Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella.

Von **Morten P. Porsild**, Kopenhagen.

Hierzu 8 Figuren im Text.

Der Botaniker der dänischen Pamirexpedition, Herr Mag. Sc. Ove Paulsen, sammelte während seiner Reise verschiedene Schlammproben, um daraus nach seiner Heimkehr lebendige Krustazeen zu erhalten. Eine dieser Proben, 1898 bei Bokhara am Ufer eines Brackwassertümpels gesammelt, wurde 1901 in Wasser gelegt; es kamen verschiedene Krustazeen daraus hervor und gleichzeitig eine üppige Kultur einer *Riella,* mit *Oedogonien* und anderen Algen untermischt. Diese *Riella* wurde mir von seiten des Finders zur Bearbeitung überlassen, und ich habe sie im Frühjahr 1902 unter dem Namen *R. (Trabutiella) Paulsenii n. sp.* beschrieben und abgebildet (Bot. Tidsskr. B. 24 pag. 323).

Jeder Fund eines Repräsentanten dieser seltenen und eigentümlichen Gattung war an und für sich interessant, besonders war es aber dieser, weil die Fundorte der damals bekannten sieben Arten sich alle um das Mittelmeergebiet gruppierten. Es waren nämlich vier Arten in Algier, eine in Südfrankreich, eine am Genfersee, eine auf Sardinien und in Griechenland gefunden, und von diesen war der Fundort der Schweizer Art, *R. Reuteri,* durch Anbauten zerstört und mehrere der übrigen Arten waren nur einmal beobachtet worden. Aus dem Funde einer Art in Zentralasien, die mit einer Art aus Algier in engster Verwandtschaft stand, glaubte ich vermuten zu dürfen, dafs diese Gattung bisher vielfach übersehen war, und dafs sie sich noch an anderen Stellen würde finden können. Diese Vermutung wurde früher als ich erwartet hatte bestätigt: im selben Jahre berichtete Corbière über das Wiederauffinden der französischen Form, die als verschollen angesehen war, und zwar sowohl von der klassischen als auch von einer neuen Lokalität. Und neulich erschien eine Arbeit von Howe und Underwood, in welcher eine neue Art von drei Fundorten Nordamerikas sowie eine andere neue von den kanarischen Inseln beschrieben wurden.

Alle bisher bekannten Fundorte der Gattung liegen innerhalb warmtemperierter Gebiete, die nordamerikanische Art geht doch soweit nordwärts als Süd-Dakota. Alle Arten sind Wasserpflanzen,

die an seichten Ufern in Süfs- oder Brackwasserseen leben. Die meisten wachsen submers aufrecht, im Schlamme wurzelnd, seltener kommen kriechende oder flutende Formen vor, z. B. resp. *R. gallica* und *R. Parisii*. Bei allen scheint eine periodische Austrocknung des Standortes ohne Schaden stattfinden zu können.

Infolge ihrer eigentümlichen Organisation war *Riella* zu wiederholten Malen Gegenstand morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen. Hofmeister untersuchte 1854 die Entwicklung von *R. Reuteri* an lebenden Exemplaren, Leitgeb studierte 1879 Herbarexemplare von *R. helicophylla*, *R. Parisii*, *R. Notarisii* und *R. Reuteri;* seine Darstellung ist bei weitem die ausführlichste, wegen seines schlecht konservierten Materials bedürfen aber seine Ergebnisse an einigen Punkten der Ergänzungen und Verbesserungen. Kruch beschrieb 1890 die Entwicklung der Geschlechtsorgane und die Befruchtungsvorgänge von *R. Parisii,* Goebel 1893 einige Stadien der Entwicklung des Thallus von derselben Art und von *R. Battandieri*. Howe und Underwood beschrieben 1903 einige Stadien an *R. americana* und *R. affinis,* zum Teil nach lebendem Material, und neulich hat Graf Solms-Laubach in einem Referat über diese letzte Abhandlung einige Beobachtungen an lebendem Material von *R. Parisii* mitgeteilt.[1]) In den meisten Beziehungen stimmen die Ergebnisse dieser Untersuchungen überein, wegen des seltenen und oft dürftigen Materials wurden aber die Verfasser über einige entscheidende Punkte noch nicht einig.

Als ich im Winter 1901/02 die *Riella Paulsenii* untersuchte, studierte ich auch die Entwicklungsgeschichte des Gametophyten. Unter anderem bemerkte ich hierbei, dafs diese Art, aufser der früher von Hofmeister, Leitgeb und Goebel beschriebenen vegetativen Vermehrung durch Adventivsprofse, auch eine solche durch bestimmt geformte Brutkörper besafs. Solche waren bei der Gattung früher nicht bemerkt, sie spielen bei dieser Art eine ergiebige und interessante Rolle, und ich möchte daher ihre Entwicklung gleichzeitig studieren. Meine Arbeit wurde aber damals durch eine Forschungsreise nach Grönland unterbrochen. Nach meiner Heimkehr habe ich die Untersuchungen über diesen Gegenstand wieder aufgenommen, die Stammkultur der *R. Paulsenii* ist aber inzwischen eingegangen, von Algen überwuchert. Reife Sporen sind aber eingeerntet und gesäet, so dafs hoffentlich eine neue Kultur wieder zustande kommt.

---

1) Bibliographie, siehe den Schlufs dieser Abhandlung.

Da aber die erwähnten Brutkörper sich nur an kräftig ernährten erwachsenen Pflanzen finden, so steht mir jetzt zum Studium desselben aufser meinen früheren Präparaten und Zeichnungen nur etwas Alkoholmaterial zu Gebote. Inzwischen sind ganz ähnliche Brutkörper von Howe und Underwood bei *R. americana* beschrieben worden. Diese Autoren schildern auch die Entwicklungsvorgänge derselben und da die von mir gesehenen Stadien mit diesen übereinstimmen, ziehe ich es vor, meine Beobachtungen über diesen und andere Punkte jetzt zu veröffentlichen, statt eine neue Kultur abzuwarten.

Der Freundlichkeit des ausgezeichneten *Riella*-Kenners, Herrn Prof. Trabut in Algier verdanke ich Alkoholmaterial von *R. Cossoniana,* der mit der asiatischen am nächsten verwandten Art. Ja, nach meiner Abreise nach Grönland sandte mir noch Herr Trabut unaufgefordert lebendes Material derselben Art; zu meinem Bedauern gelang es aber meinen Freunden hier nicht, eine Kultur daraus zu erhalten.

Wo im folgenden nichts anderes erwähnt ist, beziehen sich meine Untersuchungen auf lebendes Material von *R. Paulsenii,* von der ich im Laufe der Zeit junge Stadien zu Hunderten unter dem Mikroskop hatte. In der Regel habe ich daher die unten geschilderten Verhältnisse und Vorgänge sehr oft gesehen.

Die Sporen

aller bekannten *Riella*-Arten sind sowohl relativ als auch absolut grofs, was folgende Angaben zeigen werden:

1. *R. Notarisii Mont.* (nach Trabut III) 20 μ; (nach Stephani) 60 μ.
2. *R. Reuteri Mont.* (nach Trabut III) 40 μ; (nach Stephani) 60 μ.
3. *R. Parisii Gottsche (= R. Clausonis Letourn.)* (nach Trabut III) 60 μ.
4. *R. Battandieri Trab.* (nach Trabut III) 60 μ.
5. *R. Battandieri var. gallica (Balansa)* (nach Trabut III) 80 μ.
6. *R. affinis Howe et Underwood* 85—120 μ.
7. *R. americana Howe et Underwood* 100—130 μ.
8. *R. Cossoniana Trab.* 80—90 μ (nach eigenen Messungen).
9. *R. Paulsenii Porsild* 80—90 μ (nach eigenen Messungen).
10. *R. helicophylla (Bory et Mont.) Mont.* 80—90 μ (n. eigenen Messungen).

Bei allen Arten ist das dicke Exosporium mit recht langen Stacheln besetzt. Diese sind bei Nr. 6, 8 und 9 gewöhnlich stumpf oder gestutzt, bei Nr. 7 und 10 sogar an der Spitze etwas verbreitert, bei allen übrigen sind sie konisch, spitz und ihre Basalteile sind durch netzförmig verlaufende Leisten miteinander verbunden.

Dieses Aussehen der Sporenoberfläche kommt bekanntlich bei zahlreichen im Wasser lebenden grofssporigen Kryptogamen vor, z. B. bei zahlreichen Algen, wie Desmidiazeen, Zygnemazeen, Oedogoniazeen usw., ferner bei einer Anzahl von mehr oder weniger aquatischen Lebermoosen, z. B. Arten von *Riccia, Anthoceros, Sphaerocarpus, Dilaena* und besonders bei *Fossombronia* (siehe z. B. die Zeichnung von Corbière in Mém. Soc. nat. Sc. nat. et math. de Cherbourg t. 26 tabula), ferner bei *Isoëtes*-Arten, und ist unzweifelhaft auf irgendwelche Weise mit dem Wasserleben in Verbindung zu setzen, wahrscheinlich so, dafs die Stacheln hier auf irgend eine Weise die Sporenverbreitung erleichtern. Es liegt nun nahe, diese Strukturverhältnisse der grofsen Sporen mit dem Bau der Planktondiatomeen zu vergleichen, wo die Oberfläche der Zelle durch Stacheln und Dornauswüchse vergröfsert und das spezifische Gewicht also vermindert wird. Trockene Riellasporen fluten sehr lange auf Wasser, wenigstens acht Tage, es wird hier Luft zwischen den Stacheln festgehalten. Frische oder gewaltsam aufgeweichte Sporen sinken langsam zu Boden. Hier werden die Sporen durch Fäulnis der Kapselwand und des Involukrums allmählich frei und ein geringes spezifisches Gewicht der Sporen wird auf einem seichten Ufer, wo ja die Wellenbewegung bis zum Boden reicht, für deren Verbreitung vorteilhaft sein. Auch ist natürlich an direkte oder indirekte Verschleppung durch Wassertiere zu denken. Riellasporen verankern sehr leicht zwischen Algenfäden, besonders die Sporen der *R. helicophylla* mit ihren an den Spitzen verbreiteten Stacheln, lassen sich gern mit einem zufällig ins Präparat geratenen Algenfaden herausziehen. In einem Einzelfalle habe ich die Sporen von *R. Paulsenii* im Sporangium keimen gesehen, ich vermute aber, dafs dies auch in der Natur zuweilen geschieht; man vergleiche unten die Bemerkungen über *R. helicophylla* pag. 442.

Die Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen Austrocknung ist grofs. Wie oben erwähnt, keimten die Sporen von *R. Paulsenii* etwa drei Jahre nach ihrer Einsammlung und Howe und Underwood erhielten eine Kultur von *R. affinis,* trotzdem die Sporen $5^1/_2$ Jahre im Herbar gelegen hatten. Ja, eine Austrocknung scheint die Keimfähigkeit zu beschleunigen; so keimten frisch geerntete Sporen von *R. Paulsenii* erst nach 3—4 Monaten, während erst getrocknete Sporen schon nach zwei Monaten keimten und die $5^1/_2$ Jahre getrockneten *R. affinis*-Sporen keimten nach wenigen Tagen.

Keimversuche. Substrate.

In meinen Kulturen, die stets bei gewöhnlicher Zimmertemperatur sich befanden, keimten Riellasporen nur bei guter Beleuchtung. Als Kulturboden habe ich verschiedenes versucht; die üppigste Kultur von *R. Paulsenii* ging aus dem Schlamm vom Fundort hervor; sehr feinpulverige, hellgraue Löfsproben aus Asien waren aber auch gut. Jetzt benutze ich mehrmals gekochten Schlamm vom Ufer einiger Pfützen auf einer hiesigen Strandwiese und die ersten eben aufgeschossenen Keimlinge sehen kräftig aus, ihre Farbe ist fast dunkelgrün, während die Farbe der durch Algen und vielleicht durch starken Kalkgehalt des hiesigen Leitungswassers getöteten Stammkultur zuletzt eine helle gelblichgrüne war.

Zum Studium der allerersten Keimungsstadien benutzte ich Streifen von Fliefspapier, die der Einfachheit halber in Reagensgläschen mit wenig Wasser eingeschlossen und an den Fenstersprossen aufgehängt wurden. Die Keimschläuche wuchsen hier parallel aufwärts, die Rhizoiden abwärts; das Papier sah dann aus, als wenn es mit kurzen parallelen, grünen Strichen versehen wäre, die in die Längsrichtung desselben verlaufen. Die Keimpflanzen werden jedoch hier ziemlich schnell abnorm, wohl hauptsächlich wegen Mangel an Nahrung; sie zeigen dann mehrere Vegetationspunkte, Lappenbildung u. dgl. und grofse Pflanzen habe ich hier ebensowenig wie H o w e und U n d e r w o o d, die Fliefspapier in Petrischalen anwendeten, erhalten.

Zum Studium der ersten Stadien habe ich dagegen mit grofsem Vorteil feingeschlemmten Kaolin benutzt. Nach einigen Tagen bildet der Kaolin einen schönen, reinweifsen Bodensatz, dessen Oberfläche recht fest ist, so dafs das Wasser nach leichteren Bewegungen nicht getrübt wird. Sobald die jungen Keimpflanzen ergrünen, heben sie sich deutlich von der weifsen Kaolinfläche ab. Hier habe ich Keimpflänzchen von über Zentimeterlänge erhalten; dieselben zeigten einen breiten Flügel, Stengel mit Blättern und jungen Anlagen von Geschlechtsorganen. Erwähnen will ich noch, dafs die Oberfläche des Kaolins sich die ganze Zeit unversehrt hält, während die Oberfläche von Löfs oder Schlamm durch Luftblasen vom Boden des Kulturgefäfses in lästiger Weise zerrissen wird, ein Übel, das sich wohl immerhin durch vollständige Sterilisierung beseitigen liefse.

In e i n e r Kultur, die längere Zeit ungestört am Fenster gestanden hatte, waren die meisten der jungen Pflänzchen so orientiert, dafs die Ebene durch ihre Flügel parallel dem einfallenden Licht

waren; ich habe dieses aber bis jetzt nicht an so zahlreichen Fällen gesehen, dafs ich es als eine Regel aufstellen kann.

Die ersten Keimungsstadien.

Bei der Keimung der Sporen wird das Exosporium gesprengt und es bildet sich zunächst ein einfacher Keimschlauch. Die Länge

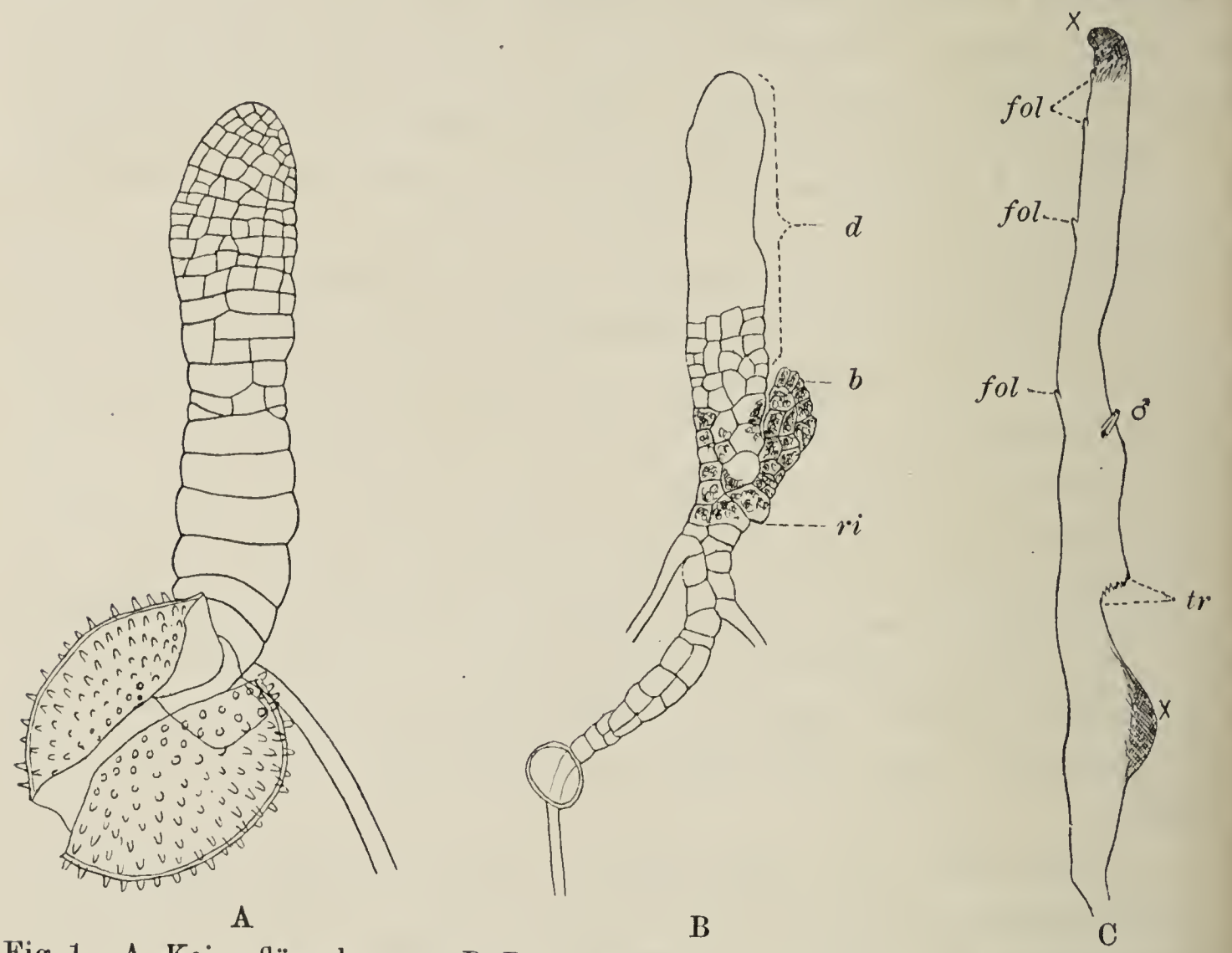


Fig. 1. A Keimpflänzchen von *R. Paulsenii* von einer Kultur auf Fliefspapier. Die unteren grofsen Zellen des Keimschlauches waren mit Stärke gefüllt, von der untersten Querwand entspringt eine Rhizoide. In dem oberen Ende des Primordiallobus treten zahlreiche Quer- und Längsteilungen auf. Hier ist das Gewebe chlorophyllhaltig. (320/1.) — B Dito. Abnorme Entwicklung infolge von Nahrungsmangel. Die Zellen des oberen Teiles, *d*, leer und abgestorben. Bei *lb* ist ein chlorophyllhaltiger Adventivsprofs gebildet; *ri* eine Rhizoideninitialzelle. (55/1.) — C *R. Paulsenii*. Hungerpflanze vom Innern einer durch Algen stark beschädigten Kultur. Die ganze Pflanze ist einschichtig, ein Stengel fehlt also völlig. *fol* verkümmerte Blattanlage; ♂ ein normales Antheridium in seinem Sinus; *tr* eine Beschädigung, unterhalb welcher ein Adventivsprofs angelegt wurde. Nur bei × ist das Gewebe chlorophyllhaltig. (18/1.)

und Breite desselben ist im höchsten Grade von den Beleuchtungsverhältnissen abhängig. In voll beleuchteten Kulturen auf Fliefspapier war er kurz und breit (Fig. 1 A), auf der Kaolinoberfläche ähnlich

(Fig. 2C) und je tiefer die Spore in den Kaolin hineingesät war, desto länger und schmäler war er (Fig. 2A und B). Der Keimschlauch wird sofort durch Querwände geteilt, in voll beleuchteten Kulturen entstehen bald Längswände, in Kaolinkulturen erst an oder nahe der Oberfläche des Kaolins. Durch fortgesetzte Längs- und Querteilungen entsteht bald ein flacher einschichtiger Zellkörper, dessen Umrifs je nach den Beleuchtungsverhältnissen etwas variiert, gewöhnlich ist er elliptisch-lanzettförmig, bei schwächerem Licht bandartig



Fig. 2. A Der Gipfel der Pflanze C. Eine Scheitelzelle fehlt. *fol* Blätter; die mit × bezeichneten Zellen enthalten Ölkörper. (190/1.) — B Gipfel einer ähnlichen Pflanze, Zellinhalt angedeutet. Um die mit × bezeichneten Punkte ist das Gewebe teilungsfähig, und hier können Vegetationspunkte oder wohl eher Adventivsprosse entstehen. (130/1.)

verlängert. Eine Scheitelzelle habe ich nie an solchen Zellkörpern beobachtet. Anfangs ist die ganze Fläche meristematisch, zu einem gewissen Zeitpunkte vorwiegend die Spitze (Fig. 1A). Bald aber sind im ganzen oberen Teil des Zellkörpers alle Zellen ausgewachsen, und das Wachstum hört dann hier auf. Vollzieht sich die Entwicklung normal, so wird der Zellkörper bald unterhalb der Mitte breiter, indem hier, wie unten ausführlicher dargetan werden wird, der Vegetationspunkt der jungen Pflanze entsteht. Vor der Entstehung dieses Vegetationspunktes ist nur ein 12—20 Zellen breiter

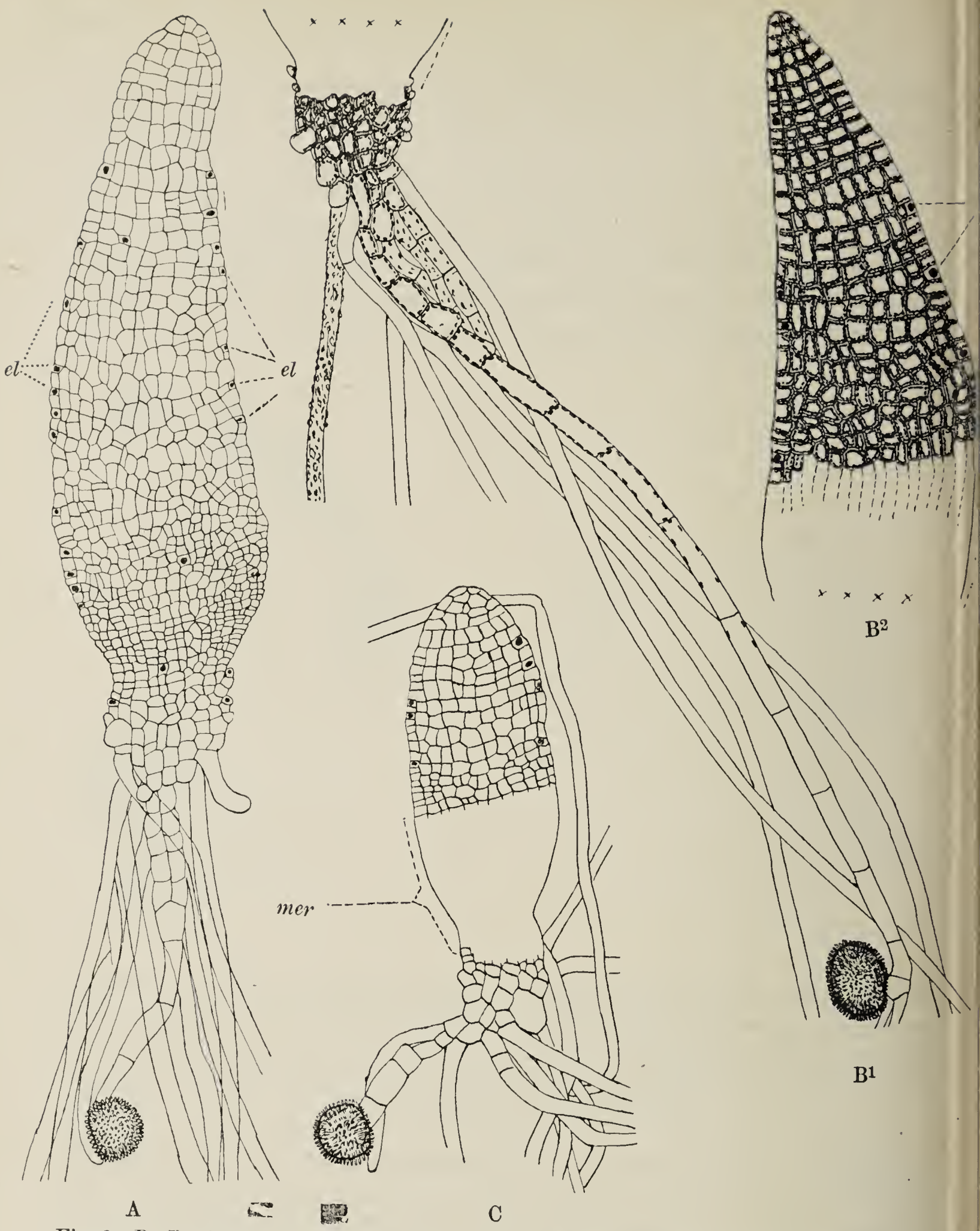


Fig. 3. *R. Paulsenii.* Keimpflänzchen von Kaolinkulturen unter einer Wasserschicht von 2 cm. (86/1.) A Die Spore keimte nahe unter der Oberfläche des Kaolins. Vom Gewebe im Niveau mit der Oberfläche entspringen die meisten Rhizoiden. Der obere Teil des Primordiallobus ausgewachsen, der untere meristematisch; *el* Elaiosphären. — B Chlorophyllgehalt angedeutet. Die Spore keimte in tiefer Lage. *mer* sehr kleinzelliges meristematisches Gewebe; *el* Elaiosphären. An der Rhizoide links sind die anhaftenden Kaolinpartikeln angedeutet. Von den Rhizoiden sieht man hier nur $^1/_{10}$ ihrer vollen Länge. — C Die Spore keimte an der Oberfläche, der Keimschlauch wurde aber kurz darauf zufällig niedergelegt. Von der ersten Teilungswand hier keine Rhizoide; *mer* keimzelliges Meristem, die schwarzen Punkte bezeichnen Ölkörper.

Streifen unten zwischen den Ansatzstellen der Rhizoiden und dem übrigen Zellkörper meristematisch und in lebhafter Teilung begriffen (Fig. 3 A, B, C).

Die erste Rhizoide entspringt in der Regel von der untersten, zuerst gebildeten Querwand des Keimschlauches. Die späteren entstehen am Basalteil des Zellkörpers, unterhalb der zuletzt erwähnten meristematischen Zone; oberhalb derselben entspringen keine. In Kaolinkulturen lag dieser Teil des Zellkörpers immer an der Oberfläche des Substrats (Fig. 3). Die Rhizoiden sind glatt, sehr lang, 5—10mal so lang als der Zellkörper. In den Kaolinkulturen war ihre Oberfläche mit einer dünnen, nicht abwaschbaren Schicht von Kaolinpartikeln besetzt.

Ähnliche junge Stadien von Sporenkeimpflänzchen wurden von Hofmeister bei *R. Reuteri* gesehen (Taf. IV Fig. 1 und 2); an seinen Figuren fehlen jedoch Rhizoiden. Von *R. americana* und *affinis* wurden sie von Howe und Underwood abgebildet (Fig. 29, 30, 31, 33, 36) und Solms sah sie bei *R. Parisii* (Fig. 1). Die Beschreibung der Form und des Verlaufs der Zellteilung ist im wesentlichen dieselbe bei allen Verfassern. Über die Form des Zellkörpers sprechen Howe und Underwood die Vermutung aus, dafs sie von den Beleuchtungsverhältnissen abhängig ist.

In Kaolin- und Löfskulturen standen diese Zellkörper, die Primordialloben, wie sie im folgenden genannt werden sollen, stets senkrecht aufwärts.[1])

Über die weiteren Entwicklungsvorgänge gehen die Meinungen auseinander. Bevor ich über die Darstellung der verschiedenen Verfasser, sowie über die eigenen Beobachtungen berichte, werde ich die vegetative Vermehrung der Riellen und die hierbei hervorgegangenen jungen Pflanzen kurz beschreiben, da von einem gewissen Zeitpunkt an die Entwicklung der Pflänzchen bei allen Formen vollständig ähnlich verläuft.

Die vegetative Vermehrung.

Schon Hofmeister erwähnt „Adventivsprossungen“ bei *R. Reuteri* und zeichnet eine solche auf seiner Tafel Fig. 4. Goebel beschreibt und zeichnet einen adventiven Lappen bei *R. Parisii* (I pag. 105); er bemerkt, dafs derselbe an einem verletzten Keimling

1) Solms nennt diesen Zellkörper das Protonema. Da aber, wie im folgenden gezeigt werden soll, ein der Form und Funktion nach vollständig ähnliches Gebilde bei den vegetativ entstandenen Keimpflänzchen sich findet, ziehe ich den Ausdruck Primordiallobus vor.

entstanden war. In den Fig. 34 und 35 von Howe und Underwood sehe ich die ersten Anlagen solcher sekundärer Loben; die betreffenden Keimpflänzchen sind etwas abnorm entwickelt. Solms sagt pag. 194, dafs an den Keimlingen von *R. Parisii* normal zwei laterale Ohrenfortsätze entstehen, von denen der eine später zur neuen Pflanze wird. Nach seiner Fig. 2 scheinen mir diese Gebilde eher Anlagen von Adventivsprossen zu sein, da aber kein Zellinhalt gezeichnet ist, kann ich dies nicht mit Sicherheit behaupten.

Nach meinen eigenen Beobachtungen finden sich Adventivsprosse nie bei üppig vegetierenden Individuen von *R. Paulsenii*, auch fand ich keine an den Originalexemplaren von *R. helicophylla* oder an den üppig gewachsenen, rein vegetativen Originalexemplaren von *R. Parisii*. Dagegen waren sie sehr häufig in dem mir von Herrn Prof. Trabut gesandten Material von *R. Cossoniana* und als ich die durch Algen und Nahrungsmangel fast ausgestorbene Stammkultur von *R. Paulsenii* aus dem Kulturgefäfs nahm, waren sie auch hier reichlich vorhanden. Gewöhnlich waren es oval-elliptische Lappen, ungefähr wie die von Goebel l. c. abgebildeten; mitunter, besonders in den tieferen Schichten des Schlammes, waren sie länger, spatel- oder bandförmig. Nachdem ich auf die Bemerkung Goebels aufmerksam geworden war, habe ich in zahlreichen Fällen Beschädigungen oberhalb dieser Adventivsprosse gefunden, so dafs es aussah, als wenn eine Unterbrechung des leitenden Gewebes des Stengels die Entwicklung der Adventivsprosse hervorrief. Direkte Versuche hierüber habe ich aber nicht. Gewöhnlich entspringen sie dem Stengel oder der Stengelkante der Pflänzchen, aber eine Regel ist das nicht. So zeigt das in Fig. 1 C abgebildete, überall einschichtige Hungerpflänzchen eine Sprofsanlage unter einer Beschädigung an der Flügelkante. An schlecht ernährten und abnorm entwickelten Keimpflänzchen, z. B. aus Kulturen auf Fliefspapier, treten sie ebenfalls häufig auf. Fig. 1 B stellt einen solchen Fall dar. Der Primordiallobus ist abgestorben und seine Zellen entleert, statt der normalen Entwicklung eines Vegetationspunktes hat sich zunächst ein Adventivsprofs gebildet. Überhaupt sind verkümmerte und schlecht ernährte Pflanzen sehr geneigt, sekundäre Auswüchse zu bilden. Z. B. verweise ich auf die Fig. 2 B, wo wenigstens vier randständige Sprofsanlagen zu sehen sind; das Gewebe zwischen denselben war vollständig abgestorben und inhaltsleer. Auch deute ich als solche Adventivsprofsanlagen die Figuren folgender Verfasser: Hofmeister Taf. IV Fig. 4, hier hat ein Adventivsprofs zwei neue adventive Sprofsanlagen gebildet, die möglicherweise

zusammen zu einem Zwillingspflänzchen werden würden. Ferner dieselbe Tafel Fig. 7 b, die Figuren 34 und 35 bei Howe und Under-

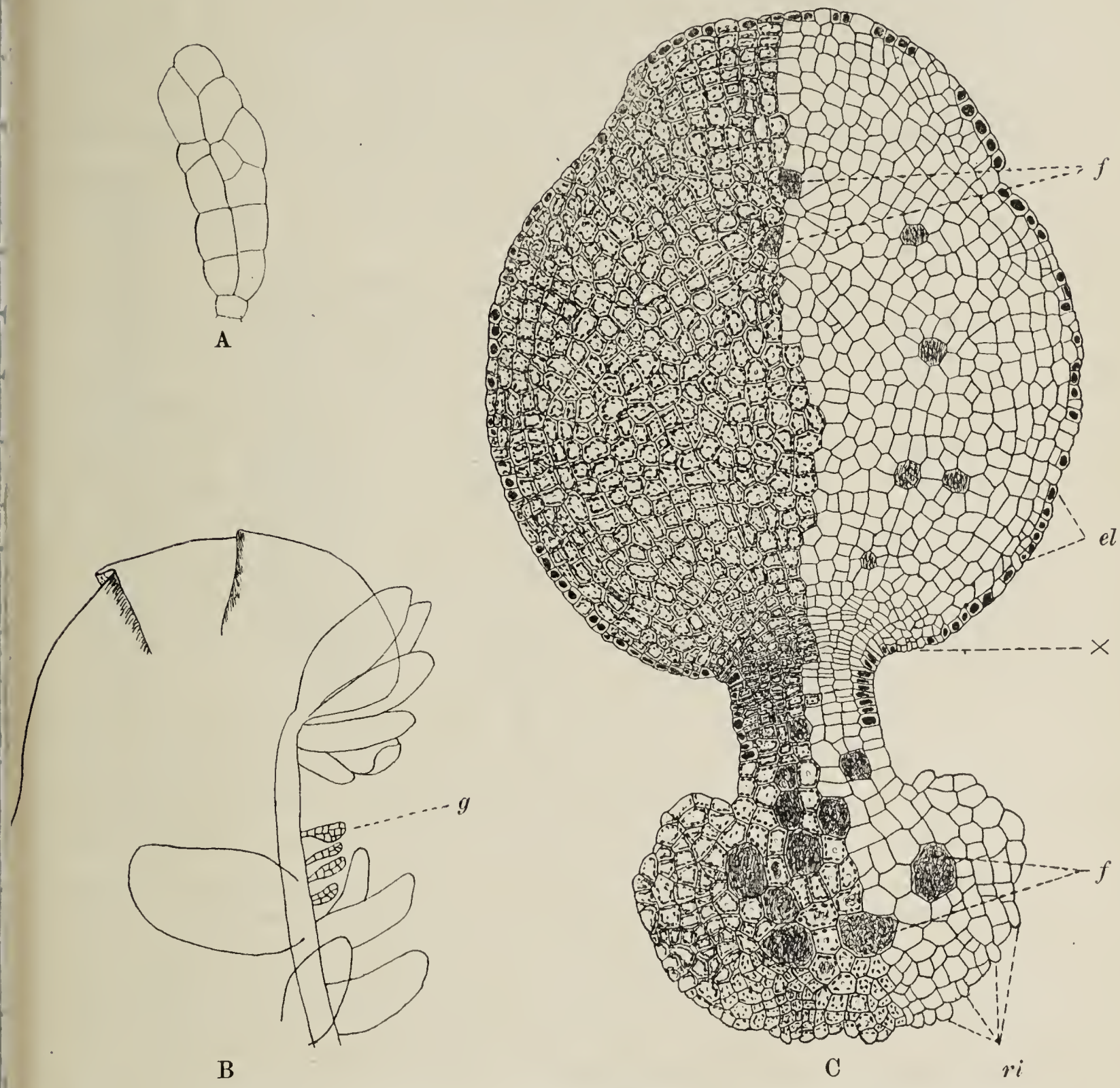


Fig. 4. *R. Paulsenii.* Brutkörper. A Junger Brutkörper von der Nähe des Vegetationspunktes einer kräftigen Pflanze. (135/1.) — B Gipfel einer solchen Pflanze, einige Blätter wurden entfernt, wodurch die Brutkörperanlagen *g* zum Vorschein kamen. (40/1.) — C Voll entwickelter flutender Brutkörper mit teilweise hineingezeichnetem Zellinhalt. In seinem Basalende (nach Howe und Underwood ursprünglich dem Gipfel) sind die Zellen ausgewachsen, im oberen Teil sind sie noch teilungsfähig und besonders in der Nähe des Isthmus, wo der Vegetationspunkt × entstehen wird, meristematisch. *f* grofse, fetthaltige Zelle, *el* Ölkörper, *ri* Rhizoideninitiale. (135/1.)

wood und, wie schon erwähnt, die „Ohrenfortsätze“ an der Fig. 2 von Solms.

Brutkörper finden sich, wie oben gesagt wurde, an üppig vegetierenden ausgewachsenen Exemplaren von *R. Paulsenii*. Sie sitzen zahlreich am Stengel zwischen den Blättern, von denen sie sich dadurch leicht unterscheiden, dafs sie während ihrer ganzen Entwicklung durch eine einzige Zelle am Stengel befestigt sind. Bei voll entwickelten Brutkörpern sitzt diese Trennungszelle nicht randständig, sondern flächenständig, was auch bei den von Howe und Underwood beschriebenen Brutkörpern von *R. americana* der Fall ist.

Die Entwicklung der Brutkörper schildern diese Verfasser pag. 219 ff. ungefähr folgendermafsen: Die Brutkörper entstehen an den Stengeln als Keulenhaare; die basalen Zellen bilden bald eine kleinzellige, meristematische, regelmäfsig kreisförmige Zellfläche, die durch eine einzige flächenständige Zelle am Stengel befestigt ist. Allmählich wird das Gebilde in der Mitte eingeschnürt, spatel- oder geigenförmig, der distale Teil wird später teilweise mehrschichtig, ist grofszellig, zeigt bald Rhizoideninitiale und wird zuletzt zur Basis der jungen Pflanze, während der ursprünglich proximale Teil einschichtig verbleibt und später aufwärts wächst. Der Isthmus kann durch nachträgliches Wachstum verlängert werden.

Mit dieser Darstellung stimmen die Verhältnisse bei *R. Paulsenii* soweit ich sie gesehen habe (siehe Fig. 3) überein, bis auf einen Punkt: hier werden die fertigen Brutkörper stets einschichtig überall oder nur an der Übergangsstelle zwischen dem Isthmus und der grofszelligen Partie mitunter zweischichtig. Nach angefangener Keimung traten jedoch hier hin und wieder mehrere Zellschichten auf. Da mir die Stadien zwischen Fig. 3 A und 3 C fehlen und ich jetzt kein brauchbares Material besitze, kann ich die interessante „Umkehrung“ zur Zeit nicht bestätigen, andrerseits habe ich aber auch keine Beobachtungen, die dagegen sprechen.

Von dem Aussehen eines fertigen Brutkörpers der *R. Paulsenii* erhält man bei der Betrachtung der Fig. 3 C eine Vorstellung; hier ist der Zellinhalt zum Teil angedeutet. Er sieht ungefähr wie der von *R. americana* aus, nur ist der Isthmus hier etwas länger, vielleicht war aber der in der Fig. 16 bei Howe und Underwood abgebildete Brutkörper nicht ganz erwachsen. Wie alle jungen Gewebe jener Riellaart waren auch die Brutkörper mit sehr zahlreichen Elaiosphären versehen, besonders am Rande des meristematischen obersten Teils; aufserdem finden sich aber hier, und zwar in beiden Hälften, einige grofse, mit Fett gefüllte Zellen (*f* in der Figur). Rhizoiden sind

nicht vorhanden, wohl aber zahlreiche Rhizoideninitiale im unteren Teile.

Sehr eigentümlich und für das Verständnis der biologischen Bedeutung der Brutkörper von *R. Paulsenii* höchst instruktiv ist der Umstand, dafs sie nach der Lostrennung zur Oberfläche des Wassers steigen und dort fluten, während sonst losge-

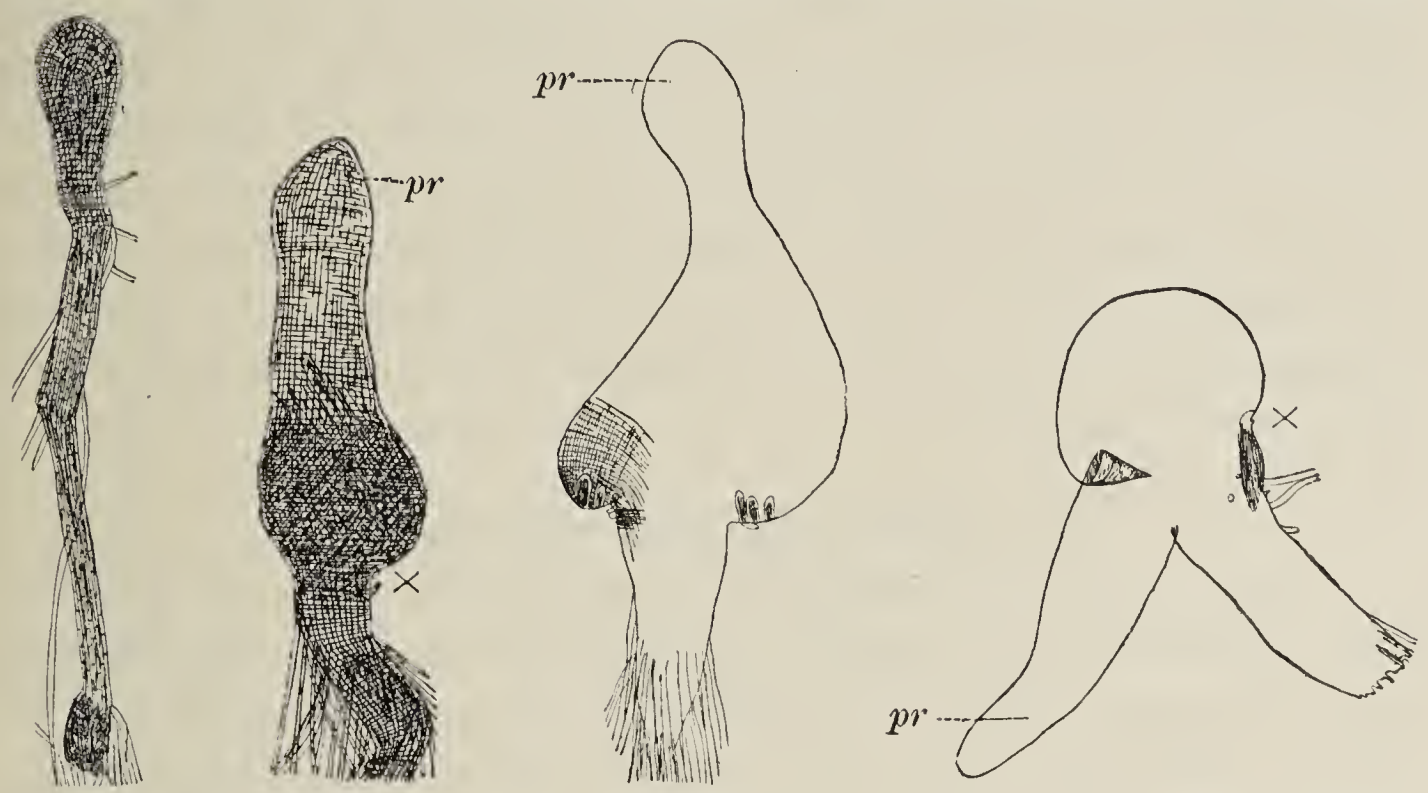


Fig. 5. Junge Pflänzchen; nach ihrer Form konnten sie sowohl aus Sporen als aus Brutkörpern oder Adventivsprossen entstanden sein. — A *R. Cossoniana*. Brutkörper? Ein bandförmiges hyalines Gewebe wächst durch die Tonschicht aufwärts und wird an deren Oberfläche chlorophyllhaltig. (9/1.) — B Dito. Ein späteres Stadium. Im oberen Teil des Primordiallobus hat das Wachstum aufgehört, in der unteren Partie ist das Gewebe meristematisch. Bei × ist ein Vegetationspunkt gebildet und die ersten Blattanlagen treten hervor. (Fig. 7B zeigt den Vegetationspunkt dieser Pflanze stärker vergröfsert.) (12/1.) — C *R. Paulsenii*. Männliches Doppelpflänzchen. Etwas späteres Stadium. Beide Vegetationspunkte haben Blatt- und Antheridienanlagen gebildet. (14/1.)— D Dito. Noch älteres Stadium. Nur ein Vegetationspunkt entstand; derselbe hat den Primordiallobus, dessen Zellen jetzt abgestorben sind, zur Seite gedrängt. Die Stengelbildung hat angefangen, ebenfalls das Wachstum des Dorsalflügels, der chlorophyllreich ist. (Fig. 7A zeigt den Vegetationspunkt dieser Pflanze stärker vergröfsert.) (9/1.) — In allen Figuren bezeichnet *pr* den Gipfel des Primordiallobus.

trennte Teile von Riellen zu Boden sinken. Wie lange sie sich hier flutend halten können, vermag ich nicht zu sagen, wahrscheinlich aber dauert es bis der Fettgehalt der grofsen Zellen unter dem nachträglichen Wachstum verbraucht ist, denn bei keimenden Brutkörpern fand ich diese Zellen gewöhnlich völlig entleert. Werden die Brutkörper zufällig oder willkürlich in tiefere Schlamm- oder Kaolin-

schichten gebracht, so verlängert sich der Isthmus bandartig, bis der obere Teil, der Primordiallobus, an die Oberfläche gelangt ist (vgl. Fig. 5, besonders A, B, D und E).

Wahrscheinlich kommen Brutkörper ähnlicher Beschaffenheit auch bei anderen Arten vor. Meine Fig. 5 A zeigt, wie ich glaube, einen Brutkörper von *R. Cossoniana*. Die Figuren 1 und 2 auf der Tafel von Trabut II stellen unzweifelhaft solche Brutkörper dar, worauf schon Howe und Underwood hingedeutet haben.[1]) Dieselben Verfasser vermuten, dafs die Fig. 1 auf Goebels Taf. II einen Brutkörper von *R. Battandieri* darstellt.[2]) Auf seiner Tafel zeichnet Hofmeister in der Fig. 3 einen Adventivsprofs, der aus einem „abgefallenen Blatte“ sich entwickelt hatte; vielleicht ist hier auch von einem Brutkörper die Rede, derselbe würde dann bei *R. Reuteri* etwas anders aussehen.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge.

Bevor ich meine eigenen Beobachtungen über den weiteren Verlauf der Entwicklung mitteile, möchte ich hier die Darstellungen früherer Autoren kurz wiedergeben. Hofmeister sagt pag. 92: „Schon zeitig eilen die Zellen der einen Seite des Vorderrandes in Vermehrung und Ausdehnung denen der anderen beträchtlich voraus, so dafs der Vegetationspunkt der jungen Riella seitlich abgelenkt wird.“ Goebel schreibt pag. 105: „Der Vegetationspunkt liegt hier nämlich interkalar. Schon in dem jungen Adventivsprofs, der in Fig. 21 abgebildet ist, ist eine Gliederung in zwei Teile angedeutet. Der obere breitere Teil der Fläche stellt die Anlage des Flügels dar, der untere gibt später der oder den Rippen den Ursprung; zwischen beiden liegt der Vegetationspunkt resp. die Vegetationspunkte. Wir haben uns hier den Vorgang offenbar so vorzustellen, dafs ursprünglich die ganze Zellfläche meristematisch ist, dann aber nur der unterhalb der Verbreiterung liegende Teil embryonalen, d. h. Vegetationspunktcharakter behält und zwar nur auf der einen oder auf beiden Seiten.“ Und weiter pag. 107: „Riella weicht also von den übrigen Lebermoosen noch mehr ab, als nach Leitgebs Ansicht der Fall wäre, vor allem durch den Besitz eines interkalaren Vegetationspunktes, von dem man wird allerdings annehmen dürfen,

---

1) Trabut bezeichnet Rev. Bryol. 1887 pag. 12 die betreffenden Gebilde als „Protonema et debut de la fronde“.

2) Goebel sagt pag. 105, dafs das betreffende Pflänzchen einem „Zellkörper“ entsprang.

dafs er seine Lage einer durch die „Flügelbildung“ eintretenden frühzeitigen Verschiebung verdankt. Die Hauptdifferenz gegenüber den anderen Lebermoosen aber besteht darin, dafs die Entwicklung des Thallus hier von vorneherein nicht in der Horizontal-, sondern in der Vertikalebene erfolgt“ etc. Howe und Underwood haben keine eigenen Beobachtungen „but have grounds for believing that the subsequent history is essentially as described by Goebel“ (pag. 223). Demgegenüber protestiert Solms, welcher die Goebel'sche Anschauung als irrig ansieht und ihre Weiterverbreitung verhüten will. Er teilt seine Beobachtungen mit, welche zeigen sollen, „dafs Leitgeb an allen Punkten im Recht ist“. Pag. 195 schreibt Solms: „Bei *Riella Parisii* bleibt freilich . . . einer dieser Ohrenfortsätze regelmäfsig in der Entwicklung zurück und hört bald zu wachsen auf, so dafs nur ein Pflänzchen einseitig aus der Keimscheibe [Primordiallobus bei mir], diese zur Seite drängend, hervorsprofst (vgl. Fig. 3). Diese Keimscheibe entspricht dem Protonema unseres Lebermooses. Ihre aufrechte Stellung ist eine grofse Ausnahme in der Klasse. Da nun an ihr der Sprofs seitlich entsteht, so kommt er in ursprünglich horizontale, nicht wie Goebel meint, in vertikale Lage und wendet eine Kante gegen oben, die andere gegen unten. Seine spätere Aufrichtung ist eine sekundäre Erscheinung. Aus der Oberkante geht später der rein dorsale Flügel (vgl. Fig. 3*fl*), aus der Unterkante der blättertragende Stamm (die Rippe) hervor. Eine Scheitelzelle fehlt zunächst, und zwar auch dann noch, wenn die ersten rudimentären Blattpapillen an der Unterkante hervortreten.“

„[An der organischen Spitze des Gebildes] wird denn auch bald in randständiger Lage die Scheitelzelle herausgeschnitten, die, von Keilgestalt, zwei Segmentreihen, eine untere . . . und eine obere, den Flügel weiter bauende, produziert.“ — „Von einem interkalaren Vegetationspunkt kann demnach zu keiner Zeit die Rede sein.“

Nach meinen Beobachtungen vollzieht sich die spätere Entwicklung vollständig auf dieselbe Weise, gleichgiltig ob wir mit jungen Pflanzen aus Sporen, Adventivsprossen oder Brutkörpern zu tun haben. In allen Fällen entsteht zuerst ein Primordiallobus, dessen Form in allen drei Fällen ungefähr die gleiche ist. Überall hört das Wachstum in dem oberen Teil des Primordiallobus bald auf, während in dem unteren Teil, gerade über das schmälere Basalende, eine meristematische Zone sich entwickelt. Unten am einen Rande oder an beiden Rändern dieser Zone entstehen ein bis zwei Vegetationspunkte. Durch die Wirksamkeit des Vege-

tationspunktes wird erstens der ganze Primordiallobus zur Seite geschoben, zweitens entwickelt sich, und zwar als Neubildung, einerseits der Stengel mit den Blättern, andrerseits der Dorsalflügel mit den Geschlechtsorganen. Hierbei ist jedoch zu beachten, dafs der Dorsalflügel immer gegen den Primordiallobus gekehrt ist und zunächst mit ihm in Verbindung steht, so dafs Primordiallobus und Dorsalflügel in derselben Ebene liegen. Dadurch erklärt sich, dafs Goebel, welcher weitere Stadien nicht zur Verfügung hatte, den Primordiallobus fälschlich für eine Flügelanlage ansehen konnte.

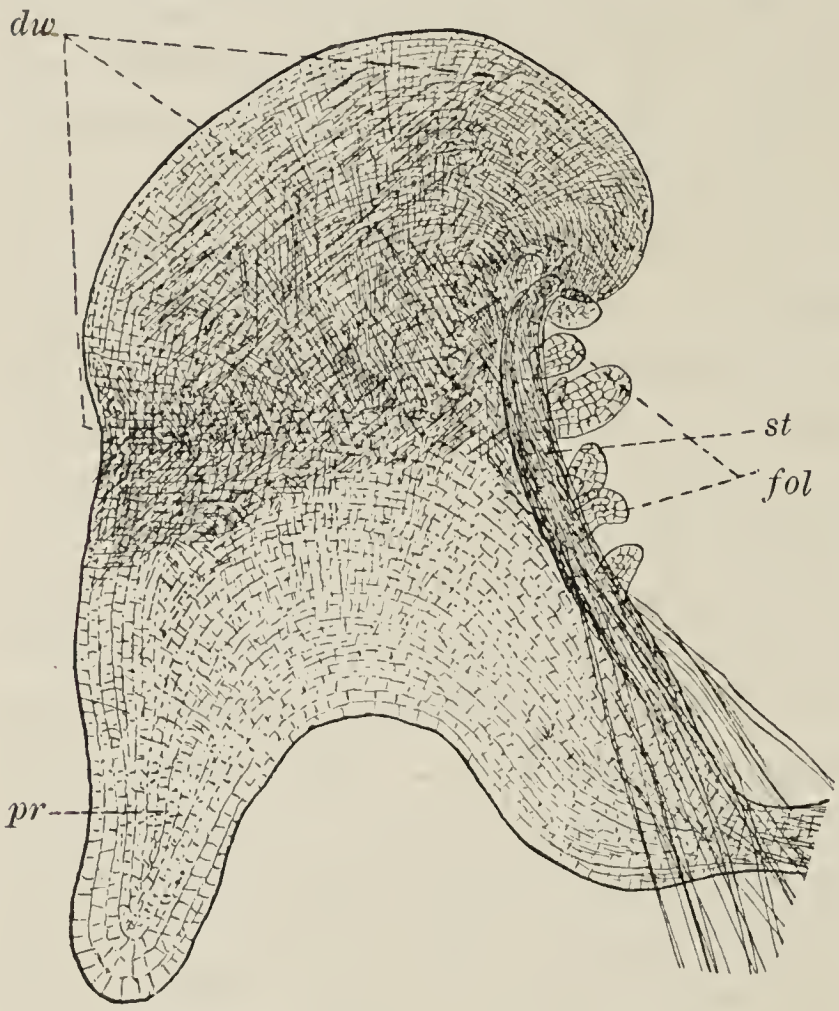
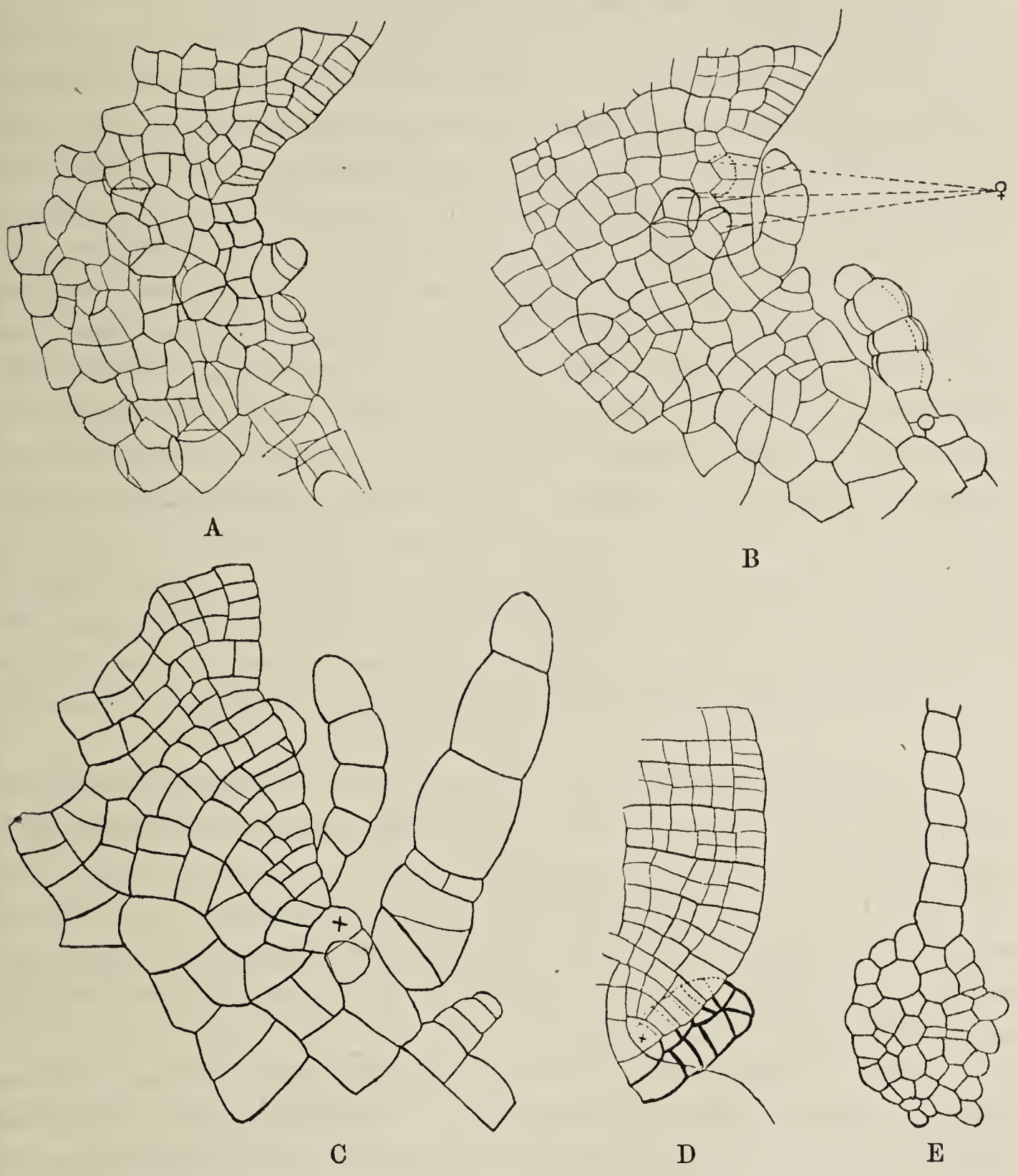


Fig. 6. *R. Paulsenii.* Normaler Sporenkeimling aus einer Kaolinkultur. Das Gewebe mit den Hauptzügen der Teilungswände schematisiert. Die Spore keimte in tiefer Lage, ein bandartiger Zellkörper wuchs durch die Kaolinschicht hinauf und bildete einen ziemlich langen Primordiallobus. An dessen Basis entstand ein Vegetationspunkt. Derselbe hat einen Stengel *st* mit Blättern *fol* und eine Flügelanlage *dw* gebildet und den Primordiallobus zur Seite gedrängt. Die Zellen des Primordiallobus sind hyalin und völlig entleert, die des Flügels chlorophyllreich. (24/1.)

Die Richtigkeit dieser Darstellung geht schon zur Genüge aus meinen Figuren hervor; man braucht nur die Figuren folgender Serie zu vergleichen: Figg. 3A und 4C, Figg. 5 (besonders A, B, D) und 6. In dem durch die Fig. 5B illustrierten Fall ist der Vegetationspunkt schon fertig (eine stärkere Vergröfserung desselben zeigt Fig. 7B). In Fig. 5D ist der Primordiallobus ganz zur Seite gedrängt, ein mehrschichtiger Stengel ist angelegt und der neugebildete Flügel reicht vom Vegetationspunkt bis zur gezeichneten Falte, wo er in das Gewebe des Primordiallobus übergeht. Den Vegetationspunkt dieses Pflänzchens stellt die Fig. 7A dar. Ein etwas späteres Stadium zeigt die Fig. 6. Die ersten Blätter sind erschienen, der Stengel hat eine beträchtliche Länge erreicht und entsendet Rhizoiden. Das Zellgewebe wurde schematisiert, im Pri-

mordiallobus sind die Zellen schon gänzlich abgestorben und ihres Inhaltes entleert. Die Grenze dieses Gewebes gegen das noch junge,



A B C D E

Fig. 7. A *R. Paulsenii.* Vegetationspunkt der jungen Pflanze in Fig. 5 D. Scheitelzelle fehlt, Blattanlagen sind vorhanden. Am Rande des Dorsalflügels zahlreiche Tangentialteilungen. (210/1.) — B *R. Cossoniana.* Vegetationspunkt der jungen Pflanze Fig. 5 B. Wie vorige, hier aufserdem drei junge Archegonienanlagen. (♀) (210/1.) — C Vegetationspunkt einer ausgewachsenen Pflanze von *R. Paulsenii.* × Scheitelzelle. Blatt- und Brutkörperanlagen sind vorhanden. (275/1.) — D Dito. Die Flügelsegmente deutlich; Tangentialteilungen treten zahlreich auf. Aufser dem erst gebildeten waren keine Stengelsegmente zu erkennen. Der Deutlichkeit wegen wurden die Zellwände des überliegenden Teiles des jungen Blattes punktiert, die anderen stärker aufgezogen. (180/1.) — E Querschnitt von Stengel und Innenrand des Dorsalflügels von *R. Paulsenii.* (80/1.)

neulich teilungsfähige und chlorophyllreiche Gewebe des Dorsalflügels wird dadurch recht scharf.

Für diese Darstellung sprechen ferner die Figuren Trabuts von *Riella Battandieri* I tab. 1 fig. 2 und 3. Trabut bezeichnet in seiner Figurenerklärung die junge Flügelanlage als „premier lobe“, den Primordiallobus als „éperon“ und er findet diesen Sporn für diese Art so charakteristisch, dafs sie in der Diagnose („ala basi calcarata“) aufgenommen wurde. Auch die Fig. 32 von Howe und Underwood zeigt unzweifelhaft ein frühes Stadium dieses Vorganges. Und das von Solms in der Fig. 3 gegebene Stadium ist, so viel man aus demselben sehen kann, mit dem meinigen (Fig. 5) vollkommen identisch. Die Behauptung Solms, dafs die junge Pflanze ursprünglich horizontal orientiert ist, so dafs die eine Kante (wohl die Flügelkante) aufwärts, die andere abwärts kehrt, stimmt dagegen keineswegs mit meinen Beobachtungen überein, ist übrigens auch gar nicht aus der Figur Solms ersichtlich. Bei den von mir untersuchten Arten waren die jungen Pflanzen von Anfang an horizontal, wie es Goebel schon für *R. Battandieri* festgestellt hatte; möglicherweise liegt aber die Sache bei *R. Parisii* anders, da diese Art, wie es scheint, in dorsiventraler Lage fluten kann (vgl. auch den Schlufs dieser Arbeit).[1])

In weit selteneren Fällen bildet sich ein Vegetationspunkt auf jeder Seite des Primordiallobus. Es entsteht dann ein Doppelpflänzchen; Fig. 5 C stellt einen solchen Fall dar. Anfangs liegt auch hier die Ebene des Primordiallobus in der Verlängerung der Flügelebenen der jungen Pflanzen, verbindet also dieselben; zuletzt aber wird er von beiden Seiten verschoben und liegt natürlich nun mit seiner Fläche dem Boden an.

Ähnliche Doppelpflanzen sind auch von anderen Verfassern gesehen worden. Hofmeisters Pflanze Fig. 4 konnte möglicherweise dazu werden. Dagegen hat die von Hofmeister und von Leitgeb pag. 87 studierte gabelige Verzweigung gewisser Arten mit dieser Sache nichts zu tun. Goebel bildet ein typisches Doppelpflänzchen von *R. Battan-*

---

1) Wenn in der Stammkultur von *R. Paulsenii* beim Aufnehmen von Untersuchungsmaterial zufällig losgerissene Pflanzen liegen blieben, so richtete sich der Flügel bald aufwärts; der neue Zuwachs entwickelte sich dagegen wieder in vertikaler Richtung und bildete somit mit dem liegenden älteren Sprofsteil einen Winkel von 90°. Hatte das alte Sprofsstück nur eine schräge Stellung erhalten, wurde der Winkel natürlich entsprechend gröfser.

dieri (?) auf Tab. II Fig. 3 ab. Der Primordiallobus ist hier zwischen den beiden Dorsalflügeln deutlich sichtbar. Goebel, der ja, wie gesagt, den Primordiallobus als die erste Flügelanlage auffafste, betrachtet ihn in Einklang damit hier als die verbindende Flügelkante.

Das Hauptergebnis dieser Beobachtungen ist also, dafs bei der Entwicklung aller bis jetzt auf diesen Punkt untersuchten *Riellen* der Vegetationspunkt ausnahmslos randständig zwischen der Spitze und Basis des Primordiallobus entsteht, also interkalar, wie es Goebel schon früher gezeigt hatte, und die von Solms mitgeteilte Figur und deren Erläuterung scheint mir eher für diese als für seine Auffassung zu sprechen. Der Primordiallobus stellt dabei sein Wachstum frühzeitig ein und wird zur Seite verdrängt, Stengel und Flügel entstehen beide als Neubildungen durch die Wirksamkeit des Vegetationspunktes. Wenigstens bei den aufrecht wachsenden Arten sind Stengel und Dorsalflügel von Anfang an vertikal gestellt.

Die Organisation des Vegetationspunktes

ist ebenso umstritten, namentlich inwiefern sich hier eine Scheitelzelle findet oder nicht. Hofmeister erwähnt keine, Leitgeb dagegen, der indes nur Herbar- und Alkoholmaterial von ausgewachsenen Pflanzen zur Verfügung hatte, beschreibt (pag. 78) und zeichnet eine zweiseitige keilförmige Scheitelzelle, die sich am Rande des Helmkammes, oberhalb der Berührungsstelle zwischen dem Flügel und dem Stengel finden soll. Aus den oberen Segmenten der Scheitelzelle entstehen nach diesem Verfasser der Flügel und wahrscheinlich auch die Geschlechtsorgane, sowie „trichomartige Gebilde“, während die untere den Zuwachs des Stengels mit den Blättern besorgt. Leitgeb wirft — wie wir später sehen werden, mit Unrecht — Hofmeister vor, dafs seine Figuren eigentlich nichts sagen, weil an ihnen eine Scheitelzelle nicht sichtbar ist. Er will nur die Fig. 10 von Hofmeister anerkennen. Zellen, wie die hier abgebildeten, die einigermafsen an eine zweiseitige Scheitelzelle erinnern, kommen aber sehr häufig in jungen meristematischen Zellflächen vor, vgl. z. B. Fig. 1D und E, sowie Fig. 23 bei Goebel, wo drei Stück sichtbar sind. Goebels Fig. 23 und 24 zeigen keine Scheitelzellen. Dagegen sagt Solms, nachdem er zugestanden hat, dafs die Primordialloben nach

seinen wie nach allen früheren Beobachtungen ohne Scheitelzellen sich entwickelten, dafs eine keilförmige Scheitelzelle an den jungen Riellapflanzen anfangs fehlt, später aber ausgeschnitten wird. Seine Fig. 4 zeigt eine solche; sie liegt zwar nicht dort, wo Leitgeb sie beschrieben hatte, sondern genau am Übergang zwischen Flügel und Stengel.

In allen von mir untersuchten Fällen — und ich habe junge Pflänzchen, von Sporen, Brutkörpern oder Adventivsprossen entstanden, zu Dutzenden auf diesen Punkt untersucht — vollzieht sich das erste Wachstum bis zur Bildung eines deutlichen, mehrschichtigen Stengels mit grofsen Blättern und Flügeln sowie Geschlechtsorganen, ohne dafs dabei eine Scheitelzelle beteiligt ist. Selbst so weit fortgeschrittene Stadien wie Fig. 5D und 6 entbehren völlig einer Scheitelzelle, was auch die Figuren 7A und B, die mit dem betreffenden von Goebel völlig übereinstimmen, deutlich beweisen. Die Stengelspitze ist hier noch nicht so stark durch Blatt, Brutkörper und Geschlechtsorgananlagen verdeckt, dafs sie nicht durch eine verhältnismäfsig einfache Präparation frei würde.

Anders verhält sich die Sache bei den ausgewachsenen, üppig vegetierenden Pflanzen. Hier wird diese Untersuchung durch die ungemein gedrängt stehenden jungen Blatt- und Trichomanlagen, bis auf der Gröfse einer Zelle herab, ungemein erschwert. Dafs eine Scheitelzelle sich nicht oberhalb der Verbindungsstelle zwischen Stengel und Flügel findet, wie Leitgeb es haben wollte, ist leicht zu konstatieren. Immerhin erschien mir ihre Gegenwart a priori an dieser Stelle wahrscheinlich, indem an jüngsten Gewebeschichten des Flügels die Ursegmente einer Scheitelzelle sich in dem radial verlaufenden Hauptteilungswänden erblicken liefsen. Indes darf hier nicht verschwiegen werden, dafs auch in den allerjüngsten Stadien der Pflänzchen die Teilungswände ebenso deutlich radial verlaufen, und ferner, dafs die Segmente in den ersten Stengelanlagen nie deutlich sind, und dies ist auch in der Fig. 4 von Solms der Fall.

Als ich im Winter 1901/02 diese Verhältnisse studierte, untersuchte ich mehrere ausgewachsene Pflanzen von *R. Paulsenii* und *R. Cossoniana,* ohne Scheitelzellen zu finden. Nur in zwei Fällen erhielt ich Präparate, wo man nötigenfalls eine Scheitelzelle sehen konnte; den besten derselben zeigt die Fig. 6E. Nachdem die erneuerte Angabe durch Solms erschienen war, habe ich wieder die Sache an Alkoholmaterial untersucht und neben vielen vergeblichen einen positiven Fall, siehe Fig. 6D, gefunden. In der letzten Figur

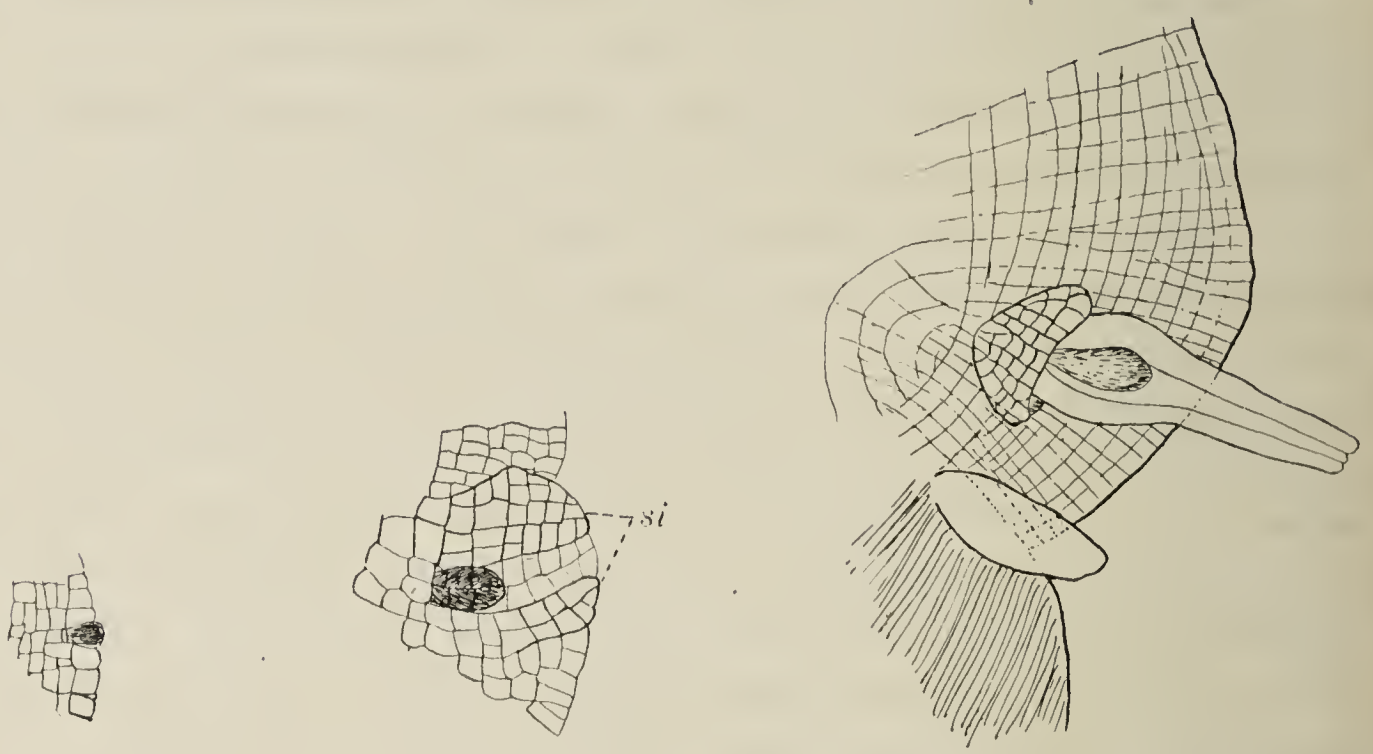
wurde das Stengelgewebe durch die Präparation (Aufhellung in Chloralhydrat, Färbung mit Chlorzinkjod, Entfernung der jüngsten Blattanlagen mittels sehr fein ausgezogenen, biegsamen Glasstäbchen, die unter dem Deckglase bei relativ starken Vergrößerungen sich noch anwenden ließen) so lädiert, daß es nicht wohl objektiv gezeichnet werden konnte, eine deutliche Orientierung der Segmente, außer den gezeichneten ersten, war aber ebensowenig hier zu sehen, als in der Figur von Solms.

Interessant in dieser Beziehung ist das Verhalten der etiolierten Sprosse und der Hungerpflanzen, wie sie sich in der Stammkultur von *R. Paulsenii* zuletzt sehr zahlreich fanden. Als einen besonders extremen Fall habe ich in der Fig. 1 C eine Pflanze abgebildet, die in ihrer ganzen Länge einschichtig war. Der Stengel war nur durch etwas mehr gestreckte Zellen angedeutet; Blätter waren zwar zu sehen, sie waren aber verkümmert, gewöhnlich stellten sie Fäden von wenigen Zellen dar. Im Dorsalflügel, der oben den charakteristischen Helmkamm noch zeigte, saß ein normales Antheridium. Die Spitze dieser Pflanze zeigt Fig. 2 A stärker vergrößert. Hier war jede Präparation überflüssig, alle Zellen lagen unmittelbar der Beobachtung zugänglich, aber eine Scheitelzelle fehlte völlig. Dies war auch der Fall, wo die übrigens alten und z. B. reife Sporangien tragenden Hungerpflanzen lange nicht so reduziert aussahen.

Bei den Riellen fehlt also eine Scheitelzelle normal bis zu recht fortgeschrittenen Entwicklungsstadien, sie fehlt auch bei etiolierten oder anderweitig etwas verkümmerten Individuen, selbst wenn diese Geschlechtsorgane tragen. Bei kräftig vegetierenden erwachsenen Arten läßt sich zuweilen, am häufigsten wohl an den größeren Arten, an der Übergangsstelle zwischen Stengel und Flügel und nur dort eine keilförmige Scheitelzelle nachweisen, die Segmente aufwärts zum Flügel, abwärts zum Stengel abgibt; nur die ersteren sind längere Zeit deutlich zu erkennen.

Der Umstand, daß eine Scheitelzelle während der ganzen Entwicklung eines fortpflanzungsfähigen Lebermooses fehlen kann, scheint mir in phylogenetischer Beziehung als ein Merkmal des primitiven Charakters dieser Gattung aufgefaßt werden zu können.

Der Stengel der von mir untersuchten Riellen besteht aus ziemlich langgestreckten Zellen, deren Querwände senkrecht zur Längsrichtung stehen. Sie sind gewöhnlich chlorophyllarm oder hyalin, mit Stärke vollgepfropft, und der Stengel scheint hauptsächlich als Leitungs- und Speicherungsorgan zu dienen. Einen Stengelquerschnitt zeigt Fig. 7 E. Rhizoiden entspringen dem Stengel fast bis zum Vegetationspunkt. Eine Torsion nebst Wendeltreppenanordnung des Flügels war hier gar nicht vorhanden; bei kräftig vegetierenden Individuen



A B C

Fig. 8. *R. Paulsenii.* A Junges Antheridium am Rande des Dorsalflügels, nahe dem Vegetationspunkt. (135/1.) — B Älteres Stadium, wenige Zellreihen von dem früheren entfernt. Das Antheridium ist schon tief hineingesenkt in einen mehrschichtigen Sinus *si*, der ihn von allen Seiten umgibt und hier im optischen Querschnitt gezeichnet ist. (135/1.) — C Junges Archegonium mit Anlage des Involukrums an der Basis. Gewebe des Flügels schematisiert, das des Stengels schraffiert. Aus dem Platze des Archegoniums geht hervor, dafs derselbe den Flügelsegmenten entstammt. Nahe dem Vegetationspunkt wahrscheinlich noch eine Archegonienanlage, ihr Gewebe ist nicht gezeichnet (es wurde durch die Präparation teilweise zerstört: vgl. Fig. 6 B). (125/1.)

ist der Flügel unregelmäfsig wellig, und zwar um so stärker, je schneller das Wachstum geschieht. (Siehe die Habitusfiguren und das Bild der Stammkultur von *R. Paulsenii* in Botanisk Tidsskrift 24.) Bei Hungerpflanzen kommt sie überhaupt nicht vor. Durch nachträgliche Streckung des älteren Stengelgewebes verliert sich die Undulation gewöhnlich unten; dies ist auch bei anderen Arten der Fall (siehe die Figuren von Trabut in II und III).

Dafs der Flügel eine Dorsalwucherung ist und nicht der Hälfte eines Marchantiathallus entspreche, wie Hofmeister meinte, ist durch die Untersuchungen Leitgebs endgiltig festgestellt und auch nicht später widersprochen worden. Solms hat freilich neuerdings Goebel dafür beschuldigt, dafs dieser die Hofmeister'sche Anschauung gegen Leitgeb hätte verteidigen wollen. Dabei hat Solms aber merkwürdigerweise übersehen, dafs Goebel (I pag. 106) sich ausdrücklich für die Leitgeb'sche Deutung erklärt und noch obendrein einen neuen Beweis für ihre Richtigkeit hervorbringt. Und zum Überflufs hat Goebel in einer späteren Arbeit (II pag. 246) die morphologischen Unterschiede des Marchantiaceen- und Riellathallus in einer Figur schematisch erläutert!

Wie bei anderen Lebermoosen treten auch bei den Riellaarten zahlreiche Elaiosphären besonders am Rande junger Zellflächen auf. Bei einigen Arten sagen Trabut (III pag. 454) und Corbière (pag. 114), dafs sie den Pflanzen einen intensiven Geruch nach Koriander verleihen. Bei *R. Paulsenii* werden die Öltropfen durch kalten Alkohol gelöst, sind also ätherisch; einen besonderen Geruch habe ich aber nicht wahrnehmen können. Trabut sieht in den Elaiosphären ein Schutzmittel gegen Tierfrafs.

Detailuntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane habe ich nicht angestellt; sie wurden von Hofmeister und Leitgeb gegeben, die cytologischen Verhältnisse von Kruch studiert. Ein Paar junge Antheridienstudien (Fig. 8 A, B) zeigen, dafs die Verhältnisse bei *R. Paulsenii* wie bei den anderen Arten liegen. Über die Archegonien möchte ich bemerken, dafs sie, wie schon Leitgeb, Schiffner (I pag. 241) und Trabut (III pag. 451) im Gegensatz zu Hofmeisters Angaben gesagt haben, nicht blattwinkelständig sind, sondern dafs sie auf der jungen Flügelanlage nahe dem Vegetationspunkte flächenständig angelegt werden, unter dem späteren Wachstum aber auf den Stengel zu stehen kommen. Daraus geht hervor, dafs sie, was schon Leitgeb vermutete, den oberen Segmenten entstammen, aber auch, dafs diese Segmente nicht allein den Flügel weiterbauen, sondern dafs auch einige Partien des aus ihnen hervorgegangenen Gewebes in das Stengelgewebe mit hineingehen. In der Fig. 8 C ist eine, möglicherweise zwei, junge Archegonienanlagen zu sehen. Am Grunde der gröfseren sieht man das Involukrum wulstförmig um den Archegonienbauch emporwuchern.

Die wichtige Beobachtung Hofmeisters, dafs nicht alle Zellen des Sporogoninnern zu Sporenmutterzellen werden, sondern dafs eine Anzahl derselben mit Stärke gefüllt verbleiben und als Ernährungszellen (rudimentäre Elateren) fungieren, wurde später von Leitgeb (pag. 85) und Trabut (III 451) bestätigt, und ich habe diese Zellen auch in den jungen Sporogonien von *R. Paulsenii* und *R. helicophylla* gesehen.

Nachschrift.

(*R. helicophylla* und *Parisii.*)

Nachdem dieses geschrieben war, habe ich in dem botanischen Museum von Kopenhagen Herbarienexemplare[1]) von *R. helicophylla* „legit Durien de Maisonneure, Oran au fond du lac saumâtre de Senia juin 1842“, also die Originalexemplare, gesehen. Bekanntlich erregte diese Art grofses Aufsehen, weil ihr Stengel gedreht und von dem Flügel wendeltreppenförmig umwunden war. Später hat u. a. Trabut diese Art oftmals gesammelt und kultiviert, aber diese fremdartige Erscheinung wurde nie wieder beobachtet, so dafs man die Vermutung ausgesprochen hat, die bekannte Figur in Expl. de la Fl. d'Algérie pag. 34 sei übertrieben. Das ist aber gar nicht der Fall.

Auf derselben Tafel werden einige Stengel abgebildet, die unten knollig angeschwollen waren. Leitgeb hat es auch an seinem Material bemerkt. An den von mir gesehenen Exemplaren war das auch häufig der Fall, gleichzeitig sah ich von dem Knöllchen einen recht dicken, langen Pinsel von Rhizoiden ausgehen, der weder in der Originalfigur noch bei Leitgeb abgebildet wurde. Bei der neueren Figur von Trabut fehlt die Knolle, und die Pflänzchen verjüngen sich abwärts wie alle anderen (III tab. 18). Soweit ich sehen konnte — das getrocknete Material war sehr mürbe und bis zum Scheitel mit einem feinen rötlichen Ton verunreinigt — war das Knöllchen nichts anderes als ein halb zersetztes, von Rhizoiden durchflochtenes Sporogonium. Dafür spricht auch der Umstand, dafs sowohl in der Originalfigur als unter diesen Exemplaren sich viele fanden, wo 3—4 gleich grofse Individuen mit ihrer Basis vom gemeinsamen Knöllchen entsprangen. Diese Pflanzen entstam-

---

1) ex herb. Joh. Lange.

men also Sporen, die durch irgend einen Zufall nicht aus ihren Sporangien gelangten. Junge Stadien fehlten völlig.

Die Exemplare sind wie in der Originalfigur mit Geschlechtsorganen sehr reich versehen. Der Flügel ist sehr breit und der Vegetationspunkt bei der Beschaffenheit des Materials nicht zugänglich. Zur Erklärung der Torsion hat Goebel die Idee ausgesprochen (I pag. 107), dafs sie möglicherweise in tieferen Wasserschichten als eine Anpassung an das geschwächte Licht zustande komme. Dieser Gedanke scheint etwas für sich zu haben, und wenn ich wieder eine brauchbare Kultur von *R. Paulsenii* erhalte, werde ich die Sache experimentell untersuchen.

Ebenfalls habe ich im Kopenhagner Museum das Original von *R. Parisii* [1]), nämlich die Nr. 375 von Gottsche und Rabenhorst: „Hepaticae Europaeae exsiccatae“ gesehen. Bekanntlich entfernt sich diese Art vom gewöhnlichen Riellatypus am meisten. Der Flügel kann an längeren Strecken fehlen, die Blätter sind sehr grofs, gröfser als der Flügel, wenn dieser vorhanden ist. So waren auch die Verhältnisse hier. Auffallend schien mir, dafs an den langen Sprofsen Rhizoiden vollständig fehlen, und solche wurden auch weder von Gottsche in der dem Exemplar beigegebenen Zeichnung, noch von Husnot: Hepaticologia gallica tab. 12 oder Goebel II pag. 246 gezeichnet. Dies erklärt sich offenbar dadurch, dafs diese Art, wie Trabut angibt (III pag. 454): „forme de gros paquets flottants dans des eaux fraîches et limpides.“ Vielleicht ist die Pflanze nicht immer flutend, interessant wäre es aber zu erfahren, ob sie etwa in dieser Stellung dorsiventral läge. Wo der Flügel fehlt, sehen die Sprosse oft einer *Fossombronia* täuschend ähnlich aus. Die Exemplare waren völlig steril und mehrmals gabelig verzweigt, eine Erscheinung, die vermutlich durch das Fluten begünstigt wird und unzweifelhaft bei der Vermehrung eine Rolle spielt (vgl. *Riccia fluitans, Lemnaceen* u. a.). Die Vegetationspunkte waren durch rosettartig zusammengedrängte grofse Blatt- und Flügelanlagen vollständig verborgen.

---

1) ex herb. Th. Jensen.

Literatur.

Bory & Durieu de Maisonneure, Exploration Scientifique de l'Algérie, Botanique tab. 34. Paris 1846—49.

Corbière, Le Riella de l'Hérault. Revue Bryologique 29 pag. 109.

Goebel I, Zur Kenntnis der Entwicklung von Riella. Flora 77. 1893.

— II, Organographie der Pflanzen. 2. Teil. Jena 1898.

Gottsche, Schedula zu G. & Rabenhorst, Hep. Europ. exsicc. No. 375. 1867.

Hofmeister, Zur Morphologie der Moose I. Ber. Verh. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Cl. 1854. Leipzig.

Howe & Underwood, The genus Riella, with descriptions of new species from North America and the Canary Islands. Bull. Torr. Bot. Cl. 30. April 1903.

Husnot, Hepaticologia Gallica, Cahan 1875–81.

Kruch, Appunti sullo sviluppo degli organi sessuali e sulla fecondazione delle Riella Clausonis. Malpighia 4. 1890—91. (Nicht gesehen; Referat in Just, Bot. Jahresber.)

Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose 4. H. Graz 1879.

Porsild, Sur une nouvelle espèce de Riella (subgen. nov.: Trabutiella) de l'Asie centrale. Botanisk Tidsskrift 24.

Schiffner, I. Riella Battandieri Trabut n. sp. Botanisches Centralblatt 27. 1886.

— II. Hepaticae in Engler u. Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1893.

Solms, Eine Besprechung der Arbeit von Howe und Underwood. Bot. Zeitung. II. Abteilung 61, Nr. 13.

Stephani, Species Hepaticarum. Bull. Herb. Boiss. 7. 1899.

Trabut, I. Riella Battandieri sp. nov. Revue Bryologique 13. 1886.

— II. Mousses et Hépatiques nouvelles d'Algérie. R. Br. 14. 1887.

NB. Die hierzu gehörige Tafel erschien schon in R. Br. 1886 und aufserdem in „Atlas de la Flore d'Alger".

— III. Revision des espèces de Riella. Rev. Gen. de Bot. 3. 1891.

Übrige, meist ältere Literatur siehe Zusammenstellung bei Howe und Underwood.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Porsild Morten Pedersen

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella 431-456