Kleinere Mitteilungen.

Von K. Goebel.

I. Eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia.

Mit 1 Abbildung im Text.

Bekanntlich besitzt C. rotundifolia zweierlei durch Übergangsformen miteinander verknüpfte Blattformen: Rundblätter, welche, zur Blütezeit gewöhnlich schon verschwunden, eine grundständige Blattrosette bilden, und Langblätter, welche an den blühenden Sprossen vor den Blüten auftreten.

In der nebenstehenden Abbildung ist nun eine Form wiedergegeben [1]), welche, in einem anderen Florengebiete und in gröfserer Zahl gesammelt, wohl unbedenklich als eine von C. rotundifolia verschiedene Art betrachtet worden wäre, denn sie weicht von dieser beträchtlich ab: statt einer basalen Rundblätterrosette sehen wir einen mit deutlich entwickelten Internodien versehenen Sprofs, der mit einer einzigen Blüte endigt. In der Achsel der Rundblätter aber stehen Seitensprosse mit Langblättern.

Dafs aber nur eine durch äufsere Faktoren bedingte Modifikation von C. rotundifolia vorliegt, zeigen, abgesehen von der Übereinstimmung der Blütengestalt und anderer morphologischer Verhältnisse, Versuche, die ich früher mit dieser Pflanze vorgenommen hatte.[2]) Es ergab sich dabei, dafs die Rundblattform und die Langblattform von verschiedenen äufseren Faktoren bedingt sind; es gelang sowohl Sprosse, die noch keine Langblätter gebildet hatten, auf dem Stadium der Rundblattbildung zurückzuhalten, als auch solche, die schon zur Langblattbildung übergegangen waren, auf das Stadium der Jugendblattform zurückzuführen. Für unsere Pflanze kommt zunächst das erstere Verhalten in Betracht. Vergleicht man die früher gegebene Abbildung (Fig. 1 a. a. O.) mit der jetzt vorliegenden, so zeigt sich eine beträchtliche Übereinstimmung. Beide Pflanzen haben an der Hauptachse Rundblätter und gestreckte Internodien. Diese Form war in

---

1) Ich verdanke sie Herrn stud. chem. E. Trutzer, der sie im Oktober des vorigen Jahres in einem Laubwald bei Schleifsheim fand.

2) Goebel, Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität etc. Flora 82. Bd. 1896. Vgl. auch Familler, die verschiedenen Blattformen von Campanula rotundifolia, Flora 1900 (Bd. 87) pag. 95.

den Versuchen künstlich durch Kultur bei geminderter Lichtintensität erzielt worden. Wir dürfen also wohl mit Sicherheit annehmen, dafs auch bei der Schleifsheimer Pflanze die Gestalt des Sprosses und der Blätter, sowie deren Anzahl (denn eine „normale“ Blattrosette bildet meist nicht so viele Rundblätter aus) durch ihr Wachstum im schattigen Wald bedingt war. Derartige Exemplare hatte ich auch früher schon gefunden und am a. a. O. pag. 7 kurz beschrieben. Das Neue der vorliegenden Pflanze besteht darin, dafs sie trotzdem sie über die Jugendform eigentlich nicht hinauskam, noch zur Blüte gelangte und dafs der Hauptsprofs es war, der nach Hervorbringung einer Mittelbildung zwischen Rund- und (typischem) Langblatt mit einer Blüte abschlofs, während die blühenden Triebe sonst Seitensprosse der Rosette darstellen. Ich glaube das Verhalten darauf zurückführen zu sollen, dafs die im Schatten erwachsene Pflanze in dem besonders sonnigen und trockenen Sommer 1904 doch noch Licht genug erhielt, um zur Blüte schreiten zu können. Da dies aber erst gegen Ende der Vegetationsperiode der Fall war, gelangten die Seitensprosse nicht über das Stadium der Langblattbildung (welche normal der Blütenbildung vorausgeht) hinaus; man sieht auch deutlich, dafs sie kümmerlich und schmächtig entwickelt sind. Wenn man aber die Blütenbildung an den Seitensprossen verhindert, kann man auch sonst die Hauptachse zur Blütenbildung veranlassen. Auch die Hauptachse war in unserem Fall nicht mehr imstande sich zu einer typischen Inflorescenz auszubilden, aber die Lichtwirkung reichte hin, um eine Blüte hervorzubringen. Dabei ist das Stadium der Langblattbildung fast ganz übersprungen worden. Die Pflanze ist ein, allerdings nicht ganz strenges, Beispiel dafür, dafs auch Jugendformen zur Fortpflanzung schreiten können, wofür die Zoologen einen besonderen Namen, Pädogenesis, erfunden haben. Bei den Pflanzen kann man, wie ich früher anführte, dasselbe gelegentlich bei den „fixierten“ Jugendformen von Cupressineen beobachten. Jedenfalls ist die Schleifsheimer Campanula ein interessantes Beispiel dafür, wie tiefgreifend die äufsere Gestaltung



Campanula rotundifolia. Auf $^1/_2$ verkl.

mancher Pflanzen von äufseren Faktoren beeinflufst werden kann und dafs es möglich ist, auf Grund experimentell-morphologischer Untersuchungen das Zustandekommen abnorm ausgebildeter Formen im einzelnen zu analysieren. Die Änderung dem „normalen“ Verhalten gegenüber besteht dabei nicht im Auftreten von etwas Neuem, sondern nur in der verschiedenen Kombination der auch im gewöhnlichen Entwicklungsgange gegebenen Formelemente.

---

2. Chasmogame und kleistogame Blüten bei Viola.

In der Abhandlung: „Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorieen“ [1]) wurde für einjährige Pflanzen, speziell Impatiens noli tangere gezeigt, dafs die Entscheidung darüber, ob kleistogame oder chasmogame Blüten hervorgebracht werden, nicht durch den „Mangel“ (resp. das Vorhandensein) von Bestäubungsvermittlern, sondern durch Ernährungsverhältnisse bedingt wird; dafs dasselbe auch für perennierende Pflanzen, welche die beiden Blütenformen besitzen, wie z. B. Violaarten, gelte, wurde aus einer Betrachtung der Entwicklungsvorgänge und einigen Versuchen mit V. odorata und V. silvatica geschlossen. Diese Versuche wurden fortgesetzt, und obwohl sie noch lange nicht abgeschlossen sind, mag es doch nicht ohne Interesse sein, wenn jetzt schon kurz zwei Resultate hervorgehoben werden, welche das früher Gesagte ergänzen können.

1. Ist es möglich, Violapflanzen mit nur kleistogamen Blüten zu ziehen, die chasmogamen also auszuschalten? Dafs diese Frage mit ja zu beantworten ist, zeigen schon frühere Angaben. Darwin [2]) kultivierte V. nana, welche durch mehrere Generationen hindurch nur kleistogame Blüten hervorbrachte, ebenso V. Roxburghiana, die auch in Indien nur während der kühleren Jahreszeit chasmogame Blüten trägt. Kerner [3]) fand V. sepincola an schattigen Standorten in Tirol nur mit kleistogamen Blüten. Ich habe früher hervorgehoben (a. a. O. pag. 775), „dafs man Viola mit nur kleistogamen Blüten auch in voller Beleuchtung erziehen kann, wenn man sie unter die Bedingungen bringt, unter denen die kleistogamen Blüten normal entstehen“. Das soll im folgenden durch ein Beispiel dargelegt werden.

---

1) Biolog. Centralblatt Bd. XXIV, 1904.

2) Die verschiedenen Blütenformen etc. (Übers.) pag. 216.

3) Pflanzenleben Bd. V pag. 253.

Zur Untersuchung diente V. mirabilis, welche dazu besonders geeignet ist, weil bei ihr bekanntlich chasmogame und kleistogame Blüten sich durch ihre Stellung an der Sprofsachse auffallend unterscheiden.

Die Unterdrückung der chasmogamen grundständigen Blüten ist theoretisch in zweierlei Weise möglich. Entweder sie werden ganz ausgeschaltet oder an ihrer Stelle treten kleistogame Blüten auf. Beides wird dann eintreten, wenn die Ernährungsbedingungen zur Zeit der Anlegung der chasmogamen Blüten für die Blütenbildung ungünstigere sind als unter normalen Verhältnissen.

Es zeigte sich, dafs sowohl ein Ausschalten der chasmogamen Blüten als das Auftreten kleistogamer an ihrer Stelle sich herbeiführen läfst, und zwar, wie zu erwarten stand, mit verschiedenen Übergängen zur normalen Gestaltung.

Diese Übergänge seien zunächst besprochen. Im Münchener botanischen Garten ist V. mirabilis bei den „Schattenpflanzen" in einem Beet angepflanzt, an welchem mir früher schon die Spärlichkeit resp. der Mangel chasmogamer Blüten aufgefallen war, die sonst bei der in unserer Umgebung häufig wildwachsenden Pflanze in gröfserer Anzahl, wenn auch rasch vorübergehend, anzutreffen sind.

Eine Untersuchung des Beetes in diesem Frühjahr (1905) ergab, dafs an Stelle der Blüten, die chasmogam sein sollten, nur einige wenige vorhanden waren, deren Blumenblätter wie bei den kleistogamen Blüten verkümmert waren, deren Antheren auch, so weit untersucht, nur zwei Pollensäcke wie die der kleistogamen Blüten besafsen. Ein Fruchtansatz trat nicht ein (obwohl die Pollenkörner Schläuche getrieben hatten); dieser unterbleibt gelegentlich unter ungünstigen Umständen auch bei anderen kleistogamen Blüten, zum Teil wohl wegen abnormer Ausbildung des Fruchtknotens. Dafs aber tatsächlich statt der chasmogamen fertile kleistogame Blüten gebildet werden können, zeigte ein Exemplar von V. mirabilis, welches seit 7. Juli 1904 im Viktoriahause gestanden hatte. Es zeigte im Frühjahr 1905 keine Blüten. Erst am 19. Juni 1905 fand sich[1]) eine grundständige Blüte, die also eigentlich chasmogam sein sollte, aber durchaus kleistogam und schon zur Fruchtbildung übergegangen war. Ein anderes danebenstehendes Exemplar zeigte keine grundständige, sondern nur stengelständige Blüten, welche, wie gewöhnlich, kleistogam waren. In beiden Fällen, sowohl bei den im Freien auf einem trockenen

1) Entsprechend dem unten für Viola odorata und V. collina zu schildernden Verhalten.

schlechten Boden wie bei den im feuchten warmen Gewächshaus (in welchem V. mirabilis nur kümmerlich gedieh) stehenden Pflanzen sind es offenbar ungünstige Ernährungsbedingungen, welche zur Ausschaltung der chasmogamen Blüten geführt haben.

Es ist selbstverständlich möglich, dafs dasselbe Resultat auch durch andere Faktoren herbeigeführt wird. Wir wissen durch Darwins Untersuchungen, dafs bei manchen Pflanzen unter sonst gleichen äufseren Verhältnissen doch die Entwicklung eine weniger kräftige ist bei Exemplaren, die aus fortgesetzter Selbstbestäubung hervorgegangen sind. Hier ist also die „innere Konstitution" verändert worden, nicht direkt die Nahrstoffzufuhr. Ähnlich mag auch in anderen Fällen eine innere Veränderung der Pflanze das ausschliefsliche Auftreten von kleistogamen Blüten bedingen. Als Beispiel dafür sei Oxalis corniculata angeführt. Eigene Beobachtungen darüber liegen mir nicht vor. Borzi[1]) gibt an, dafs bei dieser Pflanze im Herbst und Winter kleistogame Blüten auftreten, was ja mit den früher vorgetragenen Anschauungen über die Bedingungen für das Auftreten der kleistogamen Blüten ganz übereinstimmt. Er fand, dafs bei aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Pflanzen schon in der zweiten Generation Blüten mit kleineren Korollen entstanden, und in der vierten Generation waren die Blüten alle kleistogam. Gewifs ist es erwünscht, diese Versuche weiter fortzusetzen, um zu sehen, ob auf diesem Wege sich tatsächlich eine auch unter günstigen äufseren Ernährungsbedingungen konstant kleistogame Form erziehen läfst. Bei Viola mirabilis aber liegt die Sache anders. Hier handelte es sich um vom Freien hereingeholte Pflanzen, bei denen durch ungünstige Kulturbedingungen die Bildung chasmogamer Blüten unterdrückt wurde, während diese in demselben Jahre bei den im Freien auf feuchtem Boden wachsenden Exemplaren ganz normal eintrat.

2. Zeitliche Verschiebung des Auftretens chasmogamer Blüten. Dafs man V. odorata und V. silvatica veranlassen kann, nach dem Auftreten der kleistogamen Blüten in derselben Vegetationsperiode wieder chasmogame Blüten hervorzubringen, wurde schon in der früheren Abhandlung dargelegt. Immerhin gelang der Versuch bei V. odorata nur bei der als „semperflorens" bezeichneten Form. Es läfst sich aber in sehr einfacher Weise ein analoges Resultat auch bei der typischen V. odorata herbeiführen. Im Herbst 1904 wurden mit Knospen chasmogamer Blüten versehene Pflanzen von

1) Borzi, Biologia dell' Oxalis corniculata, Contribuzioni alla Biologia vegetale Vol. II. Fasc. II pag. 33.

V. odorata in das Kulturhaus des pflanzenphysiologischen Instituts gestellt, in welchem eine Tagestemperatur von 15—20° C. gehalten wird. Die vorhandenen Blütenknospen wurden, wie nach den Erfahrungen beim Treiben der Veilchen zu erwarten war, bald gelb und starben ab, während die Blätter sich entwickelten; die Pflanzen sahen durchaus gesund aus; das „Steckenbleiben" der Blüten ist, wie a. a. O. erwähnt, offenbar nicht direkt der Temperaturerhöhung, sondern der Entwicklung der vegetativen Organe zuzuschreiben; es soll darüber später Genaueres mitgeteilt werden. Ich hatte nun erwartet, dafs die Pflanzen zur Bildung kleistogamer Blüten übergehen würden. Das wäre wohl auch der Fall gewesen, wenn die künstlich angetriebenen Pflanzen sich vegetativ weiter entwickelt hätten. Das war aber nicht der Fall, vielmehr trat eine Ruheperiode ein und in Verbindung damit die Anlegung neuer chasmogamer Blüten. Diese entfalteten sich Anfang Juni 1905, zu einer Zeit, in welcher im Freien längst keine chasmogamen Blüten von Viola odorata anzutreffen waren, sondern nur kleistogame (die aber dieses Jahr in viel geringerer Zahl als sonst sich fanden). Die Töpfe brachten eine grofse Zahl chasmogamer Blüten den ganzen Juni über hervor. Drei davon stellte ich ins Freie an einen sonnigen Standort, wo sie ziemlich trocken gehalten wurden. Sie hatten selbst Anfang Juli noch chasmogame Blüten, diese blieben also trotz der fast tropischen Hitze nicht „stecken", wie die im Herbst vorher (denn jetzt war die Entwicklung der vegetativen Organe nur eine unbeträchtliche), nur wurden die Blumenkronen kleiner. Bei den im Kulturhaus gebliebenen, reichlicher bewässerten Pflanzen waren Anfang Juli keine chasmogamen Blüten mehr vorhanden, sondern nur solche, die sich nicht öffneten, aber deutlich als den chasmogamen Blüten nahestehend sich dadurch erwiesen, dafs sie 4fächerige Antheren[1]) und einen, wenn auch kürzeren, so doch dem chasmogamen Typus entsprechenden Griffel besafsen. Die Pflanzen setzten Früchte an; es liefs sich leicht nachweisen, dafs schon in den chasmogamen Blüten (untersucht wurden die später auftretenden) die Pollenschläuche innerhalb der Antheren sich entwickeln; dasselbe ist natürlich auch bei den kleistogamen Blüten der Fall. Die Übergänge zu diesen fanden sich in allen Abstufungen, z. B. Blüten, die sich zwar noch öffneten, aber eine kleine, vom Kelch verdeckte Blumenkrone hatten; nur der kleine Sporn war äufserlich sichtbar.

1) Auch die Nektarienanhängsel an den zwei unteren Staubblättern waren vorhanden.

Die Verschiedenheit, welche zwischen den im Kulturhaus und den im Freien befindlichen Pflanzen bezüglich der Länge der Zeit, in welcher chasmogame Blüten auftraten, bestand, ist leicht verständlich, es kann darüber auf früher Gesagtes verwiesen werden.

Ähnliche Resultate erhielt ich auch für Viola collina, von welcher im November einige mit Blütenknospen versehene Exemplare in ein Gewächshaus, dessen Temperatur auf 12—15° gehalten wird, gebracht wurden. Auch hier verkümmerten zunächst die chasmogamen Blüten und trieben die Blätter aus. Im Mai, zu einer Zeit, in welcher an den im Freien überwinterten Exemplaren die chasmogamen Blüten schon verschwunden waren, bildeten diese Pflanzen reichlich chasmogame Blüten. Die chasmogamen Blüten der Pflanzen traten statt der kleistogamen auf, erst später gingen die Pflanzen zur Bildung kleistogamer Blüten über (mit mancherlei Mittelformen). Indes traten die kleistogamen Blüten in verhältnismäfsig kleiner Zahl auf, und man würde sie wohl ebenso ausschalten können wie dies bei V. mirabilis umgekehrt für die chasmogamen möglich war. Die Anschauungen, zu denen ich betreffs der Ursachen des Auftretens kleistogamer Blüten früher gelangt war, werden, wie mir scheint, auch durch die hier mitgeteilten Erfahrungen bestätigt: es hängt von Ernährungseinflüssen ab, ob chasmogame oder kleistogame Blüten gebildet werden. Es handelt sich dabei um Pflanzen, bei denen die Fähigkeit, chasmogame oder kleistogame Blüten zu bilden, in ähnlicher Weise vorhanden und von äufseren Faktoren abhängig ist, wie etwa bei manchen amphibischen Pflanzen die Fähigkeit, Wasser- oder Luftblätter zu bilden. Ob bei Viola-Arten, die normal keine kleistogamen Blüten bilden, deren Auftreten veranlafst werden kann, scheint mir noch fraglich. Die Mitteilung von Zederbauer[1]) „Kleistogamie von Viola arvensis und ihre Ursachen“ bringt darüber keine Entscheidung. Er fand von mangelhaft beleuchteten in einem Getreidefeld stehenden Exemplaren von V. arvensis die Korollenblätter sehr reduziert[2]), aber ob wirklich innerhalb der geschlossenen Blütenhülle Befruchtung stattfand, ist nicht festgestellt; da die Blüten sich bei V. arvensis selbst be-

---

1) Österr. bot. Zeitschrift 1904 pag. 355.

2) Ähnliche Formen sind auch früher schon beobachtet, vgl. V. B. Wittrock, Viola-Studier I pag. 25 (Acta horti Bergiani). Wittrock stellt das Vorkommen kleistogamer Blüten (auch bei reducierter Korolle) in Abrede, weil die Befruchtungsorgane von derselben Form und Beschaffenheit wie die der normalen Violen seien. Wir sahen indes oben, dafs bei V. odorata auch bei normalen Blüten Kleistogamie eintreten kann.

fruchten, ist ja der Schritt zur Kleistogamie kein grofser. Es müfste aber das Verhalten des Pollens näher geprüft werden.

---

3. Aposporie bei Asplenium dimorphum.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Seit 1884 zum ersten Male bei Athyrium filix femina f. clarissima die Erscheinung der Aposporie beobachtet wurde [1]), ist sie im Lauf der Jahre bei einer Anzahl anderer Farne nachgewiesen worden. So bei Polystichum angulare f. pulcherrimum, bei Nephrodium Pseudomas f. cristatum (?), bei Scolopendrium vulgare var. crispum, bei Pteris aquilina und Trichomanes pyxidiferum.

Es könnte deshalb überflüssig erscheinen, einen neuen Fall zu beschreiben, zumal ja zweifellos wichtiger als die Konstatierung eines solchen die experimentelle Feststellung der Bedingungen wäre, unter denen die Ausschaltung der Sporenbildung aus dem Entwicklungsgange der betreffenden Farne erfolgt. Trotzdem schien mir die Beschreibung der Aposporie bei Aspl. dimorphum nicht überflüssig. Einmal ist die Erscheinung, wenn auch bei verschiedenen Farngattungen nachgewiesen, doch eine eben nicht häufige — auf dem europäischen Kontinent ist sie, wenn man von aus England bezogenen Exemplaren absieht, meines Wissens überhaupt noch nicht beobachtet worden —, sodann ist der vorliegende Fall dadurch von Interesse, dafs er das Auftreten der Aposporie als ein sprungweises erkennen läfst und als in Verbindung stehend mit einer Störung der normalen Entwicklung, welche auch in anderen Kennzeichen zutage trat.

An einem der zahlreichen im Münchner botanischen Garten kultivierten Exemplare von Aspl. dimorphum fiel mir vor zwei Jahren ein Blatt durch seine von der der übrigen abweichende Gestaltung auf; es zeigte abnorme Teilungen der Blattfläche und schmälere Fiedern als die übrigen fertilen Blätter, und während diese Sporangien

---

1) Literatur: Observations on a singular development in the Lady-Fern by Ch. T. Druery and on Apospory in ferns by F. O. Bower (Linnean Societys Journal vol. XXI, 1885). — Druery, On a new instance of apospory in Polystichum angulare var. pulcherrimum ibid. vol. XXII 1886. Id. Notes upon an Aposporous Lastrea (Nephrodium). Ibid. vol. XXIX 1892. Id. Notes upon Apospory in a form of Scolopendrium vulgare var. crispum and a new aposporous Athyrium, also an additional phase of aposporous development in Lastrea pseudo-mas var. cristata. Ibid. vol. XXX 1893. — Bower, On some normal and abnormal developments of the Oophyte in Trichomanes. (Annals of botany vol. I 1888.) — Farlow, Apospory in Pteris aquilina. (Annals of botany vol. II 1888 pag. 383.)

und „Adventivsprosse“ trugen, war die Sporangienbildung an dem abnormen Blatte eine reduzierte. Schon mit bloſsem Auge waren dafür an den Enden der Blattfiedern zahlreiche Prothallien zu sehen, in welche die Blattfiedern oft ganz allmählich übergingen (Fig. 1). Das Gewebe des Prothalliums unterscheidet sich von dem des Blattes namentlich dadurch, daſs es durchscheinend ist, was hauptsächlich durch den Mangel an Intercellularräumen im Prothalliumgewebe bedingt wird; die Fortsetzung der Blattnerven verläuft aber oft noch ziemlich



Fig. 1. Asplenium dimorphum. Abnormer Blatteil, von welchem einzelne Fiedern in Prothallien (*p*) ausgewachsen sind. Nat. Gr.

weit in das translucente Gewebe hinein [1]), auch sieht man auf diesem zum Teil noch die für das Blatt charakteristischen Drüsenhaare. Andererseits finden sich an den Prothallien auch Haarbildungen, welche für Polypodiaceenprothallien durchaus ungewöhnlich sind, teils am Rande, teils auf der Unterseite und zwar auch zwischen den Sexualorganen. Diese Haare in Gestalt kurzer Zellreihen oder Zellflächen können entweder als dem Prothallium eigentümlich (etwa wie bei den Cyatheaceenprothallien) oder als Hemmungsbildungen der Spreuschuppen der Blätter aufgefaſst werden. Meiner Ansicht nach ist zweifellos das letztere der Fall. Schon an normalen Blättern sieht man gegen das

1) An Blattfiedern, die längere Zeit in Alkohol lagen, traten die Prothallien gegenüber dem weiſsen Gewebe des Blattes durch Braunfärbung hervor.

Ende der Fiedern hin die Spreuschuppen kleiner werden und in gegliederte „Haare“ übergehen, welche an der Spitze eine Sekretzelle tragen und vielfach auch rechts und links an der Basis einen Auswuchs entwickeln, der in einer Sekretzelle endigt. Ähnliche Gebilde finden sich auch auf den Prothallien und von ihnen alle Übergänge zu einfachen Zellreihen oder selbst einzelnen Zellen. Diese Haarbildungen zeigen zusammen mit dem oben Angeführten, dafs tatsächlich ein allmählicher Übergang des Blattgewebes in das Prothallium stattfindet und dieses teilweise noch Eigenschaften, die sonst dem



Fig. 2. Asplenium dimorphum. Stück eines abnormen Blattes, 5fach vergr. Das intercellularraumhaltige Blattgewebe punktiert, das translucente (mit den Prothallien) hell.

Blatte zukommen, aufweist. Die Prothallien, welche am Ende der Blattfiedern stehen, sind teilweise kraus verbogen, lassen aber vielfach eine Scheitelbucht, die aber breiter ist als sonst bei Polypodiaceen, deutlich erkennen. Sie trugen auf ihrer Unterseite vielfach Archegonien, weniger häufig Antheridien und kurz bleibende Rhizoiden. Auf Torf gepflanzt wuchsen sie bedeutend heran, brachten aber keine Keimpflanzen hervor, was wohl der abnormen Beschaffenheit der Archegonien und Antheridien zuzuschreiben ist; denn beiderlei Sexualorgane zeigten sich vielfach vom gewöhnlichen Bau abweichend.

Es fanden sich z. B. abnorme Archegonien mit kurzem, nur aus zwei oder drei Zellreihen bestehendem Halsteil, andere, deren Halsteil oben vegetativ auswuchs und eines der beschriebenen Haare bildete. Die Antheridien waren teilweise abnorm grofs, auch fanden sich Doppelbildungen und solche, welche dem Prothalliumgewebe eingesenkt waren. In den Archegonien waren unterhalb der Centralzelle in den Prothallienzellen Teilungen zu bemerken, die aber nicht zu besonders hervortretenden Neubildungen führten. Offenbar waren auch die Sexualzellen selbst „minderwertig“ und nicht zur Befruchtung geeignet.

Die Sporangienbildung an den abnormen Blatteilen ist, wie schon erwähnt, eine reduzierte. Die Sori fehlen entweder ganz oder sind abnorm ausgebildet, das Indusium war kurz und teilweise lappig ausgewachsen, die Sporangien verkümmert. Es ist dabei zu bemerken, dafs auch an den „normalen“ Gewächshauspflanzen von Aspl. dimorphum die Sporangien an den untersuchten Exemplaren häufig — oft erst nach Anlegung des Annulus — verkümmern, doch bilden sich keimfähige Sporen nicht selten, wenngleich in verhältnismäfsig geringerer Zahl aus. Eine Prothallienbildung aus abnormen Sporangien, wie sie in anderen Fällen beobachtet ist, trat bei Aspl. dimorphum nie ein. Auch die „Adventivknospen“ an den abnormen Blatteilen zeigten zuweilen eine abnorme Ausbildung und hornförmige Auswüchse an den Blättern, die in einzelnen Fällen beobachtet wurden (Fig. 3) dürfen wohl als frühzeitig verkümmerte und abnorm weitergewachsene Adventivknospen betrachtet werden. Diese Tatsachen zeigen, dafs die Aposporie in Verbindung steht mit einer Störung der Entwicklung des Blattes. Sie erscheint deutlich als eine Mifsbildung, welche für das Leben der Pflanze nutzlos erscheint. Die Prothallien bildeten sich an einem etwa 1 m langen, hoch in die Luft ragenden Blatte aus. Es ist zwar denkbar, dafs sie im Freien durch Abknickung des Blattes auf den Boden gelangt wären, aber selbst auf einem geeigneten Substrate weiter kultivierte Prothallien bildeten

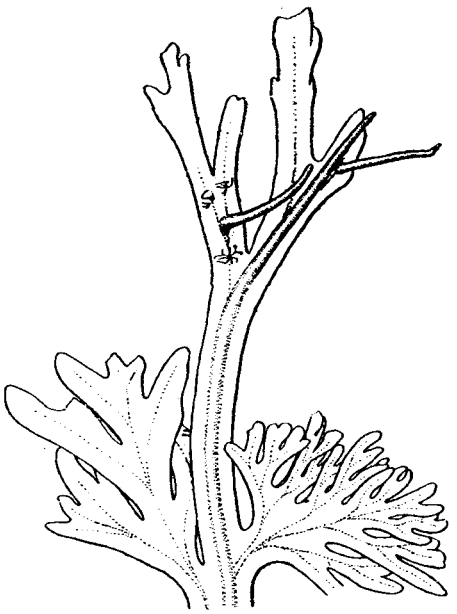


Fig. 3. Asplenium dimorphum. Stück eines abnormen Blattes mit hornartigen Auswüchsen. 3fach vergr.

ja keine Keimpflanzen aus, und die Pflanzen sind durch den Besitz blattbürtiger Sprosse von der sexuellen Vermehrung ohnedies ziemlich unabhängig. Die Aposporie und die Prothallienentwicklung sind hier also vollständig dysteleologische, wenn man will sinnlose Mifsbildungen. Nachdem das abnorme Blatt schliefslich abgestorben war, trat an der Pflanze kein neues mit Aposporie begabtes auf. Die Pflanze ist vielmehr heute, zwei Jahre nach der Auffindung der Aposporie, anscheinend durchaus normal, sie hat fruktifiziernde Blätter von der gewöhnlichen Form hervorgebracht. Das schliefst natürlich nicht aus, dafs die Fähigkeit zu aposporer Entwicklung noch latent vorhanden ist und nur unter bestimmten Bedingungen hervortritt. Immerhin aber, und darin liegt, wie mir scheint, das Interesse des Falles, tritt deutlich hervor, dafs die Aposporie hier eine in Verbindung mit anderen abnormen Vorgängen auftretende Mifsbildung darstellt; die von dem abnormen Blatte abgenommenen und weiter kultivierten Adventivsprosse zeigten bis jetzt keine Aposporie, nur an einem fand sich auf einem Blatte der oben erwähnte, als verkümmerte Adventivsprofs gedeutete hornförmige Auswuchs.

Dafs noch weitere Beispiele von Aposporie sich finden lassen werden, ist zweifellos. So beobachtete ich an Prothallien von Trich. Kraussii, welche Herr Garteninspektor Othmer auf Dominica gesammelt hatte, nicht nur apogame Entstehung der Keimpflanzen — was deshalb von Interesse ist, weil bisher Apogamie nur an kultivierten Pflanzen entstammenden Farnprothallien beobachtet wurde —, sondern auch Prothallienbildung aus der Spitze des ersten Blattes einer Keimpflanze, worüber von anderer Seite nähere Mitteilung erfolgen wird. Jedenfalls ergibt sich daraus, dafs Apogamie und Aposporie nicht auf die abnormen Kulturbedingungen unserer Gewächshäuser zurückzuführen sind, wie man teilweise angenommen hat, ebensowenig wie die „Mutationen", die an Farnblättern in Gestalt von Gabelungen u. dgl. auftreten [1]), wobei das Zutagetreten dieser Formen häufig an das Vorhandensein bestimmter Ernährungsbedingungen gebunden ist.

Es wäre von Interesse gewesen zu ermitteln, wie sich bei der Aposporie die Zellkerne verhalten. Theoretisch wäre ja wahrscheinlich, dafs bei dem Übergang des Blattes zur Prothallienbildung eine „Re-

1) Bei Aspl. dimorphum bleiben nicht selten einzelne Fiedern in der Entwicklung zurück und sind abnorm verbogen. Indes handelt es sich hier offenbar um eine durch äufsere Schädigungen herbeigeführte Störung. Auch gelang es nicht, derartige Fiedern zur Prothalliumentwicklung zu bringen.

duktion der Chromosomenzahl“ auf die Hälfte eintrete, wobei freilich dahingestellt bleibt, wie die eigentümliche Mischung der Charaktere von Prothallium und Blatt bzw. der allmähliche Übergang des Blattes in das Prothallium zu erklären ist. Das Material erwies sich aber für cytologische Fragen als wenig geeignet, es mufste die Chromosomenfrage also unentschieden bleiben; sie wird am ehesten zu lösen sein, wenn es gelingen sollte, Aposporie künstlich zu inducieren resp. die Bedingungen kennen zu lernen, unter denen bei Farnen, die latent die Fähigkeit aposporer Entwicklung besitzen, die letztere hervorzurufen.

---

4. Zur Kenntnis der Verbreitung und der Lebensweise der Marchantiaceen-Gattung Exormotheca.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Zu den seltensten und sonderbarsten Formen der in vieler Hinsicht so merkwürdigen Marchantiaceen gehört die Gattung Exormotheca, über welche wir H. Graf zu Solms-Laubach eine eingehende Untersuchung verdanken.[1]) Als Standorte von E. pustulosa werden dort angegeben: Madeira und Teneriffa. Solms sagt am Schlusse seiner Abhandlung: „Leider ist heute über die Verbreitung und Herkunft der Gattung noch wenig zu sagen. Da sie sich sowohl auf Madeira als Teneriffe findet, könnte sie ebensowohl paläotropischer als tertiärer Herkunft sein, und dürfte man in letzterem Falle hoffen, sie auf den Azoren, eventuell auch in Portugal oder auf dem marokkanischen Atlas nachweisen zu können. Mir ist dies indessen wenig wahrscheinlich. Ich vermute, das sie dem tropischen Elemente der dortigen Flora angehört und eher auf den Capverden zu suchen sein möchte.“ [2])

Indessen ist Exormotheca tatsächlich in Südeuropa anzutreffen und zwar offenbar dieselbe Art wie die bisher nur von den kanarischen Inseln bekannte Ex. pustulosa. Allerdings ist die Artbezeichnung, so lange nicht die Fruktifikation bekannt ist, selbstverständlich keine sichere. Aber die Verschiedenheiten, welche die Vegetationsorgane unserer Exormotheca gegenüber den von E. pustulosa bekannten aufweisen, scheinen mir so wenig durchgreifende zu sein, dafs vorläufig wenigstens zur Aufstellung eines neuen Artnamens kein Grund vor-

---

1) H. Graf zu Solms-Laubach, Über Exormotheca-Mitten, eine wenig bekannte Marchantiaceengattung. Botan. Zeitung 1897 pag. 1 ff.

2) Stephani (Species hepaticarum) führt als Fundorte auch an: Angola, Ostafrika, Abessinien. In Ostafrika allein ist E. Holstii St. gefunden.

liegt. Das Lebermoos befand sich unter denen, die ich im März 1900 in Ischia und bei Amalfi sammelte. Ich vermag, da die von mir an den hiesigen Garten gesandten Lebermoose nicht getrennt gehalten wurden, nicht zu sagen, ob ich Exormotheca auf Ischia (was mir das Wahrcheinlichste ist) oder bei Amalfi auf dem italienischen Festlande sammelte; da ich seither nicht mehr in diese Gegend kam, muſs ich die Frage zunächst offen lassen. Jedenfalls aber ist das Vorkommen in Süditalien und somit für die europäische Lebermoosflora eine neue Form festgestellt. Ich kultiviere seither die Pflanze und möchte Solms' (der auf getrocknetes Material angewiesen war) Beschreibung in einigen Punkten ergänzen.

Die Pflanzen wuchsen in der Kultur allmählich zu einem dichten Rasen heran, sie gediehen besser, wenn sie mit einer Glasglocke bedeckt waren, als ohne diese. Offenbar sind sie also auf Standorte mit relativ feuchter Luft angewiesen, aber wie unten gezeigt werden soll, ist die Pflanze auch imstande, Trockenheit zu überstehen.

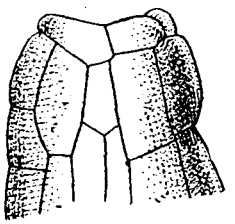


Fig. 1. Exormotheca pustulosa. Oberer Teil eines „Schornsteins" von aufsen. Stark vergr.

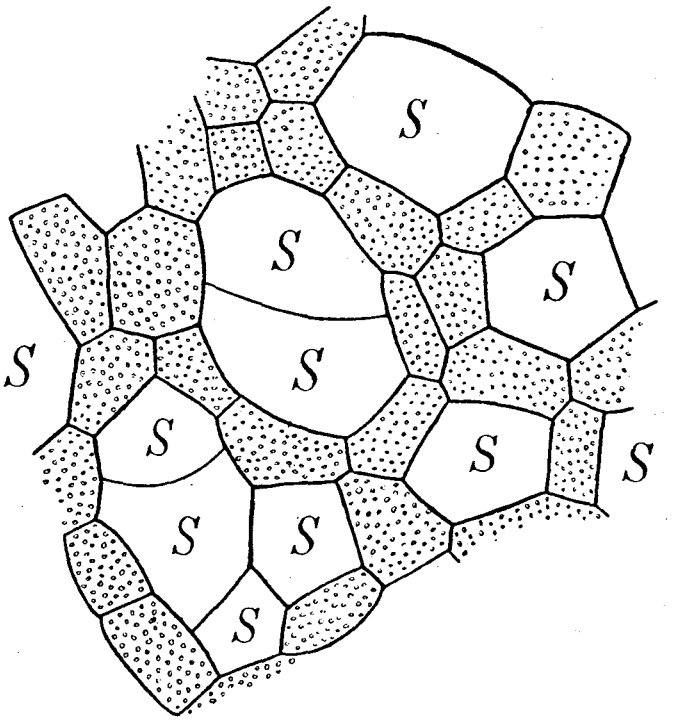


Fig. 2. Exormotheca pustulosa. Stück eines Thallusquerschnitts (vergr.), etwas schematisiert. *S* Schleimzellen zwischen den punktierten stärkeführenden.

Der Thallus besitzt eine Breite von 2—4 mm, ist gabelig verzweigt, wobei die Äste eine Länge von 5 mm meist nicht beträchtlich überschreiten (gelegentlich finden sich auch 1 cm lange), der Querschnitt des Thallus ist stumpf dreikantig, die obere Seite wird vom Assimilationsgewebe eingenommen, die konvexe Seite von einem ziemlich spröden, leicht zerbrechenden Speichergewebe. Daſs die gesammelte Pflanze eine Exormotheca ist, ergibt sich aus ihren eigentümlichen Luftkammern. Diese sind nach aufsen schornsteinförmig vorgezogen, man erkennt leicht mit bloſsem Auge den Porus der

Atemöffnung auf der Spitze des Schornsteins; den Rand der Atemöffnung fand ich aber nicht von einem Kranze „kleiner isodiametrischer Zellen“ umgeben, sondern von Zellen begrenzt, deren Höhe bedeutend geringer war als ihre Länge, so dafs also ein wirklicher Saum vorhanden war (Fig. 1). Ich halte es nicht für richtig, die kegelförmigen Hervorragungen als „Stomata“ zu bezeichnen, wie Stephani[1]) — vielleicht veranlafst durch die ganz anders entstehenden „tonnenförmigen“ Atemporen anderer Marchantiaceen — dies tut. Die Stomata sind entwicklungsgeschichtlich von den übrigen Teilen der Epidermis unterschieden, und als Stoma kann man meiner Ansicht nach bei Exormotheca nur den Ring von Zellen bezeichnen, welcher die Atemporen umgibt. Der Kegel, auf welchem die Stomata emporgehoben werden, gehört der Epidermis an; Solms hat dieselbe Auffassung. Betreffs des Assimilationsgewebes ergaben sich keine Verschiedenheiten gegenüber den Angaben von Solms. Über das centrale Gewebe wird von ihm nur angegeben, dafs es aus zahlreichen, lückenlosen Lagen farbloser Parenchymzellen bestehe. In den von mir untersuchten Pflanzen fand sich, aufser der unteren mehrschichtigen Rinde und den Ölzellen, welche auch an anderen Stellen des Thallus auftreten können, Differenzierung in zwei Zellformen: solche, die Stärke in grün gefärbten Stärkebildnern führen, und farblose Zellen mit wasserhellem Inhalt, welche ich nach Analogie mit den übrigen Marchantiaceen für Schleimzellen halte, obwohl es mir nicht gelang, den Schleim deutlich sichtbar zu machen. Diese Schleimzellen kommen nicht selten in bedeutender Menge vor, und zwar so, dafs auf dem Querschnitt die stärkeführenden Zellen ein Netz bilden, dessen Zwischenräume von einem oder mehreren Schleimzellen ausgefüllt sind (Fig. 2). Diese nicht überall vorhandene, in manchen Fällen aber (namentlich an mit Jod gefärbten Präparaten) sehr deutliche Struktur stimmt ganz gut überein mit der Schilderung, welche Lindberg[2]) von seinem Myriorhynchus fimbriatus gibt, den Solms mit Recht zu Exormotheca stellt. Lindberg sagt von der centralen Schicht, sie sei eine „massa cellulosa, laxa et non chlorophyllophora, omnibus suis partibus valde spongiosa ab antris magnis, globosis et creberrimis, ut solum ab interseptimentis unistratis interseparatis“. Solms möchte diese Angabe „auf unvollkommene Aufquellung der betreffenden Partie“ zurückführen, aber offenbar mit Unrecht, denn eine ganz

1) Species hepaticarum pag. 144 „epidermis ob stomata confertissima nulla“.

2) Lindberg, Sandea et Myriorhynchus nova Hepaticarum genera. Acta Soc. pro fauna et flora Fennica vol. II Nr. 5 pag. 8.

analoge Struktur ist bei unserer Exormotheca häufig anzutreffen, wenn auch die „interseptimenta“ zwischen den „antris“ (den Schleimzellen resp. Schleimzellgruppen) nicht immer einschichtig sind. Es ist dies ein Bau, der für Exormotheca eigentümlich ist, wenngleich, wie erwähnt, nicht überall im Thallus die Schleimzellen in solcher Menge und Verteilung vorkommen. Über die oben silberhellen, an ihrer Basis meist dunkelviolett gefärbten Ventralschuppen und ihr aus einer Zellreihe bestehendes Spitzenanhängsel ist nur zu sagen, dafs sie mit dem für E. pustulosa bekannten übereinstimmen; dafs sie an der Basis mehrschichtig sind und dafs Zäpfchenrhizoiden an ihnen entstehen, ist eine Eigentümlichkeit, die auch sonst bei Marchantiaceen vorkommt.

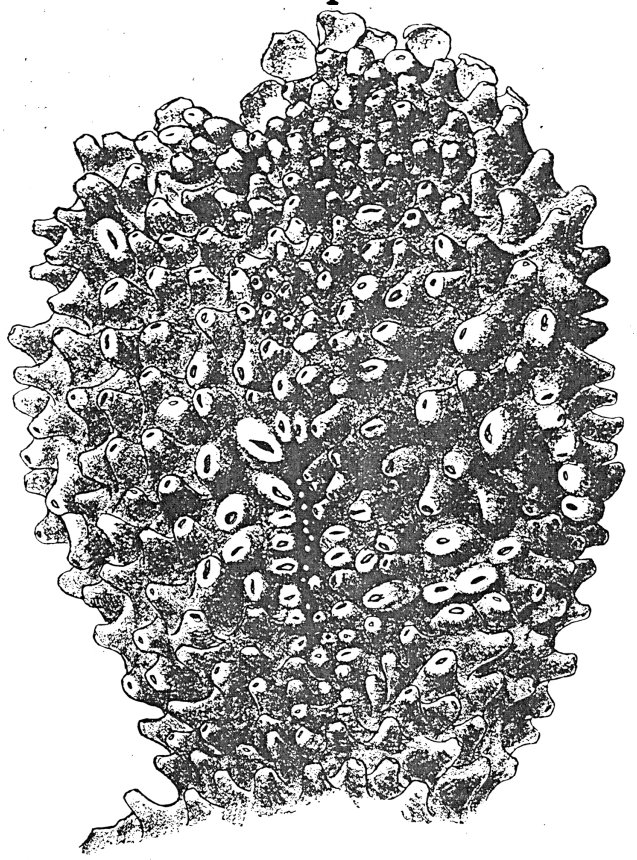


Fig. 3. Exormotheca pustulosa. Thallus mit Antheridienstand von oben. 14fache Vergr.

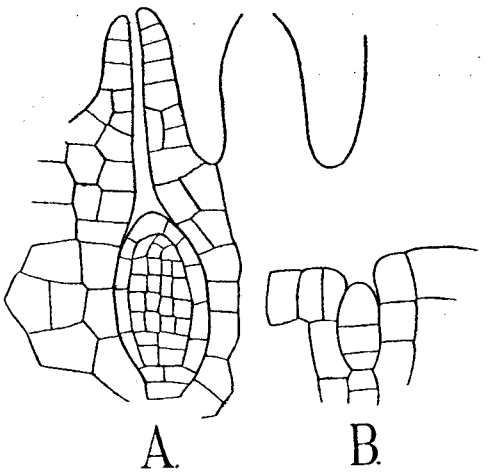


Fig. 4. Exormotheca pustulosa. Längsschnitte durch Antheridien. *A* mittleres, *B* sehr junges Entwicklungsstadium.

Leider entwickelten meine Pflanzen trotz mehrjähriger Beobachtung nur Antheridien, keine Archegonien. Die Antheridien[1]) standen in einer Reihe auf der Mittellinie des Thallus, der nach ihrer Anlegung vegetativ weiterwächst. Dort, wo die Antheridien angelegt werden, ist die Bildung der Luftkammerschicht unterbrochen und man sieht deshalb eine Furche auf der Mitte des Thallus (Fig. 3), auf deren Grund die Ausführungsgänge der Antheridiengruben als reihenweise angeordnete Hervorragungen zu erkennen sind. Exormotheca gehört nämlich zu den Formen, bei welchen sich über den

1) Vgl. auch Solms-Laubach, a. a. O. pag. 10.

Gruben, in welchen die Antheridien stehen, das Thallusgewebe in Form einer langen Röhre erhebt, die bei manchen Riccien, z. B. R. crispatula, besonders auffallend ausgebildet ist (vgl. Fig. 4 und das Jugendstadium Fig. 4 *B*).

Ich habe die Entleerung der Antheridien (welche wahrscheinlich im Herbst stattfindet) nicht beobachtet, möchte aber vermuten, dafs der Antheridieninhalt ausgespritzt wird, wie schon Thuret dies bei Fegatella beobachtet hat. Der lange Ausführungsgang deutet auf ein derartiges Verhalten hin, das sich vielleicht bei allen den Marchantieen findet, bei denen die Antheridienstände sich nicht über den Boden erheben.

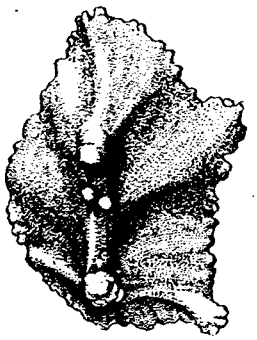


Fig. 5. Exormotheca pustulosa. Stück eines Thallus von unten mit beginnender Knöllchenbildung. Vergr. $4^1/_2$.

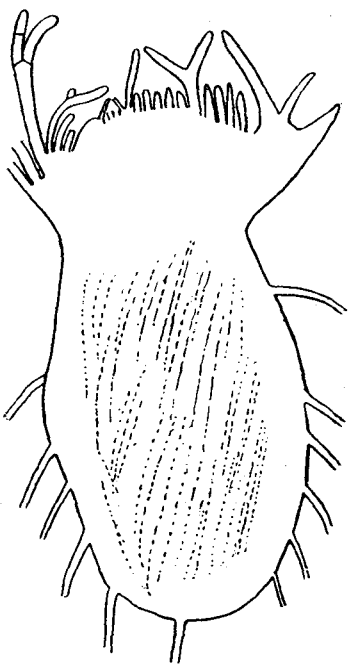


Fig. 6. Exormotheca pustulosa. Längsschnitt durch ein Knöllchen (vergr.). Der Vegetationspunkt liegt links oben.

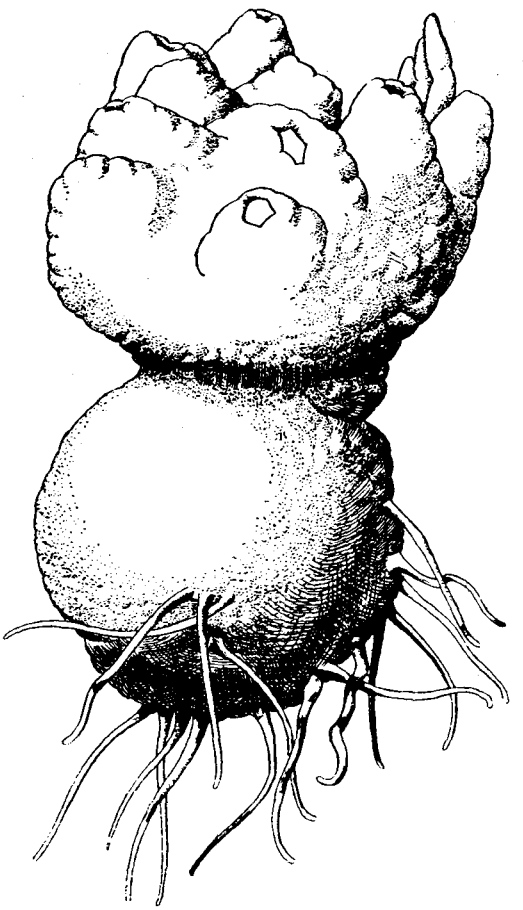


Fig. 7. Exormotheca pustulosa. Ausgekeimtes Knöllchen v. hinten 45fach vergr.

Als die Exormothecakultur anfangs Januar eines der letzten Jahre betrachtet wurde, zeigte sich, dafs aufser den alten Pflanzen neue kleinere aufgetreten waren. Es lag die Vermutung nahe, dafs diese Keimpflanzen seien. Es stellte sich aber heraus, dafs sie aus

Knöllchen hervorgegangen waren, die sich auf der Unterseite des Thallus bilden und zwar auf der mittleren Region (Fig. 5). Man sieht dort Hervorragungen in gröfserer Zahl (auf einem etwa 0,5 cm langen Stücke wurden fünf gezählt). Die Knöllchen brechen leicht ab. Sie sind mit Reservestoffen, namentlich Fett, in ihrem Innern reich versehen, besitzen Rhizoiden und einen Vegetationspunkt, so dafs wir sie als Ventralsprosse betrachten dürfen, welche zunächst in einen Ruhezustand übergehen und dann bei Eintritt günstiger Wachstumsbedingungen, namentlich der nötigen Feuchtigkeit, vermöge ihrer Reservestoffe rasch heranwachsen können (Fig. 7). Wie Fig. 5 zeigt, entstehen die Anlagen dieser Knöllchen zum Teil auch paarweise nebeneinander, sie sind an ihrer weifslichen Färbung leicht kenntlich.

Aufserdem kommt eine Ablagerung von Reservestoffen auch auf der Thallusunterseite unmittelbar unter den terminalen Vegetationspunkten, also eine knollenförmige Verdickung der Thallusenden vor, die sich aber, wenigstens bei meinen kultivierten Exemplaren, von oben betrachtet nicht als ein besonders ausgebildeter Teil der Pflanze abhob; auch starb der hinter dieser Verdickung liegende Teil des Thallus nicht ab. Dies mag aber der Fall sein, wenn die Pflanze einer stärkeren Austrocknung als der in der Kultur ausgesetzt ist. Jedenfalls können wir darin einen Übergang zu der in der Anmerkung erwähnten terminalen Knollenbildung bei Exormotheca Welwitschii sehen.[1])

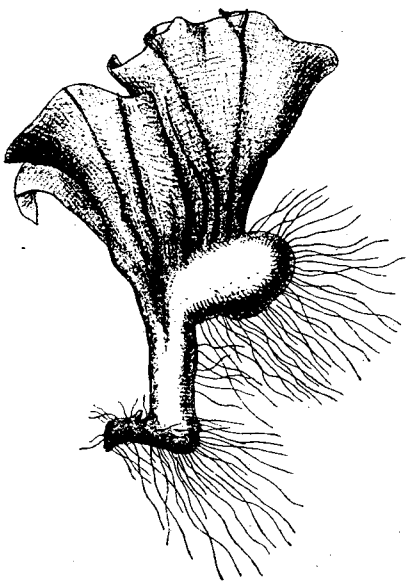


Fig. 8. Petalophyllum Ralfsii. Aus einem Knöllchen erwachsener Thallus, der an der Spitze wieder ein Knöllchen gebildet hat. Seitenansicht, 5fach vergr.

Knöllchenbildung ist bei einer Anzahl von Lebermoosen bekannt[2]); sie tritt besonders reichlich ein z. B. bei dem auf Ischia sehr häufigen Anthoceros dichotomus, aber auch bei anderen Lebermoosen der Mittelmeerregion, so z. B. bei dem merkwürdigen Petalophyllum Ralfsii, welches ich unter Führung von Prof. Trabut im Frühjahr 1904 bei Algier sammelte. Gegen Ende der Vegetationsperiode

1) Stephani (welcher bei Petalophyllum die Knöllchenbildung nicht erwähnt) gibt für Exormotheca Welwitschii St. (Riccia bulbosa Link) an: . . . ramis linearibus, apice tuber clavatum maximum ubique rhiziferum horizontaliter proferentibus (Species Hepaticarum pag. 220). Diese Art wächst in Portugal; es sind somit in Europa zwei Exormotheca-Arten nachgewiesen.

2) Vgl. Goebel, Organographie pag. 291 ff.

unterbleibt die „Flügel"bildung am Thallus, der Vegetationspunkt füllt sich mit Reservestoffen, es bildet sich ein in der Erde liegendes Knöllchen, welches bei Wiederaufnahme der Vegetation nach oben wächst und den als Assimilationsorgan dienenden „Flügel" entwickelt. In Fig. 8 sieht man links unten deutlich den Rest des alten Knöllchens, oben rechts das neue. Besonders grofse (bis 3 mm) Durchmesser erreichende Knöllchen fand ich bei einem anderen algerischen Lebermoos, der prachtvollen Riccia canescens, welche ich auf dem „Löwenberg" bei Oran antraf. Selbst in der Kultur verschwindet hier im Sommer der grofse Thallus vollständig, in der Erde findet man weifsliche Knöllchen, welche dadurch entstanden sind, dafs die Thallusenden nach unten hin stark knollig anschwellen. Eine ganze Anzahl von Lebermoosen besitzt also die Fähigkeit, Trockenzeiten durch unterirdische „Sklerotien" zu überstehen, wie dies ja auch bei den Prothallien einiger Farne (Anogramme) nachgewiesen ist. Eine akrogyne Lebermoosform mit Knöllchenbildung ist bis jetzt nicht bekannt geworden; alle bisher aufgefundenen Fälle gehören teils der Marchantiaceen-Reihe, teils den anakrogynen Jungermannien an. Indes kommt aufser dem nicht vollständig aufgeklärten Falle von Lembidium dendroideum (Organographie pag. 270) Knollenbildung, wie an anderem Orte zu zeigen sein wird, auch bei anderen akrogynen Jungermannien vor, doch scheint sie hier wesentlich seltener zu sein, als bei den anakrogynen.

Kurz zusammengefafst ist das Resultat obiger Notiz:

1. E. pustulosa (oder eine ihr in den vegetativen Merkmalen aufserordentlich nahestehende Form) wächst in Süditalien.

2. Der Thallus besitzt eine Menge von „Schleimzellen" in eigenartiger Verteilung.

3. Die Pflanze gehört zu den knöllchenbildenden Lebermoosen und zwar entstehen Knöllchen teils als Ventralsprosse auf der Mittelrippe (wo sonst keine Sprosse auftreten), teils als Verdickungen des apikalen Teiles des Thallus.

Literatur.

Die Pilze (Fungi) von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Unter Beistand von Prof. **Dr. K. W. v. Dalla Torre** und **Ludwig Grafen v. Sarntheim** bearbeitet von Prof. **Dr. Paul Magnus.** Mit Unterstützung der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Innsbruck, Verlag der Wagner'schen Universitätsbuchhandlung. 1905.

Das im Titel genannte stattliche Werk bildet den dritten Band der „Flora" von Tirol, welche Prof. v. Dalla Torre und Graf Sarntheim mit unermüd-