

Die Spaltöffnungen der *Marchantiaceae*

Von Hermann Ziegenspeck

Mit Tafel IV—VI

Sind schon die *Marchantiaceae* in anatomischer Hinsicht merkwürdig, so gilt das besonders von der Gattung *Preissia* (*Chomiocarpon*). Wir wählten diese daher zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung. Den Anlaß dazu gab das reiche Vorkommen von *Preissia commutata* in den Lech-Auen. Die Standorte werden bereits von Holler (1) erwähnt (Lechfeld bei Mering). Seit der Meliorisation der Lech-Auen beim Schießplatze und deren Stellung unter Naturschutz sind sie aus dem Bereiche der meisten Hochwasser gekommen und es macht sich nun eine interessante Siedlungsfolge geltend, die die Möglichkeit zum Ausbreiten und Neubesiedeln mit Arten ermöglicht, die das Überschlämmen weniger ertragen. Zu diesen gehört nun auch *Preissia*, ein verbreiteter, aber nicht häufiger Bewohner von Grabenrändern und Sümpfen, die sich durch hohen Kalkgehalt auszeichnen. Die Aulehme des Leches bestehen aus feinstgemahlenem Kalkgestein.

Der Monograph der Anatomie der Lebermoose, Herzog (2), dem ich eine große Zahl von wertvollem Herbarmaterial für diese Untersuchung verdanke, betont schon in der Einleitung die anregende Vermischung von ursprünglicher Gestaltung mit „Versuchen“ zu höherer Ausbildung.

Wir finden gerade bei *Preissia* echte Fasern von 0,5—0,6 mm Länge und 35 μ Dicke. In der Primärlamelle sind sie deutlich quermicellat. Dagegen die dicke Sekundärlamelle hat ausgesprochene Faserstruktur ohne Streuung der Mizelle. Im Speichergewebe nistet eine Mykorrhiza, die Mittelrippe besitzt ausgesprochene Leitzellen. Von sonstigen Eigentümlichkeiten sei besonders das Schwellgewebe betont. Es erzeugt beim Eintrocknen eine Rinne, in die das Leitgewebe einsinkt. Seine Zellen sind in der Fläche organolängs, im Querschnitte tangential zur Thallusoberfläche mizellat. Hierbei bezeichne ich mit Mizellierung, mizellat usw. das Streichen der Längs-

achse der Mizelle bzw. Makromoleküle der Wandstoffe (8). Das Schwellgewebe nimmt beim Befeuchten wieder zuerst das Wasser auf und dient, wie schon Herzog hervorhebt, als Spanngewebe für das eingelagerte Leitgewebe und den Thallus.

Ist schon dieses Verhalten der Erwähnung wert, so dürften vornehmlich die Atemöffnungen Aufmerksamkeit beanspruchen, zumal gerade bei *Preissia* durch Göbel (3) die Beweglichkeit entdeckt wurde. Wir wollen eine Abbildung derselben hierhersetzen (Abb. 1), zumal die untere Schließzellenschicht, wie sie einer der ältesten Beobachter ohne Klarheit über die Beweglichkeit, Mirbel (4), genannt hat, nicht allgemein bekannt sein dürfte. Die darüber gelagerten Ringe des Kamines sind in diesem Falle nicht sehr kräftig ausgebildet. Da wir in der Beobachtung der sehr schönen Radiomizellierung der Atemöffnungen ein neues Moment in die Behandlung hereingebracht haben, dürfte eine eingehende Bearbeitung dieser Bildungen angebracht sein (11). Das geht zunächst vielleicht noch aus dem Umstande hervor, daß einer der ältesten Beobachter, Voigt (5), die Schließbewegungen in Zweifel zog und den Namen Atemöffnung an Stelle von Spaltöffnung vorschlug, der bis jetzt allgemein gebraucht wird.

Es wäre ein Irrtum, zu glauben, daß man mit einer Abbildung von *Marchantia* oder *Preissia* den Formenreichtum erschöpft hätte, der innerhalb der *Marchantiaceae* gerade im Bau der Atemöffnungen herrscht. Je nachdem der Kamin oder äußere Teil allein vorhanden ist oder noch dazu der Schließring kommt, pflegen wir einfache und tonnenförmige Atemöffnungen zu unterscheiden. Am Thallus finden wir bei den einen Gattungen nur einfache, bei den anderen (*Marchantia*, *Preissia* und *Bucegia*) nur tonnenförmige Atemöffnungen. Jedoch bei den nächsten Verwandten (*Fegatella* und *Lunularia*) wird man auf dem Thallus vergeblich nach tonnenförmigen Gestalten suchen, obwohl man sie mit den obigen Gattungen zur Gruppe der *Compositae* vereinigt.

Die meisten *Marchantiaceae* besitzen besondere Träger der Sexualorgane, die man mit Gametangienträger, Sexualständen und einfach Hüten bezeichnet. Sie sind vom Substrate erhoben und damit hinsichtlich der Verdunstung mehr exponiert, zumal da die Zuleitung von Wasser durch Rinnen und Rhizoidzöpfe nicht immer sehr vollkommen ist. Es kann uns daher nicht verwundern, wenn wir zumeist bei ihnen tonnenförmige Atemöffnungen vorfinden, auch wenn diese

dem Thallus immer fehlen, und noch dazu sehr gut schließfähige und vollkommene. Jedoch gibt es von dieser Regel Ausnahmen (*Stephanoniella*, *Lunularia*, *Cyathodium*, *Exormotheca*, *Peltolepis grandis* und die weiblichen Hüte von *Fimbriaria Boryana*). Wir treffen nur einfache an. Die Atemöffnungen der Stände sind dann aber meist kleiner als am Thallus, was besonders für *Exormotheca* von Göbel (6, S. 753) erwähnt wird. *Lunularia cruciata* ist auf den weiblichen Ständen, *Reboukia hemisphaerica* auf den männlichen ohne Atemöffnungen.

Wir wollen nicht das Fehlen aller Atemöffnungen bei *Mono-selenium tenerum* und einigen *Dumortiera*-Arten verschweigen. Andere Arten von *Dumortiera* legen zwar am Vegetationspunkt solche und Luftkammern an, lassen sie aber frühzeitig verkümmern. Da sie hierin den Keimscheiben auch anderer vollkommene Bildungen führender Arten gleichen, so faßt sie Göbel als neogene Bildungen auf, welche auf dem Jugendzustande zur Sexualreife kommen. Es steht damit im Einklang, daß der Thallus dieser Arten ebenso wie die Keimscheiben anderer Arten mit Wasser leicht benetzbar ist und unter Fehlen einer Kutikula das Wasser unmittelbar mit der Epidermis aufnimmt (Göbel). Die anderen Arten hingegen besitzen eine deutliche Kutikula und sind schwer benetzbar. Wir konnten mit Sudanfärbung deutlich die Kutikula bei *Marchantia*, *Preissia*, *Bucegia*, *Plagiochasma* und anderen Arten nachweisen.

Der Schlüsselpunkt zum Verständnis der Gestaltung und Mannigfaltigkeit der Atemöffnungen der *Marchantiaceae* dürfte wie so oft in dem Studium der Entwicklungsgeschichte liegen. Wir sind hier in der glücklichen Lage, eine Reihe von vorzüglichen Bearbeitungen [Leitgeb, Orth, Göbel und Herzog (7)] zur Verfügung zu haben, so daß wir uns kurz fassen können und nur einige kurze Zusätze hinsichtlich der Mizellierung zu machen brauchen. Die Präparation dieser zarten Gebilde ist nicht immer leicht, weil die jugendlichen Wandungen der Moose im allgemeinen nicht lange eine Aufhellung in Eau de Javelle aushalten. Immerhin kommt man mit Chloralhydrat und vorsichtigem kurzem Einwirken von Eau de Javelle zum Ziele. Mit dem Gipsplättchen und den Nicols erscheint dann immer die eine oder andere Präparatstelle brauchbar. Allerdings kann man nicht gerade leicht Demonstrationsobjekte und gute Dauerpräparate bekommen. Immerhin ist die Radiomizellierung der jugendlichen Atemöffnungen und die Mizellierung der Epidermis viel stärker wie die anderer, jugendlicher, leichter zerstörbarer Gewebe und kommt

dann auch in dickeren Schnitten vielleicht nach Quetschen zum Vorschein. Die Mikrotomtechnik liefert durch die Verzerrung und die Schwierigkeit der Aufhellung auch keine besseren Präparate.

Es liegen zwei Arten der Kammerbildung vor: Erstens die von innen heraus. Die Luftkammer bildet sich am Grunde der Epidermiszelle. Sie eignet *Marchantia*, meistens auch *Preissia* und vielleicht auch *Bucegia*. Zweitens die von außen nach innen gehende. Sie eignet, soweit bekannt, den anderen Gattungen.

Exogene Kammrentstehung

Wie im Bild o der Fig. 2 wiedergegeben, entwickelt die Scheitelkante keine eigentliche Epidermis, sondern sie gibt nicht leicht als antiklinal kenntlich nach oben und unten Sektoren ab. Sehr bald werden die Zellen periklinal oder tangential zur Oberfläche mizellat. Es gilt dabei die Regel, daß die Zellkernspindel sich senkrecht zur Streckung der Zelle und parallel zur Mizellierung einstellt. Die sich antiklinal streckenden Zellen teilen nach innen das spätere Füllgewebe ab, während die äußere Zelle zur späteren Epidermis wird, man könnte dabei von einem „Dermatogen“ reden. Während nun die inneren Zellen die quere Mizellierung beibehalten, also organoquer bleiben, stellen sich die Mizelle des Dermatogens antiklinal ein. Es erfolgt nun Zellteilung und Streckung im Sinne des Umfanges.

Innen entstehen zunächst kleine Interzellularräume. Da gleichzeitig auch die hypodermalen Zellen antiklinale Mizellierung annehmen, so erfolgt flächige Neuzellbildung und Zellstreckung. Es erscheint ein Kammerboden und eine Kammerdecke. Von der Fläche betrachtet sind die Decke und der Kammerboden zunächst perizellulär mizelliert, was eine flächige Ausbreitung der Luftkammern bedingt. Später aber erscheint eine organoquere Lagerung, was eine Streckung der Kammern in die Länge hervorruft. Zumeist jedoch bleiben die Mizellierungen etwas verschwommen.

In der Mitte der Kammer zeichnen sich frühzeitig meist vier, seltener (*Preissia* häufiger) drei Zellen ab. Auf dem Querschnitte sind diese Zellen tangential zur Oberfläche mizellat, die Zellen strecken sich radial (Bild o). Es erscheint die erste tangentiale Wand (Bild a). Ein Kanal zwischen zwei Viererringen ist noch nicht vorhanden. Die Zellen sind lückenlos aneinander gepreßt. Innen und außen werden durch schiefe Wände Zellen abgegliedert. Die Mizellierung wird nun keilig (Bild b und b').

Gleichzeitig mit dieser Wandlung des Querschnittsbildes erscheint auf der Flächenwand die Ausbildung einer immer deutlicher werdenden Radiomizellierung. Da zunächst die Zellen noch zusammenhängen, muß das zu einer Vergrößerung der Flächen in Annäherung zum Kreise führen. Die keilige Anordnung muß aber außen eine dichtere Erzeugung von Mizellen bringen. Das muß bei innerem Zusammenhalt auch ein Flächenwachstum am Rande in Richtung der Mizelle, also perimizellat, hervorrufen.

Nicht immer bleiben die vier Stockwerke allein, es kann noch die Zahl der Ringe durch Teilungen vermehrt werden. Im Inneren der Anlage lösen sich nun die Zellen voneinander. Das muß bei der Radiomizellierung der Oberflächenwand zu einer Ausweitung des Ringes führen. Die Zellen ergeben einen weiteren Ring. Es setzen auch Zellteilungen in den mittleren, auch äußeren Ringen ein, so daß diese aus je 3—8 Zellen gebildet sein können. Der Spalt setzt sich nun bei *Marchantia* nach innen weiter fort (Bild c), aber es kann auch außen (*Preissia*) zuerst die Öffnung erfolgen. Endlich ist der Kanal auch auf der anderen Seite geöffnet (Bild d). Der Mittelteil weitet sich am meisten, dann der obere Ausgang. Es bilden sich schmale Zellen. Diese legen häufig noch mehr oder minder deutliche tangentiale Mizellen an. Man kann aber oft im Kamine keine deutliche Mizellierung mehr erkennen.

An der untersten Zellage ist die Ausweitung meist am geringsten. Dafür wachsen die Zellen mehr zu Keilen aus. Die Radiomizellierung bleibt hier immer nicht nur erhalten, ja sie wird stärker kenntlich und erzeugt dann die farbenprächtigen Bilder beim Betrachten mit dem Gipsplättchen Rot I. Ordnung. In manchen Fällen kann sich die Innenwand zum Spalte noch papillenartig vorwölben. Sie ist dann sogar am Rande tangential zum Verlauf der Zellwand mizellat, wir nennen das perimarginal.

In einer Reihe von Arbeiten habe ich die verschiedene Dehnbarkeit der Zustände der Zellwände dargetan (9). Dabei gilt die Beobachtung, daß die kürzeren Mizelle und Makromoleküle die leichter dehnbaren und überdehnbaren Wände kennzeichnen (Amyloide und manche Collosen). Sie nehmen Jod unmittelbar (Amyloid) oder nach leichter Einwirkung von Salzsäure (Collose) unter Bläuung auf. Die langen Moleküle und Mizelle (andere Collosen und Zellulosen) zeigen die schwerere Dehnbarkeit und schwache Überdehnbarkeit. Die Jodbläuung erfolgt erst nach langer Einwirkung von starker Salzsäure

oder erst nach Chlorzinklösungen. Noch geringere elastische und kaum plastische Dehnbarkeit kennzeichnet verholzte Wandungen, deren Mizelle und Makromoleküle durch Brücken mehr oder minder starr verknüpft sind.

Ferner ist die Richtung der Dehnbarkeit durch den Verlauf der Mizelle gegeben. Nach dem Gegenmizelldehnungssatz ist senkrecht zum Mizellverlauf, also antimizellar, die Dehnbarkeit und Überdehnbarkeit am größten. Je kürzer die Mizelle und Makromoleküle sind, desto mehr macht sich daneben noch eine Verschiebung entlang den Mizellen geltend. Die paramizellare Ausweitung gelingt nebenbei bei amyloiden Membranen noch leichter als bei der Zellulose. Doch ist deren Betrag immer bedeutend geringer als die antimizellare Dehnung. Es sei auf die Arbeiten (9) hingewiesen.

Betrachten wir nun Keimpflanzen von Arten mit tonnenförmigen Atemöffnungen, so entbehren die jungen Stücke solche. Die Anlage der unvollkommenen Öffnungen erfolgt jedoch ebenso endogen wie bei den alten Stücken (Orth 7d). Infolge Hemmung kommen sie nicht zu normaler Entfaltung. Göbel legt aber auf die offene und geschlossene Entstehung keinen allzu großen Wert. Man kann versucht sein, das ganze als eine Art trichothallischen Bau aufzufassen, der ja auch bei den einen Arten zu einer frühzeitigen Auflockerung zu Fädenbelagen führt, während bei anderen feste Thalli gebildet werden. Die Organisation der Keimscheiben erinnert stark an die Grünalgen, die ja die Vorfahren der Lebermoose anzestraler Gestaltung sind und die *Marchantiaceae* sind als anzestraler Ast derselben eben noch stärker an die Algen angenähert. In diesem Zusammenhange möchten wir noch die Angabe von Leitgeb (7) betonen, daß man bei *Preissia* beide Arten von Entstehung der Luftkammern vorfinden kann. Das bezeugt, daß der Unterschied nicht so grundlegend ist.

Die exogene Entstehung der einfachen Atemkammern hat Leitgeb beobachtet und beschrieben. In neuerer Zeit hat Orth und sein Lehrer Göbel gezeigt, daß es wirklich ein Zertrennen der Wände durch Auflösen der Mittellamelle, nicht ein Emporwachsen der Zellen nach Leitgeb ist, das die exogene Entstehung einleitet. Auch hier mögen Zeichnungen nach beiden Autoren unter Einzeichnen der Mizellierung das geschriebene Wort ergänzen (Fig. 3).

An der Scheitelkante, die wir unter anderem bei *Fimbriaria Lindenbergiana* studierten, finden wir antiklinal mizellate Scheitel-

zellen, welche nach oben und unten Segmente zunächst gleichen Mizellverlaufes abgeben (Bild 0). Wir verdanken das reiche Material für unsere Untersuchung Herrn Dr. Gaukler, Erlangen. Binnen kurzem stellt sich eine periklinale Mizellierung der Segmente und ein Strecken derselben senkrecht zur Oberfläche ein. Daß, wie oben bei *Marchantia* und *Preissia* geschildert, bald die Aufteilung in Binnenkörper und „Dermatogen“ erfolgt durch Einziehen einer periklinalen Wand im Sinne des Mizellverlaufes, möge nicht besonders hervorgehoben werden. Nach der Erzeugung einer Anzahl von Zellen unter erneuter antiklinaler Mizellierung des „Dermatogens“ vergrößert sich der Binnenkörper und nun zerfällt die Haut durch Lösen der Mittellamelle von außen nach innen fortschreitend (Bild 2). Diese Spaltung setzt sich nach innen bis zum Ansatz der Dermatogenzellen durch (Bilder 3—4). Die hypodermalen Zellen, die späteren Grundwände der Kammern, werden ebenfalls antiklinal mizellat und es setzen Zellteilungen im gleichen Sinne ein. Die Kammerböden eilen förmlich den Decken in der Entwicklung voraus (Bild 5). Es setzen nun unter etwas keiliger Mizellierung die ersten schiefen Wände ein und gliedern die Zellen der Kammerdecke ab. Durch eine periklinale Wand wird die seitliche Kammerwand von der Epidermis abgetrennt. Die Kammerdecken bleiben aber immer offen. Um die Öffnung sind die Grenzzellen angeordnet. Diese sind zumeist zu vier in einen Ring angeordnet (Bild 14). Durch radiale Wände entstehen 5—7, ja 8 Zellen im Ringe (Bild 15). Bis hierher ist die Mizellierung ausgesprochen radial zum Spalte. Die vergrößerten Zellen werden nun meist tangential zum Spalte mizellat. Neue Wände lagern sich in diesem Sinne ein und es kann die Zahl der Ringe um den Spalt von einem bis auf viel vermehrt werden. Die vom Spalte entfernten Zellen bleiben noch eine Zeitlang radial mizelliert, aber es können auch perizelluläre oder andere Anordnungen auftreten und die anders gerichteten Teilungen bauen die Kammerdecke auf. Die scharf geordneten Ringzellen liegen zunächst in der Ebene des Thallus. Die tangentielle Zellerzeugung bringt jedoch ein Emporheben des Kamines mit sich, es entsteht eine Art Kuppel (Bild 14—16). Die letzten Zellen des Ringes bleiben sehr häufig radiomizellat, sie geben an Ständen den Übergang zu den Zellen des Schließringes. Die innersten Zellen werden sehr klein und schmal und tragen oft einen schmalen Saum. Oft sind sie so flach, daß sie den noch dazu einreißenden Saum bilden. Die Mizellierung des Kamines ist oft sehr undeutlich und die Doppel-

brechung so mangelhaft, daß man kaum eine Mizellierung feststellen kann. Diese Schilderung entspricht etwa dem Thallus von *Fegatella* oder *Reboulia*. Es ist nun sehr interessant, daß die Außenkammine der tonnenförmigen Atemöffnungen oft die gleiche Art der Entstehung und Formung aufweisen.

Bei Ständen nun erfolgen auch Teilungen nach innen (Bild 9 bis 11). Die Zellen bleiben radiomizellat von oben gesehen und periklinal von der Seite im Querschnitte betrachtet. Die Bilder 12 und 13 gleichen so sehr den Schließzellen endogener Entstehung, daß man gerne mit Göbel (6) den scharfen Unterschied von exogener und endogener Entfaltung ablehnt.

Nicht immer erfolgen nun so viele tangentielle Teilungen des Kamines. Es kann nur ein Zellring entstehen, z. B. *Clevea*, *Plagioglasma*-Arten, *Sauteria*. Andere Arten von *Fimbriaria* und *Grimaldia* haben zwei bis drei Zellringe, während *Fimbriaria macropoda* sechs Zellringe besitzt. Für *Fimbriaria Blumeana* schildert die Entstehung so weniger Ringe Peissel (10): „Während die Kammern sich immer mehr weiten, bleibt also die Öffnung so eng wie am Anfang. Es bildet sich über den einzelnen Kammern auf diese Weise eine dreischichtige Zellecke aus. Ein sogenannter Schornstein wird bei *Fimbriaria Blumeana* nicht ausgebildet. Die Zellecke ist einfach perforiert.“ Bei anderen Arten fanden wir in dem ersten Ringe deutliche Radiomizellierung.

Zusammenfassend kann man also die Radiomizellierung als eine Vorbedingung für die Entfaltung der Atemöffnungen auffassen. Wir haben das schon (11) früher ausgeführt. Die Radiomizellierung ist eine Vorbedingung für die Entstehung des zentralen Spaltes der Atemöffnungen der *Marchantiaceae* wie der Spaltöffnungen der höheren Pflanzen. Besonders gut kann man das bei Monokotylen studieren, weil infolge des interkalaren Wachstums der Blätter alle Stadien leicht gefunden werden. Ein sehr leicht zu beschaffendes Objekt ist z. B. *Allium Cepa* (Fig. 4). In Bild a ist die erste Anlage der späteren Spaltöffnungen abgebildet. Es gliedern sich Kurzzellen ab. Diese sind noch ebenso wie die sich extrem streckenden Langzellen der Epidermis quermizellat. Es liegt das in ihrer Entstehung und dem Einsetze der Kernspindel und Streckung vor der Abgliederung begründet. Sie bleiben nun zurück, während sich die Langzellen stark im Sinne gegen die Mizellierung strecken, sie werden an den Enden überwallt, weil sie sich unten mehr dehnen als oben. Es erfolgt

nunmehr ein neuer Umschlag der folgenden Mizellen. Sie stellen sich längs. Die Kurzzelle weitet sich, die Kernspindel stellt sich längs und erzeugt eine Längswand im Sinne der Spindelstellung und Mizellierung. Bevor nunmehr die Spalte aufgeht, werden die Schließzellen radiomizellat. Es erfolgt die Abrundung des Zellpaares und die schon oben erwähnte Ausweitung der Zellen in paramizellarer Richtung. Mit dem Lösen der Mittellamelle geht die Spalte auf. Der Vorgang ist also bei den Schließzellen der höheren Pflanzen völlig analog. Er ist in beiden Fällen eine Auswirkung des Gegenmizelldehnungssatzes.

Die Entfaltung erfolgt auf dem Zustande des Amyloides oder einer kurz Mizelligen Kollose. Sie ist ein irreversibler Vorgang, weil eine leichte Überdehnung gegeben ist. Ist aber die Wandung vorher auf dem Zustande der Zellulose oder länger Mizelliger Kollose befindlich, so erzeugt die Turgordehnung unter Auflösen der Interzellularsubstanz wohl auch ein Aufgehen der Spalte, aber die Dehnung ist elastisch, der Vorgang ist reversibel. Nach Turgorschwund schließt sich der Spalt.

Das gilt nun für die Spaltöffnung der höheren Pflanze und wir erwarten das daher auch bei den radiomizellaten Schließzellen der *Marchantiaceae*.

Öffnungs- und Schließvorgang der Atemöffnungen.

Beweglichkeit bei *Marchantiaceae*

Mirbels (4) Namengebung anneau obturateur läßt den Schluß zu, daß er die Bedeutung als Schließring wirklich gekannt hat, jedoch von einem Beobachten kann keine Rede sein. Das wird denn nun auch 1879 von Voigt (5) in Abrede gestellt und um Verwechslungen vorzubeugen, anstatt von Spaltöffnung der Name Atemöffnung vorgeschlagen. Drei Jahre später (1882) äußerte sich Göbel (3) in seiner grundlegenden Moosbearbeitung: „Nach dem, was ich bei *Preissia*, wo der unterste Ring aus vier Zellen besteht, gesehen habe, glaube ich annehmen zu dürfen, daß demselben die Fähigkeit zukommt, die Atemöffnung unten zu schließen, daß dieselben also wirklich als Schließzellen funktionieren.“ Ohne diese Stelle bei Göbel zu kennen, hat in einer Arbeit im Stahl'schen Institute Kämmerling (12) zum mindesten die Erscheinung aus der Nichtbeachtung hervorgezogen, wenn nicht gar erst durch Beobachtung gestützt neu entdeckt. Der

Grund für das Übersehen dürfte nach ihm in dem Umstande liegen, daß die meisten Botaniker nur *Marchantia polymorpha*, *Fegatella conica* und *Lunularia cruciata* kennen und nur die Thalli beobachtet haben, nicht die Stände. Die Bewegungsfähigkeit der einfachen Atemöffnungen der beiden letzteren Arten ist nur sehr gering oder fehlt fast, die tonnenförmigen Atemöffnungen des Thallus von *Marchantia polymorpha* zeigen nur eine sehr beschränkte Verengung, geschweige denn einen Verschuß.

Das beste Objekt in unserer Flora, *Preissia commutata*, hatte K. nicht lebend zur Verfügung, sondern nur als Alkoholmaterial. Sein Hauptobjekt war *Fimbriaria Stahliana*, das sehr gut den Schließvorgang in den weiblichen Hüten sehen läßt. Das führte er mit Recht auf den „nötigen“ Verdunstungsschutz zurück, weil die erhabenen Stände schlechter mit Wasser versehen sind als der Thallus. „Ist Verschußfähigkeit überhaupt vorhanden, so hat sie ihren Sitz im untersten Ringe.“ Die Bewegung kann am besten an Flächenschnitten beobachtet werden, wenn sie mit der Unterseite nach oben gelegt sind. Beim Liegen in Wasser sind die Spalten offen. Zugabe von 6% Kaliumnitratlösung erzielt schon vor der eigentlichen Plasmolyse Verschuß. Die dicken Querschnitte lassen die Beobachtung von der Seite gut zu. Nicht beobachtet hat er die Bewegung infolge von Reiz. Trockenes und Alkoholmaterial zeigt immer geschlossene Spalten. Sehr rasch wirkende Fixantia, wie absoluter Alkohol vornehmlich nach Kochen oder Carnoysches Gemisch, ermöglichen wie bei den Spaltöffnungen der höheren Pflanzen eine Fixation der offenen Organe. Sie härten die Membran so schnell, daß sie sich nicht mehr elastisch zusammenzieht.

Wie bei den Spaltöffnungen (11) ist die Unabhängigkeit vom anderen Gewebe beim Schließringe sehr wichtig. Er hängt \pm frei in die Atemhöhle hinein. „Es ist klar, daß ein solcher Ring als Ganzes betrachtet bei steigendem Turgor in allen Zellen sich durch das Auftreten von Spannungen in tangentialer Richtung erweitern wird.“ Nach Sinken erfolgt umgekehrt ein Verschuß. „Die Verengung kann in vielen Fällen sehr weit gehen bis zum völligen Verschuß.“ Seine gute Abbildung geben wir wieder (Fig. 6) und ergänzen wir durch die von uns beobachtete Mizellierung.

Von Einzelheiten seien noch nachfolgende ausgeführt.

Den besten völligen Verschuß erzielte er bei *Plagiochasma Aitonia*. Die ziemlich enge Außenöffnung ragt kaum über den Thallus

empor. Der rinnenlose Stiel der Hüte besitzt ein inneres Wasserleitgewebe und im Hute ist ein Wassergewebe vorhanden. Enge Öffnungen weist *Preissia* auf. Mit ihnen kann die Verdunstung so gut herabgesetzt werden, daß die zwei mächtigen „Bündel“ des Infloreszenzstieles genügen, um das nötige Wasser herbeizuschaffen.

Bei *Marchantia polymorpha* besteht ein großer Unterschied zwischen Thallus und Hut. Weite Öffnungen mit sehr geringer Verengung zeichnen das Lager aus, enge besser schließbare den weiblichen Stand, der noch dazu mit zwei an Rhizoiden reichen Rinnen im Stiele versehen ist.

Während die weiblichen Stände von *Fimbriaria Stahlianiana* zumeist eine starke Verengung, seltener einen völligen Verschuß der tonnenförmigen Öffnungen zeigen, führt das Lager nur einfache, schlechter reagierende Gebilde.

Starke Differenzen bestehen bei *Fegatella conica*. Der Thallus hat sehr weite hervorragende, einfache Öffnungen, die bei Plasmolyse sich wohl etwas durch die rückwärtigen Zellen am Grunde des Kamines verkleinern lassen. Die Hüte von derselben Pflanze haben im Stiele nur eine Rinne mit spärlichen Rhizoiden. „Ihre kanalförmigen Atemöffnungen ragen beinahe nicht vor. Die äußere Mündung ist sehr eng, der Kanal ist lang und die innere Öffnung kann absoluten Verschuß zeigen.“

Durch die Arbeiten von Strugger (13) ist es bekannter geworden, daß die Schließzellen der höheren Pflanzen Orte besonders großer Transpiration sind. Auch die Versuche von Rudolf (14), die ich habe entstehen sehen, ergaben ganz ähnliches. Es ist nun sehr interessant, bei Kamerling die Angabe zu finden, daß auch bei den Thalli von *Marchantia* und noch besser bei den Fruchtkörpern dieser und von *Fimbriaria Stahlianiana* Blutlaugensalz und Thalliumsulfat sich zuerst und stärker in dem Schließringe anhäufen. Es sei betont, daß Blutlaugensalz in den Zellwänden nicht im Protoplasten wandert. Auch in dieser Hinsicht besteht also völlige Gleichheit.

Über die Beweglichkeit der großen einfachen Kamine haben wir schon oben berichtet. Es gibt nun eine sehr große Zahl von *Marchantiaceae*, welche sehr viele, aber kleine einfache Atemöffnungen besitzen. Bei dem Formenkreis der *Astroporae* (*Clevea*, *Santeria*, *Peltolepsis*) und *Oxymitra* fand er eine wenn auch geringe Beweglichkeit der merkwürdigen, durch eine sternförmige Verdickung häufig [nicht immer Bergdolt (15)] ausgezeichneten Öffnungen. „Diese

bogenförmige, verdickte Membranpartie ist vermutlich bei Verschlussstellung im Gleichgewicht und wird also bei hohem Turgor einigermaßen gestreckt.“ Sinken des Turgors ruft Verengung herbei.

Es ist historisch ganz merkwürdig, daß Pfeffer (16) in seiner Pflanzenphysiologie noch im gleichen Jahre gerade die Atemöffnungen der *Marchantiaceae* als nicht verschlußfähig aufführt.

Haberlandt (17) bemerkt in seiner 4. Auflage 1904 bei der Behandlung der Atemöffnungen der *Marchantiaceae*, „daß eine Erschwerung des Gasdurchtrittes, also eine Herabsetzung der Transpiration erreicht werden soll.“

Porsch [1905 (18)] betont die geringe Leistungsfähigkeit. Obwohl doch *Plagiochasma* einen Höhepunkt der Entwicklung darstelle, so ist doch das Ausbleiben der zweizelligen Stomata zu betonen. Der Apparat ist nach ihm bei den *Marchantiaceae* eine Ersatzbildung, die trotz geringer Leistungsfähigkeit große Komplikation besitzt.

Auch Göbel kommt erneut auf diesen Punkt in seiner Organographie (6) zurück. Wenn auch nicht immer ein voller Verschluss eintrete, so sei ohne Zweifel schon eine Verengung von Bedeutung für die Regulierung der Transpiration. Er weist auf die Enge bei *Preissia* gegenüber *Marchantia polymorpha* hin. Noch enger ist aber die Atemöffnung auf dem Hute von *Marchantia paleacea*.

In seiner Arbeit über *Fimbriaria Blumeana* unter der Ägide von Claussen betont Peissel (10) die Beweglichkeit der einfachen Atemöffnungen auf dem Thallus: „Die kleinen flachkonvexen Warzen des Thallus bestehen aus aufgewölbten Zellen in der unmittelbaren Umgebung der Luftkammeröffnungen. Die beiden innersten Kreise von je 6—7 Zellen sind zu Form- und Lageänderungen fähig, wodurch Verengung und Erweiterung der Lufthöhlenöffnung zustande kommt.“

Sehr viel wird auf die Bewegungsfähigkeit der Atemöffnungen in der Anatomie der Lebermoose von Herzog (2) eingegangen. Bei den einfachen Atemöffnungen ist nach ihm die Verengung oder der Verschluss meist unmöglich, da die Randzellen häufig tot sind. Damit leugnet er nicht die Beweglichkeit an sich.

Bei den tonnenförmigen Bildungen tauchen die unterhalb der Vorhöfe der Luftkammern gelegenen, großen und langen Ringe des Ansatzes in das Assimilationsgewebe ein. Derselbe ist lebend und turgorfähig und somit eine Schließzellenschicht. „Das kann die Weite regulieren, ja sogar völligen Verschluss hervorrufen.“

Eine ganze Reihe von Beobachtungen über die Verschlüßfähigkeit finden sich in der sehr gründlichen Arbeit von Orth (7d). Für die *Marchantia*-Arten scheint bei manchen Formen, ähnlich wie es Göbel angegeben hat, eine Verschlüßfähigkeit möglich zu sein, indem bei starker Transpiration (!) die untersten Kanalzellen durch Verringerung des Turgors zusammenschließen.

Über den Mechanismus der Bewegung konnten wir nichts finden. Durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Dozent Dr. Gaucker, Erlangen, war ich in die Lage versetzt, frische Pflanzen zu erhalten von *Fimbriaria Lindenbergiana* Corda.

Zunächst arbeitete ich nach den Angaben von Kamerling (12) mit tonnenförmigen Atemöffnungen des weiblichen Standes. Die Flächenschnitte legte ich mit der Unterseite nach oben. Zur besseren Sicht empfiehlt sich die Luft durch Ansaugen zu entfernen. Wie in der Figur 6 zu sehen, hebt sich der Schließring deutlich in der Luftkammer frei beweglich ab. Sein Ring aus 6—8 Zellen ist ausgedehnt, wenn die Zellen im Wasser ihre Saugkraft voll gesättigt haben. Die Außenwände sind etwas derber als die zarteren spaltbegrenzenden Wände. Die Radialwände sind gleichfalls derber. Die Außenwände der Ringzellen bilden fast einen glatten Kreis. Die Innenwände sind etwas geschweift. Der Spalt ist weit offen. Zugabe von verdünntem Glycerin entnimmt den turgeszenten Zellen Flüssigkeit und nun sieht man deutlich den Kreis der Außenwände kleiner werden. Die Umrisse verkürzen sich etwa um 30%, zugleich beulen sie sich etwas bogig nach außen. Die Radialwände bleiben gleich, aber die ganzen Zellen rutschen förmlich auf den Spalt zu, die freie Beweglichkeit ist, wie oben erwähnt, sehr wichtig. Die Innenwände ziehen sich ebenfalls etwas zusammen, bald jedoch wölben sie sich stark vor und verschließen den Spalt mehr oder minder völlig. Rückgeben in Wasser erzielt wieder Öffnen. Glycerin nochmaligen Schluß.

Wenn man mit Alkohol die Zellen tötet, dann erzielt so dünnes Glycerin keinen Verschlüß mehr, wohl aber starkes Glycerin. Es scheint also die Wandung durch Quellen und Schrumpfen mit stark wasserentziehenden Mitteln dasselbe erzielen zu können. Wenn man lange in kochendem Glycerin aufgehellte Stücke untersucht, dann gehen sie wieder auf, weil nun das Glycerin in die quellende Wand eintritt. Das ist ja auch sonst bei quellbaren Mechanismen von uns beobachtet worden (27).

Wir machen da auf die Parallelität mit den Stomata der höheren Pflanzen aufmerksam. Auch bei ihnen kann man durch raschen extremen Wasserentzug Schrumpfbewegungen im Sinne der Spaltöffnungsbewegung erzielen. Die Quellungs- und Schrumpfbewegungen der toten Membran ist in beiden Fällen imstande, dieselbe Form anzunehmen wie der Turgeszenz- und Lumenbewegungsvorgang der lebenden Objekte bei schwächerem Wasserentzug. Wie bei allen solchen Vorgängen weisen wir auch hier auf die richtende Wirkung der Mizellierung hin. Gegenmizelldehnung und Längsmizellstarre sind eben genau so durch den Mizellverlauf bedingt wie die Quell- und Schrumpfvorgänge der Mizellarkohäsionsmechanismen (28).

Bereits bei der Zellentfaltung haben wir auf die Radiomizellierung des Schließringes hingewiesen. Diese ist nun auch bei *Fimbriaria* bei tonnenförmigen Atemöffnungen sehr deutlich zu sehen. Man kann hier leicht mit dem Gipsblättchen und gekreuzten Nicols arbeiten. Ein Aufhellen ist nicht einmal nötig, aber zum Erzielen schöner Präparate sehr zweckdienlich. Die Wände sind beim Betrachten von Thallusquerschnitten auf der Fläche des Spaltes ausgesprochen antiklinal-mizellat. Einem antiklinalen Verkürzen leisten sie Widerstand. Die Radialwände im Sinne der Betrachtung des Flächenschnittes sind auf der Fläche periklinal zum Thallus mizellat. Auch das bedingt eine Starre im Sinne der Bewegung der ganzen Zellen.

Die Radiomizellierung ist also erst imstande, die Bewegung zu erklären. Sie ist hier allein richtend für den sonst diffusen Vorgang der Turgeszenzdehnung. Verdickungen wie bei den meisten Stomata fehlen. Wir betonen, daß außer den Schließzellen auch noch der nächsthöhere Ring, ja selbst die großen Zellen des Kamines in gleichem Sinne radiomizellat erscheinen. Der ganze Apparat macht somit die Bewegung mit. Der Kamin leistet keinen Widerstand. Nur die kleinen schief abgesetzten Zellen um den Spalt des Kamines sind tangentialmizellat im Sinne des Spaltumfanges. Auf dem Querschnitt sind aber die Grundzellen des Kamines, die an die Epidermis der Luftkammerdecke ansetzen, wie diese selbst antiklinal zum Thallus mizellat. Daß die Mizellierung bei *F. Stahliana* gleich ist, betonen wir (6). Betrachten wir daher den Kamin allein beim Eintrocknen mit der Oberflächenbeleuchtung durch den Ultrapak, so sehen wir nur eine geringfügige Bewegung beim Eintrocknen; auch beim Plasmolyseversuch ist das der Fall. Es werden die Spaltbegrenzer etwas nach oben gehoben. Diese wirken also etwa wie die Außenhörner

der Stomata. Am Thallus kommen nun eigentlich nur Kamine vor, höchstens ein Ansatz zum Schließring ist vorhanden, wir haben auch hier nur eine geringfügige Schließbewegung im Sinne von Kamerling.

Bewegungsversuche unternahm ich weiterhin mit den etwas größeren, aber einfachen Atemöffnungen vom breiten Thallus einer *Plagiochasma*, die mir in dankenswerter Weise die Direktion des Botanischen Gartens München überlassen hatte. Sowohl beim Anrocknen unter der Beobachtung mit dem Ultrapak wie nach der Glycerinmethode beobachtete ich ein tangenciales Verkürzen der ganzen Epidermis, ohne daß eine besondere Richtung mir aufgefallen wäre. Unter Emporheben der feinen Mündung verengten sich die Atemöffnungen.

Am Flächenschnitt (Fig. 7, Bild 10) ist deutlich eine Radiomizellierung der Zellen des Außenringes zu sehen (Zellen 1). Die Querschnitte (Bild 2) ermöglichen das Erkennen einer antiklinalen Mizellierung bei allen Zellen des Apparates wie der Epidermis. Die Spaltbegrenzer, wie wir kurz den Ring kleiner Zellen nennen wollen (Zellen 2 und 3), haben ausnehmend dünne Wände, so daß kaum ihre Mizellierung als spalttangential erkannt werden kann. Dagegen sind die spaltradialen Zellwände etwas derber. Außerhalb der Atemöffnungen sind alle Epidermiszellen von der Fläche betrachtet kollenchymartig verdickt.

Wir möchten bei solchen Fällen schwacher Bewegung der Atemöffnungen deren Bedeutung weniger in einem Spaltenschluß zur Herabsetzung der Transpiration sehen, als vielmehr in einem Schutz gegen das Zusammenpressen.

Dieselbe Bedeutung hat die geringe Änderung der sehr weiten einfachen Atemöffnungen von *Fegatella* (Fig. 1) und *Lunularia*, die wir nach Kamerling wiederholten. Die mehreren Reihen der Spaltbegrenzer sind entweder undeutlich oder spalttangential mizellat. Es werden diese passiv verbogen. Die Außenzellen dagegen verkürzen sich spalttangential. Bei ihnen ist die Radiomizellierung \pm zu erkennen.

Ähnlich reagieren die tonnenförmigen Atemöffnungen des Thallus von *Marchantia polymorpha*, deren Schließzellen nur schwach mehr papillenartig vorgewölbt sind. Immerhin ist die Verengung etwas größer und die tonnenförmigen Schließzellenringe haben eine ausgesprochene Radiomizellierung. Hingegen erkannten wir am weiblichen Stande gute Schließringe, die mehr oder minder zum Schlusse

befähigt waren (Fig. 5). Es wiederholt sich prinzipiell dasselbe wie bei den Ständen von *Fegatella*. Während der Thallus einfache oder schlecht schließende tonnenförmige Atemöffnungen hat, besitzen die Stände \pm kräftig reagierende Atemöffnungen oder es fehlen diese auf den Ständen ganz (*Lunularia*).

Sehr bedeutungsvoll sind fraglos die tonnenförmigen Atemöffnungen von *Preissia* und *Bucegia*, von denen uns *Preissia commutata* in reichem Vorkommen zur Verfügung stand. Die Öffnung des Kamines ist ziemlich weit. Die innerste Schicht ist vielleicht auch hier tangentialmizellat. Die nächsten Ringe weisen eine deutliche Radiomizellierung auf. Am sich schon etwas verengenden nächstunteren Ringe und noch mehr im eigentlichen Schließring ist dagegen diese von überzeugender Deutlichkeit. Die Zellen des Schließringes ragen papillenartig gegen die Spaltmitte vor. Ihre Enden sind schwach perimarginal (also dem Rande entlang) mizellat. Zumeist sind es vier Zellen, die den Ring zusammensetzen, häufig fanden wir bei *Preissia* und *Bucegia* (Fig. 5) drei Zellen. Gelegentlich erhöht sich die Zahl auf 5—6. Bei *Bucegia* schließen die Vorwölbungen seitlich mehr aneinander, doch findet man das auch bei manchen Atemöffnungen von *Preissia*. Offen entsteht ein kreuzförmiger Spalt, der in der Mitte und an der Begrenzung der Zellen besonders erweitert ist. Das von Györfly gesammelte Material wurde mir von K. Müller dankenswerter Weise überlassen. Nicht bei allen Standortformen von *Preissia* ist die Außenöffnung gleichweit. Wir haben die Maße mit dem Ultrapak an lebenden, feucht gehaltenen Stücken gemessen.

An etwas geschützten Stellen im Rasen sind die Thalli flach und oben saftig grün. Der Rand breitet sich aus und die Gesamtbreite beträgt 5—6 mm. Beim Hineinsehen mit Oberlicht kann man den Spalt deutlich erkennen, der von den Papillen offengelassen wird. Nach dem Antrocknen jedoch ist er nicht mehr zu erkennen. Zugleich hebt sich der Kamin etwas. Die Außenmündung des Kamines mißt (24 : 30) 29 : 33 (36 : 39). Die ersten Zahlen sind das Minimum, die letzten das Maximum. Die mittleren Zahlen stellen dagegen das arithmetische Mittel aus 30 Messungen dar.

Frei auf Aulehm gewachsene Stücke waren blaugrün und trugen einen etwas hochgezogenen roten Saum. Am schmäleren, 3—4 mm breiten Thallus ragten die Kamine etwas mehr vor. Von oben könnte man schwerer hineinschauen. Die Länge und Breite der Außenöffnung hatte folgende Maße (15 : 24) 19 : 28 (30 : 30).

Die folgenden Versuche machten wir mit den trockener gewachsenen Stücken. Nach dem Einlegen in Wasser mit der Innenseite nach oben beobachteten wir kreuzförmige deutliche Öffnungen. Die Enden verliefen fast gerade zur Mitte. Nach Zugabe von Glycerin sieht man deutlich das Verengen, welches an den Ansatzstellen der Schließzellen aneinander deutlichst zu verfolgen ist. Am ehesten schwinden die Arme der kreuzförmigen Öffnung, der Mittelteil bleibt am längsten erhalten. Zuletzt jedoch wird auch er zum völligen oder fast völligen Schwinden gebracht.

In Gegensatz zu den sonstigen Epidermiszellen führen die Atemöffnungen oft kein Chlorophyll. Um Hinweise auf den weiteren Mechanismus zu erhalten, suchten wir nach Stärke. Es war nur eine geringe Menge vorhanden, während im sonstigen Thallus reichliche Stärke zugegen waren. Der Zellkern der Schließzellen ist auffallend klein, wie sich mit Karminessigsäure (29) feststellen ließ. Eine Veränderung des osmotischen Druckes haben wir zwar nicht gemessen, weil durch die starken Wachsbeläge das nicht leicht ist, aber wir haben den Eindruck gewonnen, daß eine so vollkommene Apparatur hier nicht vorliegt. Soweit wir uns einen Schluß erlauben können, möchten wir nicht an eine Reizphysiologie der Atemöffnungen glauben, sondern mehr an ein Erschlaffen mit dem gesamten Thallus denken. Das hieße eine exogene, nicht endogene Regelung von Öffnen und Schließen, wenn man nicht die erhöhte Transpiration (siehe oben) als ein Bedingen des Schlusses ansehen will.

Die Kutikula

Man findet über die Membranine der *Marchantiaceae* wenig Angaben. Es möge daher eine kleine Versuchsreihe hier angeführt werden. Durch die Bemerkung von Göbel (6) wurde ich auf die leichte und schwere Benetzbarkeit von *Dumortiera* und *Preissia* aufmerksam gemacht. Die erste Art bekam ich im lebenden Zustande in dankenswerter Weise vom Botanischen Garten München (Bergdolt) übersandt. Sie erweist sich als leicht benetzbar und ist imstande, Wasser mit dem Thallus aufzunehmen, wie ja Göbel nachweist. Das gilt nicht von den meisten anderen *Marchantiaceac*, im Gegenteil, diese sind schwer benetzbar. Sie stehen damit im Gegensatz zu den meisten anderen Leber- und Laubmoosen, deren Blätter leicht benetzbar sind. Es werden zwar Kutikularstrukturen von Herzog (6) bei manchen Lebermoosen angeführt, aber wie häufig in der Literatur

wird hier der Begriff Kutikula nicht im chemischen Sinne einer Auflage von fettartigen Körpern gebraucht, sondern nur topographisch. Die Stämmchen und Kapseln der Moose haben aber Auflagen von offenbar korkähnlichen Substanzen.

Wir arbeiteten zunächst wieder mit *Preissia*. Legt man Flächenschnitte der Oberseite des Thallus in konzentrierte Schwefelsäure ein, so bleiben die Kutikula und die Ausgänge der Atemöffnungen deutlich erhalten, ja sogar der Kranz und Randsaum um die Atemöffnung ist besonders deutlich und läßt eine allerdings sehr schwache Radiomizellierung erkennen. Die ganze äußere Atemhöhle und sogar noch ein Teil der Schließzellen hinterläßt ebenfalls ein hauchdünnes Häutchen. Zumal die Wachsbeläge der Oberseite der Schließzellen bleiben aufs deutlichste erhalten, wie sich auch die eingeschlossene Luft noch als Blasen um die Wachsteile erhält.

Wir unterscheiden nun hinsichtlich der Löslichkeit in Chromsäure Endodermin und Kutin. Ersteres ist darin löslich, letzteres nicht. Zur Verwendung gelangt Chromsäure 1 : 2. In diesem Stoffe blieb nun ebenfalls die ganze Kutikula mit der Auskleidung der ganzen Atemöffnung erhalten. Es liegt also eine echte für Wasser schwer oder nicht durchlässige Schicht vor, wenn wir berechtigt sind, die Undurchlässigkeit poreloser Kutikulas auf Grund des Ausschlages chemischer Reaktion zu übertragen.

Ich nahm nun Färbeversuche mit Sudanglyzerin und R-Scharlachchloral vor. Die aufgehellten Flächen- und Querschnitte wurden siedend heiß gefärbt, um das Wachs abzuschmelzen. Es hinterblieb die Kutikula als rotgefärbte Schicht über der gesamten Epidermis. Der Randsaum um den Ausgang der Kamine, die ganze äußere Atemhöhle und die Umkleidung der Schließzellen nahm eine Färbung an (Fig. 5). Damit dürfte die Bekleidung mit einer Kutikula wohl bewiesen sein. Homolog verhielt sich *Marchantia polymorpha* und *Bucegia*. Die Epidermis von *Lunularia*, *Fegatella*, *Cyathodium*, *Marchantia polymorpha*, *chenopoda*, *nitida* und *palmata* erwähnt als schwächer kutikularisiert Kamerling (12).

Aus der Reihe meiner Untersuchungen möchte ich noch die von *Plagiochasma rupestre* hervorheben, die ich der gütigen Überlassung durch Herrn Dir. K. Müller, Freiburg, verdanke. Andere Arten lieferten mir die Professoren Paul, v. Schoenau und Herzog. Die gesamte Epidermis von Pflastersteingestalt sowie die einfachen zweiringigen Atemöffnungen bis hinein an den Ansatz der Begrenzer-

zellen besaßen ein deutliches Kutikularhäutchen. Kamerling (l. c.) kennt die dicke Kutikula von *Plagiochasma Aitonia* und *Oxymitra pyramidata*. Es kann im Rahmen dieser Arbeit nicht alles Untersuchte wiedergegeben werden, ohne ihn zu sprengen. Obwohl auf die Einzelheiten weiterer Untersuchungen verzichtet werden muß, so sei doch die Analogie mit den Atemöffnungen und Lufthöhlen der höheren Pflanzen betont. Letztere zeigen ja auch die Auskleidung der Schließzellen und oberen Teile der Atemhöhlen (zum mindesten dieser) in fast allen untersuchten Fällen.

Im Anschluß hieran seien noch einige Beobachtungen der Epidermisoberfläche mit dem Ultrapak, also Oberflächenlicht, wiedergegeben. Es ist auf diese Weise in überzeugender Weise der Besatz mit Wachsreif zu erforschen.

Die Epidermis von *Preissia*, *Marchantia* und *Fegatella* war glatt und rein. Es fehlten Körnchen, dagegen waren die Wachsbeläge auf der besten in der Atemhöhle von *Preissia* und *Marchantia* zu sehen. Sie erstreckten sich bis auf die Außenseite des Schließringes, der wie gepudert aussieht. Kny (19) hat in seiner Untersuchung die Wachskörnchen gekannt. Der Belag bestand aus lauter feinen, oft etwas länglichen Körnchen. In den Atemöffnungen von Herbarmaterial konnten wir außerdem Wachskrusten gleicher Form bei *Bucegia romana* antreffen. Bei der hochgradigen Analogie mit *Preissia* dürften die Verhältnisse dieser auf jene übertragbar sein.

Die Epidermis von *Aitonia* aus dem Münchener Botanischen Garten besaß einen feinen Reif von Wachs auf der gesamten Epidermis. Dieser ist übrigens von Kamerling (12) schon gefunden. Der Belag ging auf die einfachen Atemöffnungen, ja er bedeckte die kleine, bei langer Beleuchtung sich schwach verengende Außenöffnung des Apparates am Thallus. Es kann uns nicht verwundern, daß wir bei *Plagiochasma* mit breitem Thallus aus dem Münchener Botanischen Garten zwar keinen Reifbelag auf dem Thallus, aber doch die Wachspfropfen in der Atemöffnung wiederfanden, weil beide Gattungen nahe verwandt sind und früher sogar von *Plagiochasma Aitonia* geredet wurde. Schöne Wachspfropfe traf ich weiterhin bei *Fimbriaria Lindenbergiana* an (Fig. 6). Die Verstopfung mit Wachs dürfte auch bei einfachen Atemöffnungen eine weitere Verbreitung aufweisen. Auch hier wären ausgedehntere Untersuchungen mit frischem Material und dem Ultrapake sehr erwünscht. Die Untersuchung von Herbarmaterial ist weniger sicher und so möchten wir die dabei gewonnenen

Ergebnisse hier nicht anführen, sondern noch weitere Untersuchungen an Frischmaterial uns vorbehalten.

Über die Bedeutung der Wachsüberzüge finden wir im wesentlichen drei Ansichten: 1. Schutz gegen Tierfraß, 2. Transpirationsschutz, 3. Benetzungsschutz.

Der Schutz gegen Tierfraß dürfte hier höchstens gegeben sein bei dem Überzuge über den gesamten Thallus. Wir möchten in unserem Falle nicht mit ihm rechnen.

Der Transpirationsschutz, der in der älteren Literatur eine sehr große Rolle spielte, ist zweifelsohne in manchen Fällen bei höheren Pflanzen berechtigt. Wir möchten in diesem Zusammenhange jedoch auf die neueren Zusammenfassungen kritischer Natur durch Stocker, Walter und Seybold hinweisen [zitiert nach Linsbauer (20)]. Immerhin sei an die von Kamerling (12) beobachtete besonders starke Transpiration aus den Atemöffnungen heraus erinnert und in diesem Zusammenhange die Worte von Linsbauer (20, S. 118) wiedergegeben: „Erwägt man, daß der Wachsüberzug vornehmlich die kutikuläre Transpiration einschränken muß, so liegt der Gedanke nahe, daß gerade die Epidermiszellen der stomatären Blattseite und Bezirke eines solchen Schutzes am meisten bedürfen; tatsächlich pflegt bei ihnen Außenwand und Kutikula stärker ausgebildet zu sein.“

Am meisten Bedeutung dürfte der Schutz hier gegen die Benetzung dienen. Indem wir auch hier auf die ausgedehnten und kritischen Literaturzusammenstellungen von Haberlandt (17), Neger (21), Linsbauer (20) verweisen, möchten wir nur Kerners (22) Gedankengänge betonen, die in den Untersuchungen von Stahl eine weitgehende Bestätigung fanden. Die Wachsbezüge in der Nähe der Spaltöffnungen sind nach ihm vorwiegend ein Schutz gegen kapillare Verstopfung der Spaltöffnungen. Wir finden sie daher besonders häufig bei Pflanzen der Weidenauen und Wiesenmoore (*Preissia* und *Marchantia*!), die besonders stark dem Benetzen durch Tau ausgesetzt sind. Überschwemmen und Überfluten kommt ebenfalls oft vor. Die Xerophyten, welche am Boden liegen, werden zudem sehr häufig durch plötzlich einsetzende Regengüsse überlaufen, die sie dann gerade in den seltenen günstigen Zeiten für den Gasaustausch ausschalten würden. Wir beobachteten das sehr gut bei mediterranen Standorten.

Wir sind in der glücklichen Lage, hier den sonst biologischen Funktionen gegenüber so kritischen Göbel als Zeuge anführen zu können (6, S. 752): „Die untere Öffnung“ (bei *Marchantia foliacea* und *polymorpha*) „ist hier weit, dort schmal. Der Ansatz ist bei *Preissia* noch enger und ganz eng bei *Marchantia palvacea*.“ Ein Wachsüberzug macht die Öffnungen unbenetzbar. Die Verengung der Öffnung durch die Fortsätze gegen die Mitte bei *Preissia* und manche *Marchantia*-Arten oder die Papillen bei *Marchantia cuspidata* (Stephani 23), die haarartig in die Öffnung hineinragen, wirken im gleichen Sinne. Reines Wasser dringt nicht ein, wohl aber nach Behandlung mit Äthylalkohol. Wasserformen von *Marchantia polymorpha* zeigen ein teilweises Zusammenhängen des Schließzellringes, also eine Entwicklungshemmung als Schutz gegen das Eindringen von Wasser. Kamerling (12) als Schüler von Stahl betrachtet die Bedeutung der Wachskörnchen auf den Zapfen des Schließringes als in einem Verhindern des Eindringens von Regentröpfchen bestehend.

Es lag nun nahe, einmal einige Benetzversuche mit Atemöffnungen von *Preissia* auszuführen.

Wasser und verdünnte Alkohollösungen ergaben kein Eindringen bei Einlegen der Thalli in die Lösungen, die sich in weiteren Reagenzgläsern befanden. Ungemein leicht drang ein: Petroläther, Äther, Terpentinöl, 90prozentiger Alkohol, Eisessig und verflüssigtes Phenol. Schwerer benetzte: Petroleum, Essigäther, 50prozentige Essigsäure und 50prozentiger Alkohol. Noch schwerer gelang es, ein Eindringen von Paraffinöl und fetten Ölen zu erzielen. Wir sehen hier also wieder die allbekannte Staffel der Infiltrationsmethode von Molisch (24) und Emmy Stein (25).

Das Eindringen von Lösungen in kapillare Räume ist kein ganz einfacher Vorgang. Es spielt dabei erstens die Oberflächenaktivität eine große Rolle. Stoffe mit großer Oberflächenspannung wie Wasser, Glycerin usw. vermögen nicht einzudringen. Über das Eindringen entscheidet jedoch auch die Eigenschaft der Öffnung. Es ist ohne Frage richtig, daß lipoide Membranen wie Kutinlamellen und auch Wachs nicht durch hydrophile Substanzen benetzt werden. Viel besser sind da schon dipolige Stoffe wie Essigsäure, Phenol und Äthylalkohol gestellt. Diese benetzen mit ihrer CH_3 -Seite, also der Lipoidseite, diese lipoiden Membranen und damit ermöglichen sie auch dem Wasser den Eintritt, wenn dieses an den hydrophilen Pol als Solvathülle anhängt. Unterhalb einer gewissen Verdünnung jedoch gelingt

das nicht mehr. Da sich aber diese oberflächenaktiven Stoffe an der Grenzhaut anhäufen, so können sie in verhältnismäßig höheren Verdünnungen noch wirken. Am besten sind die rein oder fast reinen Lipoidsolventien gestellt. Diese benetzen sehr leicht (30). Über ihr rascheres und langsamer Eindringen entscheidet die Viskosität. Wo diese innere Reibung groß ist, wie z. B. beim Paraffinöl oder fetten Ölen, geht es nur langsam. Je enger die Öffnung ist, desto schwerer dringen sie ein, weil die Adhäsionskräfte die Lufthüllen zerstören müssen und durch die Schwierigkeit des Nachziehens dazu nicht mehr imstande sind. Wir sehen in diesem Umstande die Antwort auf die Fragestellung von Molisch, daß das Kapillaritätsgesetz nicht mehr für sehr enge Spalten stimme.

Besonders schwierig aber gestaltet sich das Nachziehen, wenn die Kapillare an der Berührungsfläche eng ist, um sich sofort hinterher zu erweitern. Vornehmlich durch die Untersuchung von Haberlandt (26) ist dieser Schwimmblatttyp der Spaltöffnungen bekannt geworden. Wir möchten aber die Auskleidung des Einganges durch Hörner aus schwer durch Wasser benetzbaren Kutin noch betonen. Auch Neger (21) und Kerner (22) schließen sich diesen Gedankengängen an. Man deutet mit Recht diese Einrichtung als ein Schutzmittel durch nicht benetzendes Wasser gegen das kapillare Verstopfen. „Zwischen den Kanten der die Spalte begrenzenden Kutikularleisten kann das Wasser nur in Form eines wenig widerstandsfähigen Häutchens, welches leicht platzt oder durch Verdunstung schwindet, zurückgehalten werden.“ Selbst Haberlandt lehnt hier die Bedeutung der Außenhörner als Schutz gegen allzu große Verdunstung ab. Er betont vielmehr, daß solche Hörner auch bei Schwimmblättern (*Polamogeton*) vorhanden sind, die noch ein Berühren der vorgewölbten Bauchwände zeigen. Ausgedehnte Versuche mit nicht mehr verschlußfähigen Stomata, z. B. von *Salix purpurea*-Blättern, ergaben uns ein leichtes Eindringen von oberflächenaktiven und zugleich Lipoid solvatisierenden Flüssigkeiten. Auf diese möge hier nicht eingegangen werden.

Eine weitere Eigentümlichkeit ist das ebenfalls von Haberlandt (17) betonte Hochheben der Stomata über das Niveau des Blattes. „Auch leicht benetzbare Blätter besitzen oft emporgehobene Stomata, was vielleicht als Schutzmittel gegen eine längere Verstopfung mit Wasser zu deuten ist.“ Neger (21) meint, daß die höhere Luft bewegter sei und dann die Kuppen der Verdunstungsdämpfe

leichter absinken, könnte man im Sinne von Brown und Escombe sagen.

Die Ähnlichkeit besonders des Querschnittes mit den Spaltöffnungen vom Schwimmblatttyp bei den Atemöffnungen der *Marchantiaceae*, besonders *Fegatella conica*, betont Haberlandt (17) und alle anderen wie Neger (21) und Herzog (2) schließen sich dem an. Der Randsaum und die Hörner der Stomata sind analoge Organe. Der Rand der Öffnung setzt sich im Saume fort und läßt „eine Verstopfung durch Wassertropfen nicht leicht zustande kommen“ (Neger). Kammerling (12) beschäftigt sich ganz in der Denkrichtung von Stahl mit der Weite und dem Emporheben der Atemöffnungen. Auch den Randsaum verfolgt er eingehend. Die Hygrophyten haben besonders weite Atemöffnungen und Randsäume. Die „Xerophyten“ haben nur enge Atemöffnungen und an ihnen ist der Randsaum meist fehlend. Wir möchten nur betonen, daß der Rand nichts mit der größeren oder kleineren Verdunstung zu tun hat, sondern mit der größeren oder kleineren Außenöffnung. Größere Atemöffnungen sind einer Infiltration mehr ausgesetzt als kleinere, es ist ein Randsaum, also Benetzungsschutz mehr „erforderlich“. Bei den kleineren Atemöffnungen der trockener gewachsenen *Preissia* hatten wir sehr gute Randsäume (Fig. 8). Betrachtet man sich die Querschnitte auch der kleinen (Fig. 6) Atemöffnungen, so finden wir einen Bau, der in der Größenordnung mehr den Stomata der Schwimmpflanzen entspricht, die Schließzellen haben zwar keine Randsäume, aber Kutinwände und Trichterform. Die innersten Zellen sind oft so zart und tot, daß sie leicht kollabieren, einreißen und eine dünne Haut um die Öffnung bilden (Herzog (2), S. 22).

Zusammenfassung

Der Gegenmizelldehnungssatz, daß senkrecht zum Verlaufe der Längsachse der Makromoleküle und Mizelle, also senkrecht zur Mizellierung, die Dehn- und Überdehnbarkeit der Wandungen am größten ist, erklärt die Entfaltung des Thallus der *Marchantiaceae* von der Scheitelzelle bis zur einfachen und tonnenförmigen Atemöffnung und Luftkammer. Bei dem Aufgehen oder der Ausbildung der Atemöffnung ist die Radiomizellierung, der radiale Verlauf der Mizelle zum Spalte, das Bestimmende für die Anlage der Schließringzellen wie auch des Kamines. Bei letzterem, zumal in den Spaltbegrenzern, kommen dann allerdings andere Mizellie-

rungen, meist Tangentomizellierung, in Erscheinung. Die Entwicklung der Schließringzellen ist völlig analog mit der der Schließzellen der Stomata der höheren Pflanzen, welche bekanntlich den *Anthocerotaceae* und *Bryophyta* bereits eignen.

Gute Beweglichkeit besitzen die Schließzellringe der tonnenförmigen Atemöffnungen, sei es der Thalli vor *Marchantia*, *Preissia* und *Bucegia*, sei es der anderen Gattungen auf den Sexualhüten, selbst dann, wenn am Thallus nur einfache Atemöffnungen ohne ausgeprägten Schließring vorkommen. Die Radiomizellierung der Schließringe ist ausgeprägt und bedingt bei Turgorsteigerung der Zellen ein elastisches Ausweiten des Ringes und damit Öffnung. Turgorschwund bedingt Verkleinerung der Zellen in tangentialer Richtung und damit Verkleinerung des ganzen Ringumfangs bei Starre des Radius. Der Ring wandert freibeweglich auf die Öffnungsmitte zu, es erfolgt mehr oder minder völliger Schluß. Diese Art Bewegung ist besonders wichtig, weil hier keine Verdickung der Außen- und Innenwand der Schließzellen vorliegt, wie bei vielen, aber durchaus nicht allen Schließzellen der höheren Pflanzen. Die dort neben der vertikalen Komponente im Sinne Schwendeners auch noch vorhandene horizontale Komponente wirkt hier allein.

Bei manchen einfachen Atemöffnungen ist noch ein Ring von Zellen entfernt vom Spalte vorhanden, der durch eine ebenfalls nachweisbare Radiomizellierung einen gewissen Schluß durch Hochheben der Grenzzellen des Kamines hervorrufen kann. Nur selten hat diese Bewegung eine große Bedeutung. Der Belag der Schließzellen (*Marchantia*, *Preissia*, *Bucegia* [ob sonst?]) und des Thallus mancher *Marchantiaceae* mit Wachs ist ein Schutz gegen Betauung im Sinne Kerners.

Die Kutikula vieler *Marchantiaceae* ist eine echte Kutinlamelle und verhindert die Verdunstung aus der Oberfläche und setzt sie unter die Kontrolle der Atemöffnungen. Die Wasseraufnahme erfolgt in diesen Fällen durch die Unterseite und ihre Rhizoide. Die Hüte erhalten ihr Wasser weniger von Thallus als durch die Rinnen mit ihren Rhizoiden, sie haben eine Kutikula und schlußfähige Atemöffnungen „nötiger“ als der Thallus. Wir finden daher die anzestralere tonnenförmige Atemöffnung bei ihnen, auch wenn der Thallus nur einfache Atemöffnungen trägt.

Es gibt aber auch *Marchantiaceae* wie *Dumortiera*, die keine

Kutikula und auch keine Atemöffnungen tragen und auch mit der Oberseite wie die anderen Lebermoose Wasser aufnehmen.

Die Ausgänge der einfachen wie tonnenförmigen Atemöffnungen ähneln gestaltlich stark den Atemöffnungen des Schwimmblatttypus der höheren Pflanzen. Ein Belag mit Kutin ist bis weit hinein bei beiden unverkennbar. Die Öffnungen sind durch Wasser unbenutzbar. Kutinsolvatisierende Lipoidsolventien vermögen hingegen einzudringen. Solche mit geringer Viskosität sind rasch, solche mit großer langsam (Infiltrationsmethode).

Untersucht wurden *Preissia commutata*; *Bucegia romana*; *Marchantia polymorpha*, *chenopoda*, *Trebii*, *geminata*, *foliacea*, *Berteroana nitida*, *emarginata*, *plicata*, *paleacea*, *cephalostypha*, *breviloba*; *Peltolepis grandis*; *Sauteria alpina*; *Fimbriaria Lindenbergiana*, *macropoda*, *elegans*, *Stahlii*, *angustata*, *Zollingeri*; *Fegatella conica*; *Lunularia cruciata*, *Thaxteri*; *Ricciocarpus natans*; *Riccia glauca*; *Dumortiera*; *Grimaldia fragrans*; *Tesselina pyramidata*; *Clevea hyalina*, *Reboulia hemisphaerica*; *Targionia hypophylla*; *Corsinia coriandrina*, *marchantioides*; *Cyathodium cavernarum*; *Plagiochasma italicum*, *rupestre*, *Aitonia*, *articulatum*, *intermedium*; *Wiesnerella javanica*; *Neesiella*; *Exormotheca*. Die Schilderung der Einzelergebnisse sowie die phylogenetisch anatomische Seite der Organisation sei einer folgenden Abhandlung zugewiesen. Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, all denen herzlichst zu danken, die mir in selbstloser Weise zum Teil Stücke von Originalmaterial zur Verfügung stellten, ja, die es mir eigentlich erst ermöglichten, vergleichend vorzugehen: Berliner Botanischer Tauschverein, Botanischer Garten München, v. Faber und Bergdolt, von Schönau, Paul, Gauckler, Dr. K. Müller (Freiburg) und vor allem Prof. Dr. Herzog (Jena).

Schrifttum

1. A. Holler: Die Lebermoose des Kreises Schwaben und Neuburg. — Ber. d. naturwiss. Vereins von Schwaben und Neuburg 35. 1902.
2. Th. Herzog: Anatomie der Lebermoose. — Linsbachers Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil. Bryophyten. Bd. VII 1. Berlin (Gebr. Borntraeger) 1925.
3. Göbel: Die Muscineen. — Schenks Handbuch d. Botanik, II. Bd., 9. Lief., S. 327.
- 3a. — Zur vergleichenden Anatomie der *Marchantiaceae*. — Arb. d. bot. Inst. Würzburg, II. Bd., 1878, S. 313—363.
4. Mirbel: Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*. — Mém. Acad. Sci. Inst. de France, Paris 1833. — Ins Deutsche

übersetzt: Anhang zu Bd. IV von Nees von Esenbeck: Naturgeschichte der Lebermoose.

5. Voigt: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Marchantiaceae*. — Bot. Ztg. 37. 1879, S. 729, 745.
6. K. Goebel: Organographie der Pflanzen. II. Bryophyten und Pteridophyten. — III. Auflage. Jena 1930.
7. H. Leitgeb: Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen von Marchantiaceen. — Tagungsber. d. 45. Naturf.-Vers. Leipzig u. Bot. Ztg. 1872.
- 7a. — Die Atemöffnungen der *Marchantiaceae*. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 31, 1880. S. 40—55.
— Untersuchungen über die Lebermoose. Heft VI. 1881. Die *Marchantiaceae*.
- 7b. Herzog: l. c., S. 52—53.
- 7c. Goebel: l. c., S. 749.
- 7d. R. Orth: Vergleichende Untersuchungen der Luftkammerentwicklung der *Marchantiaceae*. — Flora, N. F. 24, 1929. S. 150—203.
8. H. Ziegenspeck: Die Micellierung der Turgeszenz- und Wachstumsmechanismen der Pflanzen. — Biologia generalis XIV, 1938, S. 260 bis 283. — Forts. XV, 1939, S. 507—541.
— Die Differenzierungserscheinungen der Einzelzelle. — Protoplasma XXXII. 1939, S. 342—365.
— Das Amyloid jugendlicher Pflanzenorgane. — Ber. D. Bot. Ges. 37. 1919, S. 273.
— Über Zwischenprodukte des Aufbaues von Kohlehydrat-Zellwänden und deren Eigenschaften. — Mez Archiv IX. 1925.
9. — Dichroskopie und Metachroskopie. — Protoplasma XXXV. 1940, S. 237 bis 264.
10. Preissel: Bau und Entwicklung von *Fimbriaria Blumeana*. — Mez Archiv X. 1925, S. 434.
11. H. Ziegenspeck: Die Micellierung der Turgeszenzmechanismen. Teil I. Spaltöffnungen. — Mez Archiv XXXIX. 1938/39, S. 268—309 u. 332 bis 372.
— Der Bau der Spaltöffnungen. III. Teil. — Fedde, Rep. Beih. CXXIII, 1941.
12. Z. Kamerling: Zur Biologie und Physiologie der *Marchantiaceae*. — Flora 84. 1897, S. 1—68.
13. E. Rouschal und Strugger: Der fluoreszenzoptische und histochemische Nachweis der Kutikular-Recretion. — Ber. D. Bot. Ges. LVIII, 1940. S. 50.
14. K. Rudolf: Epidermis und epidermale Transpiration. — Mez Archiv X, 1925, S. 49—94.
15. E. Bergdolt: Untersuchungen über *Marchantiaceae*. — Bot. Abhandl. X, Jena 1926.
16. W. Pfeffer: Pflanzenphysiologie. — Bd. I, Leipzig 1897.
17. G. Haberlandt: Pflanzenanatomie. 4. Auflage. — Leipzig (Engelmann) 1904.

18. O. Porsch: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. — Jena 1905.
19. Kny: Bau und Entwicklung der *Marchantia polymorpha*. — Bot. Wandtafeln.
20. K. Linsbauer: Die Epidermis. — Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. IV, Abt. I, Teil 2, Berlin 1930.
21. Fr. W. Neger: Biologie der Pflanzen. — Stuttgart 1913.
22. A. Kerner von Marilaun: Pflanzenleben. Bd. I. — Wien-Leipzig 1890, S. 268ff.
E. Stahl: Regenfall und Blattgestalt. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XI, 1893, S. 98.
23. Stephani: Species *Hepaticarum*. — Genf 1898—1924. Hierzu die unveröffentlichten Handzeichnungen.
24. H. Molisch: Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). — Zeitschr. f. Bot. IV, 1912, S. 102—122, oder Abhandl., Bd. I, Jena 1940.
25. Emmy Stein: Über Schwankungen stomatärer Öffnungsweite. — Diss. Jena 1913.
— Bemerkungen zu Molisch: Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen usw. — Ber. D. Bot. Ges. 1912, S. 60.
26. G. Haberlandt: Zur Kenntnis der Spaltöffnungsapparate. II. Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen. — Flora 1887.
27. H. Ziegenspeck: Neues über die Quellung der *Geranium*-Granne. — Mez Archiv 34, 1932, S. 230.
— Analyse des belebten Kohäsionsmechanismus und der Wasserspeicher der Bromeliaceenblätter. — Mez Archiv XXXVII, 1935, S. 267—327.
28. A. Reiter: Der Micellar-Kohäsionsmechanismus des Laubmoosperistoms. — Mez Archiv XXXIII, 1932, S. 358.
G. Dombrowski: Sporenverbreitung der Laubmoose. — Mez Archiv XXXV, 1933.
29. L. Geitler: Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenfärbung. — Berlin (Gehr. Borntraeger) 1940.
30. H. Ziegenspeck: Die physikalische Chemie der schwer benetzbaren Sporen und sägespanförmigen Samen. — Biologia generalis X, 1934, S. 615.
— Die Schwimmfähigkeit der Samen einheimischer Orchideen. — Mez Archiv XXXVI, 1935, S. 371.

Tafelerklärung zu der Arbeit: H. Ziegenspeck, Die Spaltöffnungen der *Marchantiaceae* (Tafel IV—VI).

Figur 1. Einfache und tonnenförmige Atemöffnungen auf dem Thallus.

F = *Fegatella conica*: einfache Atemöffnung, also nur aus dem Kamin bestehend.

a Flächenansicht. **b** Querschnitt. **S** = Randsaum.

M = *Marchantia breviloba*: tonnenförmige Atemöffnung. **k** = Kamin. **A** = Ansatz. **St** = Schließring.

P = *Preissia commutata*: **a** Schließring mit 5 Zellen. **b** solcher mit zwei ausgebildeten und einer verkümmerten Zelle. **c** solcher mit 3 Zellen. **d** Normalfall mit 4 Zellen. **1—2** Ende des Kamines. **3** Unterteil desselben. **4** obere Zellen des Ansatzes. **5** Schließzellring. **e** Querschnitt mit der Mizellierung der Trennungswände der Zellen. **f** Mizellierung der Flächenwände. **g** Ansicht der Atemöffnung von oben mit dem Ultrapak-Körper aus Wachs. (Die Strichelung markiert die Mizellierung.)

Figur 2. Entwicklung der Atemöffnungen von *Preissia*.

S = Scheitelgebiet des Thallus. **O** = Beginn der Atemöffnungen. **a** & **a'** 4-Zellstadium. **b** & **b'** 6-Zellstadium, in der Mitte der Atemöffnung beginnt das Lösen der Zellen. **c** & **c'** Die Lösung ist nach unten durchgegangen. **d** & **d'** Die Öffnung ist vollendet. **f** fertiger Schließring. **f'** Kamin. **P** = Bilder von *Preissia*.

Figur 3. Exogene Kammerentstehung bei *Fegatella conica*.

1—5 nach Orth unter Einzeichnen der Mizellierung. **6** nach Leitgeb am Thallus. **7—13** von männlichem Stande nach Orth. **14—16** Kaminbildung am Thallus.

Daneben Schemata zur Veranschaulichung der Beziehung von Mizellierung und der Hofmeisterschen Regel der Kernteilung und Wandbildung.

Figur 4. Entstehung des Stoma von *Allium Cepa* von innen gesehen. Die äußeren Zellwände sind bei Verschiedenheit gestrichelt gezogen.

a die Mutterzellen des Stoma als Kurzzellen noch völlig in der Ebene der Epidermis. **b** Kurzzellen werden außen kürzer. **c** die auch seitlich unwallte Kurzzeile ist noch völlig quermizellat. **d** Es beginnt eine Längsmizellierung aufzutreten. Die Epidermiszellen geben außer an den Enden der Kurzzeile die quere Richtung der Mizelle auf und sind in der stärkeren sekundären Wand längsmizellat. **e** Einziehen der Längswand der Kurzzeilen. **f** Die Radialmizellierung des Stomas setzt ein. **g** der Spalt geht auf. **g'** die Quermizellierung bleibt in der Primärwand erhalten und läßt sich durch Färbdiachroismus feststellen.

Figur 5. **1—5** Atemöffnungen von *Preissia commutata* vom Thallus.

1 Flächenansicht des Kamines mit einem Randsaume, der starke Sudanreaktion gibt (punktiert). **2** Querschnitt in Sudanreaktion. **3** vierzelliger Ring offen in Wasser. **3'** geschlossen in Glycerin. **4** & **4'** fünfzelliger Ring. **5** & **5'** dreizelliger Ring.

6—8 *Bucegia romana*: **6** Kamin in Sudanreaktion mit geschmolzenem Wachs auf vierzelligem Schließring. **6'** auf dreizelligem. **7** Ansatz des Kamines. **8** vierzelliger. **8'** dreizelliger Schließring.

Figur 6. Atemöffnungen bei der Gattung *Fimbriaria*.

I = *Lindenbergiana*. **St** = *Stahlia*. **II** = Atemöffnungen vom weiblichen Hute. **K** = Kamin. **W** = Wachs. **o** = offen in Wasser. **g** = geschlossen in Glycerin. **T** = Atemöffnungen vom Thallus. **SR** = Schließring. **StIIo** & **StIIg** nach Kamerting unter Einzeichnen der Mizellierung.

Figur 7. Atemöffnungen von *Plagiochasma*, *Clevea* und *Peltolepis*.

1—5 *Plagiochasma rupestre*. **6** *Pl. elongatum* nach Orth. **7** *Clevea hvalina*. **8—10** *Plagiochasma*-Art lebend präpariert aus dem Botanischen Garten München. **11—14** *Plagiochasma italicum*. **15** *Peltolepis grandis*.

1—4 Querschnitte der Epidermis und der einfachen Atemöffnungen vom Thallus. Die doppelt gezogenen und auspunktieren Wände ergeben Sudanreaktion. **5** Atemöffnung vom Hute nach Orth. **6** Atemöffnung vom Thallus mit Andeutung eines Ansatzes. **7** mit starkem Randsaume. **8** & **9** Atemöffnungen vom Thallus mit Kutinauflage (wie oben markiert), in der Öffnung Wachs. **10** desgleichen mit starkem Randsaum und Wachs. **11** Kamin einer tonnenförmigen Atemöffnung vom Hute. **12** Schließring derselben. **13** Flächenansicht mit Kollenchym-Epidermis, Oberansicht. **14** Grund. **15** Atemöffnung vom Thallus mit starker sternförmiger Verdickung.

Figur 8. Schließringe der tonnenförmigen Atemöffnungen bei *Marchantia polymorpha*.

St = vom Hute. **Th** = vom Thallus.

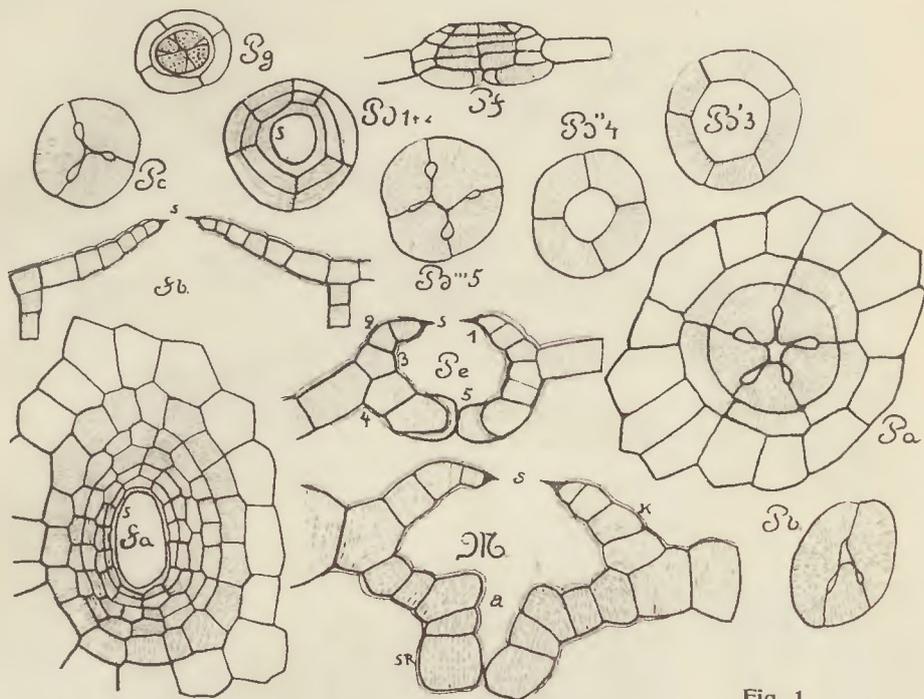


Fig. 1

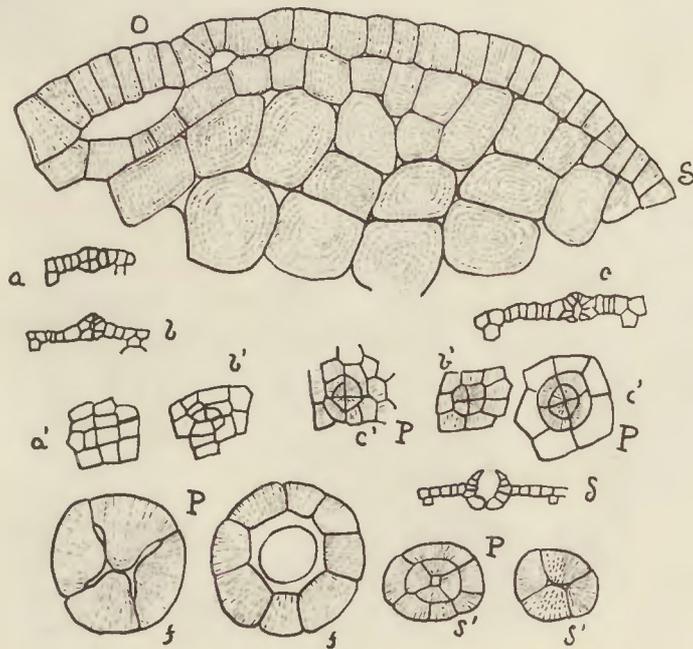


Fig. 2

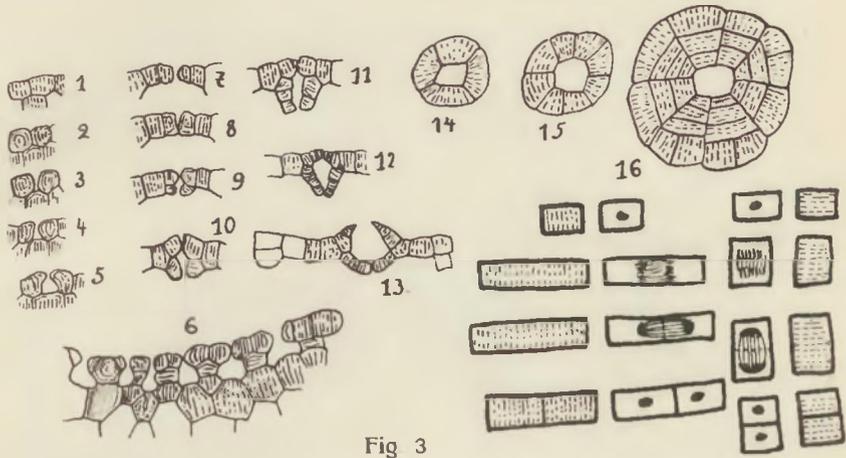


Fig 3

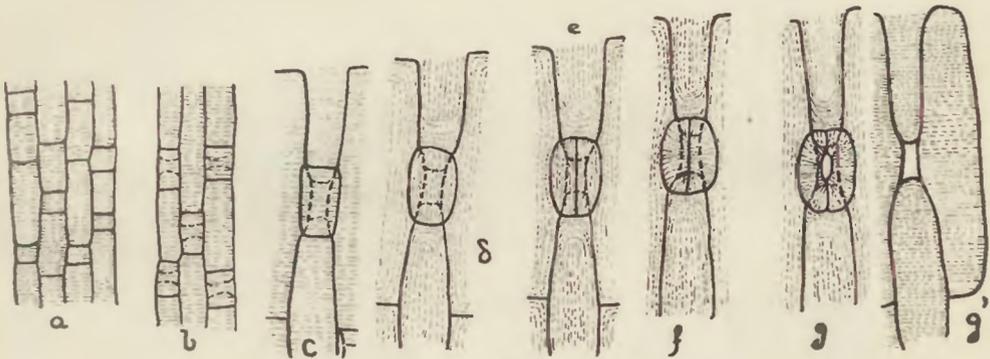


Fig. 4

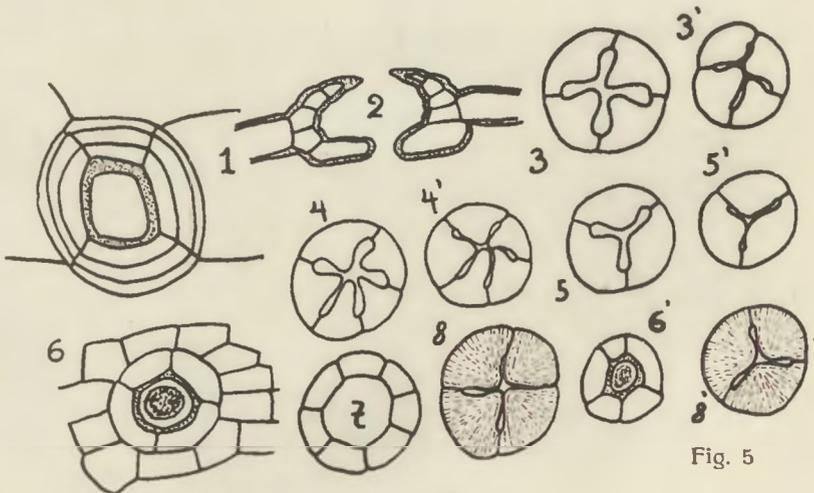


Fig. 5

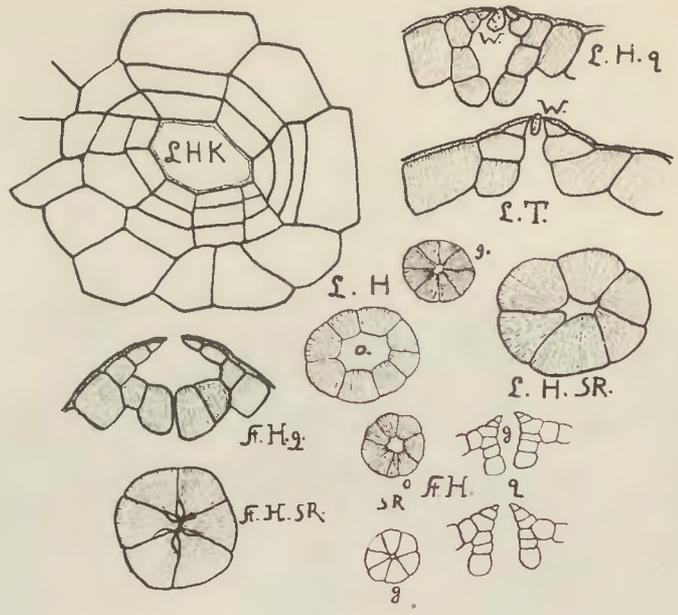


Fig. 6

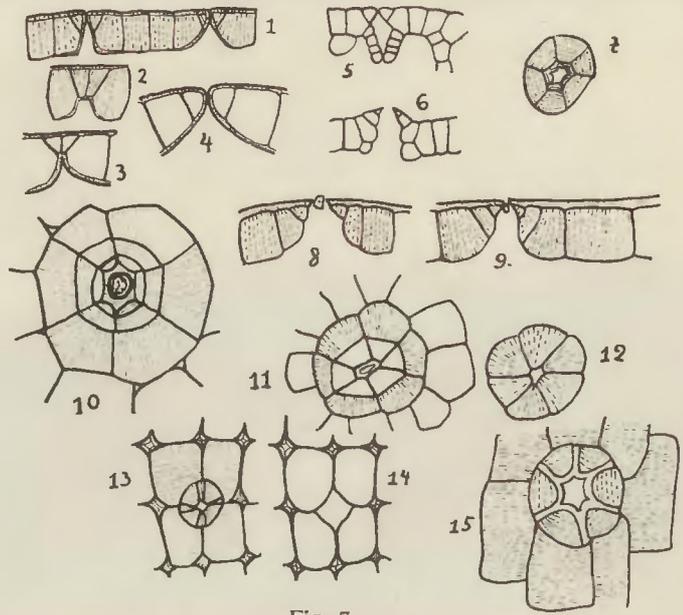


Fig. 7

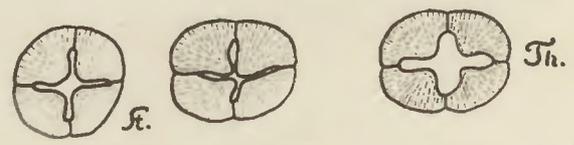


Fig. 8

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Repertorium specierum novarum regni vegetabilis](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [BH_131](#)

Autor(en)/Author(s): Ziegenspeck Hermann

Artikel/Article: [Die Spaltöffnungen der Marchantiaceae 94-120](#)