Archegoniatenstudien.

 \mathbf{Von}

K. Goebel.

Hierzu Tafel I und 13 Text-Figuren.

6. Ueber Function und Anlegung der Lebermoos-Elateren.

In einem früheren Abschnitt dieser "Studien" habe ich auf die Verschiedenheit hingewiesen, die bei einem Vergleich der Vegetationsorgane der Laubmoose mit denjenigen der Lebermoose hervortritt: Auf der einen Seite eine gewisse Einförmigkeit und Starrheit der äusseren Gliederung¹), auf der andern eine reiche Mannigfaltigkeit von unter sich durch Uebergänge verknüpften Gestaltungen. Die Frage liegt nahe, ob für die ungeschlechtliche Generation dasselbe gelte. Von vornherein könnte man geneigt sein, diese Frage zu verneinen. Ein Lebermoossporogonium ist in seinen typischen Vertretern - also abgesehen von den Anthoceroteen, die, wie schon der eigenthümliche Bau der Zellen (meist nur ein pyrenoidhaltiger Chloroplast) zeigt, eine besondere Stellung einnehmen - ein sehr vergängliches Gebilde, das aus dem Archegonium nur hervortritt, um seine Sporen auszustreuen. Die typischen Laubmoossporogonien dagegen führen eine selbständigere Existenz, da sie schon vor der Reife den Archegonienbauch durchbrechen und ausserhalb desselben einen längeren Reifeprocess durchmachen. Dem entspricht bekanntlich eine Arbeitstheilung im inneren Bau der Sporogone, wie sie bei der geschlechtlichen Generation nicht vorkommt; es genügt an das Auftreten einer mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis sowie an die den sporogenen Zellen als Nahrungsgewebe und Wasserspeicher dienende Columella zu erinnern. Dazu gesellen sich die Aussäevorrichtungen, wobei bemerkt sein mag, dass wir über die Beziehungen zwischen Bau und Function des Peristoms vielfach noch recht wenig wissen.2) Diesen An-

Flora 1895.

1

¹⁾ Der anatomische Aufbau der Laubmoose ist dagegen bekanntlich viel reicher gegliedert als der der Lebermoose.

²⁾ Bezüglich des Annulus vgl. Dihm, Flora 1894, Ergänzungsbd. p. 286 ff. Experimentelle Untersuchungen werden die Bedeutung der dort geschilderten Bauverhältnisse näher zu bestimmen haben.

passungserscheinungen gegenüber steht aber eine grosse Einförmigkeit des Aufbaus und der Anlage der Sporogonien. Die ganze Laubmoosreihe zeigt — soweit bis jetzt bekannt — in dieser Beziehung nur einen Typus, den wir als einen primitiven bezeichnen können — Archidium. Bei allen übrigen Moosen nämlich wird bekanntlich zur Sporenbildung nur eine einzige Zellschicht des Sporogons, das Archesporium, verwendet 1), während den übrigen vegetative Functionen zukommen. Bei Archidium dagegen ist ein Archespor noch nicht ausgebildet, alle Zellen des Innenraumes der Kapsel sind noch im Stande fertil zu werden, obwohl dies nur bei einer kleinen Anzahl geschieht, während die übrigen offenbar als "Nährzellen" für die fertilen functioniren.

Unter den Lebermoosen war bisher nur eine Form bekannt, bei der in den Sporogonen ein besonderes Meristem für das sporogene Gewebe sich von den steril bleibenden übrigen Zellen des Kapselraumes²) sondert, es ist dies, wie Leitgeb gezeigt hat, bei den Anthoceroteen der Fall.

Es ist beachtenswerth, aber wohl noch nicht genügend hervorgehoben, dass die Sporogone derselben auch biologisch, d. h. in ihren Anpassungserscheinungen, sehr an das Verhalten der Laubmoossporogonien erinnern. Es spricht sich darin nicht etwa eine phylogenetische Annäherung, sondern lediglich eine Parallelbildung aus. Entsprechend seinem langsamen interkalaren Wachsthum besitzt das Sporogon von Anthoceros eine wohldifferenzirte Epidermis mit Spaltöffnungen und darunter ein Assimilationsgewebe; auch die Sporogonien der meisten übrigen Lebermoose (vielleicht mit Ausnahme der Geocalyceen) sind übrigens chlorophyllhaltig, so lange sie jung sind, aber die Assimilationsthätigkeit dürfte eine geringe sein.

Was die Ausbildung der Sporogone betrifft, so soll hier auf die bekannten Vorgänge, die zur Bildung eines Stieles und eines basalen, als Saugorgan functionirenden Theiles hier nicht näher eingegangen werden; auch in dieser Beziehung zeigt sich den Laubmoosen gegenüber eine viel grössere Mannigfaltigkeit. Dagegen sind die Differenzirungen im Kapseltheile hier zu besprechen, welche zur Bildung der Elateren führen, und namentlich auch die Function derselben.

¹⁾ Bei Andreaca und den Bryineen gehört das Archespor dem "Grundquadrate" an, bei Sphagnum bildet das letztere die Columella, während das Archespor von der "Wandschicht" abgetrennt wird (vgl. Waldner, Die Entwicklung der Sporogone von Andreaea und Sphagnum, Leipz. 1887). Es erscheint mir fraglich, ob auf diese Differenz so viel Gewicht zu legen ist, wie dies bisher geschah.

²⁾ Also abgesehen von den sterilen Zellen, welche die Wandung, den Fuss und den Stiel, wo diese Organe vorkommen, bilden.

Man sollte denken, die letztere sei eine allgemein bekannte, schon durch den Namen genügend gekennzeichnete. Dem ist aber, wie die Litteratur zeigt, nicht so. Allerdings hat man sich frühe schon mit der biologischen Bedeutung der Elateren beschäftigt, und gerade die älteste Arbeit darüber ist auch die beste. Aber von da ab hat sich die Kenntniss der Vorgänge, die sich bei der Sporenaussaat der Lebermoose abspielen, in absteigender Linie bewegt. Das Interesse war in den letzten Jahrzehnten weit mehr auf die Entwickelung der Sporogonien, auf die Anordnung der Zellen im embryonalen Zustand gerichtet, als auf das Verhalten der fertigen Organe; man hat auch hier, wie de Bary 1) für ein anderes Gebiet hervorhob, über dem "voir venir les choses" die Dinge, die da kommen sollten, vernachlässigt und sich mit dem Namen "Elateren" begnügt. Dass dieser aber noch keineswegs eine Auskunft über die Function zu geben braucht, zeigt das bekannte Beispiel der "Elateren" der Equiseten, welche keine "Schleuderer" sind.²)

Bei den Lebermoosen ist, wenigstens für eine Reihe von Formen, die Kenntniss der Function der Elateren älter als ihr Namen. In seiner "Dissertatio de Jungermanniae charactere" vom Jahre 1760³) sagt Schmidel (a. a. O. p. 104): "Elegans et delectabile esse solet spectaculum, quando vasculum (das Sporogon) rumpitur, et post aliquam ab accedente Aere moram Pollen e nexu cum filis non solum sed et in quibusdam ipsa fila a vasculi laciniis tanto impetu resiliunt et exploduntur, ut si a Arcu aut Ballista proiiceretur. Ipsa quoque

¹⁾ Vorwort zur "Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane".

²⁾ Vgl. darüber de Bary, Bot. Zeit. 1881 p. 782. Ich möchte annehmen, dass die Function der Elateren sich nicht, wie de Bary anzunehmen scheint, auf das Zusammenheften der Sporen zu kleinen Massen beschränkt; die im trockenen Zustand ausgestreckten Elateren werden auch als Flugorgane der Sporen in Betracht kommen. Bei den Farnen findet ein, wenigstens theilweises Abschleudern der Sporen durch die Bewegungen der Sporangienwand statt. Die Wichtigkeit des von de Bary hervorgehobenen Gesichtspunktes soll keineswegs bestritten werden, da ja in der That durch das Zusammenhaften der Sporen einzelne Prothallien (die schlechter ernährten) männlich werden. Aber es scheint mir dies nach dem Obigen nicht die einzige Bedeutung der Elateren zu sein, um so mehr als die Sporen bei dem Herausfallen aus dem Sporangium zunächst lockere Verbände bilden, die leicht durch Luftströmungen weggeführt werden können. Erst wenn sie auf ein feuchtes Substrat gelangen, schliessen sie sich fester zusammen.

³⁾ Abgedruckt in: D. Casimiri Christoph. Schmidelii dissertationes botanici argumenti revisae et recusae, Erlangae sumtu Wolfgangi Waltheri 1783, p. 89 ff.

fila motu spontaneo crispantur et convolvuntur. Hac igitur modo Pollen in sublime proiicitur, et in glebas vicinas disseminatur."

Von anderen älteren Autoren möchte ich hier nur den um die Organographie der Muscineen hochverdienten Hedwig anführen, um so mehr, als von ihm der Ausdruck Elateren zum ersten Mal angewendet zu sein scheint.

In seiner "Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum Linnaei mere propriis observationibus et experimentis superstructa, Petropoli 1784" widmet er den Lebensverhältnissen der Lebermoossporogonien eine ziemlich eingehende Schilderung. Er erwähnt, dass der Stiel der Kapseln innerhalb weniger Stunden zu seiner vollen Länge sich strecke, und dass der "Fuss" der Kapsel zur Nahrungsaufnahme diene; heute würden wir ihn als ein Haustorium bezeichnen. Er beschreibt die Elateren unter dem Namen Filamenta (resp. filamenta elastica) und schildert ihre Anordnung an der aufgesprungenen Kapsel von Pellia, Aneura, Metzgeria u. a. und spricht später (p. 95) von "elateres", über die er freilich mit Schmidel eine irrige Meinung theilt, indem er sie als "quasi pedicella seminum" auffassen zu sollen glaubt; indess hat er die Sporen als solche erkannt und deren Keimung beschrieben. Ueber die Function der Elateren bringt er Schmidel gegenüber nichts Neues bei, auch scheint er dieselben überall für Schleuderorgane zu halten, obwohl er auf p. 106 die Oeffnung der Kapsel von Preissia im Wesentlichen richtig beschreibt. Diese Auffassung geht auch aus einer späteren Mittheilung hervor, die sich auf Lycoperdon pusillum bezieht (Dr. Johann Hedwig's Sammlung seiner zerstreuten Abhandlungen und Beobachtungen I p. 35 ff., Leipzig 1793).

Er macht hier darauf aufmerksam, dass die "Springfäden" von Lycoperdon ganz ebenso die "Samen" dieses Pilzes fortschnellen, wie dies in den Früchten der Jungermannien und Marchantien geschehe, nur dass bei den Bovisten diese Erscheinung länger andaure. Diese Angaben sind dann in die Lehrbücher der folgenden Zeit übergegangen.

So heisst es z. B. bei Willdenow in seinem "Grundriss der Kräuterkunde" (III. Aufl., Berlin 1802) p. 172: "Der Schneller ("Elater") ist ein fadenförmiger elastischer Körper, der sich an den Samen der Lebermoose (z. B. Marchantia, Jungermannia) findet und diese weit fortschleudert. Er hat meistentheils, unter einem Vergrösserungsglas betrachtet, das Ansehen einer kleinen Kette, daher er auch bisweilen Kettchen (catenula) genannt wird." Dass diese Angabe, was Marchantia betrifft, nicht richtig ist, wird sich unten zeigen; sie wiederholt sich

aber in ähnlicher Weise bei andern Schriftstellern.¹) Die Angaben der neueren Lehrbücher und Compilationen sind äusserst dürftig, wenn sie überhaupt von der Rolle der Elateren etwas sagen. Gar nichts darüber mitgetheilt wird z. B. von Lürssen in seinem umfangreichen "Handbuch der systematischen Botanik" (Leipzig 1879), ferner von Frank in seinem "Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft" (II. Bd., Leipzig 1893, p. 175) und Schiffner in seiner Bearbeitung der Lebermoose in Engler und Prantl's "Natürlichen Pflanzenfamilien". Man erfährt aus diesen compilatorischen Darstellungen nichts weiter, als dass eine Anzahl als Elateren oder "Schleuderzellen" bezeichnete sterile Zellen in den Sporogonien vieler Lebermoose vorkommen.

Im Sachs'schen Lehrbuch (vgl. Goebel, Grundzüge, p. 155) finden wir dagegen eine bestimmte Ansicht über die Function der Sie sollen die Sporenmasse auflockern und dadurch offenbar die Verbreitung der Sporen erleichtern. Als Schleuderorgane werden sie also nicht mehr betrachtet, und in der That ist diese Angabe, wie unten zu zeigen sein wird, auch für eine Reihe von Formen richtig. In meiner Bearbeitung der Muscineen in Schenk's Handbuch (1882) habe ich - damals mit den älteren Angaben, namentlich der Schmidel's, noch unbekannt - (p. 353) darauf hingewiesen, dass es fraglich erscheine, ob dies die einzige Function dieser merkwürdigen Gebilde sei, und dass die Frage jedenfalls eine nähere Untersuchung verdiene. Eine solche wurde ausgeführt von Leclerc du Sablon in seinen "Récherches sur le développement du sporogone des Hépatiques" (Annales des sciences naturelles, VIIième série t. II 1885), in der manche durch die Arbeiten anderer Autoren bekannte Gegenstände behandelt werden. Was die Rolle der Elateren anbelangt, so scheinen dem Verfasser dieselben bei den Marchantieen "un rôle tout à fait négligeable" zu spielen. Bei den Jungermannieen unterscheidet er mehrere Fälle. Bei Pellia und Aneura sind die Elateren einer Sporenmutterzelle gleichwerthig; "chez les Aneura elles rayonnent à partir du pôle supérieur du sporogone;

¹⁾ So z. B. bei Mirbel (vgl. die Uebersetzung seiner Abhandlung in Nees von Esenbeck, Naturgesch. der eur. Lebermoose IV p. 477): "Jedes spiralförmig gewundene Faserpaar wird von den Botanikern mit dem Namen Elatere bezeichnet. Sie wissen längst, dass, wenn die Reife das Aufplatzen der Kapsel veranlasst, sämmtliche Elateren sich nach allen Seiten hin- und herbewegen und auf diese Weise die runden Zellen (Samen), mit denen sie bedeckt sind, ausstreuen."

chez les Pellia au contraire, ce serait plutôt à partir du pôle inférieur.¹) Elles sont en général libres; cependant quelques-unes restent encore fixées au parois après la déhiscence, et c'est précisément par là qu'elles me paraissent jouer un rôle dans la dissémination des spores. Mais, comme nous l'avons vu, ce rôle est purement passif; il consiste seulement à retenir les spores quelque temps encore après la dehiscence pour rendre la dissémination plus lente et plus complète."

Von foliosen Formen wurden von Leclerc untersucht: Jungermannia bicuspidata, J. alicularia, Calypogeia Trichomanes und Frullania dilatata.

Bezüglich der ersteren kommt er zu dem Schlusse: "Chez les Jungermannes, la déformation des elatères sous l'influence des changements d'état hygrometrique n'est pas appreciable; on ne doit donc pas s'attendre à trouver à ces organes une rôle important dans la dissémination des spores. Il semble seulement que les élatères retardent la dissémination des spores, en les retenant sur les valves quelque temps encore après la déhiscence."

Nur bei Frullania sollen die Elateren etwas mehr zu bedeuten haben. Ursprünglich im Sporogon vertical gestellt²), bleiben sie bei der Dehiscenz mit ihrem oberen Ende an den Klappen, in welche die Sporogonwand sich theilt, haften, die Klappen schlagen sich nach aussen, nehmen die Elateren mit und fegen die Sporen heraus; zu einer Verbreitung derselben tragen sie aber kaum bei, die Bewegung der Elateren selbst kann höchstens "un certain déplacement de spores" herbeiführen, "et, dans tous les cas, l'effet produit paraît par considérable".

Die Beobachtungen, die unten angeführt werden sollen, zeigen dagegen, dass die Rolle der Elateren eine ganz andere ist, als Leclerc annehmen zu müssen glaubte; es scheint, dass dieser Autor das "elegans et delectabile spectaculum" wie eine Lebermooskapsel sich öffnet, nie unter dem Mikroskop beobachtet hat, obwohl dies doch die erste Voraussetzung für den sein muss, der sich über die Rolle der Elateren unterrichten will. So bleibt denn auch der neueste Autor hinter dem ältesten in dieser Beziehung wesentlich zurück.³)

¹⁾ Beide Thatsachen waren, wie unten auszuführen sein wird, längst bekannt.

²⁾ Was schon von Hofmeister und Kienitz-Gerloff genau dargestellt worden war.

³⁾ Welche Verwirrung auch in den neuesten Compilationen betreffs der Elateren vorhanden ist, mag noch ein weiteres Beispiel zeigen. In Schumann's

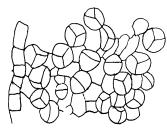
Ehe auf die Schilderung der einzelnen Fälle näher eingegangen wird, ist zunächst die Frage zu erörtern, was man unter Elateren zu verstehen habe. Gewöhnlich denkt man dabei an spindelförmige, mit einem oder mehreren spiraligen Verdickungsbänder versehenen Zellen, und diese stellen ohne Zweifel die "typischen" Elateren dar. Aber ausser diesen gibt es noch andere sterile Zellen in dem Sporenraum mancher Lebermoose, und es ist von besonderem Interesse, dass sich nachweisen lässt, dass die Bildung von Elateren offenbar in verschiedenen Gruppen unabhängig vor sich gegangen ist. Stellen wir mit Leitgeb¹) Sphaerocarpus und Riella zu den Jungermannieen, so sind für alle drei grosse Gruppen der Lebermoose elaterenlose Formen oder doch solche mit rudimentären Elateren bekannt, welche als primitivere Typen gegenüber den mit wirklichen Elateren ausgerüsteten betrachtet werden können.

1. In den Sporogonen von Riella und Sphaerocarpus finden sich sterile Zellen, von denen Leitgeb sagt, es sei eine schwer oder vielleicht gar nicht zu beantwortende Frage, ob man sie als Anfänge der Elaterenbildung oder als rückgebildete Schleuderzellen deuten solle. Für letztere Annahme spreche, dass die sterilen Zellen als Reservestoffbehälter für die sich entwickelnden Sporen dienen, da die Zufuhr der Nährstoffe aus dem übrigen Pflanzengewebe durch das frühzeitige Absterben der Zellen des Sporogonstieles unterbrochen erscheinen. Ich möchte zunächst namentlich darauf hinweisen, dass die Riellen im Wasser untergetaucht leben und auch die Sporogone sich unter Wasser öffnen. Nach dem, was unten über die Function der Elateren anzuführen sein wird, wären diese unter Wasser gänzlich nutzlos. Aber trotzdem können die sterilen Zellen, ganz abgesehen

[&]quot;Lehrbuch der systematischen Botanik, Stuttgart 1894" wird bei Besprechung der Marchantiaceae auf p. 146 von den Elateren dieser Abtheilung angegeben: "Sie sind befähigt, starke Streckungen auszuführen, und besitzen desshalb für die Sporenverbreitung eine grosse Wichtigkeit"; bei den Jungermanniaceen dagegen (p. 149) sollen die Sporen und Elateren durch das Auseinanderschlagen der Sporegonwand in vier Klappen ausgestreut werden! Freilich sind die Bryophyten in diesem Buche wenig sorgfältig bearbeitet. Haplomitrium Hookeri, von welchem derzeit (da die aus früherer Zeit angegebenen neuerdings nicht mehr nachzuweisen sind) in Deutschland meines Wissens nur ein Fundort — der von mir vor einigen Jahren bei Rostock nachgewiesene — bekannt ist, soll "verbreitet" sein; eine und dieselbe Figur (Fig. 48 A und 55 A) ist mit verschiedener Figurenerklärung zweimal gegeben, kn soll das einemal "Bildung einer Brutknospe", das anderemal eine "junge Moosknospe" sein, das Sphagnum-Protonema soll sich im Wasser confervenähnlich entwickeln (was längst berichtigt ist), Buxbaumia aphylla soll blattlos sein (p. 161) etc.

¹⁾ Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose Heft IV p. 7.

von ihrer Ernährungsthätigkeit, auch für die Sporenaussat von Bedeutung sein. Zwar hatte ich leider keine Gelegenheit, die Oeffnung



Riella Clausonis. Stück eines Längsschnittes durch ein unreifes Sporogon, zwischen den viergetheilten Sporenmutterzellen die

sterilen "Nährzellen".

lebender Riella-Kapseln zu beobachten. Aber Mikrotomschnitte durch reife Kapseln von Alkoholmaterial zeigen, dass die sterilen Zellen ganz verschwunden und die Sporen einer schleimigen Masse eingebettet sind, durch deren Quellung offenbar die Sporogonwand später gesprengt wird. Dass dies bei Wasserpflanzen nicht selten vorkommt, ist eine bekannte Thatsache; ich erinnere an Trianea, Hydrocharis, Utricularia oligosperma (vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II p. 136 u. 234). Es liess sich feststellen, dass bei der Bildung dieses

Schleimes die sterilen Zellen betheiligt sind. Dieselben sind mit Stärke ursprünglich reichlich versehen und spielen ohne Zweifel eine wichtige Rolle bei der Ernährung der Sporenmutterzellen und Sporen. Schon ehe die Sporenmutterzellmembranen noch aufgelöst sind1), und zu einer Zeit, wo die sterilen Zellen noch reichlich Stärke führen, liess sich an Riella Clausonis, welche ich Herrn Prof. Trabut in Algier verdanke, feststellen, dass an der zarten Membran der sterilen Zellen sich aussen an einzelnen Stellen Schleimmassen fanden, zu deren Bildung möglicherweise auch ein Theil der in den sterilen Zellen vorhandenen Stärke verwendet wird; später geht der Verschleimungsprocess dann offenbar weiter.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Riella finden sich bei Sphaerocarpus, dessen sterile Zellen längst bekannt sind (vgl. Leitgeb IV p. 64). Man hat ihnen auch hier nur eine Rolle als "Nährzellen" zuge-Die Differenz zwischen sterilen und fertilen Zellen tritt schrieben. hier aber später auf als bei Riella, erst nachdem die sämmtlichen Zellen des Sporenraums sich abgerundet haben. Diesem primitiveren Verhalten - Riella gegenüber - entpricht auch die Thatsache, dass sie - wie Leclerc du Sablon angibt - (a. a. O. p. 151) eine Annäherung an das Verhalten der Sporenmutterzellen darin zeigen, dass ihr Kern eine Viertheilung erfährt. Es wäre von Interesse, zu

¹⁾ Noch in den reifen Sporogonien hängen die Sporen zu vieren zusammen, was zeigt, dass die Schleimmassen zwischen den Sporen hier nicht, oder doch nur zu geringem Theile aus der Verquellung der "Specialmutterzellmembranen" hervorgegangen sein können.

erfahren, ob dabei eine directe Kerntheilung (wie bei den Tapetenzellen) oder eine indirecte stattfindet. Für letzteres spricht die Thatsache, dass, wie schon Leitgeb angegeben hatte, auch eine Fächerung durch Zellwände in den sterilen Zellen auftreten kann, wobei übrigens auch mehr als vier Zellen gebildet werden können (Leitgeb a. a. O. p. 72).

Ueber die etwaige Rolle der sterilen Zellen bei der Sporenaussaat konnte ich aus der Litteratur keine Angabe entnehmen, und lebendes Material stand mir leider nicht zu Gebot. Es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, dass auch bei dieser Gattung die sterilen Zellen Schleim bilden, der durch seine Quellung die Kapselwand sprengt und zur Sporenverbreitung beiträgt, nur dass die sterilen Zellen in der reifen Kapsel erhalten bleiben. Sphaerocarpus entwickelt sich in den Monaten, wo sich reichliche Niederschläge finden (Herbst und Frühjahr); in der trockeneren Jahreszeit ist der Vegetationskörper verschwunden und nur die Sporen sind übrig geblieben. Es würde also nichts Auffallendes haben, wenn die Sporenaussaat ähnlich erfolgte, wie bei der im Wasser lebenden Riella.

Die Vergleichung von Riella mit Sphaerocarpus scheint mir keinen Zweifel darüber übrig zu lassen, dass es sich hier handelt um Formen mit rudimentärer, nicht mit reducirter Elaterenbildung. Zugleich habe ich versucht, aus den biologischen Verhältnissen heraus verständlich zu machen, warum die Elaterenbildung nicht auf die Stufe fortgeschritten ist, die wir bei anderen Formen sehen.

2. Rudimentäre Elateren finden sich auch bei Corsinia, wie Leitgeb zuerst nachgewiesen hat (IV p. 53) in Form kurzer, spindelförmiger Zellen mit unverdickten Wänden. Ueber die Function derselben gibt Leitgeb nur die Vermuthung an, dass die in ihnen enthaltenen Stärkekörner zum Aufbau der Sporen Verwendung finden, was wohl kaum bezweifelt werden kann. In Kapseln, die schon gebräunt sind, d. h. die Sporen vollständig entwickelt haben, aber noch im Archegonienbauch eingeschlossen sind, finde ich die sterilen Zellen noch vollständig lebend, mit kleinen, blassgrünen Chlorophyllkörpern versehen vor. Kapseln derartiger Entwickelung fanden sich an den kultivirten Exemplaren an den älteren, vielfach von anderen Thalluszweigen überwachsenen Theilen vor. Ueber die Ausstreuung der Sporen wird nur angegeben "capsula non dehiscens". (Vgl. z. B. Synopsis hepaticarum p. 596.) Daraus ist zu schliessen, dass der kurze "Kapselstiel" lediglich als Saugorgan dient und die Kapselwandung wie bei Riccia verwittert, die Sporen aber nur durch den

Regen verbreitet werden. Ob etwa die sterilen Zellen bei der Verbreitung der Sporen durch Schleimbildung oder sonstwie mitwirken, wäre noch näher zu untersuchen, ich konnte eine Schleimbildung hier indess nicht nachweisen. Jedenfalls sind sie äusscrlich viel elaterenähnlicher, als bei Sphaerocarpus, auch enthalten sie nur einen Zellkern. Bei Boschia sind bekanntlich in den sterilen Zellen, die im Uebrigen sehr denen von Corsinia gleichen, spiralige Verdickungsleisten vorhanden. Ueber ihre Function ist nichts bekannt. Zwar öffnet sich die Kapselwand hier durch unregelmässiges Zerreissen, aber man wird wohl Leitgeb beistimmen müssen, wenn er vermuthet (IV p. 63), dass die Elateren beim Ausstreuen der Sporen keine grosse Rolle spielen. Worin diese besteht, bleibt aber unsicher, jedenfalls erscheint es mir äusserst wahrscheinlich, dass die sterilen Zellen hier zunächst ebenso wie Corsinia eine Rolle als "Nährzellen" spielen, wie dies auch für andere Elateren anzunehmen sein wird.

Wir werden auf die "typischen" Elateren der Marchantieen und Jungermannieenreihe zurückzukommen haben. Hier sei zunächst kurz auf die Verhältnisse in der Anthoceroteenreihe aufmerksam gemacht.

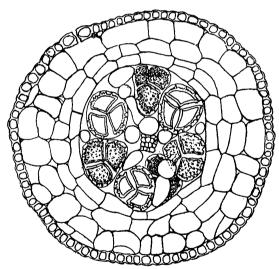


Fig. 2.

Anthoceros punctatus. Querschnitt durch ein Sporogon. Die Sporenmutterzellen sind viergetheilt, zwischen einzelnen derselben sind die sterilen Zellen sichtbar, welche die Columella mit dem Assimilationsgewebe verbinden.

3. Die Entwickelung des Sporogons ist bei Anthoceros und Dendrocerosdurch Leitgeb's Untersuchungen genau bekannt, über die biologische Bedeutung der einzelnen Theile aber finden wir keinen Aufschluss. Was zunächst die mehrschichtige Sporogonwand anbelangt, so functionirt sie als chlorophyllreiches Assimilationsgewebe, dessen Zellen öfters statt einer Chlorophyllplatte (wie sie sonst für Anthoceros charakteristisch ist) deren zwei enthalten. Die dem

Sporenraum angrenzende innerste Schicht dient offenbar zur Aufbewahrung der Assimilate und Ueberführung derselben zu den sporen-

bildenden Zellen. Die Columella hat zunächst eine mechanische Function, die mit der beträchtlichen Längenentwickelung der Sporogone in Beziehung steht. Es wird dies am besten hervortreten, wenn wir uns einer analogen Bildung erinnern, der "Columella", die in den Sporogonien von Stemmonitis, einem Myxomyceten, auftritt. Wie hier in den ebenfalls langgestreckten Sporangien die Columella als Säule dient, an der das Capillitium und die dazwischen befindlichen Sporen aufgehängt sind, so ist auch an der Columella von Anthoceros das Netzwerk steriler Zellen befestigt, zwischen denen die Sporen liegen. Ausserdem aber hat die Columella - ebenso wie die der Laubmoossporogonien - auch eine ernährungs-physiologische Sie geht unten über in das Haustorium, mittelst dessen das Sporogon dem Thallus Stoffe entziehen kann; namentlich kann auch Wasser den assimilirenden Wandzellen des Sporogons dadurch zugeleitet werden, dass die Columella vermittelst der sterilen Zellen in directer Verbindung mit dem Wandungsgewebe steht. Dass nicht nur Wasser, sondern auch andere Stoffe in der Columella geleitet werden, geht daraus hervor, dass die Zellen derselben in jugendlichen Stadien, ebenso wie die sterilen Zellen des Sporenraumes, Stärke enthalten, ausserdem jedenfalls noch andere Bildungsstoffe, deren Vorhandensein aber nicht näher geachtet wurde. bildenden Zellen stehen bei Anthoceros somit unter ganz besonders günstigen Ernährungsbedingungen, da ihnen einerseits von dem peripherischen Assimilationsgewebe, andererseits von der Columella und den sterilen Zellen Stoffe zugeführt werden können. Entwickelung der Sporen von Anthoceros gegenüber dem Verhalten der übrigen Lebermoose dürfte damit im engsten Zusammenhang stehen.

In der beschreibenden Botanik werden die sterilen Zellen des Anthoceros-Sperogons als "Elateren" bezeichnet. Es geschah dies wohl aus zwei Gründen. Einmal nämlich, weil bei der Sporogonreife das Netzwerk der sterilen Zellen sich in einzelnen Zellreihen von der Wandung und der Columella ablöst, und dann, weil es in der That Anthoceros-Arten gibt, welche "Elateren", d. h. Zellreihen mit spiraligen Verdickungen besitzen. Ob aber die sterilen Zellen wirklich etwas zur Sporenverbreitung beitragen, darüber babe ich nirgends eine Angabe finden können. Der genau beobachtende Hedwig (a. a. O. pag. 111) gibt an "Elateres, qui ista (seminula, d. h. die Sporen) comprehendere videntur, figura, varia admodum inter se et compositione, penitus ab illis Jungermanniarum Marchantiarumque

abludunt." In der Figurenerklärung bezeichnet er die Elateren als "membranula elastica".¹)

Zur Untersuchung diente Anthoceros punctatus. Normal sich öffnende Kapseln fanden sich an dem Standort selbst (Ambach) nicht — offenbar weil für die im Herbste reifenden Sporogonien die Witterungsverhältnisse ungünstig waren —, wohl aber erwuchsen solche in der Kultur. Die sterilen Zellen sind zur Zeit der Sporenreife todt und schwärzlich gefärbt. Einzelne derselben haften an der Columella oder der Wandung an, die meisten aber lösen sich los und dienen der Sporenaussaat. In den geöffneten, auf dem Objectträger liegenden Sporogonien geräth durch die drehenden Bewegungen, welche die Elateren²) beim Austrocknen ausführen, die dunkle Sporenmasse in Bewegung, einzelne Sporen — theilweise auch kleine Klumpen von solchen — wurden mitsammt den Elateren aus dem Sporogon herausgeworfen. Jedenfalls also tragen die Bewegungen der "Elateren" zur Sporenaussaat bei. Wenn sie angehaucht werden, führen die trockenen Elateren drehende Bewegungen aus.

Wie Göttsche³) angibt, zeigen die "sogenannten Schleuderer" von Anthoceros laevis in seltenen Fällen auch Zellen mit rudimentärspiralfaseriger Ablagerung (p. 14). Was bei den rudimentären Elateren dieser Arten nur ausnahmsweise und dann nur in schwacher Ausbildung sich findet, ist bei anderen Arten scharf ausgeprägt. Bei Anth. Vincentianus, giganteus, multifidus, denticulatus sind wirkliche Spiralverdickungen ebenso wie bei Dendroceros vorhanden. Leitgeb hat neuerdings vorgeschlagen, diese Gruppe als Anthocerites abzutrennen. Es kann wohl nicht bezweifelt werden, dass derartig gebaute Elateren energischere Schleuderbewegungen ausführen; da ich keine Gelegenheit hatte, ihre Function zu prüfen und auch in der Litteratur darüber nichts mitgetheilt ist, so verweise ich auf die morphologischen Angaben von Gottsche und Leitgeb.

¹⁾ Schmidel hatte schon früher (Icones plantarum 1747 p. 73 T. XIX) die Elateren als "funiculi umbicales" beschrieben. Wenn er angibt, es sehe aus, als ob dieselben aus einer Reihe von Bläschen bestehen, so ist nach der Abbildung wohl anzunehmen, dass sich dies nicht auf die thatsächlich vorhandene Mehrzelligkeit der Elateren bezieht, sondern auf die Drehungen derselben, falls nicht etwa eine Verwechslung mit Pilzfäden stattfand, die in den geöffneten Anthocerossporogonien sich nicht selten einfinden.

²⁾ Auch die Columella führt Bewegungen aus, die aber für die Sporenaussaat wohl kaum in Betracht kommen.

³⁾ Uebersicht und kritische Würdigung etc. Beil. z. Bot. Zeit. 1858.

Das Vorstehende zeigt also, dass in verschiedenen Gruppen der Lebermoose rudimentäre Elateren auftreten. Diese haben zunächst die Function als Nährzellen für die Sporen, können aber auch zur Verbreitung derselben dienen. Dieselbe doppelte Function gilt nun meiner Ansicht nach auch für die "typischen" Elateren. Nur lässt sich die erste, die die Nährstoffzufuhr zu den sporogenen Zellen, hier schwer nachweisen. Wenn wir aber sehen, wie frühzeitig in den Elateren Stärke und andere Bildungsstoffe auftreten, so ist es zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass diese Stoffe nicht allein zum Wachsthum und zur Wandverdickung der Elateren verbraucht werden, sondern den sporenbildenden Zellen zugeleitet werden. Sehen wir doch fast in der ganzen Moosreihe das Bestreben, dieselben (Archespor resp. sporenbildende Zellen) mit einer möglichst grossen Oberfläche mit sterilen, stoffleitenden Zellen in Berührung zu bringen, wofür neben den Laubmoosen namentlich Anthoceros und die unten zu schildernden Gattungen Pellia und Aneura besonders auffallende Beispiele bieten.

Analoges gilt auch für die Gefässkryptogamen. Ich habe früher darauf hingewiesen¹), dass bei massigerer Entwickelung der sporogonen Zellen Einrichtungen getroffen werden, um dieselben mit möglichst grosser Oberfläche an die sterilen Grenzen zu lassen, sei es, dass die sporogonen Zellen eine hufeisenförmige Krümmung erfahren wie bei Lycopodium²) (und vielen Antheren), oder dass wie bei Isoëtes einzelne sporogone Gewebestränge die Fähigkeit der Sporenbildung verlieren und nun hauptsächlich der Stoffzufuhr zu den fertilen Zellen dienen.

Die Gestalt und der Bau der Elateren können hier als bekannt vorausgesetzt werden³). Es muss indess hervorgehoben werden, dass dieselben nicht so gleichmässig bei allen Lebermoosen sind, wie gewöhnlich angegeben wird. Die typischen Elateren allerdings sind spindelförmige Zellen, mit einem, zweien oder mehreren schrauben-

¹⁾ Vergleichende Entwickelungsgesch. (Schenk's Handbuch III) p. 92. Annals of botany VI p. 358.

²⁾ Dieser Auffassung hat sich neuerdings auch Bower angeschlossen (Studies in the morphology of spore producing membres. Philos. transactions of the royal society of London Vol. 185 (1894) Bp. 518), welcher für Lycopodium clavatum hervorhebt, dass das sterile Gewebe unterhalb des Archespors zuweilen später in Form unregelmässiger Vorsprünge sich in das sporogene Gewebe hinein erstrecke, eine Eigenthümlichkeit, die sich viel ausgeprägter bei Lepidostrobus findet (vgl. Bower a. a. O.), dessen grosse Sporangium ganz besonders geeignet erscheinen, die Richtigkeit der oben erwähnten Auffassung zu demonstrieren. (Nachträgl. Anm.)

³⁾ Ueber die Verdickungsweise derselben vgl. die Angaben von Jack, Hepaticae europaeae etc. in Bot. Zeit. 1877 p. 56 ff.; Ueber die Entwickelung die Arbeiten von Kienitz-Gerloff.

förmigen Verdickungsbändern. Indess kommen auch Abweichungen vor. Bei Colura ornata z. B. sind die Elateren annähernd cylindrisch, an den Enden erweitert und mit ring förmigen Verdickungen versehen¹)

Bezüglich der Anordnung der Elateren lassen sich verschiedene Typen unterscheiden, von denen Folgende untersucht wurden²):

- 1. Elateren frei, der Sporogonwand nicht angewachsen und ohne bestimmte Orientirung in der Sporenmasse vertheilt: Blasia, Marchantieen, Chiloscyphus polyanthus, Plagiochila, viele Jungermannia-Arten; überhaupt dürften hieher die meisten der mit Elateren ausgerüsteten Formen gehören.
- 2. Elateren an ihrem einen Ende der Sporangienwand ansitzend, mit dem anderen frei in den Sporenraum hineinragend: Jungermannia bicuspidata u. a.
- 3. Elateren einander annähernd parallel in der Längsachse des Sporogons angeordnet: An den Enden nicht zugespitzt, sondern verbreitert und hier mit der Innenfläche der Kapselwand verbunden, bei der Oeffnung des Sporogons an der Wand sitzen bleibend. Frullania, Lejeunia, Colura, Phragmicoma.
- 4. Zahlreiche Elateren im mittleren und unteren Theile des Sporogons zu einer dichten, nach oben garbenförmig zertheilten, etwa zwei Drittel des Sporogonienraumes einnehmenden Masse vereinigt (in der keine Sporen sich befinden), ausserdem solche, die zwischen den Sporen vertheilt sind: Pellia.
- 5. Aneura-Typus (Aneura und Metzgeria): Im oberen Theile der Kapsel befindet sich ein Gewebekörper (Jack's "Elaterenträger"), den man als eine unvollständige Columella betrachten kann; von ihm strahlen eine Anzahl Elateren aus, ausserdem sind zahlreiche frei im Sporenraum vertheilt.

Die Einzelheiten sollen bei der Beschreibung des Oeffnungsvorganges mitgetheilt werden.

Was nun die Rolle der Elateren betrifft, so haben wir zwei Fälle zu unterscheiden; bei den meisten Lebermoosen sind die Elateren Schleuderorgane, es gibt aber auch solche, wo sie es nicht sind, und die Angabe zutrifft, dass sie die Auflockerung der Sporenmasse zu übernehmen haben. Es mag dies aus der Mittheilung einiger Einzelbeobachtungen am Anschaulichsten hervorgehen.

¹⁾ Goebel, Morphologische und biologische Studien IV Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. IX p. 32.

²⁾ Vgl. auch Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose III p. 30, wo die Zelltheilungen genauer erörtert sind.

I. Die Elateren wirken als Schleuderorgane.

A) Jungermannia-Typus.

Hierher gehören die meisten beobachteten Jungermannieen.

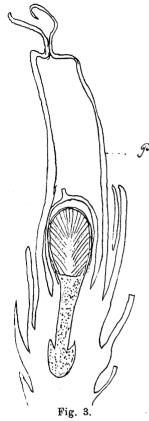
Die Oeffnung der Kapsel erfolgt bekanntlich durch Theilung der Sporogonwand in vier Klappen, die sich in annähernd horizontale Stellung zurückschlagen — ein Vorgang, der in den beim Austrocknen eintretenden Spannungsdifferenzen begründet ist¹) und durch Befeuchten rückgängig gemacht werden kann. Man könnte vermuthen, dass beim Zurückschlagen der Klappen die Sporen fortgeschleudert würden, dies ist aber nirgends der Fall. Vorauszuschicken ist dem Folgenden auch die für das Verständniss des Vorgangs der Sporenverbreitung wichtige Thatsache, dass die Sporen- und Elaterenmasse in dem reifen, zum Aufspringen bereiten Sporogon nicht etwa ein trockenes Pulver darstellt. Die Sporen und Elateren sind vielmehr feucht und die Sporen hängen an den Elateren; sie sind mit denselben locker verklebt.

Chiloscyphus polyanthus.

Die Kapsel begann eine Spaltung ihrer Wand zu zeigen 10h 36. Die Spaltung geht (meist von unten nach oben) rasch weiter. bald die Kapselwand klafft, beginnt das Ausschleudern der Sporen, das energisch vor sich geht, lange ehe die Klappen horizontale Lage erreicht haben; indess ist es ein allmähliches, geht also auch nach Erreichung der Ruhelage noch weiter, in dem Maasse, wie Sporen- und Elaterenmasse austrocknet. Es dauert das Ausschleudern bei trockener Zimmerluft nur kurze Zeit, bei der in Rede stehenden Kapsel war es 10^h43 beendigt, aufgesprungene Kapseln, die unter einer Glasglocke in feuchter Luft stehen, zeigen die Sporenmasse längere Zeit auf der geöffneten Kapsel liegend. Die meisten Sporen findet man, wenn das Ausschleudern auf einem Objectträger erfolgt, nahe der geöffneten Kapsel, indess fanden sich auch noch in einer Entfernung von 4 cm Sporen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass auf der glatten Glasfläche die Sporen noch eine Strecke weiter rollen können. Die Sporen werden weiter weggeschleudert als die Elateren, was aus der Wirkung derselben ohne Weiteres leicht verständlich ist.

¹⁾ Auf den Bau der Sporogonwand und seine Beziehung zum Oeffnungsvorgang kann hier nicht näher eingegangen werden; es wird dies Aufgabe einer andern Arbeit sein.

Es würde kaum einen Zweck haben, noch weitere Beobachtungsbeispiele von andern Formen anzuführen. In allen Fällen, bei Plagiochila asplenioides und Jungermannia-Arten, zeigte sich, dass bei normalen Kapseln und trockener Luft der ganze Vorgang sich in



Längsschnitt durch e. Sprossende von Jungermannia bicuspidata mit einem Sporogon, in dem die Sporen noch nicht ausgebildet sind. Die Richtung der Elateren ist durch Striche angedeutet, der Stiel und der Fuss des

Sporogons sind punktirt.

P Perigon.

wenig Minuten abspielte, dass die Elasticität der Kapselwand für die Verbreitung der Sporen nicht in Betracht kommt, sondern diese nur von den Elateren bedingt wird und eintritt, wenn die letzteren auszutrocknen beginnen. Besonders deutlich ist dies in den Fällen, wo die Elateren einseitig angeheftet sind. Ein Beispiel dafür sei deshalb hier angegeben.

Jungermannia bicuspidata.

Die Anordnung der Elateren ist aus Fig. 3 Sie sind mit einem Ende der Kapselwand angeheftet und convergiren nach innen hin, wo eine elaterenfreie Zone sich befindet. Das Verhalten des reifen Sporogons mag folgendes Beispiel erläutern. Oeffnung der Kapsel 8h 16. Das Schleudern beginnt, ehe die Kapsel vollständig offen ist. Die sehr langen Elateren, die an ihrer Basis angeheftet sind, sind ihrer ganzen Länge nach mit Sporen besetzt. Sie zeigen mit ihrem freien Ende erst eine drehende Bewegung aus und springen dann von ihrer Anheftungsstelle ab, dabei die ihnen ansitzenden Sporen fortschleudernd. Das Schleudern dauerte etwas länger als vier Minuten an, die weiteste Entfernung betrug 3,5 cm.

Ebenso verhielten sich einige andere Arten mit ähnlicher Elaterenstellung, z. B. Calypogeia trichomanes, Jungermannia trichophylla. Einzelne Elateren bleiben auch an der Kapselwand sitzen.

P Perigon. Ganz anders hat Leclerc du Sablon (a. a. O. p. 157) den Vorgang der Sporenausstreuung geschildert. Er beschreibt, wie die Sporogone von J. bicuspidata sich öffnen: Nach dem Auseinanderspringen der Klappen sei deren Innenfläche

zunächst noch schwarz durch die Sporen, "qui n'étaient pas encore tombées grâce aux élatères qui les reliaient en une masse 1); mais à la suite du reploiement suivant la section transversale, on a vu tomber presque toutes les spores et les élatères. Chez les Jungermannes, la déformation des élatères sous l'influence des changements d'état hygrométrique n'est pas appréciable; on ne doit donc pas s'attendre à trouver à ces organes un rôle important dans la dissémination des spores." Jeder, der sich die Mühe nehmen will, das Aufspringen eines Sporogons zu beobachten, wird sich leicht überzeugen, was von dieser Behauptung zu halten ist. Man kann den Vorgang auch leicht an Alkoholmaterial verfolgen (Plagiochila wird auf diese Weise im Praktikum von mir zur Demonstration benützt) und ebenso zeigen ausgetrocknet gewesene Elateren, die angefeuchtet wurden und dann wieder austrocknen, die Schleuderbewegungen. Die Gestaltveränderungen, die beim Befeuchten auftreten, sind nur unbedeutend, ebensowenig treten dabei etwa Schnellbewegungen auf. Aber wie die Erfahrung zeigt, kann daraus noch nicht der von Leclerc du Sablon gezogene Schluss abgeleitet werden, dass die Elateren bei der Sporenverbreitung keine wichtige Rolle spielen, die Schnellbewegungen treten eben erst beim Austrocknen ein.

B) Frullania-Typus.

Hierher gehören, wie oben erwähnt, ausser Frullania: Lejeunia und die verwandten Gattungen Colura, Phragmicoma etc.

Die derben Kapseln von Frullania sind mit einer Cuticula versehen²), was bei den Lebensverhältnissen dieser Pflanze leicht verständlich erscheint. Sind die Frullanien doch Epiphyten, die auf oft austrocknenden Standorten wachsen, mit ziemlich grosser Kapsel, deren derbe Wand sie also vor der Gefahr des Vertrocknens zu schützen hat.

Ich habe manche Stunde mit dem Warten auf das Aufspringen von Frullaniakapseln, die mir in grösserer Anzahl zur Verfügung standen, verloren. Anscheinend vollständig reife, schwarze Kapseln öffnen sich entweder nicht — sie werden dann bräunlich und hart —, oder in einem Moment, in dem man gerade wegsieht. Charakteristisch für diesen Typus ist nämlich, dass die Oeffnung der Kapseln ausserordentlich rasch erfolgt — ein Ruck und die sämmtlichen Sporen sind aus der Kapsel herausgeschleudert, während bei dem gewöhn-

Flora 1895.

¹⁾ Auch das ist nicht richtig; die feuchte Sporenmasse würde auch ohne die Elateren zusammenhalten.

²⁾ Wie Kienitz-Gerloff nachgewiesen hat (Vergl. Untersuchungen etc. Bot. Zeit. 1874).

lichen Jungermannientypus das Schleudern — wie oben dargelegt — einige Minuten andauert. Ich will den Vorgang bei Lejeunia kurz schildern. Hier konnte ich an L. serpyllifolia, die ich mit jungen Sporogonien im bayerischen Gebirge sammelte und im Laboratorium weiter cultivirte, den Vorgang oft wiederholt beobachten.

Die Anordnung der Elateren ist oben angegeben worden. Ein Querschnitt durch eine reife Kapsel zeigt die von Elateren durchsetzte Sporenmasse als ziemlich compacte Substanz, in der die Sporen gegenüber den Elateren sehr gross erscheinen. Der Vorgang der Sporenaussaat spielt sich in zwei, ungemein rasch aufeinanderfolgenden Acten ab.

- 1. Die Kapselwand öffnet sich, indem sie sich von oben her in vier Klappen theilt. Die Theilung geht aber nur etwa bis zur Hälfte der Wand. Die grüne Sporenmasse wird sichtbar und die Klappen biegen sich nun zurück, so dass sie fast horizontal stehen (zuweilen machen sie mit der Horizontalen einen Winkel von 45°) und theilen dabei die Sporenmasse in vier Theile, welche den Klappen anhaften.
- 2. Dann schnellen die Sporen auf einmal alle weg, die Elateren ziehen sich zusammen, sie bleiben aber mit ihrem einen Ende den Klappen angeheftet, die letzteren nähern sich einander wieder, während sie vorher, wie oben erwähnt, auseinanderklafften. Die Wegschleuderung der Sporen kann auf eine Entferuung von über 2 cm erfolgen, was, wenn man die geringen Grössenverhältnisse der Kapseln und der ganzen Pflanze bedenkt, recht bedeutend erscheint.

Dies ist der normale Vorgang; nicht ganz selten verläuft er etwas anders. Die Sporenmasse theilt sich auch dann in vier von den Elateren der Länge nach durchzogene Theile. Aber die Sporen werden nicht weggeschleudert, sondern die vier von einander getrennten Sporenmassen schlagen sich nur so um, dass sie einen Winkel von etwa 1800 beschreiben und dem oberen Theil der Klappen aufsitzen (Taf. I, Fig. 4). Offenbar war hier die Sporenmasse noch zu compact, sie haftete den Elateren noch zu fest an, um weggeschleudert zu werden, vermuthlich weil die ganze Masse noch zu feucht war. Ein Wegschleudern findet nun überhaupt nicht mehr in nennenswerthem Maasse statt. Allerdings führten die Elateren hygroskopische Bewegungen aus, die aber nur kurz andauerten und nur ein ganz schwaches Abschleudern einer nicht grossen Anzahl von Sporen zur Folge hatte. Wohl aber werden die Bewegungen der Elateren eine Auflockerung der vier Sporenmassen zur Folge haben, welche eine Vertheilung derselben durch Luftströmungen (eventuell auch Wassertropfen) erleichtert. Die Rolle, welche die Elateren spielen, ist hier offenbar nicht dieselbe wie bei den übrigen foliosen Jungermannieen; die hygroskopischen Bewegungen, welche die Elateren beim Austrocknen ausführen, sind vielmehr, wie erwähnt, ganz nebensächlich und kommen auch nur bei den erwähnten Ausnahmefällen in Betracht. Der Vorgang ist vielmehr offenbar der, dass beim Zurückbiegen der Klappen die Elateren zunächst gespannt werden. Dann reissen sie an ihrem untern Ende ab, schnellen los (wobei sie sich gerade biegen) und schleudern dabei die Sporen fort. Es handelt sich dabei aber keineswegs nur, wie Leclerc meinte, um ein "balayer", sondern um eine sehr energische Schleuderbewegung.

Die Frullaniakapseln springen ganz ähnlich auf, wie die von Lejeunia, nur krümmen die Klappen sich hier nach dem Aufspringen nicht wieder zurück, wie bei Lejeunia, sondern bleiben ausgebreitet (vgl. Taf. I, Fig. 3). Befeuchtet man eine aufgesprungene Frullania-Kapsel und lässt sie dann wieder austrocknen, so führen die Elateren starke drehende Bewegungen aus, ein Abschleudern etwa noch anhaftender Sporen fand dabei aber nicht statt.

Dass in der reifen Kapsel von Lejeunia (und ähnlich der von Frullania) starke Spannungen herrschen, welche schliesslich zu dem momentanen Aufspringen führen, zeigt auch die Thatsache, dass bei einer solchen Kapsel oft eine leichte Erschütterung genügt, um sie zur Explosion zu bringen. Es ist dies begründet in dem Bau der Kapselwand, bezüglich dessen auf Jack's Angaben hingewiesen sei (vgl. Jack a. a. O. Bot. Zeit. 1877).

Betrachten wir schliesslich noch die Entwickelungsgeschichte der Sporogonien des Frullaniatypus, wie dieselbe durch Hofmeister und Kienitz-Gerloff für Frullania festgestellt ist, so zeichnet sich dieselbe dadurch aus, dass die Differenzirung der Elateren schon auf ein ausserordentlich frühes Entwickelungsstadium zurückgreift. Die Zellen, welche die Elateren liefern, wachsen gleich von Anfang an mit der Kapsel in die Länge, sie kommen nicht zu Stande durch ein nachträgliches Auswachsen ursprünglich annähernd isodiametrischer Zellen. Einen Uebergang von dem gewöhnlichen Jungermannieentypus zu dem Frullaniatypus sehe ich dem Verhalten von Formen wie Jungermannia bicuspidata. Leider ist hier die Entwickelung der Elateren nicht bekannt, in der Untersuchung von Kienitz-Gerloff fehlten gerade die für diese Frage entscheidenden Stadien, und auch mir standen dieselben nicht zu Gebote. Die Elateren sind hier an ihrer Basis der Sporogonwand angeheftet, und entstehen wahrscheinlich

wie bei Frullania nicht durch Auswachsen, sondern durch Mitwachsen bei der Kapselvergrösserung. Nur fällt ihre Anlegung nicht in eine so frühe Entwickelungsperiode, wie bei Frullania. Denken wir uns in der Text-Figur 3 am oberen Drittel des Kapselraumes eine Querlinie, welche den Kapselboden bezeichnet, so würden wir ein ganz ähnliches Verhältniss wie bei Frullania erhalten, die Elateren würden oben und unten mit ihrem Ende angeheftet sein und nur nicht so gerade verlaufen, wie dies beim Frullaniatypus der Fall ist. Für mich ist also der Zeitpunkt, in welchem die Elateren angelegt werden, von Wichtigkeit; je früher sie auftreten, desto mehr erscheint die Kapselentwickelung von dem primitiven Kapseltypus entfernt.

Ich kann also die Anschauung von Kienitz-Gerloff nicht theilen, der die Anordnung der Elateren von Frullania als einen Rückschlag zu den Marchantieen auffasst. Bei Letzteren differenziren sich die Elateren ganz ebenso, wie bei dem gewöhnlichen Jungermannieentypus, sie sind aber nicht mit ihren Enden angeheftet und ihr Verlauf annähernd senkrecht vom Scheitel der Kapsel bis zur Basis, hat somit nur ganz äusserlich einige Aehnlichkeit mit dem des Frullaniatypus. Auch functionell sind sie von den Elateren des Letzteren ganz verschieden.

C) Formen mit Elaterenträgern.

1. Aneura-Typus.

Seit lange ist bekannt, dass an den geöffneten Kapseln von Aneura und Metzgeria eine Anzahl Elateren als pinselförmige Büschel an den Klappenspitzen sitzen bleiben. Schon Hedwig (a. a. O.) hat dies Verhalten abgebildet. Die Elateren sitzen aber nicht direct auf der Kapselwand, sondern auf vier Gewebestücken, die man früher (vgl. z. B. Gottsche, Haplomitrium Hookeri p. 360) für eine "eigene mit Halbringfasern besetzte, aus etwa 20 Zellen bestehende Verlängerung der inneren Klappenwand" hielt. Jack hat (Bot. Zeit. 1877 p. 71) für diese Gebilde die Bezeichnung "Schleuderträger" eingeführt. "Auch Pellia, Metzgeria und Aneura enthalten nur solche lose Schleudern, dagegen findet man bei diesen Gattungen noch verschieden geformte Schleuderträger, welche auf dem Grunde der Kapseln oder mit den Klappen derselben verwachsen sind und an denen ein geringer Theil der Elateren, nachdem die Kapsel sich geöffnet hat, kürzere oder längere Zeit hängen bleibt." Derselbe Autor hat auch den Bau der Schleuderträger beschrieben. Hofmeister (vgl. Untersuchungen p. 24) gibt einige Mittheilungen über die Entwickelung der Sporogone von Aneura multifida, wornach die Zellen, welche Elateren und die, welche Reihen von Sporenmutterzellen erzeugen, sich schon (wie bei Frullania) zu der Zeit differenziren, da eine einfache horizontale Zellschicht den ganzen Inhalt der Kapsel ausmacht. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Angabe irrthümlich ist (vgl. unten). Leclerc du Sablon (a. a. O. p. 146) hat versucht, eine Entwickelungsgeschichte des Sporogons zu geben, die ebenso unrichtig ist als seine Angaben über das Verhalten der fertigen Sporogone von Jungermannia etc.

Zunächst sei auf den Bau der fertigen, mit reifen Sporen versehenen Kapseln hingewiesen. Fig. 2 auf Taf. I gibt einen Längsschnitt durch die Kapsel von Aneura, pinguis, der Elaterenkörper bildet im Centrum der Kapsel ein zusammenhängendes Gewebe, das etwa den_dritten Theil der Kapsellänge einnimmt. Es ist derselbe um so mehr entwickelt, je länger die Kapsel ist, also in den kleinen Kapseln von Aneura palmata weniger als in den stattlicheren von A. pinguis; am auffallendsten fand ich ihn in den grossen Kapseln einer javanischen, nicht näher bestimmten Art (vgl. Fig. 4), die ich vor einer Reihe von Jahren in den Wäldern am Salak gesammelt hatte; leider konnte ich reife Kapseln von A. multifida und pinnatifida nicht untersuchen. Letztere Art soll nach Gottsche (Haplomitrium p. 360) keine Elaterenträger haben: "A. pinnatifida unserer Moore würde hierin dem Haplomitrium am nächsten stehen, denn da findet man die angegebene Verlängerung der inneren Klappenhaut nicht, die Schleuderer haften etwas loser bei dieser als bei Haplomitrium".

Wie Jack angegeben hat, sind die Zellen des Elaterenträgers mit Halbringfasern verdickt, die annähernd horizontal stehen. Soweit ich darauf geachtet habe, ist die Orientierung dieser Halbringe in den Zellen so, dass die offene Seite einer der Trennungslinien des Elaterenträgers zuge-

Fig. 4.

Aneura 'sp. (Java).
Längsschnitt durch
den Kapseltheil eines
reifen Sporogons;
H Calyptra, C. Columella. Die Richtung,
in welcher die Elateren
verlaufen, ist durch
Striche angedeutet.
16mal vergr.

wendet ist (vgl. die Querschnitte Fig. 5 u. 6). Die Linien, in denen später eine Trennung des Elaterenträgers in normal vier (zuweilen, wie in Fig. 5,

auch nur drei) Theilen auftritt, treten schon sehr früh hervor. Die Membranen nehmen hier Farbstoffe besonders leicht auf — offenbar infolge einer nicht näher untersuchten Abweichung ihrer stofflichen Beschaffenheit von derjenigen der übrigen Zellen des Elaterenträgers. Sie sind in

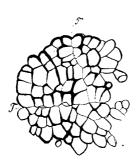
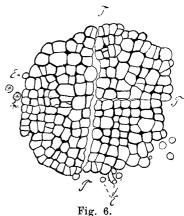


Fig 5.

Aneura pinguis. Querschnitt durch einen abnormerweise nur in drei Theile zerfallenden Elaterenträger (vergr.). T Trennungslinie. Nur an wenigen Punkten derselben hat eine Trennung schon stattgefunden.



Aneura sp. (Java). Querschnitt durch den Elaterenträger einer reifen, aber noch ungeöffneten Kapsel. In den Trennungslinien That grösstentheils schon eine Spaltung der Membran in zwei Lamellen sattgefunden. Sp Sporen, Eanhaftende Elateren.

den Figuren mit T bezeichnet, und spalten sich schon ehe die Kapsel sich öffnet in zwei dünne Lamellen. Dass sie Theile der ursprünglichen Quadrantenwände, die im oberen Theil des Embryo auftreten, darstellen, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Mit dem Elaterenträger stehen eine Anzahl Elateren in Verbindung. Zunächst wachsen die Zellen des Letzteren, die an den Sporenraum grenzen1), vielfach zu elaterenähnlichen, zugespitzten Zellen aus, die sich aber von den Elateren nicht nur dadurch unterscheiden, dass die Zelle nur an ihrem freien Ende zugespitzt ist, sondern auch dadurch, dass das Verdickungsband nicht so breit ist, wie bei den Elateren; vielfach haben diese Zellen auch ringförmige Verdickungen statt der spiraligen. Zwischen diese Vorsprünge des Elaterenträgers (und auch an andere Stellen) legen sich die Enden einer Anzahl der freien, im Sporenraum vorhandenen Elateren an; viele Elateren stehen übrigens mit dem Elaterenträger nicht in Berührung. Jack hat in einer Kapsel von An. pinguis 1500, in einer solchen von An. palmata 1300 Ela-

¹⁾ Namentlich im unteren Theil des Elaterenträgers, nicht, wie Leclerc du Sablon angibt, im oberen.

lateren gezählt (a. a. O. pag. 83). Der Namen Elaterenträger darf also nicht so verstanden werden, als ob die sämmtlichen Elateren daran befestigt wären, vielmehr liegen nur die Enden einer Anzahl derselben nach dem Obigen dem Elaterenträger an, ohne mit ihm etwa verwachsen zu sein.

Die Kapsel öffnet sich in vier Klappen, die annähernd horizontale Richtung einnehmen, wobei die Ränder der Klappen nach aussen gebogen sind. Die Sporen- und Elaterenmasse theilt sich in vier Theile. Was nun weiter erfolgt, hat Leclerc du Sablon nicht beobachtet, er leugnet aber auch hier (a. a. O. 156), dass die Elateren eine Rolle bei der Sporenverbreitung spielen, weil er fand, dass "la forme des élatères est sensiblement indépendante des conditions de milieu; il n'y a donc pas lieu de parler ici de proprietés hygroscopiques." Was davon zu halten ist, mag folgendes Beobachtungsbeispiel von Aneura pinguis zeigen: Beginn des Risses in der Kapselwand (von der Mittelregion aus) 10h 50. Die Klappen klaffen 10h 56. Gehen auseinander 10h 57, auf jeder Klappe liegt, wie oben erwähnt, die dunkle Sporenund Elaterenmasse. Nun führt jede dieser vier Massen an ihrem Anheftungspunkt (also am "Elaterenträger") eine Drehung von etwa 90° aus (später vergrössert sich der Winkel noch), so dass also auf jeder Klappe die Sporenmasse zunächst aufgerichtet erscheint. Nun beginnt ein energisches Abschleudern der Sporen. In etwa fünf Minuten vom Aufbrechen der Kapsel an ist alles zu Ende, es bleiben nur die Elaterenträger übrig sammt einzelnen denselben anhaftenden Elateren, übrigen sind mit den Sporen weggesprungen. Ganz ähnlich erfolgt die Sporenaussaat auch bei A. palmata; kleine Abweichungen kommen natürlich vor, z. B. die, dass die Sporenabschleuderung beginnt, ehe die Klappen sich noch ganz getrennt haben.

Die Drehung der Sporenmassen auf Klappen trägt zur weiteren Ausbreitung der Sporen bei. Die Sporenmassen können dadurch, dass sie über die Sporogonwand herausgehoben werden, in weiterem Umkreis zerstreut werden. Die Drehung dürfte in dem Bau der Elaterenträger begründet sein. Die nach aussen liegende Seite derselben kann sich beim Austrocknen stärker verkürzen, als die innere, was durch die oben angegebenen Verdickungsverhältnisse der Zellmembranen verständlich ist. Ob dabei für die Loslösung der Sporenmassen zugleich die Veränderung in der Form der Sporogonwand beim Oeffnen derselben in Betracht kommt, bleibe unentschieden, es sei aber daran erinnert, dass die Sporen-Elaterenmasse beim Oeffnen

noch nicht ein lockeres Pulver, sondern eine feuchte zusammenklebende Masse darstellt, die an dem einen Ende an der Klappenspitze befestigt ist, und durch die Biegung der Klappe sich am andern Ende Es wird darauf unten, bei Besprechung von Metzgeria kurz zurückzukommen sein. Hier seien zunächst die inneren Differenzierungvorgänge in den heranwachsenden Kapseln von Aneura besprochen. Die ersten Entwickelungsstadien derselben sind von Hofmeister (Vgl. Unters.) und Leitgeb (III, 47) geschildert worden, dagegen hat die Entstehung der Elaterenträger von den genannten Forschern keine Berücksichtigung erfahren. Leclerc du Sablon's diesbezügliche Angaben müssen als verfehlt bezeichnet werden. Nach ihm soll man die "cellules steriles" (wie er das acht Jahre früher von Jack als Elaterenträger bezeichnete Gewebe benennt) erst sehr spät sichtbar resp. von den anderen Zellen unterscheidbar werden (a. a. O. p. 147); "c'est au moment ou se résorbent les parois des cellules à spores et à élatères qu'on peut commencer à distinguer les cellules stériles". In Wirklichkeit ist nun aber charakteristisch und für die Auffassung der Gesammtentwickelung der Lebermoossporogone von erheblicher Bedeutung, dass schon ausserordentlich frühe eine Differenzirung des Kapselinnern eintritt in zwei Meristeme, von denen das eine, weniger thätige, aber ursprünglich den Haupttheil der Kapsel einnehmende

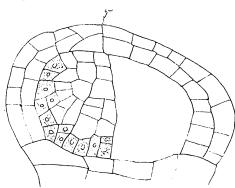


Fig. 7.

Aneura palmata. Längsschnitt durch ein junges Sporogon, stark vergr. Die sporogenen Zellen sind punktirt und der Zellkern angedeutet, die Wandung des Sporogons ist zweischichtig, von dem inneren Gewebe ist nur die linke Hälfte ge-

zeichnet. T spätere Trennungslinie.

Archesporium, letztere die Anlage der Columella. Das Archesporium bildet einen nach oben offenen Bogen. Es liess sich in verschiedenen

den Elaterenträger, das andere das sporogene Zellgewebe liefert, das sich erst viel später in Sporenmutterzellen und Elateren renzirt. Ursprünglich sind, bei anderen Leberdie Zellen moosen, des Kapselraumes anscheinend alle gleichartig. Später unterscheidet sich eine peripherische Partie von Zellen durch reicheren Plasmagehalt, Chlorophyll und Abwesenheit von Stärkekörnchen von dem inneren. Erstere Zellen sind das Fällen sowohl bei Aneura palmata (Fig. 7) als A. pinguis auf eine einzige Zellschicht zurückführen, aus deren Theilung das sporogene Gewebe hervorgeht. Ob in der That immer eine Zelllage als Archespor zu betrachten ist, scheint mir von wenig Belang, von erheblichem Interesse aber der Nachweis, wie ausserordentlich früh die Sterilisirung des grössten Theiles des Kapselgewebes hier eintritt. Denn offenbar haben wir hier und bei Pellia (deren Elaterenträger ja schon öfter mit der Columella von Anthoceros verglichen wurde) einen ganz ähn-

lichen, aber im Verlaufe Einzelentwickelung eintretenden Vorgang wie bei Anthoceros, dessen aus einer U-förmigen Zellreihe bestehendes Archespor bisher so vereinzelt unter den Lebermoosen dastand; bei Aneura lässt sich, wie erwähnt, verfolgen, dass eine ganz analoge Bildung dadurch entsteht, das in einem - soweit unsere jetzigen unvollkommenen Untersuchungsmittel zu beurtheilen erlauben - ursprünglich gleichartigen Kapselgewebe ein Theil zum Archespor, ein Theil zu sterilen Zellen wird.

Die Fig. 9 zeigt einen Längsschnitt durch ein etwas älteres Entwickelungsstadium von A. pinguis; das sporogene Gewebe hat

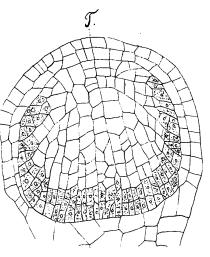


Fig. 8.

Aneura palmata. Medianer Längsschuitt durch ein Sporogon, welches älter ist als das in Fig. 7 abgebildete. T Trennungslinie.

guis; das sporogene Gewebe hat sich durch Zelltheilung vermehrt 1), seine Wände werden, wie wohl bei allen Lebermoosen, später sehr stark

¹⁾ Wie erwähnt, ist es ausgezeichnet durch reichen Plasmagehalt, Chlorophyll und Stärkemangel. Später (z. B. zur Zeit der Viertheilung der Sporenmutterzellen) enthalten auch die fertilen Zellen kleine Stärkekörnchen. Der Stärkemangel dürfte in dem energischen Wachsthum der fertilen Zellen, das mit entsprechendem Stoffverbrauch verbunden ist, begründet sein. Die sterilen wachsen weniger rasch und dienen den fertilen als Nahrungsspeicher. Man beachte die Aehnlichkeit des in Fig. 8 abgebildeten Längsschnitt mit dem Querschnitt durch die jungen Pollensäcke mancher Antheren (z. B. Hyoscyamus in Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte p. 395, Fig. 110). Die Columella der Aneurakapseln entspricht auf diesem Stadium biologisch dem bei den Antheren von Chatin unnöthigerweise als "Placentoid" bezeichneten Gewebe: in beiden Fällen handelt es sich um eine ausgiebigere Ernährung der sporogonen Schicht. Vgl. die Bemerkung auf S. 13.

quellungsfähig. Sie scheinen auch von weicherer Beschaffenheit als die der sterilen Zellen zu sein und sind vielfach nicht deutlich wahrnehmbar. Die starke Aufquellung der Membranen hat Leclerc du Sablon zu der sonderbaren Angabe veranlasst, dass die Protoplasmamassen der Zellen in Freiheit gesetzt "flottent dans ce liquide". Es bedarf wohl kaum der Angabe, dass dem nicht so ist, wenn man dem

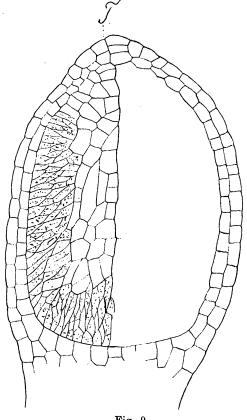


Fig. 9.

Aneura pinguis. Längsschnitt durch eine Kapsel
mittlerer Entwickelung; sporogene Zellen punktirt,
T Trennungslinie.

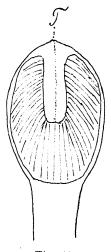
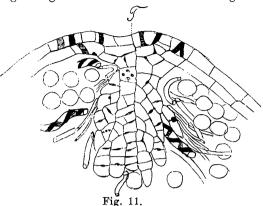


Fig. 10. Längsschnitt durch eine unreife Kapsel Aneura pinguis. Die Elateren sind differenzirt, ihr Verlauf durch Linien angedeutet, die Sporenmutterzellen sind noch nicht als solche kenntlich, T Trennungslinie des "Elaterenträgers". In der reifen Kapsel erscheint derselbe verhältnissmässig weniger gross (vgl. Fig. 2 auf Taf. I.)

Präparat nicht Wasser zusetzt; bei Untersuchung in Alkohol zeigen sich die Zellen stets mit einer, wenn auch gequollenen Membran umgeben. Die zu Elateren werdenden zeigen frühzeitig stärkeres Längenwachsthum als die, aus deren Theilung die Sporenmutterzellen hervorgehen. Beide zeigen ursprünglich bei A. pinguis annähernd spindelförmige Gestalt. Die Elateren und Sporenmutterzellreihen strahlen später in

der aus Fig. 10 ersichtlichen Weise an dem "Elaterenträger" aus. Hofmeister's merkwürdige Angaben über die Entwickelung von

A. multifida habe ich oben (p. 21) angeführt. Dieselben können für A. multifida schon desshalb nicht zutreffen. weil diese Art, wie Jack angibt (a. a. O. p. 83), Elaterenträger Die letzteren hesitzt fehlen nach Gottsche (a. a. O.) bei A. pinnatifida. Indess zeigten junge Sporogonien A. pinnatifida, welche ich der Güte des Herrn Prof. Briosi in Pavia verdanke, im Wesentlichen dieselben Differenzirungsverhältnisse, wie oben von A. palmata und pinguis beschrieben wurden.1) Ich möchte also annehmen, dass auch hier, wenngleich vielleicht nicht sehr hervortretende Elaterenträger vorhanden sind und demnach die Kapseln aller bisher untersuchten Aneura-Arten nach demselben Typus aufgebaut sind. Würde Gottsche's Angabe zutreffen, so wäre es möglich, dass durch diese Art der Aneura-Typus mit dem Frullania-Typus verknüpft würde.



Metzgeria furcata. Längsschnitt durch den oberen Theil einer Sporenkapsel. T Trennungslinie der (wenig umfangreichen) Columella.

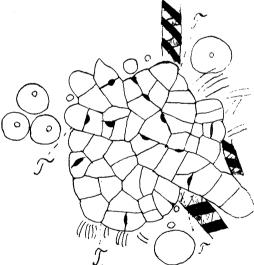


Fig. 12. Metzgeria furcata. Querschnitt durch einen Elaterenträger (stärker vergr. als Fig. 11).
T Trennungslinien, einige Sporen und Theile von Elateren sind sichtbar.

Zum Aneura-Typus gehört auch die nahe verwandte Metzgeria. Den Bau des Elaterenträgers fand ich an den in der Umgebung des Würmsees

¹⁾ Dasselbe gilt für eine tropische habituell A. multifida nahestehende Form, die ich vor Jahren in Java sammelte.

gesammelten Exemplaren etwas anders, als Jack (a. a. O. p. 74) ihn angibt. Der Elaterenträger, welcher hier viel weniger entwickelt ist als bei den Aneura-Arten (vgl. den Längsschnitt Fig. 11 und den Querschnitt Fig. 12), soll nach ihm "aus unter sich verwachsenen, mit Halbringfasern versehenen Röhren" bestehen. Ich fand solche halbringförmige Verdickungen nicht und darf wohl annehmen, dass Jack die Querwände der kurzen Zellen des Elaterenträgers, die vielfach braungefärbte Verdickungen zeigen, für Halbringfasern gehalten hat. Auch die Seitenwände der Zellen zeigen an einzelnen Stellen braune, annähernd halbkugelig oder flachgewölbt vorspringende kleine Verdickungen, sonstige Skulpturen waren nicht vorhanden.

Die Sporenausstreuung findet ganz ähnlich wie bei Aneura statt, namentlich findet die eigenthümliche Bewegung der Sporen-Elaterenmassen vor dem Ausschleudern auch hier statt. Die beobachteten Kapseln verhielten sich bezüglich der Energie des Schleuderns ziemlich verschieden; die einen zeigten die Abschleuderung schon beim Oeffnen, vor dem Zurückschlagen der vier Massen, dann begann lebhaftes Schleudern, durch das fast alle Sporen und Elateren - abgesehen von den wenigen an den Elaterenträgern hängenbleibenden entfernt wurden. Bei einer anderen, wohl nicht vollständig normalen Kapsel blieben die meisten Sporen und Elateren an den Elaterenträgern hängen, von denen sie dann natürlich durch Luftströmungen leicht weggeführt werden können; bei einer dritten sich ähnlich verhaltenden Kapsel war die Entfernung, auf welche die Sporen weggeschleudert wurden, eine auffallend geringe; auch hier blieben viele Sporen an den Elaterenträgern hängen. Indess dürfte das erstangeführte Verhalten das typische sein. Die Entwickelung der Kapsel dürfte der von Aneura entsprechen, die betreffenden Stadien sind hier aber nicht bekannt, sondern durch die Untersuchungen von Kienitz-Gerloff und Leitgeb nur die frühesten. Leitgeb hat (a. a. O. III, p. 40, Taf, II, Fig. 9c) ein mittleres Entwickelungsstadium beschrieben und schematisch abgebildet, an dem er im Scheitel der Kapsel eine Gruppe steriler Zellen fand, über deren Schicksal er wegen Materialmangels nur die Vermuthung mittheilt, dass sie im Verlauf der Kapselentwickelung zusammengedrückt würden und den Ansatz für die Elaterenbüschel liefern, welche nach dem Oeffnen der Kapsel an der Spitze der Klappe haften. Ersteres ist, wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, nicht der Fall, das sterile Gewebe der Leitgeb'schen Figur stellt vielmehr die Anlage des Elaterenträgers dar, die bei Metzgeria dem Gesagten zufolge viel weniger entwickelt sind als bei Aneura.

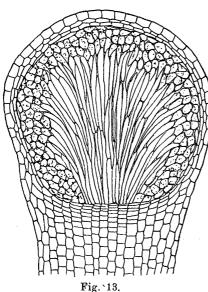
2. Pellia-Typus.

In Fig. 5 auf Taf. I ist die Hedwig'sche Abbildung eines geöffneten Pellia-Sporogons wiedergegeben; er sagt von den Elateren (filamenta): "Epiphyllae longissimae sunt, uno extremo capsulae centro inhaerentia et post seminis explosionem barbulae confusae ad instar Seither ist Pellia viel untersucht worden. Betreffs des surrecta". Verhaltens der fertigen Sporogonien und seine Schilderung bei den systematischen Beschreibungen der verschiedenen Autoren kann auf Jack verwiesen werden (a. a. O. p. 71 u. 72), der auch die Unterschiede im Verhalten von P. epiphylla und P. calycina erläutert. Hofmeister (Vgl. Unters. p. 19) hat die Entwickelung der Frucht dargestellt; nach ihm findet man im August die Zellen des Kapselinnern freischwimmend; sie umkleiden sich mit neuen Zellwänden (p. 20 a. a. O.). "Dabei zeigen sie ein sehr verschiedenes Verhalten. Ein Theil wird lang spindelförmig, die zukünftigen Schleudern. Diese Spindelform nimmt ein ganzer Strang in der Längsaxe der feucht liegenden Zellen an, um ihn erscheinen die übrigen zu Schleudern sich umwandelnden Zellen aufwärts strahlig angeordnet."

Bei Besprechung der Anordnung von Sporen und Elateren in den Lebermooskapseln stellt Kienitz-Gerloff Pellia an die Seite von Marchantia. Er sagt: "Aehnlich ist die Anordnung derselben Zellen (der elaterenbildenden) bei Pellia; die aus ihnen hervorgegangenen Schleudern liegen bei dieser Pflanze nicht mehr vollkommen senkrecht, sondern sie strahlen fächerförmig von der Basis der Kapsel nach oben und nach den Seiten, bei Aneura und Metzgeria vom Kapselscheitel nach der Basis aus". Dagegen möchte ich hervorheben, dass die Aehnlichkeit hier nur eine äusserliche ist. Betrachten wir einen Längsschnitt durch eine reife Kapsel von Pellia (Taf. I Fig. 1), so sehen wir, dass die Elateren in der Mitte der Kapsel eine compacte, mehrfach hin- und hergebogene, nicht von Sporen durchsetzte Masse bilden, was bei den Marchantieen nicht der Fall ist. Es ist dies nicht eine nachträgliche Zusammendrängung ursprünglich gleichmässig vertheilter Elateren, sondern diese Anordnung beruht auf einer frühzeitigen, von dem Jungermannieen-Typus abweichenden Entwickelung. Nach Hofmeister und Kienitz-Gerloff, der ihm hierin folgt, sollen sich zu einem gewissen Zeitpunkt im Kapselinnern freisch wimmende Primordialzellen befinden, die, nachdem sie sich von Neuem mit einer Membran umgeben haben, eiförmige Gestalt besitzen. "Einzelne von ihnen bilden an ihren verjüngten Enden Ausstülpungen, die nach und nach zu langen Schläuchen auswachsen und sich zwischen den übrigen,

welche kurz bleiben, hindurchdrängen" (Kienitz-Gerloff a. a. O.). Die Annahme ursprünglich freischwimmender (also regellos angeordneter) später zu Elateren auswachsenden Zellen ist ein Irrthum, veranlasst durch die starke Quellbarkeit der Membranen des Kapselinnern auf diesen Entwickelungsstadien. Vergleicht man Längsschnitte durch jugendliche Sporogone, wie Hofmeister einen abgebildet hat, mit solchen durch ältere, wie Fig. 13 einen widergibt1), so zeigt sich, dass die Elateren dieselbe springbrunnenförmige (coaxiale) Anordnung

> haben wie die Zellen im Centrum der jugendlichen Kapsel vor Differenzirung der Elateren. Letztere sind also offenbar aus den centralen Zellen im untern Kapseltheil hervorgegangen, die sämmtlich steril blieben und zu Elateren (resp. Elaterenträgern) auswuchsen, die sich nun zwischen die fertilen Zellen eindrängen. Ein auffallender Unterschied zwischen den zu Elateren und fertil werdenden Zellen besteht darin, dass erstere kleine Stärkekörnchen führen, letztere nicht; aber auch in dem Stadium, wo die Elateren schon



Pellia epiphylla. Längsschnitt durch ein

beträchtlich in die Länge gestreckt sind, fand ich dieselben noch als junges Sporogon, halbschemat. Vergr. 74. zusammenhängenden Die sporogenen Zellen sind punktirt. webekörper. Wir haben hier eine ganz ähnliche Differenzirung wie beim Aneura-Typus. Es findet frühzeitig eine Differenzirung des Kapselinnern in zwei Theile statt: Archespor und steril bleibende Zellen. Erstere erzeugen Sporen und freie Elateren, letztere die "Elaterenträger". Die letzteren repräsentiren aber bei Pellia noch einen primitiveren Typus als bei Aneura: sie stellen sich dar als ganz elaterenähnliche Zellen, während bei Aneura und noch mehr bei Metzgeria die Elaterenträger aus einem Gewebe zusammengesetzt sind, das eine gewisse Verwandtschaft zu

¹⁾ Leider standen noch jüngere Stadien, da ich die Pflanze zu spät einsammelte, mir nicht zu Gebote. Aber das in Fig. 13 Abgebildete spricht durchaus gegen die Annahme Leitgeb's (III, 57), dass die fücherförmige Anordnung erst erkennbar werde, wenn man die Sporenmutterzellen unterscheiden könne.

den Elateren nur noch im Auswachsen äusserer Zellen zu elaterenähnlichen Gebilden aufweist.

Ehe auf das Verhalten bei der Sporenaussaat von Pellia hingewiesen wird, sind noch die Angaben von Leclere du Sablon zu besprechen. Auch hier bringt dieser Autor einige erstaunliche Mittheilungen. Befruchtete Eizellen soll man vom November an finden: Nach Hofmeisters Angaben, mit denen meine Erfahrungen vollständig übereinstimmen, sind schon im August vielzellige Embryonen vorhanden, in denen die Differenzirung des Kapselinhalts schon beginnt. Ferner soll man nach Leclere du Sablon die Archegonien "sur le bord de la fronde" suchen, während sie in Wirklichkeit auf der Mitte des Thallus stehen; seine Längsschnitte sind, wie die Abbildungen zeigen, schief verlaufen, und seine Angaben fügen dem vorher Bekannten nichts von Bedeutung hinzu.

Leider konnte ich die Sporenaussaat normal geöffneter Kapseln nicht beobachten, da die von mir in Kultur genommenen Exemplare alle abnorm wurden. Es darf aber wohl angenommen werden, dass die freien Elateren hier nicht als Schleuderer dienen, sondern nur zur Auflockerung der Sporenmasse, da die Sporen verhältnissmässig sehr gross sind und die ersten Keimungsstadien innerhalb der Sporogonkapsel zurücklegen. Auch die "Elaterenträger" dürften durch Streckung (vgl. das Hedwig'sche Bild Taf. I Fig. 7) und Bewegung zur Vergrösserung und Lockerung der Masse beitragen. Die Elateren zeigen, wenn sie austrocknen (auch beim Anhauchen), Bewegungen, welche die oben erwähnte Vermuthung wahrscheinlich erscheinen lassen. Indess soll hier auf diese Frage nicht näher eingegangen werden, da ich beabsichtige, die Entwickelungsgeschichte und das Verhalten der Pelliasporogonien einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen; sie waren hier zuletzt in der ersten Gruppe zu besprechen, da sie zwar an Aneura bezüglich der Differenzirung sich anschliessen, bezüglich des Verhaltens der Elateren aber wahrscheinlich auch in die folgende Gruppe eingereiht werden könnten.

II. Elateren nicht als Schleuderer dienend.

I. Fossombronia.

Ueber die Sporenausstreuung dieser Jungermanniee liegen zwei Berichte vor. Zunächst hat sie Schmidel 1747 beschrieben (Icones plant. p. 86). Er sagt: "vasculi (der Kapsel) tota capacitas magna copia funiculorum (Elateren) et iis adherentium seminum refertur, quae

cuncta mox post valvarum aperturam ob aeris externi accessum et parietes siccatos avelli, cum impetu ejaculari et dispergi incipiunt, donec tota testa inanis sit usque ad centrum, in quo penicillus funiculorum restat." Damit stimmen die Angaben von Leclerc du Sablon an F. caespitiformis nicht überein, nach ihm findet kein Wegschleudern der Sporen wie Schmidel es angenommen hatte) statt. Meine Beobachtungen stimmen mit keiner dieser fast 150 Jahre auseinanderliegenden Angaben überein, nähern sich aber mehr denen Schmidel's. Dieser hat sich offenbar, wie auch seine Darstellung des Oeffnungsvorganges der Sporogone zeigt, zu sehr durch die Analogie mit den übrigen Lebermoosen leiten lassen.

Im October bei Ambach gesammelte Sporogonien von F. pusilla zeigten, wie mehrfach in der Litteratur angegeben ist, dass die Kapselwand unregelmässig aufspringt; gelegentlich findet man ein ähnliches Bild, wie Schmidel es zeichnet, der vier Klappen annimmt, aber dies ist mehr Zufall, die Regel ist, dass sich die Sporangienwand durch unregelmässige Längs- und Querrisse in einzelne sich ablösende Stücke trennt, wobei ein unterer schüsselförmiger Theil stehen bleibt, der der Masse von Sporen und Elateren als Stützpunkt dient. hat auch Leclerc du Sablon gesehen. Die Elateren bewegen sich ziemlich lebhaft (nach Leclerc du Sablon sollen sie dagegen bei F. caespitiformis "pas de mouvements propres" haben — vermuthlich verhält sich aber die Sache ebenso wie bei F. pusilla), schleudern aber die Sporen nur in ganz unbedeutendem Maasse ab. Die meisten bleiben mit den Elateren zusammen als braune Masse auf dem schalenförmigen unteren Rest der Sporogonwand sitzen und können dann leicht vom Wind weggeführt werden. Die Sporen- und Elaterenmasse wird grösser (breiter und flacher) als sie im Sporogon war; dies erfolgt durch die Bewegung der Elateren, während Leclerc du Sablon, der an den Elateren keine Bewegung wahrnehmen konnte, die Vergrösserung dem "ébranlement causé par le mouvement des parois" zuschrieb, was sicher nicht der Fall ist. Eine charakteristische Anordnung der Elateren ist im Sporenraume von Fossombronia nicht vorhanden, sie erscheinen gleichmässig mit den Sporen gemengt.

2. Marchantieen.

Ob alle Marchantieen hierher gehören, ist fraglich; namentlich gilt dieser Zweifel von Lunularia, die bekanntlich mit reifen Sporogonien selten angetroffen wird. Die über das Oeffnen der Sporogonien vorliegenden Angaben sind dementsprechend auch nicht entscheidend.

Bischoff¹) hat dieselben besprochen und meint, dass die Angabe Micheli's, wornach bei dem Aufspringen der Sporenbehalter die Schleudern auf den Spitzen der Klappen sitzen, zutreffend sei. Darnach, nicht nach der Natur, ist, wie er ausdrücklich angibt (p. 1011), auch seine Abbildung entworfen, welche spätere Autoren dann ohne Weiteres als Beobachtungsresultat betrachteten und copirten. Es scheint, dass seit Micheli (1729) niemand mehr das Oeffnen der Lunularia-Sporogone beobachtet hat; Leitgeb (VI p. 102) gibt nur an, dass bei Anordnung der Elateren vollständig der von Marchentia entspreche. Dieser Fall bedarf also weiterer Aufklärung.

Fegatella conica. Die Sporen durchlaufen bekanntlich hier, ebenso wie bei Pellia, die ersten Keimungsstadien schon innerhalb des ungeöffneten Sporogons und es muss von vornherein unwahrscheinlich erscheinen, dass bei der Grösse und Schwere der aus der Sporenkeimung hervorgegangenen Zellkörper die Elateren als Schleuderer dienen. Dass dies nicht der Fall ist, zeigte dann auch die Beobachtung. Z. B.: Die Sporenkapsel öffnet sich langsam durch Zurückschlagen der Wand an der Spitze der Kapsel 10h 51. Beim weiteren Zurückrollen der Wand wird ein lockerer Ballen von Elateren und Sporen frei; die Elateren zeigen beim Austrocknen schwach drehende Bewegung und schrumpfen, aber weder das Zurückrollen der Wand, noch die schwachen Bewegungen der Elateren schleudern Sporen weg. Wohl aber wird die ganze Masse lockerer und breiter als sie im Sporogon war; stellt man ein geöffnetes Sporogon vertical, so verstäubt die Masse leicht, das Zurückrollen der Wand war nach 9 Minuten beendigt. Die Verbreitung der Fegatella-Sporen (ebenso derjenigen von Pellia) dürfte den feuchten Standorten entsprechend, an denen die Pflanze lebt, meist durch Fortschwemmen zu Stande kommen. Bei trockenem Wetter wird, und das erscheint nicht unwichtig, die Verstreuung der Sporen nicht auf einmal, sondern nach und nach, in dem Maasse wie die Sporogonwand sich zurückrollt und die aufgelockerten und trockener gewordenen Theile der Sporen-Elaterenmasse abfallen, erfolgen. -Die Vermuthung, die ich ursprünglich hegte, es könnten die Elateren innerhalb des ungeöffneten Sporogoniums gespannt sein, war, wie sich schon aus dem oben Angeführten ergibt, eine irrige.

Ganz ähnlich verhalten sich Preissia commutata und Marchantia polymorpha. Bei ersterer kamen zwar einzelne Sporen mit einem kleinen Ruck hervor, blieben aber in unmittelbarer Nähe der Sporen-

Flora 1895.

¹⁾ Bemerkungen über die Lebermoose. Nova acta Acad. Leop. Carol. Vol. XVII 12, 1835.

Elaterenmasse liegen die auch hier ein lockeres, mit fortschreitender Austrocknung zerfallendes Haufwerk bildet. Bei Marchantia führen die Elateren zwar beim Anhauchen lebhafte hygroskopische Bewegungen aus, ein Wegschleudern der Sporen aber findet entweder nicht statt oder es werden einige, aber bei Weitem nicht alle Sporen auf ganz kurze Entfernungen abgeschleudert. Die Elateren selbst aber werden (im Gegensatz gegen die Fälle, wo sie wirklich Schleuderer sind) nicht fortgeschleudert. Das geht ja auch schon aus dem bekannten, schon von Bischoff schön wiedergegebenen Bild einer geöffneten Marchantiakapsel hervor, welches, aus dem geöffneten Sporogon hervorragend, eine lockere, von Sporen und Elateren gebildete Masse zeigt. Wären die Elateren hier Schleuderer 1), wie in den oben beschriebenen Fällen, so könnten sie doch nicht in dieser Weise nach dem Oeffnen des Sporogons zusammen liegen bleiben. Die Sachs'sche Ansicht, dass sie die Sporenmasse aufzulockern haben, trifft also durchaus zu, wozu noch kommt, dass durch das Vorhandensein der Elateren die Sporen nicht auf einmal, sondern nach und nach herausfallen.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen beschäftigen sich mit der biologischen Bedeutung der Lebermoos-Elateren. Dieselbe ist eine doppelte.

A. Sie wirken mit bei der Stoffzufuhr zu den sporogenen Zellen und bei der Verbreitung der Sporen. Die erstgenannte Function ist die einzige bei den rudimentären Elateren, die in allen drei Entwickelungsweisen der Lebermoose vorkommen und schon aus diesem Grunde, sowie daraus, dass sie sich bei Sporogonen, die unter verschiedenen Lebensverhältnissen sich befinden, vorkommen, erhellt, dass wir es mit rudimentären, nicht mit reducirten Organen zu thun haben. Die Ernährung der sporogenen Zellen wird ferner hier, wie bei den Sporogonien der Laubmoose (abgesehen von den kleinen und verhältnissmässig nur wenig Sporen bildenden Sporogonien von Archidium), erleichtert dadurch, dass die sporogenen Zellen mit möglichst grosser Oberfläche mit den sterilen, Nahrung liefernden in Berührung treten. am Ausgesprochensten der Fall bei Anthoceros. Aber bei Aneura und Pellia findet im Verlauf der Einzelentwickelung ein ganz ähnlicher Vorgang statt, indem in dem Kapselraum der jungen Sporogone der grösste Theil der Zellen sterilisirt wird und die Fähigkeit, sporogene Zellen zu erzeugen, auf ein vielfach auf eine Zellschicht

1) Als solche werden sie irrthümlich gerade für Marchantia auch in dem neuesten Lehrbuch der Botanik von Strasburger, Noll, Schenck u. Schimper bezeichnet (S. 334).

zurückführbares Meristem beschränkt bleibt. Die sterilen, ursprünglich als Nährstoffleitgewebe für die sporogenen Zellen functionirenden Zellen werden später zu Elaterenträgern.

- B. Bezüglich der Anordnung der Elateren sind zwei Formen zu unterscheiden: freie und einseitig angeheftete. Der Frullania-Typus schliesst sich durch Formen wie Jungermannia bicuspidata an den ersteren an.
- C. Als Verbreitungsorgane haben die Elateren nicht die untergeordnete Bedeutung, welche ihnen von Leclerc du Sablon zugeschrieben wird, sie sind aber auch nicht überall Schleuderer, wie die älteren Forscher annahmen, vielmehr sind zwei Fälle zu unterscheiden, zwischen denen übrigens Uebergänge sich finden:
- 1. Bei einer grossen Anzahl von Formen sind die Elateren Organe, welche die Sporen energisch fortschleudern; es geschieht dies in dem Momente, wo sie austrocknen. Eigenthümliche Modificationen finden sich bei dem Frullania-Typus und bei den mit Elaterenträgern versehenen Formen, namentlich bei Aneura und Metzgeria, deren Elaterenträger schon in der ungeöffneten Kapsel in vier Theile zerlegt wird, die beim Aufspringen der Kapsel eigenthümliche Bewegungen ausführen.
- 2. Bei Fossombronia und den untersuchten Marchantieen sind die Elateren nicht Schleuderer. Ihre wenig ausgiebigen Bewegungen machen nur die Sporen-Elaterenmasse zu einem lockeren Haufwerk, welches dann leicht durch Luftströmung zerstreut werden kann.

Bezüglich der Einzelheiten sei auf den Text verwiesen. Der Mechanismus der Schleuderbewegung wurde nicht näher untersucht; es ist das eine Frage für sich. Dass es sich dabei handelt um Erscheinungen, welche durch Schrumpfungsdifferenzen in der verdickten Elaterenzellmembran bedingt werden, kann wohl nicht bezweifelt werden. Dass beim Befeuchten gerade der als Schnellorgane dienenden Elateren (z. B. Plagiochila, Aneura) keine Bewegungen und nur unbedeutende Gestaltveränderungen auftreten, wurde schon oben hervorgehoben, während andere "Elateren" hygroskopische Bewegungen ausführen.

"Elateren" finden sich bekanntlich nicht nur bei den Lebermoosen, sondern, abgesehen von den Equiseten, deren Sporenverbreitungsorgane diesen Namen mit Unrecht tragen¹), bei den Myxomyceten,

¹⁾ Dasselbe gilt wohl auch für die von G. Karsten (Flöra, Ergänzungsbd. z. 1894 p. 87 ff.) neuerdings für Polypodium imbricatum beschriebenen "Elateren" deren Function noch unbekannt ist, und die desshalb vorläufig wohl besser nicht als Elateren bezeichnet werden. Es sei dies um so mehr hervorgehoben, als Karsten sagt: "Die Aehnlichkeit dieser Fasern mit den hekannten Elaterenzellen

Lycoperdaceen und Orchideen. Es ist beachtenswerth, dass bei den beiden ersteren Abtheilungen, soweit unsere noch unvollständigen Kenntnisse ein Urtheil zulassen, ganz Aehnliches vorkommt, wie es oben für die Lebermoose nachgewiesen wurde. Ob das Capillitium der Myxomyceten bei der Ernährung der Sporen eine Rolle spielt, wissen wir nicht. Bei der Verbreitung derselben aber ist dies sicher der Fall: es bildet in den einen Fällen ein Gerüstwerk, das ein Zusammenballen der Sporen verhindert und ein allmähliches Zerstreutwerden derselben ermöglicht, auch bei dem Oeffnen der Kapseln in manchen Fällen sich nicht unbeträchtlich ausdehnt, in anderen, wie bei Trichia, kommen lose "Elateren" vor, an denen ich eine Schleuderbewegung in dem einen untersuchten Falle freilich nicht bemerken konnte, ihre Function ist vielleicht der der Marchantieen-Elateren ähnlich, möglicherweise kommen auch hier wirkliche Schleuderorgane vor. Bei den Lycoperdaceen ist dies, nach Hedwig's oben citirten Angaben, bei gewissen Formen der Fall, während bei anderen auch hier nur ein Gerüstwerk gebildet wird.

Wie Beer 1) gefunden hat, besitzen die Früchte einer Anzahl epiphytischer Orchideen "Schleuderorgane", welche den Lebermoos-Elateren ganz analog sind. Es sind dies Haare, die aus der Innenwand des Fruchtknotens entspringen und nach allen Richtungen hin die Masse kleiner Samen, welche den Fruchtknoten erfüllt, durchsetzen. Sie führen, wenn sie nach dem Oeffnen der Frucht austrocknen, wie ich mich bei Vanda tricolor überzeugen konnte, recht energische Bewegungen aus, wobei auch ein Abschleudern der ihnen anhaftenden kleinen Samen stattfindet. Wie bei den Lebermooskapseln ist dadurch namentlich ein gleichzeitiges Ausstreuen der Samen verhindert; dasselbe findet allmählich statt in dem Maasse, in welchem die Austrocknung weitergeht. Legt man eine Samen-Elaterenflocke aus einer reifen, aber noch nicht ausgetrockneten Vanda-Frucht auf den Objectträger, so findet bald durch die Bewegungen der Elateren eine Trennung derselben von den Sporen statt. Indess scheint mir, wie erwähnt, die biologische Bedeutung der Elateren weniger in dem Wegschleu-

von Marchantia z. B. liegt auf der Hand" (a. a. O. p. 88). Meiner Ansicht nach ist diese Aehnlichkeit eine ganz aussordentlich geringe, wie sich aus den oben mitgetheilten Thatsachen ergeben wird.

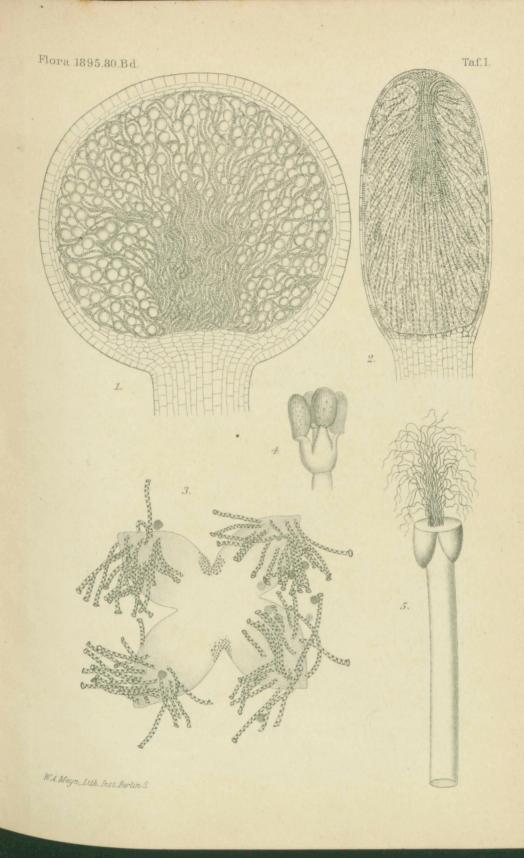
¹⁾ Ueber das Vorkommen eines Schleuderorganes in den Früchten verschiedener Orchideen von J. G. Beer (Sitz.-Ber. der math.-naturw. Classe der kais. Ak. der Wissenschaften Bd. XXIV S. 23). Vgl. auch Pfitzer in Engler-Prantl, Pfianzenfamilien I. Bd., Orchideen.

dern als in der allmählichen Ausstreuung der zahllosen kleinen Samen zu liegen, wodurch die Möglichkeit, dass einige derselben an für die Keimung günstige Standorte gelangen, bedeutend erhöht wird. Die "Elateren" von Vanda entspringen als lange, mit stark verdickter Wandung versehene Zellen aus den zwischen den Placenten gelegenen Theilen des Fruchtknotens. An denen von Taeniophyllum lassen sich, namentlich im untern Theile, spiralig angeordnete Tüpfel erkennen, was ebenso wie die nicht seltene Spaltung der Membran in Schraubenbänder für eine spiralige Anordnung der "Micellen" spricht, die für den Mechanismus der Bewegung in Betracht kommt.

Tafelerklärung.

- Fig. 1. Längsschnitt durch die reife Kapsel von Pellia epipylla.
- Fig. 2. Längsschnitt durch die reife Kapsel von Aneura pinguis. Die Elateren sind etwas zu dick ausgefallen.
- Fig. 3. Geöffnete Kapsel von Frullania dilatata mit anhaftenden Elateren von oben.
- Fig. 4. Lejeunia serpyllifolia, abnorm geöffnete Kapsel (vgl. den Text).
- Fig. 5. Geöffnete Pellia-Kapsel (Kopie aus Hedwig).

Anm. Für freundliche Zusendung von Untersuchungsmaterial möchte ich Herrn Irck in Constanz auch hier bestens danken.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: 80

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

Artikel/Article: Archegoniatenstudien. 1-37