ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von Dr. Richard R. v. Wettstein,
Professor an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LIX. Jahrgang, N^o. 11.

Wien, November 1909.

Über die Beziehung zwischen dem Lebermoosthallus und dem Farnprothallium.

Von Emma Lampa (Wien).

(Mit 13 Textfiguren.)

Die Anschauung, nach welcher die Lebermoose, trotz anscheinender morphologischer Einfachheit, entwicklungsgeschichtlich höher stehen als die Laubmoose¹⁾, erhält eine wesentliche Stütze durch die Tatsache, daß die anatomische Struktur der ersteren einer Organisationshöhe entspricht, die jene der Laubmoose überragt. Wenn diese Anschauung eines weiteren Beweises bedarf, so finden wir diesen zweifellos in der Ontogenese, wobei eindeutig erhellt, daß die erwähnte morphologische Einfachheit nur als Reduktionerscheinung aufgefaßt und verstanden werden kann.

Eine kleine Untersuchung über die Keimung der Sporen von *Peltolepis grandis* ergab weitere, in diesem Sinne verwertbare Gesichtspunkte und außerdem eine deutliche Annäherung der Lebermoose an die Farne.

Die Sporen von *Peltolepis grandis* wurden im August 1908 von Prof. v. Wettstein auf dem Wege vom Brenner zur Landshuter-Hütte gesammelt und mir zur Verfügung gestellt. Anfangs März wurden die Sporen ausgesät. Vierzehn Tage später war auf der Kultur der erste grüne Schimmel zu erkennen, der bei näherer mikroskopischer Betrachtung merkwürdigerweise lauter kleine, ganz besonders schöne Farnprothallien enthielt. Die Pflänzchen wurden ausgesprochen herzförmig, je größer sie wurden. Endlich bemerkte ich an einem etwa 1 mm langen „Farnprothallium“ in unmittelbarer Nähe der Scheitelregion mehrere große und kleine Amphigastrien (Fig. 1). Ich hatte also doch die ausgesäten Lebermoose vor mir.

¹⁾ R. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, II. Band, 1. Teil.

Einige Tage später war allerdings bei allen größeren Pflänzchen der Lebermooscharakter unverkennbar.

Wie gewöhnlich befanden sich die einzelnen Pflänzchen in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien und ich konnte deren Aufeinanderfolge ziemlich vollständig beobachten. Ich möchte bei dieser Gelegenheit wieder hervorheben¹⁾, daß ich bei den wenigen ganz jungen Pflänzchen, die ich noch fand, auch bei dieser Form nichts sah, was dem in der Literatur noch immer festgehaltenen Keimscheibenphantom²⁾ auch nur entfernt entsprochen hätte.

In der ganzen Reihe der *Hepaticae* wird bei allen Formen, die ich Gelegenheit hatte zu untersuchen, das Lebermoospflänzchen

Fig. 1—4. Erklärung im Text.

in einer Spitzenzelle des Keimfadens in stets übereinstimmender Weise aus einer Scheitelzelle gebildet, die nach verschiedenen Richtungen Segmente abgibt. Ich muß das betonen, da das „Keimscheibenstadium“ eine ganz willkürliche Unterbrechung der natürlichen Aufeinanderfolge — Keimschlauch, aufrechte, beblätterte Jugendform, Übergehen in die morphologisch mehr oder weniger

¹⁾ E. Lampa, Untersuchungen an einigen Lebermoosen. Sitzungsber. d. kais. Ak. d. Wissensch. Wien, Bd. CXI, Abt. I, und Bd. CXII, Abt. II.

²⁾ V. Schiffner, Die Lebermoose (Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfam.), Illustr. Handwörterbuch der Botanik, herausgegeben von C. K. Schneider, ferner Leitgeb, Untersuchungen an Lebermoosen, Goebel, Organographie d. Pflanzen, II. Teil, usw.

reduzierte erwachsene Pflanze — bildet, die nur Schwierigkeiten bereitet. Diese sind um so überflüssiger, als die Quadrantenteilung, aus der die Keimscheibe resultieren soll, tatsächlich gar nicht existiert und offenbar auf eine falsch gedeutete Mißbildung zurückzuführen ist. Diese von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente entsprechen dem Wachstumsmodus, nach welchem in ganz analoger Weise auch der Gametophyt der Laubmoose und der der Farne gebildet wird.

Die jungen Pflänzchen von *Peltolepis grandis* sind nun jungen Farnprothallien ganz besonders ähnlich. Ich habe die allerjüngsten Stadien, Sporen mit Keimschlauch und den Beginn des Scheitelzellwachstums wohl gesehen, leider aber nicht gezeichnet. Die jüngsten — gezeichneten — Stadien (Fig. 2 und 3) entsprechen fast vollständig den ungefähr gleichalterigen Pflänzchen von *Chrysodium crinitum*¹⁾ und *Dryopteris Filix mas*²⁾ (Fig. 2, 3 und Fig. 2 a, 3 a). Nach weiterem Wachstum wird der Thallus ganz ausgesprochen herzförmig und ist kaum von einem Farnprothallium zu unterscheiden (Fig. 4 und 4 a, 5, 6, 8). Die Scheitelzelle ist deutlich zu sehen (Fig. 7). Von der Scheitelzelle werden bei den meisten Pflänzchen nach rechts und links wie beim Farnprothallium Segmente abgeschnitten. Jedes Segment oder doch beinahe jedes endet mit einer Papille. Den meisten Segmenten, die in diesem Jugendstadium entstehen, kommt eine Art selbstständigen Wachstums zu, indem sie sich zu Gebilden weiter entwickeln, die auch sonst bei Lebermoosen regelmäßig vorkommen (Fig. 9).

Die Gebilde sind bei vielen Formen im Jugendstadium dreizeilig angeordnet (vierzeilige oder fünfzeilige Anordnung ist nicht ausgeschlossen), unabhängig davon, ob die erwachsene Pflanze beblättert ist oder nicht. Frühere Untersuchungen hatten schon ergeben, daß diese Gebilde ganz zweifellos reduzierte Blätter darstellen; diese Gebilde gehen bei den beblätterten Formen im Laufe der individuellen Entwicklung nach und nach in die der betreffenden Pflanze eigentümlichen Blätter über und gestatten eben dadurch den Analogieschluß bei den frondosen Formen³⁾. Junge Pflänzchen von *Peltolepis grandis* erscheinen nun fast als Kombination aus Lebermoos und Farnprothallium (Fig. 8 und 9). Sie besitzen die reduzierte Beblätterung, wie sie bei den Marchantiaceen typisch vorkommt und die ausgesprochen herzförmige Gestalt des Farnprothalliums sowie dessen Wachstumsmodus.

Der Entwicklungsgang bei *Peltolepis* ist folgender: Durch Teilungen in der Scheitelzelle entstehen die Segmente. Wie beim Farnprothallium teilt sich jedes Segment durch eine Querwand zunächst in eine Außenzelle und in eine Innenzelle. Die Innen-

¹⁾ E. Lampa, Über die Entw. einig. Farnproth. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CX, Abt. II.

²⁾ A. Jakowatz, Vergleich. Unters. über Farnproth. Ebenda.

³⁾ E. Lampa, Unters. an einigen Lebermoosen.

Fig. 5—12. Erklärung im Text.

zelle bildet den kompakten Teil des Thallus (das Stämmchen), aus der Außenzelle entsteht jenes Gebilde, das als reduziertes Blatt gedeutet worden ist. Das Scheitelzellenwachstum bleibt ziemlich lange erhalten, so daß schließlich eine tiefe Einbuchtung zustande kommt (Fig. 10). Folgende Details sind in der Entwicklung eines Farnprothalliums und der Entwicklung von *Peltolepis grandis* gemeinsam. Fast jedes Segment bildet einen deutlich erkennbaren Komplex von Zellen, dessen Außenzellen sich förmlich aus dem festgefügteten Teil des inneren Gewebes herauszudrängen scheinen (Fig. 11). Diese Zellgruppen liegen beim Prothallium alle in einer Ebene, während dies bei *P. grandis* nicht der Fall ist, so lange das Pflänzchen sich in den Jugendstadien befindet; Farnprothallium und *P. grandis* zeigen die Anordnung und Ausbildung der Papillen in einer Weise, die deren Beziehung zum reduzierten Blatt in vielen Fällen deutlich erkennen läßt. Die morphologische Erscheinung beider ist bis zu einer bestimmten Entwicklungsstufe auffallend übereinstimmend. Die gleiche Gesetzmäßigkeit des Aufbaues gestattet die Annahme eines gleichen Bildungsgesetzes für ein typisches Farnprothallium und *P. grandis*. Da *P. grandis* sich im allgemeinen vollständig der Ontogenese der Marchantiaceen anschließt, ergibt sich somit die Identität der Entwicklung von Farnprothallium und mindestens der Marchantiaceenreihe.

Die Übereinstimmung in bezug auf die Papillen wurde schon hervorgehoben. Auch die Amphigastrien gehen aus den Papillen hervor; sie werden dann durch Teilungen der einen Zelle, aus der die Papille besteht, vielzellig oder bleiben auch ohne Weiterentwicklung als bloße Papille erhalten (Fig. 12). Ich möchte darauf hinweisen, daß z. B. bei *Fossombronia pusilla* das junge Pflänzchen deutliche Beblätterung nach drei Richtungen im Raume aufweist und daß in diesem Stadium alle „Blätter“ gleichartig sind (Fig. 13). Später wird die Beblätterung zweizeilig, während die dritte Blattreihe reduziert wird und von dem dritten Blatt häufig nur eine Papille übrig geblieben ist. Auffallend ist auch die Übereinstimmung noch unentwickelter oder reduzierter Amphigastrien mit diesem Übergangsstadium von *Fossombronia* und übrigens auch anderer Lebermoose. Die Annahme, daß die Papillen an den Enden der Segmente der Farnprothallien die letzten Überbleibsel der Blätter sind, erfährt eine weitere Stütze

Fig. 13. Erklärung im Text.

durch das Verhalten von *P. grandis* in bezug auf diese Papillen. Bei den Prothallien verschiedener Farne fehlen Papillen fast vollständig. Auch manche Pflänzchen von *P. grandis* zeigen eine auffallende Armut an Papillen — ohne ersichtlichen äußeren Grund. Es ist ganz ausgeschlossen, daß bei einer Kultur von 1 dm² Größe für die verschiedenen Pflänzchen verschiedene äußere Einflüsse Geltung haben können. Vielmehr ist anzunehmen, daß ein an sich reduziertes funktionsloses Organ gelegentlich nicht mehr sichtbar wird. Das Gleiche darf wohl von der ungleichen Deutlichkeit des selbständigen Weiterwachsens der Segmente gesagt werden.

Frühere Untersuchungen hatten ergeben¹⁾, daß die Wachstumsgeschichte des Gametophyten der Laubmoose, Lebermoose und der Farne innere Beziehungen erkennen läßt, die die Annahme eines gleichen Bildungsgesetzes gestatten. Die Laubmoose zeigen die primitivste Anwendung dieses Gesetzes ohne sonderliche Ablenkungen. Die Lebermoose lassen in den Jugendstadien des Gametophyten eine Übereinstimmung mit den Laubmoosen erkennen, die um so länger erhalten bleibt, je weniger anatomisch differenziert sich der Gesamtorganismus repräsentiert.

Bei *Anthoceros* ist diese Übereinstimmung nur mehr andeutungsweise erhalten. *Anthoceros* zeigt aber durch ein Assimilationsgewebe in seinen Sporophyten den Beginn der Selbständigkeit dieser Generation und damit einen Zusammenhang in dieser Richtung mit den Farnen. Die Entwicklungsgeschichte des Farnprothalliums hatte die Vorstellung ausgelöst, daß auch dieser flächige Organismus eine Differenzierung in Stämmchen und Beblätterung erkennen lasse. Die Ontogenese von *Peltolepis grandis* scheint den Weg zu zeigen, auf welchem diese Reduktion erfolgt ist, die offenbar durch das Überwiegen der geschlechtlichen Generation bei den Farnen zwangsläufig wurde. Ich möchte noch darauf hinweisen, daß der Gametophyt der Jungermanniaceen morphologisch am meisten jenem der Laubmoose gleicht und daß das Protonemastadium einiger zu diesen gehörenden Formen (*Nardia hyalina*, *Lophocolea heterophylla*, *Cephalozia bicuspidata*) sich dem Moosprotonema insofern nähert, als es vielzellig und verzweigt ist und zuweilen mehr als ein Lebermoospflänzchen zur Entwicklung gelangen läßt, während die Marchantiaceen und Anthocerotaceen wie die meisten Farne nur einen wenigzelligen, unverzweigten Keimfaden besitzen. Die Annahme, daß die Lebermoose den Farnen näher stehen als die Laubmoose und daß es vor allem die anscheinend einfachen Formen unter den ersteren sind, in denen diese Beziehung zum Ausdruck kommt, besitzt demnach in verschiedenen Richtungen Stützpunkte.

Herrn Prof. v. Wettstein bleibe ich dankbar verpflichtet für die gütige Erlaubnis, in seinem Institute arbeiten zu dürfen.

¹⁾ E. Zederbauer, Untersuch. über Anlage und Entw. der Knospen einiger Laubmoose (Österr. botan. Zeitschr., Jahrg. 1902, Nr. 2 u. 3), und die früher zitierte Literatur.