Monographische Studien an Treubia insignis Goebel.

Von C. Grün.

(Mit Tafel III—V und 14 Abbildungen im Text.)

I. Vorkommen, systematische Stellung und äußere Morphologie von Treubia insignis.

Treubia insignis wurde 1886 von Goebel auf Java aufgefunden. Die ersten Standortsangaben lauten folgendermaßen[1]: „Rechts von dem nach Sindanglaja hinabführenden Wege befindet sich eine tiefe Schlucht. Geht man diesen Weg zunächst hinab und schlägt dann einen die Schlucht rechts überschreitenden Fußpfad ein, so gelangt man auf der anderen Seite des Baches leicht an den Waldrand hinauf. Dort befindet sich der oben erwähnte Standort."

Später haben andere Forscher, wie Karsten, Stahl, Treub, Schiffner, Fleischer, Ernst u. a. dieses selten schöne Lebermoos gelegentlich ihres Aufenthaltes auf Java, in der Nähe von Tjibodas, in Höhenlagen von ca. 1500—1800 m gesammelt. Lange Zeit war dies die einzige Fundstelle für Treubia. Im Laufe der Zeit liefen dann noch andere Mitteilungen über das Vorkommen von Treubia ein. Sie wurde in Tahiti, Samoa, Neuseeland und neuerdings auch in Tasmanien aufgefunden.

Ob es sich in allen diesen Fällen um die gleiche Form wie die javanische handelt, ist eine zurzeit noch nicht definitiv entschiedene Frage. Die in jüngster Zeit von Rodway[2]) auf Tasmanien aufgefundene Treubia scheint eine andere Spezies zu sein. Rodway bezeichnet sie auch, der Diagnose von Stephani folgend, als Treubia bracteata. Er schreibt hierüber in seiner kurzen Mitteilung:

„These bracts in the Tasmanian form are subquadrate, and about 2 mm long; in the Javan specimens they are shorter. In the Species

1) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Vol. IX, pag. 1 ff.

2) Rodway, L., Notes on Treubia insignis Goebel. Papers and Proc. Roy. Soc. Tasmania, pag. 62.

Hepaticarum, Stephani refers the New-Zealand form to a distinct species. T. bracteata, principally on account of the bracts bring subquadrate, longer than broad, and appressed."

Stephani faßt die von Goebel auf Neuseeland aufgefundene Treubia ebenfalls als T. bracteata auf. Goebel[1]) hat seinerzeit schon auf die wichtigsten habituellen Unterschiede zwischen dieser und der javanischen Form aufmerksam gemacht.

Ferner zeigte er, daß die Organe der asexuellen Fortpflanzung bei der neuseeländischen Form andere sind als bei Treubia insignis. Er konnte jedoch — da es ihm an Material mit Brutorganen von Treubia insignis fehlte — nicht entscheiden, ob dieser Unterschied ein konstanter oder ein mehr zufälliger sei.

Die Standortsangaben, die dem mir von Herrn Prof. Dr. A. Ernst zur Verfügung gestellten Material beigegeben waren, lauten folgendermaßen:

1. Tjibodas, Weg nach Huis ten Bosch;
2. Tjibodas, Huis ten Bosch;
3. Tjibodas, Tarawas Pandjang.

Das Material war von Herrn Prof. Ernst in der Zeit von November 1905 bis Mitte Januar 1906 gesammelt worden.

Außerdem erhielt ich durch seine Vermittlung im Herbst 1911 noch einiges Material, das Herr Dr. Ch. Bernard ebenfalls in den Wäldern ob Tjibodas gesammelt hatte.

Aus allen Angaben über das Vorkommen und die Standorte von Treubia geht hervor, daß wir in ihr ein ausgesprochen tropisches Lebermoos vor uns haben, das feuchte. schattige Standorte liebt.

Die erste zusammenfassende Diagnose über Treubia insignis wurde von Stephani[2]) gegeben. Obschon ich — aus Gründen, die an einer anderen Stelle der Arbeit zu erörtern sind — nicht in allen Punkten mit derselben einverstanden bin, sondern zur Auffassung Goebels neige, führe ich diese Diagnose der Vollständigkeit halber doch an. Sie lautet:

„Treubia insignis Goeb.

Dioica, olivacea, in plagas latas expansa. Frons usque ad 16 cm longa, 2 cm lata, in ligno putrido haustoriis arcte repens, radicellis veris nullis, simplex vel furcatim ramosa, furcis monopodialiter dispositis; costa subtus prominens, 20 cellulas crassa, in alas laterales sensim

1) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 187—190.

2) Stephani, F., Treubia insignis Goebel. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

attenuata, margine solum cellulis unistratis aedificata; alae profunde incisolobatae, lobis linguaeformibus apice rotundatis integerrimis, ob curvaturam marginum parum imbricatis foliaque fingentibus. Cellulae superficiales in sectione verticali 0,040 : 0,025 interiores 0,1 : 0,070 mm fasciculo vasorum centrali nullo. Amphigastria nulla.

Frondes antice longitudinaliter cristatae, crista humilis hinc illinc, alternatim geniculata (zickzack) angulisque lamella accessoria transversali ancta.

Flores utriusque sexus in fundo lamellarum; antheridia usque ad 20, longissime pedicellata, archegonia haud vidi. Sporogonia ignota. Java prope Tjibodas, leg. Goebel, Karsten, Stahl.

Quod configurationem frondis Symph. sinutae, similis, reliquis notis tamen optime distincta."

Ähnlich — vielleicht etwas vorsichtiger bezüglich der Blätter — lautet die Diagnose von Schiffner[1]).

Treubia insignis schließt sich in ihrem äußeren Habitus den foliosen Formen an. Sie zeigt also, wie schon Goebel (l. c. pag. 8—9) nachgewiesen hat, eine Differenzierung in Stämmchen-und Blätter. In der Stellung ihrer Sexualorgane lehnt sie sich mehr an die thallosen Formen an, ohne jedoch in der Ausbildung von Archegonien und Antheridien mit letzteren völlig übereinzustimmen. Die Auffassung von Goebel, daß Treubia insignis zu den Übergangsformen von den thallosen zu den foliosen Lebermoosen gehört, ist wohl richtig.

Treubia wächst, wie die thallosen Formen, flach dem Substrate angeschmiegt. Nur die Vegetationsspitze ist ein klein wenig aufwärts gebogen.

Die Verbindung mit dem Substrate ist eine sehr innige. Besonders an älteren Partien der Pflanze kann man dies, sowohl am fixierten wie auch am getrockneten Material, noch deutlich erkennen; denn es gelingt oft nicht, Substratpartikelchen von der Ventralseite zu entfernen, ohne eine Verletzung der unteren Epidermis herbeizuführen. Bewirkt wird diese Verbindung durch zahllose Rhizoiden, die mit bloßem Auge als weißfilziger Belag auf der Unterseite des Stämmchens zu finden sind. Sie entwickeln sich in und zu beiden Seiten der ventralen Rinne.

Es fiel mir bei der Sondierung des Materials schon auf, daß die Pflanzen, welche Sporogonien trugen, sich senkrecht unter denselben durch eine auffallend starke Ausbildung von Rhizoiden auszeichneten.

---

1) Schiffner, V., Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg, Leiden 1900, Bd. I, . 70—71.

Die Erscheinung läßt sich wohl mit der erhöhten Nahrungsstoffzufuhr zum Sporophyten in Einklang bringen.

Die Pflanze erreicht eine Länge bis zu 16 cm. Ihre Breite beträgt im Durchschnitt ca. 2 cm. Von oben betrachtet erkennt man das Stämmchen meist nicht als solches, da es von den beiderseitig sehr dicht sitzenden Blättern und den Dorsalschuppen fast verdeckt wird. Goebel (l. c. pag. 265, Fig. 165) gibt in seiner Organographie eine Abbildung, die internodienartige Bildungen erkennen läßt. Ähnliches fand ich auch in meinem Material. Diese internodienartigen Bildungen, die das Stämmchen mehr oder weniger deutlich erkennen lassen, treten meist an jüngeren und schmächtigen Pflänzchen auf. Vielfach findet man auch monopodiale Verzweigungen vor.

Die zarten Blätter besitzen eine durchschnittliche Länge von 1 cm. Ihre Breite beträgt im Durchschnitt 7—8 mm. In Ausnahmefällen sind Länge und Breite des Blattes ungefähr gleich groß. Diese Größenverhältnisse zeigen, wenn wir einen Vergleich mit anderen beblätterten Lebermoosen anstellen, daß Treubia eine derjenigen Formen ist, die die größten Blätter besitzen.

Die Blätter sitzen mit breiter Basis dem Stämmchen an, und zwar sind sie etwas schief inseriert. Infolgedessen stehen sie nicht vollkommen horizontal, sondern der vordere Teil — zur Vegetationsspitze hin — ist etwas geneigt. Er wird bei normaler Entwicklung teilweise von dem hinteren Rande des nächst jüngeren Blattes dachziegelartig bedeckt. Vereinzelt kommen Ausnahmen vor, insofern die Deckung auf ein Minimum beschränkt ist oder ganz unterbleibt. Diese Ausnahmen hindern uns jedoch nicht, mit Berechtigung von „foliae incubae“ bei Treubia insignis zu sprechen.

Das einzelne Blatt ist am äußeren Rande meist abgerundet und hier sehr zart. Nach der Anheftungsstelle zu wird es dicker. Dieser Unterschied hat seinen Grund in der verschiedenen Schichtenzahl des Blattes.

Auf der Dorsalseite des Stämmchens sieht man einen zickzackförmig verlaufenden Kamm, der seine Bildung zwei Reihen kleiner Schuppen [1]) verdankt, welche in ihrer Zahl mit derjenigen der Blätter übereinstimmen.

---

1) Die Behauptung Stephani's, daß es sich bei diesen Dorsalschuppen lediglich um Schutzvorrichtungen für die Geschlechtsorgane handle, die rudimentär würden, sobald die Ausübung dieser Funktion nicht mehr notwendig sei, ist schon von Goebel, gelegentlich seiner Mitteilungen über die neuseeländische Treubia, als unrichtig widerlegt worden. Meine Untersuchungen bestätigen ebenfalls die

Die Schuppen sind bei normaler Anlage und Ausbildung schief inseriert, etwas nach vorne geneigt und greifen auf Stämmchen und Blatt hinüber (Taf. III).

Die zickzackförmige Leiste, welche von Stephani als einheitliche Lamelle aufgefaßt wird, kommt dadurch zustande, daß jedesmal die Insertionslinie der jüngeren Schuppe zur nächst älteren hinreicht. Es handelt sich also nicht um eine einheitliche Leiste, sondern um schief verlaufende Teilstücke, die abwechselnd rechts und links von der Mediane liegen.

Die Größenunterschiede zwischen Schuppen und Blättern sind am Vegetationspunkte, wo diese dicht gedrängt stehen, geringer als an ausgewachsenen Teilen der Pflanze.

In dem Winkel, der von den Dorsalschuppen einerseits, Stämmchen und Blatt andererseits gebildet wird, sitzen die Geschlechtsorgane, Antheridien und Archegonien. Auffallenderweise waren in dem von mir untersuchten reichen Material keine Pflanzen mit Antheridien enthalten. In der Literatur fand ich Angaben über dieselben nur bei Stephani, der schreibt: „Antheridia usque ad 20, longissime pedicellata". Er gibt auch eine, allerdings sehr schematische Abbildung, aus der hervorgeht, daß die Antheridien in ihrer Stellung mit den Archegonien übereinstimmen.

Die Archegonien sind mit bloßem Auge nicht sichtbar, wohl aber mit einer starken Lupe.

Aus dem Winkel der Dorsalschuppen brechen bei fruktifizierenden Exemplaren die Sporogonien hervor. Sie bringen die etwas geneigte Schuppe zunächst in eine mehr senkrechte Stellung und bewirken schließlich noch ein Umbiegen der oberen Randpartie (Taf. III).

Das junge Sporogonium hat infolge seiner schuppig rauhen Calyptra ein erd- oder maulbeerartiges Aussehen. Durch Wachstum in der Richtung der Längsachse erfolgt zunächst eine Streckung desselben. Es geht aus der kugeligen Gestalt mehr und mehr in die keulenförmige über. Die Calyptra umhüllt den Sporophyten so lange, bis er eine Länge von ca. 1—1,5 cm erreicht hat. Dann wird sie gesprengt. Auf älteren Stadien findet man die Calyptra als röhrenförmiges Gebilde über die Schuppe herausragend. Sie umgibt den unteren Teil der zarten Seta. Dieselbe erreicht im ausgewachsenen Zustande eine

---

Ansicht Goebel's, daß Schuppen auch dann ausgebildet werden, wenn keine Geschlechtsorgane entwickelt werden. Ich fand viele Schuppen, in deren Achseln nicht die Spur von Geschlechtsorganen zu erkennen war. Sie unterschieden sich aber absolut nicht von denjenigen, die als Hüllen für Archegonien dienten.

Länge von etwa 10 cm. An ihrem Ende trägt sie die braungefärbte Sporenkapsel. Diese ist oben etwas zugespitzt, besitzt also annähernd eiförmige Gestalt.

II. Anatomische Verhältnisse.

Bezüglich der Auffassung von Treubia insignis stelle ich mich auf den Standpunkt von Goebel (l. c. pag. 1), spreche also von „Blättern" und „Stämmchen". Ich behandle also in den nachfolgenden Ausführungen nacheinander:

1. die Anatomie des Stämmchens;
2. die Anatomie des Blattes und der Dorsalschuppen;
3. die Anatomie des Vegetationspunktes.

1. Die Anatomie des Stämmchens.

Wir wissen von den anatomischen Verhältnissen unseres Lebermooses verhältnismäßig wenig. Goebel[1]) hat sich darauf beschränkt, einige Hauptcharakteristika der Pflanze anzuführen. Etwas eingehender beschäftigt er sich in seinen Ausführungen mit der Pilzinfektion bei Treubia insignis. Meine Untersuchungsergebnisse decken sich in diesem Punkte mit denjenigen von Goebel. Sie sind der Vollständigkeit halber im nachfolgenden dennoch beschrieben.

Zum Studium der anatomischen Verhältnisse wurden Quer-, Längs- und Flächenschnitte, zum Teil mit dem Mikrotom, hergestellt. Als besonders günstige Präparate erwiesen sich mediane Längsschnitte durch $1-1^1/_2$ cm lange Stämmchenstücke mit Vegetationsspitze. Auf einem solchen Schnitt finden sich alle Gewebeschichten, die das ausgewachsene Stämmchen besitzt. Gleichzeitig haben wir in solchen Präparaten noch den Vegetationspunkt, so daß man am selben Schnitt die Beziehungen der einzelnen Schichten zum Vegetationspunkt konstatieren kann, was natürlich einen wesentlichen Vorteil bei der Untersuchung bedeutet.

Auf einem Längs- oder Querschnitt durch das dorsiventrale Stämmchen finden wir von oben nach unten folgende Schichten:

1. Die obere Epidermis; 2. das Zwischengewebe, bestehend aus dem eigentlichen interstitienlosen Gewebe, einem zentralen Strang verdickter Zellen, der stärkeführenden Schicht; 3. die untere Epidermis.

---

1) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Leiden 1891, Vol. IX, pag. 2.

Im nachfolgenden wollen wir diese Gewebeschichten im einzelnen betrachten.

Die obere Epidermis ist bei Treubia insignis fast durchweg einschichtig. Mehrschichtigkeit kommt nur selten an einzelnen Stellen vor und ist ohne Zweifel als Anomalie aufzufassen. Die obere Epidermis geht in der Hauptsache über in die Epidermis der Blätter und der Dorsalschuppen. Von einem Übergang in die untere Epidermis, also von einer einheitlichen Epidermis, kann man nur da sprechen, wo internodienartige Bildungen auftreten.

Die Zellen der oberen Epidermis schließen lückenlos aneinander. Jegliche Unterbrechung durch Spalt- oder Atemöffnungen fehlt. Sie sind von plattenförmiger Gestalt, die mehr oder weniger ausgeprägt ist. Wir sehen auf einem Längsschnitt sehr deutlich, daß die Zellen der

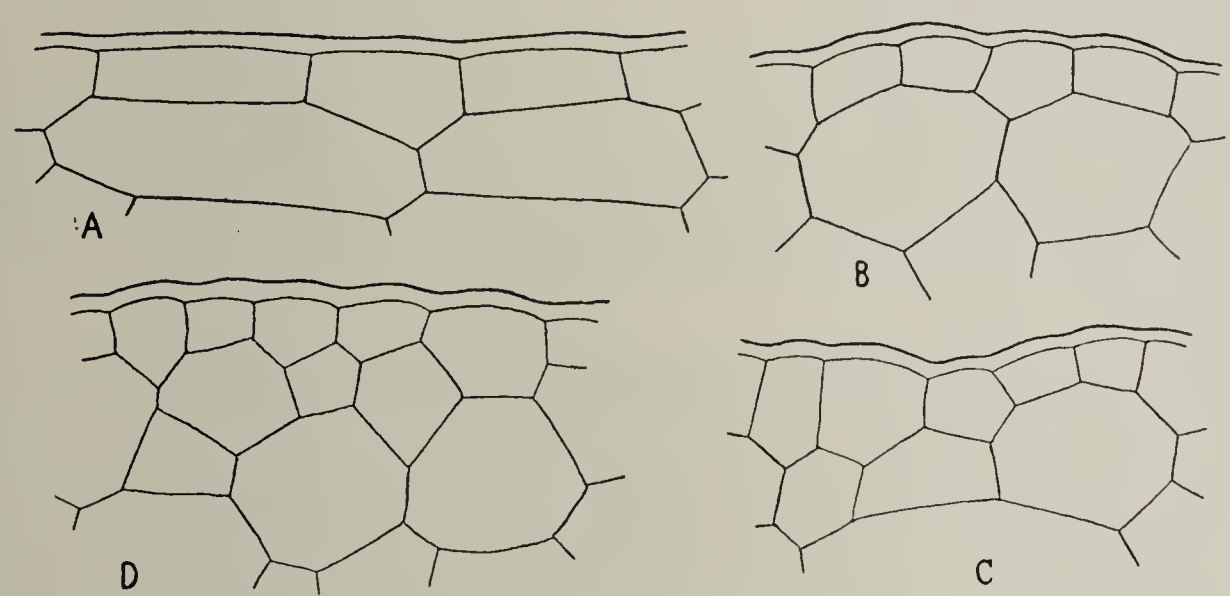


Fig. 1. Epidermispartien aus dem Stämmchen von Tr. insignis. *A* obere Epidermis im Längsschnitt, *B* im Querschnitt; *C* untere Epidermis im Längsschnitt, *D* im Querschnitt. Vergr. 234 : 1.

oberen Epidermis hinsichtlich ihres Längendurchmessers sehr variieren.

Am ausgeprägtesten ist der plattenförmige Charakter an denjenigen Partien des Stämmchens, welche zwischen zwei Schuppen liegen. Wo die Epidermis des Stämmchens in diejenige der Schuppen übergeht, werden die Zellen kürzer. Während die durchschnittliche Länge an den erstgenannten Partien 110—120 μ beträgt, konstatieren wir an letzteren nur eine solche von 75—80 μ. Der Breitendurchmesser bleibt sich in allen Partien des Stämmchens mehr oder weniger gleich. Er beträgt im Durchschnitt 40—45 μ.

Da den Jungermanniaceen, also auch Treubia insignis, ein besonderes Assimilationsgewebe, wie es z. B. die Marchantiaceen in ausgeprägter Weise besitzen, fehlt, wird diese Funktion in der Hauptsache von der oberen Epidermis übernommen. Man erkennt das

daran, daß sich im Protoplasma dieser Zellen zahlreiche Chlorophyllkörner von rundlicher oder ovaler Gestalt vorfinden. In ihnen läßt sich auch reichlich Assimilationsstärke in Form feiner Körnchen nachweisen. Ich zählte in einzelnen Chlorophyllkörnern 8—10 kleine Stärkekörnchen.

Nach außen findet sich bei den Zellen der oberen Epidermis eine ziemlich ausgeprägte Cuticula. Durch eine Reaktion mit Sudanglyzerin oder Chlorophyllösung kann man dieselbe leicht nachweisen und feststellen, daß sie fast überall gleichstark entwickelt ist.

Die untere Epidermis unterscheidet sich von der oberen in der Hauptsache dadurch, daß die Zellen nicht plattenförmig sind, sondern einen mehr isodiametrischen Charakter besitzen. Auch sie ist einschichtig. Ihre Zellen schließen im normalen Zustande ebenfalls lückenlos aneinander. Eine Trennung derselben findet z. B. durch eindringende Pilzfäden statt.

Die Größenverhältnisse der Zellen der unteren Epidermis sind im Durchschnitt folgende: Längendurchmesser 50—55 μ, Breitendurchmesser 36—45 μ. Es muß bemerkt werden, daß die untere Epidermis in allen ihren Teilen viel einheitlicher ausgebildet ist als die obere Epidermis.

Die Zellen der unteren Epidermis sind im allgemeinen weniger inhaltsreich. Besonders ist die Zahl der Chlorophyllkörner geringer; auch variiert dieselbe sehr stark in den einzelnen Zellen. Die Chlorophyllkörner liegen ziemlich gleichmäßig allen Wänden der Epidermiszellen an. Ein Aufstellen derselben an der Außenwand, wie es A. Ernst[1]) bei Dumortiera beobachtet hat, fand ich bei Treubia nicht. Wie bei der oberen Epidermis findet man auch bei der unteren eine deutlich ausgebildete Cuticula. Dieselbe ist in allen Teilen der Epidermis ziemlich gleichmäßig entwickelt. Durch die mikrochemische Reaktion kann man leicht nachweisen, daß die Cuticula die sich entwickelnden Rhizoiden noch ein Stück weit begleitet, allmählich immer schwächer wird und schließlich fast gänzlich verschwindet.

Die einzigen Anhangsgebilde der Ventralseite sind die Rhizoiden; Ventralschuppen fehlen. Die Entwicklung der Rhizoiden von Treubia insignis ist folgende (Fig. 2).

Die Initialzellen beginnen sich bald papillenartig hervorzuwölben und schlauchartig auszuwachsen. Das Plasma ist gegen die Spitze des wachsenden Rhizoides hin dichter als in den hinteren Partien, wo es

1) Ernst, A., Untersuchungen über Entwicklung, Bau und Verteilung der Infloreszenzen von Dumortiera. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Leiden 1908, Vol. VII, 2. Serie, pag. 167.

sich als Wandbelag vorfindet. Treubia insignis besitzt nur glatte Rhizoiden. Zäpfchenrhizoiden, sowie die rhizoidartigen Bildungen, welche von A. Ernst (l. c. pag. 169) bei Dumortiera festgestellt wurden, sind, wie bei anderen Jungermanniaceen, nicht vorhanden.

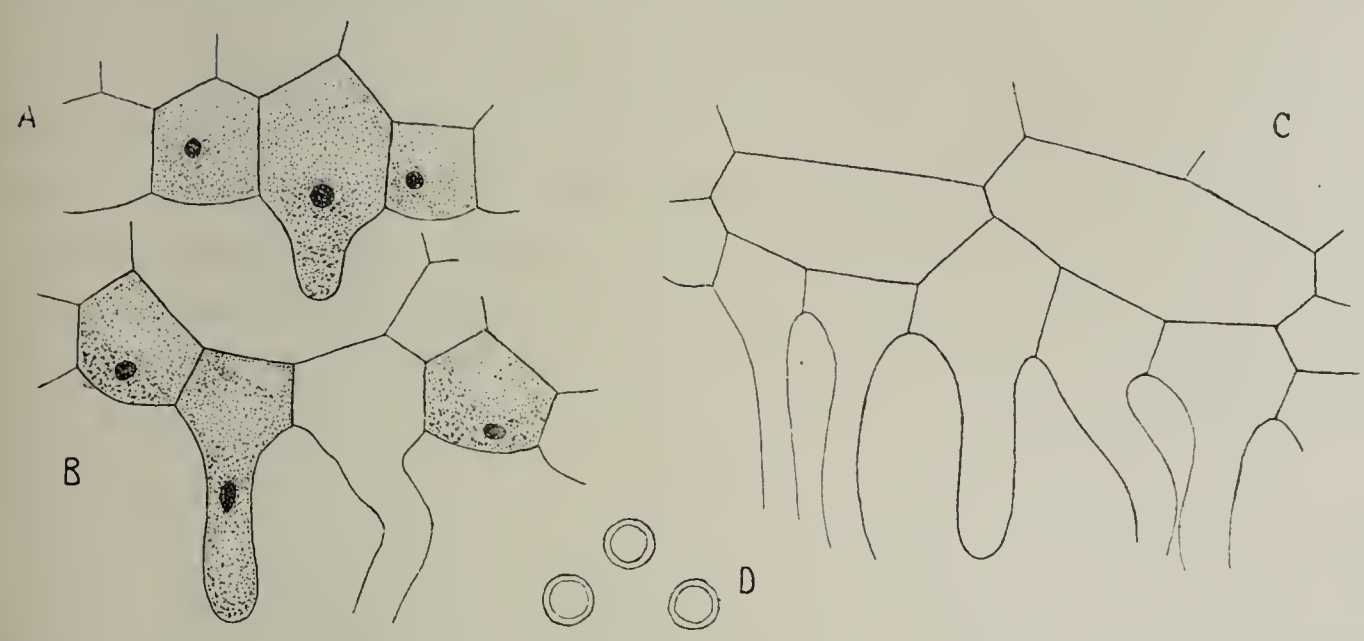


Fig. 2. Rhizoidentwicklung von Tr. insignis. *A* sich ausstülpende Initialzelle; *B* schlauchartig ausgewachsene Initialzelle (junges Rhizoid); *C* Partie der unteren Epidermis, in der alle Zellen zu Rhizoiden ausgewachsen sind; *D* Rhizoidquerschnitte. Vergr. 234 : 1.

Im ausgewachsenen Zustande stellen sich die glatten Rhizoiden als 1—2 mm lange Schläuche dar, deren Durchmesser im Durchschnitt 15 μ beträgt. Bolleter[2]) hat bei Fegatella conica darauf hingewiesen, daß die glatten Rhizoiden die Tendenz haben, sich gleich von der Pflanze wegzuwenden. Bei Treubia insignis beobachtete ich das gleiche Verhalten.

Vielfach findet man, daß die Rhizoiden an ihren Enden verzweigt sind. In der Ausbildung dieser Verzweigungsformen besteht keine Regel; es entstehen also die mannigfaltigsten Gebilde. Fig. 3 zeigt uns einige dieser Verzweigungen. In den meisten Fällen beobachtet man, daß diese Verzweigungen Substratpartikelchen umschließen. Dies erlaubt uns einen Schluß auf die physiologische Bedeutung zu ziehen. Dieselbe besteht ohne Zweifel darin, eine innigere Verbindung mit dem Substrat herzustellen. Hierdurch wird einmal eine intensivere Festheftung der Pflanze erreicht, gleichzeitig aber

Fig. 3. Endverzweigungen glatter Rhizoiden. Vergr. 127 : 1.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Botan. Beihefte, 1905, Bd XVIII, 1. Abt., pag. 334—335.

auch eine erhöhte Nahrungsstoffaufnahme ermöglicht. Bauchige oder keulenförmige Anschwellungen findet man auch des öfteren. Sie entstehen — wie die Verzweigungen — durch plötzliche Hemmung der Wachstumsrichtung. Stößt ein Rhizoid mit seiner Spitze auf ein undurchdringliches Substratpartikelchen, so schwillt es bauchig an.

Schon pag. 333 dieser Arbeit wurde darauf hingewiesen, daß die Ausbildung von Rhizoiden besonders stark an denjenigen Partien erfolgt, über denen sich ein Sporophyt entwickelt. Diese Beobachtung wurde durch die anatomische Untersuchung bestätigt. Wir konstatieren auf dem Längs- und Querschnitt durch eine solche Stämmchenpartie, daß fast alle Zellen der unteren Epidermis zu Initialen für Rhizoiden geworden sind (Fig. 2 *C*).

Das Gewebe, welches zwischen oberer und unterer Epidermis liegt, bezeichnen wir zusammenfassend als Zwischengewebe. Die Zahl seiner Zellschichten schwankt zwischen 20 und 30. Es ist nicht in allen Teilen des Stämmchens vollkommen gleichartig ausgebildet.

Unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt findet man noch keine metaplastische Veränderung der Zellen. Das gesamte Zwischengewebe besteht hier aus völlig gleichartigen, polygonalen Zellen. Eine Veränderung derselben findet sich erst in älteren Partien des Stämmchens. Die erste Modifikation besteht darin, daß die Zellen mit der Vergrößerung eine Streckung in der Richtung der Längsachse erfahren.

Die Änderung erfolgt aber nicht gleichmäßig in allen Partien des Zwischengewebes. Man konstatiert vielmehr, daß sich in demselben zwei Hälften herausdifferenzieren. Die Zellen der oberen Hälfte nehmen sehr rasch an Größe zu und entwickeln sich zum eigentlichen interstitienlosen Gewebe. Sie sind fast inhaltsleer, arm an Chlorophyllkörnern und bedeutend länger als breit. Je weiter sie vom Vegetationspunkt entfernt liegen, desto mehr verschwindet der protoplasmatische Inhalt mit dem Kern. Chlorophyllkörner finden sich meist nur in den Schichten, die der oberen Epidermis genähert sind. Es ist also anzunehmen, daß diese Schichten noch in geringem Maße an der Assimilation beteiligt sind.

Von diesem oberen Gewebekomplex unterscheidet sich der untere zunächst deutlich durch seine viel kleineren Zellen. Die hauptsächlichsten Veränderungen erfährt dieser Gewebekomplex. Aus ihm differenziert sich die stärkeführende Schicht und der kleinzellige zentrale Strang. In ihm finden wir ferner die verpilzten Zellen, auf die später einzugehen ist.

Verfolgen wir in erster Linie die Entwicklung der Stärkeschicht, die bei Treubia insignis ein besonderes Speicherungsgewebe darstellt.

Die Lagerung derselben im Gewebe des Stämmchens erkennen wir deutlich auf einem Querschnitt. Wir können hier feststellen, daß sich die Stärkeschicht unmittelbar über der ventralen Rinne befindet. Sie besteht aus etwa 4—10 Zellschichten und reicht bis an den Vegetationspunkt heran. In den jüngeren Teilen dieser Schicht findet man die Stärke meist in Form von zahlreichen Einzelkörnern. Weiter zurückgehend erfolgt dann ein klumpenartiges Zusammenballen der Körner zu größeren oder kleineren Konglomeraten. In der Übergangszone zeigt die Jodreaktion neben größeren Klumpen noch zahlreiche freie Stärkekörner. Die Zahl der Stärkekugeln variiert sehr in den einzelnen Zellen. In

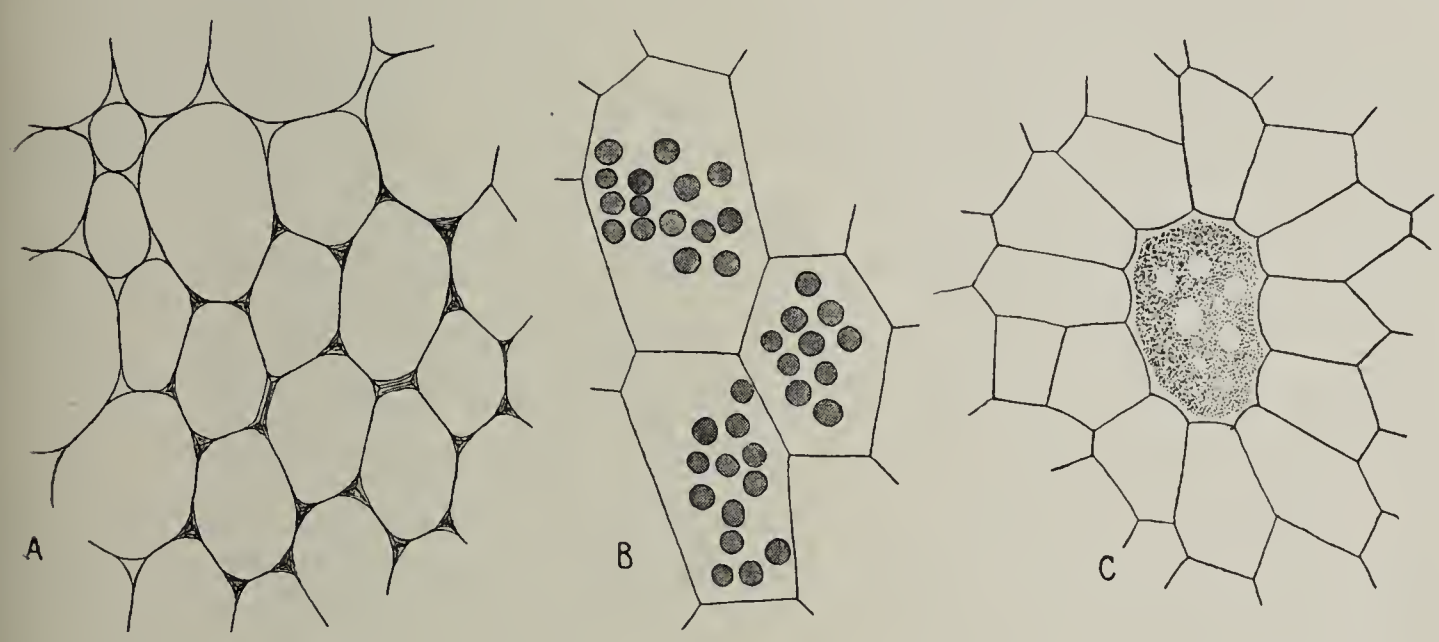


Fig. 4. Anatomie des Stämmchens. *A* zentraler Strang mit englumigen, verdickten Zellen; *B* einige Zellen aus der stärkeführenden Schicht; *C* Ölkörperzelle mit rosettenartig angeordneten Nachbarzellen. Vergr. 234 : 1.

Fig. 4 *B* sind einige mit Stärke gefüllte Zellen zur Abbildung gebracht. Dieselben stammen aus dem typisch ausgebildeten Speichergewebe.

Zentral gelagert, fast in der Mitte des Stämmchens, findet man auf Quer- und Längsschnitten einen Strang kleiner, verdickter Zellen. Dieselben sind vollkommen inhaltslos und weisen typische Eckenverdickungen auf, in denen der Verlauf der Mittellamelle zu erkennen ist (Fig. 4 *A*). Gegen den Scheitel hin geht dieser Strang über in die meristematischen Gewebe der Vegetationsspitze. Er hebt sich deutlich von den Nachbargeweben ab. Von dem nach oben folgenden interstitienlosen Gewebe unterscheidet er sich durch seine viel kleineren Zellen. Aber auch von dem seitlich und nach unten anschließenden Gewebe kann man ihn gut unterscheiden. Seine Zellen

sind typisch eckig, während diejenigen des Nachbargewebes mehr oder weniger abgerundet sind.

Ferner beobachtet man, daß die Zellwände dieses Stranges stets straff gespannt sind. Sie zeigen keine Spur von Schrumpfung, die im Nachbargewebe ziemlich stark ausgeprägt ist. Alle diese Momente lassen erkennen, daß wir es mit einem Gewebestrang von ziemlich resistenten Zellen zu tun haben, dessen Bedeutung darin besteht, dem Stämmchen eine gewisse mechanische Festigung zu geben. Sein Vorhandensein wird man erklärlich finden, wenn man feststellt, daß Treubia anderweitige Verdickungen, wie sie z. B. in älteren Partien des interstitienlosen Gewebes von Marchantiaceen vorhanden sind, fehlen. Vielleicht handelt es sich um eine ähnliche Bildung wie bei Blyttia, wo ja auch ein zentraler Strang enger Sklerenchymfasern vorhanden ist.

Wie die meisten Lebermoose, ist auch Treubia insignis durch das Vorhandensein von Ölkörpern ausgezeichnet. Dieselben findet man in fast allen Teilen der Pflanze. In jugendlichen, in der Entwicklung begriffenen Partien, wie z. B. am Vegetationspunkt, in der jungen Calyptra und im Sporogoniumstiel, finden sich Öltröpfchen in den einzelnen Zellen vor. In älteren, ausgewachsenen Teilen der Pflanze dagegen findet man besondere Ölkörperzellen, die sich durch ihre Gestalt und ihren Inhalt von den übrigen Zellen unterscheiden.

Über die chemische Natur der Ölkörper gehen die Ansichten der in Frage kommenden Forscher noch auseinander. An die Beobachtungen von Holle[1]), der die Ölkörper als ein Gemenge von ätherischem Öl und Harz deutete, schlossen sich die Untersuchungen von Pfeffer[2]), Küster[3]) und Lohmann[4]) an. Die drei letztgenannten Forscher kamen auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Resultat, daß es sich bei den Ölkörpern um ein Exkret handelt. Ist dies einmal in den hierzu bestimmten Zellen abgelagert, so findet es keine weitere Verwendung mehr im Stoffwechsel der Pflanze.

Pfeffer behauptet, die Ölkörper beständen in der Hauptsache aus fetten Ölen, denen geringe Mengen von Proteinstoffen und Wasser

---

1) Holle, H. G., Über die Zellenbläschen der Lebermoose. Leop. Carol. Akad. 1856, pag. 11.

2) Pfeffer, W., Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874, Bd. LVII, Nr. 1—3, pag. 41.

3) v. Küster, E., Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaioplasten. Diss., Basel 1894.

4) Lohmann, C. E. J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 246.

beigemengt seien. Dieser Auffassung steht diejenige gegenüber, die von Lohmann und Müller[1]) vertreten wird. Sie glauben festgestellt zu haben, daß die Ölkörper in der Mehrheit aus schwerflüchtigen, ätherischen Ölen bestehen, die ein Gemenge aus Terpenen, Terpenalkoholen und Sesquiterpenalkoholen darstellen. Müller hat für die Jungermanniaceen, zu denen ja auch Treubia insignis gehört, den Gehalt der Ölkörper an ätherischen Ölen festgestellt. Im allgemeinen fand er bei den Vertretern dieser Familie 1 %.

Über die Entstehung der Ölkörper bei den Jungermanniaceen orientieren uns die Untersuchungen von Garjeanne[2]). Er fand, daß die Ölkörperzellen schon in ganz jungen Blattzellen in Form kleiner Vakuolen im Protoplasma angelegt werden. Anfangs sollen sie noch teilungsfähig sein, später aber unverändert bleiben.

Über die Funktion der Ölkörperzellen als Sekretionssammelzellen deutet auch ihre anatomische Lagerung im Gewebe von Stämmchen und Blatt. Man beobachtet im Gewebe unserer Pflanze, daß jedesmal eine Ölkörperzelle, die sich schon durch ihre Größe von den übrigen abhebt, umgeben ist von rosettenartig angeordneten Zellen, die mit ihrer schmalen Seite an die Ölkörperzelle anstoßen (Fig. 4 *C*). Das erweckt den Eindruck, als seien diese Zellen besondere Zuleitungszellen, deren Funktion darin besteht, die aus dem benachbarten Gewebe ausgeschiedenen Sekretionsprodukte in die zur Aufnahme derselben bestimmten Zellen hinzuleiten. Für die Lebermoose hat u. a. Bolleter auf diese eigentümliche Anordnung der den Ölkörper umgebenden Zellen bei Fegatella conica hingewiesen.

In biologischer Hinsicht sind die Ölkörper als Schutzmittel gegen Tierfraß von Bedeutung. Der Nachweis hierfür ist durch die Untersuchungen von Stahl[3]), Bolleter[4]) und Lohmann[5]) erbracht worden. Interessant sind die Untersuchungen von Lohmann, in denen

---

1) Müller, K., Beitrag zur Kenntnis der ätherischen Öle bei Lebermoosen. Zeitschr. f. physiolog. Chemie 1905, pag. 317.

2) Garjeanne, J. M. A., Die Ölkörper der Jungermanniales. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 470.

3) Stahl, E., Pflanzen und Schnecken, eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jenaische Zeitschrift f. Nat. u. Medizin 1888, Bd. XXII, N. F. 15, pag. 51.

4) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII A, pag. 341.

5) Lohmann, C. E. J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 240.

nachgewiesen wird, daß es der terpentinartige Geruch der Ölkörper ist, der die Tiere — in der Hauptsache kommen Schnecken in Frage — abhält, die Pflanzen zu verzehren. Lohmann ging experimentell folgendermaßen vor:

Er isolierte das ätherische Öl aus den Ölkörpern und wies seine Terpennatur nach. Dann tränkte er mit dem gewonnenen Produkt Streifchen Filtrierpapier und legte sie neben solchen, die unbehandelt geblieben waren, Schnecken zum Fressen hin. Es zeigte sich, daß erstere unberührt liegen blieben, während letztere aufgefressen wurden. Der Wert eines solchen Schutzmittels für die Lebermoose wird ohne weiteres begreiflich, wenn man bedenkt, daß ihnen jegliche mechanische Schutzmittel fehlen.

Von den anatomischen Verhältnissen unserer Pflanze hat Goebel [1]) in erster Linie die Pilzinfektion, also das Vorkommen von Mycorrhiza, berücksichtigt. Meine eigenen Untersuchungsergebnisse bestätigen einerseits die von Goebel gemachten Angaben, andererseits aber sind sie eine Erweiterung und Ergänzung derselben.

Die Pilzinfektion kann bei Treubia insignis eine konstante genannt werden; denn mit ganz wenigen Ausnahmen zeigten alle von mir untersuchten Stämmchen die Pilzinfektion in geringerer oder stärkerer Ausbildung.

Es gelang mir, für Treubia insignis festzustellen, daß die Infektion durch den Pilz von der unteren Epidermis und zwar von der ventralen Rinne her erfolgt. Damit wird die von Goebel (l. c. pag. 6) ausgesprochene Vermutung als richtig bestätigt. Fig. 5 *A* und *B* zeigen uns das Eindringen der Hyphen ins Gewebe des Stämmchens. Die dargestellten epidermalen Partien entstammen der ventralen Rinne. Mehrfach konnte ich auch beobachten, daß sich Hyphen frei in der ventralen Rinne befinden. In einigen Fällen fand ich dann, wie Hyphen direkt ins Gewebe eindrangen, oder aber seitliche Äste in dasselbe hineinschickten.

Goebel (l. c. pag. 6) ist der Ansicht, daß der Pilz in der mit Schleim erfüllten Ventralrinne eine gewisse Zeit saprophytisch leben kann. Die Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch das soeben erwähnte Vorkommen von Hyphen in der ventralen Rinne.

---

1) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. 1. Treubia. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg 1891, Vol. IX, pag. 6 ff.

Die Infektion ist bei Treubia insignis streng lokalisiert; denn es sind immer nur ganz bestimmte Zellschichten im Speichergewebe, welche vom Pilz befallen werden. Die Infektionszone befindet sich unmittelbar über der ventralen Rinne. Die zwei bis drei untersten subepidermalen Schichten sind meist pilzfrei. Eindringende Hyphen oder Hyphenäste durchziehen diese neutrale Schicht fast senkrecht von unten nach oben, den Interzellularen folgend.

Bei Treubia insignis konstatiert man in der Hauptsache zwei Wachstumsformen des Pilzes. Einmal interzellulär verlaufende Hyphen, und dann solche, welche intrazellulär vorkommen. Beide sind hinsichtlich ihrer Struktur wesentlich verschieden. Daneben kommen noch einige eigentümliche Bildungen vor, die auch schon von Goebel (l. c. pag. 7) in Beziehung zur Pilzinfektion gebracht wurden. Die derberen Hyphen (Fig. 10) sind dicke, glattwandige Schläuche mit reichem Inhalt. Sie verlaufen immer interzellulär. Vielfach weisen sie bauchige Anschwellungen auf, die dann die in Fig. 5 *C* sichtbaren Unterschiede im Querschnitt bedingen. Oft findet man in Interzellularräumen mehrere Hyphen nebeneinander. Die Zellen werden dadurch etwas zusammengedrückt, während die Interzellularräume vergrößert werden. In nicht infizierten Partien kommen nämlich so große Interzellularen nicht vor. Eine Regelmäßigkeit läßt sich im Verlauf der Hyphen nicht feststellen. Sie schlängeln sich hin und her, folgen aber in ihrer Ausbreitung der Wachstumsrichtung des Stämmchens. An den Vegetationspunkt reicht die mycorrhizaführende Schicht nicht heran. Die Rhizoiden fand ich ebenfalls stets frei von Hyphen.

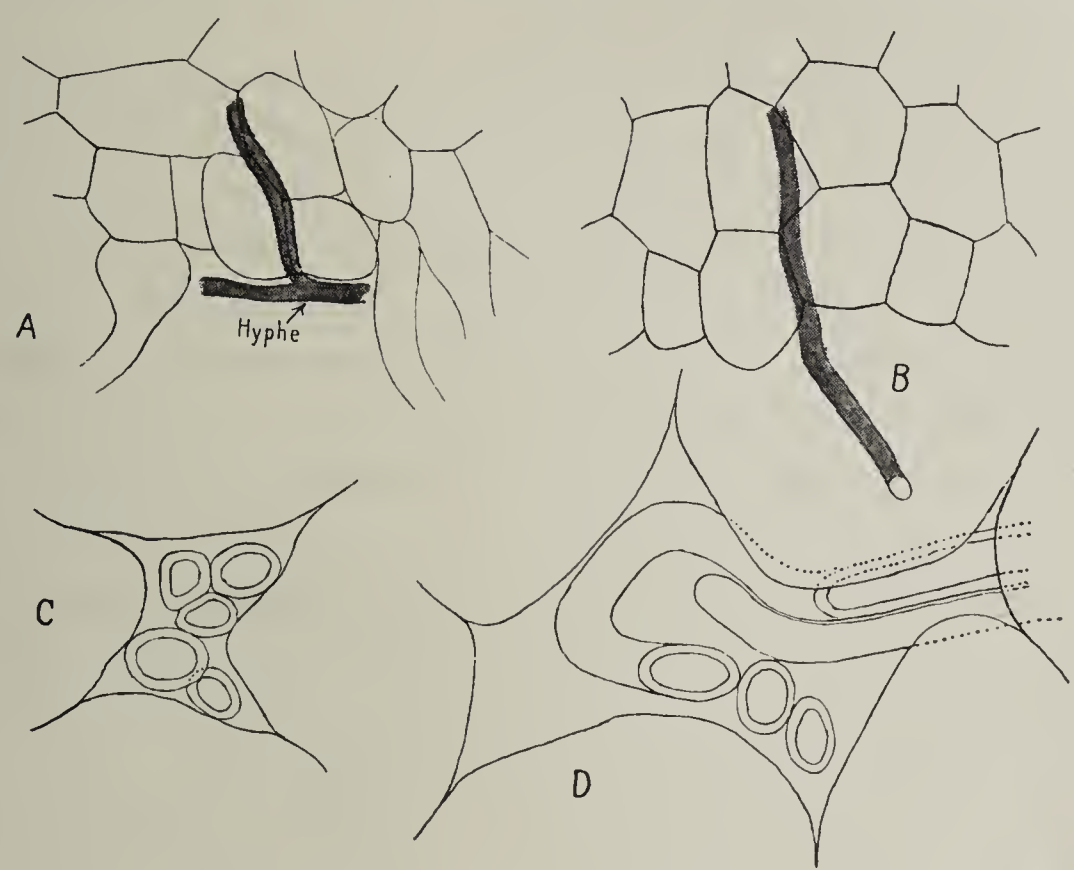


Fig. 5. Mycorrhiza von Tr. insignis. *A* u. *B* ins Gewebe des Stämmchens eindringende Hyphen. Vergr. 350 : 1. *C* u. *D* interzellulär verlaufende Hyphen auf einem Querschnitt durch das Stämmchen. Vergr. 800 : 1.

Intrazellulär findet man dann in einigen Zellschichten, die sich der derbere Hyphen führenden Schicht nach innen anschließen, ebenfalls Pilzfäden. Sie sind von außerordentlicher Feinheit, so daß sie nur auf feinen Schnitten mit starker Vergrößerung wahrgenommen werden. Goebel hält es für wahrscheinlich, daß es sich in beiden Fällen um ein- und denselben Pilz handle.

Meine Bemühungen, Beziehungen zwischen den beiden Hyphenformen aufzufinden, waren erfolglos; denn ich konnte in keinem Fall beobachten, daß die derberen interzellular verlaufenden Hyphen-Äste in die Zellen hineinschickten.

In den vom Pilz infizierten Zellen der unteren Mycorrhizaschicht fand dann Goebel (l. c. pag. 7) noch farblose Ballen einer undefinierbaren Substanz, die sich bei einer Reaktion mit Chlorzinkjod schmutzigbläulich färbten. In einigen Fällen gelang ihm auch der Nachweis, daß diese Ballen mit den intrazellulären Hyphen in Beziehung stehen. Eine Reihe von Beobachtungen, die Golenkin[1]) an Marchantiaceen machte, fand ich bei Treubia insignis bestätigt. Die Pilzinfektion findet sich, wie erwähnt, im kleinzelligen Stärkegewebe. Die Stärke, welche hier von der Pflanze aufgespeichert wurde, dient nun dem Pilz als Nahrung und wird von ihm aufgebraucht. Man kann das auf einem Längsschnitt durch Alkoholmaterial mittels der Jodreaktion gut nachweisen. Während man nämlich an Zonen, die eben erst infiziert wurden, feststellen kann, daß die Zellen derselben noch ziemlich reichlich Stärke in normaler Ausbildung enthalten, findet man, in ältere Partien zurückgehend, ein allmähliches Verschwinden der Stärke. In den Zellen alter Mycorrhizakomplexe ist keine Stärke mehr nachweisbar. In diesen Zellen scheint übrigens der größte Teil des Inhaltes verschwunden zu sein. Mitunter kann man mit Pikrokarmin einen Rest des Inhaltes in Form eines dünnen, plasmatischen Wandbelages feststellen.

Über den biologischen Wert des Zusammenlebens von Pilz und Wirtspflanze gehen die Ansichten der Forscher noch auseinander. Das Problem darf bis heute keineswegs als gelöst betrachtet werden. Den Angaben von Němec[2]) und Peklo[3]), die behaupten, daß üppig wachsende und kräftig entwickelte Lebermoospflanzen nicht in-

---

1) Golenkin, M., Die mycorrhizaähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. Flora 1902, Bd. XC, pag. 209—220.

2) Němec, B., Über die Mycorrhiza bei Calypogeia trichomanes. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1904, Bd. XVI, pag. 263.

3) Peklo, J., Über die Mycorrhiza bei Muscineen. Bull. intern. de l'Ac. d. Sc. de Bohême 1903. 22 pp. Nach Botan. Zentralbl. 1904.

fiziert seien, daß sich vielmehr die Infektion stets auf kümmerliche und schmächtige Exemplare erstrecke, steht die Beobachtung von Goebel (l. c. pag. 7) an Treubia insignis gegenüber, der schreibt: „Obwohl alle von mir untersuchten Treubia-Sprosse die Pilzinfektion zeigten, wuchsen sie doch kräftig, bildeten Archegonien etc.“ Dies ist nach meiner Untersuchung durchaus richtig; ich konnte ebenfalls keine Unterschiede in der Entwicklung zwischen verpilzten und nichtverpilzten Exemplaren feststellen. Die Annahme Bolleter's[1]), daß die vegetative Entwicklung der Pflanze durch die Pilzinfektion gehemmt werde, trifft also für Treubia insignis nicht zu. Überhaupt steht derselben der experimentelle Nachweis von Golenkin (l. c. pag. 217) entgegen, durch den wahrscheinlich gemacht wird, daß viele Lebermoose sehr schlecht wachsen, wenn man sie in sterilisiertem Boden erzieht, in dem sich keine Mycorrhiza entwickeln kann. In einer Beobachtung stimmen jedoch fast alle Forscher überein, nämlich darin, daß die Infektion einen Einfluß auf die Fruktifizierung ausübt. Dieselbe wird nämlich gefördert. Es scheint das auch für Treubia insignis zuzutreffen; denn ich konstatierte, daß diejenigen Stämmchen, welche Sporogonien entwickelt hatten, eine besonders intensive Pilzinfektion aufwiesen.

Aus der Beobachtung, daß sich die Mycorrhizen besonders häufig unter Bedingungen finden, die der Pflanze die Aufnahme von Mineralsalzen erschweren, zieht Stahl[2]) den Schluß, daß der Pilz, der die organischen Stoffe seines Wirtes verbraucht, sich diesem in der Gewinnung der Nährsalze dienstbar macht. Auch Golenkin (l. c. pag. 216) ist der Ansicht, daß der Verlust der Stärke durch Abgabe irgendwelcher anderer Stoffe kompensiert werde. Wahrscheinlich trifft dies auch für Treubia insignis zu; denn wir haben ja gesehen, daß unsere Pflanze trotz des Verlustes der Stärke, keine „eingreifende Schädigung durch ihren Inquilinen erfährt“.

Schleimabsondernde Organe finden sich bei Treubia in Form mannigfach gestalteter Schleimpapillen und als Schleimzellen. Schleimschläuche, wie sie innerhalb der Familie der Marchantiaceen, in typischer Ausbildung bei Fegatella vorkommen, fehlen Treubia insignis. Auf einem Längsschnitt durch einen Archegonienstand dagegen sieht man neben den Archegonien zahlreiche Schleimorgane, von den einfachsten Papillen bis zu den komplizierten, schuppenartigen Organen (vgl. Goebel,

1) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII A, pag. 388—389.

2) Stahl, E., Der Sinn der Mycorrhiza-Bildung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. XXXIV, pag. 622.

Ann. du Jard. botan., pag. 5, Taf. I, Fig. 11 u. 12 *a*), welche Schleimpapillen auf ihrer Oberfläche und an ihren seitlichen Randpartien tragen. Hinsichtlich ihrer Deutung schließe ich mich der Auffassung von Goebel (l. c. pag. 5) an, der die schmalen, schuppenförmigen Zellflächen für höher ausgebildete Schleimhaare hält. Gestützt wird diese Auffassung dadurch, daß gleiche oder ähnliche Gebilde sich auch bei anderen Lebermoosen, z. B. Fossombronia finden. Die Papillen, von denen uns Fig. 6 einige Formen vorführt, sind meist gestielt und tragen an ihrem oberen Ende eine kugelige Köpfchenzelle, die eigentliche schleimabsondernde Zelle. Diese Schleimorgane gehen aus epidermalen Zellen hervor, die sich, ähnlich wie die jungen Archegonien, papillenartig vorwölben. Bleibt es bei dieser Hervorwölbung, so haben wir die einfachste Form einer Schleimpapille. Meist aber kommt es noch zur Ausbildung eines kürzeren oder längeren Stieles und zur Abschnürung der Köpfchenzelle. Durch Längs- und Querteilungen entstehen auch mehrzellige, sogar verzweigte, Schleimpapillen. Solche Formen stellen dann vielleicht einen Übergang zu den komplizierteren Organen dar, die früher erwähnt wurden.

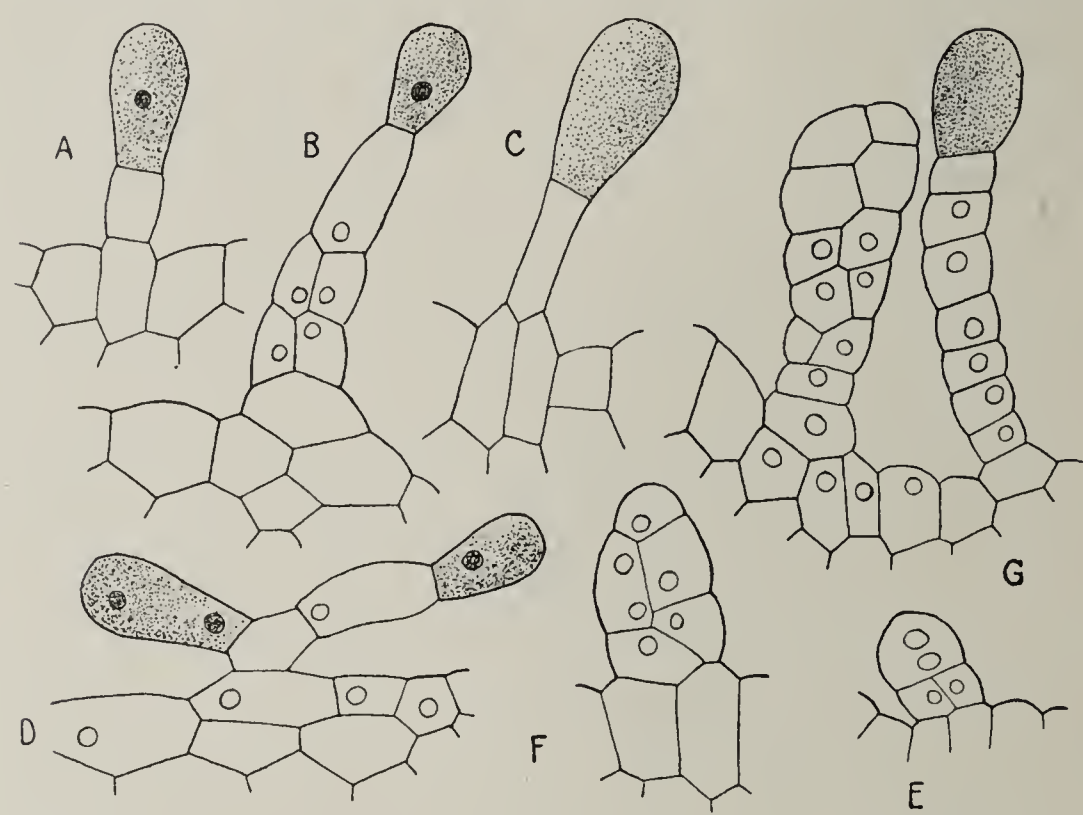


Fig. 6. Schleimorgane von Tr. insignis. *A—D* verschiedene Formen einfacher Schleimpapillen. Vergr. 200 : 1. *E—G* Paraphysen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 235 : 1.

Die Ausbildung von Schleimpapillen ist bei Treubia insignis lokalisiert auf den Vegetationspunkt, die Archegonienstände und gewisse Blattpartien. An den Blättern wurden Schleimpapillen schon von Goebel (l. c. pag. 4) am ventralen Blattrand und am Blattflügel festgestellt.

Außer diesen papillenartigen Schleimorganen findet man im Gewebe der Pflanze zerstreut Schleimzellen. Besonders häufig kommen dieselben in den Wucherungen des calyptrogenen Gewebes vor. Diese

Schleimzellen lassen sich durch eine Färbung mit Rutheniumrot leicht nachweisen. Sie sind frei von Chlorophyll und Stärke. Auf der Unterseite des Stämmchens vermissen wir die bei anderen Lebermoosen vielfach vorkommenden Schleimpapillen. Der in der ventralen Rinne vorhandene Schleim wird zum Teil durch die am ventralen Blattrande stehenden Papillen erzeugt. Nach Goebel (l. c. pag. 6) sollen auch die Rhizoiden befähigt sein, Schleim abzusondern.

Über die Frage, welche Bedeutung den Schleimorganen und der Schleimabsonderung zukommt, sind die Ansichten geteilt. Leitgeb [1]) glaubt, daß das Schleimgewebe einen Einfluß auf das Längenwachstum der Pflanze habe. Prescher [2]) nimmt an, daß die Schleimzellen einen Einfluß auf den Turgor ausüben, indem sie „die Säftespannung da auf das Maximum bringen, wo es am nötigsten ist.“ Beide Ansichten erscheinen mir in Beziehung auf Treubia insignis nicht sehr wahrscheinlich. Viel mehr für sich hat die Auffassung von Goebel [3]). Er ist der Meinung, daß die Schleimorgane der Wasserspeicherung dienen, indem sie das Wasser anziehen und festhalten. Dadurch tragen sie indirekt auch zur Straffheit der Gewebe bei. Indem sie der Wasserspeicherung dienen, schützen sie nicht nur die Pflanzen vor dem Austrocknen, sondern, und darin erblickt Goebel gerade die wichtigste Funktion der Schleimorgane der an feuchten Standorten wachsenden Lebermoose, sie bilden einen wirksamen Schutz gegen das Wasser.

Auch Walliczek [4]) bringt die Schleimabsonderung in Beziehung zur Wasserökonomie. Nach seiner Meinung sind diese Organe dazu berufen, das Wasser zu Zeiten des Überflusses zu speichern, um es zu Zeiten des Mangels an die entsprechenden Gewebepartien abgeben zu können. Die Auffassung, daß die Schleimorgane der Wasserspeicherung dienen, vertritt dann auch noch Schorn [5]) auf Grund seiner Unter-

---

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. Die Marchantiaceen, Heft 6, 1881, pag. 16.

2) Prescher, R., Die Schleimorgane bei den Marchantiaceen. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. 1882, Bd. LXXXVI, 1. Abt., pag. 154.

3) v. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil: Spezielle Organographie 1898, pag. 254.

4) Walliczek, H., Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Jahrb. f. wiss. Botan. 1893, Bd. XXV, pag. 271.

5) Schorn, F., Über Schleimzellen bei Urticaceen und über Schleimcystolithen von Girardinia palmata Gaudisch. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch., math.-nat. Kl., 1907, Bd. CXVI, 1. Abt., pag. 409.

suchungen an Urticaceen. Er schreibt: „Der Schleim dient höchstwahrscheinlich als Wasserspeicher und erhöht dadurch die Widerstandskraft gegenüber dem Vertrocknen."

Erwähnen möchte ich noch, daß Stahl[1]) den Schleimorganen eine Funktion analog den Ölkörpern zuspricht, indem sie, wie letztere, ein Schutzmittel gegen Tierfraß sein sollen. Am zutreffendsten für Treubia wird die von Goebel vertretene Auffassung sein.

2. Anatomie des Blattes und der Dorsalschuppen.

Wenn ich die anatomischen Verhältnisse des Blattes und der Dorsalschuppen zusammen bespreche, so geschieht dies einmal wegen ihres fast gleichartigen anatomischen Baues, dann aber auch wegen ihres gemeinsamen Ursprunges. Beide entstehen nämlich, wie ich im

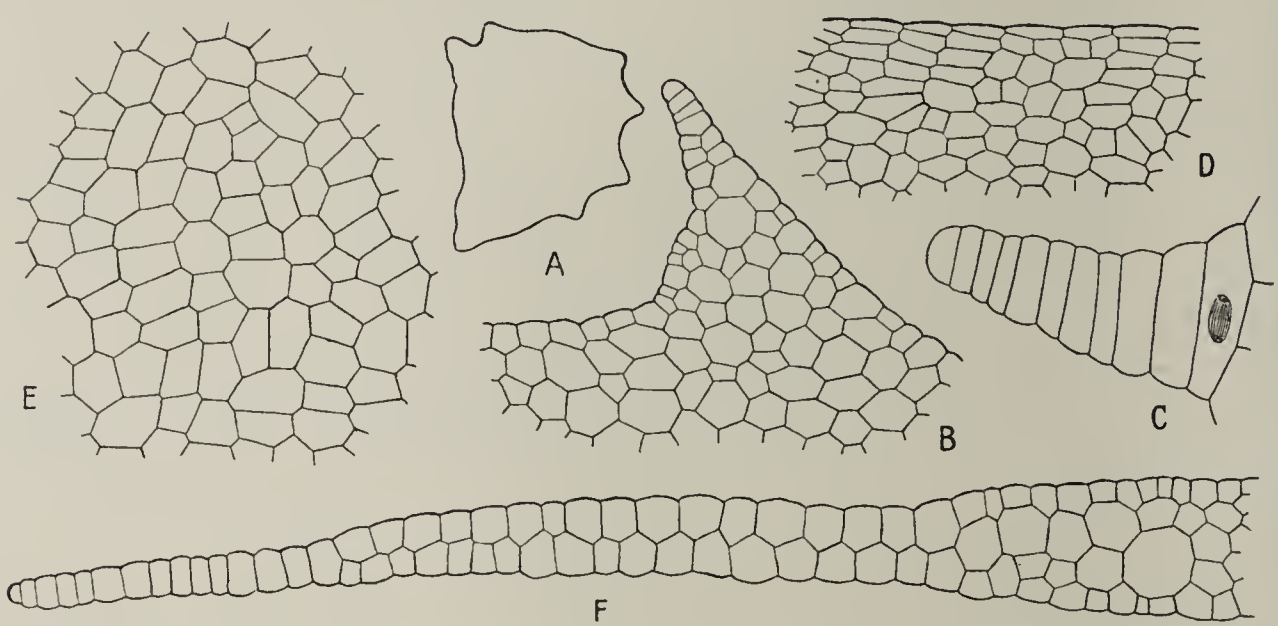


Fig. 7. Bau des Blattes und der Dorsalschuppe von Tr. insignis. *A* Umriß einer Schuppe. Vergr. ca. 15 : 1. *B* Querschnitt durch eine junge Schuppe. Vergr. 75 : 1. *C* Junge Blattanlage. Vergr. 184 : 1. *D* Randpartie eines Blattes. Vergr. 75 : 1. *E* Oberflächenpartie aus der Mitte des Blattes. Vergr. 75 : 1. *F* Querschnitt durch ein Blatt. Vergr. 75 : 1.

Kapitel „Anatomie des Vegetationspunktes" ausführlicher behandeln werde, aus dem gleichen Segment.

Die anatomischen Verhältnisse beider Organe sind sehr einfach. Auf einem Querschnitt durch das Blatt (Fig. 7 *F*) und die Dorsalschuppe (Fig. 7 *B*) erkennt man deutlich, daß von einer Epidermis eigentlich nur in den Partien gesprochen werden kann, welche an das Gewebe des Stämmchens anschließen. Blatt und Dorsalschuppe sind

---

1) Stahl, E., Pflanzen und Schnecken, eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jenaische Zeitschr. f. Nat. u. Med. 1888, Bd. XXII, N. F.Bd. XV, pag. 80.

in diesen Partien mehrschichtig, in den Randpartien dagegen einschichtig.

Nicht alle Zellen sind gleichartig gebaut, man kann vielmehr einen deutlichen Unterschied zwischen den Randzellen und denjenigen der mittleren Partien, sowohl auf dem Querschnitt, als auch bei einer Oberflächenansicht (Fig. 7) konstatieren. Die Zellen der mittleren Blattpartien sind alle von mehr oder weniger gleicher Größe und Gestalt. Die Randzellen dagegen sind bedeutend kleiner, viel länger als breit, also mehr plattenförmig ausgebildet. Zwischen beiden Zellformen findet ein allmählicher Übergang statt. Alle Blattzellen enthalten reichlich Chlorophyllkörner, in denen sich Assimilationsstärke nachweisen läßt. Die Stärkebildung erfolgt aber nicht in allen Zellen gleich stark. Besonders viel Stärke findet sich in den zarteren Blatteilen und den oberen Schichten der derberen Partien. Geringer ist der Stärkegehalt in den unteren Partien des mehrschichtigen Teiles und in dem Blattstück, das vom nächstjüngeren Blatt bedeckt wird, woraus der Einfluß der verschiedenen Belichtung auf die Stärkebildung ersichtlich wird. Da der Stärkegehalt in den Blattzellen größer ist als in den chlorophyllhaltigen Zellen des Stämmchens, so erkennen wir daraus, daß die Blätter und Dorsalschuppen in der Hauptsache die Assimilation besorgen.

Während der Blattrand vollkommen glatt ist, weist der Rand der Schuppen zahlreiche Ein- und Ausbuchtungen auf (Fig. 7 *A*). Schleimzellen, wie ich sie in den schuppenartigen Wucherungen der Calyptra feststellen konnte, fehlen diesen hervortretenden Randzellen der Dorsalschuppe.

Als Schutz gegen die Atmosphaerilien besitzen dann Schuppe und Blatt eine Cuticula, die in den Randpartien dieser Organe stärker entwickelt ist als in den übrigen Teilen. Treubia insignis besitzt in allen Teilen eine vollkommen glatte Cuticula. Es ist bekannt, daß man bei den Lebermoosen drei verschiedene Typen in der Ausbildung der Cuticula unterscheidet, welche in enger Beziehung zu den Standortsverhältnissen stehen.

Diese charakteristischen Cuticulaformen haben verschiedene Forscher veranlaßt, auf sie bei der Artdiagnose Rücksicht zu nehmen. Eine glatte Cuticula besitzen alle Lebermoose, welche feuchte, schattige Standorte lieben. Für Treubia insignis trifft dies vollkommen zu; denn wir wissen aus den Standortsangaben, daß unsere Pflanze feuchte, schattige Standorte bevorzugt.

3. Anatomie des Vegetationspunktes.

Auf die „eigentümlichen Verhältnisse am Vegetationspunkt“ ist schon Goebel (l. c. pag. 3) eingegangen. Er hat gezeigt, daß Treubia insignis eine „dreiseitig pyramidale Scheitelzelle“ besitzt. Würde man der Form der Scheitelzelle eine große Bedeutung beilegen, so müßte man unsere Pflanze zu den foliosen Jungermanniaceen stellen; denn Leitgeb [1]) schreibt, pag. 1:

„Alle in die Gruppe der Jungermannieae foliosae zusammengefaßten Lebermoose stimmen ausnahmslos in der Art des Spitzenwachstumes überein und unterscheiden sich dadurch auch von jenen zu den frondosen gerechneten Gattungen, denen eine Blattbildung unzweifelhaft zukommt. Sie allein nämlich unter allen untersuchten Lebermoosen besitzen und zwar ausnahmslos eine dreiseitige Scheitelzelle, aus der dem Laufe einer Spirale folgend, Segmente abgeschnitten werden.“ Ich beschränke mich, auf die Arbeit von Goebel verweisend, welcher auch eine Reihe von Abbildungen beigefügt sind, auf eine kurze Schilderung der Segmentierung am Vegetationspunkt des Hauptsprosses, um dann auf die von Goebel unberücksichtigt gebliebenen Verzweigungsmöglichkeiten einzugehen. Schon pag. 333 erwähnte ich, daß die Stämmchenspitze von Treubia insignis aufwärts gebogen ist. Über das Zustandekommen einer solchen Krümmung bei anderen Lebermoosen äußert sich Leitgeb [2]) folgendermaßen:

„Bekanntlich werden die foliosen Jungermannieen nach der Art der Blattdeckung (in solche mit unter- und oberschlächtigen Blättern) unterschieden. Es rührt diese verschiedene Deckung von der Differenz des Längenwachstums der Rücken- und Bauchseite des Stämmchens her, und zwar zeigen die mit stärkerem Längenwachstume der Rückenseite oberschlächtige, die mit überwiegendem Längenwachstume der Bauchseite unterschlächtige Blattdeckung. Als Folge dieses ungleichen Längenwachstumes ist daher auch die Sproßspitze immer gekrümmt und, wie selbstverständlich, bei den Formen mit oberschlächtigen Blättern dem Substrate zugewendet, bei denen mit unterschlächtigen Blättern von diesem abgekehrt.“

Was hier Leitgeb von den foliosen Lebermoosen sagt, das trifft auch für Treubia insignis zu. Es ist also hierin ein weiterer Beweis dafür zu erblicken, daß Treubia den foliosen Jungermanniaceen sehr nahe steht.

---

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 2: Die foliosen Jungermannieen, Jena 1875, pag. 1.

2) Leitgeb, H., l. c. pag. 2.

Die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle des Stämmchens ist bei Treubia insignis derart orientiert, daß die eine Seitenfläche der Pyramide nach der Ventralseite hin zu liegen kommt. Die beiden anderen Seiten sind schief zur Achse des Stämmchens geneigt und treffen dorsalwärts in einer gemeinsamen Kante zusammen. Den Beweis hierfür kann man durch eine Flächenschnittserie erbringen. Verfolgt man die einzelnen Schnitte von oben nach unten, so trifft man einen, auf dem die beiden großen seitlichen Segmente durch eine Mittellinie, die oft nur teilweise im Schnitt enthalten ist, deren Verlauf sich aber durch die Kombination der aufeinander folgenden Schnitte konstruieren läßt, getrennt sind. Die weiteren Schnitte werden nun durch die Scheitelzelle geführt, die sich als zwischen den Segmenten liegendes gleichschenkeliges Dreieck dem Beobachter darbietet. Fig. 8 *A* zeigt uns ein solches Stadium. Wir sehen hier die Scheitelzelle *S* umgeben von den Segmenten s_1 und s_2, welche teilweise selbst wieder geteilt worden sind. Ich muß jedoch hier darauf aufmerksam machen, daß eine gute Orientierung durch das Aufkrümmen der Spitze sehr erschwert wird.

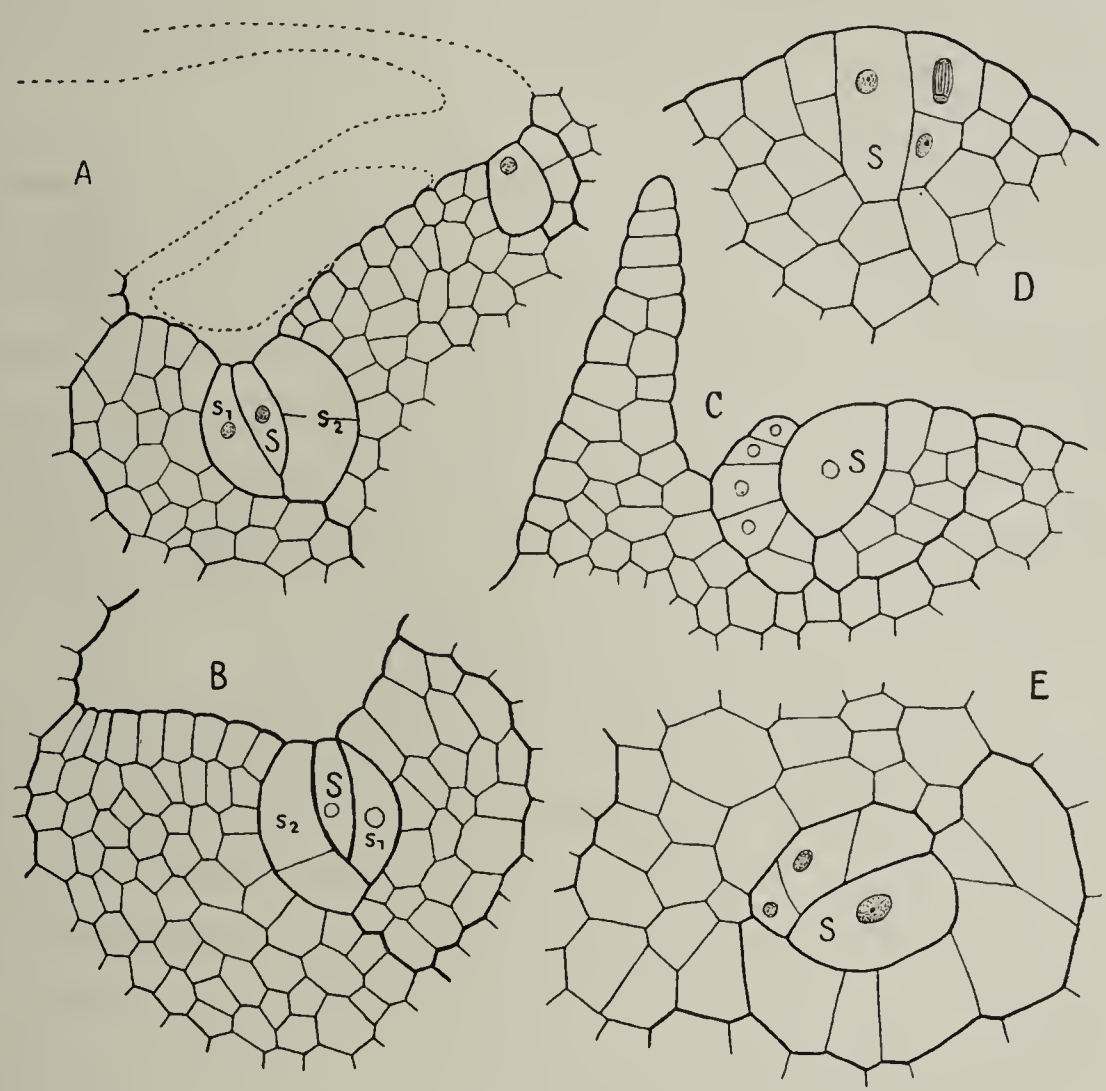


Fig. 8. Scheitelzellkomplexe von Tr. insignis. *A* im Flächenschnitt; *B* im Querschnitt; *C* im Längsschnitt; *D* Teilung in einer Segmentzelle; *E* Querschnitt durch den Vegetationspunkt einer interkalaren Verzweigung. Vergr. *A*—*C* 127 : 1; *D* u. *E'* 200 : 1.

Auf einem Querschnitt durch den Vegetationspunkt des Stämmchens erhalten wir — bedingt durch die Form der Scheitelzelle — fast das gleiche, jedenfalls ein sehr ähnliches Bild. Diese Verhältnisse sind

in Fig. 8 *B* dargestellt. Auch hier sehen wir die Scheitelzelle umgeben von den Segmenten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse am Vegetationspunkte auf einem medianen Längsschnitt durch die Spitze des Stämmchens, wie ihn Fig. 8 *C* darstellt. Die stark nach außen vorgewölbte Wand der Scheitelzelle *S* ist die Basis der Pyramide; die obere Linie stellt die Kante der zusammentreffenden Seitenflächen dar; die untere Linie endlich ist die durchschnittene Wand der ventralwärts gelagerten Pyramidenfläche. Vermissen wir auf einem solchen Schnitt naturgemäß die seitlichen Segmente, so können wir andererseits aus ihm gut erkennen, daß das Wachstum auf der Ventralseite bedeutend stärker ist als auf der Dorsalseite, womit ja auch die Aufwärtsbiegung der Vegetationsspitze zusammenhängt.

Entsprechend der Bilateralität der Pflanze gehen die Blätter aus den seitlichen Segmenten hervor. Da sich meine Untersuchungen über die Beteiligung der seitlichen Segmente an der Blattbildung mit den Angaben von Goebel (l. c. pag. 3) vollkommen decken, so lasse ich diesen Autor hier sprechen. Er schreibt, pag. 3:

„Man findet junge Segmente von oben betrachtet vielfach durch 3 Wände [1]) geteilt. Die beiden unteren Zellen werden zur Bildung des Blattes und der freien Oberfläche der Stammunterseite verwendet, die obere zur Bildung der Dorsalschuppen.

Aus jedem Segment bilden sich also ein Blatt und eine Dorsalschuppe, letztere sind in den Figuren mit *S* bezeichnet. Die Wachstumsrichtung beider ist eine verschiedene. Der Teil des Segmentes, welcher das Blatt bildet, entwickelt sich bald in annähernd horizontaler Richtung, die Dorsalschuppe dagegen macht mit der Blattfläche fast einen rechten Winkel. Der unterste Teil des blattbildenden Segmentes dagegen wird zur Bildung der freien Stammoberfläche der Unterseite verwendet, so daß also die freie Blattfläche aus dem mittleren Teile des Segmentes hervorgeht.“

Im folgenden weist dann Goebel noch darauf hin, daß die Blätter auf verschiedener Höhe getroffen, ein verschiedenes Bild ergeben. Ich habe diesen Ausführungen, die durch meine Untersuchungen bestätigt wurden, nichts hinzuzufügen und begnüge mich damit, auf die Ausführungen von Goebel, sowie auf die beigefügten Abbildungen zu verweisen.

---

1) Soll wohl heißen „zwei Wände“; denn durch drei Wände würden ja vier Zellen entstehen. Goebel selbst spricht aber später von drei Zellen. Ich fand bei meiner Untersuchung auch stets zwei Wände, also drei Zellen.

Nicht beschäftigt hat sich Goebel mit den bei Treubia häufig vorkommenden monopodialen Verzweigungen und ihrer Entstehung.

Bei den Lebermoosen haben wir zwischen Endverzweigung und interkalarer Verzweigung zu unterscheiden. Während ich bei Treubia vergeblich nach Anzeichen einer Endverzweigung suchte, fand ich ziemlich zahlreich Vegetationspunkte in älteren Gewebepartien der Stämmchenunterseite. Diese stellen, da sie auf dem Längsschnitt durch das Stämmchen quer getroffen sind, ohne Zweifel Vegetationspunkte seitlicher Äste dar, die interkalar entstehen. Fig. 8 *E* stellt einen solchen quer durchschnittenen Vegetationspunkt dar. Er liegt im Stämmchengewebe in einer Blattachsel. Die Segmentierungsverhältnisse sind die gleichen wie im Scheitelzellkomplex des Hauptsprosses. Wie dort, so werden auch hier Segmente abgegliedert, die ihrerseits wieder Teilungen erfahren und sich genau so wie die Segmente der Hauptsproßscheitelzelle an der Bildung von Blatt, Dorsalschuppe und Stämmchengewebe beteiligen. Die Verzweigungen entstehen in akropetaler Reihenfolge. In Fig. 8 *A* sehen wir z. B. rechts von der Scheitelzelle mit den zuletzt erzeugten Segmenten eine peripherisch gelagerte Zelle, die sich durch ihre Größe wesentlich von den benachbarten Zellen unterscheidet. Trotzdem ihr noch die typische Form der Scheitelzelle fehlt, so vermute ich doch, daß es sich hier um die jüngste Anlage einer interkalaren Verzweigung handelt.

III. Bau und Entwicklung der Archegonien.

Treubia insignis ist ein diöcisches Lebermoos; männliche und weibliche Sexualorgane sind auf verschiedene Individuen verteilt.

Da sekundäre Geschlechtsmerkmale fehlen, muß man schon eine starke Lupe zur Hand nehmen und damit die Winkel der Dorsalschuppen absuchen, in welchen sich Archegonien und Antheridien befinden, um das Geschlecht eines Exemplares festzustellen.

Männliche Pflanzen konnte ich — wie bereits erwähnt — in dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht auffinden, so daß ich auf die in Aussicht genommene Feststellung von Bau und Entwicklung der Antheridien und die Spermatogenese von Treubia nicht eingehen konnte.

Aus den Angaben von Stephani[1]), der die Antheridien als langgestielte Gebilde erwähnt, geht hervor, daß sie in ihrer Stellung voll-

---

1) Stephani, F., Treubia insignis Goeb. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

kommen mit den Archegonien übereinstimmen. Goebel (l. c. pag. 5), der die Archegonien von Treubia insignis zuerst beobachtete, äußert sich über ihre Stellung folgendermaßen:

„Bezüglich der Archegoniumstellung stimmt Treubia, wenn wir dieselbe mit den übrigen beblätterten anakrogynen Jungermanniae vergleichen, einigermaßen mit Fossombronia überein, insofern bei letzterer die Geschlechtsorgane seitlich, dem oberen Blattrande genähert stehen, während bei Blasia, Androcryphia und Petalophyllum die Archegonien nicht durch die Blätter geschützt, unabhängig von denselben auf der Sprossenmediane stehen, ähnlich wie bei den thallosen Formen und wie bei diesen erhalten sie auch eine besondere Hülle. Bei Fossombronia dagegen übernehmen die Blätter, bei Treubia die Dorsalschuppen — auf deren Bedeutung unten zurückgekommen werden soll — zugleich die schützende Funktion und zwar bei Treubia in viel ausgeprägterer Weise als bei ersterer."

Gegen diese Auffassungsweise Goebel's argumentiert Stephani[1]), indem er darauf hinweist, daß die Sexualorgane bei Fossombronia und Androcryphia nahe am basikopen Ende des Blattes stehen, während sie bei Treubia dem apikalen Rande genähert sind. Als weiteres Argument führt er dann noch an, daß die Dorsalschuppe lediglich eine Hülle für die Sexualorgane darstelle, die rudimentär werde, sobald die Ausübung dieser Funktion durch Nichtentwicklung der Geschlechtsorgane in Fortfall komme. Die Unrichtigkeit dieser Behauptung ist — wie ich an anderer Stelle der Arbeit schon angeführt habe (l. c. pag. 334) — bereits von Goebel nachgewiesen worden.

Auf Grund meiner Untersuchung neige ich dazu, die Auffassung Goebel's für die richtigere zu halten; denn eine Ähnlichkeit ist in der Archegoniumstellung zwischen Treubia und Fossombronia sicher vorhanden, wenn auch keine völlige Übereinstimmung. Treubia nimmt eben auch in dieser Hinsicht eine Sonderstellung ein. Man findet bei ihr nicht die für anakrogyne Formen charakteristischen taschenförmigen Hüllen, man vermißt aber auch andererseits die Ausbildung von Involukralblättern, die bei den akrogynen Formen den Schutz der weiblichen Sexualorgane übernehmen.

Treffend hat Goebel[2]) auch in dieser Hinsicht unsere Pflanze charakterisiert, wenn er in seiner Mitteilung über die neuseeländische

1) Stephani, F., Treubia insignis Goeb. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

2) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 190.

Treubia sagt: „Treubia stellt sozusagen einen der mancherlei Versuche dar, den die Lebermoose gemacht haben, um vom thallosen in den foliosen Zustand überzugehen.“ Bekanntlich teilte Leitgeb[1]) die Jungermanniaceen ein in anakrogyne und akrogyne, wobei er auf die Beziehungen zwischen Scheitelwachstum und Archegonienentwicklung Rücksicht nahm. Treubia gehört zweifellos zu den anakrogynen Jungermanniaceen, d. h. zu denjenigen Formen, bei welchen die Scheitelzelle in der Archegoniumbildung weder ganz noch teilweise aufgebraucht wird. Allerdings können wir auf Flächen- und Längsschnitten feststellen, daß sich die jungen Archegonienanlagen sehr nahe am Vegetationspunkt vorfinden.

Die Anlage eines Archegoniumstandes erkennt man am besten auf einem Flächenschnitt, wie ihn uns die Fig. 9 *A* schematisiert vor Augen führt. Wir sehen hier die erste Anlage in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes, auf der dorsalen Seite des Stämmchens, etwas seitlich von der Mediane. In den Archegonienständen, die hauptsächlich durch die Dorsalschuppe geschützt werden, entwickeln sich die Archegonien aus den epidermalen Zellen. Ihre Zahl ist sehr variabel. Mitunter findet man nur ganz wenige, zwei bis drei, während in anderen Fällen 10 und mehr Archegonien im Stand vorhanden sind. Die Durchschnittszahl ist etwa 6—8 Archegonien pro Stand. Durchsetzt sind die Archegonienstände von zahlreichen Schleimorganen, von den einfachen einzelligen Papillen bis zu den komplizierten schuppenförmigen Organen, die Goebel (Morphologische und biologische Studien IV, 1, pag. 6) als eine höhere Ausbildungsform der Schleimhaare auffaßt. Bau und Funktion dieser Organe haben wir bereits im anatomischen Teil unserer Abhandlung kennen gelernt; es erübrigt sich, hier nochmals darauf einzugehen. Wir wollen uns nun mit dem an Treubia bis jetzt noch nicht untersuchten Bau und der Entwicklung der Archegonien beschäftigen.

Seit den Untersuchungen von Mirbel[2]) wissen wir, daß jedes Archegonium seinen Ursprung einem ovalen Zellkörper verdankt, der innerhalb großer Gruppen der Moose auf gleiche oder ähnliche Art entsteht. In der Epidermis der Archegonien liefernden Zone wölben sich einige Zellen papillenartig vor (Fig. 9 *B*). Haben sie eine bestimmte

---

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 3, Jena 1877, pag. 3.

2) Mirbel, M., Recherches anatomiques et physiol. sur le Marchantia polymorpha. Paris 1831. Aus dem Französischen übersetzt von Flotow (als Anhang bei Nees v. Esenbeck).

Größe erreicht, so setzt der erste Teilungsschritt ein. Durch ihn wird eine erste Querwand gebildet, welche normalerweise in der Höhe der Epidermisoberfläche zur Ausbildung gelangt. So entsteht eine halbkugelige obere und eine mehr plattenförmige untere Zelle. Letztere gehört dem späteren Archegonium nicht an.

Bald wird durch einen weiteren Teilungsschritt eine zweite Querwand parallel zur ersten gebildet. Dadurch kommt es wiederum zur Bildung einer halbkugeligen oberen und einer plattenförmigen unteren Zelle. Die obere Zelle ist die eigentliche Mutterzelle des Archegoniums, die untere plattenförmige die Stielzelle. Ihre Funktion besteht darin, den Stiel, das Bindeglied zwischen Archegonium und Mutterpflanze, auszubilden.

In der Archegoniummutterzelle werden nacheinander drei Längswände gebildet, die sich unter einem spitzen Winkel schneiden (Fig. 9 *C* u. *c*). Die dadurch entstehenden Segmente sind verschieden groß. Die beiden zuerst gebildeten Segmente sind gewöhnlich breiter als das jüngste. Durch diesen Teilungsschritt sind bei Treubia, wie bei den übrigen Jungermanniaceen, den Marchantiaceen und Ricciaceen, vier Zellen im jungen Archegonium gebildet worden; drei ungleiche peripherische und eine Innenzelle.

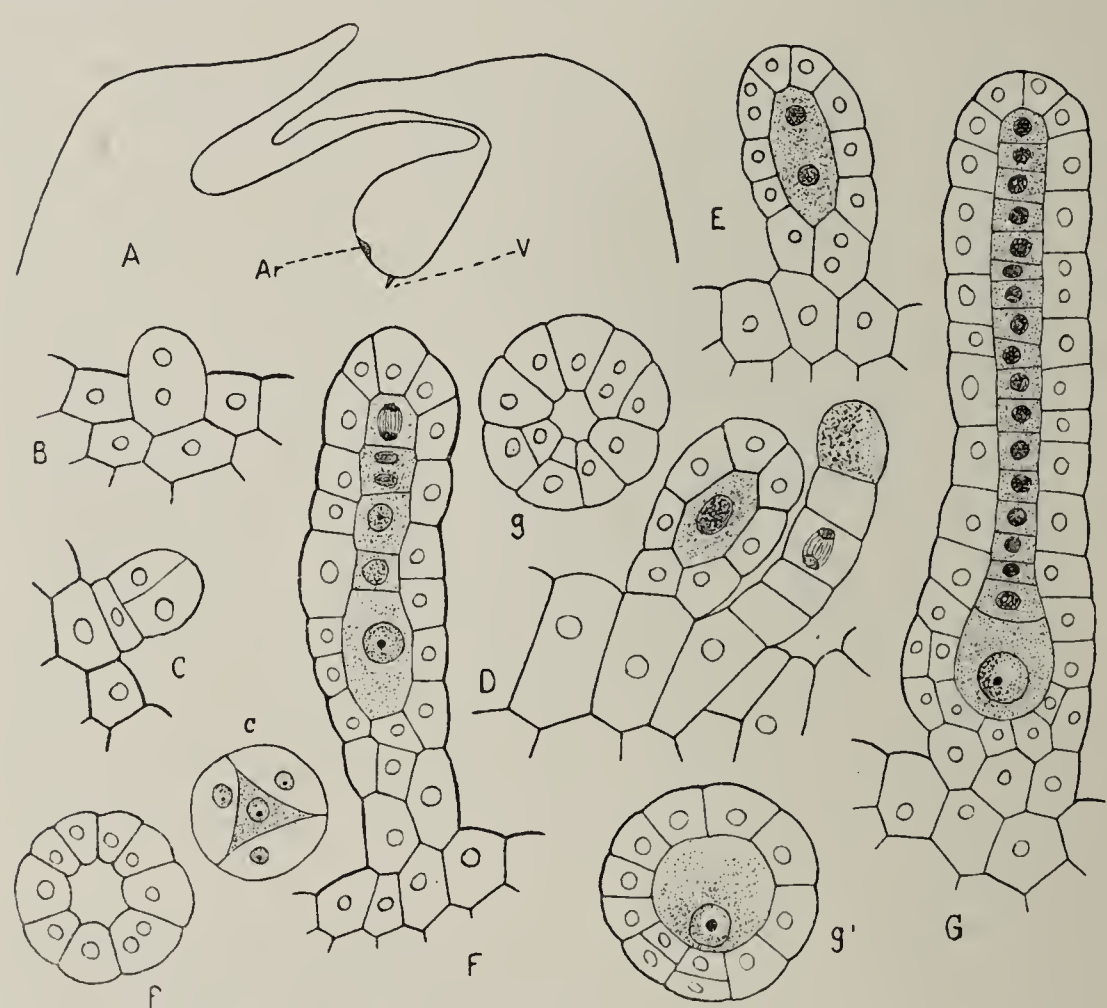


Fig. 9. Archegoniumentwicklung von Tr. insignis. *A* junge Anlage eines Archegoniumstandes (*Ar*). Vergr. 36 : 1. *B*—*G* Entwicklung des Archegoniums; die Querschnitte sind mit den Kleinbuchstaben der zugehörigen Längsschnitte bezeichnet. Vergr. *B*, *C*, *D*, *c*, *f*, *g*, *g'* 350 : 1; *E*, *F*, *G* 235 : 1.

Sehr rasch folgt auf diese Teilungen eine weitere in der trichterförmigen Innenzelle. Die dadurch entstehenden Zellen sind von un-

gleicher Größe. Die kleinere obere ist die Deckelzelle, die größere untere die Zentralzelle.

Mit dieser Zellvermehrung halten die peripherischen Zellen Schritt. Nach Beendigung obigen Teilungsschrittes konstatiert man, daß die Peripherie inzwischen fünfzellig geworden ist. Während der folgenden Teilungen findet zugleich starkes Längenwachstum statt. Die Zentralzelle, welche sich in ihrer Längsrichtung gestreckt hat, teilt sich nun durch eine Querwand in ungefähr gleiche Hälften. Es sind durch diesen Vorgang zwei Stockwerke gebildet worden, die auf diesem Stadium von ungefähr gleicher Größe sind. Aus dem oberen entwickelt sich der Halsteil, aus dem unteren der Bauchteil des Archegoniums.

Durch Quer- und Längsteilungen in den peripherischen Zellen des unteren Stockwerkes kommt es zur Ausbildung der Bauchwand. Dieselbe ist im Anfang einschichtig, später wird sie zweischichtig. Auf einem Querschnitt durch diesen Teil des Archegoniums finden wir zunächst 10, später 20 peripherische Zellen (Fig. 9 *g'*).

Nicht nur im Bauchteil beobachten wir eine derartige Vermehrung peripherischer Zellen, sondern auch in den unteren Partien des Halsteiles. Darauf ist es auch zurückzuführen, daß zwischen Bauchwand und Halswand keine scharfe Grenze gezogen werden kann (Fig. 9 *g*).

Die peripherischen Zellen des oberen Stockwerkes liefern die Halswand des Archegoniums. Starkes Längenwachstum in Verbindung mit Teilungen erhöht noch die Zahl der Halswandzellen (Fig. 9). Außerdem beteiligt sich an der endgültigen Ausbildung der Halswand auch noch die Deckelzelle. Wir sahen, daß dieselbe nach ihrer Abschnürung, von oben betrachtet, dreieckige Gestalt besaß. Infolge der Entwicklung des Archegoniumhalses verändert sie aber sehr bald diese Gestalt und wird fünfeckig. Die nun in ihr erfolgenden Teilungsschritte sind folgende: Zunächst werden nacheinander zwei Teilungswände ausgebildet, die rechtwinklig zueinander stehen. Dadurch wird die Deckelzelle in vier, kreuzweise angeordnete Zellen zerlegt. Die folgenden Scheidewände gelangen nicht mehr in radiärer Richtung zur Ausbildung, sondern sind den früheren mehr oder weniger parallel. Im normalen Entwicklungsverlauf kommt es so zur Ausbildung von acht Zellen.

Die Zahl der Halswandzellen beträgt im Längsschnitt durch ein ausgewachsenes Archegonium auf einer Seite im Durchschnitt 16 bis 20.

Aus der Stielzelle, die durch den zweiten Teilungsschritt der jungen Archegoniumanlage gebildet wurde, entwickelt sich durch mehrfache Teilungen in verschiedener Richtung ein massiger Gewebekörper, ähnlich wie bei den Marchantiaceen [1]).

Verfolgen wir nun die Teilungsvorgänge im Archegonium selbst, so konstatieren wir folgende Verhältnisse.

Aus der Halskanalmutterzelle entstehen zunächst successive vier Halskanalzellen. Dieselben erfahren im Verlauf der Entwicklung eine Verdoppelung auf acht Zellen. Auch diese teilen sich wieder, so daß wir im ausgewachsenen Archegonium sechszehn Halskanalzellen vorfinden. Während der Bildung der acht Halskanalzellen beobachtet man im unteren Stockwerk, also in der sekundären Zentralzelle, die sich bis dahin langsam abgerundet hat, ebenfalls eine Teilung. Dieselbe führt zur Bildung einer kleineren Bauchkanalzelle und einer bedeutend größeren, rundlichen Eizelle.

Beim ausgewachsenen Archegonium von Treubia findet man ebenfalls eine Drehung des Halses um seine Achse, ähnlich derjenigen, welche Strasburger [2]) für Marchantia polymorpha und Bolleter [3]) für Fegatella conica festgestellt haben.

Hat das Archegonium von Treubia seinen höchsten Differenzierungsgrad erreicht, so beginnen die Vorbereitungen zur Öffnung. Eingeleitet werden dieselben durch Lösungsprozesse im Halskanal, wobei zunächst die trennenden Querwände zwischen den Halskanalzellen aufgelöst werden.

Die Seitenwände der Halskanalzellen verquellen zu einer schleimigen Gallerte. Das gleiche Schicksal ist auch der Bauchkanalzelle beschieden. Auch sie wird aufgelöst und von der, sich mehr und mehr abrundenden, Eizelle verdrängt.

Das Archegonium von Treubia insignis öffnet sich nicht mit der Regelmäßigkeit, welche bei Vertretern der Marchantiaceen beobachtet wurde; es stimmt in seiner Öffnungsweise mit den meisten Vertretern

---

1) Strasburger, E., Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung von Marchantia polymorpha. Jahrb. f. wiss. Botan. 1869—1870, Bd. VII, pag. 409—422.

2) Ders., l. c. pag. 417.

3) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 357.

der Jungermanniaceen überein [1]. Eine gesprengte Cuticula und vielfach zerrissene Zellen an der Spitze des Archegoniumhalses deuten darauf hin, daß das Öffnen gewaltsam erfolgt. Durch die Auflösung der Halskanal- und Bauchkanalzellen und die Verschleimung der Zellwände findet eine Volumenvergrößerung des Inhaltes statt. Das hat einen erhöhten Druck auf die umgebenden Partien des Archegoniumhalses zur Folge. Da der Druck in der Richtung der Achse, also auf die Deckelpartie, am stärksten ist, und anderwärts der Widerstand am größten ist, so erfolgt auch hier die Sprengung. Der axile Strang körniger Protoplasmamasse wird beim Öffnungsvorgange mit ausgestoßen. So entsteht ein offener, mit Schleim erfüllter Kanal, der zur Eizelle führt, womit den Spermatozoiden die Möglichkeit gegeben ist, zur Eizelle zu gelangen.

Dies ist die normale Entwicklung des Archegoniums von Treubia insignis. Vergleichen wir sie mit derjenigen anderer Jungermanniaceen, so können wir feststellen, daß sie in der Hauptsache dem Typus dieser Familie gleich oder doch sehr ähnlich ist. So stimmt Treubia in ihrer Archegoniumentwicklung z. B. mit Pellia und Fossombronia ziemlich überein. Von letzterer unterscheidet sie sich hauptsächlich durch die Zahl ihrer Halskanalzellen, die hier 16 beträgt, während für Fossombronia 8 festgestellt wurden.

Anomalien im Verlaufe der Archegoniumentwicklung sind -- wie die meisten Forscher, die sich mit dem Entwicklungsgange der Archegonien befaßt haben, feststellen konnten — keine Seltenheit. Meistens beziehen sie sich auf den Verlauf von Teilungswänden in der späteren Entwicklung des Archegoniums. Auch bei Treubia beobachtet man hin und wieder derartige Abweichungen. So kommt es vor, daß z. B. bei der Verdoppelung der Halskanalzellen die Teilung einzelner Zellen unterbleibt, und so das ausgewachsene Archegonium weniger als 16 Halskanalzellen führt. Ferner können Teilungswände mehr oder weniger schief verlaufen. Alle diese Abweichungen sind ziemlich unwesentlich und verändern die normale, dem Typus der Jungermanniaceen folgende Archegonentwicklung nur wenig. Auf etwas anderes möchte ich noch hinweisen. Oft findet man in den Archegoniumständen Gebilde, wie sie uns Fig. 6 *E—G* zeigen. Dieselben sind jungen Archegonien nicht unähnlich. In der weiteren Entwicklung aber entstehen aus ihnen Zellkörper, wie sie die Fig. 6 *F* u. *G* zeigen. Ich vermute, daß es

---

1) Janczewski, E., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Archegonien. Botan. Ztg. 1872, pag. 390—393.

junge Paraphysen sind, die ja in Archegonienständen neben den Archegonien ziemlich häufig vorkommen.

IV. Der Sporophyt und seine Entwicklung.

Eine wichtige Rolle in der Beantwortung phylogenetischer und systematischer Fragen innerhalb der Lebermoose spielt bekanntlich der Sporophyt und seine Entwicklung. Es geht das schon aus den zahlreichen Untersuchungen hervor, die in dieser Richtung in den letzten Jahren ausgeführt worden sind. Gerade im Sporophyten bestehen innerhalb der einzelnen Gattungen weitgehende Unterschiede hinsichtlich Bau und Öffnungsweise der Kapsel, Bau und Ausbildung der Sporen, Elateren usw., so daß eine möglichst genaue Kenntnis dieser Dinge notwendig ist, um eine sichere Diagnose und Einordnung einer neuen Form ins System der Lebermoose vornehmen zu können. Treubia insignis ist ja immer noch ein strittiges Objekt in dieser Beziehung, wie wir aus den verschiedenen Auffassungsweisen von Goebel einerseits und Stephani andererseits wissen.

Über den Sporophyten von Treubia insignis liegt bis jetzt in der Literatur nur eine kurze Mitteilung vor, die Andreas[1]) auf Grund der Untersuchung eines einzigen, deformierten Sporogons von Treubia insignis machte. Goebel[2]) erwähnt den Sporophyten von Treubia insignis in Band II seiner Organographie der Pflanzen (l. c. pag. 266) und gibt auch eine ziemlich schematisch gehaltene Abbildung von ihm.

Da mir ein reichhaltiges Sporogonienmaterial zur Verfügung stand, habe ich speziell diesem Teile meiner Untersuchungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt, um, soweit als möglich, diese Verhältnisse bei Treubia insignis klarzulegen. Gelang es mir auch nicht, alle Stadien der Entwicklung lückenlos aufzufinden, so dürften meine Ergebnisse doch wichtige und wertvolle Beiträge zur Kenntnis dieses schönen Lebermooses darstellen.

Wir wollen uns zunächst mit der Morphologie des Sporogoniums von Treubia beschäftigen und dann auf den Verlauf der Sporogenese, Bildung und Teilung der Sporenmutterzellen, Bildung der Sporen und Elateren, eingehen.

Unter den zahlreichen Pflänzchen, welche Sporogonien trugen, fand ich auch nicht einen Fall, wo aus dem Winkel einer Dorsalschuppe

---

1) Andreas, J., Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoossporogons. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 201—202.

2) v. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil. Bryophyten, pag. 266, Fig. 166.

gleichzeitig zwei Sporogonien hervorgetreten wären. Von den zahlreichen Archegonien eines Standes entwickelt sich also in der Regel nur ein einziges zum Sporophyten. Alle übrigen degenerieren und werden von dem wachsenden Sporogonium verdrängt. Ob nur ein einziges Archegonium befruchtet wird, vermochte ich nicht zu entscheiden, da ich weder Spermatozoiden noch die Befruchtung selbst zu sehen bekam.

Nach der Befruchtung der Eizelle eines Archegoniums setzt bekanntlich mit der Entwicklung des Embryos auch ein intensives Wachstum der umgebenden Hülle ein. Letztere wird gebildet vom Archegoniumbauch und dem unteren Teile des Archegoniumhalses. Den übrigen Teil des Archegoniumhalses findet man oft neben degenerierten Archegonien als verkümmerte Anhängsel an der jungen Calyptra.

Die ersten Entwicklungsstadien des Sporogons sind mit bloßem Auge nicht sichtbar.

Man kann die erste Entwicklung bei genauem Zusehen an der langsam erfolgenden Stellungsänderung der Dorsalschuppe erkennen. Aus dem Kapitel II dieser Arbeit wissen wir, daß die Schuppe in normaler Stellung etwas geneigt ist. Entwickelt sich nun unter derselben ein Archegonium zum Sporogonium, so übt dasselbe von unten einen Druck gegen die Dorsalschuppe aus. Dieselbe wird mehr und mehr aus ihrer geneigten Stellung in eine senkrechte gedrängt. Vielfach wird dabei der zarte vordere Rand nach rückwärts umgebogen (Taf. III, Fig. 3 *a*). Bald wird dann auch das junge Sporogonium mit bloßem Auge sichtbar. Es tritt als etwa stecknadelkopfgroßes Wärzchen mit schuppig rauher Oberfläche in Erscheinung. Es verläßt langsam seine bisherige schützende Hülle. Die schuppige, rauhe Oberfläche der Calyptra erkennt man deutlich schon bei schwächerer Vergrößerung, etwa mit einer starken Lupe.

Die nächsten Entwicklungsvorgänge des jungen Sporogoniums bestehen in einer Streckung in Richtung seiner Längsachse. Aus dem anfänglich kugeligen Gebilde wird allmählich ein keulenförmiges. Während der Durchmesser in den unteren Partien des jungen Sporogoniums annähernd gleich ist, erfährt er an der Spitze eine Vergrößerung. Dieselbe wird hervorgerufen durch die Ausbildung der Sporogonkapsel. Ist eine Länge von ca. 1 cm erreicht, so sieht man auch noch am fixierten Material im oberen Teile der Calyptra die braune Sporenkapsel leicht durchschimmern. Der Sporophyt hat seinen Entwicklungsgang in der Hauptsache vollendet; denn Kapselwand, Sporen und Elateren sind auf diesem Stadium bereits ausgebildet.

Stellen wir uns einen Längsschnitt durch dieses Stadium her, so bekommen wir ein Bild, wie es uns Fig. 10 zeigt. Auf dem etwa 1 cm langen und 1 mm dicken, zarten Stiel, der mit seinem Fuß tief ins Gewebe des Stämmchens eingesenkt ist, sitzt die Sporenkapsel, die nicht, wie Andreas in der zitierten Arbeit angibt, von kugeliger Gestalt ist, sondern deutlich eine Differenz zwischen Längen- und Breitendurchmesser erkennen läßt. Ersterer beträgt im Durchschnitt 2 mm, mitunter auch etwas mehr, letzterer bleibt hinter 2 mm zurück. Daraus ergibt sich, daß die Gestalt der Sporenkapsel eine mehr oder weniger eiförmige ist. Am oberen Ende ist sie etwas zugespitzt.

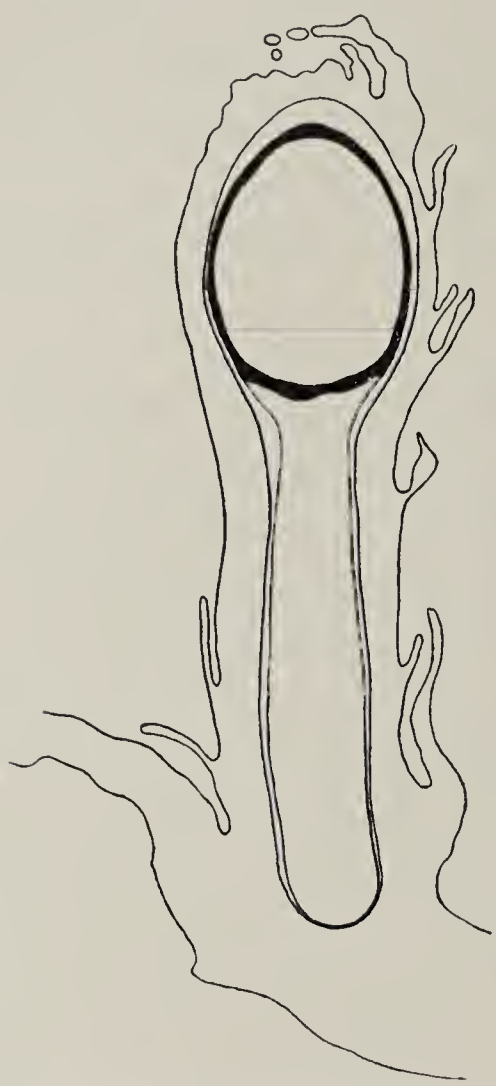


Fig. 10. Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium kurz vor der Sprengung der Calyptra. Vergr. 10 : 1.

Der Sporophyt ist auf diesem Stadium noch vollständig von der Calyptra umgeben, die ihm allerdings in der Entwicklung etwas vorausgeeilt ist. Während man nämlich auf jüngeren Stadien beobachtet, daß der Sporophyt sich mit seiner äußeren Oberfläche fast dicht an die Innenfläche der Calyptra anschmiegt, können wir jetzt einen Hohlraum zwischen beiden feststellen. Derselbe ist im Kapselteil etwas größer als im Stielteil. Am geringsten ist er in der Fußpartie.

Die Calyptra stellt auf diesem Stadium eine cylindrische, oben etwas erweiterte und vorläufig noch geschlossene Röhre dar. Die Wandung derselben besteht im unteren Teile aus etwa 10—14 Zellschichten; nach oben zu nimmt sie allmählich ab. Die innersten Zellschichten sind von plattenförmiger Gestalt, etwas zusammengedrückt und öfter zerrissen. Nach außen sind sie mehr und mehr normal entwickelt. Die Oberflächenzellen der Calyptra unterscheiden sich zum großen Teile durch ihre Größe und durch ihren — am fixierten Material gelblich erscheinenden — Inhalt von den übrigen Zellen des kalyptrogenen Gewebes. Bei diesen Zellen handelt es sich um Schleimzellen, die an der intensiven Schleimabsonderung, welche man am jungen Sporogonium konstatiert, stark beteiligt sind. Die übrigen Zellen der Calyptra sind charakterisiert durch das Vorhandensein von zahlreichen Chlorophyllkörnern, die reichlich Assimilationsstärke enthalten. Die Kerne dieser gametophytischen Zellen sind im Ruhestadium ziemlich klein und be-

sitzen nur einen Nukleolus. Sie unterscheiden sich dadurch wesentlich von denjenigen des sporogenen Gewebes, die auch im Ruhestadium viel größer sind und meist zwei Nukleoli besitzen.

Mehrfach fand ich auf jungen Entwicklungsstadien der Sporogonien im kalyptrogenen Gewebe Kernteilungsbilder. Durch Vergleichung zahlreicher Präparate gelang es mir auch die Zahl der Chromosomen festzustellen. Sie betrug wie in anderen Teilen des Gametophyten acht.

An der Außenseite der Calyptra beobachtet man vielfach Bildungen, die man als Schuppen bezeichnen kann. Sie geben der Calyptra, besonders in ihrem oberen Teile, das schuppig rauhe Aussehen. Diese Bildungen, die aus Oberflächenzellen der Calyptra hervorgehen, sind jedenfalls bei der Schleimbildung mit beteiligt. Man beobachtet nämlich an gefärbten Präparaten — sehr schön zeigen es die mit Bismarckbraun nachgefärbten Präparate —, daß das junge Sporogonium stets von einer gefärbten Zone umgeben ist, die am intensivsten im Winkel der schuppenartigen Wucherungen ist. Offenbar ist es Schleim, der das junge Sporogonium einhüllt. Macht man einen Längsschnitt durch eine alte, als Hülle am Grunde des Stieles zurückgebliebene Calyptra, so stellt man fest, daß auf diesem Stadium die Schleimabsonderung nicht mehr vorhanden ist. Das beweist, daß intensive Schleimabsonderung nur solange erfolgt, als der junge Sporophyt sich innerhalb der Calyptra im Stadium intensiven Wachstums befindet.

Auf dem in Fig. 10 dargestellten Stadium erkennt man schon die Tendenz des Sporophyten, seine bisherige Hülle zu durchbrechen. Noch besser zeigt uns das die Mikrophotographie Taf. V, Fig. 3. An der Spitze der Calyptra stellen wir hier auf der Innenseite eine ziemlich starke Einbuchtung fest, in die sich die zugespitzte Sporogonkapsel hineindrängt. Bald ist die Durchbrechung der Calyptra erfolgt und die Sporenkapsel tritt heraus.

Nunmehr konstatieren wir ein Wachstum nur noch im Stiel des Sporophyten. Derselbe ist bei Treubia insignis am reifen Sporogonium ca. 10 cm lang. Er schließt unmittelbar an die Kapsel mit einer geringen Verbreiterung an, wird dann eine kurze Strecke etwas schmäler (Fig. 10 und Taf. V, Fig. 4) und ist in seinem übrigen größeren Teile fast überall von gleicher Breite.

Er ist wasserhell und besteht im Durchmesser aus 14—18 Zellschichten, welche von zartwandigen Zellen gebildet werden. Dieselben sind jedoch nicht in allen Teilen des Stieles gleichmäßig ausgebildet. Man kann vielmehr einen deutlichen Unterschied zwischen den peripherischen und den zentralen Zellen feststellen. Erstere sind meist

niedrig, plattenförmig und bedeutend breiter als lang. Ihre Länge beträgt im Durchschnitt 30—35 μ; die Breite 55—60 μ. Die länglich-sechseckigen, säulenförmigen Innenzellen weisen dagegen einen durchschnittlichen Längendurchmesser von 70—80 μ auf. In der Breite sind derartige Größenunterschiede nicht zu konstatieren, höchstens sind die zentral gelagerten Zellen etwas größer als diejenigen zur Peripherie hin. Die aus zahlreichen plattenförmigen Zellen bestehende peripherische Schicht verleiht dem Stiel eine gewisse Festigkeit; die länglichen Innenzellen dagegen dienen der Stoffleitung.

Im Längsschnitt, wie auch im Querschnitt findet man in vielen peripherischen Zellen Ölabsonderung in Form einzelner großer und zahlreicher kleiner Tröpfchen, die sich durch ihre gelbliche Farbe und die starke Lichtbrechung vom übrigen Inhalt der Zellen deutlich abheben (Fig. 11 *A* u. *B*).

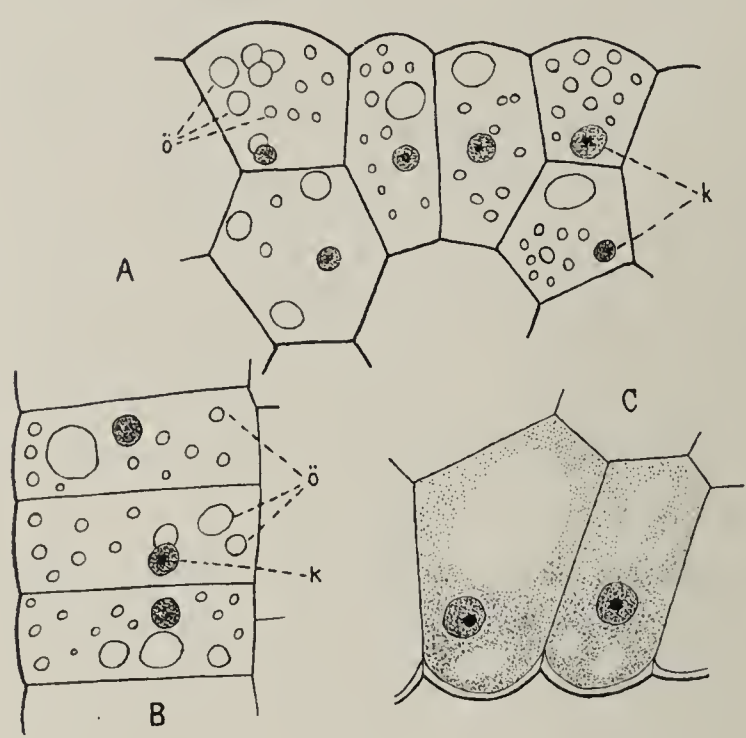


Fig. 11. Partien aus dem Gewebe des Sporogonstieles. *A* u. *B* peripherische Stielzellen im Quer- und Längsschnitt. *C* Fußzellen. Vergr. 263 : 1.

Nach unten geht der Stiel des Sporogoniums unmerklich über in den Fuß desselben, der sich tief in das Gewebe des Stämmchens fortsetzt (Fig. 10 u. Taf. V, Fig. 2). Er ist nur auf jüngeren Stadien erheblich breiter als der Stiel; auf älteren Stadien verschwindet diese Größendifferenz mehr und mehr. Die Zellen des Fußes sind dicht mit Inhalt erfüllt. Die peripherischen Fußzellen sind charakterisiert durch die papillenartige Vorwölbung ihrer äußeren Wand. Der Kern ist meist der äußeren Wand genähert. Die Funktion dieser haustorienartigen Fußzellen besteht in der Nahrungsaufnahme aus dem Gametophyten.

Das Stämmchengewebe erfährt in dieser Zone ebenfalls eine Veränderung; denn es wird durch Ausbildung zahlreicher papillenförmiger Zellen zu einem charakteristischen, der Stoffabgabe dienenden Gewebe. Seine Zellen geben die flüssigen Nahrungsstoffe in den Zwischenraum, der sich zwischen ihnen und den Fußzellen befindet, ab. Von hier werden diese Stoffe von den Fußzellen aufgenommen und den Stielzellen zur Weiterleitung übergeben.

Verbindungen zwischen Sporophyt und Gametophyt von Treubia insignis durch Plasmodesmen, wie sie anderweitig zwischen dem Parasiten und seinem Wirt beobachtet wurden, fehlen hier vollkommen. Daß der fragliche Zwischenraum von einer substanzreichen Flüssigkeit erfüllt ist, erkennt man schon daraus, daß sich diese Zone stets mitfärbt.

Von jüngsten Entwicklungsstadien des Sporophyten bekam ich nur etwa 16—20zellige Embryonen zu sehen. Leider waren diese noch geschrumpft und teilweise degeneriert, so daß sie ein Studium der ersten Teilungsvorgänge, die der Befruchtung der Eizelle nachfolgen, nicht gestatteten. Wenn das junge Sporogonium mit bloßem Auge als kleines kugeliges Gebilde im Winkel der Dorsalschuppen zu erkennen ist, zeigt es meist schon eine Differenzierung in Fuß, Stiel und Kapsel. Es ist wohl anzunehmen, daß die ersten Teilungsschritte nach der Befruchtung der Eizelle, welche ja innerhalb großer Gruppen der Lebermoose ziemlich gleichartig verlaufen, bei Treubia insignis nach dem für die Jungermanniaceen beschriebenen Typus vor sich gehen. Derselbe ist in seinen Hauptzügen folgender[1]):

Die befruchtete Eizelle teilt sich zunächst durch eine Querwand in zwei ungleiche Hälften, von denen die untere den Sporogoniumfuß liefert, während aus der oberen Kapsel und Stiel hervorgehen. In der oberen Zelle entstehen durch senkrecht zueinander stehende Längswände vier Kugeloktanten ähnliche Zellen, die ihrerseits wieder durch Ausbildung horizontaler Wände plattenförmige Stockwerke nach unten abgliedern. Aus deren unterer Partie geht der Sporogoniumstiel hervor, während der obere Rest der Stockwerke mit den Kugeloktanten die Sporogonkapsel bildet. Aus dieser entstehen dann durch Ausbildung perikliner Wände Kapselwand und Archespor.

Die jüngsten, gut ausgebildeten Sporophyten, welche ich zu Gesicht bekam, zeigten bereits alle eine derartige Differenzierung. Nicht unerwähnt lassen möchte ich, daß man in der Form des Sporophyten auf diesem Stadium zweierlei Typen unterscheiden kann, einen breiten, verhältnismäßig kurzen und einen schmalen, gestreckten Typus, ähnlich denjenigen, die von Meyer[2]) bei Corsinia marchantioides beobachtet

---

1) Kienitz-Gerloff, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogoniums. Diss., Berlin 1873. — Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung der Lebermoossporogonien. Botan. Ztg. 1874, pag. 199. — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogoniums. Botan. Ztg. 1875, pag. 781.

2) Meyer, K., Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou 1911, Nr. 1—3, pag. 272.

wurden. Hinsichtlich der Beurteilung dieser Erscheinung stimme ich vollkommen mit Meyer überein, der die Annahme vertritt, daß es sich nur um verschiedene Jugendformen handelt; denn ich fand in älteren Stadien derartige Formenunterschiede nicht mehr.

Ich will nun zunächst Bau und Entwicklung der Kapselwand schildern, um dann im Zusammenhang auf die Differenzierung des Archespors und die Ausbildung von Sporen und Elateren einzugehen.

Schon auf den oben erwähnten Jugendstadien des Sporophyten erkennt man im Kapselteil eine Differenzierung in Wand und sporogenen Komplex. Beide heben sich an gefärbten Präparaten deutlich voneinander ab. Der Wandteil der Kapsel ist bedeutend schwächer gefärbt als der sporogene Komplex. Die Wand besteht auf diesem Entwick-

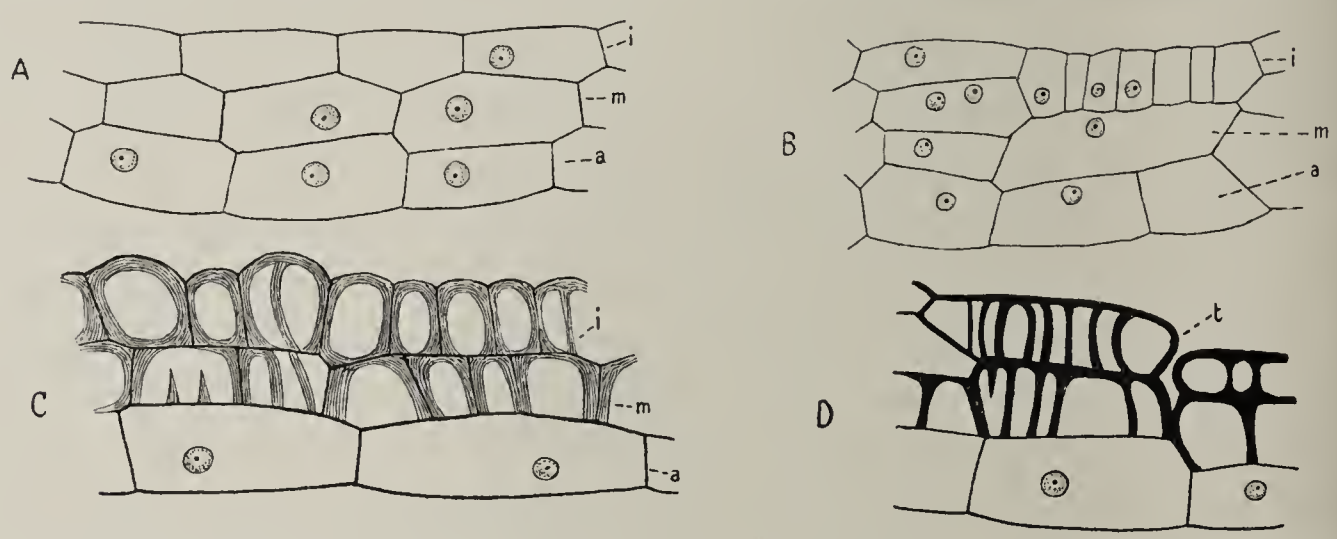


Fig. 12. Einige Partien aus der Wand der Sporogonkapsel in verschiedenen Alterstadien. Vergr. 157 : 1.

lungsstadium in ihren seitlichen Teilen aus drei Zellschichten mit Zellen von ziemlich gleichartigem Bau; sie stimmen in Ausbildung der Membranen und in ihrem Inhalt noch fast vollkommen überein (Fig. 12 *A*). Gegen die Spitze zu wird die Wand vierschichtig; an der Spitze selbst ist sie oft fünf- bis sechsschichtig (Taf. V, Fig. 3). Ebenso tritt eine Mehrschichtigkeit in den basalen Partien auf. Sie geht nach unten unvermittelt in das Gewebe des Stieles über; eine Grenze ist auf diesem Stadium nicht zu erkennen.

Die ersten Veränderungen treten in den Wandzellen auf, wenn die Sporenmutterzellen sich aus dem Verbande zu lösen beginnen. Während die peripherische Wandschicht vollkommen unverändert bleibt, finden in den inneren Schichten, hauptsächlich in der an den sporogenen Komplex angrenzenden Zellschicht, noch Teilungen statt (Fig. 12 *B*). Neben Unterschieden in Form und Größe lassen die Zellen

der Kapselwand auch eine verschiedene Membranbildung erkennen. Die äußere, peripherische Wandschicht bleibt auch in der Folge unverändert. Ihre großen, plattenförmigen Zellen haben eine durchschnittliche Länge von 75—80 μ und eine Breite von 30—36 μ; die Membranen sind ziemlich zart, etwa wie diejenigen des vegetativen Gewebes. Der Inhalt dieser Zellen zeigt zahlreiche Chlorophyllkörner, in denen sich primäre Stärke in Form zahlreicher Körnchen leicht nachweisen läßt. Das deutet darauf hin, daß dieser Teil der Sporogonkapselwand von Treubia insignis in der Lage ist, selbständig zu assimilieren, wie dies ja in ausgeprägter Weise bei den Anthoceroteen und den Laubmoosen der Fall ist.

Durch die bereits erwähnten Teilungen in den inneren Schichten der Kapselwand werden die ursprünglich gestreckten, plattenförmigen Zellen sekundär in mehrere kleinere Zellen zerlegt. Schon dadurch wird eine größere Resistenz der Wand erreicht. Als weiteres Moment in dieser Hinsicht sind die Wandverdickungen in den inneren Zellschichten zu erwähnen. Es kommt hier zur Ausbildung besonderer Verdickungsformen, als: Leisten, Halbringfasern, Ganzringfasern und Spiralbänder. Die erste Anlage einer Verdickung tritt auf, wenn sich im sporogenen Gewebe die Sporenmutterzellen aus dem Verbande zu lösen beginnen. Als erstes Anzeichen der Entstehung obiger Verdickungsformen erkennt man kleine Zacken oder Zäpfchen, die ins Lumen der Zelle hineinragen. Leisten, Halb- und Ganzringverdickungen sind fertig ausgebildet, wenn die Sporen sich aus dem Tetradenverbande zu lösen beginnen.

Dann haben wir bei Treubia die ausgebildete Kapselwand, wie sie von Andreas kurz beschrieben worden ist, vor uns. Nicht alle Zellen der verdickten Wandschichten sind vollkommen gleichartig. Vielmehr konstatiert man, daß in den peripherischen Zellen, deren plattenförmiger Charakter auch nach Ausbildung der Verdickungen noch zu erkennen ist, die Verdickungsfasern kürzer und gedrungener sind als in den breiteren Zellen von Spitze und Basis, deren Verdickungsleisten länger und schmäler sind. Halbringe finden sich in der Hauptsache in der äußeren Verdickungsschicht. Sie werden quer zur Längsachse der Zelle angelegt. Die unverdickte Partie dieser Halbringfasern (Fig. 12 *C*) kommt nach außen an die unverdickte Zellschicht zu liegen.

Ganzringe gelangen hauptsächlich in der an den Sporenraum angrenzenden Schicht zur Ausbildung. Die Beobachtung von Andreas, daß die Ringe nicht in allen ihren Teilen vollkommen gleichmäßig aus-

gebildet seien, fand ich durch meine Untersuchungen bestätigt. Die weniger verdickte Partie der Verdickungsringe liegt nach außen. Verdickungsleisten finden sich meist an der Spitze der Kapselwand und in ihrem basalen Teil. Mitunter gelangen sie auch in der Zwischenschicht zur Ausbildung.

In der inneren Schicht treten dann an Stelle der Ganzringe öfters Spiralbänder auf. Besonders häufig und gut ausgebildet sind dieselben in den Schläuchen, welche der Innenschicht anliegen. Die Angaben von Andreas, der schreibt[1]): „Der Wand ansitzend fanden sich stellenweise kurze, dicke Schläuche mit spiralig verdickten Wandungen, die der Länge nach der Wand anlagen. Auch am Boden des Sporogons findet man einzelne derartige Zellen, welche in den Sporenraum hineinragen“, bedarf der Berichtigung und Ergänzung.

Neben den kurzen dicken Schläuchen kommen noch ziemlich zahlreich solche vor, welche an ihrem freien Ende wenigstens lang und dünn sind. Sie haben in diesem Teile große Ähnlichkeit mit den Elateren.

Die Zellen des sporogenen Komplexes sind im jungen Sporogonium ziemlich groß und von polygonaler Gestalt. Die rundliche Form der Kapsel hat zur Folge, daß die prosenchymatische Einkeilung eine sehr geringe ist, jedenfalls niemals so ausgeprägt vorkommt, wie es bei Vertretern der Marchantiaceen[2]) beobachtet wurde.

Die Kerne der Archesporzellen sind ebenfalls von beträchtlicher Größe. Sie unterscheiden sich dadurch deutlich von denjenigen des Gametophyten. Sie besitzen meist zwei, an gefärbten Präparaten sehr deutlich tingierte, Nucleoli. Die Kernwand ist deutlich sichtbar; sie bleibt es auch im Teilungsverlauf bis zur Ausbildung der Chromosomen (Taf. IV, Fig. 2).

Centrosomen vermochte ich auf diesem Stadium nicht festzustellen. Es dürfte das, für den Fall, daß sie überhaupt vorhanden sind, infolge des körnigen Protoplasmas der Archesporzellen außerordentlich schwer sein, wenn nicht gar unmöglich. Die Verhältnisse liegen also hier ganz ähnlich wie bei Fossombronia, wovon Farmer[3]) schreibt: „If the

---

1) Andreas, J., Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoossporogons. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 202.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 364, Fig. 11 B.

3) Farmer, J. B., On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Ann. of Botany, Vol. IX, pag. 470.

centrosomes exist as such, they would be very difficult to distinguish from the other granules of the cytoplasm."

Beginnen sich die Kerne der Archesporzellen zu teilen, so beobachtet man, daß sich allmählich die derben Chromatinstücke bilden, die noch durch feine Lininbrücken miteinander verbunden sind. Diese werden im weiteren Verlauf immer dicker und führen schließlich zu geraden oder gebogenen Chromatinstäbchen, die vorläufig noch keine bestimmte Anordnung zeigen (Taf. IV, Fig. 2). Während dieses Bildungsvorganges ist auch die Spindel entstanden. Nunmehr beginnen sich die Chromosomen in der Äquatorialplatte anzuordnen, wobei sie gleichzeitig fast alle mehr oder weniger hufeisenförmige Gestalt annehmen. Die Chromosomen sind in der Äquatorialplatte meist peripherisch angeordnet, was uns sehr schön Fig. 3 auf Taf. IV zeigt, die eine Ansicht vom Spindelpol darstellt. Auch in dieser Beziehung stimmt also Treubia mit Fossombronia überein, wo die Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte die gleiche ist. Auch die Entstehung der Spindel erfolgt analog derjenigen von Fossombronia. Wie dort, so erfolgt auch hier ihre Bildung offenbar sehr rasch. Plötzlich bietet sie sich vollkommen ausgebildet dem Auge des Beobachters dar. Die ziemlich großen, hufeisenförmigen Chromosomen spalten sich in der Äquatorialplatte der Länge nach. Dadurch kommt es zur Bildung der Tochterchromosomen. Um die Zahl der Chromosomen festzustellen, zählte ich dieselben in vielen Monaster- und Diasterstadien. Es ging hervor, daß die Zellen des sporogenen Gewebes 16 Chromosomen besitzen. Die diploide Zahl 16 wurde dann als richtig bestätigt, als es gelang, im Gewebe des Gametophyten Kernteilungsbilder mit 8 Chromosomen aufzufinden.

Treubia stimmt also in der Zahl ihrer Chromosomen mit anderen Vertretern der Jungermanniaceen; Pallavicinia[1]), Fossombronia[2]) überein, bei denen als haploide und diploide Chromosomenzahlen ebenfalls 8 und 16 festgestellt wurden.

Für Fossombronia vertritt Farmer die Auffassung, daß die Bewegung der Tochterchromosomen zu den Polen eine passive sei; denn er schreibt pag. 472:

"There is a sheaf of fibres commonly attached to each daughter-chromosome, and the whole process of the separation of the daughter-

---

1) Moore, A. C., Sporogenesis in Pallavicinia. Botan. Gaz. 1905, Vol. XL, p. 81 ff.

2) Farmer, J. B., On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Ann. of Botany, Vol. IX, pag. 472.

chromosomes is such as to suggest a passive 'roping up' to the poles, rather than any spontaneous movement on the part of the chromosomes themselves."

An den Polen findet rasch die Bildung der Tochterkerne statt, die sich sehr frühzeitig mit einer Membran umgeben. Gleichzeitig mit der Entstehung der Kernwand um die Tochterkerne treten die Anzeichen einer Bildung der Zellplatte in normaler Weise auf.

In Fig. 1 auf Taf. IV ist eine Partie aus jungem sporogenem Gewebe zur Abbildung gebracht. Wir sehen hier vier Zellen von fast vollkommen gleichem Bau. Größe und Struktur der Kerne zeigen an, daß sie eben im Begriff sind, in das Stadium der Kernteilung einzutreten. Es sind dies Ursporenmutterzellen. Daneben befindet sich eine Zelle, deren Kern die ursprüngliche Form verloren hat und dessen Inhalt weniger dicht ist. Plasma und Kern weisen die Symptome einer fortschreitenden Degeneration auf, die zur Auflösung von beiden führt. Es ist eine steril bleibende Zelle des sporogenen Gewebes.

Die Zelle *E* unterscheidet sich von den übrigen Zellen dadurch, daß der Kern etwas gestreckt ist. Wir gehen nicht fehl, wenn wir in ihr eine junge Elaterenzelle erblicken.

Auf einem etwas älteren Stadium (Taf. V, Fig. 5) treten die oben angedeuteten Unterschiede wesentlich deutlicher hervor.

Nach der endgültigen Ausbildung des Archespors beginnt die Lockerung des Zellverbandes, die zum Freiwerden der Elaterenzellen und der Sporenmutterzellen führt. Eingeleitet wird dieselbe durch Auflösung einiger steriler Zellen. Dadurch entstehen im sporogenen Gewebe zunächst Hohlräume, welche den sich weiter entwickelnden Sporenmutterzellen und Elaterenzellen eine Vergrößerung und Formveränderung gestatten. Ob die sterilen Zellen, welche zur Auflösung gelangen, im Archespor von Treubia insignis, wie bei anderen Lebermoosen, als Nährzellen funktionieren, konnte ich nicht ermitteln. Die Lockerung des Verbandes zwischen den Sporenmutterzellen setzt an den Ecken derselben ein. Hier trennen sich ihre Membranen zunächst etwas voneinander. Gleichzeitig ist hiermit eine Abrundung der Ecken verbunden. Die Abrundung der Sporenmutterzellen schreitet immer weiter fort. Bald ist ihre Isolierung und gleichzeitig damit die vollkommene Abrundung erfolgt (Taf. IV, Fig. 6). Auch die Elaterenzellen haben sich unterdessen ihrer späteren typischen Gestalt genähert. Sie lösen sich ebenfalls vollkommen aus dem Verbande los.

Ihre Länge beträgt auf diesem Stadium 45—60 μ, ihre Breite 8—12 μ. Die Streckung ist bereits beträchtlich, hauptsächlich an den Enden. Der Kern ist in diesen jungen Elaterenzellen meist zentral gelagert und ebenfalls stark gestreckt. Das Cytoplasma der Zelle ist um den Kern herum etwas dichter als in den übrigen Partien.

Wir wollen gleich die weitere Entwicklung der Elaterenzellen verfolgen, um dann auf die Teilungsvorgänge in der Sporenmutterzelle und die Ausbildung der Sporen einzugehen. Während der Ausbildung der Sporentetraden erfolgt in den Elaterenzellen, die sich inzwischen immer mehr gestreckt haben, die Anlegung der Spiralbänder (Taf. IV, Fig. 13). Die erste Andeutung der spiraligen Membranverdickungen im Elaterenschlauch zeigt sich durch eine spiralbandähnliche Anordnung des Protoplasmas an, sobald die Elaterenzelle ungefähr ihre definitive Länge erreicht hat.

In dem auf diesem Stadium sehr langgestreckten Kern sieht man ein feines Netz anastomosierender Fäden (Taf. IV, Fig. 13). Ebenso ist noch ein Kernkörperchen vorhanden. Ob der Kern dieser Elaterenzelle nur einen Nukleolus besaß — gewöhnlich besitzen auch die Elaterenzellen zwei Nukleoli im Nukleus —, oder ob bereits einer von beiden aufgelöst wurde, war nicht zu entscheiden. In der weiteren Entwicklung der Elatere wird dann die Anhäufung des Protoplasmas auf einer spiraligen Linie immer deutlicher. Sie führt endlich zur Ausbildung eines doppelten Spiralbandes in der reifen Elatere. In diesem Entwicklungsvorgange haben wir ein Analogon zur Bildung der Wandverdickungen in der Kapselwand.

Die ausgewachsene Elatere präsentiert sich nun als ein in der mittleren Partie etwas verbreiterter Schlauch, in dem kein Inhalt mehr zu erkennen ist (Taf. IV, Fig. 14 u. 15). Dagegen zeigt sich deutlich das doppelte Spiralband, das an den abgerundeten Ecken der Elatere kleine Ösen bildet. Die Länge einer normalen Elatere beträgt im Durchschnitt 1,25 mm; die Breite in der Mitte 7—8 μ, an den Enden 4—6 μ. Die Spiralbandverdickungen sind ebenfalls in der Mitte breiter. Messungen ergaben folgende Zahlen:

Breite der Verdickung	in der Mitte	2,5—3,5 μ,
„ „ „	an den Enden	1,5—2 μ.

Ferner stellt man bei Betrachtung einer ganzen Elatere fest, daß die Windungen in der Mitte zahlreicher, aber weniger steil sind als in den Endpartien.

Erwähnen will ich noch, daß sich in der reifen Sporogonkapsel oft die der Wand ansitzenden kurzen Schläuche losgelöst im Sporenraum verteilt vorfinden. Da sie den Elateren von Fossombronia Lützelburgiana[1]) nicht unähnlich sind, so könnte auch in diesen Schläuchen leicht ein besonderer Elaterentypus erblickt werden.

Abweichende Ausbildungsformen und Verzweigungen, wie sie Bolleter[2]) bei Fegatella conica beobachtete, fand ich bei Treubia nicht.

Über die Funktion der Lebermooselateren hat uns Goebel[3]) in einer zusammenfassenden Arbeit orientiert. Nach seiner Auffassung haben die Elateren der Lebermoose im Verlauf ihrer Entwicklung zwei Funktionen zu übernehmen. Der jungen, lebenden Elaterenzelle kommt die primäre Funktion der Stoffleitung zu, wozu sie infolge der meist langgestreckten Gestalt innerhalb des sporogenen Gewebes besonders geeignet ist (Taf. IV, Fig. 12). Sekundär beteiligen sich dann die Elaterenzellen nach ihrer Ausbildung zur Elatere an der Ausstreuung der Sporen. Zu dieser zweiten Funktion werden sie durch Ausbildung der spiraligen Verdickungen geeignet gemacht.

Die Elatere ist bekanntlich eine tote Zelle; denn Kern und Inhalt sind verschwunden, sie ist zu einem Mechanismus geworden. Welcher Art dieser Mechanismus ist, darüber orientieren uns die Untersuchungen von Kamerling[4]), der Vertreter der Marchantiaceen und Jungermanniaceen untersuchte. Er stellte fest, daß für die Funktion der Sporenausstreuung durch die Elateren bei Vertretern obiger Familien ein Kohäsionsmechanismus in Frage kommt. Derselbe beruht darauf, daß bei Wasserverlust die unverdickten Membranpartien nach innen gesaugt werden, wodurch die Verdickungen näher aneinander gebracht werden. Durch Kohäsion wird die Spirale allmählich auf ein Maximum der Spannkraft gebracht. Durch rasches Zurückschnellen bei der Auslösung der Spannung kommt dann die schleudernde oder fortspringende Be-

---

1) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien. XV. Die Homologie der Antheridien- und der Archegonienhüllen bei den Lebermoosen. Flora, N. F. Bd. V, Heft 1. pag. 54, Fig. 1 B.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl., Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 366 u. 367, Fig. 12 C.

3) v. Goebel, K., Über Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Flora 1895, Bd. LXXX, Heft 1, pag. 34.

4) Kamerling, Z., Der Bewegungsmechanismus der Lebermooselateren. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 159 ff.

wegung der Elateren zustande, welche sich natürlich auch auf die benachbarten Sporen überträgt.

Haben sich die Sporenmutterzellen vollkommen aus dem Verbande des sporogenen Gewebes isoliert, so vergrößern sie sich noch etwas und runden sich vollkommen ab. Die auf diesem Stadium etwa 20—30 μ im Durchmesser messende Sporenmutterzelle ist fast sphärisch; ziemlich dicht mit Cytoplasma und dem großen Kern erfüllt (Taf. IV, Fig. 6). Später nimmt sie noch an Volumen zu, wobei sie aber ihre ursprünglich sphärische Gestalt wieder einbüßt; sie wird nämlich deutlich lappig. Auch der Kern erfährt eine ähnliche Gestaltsveränderung. In der lappigen Gestalt von Zelle und Kern haben wir die ersten Anzeichen der beginnenden Tetradenteilung zu erblicken.

Leider hatte ich von diesem Stadium nur ganz wenig Material zur Verfügung — drei Sporogonien —, so daß es mir nicht gelang, den genauen Verlauf der Teilungsvorgänge in der Sporenmutterzelle zu verfolgen. Ich mußte mich vielmehr darauf beschränken, die gewonnenen Ergebnisse mit denjenigen anderer Forscher an nahe verwandten Jungermanniaceen zu vergleichen, und auf Grund dieses Vergleiches Rückschlüsse auf den Verlauf der Tetradenteilung bei Treubia insignis zu ziehen.

Aus den eingehenden cytologischen Untersuchungen, welche von Farmer[1]) und Moore[2]) hauptsächlich an Vertretern der Gattung Pallavicinia vorgenommen wurden, geht hervor, daß das Studium der Tetradenteilung bei diesen Jungermanniaceen außerordentlich erschwert wird durch den raschen Verlauf der Mitosen einerseits, sowie durch die Abhängigkeit von einer geeigneten Fixierung andererseits[3]). Gelang

1) Farmer, J. B., Spore-Formation and Karyokinesis in Hepaticae, pag. 363—365. — On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Ann. of Botany 1895, Vol. IX, pag. 469—523.

2) Moore, A. C., Sporogenesis in Pallavicinia. Botanical-Gazette 1905, Vol. XL, pag. 81—96.

3) In einem Streit, der sich zwischen Farmer und Moore über die Teilungsvorgänge in der Sporenmutterzelle von zwei Vertretern der Gattung Pallavicinia entsponnen hat, weist Farmer darauf hin, daß die Fixierung des Materials zur richtigen Erkennung und Beurteilung der Verhältnisse von außerordentlicher Wichtigkeit ist. Er schreibt darüber (Botan. Gazette 1906, Vol. XLI, pag. 68): "One feels a little difficulty in repressing a suspicion as to the successful fixation of his material, a suspicion not dispelled by the further contemplation of figs. 12 and 13. They so faithfully depict preparations I have myself very often obtained when the fixation had been imperfect. It is, of course, easy in these plants to secure admirable preparations of the stages preceding and following on the maiotic divisions,

es diesen beiden Forschern nicht, trotzdem sie reichlich Material zur Verfügung hatten, den Verlauf der Tetradenteilung bei den von ihnen untersuchten Pallavicinia-Arten vollkommen sicher nachzuweisen, so konnte ich, mit meinem sehr geringen Material dieses Stadiums, bei Treubia insignis noch weniger auf eine Klärung der Verhältnisse hoffen. Was ich an Hand meiner Präparate für Treubia insignis feststellen konnte, soll im folgenden ausgeführt werden.

Die ersten, bereits geschilderten Veränderungen, welche die Sporenmutterzelle von Treubia insignis bei beginnender Tetradenteilung erfährt, stimmen also vollkommen mit dem Verhalten anderer Jungermanniaceen, speziell mit Pallavicinia, überein. Centrosomen, welche nach den Untersuchungen von Moore bald nach dem Lappigwerden des Kernes an seiner Peripherie auftreten sollen, vermochte ich bei Treubia insignis nicht zu beobachten. Als weiteres Entwicklungsstadium fand ich dann Verhältnisse, wie sie auf Taf. IV, Fig. 7 zur Darstellung gebracht sind. In der deutlich gelappten Sporenmutterzelle sieht man, zentral gelagert, die chromatische Substanz des Kernes in größere oder kleinere Klumpen zerteilt. Die Anordnung dieser Klumpen läßt die Tendenz erkennen, sich auf die verschiedenen Lappen der Sporenmutterzellen zu verteilen. Daß sich die chromatische Substanz in gleichen Mengenverhältnissen auf die vier Lappen der Tetrade verteilt, zeigt uns Fig. 8 auf Taf. IV. Hier sehen wir an jedem Lappen acht deutliche Chromatinstücke. Das in Fig. 8 auf Taf. IV abgebildete Stadium stellt also zweifellos den Abschluß der Tetradenteilung dar. Die Tatsache, daß an allen Polen noch gleiche Kernteilungsstadien sichtbar sind, könnte dazu verleiten, an eine gleichzeitige Teilung des Sporenmutterkernes in vier Tochterkerne zu glauben.

Die Verhältnisse sind aber, wie sich aus den Untersuchungen von Farmer und Moore ergibt, derart kompliziert und schwer unterscheidbar, daß ich es nicht wagen kann, eine Entscheidung zu treffen. Ich muß mich für diese Untersuchung damit begnügen, die vorhandene Tatsache festzustellen.

---

but I am sure Mr. Moore will agree with me as to the great difficulty encountered in successfully fixing the cell contents at this critical period. Personally, I have not found chromacetic acid (the fixative used by him) very successful, but obtained far better results with Flemming's solution and, if due precautions are taken, with acetic alkohol. The latter, in particular, has yielded results of especial excellence, owing partly, no doubt, to the relative rapidity with which it traverses the somewhat impervious cell wall." In diesen Mitteilungen Farmer's fand ich auch eine Erklärung für das Versagen der Färbungsmethoden in der Tetradenteilung meines Materials, das ebenfalls mit Chromessigsäure fixiert war.

Spindelfiguren bekam ich im Tetradenstadium nie zu sehen. Moore[1]) bringt das Entstehen der Spindelfasern in Beziehung zur verschwindenden Kernmembran.

Die nächsten Entwicklungsstadien, welche ich bei meiner Untersuchung erhielt, zeigten alle bereits die Tetradenzellen durch Zellwände voneinander getrennt. In den einzelnen Zellen haben sich dann auch schon die Kerne gebildet. Wir haben nun die Sporenzelle im jüngsten Stadium ihrer Entwicklung vor uns. Nach erfolgter Tetradenteilung, d. h. dann, wenn sich die „Spezialzellen“[2]) gebildet haben (Taf. IV, Fig. 9), beginnt deren Ausbildung zu Sporen. Eingeleitet wird sie durch die Ausbildung einer äußeren Wand, des Exosporiums. Da die Spezialzellen noch im Verbande stehen, wenn die Anlegung des Exospors bereits eingesetzt hat, so erfolgt dessen Bildung zunächst nur an der Peripherie der Tetrade. Hier zeigen sich zuerst zapfenartige Verdickungen, welche außen von einer dünnen Wand, der alten Sporenmutterzellwand, überzogen werden. Über das weitere Schicksal dieser Wand vermochte ich nichts zu ermitteln. Ich vermute, daß sie resorbiert wird; denn Anzeichen dafür, daß sie in ihrer Gesamtheit oder stückweise abgestoßen wird, finden sich nicht. Die Kerne sind auf diesem Stadium noch verhältnismäßig groß und zeigen neben einem feinen Liningerüst einige (drei, vier und mehr) stark tingierte Körperchen (Taf. IV, Fig. 9 u. 10).

Ähnliches fand K. Meyer[3]) auch bei Corsinia marchantioides. Er beobachtete in einigen Fällen sogar, daß mehrere dieser Körnchen miteinander verschmelzen und dann den Eindruck eines Nukleolus machen.

Das Cytoplasma ist um die Kerne herum etwas dichter als in den peripherischen Partien, woselbst man eine leichte Vakuolisierung feststellen kann.

Die Isolierung der Spezialzellen aus dem Tetradenverbande wird dadurch eingeleitet, daß sich die Wände zwischen ihnen der Länge nach spalten. Beide Teilmembranen trennen sich dann etwas voneinander. Ferner bildet sich durch Abrundung der Ecken im Zentrum der Tetrade ein kleiner Hohlraum heraus (Taf. IV, Fig. 10).

Die frei gewordenen jungen Sporen lassen die Form der Spezialzellen noch mehr oder weniger deutlich erkennen. Sie beginnen nun

---

1) Moore, A. C., Sporogenesis in Pallavicinia. Botanical Gazette 1905, Vol. XL, pag. 88.

2) Hannig, E., Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora 1911, Bd. CII, pag. 222.

3) Meyer, K., Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou 1911, No. 1—3, pag. 283.

auch mit der Ausbildung des Exospors an den bisher unverdickt gebliebenen Wänden.

Die ausgewachsene Spore ist von ovaler oder sphärischer Gestalt. Daraus geht hervor, daß sich die jungen Sporen nach Auflösung des Tetradenverbandes noch ziemlich stark abrunden müssen. Ihre Wand besteht aus zwei deutlich unterscheidbaren Schichten. Man erkennt ein äußeres Exospor und ein inneres Endospor. Beide bestehen, wie die Reaktion mit Chlorzinkjod gut erkennen läßt, nicht aus der gleichen Substanz. Das Endospor zeigt durch seine Färbung an, daß es aus Zellulose besteht. Beim Exospor bleibt die typische Zellulosereaktion aus.

Nach den Untersuchungen von Leitgeb [1]) setzt sich das Exospor der Lebermoosspore wiederum aus zwei Schichten zusammen, dem inneren, sehr zarten Exinium und dem derben äußeren Perinium. Letzteres zeigt bei den Sporen verschiedener Gattungen und Arten der Lebermoose verschiedene Struktur. Es kann „gefaltet, gefiedert, schachtelig oder blasig aufgetrieben“ sein [2]). Bei Treubia insignis zeigt das Perinium stachelige Verdickungen. Durch mehr oder weniger regelmäßige Anordnung der Verdickungen erhält die Spore von Treubia insignis ein gefeldertes Aussehen. Die einzelnen Felder sind meist fünf- oder sechseckig. Die reifen Sporen besitzen Ähnlichkeit mit den Sporen einiger Fossombronia-Arten (Taf. IV, Fig. 11). Sie zeigen folgende Größenverhältnisse: Durchschnittlicher Durchmesser der Sporen 22—23 μ. Als kleinsten Durchmesser fand ich 20 μ, als größten 25 μ.

Zur Entleerung der Sporen aus der reifen Kapsel muß diese geöffnet werden. Andreas (l. c. pag. 202) äußert sich hierüber wie folgt: „Trennungslinien aufzufinden gelang mir nicht; der ganze Bau der Kapselwand weist aber auf ein vierklappiges Aufspringen hin.“ Ebensowenig vermochte ich, trotz zahlreicher Präparate, Trennungsflächen aufzufinden. Die Wand ist in allen ihren Teilen fast völlig gleichartig ausgebildet. Dagegen konnte ich beobachten, daß die sonst regelmäßig ausgebildete Wand der Kapsel im verdickten Teil Stellen aufweist, an denen der Verband zwischen einzelnen Zellen sehr gelockert erscheint. Man kann einen ziemlich deutlichen Riß in der Wand feststellen, der bis oder doch fast bis an die äußere unverdickte Schicht heranreicht (Fig. 12 *D*). Ich vermute, daß solche Partien Rißstellen zwischen den einzelnen

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 1—6. Jena 1874 bis 1881.

2) Müller, K., Die Lebermoose (Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, VI. Bd.), 1. Abt., 1911, pag. 89.

Klappen darstellen. Eine geöffnete Kapsel von Treubia insignis würde wahrscheinlich einer solchen von Pellia nicht unähnlich sein.

V. Die ungeschlechtliche Vermehrung.

Neben der sexuellen Fortpflanzung finden wir bei Treubia insignis — wie wohl bei den meisten Lebermoosen — eine asexuelle. Ihre große Verbreitung einerseits, wie auch ihre Formenmannigfaltigkeit andererseits haben zu allen Zeiten Forschern Veranlassung zu Untersuchungen gegeben. Schon der Begründer der Bryologie, Hedwig[1]), fand bei Scapania nemorosa Brutkörnerhäufchen, die er allerdings damals noch nicht für Organe einer asexuellen Fortpflanzung hielt, sondern in ihnen vielmehr die männlichen Geschlechtsorgane zu erblicken glaubte. In späterer Zeit haben sich dann Hooker, Hübener, Nees van Esenbeck, Leitgeb, Evans, Goebel und viele andere mit den Brutorganen der Lebermoose beschäftigt. Um so mehr müssen wir uns wundern, daß erst in allerjüngster Zeit der Versuch gemacht wurde, eine Einheitlichkeit in der Benennung dieser Organe zu schaffen.

Während nämlich schon seit dem Jahre 1899 eine zusammenfassende Arbeit über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge von Correns[2]) existierte, brachte erst das Jahr 1911 eine ähnliche Arbeit über die Lebermoose von H. Buch[3]). In dieser macht er, dem Vorgehen von Correns folgend, auch den Versuch, eine einheitliche Nomenklatur für die Brutorgane der Lebermoose zu schaffen.

Beim Studium der Literatur fand ich, daß gerade die Brutorgane von Treubia von den Forschern verschiedene Namen erhalten haben. Goebel[4]) schreibt auf Seite 5 seiner Arbeit: „Sporogonien und Antheridien fanden sich leider nicht, dagegen an einzelnen Exemplaren zahlreiche Brutknospen, drei- bis vierzellige Körper auf einem kurzen Stiel stehend.“ Buch dagegen reiht in seiner Nomenklatur die Brutorgane von Treubia unter die „Brutkörper“ ein.

---

1) Hedwig, J., Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum Linnaei. Petropoli 1784.

2) Correns, C., Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.

3) Buch, H., Über die Brutorgane der Lebermoose. Diss., Helsingfors 1911, pag. 66.

4) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. 1. Treubia. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg 1891, Vol. IX, pag. 5.

Auf die genauere Einteilung von Buch kann ich hier nicht eingehen. Ich beschränke mich darauf, die von Buch vorgeschlagenen Hauptgruppen anzugeben und im übrigen auf die interessante Arbeit zu verweisen.

Die Buch'schen Haupttypen von Organen ungeschlechtlicher Vermehrung sind folgende:

1. Brutblätter, 2. Brutkelche, 3. Brutäste, 4. Brutknospen, 5. Brutkörper, 6. Brutkörner.

Aus dieser Reihenfolge sehen wir, daß Brutkörper und Brutknospen unmittelbar nebeneinanderstehen, was auf keine weitgehenden Unterschiede schließen läßt. Immerhin sind solche vorhanden. Es muß aber geprüft werden, in welche von beiden Gruppen die Organe von Treubia einzuordnen sind.

Sehen wir also zu, was Buch unter „Brutknospen" und „Brutkörpern" versteht. Erstere definiert er (l. c. pag. 5): „Sehr verkürzte und mehr oder weniger umgewandelte Sprosse, welche mit einer besonderen Trennungsschicht versehen sind und wenigstens einen Vegetationspunkt besitzen, umgeben von den Anlagen der für die vegetativen Sprosse der betreffenden Arten charakteristischen Teile."

Schauen wir uns daraufhin die Brutorgane von Treubia insignis an, so finden wir, daß die in der Definition angegebenen Merkmale nicht vorhanden sind. Akzeptiert man die Buch'sche Definition, so gehören die Organe der asexuellen Vermehrung von Treubia insignis nicht zu den „Brutknospen".

Die Brutkörper werden von Buch (l. c. pag. 6) definiert: „Mehrzellige, aus ganz oder annähernd gleichförmigen Zellen bestehende Körper, welche außer dem Stiele keine Anhängsel oder höchstens Rhizoide oder schleimabsondernde Organe tragen." Wir werden bei der Beschreibung der Brutorgane unserer Pflanze sehen, daß diese Definition für sie zutrifft.

Die Brutkörper teilt Buch dann wieder ein in:

1. Mehrschichtige Brutkörper.
   a) Linsenförmige, in besonderen Behältern sitzende Brutkörper.
   b) Unregelmäßig geformte, nicht in besonderen Behältern entstehende Körper.
2. Einschichtige, flächenförmige und oft fast kreisrunde Brutkörper.

In der zitierten Arbeit von Buch sind die Brutorgane von Treubia fast unberücksichtigt geblieben; sie finden nur anhangsweise mit folgenden

Worten Erwähnung (l. c. pag. 66): „Unter einer besonderen Abteilung müssen die Brutkörper der Gattung Treubia erwähnt werden. Es sind das drei- bis vierzellige, gestielte Körper, welche in den Achseln der für Treubia charakteristischen Dorsalschuppen sitzen. Über die Ontogenie und Phylogenie dieser Brutkörper ist noch nichts bekannt.“ Hiernach kommen also die Brutorgane von Treubia mit den knollenförmigen Organen von Fegatella conica, welche von Karsten[1]) und Bolleter[2]) beschrieben worden sind, und mit den Organen von Lophocolea und Frullania unter die Gruppe: „Mehrschichtige, unregelmäßig geformte Brutkörper.“

Wir wollen nun Bau und Entwicklung der Brutkörper von Treubia insignis kennen lernen. Diese wurden 1886 von Goebel entdeckt und — wie schon erwähnt — als drei- bis vierzellige gestielte Körper beschrieben, die sich im Winkel der Dorsalschuppen befinden.

Ihren Ursprung nehmen sie aus epidermalen Partien, die sich gewissermaßen zur Brutkörperplacenta umwandeln. Der genauere Vorgang ist dabei folgender: Die Zellen der oberen Epidermis des Stämmchens, welche an den in Frage kommenden Partien einen Längendurchmesser von etwa 60 μ aufweisen, erfahren zunächst Teilungen in der Richtung der Längsachse der Zellen. Wir erkennen das in Fig. 13 *A*, die einen Längsschnitt durch eine solche inselartige Brutkörperplacenta darstellt, aus der Lagerung der Tochterkerne einer sich teilenden Zelle. Die zu bildende Membran steht senkrecht zu dieser Richtung. Die Folge davon ist die Ausbildung zahlreicher, schmaler Epidermiszellen. Die Teilungen werden so lange fortgesetzt, bis die entstandenen Placentazellen einen Durchmesser von etwa 15 μ erhalten haben.

Ist so eine vielzellige Brutkörperplacenta ausgebildet worden, so tritt eine Änderung in der Wachstums- und Teilungsrichtung ein. Die nun folgenden Teilungsschritte verlaufen in radialer Richtung, also senkrecht zu den bisher beobachteten. Einige der placentalen Oberflächenzellen wölben ihre äußere Membran papillenartig vor, wobei gleichzeitig der Kern dieser Zellen sich zur Teilung vorbereitet. In Fig. 13 *A* sehen wir rechts von den durch ihre Größe auffallenden, noch ungeteilten Epidermiszellen zwei, aus einer Epidermiszelle entstandene placentale Zellen, die beide etwas vorgewölbt sind. Die eine der beiden Zellen (links) ist der anderen in der Entwicklung etwas voraus-

1) Karsten, G., Beiträge zur Kenntnis von Fegatella conica. Botan. Ztg. 1887, 45. Jahrg., pag. 650.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 397.

geeilt, ihr Kern hat bereits eine Teilung erfahren. Sie weist zwei Tochterkerne auf, zwischen denen es aber noch nicht zur Ausbildung einer Membran gekommen ist. Durch einige weitere Teilungsschritte kommt es zur Bildung eines meist zwei- bis dreizelligen Stieles, der oben eine kugelige Brutkörpermutterzelle trägt (Fig. 13 *B*).

Während sich die Stielzellen auf dem weiteren Entwicklungsgange nicht mehr teilen, sondern höchstens noch eine mehr oder minder starke Streckung erfahren, beobachten wir in der kugeligen Köpfchenzelle, die dicht mit Protoplasma erfüllt ist, noch weitere Teilungen. Im gewöhnlichen Verlauf handelt es sich um zwei Teilungsschritte, die zur Bildung eines vierzelligen Brutkörpers führen. Ob der erste Teilungsschritt in der Richtung der Längsachse des Brutkörpers oder senkrecht zu derselben erfolgt, vermochte ich trotz Vergleichung zahlreicher Präparate nicht mit Sicherheit festzustellen. Ich vermute aber, daß die erste Teilungswand in der Brutkörpermutterzelle in Richtung der Längsachse angelegt wird, und daß dann als letzter Teilungsschritt die Bildung einer Querwand in den beiden Tochterzellen erfolgt. Dadurch entsteht der normal entwickelte, vierzellige Brutkörper, wie ihn uns Fig. 13 *D* und *E* vor Augen führen.

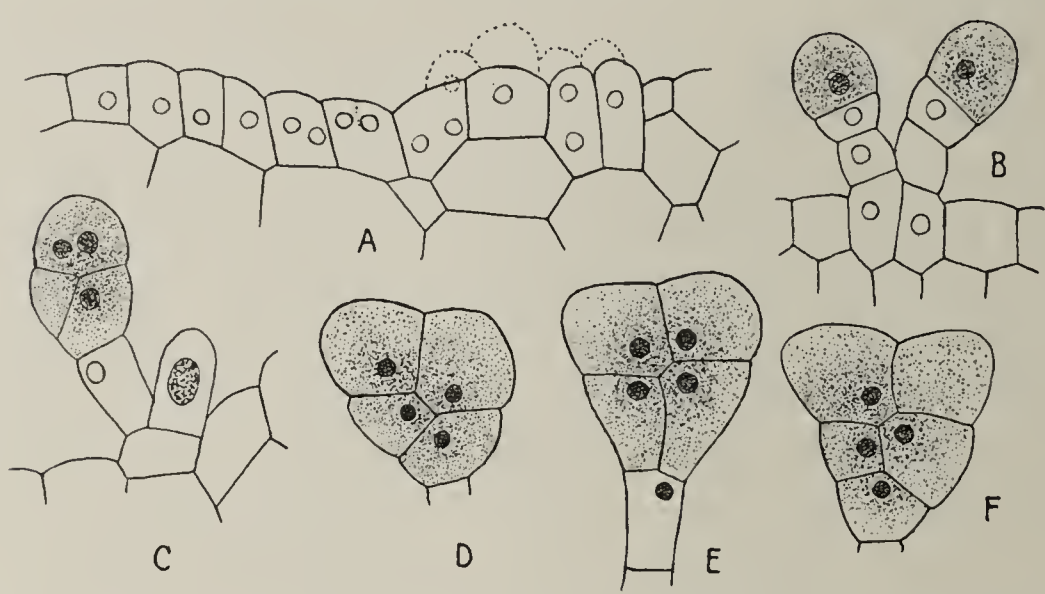


Fig. 13. Brutkörperentwicklung von Tr. insignis. *A* Bildung der Brutkörperplacenta aus epidermalen Partien des Stämmchens; *B* u. *C* junge Brutkörper in verschiedenen Entwicklungsstadien; *D* u. *E* ausgewachsene vierzellige Brutkörper; *F* fünfzelliger Brutkörper. Vergr. 350 : 1.

Neben diesen vierzelligen Brutkörpern findet man häufig auch dreizellige. Diese kann man sich leicht so entstanden denken, daß nach der ersten Teilung in der Brutkörpermutterzelle eine weitere Teilung nur in einer der beiden Tochterzellen erfolgt, während sie in der anderen unterbleibt (Fig. 13 *C*).

Den Inhalt der Brutkörperzellen stellte ich an Handschnitten durch Alkoholmaterial fest. Die mikrochemische Reaktion mit Jodjodkalium ergab das Vorhandensein von reichlich Stärke. Um aber ganz sicher zu gehen, entfernte ich durch Chloralhydrat die protoplasmatischen

Substanzen und setzte dann ebenfalls Jodlösung zu. Das Ergebnis war wiederum eine intensive Blaufärbung der nun sehr schön sichtbaren Stärke.

1906 hat Goebel[1]) bei der neuseeländischen Treubia ebenfalls Brutkörper gefunden, die aber denjenigen von Treubia insignis nicht vollkommen gleich sind. Über die Beziehung dieser beiden Brutkörperformen zueinander äußert er sich wie folgt: „Indes bestehen sie aus viel zahlreicheren Zellen, als die für die javanische Form früher bildlich dargestellten sie zeigen (Fig. 140 *A*, *B*). Ob dies wirklich ein konstanter Unterschied ist, oder ob die bei der javanischen Form untersuchten Brutknospen vielleicht noch nicht ganz fertig waren, vermag ich derzeit nicht zu sagen, da ich keine Brutknospen tragenden javanischen Treubien zur Hand habe."

Da ich mich im Besitz eines reichhaltigen Materials von Treubia insignis aus Java befand, in dem eine große Zahl Brutkörper tragende Pflanzen enthalten waren, war die Beantwortung dieser Frage leicht. Ich bin geneigt, in der neuseeländischen Form mit Stephani eine andere Spezies zu erblicken. Bestärkt wurde ich in dieser Auffassung durch die Unterschiede, welche in der Ausbildung der Brutkörper bestehen. Bei der Prüfung der Frage ging ich von folgenden Erwägungen aus:

1. Handelte es sich bei den bisher gefundenen drei- bis vierzelligen Organen der asexuellen Fortpflanzung von Treubia insignis um ein Jugendstadium, so daß also der entwickelte Brutkörper wie bei der neuseeländischen Form aus vielen gleichartigen Zellen bestehen würde, so müßten bei einem reichhaltigen Material, das dazu noch zu verschiedenen Zeiten gesammelt wurde, Übergangsformen zwischen den Organen der neuseeländischen und denjenigen der javanischen Treubia gefunden werden. Zum mindesten hätte man aber in mehreren Fällen bei dem reichhaltigen Material ein Überschreiten der Vierzahl finden müssen.

2. Sind die bisher als ausgewachsene Brutorgane von Treubia insignis beschriebenen Gebilde noch nicht ausgewachsen, so müßte man an Pflanzen, an denen solche Organe in der Nähe des Vegetationspunktes und gleichzeitig an älteren Partien vorhanden sind, einen Unterschied in der Ausbildung konstatieren können. Findet man an solchen Pflanzen schon in den jüngsten Brutkörperinseln vierzellige Gebilde, so müßten in älteren Inseln fünf- und mehrzellige Brutorgane vorhanden sein; wenn mit der Ausbildung des vierzelligen Brutkörpers das Endziel der Entwicklung nicht erreicht wäre.

---

1) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 188.

Von einem etwa 6 cm langen Pflänzchen wurden Stücke von 2 cm Länge eingebettet und dann Längsschnitte durch dieselben hergestellt. Durch Auswahl der richtigen Präparate erhielt ich Schnitte durch jüngere und ältere Brutkörperinseln in ununterbrochener Reihenfolge. Die Untersuchung dieser Präparate ergab nun folgendes: An älteren Brutkörperinseln waren die meisten Organe fast vollkommen ausgebildet, während sie gegen den Vegetationspunkt hin noch in der Entwicklung zurück waren. Andererseits konnte ich aber auch feststellen, daß an ganz alten Teilen der Pflanze niemals ein Überschreiten der Vierzahl zu konstatieren war. Dagegen fand ich mehrfach Brutkörper schon abgelöst; auch diese waren drei- oder vierzellig.

Trotzdem ich mit großem Eifer nach Übergangsformen zu den Brutorganen der neuseeländischen Treubia suchte, gelang es mir nicht, solche aufzufinden. Ein einziges Mal bekam ich ein fünfzelliges Gebilde, das in Fig. 13 *F* abgebildet ist, zu Gesicht.

Die Ablösung der Brutorgane der Lebermoose erfolgt analog wie bei den Laubmoosen in zweifacher Weise. Einmal durch besondere Trennungsvorrichtungen. Diese Art der Ablösung bezeichnet man als „schizolyte“ im Gegensatz zur „rhexolyten“, die dadurch charakterisiert ist, daß ganze Zellen einfach zerrissen werden.

Die Loslösung der Brutorgane von Treubia insignis ist nach der Bezeichnung von Correns (l. c. 99, pag. 370) eine „rhexolyte“. Es geht dies daraus hervor, daß besondere Trennungsvorrichtungen zur Ablösung der Brutorgane bei Treubia nicht vorhanden sind. Dagegen fand ich, daß vielfach an abgelösten Brutkörpern noch kleine Membranreste sichtbar waren, die offenbar der obersten Stielzelle angehörten. Anhangsorgane fand ich bei den Brutkörpern — abgesehen vom Stiel — nicht. Wir ersehen daraus, wie auch aus der Beschreibung derselben, daß die Buch'sche Definition für die Organe von Treubia insignis zutreffend ist.

Aus den angeführten Resultaten geht also hervor, daß es sich bei den drei- bis vierzelligen Brutorganen der javanischen Treubia um fertig ausgebildete Organe und nicht um Jugendstadien handelt. Damit ist gleichzeitig der Nachweis erbracht, daß die Unterschiede in den Brutorganen zwischen der javanischen und der neuseeländischen Form, die von Goebel angedeutet wurden, wirklich konstante sind. Sie sprechen mit dafür, in der neuseeländischen Treubia eine andere Spezies zu erblicken.

Zum Schluß soll noch kurz auf den Antagonismus der Fortpflanzungsorgane innerhalb der Lebermoose eingegangen werden. Über

denselben äußert sich Kreh[1]) folgendermaßen: „Wenn man von der Vorstellung eines Antagonismus zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ausgeht, sollte man eigentlich erwarten, daß die Regenerationssprosse an solchen Organen keine Brutzellen bilden würden. Die bisherigen Untersuchungen schienen die Annahme eines solchen Gegensatzes zu fordern. Bis jetzt sind nur zwei Fälle festgestellt worden, wo geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung an demselben Stämmchen vorkam (Leitgeb 1874, Bd. II, pag. 39; Nees v. Esenbeck 1833, Bd. I, pag. 295). Ein dritter Fall wurde im Verlauf vorliegender Untersuchungen bei Scapania nemorosa aufgefunden, bei der die Blätter eines fruktifizierenden Stämmchens Brutknospen trugen."

Seit den Untersuchungen von Kreh hat sich die Zahl der Fälle, wo beide Fortpflanzungsarten an ein und demselben Individuum konstatiert wurden, bedeutend vermehrt.

Für Treubia insignis gibt schon Goebel an, daß Brutkörper auch auf Archegonien tragenden Exemplaren vorkommen. Es kann also auch hier von einem Antagonismus nicht gesprochen werden.

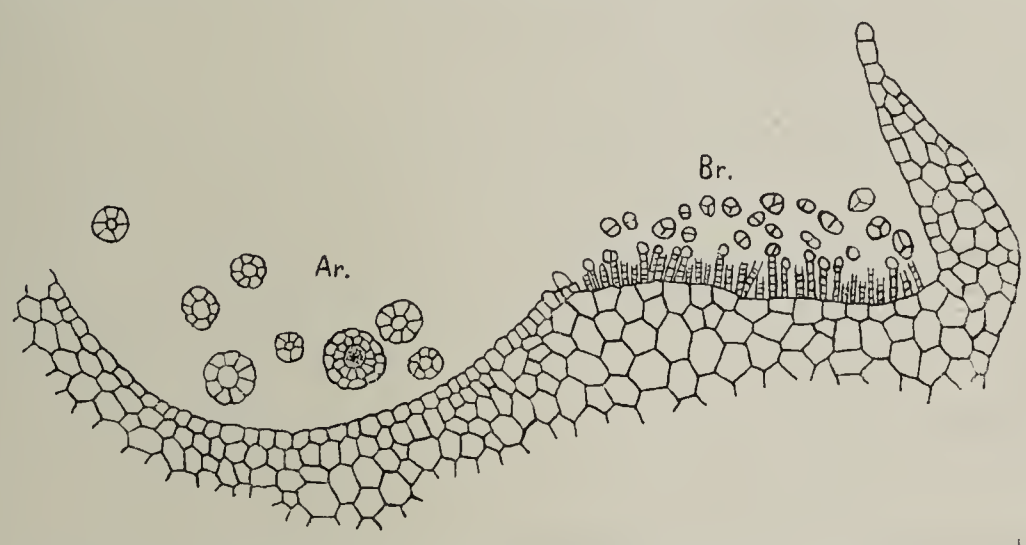


Fig. 14. Querschnitt durch ein Stämmchen, der neben den Archegonien (*Ar*) auch Brutkörper (*Br*) zeigt. Etwas schematisiert. Vergr. 84 : 1.

Meine Untersuchungen bestätigen diese Angaben. Ich fand unter meinem Untersuchungsmaterial Individuen mit nur Archegonien, dann solche, die nur Brutorgane aufwiesen, und endlich solche mit Geschlechtsorganen [Archegonien] und Organen asexueller Fortpflanzung.

Auf einem Querschnitt durch ein Stämmchen, ziemlich der Vegetationsspitze genähert, sehen wir neben den im Winkel der Dorsalschuppen sitzenden Archegonien auch zahlreiche Brutkörper (Fig. 14).

Buch erklärt das gleichzeitige Auftreten von Brut- und Sexualorganen durch das Vorkommen von sogenannten Organperioden, d. h. den regelmäßigen Wechsel zwischen Geschlechtsperiode und Brutorgan-

---

1) Kreh, W., Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Caesareae Leop. Carol., Bd. XC, pag. 271.

periode. Ein gleichzeitiges Auftreten beider Organe am gleichen Individuum kommt dann dadurch zustande, daß die eine Periode mit der Bildung ihrer Organe bereits beginnt, bevor noch diejenigen der anderen Periode ihre Entwicklung gänzlich abgeschlossen haben.

Für Treubia insignis erscheint es fraglich, ob solche Organperioden vorkommen. Einmal sind die Lebensbedingungen für die Pflanze fast das ganze Jahr hindurch die gleichen; dann wurden ferner von Prof. Ernst zur gleichen Zeit am gleichen Standort neben nicht fruktifizierenden Exemplaren solche mit allen Entwicklungsstadien der Archegonien und Sporogonien gefunden. Es liegen also wohl ähnliche Verhältnisse in der Fruktifikation vor wie es A. Ernst (l. c. pag. 189—190) für Dumortiera angegeben hat.

Zusammenfassung.

1. Der Vegetationskörper von Treubia insignis differenziert sich in eine dorsiventrale Achse mit annähernd zylindrischem Querschnitt und zweireihig angeordnete, sich unterschlächtig deckende, zarte Blätter von ca. 1 cm. Länge und 7—8 mm Breite. Dieselben sind am Rande einschichtig, werden aber gegen die Ansatzstelle hin mehrschichtig. Sie tragen auf ihrer Dorsalseite kleine Schuppen, welche teilweise auf das Stämmchen hinübergreifen und einen zickzackförmig verlaufenden Kamm bilden. Als Anhangsorgane kommen nur glatte Rhizoiden vor.

2. Ein Längs- oder Querschnitt durch das Stämmchen läßt von oben nach unten folgende Schichten erkennen:

a) Die obere Epidermis, aus plattenförmigen, lückenlos aneinanderschließenden Zellen bestehend;

b) das eigentliche interstitienlose Gewebe mit großen langgestreckten Zellen, die nur wenig Inhalt aufweisen;

c) einen zentralen Strang englumiger, verdickter Zellen;

d) die stärkeführende Schicht mit Mycorrhiza und

e) die untere Epidermis, deren Zellen ebenfalls lückenlos aneinander schließen, aber mehr isodiametrischen Charakter besitzen. Sie werden vielfach zu Initialzellen der glatten, an ihren Enden mannigfach verzweigten Rhizoiden.

3. Mycorrhiza findet sich in Form von interzellulär verlaufenden derberen und intrazellulär gelagerten feineren Hyphen vor. Daneben beobachtet man in älteren verpilzten Zellen vielfach knäuelartige Bildungen.

4. Schleimorgane treten auf in Form von mannigfach gestalteten Schleimpapillen, als Schleimzellen, sowie als vielzellige, höhere differen-

zierte Schleimhaare. Letztere finden sich ausschließlich in den Archegonienständen.

5. Treubia besitzt eine dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, welche rechts und links Segmente abgliedert, aus denen in der Hauptsache Blatt und Dorsalschuppe hervorgehen. In der Form ihrer Scheitelzelle stimmt Treubia mit den foliosen Jungermanniaceen überein, in der Art der Segmentierung aber lehnt sie sich an Fossombronia und Petalophyllum an.

6. Die Archegonien stehen zu acht bis zehn im Winkel der Dorsalschuppe. Die erste Anlage eines Archegoniumstandes findet sich ziemlich nahe am Vegetationspunkt etwas seitlich von der Sproßmediane. Die Entwicklung des einzelnen Archegoniums verläuft normal nach dem Typus der Jungermanniaceen; die Zahl der Halskanalzellen eines ausgewachsenen Archegoniums beträgt 16. Die Öffnung des Halses erfolgt durch Sprengung der Deckelpartie, wobei der Inhalt des Halskanals mit ausgestoßen wird.

7. Von den Archegonien eines Standes entwickelt sich nur ein einziges zum Sporogonium. Dasselbe ist anfangs kugelig, wird später keulenförmig und bleibt, bis es eine Länge von ca. $1—1^1/_2$ cm erreicht hat, von der schuppig rauhen Calyptra umgeben, welche nach der Sprengung am Grunde der langen zarten Seta als röhrenförmiges Gebilde zurückbleibt.

8. Die haploide Chromosomenzahl von Treubia insignis ist 8, die diploide 16. Treubia stimmt also in der Zahl ihrer Chromosomen mit nahestehenden Lebermoosen, z. B. Fossombronia und Pallavicinia überein.

Mit letztgenanntem Lebermoos zeigt sie auch Ähnlichkeit im Verlauf der Tetradenteilung. Die ausgebildeten Sporen von Treubia sind denjenigen gewisser Fossombronia-Arten nicht unähnlich.

9. Die Öffnung der Kapsel erfolgt wahrscheinlich durch vierklappiges Aufspringen der in der Hauptsache aus drei Schichten — einer unverdickten äußeren und zwei mit Leisten-, Halbring-, Ganzring- und Spiralbandverdickungen versehenen inneren Schichten — bestehenden Wand.

10. Ungeschlechtlich vermehrt sich Treubia durch drei- bis vierzellige Brutkörper, welche außer dem Stiel keine Anhangsorgane besitzen.

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung und unter Leitung von Prof. Dr. A. Ernst im Laboratorium für Allgemeine Botanik und

Pflanzenphysiologie der Universität Zürich ausgeführt und im Sommersemester 1913 zum Abschluß gebracht.

Ich will es nicht versäumen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für die Überlassung des Materials, wie auch für seine Ratschläge und Anregungen während der Ausführung der Arbeit und die Beschaffung der Literatur meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Andreas, Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoossporogons. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 161—213.
2) Beauverie, Étude d'une hépatique a thalle habité par un champignon filamenteaux. Compt. rend. 1903, Tome CXXXIV.
3) Bolleter, Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl., Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 327—408.
4) Buch, Über die Brutorgane der Lebermoose. Diss., Helsingfors 1911.
5) Campbell, The structure and development of the Mosses and Ferns. London 1895.
6) Cavers, On asexual reproduction and regeneration in Hepaticae. The New Phytologist 1903, Vol. II, No. 6 u. 7.
7) Ders., The interrelationships of the Bryophyta. The New Phytologist 1910, Vol. IX. Ref. in Zeitschr. f. Botan. 1911, 3. Jahrg., Heft 9.
8) Chamberlain, Mitosis in Pellia. Botan. Gaz. 1903, Vol. XXXVI, pag. 29—51.
9) Corda, Deutschlands Jungermannieen, Heft 5 u. 6. Nürnberg 1835.
10) Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.
11) Czapek, Zur Chemie der Zellmembran bei den Laub- und Lebermoosen. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 361—381.
12) Ders., Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.
13) Davis, Nuclear studies on Pellia. Ann. of Bot. 1901, Vol. XV, pag. 147—170.
14) Douin, Protonéma et Propagules chez les Hépatiques. Revue bryologique, Tome XXXVII.
15) Ekstrand, Von den Blüten bei den foliosen Lebermoosen Skandinaviens. Bihang. till. kgl. Svenska Vet. Acad. Handl. 1880, Bd. VI, Nr. 1.
16) Ernst, Untersuchungen über Entwicklung, Bau und Verteilung der Infloreszenzen von Dumortiera. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Vol. XXII, pag. 153—223.
17) Ders., Über androgyne Infloreszenzen bei Dumortiera. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1907, Bd. XXV, pag. 455—464.
18) Evans, Diagnostik charakters in the Jungermanniaceae. The Bryologist 1905, Vol. VIII, No. 4, pag. 57—62.
19) Farmer, On the spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. 1895, Vol. IX, pag. 469—523.

20) Farmer, On spore-formation and Karyokinesis in Hepaticae. Ann. of Bot., 1895, Vol. IX, pag. 363—364.
21) Ders., The quadripolar spindle in the spore-mothercells of Pellia epiphylla. Ann. of Bot. 1901, Vol. XV, pag. 431—433.
22) Ders., Sporogenesis in Pallavicinia. Botan. Gazette 1906, Vol. XLI, pag. 67—69.
23) Garjeanne, Die Ölkörper der Jungermanniales. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 457—482.
24) Ders., Über die Mycorrhiza der Lebermoose. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 471—482.
25) Ders., Die Randzellen einiger Jungermannienblätter. Flora 1913, Bd. CV, Heft 4, pag. 370—384.
26) Goebel, Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. 1. Treubia. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg 1891, Vol. IX, pag. 1—9.
27) Ders., Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 187—190.
28) Ders., Die Blattbildung bei den Lebermoosen und ihre biologische Bedeutung. Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 423—458.
29) Ders., Über Funktion und Anlegung der Lebermoos-Elateren. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 1—37.
30) Ders., Über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 459—486.
31) Ders., Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902, Bd. XC, pag. 279—315.
32) Ders., Über die Brutknospenbildung und die systematische Stellung von Riella. Flora 1907/08, Bd. XCVIII, pag. 308 ff.
33) Ders., Archegoniatenstudien. XIII. Monoselenium tenerum Griffith. Flora 1910, Bd. CI, Heft 1, pag. 77 ff.
34) Ders., Organographie der Pflanzen. Teil I u. II. Jena 1898.
35) Ders., Archegoniatenstudien. XV. Die Homologie der Antheridien- und Archegonienhüllen bei den Lebermoosen. Flora, N. F. Bd. V, Heft 1, pag. 53—70.
36) Golenkin, Die Mycorrhiza ähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. Flora 1902, Bd. XC, pag. 209—220.
37) Gottsche, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Haplonitrium Hookeri. Acta Acad. Leop. Carol., Bd. XX, I. Teil, pag. 265—400.
38) Grégoire u. Wygaerts, La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans le cinèsis somatiques. La Cellule 1903, Tome XXI, pag. 7—76.
39) Harper, Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Botan. 1897, Bd. XXX, pag. 249—284.
40) Hedwig, Theoria generationis etc. Plantarum Cryptogam. Petropoli 1784.
41) Holle, Über die Zellenbläschen der Lebermoose. Leop. Carol. Acad. 1857, pag. 11.
42) Janczewski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Archegonien. Botan. Ztg. 1872, pag. 377—393, 401—420 u. 440—443.
43) Jönsson u. Olin, Der Fettgehalt der Moose. Lund. Univers. Arsskr. 1898, Bd. XXXIV, Nr. 1.

44) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1904.
45) Kamerling, Der Bewegungsmechanismus der Lebermoos-Elateren. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 157—169.
46) Kreh, Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Caesareae Leop. Carol., Bd. XC, pag. 219—302.
47) v. Küster, Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaioplasten. Diss., Basel 1894.
48) Leitgeb, Die Atemöffnungen der Marchantiaceen. Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. 1880, Bd. LXXXI, pag. 40—54.
49) Ders., Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 1—6. Jena 1874—1881.
50) Ders., Über endogene Sproßbildung bei Lebermoosen. Botan. Ztg. 1872, pag. 33—41.
51) Lohmann, Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 215—256.
52) Magnus, Studien über die Mycorrhiza von Neottia nidus avis. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. XXXV, pag. 205 ff.
53) Meyer, Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. Bull. de la Soc. imp. des Nat. de Moscou 1911, No. 1—3, pag. 263—286.
54) Mirbel, Recherches anatomiques et physiol. sur le Marchantia polymorpha. Paris 1831. Deutsch von Flotow in Nees. v. Esenbeck's Naturgesch. d. europ. Lebermoose 1838, Bd. IV.
55) Moore, The mitosis in the spore-mother-cell of Pallavicinia. Botan. Gaz. 1905, Vol. XL, pag. 384—388.
56) Ders., Sporogenesis in Pallavicinia. Botan. Gazette 1905, Vol. XL, pag. 81—96.
57) Müller, Die chemische Zusammensetzung der Zellmembran bei verschiedenen Kryptogamen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1905, Bd. XLV, pag. 265—298.
58) Ders., Beitrag zur Kenntnis der ätherischen Öle bei Lebermoosen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1905, Bd. XLV, Heft 3 u. 4, pag. 299—319.
59) Ders., Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, 1. Abt. Leipzig 1906—1911.
60) Nägeli, Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermoose. Schleiden u. Nägeli's Zeitschr. f. wiss. Botan., Bd. I, Heft 2.
61) Nees v. Esenbeck, Naturgeschichte der europäischen Lebermoose 1838, Bd. IV.
62) Němec, Über die Mycorrhiza bei Calypogeia trichomones. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1904, Bd. XV, pag. 253—268.
63) Ders., Die Mycorrhiza einiger Lebermoose. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1899, Bd. XVII, Heft 8, pag. 311—317.
64) Peklo, Einiges über die Mycorrhiza bei den Muscineen. Bull. intern. Acad. des sc. de Bohême 1903, Bd. VIII.
65) Ders., Beiträge zur Lösung des Mycorrhiza-Problems. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1909, Bd. XXVII, pag. 239—247.
66) Pfeffer, Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874, Bd. LVII, pag. 2—6, 17—27 u. 33—43.
67) Prescher, Die Schleimorgane bei den Marchantiaceen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-phys. Kl., 1882, Bd. LXXXVI, 1. Abt., pag. 132—158.

68) Quelle, Bemerkungen zu Warnstorf: Über die Rhizoidinitialen in den Ventralschuppen der Marchantiaceen. Hedwigia 1902, Bd. XLI, pag. 174—177.

69) Rodway, Notes on Treubia insignis Goebel. Papers and Proc. Roy. Soc. Tasmania, pag. 62—63.

70) Ruge, Beitrag zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 279—312.

71) Schiffner, Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg, Bd. I, pag. 69—71. Leyden 1900.

72) Ders., Hepaticae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. Teil, I. Hälfte.

73) Schorn, Über Schleimzellen bei Urticaceen und über Schleimcystolithen von Girardinia palmata Gaudisch. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1907, Bd. CXVI, 1. Abt., pag. 409.

74) Schostakowitsch, Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 1894, Bd. LXXIX, pag. 350—384.

75) Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. f. Nat. u. Med. 1888, Bd. XXII, N. F. Bd. XV.

76) Ders., Der Sinn der Mycorrhiza-Bildung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. XXXIV, pag. 539—668.

77) Stephani, Species Hepaticarum. Bull. de l'Herb. Boiss. 1899, Tome VII.

78) Ders., Treubia insignis Goeb. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

79) Strasburger, Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung von Marchantia polymorpha. Jahrb. f. wiss. Botan., 1869—1870, Bd. VII, pag. 409—422.

80) Underwood, The evolution of the Hepaticae. Botan. Gaz. 1894, Vol. XIX, pag. 347 ff.

81) Vaupel, Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 346—370.

82) Walliczek, Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Jahrb. f. wiss. Botan. 1893, Bd. XXV, pag. 209—277.

Figurenerklärung zu Tafel III—V.

Tafel III.

Fig. 1. Vegetationsspitze eines Treubia-Sprosses; im Winkel der Dorsalschuppen junge kugelige Sporogonien. Natürl. Größe.

Fig. 1 *a*. Dasselbe vergrößert. Vergr. 10 : 1.

Fig. 2. Etwas ältere Sporogonien, die schon keulenförmig geworden sind. Natürl. Größe.

Fig. 2 *a*. Dasselbe vergrößert. Vergr. 10 : 1.

Fig. 3. Sporogonien kurz vor der Sprengung der Calyptra. Natürl. Größe.

Fig. 3 *a*. Dasselbe vergrößert. Vergr. 10 : 1.

Fig. 4. Pflänzchen mit reifem Sporogonium; auf langem Stiel die Sporenkapsel tragend. Natürl. Größe.

Fig. 5. Calyptrareste, welche als Hüllen am Grunde der Seta zurückbleiben und als röhrenförmige Gebilde aus der Schuppe herausragen. Natürl. Größe.

Tafel IV.

Fig. 1. Partie aus dem sporogenen Gewebe. Vergr. 650 : 1.

Fig. 2. Bildung der Chromosomen in einer Zelle des Archespors. Vergr. 1400 : 1.

Fig. 3. Chromosomen einer Archesporzelle in der Äquatorialplatte. Vergr. 1400 : 1.

Fig. 4. Diasterstadium einer sich teilenden Archesporzelle. Vergr. 1400 : 1.

Fig. 5. Sporenmutterzellen, welche sich aus dem Verbande loslösen. Vergr. 650 : 1.

Fig. 6. Einzelne Sporenmutterzelle, welche sich vollkommen losgelöst und abgerundet hat. Vergr. 800 : 1.

Fig. 7—9. Tetradenteilung. Vergr. 1400 : 1.

Fig. 10. Junge Sporen, noch im Tetradenverbande. Vergr. 800 : 1.

Fig. 11. Reife Spore. Vergr. 800 : 1.

Fig. 12. Junge Elatere. Vergr. 650 : 1.

Fig. 13. Anlegung des Spiralbandes in der Elatere. Vergr. 800 : 1.

Fig. 14 u. 15. Mittel- und Endstück einer vollkommen ausgebildeten Elatere. Vergr. 800 : 1.

Tafel V.

Mikrophotographische Aufnahmen verschiedener Partien eines Sporogoniums vom Stadium, wie es Fig. 3 und 3*a* auf Tafel III zeigen.

Fig. 1. Querschnitt durch den Sporogoniumstiel und das umgebende Calyptragewebe. Vergr. 51 : 1.

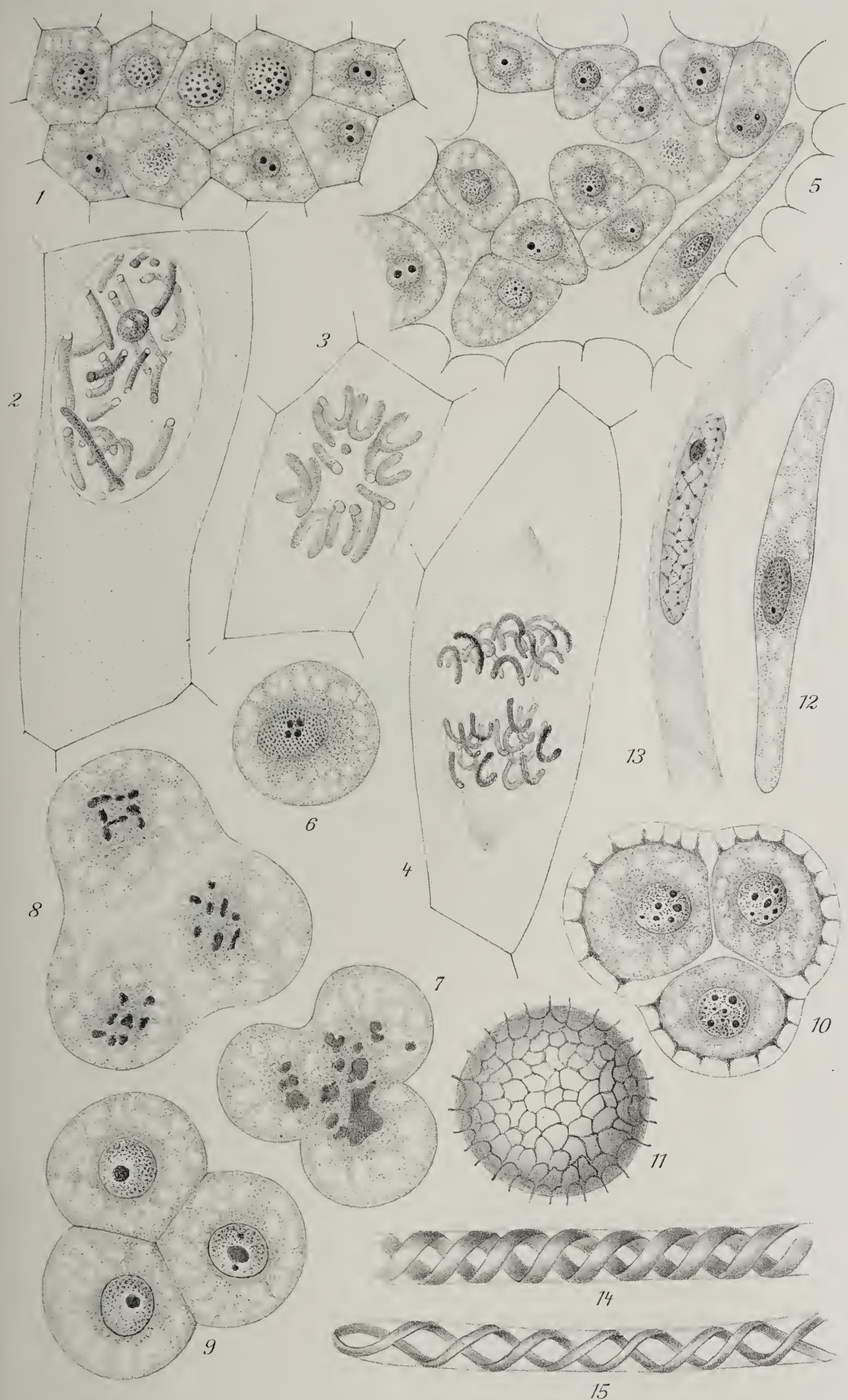
Fig. 2. Längsschnitt durch den Fuß des Sporogoniums, der tief ins Gewebe des Stämmchens eingesenkt ist. Vergr. 51 : 1.

Fig. 3. Längsschnitt durch den oberen Teil einer fast reifen Sporenkapsel, kurz vor der Sprengung der Calyptra. Vergr. 51 : 1.

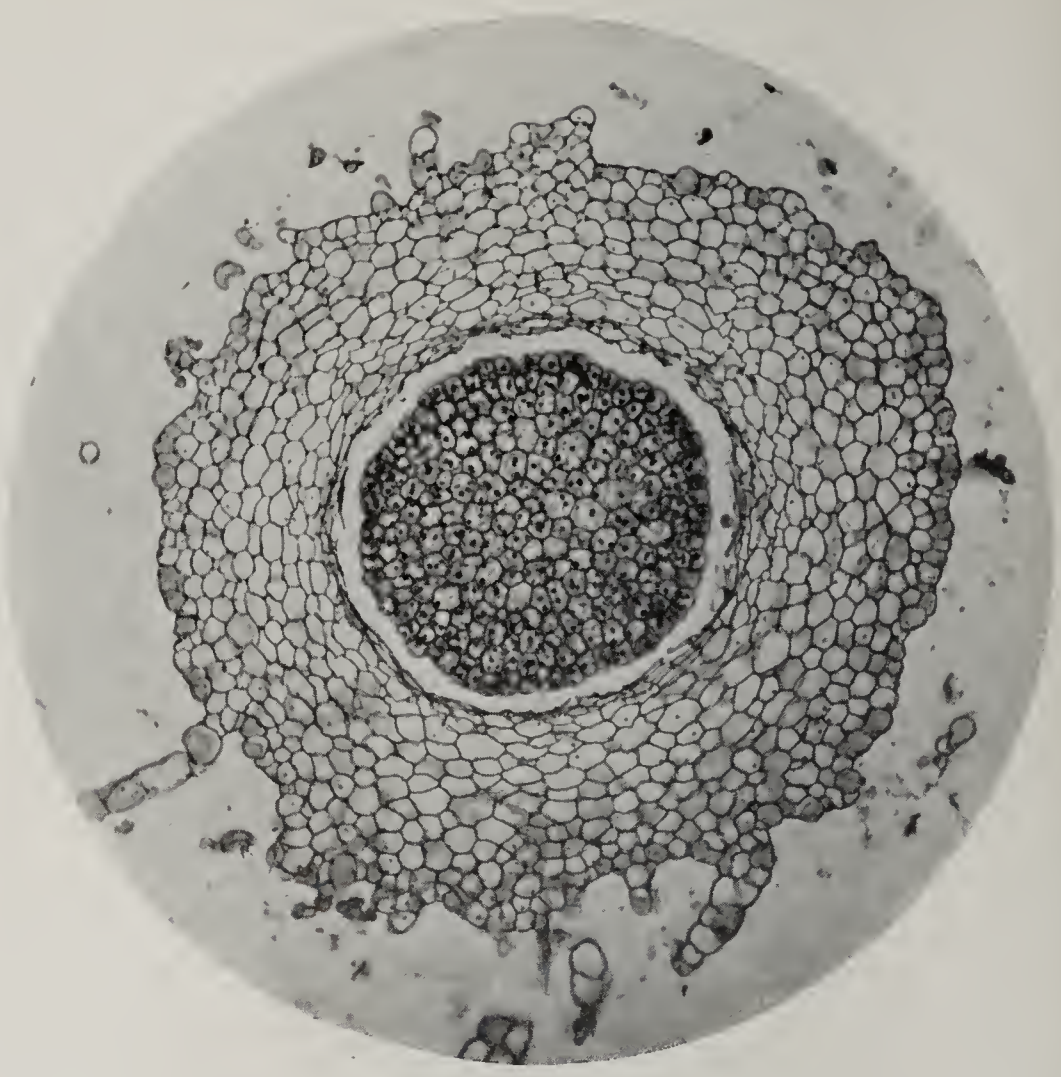
Fig. 4. Längsschnitt durch den basalen Teil der Kapsel und den oberen Teil des Stieles eines Sporogoniums vom Stadium, wie es Fig. 3 und 3*a* auf Tafel III zeigen. Vergr. 51 : 1.

Druck von Anton Kämpfe, Jena.

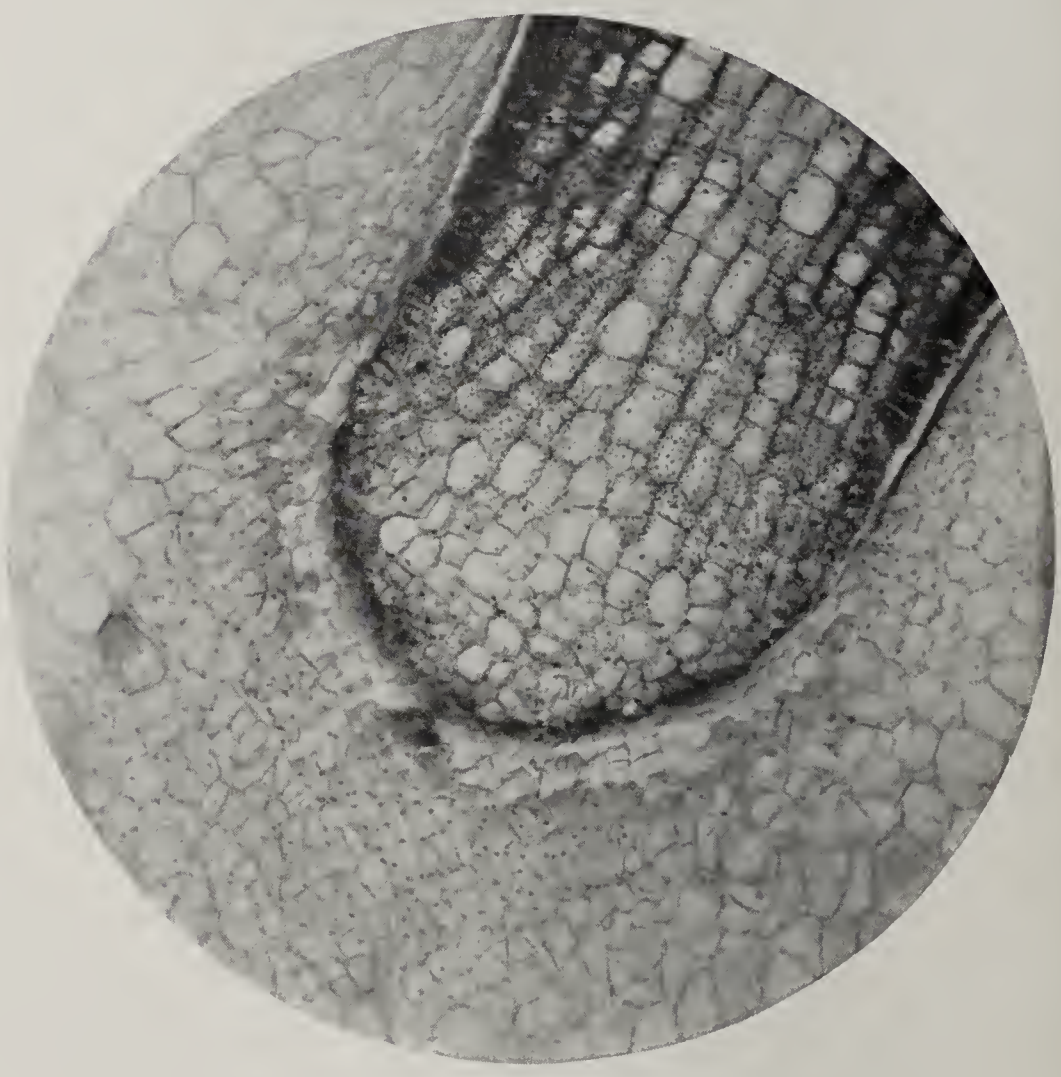
G. Grün gez. E. Laue. Lith. Jnst. Berlin.



G. Grün gez. E. Laue. Lith. Jnst. Berlin



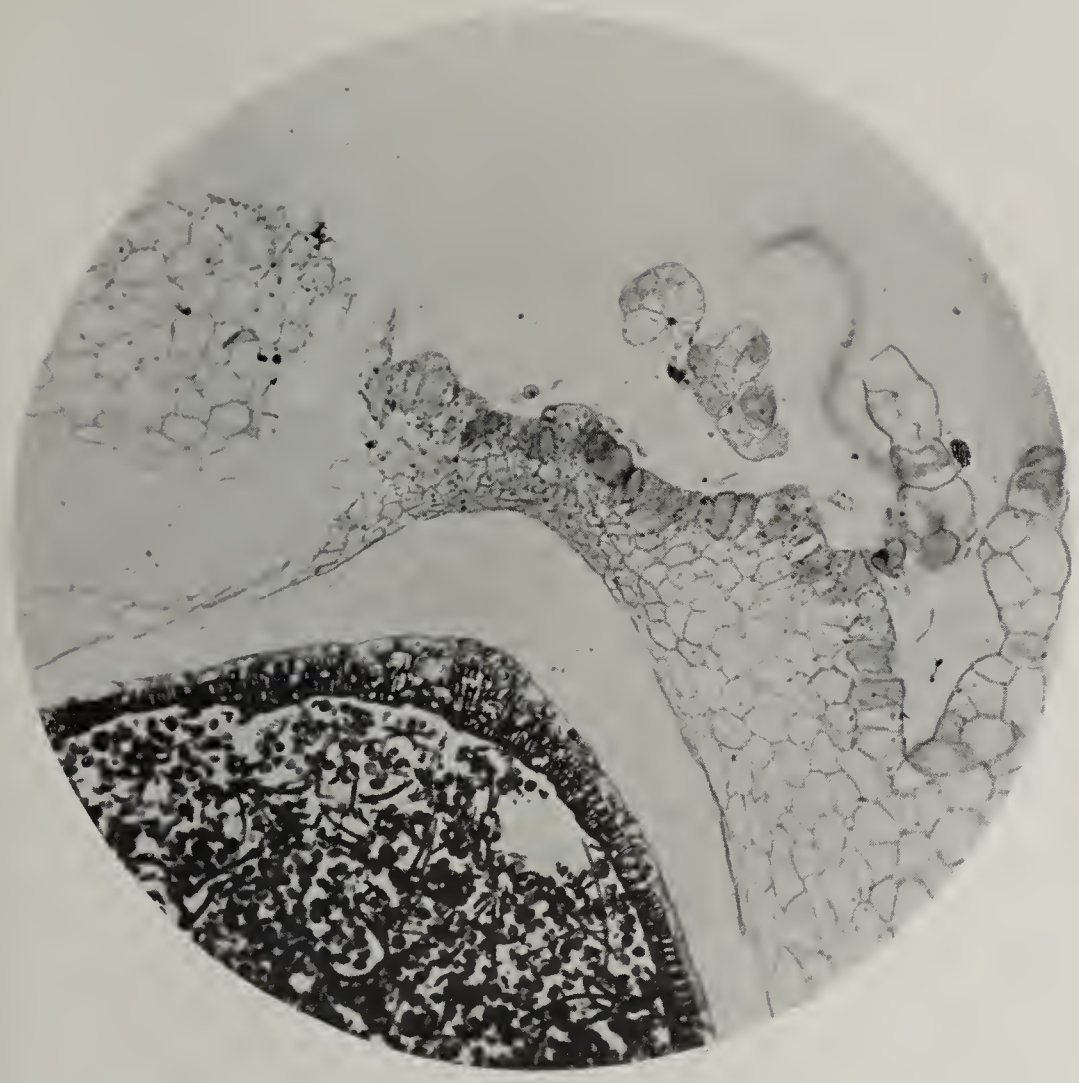
1



2

C. Grün phot.

Verlag



3

4