Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen.

Von

Z. Kamerling.

Hierzu Tafel I—III.

Einleitung.

Die Veranlassung zu vorliegender Arbeit wurde gegeben durch den Versuch, die Function der eigenthümlichen, der Wasserleitung dienenden Zäpfchenrhizoiden der Marchantiaceen und Ricciaceen erkennen zu lernen.

Von vornherein liess sich erwarten, dass hierbei auch neue Gesichtspunkte gewonnen werden würden für die Frage der Wasserbewegung in den Gefässen der höheren Pflanzen. Dies war in der That der Fall und so kann Abschnitt I zum Theil betrachtet werden als eine vorläufige Mittheilung über eine ausführlichere Arbeit, welche sich mit dem Problem der Wasserbewegung beschäftigen wird. Doch bin ich nur auf die Fragen, welche unmittelbar die Marchantiaceen berührten, eingegangen.

Als ich die verschiedene Ausbildung des Rhizoidensystems bei verschiedenen Species etwas eingehender untersuchte, wurde meine Aufmerksamkeit bald auf die Thatsache gelenkt, dass nicht nur die Ausbildung des Rhizoidensystems, sondern auch die des Thallus in hohem Grade von den Vegetationsbedingungen der einzelnen Arten abhängig ist. Am deutlichsten zeigt sich diese Abhängigkeit in der Ausbildungsweise der Spaltöffnungen, welche auch durch ihren bis jetzt noch ununtersuchten Mechanismus die Aufmerksamkeit auf sich lenkten.

So dehnte sich die Arbeit, welche ursprünglich nur die Wasseraufnahme zum Gegenstand hatte, so weit aus, dass sie sich nunmehr auf die wichtigsten Erscheinungen nicht nur der Wasseraufnahme, sondern auch der Wasserabgabe durch Verdunstung erstreckt. Soviel wie möglich habe ich immer die einzelnen Arten, welche mir zur Untersuchung vorlagen, vergleichend betrachtet und die Unterschiede in der Ausbildung auf Unterschiede in den Vegetationsbedingungen zurückzuführen gesucht.

Die Arbeit ging von, im Sinne Darwin's, teleologischen Gesichtspunkten aus, und so werden wir oft Ausdrücke wie Zweck, Ziel u. s. w. verwenden, ohne damit den Gedanken an ein vorgefasstes Ziel zu verknüpfen.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0005-6

Wie Pfeffer sagt (37): „Solche Beziehungen (Beziehungen und Anpassungen im Verhältniss zur todten und lebendigen Umgebung) vermögen wir auch dann zu überblicken, wenn unser Augenmerk nur auf Ziele und Zwecke gerichtet und wenn die Causalität des Geschehens und Werdens unbekannt ist oder vernachlässigt wird. Mit solcher Vernachlässigung drängt sich mehr und mehr in den Vordergrund eine teleologische Betrachtung, die in ihrer Weise voll gerechtfertigt ist und die dem, welcher an ihrer Hand die Welt der Erscheinungen durchmustert, eine Fülle von Eigenheiten aufdeckt und im reichen Maasse neue Fragen stellt. Nur darf nie vergessen werden, dass Zwecke und Zweckideen erst auf Grund der realisirten Vorgänge im Geiste des aussenstehenden Beobachters geschaffen werden und nicht die Ursachen des Geschehens und Gestaltens sind und sein können."

Schon eine einseitig auf Ziele und Zwecke gerichtete Beobachtungsweise wird uns oft eine Fülle von interessanten Thatsachen liefern können; meiner Ansicht nach liegt aber die Hauptbedeutung einer teleologischen Betrachtung für verschiedenartige Untersuchungen darin, dass man mit ihr als Ausgangspunkt, auch wenn man später diese immer einigermassen hypothetische Basis verlässt, oft neue Gesichtspunkte gewinnt, welche die Einsicht in die verschiedenartigsten Lebensvorgänge entschieden zu vertiefen geeignet sind.

Dass teleologische Schlüsse oft einigermassen unsicher sind, besonders da, wo — wie es in nicht wenigen Arbeiten der letzten 20 Jahre der Fall ist — beinahe ausschliesslich die Anatomie der betreffenden Organe studirt wurde, ist unbestreitbar; dies kann aber kein Grund sein, die ganze Richtung zu verwerfen, sondern nur ein Sporn für jeden, der in dieser Richtung arbeitet, seine Auffassungen so viel wie möglich nicht nur durch Experimente, sondern auch durch eine möglichst vielseitige Betrachtung zu stützen. Hiermit wäre die Richtung, in welche diese Untersuchung gelenkt ist, vorläufig genügend gekennzeichnet.

Ein zusammenfassender historischer Theil findet sich in dieser Arbeit nicht; die einschlägige Litteratur ist jedesmal an Ort und Stelle erwähnt und am Schlusse ein alphabetisches Verzeichniss zugefügt.

Zu diesen Untersuchungen wurde meistens frisches, zum Theil selbst gesammeltes, zum grössten Theil schon seit mehreren Jahren im hiesigen botanischen Garten cultivirtes Material verwendet. Durch Vermittelung des Herrn Prof. Stahl erhielt ich ausserdem von einigen Species frisches Material aus der reichen Lebermoossammlung des Herrn Grafen H. zu Solm-Laubach in Strassburg, welchem ich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0006-2

hier meinen verbindlichen Dank ausspreche. Die javanischen und mexicanischen, von Professor Stahl in den betreffenden Ländern gesammelten Arten wurden zum Theil an lebenden, im botanischen Garten von Jena cultivirten Exemplaren untersucht.

Zur Untersuchung kamen folgende Species:

Ricciaceae:

1. Riccia glauca.
2. Riccia fluitans.
3. Riccia lamellosa aus Mexico.
4. Ricciocarpus natans.
5. Tesselina (Oxymitra) pyramidata aus Strassburg.

Marchantiaceae:

Corsinioideae:

6. Corsinia marchantioides aus Strassburg.

Targionioideae:

7. Targionia hypophylla aus Strassburg.
8. Cyathodium spec.
9. Cyathodium spec. } aus Java.

Marchantioideae:

March. Astroporae:

10. Peltolepis grandis
11. Sauteria alpina } aus Strassburg.
12. Clevea hyalina

March. Operculatae.

13. Plagiochasma Aitonia aus Strassburg.
14. Plagiochasma crenulatum
15. Plagiochasma elongatum } aus Mexico.
16. Reboulia hemisphaerica.
17. Grimaldia dichotoma aus Strassburg.
18. Fimbriaria Lindenbergiana aus Strassburg.
19. Fimbriaria Blumeana aus Java.
20. Fimbriaria Stahliana aus Mexico.

March. Compositae.

22. Fegatella conica.
22. Lunularia cruciata.
23. Dumortiera hirsuta aus Java.
24. Preissia commutata.
25. Marchantia polymorpha.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0007-8

26. Marchantia palmata
27. Marchantia nitida } aus Java.
28. Marchantia geminata
29. Marchantia chenopoda aus Mexico.

Die Arbeit wurde im hiesigen botanischen Institute angefangen und vollendet und will ich am Schluss dieser Einleitung meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professsor Dr. Stahl, für das meiner Arbeit gewidmete Interesse sowie für vielfache Unterstützung und Anregung meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Abschnitt I. Die Zäpfchenrhizoiden.

Auf dem Querschnitt durch den Thallus irgend einer unserer gewöhnlichen Marchantiaceen finden wir von oben nach unten zuerst die obere Epidermis mit den Spaltöffnungen, dann die Luftkammerschicht, welche mehr oder weniger scharf von der dritten Schicht, dem chlorophyllfreien interstitienlosen Gewebe abgesetzt ist und endlich die untere Epidermis. Von dieser unteren Epidermis wachsen manche Zellen zu Rhizoiden aus, die bekanntlich in zwei Modificationen auftreten. Die eine Modification zeigt an der Innenseite der Membran in das Lumen hervorragende, stumpf kegelförmige Vorsprünge, welche Leitgeb veranlassten, sie als Zäpfchenrhizoiden von den anderen glatten zu unterscheiden. Mirbel, der erste, welcher diese Zäpfchen sah, beschreibt sie als „petites pointes semblables à des poils très courts". Mit diesen Rhizoiden, hauptsächlich mit den merkwürdigen Zäpfchenrhizoiden werden wir uns in diesem Abschnitt zu beschäftigen haben.

A) Vorkommen und Entwickelung der Rhizoiden.

Wenn wir einen Thalluslappen, etwa von Lunularia cruciata, von der Unterseite betrachten, so fällt uns sogleich in der Medianlinie des Thallus eine dickere Rippe in die Augen, von welcher bogig nach beiden Seiten Schuppen abgehen. Die Rippe selbst zeigt sich bei aufmerksamerer Betrachtung als aus einem theilweise von Schuppen bedecktem Rhizoidenbündel bestehend. Auch in der Achsel der Schuppen verlaufen kleinere Bündel, welche ebenso wie das grössere, welches aus ihrer Vereinigung entsteht, hauptsächlich aus Zäpfchenrhizoiden bestehen. Diese entspringen zwar zerstreut von der ganzen Unterseite, in grösserer Zahl jedoch unter den Schuppen; sie biegen sich sogleich bei ihrem Entstehen um, bis sie der Oberfläche parallel gerichtet sind und dringen meistens so tief wie möglich in die Schuppenachsel. Die glatten Rhizoiden dagegen heben sich meistens

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0008-3

sofort an ihrer Ursprungsstelle senkrecht vom Thallus ab und entspringen hauptsächlich beiderseits des in der Mitte verlaufenden Bündels.

Die glatten Rhizoiden findet man oft mit Bodentheilchen verwachsen, während die Zäpfchenrhizoiden meist frei im Bündel enden. An beiden Formen kann man, wenn sie ihre völlige Ausbildung erreicht haben, keinen Inhalt mehr nachweisen.

Von den an keimenden Brutknospen zuerst entstehenden glatten Rhizoiden wurde von Haberlandt (15) nachgewiesen, dass sie sich durch sehr ausgeprägtes Spitzenwachsthum verlängern. Es liegt kein Grund vor, über das Wachsthum der Zäpfchenrhizoiden eine andere Auffassung anzunehmen. Die Spitze des wachsenden Rhizoids, sowohl des glatten wie des zäpfchentragenden, zeigt eine dichte Plasmaansammlung und einen Kern. Die Wand ist hier noch sehr dünn; eine Strecke weiter zurück sieht man in den Zäpfchenrhizoiden die Anlagen der Zäpfchen als kleine Höckerchen entstehen. Mikrochemisch verhält sich die Wand der ausgewachsenen Rhizoiden, der glatten sowohl wie der zäpfchentragenden, ganz gleich und zeigt ungefähr die Cellulosereactionen; nur die Lösung in Kupferoxydammoniak gelingt schwer und mit Millon's Reagenz bekam ich eine deutliche Rothfärbung. Die Zäpfchen selbst sind (Fig. 1 und 2) in die ziemlich dicke Wand eingesenkt, wie die Cellulosebalken bei Caulerpa. Es gelang mir, dieses nachzuweisen bei Färbung mit Methylviolettessigsäure und nachträglicher Entfärbung, wobei ich ab und zu Stadien bekam, worin die Zäpfchen selbst noch intensiv gefärbt, die übrigen Partien der Wand schon ganz entfärbt waren. Auch bei Anwendung von Wasser einlagernden Mitteln, Chromsäure, Kalilauge, Schwefelsäure u. s. w., verquellen die inneren Schichten der Wand, während die resistenteren Zäpfchen unverändert durch die verquollenen Schichten hindurch ragen. Sehr schöne Bilder bekam ich bei Anwendung eines Gemisches von drei Theilen concentrirter Schwefelsäure und einem Theil Wasser; die ganze Wand wurde darin ziemlich schnell gelöst, und die resistenteren Zäpfchen schwammen noch längere Zeit ganz frei losgelöst herum.

Die Länge der Rhizoiden, sowohl der glatten wie der zäpfchentragenden, ist sehr beträchtlich: eine Länge von zwei Centimetern ist keine Ausnahme.

B) Aeltere Angaben über die Function der Rhizoiden.

Der Unterschied zwischen den beiden Modificationen der Rhizoiden ist, auch was die Anordnung betrifft, so auffällig, und die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0009-2

eigenthümliche, ohne jede Analogie dastehende Wandverdickung der Zäpfchenrhizoiden so merkwürdig, dass wohl jeder Botaniker, welcher sich eingehend mit den Marchantiaceen beschäftigt hat, sich die Frage vorgelegt haben wird nach der Bedeutung dieser Zäpfchen.

In der That findet man in der Litteratur mehrere Angaben über die Function der Zäpfchenrhizoiden zerstreut: es scheint aber, dass kein Autor seine Meinung experimentell zu bestätigen gesucht hat, und es sind die Ansichten einander sehr widersprechend.

So sucht Leitgeb ihnen eine mechanische Function zuzuschreiben, indem er sagt (23): „Dass die Aufgabe derer der gewöhnlichen Form Befestigung und Nahrungszufuhr ist, kann wohl nicht bezweifelt werden, und ebensowenig, dass auch die Zäpfchenrhizoiden sich mit jenen in diese Functionen theilen. Aber welche Aufgabe obliegt den letzteren sonst noch? Dort, wo sie nicht auf die Mittelrippe und die unmittelbar anstossenden Laminartheile beschränkt sind, sondern, wie namentlich bei Marchantia polymorpha und Dumortiera irrigua bis an die Seitenränder hin vorkommen, weiters unter den Schuppen und der Laubfläche dicht anliegend, nach der Mittelrippe verlaufen, werden sie wohl wie ein dem Thallus aufgesetztes und mit ihm verbundenes Leistenwerk eine mechanische Wirkung in der Weise äussern, als sie denselben ausgespannt erhalten oder mindestens Einrollungen derselben dorsal oder ventralwärts entgegen wirken. Auch im Träger der Receptacula (deren eine oder zwei Rinnen ja bekanntlich mit Zäpfchenrhizoiden erfüllt sind) werden sie als ein seine Festigkeit unterstützendes Moment wirksam werden müssen, weniger direct als mechanische Zellen (wofür auch ihre axile Lage unpassend wäre) als vielmehr dadurch, dass sie ähnlich dem Marke als Schwellkörper wirkend, im Träger eine Längsspannung erzeugen, welche dessen Straffheit erhöhen muss. Bei Marchantia (und Verwandten) werden sie aber auch an der Ausspannung der Schirmstrahlen betheiligt sein und allgemein ein festigendes Moment für den Körper (die Spindel) des Receptaculums abgeben. Ich meine also, es sei wahrscheinlich, dass den Zäpfchenrhizoiden nebst ihrer Function der Aufnahme und Zufuhr der Nahrung und der Befestigung der Pflanze an dem Substrate auch noch die Aufgabe übertragen ist, die Festigkeit des Thallus zu erhöhen.“ In der ersten Auflage seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ bestreitet Haberlandt die mechanische Function der Zäpfchenrhizoiden und erklärt das Problem als noch nicht gelöst. Auf die in der neu erschienenen zweiten Auflage vertretene Ansicht kommen wir noch zurück. Auch Kny bestreitet Leitgeb's Ansicht

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0010-3

und deutet auf einen neuen Gesichtspunkt hin. Er sucht den Zäpfchen eine local-mechanische Function zuzuschreiben, indem er sagt (20): „Die Function der Wurzelhaare betreffend, hebt Leitgeb, wie ich glaube, mit Recht hervor, dass beide Formen der Nahrungsaufnahme und Befestigung der Laubspreite am Boden dienen werden.... So wenig ich in Abrede stellen will, dass auch so zarte und biegsame Fäden, wenn sie in grösserer Zahl zu Bündeln vereinigt sind, mechanisch wirksam werden können, möchte ich die eigenartige Aufgabe der engen, mit zapfenförmigen Verdickungen ausgestatteten Rhizoiden vorwiegend nach einer anderen Richtung hin suchen. Ihre Bedeutung gegenüber den Wurzelhaaren mit unverdickter Wandung scheint mir besonders darin zu liegen, dass letztere für den Wassertransport auf geringere, erstere für den Wassertransport auf grössere Entfernungen bestimmt sind. Die Wurzelhaare mit unverdickter Membran treten an Keimpflänzchen allein und an dem fortwachsenden Ende erwachsener Sprosse zuerst und dicht hinter dem Scheitel hervor, sie versorgen hier die jungen Gewebetheile auf dem kürzesten Wege mit Wasser. Die Zäpfchenrhizoiden scheinen mir dazu organisirt, die Wasserversorgung der seitlichen Theile des Laubes, sowie der Antheridien- und Archegonienstände auch dann noch zu gewährleisten, wenn bei gesteigerter Verdunstung die Diffusion von Zelle zu Zelle nicht genügend raschen Ersatz schaffen könnte. Hierfür macht sie ihre grosse Länge, ihr geselliges Vorkommen in Bündeln und ihr Verlauf im Schutze der Blattschuppen und rinnigen Einsenkungen besonders geeignet. Wahrscheinlich bewegt sich bei reichlicher Wasserzufuhr der Strom nicht nur im Innenraum der Haare, sondern auch capillar zwischen den zu dochtartigen Strängen vereinigten Fäden. Die zapfenförmigen Verdickungen werden sich dadurch vortheilhaft erweisen, dass sie das vollständige Zusammensinken der Haare bei seitlichem Druck oder bei vermindertem Wassergehalte hindern, ohne, wie dies bei einem durchgehenden Zellstoffgerüste der Fall sein würde, die Biegsamkeit der Haare erheblich einzuschränken. Die Biegsamkeit aber ist für sie nothwendig, da sie gezwungen sind, die Stellungsänderungen der Theile, in welchen sie eingeschlossen sind, mitzumachen."

Wieder eine andere Auffassung wird von Stephani und Schiffner vertreten. Letzterer sagt (43): „Die Rhizoiden sind unverzweigte, einzellige, hyaline oder violett gefärbte Schläuche, die vollkommen glatte Wände besitzen oder in ihrem Innern mit spiralig angeordneten zäpfchenförmigen Zellhautverdickungen versehen sind;

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0011-9

die letzterwähnte Rhizoidenform entsteht an der Basis der Blattschuppen und dienen diese Organe nach Stephani dazu, den jungen Blattschuppen die nöthige Feuchtigkeit zuzuführen. Die Zäpfchen im Innern begünstigen durch die Vermehrung der Capillarität das Aufsteigen des Wassers in den Röhrchen."

In der neuesten Auflage seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie" gibt Haberlandt wieder eine andere Deutung. Er sagt (14): „Diese Verschiedenheit der Ausbildung und des Vorkommens der Rhizoiden scheint eine Theilung der physiologischen Arbeit anzudeuten, und dementsprechend hat Leitgeb den gewöhnlichen Rhizoiden eine ernährungsphysiologische, den Zäpfchenrhizoiden dagegen eine mechanische Function zugesprochen. Da aber weder die Zugfestigkeit, auf die es hier zunächst ankäme, noch die Biegungsfestigkeit dieser Organe durch isolirte zäpfchenförmige Vorsprünge auch nur im Geringsten erhöht werden kann, so meine ich, dass die zäpfchenförmigen Verdickungen überhaupt keine mechanische Function besitzen, sondern lediglich dazu dienen, um durch Einstülpung der Plasmahaut die absorbirende Oberfläche des Haares zu vergrössern. Ich vermuthe also, dass hier ein Fall von innerer Oberflächenvergrösserung vorliegt und dass demnach die Zäpfchenrhizoiden ihrer Function als Absorptionsorgane noch besser angepasst sind als die glattwandigen Rhizoiden. Ihr bevorzugtes Auftreten an den beiderseitigen Laminartheilen des Thallus, gerade unter dem Assimilationsgewebe der Luftkammern, spricht eher zu Gunsten dieser Ansicht, als für ihre von Leitgeb angenommene mechanische Bedeutung. (Dieselbe Function, welche ich den Zäpfchen der Marchantieenrhizoiden zuschreibe, nimmt Noll für die Cellulosefäden an, die den Caulerpathallus durchziehen. Dass aber diesen Fäden jedenfalls auch eine mechanische Bedeutung zukommt, hat Janse nachgewiesen.)"

Im weiteren Verlauf dieser Untersuchung werden wir die Unhaltbarkeit dieser verschiedenen Auffassungen noch deutlich erkennen und so möchte ich hier keine eingehende Kritik dieser Meinungen liefern, um so mehr, als das ein Vorgreifen auf erst später zu beschreibende Wahrnehmungen und Versuche fordern würde. Doch will ich im Kurzen einige Haupteinwände namhaft machen.

Gegen Leitgeb's mechanische Deutung spricht das Experiment. Wenn man in Fällen, wo das Rhizoidenbündel als Leiste sehr stark entwickelt ist (so z. B. bei Fegatella conica) dieses an mehreren Stellen mit der Scheere durchschneidet, ohne den Thallus zu verletzen, so zeigt sich ohne weiteres, dass der Thallus von anderen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0012-4

Kräften ausgespannt erhalten wird und zwar wohl, wie noch näher erläutert werden wird, vom Turgor des interstitienlosen Gewebes.

Kny's Ansicht, dass die Zäpfchen ein Zusammensinken des Haares bei seitlichem Druck oder Wasserverlust hindern, kann man auch unter dem Mikroskop als unrichtig erkennen. In weitaus den meisten Fällen (so bei allen gewöhnlichen Arten z. B. Marchantia polymorpha, Fegatella conica, Lunularia cruciata, Reboulia hemisphaerica, Preissia commutata, Dumortiera hirsuta u. s. w.) collabiren weder die glatten noch die Zäpfchenrhizoiden bei Austrocknung; auf einige Ausnahmen kommen wir noch zurück.

Gegen Stephani's Ansicht können wir einwenden, dass in vielen Fällen, wo die Schuppen nur sehr spärlich entwickelt sind, die Zäpfchenrhizoiden doch in grosser Zahl vorkommen.

Was die Annahme einer angeblichen capillaren Steigung des Wassers in den Rhizoiden betrifft, so werden wir weiter unten in anderem Zusammenhang nachzuweisen versuchen, dass sie unbegründet ist.

Gegen Haberlandt's Ansichten spricht auch mehreres. So haben die ausgewachsenen Rhizoiden keinen Plasmaschlauch mehr und würde schon hierdurch die Analogie mit Caulerpa fallen. So dürfte man auch, wenn Haberlandt's Meinung richtig wäre, erwarten, dass die Zäpfchen nahe an der Spitze, wo doch die Absorption hauptsächlich stattfindet, in grösserer Zahl vorkommen würden; die vollkommen regelmässige Verbreitung über die ganze Länge und das Vorhandensein auch im basalen Zelltheile bliebe dann unerklärt.

C) Dochtwirkung und Wasserbewegung im Innern.

Bei vielen Laubmoosen findet man bekanntlich einen dichten Rhizoidenfilz um die unteren Theile des Stämmchens und in den Blattachseln. Durch die schönen Untersuchungen von Oltmanns (34 und 35) wissen wir, dass diesem Filz die Function zukommt, Wasser capillar festzuhalten, um mit diesem aufgespeicherten Wasser die Vegetation der Pflanze in trockene Perioden hinein zu ermöglichen.

Dass die Rhizoidenbündel an der Unterseite des Thallus der Marchantiaceen eine analoge Function haben, lässt sich erwarten und wir sahen bereits, dass auch schon Kny auf die Aehnlichkeit dieser Bündel mit einem Dochte hingewiesen hat. Die Dochtwirkung dieser Rhizoidenbündel lässt sich sehr leicht demonstriren. Wenn man ein Thallusstück ablöst und einen Tropfen Wasser auf das Rhizoidenbündel bringt, wird dieser sehr schnell aufgesaugt. Es zeigt sich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0013-0

aber bald, dass sich nur ausnahmsweise grössere Mengen capillar gehaltenen Wassers zwischen den Rhizoiden finden. Selbst in ziemlich feucht gehaltenen Culturen findet man nur in den ältesten Theilen des Bündels (da wo der Thallus selbst abgestorben und meist schon verfault ist) Wasser zwischen den einzelnen Rhizoiden.

Wir sind also zu der Vermuthung berechtigt, dass sich das Wasser hauptsächlich im Innern der Rhizoiden bewegt, und nur sehr ausnahmsweise eine capillare Steigung in Betracht kommt. Den Nachweis, dass das Wasser wirklich diesem Weg folgt, kann man ziemlich leicht bringen durch Erzeugung eines Niederschlages von Turnbull's oder Berlinerblau.

Diese Niederschläge sind meistens amorph, und besonders haben dann die von Berlinerblau die unangenehme Eigenschaft, sich einigermassen zu lösen und zu diffundiren. Ist der Niederschlag krystallinisch — es bilden sich unter besonderen Umständen kleine tiefblaue Würfelchen oder andere reguläre Formen — dann kommt dieses nicht vor.

Handelte es sich nur um den Nachweis, dass die Wasserleitung im Innern der Rhizoiden stattfindet, so bekam ich die schönsten Resultate, wenn ich ein Rasenstückchen etwa von Fegatella conica oder Lunularia cruciata mit anhaftender Erde zuerst auf einen Teller mit einer dünnen Schicht einer ziemlich concentrirten Ferrocyankaliumlösung stellte, und nach 24 Stunden diese Lösung mit einer von Ferrichlorid vertauschte. Auf diesem Weg bekam ich öfters im Inneren der Rhizoiden sehr schöne krystallinische Niederschläge. Eine der Bedingungen für Krystallisirung scheint hier eine langsame Mischung der beiden Lösungen zu sein, wie sie offenbar in den Rhizoiden stattfindet, welche mit der einen Lösung angefüllt langsam die andere nachsaugen. In dem unteren Theile des Bündels, wo die Flüssigkeit auch capillär aufsteigt, ist der Niederschlag immer amorph.

Gegen das Verwenden dieser concentrirten Lösungen (5 – 10 Proc.) lässt sich, so lange man nur die todten Rhizoiden in's Auge fasst, nichts einwenden. Wollte ich den Wasserstrom weiter verfolgen bis zum Ort, wo die Verdunstung stattfindet, dann griff ich zu einer anderen Methode, welche aber auch zum Nachweis der Wasserbewegung im Innern der Rhizoiden verwendet werden kann. Das Rasenstück wurde dann in eine verdünntere ($^1/_2$proc.) Lösung von rothem Blutlaugensalz gestellt. Ich konnte in diesem Falle nach einer bestimmten Zeit mit kochendem, absolutem Alkohol, welcher schneller eindringt, das Blutlaugensalz niederschlagen, Schnitte in Alkohol anfertigen, und die fertigen Schnitte in eine wässrige Ferro-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0014-6

sulfatlösung bringen. Auf diese Weise gelang es mir auch nachzuweisen, dass die Lösung sich hauptsächlich im Innern der Rhizoiden bewegt und sich von dem basalen Theile des Rhizoids aus, in die umgebenden Zellen verbreitet. Der so in den Rhizoiden entstehende Niederschlag war meistens amorph und haftete zum grössten Theil der Wand an.

Auch mit Thalliumsulfat, das dann nachträglich mit Kochsalzlösung niedergeschlagen wurde, gelang es mir, die Bewegung der Flüssigkeit im Innern der Rhizoiden nachzuweisen; im Allgemeinen aber dürfte das Ferro- oder Ferricyankalium den Vorzug verdienen.

Der Niederschlag tritt in allen Fällen sowohl in den glatten wie in den Zäpfchenrhizoiden auf und folglich kann man, wie a priori zu erwarten war, beide als bei der Wasseraufnahme betheiligt betrachten.

D) Negativer Druck in den Rizoiden.

Es war v. Höhnel, welcher zuerst den Nachweis lieferte, dass in den Gefässen der höheren Pflanzen unter Umständen ein negativer Druck entstehen kann, dass in den Leitungsbahnen Blasen entstehen können, die gefüllt sind mit Luft oder Wasserdampf von so niederer Spannung, dass beim Anschneiden unter einer bestimmten Flüssigkeit, z. B. Quecksilber, diese von dem Atmosphärendruck in die luftverdünnten Räume hineingepresst wird. Auf derartige Vorgänge ist in der Litteratur noch mehrfach hingewiesen worden; so hat Haberlandt gezeigt, dass im Centralstrang der Laubmoose ein solcher negativer Druck beim Eintrocknen zu stande kommt. So kam bald der Gedanke in mir auf, dass vielleicht in den Rhizoiden, welche, wie wir sahen, hauptsächlich im Innern leiten, ein derartiger negativer Druck unter Umständen auftreten könnte, und dass vielleicht die beiden Rhizoidmodificationen sich hierbei verschieden verhalten möchten.

Die Analogie, welche die Rhizoiden, besonders die Zäpfchenrhizoiden, sowohl in Bezug auf Anordnung, als auch auf das frühe Absterben des Inhalts mit den Gefässen und Tracheiden der Phanerogamen und Pteridophyten zeigen, brachte mich auf den Gedanken, zu versuchen, ob auch hier unter Umständen ein „negativer Druck“ entstehen kann. Aufsaugung von Quecksilber, beim Durchschneiden unter diesem Metall, trat nicht ein; aber mit anderen Flüssigkeiten erhielt ich gute Resultate.

Die Versuchsanordnung war folgende:

Auf das Rasirmesser wurde ein Tropfen der Injectionsflüssigkeit

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0015-2

gebracht, und dann ungefähr senkrecht zum Rhizoidenbündel ein etwas abgewelkter Thalluslappen oder Inflorescenzstiel von Fegatella conica, Lunularia cruciata, Plagiochasma crenulatum oder Marchantia palmata durchschnitten. Der obere Theil wurde dann noch einige Secunden mit dem Flüssigkeitstropfen in Berührung gelassen und unmittelbar darauf auf Flächen- oder Längsschnitten in Wasser untersucht.

Zuerst verwendete ich verschiedene Farbstofflösungen, welche aber den Nachtheil hatten, dass der Farbstoff zu rasch diffundirte. Desshalb griff ich bald zu fein in Wasser zerriebenem Karminpulver, womit ich schon überzeugende Resultate erhielt. Die Karminpartikelchen wurden aber in den Zäpfchenrhizoiden zum grössten Theil schon nahe an der Schnittstelle zwischen den Zäpfchen zurückgehalten. Während in den glatten Rhizoiden zahlreiche Karmintheilchen bis weit von der Schnittstelle aufgesaugt wurden, bildeten sie dagegen in den Zäpfchenrhizoiden einen dicken Propf unmittelbar an der Durchschnittsstelle. Vollkommen geeignet erwies sich zuletzt mit Alcanna gefärbtes, fettes Oel, welches auch schon von Kny und Zimmermann bei einer ähnlichen Untersuchung angewandt worden ist. Solche Präparate lassen sich dann auch sehr gut in Glycerin aufbewahren; wenn die Farbe des Oels auch verschwindet, so ist dieses doch immer noch in Folge seiner optischen Eigenschaften sehr leicht kenntlich. Wurden stark gewelkte Theile in der beschriebenen Weise behandelt, so zeigten sowohl die glatten wie die Zäpfchenrhizoiden eine starke Aufsaugung, oft über Längen von mehreren Millimetern, und noch bis in den basalen Theil der Rhizoide hinein. Auch bei weniger stark gewelkten Objecten war die Aufsaugung, wenn auch nicht so erheblich, doch noch ziemlich beträchtlich, und selbst wenn ich mit frischen Thallusstücken von nicht zu feucht gehaltenen Culturen operirte, so zeigte sich in zahlreichen, sowohl glatten wie Zäpfchenrhizoiden, eine mehr oder weniger starke Injection.

Diese Versuche gaben noch keinen Fingerzeig für eine Deutung der Zäpfchen. Das leichte Entstehen des negativen Druckes machte es aber wahrscheinlich, dass man hier diesen Vorgang unmittelbar unter dem Mikroskop beobachten können dürfte.

E) Directe Beobachtung.

Eine directe mikroskopische Beobachtung der Vorgänge bei der Wasserbewegung ist bei den Phanerogamen mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Strasburger (50) hat an dünnen Längsstreifen aus Coniferenholz dergleichen Versuche angestellt. Es dürfte von

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0016-8

allgemeinem Interesse sein, dass wir in den Rhizoiden der Marchantiaceen ein leicht zu präparirendes Object haben, woran man die Vorgänge, welche sich bei der Wasserbewegung in den Leitungsbahnen abspielen, unmittelbar beobachten kann. Ein grosser Vorzug dieses Objectes dürfte sein, dass man hier die Pflanze ohne tiefere Eingriffe, so zu sagen in natura, und zwar selbst mit den stärkeren Vergrösserungen unmittelbar beobachten kann.

Zu dieser directen Beobachtung verwendete ich hauptsächlich Fegatella conica. Bei dieser Pflanze findet sich an der Unterseite des Thallus ein ziemlich dickes Rhizoidenbündel, welches aus glatten und Zäpfchenrhizoiden besteht. Da die Schuppen hier sehr wenig entwickelt sind, so gelingt es leicht, den Thallus quer zu durchschneiden, ohne das Rhizoidenbündel zu verletzen, und dieses vom hinteren Thalluslappen frei zu präpariren, während es mit dem vorderen Thalluslappen in Zusammenhang bleibt. Dies freipräparirte Ende des Bündels kann man dann in einem Wassertropfen auf dem Objectträger ausbreiten und unmittelbar unter dem Mikroskop die sich abspielenden Vorgänge beobachten. Wenn der Wassertropfen durch directe Verdunstung und Aufsaugung von Seiten des transpirirenden Thallus beinahe verschwunden ist, so sieht man hier und da, sowohl in den glatten wie in den Zäpfchenrhizoiden, kleine Bläschen entstehen. So lange diese noch klein sind, verschwinden sie beinahe unmittelbar bei erneutem Wasserzusatz, ein Beweis dafür, dass wir hier Wasserdampf und keine Luft vor uns haben. Diese kleinen Bläschen vergrössern sich in den glatten Rhizoiden, bis sie den ganzen Querschnitt einnehmen, und von diesem Moment an sieht man den Meniscus, welcher nach der Thallusseite gekehrt ist, sich ziemlich schnell in dieser Richtung verschieben, während der andere Meniscus seine Stellung so gut wie nicht ändert. Die Communication ist also unterbrochen, und während das Wasser im oberen Ende des Rhizoids völlig aufgesaugt wird, kann das Wasser im unteren Theile von der Pflanze nicht mehr aufgenommen werden. In den Zäpfchenrhizoiden vergrössern sich die Dampfbläschen auch, bis sie allseitig die Spitzen der Zäpfchen berühren, dann hört die Vergrösserung im Querschnitt auf, und die Blase fängt an, sich langsam in die Länge zu strecken, wobei beide Meniscen sich gleichmässig von einander entfernen. Die Saugung pflanzt sich also an der Dampfblase vorbei bis zum unteren Theile des Rhizoids fort.

Die Bewegung der Meniscen geschieht hier oft etwas ruckweise, sie haften so zu sagen fest an den Spitzen der Zäpfchen, bisweilen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0017-3

so fest, dass sich entweder oberhalb oder unterhalb der ersten noch neue Dampfbläschen bilden.

In den unverletzten Rhizoiden sehen wir derartige Dampfblasen entstehen, in denjenigen aber, von denen bei der Präparation die Spitze abgeschnitten worden ist, verhält es sich anders.

In den glatten Rhizoiden sieht man, wenn der Objectträger bis zur Schnittstelle trocken geworden ist, wie die Luft von hier aus eindringt, und wie der Meniscus an der Grenze von Luft und Wasser sich meist ziemlich rasch in der Richtung des Thallus verschiebt. Die angeschnittenen Zäpfchenrhizoiden verhalten sich verschieden, je nachdem sie enger oder weiter sind, je nach der verschiedenen Länge der Zäpfchen. In den weiteren Zäpfchenrhizoiden mit kurzen Zäpfchen sieht man die Luft von der Schnittstelle aus vordringen und den Meniscus sich ziemlich schnell verschieben. In den engeren Rhizoiden mit längeren und beinahe bis zur Mitte ragenden Zäpfchen dringt auch etwas Luft von der Schnittstelle aus ein; aber hier kann man oft wahrnehmen, wie der Meniscus so fest an den Zäpfchen haftet, dass sich weiter nach oben neue Dampfbläschen bilden.

Setzt man, wenn die Dampfblasen ziemlich gross geworden sind, wieder neues Wasser zu, dann verschwinden in den Zäpfchenrhizoiden die Dampfblasen viel schneller als in den glatten Rhizoiden. Hierbei tritt sehr deutlich der Unterschied zwischen Luft- und Dampfblasen zu Tage. Da beide unmittelbar neben einander vorkommen und man z. B. in dem einen glatten Rhizoid sich eine Dampfblase hat entwickeln sehen, während in dem anderen die Luft von der Schnittstelle aus vordrang, so tritt der bedeutende Unterschied im Verhalten scharf hervor. Während die Luftblasen oft erst nach mehreren Stunden ganz verschwunden sind, verschwinden die Dampfblasen, selbst die grössten, in höchstens 10 Minuten.

Weil wir hierauf sogleich zurückkommen müssen, will ich hier ausdrücklich betonen, dass während des ganzen Vorganges — des Entstehens der Dampfblasen, ihrer Ausbreitung und ihres Verschwindens bei neuem Wasserzusatz — der Thalluslappen, welcher durch die beobachteten Rhizoiden mit Wasser versorgt wird, ganz frisch und turgescent bleibt.

F) Theoretische Betrachtung der hebenden Kräfte bei der Wasserbewegung.

Wir sahen, wie die Rhizoiden der Marchantiaceen sich in mehreren Hinsichten analog den Gefässen und Tracheiden der höheren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0018-9

Pflanzen verhalten, wie der Inhalt sehr früh verschwindet, wie die Wasserbewegung im Lumen stattfindet und wie bei starker Verdunstung ein negativer Druck entstehen kann; wir sahen auch, wie es relativ leicht gelingt, dem Entstehen dieser Dampfblasen unmittelbar unter dem Mikroskop zu folgen.

Bekanntlich sind über die Wasserbewegung im Holze der Phanerogamen die Ansichten noch controvers. Während z. B. Pfeffer die Ansicht vertheidigte, dass die saugenden Blattzellen nicht über genügende Kräfte verfügen, um das Wasser zu heben, hat Askenasy später doch in diesen saugenden Blattzellen die Ursache der Bewegung gesucht, ohne jedoch auf Pfeffer's Einwände tiefer einzugehen.

So ist es wohl nothwendig, dass wir etwas tiefer auf die Frage: „Durch welche Kräfte bewegt sich das Wasser in den Rhizoiden" eingehen. Dass die ziemlich einfachen Verhältnisse, welche wir hier finden, einer theoretischen Untersuchung leichter zugänglich sind als die complicirteren im Holze der Phanerogamen, ist einleuchtend; wir werden aber auch sehen, wie die leichter verständlichen Vorgänge in den Rhizoiden der Marchantiaceen uns oft Fingerzeige geben für noch unklare Probleme des Saftsteigens.

Was die Rhizoide betrifft, so könnte man zuerst der Ansicht zuneigen, dass capilläres Aufsteigen im Innern stattfände, und im Anschlusse an diese Auffassung liessen sich die Zäpfchen deuten, im Sinne von Schiffner und Stephani, als eine Einrichtung zur Vermehrung der Capillarität. Der Radius des Meniscus am oberen Ende des aufsteigenden Wassersäulchens würde durch diese Zäpfchen beträchtlich verkleinert, während der Querschnitt des Säulchens grösser bliebe, wie in einer Capillarröhre mit kreisrundem Querschnitt, welche einen gleichen Radius des Meniscus aufzuweisen hätte: also die Vortheile von engeren Capillaren, ohne die Nachtheile.

Zu einer Hebung von Flüssigkeiten durch Capillarität ist aber, wie Askenasy schon bemerkt (1 und 2), ein concaver Meniscus unbedingt nothwendig. Sind die Rhizoiden ganz mit Wasser erfüllt, wie es meistens der Fall ist, dann kann man nirgends einen derartigen concaven Meniscus finden, und in einem solchen Falle würde also kein Aufsteigen stattfinden. In dieser Capillaritätstheorie wird also wahrscheinlich irgend ein logischer Fehler versteckt sein.

Wenn wir in einen mit Wasser gefüllten Behälter eine leere Capillarröhre stellen, so steigt das Wasser in ihr auf, wie man sich auszudrücken pflegt, durch die Capillarkraft; diese Steigung möge in dem gedachten Falle z. B. einen Meter betragen. Wir wissen, dass wenn

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0019-7

man Wasser aus dem Behälter in ein anderes Gefäss schöpft und dieses Gefäss mit dem geschöpften Wasser in die Höhe hebt, z. B. auch bis 1 m über den Stand des Wassers in dem Behälter, zu der Hebung dieses Wassers Energie nothwendig ist. Diese Energie kann man wieder zurückgewinnen, wenn man das Wasser aus dieser Höhe in den Behälter zurückgiesst; durch das fallende Wasser kann Arbeit verrichtet werden. Dass die Energie, welche verbraucht wurde, um das Wasser 1 m hoch zu heben, nicht verloren gehen konnte, folgt schon aus dem Gesetz der Erhaltung der Kraft, welches uns lehrt, dass Energie wohl ihre Form ändern kann, aber weder verloren, noch gewonnen werden kann. Scheinbar ist die Steigung des Wassers in der Capillarröhre im Widerspruch mit diesem Gesetz, aber doch nur scheinbar, denn das Wasser wird von der Capillarröhre festgehalten, um so fester, je enger die Röhre ist und es ist wieder Energie nothwendig, um das Wasser aus der Röhre zn entfernen.

So zeigte Nägeli (mitgetheilt durch Askenasy), dass Wasser in Capillarröhrchen unter der Luftpumpe nicht kochte, während in einem weiteren Gefässe gleichzeitig ein Aufwallen stattfand. Bei dieser Luftverdünnung — und der Versuch würde unzweifelhaft beim gewöhnlichen Barometerstand denselben Erfolg haben — war also in der Capillarröhre der Siedepunkt erhöht, d. h. es hätte mehr Wärme zugeführt werden müssen, um einen Gewichtstheil in Dampf überzuführen. Dieses Mehr an Energie entspricht der Capillarkraft, welche sich beim Füllen der leeren Röhre zeigte. Ebensoviel Energie als frei wird, wenn die Röhre sich füllt, muss auch wieder angewandt werden, um sie zu entleeren.

Die Meinung, dass die Capillarität als hebendes Moment bei der Wasserbewegung in Betracht komme, beruht auf der unklaren Vorstellung, als ob die Zellen, welche den Capillaren das Wasser entziehen, hierzu einen geringeren Kraftaufwand brauchten, als die Kraft, womit das Wasser von dem Capillarsystem aufgenommen wurde.

Wenn auch in einem gegebenen Falle die Capillarkraft ausreichen würde, um das Wasser in den todten Leitungsbahnen zu heben bis zu dem Niveau, wo es von lebenden Zellen aufgenommen wird, so darf man doch nicht vergessen, dass die Energie, welche diese lebenden Zellen aufwenden müssen, um das Wasser den Capillaren zu entziehen, dieser Capillarkraft gleich sein muss.

Dieser Satz hat, wie jedem einleuchten wird, allgemeine Giltigkeit und so können wir sagen: Jede Theorie, welche der Capillarkraft eine active Rolle zuschreibt bei der Hebung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0020-9

des Wassers in der Pflanze, beruht auf einem logischen Fehler, verstösst gegen das Gesetz der Erhaltung der Kraft.

Die Capillarität kann also nicht das hebende Moment bei der Wasserbewegung in den Rhizoiden sein; wie sieht es nun aber mit dem negativen Druck aus. Wir denken uns ein mit Wasser gefülltes Rhizoid, welchem von den saugenden Blattzellen Wasser entzogen wird. Hierdurch entsteht ein luftleerer Raum, welcher sich mit Wasserdampf — oder wie man gewöhnlich sagt mit Luft von niederer Spannung — füllt und in diesen luftleeren Raum wird dann durch den Atmosphärendruck wieder Wasser hineingepresst.

Denken wir uns eine dehnbare Gummiblase mit einer gewöhnlichen Luftpumpe auf derartige Weise in Verbindung gesetzt, dass die Luft, welche aus der Glocke gepumpt wird und gewöhnlich frei entweicht, sich jetzt in der Gummiblase ansammle. Bei jeder Bewegung des Saugers muss jetzt eine gleichgrosse Kraft ausgeübt werden, wie in dem gewöhnlichen Fall, wo die Luft frei entweichen kann. Die Luft, welche unter der Glocke nicht unter dem Atmosphärendruck steht, wird von hier aus in die Gummiblase gebracht, welche sich dabei ausdehnt. Bei dieser Dehnung muss der Atmosphärendruck überwunden werden. Diesen Vorgang kann man sich nun noch dahin abgeändert denken, dass durch eine sehr enge Oeffnung in der Glocke Luft von aussen hineinströmen kann, während gleichzeitig immer soviel ausgepumpt wird, dass die Spannung unter der Glocke niedriger als der Barometerstand bleibt. Bei der Bewegung des Saugers wird Energie verbraucht, beim Einströmen der Luft durch die Oeffnung wird Energie frei. Beide Mengen müssen, wenn wir uns den ganzen Apparat als ohne Reibung functionirend denken, einander gleich sein. Von dieser Gleichheit kann man eine bessere Anschauung bekommen, wenn man sich vorstellt, dass die Luft, welche durch die kleine Oeffnung in die Glocke hineinströmt, vermittelst eines Röhrchens aus der dehnbaren Gummiblase, in welcher die ausgepumpte Luft sich ansammelt, entweicht. Wenn wir jetzt die Oeffnungsweite so reguliren, dass die Spannung unter der Glocke während des Pumpens gleich bleibt, dass also immer ebensoviel Luft aus der Glocke in die Gummiblase hineingepumpt wird, als durch den Atmosphärendruck aus der Gummiblase in die Glocke gepresst wird, dann ist es klar, dass — die Reibung natürlich ausgenommen — hierbei keine Energie gewonnen wird. Denken wir uns jetzt ein Rhizoid, dessen basaler Theil von einigen lebenden Zellen umgeben

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0021-4

ist, und welches mit seinem unteren Ende in das im Boden befindliche Wasser hineinragt. Die lebenden Zellen entnehmen in einer bestimmten Zeit mehr Wasser aus dem Rhizoid als aus dem Boden nachfliessen kann: es entsteht eine Dampfblase. Wird jetzt durch den Atmosphärendruck $^1/_{100}$ mg Wasser in das Rhizoid hineingepresst und zugleich $^1/_{100}$ mg Wasser von den lebenden Zellen aus dem Rhizoid gesogen, so ist es einleuchtend, dass bei dieser theilweisen Entleerung des Rhizoids durch die lebenden Zellen ebensoviel Energie verwendet wird — bei der Ausdehnung dieser Zellen muss doch der Atmosphärendruck überwunden werden — als beim Hineinpressen von Wasser in das Rhizoid frei wurde. Auch die Meinung, dass der Luftdruck eine active Rolle bei der Wasserbewegung spiele, beruht also auf der unklaren Vorstellung, als ob die saugenden Zellen einen geringeren Kraftaufwand brauchten, wenn sie den Atmosphärendruck überwinden bei der Aufnahme des Wassers, als die Kraft, durch welche das Wasser durch den Atmosphärendruck in die luftleeren Bahnen hineingepresst wird. Auch der Luftdruck kann also keine wirklich hebende Kraft sein bei der Wasserbewegung, da die ganze Kraftleistung, welche scheinbar gewonnen wurde bei Hineinpressen des Wassers in den luftleeren Raum doch wieder von den lebenden Zellen ausgeglichen wird, welche später wieder bei ihrer Ausdehnung den Luftdruck überwinden müssen. Dieser Vorgang kann verdeckt sein durch osmotische Processe und dadurch, dass die Ausdehnung der saugenden Zellen wieder durch Verdunstung ausgeglichen wird, das Princip bleibt aber doch richtig und allgemein giltig und so können wir auch hier sagen: Jede Theorie, welche dem Luftdruck eine active Rolle zuschreibt bei der Hebung des Wassers in der Pflanze, beruht auf einem logischen Fehler, verstösst gegen das Gesetz der Erhaltung der Kraft.

Auf die secundäre Rolle, welche Capillarität und Luftdruck bei der Wasserbewegung spielen, kommen wir weiter unten noch zurück. Zuerst wollen wir die einzige bei der Hebung des Wassers wirklich thätige Kraft uns etwas näher ansehen. Zu dem Ergebniss, dass Capillarität und Luftdruck keine wirklich hebenden Kräfte in der Pflanze sind, hätten wir auch auf einem anderen Weg gelangen können. Alle Energie, welche sich in der Pflanze in verschiedener Form zeigt, stammt in letzter Instanz von der Sonne. Die Energie, welche für die Hebung des Wassers gebraucht wird, muss also entweder direct oder indirect von der Sonne stammen, entweder muss die Wärme, welche an der Oberfläche der verdunstenden Zellen das

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0022-0

Wasser verdunstet, die eigentliche hebende Energie sein, oder die Sonnenenergie muss in gespeicherter Form als chemische oder osmotische Energie an anderen Orten angewandt werden. Derartige gespeicherte Energie kann aber nur in lebenden Zellen zur Geltung kommen, bei den rein physikalischen Vorgängen, welche der Luftdruck und die Capillarität in den Leitungsbahnen uns zeigen, kommt eine derartige gespeicherte Energie nicht in Frage; es war also schon von vornherein zu erwarten, dass diese Theorien, welche als Endergebniss ihrer Vorgänge uns wohl ein Mehr an Energie an einem Ort, aber kein entsprechendes Weniger an einem anderen Orte zeigten, also so zu sagen ein perpetuum mobile vorführten, auf Trugschlüssen beruhen.

Wie können wir uns jetzt den Vorgang der Saftsteigung in den Rhizoiden der Marchantiaceen denken? Von den Zellen des Assimilationsgewebes ist die Zellwand mit Wasser imbibirt. Sind jetzt die Bedingungen für Verdunstung günstig, dann verdunstet dieses Wasser. Es ist klar, dass bedeutend mehr Wärme gefordert wird, um das Wasser aus dem feinen Capillarsystem der Zellwände zur Verdampfung zu bringen, als nothwendig wäre, um eine gleiche Menge freien Wassers in den dampfförmigen Zustand überzuführen; diesem Mehr an Wärme entspricht die bei der Hebung zu leistende Energie. Die Zellwand zieht wieder Wasser aus dem Zellinhalt an sich, dadurch sinkt der Turgor in diesen Zellen.

Wie Pfeffer in sehr klarer Weise zum Ausdruck gebracht hat, „findet der höchste zulässige Werth der wasseranziehenden Energie seinen Ausdruck in der Senkung der Turgorkraft unter den, in den gegebenen Bedingungen maximalen Turgescenzzustand, denn mit Erreichung des letzteren ist, wie hoch die osmotische Kraft immer sein mag, eine wasserfördernde Wirkung ausgeschlossen".

Die Zellen, in welchen der Turgor infolge der Verdunstung etwas gesunken ist, entnehmen nun wieder Wasser aus den angrenzenden Zellen und so pflanzt sich jede geringe Turgorsenkung fort bis zu den lebenden Zellen, welche unmittelbar an die todten Rhizoiden grenzen.

Diese lebenden Zellen üben nun eine Saugung aus auf das in dem Rhizoid befindliche Wasser und man kann sich leicht denken, dass in den meisten Fällen — das heisst, wenn die Verdunstung nicht sehr stark und der Boden genügend feucht ist — diese Saugung sich durch das in dem Rhizoid befindliche Wasser fortpflanzt bis zu dem im Boden capillar festgehaltenen Wasser. Hier hätten wir

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0023-6

also einen gewöhnlichen, einfachen Wasserfaden, wie Askenasy sie sich in den höheren Pflanzen vorstellt. Um nun aber klar zu werden über die Vorgänge bei der Blasenbildung, müssen wir unsere Betrachtungen wieder allgemeiner machen.

Wir wissen aus den Abhandlungen von Askenasy, dass die Cohäsion des Wassers eine sehr hohe ist; wie kann nun von den lebenden Zellen eine so starke Saugung ausgeübt werden, dass diese Cohäsion überwunden wird, wie es doch unzweifelhaft der Fall ist beim Auftreten der Dampfblasen?

Pfeffer hob auch schon hervor, dass die Blattzellen nicht über so grosse Kräfte verfügen, indem er sagte: „So geringe Energie aber, wie sie in den Gefässbündelendigungen bei der Wasserbewegung zulässig scheint, ist jedenfalls unzureichend, um die Filtration einer ausreichenden Wassermenge durch längere Strecken des Holzkörpers zu erzielen, ganz abgesehen davon, dass mit so geringer Kraft eine Hebung bis in hohe Bäume unmöglich ist. Ohne irgend eine bestimmte Voraussetzung über die Mechanik der Wasserbewegung in den Leitbahnen, kommen wir also zu dem übrigens auch schon aus anderen Argumentationen gezogenen Schlusse, dass das Wasser anderweitig, d. h. durch in den Leitbahnen entwickelte Kräfte, in die Höhe geschafft und somit das in solcher Weise auf höheres Niveau gehobene Wasser den aus den Gefässbündeln schöpfenden Zellen geboten wird."

Meiner Meinung nach ist der Ausdruck Wasserfäden, welche in den letzten Arbeiten über Saftsteigung (Vesque, Strasburger, Askenasy) eine grosse Rolle spielt, ein sehr unglücklich gewählter, weil mit diesem Ausdruck unwillkürlich die Vorstellung verbunden wird, als ob von jeder saugenden Zelle aus ein überall gleichdicker Wasserfaden bis in die Wurzel herabreichte, welcher Faden dann als ganzes gehoben werden müsste. Dies ist aber bekanntlich nicht der Fall; die totale Oberfläche, womit die saugenden Zellen an die Leitungsbahnen angeschlossen sind, ist viel grösser, als der sehr stark eingeengte Querschnitt der Wasserfäden im Stamme. Bei Verwendung dieses Wortes „Wasserfäden" muss man immer scharf im Auge behalten, dass diese Wasserfäden sozusagen, oben, wo sie an die Zellen anschliessen, stark trichterförmig erweitert sind.

Ein kurzes Eingehen auf die sehr instructiven von Askenasy zuerst angestellten Versuche wird vielleicht zur Klärung der Frage des Saftsteigens noch etwas beitragen können. Dass die Energie, welche in diesen Versuchen das Quecksilber hob, in letzter Instanz

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0024-2

auch wieder die Wärme war, wird einleuchten. An der Oberfläche des Gypspfropfens finden sich zahllose kleine Capillarräume, woraus das Wasser verdunstet und welche sich dann wieder mit Wasser vollsaugen. Wie gross ist nun die saugende Kraft, welche von so einer einzelnen Capillare ausgeht? Wenn man die Zahl der Capillaren kennte, wäre die Berechnung leicht, denn die in einer bestimmten Zeit geleistete Arbeit ist bekannt. So würde in dem in der zweiten Abhandlung von Askenasy auf Seite 13 beschriebenen Versuch das Quecksilber innerhalb 56 Stunden bis 72 cm also im Mittel 36 cm hoch gehoben. Kennt man die Weite der Röhre, dann ist also die in der Zeiteinheit von der ganzen verdunstenden Oberfläche verrichtete Arbeit, und wenn die Zahl der Capillaren bekannt ist, die von jeder einzelnen Capillare verrichtete Arbeit bekannt. Dass man, wenn die in bestimmter Zeit durch eine Kraft verrichtete Arbeit bekannt ist, die Grösse der Kraft sogleich berechnen kann, dürfen wir als bekannt annehmen. Es wird klar sein, dass sich für jede einzelne Capillare der Gypsoberfläche die verrichtete Arbeit und die angewandte Kraft minimal klein ergeben würden und dass erst durch Summirung die Resultate einigermassen erheblich werden. Askenasy bemerkt auch, dass, wenn er eine grössere verdunstende Gypsoberfläche benutzte, die Steigung schneller, also die in der Stunde geleistete Arbeit grösser wurde. Dass man diese Analogie leicht auf das Saftsteigungsproblem übertragen kann, ist ohne Weiteres klar.

Vielleicht kann man die Bedeutung der Cohäsion des Wassers mit Umgehung des ominösen Wortes „Wasserfaden" besser folgendermaassen ausdrücken:

Durch die Cohäsion des Wassers kann jede saugende Kraft, welche auf eine zusammenhängende Wassermasse an irgend einer Stelle ausgeübt wird, fortgepflanzt werden in jede beliebige Richtung. Ist nun auf einem bestimmten Punkt dieser zusammenhängenden Wassermasse diesen Kräften ein Angriffspunkt geboten, so concentriren sie sich hierauf, wobei die ausgeübte Arbeit von der Summe der wirkenden Kräfte abhängig ist.

Jetzt wird es auch klar, wie es möglich ist, dass die Cohäsion des Wassers an irgend einer Stelle unterbrochen werden kann. Hierbei ist nur für den ersten Moment ein directes Abreissen von zwei Wassertheilchen von einander nothwendig. Sobald hierdurch eine, ursprünglich minimal kleine Dampfblase entstanden ist, braucht zur

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0025-7

Vergrösserung dieser Blase kein Abreissen von Wassertheilchen von einander, sondern nur eine seitliche Verschiebung stattzufinden. Zu dieser seitlichen Verschiebung ist so gut wie keine Kraft nothwendig; wenn die Dampfblase also nur einmal entstanden ist, geht die weitere Ausbreitung unter dem Einfluss der „Zugspannungen" leicht vor sich. Wenn man sich jetzt denkt, dass der eine Punkt, worin alle saugenden Kräfte sich summiren, nur minimal klein zu sein braucht, wir können uns z. B. die saugende Oberfläche $10\mu^2$ und die Stelle, wo sich die Kraft concentrirt, $(^1/_{10}\mu)^2$ denken, dann wird es klar, dass auch von relativ geringen saugenden Kräften an diesen einzelnen Stellen eine sehr grosse Kraft entwickelt werden kann, in dem gewählten Beispiel eine tausendfache.

Kehren wir nun wieder zu den Zäpfchenrhizoiden zurück, so erinnern wir uns, dass wir in diesen derartige Dampfblasen entstehen sahen. Die Bedingung hierzu ist natürlich, wie jetzt klar gelegt ist, darin zu suchen, dass nicht genügend rasch Wasser aus dem Boden zufliessen konnte. Dass die Blasen sich unter Einwirkung der Zugspannung ausdehnen, wie es die directe Beobachtung ergab, wird auch ohne Weiteres klar sein. Die Bedeutung der Zäpfchen in den damit ausgestatteten Rhizoiden möchte ich, was ja auch durch die directe Beobachtung bestätigt worden ist, darin suchen, dass hierdurch einmal entstandene Dampfblasen in der Mitte aufgespannt gehalten werden, und so zwischen der Wand und der Blase die Communication von dem Wasser oberhalb und unterhalb der Blase freigehalten wird. Andererseits sahen wir, wie diese Communication in den glatten Rhizoiden sogleich unterbrochen wurde. Dass dieser Zusammenhang erhalten bleibt, hat einerseits für die Pflanze die Bedeutung, dass noch mehr Wasser zufliessen kann und also die Rhizoiden nicht functionsunfähig werden, gerade in dem Moment, wo die Pflanze am meisten Wasser braucht; zweitens gestatten die Zäpfchen, wenn die Wasserzufuhr ganz aufhört, eine völlige Entleerung. In welchen Fällen die eine, in welchen die andere Eigenschaft mehr in den Vordergrund rückt, werden wir weiter unten erfahren.

Die Zäpfchen in den Zäpfchenrhizoiden der Marchantiales haben also den Zweck, den störenden Einfluss, welchen eventuell — in Folge starker Zugspannungen — auftretende Dampfblasen auf die Wasserbeförderung ausüben könnten, möglichst zu beseitigen und eine Wasserbewegung in den Rhizoiden an den Dampfblasen vorbei zu ermöglichen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0026-3

Ohne hier auf Askenasy's Theorie über die Bewegung des Wassers an den „Luftblasen" vorbei und über das Auftreten von hohlen Wasserfäden eingehen zu wollen, möchte ich auf eine frappante Analogie hinweisen, welche zwischen dem Tracheidenmantel der Gefässe im Holze vieler Dicotylen und den Zäpfchen der Zäpfchenrhizoiden unverkennbar ist. Auch durch den Tracheidenmantel ist eine Bewegung an Dampfblasen vorbei und eine Entleerung auch der unteren Hälfte des Gefässes worin die Dampfblase auftrat, ermöglicht.

Zum Schluss dieser „Theoretischen Betrachtung über die hebenden Kräfte bei der Wasserbewegung" möchte ich nochmals bemerken, dass sie, soweit nicht direct auf die Marchantiaceen bezüglich, nur als eine in diesem Zusammenhang unumgängliche vorläufige Mittheilung zu betrachten ist.

G) Secundäre Vorgänge in den Leitungsbahnen; Leitungsfunction und Speicherfunction der Rhizoiden.

Wir haben gesehen, wie alle Kraft, welche zur Hebung des Wassers in den Leitungsbahnen nothwendig ist, in letzter Instanz von der Verdunstung herrührt, und wie zuerst die Imbibitionskraft der Zellwand, dann die Turgorerniedrigung in den verdunstenden Zellen selbst und zuletzt die durch die lebenden Zellen fortgepflanzte geringe Turgorerniedrigung der an die Bahnen grenzenden Zellen als eben so viele Zwischenstufen auftreten, wodurch die bei der Verdunstung in andere Form übergeführte Energie fortgeleitet wird. Wenn nun in Folge der Saugung dieser lebenden, an die todten Rhizoiden grenzenden Zellen in letzteren die Wasser-Cohäsion unterbrochen wird, entstehen zuerst Dampfblasen, welche sich beinahe unmittelbar mit Wasserdampf von der bei gewöhnlicher Temperatur sehr niedrigen Maximalspannung füllen. Bei dem Entstehen dieser Dampfblasen leisten die saugenden Zellen ein Mehr an Energie, als unmittelbar zur Hebung von Wasser Verwendung finden kann. Dieses Mehr wird in diesen Blasen sozusagen gespeichert, und entwickelt sich nachträglich, wenn die starke Saugung aufgehört hat, in der Form von Capillarität und Luftdruck.

Die Leitungsbahnen spielen also zugleich einigermassen die Rolle eines Reservoirs, woraus in den Perioden starker Verdunstung, am Tage also, mehr Wasser geschöpft werden kann als zugeführt wird, während in den Perioden herabgesetzter Verdunstung (in der Nacht) dieses Reservoir sich wieder ganz anfüllt. Bei diesem Vorgang, wobei

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0027-9

die Dampfblasen durch Capillarität (Oberflächenspannung) und Luftdruck wieder verschwinden, können natürlich im Sinne von Schiffner und Stephani die Zäpfchen eine vermehrte Capillarität, also ein rasches Verschwinden der Blasen bewirken, wie dies auch die Beobachtung bestätigt hat; dagegen geht die Ausbreitung in die Länge der einmal entstandenen Dampfblasen, auch schwieriger und langsamer vor sich, weil dabei die vermehrte Capillarität als hemmendes Moment zur Geltung kommt.

Da, wo in der Litteratur von den in den Leitungsbahnen entstehenden Blasen die Rede ist, wird noch meistens der Ausdruck Luftblase verwendet, obwohl dafür, dass sich wirklich Luft in diesen Blasen befindet, noch nie ein genügender Beweis erbracht worden ist. In allen Fällen, wo man versucht hat, die Anwesenheit von Luft in diesen Blasen nachzuweisen, ist der Einwand nicht vermieden worden, dass die Luft stammen konnte entweder aus Intercellularen oder aus dem schon nicht mehr functionirenden lufthaltigen Holze. Bereits von Scheit wurde mit Nachdruck behauptet (41) und experimentell zu bestätigen gesucht, dass in den functionirenden Leitungsbahnen wohl Wasserdampf-, aber keine Luftblasen vorkommen. Bekanntlich weist die schnelle Zusammenziehung bei erneuertem Wasserzusatz hierauf hin; man spricht aber noch immer von der verdünnten Luft in den Blasen, welche entweder aus dem Wasser stammen oder von aussen hineindiffundiren soll.

Wir können also jedenfalls annehmen, dass im Innern der unverletzten Rhizoiden unter natürlichen Umständen keine Luft einzudringen vermag. Auch wenn also die Entleerung sehr weit gegangen ist, findet sich im Innern ein luftleerer, mit Wasserdampf gesättigter Raum. Da die Wand für Wasser leicht durchlässig ist, so wird bei jeder Anfeuchtung unmittelbar das Wasser durch den Atmosphärendruck in diesen luftleeren Raum hineingepresst. Man kann sich leicht vorstellen, welche grosse Bedeutung diese Undurchlässigkeit der Membran für Luft, für eine rasche Aufnahme von Wasser hat.

Bei den Marchantiaceen sind hauptsächlich zwei verschiedene Typen der Wasserversorgung zur Ausbildung gekommen. Der eine Typus lebt an Stellen, wo immer Wasser zur Verfügung steht. Hier wird also, auch wenn während des Tags mehr Wasser aus den Rhizoiden entnommen wird, als sie aufzunehmen im Stande waren, doch nie die Entleerung eine weitgehende sein und in der Nacht eine völlige Wiederanfüllung stattfinden. Beim anderen Typus ist mehr die Speicherfunction in den Vordergrund gerückt; diese Xerophytenformen kommen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0028-5

an trockenen Stellen vor und haben sich an ein abwechselndes Sistiren und Wiederaufnehmen der Lebensfunctionen angepasst; sie nehmen bei jeder Befeuchtung möglichst viel Wasser auf, um mit diesem aufgenommenen Wasser möglichst lang in die trockene Periode hinein vegetiren zu können. Diese Lebensweise verlangt, wie leicht erklärlich ist, dass die Rhizoiden bei den Xerophyten in sehr grosser Zahl auftreten. Auch als eine nicht so unmittelbar einleuchtende Folge der Standortsverhältnisse betrachte ich es, dass die Zäpfchen bei den echten Xerophyten meistens klein und die Wand dünn ist.

In den Rhizoiden, wo die Leitung in den Vordergrund tritt, dürfen wir eine starke Wand erwarten, da die Leitung beeinträchtigt würde, wenn in Folge der Zugspannung Collabirungserscheinungen aufträten; hier dürfen wir auch ziemlich grosse, dicht gedrängte Zäpfchen erwarten, weil das Auftreten der Dampfblasen nur eine störende Nebenerscheinung der Wasserbewegung ist. Da, wo die Speicherfunction vorherrscht, ist das Auftreten der Dampfblasen nicht mehr eine störende Nebenerscheinung, sondern es werden jedesmal in der trockenen Periode nach und nach die Rhizoiden ganz entleert; hier kehrt also das Auftreten der Dampfblasen regelmässig wieder. Wir können uns leicht denken, dass eine dünnere Wand und kürzere Zäpfchen eine totale Entleerung, also eine völlige Ausnutzung des Wassers besser ermöglichen als die starke Wand mit den grösseren Zäpfchen der mehr an die Leitungsfunction angepassten Rhizoiden. Die kleinen Zäpfchen dieser Speicherrhizoiden haben natürlich die Aufgabe, einer gänzlichen Unterbrechung der Communication vorzubeugen, so dass immer das ganze Rhizoid entleert werden kann.

Von den auch in anderen Hinsichten noch weiter auszuführenden sechs biologischen Haupttypen können wir, was die verschiedene Ausbildung der Rhizoiden betrifft, jetzt schon ziemlich deutliche Unterschiede zwischen den folgenden vier Typen angeben.

1. Die echten Xerophyten, welche ihre Lebensfunctionen zu sistiren und wieder aufzunehmen vermögen. Scharf ausgeprägt ist dieser Typus bei Plagiochasma Aitonia, Grimaldia dichotoma, Targionia hypophylla, Corsinia marchantioides, Oxymitra pyramidata und Riccia lamellosa. Diese zeigen alle eine sehr starke Entwickelung der Rhizoide; es bildet sich oft ein förmlicher Filz von Rhizoiden, die dann meist ziemlich kleine Zäpfchen und oft eine ziemlich dünne Wand haben.

2. Der Lunularia-Typus. Diese Arten sind nicht in der Weise an Eintrocknen und Wiederaufleben angepasst wie die vorigen;

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0029-3

sie kommen vor an Stellen, wo immer Wasser, aber nicht sehr reichlich, zur Verfügung steht, an grasigen, oft etwas beschatteten Standorten. Die Verdunstung ist, wie wir weiter unten noch zeigen werden, ziemlich stark; die Anforderungen an das Leitungssystem sind wegen der starken Verdunstung und der Schwierigkeit der Wasseraufnahme sehr gross; die Zäpfchen zeigen starke, oft sehr starke Entwickelung. Hierhin gehören ziemlich viele Arten: Lunularia cruciata, Preissia commutata, Reboulia hemisphaerica u. s. w. Die extremste Ausbildung der Zäpfchen fand ich im Inflorescenzstiel von Preissia commutata, wo sie bis über die Mitte des Rhizoidenquerschnitts hervorragen.

3. Die echten Hygrophilen. Diese kommen an sehr feuchten, schattigen Orten vor, wo infolge der geringen Luftbewegung die Verdunstung sehr herabgesetzt ist. Die Anforderungen an das Leitungssystem sind schwach; hier zeigt sich gegenüber dem Lunulariatypus eine bedeutend geringere Entwickelung der Zäpfchen, die Wand ist aber meist starr und collabirt nicht. Typische Repräsentanten sind Cyathodium, Marchantia chenopoda, Dumortiera hirsuta. Einen Uebergang zwischen dem Lunulariatypus und den echten Hygrophilen stellt Fegatella conica dar.

4. Von dem vierten, hier zu nennenden Entwickelungstypus ist mir nur ein Vertreter bekannt, Marchantia polymorpha. Diese ist eine echte Sumpfpflanze, gebunden an sehr feuchten, aber ganz offenen, oft besonnten Standort. Im Zusammenhang mit der sehr starken Verdunstung und der sehr leichten Wasseraufnahme, zeigen hier die Zäpfchenrhizoiden eine Differenzirung, die darin besteht, dass erstens gewöhnliche vorkommen, wie beim Lunulariatypus, aber daneben noch sehr weite, relativ dünnwandige, welche sich nicht zu Bündeln vereinigen und nicht im Schutze der Schuppen verlaufen, aber über die ganze Unterseite des Thallus zerstreut, entspringen und sogleich senkrecht abstehend in den ganz mit Wasser gesättigten Boden eindringen. Die grössere Weite und relative Dünnwandigkeit sind hier wohl Anpassungen, welche mit der sehr reichlichen Wasserversorgung des Thallus im Zusammenhang stehen. Bei diesen weiten Rhizoiden findet man meistens eine spiralige Anordnung der Zäpfchen, welche dann oft über die Länge eines halben oder drittel Kreises zusammenverwachsen (Fig. 7). Hierdurch entstehen kurze Aussteifungsleisten, wie man sie in einem Schraubengefäss erhalten würde, wenn ziemlich unregelmässige Stücke aus den Schraubenbändern fortgenommen oder nach oben oder unten verschoben würden. Diese spiralige Anordnung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0030-4

und seitliche Verwachsung der Zäpfchen, welche überall in der Litteratur als auf die ganze Gruppe der Marchantiales bezüglich erwähnt wird, habe ich in diesen weiten Rhizoiden der Marchantia polymorpha immer, aber bei anderen Species nur ausnahmsweise angetroffen.

Ich möchte vermuthen, dass hier die Zäpfchen secundär in einen Aussteifungsmechanismus umgewandelt sind, der für diese sehr weiten und dünnwandigen Rhizoiden gewiss eine grosse Bedeutung hat.

H) Die Anordnung der Zäpfchenrhizoiden.

Nebenbei wurde schon öfters bemerkt, dass die Zäpfchenrhizoiden an der Unterseite des Thallus im Schutze der Schuppen verlaufen. Diese Schuppen sind bei den verschiedenen Arten sehr verschieden entwickelt, in einigen Fällen (z. B. Corsinia) stehen sie regellos vertheilt, bei den Ricciaarten findet sich ursprünglich eine Längsreihe von Schuppen, welche durch Zerreissung in je zwei gleiche Hälften gespalten werden; bei den meisten Vertretern dieser Gruppe finden wir sie aber in zwei Reihen angeordnet.

Meistens verlaufen sie eine kleine Strecke parallel der Mittelrippe und strahlen dann bogig von hier aus, wobei sie bei verschiedenen Arten verschieden weit auf dem Thallus verlaufen. Die Zäpfchenrhizoiden entspringen beinahe ausschliesslich unter diesen Schuppen und man kann also aus der Verbreitung dieser Schuppen über den Thallus sogleich auch die Verbreitung der Zäpfchenrhizoiden erkennen. An der Mittelrippe laufen die einander folgenden, verschiedenaltrigen Schuppen eine kleine Strecke lang parallel, wobei die ältesten aussen liegen.

Die Schuppen dienen offenbar zum Schutze der Zäpfchenrhizoiden gegen Verdunstung und Dislocirung; besonders die erstere Rolle ist sehr augenfällig. Bei den Xerophyten finden wir die Schuppen sehr stark entwickelt; sie betheiligen sich hier oft an der Bildung eines dichten Filzes, wo nicht nur im Innern der Rhizoide, sondern auch durch capillare „Dochtwirkung“ sehr viel Wasser gehalten werden kann.

Am schönsten und regelmässigsten ist die Anordnung bei den Vertretern des Lunulariatypus, besonders bei denjenigen Arten, welche, wie Preissia, schon etwas trockeneren Standort bevorzugen. Wir sehen auf dem Querschnitt (Fig. 8), wie regelmässig an der Mittelrippe die Schuppen einander wechselnd überlagern, und wie in der Achsel jeder Schuppe ein kleineres Rhizoidenbündel und in der Mitte das durch Vereinigung der kleineren entstandene grössere ver-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0031-0

läuft. Die Schuppen sind in diesem Falle stark der Thallusunterseite angedrückt und die Rhizoiden also so viel wie möglich gegen Verdunstung geschützt.

Wenn wir hiermit z. B. einen Querschnitt durch die hygrophil ausgebildete Fegatella conica vergleichen (Fig. 9), dann sehen wir, wie hier die Schuppen nicht übereinander greifen, sondern weiter aus einander gerückt sind. Bei Fegatella conica entspringen die Zäpfchenrhizoiden auch zwischen den der Mittelrippe parallel verlaufenden Schuppen, vielleicht mögen letztere infolge dessen geeignet sein, starken Dislocirungen vorzubeugen. Bei den ganz hygrophil ausgeprägten Dumortiera hirsuta, Cyathodium und Marchantia chenopoda sind die Schuppen so gut wie nicht entwickelt (Fig. 10). Bei Marchantia polymorpha sind die Medianschuppen nicht besonders stark, stärker sind sie dagegen wieder bei anderen Marchantiaarten, M. palmata und M. geminata. An der sehr verschiedenen Ausbildung der Schuppen in der Gattung Marchantia ist leicht zu erkennen, dass hier die Vegetationsbedingungen die Ausbildung bedingt haben. Die Ausbildung der Schuppen bei den Arten M. chenopoda, nitida, palmata und geminata hält gleichmässig Schritt mit der Ausbildung des Assimilationsgewebes, der Athemöffnungen und dem ganzen Habitus, welche, in dieser Richtung fortschreitend, deutlich darauf hinweisen, dass M. chenopoda eine typische hygrophile Schattenpflanze ist, M. geminata dagegen schon zu den an trockeneren Standort gebundenen Vertretern des Lunulariatypus gehört. Während M. chenopoda nur vereinzelte Zäpfchenrhizoiden führt, finden wir deren bei M. nitida schon mehr, bei M. palmata ziemlich viele und bei M. geminata die Anfänge einer Filzbildung.

Sehr interessant ist auch das Verhalten der Rhizoiden im Inflorescenzstiel. Bekanntlich kommen hier ein oder zwei Bündel von Zäpfchenrhizoiden vor. Diese Bündel liegen immer in Rinnen eingesenkt und können in verschiedenen Fällen durch Schuppen geschützt sein. Sehr gut geschützt sind diese Bündel z. B. bei Preissia, M. polymorpha und M. geminata (Fig. 12). Etwas weniger tief liegen sie bei M. palmata. Vollkommen mit dem ganz offenen und besonnten, aber sehr wasserreichen Standort in Einklang ist die Thatsache, dass M. polymorpha am Thallus eine relativ schwache Schuppenbildung zeigt; die Zäpfchenrhizoiden brauchen hier unmittelbar über dem wassergesättigten Boden keinen ergiebigen Verdunstungsschutz, während im Inflorescenzstiel die Bündel sehr tief eingesenkt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0032-6

und durch drei oder vier abwechselnd über einander greifende, stark angedrückte Schuppen geschützt sind. Schon Mirbel gibt sehr gute Zeichnungen von Querschnitten des Stieles. Bei der hygrophilen Fegatella conica und Dumortiera hirsuta liegen die Bündel in offenen Rinnen, von denen bei Fegatella eine, bei Dumortiera zwei vorhanden sind. Bei Fegatella besteht das Bündel nur aus sehr wenigen Rhizoiden, bisweilen scheinen gar keine in der Rinne vorzukommen; damit steht wieder in Einklang, dass der Hut, wie wir noch sehen werden, einen ziemlich starken Verdunstungsschutz zeigt.

Interessant ist auch das Verhalten von Lunularia. L. cruciata hat im Inflorescenzstiel keine Rinne und bildet an der Inflorescenz gar keine Rhizoiden; sie bildet aber auch eine Ausnahme in anderer Richtung, insofern sie keine Athemöffnungen am Hute besitzt. Wenn wir sie auch noch in Bezug auf Blüthezeit mit unserer gewöhnlichen M. polymorpha vergleichen, so fällt uns auf, dass Lunularia cruciata sehr früh im Frühling fructificirt, während Marchantia polymorpha den ganzen Sommer hindurch reichlich Antheridien- und Archegonienscheiben bildet.

I) Die glatten Rhizoiden.

Wenn wir, wie ich klar zu legen versucht habe, in den Zäpfchenrhizoiden die eigentlichen Wasserleitungselemente zu suchen haben, dann müssen wir uns die Frage vorlegen, was denn eigentlich die Function der glatten Rhizoiden ist. Nebenbei dienen diese natürlich auch der Wasserleitung, aber ihre Hauptfunction möchte ich suchen in der Anheftung des Thallus. Desshalb entstehen sie zuerst an keimenden Brutknospen, daher auch ihr bevorzugtes Vorkommen an der Mittelrippe. Bei geringen Turgoränderungen zeigt der Thallus der meisten Marchantiaceen eigenthümliche unregelmässige Krümmungen. Die echten Xerophyten schlagen beim Eintrocknen die Ränder regelmässig nach oben um.

Wegen dieser regelmässigen und unregelmässigen Bewegungen darf, wie ohne Weiteres einleuchtend ist, die Befestigung nicht durch die ganze Oberfläche stattfinden, sondern nur an der Mittelrippe. Dass die glatten Rhizoiden als die ursprünglichere Form zu betrachten sind, ist wohl nicht fraglich; man kann sich den Unterschied in der Differenzirung so entstanden denken, dass diejenigen Rhizoiden, welche durch ihre Lage mehr die Anheftung besorgten, nicht weiter aus-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0033-2

gebildet wurden, während die anderen zu typischen, hoch specialisirten Wasserleitungsröhren wurden.

Dass die glatten Rhizoiden auch noch nebenbei Wasser leiten, ergibt sich aus dem Auftreten des negativen Drucks, aus der directen Beobachtung, wie auch aus der Thatsache, dass bei den Hygrophilen die Zäpfchenrhizoiden an Zahl oft sehr zurücktreten gegenüber den glatten Rhizoiden. So treten bei Marchantia chenopoda beinahe ausschliesslich glatte Rhizoiden auf; von Cyathodium wird von Leitgeb (23) und Schiffner (43) angegeben, dass nur glatte Rhizoiden, aber hiervon zwei Arten vorkommen sollen. Zur Untersuchung lagen mir vor zwei Cyathodium-Arten, beide von Herrn Prof. Stahl auf Java an sehr feuchten und schattigen Stellen gesammelt und von ihm schon als „leuchtend" (48) beschrieben. Leider fructificirte keines von beiden, so dass nur die Gattung aus dem Bau zu erkennen war. Bei beiden Species fand ich jedesmal nur eine Art von glatten Rhizoiden auf, bei der einen Art mit spärlichen Zäpfchenrhizoiden gemischt.

Hier können wir auch noch im Kurzen auf eine merkwürdige Erscheinung, auf die von Kny (21) zuerst für Marchantia polymorpha und Lunularia vulgaris angegebenen Durchwachsungen der Rhizoiden eingehen. Dieselben kommen besonders bei letzterer Art sehr häufig vor, oft in so grosser Zahl, dass der Gedanke nahe gelegt wird, dass wir hier nicht einen abnormalen, so zu sagen krankhaften Process vor uns haben, sondern eine im Dienste der Wasserleitung stehende Vorrichtung. Dieser Gedanke wird noch verstärkt, wenn man sieht, wie bei Lunularia die Zäpfchenrhizoiden an Zahl zurücktreten, und beinahe ausschliesslich bei den glatten Rhizoiden diese Durchwachsungen vorkommen. Man kann sich leicht denken, dass dieses System von zwei oder drei in einander gesteckten Röhren, auf dieselbe Weise der Wasserleitung zu Nutze kommt, wie die Zäpfchen in den damit ausgestatteten Rhizoiden. Wenn durch eine Dampfblase, entweder in der weiteren oder in der engeren der zwei Röhren, stellenweise der Durchgang für Wasser unterbrochen ist, so kann dasselbe an dieser Dampfblase vorbei wandern, wenn die äussere Röhre unwegsam geworden ist, durch die innere; wenn die innere selbst unwegsam geworden, dann bleibt der Weg aussen herum zwischen den Wänden der beiden in einander gesteckten Rhizoiden doch immer frei.

Bei der Bildung dieser Durchwachsungen scheinen auch noch unbekannte Ursachen mit zu wirken; ich fand sie nämlich im Früh-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0034-7

ling und Sommer in grosser Zahl an Lunularia, im Herbste am selben Standort aber viel seltener, dagegen wieder mehr gewöhnliche und Zäpfchenrhizoiden. Auch bei Marchantia polymorpha und dann noch bei M. palmata, Plagiochasma crenulatum und Fegatella conica fand ich sie bisweilen, auch beinahe immer an den glatten Rhizoiden.

Abschnitt II. Spaltöffnungen und Epidermis.

Mit der zunehmenden Differenzirung der verschiedenen Gewebe im Thallus der Marchantiaceen geht auch eine höhere Ausbildung des Assimilationsgewebes zusammen.

Während bei den frondosen Jungermanniaceen und bei Farnprothallien noch beinahe alle Zellen des Thallus chlorophyllhaltig sind und noch kein besonderes Durchlüftungssystem ausgebildet ist, wird hier der Thallus oft mächtiger und finden wir das Chlorophyll mehr auf die oberen Schichten concentrirt. Die eigentlichen Assimilationszellen liegen nicht unmittelbar an der Oberfläche des Thallus, sondern grenzen mit einer möglichst grossen Oberfläche an Intercellularräume, die hier bei den meisten Formen die eigenthümliche Entwickelung der Luftkammern zeigen. Nach aussen ist das Assimilationsgewebe meistens durch eine Epidermis abgegrenzt, in welcher die merkwürdig gebauten Athemöffnungen angebracht sind. Die verschiedenartige Entwickelung der Epidermis und besonders der Athemöffnungen bestimmen zusammen hauptsächlich die Verdunstung. Es lässt sich daher schon auf Grund von Analogieschlüssen erwarten, dass ihre Ausbildung in verschiedenen Fällen im Zusammenhang mit den Standortsverhältnissen stehen wird. Es zeigte sich denn auch bei einer vergleichenden Untersuchung, dass hinsichtlich der verschiedenartigen Ausbildung der Athemöffnungen, wenn möglich, noch grössere Extreme als bei den Phanerogamen vorkommen.

A) Die Epidermis.

Aus den schönen Untersuchungen von Leitgeb (23) wissen wir, „dass die Luftkammern nicht im Gewebe durch Auseinanderweichen der Zellen entstehen, auch nicht durch eine von aussen nach innen fortschreitende Spaltung, sondern dass sie Einsenkungen der Oberfläche darstellen, die dadurch gebildet werden, dass bestimmte Punkte der Oberfläche durch rascheres Wachsthum benachbarter Partien überwachsen werden. Die so entstandenen grubenförmigen Vertiefungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0035-3

werden später in Folge des an der Oberfläche sich vollziehenden Breitenwachsthumes überdeckt, doch bleibt in der Regel eine Oeffnung noch erhalten, die eben die „Spaltöffnung" darstellt."

Diese grubenförmigen Vertiefungen können sich mehr oder weniger parallel der Oberfläche entwickeln. Die verschiedene Ausbildung, welche die Epidermis zeigen kann, wird erst durch die Entwickelung klar.

„Bei allen Riccieen und den meisten Marchantieen wird die Dorsalseite des Laubes gebildet durch eine mehr oder weniger mächtige (öfters selbst bis an die Ventralfläche reichende) Lage chlorophyllhaltiger Zellen, die zwischen sich weitere oder engere mit Luft erfüllte Räume zeigen. Es kann diese ganze Gewebelage als Luftkammerschicht bezeichnet werden. Bei den meisten Arten der Gattung Riccia verlaufen diese Kammern als enge Kanäle senkrecht auf die Dorsalfläche des Laubes, bei anderen werden sie zu weiten Räumen (R. crystallina, fluitans). Im ersteren Falle setzen sie sich durch die Oberhaut fort und werden nur durch deren blasig aufgetriebene Zellen stellenweise verschlossen. Im zweiten Falle wird, in dem Maasse, als es die succesive Erweiterung des Luftraumes verlangt, durch Flächenwachsthum der Oberhautzellen eine Decke gebildet (R. fluitans), oder wo dieses Flächenwachsthum unterbleibt, (R. crystallina) münden die Lufträume in ihrer ganzen Weite nach aussen und erscheinen dann eigentlich als in die Dorsalfläche des Laubes eingesenkte Gruben. Wie bei R. fluitans ist es nun auch bei R. natans, Oxymitra, Corsinia, Boschia und vielen Marchantieen nur mit dem Unterschiede, dass in der Decke über jeder Luftkammer eine Oeffnung (Spaltöffnung) sich befindet, welche übrigens auch bei R. fluitans der Anlage nach immer vorhanden ist, häufig aber (bei der Wasserform) später geschlossen wird und kaum mehr erkennbar ist."

Die Mehrzahl der Ricciaceen machen im Frühling oder Herbst eine schnelle Entwickelung durch. Mehrere Arten (Ricciocarpus natans, Riccia fluitans u. s. w. entwickeln sich bekanntlich schwimmend als echte Wasserpflanzen und schreiten auf dem Schlamm austrocknender Tümpel und Gräben zur Fructification. Auch zahlreiche andere Arten entwickeln sich auf Schlamm in sehr kurzer Zeit. Im Gegensatz zu den perennirenden Marchantiales möchte ich diese Ricciaceen als Repräsentanten des ephemeren Typus auffassen. Nicht alle Ricciaceae verhalten sich so; die xerophyten Formen machen eine Ausnahme. Während wir bei diesen letzteren stets nicht sehr weite, ziemlich tiefe Luftkammern finden, zeigt sich bei

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0036-9

dem ephemeren Typus das verschiedenartigste Verhalten. Bei R. crystallina wird keine Epidermis ausgebildet, bei R. glauca werden die Luftkanäle einigermassen verschlossen durch blasige Anschwellung der Oberhautzellen; ferner finden wir in mehreren Fällen bei Formen, welche doch, was Standortsverhältnisse betrifft, sich ganz wie diese ephemeren Formen verhalten, und mit den Xerophyten keine Aehnlichkeit aufweisen, eine wohl ausgebildete Oberhaut und Spaltöffnungen. Dieses scheint hauptsächlich vorzukommen bei den gelegentlich in Wasser lebenden Formen (Ricciocarpus natans, Riccia fluitans). Es lässt sich denken, dass die Epidermis hier nicht ausgebildet ist als Schutz gegen Verdunstung, sondern als Schutz gegen das Eindringen von Wasser in die Luftkammern. Die sehr kleinen Spaltöffnungen bei Ricciocarpus, die Möglichkeit eines völligen Verschlusses bei der ausgeprägten Wasserform von Riccia fluitans, würden hierauf hinweisen. Eine derartige Bedeutung möchte auch vielleicht den Blasenzellen bei Riccia glauca zukommen. Schon Leitgeb betont, dass diese sehr leicht collabiren, und können wir sie also kaum als Verdunstungsschutz betrachten.

Es kommt mir sehr wahrscheinlich vor, dass die Ursache des Verschlusses der Luftkanäle durch Blasenzellen oder durch Epidermisbildung zu suchen ist in dem Schutz gegen das Eindringen von Wasser, und dass erst auf einer späteren Stufe der phylogenetischen Entwickelung die zuerst als Wasserschutz ausgebildete Epidermis die Function des Verdunstungsschutzes übernommen hat. Dieses ist schon in der Familie der Ricciaceen bei der entschieden xerophyten Gattung Oxymitra der Fall.

Um diesen Satz aber mit Bestimmtheit aufstellen zu können, würde ein ausführliches Studium des Baues und der Standortsverhältnisse verschiedener Arten der Gattung Riccia nothwendig sein. Da jedoch die Standortsverhältnisse in der Litteratur meistens sehr ungenügend angegeben sind, so fehlt vorläufig die Grundlage für ein derartiges Unternehmen. Was die perennirenden Marchantiaceen betrifft, so ist die Epidermis in verschiedenen Fällen ziemlich verschieden. Am ausgeprägtesten ist die Ausbildung bei den echten Xerophyten, am schönsten bei Plagiochasma Aitonia und Oxymitra pyramidata. Hier finden wir hohe chlorophyllfreie Zellen, die an der Oberseite mit ziemlich dicker Cuticula versehen sind. Diese Cuticula kann noch Wachsüberzüge führen, wie dies bei Plagiochasma Aitonia der Fall ist. In der Nähe der Spaltöffnungen werden überhaupt bei sehr vielen Marchantiaceen kleine

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0037-5

Harzkörnchen ausgeschieden, wie schon Kny für Marchantia polymorpha angegeben hat. Diese mögen den Zweck haben, die Oberfläche in der Nähe der Spaltöffnungen nach jeder Befeuchtung schnell trocken zu legen. Auf die hohe Bedeutung einer raschen Abtrocknung der Laubblätter, namentlich bei tropischen Schattenpflanzen, hat Stahl (l. c.) hingewiesen.

Im Lunulariatypus werden die Zellen viel flacher und tritt in der Epidermis auch schon ziemlich viel Chlorophyll auf. So verhält sich auch Fegatella conica. Die zwei, schon mehrfach erwähnten Cyathodiumarten, welche allein zur Untersuchung vorlagen, zeigten den normalen Bau von Cyathodium, zwei nur durch einige Diaphragmen verbundene Zellschichten. Die obere Zellschicht ist nur durch das Vorkommen von grossen weiten Spaltöffnungen als Epidermis charakterisirt und in diesen beiden Fällen zeigten, im Anklang an den sehr schattigen Standort, die Zellen der oberen Schicht eine Ausbildung, deren Sinn Noll (32) zuerst für die Protonemazellen der Schistostega osmundacea erkannt hat. Die Chlorophyllkörner waren an den in Alkohol aufbewahrten Pflänzchen an dem unteren Ende der Zellen angesammelt und die obere Wand etwas ausgebuchtet (Fig. 11). Auch bei Marchantia chenopoda enthält die Epidermis sehr viel Chlorophyll; bei M. nitida und palmata ist es etwas spärlicher. Je mehr Chlorophyll die Epidermiszellen führen, um so zarter ist ihre ganze Wand, besonders die äussere, bei den Xerophyten als Cuticula ausgebildete Membranpartie.

Bei einer Gattung der Marchantiaceae, Dumortiera wird bekanntlich die Epidermis zwar angelegt, gelangt aber nicht zur Ausbildung. Wie durch die Untersuchungen von Leitgeb (26) klargelegt worden ist, müssen wir hier die aus der Oberfläche sprossenden Zellen (Fig. 10) als die Analoga betrachten der Zellfäden in den Luftkammern bei Marchantia, Fegatella u. s. w. Die Gattung Dumortiera verhält sich, wie wir schon sahen, was die Ausbildung der Rhizoiden, der Schuppen und die Anordnung der Rhizoiden im Stiel betrifft, typisch hygrophil. Dumortiera hirsuta kommt denn auch in den Tropen hauptsächlich an feuchten schattigen Felswänden, z. B. in der Nähe von Wasserfällen in schönster Entwickelung vor. Auch für die anderen Arten dieser Gattung geben die Synopsis Hepaticarum (10) und Schiffner einen feuchten Standort an. Wir können hier also die Reduction der Epidermis mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit als zu diesen feuchten Standorten in causalem Zusammenhang stehend, betrachten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0038-0

B) Vorkommen und Entwickelung der Athemöffnungen.

Die Athemöffnungen der Marchantiales sind bekanntlich nicht bilateral, sondern radiär gebaut, was aus der Entwickelungsweise leicht verständlich ist. Ausführliche Untersuchungen über die Entwickelung sind zuerst von Voigt (53) und Leitgeb (24) angestellt worden.

Voigt hat uns auch in seiner interessanten Abhandlung zahlreiche Zeichnungen geliefert von dem fertig ausgebildeten Apparat und hat zugleich den Versuch gemacht, den für jede Art charakteristischen Bau als Merkmal zum Bestimmen von sterilem Material zu verwenden. Leider sind seine Zeichnungen bisweilen etwas ungenau, besonders wo es denjenigen Eigenthümlichkeiten des Baues gilt, welche uns hauptsächlich beschäftigen werden. Die typisch ausgebildeten Spaltöffnungen bestehen immer aus mehreren Ringen. Die Zellen von jedem Ring sind nicht aus einer Mutterzelle entstanden, sondern in jeder der vier bis acht Zellen, welche man als Mutterzellengruppe des Apparates bezeichnen könnte, treten Theilungen auf, und die von den verschiedenen Mutterzellen stammenden Theilstücke combiniren sich zu Ringen. Sind die Theilwände in diesen Mutterzellen ursprünglich senkrecht zur Thallusoberfläche gerichtet, dann liegt also der ganze Apparat ursprünglich in derselben Ebene mit der Epidermis und zeigt nur eine Oeffnung. Bei diesen einfachen Spaltöffnungen zeigt es sich meistens deutlich, dass jeder Sector des Apparates durch Theilung aus einer Mutterzelle hervorgegangen ist.

Im andern Falle sind diese Theilwände in den Mutterzellen parallel der Thallusoberfläche gerichtet und liegen die Ringe über einander. Es entsteht so die aus mehreren über einander geschichteten Ringen bestehende kanalförmige Spaltöffnung, wovon der untere Theil frei in die Athemhöhle herabhängt. Hier haben wir dann eine innere und eine äussere Oeffnung.

Bekanntlich kommt der erste Typus hauptsächlich am Thallus vor, der andere Typus hauptsächlich an den Fruchtständen. Bei den Gattungen Marchantia und Preissia finden wir aber auch am Thallus kanalförmige Spaltöffnungen.

Leitgeb, welcher in seinen ausgezeichneten Lebermoosuntersuchungen beinahe ausschliesslich die Entwickelungsgeschichte ins Auge gefasst hat, versuchte das verschiedene Vorkommen der beiden Typen auf entwickelungsmechanische Ursachen zurückzuführen.

Er sagt (23) bei Besprechung des Entwickelungsmodus der kanalförmigen Spaltöffnungen: „An den Fruchtköpfen werden sie ganz in der Weise einfacher Athemöffnungen angelegt. Es bilden sich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0039-9

grübchenförmige Vertiefungen, welche sich infolge des Dickenwachsthums rasch zu einem Kanale verlängern. Auch darin herrscht noch Uebereinstimmung, dass das innere Ende des Kanales sich erweitert. Während dieses Vorganges schliesst sich die äussere Mündung des Kanales durch Zusammenschluss der Zellen. Anfangs berühren sich dieselben infolge der starken Convexität nur wenig, sehr bald werden die Berührungsflächen immer grösser und die Zellen treten bald zapfenartig nach innen, später auch nach aussen über die Fläche der sich bildenden Decke hervor. Es ist gar kein Zweifel, dass diese Vorgänge bedingt sind durch das eigenthümliche Wachsthum des Fruchtkopfes. In seiner Jugend hat er Halbkugelform und erscheint aus senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Zellreihen aufgebaut, zwischen denen von der Oberfläche aus jene oben erwähnten zu kurzen Kanälen gewordenen Grübchen verlaufen. Das Breitenwachsthum dieser Scheibe geschieht nur in geringem Maasse durch Randwachsthum, sondern ist in der Mitte der Scheibe und an ihrer Oberfläche am grössten. Dieser starken Oberflächenvergrösserung entspricht aber nicht ein gleich starkes radiales Dickenwachsthum; die (an Längsschnitten) in Form orthogonaler Trajectorien verlaufenden Zellreihen verlängern sich nicht entsprechend jenem starken Flächenwachsthume. Es wird dies nothwendiger Weise eine gegenseitige Pressung der Oberflächenzellen bedingen und dieser tangentiale Druck ist es, wie ich glaube, der zuerst zu einer Verschliessung der Athemkanäle führt, welche erst wieder geöffnet werden können, wenn er später in Folge der starken Gewebestreckung wieder geringer wird. (War früher die Oberhaut gewissermassen zu gross gegenüber dem Scheibenkörper, so ist sie jetzt wieder zu klein.)

Infolge jenes Druckes werden nun aber auch die später den Athmungskanal bildenden Zellen nicht mehr jenes Wachsthum einhalten können, wie die ihnen morphologisch durchaus entsprechenden am Laube, d. h. sie werden nicht in der Richtung der Laub-(hier Scheiben-)Oberfläche, sondern in der darauf senkrechten wachsen, und die diesem Wachsthume entsprechenden Zelltheilungen werden daher nicht zur Bildung von concentrischen, in der Oberfläche der Decke liegenden Zellringen führen, sondern es werden die letzteren über einander gestellt, zu einem senkrecht zur Scheibenoberfläche verlaufenden Kanal sich gruppiren müssen. Es sind also, wie ich glaube, wesentlich mechanische Ursachen, welche bewirken, dass sich an den Fruchtköpfen immer kanalförmige Athemöffnungen bilden, auch bei solchen Arten, wo am Laube einfache vorkommen."

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0040-0

Ich möchte hier aber die Bemerkung machen, dass derartige entwickelungsmechanische Versuche uns höchstens die Erklärung geben für den ontogenetischen Entwickelungsgang; man wird nie mit einer derartigen Methode eine Erklärung finden für das phylogenetische Auftreten irgend einer Erscheinung. Man lernt wohl wie, aber nie warum ein bestimmtes Organ sich so und nicht anders entwickelt. Es ist Leitgeb auch nicht gelungen, derartige tangentiale Spannungen, wie sie in der Oberhaut des wachsenden Fruchtkopfes auftreten sollen, auch in der Epidermis des Thallus von Marchantia und Preissia nachzuweisen.

Dass die Archegonien und die Antheridienstände beinahe immer kanalförmige Spaltöffnungen aufweisen, auch da wo am Thallus einfache vorkommen, möchte ich auf die Nothwendigkeit des Verdunstungsschutzes zurückführen. Es ist klar, dass die Wasserversorgung der Fruchtstände keine so reichliche ist, wie die des Thallus und durch ihre exponirtere Lage wird die Verdunstung schon stark gesteigert. Im weiteren Verlauf dieses Abschnittes wird sich klar ergeben, dass die Einrichtung, wie sie im kanalförmigen Typus zum Ausdruck kommt, Wasserersparniss zur Folge hat.

C) Mechanismus der Athemöffnungen.

Dass die bei vielen Arten sehr ausgeprägte Verschlussfähigkeit der Athemöffnungen der Marchantiaceen bis jetzt unbekannt geblieben ist, liegt wohl hauptsächlich daran, dass den Spaltöffnungen am Thallus der gewöhnlicheren Arten Marchantia polymorpha, Fegatella conica und Lunularia cruciata diese Verschlussfähigkeit abgeht.

Marchantia und Preissia sind die einzigen zwei Gattungen, welche auch am Thallus kanalförmige Spaltöffnungen tragen. Preissia stand mir nur in Alkoholmaterial zur Verfügung, und so konnte ich sie nicht bei diesen Untersuchungen verwenden.

Die Spaltöffnungen, welche an den Fruchtständen vorkommen, zeigen beinahe immer eine Verschluss- oder wenigstens eine starke Verengerungsfähigkeit. Hauptsächlich wurde experimentirt mit Fimbriaria Stahliana, wovon mir reichlich fructificirende Kulturen zu Gebote standen.

Ist Verschlussfähigkeit überhaupt vorhanden, so hat sie ihren Sitz im untersten Ringe. Am bequemsten beobachtet man die Erscheinung an Flächenschnitten von der Oberfläche des Hutes, welche man mit der Innenseite nach oben auf den Objectträger legt. In

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0041-6

Wasser sieht man diesen Ring geöffnet und kann nun, wenn man durch 6 proc. Salpeterlösung Plasmolyse hervorruft, die Vorgänge, welche sich abspielen, beobachten. Auch auf Querschnitten lässt sich der Vorgang verfolgen, wenn man, um den Apparat nicht zu verletzen, dicke Schnitte herstellt und nach Auspumpen der Luft auf die Medianlinie des Apparates einstellt. Auf diesen Schnitten kann man dann sehen, wie nur der unterste Ring an dem Verschluss betheiligt ist.

Dieser unterste Ring des frei in die Athemhöhle herabhängenden Spaltöffnungsapparates besteht meistens aus grösseren Zellen wie die der übrigen Ringe (Fig. 14) und ist in seinen Bewegungen ziemlich unabhängig vom übrigen Apparat. Es ist klar, dass ein solcher Ring als Ganzes betrachtet, bei steigendem Turgor in allen ihn zusammensetzenden Zellen sich durch das Auftreten von Spannungen in tangentialer Richtung erweitern wird. Bei Verminderung dieser Spannungen wird der Ring sich verengern, wovon man sich am besten eine Vorstellung bilden kann, wenn man sich nicht die Vorgänge in jeder einzelnen Zelle klar zu legen sucht, sondern den Ring als ganzes betrachtet. Diese Verengerung kann in vielen Fällen sehr weit gehen, bis zum völligen Verschluss. Fig. 14 zeigt uns eine kanalförmige Spaltöffnung der ♀ Inflorescenz von Fimbriaria Stahliana im optischen Querschnitt bei hohem Turgor mit einer weiten Oeffnung, Fig. 15 eine unter dem Mikroskop eingetretene beträchtliche Verengerung infolge von Plasmolyse. Fig. 16, 17 zeigt uns den unteren Ring eines ähnlichen Apparates, auch in zwei verschiedenen Zuständen. Bei dieser Pflanze kann man nur sehr selten, bei mehreren Xerophyten z. B. bei Plagiochasma Aitonia aber sehr leicht völligen Verschluss beobachten. Mirbel hat für diesen unteren Ring, weil speciell bei Marchantia polymorpha die untere Oeffnung enger ist als die obere, den Namen „anneau obturateur“ verwendet. Um so geeigneter erweist sich dieser Name, als wirklich in vielen Fällen dieser Ring sich zu verschliessen oder verengern im Stande ist. Wir werden also weiter den Namen „Schliessring“ verwenden.

Es ist klar, dass diese Verschlussfähigkeit wesentlich nur bedingt ist durch die Grösse der Zellen des unteren Ringes im Verhältniss zur Weite der Oeffnung.

Ist die Oeffnung sehr weit, so sind diese Zellen, wie bei Marchantia polymorpha, in tangentialer Richtung gestreckt und es kann kein Verschluss stattfinden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0042-1

Sehr wesentlich ist auch die relative Unabhängigkeit des unteren Ringes von dem übrigen Apparat.

An trockenem — oder Alkoholmaterial findet man die verschlussfähigen Spaltöffnungen immer beinahe oder ganz verschlossen. Mit schneller wirkenden Fixirungsflüssigkeiten gelingt es aber ohne Mühe, sie in offenem Zustande zu fixiren. Mit kochendem absoluten Alkohol gelingt dies schon, noch besser mit heissem Sublimatalkohol oder mit den von Rosen für Kernfixirung empfohlenen Gemisch von 60 Theilen absolutem Alkohol, 30 Theilen Chloroform und 10 Theilen Eisessig. Man kann aber auch an trockenem und gewöhnlichem Alkoholmaterial sich ungefähr eine Vorstellung bilden von der Weite im geöffneten Zustand. So möchte ich z. B. die von Voigt angegebene „kreuzförmige innere Spalte" bei Preissia commutata mit grösserer Wahrscheinlichkeit als ein gewöhnliches Verengerungsstadium betrachten. Besteht der untere Ring aus 4 Zellen, so ist das Entstehen einer derartigen kreuzförmigen Spalte bei unvollständigem Verschluss ein leicht verständlicher Vorgang.

Die Verengerungsfähigkeit der einfachen Athemöffnungen ist in den meisten Fällen eine ziemlich geringe. Dieselben tangentialen Spannungen, welche wir bei steigendem Turgor in den einzelnen Ringen der kanalförmigen Athemöffnung auftreten sahen, entstehen auch hier. In jedem einzelnen Ring besteht bei sinkendem Turgor die Neigung sich zusammenzuziehen; beim gewöhnlichen Typus aber, wie wir ihn am Thallus von Fegatella conica und Lunularia cruciata finden, sind die einzelnen Ringe zu fest unter einander verbunden, als dass das Auftreten dieser Spannungen eine bedeutende Verengerung verursachen könnte.

So kann man in den sehr langen und schmalen Ringzellen bei Fegatella conica sehr deutlich sehen, wie diese bei hohem Turgor in tangentialer Richtung ausgedehnt sind (Fig. 18), aber bei Plasmolyse (Fig. 19) sich einigermassen wellenförmig verbiegen.

Etwas anders verhalten sich die einfachen Spaltöffnungen, welche wir bei den Astroporae Clevea, Sauteria und Peltolepis, aber auch z. B. bei Oxymitra finden.

Hier sind von den Schliesszellen die an die Oeffnung grenzenden Membranpartien stark verdickt. Der Umriss der Oeffnung ist hier nicht, wie beim gewöhnlichen Typus der einfachen Athemöffnungen ein Kreis oder eine Ellipse, sondern ein Stern; dies kommt daher, dass die radial gerichteten Wände der Schliesszellen nur über eine ziemlich kleine Strecke mit einander verwachsen sind (Fig. 20). Hier-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0043-7

durch sind die Zellen bei Gestaltsänderung unabhängiger von einander, als dies beim gewöhnlichen Typus der Fall ist. Einen Verschluss habe ich allerdings auch hier nie wahrnehmen können, aber doch bei Plasmolyse eine ziemlich bedeutende Verengerung. Die bogenförmige verdickte Membranpartie ist vermuthlich bei Verschlussstellung im Gleichgewicht, und wird also bei hohem Turgor einigermassen gestreckt. Bei sinkendem Turgor wirken dann die Spannungen in diesen einzelnen Bogen im selben Sinn wie das Aufhören der Tangentialspannung im ganzen Ring und führen eine Verengerung herbei.

D) Verschiedene Ausbildung der Athemöffnungen.

Wir werden uns bei der Betrachtung der einzelnen Ausbildungstypen der Athemöffnungen wieder hauptsächlich von biologischen Gesichtspunkten leiten lassen. In Bezug auf die im Einzelnen oft verschiedene Ausbildung, die Anzahl der Ringe und der Zellen in diesen Ringen u. s. w. verweise ich auch hier wieder auf die betreffenden Abhandlungen von Voigt und Leitgeb.

Die Athemöffnungen der Marchantiales sind von einander viel mehr verschieden als die Spaltöffnungen der höheren Pflanzen.

Während bei den Gefässpflanzen eher durch wechselnde Zahl und Anordnung der Spaltöffnungen und durch Gestalt und Stellung der verdunstenden Oberfläche die Wasserabgabe regulirt wird, spielt bei den Marchantiaceen die Ausbildung des einzelnen Apparates die Hauptrolle. Die Zahl der Spaltöffnungen wechselt zwar auch, aber doch in immerhin nicht so weiten Grenzen. Da meistens jede Luftkammer eine Spaltöffnung aufweist, wird die Zahl der Spaltöffnungen auf einer gegebenen Oberfläche durch die Grösse der Luftkammer bedingt.

Was die Ausbildung der einfachen Athemöffnungen betrifft, so ist ohne Weiteres klar, dass die Weite der Oeffnung einen sehr wesentlichen Einfluss auf die Verdunstung hat. So finden wir dann auch bei Cyathodium und Fegatella sehr weite Spaltöffnungen, bei den echten Xerophyten sehr enge und bei den Vertretern des Lunulariatypus die verschiedensten Uebergänge zwischen diesen beiden Extremen. Aber auch in anderer Hinsicht variiren die Athemöffnungen sehr. Die Athemöffnungen von Cyathodium fallen nur durch ihre relativ grosse Weite auf. Wir sahen schon früher, dass der ganze Thallus hier auf zwei Zellschichten reducirt ist. Im Innern findet sich kein Assimilationsgewebe und die Zellen der oberen und unteren Schicht können auch schon durch ihre Aussen-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0044-3

membran verdunsten und Kohlensäure aufnehmen; es ist also nicht zu verwundern, dass bei dieser ausgeprägt hygrophilen Gattung die Athemöffnungen keine verdunstungssteigernde Einrichtungen aufweisen, wie wir sie bei anderen Arten mit dickerem Thallus und Assimilationsgewebe in den Luftkammern antreffen werden. Als einen an sehr starke Verdunstung angepassten Typus möchte ich die Athemöffnung von Fegatella conica betrachten. Wenn wir diese (Fig. 22) mit dem entgegengesetzten Extrem, wie wir es bei Plagiochasma Aitonia (Fig. 21) finden, vergleichen, so springt sofort das starke Hervorragen der Athemöffnung bei Fegatella in die Augen, während sie bei Plagiochasma mit der Oberfläche des Thallus in demselben Niveau liegt. Bei Fegatella finden wir dann auch noch die ganze Oeffnung mit einem scharfen Rand versehen, welcher sich auf der Flächenansicht als breiter Saum zu erkennen gibt (vergl. Fig. 18).

Bei Plagiochasma findet sich von einem derartigen Rand keine Spur.

Auch in dieser Beziehung verhalten sich die Vertreter des Lunulariatypus intermediär zwischen beiden Extremen. Bei Lunularia z. B. springen die Spaltöffnungen auch über die Oberfläche hervor und zeigt sich auch der scharfe Rand, aber nicht so ausgeprägt wie bei Fegatella. Plagiochasma crenulatum und Pl. cruciatum zeigen beides noch weniger stark als Lunularia und bei Reboulia hemisphaerica ist der Rand allerdings noch da, aber die Oeffnung ragt nicht mehr hervor. Wenn wir Reboulia hemisphaerica mit Targionia hypophylla vergleichen, dann sehen wir, wie bei letzterer Art die ungefähr gleich grossen Athemöffnungen keinen derartigen Rand aufweisen, sondern als unten wie oben gleich weiten Kanal durch die dicke Epidermis hindurchgehen. Vom Hervorragen über die Epidermis haben wir einen sehr ausgeprägten Fall bei Exormotheca, wovon mir allerdings kein Material zur Untersuchung vorlag. Eine neu erschienene Arbeit von Solms-Laubach (44) hat uns aber hiermit besser bekannt gemacht. Die ausführliche Abhandlung enthält mehrere Zeichnungen, wovon uns hier hauptsächlich diejenigen interessiren, welche uns zeigen, wie hier die ganze Decke der Luftkammern kuppelartig hervorgehoben ist und an der Spitze oder öfters auch seitlich die ziemlich grosse Athemöffnung führt.

Die sternförmigen Athemöffnungen von Clevea, Sauteria, Peltolepis, Oxymitra u. s. w. sind immer ziemlich klein, aber

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0045-9

treten meist in etwas grösserer Zahl auf. Einen entwickelten Rand oder starkes Ueberragen über die Epidermis kommt hier nicht vor.

Was die kanalförmigen Athemöffnungen betrifft, so finden wir hier Parallelfälle zu den für die einfachen erläuterten Ausbildungstypen.

Bei der an sehr starke Verdunstung angepassten Marchantia polymorpha ist die Athemöffnung sehr weit, ragt etwas über die Oberfläche hervor und weist einen, hier sehr deutlichen Rand auf. Bei dieser Art finden wir auch die schon von Mirbel angegebenen und später von Kny genauer beschriebenen (20) von den Zellen des unteren Ringes in die Oeffnung vorspringenden, mit Harzkörnchen bedeckten Zapfen, welche wohl die ihnen schon von Kny zugeschriebene Bedeutung haben dürften, auffallende Regentropfen am Eindringen zu verhindern.

Bei den anderen Marchantiaarten sind die Spaltöffnungen am Thallus ungefähr wie bei M. polymorpha beschaffen, nur etwas enger und z. B. bei M. nitida ziemlich stark verengerungsfähig. Das Hervorragen und der wohlausgebildete Rand kommt auch hier vor.

Bei Preissia commutata aber ist dies nicht der Fall die Athemöffnung ist hier auch viel enger und, wie schon erwähnt, verschlussfähig. An den Fruchtständen der Fimbriaria Stahliana finden wir einen intermediären Typus, der dadurch charakterisirt ist, dass die Spaltöffnung einigermassen hervorragt, keinen deutlichen Rand zeigt und, wie schon erörtert, sich ziemlich stark zu verengern im Stande ist. Ausgeprägt xerophyt sind z. B. die kanalförmigen Athemöffnungen an der Inflorescenz von Plagiochasma Aitonia, von welcher Art mir nicht nur das aus Strassburg empfangene Material, sondern auch eine reichlich fructificirende Kultur aus dem hiesigen botanischen Garten zu Gebote stand. Hier ragt die Athemöffnung gar nicht vor; die äussere Oeffnung ist schon ziemlich eng und die innere ganz verschlussfähig.

Die beschriebenen verschiedenen Ausbildungstypen, besonders die Entwickelung des Randes und das Hervorragen über die Oberfläche in Fällen, wo der Standort und die ganze übrige Organisation der Pflanzen Einrichtungen zur Steigerung der Verdunstung erwarten lassen, machen es mir sehr wahrscheinlich, dass bei der Verdunstung Massenbewegungen der Luft eine oft sehr bedeutende Rolle spielen.

Kohlensäure diffundirt bekanntlich sehr rasch, Wasserdampf aber sehr langsam. Dass auch in den Fällen, wo die Athemöffnungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0046-5

klein sind, den assimilirenden Zellen doch immer genügend Kohlensäure zur Verfügung steht, dürfen wir a priori annehmen. Die Vergrösserung der Spaltöffnungen hat dann die Aufgabe, den Austritt des Wasserdampfes zu erleichtern.

Wir wissen, dass ein Luftstrom an jeder Oberfläche einen ziemlich grossen Reibungswiderstand erfährt, infolge dessen sich eine relativ ruhigere Luftschicht bildet. Aus dieser ruhigeren Schicht ragen nur die erhobenen Spaltöffnungen heraus, unmittelbar in die bewegteren Schichten hinein. Dass dem scharfen Rand in vielen Fällen sehr wohl die Bedeutung zukommen kann, den Luftstrom aufzufangen, damit der Wind dann unmittelbar in die Luftkammer hineinweht, können wir uns leicht aus Analogien klar legen. Wir würden also bei den hygrophil ausgebildeten Athemöffnungen den Fall haben, dass der Wind aufgefangen wird, ein Gegensatz also zu unseren Schornsteinen, wo der Wind nicht hineinfallen soll.

Von diesem Gesichtspunkt aus ist der Vergleich zwischen Reboulia (Fig. 23) und Targionia (Fig. 24) besonders lehrreich.

Dass bei Phanerogamen die Spaltöffnungen oft möglichst windfrei gestellt werden, zeigt uns z. B. Nerium. Bei mehreren unserer Gewächshauspflanzen, ursprüngliche Bewohner der feuchten Tropenwälder, kommt auch ein Hervorragen der Spaltöffnungen über die Epidermis vor, wobei es bisweilen auch zur Bildung von scharfen, vorspringenden Leisten kommt.

E) Gegensatz zwischen Thallus und Inflorescenz.

In anderem Zusammenhang wurde schon gelegentlich hingewiesen auf den Gegensatz, der sich in Bezug auf die Wasserversorgung öfters zwischen Thallus und Inflorescenz einer und derselben Art ausprägt. Nur von relativ wenigen Arten hatte ich lebendes oder Alkoholmaterial in fructificirendem Zustand, so dass ich hier nur auf einzelne Gesichtspunkte hinweisen kann, welche vielleicht zu einer ausführlicheren Forschung anregen.

Dass bei Lunularia, welche im Inflorescenzstiel keine Rinne und also auch kein Rhizoidenbündel führt, an der Inflorescenz auch keine Athemöffnungen vorkommen, wurde schon bemerkt. Der Thallus zeigt einen Bau, welcher mit der ziemlich starken Verdunstung vollkommen im Einklang steht.

Ungefähr ebenso liegen die Verhältnisse bei der weiblichen Inflorescenz von Fegatella conica. Am Thallus haben wir den auf möglichst starke Verdunstung hinzielenden Bau der Athemöffnungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0047-0

kennen gelernt; in dem Inflorescenzstiel kommt nur eine Rinne vor, in welcher sich nur sehr spärliche Rhizoiden finden. Die Epidermis des Hutes zeigt eine ziemlich dicke Cuticula und ziemlich wenig Chlorophyll in den Zellen. Die kanalförmigen Athemöffnungen ragen beinahe nicht vor, die äussere Mündung ist sehr eng, der Kanal lang und die innere Oeffnung kann absoluten Verschluss zeigen.

Dumortiera hirsuta hat im Inflorescenzstiel zwei Rinnen, beide mit einem ziemlich starken Rhizoidenbündel; hier ist denn auch so gut wie kein Gegensatz zwischen Hut und Thallus vorhanden. Nur ist an der Inflorescenz die Wand der freiliegenden Assimilationszellen etwas dicker als am Laube.

Bei Plagiochasma Aitonia sahen wir, dass am Thallus und an der Inflorescenz die Typen der einfachen und kanalförmigen Athemöffnungen beide in extrem xerophyter Ausbildung vorliegen. Nur ist an der Inflorescenz beim kanalförmigen Typus Verschluss möglich, was am Thallus nicht der Fall ist. Der weiblichen Inflorescenz ist hier aber ein sehr schön ausgeprägtes und grossen Raum innehabendes Wassergewebe eigen. Der Thallus der Xerophyten kann bekanntlich ohne Schaden eintrocknen, was die Inflorescenz nicht verträgt. Der Stiel ist hier rinnenlos, aber sein Querschnitt hat, wie Leitgeb bemerkt, „die grösste Aehnlichkeit mit dem Querschnitte eines bündellosen Moosstämmchens: An der Peripherie mehrere Schichten sehr dickwandiger Zellen, nach innen successive dünnwandiger werdende Zellen mit hellen Wänden.“ Der Centralstrang der Seta bei den Laubmoosen erfüllt natürlich die Function einer Leitungsbahn für Wasser; es wird aber, wenn wir den Inhalt vergleichen mit der verdunstenden Oberfläche der Kapsel, klar, dass hier die Function eines Reservoirs sehr in den Vordergrund rückt. Ebenso dürften hier die zartwandigen Zellen im Innern des Inflorescenzstiels von Plagiochasma Aitonia die Function eines Wassergewebes erfüllen.

Bei den Marchantiaarten sind, im Anschluss an die beiden Rinnen mit ihrem mächtigen Rhizoidenbündel die Gegensätze zwischen Thallus und Inflorescenz geringer. Wohl sind an der Inflorescenz die Spaltöffnungen etwas kleiner, sie ragen aber doch noch ziemlich stark hervor und zeigen bei M. palmata z. B. noch sehr deutlich einen scharfen Rand.

Bei Marchantia polymorpha, welche am Thallus die extrem weiten Athemöffnungen aufweist, ist der Unterschied etwas grösser wie bei M. palmata. Wir sahen, wie am Thallus der M. polymorpha neben den gewöhnlichen Zäpfchenrhizoiden auch noch sehr

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0048-6

weite vorhanden sind. Im Inflorescenzstiel kommen nur die ziemlich engen vor.

Bei Preissia commutata genügt auch die Leitung der zwei mächtigen Bündel, um die Inflorescenz in gleichem Maasse mit Wasser zu versorgen wie den Thallus.

Abschnitt III. Localisirte Verdunstung und Wasserausscheidung.

Die Nährsalze, welche die Pflanze braucht, werden hauptsächlich mit dem Wasserstrom aus der Wurzel zu den jungen Theilen geführt. Osmotische Processe können hierbei vielleicht bisweilen eine Rolle spielen, aber wir dürfen doch annehmen, dass die Bedeutung derartiger Processe für die Bewegung der Nährsalze in den meisten Fällen eine sehr geringe ist. Dass die Verdunstung nicht im Sinne Schwendener's nur eine schädliche aber untrennbare Nebenerscheinung der Assimilation ist, wird schon erwiesen, noch abgesehen von den vielen Einrichtungen, welche unmittelbar mit einer Steigerung der Verdunstung zusammenhängen, durch die krankhaften Erscheinungen, welche sowohl an ganzen Pflanzen, wie an Pflanzentheilen in einer wasserdampfgesättigten Atmosphäre auftreten. Die assimilirenden Zellen bilden nicht immer ausschliesslich das Endziel des Saftstroms. So finden wir sehr oft Einrichtungen ausgebildet zur Ausscheidung von flüssigem Wasser, von denen uns namentlich durch die Untersuchungen von Haberlandt über das tropische Laubblatt sehr verschiedenartige bekannt geworden sind. Die Bedeutung, welche Haberlandt diesen Hydathoden auch für eine eventuelle Wasseraufnahme zuschreibt, dürfte vielleicht etwas zu hoch angeschlagen sein; aus den Versuchen, welche er unter abnormen Verhältnissen, mit abgeschnittenen und stark gewelkten Blättern angestellt hat, lassen sich nicht sogleich Schlüsse ziehen auf die Pflanze unter normalen Bedingungen.

Aber auch, abgesehen von dieser Ausscheidung von flüssigem Wasser, gehen nicht immer Verdunstung und Assimilation regelmässig zusammen. Wir finden einerseits assimilirende Zellen, welche so gut wie nicht verdunsten, anderseits verdunstende Zellen, welche nicht assimiliren. Besonders mit den letzteren werden wir uns in diesem Abschnitt beschäftigen.

A) Der Verdunstungsapparat bei Fegatella conica.

Bei Fegatella conica findet sich unmittelbar unter der Athemöffnung eine Gruppe von Zellen, welche in eine lange Spitze ausgezogen sind und mit dieser Spitze nach der Oeffnung hin convergiren (Fig. 22).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0049-4

Schon Voigt gibt in seiner schon mehrfach erwähnten Abhandlung eine Zeichnung von verschiedenen Entwickelungsstadien dieser „Schnabelzellen". Es sind die obersten Zellen der perlschnurähnlichen Zellfäden, welche diese eigenthümliche Ausbildung zeigen. Im untern Theil der Zelle finden sich einige spärliche Chlorophyllkörner, der obere zugespitzte Theil wird von einer grossen Vacuole eingenommen.

Der eigenthümliche Bau erinnert zuerst einigermassen an die Papillen der Oberhautzellen gewisser tropischer Schattenpflanzen, für welche Stahl (48) bekanntlich die Bedeutung als Lichtfänge nachgewiesen hat. Doch sind Anordnung und Gestalt, sie sind ja viel länger ausgezogen, mit dieser Auffassung nicht im Einklang. So wurde es mir bald wahrscheinlich, dass ihnen eine besondere Bedeutung als Verdunstungsapparate zukommen möchte. Es gelingt in der That relativ leicht, den Nachweis zu liefern, dass diese Zellen eine sehr starke Verdunstung zeigen.

Lässt man in der schon beschriebenen Weise ein Thallusstück mit anhaftender Erde eine verdünnte Lösung von rothem Blutlaugensalz aufsaugen und schlägt dann nach einer bestimmten Zeit das Blutlaugensalz durch kochenden Alkohol nieder und bringt die unter Alkohol angefertigten Schnitte in eine wässerige Ferrosulfatlösung, so entsteht ein Niederschlag von unlöslichem Turnbullblau.

Man hat gegen derartige Methoden den Einwand erhoben, dass die aufgesogene Lösung die Zellen abtödtet, wodurch anormale Verhältnisse geschaffen würden. Wenn man aber die Lösung in einer Verdünnung zu $^1/_2$ % anwendet, so scheint sie den Zellen meistens nicht oder erst nach längerer Einwirkung zu schaden. Zuerst findet man den ganzen Zellinhalt hellblau tingirt und in diesem Stadium kann man, besonders wenn man zur besseren Fixirung dem Alkohol noch etwas Essigsäure zusetzt, Kern und Plasma noch in völlig normalem Zustand finden. Hat die Einwirkung längere Zeit gedauert oder sind stärker concentrirte Lösungen verwendet worden, so findet man den Plasmakörper zusammengeschrumpft und intensiv blau gefärbt; oft zeigen sich in einem solchen Fall körnige blaue Massen im Zellinnern. Eiweiss speichert bekanntlich Blutlaugensalz, und eine gebräuchliche Eiweissreaction beruht ja auf dieser Eigenschaft; es scheint aber, dass das lebende Plasma diese Fähigkeit noch nicht besitzt, dass also die Speicherung erst anfängt, nachdem durch zu hohe Concentration oder zu lange Einwirkung der Lösung das Plasma abgetödtet worden ist. Obwohl sich hier mit der bekannten Eigenschaft der Undurchlässigkeit des lebenden Plasmas für wenig schädliche

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0050-6

Farbstoffe wie Eosin, eine Analogie zeigt, ist es doch nicht ganz dieselbe Erscheinung, denn das Blutlaugensalz findet sich, wie die hellblaue Tinction mit Ferrisulfat zeigt, wirklich im Innern des Plasmas und der Vacuole.

Wenn man nach dieser Methode Thallusstücke von Fegatella conica behandelt, so bemerkt man zuerst nur, wie in den Rhizoiden ein Niederschlag von blauen Kryställchen und Blaufärbung der Wände auftreten. Hat die Aufsaugung länger gedauert, dann sieht man auch in den lebenden Zellen, welche unmittelbar an den basalen Theil des Rhizoids grenzen, einen hellblau tingirten Inhalt. Ein weiteres Stadium zeigt uns von diesen Zellen vereinzelte im abgestorbenen Zustand fixirt. Im interstitienlosen Gewebe sieht man hier und dort eine sehr undeutliche Tinction. Bisweilen speichert der Schleim in den Schleimgängen. Ein nächstes Stadium zeigt sich im Uebrigen ganz wie das vorhergehende, nur tritt dann plötzlich eine ziemlich intensiv blaue Färbung auf in den Spitzen der „Schnabelzellen" und in den Diaphragmenzellen zwischen den Luftkammern. Dass auch hier eine Färbung auftritt, muss offenbar darauf zurückgeführt werden, dass all dasjenige Wasser, welches die Epidermis durch Verdunstung abgibt, durch die Diaphragmen treten muss. Oft finden wir in ihnen schon Speicherung und Absterbenserscheinungen, wenn in der Umgebung und im ganzen interstitienlosen Gewebe die Zellen, abgesehen von der hellblauen Tinction, noch ganz normal aussehen.

In den „Schnabelzellen" haben wir einen Endpunkt der Wasserbahnen zu sehen, da hier eine ziemlich starke Tinction auftritt, während in den unteren Zellen derselben Fäden und in der ganzen Umgebung sich noch so gut wie keine Färbung zeigt. Daraus kann man mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit den Schluss ziehen, dass in diesen Zellen durch Verdunstung sich die Blutlaugensalzlösung concentrirt hat.

In noch späteren Stadien findet man zuerst in den Schnabelzellen Absterbeerscheinungen, welche dann nachträglich, von hier ausgehend, auch in dem Assimilationsgewebe, in der Epidermis und im interstitienlosen Gewebe auftreten.

Wenn man anstatt rothem oder gelbem Blutlaugensalz Thalliumsulfat in verdünnter Lösung aufsaugen lässt, welches sich bekanntlich mit Kochsalzlösung niederschlagen lässt, so sieht man auch in den Schnabelzellen schon zahlreiche Kryställchen auftreten, wenn solche in der Epidermis, im interstitienlosen und im Assimilationsgewebe erst sehr spärlich und vereinzelt vorhanden sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0051-1

Im Allgemeinen dürfte aber das Blutlaugensalz dem Thalliumsulfat gegenüber den Vorzug verdienen, weil es leichter niedergeschlagen wird und man also mehr Gewissheit hat, dass der Niederschlag sich wirklich da bildet, wo in der normalen Pflanze die Salzlösung sich fand und auch, weil diese Reaction empfindlicher zu sein scheint. Bei derartigen Untersuchungen wird es aber jedenfalls empfehlenswerth sein, beide Methoden anzuwenden, damit die Ergebnisse einander gegenseitig controlliren.

Die Reaction des Ferricyankalium S mit Ferrosulfat ist der entsprechenden des Ferrocyankaliums mit Ferrisalzen, wobei nicht Turnbulls, sondern Berlinerblau entsteht, darum vorzuziehen, weil das Berlinerblau immerhin noch einigermassen löslich ist und sich daher nachträglich verbreitet.

Die Aufhebung der Turnbullblaupräparate kann nicht in der gewöhnlichen Glyceringelatine stattfinden, weil hier der Niederschlag farblos wird und verschwindet; es lassen sich aber die Präparate aufheben in gewöhnlichem concentrirtem oder Essigsäureglycerin.

Eine Aufhellung dicker Schnitte durch Behandlung mit concentrirter Salzsäure schadet nur wenig, desgleichen die Behandlung mit Kalilauge, worin der Niederschlag zwar entfärbt wird, aber die Farbe tritt bei Behandlung mit irgend einer Säure wieder auf. Allerdings diffundirt bei solch energischer Behandlung der Niederschlag einigermassen.

Besonders stark tritt die Färbung in den Spitzen der Schnabelzellen auf bei etwas bewegter Luft, wenn die Objecte frei im Zimmer oder unter einer tubulirten Glasglocke, durch welche fortwährend ein Strom trockener Luft hindurch gesogen wird, sich befinden.

B) Versuche mit Fimbriaria Stahliana.

Wir wissen aus den Untersuchungen von Stahl (49), dass bei höheren Pflanzen die Schliesszellen der Spaltöffnungen eine starke Verdunstung zeigen. Bei Fimbriaria Stahliana gelang es mir mit Leichtigkeit ähnliches in dem unteren Ringe der kanalförmigen Athemöffnungen nachzuweisen.

Wird ein fructificirendes Rasenstück von Fimbriaria Stahliana in der Art, wie es für Fegatella conica beschrieben wurde, veranlasst, eine Lösung von rothem Blutlaugensalz aufzusaugen, so lässt sich nachher in den Zellen des unteren Ringes der Athemöffnungen eine sehr starke Blaufärbung nachweisen, während das übrige Gewebe der Inflorescenz noch kaum tingirt ist. Auch der Gegensatz zwischen dem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0052-7

unteren „Schliessring“ und den übrigen Ringen ist sehr scharf. Erst nachdem die Aufsaugung viel länger gedauert hat, tritt die Blaufärbung auch in dem Assimilationsgewebe, in den Epidermiszellen und in den übrigen Ringen der Athemöffnung auf. In dem untern Ring der Athemöffnung kann die Concentration des Blutlaugensalzes nicht durch Speicherung beim Durchtritt der Flüssigkeit entstanden sein; wir haben hier wie in den Schnabelzellen von Fegatella einen Endpunkt der Wasserbahn.

Auch mit einer halbprocentigen Thalliumsulfat- und nachträglicher Behandlung mit Kochsalzlösung lässt sich in den Zellen des unteren Ringes eine starke Ansammlung der charakteristischen Thalliumchloridkryställchen beobachten. Da derselbe Versuch auch mit Thallusstücken von Marchantia nitida gelingt, so dürfen wir wohl annehmen, dass überall, wo bei den kanalförmigen Athemöffnungen der untere Ring aus sehr grossen Zellen mit klarem Inhalt besteht, diesen Zellen eine sehr starke Verdunstung eigen ist.

C) Ueber die Bedeutung der localisirten Verdunstung.

Die starke Verdunstung des Schliessringes der Athemöffnung wie die entsprechende Erscheinung in den Schliesszellen der Spaltöffnungen der Gefässpflanzen muss als eine äusserst zweckmässige Einrichtung angesprochen werden, denn durch diese sehr starke Verdunstung ist der Apparat so empfindlich, dass er, wenn die Wasserzufuhr zu diesen Zellen etwas herabgesetzt wird, unmittelbar mit Verengerung oder Verschluss reagirt.

Bei Verengerung des Ringes wird die Verdunstung dieser Zellen geringer, zum Theil, weil der Inhalt sich concentrirt, zum Theil, weil die verdunstende Oberfläche verkleinert wird. So wird bei herabgesetzter Wasserzufuhr bald ein Gleichgewichtsstadium erreicht, wo die Verdunstung und die Wasserzufuhr zu den Schliesszellen ins Gleichgewicht kommen. Bei höheren Pflanzen ist bekanntlich der Turgor der Schliesszellen nicht das einzige Moment, welches die Weite der Spalte beeinflusst, auch der Turgor in den Nebenzellen und Beleuchtungsverhältnissen spielen hier in manchen Fällen eine sehr grosse Rolle.

Dass die Schnabelzellen des Verdunstungsapparates bei Fegatella conica sich aus den oberen, gewöhnlich grünen Zellen der perlschnurähnlichen Zellfäden phylogenetisch entwickelt haben, wird kaum noch zu bestreiten sein.

Nicht nur weisen die Entwickelungsstadien dieser Zellen (siehe Voigt l. c.) darauf hin, sondern man findet bei mehreren anderen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0053-3

Marchantiaceen, wie wir noch näher sehen werden, den Anfang von derartigen Verdunstungsapparaten. Was kann nun diese Trennung der zwei Functionen, Verdunstung und Assimilation, für eine Bedeutung haben?

Erstens wird die totale Verdunstung der Pflanze gesteigert und so ist es verständlich, dass wir diese Einrichtung gerade bei der typisch hygrophilen Fegatella finden. Die Spitzen der Verdunstungszellen convergiren alle nach der Oeffnung, suchen so zu sagen in möglichst trockene Luft zu kommen.

Zweitens wird diese Verdunstungsfunction, welche ursprünglich hauptsächlich den assimilirenden Zellen selbst zufiel, diesen mehr oder weniger entnommen, was ihrer Assimilationsthätigkeit zu Gute kommen mag. Die Wasserversorgung der oberen Zellen der confervenartigen Zellfäden wird gewöhnlich eine relativ spärliche sein, bei zu starker Verdunstung kann man sich leicht denken, dass die Assimilationsthätigkeit dieser Zellen beeinträchtigt werden würde. Jetzt findet die Verdunstung hauptsächlich statt in der Nähe der Athemöffnung; die relativ trockene Luft, welche eindringt, wird hier schon stark angefeuchtet, und so wird das eigentliche Assimilationsgewebe entlastet. Dass diese letztere Bedeutung — Schutz des Assimilationsgewebes — zuweilen in den Vordergrund rücken kann, zeigt uns Targionia hypophylla.

Bei dieser Pflanze finden wir, obwohl sie entschieden ein Xerophyt ist, ziemlich weite Athemöffnungen. Das Assimilationsgewebe besteht aus perlschnurähnlichen Zellfäden, welche aber hier länger sind wie bei Marchantiaarten, Fegatella und Lunularia.

Die Athemöffnung wird beinahe verstopft (Fig. 24) durch grosse, blasig angeschwollene Verdunstungszellen. Bei reichlicher Wasserzufuhr kann man auch hier leicht eine starke Verdunstung in diesen Zellen nachweisen.

Dass hier der Schutz des Assimilationsgewebes Hauptzweck dieses Verdunstungsapparates ist, kommt mir sehr wahrscheinlich vor.

Die erstgenannte Function — allgemeine Steigerung der Verdunstung — kommt oft zum Ausdruck in sehr feucht und in unbewegter Luft gehaltenen Culturen von Marchantia nitida und Lunularia cruciata. In solchen Fällen zeigen sich auch die obersten Zellen der unmittelbar unter der Athemöffnung frei endenden Zellfäden etwas angeschwollen, die Chlorophyllkörner weichen nach dem unteren Theil der Zellen zurück und der obere Theil wird nun von einer grossen Vacuole eingenommen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0054-9

Mit der in diesem Abschnitt besprochenen localisirten Verdunstung zeigt die Wasserausscheidung aus den Archegonständen von Corsinia marchantioides eine gewisse Analogie.

Diese Erscheinung, welche von Leitgeb (27) und von Kienitz Gerloff (18) genauer verfolgt worden ist, hat aber, wie auch diese Forscher betonen, eine andere biologische Bedeutung, nämlich die Archegone längere Zeit empfängnissfähig zu erhalten.

Abschnitt IV. Einwirkung äusserer Einflüsse auf die Gestalt.

Wir haben gesehen, wie sich viele Eigenthümlichkeiten im Bau der verschiedenen Species unmittelbar zurückführen lassen auf Standortsverhältnisse. Wir wollen jetzt den directen Einfluss der Standortsverhältnisse oder Culturbedingungen auf die verschiedene Ausbildung derselben Arten etwas näher ins Auge fassen. Inwiefern wirken die äusseren Umstände, welche im Laufe der Phylogenie die ganze Gestalt umzubilden im Stande waren, auch unmittelbar umgestaltend auf die einzelnen Species ein?

Besonders darum ist auch eine Discussion dieser Frage von Interesse, weil die in dieser Arbeit niedergelegten Resultate zum Theil nur an lebenden, in Gewächshäusern unter von den ursprünglichen Standortsverhältnissen abweichenden Bedingungen cultivirtem Material gewonnen wurden.

A) Lichtwirkung.

Stahl berichtet (46) im Anschluss an ausführlichere Untersuchungen über die Ausbildung des Laubblattes unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen auch über einige an Marchantia polymorpha angestellte Versuche, woraus eine sehr starke Abhängigkeit in der Ausbildung des Assimilationsgewebes von den Beleuchtungsverhältnissen hervorgeht.

Es wurden Aussaaten von Brutknospen verschieden starker Beleuchtung ausgesetzt. In den Culturen, welche sich an der Sonne entwickelten, zeigten die obersten Zellen der confervenartigen Zellfäden eine den Palissadenzellen ähnliche Ausbildung.

„Ist das Licht dagegen zu kärglich bemessen, so entwickeln sich die Brutknospen nur sehr langsam und es tritt, selbst bei schon ziemlich umfangreichem Thallus, die Differenzirung derselben nur unvollkommen ein. Nach etwa zwei Monaten hatten die schon mehrfach verzweigten Pflänzchen eine Länge von 4 mm auf 1 mm Breite

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0055-4

erreicht. Von Luftkammern und Spaltöffnungen war jedoch noch keine Spur vorhanden; das Chlorophyll war noch ziemlich gleichmässig auf alle Zellen vertheilt, höchstens etwas spärlicher in den grösseren Zellen in der Mitte des Laubquerschnittes.

In den etwas besser beleuchteten Pflänzchen waren einzelne sehr niedrige Luftkammern zur Entwickelung gekommen, aus deren Grund wenige quergestreckte Papillenzellen hervorragten. Alle diese Schattenformen waren keineswegs etiolirt, sondern sie kehrten wie durchaus normal entwickelte Exemplare dem Lichte der Oberfläche zu."

Kny hat dann diese Ergebnisse der Stahl'schen Untersuchung mittheilend (20) noch eine eigene Beobachtung hinzugefügt.

Er sagt von seinen Versuchen: „Sie zeigen, dass nicht die stärkste im Freien bei uns vorkommende Lichtintensität, sondern ein etwas geringerer Grad der Beleuchtung die Ausbildung des Assimilationsgewebes in den Luftkammern am meisten begünstigt. Am 1. Juli 1889, nach zwei Monaten fast andauernd heiterer, sehr trockener und warmer Witterung wurde von mir festgestellt, dass an Exemplaren, welche unter schwacher Beschattung benachbarter Bäume erwachsen waren, sowohl die Ausbildung des Assimilationsgewebes, als auch des unter demselben befindlichen chlorophyllarmen Wassergewebes deutlich mehr gefördert war als an Exemplaren, welche der vollen Insolation schutzlos preisgegeben waren. Bei den letzteren bestanden die Reihen der Assimilationszellen meist aus zwei Zellen, bei den Schattenexemplaren meist aus drei, zuweilen selbst aus vier Zellen. In den Schattenexemplaren waren die Endzellen der Reihen überdies stärker palissadenartig verlängert als in den Sonnenexemplaren.

Als einige Wochen später Sprosse von Exemplaren derselben beiden Standorte verglichen wurden, welche sich bei vorwiegend bedecktem Himmel entwickelt hatten, wurde im Grossen und Ganzen ein umgekehrtes Verhältniss gefunden. Dies deutet darauf hin, dass nicht der höchste bei uns vorkommende Beleuchtungsgrad, sondern eine etwas geringere Stufe der Lichtwirkung für die Gewebedifferenzirung von Marchantia als die günstigste zu betrachten ist."

Ohne die Richtigkeit der Beobachtung im Mindesten anzweifeln zu wollen, möchte ich mir hier doch eine kleine Bemerkung gestatten.

Mit der Lichtintensität ging natürlich eine stärkere Erwärmung, also reichlichere Verdunstung, zusammen. Dass die Wasserzufuhr zu den obersten Zellen der „confervenähnlichen" Zellfäden bei sehr starker Verdunstung — welche sich bei der andauernd heiteren, sehr trockenen und warmen Witterung erwarten lässt — auch bei sehr reichlicher

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0056-0

Wasserversorgung eine mangelhafte sein kann, haben wir schon in anderm Zusammenhang bemerkt. Dass die starke Verdunstung als solche hemmend einwirken kann auf das Längenwachsthum der bewussten Zellfäden, lässt sich ohne Weiteres erwarten. Meiner Ansicht nach dürfte man erst dann den Schluss ziehen, dass die höhere Lichtintensität das Zweizelligbleiben der Zellfäden bedingte, wenn die mit dieser höheren Lichtintensität zusammengehende stärkere Verdunstung ausgeschaltet gewesen wäre.

Ich glaube, dass wir gerade in den Ergebnissen dieser von Kny angestellten Untersuchungen ein gutes Beispiel dafür finden, wie die zwei Gestaltungsursachen, welche zusammen beinahe ausschliesslich die Ausbildung des Assimilations- und Verdunstungsgewebes bedingen, einander entgegengesetzt wirken können. Dass in den Versuchen von Stahl thatsächlich die verschiedene Lichtintensität und nicht die ungleiche Verdunstung die eigenthümliche Ausbildung des Assimilationsgewebes in den verschiedenen Kulturen bedingte, wird noch deutlicher werden aus den Ergebnissen von Versuchen, worin diese Lichtintensität gleich, aber die Verdunstungsgrösse eine variirende war.

B) Etiolirungserscheinungen.

Ursprünglich versteht man unter Etiolirung den Complex von Erscheinungen, welche an bei Lichtabschluss cultivirten Pflanzen auftreten.

Die auffälligste und sich in den meisten Fällen zeigende Erscheinung ist hierbei das Farblosbleiben; beinahe immer kommen noch hierzu übermässige Verlängerung der Stengeltheile, Kleinbleiben der Blätter u. s. w.

Diese Erscheinungen werden nicht alle unmittelbar vom Lichtmangel bedingt. Mit der Verdunkelung geht in den meisten Fällen ein sehr hoher Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre zusammen; dazu kommt noch, dass sehr viele Pflanzen im Dunkeln ihre Spaltöffnungen schliessen. Hauptsächlich scheinen es drei Momente zu sein, welche zusammen die bekannten Etiolirungserscheinungen hervorrufen: erstens der unmittelbare Lichtmangel, zweitens infolge dieses Lichtmangels Ernährungsstörungen und drittens eine sehr herabgesetzte Verdunstung. Jeder dieser Momente für sich bedingt einzelne Erscheinungen des Gesammtbildes.

Wenn wir zunächst den Ausdruck Etiolirung anwenden, so geschieht dies nur der Kürze wegen; wir werden die Frage zu beant-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0057-6

worten suchen, welche Erscheinungen infolge herabgesetzter Verdunstung bei den Marchantiaceen auftreten.

Die grösseren Marchantiaceen: Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica, Plagiochasma crenulatum und elongatum, Dumortiera hirsuta u. s. w. zeigen, wenn im Gewächshaus in der gewöhnlichen Weise auf Blumentöpfen cultivirt, beinahe immer im Vergleich zu den im Freien wachsenden Exemplaren eine eigenthümliche Wachsthumsweise. Der Thallus ist nicht wie dies gewöhnlich der Fall ist, dem Substrat eng angedrückt, sondern richtet sich in die Höhe.

Es zeigt sich bald, dass wir es hier nicht mit einer Lichtwirkung zu thun haben, denn die verschiedenen, in die Höhe gerichteten Thalluslappen sind gar nicht in bestimmter Weise zum einfallenden Lichte einander parallel orientirt.

Es ergab sich bei Versuchen, welche angestellt wurden mit Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica und Dumortiera hirsuta, dass es nur die herabgesetzte Verdunstung ist, welche diese Erscheinung hervorzurufen im Stande ist. Jede der genannten Arten wurde auf drei verschiedene Weisen cultivirt. Ein Rasenstück wurde auf dem Grunde eines Glasgefässes unter Wasser cultivirt, die beiden anderen in Blumentöpfen auf Gartenerde, das eine Mal in nahezu absolut feuchter Luft und das andere Mal auf feuchtem Substrat, aber in sehr trockener Luft. Die verschiedenen Culturen standen unmittelbar neben einander während des Sommers an einem sehr hellen aber nicht direct besonnten Ort.

Die Culturen, welche sich in trockener Luft entwickelten, zeigten ein sehr schön angedrücktes Wachsthum und schöne dichotome Verzweigung, nur Dumortiera hirsuta entwickelte sich spärlich, aber ebenso wie die andern eng dem Substrat angedrückt. Die Culturen in feuchter unbewegter Luft, es wurde einfach eine Glasglocke über den immer reichlich begossenen Blumentopf gestellt, zeigten ein starkes Längenwachsthum, wenig Verzweigung und waren beinahe senkrecht in die Höhe gerichtet. Brutknospenbildung kam an den neu gebildeten Trieben von Marchantia polymorpha und Lunularia cruciata nicht mehr vor, während dieselben in der Cultur in trockener Luft reichlich vorhanden waren. Eigenthümlich war auch die abnorm starke Bildung von glatten Rhizoiden, welche oft bündelweise von der Mittelrippe herabhingen. Von den untergetauchten Culturen entwickelte sich Fegatella sehr gut und Marchantia

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0058-2

auch einigermassen. Beide zeigten ein ähnliches Bild, wie die in feuchter Luft entwickelten Exemplare; die neuen Sprosse waren senkrecht in die Höhe gerichtet, in die Länge gestreckt und wenig verzweigt. Die Rhizoidenbildung war hier eine spärliche.

Da der Einfluss verschiedener Beleuchtungsverhältnisse hier ausgeschaltet war, müssen wir die Ursache dieser Aenderungen in der Wasseraufnahme und Verdunstung suchen. Die Gewächshausculturen zeigen ein Zwischenstadium zwischen den extremen in absolut feuchter und in sehr trockener Luft entwickelten Exemplaren. Wenn man die verschiedenen Culturen anatomisch untersucht, so findet man nur geringe Unterschiede; die Athemöffnungen sind bei der Wassercultur etwas kleiner; auf die Unterschiede in der Rhizoidenbildung wies ich schon hin; die Epidermis hat etwas weniger Chlorophyll bei den in trockener Luft cultivirten Exemplaren und die Schuppen weichen bei den etiolirten Exemplaren oft aus einander, was unmittelbar mit der verlängerten Wachsthumsweise zusammenhängt.

Aehnliche Erscheinungen, wie die hier beschriebenen, hat auch Mattirolo wahrgenommen (31) bei Grimaldia dichotoma (artificialmente coltivata in camera umida). Er sagt hierüber: „In queste nuove condizioni si ottiene dopo pochi mesi una forma di tallo differente assai da quello normale. La pianta si adatta mirabilmente alle nuove condizioni di stazione; secompaiono in essa grado gli inspessimenti caratteristici delle sue cellule epidermoidali, diminuisce la potenzialita dallo strato che noi abbiamo indicato col nome di strato meccanico, in paragone a quello degli individui viventi nelle naturali condizioni. La fronda si allarga e nello stesso tempo, le scaglie brune caratteristice si riducono nelle dimensioni e nel numero, sine alla totale scomparsa, che si puo osservare dopo mesi di coltivazione.

In queste condizioni di vegetazione la Grimaldia portata nell'esiccatore non si dimostra piu capace di resitere alla secchezza e muore."

C) Standortsvarietäten.

Wir haben gesehen, wie Lichtmangel und sistirte Verdunstung eine ganz verschiedene Wirkung ausüben. Dass die ungenügende Beleuchtung viel stärker auf den Organismus einwirkt wie die sistirte Verdunstung liegt offenbar an dem mit der ungenügenden Beleuchtung verbundenen Nahrungsmangel. Wo man im Freien „Standortsvarietäten" antrifft, und wo unsere Gewächshausculturen Abweichungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0059-0

zeigen von den im Freien wachsenden Pflanzen, haben gewöhnlich beide Ursachen in verschiedenem Grade zusammengewirkt.

In vielen Fällen, wo von Standortsvarietäten mit einem sehr abweichenden Bau die Rede ist, dürfen wir derartige, durch Lichtmangel und ungenügende Verdunstung krankhaft entwickelte, nur ein kümmerliches Leben fristende Formen vor uns haben.

So, wenn Limpricht von Marchantia polymorpha redend, sagt (28): „Anatomisch sehr abweichend sind die zarthäutigen, durchscheinenden Laubmassen eingetauchter Sumpfformen mit wenig oder gar nicht entwickelter Lufthöhlenschicht und zuweilen fast fehlenden Spaltöffnungen." Interessant ist in dieser Beziehung, dass in der Synopsis (10) eine Varietät Marchantia polymorpha communis riparia angeführt wird mit „Receptacula pauciflora, saepe sterilia".

Dass aber doch auch von Marchantia polymorpha neben diesen nicht seltenen krankhaften Entwickelungszuständen auch wenigstens eine Varietät vorkommt, welche untergetaucht oder schwimmend reichlich fructificirt, nach Sauter (40) in fliessendem Wasser, dürfen wir als sicher annehmen.

In den meisten Fällen aber, wo von einer sehr starken und tief eingreifenden Variabilität der Marchantiaceen die Rede ist, hat man es meiner Ansicht nach mit pathologischen Zuständen zu thun, die auch wohl in extremen Fällen, ebenso wie in den beschriebenen Culturen in absolut feuchter Luft, nicht mehr fortpflanzungsfähig sein werden.

Geringere Variationen sind auch im Freien oft wahrgenommen worden. So habe ich Fegatellaformen gesammelt, welche ziemlich grosse Unterschiede in Farbe, Verzweigung und Entwickelung der Schuppen zeigten; es gelang mir aber nicht einigermassen auffällige Unterschiede in der Struktur nachzuweisen.

Auch eine hierauf bezügliche Stelle von Leitgeb (23) sei hier citirt. Er sagt, von Peltolepis, Sauteria und Clevea redend: „So fand ich von gewissen (wie es scheint trockenen) Standorten die Luftkammern nur sehr wenig schief verlaufend, nach der Dorsalseite des Thallus hin aber bedeutend erweitert, und mit der von der Athemöffnung durchsetzten Oberhaut blasig über die Oberfläche hervortretend; von anderen Standorten sind diese blasigen Auftreibungen gar nicht vorhanden, die Luftkammern verlaufen sehr schief gegen die Oberfläche und infolge dessen wird auch die durch den Ansatz der Kammerwände hervorgebrachte Areolation der Dorsalfläche kaum bemerkbar."

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0060-1

Von ferneren mikroskopischen Strukturverhältnissen, die variiren sollen, nennt Voigt die Verdickungen der Wände zwischen den einzelnen Epidermiszellen (53): „Ringsverdickte Epidermiszellen zeigen sehr schön Grimaldia barbifrons und Lunularia vulgaris, doch fehlt der in unseren Gewächshäusern lebenden Form letzterer Art dieses Merkmal . . .; indessen ist wohl zu beachten, dass auch die südeuropäischen Formen jene Verdickungen nicht ganz constant zeigen."

Im Allgemeinen dürfte man annehmen, dass, wo die Standortsverhältnisse nicht extrem ungünstige sind, oder vom Versuch solche geschaffen werden, die Abänderungen, welche die einzelnen Arten zeigen, keine sehr weitgehenden sind.

Unsere Gewächshausculturen zeigen sich meistens ziemlich stark abgeändert unter dem Einfluss der zu geringen Verdunstung und nur wenig unter dem der herabgesetzten Beleuchtung. Die zu geringe Verdunstung beeinflusst hauptsächlich die Wachsthumsweise, und nur in geringem Maasse die mikroskopischen Strukturen.

An junge Sprossen von Marchantia nitida und chenopoda fand ich nur gewöhnliche, keine kanalförmigen Athemöffnungen. Mirbel gibt auch schon eine Zeichnung von einem Querschnitt durch einen jungen Thallus von M. polymorpha mit einer gewöhnlichen, nicht kanalförmigen Athemöffnung, die er allerdings als eine von unten noch nicht geöffnete kanalförmige deutet. Das Präparat, wonach diese Zeichnung angefertigt wurde, war offenbar ziemlich dick und schief getroffen, woraus diese ungenaue Deutung zu erklären ist.

D) Das interstitienlose Gewebe.

Die bis jetzt besprochenen Wachsthumsweisen sind nicht zu verwechseln mit den Krümmungen und Bewegungen, welche infolge von Wasserverlust im Thallus auftreten. Diese sind bei den nicht xerophyten Arten wenig ausgeprägt und scheinen hier von Turgoränderungen im interstitienlosen Gewebe abzuhängen. Man hat dieses Gewebe als Wassergewebe betrachtet, als ein solches ist es aber bei den meisten Arten nicht entwickelt. Als typisches Wassergewebe kann man ein Gewebe betrachten, das ausgebildet ist zu dem Ziel, um das Assimilationsgewebe in Perioden von unzureichender oder ganz fehlender Wasserzufuhr mit Wasser zu versorgen. Daher haben die Epiphyten, wo die Wasserzufuhr öfters ganz aufhört, meistens Wassergewebe ausgebildet. Auch die Schattenpflanzen, welche während kurzer Zeit oft sehr stark verdunsten, und wo für diese

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0061-7

momentan sehr starke Verdunstung die Wasserzufuhr nicht ausreichen würde, bilden solche Gewebe aus. Die meisten Marchantiaceen aber haben nicht einen solchen Charakter; hier genügt die Wasserzufuhr meistens, um den Verbrauch unmittelbar zu decken.

Ich würde das interstitienlose Gewebe eigentlich als die mechanische Hauptmasse des Thallus betrachten, welchem dann nebenbei die Function der Leitung zukommt. Der Turgor in diesem Gewebe ist das mechanische Moment des Thallus.

Wenn die Wasserzufuhr aufhört, wenn man z. B. ein Thallusstück vom Boden loslöst und etwas abwelken lässt, geben die oberen Schichten des interstitienlosen Gewebes Wasser an das Assimilationsgewebe ab; der Turgor verringert sich in diesen Schichten, welche sich dadurch zusammenziehen, während die Unterseite mit den todten Schuppen und Rhizoiden bedeckt, dieser Zusammenziehung nicht folgen kann. So gibt diese Turgorabnahme Anlass zum Auftreten von Krümmungen und Bewegungen im Thallus.

Bei den gewöhnlicheren Arten, Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica u. s. w. sind diese Bewegungen unregelmässig und nicht sehr stark, die Ränder krümmen sich etwas nach oben. Hebt man durch Plasmolyse oder durch Tödtung des Zellinhalts in kochendem Wasser den Turgor überall auf, dann wird der ganze Thallus schlaff; bei starkem Welken tritt diese Erscheinung auch ein. Diese schwachen unregelmässigen Krümmungen nnd das gänzliche Schlaffwerden des Thallus finden wir nicht bei den xerophyt ausgebildeten Formen. Hier tritt bei Wasserverlust eine sehr charakteristische Zusammenfaltung auf, worauf wir sogleich noch zurückkommen.

Bei den unregelmässigen Krümmungen, welche die nicht xerophyten Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Fegatella conica u. s. w. zeigen, spielen also Turgorunterschiede die Hauptrolle und glaube ich, dass den Bewegungen keine besondere Bedeutung zuzuschreiben ist. Das interstitienlose Gewebe dient natürlich nebenbei auch als Leitungsbahn. So muss das Wasser, welches an der Oberseite verdunstet und an der Unterseite von Rhizoiden aufgenommen wurde, immer auf eine kurze Strecke durch das interstitienlose Gewebe befördert werden; aber auch die plastischen Nährstoffe, die zum Vegetationspunkt des Thallus, zu den Antheridien- oder Archegonienständen oder zu den Brutbechern geleitet werden, müssen dieser einzigen Bahn folgen. Im Sommer und Herbst findet man denn auch reichlich Stärke in diesem Gewebe; im Winter,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0062-3

während es fror, gelang es mir bei Lunularia cruciata — die bekanntlich überwintert — nicht, Stärke nachzuweisen.

Die im normalen Zustande dem Boden angedrückte Wachsthumsweise hat im „Kampf ums Dasein" für die grösseren Formen eine gewisse Bedeutung. Wenn man sieht, wie Culturen, welche einzugehen drohen, regelmässig von Mooseu überwuchert werden, wie auch in der freien Natur Laubmoose und Marchantiaceen oft am selben Standort vorkommen — so stellt z. B. Funaria hygrometrica genau dieselben Forderungen an ihren Standort wie Lunularia cruciata — dann muss es wohl auffallen, wie unter dem dem Boden eng angedrücktem Thallus diese Feinde, des Lichtes beraubt, erstickt werden können; ebenso wie mehrere Distelarten und besonders Plantago media darum gerade solche lästige Unkräuter sind, weil unter den dem Boden dicht angedrückten Blattrosetten alles übrige Wachsthum erstickt wird. So kämpft Lunularia cruciata selbst oft mit Erfolg gegen Gräser um den Standort. Wir sehen dann auch meist im Freien die Marchantiaceen, wenigstens die grösseren Arten, in ziemlich ansehnlichen Rasen auftreten, keine andere Pflanze zeigt sich dazwischen.

E) Bewegungen der Xerophyten.

Im Gegensatz zu den unregelmässigen Krümmungen, welche die nicht xerophyten Marchantiaceen bei Wasserverlust zeigen, stehen die sehr regelmässigen Krümmungen, welche bei einigen Xerophyten, wo das interstitienlose Gewebe zu sehr starker Entwickelung gekommen ist, auftreten; hier schlagen sich die Ränder bei Eintrocknung sehr regelmässig nach oben um.

Mattirolo, welcher diese Erscheinung in Verbindung mit der Fähigkeit, die Lebenserscheinungen zeitweise zu sistiren, besonders bei Grimaldia dichotoma untersucht hat, sagt darüber (30) von der Gr. dichotoma redend, folgendes: „colla secchezza atmosferica il suo tallo diminuiva grandemente di volume e si ripiegava in modo, che la superficie superiore verde veniva per questo fatto nascosta dall'accartocciamento dei margini liberi ricoperti dalle scaglie nere."

Mattirolo wies auch nach, dass nach Entfernung der Oberhaut und des Assimilationsgewebes das interstitienlose Gewebe (strato meccanico) auch allein diese Bewegungen auszuführen im Stande ist. „Da queste osservazioni ragionevolmente quindi fui condotto a dedurre, che la sede del movimento del tallo nella Grimaldia risie-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0063-9

deva negli elementi dello strato meccanico, il quale, anche se libero dagli altri strati, operava sempre il tipico movimento di chiusura."

Mattirolo sucht die Ursachen dieser Bewegungen nur in den Eigenschaften der Zellhaut — „Il fenomeno in discorso dipende esclusivamente dalla proprieta delle membrane cellulari mucificabili capaci di rigonfiarsi esegeratamente in contatto dell'aqua . . ." — da diese Erscheinung des Zusammenklappens sich auch zeigte, wenn zuvor mit Jodwasser, Alkohol, Sublimat u. s. w. der Zellinhalt getödtet worden war. In den Fällen, wo die Erscheinung so regelmässig auftritt, wie bei Grimaldia dichotoma, wird diese Erklärung wohl richtig sein; hier werden wir auch wohl mit Mattirolo das Zusammenfallen des Thallus als Schutz gegen zu starke Austrocknung des Assimilationsgewebes aufzufassen haben.

An unseren Gewächshausculturen tritt diese Erscheinung nicht mit solcher Regelmässigkeit auf, wie Mattirolo sie für im Freien gesammelte Exemplare angibt. Wir sahen auch schon, wie nach Untersuchungen desselben Autors, die Fähigkeit das Leben zu sistiren, bei Culturen in sehr feuchter Luft ganz verloren geht.

Abschnitt V. Die Wasserversorgung der Laub- und Lebermoose.

Wir haben gesehen, wie die Rhizoiden der Marchantiales an die Function der Wasserleitung in hohem Grade angepasst sind, und wie der verschiedene Bau des Assimilationsgewebes und der Epidermis theilweise auf die verschiedenen Standortsverhältnisse und Verdunstungsbedingungen zurückgeführt werden kann.

Es wird in diesem Zusammenhang nicht uninteressant sein, auch in Kurzem einen Blick zu werfen auf die Wasserversorgung der Laubmoose und der nicht in dieser Arbeit behandelten Lebermoose.

Bei den Laubmoosen findet kaum eine Wasseraufnahme aus dem Boden statt; sie wirken, wie Oltmanns deutlich klargelegt hat (34), wie ein Schwamm, welcher sich mit Wasser vollsaugt und vegetiren jedesmal solange, bis dieses Wasser verdunstet ist.

Haberlandt (11) hat gegenüber Oltmanns die Ansicht vertreten, dass den Laubmoosen eine beträchtliche innere Leitung zukomme und hat den Centralstrang als Leitungsbahn für diese Wasserbewegung angesprochen. Dass dies im Fruchtstiel der Fall ist, ist ohne Weiteres klar, in den Stammtheilen aber scheint die Sache anders zu liegen.

Leider hat Haberlandt bei den Versuchen (11), wodurch er seine Ansicht zu stützen meint, einen verhängnissvollen Fehler be-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0064-4

gangen, indem er immer mit abgeschnittenen und in Wasser gesteckten Moospflänzchen operirte und die Ergebnisse dieser Versuche ohne Weiteres auf die bewurzelte Moospflanze übertrug.

Es stand mir nicht genügende Zeit und hinreichendes fructificirendes lebendes Material zur Verfügung, um diese Frage noch einmal genauer zu prüfen; aber aus einigen vorläufigen Versuchen schien es mir sehr wahrscheinlich, dass der Centralstrang im Moosstämmchen mehr die Function eines Wasserreservoirs für die Vegetationsspitze und die Frucht erfüllt, als die einer Leitungsbahn, welche den Blättern Wasser zuführen soll. An Polytrichumrasen, welche nach kurzer Eintrocknung in eine verdünnte Thalliumsulfat- oder Ferricyankaliumlösung gestellt waren, zeigte sich in den Blattspuren eine Bewegung nicht von innen nach aussen, wie dies Haberlandt's Theorie verlangt, sondern von aussen nach innen. Dagegen stimmt dieses Resultat vollkommen mit der Auffassung, dass dieses zum Theil entleerte Reservoir als welches der Centralstrang aufzufassen wäre — von den Capillarräumen in den Blattachseln aus — durch die Blattspuren hindurch wieder angefüllt werde.

Dass alles Wasser, welches von der Laubmooskapsel verdunstet wird, durch den Centralstrang der Seta nach oben befördert werden muss, ist a priori anzunehmen; wenn man aber den Querschnitt des Centralstranges und seinen Inhalt vergleicht mit der verdunstenden Oberfläche der Laubmooskapsel, dann wird man sich leicht denken können, dass selbst im günstigsten Falle der Wasserstrom im Centralstrang der Seta doch nur sehr langsam sein wird und auch hier also die Function eines Wasserreservoirs für trockene Zeiten mehr in den Vordergrund tritt, wie die einer Leitungsbahn.

Die Complicirtheit des inneren Baues ist in der Reihe der Jungermanniaceen sehr gering, während wir — von den niederen frondosen Formen aufsteigend — eine immer höhere Complicirtheit der äusseren Gestalt finden. Die Arbeiten von Goebel (6) haben uns z. B. über die biologisch hochinteressanten Blattformen von vielen Repräsentanten der Jungermanniaceenreihe unterrichtet; so haben wir in den Wassertaschen der Lejeuniaarten und anderen epiphyten Jungermanniaceen Anpassungen kennen gelernt, die sowohl morphologisch wie biologisch mit gewissen Anpassungen bei epyphyten Phanerogamen — Dischidia (51), Conchophyllum — eine grosse Uebereinstimmung zeigen. Im Gegensatz zu der sehr mannigfaltigen äusseren Gestalt der Jungermanniales zeigt die äussere Gestalt der Marchantiales sehr wenig Abwechselung. Was die frondosen Junger-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0065-0

manniaceen und die Anthocerotaceen betrifft, so stehen diese, sowohl dem inneren Bau als der äusseren Gestalt nach, auf sehr tiefer Stufe.

Wir sahen, wie die Xerophyten unter den Marchantiaceen im Stande sind, Trockenperioden in einem eingetrockneten, latenten Zustande zu überleben.

An ein derartiges abwechselndes Sistiren und Wiederaufnehmen der Lebensfunctionen sind bekanntlich die meisten Laubmoose und einige, namentlich die epiphyten Jungermanniaceen auch angepasst. Die meisten Jungermanniaceen und einige Laubmoosgattungen, besonders typisch Mnium, wachsen immer an Standorten, wo die wenig bewegte Luft beinahe mit Wasserdampf gesättigt ist. Hierzu kommt dann noch das Wachsthum in öfters dichten Rasen, wodurch besonders die Luftbewegung und damit die Verdunstung herabgedrückt werden. Diese Arten sind gegen Eintrocknen meistens sehr empfindlich. Bei allen diesen Moosen mit starker Oberflächenentfaltung, besonders bei denjenigen, welche an lufttrockenem Standort vorkommen, finden wir eine Wasserversorgung durch capillar festgehaltenes Wasser. Mit der starken Oberflächenvergrösserung geht nämlich die Bildung von zahlreichen Capillarräumen zwischen den Blättern, in den Blattachseln u. s. w. Hand in Hand. An Standorten, wo die Luftfeuchtigkeit fortwährend hoch ist, ist die Entwickelung dieses Capillarsystems nicht so ausgeprägt wie bei den Formen, welche an abwechselnd feuchtem und trockenem Standorte vorkommen. Hier wird ja durch die Menge des capillar festgehaltenen Wassers bestimmt, wie lange nach jeder feuchten Periode (Regen oder Thaufall) die Pflanze in die trockene Periode hinein vegetiren kann.

Man vergleiche z. B. die Laubmoosgattungen Mnium und Polytrichum. Mnium an Orten mit immer relativ hohem Wasserdampfgehalt der Atmosphäre gebunden, zeigt so gut wie keine capillaren Wasserbehälter, während bei Polytrichum — welches seinen eigentlichen Standort auf feuchtem, aber offenem, besonntem Boden hat — zwischen den Blättern eine sehr grosse Menge Wasser festgehalten werden kann. Auch viele Sphagna und Leucobryum, bei denen dieses Capillarsystem bekanntlich sehr hoch entwickelt ist, kommen vor an Orten mit sehr wechselndem, oft relativ niedrigem Wasserdampfgehalt der Atmosphäre.

So finden wir auch bei den Boden bewohnenden, an sehr feuchte Luft gebundenen Jungermanniaceen, bei Scapania nemorosa, vielen Jungermanniaarten, das Capillarsystem wenig ausgeprägt, um so höher aber bei den Epiphyten, Lejeunia, Colura u. s. w.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0066-6

Was also bei den Marchantiaceen nur in selteneren Fällen vorkommt, die Eigenschaft, längere Trockenperioden in latentem Zustande zu überdauern, ist bei den übrigen Bryophyten — insoweit sie nicht Standorte mit sehr hoher Luftfeuchtigkeit aufsuchen — Regel. Mit dieser Fähigkeit, die Lebensfunctionen während Trockenperioden zu sistiren, geht die Ausbildung von Capillarwasserbehältern zusammen, wodurch in der feuchten Periode Wasser aufgenommen wird, womit die Pflanze so lange wie möglich in die trockene Periode hinein vegetirt.

Abschnitt VI. Die biologischen Typen der Marchantiales.

In verschiedenem Zusammenhang wurden schon öfters die typisch ausgebildeten Xerophyten, Hygrophilen u. s. w. erwähnt.

Eine kurze Zusammenstellung der zum grössten Theil schon besprochenen charakteristischen Merkmale werden wir jetzt zu geben versuchen.

I. Ephemerer Typus.

Charakteristisch ist die kurze Entwickelungsperiode an relativ feuchtem Standort meist im Herbst oder Frühling. Einige Arten machen den ersten Theil ihrer Entwickelung schwimmend durch.

Das Assimilationsgewebe ist relativ wenig geschützt und das Rhizoidensystem noch wenig entwickelt; die Rhizoiden entspringen zerstreut über die Unterseite.

Die Schuppen sind (mit Ausnahme von Ricciocarpus) wenig entwickelt.

Hierher dürfte die Mehrzahl der Ricciaceen gehören: Riccia glauca, fluitans, crystallina und Ricciocarpus natans.

II. Xerophyter Typus.

Typisch ist das Vermögen, die Lebensfunctionen während trockenen Perioden zu sistiren. Die Epidermis und die Athemöffnungen zeigen einen Bau, welcher sich auf Schutz gegen Verdunstung zurückführen lässt. Das interstitienlose Gewebe ist mächtig entwickelt und fungirt mit als Wassergewebe. Die Rhizoiden sind in Anklang an die Speicherfunction ausgebildet. Die Schuppen sind sehr stark entwickelt und wird hierdurch das capillare Festhalten von relativ grossen Wassermengen ermöglicht. Alle Xerophyten zeigen, wahrscheinlich als Schutz gegen zu starkes Eintrocknen, bei Wasserverlust eine Zusammenfaltung.

Zu diesem Typus gehören von den Ricciaceen Riccia lamellosa (nach den Zeichnungen von Lindenberg zu urtheilen jedenfalls

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0067-2

auch R. nigrella, squamata, minima, palmata und tumida) und Oxymitra pyramidata; von den Marchantiaceen Corsinia marchantioides (nach Leitgeb's Beschreibung zu urtheilen auch Boschia), Targionia hypophylla, Grimaldia dichotoma und Plagiochasma Aitonia.

III. Alpiner Typus.

Dieser Typus, welcher noch nicht erwähnt wurde, zeigt einen halb hygrophilen, halb xerophyten Charakter. Die Athemöffnungen sind klein und verengerungs-, wenn auch nicht ganz verschliessungsfähig. Das interstitienlose Gewebe ist öfters stark entwickelt. Die Oberhaut ist meist ziemlich stark chlorophyllhaltig. Typisch sind die drei Gattungen Clevea, Sauteria und Peltolepis.

Bekanntlich ist das Klima von höheren Gebirgen ausgezeichnet durch die sehr schroffen Uebergänge zwischen hohem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre und grosser Trockenheit. Leider stand mir von keiner der drei Gattungen geeignetes fructificirendes Material zur Verfügung. Bekanntlich kommen bei Peltolepis zwei, Sauteria eine und Clevea keine Bauchrinne im Inflorescenzstiel vor. Diese Unterschiede in der Wasserversorgung der Inflorescenz im Zusammenhang mit der ganz gleichartigen Ausbildung des vegetativen Thallus lassen biologisch interessante Unterschiede im Bau der Epidermis und Spaltöffnungen der Inflorescenz zwischen den drei Gattungen erwarten.

IV. Lunularia-Typus.

Wir finden hier die Uebergänge zwischen den Xerophyten und Hygrophilen. Von den Xerophyten unterscheiden sie sich durch die Entwickelung der Rhizoiden, welche zu einem typischen Leitungssystem ausgebildet sind, durch die meistens grössere Athemöffnungen und die nicht so entwickelte Fähigkeit, die Lebensfunctionen zeitlich zu sistiren. Die Fruchtstände werden ebenso wie der Thallus meistens dauernd mit Wasser versorgt und sind also nicht auf Speicherung angewiesen.

Von den Hygrophilen unterscheiden sie sich durch weniger ausgeprägte Verdunstungssteigerung und schärfere Abgrenzung der Epidermis.

Hierhin gehören Marchantia palmata, nitida, geminata, Preissia commutata, Lunularia cruciata, Plagiochasma crenulatum, elongatum, Fimbriaria Stahliana und Blumeana, während Fimbriaria Lindenbergiana und Re-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0068-7

boulia hemisphaerica einen Uebergang zu dem xerophyten Typus zeigen.

Wahrscheinlich gehört auch Exormotheca hieher, welche in einem Fall (44) mit Lunularia am selben Standort gesammelt wurde.

V. Hygrophiler Typus.

Sehr charakteristisch dürfte sein, dass die ursprüngliche Function der Epidermis verloren geht. Wo dies nicht deutlich der Fall ist, finden wir, wie am Thallus der Fegatella conica, starke Verdunstungssteigerung.

Das Rhizoidensystem und die Schuppen sind stark reducirt.

In mehreren Fällen, so bei Cyathodium und Marchantia chenopoda hat auch die geringe Beleuchtungsintensität umgestaltend eingewirkt.

VI. Sumpftypus.

Einerseits finden wir starke Verdunstungssteigerung, andererseits ein hoch entwickeltes Rhizoidensystem. Beides lässt sich zurückführen auf den sehr feuchten, aber offenen Standort. Hierzu gehört nur Marchantia polymorpha, die allerdings an sehr verschiedenen Standorten, so z. B. bisweilen mit Fegatella conica zusammen vorkommt. Typisch dürfte aber doch der sumpfige, besonnte Standort sein.

Auffällig ist, dass diese Typen sehr oft übereinstimmen mit den Gruppen des natürlichen Systems, so die Ricciaaceen, welche alle zum ersten und zweiten Typus gehören, die Astroporen, welche (Exormotheca wird bekanntlich von Solms-Laubach nicht mehr zu den Astroporen, sondern zu den Compositen gebracht) zusammen einen Typus bilden, die Operculaten, welche alle zum zweiten und vierten Typus gehören. Die Corsinioideen, woraus Leitgeb bekanntlich die anderen Gruppen der Marchantiaceae hervorgehen lässt, sind beide xerophyt. Wenn wir dies beachten, wird die Frage erweckt, ob wir nicht in dem Uebergang von der ephemeren zu der xerophyten Lebeweise die Ursache zu suchen haben für die Entstehung der Marchantiaceen aus den Ricciaceen Weiter ausgedehnten Untersuchungen würde es vielleicht gelingen, bei den Marchantiales die Entwickelung der verschiedenen Gruppen auseinander unmittelbar auf wechselnde Standortsverhältnisse zurückzuführen.

Dass mit dem Uebergang von der ephemeren zu der xerophyten Lebeweise die ursprünglich über die ganze Unterseite zerstreut ent-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0069-6

springenden Rhizoiden localisirt wurden und aus der einen Reihe von Schuppen deren zwei hervorgingen, lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die bekannte Zusammenfaltung, welche alle Xerophyten zeigen, zurückführen. Bekanntlich zeigt auch Oxymitra die Schuppen zweireihig angeordnet.

Jena, botanisches Institut, 17. Februar 1897.

Verzeichniss der benutzten Litteratur.

1. Askenasy, Ueber das Saftsteigen. Sonderabdruck der Verh. des Naturh.-Med. Vereins zu Heidelberg 1895.
2. — — Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Sonderabdruck der Verh. desselben Vereins 1896.
3. Dalmer, Ueber stärkereiche Chlorophyllkörner im Wassergewebe der Laubmoose. Flora 1891.
4. Goebel, Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg II.
5. — — Die Muscineen. Schenk's Handbuch der Botanik. II. Bd.
6. — — Archegoniaten-Studien 5. Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biologische Bedeutung. Flora 1893.
7. — — Epiphytische Farne und Muscineen. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. VII.
8. — — Javanische Lebermoose. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. IX.
9. — — Pflanzenbiologische Schilderungen. I. II. Marburg 1889—1893.
10. Gottsche, Lindenberg et Nees ab Esenbeck, Synopsis Hepaticarum Hamburg 1844.
11. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrbücher XVII.
12. — — Physiologische Function des Centralstranges im Laubmoosstämmchen. Berichte d. deutschen botanischen Gesellschaft 1883.
13. — — Ueber Wasserleitung im Laubmoosstämmchen. Ber. d. bot. Gesellsch., 1884.
14. — — Physiologische Pflanzenanatomie. 1. und 2. Auflage.
15. — — Ueber das Längenwachsthum und Geotropismus der Rhizoiden von Marchantia und Lunularia. Oesterr. bot. Zeitschrift 1889.
16. — — Ueber wassersecernirende und absorbirende Organe. Sitzungsber. der Wiener Akad. 1894 und 1895.
17. Karsten, Beiträge zur Kenntniss von Fegatella conica. Bot. Ztg. 1887.
18. Kienitz Gerloff, Ueber die Bedeutung der Paraphysen u. s. w. Bot. Zeitg. 1886.
19. Kny, Bau und Entwickelung der Riccieen. Pringsheim's Jahrb. V.
20. — — Bau und Entwickelung der Marchantia polymorpha. Botan. Wandtafeln.
21. Kny und Böttger, Ueber Durchwachsungen an den Wurzelhaaren der Marchantiaceae. Sitzungsber. d. botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. XXI.
22. Kny und Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen von Nepenthes. Berichte d. deutschen bot. Gesellsch. 1885.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0070-7

23. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. IV und VI.
24. — — Die Athemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch., Febr. 1880.
25. — — Die Inflorescenzen der Marchantiaceen. Sitzungsber. d. k. Akad., 1880.
26. — — Ueber die Marchantiaceengattung Dumortiera. Flora 1880.
27. — — Wasserausscheidung aus dem Archegonständen von Corsinia. Flora 1885.
28. Limpricht, Laub- und Lebermoose. Kryptogamenflora von Schlesien, herausgegeben von Cohn.
28a. Lindenberg, Monographie der Riccieen. 1836.
29. Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1894.
30. Mattirolo, Contribuzione alle Biologia delle Epatiche. Malpighia Anno II.
31. — — Nuove Osservazioni sulla Reviviscenza delle Grimmaldia dichotoma Raddi. Radiconti della R. Academia Dei Lincei Vol. III. Roma 1894.
32. Noll, Ueber das Leuchten der Schizostega osmundacea. Arbeiten des Würzburger bot. Instituts III.
33. — — Ueber die Function der Zellstofffasern der Caulerpa prolifera. Arbeiten des Würzburger bot. Instituts III.
33a. Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha. 1831.
34. Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden. Inaug.-Dissertation d. Universität Strassburg. Breslau 1884.
35. — — Zur Frage nach der Wasserleitung im Laubmoosstämmchen. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1885.
36. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanzen. Abh. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XVIII.
37. — — Einleitende Betrachtungen zu einer Physiologie des Stoffwechsels und des Kraftwechsels in der Pflanze.
38. Ruge, Georg, Beiträge zur Kenntniss der Vegetationsorgane der Lebermoose. Inaug.-Dissertation d. Universität München. Flora 1893.
39. Russow, Zur Anatomie der Torfmoose. Herausgegeben v. d. Naturforscher-Gesellsch. Dorpat. 1887.
40. Sauter, Die Lebermoose des Herzogthums Salzburg. Flora 1871.
41. Scheit, Max, Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des unverletzten Holzes. Jenenser Zeitschrift für Naturwissenschaft. XVIII.
42. — — Die Wasserbewegung im Holze. Botan. Zeitung 1884.
43. Schiffner, Ricciaceae und Marchantiaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien v. Engler und Prantl.
44. Solms Laubach, Ueber Exormotheca Mitten. Botan. Zeitung 1897.
45. Stenström, Ueber das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten an verschiedenen Standorten. Flora 1895.
46. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standorts. Zeitschrift f. Naturwissenschaft XVI. Jena 1883.
47. — — Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XI.
48. — — Ueber bunte Laubblätter. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XIII.
49. — — Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitg. 1894.

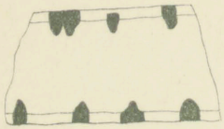
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0071-3

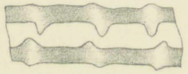
50. Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanze. Jena 1891.
51. Treub, Sur les urnes du Dischidia Rafflesiana Wall. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. III.
52. Vöchting, Ueber Regeneration der Marchantiaceen. Pringsheim's Jahrbücher. XVI.
53. Voigt, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Botan. Zeitung 1879.

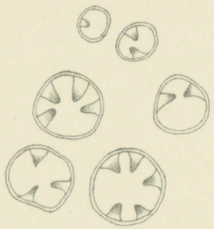
Erklärung der Abbildungen auf Tafel I, II, III.

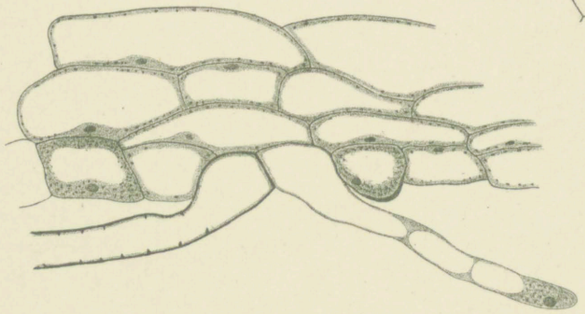
Fig. 1. Plagiochasma crenulatum. Zäpfchenrhizoiden gefärbt mit Methylviolet.
Fig. 2. Lunularia cruciata. Zäpfchenrhizoiden behandelt mit concentrirter Kalilauge.
Fig. 3. Fegatella conica. Querschnitt durch Zäpfchenrhizoiden.
Fig. 4. „ „ Junge Entwickelungsstadien der Rhizoiden.
Fig. 5. „ „ Wachsende Spitze eines Zäpfchenrhizoids.
Fig. 6. Marchantia palmata. Epidermis der Unterseite.
Fig. 7. Marchantia polymorpha. Seitliche Verwachsung der Zäpfchen.
Fig. 8. Preissia commutata. Querschnitt durch das Rhizoidenbündel der Thallusunterseite.
Fig. 9. Fegatella conica. Querschnitt durch das Rhizoidenbündel der Unterseite des Thallus.
Fig. 10. Dumortiera hirsuta. Querschnitt durch den Thallus.
Fig. 11. Cyathodium spec. Querschnitt durch den Thallus.
Fig. 12. Marchantia geminata. Querschnitt durch den Inflorescenzstiel.
Fig. 13. Fimbriaria spec. Querschnitt durch den Inflorescenzstiel.
Fig. 14. Fimbriaria Stahliana. Kanalförmige Athemöffnung turgescent.
Fig. 15. „ „ Dieselbe kanalförm. Athemöffnung plasmolysirt.
Fig. 16. „ „ Schliessring einer kanalförmigen Athemöffnung turgescent.
Fig. 17. „ „ Derselbe Ring plasmolysirt.
Fig. 18. Fegatella conica. Athemöffnung turgescent.
Fig. 19. „ „ Dieselbe Athemöffnung plasmolysirt.
Fig. 20. Peltolepis grandis. Astropore Athemöffnung.
Fig. 21. Plagiochasma Aitonia. Einfache Athemöffnung vom Thallus.
Fig. 22. Fegatella conica. Einfache Athemöffnung vom Thallus und Verdunstungsapparat.
Fig. 23. Reboulia hemisphaerica. Einfache Athemöffnung.
Fig. 24. Targionia hypophylla. Einfache Athemöffnung.
Fig. 25. Marchantia palmata. Luftkammer vom Thallus.
Fig. 26. Preissia commutata. Stück einer Luftkammer.
Fig. 27. Plagiochasma Aitonia. Kanalförmige Athemöffnung der ♀-Inflorescenz.

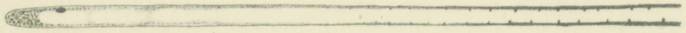
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0072-8

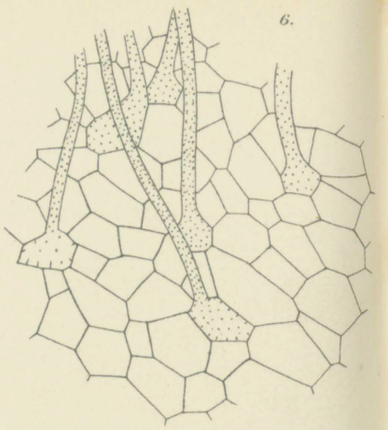

1.


2.

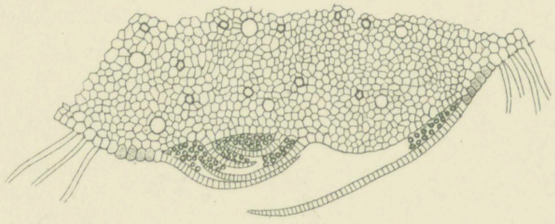

3.

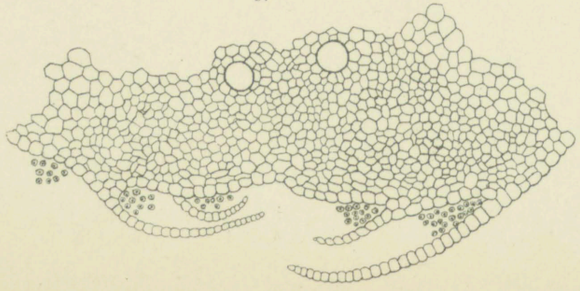

4.

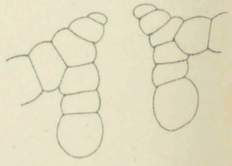

5.

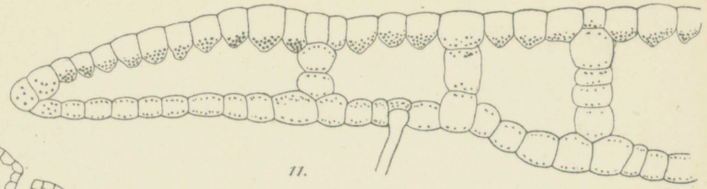

6.

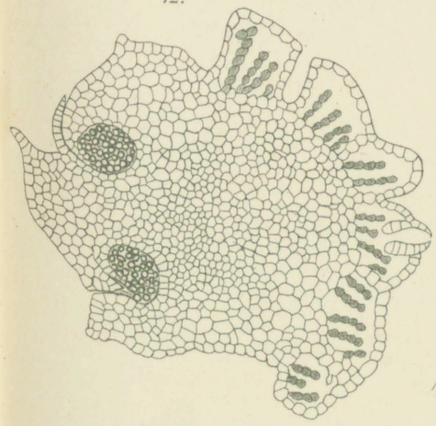
7.

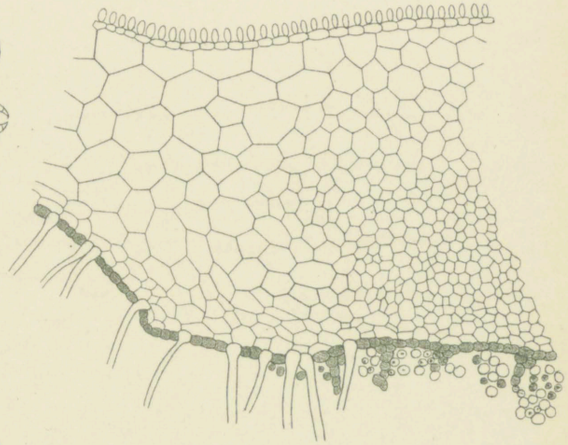

8.

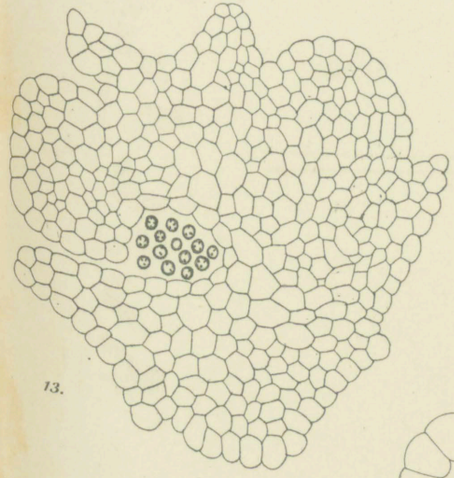

9.

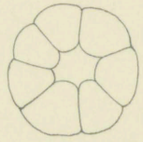

14.

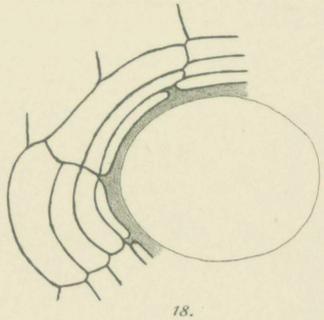

11.

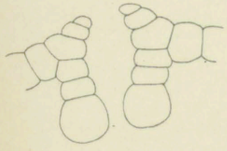

12.

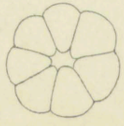

10.

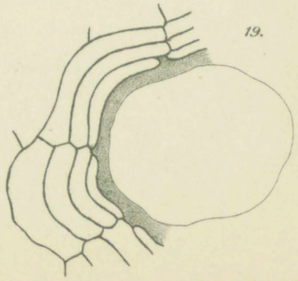

13.


16.


18.

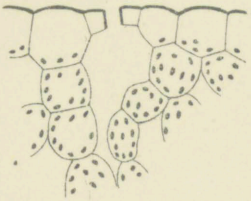

15.

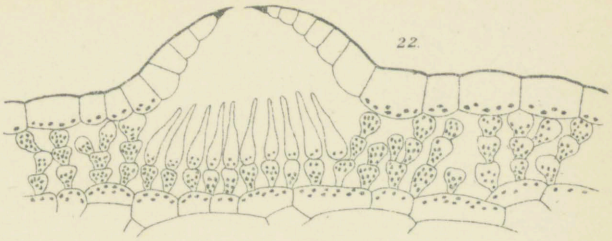

17.

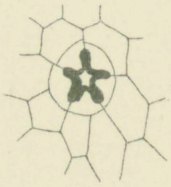

19.

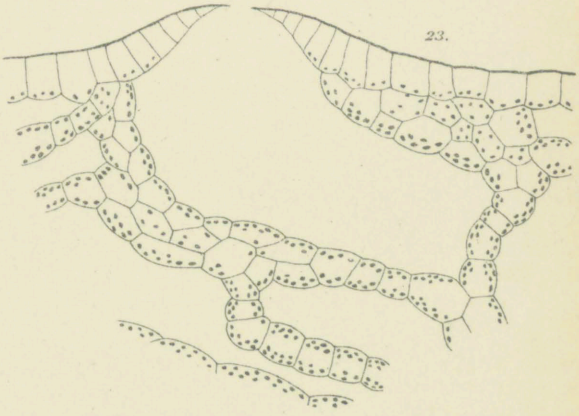
Universitätsbibliothek Regensburg

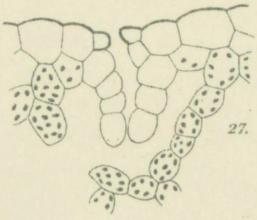
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0367-8

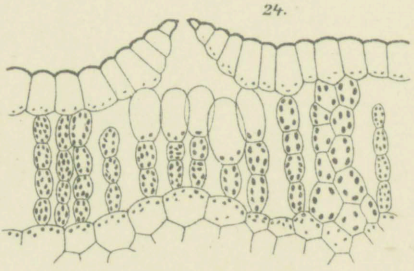

21.

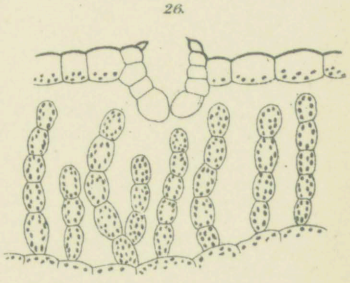

22.

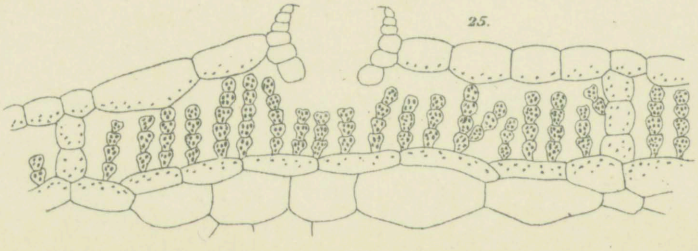

20.


23.


27.


24.


26.


25.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0368-4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 84

Autor(en)/Author(s): Kamerling Z.

Artikel/Article: Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. 1-68