Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel.**

XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration bei Riell und Sphaerocarpus.

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

Daß sich über Riella allmählich eine größere Literatur angesamme hat, ist nicht zu verwundern. Gilt doch noch immer der Satz, m welchem die erste entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über ein Riella-Art von Hofmeister eingeleitet wurde[1]): „Aus der Mannigfaltig keit der Formen der Lebermoose tritt durch eigentümliche Tracht we hervor die Montagnesche Gattung Riella . . .. vor allem die Algiersch Riella (Durieua) helicophylla, deren drei Zoll hohes wendeltreppen förmiges aufrechtes Laub zu den wunderbarsten Gebilden des Pflanzen reiches gehört."

Eingehender als Hofmeister hat Leitgeb[2]) wie so viele anden Lebermoose auch Riella untersucht, da ihm aber nur trockenes Materia vorlag, blieb namentlich die Keimung unbekannt.

Die Kenntnis der einzelnen Arten wurde durch Trabut[3]) sel gefördert. Ihm verdanke ich auch teils lebendes, teils Alkoholmateria auf Grund dessen ich im Abschnitt 4 dieser „Studien"[4]) die Jugend stadien, im sechsten[5]) das Verhalten der sterilen Zellen im Sporogo beschrieb.

Seither sind weitere Arbeiten erschienen, welche nicht nur m den morphologischen Problemen, welche die Gattung bietet, sich b schäftigten, sondern namentlich auch zeigten, daß deren Arten vi weiter verbreitet sind als man früher annahm. Kannte man länger Zeit nur aus Nordafrika und Südeuropa Arten, so lehrten Howe ur Underwood[6]) eine R. americana (sowie R. affinis) aus Texas und Sü

---

1) Hofmeister, Entwicklungsgeschichte von Riella Reuteri Mont (Z Morphologie der Moose, Berichte der Königl. Sächsischen Gesellsch. der Wissensch Mathem.-physik. Klasse, 22. April 1854).

2) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, IV. Heft, 1879.

3) Trabut, Revision des especes du genre Riella et description d'une espè nouvelle, Revue générale de botanique III (1891, pag. 449).

4) Goebel, Zur Kenntnis der Entwicklung von Riella, Flora, Jahrg. 189 pag. 104.

5) Flora, Bd. 80 (1895), pag. 8.

6) M. A. Howe and L. M. Underwood, The genus Riella, Bulletin of t Torrey botanical club 30 (1903), pag. 214—224.

ıkota kennen, entdeckten an ihr Brutknospenbildung und beschrieben e Keimung. M. Porsild[1]) schilderte die Riella Paulsenii aus Turkestan ıd gab eine vortreffliche Beschreibung ihrer Entwicklung.

Den aus Afrika bekannten Arten hat F. Cavers[2]) eine in Südrika (bei Port Elizabeth in der Kapkolonie) entdeckte R. capensis nzugefügt, von deren sterilen Zellen im Sporogon er sagt: „The writers ıservations on living plants fully confirm the conclusion drawn by oebel[3]) from the study of alcohol-material, i. e., that the sterile lls serve a double function: the starch they contain is used up by e developing spores, and at a later stage, by becoming mucilaginous ıd swelling, they aid in the liberation of the ripe spores" — eine inressante Anpassung, welche mit dem Leben der Riellen im Wasser ıtlich im Zusammenhang steht.

So sind also jetzt Riellen aus Afrika, Amerika, Asien und Europa ekannt. Weitere Funde sind wahrscheinlich. Die meisten Riellen sind, enn sie nicht in Masse auftreten, im Wasser nicht leicht aufzufinden, ; ist charakteristisch, daß sowohl R. Paulsenii als R. capensis nicht ı Ort und Stelle entdeckt wurden, sondern zufällig in Europa in aus en angeführten Gegenden stammendem Schlamme aufgingen. Als Herr rof. Kirk aus Wellington in Neuseeland vor einigen Jahren meine iella-Kulturen in München sah, teilte er mir mit, daß er eine ganz hnliche Pflanze, die offenbar eine Riella sei, auch in Neuseeland bebachtet habe. Leider ist sie seither nicht mehr auffindbar gewesen.

Es fragt sich nun, wie weit den verschiedenen bis jetzt unteruchten, so weit verbreiteten Riella-Arten ein gemeinsamer Aufbau zuommt, und wie dieser aufzufassen ist.

Gegen die Auffassung, zu der ich seinerzeit gelangt war, hat olms-Laubach Einspruch erhoben[4]). Er hält es für unrichtig, daß. ie ich angegeben hatte, der Vegetationspunkt des jungen Sprosses m Keimling interkalar entstehe; er meint, ich habe die Hofmeisterche Auffassung gegen Leitgeb verteidigt[5]), und der Sproß, der seitlich

1) Morten P. Porsild, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella, Flora, Bd. 92 (1903), pag. 431 ff.

2) F. Cavers, A new species of Riella (R. capensis) from South Africa, Revue bryologique 1903, pag. 81.

3) Goebel, Über Funktion und Anlegung der Lebermooselateren, Flora 895, pag. 8.

4) Botan. Zeitung 1903, II. Abteil., pag. 194.

5) Schon 1881 habe ich im Anschluß an Leitgeb die Unrichtigkeit der Hofmeister'schen Auffassung betont! (Goebel, Die Muscineen in Schenk's Handbuch, II, pag. 324.

an der Keimscheibe entstehe, komme in ursprünglich horizontale (nic wie ich angegeben hatte in vertikale) Lage.

Daß diese Solmsschen Einwände teils auf irrtümlicher Wiederga meiner Ausführungen beruhen, teils sachlich nicht zutreffend sind ge schon aus Porsilds Abhandlung hervor. Solms-Laubach ist aber — abgesehen von seiner früheren Angabe, wonach ich die Hofmeiste sche Auffassung von Riella verteidigt haben sollte — auf seiner Me nung stehen geblieben. Es mag deshalb nicht überflüssig sein, we die vorliegende Arbeit die bestehenden Streitpunkte aufzuklären u einige weitere Beiträge zur Kenntnis von Riella zu bringen sucht.

Fig. 1. Riella Cossoniana, in Wasser photogr. (natürl. Größe). Rechts vorwiegend männliche Exemplare (der Saum der Flügel ist durch die Antheridien dunkel), links einige weibliche.

Vorausgeschic sei die Bemc kung, daß Rie wohl zu den a leichtesten zu ku tivierenden Lebe moosen gehört. Clausonis, die i unter Trabut Führung im Frü jahr 1903 bei d Stadt Algier g sammelt hatte wächst im Mü chener Leitung wasser seithe vortrefflich, ma braucht nur ve Zeit zu Zeit das Wasser zu erneuern. Die kräftigsten Exempla waren die zwischen einer von demselben Standort stammenden Cha wachsenden. Die Art ist nach Trabut synonym mit der von Soln untersuchten R. Parisii Gottsche.

R. Cossoniana wurde in lebenden von Trabut gesandten Exe plaren kultiviert. Figur 1 zeigt lebende im Wasser, also in ihr natürlichen Lage, photographierte Exemplare. R. helicophylla sammel Herr Dr. Gentner in fruchttragenden Exemplaren in Salzlachen (rei an kohlensaurem Kalk und Gips) des Schott el Kebir bei der Oase I Hamma. Die Keimung dieser Sporen soll unten besprochen werde

1) Botan. Zeitung 1904, II. Abteil., pag. 19.

außer den genannten Herren, welchen ich Material verdanke, habe ich noch Herrn Dr. W. Kupper besonders für seine Mitarbeit zu danken. Er hat im letzten Jahre nicht nur die Riella-Kulturen besorgt, sondern auch an der Untersuchung selbst sich eingehend beteiligt und eine Anzahl der hier mitgeteilten Abbildungen angefertigt.

I. Die Keimung von Riella.

Die Keimung von Riella wurde zuerst durch Hofmeister für R. Reuteri beschrieben, indes darf wohl angenommen werden, daß diese — seither verschwundene — Art sich nicht wesentlich von den andern unterscheidet. Nach Hofmeisters Angaben wäre dies aber der Fall. Er sagt über die so eigentümliche Wachstumsrichtung der Keimlinge nichts aus und gibt nur an, daß junge Exemplare zunächst Zellreihen, dann Zellflächen darstellen. „Sehr zeitig eilen die Zellen der einen Seite des Vorderrandes in Vermehrung und Ausdehnung denen der anderen beträchtlich voraus, so daß der Vegetationspunkt der jungen Riella seitlich abgelenkt wird.“

Fig. 2. Riella helicophylla, Keimpflanzen in Wasser photographiert (in natürl. Gr.). Man sieht die spatelförmigen, aufrecht wachsenden Keimscheiben.

Zu einem andern Resultat führte mich a. a. O. die Untersuchung junger Riellapflänzchen, die wohl sämtlich Adventivsprosse darstellten, welche sich aber, wie unten zu zeigen sein wird, der Hauptsache nach wie Keimpflanzen verhalten. Es wurde angegeben, daß zunächst eine Zellfläche sich bilde — sie mag als Keimscheibe bezeichnet werden —, die vertikal steht, und daß an dieser der Vegetationspunkt interkalar entstehe, also nicht, wie Hofmeister angenommen hatte, aus der Spitze der Zellfläche hervorgehe. Später haben Howe und Underwood, Solms-Laubach und Porsild die Keimung untersucht.

Hier soll sie für R. Clausonis und R. helicophylla geschildert werden. Letztere interessierte mich besonders, weil Leitgeb vermutet hatte, daß die Pflänzchen im jugendlichen, flügellosen[1]) Zustande nach Art von Schlingpflanzen Stützen umwindend emporstreben. War diese Vermutung schon nach den Darlegungen Trabut's, der gezeigt hatte,

1) Da Leitgeb den Flügel für eine Wucherung der Mittelrippe hielt, nahm er wohl an, daß die Flügel erst später auftreten.

daß der Thallus von Riella helicophylla nicht die ihm früher zuge schriebene Wendeltreppenform besitze (nur der Flügel zeigt sich ge wöhnlich mehr oder minder stark gewellt), unwahrscheinlich, so zeig die Verfolgung der Keimung mit Sicherheit, daß sie irrig ist. Es is ein anziehendes Bild (Fig. 2), welche die gerade aufrecht wachsenden Kein pflänzchen, wenn sie in größerer Meng auftreten, darbieten, man sieht die zunge förmigen grünen Zellflächen besonde dann deutlich, wenn man sie auf helle Untergrund, z. B. Kaolin, kultiviert.

Sieht man ein Keimpflänzchen vo R. Clausonis, wie es in Fig. 3 abgebild ist, näher an, so zeigt sich, daß es au der von Porsild als „Primordiallobus" b zeichneten Keimscheibe besteht, dere Zellen sich ohne e kennbare Bevorzug ung einzelner R gionen durch Teilu vermehren. Die f Riella so charakt ristischen Ölzelle sind zunächt no nicht vorhanden. mag wohl sein, d die Zellteilungen der apikalen Regi zeitweise lebhaft vor sich gehen, ind ist diese Verschiede heit jedenfalls kei bedeutende. Di Zellfläche geht na unten in eine einzi

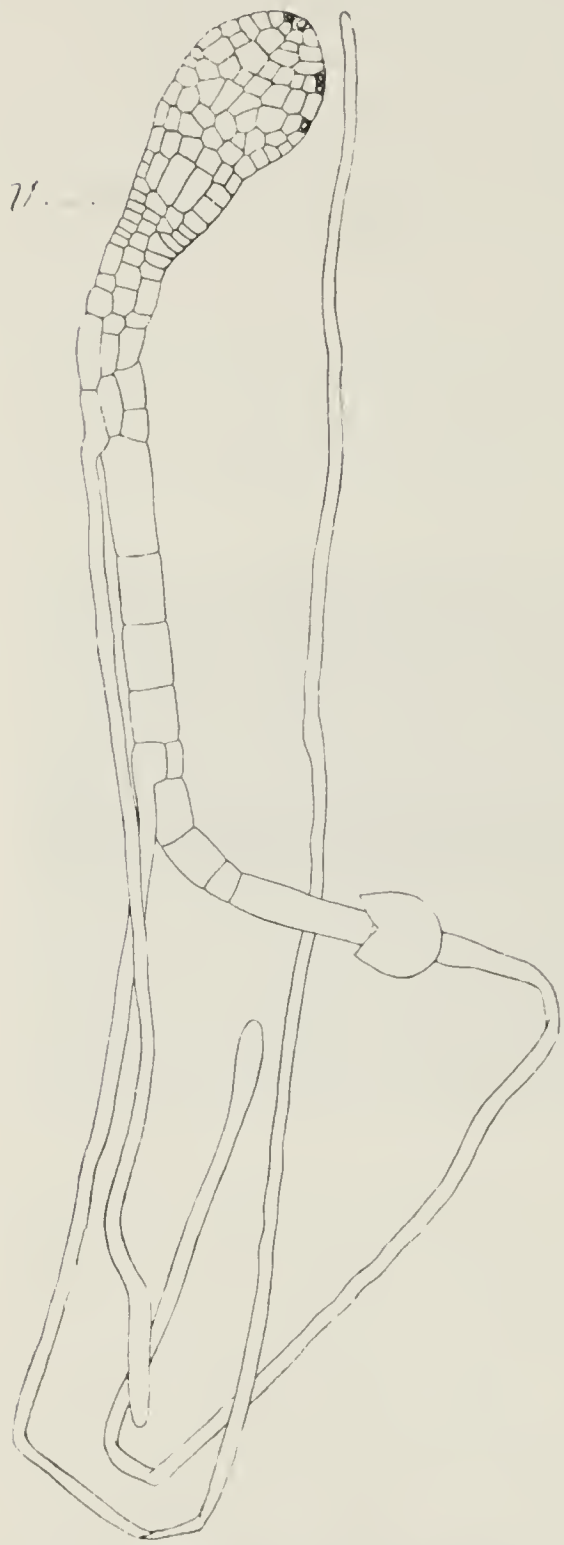

Fig. 4. Riella helicophylla, Keimpflanze. Die Skulptur der Spore ist nicht gezeichnet. *v* interkalarer Vegetationspunkt.

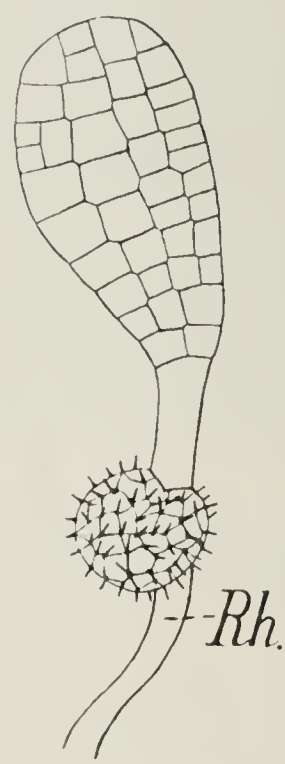

Fig. 3. Riella Clausonis. Spore mit Keimscheibe. Das Rhizoid *Rh* ist nicht vollständig gezeichnet.

Zelle (den Keimschlauch) über; in andern Fällen ist dieser viel läng und durch Querwände geteilt; es hängt dies offenbar von äußer Faktoren ab.

Viel größer war dieser Stielteil bei den Keimpflanzen von R. he cophylla, bei denen namentlich auch die sehr starke Länge der Rhizoid

ffiel, welche die des Keimpflänzchens selbst um ein mehrfaches über-
fft. So wurden z. B. von einem 0,4 mm langen Keimpflänzchen
cm lange, in einem andern Falle sogar 2,5 cm lange Rhizoiden ge-
essen (in einer Kaolin-Kultur). Sie sind der Raumverhältnisse halber
Fig. 4. stark gebogen dargestellt, während sie in Wirklichkeit natür-
h der Hauptsache nach gerade sind. An diesem Keimpflänzchen ist
m besonders deutlich, daß die Teilungsfähigkeit der Zellen am Scheitel
n frühesten erlischt. Wir sehen hier nämlich die ersten Ölzellen
urch den eingezeichneten Inhalt kenntlich) auftreten. Die Bildung
eser Ölzellen aber ist der letzte Teilungsvorgang
r in den Zellen eintritt, sie findet auch an an-
rn Teilen der Pflanze kurz vor dem Übergange
den Dauerzustand statt.

Ferner sehen wir, daß hier ebenso wie bei R.
lausonis (Fig. 5) in der mit *V* bezeichneten Zone
ch Teilungen auftreten, die Wände sind hier zarter,
e Zellen kleiner und dicht mit Protoplasma erfüllt.
ußerdem kann man sich auch direkt von dem Auf-
eten neuer Wände überzeugen: wenn man junge
flanzen auf einem Objektträger in Wasser unter
nem großen mit einem Vaselinrand umgebenen
eckglase kultiviert, wachsen sie einige Zeit normal
eiter (später treten dann Störungen ein). Die
flänzchen sind durchsichtig genug, um das Auf-
eten der neuen Wände beobachten zu können und
ese finden sich nur an der soeben angeführten
telle. In Fig. 6 ist ein etwas älteres Stadium ab-
ebildet, es ist hier durch stärkeres Ausziehen der
teren Zellwände ersichtlich gemacht, wo und wie die neuen Zellwände
ngeschaltet werden. Zugleich ist ersichtlich, daß oberhalb der Stelle,
n der die intensivste Teilungstätigkeit stattfindet, neue Ölzellen sich
ebildet haben -- als äußeres Zeichen dafür, daß nach oben hin die
eilungsfähigkeit erlischt. Später tritt dasselbe auf der unterhalb des
eristems liegenden Zone ein, und dann treten die ersten Blattanlangen
uf. Wir sehen also, daß zweifellos an einer ursprünglich embryonalen
ellfläche die Teilungsfähigkeit auf eine interkalar gelegene, d. h. oben
nd unten von Dauergewebe begrenzte Zone (vorzugsweise auf die
eiden Ränder) beschränkt wird. Aus diesen beiden embryonal ge-
liebenen Stellen der Keimscheibe kann sich je ein Riella-Vegetations-
unkt entwickeln; ich habe früher auch ein derartiges Doppelpflänzchen

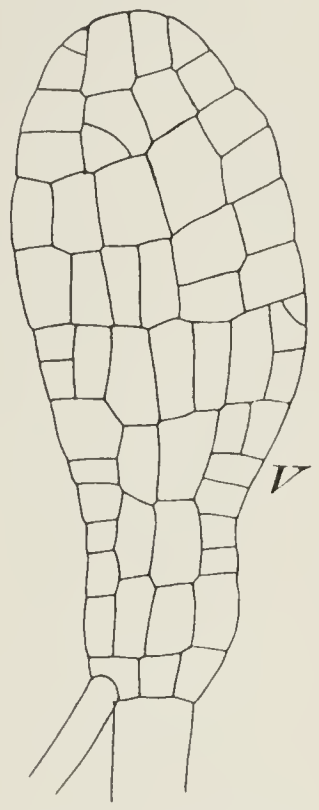

Fig. 5. Keimscheibe von Riella Clausonis. *V* Stelle, an der sich der interkulare Vegetationspunkt herausbildet.

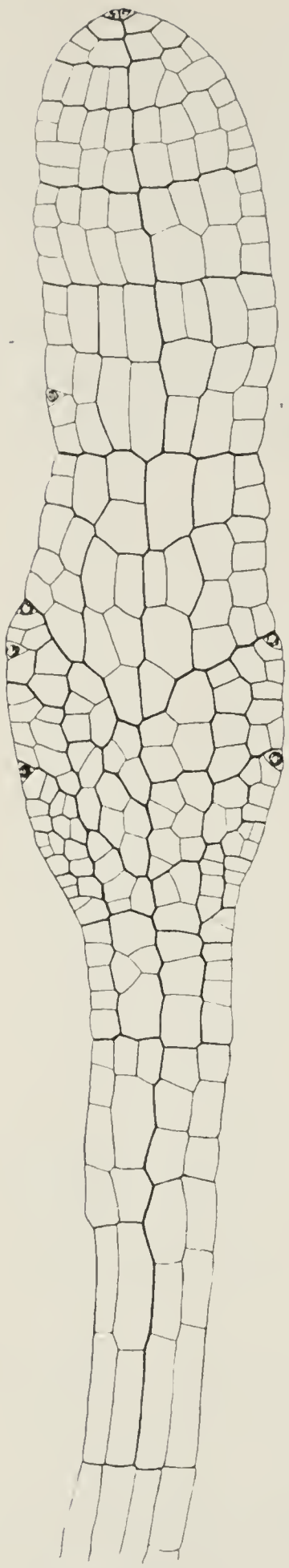

Fig. 6. Keimscheibe von Riella helicophylla, älter als die in Fig. 4 abgebildete und stärker vergrößert. Man sieht deutlich rechts und links am Rande ein Meristem. Die entsprechenden inneren Zellen dieser Zone teilen sich auch, aber weniger häufig als die am Rande.

abgebildet (a. a. O., Tafel II, Fig. 3). Bei R helicophylla erlischt auf der einen Seite de Keimscheibe meistens die Teilungsfähigkeit de Zellen, ohne daß es zur Bildung eines Vege tationspunktes kommt. Fig. 7 zeigt z. B. ein ält res Keimpflänzchen bei schwacher Vergrößerun Die ganze Pflanze ist noch durchaus einschichti während später die Rippe mehrschichtig wir Es haben sich auf der einen Seite unterhal des Vegetationspunktes schon drei Blätter ge bildet, von denen das unterste ganz rudimen tär war. Eine ältere Keimpflanze ist in Fig. abgebildet, hier ist der obere Teil der Kein scheibe stark nach einer Seite hin gekrümm Der „Flügel" der Keimpflanze geht auch hie unmittelbar in die Keimscheibe über. In beide eben angeführten Fällen entsteht also der Vege tationspunkt nur an einer Seite der Keimscheib Daß aber auch hier eine zweiseitige Entwick lung eintreten kann, zeigt folgender interessante Fall. An einem jungen Pflänzchen, welches a dem interkalar entstandenen Vegetationspun schon Blätter angelegt hatte, war bei der Be obachtung eine Verletzung eingetreten, es wurd kurz unter dem auf der einen Seite entstanden Vegetationspunkt abgedrückt. Der Vegetation punkt war dadurch verletzt, die schon angelegte Antheridien starben ab. Infolge davon bilde sich auf der anderen Seite ein Vegetationspun aus, außerdem auch ein weiterer oberhalb de auf der verletzten Seite abgestorbenen. Es da also wohl gesagt werden, daß gewöhnlich de zweite interkalare Vegetationspunkt korrelativ vo dem andern unterdrückt wird: unter besonde günstigen Umständen werden sich auch hier beid Vegetationspunkte entwickeln können.

Die soeben gegebene Schilderung des Wach tums der Keimscheibe stimmt einerseits übere mit der früher von mir mitgeteilten und ebens mit den Angaben von Morten Porsild, nicht d

gegen mit denen von Solms-Laubach. In seiner ersten Mitteilung schildert dieser bei Riella Parisii (= Clausonis) die Entstehung der Keimscheibe (die er Protonema nennt) und gibt an, daß sie bald ihr Wachstum einstelle. Seine Abbildung Fig. 1 zeigt nun deutlich, daß an der Basis der Keimscheibe noch Teilungen vorhanden sind, während die Spitze schon in den Dauerzustand übergegangen ist. An dem basalen Teile sollen dann rechts und links „ohrenartige (aber flache!) Fortsätze" hervortreten, die sich zu den Thallussprossen entwickeln. Aus deren Oberkante gehe später der rein dorsale Flügel aus der Unterkante der blätterragende Stamm (die Rippe) hervor. Eine der Anlagen bleibt bald stehen, während die andere sich weiter entwickelt. Bei den zahlreichen untersuchten Keimpflanzen von R. helicophylla und Paulsenii) war — wenn sie normal entwickelt waren — von diesen „ohrenartigen Fortsätzen" nie etwas zu sehen. Stets ging die Keimscheibe unmittelbar in die junge Pflanze über. Wie Solms' Beobachtung vielleicht zu deuten ist, kann erst unten erörtert werden.

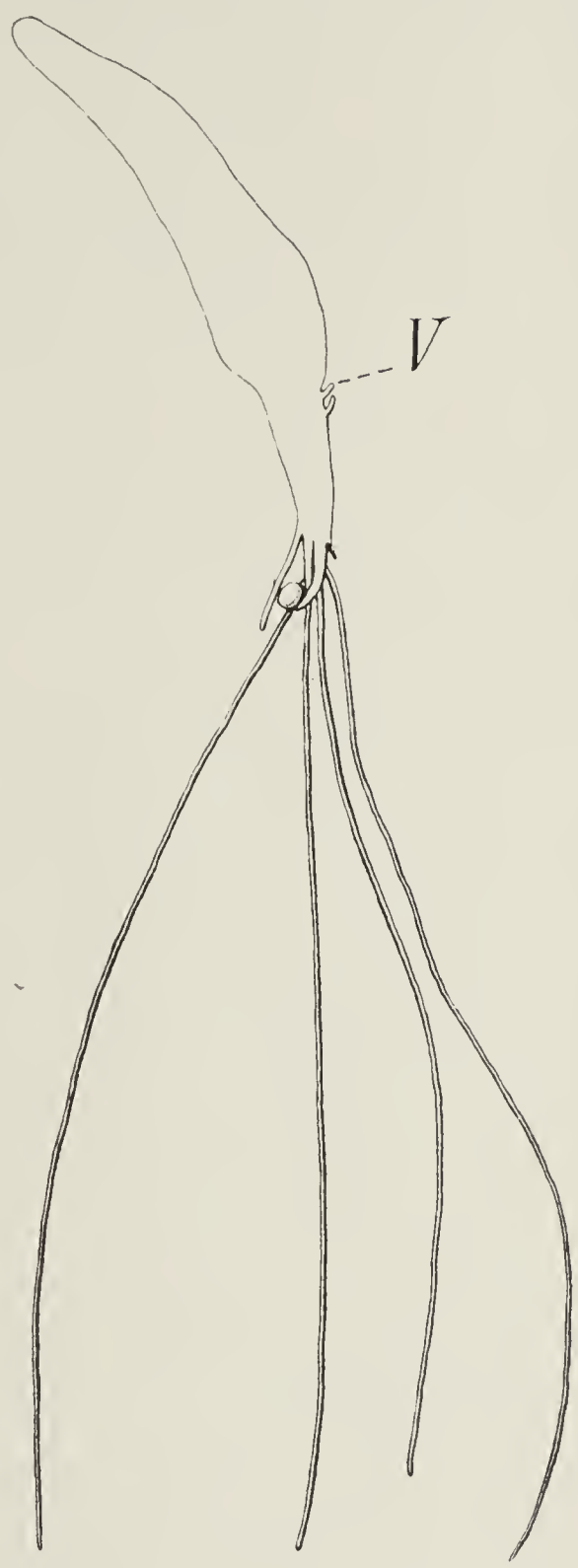

Fig. 7. R. helicophylla. Keimpflanze älter als die in Fig. 6 abgebildete bei schwacher Vergrößerung. *V* Vegetationspunkt, unterhalb dessen zwei Blättchen sichtbar sind.

In seinem Referate über die Porsildsche Arbeit sagt dann Solms-Laubach weiter: „Wenn Goebel seinerzeit sagte: wir haben uns den Vorgang offenbar so vorzustellen, daß ursprünglich die ganze Zellfläche meristematisch ist, daß aber nur der unterhalb der Verbreiterung liegende Teil embryonalen, d. h. Vegetationspunktcharakter behält und zwar entweder nur auf einer oder auch auf beiden Seiten", so heißt das doch mit andern Worten: „In dem Protonema war ursprünglich eine interkalare Wachstumszone vorhanden, die ihre Tätigkeit bis auf einen oder zwei randständige Punkte einstellt. Diese Punkte aber sind es, welche dem einen oder den beiden Riellasprossen

den Ursprung geben etc.“ Dazu bemerke ich, daß Solms dabei nicht mit „andern Worten“ meine Darstellung wiedergibt, sondern an deren Stelle etwas von mir nicht Gesagtes.

Meine Angabe lautete doch dahin, daß die ganze Scheibe ursprünglich aus teilungsfähigen Zellen bestehe, daß aber im oberen Teil der Scheibe die Zellen in den Dauerzustand übergehen und nur an dem unteren Ende der Verbreiterung die Zellen (speziell randständige) ihre Teilungsfähigkeit beibehalten, daß „ursprünglich“ eine interkalare Wachstumszone vorhanden gewesen sei, habe ich nirgends gesagt, und ich glaube auch nicht, daß meine Darstellung bei andern einer mißverständlichen Auffassung begegnet ist. Namentlich scheint mir eine solche ausgeschlossen durch den von mir[1]) gezogenen Vergleich der Riellaentwicklung mit der Brutknospenbildung von Marchantia und Lunularia. Diese Brutknospen stehen bekanntlich auch vertikal, wie die Keimscheiben von Riella. Sie bestehen anfangs aus embryonalen Zellen, von diesen gehen auch alle in den Dauerzustand über mit Ausnahme der beiden seitlichen Stellen, aus denen die zwei Vegetationspunkte entstehen, die sich dann später zu je einem neuen Thallus weiter entwickeln. Nur geschieht dies bei den genannten Marchantieen bekanntlich erst nachdem die Brutknospen sich abgelöst haben und durch die Lage an den Vegetationspunkten Dorsiventralität induziert worden ist, während bei Riella die Entwicklung in der Vertikalebene weitergeht. Die Marchantiabrutknospen sind morphologisch verschieden aufgefaßt worden, aber soweit ich sehen kann, hat niemand sie als etwas von den aus ihnen hervorgehenden beiden Thallis Verschiedenes betrachtet. Pfeffer[2]) sagt: „Ihrem morphologischen Ursprung nach sind also die Brutknospen Trichome, haben aber außerdem den Wert eines kleinen Thallus, der im ausgebildeten Zustand eine in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehende Scheibe vorstellt mit zwei, rechts und links vom Stiele gelegenen Einbuchtungen, in welchen die beiden Vegetationspunkte liegen. Die aus diesen sich entwickelnden opponierten Sprossen sind wenigstens in bezug auf die Achse der Brutknospe als Seitensprossen anzusprechen.“ Der letzteren Bezeichnung gegenüber ist hervorzuheben, daß man von einer „Achse“ eigentlich erst dann sprechen kann, wenn ein Vegetationspunkt ausgebildet ist. Die Pfeffersche Auffassung würde also berechtigt sein, wenn ursprünglich ein apikaler

1) Organographie, pag. 335.

2) Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachtumsursachen. In Sachs, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, I, 1 (1871), pag. 79.

Vegetationspunkt vorhanden wäre, an dem nun eine Verzweigung durch Bildung eines Mittellappens eingeleitet würde. Dies ist aber nicht der Fall. Ursprünglich, so lange die junge Brutknospe noch panmeristisch ist, hat sie wohl einen Anheftungspunkt, aber keine Achse, eine Anschauung, für welche namentlich auch die Regenerationserscheinungen sprechen[1]). Es dürfte deshalb zutreffender sein, die Brutknospen als Keimscheiben zu betrachten, welche zur Bildung zweier Thalli aufgebraucht werden: ganz ähnliche Doppelbildungen habe ich früher in den Brutknospen einiger Lejeunien nachgewiesen[2]), nur daß diese nicht vertikal stehen. Daß an dem Brutknospenkörper selbst bei Marchantia und Lunularia nicht die Ausbildung von Luftkammern auftritt, ist kein Grund gegen diese Auffassung. Denn auch an den aus den seitlichen Vegetationspunkten hervorgegangenen Thallis unterbleibt diese Ausbildung zunächst, auch geht der junge Thallus allmählich in den Brutknospenkörper über; bei Riella ist die Keimscheibe später, wie wir sehen werden, bald mehr, bald weniger scharf von dem Thallus abgegrenzt.

Auch bei den Marchantiaceenbrutknospen entstehen also die Vegetationspunkte interkalar. Ihre vertikale Stellung bringt es mit sich, daß sie oben und unten Dauergewebe zeigen, während rechts und links die Zellen embryonal bleiben. Dasselbe zeigt die Riellakeimscheibe, die auch nichts anderes ist als ein rudimentäres Doppelpflänzchen, an welchem die Überwölbung des Vegetationspunktes durch den Flügel, die man auch später noch wahrnehmen kann (z. B. Fig. 8) von vornherein auftritt. Das hindert nicht, daß wir, wie schon die Stellung der Geschlechtsorgane zeigt, die Flügelkante als der Thallusoberseite, den mit den „Blättern" besetzten Teil als der Thallusunterseite einer Marchantia entsprechend betrachten (vergl. das Schema Fig. 140 in Organographie, pag. 246). Auch wurde früher schon hervorgehoben (Archegoniatenstudien IV, a. a. O. pag. 107), man werde annehmen dürfen, daß der interkalare Vegetationspunkt seine Lage einer durch die Flügelbildung eintretenden frühzeitigen Verschiebung verdanke. Das soll im folgenden durch Verfolgung der allmählichen Herausbildung der Pflänzchen aus der Keimscheibe noch näher begründet werden. Hier sei nur noch angeführt, daß aus den Abbildungen ohne weiteres hervorgeht, daß

1) Vergl. Vöchting, Über die Regeneration bei den Marchantiaceen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, XVI (1885).

2) Vergl. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, VII, pag. 50 und 56. Gewöhnlich entwickelt sich aus der Brutknospe hier nur ein Thallus, der offenbar ähnlich wie bei Riella die Anlegung des andern korrelativ hemmt.

meine frühere Angabe (a. a. O. pag. 107), „daß die Entwicklung des Thallus hier von vornherein nicht in der Horizontal-, sondern in der Vertikalebene erfolgt", durchaus zutreffend ist. Solms-Laubach hatte das bestritten[1]), Porsild meine Angaben bestätigt. Solms eigene Abbildung zeigt übrigens, daß auch bei „Riella Parisii", welche er untersuchte, die Pflanzen sich von Anfang an in der „Profilstellung" entwickeln; eine solche Profilstellung läge selbstverständlich ja auch dann vor, wenn die Längsachse des Pflänzchens später sich horizontal einstellen sollte; ich möchte hierfür auf das früher von mir gegebene Schema verweisen[2]). Wir werden übrigens bei Besprechung der Regenerationsvorgänge sehen, daß auch sonst aufwärts wachsende Riellen wie R. Clausonis einen Thallus bilden können, der im Schlamme kriecht, bei welchem also die Längsachse horizontal steht, trotzdem bleibt die Profilstellung des Thallus gewahrt.

Untersuchen wir die weitere Entwicklung der Keimpflanze, so wird dabei namentlich auch die einzige Differenz zu besprechen sein, welche zwischen Porsilds Auffassung und der meinigen besteht. Mit mir übereinstimmend gibt Porsild an, daß „Primordiallobus" (Keimscheibe) und Dorsalflügel des jüngeren Pflänzchens in einer Ebene liegen. „Dadurch", fährt er fort, (a. a. O. pag. 446) „erklärt sich, daß Goebel, welcher weitere Stadien nicht zur Verfügung hatte, den Primordiallobus fälschlich für eine Flügelanlage ansehen konnte." Ich hatte angegeben, man könne den Flügel nicht, wie Leitgeb meint, als eine Wucherung der Mittelrippe betrachten, da er schon vorhanden sei, ehe diese angelegt werde. Dieser Meinung bin ich auch jetzt noch, nachdem mir ein viel reicheres Material vorlag als früher. Der Flügel ist nicht eine Wucherung der Mittelrippe, sondern bildet sich gleichzeitig mit dieser an der Keimscheibe aus. Die Verschiedenheit in der Auffassung läßt sich auch so ausdrücken: Solms und Porsild fassen die Riellapflanze als etwas von der Keimscheibe (dem „Primordiallobus") verschiedenes auf, nach ihnen ist die Riellapflanze sozusagen eine Neubildung an der Keimscheibe; nach meiner Meinung dagegen findet eine Weiterentwicklung der Keimscheibe zur Pflanze statt, und wenn zwischen beiden eine Abgrenzung auftritt, beruht sie nur auf Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung, nicht in dem sonstigen Verhalten. Solms hat seiner Auffassung auch dadurch Ausdruck gegeben, daß er die Keimscheibe als „Protonema" bezeichnete. Wie also etwa an dem Flächenprotonema

1) Botan. Zeitung 1903, II, pag. 195.

2) Organographie, pag. 73, Fig. 41. Dieselbe Abbildung auch a. a. O. pag. 246

nes Sphagnum als Neubildung mit ganz anderem inneren Aufbau ein phagnumstämmchen auftritt, würde sich, wenn ich die Meinung der enannten Autoren richtig verstehe, an der Keimscheibe von Riella die iellapflanze gleichfalls als etwas von dieser verschiedenes ausbilden. ie fassen also die Entwicklung auf als eine „heteroblastische", ich als ne „homoblastische", eine Auffassung, welche nicht nur durch die Verolgung der Keimungsgeschichte, sondern auch durch die Betrachtung er Regenerationserscheinungen und den Vergleich mit der, Riella nahe erwandten, Gattung Sphaerocarpus gestützt werden soll.

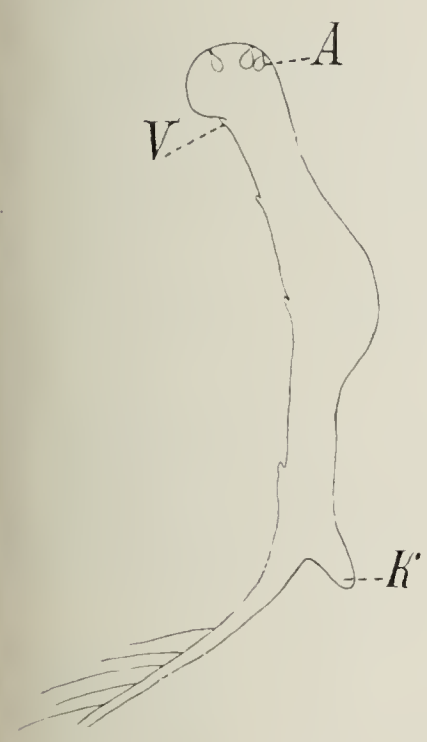

Fig. 8. Riella helicophylla. Männliches Pflänzchen. *K* Keimscheibe, *A* Antheridien, *V* Vegetationspunkt. (Schwach vergr.)

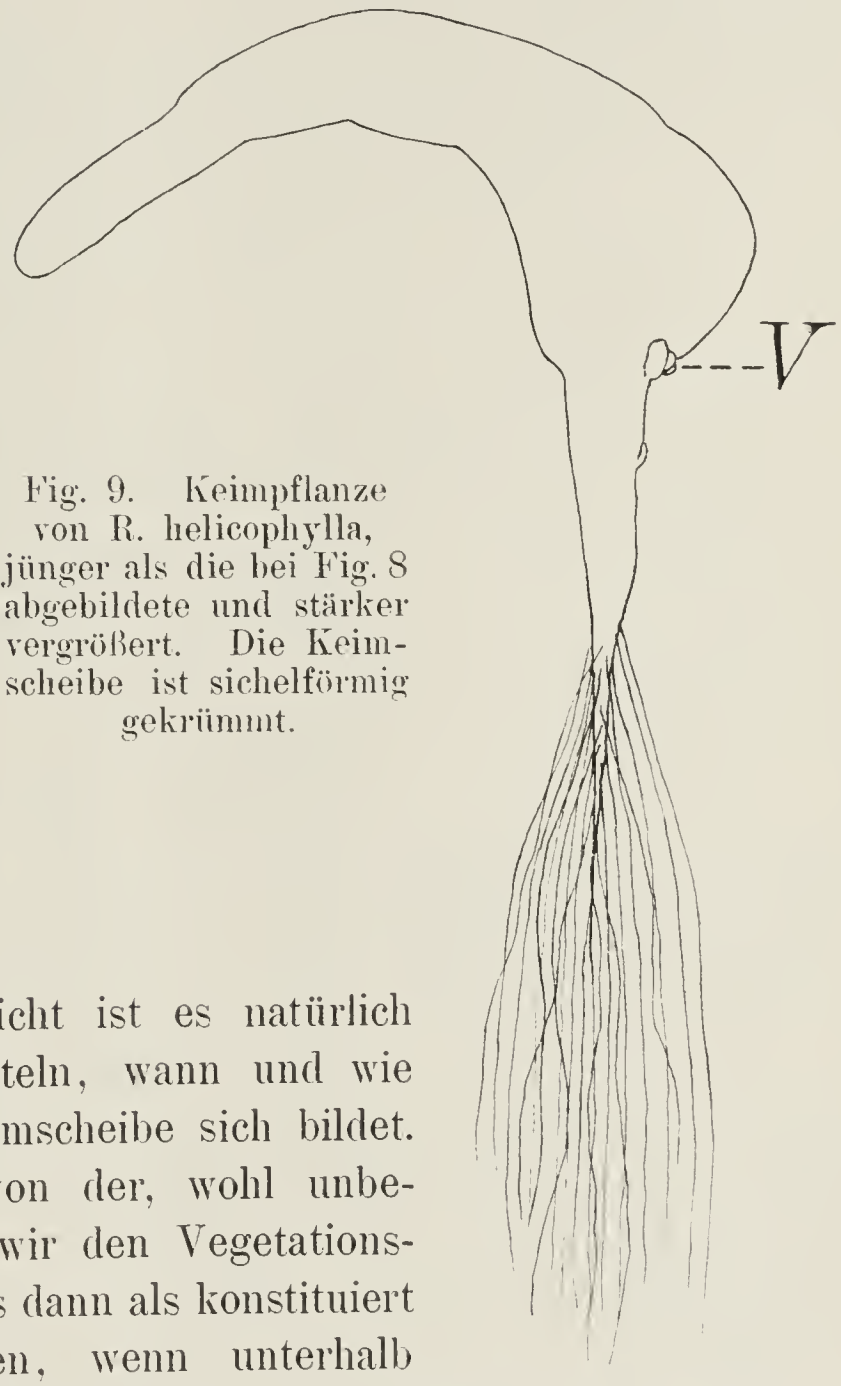

Fig. 9. Keimpflanze von R. helicophylla, jünger als die bei Fig. 8 abgebildete und stärker vergrößert. Die Keimscheibe ist sichelförmig gekrümmt.

In erstgenannter Hinsicht ist es natürlich besonders wichtig, zu ermitteln, wann und wie die Riellapflanze an der Keimscheibe sich bildet.

Ich gehe dabei aus von der, wohl unbestreitbaren, Annahme, daß wir den Vegetationspunkt des jungen Pflänzchens dann als konstituiert zu betrachten haben werden, wenn unterhalb desselben Blattanlagen auftreten, während nach obenhin der Flügel sich anschließt.

Die Blattanlagen treten nun bei Riella helicophylla auf zu einer Zeit, wo die Rippe noch garnicht vorhanden ist, und der Flügel ohne wahrnehmbare Grenze in die Keimscheibe übergeht. Ein solches Stadium stellt Fig. 7 dar. Das ganze Pflänzchen

besteht aus einer Zellschicht. Ein Zellnetz abzubilden ist nicht no wendig, denn dies würde ganz dem in meiner früheren Arbeit (a. a. (Fig. 23, pag. 106) entsprechen. Wir haben hier also das Pflänzche konstituiert: Es besitzt einen Vegetationspunkt und oberhalb desselbe einen Flügel, der aber ohne irgend sichtbare Grenze in die Keimscheil übergeht. Unterhalb des Flügels findet die Blattbildung statt, spät entsteht hier ein mehrschichtiges Stämmchen. Im späteren Stadium i bei Riella helicophylla die Keimscheibe meist noch deutlich unterscheidba So zeigt z. B. Fig. 9 eine männliche Pflanze, an deren Basis bei A die Keimscheibe vorspringt.

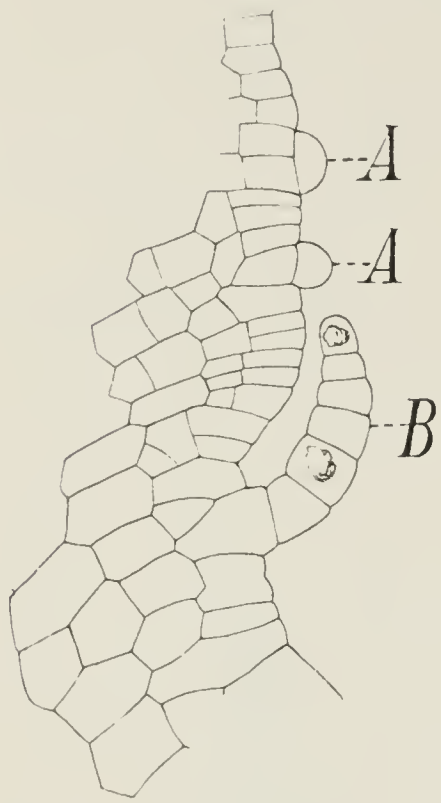

Fig. 10. Vegetationspunkt einer männlichen Pflanze. *A* junge Antheridien, *B* Blatt (letzteres im optischen Längsschnitt).

Es ist leicht verständlich, daß es vo der Art der Wachstumsverteilung abhängt, o die Keimscheibe auch später allmählich in de Flügel übergeht oder sich von ihm abhebt[1] An den Adventivsprossen von R. Clausoni ist z. B. das Erstere der Fall, der letztere wir um so eher eintreten, je länger und schlank die Keimscheibe ist. Ich sehe also keine Grund dafür ein, meine frühere Auffassung de Keimscheibe und der Art, wie sie zur Pflanz auswächst, zu modifizieren.

Solms-Laubach legt dann noch ein Lanze für die keilförmige Scheitelzelle b Riella ein, während Porsild (in Übereinstim mung mit meinen früheren Angaben) angib daß die (keilförmige) Scheitelzelle normal bi zu recht vorgeschrittenen Entwicklungsstadie fehle, und nur bei kräftig vegetierenden Arte sich zuweilen an der Übergangsstelle vo Stengel und Flügel erkennen lasse. Mich interessierte diese Frag nicht, ich habe sie deshalb auch nicht näher untersucht und möcht nur darauf hinweisen, daß der in Fig. 10 abgebildete Vegetationspunk einer männlichen Pflanze sicher keine keilförmige Scheitelzelle besaß es stimmt das mit Porsilds Angabe überein.

Die bisherige Schilderung bezieht sich auf gut ernährte, normal Keimlinge. Sind die Ernährungsbedingungen ungünstig, so treten ab norme Wachstumserscheinungen ein, welche verschieden ausfallen, j

1) Vielfach findet man die Keimscheibe sichelförmig gekrümmt, wobei di konvexe Seite der Pflanze zugekehrt ist. Diese Seite hat sich also nach Anlegung de Pflanze noch gestreckt (Fig. 9).

ch dem Alter und der sonstigen
eschaffenheit der betreffenden
eimscheibe.

Diese kann an ihrer Spitze
eder zur Bildung eines Keim-
lens zurückkehren, wie ein
lcher ja aus der Spore zu-
chst hervortritt. Dies ent-
richt einer auch für andere
ebermoose bekannten Erschei-
ng, bezüglich deren ich wohl
f früher Gesagtes[1]) verweisen
rf. Der sekundäre Keimfaden
nn dann an seiner Spitze
eder zu einer Keimscheibe
erden.

Eigentümlicher ist die Er-
heinung, wenn ohne Auftreten
nes Keimfadens Neubildung
ner Keimscheibe stattfindet. Es

Fig. 11. R. helicophylla. Aus der zur Seite gedrängten Keimscheibe *I* ist eine zweite Keimscheibe *II* hervorgesproßt, die oben noch meristematisch ist, während die Zellen von *I* alle in den Dauerzustand übergegangen sind.

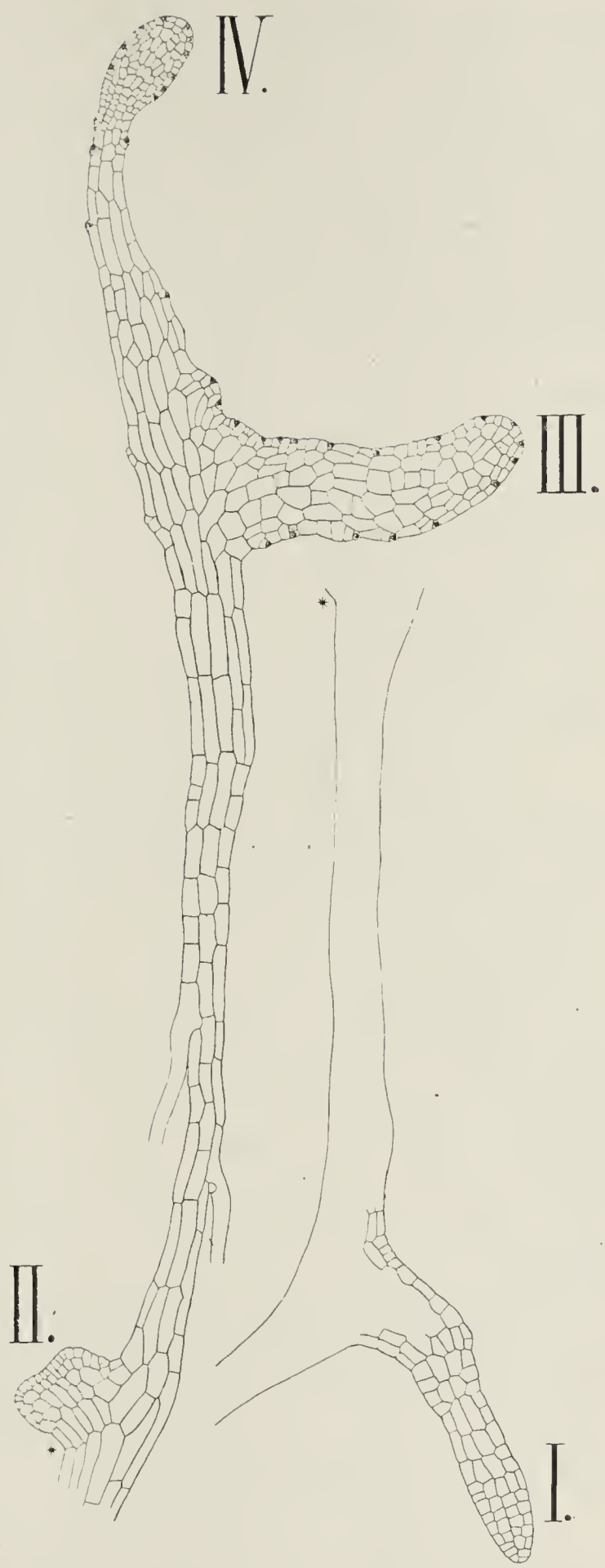

Fig. 12. R. helicophylla. Wiederholte Keimscheibenbildung (die beiden Stücke der Figur sind an den mit * bezeichneten Stellen aneinandergesetzt zu denken), die Keimscheiben sind dem Entstehungsalter nach beziffert.

1) Organographie, pag. 205.

sproßt dann aus einer Keimscheibe eine zweite hervor, und dieser Vorgan kann sich an der zweiten, dritten usw. wiederholen, so daß Verkettungen von Keimscheiben entstehen, welche ein sehr merkwürdiges Aussehe darbieten (Fig. 12). Den Anfang eines solchen Verhaltens stellt Fig. 1 dar. Sie zeigt die zur Seite gedrängte erste Keimscheibe (I), an d die an der Spitze noch meristematische Keimscheibe II aufgetreten is Diese ist an dem Punkt der Keimscheibe I entsprungen, an welche die Zellen ihren meristematischen Charakter am Längsten behalten, de selben Zone also, in welcher, wie oben dargelegt, auch der Vegetation punkt der Keimpflanze entsteht. Eben durch ihren embryonalen Ch rakter ist diese Stelle ja für Neubildungen besonders geeignet. Reich die äußeren Bedingungen für die Anlegung einer Pflanze nicht aus, ist doch wenigstens die Anlegung einer neuen Keimscheibe möglic zweifellos hängen ja auch hier die verschiedenen Entwicklungsstadi von verschiedenen äußeren Bedingungen ab, die Streckung des basal Teiles der neuen Keimscheibe wohl hauptsächlich von der Lichtintensit

Porsild vermutet von Solms Figur 2, welche die zwei lateral Ohrenfortsätze zeigt, auf denen die Solms'sche Deutung sich aufbau daß diese gar keine Anlagen von Pflanzen seien, wie Solms mei sondern Adventivsprosse [1]). Ich möchte mich dieser Deutung insofe anschließen, als es mir wahrscheinlich erscheint, daß Solms hier ei in (beiderseitiger) Sprossung begriffene Keimscheibe vor sich hat Meine eigene Kultur der Keimlinge von R. Clausonis ging durch ein Zufall leider zugrunde, nachdem die Keimscheiben das in Fig. 3 g zeichnete Stadium erreicht hatten, aber ich zweifle nicht daran, daß sich verhalten werden wie die der andern untersuchten Riellen. Wen stens spricht dafür das unten anzuführende Verhalten bei der Reger ration.

Ähnliche Gebilde: einschichtige Pflänzchen, welche nur mit Rhizoide aber keinen Blättern versehen sind, können auch aus den Advent sprossen von R. Clausonis hervorgehen, ich möchte dafür auf Fig. und deren Erklärung verweisen.

Es handelt sich hier um eine Pflanze, welche in der Keimscheibe form lange weiter gewachsen ist und dabei Adventivsprosse erzeugt h die ihrerseits teilweise schon wieder ausgesproßt sind. Solche Form

1) Auch Howe und Underwood haben bei R. affinis zweifellos Sprossung an der Keimscheibe beobachtet. In ihrer Fig. 34 a. a. O. stellt *c* sicher nicht „principal growing point" dar, wie es in der Figurenerklärung auf pag. 224 hei sondern eine an der ursprünglichen, zur Seite gedrängten primären Keimsche aufgetretene sekundäre.

rechen, wie mir scheint, weiter dafür, daß die Keimscheibe nichts ist, ; eine rudimentäre Riellapflanze oder vielmehr ein Doppelgebilde einer lchen. Man kann auch Riellapflanzen erziehen, welche, nachdem sie hon Blätter hervorgebracht haben, die Blattbildung wieder einstellen d dann ganz ähnlich wie die geschilderten Keimscheiben ohne Blattldung weiter wachsen. Einen solchen Fall stellt Fig. 14 dar: ein lventivsproß von dem Stämmchen hat die Blattbildung verloren. Inlge einer Verletzung seines Vegetationspunktes hat er einen neuen lventivsproß gebildet, der Blätter hervorgebracht hat.

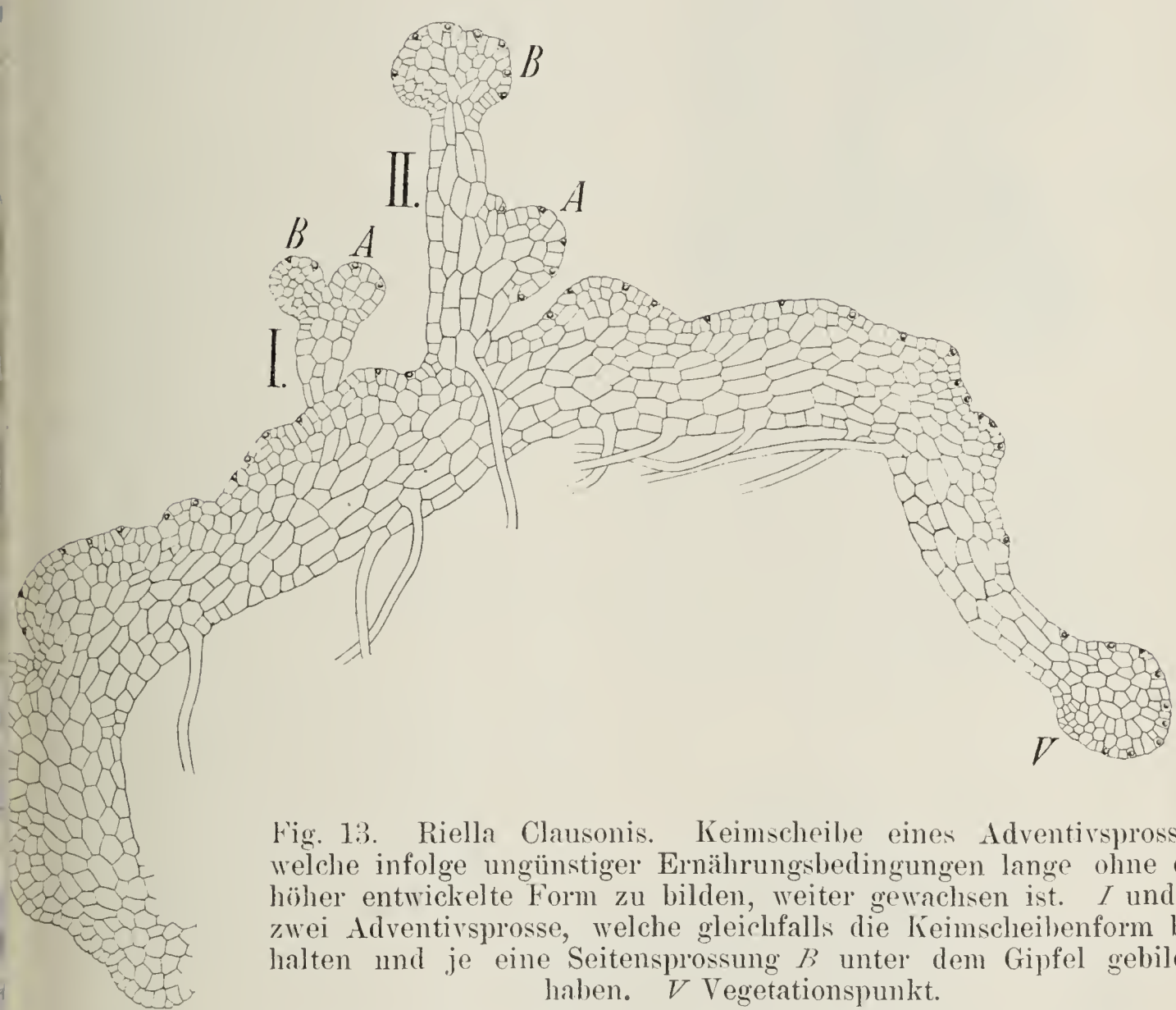

Fig. 13. Riella Clausonis. Keimscheibe eines Adventivsprosses, welche infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen lange ohne die höher entwickelte Form zu bilden, weiter gewachsen ist. *I* und *II* zwei Adventivsprosse, welche gleichfalls die Keimscheibenform behalten und je eine Seitensprossung *B* unter dem Gipfel gebildet haben. *V* Vegetationspunkt.

Das mag überleiten zu einer kurzen Besprechung der Regenerainserscheinungen.

II. Regenerationserscheinungen bei Riella.

Daß den untersuchten Riella-Arten eine große Regenerationsfähigit zukommt, geht schon aus meinen früheren Angaben, sowie denen n Porsild hervor. Es ist dies ja auch weiter nicht zu verwundern, da dere Lebermoose sich ähnlich verhalten. Bei der wasserbewohnenden ella aber hat die Regenerationsfähigkeit wohl insofern eine größere

Bedeutung, als hier isolierte Teile des Vegetationskörpers leichter ver breitet werden können, als bei einer Landpflanze. Brutknospen hab ich bei den von mir untersuchten Riella-Arten bis jetzt nicht beob achten können, sie sind für R. americana und R. Paulsenii nachgewiesen.

Die Bildung der Adventivsprosse ist nicht in allen Fällen gan übereinstimmend. Sehen wir zunächst solche an, die an abgerissene „Blättern", Flügelstücken oder an lebend gebliebenen Teilen ältere aber teilweise abgestorbener Pflanze von Riella Clausonis auftreten, so is vor allem hervorzuheben, daß di Entstehung ganz mit den Keimpflanze übereinstimmt, wenn man sich da Fadenstadium wegdenkt. Es bilde sich zunächst also eine meristematisch Keimscheibe (Fig. 15), an welcher i der für die Keimpflanzen beschrieb nen Weise ein interkalarer Vegetation punkt entsteht, wobei die Keimscheib ohne irgendwelche scharfe Abtrennun in den Flügel übergeht (Fig. 16).

Fig. 14. R. Clausonis. Adventivsproß an einem Stämmchen (dessen Flügel nicht gezeichnet ist). Der Adventivsproß hat Blätter hervorgebracht, die Blattbildung dann aber eingestellt. Sein Scheitel wurde verletzt, infolgedessen entstand darunter ein neuer Adventivsproß.

So einfach gebaut sind aber d Adventivsprosse keineswegs imme Eine Hauptabweichung ist die, da an einem Adventivsproß statt eine Flügels deren mehrere, in verschi dener Richtung ausgebildete vorkom men, manchmal steht ein Flügel qu zum andern, manchmal sind die A weichungen in der Richtung wenig stark, so z. B. bei der in Fig. 18 a gebildeten Pflanze.

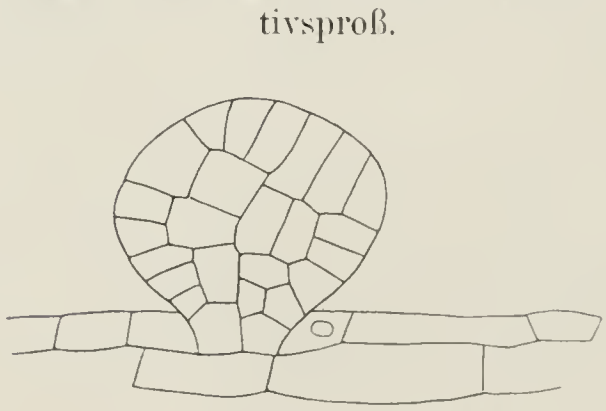

Fig. 15. Riella Clausonis, Adventivsproß (Keimscheibe).

Das genetische Verhältnis d Flügel zueinander habe ich bei di sen Fällen nicht untersucht, bemerkt sei nur, daß hier offenbar ein ähnlich verursachte Gestaltsveränderung vorliegt, wie etwa die d Auftretens von „Ascidien" an den Blättern von Stockausschlägen v Fraxinus excelsior und anderen Pflanzen, d. h. eine Mißbildung infol abnormer Ernährung.

Wenn man eine Pflanze köpft, treten Adventivsprosse manchm ein Stück weit unter der Schnittfläche in größerer Menge am Stämmch

f. als weiter unten. Indes ist am Stämmchen eine ausgesprochene larität nicht vorhanden. Namentlich bei älteren, schon stark geschwäch- Stämmchen treten Adventiv- rosse auch weit von der Spitze tfernt auf, und dasselbe wurde ch bei manchen ganz gesunden lanzen beobachtet. Alle Teile der lanze: Flügel, „Blätter und Stämmchen" können Adventiv- rosse bilden. Aber so lange diese ile im Zusammenhang sind, treten lventivsprosse normal nur an tämmchen" auf, was mit den bei deren Lebermoosen zu beobach- nden Regenerationserscheinungen Einklang steht. Werden doch Stämmchen die Baustoffe vorzugsweise leitet und zeitweilig aufgespeichert. nter günstigen Vegetationsbedingungen scheinen die Adventivsprosse an ge- pften Stämmchen schon nach wenigen gen. Nicht alle von den zuweilen in oßer Anzahl gelegenen entwickeln sich er weiter.

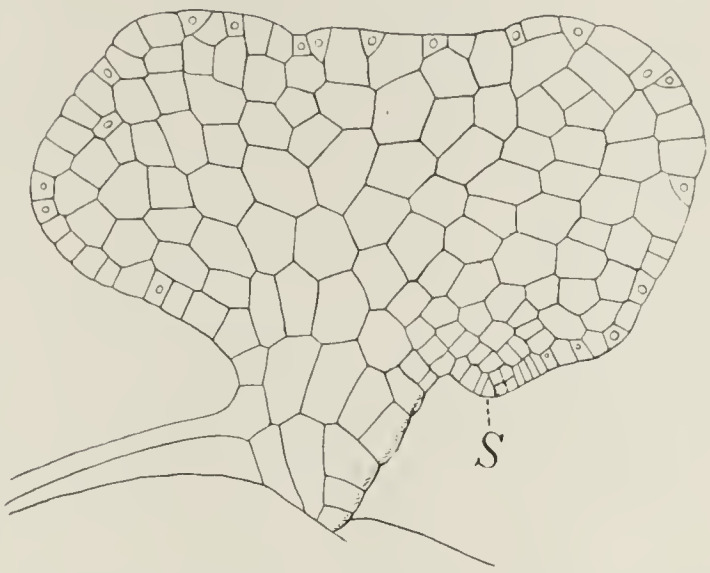

Fig. 16. Riella Clausonis, älterer Adventivsproß. *S* Meristemregion.

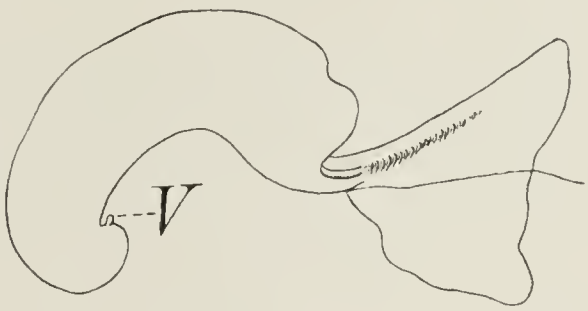

Fig. 17. R. Clausonis, Adventivsproß aus der Rippe eines isolierten Stückes einer Pflanze entspringend, schwach vergrößert.

III. Einige Bemerkungen er Sphaerocarpus terres- is mögen hier um so mehr ange- gt sein, als die Verwandtschaft eser Gattung mit Riella öfters, mentlich von Leitgeb, mit echt betont worden ist. Auf e trotzdem vorhandenen Unter- hiede hinzuweisen ist hier nicht forderlich, erwähnt sei nur, ß die für Riella so charakte- stischen Ölzellen bei Sphaero- rpus fehlen, eine Verschieden- it, die man nicht allzu hoch ird anschlagen dürfen, da unter den Marchantiaceen, z. B. nach W.

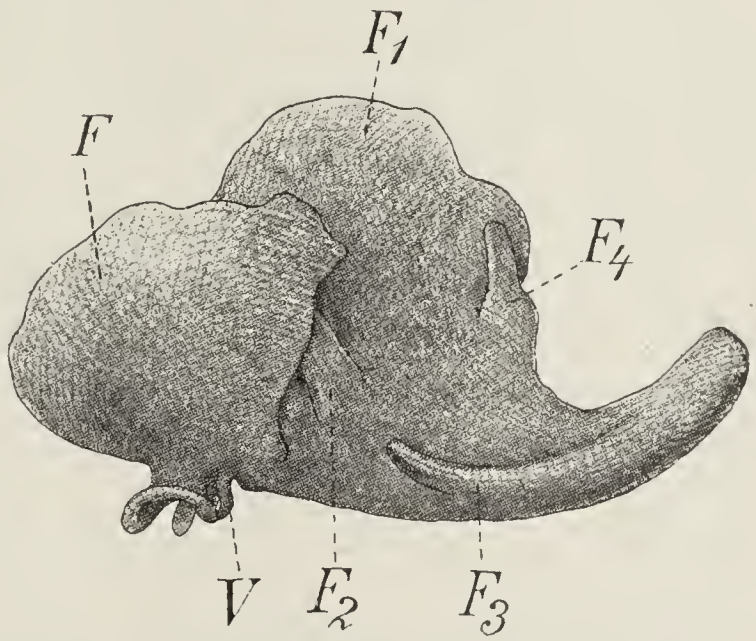

Fig. 18. R. Clausonis, Adventivsproß mit 4 Flügeln. *V* Vegetationspunkt.

v. Küster[1]), Riccia lamellosa Oxymitra und zwei Clevea-Arten auc keine Ölkörper besitzen.

Man könnte geneigt sein, bei Sphaerocarpus teleologisch da Fehlen der Ölkörper mit der kurzen Lebensdauer der Pflanze in Ver bindung zu bringen, die einen Schutz gegen Tierfraß weniger notwendi erscheinen lassen würde. Gewöhnlich wird wohl angenommen, da Sphaerocarpus nach der Sporenreife ganz verschwinde. Indes besitze ic eine Kultur weiblicher Pflanzen, die in Ermangelung von männliche nicht fruchtet und seit zwei Jahren ununterbrochen üppig weiter wächs und ständig neue Archegonien mit ihren eigentümlichen Hüllen (verg das Habitusbild, Organographie, pag. 308 Fig. 202) hervorbringen. Di Archegonien zeigen eine erwähnenswerte Eigentümlichkeit. Schon Leit geb[2]) hatte angegeben, daß der Archegonienhals in scharfem Boge gegen die Laubfläche hin gekrümmt sei und das als eine Einrichtun betrachtet, welche die Befruchtung erleichtere. An den von mir unte suchten Exemplaren war die Krümmung noch eine viel beträchtlicher die Spitze des Archegonienhalses reichte über den Vegetationspunk hinüber auf die Thallusunterseite herab und dort öffnete sich auch di Spitze des Archegonienhalses. Die Zweckmäßigkeit dieser Krümmun leuchtet ein: auf der Unterseite des Vegetationspunktes werden leic Wassertropfen haften, die dann, wenn ein männliches Pflänzchen in de Nähe ist, dem Archegonienhals Spermatozoiden zuführen können. Wen man beobachtet, daß bei Rebouilia, Marchantia u. a. die Archegonienhäls nach oben gekrümmt sind, woher in diesem Falle das Wasser komm so liegt es nahe, an eine hydrotropische Erscheinung zu denken, di freilich für die von Leitgeb angeführte Krümmung der Archegonienhäls von Riella Reuteri ausgeschlossen ist, da diese Art wie die ander Riellen im Wasser wächst. Auch bei Sphaerocarpus scheint mir ein hydrotropische Krümmung ausgeschlossen. Denn von Pflanzen, welch in Wasser untergetaucht neue Archegonien gebildet hatten, war dere Krümmung gleichfalls vorhanden, wenngleich zuweilen Unregelmäßig keiten sich fanden. Ob man etwa an eine durch die Schleimhaare de Unterseite veranlaßte chemotropische Krümmung denken kann, bleib dahingestellt, jedenfalls dürfte Sphaerocarpus ein günstiges Material zu Untersuchung der Frage darstellen, die bis jetzt experimentell nicht i Angriff genommen worden ist. Möglich wäre es ja auch, daß d Krümmung der Archegonienhälse durch ungleiche Ernährung von seite

1) W. v. Küster, Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu de Elaeoplasten. Inaug.-Diss., Basel 1894.

2) a. a. O., IV, pag. 69.

es Thallus zustande kommt, wie denn auch die Hüllen, in welche die rchegonien eingeschlossen werden auf der dem Vegetationspunkt abekehrten Seite auf einem beimmten Entwicklungsstadium gerdert sind; in den Wasserkulıren ist die Öffnung nicht selten ahe der Basis der Hülle, also auf ner Seite statt an der Spitze. ıdes wird man zunächst wohl zu ıtscheiden haben, ob nicht eine on außen kommende richtende Virkung die Krümmung bedingt. ine derartige Beeinflussung würde ıch verständlich erscheinen lassen, eshalb bei Plagiochasma Aitonia Fig. 19) der Gipfel des befruchtungsihigen Archegons gerade die Öffung der taschenförmigen Hülle rreicht, in welcher die Archegoien eingeschlossen sind.

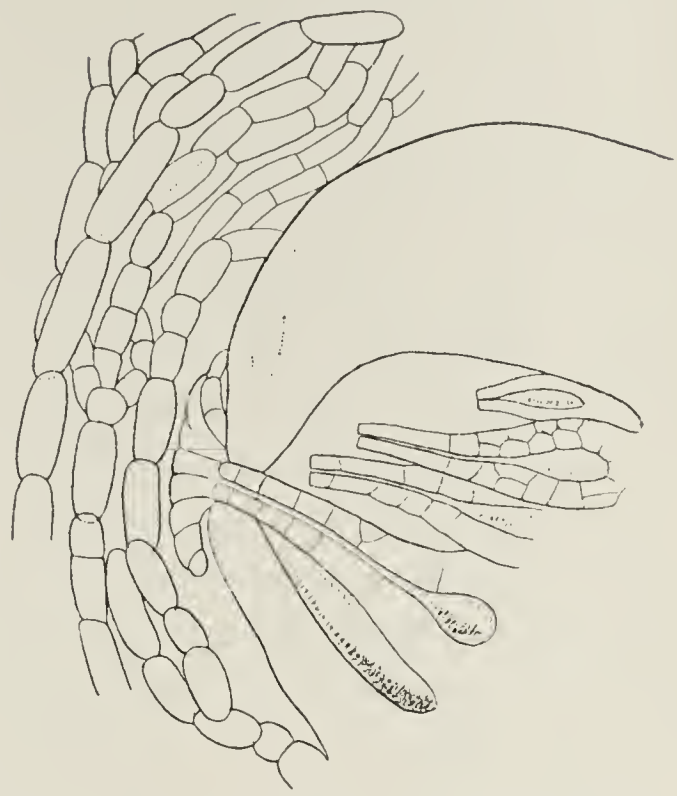

Fig. 19. Plagiochasma Aitonia. Längsschnitt durch eine Archegoniengruppe, welche in einer Grube sich befindet. Die Spitze des Halses des jüngsten Archegoniums ist in die enge Mündung der Grube gewachsen.

Die Keimung von Sphaerocarpus hat Leitgeb eschrieben (a. a. O., ag. 73), sie sei hier eshalb nur insoweit esprochen als sie für en Vergleich mit Riella ınd die Frage, inwieveit auch hier die Adentivsprosse mit den Keimpflanzen übereintimmen, in Betracht ommt.

Die Keimung verolgte ich an in Ischia — wo Sphaerocarpus häufig ist — gesammelem Material. Eine Übereinstimmung mit Riella besteht darin,

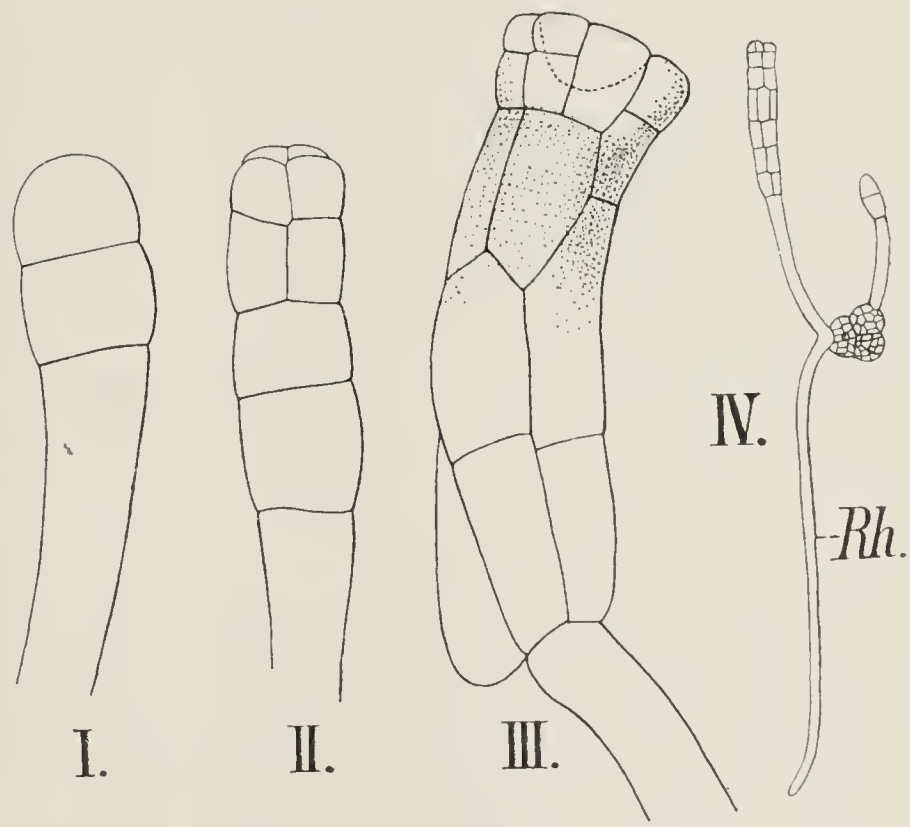

Fig. 20. Sphaerocarpus terrestris. I—III die Spitze verschieden alter Keimpflänzchen, bei III ist die am Scheitel befindliche Einsenkung punktiert. IV (bei schwächerer Vergrößerung) Sporentetrade, an der zwei Zellen gekeimt haben; *Rh* Rhizoid.

daß der Keimschlauch aus einer meist scharf umgrenzten, loch artigen Durchbruchstelle aus den äußeren Sporenhüllen hervortritt und daß das Rhizoid — dessen Entstehung Leitgeb, wie er sagt dunkel blieb — mit ihm in offener Verbindung steht. Das Protoplasma sammelt sich früh am Ende des Keimschlauchs. Hier treten einige Querteilungen auf, während die der Spore angrenzende Partie des Keimschlauches als lange, ungeteilte meist auch chlorophyllose Zelle sich vom vorderen Ende des Keimschlauchs abhebt. In den hier gelegenen Zellen, namentlich der Endzelle, treten Längsteilungen auf. Sehr früh schon nach der Quadrantenbildung (Fig. 20, II) tritt auf dem Scheitel des Keimlings eine konkave Vertiefung ein, womit die eigentliche Keimscheibe angelegt ist (Fig. 20, III), an deren Rand sich der Vegetationspunkt des Pflänzchens bildet. Die junge Pflanze hat deshalb aufgestülpte Ränder. Da der Zuwachs später nur vom Vegetationspunkte aus erfolgt, wird die Schüsselform der Keimpflanze bald durch einen mehr flachen Thallus ersetzt.

Der Keimschlauch ist zunächst auch in der Profilstellung entwickelt, mit der Bildung der Keimscheibe geht er zur Ausbildung eines plagiotropen Thallus über, während er bei Riella sich von Anfang an in der Profilstellung verbreitert.

Ein anderer Punkt, der zum Vergleich mit Riella auffordert, ist die Bildung der Adventivsprosse bei Sphaerocarpus. Solche Adventivsprosse fand ich an meinen kräftig wachsenden Pflanzen nur dann auftreten, wenn zufällig einzelne Teile, z. B. die Hülle eines Archegoniums abgebrochen waren. Es ist aber nicht notwendig, eine vollständige Trennung herbeizuführen, auch wenn die Verbindung mit dem Thallus durch einen Schnitt nur teilweise unterbrochen war, trat Adventivsproßbildung ein, was für die Frage nach der Veranlassung der Adventivsproßbildung von Interesse ist. Am leichtesten läßt sich die Adventivsproßbildung beobachten, wenn man abgeschnittene Thallusstücke in Wasser kultiviert.

Eine polare Verteilung der Adventivsprosse trat an einschichtigen Thallusstücken und Archegonienhüllen nicht hervor. Letztere bildeten Adventivsprosse auf der Innen- und auf der Außenseite, auch Rhizoiden treten an solchen abgeschnittenen Stücken hervor, namentlich in der Nähe der Adventivsprosse.

Fig. 21 stellt eine abgelöste Archegonienhülle dar. Man sieht, wie der auf der Innenseite entstandene Adventivsproß sich mühsam dem engen Raum anschmiegen muß, während die auf der Außenseite entstandenen gerade weiter wachsen.

Leitgeb[1]) erwähnt die Adventivsprosse von Pflanzen, die fruk-iziert hatten und teilweise abgestorben waren. Dies entspricht ganz ɔm für die Farnprothallien früher[2]) angegebenen Verhalten.

Hier ist nun namentlich die Frage von Bedeutung, inwieweit die usbildung der Adventivsprosse übereinstimmt mit der der Keimpflanzen. iese unterscheiden sich, wie wir sehen, von denen von Riella dadurch, ıß sie eine (plagiotrope) Keimscheibe entwickeln, aus deren einem uadranten der Vegetationspunkt der Keimpflanze hervorgeht. Ich ıbe früher die Anschauung vertreten[3]), daß die Keimscheibe nichts ıderes sei als ein Teil der Keimpflanze selbst, also nicht etwa die ınge Pflanze als eine Neubildung an der Keim-heibe betrachtet werden könne. Vielmehr ɔi die Bildung eines Keimschlauches, der ann an der Spitze zur Keimscheibe sich ab-acht, nur eine Einrichtung, um die Entwick-ıng der Keimpflanze in hinreichender Licht-ıtensität zu sichern. Sehen wir doch in an-eren Fällen, so bei der in Nr. 4 dieser Stu-ien beschriebenen Keimung von Metzgeria, en Keimschlauch an der Spitze direkt in den lagiotropen Metzgeriathallus übergehen, die eiden Fälle der Keimung sind also meiner ınsicht nach nicht prinzipiell voneinander ver-chieden. Sphaerocarpus scheint mir dafür inen weiteren Beleg zu ergeben. Denn an er Keimscheibe teilt sich nicht nur der Qua-rant, in welchem der Vegetationspunkt angelegt ird, weiter, sondern auch die andern drei, und ie so entstandenen Zellen nehmen an der Bil-ıung der Keimpflanze teil, so daß es nachher nicht mehr möglich ist, u sagen, woher die Zellen des jungen Thallus im einzelnen stammen.)amit stimmt auch das Verhalten der Adventivsprosse überein. Diese verden angelegt als aus einer Zelle hervorgehende Zellkörper. An der ›pitze dieser Zellkörper bildet sich an einer Stelle der Vegetationspunkt *V* Fig. 22), während rechts und links davon flächenförmige Auswüchse uftreten (F_1 F_2 Fig. 22). Vielfach findet man junge Adventivsprosse, leren Zellfläche ganz ähnlich muldenförmig vertieft ist, wie dies bei

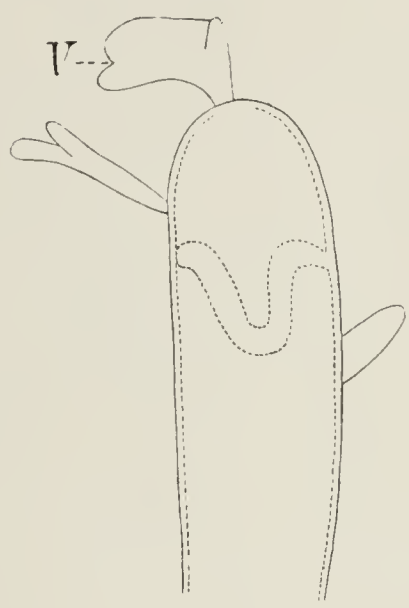

Fig. 21.
Sphaerocarpus terrestris, abgelöste Hülle eines Archegoniums mit 4 Adventivsprossen, der eine punktierte befindet sich im Innern der Hülle, deren Öffnung nicht sichtbar ist. *V* Vegetationspunkt des größten Adventivsprosses.

1) a. a. O., pag. 64.
2) Organographie, pag. 42.
3) Organographie, pag. 334.

den Keimscheiben der Fall ist, nur daß auf der dem Vegetationspunkt (V Fig. 22) gegenüberliegenden Stelle (a Fig. 22) kein Auswachsen stattfindet. Es unterbleibt also bei den Adventivsprossen die Bildung des Keimfadens (welcher die Aufsuchung günstiger Beleuchtung bei der Keimung ermöglicht), und die Flächenbildung wird nicht am ganzen Ende, sondern unter Förderung zweier einander gegenüberliegender Seiten eingeleitet. Das kann als eine wesentliche Verschiedenheit aber nicht betrachtet werden. Wir sehen also, daß auch bei Sphaerocarpus Adventivsproßbildung und Keimung im wesentlichen übereinstimmen und daß die Entwicklung eine direkte (homoblastische) ist, wie das oben auch für Riella nachzuweisen versucht wird. Leitgeb (a. a. O. pag. 74) gibt für die Adventivsprosse von Riella an, daß sie aus einer Zelle entstehen, die zu einem zylindrischen Fortsatz auswachse, dessen fortwachsende Spitze sich allmählich verbreitert und flächenartig werde. Einen so einfachen Vorgang beobachtete ich nur bei kümmerlichen Adventivsprossen, die kräftigeren zeigten dies obenerwähnte Verhalten. Die beiden Flügel liegen dabei, wie aus den Abbildungen Fig. 22 und 23 ersichtlich ist, nicht in einer Ebene, in älteren Stadien tritt das aber wenig mehr hervor. Gelegentlich wurde auch beobachtet, daß einer der Flügel als Thallus weiter wuchs, wahrscheinlich weil der Vegetationspunkt zwischen den Flügeln in seiner Entwicklung gehemmt worden war. Gerade die Tatsache, daß die Adventivsprosse teils dem Verhalten der Keimlinge sich anschließen, teils sich direkt flächenförmig verbreitern, zeigt, wie mir scheint, besonders deutlich, wie wenig die Bildung einer (rechtwinklig zum Keimfaden stehenden) Keimscheibe von der direkten Verbreiterung des Keimfadens prinzipiell verschieden ist.

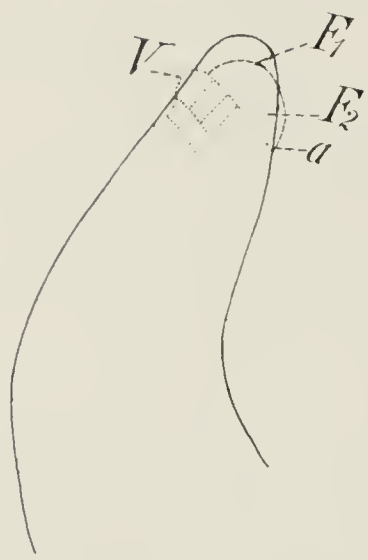

Fig. 22.

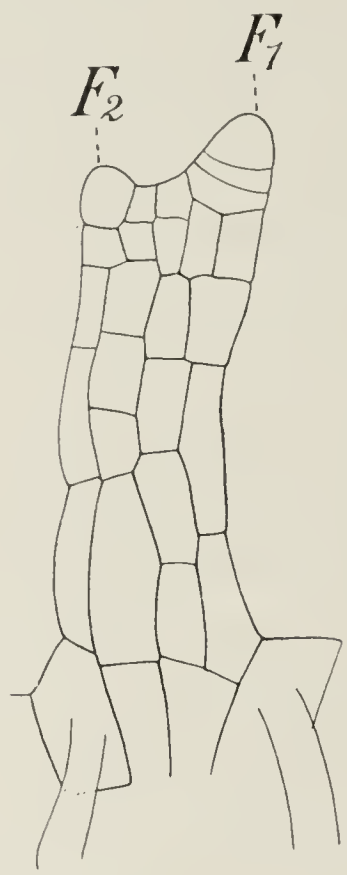

Fig. 23.

Fig. 22 u. 23 zeigen zwei Adventivsprosse von Sphaerocarpus terrestris; in Fig. 22 ein Adventivsproß so betrachtet, daß der Vegetationspunkt V im optischen Längsschnitt erscheint, die Flügel F_1 und F_2 von der Fläche betrachtet. Fig. 23 ein Adventivsproß im optischen Längsschnitt (gegen den in Fig. 22 abgebildeten um 90° gedreht), die Flügel also rechtwinklig zu ihrer Fläche getroffen.

Schließlich sei noch auf eine merkwürdige Eigentümlichkeit von phaerocarpus hingewiesen. Leitgeb hat beobachtet, daß sowohl die eimpflanzen als die Adventivsprosse von Sphaerocarpus ganz außerrdentlich früh zur Bildung von Geschlechtsorganen übergehen. Ein teriler Thallus von Sph. terrestris ist überhaupt nicht bekannt. Wähend wir, abgesehen von den Makrosporen der heterosporen Pteridohyten, die ja sehr reichlich mit Reservestoffen ausgestattet sind, sonst berall die Bildung der Sexualorgane an das Vorhandensein von betimmten äußeren Bedingungen gebunden finden, die andere („höhere") ind, als die für die Bildung der Vegetationsorgane ausreichenden, ist ies bei Sphaerocarpus scheinbar nicht der Fall. Aber auch wohl nur cheinbar, wenngleich die beiderlei Bedingungen hier mehr zusammenallen mögen, als bei anderen Pflanzen. Bis jetzt erreichte der größte on mir steril gezogene Thallus von Sphaerocarpus nur eine Länge on 1 mm, was immerhin gegenüber dem sonstigen Verhalten schon iel ist; denn nach Leitgebs Angaben (a. a. O. pag. 73) werden Gechlechtsorgane schon an Keimpflanzen von 0,1 mm mittlerem Durchnesser angelegt[1]). Die Versuche sollen fortgesetzt werden, nachdem ber der Hamburger botanische Garten sich das Verdienst erworben iat, Sphaerocarpus in die botanischen Gärten einzuführen, schien es ngezeigt, darauf hinzuweisen, daß dieses Lebermoos für die Untersuchung experimentell-morphologischer Fragen offenbar sehr geeignet ist.

1) Nicht wie D. Campbell (Mosses and Ferns, II. ed., pag. 82) zitiert, „on individuals only one millimetre in diameter".

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 97

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: Archegoniatenstudien 192-215