

Archegoniatenstudien.

Von K. Goebel.

X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten.

Bei einem leider nur kurzen Besuche, welchen ich im Winter 1898/99 dem australisch-neuseeländischen Florengebiet abstattete, war mein Augenmerk namentlich auch auf die Laub- und Lebermoose gerichtet. Wenn ich dabei auch merkwürdige neue Formen, wie *Lej. Metzgeriopsis*, *Treubia*, *Ephemeropsis* oder das lange verschollen gewesene *Calobryum*¹⁾, welche ein freundliches Geschick vor 20 Jahren mir in Java in den Weg geführt hatte, nicht auffand, so gedenke ich doch in dankbarer Erinnerung der Freude, welche der Anblick der mächtigen Dawsonien, der prachtvollen Gottscheaarten, der Lebermoose mit großen „Marsupien“, der im Vergleich mit anderen thallosen Lebermoosen riesigen *Monoclea* (von der ich eine andere Art vor Jahren in der Küstenkordillere von Venezuela angetroffen hatte) und anderer Formen mir bereitete. Daß ich trotz kurzer Zeit doch verhältnismäßig viel von der interessanten Flora Neuseelands kennen lernte, verdanke ich namentlich der lebenswürdigen Führung meines verehrten Freundes Dr. L. Cockayne. Ihm möchte ich auch an dieser Stelle danken, ebenso den Herrn F. Stephani und A. Geheeb für die freundliche Bestimmung des getrockneten Teiles meines Materials.

Die folgende Abhandlung enthält einige kleine Beiträge zur Morphologie und Biologie einer Anzahl der untersuchten Formen. Wo es sich dabei um entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen handelte, machte sich mehrfach der Umstand störend geltend, daß nicht alle gewünschten Entwicklungsstadien vorhanden waren. Mögen diese Lücken von anderer Seite bald ergänzt werden!

Die hier mitgeteilten Untersuchungen sind größtenteils schon vor mehreren Jahren niedergeschrieben, aber anderer Arbeiten wegen bis jetzt nicht veröffentlicht worden. Eine Übersicht der hauptsächlichen Ergebnisse findet sich am Schlusse der Abhandlung.

1) Vgl. Goebel, Morphologische und biologische Studien. *Annales du jardin botanique de Buitenzorg*, Vol. VII (1887) und IX (1890).

I. Laubmoose.

A. Radiäre Formen.

I. Dawsonia und Verwandte.

Die Gattung *Dawsonia* ist aus zwei Gründen von besonderem Interesse, einmal wegen der für ein Laubmoos riesigen Dimensionen, welche einige Arten erreichen — womit auch der hochentwickelte anatomi-

sche Bau der Sproßachse zusammenhängt — und dann wegen der merkwürdigen Gestalt der Kapsel und ihres Peristoms. Als ich vor einigen Jahren über den Bau des letzteren ins klare zu kommen suchte¹⁾, zeigte sich, daß nur schwierig Material für eine solche Untersuchung zu beschaffen war, um so erfreuter war ich, in den Blackspurbergen Viktorias *Dawsonia superba* und *D. longiseta* in Menge anzutreffen — man kann an den Rändern der Landstraße, welche nach der „Hermitage“ führt, mühelos diese Moose sammeln. Ihre größte Entwicklung aber erreichen sie in feuchten Schluchten, namentlich in den „fern-gullies“ der Kolonie Viktoria und in Neuseeland, wo ich Exemplare von *D. superba* von fast $\frac{1}{2}$ m (46,5 cm) Höhe maß. *D. longiseta*²⁾ da-

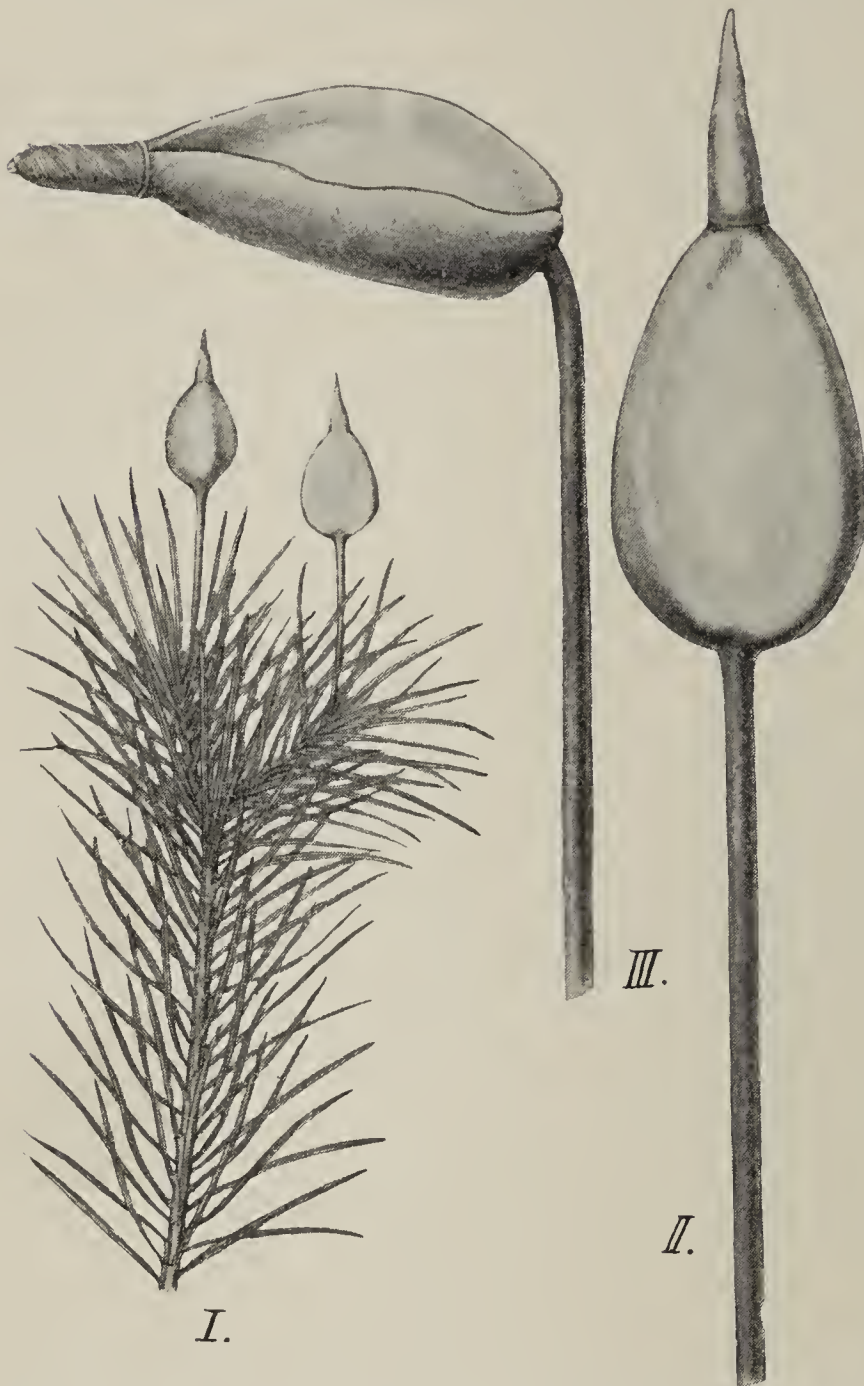


Fig. 1. *Dawsonia superba*. I. Verzweigtes Exemplar mit zwei jungen, noch unreifen und deshalb aufrechten Sporogonen. II. Junges, noch aufrechtes Sporogon von der flachen Seite. III. Entwickeltes Sporogon. II. und III. $3\frac{1}{3}$ mal vergr.

gegen bleibt in ihren Dimensionen gegenüber den meisten europäischen

1) Goebel, Über die Sporenverbreitung bei den Laubmoosen. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 483.

2) Ob die Bestimmung dieser Art richtig ist, vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen, da mir kein Vergleichsmaterial vorlag.

Polytrichumarten bedeutend zurück, die Stämmchen erreichen meist eine Länge von noch nicht 1 cm.

Ebenso wie die Polytrichum-Stämme werden die von Dawsonia als durchaus einfach beschrieben. Indes traf ich bei *D. superba* mehrfach solche an, die in ihrer oberen Region wie gegabelt erschienen (vgl. Fig. 1), wobei jeder der Gabelzweige ein Sporogon tragen kann. Die anatomische Untersuchung (vgl. Fig. 2) zeigte, daß in dem Sproßteil vor der Verzweigung eine Verbreiterung des Zentralstranges, dann eine Trennung in zwei Hälften eintritt, die in die zwei Zweige eintreten. Es ist wahrscheinlich, daß einer von ihnen als Hauptachse, der andere als Seitenachse zu betrachten ist, welche aber sich ebenso stark als die

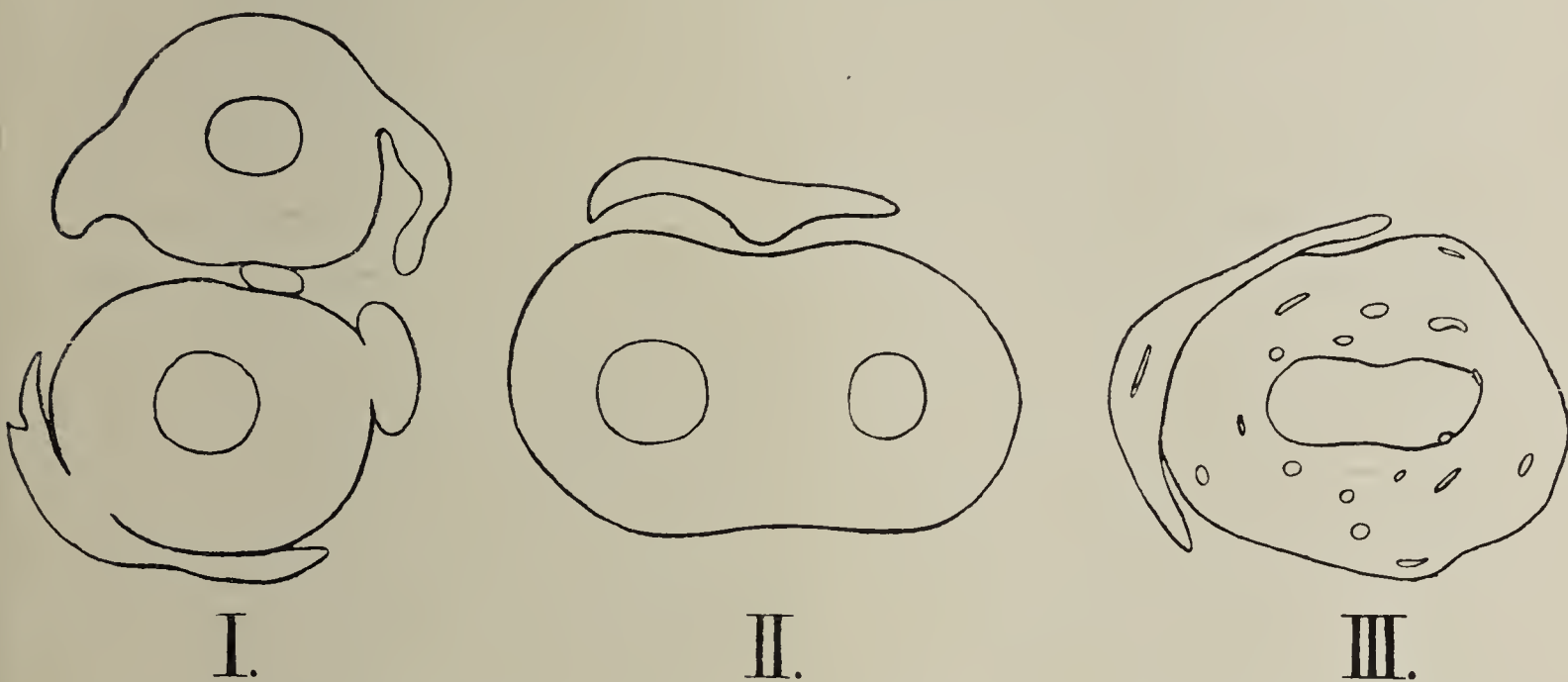


Fig. 2. *Dawsonia superba*. Querschnitte durch eine verzweigte Sproßachse (III. unterhalb der Verzweigungsstelle, hier auch die Blattspuren eingezeichnet, II. und I. weiter oben.

Hauptachse entwickelt. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß diese Verzweigung ebenso wie die an sonst unverzweigten Baumfarnen (z. B. *Dicksonia antarctica*) gelegentlich auftretende auf eine Beschädigung der Sproßspitze zurückzuführen ist. Sie ist insofern von Interesse, als sie zeigt, daß im oberirdischen Teile Sproßanlagen vorhanden sind, die normal sich nie entwickeln, während andere Polytrichaceen z. B. der schöne, auch in Neuseeland gesammelte *Polytrichadelphus dendroides* bäumchenförmig verzweigte Sprosse besitzen. Auftreten von Seitensprossen im unteren Teil der Sproßachse von unbeschädigten Stämmchen von *Polytrichum commune* beobachtete ich bei solchen Pflanzen, welche in Nährlösung bei Lichtzutritt kultiviert wurden; bei *Pogonatum*arten ist eine Verzweigung bekanntlich nicht selten, so daß sich bei den Polytrichaceen alle Abstufungen von normaler Entwicklung der Seitensprosse

(wenigstens eines Teiles derselben) bis zur habituellen Hemmung vorfinden, die aber auch keine ausnahmslose ist. Bei *Polytrichum* sind die Astanlagen sogar ziemlich entwickelt¹⁾, obwohl sie bei den meisten Arten normal nicht austreiben. Welcher Art die Hemmung ist, die dies verhindert, ist nicht bekannt.

Wie lange eine Pflanze von *Dawsonia superba* braucht, bis sie ein Sporogon hervorbringt (und dann abstirbt), läßt sich natürlich nur durch direkte Beobachtung ermitteln. Doch scheint das Längenwachstum, wenigstens das älterer Exemplare, ein ziemlich langsames zu sein. Um wenigstens einen Anhaltspunkt zu haben, maß ich die Länge der Sproßstücke zwischen je zwei männlichen „Blüten“. Diese letzteren durchwachsen bei *Dawsonia* ebenso wie bei *Polytrichum*. Die Länge der Sproßachse zwischen zwei männlichen Blüten schwankte zwischen 1,2 und 2,5 cm, sie betrug bei 7 gemessenen Stücken (an 5 verschiedenen Pflanzen) im Mittel 1,7 cm. Nun ist es sehr wahrscheinlich, daß jüngere, noch nicht zur Bildung von Sexualorganen befähigte Pflanzen rascher wachsen als ältere, welche schon Antheridien hervorgebracht haben, ebenso sind wie bei anderen diözischen Moosen die weiblichen Exemplare auch hier die kräftigeren, so daß also ein Jahreszuwachs von etwa 2 cm für die weiblichen Pflanzen zu niedrig gegriffen sein würde. Immerhin aber scheint es mir nicht unwahrscheinlich, wenn wir die Lebensdauer einer Pflanze von *D. superba* auf eine längere Reihe von Jahren — in manchen Fällen wohl auf über 20 — schätzen. Denn zu dem oberirdischen Teil kommt ein namentlich bei *D. superba* stark entwickelter unterirdischer Teil, das „Rhizom“. Dieses hat eine bedeutende Länge (eines der größten gemessenen war 15 cm lang), es steckt tief im Boden (oft ca. 6 cm) und diese Tatsachen erklären uns auch die Möglichkeit der mächtigen Entwicklung des oberirdischen Teiles, die natürlich nicht nur eine stärkere Bewurzelung im Boden, sondern auch eine stärkere Wasserzufuhr als bei einem kleinen Moose erfordert; es läßt sich auch leicht feststellen, daß die Rhizoiden resp. Rhizoidenstränge mit den Bodenteilchen in enge Verbindung treten und durch eine reiche Gliederung sich auszeichnen.

Die Rhizome traf ich stets unverzweigt; sie sind dreikantig und besitzen Niederblätter, welche im oberen Teil rötliche Spitzen bekommen, wenn sie ans Licht treten und weiter oben dann in die Laubblätter übergehen. Wie die Rhizome so tief in den Boden gelangen, kann ich nicht sagen. Es kann dies aktiv (durch Eindringen in den Boden) oder passiv (durch Erdanhäufung infolge der Tätigkeit von Tieren etc.)

1) Vgl. Correns, Brutorgane der Laubmoose, p. 389, 1899.

geschehen, auch könnte man daran denken, daß an den in die Erde eingedrungenen Rhizoiden und Rhizoidensträngen des *Protonemas* neue Pflänzchen entstehen (was mir am wahrscheinlichsten erscheint), die dadurch dann von vornherein tiefer in der Erde stecken. Doch habe ich diesen bei *Catharinea* leicht zu beobachtenden Vorgang¹⁾ bei *Dawsonia* nicht gesehen, ebensowenig die Entstehung von Seitensprossen an den Rhizomen. Jedenfalls erklärt das stark entwickelte Rhizom von *D. superba* die Möglichkeit der bedeutenden Entwicklung der oberirdischen Sprosse.

Daß die Rhizoidenbildung bei *D. superba* eine reichere sein werde, als bei *D. longiseta*, war von vornherein anzunehmen. Tatsächlich sind bei *D. superba* auch dicke Rhizoidenstränge und außerordentlich reich verzweigte, schließlich sehr dünn werdende freie Rhizoiden vorhanden, während *D. polytrichoides* an den untersuchten Exemplaren nur wenige und dünne Rhizoidenstränge neben den freien Rhizoiden aufwies.

Die schon von R. Brown hervorgehobene Übereinstimmung der Vegetationsorgane von *Dawsonia* mit denen der übrigen *Polytrichaceen* geht aus den obigen kurzen Angaben ohne weiteres hervor. Sie prägt sich auch im anatomischen Bau aus. Dieser ist gerade bei den *Polytrichaceen* in letzter Zeit sehr eingehend untersucht worden. Auf Einzelheiten braucht deshalb hier nicht näher eingegangen zu werden, doch kann der anatomische Bau von *Dawsonia* schon deshalb hier nicht übergangen werden, weil er auch für die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Dawsonia* und *Polytrichum* mit in Betracht kommt.

Geschichtlich ist *Dawsonia* dadurch von Interesse, daß bei ihr zuerst von Unger²⁾ das Vorhandensein von Blattspuren bei den Moosen nachgewiesen wurde. Über ihre Anordnung habe ich in der Literatur nichts finden können. Sie ist dadurch von Interesse, daß sie im Stämmchen von unten nach oben sich ändert.

Im unteren Teil des Rhizoms sind Blattspuren noch nicht nachweisbar. Bei ihrem ersten Auftreten sind die Blattspuren noch in drei geraden Reihen angeordnet (Fig. 3, I). Geht man weiter nach oben, so sieht man (Fig. 3, II), daß diese Reihen schief werden, es ist, als ob das ganze Stämmchen eine Torsion erfahren hätte. Und weiter oben ist diese Drehung eine sehr starke (Fig. 3, III), es sind die drei Reihen aber immer noch erkennbar. Selbstverständlich handelt es sich

1) Die Rhizoidstränge dieses Mooses sind mit den Rhizomen verwechselt worden, so auch noch jüngst von Brotherus (Natürl. Pflanzenfamilien v. Engler-Prantl, I, 3, pag. 671).

2) Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. VII. Über den anatomischen Bau des Moosstammes (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. XLIII, 1861).

nicht um eine nachträgliche Torsion durch Wachstum älterer Teile der Sproßachse, sondern um die durch das eigentümliche Wachstum der Segmente am Scheitel bedingte, welche Correns¹⁾ als Scheitel-

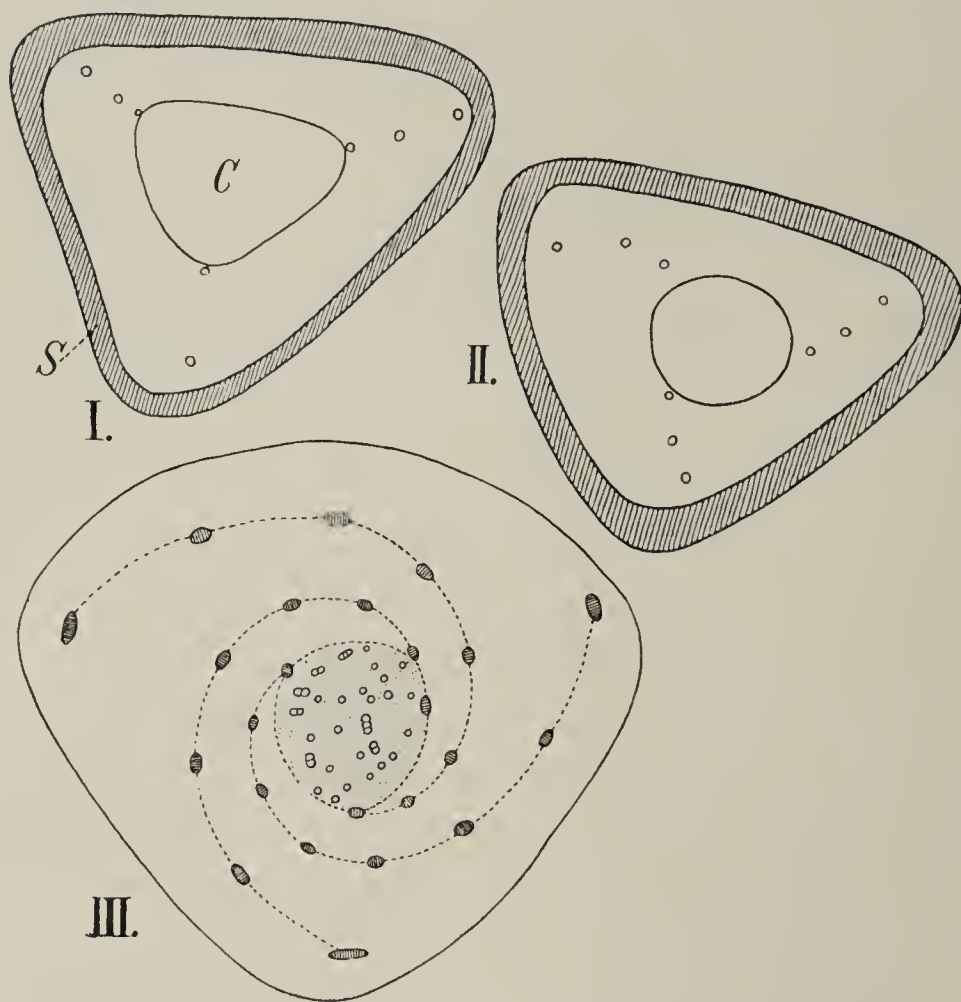


Fig. 3. *D. superba*. I. und II. Querschnitte durch den unteren Teil der Sproßachse, III. durch den oberen, die Blattspuren sind hier schraffiert und die zusammengehörigen Reihen durch punktierte Linien verbunden.

der Einzelentwicklung der Übergang von der $\frac{1}{3}$ Anordnung der Blätter in höhere Divergenzen zu beobachten ist²⁾.

Für den Vergleich mit dem feineren Stammbau der übrigen Polytrichaceen kommt namentlich die Gattung *Polytrichum* selbst in Betracht, welche zuletzt von Tansley und Chick³⁾ sehr eingehend untersucht worden ist.

1) Correns, Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens (Festschrift f. Schwendener, Berlin 1899, pag. 393).

2) Bei *Polytrichum* sind die Niederblätter am Rhizom frühe schon in drei schräg verlaufende Reihen angeordnet, wahrscheinlich sind diese aber ursprünglich auch hier gerade.

3) Tansley and Chick notes on the conducting tissue-system in Bryophytes (Annals of botany, Vol. XV, 1900). Von älterer Literatur sei außer den Arbeiten von Unger und Lorentz angeführt: Goebel, Die Muscineen in Schenks Handbuch, pag. 369 (1881 — nicht wie Coesfeld, Bot. Ztg. 1892, pag. 154 zitiert, 1887) und namentlich Haberlandt, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII, 1886). In diesen Arbeiten ist auch weitere Literatur angeführt.

torsion bezeichnet hat. Es wird dadurch bei reichbeblätterten Moosstämmchen eine zweckmäßigere Ausnützung des Lichtes erreicht, als wenn die Blätter in drei Reihen angeordnet wären. Von *Dawsonia longisetata* stellt Fig. 4 einen Stammquerschnitt dar, man sieht auch hier die drei schrägen Reihen der Blattspuren und bei *Polytrichum* läßt sich dasselbe beobachten, *D. superba* aber ist, wie erwähnt, eben dadurch von Interesse, daß hier im Verlauf

Die Verfasser unterscheiden einen zentralen „Hydrom-Zylinder“, der durch dicke braune Seitenwände ausgezeichnet ist. Er besteht aus „Hydroiden“, welche dünne, stets schief gestellte Querwände haben und keinen lebenden Inhalt oder doch nur Reste eines solchen. Er ist umgeben von einem dünnwandigen „Hydrom-Mantel“, dem eine Stärkescheide angrenzt. Diese ist umgeben von einer Lage von Zellen, die einigermaßen an Siebröhren erinnern (den Leptoiden) und keine Stärke führen, sie bilden den „Leptom-Mantel“.

Eine innere Rindenschicht wird noch besonders als „rudimentärer Pericykel“ bezeichnet. Mir scheint, daß man in dem Bestreben, die einzelnen Gewebsformen bei den Moose voneinander zu trennen, neuerdings etwas zu weit gegangen ist und daß die für einzelne Gewebsformen als charakteristisch betrachteten Merkmale, z. B. die auf den Zellinhalt bezüglichen, nicht immer konstant sind. Die „Leptoiden“ können auch Stärke führen, sind also von den stärkehaltigen Parenchymzellen kaum scharf zu trennen und auch sonst ist der Zellinhalt keineswegs ein solcher, daß sich darauf eine scharfe Trennung der Gewebeformen gründen ließe, das zeigt sich meiner Ansicht nach auch bei Dawsonia.

Was den Stamm anbetrifft, so ist der Bau des Rhizoms von dem des laubblatttragenden Teiles wie bei anderen Polytrichaceen unterschieden. Es sei zunächst *D. superba* erwähnt und vom oberen Sproßteil ausgegangen. Auf einem Querschnitt können wir hier drei Regionen unterscheiden: 1. eine äußere Rindenschicht, ausgezeichnet durch die starke sklerenchymatische Verdickung ihrer englumigen Zellen, deren Wände dunkelgefärbt sind. Diese äußere geht über in die 2. innere Rindenschicht, welche aus Zellen mit weiteren Lumen, weniger stark verdickten und mehr gelblich gefärbten Wänden aufgebaut ist, sie führen meist reichlich Stärke, besonders im innersten Teile. 3. Als dritte Gewebeform ist der umfangreiche Zentralzylinder zu betrachten. In diesem unterschied schon Unger weite dünnwandige¹⁾ und enge dickwandige Zellen. Erstere vergleicht er den „Spiroiden“²⁾ (Gefäßen resp. Tracheiden), letztere den

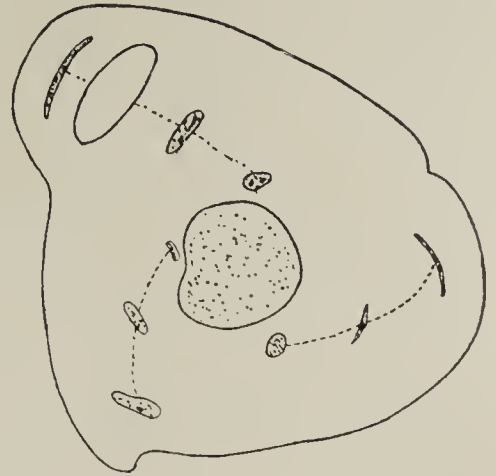


Fig. 4. *D. longiseta*. Stammquerschnitt, Blattspuren und Zentralzylinder punktiert, oben rechts eine Lücke dadurch gebildet, daß das Blatt mit seinen Seitenteilen mit der Sproßachse zusammenhängt, in der Mitte aber frei ist (vergr.).

1) A. a. O. pag. 506 siehe durch einen Druckfehler weite dickwandige.

2) Diese sind in Fig. 3, III — indes nicht vollständig — in den Zentralzylinder eingezeichnet.

Holzfaser. Haberlandt in seiner bekannten Abhandlung „Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose“ übernimmt Ungers Vergleich und bezeichnet die Zellen mit verdickten Wänden als „mechanisches Füllgewebe“, „dessen Stereiden wir mit Unger zweifellos den Holzfaser (Libeiformfasern) vergleichen dürfen.“ Haberlandt scheint vorauszusetzen, daß diese Zellen keinen lebenden Inhalt führen, er gibt auch als Grund dafür, daß der Zentralzylinder nicht als ein „Hadromstrang“ angesehen werden könne, an, daß ihn nicht bloß stoffleitende Zellen aufbauen. Tatsächlich aber führten die als „Stereiden“ bezeichneten Zellen bei allen von mir untersuchten Exemplaren lebenden Inhalt. Sie sind auch reich an Stärke¹⁾. Es kann nicht bezweifelt werden, daß sie wesentlich auch der Stoffleitung (und wohl auch der Stoffspeicherung) dienen. Damit steht im Zusammenhang, daß die Querwände (welche meist schief, oft aber auch quer gestellt sind) dünnwandig sind. Es ist so eine Stoffwanderung namentlich in der Längsrichtung der Stämmchen erleichtert; auf diese aber kommt es natürlich vorzugsweise an, da ja das ganze vegetative Leben schließlich in den Dienst der Sporenbildung gestellt wird. Auch auf den Längswänden finden sich gelegentlich, aber nicht häufig dünnere Stellen, die man als seichte Tüpfel bezeichnen kann. Daß diese Zellen auch eine mechanische Bedeutung haben, speziell die des Schutzes der Wasserleitungsröhren, soll natürlich nicht bestritten werden, aber die Arbeitsteilung ist nicht so weit vorgeschritten, wie es nach Ungers und Haberlandts Ansicht²⁾ der Fall wäre; will man diese Zellen mit denen höherer Pflanzen vergleichen, so könnte man sie eher dem „Leitparenchym“ an die Seite stellen, welches auch bei *Catharinea* sich im Zentralstrang vorfindet (s. unten).

Die wasserleitenden Zellen oder Hydroiden sind viel weiter als die stärkeführenden und dünnwandig, namentlich sind sie aber auch sehr viel länger als diese, das muß hervorgehoben werden, weil es nach einer Abbildung Ungers scheinen könnte, als ob sie etwa dieselbe Größe hätten (Taf. III Fig. 32). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß Unger nur Stücke der Hydroiden bei der Isolation bekommen hat.

1) Selbstverständlich wird die Stärkemenge vom Entwicklungszustand der Pflanzen abhängen.

2) Vgl. auch Haberlandt, *Physiolog. Pflanzenanatomie*, 2. Aufl., pag. 303 — „im oberirdischen Stämmchen der neuseeländischen Polytrichacee *Dawsonia superba* sind zwischen den wasserleitenden Elementen des Leitbündels dickwandige mechanische Zellen eingeschaltet, die man unzweifelhaft mit Libriformfasern vergleichen darf“.

Messungen der Länge der letzteren sind schwierig auszuführen, weil die sehr schief gestellten und sehr dünnen Endwände nicht leicht erkennbar sind, eine Isolierung ganzer Hydroiden aber gelang mir nicht. Diese Wände sind vielleicht zum Teile mit Öffnungen versehen, was eine Annäherung an die Gefäßbildung höherer Pflanzen darstellen würde, indes war ich nicht imstande, Durchbrechungen mit Sicherheit nachzuweisen, es ist bei so dünnen Zellwänden schwierig zu ermitteln, ob ein Stück resorbiert ist oder nicht; wo das erstere auf Querschnitten der Fall zu sein scheint, könnte es sich auch um eine Zerreißung der dünnen Wandstelle durch das Messer handeln. Daß es sich bei den jetzt als „Hydroiden“ bezeichneten Zellen der Polytrichaceen um Wasserleitungsbahnen handle, habe ich 1881 (a. a. O.) als wahrscheinlich bezeichnet¹⁾ und Haberlandt hat diese Vermutung später experimentell bestätigt. Bei Dawsonia läßt sich die Funktion der weiten Hydroiden besonders leicht demonstrieren. Ich schnitt ein lebendes Exemplar in Australien so durch, wie man das zur Demonstration des negativen Luftdrucks in den Gefäßbahnen höherer Pflanzen zu tun pflegt, d. h. so, daß die unverletzte Sproßachse in eine gefärbte Flüssigkeit herabgebogen und dann an der Biegungsstelle durchschnitten wurde. Da ich keine andere Farbstofflösung zur Verfügung hatte, benutzte ich Tinte. Die blaue Flüssigkeit drang beiderseits in 35 Sekunden in die weiten Hydroiden und nur in diese etwa 1 cm weit ein. In Sprossen, welche zwei Stunden lang in Tinte eingetaucht standen, war diese (im Maximum) 3 cm hoch gestiegen; der Zentralstrang, welcher sonst weiß erscheint, sieht dann wie eine dunkle Linie aus. Daß bei längeren Einwirkungen auch Membranfärbung eintreten kann, ist klar. Aber das rasche Eindringen beim Durchschneiden beruht jedenfalls auf einem Aufsteigen der Flüssigkeit im Zellumen, eine Flüssigkeit, welche die Zellwände leichter durchdringt, als das bei der Tinte der Fall ist, würde natürlich bedeutendere Steighöhen ergeben haben²⁾.

Der Bau der Blattspuren ist auf verschiedener Höhe derselben ein ziemlich verschiedener (Fig. 5, I—III). Gehen wir zunächst aus von den „jüngsten“ Blattspuren, den mit dem Zentralzylinder verschmelzenden (Fig. 5, III), so bestehen diese nur aus Hydroiden (mit X bezeichnet), welche sich an die Hydroiden des Zentralzylinders (α) anschließen. Dabei entstehen meist größere Hydroidengruppen, und diese zeigen die interessante Tatsache, daß ihre Wände zum Teil (namentlich an den Ecken) stärker verdickt und gebräunt sind, oder mit anderen Worten,

1) Die Muscineen. Schenks Handbuch, Bd. I, p. 370. 1881.

2) Vgl. die Zahlen Haberlandts a. a. O. pag. 416.

es tritt hier eine Annäherung an das Verhalten von *Polytrichum* ein, wo der Zentralzylinder (resp. dessen wasserleitender Teil) nur aus Hy-

droiden mit verdickten gebräunten Wänden besteht. Wir sehen also, daß auch bei dieser scheinbar so abweichend gebauten *Polytrichacee* die charakteristische Gestaltung der Hydroiden auftritt resp. angedeutet wird, sobald diese in größerer Anzahl zusammenliegen.

Vergleichen wir damit eine Blattspur ganz an der Peripherie (Fig. 5. I), so gewährt sie ein wesentlich anderes Bild. Sie erscheint als eine bandförmige Zellgruppe, in welcher die Hydroiden sehr wenig hervor-

treten. Am auffallendsten ist

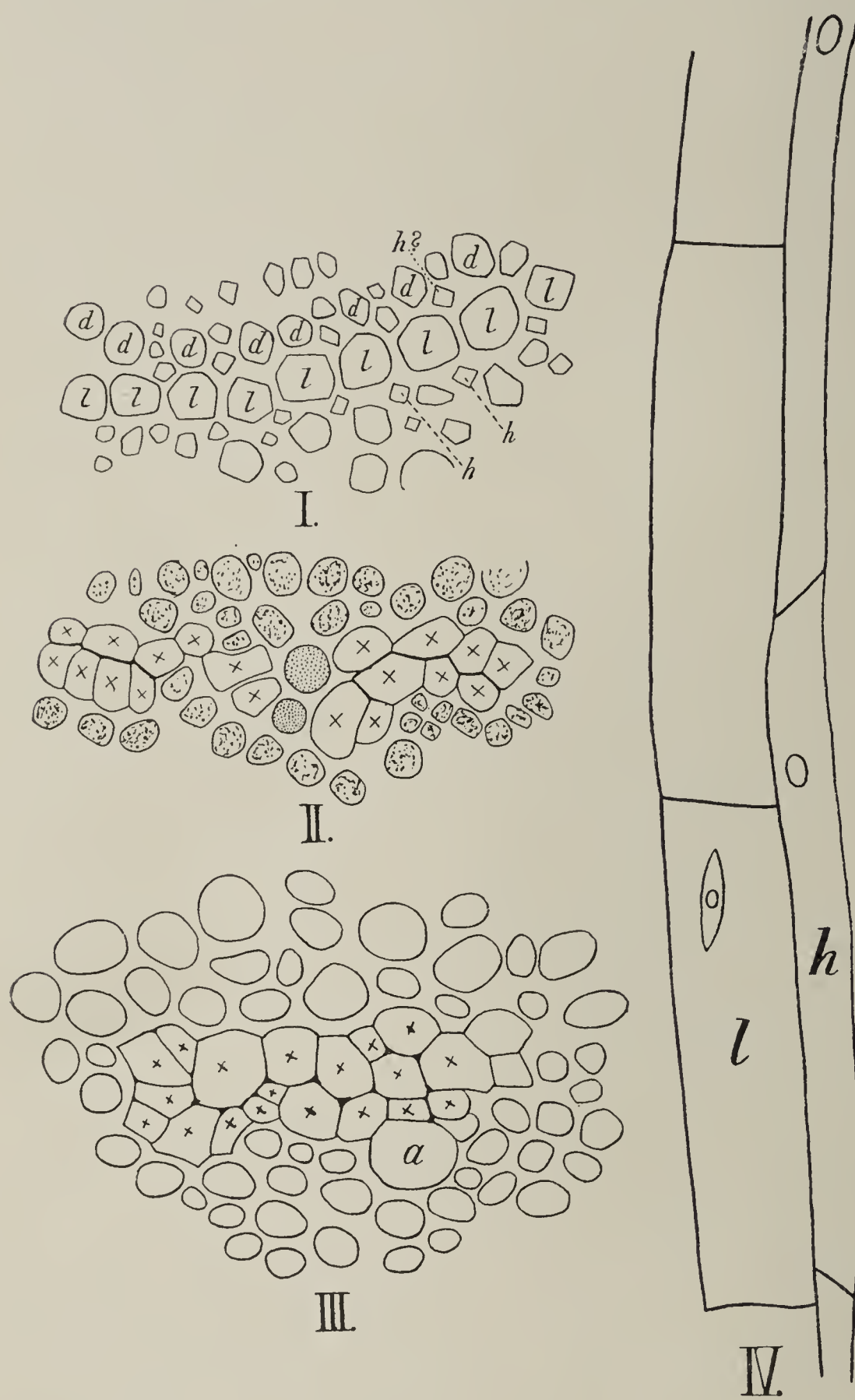


Fig. 5. *Dawsonia superba*. I—III Querschnitte durch Blattspuren stark vergr. Die Hydroiden teils mit *h*, teils durch Kreuze bezeichnet, IV. Längsschnitt durch den oberen Teil einer Blattspur, *l* „Leptoid“, *h* „Hydroid“, beide mit Protoplasma und Zellkernen versehen.

eine Reihe von etwa zehn großen Zellen, die den „Leptoiden“ ihrer Stellung und Gestalt nach entsprechen (Fig. 5, I *l*), reich an Inhalt

sind, aber auch Stärke führen, wenigstens im Stamm, im Blatte selbst sind sie oft stärkefrei. Sie haben helle Wände und ein annähernd quadratisches Lumen, parallel mit ihnen verlaufen andere vom Stammgewebe weniger scharf abgegrenzte, gleichfalls stärkeführende Zellen (in Figur mit *d d* bezeichnet). Die Hydroiden treten als kleine, zwischen die stärkeführenden Zellen eingestreute, übrigens plasmaführende und mit einem Zellkern versehene (vgl. Fig. 5, IV) Zellen (Fig. 5, I *h*) scheinbar auf beiden Seiten der mit *l* bezeichneten Zellen auf, indes habe ich nur bei den nach innen liegenden einen Übergang in zweifellose Hydroiden nachweisen können. Die äußeren Hydroiden treten durch ihre dicken, braunen Wände weniger scharf hervor, indes möchte ich doch auch sie für Hydroiden halten. Jedenfalls ist die Zahl der Hydroiden in der Blattspur eine größere als bei irgend einer anderen mir bekannten Polytrichacee, bei einigen Formen sinkt die Zahl der Hydroiden in der Blattspur auf drei herab. An weiter nach innen liegenden Blattspuren treten die stärkeführenden Zellen weniger hervor, sie bekommen dickere, braune Wände und ein kleines, mehr abgerundetes Lumen, nähern sich also in ihrer Beschaffenheit den Zellen der Stammrinde. Die Hydroiden dagegen vergrößern sich und treten durch ihre dünnen Wände und ihre Inhaltslosigkeit hervor. Namentlich an den beiden Enden des Blattspurdurchschnitts sieht man dann Hydroidengruppen, die in der Mitte noch durch einige stoffleitende Zellen getrennt sind (Fig. 5, II). Je näher die Blattspur dem Zentralzylinder kommt, desto mehr verschwinden die letzteren, und schließlich legt sich die nur noch aus Hydroiden bestehende Blattspur an Hydroiden des Zentralzylinders an. Es ist hier also besonders deutlich, daß die physiologisch gleichwertigen Zellen in Blattspur und Sproßachse miteinander in Verbindung treten.

Überblickt man die Wasserökonomie von Dawsonia, soweit sie sich nach dem anatomischen Bilde beurteilen läßt, so ist zunächst daran zu erinnern, daß, wie bei anderen Polytrichaceen, die Blattspuren sehr lange im Stengel verlaufen, ehe sie sich an den Zentralzylinder ansetzen. Ihre Hydroiden werden also, wenn sie gefüllt sind, verhältnismäßig ansehnliche Mengen Wassers enthalten, dieses kann sowohl nach dem Zentralzylinder, als nach dem Blatt hin abgegeben werden. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß auch vom Blatte her Wasser in den Stamm eintreten kann, und die Blätter haben ja einerseits in ihren Lamellen, andererseits in ihren langen, der Sproßachse anliegenden Scheiden Hohlräume, mittelst deren sie Wasser festhalten und aufnehmen können. Darin ist vielleicht der Unterschied des Baues der Blattspuren der Polytrichaceen gegenüber den Samenpflanzen begründet.

Bei diesen nehmen die Hydroiden (besonders deutlich bei den Monokotylen) im unteren Teil der Blattspur ab, bei *Dawsonia* nehmen sie zu.

Vergleicht man den Bau von *Dawsonia* mit dem von *Polytrichum*¹⁾, so tritt als Hauptunterschied hervor, daß im Zentralzylinder von *Dawsonia* außer den „Hydroiden“ noch andere Zellen vorhanden sind. Dem entspricht auch, daß die Hydroiden der Blattspuren hier nicht zu einem Ringe verschmelzen wie bei *Polytrichum*, sondern sich einzeln einzelnen Hydroidgruppen des Zentralzylinders ansetzen. Denkt man sich die Hydroidgruppen der innersten Blattspuren einander sehr genähert und betrachtet man das stärkereiche Gewebe in der Peripherie des Zentralzylinders als dem „Stärkering“ von *Polytrichum* entsprechend, so erhält man schon eine bedeutende Annäherung an den Bau des letzteren.

Die Frage, ob die *Dawsonia*-Struktur von der *Polytrichum*-Struktur abzuleiten sei, beantwortet Haberlandt bejahend. Er sagt (a. a. O. pag. 401): „Wenn sich, was zweifellos ist, die Gattung *Dawsonia* von einer schwächeren, *polytrichum*-ähnlichen Form herleitet, so fragt es sich nun, in welcher Weise die Umwandlung des Zylinders vor sich gegangen ist“; er meint ferner, daß bei *Dawsonia* die zugfesteste Konstruktion der unterirdischen Teile „lokalmechanischer Zwecke“ halber auch in den oberirdischen biegungsfesten Stammteilen beibehalten worden sei.

D. longiseta hat trotz ihrer geringen Größenverhältnisse im unteren Teil des Stämmchens denselben Bau wie *D. superba*, nur mit weniger massiger Ausbildung der einzelnen Gewebeformen. Im oberen Teile des Stämmchens, welches sehr bald zur Bildung von Archegonien schreitet, bietet der Querschnitt ein Bild dar, das mehr an das bei *Polytrichum* bekannte erinnert, zumal um den Zentralzylinder herum sich ein (nicht vollständiger) Ring von Zellen mit gebräunten Wänden findet. Indes besteht auch hier der Zentralzylinder nicht ausschließlich aus Hydroiden und es ist bekannt, daß auch sonst Änderungen in seinem Bau eintreten, wenn ein Sporogon sich entwickelt, so daß man meiner Ansicht nach *D. longiseta* nicht als Stütze für die oben angeführte Haberlandtsche Hypothese (die ihr Autor als zweifellos betrachtet) benutzen kann. Stellt man sich, wie Haberlandt, zunächst auf den teleologischen Standpunkt, so wird man die Struktur des Zen-

1) In der neuesten Besprechung der *Polytrichaceen*-Anatomie (v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, II, 1, pag. 22) sind die Gewebe irrtümlich bezeichnet. Der zentrale Hydroidenzylinder wird dort als „die mechanischen Elemente des Zentralstranges“ betrachtet, in den Blättern die „Leptoiden“ als „xylem-artige Elemente“ aufgeführt, während die kleinen Hydroiden ganz übersehen sind.

tralzylinders von *Dawsonia* nicht in erster Linie auf „lokalmechanische Zwecke“ zurückführen können. Denn wir sahen, daß die „mechanischen“ Zellen lebende, an der Stoffleitung beteiligte sind und fassen daher die Vergrößerung der Leitungsbahnen, welche durch das Vorhandensein dieser Zellen im Zentralzylinder gegeben ist, als das Primäre auf, die mechanische Bedeutung als das Sekundäre. Die bedeutende Größe, welche *D. superba* erreicht, ist meiner Ansicht nach durch die Ausbildung einer großen Zahl baustoffleitender und -speichernder Zellen ermöglicht worden. Diese Auffassung wird gefestigt durch das Verhalten anderer *Polytrichaceen*.

Wie *Haberlandt* gezeigt hat, treten im Zentralzylinder von *Catharinea undulata* die Hydroiden in unregelmäßigen Reihen auf, zwischen welchen englumige Leitparenchymzellen stehen, welche *Haberlandt* als dem Holzparenchym analog betrachtet. Dieses Leitparenchym findet sich aber in der Regel nur in den weiblichen Pflanzen, bei denen die Beziehung zur Ernährung des Sporogons ja auf der Hand liegt, nicht in den männlichen. Diesem Leitparenchym entsprechen offenbar, wie schon oben bemerkt, auch die sog. „Stereiden“ im Zentralzylinder von *Dawsonia*, die nebenbei auch noch eine mechanische Funktion haben.

Die mechanische Funktion der Zellen mit verdickten Wänden scheint mir bei den Moosen allzusehr in den Vordergrund gestellt worden zu sein. Käme sie wirklich ausschließlich in Betracht, so wären viele Moose geradezu verschwenderisch damit ausgestattet, jedenfalls nicht nach dem Prinzip, daß mit dem geringsten Materialaufwand die größte notwendige Festigkeit erzielt werden sollte. Abgesehen von der Bedeutung der Membranverdickungen als Schutz gegen Transpiration, Tierfraß etc. kommen gewiß noch andere Faktoren in Betracht¹⁾, die uns derzeit unbekannt sind, da unsere Kenntnis der Stoffwechsellerscheinungen und des inneren Aufbaus der Moose noch eine mangelhafte ist.

Was den Bau des Rhizoms von *Dawsonia* anbelangt, so stimmt er im wesentlichen mit dem anderer *Polypodiaceen* überein. Von diesen hat *Haberlandt* gezeigt, und *Tansley* und *Chick* haben das noch weiter betont, daß der anatomische Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der Wurzeln höherer Pflanzen aufweist, speziell was die Verteilung

1) Vgl. z. B. die Bemerkung in *Organographie*, pag. 362 über *Andreaea*. Auch bei den Niederblättern von *Pterobryella longifrons* (a. a. O. Fig. 242, 3) tritt besonders deutlich hervor, daß die sklerotische Beschaffenheit der Blattzellen nicht mechanisch in Betracht kommen kann. Wie hier die Zellhautverdickung eine schützende Funktion hat, so auch im Stämmchen, wo dazu noch die mechanische kommt.

der „mechanischen“ Zellen betrifft¹⁾. Es fehlen demgemäß im Dawsonia-rhizom (Fig. 6) die im Stämmchen so auffallenden Einrichtungen zur Herstellung der Biegefestigkeit. Das Rindengewebe ist viel weniger entwickelt als im Stamm. Der Zentralzylinder ist dreilappig, die Einbuchtungen entsprechen den drei Kanten des Rhizoms, an denen die Niederblätter inseriert sind. Die Dreilappigkeit des Zentralzylinders steht (was, wie mir scheint, nicht genügend hervorgehoben worden ist), mit

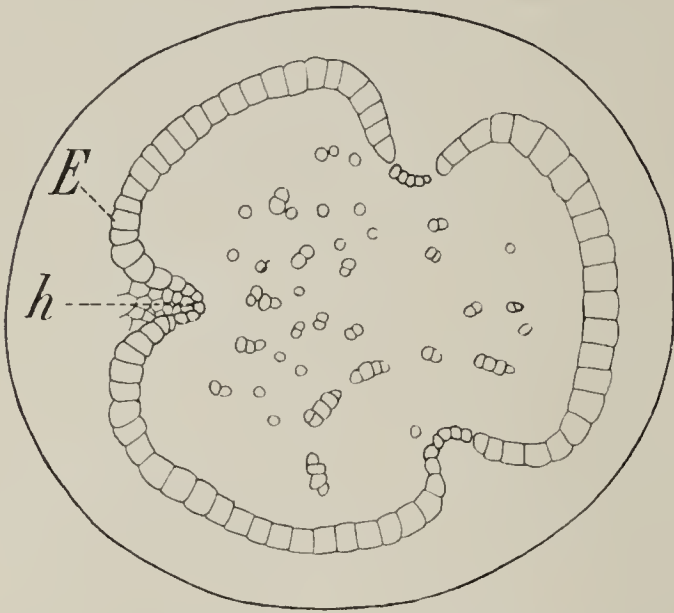


Fig. 6. Querschnitt durch das Rhizom von Dawsonia superba. Rinde im Verhältnis zum Zentralzylinder sehr wenig entwickelt. *E* Endodermis, *h* wahrscheinlich Hydroiden. Im Zentralzylinder sind die Hydroiden angedeutet.

der ursprünglich dreireihigen Blattstellung in Beziehung. Die Furchen des Zentralzylinders entsprechen den drei Blattrainen, hier verlaufen die Leitungsbahnen, welche den Rhizoiden Eiweißstoffe usw. zuführen, sie setzen sich nach oben an die Blattspuren an.

Die „Endodermis“, welche die drei Lappen des Zentralzylinders außen bedeckt, ist auch bei Dawsonia sehr deutlich, ihre Zellen sind gelegentlich auch durch perikline Wände geteilt und an den Stellen, an denen die Endodermis in den Furchen unterbrochen ist²⁾, sieht es aus, als ob durch Fächerung

der Endodermiszellen eine Vermehrung des sonst spärlich ausgebildeten Rindengewebes eingetreten wäre (Fig. 7). Daß die Reduktion des Rindengewebes in kausaler Beziehung steht zu der Reduktion der

1) Vgl. die Anmerkung auf pag. 13. Es ist klar, daß im Rhizom der Schutz gegen Wasserverdunstung wegfallen kann, der im Stämmchen durch die stark verdickten äußeren Zellen ähnlich wie bei Holzpflanzen durch den Peridermmantel ausgeübt wird. — Wenn Tansley und Chick dünnwandige lebende Zellen, welche den „central strand“ umgeben, als „Pericykel“ bezeichnen, so ist das, wie mir scheint, eine rein topographische Nomenklatur; der Pericykel ist in den Wurzeln höherer Pflanzen doch nicht nur durch seine Lage, sondern auch durch die Fähigkeit zu Neubildungen ausgezeichnet, welche dem als „Pericykel“ bezeichneten Gewebe des Polytrichumrhizoms durchaus fehlt. Es fehlt ferner an einer Übereinstimmung zwischen der Lage der „Hydroiden“ und der der Gefäße resp. Tracheiden in einer triarchen Wurzeln und in Ähnlichkeit ist, wie im Text angeführt, vor allem auch die dreireihige Blattstellung bedingt.

2) Man findet hier meist eine nach außen konkave Reihe braunwandiger Zellen, welche wohl als mit den Blattspuren in Verbindung stehende Hydroiden zu betrachten sind (*h* Fig. 6).

Blattbildung, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. Damit aber ist auch eine Reduktion der sonst in der Rinde verlaufenden Leitungsbahnen gegeben. Die Tatsache, daß die „mechanischen“ Bestandteile im Rhizom im Zentralzylinder auftreten, führen *Haberlandt* und seine Nachfolger darauf zurück, daß die Rhizome nicht auf Biegungs-

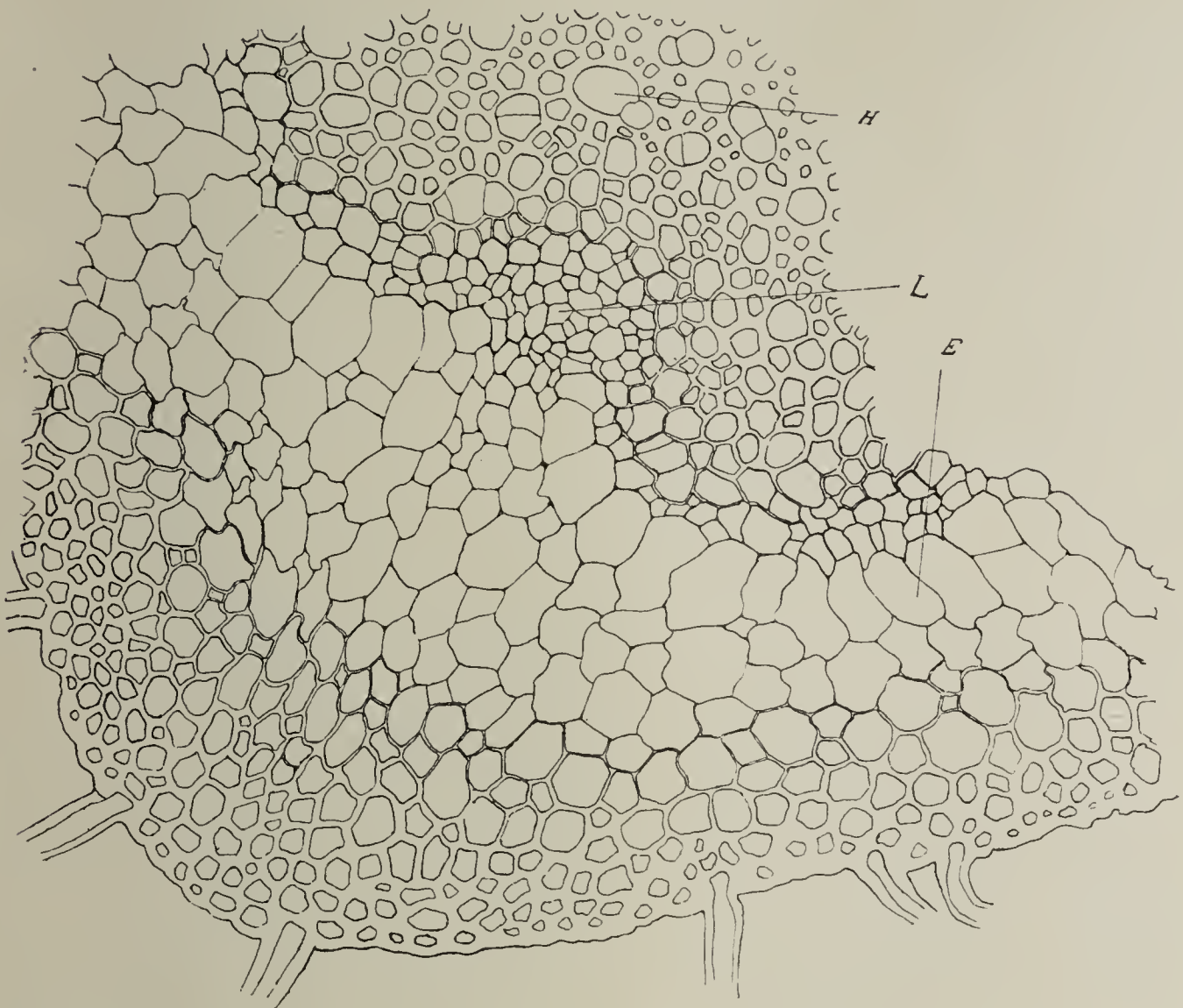


Fig. 7. *Dawsonia superba*. Querschnitt durch einen Teil des Rhizoms weiter oben geführt, als der in Fig. 6 abgebildete und stärker vergrößert.

sondern auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen seien. Das letztere ist gewiß richtig. Aber primär ist die Funktion der „mechanischen“ Zellen auch hier eine stoffleitende. Der Zentralzylinder führt dem wachsenden Ende des Rhizoms, so lange dieses noch keine Laubblätter entwickelt hat, wenigstens einen Teil der nötigen Baustoffe zu¹⁾, ebenso wie dies bei *Dawsonia* auch in den Laubsprossen der Fall ist. Später ist die Funktion dieser Zellen dann auch eine mechanische.

1) Ich fand lebenden Inhalt mit Stärkekörnern in den Zellen des Zentralzylinders von *Polytrichum* (mit Ausnahme der Hydroiden), welche dem Anschein nach schon ihre definitive Wandverdickung besaßen. Am meisten Stärke findet sich in dem innern Teile der Einbuchtungen des Zylinders.

Wir gewinnen so, wie mir scheint, eine einheitlichere Auffassung des in vielen Beziehungen so merkwürdigen Baues des Polytrichaceenstämmchens, als wenn wir, wie bisher, einseitig die mechanischen Leistungen in den Vordergrund stellen. Will man phylogenetische Hypothesen aufstellen, so kann man annehmen, daß ursprünglich alle Polytrichaceen einen aus Hydroiden und Leitparenchym (mit später verdickten Wänden) zusammengesetzten Zentralzylinder besessen haben, wie er jetzt noch im Stämmchen von *Dawsonia superba* und (teilweise) von *Catharinea*, sowie im Rhizom von *Polytrichum* auftritt. Auch wo wie bei *Pygonatum aloides* der im Boden steckende Teil sehr kurz bleibt, hat er dieselbe Struktur, später findet im basalen Teil des Stämmchens hier eine un-
gemein starke Verdickung auch der Hydroidenzellwände statt (Fig. 8), so daß auch hier deutlich hervortritt, daß ein und dieselbe Zellform verschiedenen Funktionen angepaßt sein kann. Bei den meisten Poly-

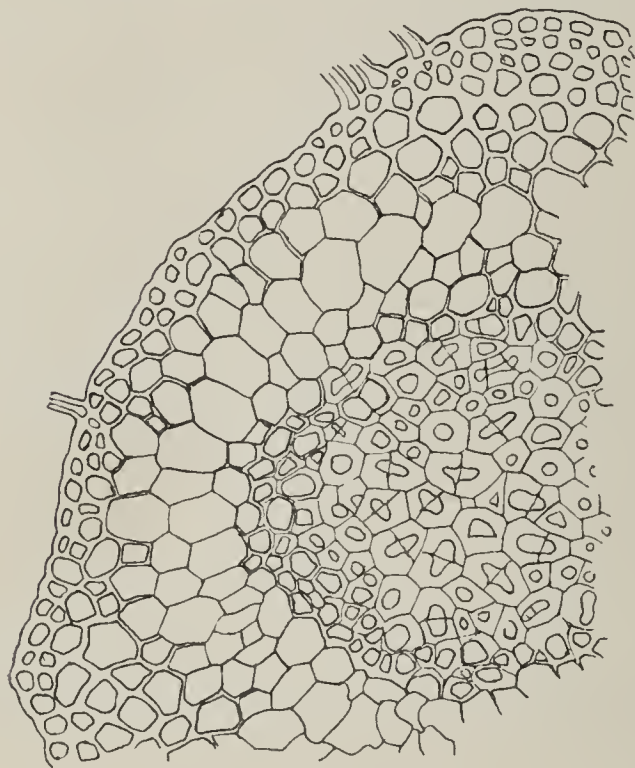


Fig. 8. *Pogonatum aloides*. Querschnitt durch den unteren Teil des Stämmchens, Hydroiden des Zentralzylinders mit stark verdickten Wänden.

trichaceen wäre dann eine Sonderung der Leitungsbahnen eingetreten, vielleicht in Verbindung damit, daß durch die Lamellenbildung auf den Blättern die Assimilationstätigkeit und die Entwicklung des Rindengewebes (das jetzt die Baustoffleitung übernimmt) sich vergrößerte. *Dawsonia superba* aber hätte den ursprünglichen Bautypus beibehalten und dadurch (da auch im Zentralzylinder außer den Hydroiden noch baustoffleitende Gewebe sich finden) die Möglichkeit erhalten, so bedeutende Dimensionen zu erreichen.

Derartige phylogenetische Spekulationen sind natürlich unsichere Vermutungen, aber sie scheinen mir immerhin noch besser begründet, als *Haberlands* Ableitung der *Dawsonia*- von einer *Polytrichum*struktur. Aber auch die teleologische „Erklärung“ der Verschiedenheit des Baues des Rhizoms und der oberen Sproßachse bei *Polytrichum* ist, wie oben hervorgehoben, keine befriedigende, namentlich nicht die Hervorhebung der Tatsache, daß diese darauf zurückzuführen sei, daß das Rhizom zugfest, die Sproßachse biegungsfest gebaut sein muß. Wäre diese Beziehung ausschlaggebend, so sollte man erwarten, daß auch andere mit einem Rhizom versehene Moose ähnliche Differenzen aufweisen würden.

Hypopterygium filiculaeforme besitzt, wie der Artnamen besagt, einem feinzerteilten Farnblatt ähnliche oberirdische Sproßsysteme, die aus einem kriechenden Rhizom entspringen. Die Sproßachse, welche einem Blattstiel gleicht, hat unterhalb der 2—3 äußersten Rindenschichten, welche ziemlich dünnwandig sind, einen mehrschichtigen Ring aus Zellen mit stark verdickten, braungefärbten Zellen, den wir als „Steifungsring“ betrachten können. Im Rhizom — das wohl ebenso auf Zug in Anspruch genommen werden wird, wie das von *Polytrichum* — ist aber nicht etwa zentral gelagertes „mechanisches“ Gewebe vorhanden. Dieses hat vielmehr dieselbe Lagerung wie im oberen Teil der Sproßachse, nur ist es weniger ausgebildet, was auch für die anderen Gewebe zutrifft. Ähnlich wie hier ist auch im *Polytrichaceen*rhizom der hier vertretenen Ansicht nach die Gewebegliederung auf einer primitiveren Stufe stehen geblieben und *Dawsonia superba* hat diesen weniger differenzierten, primitiveren Charakter auch in den oberirdischen Sproßachsen beibehalten. Wir werden sehen, daß dasselbe auch für einen andern wichtigen Charakter dieser Gattung gilt, für das Peristom. Für den anatomischen Bau aber besteht der primitivere Typus in Folgendem.

1. Die Sonderung der Gewebeformen ist eine weniger scharfe als bei *Polytrichum*, speziell der Unterschied zwischen Leptoïden und stärkeführenden Parenchymzellen.

2. Die Verteilung resp. Sonderung der Gewebe ist nicht so weit fortgeschritten wie dort, es sind Hydroiden und andere Zellen im Zentralzylinder vereinigt, und in dessen Umgebung ist die Sonderung, welche bei *Polytrichum* eintritt, höchstens andeutungsweise erkennbar.

Über die Blattanatomie sei hier nur wenig bemerkt. Seit lange ist bekannt, daß die *Dawsoniablätter* ganz ähnliche Lamellen haben, wie fast alle anderen *Polytrichaceen*, dagegen scheint die Beziehung des Baues der Lamellen zu den Lebensbedingungen nicht näher untersucht worden zu sein. Die beiden untersuchten Arten stimmen im Bau der Lamellen zwar der Hauptsache nach überein. Aber es scheint mir von Interesse, hervorzuheben, daß *D. longiseta* (Fig. 9), welche trockenere

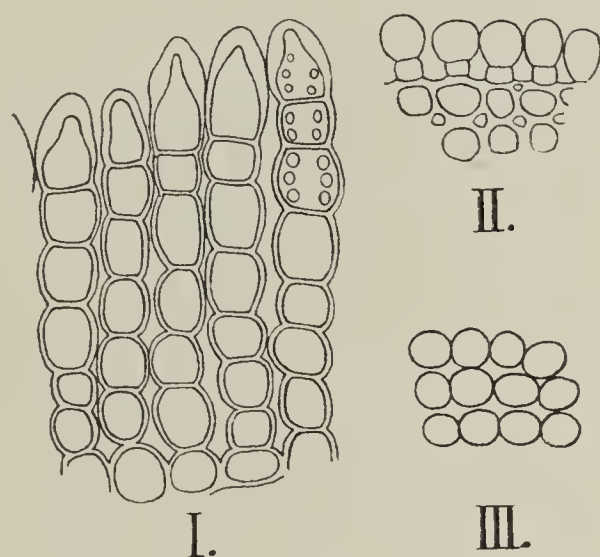


Fig. 9. *Dawsonia longiseta*. I. Querschnitt durch die Lamellen der Blattfläche. II. Querschnitt durch den basalen Teil des Blattes, Lamellen auf zwei, teilweise eine einzige Zelle reduziert. III. Querschnitt durch die Lamellen, welcher ihre dichte Stellung zeigt.

Standorte bewohnt als *D. superba*, von dieser im Bau der Lamellen doch etwas abweicht. Einmal nämlich sind die Lamellen dichter gestellt, sie werden also das einmal kapillar aufgenommene Wasser auch gegen Verdunstung länger schützen, und dann ist bei ihnen eine Erscheinung schärfer ausgeprägt als bei *D. superba*, welche sich auch bei den Lamellen einiger anderer Polytrichaceen findet. Die Tatsache nämlich, daß die äußersten Zellen der Lamellen in Bau und Gestalt von den anderen abweichen und eine Art Epidermis bilden, wobei ein seitlicher Zusammenhang zwischen den einzelnen Längsreihen aber selbstverständlich nicht besteht. Die äußersten Zellen sind nicht nur größer als die übrigen, sie haben auch eine andere Wand und einen anderen Inhalt. Die Zellwand ist, namentlich an der freien Außenseite, stark verdickt (Fig. 9, I), und die Chlorophyllkörper sind kleiner und blasser grün als in den untenliegenden Zellen, eine Annäherung an die Beschaffenheit der Epidermis höherer Pflanzen, die ohne weiteres einleuchtend ist und ihr Gegenstück bei manchen Marchantiaceen und Ricciaceen findet. Ebenso ist klar, daß die verdickten Außenzellen der Lamellen, welche namentlich bei Wasserverlust des Blattes sich dicht zusammenschließen, ein schützendes Dach bilden, welches die Verdunstung des von den Lamellen festgehaltenen Wassers und die Transpiration verzögert.

Bei *D. superba* sind diese Eigenschaften der Endzellen weniger hervortretend, namentlich was den Inhalt der Endzellen anbelangt, ent-

sprechend den meist feuchteren Standorten, welche diese Art bewohnt.

Gegen das untere Ende des Blattes hin nimmt die Höhe der Lamellen sehr ab. Die Endzellen verändern ihre Gestalt und verlieren ihren Chlorophyllgehalt. Hier dienen die Lamellen offenbar nur noch zum Festhalten von Wasser (Fig. 9, II).

Eine andere erwähnenswerte Eigentümlichkeit der Blätter von *D. superba* ist, daß sie schleimabsondernde Zellreihen, wie sie bei

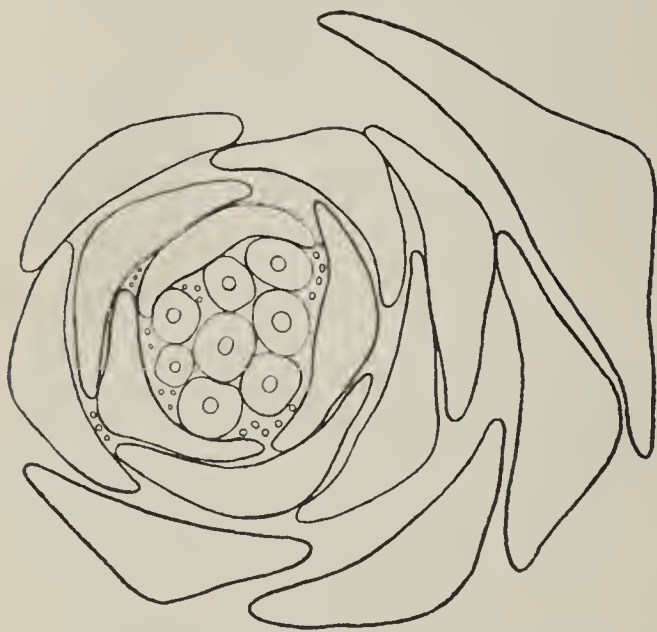


Fig. 10. *Dawsonia superba*. Querschnitt durch einen Archegonienstand.

anderen Moosen nur in den Blattachseln sich finden, auch auf der Basis der Blattfläche besitzen. Die Schleimabsonderung, welche für diese „Haare“ bei anderen Moosen nicht überall mit Sicherheit nachgewiesen ist, ist gerade bei *D. superba* besonders deutlich. Auf ihre Be-

deutung wird bei einem der weiterhin zu besprechenden Lebermoose kurz einzugehen sein.

Der Bau der männlichen und weiblichen Blüten stimmt, soweit er untersucht werden konnte, mit dem der übrigen Polytrichaceen überein (vgl. z. B. den Querschnitt durch eine weibliche Blüte, Fig. 10). Erwähnenswert ist die Gestaltung der „Paraphysen“. Bei Polytrichum sind die Paraphysen bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht wie sonst Zellreihen, sondern Zellflächen darstellen, welche nicht selten eine zweischneidige Scheitelzelle besitzen. Die Paraphysen von Dawsonia sind entweder einfache Zellreihen, oder sie zeigen einige Längsteilungen in ihren Zellen (Fig. 11), nehmen also eine Mittelstellung zwischen denen von Polytrichum und denen anderer Moose ein, auch war an den Paraphysen der weiblichen Blüte deutlich Schleimabsonderung zu bemerken, wie sie, wie oben bemerkt, bei den blattachselständigen „Haaren“ anderer Laubmoose nachgewiesen ist, mit den Paraphysen sind diese „Haare“ zweifelsohne homolog.

An der Kapsel ist auffallend die äußere Gestalt und die Beschaffenheit des Peristoms.

Dawsonia gehört bekanntlich zu den wenig zahlreichen Moosen, deren Kapsel ausgesprochen dorsiventral ist. Ursprünglich ist die Kapsel aufrecht (Fig. 1) und annähernd radiär gebaut (Fig. 12, 1), später flacht sie sich auf einer Seite ab und biegt sich schließlich annähernd rechtwinklig zur Seta um, wobei die flache, später konkav werdende Seite nach oben gekehrt ist (vgl. Fig. 1, III). Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die flache Seite, wenn Wassertropfen auf sie fallen, ebenso als Blasebalg wirkt, wie ich dies früher für Buxbaumiaceen beschrieben habe¹⁾. Überhaupt veranlaßt jede Erschütterung der Kapsel ein Herausfliegen eines Teiles der sehr kleinen und zahlreichen Sporen, und es ist klar, daß diese Erschütterung durch die Horizontalstellung der Kapsel begünstigt wird.

Ganz analoge Kapselform findet sich bei Lyellia, aber auch andere Polytrichaceen zeigen Annäherung an die dorsiventrale Ausbildung, so z. B. Polytr. australe, welches ich in Tasmanien sammelte, weniger ausgesprochen auch einige europäische Formen mit horizontaler



Fig. 11. Dawsonia superba. Paraphyse einer männlichen Blüte.

1) Goebel, Über Sporenausstreung durch Regentropfen. Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 481.

Kapsel. Die Habitusähnlichkeit der Dawsoniakapsel mit der der Buxbaumiaceen ist öfters hervorgehoben worden, ein Querschnitt durch eine Dawsoniakapsel mittlerer Entwicklung (Fig. 12, 4) zeigt aber sofort die für die meisten Polytrichaceen charakteristische starke Faltung des Sporensackes, welche erlaubt eine noch viel größere Menge von Sporen hervorzubringen, als dies ohnehin schon durch die Kapselgröße ermöglicht ist.

Ebenso ist die Beschaffenheit der Calyptra im wesentlichen mit der bei Polytrichum übereinstimmend, hier wie dort findet sich ein Haarfilz, dessen Bau bei Dawsonia ein eigentümlicher ist.

Er wurde von R. Brown ursprünglich als „äußere Calyptra“ betrachtet und folgendermaßen beschrieben: „Calyptra duplex: exterior constans pilis intertextis dimidio inferiore tenui flexuoso pallido ramuloso

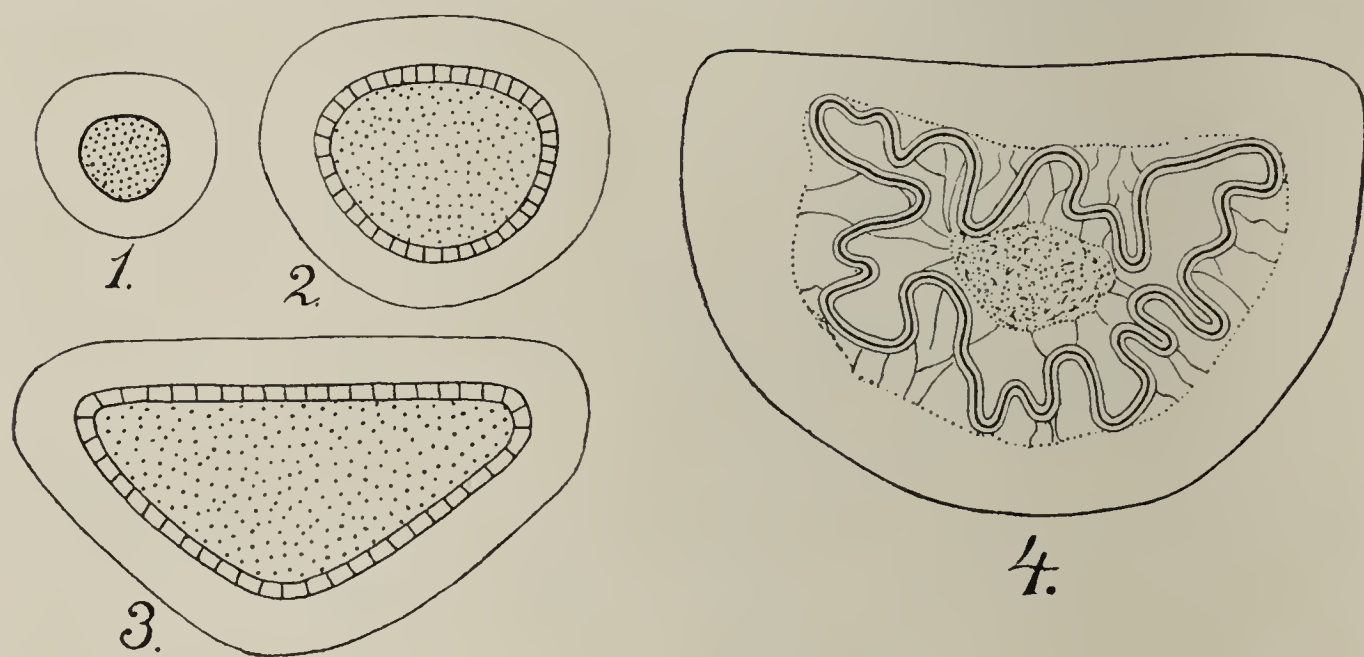


Fig. 12. Dawsonia superba. Kapselquerschnitte verschiedenen Alters, die Columella ist punktiert, 4 ist schwächer vergrößert als 1—3 und zeigt die starke Faltung des Sporensacks.

edentulo, superiore ferrugineo stricto denticulato“ (Misc. Works I, p. 349). In der Abhandlung über Lyellia, Leptostomum und Buxbaumia (Misc. Works II, pag. 337) bezeichnet er die äußere oder unechte Calyptra als „formed of densely matted hairs originating from the vaginula and the apex of the inner cucullate calyptra“. Später scheint die Calyptra von Dawsonia nicht mehr anatomisch untersucht worden zu sein. Über die von Polytrichum juniperinum liegen Angaben von Firtsch¹⁾ vor, die hier zum Vergleich herangezogen werden mögen.

Die „Haare“ der Calyptra sind nach ihm verzweigte Zellreihen, welche eine Länge von 8—10 mm erreichen. Sie haben stark verdickte

1) Firtsch, Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum. Ber. der D. botan. Gesellsch. 1883, Bd. I, p. 95.

Längswände, und häufig schiefgestellte, unverdickt bleibende Querwände. Die oberen bilden ein nach aufwärts gerichtetes, die Spitze der Calyptra schützendes Zeltdach; die nach unten hängenden sind durch Verschlingung ihrer Seitenzweige zu einem Filzwerk verbunden (Fig. 13), wie schon von R. Brown angedeutet worden war.

Bei anderer Gelegenheit¹⁾ habe ich zweierlei hervorgehoben. Einmal, daß die Bezeichnung der aus der Calyptra vieler Polytrichaceen und Orthotrichaceen entspringenden Gebilde als „Haare“ oder „Trichome“ (Firtsch) einer rein äußerlichen Habitusähnlichkeit mit den Haargebilden höherer Pflanzen entsprungen sei — ähnlich wie man im gewöhnlichen Leben unterirdische Sprosse als Wurzeln betrachtet — und sodann, daß diese von mir als Protonema-bildungen betrachteten Organe nicht nur im fertigen Zustand als Schutz gegen Austrocknung usw. in Betracht kommen, sondern auch im Jugendzustand dem befruchteten Archegonium als wasserabsorbierende Organe dienen, eine Funktion, die um so mehr in Betracht kommt, als die meisten Polytrichaceen an zeitweilig trockenen Standorten leben, die hygrophilen Formen, wie *Catharinea*, haben bekanntlich den Haarfilz äußerst reduziert, wenn er auch nicht — wie der Gattungsname *Atrichum* erwarten ließe — ganz fehlt.

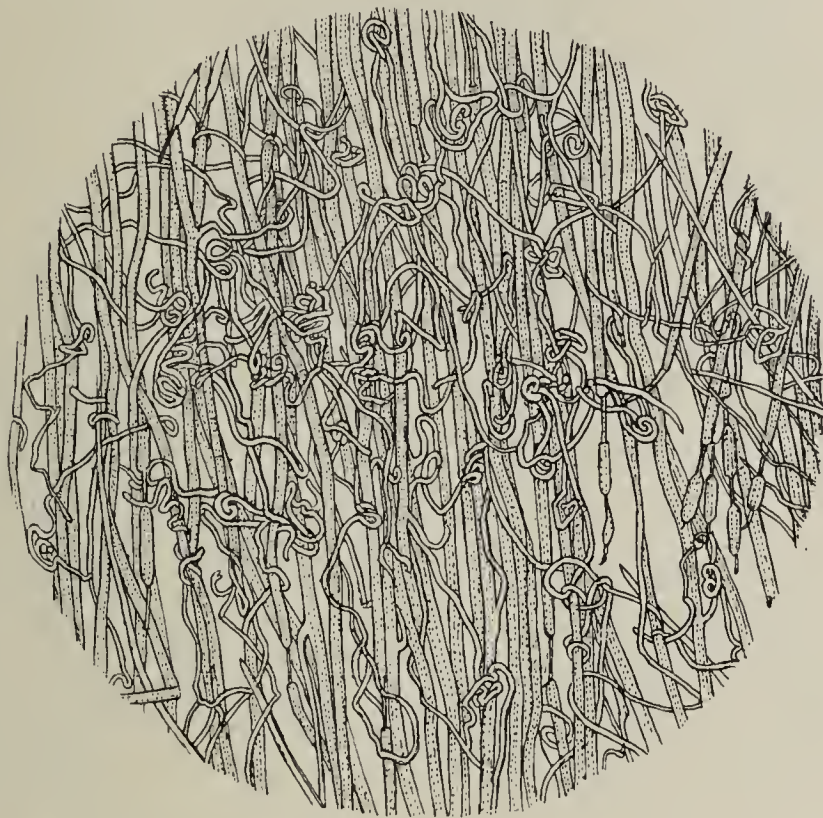


Fig. 13. *Dawsonia superba*. Stück des Calyptra-filzes in Flächenansicht, vergr.

Auch die *Dawsonia*-Calyptra zeigt einen kürzeren oberen, als aufwärts gerichteter Schopf ausgebildeten, und einen längeren unteren Teil. An diesem lassen sich zweierlei Bestandteile deutlich unterscheiden, braune dicke Stränge, die das Rahmenwerk des Haarfilzes bilden (Fig. 13), und hellere Fäden, welche locker dazwischen verlaufen, vielfach eingerollt, teilweise auch um andere Fäden herumgeschlungen sind. Firtsch hat bei *Polytrichum* diesen Auszweigungen „Rankennatur“ zugeschrieben, indes wissen wir nicht, ob sie wirklich wie Ranken für Kontaktreize

1) Organographie, p. 372.

empfindlich sind. Sollte dies der Fall sein, so könnte man auch die — von Firtsch für *Polytrichum* nicht erwähnte — Einrollung der freien Enden mit der Einrollung von Ranken, welche eine Stütze nicht gefaßt haben, vergleichen. Indes möchte ich die Funktion dieser Calyptrabestandteile nicht wie Firtsch allein in der Herstellung der Festigkeit (des Zusammenhaltens) des Filzes, sondern auch in der Ausfüllung der Zwischenräume zwischen den Rahmenstäben suchen. Diese sind bei *Dawsonia* im Gegensatz gegen *Polytrichum* Zellkörper nicht Zellfäden, es mag dadurch der Schutz, den der Haarfilz gegen Austrocknung genießt, verstärkt werden.

Die auffallendste Eigentümlichkeit von *Dawsonia* bildet der Bau des Peristoms. Es ist lehrreich, die Geschichte unserer Kenntnis dieses Organes zu verfolgen, weil sie zeigt, wie zähe oft ein Irrtum eines bedeutenden Forschers von seinen Nachfolgern festgehalten wird.

Eigentümlich ist bekanntlich, daß das Peristom hier aus einer großen Anzahl pinselförmig zusammenstehender, weißer Fasern besteht, welche bei Befeuchtung zusammenkleben, wenn sie trocken sind, die kleinen Sporen allmählich herausfallen lassen. Es fragt sich nun, wo dies eigentümliche Peristom entspringt und wie es gebaut ist.

Die erste Beschreibung ist die von dem Autor der Gattung, von R. Brown¹⁾ gegebene. Sie lautet: „peristomium penicillatum, ciliis numerosissimis capillaribus rectis aequalibus e capsulae parietibus columellaque (!) ortis“. Er hebt ferner hervor, daß die Gattung mit *Polytrichum* nahe verwandt sei, in der Kapselgestaltung an *Buxbaumia* erinnere, aber durch das Peristom „longe ab omnibus diversissimus“ sei, und erläutert dies dahin, daß von den zahlreichen Cilien, welche das Peristom bilden, und welche ungegliedert seien, die meisten aus der Kapselwand ihren Ursprung nehmen, „centralibus (circiter 50) columellam terminantibus“. Darin würde allerdings eine tiefgreifende Verschiedenheit von allen anderen Moosen liegen, und R. Brown betont ferner, daß zwischen der Struktur des *Polytrichum*peristoms und der des *Dawsonia*peristoms sehr wenig Ähnlichkeit vorhanden zu sein scheine.

Die Abbildung R. Browns, welche den Ursprung des zentralen Peristomteiles aus der Columella erläutern soll (a. a. O. Bd. XI, 9) gebe ich in Fig. 14, II wieder. Sie zeigt eine aus der Kapsel herauspräparierte Columella „ciliis suis terminata“. Wie dies Bild zustande gekommen ist, wird unten zu erörtern sein. Die Angabe des be-

1) R. Brown, Some observations on the part of fructification in Mosses. Transactions of the Linnean Society, Vol. V, pag. 312–324, 1811 (The miscellaneous works, I, pag. 348).

rühmten Forschers ist dann von fast allen folgenden Bryologen übernommen worden, obwohl sie, wie unten gezeigt werden soll, irrtümlich ist. So gibt Hooker¹⁾ eine Abbildung, welche ich gleichfalls wiedergegeben habe (Fig. 14, I). Sie stellt eine der Länge nach aufgeschlitzte Kapsel von *D. polytrichoides* dar, welche zeigen soll, daß das „peristomium penicillatum, densum, album, e margine capsulae apiceque columellae ortum“ sei; auch Hooker kennt kein Moos, dessen Peristom er mit dem von *Dawsonia* vergleichen könnte.

Mehr Beachtung als sie — abgesehen von Bridel — fanden, hätten die Angaben von Schwaegrichen²⁾ verdient, die um so höher zu schätzen sind, als ihm nur eine einzige Kapsel zur Zergliederung zur Verfügung stand. Er sagt, daß das Peristom einer ringförmigen Protuberanz der inneren Kapselwand aufsitze — dieser Ring bestehe „e duplici membrana ad basin cohaerente . . . deinde dividitur in parietem exteriorem et interiorem ab invicem secedentes“. Er hat freilich die Folgerung, daß keine Columellacilien vorhanden seien, nicht ausdrücklich gezogen — dies geschah später durch Bridel — hat aber zwischen der Columella und der Spitze den Deckel einer „processus filiformis“ gesehen, den er als Analogon des Epiphragmas betrachtet. Auch erörtert er die Frage, wie das *Dawsonia*-peristom mit dem *Polytrichum*-peristom zusammenhänge. Er nimmt letzteres als Ausgangspunkt und sagt: *Polytrichi typus ita commutatur: dentes peristomii qui e cellularum angustarum seriebus pluribus constant, abeunt in lacinias lineares angustissimas et longissimas in Dawsonia*.

Der einzige, der später es wagte, der Autorität R. Browns zu widersprechen, war Bridel³⁾. Er gründete seine Auffassung von *Dawsonia* nicht auf eigene Untersuchungen, sondern auf die angeführten Beobachtungen Schwaegrichens. Er sagt: „Ut ut paradoxa in hac stirpe peristomii indolis in columella sese modo singulari exserens videatur, nihil tamen prorsus insoliti habet, si reputamus, ut es optimis Schwaegrichenii observationibus elucet, cilia quae vulgo e columella

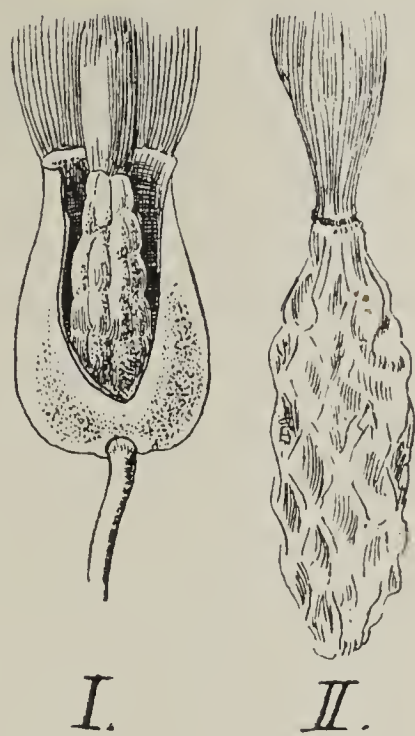


Fig. 14. *D. polytrichoides*.
I Aufgeschlitzte Kapsel
nach Hooker; II Columella
mit Cilien nach R.
Brown.

1) Musci exotici, 1820, Tab. CLXII.

2) In Hedwig, Species muscorum fondosorum, Suppl. 2, II, 1824, pag. 176.

3) S. E. a Bridel-Brideri, Bryologia universa 1827, II, pag. 159.

orta dicuntur, nullatenus ei, sed annulo adnata esse intra cuius lumen columellae ipsius fastigium paululum assurgit, qui annulus primordio cum protuberantia annulari parietis interni connatus videtur, serius autem ab eo solvitur, vestigiis forte status pristini adhuc residuis. unde cilia, partim in thecae pariete interiore, partim in annulo columellam coërcente cernuntur. Haec tamen potius auguramur quam pro vero certoque habere possimus, cum nobis structuram illam mirabilem investigandi nondum copia facta fuerit.“ Er meint also, daß vielleicht die scheinbar der Columella entspringenden Cilien nur an einem ringförmigen Vorsprung der Sporogonwand befestigt seien, der mit der Insertionszone der äußeren Cilien anfangs zusammenhänge, später aber sich (zusammen mit der Columella) ablöse, damit wäre die „structura mirabilis“ des Peristoms der Hauptsache nach auf den gewöhnlichen Moostypus zurückgeführt. Aber Bridels scharfsinnige und im wesentlichen richtige Hypothese konnte gegen R. Browns Autorität nicht aufkommen, zumal R. Browns Bridels Zweifel kurz mit dem Satze abwies¹⁾ „The correctness of this account of Dawsonia, especially as to the origin of the peristomium and the nature of the supposed columella has been questioned by some of those authors, who have since adopted the genus. From a careful re-examination, however, I find no reason to alter in any respect the generic character formerly given.“ Und so sehen wir auch die Autoren, welche sich später über das Dawsoniaperistom ausgesprochen haben, ganz R. Browns Angaben folgen; die Seltenheit des Materials hat wohl dazu beigetragen, daß die wenigsten eigene Untersuchungen vornahmen, die aber, welche dies taten, waren durch die Autorität R. Browns voreingenommen.

Schimper²⁾ weist, diesem folgend, Dawsonia eine Sonderstellung an. Er sagt (a. a. O. pag. 75): „Dans le Dawsonia seul (Pl. IX, fig. 16) le sac intérieur se prolonge aussi en cils, de même que la columelle, de sorte que cette mousse peut être considérée comme munie d'un peristome quadruple et par cela même comme la mousse la plus parfaite sous le rapport du péristome, comme elle l'est en effet déjà sans le rapport de ses autres organes.“ Keiner dieser Sätze des hochverdienten Bryologen kann aber als begründet bezeichnet werden; bezüglich des anatomischen Baues wurde oben zu zeigen versucht, daß er im Grunde einfacher ist als der der Polytrichumarten und die Anschauung, daß ein vierfaches Peristom vorhanden sei, ist gleichfalls nicht haltbar.

1) Characters and description of Lyellia, works II, pag. 331.

2) Recherches sur les mousses, Straßburg 1848.

Philibert hat in seinen „Études sur le peristome¹⁾“ auch die Dawsonieen behandelt. Er sagt von den Peristomzähnen „ils paraissent simples et continus dans toute leur étendue, sans aucune trace de cloisons²⁾“. Mit Polytrichum verglichen, scheinen ihm die Verschiedenheiten größer zu sein als die Übereinstimmung, man könne sich zwar das Dawsoniaperistom vorstellen als aus dem Polytrichumperistom hervorgegangen, dadurch, daß die Zellen, welche die Zähne des Polytrichumperistoms bilden, sich von einander trennen und riesig heranwachsen³⁾, aber wahrscheinlicher sei es, daß Dawsonia einen primitiveren Typus darstelle als Polytrichum. Im Anschluß an R. Brown hebt er dann hervor: „que les filaments capillaires des Dawsonia ne partent pas seulement de la couronne, il y en a aussi qui naissent de la columelle. C'est une analogie de plus entre cette structure et celle des Tetraphis“ Diese Analogie läßt sich aber nicht aufrecht erhalten. Bei Tetraphis ist, wie früher⁴⁾ hervorgehoben, die zur Bildung der verdickten Teile der Peristomzähne verwendete Zellschicht die innerste des Amphitheciums, welche auch sonst das Peristom liefert. Die Columella ist an der Bildung der Peristomzähne nur insofern beteiligt, als sie an diesen hängen bleibt und sich in vier Teile spaltet. Auch der verdienstvolle⁵⁾ Bryologe C. Müller steht in seinem posthum erschienenen Buche „Genera muscorum frondosorum noch ganz auf R. Browns Standpunkt, indem er (a. a. O. pag. 162) sagt: „Mundbesatz einfach, pinselförmig über den Fruchtmund herausragend, hell, aus zahlreichen haarartigen und aufrechten, ungegliederten, am Grunde flachen, nach der Spitze zu in einen Zylinder gerollten, pallisadenartigen Zähnchen gebildet, von denen die einen aus der inneren Wand, die anderen aus dem Säulchen entspringen.“

In meiner Abhandlung „Über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen⁶⁾“ wurde auch (pag. 483) auf Dawsonia eingegangen und nachgewiesen, daß die Dawsoniaperistomzähne nicht, wie die früheren Autoren angenommen hatten, einzellig sind. Die Angabe, daß ein Teil des Peristoms aus der Columella entspringe, wurde schon auf Grund der damals an spärlichem getrocknetem Material angestellten Untersuchungen,

1) Revue bryologique, 16^e année, 1889, pag. 8.

2) Sperrung von mir. G.

3) Was eine Wiederholung der Schwaegrichenschen Ansicht ist.

4) Organographie, p. 383.

5) Nicht zu verwechseln mit dem gleichnamigen Bearbeiter des allgemeinen Teiles der Moose in den Nat. Pflanzenfamilien.

6) Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 459 ff.

bezweifelt und das Peristom auch hier dem Amphithecium zugeschrieben. In der „Organographie“ wurde auf Grund der Untersuchung frischen Materials kurz auf die Entwicklung des Peristoms hingewiesen, sowie auf den Zusammenhang zwischen Gestalt der Kapsel und Sporenausstreuerung.

Das dort kurz Mitgeteilte soll hier ausführlicher dargestellt werden.

Betrachten wir zunächst die einzelnen Peristomzähne, so ist leicht nachzuweisen, daß sie nicht, wie alle die oben angeführten Autoren an-

nehmen, einfach, sondern gegliedert sind. Die Querwände sind bald mehr, bald minder schief gestellt (Fig. 15), die Außenwände dick und meist fein gekörnelt. Die Peristomzähne sind teils einzelne Zellreihen, teils Bündel von solchen, was durch die Entwicklungsgeschichte näher erläutert wird. Sie sind nicht gerade, sondern gedreht, eine Erscheinung, welche an das analoge Verhalten der Barbula-peristomzähne erinnert. In einem Falle bestand ein Peristomzahn aus 9 übereinandergestellten Zellen, die oberen waren schmaler als die untersten, die Endzelle war sehr lang und zugespitzt. Das Peristom sitzt einem Ringe von Zellen mit gebräunten, verdickten Zellwänden auf, auf dessen Struktur unten zurückzukommen sein wird, aber kein Teil des Peristoms entspringt als Endigung der Columella, die Sonderstellung, welche man Dawsonia in dieser Beziehung angewiesen hat, existiert nicht.

Betrachten wir einen Längsschnitt durch eine ungeöffnete Kapsel (Fig. 16 A), so sieht man das Peristom (*P*) in Gestalt eines

schlanken Kegels ausgebildet, welcher den Teil der Columella (*Dc*) umschließt, der als Deckelcolumella zu bezeichnen ist. Dieser steht oben mit dem Deckel (*D*) in Verbindung, unten geht die Deckelcolumella über in die Kapselcolumella (*Kc*), deren oberer Teil (*Ec*) etwas verbreitert ist. An der in der Figur punktierte Linie *E*, welche die Grenze zwischen der Deckelcolumella und der Kapselcolumella bezeichnet, findet eine mehr



Fig. 15. Dawsonia superba. I. und II. Stücke von Peristomzähnen stark vergr. III. Längsschnitt durch einen Teil eines jungen Peristoms; *a* Peristomzahn; *b* Zellen, deren Querwände später verschwinden.

oder minder scharfe Abgrenzung statt, zugleich bezeichnet diese Linie die Stelle, an welcher die Deckelcolumnella sich später von der Kapselcolumnella ablöst. Die Grenze zwischen Deckelcolumnella und Kapselcolumnella ist bald mehr, bald minder scharf, sie tritt namentlich dadurch hervor, daß die Zellen im unteren Teil der Deckelcolumnella viel länger und auch breiter sind, als die der Kapselcolumnella (Fig. 17, 18) und auch durch ihren hellen (vielleicht schleimführenden) Inhalt sich von den protoplasmareicheren hellen der Kapselcolumnella unterscheiden. Letztere führen in unreifen Kapseln auch Stärke etc., die Zellen des unteren Teiles der Deckelcolumnella dürften hauptsächlich als Wasserspeicher in Betracht kommen. Im oberen Teil der Deckelcolumnella werden die Zellen viel enger, sie sind in der Längsrichtung des Deckels gestreckt, und gehen in die axilen Zellenreihen desselben über.

Die Ablösung des Deckels wurde an getrockneten in Wasser gebrachten Kapseln beobachtet, speziell bei *D. longiseta*, deren Kapseln sehr mit denen von *D. polytrichoides* äußerlich übereinstimmen, auf welche sich die Angaben R. Browns beziehen. Es zeigte sich, daß dabei der Annulus in Stücke zerfiel, der Deckel löste sich ab und zwar in

den beiden beobachteten Fällen mit der Deckelcolumnella, wie dies aus dem in Fig. 17, 3 abgebildeten Längsschnitt hervorgeht. Es kommt aber auch vor, wie bei *D. superba* sich zeigte, daß die Deckel-

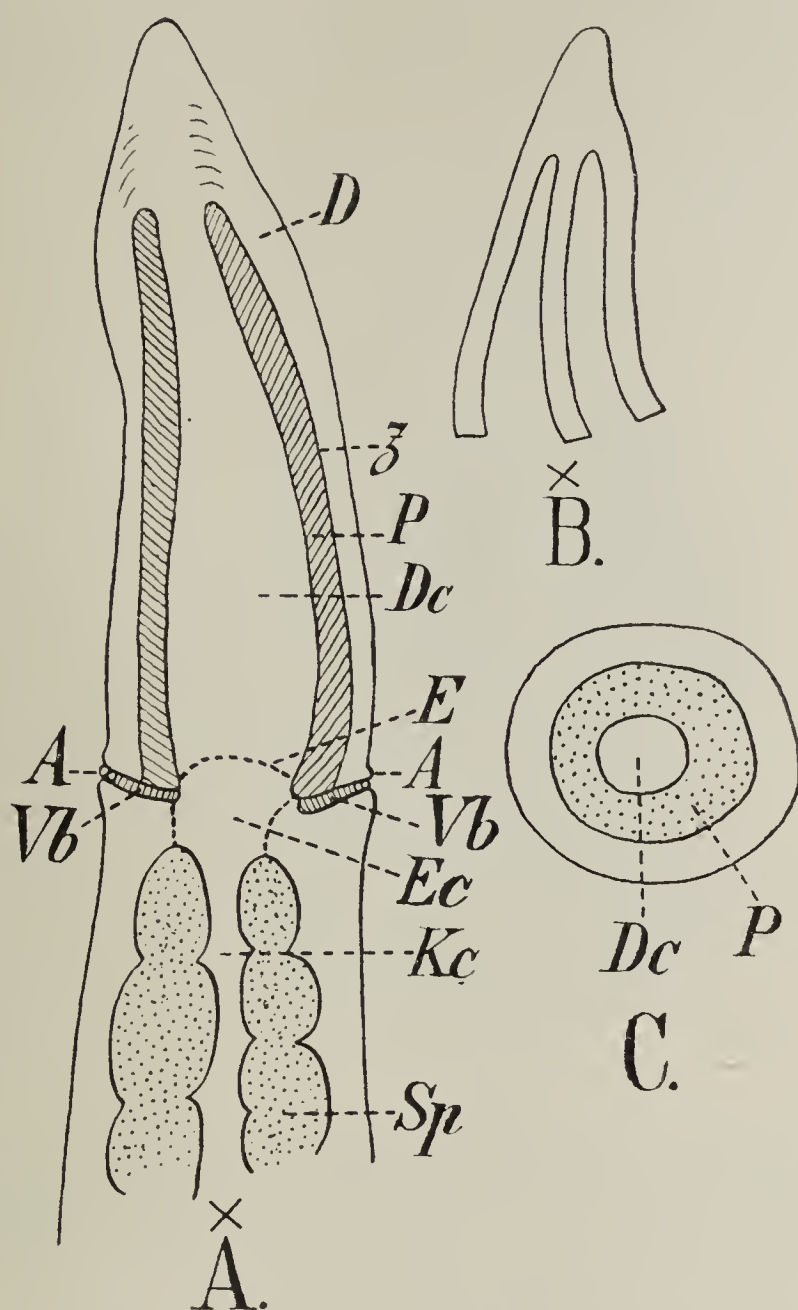


Fig. 16. *D. superba*. A. Längsschnitt durch den obern Teil einer Kapsel mittlerer Entwicklung. *D* Deckel, *P* Peristom (schraffiert), *Dc* Deckelcolumnella, *A* Annulus, *Vb* Verbindungsgewebe, *Kc* Kapselcolumnella, deren oberer Teil *Ec* etwas erweitert ist, *Sp* Sporensack, *z* zartwandige Zellen, die später verschwinden. B Längsschnitt durch den abgelösten Deckel einer Kapsel von *D. longiseta*, die Deckelcolumnella mit \times bezeichnet. C Querschnitt durch den oberen Deckelteil einer Kapsel, Peristom punktiert.

columella sich oben vom Deckel ablöst und, da sie auch unten von der Kapselcolumella sich getrennt hat, wie ein Propf in dem Peristom steckt. Durch die Bewegung der Peristomzähne beim Austrocknen und bei Erschütterungen der horizontal stehenden Kapsel wird der Propf leicht herausfallen können. Das gewöhnliche Verhalten aber dürfte sein, daß die Deckelcolumella mit dem Deckel abfällt. Die Untersuchung geöffneter Kapseln, in welchen die Columella frei präpariert wurde (Fig. 19), zeigt infolgedessen, daß sie mit einem annähernd zylindrischen Teile (entsprechend dem in Fig. 16 A mit *Ec* bezeichneten) abschließt, an welchem von Peristomteilen nichts zu sehen ist. Für die Erklärung der entgegenstehenden Angaben von R. Brown und Hooker bieten

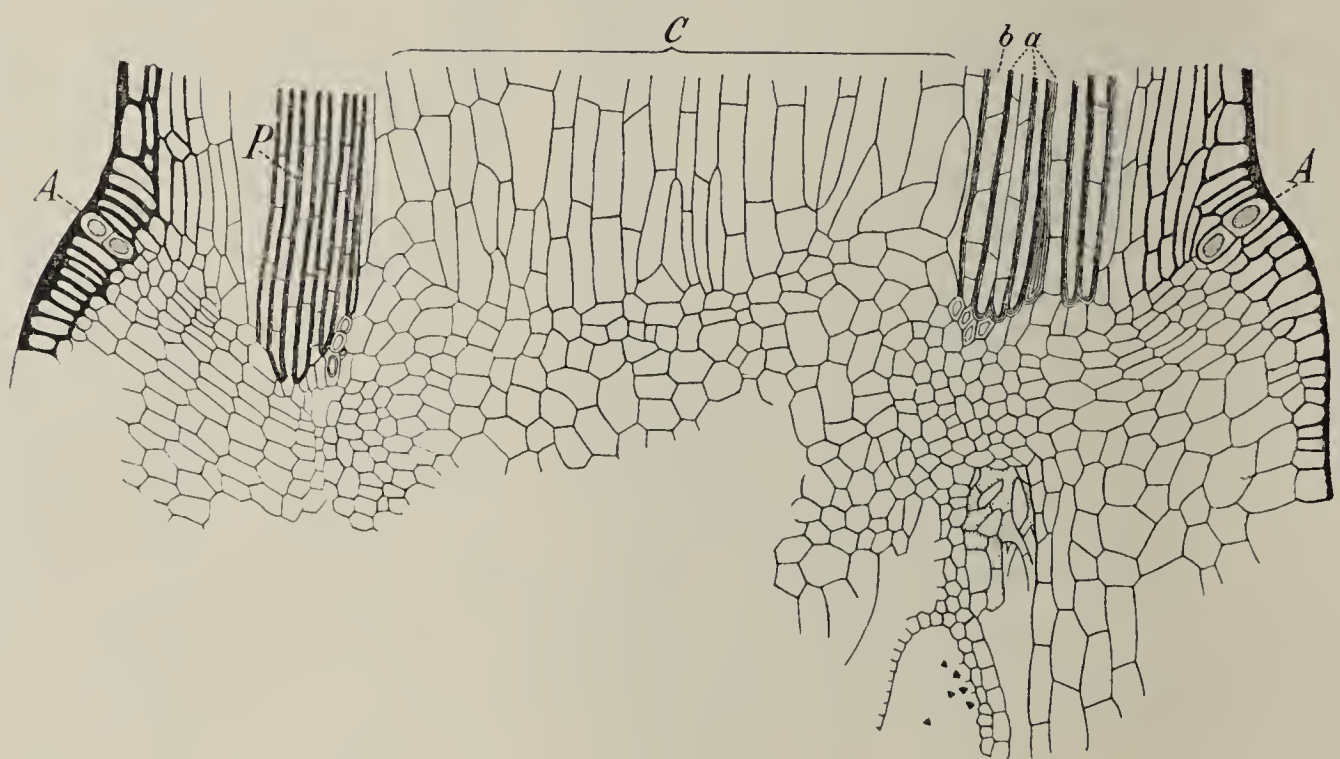


Fig. 17. *D. superba*. Etwas schematisierter Längsschnitt durch eine Kapsel mittlerer Entwicklung, Bedeutung der Buchstaben wie in den vorhergehenden Abbildungen. (*C* Deckelcolumella.)

sich zwei Möglichkeiten. In Hookers Abbildung könnte der die Kapselcolumella abschließende Teil — der nach ihm Peristomzähne tragen soll — die Deckelcolumella sein, auf welcher sich die Peristomzähne sozusagen abgedrückt haben, tatsächlich sieht man auf der Deckelcolumella auch denselben schiefen Verlauf der Zellreihen, wie er für das Peristom charakteristisch ist, oder es lag derselbe Vorgang zugrunde, der zu R. Browns Abbildung geführt hat. Dieser dürfte, wie schon Bridel vermutete, dadurch zustande gekommen sein, daß der das Peristom tragende Zellring (*Vb*, Fig. 16) bei der Präparation zerriß und sein innerer Teil an der Kapselcolumella hängen blieb.

Die Unhaltbarkeit der R. Brownschen Auffassung über Entstehung des Peristoms ergibt sich nicht nur aus dem fertigen Zustand,

sondern auch aus der Entwicklungsgeschichte. Zwar konnte ich außer geöffneten nur Sporogonien mittlerer Entwicklung sammeln, aber sie genügten, um die Haupttatsachen zu ermitteln.

Ein Querschnitt durch den Deckelteil von *Dawsonia* läßt drei Regionen unterscheiden: Die Wand aus mehreren Zellschichten bestehend, (*W* Fig. 20), der Peristomring *D* und die Columella. Zwischen Peristomring und Wand liegen Zellen mit farblosen Wänden *t*, welche die

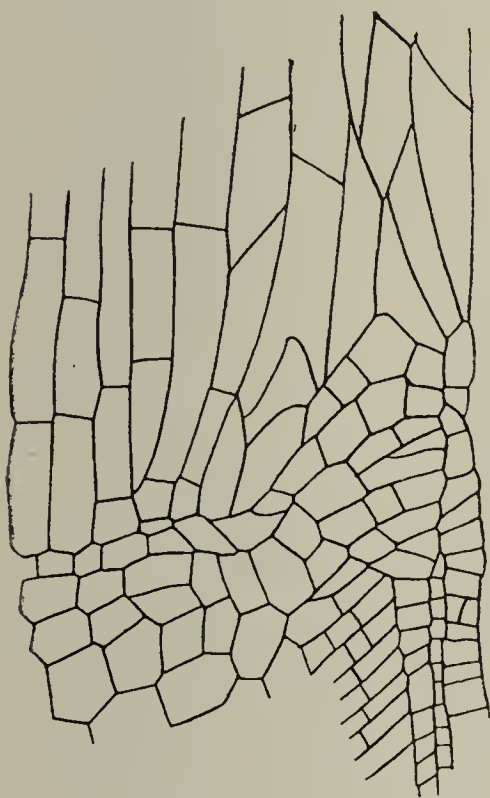


Fig. 18. *Dawsonia superba*. Längsschnitt durch die Stelle, wo die Deckelcolumella in die Kapselcolumella übergeht.



Fig. 19. *Dawsonia superba*. Frei präparierte Columella von der Breitseite. Es hängen keine Peristomzähne an der Columellasitze *Ec*.

Trennung des Peristoms vom Deckel erleichtern. Ob sie aufgelöst werden oder die Trennung auf mechanischem Wege erfolgt, wurde nicht untersucht.

Der Peristomring selbst zeigt zweierlei Zellen: weite, dünnwandige und engere dickwandige. Letztere liegen entweder einzeln oder in wenigzähligen Gruppen zusammen. Wie jüngere Stadien (Fig. 21) zeigen, sind solche Gruppen aus der Teilung je einer Mutterzelle hervorgegangen, diese Mutterzellen sind zwischen die dünnwandigen Zellen in regelmäßiger Wechsellagerung eingestreut, betrachtet man eine der weiten dünnwandigen Zellen, so bilden die engeren Zellen die Arme eines Kreuzes, welche durch die weiteren Zellen verbunden sind. Es

braucht kaum bemerkt zu werden, daß die engeren und, in späteren Stadien, dickwandigen Zellen die Peristomzähne aufbauen. Ein Längsschnitt durch das Peristom auf einem mittleren Entwicklungszustand erinnert einigermaßen an den einer Blattspur. Die dünnwandigen Zellen würden den „Leptoiden“ entsprechen, die Zellreihen, aus denen die Zähne hervorgehen, den „Hydroiden“. Es ist auch sehr wahrscheinlich, daß die dünnwandigen Zellen das Material herbeischaffen, welches die Peristomzähne zu ihrer starken Wandverdickung brauchen.

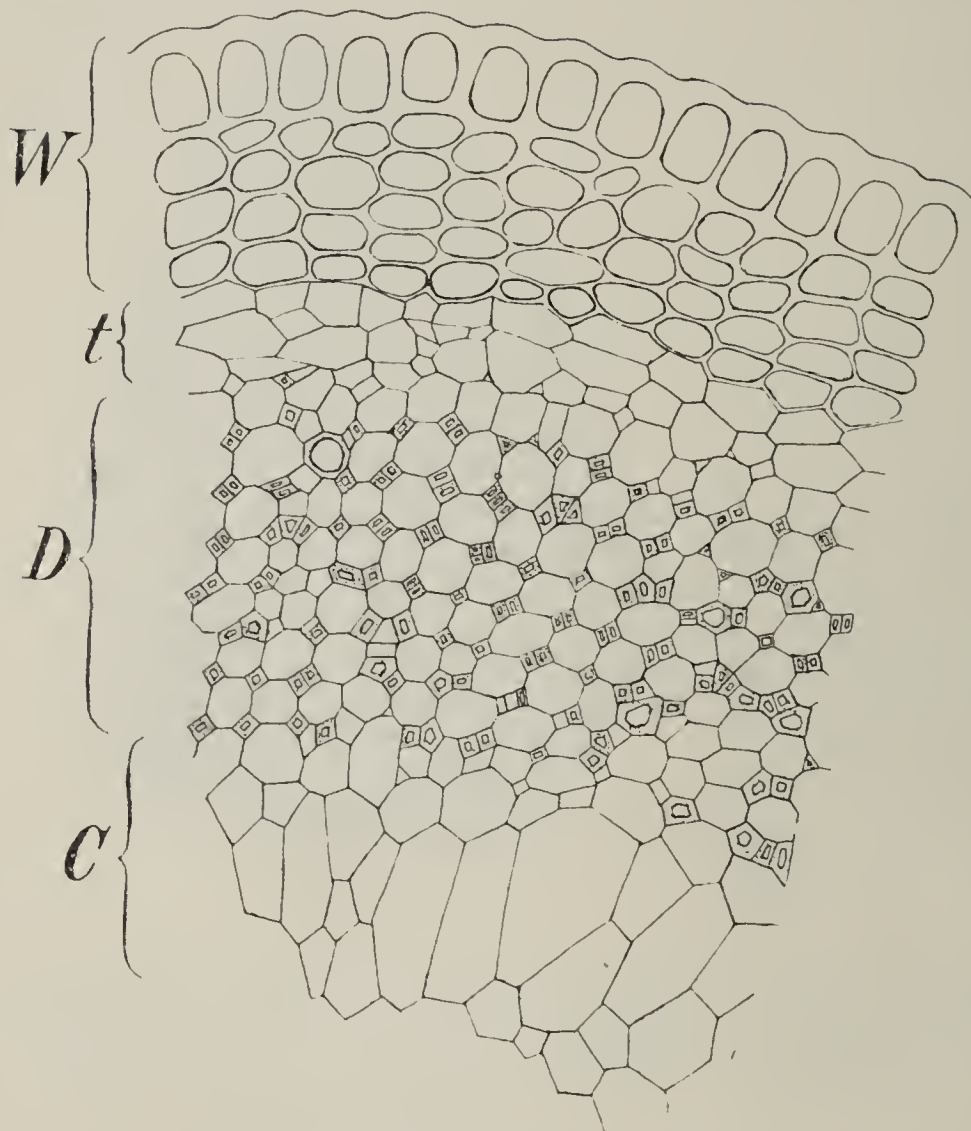


Fig. 20. Querschnitt durch den äußeren Teil einer Kapsel mittlerer Entwicklung. *W* Deckelwandung, *t* Zone, in der sich das Peristom vom Deckel ablöst, *D* Peristom, *C* Columella.

Die starke Drehung des Kapselendes erschwert übrigens die Anfertigung instruktiver Längsschnitte. Eine scharfe Abgrenzung des Peristomrings von der Deckelcolumella findet nicht überall statt, und man kann, ohne Kenntnis der früheren Entwicklungsstadien natürlich nicht mit Sicherheit behaupten, daß nicht äußere Zellschichten der Columella sich an der Peristombildung beteiligen. Allein die für die Beteiligung der Columella an der Peristombildung und Beobachtung des fertigen Zustands angeführten Gründe entsprangen, wie wir sahen, einem Irrtum und es liegt kein Grund vor eine solche anzunehmen, zumal wir die Deckelcolumella ja später noch deutlich wahrnehmen können (Fig. 16) und leicht verständlich ist, daß bei den hier lange fortgesetzten Teilungsvorgängen im Deckel der Kapseln die Abgrenzung des Amphitheciums und Endotheciums weniger scharf erscheinen wird, als bei den Moosen, die rasch zur Ausbildung des Peristoms schreiten. Die Wände der weiteren Zellen werden später aufgelöst und so die Peristomzähne

Die Wände der weiteren Zellen werden später aufgelöst und so die Peristomzähne

vereinzelt; daß sie Zellreihen resp. Bündel von solchen darstellen. wurde oben schon betont. Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß je zwei Peristomzähne an ihrer Basis miteinander zusammenhängen. Das tritt namentlich auf Tangentialschnitten deutlich hervor. Fig. 22, *A* zeigt zwei unten U-förmig miteinander verbundene durch eine weitere Trennungszelle miteinander verbundene Peristomzähne. Diese Tatsache scheint mir von Interesse für die Erörterung der Frage, in wieweit das Dawsoniaperistom mit dem der übrigen Polytrichaceen übereinstimmt. Namentlich aber gelang es auch an mit Kalilauge erwärmten Peristomen einzelne Peristomzähne frei zu präparieren, welche unten U-förmig zusammenhängen (Fig. 22 C). In der angeführten Abbildung ist die Gliederung der Peristomzähne nicht eingezeichnet, um ihre Übereinstimmung mit den Zellen, welche die Peristomzähne der übrigen Polytrichaceen zusammensetzen, noch mehr hervorzuheben.

Frühere Autoren sind, wie eben angeführt wurde, zu dem Resultat gekommen, daß das Peristom von Dawsonia mit dem der übrigen Polytrichaceen mehr Differenzen als Übereinstimmung aufweise. Eine solche Verschiedenheit wäre um so auffallender, als in allen übrigen Strukturverhältnissen eine große Übereinstimmung besteht, denn die Verschiedenheiten zwischen Polytrichum und Dawsonia, welche im Bau des Calyptrafilzes der Paraphysen usw. hervortreten, sind doch nur „Strukturvariationen“ eines und desselben „Typus“.

Die Vergleichung der Entwicklungsgeschichte führt nun — im Gegensatz zu den oben zitierten Anschauungen — zu dem Ergebnis, daß auch im Peristombau Dawsonia nicht vom Typus der übrigen

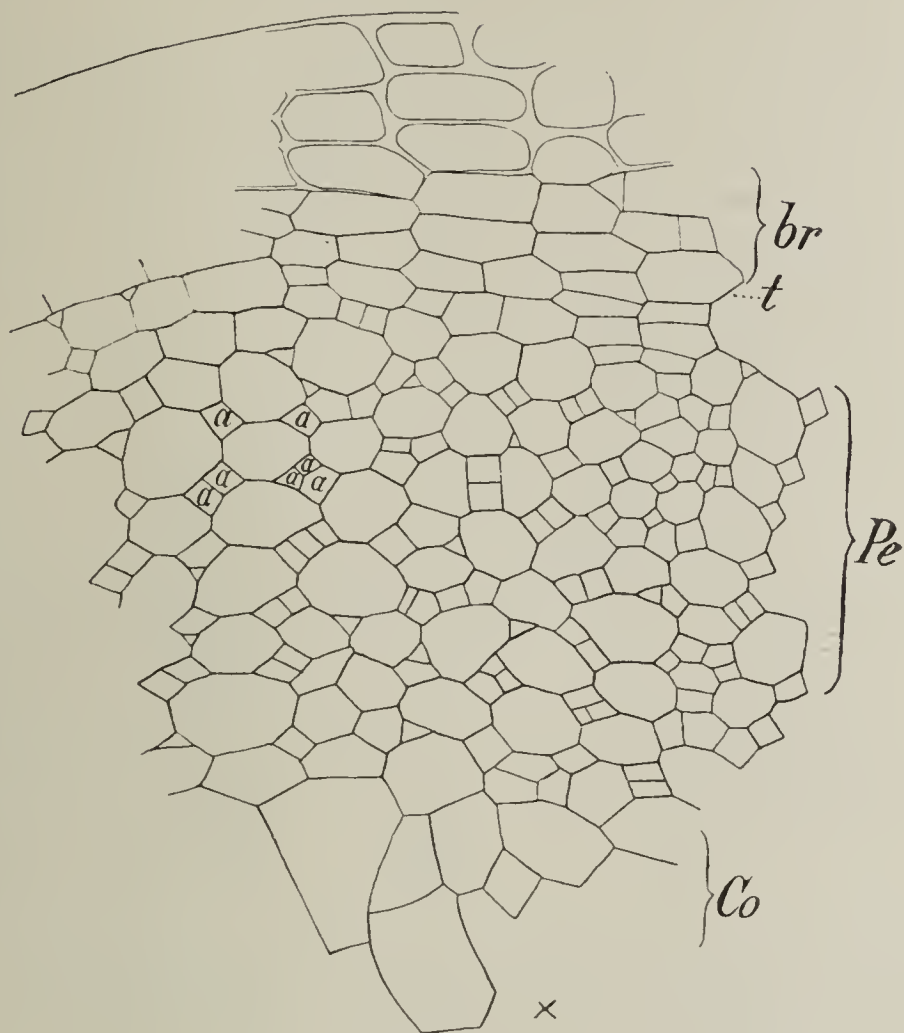


Fig. 21. Dawsonia superba. Querschnitt durch die Peripherie des Deckelteils, jüngeres Stadium als Fig. 20. *Pe* Peristom, *Co* Columnella.

Polytrichaceen abweicht, so sehr dies rein äußerlich betrachtet der Fall zu sein scheint.

Die peristomlose Gattung *Lyellia* wird unten zu besprechen sein, es kommen hier also nur die Polytrichaceen in Betracht, welche den für diese Gruppe als „typisch“ betrachteten Peristombau besitzen. Bekanntlich ist dieser ausgezeichnet dadurch, daß hufeisenförmig gebogene Zellen (Fig. 23, 5) miteinander zu Doppelbündeln vereinigt sind, und so Peristomzähne bilden, an denen oben das Epiphragma aufsitzt. Zwischen

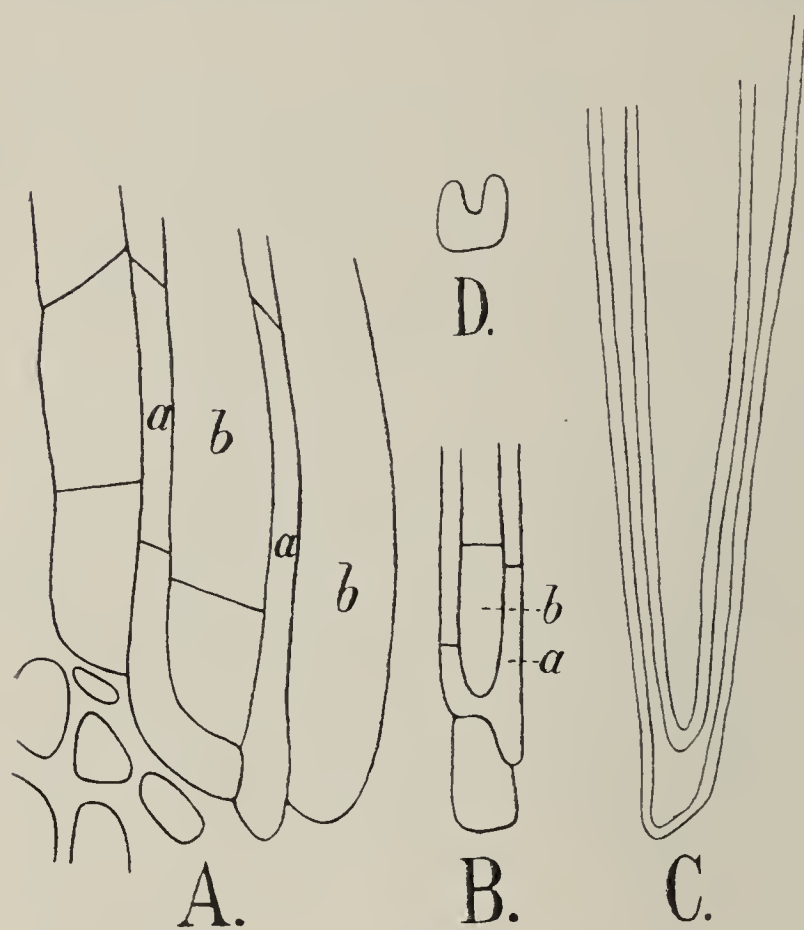


Fig. 22. *Dawsonia superba*. A, B Längsschnitte in der Peristomregion; D und C freipräparierte Teile aus derselben, die Querwände sind bei dem in C wiedergegebenen unteren Teil eines Peristomzahnnes nicht eingezeichnet.

den Peristomzähnen befinden sich dünnwandige Zellen (*b* Fig. 23), welche aufgelöst werden und so die Poren herstellen, durch welche die Sporen austreten.

Wie das Polytrichaceenperistom entwicklungsgeschichtlich zustande kommt, ist nicht bekannt, und die Ermittlung ist, wie mir flüchtige Versuche zeigten, jedenfalls nicht leicht. Es mag zunächst eine schematische Ableitung gestattet sein. Nehmen wir an, daß der ganze in Fig. 23, 5 abgebildete Zellkomplex aus einer Zelle hervorgeht, die sich in zwei Tochter-

zellen, *a* und *b*, geteilt hat (Fig. 23, 1). Aus *a* geht das Bündel von Peristomzellen hervor, aus *b* die Zellen, deren Auflösung die Poren zwischen den durch das Epiphragma verbundenen Peristomzähnen ergibt. Die Figuren 23, 1—3 stellen die Peristommutterzellen von außen gesehen dar, 4 im Längsschnitt. Wir nehmen dabei an, daß durch die Teilungswand *a* als kleineres Stück unten aus der Mutterzelle herausgeschnitten wurde, oder wenn die beiden Tochterzellen auch ursprünglich gleich waren, *b* stärker wachse und die Teilungswand den im Schema angegebenen Verlauf habe. Die Zelle *a* wächst nun an ihren beiden Enden stärker als in der Mitte, sie wird hufeisenförmig und zerfällt durch eine Anzahl Längswände in die einzelnen Zellen, welche

die Peristomzähne zusammensetzen. Auch *b* kann sich teilen, indes hat die Verfolgung dieser Teilungen kein Interesse. Denken wir uns in dem Stadium, in welchem die Zelle *a* noch nicht durch Längswände

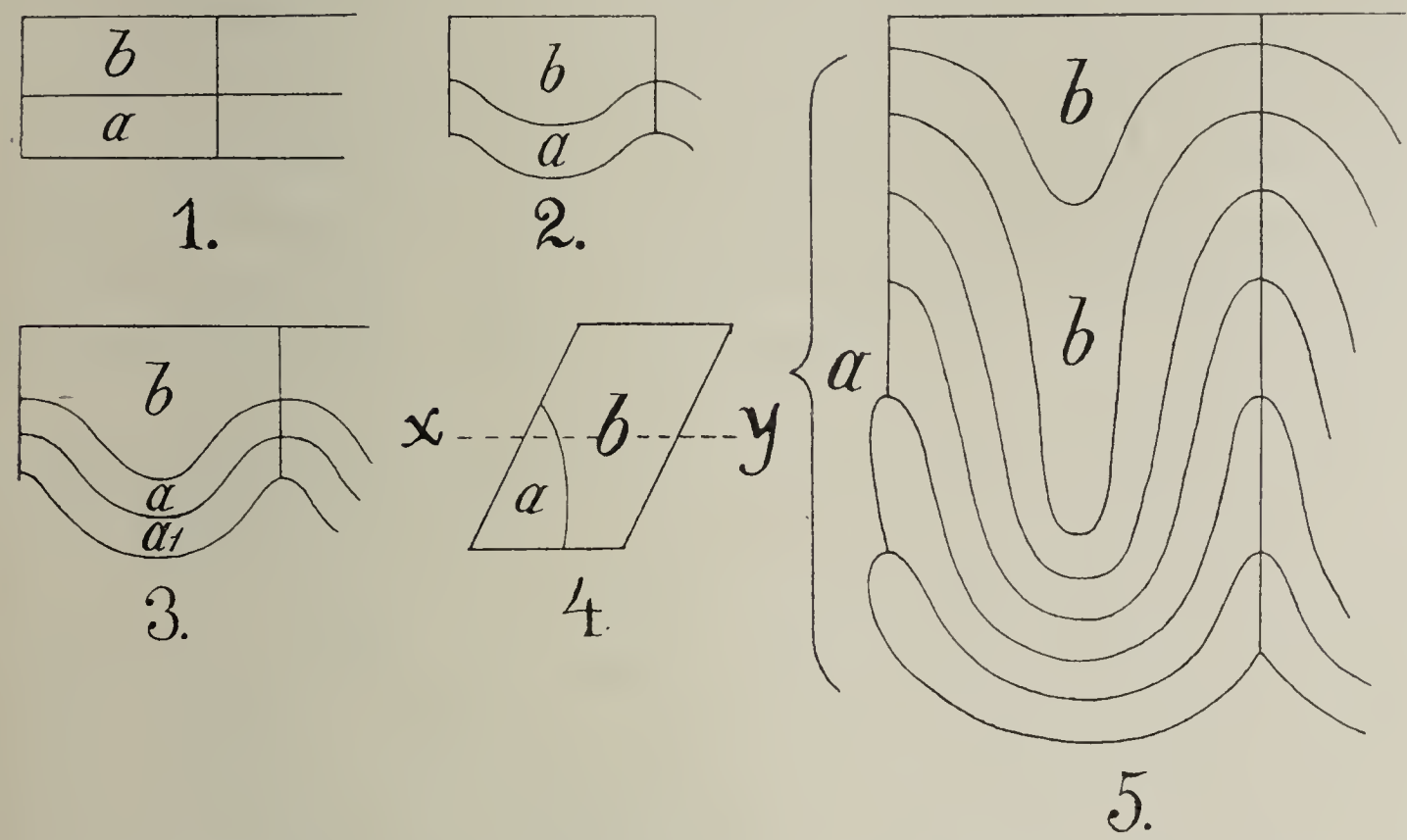


Fig. 23. Schematische Darstellung der Peristomentwicklung der Polytrichaceen.

geteilt ist, einen Querschnitt bei *xy* gelegt (Fig. 23, 4 und 24, 3), so muß er die in Fig. 24, 2 abgebildete Gestalt haben, während ein tiefer geführter Schnitt die Anordnung von Fig. 24, 1 ergibt. Denken wir uns nun ferner nicht einen einschichtigen Ring von Peristommutterzellen wie bei *Polytrichum*, sondern einen mehrschichtigen, so erhalten wir, wie Fig. 24, 4 und 5 zeigt, die Stadien, welche wir bei *Dawsonia* oben angeführt haben. Der Ausgangspunkt ist also bei beiden derselbe.

Bei *Polytrichum* hatten wir eine Zelle *a*, die (mit andern) zum Aufbau des gebogenen Peristomzahnes verwendet wird, bei *Dawsonia* wächst diese Zelle, die bei *Polytrichum* kurz bleibt, ungemain in die Länge ebenso die Zelle *b*; beide teilen sich auch durch Querwände. Bei *Polytrichum* wird nur ein Ring von Zellen *a* und *b* gebildet, bei *Dawsonia* wiederholt sich der Vorgang öfters. Das eben ausgeführte Schema



Fig. 23 bis. Isolierte Zellen aus den Peristomzähnen von *Polytrichum commune*.

mag im einzelnen durch genauen entwicklungsgeschichtlichen Vergleich zwischen *Polytrichum* und *Dawsonia* Abänderungen erleiden: die prinzipielle Übereinstimmung zwischen dem Bau des Peristoms von *Dawsonia* und *Polytrichum* scheint mir trotzdem durch die oben gegebenen Ausführungen sichergestellt. Die Sonderstellung, die *Dawsonia* betreffs ihres Peristombaues bisher unter den Moosen einnahm, ist nun eine bei weitem weniger stark hervortretende, es ist sicher berechtigt, *Dawsonia* und *Polytrichum* von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten. Die Besonderheiten des *Dawsonia*-peristoms aber stehen damit im Zusammenhang, daß der Deckelteil der Kapsel nach Anlegung des

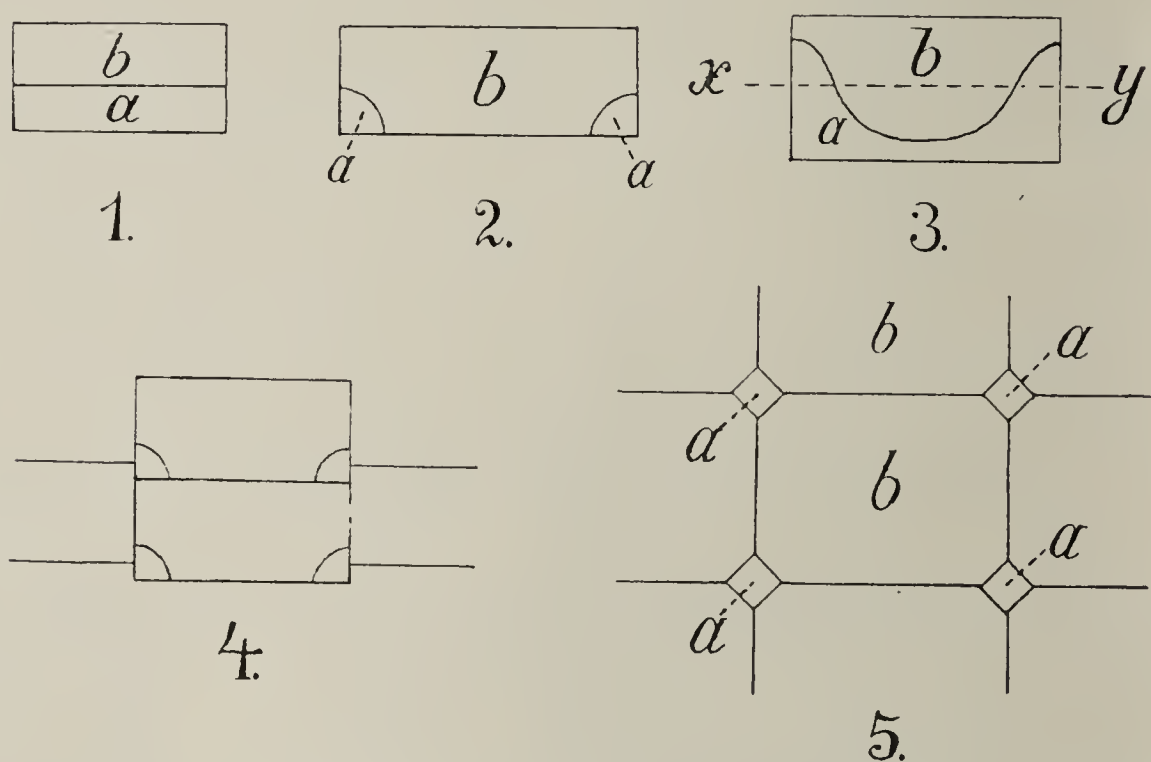


Fig. 24. Schematische Darstellung der Peristomentwicklung von *Dawsonia*.

Peristoms eine starke Verlängerung erfährt, während das *Polytrichum*-peristom nur wenig (schief zur Längsachse der Kapsel) wächst und die Verlängerung der Deckelteile auf die Zone oberhalb des Peristoms der Hauptsache nach sich beschränkt. Noch mehr tritt die Übereinstimmung hervor, wenn wir uns daran erinnern, daß auch bei *Dawsonia* nicht selten Längsteilungen der Peristomzahnmutterzellen auftreten.

Fragen wir uns, nachdem die prinzipielle Übereinstimmung der Peristombildung von *Dawsonia* und *Polytrichum* nachgewiesen ist, schließlich, welche der beiden Formen als „primitiver“ zu betrachten sei, so werden wir die Frage auch so fassen können: welcher der beiden Typen steht dem der übrigen Moose am nächsten? Denn dadurch erhalten wir eine festere Basis für den Vergleich, die am stärksten abweichenden Formen werden im allgemeinen auch die am meisten veränderten sein. Bedenken wir nun, daß bei allen übrigen Moosen

die Peristomzähne entweder Zellreihen darstellen (bei *Tetraphis* nicht einzeln gesondert) oder aus solchen hervorgehen, während der Typus der Porenkapsel bei *Polytrichum* ganz isoliert steht¹⁾, so muß, wie mir scheint, die Entscheidung zugunsten von *Dawsonia* fallen. Diese hat Peristomzähne, welche denen anderer Moose viel mehr gleichen als die von *Polytrichum*. Der Peristombau von *Polytrichum* erscheint dann als abgeleiteter, später entstandener, ein Resultat, das mit demjenigen, welches sich aus der anatomischen Untersuchung ergab, übereinstimmt, das aber natürlich wie alle derartigen Ableitungen nur eine subjektive Gültigkeit beanspruchen kann.

Ehe auf weitere Erörterungen, die sich an die Peristombildung anknüpfen lassen, eingegangen wird, sei zunächst der untere Teil der Kapseln kurz besprochen.

Auf Querschnitten durch den basalen Teil der Kapsel, in der Region, in welcher das sporogene Gewebe endigt, fällt zunächst auf, daß dieses hier zuweilen keinen zusammenhängenden Ring mehr darstellt, sondern in einzelne, durch steriles Gewebe zerklüftete Inseln zerteilt ist. Es ist dies insofern von einigem Interesse, als man ja die Zerklüftung sporogenen Gewebes in einzelne, Sporangien entsprechende Teile neuerdings vielfach spekulativ verwertet hat. Bei *Dawsonia* sind diese auf dem Querschnitt vereinzelt erscheinenden Teile des sporogenen Gewebes weiter nach oben hin im Zusammenhang, das sporogene Gewebe, das einen Hohlzylinder darstellt, schließt nach unten hin etwa nicht mit einer geraden, sondern mit einer gelappten Umrißlinie ab, seine ohnedies große Berührungsfläche mit dem sterilen Gewebe, auf dessen Kosten es sich ernährt, wird dadurch noch größer.

Spaltöffnungen finden sich nicht nur auf der bei *Dawsonia* im Gegensatz zu *Polytrichum* wenig hervortretenden Apophyse, sondern auch auf dem unteren Teil der Kapsel, wo sporogenes Gewebe entwickelt ist. Haberlandt (a. a. O. p. 460) nimmt in derartigen Fällen an, daß die Verlängerung der Kapsel auf Kosten der Apophyse erfolgt sei. Eine solche Annahme scheint mir nicht sehr wahrscheinlich. Man denke an *Sphagnum*, wo (die rückgebildeten) Spaltöffnungen nur im oberen Teil der Kapsel fehlen, diese wäre also zu $\frac{2}{3}$ aus der früher rein vegetativen Apophyse hervorgegangen, ein Vorgang, der auch im Widerspruch stünde mit der durch gute Gründe gestützten Hypothese, daß im Laubmoosporogen ein umfangreicher Vorgang des Sterilwerdens ur-

1) Denn die Porenkapseln anderer Moose kommen auf ganz andere Weise zustande!

sprünglich fertilen Gewebes stattgefunden habe. So liegt es näher anzunehmen, daß Spaltöffnungen im unteren Kapselteil mancher Moose ursprünglich auftraten, bei einer Anzahl aber auf die Apophyse beschränkt werden, speziell dann, wenn das assimilierende Gewebe auf diese beschränkt ist.

Der Bau der sehr großen Spaltöffnungen folgt dem Polytrichaceentypus, es kann auf die Fig. 25, II verwiesen werden. Erwähnt sei nur, daß im Bau der Spaltöffnungen sich insofern ein xerophiler Typus aus-

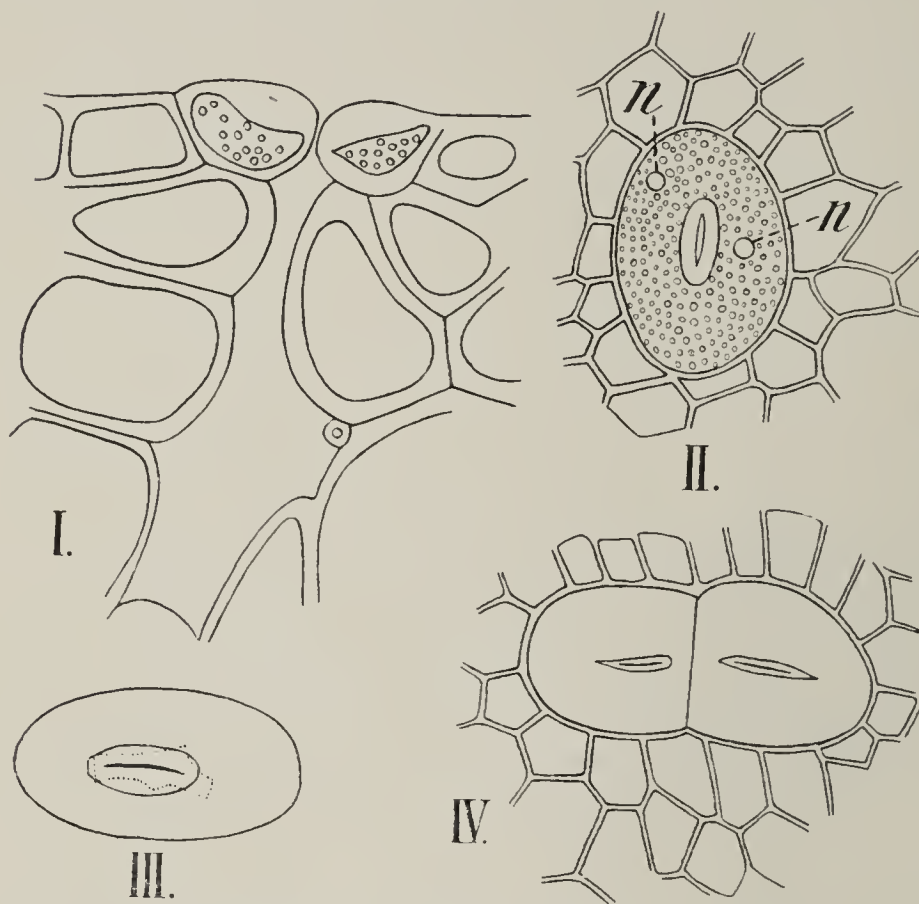


Fig. 25. Spaltöffnungen des unteren Kapselteiles von *D. superba*. I. Im Querschnitt, II.—IV. von der Fläche, „n“ Zellkerne, bei III. unten punktiert die Umrisse der Atemhöhle eingezeichnet.

prägt, als die Atemhöhlen bei *D. superba* sehr schmal sind. In Fig. 25, III ist eine Oberflächenansicht gezeichnet, wobei der optische Querschnitt der Atemhöhle punktiert eingetragen ist. Der Längsschnitt zeigt, daß die die Atemhöhle begrenzenden Zellen sehr dickwandig sind, wodurch die Transpiration gleichfalls heruntersetzt wird. Bei *D. longiseta* ist die Atemhöhle weiter.

Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Samenpflanzen, z. B.

Eriophorum (*Trichophorum*) *alpinum*¹⁾. Westermayers Ansicht, daß die dickwandigen, die Atemhöhle dieser Cyperacee auskleidenden Zellen die „empfindliche Schwächung des tangentialen Verbandes der Bastträger“ (durch das reihenweise Auftreten der Spaltöffnungen) ausgleichen sollen, halte ich für eine unhaltbare, vielmehr spricht sich der xerophile Bau dieser Pflanze auch in der Auskleidung der Atemhöhle aus.

Anhangsweise sei eine Gattung besprochen, welche zwar bis jetzt im australisch-neuseeländischen Florengebiete nicht nachgewiesen ist, aber mit *Dawsonia* manche Berührungspunkte zeigt.

1) Vgl. Westermaier, Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems, III. Monatsber. der Berliner Akademie der Wissenschaft. 1881.

Es ist dies die Gattung *Lyellia*¹⁾, die ebenfalls zuerst von R. Brown beschrieben wurde. Eine Übereinstimmung mit *Dawsonia* spricht sich schon aus durch die dorsiventrale Ausbildung der auch hier im reifen Zustande rechtwinklig zum Stiel stehenden Kapsel (Fig. 26). Merkwürdigerweise zeigt auch die Behaarung der Calyptra eine Übereinstimmung. Äußerlich allerdings ist eine solche nicht vorhanden, denn die *Lyellia*-Calyptra zeigt nicht den Haarfilz der *Polytrichum*- und *Dawsoniakapsel*. Es sind nur wenige, verhältnismäßig kurze und dünnwandige aufgerichtete „Haare“ an der Calyptraspitze vorhanden (Fig. 27, V). Diese stellen kurzgliedrige Zellreihen dar, welche aber auch Längsteilungen aufweisen (Fig. 27, I) u. darin *Dawsonia* gleichen. Nach unten hin gehen sie in kurze Papillen über, wie solche allein die „Behaarung“ an der Spitze der *Catharineakapsel* darstellen. Aus dem oben geschilderten Verhalten ist zu schließen, daß *Lyellia* feuchtere Standorte bewohnt als *Dawsonia* und *Polytrichum*. Damit stimmt auch überein, daß die Lamellen auf dem Blatte von *Lyellia* verhältnismäßig kurz sind (etwa fünf Zellen hoch), bekanntlich sind auch sie bei hygrophilen *Polytrichaceen* wie *Catharinea* sehr reduziert.

Ein Peristom ist bei *Lyellia* nicht entwickelt. Betrachtet man eine reife, entwickelte Kapsel so, daß der Kapselmund horizontal steht (Fig. 26, I), so sieht man ihn verschlossen durch eine Haut, welche einen äußeren helleren Ring ρ und eine mittlere kleisförmige dunklere Partie c zeigt. Die letztere ist eine flach linsenförmige Ausbreitung der Columella (vgl. Fig. 27, IV E), welche sich von dem äußeren Ring später ablöst, und so eine Öffnung für den Austritt der Sporen her-

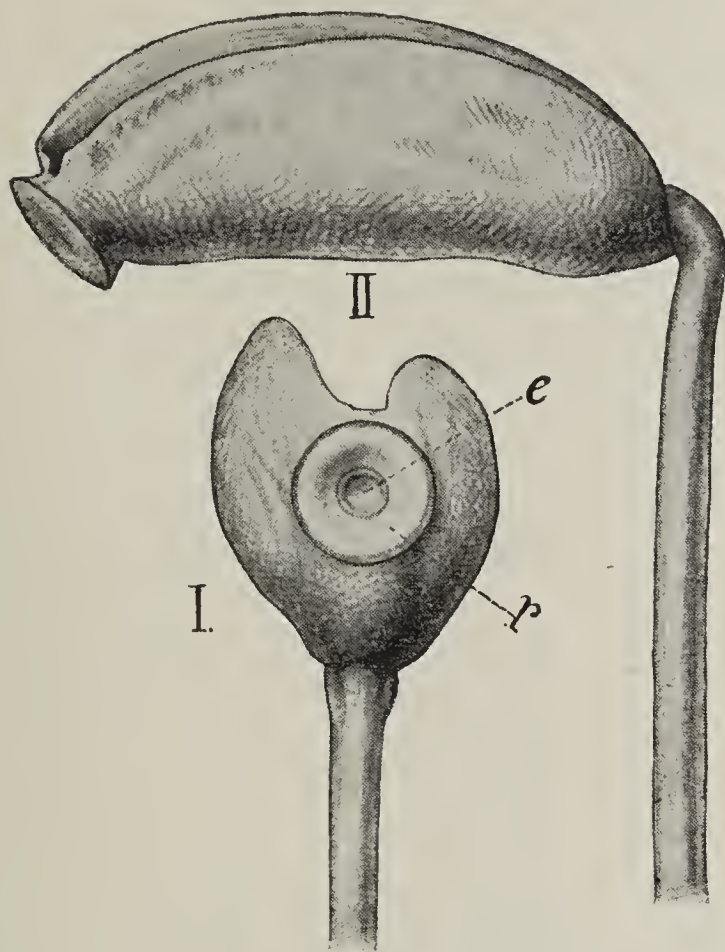


Fig. 26. *Lyellia crista*. I Kapsel von vorn, II von der Seite. ($7\frac{1}{2}$ fach vergr.)

1) Durch die Freundlichkeit des Herrn Geh. Rat Engler konnte ich das getrocknete Material des Berliner Herbars untersuchen, wofür ich auch hier danken möchte.

stellt. Wie dieser erfolgt, konnte ich nicht ermitteln, da das Material geschont werden mußte. R. Brown meint, daß die Columella samt Endscheibe sich bei Austrocknung in das Kapselinnere zurückziehe, und Schwaegrichen (a. a. O. p. 171) schließt sich ihm an. Indes könnte ein Öffnen der Mündung bei Austrocknung und ein Verschuß bei Befechtung auch durch Verkürzung oder Verlängerung der Kapselwand erzielt werden, wie dies bei *Splachnum* geschieht¹⁾ und mir ist nach dem ganzen Kapselbau diese Möglichkeit die wahrscheinlichere.

Wie verhält sich nun *Lyellia* bezüglich des Baues der Kapselöffnung zu *Dawsonia* und *Polytrichum*? Der einzige, welcher meines

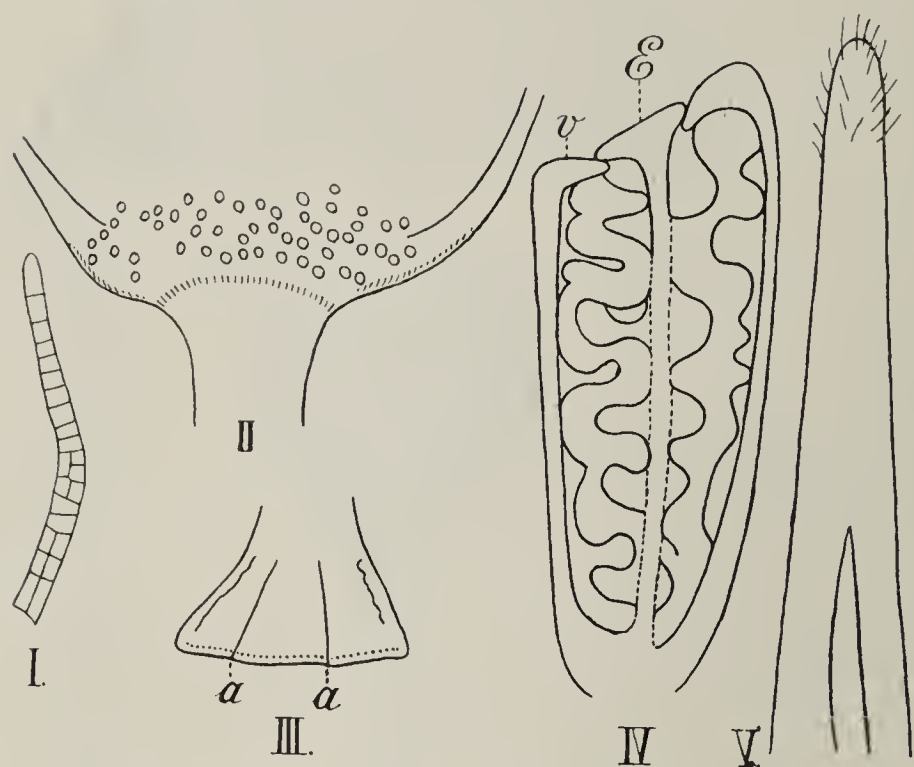


Fig. 27. *Lyellia crista*. I. Eines der nach oben gerichteten „Haare“ der Calyptra, vergr. II. Basis der Kapsel mit den zahlreichen großen Spaltöffnungen von oben. III. Basaler Teil eines Deckellängsschnitts. IV. Schematischer Längsschnitt durch eine Kapsel, *E* Columellaerweiterung. V. Calyptra schwach vergr.

Wissens bisher diese Frage zu beantworten gesucht hat, ist Schwaegrichen. Er nimmt *Polytrichum* als Ausgangspunkt und meint, die ringförmige Scheibe, welche die Kapselmündung von *Lyellia* begrenzt, sei entstanden durch eine Vereinigung der Peristomzähne von *Polytrichum*, während die Verschußscheibe dem Epiphragma entspreche. Dieser Deutung kann ich mich nicht anschließen. Denn wenn wir *Dawsonia* verglei-

chen, so entspricht der Lyelliaringscheibe offenbar die ringförmige Zone der Kapsel, welcher das Peristom von *Dawsonia* (und ebenso das von *Polytrichum*) aufsitzt. Also nicht dem Peristom selbst ist die Ringscheibe zu vergleichen; ich fand auch keine Andeutung von Peristomzähnen darin, der anatomische Bau entspricht vielmehr dem des „Verbindungsgewebes“ (zwischen Peristom und Kapselwand) bei *Dawsonia*. Die Columellaerweiterung (*E*) wird dann nicht dem Epiphragma entsprechen, sondern dem Ende der Kapselcolumella (*E*, Fig. 16, *A*) von *Dawsonia*, nur daß es bei *Lyellia* stärker knopfförmig verbreitert ist. Meine Auffassung wird, wie mir scheint, gestützt durch

1) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 384.

die Struktur des Deckels. Ich konnte nur einen Deckel untersuchen. Er löst sich mit fast ebener Fläche von der Kapsel ab. Ein Längsschnitt zeigt, daß die Zellen an der Basis des Deckels mit breiten gefärbten und etwas verdickten Wänden versehen sind. Man erkennt auch deutlich am Medianschnitt den Columellateil des Deckels (Fig. 27, III, a_1a). An der Grenze zwischen Columella und äußerem Deckelgewebe ragt eine Zellreihe hervor. Sie besteht aus Zellen mit zarten, nicht gefärbten Wänden (in Fig. 28 punktiert), der Inhalt birgt vielleicht Schleim. Diese Zellreihen liegen nun ganz da, wo das Peristom sich befinden würde, nämlich in der der Columella angrenzenden Schicht des Deckelgewebes. Wir können sie also vielleicht als ein rudimentäres oder ein reduziertes Peristom betrachten, das möglicherweise hier sich einer anderen Funktion (die mit der Ablösung des Deckels in Beziehung stehen könnte) angepaßt hat. Ob dem wirklich so ist, wird nur durch Untersuchung eines reichlichen und namentlich lebenden Materials festzustellen

sein — Schlüsse, die sich auf die Untersuchung eines einzigen Objektes gründen, sind natürlich höchst unsicher, meine obigen Ausführungen können vielleicht zu einer solchen Untersuchung Veranlassung geben, welche auch auf die Funktion der verhältnismäßig riesigen Spaltöffnungen an der Kapselbasis sich zu erstrecken haben würde.

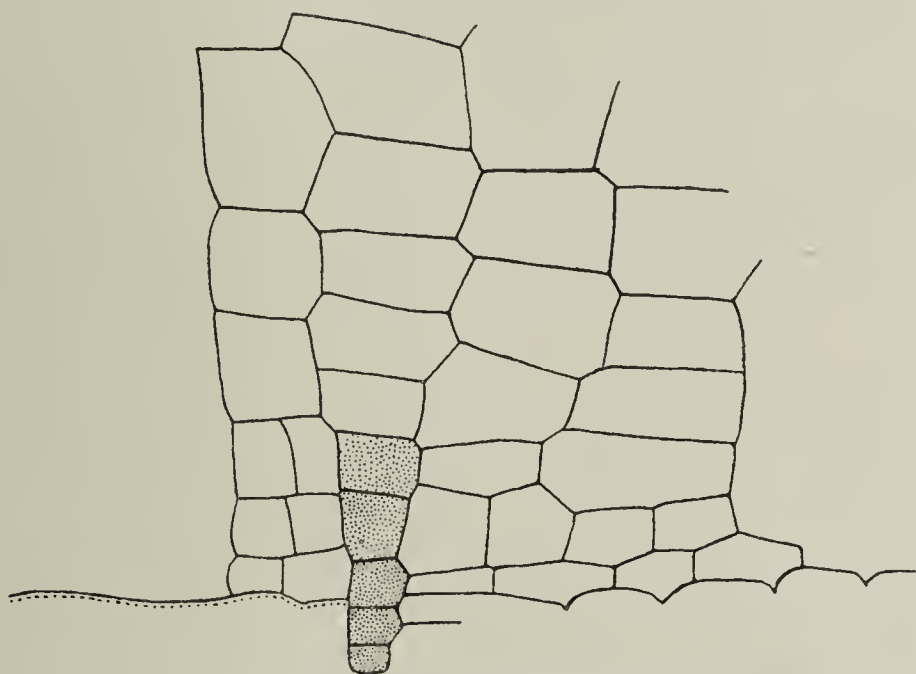


Fig. 28. Unterer Teil eines Deckellängsschnittes, stärker vergr.

Soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, schließt sich *Lyellia* also unmittelbar an *Dawsonia* an, nur daß hier das Peristom ganz rudimentär bleibt und mit dem Deckel sich ablöst, wir würden die *Lyelliakapsel* erhalten (nach der hier vertretenen Auffassung), wenn bei einer jungen *Dawsoniakapsel*, in welcher das Peristom noch nicht ausgebildet ist, der ganze Deckel sich oberhalb des in Fig. 16 A mit *Vb* bezeichneten Verbindungsgewebes ablösen würde.

Im Gegensatze zu *Schwaegrichen* betrachten wir also nicht *Polytrichum* als Ausgangspunkt der *Polytrichaceenreihe*, sondern eine Form, von welcher *Dawsonia* und *Lyellia* ausstrahlen.

Wir sehen, daß allen Polytrichaceen gemeinsam ist die Differenzierung der Deckelcolumella in einen oberen und unteren Teil. Diese Differenzierung wird bei Dawsonia nicht weiter geführt, sie zeigt sich auch hierin als die einfachere Form. Bei Polytrichum entsteht an den Grenzen beider das Epiphragma, der unter ihm liegende Teil wird bei der Reife zerstört. Nimmt man einen gemeinsamen Ausgangspunkt für alle Polytrichaceengattungen an, so erscheinen Polytrichum und Verwandte als am meisten spezialisierte Formen (Epiphragma, Vereinigung der Peristomfaserzellen etc.), Dawsonia als eine primitivere, Lyellia als eine von Dawsonia vielleicht abgeleitete, oder doch mit ihr näher als mit Polytrichum zusammenhängende. Solche Gruppierungen sind indes, wie oben schon mehrfach betont wurde, stets unsicher; es genügt uns, gezeigt zu haben, daß auch die scheinbar sehr abweichenden Gattungen der Polytrichaceen sich enge aneinander reihen.

Fragen wir uns schließlich noch, inwieweit die Resultate der Untersuchung über Dawsonia für die Frage nach der Verwandtschaft der Polytrichaceen mit anderen Moosgruppen Anhaltspunkte geben können, so wird vor allem der Anschluß an die Buxbaumiaceen zu erörtern sein. An sie erinnert ja vor allem die eigentümliche Kapselgestaltung von Dawsonia und Lyellia, ferner die Kleinheit und große Zahl von Sporen. Vom Bau der Kapseln sei hier zunächst das Peristom besprochen.

Philibert hat versucht, zwischen dem Peristom der Dawsonieen und dem der Buxbaumiaceen eine hypothetische Verbindung herzustellen¹⁾. Er nimmt an, die „Haare“ des Dawsoniaperistoms seien allmählich seitlich zu einer zusammenhängenden Membran verschmolzen, und so sei das innere, aus einer fächerförmig gefalteten kegelförmigen Haut bestehende Peristom der Buxbaumiaceen zustande gekommen. Die Längsrippen, welche die Falten des Peristoms der Buxbaumieen bilden, seien „Les bords adjacents des poils, soudés entre eux et en même temps épaissis“.

Diese Hypothese läßt aber — wie dies bei den Moossystematikern leider recht häufig geschieht — Bau und Entwicklung des Peristoms sowohl bei den Buxbaumieen, als bei den Dawsonieen außer acht. Für die Buxbaumieen wurde früher²⁾ gezeigt, daß das Faltenperistom entsteht dadurch, daß in einer auf dem Querschnitt ringförmigen Zellreihe sich die Zellen durch schief gestellte Wände teilen, an den nach außen gelegenen Ansatzstellen tritt vielfach eine stärkere Membranverdickung ein. Die dünn gebliebenen Membranstücke werden aufgelöst, ganz wie

1) Revue bryologique, 28^e année (1901), pag. 129.

2) Flora 1895 a. a. O. Vgl. auch Organographie, pag. 383.

bei anderen Moosen. Nur entstehen hier nicht einzelne Zähne, sondern eine zusammenhängende Haut. Wenn die Dawsoniazähne miteinander im Zusammenhang blieben, wie Philibert annimmt, würde ein ganz anders gebautes Gebilde entstehen als ein Buxbaumieenperistom, denn es würde dadurch eine aus Zellen, nicht aus Zellwandresten bestehende Haut zustande kommen. Philiberts Irrtum rührt also daher, daß er sowohl die äußeren Peristomzähne von *B. indusiata* (welche Zellhautreste sind), als die von *Dawsonia* als „poils“ ansieht, zwischen denen im Grund nur wenig Verschiedenheit bestehe, während beide auf ganz verschiedene Weise zustande kommen. Die entwicklungsgeschichtliche Literatur ist ihm offenbar unbekannt geblieben. Es ist also unmöglich, in der von Philibert versuchten Weise das Buxbaumieenperistom von dem Dawsonia-peristom abzuleiten. Wohl aber besteht zwischen beiden eine Übereinstimmung, wenn man annimmt, daß im „Urperistom“ der (im Querschnitt) ringförmigen Zellenlage sowohl bei *Dawsonia* als bei den Buxbaumieen Teilungen zustande kommen, die von den bei anderen Moosen eintretenden abweichen.

Ich habe das früher an der Entwicklung des Diphysciumperistoms erörtert, es sei hier kurz auf die ganz übereinstimmenden Verhältnisse des (inneren) Buxbaumiaperistoms hingewiesen.

Fig. 29 B gibt einen Querschnitt durch den Deckelteil einer jungen Kapsel von *B. aphylla*. Es sind in der Zellreihe *P*, welche wir als Peristommutterzellen bezeichnen können, Teilungen aufgetreten durch Wände, welche meist schief zu den Seitenwänden gerichtet sind. Man könnte nun — abgesehen von ihrer Lagerung — die dadurch herausgeschnittenen kleineren Zellen als denen gleichwertig betrachten, aus welchen bei *Dawsonia* die Peristomzähne hervorgehen (*a* Fig. 23). Während aber diese Zellen bei *Dawsonia* ihre Wand verdicken und in toto erhalten bleiben, ist dies bei den Buxbaumieen nicht der Fall, vielmehr verdicken sich, wie bei anderen Moosen, nur Membranstücke, andere werden aufgelöst. Die Übereinstimmung beschränkt sich also höchstens auf eine gewisse — aber keineswegs weitgehende — Ähnlichkeit in der allerersten Anlage. Auch die Zähne des äußeren Peristoms von *B. indusiata* sind nur verdickte Membranstücke wie bei anderen Moosen ¹⁾.

1) Bridels Versuch, den Peristomtrichter von Buxbaumia als ein am Scheitel geöffnetes Epiphragma zu betrachten, ist geistreich, aber unhaltbar. Der Buxbaumiaceenperistomtrichter gehört zweifellos dem Exothecium, das Epiphragma dem Endothecium an. Das war zu Bridels Zeiten selbstverständlich noch nicht bekannt. (Vgl. Bridel, *Bryologia universa*, II, pag. 159, obs. 2.)

Eine Übereinstimmung wenigstens in der äußeren Konfiguration läßt sich zwischen Dawsonia und Buxbaumia auch in der Deckelbildung wahrnehmen. Auch bei den Buxbaumieen fällt der Deckelteil der Columella mit dem Deckel aus der Peristomröhre heraus, die Columellazellen im Deckel von *B. aphylla* sind aber von denen von *B. indusiata* — wenigstens in den untersuchten Fällen — verschieden, wie ja überhaupt der Kapselbau beider Arten auffallende Differenzen aufweist. Bei

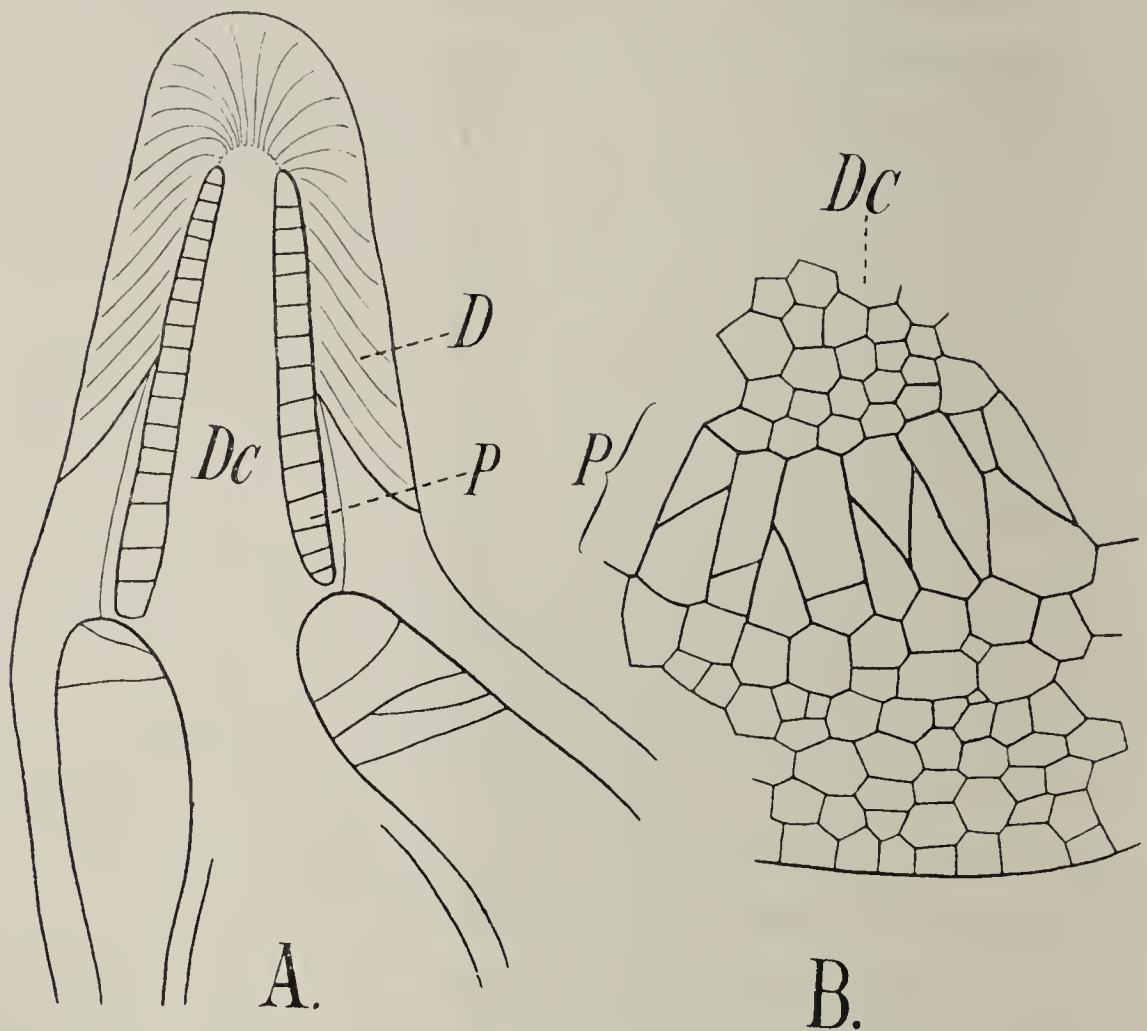


Fig. 29. *Buxbaumia aphylla*. A Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Kapsel, B Querschnitt durch den Deckel.

B. aphylla sind die Deckelcolumellazellen eng und ziemlich lang, bei *B. indusiata* sind sie kürzer und weiter. Eine so charakteristische Abgrenzung dieses Columellagewebes gegen unten hin, wie sie für Dawsonia beschrieben wurde, konnte ich bei Buxbaumia nicht wahrnehmen.

Zieht man ferner in Betracht, daß den Buxbaumia-Kapseln trotz ihrer beträchtlichen Größe das selbständige Wachstum des Sporensackes, welcher für fast alle Polytrichaceen charakteristisch ist¹⁾, nicht zeigen (offenbar deshalb, weil hier der Sporensack mit der Columella fest, nicht wie bei den Polytrichaceen locker verbunden ist), so wird man nur sagen können, daß zwischen dem Bau des Sporogons beider

1) Als Ausnahme wird u. a. *Pogonatum nanum* angeführt.

Gruppen neben bedeutenden Verschiedenheiten höchstens einige wenige Ähnlichkeiten vorhanden sind. Ob diese auf einen (jedenfalls dann sehr weit entfernten) gemeinsamen Ursprung deuten oder Parallelbildungen darstellen (wie dies für die Ähnlichkeit der Kapselgestaltung zwischen *Dawsonia* und *Lyellia* einerseits, den Buxbaumiaceen andererseits anzunehmen ist), ist zweifelhaft, jedenfalls scheint es mir nicht berechtigt, die Buxbaumiaceen mit den Polytrichaceen direkt zusammenzustellen, wie dies von einer Anzahl von Moossystematikern geschehen ist. Etwas günstiger liegen die Verhältnisse für eine andere Moosgruppe, welche man ebenfalls mit den Polytrichaceen in Verbindung gebracht hat, die Tetraphideen. Bekanntlich sind sie dadurch ausgezeichnet, daß die Deckelcolumella bei ihnen mit den unter dem Deckel liegenden Zellschichten in Verbindung bleibt und die ganze Gewebemasse sich in vier Zähne spaltet. Wie ich früher¹⁾ hervorhob, läßt sich auch hier die an die Columella angrenzende Zellschicht, welche sonst das Peristom liefert, deutlich als an der Peristombildung beteiligt erkennen. Sie besteht aus übereinandergestellten Zellen, die miteinander in Verbindung bleiben. Hier könnte man also allenfalls Philiberts Hypothese über das Zustandekommen des Buxbaumiaperistoms aus dem *Dawsonia*-Peristom anwenden. Denn es wurde ja gezeigt, daß die *Dawsonia*-Peristomzähne Zellreihen sind. Damit schwindet eine Verschiedenheit zwischen dem Tetraphis- und dem Polytrichaceen-Peristom²⁾, die sich ergibt, wenn man nur die europäischen Polytrichaceen in Betracht zieht. Auch der Schleimgehalt der Deckelzellen³⁾ kehrt — wenngleich in verschiedener Weise — bei Tetraphis und den Polytrichaceen wieder. Daß es daneben nicht an bedeutenden Verschiedenheiten fehlt, braucht kaum hervorgehoben zu werden, namentlich wenn man die sexuelle Generation mit in Betracht zieht. Man mag also annehmen, daß Tetraphideen und Polytrichaceen, eventuell auch die Buxbaumiaceen mehr oder minder nahe beieinander aus einem ausgestorbenen Urstamm entsprungen seien, aber frühzeitig besondere Wege der Weiterentwicklung eingeschlagen haben. Diese Bemerkungen mögen hier nicht ganz überflüssig sein, weil es bei den Moosen wohl mehr als bei irgend einer anderen großen Pflanzengruppe an Erörterungen über den verwandtschaftlichen Zusammenhang der einzelnen Abteilungen fehlt, wenigstens an solchen,

1) Flora, Bd. LXXX, p. 482. (Selbstverständlich sind auch diese Ausführungen in der bryologischen Literatur unbeachtet geblieben.)

2) Lanzius Beninga stellte — mit Unrecht — jede Analogie zwischen dem Tetraphis- und dem Polytrichaceenperistom in Abrede.

3) Dihm, Flora, Bd. XIX, pag. 335.

welche alle Strukturverhältnisse, auch die Entwicklungsgeschichte, mit in Betracht ziehen. Dies ist nicht geschehen bei einer von Mitten aufgestellten Einteilung der Moose. Mitten hat 1859¹⁾ nach der Beschaffenheit des Peristoms die Bryaceen in Arthrodonten und Nematomonten geteilt, eine Einteilung, die vielfach angenommen worden ist. Zu den letzteren gehören seiner Meinung nach die Polytrichaceen und Buxbaumiaceen. Die Peristomzähne sollen bei ihnen aus vielen der Länge nach verschmolzenen Zellen bestehen und deshalb auf der Innenseite nie „trabeculae“ (Reste von Querwänden) zeigen, wie bei den Arthrodonten, bei denen die Peristomzähne aus einer Anzahl übereinandergestellten Zellreihen hervorgehen. Daß diese Abgrenzung nicht haltbar ist, zeigen schon die Buxbaumiaceen, deren Peristomtrichter aus einer Anzahl übereinander gestellter Zellen sich entwickelt und bei genauerer Betrachtung deutlich die Reste der Querwände zeigt (vgl. Fig. 29 A). Von Dawsonia wurde ferner nachgewiesen, daß die Peristomzähne nicht einzelne Zellen sind, sondern eine Gliederung aufweisen. Die Mittensche Definition läßt sich also nicht aufrecht erhalten, sie würde die so natürliche Familie der Polytrichaceen mitten durchschneiden. Es dürfte überhaupt kaum möglich sein, nach der Peristombildung die Moose in größere Gruppen zu teilen.

In seinem nach Abschluß der vorliegenden Untersuchungen erschienenen Werke „Die Musci der Flora von Buitenzorg“²⁾ faßt M. Fleischer die Tetraphideen und Dawsonieen und Polytrichaceen als Archodonten zusammen³⁾. Das Peristom soll hier aus toten ganzen nicht quergegliederten Faserzellen bestehen. Daß dies weder für Tetraphis noch für die Dawsonia zutrifft, wurde oben und in meinen früheren Arbeiten dargelegt. Wenn Fleischer (a. a. O. p. XXVI Anm. 1) sagt: „Daß das Endothecium bei der Peristombildung be-

1) Mitten, Musci Ind. or. Journ. Proc. Linnean Society 1859, Suppl. I.

2) Bd. I, Leiden 1904.

3) Lindberg hat die Tetraphideen (Georgiaceen) schon früher in die Verwandtschaft der Buxbaumiaceen und Polytrichaceen gebracht. Wenn er sagt: „Si cellulae liberae et peristomii et columellae Dawsoniae, penicillum formantes, omnes in conum inter se conjunctae et hic conus in quatuor partes aequales sectus esset, Peristomium coaritur, idem Georgiae haud male simulans, quum et a dentibus et columellae parte operculari compositum sit“ — so ist zu bemerken, daß ganz abgesehen davon, daß Lindberg hier auf dem R. Brownschen Standpunkte betreffs des „Columella-Peristoms“ steht, auch die eigenartige Beschaffenheit des Dawsonia-peristoms (Trennzellen, mehrere Lagen von Peristomschichten etc.) eine solche einfache Ableitung untunlich erscheinen läßt. (Lindberg, Observationes de formis praesertim europaeis Polytrichoidearum.)

teiligt ist, beweist schlagend *Dawsonia*, wo an jungen, bedeckelten Kapseln dieser Vorgang leicht nachzuweisen ist“, so kann ich diese Angabe ebensowenig bestätigen als die von R. Brown, Hooker u. a., durch welche sich wohl auch Fleischer hat beeinflussen lassen; in der — gleichfalls den Tatsachen nicht entsprechenden Angabe, daß das innere Peristom von *Buxbaumia* nicht quergegliedert sei, wohl von Mitten. Auch die Aufstellung der „*Dawsonioidiae*“ als eine von den Polytrichaceen getrennte Gruppe läßt sich nicht aufrecht erhalten, vielmehr stellen, wie oben gezeigt wurde, beide nur Gruppen einer sehr natürlichen Familie dar.

Will man die Bryaceen nach ihrer Peristombildung einteilen, so kann nicht mit Mitten die Frage ob die Peristomzähne quergegliedert seien oder nicht in den Vordergrund gestellt werden, sondern das unterscheidende Merkmal ist das, daß die Peristomzähne in dem einen Falle (z. B. bei den Polytrichaceen und manchen Splachnaceen) aus ganzen Zellen (einfachen oder quergegliederten), in dem anderen, durch viel zahlreichere Formen repräsentierten, aus Zellwandstücken besteht. Indes wird man bei Voranstellung eines einzigen Merkmales meist nur zu einer künstlichen Gruppierung gelangen (bei den Splachnaceen kommen z. B. beiderlei Formen der Peristombildung vor), zumal die Moose offenbar ein Beispiel für wiederholte divergente Entwicklung von einfachen Grundformen aus darbieten und dabei außerdem nicht wenige Fälle von Parallel- und Rückbildung aufweisen, wie sie wahrscheinlich in der Verkümmierung des Peristoms von *Lyellia* und der Reduktion der Peristomzähne von *Polytrichum* (*Dawsonia* gegenüber) vorliegen.

2. Dicnemonaceen.

Die Gattung *Dicnemon* ist von Interesse zunächst wegen ihrer Sporenbildung. Es wurde früher¹⁾ mitgeteilt, daß die von Montagne für Brutknospen gehaltenen Körper, welche sich in den Sporogonien von *Dicnemon* und *Eucamptodon* finden, aus Sporen hervorgegangen sind, vergleichbar also den „mehrzelligen“ (d. h. in dem Sporogon

1) Goebel, Organographie, pag. 345ff. Der bekannte Bryologe C. Müller, dem ich damals das Material verdankte, ließ sich durch meine Mitteilungen nicht überzeugen. Er betrachtete die grossen (in Wirklichkeit vielzellig gewordenen) Sporen als „Mutter- oder Urzellen jüngerer Sporen“ (vgl. sein posthumes Werk *Genera muscorum frondosorum*, Leipzig 1901, pag. 249). Durch ein Zitat von C. Müller wurde ich aufmerksam auf eine Angabe von Bescherelle (*florule bryologique de la nouvelle Calédonie*, Ann. d. sc. nat. V. s. 1, 18, 1875). Dieser sagt aber nur von einer *Eucamptodon*-art (*E. Balansae*) „*sporae maximae in capsula germinantes*“ (pag. 195).

gekannten) Sporen von *Fegatella* und *Pellia*. Ich traf zwei *Dicnemon*-arten, *D. calycinum* und *D. semicryptum* als Epiphyten auf Baumästen auf der Südinsel von Neuseeland nicht selten an. Im Folgenden seien zunächst die merkwürdigen anatomischen Verhältnisse dieses Mooses kurz besprochen. Die Blätter von *D. calycinum* zeigen ein Strukturverhältnis, welches bei keinem anderen Moos bekannt ist

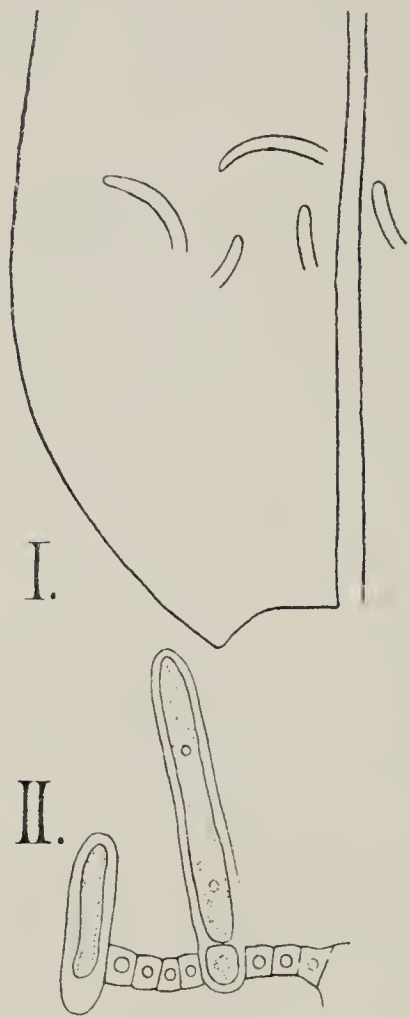


Fig. 30. *Dicnemon calycinum*. I. Oberansicht eines Stückes der Blattbasis mit „Borsten“; II. Stück eines Blattquerschnittes, welcher zwei Borsten getroffen hat.

und von den Moossystematikern ganz übersehen worden zu sein scheint¹⁾. Das kahnförmig gebogene Blatt zeigt nämlich an verschiedenen Stellen sowohl auf der Ober- als an der Unterseite eigentümliche borstenförmige Auswüchse. Namentlich finden sie sich in der unteren Hälfte des Blattes (Fig. 30 und 31). Die Borsten sind teils farblos, teils bräunlich, im letzteren Fall pflegt ihr oberer Teil heller zu sein. Ihre Länge betrug bei einigen gemessenen $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ mm. Sie bestehen aus zwei bis vier durch dünne Querwände getrennten Zellen. Die Außenwand ist stark verdickt besitzt aber offenbar eine mehr gelatinöse Beschaffenheit, die „verdickten“ Wandteile färben sich mit Congorot, während das bei den übrigen Blattzellen im ausgewachsenen Zustande nicht der Fall ist, abgesehen von den Zellen aus den beiden „Blattflügeln.“ Diese Blattflügelzellen sind, wie ein Querschnitt (Fig. 32, II) zeigt, höher als die gewöhnlichen Blattzellen, in der Flächenansicht sollen sie nach Brotherus quadratisch sein, wozu weder das a. a. O. gegebene

Bild Fig. 199 *D* noch meine Beobachtungen

stimmen (vgl. Fig. 33, I von *D. semicryptum*). In jüngeren Blättern sind die Zellwände dieser Blattflügelzellen farblos, später bräunlich. Daß sie in ihrer chemischen Beschaffenheit von der der Wände der übrigen Blattzellen abweichen, ist zweifellos, offenbar dienen sie, wie auch sonst die Blattflügelzellen speziell der Wasseraufnahme und Wasserspeicherung²⁾, namentlich werden wir auch die dicken, gelatinösen Membranen als wasserspeichernd

1) So z. B. auch in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, 212. Lieferung, pag. 339, wo eine nicht sehr genaue Zeichnung des Blattzellnetzes gegeben ist.

2) Vgl. auch W. Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1894, Bd. LXXVIII, pag. 449.

betrachten dürfen, wie dies auch bei manchen Lebermoosen der Fall ist. Mit diesen Blattflügelzellen stimmen nun die Auswüchse der Blattfläche in ihrer Struktur überein. Sie entspringen teils der Ober- teils der Unterseite der Blätter, zuweilen sieht man auch ein und dieselbe Zelle sowohl nach oben als nach unten in eine Borste auswachsen. Diese Borsten bilden ein Sparrenwerk zwischen den Blättern, sie werden also Wasser leicht zwischen sich festhalten und aufnehmen können. Zuweilen sind sie mit einem oder zwei Seitenästen versehen und erinnern dann einigermaßen an Protonema, resp. Rhizoiden. Als eigentümlich modifizierte Protonemabildungen glaube ich sie um so mehr auffassen zu sollen, als sie bei der unten zu besprechenden Gattung *Mesotus* noch mehr der Protonemaform sich nähern (Fig. 33).

Bei *D. semicryptum*, dessen Blätter keinen Mittelnerv haben, fehlen die Auswüchse. An ihrer Stelle finden sich auf der Blattfläche einige Zellen, welche sich durch ihre Dünnwandigkeit und offenbar durch der Membran aufgelagerte Gallerte auszeichnen (Fig. 32, III), sie färben sich mit Kongorot. Solche „Schleimzellen“, wie sie kurz genannt sein mögen, fanden sich auch bei *Eucamptodon Hampeanus* und dem unten zu erwähnenden in Neuseeland nicht seltenen *Mesotus celatus*, sie liegen hier oft zu mehreren (bis zu vier) nebeneinander. Daß diese „Schleimzellen“ nichts anderes als die ersten Anfänge der Auswüchse bezeichnen, geht schon daraus hervor, daß sie den Jugendstadien dieser täuschend ähnlich sehen und auch bei *Dicn. calycinus* nicht selten das Auswachsen dieser Zellen unterbleibt. *Dicn. obsoletinerve* Hpe. et C. M. dagegen, eine weitere in Neuseeland gesammelte Art gehört nicht zu der Gattung *Dicnenon*. Es hat einzellige grüne Sporen, und auch der Blattbau ist von dem von *Dicnenon* verschieden, es fehlen Auswüchse und Schleimzellen, dagegen ist reichliches Stengelprotonema vorhanden, an welchem sich auch zahlreiche, aus Zellreihen bestehende Brutkörper bilden.

Zu den *Dicnemonaceen* hat Brotherus neuerdings auch die neuseeländische Gattung *Mesotus* gestellt, wesentlich auf Grund der „vielzelligen“ Sporen. Die anatomische Untersuchung zeigte, daß damit



Fig. 31. *Dicnemon calycinum*. Teil eines Längsschnittes durch ein Stämmchen, die Borsten entspringen auf der Ober- und Unterseite der längsdurchschnittenen Blätter.

offenbar die Gattung ihre richtige Stelle im System erhalten hat, vor allem weisen ihre Blätter dieselben eigentümlichen Auswüchse wie bei *Dicnemon* auf. Während sie bei letzterer Gattung auf beiden Blattseiten auftreten, sind sie bei *Mesotus* im wesentlichen auf die Unterseite des Blattes beschränkt, treten hier aber um so reichlicher auf. Bei *Dicnemon* (welches ich zuerst untersuchte) hatte ich die Auswüchse nur nach längerem Zaudern als *Protonema* bezeichnet. Bei *Mesotus* tritt ihre Übereinstimmung mit dem *Protonema* ohne weiteres hervor (vgl. Fig. 33). Sie sind hier wiederholt verzweigt, gleichen aber sonst denen von *Dicnemon*, namentlich in der Dickwandigkeit und Braun-

färbung der älteren Teile, wobei auch hier außerhalb der braungefleckten Wandschicht ein ungefärbter Überzug sich meist wahrnehmen ließ. Die Endzellen der Fäden haben noch ungefärbte Membranen.

Wir können somit als einen systematischen Charakter aller *Dicnemonaceen* außer der merkwürdigen Sporenbildung noch die *Protonemabildung* auf den Blättern betrachten, die in verschiedener Weise auftritt: bei *Mesotus* noch mit dem *Protonema* im wesentlichen übereinstimmend, bei *Dicnemon* mehr modifiziert und bei *D. semicryptum* und *Eucamptodon* auf die Anfangsstadien, die Bildung von „Schleim-

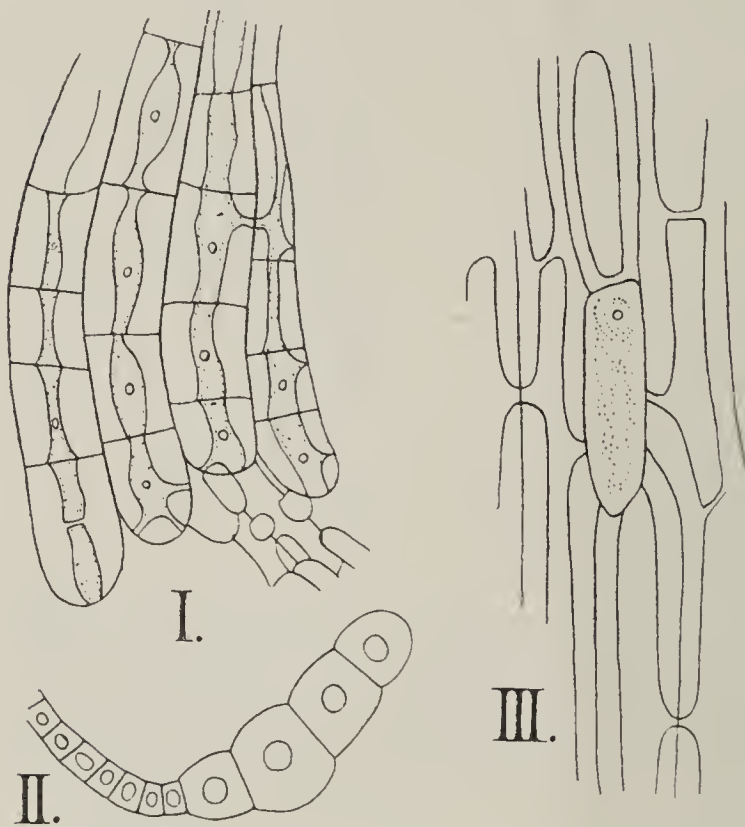


Fig. 32. *Dicnemon semicryptum*. I. Zellen der Blattbasis in Flächenschnitt; II. Stück eines Querschnitts durch die Blattbasis; III. Stück der Blattfläche in Flächenansicht mit „Schleimzelle“.

zellen“ reduziert. *Protonemabildung* an Moosblättern ist, wenn wir von der Brutknospenbildung absehen, als normales Vorkommen meines Wissens einerseits bei den Blättern von *Oedipodium Griffithii* (wo kurze rhizoidenartige Auswüchse am Rand und auf der Unterseite auftreten) und bei chlorophyllosen Blättern, denen von *Buxbaumia*, und den Niederblättern von *Polytrichaceen* bekannt, wenn man nicht die chlorophyllhaltigen Zellreihen auf den Blättern einiger *Barbula*- (*B. aloides*, *ambigua*, *membranifolia*) und *Pottia*arten (*P. cavifolia*, *barbuloides* u. a.) hierhin rechnen will¹⁾. Die letzteren dienen aber auch der Assimilation, während

1) Vgl. *Organographie*, pag. 340.

es sich bei den eigenartigen Auswüchsen der Dicnemonaceenblätter dem Obigen zufolge um Einrichtungen handelt, die mit der zeitweiligen Wasserarmut des Standortes dieser epiphytischen Formen in Beziehung stehen. Eine solche Einrichtung wird für die Pflanzen umsomehr von Bedeutung sein, als das Stämmchen keinen Zentralstrang besitzt, eine Wasserverschiebung hier also jedenfalls nur langsam vor sich gehen wird. Die Seta dagegen hat ein zentrales Hydroidenbündel, obwohl sie kurz und durch Hochblätter umhüllt ist.

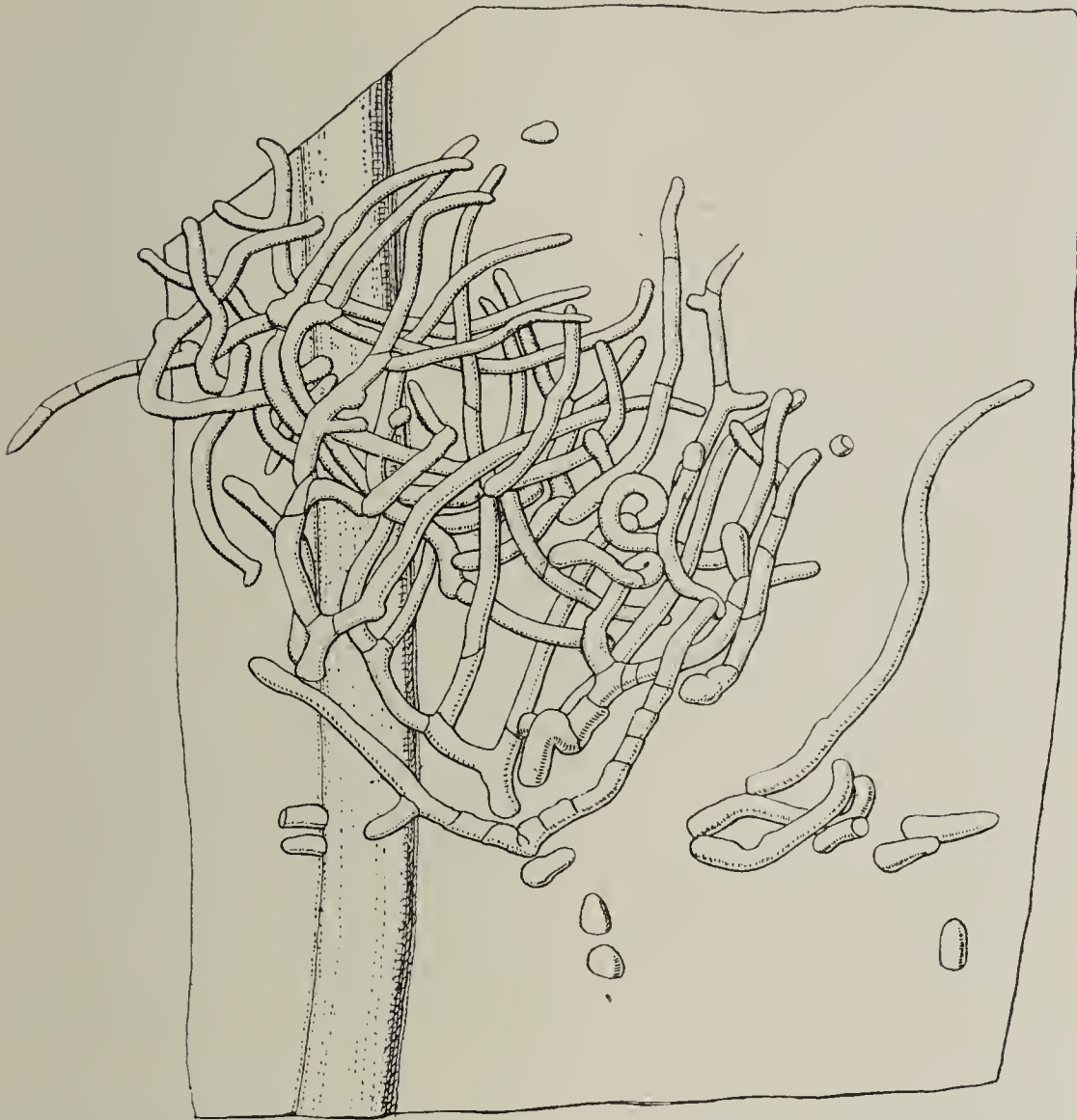


Fig. 33. *Mesotus celatus*. Flächenansicht der Unterseite eines Blattstückes.

Daß die Dicnemonarten auf periodisch eintretende Trockenzeiten eingerichtet sind, ergibt sich auch aus der Gestaltung der Fortpflanzungsorgane. *D. calycinum* sowohl als *D. semicryptum* haben ihren Namen daher, daß die Sporogonien an ihrer Basis von einem aus eigentümlich gestalteten Perichätialblättern umgebenen Hohlzylinder eingeschlossen sind. Dieser entwickelt sich an der weiblichen Blüte schon sehr früh und stellt einen ausgiebigen Trockenschutz dar. In der Basis des durch die Perichätialblätter gebildeten Hohlzylinders findet sich das befruchtete Archegonium, von steril gebliebenen umgeben. Die Calyptra ist fein

papillös¹⁾. Jede Außenzelle treibt einen kurzen nach oben gerichteten Fortsatz. Die Calyptrapapillen betrachte ich hier wie in anderen Fällen als Einrichtungen zur Wasseraufnahme, sie finden sich in ganz ähnlicher Weise auf dem „Perigon“ mancher Lebermoose, z. B. von *Frullania*-arten. Später werden ihre Zellwände stark verdickt, dann können sie für die Wasseraufnahme nicht mehr in Betracht kommen. Die Calyptra besitzt hier einen so derben Bau, wie ich ihn bei keinem andern

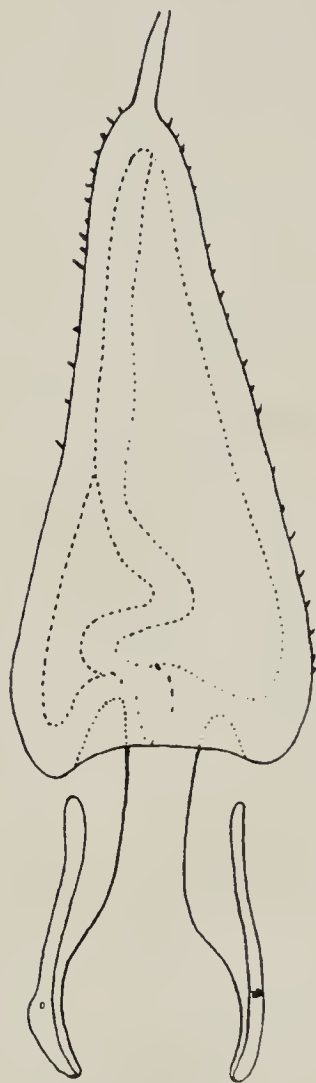


Fig. 34.

Fig. 34. *Dicnemon semicryptum*. Archegonium mit Embryo (letzterer gekrümmt und punktiert). Der Calyptra schließt den Embryo nicht dicht ein, sondern bildet einen „Wasserbauch“.

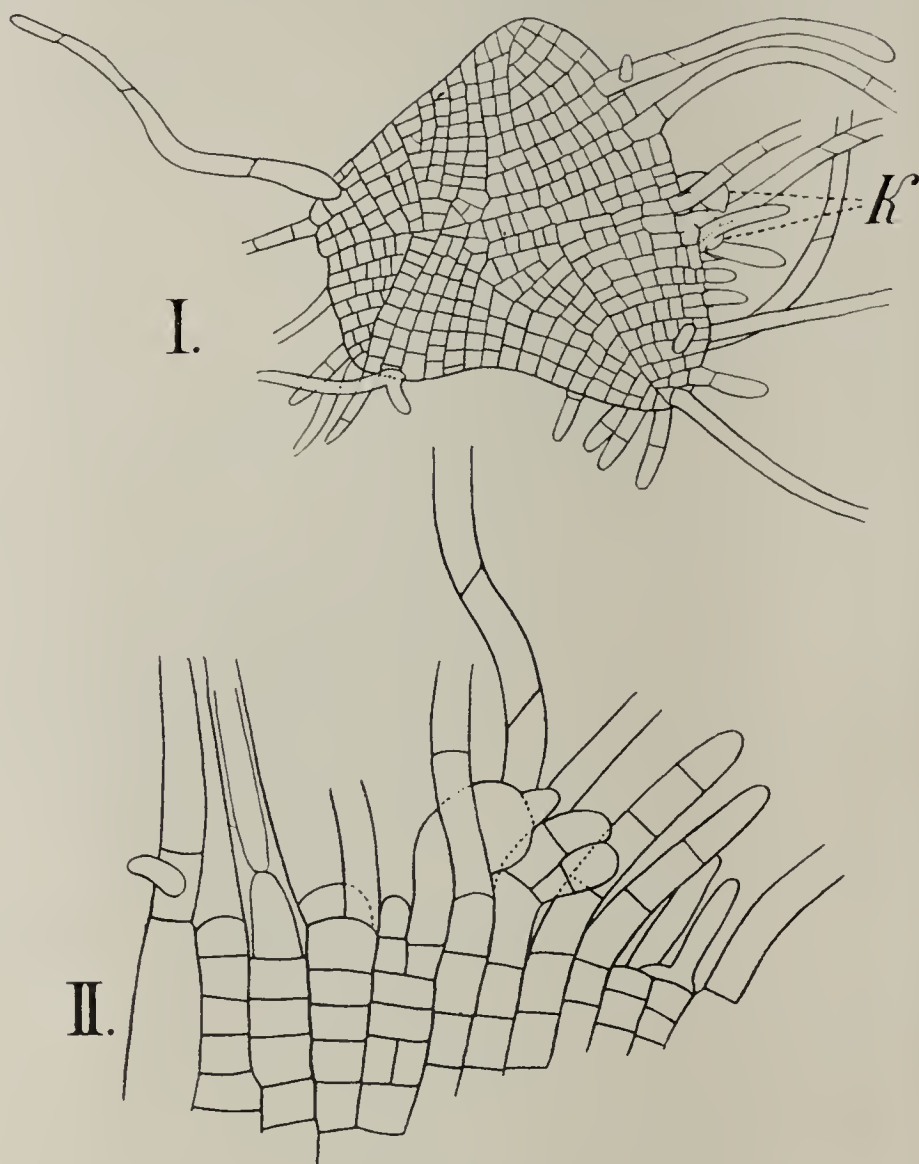


Fig. 35.

Fig. 35. *Dicnemon calycinum*. Keimung der vielzelligen Sporenkörper. I ganze Spore, II (stärker vergr.) Randpartie mit zwei Knospenanlagen (*K* in I).

Laubmoose kenne. Auf einem Querschnitt zeigt sie sich aus etwa einem Dutzend Zellschichten zusammengesetzt. Die inneren zwei bis drei Zellschichten sind dünnwandig, die äußeren sehr stark verdickt, ihr Querschnitt gleicht dem von Sklerenchymfasern. Wird also schon dieser Bau das

1) Hooker, *Musci exotici* Tab. XVII sagt von der Calyptra „apice scabra“. Die Papillen finden sich aber nicht nur am Scheitel, sie sind gegen die Spitze hin nur etwas auffälliger.

junge Sporogon vor Austrocknung schützen, so kommt dazu noch eine weitere Eigentümlichkeit: die junge Calyptra bildet einen „Wasserbauch“. (Fig. 34.) So habe ich eine mit Flüssigkeit erfüllte Ausbauchung der Calyptra genannt¹⁾, welche bis jetzt nur bei einigen Funariaceen bekannt war, wo das Vorhandensein von Flüssigkeit in der Calyptra-Ausbauchung leicht nachweisbar ist. Bei Dicnemon ist dasselbe kaum zweifelhaft, direkt nachgewiesen ist es hier nicht, da ich auf das Vorhandensein des Wasserbauches erst bei Untersuchung meines Alkoholmaterials aufmerksam wurde. Auch hier ist anzunehmen, daß das Wasser, dessen Verdunstung durch die dicke Calyptra und ihre Perichätialhülle verhindert wird, von dem jungen Sporogon als Reservestoff verwendet werden kann.

Die Lage des Sporogons innerhalb der ausgebauchten Calyptra ist eine eigentümliche. Es liegt nämlich darin nicht gerade, wie bei Funaria, sondern gekrümmt. Es dürfte dies damit zusammenhängen, daß trotz des Vorhandenseins einer Trennungszone an der Basis der Calyptra das Abreißen wegen der Dicke der letzteren einen größeren Arbeitsaufwand als sonst erfordert; der Embryo biegt sich zunächst, da er bei seinem Längenwachstum oben an der Calyptra Widerstand findet und seitlich nicht von ihr fest umgeben ist. Später hebt er die Calyptra ab, dann streckt sich die Seta gerade, sie erreicht wie bei vielen epiphytisch wachsenden Laubmoosen nur eine unbedeutende Länge, die aber zur Sporenaussaat genügt.

Die Weiterentwicklung der Sporen außerhalb der Sporogonien konnte ich nach längerem Suchen an einigen in den Dicnemonrasen gefundenen Sporen beobachten. Es zeigte sich dabei, daß die früher (Organographie p. 346) geäußerte Vermutung, daß sich aus den Sporenzellekörpern ein Fadenprotonema bilde, richtig war. Aber die „Keimung“ ist doch eine eigenartige (Fig. 35). Zunächst entstehen am Rande des flachen Zellkörpers eine Anzahl Protonemafäden, welche der Hauptsache nach als Rhizoiden funktionieren, d. h. den Zellkörper an das Substrat anheften und ihm Wasser zuführen. Die Rhizoidenbildung ist dabei nicht auf den Rand beschränkt, es können auch aus der Fläche (wahrscheinlich aus der dem Lichte abgekehrten) Rhizoiden entspringen. Zwischen den randständigen Rhizoiden fanden sich nun bei einer „Spore“ zwei kurze dicke, an der Spitze gekrümmte Fäden (*K*, Fig. 35, I), welche, wie die nähere Untersuchung zeigte, an der Spitze je eine Stammknospe angelegt hatten. Hier war das Protomenastadium

1) Flora 1895, pag. 474; Organographie, pag. 372.

auf eine einzige Zelle beschränkt, ähnlich etwa wie bei *Tetraphis*, wo die an der Basis der Protonemablätter entstehenden Fäden auch sofort zur Knospenbildung übergehen können. In beiden Fällen dürfen wir also annehmen, daß die Entwicklung der Fadenbildung abgekürzt wird, wenn die zur Knospenbildung notwendigen Nährmaterialien vorhanden sind¹⁾. Es erscheint sehr wohl möglich, experimentell die Protonembildung auch bei solchen Moosen, bei denen es unter gewöhnlichen Umständen reich entwickelt der Knospenbildung vorausgeht, durch Ernährung mit geeigneten organischen Verbindungen sehr bedeutend abzukürzen. Auf die biologische Bedeutung der Sporenausbildung wird unten einzugehen sein. Zunächst fragt es sich, wie die Sporen eigentlich zustande kommen, denn wenn ich auch früher die mehrzelligen Körper als Sporen bezeichnet habe, so wurde doch dafür kein Beweis geliefert; die Tatsache, daß sie in der Kapsel sich finden, beweist ebensowenig, daß sie aus Sporenmutterzellen entstanden sind, als das Vorkommen der Adventivembryonen bei manchen Monokotylen und Dikotylen beweist, daß sie aus der Eizelle entstanden sind. Wie diese Embryonen aus dem Nucellargewebe entspringen, könnten auch die Zellkörper in die Dicnemonkapsel aus anderen Zellen als den Sporenmutterzellen hervorgehen. Entstehen sie aber wirklich aus letzteren, so sind zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder es findet eine Tetradenteilung der Sporenmutterzelle statt und jede Tochterzelle²⁾ wird einzeln innerhalb des Sporogons zu einem vielzelligen Körper (so ist es z. B. bei *Pellia*), oder die vier Tochterzellen trennen sich nicht und wachsen zusammen zu einem Zellkörper heran. So unter der Voraussetzung, daß eine Tetradenteilung eintritt, eine Voraussetzung, welche man bis zum Erweis des Gegenteils festhalten wird, zumal wir soeben gesehen haben, daß jede der oberflächlich gelegenen Zellen³⁾ des vielzelligen Sporenkörpers offenbar imstande ist, zu einem Protonemafaden auszuwachsen, also sich wie eine gewöhnliche Spore zu verhalten. Diese Tatsache ist leichter verständlich,

1) Ganz ähnliches zeigen bekanntlich die Makrosporen der heterosporen Pteridophyten, deren Prothalliumentwicklung der der isosporen Formen gegenüber abgekürzt erscheint. Das Verhalten der Mikrosporen zeigt, daß es nicht nur auf die Menge, sondern auf die Qualität des den Sporen mitgegebenen Materials ankommt.

2) Eventuell auch nur eine von ihnen.

3) Auch die im Innern des Sporenkörpers befindlichen haben wohl latent die Fähigkeit, zu Protonemafäden auszuwachsen, werden aber durch ihre Lage daran verhindert. Wenn man einen Sporenkörper zerschneiden würde, erhielte man sehr wahrscheinlich auch aus den jetzt freigelegten inneren Zellen Protonema. Normal aber geben sie die in ihnen abgelagerten Baustoffe offenbar an die auswachsenden peripherischen Zellen ab.

wenn es sich um vielzellige Sporen handelt, als wenn die Sporen resp Tetradenbildung unterdrückt sein und die in der Kapsel befindlichen Zellkörper gefächerte Archesporzellen vorstellen würden, in welchen es zur Bildung von Sporen anscheinend nicht gekommen ist. Es könnte ja immerhin in jeder Zelle des Sporenkörpers eine Vierteilung des Zellkerns und dann eine Verkümmernug von den Kernen eintreten.

Leider gestattete mir mein Material nicht, die Entwicklung der Sporen eingehend zu untersuchen. Es fanden sich teils alte Kapseln mit reifen Sporen, teils ganz junge Sporogonien vor. In den älteren Kapseln lagen die Sporenkörper dicht aufeinander geschichtet (Fig. 36), außer ihnen war nur noch die Kapselwand und die (in ihrem oberen

Teile zuweilen verschrumpfte) Columella vorhanden. Es waren von den Sporenkörpern nicht selten eine Anzahl der Zellen verkümmert. Die Gestalt der Sporenkörper wird durch ihre Lage bestimmt und ist daher nicht überall dieselbe. Jedenfalls aber kann man nicht von ihnen sagen: „einen abgestutzten Kegel bildend“, wie dies in „Nat. Pflanzenfamilien“, a. a. O. p. 340, geschieht.

Die Lage der „Sporen“ stimmt nun, wie die Abbildung zeigt, mit der des sporogenen Zellgewebes überein.

Das nächstjüngere Stadium zeigte ein aus großen Zellen gebildetes Archespor, welches durch mehrere Zellagen von dem tonnenförmigen Interzellularraum getrennt ist, der wie gewöhnlich im Exothecium sich bildet. Die Deckelcolumella erweist sich hier wie in anderen Fällen besonders deutlich als ein Wasserspeicher. Das Wachstum der Archesporzellen ist insofern ein eigentümliches, als sie später voneinander (im

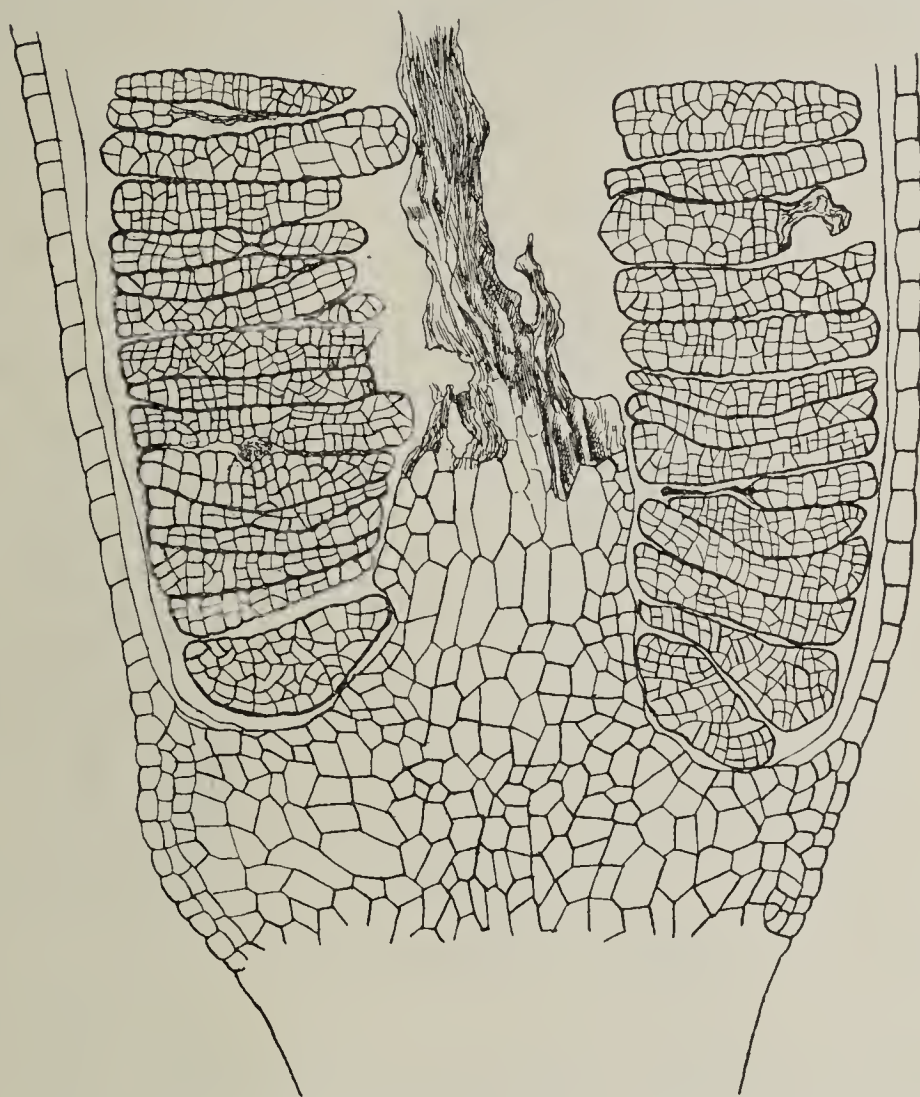


Fig. 36. Dicnemon. Längsschnitt durch den basalen Teil eines Sporogons. Die Columella ist oben verschrumpft.

Querschnitt) getrennt erscheinen. Es wachsen nämlich die umgebenden Zellen von der Grenze zweier Archesporzellen zwischen diese hinein, so daß die Archesporzellen einander nicht mehr oder nicht mehr überall berühren und allseitig von sterilen Zellen umgeben sind, während sie der Länge nach im Zusammenhang bleiben (Fig. 37, IV). Diese Lage wird eine rasche und ausgiebige Ernährung der Archesporzellen ermöglichen. Tatsächlich sind auch die Columella und die außerhalb des Archespors liegenden Zellen sehr reich an Nährmaterialien, die von den Archesporzellen zur Bildung der Sporenkörper verwendet werden, die außerhalb der letzteren liegenden zahlreichen Zellschichten werden später

größtenteils zusammen-
gedrückt.

Später vergrößern sich die Archesporzellen noch beträchtlich und erhalten eine gelatinöse Wand, worauf sie sich teilen. Sicher ist also, daß die Sporenkörper aus Teilungen der Archesporzellen hervorgehen, wenn sie als vielzellige Sporen aufgefaßt werden, so sprechen dafür die Beschaffenheit der Wand, namentlich der Besitz eines Exo- resp. Epispor, und Analogiegründe (mit *Pellia* und *Fegatella*) und die Keimungserscheinungen; ein direkter Beweis dafür aber konnte nicht ge-

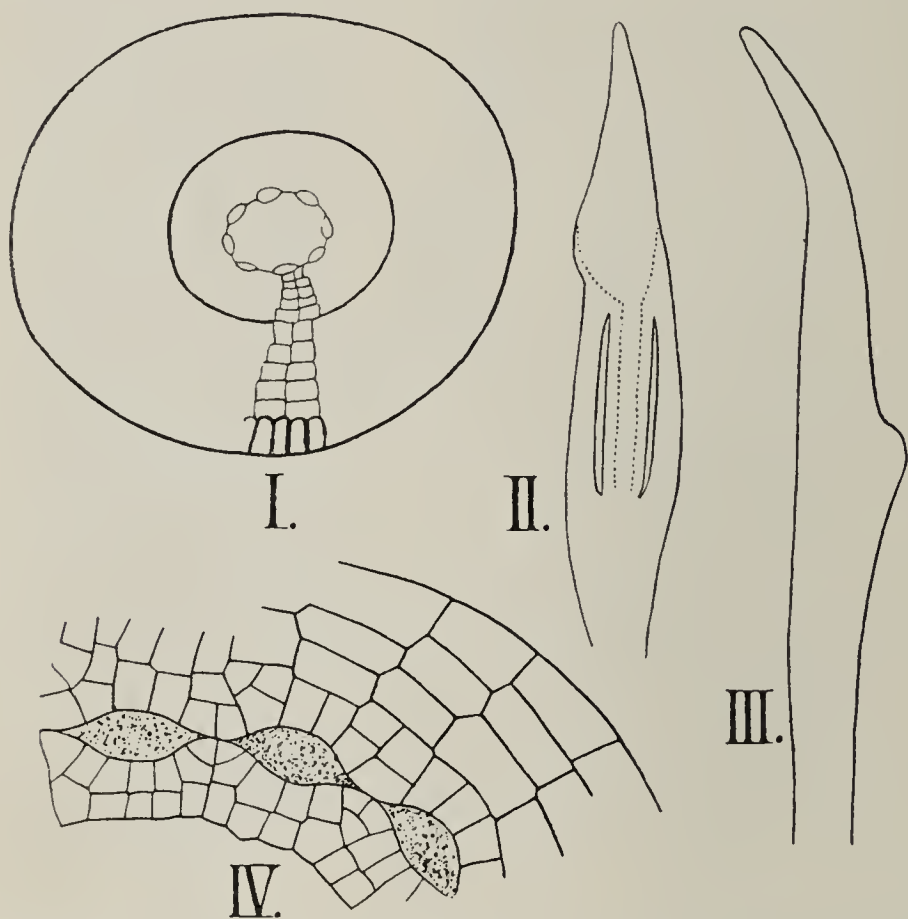


Fig. 37. *Dicnemon calycinum*. I. Querschnitt durch eine junge Kapsel, Archesporzellen eingezeichnet. II. Längsschnitt durch eine junge Kapsel, Archespor und seine sterile Fortsetzung punktiert. III. Umriß eines jüngeren Sporogons, unterhalb des zur Kapsel werdenden Teiles findet sich eine einseitige Ausbauchung. IV. Archespor mit Umgebung im Querschnitt, stärker vergrößert als in I.

führt werden. Es ist mir am wahrscheinlichsten, daß das Archespor direkt zu den Sporenmutterzellen wird, darauf deutet wenigstens die gelatinöse, in einigen Fällen beobachtete Wandbeschaffenheit hin. Ob nun hier eine Tetradenteilung stattfindet und die einzelnen Sporen miteinander vereinigt bleibend sich weiter teilen oder ob nur eine Spore sich von der Tetrade entwickelt — das sind Fragen, die ein an Ort und Stelle lebender Botaniker oder ein solcher, der gerade die richtigen Entwicklungsstadien

sammelt, wird zu entscheiden haben. Im Grunde kommt es darauf hinaus, ob und wann die Reduktionsteilung eintritt, die Bildung freier Tetraden könnte ja ebenso unterbleiben, wie dies bei manchen Angiospermenmikrosporangien der Fall ist.

Weiter entwickelte Pflanzen an den keimenden Sporen fand ich in einem Sporogon von *Dicn. calycinum*. Diese waren dadurch merkwürdig, daß sie nach Hervorbringung einiger Blätter (deren Zahl bei den Pflänzchen variierte) zur Antheridienbildung übergegangen waren (Fig. 39). Sie stellten also Zwergmännchen dar von winziger Kleinheit, sie sind mit bloßem Auge meist nicht sichtbar, ihre Länge betrug $\frac{1}{3}$ mm und mehr. Es läßt sich aus dieser vereinzeltten Beobachtung nicht schließen, ob die Antheridienbildung bei *Dicnemon* regelmäßig auf Zwergmännchen stattfindet oder nicht. Denn es ist ganz gut möglich, daß die Antheridienbildung hier deshalb frühzeitig eintrat, weil die Bedingungen für das vegetative Wachstum ungünstiger waren, während sonst an weiter entwickelten Pflanzen Antheridien auftreten. Da die beschreibenden Bryologen *Dicnemon* als dioecisch bezeichnen, ist wohl die letztere Annahme wahrscheinlich. Sie gilt aber, wie mir scheint, auch für einige andere Moose mit Zwergmännchen. Es gibt alle Abstufungen von Formen, bei denen die männlichen Pflanzen nur etwas kleiner sind, als die weiblichen, bis zu solchen, bei denen sehr bedeutende Größenunterschiede auftreten.

Kleine Zwergmännchen sind z. B. beobachtet bei *Dicranaceen*, *Leucobryum*, *Fissidens anomalus* u. a. Bei *Dicranum scoparium*¹⁾ kommen die männlichen Pflanzen teils als Zwergmännchen im Wurzelfilze, teils in 3 und mehr cm hohen Rasen vor, während bei anderen dioecischen *Dicranum*-arten die männlichen Pflanzen teils nur als Zwergmännchen, teils als wohlentwickelte Pflanzen bekannt sind, auch bei *Leucobryum* kommen teils Zwergmännchen, teils wohlentwickelte männliche Pflanzen vor. In derartigen Fällen dürfte das Auftreten von Zwergmännchen

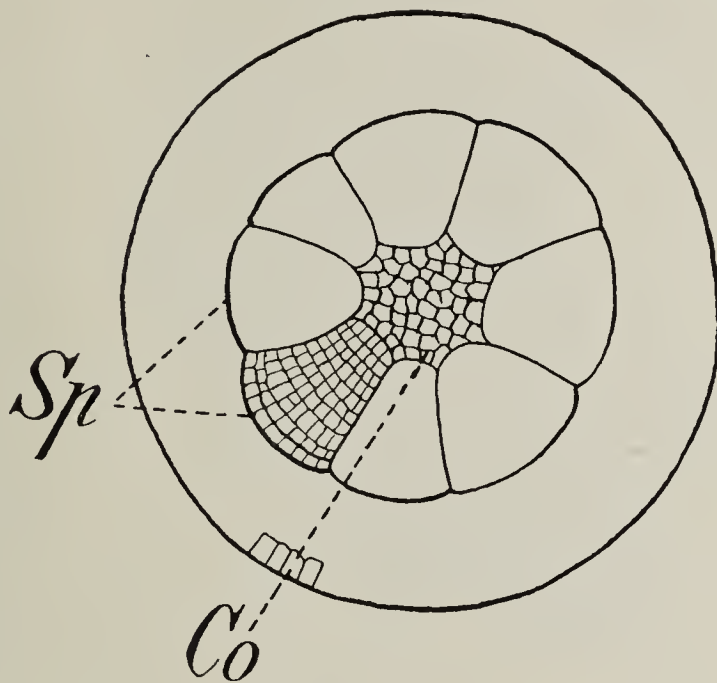


Fig. 38. *Dicnemon semicryptum*. Querschnitt durch den Kapselteil, *Sp* die vielzelligen Sporencörper, *Co* Columella.

1) Vgl. z. B. Roth, Die europäischen Laubmoose, Bd. I, pag. 276.

durch ungünstige Ernährungsverhältnisse bedingt sein. Wissen wir ja doch auch von den Farnen, daß Antheridien sich an schlecht ernährten Prothallien bilden können, welche zur Hervorbringung von Archegonien nicht imstande sind, und daß das Auftreten der Antheridien in eine

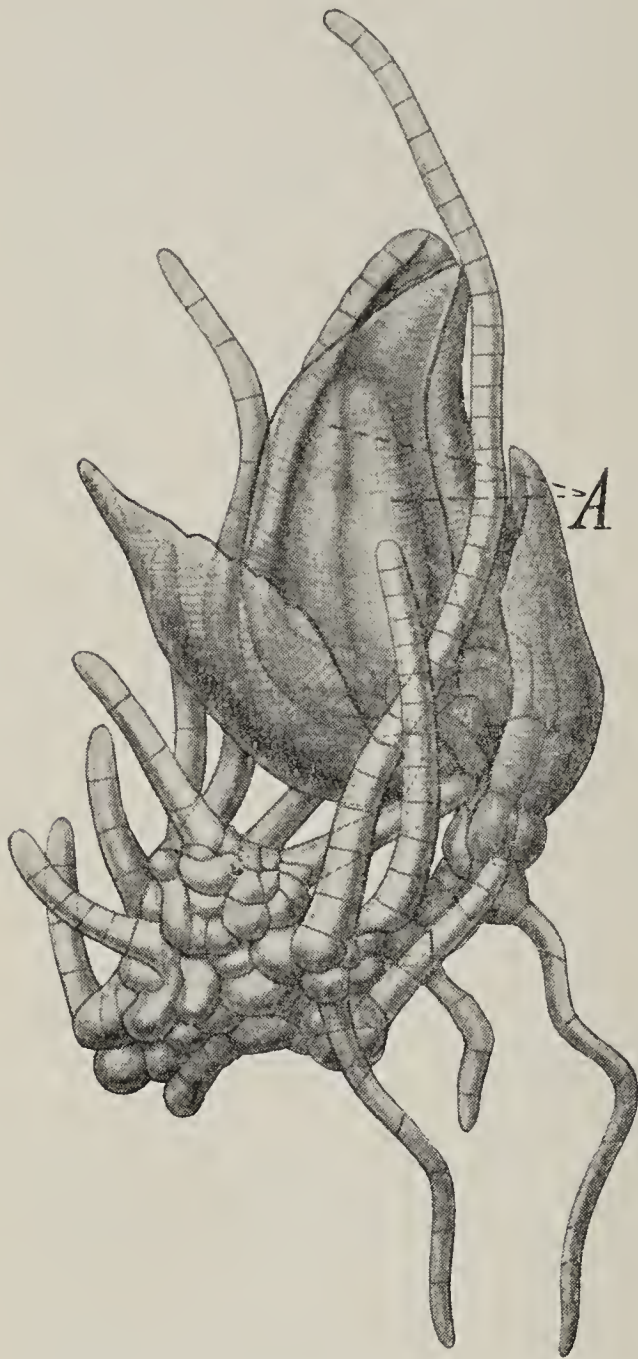


Fig. 39. *Dicnemon calycinum*. Aus einem Sporenkörper hervorgegangenes „Zwergmännchen“. A durchscheinende Antheridien.

sehr frühe Entwicklungsstufe verlegt werden kann, in der sonst nur vegetatives Wachstum eintritt. Die Annahme, daß das Auftreten von Zwergmännchen wenigstens bei manchen Moosen durch ungünstige Ernährungsbedingungen begünstigt wird, wird auch gestützt durch das gelegentliche Auftreten von Zwergweibchen. Solche habe ich bei *Conomitrium Julianum* früher beobachtet und abgebildet¹⁾. Aus der Calyptra des Sporogons entstandene Pflänzchen gingen schon nach Hervorbringung von acht Blättern zur Archegonienbildung über, was sicher bedingt ist durch die Ernährungsverhältnisse²⁾, unter denen diese Sprosse standen. Die ganze Frage bedarf durchaus der experimentellen Behandlung. Ohne eine solche stehen die aus den bisherigen Beobachtungen gezogenen Schlüsse in der Luft.

Fleischer hat z. B. neuerdings³⁾ die interessante Beobachtung mitgeteilt, daß die Zwergmännchen von *Macromitrium*-arten entstehen aus Sporen, welche auf den Blättern weiblicher Pflanzen gekeimt sind. Er zieht dar-

aus, daß bei den *Macromitrium*-arten und *Schlotheimia* keine männlichen Pflanzen von normaler Größe bekannt sind, den Schluß, daß das Vorkommen von Zwergmännchen auf den Blättern nicht durch die

1) Goebel, Die Muscineen in Schenk, Handbuch der Botanik 1884, pag. 390.

2) Es ist selbstverständlich damit nur gesagt, daß diese hier für die Archegonienbildung günstig, für das vegetative Wachstum ungünstig waren.

3) Fleischer, Die Musci der Flora von Buitenzorg, Bd. II, pag. 402, 427.

ungünstigen Ernährungsverhältnisse bedingt sei. Indes kann dieser Schluß als ein ganz sicherer zunächst wohl kaum betrachtet werden, jedenfalls wäre es von Wert zu wissen, wie die Entwicklung der Pflanzen verläuft, wenn die Sporen auf günstige Nährböden ausgesät werden. Bilden sich auch dann Zwergmännchen, so müßten die Bedingungen für deren Zustandekommen schon in der Spore gegeben sein. Fleischer gibt auch an, daß die Sporen der *Macromitrium*-arten, welche Zwergmännchen besitzen, von auffallend verschiedener Größe seien, was auch für andere Moose, z. B. *Cleistostoma*, angegeben wird. Auch hier aber kann nur experimentell darüber Aufklärung gewonnen werden, ob bestimmte Sporen die Zwergmännchen liefern, oder ob alle dazu imstande sind. Philiberts¹⁾ Beobachtungen, wonach Zwergmännchen bei *Camptothecium lutescens* und *Homolathecium fallax* an *Protonema* sich bilden, das alten, scheinbar abgestorbenen Teilen weiblicher Pflanzen entspringt („dans la partie inférieure et plus vieille, sur les rameaux déjà desséchés“) sprechen dafür, daß hier die Produktion männlicher Pflanzen durch die durch den Ursprungsort gegebenen Bedingungen bestimmt wird. Alte Stammteile ergeben bei der Regeneration oft andere Resultate als kräftige; Regenerate, welche weniger gut ernährt sind, als die aus kräftigen Stammteilen entspringenden. Dies dürfte der Grund für das Auftreten männlicher Pflanzen sein, deren Größe übrigens nach Philiberts Angabe variiert. Ebenso entstehen nach demselben Autor männliche Pflanzen auf den unteren, alten, zum Teile abgestorbenen Blättern der weiblichen Pflanzen von *Fissidens bryoides*, diese Zwergmännchen erreichen, ähnlich wie die oben von Dicnemon beschriebenen, nur eine Größe von $\frac{1}{3}$ mm; außerdem kommen nach anderen Autoren auch achselständige Blüten in der unteren Hälfte des Jahressprosses vor.

Fassen wir die Erörterungen über die Zwergmännchen kurz zusammen, so läßt sich sagen:

1. Die Hervorbringung von Antheridien findet bei den Moosen (wenigstens bei vielen) ähnlich wie bei den Farnprothallien unter äußeren

1) Philibert, les fleurs mâles du *Fissidens bryoïdes*, *Revue bryologique* 1883, pag. 65. Zwergmännchen sind bekannt bei den oben genannten *Macromitrium*-arten, *Leucobry. glaucum*, *Dicranum Schraderi*, *palustre*, *undulatum* u. a., *Hypnum lutescens*, *H. aureum* (vgl. betr. der letzteren Gumbel, *Der Vorkeim*, *Nova acta acad. Leop.-Carol.*, vol. XXIV, p. II, pag. 627). Für *Rhizogonium*-arten sind, wie unten gezeigt werden soll, irrigerweise Zwergmännchen angegeben worden. Die „männlichen Pflanzen“ sind in Wirklichkeit basale Seitenknospen der beblätterten Triebe. Denkt man sich diese Seitenknospe einem *Protonema*-faden aufsitzend, wie dies bei der „Verzweigung“ von *Schistostega* der Fall ist, so würde man allerdings Zwergmännchen erhalten.

Bedingungen statt, welche für die Archegonienbildung nicht ausreichen. Wir sehen demgemäß die männlichen Pflanzen oft schwächtiger entwickelt als die weiblichen, eine Verschiedenheit, welche bei einer Anzahl von Moosen sich bis zur Bildung von Zwergmännchen steigert.

2. Die Bildung der letzteren ist bei einer Anzahl von Formen (*Dicranum scoparium*, *D. congestum*, *Leucobryum glaucum*) offenbar von Ernährungsverhältnissen bedingt, unter günstigen Bedingungen sind die männlichen Pflanzen keine Zwergmännchen, wenn sie auch hinter den weiblichen an Größe zurückbleiben.

3. Ob bei diöcischen Moosen unter günstigen Ernährungsbedingungen nur weibliche, unter ungünstigeren nur männliche Exemplare entstehen, oder die Sporen schon sexuell differenziert sind, ist unbekannt, möglicherweise verhalten sich verschiedene Formen in dieser Hinsicht verschieden. Wenn man die diöcischen Lebermoose (bei denen Zwergmännchen bis jetzt nicht bekannt sind) zum Vergleich heranzieht, so ist es wahrscheinlich, daß die Sexualdifferenz schon in den Sporen bestimmt ist.

Fragen wir nach den Beziehungen der merkwürdigen Sporenbildung von *Dicnemon* zu äußeren Faktoren, so ist zweierlei zu unterscheiden. Erstens die Frage nach dem eventuellen Nutzen und zweitens die nach den Bedingungen, unter denen sie sich entwickeln konnte. Was den Nutzen anbelangt, so ist klar, daß die Keimung innerhalb der Sporogonien die Keimung außerhalb abkürzt. Die vielzelligen Körper können rascher sich befestigen und Moospflanzen entwickeln, als wenn sie erst allmählich ein Protonema entwickeln müßten, zumal die Sporenkörper auch chlorophyllhaltig sind. Die rasche Befestigung (womit auch die flache Gestalt der Zellkörper in Beziehung steht) wird für einen Epiphyten von besonderer Bedeutung sein, sehen wir doch analoge Anpassungen z. B. bei *Ephemeropsis* und auch bei epiphytischen Lebermoosen auftreten¹⁾. Außerdem aber dürfte die Vielzelligkeit der Sporen auch mit der Wasserversorgung im Zusammenhang stehen. Bei den Laubmoosen sind die Sporen der *Dicnemonaceen* die einzigen, welche innerhalb der Sporogone keimen. Bei den Lebermoosen ist dasselbe bekannt von *Pellia* und *Fegatella*, Formen, welche feuchte Standorte bewohnen. Andererseits sehen wir, daß bei der Keimung von *Frullania* und *Madotheca* ganz ähnliche Zellkörper, aber außerhalb des Sporogons sich bilden, und ähnliches gilt für *Andreaea*. Dies führte²⁾ zu der Annahme, daß es

1) Vgl. Goebel, Über epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg VII.

2) Organographie, p. 344. Es ist bemerkenswert, daß auch bei *Andreaea* das heranwachsende Sporogon einen besonders ausgiebigen Schutz durch Perichätialblätter

sich bei diesem aus der Keimung der Sporen hervorgegangenen Zellkörper um einen Schutz gegen Austrocknung handle. Der Austrocknung werden auch die Sporen von Bryophyten, welche feuchte Standorte bewohnen, zeitweilig ausgesetzt sein und gerade sie sind für Austrocknung empfindlicher, als Bewohner trockener Standorte. Das macht, wie mir scheint einigermaßen verständlich, daß dasselbe Verhalten bei Bewohnern feuchter und zeitweilig trockener Standorte wiederkehren und für die Erhaltung der Keimlinge von Bedeutung sein kann. Der Sporenzellkörper von *Dicnemon* hat ja nicht nur andere Reservestoffe wie Eiweiß, Fett usw. in größerer Menge zur Verfügung als eine einzellige Spore, sondern auch Wasser. Er wird also auch zeitweilige Austrocknung unter sonst gleichen Umständen länger vertragen können, und bei Eintritt günstiger Bedingungen rasch keimen, wobei seine Moosknospen zugleich im Gewirr von Protonemafäden geschützt sind.

Was die Bedingungen der Keimung innerhalb der Kapseln anbelangt, so werden sie vor allem darin bestehen, daß eine stetige Weiterentwicklung der Kapseln und die Zufuhr von Nährmaterialien zu ihnen gesichert ist. Dies wird bei Bewohnern feuchter Standorte leichter der Fall sein, als bei xerophilen Formen. *Dicnemon* aber wurde oben zu schildern versucht als ein Moos, das in einer Gegend epiphytisch lebt, wo reichliche Niederschläge während eines großen Teiles der Vegetationsperiode eintreten (während deren die Kapselentwicklung wohl vor sich geht), aber auch Trockenperioden vorkommen, gegen welche die Pflanze geschützt sein muß, zumal im Beginn ihrer Entwicklung, der schon innerhalb der Sporogone erfolgt.

Die Verbreitung der Sporen geht bei *Dicnemon* wahrscheinlich ebenso wie bei *Pellia* und *Fegatella* außer durch Luftströmungen durch Wasser vor sich, wodurch die Sporen weiter geschwemmt werden, doch kann dies naturgemäß nur für die Nahverbreitung nicht für die in die Ferne in Betracht kommen.

Für die *Dicnemonaceae Mesotus* gibt Brotherus (a. a. O., pag. 338) dimorphe Sporen an. Es sollen nämlich rostfarbene kleine und grüne sehr große vorhanden sein. Da nun dimorphe Sporen, seitdem die „Mikrosporen“ von *Sphagnum* als Pilzbildungen erkannt sind, nur bei *Cleistostoma ambigua* (wo die Frage sehr untersuchungsbedürftig ist)

erfährt. Bei den *Dicnemonaceen* ist dieser allerdings noch stärker; es entspricht dies meiner Auffassung, daß wir es bei ihnen mit einem ursprünglich hygrophilen, aber zeitweiligen Trockenperioden angepaßten Moose zu tun haben. Alle uns auffälligen Anpassungen zeigen aber, daß die innere Struktur der betreffenden Pflanze eigentlich den äußeren Bedingungen unvollständig angepaßt ist.

angegeben werden, schien mir der Dimorphismus bei *Mesotus* sehr zweifelhaft. Er ist auch in Wirklichkeit nicht vorhanden. Die Brotherus'schen kleinen Sporen sind keine Sporen, sondern dunkelgefärbte Hautfetzen, wie man sie auf und zwischen den Sporen antrifft, abgelöst können sie wie kleine dunkle Zellen aussehen. Wohl aber sind die Sporen, die im wesentlichen alle gleich organisiert sind, von sehr verschiedener Größe und Zellenzahl und sehr wechselnder Gestalt (vgl.

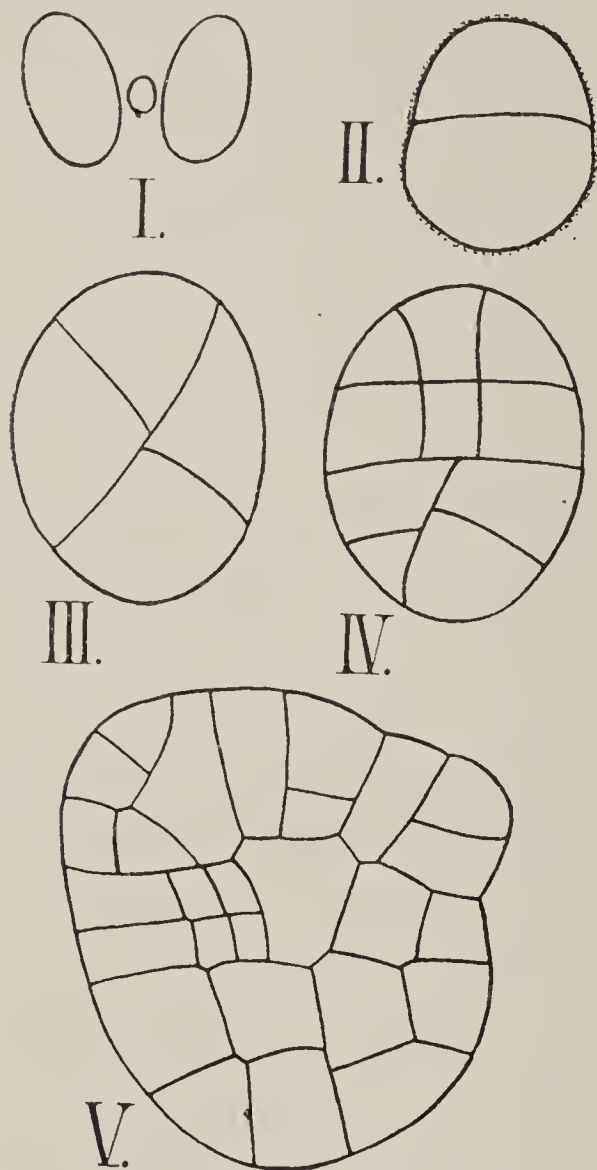


Fig. 40. *Mesotus celatus* (gesammelt am Diamond-Lake Neuseeland). I. Die Sporenkörper bei schwacher Vergrößerung, um ihre verschiedene Größe zu zeigen. II.—V. Sporen verschiedener Entwicklung aus einer und derselben Kapsel (stark vergr.).

Fig. 40). Manche sind aus vielen Zellen bestehende Körper, andere nur wenigzellig, letztere zeigen dann vielfach noch ein besonderes dunkelkörniges Epispor, das bei den größeren Sporen offenbar durch Dehnung verschwunden ist. Ein Dimorphismus der Sporen existiert also nicht, sondern nur eine verschiedene Größenentwicklung. Die Keimung stimmt, soweit ich sie verfolgen konnte, mit der von Dicnamon überein, jedenfalls entstehen zahlreiche Protenomafäden aus dem Sporenkörper.

3. *Leptostomum*.

Von dieser durch R. Brown aufgestellten¹⁾ Gattung sammelte ich zwei Arten, *L. flexipile* und *L. gracile* in Neuseeland, erstere auch in Viktoria.

Das morphologische Interesse, welches sich an diese Gattung knüpft, liegt im Bau des Peristoms („peristomium simplex, membranaceum, annulare, planum, indivisum, e membrana interiori ortum“²⁾).

Fleischer³⁾ ist neuerdings der Ansicht, daß das Peristom „welches gewisse Analogien mit den Buxbaumiaceen hat, vielleicht eins der Übergangsstadien von den Nematodonte zu den Arthrodonte bildet“.

1) Collected Works I. 352, II. 351.

2) R. Brown, a. a. O.

3) R. Fleischer, Die Musci der Flora von Buitenzorg, Bd. II, pag. 513 (Leiden 1902—1904).

Für die von mir untersuchte Art trifft diese Auffassung nicht zu. Hier ist das Peristom eine oben in kurze Zähne zerschlitzte Haut, welche aus Membranstücken besteht (hie und da mögen auch einzelne ganze Zellen vorhanden sein), ganz ebenso wie das bei dem inneren Peristom der Mniaceen in seinem unteren Teile der Fall ist, nur eben in sehr viel geringerer Ausbildung. Mit dem innern Peristom von Buxbaumia besteht nur eine ganz äußerliche Habitusähnlichkeit. Das Buxbaumiaceenperistom ist entwicklungsgeschichtlich, wie früher gezeigt, ein sehr charakteristisches Gebilde, und in dieser Beziehung auch von dem Mniaceenperistom, sowie dem von Leptostomum verschieden, das

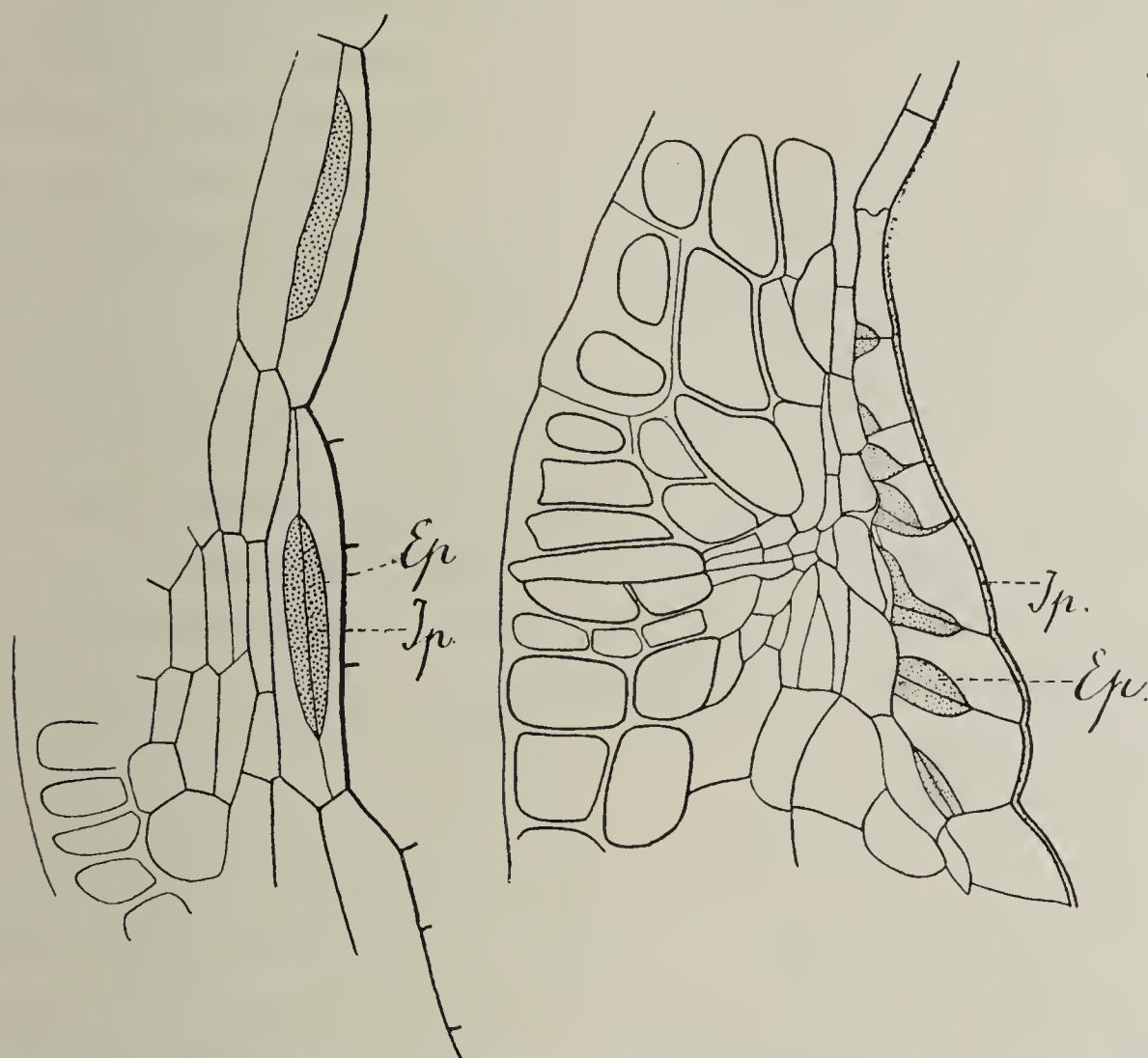


Fig. 41. *Leptostomum flexipile*. Rechts Längsschnitt, links Querschnitt durch den äußeren Kapselteil. *Ep* äußeres, *Ip* inneres Peristom.

*Leptostomum*peristom entspricht entwicklungsgeschichtlich einem schwach ausgebildeten inneren Peristom von *Mnium*. Das dürfte aus den Abgildungen Fig. 41 hervorgehen, links ist ein Querschnitt, rechts ein Längsschnitt abgebildet. Es geht daraus hervor, daß sogar ein äußeres Peristom angelegt ist (*Ep*), aber es kommt nicht zur Ausgestaltung wirklicher Zähne, da nur einzelne Stücke der Längswände verdickt sind, und auch dies nur im unteren Teile des Deckels. Diese verdickten Wandteile erscheinen dann später als stärker hervortretende Querleisten der Peristomhaut.

Charakteristisch ist der Bau des flachen, sehr kleinen Deckels. Er besteht aus Zellen mit stark verdickten Wänden, während die der Kapselwand viel weniger verdickt sind. Ein Annulus mit schleimführenden Zellen konnte nicht nachgewiesen werden. Die Abbruchstelle ist zwar vorgebildet, aber die beim Austrocknen eintretenden Spannungsdifferenzen genügen offenbar, um eine Loslösung herbeizuführen.

Daß ein Moos mit so großen stattlichen Kapseln ein so wenig entwickeltes, bei der Sporenaussaat kaum in Betracht kommendes Peristom besitzt, ist gewiß auffallend, denn sonst sehen wir wenig oder gar nicht entwickelte Peristome nur bei Moosen mit kleinen Kapseln, oder bei großfrüchtigen dann, wenn wie bei *Lyellia* durch die Ausbildung der *Columella* gewissermaßen Ersatz für das fehlende Peristom geschaffen wird. Es sei bemerkt, daß die „Kapsel“ etwa 7 mm lang ist. Davon fallen aber 3 mm auf die unmerklich in die Kapsel übergehende, zahlreiche normale Spaltöffnungen tragende Apophyse. Der Deckel ist nur etwa $\frac{1}{3}$ mm lang und sitzt an einer Stelle, wo die Kapsel schon verschmälert ist. Die Peristomhaut verengert die Mündung der Kapsel noch mehr. Da mir nur noch nicht ganz ausgereifte Kapseln von *Leptostomum* zur Verfügung standen, vermag ich über die Art der Sporenaussaat nichts zu berichten¹⁾, vielleicht genügt die soeben erwähnte Verengung der Kapselmündung, um eine allmähliche Sporenaussaat zu ermöglichen. Der verhältnismäßig sehr dünne und lange Stiel wird bedingen, daß die Kapseln leicht erschüttert werden und so die Sporen verbreitet werden können.

Man kann *Leptostomum* wegen seines Peristombaues entweder als einen primitiven, auf einer niederen Organisationsstufe stehen gebliebenen oder — wohl richtiger — als einen reduzierten Typus betrachten. Darüber ließe sich ja eine lange Diskussion eröffnen, wie immer bei Fragen, die nur vermutungsweise zu entscheiden sind. Indes würde bei einer solchen Diskussion kaum etwas herauskommen, weshalb ich hier auch nicht darauf eingehen möchte.

B. Bilaterale und dorsiventrals Formen.

In der „Organographie“ (I, p. 54, p. 56, II, p. 357) war ich bestrebt, einen Überblick zu geben über das Zustandekommen bilateraler

1) Eine entwickelte oben verbreiterte *Columella* fand sich in der Kapsel vor, aber es war aus dem angegebenen Grunde nicht möglich festzustellen, ob sie bei der Sporenaussaat beteiligt ist.

und dorsiventraler Ausbildung bei den Laubmoosen. Es wurde versucht nachzuweisen, daß diese Formen aus radiären hervorgegangen sind und daß es sich handelt um Moose, welche schwacher, einseitig einfallender Beleuchtung angepaßt sind und ihre Assimilationsorgane annähernd in eine Ebene stellen. Das kann zustandekommen durch Änderung der Blattstellung, indem statt drei Reihen nur zwei gebildet werden, Verschiebung der Blatinserktionen (so bei *Schistostega*) oder durch Wachstumserscheinungen der Blätter selbst (*Drepanophyllum* a. a. O. Fig. 244, VI). In Australien und Neuseeland ist die Zahl derartiger Moose größer als bei uns, und ihre Organbildung vielfach eine auffallendere, ich brauche nur zu erinnern an die schönen *Hypopterygien* und *Hookerien*, an das prachtvolle *Cyathophorum*, das auch a. a. O. schon besprochen und abgebildet wurde, an die sonderbaren *Rhizogonien* und andere. Es schien erwünscht, diese Formen etwas genauer zu untersuchen, als dies früher, wo nur ausgetrocknetes Material zur Verfügung stand, geschehen konnte.

Zunächst sei erwähnt, daß die a. a. O. ausgesprochene Ansicht sich bestätigte, ich fand solche dorsiventralen und bilateralen Formen, z. B. die *Hookerien*, *Cyathophorum* u. a., an besonders schattigen Standorten; so in schattigen Schluchten, auf den Stämmen von Baumfarnen etc.

Als Eigentümlichkeiten der Organbildung fallen — von der Verzweigung abgesehen — namentlich die Anisophyllie und die Asymmetrie bestimmter Blätter bei vielen hierhergehörigen Moosen auf. Es fragt sich, womit das im Zusammenhang steht. Ich gelange zu der Ansicht, daß zwei Fälle zu unterscheiden sind, und daß die Asymmetrie der Blätter bedingt sein kann entweder durch das Verhalten der Sproßachse, oder durch das der Blätter selbst. Im ersteren Falle ist der Teil des Blattes, welcher auf der geförderten Seite der Sproßachse steht der geförderte. Sproßachsen, bei denen der nach oben gekehrte Teil der

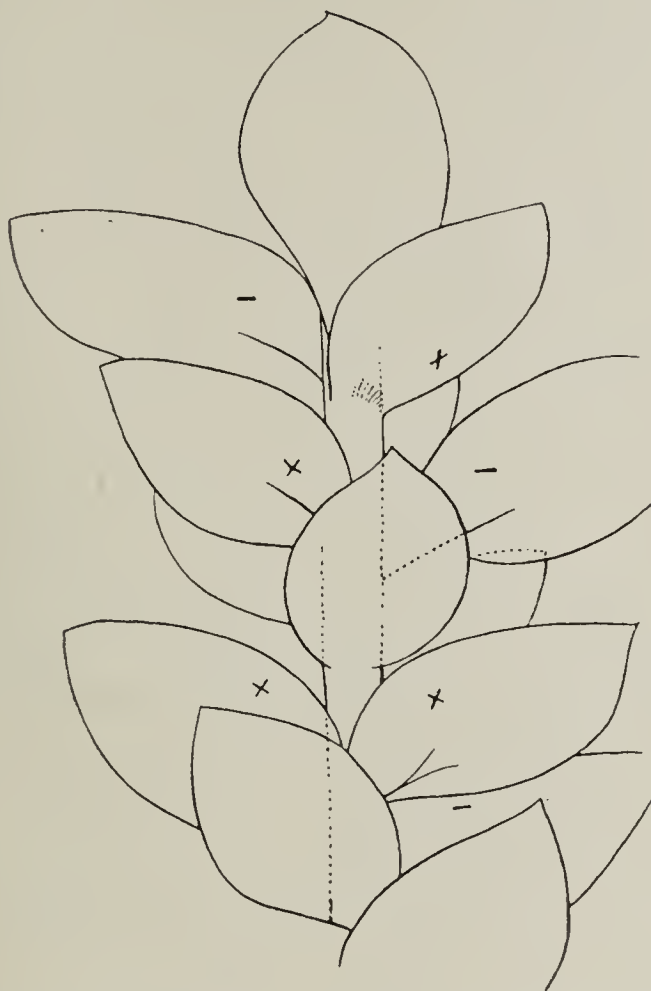


Fig. 42. *Eriopus cristatus*. Habitusbild eines Sproßstückes, mit + sind die Blätter bezeichnet, welche ihre größere, mit — die, welche ihre kleinere Hälfte nach oben kehren.

geförderte ist, mögen als epitrophe bezeichnet werden, solche, bei denen die Flanken gefördert sind, als pleurotrophe, die mit geförderter Unterseite als hypotrophe.

Außer der Blattgestaltung zeigen einige Formen noch andere erwähnenswerte Eigentümlichkeiten.

4. Eriopus.

In der „Organographie“ (p. 377) wurde von einer in Java gesammelten Eriopusart ein merkwürdiges, bisher bei den Moosen ganz unbekanntes Verhalten der Sporogonien angeführt. Einmal zeigte sich, daß der Stiel zur Wasseraufnahme eingerichtet ist, indem er mit Papillen besetzt ist, welche Wasser festhalten. Viel sonderbarer aber ist, daß die Sporogonien hier normal bewurzelt sind, sie besitzen Rhizoiden: „die Rhizoiden finden sich da, wo das Sporogon der (meist kragenförmig verdickten) Vaginula aufsitzt. Sie entstehen durch Auswachsen der oberflächlichen Zellen, es sind Zellreihen, mit teils schiefen, teils geraden Wänden, die ein dichtes Geflecht bilden und teilweise auch außen an der Vaginula herunterwachsen. Außerdem dringen Rhizoiden aber auch in die Vaginula von oben her ein, sie legen sich dem aus großen inhaltreichen Zellen bestehenden Fuß des Sporogons an.“ Abbildungen wurden nicht gegeben, und so ist es nicht zu verwundern, daß die Angaben über Eriopus, wie mir bekannt wurde, teilweise bezweifelt wurden. Steht doch ein normal bewurzeltes Sporogon unter den Moosen ganz fremdartig und vereinzelt da. Es fragt sich auch, ob die für den javanischen Eriopus geschilderte Eigentümlichkeit innerhalb der Gattung isoliert steht, oder ob es sich um eine Eigenschaft der Sporogone aller Eriopusarten handle. Es war mir deshalb erwünscht, eine andere, in Neuseeland gesammelte Art, den Eriopus cristatus untersuchen zu können. Diese Art hat ihren Namen von der Beschaffenheit der Calyptra, die mit einer „gewimperten“ Basis versehen ist. Indes ist die Calyptra nicht nur an der Basis mit eigenartigen Auswüchsen (langen einzelligen „Haaren“) versehen. Untersucht man ein befruchtetes Archegonium, so erscheint die Calyptra mit großen Papillen besetzt (Fig. 40), welche ich auch hier als Organe für Wasseraufnahme betrachte. Obwohl Eriopus in schattigen, feuchten Wäldern wächst, ist das Moos doch — aus denselben Gründen wie andere hygrophile Moose¹⁾ — für reichliche Wasseraufnahme eingerichtet.

1) Organographie, pag. 219.

Wie die Abbildung zeigt, treten die großen Papillen schon sehr früh auf. Die Zellen der Calyptra selbst sind langgestreckt, schmal und ziemlich dünnwandig, ein Zeichen dafür, daß lange andauernde Trockenperioden während der Sporogonreife nicht zu überstehen sind.

Ein älteres Stadium zeigt in der Umhüllung des Embryos eine deutliche Differenzierung, welche mit inneren Verschiedenheiten des Embryos im Zusammenhang steht. Annähernd in der Mitte der Hülle des Embryos ist eine

kragenförmige Anschwellung, die obere Partie der Vaginula, welche die untere Grenze der Calyptra bezeichnet. Von ihr herab hängen eine Anzahl langer „Haare“, dieselben, welche der Art ihren Namen eingetragen haben. Es sind dies sehr stark entwickelte Papillen der Calyptra, welche sich durch ihre von der übrigen abweichende

Richtung auszeichnen, sie sind nicht aufwärts (wie die viel kürzeren Papillen im oberen Teil der Calyptra), sondern abwärts gekehrt, und bilden dadurch einen lockeren Mantel um die

„Vaginula“, welcher nicht mit Papillen besetzt ist. Es wird auch hier demzufolge Wasser festgehalten werden können. Jedenfalls scheint mir, daß die Anhangsgebilde der Calyptra vorzugsweise vor dem Abheben derselben durch den Embryo von Bedeutung sind. In der Region, wo später die Vaginula und der untere Teil der Calyptra sich trennen, befindet sich zu dieser Zeit ein ringsherumgehender, wie es scheint

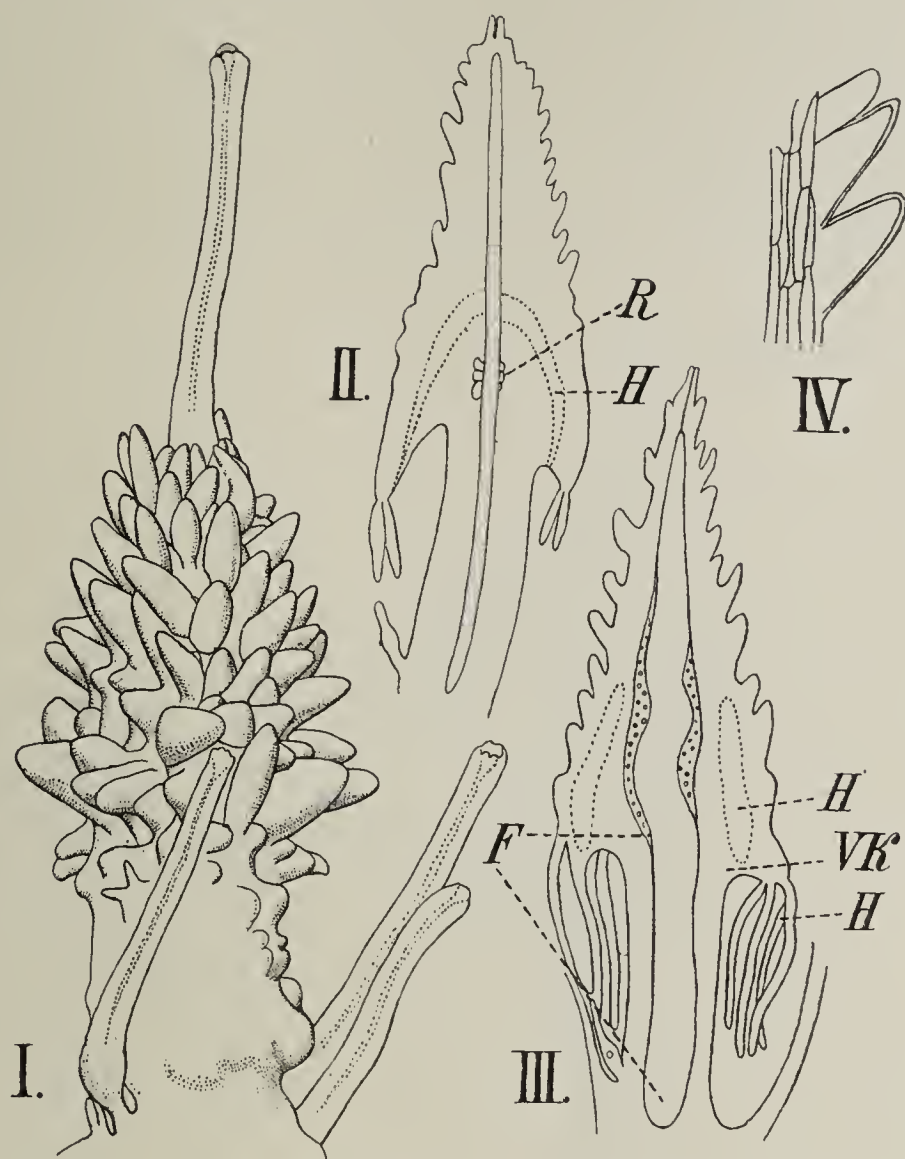


Fig. 43. *Eriopus cristatus*. I. Befruchtetes Archegonium von außen, es ist mit breiten Papillen bedeckt (70fach vergrößert). II. (schwächer vergr.) Längsschnitt eines älteren Stadiums; der Embryo ist noch gerade, aber bei *R* haben sich Rhizoiden entwickelt. III. Älteres Stadium (schwächer vergr. als II.) *H* lange „Haare“ an der Basis der Calyptra, *H* (punktiert) Hohlraum (Trennungsstelle für die Ablösung der Calyptra, *VZ* zukünftiger Vaginularkragen. IV. (stärker vergr.) Längsschnitt durch den oberen Teil der Calyptra, *F* Fuß des Embryos.

durch Auflösen von Zellwänden entstandener Hohlraum (*H* Fig. 42, III), welcher die Abtrennung der Calyptra erleichtert, an deren Basis die nach abwärts gerichteten Borsten sich dann befinden. Was die beiden so getrennten Teile der Hülle des Embryos (man kann sie mit *Hy* Epigon nennen) betrifft, so habe ich jüngere Stadien nicht untersuchen können, aber es entspricht offenbar der obere Teil, die Calyptra hier dem herangewachsenen Archegonienbauchteil, der untere ist durch Einbohren des Embryos in den „Archegonienstiel“ zustande gekommen, nur sehr wenig dringt der Fuß des Embryos in die Sproßachse, welche die Archegonien trägt, ein. Die Vaginula ist also oben mit einem ringförmigen Kragen versehen, der als Vaginularkragen bezeichnet sei.

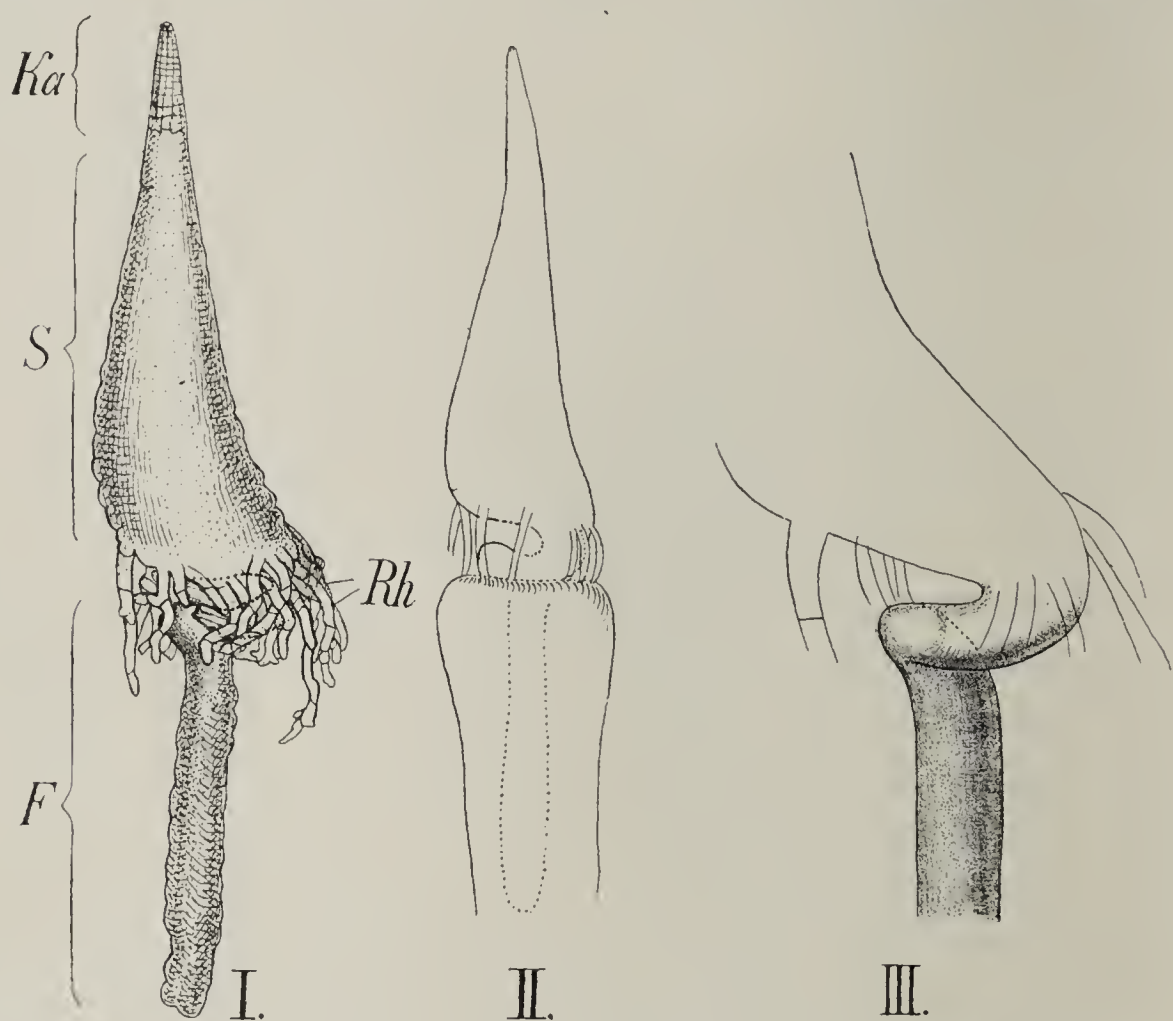


Fig. 43 bis. *Eriopus cristatus*. Freipräparierte Embryonen (II. steckt mit dem Fuße noch in der Vaginula). *Ka* Kapselteil, *S* Seta (Stiel), an deren Basis die Rhizoiden *Rh* sich entwickeln, *F* Fuß.

Der Embryo selbst zeigt schon frühzeitig merkwürdige, in der Moosreihe bis jetzt vereinzelt dastehende Gestaltungsvorgänge.

Ausgegangen sei von der Betrachtung eines aus dem Epigon freipräparierten Embryos, wie er in Fig. 43 bis I gezeichnet ist¹⁾. Man

1) Es sei dazu bemerkt, daß die abgebildeten jüngeren Stadien von Pflanzen stammen, welche auch reife Sporogone trugen. Es wäre deshalb möglich, daß die ersteren zurückgebliebene Stadien darstellen, die sich vielleicht nicht weiter entwickelt hätten. Indes dürfte daraus sich kaum ein wesentlicher Fehler in der Beurteilung der Entwicklungsgeschichte ergeben.

glaubt hier zunächst wohl einen ziemlich alten Embryo vor sich zu haben, dessen Seta durch *F* dargestellt wäre, während der darüber liegende Teil die Kapsel repräsentieren würde. Allein in Wirklichkeit ist *F* das hier sehr lange, in der Vaginula steckende Saugorgan des Embryo. Es ist aus sehr charakteristischen Zellen aufgebaut, welche sich durch große Kerne und dichtes, bei Alkoholmaterial feinkörnig erscheinendes Protoplasma auszeichnen. Die „Seta“ (*S*) aber besteht aus drei Teilen: 1. einem unteren, welcher nicht gerade, sondern gewunden ist (in der Abbildung teilweise punktiert, vgl. dazu Fig. 43, III). Seine Zellen sind in späteren Lebensstadien durch dunkelbraun gefärbte Wände ausgezeichnet (sind aber nicht abgestorben, sondern führen Protoplasma); 2. einem mittleren, an der Basis stark angeschwollenen. Aus dieser Basis entwickeln sich schon, während der Embryo im „Epigon“ eingeschlossen ist, zahlreiche gegliederte Rhizoiden, auf deren Verlauf und Funktion unten zurückzukommen sein wird; 3. einem oberen, nach oben hin sich verjüngenden, welcher in die jetzt noch sehr wenig entwickelte Kapselanlage *Ka* übergeht. In dem jüngeren in Fig. 43 III abgebildeten Embryo sieht man die Krümmung der Seta und die Rhizoiden schon angedeutet. Diese Rhizoiden dringen teils zwischen die Zellen des Vaginularkragens ein, teils wachsen sie zwischen der Vaginula und dem „Fuß“ des Embryos hinab (Fig. 44). Bei *E. remotifolius* wachsen sie auch außen an der Vaginula herunter, was bei *E. cristatus* nicht beobachtet wurde. Es mag das vielleicht damit zusammenhängen, daß der Vaginularkragen bei *E. cristatus* breiter ist, als bei *E. remotifolius*. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß diese Rhizoiden dem Transport von Nährmaterialien in die Seta dienen, und diese teils den Zellen des Fußes, teils denen der Vaginula entnehmen. Dieser Transport kann hier offenbar infolge der Krümmung des unteren Setateiles und seines kleinbleibenden Durchmessers, vielleicht auch infolge der Beschaffenheit seiner Zellwände weniger leicht vor sich gehen, als bei

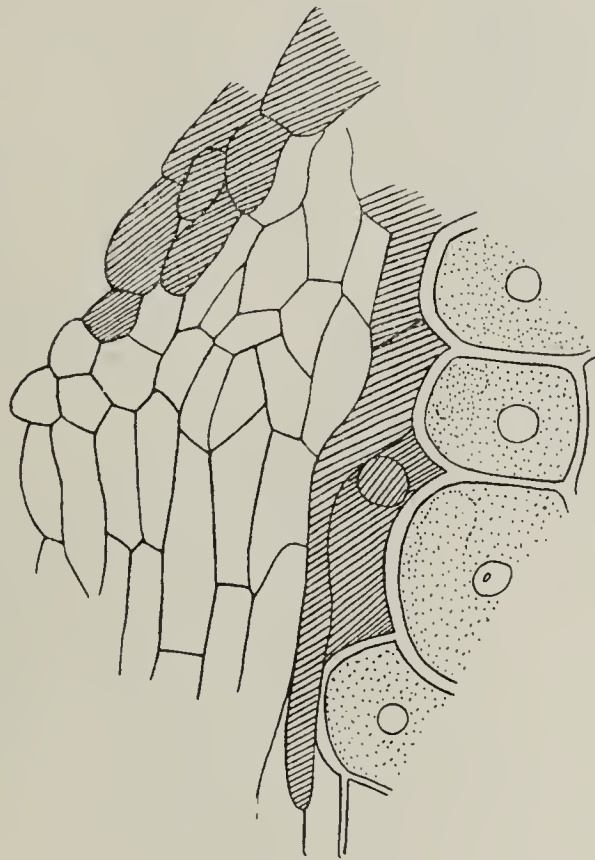


Fig. 44. Längsschnitt durch die Vaginula und den äußeren Teil des Fußes (letzterer leicht kenntlich an den großen Zellen, deren Protoplasmainhalt durch Punktierung angedeutet ist) von *Eriopus cristatus*, die Rhizoiden schraffiert.

anderen Moosen. Es ist, als ob man künstlich eine Einschnürung an dieser Stelle angebracht hätte. Diese „Einschnürung“ dürfte einerseits die Anschwellung des mittleren Setateiles veranlaßt haben, indem auch der Bewegung von außen (von der Calyptra her) kommender Assimilate nach unten hin ein Widerstand entgegengesetzt wird. Das ist natürlich nur ein Bild, welches über das Zustandekommen der Krümmung nichts aussagt. Man könnte sich dieses dadurch zustande gekommen denken, daß man annimmt, der Embryo verlängere sich rascher als das Epigon, er biege sich deshalb an der Stelle, wo das Epigon ihn am wenigsten fest umhüllt, und diese Biegung bedinge dann die weiteren Erscheinungen. Zunächst also scheint es sich um eine interne Anpassung,

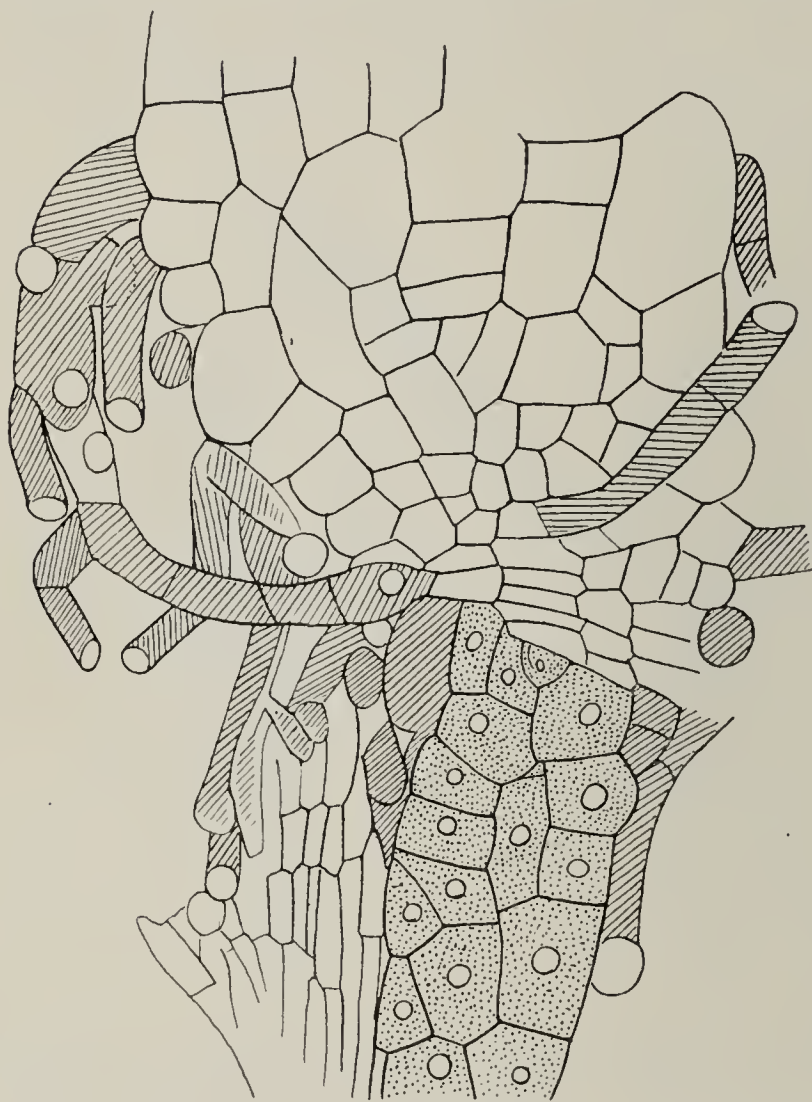


Fig. 45.

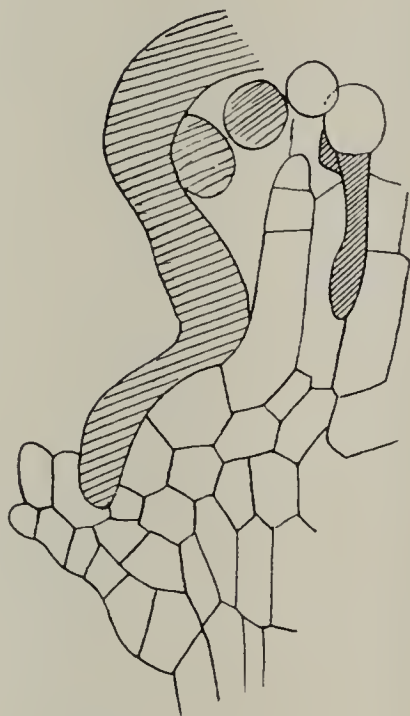


Fig. 46.

Fig. 45 und 46. *Eriopus cristatus*. Ähnliche Stadien wie Fig. 44. Fig. 45 stellt einen nicht medianen Längsschnitt dar. Die Rhizoiden sind schraffiert, der „Fuß“ in Fig. 45 punktiert.

gewissermaßen eine Verbesserung eines an sich unzweckmäßigen Gestaltungsverhältnisses zu handeln. An einen äußeren Vorteil könnte man insofern denken, als durch die Verstärkung der Leitungsbahnen zwischen Fuß und Seta vielleicht eine raschere Entwicklung des Sporogons beim Eintreten günstiger Außenbedingungen ermöglicht wird. Jedenfalls aber ist die Tatsache von erheblichem Interesse, daß an der Seta eines Moosembryos ohne irgendwelche äußere Eingriffe oder Verletzungen Rhizoiden von nicht unbeträchtlicher Länge auftreten können,

welche in ihrem Baue denen der geschlechtlichen Generation gleichen. Das einzige Vergleichsobjekt, das hier zu nennen wäre, findet sich am „Fuß“ des Sporogons der Buxbaumiaceen. Wie früher von mir gezeigt wurde, hat der „Fuß“ von *Diphyscium* Haustorien, die gleichfalls den Rhizoiden gleichen. *Eriopus* zeigt, daß unter bestimmten Umständen auch die Zellen der Seta zu Rhizoiden auswachsen können, und es ist dies eine Erscheinung, welche offenbar nicht auf die zwei bis jetzt daraufhin untersuchten *Eriopus*-arten (*E. remotifolius* und *E. cristatus*) beschränkt ist, sondern höchst wahrscheinlich allen Arten der Gattung zukommt.

In beiden Fällen haben wir es meiner Meinung nach mit einem Anpassungscharakter zu tun, der nicht geeignet ist, phylogenetischen Spekulationen als Grundlage zu dienen. Zu solchen könnte der Wunsch veranlassen, bei den Moossporogonien ähnliche Einrichtungen zur Anbahnung einer selbständigen Lebensweise zu finden, wie wir sie bei den Embryonen resp. Keimpflanzen der Pteridophyten kennen. Auch bei diesen könnte man ja daran denken, die Wurzeln als weiter entwickelte Haustorien zu betrachten, sie also als mit dem „Fuß“ der Farnembryonen homolog zu betrachten. Aber zunächst dürfte damit nicht viel gewonnen sein. Allerdings ließe sich die Entstehung einer Wurzelhaube schließlich in ähnlicher Weise verständlich machen, wie die der Haube an der in den Boden eindringenden Beuteln von *Acrobolbus*, welche unten geschildert werden sollen, aber es fehlt doch an wirklichen Grundlagen für die Durchführung eines solchen Vergleiches. Bei den Laubmoosen aber ist von Interesse, daß, wo eine „Wurzel“-bildung am Sporophyten sich einstellt, diese in derselben Weise erfolgt, wie am Gametophyten.

Die Gestaltung der letzteren stimmt im wesentlichen überein mit der früher von mir für *Eriopus remotifolius* kurz geschilderten¹⁾. Wie bei diesem sind die auf der Ober- und die auf der Unterseite stehenden Blätter kleiner als die seitlichen. Es spricht sich darin eine Förderung der Flanken des Stämmchens aus, welche auch darin zutage tritt, daß die Seitensprosse, wo solche überhaupt auftreten, gleichfalls flankenständig sind; die beblätterten Stämmchen sind stark abgeflacht, wie dies auch bei *Pterygophyllum*, mit welchem *Eriopus* sehr nahe verwandt ist, der Fall ist.

Auch hier ist die Blattsymmetrie von Interesse. Die auf der Mittellinie des Stämmchens stehenden Blätter sind annähernd symmetrisch, die seitlichen asymmetrisch. Von oben betrachtet kehren die oberen Blätter ihre Oberseite, die untern ihre Unterseite nach oben. Bei den

1) Organographie, pag. 357.

ersteren ist die nach oben gekehrte, bei letzteren die nach unten gekehrte Hälfte die größere, erstere sind in der Abbildung Fig. 42 mit + letztere mit — bezeichnet. An einen Zusammenhang der Blattasymmetrie mit der Blattspirale ist nicht zu denken. Vielmehr sind die geförderten Seiten immer dem Medianschnitt des Sprosses zugekehrt, ganz wie bei den größeren Blättern von *Cyathophorum*. Dort soll das Zustandekommen der Asymmetrie näher erläutert werden.

5. *Pterygophyllum*.

Pterygophyllum-(*Hookeria*-)Arten sind in den schattigen Wäldern Neuseelands häufig. Zwei derselben kultiviere ich seit Jahren auch

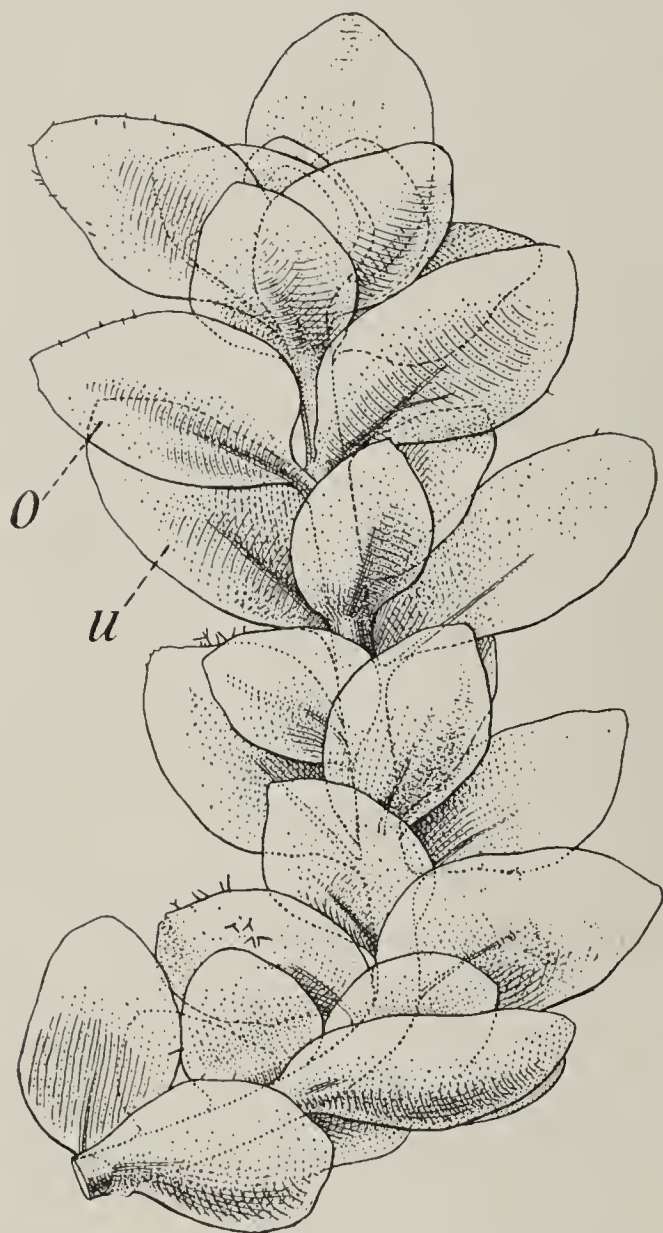


Fig. 47. *Pterygophyllum* (*Hookeria*) *quadrifarium*. Habitusbild, 5fach vergr.

lebend, sie haben sich als ein sehr geeignetes Material für experimental-morphologischen Untersuchungen erwiesen, bezüglich deren ich auf eine in Aussicht stehende Veröffentlichung von Fräulein Westerdick verweise. Die Bestimmung im sterilen Zustand ist nicht leicht, zumal mir nur wenig Vergleichsmaterial zur Verfügung stand, die Artbezeichnung im Folgenden ist deshalb eine unsichere.

Die Beblätterung der untersuchten Arten, speziell von *Pter. quadrifarium* stimmt, im wesentlichen mit der von *Eriopus* oben erwähnten überein (Fig. 47) Macht man einen Querschnitt durch die etwas nach unten gebogene stark abgeflachte Stammknospe, so liegen in den obersten Schnitten die Blätter in zwei annähernd parallelen Gruppen, von denen eine der Ober-, eine der Unterseite angehört.

Fig. 48 gibt einen (absichtlich ziemlich dick gemachten) Schnitt, welcher die Scheitelregion enthält. Man sieht, daß sehr frühzeitig schon der Vorgang beginnt, durch welchen die radiär (mit einer Divergenz von etwa $\frac{3}{8}$) gestellten Blätter annähernd in eine Ebene verschoben

werden, die Verschiebungsrichtung ist durch Pfeile angedeutet. Die auf der Ober- und Unterseite des Stämmchens in der Mittellinie stehenden Blätter werden entweder gar nicht oder doch nur wenig verschoben, so daß sie dann schief zur Längsachse des Stämmchens gestellt sind, während die auf den Flanken stehenden Blätter so verschoben werden, daß der größere Teil ihrer Blattflächen parallel der Längsachse des Stämmchens gestellt wird. Manche Hookerien sind so flach, daß ich mich im Walde nur bei genauerer Betrachtung davon überzeugen konnte, daß ich nicht, wie ich anfangs geglaubt hatte, ein thalloses Lebermoos vor mir hatte. Daß biologisch diese flachen Laubmoosstämmchen (die auch nur in der Abflachungsebene verzweigt sind) einem thal-

losen Lebermoos mit mehrschichtigem chlorophyllhaltigen Thallus entsprechen, ist ja ohnedies klar, bei den dorsicentralen Lebermoosen, welche ihre Seitenblätter horizontal (oder annähernd horizontal) stellen, ist ein Form (Cephalozia resp. Pteropsiella frondiformis¹⁾ ja auch äußerlich in den vegetativen Organen als thalloses Lebermoos ausgebildet.

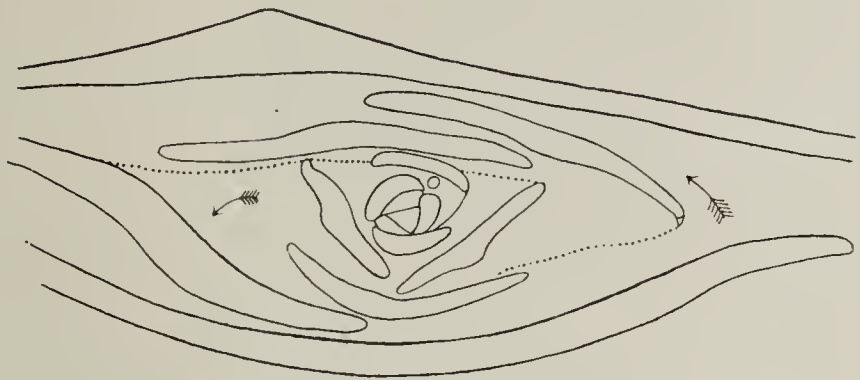


Fig. 48. Querschnitt durch den Stammscheitel von *Pt. quadrifarium*.

Die Frage, inwieweit die Verschiebung der Blätter bei den Moosen direkt auf der Einwirkung äußerer Faktoren beruht, wurde früher²⁾ dahin beantwortet, daß die untersuchten Arten sich verschieden verhalten. Bei *Plagiochila asplenioides* und *Schistostega osmundacea* zeigte sich, daß an Sprossen, welche in sehr geminderter Lichtintensität kultiviert wurden, die Verschiebung der Blätter ganz oder größtenteils unterblieb. Derartige Sprosse, welche positiv heliotropisch wuchsen, hatten also die im Vegetationspunkt vorhandene Blattstellung beibehalten. Für *Pterygophyllum lucens* hat Correns³⁾ später ähnliche Angaben gemacht. *Pt. quadrifarium* ist gegen die Einwirkung schwachen Lichtes wenig empfindlich. Erst nach längerer Kultur gelang es, einzelne isophylle kleinblättrige, aber tief dunkelgrüne Sprosse zu erziehen, ein Resultat, welches mit dem früher für *Schistostega* erhaltenen im wesentlichen

1) Goebel, Rudimentäre Lebermoose. Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 84 ff,

2) Organographie, pag. 201.

3) Untersuchungen etc. pag. 309.

übereinstimmt. Leichter gelang es bei andern „complanaten“ Laubmoosen Sprosse gewöhnlicher Beblätterung hervorzurufen. Darüber soll bei anderer Gelegenheit berichtet werden.

Die Bildung von Brutknospen war bisher — von einer unten anzuführenden gelegentlichen Beobachtung für *Pt. lucens* abgesehen — bei *Pterygophyllum* nicht bekannt. Bei den beiden hier kultivierten neuseeländischen Arten trat sie sehr zahlreich ein, und zwar auf den Blättern.

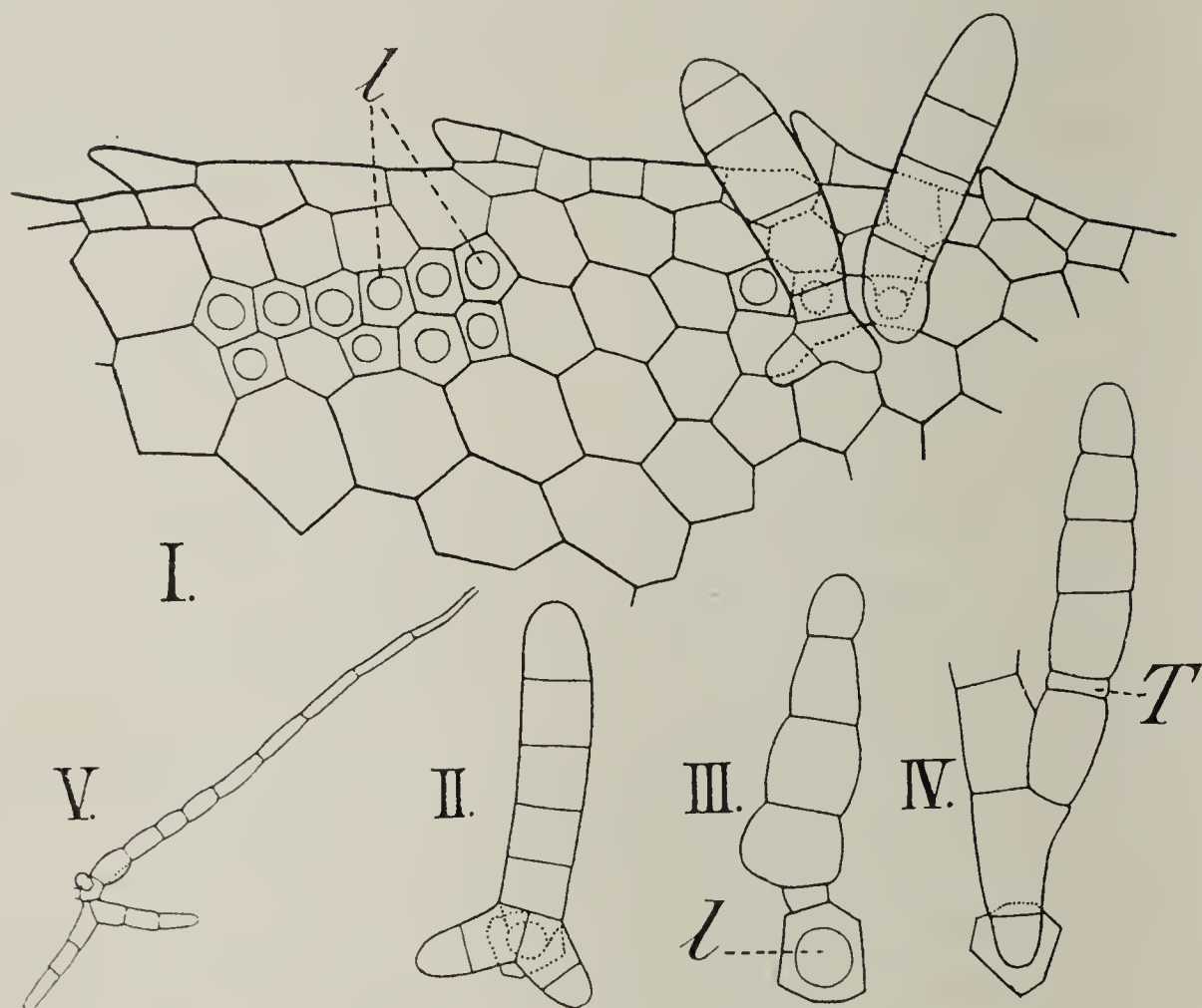


Fig. 49. *Pterygophyllum quadrifarium*. I. Blattstück nahe dem Rand von der Fläche. Die meisten Initialen haben ihre Brutknospen schon verloren (die Ansatzstelle ist mit *l* bezeichnet), zwei sitzen noch an. II. Etwas ältere Brutknospe. III. Initiale, welche, nachdem sie eine Brutknospe gebildet hatte (bei *l*), eine zweite produziert hat. IV. Aus einer Initiale entstandener Protonemafaden, welcher Brutknospen bildet, *T* Trennzelle der Brutknospe. V. Gekeimte Brutknospe. (Schwächer vergr.)

Die Brutknospen entstehen hier aus Initialen, welche meist gruppenweise nahe dem Blattrande liegen. Der typische Fall ist der, daß diese Initialen zu kurzen mit Reservestoffen gefüllten Zellreihen auswachsen (Fig. 49, I), die meist¹⁾ schon an dem Blatte sich verzweigen, indem aus der Basalzelle der Brutknospe zwei Äste auswachsen, welche dem Ganzen ein ankerähnliches Aussehen verleihen. Dies erinnert an

1) Nicht selten fallen die Brutknospen auch als einfache, unverzweigte Zellreihen ab. Man kann wohl die Ankerbildung als den Beginn der Keimung betrachten, der schon an der festsitzenden Brutknospe auftreten kann.

die früher¹⁾ von mir beschriebenen Brutknospen von *Ephemeropsis tjibodensis*, nur sitzt hier der zweiarmige Anker dem Brutknospenkörper nicht unmittelbar auf, sondern einem aus der Brutknospenbasis entwickelten kurzen Aste (vgl. die Abbildungen a. a. O., Pl. IX, Fig. 95—97). Darauf sei hier kurz hingewiesen, weil Fleischer, welcher später *Ephemeropsis* mit Sporogonien auffand²⁾, dieses merkwürdige Moos betrachtet als Vertreter einer eigenen, neuen Familie, „die mit den Hookeriaceen Fühlung hat in bezug auf das Sporogon inkl. Peristom“. In der Brutknospenbildung tritt nun ein anderer Hookeriaceencharakter hervor; auch von *Eriopus remotifolius*, einer unzweifelhaften Hookeriacee, habe ich früher eine analoge Ankerbildung beschrieben³⁾, während mir sonst von keinem anderen Laubmoos eine derartige Bildung bekannt ist. Wahrscheinlich wird sich herausstellen, daß man *Ephemeropsis* den Hookeriaceen in ähnlicher Weise anreihen kann, wie dies für *Metzgeriopsis* gegenüber der *Lejeuniaceen* der Fall ist: *Ephemeropsis* wie *Metzgeriopsis* sind Formen, welche das Jugendstadium lange Zeit beibehalten, aber wenn sie zur Bildung der Sexualorgane schreiten, die Gestalt annehmen, welche bei verwandten Formen viel früher hervortritt. Daß bei *Ephemeropsis* die Brutknospen auf dem Protonema, bei *Pterygophyllum* dagegen auf den Blättern hervortreten, ist kein Grund gegen den oben gemachten Vergleich. Denn die *Pterygophyllum*brutknospen sind auch nichts anderes, als blattbürtiges Protonema, gelegentlich (namentlich bei Feuchtkultur; aber vielfach trifft man solche Bildungen auch an denselben Blättern, welche sonst das „normale“ Verhalten zeigen) treten auch verzweigte Protonemafäden auf, an denen einzelne Stücke sich durch kurze Trennzellen ablösen (Fig. 49, IV), während bei der „typischen“ Entwicklung die Trennzelle unmittelbar der Initiale aufsitzt. Letztere kann mehrmals Brutknospen aus sich hervorsprossen lassen (Fig. 49, IV). Durchwachsungen, wie sie für *Eriopus* früher (a. a. O.) beschrieben wurden, habe ich hier aber nicht beobachtet.

Auf die biologische Bedeutung der Ankerbildung der *Ephemeropsis*-brutknospen wurde früher hingewiesen. Es zeigt sich jetzt, daß dabei nur eine Steigerung eines auch bei nicht epiphytisch lebenden Hookeriaceen sich findenden Verhaltens vorliegt.

Die Keimung der Brutknospen geht gewöhnlich in der Weise vor sich, daß die Enden zu Protonemafäden auswachsen (Fig. 49, V). Doch

1) Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. VII, pag. 67.

2) Fleischer, Diagnose von *Ephemeropsis tjibodensis*. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, 2. série, Vol. II, pag. 68—72.

3) Organographie, pag. 358.

sind, wenn dies verhindert wird, auch die anderen Zellen der Brutknospe dazu imstande. Da die Brutknospe reich ist an Reservestoffen, so ist damit eine rasche Protonemaentwicklung ermöglicht.

Unter welchen Bedingungen die Brutknospenbildung eintritt, wurde nicht näher untersucht¹⁾, nach Analogie mit anderen Fällen ist wahrscheinlich, daß dies unter Umständen geschieht, unter denen zwar die Assimilation gut von statten geht (oder vorher gut von statten ging), das vegetative Wachstum aber kein sehr intensives ist, außerdem ist jedenfalls hinreichende Feuchtigkeit eine äußere Bedingung. Dies tritt namentlich hervor durch eine merkwürdige Erfahrung mit *Pterygophyllum lucens*, der einzigen einheimischen Art der Gattung.

Correns²⁾ fand im Blatte von *Pterygophyllum lucens* Initialen und sah aus ihnen Rhizoiden hervorgehen, welche schon früheren Forschern aufgefallen waren³⁾.

Brutknospen an den Blättern sah er nicht. Bei der Kultur entästeter Stengelstücke auf feuchtem Sande beobachtete er einmal am stengelbürtigen Protonema Brutkörper. Wenn man bedenkt, daß *Pterygoph. lucens* eine außerhalb des Hauptverbreitungsgebietes der Gattung wachsende Art ist, die sich besonderen Verhältnissen anzupassen hatte, so ist es keine allzukühne Hypothese, wenn man annimmt, daß auch bei dieser Art die Initialen ursprünglich zur Brutknospenbildung geeignet waren, daß aber die Brutknospenbildung hier latent wurde. Um diese zunächst rein theoretisch abgeleitete Annahme zu prüfen, kultivierte ich *Pt. lucens* im Hymenophyllaceenhaus des Münchener botanischen Gartens. Es zeigte sich, daß die soeben ausgesprochene Vermutung begründet war: aus den Initialen der Blätter entwickelten sich zwar nicht direkt Brutknospen, wohl aber grüne Protoneumafäden, welche Brutknospen bildeten, die ebenso wie die der neuseeländischen Arten Zellreihen darstellten, welche durch kurze Trennzellen abgegliedert wurden (Fig. 50). Da man nun, wie oben erwähnt, auch bei den neuseeländischen Arten statt der Brutknospen Protonemaäste, welche Brutknospen bilden, finden oder aus den Initialen erhalten kann (sogar neues vegetatives Protonema hervorrufen kann, wenn man sie in Wasser kultiviert, vgl. Joh. Westerdicks Abhandlung) oder unter bestimmten, in der Natur

1) Die Untersuchung der Regenerationserscheinungen wurde Frln. Joh. Westerdick übergeben.

2) Correns, Untersuchung über die Vermehrung der Laubmoose durch Lauborgane und Stecklinge, Jena 1899, pag. 307.

3) Vgl. z. B. Bridel, *Bryologia universa*, Lipsiae 1827, II, p. 344 „folia . . . inferiora minora saepe rhizophora“, auch Hedwig kannte schon die Erscheinung.

aber meist nicht eintretenden Bedingungen Rhizoiden, so darf der oben erwähnte Satz, daß die Initialen der Blätter von *Pterygoph. lucens* gewöhnlich latent bleibende Brutknospeninitialen sind, wohl als erwiesen gelten, vermutlich werden Brutknospen auch im Freien gelegentlich auftreten. Jedenfalls liegt ein interessantes Beispiel dafür vor, daß die eigentliche Bedeutung einer Struktur nur durch den Vergleich mit verwandten Formen sich erkennen ließ.

Denn in Wirklichkeit ist die Fähigkeit der Initialen, Brutknospen zu bilden, ja nur deshalb eine latente, weil *Hookeria lucens* gewöhnlich nicht unter den Bedingungen lebt, welche zur Hervorrufung der Brutknospen notwendig sind. Es sei dabei bemerkt, daß der Vorgang bei Pflanzen von verschiedener Herkunft beobachtet wurde: die einen stammten aus dem botanischen Garten in Hamburg, die andern hatte Herr Prof. Glück aus Heidelberg mir zu senden die Freundlichkeit; in der Umgebung Münchens fehlt *Hookeria lucens* zwar nicht, ist aber doch nicht häufig. Die Heidelberger Pflanzen zeigten fünf Wochen, nachdem sie in das Hymenophyllum-Haus des Münchener botanischen Gartens gepflanzt waren, Brutknospen, nicht alle, aber an einzelnen Exemplaren zu Hunderten.

Die Ankerbildung, welche oben für *Pt. quadriforium* beschrieben wurde, habe ich bei *P. lucens* bis jetzt nicht beobachtet. Bekanntlich weicht diese Art ja auch in sonstigen Eigentümlichkeiten von den außer-europäischen ab, so daß man sie teilweise in eine andere Gattung (*Pterygophyllum* s. str. gegenüber *Hookeria*) gestellt hat. Die sonstigen Bauverhältnisse der Brutknospen aber sind ganz übereinstimmend, auch wurde oben erwähnt, daß die Ankerbildung an den Brutknospen der neuseeländischen Art keine allgemeine Erscheinung ist.

Von andern Eigentümlichkeiten seien nur zwei erwähnt: die Blattbildung an den Sexualästen und das Verhalten der Vaginula.

Die Blätter der antheridientragenden Äste enthalten nur sehr wenig Chlorophyll und haben einen „Saum“, d. h. Randzellen mit verdickter Außenwand, welcher den Blättern der sterilen Äste abgeht, an der

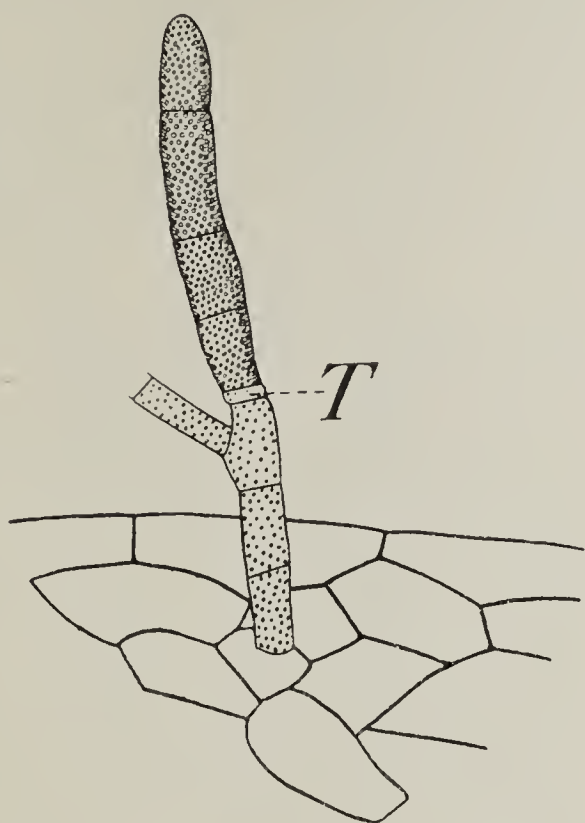


Fig. 50. *Pterygoph. lucens*. Blattstück, an welchem sich aus einer Initiale brutknospenbildendes Protonema entwickelt hat. (T'Trennzelle.)

an einzelnen Exemplaren zu

Blattspitze ist er nicht ausgebildet. Da nun einige Pterygophyllum-Arten als mit „foliis marginatis“ versehen beschrieben werden, so wäre es möglich, daß die Blätter der Sexualäste nicht nur die radiäre Anordnung, welche offenbar allen Pterygophyllumen früher eigentümlich war, beibehalten haben, sondern auch die Struktur des Randes, obwohl eine besondere biologische Bedeutung der Verstärkung der Randzellen nicht einzusehen ist, denn da die Blätter klein, die männlichen Knospen ziem-

lich versteckt sind, so ist eine besondere mechanische Bedeutung dieser Randzellen (gegen Einreißen etc.) kaum anzunehmen.

Das Verhalten der Vaginula wurde untersucht, um zu sehen, ob hier etwa ähnliche Erscheinungen wie bei Eriopus auftreten. Dies war insofern nicht der Fall, als eine Rhizoidbildung an der Seta nicht vorhanden ist. Wohl aber entwickelt die Vaginula Rhizoiden, welche an der Basis der Seta hinaufwachsen. Ob diese Rhizoiden

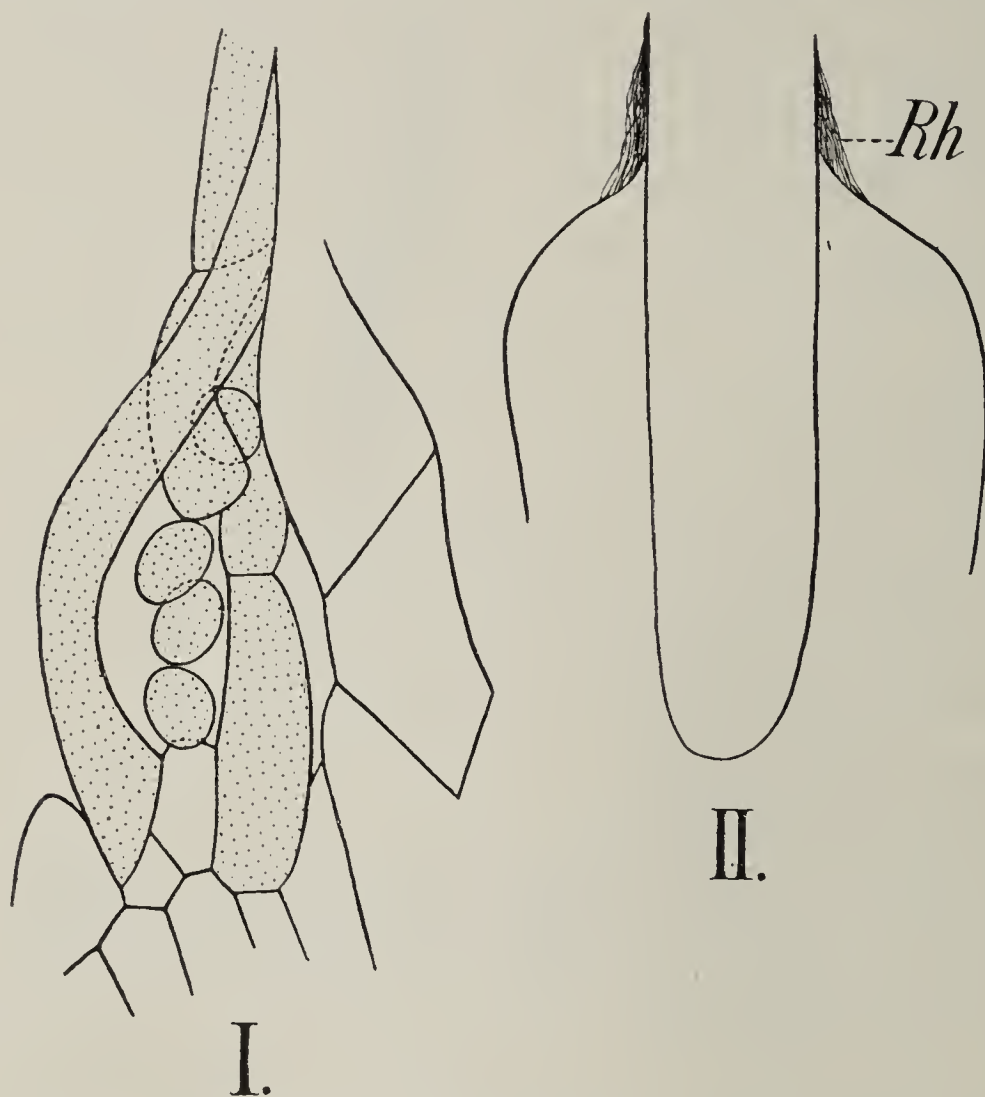


Fig. 51. Pterygophyllum quadrifarium. Rhizoidbildung aus der Vaginula; II. Längsschnitt schwach vergrößert, *Rh* Rhizoiden; I. stärker vergrößerter Teil eines solchen Längsschnittes, Rhizoiden punktiert..

für die Wasserversorgung des Sporogons wesentlich in Betracht kommen (das durch sie aufgenommene Wasser könnte durch den „Fuß“ der Seta zugeführt werden), erscheint zweifelhaft; sie hängt wohl mit dem das Auswachsen der Rhizoiden begünstigenden feuchten Standort zusammen.

6. Cyathophorum bulbosum (-pennatum).

Dieses prachtvolle Laubmoos¹⁾ ist in den Farnschluchten Australiens (speziell der Kolonie Viktoria) sehr häufig, ebenso in Neuseeland. Es

1) Vgl. die Abbildung in Organographie I, pag. 86 Fig. 54.

ist gegen trockene Luft sehr empfindlich und zeigt in dieser bald Verschrumpfung der Blätter. Mit Vorliebe wächst es an der Basis der Baumfarnstämme, wobei die „Rhizome“ des Mooses zwischen den „Luftwurzeln“ der Farnstämme kriechen, die dorsiventralen beblätterten Sprosse annähernd rechtwinklig von dem Farnstamme abstehen. Bekanntlich sind drei Reihen von Blättern vorhanden, drei seitliche Reihen großer, asymmetrischer Blätter, und eine untere, aus kleinen, symmetrischen Blättern bestehende. Auch die Sporogonien sind nach der Schattenseite zu gewendet. Auch in Erde wächst *Cyathophorum* übrigens gut, im Münchener botanischen Garten sind zahlreiche lebende Exemplare vorhanden, teils in Erde, teils auf Stämmen von *Dicksonia antarctica*, teils auf Steinen.

Die *Cyathophorum*stämmchen halten trotz ihrer flachen Beblätterung ziemliche Mengen Wasser fest. Es kommt dies daher, das die größeren Blätter nicht flach, sondern ungleichmäßig gewölbt sind; es bilden sich so auf den Stämmchen Stellen, an denen Wasser festhaftet. Nur die Sproßspitze ist nach dem Bespritzen meist trocken. Sie ist nach abwärts gekrümmt und läßt so das Wasser leicht ablaufen; auch sind hier die Blätter viel flacher als im späteren Zustande, vielleicht auch die Blattflächen weniger benetzbar. Jedenfalls also sind die jugendlichen Teile vor dauernder Benetzung geschützt. Kultiviert man *Cyathophorum* in Nährlösung untergetaucht, so gehen die alten Sprosse meist bald zugrunde oder es entwickeln sich dann neue, welche dem Leben im Wasser angepaßt sind.

Ehe ich auf einige Eigentümlichkeiten dieses Mooses eingehe, möchte ich noch eine sehr ausführliche, ihm gewidmete Abhandlung besprechen, die von Ugo Brizi¹⁾. In dieser werden außer einer Anzahl histologischer Einzelheiten, die wohl kein allgemeines Interesse beanspruchen können, von *Cyathophorum* drei Dinge angegeben, welche — wenn sie richtig wären —, den Lebenswandel dieses Mooses als einen sehr eigentümlichen erscheinen lassen würden. Erstens soll *Cyath. bulbosum*, wie sehr viele andere Moose, gewöhnlich ein Saprophyt, aber zuweilen auch („eventualmente“) ein Parasit sein. Zweitens finden sich an der Sproßachse helle Flecken (*macule*), welche der Verfasser als Hydathoden betrachtet; drittens beschreibt er auf den Antheridien eine Kappe sklerifizierter Zellen — abweichend von allem sonst für Antheridien

1) U. Brizi, contributo allo studio morfologico biologico e systematico delle Muscinee. Estratto dell' Annuario del R. Istituto botanico di Roma. Vol. VI fasc. 3. Roma 1897.

Bekannten. Leider lösen sich, wie gezeigt werden soll, bei genauerer Untersuchung diese drei Merkwürdigkeiten in nichts auf.

Den Saprophytismus resp. Parasitismus des Mooses erschließt Brizi daraus, daß die Rhizoiden in tote, zuweilen auch in lebende Pflanzenteile eindringen, er meint (S. 15 l. c.) es sei evident, daß *Cyathophorum* und einige andere Moose „tendono à devenir parassiti“. Nun ist aber klar, daß man aus dem Eindringen von Rhizoiden in lebendes Gewebe nur dann auf Parasitismus schließen könnte, wenn eine Aufnahme von Baustoffen seitens der Rhizoiden nachgewiesen wäre. Dies ist nicht geschehen, die angegebene Tatsache zeigt nichts weiter als die andere schon lange bekannte, daß die Ausläufer von *Agropyrum repens* oft lebende Gewebe durchbohren, nämlich, daß sie zu bedeutenden mechanischen Leistungen befähigt sind. Ebenso wenig kann man von einem Eindringen in tote Pflanzenteile oder einem Um-

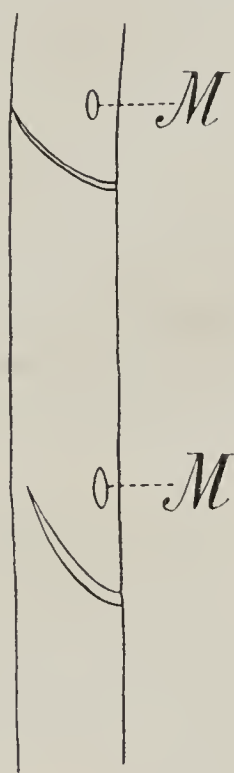


Fig. 52. Seitenansicht mit Stämmchen von *Cyathophorum bulbosum* mit zwei Blattan-sätzen und zwei „macule“ (M).

schließen, selbstverständlich ist auch bei Moosen Saprophytismus möglich, aber nachgewiesen ist er, wie früher hervorgehoben, bei keinem einzigen, nicht einmal bei *Buxbaumia*, wo die Wahrscheinlichkeit einer saprophytischen Lebensweise schon nach den Standortverhältnissen am größten ist; daß es Moose gibt, welche organische Substanzen bei ihrer Ernährung verwenden, ist möglich; aber den Nachweis können, wie früher hervorgehoben ¹⁾, nicht morphologische, sondern nur experimentelle Beobachtungen liefern. Da nun Brizi nur auf morphologische Beobachtungen seine Schlüsse gründet, so müssen diese als gänzlich unbewiesen bezeichnet werden.

2. Hydathoden. Am Rhizom und Stämmchen von *Cyathophorum* beobachtete Brizi weiße Flecke, welche er als „macule“ bezeichnet. Sie heben sich namentlich am Stamme auffallend von der schwarzen Farbe des Rindengewebes ab, da die Wände der in den „macule“ gelegenen Zellen farblos und unverdickt bleiben. Sie sind mit bloßem Auge aber noch sichtbar und stehen in zwei Reihen, die denen der großen Blätter entsprechen (Fig. 52). Brizi vermutet, daß es sich um „speciali apparechi aquiferi“ handle, man könne annehmen,

1) Organographie, pag. 350.

daß das Blatt eine Art Kanal bildet, welcher das Wasser auf die „macula“ leite, von welcher es absorbiert werde.

Ich habe schon früher, als ich nur die vorläufige Mitteilung Brizis kannte, darauf hingewiesen¹⁾, daß es sich bei der „macule“ offenbar um Zellengruppen handle (wie man sie auch bei andern Moosen findet), welche die Stelle bezeichnen, wo Protonemafäden oder Seitenzweige ihren Ursprung nehmen. Tatsächlich handelt es sich, wie kurz darauf Correns bestätigt hat, um ruhende Astanlagen. Brizi ist die in einer seichten Vertiefung liegende Scheitelzelle (Fig. 53) entgangen, welche ohne weiteres zeigt, daß hier ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie Correns bei seinem „Bryumtypus“ beschrieben hat. Die Astscheitelzelle hat eine Anzahl Segmente gebildet, welche aber keine Blätter entwickeln. Wohl aber können diese ruhenden Sproßanlagen nach Entfernung des Vegetationspunktes — zuweilen auch ohne das dies der Fall ist — des Hauptsprosses austreiben. Dazu sind die ruhenden Anlagen auch deshalb besonders befähigt, weil sie Reservestoffe in ihren Zellen erhalten. Wasser können sie wohl direkt von außen aufnehmen, aber sie als „Hydathoden“ für die Pflanze selbst zu betrachten, dafür liegt nicht der mindeste Grund vor. Übrigens ist es auch leicht, die Entwicklung einer Astanlage aus der Mitte einer „macula“ direkt zu verfolgen. Ob die Astanlagen später aber ihre Entwicklungsfähigkeit (und ihre Baustoffe) verlieren, habe ich nicht untersucht. Selbstverständlich fehlen die „macule“ da, wo Seitenzweige vorhanden sind; die kurzen entweder

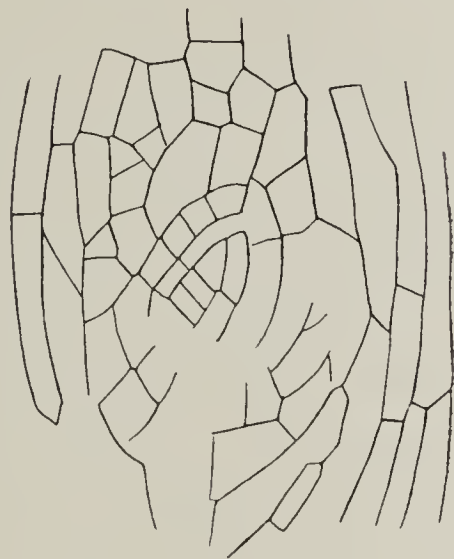


Fig. 53. *Cyath. bulbosum*. Oberansicht einer „macula“, stärker vergr. In der Mitte die dreiseitige Scheitelzelle, die Zellen um sie herum sind nicht alle eingezeichnet.

Antheridien oder Archegonien tragenden Seitenäste stehen genau an Stelle „macule“, was Brizi schon auf die Bedeutung dieser „Organe“ hätte aufmerksam machen können. Diese von den Unterblättern schief nach außen gerichteten Äste stehen natürlich nur scheinbar in der „ascella delle folie laterali“, in Wirklichkeit wie andere Moosäste an der Basis eines Blattsegmentes. Dadurch, daß sie schief seitwärts gerichtet und somit von dem benachbarten Unterblatt nicht bedeckt sind, haben die kurzen Sexualäste der männlichen Pflanzen bessere Gelegenheit, ihre

1) Organographie, pag. 368.

Spermatozoiden nach außen zu entleeren, die der weiblichen aber bessere, die Spermatozoiden aufzufangen.

Auch daß die „macule“ Stellen darstellen, an welchen „Protonemafäden“ ihren Ursprung nehmen (Organographie a. a. O.), hat sich bestätigt, und zwar sind es speziell die Brutorgane bildenden Protonemafäden, welche ihren Ursprung am Rande der „macule“ nehmen. Schon mit bloßem Auge sieht man an den Cyathophorumpflanzen oft Büschel brauner Fäden, welche ringsum Astursprungsstellen stehen. Es sind dies reich verzweigte, eine große Menge von „Brutknospen“ bildende Protonemafäden, zwischen denen man, bei geeigneter Präparation, die ruhende Astanlage („macula“) sehen kann. Die „Brutknospen“ sind mit Chlorophyll und Stärke versehene, meist aus mehreren Zellen bestehende Fadenstücke, gelegentlich bestehen sie auch aus einer einzigen Zelle. Sie trennen sich, soweit ich das verfolgt habe, durch kurze Trennzellen ab und stellen ein reichliches, von Brizi nicht erwähntes Vermehrungsmittel der Pflanze dar; manche Pflanzen sind mit Brutknospen so reichlich versehen, daß sie auf der Oberseite zwischen den Blättern grünliche Massen zeigen, welche aus einer Menge von Protonemafäden und Brutknospen bestehen.

3. Über den Bau der Antheridien hat Brizi Angaben gemacht (a. a. O., pag. 56 u. 57), welche, wenn sie richtig wären, allerdings eine „Struttura . . . non mai descritta“ darstellen würden. Er schildert nämlich auf dem Scheitel des Antheridiums „una specie di cappuccio formato da cellule colle parete sclerificate“¹⁾. Diese sklerotischen Zellen sollen jeden Inhalts entbehren. Beim Öffnen (das der Verfasser in 10%iger Zuckerlösung verfolgt hat!) dehnen sich die Wände der unverdickten Zellen des „cappuccio scleroso“ stark aus, die Zellen des „cappuccio scleroso“ können dieser Ausdehnung nicht folgen, die Kapuze löst sich teilweise wie ein Deckel ab und so kann der Spermatozoidenbrei heraustreten. Diese ganze Darstellung beruht durchaus auf falschen Beobachtungen und irrtümlichen Schlüssen. In Wirklichkeit geht alles zu, wie bei anderen Laubmoosen. Wie diese besitzt auch Cyathophorum an seinen Antheridien eine „Öffnungskappe“²⁾, aber diese besteht nicht aus Zellen mit sclerifizierten Wänden, was Brizi dafür gehalten hat, ist eine Schleimablagerung, die aber nur in den am Antheridienscheitel gelegenen Zellen vorkommt, (vgl. Fig. 54), nicht wie Brizis Figur angibt (Tav. XXIX, Fig. 23) sich weit hinab am Antheridium er-

1) Sperrung von mir. G.

2) Goebel, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Suppl. aux Annales du jardin botanique de Buitenzorg 1898 und Organographie, pag. 269.

streckt. Diese Zellen sind auch keineswegs inhaltsleer, wenngleich natürlich ein Teil der Inhalts zur Schleimablagerung benutzt worden ist¹⁾.

Bringt man ein reifes Antheridium in Wasser, so quillt der Schleim der Zellen der Öffnungskappe und sprengt die Cuticula, wobei die Zellen der Öffnungskappe entweder sich ablösen oder auch — wenigstens die unteren — stehen bleiben und so den Kanal begrenzen, durch welchen der Spermatozoidbrei dann austritt. Das entleerte Antheridium sieht oben wie quer (mehr oder minder geradlinig) abgestutzt aus und trägt am Rande der Öffnung noch den Rest der Cuticula der Öffnungskappe.

Das Hauptinteresse, welches *Cyathophorum* in organographischer Beziehung bietet, liegt in seiner Beblätterung, welche erinnert an die bei den dorsiventralen beblätterten Lebermoosen bekannten Verhältnisse. Ich habe früher darzulegen versucht, daß es sich dabei handle um eine Anpassungserscheinung an die Ausnützung schwachen Lichtes und fand diese Anschauung an den natürlichen Standortverhältnissen derartiger Laubmoose durchaus bestätigt. Ein Querschnitt durch die Knospe zeigt, daß die drei Blattreihen ganz wie bei anderen Laubmoosen und auch bei den Lebermoosen angelegt werden. Die Scheitelzelle kehrt eine Kante nach oben, eine Seite nach unten (Fig. 55). Würden nun die Seitenblätter ihre Stellung beibehalten, so würden sie nur

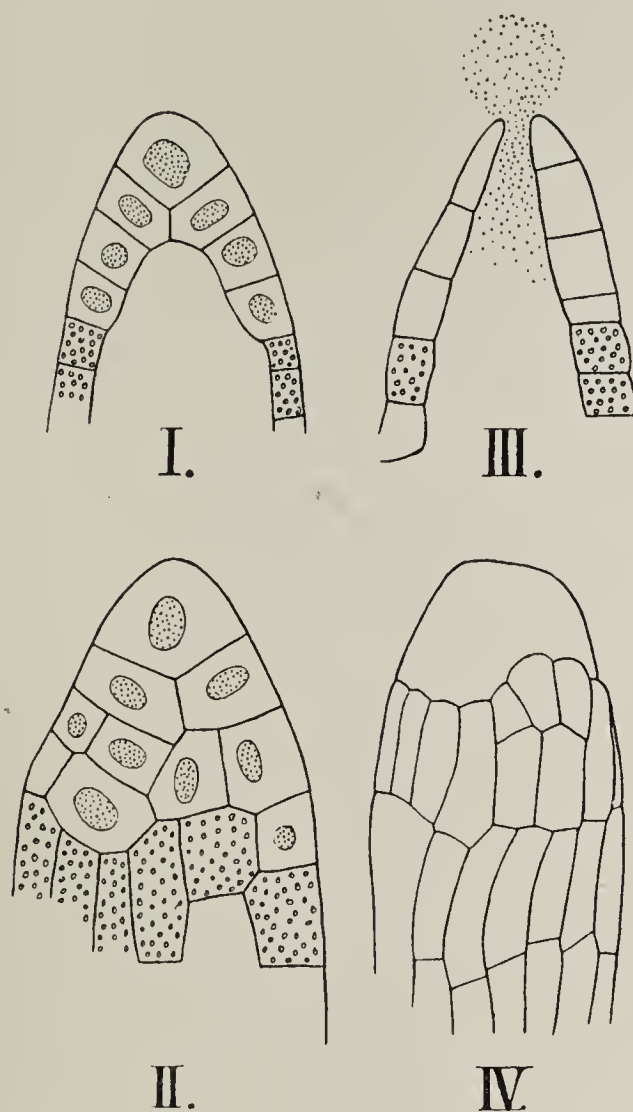


Fig. 54. *Cyathophor. bulbosum*. I. Längsschnitt durch den oberen Teil der Wand eines Antheridiums. Die Zellen der Öffnungskappe treten durch ihre Größe und den auf der Wand abgelagerten Schleim hervor (Inhalt punktiert). B. Außenansicht der Öffnungskappe. III. Längsschnitt durch ein entleertes Antheridium (die stehen gebliebenen Wandreste der Öffnungskappe sind zu derb gezeichnet). IV. Öffnungskappe eines entleerten Antheridiums von außen.

1) Der Schleim färbt sich, wenn er einige Mächtigkeit erreicht hat, mit Chlorzinkjod deutlich blau. Brizi gibt an, daß die Zellen sich mit Chlorzinkjod lebhaft gelb färben, dies ist aber nur mit der Cuticula der Fall. Auf Brizis Angaben über die „Öffnung“ der Antheridien in 10proz. Zuckerlösung einzugehen ist wohl nicht erforderlich.

in ihrer oberen Hälfte das Licht voll ausnützen können, es handelt sich darum, die Blattfläche so zu stellen, daß sie annähernd rechtwinklig zu dem (von oben einfallenden) Lichte steht. Dies kann erfolgen entweder durch eine Torsion des Blattgrundes oder durch eine Verschiebung der Blatinserion oder durch eine Internodiendrehung. *Cyathophorum* wendet die beiden ersten Mittel an. Eine Oberansicht des Stämmchens zeigt, daß die Blätter schief inseriert sind, die Anheftungsstelle ist gegen den Vegetationspunkt hin verschoben, sie steigt weiter nach oben, als nach unten. Außerdem zeigt das Blatt in der kleineren (unteren) Hälfte nahe der Basis eine Drehung, welche früh schon hervortritt und dazu beiträgt, die Blattfläche in annähernd horizontale Stellung zu bringen.



Fig. 55. *Cyathophorum bulbosum*. I. Sproßachse mit männlicher Blüte im Längsschnitt. II. und III. Querschnitt durch eine Sproßspitze, II. hoch, III. tiefer.

Ähnlich ist es bei *Hypopterygium*. Die Blätter der kurzen Sexualsprosse dagegen sind — soweit ich sie untersucht habe — nicht von ungleicher Größe und symmetrisch. Die Sporogonien sind nach der Schattenseite hin gewandt. Was die Ursachen der Asymmetrie und Anisophyllie anbelangt, so hoffte ich wenigstens feststellen zu können, ob sie direkt vom Lichte abhängt oder nicht. Indeß zeigte sich, daß *Cyathophorum*-sprosse im Dunkeln überhaupt nicht wuchsen (soweit dies ohne Messungen sich sagen läßt) und also auch nicht etiolierten. Auch bei anderen Pflanzen tritt ja dasselbe ein, es ist mir z. B. nie gelungen, *Iris* zum Etiolieren zu bringen. Die Anisophyllie und die Asymmetrie der Seitenblätter tritt in der Knospe so frühzeitig ein, daß eine direkte Abhängigkeit dieser Verhältnisse vom Licht wenig wahrscheinlich erscheint. Die Asymmetrie der Seitenblätter könnte in zweierlei Weise zu-

stände kommen. Entweder sie wird am Blatte selbst induziert oder sie hängt mit der Dorsiventralität des ganzen Sprosses zusammen. Das erstere könnte z. B. dadurch bedingt werden, daß der Teil des Blattes, welcher die Torsion erfährt, im Wachstum zurückbleibt, das zweite dadurch, daß infolge der frühzeitig eintretenden Verschiebung der Insertion die Ernährung des Blattes von seiten der Sproßachse eine zu beiden Seiten der Blattmedianen verschiedene wird. Der obere Teil der Blattinsertion steht auf der Rückenseite des Sprosses, welche die kräftiger entwickelte ist und wird dadurch auch besser ernährt, also größer. Tatsächlich kann man auch den vor der Verschiebung gebildeten oberen Teil des Blattes als symmetrisch ansehen, erst allmählich äußert sich die Differenz von Rücken- und Bauchseite der Sproßachse, welche auch die Verschiebung des Blattes bedingt. Darauf wird bei Besprechung anderer dorsiventraler resp. bilateraler Laubmoose zurückzukommen sein.

Auch bei diesen (vgl. *Balantiopsis*) ließ sich nachweisen, daß die verschiedene Größenentwicklung der beiden Blatthälften bedingt ist durch die verschieden große Insertionszone auf der Sproßachse, und diese ihrerseits durch verschieden starke Entwicklung der betreffenden Zone der Sproßachse (Fig. 56). Bei *Cyathophorum* tritt deutlich hervor, daß die größere Blatthälfte auch eine breitere Insertion hat, und daß, wie erwähnt, die Insertionszone sich im Verlaufe der Entwicklung ändert. Bei den Unterblättern ist dies nicht der Fall, diese bleiben demzufolge auch symmetrisch. Die Knickung an der Blattbasis erscheint demzufolge nicht als eine Ursache der Asymmetrie der Seitenblätter, sondern als Folge der Wachstums-Differenzen der verschiedenen Zonen der Sproßachse, welche die Asymmetrie bedingen. Die Insertion der oberen Blätter wird an der oberen Blatthälfte nach oben (gegen die Sproßspitze hin) verschoben und breiter als die unteren.

Die ausgesäten Brutknospen von *Cyathophorum* entwickelten ein Protonema, an welchem gleichfalls Brutknospen entstanden. Auch Pflänzchen entstanden in größerer Zahl. Diese zeigten die ersten Seitenblätter noch ganz symmetrisch und annähernd quer zur Längsachse des Stämmchens eingefügt, erst später werden sie schief gestellt und asymmetrisch; die Größendifferenz zwischen den seitlichen und den auf der Unterseite stehenden Blättern tritt schon früher hervor. Wir sehen also, daß die Dorsiventralität des Sprosses erst allmählich sich herausbildet sowohl bei der ersten Entstehung der Pflanze, als am Vegetationspunkte.

Es wurde oben bei Besprechung von *Eriopus* und *Pterygophyllum* darauf hingewiesen, daß auch sie teilweise asymmetrische Blätter besitzen. Das Zustandekommen der Asymmetrie ist bei diesen Formen ein ganz

ähnliches wie bei *Cyathophorum*. Die Verschiebung der Blatinsertionen, welche aus einer radiären Anordnung ein „flach“ beblättertes Stämmchen zustande bringen, erfolgt in der Richtung der Längsachse des Sprosses. Aber nicht gleichmäßig in der ganzen Blatinserktion. Vielmehr wird die eine Seite bei der Verschiebung größer als die andere, es ist die in der Stämmchen-Längsrichtung gehobene. Der Teil des Blattes, welcher dieser Insertion entspricht, wächst auch stärker und wird der größere.



Fig. 56.

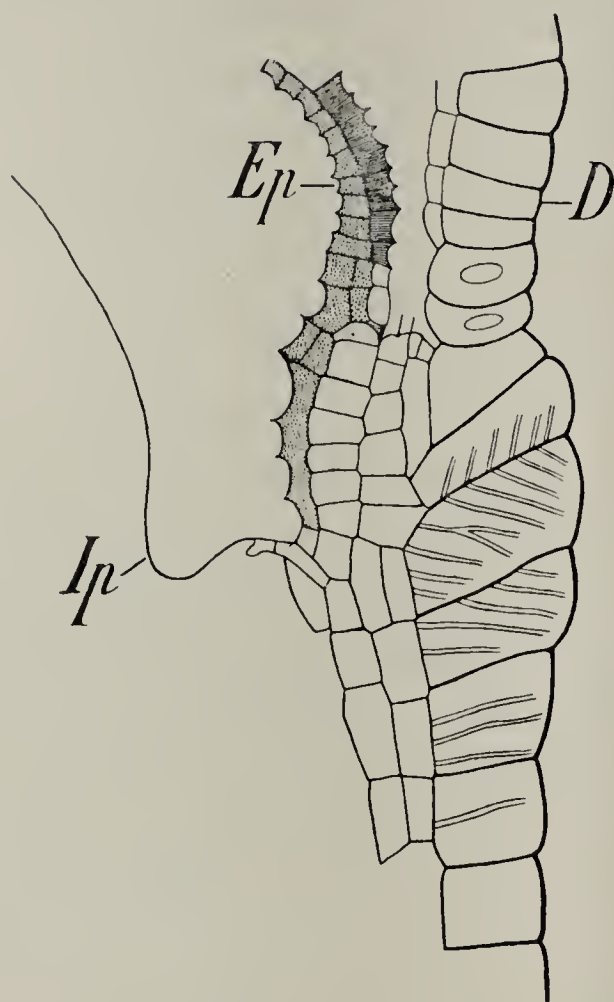


Fig. 57.

Fig. 56. *Cyathophorum bulbosum*. Stück einer Oberansicht der Sproßachse.

Fig. 57. Längsschnitt durch den oberen Kapselteil von *Cyathophorum bulbosum*. *D* gehört zum Deckel, *Ep* Zahn des äußeren Peristoms, *Ip* inneres Peristom.

Schließlich mag eine anatomische Eigentümlichkeit der Kapsel hier noch Erwähnung finden. Die Wandzellen der Kapsel unterhalb des Ringes (der aus 1—3 Zellen im Längsschnitt aufgebaut ist) sind durch ihre Größe und dadurch ausgezeichnet, daß ihre Wände durch Verdickungsleisten ausgesteift sind, nach der unteren Region der Kapsel hin verlieren sich diese. Die Zähne des äußeren Peristoms bleiben an ihrer Basis miteinander vereinigt. Die Zellen zeigen hier starke Verdickungen (Fig. 57). So ist an der Kapselmündung innen und außen ein steifer Ring vorhanden, beide Ringe sind durch dünnwandiges Gewebe verbunden¹⁾. Es ist dies eine der bisher kaum beachteten Ver-

1) Diesem schreibt Brizi eine Bedeutung für die Peristombewegung zu, ich habe die Frage nicht untersucht.

richtungen, wodurch der Rand der geöffneten Kapsel ausgesteift wird, eine Einrichtung, deren Bedeutung ohne weiteres einleuchten wird, wenn man sich erinnert, daß die Sporenaussaat bei den Laubmooskapseln oft recht lange Zeit in Anspruch nimmt und ungestört nur dann vor sich gehen kann, wenn der Kapselrand nicht zusammenfallen resp. zusammengedrückt werden kann. Einer Aussteifung des Randes eines urnenförmigen Gebildes begegnen wir ja auch bei den Kannen von *Nepenthes* und *Cephalotus*, wo sie schon ohne anatomische Untersuchung deutlich hervortritt.

7. *Mittenia*.

Diese Gattung ist von Interesse, weil ihr Habitus eine Parallelbildung zu dem von *Schistostega* darstellt. Für letztere charakteristisch ist bekanntlich, daß die Stämmchen von ihrer Basis einen blattlosen resp. mit reduzierten Blättern versehenen, stielartigen Teil haben und daß die Blätter zwar im Vegetationspunkt radiär angelegt sind, aber an den steril bleibenden Pflanzen bald alle annähernd in eine Ebene verschoben werden. Bei *Mittenia* findet dasselbe statt, nur mit weniger großer Regelmäßigkeit als bei *Schistostega*. Ich sammelte in den Blackspurmountains bei Melbourne eine kleine Art, welche mit *M. rotundifolia* C. M. übereinstimmen dürfte, obwohl sie ebensowenig wie die Abbildung in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ (Fig. 394 *J.—P.*) die von K. Müller als „fast kreisförmig“ beschriebene Umrißform der Blätter zeigt, außerdem stand mir in Tasmanien gesammeltes Material von *M. Plumula* zur Verfügung. Die Pflänzchen wachsen gesellig, was dadurch bedingt wird, daß an der Basis der Stämmchen Seitensprosse (öfters je nur einer) auftreten. Obwohl diese mit schmaler Basis aufsitzen, konnte ich doch nicht beobachten, daß sie, wie dies bei *Schistostega* der Fall ist¹⁾, aus kurzbleibenden Protonemafäden, die an der Basis der alten Sprosse entstehen, entspringen, vielmehr werden sie offenbar in der gewöhnlichen Weise angelegt²⁾. Eine Arbeitsteilung zwischen sterilen und fertilen Pflanzen, wie sie bei *Schistostega* vorhanden ist, scheint bei *Mittenia* nicht durchgeführt zu sein, wenigstens gingen die Pflänzchen von *M. rotundifolia* fast ausnahmslos an der Spitze zur Bildung von Antheridien- oder Archegonienständen über. In dieser apicalen Region behalten die Blätter — welche hier ihre größte Ausdehnung erfahren — auch annähernd die quere Insertion bei, während sie weiter unten oft annähernd in die

1) Organographie, pag. 352.

2) Sonst tritt keine Verzweigung ein, abgesehen von Sprossungen aus dem Antheridienstand, welche bei *Mittenia Plumula* mehrfach beobachtet wurden. Es handelt sich offenbar um schwächliche Seitensprosse.

Längslinie der Sproßachse verschoben sind, obwohl eine streng zweizeilige Anordnung wie bei *Schistostega* kaum je beobachtet wurde (vgl.



Fig. 58. I. *Mittenia rotundifolia* (?) (gesammelt bei Hermitage, Victoria), Sproßspitze 14 mal vergr. II. *M. Plumula* von Tasmanien, 17 fach vergr.

Fig. 58, I). In der Achsel der Blätter befinden sich einige schleimabsondernde „Haare“, die als Paraphysen auch im Antheridienstand auftreten. Auffallend ist die Asymmetrie der Blätter. Im Gegensatz zu dem unten für *Rhizogonium* Anzuführenden ist hier aber nicht die der Sproßspitze zugekehrte, sondern die ihr abgekehrte Hälfte die größere, und es tritt deutlich hervor, daß die kleinere Blatthälfte auch die kleinere Insertionszone am Stengel aufweist. Zuweilen sind die Blätter mit der Spitze nach einer Seite hingebogen, was vielleicht an solchen Stämmchen eintritt, welche einer stärkeren Beleuchtung ausgesetzt sind.

An der Basis der Pflänzchen fanden sich außer gewöhnlichen Rhizoiden solche, welche sehr breit, relativ dickwandig und mit Stärke (wahrscheinlich auch anderen Reservestoffen) vollgepropft waren. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß die in den Rhizoiden gespeicherten Reservestoffe von den sich entwickelnden basalen Seitentrieben ausgenutzt werden, etwa wie bei einer *Dahlia variabilis*, nur daß *Mittenia* wohl kaum eine ausgesprochene Ruheperiode besitzt, wie die als Beispiel angeführte Dikotyle.

8. *Rhizogonium*.

Wenn man die Schilderung der Vegetationsorgane der Gattung

Rhizogonium in den systematischen Werken liest, so erhält man den Eindruck, daß bei ihr die einzelnen Arten sich außerordentlich verschieden verhalten, mehr als dies bei irgend einer anderen Moosgattung

der Fall ist. Nach Brotherus¹⁾ sind z. B. die Sprosse bald allseitig, bald „federartig“ beblättert, einfach oder verzweigt, die „Blüten“ bald „grundständig im Wurzelfilz“, bald lateral an den niederen oder mittleren Stengelregionen. Ich sammelte *Rhizogonium*arten sowohl in Australien, als in Neuseeland und suchte darüber Aufschluß zu erhalten, ob tatsächlich so bedeutende Unterschiede im Aufbau vorhanden sind, wie die Systematiker sie annahmen, und wenn dies der Fall sein sollte, wie diese Abweichungen zustande gekommen sind.



Fig. 59. *Rhizogonium novae Hollandiae*. Basis einer Sproßgruppe, 25fach vergr. Man sieht zwei fertile, knospenförmige radiäre Sprosse scheinbar aus dem Rhizoidenfilz entspringen und die unteren Teile von 7 sterilen Sprossen.

Beginnen wir mit der extremsten Form, der, welche in der Sektion *Eurhizogonium* vorliegt (Fig. 59, 60).

Das Charakteristische dieser Gruppe besteht bekanntlich darin, daß die sehr kleinen archegonien- resp. antheridentragenden Sprosse an der Basis der sterilen, zweizeilig beblätterten stehen.

1) Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien I, 3, pag. 616.

Die Fragen, welche ich zu entscheiden suchte, waren folgende:

1. In welchem Verhältnis stehen sterile und fertile Sprosse zu einander, entspringen beide unabhängig von einander aus dem Protoneuma¹⁾ oder ist der eine ein Seitensproß des andern?

2. Wie kommt die Zweizeiligkeit der Blätter der sterilen Sprosse und die Asymmetrie ihrer Blätter zustande?

Rhiz. novae Hollandiae wächst in Neuseeland häufig auf toten Baumstämmen, die sehr kleinen fertilen Sprosse haben radiär angeordnete Blätter, im Gegensatz gegen die zweizeilige Blattstellung der sterilen. Die Blätter der fertilen Sprosse kommen als Assimilationsorgane offenbar kaum mehr in Betracht, sie stecken in dem Rhizoidenfilz und können, wenn sie überhaupt Chlorophyll enthalten, was an meinen getrocknetem Material nicht mehr zu entscheiden war, doch jedenfalls nicht das zum Aufbau der Sporogone nötige Baumaterial liefern.

Bei wenig eingehender Beobachtung sieht es so aus, als ob die fertilen Sprosse aus dem Rhizoidenfilz hervorgingen. Dies ist aber nicht der Fall. Schnitte zeigen, daß sie an der Basis der sterilen entspringen²⁾, sie können sich übrigens auch selbst verzweigen und leben



Fig. 60. *Rhizogonium aristatum*. Habitusbild: links ein steriler, rechts ein fertiler Sproß mit Sporogonium.

1) Wie das der Begründer der Gattung angenommen hat. Bridel hat für *Rhizogonium* eine besondere „Classis: Rhizokarpi“ aufgestellt und sagt (Bryol. universa II, pag. 603) „Nomen graecae compositionis a *ρίζα* radix et *γρῶμα*, fructus originem ab ipsa radice in hoc genere solemnem indicans“. Weiterhin sagt er, daß sterile und fertile Sprosse („ut videtur“) unabhängig von einander seien „et tantum tomento radiculoso irretiti atque conjuncti“.

2) Nur ganz ausnahmsweise fand ich sie etwa 1 cm hoch über der Basis, was wegen des Vergleichs mit den unten zu besprechenden Arten von Interesse ist.

wie Parasiten an den über das Substrat hervortretenden vegetativen Sprossen. Durch diese basale Verzweigung erklärt sich auch der gesellige, rasenartige Wuchs der sterilen und fertilen Sprosse, denn selbstverständlich entstehen auch die sterilen als basale Seitensprosse an anderen sterilen. Die zweizeilige Blattstellung der letzteren ist nicht durch Verschiebung entstanden, sondern im Scheitel angelegt, gelegentlich aber trifft man an der Basis der sterilen Stämmchen noch eine mehrreihige Blattstellung, die nicht durch Torsionen (die zuweilen auftreten) vorgetäuscht wird.



Fig. 61. *Rhizogonium distichum*. Habitusbild des Endes eines sterilen Sprosses von zwei Seiten.

Bei *Rhiz. novae Hollandiae* sind die zweizeilig gestellten Blätter meist nicht oder doch nur wenig gedreht, bei anderen Arten, z. B. dem in Fig. 61 abgebildeten *Rhiz. distichum*, dagegen fast in die Längsline des Stämmchens verschoben. Dabei tritt die Ungleichhälftigkeit der Blätter deutlich hervor: im Gegensatz zu dem für *Mittenia* Angeführten ist hier die nach der Sproßspitze gekehrte Hälfte die größere, alle Blätter kehren die größere Hälfte derselben Sproßseite zu, das ganze Stämmchen ist offenbar etwas dorsiventral gebaut, wir können uns denken, bei einem *Cyathophorum* oder einem *Hypopterygium* verschwinde die dritte, kleinere ventrale Blattrihe ganz, dann würden wir eine Form wie *Rhiz. distichum* u. a. erhalten; die Asymmetrie der Blätter beruht offenbar auf denselben Verhältnissen, wie ich sie oben für *Cyathophorum* darzulegen versucht habe. Bei *Rhiz. novae Hollandiae*

wurde angeführt, daß die oben zweizeilig beblätterten Sprosse unten zuweilen radiär beblättert seien. Dies ist nun in ausgedehnterem Maße der Fall bei anderen *Rhizogonium*-arten.

Von besonderem Interesse war mir das gleichfalls in Neuseeland gesammelte *Rhizog. bifarium*, welches bedeutendere Größe erreicht als die eben erwähnten Arten. Zunächst ist der Ursprung der fertilen Knospen aus den sterilen Sprossen hier sehr deutlich, da er nicht an der Basis, sondern weiter oben erfolgt, wie denn auch sterile Äste an der Hauptachse entspringen. Sodann ist hier der sterile Hauptsproß an seiner Basis auf eine ziemlich lange Strecke radiär beblättert, nach oben hin aber geht die Verzweigung in die zweizeilige über, auch die Seitensprosse sind zweizeilig beblättert. Da ihre Spitzen an den gesammelten Exemplaren meist nicht mehr vorhanden (vermutlich vertrocknet und abgefallen) waren, so könnte man im Zweifel darüber sein, ob nicht die zweizeilige Stellung hier eine nur sekundäre, durch Verschiebung erlangte ist. Indes fand ich einen noch unverzweigten Hauptsproß, an welchem an der durchsichtig gemachten Knospe deutlich zu sehen war, daß schon jedenfalls bis ganz nahe an den Vegetationspunkt die Blätter zwei Reihen bildeten, und dasselbe darf wohl für die Seitensprosse angenommen werden. Sollte eine Verschiebung eintreten, so müßte sie also außerordentlich frühzeitig erfolgen. Die Angabe von Brotherus¹⁾, wonach die Hauptachse bei *Rhizog. bifarium* mehrreihig beblättert sein soll, aber läßt außer acht, daß auch die Hauptachse in ihrem oberen Teile zur zweizeiligen Blattstellung übergeht. Wir sehen also, daß diese Form des Vegetationskörpers nur graduell von der für *Rh. novae Hollandiae* und *R. distichum* oben geschilderten verschieden ist, insofern als die Änderung der Blattanordnung bei den letztgenannten Formen eben nur früher eintritt als bei *Rh. bifarium*. Es liegt kein Grund vor, die nur radiär beblätterten *Rhizogonien* hier zu besprechen. Wohl aber sehen wir, daß wir folgende Reihe aufstellen können:

1. Arten mit nur radiär beblätterten Sprossen (bei manchen ist die Verzweigung in ähnlicher Weise, wie das für *Rh. novae Hollandiae* oben beschrieben wurde, auf die Basis beschränkt).

2. Arten mit radiären Sprossen, die nach oben hin zweizeilig beblättert werden und zweizeilig beblätterte Seitenäste hervorbringen.

3. Arten, bei denen der radiär beblätterte Sproßteil sehr reduziert wird oder ganz ausfällt.

1) Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien I, 3, pag. 617.

Daß im Verlaufe der Entwicklung ein Übergang von der radiären in die zweizeilige Blattstellung eintritt, ist unter den Moosen nicht ohne Analogie. Hofmeister hat schon vor langer Zeit gezeigt, daß bei *Fissidens bryoides* die untersten, noch unterirdischen Sprosse mit dreizeiliger Scheitelzelle wachsen und dementsprechend die ersten Blätter dreizeilig stehen, während später die Scheitelzelle zweischneidig wird und zwei Blattreihen sich ausbilden. Leitgeb wies dann nach, daß bei einigen *Fissidens*-arten auch die oberirdisch angelegten Seitensprosse mit dreizähliger Blattstellung beginnen, und daß bei *F. taxifolius* die Verzweigung auf die Basis beschränkt ist. *Rhizogonium* zeigt uns alle diese Vorgänge, die bei *Fissidens* nur bei eingehendster Untersuchung zu erkennen sind, in ganz besonders deutlicher Weise, weil hier, z. B. bei *Rh. bifarium*, die radiäre Anordnung nicht auf einige wenige Blätter beschränkt ist; wir sehen also die angegebenen, scheinbar ganz verschieden gestalteten Formen in eine fast lückenlose Reihe angeordnet.

Bei *Fissidens* ließ sich eine Einwirkung des Lichtes auf den Übergang aus der radiären in die bilaterale Anordnung nicht nachweisen¹⁾. Bei *Rhizogonium* konnte diese Frage nicht untersucht werden; es ist aber auch hier wahrscheinlich, daß es sich ebenso wie *Fissidens* verhält. Wenngleich also eine direkte Abhängigkeit der Blattstellung vom Lichte nicht nachgewiesen ist, so ist doch zweifellos, daß die zweireihige Blattstellung speziell dann, wenn die Blätter, wie z. B. bei *Rhiz. distichum*, alle in eine Ebene verschoben werden, für Bewohner lichtschwacher Standorte eine gute Lichtausnutzung ermöglicht. Daß die zweizeilig beblätterten Sprosse von *Rhizogonium*-arten wirklich am Scheitel schon zweizeilige Blattstellung haben, ist besonders hervorzuheben. Denn Correns²⁾ gibt an, „die Neckera- und *Rhizogonium*-arten sind nicht zweizeilig, sondern glattgedrückt beblättert, komplanat, nicht distich“, was für die hier besprochenen *Rhizogonium*-arten sicher irrig ist. Vielmehr zeigt ein Blick auf Fig. 62, daß hier ebenso echte Distichie vorliegt wie bei *Fissidens*, *Phyllogonium speciosum*³⁾, *Orthorhynchium* und *Distichium*. Eine freilich nur oberflächliche Ähnlichkeit mit *Fissidens* hat Bridel veranlaßt, das *Rhizogonium novae Hollandiae* zuerst als *Fissidens* zu beschreiben (*Muscologia* rec. II, Bd. I, pag. 143). Für *Fissidens* hat, wie erwähnt, Leitgeb, für *Phyllogonium* Lorch, für *Distichium* Correns (a. a. O.) eine zweischneidige Scheitelzelle

1) Goebel, *Organographie*, pag. 203.

2) Correns, Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. *Festschrift für Schwendener*, pag. 385.

3) W. Lorch, *Flora* 1894, pag. 457.

nachgewiesen; es schien von Interesse, zu untersuchen, ob bei Rhizogonium dasselbe Verhalten vorliegt. Die Entscheidung darüber ist nicht ganz leicht, wenn man nicht sehr viel Material zur Verfügung hat, namentlich auch deshalb, weil die beblätterten Sprosse begrenztes Wachstum haben und man infolgedessen vielfach verkümmerte Endknospen antrifft, außerdem sind die älteren Blätter recht spröde und die Schnitte reißen leicht auseinander. Es war deshalb die Anfertigung zahlreicher Mikrotomschnitte notwendig¹⁾. Ein sehr gelungenes Präparat von *Rh. novae Hollandiae* stellt Fig. 62 dar. Es ergab sich das merkwürdige Resultat, daß die Scheitelzelle dreiseitig ist, aber nur zwei Seiten blattbildende Segmente liefern. Die dritte Segmentreihe (mit x bezeichnet) bleibt ganz steril und entwickelt sich von Anfang an viel schwächer als die blattbildenden Segmente.

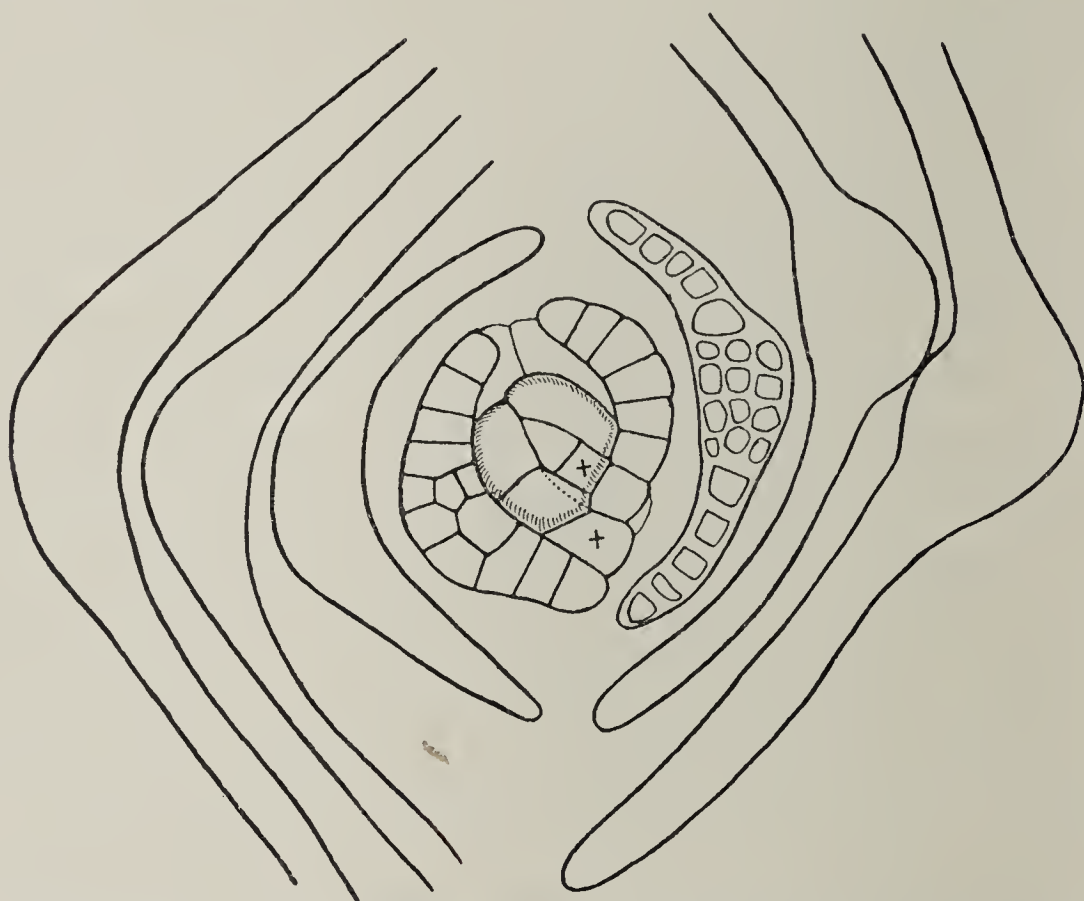


Fig. 62. *Rhizogonium novae Hollandiae*. Querschnitt durch den Scheitel eines sterilen Sprosses. Die nicht zur Blattbildung verwendeten Segmente sind mit + bezeichnet.

Wir haben hier offenbar einen interessanten Übergang von dem gewöhnlichen Verhalten (bei welchem eine dreiseitige Scheitelzelle drei Reihen blattbildender Segmente liefert) zu der Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle vor uns. Denn es ist von dem Verhalten der Rhizogoniumscheitelzelle aus nur noch ein kleiner Schritt bis zum Verschwinden der hier schon im Verkümmern begriffenen Segmentreihe,

1) Für deren Ausführung ich Herrn Dr. Zoernig zu Dank verpflichtet bin.

ein Schritt, welcher durch eine entsprechende Gestaltveränderung der Scheitelzelle geschehen kann.

Zugleich haben wir in diesem Verhalten eine weitere Analogie mit den foliosen Lebermoosen. Auch bei diesen läßt sich ja beobachten, wie die dritte (die dem Substrate zugekehrte) Segmentreihe bei manchen Formen immer weniger blattbildend wird, bei einigen Formen sind ja die Amphigastrien so gut wie verschwunden. Auch bei den Lebermoosen ist die Umbildung dann — so weit wir bis jetzt wissen allerdings nur bei der Gattung *Physiotium*¹⁾ — so weit gegangen, daß eine zweischneidige Scheitelzelle auftrat, ob die Keimpflanzen etwa noch eine dreiseitige besitzen, ist, da die Keimung von *Physiotium* nicht beobachtet wurde, unbekannt.

Der Bau des Scheitels von *Rhizogonium novae Hollandiae* macht es auch leicht verständlich, weshalb die oben zweizeilig beblätterten Stämmchen an der Basis zuweilen mehrreihige Blattanordnung zeigen. Hier sind offenbar die später (was die Blattbildung anbelangt) außer Funktion tretenden Segmente noch blattbildend, die Änderung erfolgt im Verlauf der Entwicklung, etwa wie bei einem Seitensproß von *Vaccinium Myrtillus*²⁾; daß, wie die Abbildung zeigt, weder die beiden

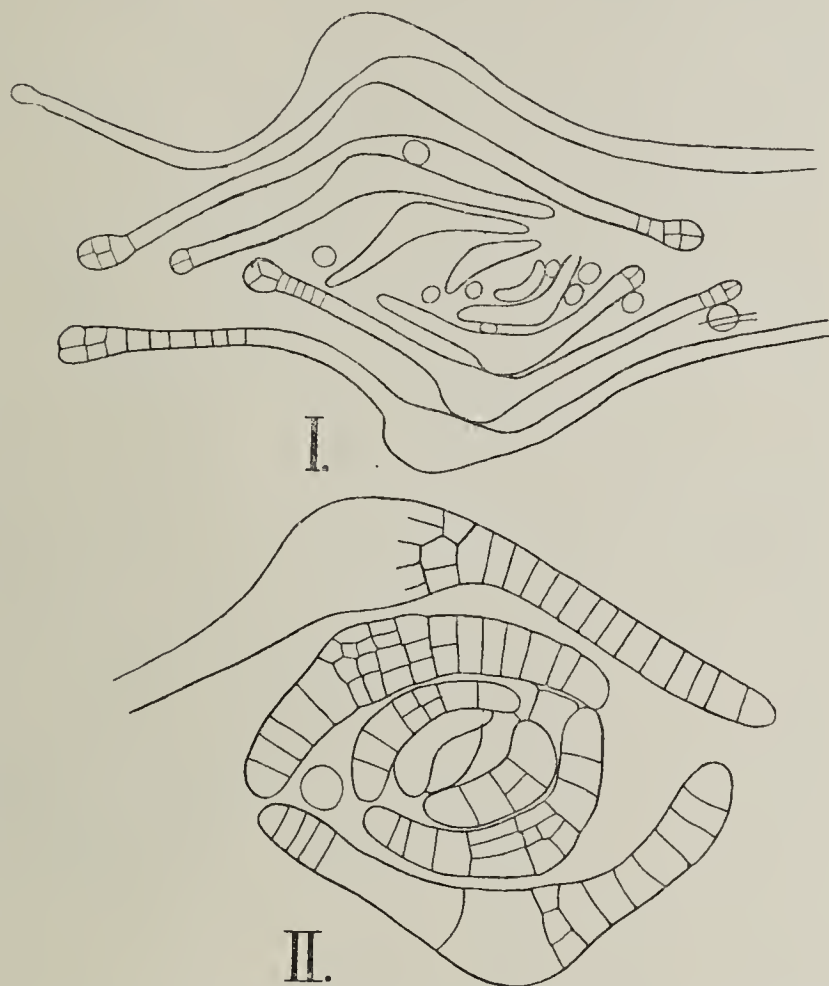


Fig. 63. *Rhizogonium aristatum*. Querschnitt durch eine Sproßspitze. I. Hoher, II. tiefer (mit Scheitelzelle).

Blattr Reihen noch die sterilen Segmente gradlinig übereinander fallen, beruht offenbar darin, daß die Segmente (wenigstens die blattbildenden) nicht parallel den Seitenwänden abgeschnitten werden, wie dies ja bei vielen anderen Moosen auch der Fall ist. Daran aber, daß tatsächlich die Blattstellung von Anfang an eine zweireihige ist, kann, wie schon oben bemerkt, im Gegensatze zu Correns' Angabe kein Zweifel bestehen.

1) Goebel, Flora 1893, pag. 445.

1) Goebel, Organographie, I, pag. 80.

Die Annahme, daß die dreiseitige, aber nur zwei Reihen blattbildender Segmente liefernde Scheitelzelle von *Rhizog. Novae Hollandiae* ein Übergang zur zweischneidigen sei, wird nun ferner gestützt durch die Befunde bei *Rhiz. aristatum*. Fig. 63 I zeigt zunächst, daß die beiden Blattreihen auch hier keine geraden, sondern schiefe Zeilen bilden. Der Scheitel selbst ist in Fig. 63 II abgebildet. Die Scheitelzelle ist zweifellos zweischneidig, und man sieht besonders deutlich, daß das jüngste Segment am „anodischen“ Rande vorgreift, d. h. dort breiter ist. Diese Tatsache bedingt wie bei *Rhiz. novae Hollandiae* die schiefe Stellung der Blattzeilen. Es ist sehr wohl möglich, daß diese Scheitelzelle hier auf eine solche gefolgt ist, welche der von *Rhiz. novae Hollandiae* entsprach, und daß auch bei letzterem die Gestalt der Scheitelzelle keine während des ganzen Verlaufes der Entwicklung gleichbleibende ist. Von einer typischen zweischneidigen Scheitelzelle weicht auch die von *Rhiz. aristatum* dadurch ab, daß die ein neues Blattsegment abschneidende Teilungswand sich nicht an beiden, sondern nur an einem Ende an die letzte Segmentwand ansetzt, das andere Ende trifft die entgegengesetzte freie Außenwand der Scheitelzelle ganz ähnlich wie bei *Rhiz. novae Hollandiae*. Indes konnte bei *Rhiz. aristatum* die Bildung einer dritten sterilen Segmentreihe nicht beobachtet werden. Vielleicht, daß solche gelegentlich auftreten, möglicherweise ist hier die Segmentierungsart der Scheitelzelle noch nicht so streng gleichmäßig wie in anderen Fällen. Jedenfalls geben uns die angeführten Tatsachen Auskunft darüber, wie der Übergang von mehrreihiger zu zweireihiger Blattstellung bei *Rhizogonium* erfolgt ist und erweisen die Unrichtigkeit der gegenteiligen Angabe von Correns, welcher offenbar keine eingehende Untersuchung zugrunde lag, wie denn auch die Anschauung Bridels — des einzigen Autors, welcher sich meines Wissens über das Verhältnis der sterilen zu den fertilen Sprossen klar ausgesprochen hat — sich nicht als haltbar zeigte.

9. *Orthorhynchium*.

Den Moosen, welche zur streng zweizeiligen Blattstellung übergegangen sind, ist auch die Gattung *Orthorhynchium* zuzuzählen, die ich in Ceylon und Australien sammelte. Die Blätter sind hier ähnlich wie bei *Phyllogonium*, zu welcher Gattung früher *Orthorhynchium* gestellt wurde kahnförmig ausgebildet und liegen mit den Rändern dicht aufeinander, (wo dies in der Fig. 64 nicht der Fall ist, z. B. oben links liegt eine mechanische Störung vor). Es kommt so ein ausgezeichnetes System kapillarer Wasserbehälter zustande, welches an analoge Verhältnisse bei manchen *Phyllogonium*arten erinnert. Es unterliegt

keinem Zweifel, daß die Blattstellung hier von Anfang an eine zweizeilige ist, doch habe ich die Scheitelzellbildung nicht untersucht, sie dürfte mit der vom Phyllogonium übereinstimmen. Selbst die kurzen Sexualsprosse scheinen zweizeilig beblättert zu sein, so daß hier nur eine tiefer greifende Umbildung als Rhizogonium vorliegt.

II. Lebermoose.

1. *Gottschea* (Schistochila).

Bei Gelegenheit der Besprechung der Wassersäcke folioser Lebermoose habe ich vor Jahren auch kurz die Blattbildung von *Gottschea* besprochen¹⁾. Es wurde dabei ein Blatt von *Gottschea Blumei* abgebildet (a. a. O., Pl. V, Fig. 53 und entsprechend der unten zu erwähnenden Ansicht Hookers) angenommen, daß hier auf der Oberseite des Blattes sich eine große Lamelle bilde, die nun zusammen mit dem übrigen Blatte eine

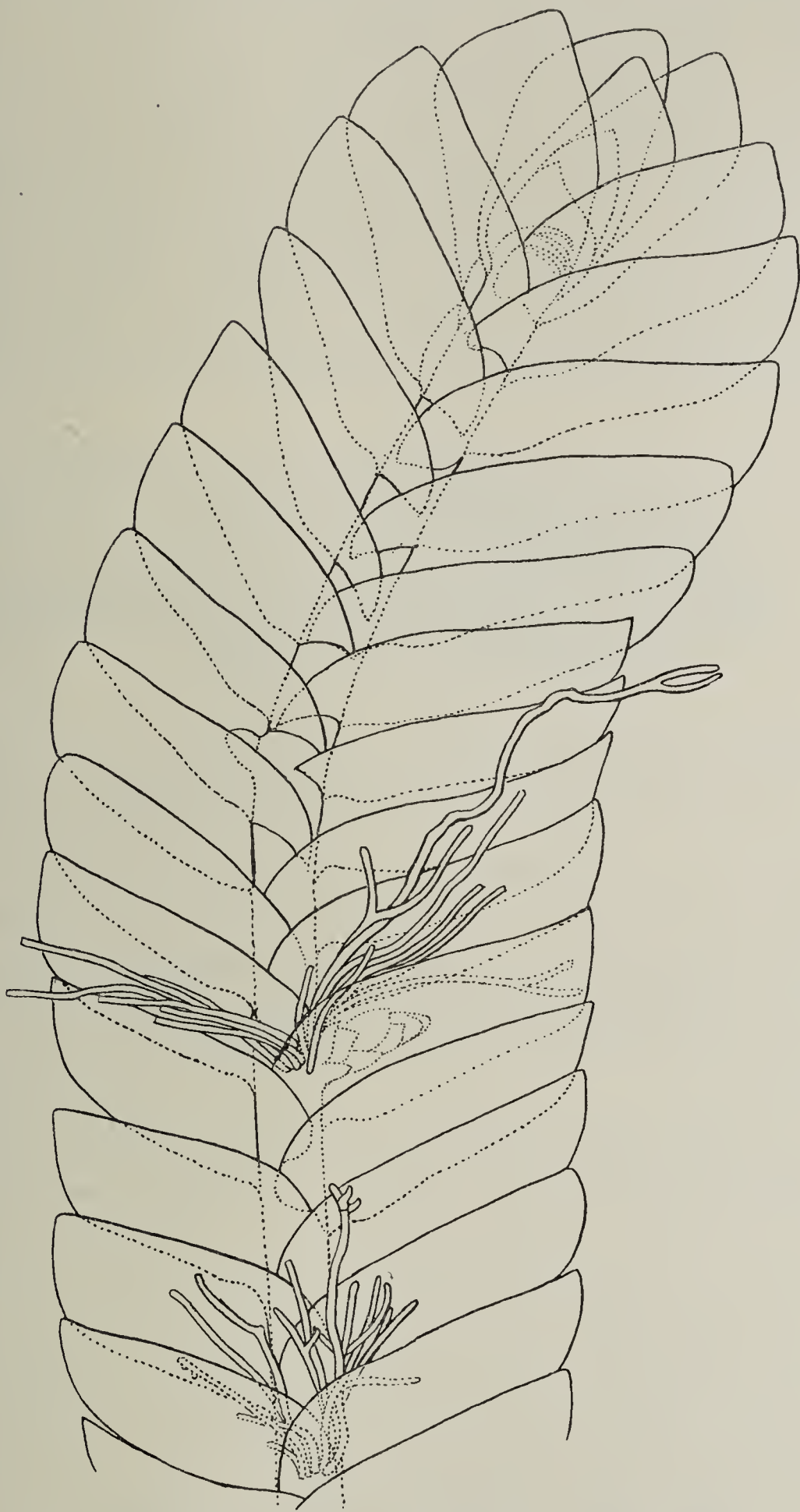


Fig. 64. *Orthorhynchium elegans*. Habitusbild.

¹⁾ Goebel, Morphologische und biologische Studien. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg VII (1887), pag. 31.

Tasche bilde, welche geeignet ist, Wasser festzuhalten. Die Entwicklungsgeschichte wurde nicht untersucht, und so kam es, daß die nach dem fertigen Zustande gegebene morphologische „Deutung“ des Blattes der Wirklichkeit nicht entsprach.

Salmon¹⁾ erwähnt in einer Abhandlung über die Blattbildung von *Fissidens* auch die von *Gottschea* und sagt „It seems to me more probable, however, that we have here a keeled leaf bearing a laminar appendage and that consequently a close approach is made to the structure of a *Fissidens* leaf.“ Die schönen großen *Gottschea*-arten, welche ich in Neuseeland sammelte — sie stellen wohl die prächtigsten aller foliosen Lebermoose dar —, ließen es mir erwünscht erscheinen, die Blatt-



Fig. 65. *Gottschea appendiculata*. Sproßstück von der Oberseite, 4mal vergrößert. *bo* Oberlappen, *bu* Unterlappen des Blattes, *F* Flügel, *L* Lamellen, welche auf dem Blattunterlappen hinter dessen Einbuchtungen entspringen.

entwicklung zu verfolgen. *Gottschea appendiculata*²⁾ (Fig. 65) ist auch dadurch von Interesse, daß hier der größere Teil des Blattes eine Randbildung zeigt, die einigermaßen an ein fiederschnittiges Blatt erinnert (Fig. 65), eine Erscheinung, welche bei einigen anderen Arten derselben Gattung wiederkehrt, sonst aber unter den Bryophyten ziemlich vereinzelt dasteht.

Ein Blick auf den in Fig. 66 dargestellten Querschnitt durch eine Sproßspitze zeigt ohne weiteres, daß Salmons Vermutung der Haupt-

1) E. St. Salmon, On the Genus *Fissidens*. *Annals of botany*, Vol. XIII, 1899. Schon früher hatten Jack und Stephani (*Hepaticae in insulis Vitiensibus et Samoanis a Dr. Ed. Graeffe anno 1864 lectae*, *Bot. Centralbl.* 1894, Bd. LX, No. 43) sich dahin geäußert, daß der Flügel aus dem Kiel zwischen „Blatt und Lobulus“ entspringe. Wenn aber dort gesagt wird, „daß lediglich ein langandauerndes interkalares Wachstum einzelner Teile, nachdem die Ausbildung abgeschlossen ist, diese flügelartigen Anhänge zur Folge hat“, so ist das, wie die hier mitgeteilte Entwicklungsgeschichte zeigt, nicht richtig. Es wird vielmehr gezeigt werden, daß der Flügel außerordentlich früh, solange die Blattanlage noch ganz embryonal ist, angelegt wird, nicht nachdem die Ausbildung abgeschlossen ist.

2) Die neueste Abbildung dieser Pflanze (in *D. C. Campbell mosses and ferns*, II. ed., pag. 119, Fig. 63) würde ohne die Figurenerklärung unmöglich zu erkennen sein, namentlich ist die charakteristische Blattform ganz unkenntlich.

sache nach richtig ist. Man sieht in der Mitte die Scheitelzelle mit ihren Segmenten, deren erste Teilungen das bekannte Verhalten zeigen, daß schon durch die erste Längswand die Anlage des Ober- und des Unterlappens bei den Seitenblättern von einander getrennt werden. Der Unterlappen wird aber bald größer, als der Oberlappen. Schon bei dem dritten Blatt ist dies deutlich, die Umrisse der Blattlappen sind hier punktiert eingezeichnet und auch der Querschnitt des Segments zeigt, daß der die Unterlappen bildende Teil drei, der den Oberlappen bildende zwei Zellen aufweist. Ebenso ist klar, daß die Vergrößerung des Blattunterlappens beruht auf einem stärkeren Wachstum der unteren Hälften der Stengelflanken, also begründet ist in den Eigenschaften der Sproßachse, die dann sekundär auch an den Blättern zum Ausdruck gelangen. An der Stelle,

wo der Unterlappen dem Oberlappen angrenzt, bildet sich nun ein dorsaler Auswuchs, der hier, wie bei Blatt 4, als Hervorragung (*Fm*) kenntlich ist, bei Blatt 5 schon eine Querteilung erfahren hat, die bei Blatt 6 schon weiter gegangen ist und zur Bildung eines Flügels *F* geführt hat. Es entsteht dieser also an

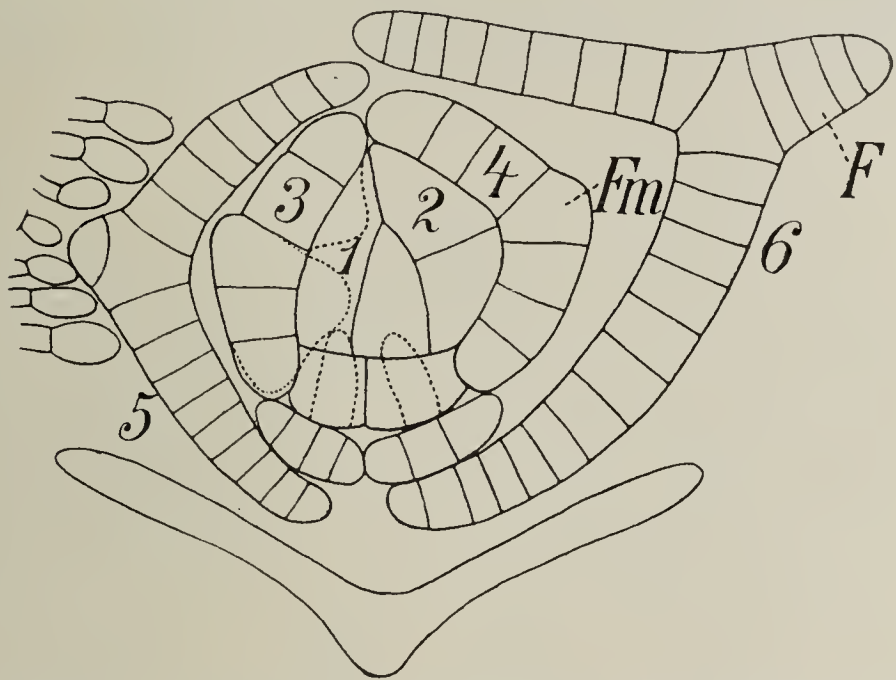


Fig. 66. *Gottschea appendiculata*. Sproßspitze von oben. Die seitlichen Blätter (ohne Rücksicht auf die Amphigastrien) ihrer Reihenfolge nach beziffert.

einem ganz bestimmten Ort. Er gehört eigentlich dem Unterlappen an, und man könnte, bildlich gesprochen, sagen, der Flügel entsteht dadurch, daß der mit dem Oberlappen vereinigte obere Rand des Unterlappens sich über die Fläche des letzteren hervorschiebt. Es entsteht so allerdings eine gewisse Ähnlichkeit mit der Blattbildung von *Fissidens*, aber sie ist, dem Unterschiede zwischen der Blattbildung bei Leber- und bei Laubmoosen entsprechend, doch keine so große, wie man zunächst wohl annehmen könnte. — Da der Flügel sehr früh angelegt wird, und das Blatt ein ausgesprochen basipetales Wachstum zeigt, so ist nicht zu verwundern, daß der Flügel bis zur Basis des Blattes reicht, und sich an den freien Oberrand des Blattunterlappens anschließt. Der Unterlappen wächst nun in seinem freien Teile (Fig. 65) noch bedeutend heran und zeigt an seinem Rande die oben erwähnten

fiederartigen Auswüchse, die sich auch auf dem Flügel und den Amphigastrien (Fig. 67 *B*) vorfinden. Diese Auswüchse werden in gesetzmäßiger Weise angelegt, der Unterlappen wächst mit einer Scheitelzelle, von welcher durch Antiklinen Segmente abgeschnitten werden (Fig. 67). Jedes Segment bildet rechts und links einen Auswuchs, der zu einer Zellfläche wird und an seinem Rande weitere Auswüchse bilden kann. Übrigens sind diese Fiederlappen natürlich nur graduell von den Randauswüchsen anderer Lebermoosblätter unterschieden. Die Flügelbildung im Verein mit der Vergrößerung des Unterlappens bedingt, daß die assimilierende Fläche des Sprosses ohne erhebliche Verschiebung der Blatinserktion in einer Ebene ausgebreitet wird. Auch kleinere Lamellen treten an den Buchten des Unterlappens auf (Fig. 65), gleichfalls als nach unten gerichtete Vorsprünge, welche bei anderen Gottscheaarten mehr entwickelt sind. Wir sehen also, daß sämtliche Lamellen

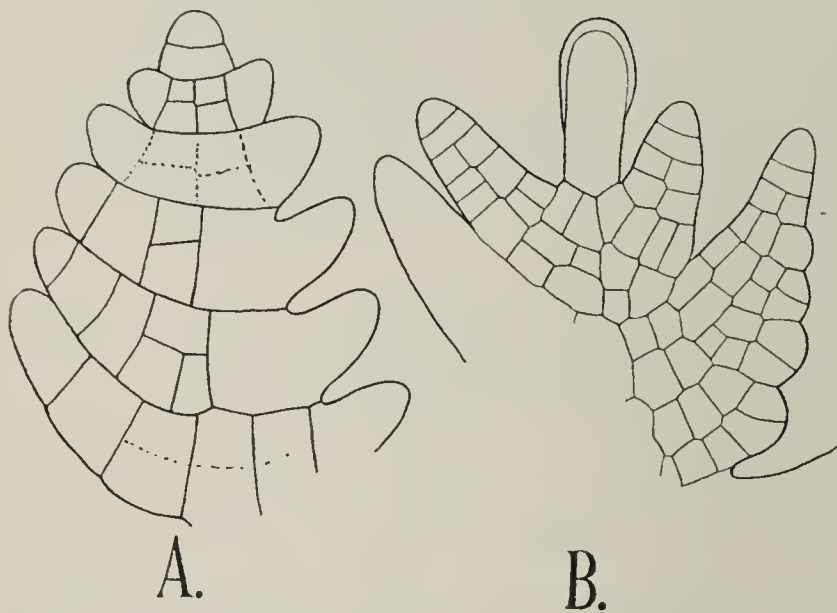


Fig. 67. *G. appendiculata*. A. Unterlappen eines Blattes im Jugendzustand. B. Spitze eines älteren Amphigastriumlappens mit terminaler Schleimpapille.

auf der Blattunterseite entspringen und sich je an einen freien Blattrand ansetzen. Da hier der Oberlappen des Blattes so sehr viel weniger entwickelt ist, als der sich in den Flügel fortsetzende Unterlappen, so ist leicht verständlich, daß Hooker¹⁾ zu folgender Darstellung gelangen

konnte: „But here the leaves have the lesser lobe, not a continuation or expansion of the margin of the larger one, . . . but it actually grows out (if *I* may use the expression) of its superior surface“, eine Anschauung, welcher ich mich, wie oben erwähnt, früher — aber mit Unrecht — angeschlossen habe. Dasselbe soll wohl auch die Bezeichnung „Dorsilobae“ der „Synopsis hepaticarum“ ausdrücken, welcher die Bearbeitung der Lebermoose in den „Nat. Pflanzenfamilien“ folgt, wenn sie sagt, „der Oberlappen sei auf der Fläche des Unterlappens inseriert“, eine Auffassung, die zwar das Verhalten des fertigen Zustandes wiedergibt, aber keinen Einblick in das Zustandekommen der eigenartigen Blattform gibt. Bei anderen Gottscheaarten, z. B. *G. Thouarsii*, ist die

1) Musci exotici, Tab. XV.

Differenz beider Blattlappen eine weniger große, dafür aber der Flügel mehr entwickelt, dann hat das Blatt noch mehr Habitusähnlichkeit mit dem von *Fissidens*.

Die Blätter von *G. appendiculata* sind an ihrer Basis mehrschichtig, wie bei manchen anderen Gottscheeaarten, namentlich *Gottschea splachnophylla*, welche ähnlich wie die antarktische *G. pachyphylla* die Sukkulantenform unter den foliosen Lebermoosen darstellt. Die Blätter können hier 8—10 Zellschichten dick werden, sie haben nur einen kurzen Flügel (Fig. 68). Ich traf *G. splachnophylla* auf dem Ben Nevis in Neuseeland. Die Pflanzen bieten namentlich dann, wenn ihre Blätter nicht flach ausgebreitet, sondern die Oberlappen aufwärts gerichtet sind, einen eigentümlichen, mehr an ein thalloses Lebermoos erinnernden Habitus, es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Wasserspeicherung hier wie sonst die Pflanze befähigt, auch in trockeneren Perioden ihr Dasein zu fristen.

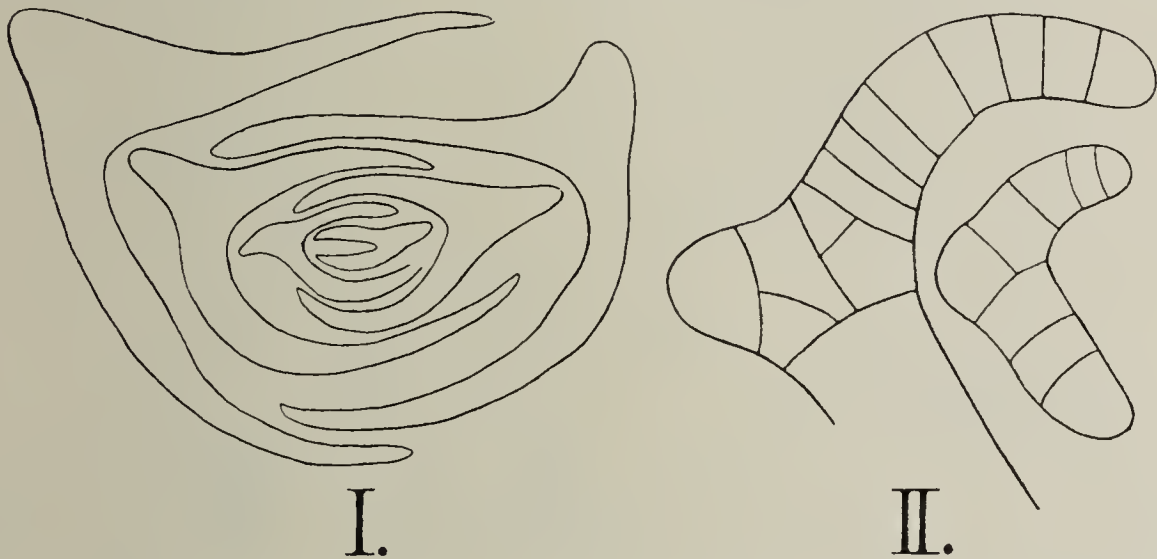


Fig. 68. *Gottschea splachnophylla*. I. Querschnitt durch eine Stammknospe so hoch geführt, daß die Amphigastrien nicht getroffen sind; II. zwei junge Blätter im Querschnitt.

Die Blattbildung einer anderen neuseeländischen Gottscheea, welche ich als *G. ciliata* bestimmte, verdient hier gleichfalls eine Besprechung. Die Blätter sind am Rand mit Zellreihen besetzt, welche auf der Unterseite des Stämmchens so zahlreich sind, daß sie, wie Mitten⁴⁾ mit Recht bemerkt, „give the ventral side of the stems a woolly appearance“. Daß dies eine Schwammwirkung für Wasserfesthalten bedingt, braucht kaum bemerkt zu werden, ich kann in dieser Beziehung auf früher Gesagtes verweisen²⁾.

Ein Querschnitt durch die Sproßspitze (Fig. 69, I) zeigt zunächst, daß die Flügelbildung ähnlich vor sich geht, wie sie oben für *G. appendi-*

1) In Hooker, *Flora Novae-Zelandiae* 1855, part II, pag. 151.

2) Goebel, *Die Blattbildung bei den Lebermoosen*. *Flora* 1893, Bd. XVII, pag. 30.

culata beschrieben wurde, daß also der Unterlappen sozusagen über die Fläche des Oberlappens herauswächst. Neu ist nur, daß der Oberlappen nach einiger Zeit dasselbe tut. Es bilden sich so zwei Flügel, die ursprünglich einander annähernd parallel, später divergieren und die Schwammwirkung bedeutend erhöhen. Vielfach ist zwischen sie ein Verbindungsstück eingeschaltet, dessen Entstehung aus der Abbildung wohl ohne weiteres ersichtlich ist. Wir sehen z. B. bei dem Blatte oben rechts,

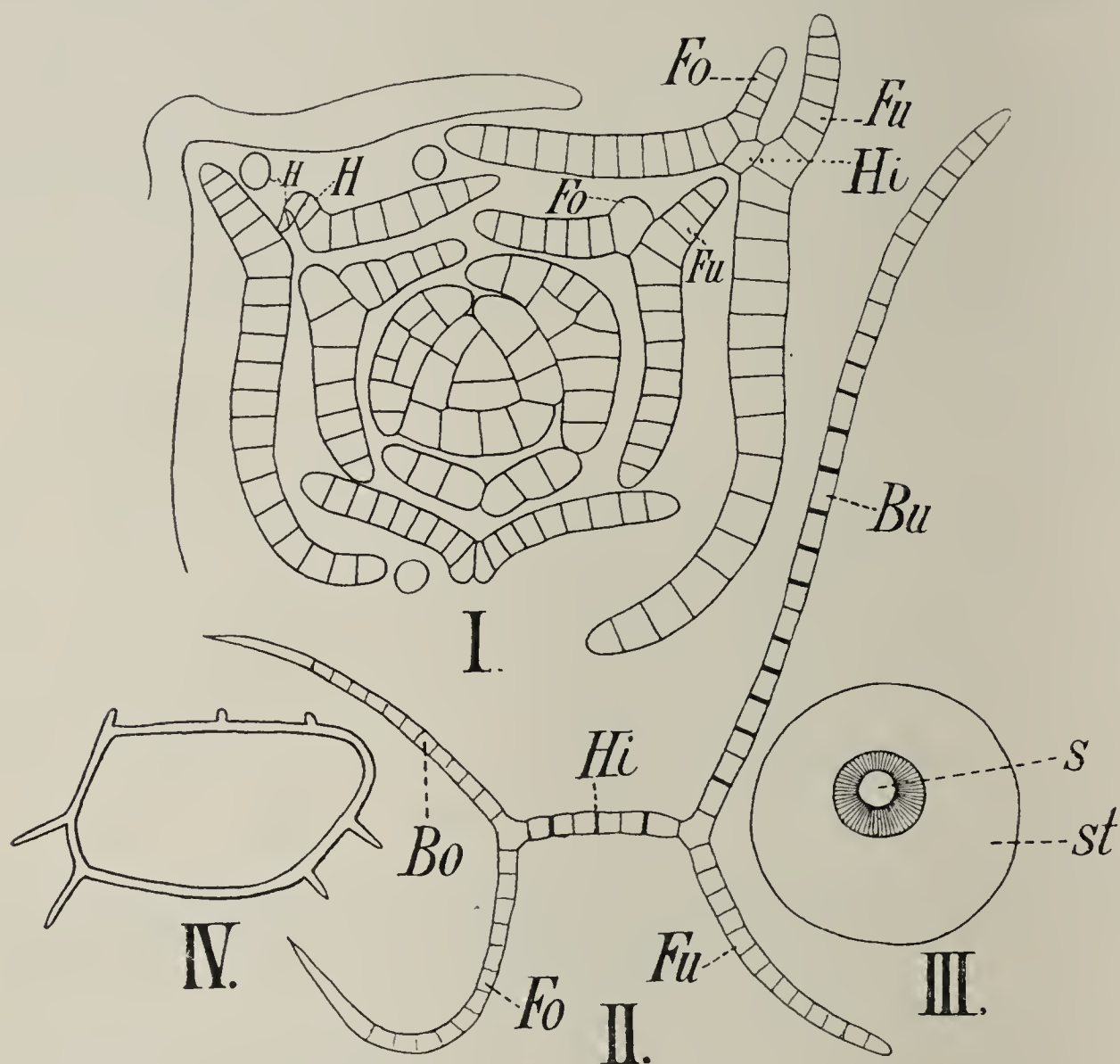


Fig. 69. *Gottschea ciliata*. I. Querschnitt der Stammknospe, *Fo* oberer, *Fu* unterer Flügel, *Hi* Verbindungsstück, *H* haarartige Auswüchse des Blattrandes. II. Altes Blatt im Querschnitt, *Bo* Blattober-, *Bu* Blattunterlappen. III. Querschnitt durch eine Sproßachse, in welche sich ein Embryo (*s*) eingebohrt hat; um ihn herum schraffiert ein Ring ausgesogener Zellen. IV. Querschnitt durch das Perigon.

daß von der sich über die Unterseite des Blattes hervorwölbenden Fläche *Fo* eine Zelle *Hi* abgeschnitten worden ist, die sich an der Flügelbildung nicht beteiligt, sondern ein Verbindungsstück zwischen den beiden Flügeln darstellt, das nun noch wachsen und sich teilen kann. So kommt der eigentümliche *H*-förmige Blattquerschnitt zustande, welcher in Fig. 69, II abgebildet ist.

Schiffner führt in seiner Bearbeitung der Lebermoose in Engler-Prantls „Nat. Pflanzenfamilien“ noch eine „Sectio II complicatae“ für

Gottschea an. Er ist darin der Gottsche'schen Synopsis hepaticarum gefolgt, hat aber übersehen, daß in diesem Buche selbst pag. 624 steht „deleatur subdivisio II complicatae, quia et hae species lobo revera dorsali gaudent“. Zu dieser Pseudosektion würde eine andere neuseeländische Gottschea, die *G. pinnatifida* gehören. Die unrichtige Auffassung, welche über deren Blattbildung ursprünglich in der Synopsis gegeben wurde, ist vielleicht veranlaßt durch die Abbildung dieser Pflanze von Hooker in den „Musci exotici“ Tab. 114. Hier ist nämlich von einem Flügel am Blatte nichts zu sehen. Er ist aber nur übersehen und zwar deshalb, weil er bei *G. pinnatifida*, nicht wie bei andern Gottschea-Arten, annähernd in die Ebene des Blattunterlappens fällt, sondern nach diesem herübergebogen mit ihm eine Art Röhre bildete (Fig. 70, I). Diese Röhre erscheint geeignet, der Blatt-

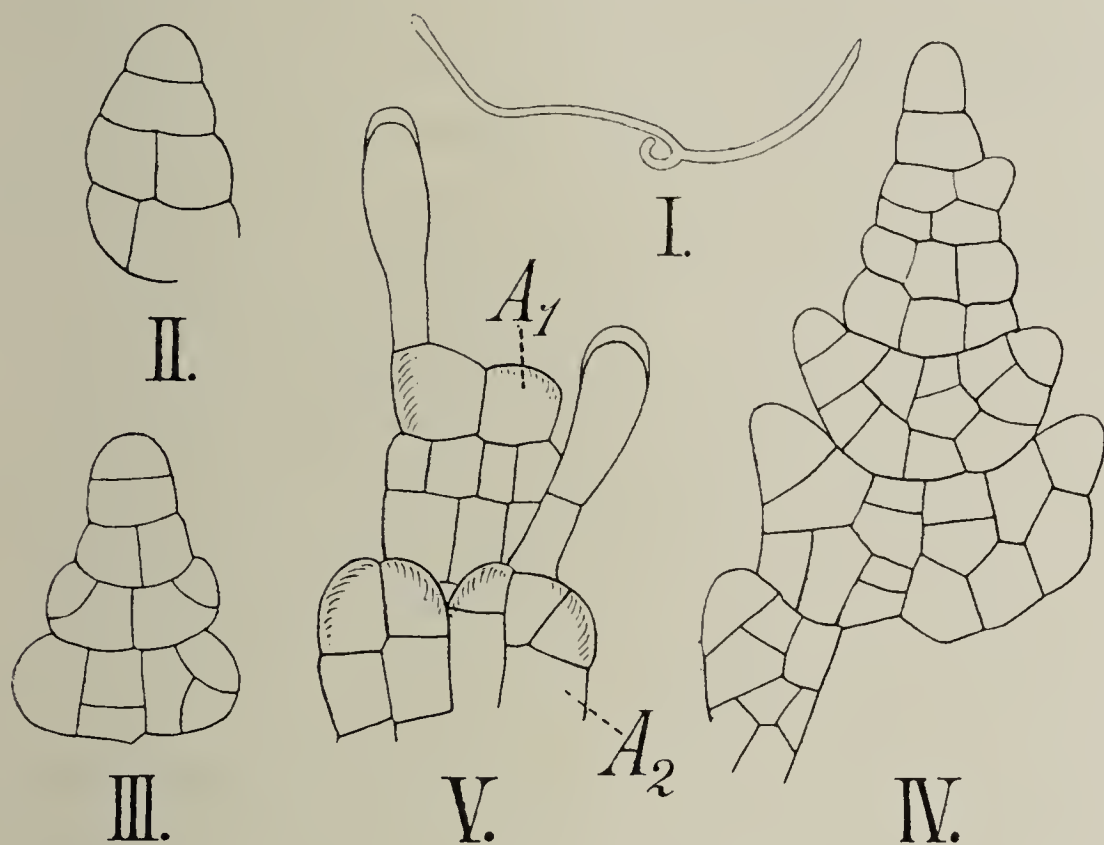


Fig. 70. *Gottschea pinnatifida*. I. Blattquerschnitt schwach vergr. II., III., IV. junge Blattunterlappen verschiedenen Alters. V. Unterseite eines Stämmchens, A_1 , A_2 zwei Amphigastrien.

fläche von den kapillaren Hohlräumen an der Blattbasis aus Wasser zuzuleiten. Wegen dieser eigenartigen Gestalt ist der Flügel hier leicht zu übersehen. Breitet man aber ein Blatt aus und betrachtet es von der Unterseite, so sieht man sofort den mit Zähnen besetzten Flügel.

Die Amphigastrien sollen bei dieser Art fehlen. Sie sind indes vorhanden, aber allerdings in sehr reduziertem Zustande. Sie tragen nicht, wie die z. B. von *G. appendiculata*, zwei Schleimpapillen, sondern nur je eine, abwechselnd rechts und abwechselnd links (Fig. 70, V, A_1 , A_2). Die Fläche der Amphigastrien erhebt sich nur ganz wenig über

die Sproßachse. Das Verkümmern der bei andern *Gottschea*-Arten so stattlich entwickelten Amphigastrien bei *G. pinnatifida* darf wohl mit der dichten Stellung der seitlichen Blätter in Beziehung gebracht werden, welche auch die Stammknospe dicht umhüllen.

Gottschea ist nicht die einzige Lebermoosgattung, welche Flügel zeigt. Wir finden dies als Parallelbildung auch bei der südamerikanischen Gattung *Micropterygium*¹⁾. Die Blätter haben einen der Mittellinie entspringenden Flügel, der aber bei den meisten Arten nicht bis zur Basis des Blattes hinabreicht (am weitesten bei den untersuchten Arten bei *M. parvistipulum*). Der Flügel entspringt hier, wie ich auch ohne Untersuchung der Entwicklungsgeschichte annehmen zu dürfen glaube, dem Oberlappen, denn *Micropterygium* gehört zu den epitrophen, nicht, wie *Gottschea*, zu den hypotrophen Lebermoosen.

Eine in systematischer und biologischer Hinsicht nicht uninteressante Eigentümlichkeit mancher *Gottschea*-Arten ist ihre reichliche Schleimbildung, sie erfolgt in einer Weise, welche bisher nur von *Scapania* bekannt war, wo Gottsche und Leitgeb das Vorkommen von blattachselständigen Schleimpapillen nachgewiesen haben. Leitgeb sagt²⁾: „Hier finden sich, was sonst selten vorkommt, an vegetativen Sprossen in den Achseln der rückenständigen Hälften der Blätter eine Reihe von mehrzelligen Haaren“; bei *Scap. nemorosa* werden diese schließlich auf blättchenförmigen Schuppen emporgehoben. Nimmt man dazu, daß die *Scapaniablätter* am Grunde teilweise zweischichtig werden (also eine Annäherung an die am Grunde mehrschichtigen *Gottschea*-Blätter zeigen), so tritt eine Übereinstimmung mit *Gottschea* deutlich hervor. Denn hier kommen blattachselständige Schleimpapillen bei einigen Arten in besonders großer Zahl vor. So namentlich bei *G. appendiculata*, wo sie dicht gedrängt in den Achseln der Seitenblätter sich finden (Fig. 66 links).

Es mag dies mit der massigeren Entwicklung der Knospen anderen Formen gegenüber in Zusammenhang stehen, welche einen ausgiebigeren Schutz erfordert, und wohl auch mit dem feuchten Standort, an dem Arten wie z. B. *G. appendiculata* wachsen. Denn die von mir früher geäußerte Auffassung, daß der Schleim als Schutz gegen Wasser in Betracht kommt, halte ich nach wie vor aufrecht. *Haberlandts*³⁾ Einwände kann ich nicht als stichhaltig betrachten. Er meint, der Schutz

1) Die Lebermoossystematik drückt dies, das entwicklungsgeschichtliche Verhalten geradezu umkehrend dahin aus, „Oberlappen viel größer durch eine weit intramarginale Naht mit dem Unterlappen verwachsen.“

2) A. a. O., Bd. III, pag. 19.

3) Physiolog. Pflanzenanatomie, pag. 453.

gegen Auslaugung komme nicht in Betracht, denn darüber entscheide in erster Linie die Beschaffenheit der Plasmahäute. Eine Plasmahaut, welche direkt dem Wasser angrenzt, verhält sich aber eben anders als eine, die mit einer mit Schleim überzogenen Zellmembran bedeckt ist, zumal wenn es sich um eine jugendliche Zelle handelt und nur diese haben bei höheren Pflanzen Schleimüberzüge; übrigens wird auch die Plasmahaut ihre Eigenschaften wahrscheinlich erst allmählich gewinnen, in der jugendlichen Zelle also sich anders verhalten, als in der ausgewachsenen. Bei diesen kommt auch *Haberlandts* weiterer Einwand nicht in Betracht, daß der osmotische Eintritt von in Wasser gelösten Stoffen nach meiner Auffassung auch verlangsamt würde, „das wäre aber natürlich ein großer Nachteil“. Die jugendlichen Zellen aber beziehen ihre gelösten Stoffe offenbar nicht von außen, sondern von benachbarten Zellen. Den weiteren Satz von *Haberlandt* „übrigens setzt ein so wasserreicher Schleimüberzug, wie er die Wasserpflanzen bedeckt, dem osmotischen Durchtritt gelöster Substanzen so gut wie gar keinen Widerstand entgegen“, werde ich für richtig halten, wenn er experimentell bewiesen ist. Einstweilen wissen wir über die physikalischen Eigenschaften des Schleimes sehr wenig. Aber schon „*Graham* hat nachgewiesen, daß für gewisse Stoffe die Diffusion in Gallerte unmöglich oder doch sehr erschwert ist“¹⁾; *Klebs* hat gezeigt, daß *Zygnemen* in Wasser das giftige anorganische Stoffe gelöst enthielt, diese zwar in die Schleimhülle eingelagert werden, aber die Alge nicht schädigten, wenn sie zur rechten Zeit in reines Wasser gebracht wurde. Es sei ferner erinnert daran, daß die Eizellen von *Fucus*, von *Moosen*, *Farnen* etc. alle gegen den Zutritt von Wasser durch Schleim geschützt sind, obwohl hier doch z. B. kein „Gleitmechanismus“ in Betracht kommen kann, welcher von *Hunger* z. B. als Funktion des Schleimes betrachtet wird. Gewiß muß die Frage weiter experimentell verfolgt werden, aber die Beobachtungen an Pflanzen, welche im Wasser oder an feuchten Standorten leben, legen meine Auffassung nahe, und ich kann nicht finden, daß sie bis jetzt als eine unhaltbare erwiesen worden wäre.

Endlich mag noch eine andere Beobachtung betreffs der Vegetationsorgane von *Gottschea* hier Platz finden.

Es galt bisher als ein allgemein gültiger Satz der, daß die Lebermoose einzellige, die Laubmoose aus Zellreihen bestehende Rhizoiden haben.

An der Keimpflanze einer — nicht bestimmbaren — *Gottschea*, wahrscheinlich *G. ciliata*, beobachtete ich zuerst, daß auch die Leber-

1) Vgl. *Schröder*, Über den Schleim und seine biologische Bedeutung. *Biol. Centralblatt* 1903, Bd. XXIII, pag. 457 ff.

moosrhizoiden die Fähigkeit haben, sich in Zellreihen zu verwandeln. Es fanden sich an der Basis der Pflanze eine ganze Anzahl von durch Quer- und Längswände geteilten Rhizoiden.

Dadurch aufmerksam gemacht, untersuchte ich auch die Rhizoidenstruktur älterer Pflanzen von *G. ciliata*. Sie sind sehr lang und violett gefärbt. Die Mehrzahl zeigen innerhalb der dickeren äußeren Wände zarte Teilungswände, teils Längs-, teils Querwände (Fig. 71). Diese Teilungen fanden sich am Ende der Rhizoiden, teils solcher, welche das Substrat nicht erreicht, teils solcher, die gelappte Haftorgane

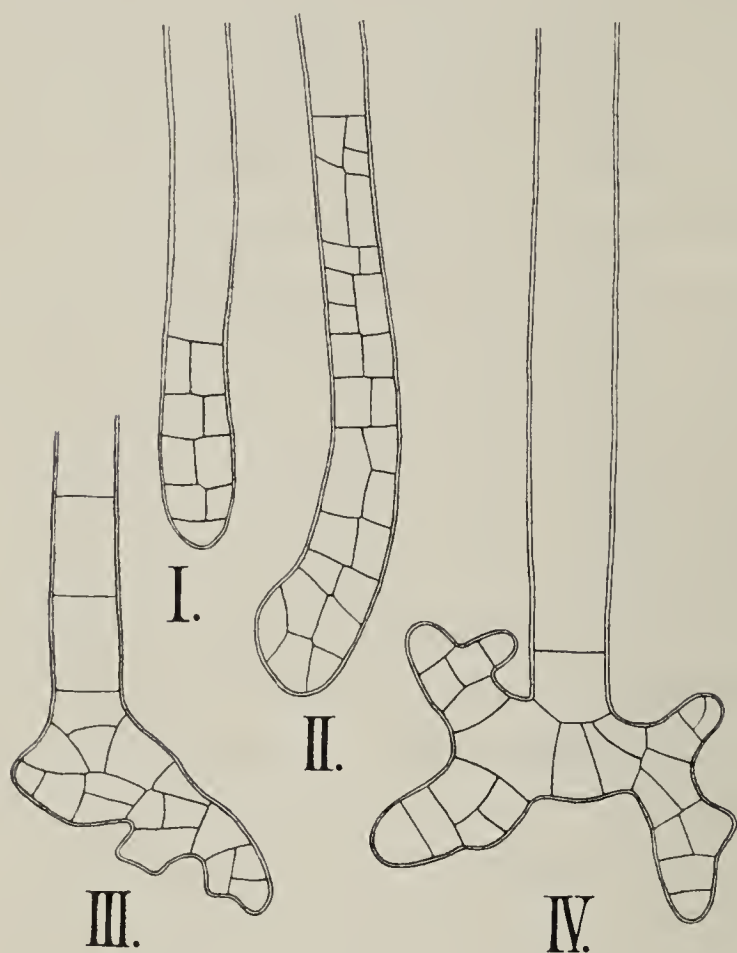


Fig. 71. Mehrzellige Rhizoidenden von *Gottschea ciliata*.

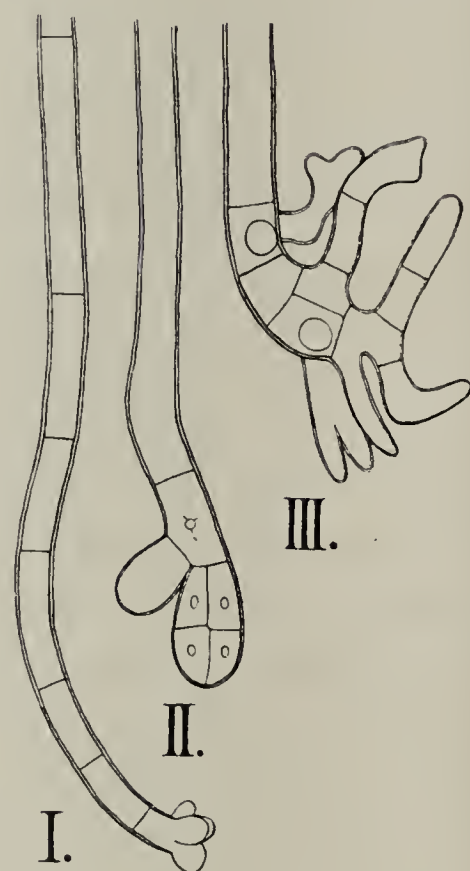


Fig. 72. Rhizoidenden. I. u. III. *Gottschea Blumei*. II. *G. splachnophylla*.

gebildet hatten (Fig. 71, IV); es wären dadurch Zellkörper entstanden von sehr eigentümlichem Aussehen.

Es fragt sich nun zunächst, sind diese — an allen von mir untersuchten Exemplaren gefundenen — Rhizoidenteilungen normale oder pathologische Bildungen? Daß sie etwa von den in den *Gottschea*-Rhizoiden (wie in denen vieler anderer folioser Lebermoose) vorkommenden Pilzinfektionen herrühren sollten, scheint mir sehr unwahrscheinlich, wenigstens reagieren, soweit wir wissen, keine andern Lebermoosrhizoiden, welche diese Pilzinfektion zeigen, in dieser Weise. Auch habe ich Pilzhypphen in den mehrzelligen Teilen der Rhizoiden nicht immer nachweisen können. Eher könnte man an chytridienartige Organismen denken.

Kugelige Körper, welche im Innern der Zellen sowohl des Endteils der Rhizoiden als auch in dem röhrenförmigen lagen, wurden mehrfach gesehen, ob sie aber zu einem chytridienähnlichen Organismus gehören, konnte nicht festgestellt werden. Es blieb zur Entscheidung darüber, ob ein normaler oder ein pathologischer Vorgang vorliege, namentlich auch der Vergleich anderer Formen übrig. Dieser ergab, daß sowohl *G. appendiculata* und *G. splachnophylla* als die in Java gesammelte *G. Blumei*, die in Süd-Georgien wachsende *G. pachyphylla* und die aus Chile stammende *G. Berteroana* gleichfalls mehrzellige Rhizoiden zeigen, wenngleich nicht alle Rhizoiden einer Pflanze die Teilungen aufweisen. Es konnte auch bei *G. splachnophylla* in jeder Zelle der mehrzelligen Körper am Ende der Rhizoiden ein Zellkern nachgewiesen werden. Während die Teilungen meist am Ende der Rhizoiden auftreten, gehen sie bei *G. Blumei* oft verhältnismäßig weit nach oben; es zeigen dann die Rhizoiden Reihen ziemlich langer Zellen; in den gelappten Enden der Rhizoiden sind die letzteren viel kürzer. Es liegt nun die Frage nahe, wie diese eigenartigen Rhizoidenbildungen biologisch und morphologisch aufzufassen seien, nachdem die Untersuchung ergeben hat, daß hier offenbar ein normaler bei vielen, vielleicht bei allen *Gottschea*-Arten nachzuweisender Vorgang vorliegt¹⁾.

Daß die Teilungen nur am Ende des Rhizoids auftreten, ist iu-
sofern verständlich, als dort das Protoplasma in größerer Menge als weiter oben vorhanden ist, und auch der Zellkern offenbar gewöhnlich in der Endregion des Rhizoids liegt.

An eine Aussteifung der Rhizoide durch die Wände, welche im Innern auftreten, wird man kaum denken können, da die Außenwände sehr derb, die Innenwände sehr zart sind. Eher kann man wohl die Teilungen mit der sehr beträchtlichen Länge der Rhizoiden in Verbindung bringen. Dienen diese, wie wohl anzunehmen ist, obwohl die Sproßachsen von *Gottschea* keinerlei besonderes Leitungsgewebe zeigen, nicht nur als Haftorgane, sondern auch zur Aufnahme von Aschenbestandteilen, so dürfte die Regulierung der Stoffaufnahme erleichtert sein, wenn der Plasmakörper in eine größere Anzahl getrennter osmotischer Systeme zerlegt ist, in denen auch jeweils verschiedene stoffliche Veränderungen vor sich gehen können, während der Stofftransport durch die sehr zarten Wände wohl rasch vor sich gehen kann. Diese werden hier um so wichtiger sein, als ein nennenswerter „Transpirations-

1) Zur Untersuchung empfiehlt es sich, die Rhizoiden in Eau de Javelle zu legen, die Teilungen sind dann meist leicht nachweisbar.

strom“ bei diesen Pflanzen nicht in Betracht kommt. Bei den Marchantien, welche gleichfalls lange Rhizoiden haben, sind ganz andere Verhältnisse vorhanden, zumal die Rhizoiden hier nach Kämmerling auch als tote Röhren funktionieren, während es sich bei denen von *Gottschea* um lebende Zellen, resp. Zellkomplexe handelt.

Diese biologische Deutung ist natürlich nur eine hypothetische Zurechtlegung, wenn jemand eine bessere weiß, will ich sie gerne aufgeben, und vermag auch die vielleicht auftretende Meinung nicht zu widerlegen, daß die Mehrzelligkeit der Rhizoiden funktionell überhaupt nicht von Bedeutung sei, aber vorerst ziehe ich eine funktionelle Deutung vor.

Was nun die morphologische Frage anbelangt, so wird man natürlich zunächst daran denken, daß durch den Nachweis mehrzelliger Rhizoiden bei *Gottschea* eine Annäherung an die mehrzelligen Rhizoiden bei den Laubmoosen gegeben sei. Indes sind die Unterschiede wohl beträchtlicher als die Übereinstimmungen. Die Schiefstellung der Querwände, wie sie für die Laubmoosrhizoiden charakteristisch ist, findet sich bei *Gottschea* nicht, von gelegentlichen unwesentlichen Fällen abgesehen. Andererseits bildet kein mir bekanntes Laubmoosrhizoid Zellkörper, wie sie am Ende der *Gottschea*-Rhizoiden nicht selten vorkommen. Phylogenetische Spekulationen ließen sich natürlich trotzdem daran knüpfen, aber ohne daß dabei derzeit etwas herauskäme. Gewiß ist es von Interesse, daß, wie die obige Beschreibung zeigt, auch Lebermoosrhizoiden die Fähigkeit der Zellteilung haben, welche bei den Laubmoosen stets in die Wirklichkeit tritt, aber mir scheint für die Lebermoose die Mehrzelligkeit der Rhizoiden ebenso von der Einzelligkeit abzuleiten zu sein, wie dies für die mehrzelligen Rhizoiden der Prothallien von *Danaea* angenommen wurde¹⁾. Brebner, welchem wir die Entdeckung mehrzelliger Rhizoiden bei *Danaea simplicifolia* verdanken, meint dagegen²⁾: „It is possible this may be found to have phylogenetic importance, and strengthen the view that the Eusporangiate Ferns and the Mosses had a not very remote common ancestor.“ Nach Brebners Abbildung (a. a. O. pag. IX, Fig. 6) scheinen die Rhizoiden von *Danaea simplicifolia* denen anderer Farnprothallien gegenüber sich durch ihre Länge auszuzeichnen. Sollte sich dies durch Messungen bestätigen, so könnte hier für die Frage nach der Bedeutung der Mehrzelligkeit der Rhizoiden derselbe Gesichtspunkt geltend gemacht werden, wie er oben angedeutet wurde, ein Marattiaceenprothallium lebt zudem

1) Organographie, pag. 402.

2) Annals of botany, Vol. X, pag. 120.

wohl ziemlich unter denselben äußeren Bedingungen wie die hygrophilen Gottscheen. Die Auffindung derartiger Beziehungen scheint mir aussichtsvoller, als die von Brebner angedeutete phylogenetische Verwertung seiner Beobachtung.

Auch die Sporogonbildung bei Gottschea ist von Interesse, die darüber gemachten Angaben enthalten manches Irrtümliche. So sagt Schiffner¹⁾: „Ein echtes Perianthium ist ohne Zweifel vorhanden, da aber die Calyptra, die an ihrer Spitze die unbefruchteten Archegonien trägt, fast ihrer ganze Länge nach mit demselben verwachsen ist, so ist die so entstandene Umhüllung des jungen Sporogons an der Basis sehr fleischig und wurde früher für die ausgehöhlte Stengelspitze gehalten.“ Wir werden sehen, daß die hier gegebene Deutung der Erscheinungen unrichtig, die für unrichtig erklärte frühere Auffassung richtig ist. Mitten²⁾ hatte sich schon früher gegen die Annahme eines „perforated stem“ gewandt, er meint, „it is not until after fertilization that the sterile³⁾ ones are carried up by the combined growth of the leaves and calyptra: this explanation appears as natural as that which makes the pedicel descend into the axis of the stem to produce an involucre“. Auch diese Mittensche Auffassung ist aber mit dem Tatbestand nicht im Einklang.

Die Untersuchung ergab zunächst bei *Gottschea ciliata*, von welcher ich Pflanzen mit Embryonen sammelte, folgendes.

Die Archegonien stehen wie gewöhnlich auf dem Gipfel der Sproßachse, umgeben von einem Perianth, welches auf seiner Außenseite kleine, lamellenförmige Auswüchse zeigt (Fig. 69, IV). Nach der Befruchtung wächst aber nicht, wie das sonst der Fall ist, das Perianth stark heran, es bleibt vielmehr verhältnismäßig klein, dasselbe ist der Fall mit dem Archegonienbauchteil. Dieser wird zwar mehrschichtig und vergrößert sich, aber doch verhältnismäßig nur wenig. Der Embryo aber bohrt sich so tief in das Stengelgewebe ein, daß er vollständig

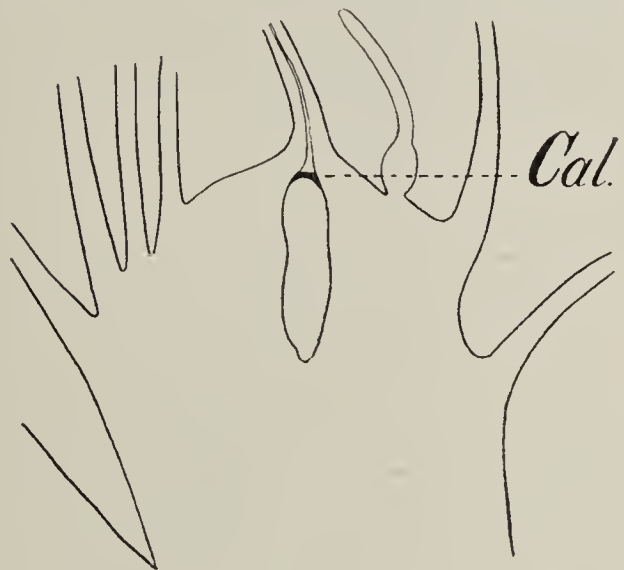


Fig. 73. *Gottschea ciliata*. Längsschnitt durch ein Stämmchen mit befruchtetem Archegon, Cal. Archegon-Calyptra.

1) A. a. O., pag. 111.

2) A. a. O., pag. 150.

3) (archegonia).

in diesem verborgen liegt (Fig. 73 u. 74), während die sterilen Archegonien selbstverständlich ebensowenig eine Lagenveränderung erfahren, als das befruchtete. Ohne Zweifel wächst das Stengelgewebe unterhalb des befruchteten Archegoniums nach der Befruchtung noch in die Länge, aber Mittens Vorstellung, welche oben angeführt ist, ist keine haltbare.

Während hier ein Perianth nachweisbar war, war dies bei anderen untersuchten Arten nicht der Fall. Weder bei *Gottschea appendiculata*, von welcher Mitten ein „perfect involucrem . . . formed by the union of the uppermost leaves and stipule when present“ beschreibt, und Schiffner ein Perianth angibt und abbildet, noch bei *G. splachnophylla* und der (javanischen) *G. Blumei* habe ich mich von dem

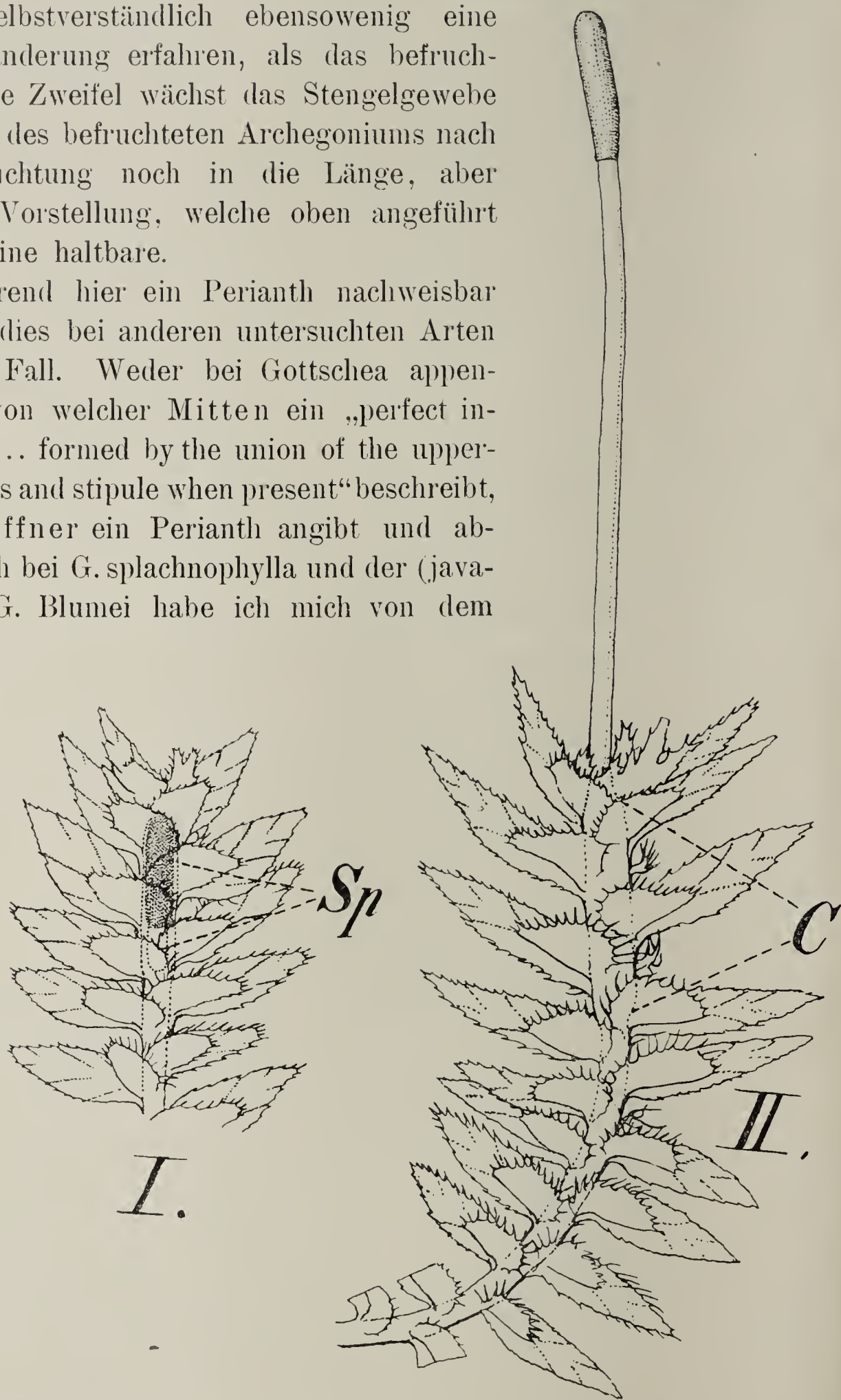


Fig. 74. *Gottschea Blumei*. I. Spitze einer Pflanze (von der Oberseite), es schimmert ein Sporogon hindurch, dessen Kapsel zwar schon ihre volle Ausbildung erreicht hat, dessen Sporogonstiel aber noch sehr kurz ist. II. Pflanze, deren Sporogon durch Streckung des Stieles herausgehoben ist. I. und II. 3fach vergr.

Vorhandensein eines vollständig geschlossenen Perianths überzeugen können. Bei *G. Blumei* (Fig. 77) sind die unterhalb der Archegoniengruppe stehenden Blätter zwar abweichend von den übrigen gestaltet (namentlich der Blattoberlappen stark vergrößert), aber die drei obersten Blätter sind nicht verwachsen, ein Perianth ist also nicht vorhanden. Da der Embryo bei allen untersuchten *Gottschea*-Arten sich tief in das Stengelgewebe einbohrt, so ist die Bezeichnung „coelocaulus“ in der Synopsis *hepaticarum* eine durchaus zutreffende. Man kann deutlich verfolgen, wie beim Einbohren des Sporogons die Zellen der Sproßachse sich voneinander lösen, ausgesogen und desorganisiert werden. Es ist auch am untern Ende des Embryo ein besonderes Bohrorgan vorhanden, ausgezeichnet durch verdickte, wie gequollen erscheinende Zellwände. Dieses Bohrorgan ist aber offenbar der Hauptsache nach nicht mechanisch tätig, sondern scheidet Stoffe aus, welche auf das Sproßgewebe eine auflösende Wirkung ausüben. Man sieht es umgeben von ausgesogenen und aus dem Zusammenhang gelösten Zellen (Fig. 69, III). Bei *Gottschea Blumei* fand ich das untere Ende des Sporogons unter etwa 4 Blätter auf jeder Seite hinabgedrungen und das durch den Embryos ausgehöhlte Stengelgewebe (C Fig. 74, II) auf die Strecke von etwa 1 cm etwas angeschwollen. Bei *G. appendiculata* erreicht das hohle Stengelstück sogar die doppelte Länge, nur tritt es äußerlich wegen der beträchtlicheren Größe der Blätter nicht so deutlich hervor. Es ist klar, daß von ernährungsphysiologischen Vorgängen abgesehen der Embryo in dem Stengel, in den er sozusagen hinabschlüpft, einen vortrefflichen Schutz findet. Dies spricht sich bei *G. Blumei* auch dadurch aus, daß die peripherischen Zellen der Sproßachse ihre Wände in der mittleren Region verdicken und so eine feste Scheide bilden. An einzelnen Stellen ist diese Verdickung eine ungemein starke (Fig. 76), wodurch offenbar

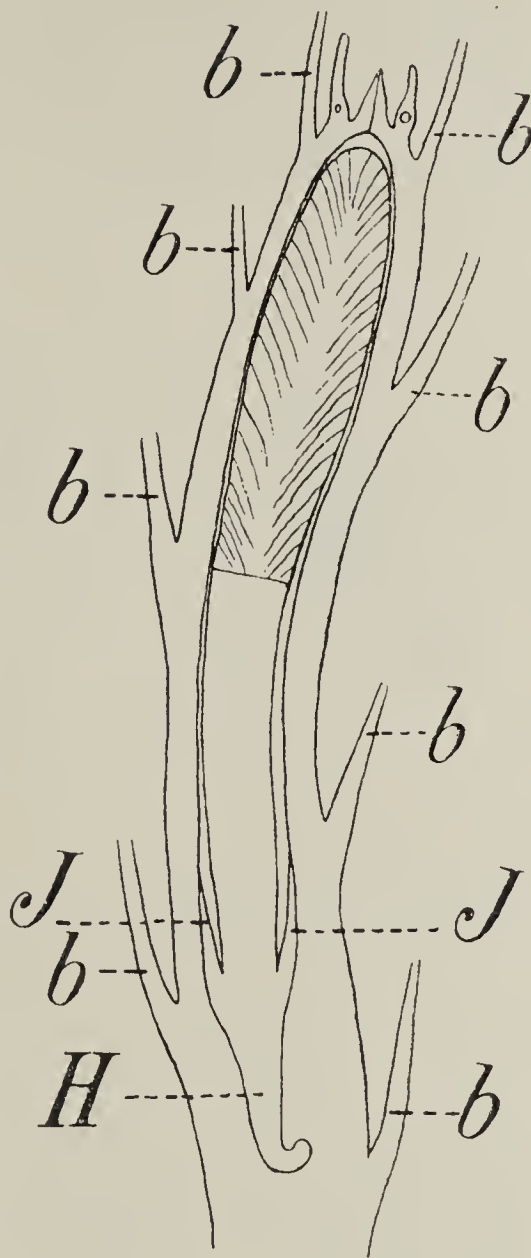


Fig. 75. *Gottschea Blumei*. Längsschnitt durch die Spitze eines ähnlichen Sprosses wie der in Fig. 73 I abgebildete. *b, b* Blätter, *H* Haustorium, *J* Haustorialkragen (Involucellum).

eine weitere Aussteifung der hohlen Stengelröhre zustande kommt. Bei *G. appendiculata* fand ich so starke Verdickungen nicht.

Einen Längsschnitt durch ein Stämmchen, in dessen Innern sich ein junges Sporogon befindet, zeigt Fig. 75; auch hier ist der „Fuß“ des Sporogons etwa vier Blatinserktionen tief vorgedrungen. Er ist stark entwickelt und zeigt nach oben einen dünnen, kragenförmigen Auswuchs. Dieser ist nichts anderes als das, was die Systematiker bei den Geokalyceen als „Involucellum“ bezeichnet haben, ein ebenso unpassender als überflüssiger Name; es handelt sich um nichts anderes als eine Oberflächenvergrößerung des Haustoriums, einen Haustorialkragen: es ist aber von besonderem Interesse, daß diese hier in ganz ähnlicher Weise sich vorfindet wie bei den „geokalyceen“ Jungermanniaceen, bei welchen

das Sporogon gleichfalls in einer Röhre sich ausbildet.

— Bemerkenswert ist auch die Anordnung der im reifen Zustande verhältnismäßig sehr breiten Elateren, welche in schief zur

Oberfläche gerichteten Reihen von innen nach außen gerichtet sind (in der Fig. 75 durch Schraffierung angedeutet), sie sind aber nicht, wie z. B. bei *Cephalozia*, an der Sporogonwand befestigt.

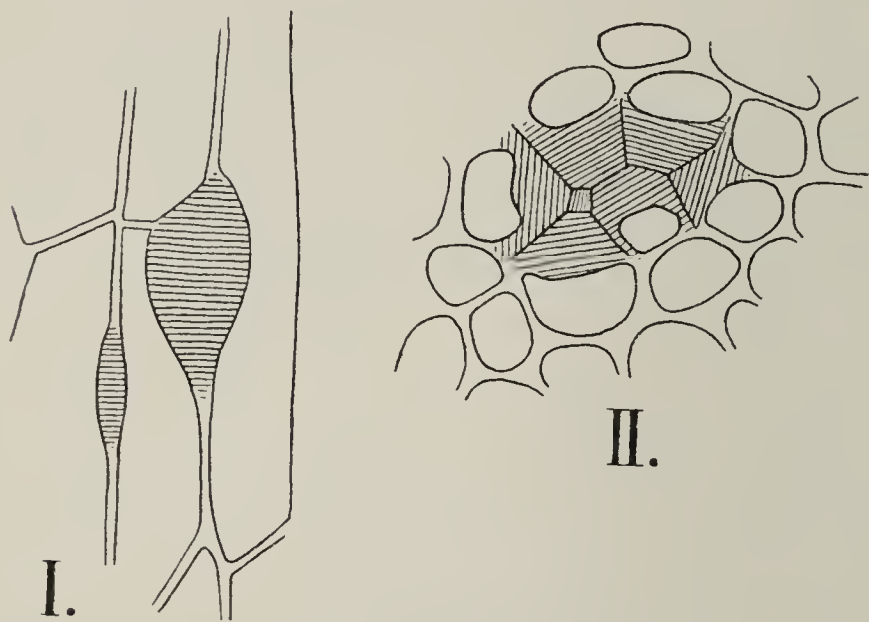


Fig. 76. *Gottschea Blumei*. Verdickte Zellwände der Stengelcalyptra im Quer- (II) und Längsschnitt (I).

Die Betrachtung eines solchen Stämmchens läßt, wie oben erwähnt, die Bezeichnung „coelocaulen“ als eine sehr treffende erscheinen. Die von Mitten und Schiffner dieser Auffassung gegenüber versuchte Berichtigung ist um so unverständlicher, als ein tiefes Eindringen des Sporogons in das Sproßgewebe auch sonst bei foliosen Lebermoosen sich findet. So z. B. bei *Jungermannia* (*Cephalozia bicuspidata*¹⁾. Nur wächst hier auch das Perianth nach der Befruchtung viel

1) Vgl. z. B. Fig. 215 in Goebel, *Organographie*, pag. 323. Schon Hofmeister (Vergl. Untersuchungen, pag. 41) hat erkannt, daß die Calyptra bald allein aus dem Archegonium hervorgeht (*Frullania dilatata*), bald (in ihrem untern Teile) durch „das aufwärts wuchernde Stengelgewebe“ gebildet wird. Bei *Gottschea* liegt also nur eine Steigerung eines auch sonst verbreiteten Verhaltens vor. Die Entwicklung, welche der Archegonienbauchteil erreicht, ist bei den einzelnen *Gottschea*-Arten verschieden. Relativ beträchtlich ist sie bei *G. tuloides*, auch bei *G. Blumei* stärker als bei *G. ciliata*.

stärker heran als bei *Gottschea*; es ist inkonsequent, daß *Schiffner* hier nicht auch eine Verwachsung der Calyptra mit dem Perianth annimmt.

Bei *G. Blumei* zeigte sich, daß das Sporogon sich nicht einfach in die unverändert bleibende Sproßachse hineinbohrt. Man sieht auf Längsschnitten durch Stämmchen, welche befruchtete Archegonien tragen (meist sind es deren zwei, aber nur ein Embryo entwickelt sich weiter), daß weit unterhalb des Embryo das Gewebe, welches er verdrängen

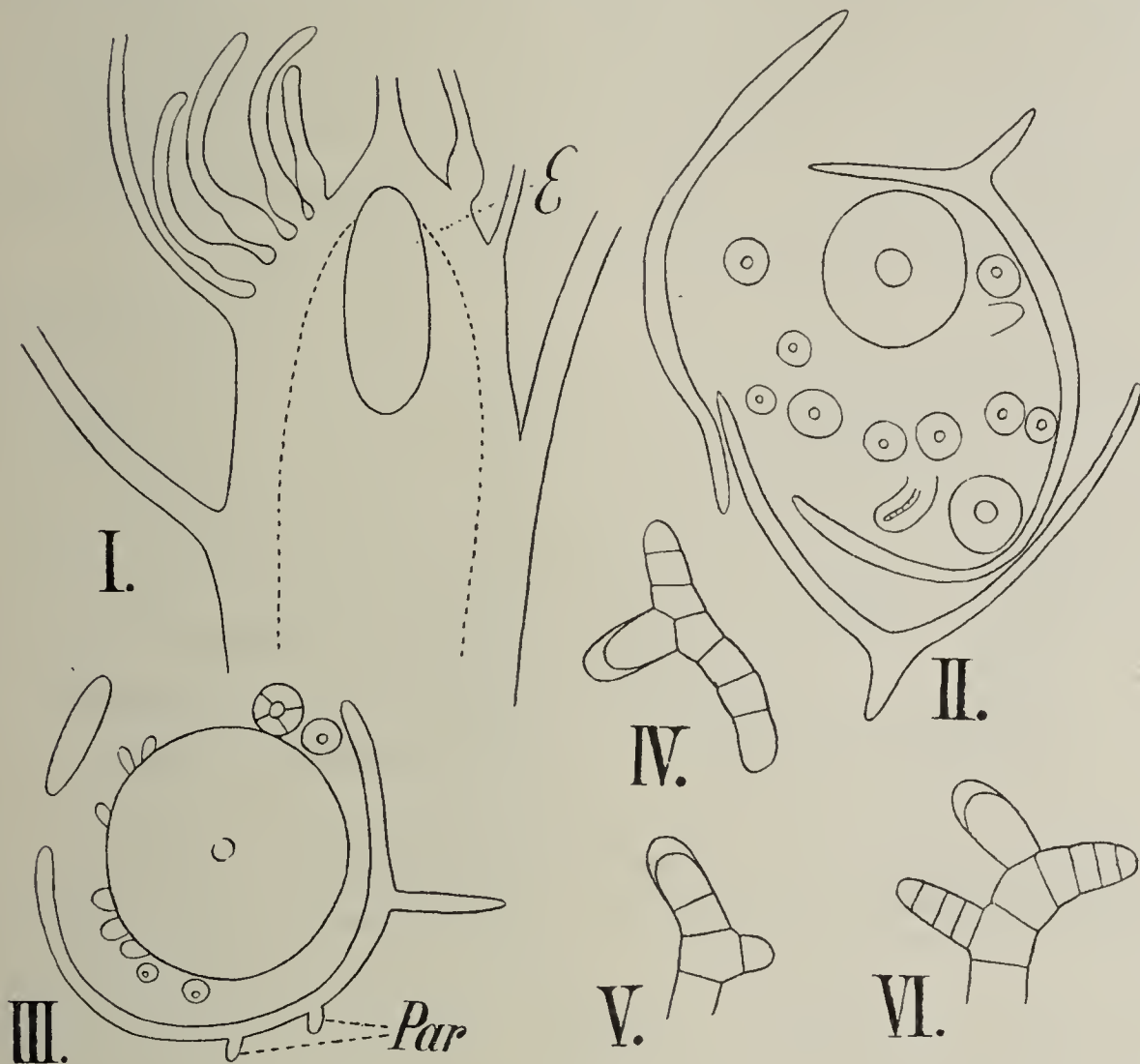


Fig. 77. *Gottschea Blumei*. I. Längsschnitt durch eine Sproßspitze mit befruchtetem Archegonium. Der Embryo (*E*) ist in das Verdrängungsgewebe hinabgedrungen, das er später ganz verdrängen wird (bis zu den punktierten Linien). II. Querschnitt und Blüte mit zwei befruchteten Archegonien. III. Tieferer Schnitt einer anderen Blüte. IV.—V. Paraphyllien mit Schleimzellen (in den Blattachseln befindlich).

wird, vorgebildet ist. Es ist sehr zartwandig und von dem peripherischen, welches dann den Embryo als schützende Hülle umgibt, deutlich verschieden. In dem letzteren treten jetzt schon an Stellen, welche noch weit vom Embryo entfernt sind, die Anfänge der oben erwähnten charakteristischen Wandverdickungen auf. Offenbar ist also der Vorgang der, daß infolge der Befruchtung hier (wie dies auch sonst bei Lebermoosen vorkommt) auf das embryonale Gewebe unterhalb des befruchteten Archegoniums ein Reiz ausgeübt wird, der es zu den er-

wähnten Differenzierungserscheinungen veranlaßt. Das Sporogon findet also seinen Weg in der Sproßachse schon vorgezeichnet. Zugleich ist dadurch verständlich gemacht, wie im Zusammenhang damit die sonst nach der Befruchtung eintretende Vergrößerung des Perianths — bei einer Anzahl von Arten selbst dessen Bildung — unterbleiben konnte. Nimmt man den Besitz eines Perianths als für die foliosen Lebermoose ursprünglich allgemein an, so würde man an eine im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eingetretene korrelative Hemmung der Perianthentwicklung denken können. Indes sind die Entwicklungsreihen innerhalb der foliosen Lebermoose noch viel zu wenig bekannt, als daß wir darüber irgend etwas einigermaßen Sicheres aussagen könnten; die Anordnung, wie sie z. B. in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ gegeben ist, dürfte wohl kaum durchgehends eine bleibende sein.

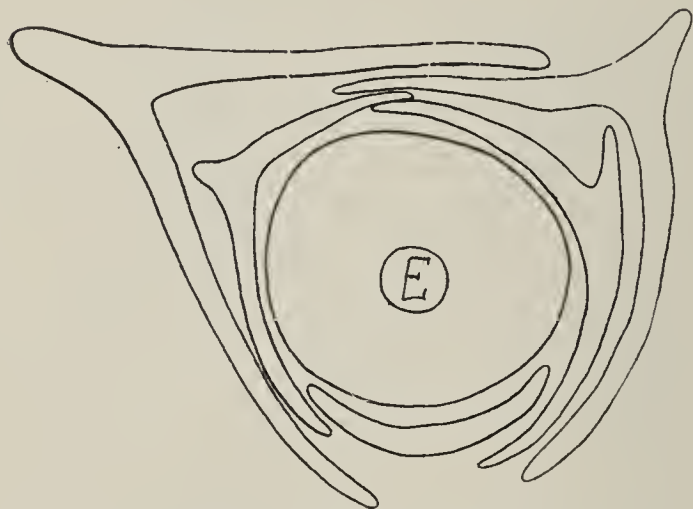


Fig. 78. *Gottschea splachnophylla*. Querschnitt eines Stämmchens, in welches ein Embryo (*E*) eingedrungen ist.

Eine sehr unerwartete Erscheinung war mir die, daß die Kapseln von *G. splachnophylla* einen Elaterenträger besitzen. Dieses merkwürdige Organ ist bis jetzt nur bekannt von den Kapseln einiger thalloser Lebermoose: *Aneura*¹⁾ und *Metzgeria* besitzen einen apikalen, *Pellia* hat einen basalen Elaterenträger. Der letztgenannten Gattung schließt sich *G. splachnophylla* insofern an²⁾, als auch bei ihr der Elaterenträger

aus der Basis der Kapsel entspringt. Er stellt einen schlanken Zellkörper dar, welcher in den untersuchten Kapseln nicht ganz die Hälfte der Kapsellänge erreicht (Fig. 79). Er besteht aus Zellen, welche kürzer und weiter sind, als die Elateren, und zwar stellenweise verdickte Membranen (Fig. 80, II), aber nicht die Schraubenbandverdickung der Elateren aufweisen. Am Rande des Elaterenträgers finden sich Zellen, welche den Übergang zu den Elateren bilden. Sie sind langgestreckt, aber kürzer und weiter als die Elateren und nähern sich diesen in der Art ihrer Wandverdickung, vielfach ragen sie auch vom Elaterenträger ausstrahlend in den Kapselraum hinein und sind dann also nur mit ihrem unteren

1) S. die Angaben u. Abbildungen in Goebel, Organographie, Bd. II, pag. 334 und die dort angeführte Literatur.

2) Selbstverständlich handelt es sich dabei nur um eine Analogie nicht um eine Homologie.

Ende mit dem Elaterenträger in Verbindung, zwischen diesen Hervorragungen des Elaterenträgers und namentlich an seinem oberen Ende sitzen freie, dem Elaterenträger nicht angewachsene Elateren.

Was die Funktion des Elaterenträgers anbetrifft, so habe ich leider nicht die Öffnung reifer Kapseln beobachten können. Doch ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß der Elaterenträger — wie ich für die andern untersuchten Fälle nachzuweisen versucht habe — einerseits an der Nährstoffzufuhr in die junge Kapsel, andererseits an der Sporenausbreitung beteiligt ist.

Für *Pellia* habe ich nachgewiesen (a. a. O. p. 324), daß der Elaterenträger eine allmähliche Ausstreuung der Sporen sichert, ob resp. in welcher Weise dies auch für *G. splachnophylla* zutrifft, kann nur durch die Beobachtung reifer Kapseln ermittelt werden.

Die Frage, ob es noch andere mit Elaterenträgern versehene *Gottschea*-Arten gibt (z. B. die mit *G. splachnophylla* offenbar nahe verwandte *G. pachyphylla*) und ob diese etwa als besondere Gattung abzutrennen seien, muß ich den Hepatikologen zur Entscheidung überlassen, es ist ja schließlich gleichgültig, ob man die mit Elaterenträgern versehenen Arten als eine Sektion der Gattung *Gottschea*, mit der sie sonst übereinstimmen, oder als eine besondere Gattung betrachtet.

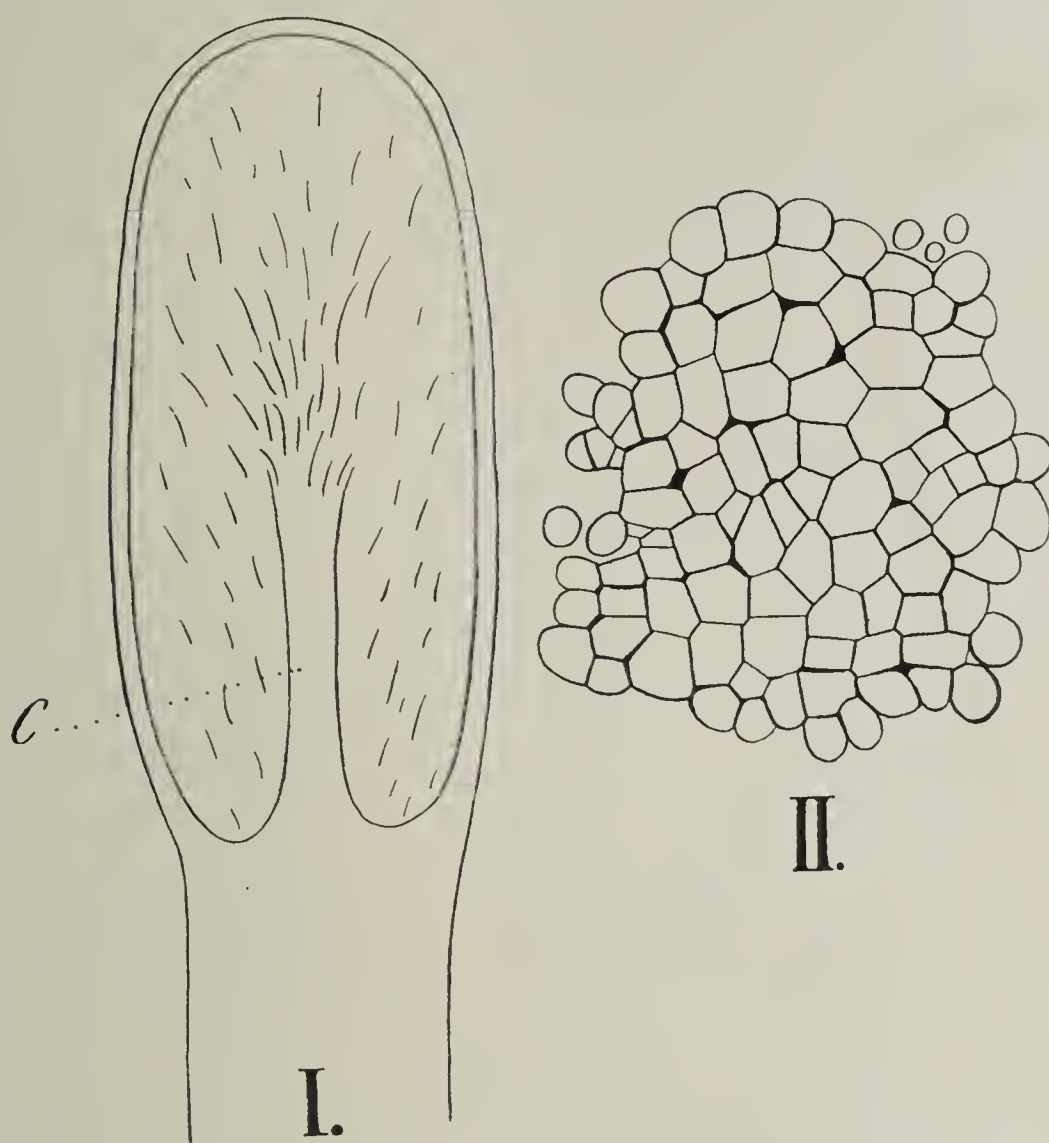


Fig. 79 u. 80. I. Längsschnitt durch eine Kapsel von *Gottschea splachnophylla*. C Elaterenträger. II. (stärker vergr. als I.) Querschnitt durch den Elaterenträger.

2. Über Lebermoose mit Paraphyllien.

In der Organographie (pag. 283) habe ich Paraphyllien, d. h. chlorophyllhaltige, zuweilen blattähnlich ausgebildete, zwischen den

Blättern aus der Stammoberfläche hervorgehende Sprossungen nur für zwei foliose Lebermoosgattungen, *Trichocolea* und *Stephaniella*, angeführt; betreffs ihrer Funktion möchte ich auf das dort Gesagte verweisen. Es war mir dabei entgangen, daß Gottsche (*Synopsis Hepaticarum* pag. 19) von *Gottschea Blumii* anführt „caulis foliolis exiguis setaceo-palmatifidis pinnatifidisve inter folia et amphigastria conspersus“. Gottsches Angabe fand ich, wie nicht anders zu erwarten war, bestätigt, die Paraphyllien finden sich teils als Zellreihen, teils als kleine Zellflächen, teils auf den Flanken der Stämmchen (namentlich auch in der Achsel der Seitenblätter), teils auf der Unterseite. Sie sind zwar nicht dicht gedrängt, so daß von einer Schwammwirkung meist nicht die Rede sein kann, aber

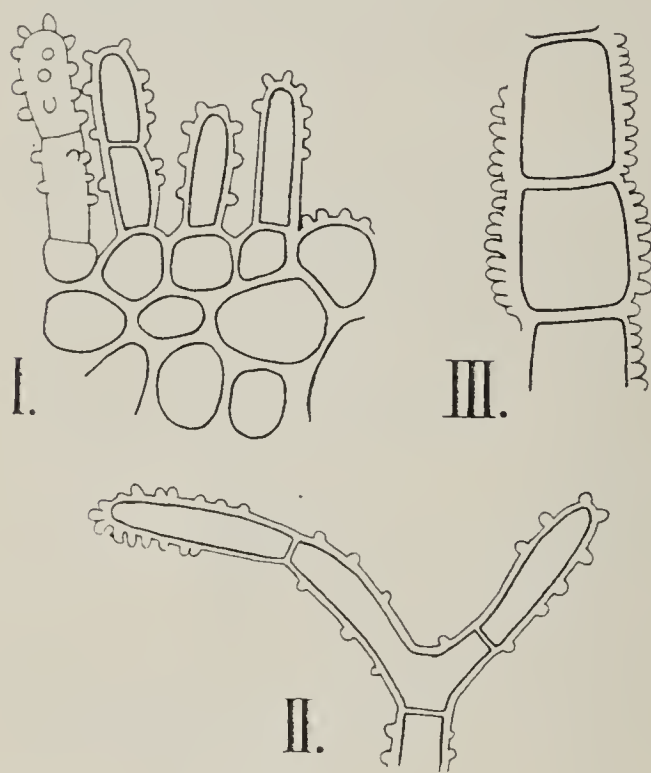


Fig. 81. *Marsupidium setulosum*. I. Stück eines Querschnitts der Sproßoberseite mit Paraphyllien. II. Paraphyllum der Sproßunterseite. III. Stück eines Blattquerschnittes.

die lang ausgezogene Gestalt der Paraphyllien wird sie geeignet machen, Wassertropfen festzuhalten, ihre Assimilationstätigkeit dürfte gegenüber der der Blätter nicht sehr in das Gewicht fallen.

In besonders auffallender Weise sind Paraphyllien vorhanden bei einem Lebermoose, das mit Mittens *Gymnanthe setulosa* identisch ist (Mitten a. a. O., pag. 144, Tab. XCIX, Fig. 5) und neuerdings als *Marsupidium setulosum* bezeichnet wird. Ich sammelte die Pflanze in Neuseeland, leider nur steril, die Fruktifikation scheint überhaupt nicht bekannt zu sein. Die Blätter zeigen eine Eigentümlichkeit,

welche bei den Laubmoosen weit verbreitet, bei den Lebermoosen dagegen offenbar sehr vereinzelt ist. Die Zellwände sind nämlich sowohl auf der Ober- als der Unterseite mit zentrifugalen Wandverdickungen versehen, welche geeignet sind, Wasser festzuhalten (Fig. 81, III). Es kommt dies hier um so mehr in Betracht, als die Blätter irgendwelche Einrichtungen nach der Art von Wassersäcken, wie sie sonst in so mannigfaltiger Gestalt auftreten, nicht besitzen. Auch die Stämmchen sind nun in vorzüglicher Weise dazu eingerichtet, Wasser anzusaugen. Die Oberfläche ist nämlich dicht bedeckt mit Paraphyllien, welche auf der Unterseite länger sind, als auf der Oberseite, auf ersterer sind die Paraphyllien teils einfache Zellschläuche, teils Zellreihen (Fig. 81, I), auf

letzterer sind sie länger und verzweigt (Fig. 81, II). Die Standorte des Lebermooses (trockene Felsen) stimmen mit dem kurz geschilderten Bau überein. Ein derartiger Bau läßt uns verständlich erscheinen, wie ein so sonderbares Gestaltungsverhältnis zustandekommen kann, wie es sich bei *Stephaniella paraphyllina* findet, bei welcher die Blätter nur noch als schützende Hüllen um die chlorophyllhaltigen Paraphyllien, nicht mehr als Assimilationsorgane in Betracht kommen. Sind einmal Paraphyllien vorhanden, so läßt sich leicht verstehen, daß eine Verminderung und schließlich das Verschwinden des Chlorophyllgehaltes in den Blättern (wie wir sie auch in den Blattspitzen mancher „xerophiler“ Laubmoose, z. B. *Bryum argenteum* vorfinden) eine Vermehrung des Chlorophyllgehaltes der Paraphyllien bedingt, die dann allein als Assimilationsorgane übrig bleiben. Da sie durch ihre Schwammwirkung eine vielgünstigere Wasserversorgung als die Blätter haben, so ist die ganze Einrichtung eine für ein zeitweilig trockene Standorte bewohnendes Lebermoos ungemein vorteilhafte.

Sehr zahlreiche und große Paraphyllien besitzt auch *Chandonanthus squarrosus*, welche ich an „Arthurs Pass“ sammelte. Die Paraphyllien sind hier teils lange Zellreihen, teils Zellflächen. Daß die Pflanze zeitweilig Austrocknung zu ertragen vermag, zeigt auch ihr anatomischer Bau (z. B. die Dickwandigkeit der Blattzellen und der Sporenhülle). Erwäh-

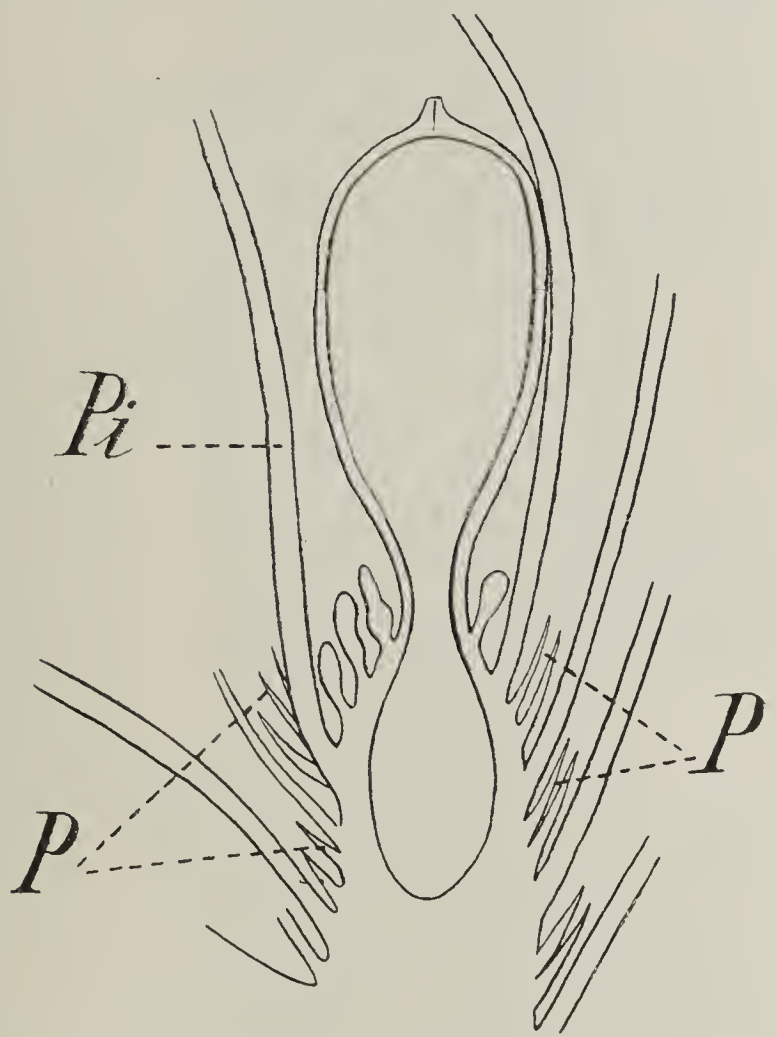


Fig. 82. *Chandonanthus squarrosus*. Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses, im befruchteten Archegonium ein großer Embryo. *Pi* Perianth, *P* Paraphyllien.

nenswert ist, daß Paraphyllien auch an der Außenseite des Perianths entspringen (Fig. 82) und zwar an dessen Basis. Die Abbildung zeigt, daß sich hier nur der „Fuß“ des Embryos in das Stengelgewebe einbohrt.

Daß auch hygrophile Lebermoose wie *Trichocolea* mit Paraphyllien ausgerüstet sind, ist kein Widerspruch gegen die oben vorgetragene Auffassung, wonach die Bedeutung der Paraphyllien einerseits in einer Vergrößerung der assimilierenden Oberfläche, namentlich aber auch in

ihrer Schwammwirkung bestehe, denn nicht nur sind hygrophile Formen meist viel empfindlicher gegen Austrocknung, sondern es kommt auch, wie früher ausgeführt, in Betracht, daß sie vielfach nur auf nährstoffarmes Wasser angewiesen sind.

Für *Trichocolea* habe ich früher¹⁾ darauf hingewiesen, daß die Behauptung²⁾, die Calyptra sei „an der Basis oder selbst bis zur Spitze mit den sterilen Archegonien und mit den fein zerteilten Involucralblättern besetzt“, auf einem Mißverständnis beruht, es handelt sich der Hauptsache nach nicht um Involucralblätter, sondern um Paraphyllien, welche auf der Sproßachse stehen, in welche sich das Sporogon einbohrt, ganz ähnlich, wie wir dies bei *Gottschea* gesehen haben. Ebenso liegen

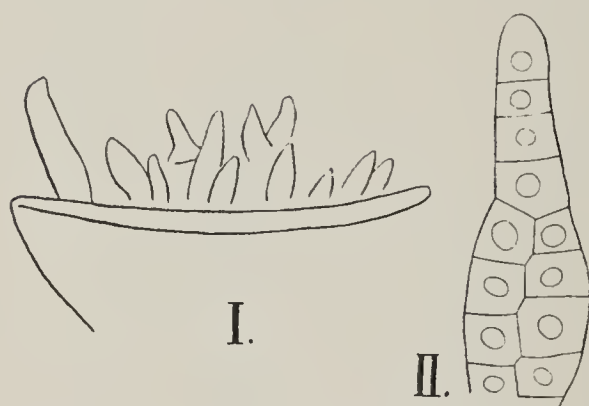


Fig. 83. *Lepicolea attenuata*. I. Stück einer Sproßoberfläche, das Perichaetialblatt ist entfernt, in dessen Achsel schuppenförmige Paraphyllien. II. Paraphyllum stärker vergr.

nun die Verhältnisse offenbar auch bei anderen Gattungen, speziell bei *Polyotus* und *Lepicolea*³⁾. Zu den merkwürdigsten foliosen Lebermoosen gehört die Gattung *Polyotus* (neuerdings als *Lepidolaena* bezeichnet), weil sie Wassersäcke nicht nur an den Seitenblättern, sondern auch an den Amphigastrien trägt. Daß die vegetativen Sprosse demgemäß keine Paraphyllien besitzen, ist leicht verständlich; die Unterseite des *P. claviger* mit ihren oft dunkelgefärbten Wassersäcken bietet einen höchst eigentümlichen Anblick dar.

Die Gestaltung der Sporogonhüllen schildert Hooker⁴⁾ folgendermaßen: „Perichaetialia (— folia —) calycem omnino obtegentia, parva oblonga integerrima.“ Auch Gottsche vertritt in der Synopsis Hepaticarum (pag. 244) dieselbe Auffassung, fügt aber einige wichtige Beobachtungen hinzu. Er sagt: „In flore conus solidus foliis multis minutisque, illis postea involucro insidentibus omnino similibus, circumdatus 12—18 pistilla fert“ und fährt später fort „caulis enim cum illis foliis perichaetialibus rudimentariis crescit, dum apicem, torum genitalem ferentem, sursum tollit foliorumque internodia extenduntur, pistillum foecundatum autem in caulis gremium descendit, torumque genitalem pene-

1) Organographie, pag. 1313.

2) Schiffner, a. a. O., pag. 111.

3) Schon Mitten hat (a. a. O., pag. 151) auf die Übereinstimmung zwischen dem „involucrum“ von Gottschea mit dem von *Polyotus*, *Sendtnera* und *Trichocolea* hingewiesen.

4) Musci exotici, Bd. I, Tab. LXX.

trat, quod dissectionibus facile probatur.“ „Inde involucrum concretionem calyptrae et partis caulis cum foliolis ex eo nascentibus formatur et in ejus apice, aequae ac in Trichocolea, pistilla abortiva, quae inter folia summa, perianthii os, aequae ac in Gottscheis, simulantia, observari licet.“

Diese Auffassung war zu der Zeit, als Hooker und Gottsche ihre wertvollen Arbeiten veröffentlichten, gewiß berechtigt. Aber befremden muß es, wenn wir sie auch, nachdem die Entwicklungsgeschichte der Lebermoose durch Leitgeb eine so gründliche Bearbeitung erfahren hatte, in neuerer Zeit wieder vorgetragen finden. In den „Natürl. Pflanzenfamilien“ heißt es bei *Lepidolaena*, pag. 109 (Polyotus): „♀ Blütenstand auf kurzem Seitenast, Involucrum vielblättrig, Perianthium O. Calyptra bis fast zu der mit den sterilen Archegonien gekrönten Spitze mit den Basen der Involucralblätter verwachsen“. Sieht man aber die Verhältnisse genauer an, so wird eine solche Deutung als im Widerspruch mit allem, was wir sonst über die Blattbildung bei den Lebermoosen wissen, stehend erscheinen. Wo Perichaetial- resp. Involucralblätter vorkommen, weichen diese nur durch ihre Gestalt und Größe von den übrigen Blättern ab, nicht aber — soweit wir bis jetzt wissen — durch ihre Stellung, welche bei allen Lebermoosen eine streng



Fig. 84. *Polyotus claviger*. Sproßcalyptra von außen.

gesetzmäßige, durch die Segmentierung der Scheitelzelle bedingte ist. Betrachten wir aber die Oberfläche der „Calyptra“ von *Polyotus claviger* (Fig. 84), so sehen wir sie bedeckt mit zahlreichen Blättchen und teilweise Zellreihen (manche nur aus drei Zellen bestehend), welche keinerlei gesetzmäßige Anordnung zeigen, und in viel größerer

Zahl auftreten, als die Blätter. An dem von mir gesammelten Material waren nur unbefruchtete „Blüten“ und alte Hüllen, aus denen die Sporogonien ausgetreten waren, vorhanden. Trotzdem glaube ich, daß sich die Entstehung des Ganzen mit einiger Sicherheit überblicken läßt. Die Archegonien bilden eine Gruppe an der Sproßspitze, und zwar kommt der archegonientragende Sproßteil meinen Wahrnehmungen zufolge nur durch Übergipfelung in scheinbar seitliche Stellung, er ist also nicht ein kurzer Seitenast, wie Schiffner annimmt, sondern Polyotus stimmt mit den verwandten Gattungen, z. B. *Trichocolea*, darin überein, daß die Blüten die Hauptachsen abschließen, worauf übrigens auch die von Schiffner wiedergegebene Hookersche Abbildung

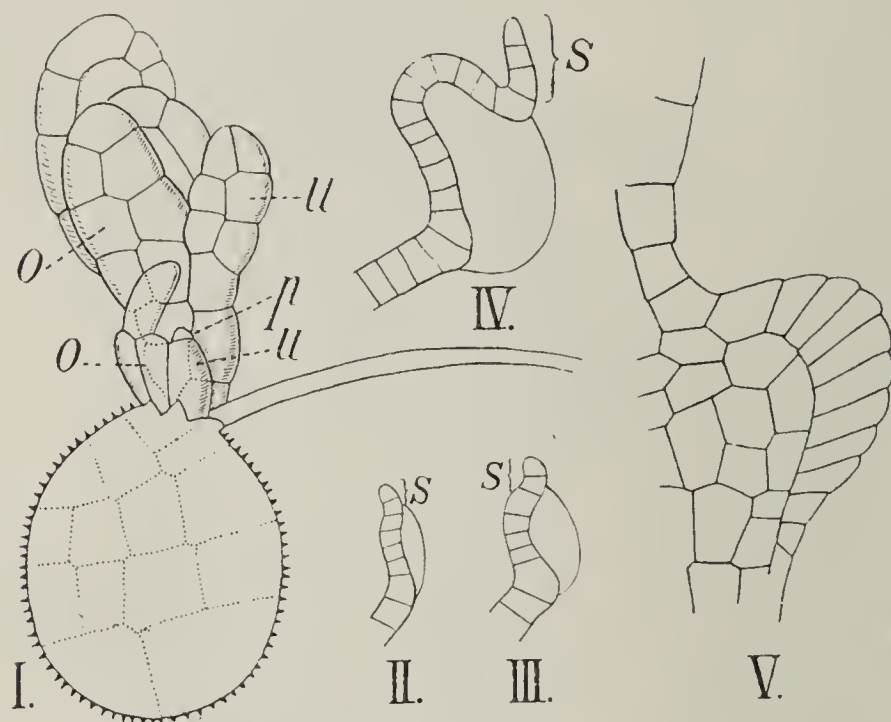


Fig. 85. *Polyotus claviger*. I. Gekeimte Spore, o Oberlappen, u Unterlappen der Primärblätter, p Papille. II.—IV. Entwicklungsstadien der Wassersäcke. V. Längsschnitt durch einen mit Rhizoidinitialen bedeckten Vorsprung der Sproßachse.

von *P. magellanicus* hindeutet. Unterhalb der Archegoniengruppe befinden sich einige Perichätialblätter und oberhalb dieser die Anlagen von Paraphyllien. Denn als Paraphyllien betrachte ich die Mehrzahl der Auswüchse auf der „Hülle“. Man könnte zwar annehmen, es trete eine Vermehrung der Blätter ein, indem aus einer Segmentoberfläche nicht ein, sondern mehrere Blätter

entstünden. Einen analogen Vorgang habe ich für die Blätter in den Blütenständen von *Typha* früher beschrieben. Ein ähnliches Verhalten ist bei *Polyotus* um so wahrscheinlicher, als man auf der Calyptra nicht selten tief gespaltene Blätter, in Querreihen angeordnet, findet, die in Fig. 84 nahe der Basis stehende entspricht z. B. offenbar einem Amphigastrium. Aber selbst wenn die Entwicklungsgeschichte bei *Polyotus* — welche ich nicht verfolgen konnte — einen solchen Vorgang nachweisen sollte, müßten außerdem der Stellung nach auch aus der sonst nicht zur Blattbildung verwendeten Außenfläche der Segmente Sprossungen hervorgehen, also Paraphyllien. Diese lassen sich auch leicht nachweisen.

Zur Blütezeit waren sie zum Teil noch sehr klein. Nach der Befruchtung muß das embryonale Sproßstück unterhalb der Archegonien heranwachsen, auch die Paraphyllien vergrößern sich, und der Embryo bohrt sich in die Sproßachse ein, nur nicht so tief, wie bei *Gottschea*. Dagegen irrt *Gottsche*, wenn er annimmt, daß die Calyptra in den Sproß hinabsteige. Nur der Embryo tut dies, es war jene Annahme ein verhängnisvoller Irrtum der älteren Hepatikologen, welcher sich auch bei den „geokalyceen“ Lebermoosen wiederholt und deren richtiges Verständnis verzögert hat. Es ist also die „Hülle“ meiner Auffassung nach eine mit Paraphyllien und wahrscheinlich auch mit Spaltstücken von Blättern besetzte Sproß-Calyptra; ein Perianth ist überhaupt nicht vorhanden.

Der Fall ist deshalb wohl bisher nicht so betrachtet worden, weil an den sterilen Sprossen von *Polyotus* keine Paraphyllien vorkommen. Indes spurenweise sind sie doch zu finden. Unterhalb der Amphigastrien von *P. claviger* sind bräunliche Anschwellungen vorhanden. Dies sind die Stellen, an denen Rhizoiden sich bilden sollten. Man sieht auf einer höckerförmigen Hervorwölbung (Fig. 85 V) dicht gedrängt die Rhizoid-Initialen stehen. Meist aber unterbleibt deren Weiterentwicklung (gelegentlich sind sie entwickelt), eine Tatsache, die vielleicht mit der durch die zahllosen Wassersäcke bedingten reichen Wasserdurchtränkung der Pflanze zusammenhängt, sehen wir doch auch bei manchen Wasserformen von Lebermoosen die Rhizoidbildung ganz oder teilweise unterbleiben (so bei der Wasserform von *Pellia calycina* und *Riccia fluitans*). Es darf daran erinnert werden, daß auch *Sphagnum* (nach dem Keimlingsstadium) keine Rhizoiden mehr bildet, und daß *Physiotium cochleariforme* ebenfalls rhizoidlos ist¹⁾, so daß also auch bei Landformen, die für gewöhnlich reichlich mit Wasser durchtränkt sind, Rhizoidbildung unterbleiben kann, ein Vorgang, der also nicht teleologisch, sondern causal weiter zu verfolgen ist. In der Nähe der braunen Stellen fand ich nun einmal ein dreizelliges Paraphyllum an der Sproßachse. Man könnte annehmen, die sterilen Sprosse hätten ursprünglich Paraphyllien besessen und diese seien infolge der Wassersackbildung verkümmert, da diese Wasser ja ohnedies festhalten, die beobachteten Stamm-Paraphyllien seien also gewissermaßen die letzten Reste einer früher reicher vorhandenen Paraphyllienbildung. Eine solche Annahme

1) Organographie, pag. 291. Auch *Trichocolea* wird als rhizoidlos angegeben. Daß dies nicht allgemein zutrifft, habe ich a. a. O. hervorgehoben. Selbstverständlich wird nicht nur das Wasser als solches, sondern auch sein Gehalt an gelösten Substanzen in Betracht kommen.

bleibt aber nur eine, wenngleich nicht unwahrscheinliche Vermutung, wenn sich nicht wenigstens eine *Polyotus*-art oder eine *Polyotus*-nahestehende Form findet, welche, wie *Trichocolea*, auch an den sterilen Sprossen Paraphyllien besitzt. Eine derartige Form ist aber bis jetzt nicht bekannt, und die Paraphyllien auf den Sproßcalyptrae treten nicht einmal bei allen *Polyotus*-arten auf. Von den übrigen untersuchten neuseeländischen Arten haben eine der von *P. claviger* entsprechende Paraphyllien tragende Sproßcalyptra *P. palpebriformis* und *P. Taylori*. Bei einem kurzen Aufenthalt in Tasmanien sammelte ich bei Hobarttown



Fig. 86. *Polyotus magellanicus*. I. Längsschnitt durch einen Sproß, in welchem der Stiel eines Sporogons steckt. II. Längsschnitt durch eine junge Blüte.

Polyotus magellanicus. Was die Vegetationsorgane anbelangt, so sei nur kurz bemerkt, daß auch diese Art nur sehr spärlich Rhizoiden zeigt, diese aber nicht auf dem bei *P. claviger* beschriebenen eigentümlichen Gewebezapfen stehen.

Die Calyptra (vgl. den Längsschnitt Fig. 86) ist hier lediglich mit den Perichätialblättern besetzt. Paraphyllien sind also keine vorhanden. Die Verhältnisse liegen hier ganz ebenso, wie sie oben für *Gottschea* beschrieben wurden, nur daß bei *Gottschea* auf der Sproßcalyptra nur gewöhnliche Stengelblätter (mit Ausnahme der obersten) stehen, während bei *P. magellanicus* eine Anzahl Perichätialblätter die Calyptra bedecken, welche in ihrer Gestalt von den Stengelblättern abweichen, namentlich auch reicher mit randständigen Auswüchsen (in Form von Zellreihen) besetzt sind als diese. Ur-

sprünglich, d. h. zur Zeit der „Blüte“, stehen diese Perichätialblätter dicht zusammen, da das sie tragende Sproßstück sehr kurz ist (Fig. 86, II). Später, nach der Befruchtung, wächst dies Sproßstück beträchtlich heran, die Perichätialblätter, welche ihrerseits offenbar auch noch sich vergrößern, rücken auseinander. Der Embryo bohrt sich in das heranwachsende Sproßstück ein, und dieses bildet so die erwähnte Sproßcalyptra.

Schließlich noch eine Bemerkung über die Vegetationsorgane von *Polyotus*. Bekanntlich sind es bei den meisten Lebermoosen die Amphi-

gastrien, welche die Schleimpapillen tragen. Bei *Polyotus* fand ich hier keine, wohl aber an den Seitenblättern, und zwar eine am basalen Teil des Oberlappens, zwei an der Basis des Unterlappens, wenigstens war dies das häufigste Vorkommen, die Abweichungen davon haben wohl kein weiteres Interesse.

Auch sei noch auf die Abbildungen (Fig. 85, II—V) hingewiesen, welche die Entwicklung einer „Auricula“ erläutern, sie zeigen, daß die Spitze des Blattlappens durch bestimmt lokalisiertes Flächenwachstum helmförmig wird und eine starke Verschiebung nach unten erfährt, wie ich dies schon früher angegeben habe¹⁾.

In der Nähe der leeren Calyptren fand ich auch gekeimte Sporen von *P. claviger*. Es mag, da wir nur bei verhältnismäßig wenigen Lebermoosen die Keimung kennen, gestattet sein, sie kurz zu schildern (Fig. 85, I). Die mit einem braunen, feinwarzigen Exospor (resp. Epi-spor) versehenen Spore wird bei der Keimung zu einem Zellkörper, welcher sich vollständig innerhalb der Sporenhülle entwickelt. Diesem Zellkörper setzt sich das beblätterte Stämmchen unmittelbar an, offenbar wird eine peripherische Zelle des Zellkörpers zur Sproßscheitelzelle, wie ich dies früher für *Frullania* und *Madotheca* beschrieben habe²⁾. Betreffs der sonstigen Gestaltung der Keimpflanze sei auf Fig. 85, I verwiesen. Amphigastrien hat die Keimpflanze noch nicht entwickelt, wohl aber Seitenblätter, welche zunächst natürlich kleiner und einfacher gestaltet sind, als die später auftretenden. Sie zeigen aber schon die Gliederung in Ober- und Unterlappen. Der letztere ist etwas kleiner als der erstere und trägt nahe seiner Spitze eine kleine, rasch hinfällige Schleimpapille, die Größendifferenz der beiden Lappen hängt auch hier offenbar mit der Verschiedenheit ihrer Insertionsfläche zusammen.

Ein Rhizoid bildet sich unmittelbar an der Basis des Stämmchens, während der in der Sporenhaut steckende „Vorkeim“ ohne Rhizoiden ist. Da er in anderen Fällen (betr. *Madotheca* vgl. a. a. O. Taf. I, Fig. 21, 22) Rhizoiden bildet, so ist der Mangel derselben bei *Polyotus* wohl zurückzuführen auf eine äußere Hemmung, welche hier durch das Umschlossenbleiben durch die derbe Sporenmembran gegeben sein dürfte.

Während bei *Polyotus* keine Art bekannt ist, welche an den vegetativen Sproßachsen Paraphyllien besitzt — von der oben angeführten vereinzelt Beobachtung abgesehen — ist, dies bei *Lepicolea* der Fall. Die neuseeländischen Arten zeigen zwar keine, wohl aber in großer Zahl die

1) Annales du jardin botanique de Buitenzorg 1887, Tome VII, pag. 30.

2) Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, pag. 18 u. 19.

südamerikanische *L. priunosa*, bei welcher sie schon Spruce beschrieben hat¹⁾. Sie kommen hier hauptsächlich auf den Hauptsprossen vor, in Gestalt lang ausgezogener Schüppchen. Außerdem aber finden sie sich auch an der Basis der Blätter, was Spruce nicht erwähnt, es kann dabei keinem Zweifel unterliegen, daß wirklich aus der Außenseite der Blattfläche Paraphyllien entspringen, was ich anführe, da man meinen könnte, sie gingen nur nahe der Blattbasis aus der Sproßachse hervor. Einen analogen Fall hatten wir oben für das Perigon von *Chandonanthus* anzuführen.

Die Umhüllung der Embryonen schildert Schiffner folgendermaßen: „♀ Blütenstand auf verkürztem, einfachem Aste. Involucralblätter klein, die inneren fast der ganzen Länge nach an das glockenförmige Perianth angewachsen.“ Hooker²⁾, dessen Abbildung wiedergegeben ist, spricht vom „calyces . . . foliis parvis, caulinorum similibus, obsiti“.

Ich sammelte *Lepic. attenuata* in Neuseeland mit alten Fruchtästen, deren Sporogonen meist schon vergangen waren³⁾, und jungen, in denen Embryonen angelegt waren. Die Untersuchung ergab, daß die Verhältnisse ganz ähnlich liegen wie bei *Polyotus*. Auch bei *Lepicolea* ist es das Ende einer Sproßachse, das fertil wird und später in eine seitliche Stellung rücken kann. Die Sproßachse ist angefüllt mit Reservestoffen, namentlich Fett. Auf ihrem Gipfel steht eine Archegoniengruppe. Ein Perianth ist nicht vorhanden, der Embryo bohrt sich in die Sproßachse ein, was Schiffner als „Perianth“ bezeichnet, ist also vielmehr eine Sproßcalyptra. Auch an ihr treten Paraphyllien auf, zunächst in der Achsel der untersten Perichätialblätter (Fig. 83). Ob die zahlreichen Schuppen, welche unterhalb der Archegonien stehen, zum Teil etwa zerteilten Perichätialblättern entsprechen oder den Para-

1) *Hepaticae amazonicae et andinae*, pag. 345. Da die Pflanze nur steril bekannt ist, ist ihre Zugehörigkeit zu *Lepicolea* nicht absolut sicher.

2) *Musci exotici*, Bd. I, Tab. XL.

3) Nur eines war erhalten, an welchem mir die Kürze des Stiels auffiel. Dieser ragte nur wenig (etwa 1 mm) über die Spitze des Fruchtestes hervor. Es ist unbekannt, von welchen Faktoren die Länge des Sporogonstiels (die bei den Lebermoosen wohl nicht viel weniger Verschiedenheiten zeigt, als die „Seta“ der Laubmoose) abhängig ist. Es scheint, als ob bei Lebermoosen, welche zeitweilig trockene Standorte bewohnen, der Sporogonstiel im allgemeinen weniger entwickelt sei, als bei anderen. Doch kommen auch „spezifische“ Differenzen in Betracht. Einen Anhaltspunkt zur Beurteilung der oben aufgeworfenen Frage könnte man gewinnen, wenn nachgewiesen werden könnte, ob es Formen gibt, bei denen die Länge des Stiels direkt von äußeren Faktoren, z. B. der Luftfeuchtigkeit, resp. der Wasserzufuhr, abhängt.

phyllien zuzurechnen sind, könnte auch hier nur eine Untersuchung junger „Blüten“ ergeben, welche mir nicht zu Gebote standen; indes halte ich die obersten Schuppen für Paraphyllien und betrachte also die Sproßcalyptra als besetzt mit Perichätialblättern und Paraphyllien, während das Vorhandensein der letzteren bis jetzt ganz übersehen wurde.

Wie sich die Perianthbildung von *Chaetocolea* (einem südamerikanischen Lebermoos, das in dieselbe Gruppe wie *Lepicolea*, *Polyotus*, *Trichocolea* etc. gestellt wird) verhält vermag ich nicht zu sagen. Selbst wenn Spruces¹⁾ Auffassung „perianthio ... e bracteis internis adnatis ramentaceo“ zutreffend sein sollte, würde eine ganz andere Struktur als bei *Polyotus* vorliegen. Denn diese Gattung hat, wie wir sehen, überhaupt keinen Perianth. Bei *Chaetocolea* ist ein solches vorhanden, es wäre denkbar, daß Perianth und Perichätialblätter durch interkalares Wachstum einer peripherischen Sproßzone auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden, ähnlich wie dies z. B. bei der „Verwachsung“ von Blütenkreisen mancher Samenpflanzen geschieht. Ist dies aber der Fall, so ist der Vorgang eben ein anderer, als in den oben geschilderten Fällen, und ich sehe zunächst keinen Grund, *Chaetocolea* in die Nähe von *Lepicolea*, *Polyotus* etc. zu stellen, Gattungen, von welchen *Chaetocolea* auch durch ventrale Zweigbildung abweicht. Leider waren an dem von mir untersuchten sehr spärlichem Material (welches ich der Schonung halber nicht alles aufweichen wollte) nur einige männliche, keine weiblichen Pflanzen vorhanden, so daß ich aus eigener Anschauung nicht über die Perianthbildung berichten kann.

Es ergibt sich aus den oben mitgeteilten Beobachtungen, daß Paraphyllien bei Lebermoosen ziemlich weit verbreitet sind. Sie finden sich auf den Sproßachsen bei *Stephaniella*, *Trichocolea*, *Chandonanthus*, *Lepicolea pruinosa*, *Gottschea Blumei*, *Marsupidium setulosum*, bei *Lepicolea pruinosa* können sie auch an der Basis der Blattfläche entspringen; ferner werden Paraphyllien unten auch von *Anomoclada* anzuführen sein. An den Hüllen der Sporogonien treten sie auf bei Arten von *Trichocolea*, *Polyotus*, *Lepicolea*, *Chandonanthus*. Offenbar handelt es sich um Bildungen, welche unabhängig voneinander mehrmals in verschiedenen Verwandtschaftskreisen aufgetreten sind. Die Lebermoose sind ja das Paradebeispiel für Parallelbildungen mannigfacher Art. Man könnte daraus auch den Schluß ziehen, daß auch in den Fällen, wo nur die Sproßcalyptra, nicht aber die vegetative Sproßachse Paraphyllien trägt,

1) *Hepaticae andinae*, pag. 346.

diese auf letzteren auch als Neubildungen aufgetreten, also nicht als „Reste“ zu betrachten seien. Jedenfalls sehen wir auch sonst Einrichtungen zum Festhalten von Wasser an den Hüllen des Lebermoosporogon. So am Perianth durch Faltenbildungen oder Auswüchse, wofür *Frullania* Beispiele bietet, außerdem auch, wie wir oben sahen, *Chandonanthus*. Daß gerade an den Sexualästen (und teilweise an Perianthien) Paraphyllien auftreten, könnte man kausal damit in Zusammenhang bringen, daß an diesen Stellen offenbar ein Zuströmen organischer Baustoffe eintritt, welche später zur Ernährung des Embryos Verwendung finden. Daß eine solche Annahme nicht ganz in der Luft steht, zeigt ja auch die Tatsache, daß die Paraphyllienbildung am vegetativen Sproß vielfach auf die kräftigeren, d. h. doch wohl die besser ernährten Achsen beschränkt ist (*Lepicolea pruinosa*, manche Laubmoose), bildlich gesprochen könnten wir sagen, diese Gebilde, welche in ihrer Struktur mit der der Blätter übereinstimmen (von dem einfacheren Aufbau abgesehen), treten dann auf, wenn ein Überschuß „blattbildender Substanz“ vorhanden ist, der dann zur Bildung der Paraphyllien auf der sonst nicht zur Blattentwicklung benützten freien Sproßoberfläche oder auch auf der Blattbasis benützt wird. Ihre Funktion ist einmal die einer Verstärkung des Assimilationsapparates, namentlich aber auch die des Festhaltens von Wasser.

4. Marsupifere Jungermanniaceen.

Allgemeine Bemerkungen. Die marsupiferen Jungermanniaceen wurden früher auch als „geokolycee“ bezeichnet. Weshalb dieser Namen unhaltbar ist, wird sich aus der folgenden Darstellung ergeben. Zunächst sei daran erinnert, daß man früher die geokalyceen Jungermanniaceen wegen des auffallenden Verhaltens¹⁾ ihrer fertilen Sprosse in eine besondere systematische Gruppe vereinigte, jetzt aber allgemein die Ansicht von Spruce anerkennt, welcher 1882²⁾ sagte: „For it is probable, that there is not in Nature any separate tribe of pouch fruited Jungermanniaceae (= Marsupiocarpeae = Geocalyceae = Saccogyneae) but that almost every tribe may have a genus (or genera) of marsupial species, and that, where none such is known to exist, it is either because it has hitherto eluded our search, or has succumbed to other plants in the struggle for place or has not yet been evolved. The tran-

1) Wie wenig Beachtung ihnen trotzdem in den Handbüchern vielfach geschenkt wird, zeigt z. B. die Tatsache, daß die „Geokalyceen“ in D. Campbells ausführlichem Buche („Mosses and ferns“) nicht einmal erwähnt sind.

2) Spruce, On *Cephalozia*, Malton 1882.

sitional stage, between supraterraneous¹⁾ and subterraneous perianths, is to be found in those genera whose floral whorls are more or less adnate to each other into a fleshy cup, which is apt to become turgid and gibbous at the rooting base. A further extension downwards results in a pouch, which buries itself in the matrix.“

Diese Ansicht über das Zustandekommen des Beutels ist aber entwicklungsgeschichtlich nicht haltbar. Sie führt die Entstehung des letzteren überall auf einen Vorgang zurück und zwar auf eine Verwachsung von Blättern. Dies ist nun schon für Formen wie *Calypogeia* u. a. unrichtig und noch mehr für solche wie *Tylimanthus*.

Für diese Gattung habe ich schon früher dargelegt²⁾, daß der Beutel im Gegensatz zu dem Verhalten von *Calypogera*, *Acrobolbus* und *Lethocolea* nicht von Anfang an hohl ist, sondern als solider Körper angelegt wird, den erst das in ihn hineinwachsende Sporogonium aushöhlt. Entwicklungsgeschichtlich lassen sich auf Grund meiner Untersuchungen folgende Typen unterscheiden:

1. Der Beutel entsteht als solider Gewebekörper, welcher Reservestoffe für Sporogonentwicklung enthält: *Tylimanthus*, *Marsurpidium*. Diese Gruppe schließt sich eigentlich (was das Verhalten des Embryos anbetrifft) den oben erwähnten „Coelocauls“ an. Nur dringt der Embryo nicht in der Längsline der Sproßachse in diese ein, sondern rechtwinklig zur Längsachse, entsprechend der dorsiventralen Gestaltung der Blüten und dem ventralen Auftreten der Sproßachsenwucherung.

2. Er bildet sich durch ringförmige Erhebung der Sproßachse, ist also von Anfang an hohl und zwar bleibt der Beutel entweder oberirdisch (z. B. *Isotachis*) oder dringt in den Boden ein, die Verschiedenheit hängt damit zusammen, daß die Blüten von *Isotachis* — welche Gattung bisher nicht zu den marsupiferen Jungermanniaceen gerechnet wurde, — radiär, die der anderen dorsiventral sind. Entsprechend diesen Darlegungen, welche im folgenden näher ausgeführt werden sollen, sind die einzelnen Jungermanniaceenformen hier angeordnet, eine Anordnung, welche selbstverständlich mit der Frage nach der systematischen Stellung der behandelten Formen nichts zu tun hat.

***Tylimanthus saccatus* (Tayl.) Mitten.**

Dieses von Taylor als *Gymnanthe saccata* beschriebene Lebermoos ist von verschiedenen Autoren besprochen worden, gehören doch die

1) Daß die Marsupien von *Tylimanthus* und *Balantiopsis* oberirdisch sind, war Spruce offenbar nicht bekannt.

2) Organographie, pag. 316.

„Säcke“, die es bildet, zu den auffallendsten Gebilden unter den Lebermoosen (vgl. Fig. 87). Die größten, die ich in Neuseeland antraf, erreichten eine Länge von 15, einen Durchmesser von 2,5 mm. Die Pflanzen wachsen an feuchten schattigen Stellen schief aufsteigend, sie sind mit ausgiebig entwickelten Rhizomen versehen, an denen ich stets rudimentäre Blätter antraf. Die unterirdischen Seitenzweige kriechen



Fig. 87. *Tylimanthus saccatus*. Habitusbild eines marsupiferen Sprosses, 2fach vergr.

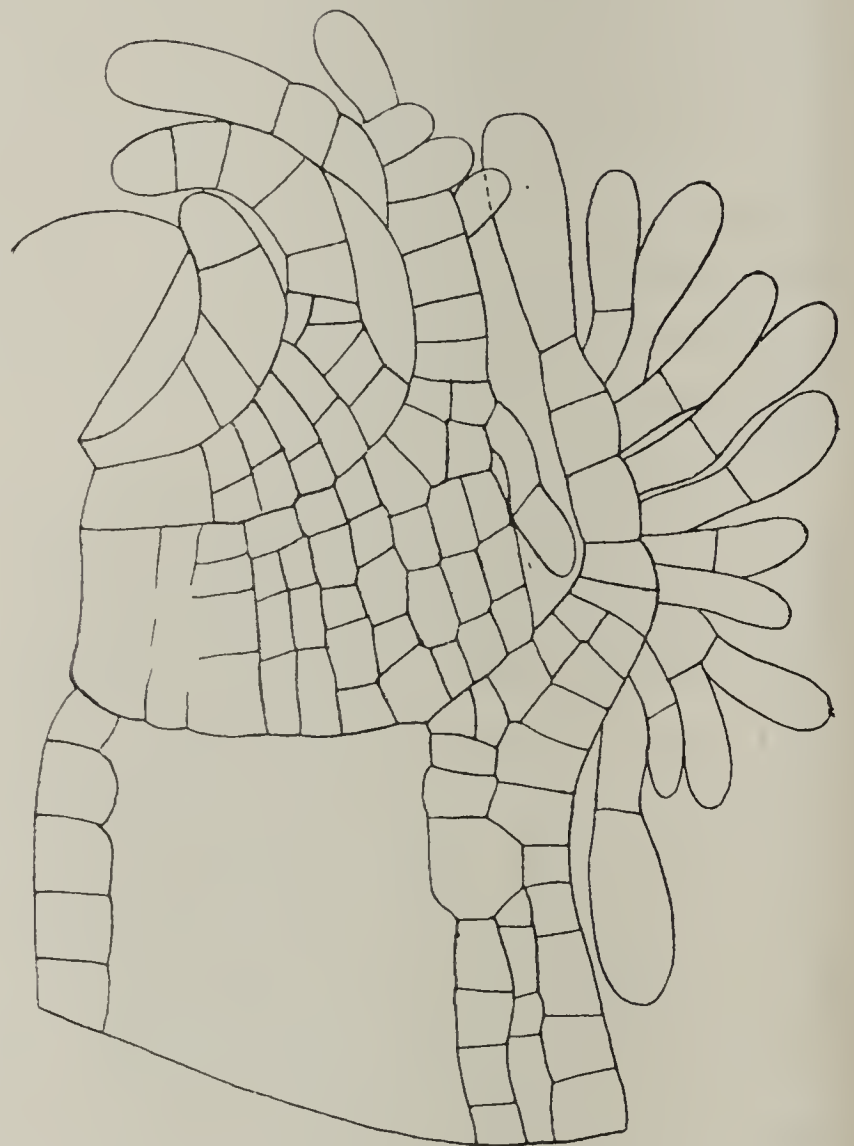


Fig. 88. *T. saccatus*. Längsschnitt durch eine Sproßspitze rechtwinklig auf die Amphigastrien geführt. Man sieht 4 Amphigastrien verschiedenen Alters der Länge nach durchschnitten mit dorsalen Schleimpapillen.

zunächst im Boden und wachsen dann aufwärts und bilden größere Blätter aus, die Sproßknospe ist dabei schief nach abwärts gekrümmt. Die oberirdischen Triebe sind begrenzten Wachstums, gelegentlich treten an ihnen gleichfalls oberirdisch bleibende Seitensprosse auf, namentlich auch als (kurz bleibende) Innovationszweige unter dem terminalen Archegonienstand, wenn dieser unbefruchtet geblieben ist. Taylor hatte der Pflanze Amphigastrien abgesprochen und spätere

Autoren sind ihm darin gefolgt, so z. B. Mitten¹⁾ und Schiffner²⁾. Sie sind aber, wie genauere Untersuchung zeigt, vorhanden und zwar in recht eigentümlicher Gestalt, wie sie — von *Anomoclada* abgesehen — mir sonst bei keinem anderen foliosen Lebermoose bekannt ist.

Die Amphigastrien sind hier der Hauptsache nach nur Träger der Schleimpapillen, welche den Scheitel des Sprosses teilweise bedecken und in sehr großer Zahl vorhanden sind. Es steht dies in Verbindung damit, daß *Tylimanthus saccatus* sehr feuchte Standorte bewohnt. Die Schleimpapillen entspringen nun nicht nur dem Rande der Amphigastrien, sondern auch deren Außenfläche (Fig. 88, 89, 90), welche sie so dicht bedecken, daß eine freie Außenfläche überhaupt nicht mehr zutage tritt, sondern in der Ober-

flächenansicht nur ein Schleimpapillenpolster sichtbar ist.

Die einzelligen Schleimpapillen entspringen aus kurzen Zellreihen, an denen seitlich neue Schleimpapillen auftreten.

In einiger Entfernung vom Sproßscheitel werden die Schleimpapillen braun, die Amphigastrien ster-

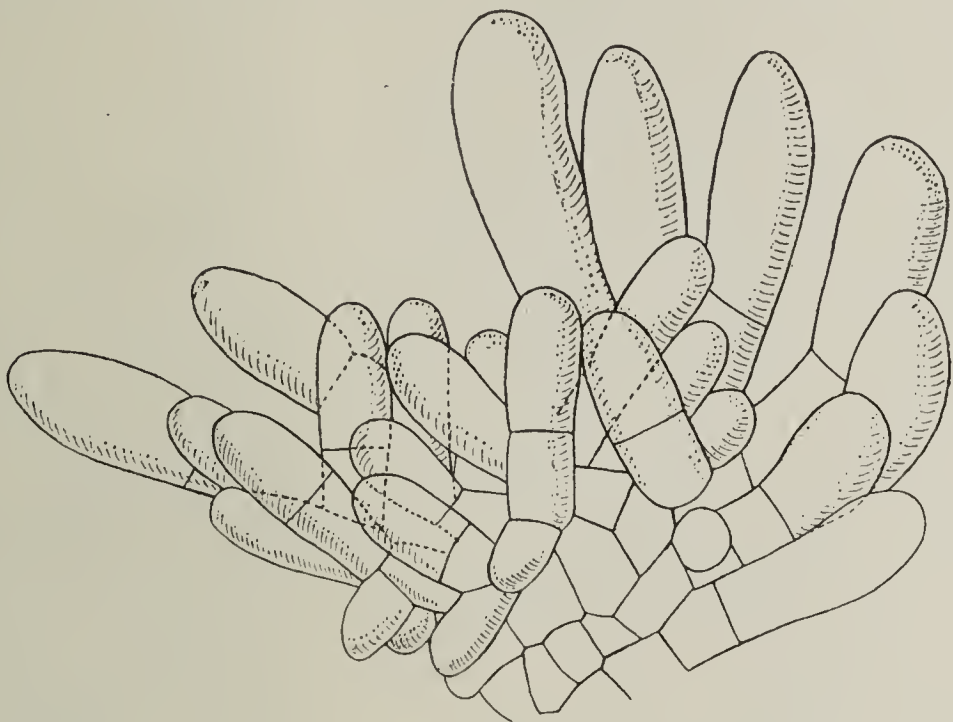


Fig. 89. *T. saccatus*. Stück eines Amphigastriums von der Unterseite.

ben ab und konnten so bisher leicht der Beobachtung entgehen. Daß sie im übrigen ganz normal angelegt werden, zeigt die Scheitelansicht (Fig. 90). Übrigens sind sie an der Basis zweischichtig (Fig. 88), was der Tatsache entspricht, daß auch die Seitenblätter an der Basis Zellteilungen parallel der Oberfläche erfahren, wie sie in viel höherem Maße bei manchen *Gottschea*-Arten auftreten.

Als einziges Lebermoos, dessen Amphigastrien vielleicht mit den eben beschriebenen verglichen werden könnten, ist *Anomoclada mucosa* anzuführen, welche Spruce in den Urwäldern von Rio negro usw.

1) In Hooker, New Zealand-flora, pag. 751 („stipules 0“).

2) In Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, Lebermoose, pag. 87, „Amphigastrien 0“.

sammelte. Er gibt an ¹⁾, daß die unteren (älteren) Amphigastrien („foliola“) meist ganz in Schleim aufgelöst werden „superiora vix unquam perfecta sed e margine apiceque plus minus dissolutis nunc irregulariter bifida, nunc quadrifida v. digitatim multifida, saepius tamen eroso-lacera videnda“. Diese Schilderung könnte darauf hindeuten, daß auch bei *Anomoclada* die Amphigastrien mit zahlreichen Schleimpapillen besetzt sind, und nicht, wie man nach Spruces Angaben annehmen müßte, eine Verschleimung der Amphigastriumzellen selbst eintritt — ein Vorgang, der ohne Analogon bei den Lebermoosen wäre. In seiner ersten

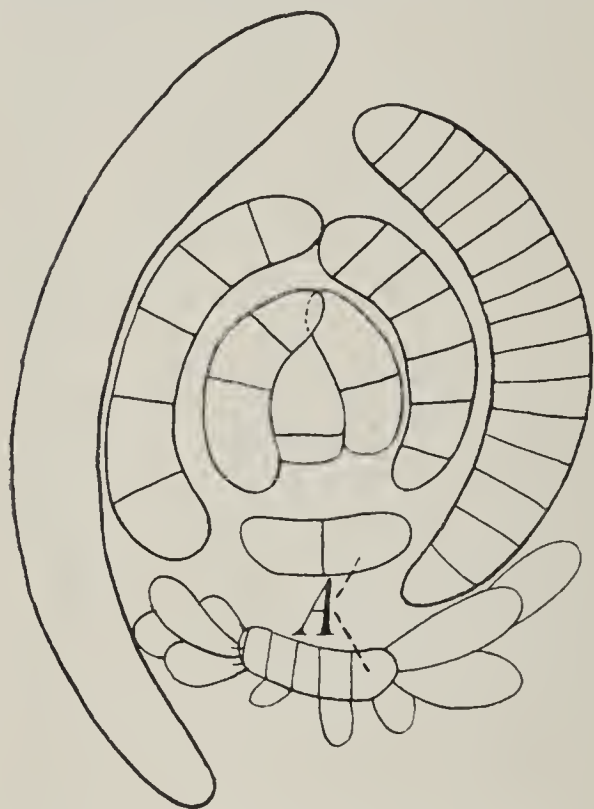


Fig. 90. *T. saccatus*. Sproßscheitel,
A Amphigastrien.

Beschreibung von *Anomoclada* ²⁾ gibt Spruce auch ausdrücklich an: „the mucus, which was poured out in such quantity as literally to flood the entire plant was derived directly from the stipules, whose marginal and apical cells were continually swelling and discharging their protoplasm, adhering for a while as empty bleached bladders . . . then falling away Die Untersuchung Sprucescher Originalexemplare ergab dagegen, daß wirklich hier ähnliche Verhältnisse wie bei *Tylimanthus* vorliegen. Die Schleimabsonderung erfolgt tatsächlich auch hier durch Schleimpapillen, welche das Amphigastrium dicht bedecken, sie entspringen teils

dem Rande, teils den Flächen des Amphigastriums, namentlich auch dessen Oberseite (Fig. 91, 92, I). Und zwar treten auch hier verzweigte Zellreihen auf, welche die Schleimpapillen tragen. Diese sind übrigens nicht auf die Amphigastrien beschränkt, sondern finden sich auch an der Basis der Seitenblätter und auf der Stammoberfläche (Fig. II, III), eine Tatsache, welche die ungemein reiche Schleimabsonderung noch

1) *Hepaticae amazonicae et andinae*, pag. 408. (Die Ausführungen im Text sind 1902 niedergeschrieben. Seither hat auch Evans, *Odontoschisma Macounii* and its North American Allies, *Botanical gazette* 36, 1903, *Anomoclada* besprochen, das Vorhandensein von Schleimpapillen nachgewiesen (die nach ihm nur am Rande und auf der Unterseite vorkommen) und auf ein ähnliches Verhalten bei *Odontoschisma*-Arten hingewiesen. Die Paraphyllien scheint Evans nicht beobachtet zu haben.

2) Spruce, On *Anomoclada*, *Journal of botany N. S.*, Vol. V (May 1876), pag. 130.

mehr verständlich macht. Daß nicht, wie Spruce annahm, ein Platzen der ganzen Zellwand, sondern nur der Cuticula, unterhalb welcher der Schleim abgesondert wird, eintritt, braucht kaum bemerkt zu werden. Die schleimabsondernden Zellen und die ganzen Amphigastrien gehen später zugrunde. Die nach Spruce gemachte Angabe¹⁾, „Amphigastrien klein, sich in Schleim auflösend“, trifft also, was die Schleimbildung betrifft, nicht zu, und ferner ist *Anomoclada* zu denjenigen Lebermoosen zu stellen, welche Paraphyllien (hier Schleimparaphyllien)

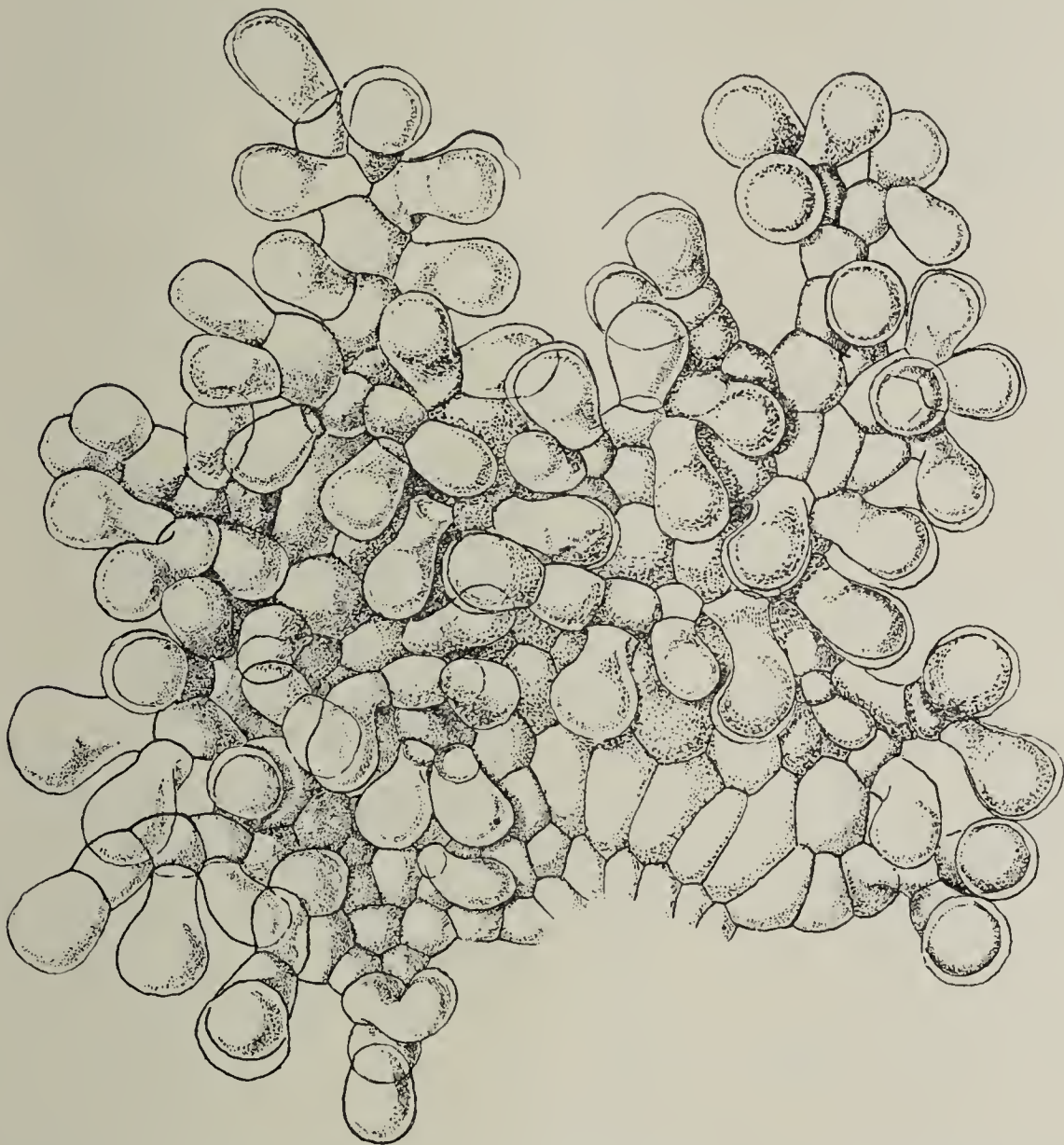


Fig. 91. *Anomoclada mucosa*. Amphigastrium von der Fläche.

besitzen, wofür ja oben andere Beispiele angeführt worden sind. Für *Anomoclada* ist bemerkenswert, daß diese Schleimpapillen (resp. die Zellreihen, an welchen sie stehen) auf dem Stämmchen und auf den Blättern entspringen können, am zahlreichsten sind sie — wie ja schon aus der Beschreibung der Amphigastrien hervorgeht — auf der Unterseite. — Über die Verzweigung von *Anomoclada* sei hier noch eine Bemerkung gestattet.

1) Schiffner in Engler-Prantl, a. a. O., pag. 100.

Spruce hat als besonders eigentümlich für *Anomoclada* bezeichnet, daß hier (abgesehen von den Flagellen auf der Unterseite) die Zweige auf der Oberseite des Sprosses entspringen, während sie (von den ventralen abgesehen) sonst auf den Flanken stehen. Indes ist die Verschiedenheit von der gewöhnlichen Verzweigung eine weniger beträchtliche, als es scheinen könnte. Zwar hatte ich nur spärliches Material, aber es genügte, um zu zeigen, daß auch hier die Zweige unterhalb

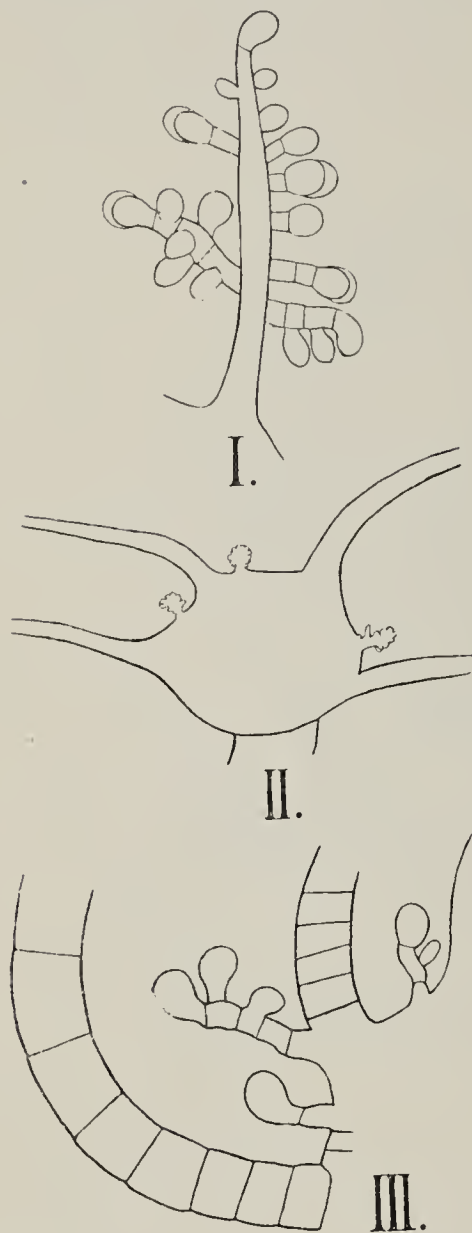


Fig. 92. *Anomocl. mucosa*.
I. Amphigastrium im Längsschnitt. II. Stammquerschnitt. III. Stück eines Stämmchen-Längsschnittes.

eines der Seitenblätter entstehen, wie dies bei der Verzweigungsart der Fall ist, welche Leitgeb als die „Verzweigung aus dem basiskopen Basilartheile“ bezeichnet hat. Nur stehen hier die Zweige nicht dem Blattunterlappen, sondern dem Blattoberlappen genähert (vergl. das Schema Fig. 93, I), was vielleicht damit zusammenhängt, daß die Blatinserion stark schief gerichtet ist. Eigentlich stehen also die Zweige auch auf den Flanken, aber auf dem oberen Teile derselben, das ist, wie mir scheint, die einzige Differenz von dem gewöhnlichen Verzweigungsmodus. Aus dem Schema der Oberansicht eines Stämmchens (Fig. 93, I) geht auch hervor, daß man auf Querschnitten die Seitensprosse in ihrem Verhältnis zu den Blättern verschieden treffen kann. Fig. 93, III z. B. stellt einen Querschnitt dar, der den Seitensproß flankenständig zwischen dem Blatt, mit dem er gemeinsam aus einem Segment entspringt, und dem weiter hinten stehenden (dessen tiefer stehender Rand getroffen ist) Fig. 93, II zeigt einen (nicht median getroffenen) Seitensproß, der oberhalb zweier Blatinserionen steht, von dem

Blatt, zu dem er eigentlich gehört, ist nur ein Stück des Randes getroffen: die Verschiedenheit erklärt sich leicht, wenn man die gestrichelten, die Schnittrichtung bezeichnenden Linien des Schemas (Fig. 93, I) vergleicht. Kehren wir nach dieser Abschweifung zu *Tylimanthus* zurück.

Die Geschlechtsorgane von *Tylimanthus* sind diöcisch verteilt. Die Antheridienstände gleichen denen von *Plagiochila* (mit welcher Gattung *Tylimanthus* nahe verwandt ist), in der Gestalt der Deckblätter der Antheridien (ein Teil des Oberlappens ist bauchig aufgetrieben und umhüllt die Antheridiengruppe) und darin, daß die Antheridienstände vegetativ weiterwachsen. In jeder Blattachsel des Antheridienstandes findet sich eine größere Anzahl (meist über ein Dutzend) Antheridien. Ein Querschnitt (Fig. 95, II) zeigt die Dorsiventralität des Antheridienstandes besonders deutlich, die Antheridien entspringen nur in der dorsalen Hälfte der Blattachsel, die Antheridien stehen also alle auf der Oberseite des Stämmchens. Es dürfte dies, in mehr oder minder scharfer Ausprägung, auch für andere foliose Lebermoose gelten¹⁾, tritt

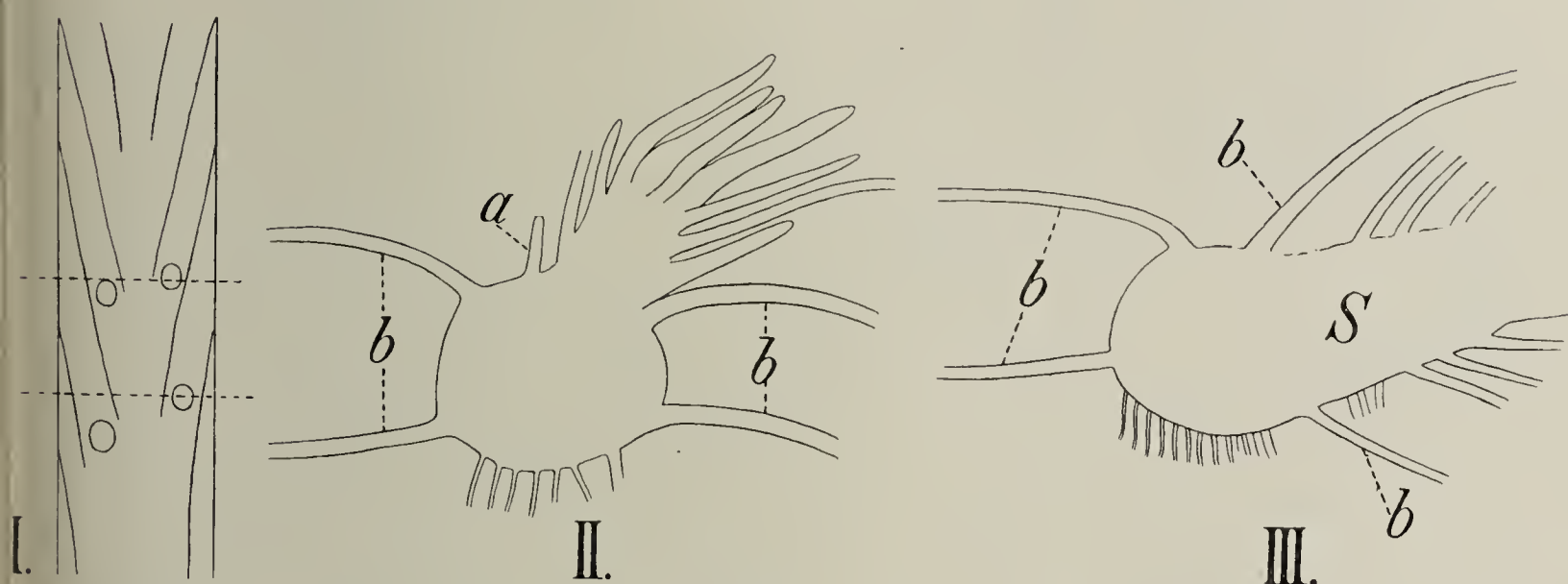


Fig. 93. *Anomocl. mucosa*. I. Oberansicht eines Stämmchens (schematisch), die Insertion der Seitensprosse ist durch Kreise angedeutet. II. Querschnitt eines Stämmchens, welcher einen archegonientragenden Seitensproß getroffen hat. *a* Ober- rand des Blattes, unterhalb dessen der Seitensproß steht. III. Querschnitt eines Stämmchens mit der Basis eines Seitensprosses *S*; *b*, *b* Blattquerschnitte.

aber hier besonders deutlich hervor. Einen besonderen Nutzen dieser Anordnung vermag ich derzeit nicht einzusehen, sie dürfte vielmehr mit der scharf ausgeprägten Dorsiventralität der ganzen Pflanze zusammenhängen, die sich auch bei der Bildung der weiblichen „Blüten“ geltend macht. Zunächst sei indes auf die eigentümliche Beutelbildung eingegangen. In seiner bekannten Abhandlung, über die Fruktifikation der *Jungermannia geocalyceae*²⁾ bespricht Gottsche auch einige „Gymnanthe“-Arten, und gibt einige durchaus zutreffende Abbildungen, wenn er aber (a. a. O. pag. 461) den Vorgang in die Worte zusammenfaßt: „pistillum foecundatum cum abortivis nullo perigynio circum-

1) Vgl. Leitgeb, Unters. über die Lebermoose, Bd. II, pag. 41.

2) Nova acta Acad. Leop. Carol., Vol. XXI. pag.

datum, in saccum carnosum fructigerum defossum commutatum“, so kann ich dem nicht beistimmen.

Seine Auffassung der Marsupien von *Gymnanthe*, welche bis jetzt herrschend geblieben ist, hat Gottsche sodann besonders deutlich in seiner Abhandlung „De mexikanske Levermosser Efter Prof. Fr. Liebmanns samling“ (Vidensk. Selsk. Skr. 5. Raekke, Bd. VI) ausgesprochen. Er sagt hier (p. 216): „Si e. gr. sacculum fructiferum *Gymnanthes tenellae*, 2 lineas longum, secundum longitudinem novacula discideris, antrum semilineare fructu immaturo (e capsula et pedicello cum involucello proprio constante) repletum videas, calyptram autem non invenias, quia

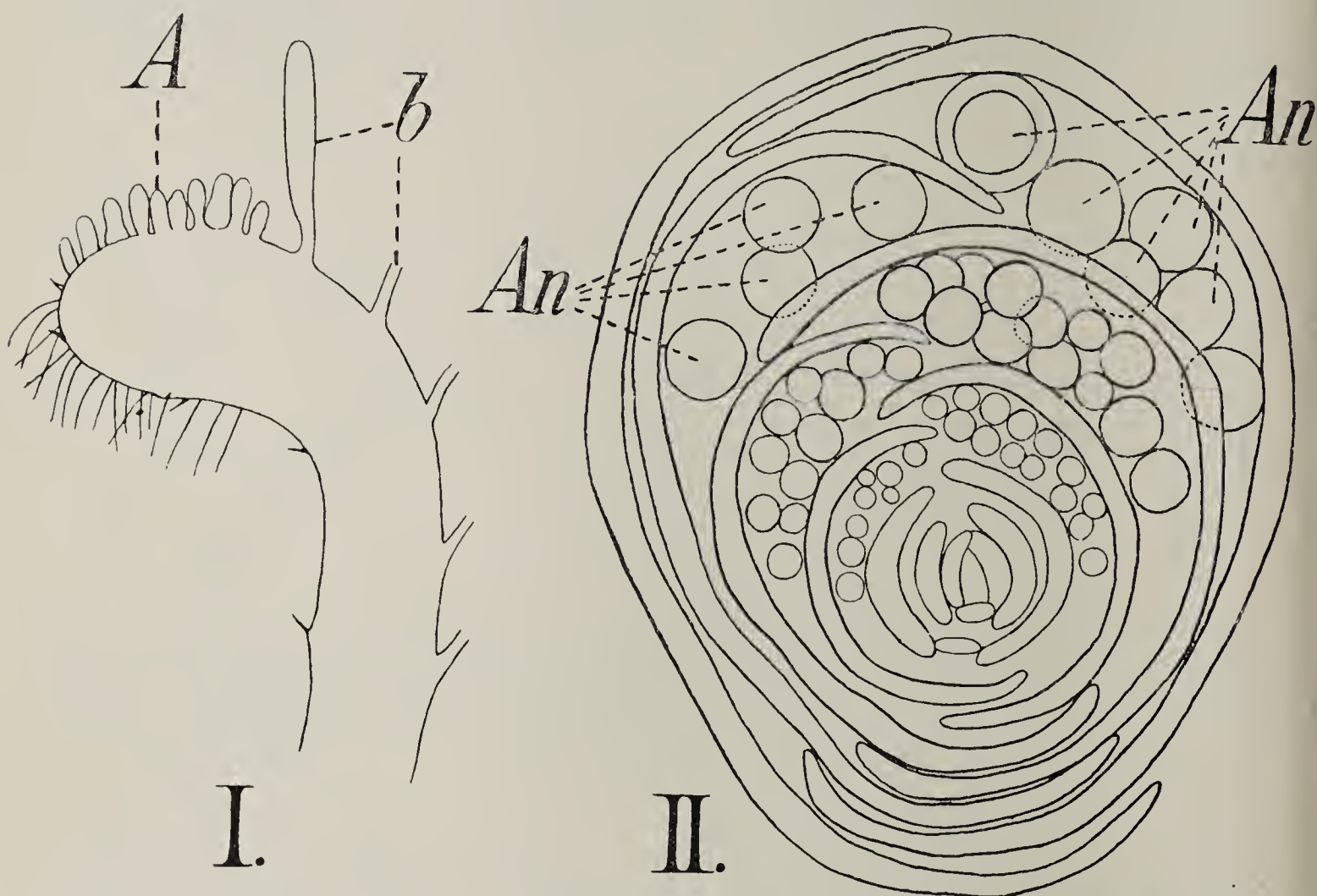


Fig. 94. *Tylimanthus saccatus*. I. Längsschnitt durch den Gipfel eines archegonien-tragenden Sprosses, *A* Archegonien, *b* längsdurchschnittene Blätter. II. (stärker vergrößert als I.) Querschnitt durch den Gipfel eines männl. Sprosses. *An* Antheridien.

tota cum sacco confusa est¹⁾, unde patet, illud antrum calyptrae cavitatem sistere. . . .“

Es ist merkwürdig, daß diese Auffassung, die nicht etwa auf Beobachtung beruht, sondern lediglich daher rührt, daß man zuerst den Calypogeratypus des Marsupiums kennen gelernt hatte, von allen folgenden Autoren einfach nachgeschrieben wurde, genau so, wie wir es bei R. Browns Auffassung des Dawsoniaperistoms sahen. So sagt Stephani²⁾.

1) Sperrung von mir. G.

2) Hedwigia 1888, pag. 276.

„Hier verwächst alsbald die Haube mit der Beutelwand, und mit der fortschreitenden Verlängerung des Fruchtsackes wächst die Haube zu einem langen Rohr aus, in dessen Grund die Frucht sitzt.“ Auch in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ wird angegeben (a. a. O. p. 87): „Calyptra fast bis zur Spitze mit dem Fruchtsacke verwachsen“. Diese Vorstellungen gehen, wie ich in der Organographie¹⁾ hervorhob, von der Anschauung aus, daß bei den sog. geocalyceen Jungermannieen überall zuerst ein hohler Beutel vorhanden sein müsse, wie ihn Calypogeia und andere Formen tatsächlich auch zeigen.

Die weiblichen Blüten von *T. saccatus* sind schon mit bloßem Auge erkennbar. Es bildet sich an der Spitze der Stämmchen eine auf der Unterseite als weißlicher Höcker hervortretende Anschwellung, auf deren Oberseite zahlreiche Archegonien stehen (Fig. 94, I; Fig. 95). Die weibliche Blüte ist also gleichfalls dorsiventral, die Archegonien stehen auf der Dorsalseite des Stämmchens, während sie

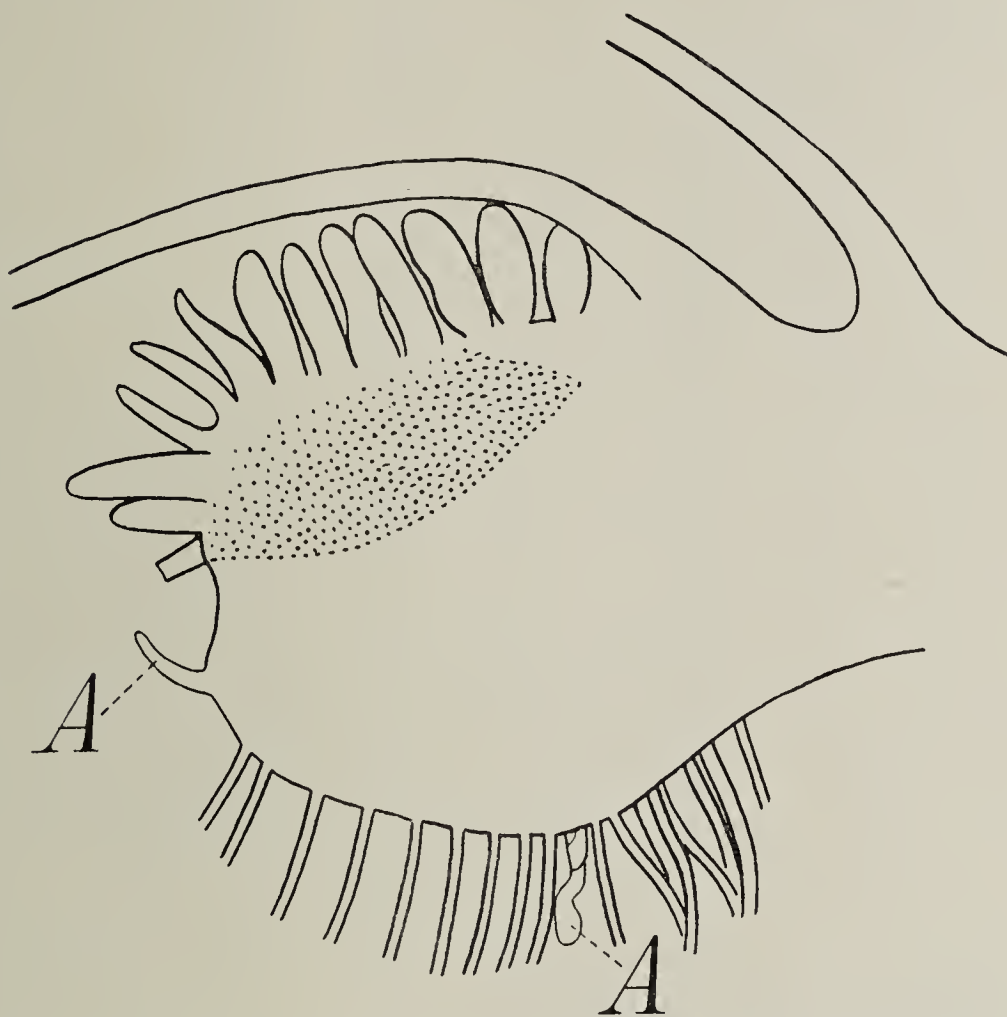


Fig. 95. *T. saccatus*. Längsschnitt einer weiblichen Blüte, A längs getroffene Amphigastrien.

sonst bei den foliosen Lebermoosen radiär verteilt sind. Allerdings ist auf die Frage nach der Symmetrie der „Blüten“ — welche bei den Phanerogamen so viele Diskussionen veranlaßt hat — bei den foliosen Lebermoosen bisher wenig geachtet worden, obwohl sie nicht nur in biologischer, sondern auch in phylogenetischer Beziehung von erheblichem Interesse ist. Bei den meisten marsupiferen Jungermannieen ist die weibliche Blüte jedenfalls, wie aus dem unten Mitzuteilenden hervorgehen wird, dorsiventral.

1) pag. 316. Dort sind die Resultate der hier ausführlicher mitgeteilten Untersuchungen schon in Kürze angeführt.

Die Archegonien von *Tylim. saccatus* treten in großer Zahl (30 und mehr) auf (Fig. 95). Das Gewebepolster, dem sie aufsitzen, zeigt keine festen Reservestoffe, offenbar sind diese, namentlich die Kohlenhydrate, wie bei andern Marsupiferen in gelöster Form vorhanden (Inulin u. a.). Auf der Unterseite des Gewebepolsters bilden sich früh schon Rhizoiden, die aber dickwandiger und kürzer sind, als die gewöhnlichen. Sie dringen auch nicht in den Boden ein, ich fand die Beutel nie im Boden steckend, sondern nur zwischen anderen Moosen verborgen. Der alte Namen „geokalycee“ Jungermannien paßt also auf *Tylimanthus* überhaupt

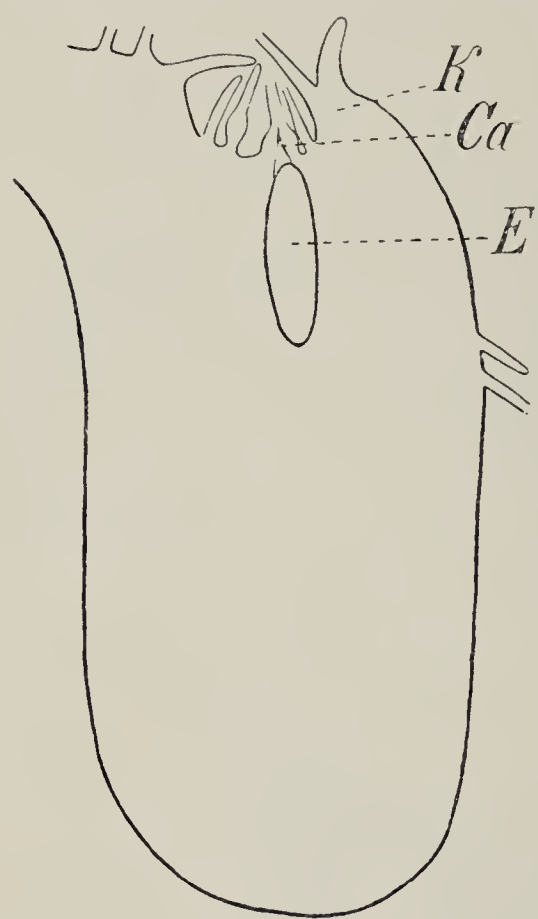


Fig. 96. *T. saccatus*. Längsschnitt durch ein „Marsupium“. *E* Spindelförmiger Embryo, *Ca* Calyptra (aus dem etwas vergrößerten Archegoniumbauch bestehend), *K* kragenförmiger Wulst auf der Spitze des Marsupiums.

nicht und dies ist einer der Gründe, welche mich veranlaßt haben, derartige mit einem Beutel (Marsupium) ausgerüstete Formen als marsupifere Jungermannien zu bezeichnen. Als Wasserreservoir kann der Beutel nicht viel in Betracht kommen, da die Pflanze nur sehr feuchte, schattige Standorte bewohnt, vielmehr dient er, wie früher schon hervorgehoben, hier vor allem der Ablagerung von Reservestoffen, welche der Embryo dann später verbraucht. Die Archegoniengruppe kommt in eine seichte Vertiefung zu liegen (vgl. Organographie, Fig. 210, II, III) und wenn eins der Archegonien befruchtet ist, wächst das Gewebepolster zu dem — zunächst ganz soliden, nicht hohlen — „Beutel“ heran. Unterhalb unbefruchtet gebliebener Archegonienstände sieht man nicht selten zwei dünne Seitenzweige auftreten. Die Aushöhlung des Beutels erfolgt lediglich durch den Embryo, welcher in das Gewebe unterhalb des Archegoniums hinabdringt. Sein dicker, spindelförmiger Fuß macht ihn dazu besonders geeignet. — Zwischenstufen zwischen dem spindelförmigen Embryo und dem reifen Sporogonien lagen in meinem Materiale nicht vor. Es sei deshalb auf das fertige Stadium kurz übergegangen. In diesem ist wirklich ein hohler Beutel oder Sack vorhanden, da der Embryo den mittleren Teil der ursprünglich soliden Gewebemasse aufgelöst hat. Sein Fuß ist am Grunde des Beutels angelangt (Fig. 97, III) und von ihm geht ein eigentümliches Gebilde aus, das „Involucellum“ der Hepatikologen. Dieses ist eine kragen-

förmige, vom Fuß des Sporogoniums ausgehende Wucherung, die ziemlich weit (etwa $\frac{3}{4}$ der Länge) im Beutel hinaufragt, doch sah ich es in den untersuchten Fällen nie die Mündung erreichen. Macht man einen Querschnitt durch den Sack, so findet man im obersten Viertel in der Mitte nur den Sporogonstiel (in Fig. 97, II verschrumpft), weiter unten sieht man das „Involucellum“ (welches bei dem in Fig. 97, II abgebildeten Schnitt etwa 6 Zellschichten dick war) als ringförmige Gewebezone der Innenfläche des Sackes anliegen, von dieser hebt sich das Involucellum dadurch scharf ab, daß die ihm angrenzenden Zellschichten des Sackes leer und zusammengefallen sind. Sie sind vom Involucellum ausgesogen. Dies ist nämlich, wie ich schon früher hervorhob¹⁾, biologisch nichts anderes als ein Haustorium, morphologisch ein Auswuchs der angeschwollenen Basis des Sporogons (des „Fußes“). Es ist lehrreich zu sehen, wie das Haustorium hier in Verbindung mit der Gestalt der Umgebung des Sporogons sich gestaltet hat: es wird durch diesen kragenförmigen Auswuchs die Ausnützung der Reservestoffe in dem durch die Bohrtätigkeit des Embryos sich bildenden Beutel ermöglicht, ähnlich wie der Kotyledo einer Kokosnuß den Raumverhältnissen im Embryosack entsprechend sich zu einem faustgroßen Gebilde gestaltet. Der Name Involucellum ist also überflüssig und zudem von einer unhaltbaren Vorstellung aus gebildet: es handelt sich nicht um eine Hülle, sondern um ein Saugorgan, die Bezeichnung Haustorialkragen ist deshalb zweckmäßiger.

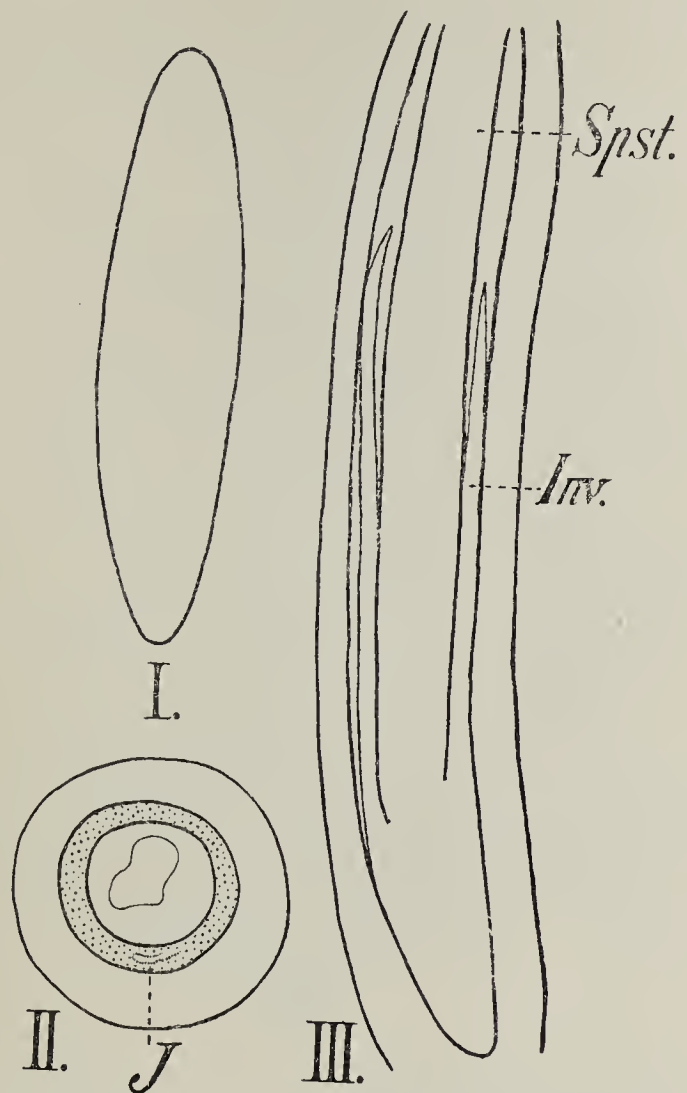


Fig. 97. *Tylimanthus saccatus*. I. Längsschnitt eines jungen Embryos. II. Querschnitt durch den basalen Teil eines Marsupiums, aus welchem das Sporogon schon hervorgetreten war; J Haustorialkragen (Involucellum). III. Längsschnitt durch den basalen Teil eines Marsupiums; Spst Sporogonstiel; I wie in II.

1) Organographie, pag. 317. Selbstverständlich kann im „Involucellum“ vorübergehend Anhäufung von Baumaterialien eintreten.

Tylimanthus tenellus.

Von dieser Art standen mir Herbarexemplare zur Verfügung, sie ist aus Neuseeland von verschiedenen Standorten bekannt. Amphigastrien sind — im Gegensatz zu den bisherigen Angaben — auch hier vorhanden, sie gehen hinter der Sproßspitze offenbar bald zugrunde. Ihren Bau habe ich nicht näher untersucht.

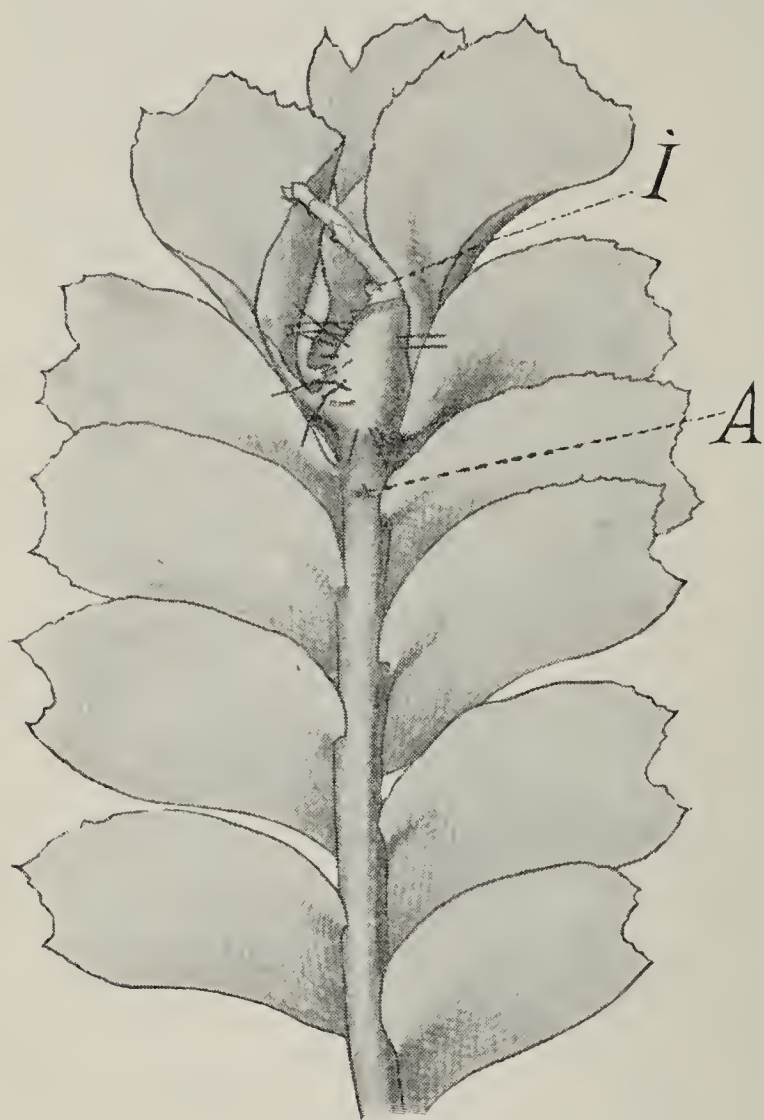


Fig. 98. *Tylimanthus tenellus*. Gipfel einer weiblichen Pflanze von unten, *A* ein Amphigastrium. Darüber die terminale Anschwellung, das Sproßende, welche auf ihrer Oberseite die Archegoniengruppe trägt, auf der Unterseite die Rhizoiden, bei *I* zwei Innovationsprosse.

dessen Entwicklung mit der oben für *T. saccatus* geschilderten übereinstimmt.

Findet die Befruchtung nicht statt, so tritt eine vegetative Weiterentwicklung am archegonientragenden Sproßstück ein (Fig. 98). Man könnte glauben, dieses wachse an der Spitze vegetativ weiter, man findet nämlich später scheinbar die Archegoniengruppe auf der Oberseite eines vegetativ ausgewachsenen Sprosses (Fig. 99); die Stelle, an der man die Gruppe zu suchen hat, ist ja leicht kenntlich durch die rhizoidenbildende Anschwellung auf der Sproßunterseite. Ein solches Weiter-

Die Archegoniengruppe ist ganz ebenso wie bei *Tyl. saccatus* auf die Sproßoberseite verschoben. Geschützt ist sie im Jugendstadium durch die großen Seitenblätter, deren Insertion gleichfalls größtenteils auf die Sproßoberseite gerückt ist. Ich vermute, daß die Befruchtung vor sich geht, solange noch die Archegoniengruppe von den oberen Seitenblättern eingeschlossen ist. Diese sind nämlich so eingerollt, daß sie eine nach vorne offene Röhre bilden, durch welche die Spermatozoiden hereingelangen können. Die Archegoniengruppe sitzt in einer seicht muldenförmigen Vertiefung der Oberseite, die Sproßunterseite ist etwas angeschwollen und trägt Rhizoiden; findet die Befruchtung statt, so bildet sich ein dicht mit langen abstehenden Rhizoiden bedeckter „Beutel“,

wachsen, wie Gottsche es früher für *Calyp. ericetorum* auch annahm, stände aber im Widerspruch mit der Akrogynie der foliosen Lebermoose. Tatsächlich ließ sich auch, trotzdem nur wenig Material zur Verfügung stand, zeigen, daß die vegetative Sprossung nicht durch Weiterwachsen der archegonientragenden Sproßachse erfolgt, sondern dadurch, daß an dem Vorderende der Anschwellung, welcher oben die Archegoniengruppe aufsitzt, ein vegetativer Sproß endogen angelegt (Fig. 99, I A) wird, er zerdrückt und durchbricht die ihn ursprünglich bedeckenden Zellschichten und auch an älteren Stadien kann man sehen, daß die oberste Zellschicht des fertilen Sproßendes sich nicht in die des Innovationssprosses fortsetzt. Häufig entstehen zwei Sprosse, die in ihrem

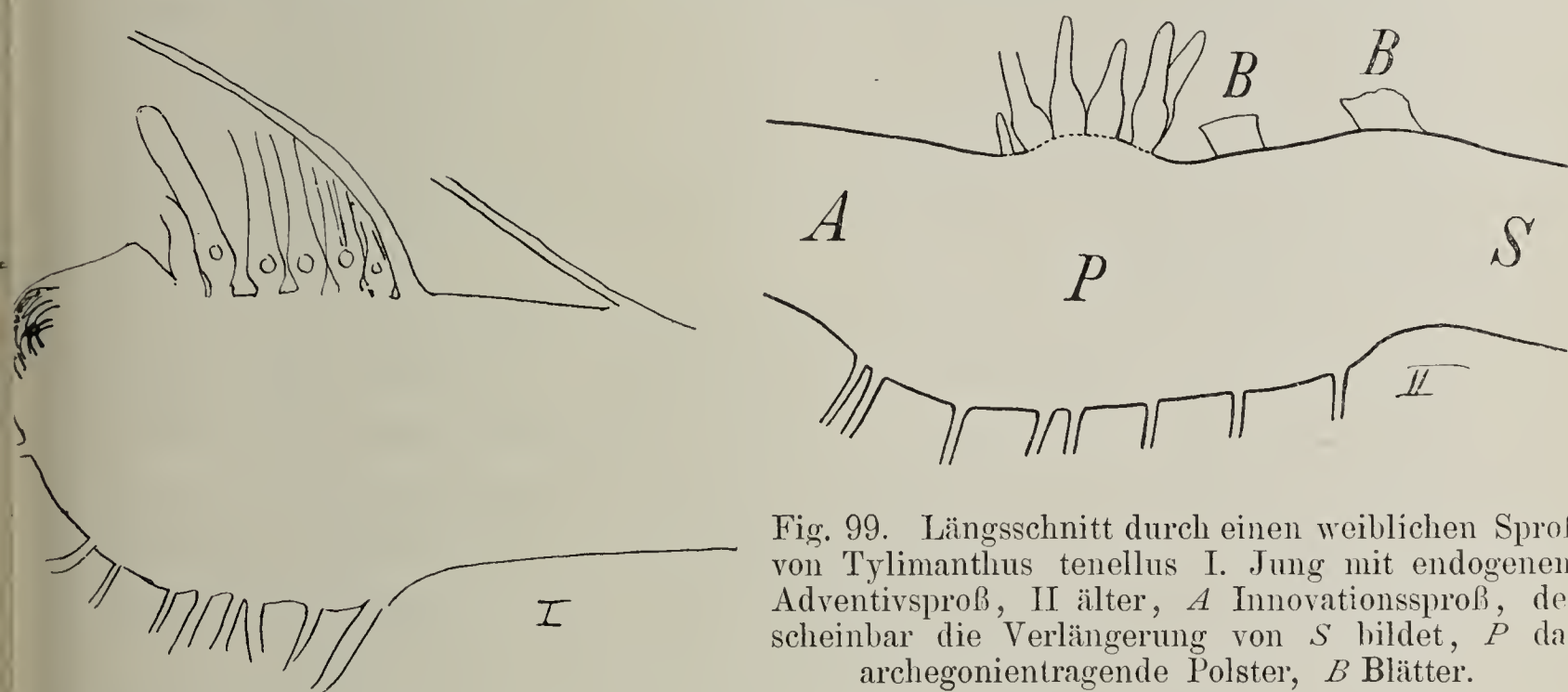


Fig. 99. Längsschnitt durch einen weiblichen Sproß von *Tylimanthus tenellus* I. Jung mit endogenem Adventivsproß, II älter, A Innovationssproß, der scheinbar die Verlängerung von S bildet, P das archegonientragende Polster, B Blätter.

basalen Teile auch vereint wachsen können. Es mag dahin gestellt bleiben, ob wirklich zwei getrennte Sprosse angelegt werden oder etwa an der Basis des erstgebildeten frühzeitig ein Seitensproß auftritt. Beides ist ja möglich, die Entscheidung dieser Frage, die nur ein untergeordnetes Interesse hat, aber ist nur an einem reichen Material möglich.

Gottsche¹⁾ sagt, „bei *G. tenella* habe ich einmal gefunden, daß in der Höhlung des saftigen Fruchtsackes, welche natürlich durch die Haube ausgekleidet²⁾ wird und deren Wahrzeichen, der Halsteil des Archegoniums noch auf dieser Höhlung stand, zwei solche ebengeschilderte Früchte sich fanden. Man müßte hier annehmen, daß das Innere eines Archegoniums (denn seine äußere Zellwand bildet ja eben später die Haube), die Fruchtzelle, sich geteilt habe.“ Der Grund zu einer solchen Annahme fällt nunmehr weg, nachdem nachgewiesen ist, daß

1) Neue Untersuchungen über die Jungermanniae Geocalyceae, p. 63.

2) Was, wie wir oben sahen, nicht der Fall ist.

die Anschauung, daß das befruchtete Archegonium in den Fruchtsack hineinwachse, irrig ist. Wie oben gezeigt, wächst nur der Embryo in das nach der Befruchtung bedeutend heranwachsende Sproßgewebe hinein. In dem von Gottsche beobachteten Falle handelte es sich also wahrscheinlich darum, daß zwei Archegonien befruchtet worden waren, also zwei Embryonen in das Sproßgewebe hineinwuchsen, welches nicht „durch die Haube ausgekleidet“ ist.

Die oben beschriebenen Tylimanthusarten zeigen, daß bei den Lebermoosen nicht nur die männlichen, sondern auch die weiblichen Blüten dorsiventral ausgebildet sein können, da die radiäre Ausbildung, welche ja bei der großen Mehrzahl der Formen vorherrscht und bei den männlichen und weiblichen Blüten der Laubmoose soweit wir wissen, ausnahmslos vorhanden ist, zweifellos die ursprüngliche ist (vgl. das bei Besprechung der dorsiventralen Laubmoose Angeführte), so haben wir hier die bedeutendste Abänderung der Symmetrieverhältnisse vor uns, die bei den Bryophyten vorkommt: die Dorsiventralität erstreckt sich auch auf die Blütenbildung.

Fragen wir uns, welche andern Lebermoosgattungen, speziell solche des australisch-neuseeländischen Florengebietes, denselben „Blüten“typus wie Tylimanthus aufweisen, so sind hier Marsupellopsis und Marsupidium zu nennen. Marsupellopsis cinerascens¹⁾ (Gymnanthe cinerascens) ist vegetativ durch die Bildung ähnlicher, warzenförmiger Zellwandverdickungen ausgezeichnet, wie sie oben für Marsupidium setulosum beschrieben wurden. Wenn Berggren sagt: „The female plant repeatedly producing flowers at the swollen decurved apex of the procumbent stem, which apparently continues its growth beyond the flower“, so ist dies wohl zweifellos ebenso aufzufassen, wie der analoge Vorgang, der oben für Tyl. tenellus dargelegt wurde, d. h. es sind die Blüten auch hier, wie bei allen akrogynen Lebermoosen, terminal, und es stellt sich ein Innovationssproß in die Verlängerung des Hauptsprosses, wenn die Blüte steril geblieben ist. Daß die Pflanze mit Tylimanthus nahe verwandt ist, ist zweifellos.

Denken wir uns die weibliche Blüte von Tylimanthus statt am Ende des Hauptsprosses auf einen kurzen Seitensproß verlegt, so erhalten wir ein Verhältnis, wie es sich bei der Gattung Marsupidium findet, welche mit verschiedenen Arten in der neuseeländischen Flora vertreten ist. Die Marsupien entstehen hier teils an der Basis der be-

1) Vgl. Berggren, On New Zealand Hepaticae, Lund 1898, pag. 37. Die Pflanze ist auf der Südinsel am Bealey-Fluß gefunden.

blättrten Sprosse (Fig. 100, I), teils an den rhizomartigen, kriechenden Teilen der Pflanze, die zerschlitzten Involucralblätter, welche die auf dem Ende der fertilen Kurztriebe stehende Archegoniengruppe umgeben, sichern die Befruchtung, indem sie, wie häufig, Wasser kapillar festhalten. Auch hier entsteht als Anschwellung auf der Unterseite die fleischige, später den Beutel bildende, ursprünglich aber solide Gewebemasse. Zwar habe ich die Entwicklungsgeschichte des Marsupiums nicht lückenlos verfolgen können, wohl aber junge, in das solide Gewebe des Beutels eingedrungene

Embryonen beobachtet, was ganz mit dem von Tylimanthus Angegebenen übereinstimmt; der Vorgang verhält sich also nicht, wie Berggren — in Übereinstimmung mit der bisherigen Auffassung — ihn schildert, wenn er von dem fertilen Kurzzweig sagt „It is extremely short with the tap-like enlargement at the apex sunk in the ground and bearing on its plane dorsal surface the female flower with archegonia. Of these one it fertilized and sinks during the growing of the young marsupium down in the fleshy substance of this!“

Auch hier ist es der Embryo, nicht das Archegonium, welcher sich

in die (durch den infolge der Befruchtung ausgeübten Reiz) heranwachsende ventrale Verdickung des fertilen Kurztriebes einbohrt¹⁾. Das



Fig. 100. *Marsupidium Knightii*. I. Habitus, 25fach vergr., rechts ein Marsupium. II. Längsschnitt durch ein Marsupium (welches noch einen soliden Gewebekörper darstellt). Das befruchtete Archegonium ist nicht getroffen.

1) Dagegen sind die habituell denen von *Marsupidium* ähnlichen „Beutel“ von *Geocalyx graveolens*, wie ich mich überzeuge, im wesentlichen nach dem Typus von *Calypogeia* gebaut, das befruchtete Archegonium also am Grunde des Bechers, der

Eindringen des Embryos wird offenbar dadurch erleichtert, daß das Zentrum der später zum Marsupium werdenden Gewebemasse aus kleinen, plasmareichen Zellen besteht.

Der Embryo verdrängt und verzehrt später die Zellen zum allergrößten Teile. Er besitzt einen Haustorialkragen (Fig. 101), der in den (wenigen) untersuchten Fällen bis zur Mündung des Marsupiums reicht und die charakteristischen geschlängelten Zellen in seinem oberen Teile aufweist, welche an diesem Organe so oft auftreten (Fig. 101, II).

Es ist klar, daß durch die Verlegung der Archegoniengruppe auf einen im Substrat steckenden Kurztrieb diese von Anfang an in besonders geschützter Lage sich befindet. Wir finden diese Erscheinung

denn auch, soweit ich sehen kann, bei Lebermoosen, die unter stark wechselnden klimatischen Bedingungen wachsen. So bei dem antarktisch-neuseeländischen Marsupidium und Calypogeia Trichomanes, während bei dem an ständig feuchten Standorten lebenden Tylimanthus die Archegoniengruppen auf den Enden der über das Substrat hervortretenden Sprosse sich finden.

Noch sei ein Wort über die Vegetationsorgane von Marsupidium hinzugefügt. Berggren gibt an, daß von den Rhizomzweigen die einen horizontal wachsen, die andern „go down into the ground“. Nur die ersteren sollen „minute leaves“ haben, die letzteren dagegen nicht, was sie wurzelähnlich erscheinen lasse. Die von mir untersuchten

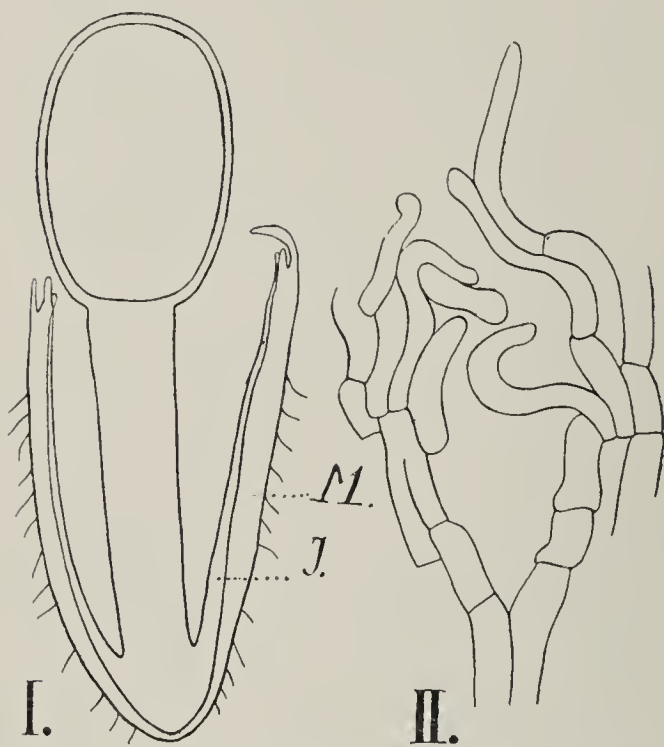


Fig. 101. Marsupidium Knightii. Längsschnitt durch ein Marsupium (M), aus welchem oben das Sporogon hervorzutreten beginnt (der Sporogonstiel streckt sich später noch bedeutend). J Haustorialkragen. II. Tylimanthus saccatus, Rand eines Haustorialkragens mit geschlängelten, stark verlängerten Zellen.

Pflanzen hatten an allen ihren unterirdischen Sprossen Niederblätter, wenn diese oft auch stark reduziert sind. Nie habe ich die von Berggren beschriebenen blattlosen Sprosse finden können, und ich glaube deshalb annehmen zu dürfen, daß er die reduzierten Blätter an den

hier dicke, fleischige Wände hat. Der Innenraum des auf das befruchtete Archegonium zuführenden Kanals ist mit großen keulenförmigen Papillen ausgekleidet. Auch hier liegt der Neubildungsherd der Zellen unterhalb der Archegoniengruppe. Die Rhizoidbildung an der Außenseite des Marsupiums ist eine weniger ausgiebige als bei Calypogeia.

wurzelähnlichen Sprossen übersehen hat. Bis jetzt sind wirklich blattlose Rhizomsprosse nur bei den Calobryaceen (*Calobryum* und *Haplomitrium*) nachgewiesen. — Ob zu diesem ersten Typus von Marsupiferen noch weitere Formen (außer *Tylimanthus* und *Marsupidium*) gehören, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls aber kann er sich mit dem zweiten kombinieren, wie das bei einigen *Alicularia*-Arten (*A. Breidlerii*, *A. haematostica* und bei *Saccogyna*) der Fall ist, worauf unten zurückzukommen sein wird.

Die zweite Gruppe, welche ein nicht durch den Embryo ausgehöhltes, sondern hohl angelegtes Marsupium aufweist, zeigt zwei Typen: im einen Falle handelt es sich um radiäre Blüten, welche durch einen rings um sie emporwachsenden Ringwall von Sproßgewebe von einem Marsupium umschlossen werden (*Isotachis*), im anderen Fall um dorsiventrale, welche in ein Marsupium versenkt werden, das zwar auch vom Gewebe der Sproßachse gebildet wird, aber dieses ist durch einen etwas abweichenden Vorgang zustande gekommen.

Isotachis.

Wenn ich die zweite Reihe der beuteltragenden Lebermoose mit einer Form eröffne, die man bisher nicht hierher gezogen hat, so bedarf das natürlich der Begründung. Diese soll weiter unten gegeben werden, hier sei nur erwähnt, daß die Beutelbildung von *Isotachis* wohl hauptsächlich deshalb verkannt wurde, weil man von den wenigen europäischen mit Marsupien versehenen Lebermoosen her gewöhnt war, die Beutel als röhrenförmige Organe rechtwinklig zur Längsachse der kriechenden Stämme in den Boden eindringen zu sehen. Dies ist bei *Isotachis* nicht der Fall, die Beutel sind hier oberirdisch und ihre Längsachse fällt mit der der beblätterten Sprosse zusammen.

Bei „*Arthurs pass*“ in Neuseeland sammelte ich *J. montana* Col. mit Perianthien, aus denen die Stiele der Sporogonen noch herausgingen. Die Struktur des „*Perianths*“ ist von den Hepatikologen sehr verschieden gedeutet worden.

Mitten¹⁾, welcher die Gattung begründet hat, hebt als besonders charakteristisch hervor: „the structure of its perianth, which unlike any other *Jungmannia* is composed of several layer of cells; this thickening of its wall is not owing to the adhesion of the calyptra within, nor to leaves on the external surface.“

Gottsche²⁾ hat der Periantbildung in seiner Bearbeitung der Lebermoose von Neu-Granada eine ausführlichere Besprechung gewidmet.

1) In Hooker, *Antarctic voyage* II, 2, pag. 149.

2) *Ann. d. scienc. nat.* V. série 1., 1864, pag. 120.

Er sagt (a. a. O. p. 122): „In omnibus hisce plantis apex perianthii statu normali foliolis accessoriis vel involucralibus minoribus purpurascens obvelatus est nec videri potest, nisi margo apicis (perianthii longitudinaliter discissi) ab interna facie perlustratur . . . In flore multae squamulae involucrales torum pistillorum adhuc nudum

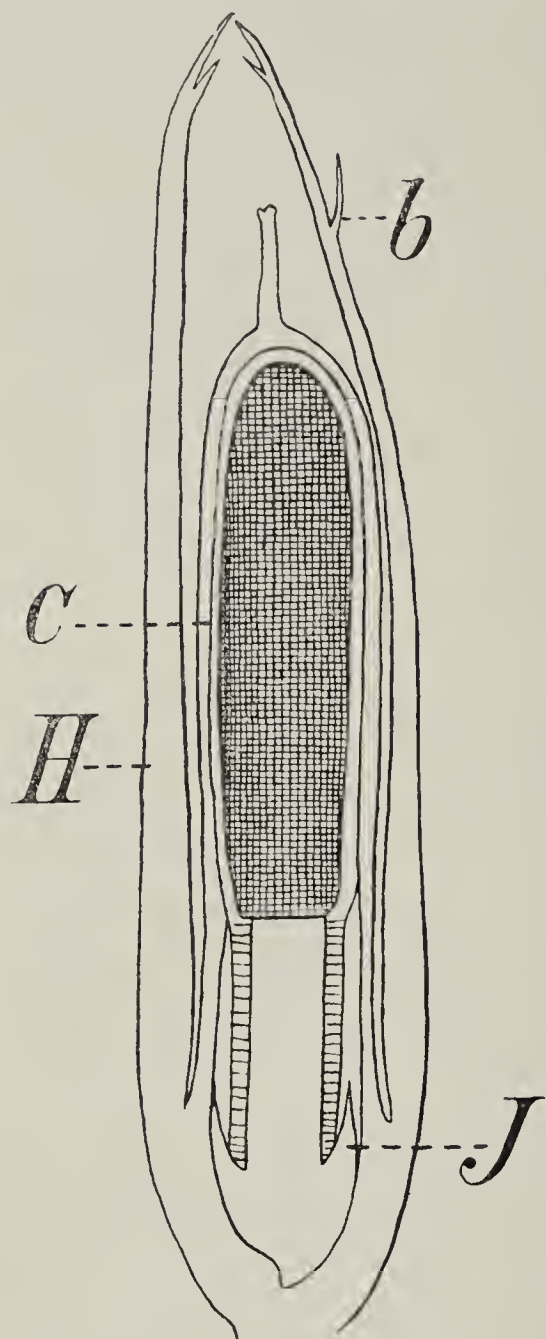


Fig. 102. *Isotachis*² *armata*. Längsschnitt durch ein Marsupium (*H*) mit eingeschlossenem, noch innerhalb der Calyptra *C* befindlichem Sporogon. *J* Hau-storialkragen, *b* Blatt außen am Marsupium.

circumstant, quae post perianthii formationem et incrementum eodem in calycem attoluntur modo ac pistillia sterilia in calyptram. Quarum extimae sistunt illa „3 folia et ampigastrium involucralia interna minutissima“ Mittenii, quae facile praetervidentur et perianthio tantummodo apressa dicuntur, quamquam revera ei accreta sunt; squamulae intimae altius in perianthium attoluntur et ex parte apicem perianthii obvelant, quia eum superant; in perianthiis juvenilibus hae squamae accretae purpurascens sunt, postea magis decolores finnt.“

Stephani¹⁾ gelangt zu folgender Darstellung: „If thin longitudinal sections of a well-developed perianth of *Isotachis* are made, we find them to consist of several layers of cells; the innermost layer, which is shorter, can be traced down to the base, and runs out into a variable number of free laciniae. The outer layer formes what we heretofore have been used to call the perianth; it is longer than the internal layer, the apex of which is perfectly hidden and cannot be seen from above; the apex of the socalled perianth is split into similar irregular laciniae, the outside smooth“ Er erwähnt *Nardia* und *Sarcoscyphus*

und folgert aus dieser Vergleichung, daß die innerste Zellschicht des „Perianths“ von *Isotachis* das eigentliche Perianth darstelle, die äußern Lagen „bracts“, die länger und mit dem Perianth verwachsen seien, wie dieser Verwachsungsprozeß vor sich gehen soll, wird nicht gesagt.

1) Colenso's New Zealand Hepaticae, Linnean society's journ, botany 1892, Vol. XIX, pag. 279.

Zunächst sei der anatomische Bau besprochen, weil er ja das augenfälligste Unterscheidungsmerkmal gegenüber den sonst aus einer Zellschicht bestehenden Lebermoosperianthien¹⁾ darstellt, während die „Hülle“ von *Isotachis*, wie sie mit einer neutralen Bezeichnung zunächst heißen mag, mehrschichtig ist. Die Zahl der Zellschichten ist im unteren Teil der langzylindrischen nach oben etwas verschmälerten Hülle größer als im oberen, während sie im letzteren nur 3 beträgt, steigt sie unten auf 5–6 (Fig. 109). Charakteristisch ist nun vor allem, daß die mittleren Zellen der Hülle stark verdickte Zellwände haben, während die äußere und innere Zellschicht dünnwandig bleiben, im oberen Teile, wo nur wenig Zellschichten vorhanden sind, sind auch die Wände der innersten Lage mehr verdickt. Die verdickten Zellwände pflegen auch gelblich gefärbt zu sein und

der ganze Bau erinnert auffallend an den der „Beutel“ verschiedener geokalyceer Jungermannen²⁾. Tatsächlich ist auch die Hülle, wie sich aus dem folgenden ergeben wird, nichts anderes als ein nicht in den Boden eindringender Beutel. Daß die Verdickung der Zellwände und

die Mehrschichtigkeit der Hülle dem innerhalb der Hülle

heranreifenden Sporogon Schutz (gegen Austrocknung usw.) in höherem Grade gewährt, als ein einschichtiges Perianth, bedarf keiner weiteren Betonung, das Sporogon reift ja innerhalb einer doppelten Umhüllung vollständig heran und gelangt erst durch die Streckung des

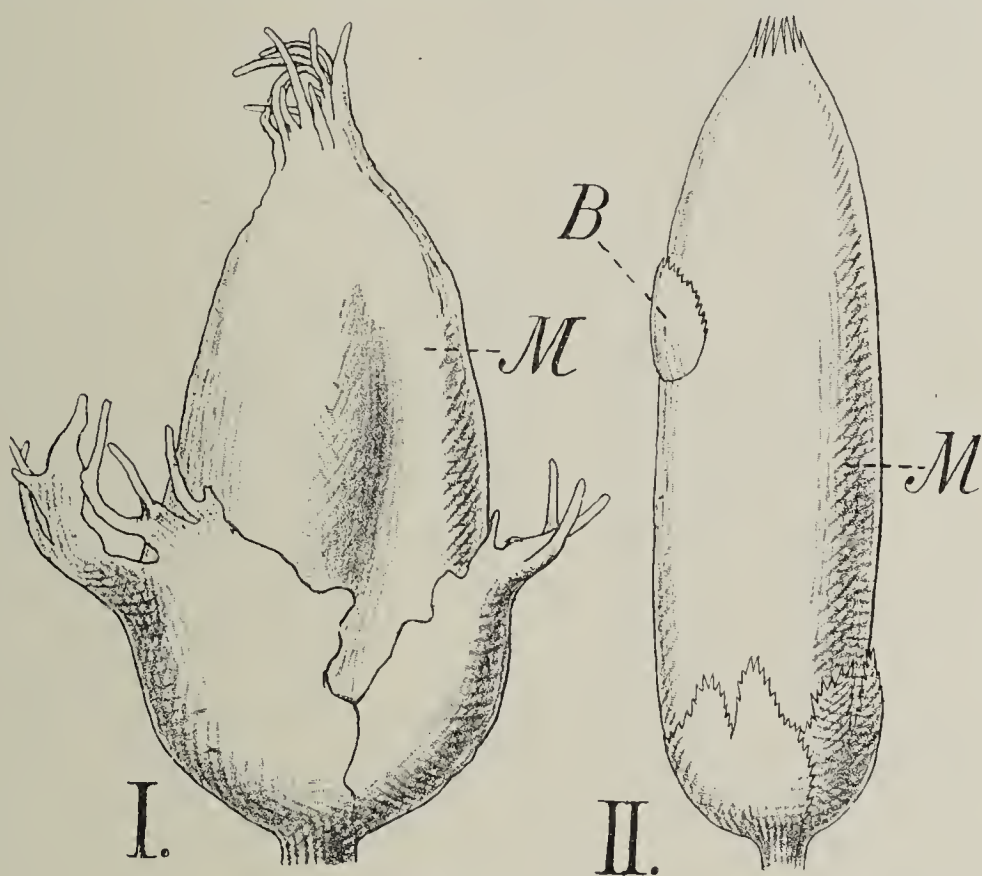


Fig. 103. I. *Isotachis montana*, das jüngste der bei dieser Art aufgefundenen Marsupien (*M*), ca. 35fach vergr. II. (Schwächer vergr. als I) *Isotachis armata* mit einem Blatte (*B*) auf der Außenseite.

1) An der Basis sind sie nicht selten 2–3 Zellagen dick, bei einigen *Cephalozia*-Arten auch weiter oben. Es ist nicht bekannt, wie diese Struktur zustande kommt. Ebenso wie die einschichtig angelegten Blätter mancher Lebermoose durch perikline Teilungen an der Basis mehrschichtig werden, kann dies natürlich auch bei dem Perigon eintreten.

2) Bei *Isot. armata* zeigt die zweite Zellschicht des Beutels von außen die verdickten Zellmembranen oft dunkel gefärbt.

Stieles nach außen. An der Basis befindet sich ein „Involucellum“ (I Fig. 102), d. h. eine kragenförmige Wucherung des Sporogonfußes, wie sie bei Marsupiferen so häufig ist.

Ehe auf die Deutung der Hülle näher eingegangen wird, ist zunächst noch ihre Gestaltung zu besprechen. Sie umschließt zunächst innen eine lange, ziemlich zarte Calyptra, welche oben einschichtig¹⁾, unten mehrschichtig ist und, wie Gottsche hervorhob, abortierte Archegonien in ihrem unteren Teile trägt, ein Beweis dafür, daß der untere Teil der Calyptra eine Stengelcalyptra darstellt.

An ihrer Basis ist die Hülle außen umgeben von einigen ihr anliegenden Blättern (Fig. 103), sie sind aber nicht (oder doch nur ausnahmsweise) mit der Hülle verwachsen, wie Gottsche annahm. Es kommen aber zarte Blättchen auch auf der Außenseite des Perianths vor. Bei *Isotachis montana* sah ich solche allerdings nicht, wohl aber bei *I. armata* (Fig. 102 *b*, 103 II *B*) (gesammelt am Pangerango in Java). Hier findet sich, meist im oberen Drittel der Hülle, auf der Außenseite ein sehr zartes, dünnes Blättchen in variabler Höhe, bei manchen Perianthien steht es so hoch oben, daß es nicht als der Außenfläche des Perianths angehörig hervortritt. Um den Verdacht, daß es sich nur um ein abgerissenes, der Hülle anliegendes Blättchen handle, zu beseitigen, untersuchte ich seine Insertion genau und stellte zweifellos fest, daß es auf der Außenseite der Hülle entspringt. Für die Deutung der Hülle ist diese Tatsache von Wichtigkeit. Ganz ähnlich findet man ein Blatt auch gelegentlich auf der Außenseite des „Sackes“ von *Calypogeia Trichomanes* inseriert (vgl. die bekannte Hofmeistersche Abbildung, Tafel V, Fig. 6 und 8 in Ber. der Kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch 1854). Besonders eigentümlich ist die Spitze der Hülle. Hier finden sich einige zarte, nach Gottsche ursprünglich purpurn gefärbte Blättchen, welche bei den von mir untersuchten Perianthien alle schon entfärbt waren. Sie überdecken den Eingang der Hülle und zwar stehen sie einerseits auf der Außenseite, andererseits auch auf der Innenfläche der Hülle, wie auch aus dem Fig. 104 II abgebildeten Querschnitt durch die Spitze einer Hülle hervorgeht. Man sieht dies besonders deutlich auf der Länge nach aufgeschlitzten, von innen betrachteten Hüllen, wie schon Gottsche hervorhebt. Es zeigt sich dann, daß kleine Zellflächen auf der Innenseite der Hülle entspringen, teilweise als annähernd vertikal verlaufende Lamellen, welche sich auch (Fig. 105) auf den Beginn des mehrschichtigen Teiles der Hülle er-

1) Offenbar hat hier das heranreifende Sporogon eine Anzahl Zellen zusammengedrückt. Bei *I. armata* war die Calyptra in ihrem unteren Teil 7 Zellschichten dick.

strecken. Außerdem entspringen der Innenseite der Hülle, wie namentlich bei *I. armata* (aber auch bei anderen Arten) festgestellt wurde, Schleimpapillen, die auf einem ein- oder mehrzelligen Stiele sitzen (Fig. 106). Auch der zur Stengelcalyptra werdende Gewebeteil trägt solche. Im oberen Teil der Hülle sieht man nach abwärts gerichtete, an ihrer Spitze mit einer Schleimpapille versehene Zellreihen. Das sind offenbar Übergänge zu den an der Innenseite des oberen Teils der Hülle entspringenden Lamellen, die wir als weiterentwickelte Schleimpapillen betrachten können. Auch diese Schleimpapillen finden sich im „Beutel“ der meisten marsupialen Lebermoose, dort aber meist in größerer Anzahl. „Blüten“ traf ich bei *I. montana* nicht an, wohl aber bei *I. inflata* (Herbarmaterial). Ein Querschnitt durch den basalen Teil einer Blüte zeigt, daß die Archegoniengruppe umgeben ist von einer geschlossenen Hülle, die wir wohl als Perianth bezeichnen können. Sie weicht allerdings von der sonst üblichen Form der Perianthien dadurch ab, daß sie im oberen Teil drei freie Flächen zeigt, der Rand der dem Perianth angrenzenden Perichätialblätter steht teilweise mit der Basis des erstern in Verbindung (Fig. 104, I).

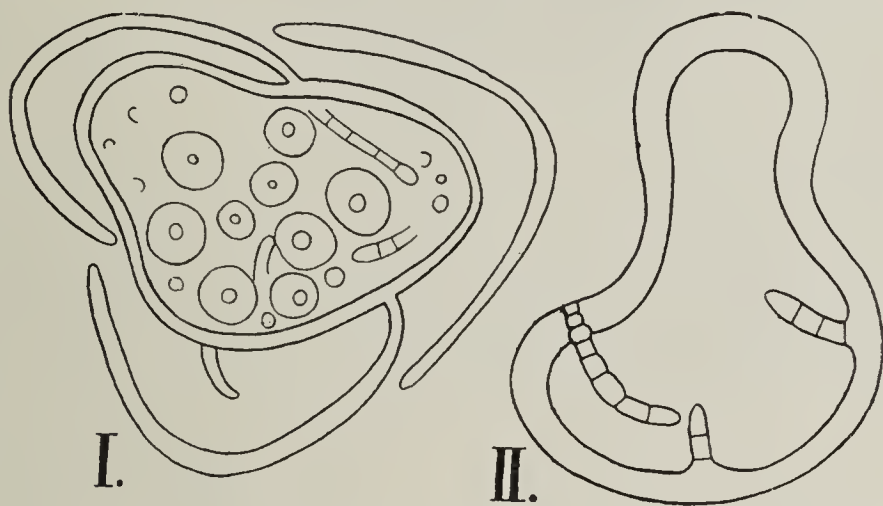


Fig. 104. I. *Isotachis inflata*, Querschnitt durch eine weibliche Blüte. II. *Isotachis armata*, Querschnitt durch den oberen Teil eines Marsupiums.

Innerhalb dieser Hülle befinden sich eine Anzahl kleinerer Zellflächen, die wenigstens zum Teil als weiterentwickelte Schleimpapillen zu betrachten sind. Ein Längsschnitt zeigt, daß die Archegoniengruppe auf einer terminalen Erhebung sich befindet (Fig. 107, I), welche später zur Sproßcalyptra wird. Die Enden der Archegonien sind umgeben von den haarförmigen Fortsätzen der Hüllblätter, welche eine Schwammwirkung auf Wassertropfen ausüben, auch die freien Teile des Perianths nehmen an dieser Funktion teil. Zwischenstadien zwischen der „Blüte“ und den oben beschriebenen Stadien lagen nur bei *I. armata* vor. Es sind eigentlich nur zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder es wächst das Perianth wie gewöhnlich nach der Befruchtung interkalar heran und wird durch perikline Teilungen mehrschichtig, oder es wird das Perianth mitsamt den es zunächst umgebenden Blättern und den an seiner Basis stehenden Schuppen durch eine wallförmige Wucherung der Sproßachse emporgehoben. Erstere Möglichkeit erscheint

schon durch das Vorkommen von Blättern auf der Außenseite der „Hülle“ ausgeschlossen, wenn wir die zweite annehmen, ist dieses Vorkommen dagegen leicht verständlich. In Fig. 107 ist die dieser Annahme nach auswachsende Zone der Sproßachse punktiert. Einige Prä-



Fig. 105. *Isotachis montana*. Oberer Teil eines aufgeschlitzten Marsupiums von innen.

parate von *I. armata* zeigten denn auch, daß tatsächlich der Vorgang in der angegebenen Weise sich abspielt (vgl. Fig. 107, II). Daraus ergibt sich ferner, daß Stephanis Ansicht, das Perigon kleide den Beutel

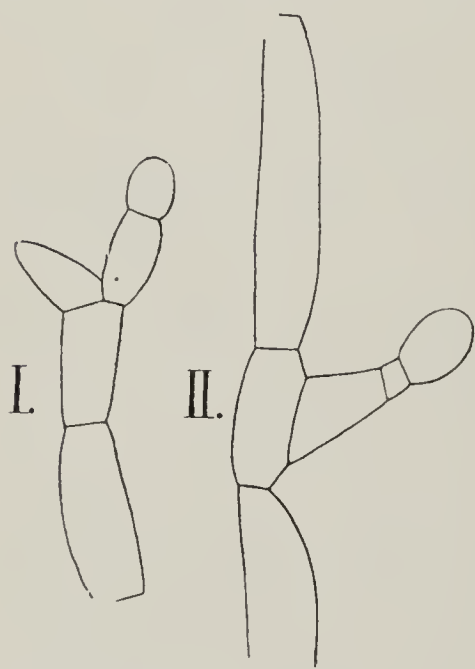


Fig. 106. Schleimpapillen auf Stielen an der Innenfläche des Marsupiums von *Isotachis armata*; bei II noch drei Zellen der Innenfläche im Längsschnitt.

innen aus nicht haltbar ist, es wird ja das Perigon selbst auf einem Ringwall emporgehoben, der interkalar wachsend allmählich seine definitive Größe erreicht. Auch läßt sich nicht nachweisen, daß die innerste Zellschicht der Hülle eine besondere Endigung hat, die sie als ein dem Perianth entsprechendes Gebilde erkennen ließe. Wie sollte ferner die „Verwachsung“ dieses Perianths mit den Schuppen vor sich gehen? Die ganze Konstruktion geht aus von dem Wunsche, eine Übereinstimmung mit der Perigonbildung anderer folioser Lebermoose herbeizuführen. *Isotachis* aber hat nur anfangs ein Perigon, später wird dies vertreten durch einen Beutel, d. h. nach

der Befruchtung erhebt sich ein aus mehreren Zellschichten bestehender Ringwall des Sproßachsengewebes unterhalb der Archegoniengruppe und bildet durch interkalares Wachstum die Hülle. Diese hebt dabei die die

Archegonien umstehenden zarten Schuppen mit empor, einige werden auf die Innenseite des Ringwalls gleich anfangs verschoben, es ist klar, daß auch auf der Außenseite dabei gelegentlich ein Blättchen stehen kann, wenn auch seine Insertion in die Hebungszone einbezogen wird; je nachdem eine Streckung des Teils der Hülle zwischen diesem Blättchen und den an der Spitze stehenden erfolgt oder nicht, treffen wir es dann auf der Außenseite oder weiter oben an. Von einer „Verwachsung“ ist also keine Rede, es ist vielmehr, wie schon erwähnt, derselbe Vorgang wie bei der Beutelbildung. Auch der Teil der Sproßachse, welcher unterhalb des befruchteten Archegoniums und innerhalb der oben erwähnten



Fig. 107. Längsschnitt durch eine Blüte von *Isotachis armata*. Die Zone des Sproßgewebes, welche ringförmig auswachsen wird, ist punktiert. II. Ältere Blüte im Längsschnitt, das Marsupium ist schon angelegt.

Ringzone liegt, wächst nach der Befruchtung heran (Fig. 109), aber viel weniger beträchtlich als der periphere, die Hülle bildende. Der Embryo bohrt sich in das herangewachsene Stengelgewebe ein und letzteres bildet so die Stengelcalyptra, die aber nicht so lang ist, wie die aus dem Archegoniumbauche hervorgegangene.

Der Vorgang ist von der Perigonbildung nicht prinzipiell unterschieden. Auch bei letzterer werden ja die Blätter auf gemeinsam wachsender Zone emporgehoben. Aber hier handelt es sich, ebenso wie bei der Entstehung der sympetalen Korolle, deutlich um eine Ausdehnung der Blattbildung auf eine die Sproßachse umfassende Zone, wie ja auch bei manchen vegetativen Lebermoosprossen eine „Ver-

wachung“ von je drei Blättern eines Blattzyklus stattfindet. Bei der Beutelbildung aber greift die Sproßachse in viel weiter gehendem Maße ein, wir können diesen Vorgang vergleichen mit dem der Bildung des unterständigen Fruchtknotens, oder für *Isotachis* richtiger gesagt mit dem der Bildung perigynen Blüten. Auch bei diesen hat ja die frühere Morphologie eine „Verwachsung“ von Blumenblättern und Staubblättern mit den Kelchblättern angenommen, eine Annahme, die über den Wachstumsvorgang, der dabei stattfindet, ein unzutreffendes Bild gab.

So unerwartet auch die Einreihung von *Isotachis* in die Marsupiferen sein mag, so unzweifelhaft ist doch die Notwendigkeit dazu.

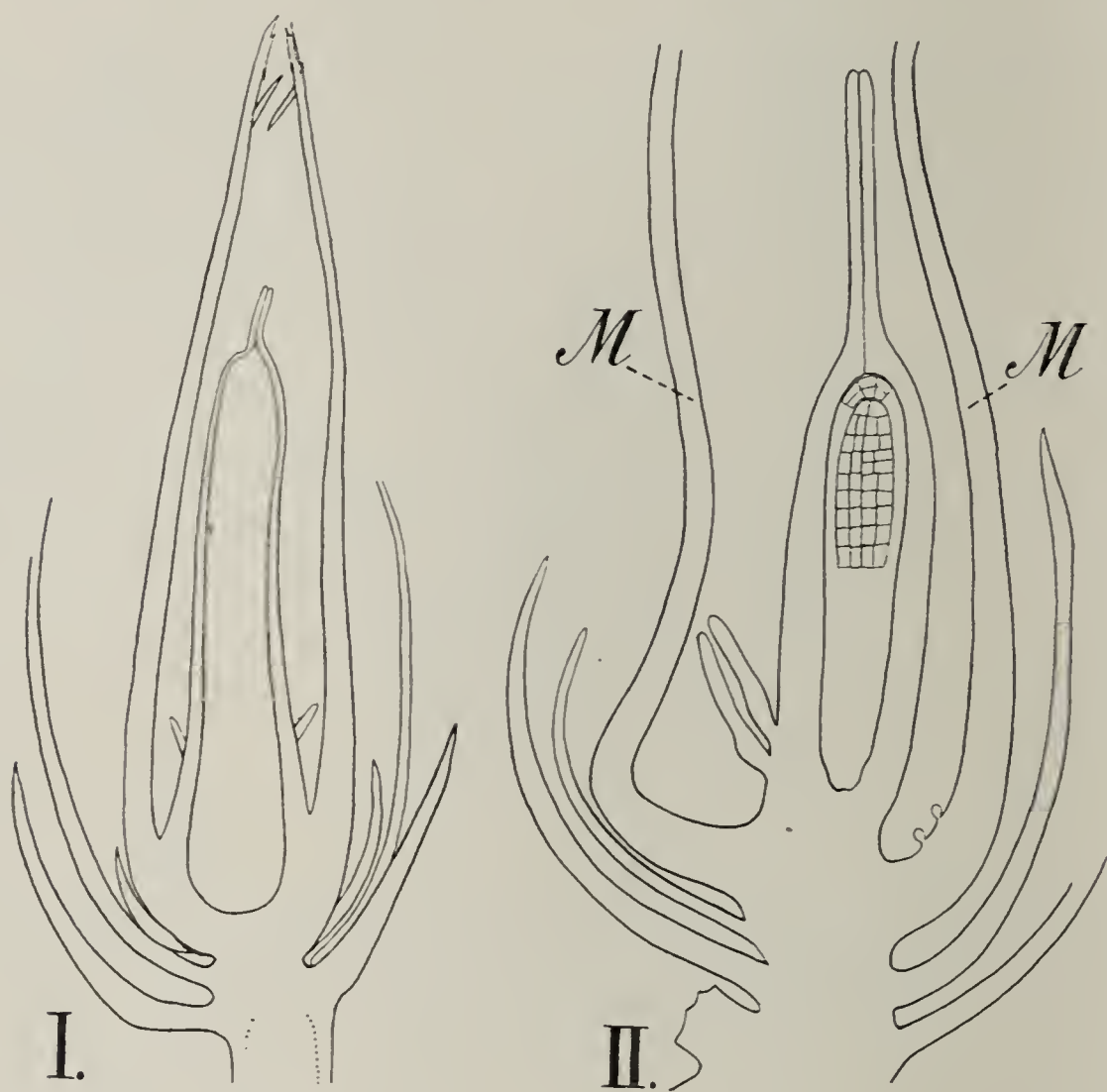


Fig. 108. *Isotachis montana*. Längsschnitt durch ein Marsupium. II. *Isotachis armata*. Längsschnitt durch den unteren Teil eines Marsupiums, stärker vergr.

In *Isotachis* lernten wir einen Fall von Marsupienbildung kennen, der dadurch ausgezeichnet ist, daß die das befruchtete Archegonium umschließende Röhre die Fortsetzung der Sproßachse bildet, weshalb sie eben bisher für ein Perianth gehalten wurde. Bei der Mehrzahl der marsupiferen Jungermanniaceen, von denen im Folgenden einige besprochen werden sollen, ist dies, wie schon erwähnt, nicht der Fall: der Beutel bildet mit der Längsachse des Stämmchens einen Winkel

von etwa 90° und dringt in den Boden ein, ein Umstand, der zu der Bezeichnung „Geokalyceen“ Veranlassung gegeben hat.

Hier möchte ich vor allem betonen (was bisher, auch in der „Organographie“, nicht geschehen ist), daß die erste Voraussetzung für diese Bildung die ist, daß die Archegoniengruppe auf die Oberseite der Sproßachse verschoben, mithin die Blüte, ebenso wie bei *Gymnanthe dorsiventral* wird¹⁾. Damit ist die Möglichkeit der von der Sproßachse abweichenden Entwicklungsrichtung des Marsupiums gegeben. Die Archegoniengruppe wird von dem Gewebe der Sproßachse umwallt, das so angelegte Marsupium hat einen längere Zeit funktionierenden

Zellbildungsherd an seiner Basis und senkt sich wahrscheinlich infolge von positivem Geotropismus in den Boden. Daß je nach der Lage der Zone der Sproßachse, welche die Umwallung ausführt, auf der Außenseite des Marsupiums Blätter vorhanden sein können oder nicht, daß aber das Marsupium selbst keinen blattbildenden Vegetationspunkt besetzt, wie Schiffner angenommen hatte, wurde früher (Organographie pag. 315) ausgeführt, und eine neuerdings erschienene Abhandlung von

Douin²⁾, welcher die früheren Arbeiten über den Gegenstand (von Gottsche und Hoffmeister) wohl kaum verglichen hat, bestätigt diese Auffassung, während der Verf. (a. a. O., pag. 105) behauptet „Les botanistes qui l'ont étudiée jusqu'ici (Gottsche, Hoffmeister³⁾) ne me paraissent pas avoir bien observé le phénomène, et les auteurs actuels ont copié leurs erreurs“. Daß letzteres nicht richtig ist — der Irrtum, auf den sich Douin stützt, rührt nicht von Gottsche und Hoffmeister, sondern von Schiffner her — zeigt das Zitat aus der Organographie, welche Douin unbekannt geblieben ist. Ich habe die Entwicklungsgeschichte von *Calypogeia trichomanis* nicht untersucht, aber

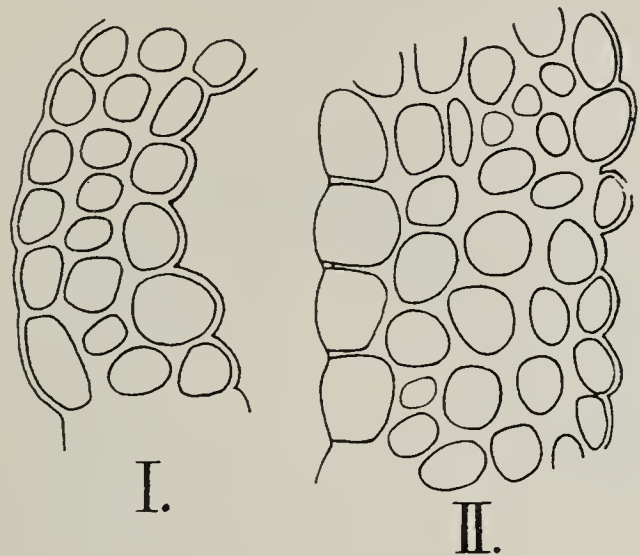


Fig. 109. Querschnitte durch den oberen (I) und den unteren (II) Teil eines Marsupiums von *I. montana*. Bei I ist die Innenseite nach rechts, bei II nach links gekehrt.

1) Vgl. betr. der Übereinstimmung beider die Bemerkung am Schlusse der Schilderung von *Balantiopsis* (pag. 152).

2) Douin, *Cincinnulus trichomanis*, *Revue bryologique* 1904, pag. 105.

3) Sic! Daß einzelne Figuren Gottsches nicht ganz der Wirklichkeit entsprechen, ist zweifellos, aber auch nicht zu verwundern, da seine Untersuchungen schon sehr weit zurückliegen.

schon aus den bisherigen Untersuchungen geht hervor, daß die Entwicklung der Marsupien dieser Art so verlaufen wird, wie es in Fig. 110 schematisch dargestellt wird. Die Archegonien stehen auf einem kurzen ventralen Seitenzweig der Hauptachse. Nach der Befruchtung tritt ein starkes, aber ungleichseitiges Wachstum dieses Seitenzweiges ein. Die Blätter 1, 2, 3 bleiben an ihrer Stelle, rücken aber durch Streckung des zwischen ihnen und den Archegonien befindlichen Gewebes der Oberseite der Sproßachse von diesen bedeutend ab, die Archegonien werden nach oben verschoben und kommen auf den Grund eines zunächst ungleichseitigen Bechers zu liegen, an dessen Grunde ein Herd lebhafter Zellteilung ist, wie ich früher (Organographie a. a. O.) schon hervorhob; ob

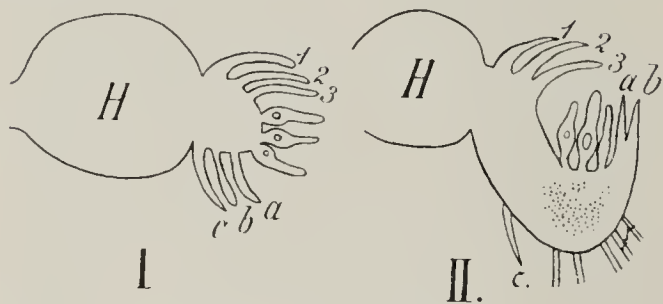


Fig. 110. Schema für die Entwicklung des Beutels von *Calypogeia trichomanis*. *H* Hauptsproß, an welchem der weibliche Kurztrieb sitzt (in mehr ventraler Stellung, als dies in der Figur gezeichnet ist).

von den Blättern *a b c* alle auf die Mündung des Marsupiums kommen oder, wie im Schema angenommen, nur *a* und *b*, während *c* irgendwo auf der Becherwand inseriert ist, hängt von der Verteilung der Streckungszone, wie bei *Isotachis*, ab.

Wenn Douin behauptet, daß, wenn kein Archegonium befruchtet werde, „le rameau latéral se continue en rameau ordinaire“, so ist das wohl nur auf seine Unkenntnis der entwicklungsgeschichtlichen Literatur zurückzuführen. Es ist von vornherein anzunehmen, daß auch hier, wie bei *Tylimanthus*, *Calypogeia ericetorum*¹⁾ u. a., die Fortsetzung des fertilen Sprosses durch einen Seitensproß erfolgt.

Die Entwicklungsgeschichte der Marsupien, welche am Ende eines Hauptsprosses entstehen, ist noch nicht untersucht, auch in meinem Materiale fanden sich keine dazu geeigneten Stadien. Indes ist anzunehmen, daß sie sich in keinem wesentlichen Punkte von der für die ventralen Seitensprosse von *Calypogeia trichomanis* oben skizzierten unterscheidet. Die eine Hälfte der Innenseite des Beutels bildet also die Verlängerung der Stammoberfläche, die andere gehört einem ventral am Stammscheitel entstandenen Halbringwall an, auf welchem ein Teil der Blätter, welche die Archegoniengruppe umstanden, emporgehoben worden ist.

1) Vgl. Leitgeb, Die Stellung der Fruchtsäcke bei den geokalyceen Jungermannien. Sitzungsber. der k.k. Akad. der Wissensch. in Wien 1881, Bd. LXXXIII, 1. Abteil.

Balantiopsis diplophylla (und verwandte Arten).

In derselben feuchten Schlucht in Neuseeland (bei Brunner), in welcher ich *Tylimanthus saccatus* sammelte, wuchs auch *Balantiopsis diplophylla* in größerer Menge, ein Lebermoos, welches sehr auffällt durch die Purpurfarbe seiner mit langen, aber freiabstehenden Rhizoiden besetzten Beutel. Hier sind diese von Anfang an hohl. Es wurden in dem Beutelgewebe und auch in dem Beutel selbst an dem Alkoholmaterial oft Sphärite beobachtet, die den bekannten Inulin-Sphäriten gleichen und wie diese in warmem Wasser löslich sind. Es handelt sich wohl um ein im Zellsaft gelöstes Kohlehydrat, welches den heran-

wachsenden Embryonen zur Nahrung dient; es ist bei neuseeländischen Jungermanniaceen sehr weit verbreitet und tritt auch bei *Lethocolea* und *Acrobolbus* in den Beuteln resp. im Sporogonfuß in großer Menge auf. Der Eingang in den Beutel ist durch eigenartige Blattbildungen geschützt.

Berggren unterscheidet *folia subinvolutalia* — d. h. die dem

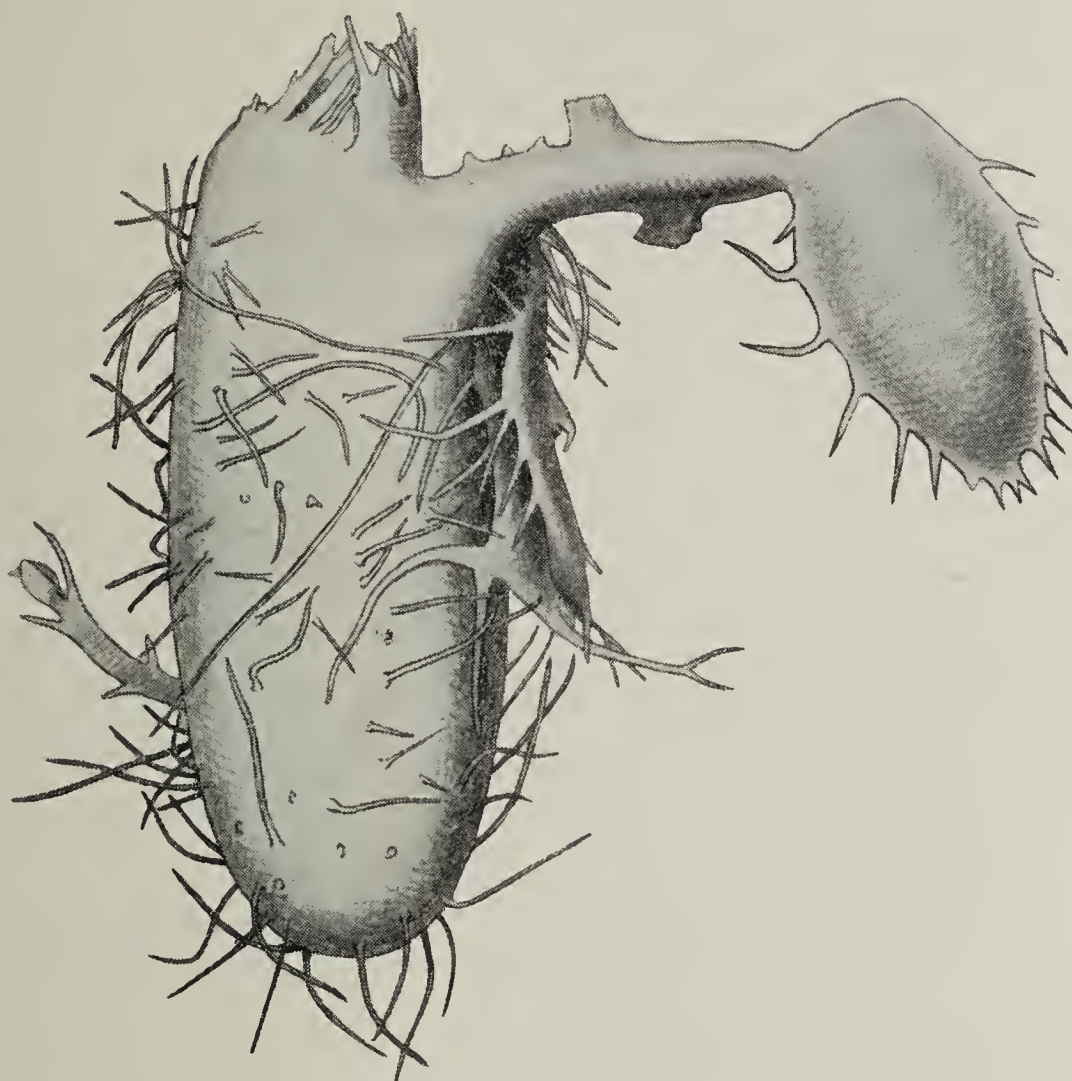


Fig. 111. *Balantiopsis diplophylla*. Marsupium ca. 19 mal vergr. An der Aussenseite des Marsupiums entspringt ein Adventivproß. Rechts ein Stück des Stämmchens (Blätter fast ganz entfernt), dessen Endigung der Beutel darstellt.

Beutel nächststehenden Stengelblätter, welche größer sind als die übrigen, und eine weniger ausgesprochene Größenverschiedenheit zwischen Ober- und Unterlappen zeigen, sie legen sich flach über den Beutel her — und *folia involutalia*. Diese stehen am Eingang des Beutels steil aufgerichtet und kegelförmig zusammenneigend (Fig. 111), sie verhindern offenbar ein Eindringen von Wasser in den Beutel, während sie ursprünglich, vor der Beutelbildung, durch ihre Zerteilung

in feine Zipfel geeignet sind, spermatozoidhaltige Wassertropfen festzuhalten und den zwischen ihnen stehenden Archegonien zuzuführen. Diese können damit um so leichter in Berührung kommen, als sie sehr lange Hälse haben. Es scheint die Befruchtung auch regelmäßig stattzufinden, da zahlreiche Beutel, aber keine sterilgebliebenen Archegonienstände angetroffen wurden. Daß man gelegentlich Blätter an der Außenseite (Fig. 111 rechts) und auch im oberen Teil der Innenseite des Beutels antrifft, kann nach dem, was oben über die Entwicklungsgeschichte auch an *Isotachis* ausgeführt wurde, nicht befremden; in einem Falle hatte sich auch ein schwächtiger Seitensproß resp. Adventivsproß auf der Außenseite eines Beutels entwickelt (Fig. 111). Die Zellen mit purpurrot gefärbten Wänden (auch die Spitze des den Beutel abschließenden Blattschopfes zeigt diese Färbung) haben eine eigentümliche, netzartige Verdickung speziell der Außenwand. Immerhin aber ist diese Verdickung ganz unbedeutend gegenüber der in den Marsupien von *Acrobolbus* und *Lethocolea* unten zu schildernden, was mit dem ständig feuchten Standort zusammenhängen dürfte. An älteren Beuteln lösen sich die äußeren Zellen wie die von *Tylimanthus* teilweise ab. Wenn Berggren a. a. O. sagt: „the marsupium is quite smooth inside without any protuberances as in some of the other *Geocalyceae*“, so trifft dies nicht ganz zu¹⁾. Denn gelegentlich, wenngleich selten, trifft man Protuberanzen, welche Schleimpapillen tragen — eine Tatsache, die des Vergleichs mit andern Marsupiferen halber nicht ohne Interesse ist. Die Archegonien stehen auf dem Grunde des Beutels. Es wird nur eines gewöhnlich befruchtet, nur einmal traf ich ein zweites, dessen Embryo aber offenbar stehen geblieben war.

Wie die Figuren 112 und 113 zeigen, bohrt sich der Embryo in den unteren, dickeren Teil des Beutels ein und werden die sterilen Archegonien auf die „Calyptra“ emporgehoben. Die Entwicklung des kragenförmigen Auswuchses aus der Sporogonbasis ließ sich hier deutlich verfolgen; es reicht aber dieser (am Rande gezackte) Auswuchs viel weniger weit hinauf als bei *Tylimanthus*, nämlich nur etwa bis zu der Stelle, wo die „Calyptra“ an die Beutelwand ansetzt (Fig. 113, rechts). Wenn wir bedenken, daß einerseits auch bei *Tylimanthus* die Archegonien in einer Vertiefung der Oberseite stehen, welche durch eine ringförmige Erhebung der Sproßachse zustande kommt (vgl. die Ab-

1) Eben sowenig freilich die Angabe Schiffners (a. a. O., pag. 111) „Fruchtifikation . . . einen herabhängenden Sack darstellend, wie bei *Tylimanthus*, der am Rande von zweispaltigen Schuppenblättern gekrönt und im Innern von solchen ausgekleidet ist (Sperrung von mir. G.)

bildung Fig. 210, III in Organographie II, pag. 316), andererseits bei Balantiopsis der Fuß des Embryos sich in den unteren verdickten Teil¹⁾ des Beutels einbohrt, so sehen wir, daß zwischen den beiden Arten von Marsupien, welche wir nach der Entwicklungsgeschichte unterschieden haben, doch keine prinzipiellen Differenzen bestehen. Durch verhältnismäßig nicht sehr bedeutende Verschiebungen in der Wachstumsintensität bestimmter Zonen kann man eine Form in die andere überführen. In beiden Fällen dient der Beutel einerseits als Verstärkung des Schutzes für den heranwachsenden Embryo, andererseits zur vorläufigen Aufspeicherung von Reservestoffen für diesen.

Fig. 112.

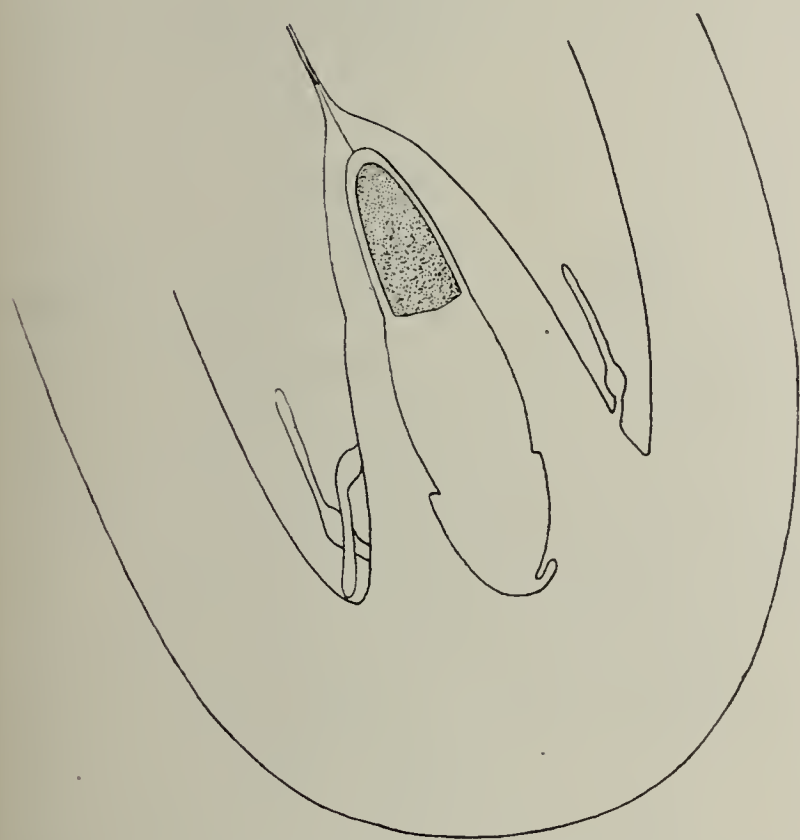


Fig. 113.

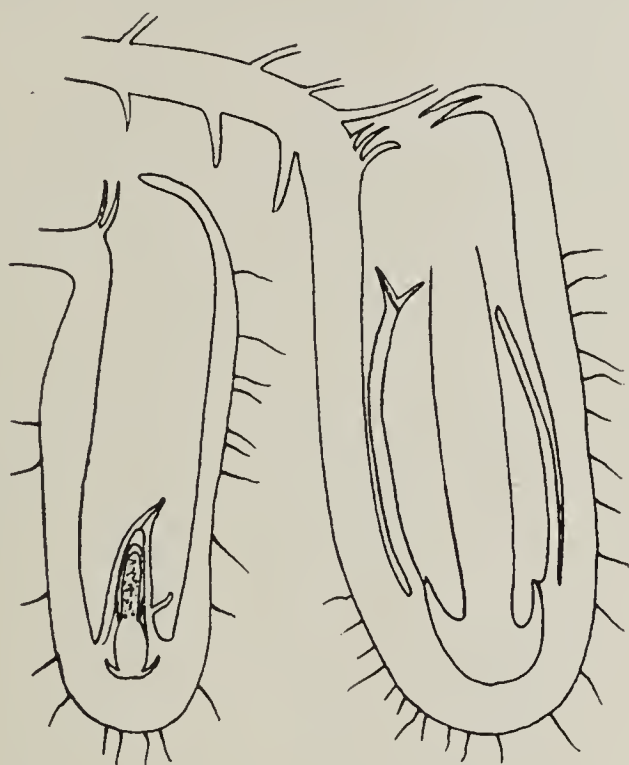


Fig. 112. *Balantiopsis diplophylla*. Längsschnitt durch den unteren Teil eines Beutels mit befruchtetem Archegonium.

Fig. 113. *Balantiopsis diplophylla*. Marsupienlängsschnitte, links durch Beutel mit Embryo, welcher etwas älter ist, als der in Fig. 112 abgebildete, rechts Längsschnitt durch einen Beutel, aus welchem das Sporogon schon herausgetreten ist, nur die Stielbasis und der Fuß stecken noch im Beutel, in welchem auch die seitlich durchbrochene Calyptra deutlich erkennbar ist.

Eine Besprechung verdient noch die Blattbildung. Bekanntlich gehört *Balantiopsis* zu denjenigen Lebermoosen, bei welchen der Blattoberlappen bedeutend kleiner ist, als der Unterlappen. Die Insertion des letzteren am Stämmchen ist eine eigentümliche, sie ist nicht gerade, sondern bildet, wie die Seitenansicht in Fig. 114, I, links zeigt, einen nach hinten offenen Bogen. Die Insertion des Oberlappens ist seiner Größe entsprechend eine viel kleinere, als die des Unterlappens. Auch hier hängt die

1) Umfangreicher als bei *Balantiopsis* ist dieser bei *Saccogyna*.

Größendifferenz des Blattes mit der Gesamtsymmetrie des ganzen Sprosses zusammen. Zwar ist die Oberseite als Ganzes gegen die Unterseite gefördert, aber in der Oberseite selbst sind es die unteren Teile der Flanken, welche stärker entwickelt sind, als die oberen. Der hier inserierte Teil des Blattes ist denn auch der größere, weil besser ernährte, auch die Zellen werden hier größer. Es tritt dies auch auf dem Querschnitt durch eine Stammspitze (Fig. 113) hervor. Ursprünglich sind die beiden Blattlappen gleich groß und gleich inseriert. Die Lagenveränderung, welche der Oberlappen erfährt, ist eine verhältnis-



Fig. 114. *Balantiopsis (aequiloba?)*. Blatinseration der Seitenblätter auf einer abgerollt gedachten Stammoberfläche rechts und in Seitenansicht des Stämmchens links.

mäßig unbedeutende, es wird sein unterer Rand gehoben, so daß seine Fläche annähernd horizontal steht. Auch der Unterlappen wird so verschoben, daß seine Fläche, welche ursprünglich annähernd vertikal stand, bogenförmig gekrümmt erscheint, die beiden Teile des Bogens stehen schließlich zwar nicht ganz horizontal, aber bilden mit der Vertikalen doch nur einen Winkel von etwa 30° . Dies geschieht durch stärkeres Wachstum der unteren Hälfte der Segmentoberfläche. Die Asymmetrie des Blattes ist auch hier bedingt durch das Verhalten der Sproßachse, welche

die Blätter trägt. Die foliosen Lebermoose lösen das Problem, die Blattfläche ihrer Seitenblätter möglichst rechtwinklig zum Lichteinfall zu stellen, auf verschiedene Weise entweder dadurch, daß das ganze Blatt in eine mehr oder minder horizontale Lage verschoben wird, oder dadurch, daß die beiden Blatthälften an ihrer Verbindungsstelle sozusagen zusammengefaltet werden (z. B. *Radula* u. a.), oder

dadurch, daß die beiden Blattlappen wie bei *Balantiopsis* frühzeitig der Hauptsache nach gesondert sich verhalten und der Unterlappen gebogen und durch entsprechendes Wachstum der Stammoberfläche annähernd in die Längsachse des Sprosses verschoben wird. Eine genauere Verfolgung des Vorganges würde hier zu weit führen.

Acrobolbus.

Im „Nationalpark“ bei Sydney fand ich ein Lebermoos, das Mittens *Gymnanthe unguiculata* nahe steht und wohl mit ihr identisch ist. Diese Form ist neuerdings als *Acrobolbus* abgetrennt worden. Mitten¹⁾ beschreibt seine Art folgendermaßen: „caule repente adscendente creberrime radiculoso, foliis imbricatis suborbiculatis, quadratisve inaequaliter sinuato-bilobis lobo dorsali minore bi-tri-spinoso ventrali subquadridentato,

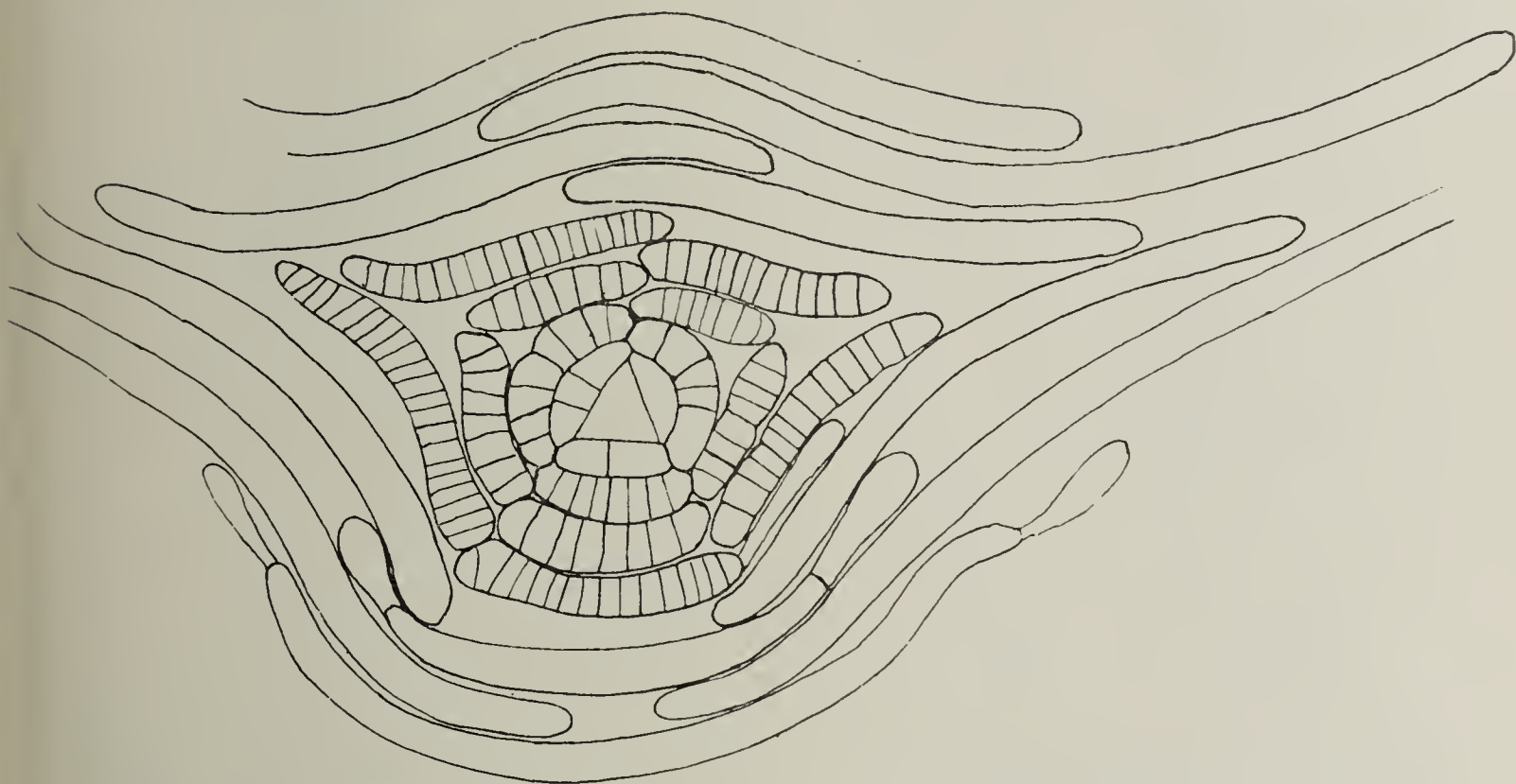


Fig. 113. *Balantiopsis diplophylla*. Querschnitt durch die Stammspitze.

amphigastriis minutis palmatis bifidisve spinoso dentatis.“ Eine eingehendere Beschreibung verdanken wir Berggren (a. a. O. p. 27), der hervorhebt: „this very rare species has hitherto not been found in any other country than in New-Zealand and only in a few localities there.“ Es dürfte also der Standort auf dem australischen Festland²⁾ auch pflanzengeographisch von einigem Interesse sein. Berggren hat offenbar schwächliche Pflanzen vor sich gehabt, da er den Beutel nur als 1 cm lang beschreibt.

Was die Amphigastrien anbelangt, so sagt Berggren: „I have not been able to find amphigastria in this species, and believe there

1) In Hooker, *Flora of New Zealand*, Bd. II, p. 144.

2) Auch in Westaustralien bei Perth sammelte ich ein mit dem hier besprochenen nahe verwandtes oder übereinstimmendes Lebermoos.

are none of them, but sometimes apparently stipule-formed emergences proceed from the fixing point of the ventral margin of the leaf, where bundles of rootlets originate.“ Dazu sei folgendes bemerkt: Amphigastrien waren bei den untersuchten Exemplaren stets vorhanden. Allerdings sind sie sehr klein und können der Beobachtung um so leichter entgehen, als sie in den älteren Stammteilen rechtwinklig von der Sproßachse absteigen. Ihre Ausbildung variiert. In Fig. 114, II ist ein zwei-

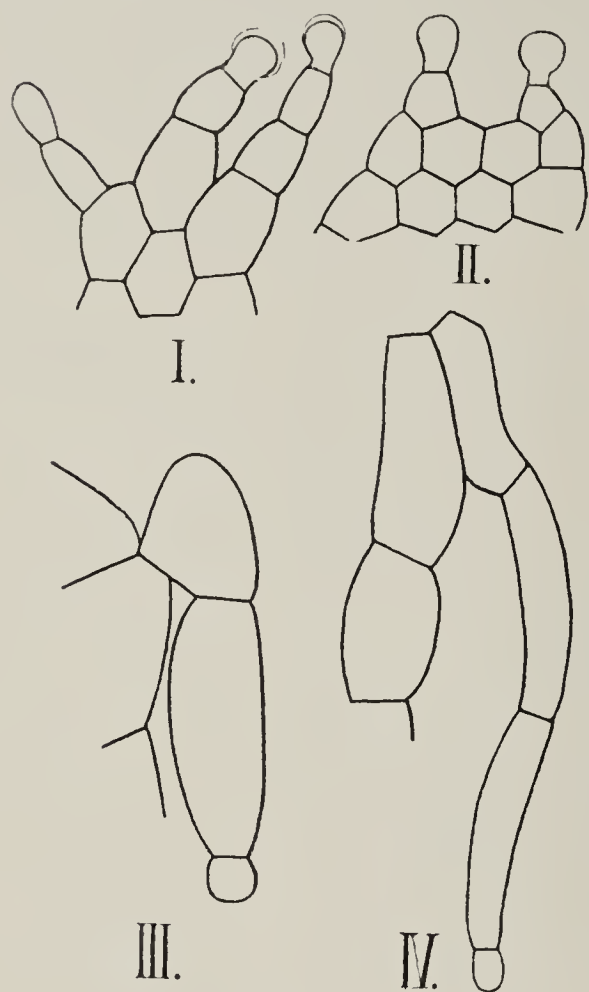


Fig. 114. *Acrobolbus unguiculatus*. I. u. II. Amphigastrien, III. u. IV. Schleimtragende Zellreihen aus der Innenfläche des Marsupiums entspringend.

lappiges abgebildet, das an den Spitzen (der nur durch je eine Zelle gebildeten Lappen) je eine Schleimpapille trägt, in Fig. 114, I die Spitze eines anderen, das in drei mit Schleimpapillen endigende ausgeht, bei andern ist die Zahl der Schleimpapillen eine größere. Die sehr langen und engen Rhizoiden (welche an der Spitze wie die vieler andern foliosen Lebermoose öfters durch Pilzinfektion kugelig angeschwollen sind) entspringen größtenteils auf der Außenseite des auf die Stämmchenunterseite hinabgreifenden Teiles der Seitenblätter, außerdem an der Basis der Amphigastrien und gelegentlich auch aus Zellen der Stammoberfläche zwischen den Blatinserktionen. Die Länge und Enge der Rhizoiden steht ebenso wie die Länge der Beutel und die Gestalt und Anwendung der Blätter (welche bedingt, daß sie schwammartig Wasser festhalten) mit dem nicht ständig feuchten Standort zusammen.

Die Pflanze gehört zu den merkwürdigsten Geokalyceen. Schon die Dimensionen der Beutel sind im Vergleich riesige, ich maß solche von $2\frac{1}{2}$ cm Länge! Sie sind ursprünglich zylindrisch und dringen, wie schon aus der Lage der Stämmchen hervorgeht, in den Boden ein (Fig. 115), der an manchen Stellen dicht von den Beuteln durchwachsen war. Später schwellen sie an der Spitze keulenförmig an, was durch das Wachstum des Embryos bedingt ist (Fig. 115, III). Die Säcke tragen lange Rhizoiden, sie sind von Anfang an hohl, tragen also die Archegoniengruppe an ihrer tiefsten Stelle. Wie bei *Calypogeia* sind die Archegonien auf einem Stiel inseriert, der sich später an der Bildung

der Calyptra beteiligt. Mit Calypogeia (vgl. Organographie, Fig. 209) stimmt auch überein, daß die Innenwand der Beutel besetzt ist mit keulenförmigen schleimabsondernden Papillen. Diese stehen auf Zellen oder Zellreihen, welche aus der Innenseite entspringen. Im untern Teile des Beutels sind die Zellreihen nach abwärts gekehrt (Fig. 114, III und IV) und verlaufen etwa parallel der Innenwand, im oberen Teil sind sie schief nach oben gerichtet.

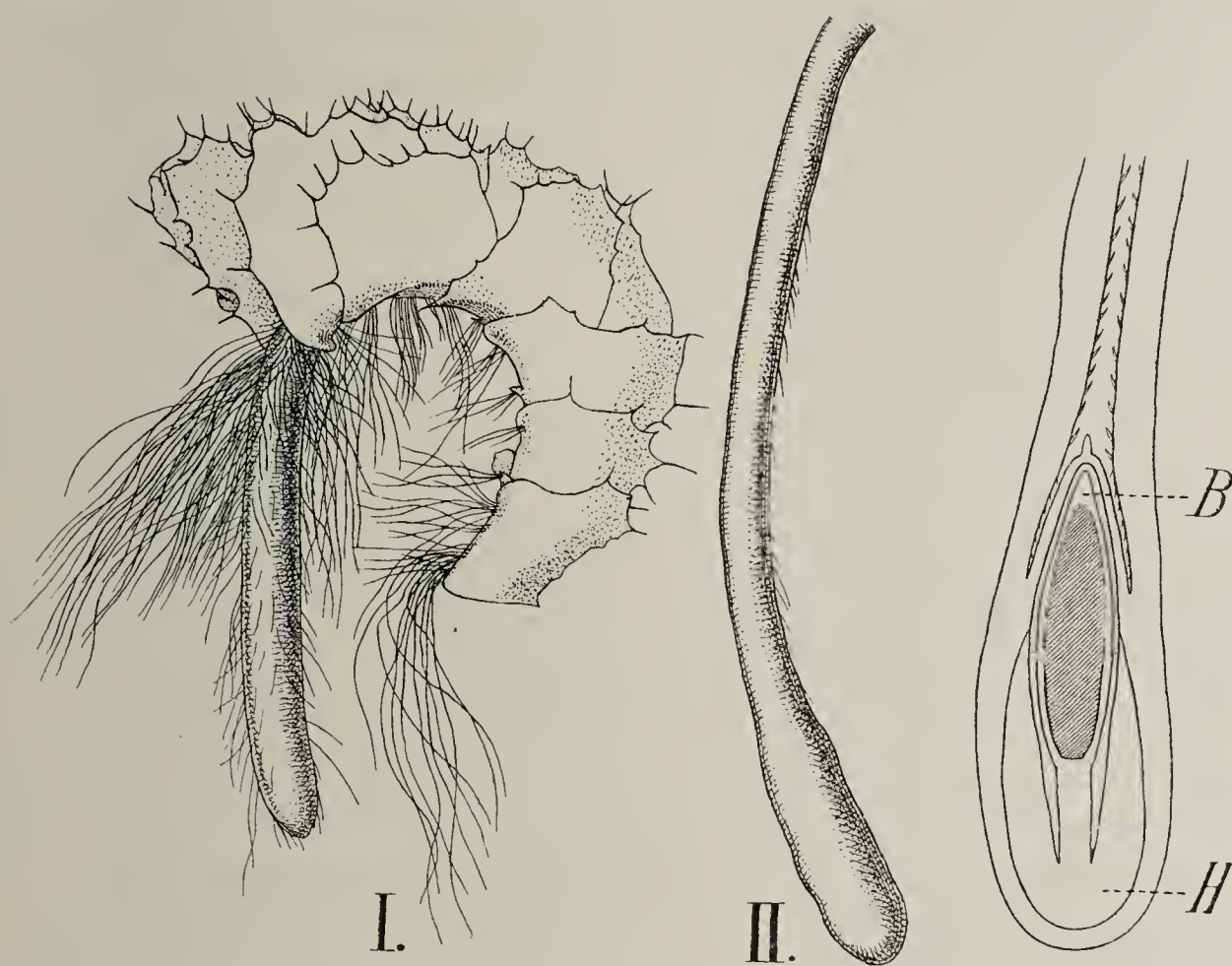


Fig. 115. *Acrobolbus unguiculatus*. Habitusbild einer Pflanze mit jungem noch nicht ausgewachsenem Marsupium, 4fach vergr. II. Ausgewachsener Beutel einer anderen Pflanze in derselben Vergrößerung. III. Längsschnitt durch den angeschwollenen Teil eines derartigen Beutels. Kapselraum des Embryos schraffiert, *B* Bohrspitze, *H* Haustorium, dessen Kragen bis zur Hälfte der Kapsel hinaufreicht.

Sie setzen so dem Vordringen des Sporogons durch den ziemlich engen Kanal der Säcke am wenigsten Widerstand entgegen und der abgesonderte Schleim wird einmal das Aufwärtswachsen des Sporogons in der engen Röhre erleichtern, andererseits das Eindringen von Wasser von außen verhindern und eine gewisse Wassermenge im Beutel festhalten. Das Sporogon hat an seinem oberen Ende eine besondere Bohrspitze (115, III *B*). Während die Wand anderer Lebermoosporogonien oben flachgewölbt ist, läuft die der *Acrobolbus*-Sporogonien in eine, aus mehreren Zellschichten gebildete kegelförmige Spitze aus; ob die Zellwände hier etwa besonders verdickt sind, konnte ich, da mir keine reifen Sporogonien vorlagen, nicht entscheiden, aber daß die schlanke

Gestalt und die Bohrspitze der Kapseln mit dem engen Kanal in Beziehung steht, durch den sie (durch Streckung des Sporogonstiels) nach oben geschoben werden, erscheint mir zweifellos (vgl. Fig. 115, III). Übrigens finden sich schleimabsondernde Papillen auch an der Basis der Archegoniengruppe. Der Haustorialkragen des Embryos ist hier ungemein stark entwickelt¹⁾, er reicht bei Sporogonien von dem in Fig. 115, III abgebildeten Entwicklungszustand fast bis zur Hälfte der Kapsel hinauf und die Bezeichnung „Involucellum“ wird hier begreiflich. Es ist ein unten mehrschichtiger, oben zweischichtiger Zellkörper, welcher im Gegensatz zu den jetzt offenbar größtenteils entleerten Zellen des Beutels reich ist an Baustoffen, freilich nicht so reich wie die damit vollgepfropften Zellen des Sporogonstieles, durch welche die vom Haustorium aufgenommenen Materialien auch dem Kapselteil zugeführt werden. Die Außenzellen des Haustoriums heben sich gegen die Beutelszellen ungemein scharf ab durch eine scheinbar sehr dicke, gelblich gefärbte Wand. Bei genauerer Betrachtung stellt sich diese aber heraus als der Hauptsache nach gebildet aus den Membranen ausgesogener und zusammengedrückter Beutelszellen, deren Höhlungen man gelegentlich als schmale Spalten noch wahrnimmt. Das Anschwellen des Haustoriums bedingt namentlich die keulenförmige Erweiterung der Beutelbasis. Daß ein mit einem so umfangreichen, bis zur Reife erhalten bleibenden Basalstück versehenes Sporogonium damit auch eine festere Verankerung im Boden hat, ist selbstverständlich, aber der Hauptsache nach ist das „Involucellum“ doch, wie oben hervorgehoben, ein Haustorium. Der Verlauf der Entwicklung ist offenbar der, daß nach der Befruchtung zunächst der Archegonienstiel zu einem weiteren Wachstum angeregt wird, und ebenso das Beuteltgewebe unterhalb desselben. In dieses Nährgewebe wächst der Embryo hinein und verzehrt es zum großen Teil mittelst des Haustoriums. Daß die Entwicklung des Beutels auch hier von der Befruchtung abhängig ist, ergibt sich daraus, daß Beutel mit unbefruchteten Archegonien überhaupt nicht angetroffen wurden. Von Interesse sind namentlich die Einrichtungen, welche einen Schutz des Beutels bei seinem Vordringen im Boden bedingen. Die Beutel besitzen nämlich ursprünglich an ihrer Spitze ein besonderes Bohrorgan, das eine überraschende Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube aufweist. Wir sehen an der Spitze des Beutels die meristematische Region überlagert von einer Kappe von Zellen, die sich nicht mehr teilen (vgl. die schematische Figur 116).

1) Merkwürdigerweise ist er in der Abbildung Berggrens Fig. 20 *L* ganz übersehen.

Diese Kappe, deren Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube noch dadurch gesteigert wird, daß einzelne Zellen der äußersten Schicht sich ablösen, überdeckt das Teilungsgewebe, welches neues Zellmaterial für das Wachstum des Marsupiums liefert. Die Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube ist oft noch viel größer als in der schematisierten Abbildung (Fig. 116). Der Fall ist von Interesse, weil er — etwa von den Embryonen von *Cephalotaxus* und *Araucaria* abgesehen — bis jetzt das einzige Analogon zur Wurzelhaubenbildung darstellt, und die Marsupien ja auch in ihren Lebensverhältnissen und ihrer Gestalt sehr Wurzeln gleichen. Es liegt nahe, bei beiden Organen das Auftreten einer Wurzelhaube damit in Verbindung zu setzen, daß beim Vordringen in den

Fig. 116

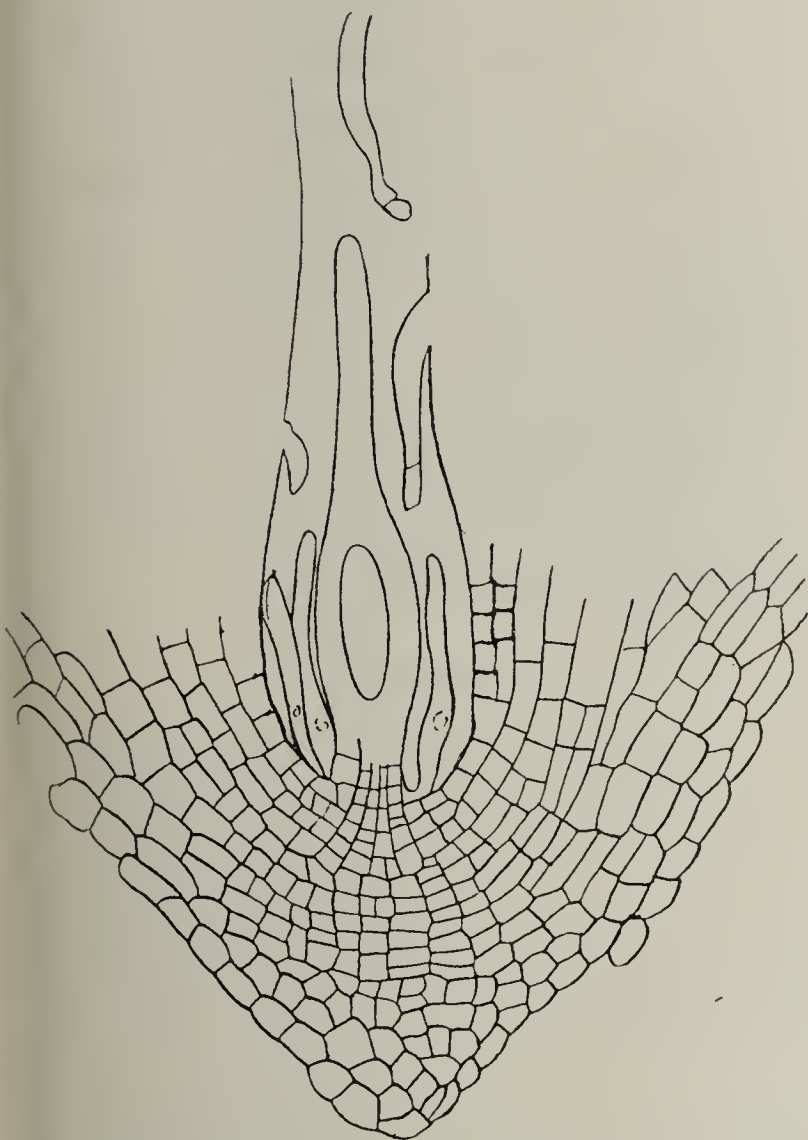


Fig. 117.

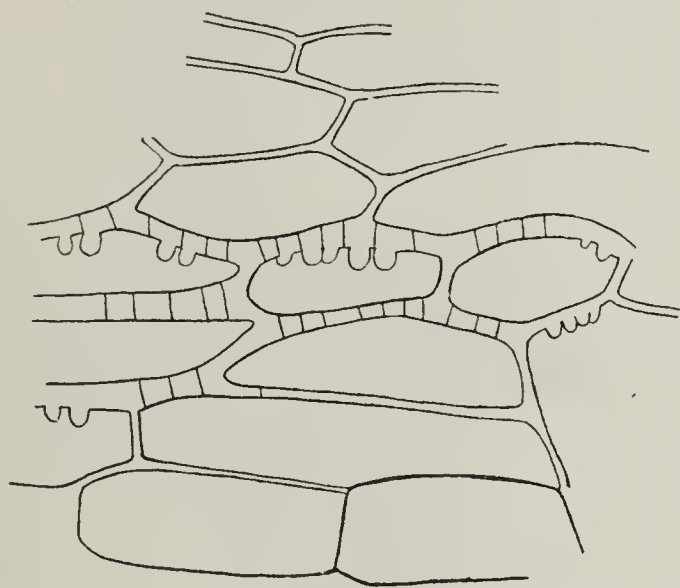


Fig. 116. Längsschnitt durch die Spitze eines ausgewachsenen Marsupiums von *Acrobolbus unguiculatus*. Auf dem Grunde der Beutelhöhle ein befruchtetes und mehrere unbefruchtete Archegonien. Das Zellnetz ist nur schematisch eingezeichnet.

Fig. 117. Schnitt durch einen Teil der Wand eines älteren *Acrobolbus*-Beutels stark vergr.

Boden die an der Spitze befindlichen Zellen ihren embryonalen Charakter durch die Verhältnisse, denen sie ausgesetzt waren, verloren und so die Region des embryonalen Wachstums in das Innere der Spitze verlegt wurde.

Ältere Marsupien zeigen die „Haube“ nicht mehr. In ihnen tritt eine Differenzierung des Beutelgewebes auf in einem äußeren Teil, dessen Zellwände sich verdicken und bräunlich gefärbt sind, und einem innern, bei dessen Zellen die Wandverdickung unterbleibt. Im äußeren Teil

sind die Wände namentlich nach innen hin stärker ausgebildet (Fig. 117) und zuweilen mit eigentümlichen zapfenförmigen Vorsprüngen versehen. Es ist klar, daß durch diese Wandverdickung (welche in noch viel auffallenderer Weise bei *Lethocolea* auftritt) der äußere Teil des Beutels zu einer festen Scheide wird, welche nicht nur den im unteren Beutelteil geborgenen Embryo schützt, sondern auch das spätere Emporsteigen der Kapsel innerhalb des Marsupiums sichert.

In Fig. 118 ist ein Beutel abgebildet, an dem zwei beblätterte Adventivsprosse entspringen. Man könnte annehmen, dies werde viel-



Fig. 118. *Acrobolbus unguiculatus*.
Beutel mit zwei Adventivsprossen.
5fach vergr.

leicht durch eine Verkümmernng des Sporogons veranlaßt, da dadurch Nahrungsmaterialien frei würden. Aber es befand sich innerhalb des Beutels ein anscheinend vollständig normales Sporogon mit zahlreichen in Tetradenteilung begriffenen Sporenmutterzellen. Trotzdem ist es möglich und wahrscheinlich, daß ein Überschuß an Baustoffen das Auftreten der Sprosse bedingt, von denen ich, obwohl ich keine jungen Stadien fand, annehmen möchte, daß sie endogen entstandene Adventivsprosse darstellen.

Lethocolea.

Taylor beschrieb 1846¹⁾ ein am Swan River gesammeltes, sonderbares Lebermoos *Podanthe squamata*, das er ursprünglich für eine *Riccia* gehalten hatte; offenbar lag eine künstliche Kom-

bination eines thallosen mit einem foliosen Lebermoos vor. In der *Synopsis hepaticarum*²⁾ wird aufmerksam gemacht auf die Übereinstimmung mit *Gymnanthe* („e parte squamulosa extrema oritur prolongatio e costa media, radicans, structura et positione analoga receptaculo descendenti in genere *Gymnanthe*“). Mit *Gymnanthe* hat Mitten die Pflanze unter dem Namen *Gymnanthe Drummondii* vereinigt³⁾, sie aber später als *Lethocolea* wieder abgetrennt. Die Arten dieser Gattung werden von

1) *Journal of botany*, London 1846.

2) pag. 789.

3) *Flora of New Zealand*, Bd. II, pag. 144.

Schiffner teils zu *Calypogeia* gestellt (so die vorliegende), teils zu *Symphyomitra*. Indes liegen, wie unten zu zeigen sein wird, hinreichend Gründe für die Selbständigkeit der Gattung *Lethocolea* (was die australischen Arten anbelangt) vor; in der Struktur des Marsupiums und der Gestaltung des Embryos schließen sie sich nahe an *Acrobolbus* an. *Lethocolea Drummondii* müßte eigentlich wohl *L. squamata* heißen, indes mögen das die Systematiker ausmachen, die an Umtaufungen Gefallen finden. Die Pflanze fand ich am Swan River in der Umgebung von Perth recht häufig. Zunächst sei ihr vegetatives Verhalten kurz geschildert. Die Stämmchen kriechen meist in ziemlich

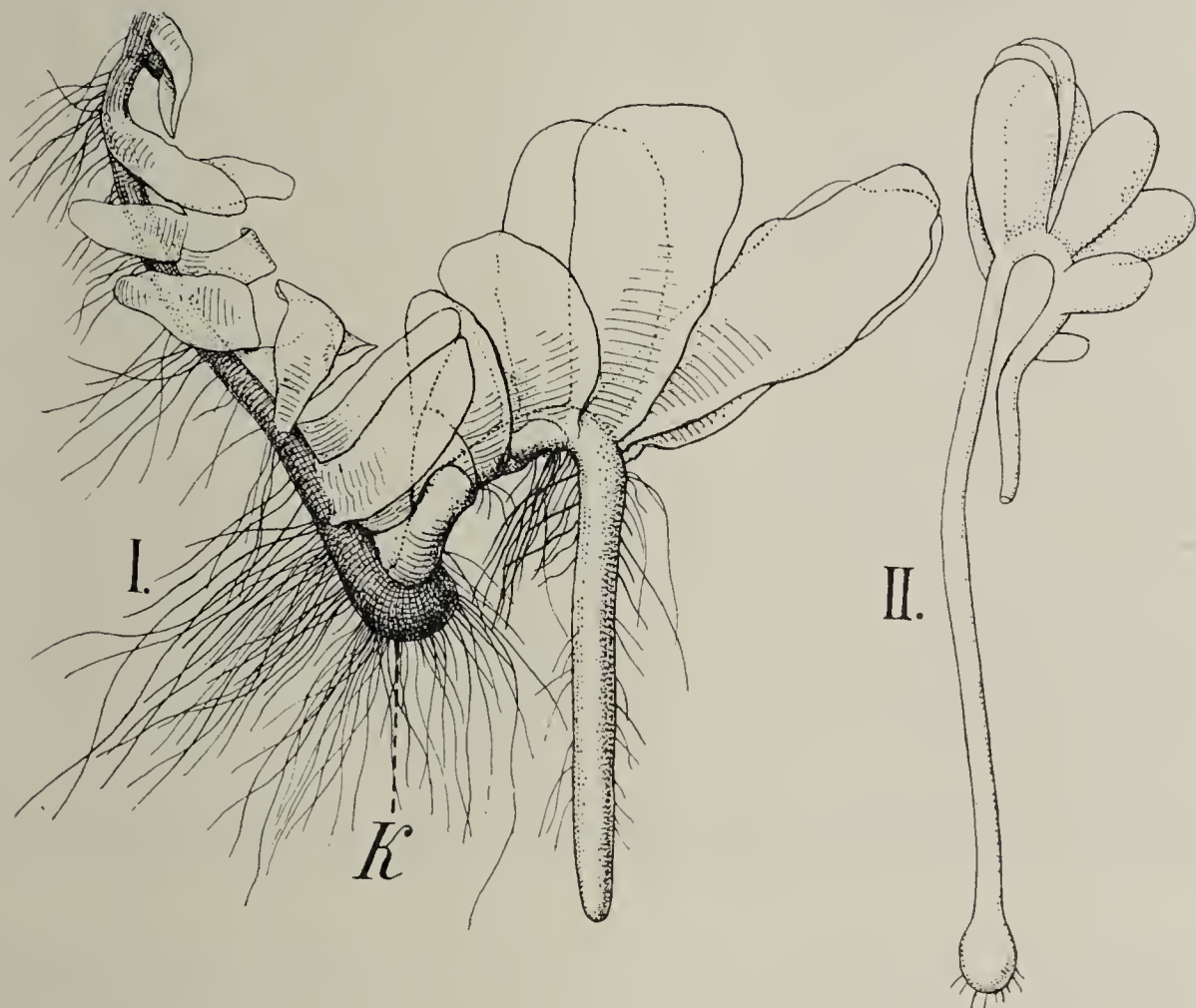


Fig. 119. *Lethocolea Drummondii*. I. Habitusbild eines Pflänzchens, 11fach vergr. Links alter, rechts neuer Jahrestrieb, welcher in ein Marsupium endigt. *K* Knollenförmig verdicktes (früheres) Ende des ersten Jahrestriebs. II. Pflanze mit älterem Marsupium, schwächer vergr.

dichtem Rasen auf humos-mooriger Erde, in der sie durch zahlreiche lange Rhizoiden befestigt sind. Die Stämmchen zeigen (Fig. 119) meist nicht einen geraden, sondern einen bogigen Verlauf, d. h. erheben sich aus dem Boden, um dann an der Oberfläche weiter zu kriechen und an der Spitze ein wieder in den Boden eindringendes langes, dünnes Marsupium zu bilden, falls sie es zur Bildung von Archegonien gebracht haben und eines von diesen befruchtet worden ist. Ist das Stämmchen steril geblieben, so zeigt sein nächster Trieb eine aufsteigende Richtung.

Dies hängt damit zusammen, daß sich die Stämmchen zeitweise — offenbar in der trockenen Jahreszeit — sozusagen in den Boden verkriechen. Man sieht unterhalb der Endknospe eine Ablagerung von Reservestoffen eintreten, womit das vegetative Wachstum still steht. Zugleich tritt hier auch eine reichliche Rhizoidbildung ein. Dieser für eine Ruheperiode eingerichtete Endteil des Sprosses hebt sich bald mehr, bald minder deutlich von den übrigen ab (*K* Fig. 119). Die hinteren Teile des Sprosses verwittern später und gehen zugrunde. (In Fig. 119, I ist dieser Teil noch erhalten.) Die Endknospe aber, die unterdessen (sei es durch Überwachsenwerden von seiten anderer Pflanzen, sei es durch andere Vorgänge — vielleicht durch eine Verkürzung der Rhizoiden —) tiefer in den Boden gelangt ist, treibt einen neuen, aufsteigenden Sproß, dessen Achse zuweilen in ihrem unteren Teile stark gestreckt ist. Sie beginnt zunächst mit Blättern, welche kleiner sind als die, welche an der früheren Endknospe standen; allmählich tritt dann wieder eine Steigerung der Blattgröße ein. An ihrer Basis läßt sich der alte Sproß, speziell sein zuweilen knollig verdickter Endteil noch eine Zeitlang nachweisen (Fig. 119, *k*). So hat also die Pflanze eine periodische Entwicklung, ihr Verhalten stimmt überein mit der Knöllchenbildung, welche bei einer Anzahl anakrogynen Lebermoose nachgewiesen ist; damit stimmt auch das unten zu besprechende Verhalten bei der Keimung sowie die merkwürdige Knollenbildung, die zuweilen an den Marsupien eintritt, überein; alles Einrichtungen, welche dem zartgebauten Pflänzchen die Überstehung von Trockenzeiten ermöglichen; es ist charakteristisch, daß ganz Ähnliches bei andern an denselben Standorten wachsenden Lebermoosen (*Anthoceros*, *Fossombronia*-Arten¹⁾) wiederkehrt.

Meist sind die Lethocoleapflanzen unverzweigt, doch fand ich gelegentlich Exemplare, die unten auf der Flanke Seitensprosse trugen. So eine Pflanze mit kleinem, offenbar verkümmern dem Marsupium, diese hatte kurz hinter der Spitze zwei Seitensprosse.

Die Stämmchen zeigen einen ausgeprägt dorsiventralen Bau dadurch, daß sie stark abgeflacht sind (Fig. 120) und die an der Oberseite gelegenen Zellen bedeutend größer sind als die anderen; vielleicht dienen sie der Wasserspeicherung.

Die Blätter variieren in ihrer Ausbildung, meist aber sind sie zungenförmig (Fig. 119), gelegentlich oben ausgerandet, sie sind schief

1) Von diesen sammelte ich bei Perth mehrere knöllchenbildende Arten. Da sie aber steril waren und nichts besonders Neues in ihrer Organbildung zeigen, mögen sie unbesprochen bleiben.

inseriert und aufgerichtet, sie schließen in der Endknospe muschelschalenförmig zusammen. Ihr Zellnetz zeichnet sich durch den Mangel an Wandverdickung und die meist rechteckigen Randzellen aus (Fig. 120). Nach Berggren sollen sich an der Mündung des Marsupiums Involucralblätter finden („Mouth of marsupium surrounded with involucral leaves“, p. 25 a. a. O.). Indes fand sich höchstens ein kleines, eine Hemmungsbildung darstellendes Blättchen innerhalb der großen Blätter am Ende des Stämmchens. Von Involucralblättern kann man hier meiner Ansicht nach nicht sprechen. Die Marsupien erreichen eine Länge von etwa 1 cm, bei einer Dicke von etwa 0,3—0,5 mm. Sie sind mit zahlreichen Rhizoiden besetzt und am Ende, wenn sie einen älteren Embryo ein-

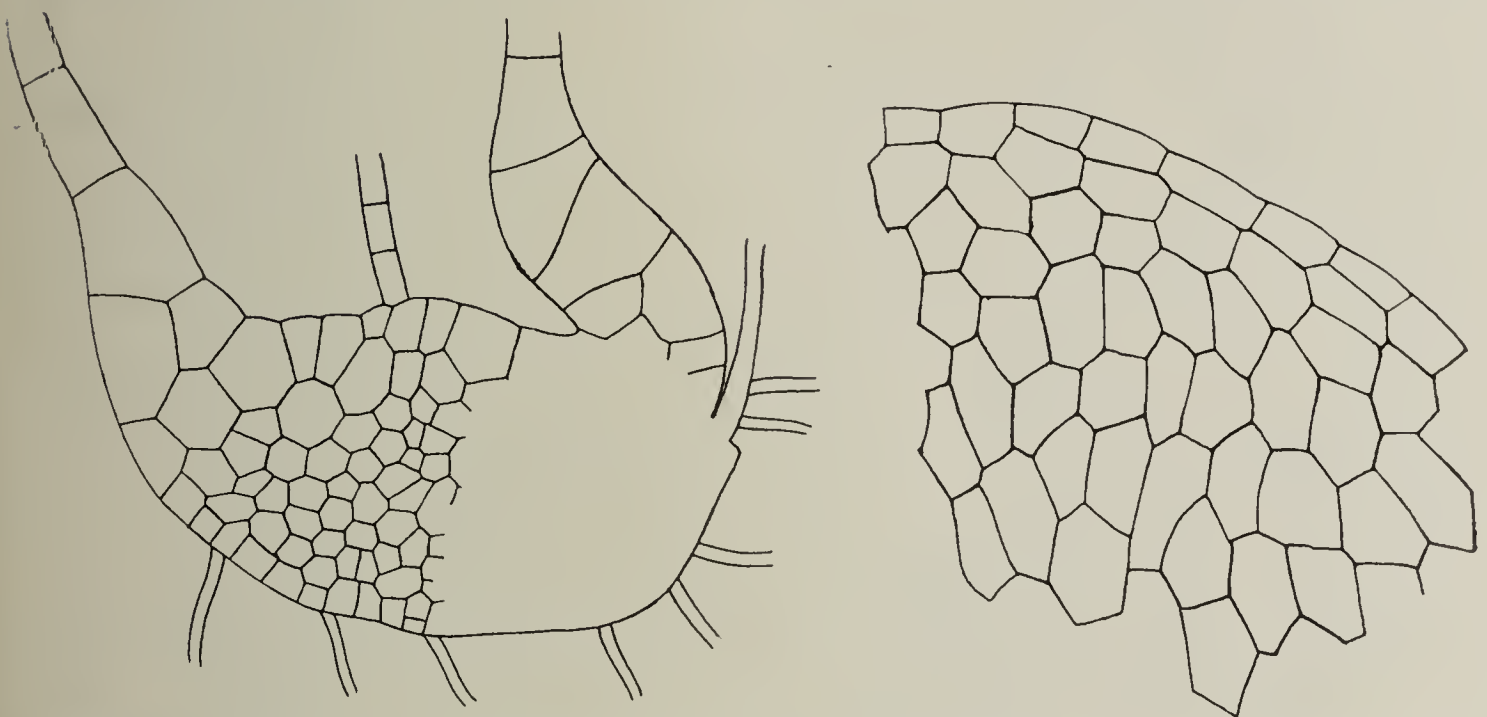


Fig. 120. *Lethocolea Drummondii*. Links Stammquerschnitt, rechts Zellnetz des Blattendes, stark vergr.

schließen, etwas keulenförmig angeschwollen, wie bei *Acrobolbus*. Jüngere Stadien zeigen ein ähnliches Verhalten, wie ich es für *Calypogeia ericetorum* früher beschrieben habe¹⁾, d. h. es liegt unterhalb der Archegoniengruppe im Beutel ein kleinzelliges, plasmareiches Meristem, welches den Zellzuwachs besorgt (Fig. 121). Auch hier aber ist das eigentliche Teilungsgewebe von Dauerzellen überlagert, so daß, wenngleich nicht so ausgeprägt, wie bei *Acrobolbus*, auch hier ein wurzelspitzenähnlicher Bau vorliegt. Die Streckungszone ist offenbar eine sehr kurze. Die Archegonstiele waren in den beobachteten Fällen weniger entwickelt, als bei *Calypogeia*, der Kanal in jugendlichen Stadien fast verschlossen durch die papillenförmig auswachsenden Innenzellen, welche teilweise Schleimpapillen tragen. Besonders eigentümlich ist hier die

1) *Organographie*, pag. 315.

Ausbildung der Wand in späteren Stadien. Sie besteht ursprünglich aus etwa 8 Zellschichten¹⁾. Die älteren Marsupien fallen auf durch ihre dunkle Färbung. Diese beruht darauf, daß in bestimmten Zellschichten sehr starke Wandverdickungen auftreten, welche braun gefärbt sind. Die Zellschicht, welche diese Wandverdickungen zeigt, ist meist die zweite oder dritte von außen (Fig. 122, I). Verdickt werden die Seitenwände (also die Zellwände mit Ausnahme der Tangentialwände). Diese bilden in Oberflächenansicht betrachtet (Fig. 122, II) ein zierliches, aber sehr festes braunes Gitterwerk, dessen Bildung im oberen Teil des Beutels beginnt, während der untere noch im Wachstum begriffen ist. Es handelt sich hier um eine merkwürdige Anpassung.

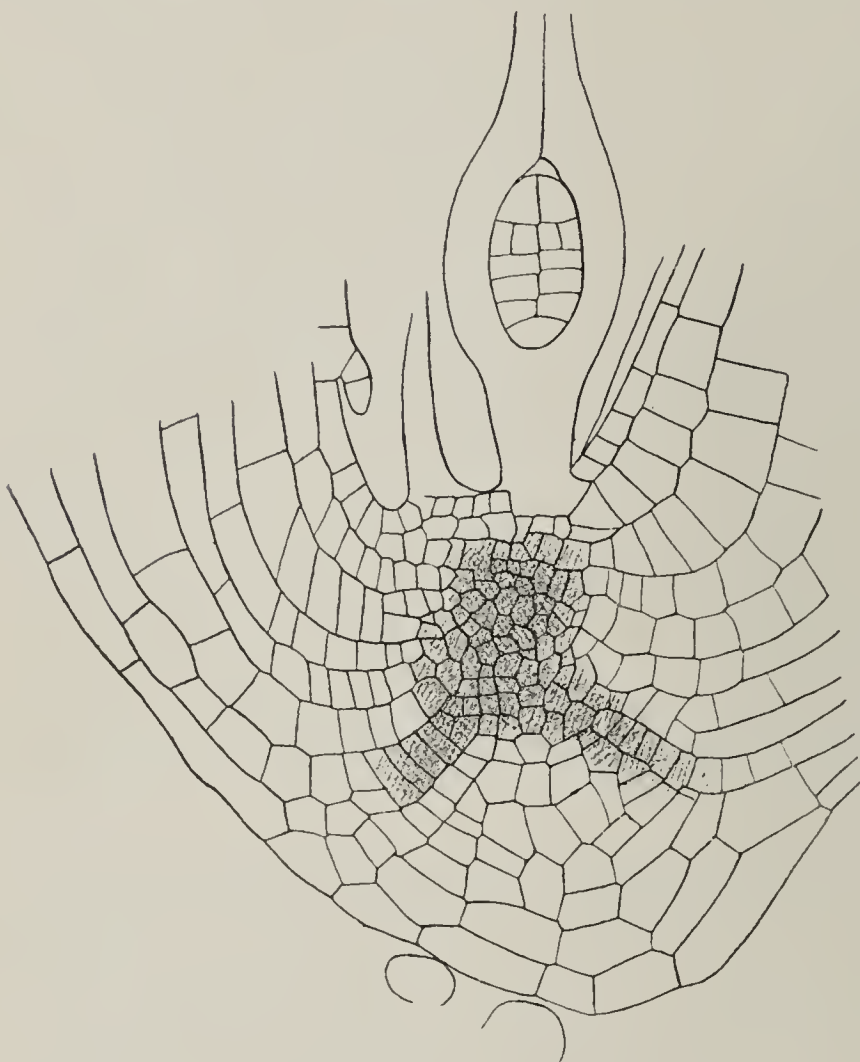


Fig. 121. *Lethocolea Drummondii*. Längsschnitt durch die Spitze eines noch im Wachstum begriffenen Beutels.

Klar ist, daß durch das Gitterwerk eine feste Hohlröhre gebildet wird. Ein Schutz beim Vordringen im Boden, wie wir ihn bei *Acrobolbus* kennen gelernt haben, wird dadurch nicht erreicht, da ja die Bildung der festen Röhre erst später erfolgt. Vielmehr handelt es sich offenbar darum, eine Aussteifung der zarten, dünnen Röhre zu bilden, durch welche das Sporogonium später ungehindert nach oben dringen kann, während die zartwandigen Zellen der Beutelwand, namentlich die äußeren, später zusammenfallen. Solch sklerotische Wandverdickungen sind mir von keinem anderen foliosen Lebermoose bekannt, und

diese charakteristische Beutelstruktur (von der Berggren nichts erwähnt) ist auch bei *Calypogeia* nicht vorhanden. Diese Eigentümlichkeit spricht

1) Berggren gibt nur 4 an (a. a. O., pag. 25), in Fig. 122, I sind 5 Zellschichten vorhanden. Es bleibe dahingestellt, ob die Zahl der Zellen bei einer und derselben Art wechselt oder bei verschiedenen, einander nahestehenden Arten verschieden ist.

ebenso wie die Gestaltung des Embryo und die unten zu erwähnende Keimung für die Abtrennung von Calypogeia. Es wird durch die anatomische Beschaffenheit des Marsupiums, wenn der Boden eintrocknet, der in der Röhre eingeschlossene Embryo, welcher offenbar auch ein Ruhestadium durchmacht, vor dem Drucke des Bodens geschützt, auch tierische Feinde werden wohl durch die harte, feste Röhre, welche den Embryo umgibt, abgehalten.

Der Embryo zeichnet sich ganz ähnlich wie der von *Acrobolbus* durch einen sehr stark entwickelten Haustorialkragen aus (Fig. 123), auch er hat eine ganz ähnliche Bohrspitze wie der von *Acrobolbus*. Daß das „Involucellum“ auch hier nichts anderes ist, als der stark entwickelte Fuß des Embryos braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, es ist ferner klar, daß seine mächtige Entwicklung nicht nur eine gute Ausnützung der durch den Beutel zugeführten Baustoffe, sondern auch eine vorübergehende Aufspeicherung der letzteren ermöglicht.

Keimpflanzen fanden sich in großer Menge. Wenigstens muß ich für Keimpflanzen halten die Pflänzchen, welche linsenförmigen Zellkörpern

aufsitzend sich vielfach vorfanden (Fig. 124). Man könnte geneigt sein, diese linsenförmigen Zellkörper für Brutknospen zu halten, zumal Reste eines Exospors nicht nachweisbar waren. Allein ich konnte Brutknospen nirgends der Pflanze ansitzen sehen, und muß deshalb annehmen, daß die linsenförmigen Zellkörper der Sporenkeimung entstammen, obwohl ich jüngere Stadien der Keimung nicht fand. Die Keimpflanzen entspringen meist in Einzahl dem Zellkörper, dem Rande desselben etwas genähert,

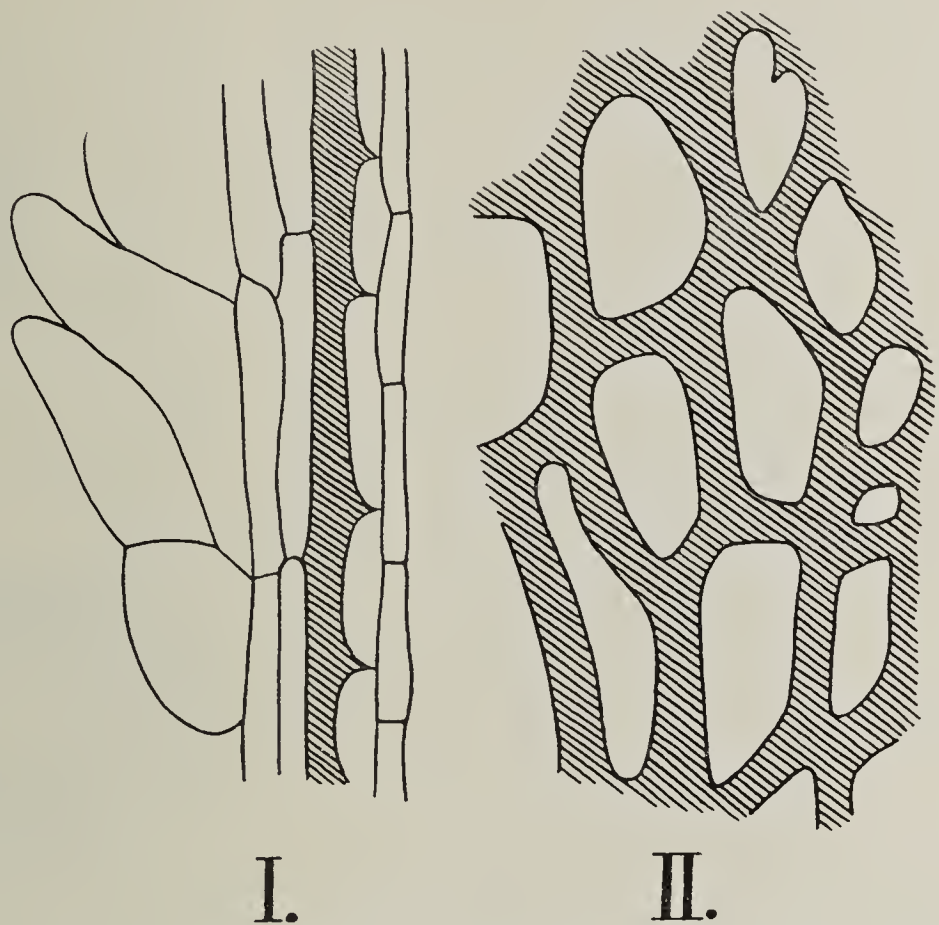


Fig. 122. *Lethocolea Drummondii*. I. Stück eines fertigen Beutels im Längsschnitte, stark vergr. Die stark verdickten, dunkel gefärbten Teile der Zellmembranen schraffiert. II. Stück der Oberflächenansicht eines Beutels, welche zeigt, daß die verdickten Wandstellen Maschen bilden, zwischen welchen die (hier nicht gezeichneten) Zellen mit unverdickten Wänden sich befinden.

nur selten sah ich ein zweites Pflänzchen der mittleren Erhebung entspringen. Die Zellkörper bringen auch Rhizoiden hervor; die beblätterten Pflanzen scheinen endogen an ihnen zu entstehen, wenigstens findet man an der Basis der Stämmchen Zellen, welche darauf hindeuten, daß eine Durchbrechung der äußersten Zellschicht stattgefunden hat. Die linsenförmigen Keimkörper werden offenbar leicht nach unten geschwenkt, so daß die Keimpflanzen nach oben wachsen müssen, was zusammen mit dem oben erwähnten Verhalten den bogigen Verlauf der Sproßachse

Fig. 123.

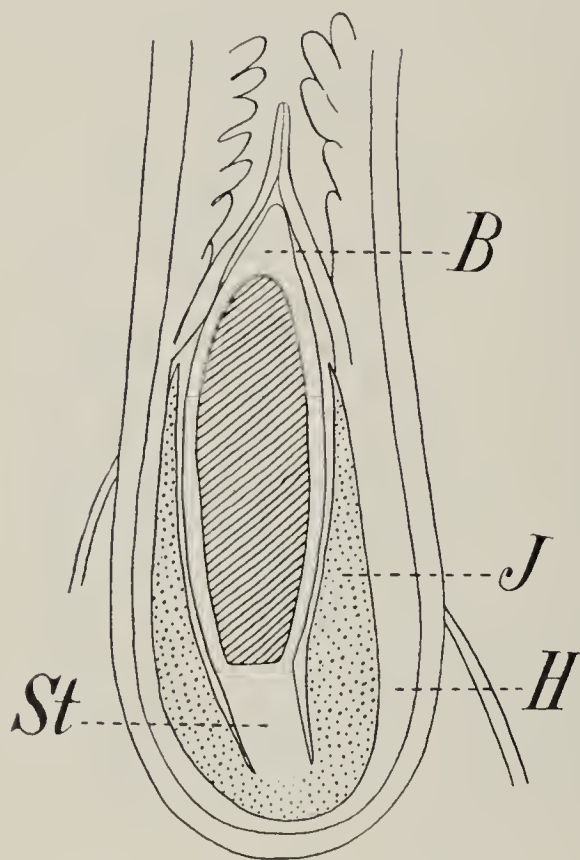


Fig. 124.

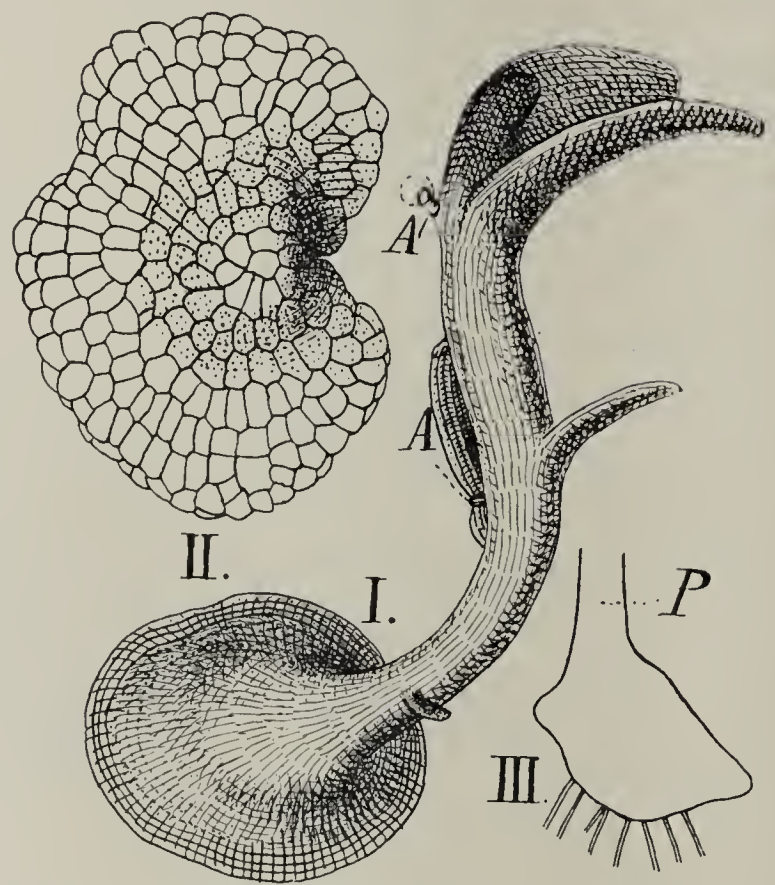


Fig. 123. *Lethocolea Drummondi*. Längsschnitt eines Beutelendes mit eingeschlossenem Embryo. *B* Bohrspitze. *St* Stiel des Embryos, der sich später stark streckt.

Fig. 124. I. Keimpflanze von *Lethocolea Drummondi*. *A* rudimentäre Amphigastrien. II. *P* Zellkörper, an welchem die Keimpflanze entsteht. III. Längsschnitt durch die Basis einer Keimpflanze, *P* Sproßachse.

verständlich erscheinen läßt. An den Keimpflanzen sind auch Andeutungen der Amphigastrien wahrnehmbar: Schleimpapillen, die auf einer Trägerzelle stehen (selten ist statt dieser eine kleine Zellfläche entwickelt). Wenn, wie kaum zu bezweifeln ist, die linsenförmigen Zellkörper aus der Sporenkeimung hervorgehen, so liegt ein neuer Typus derselben vor. Denn bei den foliosen Lebermoosen, bei denen aus der keimenden Spore ein Zellkörper hervorgeht (z. B. *Madotheca*, *Frullania*¹⁾, *Radula*), ist er wesentlich anders gestaltet. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Keimung in Gestalt eines Zellkörpers der Keimling besser gegen zeit-

1) Vgl. Goebel, Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, pag. 16 ff.

weilige Austrocknung schützt, als dies bei einem protonemaartigen Gebilde der Fall war.

Nicht alle Beutel bringen es zur Bildung von Embryonen. Manche fallen dadurch auf, daß ihr Ende mehr kugelig gestaltet ist und bei genauerer Betrachtung keinen Embryo erkennen läßt. Diese Beutel haben ihr Ende zu einem Knöllchen umgestaltet (Fig. 125), von dem anzunehmen ist, daß es einer oder mehreren neuen

Pflanzen den Ursprung gibt¹⁾. Dieses Knöllchen ist mit Reservestoffen, namentlich Fett angefüllt, ähnlich wie der Fuß des Embryos.

Ich vermutete auch eine Zeitlang, die Knöllchen gingen aus dem angeschwollenen Fuße eines Embryos hervor, dessen oberer Teil verkümmert sei. Derartige ist tatsächlich bei Far-

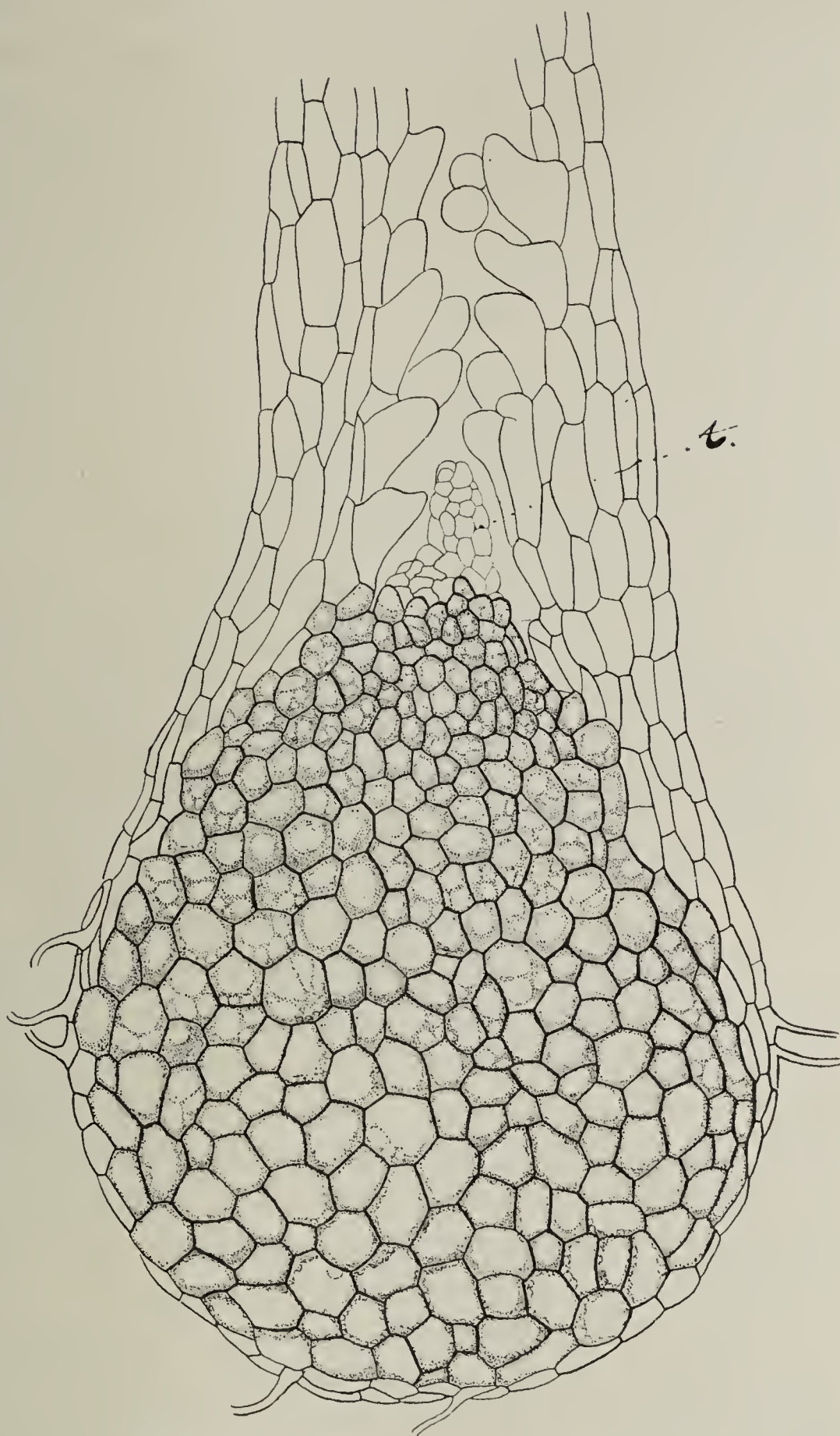


Fig. 125. Längsschnitt durch ein Marsupialknöllchen von *Lethocolea*. A Archegonium. 120fach vergr.

1) Dies ist um so wahrscheinlicher, als sowohl bei *Acrobolbus* als bei *Balan-tiopsis* selbst aus gewöhnlichen „Beuteln“ Adventivsprosse entstehen können.

nen beobachtet worden¹⁾. Allein bei *Lethocolea* liegt die Sache doch anders. Man findet im Grund des Beutels, dessen Spitze sich zum Knöllchen gestaltet, noch Archegonienreste (Fig. 125), aber die Knöllchenzellen sind vom Beutelgewebe nicht getrennt, wie dies der Fall sein müßte, wenn dies Knöllchen aus einem Sporogonfuß hervorginge, sondern gehen in diese über. Die Sache liegt offenbar also so, daß dann, wenn die Embryonen fehlschlagen, aus dem Gewebe unterhalb der Archegonien das Knöllchen hervorgeht, das nun ähnlich wie die Knöllchen anderer Lebermoose einen Ruhezustand durchmacht. Leider habe ich keimende Knöllchen nicht beobachten können, es ist aber klar, daß, wenn an ihnen eine oder mehrere Pflänzchen entstehen, diese auch zunächst nach oben wachsen werden, und so gleichfalls den „bogigen“ Verlauf der Stämmchen verständlich erscheinen lassen. Die äußeren Zellschichten der Knöllchen sind offenbar als Schutzschichten ausgebildet, sie sind scheinbar fast leer. Inulin-Sphärite wurden in jungen Beuteln auch bei dieser Art in reichlicher Menge beobachtet.

Von Neuseeland führt Berggren außer *L. Drummondii* noch *L. concinna* und *L. grandifolia* auf. Auf die Frage der Artabgrenzung möchte ich nicht eingehen, namentlich auch nicht darauf, ob in Westaustralien eine in Blattform, Blattgröße und Marsupiengestaltung variable Art (oder (was das wahrscheinlichere ist) mehrere Arten vorkommen. Die obigen Angaben und die Abbildungen dürften genügen, um die Formen, um welche es sich handelt, kenntlich zu machen.

4. *Radula uvifera* (Fig. 126 und 127).

In der „Flora of New-Zealand“ ist von verschiedenen Standorten eine *Radula uvifera* Hook. et Taylor angeführt und von ihr angegeben, „it is a remarkably neat plant, and it agrees in its numerous male spikes with *R. formosa*, Nees.“ — Ich fand auf der Südinsel zwischen den Rasen von *Dicnemon semicryptum* zusammen mit *Metzgeria saccata*, *Frullania*-arten und anderen Lebermoosen eine schöne *Radula*, die wohl zu *R. uvifera* gehört, leider war sie steril. Aber sie zeigte die angeblichen „slender male spikes“.

Ich habe nun schon früher gezeigt²⁾, daß die von einem neueren Hepatikologen für *R. pycnolejeunioïdes* (einer auf Ambon von Prof. Karsten gesammelten Art) beschriebenen „amenta mascula“ nicht Antheridien einschließen, sondern tierische Inquilinen, und daß hier ein sehr

1) Goebel, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla*. Bot. Ztg. 1877, pag. 697.

2) Goebel, Die Blattbildung bei den Lebermoosen. Flora 1893, Bd. LXXII, pag. 432 ff.

merkwürdiger Fall von Heterophyllie vorliegt. Es ist vielleicht nicht überflüssig darauf hinzuweisen, daß dies auch bei der neuseeländischen *Radula* der Fall ist. Diese ist mit *R. pycnolejeunioïdes* sicher nahe verwandt, aber auf den ersten Blick auch als von ihr verschieden erkennbar, sowohl die Blattform als auch das Zellnetz sind anders. Namentlich hat die auf Ambon von Karsten entdeckte Art viel stärker verdickte Zellwände in ihren Blättern, namentlich gegen den Blattrand hin, während bei *R. uvifera* die Zellen gegen den Rand hin dünnwandiger sind als weiter rückwärts im gewölbten Teil des Blattes, wo collenchymähnliche Verdickungen hervortreten, aber auch nicht so stark, wie bei *R. pycno-*

Fig. 126.

Fig. 127.

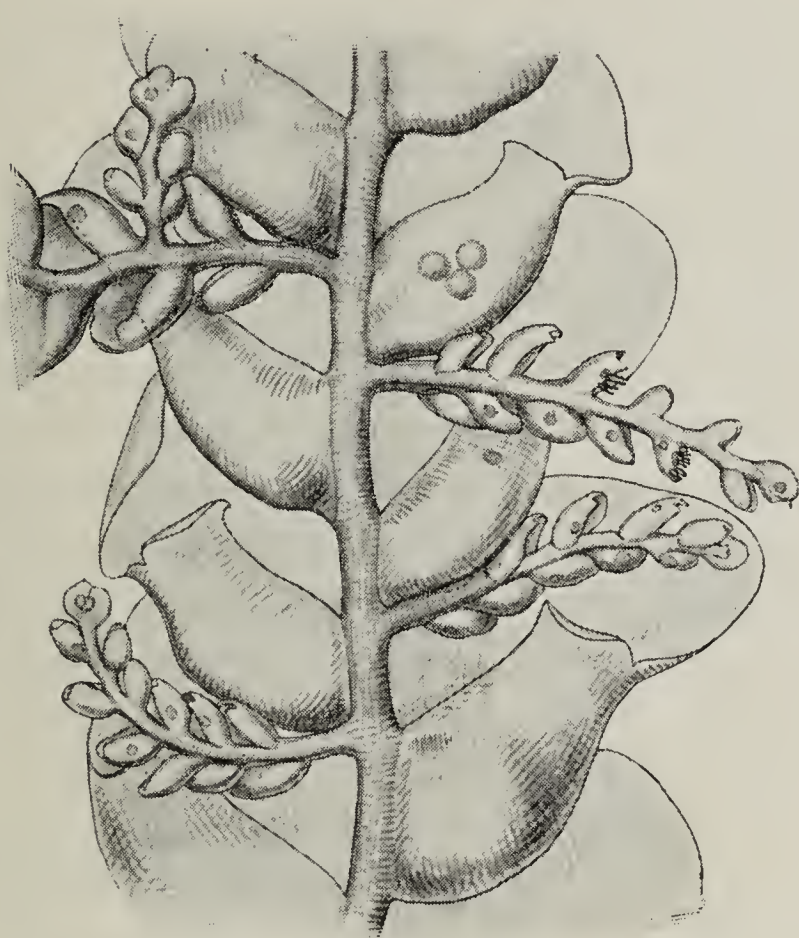
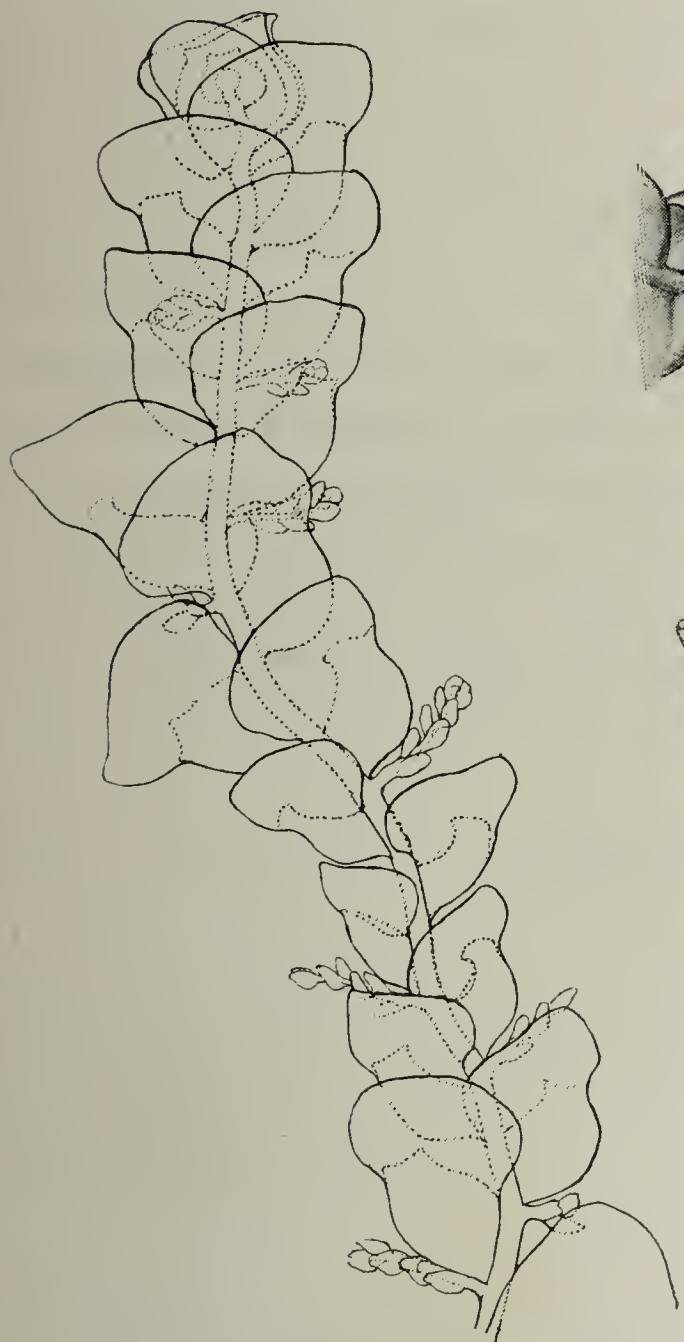


Fig. 126. *Radula uvifera*. 17 fach vergr. von oben.

Fig. 127. *Radula uvifera*. Sproßstück stärker vergr. von unten.

lejeunioïdes. Freilich ist die Zellwandverdickung keine ganz konstante, aber immerhin tritt der Unterschied doch deutlich hervor, auch sind die Zellen des Blattes, namentlich der mikrophyllen Seitensprosse, hier nie papillös über die Außenfläche hervorgewölbt.

Die Blattform ist aus der Zeichnung (Fig. 126) ersichtlich. Der Wassersack ist ungemein groß, sein freier Rand ist nach unten zurück-

gebogen. Rhizoiden traf ich auf dem Wassersack (auf dem sie sonst bei andern *Radula*-Arten zu entspringen pflegen) nur ausnahmsweise an, vielleicht ist dies durch das Wachstum in dem Laubmoosrasen bedingt.

Bei der *Ambonart* traf ich in den Wassersäcken der großen Blätter keine tierischen Inquilinen an. Bei *R. uvifera* sind sie nicht selten vorhanden, und von beträchtlicher Größe. In verschiedenen Fällen hatten sie Löcher in die Wand des Wassersackes gebissen — offenbar war ihnen die Benutzung des engen vorhandenen Eingangs zu unbequem.

Die „slender male spikes“ mit ihren kleinen Blättern erreichten bei *R. uvifera* nicht die Länge wie die mikrophyllen Sprosse bei *R. pycnolejeunioïdes*, bei welcher ich gelegentlich an diesen Zweigen über 40 Blätter zählte. Sie sind auch in geringerer Anzahl als dort vorhanden, stimmen aber sonst der Hauptsache nach mit ihnen überein, namentlich auch in ihrer Leistung, denn Wasser wird sich in den engen Wassersäcken der mikrophyllen Seitensprosse leicht halten. Tierische Inquilinen, welche Mitten Antheridien vorgetäuscht haben, sind übrigens nicht in allen Blättern der mikrophyllen Triebe vorhanden. Diese können an der Spitze in makrophylle ausnahmsweise übergehen, ebenso Seitensprosse, welche makrophyll begannen (die ersten Blätter sind bei ihnen zunächst übrigens klein und gleichen denen der mikrophyllen Triebe) in mikrophylle. Die wirklich Antheridien einschließenden Blätter sind anders geformt, sie gleichen den früher für *R. pycnolejeunioïdes* beschriebenen.

Thallose Lebermoose.

Hymenophytum.

Die Gattung *Hymenophytum* gehört zu den thallosen Lebermoosen, bei denen sich am Thallus eine Arbeitsteilung vollzieht in einen in dem Substrat nicht festgewurzelten, assimilierenden Teil, und einen im Substrat durch Rhizoiden befestigten. Beide sind ihrer verschiedenen Funktion entsprechend verschieden gestaltet, der assimilierende Teil breit geflügelt, der wurzelähnliche fast der Zylinderform sich nähernd. Bei *H. flabellatum* (= *Umbraculum*, Abbildung: Organographie, pag. 251, Fig. 149) wird der wiederholt gabelig geteilte Assimilationsthallus, der einem Farnblatt im kleinen gleicht, noch auf einem Stiel über das Substrat emporgehoben, bei *H. Phyllanthus* (Abbildung: Organographie, pag. 248, Fig. 143) ist der Assimilationsthallus nur gelegentlich an der Spitze gabelig geteilt, der Stiel sehr kurz. Die Assimilationssprosse

bei *H. flabellatum* haben keine Rhizoiden, diese finden sich nur an dem annähernd zylindrischen Teil, es ist also eine auffallende Arbeitsteilung eingetreten. Daß die Gliederung betrachtet werden kann als hervorgegangen aus einer solchen, bei welcher am Thallus noch keine Arbeitsteilung vorhanden ist, wurde früher betont¹⁾. Läßt sich doch bei der Gattung *Aneura* noch deutlich verfolgen, wie die einen Arten (alle europäischen z. B.) einen Thallus besitzen, dessen sämtliche vegetative Äste assimilieren und mit Rhizoiden am Substrat befestigt sind, während andere Arten bestimmte Thallusäste zu Haftorganen umgebildet haben²⁾, und dementsprechend andere Äste nicht mehr mit dem Substrat in Beziehung stehen.

Es schien von Interesse zu ermitteln, wie weit bei einer so hochentwickelten Form wie *Hymenophyllum flabellatum* die Arbeitsteilung zu einer dauernd verschiedenen Ausbildung geführt hat oder nicht.

Es zeigte sich zunächst, daß auch die blattähnlichen Assimilationsprossen Rhizoiden bilden können. Es wurde dies auf zweierlei Weise erzielt. Assimilationssprosse, welche dicht von *Sphagnum* umgeben wuchsen, bildeten auf ihrer Mittelrippe (auf der Unterseite) Büschel von langen Rhizoiden. Abgeschnittene, auf Torf kultivierte Assimilationssprosse (resp. einzelne Zweige von solchen) bildeten Rhizoiden auch aus den Randzellen und wuchsen an der Spitze aus, vorausgesetzt, daß diese nicht schon in den Dauerzustand übergegangen war. Es ist also die Arbeitsteilung der Sprosse noch keine sehr scharfe, so verschieden sie auch äußerlich aussehen, vielmehr sind auch die Assimilationsprossen imstande, Rhizoiden zu bilden, nur unterbleibt dies für gewöhnlich, weil sie, über das Substrat emporgehoben, nicht den für die Rhizoidenbildung notwendigen äußeren Bedingungen ausgesetzt sind.

Es zeigte sich ferner, daß die Vegetationspunkte des blattähnlichen Teiles des Thallus zu Ausläufern auswachsen können (Fig. 128), wenn sie bei geminderter Beleuchtung und in sehr feuchter Luft kultiviert werden, es geschah dies in meinen Kulturen z. B. an Exemplaren, welche von Laubmoosen stark überwuchert wurden. Geschieht das letztere, ehe der blattartige Teil des Thallus angelegt ist, so bleiben die Sprosse schmal und ausläufer- resp. rhizomartig. Die auffallende Abweichung der Thallusbildung von *H. flabellatum* gegenüber der anderer Jungermanniaceen legt die Frage nach dem Zustandekommen dieser Abweichung nahe. Ich suchte andere, thallose Lebermoose künstlich zu einer der des *H. flabellatum* entsprechenden Gestaltung zu ver-

1) Organographie, pag. 250.

2) Vgl. Organographie, pag. 252.

anlassen. Dies gelang auch, z. B. bei *Fegatella conica*. Läßt man den Thallus im Finstern sich entwickeln, so bildet er sich bekanntlich nicht als dem Boden angeschmiegener, breiter, flacher Körper aus, sondern bleibt schmal und erhebt sich vom Substrat, ähnlich wie der „Stiel“ des Hymenophytum-Thallus. Setzt man nun einen solchen etiolierten Thallus dem Lichte aus, so verbreitert sich der neugebildete Teil und verzweigt sich gabelig, er entspricht dann dem blattähnlichen Teil des Hymenophytum-Thallus. Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Gliederung des letzteren in stiel- und blattspreiteartigen Teil nicht unmittelbar durch äußere Faktoren bedingt wird, obwohl wir sahen, daß



Fig. 128. *Hymenophytum flabellatum*. Links Umbildung von Assimilationssprossen in „Ausläufer“ (4fach vergr.). Rechts abgeschnittener Assimilationssproß mit Adventivsprossen (welche auch am Rande entstehen können).

man die blattartigen Teile in stielartige überführen kann. Aber der Stiel erhebt sich ja beträchtlich über das Substrat, behält also seine Gestalt eine Zeitlang bei, obwohl er dem Lichte ausgesetzt ist. Er ist für die Einwirkung des letzteren offenbar eine Zeitlang unempfindlich. Setzen wir also voraus, daß *Hymenophytum flabellatum* ebenso einen aus ausschließlich flachen Ästen aufgebauten Thallus besaß, wie andere thallose Jungermanniaceen, so können wir daraus die jetzige Gestalt ableiten, wenn wir annehmen, daß die Pflanze periodisch ein „autonomes Etiement“ zeigt, d. h. ihre Gestaltung der Einwirkung des Lichtes zeitweilig entzieht, so wächst, als ob Licht fehlte, auch wenn es vorhanden ist. Sobald diese Unempfindlichkeit gegen die gestaltbeein-

flussende Lichtwirkung wieder aufgehoben ist, breiten sich die Thallus-äste wieder flach aus, erhalten aber, da sie über das Substrat emporgehoben und dem Lichte ausgesetzt sind, ein begrenztes Wachstum und bilden keine Rhizoiden. Wir sahen, daß sie indes nicht dauernd determiniert sind, sondern in „Stiele“ übergeführt werden können.

Ähnliches kommt übrigens auch sonst vor. So bei den Marchantiaceen. Der „Stiel“ eines Hutes von *Marchantia* erinnert auffallend an einen etiolierten Trieb¹⁾ und ist wahrscheinlich durch „autonomes Etiolement“ entstanden.

Die Annahme, daß bestimmte Pflanzenteile durch innere Einwirkungen der gestaltbeeinflussenden Einwirkung des Lichtes zeitweilig entzogen werden und sich verhalten, als ob sie im Dunkeln wären, läßt sich auch durch Analogiegründe stützen. Denn wenn die Knospe eines Baumes in den winterlichen Ruhezustand übergeht, so heißt das auch nichts anderes, als daß sie vermöge einer „autonomen“ Hemmung unempfindlich wird gegen die sonst das Wachstum befördernden Einflüsse der Außenwelt, namentlich der Wärme. Und die bekannte Tatsache, daß die Sprosse mancher Schlingpflanzen im Dunkeln sich, was das Verhalten der Interondien anbelangt, nicht wesentlich ändern, können wir auch dahin ausdrücken, daß sie sich schon normal im Zustand des „autonomen Etiolements“ befinden²⁾.

Die äußere Gestaltung des Thallus von *H. flabellatum* erinnert sehr an die Blätter einiger Hymenophyllaceen. Es liegt die Frage nahe, ob dieser äußeren Ähnlichkeit auch eine solche des anatomischen Baues entspricht. Diese Frage ist zu verneinen, die Gewebegliederung ist keine höhere, als bei *Blyttia*- und *Symphyogyna*-Arten mit liegendem Thallus. Bekanntlich besitzen diese in der Mitte einen Strang enger langgestreckter Zellen mit ziemlich dicken verholzten Zellwänden. Leitgeb³⁾ hat schon festgestellt, daß die Stränge der ventralen Seitensprosse dieser Pflanzen mit denen der Mutterpflanze nicht in Verbindung stehen. Eine Vermutung *Haberlandts*⁴⁾, der diesen Strängen sowohl eine mechanische als eine wasserleitende Funktion zuschreibt, ist von *Tansley* und *Chick* weiter verfolgt worden. Sie kommen zu dem Ergebnis, „that water certainly will rise in the strand more quickly than in the surrounding tissues“, und zwar auf Grund der Erfahrung, daß wässrige Eosinlösung (im besten Fall) in einem abgeschnittenen

1) Er unterscheidet sich aber von einem solchen dadurch, daß an ihm die Ränder nach unten eingeschlagen, bei den etiolierten Trieben nach oben gekrümmt sind.

2) Vgl. *Sachs*, Ges. Abhandlungen, I, pag. 203.

3) Untersuchungen über die Lebermoose, III, pag. 92.

4) A. a. O., pag. 378 Anm.

Thallusstück von *Blyttia Lyellii* in 20 Minuten 1 cm hoch im Strange stieg. Ein derartiger Versuch kann aber nichts darüber aussagen, ob in der Pflanze selbst eine Wasserbewegung in dem Strange irgendwie in Betracht kommt. Wenn man die ständig feuchten Standorte der Pflanzen, ihre Fähigkeit, Wasser von außen direkt aufzunehmen und die unbedeutende Entwicklung des Stranges bedenkt, so scheint es mir unwahrscheinlich, daß der Strang für die Wasserbewegung innerhalb der Pflanze von irgend erheblicher Bedeutung ist.

Der verschiedenen Höhe, welche die Ausbildung der Vegetationsorgane bei beiden Arten erreicht hat, entspricht auch eine solche derjenigen Sprosse, welche die Sexualorgane tragen. Über ihren Bau herrschen Anschauungen, die mir unzulänglich erscheinen.

Einig sind alle Autoren darin, daß die nur als ganz kleine Anhängsel des Thallus erscheinenden Sexualsprosse als auf der Thallus-

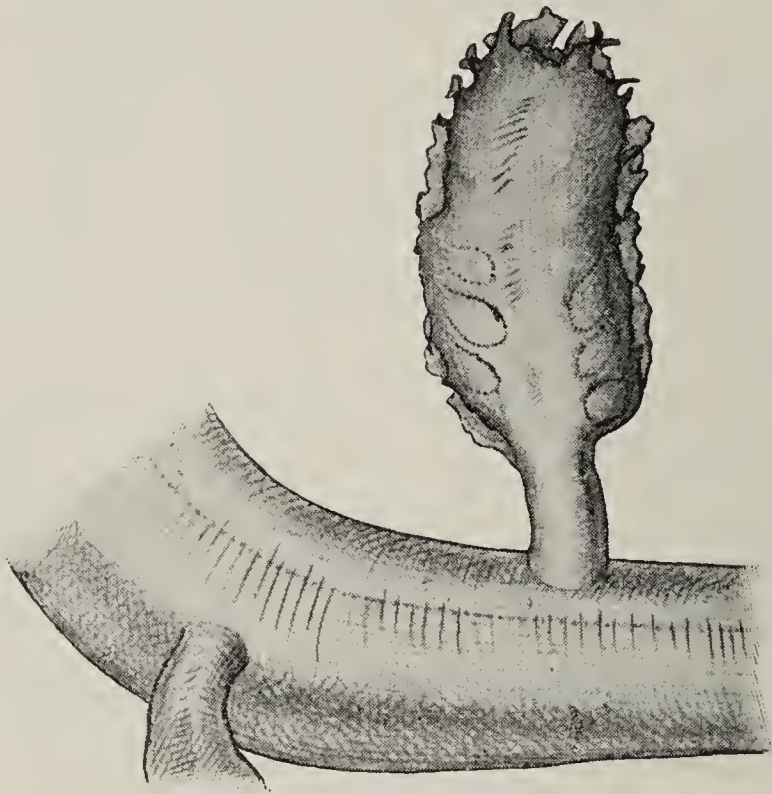


Fig. 129. *Hymenophyllum Phyllanthus*, männlicher Sproß von unten. Die Antheridienhöhlen schimmern durch.

unterseite (rechts und links von der Mittelrippe) entspringende Seitensprosse zu betrachten sind. Auch über die Auffassung der männlichen Äste sind keine tiefgreifenden Meinungsverschiedenheiten vorhanden. Die von *H. Phyllanthus* zeigen sich als die primitiver gebauten, im Gegensatz zu *Stephanis* Angabe¹⁾: („rami masculi brevissimi, basi haud pedicellati disciformes“), welche nur für *H. flabellatum* zutrifft, sind sie keulenförmig, und zeigen vielfach einen wenn auch kurzen, so doch deutlichen Stiel. Na-

mentlich ist dies bei den am ungeflügelten Teil des Thallus entspringenden Ästen der Fall (Fig. 129). Bei den weiter oben stehenden ist der Stiel kürzer oder ganz verschwunden. Ein Längsschnitt (Fig. 130) zeigt, daß die Antheridien in schief nach oben gerichteten Höhlungen sitzen²⁾,

1) *Species Hepaticarum*. Genf u. Basel 1900.

2) Sie verhalten sich also ebenso wie die von *H. flabellatum*. Die Angabe Schiffners in Engler-Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien*, Bd. I, 3, pag. 54, wonach bei *H. Phyllanthus* im Gegensatz zu *H. flabellatum* die Antheridien „ohne besondere Hülle“ sein sollen, ist irrig.

der Querschnitt zeigt deshalb die Antheridienhöhlen meist schief getroffen. Er läßt ebenso wie die in Fig. 129 wiedergegebene Ansicht von unten erkennen, daß der männliche Ast am Rande geflügelt ist, worauf wegen des Vergleichs mit den weiblichen Ästen hinzuweisen ist.

An den männlichen Sexualästen von *H. flabellatum* dagegen ist eine Gliederung, die an die der vegetativen Äste erinnert, nicht mehr nachweisbar. Sie stellen Scheiben dar, welche dem Thallus aufsitzen und die Antheridien auf ihrer Außenseite tragen. Nur aus vergleichenden Gründen ist hier anzunehmen, daß die Antheridien auf der Oberseite dieser ganz reduzierten Äste sitzen. Wie man sich die Reduktion denken kann, habe ich in Fig. 130 punktiert eingezeichnet: die Unterseite dieser Äste ist gar nicht mehr zur freien Entwicklung gelangt, sie bleibt mit dem Thallus, an welchem der Sexualast entspringt, im Zusammenhang. Bei keinem anderen Lebermoos ist mir eine so weitgehende Reduktion bekannt.

Es fragt sich, ob sie sich hier mit der Gesamtgestaltung der Pflanze in Zusammenhang bringen läßt.

Meiner Ansicht nach ist das der Fall. Hymenophytum ist diöcisch, es handelt sich also darum, daß die Spermatozoiden zu den weiblichen Ästen gelangen, was teils durch Wassertropfen, teils durch kleine auf dem Thallus herumkriechende Tiere geschehen wird. Hymenoph. Phyllanthus besitzt, wie erwähnt, einen Thallus, der sich nur wenig über das Substrat erhebt; es ist hier genügend für Wasser gesorgt, in welches die Spermatozoiden austreten können. Anders bei *H. flabellatum*. Hier würden die mit Spermatozoiden beladenen Wassertropfen leicht zwischen Thallus und Sexualast haften bleiben, wenn der letztere so gestaltet wäre wie bei *H. Phyllanthus*. Dadurch, daß er ganz kurz scheibenförmig ist und die Antheridien auf der Außenseite trägt, ist ein Abspülen der Spermatozoiden oder das Anhaften eines spermatozoidhaltigen Wassertropfens an ein Tier ermöglicht.

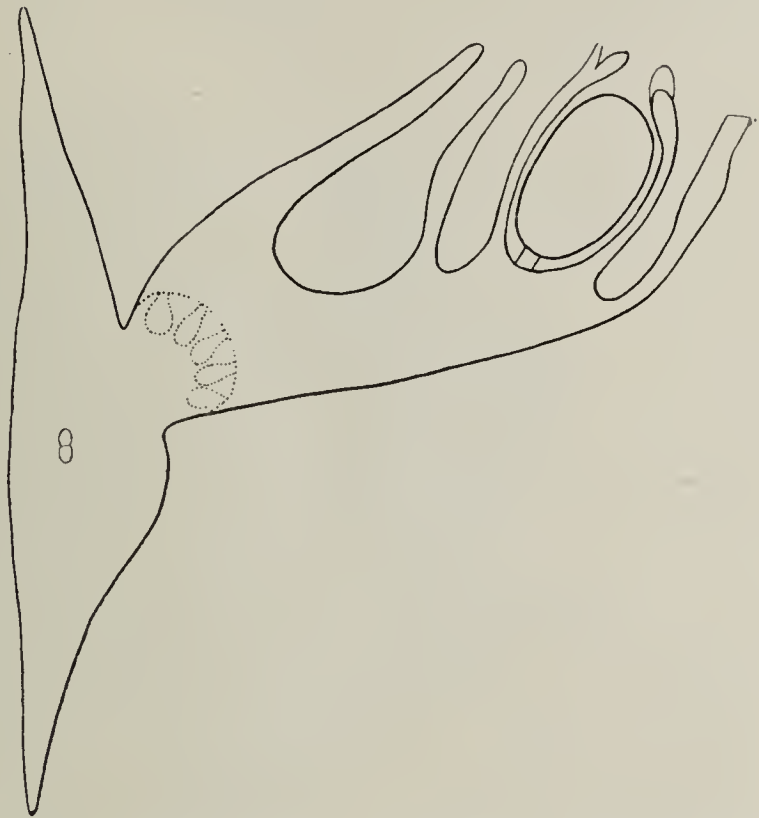


Fig. 130. Hymenophytum Phyllanthus. Längsschnitt eines männlichen Zweiges (der Thallus, an welchem er sitzt, ist quer getroffen). Die Gestaltung der männlichen Sprosse von *H. flabellatum* ist punktiert eingezeichnet.

Die weiblichen Sexualäste beschreibt Stephani (a. a. O. in der Gattungsdiagnose) als versehen mit einem „Involucrum compresso-bilabiatum. labiis inaequalibus. postico minore, antico lacinulis accretis carnosus“; während für *H. flabellatum* angegeben wird „Involucrum depresso labiatum. labiis inaequalibus, postico majore . . .“

Der Widerspruch, daß die untere Lippe des Involucrums (Perichätiums) bald als die kleinere, bald als die größere bezeichnet wird, beruht vielleicht auf einem lapsus calami, aber tatsächlich bestehen auch zwischen den beiden Arten Verschiedenheiten, die zu wenig beachtet worden sind.

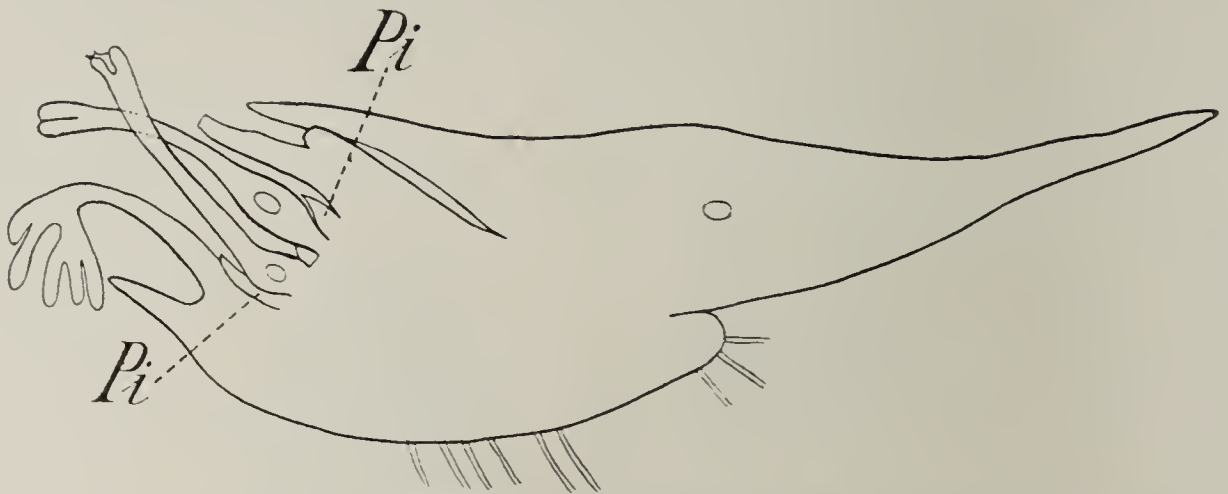


Fig. 131. *H. Phyllanthus*. Längsschnitt durch einen weiblichen Sproß, auf dessen Unterseite Rhizoiden, *Pi* Perianth.

Den einfachsten Bau zeigt *H. flabellatum* (vgl. Fig. 133, *f*). Hier stecken die Archegonien tatsächlich in einer zweilappigen Hülle, deren unterer Lappen bedeutend größer ist als der obere; außer den Archegonien befinden sich in der Hülle nur schleimabsondernde (meist zweizellige) Keulenhaare im Innenraum; namentlich findet sich hier im Gegensatz zu *H. Phyllanthus* innerhalb des Perichätiums noch keine Andeutung des nach der Befruchtung entstehenden Perianths. Wie ist nun die Hülle aufzufassen? Daß die obere Schuppe einen Dorsalauswuchs des Sexualastes darstellt, ist klar. Der untere Lappen (welcher gelegentlich Andeutungen lamellenförmiger Auswüchse auf seiner Außenseite zeigt) soll nach Stephani¹⁾ auch auf der Dorsalseite des Fruchtaastes entspringen. Diese Ansicht kann ich nicht teilen. Stephani ist zu ihr gelangt dadurch, daß der Fruchtabast mit seiner Unterseite stark hervorgewölbt ist; er meint, unter der Unterlippe rage der freie Spitzenteil des Fruchtaastes hervor. Eine solche freie Spitze, die sich aus der charakteristischen Zellenanordnung, der Stellung der Anfangsorgane etc. erkennen ließe, ist aber nirgends nachweisbar. Vielmehr ist die „Unter-

1) Hedwigia 1889, pag. 162.

lippe“ offenbar entstanden durch Auswachsen des Randes (und der Spitze) des Fruchtestes; ein solches Auswachsen der Spitze kommt auch an den vegetativen Ästen des Thallus, wie Leitgeb gezeigt hat, regelmäßig vor. Auch das einzige jüngere Stadium, welches ich finden konnte, stimmt mit dieser Ansicht durchaus überein; sie erklärt zugleich, warum die untere „Lippe“ meist in der Mitte ausgerandet ist, die Bucht entspricht der Stelle, wo vor dem Auswachsen der Vegetationspunkt lag.

Namentlich aber spricht dafür auch der Bau der Fruchstäbe von *H. Phyllanthus*. Hier ist besonders deutlich zu sehen, daß der Fruchtest ebenso wie der Antheridienast geflügelt ist; der Flügel (*R* Fig. 132) läuft hier weiter hinab als bei *H. flabellatum*, das Ende desselben erscheint als



Fig. 132. *H. Phyllanthus*. Weiblicher Sexualsproß von unten. *R* ausgewachsener Rand des Thallus.

eine einschichtige Schuppe, welche unterhalb des Perichätiums sitzt. Dieses ist hier becherförmig und mit zahlreichen, fein zerteilten Auswüchsen versehen. Es erinnert am meisten an das becherförmige Involucrum von *Blyttia* (vgl. z. B. die Abbildung Fig. 220 in meiner Organographie). Hier wie dort bilden nach meiner Ansicht die fein zerteilten Auswüchse des Perichätiums einen Apparat, der Wassertropfen kapillar festhält und so die Befruchtung begünstigt. Wir sehen also, daß dieses becherförmige, mit Auswüchsen besetzte Involucrum der oberen Schuppe bei *H. Phyllanthus* entspricht. Die untere Schuppe

ist hier viel kleiner, offenbar im Zusammenhang damit, daß das Perichätium hier viel mehr entwickelt ist als dort.

Mit *Blyttia* teilt *H. Phyllanthus* auch die Eigentümlichkeit, daß das Perianth schon vor der Befruchtung angelegt ist. Man findet nämlich außerhalb der Archegonien einige oben zerschlitzte, schuppenförmige Gebilde, das sind dieselben, welche später auf der Spitze des Perianths sitzen. Sie werden durch interkalares Wachstum ihrer Insertionszone weit emporgehoben. Bei *H. flabellatum* sind diese zerteilten Lappen an der Spitze des Perianths nicht vorhanden, dieses ist ja zur „Blütezeit“ nicht wahrnehmbar¹⁾, es geht aus einer meristematischen Zone außerhalb der Archegonien hervor.

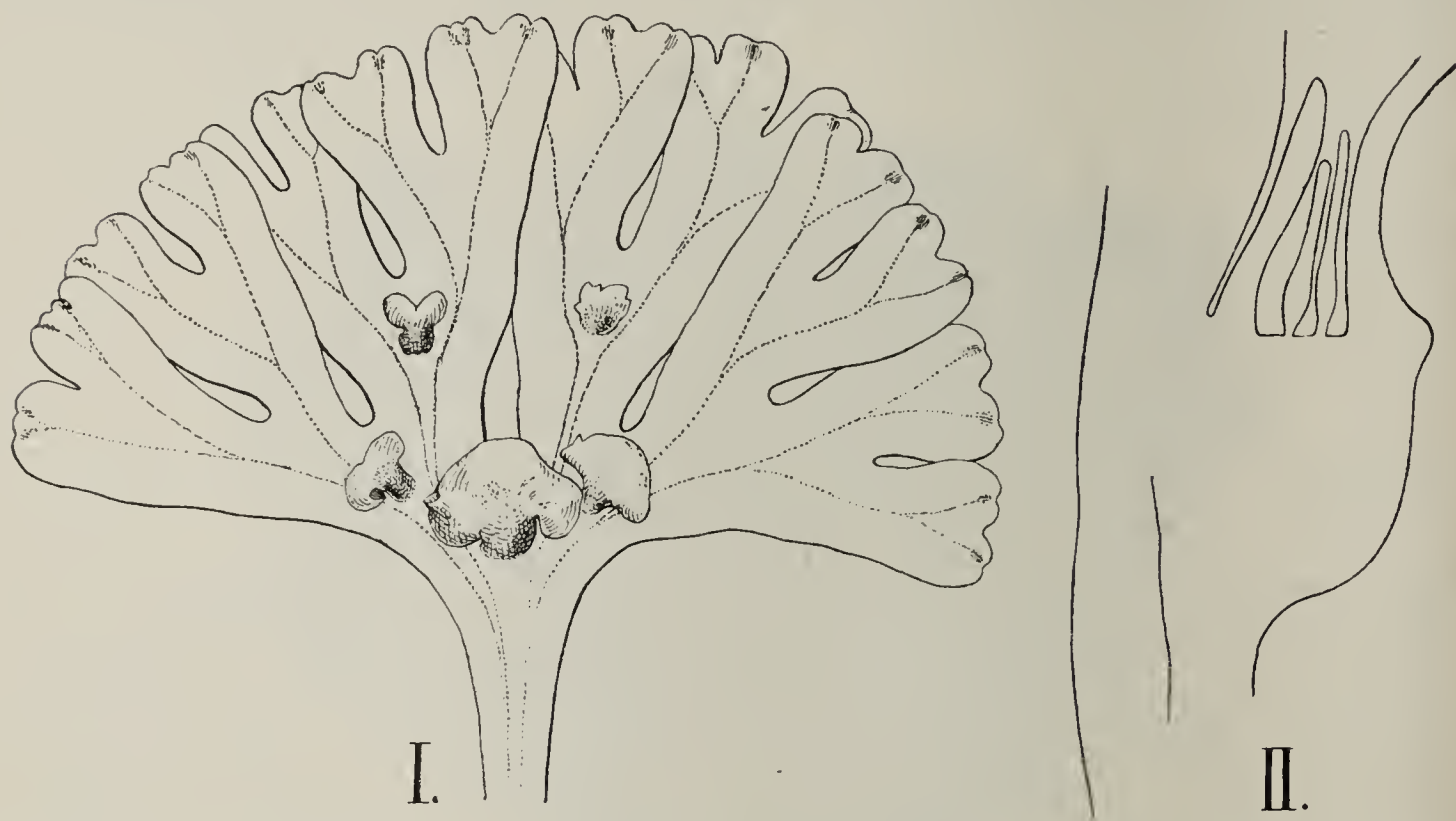


Fig. 133. *H. flabellatum*. I. mit weiblichen Sexualsprossen auf der Unterseite der assimilierenden; II. Thallusstück mit weiblichem Sexualsproß im Längsschnitt (stärker vergr. als I.).

Daß die Fruchstäbe von *H. Phyllanthus* einen primitiveren Charakter haben als die von *H. flabellatum*, spricht sich auch darin aus, daß sie an ihrer Unterseite Rhizoiden entwickeln und daß an ihrer Basis nicht selten gestreckte Zellen im Gewebe auftreten, welche den zentralen Zellstrang der vegetativen Sprosse andeuten. Das hat schon Leitgeb gesehen, wenn Stephani (*Species Hepat.* pag. 306) sagt: „Die fertilen Äste aller Arten enthalten keinen solchen Strang; wenigstens habe ich ihn hier, entgegen den Angaben Leitgeb's, nie gesehen“, so

1) Leitgeb (*Lebermoose*, Bd. III, pag. 25) läßt diese Frage für „*Umbraculum*“ (*H. flabellatum*) unentschieden, vermutet aber, daß auch hier die innere Hülle schon vor der Befruchtung angelegt werde. Diese Vermutung hat sich nicht bestätigt.

ist dazu zu bemerken, daß Leitgeb (a. a. O. pag. 104) nur von „Anfängen feiner Bündel langgestreckter und verdickter Zellen“ spricht und diese sind auch nicht selten, wenngleich nicht immer nachweisbar.

Wir können auch die weiblichen Äste von *H. flabellatum* uns aus einer Reduktion derer von *H. Phyllanthus* entstanden denken, wie oben bemerkt, dadurch, daß 1. das Perichätium auf eine Schuppe reduziert, 2. der Thallusflügel vergrößert, 3. die Anlegung des Perianths auf eine spätere Entwicklungsstufe verlegt wurde. Die Übereinstimmung von *H. Phyllanthus* mit *Blyttia* aber weist darauf hin, daß es nicht dem Sachverhalt entspricht, wenn Schiffner¹⁾ die beiden Gattungen in getrennte Abteilungen stellt, zweifellos ist *Hymenophytum* mit *Blyttia*

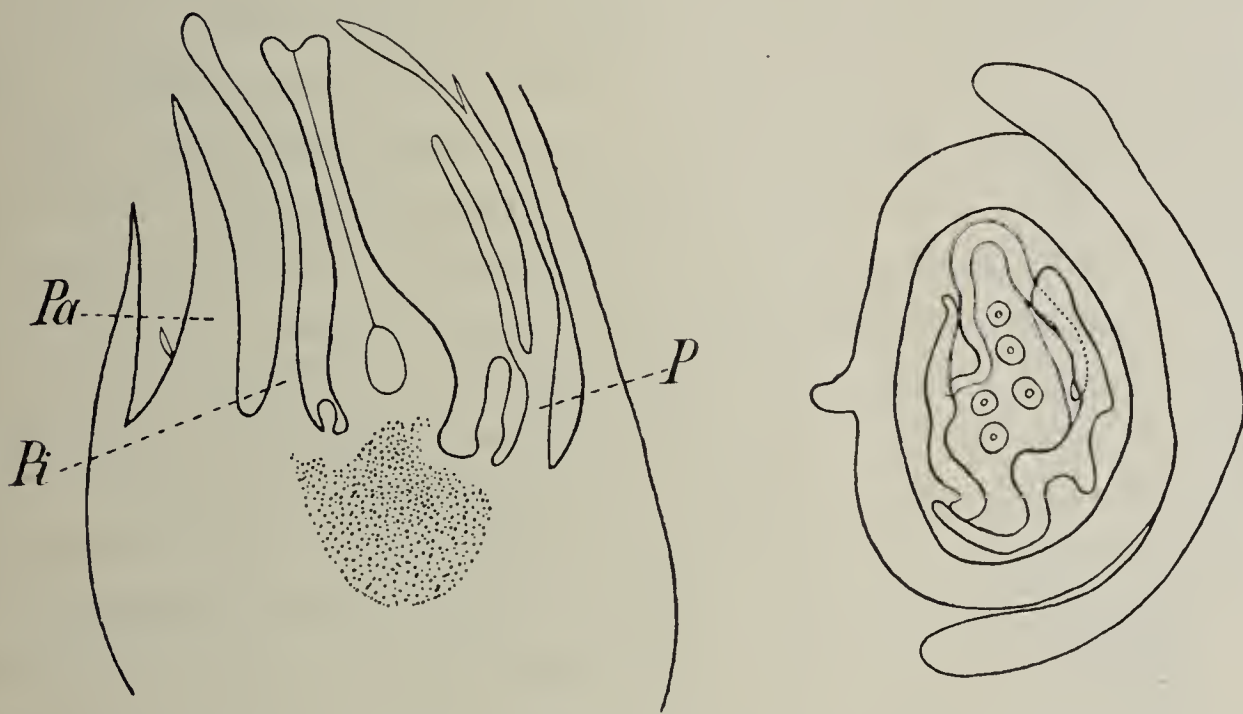


Fig. 134. Hymenophyt. *Phyllanthus*. Links weiblicher Sexualsproß (mit befruchtetem Archegonium) im Längsschnitt (*Pa* Perichätium, *Pi* (und *P*) Perianth), rechts im Querschnitt. Das punktierte Gewebe ist embryonal.

näher verwandt als mit *Metzgeria*. Das ergibt sich ferner aus dem Bau der Kapseln, welcher zugleich zeigt, daß die beiden Arten auch in dieser Beziehung konstante Unterschiede aufweisen, welche ihre Vereinigung in eine Gattung als zweifelhaft erscheinen lassen. Denn es finden sich auch hier Unterschiede, wenn auch in den Grundzügen Übereinstimmung herrscht²⁾.

1) Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien, I, 3. *Blyttia* (*Pallavicinia*) und *Symphyogyna* werden dort zu der „*Leptothecaceae*“, *Hymenophyten* zu den *Metzgerioideae* gestellt.

2) Vgl. J. Andreas, Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoosporogons, Flora 1899, pag. 193 ff. Stephani's Angabe „*cellularum parietes brunneae valde incrassatae*“ ist darnach nicht zutreffend.

Es besteht die Kapselwand, von der Spitze abgesehen, aus zwei Zellschichten, einer (zuweilen auch zwei) zartwandigen inneren und einer äußeren, welche die Bewegungen beim Öffnen der Kapsel bedingt. Bei *H. flabellatum* sind die Radialwände der Zellen ungleichmäßig, bei *H. Phyllanthus* gleichmäßig verdickt, man kann daran die Kapseln beider Arten leicht erkennen; zugleich ist bemerkenswert, daß *H. Phyllanthus* auch in dieser Beziehung mit *Blyttia* übereinstimmt. An den Aufrißstellen sind bei *H. flabellatum* nur die der Rißstelle abgekehrten Längswände verdickt, und hier zeigen die Verdickungen Annäherung an die Halbringform. Da die Querwände nicht oder doch nicht vollständig verdickt zu sein pflegen, ist ein Schrumpfen der Kapseln in der Querichtung erleichtert. Die aufgesprungenen Kapseln von *H. flabellatum*, welche ich fand, zeigten die normale Teilung der Kapselwand in vier Klappen. Zwei Kapseln von *H. Phyllanthus*, welche in Alkohol gelegen hatten, öffneten sich beim Austrocknen in zwei Längsrissen, oben blieb die Kapselwand ganz. Die rahmenförmig stehenbleibenden Hälften der Kapselwand schrumpften stark und die Elateren schleuderten aus den breit gewordenen Längsöffnungen die Sporen heraus. Ob dies regelmäßig geschieht, vermag ich nicht zu sagen; es scheint aber, daß diese Art des Aufspringens in dem ganzen Verwandtschaftskreis *Symphyogyna-Blyttia-Hymenophytum* vorkommt; Leitgeb gibt von *Blyttia Lyellii* (Lebermoose III, p. 85) an, daß es normal eine *Capsula quadrivalvis* haben dürfte, er aber mehrere Kapseln zweiklappig aufgesprungen gefunden habe, daß aber die Mehrzahl mehr als 4 an dem Scheitel zusammenhängende Klappen gezeigt habe. Damit stimmt auch meine eigene Beobachtung überein. Das Aufspringen der Kapseln beobachtete ich bei *Blyttia Lyellii*, und zwar — wegen Materialmangel — nur an wenigen Exemplaren. Bei dem einen traten die Risse in der Kapsel an der Basis zuerst auf und verlängerten sich von hier nach der Spitze zu. Sobald ein Riß offen war, begann das Schleudern der Elateren¹⁾. Es bildeten sich zwei Hauptrisse, die aber auch nicht ganz durchgingen, d. h. die Kapselwand blieb an der Spitze im Zusammenhang. Zwischen diesen Hauptrissen entstand auf der einen Wandhälfte ein weiterer, aber nicht ganz von der Basis nach oben reichender und neben diesem noch ein kleinerer. Das zweite Exemplar (Fig. 135) hatte die Kapsel schon geöffnet. Es waren vier Längsrisse gebildet, aus denen eine lockere Elaterenmasse hervorsah. Die vier Teile der Kapselwand blieben oben miteinander vereinigt, und hier waren die Elaterenbüschel am wenigsten leicht weg-

1) Vgl. Goebel, Über Funktion und Anlegung der Lebermoos-Elatoren Flora 1895.

zublasen, was sich aus den Raumverhältnissen ja leicht erklärt. Fest-sitzende Elateren waren nicht vorhanden.

In dem zweiten Falle tritt eine Annäherung an die sonst bei den Jungermanniceen übliche Vierteilung der Kapselwand besonders deutlich hervor, wenn sie auch nicht konstant auftritt.

Es läßt sich nicht verkennen, daß die größte Übereinstimmung zwischen *Blyttia* und *Hymenophyllum Phyllanthus* herrscht, sowohl was den Bau, als was das Aufspringen der Kapseln anbetrifft.

Besonderes Interesse beansprucht der „Elaterenkörper“. Bekanntlich ragt bei *Aneura* ein verhältnismäßig massiger, bei *Metzgeria* ein weniger entwickelter Zellkörper in das Innere der Kapsel herein, dessen Funktionen ich früher beschrieben habe¹⁾. Bei *Hymenophyllum* ist der Elaterenträger noch weniger entwickelt, und bei *H. Phyllanthus* kann man eigentlich von einem solchen nicht sprechen. Er erscheint nur als eine Verdickung des oberen Teiles der Kapselwand, die Zellen sind dünnwandig und nur an den Ecken verdickt. Bei *H. flabellatum* sind dagegen die Zellwände ungleichmäßig braun verdickt und der Elaterenträger ist an den 4 Klappen der aufgesprungenen Kapsel als eine Verdickung an jeder Klappenspitze sichtbar. Andreas, welchem nur aufgesprungene Kapseln zur Verfügung standen, hatte vermutet (a. a. O. p. 39), daß sich im jungen Sporogon ein zentraler, steriler Gewebekörper, eine „Columella“ wie bei *Aneura* und *Metzgeria* ausbilde. Indes ist dies nach der Untersuchung unaufgesprungener reifer Kapseln nicht der Fall, diese zeigen nämlich den „Elaterenträger“ ähnlich ausgebildet wie bei *H. Phyllanthus*, als eine flache Verdickung des oberen Teiles der Kapselwand.

Wir sehen also, daß beide „Arten“ doch bedeutende Unterschiede im Bau ihrer Sporogone zeigen. *H. Phyllanthus* schließt sich in dieser Hinsicht ebenso wie im Bau der Sexualäste an *Blyttia* an. Es ist

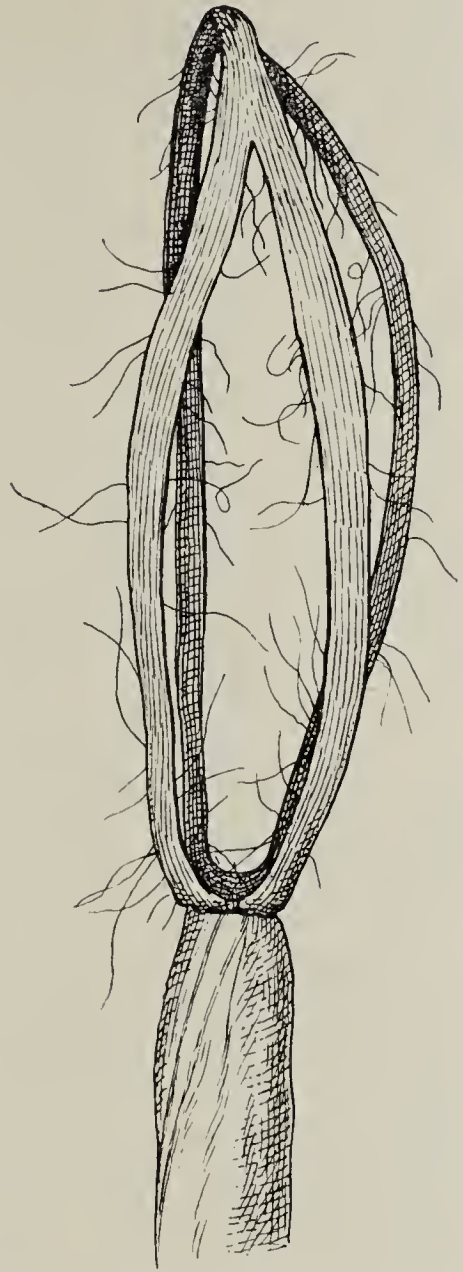


Fig. 135. *Blyttia Lyellii*. Aufgesprungene Kapsel, 30fach vergrößert.

1) Goebel, a. a. O.

möglich, *H. flabellatum* davon durch Weiterentwicklung nach verschiedenen Richtungen hin abzuleiten, es wäre aber auch möglich, daß *H. flabellatum* sich von einer symphyogyneartigen Stammform aus entwickelt hat, indem hier am Archegonienstand nach der Befruchtung ein Perianth als Neubildung entstand. Wer der ersteren Ansicht huldigt, wird die beiden Arten in einer Gattung zusammenlassen, wer die zweite für wahrscheinlicher hält, für *H. flabellatum* den Gattungsnamen *Umbraculum* beibehalten. Eine sichere Entscheidung darüber zu treffen ist derzeit wohl kaum möglich, aber es ist auch kein Grund einzusehen, weshalb nicht die Bildung eines Perianths mehrmals bei den thallosen Formen eingetreten sein sollte.

Was das Aufspringen der Kapseln anbelangt, so dürfte dies Vereinigtbleiben der Kapselwand an der Spitze wohl mit der Gestalt der Kapseln insofern zusammenhängen, als sich diese Erscheinung, soweit ich sehen kann, nur bei langen schlanken Kapseln findet. Hier können die Sporen, auch wenn die Kapselwand als ein Rahmen stehen bleibt, durch die Elateren leicht hinausgeschleudert werden, bei einer dickeren, mehr kugeligen Kapsel dagegen würde eine vollständige Entleerung der Sporen, wenn die Kapselwand oben geschlossen bleibt, wohl schwieriger vor sich gehen.

Es darf darauf hingewiesen werden, daß ein ähnliches Verhalten sich bei den gleichfalls langzylindrischen Kapseln von *Calobryum* und *Monoclea* findet. Wenn wir das Verhalten der großen Mehrzahl der Jungermanniceen, d. h. die Öffnung der Kapsel mit vier Klappen als das ursprüngliche annehmen, würde in der Gruppe der Metzgeroideen, zu denen *Metzgeria*, *Aneura*, *Blyttia*, *Symphyogyna* und *Hymenophytum* gehören, eine Abweichung des Kapselbaues noch in der Weise eingetreten sein, daß in allen Gattungen sich im oberen Kapselteil ein mehr oder minder stark entwickelter, nicht zur Sporenbildung verwendeter Zellkörper findet. Dieser erscheint bei *Blyttia*, *Symphyogyna* und *Hymenophytum* *Phyllanthus* wesentlich nur als Verdickung der Kapselwand (wie sie auch bei *Marchantiaceen* sich findet), welcher offenbar in Beziehung dazu steht, daß diese Kapseln oben geschlossen bleiben. Bei den übrigen Formen ist ein Elaterenträger vorhanden, der sich bei der Reife normal in vier Teile teilt, von denen je einer einer Kapselklappe angehört. Dieser Elaterenträger ist sehr rudimentär bei *H. flabellatum*, etwas mehr ausgebildet bei *Metzgeria* und erreicht seine höchste Vollendung bei *Aneura*, wo er die früher¹⁾ beschriebenen merkwürdigen Bewegungen ausführt.

1) Goebel, Über Funktion u. Anlegung d. Lebermoos-Elateren, *Flora* 1895, p. 23.

Blyttia xiphioides.

Der allmähliche Übergang zwischen thallosen und foliosen Formen bei den Lebermoosen beansprucht ein besonderes Interesse. In dieser Beziehung habe ich früher auf zwei Vorkommnisse besonders hingewiesen. Einmal auf die merkwürdige von Spruce entdeckte, aber nicht richtig erkannte *Pteropsiella* (*Cephalozia*) *frondiformis*¹⁾. Hier liegt ein folioses Lebermoos vor, das aber in seinen vegetativen Sprossen zur Thallusbildung übergegangen ist. Es wurde gezeigt, daß der Thallus zustande kommt dadurch, daß die seitlichen Blätter horizontal gestellt sind und „congenital“ miteinander verwachsen, während die Amphigastrien der Hauptsache nach auf Schleimpapillen reduziert sind. Es kommt so ein aus einer Mittelrippe und einem einschichtigen Flügel bestehender Thallus zustande, der dem einer Metzgeria ähnlich sieht. Die Sexualäste dagegen behalten die normale Beblätterung bei.

Haben wir hier einen Übergang von einer foliosen zu einer thallosen Form so finden sich andererseits auch mehrfach Mittelformen zwischen thallosen und foliosen Formen, speziell in der Gattung *Symphyogyna* und ihren Verwandten. Es wurde früher z. B. die von H. Karsten als *Amphibiophytum dioicum* bezeichnete *Symphyogyna Brognartii* (Flora 1893 p. 98 ff.), ferner *Blyttia longispina* erwähnt und abgebildet. Bei dieser ist der Thallusrand besetzt mit Zellreihen, die wir als rudimentäre Blätter betrachten können. Unter den in Neuseeland gesammelten *Blyttia*-arten ist *Bl. xiphioides* erwähnenswert. Zunächst wegen der Schwankungen in der Ausbildung der Blätter. Im untern Teil des Thallus bestehen sie zuweilen nur aus einer von drei Zellen gebildeten Zellreihe. Weiter oben sind die Blätter Zellflächen, welche in eine Zellreihe endigen, gelegentlich sind auch die Endzellen durch eine Längswand geteilt, was dann eine besondere Annäherung an die Blattbildung anderer Jungermanniaceen darstellt.

Daß die Funktion dieser Blätter — die neben dem sie an Fläche ungemein übertreffenden Thallus als Assimilationsorgane nur in ganz untergeordneter Weise in Betracht kommen können — die des Schutzes



Fig. 136. *Blyttia xiphioides*. Habitusbild schwach vergr.

1) K. Goebel, Über rudimentäre Lebermoose, Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 91. Die dort gemachten Angaben sind bestätigt worden von F. Cavers (On asexual reproduction and regeneration in Hepatics, The new phytologist, Vol. II, 1903, pag. 13). Cavers teilt die interessante Beobachtung mit, daß Antheridienäste an der Spitze vegetativ auswachsen, also in die thallose Form übergehen können.

des Vegetationspunkts ist, wurde a. a. O. betont, und auch Stephani hat sich dieser Auffassung angeschlossen. Bei *Blyttia xiphioides* kann man besonders deutlich sehen, wie die Blattanlagen (welche ursprünglich nicht durch einen Teil des Thallusrandes von einander getrennt sind) sich über den Vegetationspunkt herlegen (Fig. 137), (einzelne greifen auch auf die Ober- oder Unterseite über) und so einen Abschluß nach außen bieten. Da zudem auf der Thallusunterseite zweizellige Schleimpapillen in größerer Zahl vorhanden sind, ist der Vegetationspunkt ausgiebig geschützt¹⁾.

Bei einer in Neuseeland gesammelten *Symphyogyna* fand ich statt der Blätter dreizellige Zellreihen, höchstens war die Basalzelle einmal

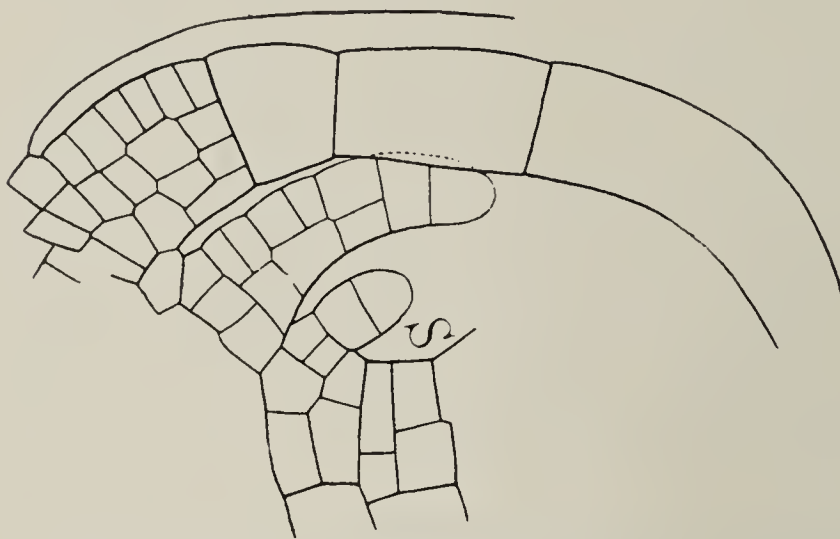


Fig. 137. *Blyttia xiphioides*. Vegetationspunkt mit Blättern, stark vergr.

durch eine Längswand geteilt. Bei *Hymenophyllum* stehen am Thallusrande zweizellige Schleimpapillen, welche vielleicht als mit den Blättern von *Blyttia* homolog betrachtet werden können. Jedenfalls sehen wir, in wie variabler Ausbildung die rudimentären Blätter bei dieser Gruppe auftreten.

Was den neuerdings²⁾ gemachten Versuch, die foliosen Lebermoose als die primitiveren, die thallosen als die von ihnen abgeleiteten zu betrachten, anbetrifft, so habe ich früher schon hervorgehoben, daß er auf einer sehr schmalen Basis von Beobachtungstatsachen aufgebaut ist, wesentlich nur darauf, daß bei der Keimung von *Preissia* am jugendlichen Thallus zunächst seitliche Lappen auftreten, die als „reduzierte Blätter“ betrachtet werden und darauf, daß im Thallus der *Marchantiaceen* eine oft weitgehende anatomische Gliederung vorkommt. In wieweit die letzterwähnte Tatsache für eine Abstammung der thallosen Formen von foliosen sprechen soll, ist mir nicht klar geworden. Die

1) Der in Flora 1893, pag. 99, Fig. 16 abgebildete Flächenschnitt durch den Vegetationspunkt von *Symphyogyna Brognartii* stimmt mit dem von *Blyttia xiphioides* (Fig. 137) sehr überein. Aber bei ersterer Pflanze wachsen die Blätter noch ziemlich stark weiter (vgl. die dort gegebenen Abbildungen), bei *Blyttia* bleiben sie stehen, während der Thallus sich stärker verbreitert. Es ergibt sich so ein verschiedener Habitus im fertigen Zustande.

2) v. Wettstein, Handbuch der systemat. Botanik, Bd. II, 1, pag. 42.

erste könnte man höchstens verwenden, um wahrscheinlich zu machen, daß *Preissia* eine ähnliche Gliederung besessen habe, wie wir sie bei manchen *Blyttien* und *Symphyogynen* kennen, nicht aber für eine Ableitung dieser Formen von vollständig foliosen. Ich glaube nicht, daß es gelingen wird, die Mannigfaltigkeit der Gestaltbildung der Lebermoose auf ein Schema zurückzuführen. Daß foliose Formen thallos werden können, habe ich, wie oben erwähnt, früher für *Pteropsiella* gezeigt, und für die früher von mir vertretene Auffassung, daß ursprünglich nur die Träger der Sexualorgane eine höhere morphologische Gliederung zeigten, und diese Sexualsprosse dann immer mehr vegetativ wurden, würde es eine Stütze sein, wenn es gelänge, zu zeigen, daß die anakrogynen Formen allgemein von akrogynen sich ableiten lassen. Ein solcher Nachweis aber scheint mir derzeit nur möglich in Gestalt eines umfangreichen Gebäudes von Hypothesen, dessen Aufführung ich andern überlassen möchte.

Metzgeria saccata.

Unter den sonst so einförmig gestalteten *Metzgeria*-Arten nimmt *M. saccata* insofern eine besondere Stellung ein, als sie allein an ihrem Thallus Einrichtungen aufweist, welche den „Wassersäcken“ vieler folioser Formen analog sind. Ich habe diese interessante *Metzgeria*-Art, welche epiphytisch zwischen anderen auf Baumrinden wachsenden Moosen, z. B. *Dicnemon*, wächst, bei Arthurs Pass in Neuseeland gesammelt, und möchte hier um so mehr auf sie zurückkommen, als über ihre Morphologie zwei Auffassungen bestehen.

In der Abhandlung „Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biologische Bedeutung“¹⁾ habe ich die blasenförmigen Anhängsel am Rande des Thallus als den Wassersäcken folioser Formen analog aufgefaßt und über ihre Entstehung gesagt: „Angelegt werden die Säcke schon nahe am Scheitel durch nach unten konkave Einwölbung einzelner Randpartien des Thallus, diese werden dann bei weiterem Wachstum zu kapuzenförmigen Gebilden“, d. h. also der Thallus rollt sich nach unten konkav ein, einzelne Stücke erfahren ein gesteigertes Flächenwachstum und werden so zu blasenförmigen nach unten offenen Anhängseln.

Ganz anders ist die Auffassung *Stephanis*²⁾. Er schildert die Pflanze als versehen mit „*alae decurvae, profunde inciso — lobulatae, lobulis a latere exteriori convolutis, sub fronde occultis, inflato — clavatis* d. h. also nach seiner Meinung ist der Thallus versehen

1) *Flora* 1893, pag. 423 ff.

2) *Species Hepaticarum* 1899, pag. 298.

mit besonderen Anhangsorganen, welche als Randlappen erscheinen und zusammengerollt und aufgeblasen keulenförmig sind.

Erneute Untersuchung hat mir aber gezeigt, daß meine früher geäußerte Auffassung richtig, die Stephanis demzufolge unrichtig ist. Es ist an dem Thallus von *M. saccata* ebensowenig eine Lappenbildung vorhanden als bei irgend einer andern bis jetzt bekannten Metzgeriaart, während eine solche bei Symphyogyne- und Blyttia-Arten, wie auch oben erwähnt wurde, vorkommt. Vielmehr haben wir aus-

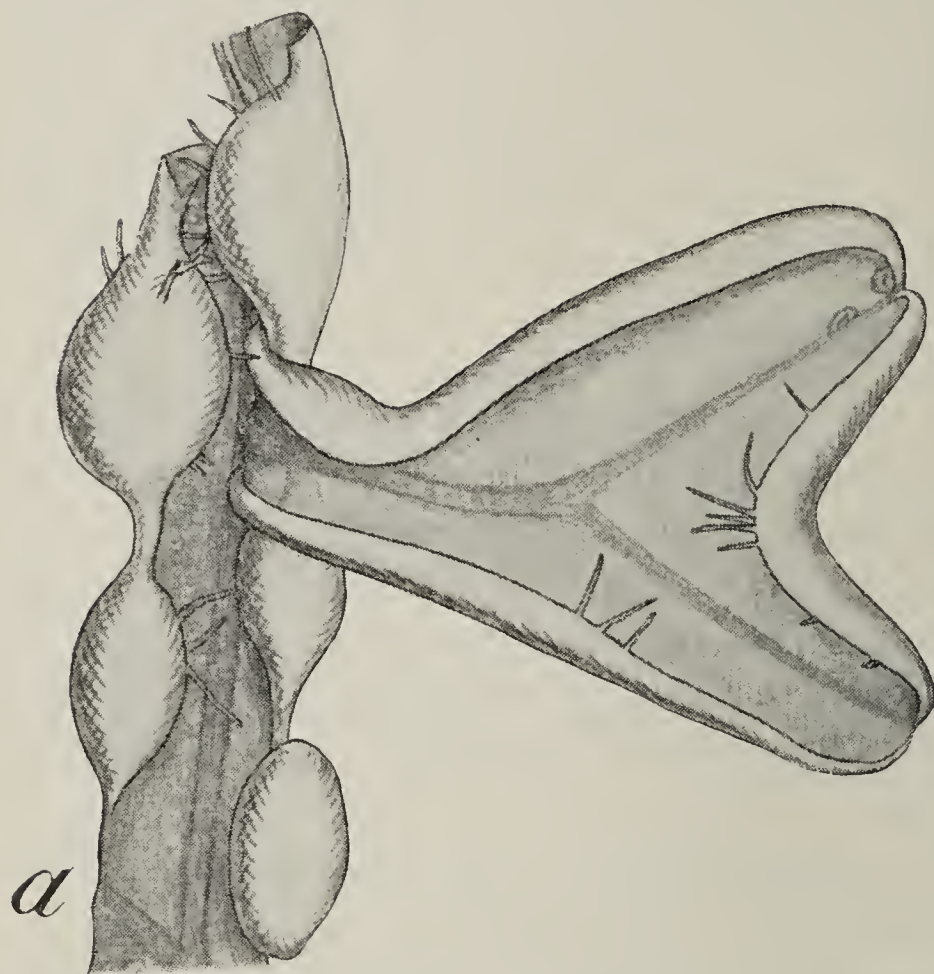


Fig. 138. *Metzgeria saccata*. Habitusbild (22 fach vergr.) von unten.

ist. Diese Gestalt behält er zuweilen auch ziemlich lange bei. So entspringt z. B. in Fig. 138 aus der Mittelrippe eines mit Wassersäcken versehenen Thallus ein Thallusast, dessen Rand nach unten eingeschlagen ist. Denken wir uns diesen an einzelnen Stellen nach oben ausgestülpt, so erhalten wir die Wassersäcke, es sind keine „lobuli“ vorhanden und deshalb können sie auch nicht vom äußeren Rande her eingerollt sein. Man findet auch alle Über-

gangsstufen von deutlich blasenförmig gestalteten Wassersäcken, zwischen denen Randpartien, welche nur schwach nach unten eingekrümmt und wenig gewachsen sind, sich befinden, und dem in Fig. 138 abgebildeten Seitensproß. Denkt man sich den Thallus flach ausgebreitet, so würden natürlich die stärker gewachsenen, zur Wassersackbildung verwandten Teile über die anderen vorspringen, aber von einer Lappenbildung in Stephanis Sinne kann keine Rede sein. Andere aus der Mittelrippe entspringende Sprosse beginnen übrigens sofort mit der Wassersackbildung und entwickeln auf der Unterseite der Wassersäcke, welche der morphologischen Thallusoberseite entspricht, zahlreiche Rhizoiden. — In dem früher

untersuchten Exemplare waren in den Wassersäcken keine Tiere vorhanden, es wurde damals schon die Vermutung ausgesprochen, daß das Fehlen der in den Wassersäcken der Lebermoose sonst so häufig vorkommenden Tiere kein konstantes sein werde. Bei dem jetzt untersuchten Material fanden sich Tiere sowohl wie organischer Detritus häufig in den Blattohren.

Die beobachteten weiblichen Sexualäste waren nicht muschelförmig, sondern nach oben hin eingefaltet, und am Rande mit einer oder zwei divergierenden Reihen von Borstenhaaren besetzt, die vereinzelt auch auf der Unterseite auftreten können. Schiffners¹⁾ Meinung, daß bei *Metzgeria* der weibliche Sproß auf seiner Oberseite zu einer herzförmigen, halbkugelig hohlen, behaarten Hülle auswachse, ist meiner Ansicht nach durchaus irrig; schon die nicht gerade seltenen Fälle, in denen ein als Sexualast angelegter ventraler Thalluszweig vegetativ weiter wächst, zeigen, daß die „Hülle“ tatsächlich der Sexualsproß ist. Das Fehlen einer Mittelrippe, welches Schiffner besonders betont, fällt um so weniger in das Gewicht, als auch schwächliche vegetative Adventivsprosse einer solchen entbehren.

Treubia.

Das sporadische Auftreten dieser Gattung in Java²⁾ ließ vermuten, daß sie dort außerhalb des Zentrums ihres Verbreitungsbezirkes wächst. Diese Vermutung wurde mir zur Gewißheit, als ich in Neuseeland in einer ganzen Anzahl von Standorten *Treubia* antraf³⁾. Da eine Art von Samoa angegeben wird, so ist nicht zu bezweifeln, daß wir in Java nur einen der westlichsten Standorte einer eigentlich dem pacifisch-neuseeländischen Gebiete angehörigen Gattung vor uns haben.

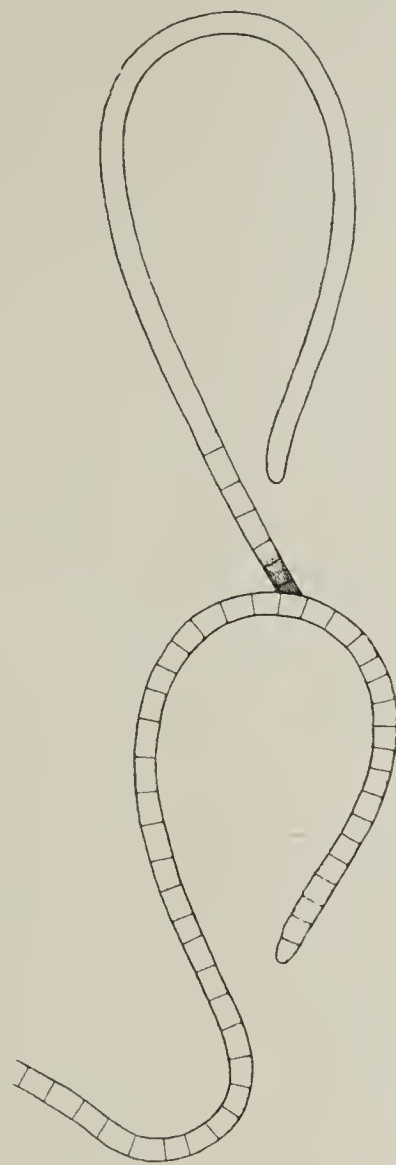


Fig. 139. *Metzgeriasaccata*. Schnitt durch den Thallus parallel der Thallusunterseite, zwei Wassersäcke sind getroffen.

1) Nat. Pflanzenfamilien, a. a. O., pag. 53.

2) Meines Wissens ist der Standort, an welchem ich die Pflanze 1886 auf fand, bis jetzt der einzige geblieben, vgl. Goebel, Morpholog. und biolog. Studien, Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. IX.

3) So auf der Südinself bei Dunedin, Jacksons, Otira Gorge, auf der Nordinsel bei Wellington (Kaitoki). Es ist merkwürdig, daß dies große schöne Lebermoos nicht längst aus Neuseeland bekannt geworden ist.

Ob die in Neuseeland gefundenen Treubien identisch sind mit *Tr. insignis* und ob vielleicht in Neuseeland verschiedene „kleine Arten“ vorkommen, wage ich nicht zu entscheiden und überlasse diese Frage den Lebermoos-Systematikern. Erwähnt sei nur, daß im Habitus gegenüber der javanischen Art die neuseeländischen Treubien kleine Abweichungen zeigen. So bedeutende Größe wie die erstere habe ich die letzteren nicht erreichen sehen. Vielfach sind die Blätter statt flach ausgebreitet zu sein nach oben gewölbt; auch fiel mir die besonders reichliche Schleimabsonderung auf der Unterseite und die dunkler grüne Farbe auf. Von der javanischen Art habe ich früher mehrzellige (drei- bis vierzellige) Brutkörper beschrieben. Solche Brutkörper finden sich auch bei den neuseeländischen Treubien oft in sehr großer Menge. Indes bestehen sie aus viel zahlreicheren Zellen, als die für die javanische Form früher bildlich dargestellten sie zeigen (Fig. 140, A, B). Ob dies wirklich ein konstanter Unterschied ist, oder die bei der javanischen Form untersuchten Brutknospen vielleicht noch nicht ganz fertig waren, vermag ich derzeit nicht zu sagen, da ich keine brutknospentragenden javanischen Treubien zur Hand habe.

Im übrigen aber ist der morphologische und anatomische Aufbau der neuseeländischen Treubien ein mit dem früher Beschriebenen übereinstimmender. Hier sei nur bemerkt, daß *Stephani*s Bezeichnung der Blätter als „Einschnitte des Flügels des Thallus“ eine un Zweckmäßige ist. Wie ich früher hervorgehoben habe, können wir von Blättern bei den thallosen und foliosen Lebermoosen dann sprechen, wenn am Vegetationspunkte in gesetzmäßiger Reihenfolge und Stellung Auswüchse angelegt werden, die je nach der Größe, welche sie, und nach der Ausbildung, welche die tragenden Achsen erreichen, verschieden stark von der letzteren abgegliedert sein können.

Bei *Treubia* wird nun in jedem Segment ein Blatt angelegt. Und zwar liegen, wie meine früheren Angaben und Abbildungen zeigen und Fig. 140, I, II bestätigt, die Blätter nicht, wie *Stephani* meint, „völlig in einer Ebene“. Vielmehr stehen sie (wie früher angegeben) nur annähernd horizontal. Schon sehr früh, wenn das Blatt noch einschichtig ist, zeigt es eine Schiefstellung, die Blattflächen stehen annähernd den Dorsalschuppen (s. Fig. 140) der gegenüberliegenden Blattreihe parallel; es ist kein Grund vorhanden, die Blattdeckung nicht als unterschlächtige zu bezeichnen.

Daß die Dorsalschuppen auch als Schutz des Vegetationspunktes in hervorragender Weise in Betracht kommen, geht aus der Abbildung

Fig. 140, *I* deutlich hervor; dies ist zu betonen, weil Stephani¹⁾ meinte, „daß die Dorsalschuppe wohl lediglich eine Hülle für die Sexualorgane ist“ und rudimentär werde, sobald „diese, welche der Anlage nach jedenfalls stets vorhanden sind, nicht entwickelt werden“. Vielmehr sehen wir, daß die Dorsalschuppen, auch wo keine Sexualorgane

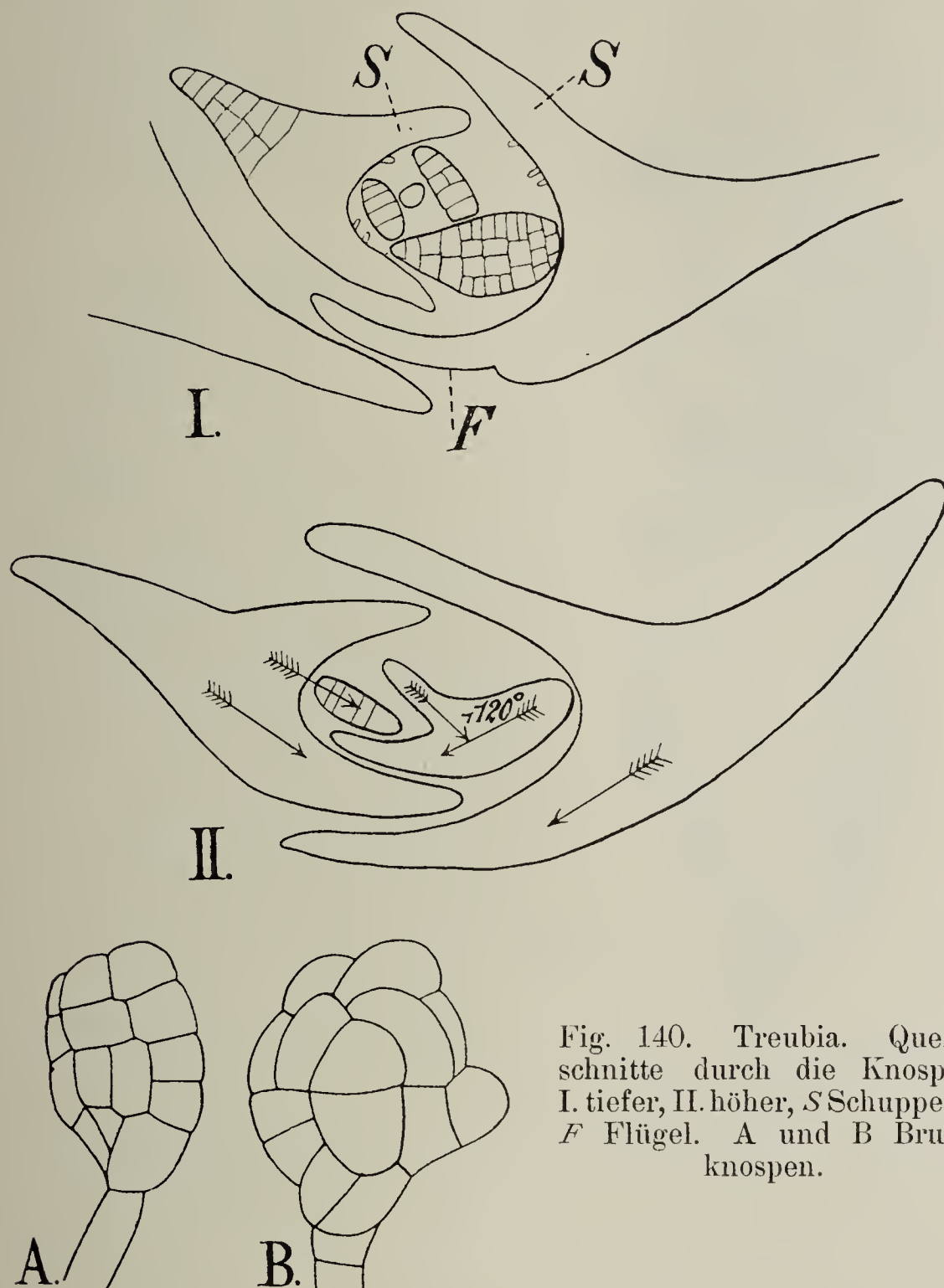


Fig. 140. Treubia. Querschnitte durch die Knospe, I. tiefer, II. höher, *S* Schuppen, *F* Flügel. A und B Brutknospen.

angelegt sind, kräftig entwickelt sind und zusammen mit den nach unten übergreifenden Blattlappen die Stammknospe um so mehr schützen, als die Zwischenräume mit Schleim ausgefüllt sind. Bei Fossombronia und den foliosen Formen wird dasselbe erreicht durch die annähernd in vertikaler Richtung erfolgende Entwicklung der Seitenblätter, wozu

1) Hedwigia 1891, pag. 192.

noch vielfach die Amphigastrien treten, welche bei *Treubia* durch die flügelartige Verbreiterung des Blattes nach unten (Fig. 140, *I*) überflüssig werden. *Treubia* stellt sozusagen einen der mancherlei Versuche dar, den die Lebermoose gemacht haben, um vom thallosen in den foliosen Zustand überzugehen, wobei, wie früher betont, der Schutz des Vegetationspunktes in hervorragender Weise in Betracht kommt; Blatt-Dorsalschuppe von *Treubia* entspricht dem Blatte von *Fossombronia* in dieser Beziehung.



Fig. 141. *Moerkia Cockaynii*. Habitusbild einer weiblichen Pflanze von oben (hinten der Seitenrand nach oben eingeschlagen), V_1 abgeschnittener Seitensproß.

***Moerkia Cockaynii*.**

In der Flora of New Zealand gibt Mitten¹⁾ als in Neuseeland wachsend *Steetzia Lyellii* Nees an, worunter in der Synopsis hepaticarum verschiedene Formen, namentlich *Blyttia Lyellii* und *Moerkia hibernica* zusammengefaßt waren. Auf der Südinsel fand ich an verschiedenen Standorten eine unserer *M. Blyttii* nahestehende von ihr aber auf den ersten Blick leicht unterscheidbare Form, die ich als *M. Cockaynii* bezeichnen möchte, zu Ehren meines um die Erforschung der Flora Neuseelands hochverdienten Freundes, Herrn Dr. L. Cockayne.

Die Pflanze, welche ich eine Zeitlang auch lebend im Münchener botanischen Garten kultivierte, fällt schon durch ihre Größenverhältnisse und ihre fleischige Beschaffenheit auf. Während

Stephani (a. a. O., pag. 360) von *M. Blyttii* angibt „frons ad 25 mm longa ex angusta basi ad 15 mm lata“, überschreitet die Durchschnittsbreite und Länge des Thallus von *M. Cockaynii* diese für *M. Blyttii* als Maximum geltenden Maße. Die Thallusränder sind meist nach oben eingekrümmt und gewellt, und namentlich auch die Thallusspitze selbst ist stark nach oben eingekrümmt, so daß der Vegetationspunkt um 180° gewendet annähernd wieder horizontal liegt (Fig. 142). Die Rhizoidbildung be-

1) pag. 165.

ginnt im Zusammenhang mit dieser Aufrichtung der Scheitelregion erst ziemlich weit hinter ihr auf der breit nach unten vorgewölbten Mittelrippe, welche gegen 40 Zellen dick ist. Sie ist später dicht besetzt mit sehr langen rotbraun gefärbten Rhizoiden, die auf der Thallus unterseite stehenden Schleimhaare sind mit bloßem Auge schon auf der Unterseite des Thallus als helle Striche zu erkennen, sie stellen Zellreihen dar (vgl. Fig. 142, II). Die Archegonienstände sind von einem aus an der Basis ringförmig verwachsenen Schuppen gebildeten Perichätium umgeben (Fig. 141), sie folgen teilweise (wie der Längsschnitt Fig. 142) zeigt dicht aufeinander.

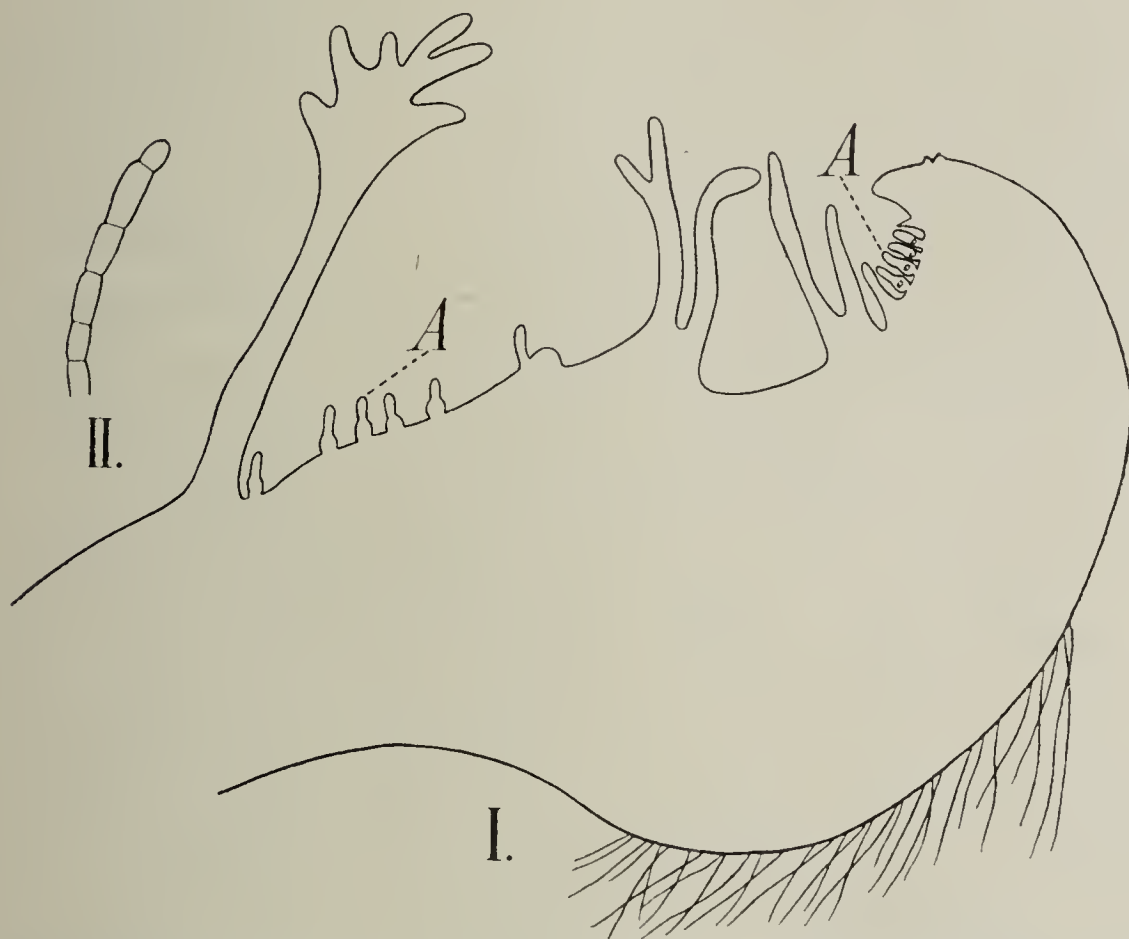


Fig. 142. *Moerkia Cockaynii*. I. Längsschnitt durch eine weibliche Pflanze, A Archegonien. II. Ein „Amphigastrium“ der Unterseite.

Eine Diagnose der neuen Art (wie die einiger anderer neuer Formen meiner Sammlung) wird Herr F. Stephani veröffentlichen.

Marchanta foliacea.

Von den in Neuseeland gesammelten Marchantiaceen soll hier nur *M. foliacea* besprochen sein, weil sich an die Beschreibung des anatomischen Baues dieser Pflanze einige allgemeine Erörterungen knüpfen lassen.

M. foliacea zeigt in ihrem ganzen Thallusbau, daß sie (wenigstens zeitweilig) größerer, Trockenheit angepaßt ist, als z. B. *March. polymorpha*. Dies spricht sich aus:

1. Im Bau der Epidermis; 2. in dem der Atemöffnungen; 3. in der Beschaffenheit des assimilierenden Gewebes; 4. in dem Verhältnis des assimilierenden zum Speichergewebe.

Die Epidermis ist chlorophyllos, ziemlich dickwandig und stellenweise zweischichtig (Fig. 143). Die Atemöffnungen sind ausgezeichnet dadurch, daß sie sehr weit in die Luftkammern hineinragen. Sie bestehen aus 4—6 Stockwerken von Zellen; das unterste bildet die Verschlusßzellen, welche die Öffnung wenn vielleicht auch nicht ganz, so doch auf eine oder mehrere enge Spalten verschließen können. Auch

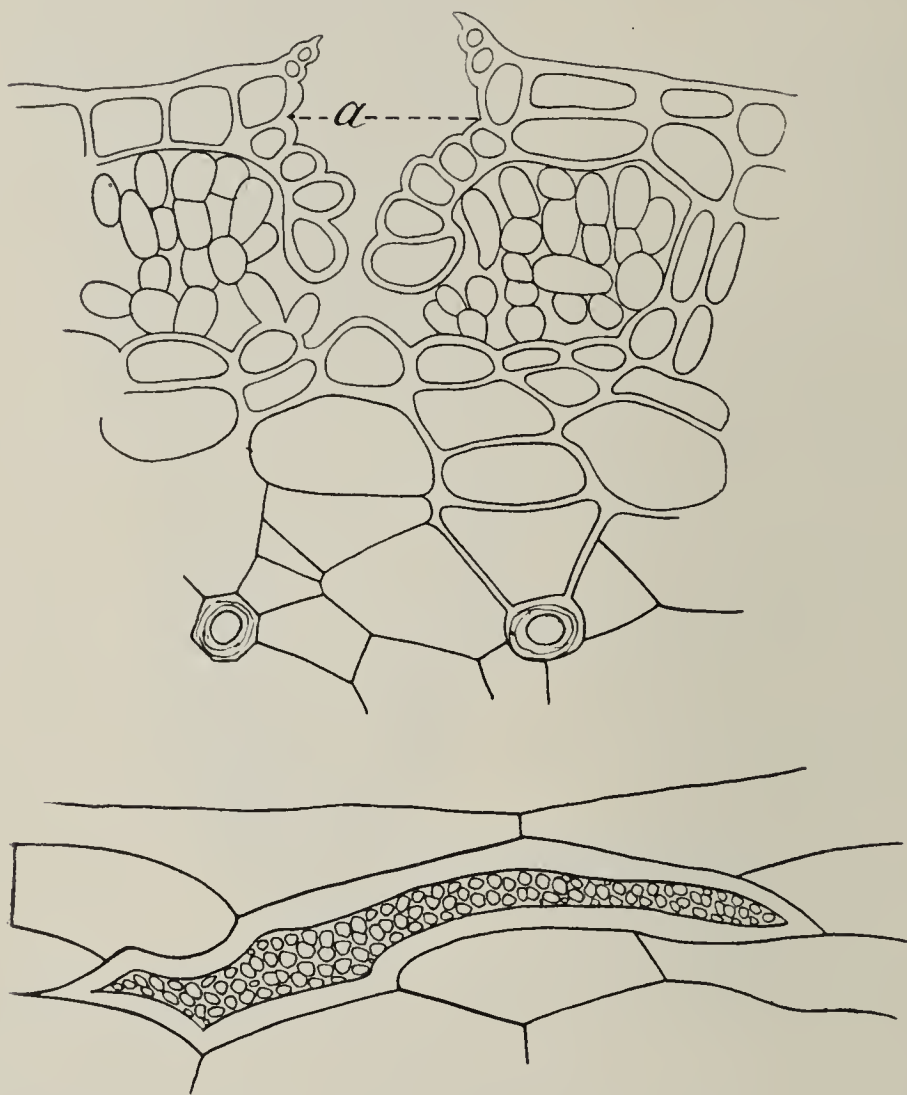


Fig. 143. *Marchantia foliacea*. Oben Thallusquerschnitt, unten Stück eines Thalluslängsschnittes mit einer Sklerenchymzelle.

wenn die Spalten geöffnet sind, wird die Transpiration keine sehr ergiebige sein, schon das tiefe Hineinragen der Atemöffnung in die Luftkammern wird ein langsames Entweichen des Wasserdampfs bedingen, und in der Atemöffnung selbst liegt ein windstiller, oben von einem Hautfortsatz etwas verengter Raum vor, welcher den Wasserdampf gleichfalls nur allmählich entweichen läßt. Es tritt bei diesen Atemöffnungen besonders deutlich hervor, daß sie eigentlich aus zwei Teilen bestehen. Denken wir uns nämlich den Teil der Atemöffnung

unterhalb der Linie α Fig. 143 weg, so erhalten wir den Typus der Atemöffnungen, welcher bei den Vegetationsorganen der Marchantiaceen der verbreitetste ist: den einer einfachen Öffnung, welche etwas über die Thallusoberfläche vorspringt, wodurch das Eindringen von Wassertropfen in die Öffnung erschwert wird. Von hier aus sehen wir (von kleinen anatomischen Differenzen abgesehen) nach zwei Richtungen hin Veränderungen vor sich gehen: entweder es wird der vorspringende

Teil als schlotförmige Erhebung emporgerückt — Exormotheca-Typus — oder es kommt noch ein nach unten wachsender Kragen dazu (Marchantia-typus, der bekanntlich auch am Fruchtkopf mancher Arten sich findet, deren Thallus eine einfache Atemöffnung hat).

Die Atemöffnungen des Marchantiatypus stellen nach dem Obigen eine spätere Entwicklung aus dem ursprünglich einfachen Vorgang der Überwölbung der Thallusgruben dar. Wir sehen bei den Keimpflanzen mancher Marchantiaceen, daß ursprünglich eine Oberflächenvergrößerung der assimilierenden Fläche durch Grubenbildung eintritt und an diese sich später die anderen merkwürdigen Vorgänge anschließen, die ihre höchste Ausbildung bei den verschließbaren Atemöffnungen erreichen. Wenn Stephani¹⁾ *Marchantia polymorpha* einen „porus quadratus“ zuschreibt, den er von dem „porus cruciatus“ von Preissia u. a. unterscheidet, so ist dazu zu bemerken, daß eine solche starke Verschiedenheit sich nicht findet, auch *M. polymorpha* hat einen „porus cruciatus“, nur weniger stark ausgeprägt, als Preissia; mit anderen Worten, es gibt nur einen Typus der tonnenförmigen Atemöffnungen, dieser aber ist bei hygrophilen Formen etwas anders ausgebildet als bei mehr xerophilen, wo, wie ich schon vor Jahren hervorhob und später Kamerling bestätigte, die Möglichkeit eines Verschlusses, bezw. einer starken Verengerung der unteren Öffnung besteht.

Leider hatte ich keine Gelegenheit, *M. macropora* zu untersuchen, deren Atemöffnungen Stephani als vierten Typus von ganz abweichender Form betrachtet. Mir scheint die Abweichung eigentlich nur darin zu bestehen, daß die Zahl der die Atemöffnung umgebenden Zellreihen hier eine viel größere ist als sonst, nach Stephanis Abbildung 15. Auch hier wachsen wie bei *M. foliacea* u. a. die untersten Zellen der Atemöffnung gegen die Mitte dieser hin vor. Da die Öffnung sehr weit ist, erreichen auch die Auswüchse, wenigstens bei einigen eine verhältnismäßig beträchtliche Größe. Es mag dabei erinnert werden an die Tatsache, daß, wenn *Marchantia polymorpha* im Wasser untergetaucht wächst, ein Abschluß der Luftkammern²⁾ nach außen durch Auswachsen der untersten Zellen zu Papillen, die sich übereinanderlegen, eintritt. Wir sehen daraus, daß die Atemöffnungen „plastisch“ sind, d. h. in ihrer Ausbildung durch die Einwirkung äußerer Faktoren abgeändert werden können. *M. macropora* wächst nach Mitten an „wet banks“,

1) A. a. O. pag. 157.

2) Soweit diese sich überhaupt ausbilden, vgl. Ruge, Beitr. zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose, Flora 1893.

es wäre möglich, daß damit (dem oben erwähnten Verhalten von *Marchantia* entsprechend) das starke Auswachsen der basalen Zellen in Verbindung steht.

M. foliacea ist auch dadurch von Interesse, daß im Thallus in großer Zahl die eigentümlichen Sklerenchymzellen mit braunen Wänden sich vorfinden, welche ich für *Preissia* vor Jahren beschrieben habe ¹⁾. Die Lebermoossystematik hat davon keine Notiz genommen. Stephani erwähnt die Sklerenchymzellen bei *Preissia* überhaupt nicht, bei *Marchantia* erwähnt er „Sklerenchymstränge“, die er als mäßig lange geschlossene Gänge mit buchtigen Erweiterungen bezeichnet. Unter einem „Gang“ versteht man aber in der Pflanzenanatomie ganz allgemein einen Inter-cellularraum ²⁾. Auch handelt es sich nicht um „Stränge“, von solchen könnte man doch nur reden, wenn Bündel von Sklerenchymzellen vorhanden wären. Dies ist aber nicht der Fall, die in der Richtung des Thallus längsgestreckten Zellen verlaufen meist einzeln, gelegentlich legen sich zwei mit den Enden aneinander. Ihre Länge ist bei *M. foliacea* eine ziemlich variable, sie enthalten übrigens trotz der starken Wandverdickung nicht selten Stärke, ihre Hauptfunktion ist aber offenbar, wie schon früher hervorgehoben, eine mechanische.

Auf weitere anatomische Einzelheiten möchte ich hier nicht eingehen, es kam mir nur darauf an, hervorzuheben, daß es bei den *Marchantiaceen* eigentlich nur zwei Typen von Atemöffnungen gibt, die aber den Standortverhältnissen entsprechend verschiedene Ausbildung zeigen können, und daß der anatomische Bau dieser Pflanzen für die systematische Charakteristik bis jetzt nicht in ausreichender Weise verwendet wurde. Allerdings wird auch das Auftreten der Sklerenchymzellen im Thallus von äußeren Faktoren beeinflußt werden können. Es ist wahrscheinlich, daß mit diesen Sklerenchymzellen versehene Formen diese, wenn sie an besonders feuchten Standorten wachsen, in geringerem Grade entwickeln, als an trockeneren Standorten. Tatsächlich treten sie, soweit mir bekannt ist, bei speziell hygrophilen *Marchantiaceen* (z. B. *Fegatella*) überhaupt nicht auf.

Anthoceroteen.

Eine größere Anzahl von Anthoceroteen wurden sowohl in Australien, als in Neuseeland gesammelt. In Westaustralien fanden sich namentlich

1) Goebel, Zur vergl. Anatomie der *Marchantiaceen*. Arb. des botan. Instituts zu Würzburg, II, (1880), pag. 529.

2) Deshalb ist es auch nicht richtig, wenn St. weiter von „Schleimgängen“, spricht. Wie ich a. a. O. nachwies, handelt es sich um Schleimzellen. Bei *Marchantia* habe ich diese stets nur einzeln angetroffen, während sie bei *Fegatella* in Reihen angeordnet sind.

einige Knöllchen bildende Formen. Indes möchte ich nur über zwei der gesammelten Arten einige Bemerkungen hier anfügen.

Anthoceros giganteus Lehm. et Lindenb.

In den „Natürl. Pflanzenfamilien“¹⁾ werden die drei Gattungen der Anthoceroteen *Notothylas*, *Anthoceros* und *Dendroceros* dadurch von einander unterschieden, daß die ersteren einen Thallus haben sollen, der auch am Rande mehrzellschichtig sei, ohne scharf gesonderte Mittelrippe, während *Dendroceros* ein Thallus zugeschrieben wird mit „scharf gegen die einzellschichtigen, krausen Ränder abgesonderter Mittelrippe“. Nach dieser Diagnose würde man die in der Überschrift genannte *Anthoceros*-art, welche ich in Neuseeland bei „Arthurs Paß“ und „Jacksons“ sammelte, zu *Dendroceros* stellen können, an welche

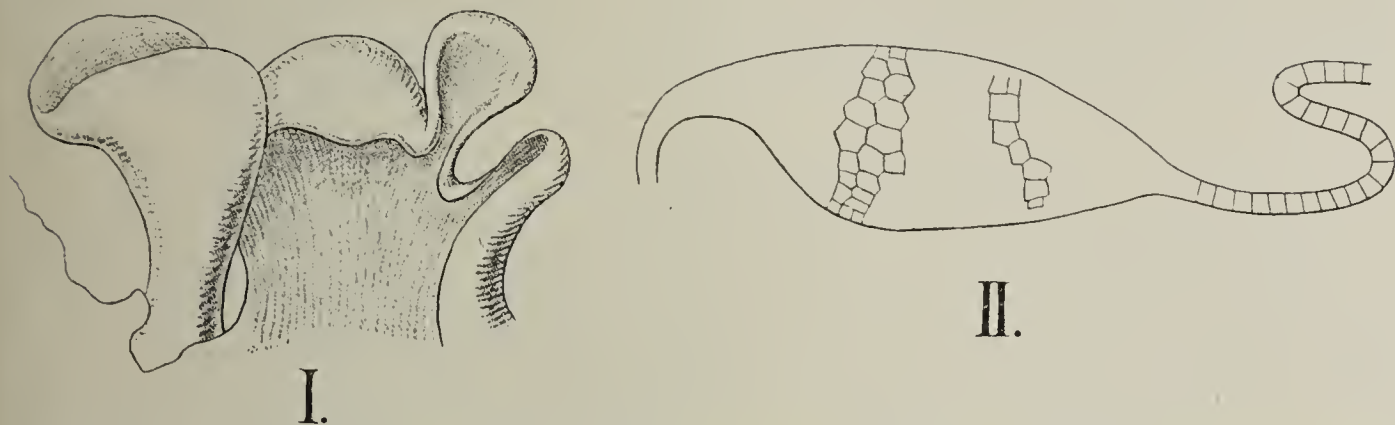


Fig. 143. *Anthoceros giganteus*. I. Thallusende von unten. II. Thallusquerschnitt.

Gattung auch der Habitus erinnert. Die Pflanze ist nämlich langgestreckt und schmal (z. B. 4 cm lang, 2 mm breit) und besitzt einschichtige, kraus gewellte Thallusränder, von denen der mehrschichtige mittlere Teil des Thallus nicht scharf abgesetzt ist. Letzterer hat keine Schleimräume und zeigt überhaupt eine sehr einfache anatomische Gliederung. Die Zellen der Ober- und der Unterseite sind niedriger als die übrigen. Sie enthalten 2—4 oft noch miteinander zusammenhängende Chlorophyllkörper. Die (später von Nostockolonien bewohnten) Schleimspalten finden sich vorzugsweise an den Seitenteilen der Mittelrippe. Sehr charakteristisch ist, daß der Vegetationspunkt nach unten eingekrümmt ist (Fig. 143, I), eine Erscheinung, welche bei dorsiventralen Sprossen höherer Pflanzen häufig, bei Lebermoosen aber wie es scheint selten ist. Die Verzweigung ist eine (scheinbar) fiederige, doch traf ich selten größere zusammenhängende Sproßsysteme an.

Was die Randbeschaffenheit anbelangt, so ist es klar, daß hier eine der zahlreichen Einrichtungen vorliegt, durch welche Lebermoose in den

1) A. a. O., pag. 139.

Stand gesetzt werden, Wasser festzuhalten. In noch viel höherem Grade als bei dem früher beschriebenen¹⁾ *Anthoceros fimbriatus* ist dies bei *Anth. giganteus* der Fall, der vielfach gefaltete, teilweise die Unterseite des Thallus bedeckende Rand ist mit zahlreichen kapuzenförmigen Hohlräumen versehen, welche Wasser festhalten. Es wird dies dadurch ermöglicht, daß an einzelnen Stellen des Randes ein gesteigertes Wachstum eintritt, ähnlich wie dies bei *Dendroceros foliatus* geschieht (vgl. a. a. O.), nur daß bei diesem diese Wucherungen noch schärfer abgesetzt sind. Es ist also die Entstehung dieser Gebilde eine andere, als bei *Anthoceros fimbriatus*, wo die Randkrause aus den zahlreichen, bei der Verzweigung des Thallus entstehenden „Mittellappen“ hervorgeht.

Charakteristisch ist, daß dieses *Anthoceros* in Gesellschaft einer ihm habituell sehr ähnlichen *Aneura* wuchs, die auch auf der Thallusunterseite ein krauses schwammiges Aussehen hatte, was aber durch dünne, nach unten gebogene Thalluszweige zustande kommt.

Anthoceros arachnoideus²⁾. (Fig. 144.)

Auf Baumrinden, aber auch auf dem Boden fand ich in Neuseeland nicht selten einen *Anthoceros*, der im vorderen Teile seines Thallus durch einen weißlichen Überzug auffällt. Es ist offenbar der *A. arachnoideus*. Die früher geäußerte Vermutung³⁾, daß es sich auch hier um eine Einrichtung zum Wasserfesthalten handle, hat sich durchaus bestätigt, man kann sich leicht davon überzeugen, daß die mit Auswüchsen besetzte Thallusoberseite Wasser festhält. Daß dies namentlich im vorderen Teile des Thallus erfolgt, dürfte damit zusammenhängen, daß dieser betreffs der Wasserversorgung im allgemeinen weniger günstig daran ist, als die älteren Thallusteile, die mit langen und zahlreichen Rhizoiden an der Unterlage befestigt sind.

Die Auswüchse treten in verschiedener Gestalt auf, teils als Lamellen, teils als schwächigere, nur aus Zellreihen aufgebaute Gebilde. Gemeinsam ist allen, daß sie an den Enden und teilweise an den Seiten hyaline Zellen tragen, die jedenfalls hauptsächlich zur Wasserabsorption bestimmt sind, wie dies auch bei andern Lebermoosen, z. B. *Aneura*-arten der Fall ist. Das hyaline Aussehen (welches dem Überzug im unbenetzten Zustand eine charakteristische weißliche Färbung gibt), rührt

1) Organographie, pag. 281.

2) Bemerkt sei, daß es sich um eine Art handelt, die keine Spaltöffnungen an der Kapsel und breite Verdickungsstreifen in den Elateren hat. Der Thallus besitzt keine Schleimräume.

3) Organographie, pag. 281.

von dem Zurücktreten der Chloroplasten her, sie werden nicht nur relativ, d. h. im Verhältnis zur Zellgröße, sondern absolut kleiner als in den übrigen Zellen, und sind in manchen Zellen gar nicht mehr erkennbar. Dies tritt in Fig. 144 rechts deutlich hervor. Während in den unteren Zellen des Auswuchses ein verhältnismäßig großer Chlorophyllkörper sich findet, sind in den weiter oben liegenden nicht selten zwei, viel kleinere vorhanden. Es ist hier also die assimilierende Funktion der Zellen zurückgetreten gegenüber der wasseraufnehmenden. Zu dieser sind die Zellen besonders geeignet durch ihre bedeutende Größe und dadurch, daß sie vermöge ihrer Anordnung leicht Wasser festhalten können, denn der ganze Auswuchs besitzt, wie auch die Abbildung erkennen läßt, ein schwammiges Gefüge. Auch die Mittellappen, die bei der Thallusverzweigung entstehen, dienen dazu, Wasser festzuhalten, indem sie in einzelne, am Rande mit „hellen“ Zellen besetzte Lappen zerteilt sind.

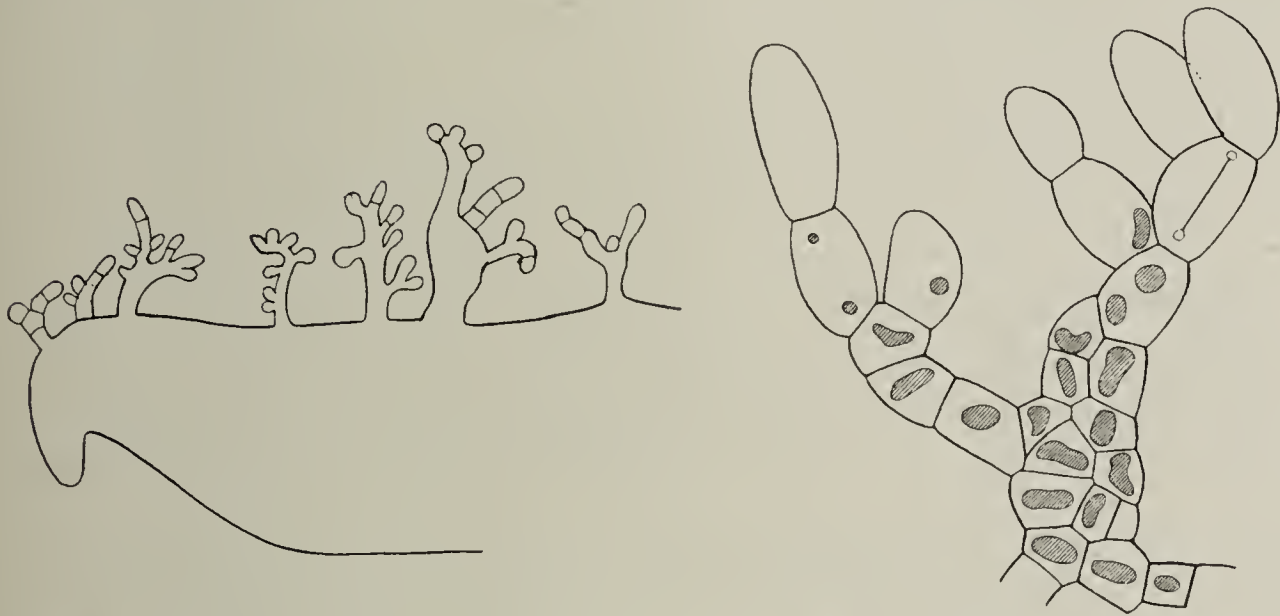


Fig. 144. *Anthoceros arachnoideus*. Links Thalluslängsschnitt schwach vergrößert, rechts eine der Lamellen stärker vergrößert, die Chlorophyllkörper schraffiert.

Das Vorkommen dorsaler Auswüchse ist ein bei *Anthoceros* nicht vereinzelt stehendes.

Bei *Anthoceros adscendens* gibt die *Synopsis hepaticarum* an „frons media epidermide fissa in lacinias exurgens undulato — crispis variae formae“. Spruce (a. a. O. p. 576) hat einen *Anthoceros squamuligerus* beschrieben, der sich offenbar ganz ähnlich verhält — alles Beispiele dafür, in wie mannigfacher Weise bei den Lebermoosen — bildlich ausgedrückt — ein und dasselbe Ziel angestrebt wird. Freilich wird im allgemeinen nur Beobachtung an den natürlichen Standorten ein Urteil darüber gestatten, wie die Organbildung mit den äußeren Faktoren in Beziehung steht. *Lepidozia spinosissima* z. B. ist ein sparrig verzweigtes, kleinblättriges Lebermoos, welches man nach Herbar-

exemplaren wohl für eine mehr xerophile Form halten würde. Ich fand dies Lebermoos aber an einer feuchten Wand in einer Schlucht (derselben, in welcher *Gymnanthe saccata* und *Balantiopsis* wuchsen) in dichten Polstern, die, durch die sparrige Verzweigung der einzelnen Pflanzen gebildet, leicht sich mit Wasser vollsaugen.

Zusammenfassung.

I. Laubmoose.

A. Radiäre.

1. *Dawsonia*. *Dawsonia* kann als primitive Form der Polytrichaceenreihe betrachtet werden. Dies spricht sich aus einerseits im Bau der Gamophyten, andererseits in dem der Sporophyten, speziell dem des Peristoms. Der Gamophyt zeigt trotz seiner hohen Entwicklung eine weniger scharfe Arbeitsteilung und Sonderung der Gewebe, als dies bei anderen Polytrichaceen der Fall ist, deren Sproßachse aber wohl überall mit einer der von *Dawsonia* analogen Struktur beginnt. Die Blattspuren von *D.* sind anfangs in drei Reihen gestellt, später zeigen sie sich stark „gedreht“. Die Hydroiden zeigen da, wo sie in größerer Zahl zusammenliegen, in ihrem Bau Anklänge an den der übrigen Polytrichaceen. Der Sporophyt ist betreffs des Peristoms seit R. Brown unrichtig beschrieben worden. Das Peristom hat offenbar denselben Ursprung wie bei den übrigen Moosen, es besteht aus gegliederten Zellreihen, je zwei derselben hängen unten U-förmig zusammen, was die Übereinstimmung mit dem Polytrichumperistom herstellt. Die Einteilung der Moose in Nematodonten und Arthrodonten würde die Gruppe der Polytrichaceen in zwei Abteilungen trennen, sie ist daher aufzugeben. Die Kapsel ist dorsiventral und steht im reifen Zustand horizontal.

Lyellia schließt sich im Kapselbau (auch was die „Haare“ der Calyptra betrifft) an *Dawsonia* an, die Peristombildung ist hier unterdrückt, der ganze Deckel löst sich ab, bei der Sporenaussaat spielt das Ende der Kapselcolumella eine Rolle. Die Beziehungen des Peristoms der Buxbaumiaceen und Tetraphideen zu denen der Polytrichaceen werden erörtert.

2. *Dicnemon* und *Mesotus*. Die Dicnemonaceen bilden eine natürliche Gruppe ausgezeichnet durch Vielzelligkeit ihrer Sporen und eigentümlichen anatomischen Bau der Blätter. Diese zeigen entweder Protonemafäden charakteristischer Struktur auf den Blättern oder „Schleimzellen“. In beiden Fällen handelt es sich offenbar um Organe der

Wasseraufnahme, analog den Zellen, welche rechts und links am Blattgrunde sich befinden. Diese Formen sind für abwechselnd nasse und trockene Perioden eingerichtet. Dies zeigt sich auch im Bau des Sporogons, speziell in der Vielzelligkeit der Sporen. Deren Keimung wird beschrieben. Da dabei auch Zwergmännchen beobachtet wurden, so wird deren Auftreten bei anderen Moosen kurz erörtert.

3. *Leptostomum*. Die Peristomhaut dieser Gattung entspricht einem rudimentären resp. rückgebildeten Mniaceenperistom.

B. Bilaterale und dorsiventrals Formen.

4. *Eriopus*. Die hier normal eintretende Sporogonbewurzelung wird geschildert und die Blattbildung erörtert.

5. *Pterygophyllum* (*Hookeria*). Die Asymmetrie der Blätter hängt hier, wie bei anderen Bryophyten, ab vom Wachstum der Sproßachse. Brutknospenbildung tritt bei neuseeländischen Formen auf den Blättern oft in großer Menge auf. Sie konnte auch hervorgerufen werden bei *Pt. lucens*, wo sie bisher noch nicht beobachtet war, und die „Initialen“ der Blätter für Rhizoideninitialen gehalten wurden. *Pt. quadriforium* zeigt Rhizoidenbildung an der Vaginula, aber nicht bei allen Arten tritt diese auf.

6. *Cyathophorum*. Auch hier ist die Blattasymmetrie eine sekundäre Erscheinung. Die Angaben Brizis über Saprohytismus, Parasitismus, Antheridienbildung und Bedeutung der „macule“ sind irrtümlich.

7. *Mittenia*. Die Blätter gelangen durch Verschiebung, ähnlich wie bei *Schistostega*, annähernd in eine Ebene, die Sprosse verzweigen sich gewöhnlich nur an der Basis.

8. *Rhizogonium*. Hier gibt es Übergänge von radiären zu zweizeilig beblätterten Formen. Die Verzweigung erfolgt bei *Eurhizogonium* an der Basis der Stämmchen, die fertilen Sprosse entstehen also nicht, wie angenommen wurde, aus dem „Rhizoidenfilz“. Die zweizeilige Stellung ist nicht auf eine Verschiebung zurückzuführen, sondern von Anfang an vorhanden. *Rh. Novae Hollandiae* hat eine dreischneidige Scheitelzelle, die nur zwei Reihen blattbildender Segmente liefert. *Rh. aristatum* hat (wenigstens in den beobachteten Fällen) nur zwei Segmentreihen.

9. *Orthorrhynchium*. Hier liegt wie bei *Phyllogonium*, *Fissidens* und einigen anderen Laubmoosen wirklich zweizeilige Beblätterung vor, wobei jedes Blatt als ein kahnförmiger Wasserbehälter ausgebildet ist.

II. Lebermoose.

1. *Gottschea*. Es wird an einer Anzahl *Gottschea*arten die Entwicklung der Blätter, speziell die Flügelbildung geschildert, welche an die von *Fissidens* erinnert. Manche *Gottschea*arten besitzen eigentümliche vielzellige Rhizoiden. Das Perigon fehlt manchen *Gottschea*arten. Dafür bohrt sich der Embryo tief in das Stengelgewebe ein („coelocauls“), welches zuweilen sich auch anatomisch in eigentümlicher Weise verändert.

G. splachnophylla besitzt im Sporogon einen basalen Elaterenträger.

2. Lebermoose mit Paraphyllien. Einer Anzahl von Lebermoosen kommen Paraphyllien zu, welche, namentlich wenn sie auf den fertilen Sproßteilen auftreten, teilweise mißverstanden worden sind. Sie beteiligen sich teils an der Assimilation, teils dienen sie zum Festhalten von Wasser. Besprochen werden: *Gottschea Blumei*, *Marsupidium setulosum*, *Chandonanthus squarrosus*, *Polyotus*, wo die Paraphyllien namentlich auch auf der Außenseite der hohlen Sprosse, welche Embryonen bergen, auftreten (bei *P. magellanicus* fehlen sie), sodann *Lepicolea*.

3. Marsupifere Jungermanniaceen. Diese Bezeichnung hat aus verschiedenen Gründen an die Stelle der bisherigen „geokalycee J.“ zu treten. Es sind die Marsupien vielfach gar nicht in der Erde. Sie entstehen stets nach der Befruchtung, infolge eines durch die Befruchtung (oder den Embryo) ausgeübten Reizes. Von den Marsupien sind drei Formen zu unterscheiden:

- a) *Tylimanthus*-Typus: der Beutel ist ursprünglich ein solider Gewebekörper, der durch den Embryo ausgehöhlt wird, die entgegenstehende Ansicht der Hepatikologen ist unrichtig. Hierher gehören *Tylimanthus*, *Marsupellopsis* und *Marsupidium*. Besprochen werden auch deren Vegetationsorgane, namentlich die eigentümlichen (seither übersehenen) Amphigastrien von *T. saccatus*, im Anschluß daran auch die Organbildung der südamerikanischen *Anomoclada*.
- b) *Isotachis*-Typus: Die „Blüte“ wird nach der Befruchtung von einem aus dem Gewebe der Sproßachse entstandenen Ringwall umwachsen, welcher auch Blätter mit emporhebt.
- c) Bei den übrigen Formen sind die Blüten wie bei *Tylimanthus* dorsiventral, es entsteht nach der Befruchtung ein von Anfang an hohles Marsupium. Es fehlt nicht an Mittelbildungen zwischen Typus 1. und 3. Für 3 werden besprochen: *Balantiopsis* (auch die Blattbildung), *Acrobolbus*, *Lethocolea*. *Acrobolbus* und *Letho-*

colea sind dadurch merkwürdig, daß die jungen Beutel eine „Wurzelhaube“ haben. die alten (namentlich bei *Lethocolea*) eigentümliche Wandverdickungen aufweisen. Bemerkenswert ist auch die Keimung von *Lethocolea* und die Knöllchenbildung. Inulin tritt als Reservestoff vieler derartigen Formen auf. Die Embryonen sind oft ausgezeichnet durch einen (auch bei *Tylimanthus* vorhandenen) Haustorialkragen, von den Systematikern überflüssigerweise als „Involucellum“ beschrieben.

4. *Radula uvifera*, merkwürdig durch ihre ganz mit den für *R. pycnolejennoides* früher vom Verf. beschriebenen übereinstimmenden Heterophyllie.

5. *Hymenophyllum*, die Verschiedenheit zwischen dem Thallusteil, der als „Stiel“ und dem, welcher als Assimilationsorgan entwickelt ist, ist keine stabile, sondern eine labile. Junge Assimilationssprosse können zur Bildung von Rhizoiden und zum Weiterwachsen als „Stiele“ resp. Rhizome veranlaßt werden. Abgeschnittene Assimilationssprosse erzeugen leicht neue Pflanzen, teils durch Weiterentwicklung ruhender ventraler Anlagen, teils durch Neubildungen (welche auch am Rande auftreten können). Ganz ähnliche Thallusformen lassen sich erzielen, wenn man eine *Pellia*, *Preissia*, *Fegatella* usw. erst etiolieren läßt, dann beleuchtet. Der Stiel entsteht bei *Hymenophyllum* nach Ansicht des Verf. durch „autonomes Etiolement.“

Die Bildung der Sexualsprosse ist bei *H. flabellatum* (*Umbraculum*) und *H. Phyllanthus* eine verschiedene, auch im Bau des Sporogons finden sich Verschiedenheiten.

6. *Blythia xiphioides*, eine Form mit rudimentären Blättern am Thallus zeigt wie andere derartige Formen, daß die „Blätter“ nicht funktionslos sind, sondern als Schutzorgane für den Scheitel dienen.

7. *Metzgeria saccata*. Die merkwürdigen Wassersäcke sind nicht konstant vorhanden und kommen nicht durch eine Lappung des Thallus zustande, sondern durch eine Einrollung der Thallusränder nach unten und lokal gesteigertes Wachstum einzelner Teile.

8. *Trebisia* ist in Neuseeland nicht selten, es wird speziell die Blattbildung erörtert.

9. *Moerkia Cockaynii* als neue Art dieser Gattung.

10. *Marchantia foliacea* zeigt relativ xerophile Struktur und Sklerenchymfasern im Thallus wie *Preissia*.

11. Anthoceroteen. Erörtert werden die zum Festhalten von Wasser dienenden Auswüchse bei *A. arachnoideus* und die Gestaltung von *A. giganteus*, welche einen Übergang zu *Dendroceros* bildet.

12. Die Lebermoose bieten eines der lehrreichsten Beispiele für das Auftreten von Parallelbildungen dar. Als solche sind zu betrachten:

- a) Die Blattbildung in verschiedenen Reihen der „thallosen“ und foliosen Jungermanniacen.
- b) Auftreten von Wassersäcken bei *Dendroceros foliatus*¹⁾, *Metzgeria saccata* und vielen foliosen Jungermanniaceen.
- c) Wasserfesthaltende Thallusauswüchse bei *Aneura fuegiensis*²⁾ und *Anthoceros arachnoideus*.
- d) Geschlossene Wassersäcke mit Klappventil (*Colura*, *Physiotium*).
- e) Paraphyllien (*Trichocolea*, *Gottschea Blumei*, *Stephaniella*, *Marsupidium setulosum* und andere oben angeführte Formen.
- f) Coelocaulie (*Gottschea*, *Trichocolea*, *Polyotus* u. a.).
- g) Marsupienbildung (*Tylimanthus*, *Balantiopsis*, *Calypogeia*, *Acrobolbus*).
- h) Schleimpapillen auf der Fläche der Amphigastrien (*Tylimanthus*, *Anomoclada* u. a.).
- i) Bildung großer Haustorialkragen (Involucellen) (*Gottschea*, *Tylimanthus*, *Acrobolbus*, *Lethocolea* u. a.).
- k) Elaterenträger in der Kapselbasis (*Pellia*, *Gottschea splachnophylla*).
- l) Keimung der Sporen innerhalb des Sporogons (*Fegatella*, *Pellia*, *Dendroceros*).

Eine Reihe anderer Beispiele ließen sich noch anführen, so wurde früher auf die Bildung gestielter blattähnlicher Assimilationssproßsysteme bei *Hymenophytum*, *Blyttia*- und *Symphyogyna*-Arten aufmerksam gemacht.

In anderen Verwandtschaftsreihen liegen die Parallelbildungen nicht so klar vor Augen wie bei den Lebermoosen. Manche kühne phylogenetische Spekulationen rücken aus dem Gebiete der Wissenschaft in das der Poesie, wenn man sich der Häufigkeit der Parallelbildungen bewußt bleibt.

München, im Januar 1906.

1) Vgl. Goebel, Organographie, pag. 282.

2) A. a. O., Fig. 179.