sich die Baustoffe an vielen Stellen des Gewebes an und rufen Adventivsprossbildungen hervor.

Das wichtigste Ergebniss der vorliegenden Arbeit, kurz zusammengefasst, lautet folgendermassen:

1. Viele Arten der Lebermoose erzeugen Brutknospen oder Brutkörnchen, welche zur ungeschlechtlichen Vermehrung dienen; diese Gebilde stellen bezüglich der Art der Pflanzenentwickelung aus ihnen das Analogon der Sporen der betreffenden Lebermoose dar.

2. Das Licht hat einen bedeutenden Einfluss auf die Pflanzenentwickelung aus der Brutknospe.

3. Es besitzt fast jede Zelle der Lebermoose die unter gewöhnlichen Bedingungen latente Eigenschaft, die ganze Pflanze wieder zu erzeugen. Letztere Fähigkeit kommt eben nur unter gewissen äusseren Einflüssen zum Vorschein.

4. Diese Fähigkeit ermöglicht allen Lebermoosen ihre erstaunliche Lebenszähigkeit.

5. Die verschiedenen Gewebe zeigen diese Eigenschaft in verschiedenem Grade.

6. Die nothwendigste Bedingung für das Zustandekommen der Regeneration besteht in dem Vorhandensein einer gewissen Menge von plastischen Baustoffen.

* * *

Diese Untersuchung wurde im pflanzenphysiologischen Institut zu München ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Goebel für seine Unterstützung und nützlichen Rathschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05165-0388-5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: 79

Autor(en)/Author(s): Schostakowitsch Wl.

Artikel/Article: Ueber die Reproductions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. 350-384