Entwicklungsgeschichte des vegetativen Thallus, insbesondere der Luftkammern der Riccien.

Von **Wilhelm Pietsch.**

(Mit 21 Abbildungen im Text.)

I. Geschichtliches.

A. Leitgeb: 1. Riccieen.

Bis vor kurzem galten die von Leitgeb in seinen grundlegenden „Untersuchungen über die Lebermoose" geäußerten Ansichten über die Entwicklung der Luftkammern bei den Riccieen und Marchantieen als unumstößlich richtig. Erst die Arbeit von Barnes and Land (1907) weist auf Irrtümer Leitgebs hin, ohne sich jedoch näher mit den Riccieen zu befassen, durch deren Studium doch gerade Leitgeb zu seiner Auffassung über die Entstehung der Luftkammern gekommen war.

Leitgeb glaubte gefunden zu haben, daß die Luftkammern bei den genannten Lebermoosen nicht durch Spaltung vorher geschlossenen Gewebes, wie bei den Interzellularräumen höherer Pflanzen, entstehen. Nach seiner Meinung findet die erste Anlage der Kammern dadurch statt, daß einzelne Punkte der Oberfläche des Thallus durch die angrenzenden Zellen überwachsen werden. Wie beweist nun Leitgeb diese Behauptung? — Er geht dabei hauptsächlich von Oberflächenansichten aus. Er sagt darüber (Leitgeb 1879, pag. 10 u. 11):

„Die unmittelbar hinter dem Scheitel liegenden Oberflächenzellen zeigen ebenso an der Dorsal- als an der Ventralseite in Oberflächenansicht quadratischen Querschnitt und erscheinen an ersterer nach zwei aufeinander senkrechten Richtungen in Reihen geordnet. Man erhält daher in Oberflächenansicht ein aus quadratischen Maschen gebildetes Netz.

Bald bemerkt man an den Ecken kleine Grübchen, welche dadurch entstehen, daß das Wachstum der Seitenwände der Außenzellen, in soweit als es sich in der auf der Dorsalfläche senkrechten Richtung vollzieht, in den Kanten geringer ist, als an den übrigen Stellen. Es entspricht daher der tiefste Punkt eines Grübchens dem (ursprünglich an der Oberfläche gelegenen) äußersten Punkt der verkürzt bleibenden Seitenkante, und die das Grübchen umgrenzenden Wandstücke sind Teile der ursprünglichen Außenwände, resp. aus diesen hervorgegangen. Indem nun dieser Wachstumsvorgang noch weiter eingehalten wird, wird das Grübchen selbstverständlich vertieft. Nun erfolgt in jeder

Zelle eine der Oberfläche parallele Teilung, welche ungefähr den die Grube umgrenzenden Teil derselben von dem inneren Teile abschneidet. Aus den so entstandenen Außenzellen geht nun das ganze, mit Luftkammern durchzogene Gewebe hervor. Vorerst wird durch das in gleicher Richtung fortschreitende Wachstum das Grübchen weiter vertieft und so zum Kanale, und nun erfolgt in jeder Außenzelle eine der früheren parallele Teilung. Der Kanal durchsetzt nun zwei Zellagen, deren äußere zur bleibenden Oberhaut wird, während aus der inneren Zellschicht die ganze unter der Oberhaut liegende Lufthöhlenschicht hervorgeht."

Diese Ausführungen belegt Leitgeb durch drei Figuren, welche Oberflächenansichten von dem oben erwähnten, aus quadratischen Maschen gebildeten Netz geben. Bei meinen Untersuchungen habe ich nun keinerlei Fehler in diesen Figuren gefunden, im Gegenteil, ich habe häufig ganz ähnliche Bilder der Oberfläche erhalten (vgl. Fig. 7). Beweisen aber solche Bilder den Entwicklungsgang, den Leitgeb daraus folgerte? — Es wird sich später zeigen, daß sie sich durchaus mit den Anschauungen von der Entwicklung in Einklang bringen lassen, die meine Untersuchungen ergeben haben und die von denen Leitgeb's abweichen.

Aus den Oberflächenansichten hätte Leitgeb höchstens die ersten Anfangsstadien der Entwicklung erkennen können. Für die Erkenntnis der zur Dorsalfläche parallelen Teilungen brauchte er Längs- oder Querschnitte. Prüft man nun die Figuren von Längsschnitten Leitgeb's nach, so findet man kein einziges Bild, in dem sich die Entstehung der Interzellularen nicht auch durch Spaltung erklären ließe. Außerdem leiden die Figuren noch an folgendem Mangel: Bei einigen kann man wohl auf einander folgende Stadien von Luftkammern sehen, aber keine Scheitelzelle, viel weniger eine Segmentierung erkennen, sie sind also entwicklungsgeschichtlich zu sicheren Schlüssen kaum verwendbar. Bei anderen Schnitten ist der Anfang der Segmentierung richtig erkannt, aber an der Stelle, wo die ersten Luftkammern erscheinen müßten, hört die Figur auf und es ist nur mit punktierten Linien der Umriß der Schnittfigur angegeben. Vgl. Leitgeb (1879) Tafel I, Fig. 14. Meine Untersuchungen zeigen, daß Leitgeb die erste Anlage von Luftkammern übersehen haben muß, was bei der Schwierigkeit des Objekts und der Unvollkommenheit der damaligen technischen Hilfsmittel durchaus nicht verwunderlich ist. Vgl. Leitgeb (1879) Tafel II, Fig. 1 und 2.

Wie kam nun Leitgeb bei dem geringen Beweismaterial zu seiner Anschauung? — Zwei Gründe scheinen hierfür hauptsächlich maßgebend gewesen zu sein. Zunächst sprach ihm hierfür die Entwicklung

der Geschlechtsorgane, welche oberflächlich angelegt und erst später in das Gewebe eingesenkt werden. Hier findet nämlich tatsächlich eine Überwachsung einer Zelle, welche in der Richtung senkrecht zur Thallusoberfläche im Wachstum zurückbleibt, durch das übrige Gewebe statt. Hierüber heißt es bei Leitgeb (1879) pag. 12:

„Die Geschlechtsorgane werden unmittelbar hinter dem Scheitel angelegt und werden zu gleicher Zeit mit den Grübchen sichtbar. Die sich zum Geschlechtsorgane umbildende Außenzelle folgt nun einem anderen Wachstum als die umliegenden Zellen, die in der oben geschilderten Weise das peripherische Dickenwachstum vermitteln. Es erleidet dadurch die ganze Zelle dasselbe Schicksal, wie der tiefste Punkt des Grübchens, sie wird in das Gewebe versenkt, und die Höhle, in welcher das Antheridium oder Archegon liegt, entspricht in ihrer Bildung vollkommen den Lufthöhlen; und weil mit ihnen zugleich angelegt, muß sie auch in gleiche Tiefe mit ihnen ins Gewebe hineinreichen, mit anderen Worten, der Insertionspunkt des Geschlechtsorganes liegt in gleicher Tiefe mit den inneren Endigungen der Lufträume."

Würden diese Behauptungen den Tatsachen entsprechen, so wäre damit die Ansicht Leitgeb's teilweise gerechtfertigt. Läßt sich dagegen zeigen, daß die Archegonien und Antheridien nicht so tief hinabreichen, wie die Luftkammern, so berechtigt das zu einem Zweifel an der Darstellung Leitgeb's vom Entwicklungsgang der Luftkammern. Es ist somit zu untersuchen, ob man berechtigt ist, die Entwicklung der Luftkammern und die Versenkung der Geschlechtsorgane als homologe Vorgänge zu betrachten.

Der andere Vorgang, welcher wohl die Ansicht Leitgeb's beeinflußt hat, ist die Entwicklung der Ventralschuppen. Die Gleichartigkeit der Segmente, die von der Scheitelkante nach der dorsalen und ventralen Seite abgeschnitten werden, wodurch eine gewisse Symmetrie der Ober- und Unterseite des Thallus in der medianen Schnittebene wenigstens in der ersten Anlage zustande kommt, mag ihn veranlaßt haben, eine solche Gleichartigkeit auch für die weiteren Entwicklungsstadien anzunehmen. Er faßt die Entwicklung der Ventralschuppen als beinahe homolog mit der des Luftkammergewebes auf der Dorsalseite auf. Er äußert sich darüber (Leitgeb 1879, pag. 13 u. 14) folgendermaßen:

„Die Schuppe bildet sich in der Weise, daß eine Querreihe unmittelbar am Scheitel gelegener ventraler Außenzellen in Form eines quergestellten Wulstes über die Fläche hervortritt, sich vorerst durch Randwachstum, das in seiner Mediane am stärksten ist, verlängert und

später durch interkalares, welches sich jedoch nur in den Richtungen einer Fläche geltend macht, flächenartig entwickelt. Dieser Vorgang vollzieht sich nun in jeder der im Scheitel gebildeten Querreihen. Es ist klar, daß, würde jeder Querwulst unmittelbar nach seinem Sichtbarwerden nicht bloß in die Fläche, sondern auch in die Dicke wachsen, und zwar entsprechend dem Längenwachstum des Laubes, so würde dieser Vorgang als ventrales Dickenwachstum des letzteren sich äußern und es würden die aus den einzelnen Querwülsten hervorgegangenen Gewebepartien als Querzonen erscheinen, die durch spaltförmige Interzellulargänge von einander getrennt sind, und es würden solche Querzonen dorsalliegenden Gewebepartien entsprechen, welche spitzen- und grundwärts durch die querverlaufenden Reihen primärer Luftkanäle begrenzt sind. Ich meine also, daß sich im Grunde genommen bei der Bildung der Ventralschuppen ein Wachstumsvorgang geltend macht, der auch an der Dorsalseite vorkommt, nur daß er hier durch das Hinzutreten weiterer Teilungsvorgänge komplizierter wird. Der einen Querreihe von Zellen, aus der eine Ventralschuppe gebildet wird, entsprechen mehrere hinter einander liegende Querreihen an der Dorsalseite und so kommt es dort zur Bildung entfernt stehender Schuppen, hier zur Bildung einer Gewebelage der Luftkammerschicht; und derselbe Vorgang des peripherischen Dickenwachstums, der dort zur Bildung der den Scheitel von unten her deckenden Schuppenanlagen führt, bewirkt hier die Überwölbung des Scheitels und seine Versenkung in die Dorsalrinne.“

Zusammenfassend sei noch einmal gesagt, daß Leitgeb eigentlich durch Zeichnungen belegte Beweise für seine Auffassung nicht erbracht hat. Alle Luftkammern in seinen Figuren lassen sich auch als schizogen entstanden deuten. Auch dafür, daß die Geschlechtsorgane mit den Luftkammern in gleiche Tiefe reichen, hat er keine Zeichnung als Beweis geliefert. Als Erklärung dafür, wie er zu seiner Ansicht gekommen sein mag, kann wohl Leitgeb's Wunsch gelten, darzutun, daß die Versenkung der Archegone und Antheridien, das Wachstum der Ventralschuppen und die Entwicklung des Luftkammergewebes homologe Vorgänge sind.

2. Marchantieen.

Daß Leitgeb tatsächlich zu solchen etwas gewaltsamen Homologisierungen neigte, geht aus der Beschreibung seiner Untersuchungen über die Marchantieen (Leitgeb 1881) hervor. Zunächst stellt er fest, daß im Bau der Luftkammern zwischen Riccia und Marchantia alle

Übergänge vorhanden sind und folgert schon hieraus „a priori", „daß wenigstens bei den ähnlich gebauten Formen die Anlage der ganzen Luftkammerschicht in ähnlicher Weise, wie bei den Riccieen und Corsinieen erfolgen werde" (Leitgeb 1881, pag. 6 ff.). Er behauptet, „hier füglich eine abermalige Beschreibung ihrer Entwicklung übergehen" zu können und verweist „auf einige zum Belege dienende Abbildungen". Von diesen kann ich nun nur das wiederholen, was ich schon bei den Figuren gesagt habe, die zum Beleg für die Entwicklung der Luftkammern bei den eigentlichen Riccieen dienen sollten. Es fehlt den Abbildungen die Scheitelzelle, und die Segmentierung ist nicht zu verfolgen. Daher sind sie zu sicheren Schlüssen nicht verwertbar; auch lassen sich die abgebildeten Luftkammern ebenso gut durch Spaltung wie durch Überwachsung entstanden erklären.

Dann kommt Leitgeb auf Preissia und Marchantia zu sprechen. Hier erscheint die Übertragung der von ihm vorausgesetzten Entwicklung der Luftkammern von Riccia auf die eben genannten Pflanzen nach seinen eigenen Worten gewaltsam. Bei der Besprechung von Preissia (Leitgeb 1881, pag. 9) sagt er:

„Ich will aber gleich erwähnen, daß es mir in vielen anderen Fällen absolut unmöglich war, die primären Grübchen nachzuweisen; es schien hingegen ein kleiner Interzellularraum an den inneren Zellecken der Oberflächenzellen zuerst aufzutreten. Auch bei Marchantia habe ich noch kein Scheitelpräparat gesehen, welches mir die frühere Bildung der primären Grübchen gezeigt hätte.

Hält man sich also nur an die direkte Beobachtung, so kommt man zu der Ansicht, daß bei Marchantia und meist auch bei Preissia der zur späteren Atemhöhle (Luftkammer) werdende Interzellularraum primär angelegt werde, und daß die Entstehung der Atemöffnung ein späterer Vorgang sei."

Und weiter äußert er sich in demselben Heft pag. 10:

„Diese Deutung (die von Riccia) übertrage ich nun auch auf die Marchantieen und sie bezieht sich nicht bloß auf die Bildung der mit einfachen Öffnungen versehenen Atmungsapparate, sie gilt ebenso für alle jene mit Atemkanälen versehenen, wo, wie bei denen der Fruchtköpfe, die primären Grübchen zweifellos vorhanden sind, die Ausführungsgänge der später aus ihnen entstehenden Kanäle aber für einige Zeit verschlossen werden. Sie kann auch für Preissia Geltung haben, wenigstens für jene oben erwähnten Fälle, wo eine primäre Entstehung der Grübchen direkt zu beobachten ist. Sie läßt sich aber auch auf Mar-

chantia übertragen, wo, wie oben erwähnt, ausnahmslos der Interzellularraum primär auftritt."

War nun Leitgeb zu einer solchen Übertragung berechtigt? — Solange für ihn die Entwicklungsweise feststand, die er für Riccia und die ihr nahe stehenden Formen angibt, erscheint mir dies allerdings erlaubt; denn bei der nahen Verwandtschaft und dem Vorhandensein aller Übergangsformen der Luftkammern ist es unwahrscheinlich, daß ein so grundlegender Unterschied in der ersten Anlage der Luftkammern vorhanden sein sollte. Andererseits hätte aber der Befund bei Marchantia, der doch deutlich auf schizogene Entstehung hinwies, eine nochmalige Untersuchung der Riccieen veranlassen sollen, indem der Rückschluß nahegelegt wurde, daß die Entstehung bei den Riccieen ähnlich der bei Marchantia gefundenen sei.

Wie bei Riccia scheint aber auch bei den Marchantien die Versenkung der Archegonien und Antheridien für Leitgeb der Anlaß gewesen zu sein, auch für die Entstehung der Luftkammern eine Überwachsung der Eckpunkte der Zellen durch diese als ersten Ausgangspunkt anzunehmen; denn auch bei Leitgeb 1881, pag. 10, wird wieder auf den Parallelismus in der Entstehung der Luftkammern und der Versenkung der Geschlechtsorgane hingewiesen.

B. **Barnes** und **Land.**

Bis 1907 blieben die Ansichten Leitgeb's unwidersprochen. In diesem Jahre erschien eine Arbeit von Barnes und Land (1907), die mit moderner Mikrotom- und Färbetechnik die Frage von neuem studierten. Augenscheinlich und mit Recht haben die Verfasser bei den Untersuchungen Leitgeb's da angeknüpft, wo diese selbst Zweifel an der Richtigkeit seiner Ansichten aufkommen ließen. So wird z. B. aus Leitgeb's Arbeiten folgende Stelle angeführt (Barnes and Land 1907, pag. 212):

„Bei Plagiochasma Aitonia erscheinen dieselben (die Luftkammern) an Längs- wie Querschnitten sehr häufig in Form äußerst kleiner Interzellularräume, wie sie im gewöhnlichen Parenchym vorkommen und man könnte die Annahme, sie entständen durch Spaltungen in ursprünglich festgefügtem Gewebe, kaum von der Hand weisen, wenn nicht die entsprechenden Verhältnisse bei den übrigen Arten gegen diese Deutung sprechen würden."

Ganz ähnlich äußerte sich, wie oben erwähnt, Leitgeb bei Marchantia und Preissia. So ist es verständlich, daß die Untersuchungen von Barnes und Land hauptsächlich Plagiochasma und Marchantia

nahe stehende Formen zum Gegenstand hatten; denn von vornherein konnte man annehmen, daß es leichter wäre, von Leitgeb's Meinung Abweichendes da zu finden, wo er selbst die Möglichkeit abweichender Auffassung angab, als bei den Formen, die ihn zu seiner Anschauung geführt hatten, nämlich bei den eigentlichen Riccien.

Diese werden in der amerikanischen Arbeit sehr kurz behandelt. Die Verfasser untersuchten Riccia (Ricciella) fluitans und Riccia (Ricciocarpus) natans. Von Riccia fluitans liegt aber überhaupt keine Abbildung vor; daher muß man wohl annehmen, daß die Ergebnisse noch unsicherer waren, als die bei R. natans. Für letztere bringen die Verfasser drei Figuren. Von diesen haben zwei entwicklungsgeschichtlich eigentlich gar keinen Wert, da sie nur fast fertige Luftkammern zeigen. Die dritte soll eine Scheitelzelle enthalten. Erkennen läßt sich aber eine solche nicht, und die Verfasser haben auch selbst die angebliche Scheitelzelle mit einem Fragezeichen versehen. Zwei junge Luftkammern sind im Schnitt zu sehen; in welcher Richtung sie aber geschnitten sind, kann man nicht angeben. Höchst wahrscheinlich ist der Schnitt schräg durch den Scheitel und somit auch durch die Luftkammern gegangen, da man sonst die Scheitelzelle in ihrer bekannten Gestalt sehen müßte. Daher läßt sich aus dieser Figur kein Schluß über die Entstehung der Luftkammern, ja nicht einmal über ihre Gestalt ziehen. Beim Fehlen der Scheitelzelle ist die Möglichkeit einer Beantwortung der Frage nach dem Zusammenhang zwischen Segmentierung und Interzellularenbildung ausgeschlossen. In dieser Beziehung sind entschieden die Untersuchungen Leitgeb's besser durchgeführt. In einigen Figuren sind doch wenigstens die Anfänge einer Segmentierung zu erkennen und die anderen, die die Luftkammern zeigen, enthalten die Scheitelzelle und Ventralschuppen, aus denen man sich über die Richtung des Schnittes Gewißheit verschaffen kann. So haben die Untersuchungen von Barnes und Land über Riccia nichts erbringen können, was Anlaß sein könnte, von Leitgeb's Meinung abzuweichen.

Ganz ähnlich verhält es sich mit den anderen Formen, die untersucht sind. Zwar ist bei den meisten Figuren von Marchantia, Lunularia, Conocephalus, Fimbriaria und Plagiochasma die Scheitelzelle gezeichnet und damit eine ungefähre Orientierung des Schnittes gegeben; aber es fehlt jeder Versuch, die Segmentierung zu verfolgen. Als Endergebnis finden Barnes und Land, daß die Luftkammern aus einer „Mutterzelle" entstehen. Zum leichteren Verständnis dessen, was sie meinen, sei ihre Fig. 9 mit ihrer eigenen Erklärung als Fig. 1 bei mir angeführt. Nachdem durch Wand 1—1 die „Mutterzelle" gebildet ist,

soll augenscheinlich eine Aufteilung zu 8 Oktantenzellen durch die Wände 2, 3 und 4 — in dieser Reihenfolge — stattgefunden haben. 3 liegt in der Papierebene. Darauf soll in der Ecke, in der alle 8 Zellen zusammenstoßen, ein Interzellularraum entstanden sein — die spätere Luftkammer. Die Wände 5 sollen, wie es scheint, jede der 4 Außenzellen weiter geteilt haben. Für die Annahme einer solchen „Mutterzelle" liegt aber kein Grund vor; denn, denkt man sich die so entstandene Luftkammer fertig, so erhält man das Bild eines Kastens, dessen Wand allseitig von mindestens einer Zellage gebildet wird. Stellt man nun solche Kästen zu dem System der Luftkammern zusammen, so würde jedesmal zwischen den Lufträumen der Kammern mindestens eine doppelte Lage von Zellen vorhanden sein, nämlich je eine Lage von jeder der beiden aneinander stoßenden Kammern. Nun überzeugt aber jeder Handschnitt durch ältere Luftkammern, daß nur eine Wandschicht zwischen zwei Luftkammern vorhanden ist. Die Annahme einer Mutterzelle für die Bildung einer Luftkammer ist also unzulässig.

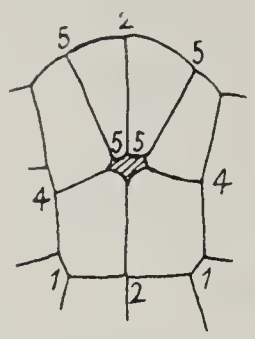

Fig. 1. Aus Barnes and Land Fig. 9. Marchantia polymorpha. Schema der gewöhnlichen Teilungsfolge der „Mutterzelle" einer Luftkammer. Die Zahlen geben die Reihenfolge an, in der die Wände entstehen. (Wand 3 ist in der Ebene der Zeichnung liegend zu denken.)

Die Arbeiten Leitgeb's und die von Barnes und Land lassen gleichermaßen die Entstehung der Luftkammern durch Überwachsung im Sinne Leitgeb's für die höher stehenden Formen zum mindesten zweifelhaft erscheinen. Während Leitgeb die aus seinen Untersuchungen über die Riccieen gewonnenen Anschauungen auf die Marchantieen übertrug, liegt es gerade ebenso nahe, umgekehrt zu schließen, daß, wenn bei den Marchantieen die Hohlräume schizogen entstehen, dies auch für die Riccieen gilt. Da diese in der Arbeit von Barnes und Land entschieden zu kurz gekommen sind, wählte ich sie für meine Untersuchungen.

Eigene Untersuchungen.

Material.

Das Material von Riccia glauca (L.) Lindenberg und Ricciella fluitans (L.) A. Braun wurde mir aus der Sammlung des Botanischen Instituts der Universität Berlin fixiert und aus dem Universitätsgarten in frischem Zustande zur Verfügung gestellt. Riccia Warnstorfii Limpr. und auch zum Teil Riccia glauca (L.) Lindenberg und Ricciella fluitans

(L.) A. Braun sammelte ich auf Exkursionen in der Umgebung Berlins. Das gesamte Untersuchungsmaterial wurde mit Juel'scher Flüssigkeit fixiert und zwar während der ersten Zeit in der Zusammensetzung von 20 ccm Eisessig, 20 g Zinkchlorid und 960 ccm 70prozentigem Alkohol; an Stelle des letzteren trat später 50prozentiger Alkohol. Da die Objekte im Paraffin genau gerichtet werden mußten, so empfahl es sich, schon vor dem Fixieren das Material so zu beschneiden, daß die Umgrenzungslinien des herausgeschnittenen Stückes zur Thallusmediane parallel oder senkrecht verliefen. Nachdem das Material durch die verschiedenen Stufen vom 50prozentigen bis zum absoluten Alkohol gegangen war, wurden die Stücke teilweise zum Zweck besserer Sichtbarmachung mit Eosin vorgefärbt, das ich den Xylol-Alkoholstufen zusetzte. Zunächst machte ich 10 μ dicke Mikrotomschnitte, ging aber später zu 5 μ dicken Schnitten über, da bei der Kleinheit der meristematischen Zellen in der Scheitelgegend sonst meist mehrere Zellagen über einander zu liegen kommen. Zum Färben benutzte ich Hämatoxylin-Eisenalaun und zur Wandfärbung Eosin-Nelkenöl. Namentlich bei der Eosinfärbung stieß ich auf Schwierigkeiten, da in der Gegend der Scheitelzelle die Wände, auf die es mir gerade ankam, bei ihrer geringen Dicke selbst nach halbstündiger Färbung kaum rot genug gefärbt erschienen.

Riccia glauca (L.) Lindenberg.

Die Entwicklungsgeschichte der luftführenden Räume kann nur im Zusammenhange mit der Entwicklungsgeschichte der gesamten Oberseite des Thallus verfolgt werden. Meine erste Aufgabe war also die, das Scheitelwachstum zunächst bei einer Riccia-Art — ich wählte dazu Riccia glauca (L.) Lindenberg — genau zu untersuchen. Leitgeb hat sich bereits bemüht, die Segmentierung zu verfolgen, ist aber über die Feststellung der Grenzen eines Segments nach oben und eines nach unten kaum hinausgekommen.

Es könnte zunächst scheinen, als müßte sich die Frage durch Anfertigung weniger Vertikal-, Horizontal- und Querschnitte erledigen lassen. Aber die Sachlage ist weniger einfach, als ich zuerst annahm. An dieser Stelle möchte ich nur eine Schwierigkeit erwähnen. Diese ergibt sich aus der Form der Scheitel. Zur Erläuterung diene Fig. 2. Die einzelnen Zeichnungen sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat ausgeführt. Es wurde dabei ein Zeiß'sches Mikroskop mit Okular 2 und Objektiv A benutzt. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Quadratnetzes auf den vierten Teil verkleinert. Fig. 2 *a* stellt einen Querschnitt durch einen Scheitel dar. Die bogigen etwa parallel auf der

Thallusunterseite verlaufenden Linien geben hier wie in den Zeichnungen *b*, *c*, *f* der Fig. 2 die Richtung der Ventralschuppen an. Mit 2 *a* vergleiche man 2 *e*. Diese bietet einen Horizontalschnitt durch zwei Scheitel, die erst unlängst aus einem hervorgegangen sind. Kombiniert man beide Bilder mit Fig. 2 *f*, so kann man sich ein ungefähres Bild des vorderen Endes eines Ricciapflänzchens machen. Man sieht ein, daß der Scheitel oben und vorn durch überwölbte Massen des Thallus und unten durch die Ventralschuppen fast vollkommen eingeschlossen ist. Nur ein ganz schmaler Spalt stellt die Verbindung mit der Außenluft her.

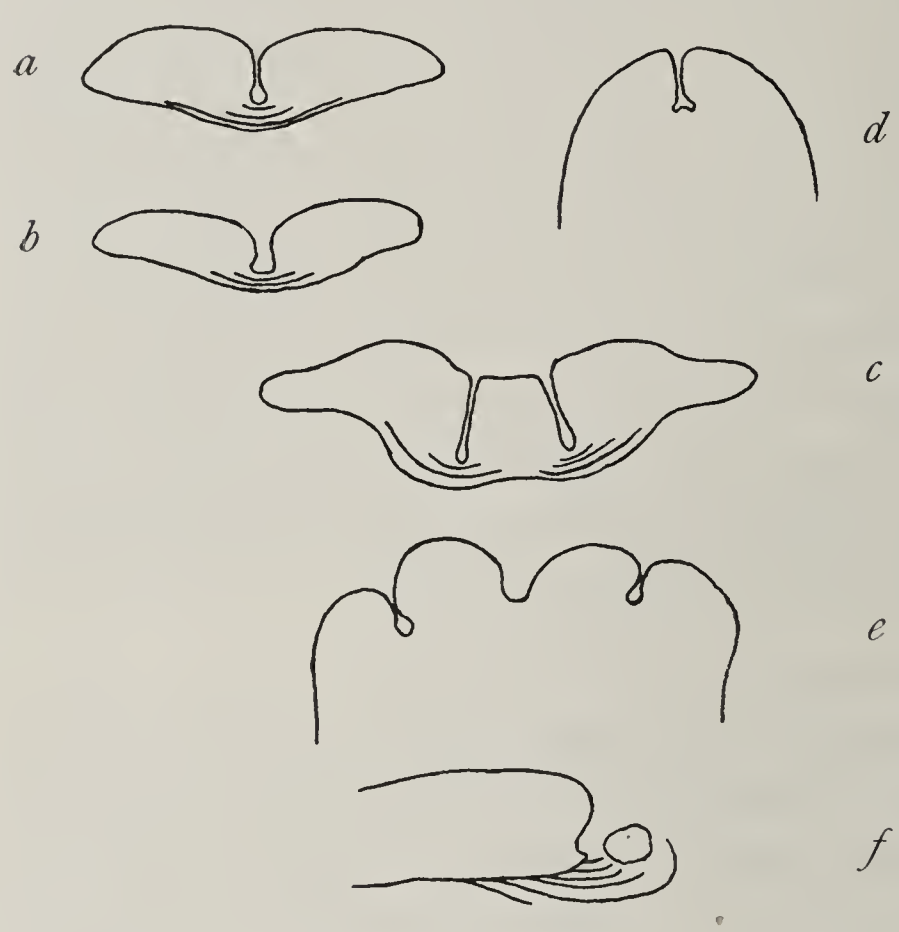

Fig. 2. Übersichtsbilder für Schnitte von Riccia glauca. 2 *a*, *b*, *c* Querschnitte. *a* bei ungeteiltem Scheitel, *b* die erste Anlage der Dichotomie, *c* zwei Scheitelpunkte. 2 *d*, *e* Horizontalschnitte. *d* erste Anlage der Dichotomie, *e* es sind schon zwei getrennte Scheitel gebildet. *f* ein medianer, vertikaler Längsschnitt. Vergr. 16.

Wenn alle Scheitel so einfach gebaut wären, müßten mediane Längsschnitte verhältnismäßig einfach zu erhalten sein. In Wirklichkeit trifft man aber nur selten einen einfachen Scheitel; die meisten sind gerade in Dichotomie begriffen. Leider ist davon äußerlich wegen der Lage des Scheitels weder bei Lupen-, noch bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung etwas zu sehen. Erst wenn man quer und horizontal schneidet, erhält man Bilder wie Fig. 2 *b* und 2 *d* und überzeugt sich, daß die Scheitel in Gabelung begriffen sind. Der Fig. 2 *b* ist es kaum anzusehen, daß der Scheitel schon geteilt ist. Auffällig ist nur die breite Rinne. In ihr befinden sich Gewebeteile des Mittellappens, die sich im Übersichtsbild Fig. 2 *b* nicht gut wiedergeben ließen. Der dazugehörige Horizontalschnitt 2 *d* zeigt die Aufspaltung deutlicher. Es ist nun klar, daß man, wenn man Thallusstücke dieser Entwicklungsstufe median zu schneiden glaubt, stets die Scheitel und ihre Segmente schief schneiden, also immer aus einer Segmentreihe in die andere gelangen und für die Klarlegung des Segmentierungsvorganges ganz unbrauchbare Bilder

bekommen wird. Selbst an Thallusstücken, wie sie in Fig. 2 *c* dargestellt sind, ist die Aufspaltung kaum oder überhaupt nicht mit der Lupe wahrnehmbar. Auch senkrechte Querschnitte durch den Thallus liefern keine brauchbaren Scheitelbilder.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß man, um gut mediane Längsschnitte zu bekommen, am besten tut, solche Thallusstücke zu verwenden, an denen die Teilung mit bloßem Auge oder der Lupe gerade erkennbar ist. Wenn man dann in der Richtung der Teilscheitel schneidet, so hat man einige Aussicht, Verhältnisse anzutreffen, die eine Beurteilung des Scheitelwachstums zulassen.

Bei Riccia glauca sind die Scheitelverhältnisse einfacher als bei Ricciella fluitans. Daher ist es mir auch bei der zuerst genannten Art am besten gelungen, die Segmentierung zu verfolgen.

Bekanntlich befinden sich am Scheitel eine Reihe von Zellen nebeneinander, die sich insofern ähnlich verhalten, als sie abwechselnd nach oben und unten dorsale und ventrale Segmente abschneiden. Wir wollen sie als Scheitelzellen und die aus ihnen gebildete bogige, horizontal liegende Reihe in der Scheitelbucht als Scheitelkante bezeichnen. Bei engerer Fassung des Begriffs „Scheitelzelle“ kann man nur eine oder zwei im innersten Winkel der Scheitelbucht gelegene Zellen mit diesem Namen bezeichnen. Der Kürze halber werde ich die Zellen der Scheitelkante als Scheitelzellen bezeichnen, die Scheitelzellen im engeren Sinne dagegen als Hauptscheitelzellen. Wie aus diesen die anderen Zellen der Scheitelkante gebildet werden, wollen wir erst bei Besprechung der Horizontalschnitte näher verfolgen. Zunächst wollen wir nur die Teilungen betrachten, die in der Ebene der medianen Längsschnitte stattfinden, nämlich die dorsale und ventrale Segmentierung.

Bisher war weiter nichts bekannt, als daß abwechselnd nach oben und unten Segmente abgeschnitten werden. Leitgeb hat festgestellt, daß aus den ventralen Segmenten die Ventralschuppen hervorgehen, indem eine quergestellte Reihe von Zellen wulstförmig hervorwächst, hat aber dabei die Frage offen gelassen, ob aus jeder Segmentreihe der Ventralseite eine oder mehrere Schuppen hervorgehen. Ebenso hat er sich nicht näher darüber geäußert, ob bei der Entwicklung der Dorsalseite — vergleiche seine Überwachsungstheorie — ein von einer Scheitelzelle gebildetes dorsales Segment unmittelbar zu einem Faden auswächst oder zunächst Längsteilungen durchmachen muß und dann die einzelnen Teile zu Fäden auswachsen.

Betrachten wir jetzt Fig. 3. Sie ist das Bild eines medianen Längsschnittes. Auf der Unterseite befinden sich sechs zum Teil abgerissene Ven-

tralschuppen. Über der jüngsten liegt die Scheitelzelle s, die hier als ein Dreieck mit einer vorgewölbten Seite erscheint. Von den rechts von ihr befindlichen, schattierten Zellen, die im mikroskopischen Bild bei tieferer Einstellung in der Aufsicht erschienen, stellt die obere Reihe die äußere

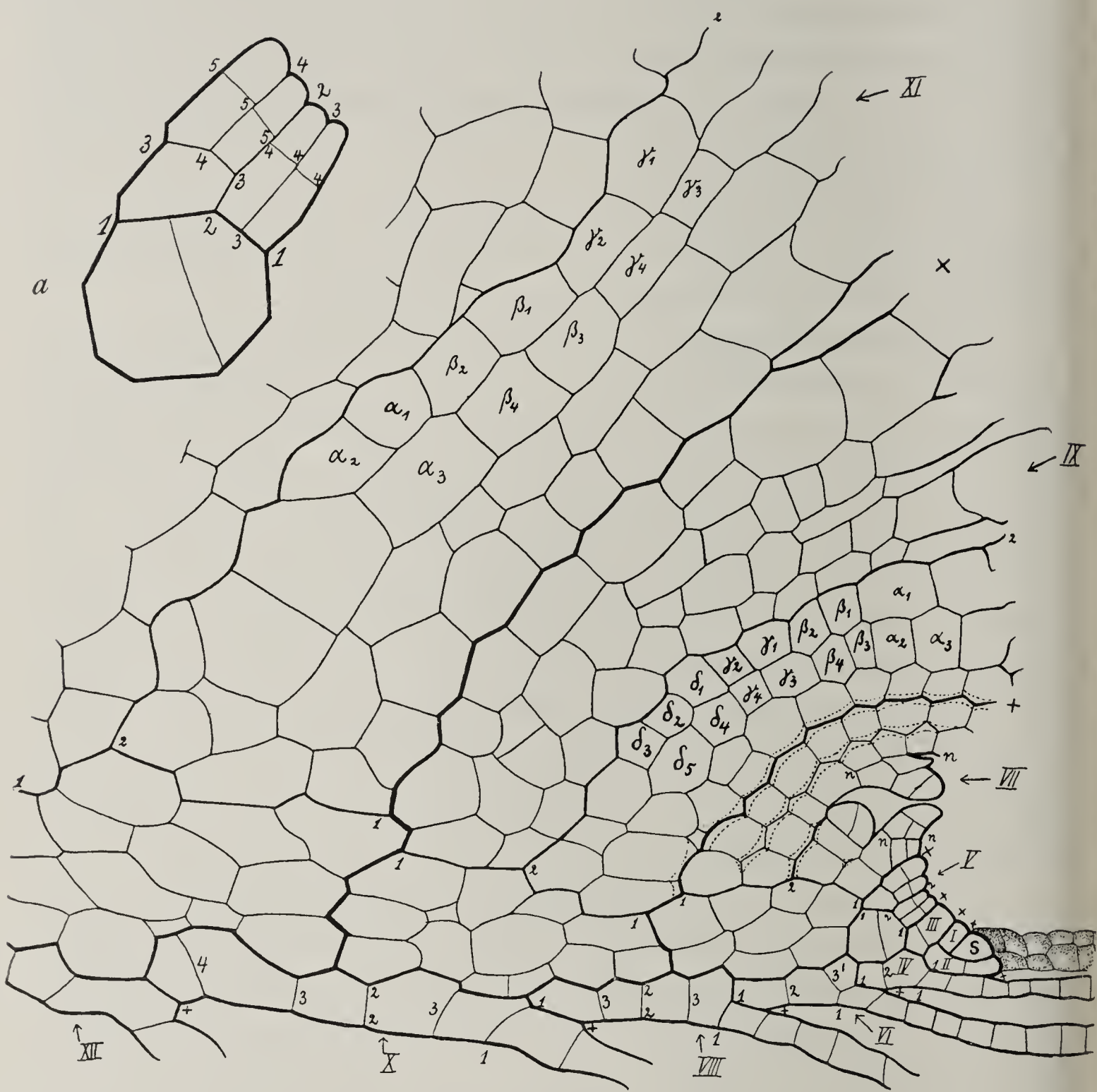

Fig. 3. Riccia glauca. Medianer vertikaler Längsschnitt; die äußeren Enden der Hauptsegmentwände sind durch × gekennzeichnet. Das vierte dorsale Segment enthält die Anlage eines Antheridiums. Vergr. 195.
3 *a*. Das dritte dorsale Segment stärker vergrößert.

Fläche einiger Scheitelkantenzellen dar, die untere nach unten abgeschnittene Segmente, d. h. Zellen der jüngsten Ventralschuppe. Verfolgen wir, von der Scheitelzelle ausgehend, die einzelnen Segmente —

die äußeren Enden der Hauptsegmentwände sind mit kleinem Stern (×) versehen — so finden wir nach oben abgeschnitten fünf vollständige und ein halbes Segment, nach unten auch fünf Segmente, während das sechste nur angedeutet ist. Ich zähle der Einfachheit halber in der Richtung von der Scheitelzelle rückwärts. Die dorsalen Segmente erhalten also die Ordnungszahlen I, III, V, VII, IX, XI und die ventralen die Ordnungszahlen II, IV, VI, VIII, X und XII. Am einfachsten, soweit festzustellen, sind die Teilungen in den ventralen Segmenten. Schon gleich nach Bildung wölbt sich das erste vor (II) und teilt sich quer. Im zweiten unteren Segment (IV) finden wir die erste Querteilungswand unter dem hinteren Ende von Segment II wieder (1—1). Wir erkennen sie als solche mit Bestimmtheit an der auffallend starken Knickung, die sie der unteren Wand des Segments II erteilt. Die hintere Zelle des Segments IV, links von der Wand 1 hat nur eine Teilung durchgemacht (durch Wand 2), während die vordere, rechts von 1 zur Ventralschuppe ausgewachsen und mehrmals quergeteilt ist. Hierbei müssen wir allerdings bedenken, daß unter den Zellen der Ventralschuppe sich auch Nachkommen von Segmenten derjenigen Scheitelzellen befinden können, die über oder unter der in den Schnitt fallenden Scheitelzelle liegen. Die Zellreihen der Ventralschuppen verlaufen nämlich nicht immer parallel der Medianebene, so daß beim Schneiden leicht mehrere Reihen getroffen werden können. Auch im nächsten Segment VI finden wir die erste Teilungswand 1 am hinteren Ende von Segment IV wieder. Sie ist ebenso durch die noch auffallendere Knickung kenntlich, die sie in der hinteren Wand von Segment IV hervorruft. Die Zelle links von Wand 1 ist auch hier zuerst in zwei geteilt; dann hat sich eine Wand 3′ eingestellt, die in anderen Fällen nicht beobachtet wird. Regelmäßiger ist die Teilungsfolge in Segment VIII. Wieder finden wir am Ende des voraufgehenden Segments die erste Teilungswand 1. Augenscheinlich ist die Zelle links von ihr zunächst halbiert (2) und darauf jede Hälfte noch einmal quergeteilt (3). Die Reihenfolge der Querwände rechts von 1 läßt sich nicht mehr mit Sicherheit verfolgen; doch kann man, da im Präparat der Anschein erweckt wird, daß immer eine ältere mit einer jüngeren Wand abwechselt, annehmen, daß die Teilungsvorgänge ähnlich sind, wie links von Wand 1. Aus der Bildung der vorhergegangenen Segmente kann man außerdem schließen, daß eine viel größere Anzahl von Teilungen stattgehabt hat, als in dem linken Teil. Im folgenden — X. — Segment sind alle Teilungen wie im vorhergehenden vollzogen. Dazu hat sich hier die Zelle am weitesten links — zwischen 3 und der Hauptsegmentwand — noch einmal geteilt (4). Segment XII

hat für uns nur insofern Bedeutung, als hierdurch das Ende von Segment X sicher festgelegt ist. Durch diese Betrachtungen ist sichergestellt, daß jedes Segment zu einer und auch nur zu einer Ventralschuppe auswächst. Und zwar wird der Hauptteil des Segments zur Bildung der Ventralschuppe verbraucht, während nur ein kleiner einschichtiger Teil Thallusgewebe liefert.

Jetzt gehen wir zu den dorsalen Segmenten über. Das erste ist noch nicht geteilt, wenigstens in der Bildebene nicht. Parallel der Papierebene könnte eine Teilung sehr wohl stattgefunden haben. Doch dies ist später an der Hand von Horizontalschnitten zu untersuchen. Segment III ist durch eine Perikline quergeteilt. Das nächste — V. — Segment erscheint mir von besonderer Wichtigkeit, ich habe deshalb Fig. 3 *a* beigefügt, die weiter nichts ist, als eine vergrößerte Darstellung dieses Segments. Eine der ersten Periklinen des vorhergehenden Segments entsprechende Wand finden wir in der mit 1—1 bezeichneten wieder. Die Zelle unterhalb 1—1 hat nur eine — nicht mit einer Zahl versehene — Wand eingeschoben. Anders der über 1—1 gelegene Teil; hier ist die erste Wand die mit 2 bezeichnete — in Bezug auf das Segment längs verlaufende — Antikline. Nach dieser Teilung werden die beiden Hälften in verschiedener Weise zerlegt. Der dem Scheitel zu gelegene Teil schiebt sofort eine Längswand 3 ein und darauf in jeder nun vorhandenen langen Zelle eine Querwand 4. Bevor der vom Scheitel abgelegene Segmentteil Wände einschiebt, die den eben geschilderten entsprechen, bildet er eine Querwand 3, darauf, wie der vordere Teil, die Längswand 4 und dann die Querwände 5. Besonderes Gewicht lege ich hierbei auf das Vorhandensein der Periklinen 3 in dem vom Scheitel abgelegenen Teil. Die Bildung der Zelle unterhalb dieser Periklinen steht nämlich in enger Beziehung zum größeren Längenwachstum der vom Scheitel entfernter liegenden Segmenthälfte, wodurch die eigentümliche Form des Scheitels auf dem Medianschnitt mitbedingt wird. Man überzeuge sich, daß in diesem — V. — und im nächsten — VII. — Segment die dem Scheitel zugekehrten Teile kürzer sind als die abgewendeten und daß hierdurch die Einsenkung des Scheitels im medianen Längsschnitt geschieht, die Leitgeb aus dem Längenwachstum der von ihm angenommenen getrennten Zellreihen erklären wollte. Es sei hierbei darauf hingewiesen, daß wir noch festgefügte Zellen ohne die geringsten Interzellularräume haben, daß jedoch durch die Anordnung der Zellreihen schon die Richtung der Luftkammern festgelegt ist. Da Schnitte durch erwachsene Segmente zeigen, daß im allgemeinen acht Zellreihen eine Segmentbreite einnehmen, so ergibt sich, daß die im

Segment V vorhandenen vier Reihen sich in der Regel noch je einmal weiter längsteilen. Dem Verlaufe der Längswände aber entspricht in älteren Gewebeteilen der der Luftkammern. Im nächsten Segment — VII — finden wir die Regelmäßigkeit der Teilungsfolge durch die Anlage eines Antheridiums gestört. Die Wand, die der im vorhergehenden dorsalen Segment mit 1 bezeichneten entspricht, sehen wir hier in der ebenso kenntlich gemachten Wand 1 wieder. Besonders deutlich ist die Ansatzstelle von 1 an der linken Wand von Segment VII durch die fast rechtwinklige Einknickung, die diese erfahren hat. Die Wand 2 verläuft links vom Antheridium. Wie in Segment V kommt es auch hier zunächst zur Bildung von vier Zellreihen. In allen diesen Reihen haben zuerst Querteilungen eingesetzt; dann wurde die oberste Zelle der zweiten Reihe von vorn zur Anlage des Antheridiums. Diese Reihe bleibt jetzt dem übrigen geschlossenen Gewebe gegenüber im Längenwachstum zurück und es findet hierdurch eine Versenkung des Antheridiums in den Thallus statt. Die dem Antheridium benachbarten Zellreihen zeigen jetzt eine besondere Wachstumsweise. Während die vierte Reihe von vorn nur Querteilungen erfährt, schieben die erste und dritte nach wenigen Querwänden je eine Antikline *n* ein; darauf wölben sich die dem Antheridium benachbarten Zellen — in der ersten Zellreihe von vorn die über Wand *n*, in der dritten Zellreihe die unter Wand *n* gelegene Zelle — über dieses vor, teilen sich zunächst quer und dann in dem Teil, der dem Inneren des Thallusgewebes zugekehrt ist, längs. Wie gewöhnlich, so zeigen auch hier die vom Scheitel abgekehrten Teile jedes Segments im Wachstum einen Vorsprung. In dem linken, dem Antheridium benachbarten Teil ist nach der zuletzt erwähnten Längsteilung die äußerste Zelle schon quergeteilt. Durch diese besonderen Teilungsvorgänge wird das Antheridium überwölbt und geschützt. An dieser Stelle möchte ich auf die Behauptung Leitgeb's hinweisen, daß der Ansatz der Antheridien und Archegonien so tief liege, wie die Luftkammern reichen. In Segment VII habe ich die Interzellularräume mit punktierten Linien eingetragen und man sieht, daß die luftführenden Kanäle tiefer als bis zum Ansatz des Antheridiums, nämlich bis zu Wand 1 hinabreichen. Aus späteren Figuren, namentlich aus Querschnitten — vgl. Fig. 6 — werden wir erkennen, daß Luftkammern sogar, wenigstens zum Teil, bis unmittelbar an die einzellige Schicht heranreichen, die aus den ventralen Segmenten gebildet wird. In den älteren Segmenten von Fig. 3, nämlich IX und XI, habe ich die Eintragung der Interzellulargänge fortgelassen, da es mir bei dieser Zeichnung hauptsächlich auf die klare Herausarbeitung der Segmentierung ankam.

Die Aufklärung der Teilungsweise des nächsten IX. Segments bietet größere Schwierigkeiten. Aus den Teilungen im VII. Segment ergab sich die Wahrscheinlichkeit, daß die vier antiklinen Reihen im oberen Segmentteil noch einmal aufspalten würden. Die ungefähre Breite des Segments IX kann man aus der Länge der ventralen Segmente folgern. Nimmt man dazu den glatten Verlauf der mit Stern (*) bezeichneten linken Segmentwand — sie ist nur durch den Ansatz der Wände 1 merklich gebrochen — und die Knickung, die sie in der oberen Wand des X. Segments bewirkt, so ist damit die Begrenzung des IX. Segments unzweifelhaft gegeben. Ansatz und Verlauf von Wand 1 und 2 ergeben sich wie im vorigen Segment. Betrachten wir nun zunächst den oberen Teil der vorderen Hälfte dieses Segments. Er besteht aus drei parallelen Zellreihen. Von diesen haben augenscheinlich die beiden linken gemeinsamen Ursprung. Die drei Zellen $\alpha_1 - \alpha_3$ sind aus einer Zelle hervorgegangen; diese ist zunächst längs und dann die Zelle der vorderen Reihe — $\alpha_2 + \alpha_3$ — quergeteilt. Noch deutlicher wird der gemeinsame Ursprung bei den nächsten vier Zellen $\beta_1 - \beta_4$ und ebenso bei den nächsten vier Zellen $\gamma_1 - \gamma_4$. In beiden Fällen ist zunächst eine Längswand eingeschoben und darauf jede Hälfte quergeteilt. Geht man noch weiter nach innen, so kommt man auf fünf zusammengehörige Zellen, die augenscheinlich auch durch Längs- und dann durch Querteilung entstanden sind. Hierbei kommt es mir besonders auf den Nachweis an, daß diese beiden Reihen aus einer der vier vorher angenommenen hervorgegangen sind und daß das Längenwachstum der Zellreihen so stattfindet, daß alle Zellen der Reihe durch Querteilungen daran beteiligt sind. Dies steht im scharfen Gegensatz zu der Behauptung Leitgebs. Dieser gibt an, daß zunächst nur die äußerste Zelle sich teile, eine Zelle nach innen abschneide, sich dann vorwölbe und wieder eine Zelle nach innen abschneide. Durch dieses Wachstum sollen sich ja nach Leitgeb alle Zellreihen bilden und die Luftkammern sich vertiefen.

Nach meiner oben gemachten Annahme müßten in der vorderen Hälfte von Segment IV vier antikline Reihen vorhanden sein. In Wirklichkeit sind es nur drei. Dies erklärt sich so, daß die erste Reihe — ich habe schon früher auf den Vorsprung der vom Scheitel abgekehrten Segmenthälfte hingewiesen — die Längsteilungen, durch die die zweite und dritte Reihe entstanden sind, noch nicht durchgemacht hat. Daß sie sie durchmachen wird, dafür spricht, daß tatsächlich schon die Zelle der ersten Reihe, die an die Zellen δ_4 und δ_5 der zweiten Reihe grenzt, eine Längswand eingeschoben hat.

In der hinteren Hälfte von Segment IX sind außen fünf Reihen, weiter innen aber nur drei geschnitten. Dies erklärt sich daraus, daß hier die Luftkammern schon vollkommen ausgebildet sind und zwischen ihnen auch antikline Zellreihen sichtbar werden, die hinter den in unserem Bild gezeichneten liegen.

Das nächste — XI. — Segment hätte ich noch vollständig einzeichnen können; die Zeichnung wäre aber dadurch nur unnötig umfangreich geworden. Ich habe mich daher damit begnügt, Wand 1—1 und 2—2 klar hervorzuheben. Zwischen der vorderen Segmentwand und der Wand 2 liegen auf der Thallusoberseite vier antikline Reihen. Offenbar sind die beiden hinteren Reihen durch Aufteilung einer Reihe entstanden. Die beiden großen Zellen am inneren Ende der genannten Reihen — unterhalb α_2 und α_3 — sprechen dafür. So haben z. B. augenscheinlcih die Zellen α_1, α_2 und α_3 gemeinsamen Ursprung. Es hat zunächst Längs- und dann in der linken Hälfte Querteilung — zu α_1 und α_2 — stattgefunden. Ebenso sind die vier Zellen β_1 — β_4 durch Längs- und spätere Querteilung aus einer Mutterzelle entstanden. Dasselbe Bild wiederholt sich nach außen noch einmal für die Zellen γ_1 — γ_4. So sehen wir in diesen Reihen denselben Teilungsmodus, den wir in der zweiten und dritten Zellreihe der vorderen Hälfte des vorangegangenen dorsalen Segments gefunden haben.

Zum Vergleich sei noch Fig. 4 beigefügt. Der Schnitt ist zwar nicht so gut median, wie der in Fig. 3 gezeichnete, aber er zeigt doch recht gut die Teilungsvorgänge im oberen Teil der dorsalen Segmente. Außerdem liegen die Stadien immer gerade zwischen denen der vorigen Zeichnung. Das zweite dorsale Segment zeigt nach der ersten Periklinen auch schon die im Segment V der Fig. 3 mit 2 bezeichnete Antikline. Der Wand 1—1 des V. Segments von Fig. 3 entspricht im dritten dorsalen Segment von Fig. 4 die ebenfalls mit 1 bezeichnete. Über dieser Wand befindet sich ein auffallend kleinzelliges Gewebe, das in seinen Teilungsvorgängen genau mit denen im Segment V von Fig. 3 übereinstimmt. Ich kann daher wohl ohne weitere Erörterung über diese ganz klaren Vorgänge hinweggehen. Ein ganz kleiner Unterschied im Entwicklungsstadium besteht nur insofern, als von den Wänden, die den Wänden 5—5 in Fig. 3 *a* entsprechen würden, nur die gebildet ist, die vom Scheitel weiter entfernt ist.

Im vierten dorsalen Segment beginnt die Luftkammerbildung genau, wie im entsprechenden Segment von Fig. 3. Ich habe mich darauf beschränkt, die Interzellularräume einzuzeichnen, die bei jeder Einstellung des Mikroskops von Gewebe unbedeckt erschienen. Die Teilungsvorgänge

entsprechen auch hier vollkommen den in Fig. 3 gefundenen. Wir finden Wand 1—1 und 2—2 deutlich wieder. Vor der letzteren haben wir nur drei antikline Zellreihen, von denen die zweite und dritte augenscheinlich den gleichen Ursprung haben. Man vergleiche die vierte Zelle von außen, die beiden Reihen gemeinsam ist. Hinter der Wand 2—2 sind außen vier, weiter innen nur drei Zellreihen geschnitten. Hieraus ergibt sich, daß diese Reihen vom Schnitt schräg getroffen sind. Wir sehen ferner in dieser Figur, daß die Luftkammern am stärksten an den Stellen ausgebildet sind, wo die Hauptsegmentwand liegt, etwas weniger stark an der Stelle der Wand 2—2 und am schwächsten in der Wand, die die linke Hälfte des Segments zuerst in zwei Reihen teilte. Da im allgemeinen die Größe der Luftkammern mit dem Alter der betreffenden Wände übereinstimmen wird, so ist hiermit ein weiteres Kriterium für das Alter der Wände, also zum Auffinden der Segmentwände gegeben. Da die Luftkammer bis zur Perikline 1—1 durchgeht — man vergleiche dies mit dem geschlossenen Gewebe des dritten dorsalen Segments — so ist damit der Beweis für ihre schizogene Entstehung erbracht. Die Frage, ob die Kammern, wie Barnes und Land behaupten, durch Spaltung entstehen, die von innen nach außen fortschreitet, will ich erst bei Erörterung der räumlichen Verhältnisse besprechen. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß im anstoßenden, fünften dorsalen Segment unserer Figur die Luftkammern nach außen geöffnet, im vierten dorsalen Segment dagegen noch geschlossen zu sein scheinen.

Fig. 4. Riccia glauca. Medianer vertikaler Längsschnitt. Die angeschnittenen Luftkammern sind sind schraffiert. Vergr. 360.

Will man eine räumliche Vorstellung von den Teilungsvorgängen gewinnen, so wird man am zweckmäßigsten Horizontal- und Querschnitte durch den Thallus untersuchen. Einen Horizontalschnitt haben wir in

Fig. 5 vor uns. Der Schnitt ist durch die Scheitelkante, die Zellen s, s_1 bis s_8 und s' bis s''' gegangen. Rechts von der letztgenannten Zelle sind schon Zellen der unteren Segmente, d. h. der Ventralschuppenansätze geschnitten. Als Urscheitelzelle betrachte ich in diesem Falle die mit s bezeichnete. Sie hat zuletzt an ihrer Hinterseite das Segment I abgeschnitten, das durch einmalige Längsteilung in zwei Zellen zerlegt ist. Die Größe dieses Segments liegt etwa in der Mitte zwischen der des ersten und zweiten dorsalen Segments der Fig. 3. Daraus läßt sich mit ziemlich großer Sicherheit folgern, daß diese Wand, die in Fig. 3 nicht sichtbar sein konnte, da sie mit der Papierebene parallel war, die zuerst angelegte sein muß. Die Form des zweiten dorsalen Segments — III., da das inzwischen abgeschnittene ventrale Segment die Ordnungszahl II erhalten muß — ist etwa ein Paralleltrapez, dessen kürzere parallele Seite dem Scheitel zugekehrt ist. Wir erkennen, daß das Segment zuerst längsgeteilt und darauf die Hälften quergeteilt werden. Drei von den Vierteln des Segments sind darauf schon längsgeteilt. In dem nächsten, dritten dorsalen Segment — V. — lassen sich die Teilungen nicht mehr so gut verfolgen. Deutlich erkennbar ist nur noch die erste Längswand. Man muß hierbei bedenken, daß ein Horizontalschnitt, der durch die Scheitelkante geht, die unteren Teile der dorsalen Segmente schneidet. Und hier sind, wie der Vergleich mit Fig. 3 und 4 ergibt, die Teilungen nicht annähernd so regelmäßig, wie in den oberen Teilen dieser Segmente. Die Scheitelzellen s_1, s_2 und s_3 haben augenscheinlich gemeinsamen Ursprung. Wir wollen daher das Bild des hinter ihnen liegenden Gewebestreifens zusammenfassend betrachten und mit dem ältesten in der Figur sichtbaren dorsalen Segment beginnen. Es liegt in der Figur über Segment V von s; ich habe es deshalb, obgleich die Ordnungszahl hier den Tatsachen nicht vollkommen entspricht, mit V_1 bezeichnet.

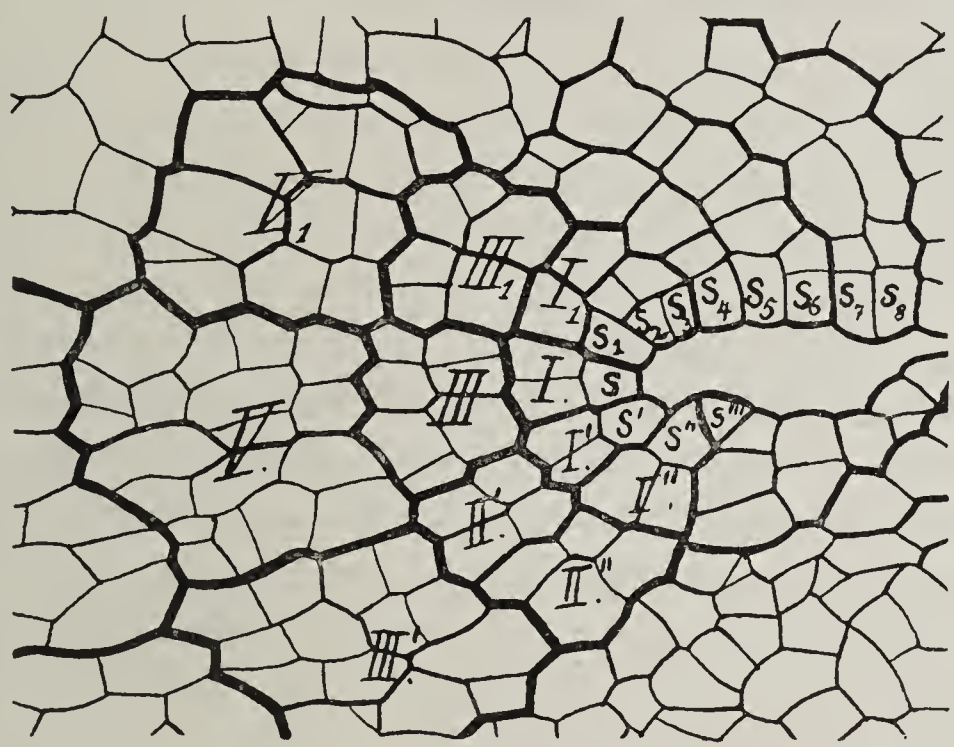

Fig. 5. Riccia glauca. Horizontalschnitt durch die Scheitelkante: s, s_1 bis s_8, s' bis s'''. Vergr. 540.

Nach dem oberen und linken Rande zu sind die Teilungen nicht sehr regelmäßig; aber die erste Längswand ist deutlich und die darauf erfolgten Querteilungen in den Hälften mit einiger Sicherheit erkennbar. In den beiden dem Segment V von s zugekehrten Vierteln ist auch die Längswand und im rechten von ihnen sind auch die dann erfolgten Querteilungen zu erkennen. Das nächstjüngere Segment III_1 von $s_{1, 2, 3}$ zeigt Längsteilung, dann Querteilung in den Hälften und in den beiden vom Scheitel abgekehrten Vierteln nochmalige Längsteilung. Die Segmente V_1 und III_1 sind ebenso wie Segment I_1, das einmal längsgeteilt ist, von den Zellen $s_{1, 2, 3}$ und den hinter $s_{2, 3}$ liegenden Zellen gebildet, als diese noch zu einer Scheitelzelle vereint waren. Dann trat in Segment I_1 und der Scheitelzelle Längsteilung ein, wodurch die letztere in s_1 und das Stück zerfiel, das aus $s_{2, 3}$ und den dahinterliegenden Zellen besteht. Darauf schnitt die aus $s_{2, 3}$ bestehende Scheitelzelle ein jetzt schon längsgeteiltes Segment ab und teilte sich darauf längs, wodurch die neuen Scheitelzellen s_2 und s_3 entstanden. In derselben Zeit, in der s drei Segmente nach oben gebildet hat, sind aus der benachbarten Scheitelzelle auch drei, gewissermaßen sogar vier Segmente, außerdem noch die neuen Scheitelzellen s_1, s_2, s_3 hervorgegangen. Ähnliche Vorgänge haben auf der anderen Seite stattgefunden; die beiden Scheitelzellen s' und s'' haben zuletzt je ein im Bilde längsgeteiltes Segment abgeschnitten. Diese sind mit I′ und I″ bezeichnet. Die vorher gebildeten Segmente III′ und III″ sind schon längs- und quergeteilt. Vor dieser Teilung müssen s' und s'' vereint gewesen sein; denn sie haben gemeinsam das nächst ältere Segment V′ abgeschnitten. In diesem ist auch erst Längs- und dann Querteilung eingetreten. In den erhaltenen Vierteln ist die weitere Zellbildung nicht mehr mit Sicherheit zu verfolgen; doch hat in der Regel auch hier Längs- und Querteilung abgewechselt. Bei der in Dreieckform geschnittenen Scheitelzelle s''' findet augenscheinlich ein Übergang der Schnittebene zu den unteren Segmenten statt.

Auffällig waren die Teilungen, die zur Bildung der Zellen s_1, s_2, s_3 führen. Man sah, daß nicht nur die Bildung von Scheitelzellen hier schneller geschah, als von Seiten der Zelle s, sondern daß von s_2 und s_3 auch schneller dorsale und ventrale Segmente gebildet wurden. Hieraus erklärt sich die Entstehung der auf dem Horizontalschnitt sichtbaren Scheitelbucht. Ebenso wie s_1, s_2, s_3 scheinen aus einer Scheitelzelle auch s_4, s_5, s_6 hervorgegangen zu sein. Ganz klar ist dies für s_5 und s_6; nachdem ihre Mutterzelle das letzte Segment gebildet hat, ist sie längsgeteilt und s_6 hat für sich schon wieder ein dorsales Segment angelegt. Ebenso ist für s_7 und s_8 gemeinsamer Ursprung klar. Durch dieses beschleunigte

Wachstum der von der Hauptscheitelzelle seitwärts liegenden Scheitelzellen erhalten die Segmentreihen bogigen Verlauf und die Zellen der beiden Seiten der Scheitelbucht rücken immer mehr auf einander zu; schon bei s_8 berühren sich die Seiten fast. Würde diese Art des Wachstums beibehalten, so müßten sich die beiden Ränder schließlich überschieben. Während die bisherige Art des Wachstums eine Verbiegung der vorderen Enden der Segmentreihen nach der Medianen zu zur Folge hatte, findet von jetzt ab eine Geradestreckung statt. Und dies läßt darauf schließen, daß auch die Ursache für die Einbiegung, d. h. das beschleunigte Wachstum der Zellen $s_1 - s_8$ und $s' - s'''$ usw. aufhört, ja einem verlangsamten Platz macht. Allmählich, wenn die Zellen des Thallus bis zu seinem äußeren Rand gelangt sind, hört die Teilungsfähigkeit ganz auf. Hingewiesen sei hier noch auf die Gestalt der von s_4 bis s_8 gebildeten Segmente. Wie aus den Figuren 3 und 4 und aus Figur 5 hervorgeht, erscheinen sie sowohl auf dem Vertikal- wie auf dem Horizontalschnitt gebogen. Die Kanten der Hauptsegmentwände sind mithin nicht in einer Ebene darstellbar. sondern ziemlich komplizierte Raumkurven.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich das Verständnis des Querschnittbildes Fig. 6. Der Schnitt ist durch den innersten Winkel der Scheitelbucht gegangen, etwa durch die Scheitelzellen s_2 und s'' von Fig. 5. Von den oberen der vier schattierten Zellen am tiefsten Punkt der Scheitelbucht von Fig. 6 muß eine der Hauptscheitelzelle s aus Fig. 5 entsprechen. Unten im Bild sind drei Ventralschuppen quergeschnitten; die Lufträume zwischen ihnen sind schraffiert gezeichnet. Darüber befinden sich rechts und links je ein einmal geteiltes Segment, deren Verbindung durch die beiden unteren schattierten Zellen gegeben ist. Darüber liegen links und rechts zwei Scheitelzellen, die in der bekannten dreieckigen Form geschnitten sind. Für die Bildung der Ventralschuppen sehen wir hieraus, daß tatsächlich eine Reihe von Scheitelzellen gleichzeitig nach unten Segmente abschneiden, die gemeinsam zu einer Ventralschuppe auswachsen. Ferner erkennen wir, daß die seitlich der Hauptscheitelzelle gelegenen Scheitelzellen — sie entsprechen, wie schon oben bemerkt, etwa den Zellen s_2 und s'' der Fig. 5 — sich ebenso teilen, wie die Zelle s, deren Teilungen wir in den medianen Längsschnitten — Fig. 3 und 4 — verfolgt haben. Beide Scheitelzellen haben hier zuletzt ein Segment nach unten abgeschnitten — die schon erwähnte Anlage der jüngsten Ventralschuppe — und darauf ein Segment nach oben gebildet. Das der linken Scheitelzelle ist bereits quergeteilt. Die nächsten ventralen Segmente bilden gemeinsam die dritte Ventralschuppe von

unten. Das zweite dorsale Segment ist rechts noch deutlich zu erkennen. Es ist erst periklin und darauf die äußere — nach der Bucht zugekehrte — Hälfte längsgeteilt, also ganz entsprechend dem zweiten dorsalen Segment der Fig. 4. Links können wir noch sicher annehmen, daß die beiden nächsten Zellen, die an der Bucht liegen, die äußeren Zellen des zweiten dorsalen Segments darstellen. Daß wir die unteren Enden dieses und der folgenden Segmente nicht mehr erkennen können, wird aus den Betrachtungen klar, die ich im Anschluß an Fig. 5 anstellte. Wenn die Verhältnisse so liegen wie dort, so ist es überhaupt nicht einmal möglich, auch nur auf einer Seite das zweite dorsale Segment zu erkennen. Nehmen

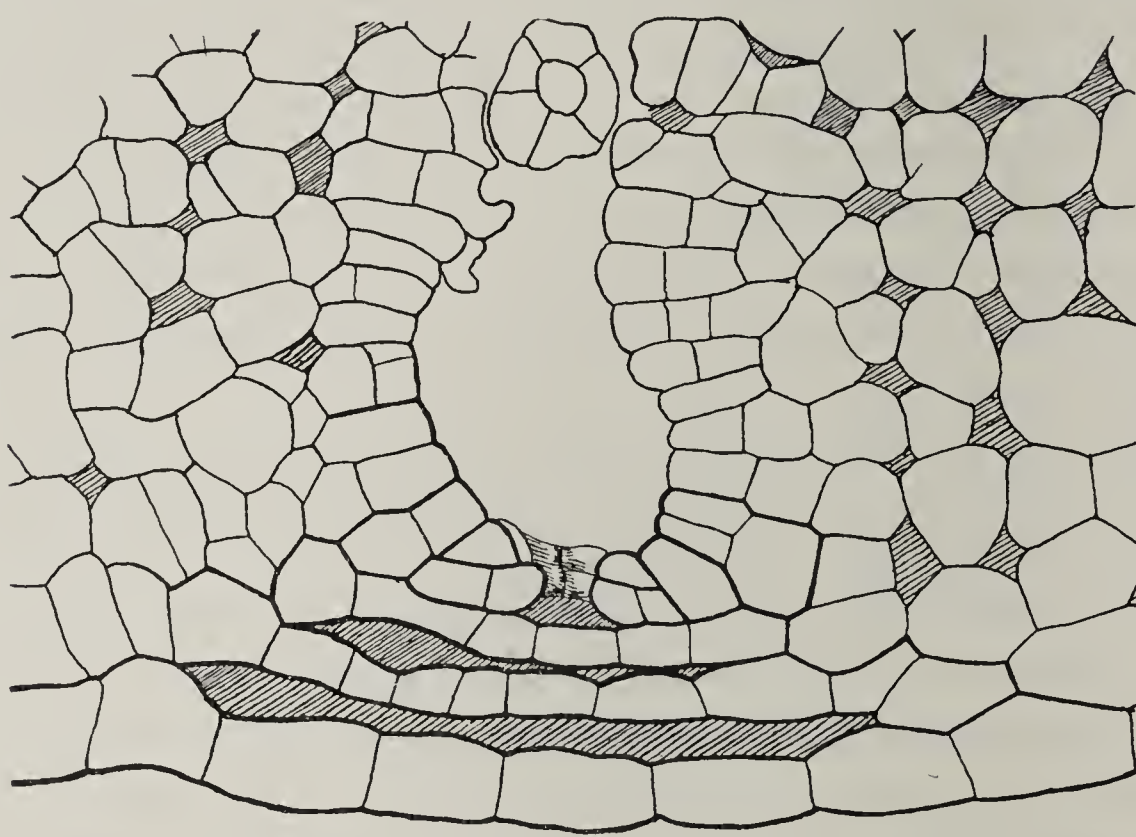

Fig. 6. Riccia glauca. Querschnitt durch die Scheitelkante etwa bei den Scheitelzellen s_2 und s'' in Fig. 5. Die schattierten Zellen, die nur bei tieferer Einstellung sichtbar waren, entsprechen etwa den Zellen s und s_1 der Fig. 5. Am oberen Ende der Scheitelbucht ist ein Archegon quergeschnitten. Vergr. 540.

wir an, daß ein vertikaler Querschnitt des Thallus durch s_2 und s'' geht, so wird von beiden nur ein dorsales Segment durch den Schnitt getroffen. Im weiteren Verlauf geht dieser durch gebogene ältere Segmentreihen von s_4, s_5 und s''' usw. der Fig. 5, und zwar werden diese, wie aus den Bogenlinien letzterer Zeichnung hervorgeht, schief geschnitten. Somit erhalten wir rechts und links von der Bucht, die in Fig. 6 über dem Grunde der Scheitelkante liegt, in ihrer unmittelbaren Nähe die äußersten Enden von Segmenten der Scheitelzellen s_1 und s' unserer Zeichnung. Weiter in das Gewebe hinein aber bekommen wir schiefe Schnitte von älteren Segmenten von Scheitelzellen, die etwa den Zellen s_3, s_4, s''', s''''

usw. der Horizontalschnittfigur entsprechen. Das Ergebnis dieser Überlegung wird in Fig. 6 dadurch bestätigt, daß die in diesen Segmenten gebildeten Luftkammern nahezu quer geschnitten sind. Am oberen Ende der Spalte, die aus der Scheitelbucht nach oben führt — Fig. 6 — liegt der Querschnitt eines Archegons; da der Inhalt der mittleren Zelle ziemlich stark gefärbt war, so ist anzunehmen, daß der Schnitt durch die Gegend der Bauchkanalzelle geht.

Nach den bisherigen Betrachtungen ist es nun möglich, sich ein räumliches Bild von allen erwähnten Vorgängen zu machen. Bevor ich aber zur räumlichen Darstellung übergehe, möchte ich noch ein Bild besprechen, das dem entspricht, das für Leitgeb Anlaß zu seinen Annahmen war. Es handelt sich hier um einen Schnitt, der zu dem medianen Längsschnitt parallel ist und, wenn man seine Spur in den Horizontalschnitt einzeichnete, etwa durch die Zellen s_1, s_2 bis s_8 ginge. Er bietet das in Fig. 7 dargestellte Bild. Dieses ist identisch mit den von Leitgeb gesehenen, bei denen er von einem quadratischen Maschennetz sprach. Während aber Leitgeb in seinen Handschnitten nur Grübchenbildung annahm, sehen wir, daß es sich hier schon um fertige, tiefgehende Luftkammern handelt.

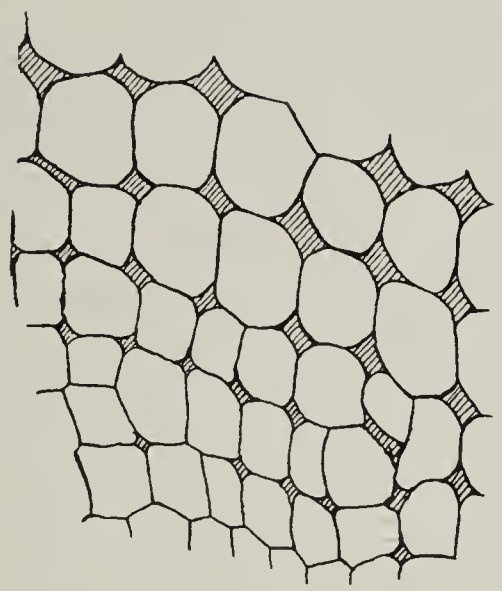

Fig. 7. Das bei Leitgeb erwähnte, aus quadratischen Maschen gebildete Netz in der Nähe des Scheitels. Vergr. 540.

Um die räumlichen Verhältnisse vollkommen klarzulegen, habe ich ein perspektivisches Bild einer Gruppe von Zellen entworfen, die von der Medianebene und dem innersten Kessel der Scheitelbucht begrenzt wird (Fig. 8). Die Vorderfläche der Figur ist eine Vergrößerung der ersten drei dorsalen und der zugehörigen ventralen Segmente von Fig. 3. Die Gestalt der Scheitelzelle läßt sich daraus erschließen, daß sie in vertikalen Längsschnitten immer als Dreieck — natürlich mit gebogenen Seiten — im Horizontalschnitt aber immer etwa als Paralleltrapez erscheint, dessen längere parallele Seite dem Inneren des Thallus zugekehrt ist.

Die ungefähre Wachstums- und Teilungsweise der ventralen Segmente ist klar. Im freien Teil der Schuppen läßt sich aber die Art der Teilung nicht mehr erkennen. Das Zellnetz in der Fläche der Ventralschuppen ist willkürlich eingetragen. Anders verhält es sich bei den dorsalen Segmenten. Das jüngste ist ähnlich einem Parallelepipedon mit etwas gewölbter Außen- und Innenfläche. Das nächste dorsale Segment

ist durch eine zur Oberfläche parallele Wand — in Fig. 3 mit 1 bezeichnet — in einen unteren und oberen Teil zerlegt. Diese Wand ist nach den Erörterungen, die ich beim Horizontalschnitt — Fig. 5 — für das jüngste Segment der Scheitelzelle *s* angestellt habe, als an zweiter Stelle angelegt zu betrachten, als erste dagegen die, durch die das Segment parallel

Fig. 8. Riccia glauca. Perspektivische Darstellung einiger Zellen der Scheitelkante und der zugehörigen jüngsten Segmente (Schema).

zur Medianen halbiert ist. Die oberen durch diese Teilungen entstandenen beiden Zellen sind darauf durch je eine Wand parallel zur Hauptsegmentwand längsgeteilt, so daß der obere Teil sich aus vier rechtwinkligen, vierseitigen Prismen zusammensetzt. Im nächstälteren dorsalen Segment ist jedes dieser Prismen in vier zerlegt. An die Segmentaußenfläche

grenzen also 16 Prismen. Die Teilung in den beiden hinteren Prismen des dritten Dorsalsegements erfolgt augenscheinlich genau so, wie die im ganzen zweiten Segment. Alle 16 so entstandenen Prismen wurden darauf quergeteilt. Infolge ihres Turgors wölbten sich ihre Außenwände allmählich mehr und mehr vor. Sicherheit darüber, daß wirklich 16 Zellen die Außenfläche des Segments berühren, erlangte ich an Horizontalschnitten. Wie schon Leitgeb gefunden und auch meine Fig. 7 zeigt, erscheint das Bild der Zellen nahe der Oberfläche als quadratisches Maschennetz. In der Oberfläche liegen vier mal vier Zellen.

Ganz ähnlich sind die Teilungen in den übrigen Segmenten, die in der Zeichnung von oben sichtbar sind; nur habe ich hier entsprechend dem Bilde des Horizontalschnitts angenommen, daß das jüngste dorsale Segment und ebenso die Scheitelzelle selbst schon längsgeteilt sind.

Nachdem ich schon wiederholt darauf hingewiesen habe, daß die Anschauungen Leitgeb's von der Entstehung der Luftkammern unhaltbar sind, will ich jetzt an der Hand des räumlichen Bildes schildern, wie ich mir den Vorgang denke. Wie ich schon bei der Besprechung des medianen Längsschnitts erwähnte, ist das Gewebe im dritten dorsalen Segment noch festgefügt, von einem Interzellularraum ist noch nicht die geringste Spur zu finden. Anders im nächsten Segment. Hier treten in den Zellecken ganz kleine Interzellularräume auf, die schließlich in der antiklinen Richtung untereinander und mit den Vertiefungen auf der Thallusoberfläche in Verbindung treten. Die Bildung der Interzellularräume erfolgt um so früher, je älter die Wände sind, in denen sie auftreten.

Gerade unsere räumliche Figur macht klar, wie nahe der Irrtum Leitgeb's lag, wenn er nur auf die der schattierten Oberfläche unseres Bildes entsprechende Fläche des Thallus sehen konnte, aber die Art der Teilung in den jüngsten dorsalen Segmenten nicht kannte. Seine Beobachtungen mußten ihm fast die Anschauung nahelegen, als wüchse jede Zellreihe von vornherein isoliert. Sah er zudem noch die älteren durch Interzellularräume getrennten Zellreihen, so konnte ihn dies in seiner Annahme nur noch bestärken.

Riccia Warnstorfii Limpr.

Die bei Riccia Warnstorfii gefundenen Verhältnisse sind denen der Riccia glauca so ähnlich, daß eine eingehendere Darstellung kaum nötig erscheint. Die Übersichtsbilder von Schnitten durch die Scheitelbucht stimmen so mit denen von R. glauca überein, daß man auf die Fig. 2 verweisen kann. Für den medianen Längsschnitt ergeben sich nur ganz geringfügige Unterschiede. Bilder solcher Schnitte habe ich in

Fig. 9*a* und *b* dargestellt; sie enthalten eine Scheitelzelle und die jüngsten Segmente. Es genügt ein Vergleich mit Fig. 3, um zu erkennen, daß die ersten Teilungsvorgänge ganz denen bei R. glauca entsprechen. In Fig. 9 *b* habe ich die ersten sichtbaren Interzellularräume eingezeichnet;

Fig. 9 *a*.

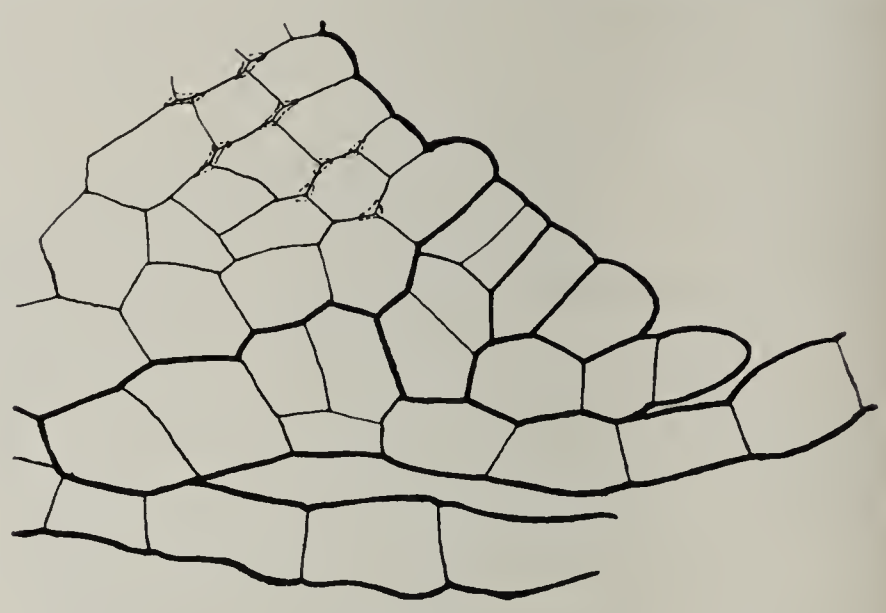

Fig. 9 *b*.

Fig. 9 *a* und *b*. Riccia Warnstorfii. Vertikale Längsschnitte durch den Scheitel. Bei 9 *b* sind die jüngsten Anlagen der Luftkammern punktiert eingezeichnet. 9 *a* Vergr. 540, 9 *b* Vergr. 1000.

es erübrigt, auf das bei R. glauca Gesagte zu verweisen, da ich dies doch nur fast wörtlich wiederholen könnte.

Fig. 10. Riccia Warnstorfii. Horizontalschnitt. Zwischen s_1 und s' die Anlage eines Mittellappens. Vergr. 540.

Eine entsprechende Übereinstimmung findet sich auch in den Horizontalschnitten. Einen solchen habe ich in Fig. 10 dargestellt. In

der Scheitelbucht dieses Schnittes sind schon zwei Scheitel vorhanden mit den Hauptscheitelzellen s_1 und s'. Zwischen ihnen können wir die Bildung des Mittellappens verfolgen. Wie schon bei der Besprechung von Fig. 5 auseinandergesetzt war, erfolgt von der Hauptscheitelzelle aus eine Beschleunigung in der Bildung sowohl neuer Scheitelzellen, als auch von dorsalen und ventralen Segmenten. Dieses beschleunigte Wachstum finden wir auch hier von s_1 und s' aus nach außen. Von den Zellen s_2 und s_3 gemeinsam und von s_1 ist zuletzt je ein Segment I*a* und I*b* gebildet, erst danach haben sich s_2 und s_3 getrennt. Vorher hatten s_1, s_2, s_3, I *a* und I *b* gemeinsam als Scheitelzelle die Segmente II *a* und III *a* gebildet. Ebenso haben s_4 und s_5, die jetzt schon getrennt die Segmente I *c* und I *d* gebildet haben, vorher zusammen das Segment II *b* gebildet. Geht man noch um ein Segment weiter zurück — III *b*—, so sieht man, daß daran als Bildner auch die Vorfahren der beiden nächsten Zellreihen — sie wären etwa mit s_6 und s_7 zu bezeichnen — beteiligt gewesen sein müssen. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir auf der Seite s' — s''''. Besondere Beachtung verdienen noch die Zellen zwischen s_1 und s'. Diese vier Zellen haben vorher mit s' und s'' zusammen das schon längs- und quergeteilte Segment I′ abgegliedert. Darauf ist zuerst die Wand gebildet, die s' von den vier kleinen Zellen scheidet; dann haben sich beide Hälften längsgeteilt. Während aber sonst eine Teilungsbeschleunigung nur nach außen eintrat, ist dies jetzt auch nach innen geschehen; die Zellen zwischen s_1 und s' haben bereits je ein dorsales Segment abgeschnitten. Dies sind die einleitenden Schritte zur Bildung des Mittellappens. Es ergibt sich von selbst, daß auch die Zelle s_1 nach der Mitte Zellen abschneidet, die nach dieser Seite beschleunigtes Wachstum zeigen. Darauf treten s_1 und s' an die Stelle der Hauptscheitelzelle und bilden jede nach beiden Seiten, d. h. auch nach der Richtung des Mittellappens neue Scheitelzellen. Hat man also die Bildung solcher Zellen und ihre weitere Entwicklung verstanden, so ergibt sich auch die des Mittellappens und mithin auch der Dichotomie ganz von selbst. Wenn man ein weiter entwickeltes Stadium vergleichen will, so verweise ich auf Fig. 19 bei Ricciella fluitans (L.) A. Braun. In der Medianen von Fig. 10 kann man auch die Längs- und Querteilungen der Dorsalsegmente verfolgen. Es ergibt sich daraus dieselbe Entwicklung, wie bei R. glauca.

Zum Beweis dafür, daß sich auch die Zellen s_2, s_3, s_4, usw. ähnlich segmentieren, wie die Hauptsegmentzellen, habe ich einen Schnitt gemacht, der in der Richtung die Mitte hält zwischen einem medianen Längsschnitt und einem Querschnitt, vgl. Fig. 11. Da aber hier Segmente vorliegen, die außer nach unten auch nach hinten gebogen sind,

so lassen sie sich namentlich in den unteren Teilen nicht weit mit Sicherheit verfolgen. Um zu erkennen, daß die Luftkammerbildung auch hier, wie vorher besprochen, stattfindet, braucht man nur die erste, fast bis zur Ventralschuppe reichende Anlage zu betrachten; doch wird es verständlich, daß Leitgeb durch ähnliche Bilder zu seiner falschen Auffassung gekommen ist, besonders, wenn man bedenkt, daß er nie ein Bild gezeichnet, also auch wohl nicht gesehen hat, wo sich, wie hier, der Entwicklungsgang von der Scheitelzelle bis zum ersten Interzellularraum zeigen ließ.

Fig. 11. Riccia Warnstorfii. Schnitt, dessen Richtung in der Mitte zwischen der eines Längsschnittes und eines Querschnittes liegt. Vergr. 540.

Ricciella fluitans (L.) A. Braun.

Die Untersuchungen bei Ricciella fluitans (L.) A. Braun wurden durch die Form des Scheitels noch mehr erschwert, als bei R. glauca und der ihr nahestehenden R. Warnstorfii. Fig. 12 *a* und *b* stellen Übersichtsbilder von Querschnitten durch Vegetationsscheitel dar. In beiden Fällen war mit der Lupe nichts davon zu erkennen, daß schon eine Teilung in zwei Scheitelpunkte vorlag. Ich habe nur solche Querschnittsbilder erhalten, nicht ein einziges, das der Fig. 2 *a* für R. glauca entsprach. Hieraus erhellt, daß man durch Schnitte median zur Thallusfläche, niemals Medianschnitte durch den Scheitel erhalten konnte, sondern, daß die Schnitte immer mehr oder weniger schräg zur Thallusfläche orientiert sein mußten. Hierbei konnte man aber nicht vorher angeben, unter welchem Winkel die Schnitte orientiert sein mußten; aus den beiden oben erwähnten Übersichtsbildern geht klar hervor, daß der Winkel ganz verschieden sein kann. Weitere Schwierigkeiten lassen sich aus dem Horizontalschnitt, Fig. 12 *c* und *c'*, erkennen. Bedenkt man, daß

der Scheitel in Fig. 12 *c* ziemlich tief, d. h. dicht über der Scheitelkante geschnitten ist, so ergibt sich, daß er von dicken Thallusmassen überwölbt ist. Da er außerdem auch von Ventralschuppen eingeschlossen war, so ließ sich mit einer stark vergrößernden Lupe gerade erkennen, daß die in Fig. 12 *c* dargestellte Dichotomie vorlag. In derselben Serie befand sich aber auch der in Fig. 12 *c'* gezeichnete Schnitt. Dieser geht horizontal durch die Scheitelkante eines der bei den scheinbar nicht geteilten Scheitel von 12 *c*.

Fig. 12. Riccia fluitans. Übersichtsbilder. *a* und *b* Querschnitte. *c* Horizontalschnitt. *c'* Teil eines Horizontalschnittes aus derselben Serie, der zeigt, daß die beiden scheinbar ungeteilten Scheitel von *c* doch je zwei Scheitel enthalten. *d* medianer vertikaler Längsschnitt. Vergr. 16.

Wir sehen also aus 12 *c'*, daß dieser doch schon wieder geteilt ist, daß also in diesem Falle der Thallus in Wirklichkeit schon vier Scheitel hat. Berücksichtigt man dies, so ergibt sich, daß man die Schnitte nicht nur zur Vertikalen, sondern auch zur Medianen schräg einstellen muß, um mediane Schnitte durch einen Scheitel zu erhalten. Da man aber keinerlei Anhalt für den Grad der Schrägstellung hatte, so war man ganz auf den Zufall angewiesen. Infolgedessen mußte ich zahlreiche Scheitel schneiden, um schließlich solche zu bekommen, nach denen sich ein Übersichtsbild wie Fig. 12 *d* zeichnen ließ. Ich will solche Schnitte als mediane Längsschnitte im bisherigen Sinne bezeichnen, obgleich sie nicht zum Thallus, sondern zum betrachteten Scheitel median orientiert sind.

Einen solchen Schnitt haben wir in Fig. 13. Der Thallus und die Ventralschuppen sind mit dickeren Linien gezeichnet. Der zwischen dem längsgeschnittenen Thallusstück und den Schuppen gelegene, schwächer gezeichnete Teil wird verständlich, wenn man die Übersichtsbilder 12 *c* und 12 *c'* vergleicht. Es werden auch bei sehr dünnen Schnitten die die Scheitelbucht überragenden Thallusteile infolge ihres engen Zusammenschlusses stets mit angeschnitten. Ein solcher Teil ist der mit feineren Linien gezeichnete.

Die äußeren Enden der Hauptsegmentwände sind mit kleinen Kreuzen bezeichnet. Von der Scheitelzelle *s* ist als jüngstes Segment nach unten eine Ventralschuppenanlage abgeschnitten. Verfolgt man die weitere Entwicklung der Schuppen, so findet man keinen erheblichen Unterschied gegenüber R. glauca, nur daß hier der Ansatzteil länger ist, nämlich etwa ebensolang, wie der Schuppenteil. Dagegen ist

das Wachstum der dorsalen Segmente ein erheblich anderes. Das Dickenwachstum der Segmente tritt gegenüber ihrem Längenwachstum fast

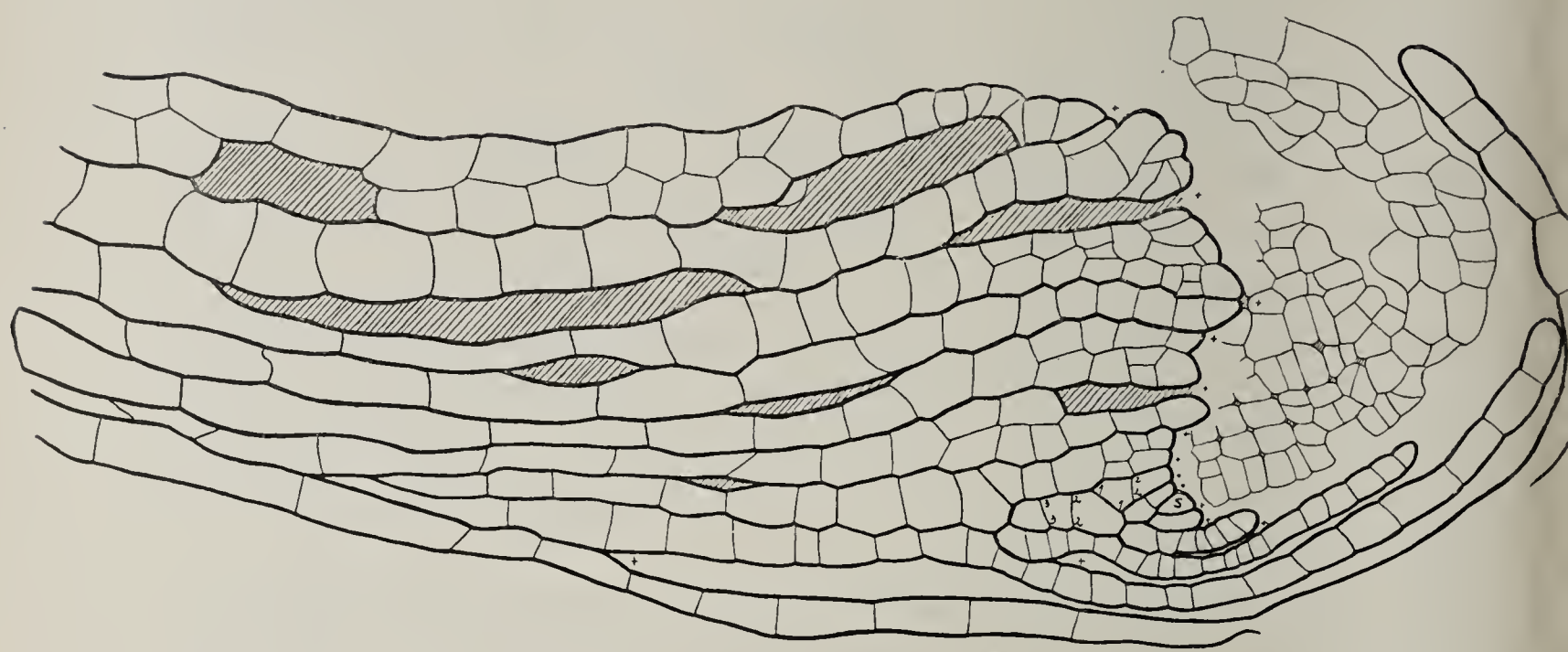

Fig. 13. Riccia fluitans. Medianer Längsschnitt. Vergr. 215.

ganz zurück. Das jüngste dorsale Segment ist einmal quergeteilt. Die Querwand setzt am äußersten linken Ende der Scheitelzelle an. Dem-

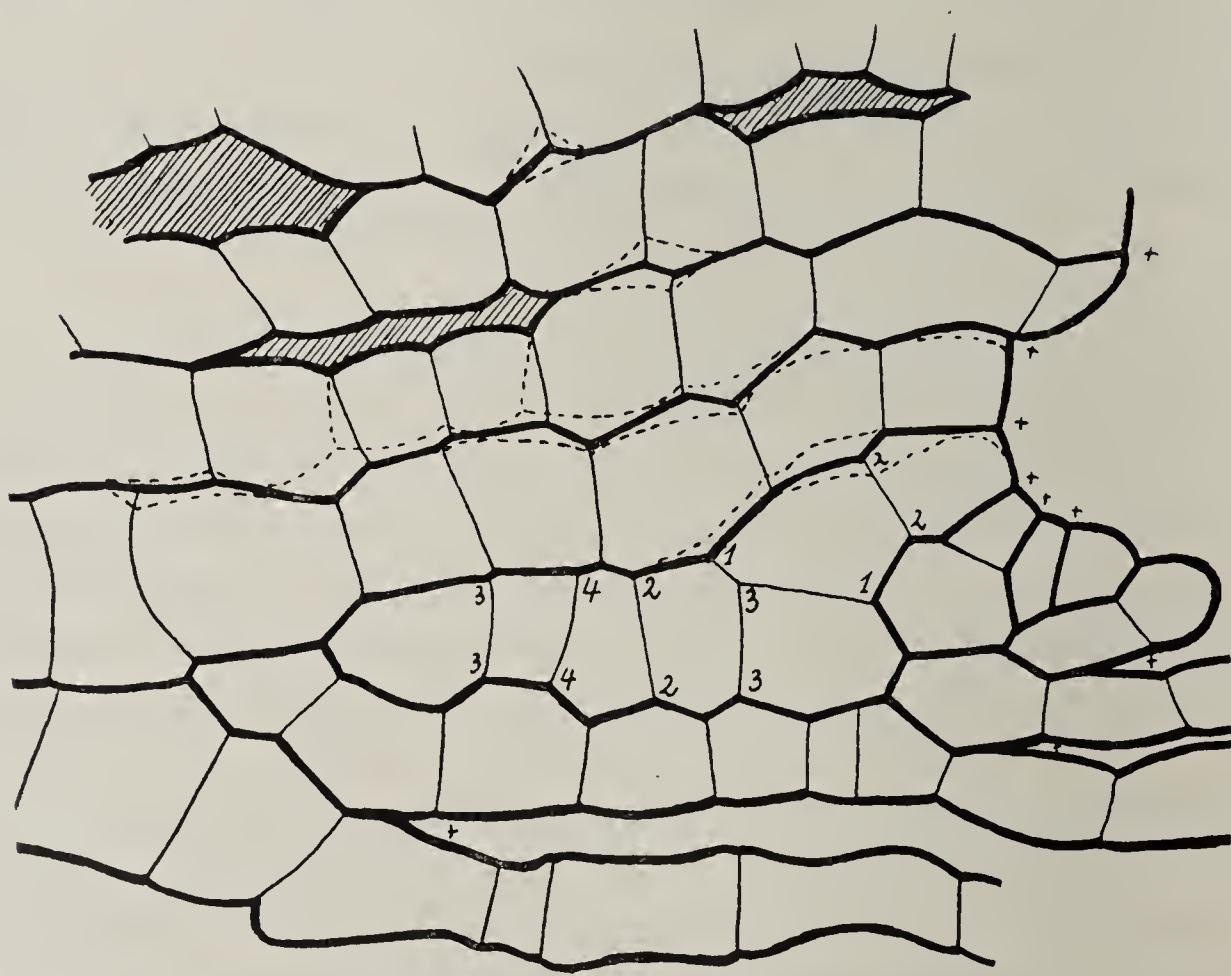

Fig. 14. Riccia fluitans. Medianer Längsschnitt. In der Segmentwand nach dem dritten Segment und den folgenden sind die Luftkammern, soweit bei tieferer Einstellung sichtbar, punktiert mit eingezeichnet. Vergr. 540.

entsprechend liegt der Ansatz der ersten Querteilungswand — 1 — des zweiten dorsalen Segments am äußersten Ende des jüngsten dorsalen Segments und ähnlich auch im dritten. Aus dem zweiten Segment ergibt sich, daß der aus der Zweiteilung hervorgegangene, scheitelwärts gelegene Teil nur einmal quergeteilt ist, hingegen der andere nach der ersten Querteilung augenscheinlich die linke Zelle noch einmal geteilt hat. Es findet also hier in der linken Hälfte ein etwas stärkeres Längenwachstum statt, als in der rechten. Da das dritte dorsale Segment schon zu weit vorgeschritten ist, um die Teilungsfolge im einzelnen noch deutlich erkennen zu lassen, ziehe ich zum Vergleich Fig. 14 und 15 heran. Die

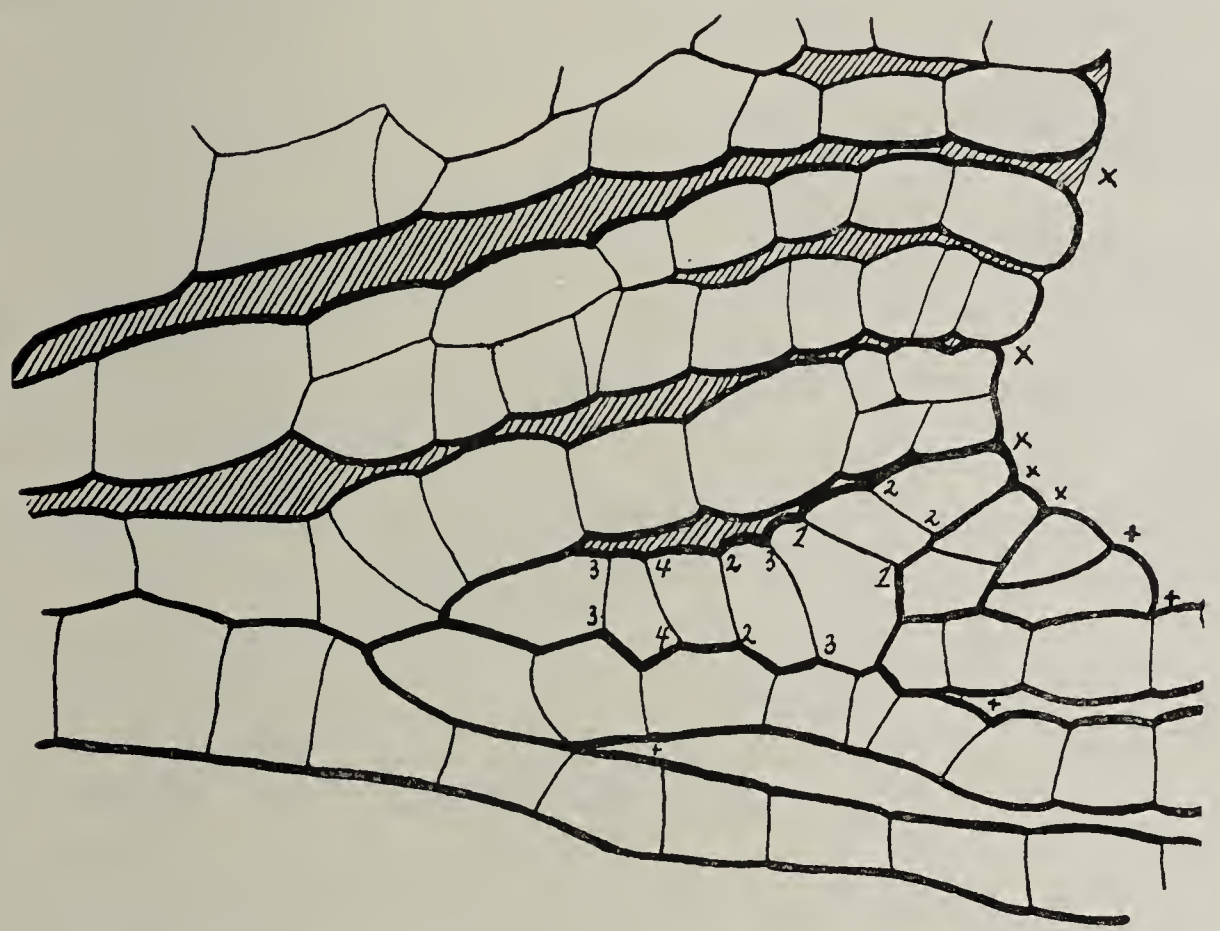

Fig. 15. Riccia fluitans. Medianer Längsschnitt. Die Hauptsegmentwände sind durch × gekennzeichnet. Vom dritten dorsalen Segment ab beginnt die Entstehung sekundärer Luftkammern. Vergr. 540.

Ähnlichkeit dieser aus verschiedenen Scheiteln gewonnenen Bilder ist so augenfällig, daß ein Zweifel an der Reihenfolge der Wände ausgeschlossen ist. Die Wand 1—1 ist in allen, auch den hier nicht hinzugezogenen Längsschnitten mindestens bis zum dritten dorsalen Segment sicher zu erkennen an der Ansatzstelle am linken Ende des nächstjüngeren Segments und an der scharfen Knickung, die sie hier hervorgerufen hat. In Fig. 13 hatten wir gesehen, daß durch Einschieben der Wand 3—3 die am weitesten linksgelegene Zelle im Wachstum vorauf war. Dies sehen wir in Fig. 14 bestätigt. Die unmittelbar links von 1—1 gelegene Zelle, die sich in Fig. 13 durch Größe vor den anderen auszeichnete, hat hier auch schon im dritten

dorsalen Segment eine Wand 3—3 eingeschoben. Aber entsprechend dem Vorsprung, den die beiden Zellen am weitesten links in Fig. 13 hatten, hat sich hier die rechte nochmals quergeteilt und die Wand 4—4 eingeschoben. Ein vollkommen entsprechendes Bild erhalten wir in Fig. 15 im zweiten dorsalen Segment. Der einzige kleine Unterschied besteht darin, daß in Fig. 14 die Wand 3—3 links von 1—1 an dieser Wand in Fig. 15 an der Segmentwand ihren Ansatz hat. Es hängt dies augenscheinlich damit zusammen, daß in Fig. 14 die jungen Segmente steiler aufgerichtet sind. Eine Bestätigung dafür finden wir in Fig. 16, wo im dritten dorsalen Segment infolge der noch steileren Stellung der jüngsten Segmente an Wand 1—1 sogar zwei Wände ansetzen. In älteren dorsalen Segmenten finden an der Außenseite neben Querteilungen auch Längsteilungen statt — Fig. 13 und Fig. 15 —, doch möchte ich diese erst bei Gelegenheit der Querschnitte behandeln. An dieser Stelle will ich dagegen die Entstehung der Luftkammern besprechen. Die bei Fig. 13 angewendete Vergrößerung reichte nicht aus, um die erste Anlage der Kammern zur Darstellung zu bringen. Bei der stärkeren Vergrößerung der Fig. 14 sah ich aber schon hinter dem dritten dorsalen Segment bei tieferer Einstellung des Mikroskops einen feinen Interzellulargang herablaufen; ich habe ihn durch die punktierte Linie angedeutet, ebenso beim nächsten Interzellularraum. Erst nach dem fünften dorsalen Segment war ein solcher

Fig. 16. Riccia fluitans. Medianer Längsschnitt. Zeigt hinter dem sechsten und achten dorsalen Segment die Entstehung der Atemöffnungen. Vergr. 360.

angeschnitten. Es ist bei Ricciella fluitans fast noch klarer, als bei R. glauca, daß die Luftkammern durch Aufspalten der Segmentwände und zwar zunächst an den Ecken der Zellen, entstehen.

In Fig. 15 sehen wir einen Fall, den ich nur selten gefunden habe. Es sind nämlich auch in den Längswänden, die in den äußeren Teilen der Segmente entstanden, Luftkammern gebildet worden. Wir können diese als sekundäre bezeichnen. Um das Bild verständlicher zu machen, sind die primären, d. h. die in den Hauptsegmentwänden gebildeten gegenüber den sekundären Luftkammern durch ein Kreuz kenntlich gemacht.

Eine weitere Abweichung gegenüber R. glauca finden wir darin, daß besondere Atemöffnungen gebildet werden. Eine solche sehen wir in Fig. 16 in der Luftkammer hinter dem sechsten Dorsalsegment in Entwicklung. Die äußerste Zelle hat über der Luftkammer eine Vorwölbung gebildet und diese dann schräg abgeschnitten. Ein späteres Stadium der Entwicklung sehen wir am oberen Rande der Figur. Augenscheinlich ist die Vorwölbung auf beiden Seiten stärker geworden, und es haben sich der ersten schrägen Wand parallel namentlich auf der dem Scheitel abgekehrten Seite zahlreiche Wände eingeschoben. Bis zum Übergang auf die Oberseite des Thallus waren die Atemöffnungen nach vorn gerichtet. Das Aufrichten der Öffnung erfolgt dadurch, daß das langgestreckte Segment das Wachstum einstellt, während das darunter gelegene Segment noch Längenwachstum zeigt. Dadurch muß die Öffnung nach oben verschoben werden. Zieht man in Rechnung, daß die Länge des

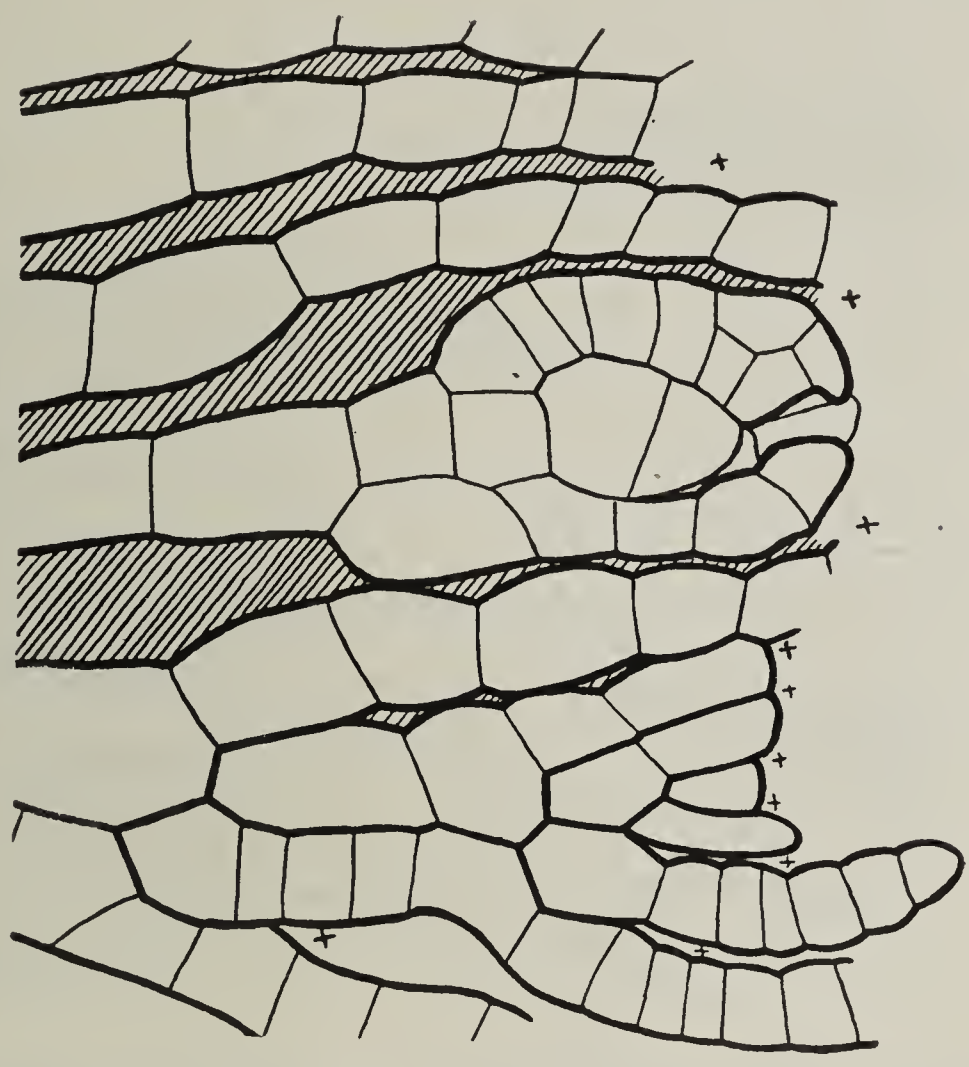

Fig. 17. Riccia fluitans. Medianer Längsschnitt. Im vierten dorsalen Segment die Anlage eines Antheridiums. Vergr. 540.

Stücks eines ausgewachsenen Segments, das an die Oberfläche grenzt, mindestens gleich der Länge des ganzen in Fig. 13 gezeichneten Bildes ist, so sieht man, daß die Atemöffnungen auf der Oberfläche von R. fluitans sehr spärlich verteilt sein müssen, daß dagegen eine größere Zahl in die Scheitelbucht münden. Dies sehen wir in dem mit schwachen Linien gezeichneten Teil der Fig. 13 bestätigt. Die schraffierten kleinen Vierecke sind junge Luftkanäle, die je mit einer Atemöffnung münden.

Die Behauptung Leitgeb's, daß die Antheridien und Archegonien ebenso tief hinabreichen, wie die Luftkammern, ließ sich für R. fluitans

Fig. 18. Riccia fluitans. Medianer Längsschnitt. Das fünfte dorsale Segment enthält ein Archegon mit Ei- und Bauchkanalzelle. Der Hals ist zum Teil fortgeschnitten. Vergr. 360.

noch deutlicher widerlegen als für R. glauca. Fig. 17 zeigt die Entwicklung eines Antheridiums im Zusammenhang mit der Segmentierung. Letztere ist durch kleine Kreuze kenntlich gemacht. Während bei R. glauca die Endzelle einer Viererreihe zum Antheridium wird, verwandelt sich hier die eine äußerste Zelle des Segments in ein solches; darauf scheint die unter dem Antheridium gelegene Zelle einen sich vorwölbenden Ring zu bilden. Dieser teilt sich weiter und umgibt schließlich das ganze Antheridium. Beachtet man, daß dieses in unserem Bilde im vierten dorsalen

Segment liegt, und vergleicht dies mit dem entsprechenden aus Fig. 13, so findet man, daß das Segment mindestens zehnmal so lang ist, wie das Antheridium mit der umhüllenden Schicht. Und da die Luftkammern fast ebenso lang sind wie die Segmente, so wird damit die Leitgeb'sche Ansicht hinfällig. Dasselbe Ergebnis finden wir aus Fig. 18 für das Archegonium. Auch hier ist die einzige Außenzelle des Segments zum Archegon ausgewachsen. Um vor Augen zu führen, wieviel tiefer die Luftkammern reichen, habe ich hier ein längeres Stück des Thallus gezeichnet. Gleichzeitig ergibt diese Figur eine so große Übereinstimmung in der Segmentierung mit Fig. 13, daß daraus erhellt, wie regelmäßig die Teilungen bei R. fluitans sein müssen.

Ricciella fluitans besitzt eine Scheitelkante ähnlich der bei R. glauca. Wie aus den Übersichtsbildern hervorging, sind unaufgeteilte Scheitel selten. Fig. 19 zeigt einen zweigeteilten Scheitel. Die Segmente erscheinen hier als Zellreihen, die von den beiden Scheitelbuchten nach links gerade, sonst bogig verlaufen. Dieser Verlauf — wie bei R. glauca entstanden — ist auch hier Ursache für den Einschluß des Scheitels. Besonders schön ist in dieser Figur die Bildung des Mittellappens zu verfolgen. Gehen wir von der Zickzacklinie, die ziemlich am linken Rand von oben nach unten geht, nach rechts, so sehen wir, daß jede Zellreihe sich bald in zwei spaltet; die mittelsten haben hierbei die größte Länge und spalten sich weiter rechts nochmals auf. Die Längsreihen bis zur Aufspaltung entsprechen jedesmal einem Segment.

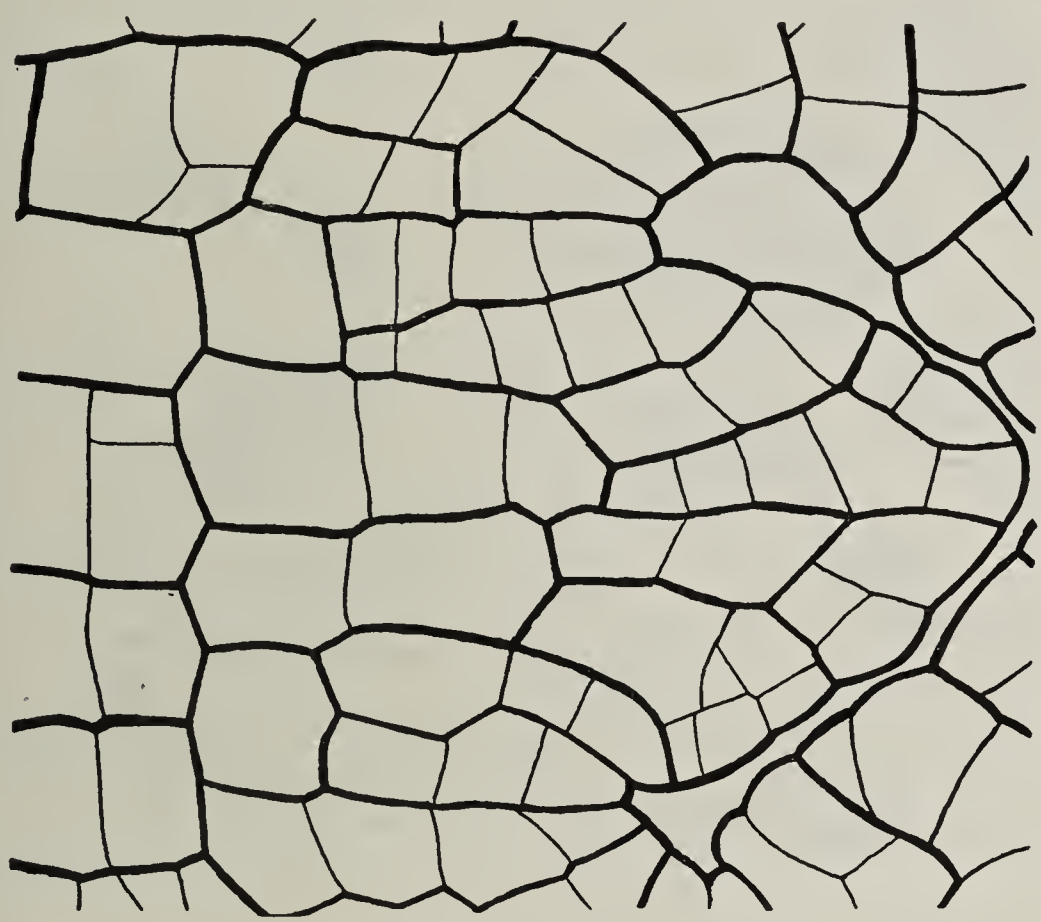

Fig. 19. Riccia fluitans. Horizontalschnitt. Zwei Scheitel, zwischen ihnen die junge Anlage des Mittellappens. Vergr. 1000.

Fig. 20 zeigt einen Querschnitt, der durch zwei sich gegenüberliegende Zellen der Scheitelkante geht. Diese selbst ist durch die schattierten Zellen angedeutet. Die Segmentierung läßt sich hier nur wenig verfolgen, da die Segmente gleich nach hinten ausbiegen. An den Querschnitten durch die älteren Segmente erkennen wir, daß noch eine größere Anzahl von Teilungen stattgefunden haben, die wir im Längsschnitt zum Teil nicht sehen konnten, da sie ungefähr parallel der Schnittebene erfolgten.

Die Teilungsfolge läßt sich besser an Fig. 21 verstehen. Sie stellt einen Querschnitt dar, der die innersten Teile der Scheitelkante quer getroffen hat. Die vierte Reihe von unten in der Mitte der Figur ist die Scheitelkante. Die darüber befindlichen parallellen Reihen sind die geichzeitig von den Zellen der Scheitelkante gebildeten dorsalen Segmente, die unteren Reihen sind Ventralschuppen. Vergleichen wir die Scheitelkante mit der folgenden dorsalen Segmentreihe, so sehen wir, daß zwei Scheitelzellen nach Bildung je eines dorsalen Segments sich längsgeteilt haben.

Fig. 20. Riccia fluitans. Querschnitt durch die Scheitelkante. Die durch Schattierung angedeuteten Zellen sind aus tieferen Schnitten ergänzt. Dieser Schnitt liegt in geringem Abstand vor dem Scheitel. Vergr. 540.

Die Teilungswände sind in der Figur als dünne von oben nach unten verlaufende Linien gezeichnet. Vergleichen wir die eben erwähnte Segmentreihe mit der zweiten dorsalen, so ergibt sich, daß zwei Segmenten der ersten Reihe nur eins der zweiten entspricht. Ebenso kommt auf zwei Segmente der zweiten Dorsalreihe nur eins der dritten. So scheint für Ricciella fluitans mit großer Regelmäßigkeit der Bildung eines dorsalen und eines ventralen Segments eine Zweiteilung der Scheitelzelle zu folgen. Dasselbe Resultat fanden wir auch im Horizontalschnitt. Bei der so

schnell aufeinander folgenden Aufspaltung der Scheitel ist dies durchaus verständlich, doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß Abweichungen von dieser Regel vorkommen.

In der zweiten dorsalen Segmentreihe sehen wir schräge Wände von den Luftkammern nach den Stellen gehen, wo später die Kammern zwischen der ersten und zweiten dorsalen Reihe angelegt werden. Auch in der nächsten Reihe sind alle Interzellularräume durch Wände verbunden. Bei weiterem Wachstum werden die Interzellularräume ver-

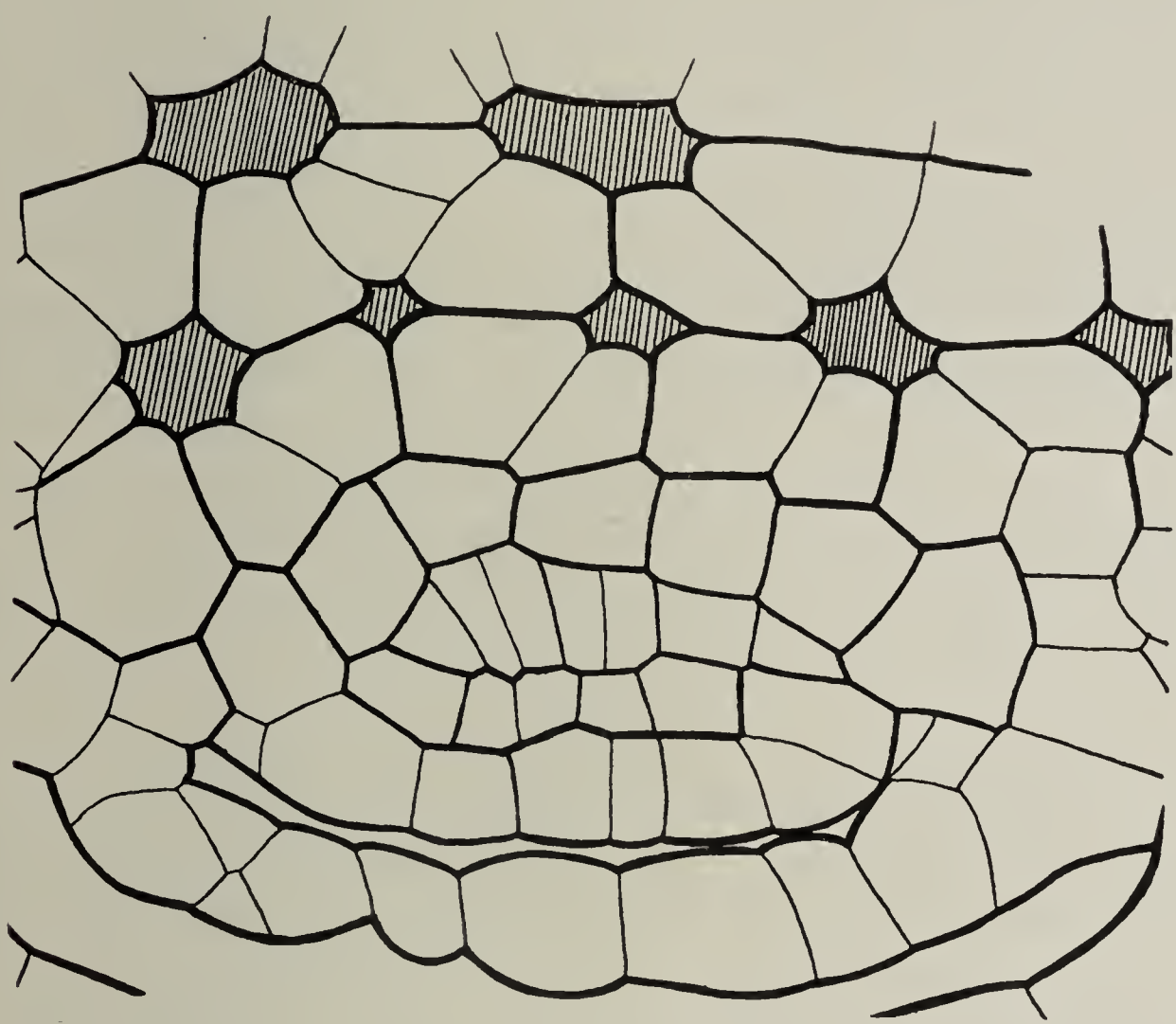

Fig. 21. Riccia fluitans. Querschnitt durch die Scheitelkante im Scheitel selbst. Die vierte Reihe von unten ist die Scheitelkante. Vergr. 1000.

größert. Die Zellen, die sie umgeben, teilen sich in demselben Sinne weiter und so erhalten wir schließlich die weiten Interzellulargänge, die in Fig. 20 quergeschnitten erscheinen.

Zusammenfassung.

1. Durch meine Untersuchungen ist erwiesen, daß die Luftkammern schizogen in vorher festgefügtem Gewebe entstehen.

2. Die Entwicklung der Luftkammern steht in engem Zusammenhang mit der Segmentierung. Diese geschieht — wie schon Leitgeb für die ersten Schritte erkannt hat — in der Weise, daß eine hufeisenförmig gebogene Reihe von Zellen abwechselnd dorsale und ventrale Segmente bildet. Durch die vorliegenden Untersuchungen ist sowohl die weitere Entwicklung dieser Segmente, als auch die Bildung neuer Zellen der Scheitelkante klargelegt.

Literatur.

Barnes, Ch. R. and Land, W. J. G., Bryological papers. I. The origin of air chambers. Botanical Gazette 1907, Vol. XLIV.

Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. 1879, 4. Heft. Die Riccieen.

Ders., Untersuchungen über die Lebermoose. 1881, 6. Heft. Die Marchantieen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 103

Autor(en)/Author(s): Pietsch Wilhelm

Artikel/Article: Entwicklungsgeschichte des vegetativen Thallus, insbesondere der Luftkammern der Riccien. 347-384