

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE GATTUNG MOERCKIA GOTT.

Von

ANTON MADER.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. Juli 1929.)

Einleitung.

Die folgenden, im botanischen Institut der Universität München gemachten Untersuchungen befassen sich mit der Gattung *Moerckia*. Sie haben das Ziel, diese nach genauer Beschreibung des Gametophyten und Sporophyten der ihr angehörigen Arten gegen andere mit ihr lange Zeit und teilweise noch heute vermengte Arten so weit als möglich abzugrenzen, sie also als eine natürliche Gruppe erscheinen zu lassen. Dabei mußten neben anatomischen Beobachtungen vor allem auch die morphologischen Erscheinungen des Gametophyten vergleichend berücksichtigt werden. Es waren da besonders die bei der Gattung *Moerckia* sowie den in Frage kommenden Vergleichsarten vorkommenden Schuppen in ihren Stellungsverhältnissen zueinander und zu den Gametangien unter einheitliche morphologische Gesichtspunkte zu bringen, welche man bisher nicht genauer berücksichtigt hatte. Dabei war es nötig, die Formen der Schuppen ursprünglich zusammengefaßter Arten zu vergleichen, ihre Lagebeziehungen auf dem Thallus festzulegen, sowie die Frage nach der Einheitlichkeit dieser Anhangsorgane zu prüfen, da frühere Forscher wegen der Unentschiedenheit letzterer Frage durch Verwechslungen zu gemeinsamen Gattungsmerkmalen kamen, die solche in Wirklichkeit nicht waren. Schließlich waren eingehender die Verhältnisse des Sporophyten zu klären, insbesondere Bau und Struktur der Sporogone zu untersuchen, da hier für *Moerckia* noch keine weitgehenden, zu einem Vergleich unbedingt nötigen Kenntnisse vorlagen.

Eingangs sollen ferner eine Reihe experimentell-morphologischer Fragen Erwähnung finden, da sie teils bemerkenswerte Beobachtungen, teils auch zur systematischen Verwertung nicht unberücksichtigt zu lassende Ergebnisse gezeitigt haben. Gleichfalls wurde die Sporenkeimung in den Stadien bis zur Thallusflächenbildung hier zum ersten Male untersucht. Während die Teilergebnisse bereits im Laufe der Arbeit deutlich hervortreten werden, bringt eine Zusammenfassung nur noch das Wesentliche bezüglich der am längsten erörterten Frage über die Stellung von *Moerckia*

zu *Calycularia*, also letztlich über das Verhältnis der *Blyttiaceae* zu den *Codoniaceae*.

Die von mir untersuchten lebenden Pflanzen stammen von süddeutschen Standorten. *Moerckia Flotowiana* wurde von einem von Dr. WILHELM TROLL gelegentlich aufgefundenen neuen Standort dieser Art bei dem Orte Kreuzstraße nächst Holzkirchen in Oberbayern gesammelt. Fixiertes Material, besonders einer schönen *Calycularia*-Art (*Calycularia gracilis*), nur leider ohne Antheridienstände und Sporogone, verdanke ich der Liebenswürdigkeit Geheimrat von GOEBELS. Herbarmaterial stand mir aus dem bayerischen Staatsherbar zur Verfügung.

I. Vergleichende Anatomie und Morphologie des Gametophyten der Gattung *Moerckia*.

(Dazu einige experimentell-morphologische Beobachtungen an diesem.)

1. Wachstum und Formbildung des Gametophyten.

Ein erster Vergleich des normal gewachsenen Gametophyten der drei Arten der Gattung *Moerckia* (*M. Flotowiana* SCHIFFN., *M. hibernica* HOOK., *M. Blyttii* GOTT.) läßt Unterschiede in der Größe des Thallus erkennen. *M. Flotowiana* besitzt den breitesten Thallus. Die relativ große Breitenentwicklung hängt mit einer deutlichen Ausbildung von Flügeln



Abb. 1. Normaler männlicher Thallus von *M. Flotowiana*; am Scheitel und auf der wulstförmigen Scheitelwölbung befinden sich die Papillenhaare *h*. Dorsal ein reich entwickelter Antheridienstand, seitlich davon die Flügel.

zusammen, die von der Mittelrippe wenig abgesetzt nach den Seiten ausgehen und sich an den Rändern vermöge ihres intensiveren Längenzwachstums oftmals wellenartig kräuseln (Abb. 1). Eine Lappenbildung des Thallusrandes findet dabei unter normalen Bedingungen nicht statt. *M. hibernica* hat einen schmaleren Thallus. Die Flügelbildung ist hier bedeutend zurückgedrängt, eine Wellung der Flügelränder nicht zu beobachten. Die Mittelrippe ist jedoch wie bei *M. Flotowiana* entwickelt, und der Übergang ihres Gewebes in das der Flügel ist ein ebenso allmählicher. *M. Blyttii* endlich ähnelt in der äußeren Thallusform wieder mehr *M. Flotowiana*, der Thallus ist nur kleiner und gedrungener, welch

letztere Eigenschaft noch unterstützt wird von einer gewissen Zähigkeit des Gewebes, einem, fast könnte man sagen, etwas sukkulenten Charakter, der vielleicht durch die Anpassung an Hochgebirgslagen bedingt sein mag und sich deutlich auch in der Farbe des Thallusgewebes ausdrückt, die nicht wie bei den anderen beiden Arten durchscheinend hellgrün erscheint, sondern ein undurchsichtiges schmutzig dunkles Grün ist. Die Thalli letzterer Art sind dazu noch so fest auf den Boden gedrückt und mit ihren kurzen rotbraunen und verfilzten Rhizoiden so sehr ineinander verwachsen, daß man mit einem Thallusstück, sofern man es nicht abbricht, was hier viel leichter geschieht als ein Zerreißen des Gewebes, meist immer eine ganze Thallusdecke mit dem Untergrunde abhebt.

Diese immerhin auffälligen Unterschiede in der Thallusgestaltung der drei Arten lassen sich leicht verwischen, sobald man sie längere Zeit in einem gleichen Medium kultiviert, was mir in Wasser gelungen ist. Und zwar nehmen sie alle den etwas modifizierten Typus des normalen *hibernica*-Thallus an. Die anfangs verschieden großen Thalli waren nach einer Wasserkultur von 14 Tagen einander so ähnlich geworden, daß, wären die Schuppen von *Blyttii* von jenen der zwei anderen Arten nicht verschieden, eine Unterscheidung und Abtrennung der drei Arten ohne genauere Untersuchung kaum noch möglich gewesen wäre. Die folgende Tabelle wird davon rascher überzeugen. Die kurze Zeit der Einwirkung des Mediums zeigt die schnell vor sich gehende Wachstumsgeschwindigkeitsänderung, die diese Formangleichung mitbewirkt.

Arten:	Thalluslänge ¹ cm	Thallusbreite ¹ mm	sonstige Veränderungen
<i>Moerckia Flotowiana</i> . .	2,3	3	beginnende Lappung
„ <i>hibernica</i> . .	2,5	2,6	„ „
„ <i>Blyttii</i> . . .	1,6	2,8	„ „

Bei den drei Arten ging also in dem veränderten Medium nach kurzer Zeit eine ohne Übergänge vermittelte gestaltliche Änderung am Phänotypus vor sich, was deutlich beim Vergleich des jeweiligen Zuwachsstückes mit der zugehörigen normalen Pflanze abzulesen war. Man könnte somit hier von einem Fall alternativer Modifikabilität sprechen.

Hinsichtlich der verminderten Flügelausbildung verhalten sich die drei Formen auch bei längerem Wachstum im Wasser gleich. Sie geht eher noch mehr zurück, als daß sie wieder zunimmt. Jedoch bei weiterem Wachstum der verschmälerten Flügel zeigen die drei Arten Verschiedenheiten. Wie ich oben schon bemerkte, beginnt mit der Flügelreduktion bald auch eine Lappung derselben, die innerhalb der ersten 3 Wochen bei

¹ Unter der Thalluslänge wie -breite versteht sich natürlich der im Wasser gebildete Zuwachs.

den drei Formen im selben Umfange beginnt, d. h. es machen sich am schmalen Flügelrand Ausbuchtungen bemerkbar, die gegen den Scheitel des Thallus breiter werden. Obige Tabelle sprach in der dritten Abteilung von beginnender Lappung. In der nun folgenden Beobachtungszeit, die sich auf weitere 3 Wochen erstreckte, traten bei *M. Blyttii* gegenüber *M. Flotowiana* und *M. hibernica* Unterschiede dahin auf, daß die Lappung bei *M. Blyttii* nicht mehr weiter fortschritt, ja daß sie sich fast wieder auf den mit der Mittelrippe parallel laufenden Flügelrand ausglich, während bei *M. Flotowiana* und *M. hibernica*, am stärksten bei ersterer Art, eine Erscheinung auftrat, die CAVERS für die Gattung *Moerckia* in Abrede stellt, nämlich „the incipient differentiation of leaves“, wie er sie nennt.

Bei beiden Formen ist eine deutliche Ausgliederung von Blättern zu beobachten, so daß sich die Gestalt vom thallosen Formtyp oft so weit

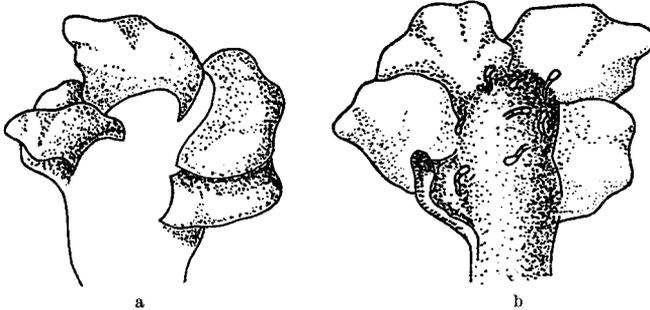


Abb. 2. 2 Fälle regelmäßiger und vollständiger Blattausgliederung am Thallusscheitel von *M. Flotowiana*. Man beachte die völlig an foliose Jungermanniaceen erinnernden Deckungsverhältnisse der Blätter, *a* in Dorsal-, *b* in Ventralansicht.

entfernt, daß zweizeilig beblätterte Stämmchen vorgetäuscht werden. Die Mittelrippe nimmt dabei an Stärke und Umfang zu, so daß sie im Querschnitt nicht selten fast kreisrunde Form annimmt, von einer ehemaligen Thallusfläche vielleicht nur noch einen ganz schmalen, flachen Streifen auf der dorsalen Seite erkennen lassend. Die Flügelbildung geht so sehr zurück, daß oft nur noch der Basis des neugebildeten Stämmchens zu ein ganz schwacher, leicht gewellter Thallusrand verläuft, der dann unvermittelt oder allmählich in das Mittelrippengewebe übergeht, welches gleichsam das ganze, für die Flügelbildung bestimmte Gewebe aufgesogen hat.

Wie Abb. 2 und 3 zeigen, kann die Blattausgliederung vollständig oder unvollständig sein, kann sie regelmäßig oder unregelmäßig verlaufen. Die unvollständige Ausgliederung erfolgt noch an einem rudimentären Flügelrand, und zwar gewöhnlich an der Basis des Stämmchens, da meist nur da noch ein solcher vorhanden ist. Der parallel zur Mittelrippe verlaufende Rand tritt plötzlich als blattartiger Lappen hervor, läuft

zur Mittelrippe wieder zurück, um sich entweder in ihr zu verlieren oder erneut einen Lappen auszubuchten. Je nachdem rechts und links der Mittelrippe noch ein Flügelrand entwickelt ist, der Blattbildungen ausgliedern kann, und je nachdem diese Ränder zueinander normal parallel laufen oder durch vom Medium bewirkte Wachstumsstörungen der eine oder andere Rand nicht mehr seitlich aus dem Mittelrippengewebe entspringt, sondern seine Richtung ändert und sich dem anderen Flügelrand nähert, wird die Ausgliederung in bezug auf die Symmetrie des Stämmchens regelmäßig oder unregelmäßig. Die bei der unvollständigen, aber regelmäßigen Flügelrandblattausgliederung den Anschein gebende Zweizeiligkeit der Beblätterung muß im Falle der unregelmäßigen Abgliederung verschwinden.

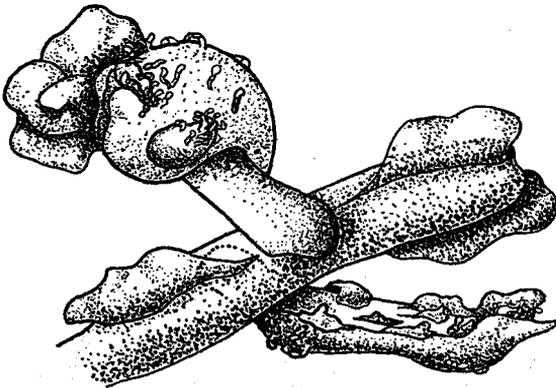


Abb. 3. Ein durch Wasserkultur erzielter Zuwachssproß von *M. Flotowiana* mit drei Ventral sprossen. Man beachte die starke Flügelreduktion, die Überentwicklung der Mittelrippe, die Blattausgliederung, sowie teils starke Einkrümmung der Sproßscheitel.

Die vollständige Ausgliederung blattartiger Gebilde erfolgt bei jenen Sprossen besonders schön und ausgiebig in der Nähe des Scheitels. Sie ist vollständig, weil die in ihrer Form schon sehr regelmäßig blattartig aussehenden Bildungen nicht mehr einem gerade noch erkennbaren Flügelrand entspringen, sondern unmittelbar aus dem Rippengewebe hervorwachsen.

Was die Ähnlichkeit mit Blättern folioser Lebermoosformen unterstützt, ist, daß die ausgegliederten Blattlappen sehr oft schräge Insertion zeigen, was man sich aus oben angeführten Schwankungen der Wachstumsrichtung der Flügelinsertionslinie in Verbindung mit der unten anzuführenden Wachstumsverschiedenheit der Stämmchenschichten vielleicht verständlich machen kann. Diese Insertionslinie der seitlichen Flügel ist zwar nicht mehr zu erkennen, doch könnte man sich vorstellen, daß sie im Gewebe der Mittelrippe noch, wenn auch unregelmäßig, verläuft, und daß längs der Mittelrippe Dispositionen vorhanden sind, die an bestimmten Stellen ein Auswachsen bewirken können. Für diese Annahme möchte der Umstand sprechen, daß die Verbindung der Insertionen seitlich aus der Rippe entspringender Blattlappen sehr häufig eine Linie ergibt, die mit der Insertionslinie eines zusammenhängenden Flügelrandes sehr wohl übereinstimmen könnte. Läßt sich letzteres feststellen, d. h. kommen die Blätter rechts und links der Mittelrippe aus

deren Gewebe hervor längs zweier Linien, welche die ursprünglichen Flügelinsertionslinien sein könnten, dann hat man gewöhnlich den Eindruck einer schönen zweizeiligen Beblätterung. Die Ausgliederung möchte ich dann vollständig und regelmäßig nennen. Die Insertion der einzelnen Blätter ist, wie oben erwähnt, nun nicht immer parallel zur Wachstumsrichtung der Rippe, sondern sehr oft schräg, d. h. die betreffende Einzelblattinsertionslinie trifft die Längswachstumslinie des Sprosses unter einem mehr oder weniger spitzen Winkel. Diese Erscheinung der Insertionsänderung, wie sie auch bei foliosen Jungermanniaceen vorkommt, dürfte mit Wachstumsverschiedenheiten verschiedener Schichten des Mittelrippengewebes zusammenhängen. Und zwar ist auch bei den frondosen Jungermanniaceen, zumal in dem sich als wachstumsfördernd ergebenden Medium Wasser, eine stetige Wachstumsgeschwindigkeitszunahme von den obersten dorsalen Schichten des Stämmchens zu den untersten ventralen Gewebsschichten hin ziemlich sicher festzustellen. Längsschnitte durch das Stämmchen von oben nach unten, welche bei normalen Sprossen keine meßbaren Größen wohl vorhandener Unterschiede der Zellgröße verschiedener Schichttiefen ergeben haben, ließen bei den unter Wasser gebildeten Sproßabschnitten, dank dem dort stärkeren Wachstum, immerhin wahrnehmbare Verschiedenheiten erkennen, wenn auch nur aus dem Vergleich oberster Schichten mit untersten. Die Zellen letzterer waren viel länger und schmaler als jene der obersten, und gegen den Scheitel zu machte sich eine Zunahme an Plasma in den hier sich offenbar stark teilenden Zellen gegenüber den obersten Schichten bemerkbar. Daß sich die Wachstumsgeschwindigkeit nach den ventralen Stämmchenschichten hin verstärkt, zeigt auch die von mir bei fast allen Wassersprossen festgestellte starke Umbiegung ihres Scheitelteils nach oben, welche zu starken Umkrümmungen führen kann, die sogar gestaltlich modifizierend auf scheidelwärts dicht gedrängt stehende Antheridien einwirken können. Der Umbiegungsdruck flacht diese ab, indem er sie stark aneinander drückt. Daß durch solche Wachstumsverschiedenheiten die Insertion der Blätter dahin beeinflusst werden kann, daß die Insertionslinie nach vorne unten gezogen wird, ist selbstverständlich.

Die Abb. 2a, b zeigt einen weiteren interessanten Fall möglicher vollständiger Blattausgliederung, wie er sich häufig am Scheitel von Wassersprossen fand. Es fällt dabei die zweifellos große Ähnlichkeit mit der Beblätterung folioser Formen auf, zumal von einem seitlichen Flügelrand an den fast ganz abgerundeten Sprossen nichts mehr zu sehen ist. Nur am Scheitel verdickt und verbreitert sich das Stämmchen auf der dorsalen Seite noch, und hier ist auch der Ort, wo diese auffallend regelmäßige Blattausgliederung stattfindet, die vom Scheitel ausgeht, und bei welcher die Blattflächen schräg seitlich inseriert sind, ganz ähnlich vielen foliosen Jungermanniaceen, oder noch auf die dorsale Fläche übergreifen.

Es kommt dadurch zu einer Art spiraler Deckung der Blattabschnitte, bei der längs der Spirallinie der hintere Abschnitt des an ihr vorderen Blattes vom vorderen Abschnitt des vorausgehenden Blattes überdeckt wird, oder es kommt typische, auch an foliose Formen erinnernde Unterschlächtigkeit der Blattdeckung zustande, wie sie Abb. 2b zeigt. Der Scheitelteil des Sprosses ist hier von der Ventralseite zu sehen, und es ist deutlich erkennbar, wie der Oberrand des Blattes durch dessen Insertion hier weiter nach dem Sproßende vorgreift.

Vielleicht spricht für das häufigere Vorkommen unterschlächtiger gegenüber überschlächtiger Blattdeckung auch das hier geschilderte Auftreten ersterer Deckung an experimentell zur Blattausgliederung veranlaßten thallosen Jungermanniaceen. Um das eben besprochene, bei weiterer experimenteller Beeinflussung verschiedene Verhalten der drei *Moerckia*-Arten hinsichtlich der Blattausgliederung noch einmal zu veranschaulichen, gebe ich folgende Tabelle:

Arten:	Thallus-Länge cm	Thallus-Breite im Durchschnitt mm	Anzahl der ausgegliederten Blätter			
			unvollständig rechts	unvollständig links	vollständig rechts	vollständig links
<i>Moerckia Flotowiana</i>	2,1	2	3	2	4	3
„ <i>hibernica</i> .	2,4	2	2	4	3	3
„ <i>Blyttii</i> . .	1,0	2	—	—	—	—

Moerckia Blyttii verhält sich also bei längerem Wachstum im Wasser den beiden anderen Arten gegenüber sehr unterschiedlich, indem der nicht verschwindende Flügelsaum zu keiner Lappung, geschweige denn einer Blattausgliederung schreitet. Ein Unterschied läßt sich wohl auch am Längenwachstum erkennen, das bei *M. Blyttii* durchschnittlich um die Hälfte geringer ist als jenes der beiden anderen Arten. Eine Erklärung dieses abweichenden Verhaltens von *M. Blyttii* war hier so wenig zu finden, wie für das noch mehr abweichende Verhalten der drei Formen bei Vergeilung, wo sich zeigte, daß wieder *M. Flotowiana* und *M. hibernica* gemeinsame Veränderungen erleiden, während *M. Blyttii* sich insofern abweichend verhält, als sie bei Kultivierung unter Einwirkung abgestufter Dunkelheitsgrade keine vergeilten Zuwachsstücke treibt. Vermutlich bedingen bei dieser hohen Gebirgslagen angepaßten Art strukturelle, eingangs erwähnte Gewebsunterschiede das bei gleicher experimenteller Beeinflussung andere Verhalten.

Man müßte jedenfalls einmal aus Sporen gezogene Pflanzen der drei Arten unter Einwirkung gleicher Faktoren untersuchen, um zu sehen, ob sich auch dann Verschiedenheiten morphologischer Natur ergeben, ob also z. B. die drei Arten in gleicher Weise vergeilen, oder sich auch Unterschiede von mir festgestellter Art beobachten lassen.

Bei der Vergeilung der Sprosse von *M. Flotowiana*, *M. hibernica* und *M. Blyttii* ist hier gleich hervorzuheben, daß bei den drei Arten gewissermaßen nur die Vorstufe der Entwicklung zu der bei Wasserkultur er-

reichten Gestalt beibehalten wird. Pflanzen der beiden ersten Arten halten das Stadium fest, wo noch keine Blattausgliederung, sondern nur eine geringe Buchtung der schmalen Flügel wahrzunehmen ist. Die bei Wasserkultur zunächst erreichte, dann aber noch von deutlicher Lappung und Blattausgliederung überholte Sproßausbildung ist hier also bleibend. Dazu kann bei zunehmendem Längenwachstum schließlich nur noch die verdickte Mittelrippe erhalten bleiben, höchstens ganz am Scheitel noch schwache Flügelbildung zu erkennen sein. Bemerkenswert ist, daß an dem vom normalen Thallus sich gleichfalls auffällig absetzenden vergeilten Zuwachsstück nicht jene an Wassersprossen so deutliche Aufwärts- und Einkrümmung des Scheitels in Erscheinung tritt. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Gewebsschichten ist nun offenbar ausgeglichener. Es zeigte sich überhaupt, daß in der Luft die Thalli gleichmäßiger wachsen, daß jene gestaltliche Veränderungen mitbedingenden Krümmungen und Drehungen, wie sie vom Wasser hervorgerufen werden, hier unterbleiben. Ebenso kommt es bei der Vergeilung wenigstens der untersuchten thallosen Formen zu keiner Aufteilung einer geschlossenen Blattfläche in Lappen und Zipfel, was ich an nach dieser Richtung untersuchten foliosen Jungermanniaceen nicht feststellen konnte. *M. Blyttii* dagegen vergeilte überhaupt nicht, hörte vielmehr langsam auf zu wachsen und begann abzusterben.

In verschiedenfarbigem Lichte machten sich kleine Wachstumsschwankungen geltend, so zeigte die Pflanze nach vierwöchiger Einwirkung roten Lichtes ein geringes Wachstum von 2 mm; bei Einwirkung von blauvioletttem Licht innerhalb derselben Zeit einen Zuwachs von 4 mm, während unter einer Glocke mit gelbem Licht fast kein Wachstum zu verzeichnen war. Die Gestalt des in rotem und gelbem Licht zugewachsenen Stückes zeigte wohl eine geringere Flügelbreite, jedoch war in den Zellen des Flügels kein verminderter Chlorophyllgehalt festzustellen, auch waren die fast normal breiten Flügel mit ihren Rändern nicht aufgebogen. Von einer typischen Vergeilung, wie bei den anderen Arten, konnte also nicht gesprochen werden. Eine Tabelle soll das Verhalten der drei Arten bei Vergeilung kurz überblicken lassen.

Vergeilungsdauer: 4 Wochen.

Arten:	Thalluslänge cm	Thallusbreite mm	Flügelappung
<i>Moerckia Flotowiana</i> . .	3,8	3	keine
„ <i>hibernica</i> . . .	4,2	2,7	„
„ <i>Blyttii</i>	—	—	—

Ich habe diese bei der Gattung *Moerckia* beobachtete Erscheinung des Übergangs der thallosen typischen Form in eine beblätterte deshalb ausführlicher besprochen, weil sie für *Moerckia* nirgends genauer beschrieben

ist und hier noch nicht beobachtet wurde. CAVERS selbst erblickt in dieser Erscheinung sogar ein unterscheidendes Merkmal zwischen *Blyttia* und *Moerckia*, indem nach ihm bei ersterer Gattung jene Ausgliederung vorkommt, bei letzterer nicht. Allerdings ist hervorzuheben, daß beginnende Flügelrandeinkerbung bei *Moerckia* erst im feuchten Medium eintritt, und daß Formen, wie sie in Abb. 2 abgebildet sind, wohl nur im Wasser auftreten. Aber immerhin läßt sich hier eine Linie verfolgen, welche von *Blasia*, *Androcryphia*, *Treubia* über *Blyttia*, wo sich, wie HERZOG betont, der Vorgang der allmählichen Ausgliederung von Blättern aus dem Thallus durch beginnende regelmäßige Einkerbungen des Thallusrandes zu erkennen gibt, zu *Moerckia* führt. Diese Annahme glaube ich auch durch eine entwicklungsgeschichtliche Beobachtung stützen zu können, bei welcher ich an einem Flächenschnitt durch den Sproß einer

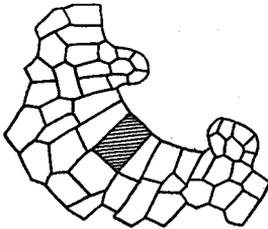


Abb. 4. Flächenschnitt durch den Scheitel eines unter Wasser gebildeten, veränderten Sprosses von *M. Flotowiana*. Es sind zwei junge blattartige Bildungen ausgegliedert.

kann durch Wasserkultur und auch Vergeilung ebenfalls eine Aufteilung einer geschlossenen Blattfläche sogar in mehrere (bis drei habe ich beobachtet) vollständig getrennte und verschieden inserierte Abschnitte erfolgen, und bei *Scapania* können dadurch Oberlappen und Unterlappen eines Blattes so vollständig voneinander getrennt werden, daß man glaubt, ein Stämmchen etwa mit Unterblättern vor sich zu haben, zumal ich mehrmals sehen konnte, daß am isolierten Oberlappen oft selbst wieder Teilung der Blattfläche eintreten kann.

Ausbildung ventraler Sprosse bei Moerckia Flotowiana.

Die unter den Aneuraceen zusammengefaßten Gattungen *Aneura*, *Metzgeria*, *Podomitrium* und *Hymenophyllum* zeichnen sich dadurch aus, daß sie seitliche Äste ausbilden, die bei *Aneura* aus dem Thallusrande und bei den übrigen Gattungen ventral entspringen. Es sind Gametangienäste, da auf sie die Ausbildung der Antheridien oder Archegonien beschränkt ist. Der eigentliche Muttersproß bildet keine Gametangien aus und bleibt steril. Man findet hier also Sexualsprosse und sterile Sprosse. GOEBEL hat festgestellt, daß das Wachstum der Sexualsprosse frühzeitig eingestellt wird, was sich an ihrer immer stärkeren Reduktion zeigt. Sie können ihre Sproßnatur noch zu erkennen geben, wie bei

in Wasser kultivierten *Moerckia Flotowiana* neben der Scheitelzelle blattartige Vorwölbungen feststellen konnte, die allerdings keine Papillen an der Spitze zeigten, doch sonst ein der GOEBELschen Abbildung von *Blyttia xyphioides* ganz ähnliches Bild geben (Abb. 4). Wegen der starken Einkrümmung des Scheitels ist ein guter Schnitt leider nicht immer leicht herzustellen, und häufig sind diese Vorwölbungen dann teils oder ganz weggeschnitten.

Es ist hier vielleicht von Interesse auf ganz ähnliche Beobachtungen an foliosen Jungermanniaceen hinzuweisen. Bei *Plagiochila asplenoides* z. B.

Hymenophytum Phyllanthus, wo die Antheridien noch dem Oberflächen-gewebe bestimmter, umgeformter Sprosse eingesenkt sind, oder sie nur noch erschließen lassen, wie bei *Hymenophytum flabellatum*, wo von einem Sproßgewebe nichts mehr zu erkennen ist, sondern die Gametangien seitlich ventral unmittelbar dem Thallus aufsitzen.

Wieder durch Wasserkultur konnte ich an den Thallusästen von *M. Flotowiana* ebenfalls Ventralsprosse hervorrufen, die in Entstehungsweise und Ausbildung mit jenen der Gattung *Hymenophytum* fast übereinzustimmen scheinen. Solche Ventralsprosse hat man bei *Moerckia* bisher nicht festgestellt, da sie normal an breit geflügelten Thallusstücken natürlicher Standorte auch fehlen. An die Stelle der gabeligen Sproßbildung tritt die ventrale. Diese Ventralsprosse entspringen der Mittelrippe an der Stelle, wo diese in die Flügel übergeht.

Die Entsprossungsstelle darf als die gleiche bezeichnet werden wie bei *Hymenophytum Phyllanthus*. Ausdrücklich möchte ich betonen, daß es keine Regenerationssprosse sind. Nur ist zu beachten, daß die Drehungslage des Scheitels im ganz jungen Zustand eine andere ist als die bei *Hymenophytum*. Der Scheitel der angelegten Ventralsprosse ist nämlich nicht dem Thallusrande zugewendet; die anfängliche Achse des Sprosses liegt also nicht in einer Ebene senkrecht zur Mittelrippe des Mutter-sprosses, wie es bei *Hymenophytum* der Fall zu sein scheint, sondern sie läuft parallel zu ihr. Der junge Ventralsproß schmiegt sich also gewissermaßen an die Mittelrippe an und drückt an sie durch seine auf stärkerem Wachstum der Ventralseite beruhende Einkrümmung die Dorsalseite mit den dicht gedrängt stehenden jungen Antheridien. Man wäre versucht, hierbei an eine Schutz Einrichtung für die sich entwickelnden Gametangien zu denken und diese *Hymenophytum* gegenüber andersartige Drehung des jungen Sprosses so zu deuten, zumal, wie oben erwähnt, in Wasserkultur die Flügel des Muttersprosses fast verschwinden können und ein Anlegen des Ventralsprosses nicht möglich machen. Die Ausbildung solcher Ventralsprosse erfolgt jederseits der Mittelrippe in Abständen sehr regelmäßig, und ihr weiteres Wachstum erinnert ganz an die Abbildung GORBELS für *Hymenophytum Phyllanthus*, nur daß die Ventralsprosse bei *M. Flotowiana* ein stärkeres Längenwachstum besitzen. Auf der starken Mittelrippe, der Flügelsäume fehlen, stehen oft zahlreiche, verschieden große und unregelmäßig inserierte Blattgebilde zwischen dicht gedrängten Antheridien, deren Schuppen namentlich scheidelwärts häufig fehlen oder stark rückgebildet sind. Im Gegensatz zu den Antheridienständen normaler Sprosse, sind hier Antheridien in oft größerer Zahl aneinandergepreßt (ich fand bis 5), ohne eine Schuppe dazwischen. Das Gewebe wird offenbar viel mehr zur Antheridien- als zur Schuppenbildung aufgebraucht. Darauf ist später noch bei Besprechung der Gametangienstände normaler Pflanzen zurückzukommen, wo sich zeigen wird, daß bei Arche-

gonienständen von *M. Blythii* eine stärkere Absonderung der Archegonien von eigentlich zugehörigen Schuppen erreicht wird. Ventralspresse mit Archegonienständen habe ich nicht gefunden.

Einfluß von Nährlösungskulturen auf die Entwicklung der Gametangienstände.

Ein vollständig in Wasser mit Zusatz von Beneckenährlösung gebrachter Thallus von *M. Flotowiana* wächst am Scheitel mit den besprochenen gestaltlichen Veränderungen rasch aus. Die Antheridien normaler männlicher Thallusäste sind in ihrer Verteilung auf dem Thallus nicht nur auf eine Erstreckung längs der Mittelrippe beschränkt, wie bei *M. hibernica*, sondern finden sich nachträglich auch auf den Flügeln, wo sie in entwickeltem Zustand dicht zu stehen kommen.

Es wäre demnach bei dem unter Wasser gebildeten Zuwachsstück, dessen Gewebe eigentlich nur auf die Mittelrippe beschränkt ist, zu erwarten, daß sich wenigstens über der Rippe noch Gametangien entwickeln. Doch das neben den sonstigen gestaltlichen Veränderungen besonders Auffällige bei dem Vergleich des normalen mit dem modifizierten Thallus ist, daß auf letzterem sich keine Gametangien mehr entwickeln, daß als letzte Reste höchstens noch sich kaum über die Oberfläche erhebende zarte, unregelmäßig ausgeschnittene Schuppen in der Richtung der Mittelrippe entlangziehen. Diese haben also auch nicht mehr die normale quere Anlagerichtung beibehalten, sondern sich in die Richtung der Rippe eingestellt. Dabei wird die Entwicklung der Archegonstände, die an kein solches Ausmaß von Schuppenbildung geknüpft ist, vollständig unterdrückt, so daß sich auch keine rudimentären Schuppen mehr finden. So macht der Sproß mit seinen aufgelösten Flügeln einen vollkommen anderen Eindruck, der zumal, wenn an ihm blattartige Lappen auswachsen, kaum noch an *Moerckia* mit normaler Wuchsform erinnert.

In den folgenden zwei Tabellen will ich das Ergebnis der besprochenen Versuche noch kurz veranschaulichen. In je acht untersuchten Fällen weiblicher und männlicher Thalli von *M. Flotowiana* wird ihr Verhalten hinsichtlich Gametangienentwicklung in verändertem Medium gezeigt.

Moerckia Flotowiana, männlicher Thallus:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Länge des Zuwachsstückes in Wasser nach 3 Wochen	2,1	1,9	2,3	2,0	1,6	2,1	2,4	1,8 cm
Antheridienentwicklung	—	—	—	—	—	—	—	—
Anzahl der Schuppenrudimente dieses Thallusstückes	3	0	4	4	1	3	0	0

Moerckia Flotowiana, weiblicher Thallus:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Länge des Zuwachsstückes in Wasser								
nach 3 Wochen	1,7	2,0	2,3	2,1	1,9	2,0	1,7	2,2cm
Archegonienentwicklung	—	—	—	—	—	—	—	—
Anzahl der Schuppenrudimente dieses								
Thallusstückes	—	—	—	—	—	—	—	—

Es ist um so auffälliger und spricht um so mehr für eine morphologische Übereinstimmung dieser in regelmäßigen Abständen aus der Thallusrippe entspringenden Ventralprosse mit *Hymenophytum*-Gametangienästen, daß beide reichlich Gametangien tragen, während ihre Mutterprosse und die bei *Moerckia* an ihnen unter Wasser gebildeten Zuwachsstücke steril sind. Ich vermute, daß die plötzliche Änderung der Wachstumsbedingungen störend auf das Wachstum des normalen Thallus einwirkt, so daß dadurch eine Gametangienbildung am Zuwachsstück verhindert wird, während die störende Wirkung des Mediums bei den Ventralprossen in Wegfall kommt, da sich deren Scheitelzellen erst in Wasser normal ausgliedern. Damit ist aber zu erwarten, daß sich unter Wasser aus Sporen entwickelnde Pflanzen auch hinsichtlich der Gametangienausbildung durchaus normal verhalten werden. Wie oben schon erwähnt, zeigen weibliche Ventralprosse keine Archegonienentwicklung, höchstens finden sich noch einige Schuppen in Scheitelnähe. Zur Aufklärung des Stellungsverhältnisses von Schuppen und Gametangien wären natürlich noch Archegonien erwünscht gewesen. Die Schuppen weiblicher Ventralprosse waren nämlich in der Stellung fast ganz jenen der Antheridienstände männlicher Ventralprosse und normaler Antheridienstände ähnlich, so daß schon aus der ursprünglichen Homologie von Antheridien und Archegonien die Vermutung naheliegt, daß beide auch gleich angelegt werden, d. h. ursprünglich vor je einer Schuppe auch ein Gametangium steht. Dieses ursprüngliche Verhalten, das die Antheridienstände zäher festhalten, dürfte bei den weiblichen Ventralprossen nur noch in der Stellung der scheitelständigen Schuppen zum Ausdruck kommen. An ihnen erkennt man noch gute reihenweise Nebeneinander- und Schief-Hintereinanderstellung sowie quere Insertion. Möglicherweise lassen sich durch geeignete Nährlösungen die Archegonien erzielen.

Die Übereinstimmung in der Stellung beiderlei Gametangien zu den Schuppen bestätigte jedoch das Ergebnis eines Vergeilungsversuches mit einem weiblichen Thallus von *M. Flotowiana*.

An einem vergeilten Zuwachssproß fanden sich sechs Archegonien mit teils normaler, teils rudimentärer Ausbildung, und ihre zugehörigen Schuppen. Sie stehen in Abständen voneinander, so daß kein Zweifel bestehen kann, daß immer zu einer Schuppe auch ein Archegonium gehört.

Zweifellos war diese Normalstellung an einem Sproß mit so starkem Längenwachstum auffällig; es wären sehr unregelmäßige Stellungen von Schuppen und Archegonien zu erwarten gewesen. So entstand die Frage, ob hier trotz dieses Wachstums die ursprünglichen, am Scheitel angelegten Verhältnisse erhalten geblieben sind, oder ob ein schon früher konzentrierter Archegonstand sich nachträglich wieder so geöffnet hat, daß eine Schuppe zu einem Archegonium gehörte und dazu die normale quere Insertion der Schuppe erhalten blieb.

Diese Möglichkeiten möchte ich zugunsten ersterer Annahme entscheiden, da bei den sechs Gruppen immer scheidelwärts die Archegonien und dahinter die Schuppen standen, was im anderen Falle so regelmäßig wohl nicht zustandegekommen wäre.

Nimmt man den zweiten Fall an, dann dürfte sich nicht diese regelmäßige Hintereinanderstellung, die geordnete quere Insertion der Schuppen ergeben haben, sondern vor allem eine je nach ihrer Ringanordnung verschiedene Insertion, d. h. einige stünden vielleicht quer, andere leicht schief und wieder andere wohl in der Wachstumsrichtung des Sprosses in die Länge gezogen. Der Beobachtung nach ist hingegen wohl anzunehmen, daß die am Scheitel wie immer dicht hintereinander angelegten, eine Gruppe bildenden ersten Vorwölbungen von Schuppe und Archegonium je voneinander abgerückt wurden, daß aber ihre ursprünglichen Stellungsverhältnisse erhalten blieben.

Das Vorkommen ventraler Sprosse bei *Moerckia* und die von mir nachgewiesene Tatsache, daß unter gewissen Bedingungen die Gametangien nur auf solchen vorkommen, läßt verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Blyttiaceen und Aneuraceen erkennen, welche allerdings gewöhnlich verdeckt sind. Die von CAVERS als vor allem unterscheidendes Merkmal zwischen Aneuraceen und Blyttiaceen angeführte Tatsache, daß bei letzteren die Sexualorgane nur auf der Oberseite des gewöhnlichen Thallus und nicht an besonderen Auszweigungen vorkommen, ist somit nicht ausnahmslos zutreffend, zumal ich jüngst noch feststellen konnte, daß solche Ventral sprosse bei *Moerckia Flotowiana* auch ein beschränktes Wachstum haben können und dann als ganz kurze, dicht mit Gametangien besetzte Gebilde sich mit der Dorsalseite an die Rippe krümmen.

Damit sollen vorläufig bis zur Gesamtbesprechung der Gametangienstände die morphologischen Verhältnisse des Gametophyten verlassen und auf anatomische Besonderheiten eingegangen werden. Hier sind besonders die bei *M. Flotowiana* auftretenden Zellstränge des Mittelrippengewebes von Interesse, da einige Autoren ihr Vorhandensein oder Fehlen für die Systematik auszuwerten suchen und über ihre Entstehungsweise und Funktion verschiedener Meinung sind.

2. Zellstränge von *Moerckia* *Flotowiana*.

a) Vorkommen der Zellstränge.

Sie sind in der Gattung *Moerckia* nur auf *M. Flotowiana* beschränkt, und zwar laufen in einem nicht gegabelten Thallus gewöhnlich zwei Stränge getrennt parallel im Mittelrippengewebe in der Nähe der Rhizoid-region, um sich gegen den Scheitel zusammenzuneigen. So viel findet man meistens in der Literatur angegeben. Genauere Untersuchung zeigte aber, daß diese Verhältnisse nicht ausschließlich gelten, daß ein Querschnitt durch die Rippe oft zwei durchgehende Zellstränge vortauschen kann, indem dieser Schnitt an ihren beiden Schnittflächen dieselbe Anzahl von Zellen hat. Untersucht man viele Pflanzen und stellt Serienquer- und -längsschnitte her, so ergeben sich in der Ausbildung dieser Stränge nicht selten bemerkenswerte Schwankungen. Ich fand Fälle, wo überhaupt nur ein Zellstrang ausgebildet ist, der dann entweder vollständig oder aber auch nur stückweise das Gewebe der Länge nach durchzog. Es zeigte sich, daß diese Strangzellen, deren Wände bei *Moerckia* typisch fast ganz schwarz gefärbt sind, oft plötzlich an einem Ende in die normalen Gewebszellen übergehen und ihre braunschwarze Zellwandfärbung verlieren. Man konnte ein solches Auskeilen, wie ich es nennen möchte, eines kurzen strangartigen Stückes in das Mittelrippengewebe bei längerer Beobachtung vielfach schon vorausahnen, weil die einzelnen, den Strang bildenden Zellenlängsreihen nicht gleichzeitig an einer Stelle auskeilen, sondern in Abständen in das normale Gewebe übergehen, so daß man dann auf sukzessiven Querschnitten zunächst längere Zeit vielleicht sechs, dann vier, auf scheidelnäheren vielleicht nur noch drei und schließlich nur noch eine, einem solchen Zellstrangstück angehörige, schwarzumrissene Zelle trifft. Nun können mehrere Schnitte folgen, ohne solche kenntliche Längsstrangzellen; der vorher angeschnittene Zellkomplex ist also in das normale Gewebe übergegangen. Führt man die Schnitte noch weiter, so mögen plötzlich wieder Zellstrangzellen in Ein- und Mehrzahl erscheinen, jedoch finden sie sich dann, was mir häufig auffiel, an einer anderen Stelle, vielleicht mehr ventral, seitlich oder nach der Mitte des Thallus verschoben. Dies läßt vermuten, daß entweder die Zellstrangabschnitte in ihrem Ursprung nicht einem gemeinsamen zusammenhängenden Strang angehören, da ja auch so ein Abschnitt nach beiden Seiten auskeilt, sondern öfters getrennten Ursprungs sind, sowie, daß sie im Thallusgewebe nicht immer gerade verlaufen, sondern sich etwas verbiegen, oft gegenseitig nähern und entfernen können. Für beide Fälle glaube ich an Schnitten Überzeugendes gesehen zu haben, einmal dafür, daß solche Umbiegungen vorkommen, und dann, daß Zellstrangzellen einzeln im Gewebe entstehen können. An einem Längsschnitt war es möglich, ersteres zu beobachten. Nur selten wird man natürlich im Schnitt eine Ebene treffen, in welcher ein Zellstrang seiner ganzen

Längserstreckung nach zu verfolgen ist; denn gewöhnlich treten eben Umbiegungen und damit meist zusammenhängende, den Zellstrang verschmälernde Auskeilungen nicht nur nach den Seiten, sondern auch nach oben und unten auf, ähnlich den Faserschläuchen der Marchantiaceen, deren Richtung auch von der der Thalluslängsachse abweichen kann.

Läßt sich also ein Zellstrang auf längere Strecke hin verfolgen, so kann man meistens deutlich sehen, wie Umbiegungsstellen stärker ausgebildete, d. h. aus mehreren Zellreihen sich zusammensetzende Strangabschnitte miteinander verbinden. Das entweder nach oben, unten oder nach den Seiten von der ursprünglichen Strangrichtung abweichende Verbindungsstück ist gewöhnlich viel schwächer ausgebildet; es besteht meist nur aus einer Zellreihe spitz aneinander grenzender, langgestreckter, schmaler Zellen mit einer lichten Weite von höchstens 0,03 mm gegenüber den kräftigsten Strangzellen von 0,05 mm. Die Färbung der Zellwände des Biegungsstückes ist verschieden intensiv. Sie können sich durch die Färbung überhaupt nicht von den Nachbarzellen des Gewebes unterscheiden, sondern lediglich durch ihre etwas schiefen Wände. In keinem Fall aber fand ich die Färbung so dunkel wie jene der stärker ausgebildeten Zellstrangabschnitte.

Wodurch die verschiedene Färbung der Zellen bedingt ist, war nicht mit Bestimmtheit zu ermitteln. Ob die tiefbraune Farbe nur eine Folge von Gerbstoffeinlagerung ist, möchte ich bezweifeln, und das bei HERZOG sich an diesem Punkte findende Fragezeichen dürfte vielleicht berechtigt sein. In den Wänden der sich erst differenzierenden Strangzellen junger Gabelsprosse, in den sich ebenso erst ausbildenden Strangzellen in vergeilten Sprossen, erhielt ich auf die Probe nach Verholzung eine, wenn auch schwache, so immerhin positive Reaktion. Ich vermute, daß mehrere Stoffe an dieser Braunfärbung teilhaben und möglicherweise einer anfänglichen Verholzung eine Gerbstoffeinlagerung folgen kann.

Daß auch unabhängige Bildung solcher gegenüber dem Grundgewebe verschieden gestalteter Zellen wahrscheinlich ist, ließ sich aus Beobachtungen an vergeilten Sprossen schließen. Und zwar fand ich öfters dort auf Längs- und Querschnitten einzelne oder zwei bis drei nebeneinander liegende Zellen, welche sich etwas durch Volumgröße, Zuspitzung an den Enden und leichte gelblich-ockerbraune Wandfärbung von den angrenzenden Zellen abhoben. Zweifellos handelt es sich um den Zellstrangzellen ganz ähnliche, wenn nicht gleiche Gewebelemente. Es ist auch möglich, daß sie jenen bei Marchantiaceen vorkommenden schlauchartigen Faserzellen ähnliche Bildungen darstellen, schon insofern, als sie sich wie jene in jungem Zustand durch reicheren Zellinhalt auszeichnen, der sie dann fast allein vom übrigen Gewebe abhebt. Indem sie älter werden, scheinen sie rasch abzusterben, ihre Wände zu verändern durch Einlagerung wohl gerbstoffhaltiger Stoffe und den Inhalt aufzulösen und abzu-

führen, da es nicht mehr gelang, irgendwelchen nachzuweisen. Sie erscheinen dann wie die Strangzellen als schwarz konturierte, auffällige Zellen im hellen Grundgewebe der Thallusrippe. Dabei ist bemerkenswert, daß sie fast immer in großer Nähe der Rhizoidregion vorkommen, also in dem Gewebe, das durch die Rhizoiden mit dem Erdreich in mannigfacher Beziehung steht. So könnte man beim Vergleich mit der nur bei der foliosen Jungermanniaceengattung *Haplozia* vorkommenden Leitbündelbahn, die ebenso ventral verschoben ist, bei der Entstehung dieser Strangzellen möglicherweise an einen Einfluß der Außenwelt denken.

Auch bei *Haplozia* spec. liegt ein Band gestreckter Zellen ganz der Stämmchenunterseite genähert, und ich nehme an (da auch hier ein Bedürfnis nach der Entstehung eigener stoffleitender Zellen und ihrer Funktion zur mechanischen Festigung des Stämmchens nicht einzusehen ist und tatsächlich bezweifelt wird), daß in dieser Zone, welche sich übrigens an Querschnitten oft durch ohnedies etwas bräunliche Färbung aller Zellen vom mehr dorsalen Gewebe abhebt, vielleicht durch Stoffumsetzungen oder Einwirken von Bodensalzen vermehrte Absterbeerscheinungen stattfinden können. Für eine solche Auffassung dürften auch die Beobachtungen sprechen, daß die Zellstränge von *M. Flotowiana* keineswegs von Anfang an festgelegte Bahnen sind, daß ihre Dicke, also die Anzahl nebeneinanderliegender Zellenlängsreihen nicht immer dieselbe ist, sondern, daß sich der Umfang des Zellbündels längs der Erstreckung durch den Thallus ändern kann. Das tritt darin hervor, daß sich an verschiedenen Stellen eine stärkere Beeinflussung des Nachbargewebes von den äußersten Zellstrangzellen aus bemerkbar macht. Jedenfalls ist in oft stärkerem oder geringerem Maße Zellwandbräunung der im Umkreis des Stranges befindlichen Zellen zu beobachten. Durch weiteres Zusammenfließen solcher veränderten Zellen der Rhizoidregion können dann je nach Beeinflussung unterschiedlich dicke Zellstränge entstehen. Dabei ist zu betonen, was wieder auf einen Einfluß der Rhizoiden deutet, daß die Einbeziehung nachbarlicher Zellen in den Strang nicht in dessen ganzem Umkreis gleichmäßig ist. Vielmehr macht sich die Erscheinung hauptsächlich ventralwärts bemerkbar. Es können im Gewebe direkte braune Verbindungslinien von unteren und seitlichen äußersten Zellstrangzellen zur Rhizoidenschicht laufen, welche im Querschnitt als braune Streifen auffallen. In diesen befinden sich eben meistens besonders jene, den Charakter von einzelnen Zellstrangelementen besitzenden schwarzwandigen Zellen.

Aus den Abbildungen, die CAVERS von den Zellsträngen von *Moerckia Flotowiana* gegeben hat, könnte man somit ein teilweise falsches und unzureichendes Bild von deren Gestalt und Ausbildung gewinnen. Sein Quer- und sein Längsschnitt geben nur einen Ausschnitt aus der ver-

hältnismäßig mannigfachen Erscheinungsweise jener Zellen, welche sich einmal zu einem mehr oder minder differenzierten Strang zusammenlegen, das andere Mal nur vereinzelt in Gruppen oder gar nur in Einzahl auftreten können. Die von ihm an den Querschnitten als Mycorrhizazone abgegrenzte Zone möchte ich in obigem Sinne Rhizoidzone nennen, da hier zweifellos eine Beeinflussung von der Außenwelt durch die Rhizoiden stattfindet, die sich nicht nur auf eine, übrigens bei *Moerckia* in keinem Falle festgestellte Pilzeinwanderung zu erstrecken braucht. Es kann wohl sein, daß sich hierin Pflanzen verschiedener Standorte verschieden verhalten.

b) *Bau und Funktion der Strangzellen.*

Verdickung der Zellwände war nicht nachzuweisen. Auf Grund obiger Feststellungen über Ausbildungsweise und fehlende Verdickung kann ich nicht annehmen, daß sie zur Festigung des Gewebes dienen sollen, zumal sich feststellen ließ, daß Auswachsprosse, die in laufendem Wasser kultiviert wurden, eine stufenweise Verkümmerng der Zellstränge zeigten. In zwei solchen Ästen waren keine Strangzellen mehr aufzufinden, obwohl man erwarten sollte, daß die schmalen, nur noch aus Mittelrippe bestehenden Sprosse in dem durch Druck ganz anders beeinflussenden Medium verstärkter Festigung bedürften.

Schwieriger zu entscheiden ist die Frage nach der Stoffleitung und, falls eine solche vorhanden, ob diese schneller und besser erfolgt längs des Stranges als im übrigen Gewebe. Stoffe konnte ich in den Leitungsbahnen nie auffinden, und daher vermag ich nichts zu sagen über mögliche Stoffleitung, die vielleicht sehr schwer nachzuweisen ist. In Anbetracht der unterschiedlichen Entstehungsfolge möchte ich ihre Beteiligung an der Stoffleitung in Frage stellen.

CAVERS kommt auf Grund von Plasmolyseversuchen, die in jeder Strangzelle deutlich Protoplasma zeigten, zur Überzeugung, daß der ganze Strang aus lebenden Zellen besteht. Meine Plasmolyseversuche ergaben aber gerade, daß die Zellen eines Stranges sehr ungleich differenziert sein können und nicht alle in gleichem Maße leblos sind. Vielmehr bewiesen sie deutlich Stufen der Zellstrangdifferenzierung. Vollständig ausgewachsene Zellen waren stets plasmalos, während oben erwähnte Verbindungszellen einen mehr oder minder breiten Plasmafaden an ihren Wänden zeigten. Somit gilt nach meinen Untersuchungen CAVERS' Ergebnis nicht für fertigdifferenzierte Zellen, die ich — nur sie enthalten auch reichlich Luft — als gestorben bezeichnen muß.

Schon aus diesem Grunde dürfte es unwahrscheinlich sein, daß sie zur Leitung organischer Stoffe befähigt sind. Die anderen Untersuchungen, welche die Lösung der Frage der Wasserleitung im Auge haben, begegnen auch keinen geringen Schwierigkeiten, welche namentlich im Fehlen exakter Beobachtungsmöglichkeiten liegen. TANSLEYS Untersuchungen

scheinen mir die Frage noch nicht einwandfrei geklärt zu haben. Damit, daß wässerige Eosinlösung schneller durch die Strangzellen läuft als durch das Inhalt besitzende Nachbargewebe ist noch nicht erwiesen, daß für Wasser dieselben Unterschiede gelten, falls überhaupt Wasser in diesen Strangzellen besonders und eigentlich geleitet werden soll, welche Bevorzugung bei dem verhältnismäßig lockeren, leicht und rasch befeuchtbaren Thallusgewebe als notwendig nicht leicht einzusehen ist. Man könnte ja das oben erwähnte Zurückgehen der Zellstrangdifferenzierung bei unter Wasser kultivierten Sprossen zugunsten der Wasserleitungstheorie deuten; ob dabei aber nicht andere unbekanntere Ursachen zugrunde liegen, möchte ich in Frage stellen. Auch das Ergebnis des zweiten, TANSLEY noch einwandfreier erscheinenden Versuchs, welcher für die wässerigen Lösungen von salpetersaurem Ferricyanid und von Ferrosulfat durch das Auftreten von Turnbullblau eine größere Leitungsgeschwindigkeit in den Strangzellen als im umgebenden Gewebe ergeben hat, kann für die Verhältnisse reiner Wasserleitung trotzdem nicht maßgebend sein. Meine Untersuchungen mit denselben Mitteln ergaben übrigens nicht diese einwandfrei erscheinenden Ergebnisse. Aus dem ersten Eindringen wässriger Farblösungen läßt sich meiner Ansicht nach überhaupt nichts schließen, da in Strangzellen die Leitungsgeschwindigkeit dieselbe wie im Nachbargewebe ist; im weiteren Verlauf wird die Beobachtung wieder nicht eindeutig, da bei der senkrechten Aufstellung der Pflanze die Lösung natürlich einen längeren Weg und mehr Widerstände in den Inhalt führenden Nachbarzellen zu überwinden hat, als in den inhaltlosen Zellstrangzellen. Da kann der normale Wasserhaushalt des Thallus doch schließlich wesentlich anders sein, als es solche Versuche nahelegen.

Zusammenfassend möchte ich über die Funktion der Zellstränge von *M. Flotowiana* sagen: 1. Nach Bau und Art der Ausbildung ist eine mechanische Aufgabe jener Zellen zur Festigung des Thallusgewebes nicht anzunehmen. 2. Irgendwelche Stoffleitung wurde nicht beobachtet. 3. Wasserleitung ist möglich, jedoch ist eine Bevorzugung des Zellstranges dem übrigen Gewebe gegenüber nicht zu erwarten, da diese Zellstränge häufig wenig differenziert, inhomogen und unzusammenhängend sind.

c) Verzweigung der Zellstränge.

Ich spreche hier von mehr oder minder homogenen zusammenhängenden Strängen und ihrem Verlauf im Thallus. Wie schon erwähnt, besitzt *M. Flotowiana* im unteren Teil der Mittelrippe seitlich symmetrisch zur Längsachse zwei Stränge, welche im unverzweigten Thallus nahe dem Scheitel aufeinander zulaufen. Die Ausläuferzellen jedes Stranges nähern sich in der Form normalen Gewebszellen, führen Plasma und Kern, und ihre Zellwände zeigen nur sehr schwache gelblich-braune Farbe. Gegen den Scheitel des Sprosses ziehen sie im Gewebe von unten nach oben, also

mehr dorsalwärts. Die gabelige, von LEITGEB bereits untersuchte Verzweigung des Thallus machen auch die Zellstränge in mehreren Modifikationen mit. Der normale Fall ist der, wie ihn auch CAVERS beschreibt, daß sich jeder Strang an einer Verbreiterungsstelle in zwei neue schwächere Stränge gabelt, welche dann unter einem stumpfen Winkel vom Mutterstrang ab symmetrisch in den neuen Gabelast des Thallus hineinverlaufen. Eine lückenlose Folge von Querschnitten ergibt folgendes Bild:

1. Querschnitt vor der Gabelung des Thallus: zwei Zellstränge.
2. Querschnitt durch die Gabelungsstelle: zwei verbreiterte Zellstränge mit bereits sich sondernden vier Zentren.
3. Querschnitt etwas hinter der Gabelungsstelle: bereits deutliche vier Zellstränge, die aber noch Verschmelzungsumrisse zeigen.
4. Querschnitte durch die ausgebildeten Gabelsprosse: vier gut umgrenzte, aber schwächere Zellstränge, je zwei in einem Gabelast.

In vielen Fällen kommen Abweichungen von dieser Symmetrie vor. So, wenn in den neuen Gabelästen nur ein Zellstrang ausgebildet ist, der andere, immer innere, ganz fehlt oder reduziert nur an eingesprengten Zellen zu erkennen ist. Dann sieht es so aus, als hätten die ursprünglichen zwei Zellstränge die Gabelung nicht mitgemacht, sondern als hätte sich je ein Zellstrang in den Gabelast fortgesetzt. Werden beide inneren Zellstränge der Gabeläste nicht ausgebildet oder beide gleich schwach, dann hat man am Querschnitt doch wieder ein symmetrisches Bild und nur den Eindruck, daß die Innenseiten der Gabeläste geschwächt sind. Worauf diese augenscheinliche Schwächung der Innenhälften beruht, war nicht festzustellen. Eine Schwächung der Innenstränge der Gabeläste macht sich häufig auch dadurch bemerkbar, daß sie viel weniger weit nach dem Scheitel verlaufen, sondern schon früher als der gegenüberliegende äußere und kräftigere Gabelstrang auskeilen.

Die Ausbildung solcher Zellstrangelemente ist bei den Blyttiaceen in verschiedenen Differenzierungsgraden häufig. Sie dürfte bei *Moerckia* aber ausklingen gegenüber den Gattungen *Blyttia*, *Symphyogyne* und *Umbraculum*, wo diese Zellstrangzellen, wie sich aus der unterschiedlichen Ausbildung der Wände vermuten läßt, wohl eine mechanische Funktion haben dürften.

Derartige Leitstränge finden sich dagegen nicht innerhalb der Codoniaceen, also auch nicht bei *Calycularia*. Wenn man ihnen teilweise eine Aufgabe zur Festigung des Gewebes beilegen will, könnte man in diesem Sinne bei den Codoniaceen, insbesondere bei *Pellia epiphylla* und *P. Neesiana* sowie bei *Calycularia*, an verschiedene Formen von Verdickungsleisten erinnern, die hier wohl zur Festigung des Gewebes beitragen dürften. Innerhalb der Gattung *Calycularia* kommen jedoch Zellverdickungen auch nicht bei allen Arten vor, wenigstens fand ich sie nicht bei *Calycularia gracilis*, wogegen sie bei *C. crispula* auffällig in Erscheinung treten.

3. Die Scheitelzellformen bei *Moerckia* und *Calycularia*.

Die Scheitelzellen der drei Arten der Gattung *Moerckia* sind sehr einheitlich — Unterschiede ergaben sich lediglich in der Größe — und nach einem Typus gebaut, wie er auch bei *Blyttia*, *Blasia* und *Pellia calycina* vorkommt. Sie ist immer deutlich keilförmig, d. h. gibt nach vier Seiten hin Segmente ab. In einem vertikalen Längsschnitt zeigt sie dreieckige Gestalt und man sieht, wie die dorsalen Segmente nach oben und die ventralen, meist mit der größeren Anzahl von Schleimhaaren, nach unten abgeschnitten werden. Im Flächenschnitt ist sie vierseitig. Ein solcher Schnitt zeigt, daß sich die Scheitelzelle gewöhnlich in einer seitlichen Bucht befindet, welche bei *Calycularia* nicht so hervortritt. Man sieht, daß zu beiden Längsseiten die seitlichen, der Flügelausbildung dienenden Segmente in sehr regelmäßiger Weise abgeschnitten werden. Sie teilen sich besonders schnell in ihrer unteren Hälfte, um eine rasche Flügelausbreitung des Thallus zu ermöglichen. Gut tritt auch die Segmentzelle hervor, die durch raschere Teilungen in der Tiefenstreckung die gegenüber den Flügeln größere Zellenzahl des Mittelrippengewebes zur Entwicklung bringt. Dieser Typus der Segmentabgliederung soll nach CAMPBELL auch bei *Calycularia radiculosa* STEPH. vorkommen, allerdings noch neben einem zweiten, der von ersterem im Längsschnitt abweichend aussieht, aber, wie CAMPBELL selbst zeigte, vom keilförmigen Scheitelzellentyp abzuleiten ist. Ich fand allerdings für *Calycularia gracilis* nur letzteren abweichenden Typ, wie ihn Abb. 5 im Längsschnitt zeigt. Dorsale und ventrale Zellen werden hier von *einem* breiten, sich oft teilenden Segmentabschnitt abgegliedert. Das dadurch entstehende Gewebe hat natürlich eine regelmäßiger Lagerungsform seiner Zellen. Man kann auf diesem Schnitt immer deutliche Querreihen von Zellen unterscheiden, was beim *Moerckia*-Typus nicht sein kann. Die beiden getrennten dorsalen und ventralen Segmente bei *Moerckia* werden also bei *Calycularia* von einem einfachen basalen Segment ersetzt. Daß bei *Calycularia* auch

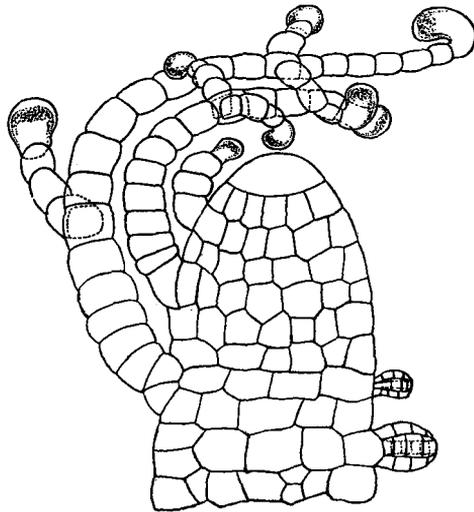


Abb. 5. Medianer Längsschnitt durch die Scheitelzelle von *Calycularia gracilis*. Dorsal stehen zwei junge Archegonien, ventral teils sehr regelmäßig verzweigte Schleimpapillenhaare.

Bei *Calycularia* wird die Scheitelzelle durch einen breiten, sich oft teilenden Segmentabschnitt abgegliedert. Das dadurch entstehende Gewebe hat natürlich eine regelmäßiger Lagerungsform seiner Zellen. Man kann auf diesem Schnitt immer deutliche Querreihen von Zellen unterscheiden, was beim *Moerckia*-Typus nicht sein kann. Die beiden getrennten dorsalen und ventralen Segmente bei *Moerckia* werden also bei *Calycularia* von einem einfachen basalen Segment ersetzt. Daß bei *Calycularia* auch

der typische *Moerckia*-Typus der Scheitelzelle verwirklicht ist, wie ihn CAMPBELL für *Calycularia radiculosa* feststellte, konnte ich bei der von mir untersuchten anderen *Calycularia*-Art nicht finden. Dort war jedenfalls immer nur der abgeleitete anzutreffen. Während also bei *Calycularia* offenbar beide Typen vorzukommen scheinen, sowohl der *Pellia epiphylla*-Typ mit dem basalen Segment, als auch der von *Pellia calycina* mit dem dorsalen und ventralen Segment, trifft für sämtliche Arten der Gattung *Moerckia* das nicht zu; dort ist vielmehr nur der *Pellia calycina*-Typ verwirklicht. Ein Flächenschnitt zeigt bei *Calycularia gracilis* nicht diese Einwölbung der Scheitelregion wie bei *Moerckia*. Deutlich und fast in einer Höhe werden seitlich Segmente abgeschnitten, die bei dieser Art auffällig groß sind und wie neue Scheitelzellen aussehen. Der *Pellia epiphylla*-Scheitelzellentyp scheint übrigens vorteilhafter für eine mächtigere Ausbildung der Mittelrippe zu sein, da das große basale Segment in dorsal-ventraler Richtung sehr viele Teilungen durchmacht. CAMPBELL konnte bei beiden Typen keine Beziehungen zur Mittelrippenentwicklung, also zur Dicke des Thallus auffinden. Vielleicht hängt aber dieses Pendeln der Scheitelzellen zwischen beiden Ausbildungsformen doch mit einem unterschiedlichen Dickenwachstum der *Calycularia*-Thalli zusammen, da CAMPBELL selbst zwischen schwächeren und stärkeren Ausbildungsstufen der Mittelrippe bei *Calycularia radiculosa* unterscheidet. Jedenfalls ist die Mittelrippe der von mir untersuchten Art ungleich stärker entwickelt als jene der *Moerckia*-Arten, und vielleicht ist bei *Calycularia gracilis* der *Pellia epiphylla*-Typ der Rippenbildung günstiger.

II. Vergleichende Morphologie der Gametangienstände von *Moerckia* und *Calycularia*.

1. Beziehungen zwischen Schuppen und Antheridien.

Für die Blyttiaceen ist charakteristisch, daß die Gametangien immer in enger Verbindung mit eigenartigen, blattähnlichen, doch im kleinen sehr unregelmäßig geformten und auswachsenden Thalluswucherungen, sogenannten Schuppen, stehen. Wenigstens ist diese enge Beziehung von Gametangium und Schuppe in der Anlage beider Gebilde sehr deutlich, wenn sie auch später lockerer werden kann. Schuppe und Gametangium bilden ursprünglich eine Einheit, welche sich später durch verschiedene Wachstumsvorgänge in zwei Einheiten spalten kann, wenn sich Gametangium und Schuppe verselbständigen, was dadurch geschieht, daß sowohl mehrere Gametangien zusammentreten zu einer, eine neue Gestalt annehmenden Einheit, als auch eine größere Anzahl von Schuppen für sich ein Ganzes bildet. Diese Erscheinung der Verselbständigung von Schuppe und Gametangium ist, wie unten zu zeigen sein wird, an einen Vorgang der Konzentrierung geknüpft. Gametangien und Schuppen schließen sich mehr zusammen.

Das offene Gestaltbild der ursprünglichen Anlageform wird dann zu einem geschlossenen. Für beide Gestaltbilder sind Antheridien- und Archegonienstände der Gattung *Moerckia* typisch, erstere vor allem für das offene, letztere für das geschlossene. Und zwar tritt erstere Gestalt als das ursprüngliche, noch nicht abgeänderte Anlageverhältnis von Schuppe und Gametangium an den normalen Antheridienständen nahe dem Scheitel des Thallus auf. Die offene Gestalt ist das Ursprüngliche. Sie prägt sich noch am stärksten in den Antheridienständen aus. Die geschlossene Gestalt bildet die Endform einer Entwicklung und erscheint bei den konzentriertesten Archegonständen. Die offene Form ist bei letzteren fast ganz verwischt und erscheint nur noch, aber sehr ungleich stark, ganz nahe am Scheitel der weiblichen Pflanzen.

Der eigentliche Vorgang der Konzentrierung ist an der Dorsalfläche des Thallus vieler weiblicher Pflanzen gut zu verfolgen, wenn auch gewöhnlich nur sein fertiger Endzustand in Erscheinung tritt. Die Antheridienstände von *Makinoa* zeigen durch ihre gemeinsame Umhüllung eigentlich auch schon den geschlossenen Endzustand, wie er bei *Moerckia* erst bei den Archegonständen erreicht wird.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen über Gesichtspunkte, unter welchen man die auftretenden Beziehungen zwischen Gametangien und Schuppen betrachten kann, gehe ich nun zu meinen Beobachtungen über. Schnitte senkrecht zur Thallusfläche zeigen ganz am Scheitel beginnende Vorwölbungen von Antheridien und Schuppen. Trifft man dabei die ersten Ausgliederungen, so sieht man gewöhnlich, daß zwei ungleich große Zellvorwölbungen dicht hintereinander stehen, und an etwas weiter fortgeschrittenen Stadien lassen sich bestimmte Aussagen über die Entstehungsfolge der ursprünglichen Einheit, also der einen Schuppe und des einen Gametangiums, machen. Zuerst wölbt sich gewöhnlich die Schuppe vor, was besonders Thallusaufsichten oder Flächenschnitte beweisen, wo immer Schuppe und Antheridium von einander durch eine von Anfang an breitere Insertion der Schuppe unterschieden werden können. Das kugelige, junge Antheridium wird später sichtbar, wächst jedenfalls später aus, wenn auch seine Anlage gleichzeitig mit einer Schuppenanlage erfolgen dürfte. Eine solche ursprüngliche Einheit steht anfänglich immer sogar in ziemlichen seitlichen Abständen getrennt von einer anderen. Es läßt sich auch kein bestimmtes Anlageschema feststellen, etwa eine zweizeilige Anordnung, wie sie sich durch spätere Wachstumsverhältnisse herausdifferenzieren kann. Die von CAMPBELL erwähnte regelmäßige Anlage rechts und links vom Scheitel in Reihenform bei *Calycularia* gilt für *Moerckia* nicht. Das erste Antheridium entsteht hier fast immer in der Mitte hinter der Scheitelzelle, die nächstfolgenden treten seitlich davon verschoben auf. Ein Vergleich der drei *Moerckia*-Arten ist in dieser Hinsicht von Interesse. *M. Flotowiana* hat den umfassendsten offenen Be-

stand solcher sich später teilweise zusammenschließenden Einheiten, der in seiner Gruppierung keine Zweizeiligkeit der einzelnen Gruppen erkennen läßt. Erst abnorme Wachstumsverhältnisse führen zu einer solchen, wie sie sich schon unter normalen Verhältnissen bei *M. hibernica* und *M. Blyttii* herausgebildet hat. Bei *M. Flotowiana* läßt sich vielleicht insoweit ein Insertionschema festlegen, als man bei genauerer Analyse zur Annahme einer Schräg-Hintereinanderstellung kommt, die allerdings im Wachstumsverlauf oft stark verwischt werden kann.

Auf die bei *M. Flotowiana* durch Wachstumsförderung bei Verminderung der Antheridienentwicklung z. B. an vergeilten Sprossen auftretende Zweizeilenstellung mit Insertions- und Formänderung der Schuppen werde ich erst bei deren Formvergleich zurückkommen.

Stellt man einen Flächenschnitt durch einen ausgedehnten Antheridienstand her, dann sieht man, wie später zahlreiche Verwachsungen, oft sehr unregelmäßiger Form, auftreten, die den Eindruck eines verwickelten Maschenwerkes erwecken. In den Zwischenräumen dieser Maschen, da, wo solche Schuppenverwachsungen wieder Aussackungen bilden, und am Grunde der meist stark um die Antheridien herumgebogenen und mit der Insertion um sie herumlaufenden Schuppen, stehen in Ein- oder Zweizahl die Antheridien. Wenn zwei Antheridien von einer Schuppe überdeckt werden, ist gewöhnlich das eine davon wesentlich schwächer entwickelt. Ein viel zu geringes Augenmerk hat man, meiner Ansicht nach, den bei *Moerckia* sich am Grunde der Schuppen in der Nähe der Antheridien befindlichen Keulenhaaren zugewandt. CAVERS hat sie in seinem Antheridien-Stellungsschema auf dem Längsschnitt überdies nicht richtig dargestellt. Wenn es nur eine Schleimpapille ist, welche sich als einzige Zelle vorwölbt, dann ist sie nie so langgestreckt, wie er sie darstellt. Ich habe da nur kugelige Papillen gefunden, die sich nur wenig über den Thallus erhoben und wahrscheinlich erst auswachsende Schleimhaare waren. Dagegen fand ich fast immer gut ausgebildete, mit der Keulenzelle aus drei bis vier Zellen bestehende Haare, die den Haaren am Scheitel durchaus ähnlich sind. Diese in den Antheridienständen, wie auch in den Endformen der Archegonienstände auftretenden Schleimhaare sind deshalb von Interesse, weil sie in den Antheridienständen von *Calycularia* nicht vorzukommen scheinen. Ich konnte mich hier leider nur auf literarische Angaben verlassen, die von derartigen Haarbildungen in Gametangienständen nicht sprechen.

Daß sie bei *Moerckia* Anfangszustände von Schuppen sind oder rudimentäre Schuppen darstellen, kann ich nicht annehmen, da Übergangsbildungen, also etwa eine am Grunde sich ausbildende Verbreiterung zu einer Zellfläche, nicht sicher festzustellen sind. Die Haare von *Moerckia* bestehen entweder nur aus einer einzigen Papille oder aus einige (bis vier) Zellen aufweisenden unverzweigten Zellreihen.

Wegen des Fehlens typischer Übergänge solcher Haargebilde in Schuppen, gerade an Thallusstellen, wo man solche erwarten könnte, wie innerhalb der Antheridienstände oder fertig ausgebildeter Archegonstände, ist es nicht möglich, Haare und Gametangienschuppen bei *Moerckia* in eine gestaltliche Entwicklungslinie zu stellen. Bei *Calycularia* hingegen, wo Ventralschuppen vorkommen, kann man wohl von den übrigens schon manchmal schuppenähnliche Auszweigungen besitzenden Scheitelhaaren Schuppenübergänge, also neben einer genetischen auch eine einzige gestaltlich fortschreitende Entwicklungslinie annehmen; bei den *Moerckia*-Arten hingegen gehören Haare wie Gametangienschuppen verschiedenen, sich in zwei getrennten gestaltlichen Linien abwechselnden Entwicklungsreihen an. Deshalb kann ich im Vergleich mit *Calycularia* jene teilweise auch auf die Ventralseite des Thallus übergreifenden Haare von *Moerckia* (Abb. 1) nicht als Amphigastrien ansprechen, wie das z. B. STEPHANI getan hat. Meiner Ansicht nach kann man im Interesse einer klaren begrifflichen Unterscheidung nicht einmal ein einzelreihig bleibendes und dann zugleich ein flächenhaftes Gebilde als Amphigastrium bezeichnen. Es ist eben ein typisches Unterscheidungsmerkmal von *Calycularia* und *Moerckia*, daß in ersterer Gattung Amphigastrien als deutlich ausgeprägte, übrigens auch, was bei einem Vergleich mit Amphigastrien folioser Jungermanniaceen als für Ventralblätter charakteristisch erscheint, regelmäßig angelegte Schuppen vorhanden sind, während bei *Moerckia* hingegen einige nie in Schuppen übergehende Keulenhaare sehr unregelmäßig auch auf den ventralen wulstförmigen Scheitelabschnitt beschränkt sind. Dieser Unterschied in der Besetzung der ventralen Thallusfläche durch Anhangsgebilde ist bei beiden Gattungen morphologisch so groß, daß man ihn nicht durch eine gleiche Bezeichnung unkenntlich machen soll. Typische Schuppen bei *Calycularia* entsprechen typischen Haaren bei *Moerckia*. Dieses systematischen Wert besitzende Unterscheidende beider Gattungen wäre verwischt, sobald man sowohl für *Calycularia* als auch für *Moerckia* eine Entwicklungslinie dieser Emergenzen annimmt. Die Ventralhaare von *Moerckia* wären dann ebenso Schuppen, wenn auch nur in Anfangsdifferenzierung.

2. Größe der Antheridienstände.

Bei guten Wachstumsbedingungen der Pflanzen breiten sich die Querreihen der Antheridien schuppen über die Rippe hinaus auch auf das Flügeltgewebe aus, so daß der Antheridienstand auf der Dorsalfläche des Thallus geradezu ein Polster bildet, das sich bis über die Mitte der Thalluslänge erstrecken kann. Diese Verhältnisse trifft man bei *M. Flotowiana*, wo die Schuppenausbreitung am größten ist.

Mit der Herausbildung einer, die Schuppen zu selbständigeren Emergenzen machenden gesetzmäßigeren Stellung beginnt auch eine Verklei-

nerung ihres Entstehungsortes. Bei *M. hibernica* und *Blyttii* sind sie in zweizeiliger Anordnung bald nur mehr auf die Mittelrippenregion beschränkt.

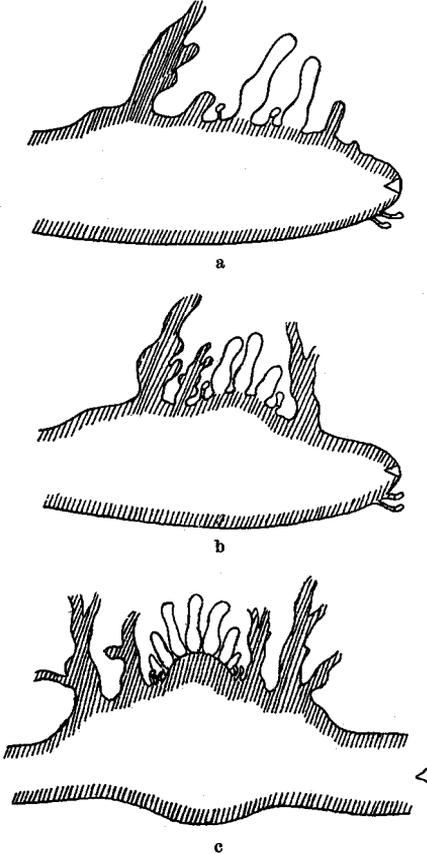


Abb. 6. Schematisierte Längsschnitte von Gametangienständen von *M. Flotowiana* zur Veranschaulichung der Herausbildung des zentrierten Stellungsverhältnisses von Gametangium und Schuppe (2. Stellungstypus). a Archegonienanlage am Scheitel des Thallus; ein eben vorgewölbtes Archegonium bildet mit einer Schuppe die offene Beziehungseinheit, den ersten Stellungstypus. b Fortschreitende Verselbständigung von Archegonien und Schuppen. Abrücken von der Scheitelregion. c Völlig zentrierter Archegonstand; Schuppen und Archegonien haben sich zu selbständigen Einheiten zusammengeschlossen. Erstere umhüllen den plazentaförmigen Gewebehöcker mit den Archegonien (2. Stellungstypus).

3. Beziehungen zwischen Schuppen und Archegonien.

Die Beziehungen zwischen Archegonium und Schuppe sind ursprünglich dieselben wie die zwischen Antheridium und Schuppe. Am Scheitel weiblicher Sprosse kann man sehr häufig eine geringe Anzahl von Archegonien finden, zu welchen je eine Schuppe gehört, also homologe Verhältnisse wie bei den Antheridienständen, allerdings nur noch auf kleinem Raum (vgl. auch den oben erwähnten Verteilungsversuch). Das ursprüngliche Stellungsverhältnis wird hier bereits aufgelöst zugunsten der Konzentrierung einer kleineren Anzahl von Archegonien und ihrer einfacheren und günstigeren Schutzmöglichkeit durch Versammlung einer ebenso geringen Anzahl von Schuppen zu einem Involucrum. Die gruppenförmige Zusammenlagerung von Archegonien und Schuppen tritt bereits in der Nähe des Scheitels häufig auf und erreicht ihr Ende in der Versammlung der Archegonien auf einer höckerartigen, vom Scheitel entfernten Gewebewucherung über der Mittelrippe, um welche sich ringartig der Kreis verwachsener Involucral-schuppen anordnet, zu dem schließlich, um den Eindruck

der nunmehr entstandenen geschlossenen Einheit noch zu erhöhen, das Perianth als innerster Schuppenringwall tritt (Abb. 6a, b, c, Abb. 7b, c, d).

Bei *M. Flotowiana* sind auf weiblichen ausgewachsenen Thallusästen gewöhnlich drei Stellen mit Archegonien und zugehörigen Schuppen, welche die stufenweise Entwicklung vom offenen zum geschlossenen Beziehungsverhältnis von Schuppe und Gametangium veranschaulichen. Das ursprüngliche Stellungsverhältnis, wie es die Antheridienstände beibehalten haben, also das, welches ich offen genannt habe, findet man bei weiblichen Pflanzen noch mehr oder minder deutlich am Scheitel in der ersten Anlagezone von Schuppe und Archegonium

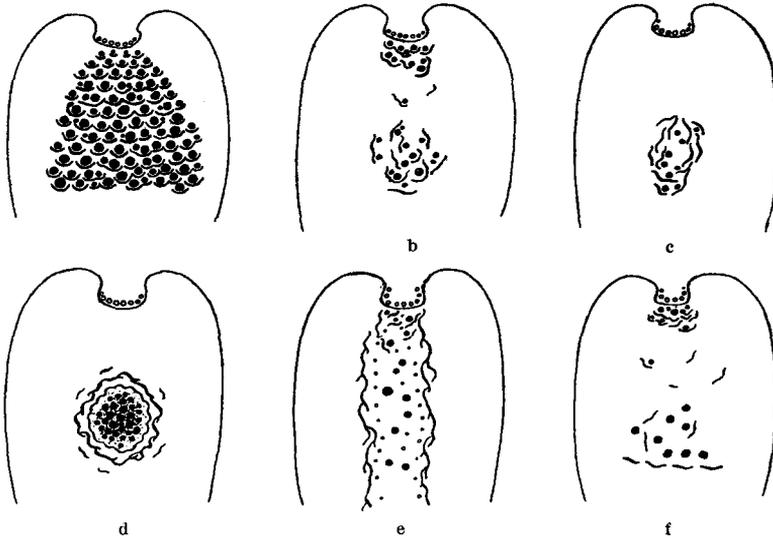


Abb. 7. Schema vom Übergang des offenen in den geschlossenen und reihenförmigen Stellungsstypus von Schuppen und Gametangien in Aufsicht. a I. Stellungstypus (ursprüngliche Antheridienstände). b, c Übergänge zum 2. Stellungstypus, d zentrierte Archegonstände von *Moerckia*, *Blyttia* und *Calycularia*, vgl. dazu Fig. 6. e Reihenstellung der Schuppen und Schaffung eines dazwischen liegenden neuen Gametangienraumes (3. Stellungstypus) (Archegonienstreifen bei *M. Blyttii* und *Antheridienstreifen* bei vergellten Thallis von *M. Flotowiana* und *M. hibernica*). f Übergangsform zum zentrierten Stellungstypus bei *Calycularia gracilis*. Eine Querschuppenreihe schließt die Archegoniengruppe bereits teilweise zusammen. Über sie hinaus kommen Archegonien nicht mehr zu stehen.

(Abb. 7b, Abb. 6). Etwas weiter vom Scheitel entfernt zeigt sich bereits eine Verschiebung, indem einige Schuppen zusammentreten, sogar oft schon basal verwachsen können und davor einige Archegonien zu stehen kommen, wobei deren Zahl mit der der Schuppen schon nicht mehr immer übereinstimmt (Abb. 7c, Abb. 6b). Diese Verhältnisse zeigte *Calycularia gracilis* noch weiter hinter dem Scheitel (Abb. 7f). In beiden Fällen erschien die Beziehung von Schuppe und Archegonium schon sehr gelockert. Es war nicht mehr mit Bestimmtheit möglich zu sagen, dieses Archegonium gehört zu dieser Schuppe. Archegonien sowohl wie Schuppen drängen nach neuer einheitlicher Verselbständigung. Diese ist völlig erreicht im ausgebildeten Archegonstand an der dritten Thallusstelle,

noch weiter vom Scheitel entfernt in oben beschriebener einheitlicher Versammlung von Schuppen und Archegonien (Abb. 6c, Abb. 7d). Dabei werden alle Archegonien sogar auf einen eigenen Gewebehöcker gebracht, auf dessen Spitze die ausgewachsenen stehen, während nach unten zu alle Entwicklungsstufen zu finden sind.

Diese von der offenen zur geschlossenen Einheit fortschreitende Stufenfolge veranschaulichen in den drei deutlichsten Etappen die Abb. 6 schematisch im Querschnitt und Abb. 7 in Aufsicht.

Den konzentrierten Gametangienstand bezeichne ich als zweiten Stellungstypus, den offenen, ursprünglichen als ersten.

4. Änderung des normalen Stellungsverhältnisses bei Antheridienständen Auftreten des dritten Stellungstypus.

Durch Förderung des Längenwachstums des Thallus läßt sich bei *M. Flotowiana* eine Stellungsänderung von Schuppen und Antheridien erzielen, die bei *M. hibernica* und *M. Blyttii* schon bei normalem Wachstum erscheint. Es tritt eine allmähliche Heraussonderung zweier bevorzugter

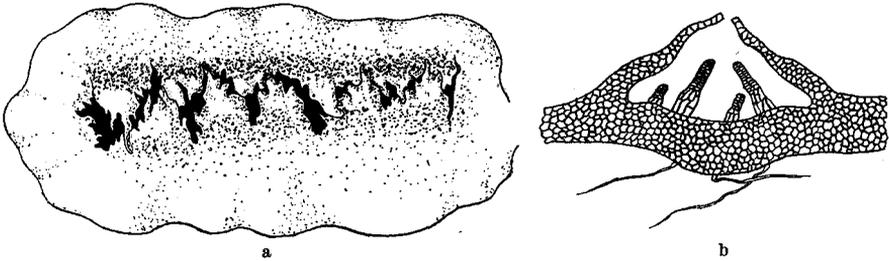


Abb. 8. a Thallus von *M. hibernica* von oben gesehen. Reihenförmige Längsverschiebung, basale Verwachsung und Überdeckung der Schuppen. Schwarz: Gametangienrinne, die von diesen Schuppen teilweise verdeckt wird. b Der Querschnitt macht nun die Rinne mit einigen rudimentären Archegonien sichtbar.

Reihen ein, längs welchen sich die Schuppen anordnen. Diese beiden Reihen laufen seitlich rechts und links der Mittelrippe. Die sozusagen in beide Längsreihen hineingezogen werdende Insertion der Schuppen läuft jetzt parallel zur Mittelrippe. Die Schuppen werden dabei in die Länge gezogen, so daß ihre Insertionslinien häufig die doppelte bis dreifache Länge der normalen haben. Höhe und Differenzierung ihrer freien Ränder nehmen dagegen ab. Ebenso verschwinden die gewöhnliche starke Zerschlitzung und die mit feinen Schleimpapillen besetzten Zipfel. Damit erhalten die Schuppen eine einheitlichere Flächenausbildung.

Ihre Beziehung zu den Gametangien wird bei diesem Typus ebenfalls gelockert, und zwar zunehmend von *M. Flotowiana* über *M. hibernica* zu *M. Blyttii*. Der neu sich herausbildende Gametangienraum ist die zwischen beiden Längsreihen teils sogar verwachsener Schuppen eingeschlossene, sich oft muldenförmig einsenkende Thallusfläche.

Bereits STEPHANI ist eine rinnenartige Einsenkung aufgefallen. Diese Beobachtung wurde von einem extremen Fall solcher rinnenförmiger Vertiefung an einem etwas vergeilten Thallusast von *M. hibernica* noch besonders unterstützt, wo die zwei Schuppenreihen sich fast ganz berührten und die einzelnen Schuppen sich gegenseitig etwas alternierend überdeckten (Abb. 8a). Ein Querschnitt ergab dann überraschend gut, daß die beiden Reihen eine tiefe Längshöhlung überdeckten, jenen obenerwähnten, hier extrem ausgebildeten neuen Gametangienraum, der auch von deutlichen, wenn auch abnorm entwickelten Archegonien der Länge nach besetzt war (Abb. 8b). Eine viel flachere Rinnenbildung beobachtet man bei *M. Blyttii*, wo die Archegonien ebenso frei, höchstens von dreizelligen Schleimhaaren, doch nie von Schuppen begleitet, zwischen den Schuppenlängswänden stehen (Abb. 7e).

Vielleicht kann man diese Verhältnisse als Einrichtungen zum Schutze der Gametangien deuten.

5. Form und Stellung der Keulenhaare und Schuppen bei *Moerckia* und *Calycularia*.

Ein bemerkenswerter Unterschied beider Gattungen besteht in der Beziehung der Schuppen zu den Gametangien, in der Anordnung ersterer auf dem Thallus sowie in deren Form und jener der Keulenhaare. Selbst in der Struktur der Schuppen liegen Verschiedenheiten.

Für die Gattung *Moerckia* ist charakteristisch, daß die Schuppen immer in unmittelbarem (Einheit von Schuppe und Gametangium) oder abgeleitetem (Einheit von Schuppen und Gametangien) Zusammenhang mit Gametangien stehen. Es sind typische Gametangien-schuppen.

Bei *Calycularia* aber treten Schuppen als Amphigastrien vollständig selbständig auf, und zwar an einer Stelle am Thallus, wo weder bei *Calycularia* noch bei *Moerckia* je Gametangien anzutreffen sind: auf seiner Ventralseite. Sie sind deutlich vom Scheitel her, gegenüber den *Moerckia*-Gametangien-schuppen in großer gestaltlicher Regelmäßigkeit angelegt (Abb. 9) und stehen in zwei Längsreihen mit je unregelmäßiger Einzelinsertion neben der Mittelrippe, von deren Rhizoiden sie häufig überdeckt werden. Ihre Anordnung weicht offenbar etwas von der von GOEBEL für *Calycularia crispula* MITT. beschriebenen ab. Im Gegensatz zu letzterer Art fand ich die Reihen bei *Calycularia gracilis* ziemlich regelmäßig. Nur die Insertion der Schuppen war unregelmäßig; ihre Hintereinanderstellung längs zweier Reihen ist dagegen sehr geregelt. Auch hinsichtlich ihres Standorts auf der Ventralseite dürfte *Calycularia crispula* gegenüber insofern ein Unterschied bestehen, als man bei *C. gracilis* genau unterscheiden muß zwischen den beiden Längsreihen, welche sich seitlich der Mittelrippe befinden, und den oft vereinzelt auf ihr stehenden Schuppen. Man könnte so vielleicht von drei Schuppenreihen sprechen, da die

Schuppen auch auf der Rippe, in allerdings größeren Abständen, in einer deutlichen Reihe aufeinander folgen. Sie stehen, wie Abb. 9 zeigt, ge-

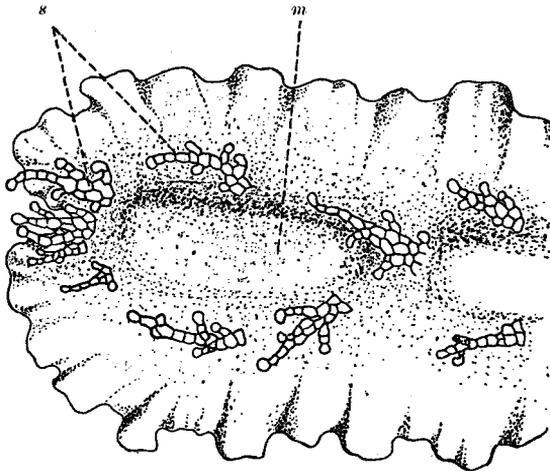


Abb. 9. Ventralseite eines Thallus von *Calycularia gracilis* mit seitlich der Mittelrippe (*m*) und in deren leichten Eindrücken stehenden Ventralschuppen (*s*).

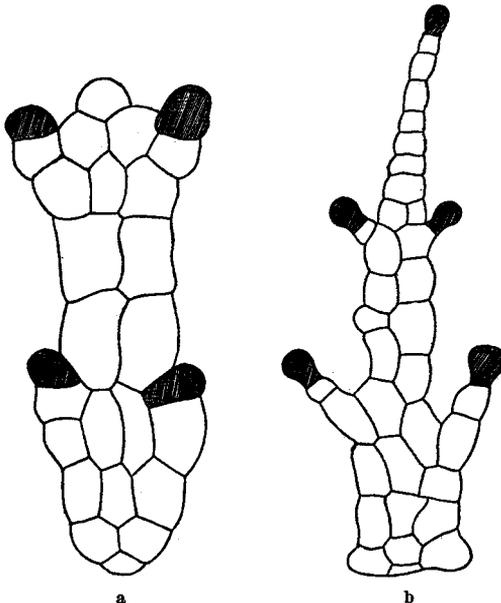


Abb. 10. a Dorsalschuppe von *Calycularia gracilis*, b Ventralschuppe (die Schleimzellen sind schraffiert).

Typische Ausbildungsformen von Ventralschuppen von *Calycularia gracilis* zeigen die Abb. 10a, b. Es fällt dabei immer auf, wie symmetrisch

wöhnlich in kleinen Eindrücken der Rippe an rhizoidfreien Stellen. Ihre Insertionslinie verläuft regelmäßiger, und zwar ziemlich senkrecht zur Rippe; die Schuppenfläche steht also quer zum Thallus, während jene der Schuppen der beiden seitlichen Reihen zu ihm längs orientiert ist.

Daß sich ausgebildete Schuppen über den Vegetationspunkt herbiegen, wie es GOEBEL für *Calycularia crispula* nachwies, konnte ich bei dieser Art nicht finden. Sie stehen wohl ziemlich nahe dem Scheitel, jedoch besitzen die sich zum Schutze über die Scheitelzelle biegenden Anhangsorgane meistens noch keine Flächenausbildung.

Wohl tritt ihr Übergang in Schuppen bereits insofern andeutungsweise in Erscheinung, als sie ziemlich regelmäßige, Schleimpapillen tragende Verzweigungen aufweisen, die bei den Schuppen dann noch geregelter in die Fläche einbezogen werden (Abb. 5).

solche Schleimpapillen teils am Rande, teils auf einer mehrzelligen Zellreihe sitzend, ausgegliedert werden.

Hier ist gleich ein auffallender Unterschied dieser Schuppen gegenüber *Moerckia* hervorzuheben, der in der fehlenden Regelmäßigkeit der Gestalt der *Moerckia*-Schuppen liegt. Wie Abb. 11a, b an einer Archegonialschuppe vor Augen führen, ist für die *Moerckia*-Schuppen die Ausgliederung von Schleimpapillen ebenfalls charakteristisch; jedoch findet

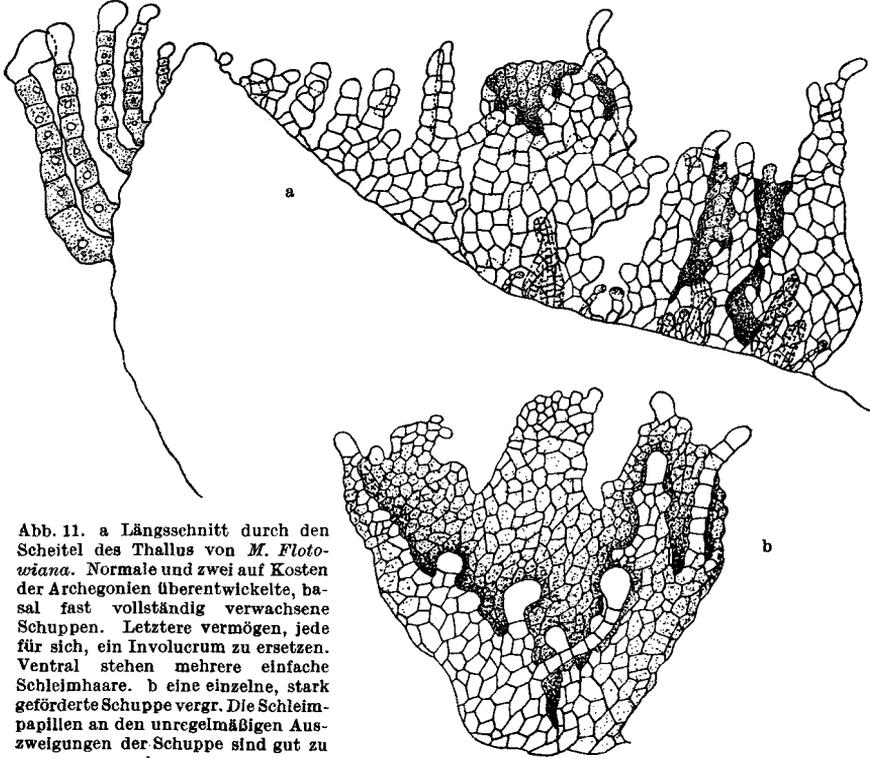


Abb. 11. a Längsschnitt durch den Scheitel des Thallus von *M. Flotowiana*. Normale und zwei auf Kosten der Archegonien überentwickelte, basal fast vollständig verwachsene Schuppen. Letztere vermögen, jede für sich, ein Involucrum zu ersetzen. Ventral stehen mehrere einfache Schleimhaare. b eine einzelne, stark geförderte Schuppe vergr. Die Schleimpapillen an den unregelmäßigen Auszweigungen der Schuppe sind gut zu erkennen.

sie sehr unregelmäßig statt, so daß die verschiedensten Aufteilungen der Schuppenfläche auftreten können. Wie ich oben bereits sagte, kommt Reihenstellung der Schuppen sehr wohl auch bei *Moerckia* vor, jedoch nicht nur, wie GOEBEL in einer Anmerkung bemerkt, an sterilen Exemplaren von *M. Flotowiana*, sondern auch an fertilen Pflanzen dieser Art, bei *M. hibernica* besonders und bei *M. Blyttii*. Nur ist eben hier bei nicht immer ausklingender Fertilität jene oben beschriebene Sonderung von Schuppe und Gametangium eingetreten, wie sie *M. Blyttia* an weiblichen Exemplaren und der oben besprochene, jene Erscheinung der Lockerung der ursprünglichen Einheit von Schuppe und Gametangium als auf die

Spitze getrieben zeigende Fall von *M. hibernica* eindeutig beweisen. An sterilen Exemplaren sind nur noch die Schuppen übrig geblieben, die sich ohnedies, wie mir eine Beobachtung an *M. Flotowiana* zeigte, oft schon nahe dem Scheitel auf Kosten der Archegonien überentwickeln und manchmal sogar Gametangien vollständig unterdrücken können. So kann es vorkommen, daß sich eine Schuppe basal vollkommen schließt, indem ihre Ränder unten verwachsen. Die rudimentären oder nachträglich zurück gebliebenen Archegonien sind dann von einer einzigen, sozusagen ein einfaches Involucrum bildenden, Schuppe eingeschlossen.

Dorsal- und Ventralschuppen sind bei *Calycularia* in der Form etwas verschieden. Erstere lassen wohl meist auch symmetrischen Aufbau erkennen, jedoch zeigen sie neben beträchtlicherer Größe eine bei letzteren nicht vorkommende, von der Basis zur Spitze abwechselnde Flächenerweiterung und -verschmälerung. Die Ventralschuppen verschmälern sich bis zu der eine letzte Papille ausgliedernden Spitze ziemlich gleichmäßig. Diese symmetrische Ausbildungsform der *Calycularia*-Schuppen trifft aber scheinbar nur bei Ventral- und Archegonialschuppen zu, während nach CAMPBELLS Figuren von *Calycularia radiculosa* wenigstens die Antheridienschuppen dieselbe unregelmäßige Gestalt zu besitzen scheinen wie alle *Moerckia*-Schuppen. Leider standen mir Antheridienstände der untersuchten *Calycularia*-Art zur klaren Entscheidung dieser wichtigen Frage nicht zur Verfügung; jedoch glaubte ich an zwei Herbarexemplaren von *C. radiculosa* eine Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Schuppen feststellen zu können. Ob diese Unterschiede allerdings bei allen *Calycularia*-Arten wahrzunehmen sind, dürfte fraglich sein. Jedenfalls zeigen die Ventral- und Archegonialschuppen von *C. gracilis* eine andere Gestalt als die Antheridienschuppen von *C. radiculosa*. Was die Gametangenschuppenformen der *Moerckia*-Arten betrifft, so ist zu sagen, daß sie bei *M. Flotowiana* und *M. hibernica* in Bau und Gestalt sehr ähnlich sind. Ihr freier Rand ist unregelmäßig mehr oder minder zerschlitzt, und auf den so gebildeten verschiedenen breiten Zipfeln sitzen Schleimpapillen. Von dieser Ausbildung etwas abweichend sind die Gametangenschuppen von *M. Blyttii*, was wohl auch mit der eingangs erwähnten anderen Thallusgewebestruktur in Zusammenhang stehen dürfte. Letztere sind kräftiger entwickelt, auch größer, reicher an Chlorophyll und zeichnen sich wie das Thallusgewebe dieser Art durch leichte Brüchigkeit aus. Mit der einheitlicheren, viel weniger zerschlitzten, daher auch eine geringere Anzahl von Papillen tragenden (manche Schuppen sind papillenlos) Zellfläche gewinnen sie fast blattartige Natur, und es ist aus diesem Grunde zu verstehen, warum sie in Floren häufig als „Blättchen“ bezeichnet werden, ohne daß man ihre einheitliche Schuppenatur erkannt hätte, die hier nur modifiziert ist.

6. Antheridien und Archegonien.

Erstere sind gewöhnlich nahezu kugelig, können jedoch auch, namentlich in sehr dichten schmalen Ständen, wie sie an Ventralsprossen vorliegen, länglich-ovale Gestalt annehmen. Sie sitzen auf einem aus zwei Zellenlagen bestehenden Stiel. Nach den namentlich von CAMPBELL gegebenen Bildern von Antheridien von *Calycularia radiculosa* bestehen schon rein anatomisch wesentliche Unterschiede gegenüber *Moerckia*. Die Antheridienwand von *Calycularia* hat sehr ungleich große und unregelmäßige Form der Zellen, was an jungen und entwickelten Antheridien von *Moerckia* nicht festgestellt werden kann. Zudem ist die einschichtige Wand der *Moerckia*-Antheridien dicker als bei *Calycularia*. Hinsichtlich der Antheridienentwicklung jedoch muß ich wesentliche Übereinstimmung beider Gattungen feststellen. Der gewöhnliche abgeänderte Quadrantenteilungstypus, wie er bei den Jungermanniaceen allgemein auftritt, kommt nach CAMPBELL bei *Calycularia* auch vor. Dagegen erwähnt die Literatur für *Calycularia* nicht zwei andere Teilungsmodi, nämlich die nur bei *M. Flotowiana* selten auftretende Quadrantenteilung, sowie den neben dem gewöhnlichen Jungermanniaceentyp für die Archegonien charakteristischen Sektorenteilungsvorgang. Bei letzterem, an *M. Flotowiana* gut zu beobachtenden Typ zeigt sich eine anfangs ungleichmäßige Wandzellenbildung, indem der kleinere der drei Sektorabschnitte sich rascher teilt als die beiden größeren.

Ich werde im folgenden bei Behandlung der Archegonien, der Befruchtung, Calyptribildung sowie der Embryoentwicklung mich nur auf den vollständig geschlossenen Archegonstand beschränken, da nur in solchem die beiden Schuppenkreise Involucrum und Perianth zur Ausbildung gelangen, sowie Befruchtung eintritt. Es sei gleich erwähnt, daß sich in einem solchen zentralisierten Stand meistens nur ein Embryo entwickelt.

Die Teilungen, die das junge Archegonium bis zu seiner vollen Entwicklung mitmacht, erfolgen nach dem gewöhnlichen Jungermanniaceentyp, auch bei *Calycularia*. Charakteristisch sind die fünf Halszellreihen, welche sich, wie aus Schnitten durch die Bauchregion hervorgeht, hier um eine sechste Reihe vermehren können. Unterschiede mit *Calycularia* ergeben sich nur in der äußeren Gestalt, insofern sich bei *Moerckia* an ausgewachsenen Archegonien Hals- und Bauchteil durch stärkere Ausbuchtung des letzteren besser voneinander unterscheiden. Zudem befindet sich der Archegonbauch nicht so basal wie bei *Calycularia*, sondern etwas an einem kurzen fünfzellreihigen Stiel emporgezogen. Der Hals teil des ausgewachsenen Archegoniums ist bis zur Spitze stark gedreht. Letztere ist gewöhnlich keulenförmig angeschwollen, was auf ein nachträgliches Wachstum des Scheitels zurückzuführen ist. Die Deckelzelle, die gewöhnlich eine Quadrantenteilung durchmacht, teilt sich bei *M. Flotowiana* und *M. Blyttii* (bei *M. hibernica* waren Teilungen nicht mit aller

Sicherheit nachzuweisen) öfters, wie es CAMPBELL auch für *Calycularia radiculosa* anführen konnte.

Es dürfte sich GAYETS Annahme, daß bei vielen Lebermoosen solche apikalen Archegonwandzellteilungen vorkommen, bei genauerer Untersuchung durchaus bestätigen. Die Anzahl der Halskanalzellen wechselt; an ausgewachsenen Archegonien zählte ich gewöhnlich sieben bis acht. Bei *Calycularia* ist ihre Zahl nach CAMPBELL häufig geringer, doch im Maximum auch acht.

Die Befruchtung eines Archegoniums zeigt sich immer an durch beginnendes Mehrschichtigwerden des die Eizelle umgebenden Wandgewebes durch periklinale Wände. Diese Teilungen der Bauchwandzellen treten noch nicht ein bei der Sonderung von Ei- und Bauchkanalzelle. Sie sind offenbar an den Befruchtungsvorgang und die damit einhergehende Ausbildung der mehrschichtigen Calyptra zum Schutze des Embryos geknüpft. Mit der fortschreitenden Embryoentwicklung vermehren sich die periklinen Wände sehr rasch, und die anfangs einschichtige Bauchwand wird zweischichtig und schließlich bis zur fünfschichtigen Calyptra, die in ihrem apikalen Teil somit aus Archegonbauchwandgewebe und in ihrem basalen aus die Basis des Archegoniums umgebenden „Plazenta“-gewebe hervorgeht. Wie mir die Präparation einer Anzahl Calyptren von *M. Flotowiana* zeigte, stehen nachbarliche unbefruchtete Archegonien nicht nur, wie LEITGEB annimmt, basal an der Calyptra, sondern sind nicht selten bis zur Mitte emporgehoben. Einzelne fand ich öfter sogar nahe dem Scheitel.

Die Arten verhalten sich hier etwas verschieden, und für die offenbar von LEITGEB untersuchte *Moerckia hibernica* stimmen auch seine Angaben. Jedoch sind sie für die Gattung *Moerckia* nicht allgemein zutreffend. Für die Systematik dürften ohnedies die sogar bei den einzelnen Arten variierenden Verhältnisse nicht von zu großem Wert sein.

III. Der Sporophyt.

1. Embryoentwicklung.

Die Embryoentwicklung wurde bei *Moerckia hibernica* schon von LEITGEB untersucht, und ich konnte seine Ergebnisse bei den drei Arten unter normalen Entwicklungsbedingungen bestätigen. Da er genaue Bilder der den noch ovalen Embryo in seine drei Abschnitte Fuß, Stiel und späteren Kapselabschnitt gliedernden Zellteilungsfolgen gibt, möchte ich hier nur auf eine im Kapselteil sich findende Teilungsfolge eingehen, die ich an befruchteten Archegonien durch experimentelle Beeinflussung erzielte.

Es bedarf dieser Fall noch weiterer Untersuchungen an einer größeren Anzahl von Lebermoos-Sporogonen, um einwandfrei die Ursache solcher festgestellter Teilungsabänderungen aufzufinden. Für die Systematik könnten diese Untersuchungen insofern wertvoll sein, als sie zeigten, daß artlich sehr festgelegt erscheinende Teilungsfolgen experimentell in einer

Richtung abgeändert werden könnten, die zu einem anderen artlich verwirklichten Typus hinführt.

Es trat in den untersuchten Fällen eine ungleich starke Ausbildung der beiden Längshälften des Embryoscheitels auf, so daß beide nicht mehr in gleichem Maße Anteil an der Bildung der Kapselwand und des sporogenen Gewebes haben. Verursacht wird diese Erscheinung durch eine normal bei *Moerckia* nicht auftretende schiefe Teilungswand des Kapselabschnittes.

Dieses für *Moerckia* abnorme Verhalten erinnert an Verhältnisse bei *Pellia* und vor allem *Symphyogyna*, wie sie dort schon LEITGEB festgestellt hat, wo aber jene ungleiche Beteiligung beider Längshälften an der Kapselbildung viel stärker ausgeprägt ist und noch von einem beträchtlichen, eine weitere Vermehrung der Zellstockwerke der Kapsel herbeiführenden Spitzenwachstum unterstützt wird. Das hat zur Folge, daß der stärker ausgebildete Abschnitt den schwächeren überwächst und schließlich die Kapsel nur von ersterem, also nur von einer ursprünglichen Embryoscheitelhälfte, gebildet wird. So weit jedoch wird die experimentelle Beeinflussung bei *Moerckia* nicht reichen, da ein ausgeprägtes Spitzenwachstum den *Moerckia*-Embryonen abgeht. Aber immerhin ist bemerkenswert, daß durch äußere Einflüsse eine Abänderung des normalen Teilungsvorganges erreicht werden kann.

Die experimentelle Beeinflussung geschah durch starke einseitige Belichtung mit einer Glühbirne durch einen schmalen, auf befruchtete Archegonien gerichteten Spalt. Die Pflanzen wurden unter einer dünnwandigen, gut feucht gehaltenen Glasglocke auf gepreßten Torfstücken gehalten. Damit sich das Licht nicht zu sehr zerstreute und die Pflanzen nicht zu sehr der Austrocknung ausgesetzt waren, wurde um die Glocke ein schwarzer Pappezyylinder gestellt, der an der betreffenden Stelle einen das Licht durchlassenden Spalt aufwies.

Es sollte an dem Versuch zunächst eigentlich festgestellt werden, ob bei künstlicher intensiver Beleuchtung der Archegonstände, welche letztere natürlich vorher sorgfältig frei präpariert und unter normalen Feuchtigkeitsverhältnissen belassen wurden, eine Weiterentwicklung befruchteter Archegonien stattfindet. Die nach verschiedenen langer Lichteinwirkung gemachten Untersuchungen bestätigten ein Wachstum, und es traten die obenbesprochenen abnormen Teilungen am Embryoscheitel ein. In welcher Beziehung die anormale Teilungswand zum Lichteinfall steht, ob sie sich nach der Lichtquelle hin oder von ihr weg angelegt hat, war bei der Kleinheit der Objekte nicht sicher zu sehen. Genauere Messungen über die Wachstumsgeschwindigkeitsänderung bei künstlicher Belichtung gegenüber vollständiger Verdunkelung und normaler standortlicher Lichtintensität wurden nicht angestellt. Jedoch glaube ich nach in dieser Richtung gemachten vergleichenden Untersuchungen so viel sagen zu können, daß das Maximum der Entwicklungsschnelligkeit der Embryonen im Bereiche einer höheren Lichtintensität als der normal am

Standort herrschenden liegt. Vollständige Verdunkelung verhindert das Wachstum. Embryonen in den ersten Teilungsstadien haben sich nicht weiter entwickelt. Bei mit obiger Anordnung beleuchteten Embryonen erzielte ich bei genügender Vorsicht unter öfterem Bespritzen der Pflanzen sogar vollentwickelte Sporogone mit normaler Seta- und Kapsellänge. Diese wurde dabei in kürzerer Zeit erreicht als bei der Lichtintensität des Standortes.

2. Wachstum des Embryos.

Nachdem durch die zwei Teilungswände Fuß-, Stiel- und sporogener Gewebsabschnitt in Erscheinung treten, beginnen die weiteren Teilungen in den einzelnen Abschnitten, wobei die Differenzierung zuerst im Fuß und dann im Kapselabschnitt einsetzt und so weiter fortschreitet. Sobald sich der Fuß in die drei ersten inhaltsreichen Zellen abgegrenzt hat, bohrt sich der Embryo durch rasch aufeinanderfolgende neue Teilungen des Stielabschnittes in das Mittelrippengewebe immer weiter ein, so daß der ausgebildete Fuß, die Zellen des Rippengewebes zusammenschiebend und aussaugend, nicht selten fast bis an die Rhizoidschicht hinabreicht. Das den Fuß umgebende, lange teilungsfähig bleibende Gewebe dient dem Embryo als Nährgewebe. Der manschettenartige Haustorialkragen hat zwei Zellschichten, eine innere als Fortsetzung des Fußes, und eine daran anschließende, aus ersterer durch Auswachsen der Randzellen hervorgehende eigentliche Haustorialzellenschicht mit sehr inhaltsreichen, mit Eosin sich gut färbenden Zellen. Letztere können teilweise zu sehr dünnen Haustorialfortsätzen ausgezogen sein, wie sie oft schon bei sehr jungen Stadien zu finden sind. Sie durchbohren dann gleich mehrere Zellreihen des Nährgewebes. Hinichtlich der Ausbildung des Fußes und des Haustorialkragens bestehen beträchtliche Unterschiede mit *Calycularia*. Ein Haustorialkragen wie bei *Moerckia* ist bei letzterer Art nicht ausgebildet, wenigstens ist er aus der von CAMPBELL gegebenen Abbildung von *Calycularia radiculosa* nicht ersichtlich. Zudem ist der Fuß von *Moerckia*-Sporogonen nie so knollenförmig entwickelt. CAMPBELLS Abbildung von *Blyttia Zollingeri* macht eine Verwandtschaft dieser Art mit *Calycularia* wahrscheinlich, wenn auch der Fuß von *Calycularia* etwas mehr von der Seta abgesetzt ist. Doch für beide ist typisch die Verbreiterung nach unten, während es bei *Moerckia*, abgesehen von sonstiger schärferer Differenzierung der Kragenzellen, eine Verbreiterung nach den Seiten ist.

3. Gestalt und Bau der Sporogone.

Wie bereits hervorgehoben wurde, ist die Struktur des fertigen Sporogons zur Ermittlung der systematischen Stellung einer Art von besonderem Interesse. Die hier wenig veränderlichen Eigenschaften lassen es zu, verhältnismäßig sichere Unterschiede zwischen den einzelnen Gat-

tungen aufzustellen. Die Codoniaceen mit kugeligen Kapseln wurden unterschieden von den Blytziaceen mit länglich ovalen Sporogonen. Die Zahl der Sporogonwandschichten gibt Anlaß zur Aufstellung weiterer systematischer Untergruppen. So hat man die Blytziaceen nicht als einheitliche Familie betrachten können, sondern sie in zwei Gattungen geteilt, je nachdem die Kapselwand nur wenig zellschichtig, meist zweischichtig war (Gattung *Blyttia*), oder mehrzellschichtig, bis fünfzellig (Gattung *Moerckia*). Codoniaceen und Blytziaceen glaubte man ferner auf Grund eines weiteren Strukturmerkmals ihrer Sporogone voneinander trennen zu können, insofern, als bei den Codoniaceen ein „basaler Elaterenträger“ ausgebildet sein soll, der den Blytziaceen abgeht. SCHIFFNER und CAVERS legen auf diese Strukturverschiedenheit sogar den Hauptwert. Meine Untersuchungen über die innere Struktur der Kapsel von *Moerckia* werden jedoch zeigen, daß hier sich einem Elaterenträger annähernde Zellbildungen sowohl basal als besonders stark apikal ausgebildet sind, daß somit *Moerckia* innerhalb der Blytziaceen eine Ausnahmestellung einnimmt, wie sie *Calycularia* vielleicht innerhalb der Codoniaceen hat.

Es scheint mir jedoch, ehe ich weiterschreite, angezeigt, auf eine Begriffsverwirrung hinzuweisen und sie im Interesse der Systematik zu klären. Es handelt sich um den Begriff „Elaterenträger“, der sehr unterschiedlich bei morphologisch und anatomisch ganz verschiedenen Bildungen angewendet wird. Viele Autoren, wie CAVERS, SCHIFFNER, HORIKAWA sprechen bereits bei in den Sporenraum vorspringenden nebeneinanderliegenden Zellen und Zellenauswüchsen von einem solchen, oder wenigstens von einem rudimentären, während ein eigentlicher Elaterenträger ein fester, zusammenhängender Gewebekomplex ist, wie man ihn etwa bei *Aneura* in typischer Ausbildungsform antrifft. Alle derartigen schlauchförmigen Zellen, wie sie bei *Calycularia* in geringem Umfang, bei *Moerckia*, wie wir sehen werden, in stärkerem Maße bis zu weit in den Sporenraum hineinragenden Bündeln auftreten können, kann man höchstens als sich einem Elaterenträger annähernde Bildungen auffassen. Man wird daher in einem solchen Falle nicht von einem Elaterenträger, auch von keinem rudimentären, sondern von Schlauchzellen, schlauchartigen Zellwucherungen oder Schlauchzellenbündeln sprechen.

Die Kapselstruktur von *Calycularia radiculosa* ist von der von *Moerckia* so sehr verschieden, daß man diese Art aus der Familie der Blytziaceen, insbesondere der Gattung *Moerckia*, ganz entschieden ausscheiden muß, wenn *Calycularia* auch Involucrum und Perianth, die der Mehrzahl der in der Gruppe der Codoniaceen vereinigten Arten fehlen, mit *Moerckia* und *Blyttia* gemeinsam hat. Das gilt bei *Calycularia radiculosa* auch im Hinblick auf die Ausbildung von Schlauchzellen, die nach CAMPBELL fehlen, nach CAVERS und SCHIFFNER bei *Calycularia laxa* und

crispula sehr rudimentär als basale festsitzende Elateren ausgebildet sind. Die Anzahl der Wandzellschichten der Kapsel beträgt nach CAVERS bei *Calycularia* zwei, nach CAMPBELL bei *Calycularia radiculosa* seitlich drei bis vier und an der apikalen Erweiterung an noch jungen Kapseln vier. Danach würde nach CAMPBELL *Calycularia* wieder mehr zu Codoniaceen wie *Pellia* gehören, was wohl auch CAVERS annimmt. Die kugelige Kapsel läßt ohnedies an der Zugehörigkeit zu den Codoniaceen nicht zweifeln. Ferner kommen bei *Moerckia* apikale Innenwandzellverdickungen, wie sie CAMPBELL bei *Calycularia radiculosa* nachgewiesen hat, nicht vor. Auf die abweichende Wandskulptur der Sporen, die bei *Calycularia* mehr warzenförmig ist, während *Moerckia* kurze leistenartige Verdickungen der Sporenhaut zeigt, wäre noch hinzuweisen. Das Öffnen der reifen Kapsel geschieht nach CAVERS bei *Calycularia* sehr unregelmäßig in variierender Klappenanzahl, während sich die *Moerckia*-Sporogone fast immer zwei- bis dreiklappig öffnen, wobei sich die Klappen an der Spitze trennen.

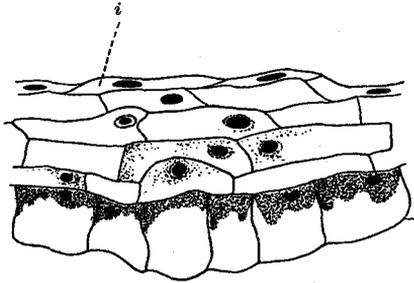


Abb. 12. Typisch ausgebildete seitliche Sporogonwandschicht von *M. Flotowiana*. Auffallend sind die langkernigen schmalen Zellen der den sporogenen Raum auskleidenden Innenschicht (i). Die Verdickungen der äußersten braunen Wandschicht sind punktiert.

Die Sporogone der *Moerckia*-Arten sind länglich-oval. Die Anzahl der Wandzellschichten der reifen Kapsel ist sehr festgelegt; sie beträgt immer mehr als drei. Gewöhnlich und für *Moerckia* charakteristisch ist eine vier- bis fünfzellige Wand. Die äußere, radial und tangential nur an den Wänden gleichmäßig verdickte Schicht ist dicker als die nach innen folgenden, die durch Wachstum und zunehmende Differenzierung des sporogenen Gewebes oft stark zusammengedrückt werden.

nehmende Differenzierung des sporogenen Gewebes oft stark zusammengedrückt werden.

Von besonderem Interesse ist eine auffällig schmale Innenschicht, die bei den drei untersuchten Arten die Kapselhöhlung auskleidet. Am besten tritt sie bei *Moerckia Flotowiana* hervor. Ihre Zellen sind meist doppelt so lang als die nach außen folgenden und besitzen einen auffallend langgestreckten Kern (Abb. 12). Bei genauerer Untersuchung ließ diese Innenschicht eine auffällige Besonderheit erkennen, welche, soweit ich unterrichtet bin, noch nicht beobachtet wurde, wie man überhaupt umfangreichere Angaben gerade über den Sporogonbau meist vermißt. Auch CAMPBELL'S Abbildungen von *Calycularia radiculosa*, die zu besserem Vergleich wichtig wären, sind schon ihrer Kleinheit halber unklar und nicht eindeutig.

An Längsschnitten ist die eben erwähnte Eigentümlichkeit nur selten festzustellen, da sie nur an vereinzelt Stellen des auskleidenden Innen-

mantels auftritt. Man rollt zu diesem Zweck besser vorsichtig die Kapselwand auf, spült den Sporenhalt ab, so daß dieser Innenmantel flächenhaft ausgebreitet nach oben liegt. Damit sich die Sporenwand nachträglich nicht einrollt, befestigt man die aufgeschlitzten Ränder durch Nadeln, weil ein Deckglas durch Druck die Innenschicht verändert. Auf diese Weise ist eine gute Beobachtung möglich. Daß man Schlauchzellen und gleich zu beschreibende, damit verwandte Zellbildungen nur an jüngeren Kapseln beobachten kann, daß nach STEPHANI'S Auffassung „Elaterenträgerzellen“, wie er sie als das, das ursprüngliche Nährgewebe der sporogenen Zellen darstellende Gewebe eben bezeichnet, später vollständig herausfallen, ist nur teilweise richtig. Ich beobachtete gut ausgebildete Schlauchzellen häufig, am leichtesten in ausgewachsenen Kapseln. STEPHANI ist kaum ungenaue Beobachtung vorzuwerfen, wenn er den „Elaterenträger“ von *Calycularia* übersah; denn auch hier werden die elaterenträgerähnlichen Zellen in verschiedenen Sporogonen sehr verschieden stark ausgebildet sein und teilweise gänzlich fehlen, wie es bei *Moerckia* festzustellen war.

Ein so gut entwickeltes, in den sporogenen Raum hineinragendes Schlauchzellenbündel, wie man es in Abb. 13 für *Moerckia Flotowiana* sieht, ist auch bei dieser Art nur zufällig anzutreffen und einem starken Wachstum jener Zellen zu verdanken. Gegen die von STEPHANI geäußerte Möglichkeit des Herausfallens des „Elaterenträgers“ spricht schon meine Präparationsmethode der Auswaschung der Kapsel. Diese hat gezeigt, daß die schlauchförmigen Zellen dabei nicht wegschwimmen, sondern nur die Sporen. Höchstens kommt es zur Ablösung einzelner, meist verdickter Zellen, die in zwei Zonen oben und unten als rudimentäre oder anormale Elateren von der innersten Wandschicht zu den normalen hinzugeliefert werden.

Sehr häufig und an vielen Stellen des den Sporenraum umhüllenden Mantels sind diese langen Zellen der innersten Schicht unregelmäßig spitz oder leistenartig nach innen aus- oder vorgewachsen, so daß, wenn diese Auswachsungen an mehreren nebeneinanderliegenden Zellen vorkommen, furchenartige Einsenkungen dazwischen auftreten können. Diese innerste Zellschicht stellt also keine durchgehende ebene Fläche dar, sondern zeigt dann und wann Vorsprünge, die man etwa mit leichten Falten eines Mantels vergleichen könnte (Abb. 14). Zwei hauptsächliche Aus-

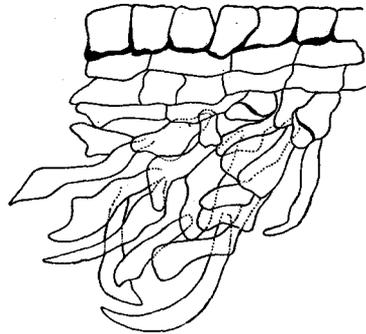


Abb. 13. Apikales Schlauchzellenbündel von *M. Flotowiana*. Die schlauchartigen, bündelartig zusammen- und aneinanderhängenden, vielgestaltigen und zum Teil verdickten Zellen wachsen in das Lumen der Kapsel vor.

wachszonen sind zu unterscheiden: eine basale und eine apikale, während im dazwischenliegenden Raum diese Erscheinung langsam ausklingt. Eine bestimmte Funktion dieser lateralen Auswuchszellen ist nicht anzugeben; möglicherweise dienen sie der Zuführung von Nährstoffen für das sporogene Gewebe. In einigen Fällen war zu beobachten, daß wandständige Elateren in solchen schmalen Zellfurchen festgeklemmt werden.

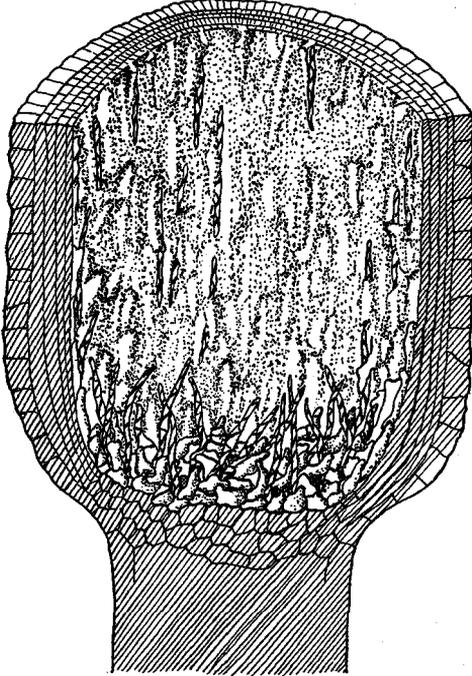


Abb. 14. Medialer Längsschnitt durch den Basalteil eines Sporogons von *M. Flotowiana*. Man sieht die Schlauchzellen, sowie die Ausbildung elaterenähnlicher Zellen. Zahlreiche Elateren stecken zwischen diesen Schlauchzellen, sowie dann und wann in den durch das Auswachsen innerster Seitenwandzellen gebildeten Furchen. Solche ausgewachsenen Seitenwandzellen finden sich hauptsächlich in zwei Zonen nahe der Basis und dem Scheitel des Sporogons und stellen gewissermaßen das Ausklingen des verstärkten Zellauswuchsvermögens des Scheitel- und Basisgewebes des Sporogons dar.

Am apikalen Kapselteil tritt eine wesentliche Verbreiterung der Zellschichten ein, und hier lagern sich die Zellen unregelmäßig nebeneinander. Infolge der bei *Moerckia* oben stärker abgerundeten Kapsel hat das apikale Zellgewebe nicht die *Calycularia radiculosa* eigene spitzdreieckige Form. Die nach dem Sporogoninnern sich verbreiternden apikalen äußersten Wandzellen verdicken häufig ganz.

Basal und apikal finden sich an den an den Sporenraum grenzenden Zellschichten schlauchzellenartige Bildungen. Es sind hier wieder den Seitenwandzellen ähnliche Zellen zu sehen, welche unregelmäßige mehr oder minder große schlauchförmige Auswüchse und Aufwölbungen getrieben haben. Es hat sich gezeigt, besser als

bei den Seitenwandzellen, daß zwischen diesen schlauchartigen Austrieben Elateren mit ihrer einen Spitze gleichsam eingeklemmt werden. Die perspektivische Zeichnung, Abb. 14, gibt davon ein Bild. Genau das gleiche ist auch apikal der Fall.

Von der Befestigung der Elateren kann man sich dadurch leicht überzeugen, daß man ein Sporogon auswäscht. Man beobachtet dann, daß apikal und basal die Elateren und zwischen ihnen die Sporen nicht oder nur teilweise entfernt sind, während sie im übrigen Sporenraum bis auf

jene Stellen vollständig herausgewaschen wurden, wo einzelne von oben beschriebenen ausgewachsenen Seitenwandzellen festgehalten sind. Die seitlichen, den Lateralwänden näher stehenden Zellen wachsen stärker aus, und ihre Auswüchse legen sich dann an die schmale innerste Seitenwandschicht an.

Eine weitere Eigentümlichkeit jener Schlauchzellen besteht darin, daß aus ihnen rudimentäre Elateren hervorgehen können (Abb. 15). In einzelnen, oft stark ausgewachsenen Schläuchen treten spiralförmige oder ringförmige Verdickungsbänder auf, welche zu elaterartigen Formen führen. Solche verdickten Schlauchzellen fand ich einmal sogar zwei Zellschichten unterhalb der an den Sporenraum grenzenden Schlauchzellenschicht (Abb. 15). Die verdickten Zellen letzterer lösen sich vielfach los und dringen in den Sporenraum, wo man tatsächlich des öfteren in der Nähe der Basis und des Scheitels lösgelöste rudimentäre Elaterformen unter den normalen Elateren und Sporen findet.

Die Schlauchzellen der apikalen Kapselwandzone sind stärker entwickelt als die der basalen. Sie vereinigen sich teilweise zu Bündeln, die oft ziemlich weit in das Lumen der Kapsel hineinragen (Abbildung. 13). Sie zeigen vielgestaltige, teils abgerundete, teils spitze Schlauchfortsätze, welche erneut Auswachsungen treiben können und aneinanderhängen. Einzelne davon besitzen wieder Verdickungsbänder. Ob diese apikalen Schlauchzellen vielleicht zur Stabilität des sporogenen Gewebes beitragen mögen, ist bloße Vermutung.

GOEBEL hat früher für die typischen Elaterenträger auf eine Funktion beim Ausstreuen der Sporenmasse aufmerksam gemacht, die verhindert, daß sich die ganze Kapsel auf einmal entleert. Diese Annahme muß ich auch für die apikalen Zellbündel von *Moerckia* gelten lassen, da auch diese noch lange nach dem Öffnen der Kapsel Sporen wie Elateren festhalten. Und man könnte bei *Moerckia* als für diese Funktion noch besonders sprechend die Beobachtung anführen, daß eine stärkere Bündelbildung gerade apikal zu verzeichnen ist, an der Stelle, wo beim Öffnen am leichtesten der gesamte Inhalt herausfallen könnte. Basal werden ja ohnedies die Sporen längere Zeit wie in einem Kessel zusammengehalten. Zur Stellung solcher apikaler Bündel ist zu sagen, daß sie selten zentral in den Sporenraum hineinhängen, sondern sich immer mehr an die Seitenwan-

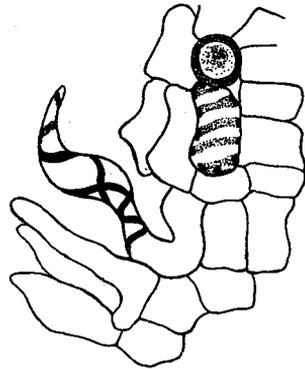


Abb. 15. Basale Schlauchzellen, teils elaterförmig ausgewachsen und spiralbandartig verdickt. Der Schnitt zeigt zugleich, wie solche abnormen Elaterzellen im basalen, an den Sporenraum grenzenden Gewebe des Sporogonstieles entstehen können.

dungen anlegen, so daß sie beim Öffnen der Kapsel gewöhnlich nicht auseinandergerissen werden können, wie das bei ausgebreiteten Elaterenträgern z. B. bei *Aneura* geschieht.

Der Beginn des Auswachsens dieser Zellen fällt mit der Lockerung des sporogenen Gewebes zusammen. Solange es noch keine klar erkennbare Differenzierung zeigt, sind die basalen und apikalen Zellen noch wenig verändert, höchstens treiben sie schwache Vorwölbungen nach dem Innenraum zu.

4. Differenzierung des sporogenen Gewebes.

In jungen Entwicklungsstadien zeigt das sporogene Gewebe Zellen sehr verschiedener Umrißform, welche durch Teilungswände verschiedener Richtungen zustande kommt. Sterile und fertile Zellabschnitte sind nicht zu unterscheiden. Auf etwas älteren Stadien fällt eine große Lagerungsregelmäßigkeit der Zellen auf. Es machen sich eine typische rhombische Felderung des Gewebes und rautenförmige Gestalt der Zellen bemerkbar. Zwei diagonale Zellecken werden durch starkes Wachstum ge-

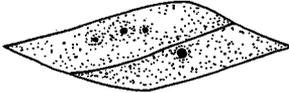


Abb. 16. Rautenförmige Zellengruppe des differenzierten sporogenen Gewebes von *M. Flctowiana*. Eine Zelle zeigt Kernteilung.

wissermaßen auseinandergezogen. Dabei läßt sich an manchen Stellen des natürlich nicht überall gleich guten Schnittes eine mögliche Zusammengehörigkeit zweier Zellen zu einer Gruppe erkennen, für welche Auffassung namentlich ältere Entwicklungsstadien sprechen. Eine Unterscheidung zweier Zellen einer Gruppe nach ihrer Größe und der ihres Zellkerns in einen späteren fertilen und sterilen Abschnitt war auf den von mir beobachteten Entwicklungsstadien nicht mit Sicherheit möglich. Ebenso waren keine Zustände der Differenzierung zu bekommen, welche einwandfrei erkennen ließen, ob die beiden Abschnitte einer Gruppe aus *einer* Archesporzelle durch Teilung hervorgehen, ob also die von GOEBEL für die Anthocerotaceen einwandfrei erwiesene und für viele andere Lebermoose wahrscheinlich gemachte Sporelaterteilung auch bei *Moerckia* vorkommt, oder ob teilweise Zellen zu einer nachträglichen Sporelatergruppe zusammengelegt erscheinen, die nicht aus *einer* Zelle durch Teilung hervorgegangen sind, sondern aus zwei ursprünglich nebeneinanderliegenden.

Einzelne Stadien, wie in Abb. 16 eines abgebildet ist, lassen Sporelaterteilung vermuten, wie sich wohl auch manchmal eine größere Zelle mit Kernteilungen von einer kleineren anliegenden unterscheiden läßt.

Beide Zellen des gezeichneten Falles machen immerhin den Schluß auf Teilung *einer* ursprünglichen rhombischen Archesporzelle möglich, und ich halte es nach meinen Beobachtungen, die an an sich guten Stadien, nur leider teilweise zu dicken Schnitten gemacht wurden, für durch-

aus wahrscheinlich, daß Sporelaterteilung bei *Moerckia* vorkommt, daß sie aber gegenüber anderen Arten wegen teils gleicher, teils ungleicher Zell- wie Kerngröße der zu einer Gruppe zusammenliegenden Zellen ungleich schwieriger zu erkennen ist.

Die nehereinanderliegenden Zellen einer Gruppe wachsen bald aneinander stark in die Länge, die rhombische Form wird nach zwei Seiten immer mehr ausgezogen. Eine Zelle teilt sich schließlich durch Querwände in die untereinander neben der langen Elaterzelle liegenden Sporenmutterzellen. Eine ähnliche rautenförmige Felderung und eine schließlich ebensolche Lagerung steriler und fertiler Abschnitte scheint nach CAMPBELLS Abbildungen z. B. auch bei *Blyttia Zollingeri* vorzuliegen, sowie nach GOEBEL bei *Aneura* sp.

Ein Querschnitt durch ein Sporogon im Tetradenstadium (Abb. 17) gibt ein sehr regelmäßiges Bild. Man sieht ein netzartiges Geflecht steriler Zellen, wobei in jeder Masche eine Sporentetrade sitzt. Wie dieses Umwachsen und Einschließen der fertilen Zellen durch die sterilen erfolgt, ob letztere anwachsen und sich teilen, ähnlich wie das GOEBEL für *Anthoceros punctatus* nachgewiesen hat, ist an aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien noch genauer zu untersuchen.

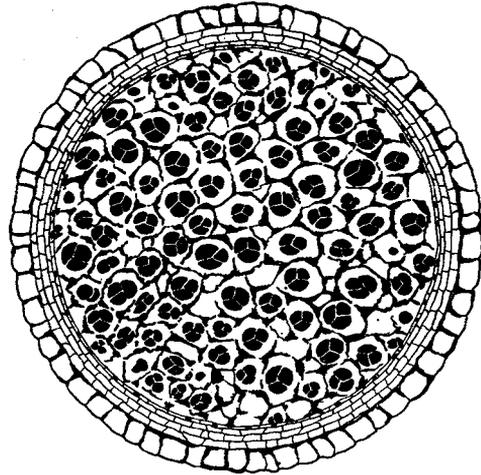


Abb. 17. Querschnitt durch ein Sporogon von *M. Flotowiana* im Tetradenstadium. Netzwerk steriler Zellen. In den einzelnen Maschen sitzen die Sporentetraden.

5. Abnorme Ausbildung von Sporenmutterzellen.

Ich wies früher darauf hin, daß Wasserkultur die Entwicklung weiblicher Sexualorgane verhindert. Es ergab sich nur, daß schon befruchtete Archegonien sowie Embryonen allerdings verlangsamt weiterwachsen. Zufällig untersuchte ich ein unter Wasser entwickeltes Sporogon mit bereits ausgebildeten deutlich vierlappigen Sporenmutterzellen. An ihnen waren zwei normal nicht vorhandene Besonderheiten zu sehen: einmal war die ganze Sporenmasse durch starken Chlorophyllgehalt jeder einzelnen Sporenmutterzelle lichtbrechend grün, und dann zeigte eine große Anzahl letzterer eine sehr unregelmäßige Lappung, wobei in manchen Lappen noch auf ein eigentümliches Wachstum hinweisende Teilungswände ausgebildet waren.

IV. Sporenkeimung.

Die Keimung der Sporen einer Anzahl Blyttiaceen ist noch unbekannt. Bei *Moerckia* habe ich sie in den ersten Keimungsstadien bei der Bildung der einschichtigen Zellfläche untersucht. Die Sporen wurden auf Benecke-Agar mit ganz geringem Zusatz von Zucker zum Teil gut zum Keimen gebracht. Wachstum und Zellteilung gingen anfangs rasch vor sich, dann jedoch trat plötzlich Wachstumsstillstand ein, der offenbar in einer Substratsänderung durch aufgetretene Grünalgen seine Ursache hatte. Eine Beugung des Keimfadens durch übermäßige Überhandnahme der Algen konnte der Grund zum Aufhören des Wachstums nicht sein, da es sehr leicht gelang, in Petri-Schalen durch Eingießen von etwas

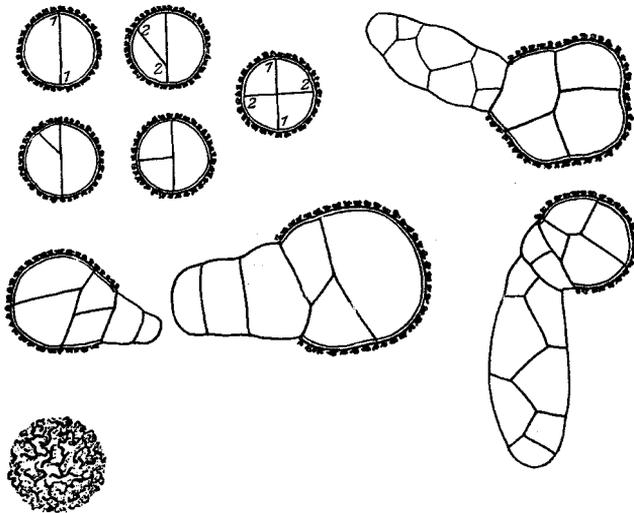


Abb. 18. Spore und Sporenkeimung von *M. Flotowiana* (s. Text).

Nährlösung die Algen gut zu entfernen, ohne die keimenden Sporen dabei wegzuspülen oder zu schädigen. Die Sporen der drei untersuchten Arten keimten auf diesem Nährboden nicht gleich gut. Neben einer unterschiedlichen Substratbeanspruchung spielt offenbar auch die Lichtintensität eine Rolle. Der aus der Spore hervorgehende schmale Faden wurde um so länger, je geringer die Intensität war. GOEBELS bei Besprechung der Keimung von *Metzgeria* darüber geäußerte Vermutung hat sich auch für *Moerckia* bestätigt. Am besten keimten die Sporen von *M. Flotowiana* und jene von *M. Blyttii*.

Die sich zur Keimung anschickenden Sporen werden größer und fallen durch reichen Chlorophyllgehalt auf. Die erste Teilungswand teilt die Sporen in einen Zellkörper mit zwei gleich großen Zellen; sie wird sehr regelmäßig angelegt, so daß nicht, wie bei *Aneura* oder *Metzgeria*, durch

sie öfters ungleich große Zellen entstehen. In einer der beiden Zellen tritt in der Folge eine weitere Wand auf, die entweder senkrecht auf der ersten steht oder mit ihr einen spitzen Winkel bildet. Im ersten Falle können, wenn die Querwand von der Mitte der ersten abgeht, zwei neue gleich große, im anderen Falle zwei ungleich große Zellen abgeschnitten werden. In der anderen, durch die erste Querwand entstandenen Zelle können dieselben Teilungen auftreten, oder der Keimschlauch tritt bereits aus der geplatzten Sporenwand hervor, ehe die dritte Teilungswand angelegt wurde (Abb. 18). In vielen Sporen beobachtet man direkte Quadrantenteilung, wenn nämlich, was zuweilen vorkommt, die Wände 2 von der Mitte der Wand 1 ausgehen und auf dieser senkrecht stehen (Abb. 18). Das aus der Spore tretende einschichtige Keimband zeichnet sich durch sehr regelmäßige zueinander parallel laufende Wände seiner Zellen aus. Am Ende des Fadens liegt die Scheitelzelle, die schon anfangs durch eine schiefe Wand 2 von einer Sporenhälfte abgeschnitten werden kann, ähnlich wie bei *Metzgeria*. Das Zustandekommen der Mittelrippe sowie des Breitenwachstums des Thallus müssen unter besseren Keimungsbedingungen noch untersucht werden.

Zusammenfassung.

Der erste Versuch, die systematische Stellung der Gattung *Moerckia* zu bestimmen, geht auf STEPHANI zurück. Dieser vertrat die Auffassung, daß die *Moerckia*-Arten keiner selbständigen Gattung angehören, sondern zur Gattung *Calycularia* zu rechnen sind. Mit dieser Zusammenwerfung grundverschiedener Formen, unter welchen er auf Grund unzureichender Untersuchung wohl zwei Gruppen unterscheiden zu müssen glaubt, in eine Gattung, gab er Anlaß zu einer Verwirrung, um deren entscheidende Klärung man sich bis heute bemüht.

STEPHANI unterscheidet nämlich nur nach zwei Merkmalen am Sporophyten in seiner heterogenen Gattung *Calycularia* zwei Gruppen:

A. innere Zellen der Kapselwand mit Halbringfasern und Sporen langstachelig (*Calycularia crispula* MITT. und *Calycularia laxa* LINDB.),

B. innere Zellen der Kapselwand ohne Halbringfasern und Sporen papillös (*Calycularia radiculosa* ST., *Calycularia birmensis* ST., *Calycularia hibernica* [HOOK.] ST. und *Calycularia Blyttii* [MÖRCH] ST.), wobei er die Art *Moerckia Flotowiana* noch nicht kennt. Bemerkt er doch in „Species Hepaticarum“ ausdrücklich, daß niemand beobachtet hat, daß „unsere beiden europäischen Arten *M. Blyttii* und *M. hibernica* zu *Calycularia* gehören“.

Daß *M. Flotowiana* eine zur Gattung *Moerckia* gehörige neue Art ist, wurde sehr spät klargelegt. Erst SCHIFFNER (1901) erkannte ihre Zugehörigkeit zu dieser Gattung. Er weist auf die lange Geschichte dieser Art hin, die schon NEES als *Cordaea Flotowiana* bestimmt hatte, sie dann

nach Einziehung dieser Gattung als *Diplolaena Lyelli* var. *Flotowiana* in seiner „Natur-Geschichte der europäischen Lebermoose“ führend. Ganz analog tritt sie in „Synopsis Hepaticarum“ als *Blyttia Lyellii* var. *Flotowiana* auf. LINDBERG stellte sie dann zur jetzigen Gattung *Blyttia* als *Pallavicinia Flotowiana*, bis SCHIFFNER auf WARNSTORFS Untersuchungen aufbauend, ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Moerckia* gesichert hat.

Ich will mich hier auch nicht näher mit der Geschichte der Trennung beider letzterer Gattungen befassen, die von GOTTSCHKE über S. O. LINDBERG zu SCHIFFNER führt, der, wie er hervorhebt, noch in seiner Bearbeitung der Lebermoose in „ENGLER-PRANTLS natürlichen Pflanzenfamilien“ die Gattung *Moerckia* als Untergattung zu *Blyttia* stellt, jetzt sie aber als selbständige Gattung auffassen muß. Er begründet die Notwendigkeit dieser Trennung mit dem Fehlen des Zentralstranges und dem abweichenden Bau des Sporogons bei *Moerckia*. Wenn ich auf Grund letzterer Verschiedenheiten auch auf einer Trennung beider Gattungen bestehen muß, so kann ich nach dem Fehlen oder Vorhandensein eines Zellstranges keine systematische Abgrenzung treffen, da bei einer Art von *Moerckia* ebenfalls solche vorkommen, und zudem diese Erscheinung nicht an scharfe Unterschiede, sondern an allmähliche Übergänge und an ein bei *Moerckia* schließlich vorhandenes Ausklingen denken läßt.

CAVERS hebt als unterscheidendes Merkmal beider Gattungen die bei *Moerckia* fehlende Differenzierung von Blättern hervor. Ein Ergebnis meiner experimentellen Untersuchungen, glaube ich, erschüttert etwas seine unterscheidende Tatsache, insofern, als es unter bestimmten äußeren Einflüssen möglich ist, auch bei *Moerckia* eine vollständige Ausgliederung blattartiger Organe zu erzielen. Auch diese Erscheinung scheint mir daher vielmehr auf Übergänge hinzuweisen. Während bei *Blasia*, *Androcryphia* und *Treubia* Blattbildung normal vorkommt und sie hier am stärksten ausgebildet ist, geht sie auf der Linie über *Blyttia* zu *Moerckia* immer mehr zurück, bis sie eben bei letzterer Gattung schließlich nur noch unter besonderen Umständen in Erscheinung tritt.

Durch STEPHANIS Zusammenlegung verschiedener Arten in die eine Gattung *Calycularia*, wobei er viele grundlegende Unterschiede, wie z. B. die sehr verschiedenartige Sporenskulptur seiner zusammengelegten Arten, übersehen hat, ist bis jetzt ein Rest von Unklarheit für die Unterscheidung der Gattungen *Moerckia* und *Calycularia* geblieben. Nun sucht man seither durch Aufdeckung neuer charakteristischer Unterschiede vor allem am Sporophyten die hier verwirrten Arten zu trennen, indem man sie neuen einheitlichen systematischen Gruppen unterordnen will, was freilich bei sonst oft scharfen Unterschieden durch häufig auftretende Übergänge und Parallelentwicklungen, z. B. an der Gestalt des Gametophyten, ein vielleicht nie ganz befriedigendes Ergebnis zeitigt.

Man wird jedoch bei der Systematisierung und der Abgrenzung einer

Gattung immer auf beständigere Artmerkmale, wie sie sich zum Teil am Bau der Sporogone äußern, mehr zu achten haben. Solche festen Unterschiede wird man letztlich nur an dem Typus fertiger Gestalten abzulesen vermögen, nicht gewissermaßen an einer Ausgestaltung desselben. Dies kann am Beispiel des Sporogons klar werden: die beständigsten, unterscheidenden und zu einer Systematisierung brauchbarsten Eigenschaften finden sich sozusagen am Rahmen des Sporogons, also in seiner geometrischen Form, wie in der Anzahl seiner Wandzellschichten, dagegen nicht so sicher, wie man geglaubt hat, im Vorhandensein und Fehlen von Schlauchzellbildungen, deren Entwicklung eben bereits viel mehr von anderen Faktoren bedingt zu sein scheint, welche auch reichere, wenn auch abgestufte Ausbildungsmöglichkeiten schaffen.

STEPHANI hat ja bereits vermutet, daß elaterenträgerähnliche Bildungen viel weiter verbreitet sind, als man damals gewöhnlich annahm, wenn man deren Vorkommen als nur für bestimmte Gruppen kennzeichnend betrachtete.

SCHIFFNER (1901) hat bei der Kritik der beiden STEPHANISCHEN Gruppen angesetzt und betont, daß unter den Sporogonen der von diesem unter die Gattung *Calycularia* gebrachten Arten grundsätzliche Unterschiede bestehen, die es nicht zulassen, die Gattung weiterhin als einheitliche anzuerkennen. Er behält im wesentlichen die beiden Gruppen STEPHANIS bei, teilt aber in beiden die ursprüngliche Gattung in zwei Gattungen auf, in *Calycularia* mit den Arten *C. crispula* MITT., *C. laxa* LINDB. et ARN. und *C. birmensis* STEPH., und *Moerckia* mit den Arten *M. Blyttii* (MÖRCH) GOTT., *M. Flotowiana* SCHIFFN., *M. hibernica* (HOOK.) GOTT. und *M. radiculosa* (STEPH.) SCHIFFN., STEPHANIS *Calycularia radiculosa*. Die Gattung *Calycularia* rechnet er dabei nach den bei deren Arten vorkommenden kugeligen Kapseln zur Gruppe der *Codonioideae*, die Gattung *Moerckia* hingegen auf Grund der länglich-ovalen Kapsel-form zur Gruppe der *Leptothecaceae*.

CAVERS führte dann für den SPRUCESCHEN Namen *Leptothecaceae* den Namen *Blyttiaceae* ein, indem er die früher bei SCHIFFNER noch *Moerckia* und *Blyttia* umfassende Gattung *Pallavicinia* in die Gattungen *Blyttia* und *Moerckia* teilte, ihr bei der Benennung erstere zugrunde legend.

SCHIFFNER hat sich berechtigt geglaubt, zu den drei Arten der nunmehrigen Gattung *Moerckia*, welche hinsichtlich der Gestaltungsverhältnisse des Gametophyten, der in klaren Linien zusammenhängenden Beziehungen der Stellungsverhältnisse der Schuppen und Gametangien, der anatomischen Eigenschaften, der Gestaltung des Sporophyten eine sehr natürliche Einheit bilden, als vierte Art noch die von STEPHANI als *Calycularia radiculosa* geführte Art, als *Moerckia radiculosa* einzuverleiben.

Richtige, aber auch falsche und unzureichende Beobachtung hat ihn dazu geführt. Die äußere ovale Kapselgestalt, die ziemliche Größe der

Kapsel, ihre nicht schwarze, sondern in Trockenheit dunkelkarminbraune Farbe konnten ihn wohl veranlassen, die Art mit *Moerckia* zu vereinigen. Jedoch die besondere Betonung des übereinstimmenden gänzlichen Fehlens von „Elaterenträgern“ bei *Calycularia radiculosa* und den *Moerckia*-Arten beruht, wenigstens was letztere betrifft, da mir die Verhältnisse von *Calycularia radiculosa* nur aus der Literatur bekannt sind, wo kaum von elaterenträgerähnlichen Zellbildungen gesprochen wird, auf unzureichender Beobachtung.

Ein Ergebnis meiner Untersuchungen stellt einwandfrei fest, daß bei den drei *Moerckia*-Arten Schlauchzellen, als sich einem Elaterenträger annähernde Bildungen, sowohl basal wie besonders apikal deutlich ausgeprägt sind. Damit ist ein von SCHIFFNER wie auch besonders von CAVERS betonter, sich auf das Vorhandensein oder Fehlen eines „Elaterenträgers“ stützender Unterschied zwischen der Gattung *Calycularia*, wo nur schwache grundständige schlauchartige Zellen nachgewiesen sind, und *Moerckia* verwischt.

Und damit kommt einem bisher wesentlich erschienenen Unterscheidungsmerkmal — CAVERS sagt doch, die Codoniaceen sind *scharf* getrennt von den Blytziaceen und Aneuraceen durch die Kapselstruktur, insbesondere durch den „basalen Elaterenträger“ — der beiden Gruppen der Codoniaceen und Blytziaceen kein so ausgeprägter systematischer Wert mehr zu.

Das Auftreten von Schlauchzellen kann damit nicht zu den kennzeichnend trennenden Eigenschaften beider obiger Gruppen hinzugenommen, sondern muß als beide kontinuierlich verbindendes Merkmal aufgefaßt werden. Eine sogenannte Trennungslinie zwischen Codoniaceen und Blytziaceen würde wohl noch hinsichtlich des inneren Kapselbaues insofern vorhanden sein, als erstere basale Schlauchzellen besitzen, während bei *Moerckia* auch solche und noch ausgeprägter apikale vorkommen.

Diese Umstände zeigen, daß die Untersuchung, insbesondere der Sporogone hierhergehöriger Arten zu unvollständig war, um einen genauen Vergleich zu ermöglichen. In den vielen Arbeiten über *Moerckia* sucht man vergeblich nach genauesten Angaben und Zeichnungen über den Sporogonbau, die Struktur der Sporogonwand, insbesondere der an den sporogonen Raum grenzenden innersten Schichten, über Ausbildung und Lagerung sich differenzierender Abschnitte des sporogenen Gewebes usw., um nur auf Hauptsächliches hinzuweisen.

CAMPBELL (1913) gibt eine Anzahl besserer, teils von SCHIFFNERS Ergebnissen etwas abweichender, wenn auch, was die Kapselverhältnisse betrifft, vielleicht doch zu einem Vergleich noch etwas unzureichender Abbildungen, die wohl gegen einen Anschluß an die Gattung *Moerckia* sprechen müssen. Ich mache nur aufmerksam auf die andersartigen Ver-

dickungen der Sporogonwandzellen der Außenschicht bei *Calycularia*, die nur auf den Radialwänden in meist nebeneinanderstehenden Leisten verdickt ist, und die ähnlichen Verdickungen der übrigen in Zahl und Ausbildungsweise von *Moerckia* verschiedenen Zellen der Innenwandschichten, welche bei *Moerckia* überhaupt keine Verdickungen aufweisen. Von *Moerckia* verschieden sind ferner Gestalt und Lagerung der Zellen der apikalen Sporogonwandschichten, die Ausbildung des Fußes, was schon oben Erwähnung fand, die Skulptur der Sporen, welche bei *Moerckia* durch typische, teils zusammen-, teils unzusammenhängende leistenartige Vorsprünge ausgezeichnet ist, während bei *Calycularia* immer nur warzenartige Verdickungen vorhanden sind, um schließlich auch noch an die bei *Moerckia* grundsätzlich fehlenden Ventralschuppen zu erinnern. Diese Unterschiede sind unbedingt kennzeichnend, wenn ich andererseits auch keinen solchen Nachdruck auf das Öffnen der Kapsel, was bei *Calycularia* in zwei bis vier Klappen geschehen kann, sowie auf das Fehlen eines Zentralstranges im Thallus als unterscheidendes und *Moerckia* auszeichnendes Gattungsmerkmal legen möchte, da einmal diese Zellstränge, wie gesagt, nur bei *Moerckia Flotowiana* vorkommen, und dann selbst hier nicht so beständig sind, wie CAVERS annimmt, der in ihnen sogar eine Vorstufe von Leitbündeln zu erblicken meint, was ich auf Grund meiner Untersuchungen nicht behaupten möchte.

Dagegen glaube ich gerade im Hinblick auf das bei der Frage nach dem Vorkommen von Schlauchzellen, also bezüglich der Ausstattung der Sporogone, Gesagte, wenn ich wohl in vielen Punkten die geschlossene gestaltliche Einheit bestimmt umschriebener thalloser anakrogyner Jungermanniaceen anerkenne, CAMPBELL darin beistimmen zu müssen, wenn er eine gute Abgrenzung der *Codoniaceae* von der *Leptothecaceae* bezweifelt.

Die SCHIFFNER noch scharf erschienene Grenze zwischen *Calycularia radiculosa* STEPH. und *Calycularia crispula* und *laxa*, also zwischen den Gattungen *Moerckia*, in welche er eben auch *Calycularia radiculosa* STEPH. als *Moerckia radiculosa* SCHIFFN. herübernimmt, und *Calycularia*, die ihm durch die hier zu fehlen scheinenden und dort vorhandenen „Elaterenträger“ zu bestehen scheint, ist also verwischt worden. Damit fällt aber auch die Zugehörigkeit von *Calycularia radiculosa* zur Gattung *Moerckia*, denn er stellte letztere Art in erster Linie wegen des Fehlens eines „Elaterenträgers“ zu dieser Gattung.

Calycularia radiculosa ist schon nach obigen Angaben aus der Gattung *Moerckia* zu streichen, und die bei dieser Art nicht oder kaum nachgewiesenen basalen Schlauchzellen (CAMPBELL erwähnt keine) bringen sie ebenfalls in die Nähe der *Codoniaceae*, wo nur schwach ausgebildete basale derartige Zellen vorhanden sind, während *Moerckia* nicht, wie man bisher glaubte, keine, sondern sogar überaus deutliche Schlauchzellenverbände basal und apikal besitzen kann.

Zum Schlusse liegt mir am Herzen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. KARL VON GOEBEL, für die vielen, mir im Laufe der Arbeit gegebenen wertvollen Hinweise sowie für die Allgemein-
anregungen, welche still aber kraftvoll stets seinem reifen Forschertum
entfließen, aufrichtigsten Dank zu sagen.

Literatur.

1. **Andreas, J.:** Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoosporogons. *Flora* 86 (1899). — 2. **Campbell, D. H.:** The Morphology and Systematic Position of *Calycularia Radiculosa* (Steph.). Stanford Univ. (1913). — 3. **Cavers, F.:** The Inter-Relationships of the *Bryophyta*. New Phytologist, Reprint No 4. Cambridge 1911. — 4. **Goebel, K.:** Über Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. *Flora* 80 (1895). — 5. Die Homologie der Antheridien- und der Archegonienhüllen bei den Lebermoosen. *Ebenda*, N. F. 5 (1913). — 6. Organographie der Pflanzen, 2. Teil: Spez. Organ.; H. 1: Bryophyten, 2. Aufl. Jena 1915. — 7. Die Sporelaterteilung bei den Lebermoosen. *Flora* N. F. 22 (1927). — 8. Organographie der Pflanzen. 1. Teil: Allg. Organ., 3. Aufl. Jena 1928. — 9. **Herzog, Th.:** Anatomie der Lebermoose. Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt., Teil 2: Bryophyten 7/1. Berlin 1925. — 10. Geographie der Moöse. Jena 1926. — 11. **Kienitz-Gerloff:** Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Lebermoosporogonien. *Bot. Ztg* 1874/75. — 12. **Leclerc du Sablon:** Sur l'origine des spores et des élatères chez les Hépatiques. *C. r. Acad. Sci. Paris* 100 (1885). — 13. **Leitgeb, H.:** Untersuchungen über die Lebermoose, III. H. Jena 1877. — 14. **Müller, K.:** Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz in Rabenhorsts Kryptogamenflora 6, 2. Aufl. Leipzig 1906—1911. — 15. **Schiffner, V.:** Untersuchungen über *Moerckia Flotowiana* und über das Verhältnis der Gattungen *Moerckia* Gott. und *Calycularia* Mitt. zueinander. *Österr. bot. Z.* 1901. — 16. Neuere Untersuchungen über *Calycularia crispula* und *Calycularia birmensis*. *Ebenda* 1901. — 17. **Stephani, F.:** Species Hepaticarum. I. Anacrogynae. Abdruck aus *Bull. Herb. Boissier*, 413 S (1898). — 18. *Calycularia crispula*. *Hedwigia* 1888. — 19. Die Elaterenträger von *Calycularia*. *Österr. bot. Z.* 1901. — 20. **Tansley, A. G. and Chick, E.:** Notes on the Conducting Tissue System in *Bryophyta*. *Ann. of Bot.* 15 (1911).
-