

Versuche über die Umwandlung von Antheridienständen in den vegetativen Thallus bei Marchantieen.

Von Josef Dörscheg-Uhlár.

(Mit Tafel VII und 3 Abbildungen im Text).

In meiner Arbeit „Über äußere und innere Brutbecherbildung bei *Marchantia geminata*“¹⁾ berichtete ich über die Umbildung der Antheridienstände einiger auf Java gefundener Exemplare dieser *Marchantia* in vegetative Thallusäste, wobei gleichzeitig im Inneren der alten Antheridienhöhlen Brutkörper und im Gewebe des neuen Thallus Höhlen mit Brutkörpern entstanden waren, über welchen sich äußerlich „Stifte“ erhoben.

Küster²⁾ (pag. 314) reihte diese abnormale Bildungserscheinung unter die „Heterotopieen“ ein.

Diese in der Natur aufgetretene Qualitätsänderung im Wachstum des Antheridienstandes veranlaßte mich zu Versuchen, die Umwandlung eines Antheridienstandes in den vegetativen Thallus auf experimentellem Wege zu erzeugen, um so womöglich die Bedingungen für diese Umwandlung kennen zu lernen.

Die zu diesem Zwecke anfangs Januar 1914 angesetzten Versuche wurden durch den Krieg unterbrochen. Da es zur Zeit noch nicht sicher ist, ob sie wieder aufgenommen und fortgeführt werden können, dieselben aber bereits einige Resultate zeitigten, werden sie hier mitgeteilt.

I.

Marchantia geminata stand mir lebend nicht zur Verfügung, wohl aber waren im Münchener botanischen Garten die tropischen *M. palmata* und *M. planiloba* in Kultur. Diese beiden *M.* schienen mir für den Versuch geeignet, einerseits weil ihre Antheridienstände ebenso wie bei *M. geminata* die Antheridien auf geteilten Ästen erzeugen, andererseits auch, weil bei der größeren Reaktionsfähigkeit der tropischen Pflanzen sich ein wahrscheinlicheres Resultat erwarten ließ als bei der *M. polymorpha* unserer Breiten. Gleichwohl wurde auch diese zu den Versuchen herbeigezogen.

Es wurden zwei Versuchsreihen gebildet. In der

ersten Reihe wurden Thallusstücke mit noch nicht ausgewachsenen Antheridienständen auf Torferde verschiedenen Licht-, Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnissen ausgesetzt, ohne daß bis zur Unterbrechung des Versuches sich irgendein Ausschlag in der gesuchten Richtung ergab. In der

zweiten Reihe wurden junge Antheridienstände vom Thallus losgetrennt und als Stecklinge in der Weise weiterkultiviert, daß sie mit dem Stiel so tief in die Erde gesteckt wurden, bis die Unterseite der Strahlen der Erde auflagen. Die Stände waren teils in dem Alter, daß sie schon reife Antheridien ausgebildet hatten, wovon man sich durch die milchige Färbung eines aufgelegten Wassertropfens leicht überzeugen konnte, oder sie waren ganz junge, nur 2—3 mm im Durchmesser betragende Scheiben, bei welchen die Trennung in Äste noch nicht stattgefunden hatte (Fig. 1).

Diese Kulturen standen dauernd in einem hellen, feuchten Gewächshause, dessen Temperatur nicht unter 15° C herunterging. Schon nach 6 Wochen zeigten sich Ausschläge in der gesuchten Richtung, welche bis zur Unterbrechung des Versuches folgende Resultate zeitigte:

Marchantia planiloba.

A. Nachdem die Strahlen ihre normale Länge (nach Stephani³⁾ werden sie bis zu 12 mm lang) unter normaler Ausbildung von Antheridien erreicht hatten, setzte der größere Teil das Wachstum über diese Länge hinaus fort, wobei die häutigen Randlappen, welche das geringe Assimilationsgewebe für den A. Stand bildeten, die Tendenz hatten, sich zu verbreitern (Tafel VII, Fig. 2). Sie konnten so das 2—3 fache der normalen Länge erreichen, immerfort Antheridien erzeugend. Einzelne verlängerte Äste traten an ihrem Wachstumsscheitel wiederholt in Teilung ein (Fig. 2), die Qualität als Antheridien bildender Ast noch immer beibehaltend. An zwei Stecklingen entstanden an den Scheiteln der verlängerten Äste neue gestielte Antheridienstände.

B. Andere unter denselben äußeren Bedingungen wachsenden Stecklinge gaben die Bildung von Antheridien bald auf, verbreiterten sich am Vegetationsscheitel und wurden zu einem vegetativen Thallus mit normalen äußeren Brutbechern (Tafel VII, Fig. 3).

C. Noch andere Äste, ebenfalls unter den gleichen Wachstumsverhältnissen, schoben zwischen die eben geschilderten generativen und vegetativen Stadien ein Zwischenstadium ein. Die Verbreiterung des

Astes erfolgte nur allmählich und an Stelle der Antheridien traten in 3—4 Reihen nebeneinander und hart aneinander aufschließend, endogen in Höhlen erzeugte Brutkörper, so wie dies bei *M. geminata* geschildert worden war. Auf der Oberseite endigten diese Höhlen regelmäßig in bis 3 mm lange Stifte, welche der Oberfläche das Aussehen einer Bürste gaben. (Bei *M. geminata* war nur an zwei Exemplaren vereinzelt je ein Stift gefunden worden.) Dann erst entstanden mit Annahme der normalen Thallusbreite die exogen gebildeten Brutkörper in Brutbechern (Tafel VII, Fig. 3, Textfig. 4).

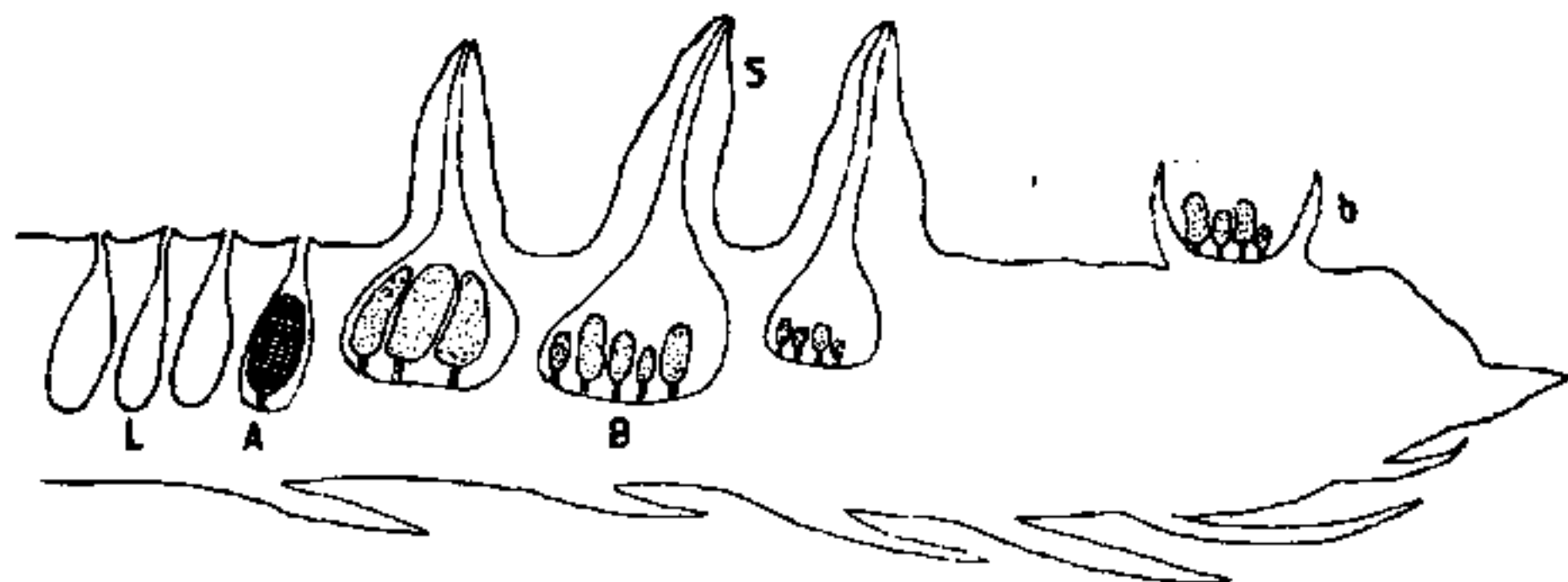


Fig. 4. Längsschnitt durch einen verbreiterten A.-Ast. *L* leere Antheridienhöhlen, *A* Antheridium, *B* Brutkörperhöhlen mit Brutkörpern, *b* Brutbecher, *S* Stift. Schematisiert.

Es kamen somit alle bei *M. geminata* in der Natur gefundenen abnormen Bildungsabweichungen in dieser Versuchsreihe in Erscheinung.

***Marchantia palmata*.**

Die Stecklinge dieser *M.* erwiesen sich bei gleichen Kulturbedingungen nicht so plastisch wie die der *M. planiloba*, indem sie wohl abnorm lange Äste hervorbrachten, auch in Teilung eintraten, doch niemals in das vegetative Stadium oder in das Zwischenstadium mit endogenen Brutkörpern übergingen.

Marchantia polymorpha

zeigte sich in keiner Weise reaktionsfähig.

III.

Betrachten wir die geschilderten Versuchsergebnisse etwas näher, so können wir finden:

ad A. Im Stecklingsversuch erscheinen zur Anlage und Ausbildung von Antheridien dieselben Bedingungen realisiert, wie an der intakten Pflanze. Hierbei scheint speziell die Assimilationstätigkeit des

Mutterthallus keinen besonderen Einfluß auf die Antheridienbildung zu haben, da im Steckling die von den Ästen erzeugten Assimilate trotz der geringen Ausdehnung der assimilierenden Oberfläche zur Erzeugung der Antheridien genügen.

Unter natürlichen Bedingungen befinden sich auf der Unterseite der Antheridienstrahlen keinerlei Rhizoiden. Die im Versuche dem Substrate aufliegenden Strahlen bilden jedoch Rhizoiden, durch welche die Aufnahme von Wasser und der mineralischen Bestandteile mindestens in dem Maße erfolgen muß, wie dies an dem intakten Stande durch den Stiel seitens des Mutterthallus her geschieht. Wie weit sich das Verhältnis zwischen Assimilationstätigkeit und Ausbildung von Rhizoiden in den vorliegenden Versuchen gestaltete, und ob sich durch Beeinflussung des einen oder anderen dieser Faktoren ein Ausschlag herbeiführen läßt, konnte noch nicht untersucht werden.

Im Verlaufe der normalen Entwicklung des Antheridienstandes und der fertilen Äste desselben muß ein Hemmungsfaktor auftreten, welcher das Längenwachstum dieser Äste begrenzt. Bei der Stecklingskultur fällt dieser Hemmungsfaktor offenbar weg. Es wäre nun zu untersuchen, welches dieses hemmende Moment ist, das den Vegetationsscheitel des Astes veranlaßt, sein Wachstum einzustellen. Vom rein mechanischen Standpunkt aus gesehen muß zwischen der Tragkraft des exzentrisch angebrachten Stieles und dem Druck der Strahlen ein gewisses Gleichgewicht herrschen, sonst würde bei Überwiegen des letzteren der ganze Stand umgelegt werden. Daß im Stecklingsversuche einzelne verlängerte Äste zur Bildung eines neuen Antheridienstandes schritten, zeigt, daß im normalen Thallus und im Stecklingsast dieselben formativen Bedingungen vorhanden sein können, die kennen zu lernen im Wege des Stecklingsversuches leichter möglich sein dürfte, da alle bisherigen Versuche, bei Marchantien die Bedingungen für das Auftreten der generativen Fortpflanzung festzustellen, versagten.

ad B. Beim Übergang des Antheridienastes in den vegetativen Thallus konstatieren wir einerseits wiederum den Wegfall des Hemmungsfaktors am Vegetationsscheitel, andererseits tritt die Frage auf, welche Momente diese qualitative Umstimmung des Wachstums bedingen. Daß das Auftreten der Rhizoiden und mit ihnen das Verhältnis zwischen Assimilation und Aufnahme der Aschenbestandteile die Ursache sein dürfte, ist anzunehmen. Es dürfte möglich sein durch Begrenzung des Wachstums der Rhizoiden die Ausbildung des vegetativen oder generativen Stadiums in die Hand zu bekommen, ähnlich vielleicht wie es mir gelang, bei Knollenbegonien durch Abschneiden der Wurzeln die

Pflanze zu veranlassen, das Blattstadium zu überspringen und direkt zur Blütenbildung zu schreiten⁴⁾.

Es scheint nicht unmöglich und wäre zu versuchen durch derartige Beeinflussungen an ein und demselben Thallusstück die verschiedenen Stadien zu wiederholten Malen hervorzurufen und hierbei die Bildung von generativen Ständen auszuschalten.

ad C. Die Ausbildung des Übergangsstadiums beginnt mit einer allmählichen Verbreiterung des Antheridiumastes zum Thallus. Gleichzeitig sieht man äußerlich in der Mitte des neuen Thallus mehrere Reihen von Stiften in der Breite, wie vorher die Antheridien eingesenkt waren, als ununterbrochene Fortsetzung der Antheridien. Diese Stifte hören dann entweder mitten im Thallus plötzlich auf oder es zeigt sich entfernt von der früheren Gruppe in der Mittellinie des Thallus einzelt hier und da noch ein einzelner Stift. Unter jedem Stift befindet sich eine Höhle mit Brutkörpern.

Die Zahl und Anordnung dieser Brutkörperhöhlen macht zwar den Eindruck, als ob sie den Antheridienhöhlen homolog wären. Es sieht so aus, als wäre beim Übergange zum vegetativen Thallus das formative Element, das die Antheridienanlage begleitete, noch beibehalten worden, während die innere Qualität, d. i. die Bildung der Geschlechtszellen bereits verloren gegangen wäre.

Aus Untersuchungen von Leitgeb⁵⁾, Barnes und Land⁶⁾ wissen wir, daß sowohl die Antheridien als auch die Brutkörper oberflächlich am Vegetationsscheitel angelegt werden. Während die Antheridienmutterzelle bei ihren weiteren Teilungen von dem umgebenden Gewebe überwachsen und so in das Innere des Astes versenkt wird, wachsen die Brutkörperanlagen oberflächlich weiter und werden von dem ringförmig aus der Oberfläche sich erhebenden Brutbecher eingeschlossen.

Die inneren Brutkörperhöhlen entstehen nun, soweit dies untersucht werden konnte, am Vegetationsscheitel, sind also den Antheridienhöhlen homolog. Auf dem Grunde derselben bilden sich an Stelle des Antheridiums die Brutkörper aus, manchmal nur zwei an Zahl.

Aber auch hier scheinen im Inneren noch formative Schwankungen vorzukommen. Ein verbreiteter Antheridienast zeigte bei der Untersuchung Höhlen, in welchen von der Basis derselben ein embryonaler Zellstrang in den Stift hinaufwuchs, während nebenan Brutkörperanlagen vorhanden waren (Fig. 5, 6). Man kann diesen abnormalen Zellstrang als eine Antheridiumanlage ansehen, die ihre ursprüngliche Qualität verlor, vegetativ weiterwuchs, jedoch bereits eine solche

Wachstumstendenz eingeschlagen hatte, daß die Umbildung zum Brutkörper nicht mehr möglich war. Durch die veränderten Wachstums-

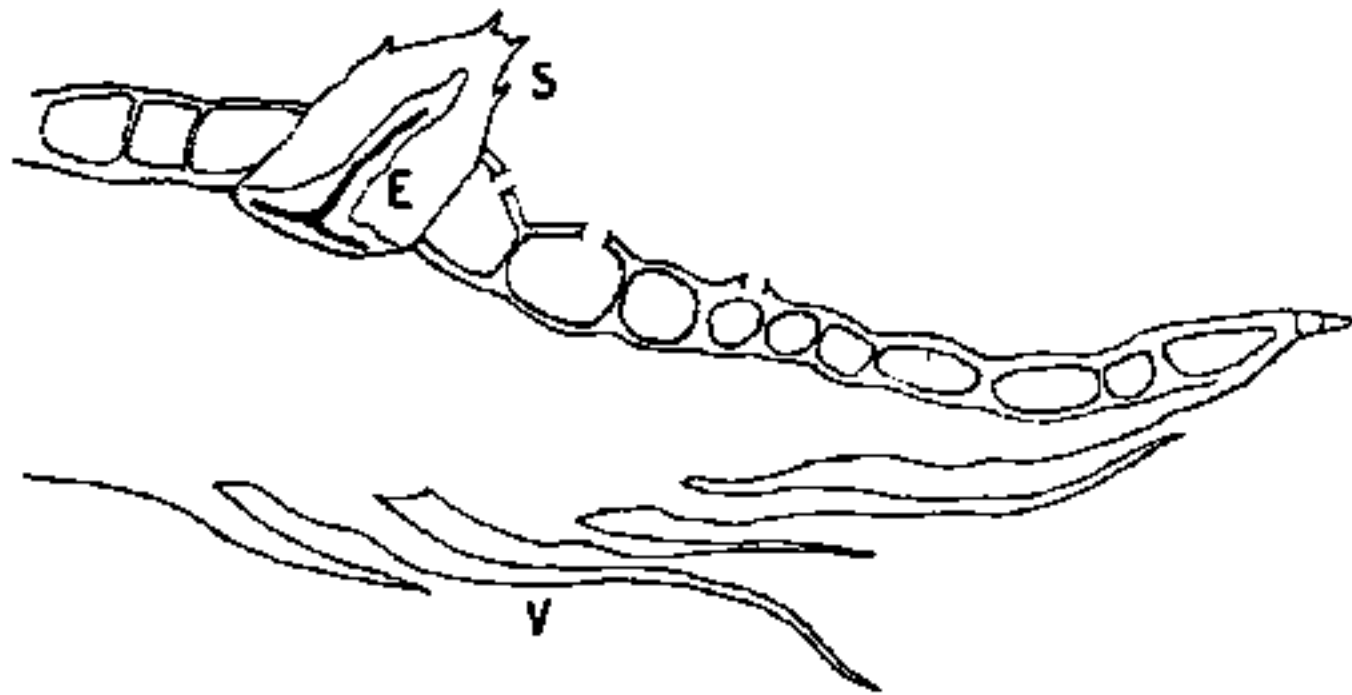


Fig. 5. Erklärung im Text. S Stift, V Ventral-schuppen, E Embryonaler Gewebeschlauch. Vergr. 80mal. Mikrotomschnitt.

bedingungen scheint das ganze System ins Wanken gekommen zu sein.

Außer der eben geschilderten Entstehung der Brutkörper werden solche auch in alten Antheridienhöhlen und auch sonst im älteren Gewebe angelegt, so wie ich diese Art des Auftretens auch bei *Marchantia geminata*¹⁾ geschildert hatte.

Die Stifte sind ohne Zweifel Brutbecher, welche von den Ausführungspapillen der Antheridienhöhlen die „Geschlossenheit“ als Eigenschaft mit sich führen. Für die Homologie mit Brutbechern sprechen auch die Papillen oder Haare, welche sich an der Spitze und auch

zerstreut an der Oberfläche der Stifte befinden, ebenso wie sie den oberen Rand des Brutbechers krönen.

Bei der weitaus größten Zahl der untersuchten Stifte konnte eine entsprechende Öffnung derselben, um die bereits entwickelten Brutkörper zu entlassen, nicht festgestellt werden. Bei wenigen Stiften war zwar die Ausgangsöffnung etwas erweitert, doch hätten auch durch diese erweiterten Öffnungen die Brutkörper noch nicht den Weg ins Freie finden können. Dies wäre erst durch das Absterben des Stift- und Thallusgewebes möglich.

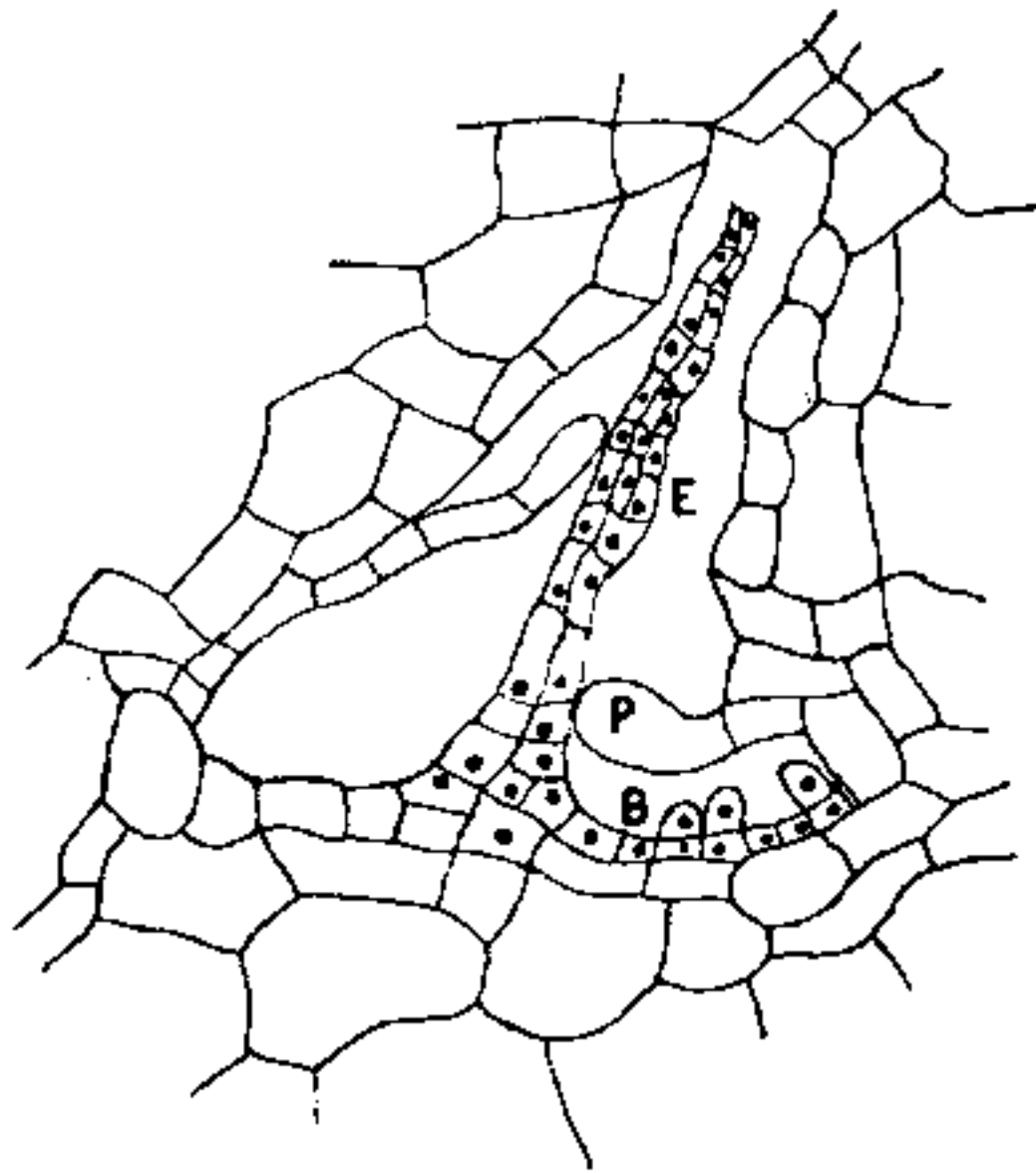


Fig. 6. Erklärung im Text. Detail aus Fig. 5. E Embryonaler Gewebeschlauch, P Schleimhaare, B Brutkörperanlagen. Vergr. 260mal. Mikrotomschnitt.

Die Stifte sind demnach im vorliegenden Falle als nicht „zweckmäßige“ Bildungserscheinungen zu betrachten.

Stifte, als normale Ausführungsgänge für die Spermatozoiden finden sich bei verschiedenen *Riccia*-Arten, wo sie, wie Goebel (7, pag. 522, 683) ausführt, wie die Spitze einer Spritze wirken. Ferner

besitzt *Blasia* flaschenförmige Brutkörperbehälter, deren Bauch man mit unserer Brutkörperhöhle, deren langen Hals man mit dem Stift parallel stellen könnte.

Die Bildung der Stifte läuft übrigens der Entwicklung der Höhlen und Brutkörper voraus. Schon über ganz kleinen Höhlen mit erst wenigzelligen Brutkörperanlagen befinden sich bereits voll entwickelte Stifte.

Daß übrigens auch die Brutbecher bei *M. planiloba* labile Gebilde sind, zeigt auch der Umstand, daß wiederholt halbmondförmige Brutbecher, ganz ähnlich wie bei *Lunularia*, in den Kulturen gefunden wurden.

Vergleichen wir zum Schlusse die bei *M. geminata* in der Natur aufgetretenen abnormalen Wachstumserscheinungen mit den Resultaten des Stecklingsversuches, so finden wir die ersteren alle auch im Versuche realisiert. Neu kommen hinzu der kontinuierliche Übergang von Antheridienhöhlen mit Antheridien zu Brutkörperhöhlen mit Brutkörpern und Stiften, die Ausbildung derselben am Vegetationsscheitel, das Schwanken der formativen Gestaltung beim Übergang vom generativen zum vegetativen Stadium, besonders gekennzeichnet durch das Wachstum des aus einer Antheridiumanlage hervorgegangenen Gewebestranges durch einen Stift.

Zusammenfassung.

Werden junge Antheridienstände der tropischen *Marchantia planiloba* als Stecklinge kultiviert, so zeigen die Antheridienäste dreierlei abnormale Wachstumserscheinungen. 1. Sie wachsen bis zur dreifachen normalen Länge heran, hierbei ihre ursprüngliche Qualität als Antheridienerzeuger beibehaltend. 2. Sie werden bald nach Erreichung ihrer natürlichen Länge vegetativ, indem sie am Scheitel in den normalen Thallus übergehen, der Brutbecher und Brutkörper erzeugt. 3. Zwischen das generative und vegetative Stadium kann ein Zwischenstadium eingeschaltet werden in der Weise, daß die Verbreiterung des Antheridienastes am Vegetationsscheitel nur allmählich vor sich geht, während gleichzeitig an Stelle der Antheridien Brutkörper in endogenen Höhlen in derselben Anordnung und Anzahl, wie dies bei der Antheridienbildung der Fall ist, erzeugt werden. Diese Brutkörperhöhlen sind äußerlich von Stiften überragt, die den Brutbechern homolog sind.

Die Ursache für diese Wachstumsänderungen ist in der geänderten Nahrungsaufnahme zu suchen, die bedingt ist dadurch, daß die Antheridienäste, dem feuchten Substrate aufliegend, Rhizoiden bilden, welche Erscheinung bei den mit dem Mutterthallus verbundenen Antheridienästen nicht der Fall ist.

Versuche mit der ebenfalls tropischen *M. palmata* gaben einen Erfolg nur hinsichtlich der Verlängerung der Antheridienäste; die mit unserer *M. polymorpha* angestellten Versuche zeigten keine Reaktion.

Herrn Geheimrat Goebel danke ich ergebenst für die Überlassung des Versuchsmaterials und Gewährung der Möglichkeiten für die Durchführung der Versuche.

Partenkirchen, im Februar 1919.

Literaturverzeichnis.

- 1) Döposcheg-Uhlár, Über äußere und innere Brutbecherbildung an den Antheridienständen von *Marchantia geminata*. Flora 1915, Bd. CVIII.
- 2) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1916.
- 3) Stephani, Species Hepaticarum.
- 4) Döposcheg-Uhlár, Frühblüte bei Knollenbegonien. Flora 1912, Bd. CIV.
- 5) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. 1879.
- 6) Barnes und Land, The origin of the cupula of Marchantiaceae. Botan. Gazette 1908.
- 7) Goebel, Organographie der Pflanzen. 2. Auflage. II. Teil. Jena 1915.



Fig. 2. *Marchantia planiloba*: A.-Stände, die über ihre normale Länge hinausgewachsen sind, einer ist auch mehrfach in Teilung eingetreten.



Fig. 1. Oben: Archegonien und Antheridienstand von *Marchantia planiloba*, rechts ein noch jugendlicher A.-Stand. Unten: ebenso von *M. polymorpha*.



Fig. 3. *Marchantia planiloba*. Mittelbildungen zwischen generativem und vegetativem Stadium. Am verbreiterten A.-Ast stehen Stifte, unter denen sich Höhlen mit Brutkörpern befinden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [113](#)

Autor(en)/Author(s): Doposcheg-Uhlár J.

Artikel/Article: [Versuche über die Umwandlung von Antheridienständen in den vegetativen Thallus bei Marchantieen 191-198](#)