download www.zobodat.at

Beiträge zur Kenntnis der Lebermoosgattungen Syzygiella Spruce und Jamesoniella Spruce.

Von Helmut Carl, Jena.

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

Gelegentlich von ausgedehnten Untersuchungen an der Gattung *Plagiochila* studierte ich auch Vertreter der verwandten Gattungen, da mir eine klarere Abgrenzung jener ersten Gattung dringend geboten erschien. Mein Interesse galt vor allem den Gattungen *Syzygiella* und *Jamesoniella*, von denen manche Arten schon den Namen *Plagiochila* getragen haben. Da ich bei meinen Untersuchungen öfters Arten fand, die in den Herbarien unter dem Namen „*Plagiochila*" liegen, aber zweifellos nicht in dieses Genus gehören, schien ein genaues morphologisches und anatomisches Studium jener Grenzgattungen erforderlich, um sie besser voneinander trennen zu können.

Dieses Studium hat nun eine Reihe bemerkenswerter und interessanter Ergebnisse gehabt, die ich in diesem Beitrag beschreiben will. Ich möchte die Resultate bei den einzelnen untersuchten Arten gesondert besprechen, um dann noch einige allgemeine Betrachtungen anzuschließen.

Die Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Es ist mir ein herzliches Bedürfnis, Herrn Professor Dr. Th. Herzog, dem ich manche Anregung verdanke und der mir auch seine Bibliothek wie das untersuchte Material zur Verfügung stellte, auch an dieser Stelle vielmals zu danken.

Es wurden untersucht:

Syzygiella cuencensis (*Plagiochila* St.) Carl, Bolivia, Herzog, no. 2709,

Syzygiella Tonduzana St., f. *setulosa* Herzog in herb., Costa Rica, P. C. Standley, no. 38 013,

Syzygiella anomala (L. et G.) St., Costa Rica, P. C. Standley, no. 43 940,

download www.zobodat.at

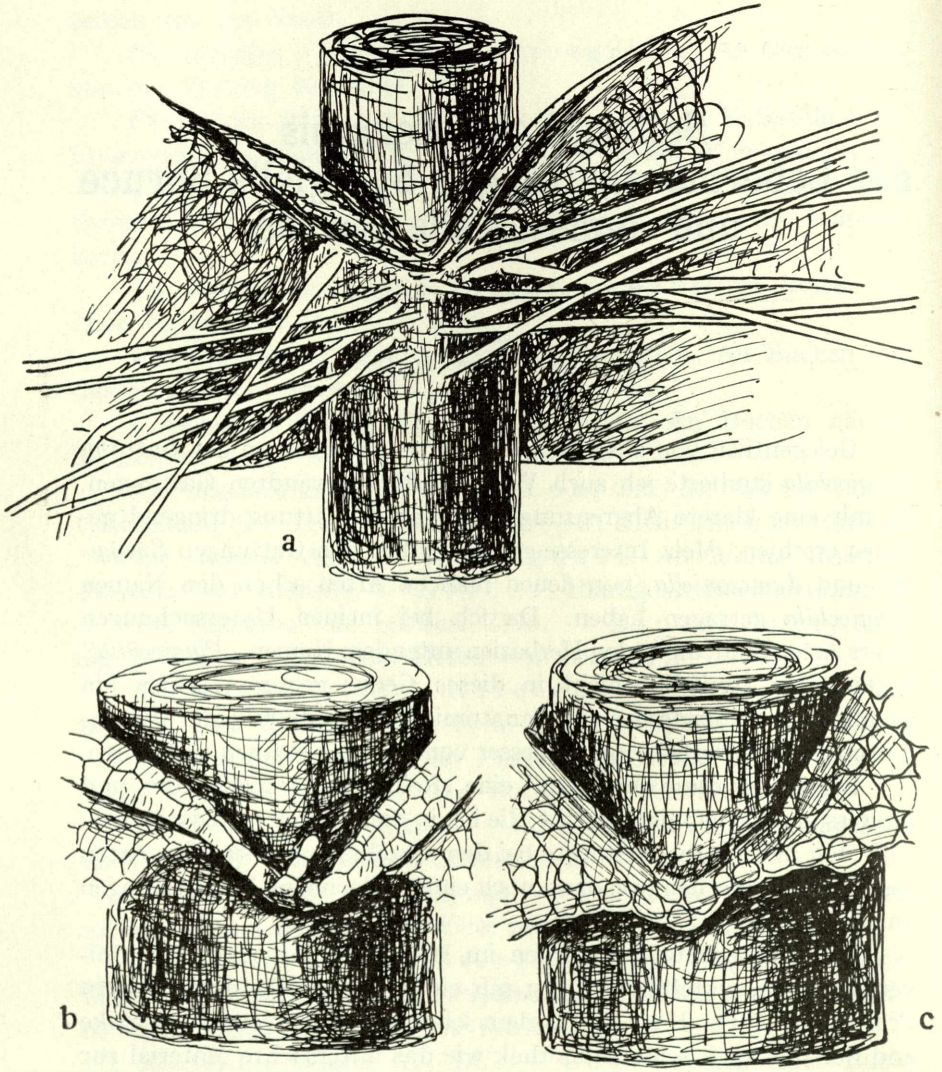

Abb. 1. *Syzygiella cuencensis.*

a: Älterer Sproß von der Dorsalseite gesehen. Die Blattränder sind rechts und links von der „Verwachsungs"stelle nach außen ein Stück weit umgeschlagen. Die Rhizoiden entspringen unterhalb der Insertion dieses Blattpaares. Das Amphigastrium ist zerstört und nicht mehr zu finden. 90mal.

b: Teil eines jüngeren Sprosses von der Unterseite. Das Amphigastrium besteht aus einem 3 Zellen langen Zellfaden. 200mal.

c: Teil eines Stämmchens von der Dorsalseite. Die zwei Seitenblätter sind durch eine Zellbrücke verbunden. 200mal.

download www.zobodat.at

Syzygiella manca (Mont.) St., Costa Rica, P. C. Standley, no. 38 692,

Jamesoniella Sonderi (G.) St., Tasmanien, Weindorfer (1927), no. 57,

Jamesoniella grandiflora (L. et G.) Spruce, Westpatagonien, C. M. Hicken (1921), no. 24 (= 28).

Syzygiella cuencensis (*Plagiochila* St.) Carl.

Diese Pflanze liegt in den Herbarien als *Plagiochila cuencensis.* Die von Stephani[1]) gegebene Diagnose stimmt in keiner Weise

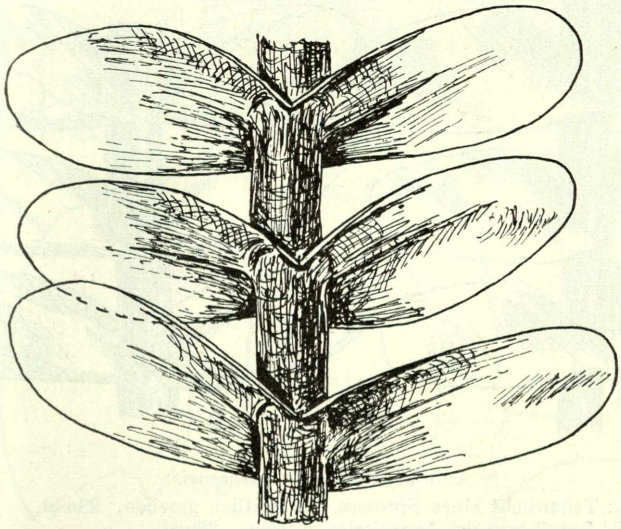

Abb. 2. *Syzygiella cuencensis.*
Teil eines Sprosses, von der Ventralseite gesehen. 35mal.

mit der Zeichnung in seinen unveröffentlichten Handzeichnungen (Icones) und der vorliegenden Originalpflanze überein. Es stimmt weder die Blattgröße, noch ihre Form („reniformia"), ebensowenig ist die opponierte Blattstellung angegeben usw. Die Zeichnung in den Icones Hepaticarum und die vorliegende Pflanze gehören jedoch zweifellos zusammen. Es bleibt völlig unklar, wie Stephani zu dieser Diagnose kommt, die eine ganz andere Pflanze beschreibt und mit der vorliegenden Art nichts zu tun hat!

[1]) Stephani, Species hepaticarum, Vol. II, 1902—1905, u. Vol. VI, 1924, Genf und Basel.

download www.zobodat.at

Die Art gehört zum Genus *Syzygiella*. Nachstehend folgt ihre Diagnose:

Syzygiella cuencensis (= *Plagiochila cuencensis* Stephani in Herzog, Th., Die Bryophyten meiner zweiten Reise durch Bolivien, Stuttgart 1916, S. 195).

Gracilis, fusca. Caulis ad 2,5 cm longus, simplex vel pauciramosus, inferne semper infra insertiones foliorum radicellis numerosis. Folia remota, superne ad anticum vergentia, parum concava, 1—1,2 mm longa, supra basin 0,7 mm lata, apice dimidio latiora, dorso ventreque vix decurrentia, oblique inserta, recte vel parum

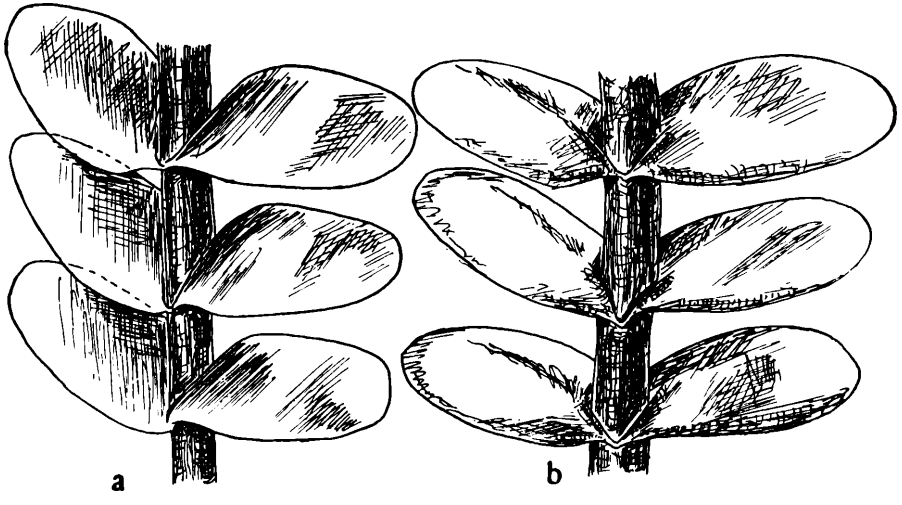

Abb. 3. *Syzygiella cuencensis*.
a: Teilansicht eines Sprosses, halbseitlich gesehen. 28mal.
b: Sproß von der Dorsalseite gesehen. 28mal.

oblique patula, opposita, basibus oppositis dorso-ventreque breviter coalitis, in plano plus minus anguste-ovata, subsymmetrica, integerrima. Cellulae marginales 17×21 μ, subapicales 21—30 μ×21—26 μ trigonis magnis acutis, medio 21—26 μ×26—30 μ trigonis angulatim nodulosis, basi 24—27 μ×32—48 μ trigonis subcircularibus vel ovalibus nodulosis. Cuticula foliorum grosse guttulata vel verrucosa, caulis dense striolata. Amphigastria caulina minima, brevissima, filiformia, 3—4 cellulas longa, foliis coalita. Perianthia et androecia desunt.

Die Seitenblätter sind elliptisch-ligulat und beinahe symmetrisch. Die Blattinsertionen sind beiderseits verbunden, an der Dorsalseite etwa 1—2 Zellen breit (Abb. 1 c), an der Ventralseite ist das Amphi-

download www.zobodat.at

gastrium außerdem mit an dieser „Verwachsung" beteiligt (wie ich es später noch von anderen *Syzygiella*-Arten beschreiben werde). Das Amphigastrium, das nur aus der auf wenigen Zellen emporgehobenen Schleimpapille besteht, ist nach der Sproßspitze gerichtet,

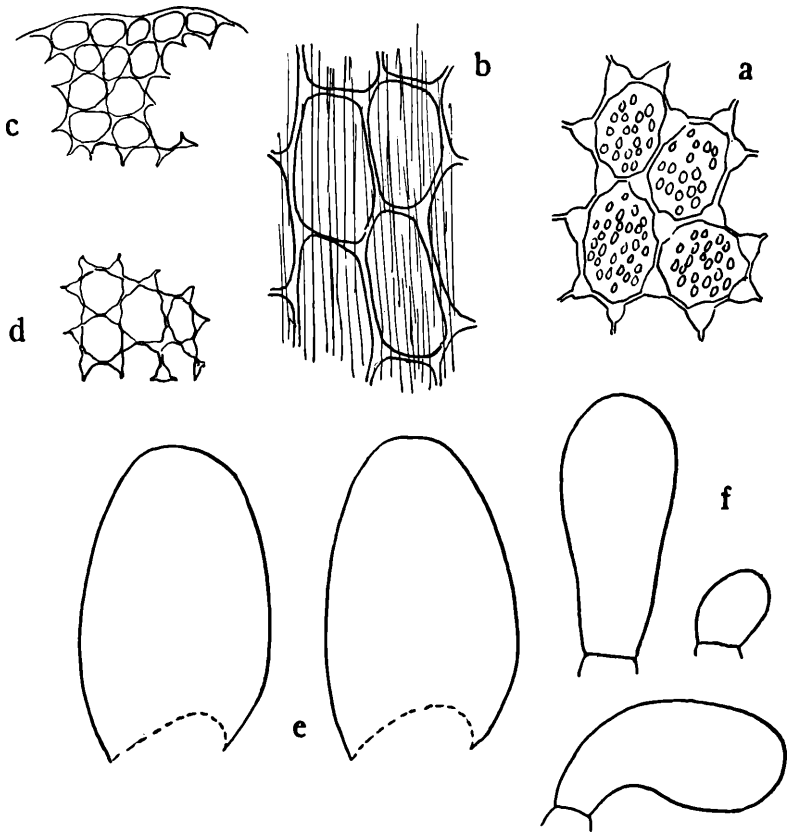

Abb. 4. *Syzygiella cuencensis.*
a: Blattzellen, Kutikularstruktur zeigend. 470mal.
b: Oberflächenzellen des Stämmchens mit Kutikularstruktur. 470mal.
c: Blattzellen des apikalen Blattrandes. 200mal.
d: Blattzellen der Blattmitte. 200mal.
e: Blätter. 35mal.
f: Amphigastrien in verschiedenen Entwicklungsstufen (der drei ersten Segmentumläufe). 470mal.

obwohl der ventrale basale Blattrand nach der Basis der Pflanze umgeschlagen ist und demnach das Amphigastrium basalwärts zeigen müßte (Abb. 1 b). Die Keulenpapille ist im Scheitel sehr gut entwickelt und erreicht in den ersten drei Segmentumläufen an Größe die Seitenblätter ihres Zyklus. Später wird das anfänglich starke

download www.zobodat.at

Wachstum des ventralen Segments sistiert, und die Ausbildung des Amphigastriums bleibt auf der Stufe eines 3—4 Zellen langen Zellfadens stehen. In diesem Stadium wird es dann auch an erwachsenen Sprossen gefunden. Die Papille ist gewöhnlich verdorrt und abgefallen, die Wände des Zellfadens haben sich dann sekundär verdickt. Oft ist freilich auch das ganze Amphigastrium zerstört und nicht mehr aufzufinden. Die Sockelzelle ist jedoch fast stets noch zu erkennen.

An älteren Sprossen fand ich auch Rhizoidbildung; es ist bemerkenswert, daß diese Rhizoiden nur bestimmten Sproßregionen zukommen. Wir finden sie stets nur auf der Ventralseite unterhalb einer gemeinsamen Blattinsertion (Abb. 1 a). Auch in den Diagnosen anderer *Syzygiella*-Arten werden Rhizoiden am Stengel angegeben, jedoch ist oft nichts über ihren genauen Ort gesagt. Dieses Merkmal ist aber Gattungsmerkmal („caulis radicellis fasciculatim e basi foliorum ortis" ...). Bei *Plagiochila* z. B. stehen die Rhizoiden in den Fällen, wo ich sie antraf, auf der gesamten ventralen Sproßflanke verteilt.

Die für die Gattung *Syzygiella* charakteristische Kutikularstruktur zeigt auch diese Art in ausgeprägter Form. Auf den Blättern tritt sie in Gestalt von warzenähnlichen, runden oder ovalen Erhebungen auf, um am Stämmchen in Form langer, in der Längsrichtung des Sprosses verlaufender Leisten ihre Ausbildung zu finden (Abb. 4 b). Gerade auf die Kutikularstruktur des Stämmchens ist überhaupt bis jetzt wenig geachtet worden; ich habe sie stets angetroffen, wenn auch die Blätter solche aufwiesen.

Das spärlich vorliegende Material ist leider steril, aber die ausgeprägten vegetativen Merkmale lassen einen Zweifel über seine Stellung im System nicht zu.

Syzygiella Tonduzana St., f. **setulosa** Herzog in herb.

Von dieser Art waren weibliche Infloreszenzen bis jetzt unbekannt. Das vorliegende Material enthält weibliche Pflanzen mit jungen Perianthien. Wir treffen folgende Verhältnisse in der Floralregion an (vgl. Abb. 5, a—i).

Schon das fünfte Blattpaar vom Perianth stengelabwärts zeigt eine Veränderung, indem am unteren dorsalen Blattrand statt des einen gewöhnlich vorhandenen Blattzahns noch weitere dazukommen. Von einem zum anderen werden die Blätter symmetrischer, wobei der basale Dorsalrand noch mehr Ausgliederung erfährt und auch der Ventralrand unregelmäßige Wimpern und Lacinien ausbildet. Zugleich wird das Blatt immer deutlicher zweizipflig. Die Involukral-

download www.zobodat.at

blätter haben dann etwa symmetrischen Zuschnitt erreicht und sind tief zweilappig, wobei jedoch an den Flanken noch weitere Blattlappen auftreten können. Das gesamte Blatt ist ringsum unregelmäßig gewimpert und mit Lacinien versehen. — Ausgebildete Amphi-

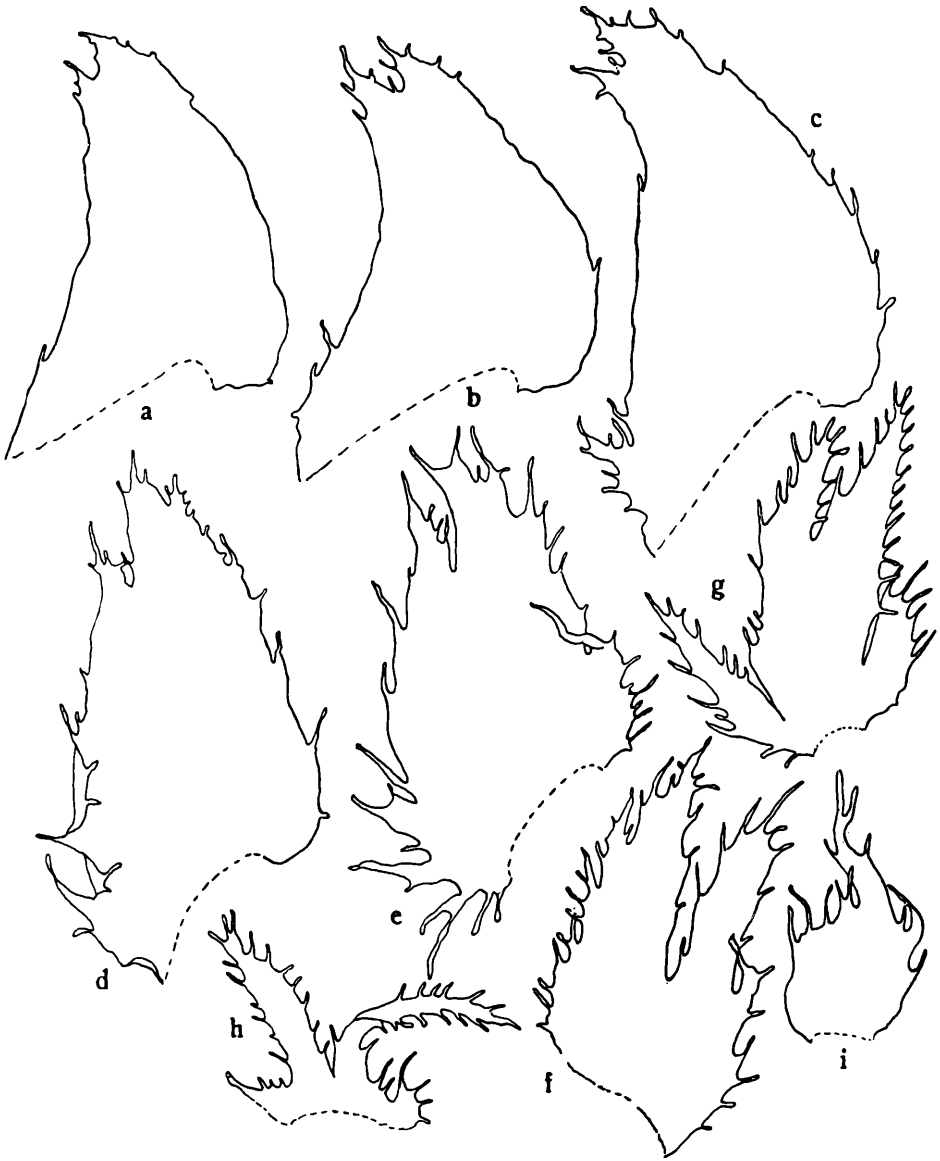

Abb. 5. *Syzygiella Tonduzana.*
a—e: Blätter der Floralregion, in natürlicher Reihenfolge bezeichnet. 18mal.
f, g, h: Involukralblattkreis. 18mal.
i: Amphigastrium des zweiten Floralblattkreises. 35mal.

download www.zobodat.at

gastrien sind bis zum dritten Floralblattkreis festzustellen. Die der beiden letzten Segmentumläufe sind abgebildet (Abb. 5, h und i). Das Involukralamphigastrium war in den untersuchten Fällen mit den Involukralblättern kurz verbunden; es ist in sehr tief eingeschlitzte schmale Blattzipfel aufgelöst, die in ihrer Randgliederung den Involukralblättern durchaus ähneln.

Das jugendliche, rings geschlossene Perianth ist auch stark gelappt und an den Lappen gewimpert. Zur Zeit der ersten geöffneten

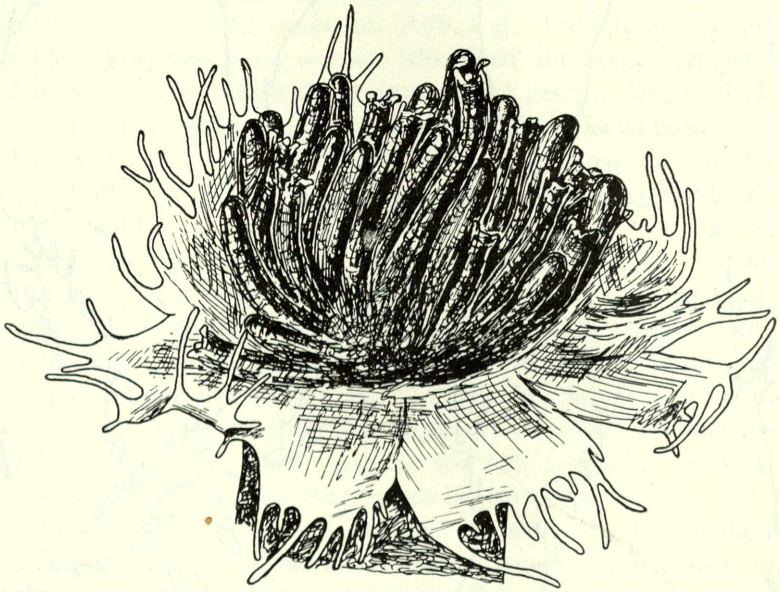

Abb. 6. *Syzygiella Tonduzana.*
Frei präpariertes, junges Perianth. Der auf den Beschauer zugekehrte Teil ist etwas umgeschlagen worden, damit die Archegonien sichtbar werden. Einige Archegonien sind bereits geöffnet. 72mal.

Archegonien hat das Perianth ihre Höhe noch nicht erreicht. Die Abb. 6 zeigt zahlreiche schon befruchtungsfähige Archegonien, die an Größe den Perianthlappen etwa gleichkommen. Knapp[1]) ist der Frage über den Zustand der Perianthentwicklung zur Zeit der Befruchtung nachgegangen, ihm verdanken wir in seiner Arbeit eine Fülle von Beobachtungen. Bei der verwandten Gattung *Plagiochila*, und zwar bei *P. asplenioides*, fand Knapp, daß das Perianth

[1]) Knapp, E., Untersuchungen über die Hüllorgane um Archegonien und Sporogonien der akrogynen Jungermaniaceen, Botan. Abhandl., Bd. 2, Heft 16, 1930.

download www.zobodat.at

zur Zeit, wenn alle Archegonien geöffnet sind, diese an Größe etwas überflügelt hat, aber bei den ersten geöffneten Archegonien an Höhe hinter ihnen zurücksteht, ähnlich also, wie wir es auch bei *Syzygiella* fanden. — Dem reich gegliederten Perianthsaum kann man hier durchaus die Funktion eines Wasserfangapparates zusprechen, um so mehr, als die Involukralblätter nicht dicht über das jugendliche Perianth sich zusammenneigen, sondern die einzelnen Blattzipfel sparrig nach allen Seiten wegstehen.

Die Archegonien sind hier rotbraun bis purpurn gefärbt, jedoch nur soweit, als sie das Licht erreicht. Die unteren Archegonhälften hingegen sind ungefärbt. Auch das jugendliche Perianth ist gleichmäßig grün, obwohl andere Arten mit purpurn gefärbten Perianthien bekannt sind. Färbungen der Blätter von *Syzygiella*-Arten in den Sexualregionen sind weiter verbreitet; bei *S. manca* werden wir bei der Besprechung der Brakteen noch einmal darauf zurückkommen.

Von dieser Art sind keine Amphigastrien beschrieben, aber in gleicher Weise wie bei *S. cuencensis* vorhanden. Auch hier ist mit den Seitenblättern ein fädiges, 4—5 Zellen langes Anhangsgebilde „verwachsen"

Syzygiella anomala (L. et G.) St.

Auch diese Art zeigt ein freilich gewöhnlich auf nur eine einzige Zelle reduziertes Amphigastrium am erwachsenen Sproß. Diese Art ist deshalb besonders interessant, weil die dorsalen Blattränder hier nicht verbunden, sondern getrennt sind. Die Insertionen der Blätter alternieren, die ventralen Insertionen sind jedoch gewöhnlich durch eine schmale Zellbrücke gerade noch verbunden, das Amphigastrium einschließend (in seltenen Fällen soll nach Stephanis Diagnose auch opponierte Blattstellung vorkommen).

Die gleichen Verhältnisse zeigt nun auch sehr schön die Scheitelregion (Abb. 7). Die Abbildung stellt einen frei präparierten Scheitel dar, der mit Chloralhydrat aufgehellt worden ist. Auf der Dorsalseite zeigen die Blattränder der Blätter eines Zyklus und die des darauffolgenden etwa gleichen Abstand. Anders die Ventralseite, wo je zwei entsprechende Blätter an der rechten bzw. linken Flanke eines gemeinsamen Amphigastriums inseriert sind. Diese zunächst gegenständige Stellung der ventralen Blattränder im Scheitel wird dann in dem Maße zu einer wechselständigen, wie die Blätter heranwachsen und die dorsale alternierende Anheftung sich geltend macht.

Die Entwicklung der Amphigastrien schreitet bis zu einem 3—4 Zellen langen Zellfaden fort, der an seinem Ende eine Schleim-

download www.zobodat.at

papille trägt, wie auch die Abbildung der präparierten Knospe zeigt. Die Papille und einige weitere Zellen gehen frühzeitig verloren, so daß hier oft nur ein aus einer einzigen Zelle bestehendes rudimentäres Amphigastrium am erwachsenen Sproß angetroffen werden kann.

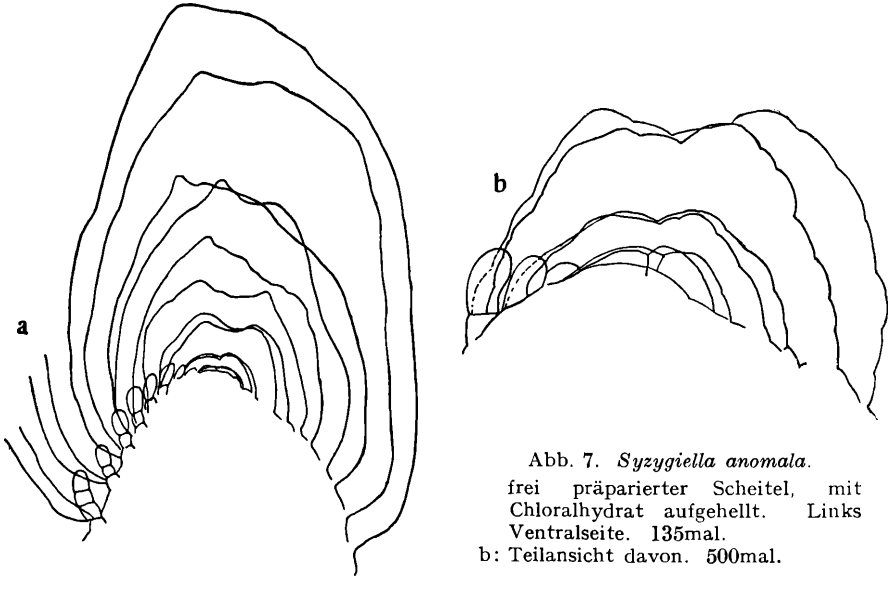

Abb. 7. *Syzygiella anomala.*
frei präparierter Scheitel, mit Chloralhydrat aufgehellt. Links Ventralseite. 135mal.
b: Teilansicht davon. 500mal.

Syzygiella manca (Mont.) St.

Auch hier sind am vegetativen Sproß die dorsalen Blattinsertionen, was in Stephanis Diagnose nicht vermerkt ist, miteinander durch eine Brücke von 2—3 Zellagen verbunden, was dem Autor der Art leicht entgehen konnte.

Die Diagnose ist ferner dahingehend zu erweitern, daß die Blätter keineswegs stets „apice oblique emarginato bifidula" zu sein brauchen. An Seitensprossen fand ich oft nur eine seichte Ausbuchtung der Blätter. Manchmal war sie überhaupt nicht vorhanden, ab und zu auch das Blatt einspitzig ausgebildet. Die Blattgestalt als solche ist jedoch konstant, wenn auch der apikale Rand in beschriebener Weise schwanken kann. Unter weniger günstigen Wachstumsbedingungen scheinen die Blätter in die einfachere Form überzugehen. —

Auch bei anderen foliosen Lebermoosen kann man bekanntlich oft feststellen, daß die Randgliederung der Blätter an demselben Exemplar innerhalb gewisser Grenzen schwankt, ohne daß der Sproß in ein Perianth auszugehen braucht. (Wenn das Stämmchen mit

download www.zobodat.at

einem Perianth abschließt, kann die hier zur Ausbildung der Archegonien und des späteren Embryo vermehrte nötige Stoffzufuhr auch tiefer am Sproß gelegene Blätter — bei den Involukralblättern pflegt das sehr häufig der Fall zu sein — zu größerem Wachstum und reicherer Randgliederung veranlassen.) Vielleicht könnte man diese Erscheinung auch mit der Jahresperiodizität in Zusammenhang bringen. Es scheint durchaus denkbar und sogar wahrscheinlich, daß gewisse tropische Arten zur Regenzeit anders wachsen als während der Trockenperiode, wo die Atmosphäre bedeutend weniger Wasserdampf enthält. —

Besondere Aufmerksamkeit wandte ich bei dieser Art den Antheridienständen zu. An der Übergangsstelle von den Blättern

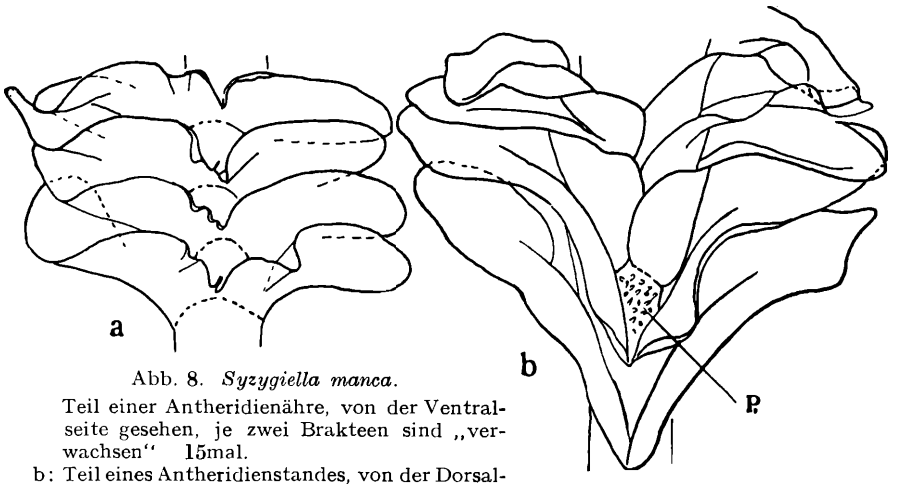

Abb. 8. *Syzygiella manca.*
Teil einer Antheridienähre, von der Ventralseite gesehen, je zwei Brakteen sind „verwachsen" 15mal.
b: Teil eines Antheridienstandes, von der Dorsalseite gesehen, bei P Paraphyllien. 22mal.

zu Brakteen tritt hier eine interessante Erscheinung auf, nämlich Paraphyllienbildung. Sie ist hier ganz streng lokalisiert, indem sie nur auf der Sproßoberseite und stets an Antheridienähren vorkommt. Immer findet man diese Bildungen an der freien Sproßregion, die zwischen dem letzten Laubblatt und der ersten Braktee liegt (Abb. 8b). Hier finden sich 1—3 Zellen lange Auswüchse, die aus Rindenzellen des Stämmchens ihren Ursprung nehmen. Ab und zu findet man auch eine kleine Zellfläche. Alle diese Anhangsgebilde sind schmutzigpurpurn bis rostrot gefärbt. Daß diese eigentümliche Färbung vielleicht vom Licht abhängt, könnte man aus folgendem schließen: Unter den Brakteen in unmittelbarer Nähe der Insertionen der Antheridien finden wir die gleichen Bildungen in sehr großer Anzahl. Sie sind auch hier etwa in gleicher Weise ausgebildet, nur etwas

download www.zobodat.at

kleiner und völlig ungefärbt. Abb. 9 e zeigt einen Teil einer Braktee, von der der umgeschlagene dorsale Flügel wegpräpariert wurde, am Grunde der Antheridien sind die Paraphyllien zu erkennen.

Das streng lokalisierte Vorkommen dieser Paraphyllien könnte als eine Schutzfunktion für die jungen wachsenden Antheridien gedeutet werden. In der Tat endigen diese Bildungen in einer Schleimpapille. Dieses Vorkommen erinnert sehr an die Erscheinung von Paraphyllien bei *Anomoclada*, auf die Goebel[1]) aufmerksam gemacht hat. Dort dienen sie jedoch dem Schutz des Vegetationspunktes zusammen mit den äußerst schleimpapillenreichen Amphigastrien. Gegen die Annahme einer Schutzfunktion im vorliegenden Fall könnte freilich die Feststellung sprechen, daß auch da, wo fertig ausgebildete, ja entleerte Antheridien stehen, diese Organe nicht zurückgebildet sind. (Ich erinnere daran, daß im Gegensatz dazu die Amphigastrien häufig in einiger Entfernung vom Scheitel ihre Schleimpapillen verlieren, die dann vertrocknen, was vielleicht im Brakteenschutz unterbleibt.) — Zwischen Archegonien anderer folioser Jungermaniaceen findet man bekanntlich ab und zu ähnliche Bildungen, die man dort oft — wohl im Anschluß an die *Musci* — Paraphysen nennt, obwohl dieses nur parallele Bildungen sein dürften. —

In diesem Zusammenhang möchte ich einmal kurz auf die Anhangsgebilde am Stämmchen beblätterter Lebermoose allgemein eingehen. Vor allem scheint es dringend geboten, scharf zu trennen die Gebilde, die aus den ventralen Scheitelsegmenten ihren Ursprung nehmen, von denen, die nicht eine solche von den Teilungen des Scheitels abhängige Entstehung haben. Jene Gebilde nennen wir Amphigastrien, wenn sie sich über den Zustand einer (natürlich einzelligen) Schleimpapille entwickeln. Bekanntlich weisen sie in ihrer speziellen Ausbildung alle Übergänge auf. Wir fanden z. B. bei *Syzygiella*-Arten, daß sie nur aus einem Zellfaden bestanden, wo freilich ihre basale Grenze nicht eindeutig war, und wir werden auch von *Jamesoniella* sehr rudimentäre ventrale Anhangsgebilde kennenlernen. Gattungen mit sehr wohlausgebildeten Amphigastrien brauche ich hier nicht anzuführen. Alle diese Gebilde sind aber durch den Ort ihrer Entstehung genau definiert und zusammengefaßt.

Anders mit den übrigen Anhangsgebilden. Die von uns als Paraphyllien bezeichneten Anhängsel, die auch bei den Laubmoosen eine Parallele haben (z. B. *Thuidium*), entstehen völlig unabhängig

[1]) Goebel, K., Organographie der Pflanzen, Teil II, Jena 1930.

download www.zobodat.at

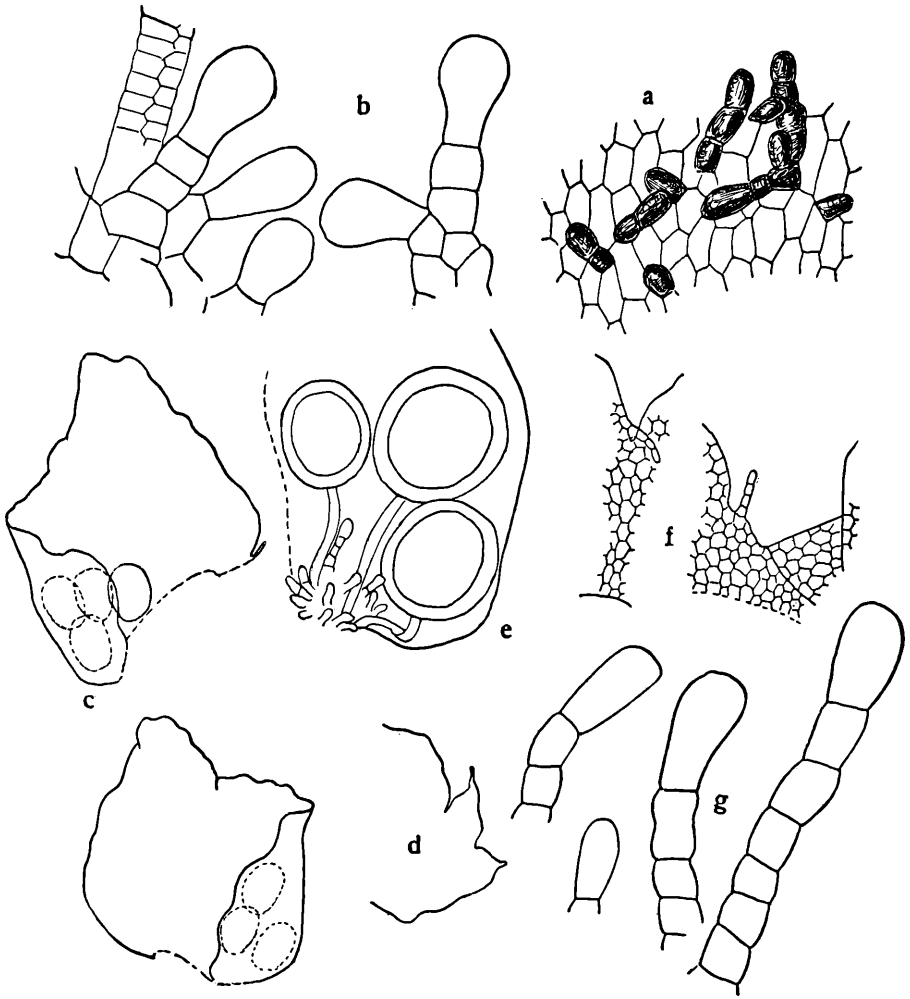

Abb. 9. *Syzygiella manca*.

a: Teilansicht der Paraphyllien von Abb. 8 b. 135mal.
b: Einzelne Paraphyllien vom Brakteengrund. (Auf der linken Abbildung ist der Stiel eines Antheridiums angedeutet.) 500mal.
Gesamtansicht zweier frei präparierter Brakteen. Die eine zeigt das Amphigastrium. Die Antheridien sind angedeutet. 22mal.
d: Der umgeschlagene Dorsallappen einer solchen, flach ausgebreitet. 22mal.
e: Teilansicht einer Braktee mit entferntem Dorsalflügel. Es sind drei Antheridien und an ihrem Grunde die Paraphyllien zu erkennen. 60mal.
f: Amphigastrien vom Antheridienstand. 60mal.
g: Amphigastrien des vegetativen Sprosses in verschiedenen Entwicklungsstadien (aus einem aufpräparierten Scheitel gezeichnet). 320mal.

download www.zobodat.at

von den Scheitelteilungen und können im einzelnen ebenfalls die verschiedenartigste Ausbildung erfahren. Sie sind nicht (im Gegensatz zu den Amphigastrien) an einen bestimmten Ort am Stämmchen gebunden. — Herzog[1]) rechnet diese eben besprochenen Anhangsgebilde zu den Keulenhaaren, zu denen dann auch die Gebilde zwischen den Archegonien, die Schleimhaare in den Brutkörperbehältern von *Blasia* usw. zu rechnen sind. Es steht auch ganz außer Zweifel, daß alle diese Organe unter einem übergeordneten Begriff zusammenzufassen sind, wenn man auch natürlich überzeugt sein wird, daß alle diese Bildungen keineswegs unter sich homolog sein dürften. — Leider wird das Wort „Keulenhaar" von Autoren oft auch für die rudimentären, aus den ventralen Scheitelsegmenten entstehenden Gebilde gebraucht, die aber dann auf jeden Fall streng von diesen Keulenhaaren zu trennen wären, und viel besser und unmißverständlich eben Amphigastrien heißen, mögen sie auch haarförmig ausgebildet sein und keulenähnliche Schleimpapillen tragen! Vielleicht sind beide Gruppen von Anhangsorganen sogar physiologisch differenziert.

Die Anhangsgebilde, die sich unabhängig von den Teilungen des Scheitels entwickeln (Paraphyllien usw.), sind in ihren Grenzen nicht so scharf fixiert, als daß sich mühelos eindeutige Definitionen für bestimmte Gruppen von ihnen finden ließen. Die Paraphyllien, die wir am Fuße der Antheridien bei *Syzygiella manca* finden, könnten wir ebenso als Paraphysen bezeichnen. Wenn wir dieselben Organe aber auch sonst am Stengel antreffen, würden wir sie Paraphyllien heißen. *Jamesoniella grandiflora* (s. unten) zeigt nun in der Tat „Paraphyllien" sowohl in den Brakteenachseln als auch am vegetativen Stämmchen! Ein Zeichen dafür, daß auch hier die Grenzen verwischt sind.

Vielleicht wird man, wenn man nicht die von Herzog vorgeschlagene Sammelbezeichnung annimmt, alle stammbürtigen derartigen Anhangsgebilde Paraphyllien nennen und wenigstens so eine Trennung von den an anderen Orten (Marsupien der Geocalyceen, „Blattohren" von *Blasia* usw.) entstehenden Gebilden herbeiführen. —

Doch wieder zurück zu unseren Betrachtungen an *Syzygiella manca*!

Es interessierte mich auch der Zeitpunkt, in dem diese Paraphyllien zuerst auftreten. Die Präparation eines männlichen Vegetationspunktes ergab, daß sie bereits im vierten Segmentumlauf (von der Scheitelzelle gerechnet) sich zu entwickeln beginnen.

[1]) Herzog, Th., Anatomie der Lebermoose, in K. Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil: Bryophyten.

download www.zobodat.at

Für die Brakteen dieser Art gilt folgendes: Sie sind sehr weit (höher als die Blätter) an der ventralen Insertion miteinander verbunden. Auch hier sind die Amphigastrien entwickelt, und zwar durchaus entsprechend denen der vegetativen Sproßzone. Abb. 9 f zeigt einige derartige Amphigastrien. In der Regel sind die Brakteen auf der Ventralseite stark wellig (Abb. 8 a). Wenn je zwei gegenüberstehende Brakteen an der ventralen Insertion nicht verbunden wären, würden wir so durch die vermehrte antikline Zellteilung am ventralen Blattflügel eine ähnliche Erscheinung erhalten, wie wir sie etwa bei den „cristaten" Formen von *Plagiochila* wiederfinden (*P. cristata, P scopulosa* usw.), wo die Blätter an der Sproßmitte sich aneinander aufrichten und so einen „Kamm" bilden. Durch die „Verwachsung" sind die Brakteen daran behindert und müssen faltig werden. — Der auf der Dorsalseite um die Antheridien schützend gewölbte Brakteenflügel zeigt ausgebreitet keinen unversehrten Rand wie das übrige Brakteenblatt, sondern einen oder zwei unregelmäßige, stumpfe Zipfel (Abb. 9 d).

Zu allen diesen anatomischen Verhältnissen kommt nun noch hinzu, daß die Brakteenblätter und nur diese dunkelbraun bis dunkelpurpurn gefärbt sind, eine gleiche Farbe, wie ich sie schon von den Archegonien bei *Syzygiella Tonduzana* beschrieben habe. Mit der Färbung der Brakteen scheint mir die Färbung der freistehenden Paraphyllien in Zusammenhang zu stehen. Es muß hier festgestellt werden, daß in der Sexualzone verschiedener Arten dieser Gattung die gleiche Färbung auftritt. H. Herzfelder[1]) gibt als Ursache der Färbungen „starke Assimilationstätigkeit und starke Wachstumshemmung" an und glaubt, eine lokale Farbbildung, wie hier also etwa bei den Antheridienständen, werde durch ein lokales Mißverhältnis im Ernährungszustand hervorgerufen. — Warum sind aber dann die freistehenden Paraphyllien gefärbt, während die geschützt unter den Brakteen stehenden grün sind? Die unter den Brakteen befindlichen Paraphyllien sind in ihrer Assimilationstätigkeit beschränkt — ich bin mit Goebel der Ansicht, daß diese Anhangsgebilde sehr wohl bei der Assimilation mithelfen können (bei *Stephaniella* kommt ihnen ja allein diese Funktion zu, da die Blätter weitgehend reduziert sind) — und können so nicht zur Ausbildung des Farbstoffs gelangen.

Ich habe schon bemerkt, daß die in Antheridiennähe stehenden Paraphyllien in eine mit dichtem, soweit ich feststellen konnte, schleimähnlichem Inhalt angefüllte Papille auslaufen. Es ist jedoch

[1]) Herzfelder H., Beiträge zur Frage der Moosfärbungen, Diss. München 1921, auch in Beihefte z. Botan. Zentralbl., Bd. 38, Abt. I, 1921.

download www.zobodat.at

erwähnenswert, daß diese Papille nicht die gleiche Gestalt wie die eines Amphigastriums aufweist. Denn sie ist am äußeren Ende etwas aufgetrieben, während die Schleimpapillen der Amphigastrien gleichmäßig etwa keulig verlaufen (Abb. 9 b und 9 g). Vielleicht deutet diese anatomische Verschiedenheit darauf hin, daß wohl ähnliche, aber trotzdem verschiedene Inhaltsstoffe vorliegen, denn das scheint festzustehen, daß wir es hier mit spezifisch verschiedenen — natürlich nicht allein ihrer Entstehung nach — Anhangsorganen zu tun haben. — An alten Brakteen fand ich, daß die Paraphyllien nicht allein, freilich jedoch bei weitem in der Mehrzahl, aus Zellen der Sproßachse entstehen, sondern daß auch die Blattzellen der Braktee, aber nur in unmittelbarer Nähe der Insertion, zu Paraphyllien aussprossen können. —

Die Rhizoiden sind auch hier, wie schon in der Diagnose von S t e p h a n i angedeutet, durchaus auf die Stengelregion unterhalb der Blattinsertion beschränkt, in gleicher Weise, wie wir es bei *Syzygiella cuencensis* sahen.

Das Amphigastrium kann ausgebildet zu einem Zellfaden bis zu 8 Zellen lang werden (Abb. 9 g), dessen letzte Zellen jedoch wie die Schleimpapille leicht abfallen, so daß die Amphigastrien des erwachsenen Sprosses weniger, oft nur 4 Zellen lang sind.

Vielleicht darf man schon auf Grund dieser Ergebnisse, obwohl sie nur an wenigen Arten gewonnen wurden, die Vermutung aussprechen, daß die Ausgliederung des ventralen Segmentes auch bei anderen Arten überhaupt und in ähnlicher Weise erfolgen dürfte, und daß wir hierin vielleicht sogar ein Gattungsmerkmal zu erblicken haben. (In der Tat habe ich die gleichen Verhältnisse auch bei anderen, hier nicht aufgezählten *Syzygiella*-Arten vorgefunden). Bisher wurde freilich diese Besonderheit nicht beachtet und in der Gattungsdiagnose von S p r u c e sind „foliola nulla nisi ad involucrum" angegeben.

Auch die Erscheinung der oben geschilderten Paraphyllienbildung an Antheridienständen dürfte bei anderen Arten derselben Gattung wiederkehren!

Jamesoniella Sonderi (G.) St.

Auch bei dieser Art sind nach der Diagnose von S t e p h a n i Amphigastrien nicht vorhanden. Es werden aber ebenfalls ventrale Anhangsgebilde ausgegliedert, wenn sie auch an erwachsenen Sprossen gewöhnlich verdorrt und daher mitunter nicht mehr feststellbar sind. In Abb. 10 a sind zwei Amphigastrien aus der Nähe des Scheitels

download www.zobodat.at

zu sehen. Sie bestehen aus einigen wenigzelligen, basal gewöhnlich verwachsenen Haaren mit langer Endzelle. Diese Amphigastrien stehen hier allerdings frei; denn die Blätter sind in der Gattung

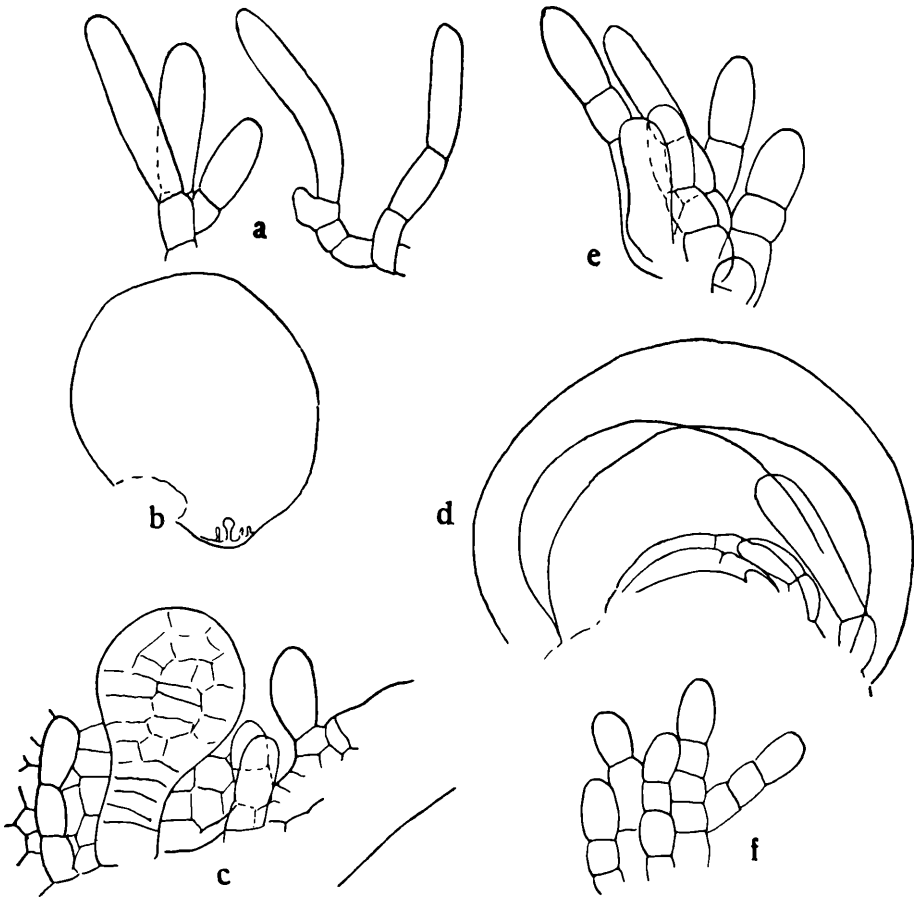

Abb. 10. *Jamesoniella Sonderi.*
a: Amphigastrien aus Scheitelnähe. 375mal.
b: Gesamtansicht einer jungen Braktee. 28mal.
c: Teil davon, Paraphyllien zeigend. 375mal.
d: Seitenansicht eines frei präparierten Scheitels. 375mal.
Jamesoniella grandiflora.
e: Amphigastrium, von der Seite gesehen. 500mal.
f: Amphigastrium in Frontansicht. 375mal.

nicht opponiert und miteinander verbunden, sondern stehen abwechselnd. Die Abbildung des frei präparierten Scheitels (Abb. 10 d) zeigt deutlich die hier ausnehmend langgestreckt ausgebildete Schleimpapille des Amphigastriums.

download www.zobodat.at

Von Interesse ist nun weiterhin, daß auch diese Art in den Blattachseln von Brakteen — es ist hier jedesmal nur 1 Antheridium in einer solchen vorhanden, bei *Syzygiella manca* z. B. fand ich 3—4, ja bis zu 5 Antheridien zu einer Braktee gehörig — stets mehrere paraphyllienähnliche Aussprossungen am Antheridiengrund aufweist. Jedoch traten diese Bildungen hier weniger zahlreich auf, als wir sie von *Syzygiella* kennengelernt haben, auch fand ich höchstens 3 Zellen lange Zellfäden. Abb. 10 c zeigt den Grund einer jungen Braktee, Abb. 10 b diese in Gesamtansicht.

Jamesoniella grandiflora (L. et G.) Spruce.

Diese Art zeichnet sich ebenfalls durch Amphigastrien aus, die aber etwas mehr entwickelt sind als bei *J. Sonderi*. Abb. 10 e und f zeigen Amphigastrien von der Seite und von der Front gesehen, sie bestehen hier aus einem ganzen Büschelchen haarähnlicher Bildungen, die jeweils in eine Schleimpapille auslaufen.

Ferner sind auch bei dieser Art, wie bei *J. Sonderi*, die Antheridien von Paraphyllien umgeben (Abb. 11 c). Während wir aber bei *J. Sonderi* immer nur wenige derartige „Schutz"gebilde auftreten sahen, stehen hier die Antheridien in einem dichten Gewirr von diesen Anhangsorganen.

An der Art läßt sich aber noch etwas anderes schön beobachten, nämlich der Übergang dieser streng lokalisierten „paraphysen"-ähnlichen Bildungen zu echten Paraphyllien, die aus dem Rindengewebe des sterilen Sprosses ihren Ursprung nehmen. Die Wände dieser Stengelparaphyllien sind dann in die Dauerform übergegangen, während diese Aussprossungen gegen die Sproßspitze hin noch sehr dünnwandig sind, und weisen dann sogar die dem Stämmchen (wie den Blättern) eigene Kutikularstruktur mehr oder weniger deutlich auf. Abb. 11 b zeigt ein Stück eines Stämmchenquerschnitts.

Soweit die Untersuchungen reichen, ließ sich feststellen, daß die Paraphyllien erst in einiger Entfernung vom Scheitel auftreten, und zwar bevorzugen sie, wie es scheint, zunächst die Stellen, wo sie auch regelmäßig bei männlichen Pflanzen anzutreffen sind, nämlich die dorsale Sproßflanke, speziell die Insertionsnähe der Seitenblätter. — Ich fand sie also bei rein vegetativen wie männlichen Sprossen, bei letzteren auch an dem sterilen Sproßteil.

An diese speziellen Untersuchungen möchte ich jetzt noch einige allgemeine Betrachtungen anschließen. Vor allem scheinen mir einige Worte über das Verhältnis der Gattungen zueinander am Platze.

download www.zobodat.at

Von *Jamesoniella* scheint über *Syzygiella anomala* eine gerade Entwicklungslinie zu *S. manca, cuencensis, Tonduzana* usw. hinüberzuführen. Während wir bei *Jamesoniella* eine alternierende Blattinsertion finden, ist bei *Syzygiella anomala* zwar die Anheftungsweise des dorsalen Blattrandes abwechselnd, jedenfalls in den unter-

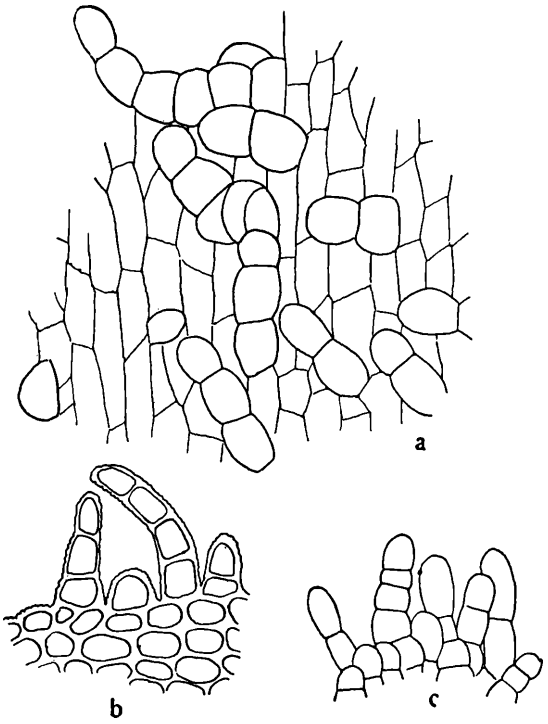

Abb. 11. *Jamesoniella Sonderi.*
Oberfläche eines jungen Sprosses mit Paraphyllien. 320mal.
b: Querschnitt durch einen älteren Sproß, Paraphyllien zeigend. 320mal.
Paraphyllien vom Grunde einer Braktee. 320mal.

suchten Fällen, hingegen hängen die ventralen Insertionen meist gerade noch mit einer sehr schmalen Zellbrücke zusammen, die das rudimentäre Amphigastrium einschließt. Dieser Typ, der selbst an ein und derselben Pflanze zwischen opponierter und alternierender Insertion (s. S. 291) vortrefflich vermittelt, leitet als gutes Verbindungsglied zu den anderen Syzygiellen über, die sich durch streng

download www.zobodat.at

gegenständige Blattstellung und ventrale wie dorsale „Verwachsung" auszeichnen. Übrigens ist auch eine *Jamesoniella* beschrieben [*J. Rehmanni* St.], von der es heißt: „folia amphigastrio breviter coalita"! Die Insertionen bei *Syzygiella anomala* sind natürlich am erwachsenen Sproß ventralseitig auch nicht opponiert, der verbindende Zellsaum läuft daher auch schräg zur Stengelachse und nicht quer. (Ähnliche Verhältnisse kennen wir bei *Chiloscyphus*-Arten).

Gemeinsam ist beiden Gattungen die bei allen Arten deutlich ausgeprägte Kutikularstruktur, die sich auf Blättern wie Sproßachsen findet. Die Brakteen sind selbstverständlich hiervon nicht ausgeschlossen.

Amphigastrien sind bei beiden Gattungen vorhanden, jedoch oft leicht vergänglich; bei den untersuchten *Jamesoniella*-Arten in wenige Haare aufgelöst, die an der Basis zusammenhängen; bei den besprochenen *Syzygiella*-Arten stets nur aus einem Zellfaden bestehend und schon in der Anlage in Zusammenhang mit den Seitenblättern.

Und dann scheint mir auch das Auftreten der paraphyllienähnlichen Bildungen an den Antheridienähren, die bei beiden Gattungen übereinstimmend sind, ihrem Ort der Entstehung sowie ihrer Ausbildung nach, für einen phylogenetischen Zusammenhang zu sprechen, wenngleich Goebel darauf aufmerksam gemacht hat, daß sich in dem Auftreten von Paraphyllien, die wir bekanntlich bei im System verschieden verteilten Gattungen antreffen, eine parallele, also unabhängige Entwicklungsrichtung kundgibt. Aber diese Paraphyllien in den verschiedenen Gattungen haben doch häufig ihrer speziellen Ausbildung und Stellung am Sproß nach eine mehr oder weniger spezifische Eigenart erlangt, während hier in dieser Beziehung völlig identische Gebilde vorliegen. Die Ausgestaltung dieser Anhangsorgane bei *Syzygiella manca* und *Jamesoniella grandiflora* ist völlig gleich, auch *J. Sonderi* stimmt damit überein, und es ist interessant, daß diese — bei den beiden erstgenannten Arten streng lokalisiert — hier bereits auch auf den vegetativen Stengel übergewandert sind.

Auch die bei beiden Gattungen oft auftretende Färbung der Blätter, die manchmal gerade der Zone der Sexualorgane eigen ist, ist hier anzuführen. Zu erinnern wäre ferner an die gemeinsamen knotigen Eckverdickungen der Blattzellen.

Die Verhältnisse der Floralregion zeigen dagegen Unterschiede, wenn schon bei beiden Gattungen das in den vegetativen Teilen

download www.zobodat.at

rudimentäre Amphigastrium übereinstimmend im Bereich des weiblichen Gametangiums sich groß und flächig entwickelt, ob es nun als freies Blattgebilde oder mit den Involukralblättern verbunden als Floralamphigastrium (oft sogar in zwei Hüllblattkreisen) auftritt.

Obwohl wir nun viele gemeinsame Züge in beiden Gattungen finden, so sind sie doch durch die Lage der Blätter am Stengel sehr gut, meist schon habituell, dann aber auch durch die Perianthform usw. gegeneinander abgegrenzt und stellen gut fundierte Gattungen dar.

Der Anschluß von *Plagiochila*, die ich an das Ende dieser Entwicklungsreihe stellen möchte, scheint mir von *Syzygiella*, nicht von *Jamesoniella* aus möglich. Gewiß kennen wir Plagiochilen mit steil aufgerichteten Blättern (ich nenne hier etwa Vertreter aus Neuseeland), und bei weitem die Mehrzahl von ihnen zeigt, wie auch unsere einheimische *P. asplenioides*, abwechselnde Blattinsertion wie *Jamesoniella*. Trotzdem wäre ein Anschluß gewisser Arten mit gegenständigen Blättern — es ist selbstverständlich, daß die Verbindung nur über Arten mit opponierter Blattstellung erfolgen könnte — an *Syzygiella* viel leichter denkbar. Ich möchte hier etwa *Plagiochila prolifera* anführen, wo ich in der Tat an alten Sprossen dorsal- und ventralseitig „verwachsene" Blätter antraf, ferner an die Arten *P connexa* und *P coniugata*. Gerade die zuerst angeführte Art scheint mir deshalb hier wichtig, weil diese „Verwachsung" durchaus nicht immer der Fall zu sein braucht, die Blätter mitunter auch unverbunden sind und zwischen den ventralen Insertionen sogar noch ein rudimentäres, mit Schleimpapillen dicht besetztes Amphigastrium zur Entwicklung gelangt. (Ich werde diese Verhältnisse an anderer Stelle ausführlicher darlegen.) Mit diesem Übergangstyp kämen wir zwanglos zu opponierten Plagiochilen ohne „Verwachsung" und von da, wie an anderer Stelle gezeigt werden soll, zu Formen mit wechselständigen Blättern.

Die Blattform von *Jamesoniella* ist in der Gattung sehr gleichartig, gewöhnlich rundlich oder oval eiförmig, und die Marginalzone der Blätter (mit verschwindenden Ausnahmen) stets glatt, ohne irgendwelche Ausgliederung — in der vegetativen Stengelregion jedenfalls. Bei *Plagiochila* sind glattrandige Blätter relativ selten, und der bei den untersuchten Jamesoniellen vorliegende Blattzuschnitt ist mir von keiner untersuchten Art bekannt. Außerdem sind bekanntlich in der Anheftungsweise der Blätter große Unterschiede. („*Plagiochila*" *purpurea*, „*P.*" *Hariotii* und „*P*" *connatistipula* nehme ich aus dieser Gattung heraus.) Ganz

download www.zobodat.at

anders der Blattzuschnitt bei *Syzygiella*, der durchaus bei gewissen Plagiochilen Parallelen findet.

In der Tat haben schon vier *Syzygiella*-Arten den Namen *Plagiochila* getragen (*P. anomala, variegata, variabilis* und *cuencensis*). Ihre Abgrenzung gegen *Plagiochila* ist eben weniger gut möglich als bei *Jamesoniella*. Diese Tatsache könnte unsere Vermutung, daß man von *Jamesoniella* ausgehend über *Syzygiella* zu *Plagiochila* kommen würde, nur bekräftigen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Hedwigia

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: 71_1931

Autor(en)/Author(s): Carl Helmut

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Lebermoosgattungen Syzygiella Spruce und Jamesoniella Spruce. 283-304