Hemizellulosen getrennt. In vielen Fällen, wo man von der Lösung echter Zellulosen gesprochen hat, handelt es sich nur um die Lösung von Hemizellulosen. Aber auch gegen diese Körper zeigen die Pilze im Lösungsvermögen große Differenzen. Man ist gezwungen, wenigstens vier verschiedene Fermente für die Lösung der verschiedenen Hemizellulosen anzunehmen, die ich nach den typischen Materialien als das Moliniaferment, das Dattelferment, das Lupinusferment und das Amyloidferment bezeichnen will. Nicht die Löslichkeit der verschiedenen Zellulosen in Säuren ist entscheidend für das Lösungsvermögen der Pilze für diese Stoffe, sondern es ist allein die chemische Konstitution der Substanz, die den Ausschlag gibt. Gestützt werden diese Ergebnisse durch die Untersuchung der Zersetzungserscheinungen der Pilze in den toten und lebenden Pflanzenkörpern. Es gelingt durch Einwirkung von Pilzen, die Hemizellulosen von den Zellulosen in den unverholzten Geweben zu trennen. Sicherlich werden die Pilze bei der Zersetzung der Pflanzensubstanzen im Boden eine viel größere Rolle spielen als man bisher angenommen hat.

Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel.**

XII. Über die Brutknospenbildung und über die systematische Stellung von Riella.

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

1. Die Brutknospenbildung[1]).

Brutknospen wurden für Riella americana zuerst beschrieben von Howe und Underwood[2]). Porsild[3]) fand sie bei R. Paulsenii, alle drei genannten Autoren sprechen die Vermutung aus, daß auch bei R. Cossoniana Brutknospen vorkommen, und daß sich auf diese eine Abbildung von Trabut beziehe.

Diese Vermutung ist richtig. Die von Dr. Kupper in den hiesigen Kulturen von R. Cossoniana, R. Battandieri und R. helicophylla bemerkten Brutknospen sind so merkwürdige Gebilde, daß es

---

1) Die hier mitgeteilte Untersuchung wurde ebenso wie der XI. Abschnitt dieser Studien in Gemeinschaft mit Herrn Dr. W. Kupper, Assistent am hiesigen pflanzenphysiol. Institut ausgeführt.

2) M. A. Howe und L. M. Underwood, The genus Riella. Bull. of the Torrey botanical club 1903, Vol. XXX, pag. 214—224.

3) M. Porsild, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 431 ff.

nicht überflüssig sein wird, sie etwas näher zu schildern, zumal die oben genannten Autoren auf die Morphologie der Brutkörper nicht näher eingegangen sind.

Betrachtet man im Sommer einzeln stehende Pflanzen von R. Cossoniana, so sieht man, daß nach einiger Zeit um die Pflanze herum sich eine Ansiedlung junger, gleichfalls einzeln stehender Pflänzchen

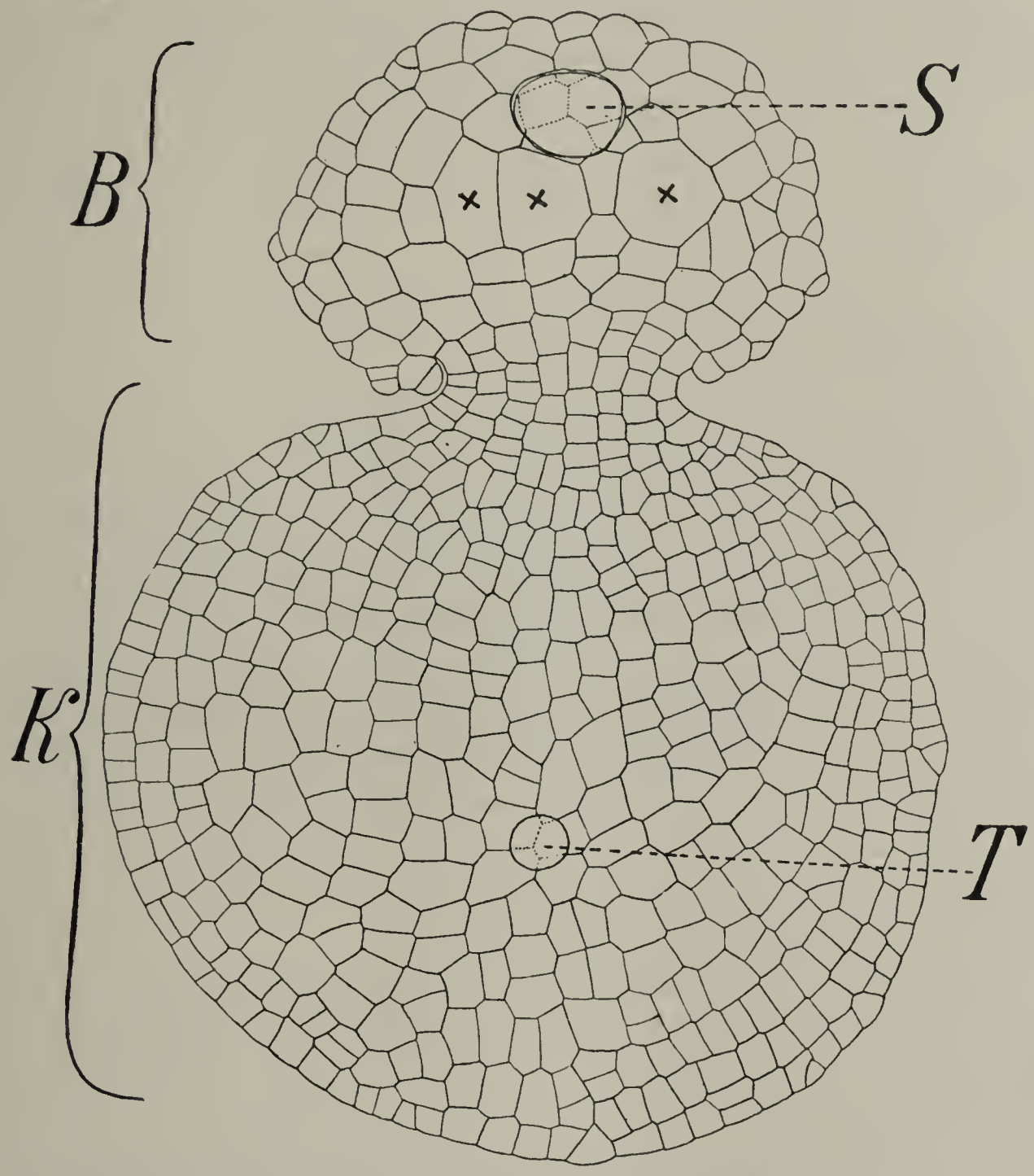


Fig. 1. Brutknospe von Riella helicophylla, stark vergrößert, von oben. *B* Blattteil, *K* Keimscheibe, *S* Schleimpapille, *T* Anheftungsstelle.

gebildet hat, von denen man zunächst die vertikal stehenden Keimscheiben, genau wie bei aus Sporen hervorgegangenen Pflanzen sieht [1]). Es handelt sich aber in diesem Falle nicht um Sporenkeimung, sondern um Vermehrung durch Brutknospen. Diese stimmen in ihrem Baue

1) Vergl. die Darstellung im XI. Abschnitt dieser Studien. Flora, Bd. XCVII, pag. 192 ff.

und ihrer Gestalt der Hauptsache nach mit denen von R. Paulsenii überein (vergl. Porsilds Abbildung a. a. O., Fig. 4 *C*, auf pag. 441, und die hier gegebene Fig. 1).

Die Brutknospe besteht aus zwei Teilen: einem unteren, der Keimscheibe (*K*), welche flach ist, und einem oberen konkav (nach oben) eingekrümmten (*B*), er sei — mit Rücksicht auf seine unten zu schildernde Entstehung — der Blatteil genannt. In diesem Teile fallen einige große, chlorophyllose Zellen auf (in der Abbildung mit × bezeichnet), außerdem sind Ölzellen vorhanden, namentlich am Rande, sie sind auch — ohne Rücksicht auf ihren Inhalt — von den übrigen Zellen leicht durch ihre geringere Größe zu unterscheiden. Hier sollen sich nach Porsild auch zahlreiche Rhizoideninitialen finden. Solche sind an dieser Stelle bei R. Cossoniana, R. Battandieri und R. helicophylla nicht nachweisbar, wohl aber sind die von Porsild als „Fettreservoire" betrachteten, in Fig. 1 mit × bezeichneten in verschiedener Zahl und Lagerung auftretenden großen Zellen Rhizoidinitialen. Man kann sich leicht davon überzeugen, wenn man eine soeben abgelöste Brutknospe auf dem Objektträger auskeimen läßt. Daß Porsild diese Zellen, welche wir wohl auch bei R. Paulsenii als Brutknospeninitialen betrachten dürfen, nicht als solche erkannt hat, dürfte wohl darauf beruhen, daß ihr Auswachsen zu Rhizoiden namentlich unter ungünstigen Keimungsbedingungen nicht selten unterbleibt. Sie enthalten nur kleine Stärkekörner; mit Osmiumsäure tritt dunkle Färbung ein, was wohl auf Fettgehalt schließen läßt. Es mögen auch noch andere Reservestoffe in diesen Zellen vorkommen, und es ist wahrscheinlich, daß sie auch anderweitig als zur Rhizoidbildung Verwendung finden können. Aber in erster Linie handelt es sich um Initialen.

Der „Blatteil" der Brutknospe enthält viel Stärke, während solche in der Keimscheibe zuweilen nicht nachweisbar ist, zuweilen zwar vorhanden ist, aber doch offenbar in geringerer Menge. Damit mag es zusammenhängen, daß der Blatteil, obwohl er kleiner ist als die Keimscheibe, schwerer ist als diese. Die Brutknospen steigen nicht, wie die von R. Paulsenii an die Wasseroberfläche empor. Sie sind etwas schwerer als Wasser und sinken in diesem, den Blatteil voran, nach unten. Der Blatteil wirkt vermöge seiner Schwere und seiner Krümmung wie ein kleiner Anker, der sich leicht an irgend einer Unebenheit des Substrates festsetzt. Bald wachsen dann auf seiner konvexen Seite die Initialen zu Rhizoiden aus, die Keimscheibe nimmt eine genau vertikale Lage an und schreitet bald zur Anlegung einer oder zweier Pflanzen, letzteres war bei gut ernährten Keimpflanzen die Regel (vergl. Fig. 9).

Ehe diese geschildert wird, ist aber zunächst noch die Entstehung der Brutknospen zu erwähnen.

Die Brutknospen entstehen am Stämmchen von Riella zwischen den Blättern, zuweilen einzeln (*B* in Fig. 2), meist aber in Gruppen zusammen. Sie sind an ihrer Gestalt und an der konkaven Einkrümmung des Blatteiles zu erkennen. Man sieht ohne weiteres, daß der „Blattteil" der Brutknospe deren Spitze darstellt, welche der Anheftungsstelle der Brutknospe ursprünglich gegenüberliegt. Im fertigen Zustand aber ist diese über ihre Insertion hinausgewachsen. Die Anheftungsstelle befindet sich auf der Oberseite[1]) der Keimscheibe (*T* Fig. 1). Die Brutknospe ist hier mittels einer Trägerzelle am Stämmchen befestigt.



Fig. 2. Riella Cossoniana. Spitze einer Pflanze, bei *B* eine Brutknospe. Vergr. 7 fach.

Außerdem ist auf der Oberseite am Blatteil noch eine große hyaline Zelle *(S)* wahrnehmbar, welche die genannten Beobachter bei den von ihnen untersuchten Arten nicht erwähnen. Es ist dies ein Gebilde, dessen Vorhandensein aus vergleichenden Gründen von Interesse ist. Diese Papille ist nämlich eine Schleimpapille, wie sie bei Lebermoosen so vielfach vorkommen, bisher aber bei Riella nicht bekannt waren. Es wird unten zu erwähnen sein, daß solche Schleimpapillen auch bei den „Blättern" von Riella sich vorfinden. Man kann an der Schleimpapille deutlich die durch die Schleimbildung abgesprengte Cuticula erkennen.

Die Entwicklung der Brutknospen ist eine sehr einfache. In dem Stadium, welches in Fig. 3, I abgebildet ist, besteht die ganze Brutknospe aus vier Zellen, von denen sich aber nur die zwei mittleren

1) Als Oberseite wird hier die dem ‚Stämmchen der Pflanze zugewandte' bezeichnet, es ist natürlich die dem Beschauer abgewandte.

an der weiteren Entwicklung beteiligen. Die untere *T* ist die Trägerzelle, die obere *S* die Schleimpapille. Der Schleim hebt die Cuticula ab und färbt sich mit Kongorot. Die weitere Entwicklung läßt sich, ohne daß eine eingehende Beschreibung notwendig wäre, aus der Vergleichung der Abbildungen (Fig. 3, III und IV) entnehmen. Man sieht daraus, daß die junge Brutknospe zunächst durch überall in gleichmäßiger Weise auftretende anti- und perikline Teilungen zu einer Zellscheibe wird, die drei Eigentümlichkeiten zeigt. Erstens wächst sie an ihrer Basis über ihre Anheftungsstelle hinaus, so daß diese dann später auf die Oberseite der Brutknospe zu liegen kommt. In Fig. 3, II ist dies Hinauswachsen über die Anheftungsstelle im optischen Längsschnitt durch eine junge Brutknospe dargestellt; in Fig. 3, III und Fig. 3, IV sieht man die Trägerzelle noch durchschimmern und erkennt, daß die über die Anheftungsstelle hinausgewachsene Partie der Brutknospe als Zellfläche sich weiter entwickelt, welche, wie die in Fig. 1 dargestellte Oberansicht zeigt, eine beträchtliche Entwicklung erfahren kann. Es tritt also derselbe Entwicklungsvorgang wie z. B. bei der Bildung schildförmiger Blätter ein.

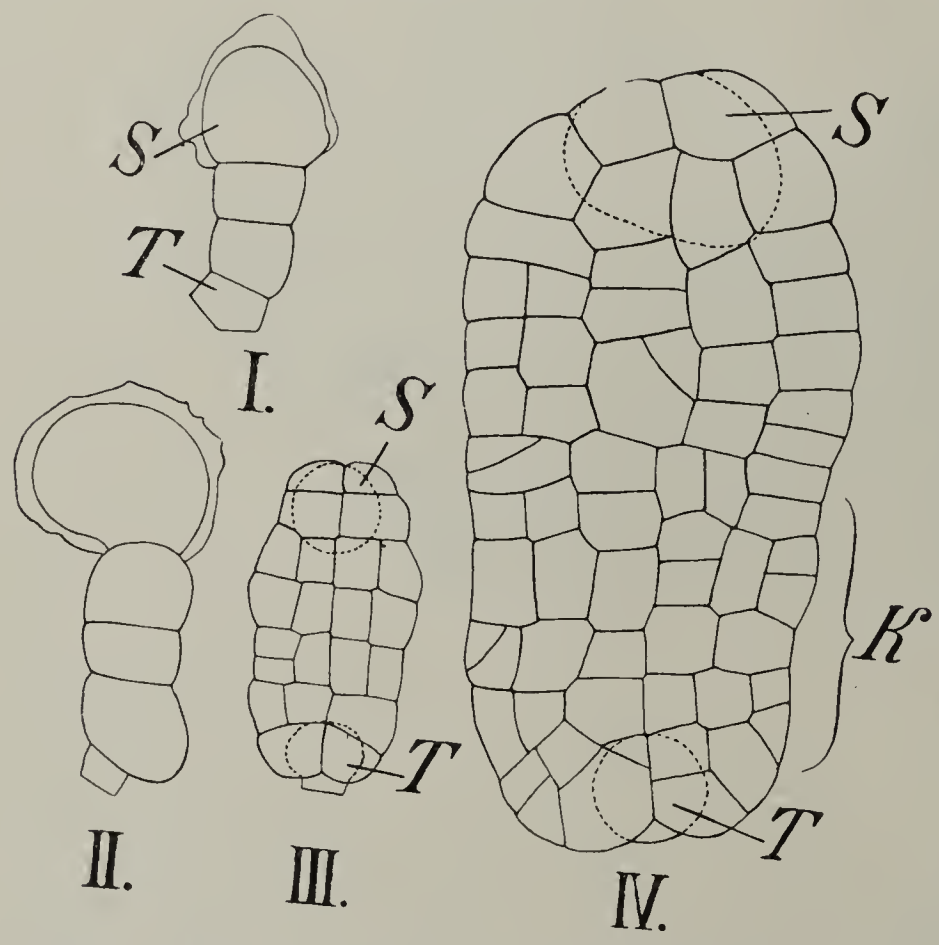


Fig. 3. Riella Cossoniana. Brutknospenentwicklung (stark vergr.). I, III, IV in Flächenansicht (von der Unterseite), II im optischen Längsschnitt. *S* Schleimpapille, *T* Trägerzelle.

Zweitens wird auch die Schleimpapille, welche ursprünglich an der Spitze sich befand, auf die Oberseite verschoben (Fig. 3, III, IV S, Fig. 1). Drittens macht sich schon in dem in Fig. 3, IV abgebildeten Stadium bemerklich, daß im oberen Teil der Brutknospe die Teilungsfähigkeit der Zellen früher erlischt als im unteren; damit ist die Ausbildung der beiden Teile der Brutknospe, welche oben unterschieden wurden, eingeleitet, der obere Teil wird zum Blatteil, der untere zur Keimscheibe. Beide gehen ursprünglich ohne äußerlich sichtbare Grenze ineinander über. Später wächst die Keimscheibe

in ihrem unteren Teil mehr in die Fläche als in dem dem Blatteile angrenzenden. Es bildet sich hier also eine Verengerung und die ganze Brutknospe erhält einen Umriß, der etwa dem des unteren Teiles einer Baßgeige entspricht. Der schmälere Teil kann sich, wie bei der Besprechung der Keimung zu erwähnen sein wird, später stielartig verlängern.

Mit der hier kurz geschilderten Entwicklungsgeschichte der Brutknospen stimmt die derjenigen von Riella americana überein, nur daß Howe und Underwood hier nichts von einer Schleimpapille erwähnen. Diese ist aus zwei Gründen von Interesse, einmal wegen des Vergleichs der Brutknospen mit den Blättern, und sodann wegen des Vergleichs mit anderen Lebermoosen.



Fig. 4. Riella Cossoniana. Flächenansicht nahe dem Scheitel einer jungen Pflanze. Die beiden Blätter haben ihre Schleimpapille *S* noch in terminaler Stellung.

Daß die Brutknospen nichts weiter sind als umgebildete Blätter, scheint mir zweifellos. Schon die Stellung der Brutknospen deutet darauf hin. Auch die Blätter besitzen ferner eine Schleimpapille (Fig. 4 *S*), welche auf die Oberseite verschoben wird; nur bei den ersten Blättern der Keimpflanzen finden sich an ihrer Stelle nicht selten eine oder zwei Ölzellen. Die ersten Blätter, welche die Schleimpapille aufweisen, zeigen deren Verschiebung noch nicht (Fig. 4 *S*). Auch bei Riella Clausonis ist die Schleimpapille vorhanden, aber in geringerer Entwicklung (Fig. 5 *p*) und ohne Verschiebung auf die Blattfläche.

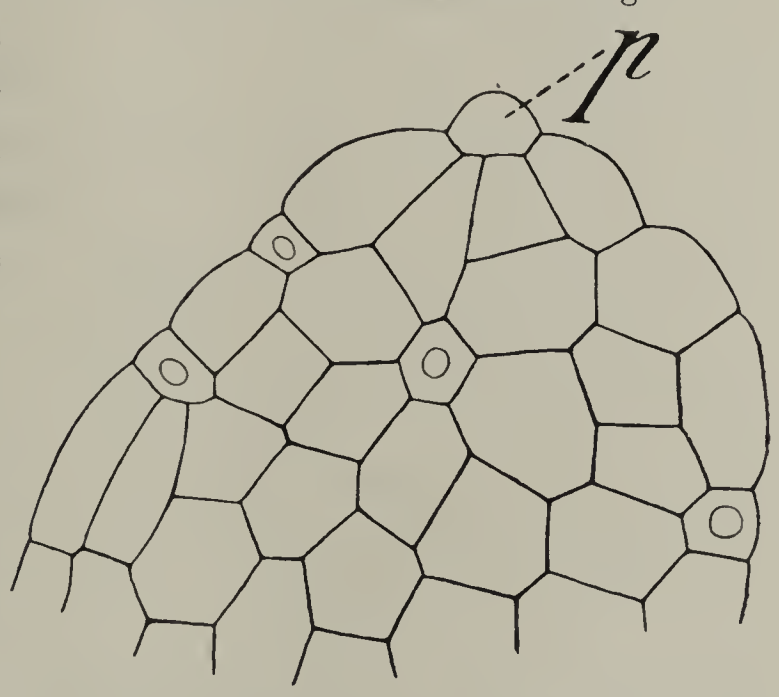


Fig. 5. Riella Clausonis. Blattspitze stark vergr. *p* Papille.

Die Brutknospen unterscheiden sich von den Blättern durch ihre Insertion und durch das Verhalten ihrer zur Keimscheibe auswachsenden Basis.

In ersterer Hinsicht ist zu erwähnen, daß die ersten Entwicklungsstadien von Blättern und Brutknospen übereinstimmen; die Blätter weichen dann später dadurch ab, daß bei ihnen auch die Basalzeile Längsteilungen erfährt, während sie bei den Brutknospen zur Trennungszelle sich entwickelt. Man findet aber gar nicht selten auch Blätter, bei denen eine oder zwei Basalzellen ungeteilt geblieben sind, ja auch solche, bei denen die Basis über die Ansatzstelle hinausgewachsen ist. Da die „Blätter" homolog sind den bei anderen Lebermoosen sich findenden Schleimpapillen (resp. deren Trägerzellen), so ist es von Interesse, daß hier wirklich noch Schleimpapillen vorhanden sind und daß diese, ähnlich wie der Spitzenteil der Schuppen der Marchantien, auf die Oberseite verschoben werden. Es dürfte dies ein weiterer Grund für die unten näher zu begründende Ansicht sein, daß die Riellen sich der Riccieen-Marchantiaceen-Reihe angliedern, die nach unten hin mit der Jungermanniaceen-Reihe konvergiert. Allerdings findet sich eine analoge Verschiebung der Schleimpapille auch bei den „Blattohren" von Blasia, aber mit dieser haben die Riellen sonst keine Übereinstimmung.

Die Brutknospenbildung von Riella scheint mir nun auch Licht zu werfen auf die der Marchantiaceen. Schon früher[1]) habe ich diese als eine der Keimscheibe der Riellen analoge Ausbildung betrachtet. Dieser Vergleich gewinnt durch die oben mitgeteilte Tatsache eine weitere Stütze. Wir sehen, daß bei Riella das aus einer Trägerzelle einer Schleimpapille hervorgegangene Blatt sich an seiner Basis zu einer Keimscheibe umbildet. Bei Marchantia und Lunularia ist dieser Vorgang nun noch weiter gegangen.

Die Brutknospe von Marchantia und Lunularia kann auch als einer Schleimpapille homolog betrachtet werden. Solche Schleimpapillen finden sich an den Vegetationspunkten der Brutknospen ursprünglich auf beiden Seiten. Später werden sie auf der Oberseite unterdrückt, auf der Unterseite des Thallus durch die aus ihrer Weiterentwicklung hervorgegangenen Schuppen ersetzt. Diese Verteilung steht offenbar mit der stark ausgeprägten Dorsiventralität des Thallus im Zusammenhang; bei Jungermanniaceen mit weniger stark dorsiventral gebautem Thallus, wie z. B. Pellia, finden wir Schleimhaare auf beiden Seiten des Thallus. „Potentia" sind sie auch bei den Marchantiaceen auf der Oberseite vorhanden, und tatsächlich entwickeln sich auch auf dieser unter bestimmten Umständen die ihnen homologen Schuppen,

---

1) Organographie, pag. 355.

so z. B. bei der Bildung der Archegoniophoren an Plagiochasma u. a., ebenso bei der Bildung der Brutknospenbecher. Nur entwickeln sich von den hierbei auftretenden Papillen nur eine Anzahl zu Schleimpapillen, die andern zu Brutknospen. Diese erfahren die Ausbildung zur Keimscheibe aber nicht wie bei Riella relativ spät und nur in einem Teile der Brutknospe, sondern sofort und vollständig. Wir können also die Marchantiaceenbrutknospen als eine Weiterentwicklung der Riellabrutknospen betrachten, eine Weiterentwicklung, welche nicht im phylogenetischen Sinne aufgefaßt zu werden braucht. Beide stimmen darin überein, daß sie je zwei Pflanzen den Ursprung geben können, beide sind auch ausgerüstet mit Rhizoidinitialen, beide sind ferner in ‚Profilstellung' entwickelt. Man kann dieser Darlegung entgegenhalten, daß ja bei andern Lebermoosen, z. B. Lejeuniaarten, Aneura u. a. Brutknospen auftreten, welche sicher nicht Schleimpapillen homolog sind. Indes bezieht sich meine Ausführung nur auf die Brutknospenbildung in der Riella-Marchantiaceen-Reihe und für diese scheint sie mir eine natürliche und ungezwungene Auffassung der sonst morphologisch rätselhaften Brutknospenbildung zu ergeben.

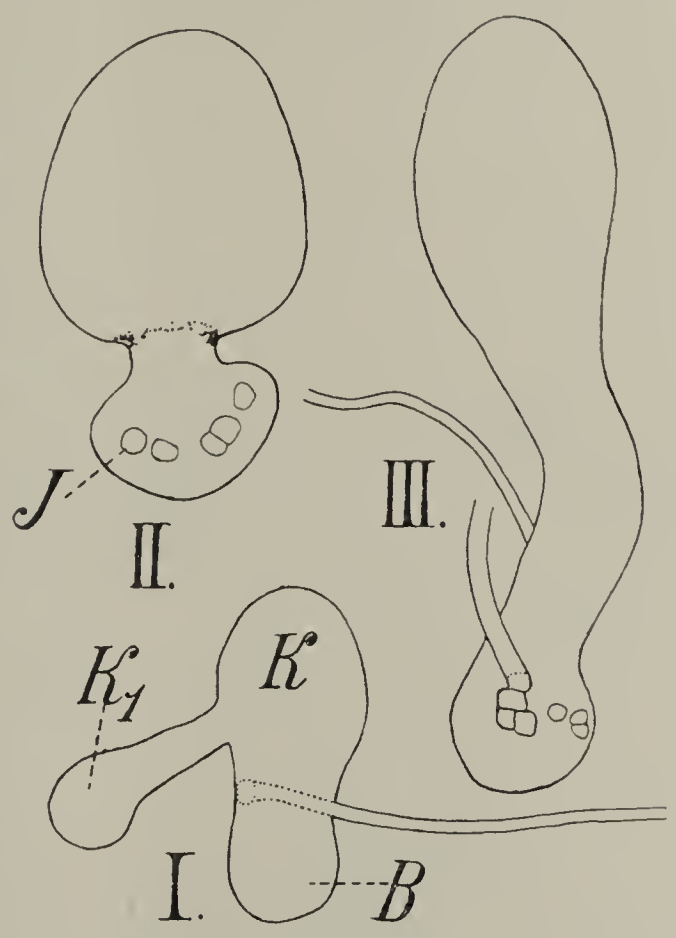


Fig. 6. I. Riella Battandieri. Brutknospe, welche ohne Streckung des zwischen der Keimscheibe *K* und dem Blatteile *B* gelegenen Teiles eine sekundäre Keimscheibe K_1 erzeugt hat. II. R. helicophylla. Brutknospe mit eingezeichneten Rhizoidinitialen (*J*). Die Punktierung deutet die Lage der embryonalbleibenden Zone an. III. Ausgekeimte Brutknospe mit „Stiel".

Von Interesse ist auch die Keimung der Riella-Brutknospen, deren Betrachtung die Bezeichnung Keimscheibe für einen Teil des Brutknospenkörpers rechtfertigen wird.

Ebenso wie die aus der Sporenkeimung hervorgegangene Keimscheibe (vergl. Fig. 4, Flora, Bd. 97, Pag. 196) hat die der Brutknospe an ihrer Basis eine interkalare Zone, welche meristematisch tätig ist; aus ihr kann ein zuweilen ziemliche Länge erreichender „Stiel" hervorgehen, der neue Rhizoiden entwickelt (Fig. 8, III). Die meristematische Zone ist in Fig. 6, II durch Punktierung angedeutet. Es sei dazu bemerkt, daß ursprünglich die Einschnürungsstelle ganz aus embryonalen

Zellen besteht, die dann aber später gegen die Basis (den Blatteil) hin in den Dauerzustand übergehen.

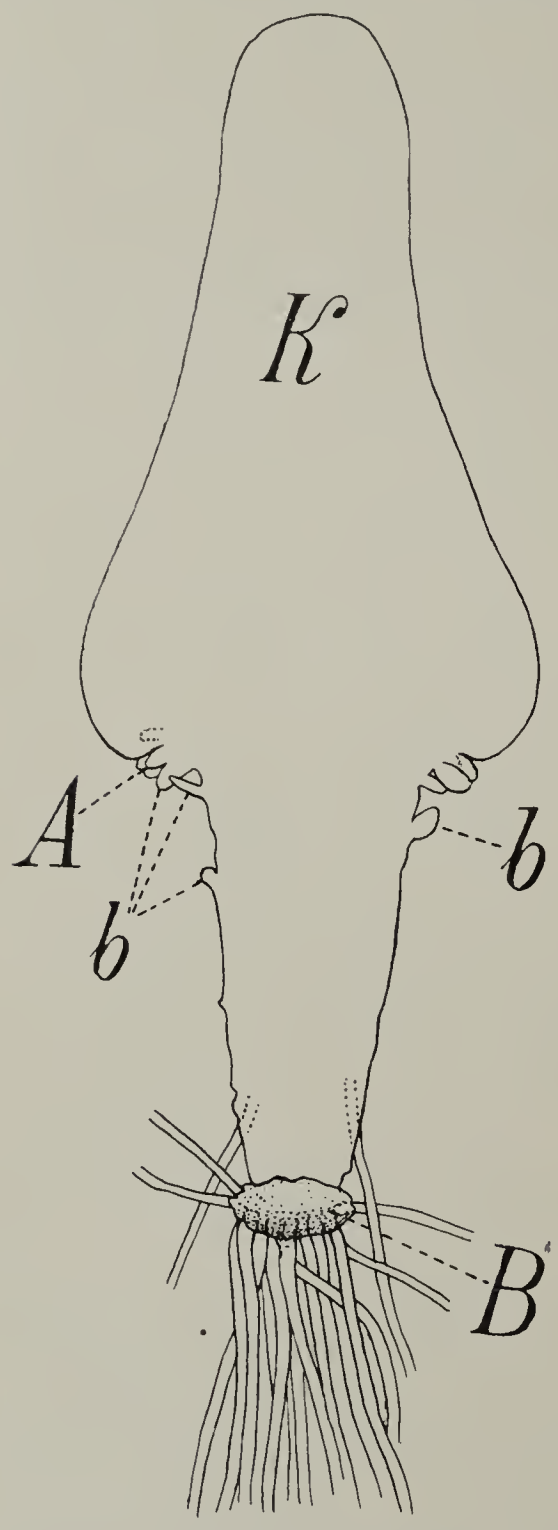


Fig. 7. Riella Cossoniana. Gekeimte Brutknospe schwach vergrößert. *B* Blatteil, *K* Keimscheibe. An ihr sind zwei unmittelbar in die Keimscheibe übergehende Pflanzen entstanden, welche Blätter (*b*) und einzelne Archegonien (*A*) gebildet haben.

Die Entstehung der Pflanze an der Keimscheibe kann verschieden vor sich gehen. Unter günstigen Bedingungen so wie bei der Keimpflanze, unter ungünstigen abnorm, d. h. so wie es Solms-Laubach bei seinen Keimpflanzen von R. Parisii beschrieben hat. Wir wollen daher den ersten Keimungsmodus den normalen, den zweiten den Solms'schen nennen. Es dürfte sich nunmehr aus dem Folgenden ergeben, wie die Verschiedenheit zwischen den Angaben von Solms (vgl. Arch. Studien XI) und denen von Porsild und mir eigentlich zustande kam. Beim normalen Keimungsvorgang entsteht der Vegetationspunkt der jungen Pflanze genau so, wie dies früher für R. helicophylla u. a. beschrieben wurde, also so, daß der Flügel der Keimpflanze sich unmittelbar in der Keimscheibe fortsetzt. Dabei entwickelten sich bei R. Cossoniana fast ausnahmslos in den kräftigen Kulturen, denen sterilisierter Lehm als Unterlage gegeben wurde, Doppelpflänzchen. Ein solches ist in Fig. 7 abgebildet. Die beiden Pflänzchen haben schon Blätter entwickelt, ja es sind an ihnen sogar schon Geschlechtsorgane (Archegonien *A*, Fig. 7) aufgetreten [1]), obwohl ihr „Flügel" noch unmittelbar in die Keimscheibe *K* übergeht. Sie sind von etwas ungleicher Entwicklung, das links ist weiter fortgeschritten als das rechts, die Blätter des ersteren reichen demgemäß auch etwas

1) Es geht daraus zugleich hervor, daß auch Riella dazu befähigt ist, Geschlechtsorgane schon in frühester Jugend hervorzubringen, was bei Sphaerocarpus regelmäßig eintritt. Riella dürfte für experimentelle Studien über die Abhängigkeit der Bildung der Sexualorgane von äußeren Faktoren günstig sein.

weiter herunter als die des letzteren. Daß, wie dies früher (a. a. O.) ausgeführt wurde, die Keimscheibe direkt in die junge Pflanze übergeht, tritt hier ungemein klar hervor. Fig. 8 zeigt eine ältere Doppelpflanze, welche schon Sporogonien entwickelt hat; die Keimscheibe *(K)* ist auch hier noch deutlich erkennbar.

Bei der Solmsschen Keimungsweise ist die Entstehung der Pflanze

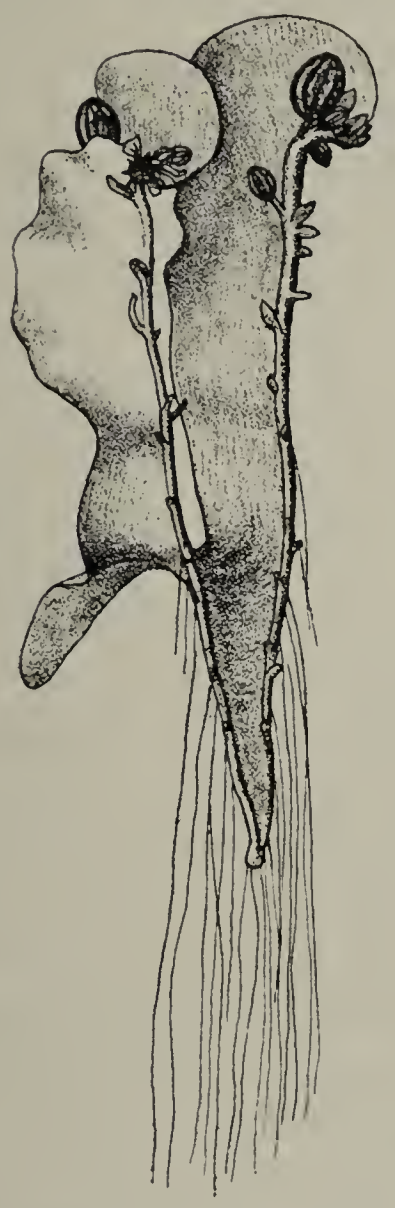


Fig. 8. Riella Cossoniana. Aus Brutknospenkeimung hervorgegangenes Doppelpflänzchen, links unter der Mitte die Keimscheibe, in welche die Flügel beider Pflanzen (welche schon fruktifizieren) übergehen.

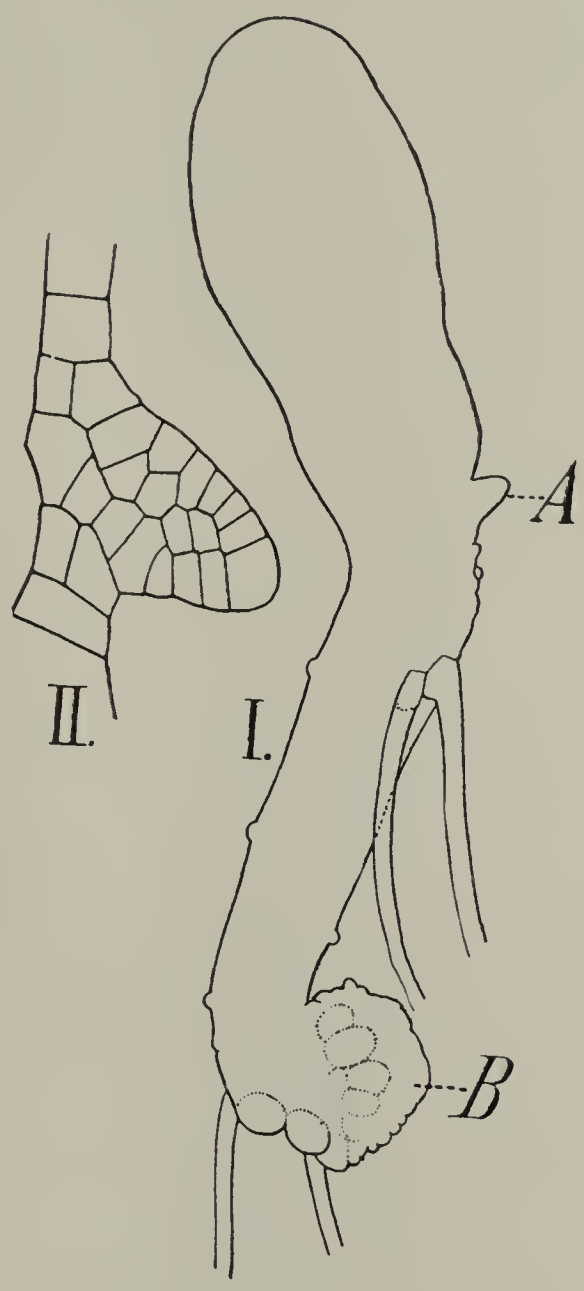


Fig. 9. I. Riella Cossoniana. Keimung einer Brutknospe unter kümmerlicher Ernährung. Bei *A* Neubildung, welche in II stärker vergrößert ist.

an der Keimscheibe scheinbar eine andere. Diese Entstehungsweise fand sich in einer viel weniger gut ernährten und deshalb kümmerlich wachsenden Kaolinkultur. Daß die Kaolinkultur eine unter ungünstigeren Ernährungsverhältnissen entwickelte war, sprach sich auch darin aus, daß die Rhizoidinitialen des Blatteils der Brutknospen meist nicht zu Rhizoiden auswuchsen, sondern diese sich erst an dem stielartigen

Teile der Keimscheibe entwickelten; die Hemmung in der Entwicklung trat also schon hierin hervor. Die Hauptverschiedenheit bestand aber darin, daß in der Kaolinkultur die Keimscheiben sich nicht direkt zu neuen Pflanzen weiter entwickelten, sondern an ihnen Neubildungen auftraten. Daß diese unter ungünstigen Ernährungsbedingungen an den aus der Sporenkeimung entwickelten Keimscheiben sich bilden können, wurde im Abschnitt XI dieser Studien gezeigt. Es wurde dort u. a. das Auftreten sekundärer Keimscheiben an den primären beschrieben. Solche bilden sich auch bei der Brutknospenkeimung und zwar stets an der Keimscheibe, nie an dem Blatteil. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß auch der letztere, etwa nach Entfernung oder Inaktivierung der Keimscheibe, regenerationsfähig ist, aber es wurden keine Versuche zur Beantwortung dieser Frage angestellt. Die Neubildungen von der Keimscheibe können bald früher, bald später auftreten.

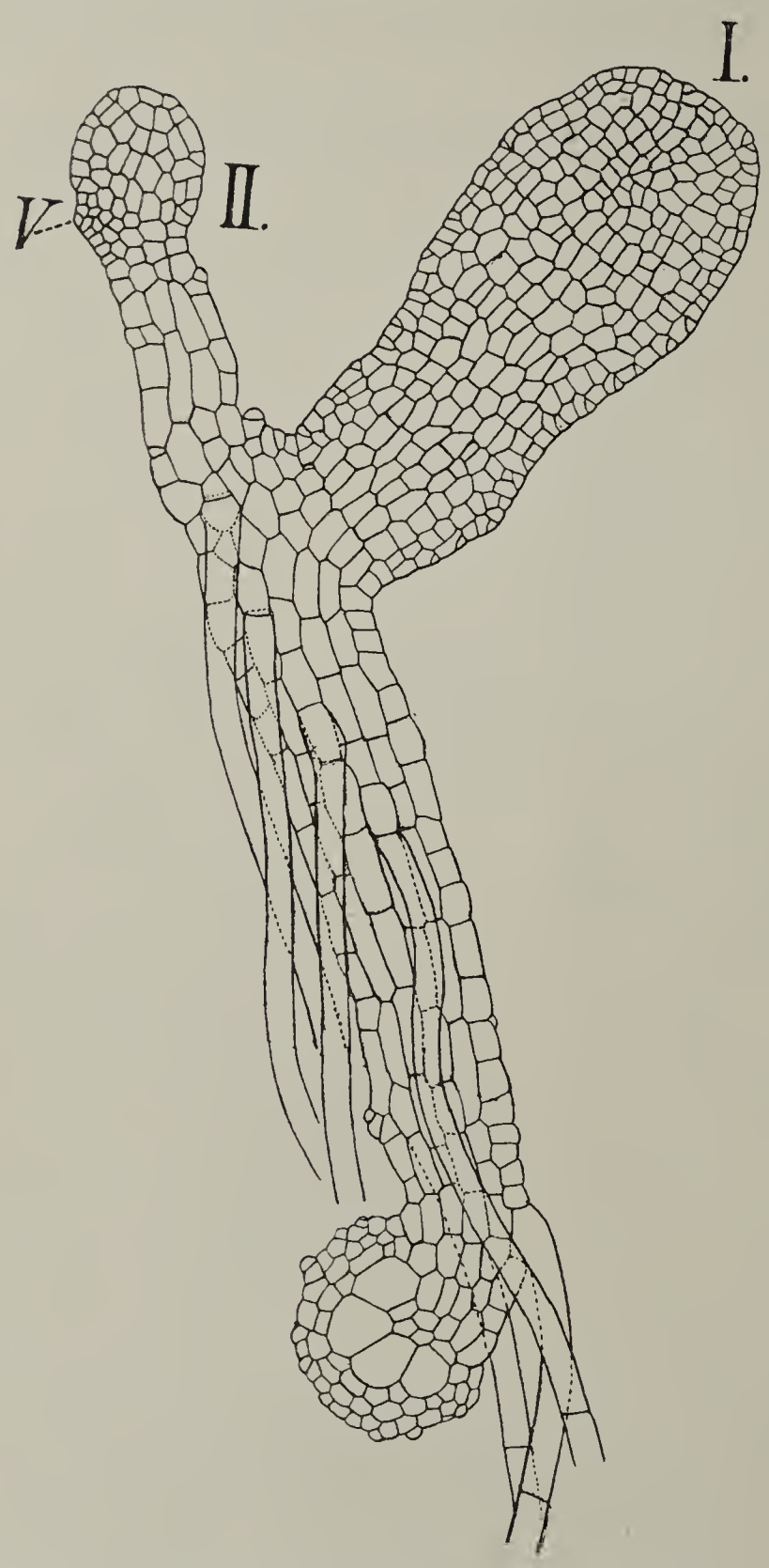


Fig. 10. Riella Cossoniana. Gekeimte Brutknospe, stark vergr. I. Primäre, II. sekundäre Keimscheibe, bei *V* Stelle an der der Vegetationspunkt der beblätterten Pflanze entstehen würde.

In Fig. 6, I ist z. B. eine Keimscheibe *K* abgebildet, deren schmälerer unterer Teil sich noch kaum verlängert hatte, und an der trotzdem eine sekundäre Keimscheibe (K_1) aufgetreten war. In Fig. 9, I dagegen war der Stielteil schon bedeutend herangewachsen, als die Neubidung *A* auftrat (sie ist in Fig. 9, II stärker vergrößert dargestellt; man kann hier eine zweischneidige Scheitelzelle

konstruieren, welche in anderen Fällen sicher nicht vorhanden ist). Es können die Neubildungen auch dann eintreten, wenn schon die ersten noch rudimentären Blättchen angelegt waren.

Diese Neubildungen sind stets neue Keimscheiben, deren Ausbildung meist die erste Keimscheibe veranlaßt, sich zur Seite zu biegen. So z. B. bei der in Fig. 10 abgebildeten Keimscheibe. Aus der Keimscheibe I ist hier die Keimscheibe II hervorgesproßt, welche bei *V* einen Meristemkomplex zeigt. Wenn die sekundäre Keimscheibe frühzeitig zur Bildung von Pflanzen übergeht, so kann dies, namentlich wenn die Pflanze nur auf einer Seite der Keimscheibe entsteht (Fig. 11), so aussehen, als ob diese Pflanze seitlich aus der primären Keimscheibe hervorgesproßt wäre.

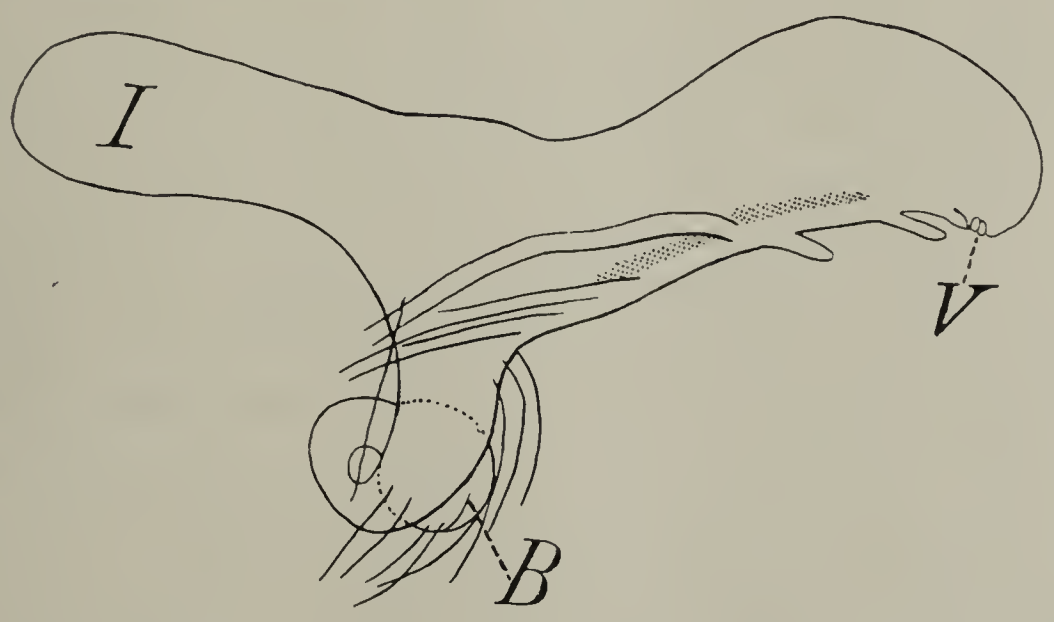


Fig. 11. Riella Cossoniana. Gekeimte Brutknospe mit scheinbarer seitlicher Neubildung einer Pflanze. *I* Keimscheibe, *B* Blatteil der Brutknospe. An dieser ist eine sekundäre Keimscheibe entstanden, welche eine Pflanze gebildet hat, deren Vegetationspunkt bei *V* liegt. Darunter einige Blätter.

Wenn man diese Abbildung vergleicht mit der von Solms-Laubach[1]) für die Keimung von R. Parisii (= R. Clausonis) gegebenen, so wird die Übereinstimmung wohl ohne weiteres einleuchten.

Es ist also wohl keine allzukühne Hypothese, wenn ich jetzt noch mehr als früher annehme, daß Solms-Laubach bei seiner Riella keine normalen, sondern unterernährte Keimpflanzen vor sich hatte. Ungünstige Ernährungsbedingungen treten bei den Keimlingen von Riella leicht ein, namentlich dann, wenn sie von einer Schicht im Wasser herabgesunkener Teilchen bedeckt werden und aus dieser sich sozusagen erst wieder herausarbeiten müssen. Die Solmsschen Keimpflanzen bildeten meiner Auffassung nach an der primären Keimscheibe neue Keimscheiben aus, an welchen einseitig Pflanzen entstanden. Darauf deutet

1) Bot. Ztg. 1903, Bd. LXI, II. Abt., Fig. 3 auf pag. 195.

auch hin, daß Solms-Laubach „Blätter“ nur am Vegetationspunkte zeichnet. Diese müßten aber, wenn das ganze aus der Keimpflanze hervorgegangene Gebilde eine Pflanze wäre, viel weiter nach unten hin vorhanden sein. Nach dem soeben ausgeführten handelt es sich aber nicht, wie Solms-Laubach annahm, um eine Pflanze, sondern um eine sekundäre Keimscheibe + einer an dieser entstandenen Pflanze. Es wird so leicht erklärlich, wie Solms-Laubach veranlaßt werden konnte, die interkalare Lage des Vegetationspunktes u. a. in Abrede zu stellen. Näher darauf einzugehen, dürfte kaum erforderlich sein. Erwähnt sei aber noch, daß die früher von mir gegebene Abbildung (Flora, 77. Bd. 1893. Tafel II Fig. 1) von Riella Battandieri, welche eine aus einem „Zellkörper“ entspringende Zellfläche darstellte, sich unzweifelhaft — wie auch schon von Howe und Underwood vermutet worden ist — auf eine gekeimte Brutknospe bezieht. Da ich damals nur Alkoholmaterial zur Verfügung hatte, war ich nicht imstande, die Brutknospenbildung, die bei den von uns untersuchten Arten nicht ständig, sondern — wahrscheinlich abhängig von äußeren Einflüssen — nur zeitweilig auftritt, nachzuweisen. Man kann übrigens an der genannten Abbildung in dem Blatteil die Rhizoidinitialen angedeutet sehen. Ebenso kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die von Howe und Underwood angeführte Abbildung Trabuts von Riella Cossoniana gleichfalls auf eine Brutknospe sich bezieht. Bei Riella Clausonis konnte Brutknospenbildung bis jetzt nicht beobachtet werden; bei der großen Übereinstimmung in ihrer Organisation, welche alle Riellaarten zeigen, ist man indes geneigt, anzunehmen, daß sie auch alle Brutknospen zu bilden imstande seien.

Freilich ist es ja auch möglich, daß die Fähigkeit, Brutknospen zu bilden, nur bei einem Teil der Arten aufgetreten ist. Auch bei Marchantia z. B. ist — soweit mir bekannt — die Brutknospenbildung nicht bei allen Arten nachgewiesen.

Bei Riella stellt sie jedenfalls ein recht ausgiebiges Vermehrungsmittel dar, da die Brutknospen ja von Anfang an im Wasser sich ausbilden und durch Wasserströmungen leicht verbreitet werden können. Dazu kommt die Leichtigkeit mit der Riella, wie früher gezeigt wurde, Adventivsprosse bildet. Trotz ihrer zarten Organisation ist also Riella vorzüglich ausgerüstet, selbst dann sich zu erhalten und zu vermehren, wenn sie nicht zur Sporenbildung gelangen sollte, was namentlich bei den diöcischen Arten leicht eintreten kann. Das Vorkommen von Brutknospen bei der monoecischen R. Battandieri zeigt aber, daß die Brutknospenbildung sich nicht etwa zur Sicherung des Bestandes diöcischer Arten entwickelt haben kann.

2. Schließlich mag

die systematische Stellung

von Riella und ihren nächsten Verwandten (Sphaerocarpus und Geothallus) hier noch erörtert werden.

Bekanntlich teilt man die Lebermoose meist in drei Reihen: die der Marchantiales, der Jungermanniales und der Anthocerotales ein. Da die letzteren bezüglich der Verwandtschaft mit Riella von vornherein ausscheiden, kann es sich nur fragen, ob die Riellen einer der beiden andern Reihen anzugliedern oder als vereinzelt stehende Gruppe zu betrachten sind.

Leitgeb[1]) neigte entschieden zu der Ansicht hin, daß die Riellen den Jungermanniaceen zuzuzählen seien. Er führt als Grund dafür an: für Riella den aufrechten Wuchs und die scharfe Trennung zwischen Blatt und Stamm, den Mangel der Zäpfchenrhizoiden und namentlich den Aufbau des Embryos aus Querscheiben, welcher an Fossombronia erinnert.

Die dem Habitus entnommenen Gründe können um so weniger in das Gewicht fallen, als sie nur auf Riella. nicht aber die mit ihr doch unzweifelhaft nahe verwandten Gattungen Sphaerocarpus und Geothallus passen. Für die Entwicklung der Schuppen auf der Thallusunterseite zu ‚Blättern' bietet aber Riccia natans ohne weiteres ein Gegenstück. Den „aufrechten Wuchs" aber finden wir, wie erwähnt, auch bei den Brutknospen von Marchantia. Die Rhizoidenfrage soll unten besprochen werden.

Der Aufbau des Embryos weicht nicht prinzipiell von dem solcher Marchantiaceen ab, welche wie Targionia durch schlanke Embryonen ausgezeichnet sind; die Regel, daß bei den Marchantiaceen die erste Wand schief zur Archegonachse, bei den Jungermanniaceen zu dieser senkrecht gestellt sei, ist keine durchgreifende. „Leitgeb findet in dieser Übereinstimmung (— von Sphaerocarpus und Riella mit den Jungermanniaceen-Embryonen —) eine wirkliche Annäherung an die Jungermanniaceen. Allein schon die Tatsache, daß bei ganz unzweifelhaften Marchantiaceen wie Reboulia und Targionia dasselbe vorkommt, nämlich die Bildung mehrere übereinander liegender Stockwerke vor dem Eintreten der Quadrantenbildung, läßt die Leitgebsche Parallelisierung als unhaltbar erscheinen"[2]). Außerdem würde das

---

1) Leitgeb, Unteruschungen über die Lebermoose 1879, Bd. IV, pag. 7.

2) Goebel, Zur Embryologie der Archegoniaten in Sachs Arb. a. dem botan. Institut in Würzburg 1880, Bd. II, Heft 3, pag. 440. — Eine Abbildung eines Targionia-Embryos (welche meine a. a. O. gemachten Angaben bestätigt) findet sich z. B. bei Campbell, mosses and ferns II. ed., Fig. 21 B. Ähnlich verhält sich auch Fegatella (vergl. Bolleter, Fegatella conica, Inaug.-Diss., Zürich 1905, Textfig. 10).

Herausgreifen eines einzigen Merkmales doch kaum entscheidende Bedeutung haben. Es seien deshalb die Gründe, welche für die Stellung der Riellaceen zu den Jungermanniales sprechen, hier in Zusammenstellung angeführt.

A. Gametophyt.

1. Der Bau der Ölzellen ist ein solcher, wie er zwar bei Marchantiaceen, nicht aber bei Jungermanniaceen vorkommt. Letztere zeigen die Ölkörper im Zellinhalt verteilt oder falls nur ein Ölkörper vorkommt, liegt er doch in einer Zelle, die nicht ausschließlich nur der Sekretbildung dient; erstere bilden ganze Zellen zu Sekretbehältern aus.

2. Die Ausbildung der Schuppen des Thallus zu chlorophyllhaltigen Assimilationsorganen findet sich (etwa abgesehen von der auch sonst eine Sonderstellung einnehmenden Gattung Blasia) bei keiner Jungermanniacee, wohl aber z. B. bei der Wasserform von Riccia (Ricciocarpus) natans. Sie hängt wohl mit Beleuchtungsverhältnissen zusammen; bei einem der Erde angeschmiegten Thallus ist eine solche Ausbildung von vornherein nicht zu erwarten. Indes tritt sie auch nicht ein z. B. bei den Wasserformen von Pellia.

3. In der Brutknospenbildung von Riella treten, wie oben nachgewiesen, bedeutsame Analogien mit der bei Marchantia und Lunularia bekannten hervor.

4. Die Umhüllung der Archegonien durch Einzelhüllen findet sich bei Riella ebenso wie bei Marchantia und Preissia, aber bei keiner Jungermanniacee in derselben Weise.

5. Die Keimscheibenbildung bei Sphaerocarpus stimmt mit der der Riccien und Marchantiaceen überein, bei keiner Jungermanniacee ist Ähnliches bekannt; Riella stimmt, wie früher nachgewiesen, mit Sphaerocarpus überein, nur daß die Keimscheibe vertikal steht.

B. Sporophyt.

6. Die sterilen Zellen (Nährzellen) im Innern der Kapseln finden sich zwar bei Gliedern der Marchantiaceenreihe (Corsinia), aber bei keiner Jungermanniacee. Auch sind bei diesen keine Formen bekannt, welche ganz unverdickt bleibende Kapselwandzellen besitzen, wohl aber bei den Marchantiaceen (z. B. Corsinia).

Früher[1]) glaubte auch ich die Riellen als „Anelatereen“ der Jungermanniaceenreihe angliedern zu sollen, übrigens unter Hervorhebung ihrer Sonderstellung.

---

1) Goebel, Die Muscineen in Schenks Handbuch d. Botanik 1881, Bd. II, pag. 363.

Dieselbe Stellung nehmen sie auch in der neuesten Bearbeitung der Bryophyten ein[1]).

Indes erscheint mir, wie ich schon früher hervorhob[2]), jetzt sicher gestellt zu sein, daß die Riellaceen in die Marchantiaceenreihe zu stellen sind. Man kann dagegen nicht mehr einwenden, daß der anatomische Bau des Thallus, der für diese Reihe so charakteristisch ist, sich bei den Riellen nicht finde. Denn wir wissen, daß auch bei typischen Marchantiaceen, welche im Wasser, bzw. an sehr feuchten Standorten leben[3]), der Thallus eine Vereinfachung seines Baues zeigt; es gibt, wie früher nachgewiesen wurde, z. B. Arten der Gattung Dumortiera, bei welchen die Anlegung der Luftkammerschicht ganz unterbleibt, andere, bei denen diese zwar angelegt war, aber bald der Zerstörung anheimfällt. Auch der Besitz von Zäpfchenrhizoiden ist bei den Marchantiaceen kein allgemeiner, sie fehlen bei Dumortiera und Cyathodium, spezifisch hygrophilen Formen.

Diesen Gründen ließen sich andere anreihen, z. B. die Art und Weise des Antheridienaufbaues. Aber die angeführten genügen, wie mir scheint, vollständig, um zu zeigen, daß die Riellaceen in die Marchantiaceenreihe einzurechnen sind. Dabei ist natürlich nicht zu übersehen, daß die niedrigstehenden Glieder der beiden Reihen (Marchantiales und Jungermanniales) weniger stark voneinander abweichen als die höheren. Es ist nicht notwendig, die Riellaceen als eine in ihrem anatomischen Aufbau reduzierte Marchantiaceengruppe zu betrachten; sie können auch auf einer Stufe der Gewebegliederung stehen geblieben sein, über welche die andern Glieder der Reihe hinausgingen.

Die Marchantiaceenreihe würde also in folgende Gruppen zerfallen: 1. Riccieen, 2. Corsiniaceen, 3. Riellaceen, 4. Marchantiaceen.

Die Riellaceen würden eine den Corsiniaceen nahestehende Seitenreihe darstellen, welche sich nach oben hin nicht weiter entwickelt hat; ihre Angehörigen sind als spezifisch hygrophile Pflanzen auf einer Stufe der Gewebebildung stehen geblieben, welche selbst hinter der der einfach gebauten Riccieen zurückbleibt, während die Sporogongliederung die der Riccien übertrifft. —

Damit mögen diese „Archegoniatenstudien“, wenigstens was die Lebermoose betrifft, ihren Abschluß finden.

---

1) D. H. Campbell, The structure and development of Mosses and ferns. II. ed. 1905.

2) Organographie 1900, pag. 259.

3) Auch Geothallus tuberosus (vergl. Campbell, a. a. O.) lebt offenbar an feuchten Standorten, die später austrocknen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 98

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

Artikel/Article: Archegoniatenstudien. Über die Brutknospenbildung und über die systematische Stellung von Riella. 308-323