Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel.**

XV. Die Homologie der Antheridien- und der Archegonienhüllen bei den Lebermoosen.

(Mit 15 Abbildungen im Text.)

Wenn man die Antheridien und die Archegonien miteinander vergleicht, so kommen in Betracht einmal der Gesamtaufbau dieser Organe, sodann ihre Anordnung an der Pflanze und endlich die Hüllen (im weitesten Sinne), mit denen sie bei den meisten Formen umgeben sind.

Die Homologie im Gesamtaufbau wurde früher erörtert[1]). Daß auch in der Anordnung, trotz mancher äußeren Verschiedenheit, doch eine prinzipielle Übereinstimmung besteht, suchte Verfasser bei Erörterung des sexuellen Dimorphismus[2]) an einigen Beispielen zu zeigen. Die Frage nach der Bedeutung der „Hüllen“ konnte dort aber nur kurz gestreift werden. Gerade sie bietet aber der vergleichenden Betrachtung Schwierigkeiten, denn in bunter Mannigfaltigkeit treten hier z. B. um die Archegonien Hüllen auf, von denen die einen schon vor der Befruchtung ausgebildet, die anderen aber in ihrer Weiterentwicklung oder selbst in ihrem ersten Auftreten von der Befruchtung abhängig sind.

Wie verhalten sich diese beiden Hüllen zueinander? Sind die nach der Befruchtung auftretenden Neubildungen, etwa wie die Marsupien vieler marsupiferer Lebermoose und das Pseudopodium von Sphagnum und Andreaea, oder läßt sich eine Beziehung zwischen diesen Hüllen und denen der Antheridien nachweisen?

Eine solche Beziehung wäre auch vorhanden, wenn es gelänge, nachzuweisen, daß die Hüllen der beiderlei Sexualorgane homolog sind, die Homologie aber dadurch verdeckt wird, daß die Entwicklung (oder Weiterentwicklung) der Archegonienhüllen an einen infolge der Befruchtung eintretenden Reiz gebunden ist.

Ist diese Annahme zutreffend, dann wäre damit nicht nur eine einheitlichere Auffassung der Gestaltungsverhältnisse erreicht, sondern

---

1) Goebel, Über die Homologie in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902, Bd. XC, pag. 27.

2) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biolog. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, Nr. 20, 21, 22.

auch ein weiterer Beitrag zur Erkenntnis der Homologie zwischen männlichen und weiblichen Sexualorganen gegeben. — Im folgenden sei deshalb die Frage kurz erörtert; bisher ist sie, soweit mir bekannt, nicht aufgeworfen worden.

Wir können in der Anordnung der Antheridien und der Archegonien zweierlei Fälle unterscheiden. In dem einen (A) ist sie für beiderlei Sexualorgane eine übereinstimmende, wobei aber die Hüllen beider verschieden sein können. Im andern Falle (B) ist sie eine verschiedene, und zwar derart, daß die Antheridien am Vegetationskörper zerstreut, die Archegonien in eine Gruppe zusammen geordnet sind [1]). Der letztere Fall ist, wie ich früher darzulegen versucht habe [2]), biologisch leicht verständlich. Der morphologischen Deutung aber setzt er Schwierigkeiten entgegen.

A.

Es soll zunächst von einem, wie mir scheint, besonders lehrreichen Einzelbeispiel ausgegangen werden. Unter den von Dr. v. Lützelburg in Brasilien gesammelten Lebermoosen befand sich auch eine Fossombronia. Über diese Art sei zunächst einiges gesagt. Sie zeichnet sich namentlich dadurch aus, daß ihre Elateren sehr reduziert sind. Sie übertreffen an Länge oft nur wenig die Sporen (Fig. 1, A. B.), haben zwar einige ringförmige Verdickungen (nur zweimal sah ich auch Andeutungen spiraliger Verdickung), kommen aber für die Sporenaussaat offenbar gar nicht in Betracht. Man hat einige Mühe, die Elateren in den reifen Kapseln des aufgeweichten Materials überhaupt aufzufinden, so unscheinbar sind sie. In der unreifen Kapsel sieht man, daß sie wie die „Nährzellen“ von Corsinia noch in einem bestimmten Entwicklungsstadium Chlorophyll und Baumaterialien enthalten, welch letztere wahrscheinlich hauptsächlich für die Ausbildung der äußeren Sporenhüllen Verwendung

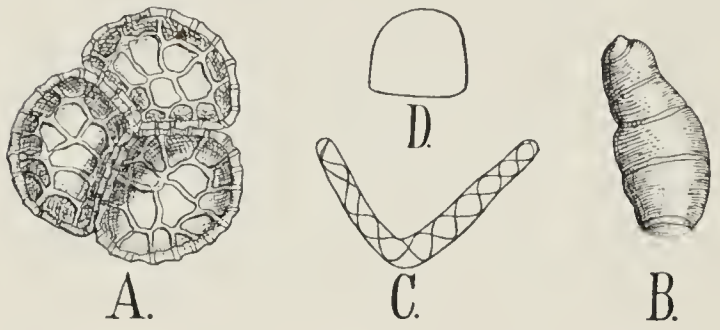


Fig. 1. A. Sporentetrade. B. Elatere von Fossombronia Luetzelburgiana (280 mal vergr.) C. und D. (schwächer vergrößert) Elatere und Spore (nur im Umriß gezeichnet) aus einer Kapsel von „F. pusilla“ (Wondrazecki aus Gottsche und Rabenhorst, Hep. Eur.)

1) Es sei dabei abgesehen von den Fällen, in denen, wie z. B. bei Scapania, nicht einzelne Antheridien, sondern Antheridiengruppen am Vegetationskörper auftreten.

2) Organographie, pag. 307.

finden. Erst kurz vor dem Öffnen der Kapseln treten die ringförmigen Verdickungen auf.

Mit diesem Stehenbleiben der Elateren steht in Verbindung das Kurzbleiben des Kapselstiels (Fig. 4); die Kapselwand zerfällt in Stücke wie bei anderen Fossombronien [1]), aber die Sporenverbreitung wird hier — neben der Verbreitung durch die Luft — wohl hauptsächlich durch Fortschwemmen bei Regen usw. erfolgen.

Da ich diese Fossombronia mit keiner der in Stephani's Species Hepaticarum beschriebenen Arten identifizieren konnte, mag sie als Fossombronia Luetzelburgiana bezeichnet werden. Sie unterscheidet sich schon durch ihre reduzierten Elateren ohne weiteres von der einzigen Art (F. brasiliensis), welche Stephani aus Brasilien anführt. Bei dieser sind die Elateren, über deren Länge (welche bei den Fossombronia-Arten stark zu variieren pflegt) nichts angegeben wird, „semper 3—4 spiri", also nicht mit ringförmigen Verdickungen versehen.

Fossombronia Luetzelburgiana n. sp. Dioica. Caulis ad 12 mm longus, angustus, postice productus. Folia quoad formam variabilia typica, apice truncata vel emarginata et duobus raro tribus dentibus unicelluraribus (rarissime bicellularibus) instructa (Fig. 2). Margo folii papillas muciferas nonnullas gerit. Perianthia turbinata, uno latere aperta, interdum in tres partes fissa. Capsula brevissime pedicellata 875 μ longa, 812 μ lata, pedicellus 125 μ longus, Sporae reticulatim lamellatae 50 μ longae. Elateres brevissimi (40—65 μ longi) annulatim incrassati. Antheridia lacinia folium simulante tecta. Brasilia, Serra dos orgãos leg. Dr. Ph. v. Luetzelburg, 1911.

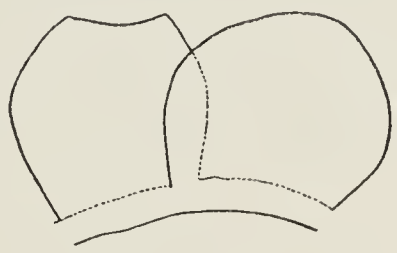


Fig. 2. Umriß zweier Blätter von F. Luetzelburgiana (schwach vergr.).

Die Rückbildung der Elateren ergibt sich aus dem Vergleich mit anderen Fossombronien. Diese besitzen wohl entwickelte, mit schraubenförmigen Verdickungsbändern versehene Elateren (Fig. 1, C.), welche an Länge innerhalb einer Kapsel beträchtlich variieren, aber die Sporen (Fig. 1, D.) an Länge stets bedeutend übertreffen. Wie bei F. pusilla früher gezeigt wurde [1]), bewegen sich die Elateren hier zwar beim Austrocknen lebhaft, schleudern aber die Sporen (im Gegensatz zu anderen Jungermanniaceen) nur in ganz unbedeutendem Maße ab. Die Rückbildung der Elateren war mir von erheblichem Interesse, weil darüber hier wohl kein Zweifel bestehen kann, während man bei Sphaerocarpus, Riella und Corsinia die „sterilen Zellen" lange für

1) Vgl. Goebel, Über Bau und Anlegung der Lebermoos-Elateren. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 32.

„primitiv“ gehalten hat. Wie ich im XIII. Abschnitt dieser Studien[1]) ausgeführt habe, liegen aber auch hier, speziell nach der Wiederauffindung von Monoselenium, überwiegende Gründe für die Annahme vor, daß es sich gleichfalls um eine Rückbildung handle. Diese Auffassung findet nunmehr eine Stütze dadurch, daß eine Elaterenrückbildung auch in der Jungermannieenreihe nachgewiesen werden konnte.

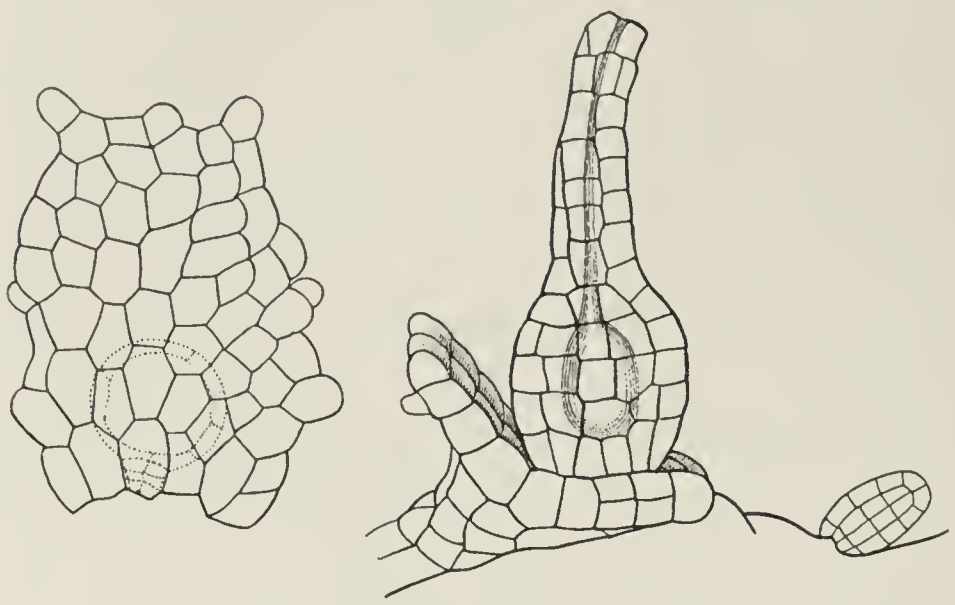


Fig. 3. Links: Eine Schuppe, in deren Achsel ein Antheridium steht, von hinten gesehen; die Umrisse des Antheridiums schimmern durch. Rechts (gegenüber der linken Figur um 90° gedreht): Archegonium mit jungem Embryo, das Perianth erhebt sich als eine einseitig angelegte, die Basis des befruchteten Archegoniums umgreifende Schuppe; rechts davon ein unbefruchtet gebliebenes Archegonium.

Foss. Luetzelburgiana ist diözisch. Die männlichen Pflanzen zeigen die Antheridien in den Achseln dorsaler Schuppen, welche hier besonders stark entwickelt sind (Fig. 3, links) und ganz den Eindruck kleiner Blätter machen. Jede Schuppe hat nur ein Antheridium in seiner Achsel.

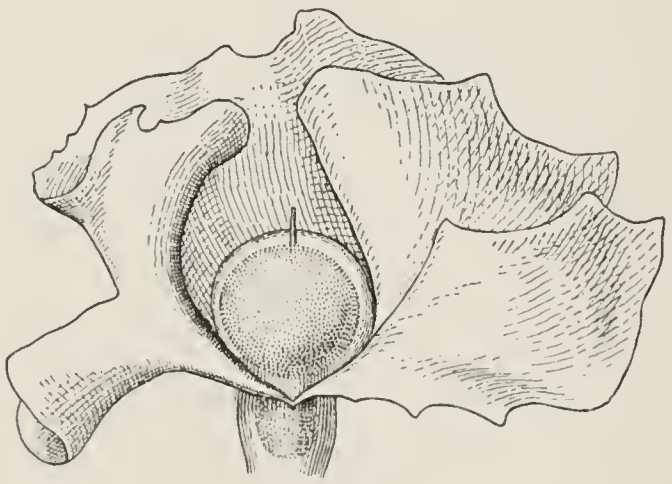


Fig. 4. Fast reife Kapsel mit Perianth von Foss. Luetzelburgiana (etwa 15 mal vergr.).

Die Archegonien stehen „pro more generis“ ohne Hülle auf der Rückenseite der Stämmchen, nur die befruchteten erhalten ein „Perianth“ (Fig. 4). Dieses zeigte hier in allen untersuchten Fällen eine Eigentümlichkeit, welche auch bei anderen Arten nach den Angaben von Leitgeb u. a. als Variante auftritt. Gewöhnlich ist das Perianth der Fossombronien glockenförmig ausgebildet (vgl. z. B. Fig. 164 in Goebel, Organographie). Bei der in Rede stehenden Art ist es einseitig geöffnet, meist auf der nach vorn sehenden Seite, aber gelegentlich auch auf der einer Blatt-

1) Flora 1910, Bd. 101, pag. 43 ff.

reihe zugewandten. Diese Öffnung wird, beiläufig bemerkt, das Herausschwemmen der Sporen erleichtern. Scheinbar stellt dieses Perianth eine Neubildung dar, wie es ja auch tatsächlich erst infolge der Befruchtung sich ausbildet. Sieht man aber seine Entwicklung näher an, so kommt man zu der Auffassung, daß es in seiner Stellung zum befruchteten Archegonium ganz übereinstimmt mit der der Schuppe zu dem Antheridium, welches in ihrer „Achsel“ steht.

Fig. 3, rechts, zeigt deutlich, daß auch hinter dem befruchteten Archegonium sich eine schuppenförmige Zellenwucherung erhebt, die nur dadurch sich von der Antheridienschuppe unterscheidet, daß sie um das Archegonium herumgreift, und auf einer Gewebewucherung der

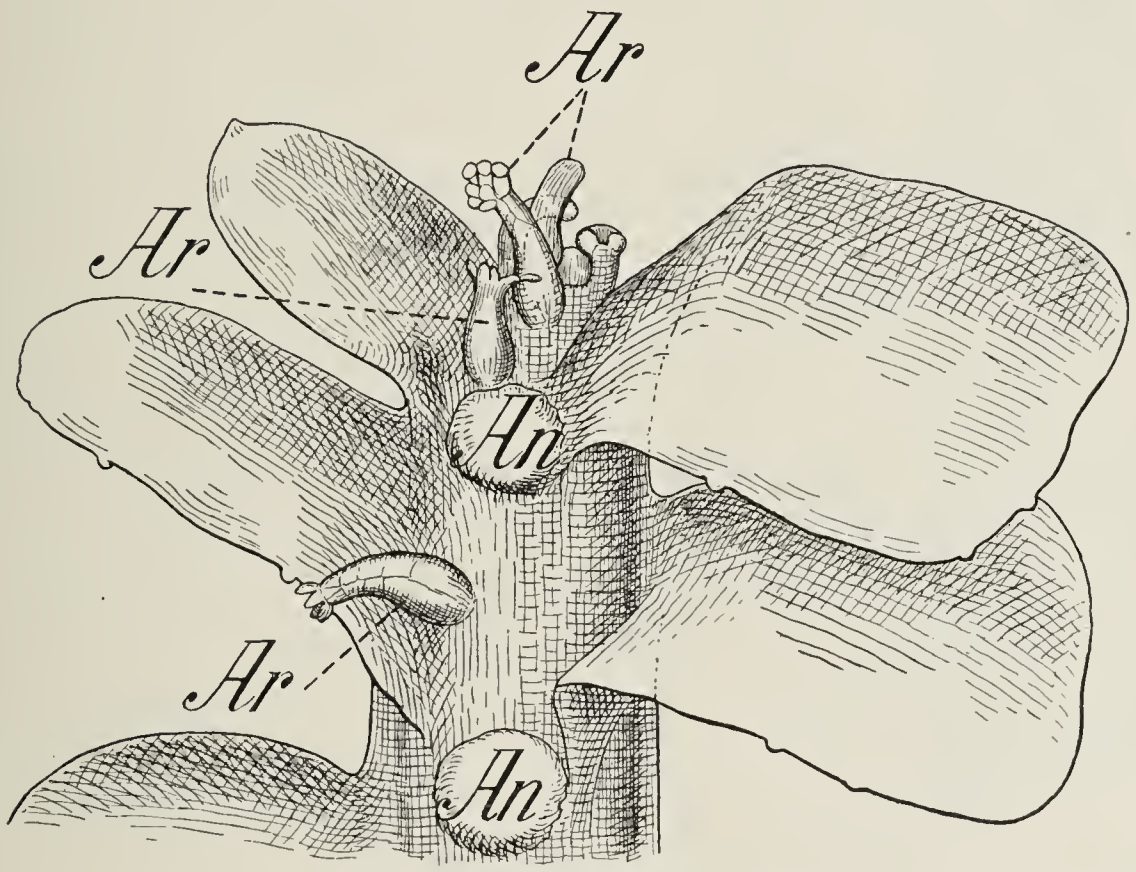


Fig. 5. Fossombronia sp. Ende eines Stämmchens, von oben gesehen; die Blätter künstlich auseinander gebogen. *An* entleerte Antheridien, *Ar* Archegonien. Diese stehen ursprünglich horizontal, richten sich dann auf und öffnen sich. Sie werden sehr frühzeitig im Scheitel angelegt. (Vergr.)

Sproßachse, in welche der Embryo sich einbohrt, emporgehoben wird. Namentlich bei schlechter ernährten Sporangien aber tritt der Charakter des Perianths als „postice“ angelegte Schuppe sehr deutlich hervor, während er an besser ernährten mehr verdeckt sein kann. Es wäre aber ganz unzutreffend, zu sagen, das Perianth sei einseitig „aufgeschlitzt“. Vielmehr ist es von Anfang an einseitig entwickelt, während es bei anderen Fossombronia-Arten als Ringwall zu entstehen scheint. Es ist leicht zu verstehen, wie durch Zurückbleiben des hinteren Teiles der Perianthanlage der Ringwall entstehen kann, den Leitgeb bei F. pusilla (Wondrazecki) beschreibt.

Meiner Auffassung nach sind also die Umhüllungen von Antheridien und Archegonien bei Fossombronia homologe Bildungen. Nur ist die Entwicklung des Perianths von der Befruchtung abhängig.

Daß bei manchen Fossombronia-Arten die Hüllen der Antheridien verkümmert sind, ist bekannt. Fig. 5 zeigt die Oberansicht einer in Algier gesammelten Fossombronia, welche monözisch ist. Die Antheridien (welche keine Hüllen besitzen) sind schon entleert. Sie stimmen in ihrer Stellung mit der der Archegonien überein, nur daß diese mehr der Mitte eines Blattes genähert sind. Dabei werden die Archegonien

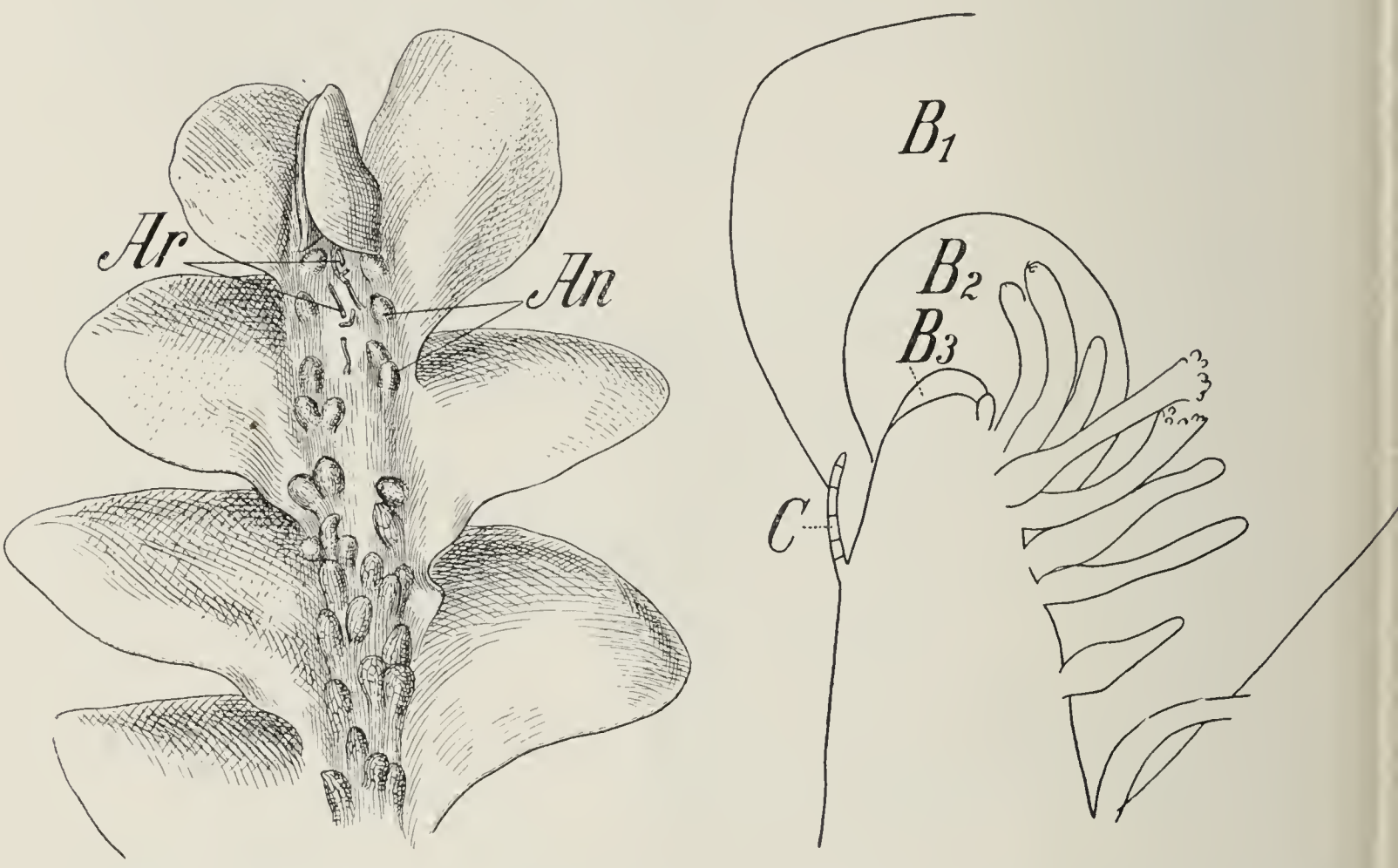


Fig. 6. Androcryphia. Links: Sproßende von oben (ca. 15 mal vergr.) *An* Antheridien, *Ar* unbefruchtet gebliebene Archegonien. Die Antheridien selbst sind eigentlich nicht sichtbar, sondern nur ihre über das Stämmchen vorspringenden Hüllen. Rechts: Längsschnitt durch ein Sproßende mit Archegonien, drei Blättern (B_1—B_3 in Flächenansicht) und einem Amphigastrium (C).

sehr frühzeitig am Scheitel angelegt, sie stehen anfangs horizontal und richten sich erst später auf. Es ist zu beachten, daß die Blätter in der Abbildung am Scheitel künstlich auseinandergebogen sind. Ursprünglich umhüllen sie dicht die Sexualorgane, und man wird kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß das Verkümmern der Antheridienhüllen namentlich bei den Formen eintritt, bei welchen die Antheridien ihre Entwicklung unter dem Schutze der Blätter zurücklegen [1]).

1) Von einer derartigen Fossombroniaform können auch die Verhältnisse der foliosen Formen abgeleitet werden; die Antheridien brauchen nur noch etwas mehr

Ganz analoge Erscheinungen treffen wir bei Androcryphia (Fig. 6). Von dieser Gattung konnte ich sowohl lebendes als totes Material, welches gleichfalls von Dr. v. Lützelburg in Brasilien gesammelt wurde, untersuchen[1]).

Bekanntlich gleicht die Gattung habituell Fossombronia, von der sie aber durch die Kapselstruktur bedeutend abweicht. Die Antheridien erschienen zeitlich vor den Archegonien, reifen aber ihre Spermatozoiden erst in ziemlich beträchtlicher Entfernung vom Sproßscheitel, wobei die Antheridienwand gelblich gefärbt erscheint. Mit dieser langsamen Entwicklung der Antheridien steht offenbar die Tatsache im Zusammenhang, daß jedes Antheridium von einer besonderen wallartigen Hülle umgeben ist, welche die lange frei auf der Oberseite des Stämmchens stehenden Antheridien schützend umhüllt. Es sei beiläufig bemerkt, daß die Spermatozoiden außerordentlich lang und dünn (schätzungsweise nicht breiter als 2 μ) sind. Die Archegonien haben keine besondere Hülle. Sie stehen mehr der Mittellinie der Stämmchen genähert[2]) und öffnen sich innerhalb der vor den muschelschalenförmig zusammenneigenden Blättern der Stammknospe gebildeten Umhüllung also früher als die Antheridien. Dabei ist der obere Teil des Archegonienhalses ziemlich deutlich als Öffnungskappe abgegrenzt. Ebenso wie bei Fossombronia entsteht um das befruchtete Archegonium eine Hülle, welche, wie Leitgeb nachgewiesen hat, von den Blättern ganz unabhängig ist. Ihre Entwicklung konnte ich nicht verfolgen, sie dürfte aber der von Fossombronia entsprechen.

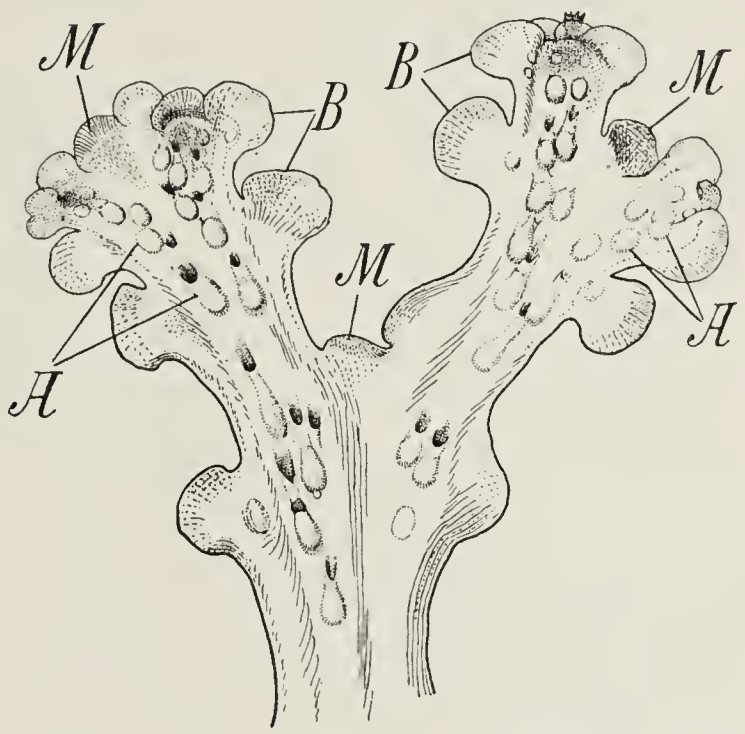


Fig. 7. Blasia pusilla. Männliche Pflanze (gezeichnet 13. Mai 1911) (ca. 25 mal vergr.). *A* Antheridienhöhlen, *B* Seitenblätter, *M* Mittellappen.

---

in die Blattachseln, die Archegonien noch näher an den Scheitel zu rücken. Das Erstere ergibt sich von selbst, wenn die dorsale Abflachung des Stämmchens fortfällt. Jedenfalls aber kann man sagen, daß die Umhüllung der Antheridien um so eher fortfallen kann, je mehr sie durch die Blätter geschützt sind.

1) Androcryphia ist neuerdings auch besprochen worden von V. Schiffner, Zur Morphologie von Noteroclada. Österr. bot. Zeitschr. 1912, Bd. LXI, pag. 125.

2) Sie können aber auch an derselben Stelle stehen wie sonst die Antheridien.

Lehrreich ist auch das Verhalten von Blasia. Die Abbildung einer männlichen Pflanze (Fig. 7) dürfte um so weniger überflüssig sein, als diese — wie es scheint — verhältnismäßig selten sind. Die Antheridien stecken in Gruben (Fig. 8 *A*), deren Mündung schief nach vorne gekehrt ist. Ganz dasselbe gilt für die Archegonien, nur daß hier die Versenkung der Archegonien in eine mit enger Mündung versehene Grube von der Befruchtung abhängig ist[1]). Die Verhältnisse liegen also im Grunde ganz ähnlich wie bei Fossombronia und Androcryphia.

B.

1. Marchantiaceen-Reihe.

Die Antheridien der Marchantiaceen sind in Gruben versenkt. Die Archegonien stehen in Gruppen und haben entweder nur eine gemeinsame Hülle, das „Perichaetium“, oder, wie bei Preissia und Marchantia, auch je ein, vor der Befruchtung nur als kurzer Ringwall vorhandenes, nach der Befruchtung auswachsendes „Perianth“. Es scheint mir zweifellos, daß das Perianth nichts anderes darstellt, als die Grubenbildung bei den Antheridien, nur daß die Grubenwände sich bei den Archegonien frei, bei den Antheridien miteinander im Zusammenhang ausbilden. Dagegen besitzen die Antheridienstände nichts dem Perichaetium entsprechendes; letzteres, nicht das Perianth, erscheint als Neubildung. Das Perichaetium besteht bekanntlich aus einem dorsalen Auswuchs des Thallus, welcher mit dem fortwachsenden Thallus (Fig. 8 ×) eine Tasche oder Grube bildet.



Fig. 8. Dumortiera irrigua. Längsschnitt durch einen Archegonienstand zur Zeit der Befruchtung. *Sp* Schuppen der Thallusunterseite, *A* Archegonien. Jede Gruppe steckt in einer Grube und ist umhüllt von dem Perichaetium, das gebildet wird von einem dorsalen Auswuchs und dem fortwachsenden Thallus (×).

Wie Fig. 8 bei Dumortiera besonders deutlich zeigt, versehen die Ventralschuppen hier dieselbe Rolle als kapilläre Wasserfänger, welche z. B. den Auswüchsen des Perichaetiums bei Blyttia zukommt (vgl. Fig. 10).

1) Vgl. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose I.

Die Marchantiaceen, welche noch ein Perianth haben, erscheinen uns demnach primitiver als die, bei denen es fehlt [1]), und die Verlegung der Abhängigkeit der Perianthentwicklung von der Befruchtung als eine sekundär entstandene. Das stimmt ganz überein mit Anschauungen, welche auf Grund anderer Erwägungen im XIII. Abschnitte dieser Studien vertreten wurden [2]). Eine der Marchantiaceen-Reihe angehörige Gattung — Sphaerocarpus — zeigt die Übereinstimmung zwischen Antheridien und Archegonien auch ohne weiteres. Bei Sphaerocarpus sind die Hüllen beiderlei Sexualorgane im wesentlichen gleich, ebenso wie ihre Stellung, während bei der verwandten Gattung Riella die Antheridien am „Flügel", die Archegonien am (reservestoffreichen) Stämmchen stehen, eine Verschiedenheit, welche, wie a. a. O. ausgeführt, für die Ernährung von Embryonen von Bedeutung ist.

Ganz analoge Verhältnisse treffen wir 2. bei den **thallosen Jungermanniaceen,** bei welchen die Archegonien zu Gruppen vereinigt sind; diese sind bedeckt von einer Schuppe, welche dem oberen Teil des Perichaetiums der Marchantiaceen entspricht. Die Gruben, in denen die Archegonien von Monoclea sitzen (Fig. 9 z. B.), entsprechen besonders deutlich denen von Dumortiera u. a. Wir können auch hier Formen mit und solche ohne Perianth unterscheiden.

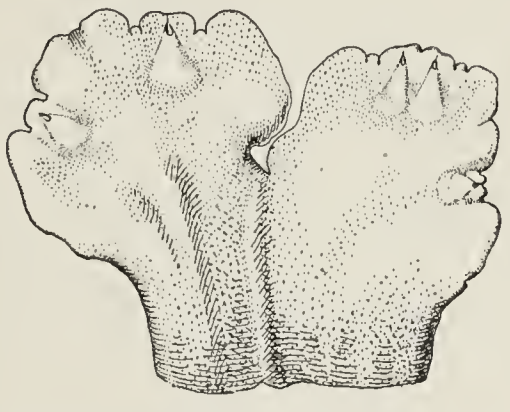


Fig. 9. Monoclea Forsteri. Thallus mit fünf Archegoniengruppen, von oben. Die Archegoniengruppen entstehen in Höhlungen hinter einem Thallusscheitel, der sein Wachstum bald einstellt und zum Mittellappen einer Verzweigungsstelle auswächst.

a) Formen mit Perianth.

Hierher gehören Blyttia und Hymenophytum.

Sehen wir uns zunächst Blyttia an. Fig. 10 zeigt links auf der Thallusoberseite die vor der Befruchtung vorhandene Hülle einer Archegoniengruppe, das „Perichaetium". Innerhalb derselben ist aber das „Perigon" schon angelegt (*J. J.* Fig. 11), das später sich zu der das Perichaetium bedeutend übertreffenden Hülle entwickelt, die in Fig. 10 rechts sichtbar ist. Die Antheridien stehen bei Blyttia einzeln

---

1) Früher (Organographie, pag. 310) glaubte der Verfasser, die Perianthien von Marchantia und Preissia den anderen Marchantiaceen gegenüber als Neubildung auffassen zu sollen.

2) Goebel, Archegoniatenstudien XIII, Monoselenium tenerum Griffith. Flora 1910, Bd. CI, pag. 43 ff.

in der Achsel von Schuppen, ähnlich wie bei Symphyogyne (Fig. 13). Das Perichaetium greift hier rings um die Archegoniengruppe herum.



Fig. 10. Blyttia sp. Thallusstück (vergr.). Rechts: Ein junges Sporogon, umhüllt von der Calyptra, dem Perianth und dem viel kürzeren, mit zahlreichen haarartigen Fortsätzen versehenen Perichaetium. Links: Letzteres allein sichtbar. (Aus Goebel, Organographie.)

Das „Perianth" ist wahrscheinlich nichts anderes als eine innere, basal verwachsene Schuppenreihe — entsprechend den Schuppen, unter denen die Antheridien stehen —, deren weitere Entwicklung von der Befruchtung abhängt, wie denn auch das Perichaetium nach der Befruchtung sich noch etwas vergrößert. Es würden hier also nur die äußeren Archegonienhüllen noch ausgebildet, ähnlich wie bei den Blütenköpfen mancher Kompositen nur die äußeren Blüten noch Deckblätter haben.



Fig. 11. Blyttia sp. Längsschnitt durch einen Archegonienstand. Außen das becherförmige Perichaetium, innerhalb die Anlage des Perianths (*J. J.*). (Aus Goebel, Organographie.)

Bei Hymenophytum gilt dasselbe. Für H. Phyllanthus wurde früher[1]) nachgewiesen, daß das „Perianth" vor der Befruchtung sichtbar ist in Gestalt einiger oben zerschlitzter schuppenförmiger Gebilde, die später durch interkalares Wachstum ihrer Insertionszone emporgehoben werden. Es tritt also die Anlage des Perianths als distinkte Schuppen noch deutlich hervor. Bei H. flabellatum sind diese verkümmert, das Perianth ist zur Blütezeit überhaupt

1) Goebel, Archegoniatenstudien X. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 178.

noch nicht wahrnehmbar, verhält sich also in dieser Beziehung ebenso wie das von Fossombronia.

b) Formen ohne Perianth.

Wie bei den Marchantiaceen betrachten wir diese als reduzierte. Es bleibt als Hülle nur die Perichaetialschuppe übrig. Das Verkümmern des Perianths läßt sich auf ganz ähnliche Weise verstehen, wie dies früher für Gottschea, eine foliose Form, gezeigt wurde. Hier bohrt sich der Embryo tief in das Stämmchen ein und ist dadurch geschützt. Bei den thallosen Formen kommt dies in zwei Modifikationen vor:

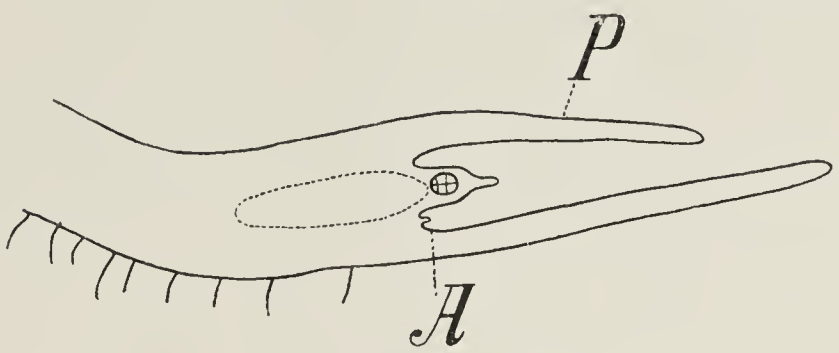


Fig. 12. Pellia epiphylla. Längsschnitt durch einen Thallus mit Archegoniumstand. Ein Archegoninm ist befruchtet und enthält einen jungen Embryo; *A* ein junges, noch nicht geöffnetes Archegonium. Unterhalb des Archegoniumstandes ist ein Gewebe (durch Punktierung abgegrenzt), in welchem nach der Befruchtung Teilungen eintreten und Anhäufung von Baumaterialien stattfindet. In dieses Gewebe bohrt sich der Embryo ein. *P* Perichaetialschuppe.

a) Beim Pellia-Typus ist unter den Archegongruppen im Thallus selbst ein Gewebe vorhanden, in welchem nach der Befruchtung Teilungen auftreten. In dieses bohrt sich der Embryo ein (Fig. 12).

b) Beim Blyttia-Typus (welchem auch Symphyogyne angehört), ist dieses Gewebe nicht im Thallus selbst, sondern in dem Gewebehöcker, welcher die Archegonien trägt. Dieser Höcker wächst nach der Befruchtung noch erheblich heran, infolgedessen ist dann die „Calyptra“ des Sporogons später mit den sterilen Archegonien besetzt (Fig. 14). Selbstverständlich soll mit der obigen Ausführung nicht gesagt werden, daß das Einbohren des Embryos (das auch, wenngleich in weniger stärkeren Maße bei Formen mit Perianthien auftritt) die Ur-



Fig. 13. Symphyogyne leptothele. Stück einer männlichen Pflanze mit Antheridien, die unter schuppenförmigen Auswüchsen stehen.

sache der Rückbildung sei, sondern nur, daß diese Rückbildung deshalb ohne Schädigung stattfinden konnte, weil der Embryo anderweitig geschützt ist.

3. Die akrogynen Lebermoose bieten den thallosen gegenüber keine wesentlich verschiedenen Verhältnisse in der Umhüllung von Antheridien und Archegonien.

In der Abhandlung über sexuellen Dimorphismus wurde auf Grund der von Leitgeb ermittelten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen ausgeführt, daß bei ihnen Archegonien und Antheridien ursprünglich in ihrer Stellung übereinstimmen (Fig. 15), nur wird einerseits der Scheitel mit in die Archegonienbildung hineingezogen (und hier unterbleibt dann selbstverständlich unterhalb der Archegonien die Blattbildung) andererseits sind die Blätter in deren „Achseln“, die Archegonien stehen miteinander „verwachsen“, eine Erscheinung, die bei manchen foliosen Lebermoosen auch in der vegetativen Zone auftritt. Diese verwachsenen Blätter bilden das Perianth, dessen Anlage vor der Befruchtung stattfindet, während die Weiterentwicklung wie bei Fossombronia meist (aber nicht immer) an die Befruchtung geknüpft ist.

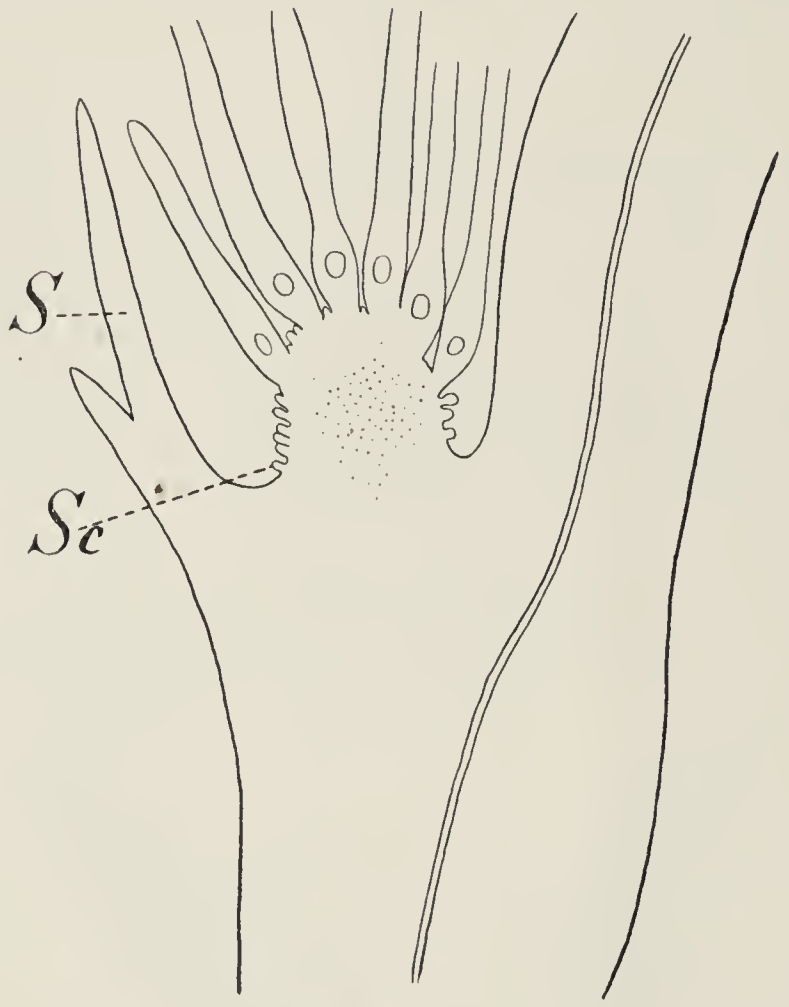


Fig. 14. Längsschnitt durch einen Archegonienstand derselben Pflanze wie Fig. 13. *S* Perichaetenschuppe, *Sc* Schleimpapillen. In das punktierte Gewebe bohrt sich der Embryo ein.

Der Vergleich mit den Antheridien läßt das terminale Auftreten eines Archegoniums aber deutlich als ein von der „axillaren“ Stellung abgeleitetes erscheinen. Zugleich bedingt die durch den Verbrauch der Scheitelzelle bedingte Sistierung der vegetativen Weiterentwicklung (welche nur durch Entwicklung von Seitensprossen wieder aufgenommen werden kann), daß die Assimilate des fertilen Sprosses alle dem Embryo zugute kommen.

Wenn die hier dargelegten Anschauungen zutreffen, so haben wir bei den Hüllen der Archegonien der Lebermoose zweierlei Formen zu unterscheiden.

Einmal die „Perianthien“, welche homolog sind den Hüllen der Antheridien, aber in manchen Fällen — ebenso wie die letzteren — ganz verkümmern können. Ihre Weiterentwicklung — und im extremsten Fall auch ihre erste Anlage — ist gebunden an einen durch die befruchtete Eizelle ausgeübten Reiz. Indes betrachten wir diese Tatsache als eine abgeleitete und für die Homologiefrage keineswegs entscheidende. Solche Fälle sind auch sonst vorhanden, sie können gegen die hier angenommene Homologie nicht sprechen.

Wir sehen auch bei höheren Pflanzen vielfach, daß bei der einen Form die Entwicklung eines Organs von einem bestimmten Reiz abhängig ist, während sie bei anderen auch ohne diesen erfolgt. Sehen wir ab z. B. von den Erscheinungen der „Parthenokarpie“, so sei auf folgende Beispiele hingewiesen. Die Entwicklung der Samenanlagen ist bei Quercus abhängig von dem Reize, welcher durch die Pollenschläuche ausgeübt wird, bei den Orchideen wenigstens die Weiterentwicklung der Samenanlagen. Ähnliches wäre auch von der Keimung der Orchideensamen, die in verschiedenem Grade von dem durch symbiontische Pilze ausgeübten Reize bedingt wird, zu sagen, oder von den Haftscheiben der Ampelideen, die bei den einen Formen durch den Kontaktreiz entstehen, bei anderen nur durch ihn gefördert werden. Es handelt sich auch bei den Lebermoosen mit Perianthien also nur um eine Änderung im Auslösungsreiz, der mit der Befruchtung verkuppelt ist.

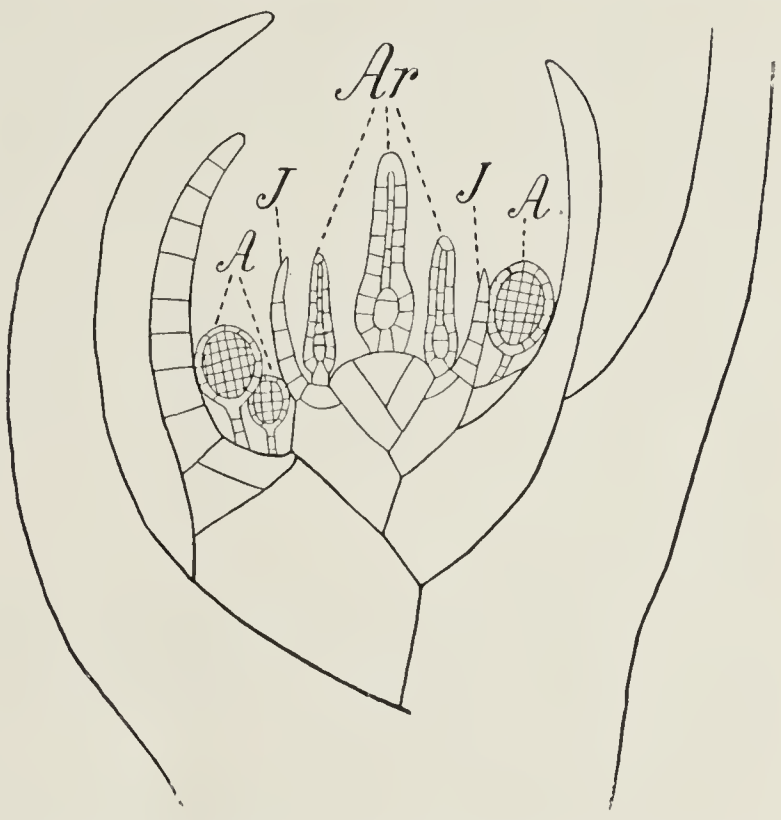


Fig. 15. Schema für die Stellung der Sexualorgane bei einer anakrogynen Jungermannia. Die Antheridien sind blattachselständig, auch die untersten Archegonien. Die obersten entstehen unter Unterdrückung der Blattbildung, bezw. aus der Scheitelzelle selbst.

Außerdem finden sich „Perichaetien“. Diese erscheinen uns als Neubildungen, die sich ableiten lassen 1. von einer dorsalen Thalluswucherung, deren Auftreten in Beziehung steht zu der Anordnung der Archegonien in Gruppen; 2. beteiligt sich daran der Thallus selbst, besonders deutlich dann, wenn sein Vegetationspunkt mit der Hervorbringung der Archegonien sein Wachstum einstellt. Wir erhalten so

ein einheitliches Bild für die Hüllen der Archegonien und der Antheridien. Außerdem stimmt diese Auffassung überein mit der früher dargelegten, wonach bei den Marchantiaceen die „compositae“ primitivere Gestaltungsverhältnisse aufweisen, als die Simplices, keine der letztgenannten Formen hat mehr ein Perianth. Dessen Bildung ist nur auf einige Angehörige der Compositae beschränkt.

Wenn andere Autoren zu anderen Anschauungen gelangt sind, so beruht dies wesentlich wohl darauf, daß man die Hüllen der Archegonienstände der verschiedenen Formen miteinander statt mit den Hüllen der Antheridien der betreffenden Formen verglich. Das letztere ist aber offenbar das Näherliegende und, wie mir scheint, auch das Fruchtbarere.

Man könnte gegen unsere Deutung dreierlei einwenden. Einmal könnte man die Archegoniengruppen, die wir den Antheridiengruppen gegenüber als zusammengerückt betrachten, dadurch von der Einzelstellung ableiten, daß man annimmt, es habe sich unter dem einer Antheridienhülle entsprechenden Perichaetium statt eines Archegoniums eine ganze Gruppe entwickelt, während die übrigen (zerstreuten) Archegonien nicht mehr zur Ausbildung gelangt seien. Dann wären die Perianthien Neubildungen verschiedenen morphologischen Charakters. Eine solche Annahme ist aus folgenden Gründen eine weniger befriedigende:

1. Läßt sie die deutlich wahrnehmbare und in vielen Fällen gerade bei Lebermoosen klar hervortretende Homologie von Antheridien und Archegonien außer Acht.

2. Kennen wir keine sicheren Beispiele von Vermehrung, wohl aber viele von Verminderung der weiblichen Organe gegenüber den männlichen (vgl. die Abhandlung über den sexuellen Dimorphismus).

3. Ergibt sie an Stelle eines einheitlichen Bildes ein zerstückeltes.

Ein zweiter Einwand kann sich auf Blasia beziehen. Man kann einwerfen, daß Blasia — nach unserer Deutung — ein Perianth besitze, daß dies aber — abgesehen von seiner Abhängigkeit von der Befruchtung — doch ganz ähnlich geformt sei, wie das Perichaetium von Pellia u. a. Dieser Einwand ist kein prinzipieller und deshalb auch kein sehr wichtiger, d. h. auch wenn man ihn als berechtigt anerkennt, ändert sich die Auffassung nur für Blasia, nicht für die anderen Formen.

Übrigens sei erinnert daran, daß Blasia auch in anderer Hinsicht (Blattbildung, Brutknospen u. a.) eine Sonderstellung einnimmt; ferner daran, daß die für unsere Auffassung des Blasia-Perianths maßgebende Homologie zwischen Antheridien und Archegonien sich auch bei anderen, oben nicht besprochenen Lebermoosen deutlich ausspricht; auch bei denen, bei welchen es zur Ausbildung besonderer Hüllen weder bei Antheridien noch bei Archegonien kommt. So bei den Anthoceroteen: hier sind Archegonien wie Antheridien in den Thallus versenkt, die Antheridien meist in Gruppen, die Archegonien einzeln. Die Umhüllung des Sporogons kommt hier durch eine epigame (nach der Befruchtung erfolgende) Thalluswucherung zustande. Sie entspricht in dieser Beziehung der Perianthbildung anderer Lebermoose. Dabei tritt besonders deutlich hervor, daß der Embryo am Thallus eine Art Gallenbildung hervorruft, eine Gewebswucherung, in welche die zur Ernährung des Embryos notwendigen Baumaterialien strömen, zugleich umgibt ihn diese Gewebswucherung als schützende Hülle, die auch beim „reifen“ Sporogon an dessen Basis wahrnehmbar ist.

Bei den Calobryaceen sind Archegonien wie Antheridien durch die Blätter geschützt, ohne daß diese eine von den anderen Blättern abweichende Ausbildung erfahren würden; ihre Stellung ist auch hier eine übereinstimmende.

Dies tritt bei Calobryum [1]) ohne weiteres hervor, die Antheridien wie die Archegonien bilden hier an den orthotropen Sprossen terminale „Stände“. Verdeckter ist die Übereinstimmung bei Haplomitrium. Leitgeb [2]) hat gezeigt, daß die Antheridien das Segment, welches sonst zur Blattbildung benutzt wird, entweder ganz oder teilweise beanspruchen. Letzteres ist, wie meine Untersuchungen [3]) ergaben, auch bei den Archegonien der Fall; wie bei der Antheridienbildung können deshalb Blätter entstehen, die — da sie nur aus einem Teil des Segments hervorgingen [4]) — schmäler sind als die anderen. Die Antheridienbildung ist

---

1) Vgl. Goebel, Calobryum Blumei. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1891, Sér. I, 9.

2) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Bd. II, pag. 72.

3) Goebel, Calobryum Blumei, a. a. O. p. 22.

4) Diese Störung der Blattbildung durch Auftreten anderer Organe (wie sie auch bei der Verzweigung mancher folioser Lebermoose eintritt) könnte man mit als Grund dafür betrachten, daß die Blattbildung eine sekundär (an ursprünglich thallosen Formen) entstandene ist. — Wenn Antheridien und Archegonien von Haplomitrium als blattachselständig beschrieben werden, so ist das nur scheinbar der Fall.

eine reichlichere als die Archegonienbildung. Sie bildet zugleich den Übergang zu Calobryum. Denn wenn in einer Anzahl aufeinanderfolgender Segmente der Scheitelzelle die ganze Segmentaußenfläche zur Antheridienbildung verwendet würde, würden wir den Calobryum-Antheridienstand (und mutatis mutandis den Archegonienstand) erhalten. Wir finden somit bei den verschiedenen Gruppen der Lebermoose eine Übereinstimmung zwischen Antheridien und Archegonien.

Der dritte Einwand ließe sich darauf begründen, daß bei Blyttia, Symphyogyne und Hymenophytum Perichaetium und Perianth einander (von dem Verhalten nach der Befruchtung abgesehen) recht ähnlich sind, und doch — nach den obigen Ausführungen — eine verschiedene „morphologische Bedeutung“ haben sollen. Wie früher ausgeführt[1]) wurde, könnte man in der Tat auch bei diesen Formen daran denken, das Perichaetium von zusammengerückten Schuppen — wie sie die Antheridien einzeln decken — abzuleiten. Wenn man indes das unzweifelhaft dem der Marchantiaceen homologe Perichaetium von Monoclea (Fig. 9) bedenkt, dem sich das von Pellia epiphylla direkt anschließt, (während es bei P. calycina rings um die Archegoniengruppe herumgreift), so wird ein Anschluß des Perichaetiums auch der übrigen thallosen Formen an das des Marchantiaceentypus wahrscheinlicher. Zudem würde, selbst wenn man bei den mit doppelter Sporogonhülle versehenen Jungermannieen die beiden Hüllen als einander gleichwertig betrachtet, der Hauptpunkt unserer Ausführungen, die Homologie der Hüllen der Archegonien mit denen der Antheridien nicht verschoben werden, — ändern würde sich nur die Homologie des Perichaetiums dieser Formen mit dem der Marchantiaceen.

Wenn nun auch bei den zahlreichen Parallelbildungen, wie sie gerade bei den Lebermoosen vorkommen, und bei dem subjektiven Moment, das allen Vergleichungen anhaftet, eine sichere Entscheidung oft nicht möglich ist, so scheinen mir doch die drei zuletzt vorgebrachten Einwendungen nicht gegen die oben aufgestellte Deutung zu sprechen.

Die letztere begründet, freilich auf anderem Wege, die schon von Gottsche gegebene Unterscheidung von Perichaetium und Perianth und vereinfacht die Auffassung der verschiedenen Hüllen. Die einfachere Auffassung braucht ja keineswegs die richtigere zu sein. Wir

---

1) Organographie, pag. 307.

werden sie aber so lange festhalten müssen, bis entscheidende Gründe gegen sie geltend gemacht werden können.

Auf phylogenetische Erwägungen soll nicht näher eingegangen werden, zumal auch sie sich nur auf die vergleichende Betrachtung stützen könnten. In der Anmerkung auf S. 58 wurde übrigens angedeutet, wie man sich betreffs Stellung und Hüllen der Antheridien und der Archegonien den Zusammenhang zwischen akrogynen und anakrogynen Lebermoosen vorstellen kann, nämlich in folgenden Reihen: a) Thallose Formen mit Archegonien und Antheridien in gleicher Stellung. b) Die Entwicklung der weiblichen Hülle wird von der Befruchtung abhängig, teilweise im Zusammenhang mit dem Auftreten eines Perichaetiums auch ganz unterdrückt. c) Das Auftreten der Blätter ist schon bei einigen anakrogynen Formen verbunden mit Unterdrückung der besonderen Antheridienhüllen (Arten von Fossombronia wie die in Fig. 5 abgebildete, Treubia). Antheridien und Archegonien treten in den Blattachseln auf, letztere rücken ganz an den Scheitel. Die letzten Blätter bilden das Perianth, das nun wieder in seiner Weiterentwicklung mehr oder minder von der Befruchtung abhängig wird.

Wer die akrogynen Formen für die „primitiveren“ hält, mag diese Reihe umkehren. Darauf kommt es weniger an als auf die Anordnung der Gestaltungsverhältnisse in Reihen überhaupt.

Zusammenfassung.

1. Es wird eine neue Fossombronia-Art beschrieben, deren Elateren sehr stark rückgebildet sind (F. Lützelburgiana); diese Rückbildung stellt einen Parallelfall zu der bei den Marchantiaceen vorkommenden dar, und unterstützt die Auffassung, daß die sterilen Zellen von Corsinia und Riella „stehen gebliebene“ Elateren seien.

2. Untersucht wird, inwieweit die Hüllen der Archegonien denen der Antheridien (Hüllen, welche unter bestimmten Umständen ganz verkümmern können) homolog sind. Es wird versucht, nachzuweisen, daß die Stellung der Antheridien und der Archegonien eine übereinstimmende ist. Kleine Verschiedenheiten treten nur auf durch die für die Befruchtung vorteilhafte Zusammenrückung der Archegonien in Gruppen (so bei den akrogynen Jungermanniaceen an der Spitze der Stämmchen) — wie ein solches Zusammenrücken ja auch bei thallosen Formen üblich ist. Wo nur ein Archegonium vorhanden ist, liegt eine Reduktion vor, die nur

bei besonders günstigen Befruchtungsbedingungen ohne Nachteil möglich ist. Den Hüllen der Antheridien homolog sind die Perianthien der Archegonien sowohl bei thallosen wie bei foliosen Formen. Ihre Entwicklung (und zwar teils ihre Weiterentwicklung, teils ihre erste Anlage) ist aber an einen nach der Befruchtung auftretenden Reiz gebunden. Dagegen finden die „Perichaetien“ kein Analagon bei den Antheridienständen. Ihr Auftreten ist auf thallose Formen beschränkt.

Bei diesen kann die Perianthbildung auch ganz unterbleiben, so bei einer Anzahl Marchantiaceen mit kleinen durch das Perichaetium geschützten Sporogonen und bei Jungermannieen (Pellia, Blyttia, Symphyogyne), bei denen das Sporogon sich tief in das unterhalb der Archegonien befindliche Gewebe einbohrt. Ähnliches gilt für einige akrogyne Formen. Auch die Weiterentwicklung des Perichaetiums kann übrigens von der Befruchtung abhängig sein[1]). Nicht diese Abhängigkeit also, sondern der morphologische Vergleich ist für die Auffassung der Hüllen entscheidend. Diese entspricht auch den Auffassungen, die sich für den Zusammenhang der einzelnen Formen aus den früher (Archegoniatenstudien XIII) erörterten Gründen ergeben.

---

1) So bei Marchantiaceen, am auffallendsten bei Corsinia. (Vgl. Archegoniatenstudien XIII. Flora 1910, Bd. CI, pag. 90.)

München, Mai 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: Archegoniatenstudien. Die Homologie der Antheridien- und der Archegonienhüllen bei den Lebermoosen 53-70