

Beiträge zur Kenntnis der Lebermoosgattung *Riccia*.

Von Dr. E. v. Gaisberg.

In der Ordnung der Marchantiales weisen die Ricciaceen den einfachsten anatomischen Bau auf. Sie werden — im Gegensatz zu Leitgeb, der in ihnen primitive Formen sah — von Goebel an das Ende der Rückbildungsreihe *Marchantia*—*Riccia* gestellt. Diese Reihe „eine der vollständigsten und interessantesten im Pflanzenreich“¹⁾, hat Goebel in der Organographie, II, 2. Aufl., ausführlich in anatomischer und vergleichend entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht behandelt und dort ausgeführt, wie sowohl hinsichtlich des Sporophyten als auch des anatomischen Baues des Gametophyten bei den Riccien eine Rückbildung eingetreten ist.

Der Sporophyt der Ricciaceen besitzt weder Stiel noch Haustorium, noch einen besonderen Öffnungsapparat der Sporenkapsel. Er besteht, wie bei *Oxymitra*, nur noch aus dem Sporogon; die Sporen werden durch Verwittern des Thallusgewebes frei, die Wandschicht des Sporogons dient zur Ernährung der Sporen, das Sporogon bleibt von der Wand des Archegonbauchteiles umschlossen. Elateren oder Nährzellen zwischen den Sporen sind bei den Riccien bis jetzt nicht gefunden worden.

Auch durch die Stellung der Gametangien stehen die Riccien am Ende einer Reihe, die — nach Goebel²⁾ — von der Terminalstellung der mit Trägern versehenen *Marchantia*-Stände über *Preissia* und über die Verschiebung der Stände auf die Oberseite bei *Monoselenium* und *Plagiochasma* unter Rückbildung der Träger und der Stände zu der zerstreuten Anordnung der Riccien-Gametangien führt.

Der anatomische Bau der unter dem Namen *Ricciella* zusammengefaßten Gruppe der Ricciaceen steht durch seinen gekammerten Bau und den meist noch mit Grenzzellen versehenen Atemöffnungen den höher organisierten Marchantiales noch näher als der *Euriccienthallus*, der nur noch enge, von jeweils vier senkrechten Zellreihen, den sogenannten „Stiften“ begrenzte Luftkanäle hat, die nicht mehr durch Teilungen der Epidermiszellen nach außen abgeschlossen werden.

1) Goebel, Organographie, II, 2. Aufl., 1915—1918, pag. 632.

2) Org., II, 2. Aufl., pag. 695 ff.

So sind die Riccien als letztes Glied der Marchantiales von Interesse und außerdem als „Unkräuter“, welche ja immer in biologischer Hinsicht bemerkenswert sind.

Zur Unterscheidung der Euriccien von den Ricciellen wird seit Nees von Esenbeck¹⁾ die Verschiedenheit in der Luftkammerbildung mit herangezogen, indem mit „Euriccia“ oder einfach mit „Riccia“ Formen bezeichnet werden, die von vier senkrechten Pfeilern begrenzte, enge Luftkanäle haben²⁾, während unter Ricciellen Arten mit weiten Luftkammern verstanden werden.

Daß aber die beiden Gruppen in der Beschaffenheit ihrer Luftkammern miteinander durch Übergänge verbunden sind, hat Juel durch seine Untersuchung an Riccia Bischoffii nachgewiesen³⁾. Diese hat an den Flügeln einen gekammerten, lockeren, in der Mittelpartie dagegen einen typischen Euriccienbau.

Der enge Zusammenhang zwischen den beiden Typen spricht sich auch, wie Goebel gezeigt hat⁴⁾, aus, wenn einige Ricciellen in bestimmte Ruhestadien, die sogenannten Knöllchen, übergehen. Der Querschnitt durch solch ein Knöllchen zeigt einen Bau des Assimilationsgewebes, der außerordentlich dem der typischen Euriccien gleicht.

Ich habe in der vorliegenden Arbeit die vergleichende Untersuchung der Formen mit weiten und derjenigen mit engen Luftkammern besonders berücksichtigt und außerdem einige Fragen, die mit der Biologie der Riccien in Zusammenhang stehen.

Das Untersuchungsmaterial zum anatomischen Teil stammte zum großen Teil aus dem Münchener und Berliner Herbar⁵⁾; Alkoholmaterial stellte mir Herr Geheimrat von Goebel freundlichst zur Verfügung.

Anatomischer Teil.

Anschließend an die oben angeführte Arbeit von Juel untersuchte ich die mir zur Verfügung stehenden Riccien, namentlich solche mit Flügelbildung, auf ihren anatomischen Bau. Ich fand vor allem bei

1) Nees v. Esenbeck, C., Naturgeschichte der europäischen Lebermoose. 1838.

2) K. Müller, „Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz“, pag. 140, Bd. VI, 1. Abt., 1906—1911 in Rabenhorst's Kryptogamenflora.

3) O. Juel, Über den anatomischen Bau von Riccia Bischoffii Hüb., Svensk Botanik Tidskrift 1910, Bd. IV.

4) K. Goebel, Organographie, II, 2. Aufl., 1915—1918, pag. 630.

5) Deren Direktionen ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte.

Riccia Gougetiana var. *armatissima*¹⁾, die in den Münchener Gewächshäusern gezogen wird, den lockeren Bau der breiten Ränder besonders stark ausgeprägt. Es sind hier gegen den Rand hin die Kammern von 8—16 Zellen im Flächenschnitt umgeben, während die Mittelpartie die von vier „Stiften“ begrenzten Kanäle zeigt. Die Epidermiszellen sind am Rande sehr groß und langgestreckt im Verhältnis zu den Stiftzellen. Sie springen über die Stifte oft schnabelförmig vor, so daß sie die Kammern überdachen; Teilungen kommen wohl auch ab und zu vor. Mamillen sind natürlich vorhanden. Über jeder Kammer ist ein einfaches Atemloch zwischen vier Epidermiszellen.

Bei anderen Riccien mit Flügelbildung fand sich dieselbe anatomische Eigentümlichkeit, wenn auch nicht so auffallend wie bei *R. Goug.* var. *armat.* Ich fand sie aber auch bei *Riccia californica*²⁾, einer *Riccia* mit dicken, wulstigen Rändern; die Kammern sind hier am Rande von 5—7 Zellen umgeben.

Von besonderem Interesse waren mir die anatomischen Verhältnisse bei *Riccia Delavayi*³⁾ und bei *Ricciella Dussiana*⁴⁾.

Beide haben, was die Luftkanäle anbetrifft, annähernd den gleichen Bau. Bei *R. Delavayi* umgeben 5, 6, 7 und 8 Zellen in der Mitte und am Rande die Luftkanäle im Flächenschnitt, bei *R. Dussiana* in der Mitte 5—7, gegen den Rand zu 9—10 Zellen. Der Unterschied der beiden Formen liegt in der Beschaffenheit der Epidermis: bei *R. Delavayi* schließen die Epidermiszellen locker zusammen; sie sind zum Teil schnabelförmig ausgezogen, zwischen ihnen sind einfache Atemöffnungen, d. h. Poren ohne Grenzzellen, die Epidermiszellen tragen Mamillen.

Bei *R. Dussiana* dagegen sind Poren mit Grenzzellen ausgebildet und keine Mamillen vorhanden.

So kann man also in den eben besprochenen Typen den engen Zusammenhang zwischen *Euriccia* und *Ricciella* ganz deutlich sehen. Die weiten Ricciellen-Luftkammern sind bei *R. Dussiana* enger und namentlich in der Mitte des Thallus riccienähnlich geworden, doch haben die Poren noch Grenzzellen und es sind keine Mamillen vor-

1) Die Pflanze wurde mir bestimmt von Herrn Dr. Müller, dem ich dafür auch hier bestens danken möchte.

2) *R. californica* Austin. Münchener Herbar, A. Brinkman. Canadian Hepatics. British Columbia. „Old slough bottom“ Calling Lake. Vgl. Stephani, Spec. Hep., Vol. I, 1900, pag. 7.

3) *R. Delavayi* Steph. Münchener Herbar. Jünnan, China. Vgl. Steph., Spec. Hep., Vol. I, pag. 42.

4) *R. Dussiana* Steph. Berliner Herbar, gesammelt von Duss auf Martinique, Fonds St. Denis, sehr selten. Vgl. Urban, Symb. Ant. 1902—1903.

handen. Bei *R. Delavayi* ähnelt der Bau der Luftkanäle außerordentlich dem von *R. Dussiana*, hier sind aber Mamillen vorhanden und infolgedessen keine Grenzzellen. Bei *R. Bischoffii*, *R. Goug. var. armat. u. a.*, ebenso bei *R. californica* sind an den Rändern die erweiterten, in der Mitte dagegen die engen Kanäle ausgebildet.

Die angeführten Formen zeigen, daß es nicht möglich ist, auf Grund des Merkmals „Luftkanäle von vier Pfeilern begrenzt“¹⁾ die Riccien in die beiden Untergattungen *Euriccia* und *Ricciella* zu trennen.

Ich möchte, wenn ich in meiner Arbeit doch — der besseren Orientierung und Vorstellung halber — von *Euriccia* = *Riccia* und von *Ricciella* spreche, unter *Euriccia* Formen mit Mamillen, unter *Ricciella* solche ohne Mamillen verstehen. Das Merkmal: „Mamillen vorhanden“ fällt wohl im allgemeinen damit zusammen, daß enge, von vier Stiften umgebene Luftkanäle vorhanden sind, doch kommen, wie oben gezeigt wurde, auch Mamillen zusammen mit erweiterten Luftkanälen vor. Es läßt sich bei der Unterscheidung auf Grund des eben angeführten Merkmals nur *R. crystallina* nicht recht unterbringen, die bei einem ausgesprochen weitkammerigen Bau auf einzelnen Epidermiszellen Mamillen trägt, auf anderen nicht.

Die die Kammern der Ricciellen begrenzenden Wände verlaufen oft sehr schief, so daß der Querschnitt einen mehrstöckigen Kammeraufbau vortäuscht. Der Längsschnitt zeigt, daß die Kammern sehr oft von der Epidermis bis zum Speichergewebe durchgehen und es ist darin eine weitere Annäherung der beiden Typen gegeben.

Bei einigen *Euriccien* ist in der Beschaffenheit der Antheridienwand eine Besonderheit gegeben. Bei *R. Bischoffii var. ciliifera*²⁾ und einer anderen *Riccia spec.* ergab die Untersuchung der Antheridien, daß die Wandschicht im Laufe der Heranreifung des Antheridiums mehr und mehr von den unmittelbar angrenzenden Gewebszellen zusammengedrückt wird. Letztere übernehmen die Funktion der Wandschicht bei der Entleerung des Antheridiums. Wahrscheinlich ist dies bei den meisten Formen mit engen Luftkanälen der Fall. Bei *R. crystallina* dagegen ist die Wandschicht auch an reifen Antheridien noch gut ausgebildet.

Die Annäherung der beiden Typen bei der Knöllchenbildung der Ricciellen wurde schon oben erwähnt. Knöllchenbildung kommt

1) K. Müller, 1906—1911, pag. 140. Macvicar, S. M., The students-handbook of British Hepatics 1912.

2) *R. Bischoffi var. ciliifera*, Münchener Gewächshäuser, von Herzog im Cernatal in Mazedonien gesammelt.

auch bei den Euriccien vor, so bei *R. Bischoffii*¹⁾, *R. Gougetiana* und *R. Goug. var. armat.*²⁾.

Unter den Ricciellen gibt es eine ganze Gruppe, die unter den Archegonien ein meristematisches Gewebe hat, welches bewirkt, daß sich die Sporogone im Laufe der Entwicklung aktiv nach unten vorwölben. Goebel³⁾ stellt diese „Annäherung an die Marsupienbildung“ thalloser und folioser Jungermannien an *R. fluitans* fest. Es gehören, soweit meine Untersuchungen reichen, in diese biologische Gruppe noch *R. perennis*⁴⁾, *corticola*⁵⁾, *inciso-sulcata*⁶⁾, *Sullivanti*⁷⁾, *Burnettensis*⁸⁾, *Hübneriana*⁹⁾ und einige andere.

Sehr deutlich ist das meristematische Gewebe bei *R. Dinteri*¹⁰⁾ zu sehen, einer afrikanischen Ricciella, die dadurch interessant ist, daß sie, trotzdem sie „auf Steinen in der Quelle flutend“ gefunden wurde, reichlich Archegonien hat und daß der Sitz der Gametangien hier schon äußerlich kenntlich gemacht ist durch eine Ausbuchtung des Thallus nach beiden Seiten. Die so entstehenden Verbreiterungen finden sich jeweils in einigen Abständen voneinander und es entspricht jeder Verbreiterung einem Archegon in der Mitte des fertilen Thallusteiles.

R. Dinteri nahe steht eine Ricciella des Münchener und Berliner Herbars, die von A. Braun in Tempelhof bei Berlin gesammelt und von ihm als *R. „fluitans fructifera“* bezeichnet wurde. Sie hat keine Rhizoiden und macht ganz den Eindruck, im Wasser aufgefunden worden zu sein. Auch sie zeigt das meristematische Gewebe unter den einzeln in Abständen stehenden, reichlich vorhandenen Archegonien, ebenso die verbreiterten fertilen Thallusteile. Es ist merkwürdig, daß die paar Formen, die mir als im Wasser fruktifizierend bekannt wurden, diese letztere Eigentümlichkeit gemeinsam haben. Es wäre interessant, wenn die Tempelhofer Ricciella wieder aufgefunden werden könnte; es ist die einzige fruktifizierende Wasserform, die ich unter den europäischen Ricciaceen fand — außer *Ricciocarpus natans*. — und steht im Gegen-

1) A. Casares-Gil, *Flora Iberica* 1919.

2) *Organographie*, II, 2. Aufl., pag. 651, es muß da statt *R. canescens* *R. Goug. var. armat.* heißen.

3) *Organographie* II, 2. Aufl., pag. 723.

4) *R. perennis*, Münchener Herbar.

5) *R. corticola* St., Berliner Herbar.

6) *R. inciso-sulcata* Steph. nov. spec., Münchener Herbar.

7) *R. Sullivanti* Austin, Berliner Herbar.

8) *R. Burnettensis* Steph. nov. spec., Münchener Herbar.

9) *R. Hübneriana* L., Münchener Herbar.

10) *R. Dinteri* Steph., Berliner Herbar.

satz zu *R. fluitans*, die ja als Wasserform nur steril bekannt ist. Nähere Standortsangaben macht A. Braun leider nicht.

Sehr schön zu sehen ist das Meristem unter den Archegonien von *R. perennis* jeweils als ein Komplex von kleineren Zellen auf der Unterseite des Thallus. Befruchtete Archegonien waren an dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial nicht zu finden — die Form ist knöllchenbildend — aber zweifellos wölben sich auch hier die Sporogone nach unten vor.

Dies und noch einige andere Tatsachen sprechen, wie mir scheint, gegen die Ansicht Trabuts¹⁾, daß *R. perennis* eine eigene Gattung *Riccina* darstelle.

Die Papillen, die Trabut in der Umgebung der Antheridienstifte von *R. perennis* findet, sind nicht etwas dieser *Ricciella* allein Eigentümliches.

Goebel führt in der Organographie, II, 2. Aufl., pag. 631, Papillen an um die Antheridienstifte von „*R. fluitans* aus Deutschostafrika“, sie finden sich da auch um die Archegonienmündung stehend. Ich fand Papillen außer bei *Ricciella tenerrima*²⁾ und *R. Dinteri* und der von A. Braun gesammelten Tempelhofer *Ricciella* auch bei verschiedenen *Riccien*. So stehen bei *Riccia Guadelupensis*³⁾, *indica*⁴⁾ und *obtusata*⁵⁾, ebenso bei *R. Gougetiana*, *Bischoffii* und *R. Goug. var. armat.* Papillen im Kanal, in dem der Archegonhals verläuft. Bei den drei Letzteren sind die Papillen allerdings wohl nur Thyllen ohne Funktion, ein Hineinwuchern der Zellen in den ziemlich weiten Ausführgang, namentlich, wenn das Archegon vertrocknet stehen geblieben ist.

So kommen also bei verschiedenen *Ricciellen* und *Euriccien* und auch bei *Ricciocarpus natans* — wie schon Leitgeb anführte⁶⁾ — Papillen bald um die Archegonien, bald um die Antheridien vor; dies Merkmal kann daher nicht für die Aufstellung einer neuen Gattung in Betracht kommen.

Man kann allerdings darin, daß die Archegonien bei *R. perennis* und z. B. bei *R. Dinteri* und der Tempelhofer *Ricciella* einzeln in \pm

1) Douin et Trabut, Extrait de la Revue générale de Botanique: „Deux Hépatiques peu connues“ 1919.

2) *R. tenerrima* Steph., Berliner Herbar.

3) *R. quadalupensis* Steph., Berliner Herbar. — Peri-Duss, Quadeloupe, „sur la terre dans une rigole de la ville de la Basse-Terre“.

4) *R. indica* Steph. nov. spec., Berliner Herbar.

5) *R. obtusata* Steph. nov. spec., Münchener Herbar.

6) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose, 1879, Bd. IV—VI.

regelmäßigen Abständen längs des Thallus in der Mittellinie stehen, einen Anklang an die Bildung von Ständen sehen, im Gegensatz zu der zerstreuten Anordnung der Gametangien, wie sie sich bei *R. glauca* und anderen findet und von Goebel für *R. crispatula*¹⁾ abgebildet ist. Zu einer systematischen Abtrennung dieser Formen liegt aber meiner Ansicht nach kein Grund vor.

Die Untersuchung der Ricciaceen ergibt, daß bei den Ricciellen sowohl als bei den Riccien Rückbildungserscheinungen des Thallus in Beziehung mit den Lebensverhältnissen auftreten. So zeigen *Riccia amboinensis*²⁾ und *Riccia grandis*³⁾, beide Bewohner feuchter Standorte, einen flachen, blattartigen Thallus, ähnlich, wie Goebel dies von *Ricciella chartacea* und *Ricciella membranacea* angibt⁴⁾.

Die Formen mit engen Luftkanälen sind sonst viel gleichförmiger gebaut, wie die mit weiten Lufthöhlen. Das Speichergewebe nimmt im allgemeinen bei den Euriccien viel mehr Raum ein als bei den Ricciellen, bei denen ich nur bei drei Formen: *R. deserticola*⁵⁾, *perthiensis*⁶⁾ und *Goebeliana*⁷⁾ eine stark entwickelte, 9—14 Zellreihen hohe Speicherschicht fand, während sie bei anderen Ricciellen durchschnittlich nur 2—4 Zellreihen ausmachte. Bei *R. Goebeliana* ist die Speicherschicht durch auffallend stark verdickte Wände ausgezeichnet, die Verdickung wird durch Pektineinlagerung bedingt.

Unter den Atemöffnungen der Ricciellen kann man verschiedene Typen unterscheiden. Der am meisten vertretene ist wohl der, daß von den vier oder sechs den Porus umgebenden Zellen jede eine Grenzelle abgeschnitten hat. Bei anderen Ricciellen werden überhaupt keine Grenzellen mehr abgeschnitten, z. B. bei den drei sehr leicht gebauten Formen *R. membranacea*, *chartacea* und *subsimilis*⁸⁾. Besonders bemerkenswert sind die Poren von *R. membranacea* durch die enorme

1) Organographie, II, 2. Aufl., pag. 684.

2) *R. amboinensis*, Berliner Herbar, gesammelt 1875 von Dr. Naumann in Amboina, wo diese *Riccia* „auf feuchter Erde bei Malayenhütten Rosetten bildet“. Vgl. Steph. Spec. Hep., Vol. I, pag. 14.

3) *R. grandis* Nees, Berliner Herbar. Vgl. Lindenberg, Monographie der Riccien, 1836, pag. 434.

4) Organographie, II, 2. Aufl., pag. 630.

5) *R. deserticola* St., Münchener Herbar. Vgl. Steph. Spec. Hep., Vol. I, pag. 48.

6) *R. perthiensis*, Alkoholmaterial. Vgl. Organographie, II, 2. Aufl., pag. 631 (Perthiana).

7) *R. Goebeliana* Steph. nov. spec., Münchener Herbar, Neuseeland.

8) *R. subsimilis* Steph., Münchener Herbar, Paraguay. Vgl. Spec. Hep., pag. 42

Größe, die sie erreichen. Die jungen Poren sind von vier oder fünf Zellen umgeben, die Randzellen haben sich bei den großen Poren bis zu etwa 11 Zellen vermehrt. Diese großen Poren liegen aber nur in den mittleren Thallusteilen. Die Grenzzellen um die großen Poren sind sehr langgestreckt und schmal geworden. Das muß sich aber erst im Verlauf des Wachstums durch Dehnung der Randzellen ergeben haben, da ja an den jungen Poren diese Zellen noch nicht von den anderen Epidermiszellen sich unterscheiden. Von eigentlichen Grenzzellen kann man hier daher wohl nicht sprechen.

Daß die einfachen Atemöffnungen aber nicht ausschließlich an Formen mit rückgebildetem Thallus gebunden sind, zeigt die oben erwähnte, kräftig gebaute *R. Goebeliana*, die auch einfache Poren hat.

Bemerkenswert sind die Poren von *R. crystallina*. Der Porus liegt ursprünglich in der Mitte der Kammer, wird dann aber durch unregelmäßige Teilungen der ihn umgebenden Zellen aus dem Zentrum verschoben und zwar oft so stark, daß er ganz an die Grenze der Kammer zu liegen kommt, d. h. die Epidermiszellen teilen sich in letzterem Fall auf dieser Seite der Kammer überhaupt nicht mehr in tangentialer Richtung. Unterbleibt die tangentielle Teilung aller den Porus begrenzenden Zellen überhaupt, so entsteht gar keine Decke mehr über der Kammer, wie das bei *R. crystallina* bei vielen Kammern der Fall ist.

Experimenteller Teil.

Goebel bespricht in der Organographie, II, 2. Aufl., pag. 654. die Frage: Kann die Wasserform von *R. natans* überhaupt Gametangien bilden oder läßt sie nur die an der Landform entstandenen sich weiter entwickeln? Nach Garber¹⁾ entstehen die Gametangien an der Wasserform, aber er schließt dies nur aus Beobachtungen, Kulturversuche hatte er nicht darüber angestellt.

Lewis²⁾ dagegen gibt an, daß seine *R. lutescens*, die er mit der Landform von *R. natans* identifiziert, eben als solche Landform fruktifizierte.

Die Landformen von *R. natans*, die ich im Freien und im Glashaushaus zog, fruktifizierten nicht. Wohl aber fand ich an Wasserformen von *R. natans*, die mir aus Neckarau bei Mannheim geschickt worden

1) Garber, J. F., „The life-history of *Ricciocarpus natans*“. Botanical Gazette, XXXVII, 1904.

2) Lewis, Ch. E., The embryology and development of *Riccia lutescens* and *Riccia crystallina*. Botanical Gazette 1906, Vol. XLI.

waren¹⁾, Antheridien und Archegonien Anfang Mai ausgebildet, nachdem die Pflanzen den Winter durch (seit Oktober, wo ich sie bekam und wo ich nichts von Geschlechtsorganen an ihnen sehen konnte) in einer Glasschale mit Regenwasser gewesen waren. Die Anlage der Geschlechtsorgane erfolgte hier also bei der Wasserform. Das Glashaus, in dem die Pflanzen waren, hatte nicht viel Licht, auch war in der Glasschale nicht immer reichlich Wasser, so daß die Thalli ziemlich klein waren und im hinteren Teil abstarben. Vielleicht hatten auf den Eintritt der Gametangienbildung die schlechten Bedingungen für das vegetative Wachstum einen Einfluß.

Aus der in den Münchener Gewächshäusern in großer Menge vorkommenden *R. „fluitans“* entwickelt sich als Landform eine „breite Form“, auf die ich besonders aufmerksam machen möchte, weil ihre Zugehörigkeit nicht einwandfrei festgestellt werden konnte, da Früchte noch nicht bei ihr gefunden wurden. Auch Herr Geheimrat v. Goebel, der die Pflanze schon beobachtet hatte, sah nie Früchte daran. Es ist eine breite, gedrungene Form mit \pm polygonalen Kammern. Der Querschnitt zeigt einen sehr leichten Bau. In der Mittelpartie besteht er aus zwei oder drei übereinander liegenden Kammerreihen und zwei Schichten Grundgewebe; gegen den Rand zu sind meist zwei Kammern übereinander und gewöhnlich schließt der Querschnitt rechts und links mit einer großen Kammer ab. Die Wasserform von *R. „fluitans“*, die ich im Maisinger See bei Starnberg sammelte, ergab als Landform auch die typische „breite Form“. *R. fluitans f. canaliculata* ist es sicher nicht. Der Ansicht von Herrn Dr. Familler²⁾, der mir die Pflanze als *R. Hübneriana* L. bestimmte, kann ich mich nach Vergleich des Querschnittes der „breiten Form“ mit dem von Herbarmaterial von *R. Hübneriana* L. nicht anschließen. Es scheint mir sicher, daß — wie Familler ausführt³⁾ — *R. fluitans* eine Sammelart von Schwimmformen verschiedener Riccieen darstellt. Dafür spricht schon der Vergleich der in den Herbarien mit dem Namen *R. fluitans* bezeichneten Ricciellen, die Breite dieser Formen ist sehr verschieden. Ich glaube, daß die eben besprochene „breite Form“ gar nicht selten ist. Aber

1) Für die freundliche Hilfe bei der Beschaffung des Materials möchte ich auch hier Herrn Prof. Glück bestens danken, ebenso Herrn Stadtgärtner Grün aus Mannheim.

2) Ich möchte auch hier Herrn Dr. Familler bestens für das freundliche Eingehen auf meine Fragen danken.

3) Familler, J., Denkschrift der Bayr. Bot. Gesellschaft in Regensburg, Bd. XIV, neue Folge, VIII. Bd., pag. 12. Regensburg 1920.

die Frage nach ihrer Zugehörigkeit muß ich offen lassen, da, wie gesagt, die Sporen fehlen.

Die Poren dieser „breiten Form“ sind gut ausgebildet und mit Grenzzellen versehen. Es ist möglich, die Ausbildung der Poren mehr oder weniger zu verhindern und dadurch eine Annäherung an die Wasserform hervorzurufen, wenn man die Pflanzen in abgeschwächtem Licht und wasserdampfgesättigtem Raum zieht. Bei den unter diesen Bedingungen gezogenen Pflanzen war die Stelle in der Kammerdecke, wo sich bei Normalkulturen der Porus befindet, bezeichnet durch eine Gruppe von zwei, drei oder auch mehr als drei kleineren Zellen, die sich aber durch nichts als durch ihre relative Kleinheit von den anderen unterscheiden und zwischen denen keine Öffnung zu sehen war. Es kamen auch Kammern vor, wo man eine solche Zellgruppe nicht mit Sicherheit mehr nachweisen konnte. In anderen Kammern wieder war noch deutlich eine Grenzzelle abgeschnitten, die sich aber in nichts als in ihrer Form — auch nicht durch stärkere Lichtbrechung — von den übrigen Zellen unterschied.

Die gewöhnlichen Ackerriccien sind, soweit mir bekannt, experimentell noch nicht näher untersucht.

Als echte „Unkräuter“ sind sie außerordentlich widerstandsfähig. Die Thalli können unter ungünstigen Verhältnissen lange kümmerlich dahinvegetieren und sich doch, wenn sie wieder in gute Lebensbedingungen kommen, zu vollkommen kräftigen gesunden Pflanzen entwickeln.

Die Austrocknungsfähigkeit der Ackerriccien, die ich aber nicht genauer untersuchte, ist, soweit ich beobachtete, eine sehr große, wie das zu erwarten ist.

Auf der anderen Seite wieder kommen diese xerophilen Formen sehr gut in und auf dem Wasser fort. Thalli, die ich mehrere Wochen unter Wasser hielt, wuchsen da sehr gut und entwickelten außerordentlich reichlich Sporogone. Der Thallusbau selbst wurde nicht wesentlich verändert; in den Schuppen bildete sich Chlorophyll. Auf dem Wasser wächst *R. glauca* auch gut, nur muß sie, wie auch bei dem eben angeführten Versuch, anorganische Stoffe in gelöster Form zur Verfügung haben; ich brachte stets etwas Erde auf den Boden der Glasschale. Auch muß darauf geachtet werden, daß der Standort ein kühler ist; gegen starke Erwärmung sind die Pflanzen empfindlich.

Im Dunkeln vermag *R. glauca* sich einige Zeit zu halten, doch wächst sie kaum und zeigt keine der an den Marchantiaceen bekannten Etiolierungserscheinungen.

Zog ich *R. glauca* unter Wasser, so verzweigte sie sich abnorm, ebenso, wenn sie auf gutem Boden und abgeschwächtem Licht gezogen wird. Bei dem gegabelten Thallus ist dann stets einer der Gabeläste im Wachstum gehemmt, entweder abwechselnd der rechte oder linke oder stets derjenige auf der gleichen Seite. Die unregelmäßigen Verzweigungen scheinen durch einen Überschuß von anorganischen gegenüber den organischen Nährstoffen bewirkt zu werden, denn Sandboden und normale Beleuchtung haben zur Folge, daß die Thalli gedrunken und breit werden und sich regelmäßig verzweigen, während *R. glauca*, in Knopscher Nährlösung gezogen (statt 1000 ccm Wasser nur 500 bzw. 800 ccm) die abnorme Verzweigung auch zeigte.

R. glauca hat die Fähigkeit zu perennieren, d. h. das hintere Thallusende verwittert, während der vordere Teil weiterwächst.

Die Fähigkeit zur Bildung von Geschlechtsorganen scheint nahe mit den Bedingungen für die Möglichkeit des vegetativen Wachstums zusammen zu fallen. Man findet bei *R. glauca* jederzeit Gametangien. Dies ist aus biologischen Gründen wohl zu verstehen und besonders bemerkenswert gegenüber den oben erwähnten Verhältnissen bei *R. natans* und der „breiten Form“, bei denen so selten oder nie Gametangien angetroffen werden. Es liegen hier in einer und derselben Familie die Bedingungen für den Eintritt der Gametangienbildung offenbar sehr verschieden.

Durch die massenhafte Sporenerzeugung ist bei den Ackerriccien für die Erhaltung der Art gut gesorgt.

Die Sporen müssen eine Ruheperiode durchmachen. Daß die Keimung der Sporen nicht ohne weiteres erfolgt, gaben schon Hofmeister¹⁾ und Kny²⁾ an und ebenso Fellner³⁾. Letzterer erhielt schließlich Keimpflanzen, aber er hat keine Versuche über den Eintritt der Keimung angestellt. Die Literaturangaben zeigen, daß ähnliche äußere Bedingungen einmal eine Sporenkeimung hervorrufen, ein andermal aber auch nicht.

Dies geht auch aus meinen Versuchen hervor. In Schale I—XI (Tab. 1) wurden Sporen aus reifen Sporogonen ausgesät⁴⁾ und diese teils 9 Tage trocken gehalten und dann gegossen, teils von Anfang an feucht gehalten. Das Resultat war, daß Sporen aus beiderlei Versuchs-

1) Hofmeister, W., Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, 1851.

2) Kny, L., Über Bau und Entwicklung der Riccien. Jahrb. Wiss. Bot. 1867.

3) Fellner, F., Jahresbericht des akademischen naturwiss. Vereins in Graz, Anhang „Keimung der Sporen von *R. glauca*“, 1875.

4) Die Sporen wurden in geschlossenen Petrischalen auf Fließpapier ausgesät.

anordnungen zum Keimen kamen, und zwar, mit Ausnahme von Schale I, sehr spärlich. Die Zeit bis zum Eintritt der Keimung war annähernd überall dieselbe: 11—16 Tage. Es ist hier offenbar die innere Beschaffenheit der Sporen, ihr Reifezustand, maßgebend für den Eintritt der Keimung. — Um zu prüfen, ob es vielleicht die ganz jungen Sporen sind, die man schneller zum Keimen bringen kann, säte ich Sporen verschiedenen Reifegrades aus.

Es sprechen im großen ganzen die Resultate dafür, daß es Sporen in nicht ausgereiftem Zustand sein müssen, die ohne Ruheperiode keimen können. Im günstigsten Stadium waren Sporen aus Schale f', in welche Sporen von solchen Sporogonen gebracht wurden, die noch kaum durch den Thallus hindurchschimmerten. Auffallend ist allerdings die reichliche Sporenkeimung in Schale I, weil hier die Sporen nicht absichtlich aus jungen Sporogonen stammten. Da aber auf dem Riccianthallus oft zwei Sporogone ganz dicht nebeneinander stehen, so ist es doch gut möglich, daß neben dem zum Versuch verwendeten reifen Sporogon ein dicht daneben stehendes unausgereiftes — vielleicht durch jenes in seiner Entwicklung verzögertes — mit ausgesät wurde.

Erwähnt sei noch, daß ich einmal durch Gefrierenlassen von Sporen, die sicherlich nicht besonders jung waren, in zwei gleichbehandelten Schalen eine rasche, sehr reichliche und gleichmäßige Sporenkeimung bekam. Ich möchte das Ergebnis der Versuche dahin zusammenfassen, daß die ganz ausgereiften Sporen eine Ruheperiode durchmachen müssen, daß aber, wenn Sporen in bestimmten Entwicklungsstadien ausgesät werden, diese sehr bald, nach meinen Erfahrungen innerhalb 11—16 Tagen, keimen und daß es außerdem möglich ist, durch Gefrieren ein sehr schnelles Keimen wahrscheinlich auch der schon in der Ruheperiode befindlichen Sporen, hervorzurufen.

Zum Schluß möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, auch hier meinen besonderen Dank aussprechen für das freundliche Interesse, das er der Arbeit, die auf seine Anregung hin gemacht wurde, stets entgegenbrachte.

Die ausführliche Arbeit, die der vorliegenden Zusammenfassung zugrunde liegt, befindet sich mit Abbildungen im Botanischen Institut München und kann von da zur Einsicht bezogen werden.

Tabelle 1 zu den
(Für die Schalen I—XI)

Datum	Schale I	Schale II	Schale III	Schale IV	Schale V
1. VI.	Sporen von 5—6 Thalli ausgesät, abends, kam am 2. VII. in ein n. S gelegenes Glashaus. Sporen stets feucht gehalten ¹⁾	Sporen von etwa 5 bis 6 Thalli ausgesät, Schale genau behandelt wie Schale I	Sporen von etwa 4 Thalli ausgesät, trocken; hell gestellt in eine Temp. von 13°	Sporen von etwa 5 Thalli ausgesät; trocken; hell gestellt in eine Temp. von 13°	Sporen von 5 Thalli ausgesät; trocken; hell gestellt in eine Temp. von 13°
10. VI.	Kam in ein nach N gelegenes Glashaus, Durchschnittstemp. ca. 20°	Wie Schale I behandelt	Mit Regenwasser gegossen, in ein nach N gelegenes Glashaus gestellt. Durchschnittstemp. ca. 20°	Wie Schale III behandelt	Wie Schale III behandelt
12. VI.	Reichl. Sporenkeimung, also nach 11 Tagen				
14. VI.		3 Sporen keimen, also nach etwa 12 Tagen			
21. VI.	Etwa 60 keimende Sporen, davon in einer Gruppe 30 keimende Sporen zwischen 24 ungekeimten	Keine weitere Keimung erfolgt	Keine Keimung	Keine Keimung	Keine Keimung
30. VI.		Keine weitere Keimung	Keine Keimung	Keine Keimung	Keine Keimung
7. VII.	Keine neue Keimung, es sind immer noch sehr viel ungekeimte Sporen da	Keine neue Keimung	Keine Keimung	Keine Keimung	Keine Keimung
12. VII.	Keine weitere Keimung	Keine neue Keimung	Keine Keimung	1 Spore keimte, muß aber schon länger keimen und bei einer der letzten Beobachtungen übersehen worden sein!	Keine Keimung
23. VII.	Konnte keine Neukeimung feststellen	Keine neue Keimung	1 Spore keimte, muß aber schon länger keimen und bei einer der letzten Beobachtungen übersehen worden sein	Keine weitere Keimung	Keine Keimung

1) Die Sporen waren nur einmal unbeabsichtigterweise 1½, Stunde trocken,

Keimungsversuchen.

wurden reife Sporogone verwendet.)

Schale VI	Schale VII	Schale VIII	Schale IX	Schale X	Schale XI
Sporen von 5 Thalli ausgesät; trocken; hell gestellt in eine Temp. von 13°	Sporen von 5 Thalli ausgesät; trocken; dunkel gestellt, in Temp. von 13°	Sporen von 8 Thalli ausgesät; trocken; dunkel gestellt in Temp. von 13°. Hier scheint zwischen R. glauca auch R. sorocarpa hineingekommen zu sein)	Sporen von 8 Thalli ausgesät; trocken; dunkel gestellt in Temp. von 13°	Sporen von 8 Thalli von R. glauca ausgesät; trocken; dunkel gestellt in Temp. von 13°	Sporen von 8 Thalli ausgesät; trocken; dunkel gestellt in Temp. von 13°
Wie Schale III behandelt	Wie Schale III behandelt	Wie Schale III behandelt	Wie Schale III behandelt	Wie Schale III behandelt	Wie Schale III behandelt
1 Spore keimt in 1 Gruppe von 50—60 Sporen, also nach 11 Tagen Feuchthaltung	Keine Keimung	In 1 Gruppe von etwa 48 Sporen aus 1 Thallus keimt 1 Spore, in einer anderen Gruppe keimen 3 Sporen, also im ganzen 4 Sporen nach 11 Tagen Feuchthaltung	Keine Keimung	4 Sporen keimen in 1 Gruppe von etwa 70 Sporen aus demselben Thallus	Keine Keimung
Keine weitere Keimung	Keine Keimung	Keine weitere Keimung	Keine Keimung	In der Gruppe mit 4 keimenden Sporen noch 3 Neukeimungen, in einer anderen 2	Keine Keimung
Keine weitere Keimung	Keine Keimung	Keine weitere Keimung	Keine Keimung	Keine weitere Keimung	Keine Keimung
Keine neue Keimung	Keine Keimung	Keine weitere Keimung	Keine Keimung	Keine weitere Keimung	Keine Keimung
Keine neue Keimung	Keine Keimung	Keine neue Keimung	Keine Keimung	1 keimende Spore kam noch dazu	Keine Keimung

ich glaube aber nicht, daß dies irgendeinen Einfluß auf das Resultat hatte.

Tabelle 2 zu den Keimungsversuchen.

Schale a	Schale b	Schale c	Schale e'	Datum	Schale e und e'	Schale f und f'	Schale d		
Sporen am 10. I. ausgesetzt. Vom 10.—22. I. trocken, dunkel, in Temp. 13°. 22. I. gegossen, hell gestellt in Durchschnittemp. von 27°. Nach etwa 10 Tagen keimten einige Sporen (gesehen am 3. II., wo die Keimschläuche schon ein paar Tage alt waren)	Sporen am 14. I. ausgesetzt. Vom 14. I. bis 3. II. trocken, dunkel, in Temp. 13°. 3. II. gegossen, hell gestellt in Durchschnittemp. von 27°. Nach etwa 12 Tagen keimten einige Sporen (gesehen am 18. II., wo die Keimschläuche schon ein paar Tage alt waren)	18. VI. 1919. Sporen ausgesetzt. Schale um $\frac{3}{4}$ 1 Uhr offen in die Sonne gestellt. Temp. etwa 27°. 19. VI. $\frac{1}{8}$ 11 Uhr mit Regenwasser gegossen, war also fast 24 Stunden trocken. Kam dann am 19. VI. in eine Temp. von etwa 20° durchschn. Schale geschlossen. Nach etwa 9 Tagen keimten einige Sporen (gesehen am 30. VI., wo die Keimschläuche 2—3 Tage alt waren)	1. VI. 1920. Sporen von R. glauca ausgesetzt (von 9—10 Exemplaren). Schale um $\frac{1}{4}$ nach 9 Uhr offen in die Sonne gestellt. Temp. 25—27°. 11. VI. $\frac{1}{4}$ nach 9 Uhr mit Regenwasser gegossen, war also 24 Std. trocken; Schale geschlossen. Kam dann am 11. VI. in eine Temperatur von etwa 20° durchschnittl. Schale geschlossen.	21. VI.	Sporen aus Sporogonen v. R. glauca, die noch nicht ganz frei zutage lagen, mit Regenwasser gegossen, in ein nach Norden gelegenes Glashauss in Durchschnittstemp. von 20° gestellt. Schale e	Keine Keimung	Sporen aus Sporogonen, die zum Teil noch kaum durch den Thallus hindurchschimmerten, m. Regenwasser gegossen, in ein nach Norden gelegenes Glashauss in Durchschnittstemp. von ca. 20° gestellt (wie Schale e und e')	Ganz reife, frei zutage liegende Spor. v. 8 Exmpl. v. R. glauca ausgesetzt, m. Regenwasser gegossen und (wie Schale e, e' f u. f') in ein n. Norden gelegenes Glashauss in Durchschnittstemp. von ca. 20° gestellt.	
				30. VI.	Sporen von etwa 9 Exemplaren ausgesetzt	Keine Keimung	Sporen von R. glauca von etwa 9 Exmpl. ausgesetzt	Keine Keimung	
				7. VII.	In einer Gruppe keimen ca. 12 Sporen, davon waren 6 bestimmt aus 1 Sporogon; zwischen ihnen etwa 14 ungekeimte Sporen. Außer den 12 keimenden Sporen in 1 Gruppe keimte noch eine vereinzelt daliegende Spore. Also Keimung von ca. 13 Sporen n. 16 Tagen.	Keine Keimung	3 keimende Sporen, vereinzelt lieg. Also Keimung von 3 Sporen nach 16 Tagen	Die Sporen aus einem der 5 Thalli keimen fast alle, es sind etwa 40 keimende Sporen, die noch ganz hellbraun sind. Von einem anderen der 5 Sporogone keimen 11 Sporen, auch hier sind die Spor. noch hellbraun. Also Keimung von ca. 51 Sporen nach 16 Tagen	Keine Keimung
				12. VII.	3—4 neugekeimte Sporen	Keine Keimung	1 neugekeimte Spore	Keine Keimung	
				27. VII.	Noch ein paar Sporen neugekeimt, aber der größte Teil d. Sporen ungekeimt	Konnte keine Neukeimung feststellen	Etwa 11 neugekeimte Sporen	Keine Keimung	

Literaturverzeichnis.

- Bischoff, G. W., Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus der Gruppe der Marchantiaceen und Ricciaceen. 1835.
- Braun, A., Bemerkungen über einige Lebermoose. Flora 1821.
- Campbell, D. H., Mosses and Ferns. 1895.
- Evans, A. W., Notes in New England Hepaticae Rhodora, Journal of the New England Botanical Club, Vol. XIX (1917).
- Familler, J., Denkschrift der Bayr. Bot. Gesellschaft in Regensburg, Bd. XIV, Neue Folge, Bd. VIII. Regensburg 1920.
- Fellner, Jahresbericht des Akademischen naturwissenschaftlichen Vereins in Graz, Anhang: Keimung der Sporen von *R. glauca*. 1875.
- Gams, H., Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. 1918.
- Garber, J. F., The life-history of *Ricciocarpus natans*. Botanical Gazette XXXVII. 1914.
- Gasares-Gilet, Flora Iberica, Briófitas (Primera Parte) Hepaticas. 1919.
- Goebel, K., Organographie, 1. Auflage.
- Derselbe, Organographie II, 2. Auflage. 1915—18.
- Derselbe, Über den Öffnungsmechanismus der Moosanthridien. I. Suppl. aux Annales du jardin bot. de Buitenzorg. 1898.
- Hofmeister, W., Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. 1851.
- Juel, O. Über den anatomischen Bau von *Riccia Bischoffii* Hübn. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. IV. 1910.
- Kny, L., Über Bau und Entwicklung der Riccien. Jahrb. wiss. Bot. 1867.
- Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose, Bd. IV—VI 1879.
- Lewis, Ch., E., The embryology and development of *Ricca lutescens* and *Riccia crystallina*. Botanical Gazette XLI. 1906.
- Lindberg, Musc. Scand., pag. 2 (1879).
- Lindenberg, J. B. W., Monographie der Riccien. 1836.
- Macvicar, S. M., The students handbook of British Hepatics. 1912.
- Müller, K., Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, Bd. VI., 1. Abteilung in Rabenhorsts Kryptogamenflora. 1906—1911.
- Nees v. Esenbeck, C., Naturgeschichte der europäischen Lebermoose. 1838.
- Pietsch, W., Entwicklungsgeschichte des vegetativen Thallus, insbesondere der Luftkammern der Riccien. Flora 103 (1911).
- Stephani, F., Species Hepaticarum, Vol. I. 1900.
- Strasburger, E., Das botanische Praktikum. 1913.
- Trabut et Douin, Extrait de la Revue générale de Botanique: Deux Hépatiques peu connues. 1919.
- Torka, V., Lebermoose aus dem Nordosten der Provinz Posen. Hedwigia 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [114](#)

Autor(en)/Author(s): Gaisberg Freiin Elisabeth von

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Lebermossgattung Riccia 262-277](#)