Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von K. Goebel.

20. Radula epiphylla Mitt. und ihre Brutknospen.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Die Bildung von „Brutknospen“ (im weitesten Sinne des Wortes) tritt bekanntlich bei den Lebermoosen in noch reicherer Mannigfaltigkeit auf, als bei den Laubmoosen. Erst kürzlich hat H. Buch[1]) einen neuen merkwürdigen Fall endogener Brutknospenbildung bei einem foliosen Lebermoos beschrieben.

Die folgende kleine Notiz schließt sich an an Beobachtungen, welche der Verfasser an zwei epiphyllen javanischen Radula-Arten früher zu machen Gelegenheit hatte[2]). Es hatte sich dabei gezeigt, daß die blattbürtigen Brutknospen, die in Gestalt von Zellflächen auftreten, imstande sind, nach ihrer Trennung von der Radula-Pflanze als flacher Thallus weiterzuwachsen; erst an diesem Thallus, der die Brutknospe um ein Mehrfaches an Fläche übertreffen kann, entsteht dann die neue Pflanze aus einer großen, plasmareichen Randzelle (Initiale).

Auch die hier zu erwähnende, von Herrn Dr. K. Braun in Amani gesammelte Radula epiphylla[3]) wächst — wie schon der Speziesnamen besagt — als Epiphyt auf Blättern, auf denen sie große Flächen besiedelt. Diese Besiedelung kann erfolgen durch Sporen oder die eigenartigen Brutknospen. Offenbar ist die Verbreitung durch letztere eine recht ausgiebige. Es gelingt leicht, schon mit der Lupe auf den Baumblättern die diesen anhaftenden Brutknospen und die aus ihnen hervorgegangenen jungen Pflanzen wahrzunehmen. Keimende Sporen habe ich nicht angetroffen (vgl. unten).

Die Brutknospen sind dadurch eigentümlich, daß ihre Weiterentwicklung schon beginnt, so lange sie noch an der Pflanze festsitzen;

---

1) Hans Buch, Über die Brutorgane der Lebermoose. Dissert., Helsingfors 1911.

2) Goebel, Morphologische und biologische Studien, II. Über epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1887, Vol. VII, pag. 51.

3) Herrn Dr. Braun möchte ich für die freundliche Übersendung des getrockneten Materials, Herrn F. Stephani für die Bestimmung bestens danken.

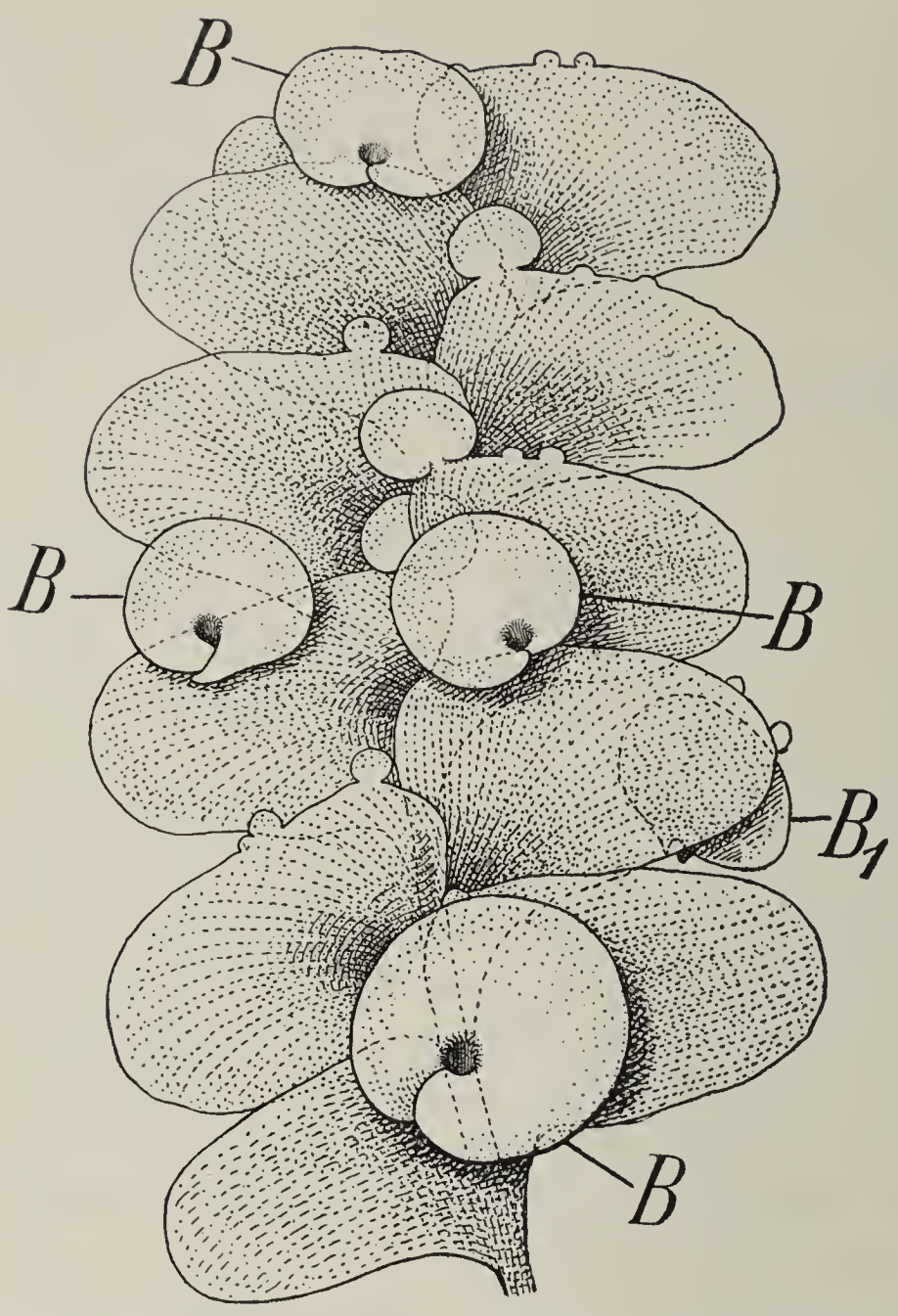


Fig. 1. Radula epiphylla. Habitusbild eines Stückes einer brutknospentragenden Pflanze, von oben gesehen. Auf den Blättern sitzen am Rande Brutknospen verschiedener Entwicklung, die größten sind mit *B* bezeichnet. B_1 eine nach unten gebogene Brutknospe. ca. 33fach vergr.

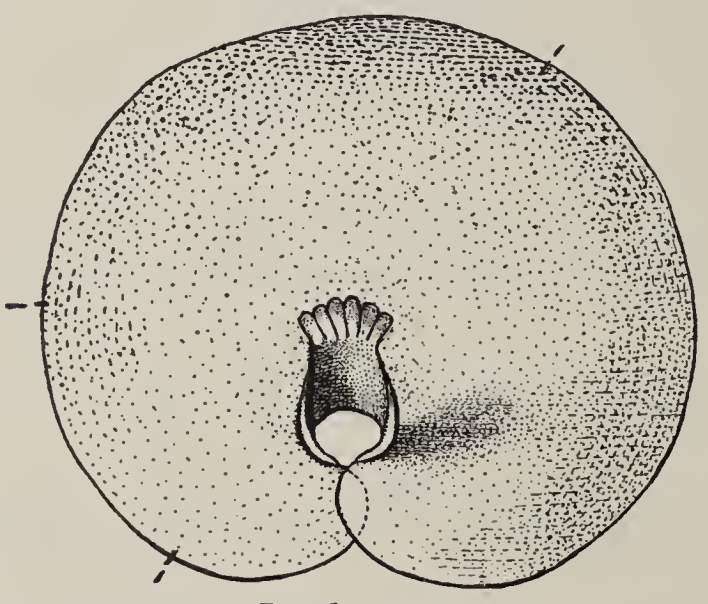


Fig. 2. Abgelöste Brutknospe, von unten gesehen. Die Lage der Initialen am Rande der Scheibe ist durch Striche angedeutet.

während bei Radula complanata u. a. die Brutknospen als wenigzellige Scheiben abfallen (sie bleiben etwa auf dem in Fig. 3, *II* abgebildeten Stadium stehen), werden sie bei Radula epiphylla zu großen ohrenförmigen Gebilden (Fig. 1, 2), die nach unten in einen von der Zellscheibe annähernd unter einen rechten Winkel sich ansetzenden schmäleren, auf einer Seite konkav eingebogenen Teil übergehen, dessen Basis in einige schlauchförmige, offenbar als Haftorgane dienende Zellen endigt (Fig. 2). Am Rande der Zellscheiben bemerkt man einzelne größere, plasmareiche Zellen, die Initialen für die Bildung der Keimpflanzen. Diese sind in wechselnder Zahl (3—5) vorhanden und keineswegs in annähernd gleichen Abständen verteilt.

Die Brutknospen entwickeln sich aus Randzellen (Fig. 3), die sich zunächst in eine Stielzelle und eine Körperzelle teilen. Letztere wird unter Teilungen, die nicht näher beschrieben zu werden

brauchen (Fig. 3, *II* stellt noch ein sehr jugendliches Stadium dar, die Zahl der Zellen steigt später bedeutend), zunächst zu einer ebenen Zellfläche. Da diese in ihrem oberen Teile und an ihrem äußeren Umfang bedeutend stärker wächst, als an ihrer Basis, so muß die Gestalt zustande kommen, die oben kurz beschrieben wurde.

Wenn die Brutknospe sich ablöst und durch Regen oder Wind verbreitet wird, wird ihr umgebogener unterer Teil als Anker zum Anheften dienen können, wie dies z. B. bei Ephemeropsis der Fall ist; andererseits bietet die große Fläche der Brutknospe, namentlich wenn sie feucht ist, eine gute Anheftungsmöglichkeit. Später treten auf der Unterseite der Brutknospe zahlreiche kleine Rhizoiden, namentlich nahe dem Rande, auf.

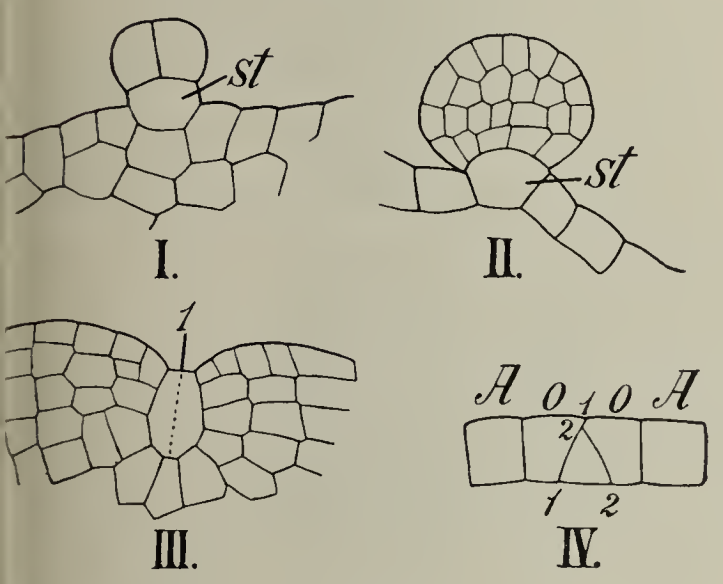


Fig. 3.

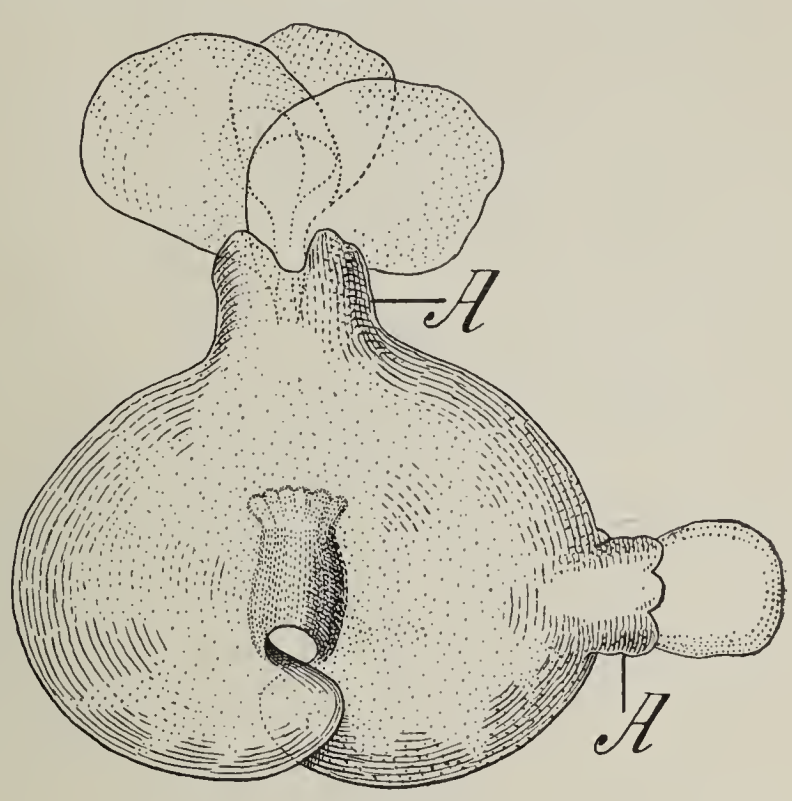


Fig. 4.

Fig. 3. *I.* Stück eines Blattrandes mit junger Brutknospe, *st* deren Stielzelle. *II.* Etwas ältere Brutknospe. *III.* Eine Initiale des Brutknospenrandes mit den umgebenden Brutknospenzellen. Die Initiale ist schon durch die erste Wand (punktiert) geteilt. *IV.* Schema für die Teilung einer Initiale, diese von vorn gesehen gedacht; *1* und *2* die zwei ersten Teilungswände, aus den mit *o* bezeichneten Zellen gehen die zwei ersten Blätter, aus den benachbarten (*A*) die mit ihnen in Verbindung stehenden Auswüchse hervor.

Fig. 4. Gekeimte Brutknospe von oben (am Einschnitt sieht man den umgebogenen Basalteil der Brutknospe noch durchschimmern). Es sind zwei Keimpflanzen entstanden, welche ungleich weit entwickelt sind. Beide sind zuerst bedeckt von dem mit *A* bezeichneten „Auswuchs".

Die sämtlichen Initialen oder nur eine davon können sich zu Keimpflanzen entwickeln, meist findet man an einer Brutknospe sämtliche Initialen in Teilung übergegangen, indes scheinen sich nicht immer alle Keimpflanzen regelmäßig weiter zu entwickeln.

Fig. 4 zeigt eine gekeimte Brutknospe mit zwei Keimpflanzen verschiedenen Alters.

Die Keimpflanzen entstehen scheinbar auf der Unterseite der Brutknospe; sie sind von einem in Fig. 4 mit *A* bezeichneten „Auswuchs“ der letzteren bedeckt, dessen Zellen in ihrer Beschaffenheit ganz denen der Brutknospe selbst gleichen.

Indes kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Auffassung, welche Leitgeb[1]) für die Entstehung der Keimpflanzen von dem aus der Spore hervorgegangenen „Vorkeim“ von R. complanata gegeben hat, auch hier zutrifft, allerdings nicht vollständig. Leitgeb betrachtet den „Auswuchs“ als zustandegekommen aus den Oberlappen der beiden ersten

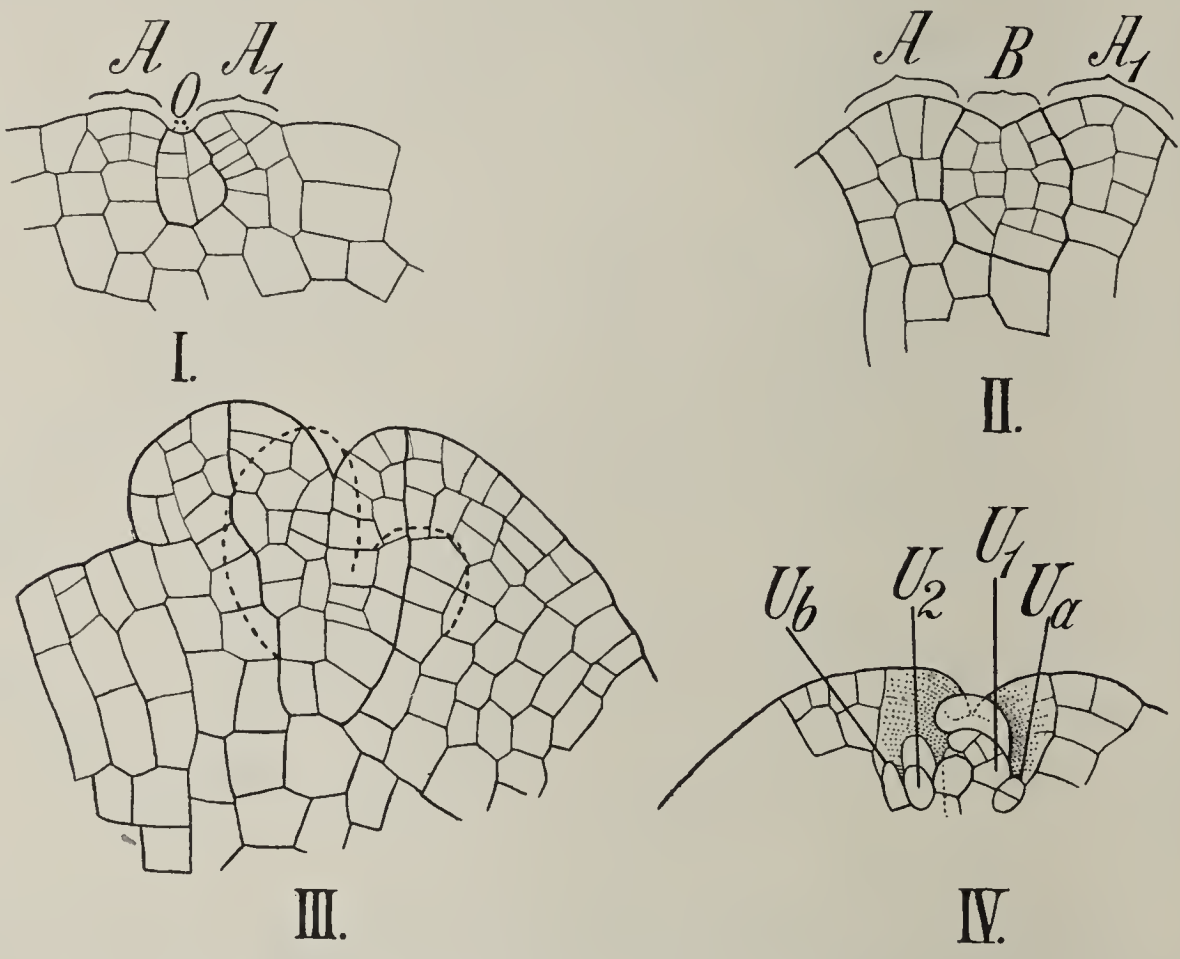


Fig. 5. *I.* Initiale mit angrenzenden Zellen. Die Initiale ist geteilt, die zwei Zellreihen geben die Oberlappen (*O*) der ersten Blätter ab; *A* Auswüchse der Nachbarzellen der Initiale. *II.* Älteres Stadium; die aus der Initiale hervorgegangenen Zellen stärker umrandet. *III.* Noch älter; unten schimmern die zwei nächst älteren Blätter der Brutknospe durch. *IV.* Etwas jüngeres Stadium, von der Unterseite der Brutknospe gesehen. *Ua*, *Ub* rudimentäre Unterlappen der beiden ersten Blätter, deren Oberlappen „kongenital“ verwachsen sind. U_1, U_2 Unterlappen der beiden nächstfolgenden Blätter.

Blätter der Keimpflanze, die aus einer randständigen Initiale hervorging. Dafür spricht einerseits die Tatsache, daß der „Auswuchs“ nicht flach, sondern nach der Oberseite der Brutknospe hin konvex gewölbt ist, andererseits kann man an seiner Spitze deutlich eine (der „Ver-

1) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose II, pag. 64.

wachsungsstelle“) entsprechende Einkerbung wahrnehmen, und endlich findet man rechts und links neben der Basis der Keimpflanzen je eine Papille (*Ua*, *Ub*, Fig. 5, *IV*), welche das Rudiment eines Unterlappens darstellt.

Aber die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß auch der Rand der Brutknospen sich an der Bildung des Auswuchses beteiligt.

In Fig. 5, *I* ist die Initiale durch eine Längswand geteilt, und ihre nach oben liegenden Tochterzellen (je eine dem Oberlappen eines Blattes entsprechend) durch zwei Querwände (links), resp. durch eine (rechts). Aber auch die der Initiale benachbarten Randzellen sind in Teilung eingetreten und haben die Auswüchse A und A_1 gebildet. Fig. 5, *II* (etwas stärker vergrößert als Fig. 5, *I*) zeigt ein älteres Stadium; die den (miteinander vereinigt bleibenden) Oberlappen zugehörigen Zellen sind jetzt noch von A und A_1 durch dichteren Inhalt und kleinere Zellen zu unterscheiden. Später ist dies nicht mehr möglich; in Fig. 5, *III* war nicht mit Sicherheit zu entscheiden, wo die Grenze zwischen den Blattoberlappen und den randständigen Auswüchsen der Brutknospen liegt; die stärker ausgezogenen Linien geben also nur vermutungsweise die Außengrenze der Oberlappen an.

Wir finden also, daß die Oberlappen später ohne scharfe Grenze in die Brutknospe übergehen, die sich an der Bildung des Auswuchses beteiligt. Es liegt eine „kongenitale“ Verwachsung der beiden Oberlappen untereinander und mit den ausgewachsenen Randzellen der Brutknospe vor; die ersteren werden in ihrer Struktur von dem angrenzenden Gewebe der Brutknospe so beeinflußt, daß sie ihm äußerlich ganz gleichen. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch für die früher (a. a. O. pag. 53) von mir beschriebenen Brutknospenkeimungen. Eine randständige Initiale für die Keimpflanze wurde auch bei ihnen (an dem thallosen Auswuchs, welcher bei der Keimung der Brutknospen zunächst entsteht) beobachtet. Ich glaubte aber damals, daß die Verschiebung auf der Unterseite nur durch Weiterwachsen der Thalluszellen, die der Initiale angrenzen, zustande kommen. Die feine Spalte der beiden „Auswüchse“ betrachte ich jetzt mit Leitgeb als die „Verwachsungsstelle“ der Oberlappen der beiden ersten Blätter, die hier von der Brutknospe aus vielleicht in ähnlicher Weise beeinflußt werden, wie dies in der Blattgestaltung einiger „Pfropfhybriden“ der Fall ist. Daß die junge Pflanze durch den „Auswuchs“, der sie in den ersten Entwicklungsstadien bedeckt, geschützt wird, bedarf kaum der Erwähnung.

In den systematischen Werken (vgl. Stephani, Species Hepaticarum, IV, pag. 221) sind die Brutknospen von R. epiphylla trotz

ihrer Größe (ich maß als größten Durchmesser 0,72 mm, als kleinsten 0,60 mm — sie sind also auch mit bloßem Auge gut erkennbar —) nicht erwähnt — eine Größe, die den Brutknospen anderer Radula-Arten gegenüber als eine riesige bezeichnet werden kann. Sie kommt, wie oben gezeigt, dadurch zustande, daß die Brutknospen sozusagen schon an der Pflanze auskeimen. Es ist nicht zu bezweifeln, daß vornehmlich diesen Brutknospen Radula epiphylla ihre weite Verbreitung in Afrika verdankt, wenngleich die Sporen- und Brutknospenkeimung höchstwahrscheinlich auch hier übereinstimmen wird und deshalb vielleicht einige der zahlreichen auf den Baumblättern sitzenden Brutknospen aus Sporenkeimung entstanden sein mögen.

Im Anschluß an die Beschreibung der Brutknospen mögen kurz noch einige andere Gestaltungsverhältnisse von Radula epiphylla erwähnt werden.

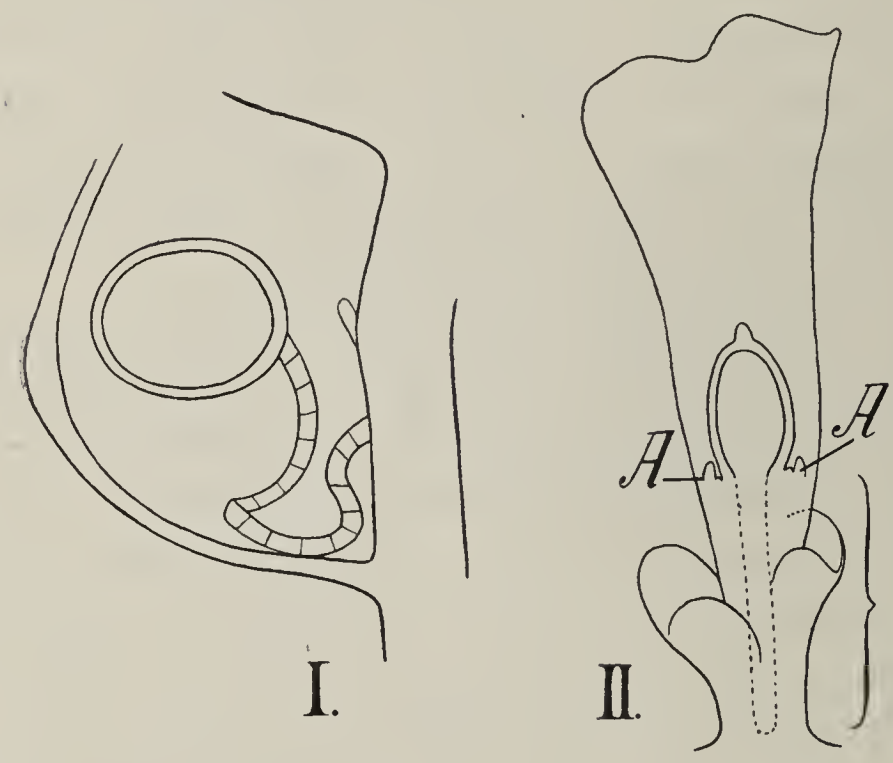


Fig. 6. *I.* Optischer Längsschnitt durch ein Stück eines Antheridienstandes. Getroffen ist ein Blatt, oberhalb dessen ein mit sehr langem Stiel versehenes Antheridium entspringt, weiter oben eine Papille. *II.* Ein Perianth mit befruchtetem Archegon. *A* Unbefruchtet gebliebene Archegonien. Der Stiel des Sporogons (punktiert) hat sich weit in das unterhalb des Archegons befindliche Sproßstück eingebohrt.

1. Verteilung der Sexualorgane. Radula epiphylla ist diözisch, andere Radula-Arten, wie Radula complanata, sind bekanntlich monözisch. Letzteres Verhalten erscheint mir, wie ich früher ausführte [1]), als das Ursprünglichere. Unterhalb des Perianths von Radula epiphylla finden sich zwei in ihrer Gestalt von den sonstigen vegetativen Blättern abweichende „Perichaetialblätter“ (Fig. 6, *II*). Namentlich ist für sie charakteristisch, daß die beträchtliche Größenverschiedenheit zwischen Ober- und Unterlappen hier fast ganz verschwunden ist. Diese Blätter

1) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biolog. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, pag. 655.

gleichen im wesentlichen denen der Antheridienstände [1]). Sie stellen also der hier vertretenen Auffassung nach die Blätter dar, in deren Achseln ursprünglich die Antheridien standen. Während aber diese Blätter unterhalb des Perigons nur in Zweizahl auftreten, sind sie an den Antheridienständen in großer Zahl vorhanden. Sie bergen dort je ein Antheridium, dessen Stiel unnötig lang ist. Außerdem treten oberhalb des Antheridiums oft 1—2 Papillen an der Sproßoberfläche auf — ob sie Schleimpapillen oder verkümmerte Antheridien darstellen, mag dahingestellt bleiben.

2. Perianth und Calyptra. Das Perianth ist ursprünglich glockenförmig, mit gewelltem Rand. Seine langgestreckte Gestalt gewinnt es also offenbar durch interkalares Wachstum. — Der Begriff „Calyptra" bei den Lebermoosen ist am einfachsten nur funktionell zu fassen — als Hülle des heranwachsenden Embryos. Diese kann sehr verschieden zustande kommen, teils nur aus dem Archegonienbauch, teils aus diesem und dem Gewebe unterhalb des Archegoniums, teils fast nur aus letzterem [2]).

Radula gehört zum zweiten Typus. Bei Radula epiphylla befindet sich schon vor der Befruchtung unterhalb des Perigons ein auffallend hervortretendes Stengelstück. Dieses streckt sich nach der Befruchtung. Der Stiel des Embryo bohrt sich in dieses Sproßstück ein, während der Kapselteil von dem Archegoniumbauchteil umhüllt bleibt.

3. Blattbildung. Von dieser sei nur erwähnt das Vorkommen einer — bald hinfälligen — Schleimpapille auf der Spitze des Blattunterlappens, und die Tatsache, daß die Zellteilungen am spätesten erlöschen auf einer mittleren Partie der Unterseite der „Auricula". Hier entspringen dann auch die Rhizoiden, und diese Verteilung des Wachstums macht es wohl auch verständlich, daß bei anderen Radula-Arten eine starke Hervorwölbung der Auricula eintreten kann, wie ich sie früher, z. B. für Radula tjibodensis, beschrieben habe.

In den Blättern von Radula epiphylla trifft man öfters Zellen mit farblosem, anscheinend schleimigem Inhalt an. Ob es sich dabei — wie mir wahrscheinlich ist — um (durch Parasiten?) pathologisch veränderte Zellen handelt, ist an getrocknetem Material nicht wohl zu entscheiden.

---

1) Sie können auch Brutknospen tragen, was ich an den Hüllblättern des Antheridienstandes nie fand.

2) Vgl. z. B. das Verhalten von Gottschea Blumei, abgebildet in Goebel, Archegoniatenstudien X. (Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 108).

Zusammenfassung: Radula epiphylla besitzt eigentümlich organisierte, dem epiphyllen Standort sehr gut entsprechende blattbürtige Brutknospen. Sie weichen von denen anderer Radula-Arten (soweit deren Brutknospenbildung derzeit bekannt ist) dadurch ab, daß sie noch vor dem Abfallen stark auswachsen und mehrere Initialen anlegen, aus denen neue Pflanzen hervorgehen können. Dabei findet eine eigenartige Verschmelzung von Blattlappen und Brutknospenauswüchsen statt.

Am Schluß der Notiz finden sich einige Bemerkungen über Antheridien, Calyptrabildung und Blattwachstum.

Berichtigung.

Von **K. Goebel.**

In seinem — manche interessanten Beobachtungen enthaltenden — Buche: „Die Vegetation des Untersee's“ [1]) kommt Dr. E. Baumann, pag. 436, auch auf die Morphologie von Utricularia zu sprechen. Er sagt darüber: „In bezug auf die morphologische Auffassung der eigentümlichen Pflanzengebilde von Utricularia sind die Ansichten geteilt. Goebel (a. a. O.) ging von der Voraussetzung aus, daß Blätter und Sprosse stets scharf getrennte Organe seien und erblickte auf Grund eines reichen Untersuchungsmaterials in dem Vegetationskörper der Utricularien ein einheitliches, reich differenziertes Blatt, dessen einzelne Teile nach ihrer verschiedenartigen Funktion auch eine verschiedenartige Ausbildung erfahren.“

Glück sei dagegen zu der Ansicht gelangt, daß Blätter und Sprosse keine scharfe Differenzierung aufzuweisen brauchen, und daß bei Utricularia eine wirkliche Grenze zwischen Blatt und Achse nicht bestehe.

Ich glaube, es ist kein unbilliges Verlangen, daß ein Autor, der die Auffassung eines andern anführt, dies auch richtig, und auf Grund eigener Vergleichung, nicht etwa nach einem mißverstandenen Referate

---

1) Stuttgart 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 104

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

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen 157-164