

# Archegoniatenstudien.

Von K. Goebel.

## XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration bei *Riella* und *Sphaerocarpus*.

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

Daß sich über *Riella* allmählich eine größere Literatur angesammelt hat, ist nicht zu verwundern. Gilt doch noch immer der Satz, nach welchem die erste entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über eine *Riella*-Art von Hofmeister eingeleitet wurde<sup>1)</sup>: „Aus der Mannigfaltigkeit der Formen der Lebermoose tritt durch eigentümliche Tracht hervor die Montagnesche Gattung *Riella* . . . vor allem die Algiersche *Riella* (*Durieu*) *helicophylla*, deren drei Zoll hohes wendeltreppenförmiges aufrechtes Laub zu den wunderbarsten Gebilden des Pflanzenreiches gehört.“

Eingehender als Hofmeister hat Leitgeb<sup>2)</sup> wie so viele andere Lebermoose auch *Riella* untersucht, da ihm aber nur trockenes Material vorlag, blieb namentlich die Keimung unbekannt.

Die Kenntnis der einzelnen Arten wurde durch Trabut<sup>3)</sup> sehr gefördert. Ihm verdanke ich auch teils lebendes, teils Alkoholmaterial auf Grund dessen ich im Abschnitt 4 dieser „Studien“<sup>4)</sup> die Jugendstadien, im sechsten<sup>5)</sup> das Verhalten der sterilen Zellen im Sporogonium beschrieb.

Seither sind weitere Arbeiten erschienen, welche nicht nur mit den morphologischen Problemen, welche die Gattung bietet, sich beschäftigen, sondern namentlich auch zeigten, daß deren Arten viel weiter verbreitet sind als man früher annahm. Kannte man länger Zeit nur aus Nordafrika und Südeuropa Arten, so lehrten Howe und Underwood<sup>6)</sup> eine *R. americana* (sowie *R. affinis*) aus Texas und Süd-

---

1) Hofmeister, Entwicklungsgeschichte von *Riella Reuteri* Mont (Zur Morphologie der Moose, Berichte der Königl. Sächsischen Gesellsch. der Wissenschaften, 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 espèce nouvelle, *Revue générale de botanique* III (1891, pag. 449).

4) Goebel, Zur Kenntnis der Entwicklung von *Riella*, *Flora*, Jahrg. 1895, pag. 104.

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

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

akota kennen, entdeckten an ihr Brutknospenbildung und beschrieben die Keimung. M. Porsild<sup>1)</sup> schilderte die *Riella Paulsenii* aus Turkestan und gab eine vortreffliche Beschreibung ihrer Entwicklung.

Den aus Afrika bekannten Arten hat F. Cavers<sup>2)</sup> eine in Südafrika (bei Port Elizabeth in der Kapkolonie) entdeckte *R. capensis* hinzugefügt, von deren sterilen Zellen im Sporogon er sagt: „The writers' observations on living plants fully confirm the conclusion drawn by Goebel<sup>3)</sup> from the study of alcohol-material, i. e., that the sterile cells serve a double function: the starch they contain is used up by the developing spores, and at a later stage, by becoming mucilaginous and swelling, they aid in the liberation of the ripe spores“ — eine interessante Anpassung, welche mit dem Leben der Riellen im Wasser eigentlich im Zusammenhang steht.

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

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

Gegen die Auffassung, zu der ich seinerzeit gelangt war, hat Holms-Laubach Einspruch erhoben<sup>4)</sup>. Er hält es für unrichtig, daß, wie ich angegeben hatte, der Vegetationspunkt des jungen Sprosses im Keimling interkalar entstehe; er meint, ich habe die Hofmeister'sche Auffassung gegen Leitgeb verteidigt<sup>5)</sup>, 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 (nicht wie ich angegeben hatte in vertikale) Lage.

Daß diese Solmsschen Einwände teils auf irrtümlicher Wiedergabe meiner Ausführungen beruhen, teils sachlich nicht zutreffend sind, geht schon aus Porsilds Abhandlung hervor. Solms-Laubach ist aber — abgesehen von seiner früheren Angabe, wonach ich die Hofmeistersche Auffassung von Riella verteidigt haben sollte — auf seiner Meinung stehen geblieben. Es mag deshalb nicht überflüssig sein, wenn die vorliegende Arbeit die bestehenden Streitpunkte aufzuklären und 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.

Zeit zu Zeit das Wasser zu erneuern. Die kräftigsten Exemplare waren die zwischen einer von demselben Standort stammenden Chara wachsenden. Die Art ist nach Trabut synonym mit der von Solms untersuchten *R. Parisii* Gottsche.

*R. Cossoniana* wurde in lebenden von Trabut gesandten Exemplaren kultiviert. Figur 1 zeigt lebende im Wasser, also in ihrer natürlichen Lage, photographierte Exemplare. *R. helicophylla* sammelte Herr Dr. Gentner in fruchttragenden Exemplaren in Salzlachen (reich an kohlen-saurem Kalk und Gips) des Schott el Kebir bei der Oase Hamma. Die Keimung dieser Sporen soll unten besprochen werden.

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

Vorausgeschickt sei die Bemerkung, daß Riella wohl zu den am leichtesten zu kultivierenden Lebermoosen gehört. Clausonius, die ich unter Trabut in Führung im Frühjahr 1903 bei der Stadt Algier gesammelt hatte, wächst im Müchener Leitungswasser seither vortrefflich, man braucht nur ver-

ußer den genannten Herren, welchen ich Material verdanke, habe ich auch 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

der Vermehrung und Ausdehnung denen der anderen beträchtlich voraus, so daß der Vegetationspunkt der jungen Riella seitlich abgelenkt wird.“

Zu einem andern Resultat führte mich 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 vermutete, daß die Pflänzchen im jugendlichen, flügellosen<sup>1)</sup> Zustande nach Art von Schlingpflanzen Stützen umwindend emporstreben. War diese Vermutung schon nach den Darlegungen Trabut's, der gezeigt hatte,



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

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 zugeschriebene Wendeltreppenform besitze (nur der Flügel zeigt sich gewöhnlich mehr oder minder stark gewellt), unwahrscheinlich, so zeigt die Verfolgung der Keimung mit Sicherheit, daß sie irrig ist. Es ist

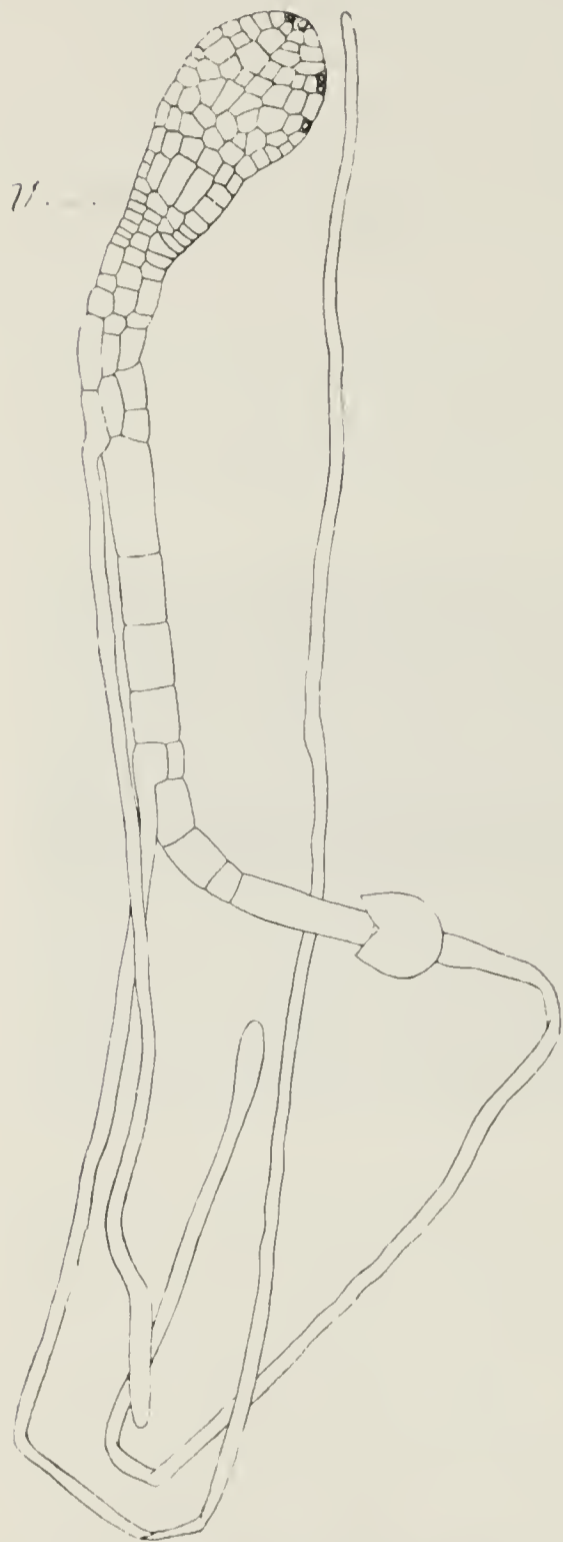


Fig. 4. *Riella helicophylla*, Keimpflanze. Die Skulptur der Spore ist nicht gezeichnet. *v* interkalärer Vegetationspunkt.

ein anziehendes Bild (Fig. 2), welche die gerade aufrecht wachsenden Keimpflänzchen, wenn sie in größerer Menge auftreten, darbieten, man sieht die zungenförmigen grünen Zellflächen besonders dann deutlich, wenn man sie auf hellem Untergrund, z. B. Kaolin, kultiviert.

Sieht man ein Keimpflänzchen von *R. Clausonis*, wie es in Fig. 3 abgebildet ist, näher an, so zeigt sich, daß es aus der von Porsild als „Primordiallobus“ bezeichneten Keimscheibe besteht, deren

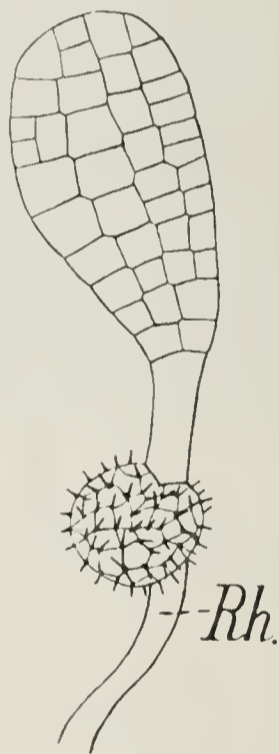


Fig. 3. *Riella Clausonis*. Spore mit Keimscheibe. Das Rhizoid *Rh* ist nicht vollständig gezeichnet.

Zellen sich ohne erkennbare Bevorzugung einzelner Regionen durch Teilung vermehren. Die für *Riella* so charakteristischen Ölzellen sind zunächst noch nicht vorhanden. Es mag wohl sein, daß die Zellteilungen der apikalen Region zeitweise lebhaft vor sich gehen, indessen ist diese Verschiedenheit jedenfalls keine bedeutende. Die Zellfläche geht nach unten in eine einzige

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

Viel größer war dieser Stielteil bei den Keimpflanzen von *R. helicophylla*, 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 lauge, 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-  
 ch der Hauptsache nach gerade sind. An diesem Keimpflänzchen ist  
 in 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  
 er in den Zellen eintritt, sie findet auch an an-  
 ern Teilen der Pflanze kurz vor dem Übergange  
 den Dauerzustand statt.

Ferner sehen wir, daß hier ebenso wie bei *R.*  
*clausonis* (Fig. 5) in der mit *V* bezeichneten Zone  
 och 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 Vaselineband 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 Blattaanlagen  
 af. 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

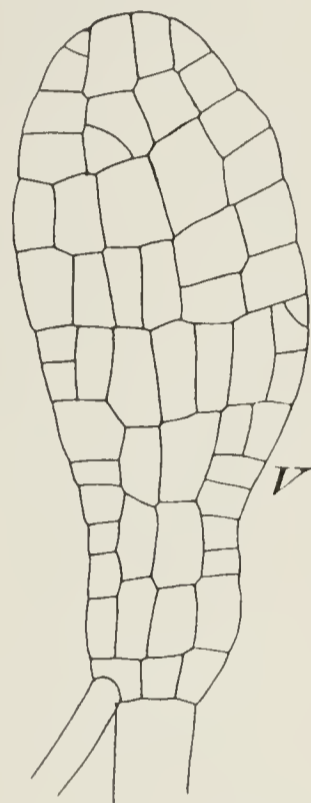


Fig. 5. Keimscheibe  
 von *Riella Clausonis*.  
*V* Stelle, an der sich  
 der interkulare Vege-  
 tationspunkt heraus-  
 bildet.

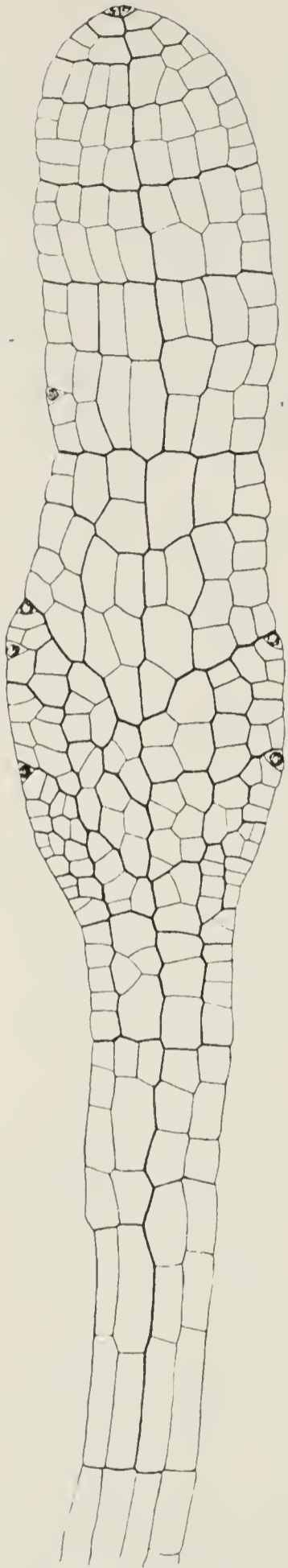


Fig. 6. Keimscheibe von *Riella helicophylla*, älter als die in Fig. 4 abgebildete und stärker vergrößert. Man sieht deutlich rechts und links am Rande ein Meristem. Die entsprechenden inneren Zellen dieser Zone teilen sich auch, aber weniger häufig als die am Rande.

abgebildet (a. a. O., Tafel II, Fig. 3). Bei *Riella helicophylla* erlischt auf der einen Seite der Keimscheibe meistens die Teilungsfähigkeit der Zellen, ohne daß es zur Bildung eines Vegetationspunktes kommt. Fig. 7 zeigt z. B. ein älteres Keimpflänzchen bei schwacher Vergrößerung. Die ganze Pflanze ist noch durchaus einschichtig, während später die Rippe mehrschichtig wird. Es haben sich auf der einen Seite unterhalb des Vegetationspunktes schon drei Blätter gebildet, von denen das unterste ganz rudimentär war. Eine ältere Keimpflanze ist in Fig. 8 abgebildet, hier ist der obere Teil der Keimscheibe stark nach einer Seite hin gekrümmt. Der „Flügel“ der Keimpflanze geht auch hier unmittelbar in die Keimscheibe über. In beiden eben angeführten Fällen entsteht also der Vegetationspunkt nur an einer Seite der Keimscheibe. Daß aber auch hier eine zweiseitige Entwicklung eintreten kann, zeigt folgender interessanter Fall. An einem jungen Pflänzchen, welches an dem interkalar entstandenen Vegetationspunkt schon Blätter angelegt hatte, war bei der Beobachtung eine Verletzung eingetreten, es wurde kurz unter dem auf der einen Seite entstandenen Vegetationspunkt abgedrückt. Der Vegetationspunkt war dadurch verletzt, die schon angelegten Antheridien starben ab. Infolge davon bildete sich auf der anderen Seite ein Vegetationspunkt aus, außerdem auch ein weiterer oberhalb desselben auf der verletzten Seite abgestorbenen. Es darf also wohl gesagt werden, daß gewöhnlich der zweite interkalare Vegetationspunkt korrelativ vom dem andern unterdrückt wird: unter besonderen günstigen Umständen werden sich auch hier beide Vegetationspunkte entwickeln können.

Die soeben gegebene Schilderung des Wachstums der Keimscheibe stimmt einerseits überein mit der früher von mir mitgeteilten und ebenso 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 Rhizidsporen entwickeln. Aus deren Oberkante gehe später der rein dorsale Flügel aus der Unterseite der blättertragende 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.

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 Verbreitung liegende Teil embryonalen, d. h. Vegetationspunktcharakter behält und war 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*

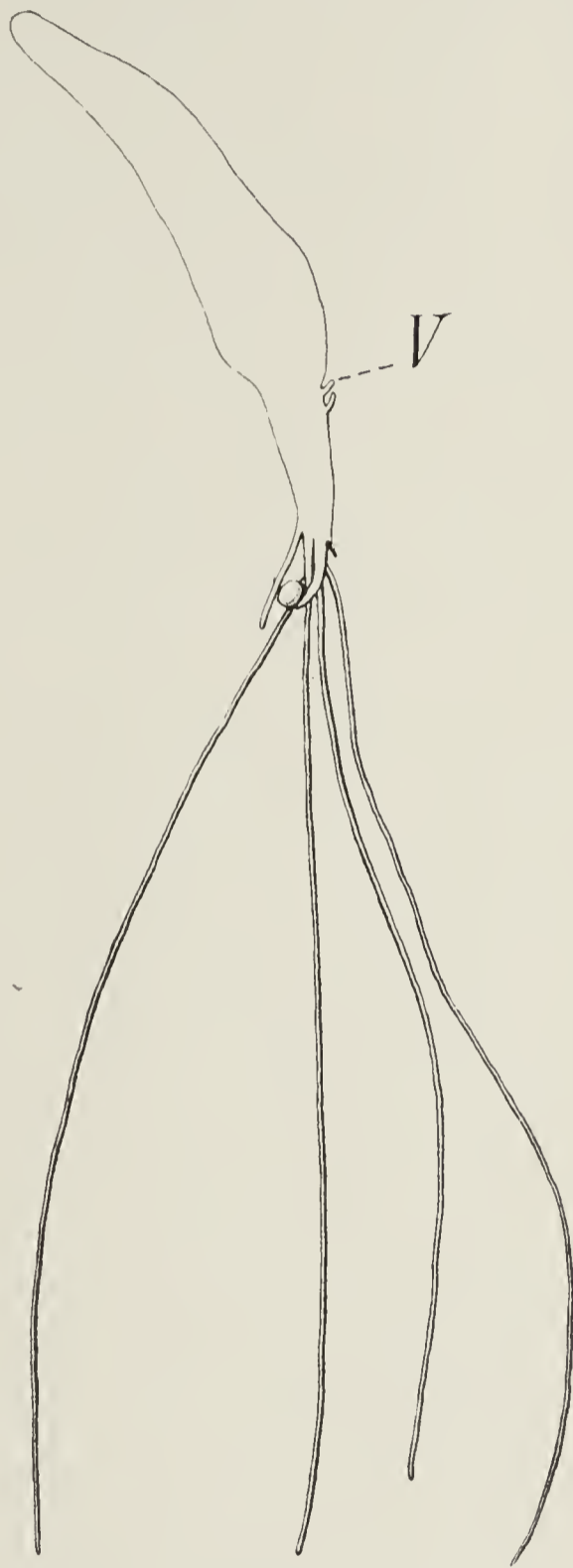


Fig. 7. *R. helicophylla*. Keimpflanze älter als die in Fig. 6 abgebildete bei schwacher Vergrößerung. *V* Vegetationspunkt, unterhalb dessen zwei Blättchen sichtbar sind.



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<sup>1)</sup> 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 weiterentwickeln. 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<sup>2)</sup> 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 Wachstumsursachen*. 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<sup>1)</sup>. 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<sup>2)</sup>, 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 vorn herein 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. 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<sup>1)</sup>, 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<sup>2)</sup>. 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 vor 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 Sphagnumstämmchen auftritt, würde sich, wenn ich die Meinung der genannten Autoren richtig verstehe, an der Keimscheibe von Riella die Riellapflanze gleichfalls als etwas von dieser verschiedenes ausbilden. Ich fasse also die Entwicklung auf als eine „heteroblastische“, ich als eine „homoblastische“. eine Auffassung, welche nicht nur durch die Vergleichung der Keimungsgeschichte, sondern auch durch die Betrachtung der Regenerationserscheinungen und den Vergleich mit der, Riella nahe verwandten, Gattung Sphaerocarpus gestützt werden soll.



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

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

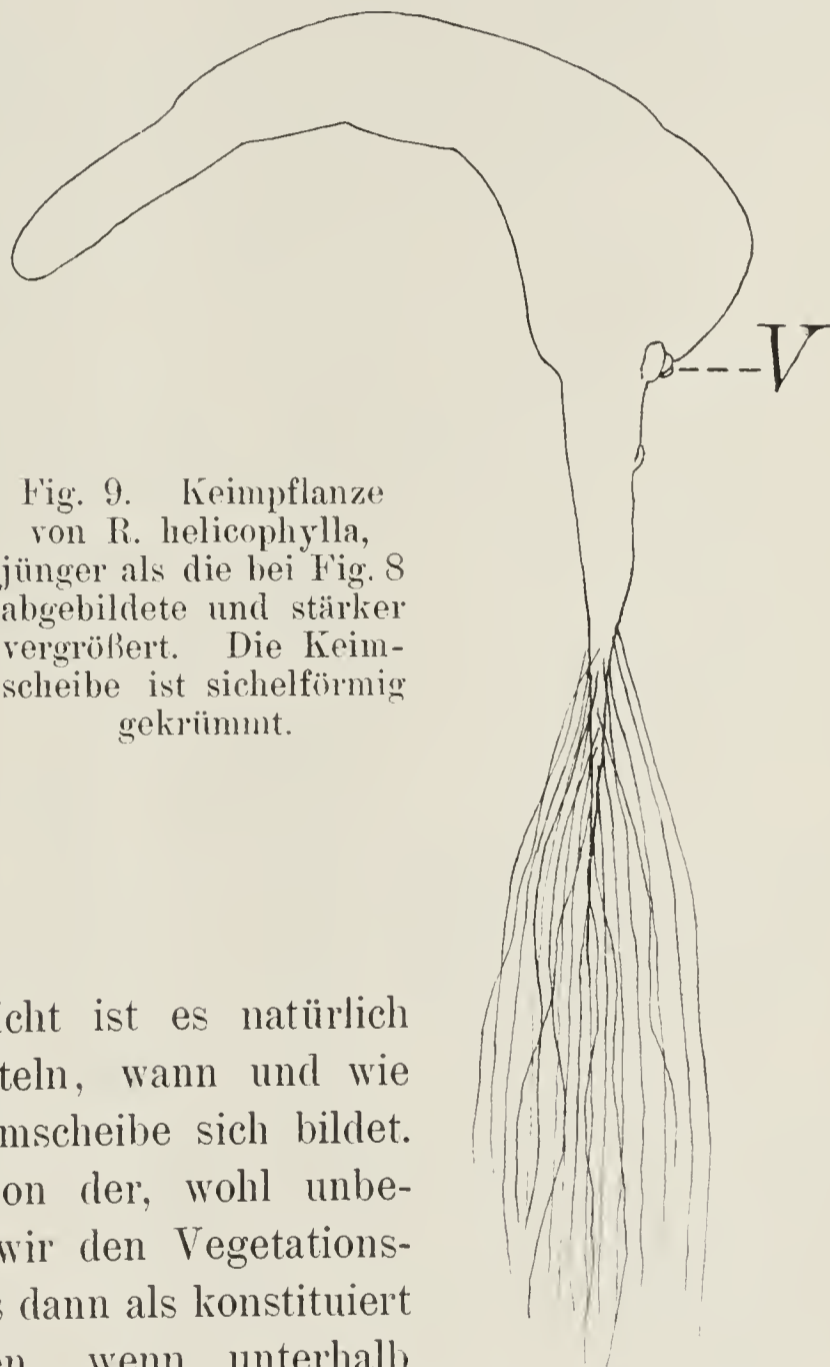


Fig. 9. Keimpflanze von *R. helicophylla*, jünger als die bei Fig. 8 abgebildete und stärker vergrößert. Die Keimscheibe ist sichelförmig gekrümmt.

besteht aus einer Zellschicht. Ein Zellnetz abzubilden ist nicht notwendig, denn dies würde ganz dem in meiner früheren Arbeit (a. a. O. Fig. 23, pag. 106) entsprechen. Wir haben hier also das Pflänzchen konstituiert: Es besitzt einen Vegetationspunkt und oberhalb desselben einen Flügel, der aber ohne irgend sichtbare Grenze in die Keimscheibe übergeht. Unterhalb des Flügels findet die Blattbildung statt, später entsteht hier ein mehrschichtiges Stämmchen. Im späteren Stadium ist bei *Riella helicophylla* die Keimscheibe meist noch deutlich unterscheidbar. So zeigt z. B. Fig. 9 eine männliche Pflanze, an deren Basis bei A die Keimscheibe vorspringt.

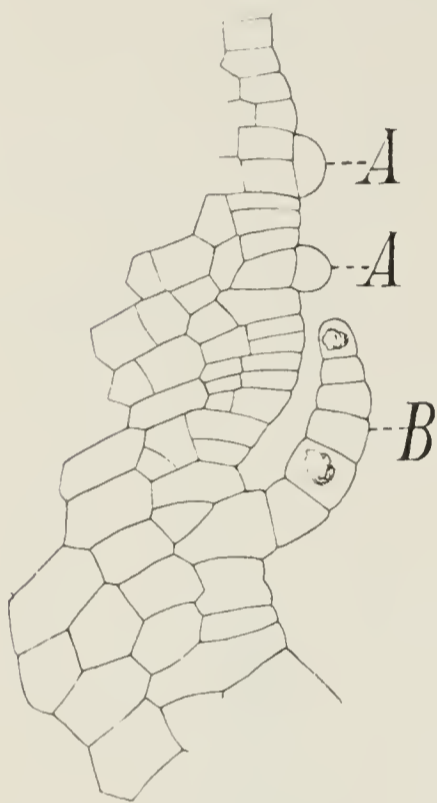


Fig. 10. Vegetationspunkt einer männlichen Pflanze.  
A junge Antheridien,  
B Blatt (letzteres im optischen Längsschnitt).

Es ist leicht verständlich, daß es von der Art der Wachstumsverteilung abhängt, ob die Keimscheibe auch später allmählich in den Flügel übergeht oder sich von ihm abhebt. An den Adventivsprossen von *R. Clausoni* ist z. B. das Erstere der Fall, der letztere wird um so eher eintreten, je länger und schlanker die Keimscheibe ist. Ich sehe also keinen Grund dafür ein, meine frühere Auffassung der Keimscheibe und der Art, wie sie zur Pflanze auswächst, zu modifizieren.

Solms-Laubach legt dann noch ein Kriterium für die keilförmige Scheitelzelle bei *Riella* ein, während Porsild (in Übereinstimmung mit meinen früheren Angaben) angibt, daß die (keilförmige) Scheitelzelle normal bis zu recht vorgeschrittenen Entwicklungsstadien fehle, und nur bei kräftig vegetierenden Arten sich zuweilen an der Übergangsstelle von Stengel und Flügel erkennen lasse. Mich interessierte diese Frage nicht, ich habe sie deshalb auch nicht näher untersucht und möchte nur darauf hinweisen, daß der in Fig. 10 abgebildete Vegetationspunkt einer männlichen Pflanze sicher keine keilförmige Scheitelzelle besitzt; es stimmt das mit Porsilds Angabe überein.

Die bisherige Schilderung bezieht sich auf gut ernährte, normale Keimlinge. Sind die Ernährungsbedingungen ungünstig, so treten abnorme Wachstumserscheinungen ein, welche verschieden ausfallen, je

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

ch dem Alter und der sonstigen Beschaffenheit der betreffenden Keimscheibe.

Diese kann an ihrer Spitze oder zur Bildung eines Keimlens zurückkehren, wie ein lecher ja aus der Spore zunächst hervortritt. Dies entspricht einer auch für andere Lebermoose bekannten Erscheinung, bezüglich deren ich wohl auf früher Gesagtes<sup>1)</sup> verweisen darf. Der sekundäre Keimfaden kann dann an seiner Spitze oder zu einer Keimscheibe werden.

Eigentümlicher ist die Erscheinung, wenn ohne Auftreten eines Keimfadens Neubildung einer 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.

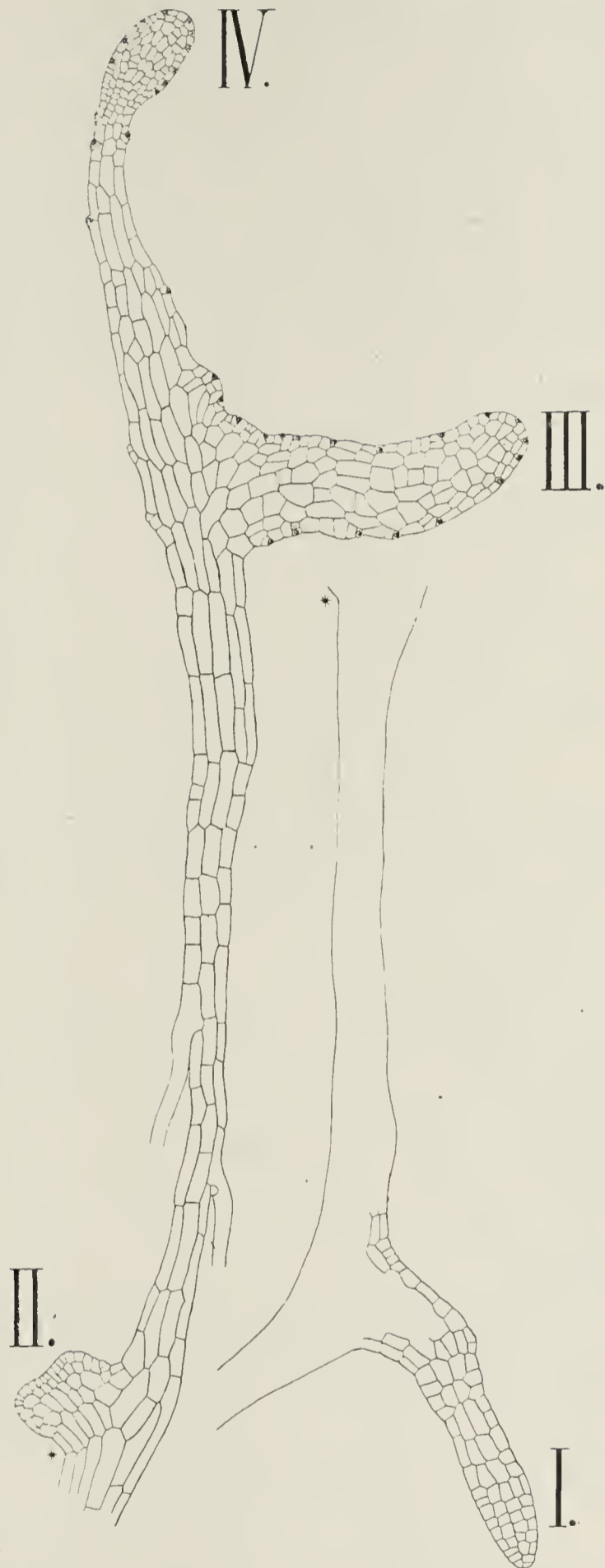


Fig. 12. *R. helicophylla*. Wiederholte Keimscheibenbildung (die beiden Stücke der Figur sind an den mit \* bezeichneten Stellen aneinandergesetzt zu denken), die Keimscheiben sind dem Entstehungsalter nach beziffert.

1) Organographie, pag. 205.

sproßt dann aus einer Keimscheibe eine zweite hervor, und dieser Vorgang kann sich an der zweiten, dritten usw. wiederholen, so daß Verkettungen von Keimscheiben entstehen, welche ein sehr merkwürdiges Aussehen darbieten (Fig. 12). Den Anfang eines solchen Verhaltens stellt Fig. 11 dar. Sie zeigt die zur Seite gedrängte erste Keimscheibe (I), an der die an der Spitze noch meristematische Keimscheibe II aufgetreten ist. Diese ist an dem Punkt der Keimscheibe I entsprungen, an welcher die Zellen ihren meristematischen Charakter am Längsten behalten, der selben Zone also, in welcher, wie oben dargelegt, auch der Vegetationspunkt der Keimpflanze entsteht. Eben durch ihren embryonalen Charakter ist diese Stelle ja für Neubildungen besonders geeignet. Reiche die äußeren Bedingungen für die Anlegung einer Pflanze nicht aus, ist doch wenigstens die Anlegung einer neuen Keimscheibe möglich. Zweifellos hängen ja auch hier die verschiedenen Entwicklungsstadien von verschiedenen äußeren Bedingungen ab, die Streckung des basalen Teiles der neuen Keimscheibe wohl hauptsächlich von der Lichtintensität.

Porsild vermutet von Solms Figur 2, welche die zwei lateralen Ohrenfortsätze zeigt, auf denen die Solms'sche Deutung sich aufbaut, daß diese gar keine Anlagen von Pflanzen seien, wie Solms meint, sondern Adventivsprosse<sup>1)</sup>. Ich möchte mich dieser Deutung insofern anschließen, als es mir wahrscheinlich erscheint, daß Solms hier ein 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 gezeichnete Stadium erreicht hatten, aber ich zweifle nicht daran, daß sie sich verhalten werden wie die der andern untersuchten Riellen. Wenigstens spricht dafür das unten anzuführende Verhalten bei der Regeneration.

Ähnliche Gebilde: einschichtige Pflänzchen, welche nur mit Rhizoiden aber keinen Blättern versehen sind, können auch aus den Adventivsprossen von *R. Clausonis* hervorgehen, ich möchte dafür auf Fig. 4 und deren Erklärung verweisen.

Es handelt sich hier um eine Pflanze, welche in der Keimscheibenform lange weiter gewachsen ist und dabei Adventivsprosse erzeugt hat, 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 heißt, sondern eine an der ursprünglichen, zur Seite gedrängten primären Keimscheibe aufgetretene sekundäre.

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

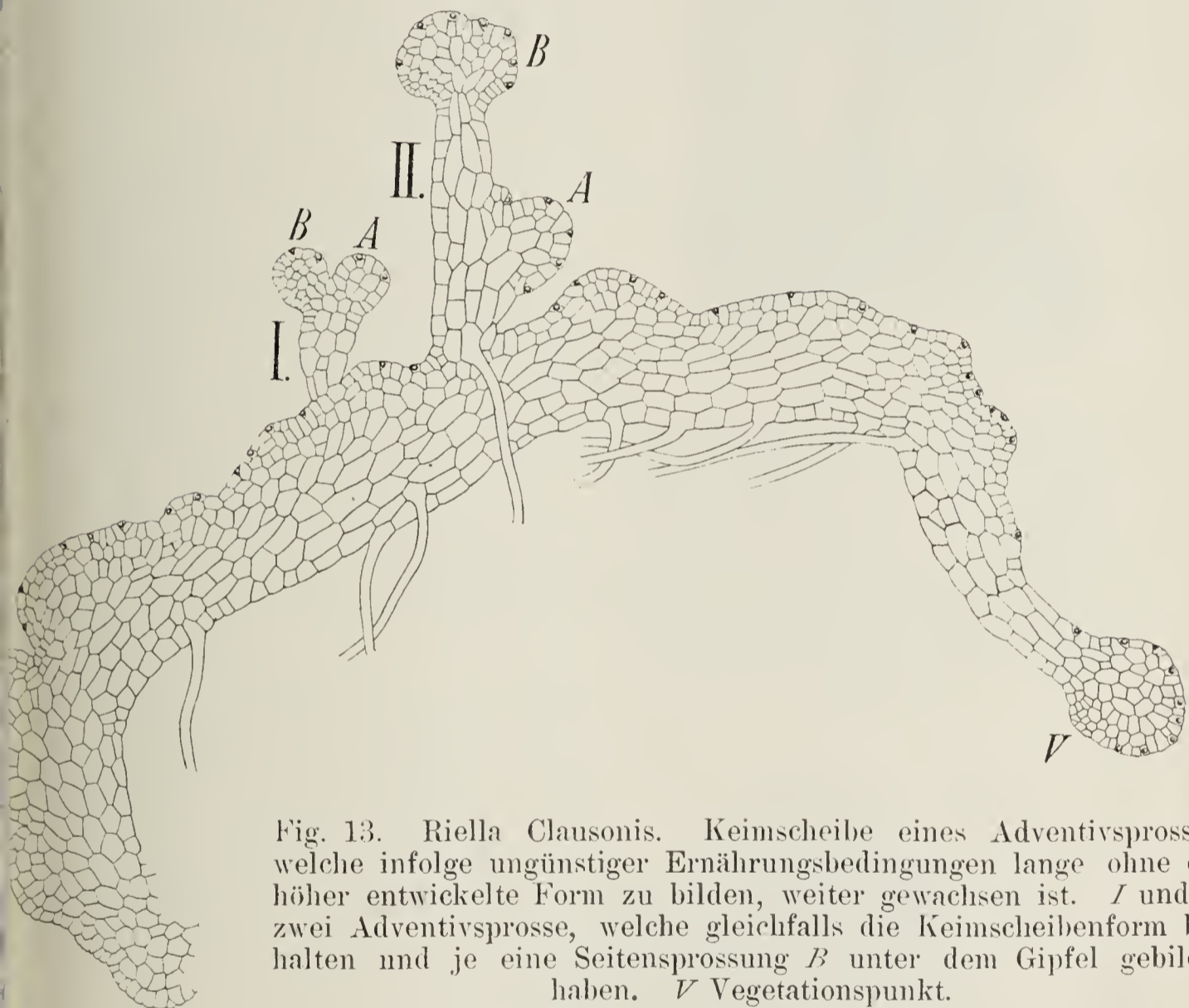


Fig. 13. Riella Clausonis. Keimscheibe eines Adventivsprosses, welche infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen lange ohne die höher entwickelte Form zu bilden, weiter gewachsen ist. *I* und *II* zwei Adventivsprosse, welche gleichfalls die Keimscheibenform behalten und je eine Seitensprossung *B* unter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

Das mag überleiten zu einer kurzen Besprechung der Regenerationserscheinungen.

## II. Regenerationserscheinungen bei Riella.

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



Bedeutung, als hier isolierte Teile des Vegetationskörpers leichter verbreitet werden können, als bei einer Landpflanze. Brutknospen habe ich bei den von mir untersuchten *Riella*-Arten bis jetzt nicht beobachten können, sie sind für *R. americana* und *R. Paulsenii* nachgewiesen.

Die Bildung der Adventivsprosse ist nicht in allen Fällen ganz übereinstimmend. Sehen wir zunächst solche an, die an abgerissene „Blättern“, Flügelstücken oder an lebend gebliebenen Teilen älterer

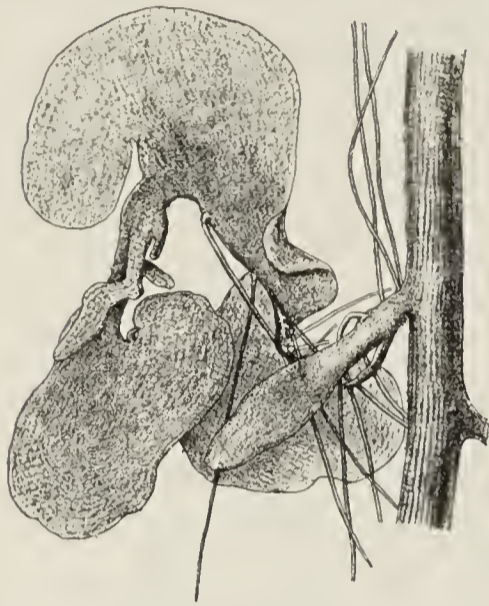


Fig. 14. *R. Clausonis*. Adventivsproß an einem Stämmchen (dessen Flügel nicht gezeichnet ist). Der Adventivsproß hat Blätter hervorgebracht, die Blattbildung dann aber eingestellt. Sein Scheitel wurde verletzt, infolgedessen entstand darunter ein neuer Adventivsproß.

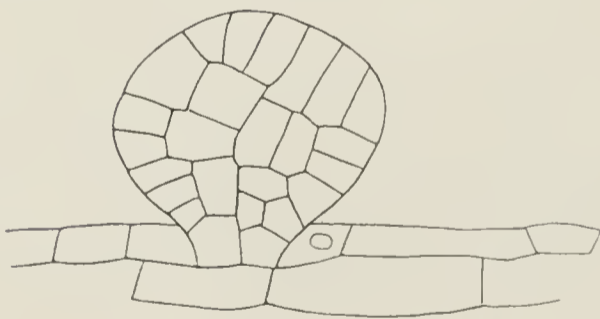


Fig. 15. *Riella Clausonis*, Adventivsproß (Keimscheibe).

aber teilweise abgestorbener Pflanze von *Riella Clausonis* auftreten, so ist vor allem hervorzuheben, daß die Entstehung ganz mit den Keimpflanzen übereinstimmt, wenn man sich das Fadenstadium wegdenkt. Es bildet sich zunächst also eine meristematische Keimscheibe (Fig. 15), an welcher in der für die Keimpflanzen beschriebenen Weise ein interkalärer Vegetationspunkt entsteht, wobei die Keimscheibe ohne irgendwelche scharfe Abtrennung in den Flügel übergeht (Fig. 16).

So einfach gebaut sind aber die Adventivsprosse keineswegs immer. Eine Hauptabweichung ist die, daß an einem Adventivsproß statt eines Flügels deren mehrere, in verschiedener Richtung ausgebildete vorkommen, manchmal steht ein Flügel quer zum andern, manchmal sind die Abweichungen in der Richtung weniger stark, so z. B. bei der in Fig. 18 abgebildeten Pflanze.

Das genetische Verhältnis der Flügel zueinander habe ich bei diesen

in diesen Fällen nicht untersucht, bemerkt sei nur, daß hier offenbar eine ähnlich verursachte Gestaltsveränderung vorliegt, wie etwa die beim Auftretens von „Ascidien“ an den Blättern von Stockausschlägen von *Fraxinus excelsior* und anderen Pflanzen, d. h. eine Mißbildung infolge abnormer Ernährung.

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

f. als weiter unten. Indes ist am Stämmchen eine ausgesprochene Polarität nicht vorhanden. Namentlich bei älteren, schon stark geschwächten Stämmchen treten Adventivsprosse auch weit von der Spitze entfernt auf, und dasselbe wurde auch bei manchen ganz gesunden Pflanzen beobachtet. Alle Teile der Pflanze: Flügel, „Blätter“ und Stämmchen“ können Adventivsprosse bilden. Aber so lange diese Teile im Zusammenhang sind, treten Adventivsprosse normal nur an Stämmchen“ auf, was mit den bei anderen Lebermoosen zu beobachtenden Regenerationserscheinungen im Einklang steht. Werden doch an Stämmchen die Baustoffe vorzugsweise abgeleitet und zeitweilig aufgespeichert. Unter günstigen Vegetationsbedingungen scheinen die Adventivsprosse an gepflegten Stämmchen schon nach wenigen Tagen. Nicht alle von den zuweilen in großer Anzahl gelegenen entwickeln sich aber weiter.

III. Einige Bemerkungen über *Sphaerocarpus terrestris* mögen hier um so mehr angebracht sein, als die Verwandtschaft dieser Gattung mit *Riella* öfters, namentlich von Leitgeb, mit Recht betont worden ist. Auf die trotzdem vorhandenen Unterschiede hinzuweisen ist hier nicht erforderlich, erwähnt sei nur, daß die für *Riella* so charakteristischen Ölzellen bei *Sphaerocarpus* fehlen, eine Verschiedenheit, die man nicht allzu hoch

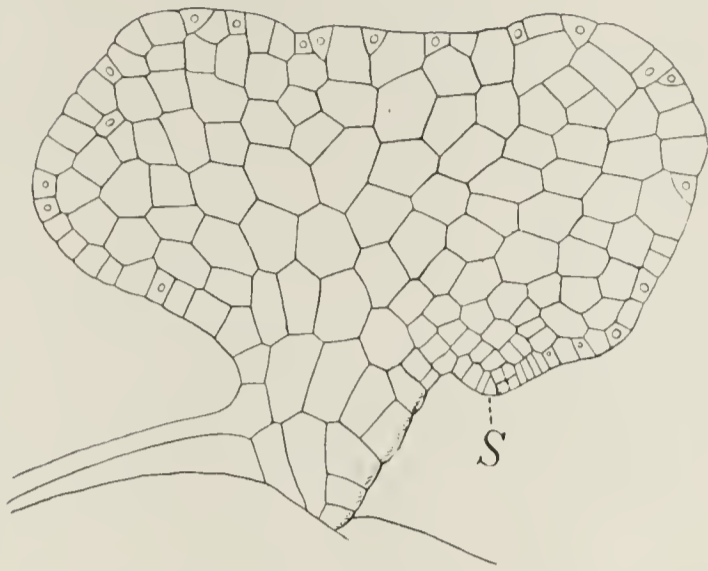


Fig. 16. *Riella Clausonis*, älterer Adventivsproß. *S* Meristemregion.

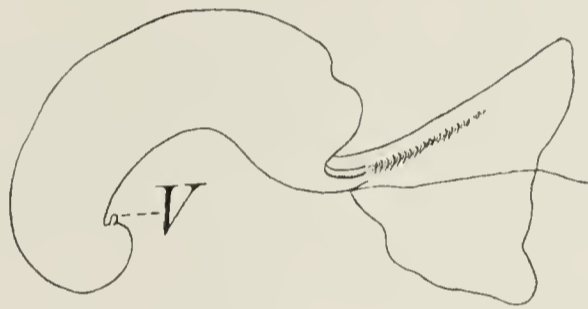


Fig. 17. *R. Clausonis*, Adventivsproß aus der Rippe eines isolierten Stückes einer Pflanze entspringend, schwach vergrößert.

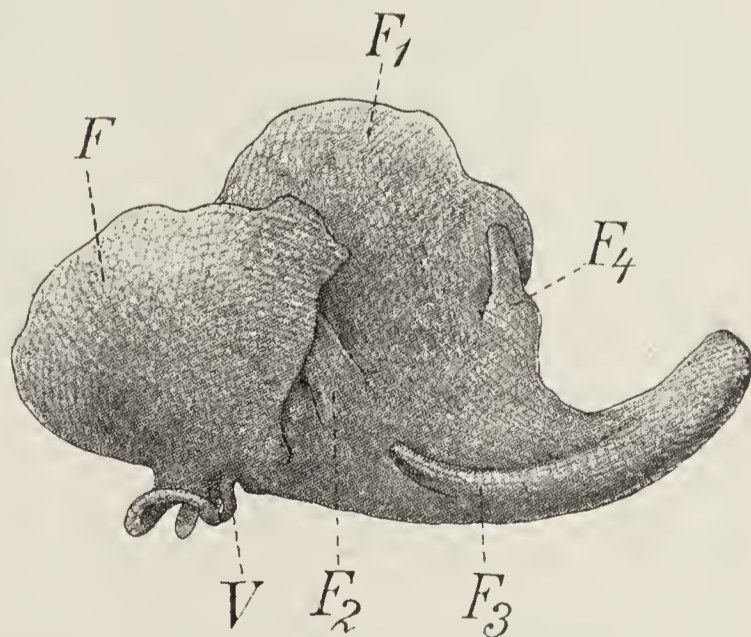


Fig. 18. *R. Clausonis*, Adventivsproß mit 4 Flügeln. *V* Vegetationspunkt.

schätzen dürfen, da unter den Marchantiaceen, z. B. nach W.

v. Küster<sup>1)</sup>, *Riccia lamellosa* Oxymitra und zwei *Clevea*-Arten auch keine Ölkörper besitzen.

Man könnte geneigt sein, bei *Sphaerocarpus* teleologisch das Fehlen der Ölkörper mit der kurzen Lebensdauer der Pflanze in Verbindung zu bringen, die einen Schutz gegen Tierfraß weniger notwendig erscheinen lassen würde. Gewöhnlich wird wohl angenommen, daß *Sphaerocarpus* nach der Sporenreife ganz verschwinde. Indes besitze ich eine Kultur weiblicher Pflanzen, die in Ermangelung von männlichen nicht fruchtet und seit zwei Jahren ununterbrochen üppig weiter wächst und ständig neue Archegonien mit ihren eigentümlichen Hüllen (vergl. das Habitusbild, Organographie, pag. 308 Fig. 202) hervorbringen. Die Archegonien zeigen eine erwähnenswerte Eigentümlichkeit. Schon Leitgeb<sup>2)</sup> hatte angegeben, daß der Archegonienhals in scharfem Bogen gegen die Laubfläche hin gekrümmt sei und das als eine Einrichtung betrachtet, welche die Befruchtung erleichtere. An den von mir untersuchten Exemplaren war die Krümmung noch eine viel beträchtlichere; die Spitze des Archegonienhalses reichte über den Vegetationspunkt hinüber auf die Thallusunterseite herab und dort öffnete sich auch die Spitze des Archegonienhalses. Die Zweckmäßigkeit dieser Krümmung leuchtet ein: auf der Unterseite des Vegetationspunktes werden leicht Wassertropfen haften, die dann, wenn ein männliches Pflänzchen in der Nähe ist, dem Archegonienhals Spermatozoiden zuführen können. Wenn man beobachtet, daß bei *Rebouilia*, *Marchantia* u. a. die Archegonienhals nach oben gekrümmt sind, woher in diesem Falle das Wasser kommt, so liegt es nahe, an eine hydrotropische Erscheinung zu denken, die freilich für die von Leitgeb angeführte Krümmung der Archegonienhals von *Riella Reuteri* ausgeschlossen ist, da diese Art wie die anderen Riellen im Wasser wächst. Auch bei *Sphaerocarpus* scheint mir eine hydrotropische Krümmung ausgeschlossen. Denn von Pflanzen, welche in Wasser untergetaucht neue Archegonien gebildet hatten, war deren Krümmung gleichfalls vorhanden, wenngleich zuweilen Unregelmäßigkeiten sich fanden. Ob man etwa an eine durch die Schleimhaare der Unterseite veranlaßte chemotropische Krümmung denken kann, bleibt dahingestellt, jedenfalls dürfte *Sphaerocarpus* ein günstiges Material zur Untersuchung der Frage darstellen, die bis jetzt experimentell nicht in Angriff genommen worden ist. Möglich wäre es ja auch, daß die Krümmung der Archegonienhäse durch ungleiche Ernährung von seite

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

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

des Thallus zustande kommt, wie denn auch die Hüllen, in welche die Archegonien eingeschlossen werden auf der dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite auf einem bestimmten Entwicklungsstadium gerändert sind; in den Wasserkulturen ist die Öffnung nicht selten nahe der Basis der Hülle, also auf der einen Seite statt an der Spitze. Dieses wird man zunächst wohl zu entscheiden haben, ob nicht eine von außen kommende richtende Wirkung die Krümmung bedingt. Eine derartige Beeinflussung würde auch verständlich erscheinen lassen, weshalb bei *Plagiochasma Aitonia* (Fig. 19) der Gipfel des befruchtungs-fähigen Archegons gerade die Öffnung der taschenförmigen Hülle erreicht, in welcher die Archegonien eingeschlossen sind.

Die Keimung von *Sphaerocarpus* hat Leitgeb beschrieben (a. a. O., pag. 73), sie sei hier deshalb nur insoweit besprochen als sie für den Vergleich mit *Riella* und die Frage, inwieweit auch hier die Adventivsprosse mit den Keimpflanzen übereinstimmen, in Betracht kommt.

Die Keimung ver-  
folgte ich an in Ischia  
— wo *Sphaerocarpus*  
häufig ist — gesammel-  
tem Material. Eine  
Übereinstimmung mit  
*Riella* besteht darin,

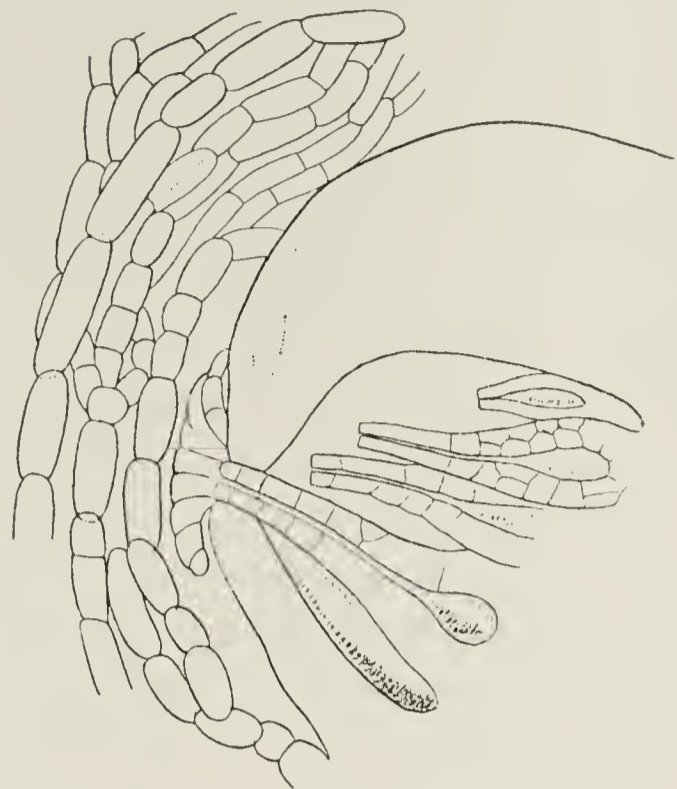


Fig. 19. *Plagiochasma Aitonia*. Längsschnitt durch eine Archegoniengruppe, welche in einer Grube sich befindet. Die Spitze des Halses des jüngsten Archegoniums ist in die enge Mündung der Grube gewachsen.

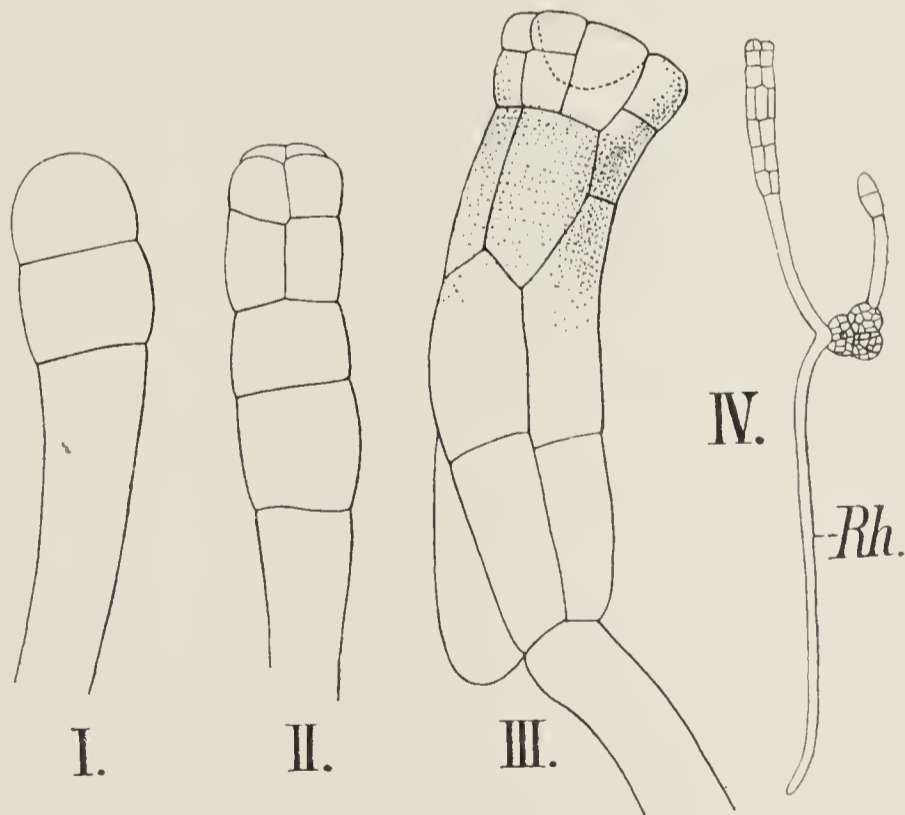


Fig. 20. *Sphaerocarpus terrestris*. I—III die Spitze verschieden alter Keimpflänzchen, bei III ist die am Scheitel befindliche Einsenkung punktiert. IV (bei schwächerer Vergrößerung) Sporentetrade, an der zwei Zellen gekeimt haben; *Rh* Rhizoid.

daß der Keimschlauch aus einer meist scharf umgrenzten, lochartigen 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 Adventivspresse bei *Sphaerocarpus*. Solche Adventivspresse 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 Adventivspressebildung ein, was für die Frage nach der Veranlassung der Adventivspressebildung von Interesse ist. Am leichtesten läßt sich die Adventivspressebildung beobachten, wenn man abgeschmittenen Thallusstücke in Wasser kultiviert.

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

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

Leitgeb<sup>1)</sup> erwähnt die Adventivsprosse von Pflanzen, die fruktifiziert hatten und teilweise abgestorben waren. Dies entspricht ganz dem für die Farnprothallien früher<sup>2)</sup> angegebenen Verhalten.

Hier ist nun namentlich die Frage von Bedeutung, inwieweit die Ausbildung der Adventivsprosse übereinstimmt mit der der Keimpflanzen. Diese unterscheiden sich, wie wir sehen, von denen von Riella dadurch, daß sie eine (plagiotrope) Keimscheibe entwickeln, aus deren einem Quadranten der Vegetationspunkt der Keimpflanze hervorgeht. Ich habe früher die Anschauung vertreten<sup>3)</sup>, daß die Keimscheibe nichts anderes sei als ein Teil der Keimpflanze selbst, also nicht etwa die

junge Pflanze als eine Neubildung an der Keimscheibe betrachtet werden könne. Vielmehr sei die Bildung eines Keimschlauches, der dann an der Spitze zur Keimscheibe sich abhebt, nur eine Einrichtung, um die Entwicklung der Keimpflanze in hinreichender Lichtintensität zu sichern. Sehen wir doch in anderen Fällen, so bei der in Nr. 4 dieser Studien beschriebenen Keimung von Metzgeria, den Keimschlauch an der Spitze direkt in den plagiotropen Metzgeriathallus übergehen, die beiden Fälle der Keimung sind also meiner Ansicht nach nicht prinzipiell voneinander verschieden. Sphaerocarpus scheint mir dafür einen weiteren Beleg zu ergeben. Denn an der Keimscheibe teilt sich nicht nur der Quadrant, in welchem der Vegetationspunkt angelegt wird, weiter, sondern auch die andern drei, und die so entstandenen Zellen nehmen an der Bildung der Keimpflanze teil, so daß es nachher nicht mehr möglich ist, zu sagen, woher die Zellen des jungen Thallus im einzelnen stammen. Damit stimmt auch das Verhalten der Adventivsprosse überein. Diese werden angelegt als aus einer Zelle hervorgehende Zellkörper. An der Spitze dieser Zellkörper bildet sich an einer Stelle der Vegetationspunkt (V Fig. 22), während rechts und links davon flächenförmige Auswüchse auftreten ( $F_1$   $F_2$  Fig. 22). Vielfach findet man junge Adventivsprosse, deren Zellfläche ganz ähnlich muldenförmig vertieft ist, wie dies bei

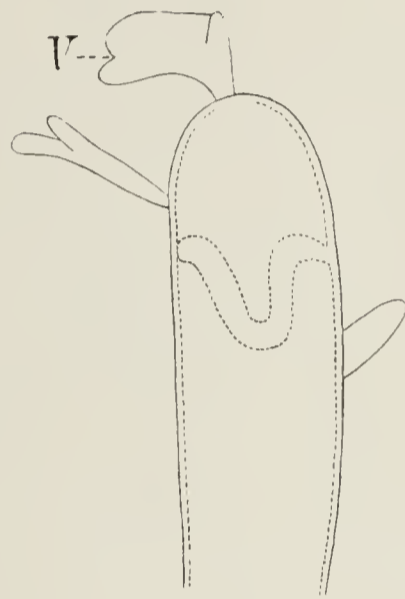


Fig. 21.

*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.

der Keimpflanze teil, so daß es nachher nicht mehr möglich ist, zu sagen, woher die Zellen des jungen Thallus im einzelnen stammen. Damit stimmt auch das Verhalten der Adventivsprosse überein. Diese werden angelegt als aus einer Zelle hervorgehende Zellkörper. An der Spitze dieser Zellkörper bildet sich an einer Stelle der Vegetationspunkt (V Fig. 22), während rechts und links davon flächenförmige Auswüchse auftreten ( $F_1$   $F_2$  Fig. 22). Vielfach findet man junge Adventivsprosse, deren Zellfläche ganz ähnlich muldenförmig vertieft ist, wie dies bei

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* Adventivsp

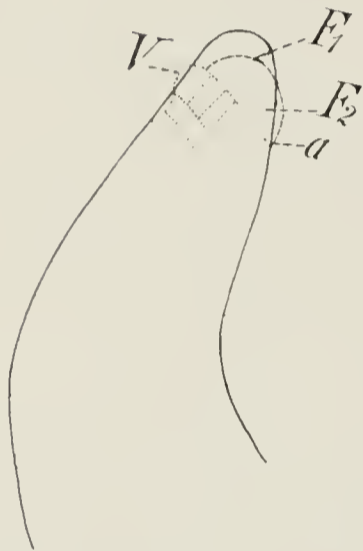


Fig. 22.

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

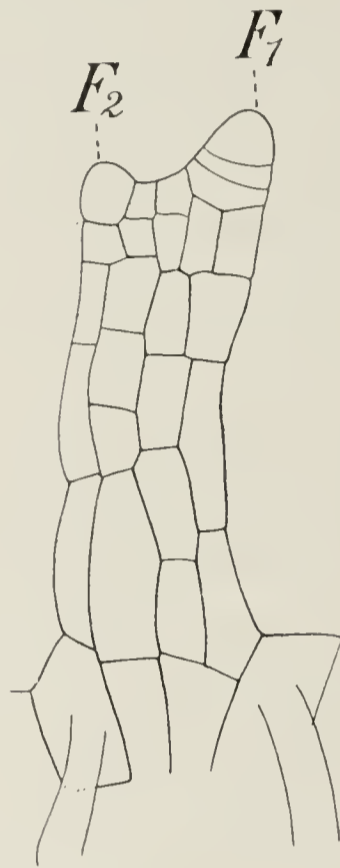


Fig. 23.

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.

bildung 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 Adventivspresse von *Riella* an, daß sie aus einer Zelle entsteht, 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 oben erwähnte Verhalten. Die beiden Flügel liegen dabei, wie aus den Abbildungen Fig. 22 und 23 ersichtlich ist, nicht in einer Ebene, in älteren

Schließlich sei noch auf eine merkwürdige Eigentümlichkeit von Sphaerocarpus hingewiesen. Leitgeb hat beobachtet, daß sowohl die Keimpflanzen als die Adventivsprosse von Sphaerocarpus ganz außerordentlich früh zur Bildung von Geschlechtsorganen übergehen. Ein steriler Thallus von *Sph. terrestris* ist überhaupt nicht bekannt. Während wir, abgesehen von den Makrosporen der heterosporen Pteridophyten, die ja sehr reichlich mit Reservestoffen ausgestattet sind, sonst überall die Bildung der Sexualorgane an das Vorhandensein von bestimmten äußeren Bedingungen gebunden finden, die andere („höhere“) sind, als die für die Bildung der Vegetationsorgane ausreichenden, ist dies bei Sphaerocarpus scheinbar nicht der Fall. Aber auch wohl nur scheinbar, wieweil die beiderlei Bedingungen hier mehr zusammenfallen mögen, als bei anderen Pflanzen. Bis jetzt erreichte der größte von mir steril gezogene Thallus von Sphaerocarpus nur eine Länge von 1 mm, was immerhin gegenüber dem sonstigen Verhalten schon viel ist; denn nach Leitgeb's Angaben (a. a. O. pag. 73) werden Geschlechtsorgane schon an Keimpflanzen von 0,1 mm mittlerem Durchmesser angelegt<sup>1)</sup>. Die Versuche sollen fortgesetzt werden, nachdem aber der Hamburger botanische Garten sich das Verdienst erworben hat, Sphaerocarpus in die botanischen Gärten einzuführen, schien es angezeigt, 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](http://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](#)