

# Ueber Bau und Entwicklung der Riccien.

Von

Dr. L. K n y.

(Mit Taf. XLIV — XLVI).

---

Die Familie der Riccien fand in Micheli<sup>1)</sup> verhältnissmässig früh einen ausgezeichneten Bearbeiter. Seine Abgrenzung der Arten beruht auf so richtiger Beobachtung, dass spätere Forscher, selbst Linné nicht ausgenommen, nur zum Nachtheil für die Wissenschaft von ihr abgewichen sind. Mit Ausnahme der *Riccia fluitans*, welche er wegen Unkenntniss der Frucht mit *Pellia epiphylla* und den Arten von *Aneura* zur Gattung *Marsilea* vereinigte, hat Micheli alle übrigen ihm bekannten Formen mit Einschluss der *Corsinia marchantoides* und *Oxymitra pyramidata* zu seiner *Riccia* zusammengefasst, die beiden letzten Arten aber schon gemeinsam als besondere Ordnung innerhalb der Gattung abgetrennt. Auch der Bau und das Öffnen der Frucht wurde von ihm schon richtig erkannt und die Bedeutung der stiftförmigen, reihenweise auf der Oberseite des Laubes stehenden Körperchen, welche er „filamenta sterilia apice destituta“ nennt, wenigstens vermuthet. Die Archegonien waren ihm noch unbekannt.

Die Anschauungen über die anatomische Struktur des Laubes waren lange Zeit hindurch sehr schwankend und beruhten, wie es scheint, grossen Theiles mehr auf Vermuthung, als auf direkter Beobachtung. Schmidel<sup>2)</sup> deutet zuerst mit Bestimmtheit auf die rein zellige Beschaffenheit der Pflänzchen hin; auch erkannte er die Pa-

1) *Nova plantarum genera juxta Tournefortii methodum disposita*, 1729.

2) *Icones plantarum et analyses partium etc.* editio II. 1782.

pillen der Oberhaut und die aus der unteren Laubfläche, besonders aus deren Mitte, reichlich hervortretenden, unverzweigten Wurzelhaare schon richtig, verwechselt aber mit letzteren die Wimperhaare der *R. ciliata*. Ebenso beschreibt er neben dem männlichen Organe, das er indess nicht mit Sicherheit bis abwärts zur Antheridienhöhle verfolgt hat, auch die griffelartigen Archegonien und deren Auswachsen zur reifen Frucht. Kieser<sup>1)</sup> erklärt den Körper der Lebermoose für einen Filz aus Confervenfäden, welche sich nach Art der Hyphen im Pilzmycelium unter einander verflechten; zwischen ihnen sollen die Samenkörner eingebettet liegen. Während er folgerecht eine besondere Epidermis leugnet, spricht Treviranus<sup>2)</sup> dieselbe den Riccien zu und giebt an, dass sie die oberste, differente Lage auf dem aus mehreren Zellschichten bestehenden Pflanzenkörper bilde. Corda<sup>3)</sup> erkennt seinen Stromatopteriden (wozu Riccien und Corsinien gehören) Parenchymzellen zu, welche denen der höchstentwickelten Gewächse gleichen: „Ihr Inhalt ist ein körnerführender Saft, dessen Körner sich nach bestimmten Gesetzen bewegen. Die von den Parenchymzellen geschiedene Oberhaut besitzt wahre Spaltöffnungen.“ Ganz ebenso schlimm erging es den von Micheli und Schmidel schon richtig gedeuteten Fruktifikationsorganen, denen, meist nach Belieben, die verschiedensten Funktionen zuertheilt wurden.

Bischoff's ausgezeichnete Abhandlung (Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus den Gruppen der Marchantien und Riccien. Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. Vol. XVII. P. II. 1835) brachte zuerst Klarheit in das Chaos widersprechender Ansichten. Um sie nach ihrem Werth zu prüfen, unterwarf er die wichtigsten Gattungen unserer Familie und die meisten deutschen Arten von Riccia einer genauen Untersuchung und begleitete ihre Darstellung mit einer Reihe vorzüglich ausgeführter Abbildungen. Die Vergleichung der so gewonnenen Resultate mit dem für die übrigen Familien der Lebermoose durch Nees von Esenbeck bekannt gewordenen setzte den gewissenhaften und scharfsinnigen Forscher in den Stand, die Funktionen der Fortpflanzungsorgane ausser Zweifel zu setzen und reformirende Vorschläge für eine Terminologie zu machen, welche Laub- und Lebermoose gleichmässig berücksichtigt<sup>4)</sup>. Der

1) Grundzüge der Anatomie der Pflanzen, bei Lindenberg citirt.

2) Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhaltes. Bd. IV S. 61, bei Lindenberg citirt.

3) An verschiedenen Orten, von Lindenberg citirt.

4) Weniger glücklich, als im beschreibenden und terminologischen Theil seiner Ab-

Bischoff'schen Abhandlung folgte unmittelbar die Monographie von Lindenberg nach, eine sehr fleissige und verdienstvolle Arbeit, die sich aber naturgemäss vorwiegend systematische Aufgaben gestellt hatte und den Angaben Bischoff's über den Bau des Laubes, die Funktion der Antheridien und Archegonien und die Ausbildung der Frucht kaum etwas Neues hinzufügt.

Sieht man von der kurzen Darstellung ab, welche Hugo v. Mohl in seinem Aufsatz: „Ueber die Entwicklung und den Bau der Sporen der kryptogamischen Gewächse“<sup>1)</sup> den Zellbildungen in der reifenden Riccienfrucht widmet, so kann man sagen, dass für unsere ebenso, wie für die nächstverwandten Familien das Studium der Entwicklungsgeschichte erst mit den „Vergleichenden Untersuchungen“ Hofmeister's beginnt. Die über ganz Deutschland auf Brachäckern verbreitete *Riccia glauca* L. lieferte ihm das Material, um das Hervorgehen der Laubachse aus der jungen Keimpflanze und die Gesetze ihrer Verzweigung, sowie die Ausbildung der Antheridien und Fruchtanlagen von ihren ersten Anfängen zu verfolgen. Die eigenthümlichen Anschauungen, welche Hofmeister aus der Untersuchung der laubigen Jungermannien, insbesondere von *Pellia*, über die Entwicklung der vegetativen Laubachse mitbrachte und, wie es scheint, ohne Weiteres auf *Riccia* und die Marchantien übertrug, sind wohl hauptsächlich an der irrigen Darstellung schuld, welche er von ihr giebt. Auch bei *Riccia* soll jeder fertige Laubspross aus der Verschmelzung dreier Triebe entstanden sein, welche gemeinschaftlich in einem der beiden Einbuchtungen des Vorderrandes ihren Ursprung genommen hätten und dort durch wiederholte Theilungen je einer trapezoidischen Zelle entstanden seien. Jeder dieser Triebe hat zwar ein selbstständiges Wachstum und eine selbstständige Vermehrung seiner Zellen am Vorderrande, doch verwachsen sie ihrer ganzen Länge nach so innig mit einander, dass am ausgebildeten Organ jede Spur einer inneren Sonderung des Gewebes verwischt wird. „Bald überholt das Wachstum in die Länge, kurz darauf auch das in die Breite und Dicke, der seitlichen Triebe das des mittleren; dieser wird in Folge handlung, ist Bischoff mit seinen Spekulationen über die morphologische Bedeutung der Fruktifikationsorgane und ihrer Hüllen. Er sucht die Lehre von der Metamorphose ohne Weiteres von den Blütenpflanzen auf Laub- und Lebermoose zu übertragen und erklärt nicht nur das äussere und innere Involucrum, sondern auch die Wandungen der Antheridien, Archegonien und Sporangien aus Blattkreisen von bestimmter Zahl zusammengesetzt. Schon die Untersuchungen von Hofmeister haben das Irrthümliche dieser Ansicht an der Hand der Entwicklungsgeschichte dargethan.

1) Flora 1833 und Vermischte Schriften pag. 67 u. ff.

davon, von den ihm vorauseilenden und über und unter ihm sich zusammenwölbenden seitlichen Trieben dicht umschlossen, an die tiefste Stelle einer von den stärker in die Länge wachsenden seitlichen Trieben gebildeten engen Spalte gerückt. Bei der Vermehrung seiner Zellen in Richtung der Länge verschmilzt der Mitteltrieb mit den ziemlich allseitig ihn umhüllenden und weit ihn überragenden beiden seitlichen. Der aus der Vereinigung dreier in lebhafter Längsentwicklung begriffenen Zellmassen gebildete Spross verwächst mit seinen Seiten den ihn einschliessenden, vorgestreckten Seiten des Vorderrandes der Keimpflanze: zu einer Seite mit einem der flügelartigen Seitentheile, zur anderen mit der einen Hälfte des Mitteltriebes, der inzwischen, mehr und mehr in die Breite sich streckend, eine völlig ausgerandete Gestalt angenommen hat. Bei weiterem Längenwachsthum treten die Sprossen zweiter Ordnung aus den beiden engen Spalten hervor, welche der Vorderrand des Keimpflänzchens zeigt und welche den Grenzen des Mittellappens des Vorderrandes und der Seitentheile desselben entsprechen <sup>1)</sup>.“ Auf diese Weise vollzieht sich, nach Hofmeister, das Längenwachsthum und die Gabelung der Laubachse.

Wir werden im Folgenden sehen, dass die vegetative Entwicklung der Riccien in Wirklichkeit viel einfacheren Gesetzen folgt, welche sich den für *Pellia* in einer früheren Abhandlung <sup>2)</sup> von mir beschriebenen auf das engste anschliessen. Ebenso wenig kann ich die Darstellung bestätigen, welche Hofmeister von den jüngsten Entwicklungszuständen der Antheridien und Archegonien giebt. Beide Organe sollen der Bildung schiefer, successive gegen einander geneigter Scheidewände innerhalb der über die Oberfläche des Laubes hervortretenden Mutterzellen ihre Entstehung verdanken und sich in ihren ersten Stadien so vollkommen gleichen, dass sie gar nicht von einander zu unterscheiden wären <sup>3)</sup>. Nach meinen Beobachtungen ist die Art der Zelltheilungen für jedes der beiden Organe gleich nach Bildung der ersten Scheidewand in der Mutterzelle eine durchaus eigenthümliche und konstante, so dass ich über die Natur des Zellkörpers, welchen ich vor mir hatte, nie in Zweifel sein konnte.

Die mikroskopischen Untersuchungen, welche für die folgenden Zeilen das Material geliefert haben, wurden während eines halbjährigen Aufenthaltes in Meran im Winter 1865 zu 1866 angestellt.

1) Vergleichende Untersuchungen etc. p. 43 u. 44.

2) Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik IV. p. 90 u. ff.

3) Vergleichende Untersuchungen p. 45.

Zahlreiche gegen Süd und West exponirte granitische Felspartien boten Anfang Dezember auf dem aus der Verwitterung der Gesteinstrümmer hervorgegangenen spärlichen Erdreich eine unerschöpfliche Ausbeute an mehreren interessanten Arten. Am häufigsten, oft Flächen von mehr als einem Quadratfuss überziehend, fanden sich *R. Bischoffii* Hübn. und *R. minima* L.; zerstreuter, doch gleichfalls überall verbreitet, waren *R. glauca* L., *R. sorocarpa* Bisch. und *R. ciliata* Hoffm.; letztere in ihrer typischen Form mit ungefärbten Rändern und ihrer *varietas violacea* (von Milde als *R. affinis* unterschieden). Von allen diesen Arten habe ich zahlreiche Exemplare im Zimmer durch mehrere Monate kultivirt und beobachtet, für die Untersuchung aber frisches Material den durch gleichmässige Wärme und grössere Feuchtigkeit oft abnorm entwickelten Topfpflanzen vorgezogen. Für *Oxymitra*, welche mir in der nächsten Umgebung von Meran gleichfalls zu Gebote stand, sind meine Beobachtungen noch zu lückenhaft, so dass ich es vorziehe, sie bei der künftigen Darstellung lieber ganz auszuschliessen.

### 1. Entwicklung der vegetativen Laubachse.

Um die Zellbildungen der Scheitelregion von ihrem Ursprung in der keimenden Spore an verfolgen zu können, machte ich von mehreren Arten gleichzeitig Aussaatversuche. Leider gelang es mir ebensowenig, wie Hofmeister, junge Pflanzen zu erziehen, obgleich ich die Sporen auf demselben Erdreich, wo ihre Eltern freudig gediehen, gleichmässig warm und feucht erhielt. Als ich den Versuch abbrechen musste, zeigten weder Sporenhäute, noch Zellinhalt die geringste Veränderung.

Da mir auch keine im Freien aufgefundenen Keimpflanzen zu Gebote standen, musste ich die Frage nach den Gesetzen des Scheitelwachstums an fertig gebildeten Laubachsen zu entscheiden suchen. Am besten eigneten sich zu dieser Untersuchung zarte Sprosse von *R. minima* oder die an verhältnissmässig feuchten Stellen in Menge aufrecht nebeneinander hervorwachsenden geilen Triebe von *R. Bischoffii*, nicht nur wegen ihrer grösseren Zartheit, sondern auch, weil dieselben weniger Fruktifikationsorgane in den jüngsten Theilen ihres Gewebes entwickeln, wodurch der regelmässige Verlauf der Zellreihen immer etwas gestört wird. Legt man sie einige Tage in absoluten Weingeist, bis das Chlorophyll möglichst vollständig durch Lösung entfernt ist, und kocht die abgetrennten Sprossenden in einer mässig concentrirten Lösung von Aetzkali einige Male schwach auf, so er-

kennt man, bei der Aufhellung des Inhaltes und dem Quellen der Membranen, mit voller Deutlichkeit, wie der jüngste Theil der Laubachse unmittelbar an der Einbuchtung des Scheitels aus einer grossen Zahl aneinanderschliessender zelliger Platten besteht, welche, von oben gesehen, natürlich als einfache Reihen erscheinen. Es ist nun klar, dass diese Reihen sich in einer der Längsachse des Laubes entsprechenden Linie in spitzem Winkel rückwärts schneiden müssten, wären sie aus einer einfachen Scheitelzelle hervorgegangen, welche sich durch Bildung schief geneigter, nach zwei entgegengesetzten Richtungen einander wechselweise aufgesetzter Scheidewände verjüngt (wie bei Metzgeria und Aneura). Verlaufen sie dagegen, wie es hier wirklich der Fall ist, in der Mitte des Laubes fast vollkommen parallel, bei nur geringem Zusammenneigen gegen den Scheitel hin, und zeigen sie nach beiden Seiten gegen die Ränder eine mehr fächerförmige Anordnung, dadurch hervorgerufen, dass je zwei in der Peripherie endigende Reihen sich nach abwärts wiederholt in eine einfache Reihe vereinigen und hierdurch ihren gemeinsamen Ursprung mit derselben verrathen, so liegt die Folgerung nahe, dass das Spitzenwachsthum von Riccia dem von Pellia analog ist (unbeschadet der wesentlichen Verschiedenheiten in der Theilung der terminalen Randzellen selbst); wir schliessen, dass es nicht durch eine einzige Scheitelzelle, sondern durch eine Reihe eng aneinanderschliessender und einander vollkommen gleichwerthiger terminaler Randzellen vermittelt wird.

Man kann sich leicht überzeugen, dass der Hauptheerd für die Neubildung von Zellgewebe in der That an der tiefsten Stelle des eingebuchteten Vorderrandes liegt. Der Gehalt an körnigem Protoplasma ist hier am grössten und nimmt nach beiden Seiten hin sichtlich ab, während an den über die Scheitelregion sich zusammenwölbenden Seitenflügeln des Sprosses, welche Hofmeister für Triebe mit selbstständigem Wachsthum hält, die Chlorophyllkörper in den Zellen überall schon vollkommen ausgebildet sind. Die terminalen Randzellen und die ihnen zunächstliegenden anderen Theilungszellen enthalten in ihrem trüben Plasma ausserdem noch eine stark lichtbrechende Vacuole (Zellkern?), die indess nur auf verticalen Längsschnitten deutlich erkennbar ist.

Von der Fläche des Laubes gesehen, stellen die terminalen Randzellen ein längliches Trapez dar. Die beiden gleich grossen Seitenwände sind ebenso, wie der verbreiterte Grund, allseitig von Gewebe umschlossen; die freie Aussenwand ist häufig bis auf ein Minimum

von Breite reduziert. Auf verticalen Schnitten durch die Mitte des Laubes (Taf. XLIV, Fig. 1; Taf. XLV, Fig. 1 u. 6; Taf. XLVI, Fig. 1) zeigen sie eine hiervon sehr abweichende Gestalt. Nach vorn sind sie von dem Segmente eines kreisförmigen oder elliptischen Bogens abgeschlossen, während sie rückwärts von zwei ebenen oder nur äusserst schwach gekrümmten Wänden begrenzt werden, deren eine der Laubausbreitung parallel und deren andere derselben nahezu senkrecht aufgesetzt ist. Im Ganzen kommt die Form des Durchschnittes der eines Kreisquadranten am nächsten. Hat die fortbildungsfähige terminale Randzelle nach Entstehung ihrer jüngsten, etwa der horizontalen Wand wieder die volle Grösse ihrer Mutterzelle erreicht, so bildet sich eine dieser senkrecht aufgesetzte und zur vertikalen Begrenzungsfläche parallele Scheidewand, welche eine terminale Randzelle des nächst höheren Grades von einer Aussenzelle des ersten Grades abtrennt ( $M^n = M^{n+1} + „E^1$ ). Die nächste Scheidewand bildet sich im entgegengesetzten Sinne, d. h. in horizontaler Richtung, aus und ist der letzt entstandenen rechtwinklig aufgesetzt; die dritte ist der ersten, die vierte der zweiten analog gestellt u. s. f. Indem die terminalen Randzellen sich auf diese Weise immer neu verjüngen, behalten sie gleichwohl ihre ursprüngliche Grundgestalt fortdauernd bei. Von den beiden Reihen der abgegliederten Aussenzellen bildet die eine die obere, die andere die untere Begrenzung der jungen Laubachse.

Die Theilungen nach obiger Formel werden nur selten durch einen anderen Modus unterbrochen, welcher bestimmt ist, die Zahl der am Grunde der Einbuchtung nebeneinanderliegenden Randzellen zu vergrössern und den Verlust zu ersetzen, welche dieselben durch Ausscheidung ihrer äusseren Elemente zur Bildung der beiden Seitenränder erfahren. Es tritt in diesem Falle in einer vorher nach Richtung der Breite vergrösserten terminalen Randzelle eine zu den beiden Seitenwänden parallele und zwischen ihnen verlaufende Scheidewand auf, welche zwei vollkommen gleichwerthige terminale Randzellen der nächsten Generation von einander abtrennt. Dieser Vorgang findet seinen Ausdruck in der Formel:  ${}^nM = {}^{n+1}M + {}^{n+1}M$ .

Den je oberen und unteren aus den schiefen Theilungen am Scheitel hervorgegangenen Aussenzellen des ersten Grades fällt ein wesentlich verschiedener Antheil beim Aufbau der Laubachse zu. Die Entwicklung beider ist nur insoweit noch gleichförmig, als sie durch eine zu ihrer Längsachse senkrechte Wand in eine erste Innenzelle und eine Aussenzelle des zweiten Grades zerfallen ( $E^1 = {}_1J + E^2$ ).

Auf der oberen Seite des Laubes wiederholt sich der analoge Theilungsprocess in rascher Folge mehrmals nacheinander; und indem hierzu Verdoppelungen der jüngst gebildeten Innenzellen in demselben Sinne kommen, hält die Verdickung der Laubachse mit ihrem Längen- und Breitenwachsthum gleichen Schritt und eilt ihrem Abschluss rasch entgegen. Alle Gewebeelemente, welche aus der Theilung einer oberen Aussenzelle ersten Grades hervorgegangen sind, verrathen auch später noch im ausgebildeten Laube ihre Zusammengehörigkeit durch eine regelmässig reihenförmige Anordnung. Die Deutlichkeit derselben wird dadurch noch erhöht, dass sich entweder alle Zellen oder der grössere, obere Theil einer Reihe häufig in gleicher Weise und zu derselben Zeit durch vertikale, entweder in der Richtung der Längsachse des Laubes oder vertikal zu derselben gestellte Wände in zwei Hälften scheiden (Taf. XLIV, Fig. 1; Taf. XLV, Fig. 1). Die zu unterst gelegenen Innenzellen, welche in der Häufigkeit aller Theilungsarten hinter ihren jüngeren Nachbarinnen zurückstehen, strecken sich dafür um so bedeutender in die Länge. Sie sind durch den Mangel des Chlorophylls und einen ziemlich bedeutenden Gehalt an Stärkemehl ausgezeichnet und bilden eine Art basilären und axilen Prosenchymbündels. An der Zusammensetzung desselben betheiligen sich ausserdem noch alle Gewbezellen, welche sich aus dem Grunde der von den terminalen Randzellen abgeschiedenen unteren Aussenzellen des ersten Grades gebildet haben.

Sobald bei letzteren ihre erste Theilung (nach der Formel  $E^1 = {}_1J + E^2$ ) beendet ist, sieht man die jungen Aussenzellen des zweiten Grades, mit den ihnen correspondirenden Zellen der benachbarten Reihen eng verwachsen, sich unter der Scheitelspitze hervorwölben (Taf. XLIV, Fig. 1; Taf. XLV, Fig. 1). Schon jetzt eilen sie der Längsentwicklung der terminalen Randzellen voran. Indem sich mehrere Theilungen im Sinne der letzten rasch nacheinander und in allen benachbarten Zellreihen gleichmässig wiederholen, entsteht eine blattartige, aus einer einfachen Zellschicht gebildete Lamelle mit breiter, sanft gegen den Scheitel gekrümmter Basis; ein für alle von mir untersuchten Arten der Gattung *Riccia* charakteristisches Organ. Da jede untere Aussenzelle des ersten Grades zusammen mit ihren Nachbarinnen eine solche Lamelle produzirt, so stehen dieselben dicht unterhalb des Scheitels natürlich sehr gedrängt. Jede ältere Blattschuppe bedeckt die nächst jüngere nicht nur vollkommen, sondern tritt selbst um Einiges über sie hervor, was indess nicht allein durch rasche Theilungen, sondern auch durch die Längsstreckung der gebildeten

Zellen erreicht wird. Das Bildungsgewebe der am Boden fortwachsenden Laubtriebe wird auf diese Weise am Vorderrande und gegen das Substrat hin verschleiert. Wahrscheinlich ist die zwischen den Lamellen reichlich ausgeschiedene Luft wegen ihres geringen Wärmeleitungsvermögens dazu bestimmt, die schädlichen Wirkungen der grossen Temperaturextreme abzuschwächen, welchen die Pflänzchen im Winter, ihrer Hauptvegetationszeit, ausgesetzt sind. Wären sie an ihren exponirten Standorten den schnell wechselnden Einflüssen des Frostes und der Besonnung schutzlos preisgegeben, so würden sie die oberirdischen Theile höherer Pflanzen, welche dem Frost meist schon im Spätherbst zum Opfer fallen, schwerlich überdauern.

Die Blattschuppe hat schon in geringer Entfernung vom Scheitel ihre volle Ausbildung erreicht, wo der Hauptkörper der Laubachse noch in lebhaftem Wachsthum nach allen 3 Richtungen begriffen ist. Da sie der starken Ausdehnung des parenchymatischen Gewebes in die Breite nicht zu folgen vermag, tritt, vom Vorderrande beginnend, eine Zerreiſung in zwei Hälften ein, welche sich später noch um ein Geringes von einander entfernen. Die letzten Reste der ursprünglich einfachen Lamelle auf der Mitte der unteren Laubfläche werden durch die hier bald in grosser Zahl hervortretenden Wurzelhaare zerstört, so dass der Zusammenhang zwischen beiden correspondirenden Theilen gänzlich aufgehoben wird. Bei *R. Bischoffii*, weniger auffallend bei *R. glauca*, *R. ciliata* und *R. sorocarpa*, entfernen sich in Folge der intercalaren Theilungen in der Laubachse und der bedeutenden Längsstreckung ihrer centralen Gewebszellen die ursprünglich sich deckenden Blattschuppenpaare beträchtlich von einander, ehe sie durch Vertrocknen ihrer Zellen unkenntlich werden und zu Grunde gehen. Bei *R. minima*, der kleinsten unserer Arten, bleiben sie consistenter und färben sich, entweder schon dicht unterhalb des Scheitels oder erst weiter abwärts, dunkelviolett. Da sich die Laubsegmente hier weniger durch intercalare Theilungen in die Länge strecken, als bei den vier eben erwähnten Arten, decken sich die Lamellenpaare bis weit nach abwärts schuppenartig und heben sich in doppelter, symmetrisch gezahnter Linie von der grünen Unterseite des Laubes scharf ab. Sie allein ertheilen ihr die für die Art charakteristische Färbung<sup>1)</sup>.

1) Nach der eben gegebenen Darstellung ist die Auffassung Hofmeister's (Vergleichende Untersuchungen pag. 45) und früherer Beobachter zu berichtigen, wonach die Riccien zwei Reihen schief angehefteter, mit einander regelmässig alternirender Blätter besitzen sollen.

Noch erfordert das Breitenwachsthum des Laubes und die Bildung des freien Aussenrandes eine kurze Erwähnung. Wir sahen die terminalen Randzellen durch Auftreten vertikaler Längswände sich von Zeit zu Zeit an Zahl vermehren. Da die Scheitelregion als solche hierdurch nicht an Breitenausdehnung zuzunehmen bestimmt ist, treten die auf den Seiten zu äusserst liegenden terminalen Randzellen aus der Reihe des Bildungsgewebes allmählich aus. Zunächst hören die charakteristischen Theilungen durch schiefe Wände auf. Bei *R. Bischoffii* bildet sich hier und da noch vereinzelt eine vertikale Längswand. Die letztgebildeten Randzellen wachsen zum grösseren Theil zu den der Art eigenthümlichen Haaren aus, welche sich zuvörderst in Nichts von den Papillen der oberen Laubfläche unterscheiden und erst später über dieselben hinaus verlängern und zuspitzen. Demnächst stellen die Aussenzellen der verschiedenen Grade, welche der aus dem axilen Theil des Laubes ausgetretenen Reihe, oder richtiger Längsplatte, angehören, ihre Theilungen in Richtung der Dicke ein; doch treten noch vertikale Wände in ihnen auf, wodurch die Reihen sowohl verlängert als verdoppelt werden. Es ist klar, dass bei dem zuletzt fast ausschliesslichen Vorkommen dieser Theilungsarten die fächerförmige Anordnung an Deutlichkeit zunehmen muss.

Besonders schön zeigt sich der regelmässige Bau des Gewebes auch auf vertikalen Querschnitten durch die entweder noch in der Entwicklung begriffene oder schon ausgebildete Laubachse, wenn auch für jeden Fall in eigenthümlicher Weise. In letzterer lassen sich vier mehr oder weniger deutlich begrenzte Zonen unterscheiden. Den flach gewölbten Grund nimmt eine oder nur wenige Zellschichten eines lockeren, dünnwandigen Parenchyms ein, durch den Mangel von Stärke und Chlorophyll ausgezeichnet. Aus ihm nehmen die blattartigen Lamellen und die Wurzelhaare ihren Ursprung. Hierauf folgt dann zunächst der centrale Strang prosenchymatisch in die Länge gestreckter Zellen, die auf dem Querschnitt ziemlich gleiche Ausdehnung nach allen Richtungen zeigen und, ausser durch ihr grösseres Lumen, durch den reichen Gehalt an Stärkemehl und das vollständige Fehlen des Chlorophylls kenntlich sind. Auf die weitmaschigen Prosenchymzellen, welche sich dem centralen Bündel von *Pellia*, *Metzgeria* und *Aneura* vergleichen lassen, folgt, deutlich aus ihnen entspringend, ein chlorophyllhaltiges Gewebe mit reihenförmiger Anordnung seiner Elemente. Dasselbe beschränkt sich nicht nur auf den axilen Theil der Pflanze; es setzt auch die verdünnten Seitenränder fast ausschliesslich zusammen. Von dem amyloinhaltigen Ge-

webe steigen die Zellreihen in der Mitte ziemlich parallel, gegen die Ränder in leicht geschwungenem Bogen, aufwärts, um in den mit wasserhellem Inhalt erfüllten Papillen zu endigen, welche die letzte Schicht, die Epidermis, zusammensetzen. Trifft der Querschnitt die jüngeren Gewebepartien, so sieht man die benachbarten Zellreihen noch eng aneinander schliessen. Später trennen sie sich mehr und mehr von einander, die Membranen runden sich an den früheren Berührungsf lächen gegen einander ab und die hierdurch entstehenden engen Intercellulargänge füllen sich mit Luft.

Das über *R. Bischoffii* Gesagte gilt, soweit es die allgemeinen Züge des Entwicklungsganges und der Anatomie der fertig gebildeten Laubachse betrifft, fast in gleicher Weise von den übrigen vier untersuchten Arten. Bei *R. fluitans*, besonders bei ihrer typischen, auf der Oberfläche stehender Gewässer schwimmenden Form, erweitern sich die luftführenden Räume des Parenchyms zu grossen, allseitig geschlossenen Kammern, welche nur durch einfache Zellschichten von einander getrennt sind. Soweit ich durch vorübergehende Beobachtung feststellen konnte, entstehen die Lufträume nicht durch eine stellenweise Resorption des fertig gebildeten Gewebes, sondern durch frühzeitiges Auseinanderweichen der ursprünglich eng zusammenschliessenden aufrechten Zellreihen verbunden mit lebhaften Theilungen innerhalb derselben senkrecht zu einer bestimmten Ebene und einer entsprechenden Vergrösserung der Epidermis. Wahrscheinlich verdanken die Internodien dieser unverhältnissmässig gesteigerten Flächenentwicklung des Gewebes ihre grosse, für die Riccien sonst ungewöhnliche Längsdehnung.

Die oberste Zellschicht, welche ich als Epidermis unterschieden habe, zeigt bei den einzelnen Arten nur geringe Abweichungen. Ihre Elemente erfüllen sich, sobald die Theilungen beendet sind, mit wasserhellem Inhalt, vergrössern sich oft nicht unbeträchtlich und nehmen die Form stumpf cylindrischer oder geschweift kegelförmiger Papillen an. Am deutlichsten für das unbewaffnete Auge sind dieselben bei *R. Bischoffii* erkennbar, wo sie sich auch länger, als bei den übrigen Arten erhalten und bei auffallendem Licht dem Laube einen lebhaften Seidenglanz verleihen. Am schnellsten sah ich sie bei *R. sorocarpa* durch Eintrocknen zu Grunde gehen. Die Laubspresse zeigen deshalb bei ihr und der nahe verwandten *R. minima* schon in der Jugend eine eigenthümlich matte Färbung, welche bei erstgenannter Art noch dadurch erhöht wird, dass hier auch einige wenige Schichten unterhalb der Epidermis des Chlorophylls entbehren.

Die Haare von *R. Bischoffii*, deren schon oben Erwähnung geschah, besitzen eine zarte Membran und wasserhellen Inhalt, und sind daher nichts weiter, als verlängerte Papillen. An den meisten Sprossenden stehen sie nur in einfacher Reihe um den zugeschärften Rand und neigen sich am Vorderrande gegen die Einbuchtung des Scheitels zusammen; doch finden sich an besonders kräftigen Exemplaren auch vereinzelt Haare auf der Oberhaut rechts und links von der Mittelfurche. Bei *R. ciliata* sind sie ziemlich abweichend gestaltet und treten immer in mehrfachen Reihen über einander am wulstig polsterförmigen Seitenrande auf. Sie nehmen hier ihren Ursprung aus einem Längsgürtel vergrößerter Epidermiszellen mit deren, geschichteten Membranen, denselben, welche dem freien Aussenrande bei der *varietas colorata* (= *R. affinis* Milde) die deutlich violette Färbung verleihen. Aus blasig erweitertem Grunde verschmälern sich die Wimperhaare ganz allmählich und spitzen sich pfriemenförmig zu. Ihre Haupteigenthümlichkeit besteht in der einseitigen Verdickung der Membran, deren beide Regionen sich scharf gegen einander abgrenzen. An eingetrockneten Pflänzchen kann dieser merkwürdige Bau leicht Täuschungen veranlassen, da es den Anschein gewährt, als ob der zart gebliebene Theil der Zellhaut einer rinnenförmigen Vertiefung entspreche. Behandelt man die Wimperhaare mit Kalilauge, so kann man sich indess leicht durch Beobachtung der Quellungserscheinungen von der wahren Struktur der Membran überzeugen.

Ueber die Wurzelhaare lässt sich kaum etwas sagen, was den Riccien eigenthümlich wäre. Sie treten aus der unteren Laubfläche, besonders zahlreich zu beiden Seiten der idealen Längsachse, hervor und wachsen mit ihrem schwach keulig aufgetriebenen Vorderende in die Länge, das sich von den älteren Partien ausser dem trüben plasmareichen Inhalt mit Zellkern auch durch eine stärker verdickte Membran auszeichnet. Verzweigung der Wurzelhaare habe ich nie beobachtet. Die zapfenförmigen Verdickungen, welche von der Innenseite der Membran ausgehen und bisweilen den vierten Theil des Lumendurchmessers erreichen, treten erst ziemlich weit über der herabwachsenden Spitze und auch hier nicht immer auf.

Die Verzweigung der Laubachse tritt gewöhnlich schon dann von Neuem ein, wenn die jüngst gebildeten Internodien sich noch kaum zu strecken begonnen haben. Sie hat ebenso, wie bei *Pellia*, den Charakter einer echten Gabelung. Den ersten Schritt bildet

eine stärkere Vermehrung der terminalen Randzellen in Richtung der Breite. In jeder der beiden nebeneinanderliegenden Partien setzt sich fortan die Zellbildung selbstständig fort, was äusserlich dadurch erkennbar wird, dass Randzellen mit begrenztem Spitzenwachsthum nicht nur nach den beiden Seitenrändern, sondern auch gegen das frühere Centrum hin austreten und hier die Bildung eines Mittellappens veranlassen. Dieser vereinigt die Anfänge der einander zugekehrten Seitenränder beider Tochttersprosse und überragt sehr bald die jungen Scheitelregionen. Später, wenn sein ältester, mittlerer Theil die Breitenausdehnung der beiden Seitenflügel erreicht hat, beginnt der Mittellappen sich am Vorderrande auszubuchten; und hiermit wird die Verzweigung des Laubsegmentes auch für das unbewaffnete Auge deutlich erkennbar. Die beiden Tochttersprosse, welche ihrer Entstehung nach einander vollkommen gleichwerthig sind, halten auch in ihrer weiteren Ausbildung meist gleichen Schritt mit einander. Durch öftere Wiederholung der dichotomischen Verzweigung in derselben Vegetationsperiode werden die sternförmigen Colonien gebildet, welche bei manchen Arten (*R. ciliata*, *sorocarpa* etc.) häufig in regelmässiger Ausbildung vorkommen.

## 2. Entwicklung der Reproduktionsorgane.

Da Hofmeister ausdrücklich bemerkt, dass Antheridien und Archegonien in ihren frühesten Zuständen nicht von einander zu unterscheiden seien, verfolgte ich, um allen Verwechslungen von vornherein zu entgehen, ihre Entwicklung zunächst möglichst vollständig bei der zweihäusigen *R. Bischoffii*, von der mir besonders viel Material zu Gebote stand. Erst später ging ich an die vergleichende Untersuchung der übrigen, durchweg monoecischen Arten und fand Alles mit den zuerst gewonnenen Resultaten bis auf wenige Punkte so übereinstimmend, dass ich mich bei der folgenden Darstellung hauptsächlich an *R. Bischoffii* halten und einzelne Abweichungen bei den übrigen Arten nur gelegentlich erwähnen werde.

Die jüngsten Antheridienanlagen treten schon unmittelbar über der Scheitelregion auf, wo die Laubachse noch im lebhaftesten Wachstume nach allen drei Richtungen begriffen ist. Eine der jungen Aussenzellen, vorher in Nichts von ihren Nachbarzellen unterschieden, stellt fürs Erste alle weiteren Theilungen ein, vergrössert sich dafür um das Mehrfache und nimmt eine deutlich ovale Form an

(Taf. XLIV, Fig. 2; Taf. XLV, Fig. 2). Die 6 bis 8 in einem geschlossenen Kreis sie umgebenden Aussenzellen folgen nicht nur ihrer Dehnung in die Länge, sondern überholen sie durch wiederholte Bildung horizontaler Wände sehr bald beträchtlich und schliessen sich unter Freilassung einer engen Oeffnung über ihr zusammen (Taf. XLV, Fig. 2 u. 7; Taf. XLIV, Fig. 3). Während die grosse eiförmige Zelle zum Antheridium wird, stellen die sie umschliessenden kurzen Reihen das erste Rudiment seiner Hülle und des für die meisten Riccia-Arten charakteristischen stiftförmigen Ausführungskanales dar.

Die ersten Theilungen in der vergrösserten Antheridium-Mutterzelle erfolgen stets durch Wände, welche auf ihrer Längsachse senkrecht stehen und mit der freien Oberseite des Laubes parallel verlaufen (Taf. XLV, Fig. 2 u. 7; Taf. XLIV, Fig. 3). Jedenfalls entstehen dieselben in kürzester Frist nacheinander, da auf der überwiegenden Mehrzahl der Schnitte, welche die jüngsten Entwicklungszustände des Antheridiums getroffen hatten, die Mutterzelle immer schon in 4 bis 6 übereinanderliegende Theilzellen gesondert war. In diesen beginnt die weitere Entwicklung, wie es scheint, ziemlich gleichzeitig. Es treten in allen Gliedern vertikale Scheidewände nach verschiedenen Richtungen auf, deren Verlauf keinerlei Regelmässigkeit mehr erkennen lässt (Taf. XLIV, Fig. 3). Wahrscheinlich zerfällt jedes Cylindersegment zuerst in zwei symmetrische Hälften und jede der letzteren wieder in zwei gleiche Theile. Die vier Theilzellen würden dann nach Art von Kreisquadranten gruppirt sein. Da es indess nicht wohl möglich ist, den zartwandigen Zellkörper eines jungen Antheridiums aus seiner Umhüllung zu lösen, und die Betrachtung von Durchschnitten hier nicht genügt, wird es überaus schwierig, zu entscheiden, ob bei der weiteren Entwicklung des Organes die Zelltheilungen mit gleich strenger Gesetzmässigkeit vor sich gehen, wie am Beginn. Nur soviel ist gewiss, dass auch künftighin horizontale und vertikale Scheidewände mit einander wechseln und dass die äusserste peripherische Zellschicht in Raschheit der Theilungen hinter dem inneren Kern entschieden zurückbleibt (Taf. XLVI, Fig. 2 u. 3). Es bildet sich so eine allseitig geschlossene Hülle, welche nicht nur durch die Grösse und Form der Zellen, sondern auch durch ihren weniger protoplasmareichen Inhalt von dem umschlossenen Körper absticht. Bei *R. Bischoffii* gelang es mir nicht, die Antheridienhülle bestimmt nachzuweisen; um so deutlicher war sie dafür bei allen Präparaten von *R. sorocarpa* zu sehen (Taf. XLVI, Fig. 2 u. 3).

Die Theilungen im Körper des Antheridiums eilen ihrem Abschluss rasch entgegen. Derselbe besteht kurz vor der Reife aus einem ovalen oder birnförmigen Agglomerat von tesseralen Zellen, deren noch deutlich erkennbare reihenförmige Anordnung auf ihre Entstehung in gemeinschaftlichen horizontalgestreckten Mutterzellen einen Rückschluss erlaubt (Taf. XLV, Fig. 8). Die bei den meisten Arten früher schon schwer nachweisbare Hülle ist jetzt auch bei *R. sorocarpa* unkenntlich geworden. Ob ihre Zellen vollkommen resorbiert oder nur durch Dehnung des Kernes auf ein Minimum zusammengedrückt worden sind, konnte ich nicht entscheiden. Jede der zuletzt entstandenen tesseralen Zellen wird zur Mutterzelle eines Spermatozoids. Um die Entstehung und den Bau desselben mit Rücksicht auf die von Schacht in seiner letzten Schrift (Die Spermatozoiden im Pflanzenreich, Braunschweig 1864) dargestellten Beobachtungen zu verfolgen, erwies sich mein Instrument leider als unzureichend. Doch konnte ich ihre taumelnde Bewegung bei *R. Bischoffii*, wo sie gemeinschaftlich in einem weisslichen Schleimtropfen aus dem Ausführungskanal hervortreten, deutlich sehen.

Die Ausbildung des parenchymatischen Zellgewebes der Laubachse, welches die jungen Antheridien umschliesst, hält mit ihrer Entwicklung gleichen Schritt. Immer bleibt die peripherische Hülle den ihr benachbarten Zellen eng angeschmiegt, ohne dass je eine Verwachsung eintritt. Bei *R. Bischoffii* beginnen die kurzen Zellreihen, welche eng aneinanderschliessend zu 6 bis 8 den Ausführungskanal umgeben, sich bald durch Hinzukommen einiger weiterer Theilungen in die Länge zu dehnen. Kurz bevor das Antheridium vollkommen gereift ist, tritt in den Zellen letzten Grades ausserdem noch eine bedeutende Streckung ein, so dass der Stift oft bis 1 Millimeter Länge erreicht (Taf. XLIV, Fig. 4). Nachdem sich die Spermatozoiden sammt den Auflösungsprodukten ihrer Mutterzellen in einem grossen, milchweissen Schleimtropfen entleert haben, werden die Stifte durch eine dunkel karminrothe Färbung ihrer Zellmembranen auch für das unbewaffnete Auge sehr deutlich erkennbar. Man sieht, dass dieselben im axilen, verdickten Theil des Laubes in grosser Zahl unmittelbar hinter- und nebeneinander auftreten und sich meist in 1, 2, 3 selbst 4 parallel nebeneinander verlaufenden Reihen anordnen, häufig aber auch ziemlich regellos über den mittleren Theil der Oberseite zerstreut sind.

So weit, wie bei *R. Bischoffii*, treten die Antheridienstifte bei •

keiner anderen der untersuchten Arten hervor. Bei *R. sorocarpa* und *R. ciliata* (Taf. XLV, Fig. 3) überragen sie die Papillen der oberen Laubfläche selbst nach der Reife und Entleerung des männlichen Organes nur wenig, und bei *R. minima* (Taf. XLV, Fig. 8) ist der Ausführungskanal überhaupt nur von gewöhnlichen, in Papillen ausgehenden Zellreihen umgeben, welche sich in Nichts von denen der übrigen Laubachse unterscheiden. Doch ist der Kranz von Papillen, welcher die Oeffnung umschliesst, durch Gestalt und Anordnung seiner Theile von den benachbarten Partien der Epidermis ausgezeichnet.

Die Entwicklung der Archegonien weicht von dem eben beschriebenen Bildungsgange der Antheridien in wesentlichen Punkten ab. Es lassen sich deshalb beide Organe selbst in ihren frühesten Anfängen mit Sicherheit von einander unterscheiden. Dicht über dem Scheitel, wo die Laubachse ihre Zelltheilungen zur Vermittelung des Dickenwachsthums erst zum kleinsten Theil beendet hat, wölbt sich eine der jüngsten Aussenzellen über ihre Nachbarinnen bedeutend hervor (Taf. XLVI, Fig. 4) und gliedert ihren freien kugeligen Theil von dem allseitig von Gewebe umschlossenen Grunde ab (Taf. XLIV, Fig. 5). Die Scheidewand wird gewöhnlich genau in der Höhe der oberen Laubfläche angelegt. Während die Basalzelle zunächst ungetheilt bleibt, bilden sich in der ihr aufsitzenden kugeligen Zelle nach einander mehrere vertikale und excentrische Scheidewände. Die erste derselben entsteht regelmässig auf derjenigen Seite des jungen Organes, welche dem Grunde des Laubes zugekehrt ist; die zweite steht ihr genau gegenüber (Taf. XLV, Fig. 1 u. 9; Taf. XLIV, Fig. 6). In der platten, mittleren, von einer kreisförmig gebogenen Aussenzelle umgrenzten Zelle, welcher sich zu beiden Seiten Kugelsegmente anschliessen, wiederholt sich die Bildung zweier ähnlich sich gegenüberstehender, aber den letzten rechtwinklig aufgesetzter Scheidewände (Taf. XLV, Fig. 10). Findet die Bildung von Längswänden hiermit ihren Abschluss, so wird der obere Theil des jungen Archegoniums aus einer centralen und vier um dieselbe geordneten peripherischen Zellen zusammengesetzt. In ersterer gliedert sich hierauf der obere Theil, welcher sich schon deutlich hervorgewölbt hat, von der unteren Hälfte als kappenförmige Deckzelle ab (Taf. XLV, Fig. 10); und hiermit ist die Anlage des Archegoniums in allen seinen Theilen vollendet. Die Basalzelle stellt mit den ihr aufgesetzten vier peripherischen Zellen die Hülle für die centrale Keimzelle dar, welche

erst dann sich abzurunden beginnt, wenn durch Längsstreckung der peripherischen Zellen und durch in denselben vollzogene Quertheilungen die kappenförmige Deckzelle von ihr abgehoben wird. Letztere zerfällt hierauf durch successive entstehende vertikale Wände in vier nach Art von Kreisquadranten geordnete Zellen, welche mit denen des jungen Archegoniumhalses alterniren. Nachdem diese durch Bildung von Querwänden zu kurzen Reihen geworden sind, treten in der einen oder anderen von ihnen mitunter auch durchgehende Längstheilungen auf, wodurch ihre Zahl am Archegoniumhalse bis auf 6 oder 7 vermehrt wird (Taf. XLIV, Fig. 9 u. 10; Taf. XLV, Fig. 5). Bei *R. sorocarpa* ist schon in der jüngsten Anlage eine entsprechende Anzahl von peripherischen Zellen um die centrale Zelle versammelt (Taf. XLVI, Fig. 5 u. 6).

In der weiteren Ausbildung eilt der Halstheil des Archegoniums seinem Grunde zuvörderst voran. Der obere Theil ragt schon beträchtlich über die Laubfläche hervor, während sein Ausführungskanal noch von den vier verwachsenen Deckzellen abgeschlossen wird (Taf. XLIV, Fig. 7 u. 8; Taf. XLV, Fig. 1 u. 4; Taf. XLVI, Fig. 7 u. 8). Der allseitig vom Gewebe umschlossene Bauchtheil mit dem Rudiment der Keimzelle ist zuerst bedeutend schmaler, als der frei hervorragende und in seiner Entwicklung unbehinderte Hals. Bald aber vergrößert sich die eiförmige Keimzelle und gleichzeitig erweitert sich der Archegoniumbauch, indem seine Zellen durch zahlreiche zur kugelförmigen Begrenzungsfläche des Organs senkrechte Wände vermehrt werden. Er bleibt dadurch seiner ganzen Erstreckung nach eine einfache Zellschicht, welche sich nur am Grunde durch Theilungen in der früheren Basalzelle verdoppelt oder verdreifacht (Taf. XLVI, Fig. 9); seltener tritt schon jetzt auch an der Uebergangsstelle des Archegoniumbauches in den Hals eine Verdoppelung der die Höhlung nach oben abschliessenden Zellen ein (Taf. XLVI, Fig. 11).

Durch vollkommene Ausbildung in allen seinen Theilen hat das Archegonium nunmehr seine eigenthümlich flaschenförmige Gestalt erhalten. Während es aber früher zum grösseren Theil über die Oberfläche der Laubachse hervorragte, ist es jetzt fast vollständig von ihrem Parenchym umschlossen (Taf. XLVI, Fig. 9). Dieses hat inzwischen sein Dickenwachsthum fast beendet. Das Zellgewebe des Laubes schmiegt sich dem Archegonium nicht ebenso unmittelbar an, wie der Antheridienhülle; es bildet vielmehr eine weite Höhlung, in deren Grunde das weibliche Organ sich erhebt. Für den Austritt des flaschenförmigen Halses bleibt nur eine enge Oeffnung frei.

Ziemlich gleichzeitig mit der Ausbildung der Keimzelle trennen sich die bisher fest zusammenschliessenden Deckzellen des Archegoniumhalses nach beträchtlicher Vergrößerung von einander und bilden einen narbenartigen Kranz um die Oeffnung des Kanales (Taf. XLVI, Fig. 9 u. 10). Um diese Zeit, wo sich das weibliche Organ für die Empfängniß vorbereitet, scheint die zarte Membran der Keimzelle wenigstens an ihrem Scheitel resorbirt zu sein. Nie ist es mir geglückt, dieselbe nachzuweisen; an mehreren Präparaten von *R. sorocarpa* habe ich vielmehr deutlich beobachtet, wie sich die in der Bauchhöhle verbreitete Protoplasmamasse nach Anwendung kontrahirender Mittel bis in den unteren Theil des Archegoniumhalses hineinzog. Das nächste Stadium zeigte mir das in der Mitte der Höhlung suspendirte und mit einem deutlichen Zellkern versehene Protoplasmakügelchen allseitig von einer zarten, aber doppelt contourirten Membran umschlossen (Taf. XLVI, Fig. 11). Jedenfalls hatte ich hier das Keimbläschen vor mir, welches durch eingedrungene Spermatozoiden zu weiterer Entwicklung angeregt war.

Ueber die Theilungen im befruchteten Keimbläschen und seine Entwicklung zur Sporenfrucht sind meine Beobachtungen leider durchaus lückenhaft. Die Zellmembranen des jugendlichen Fruchtkörpers sind so überaus zart und ihr körniger Inhalt so trübe und dickflüssig, dass es mir nicht gelingen wollte, von dem Entwicklungsgange des Sporangiums eine klare Anschauung zu erlangen. Auch das sonst überall bewährte Mittel, durch verdünnte Kalilösung die zarten Membranen quellen zu lassen und nach Aussürfen des Präparates den körnigen Inhalt der Zellen durch Zusatz von Salzsäure oder Essigsäure zu kontrahiren und zu bräunen, blieb hier ohne Erfolg. Wo der Verlauf der Zellhäute im Inneren der jungen Sporenfrucht keinen Zweifel liess, war die Entwicklung immer schon bis nahe zur Bildung der Sporenmutterzellen fortgeschritten. Der Inhalt der Archegoniumhöhle bestand dann aus einem Conglomerat zartwandiger, eng aneinanderschliessender Zellen, welche durch ihre Anordnung auf kein bestimmtes Theilungsgesetz mehr zurückdeuteten. Die peripherische Zellschicht, welche sich von der Hauptmasse des Fruchtkörpers zunächst in Nichts unterscheidet, bleibt, während sich die Zellen des letzteren auflockern und gegenseitig abrunden, zunächst unverändert. In allen Sporenmutterzellen erfolgt nun ziemlich gleichzeitig die Theilung in vier tetraëdrische Specialmutterzellen, welche sich mit je 3 flachen Wänden gegenseitig angrenzen und nur eine

freie Wand nach aussen gerichtet haben. Die Sporen entstehen ebenfalls gleichzeitig im Innern der Specialmutterzellen. Ihre Membran zeigt schon in der Jugend, wo sie noch ungefärbt ist, leistenförmige Hervorragungen (*R. ciliata*, *sorocarpa* etc.), welche sich mehr oder weniger regelmässig zu 6 seitigen Maschen gruppieren. Bei starker Quellung in Kalilauge erweisen sich die leistenförmigen Fortsätze als durch Faltung der Zellmembran entstanden. Mit der Erhärtung der Schichten geht eine dunkelbraune Färbung des Exosporium Hand in Hand, womit die Fortpflanzungszelle ihre Ausbildung äusserlich beschliesst.

Bischoff<sup>1)</sup> giebt für alle Arten der Gattung *Riccia* als Regel an, dass der Fruchtkern einer eigenen Umhüllung entbehre und dass die Sporenmasse unmittelbar in der Höhlung des erweiterten Archegoniums eingeschlossen liege. Es ist dies nur in sehr beschränkter Weise richtig. Wie wir oben sahen, wird ein besonderes Sporangium in Form eines kleinzelligen geschlossenen Wandbeleges an der Innenseite des Archegonium-Bauchtheiles angelegt. Am deutlichsten sah ich dasselbe bei *R. minima*, weniger vollkommen bei *R. ciliata*, nur in Andeutungen bei *R. sorocarpa*. Wo es sich bildet, hat es aber freilich nur eine sehr vorübergehende Existenz. Durch die starke Ausdehnung der Mutterzellen und der in ihnen gebildeten Sporen verlieren die zartwandigen Bläschen im Umkreis der reifen Frucht sehr bald ihren Inhalt und werden vollständig resorbirt. Bei *R. Bischoffii* wird die Stelle der fehlenden Sporangiumwand durch die peripherischen Theile der zu äusserst liegenden Sporen-Mutterzellmembranen vertreten, welche, fest aneinanderschliessend, sich verdicken, stark bräunen und eine, wie es scheint, vollkommen geschlossene Hülle um die Sporenmasse bilden. Die unregelmässig nach innen vorspringenden leistenförmigen Fortsätze weisen auch später noch auf die Entstehung dieses Aftersporangiums hin.

Bei den zuerst genannten Arten vertritt die Wandung des Archegoniumbauches die Stelle eines besonderen Sporangiums. Sie folgt der Entwicklung des Fruchtkernes, indem sich ihre Zellen wiederholt durch zur Peripherie senkrechte Wände theilen und nicht unbedeutend in die Länge strecken. Mit Ausnahme des am Gewebe des Laubes festgewachsenen Grundes und des Scheitels, wo mitunter einige parallele Wände auftreten, bleibt sie desshalb durchweg ein-

<sup>1)</sup> Bemerkungen über die Lebermoose etc. pag. 918.

schichtig. Ihre Zellen sind durch zahlreiche und sehr grosse Chlorophyllkörper vor dem umgebenden Zellgewebe ausgezeichnet. Der Hals des Archegoniums stirbt, soweit er über die Laubachse hervorragte, bald nach Befruchtung der Keimzelle ab. Sein unterer Theil bleibt bis zur Fruchtreife erhalten, schrumpft aber ein und die Zellmembranen färben sich deutlich purpurroth.

Die Zunahme des befruchteten Archegoniums an Umfang ist von den ersten Theilungen der Keimzelle bis zur Entleerung der Frucht so bedeutend, dass die freie Höhlung der Laubachse, welche sich um seinen Grund gebildet hatte, nicht genügenden Raum dafür zu bieten vermag. Es wird deshalb immer ein Theil des seitlich benachbarten Gewebes resorbirt; und diese Resorption ist meist gross genug, dass sich die aufeinanderfolgenden Früchte, welche früher als Archegonien durch viele Zellschichten von einander getrennt waren, endlich unmittelbar berühren. Die Längsdehnung der Frucht erfolgt besonders nach unten zu, wo das Laub oft beulenförmig aufgetrieben wird (am deutlichsten bei *R. fluitans*). Durch Vertrocknen und Zerreißen der sie bedeckenden Zellschichten werden die Sporangien bei vielen Arten (z. B. *R. sorocarpa*) nach oben blossgelegt, bevor sie durch unregelmässiges Bersten an der Spitze sich öffnen und den Sporen den Austritt gestatten.

---

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen:

1) Das Längenwachsthum von *Riccia* wird sowohl durch gesetzmässige Theilung mehrerer gleichwerthiger terminaler Randzellen ( $M^n = M^{n+1} + „E^1“$ ) und der von ihnen abgetrennten Aussenzellen, als durch intercalare und mehr regellose Theilungen des jungen Innengewebes vermittelt.

2) Die Laubachse stellt morphologisch und funktionell eine Vereinigung von Stamm und Blatt dar.

3) Die blattartigen Lamellen, früher fälschlich als Blätter gedeutet, entstehen, jede für sich, durch Theilungen der nebeneinander hervortretenden und eng aneinanderschliessenden unteren Aussenzellen des zweiten Grades senkrecht zu einer durch die Richtung ihrer Längsdehnung und die Grundlinie der Lamelle bezeichneten Ebene. Erst nach vollendeter Ausbildung werden sie mechanisch in zwei Hälften getrennt, welche meist frühzeitig zu Grunde gehen.

4) Die Verzweigung der Laubachse erfolgt durch Theilung der Scheitelregion in zwei gleichwerthige Tochttersprosse, ist also eine echte Gabelung.

5) Antheridien und Archegonien folgen verschiedenen Entwicklungsgesetzen und sind selbst in den jüngsten Zuständen nicht zu verwechseln. In der Antheridienmutterzelle treten erst mehrere horizontale Wände auf, ehe vertikale Scheidewände mit ihnen abwechseln; im Archegonium folgt auf die Abtrennung der Basalzelle eine Sonderung der oberen in eine centrale und mehrere peripherische Zellen; erstere wird nach Abgliederung der Deckzelle zur Mutterzelle des Keimbläschens.

## Erklärung der Abbildungen.

## Taf. XLIV.

*Riccia Bischoffii* Hübn.

Fig. 1. Vertikaler Längsschnitt durch den Scheitel einer weiblichen Pflanze; 440-mal vergr. Das junge Archegonium ist im optischen Durchschnitt gezeichnet.

Fig. 2. Jüngstes Entwicklungsstadium eines Antheridiums, auf dem vertikalen Längsschnitt durch den Scheitel einer männlichen Pflanze; 440mal vergr.

Fig. 3. Junges Antheridium, dessen Mutterzelle ihre ersten Theilungen durch Querwände vollendet hat; 440 mal vergr.

Fig. 4. Stiftförmiger Ausführungskanal eines bereits entleerten Antheridiums, soweit er über die Oberfläche des Laubes hervorragte. (Nur die dem Beobachter zugekehrten Zellreihen sind dargestellt.) 94mal vergr.

Fig. 5. Jüngste Anlage eines Archegoniums. Die zur Mutterzelle gewordene Aussenzelle hat sich erst durch eine, mit der oberen Laubfläche parallele Wand getheilt; 440mal vergr.

Fig. 6. Weitere Entwicklungsstufe des jungen Archegoniums, auf einem vertikalen Längsschnitt durch den Scheitel; 440 mal vergr.

Fig. 7 u. 8. Nächstfolgende Entwicklungsstufen der Archegonien; 250 mal vergr.

Fig. 9 u. 10. Durchschnitte durch den Hals unreifer Archegonien mit bezüglich 6 und 7 peripherischen Zellen; 440 mal vergr.

## Taf. XLV.

*Riccia ciliata* Hoffm. var. *colorata*.

Fig. 1. Vertikaler Längsschnitt durch die Scheitelregion eines fortwachsenden Sprosses. Das Präparat zeigt die Theilung der terminalen Randzellen, die Entwicklung der Blattschuppen und zwei Archegoniumanlagen auf verschiedenen Stufen der Ausbildung; 440 mal vergr.

Fig. 2. Jüngste Anlage eines Antheridiums. Die Mutterzelle hat sich erst durch eine Querwand getheilt; 440mal vergr.

Fig. 3. Oberer Theil eines reifen Antheridiums; 250mal vergr.

Fig. 4. Ein Archegonium auf mittlerer Entwicklungsstufe, unverletzt und von aussen gezeichnet; 440mal vergr.

Fig. 5. Durchschnitt des Halses eines der Reife nahen Archegoniums; 440 mal vergrössert.

*Riccia minima* L.

Fig. 6. Vertikaler Längsschnitt durch die mittlere Scheitelregion; 440 mal vergr.

Fig. 7. Junges Antheridium auf einem vertikalen Längsschnitt durch die junge Laubachse; 440 mal vergr.

Fig. 8. Ein der Reife nahes Antheridium. Die reihenförmige Schichtung der Spermatozoiden-Mutterzellen weist auf ihre Entstehung in horizontal übereinandergelegerten Mutterzellen hin; 250 mal vergr.

Fig. 9. Junges Archegonium, dessen obere Zelle erst zwei sich gegenüberstehende Wände gebildet hat; 440 mal vergr.

Fig. 10. Weiteres Entwicklungsstadium des jungen Archegoniums. Der der Basalzelle aufgesetzte Zellkörper besteht bereits aus einer centralen, vier peripherischen und einer Deckzelle; 440 mal vergr.

## Taf. XLVI.

*Riccia sorocarpa* Bisch.

Fig. 1. Vertikaler Längsschnitt durch den Scheitel eines fortwachsenden Sprosses; 440 mal vergr.

Fig. 2. Ein Antheridium auf mittlerer Entwicklungsstufe; 440 mal vergr.

Fig. 3. Weiter entwickeltes Antheridium, ebenso, wie das in Fig. 2 dargestellte, auf einem vertikalen Längsschnitt durch die Laubachse. Die Sonderung des Zellkörpers in Kern und Hülle ist an beiden deutlich erkennbar; 440 mal vergr.

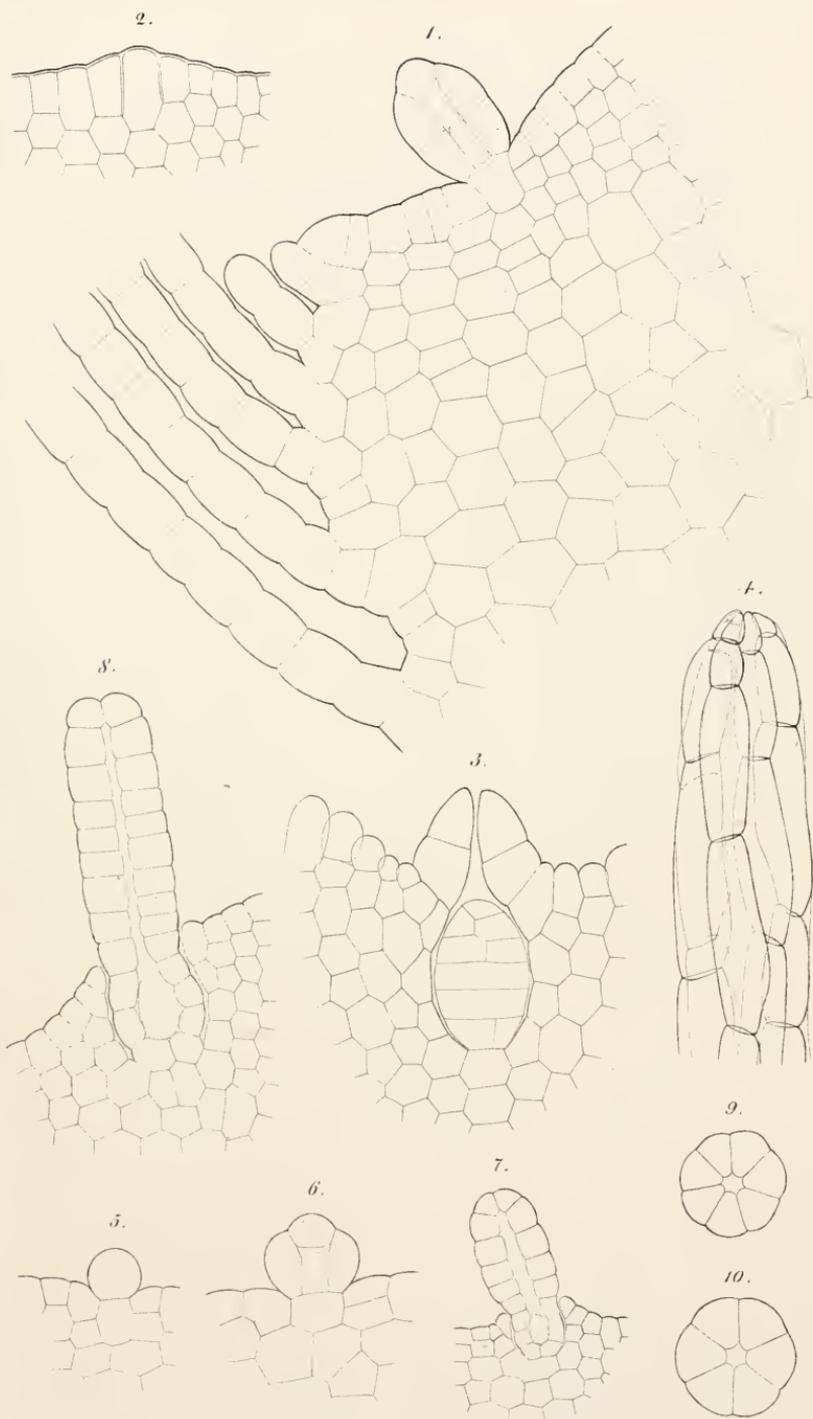
Fig. 4, 5, 6, 7, 8. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstufen des Archegoniums, vom einzelligen Rudiment bis zu seiner Ausbildung in allen Theilen. Alle Figuren sind auf vertikalen Längsschnitten durch die Laubachse gezeichnet und 440 mal vergr.

Fig. 9. Erwachsendes Archegonium auf dem vertikalen Längsschnitt durch einen schwächtigen Laubspross, der ganzen Länge nach im Durchschnitt dargestellt. Die den Archegoniumbauch umgebende Höhlung ist hier grösser, als gewöhnlich; 250 mal vergrößert.

Fig. 10 stellt den oberen Halstheil desselben Archegoniums, körperlich gezeichnet, dar; 250 mal vergr.

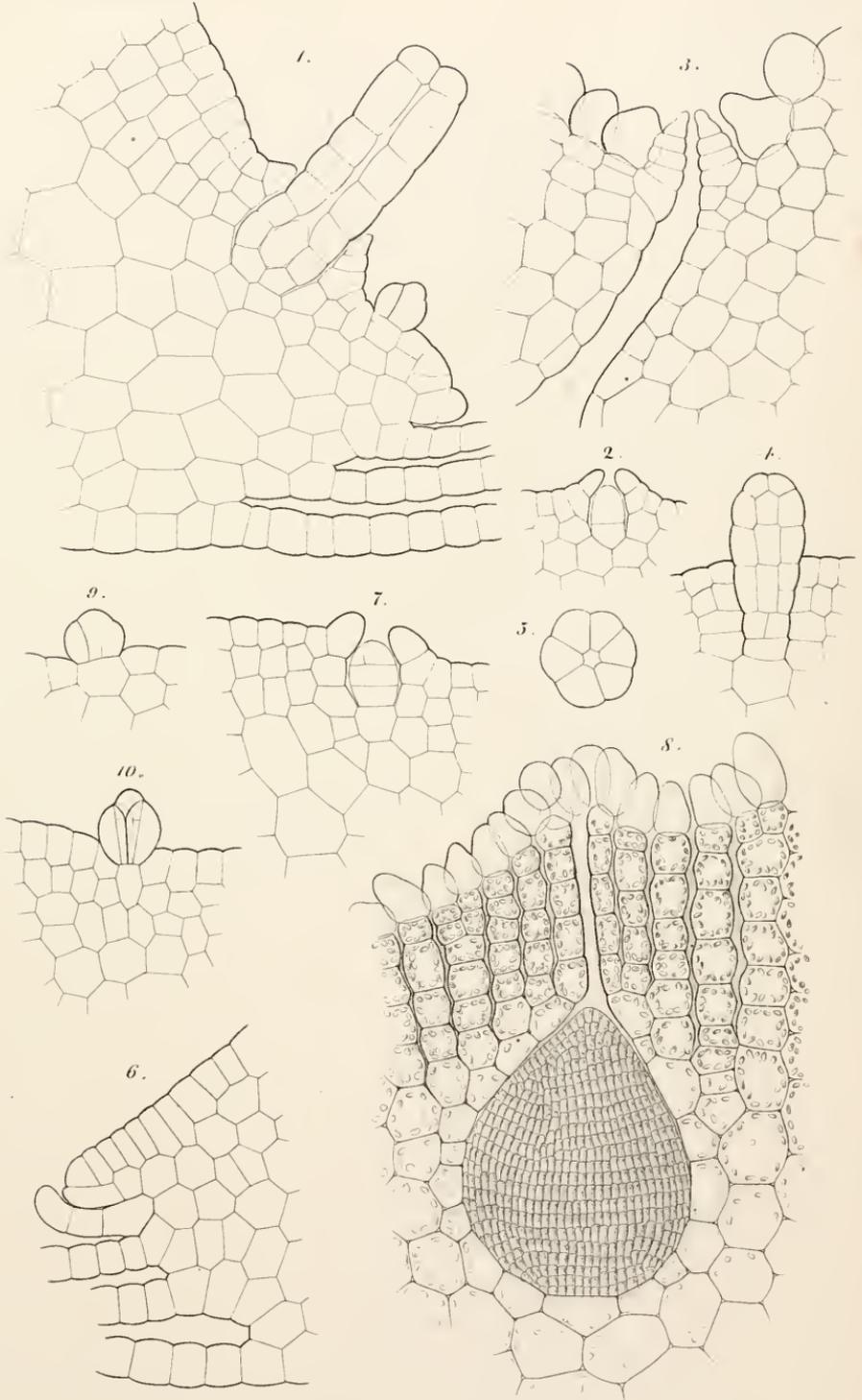
Fig. 11. Der untere Theil eines vollkommen ausgebildeten Archegoniums einer kräftig entwickelten Pflanze. Das wahrscheinlich befruchtete Keimbläschen zeigt einen deutlichen Kern und eine Membran mit doppelten Contouren; 440 mal vergr.

Mit Ausnahme von Taf. XLIV, Fig. 4 und Taf. XLV, Fig. 3 u. 8 sind alle Präparate nach vorhergegangener Behandlung mit Kalilauge und Salzsäure gezeichnet.



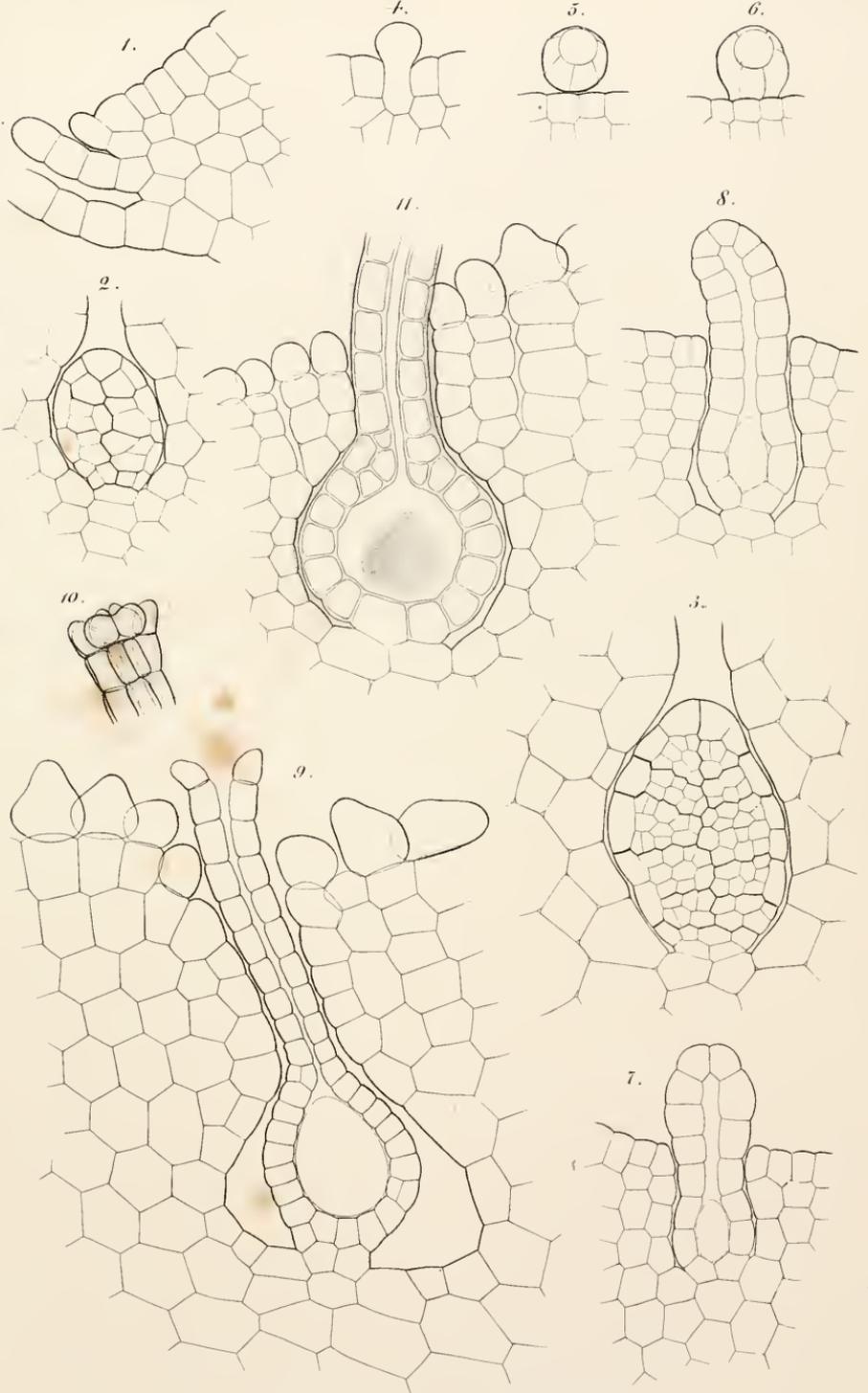
Riccia Bischoffii. Hübn.





*Riccia ciliata* Hoffm. 1-5. *Riccia minima* L. 6-10.





Riccia sorocarpa Bischoff.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1866-1867

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Kny Leopold

Artikel/Article: [Ueber Bau und Entwickelung der Riccien. 364-386](#)