

POŠTNINA PLAČANA V GOTOVINI.

PRIRODOSLOVNE RAZPRAVE

KNJIGA 2 (3. ZV.)

(STR. 125—164, 3 SLIKE, TABLA VIII—XI)

**IZDAJA IN ZALAGA
PRIRODOSLOVNA SEKCIJA MUZEJSKEGA DRUŠTVA
ZA SLOVENIJO
UREDIL DR. PAVEL GROŠELJ**

**IZŠLO DNE 20. DEC. 1933
PUBLIÉ LE 20 DÉC. 1933**

LJUBLJANA 1933

**TISKALI J. BLASNIKA NASL., [UNIVERZITETNA TISKARNA
LITOGRAFIJA IN KARTONAŽA D. D.
ODGOVOREN L. MIKUŠ**



Donos k poznavanju rodu *Riella*.

Vraber Maks.

(4 table in 3 slike v tekstu).

Riella je zelo zanimiv in redek jetrenjak, ki živi submeržno v slani in sladki vodi. Ime je dobil po svojem najditelju, francoskem oficirju Durieu de Maisonneuve (*Duriaea* — *Duriella* — *Riella*!). Prvo vrsto (*R. Notarisii*) je sicer odkril De Notaris (1835) na Sardiniji, a smatrali so jo za rod *Sphaerocarpus* (*Sph. Notarisii*). Isto (?) vrsto so pozneje našli v Grčiji. Prva vrsta, ki je bila določena kot nov genus (*Duriaea*), je bila *R. helicophylla*, odkrita v slanih jezercih severnoafriške pokrajine Alžir (1842). Nadalje so bile odkrite vrste: *R. Reuteri* v Ženevskem jezeru (kjer je sedaj ni več), *R. Clausonis* (*R. Parisii*), *R. Battandieri*, *R. Cossoniana*, vse tri v raznih krajih v Alžiriji, nadalje *R. gallica* v južni Franciji. Corbière smatra vrsto *R. gallica* samo kot formo vrste *R. Battandieri*, Trabut in Corbière pa mislita, da so enodenne vrste *R. Battandieri*, *R. Reuteri* in *R. gallica* samo lokalne forme ene in iste vrste (*R. Reuteri*). *R. Reuteri* v tem širšem smislu bi bila torej kolektivna mediteranska vrsta z nahajališčem v pokrajinah Tunis, Alžir, Maroko, juž. Francija in Švica (Zen. jez.) in morda tudi Sardinija in Grčija, če spada v to kolektivno vrsto tudi *R. Notarisii*, kakor misli Müller. Po teh najdbah je torej bila domovina rodu *Riella* razširjena na vse območje Sredozemskega morja in Herzog smatra rod *Riella* kot vodilen mah za sredozemske pokrajine. Njegov geografski areal pa se je kmalu razširil tudi na ostale dele sveta. *Riella Paulsenii* je bila odkrita v Turkestanu, *R. americana* v Sev. Ameriki, *R. affinis* na Kanarskih otokih, *R. capensis* v Juž. Afriki, *R. bialata* pa kot zadnja v Alžiru (1907). Dosedaj torej poznamo 13 vrst. Porsild deli rod *Riella* z ozirom na obliko perijanta na dva subgenera: *Trabutiella* (*R. Cossoniana* in *R. Paulsenii*) in *Euriella* (vse ostale vrste).

Hofmeister (13, p. 2) pravi: „Aus der Mannigfaltigkeit der Formen der Lebermoose tritt durch eigentümlichste Tracht weit hervor die Montagne'sche Gattung *Riella*, vor allem die Algiersche *Riella helicophylla*, deren drei Zoll hohes, wendeltreppenförmiges, aufrechtes Laub zu den wunderbarsten Gebilden des Pflanzenreiches gehört.“ Herzog¹ pa piše: „Eine seltsame Mittelstellung nimmt *Riella* ein, die eine Kombination zwischen in Profilstellung aufgerichtetem Thallus und einem mit einfachsten Blättern besetzten Kormus darstellt.“ *Riella* vzbuja pozornost, ker je njen talozni gametofit pokončen. Vsled svoje pokončne rasti in primitivnih listkov spominja močno na listnate (foliozne) jetrenjake. Med taloznimi jetrenjaki imata pokončno rast edino

¹ Th. Herzog, Geographie der Moose, Jena 1926, p. 2.

še rodova *Haplomitrium* in *Calobryum*, ki pa sta tudi sicer zelo aberantna in izolirana. Njuno steblo je multilateralno (radijalno), *Riella* pa ima le navidezno radijalno steblo, ker je njena bilateralna (dorzoventralna) zgradba sekundarno zabrisana. Poleg teh habitualnih posebnosti pa nudi rod *Riella* tudi mnogo zanimivih morfoloških in fizioloških problemov.

V teku časa se je zato nabralo o rodu *Riella* že precej literature, vendar je njegovo poznavanje še vedno nepopolno. Vegetativni organi so bili za večino vrst po raznih avtorjih dovolj opisani in pojasnjeni (poleg mnogih drugih sta se z njimi pečala zlasti *Leitgeb* in *Göebel*), razvoj gametangijev in sporogonov pa je bil še pomanjkljivo poznan. Za nekatere vrste so bili sicer opisani posamezni razvojni štadiji, a popoln razvoj ni bil še nikjer poznan, tudi so že opisani štadiji deloma netočni. *Kruch* je opisal razvoj spolnih organov za vrsto *R. Clausonis* (*R. Parisii*), a radi pomanjkanja materiala so njegovi podatki nepopolni; razentega je omenjeni avtor usmeril svoje preiskave v glavnem na citološke razmere pri oplodnji. Pomanjkanje materiala, zlasti svežega, je glavni vzrok pomanjkljivemu poznavanju tega rodu. Zato je tudi njegova sistematska pozicija bila še vedno dvomljiva.

Predmet pričujoče razprave je v tem, da se na vrstah *R. helicophylla*, *R. gallica* in *R. bialata*:

1. točno dožene razvoj gametangijev in sporogonov;
2. posveti posebna pažnja razvoju in funkciji sterilnih stanic sporogonske kapsule;
3. raziščeta razvoj in sestava oljnih stanic in oljnatih teles;
4. opiše razvoj zarodnih brstičev in poda kritika tozadevnih *Douinovi*h trditev;
5. ugotovita razvoj in zgradba vrste *R. bialata*;
6. reši na podlagi dobljenih rezultatov vprašanje glede sistematskega položaja rodu *Riella*.

Moji izsledki se opirajo na raziskavanja, ki sem jih izvršil deloma na svežem, deloma pa na alkoholnem materialu. V literaturi podane ugotovitve sem deloma korigiral, deloma pa izpopolnil in podprl z novimi dokazi. Posebno pozornost sem posvečal pri vseh svojih preiskavah onim znakom, ki odločajo o sistematski opredelitvi rodu *Riella* (in *Sphaerocarpus*). Zato na te znake v razpravi sproti opozarjam. Mislim, da ne more biti več tehtnih pomislekov, ki bi govorili proti uvrstitvi obeh rodov med *Marchantiales*.

Radi izredne nežnosti je rastlinice težko fiksirati in vlagati v parafin po običajnih metodah, ker so celo najmilejše metode pregrobo. Mikrotomski rezi izpadejo zato večinoma neugodno in jih je treba silno mnogo, preden se najde ugoden rez. Mnogo anatomskih preiskav sem zato izvršil na celih objektih.

Pregled literature o rodu *Riella* je podan ob koncu, ostala literatura pa, ki sem jo uporabljal, a se ne tiče direktno predmeta razprave, je navedena sproti v tekstu pod črto.

I. Razvoj in zgradba gametangijev in sporogonov.

A. Mikrogametangiji.

1. Razvoj in zgradba mikrogametangijev.

Mikrogametangiji ali anteridiji se razvijajo pri rodu *Riella* iz obrobnihih stanic membranozne enoslojne peroti tik nad vegetacijsko zono. Navadno se vsaka druga ali tretja obrobna stanica pretvori v anteridijalno zasnovo na ta način, da zraste preko robne površine v obliki podolgovate betičaste papile — anteridijalni primordij (sl. 1.). Kmalu se pojavi v višini roba (sl. 2, a) ali pa bolj ali manj pod njim (sl. 2, b) prečna stena, ki razdeli anteridijalno zasnovo v prizmatično spodnjo podnožno in glavičasto gornjo stanico. Gornja predstavlja anteridijalno matično stanico (sl. 3, A in sl. 12, A), spodnja (sl. 3, p in slika 12, p) pa pri nadaljni tvorbi anteridija ni udeležena, ampak postane sestavni del ostenja anteridijalne dupline. Anteridijalna matična stanica raste na svojem vrhu dalje in se naglo debeli (sl. 3), njen ožji spodnji del pa se s prečno steno oddeli od širšega gornjega dela, s čimer se izvrši delitev anteridijalne matične stanice v dva bistvena sestavna dela doraslega anteridija, v osnovo anteridijalnega držka (sl. 4, A₁ in sl. 14, A₁) in osnovo anteridijalnega telesa (sl. 4, A₂ in sl. 14, A₂).

Osnova anteridijalnega telesa hitro raste v višino in širino in se deli prečno dvakrat zaporedoma (sl. 5 in sl. 6), tako da razpade v tri druga nad drugo ležeče stanice (sl. 16, A₂—A₄). Ta tvorba etaž (Stockwerkbildung) je tipična za skupino *Marchantiales*. Od teh treh etažnih stanic ostane spodnja (sl. 16, A₂) sterilna, raste v širino in se deli vzdolž v dve stanici (sl. 8, A₂' in A₂''), iz katerih se tvori potom nadaljnjih (antiklinalnih) delitev spodnji del anteridijalne stene okrog mesta, kjer inserira pecelj. Vsaka od obeh gornjih stanic (sl. 16, A₃ in A₄) se razdeli s pomočjo dveh navpičnih, pravokotno druga na drugi stoječih sten, ki ležita v anteridijalni osi, na štiri enako velike kvadrantne stanice (sl. 7). Tvorba kvadrantnih stanic (Quadrantenteilung) je druga značilnost za razvoj anteridijev pri skupini *Marchantiales*. V teh osmerih kvadrantnih stanicah nastopijo periklinalne stene, tako da vsaka od njih razpade na eno zunanjo sterilno in eno notranjo fertilno (spermatogeno) stanico (sl. 8). Iz zunanjih (primarnih stenskih) stanic se potom nadaljnjih številnih radialnih delitev razvije enoslojna anteridijalna stena (sl. 9, sl. 10 in sl. 11). Iz notranjih fertilnih (primarnih spermatogenih) stanic se po mnogih delitvah (sl. 9) izoblikujejo končno zelo mnogoštevilne spermatozoidne matične stanice (sl. 11 in sl. 17), ki so do spermatogeneze razvrščene v pravilnih navpičnih in vodoravnih skladih (sl. 11), kar kaže na pravilen potek delitev v vseh treh prostorninskih smereh. Dorasel anteridij je jajčaste oblike in sedi na kratkem držku, ki se razvije iz prvotne drškove stanice (sl. 16, A₁) potom prečnih delitev. Sestoji iz treh stanic v eni vrsti (sl. 11, A₁', A₁'' in A₁'''), redkeje iz dveh (sl. 9) ali štirih (sl. 10) in stoji prosto v anteridijalni duplini.

2. Način pogrezanja anteridijev in njihov razpored.

Vzporedno z razvojem anteridijev gre njihovo postopno pogrezanje v perot, ki se prične takoj po anteridijalni zasnovi. Že zgoraj sem omenil, da podnožna stanica (sl. 12, p), ki se kot prva odloči od anteridijalne zasnove, sodeluje pri tvorbi ostenja anteridijalne dupline. Raste namreč v širino in na vsaki strani se zareže v njo po ena stena, vzporedna z ravnino peroti (sl. 13, p₁). Novonastali stanici rasteta ob anteridijalni zasnovi navzgor, prečne in vzdolžne antiklinalne stene odrezujejo od njih vedno nove stanice (sl. 14 in sl. 15). Istočasno, ko začne podnožna stanica rasti v širino, začneta tudi obe obrobni stanici, ki mejita na anteridijalno zasnovo (sl. 4, o in o₁), rasti kvišku in tvoriti nove stanice na isti način kakor prejšnje. Tako se okrog mladega anteridija stvari neke vrste obod, ki se mu v začetku tesno prilega, kmalu pa ga preraste, puščajoč nad njim široko odprtino (sl. 5 in sl. 15) in se začne od njega odločevati (sl. 16). Ta obod je spočetka spredaj in zadaj, kjer nastane iz obrobnihi mejnih stanic, višji ko ob straneh, kjer požene iz nižje ležeče podnožne stanice, a ta neenakost v višini se kmalu izravna in anteridij leži kakor v kakem kotlu, v katerega se vedno bolj pogreza, ker raste obod hitreje v višino nego on sam. Odprtina nad anteridijem se vedno bolj zožuje (sl. 6—sl. 9), oblikujoč ozek kanal, ki služi pozneje kot izvodilo za spermatozoide (sl. 18). Anteridijalna duplina se širi, med steno anteridijalne dupline ter anteridijem nastane prazen prostor (sl. 7—sl. 9), ki pa ga dozorevajoči anteridij pozneje izpolni, le okrog držka in nad vrhom anteridija se deloma ohrani (sl. 10). Anteridijalno izvodilo je razmeroma dolgo in poteka običajno precej poševno k perotnemu robu, iznad katerega se dviga gornji konec izvodila v obliki konice (sl. 18). Stena anteridijalnega izvodila sestoji iz podolgovatih valjastih stanic, ki oblikujejo izvodno cev (sl. 20), in se odpira navzven z ozko okroglasto odprtinico (ostiolum).

Stena anteridijalne dupline postane vsled periklinalnih staničnih deljenj (sl. 8) dvoslojna (sl. 9), v spodnjem delu včasih tudi trislojna (sl. 19, s₃) in prehaja v tri- do petslojno anteridijalno podnožje, kjer inserira anteridijalni pecelj (sl. 9), in se potem polagoma zoži v enoslojno perot (sl. 9, pe). Med posameznimi anteridijalnimi zasnovami se nahajata prvotno le po ena (sl. 2, med a in b) do dve (sl. 36, desno zgoraj) sterilni obrobni stanici. Tekom razvoja anteridijev in rasti peroti pa se sterilne vmesne stanice dele in tvorijo med anteridijalnimi izvodili večstanično vmesno plast (sl. 10, m), ki se navzdol zožuje in prehaja med anteridijalnimi telesi v enoslojno prekatno steno (sl. 19, 1), proti dnu anteridijalne dupline pa se zopet odebeli (sl. 10, n).

Način pogrezanja anteridijev v perot primerja Leitch² (16, p. 12—13) postanku zračnih duplin (Luftkammern) pri *Marchantiales*. Ta analogija pa ne drži več, odkar je Goebel (12, p. 748—750) dokazal, da zračne dupline nastajajo shizogeno v notranjosti staničja. Pač pa od-

² Številka v oklepaju znači zaporedno številko v pregledu navedene literature.

govarja pogrezanje anteridijev pogrezanju spolnih organov (zlasti arhegonijev), ki je pri jetrenjakih zelo često in ki obstoja v tem, da gotove stanice ali stanične skupine na talusu, ki dajo izvor gametangijem, v rasti zaostanejo in jih okolišno staniče preraste. *Leitgeb* (16, p. 83) je (vsled pomanjkljivega herbarskega materiala) napačno sklepal, da se anteridijalna matična stanica potom dveh vzdolžnih sten, ležečih v perotni ravnini, razdeli na tri stanice, katerih samo srednja da predstavlja pravo anteridijalno matično stanico, obe stranski pa da sta udeleženi na tvorbi krožne ograje okrog anteridijev. Kakor kažejo gornja izvajanja in slike (sl. 12—sl. 15), se glavičasta gornja stanica v celoti pretvori v anteridijalno matično stanico in šele podnožna stanica je udeležena pri tvorbi ostenja anteridijalne dupline. — V ostalem se moja opazovanja na vrstah *R. helicophylla*, *R. gallica* in *R. bialata* ujemajo z razvojem anteridijev, kakor ga je opisal *Leitgeb* za vrsto *R. Reuteri* (16, p. 82, tab. VIII, fig. 2, 3, 7), dočim je za vrsto *R. helicophylla* podal le en razvojni štadij (16, p. 83, tab. VII, fig. 9, 10), ki odgovarja moji sl. 8.

Anteridiji nastajajo na perotnem robu v strogo akropetalnem redu, tako da moremo vzdolž perotnega roba opazovati vse razvojne štadije od prvih anteridijalnih zasnov nad vegetacijsko zono do praznih anteridijalnih votlin na spodnjem koncu peroti (sl. 21). Najlaže je to opazovati pri vrsti *R. helicophylla*, kjer so ob posebno ugodnih vegetacijskih razmerah anteridiji često tako mnogoštevilni, da so vzdolž cellega perotnega roba nanizani skoraj v nepretrganem vencu (sl. 22). Nanizanost je neredko tako tesna, da se anteridiji medsebojno ovirajo v razvoju in da so deformirani, ali pa nastopajo drug nad oz. pod drugim. Pogosto je opazati tudi tvorbo anteridijev v pravilnih zaporednih serijah po 5—10 skupaj. Med posameznimi serijami so daljši presledki, v katerih se sterilni perotni del močneje razvije in je valovit, anteridijalne serije pa leže v globokih vdolbinah (sl. 21). V zvezi s tem je tudi razlika v peroti med moškimi in ženskimi rastlinami vrste *R. helicophylla*; moške rastline imajo ozko perot, večinoma krpasto in malo valovito, pri ženskih pa je perot približno za polovico širša in zelo valovita (sl. 58). Pri vrsti *R. gallica* je tvorba anteridijev zelo omejena. Najčesee nastopajo maloštevilni posamezni anteridiji, ležeči v globokih zarezah perotnega roba, redkeje v skupinah pa dva do tri in le izjemoma sem našel rastline z nepretrganim vencem anteridijev, segajočim približno do sredine peroti, ki se tukaj na mah razširi do dvojne ali trojne širine (sl. 23). Tvorba maloštevilnih anteridijev je do neke mere gotovo v zvezi z enodomnostjo te rastline.

3. Tvorba dvojne peroti pri vrsti *R. bialata* v zvezi z razvojem anteridijev.

Naj mi bo dovoljeno, da na tem mestu opozorim na vrsto *R. bialata*. Njen razvoj do sedaj še ni bil poznan. V tozadevnih preiskavah sem mogel ugotoviti, da se tako z ozirom na gametofit kakor tudi sporofit popolnoma ujema z drugimi vrstami. Vegetativnih štadijev zato tukaj ne bom posebej popisoval. Razvoj gametangijev, sporogonov, brstičev

in oljnih stanic podajam na drugem mestu, tukaj pa hočem omeniti neko posebnost, ki je v zvezi z razvojem anteridijev in ki se ne pojavlja pri nobeni drugi vrsti, to je tvorba dvojne peroti. Rastlina je enodoma in razvija le maloštevilne anteridije, navadno okoli 5 (sl. 25 do sl. 27), redko do 10 ali več (sl. 28 in sl. 29). Do tvorbe anteridijev je perot enotna kakor pri ostalih vrstah in rastlina je po svojem habitusu (sl. 24) zelo podobna vrsti *R. helicophylla*, le da je od nje znatno manjša, doseže namreč velikost dobrega centimetra, dočim je *R. helicophylla* visoka do 3 cm in čez. Na mestu anteridijalne zaslove je perot globoko zarezana (sl. 25 in sl. 26). Nad odprtinami anteridijalnih izvodil požene na vsaki strani iz peroti majhna krpa. Obe krpi naraščata in stojita med seboj ter z enotnim delom peroti bolj ali manj vzporedno (sl. 27). S tvorbo novih anteridijev nastajajo nove parne krpe. Če je anteridijalni venec nepretrgan, zavzema dvojna perot ves gornji del (sl. 28 in sl. 29) in njeni krili (desno in levo) sta enotni ter valoviti (desno krilo na sl. 29) ali pa do dna zarežani in krpasti (levo krilo na sl. 29). Ako nastopajo anteridiji posamezno ali v skupinah (sl. 26), se ohrani na odsekih med njimi enotna perot, navadno bolj razvita od parnih krp. Vršički anteridijalnih izvodil po nastavitvi parnih krp še zrastejo in tako se med obema kriloma stvori nizek zobčast rob (označen na sl. 28 in sl. 29 s črno črto). Pridejani shematični sliki 30 in 31 jasno kažeta razliko med enotno perotjo pred tvorbo anteridijev (sl. 30, a) in med dvojno perotjo po nastavitvi anteridijev (sl. 31, a₁ in a₂).

4. Izjemen slučaj v položaju anteridijev in pripevek k vprašanju o morfološki vrednosti peroti.

V veliki množici rastlin, ki sem jih imel pod mikroskopom, sem slučajno zadel na eno, ki je nudila izredno zanimivost (sl. 32). Bila je povsem normalno razvita, perot pa je bila pod vrhom prekinjena, kar sicer ni velika redkost, ali na onem delu stebelca, ki je bil brez peroti, sta stala dva normalno razvita dorasla in nepogreznjena anteridija. Da ne gre v tem slučaju za kako pretrganje peroti, je jasno, ker je bil perotni rob nad in pod tem mestom neraztrgan, stebelce samo je bilo okroglo in brez vsakega sledu o odtrgani peroti, anteridija pa sta inserirala direktno na njem. Temu čisto izjemnemu slučaju pripisujem veliko morfološko važnost, ker nedvomno govori za teorijo o peroti kot dorzalnem izrastku (*Dorsalwucherung*) stebelca. To teorijo je zagovarjal *Leitgeb* (16, p. 7—8, p. 78 in p. 81—82) proti *Hofmeisterju* (13, p. 93), ki je smatral perot pri rodu *Riella* (*Reuteri*) kot morfološko enakovredno z eno vzdolžno polovico talusa rodu *Marchantia*. *Leitgeb*-ova teorija ima mnogo verjetnosti in pridružil se ji je *Schiffner* (25, p. 42) in deloma tudi *Goebel* (8, p. 106—107). Najtehtnejši razlog zanjo je lega anteridijev na perotnem robu, kamor so bili dvignjeni s prvotnega položaja na stebelcu (talusu) samem, to tembolj, ker se tudi pri vrsti *Riccia natans* (16, p. 82) pojavlja na dorzalni strani talusa od mesta do mesta grebenast izrastek, v katerem končujejo anteridijalna izvodila. Pri rodu

Riella je šel razvoj najbrž samo dalje, tako da je perot s postopnim izraščanjem dvignila kvišku tudi anteridije. Poleg zgoraj omenjenega izjemnega slučaja, ki predstavlja najbrž delni povratek k prvotnim razmeram (Rückschlag), najdemo tudi v razvrstitvi arhegonijev oz. sporogonov in razentega še v kulturah na suhem (Landkulturen) oporo za to domnevo. Rastline v kulturah na suhem (šota, kremenjakov pesek) namreč kažejo značilno redukcijo peroti. Ta je navadno ožja ko pri rastlinah v vodnih kulturah, močno nagrbančena, zvita in krpasta (sl. 100), v nekaterih slučajih pa je videti prav jasno, kako se perot od dna proti vrhu postopno reducira (sl. 101); posamezni odseki so vedno ožji in zadnji je razvit le še v obliki rudimentarnega roba, nad njim pa je stebelce golo in okroglo. Pri dnu, kjer je rastlina še bolj ali manj v vodi (substrat polit z raztopino), je perot razvita normalno, čimbolj pa se stebelce dviga iznad vode, tem močnejše nazaduje rast peroti in slednjič na vrhu čisto preneha. Redukcija peroti je torej očitno v zvezi s prevajanjem vode in s prehrano, ki sta v vodi izdatnejši ko na suhem. Iz tega bi se dalo tudi sklepati, da je perot pri rodu *Riella* pridobitev, ki je v zvezi s hidrofilnim načinom življenja in torej tvorba sekundarnega značaja, kar bi potrjevalo omenjeno Leitgeb-ovo teorijo.

5. Spermatogeneza in postopek pri preparaciji.

Mladi anteridiji so svetlo-zelenkaste barve; ko dozorevajo, postanejo rumenkasti in slednjič rjavkasti ali oranžno-rumeni. Njihova stena je tanka in vseskozi enoslojna; opremljena je s klorofilom in vsaj na mladih anteridijah samostojno asimilira ter sodeluje pri prehrani urno razvijajočega se spermatogenega staničja, ki mu razentega dovaja hrano še pecelj, v čigar podnožju je nakopičenega mnogo škroba. Ko anteridiji dozorevajo, izgubi klorofil svojo zeleno barvo in škrob iz anteridijalne stene počasi izgineva. Pojav prebarvanja anteridijev (odnosno njihovih sten) je pri mahovih precej razširjen in je znan tudi pri rodu *Sphaerocarpus* (12, p. 648—649), njegov vzrok pa še ni prav pojasnjen.

Ker je perot vsled obilnega klorofila intenzivno zelena, so mlajši anteridijalni štadiji v njej težje vidni, dočim starejši vsled prebarvanja prosegajo skozi tanko perotno steno. V svrhu preiskave je treba zelene rastline razbarvati v alkoholu (ekstrakcija klorofila). Da postanejo anteridiji še bolj vidni, je treba rastline obdelovati še s kalijevim lugom, da izgine škrob in da se v njem tudi anteridiji razjasnijo. Slično učinkujeta tudi kloralhidrat in kalijev bikromat. Z zadnjim se anteridijalna vsebina razentega še rumenkasto-rjavo pobarva, dobi ostre konture in se pri preparaciji zdrobi. Za fiksacijo in barvanje anterozoidov so priporočljiva sredstva: očetno-kislo metilno zelenilo (obarva zeleno), karbol-fuksin (obarva anterozoidne matične stanice po predhodnem obdelovanju s 7%-no kromovo kislino rdečkasto), hematoksilin in razna jedrna barvila.

Pri spermatogenezi tvori vsaka spermatozoidna matična stanica najbrž po en sam spermatozoid (anterozoid). Po no-

vejših preiskavah (Ikeno, Bolleter) je za nekatere jetrenjake (*Marchantia*, *Fegatella*, *Pellia*) dokazano, da se jedro spermatozoidne matične stanice deli in da stanica razpade diagonalno v dve hčerinski stanici, vsaka od njih pa da en spermatozoid. Ali nastopa ta način spermatogeneze tudi pri rodu *Riella*, nisem raziskoval, verjetno pa se mi zdi, ker sem opazoval delitvene štadije jedra na kubičnih spermatogenih stanicah, ki so prestavljale najbrž že definitivne spermatozoidne matične stanice (sl. 17). Ko so anterozoidi dozoreli, se stene matičnih stanic zasluze in vsa vsebina se izlije skozi izvodni kanal v obliki goste in motne sluznate mase in se na robu nabere v kapljico (sl. 18), v kateri plava nebroj anterozoidov, ki nimajo lastnih ovojcev. V tem oziru je torej rod *Riella* sličen z rodom *Sphaerocarpus*, kjer se anterozoidi istotako nahajajo v sluznati tekočini in so tudi brez lastnih ovojcev.³ Anterozoidi (sl. 34) imajo obliko zavitih palčk. Na enem koncu so betičasto odebeljeni, na drugem pa zašiljeni in tukaj sta pritrjena dva dolga bička, ki pa jih je zelo težko opaziti. Na konkavni strani je opaziti navadno še majhen mehurček (ostanek plazme?). Sluznata masa se v vodi razleze in iz nje se izvijajo anterozoidi in splavajo po vodi.

6. Način izpraznjevanja zrelih anteridijev.

Kar se tiče načina, kako se dozoreli anteridiji izpraznjujejo, je mehanizem sledeč. V mladosti so anteridiji podolgovato-eleptične oblike in okrog njih je večinoma prazen prostor, tekom dozorevanja pa se močno odebele in postanejo jajčasto-okrogli ter sčasoma izpolnijo anteridijalno duplino. Na dozorelih anteridijih je stena sorazmerno tanjša kot na mlajših. Za časa spermatogeneze začno nabrekati stene anterozoidnih matičnih stanic in proizvajajo pritisk na anteridijalno steno, ki se zato tesno prileže ob steno anteridijalne dupline. Ker nabrekajoče stene anterozoidnih matičnih stanic polagoma posluze, narašča notranji pritisk, ki privede slednjič do eksplozije. Anteridijalna stena se na vrhu, kjer je prosta in najtanjša, razpoči in del anteridijalne sluznate vsebine sunkoma zleti skozi izvodilo, ostane pa z delom vsebine, ki je ostal še v duplini, v nepretrgani zvezi (sl. 18). Vsled kohezije sluznate mase in pod vplivom še trajajočega notranjega pritiska se iztisne iz dupline polagoma vsa vsebina. — Glavno funkcijo pri izpraznitvi ima brez dvoma proces zasluzevanja anterozoidnih matičnih stanic. — Sluznata masa da reakcije na sluzi: metilensko modrilo jo obarva modro, safranin rdeče, klorcinkjod vijoličasto itd. Iste reakcije dobimo tudi že na dozoreli vsebini anteridijev, ko se prične zasluzevanje, in v manjši meri jih da tudi stena anteridijalne dupline, iz česar se da sklepati na njeno aktivno sodelovanje pri izpraznjevanju anteridijev, posebno v njegovi drugi fazi. To bi odgovarjalo načinu izpraznjevanja pri nekaterih pred-

³ A. M. Showalter, Studies in the cytology of the Anacrogynae. I. Antherozoids. *Annal. Bot.*, 1926, 40, p. 691—707. (Referat o tem v *Bot. Centralbl.*, Bd. 9 (151), 1927, Heft 14/15, p. 462—463.)

stavniki skupine *Marchantiales*, kakor n. pr. *Sauteria alpina*, *Grimaldia*, *Corsinia*, *Tesselina* (12, p. 652—653). — Če so anteridiji nanizani tesno drug ob drugem, pospešuje izpraznitev tudi medsebojni pritisk, ki je često zelo znaten, tako da so prekatne stene zmečkane (sl. 10). Anteridijalna stena sama ostane pri izpraznjevanju povsem pasivna in neizpremenjena; niti namreč ne zasluži, niti se ne odebeli, kakor je znano pri mnogih jetrenjakih.

Prirodna izpraznitev se izvrši navadno v več sosednih anteridijih istočasno in jo je zelo redko mogoče videti, ker je težko zadeti ugodni trenotek, ko se izvrši prva sunkovita faza izpraznjevanja, dočim se druga počasnejša faza lahko pogosto opazuje. Ves potek izpraznjevanja pa lahko zasledujemo pod mikroskopom, če ga umetno povzročimo. Rastlinice s primernimi razvojnimi štadiji anteridijev je treba na objektu steklu pokriti s pokrivalko in rahel pritisk nanjo zadostuje, da se zreli anteridiji izpraznijo. Kolik pritisk vlada v zrelem anteridiju, vidimo, če z ostro preparirno iglo previdno predremo perotno steno in odpremo anteridij na vrhu. Zaslužela anteridijalna vsebina z veliko silo udre skozi odprtino.

Po izpraznitvi ostane anteridijalni dršek z anteridijalno steno vred v votlini, ki se močno zoži (sl. 18). V praznih anteridijalnih votlinah se često naseli alga *Nostoc*, ki jako rada nastopa v sluznatih votlinah raznih jetrenjakov (*Blasia*, *Grimaldia*, *Anthoceros* itd.) in vodne praproti *Azolla*. Ali je ta pojav tolmačiti kot parazitizem ali kot simbiozo, kakor je dokazano n. pr. za praprot *Azolla* (20, II, p. 883), nisem preiskoval. — Vsekakor pa priča naselitev te alge o prisotnosti služi v anteridijalni duplini.

Rod *Riella* je značilen tudi potem, da jako zgodaj fruktificira in je v tem oziru podoben rodu *Sphaerocarpus* (16, p. 64). Iz trosov vzkalile mlade rastlinice, kakor tudi mladi adventivni poganjki nastavijo anteridije že, ko so razvili kalilno ploskev (Keimscheibe) in ko niso še niti nastavili stebela in listkov (sl. 35). Arhegoniji se redkeje razvijejo tako rano.

7. Razvojni tip anteridijev z ozirom na *Marchantiales* in *Jungermanniales*.

V skupini jetrenjakov razlikujemo z ozirom na razvoj, zgradbo in obliko anteridijev dva glavna tipa. Prvi (primitivnejši) tip obsega *Marchantiales*. Značilen je po tem, da se anteridijalna matična stanica deli potom prečnih delitev v več stanic (najmanj 4), ki leže druga nad drugo (*Querscheibenbildung*). Najnižja od njih je sterilna in tvori potom nadaljnjih deljenj večinoma kratek pecelj, vse ostale pa se dele v kvadrante (*Quadrantenteilung*) in periklinalne stene jih razdele na periferne sterilne stanice, ki stvorijo steno, in na centralne fertile, ki dajo spermatogeno staničje. Spermatogeno staničje se torej tukaj razvije iz več etažnih stanic (najmanj iz dveh), katerih vsaka tvori 4 primarne spermatogene stanice in anteridijalna stena nastane razmeroma pozno. Dorasli anteridiji so podolgovate ali jajčaste oblike. — Drugi

tip tvorijo *Jungermanniales*. Bistvena razlika od prvega tipa je v tem, da se prva anteridijalna zasnova razdeli v spodnjo sterilno (držkovo) stanico in gornjo anteridijalno matično stanico, ki se navadno ne deli več prečno, ampak se razpolovi vzdolž v dve stanici, katerih vsaka potom dveh nadaljnjih ekscentrično ležečih sten razpade na dve sterilni periferni (stenski) in eno centralno (spermatogeno) stanico. Tukaj se torej razvije spermatogeno staničje iz ene same stanice, ki da po svojevrstnih delitvah samo dve primarni spermatogeni stanici in anteridijalna stena se nastavi zgodaj. Dorasel anteridij je okroglaste oblike in ima večinoma dolg pecelj.

To razliko sem moral poudariti, da se vidi nedvomna pripadnost rodu *Riella* k prvemu tipu in pa radi rodu *Sphaerocarpus*, najbližjega njegovega sorodnika, ki ga Lotsy (17, p. 85—86) našteva kot poseben vmesni — tretji tip, v katerega bi moral spadati tudi rod *Riella*, kajti po poročilih in slikah, ki jih o razvoju anteridijev pri rodu *Sphaerocarpus* podajajo Leitgeb (16, p. 66—67), Cavers (3, p. 6) in Goebel (12, p. 654, fig. 635, 11—15 in fig. 636, 1—2), so razmere pri rodu *Riella* popolnoma iste. Kakor pri rodu *Riella*, tako se tudi pri rodu *Sphaerocarpus* anteridijalna matična stanica razdeli potom treh prečnih sten na 4 druga nad drugo ležeče stanice, od katerih ostaneta obe spodnji sterilni — iz prve se razvije pecelj, iz druge pa spodnji del anteridijalne stene — obe zgornji pa se po znanem načinu razdelita v kvadrante i. t. d. Rodova *Riella* in *Sphaerocarpus* se torej od prvega tipa (*Marchantiales*) razlikujeta edino v tem, da se pri njih anteridijalna matična stanica deli v manjše število stanic (4) in da ostaneta od teh obe spodnji stanici sterilni. Ta razlika ni dalekosežna, ker predstavlja le majhno redukcijo števila etažnih stanic in fertilnosti (namesto ene dve sterilni stanici). Svojo važnost izgublja tembolj, če pomislimo, da pri rodu *Riccia*, tipičnem predstavniku prvega tipa, število etažnih stanic ni stalno, ampak celo močno variira in po Schifferju (25, p. 11, fig. 1 A—C) ima *Riccia glauca* navadno samo 4 etažne stanice; razentega sta včasih tudi tukaj obe spodnji stanici sterilni, ker namreč obe tvorita pecelj, ali pa je zgornja udeležena na tvorbi anteridijske stene (25, p. 9, fig. 1, B). — Postaviti za rod *Sphaerocarpus* (in *Riella*) poseben tretji tip razvoja anteridijev torej ni dovolj utemeljeno, ker ta tip ne predstavlja kake vmesne stopnje, ampak se odločno približuje prvemu tipu in je njegova posebnost razentega še po prehodih (*Riccia*) direktno spojena s prvim tipom. — Lotsy (17, p. 85—86) navaja za rod *Sphaerocarpus* podatke, ki se ne strinjajo s poročili in slikami zgoraj omenjenih avtorjev, ko namreč pravi, da se anteridijalna matična stanica deli na tri etažne stanice, katerih spodnja da je sterilna (pecelj), obe zgornji pa da sta fertilni. Mogoče je na tej (zmotni?) podlagi osnoval tretji tip, ki pa bi bil vseeno še vedno mnogo bliže prvemu ko drugemu tipu.

B. Makrogametangiji.

1. Razvoj in zgradba makrogametangijev in primerjanje z istovrstnimi organi pri *Marchantiales* in *Jungermanniales*.

Makrogametangiji ali arhegoniji so pri jetrenjakih i po svojem razvoju enotnejši i po končnem izoblikovanju enoličnejši ko anteridiji.

Tudi rod *Riella* ne nudi bistvenih posebnosti v razvoju arhegonijev. Ta se namreč vrši v glavnem po splošni shemi razvoja arhegonijev pri jetrenjakih (izvzemši *Anthocerotales*) in ga hočem zato le na kratko opisati. Opazili bomo neke znake, ki se pojavljajo tudi pri rodu *Sphaerocarpus* in ki govore za njuno bližnjo sorodnost in za pripadnost obeh k skupini *Marchantiales*.

Prva zasnova arhegonijev je enaka anteridijalni zasnovi, razlika je samo v položaju. Dočim se anteridiji razvijajo iz obrobnihih stanic peroti, se nastavijo arhegoniji na perotni ploskvi iz prvih derivatov perotnih (dorzalnih) segmentov (sl. 36) kot glavičaste vzbokline. Ta arhegonski primordij razpade potom vodoravne stene v podnožno in arhegonsko matično stanico (sl. 37). Slednja se precej razraste v širino, v njej nastopijo tri navpične stene, ki proti dnu konvergirajo (sl. 37) in oklepajo tri kote po približno 60° ter jo razdele v tri zunanje sterilne (primarne stenske) stanice in eno notranjo stanico (sl. 38). V zadnji se pojavi periklinalna stena, ki jo razdeli v gornjo krovno (sl. 39, k) in spodnjo centralno stanico (sl. 39, c₁). Ta se razpolovi v gornjo vratno kanalno matično stanico (sl. 40, v) in spodnjo zarodno (jajčno) matično stanico (sl. 40, c₁), ki se ponovno deli v zarodno (jajčno) stanico (sl. 41, j in sl. 42, j), in trebušno kanalno stanico (sl. 41, t in sl. 43, t). Vratna kanalna matična stanica tvori po treh delitvah 4 vratne kanalne stanice (sl. 43, v₁—v₄).

Tri primarne stenske stanice in krovna stanica se vzporedno z diferenciacijo notranjih stanic dele antiklinalno (sl. 39 do sl. 41) in izoblikujejo končno enoslojno arhegonsko steno (sl. 43 in sl. 45). V vratnem delu arhegonija je stena sestavljena iz 6 navpičnih staničnih vrst (sl. 44 in sl. 46).

Dejstvo, da ima rod *Riella* (isto velja za rod *Sphaerocarpus*) 4 vratne kanalne stanice in da je stena v vratnem delu arhegonija sestavljena iz 6 navpičnih staničnih vrst, govori za njegovo pripadnost k skupini *Marchantiales*, ker je namreč za skupino *Jungermanniales* značilno, da imajo redno mnogo več vratnih kanalnih stanic (do 16) in v vratnem delu stene samo 5 navpičnih staničnih vrst.

Z ozirom na ostale jetrenjake sta rodova *Riella* in *Sphaerocarpus* značilna po tem, da sta zarodna in trebušna vratna stanica zelo voluminozni in približno enake velikosti (sl. 43) in da zarodna stanica ne izpolnjuje popolnoma votline v trebušnem delu arhegonija (sl. 47). Razentega se ena stran (z ozirom na steblo zunanja) arhegonija jačje

razvija od druge (sl. 43 in sl. 45), vsled česar je vrat nagnjen na stran (proti stebelu), kar se zlasti dobro vidi na zrelih sporogonih, kjer stoji ostanek vratu ekscentrično (sl. 57). — Podnožna (držkova) stanica (sl. 37, p in sl. 38, p) se deli prečno (sl. 39, p_1 in p_2) in ta delitev se pojavi tudi pri rodu *Sphaerocarpus*, izostane pa pri ostalih jetrenjakih (16, p. 58). Potom nadaljnjih vzdolžnih in prečnih delitev se končno razvije masiven arhegonjski držek (sl. 43 in sl. 45).

2. Razvoj perijanta, način odpiranja zrelih arhegonijev in njihov razpored.

Že na mladih arhegonijih je videti, kako prične na njihovem dnu iz držka poganjati krožni izrastek (sl. 40, p_1 in sl. 41, p_1 in p_2), ki predstavlja osnovo poznejšega sporogonskega ovoja ali perijanta (sl. 48, p—sl. 52, p.). Na doraslih arhegonijih je ta ovoj še zelo nizek (sl. 43 in sl. 45) in se po oplojenju arhegonija zelo hitro razvija dalje (sl. 48, p) v organ vrčaste oblike, ki je v spodnjem delu trebušnato razširjen, zgoraj pa se zožuje in prehaja v cevkast nastavek (sl. 58, p) z majhno odprtino na vrhu (*R. helicophylla*), ali pa ožji cevkasti del manjka (*R. gallica*). Vseskozi je enoslojen, živahno asimilira in daje razvijajočemu se sporogonu zaščito in hrano. — Če se arhegonij ne oplodi, se perijant sicer tudi razvije, ostane pa ožji in krajši (sl. 58, najnižji sporogon na stebelu). Perijant pri rodu *Riella* obdaja en sam arhegonij oz. sporogon (pri rodu *Sphaerocarpus* izjemoma 2 do 3), kakor notranji ovoj (imenovan istotako perijant) pri nekaterih rodovih skupine *Marchantiales*; poslednjemu je sličen tudi po tem, da požene iz arhegonjskega držka. Pri skupini *Jungermanniales* ni nobenega ovoja, ki bi bil homologen s tem perijantom.

Način odpiranja zrelih arhegonijev je dokaj enostaven, kakor pri večini jetrenjakov. Ko je zarodna stanica godna za oploditev, začno prečne stene vratnih kanalnih stanic in trebušne kanalne stanice nabrekati in producirati sluz. Proces zasluževanja zajame tudi plazmatično vsebino teh stanic (sl. 45 in sl. 46), kar je lahko dokazati z reakcijami na sluz (kongo-rdečilo, metilensko modrilo i. t. d.). Vsled tega nastane v vratu pritisk, ki pretrga zvezo med apikalnimi stanicami vratne stene, ne da bi te same zapadle zaslužanju, in skozi odprtino izteka sluznata plazmatična masa, ki kemotaktično privablja anterozoida in je še dolgo po oploditvi vidna na vrhu vratu (sl. 48).

Moja opazovanja glede arhegonijev na vrstah *R. helicophylla*, *R. gallica* in *R. bialata* se popolnoma ujemajo med seboj, kakor tudi z delnimi poročili, ki jih je podal Leitzgeb (16, p. 80 in 83—84) za vrsto *R. Reuteri*, in z nepopolnimi slikami, ki jih je za vrsto *R. Clausonis* dal Kruch (15; glej 17, p. 98, fig. 57). Sploh sem mogel ugotoviti, da vlada med vrstami rodu *Riella* tako glede gametofita kakor tudi sporofita velika enotnost in je torej ta rod zelo homogen.

Kakor anteridiji, tako se tudi arhegoniji razvijajo v strogo akropetalnem redu, ki pa na zunaj ni vedno jasen. Pogosto namreč naj-

demo na spodnjem delu stebelca kak mlad sporogon ali celo arhegonij, dočim se nad njim nahajajo starejši štadiji (sl. 58 in sl. 101). Ta kršitev akropetalne zaporednosti pa je le navidezna, kre gre v teh slučajih, v kolikor sem jih raziskal, vedno za neoplojene in propadle arhegonije ali pa za v razvoju zaostale sporogone (sl. 101). Isto poroča *Leitgeb* (16, p. 66) za rod *Sphaerocarpus*. Razvrstitev arhegonijev odnosno sporogonov je na rastlini (ne oziraje se na njihovo akropetalno zaporednost) nepravilna. Najčešče se nahajajo na obeh stranh stebela blizu njegovega prehoda v perot (sl. 58), včasih na zunanjem (prostem) robu stebelca ali pa na notranjem robu peroti, izjemoma tudi na sami perotni ploskvi (sl. 101). V zadnjem slučaju je perot na tem mestu odebeljena in odebelina, sestoječa iz podolgovatih stanic, se v obliki žile podaljša do stebelca in služi za dovajanje hrane. Ta različna razvrstitev arhegonijev oz. sporogonov je v zvezi z rastjo perotnih (dorzalnih) segmentov in njihovih derivatov, ker je del teh (skupno s stebelnimi ali ventralnimi segmenti) udeležen na tvorbi stebelca in potrjuje zelo verjetno domnevo o peroti kot dorzalnem izrastku stebelca.

C. Sporogoni.

1. Razvoj embrija in zgradba sporogona.

Proces oploditve in citološke razmere pri tem je opazoval že *Kruch* (15) na vrsti *R. Clausonis* in zanimivo je, da so njegova tovrstna opazovanja bila sploh prva pri mahovih. *Lorbeer*⁴ je opisal redukcijsko delitev pri vrsti *R. helicophylla* in ugotovil, da se ta vrši docela enako kakor pri rodu *Sphaerocarpus*, kar je nov dokaz za njuno najožjo sorodnost.

Oplodjena zarodna stanica se obda s tankim ovojem in močno nabrekne, tako da se tesno prilega stenam arhegonskega trebuha. Oblasti spojek (zigota) se začne v spodnjem delu zoževati in postane bolj ali manj zašiljen. Sedaj nastopi v njem prva delitvena stena, ki poteka navadno precej poševno (sl. 48), včasih pa tudi bolj ali manj vodoravno in ki razdeli zarodek v 2 po velikosti približno enaki, po obliki pa dokaj različni stanici, v zgornjo epibazalno zaobljeno in spodnjo hipobazalno izvlečeno stanico. Epibazalna stanica daje izvor sporogonski pušici (capsula), iz spodnje pa se razvije sporogonski dršek (seta) z odebeljenim priveskom (bulbus), ki služi za črpanje hrane (haustorium). — To je zelo važen dokaz, da spada rodova *Riella* in *Sphaerocarpus* (kjer so razmere iste), med *Marchantiales*, kajti pri *Jungermanniales* se razvije ves sporogon (capsula + seta) iz epibazalne stanice, hipobazalna

⁴ G. Lorbeer, Untersuchungen über die Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungs-Lehre, 1927, Bd. 44, p. 1—109. (Referat o tem v Bot. Centralbl., N. F. Bd. 11 (153), 1927, Heft 5/6, p. 170—172.)

pa tvori samo privesek (haustorium) na koncu držka. — Način, kako se postavi prva delitvena stena k osi embrija (poševno ali navpično), ni odločilen za sistematsko opredelitev, ker obstojajo v tem oziru med skupinama *Marchantiales* in *Jungermanniales* prehodi.

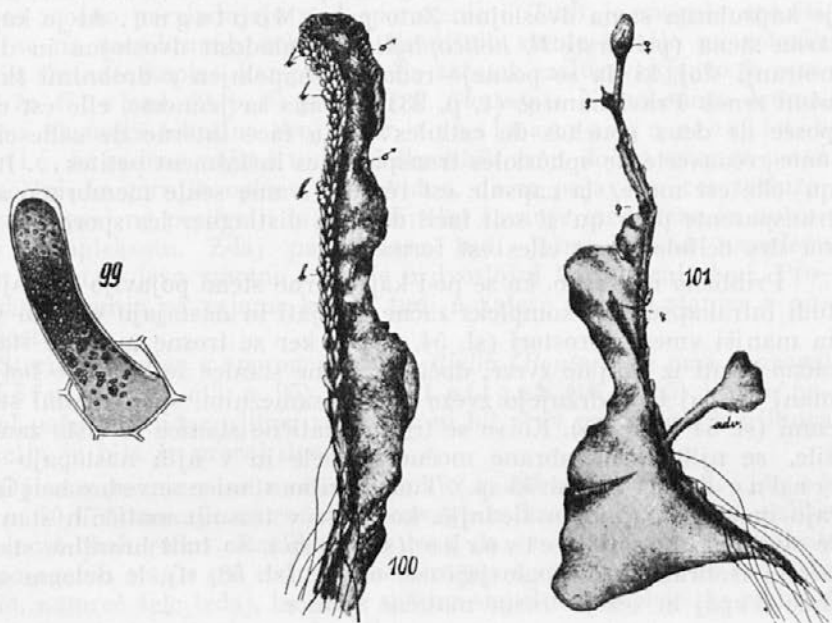
Ob prvi delitvi embrija nastopijo v steni arhegonskega trebuha, ki se sedaj imenuje kaliptra (calyptra), poleg antiklinalnih (radikalnih) sten tudi že periklinalne (tangencialne) in kaliptra postaja v gornjem delu dvoslojna (sl. 48 in sl. 49), v spodnjem pa trislojna. Ko doseže višek svojega razvoja, je v gornjem delu (okrog kapsule) trislojna (sl. 52, kal. k.) v spodnjem (okrog držka in priveska) pa se odebeli celo na 5 do 8 slojev (sl. 52, kal. d.). Arhegonski vrat ostane enoslojen in odmre (sl. 57, a. v.).

Po delitvi poteka razvoj embrija sledeče: Hipobazalna stanica se mnogokrat deli prečno (sl. 49 in sl. 50) in stvori dršek; na njegovem spodnjem koncu se pojavijo poleg prečnih tudi vzdolžne delitve (sl. 51) in izoblikuje se odebeljen privesek (bulbus), ki se zajé v staniče odebeljene kaliptre ter služi za sesanje hrane (haustorium) iz okolišnega staničja, kjer se zbira škrob iz perijanta in kaliptre. Stanice tega odebeljenega priveska so bogate na plazmi in drobnih (tranzitornih) škrobnih zrnih in njihova površina požene navadno papilozne izrastke (sl. 52). Odebelina je tako tesno zraščena z obdajajočim staničjem, da jo je nemogoče izpreparirati, ne da bi se poškodovala, čeprav je meja med obema jasno vidna. Za prevajanje hrane je ta tesni stik zelo važen. — Dršek sam sestoji pri vrsti *R. helicophylla* (sl. 52) iz ene same vrste stanic; *R. gallica* ima dršek redno odebeljen na 2—4 stanične vrste, dočim za vrsto *R. bialata* razmer nisem mogel ugotoviti, ker so mi manjkali zreli sporogoni. Za vrsto *R. Parisii* (*R. Clausonis*) pa navaja *Leitgeb* (16, p. 86, tab. VII, fig. 16), da je dršek sestavljen iz 4 staničnih vrst in da je do konca neodebeljen, s čimer se strinja tudi *Douinova* navedba (6, p. 196, fig. 15 in 17). Obilno dovajanje hrane skozi dršek omogočuje sporogonu zelo hiter razvoj.

Ko se je hipobazalni del embrija že enkrat ali dvakrat delil, nastopi v epibazalnem delu, ki se je medtem povečal in nekoliko iztegnil (sl. 49), prva delitev in kmalu za njo druga, tako da je embrijo na tem štadiju zgrajen iz treh gornjih in treh do štirih spodnjih etažnih stanic (sl. 50). Gornji del prehaja v spodnjega brez ostre meje, ki se stvori šele tekom nadaljne diferenciacije obeh delov embrija (sl. 51 in sl. 52).

V kapsularnem delu sporogona se vsaka od treh stanic razdeli na 4 kvadrante (sl. 50) in vsak kvadrant razpade po periklinalni delitvi na zunanjo sterilno in notranjo fertilno stanico. Zunanje stanice tvorijo prvo kapsularno steno (sl. 51), ki ostane ves čas enoslojna, notranje (12 po številu) pa predstavljajo primarno sporogeno staničje (archesporium), ki se nadalje mnogokrat deli v vseh treh prostorninskih smereh in stvori se zaokrožen kompleks kubičnih stanic, ki so razvrščene v bolj ali manj pravilnih vodoravnih in navpičnih vrstah in ki so še nediferencirane (sl. 52). Opremi-

ljene so še s klorofilom kakor kapsularna stena, ki se tej solidni stanični masi tesno prilega ter se od nje dobro razlikuje po svojih velikih stanicah (sl. 52, kap.). Na tem razvojnem štadiju je kaliptra že dosegla vrhunec svojega razvoja ter se s tremi sloji sploščenih stanic, od katerih je zunanji sloj najdebelejši, tesno prilega kapsuli (sl. 52, kal. k.).



2. Diferenciacija kapsularne vsebine v trosne matične in sterilne hranilne stanice.

Kompleks kubičnih stanic se ne deli več, pač pa nastopijo v njem značilne izpremembe. Kaka četrtna stanic se nekoliko poveča in malo zaokroži (sl. 53, sp), ostale stanice pa ostanejo neizpremenjene (sl. 53, st). Prve so trosne matične stanice, druge pa ostanejo sterilne in imenujemo jih z ozirom na njihovo prehranjevalno funkcijo hranilne stanice (Nährzellen). Fertilne stanice nimajo določenega razporeda, marveč so bolj ali manj enakomerno raztresene med sterilnimi (sl. 53—sl. 56), in sicer posamič ali pa po 2 do 3 skupaj. — Prvotni razliki v velikosti in obliki se pridruži kmalu tudi razlika v stanični vsebini. V trosnih matičnih stanicah se klorofil polagoma rezorbira, jedra so velika, protoplazma pa postane gosta in temnejša, dočim sterilne stanice obdrže klorofil in v njih se nabira škrob. Razentega se tudi začne zveza med obojevrstnimi stanicami rahljati, ker se sporogene stanice vedno bolj zaokrožajo (sl. 54, sp), dočim ostanejo sterilne stanice še oglate in se le na prostih robih nekoliko zaokrožijo (sl. 54, st).

Ko so sporogene stanice že dosegle svojo končno velikost, se stanice kapsularne stene še vedno dele in povečujejo kapsularno votlino. Posledica tega je, da se začne kapsularna stena ponekod odločati od notranjega staničnega masiva, vsled česar se pojavljajo špranje (sl. 54, pr.) in končno se bolj ali manj krog in krog izoblikuje ozek vmesni prostor med steno in notranjim kroglastim kompleksom. To dela videz, ko da je kapsularna stena dvoslojna. Zato pravi Montagne, da je kapsularna stena (pri vrsti *R. helicophylla*) v mladosti dvoslojna in da je notranji sloj, ki da se pozneje reducira, napolnjen z drobnimi škrobnimi zrci. Pravi namreč (1, p. 233): „Dans sa jeunesse, elle est composée de deux couches de cellules... La face interne de celle-ci est toute recouverte de sphéroïdes transparentes infiniment petites... Lorsqu' elle est mûre, la capsule est réduite à une seule membrane assez transparente pour qu' il soit facile de bien distinguer les spores au travers des cellules dont elles est formée.“

Približno istočasno, ko se pod kapsularno steno pojavijo špranje, se tudi infrakapsularni kompleks začne rahljati in nastajajo v njem večji in manjši vmesni prostori (sl. 54, v. p.), ker se trosne matične stanice začno trgati iz skupne zveze, dočim sterilne stanice še ostanejo bolj ali manj skupaj in vzdržujejo zvezo med posameznimi sporogenimi stanicami (sl. 54 in sl. 55). Ko so se trosne matične stanice že čisto zaokrožile, se njihove membrane močno odebele in v njih nastopajo tetradne delitve (sl. 55 sp.). Tudi sterilne stanice se vedno bolj izolirajo in zaokrožujejo in slednjič, ko so se v trosnih matičnih stanicah že tvorile trosne četvorke (sl. 56, sp.), so tudi hranilne stanice precej izolirane in okroglo-jajčaste oblike (sl. 56, st), le deloma se še drže skupaj in vežejo trosne matične stanice.

Na tem razvojnem štadiju se začne na kapsularnem delu kaliptre (sl. 52, kal. k.) proces rezorpcije. Najprej izgine notranji sloj, za njim se rezorbira še srednji in ostane samo zunanji sloj z ostanki ostalih dveh slojev. Del kaliptre okrog sporogonskega držka (sl. 52, kal. d.) pa se ne rezorbira. Sporogon je na takem štadiju lahko izpreparirati, ker se rezorbirana kaliptra rada loči od kapsule. Pri rodu *Sphaerocarpus* razpade kaliptra že na mladih sporogonih, razlika, ki jo za rodova *Riella* in *Sphaerocarpus* navaja že Montagne (1, p. 233).

Ako sporogon na razvojnem štadiju, kakršnega približno kaže sl. 55, izprepariramo iz ovoja, vidimo pod mikroskopom, da je neprozoren, le med steno in notranjo temno maso se nahaja prosojna plast. Ako tak sporogon razjasnimo s kalijevim lugom, postane prosojna periferna plast čisto prozorna; izpolnjena je z neko tekočino, ki plavajo v njej (močno nabrekli) škrobna zrnca. Kmalu se tudi v notranjosti neprozornega kompleksa pojavijo manjša svetlejša okrožja, opredeljena po večjih temnejših partijah in napolnjena istotako s tekočino in škrobnimi zrci. V temnejšem ogrodju lahko že razločujemo svetlejše sterilne in motnejše sporogene stanice ali celo že rjavkaste trosne tetrade.

Vprašanje je sedaj, odkod tekočina s škrobom v sporogonu. Če tak sporogon s preprirano iglo predremo, ne da bi ga preje razjasnili v kalijevem lugu, se izlije iz njega motna sluznata tekočina zelen-

kaste barve, v kateri plavajo poleg premnogih škrobnih zrn tudi mnoge hranilne in trosne matične stanice oz. mlade trosne četvorke. Čim zrelejši je sporogon, tem več je v njem tekočine in tem manj hranilnih stanic. Številčno razmerje med obojevrstnimi stanicami pada na škodo hranilnih stanic (to se vidi na sl. 54 do sl. 56) in se na popolnoma zrelih sporogonih skoraj izenači (sl. 57), dočim v mladih sporogonih hranilne stanice močno prevladujejo nad sporogenimi. Tudi je mogoče opaziti, kako se na membranah nekaterih hranilnih stanic tvorijo na gotovih mestih sluznate kepice, kar predstavlja začetek zasluževanja; to je opazoval že *G o e b e l* (9, p. 8) pri vrsti *R. Clausonis*. Ni nobenega dvoma, da ima sluznata tekočina svoj izvor v zasluževanju sterilnih stanic, ki zadene najbrž tudi del škrobnih zrn, dočim ostanek piava v tekočini. Iz gornjih opisov je razvidno, da se pojavi proces zasluževanja najprej na periferiji in sluz napolni špranje med steno in notranjim kompleksom. Zdaj pa postane tudi jasno, odkod navedeno *M o n t a g n e*-jevo zmotno mnenje o dvoslojni kapsularni steni. Proces zasluževanja pa zajame kmalu tudi nekatere sterilne stanice v notranjosti.

Sterilne stanice v sporogonu rodu *Riella* (*Reuteri*) je prvi opazoval že *H o f m e i s t e r* (13, p. 95) in tudi *L e i t g e b* (16, p. 85) jim je posvečal pažnjo, vendar njihov razvoj še ni bil prav pojasnjen in njihova funkcija je bila še precej dvomljiva.

Opisane razmere se močno ujemajo z onimi, ki jih *L e i t g e b* (16, p. 70—71) navaja za rod *Sphaerocarpus*, kar potrjuje zopet veliko sorodnost obeh rodov. Razlika je v tem, da se diferenciacija sterilnih in sporogenih stanic pri rodu *Sphaerocarpus* izvrši pozneje ko pri rodu *Riella*, namreč šele tedaj, ko se je solidni stanični kompleks že zrahljal in ko so se že vse stanice zaokrožile.

Če sporogon na štadiju pred tvorbo tetrad (sl. 54) izprepariramo in z alkoholom ekstrahiramo klorofil, vidimo jasno razliko med sterilnimi in sporogenimi stanicami. Medtem ko so sterilne stanice obdane od fine tanke membrane in natrpane z velikimi škrobnimi zrci (sl. 59), ki so enostavna (sl. 60, a in b) ali sestavljena (sl. 60, c—e), so membrane nekoliko večjih trosnih matičnih stanic zelo močno odebeljene (sl. 61, m), notranjost stanic pa je izpolnjena z gosto granulirano maso, v kateri leže drobne kapljice (sl. 61, n). Če dodamo kako jedovo spojino, se sterilne stanice skoraj trenutno obarvajo temnomodro in sčasoma počrne, tako da skoraj ni mogoče razločevati posameznih škrobnih zrn. Trosne matične stanice se spocetka ne obarvajo, po daljšem učinkovanju reagenta pa se tudi v njih drobno-zrnata masa obarva modro do črno in v njej se lepo vidijo svetle kapljice (sl. 61). Po dodatku sudana III. se te kapljice pobarvajo krasno oranžno-rdeče, kar je nedvomen znak, da so sestavljene iz maščobe. Ako izvršimo isto dvojno obarvanje na starejših trosnih matičnih stanicah različne razvojne stopnje, kakršne kažejo slike 55, 66, 56 in 62 ter končno na dozorelih trosih (sl. 64 in sl. 65), opazimo dobro, kako množina škroba postopno pada, količina maščobe pa narašča. V mladih sporogenih stanicah še močno prevladuje škrobna vsebina

(sl. 61), v zrelih trosih pa škrob do malenkostnih ostankov izgine in večje ter manjše maščobne kapljice izpolnjujejo vso notranjost (sl. 64). Izven dvoma je torej, da se v trosnih matičnih stanicah vrši pre-tvarjanje škroba v maščobe.

3. Razvoj in zgradba trosov.

Sporogeneza je normalna. Potom dveh zaporednih delitev (redukcijske in ekvacijske) se trosna matična stanica razdeli na 4 šp - cijalne trosne matične stanice (sl. 55, sp), v katerih se izoblikujejo 4 enako veliki trosi — trosna četvorka. Pri tvorbi četvork ostanejo trosne matične stanice okrogle (sl. 62 in sl. 66). Ta morfološki znak je tipičen za *Marchantiales*, dočim je za *Jungermanniales* značilno, da se na trosni matični stanici pri tvorbi tetrad naredijo 4 močne izbokline. Rod *Sphaerocarpus* (12, p. 673) se tudi v tem oziru sklada z rodом *Riella*.

Hofmeister poroča (13, p. 95), da se pri vrsti *R. Reuteri* v trosnih matičnih stanicah namesto štirih trosov razvijeta pogosta samo dva, Leitgeb (16, p. 85) pa navaja za vrsto *R. Parisii* (*R. Clasonis*) nasproten ekstrem, da se namreč namesto štirih razvije pogosto šest ali osem trosov. Po tej navedbi opozorjen, sem obračal pažnjo na število trosov v matičnih stanicah pri vrstah *R. heliophylla* in *R. gallica*, a nisem mogel nikjer najti nobene tozadevne abnormalnosti. Kot izjemen slučaj sem opazil samo to, da je bil eden od trosov znatno manjši od ostalih treh.

Z dozorevanjem trosnih tetrad postajajo stene trosov debelejšje ter rumenkaste in na površini se tvorijo bodičasti izrastki (sl. 66, sp.), vzporedno pa se stene trosnih matičnih stanic postopno rezorbirajo in slednjič obdajajo zrele tetrade le še kot tanek ohlapen ovoj (sl. 62), ki se na raznih mestih začne trgati in slednjič odpade. Rezorpcija sten matičnih in špeciialnih matičnih stanic nekoliko prispeva k tvorbi sluznate tekočine v kapsuli.

Zreli trosi ostanejo v tetradni zvezi deloma tudi še potem, ko nimajo več skupnega ovoja in se le polagoma razidejo, ohranijo pa še precej časa svojo tetraedrično obliko (sl. 64). Če nezrele trosne tetrade položimo v kalijev lug, nabreknejo trosi in se zaokrožijo (sl. 66). Pri rodu *Sphaerocarpus* ostanejo trosi v tetradni zvezi celo do kalitve.

Po velikosti trosov in po obliki bodičastih izrastkov na steni se med-sebojno razlikujejo posamezne vrste rodu *Riella*. Tozadevne preiskave je izvršil že Porsild (22, p. 433). — Trosna stena je zelo debela in močna in je treba precejšnjega pritiska na pokrivalko, preden se tros razpoči. Sl. 65 kaže prerez skozi trosno steno. Zgrajena je iz treh plasti: mehurčasto trosno vsebino (slika 65, a) ovija zelo tanka, brezbarvna plazmatična kožica (sl. 65, b), in tina (endosporium); nanjo se prilega (brez ostre meje) mnogo debelejši celulozni sloj sivkaste barve, eksina (sl. 65, c); zunanja kutikularizirana plast je najdebelejša, temnorjava in se ostro loči od srednje plasti, njena površina pa je močno skulpturirana in na gosto posejena s koničastimi bodicami

(sl. 65, d), to je perinij (perinium); eksina in perinij tvorita skupaj eksospor (exosporium). Trosna stena je torej zelo odporna proti mehaničnim poškodbam, pa tudi njena fiziološka odpornost mora biti izredno velika, ker ohranijo trosi tako presenetljivo dolgo svojo kaljivost. Za svoje kulture sem dobil 25 let star trosni material od prof. Kupperja v Münchenu. Proti pričakovanju so vsejani trosi tekom nekaj dni vzkalili. Po treh do štirih mesecih sem žel že lastni trosni material. Ko sem po poldrugem letu izvršil z njim mnoge setve, nisem mogel dobiti novih kultur in šele po več mesecih so vzkalili maloštevilni trosi. Očividno torej trosi zelo dobro prenesejo izsušitev in izgleda, da ta celo ugodno vpliva na njihovo kaljivost. Isto je opazil tudi Porsild (22, p. 434).

4. Funkcionalni in morfološki pomen sterilnih sporogonskih stanic.

Ko se začno sporogene stanice diferencirati in izolirati, nastopi v sporogonskem držku važna izprememba, ki je zelo pomembna za nadaljni razvoj sporogona in ki meče tudi luč na nepojasnjeno vprašanje o fiziološki funkciji sterilnih stanic, ki jo je s precejšnjo gotovostjo zaslužil že Goebel (9, p. 8—9). Stanice sporogonskega držka namreč začno neposredno pod kapsulo odmirati, postanejo rjavkasto-rdeče in slednjič odmirajo ves dršek (sl. 57, s. d.), ki se pri preparaciji zelo rad odlomi. Kapsula je torej v svojem nadaljnjem razvoju odrezana od dovajanja hrane iz sporogonskega podnožja in glede prehrane razvijajočih se trosnih tetrad navezana sama nase. Kapsula ima dovolj hrane na razpolago, saj so njene sterilne stanice natrpane s škrobom (sl. 59) in sluznata tekočina je bogata na njem, razentega ima kapsularna stena škroba v izobilju in ga očividno oddaja v notranjost kapsule, kajti, ko se trosne tetrade bližajo zrelosti, pojema v njej škrobna zaloga in slednjič skoraj čisto izgine (sl. 67). Razvijajoče se trosne matične stanice vpijajo iz obdajajoče sluznate tekočine raztopljeno hrano, deloma pa jo sprejemajo tudi direktno od sterilnih stanic, v kolikor so ostale z njimi v nepretrgani zvezi. Tekočina, ki je spočetka gosta in motna in vsebuje bogato škrobno zalogo, se vzporedno z dozorevanjem tetrad razredčuje in ko so tetrade zrele, je skoraj svetla in v njej plava le malo škrobnih zrn (sl. 57). Enako tudi sterilne stanice vedno bolj izgubljajo škrobno vsebino (prim. sl. 59 in sl. 63) ter so slednjič skoraj prazne in kolabirane.

Iz povedanega spoznamo prehranjevalno funkcijo sterilnih stanic, ki jih zato po pravici imenujemo hranilne stanice. Imajo pa razentega še neko nadaljno funkcijo, ker indirektno sodelujejo pri odpiranju sporogonov. Vsled postopne dezorganizacije sterilnih stanic je vedno več sluznate tekočine v kapsularnem prostoru. Zato narašča tudi napetost v kapsuli, ki se vedno bolj zaokrožuje (sl. 57) in je na štadiju zrelosti tako napeta, da brizgne iz nje tekočina, če njeno steno z iglo predremo. Ker pričinja proces razpadanja tudi v kapsularni steni, je ta ob zrelosti sporogonov

odmrla (rjave barve) in je šibkejša, vsled česar jo notranja napetost nazadnje ob strani pretrga, hkrati z njo se pretrga tudi tanka kaliptra in zreli trosi splavajo ven. Često pa jih nekaj ostane v notranjosti raztrganega sporogona celo do kalitve. Ta čisto slučajni pojav navaja Douin (6, p. 200) poleg drugih nestvarnih dokazov za uvrstitev rodu *Riella* med *Jungermanniales*, med katerimi najdemo nekaj sličnega pri rodu *Pellia*. Seveda je ta dokaz brez vsake vrednosti.

Indirektno torej igrajo hranilne stanice nekako fiziološko vlogo elater, ker potom zasluževanja pripomorejo do osvoboditve in razširjenja trosov. Kapsula se ne odpira potom razpada njene stene, kakor navaja Müller (20, I, p. 319), ampak vsled notranje napetosti in šele po izpraznitvi razpade stena v večje ali manjše koščke (sl. 67).

Nepojasnjeno je še vprašanje o morfološki vrednosti sterilnih infrakapsularnih stanic. Uporabiti hočem tukaj samo znane rezultate in na podlagi teh pokazati na postopno izobrazbo elater pri nekaterih rodovih skupine *Marchantiales*, med katere prištevam na podlagi svojih preiskav tudi rod *Riella* (in *Sphaerocarpus*).

Leitgeb (16, p. 8) pravi glede tega samo, da je zelo težavno ali celo nerešljivo vprašanje, ali naj sterilne stanice smatramo kot začetek tvorbe elater ali pa kot reducirane elatere. Goebel (12, p. 7—9) skuša to vprašanje rešiti in je mnenja, da sterilne stanice niso reducirane, marveč rudimentarne elatere, mnenje, ki ima stvarno mnogo dokazov zase. Opira se pri tem na razmere pri rodu *Sphaerocarpus*, najbližjem sorodniku rodu *Riella*. Kakor sem že omenil, se pojavi diferenciacija sporogenih in sterilnih stanic pri rodu *Sphaerocarpus* pozneje nego pri rodu *Riella*, kar tolmači Goebel kot primitivnejše stanje. Za primitivnejše stanje govori tudi zanimivo dejstvo, da se jedra nekaterih sterilnih stanic razdelijo na četvero, kar spominja na tetradne delitve sporogenih stanic; včasih pa se delijo celo stanice same, kar jih sporogenim stanicam le še bolj približuje. Tovrstne stanice tvorijo nekako prehodno stopnjo med obema tipoma stanic in Petounikow (po Leitgebu, p. 72) jih imenuje z značilnim imenom „cellules intermédiaires“. Iz obeh dejstev bi se dalo sklepati, da so prvotno vse stanice infrakapsularnega staničnega kompleksa bile fertیلne, kakor je to slučaj še pri rodu *Riccia*. Da zavzema rod *Sphaerocarpus* neko prehodno stopnjo med rodovima *Riccia* in *Riella*, bo še verjetneje iz naslednjega. Pri rodu *Riccia* se trosne tetrade ob zrelosti razidejo, pri rodu *Sphaerocarpus* pa ostanejo v zvezi do kalitve. Toda pri obeh rodovih se pojavljajo pomembne izjeme, ki kažejo na medsebojne prehode. Pri vrsti *Sphaerocarpus cristatus* se trosi razidejo že pred zrelostjo, pri vrsti *Riccia Curtisii* pa ostanejo trosi združeni (12, p. 894). — Rod *Corsinia* gre v razvoju sterilnih stanic korak dalje, ker se včasih slednje po svoji podolgovati obliki že močno približujejo pravim elateram (12, p. 892, fig. 954, I, b). Rod *Boschia* (*Funicularia*), ki se naveže direktno na rod *Corsinia* (17, p. 104—105), pa ima že primitivne elatere s spiralnimi odebelinami, ki tvorijo direkten prehod na elatere pri višjih *Marchantiales* (*Marchantia* in dr.). Razvojna vrsta z ozirom

na izobrazbo elater v skupini *Marchantiales* bi bila torej sledeča: *Riccia-Sphaerocarpus-Riella-Corsinia-Boschia* (*Funicularia*)-*Marchantia*. Tej razvojni vrsti odgovarjajo v glavnem tudi druge sorodstvene razmere naštetih rodov. Z navedeno postopno izobrazbo sterilnih stanic v elatere je v skladu tudi mnenje *Kamerlingova* in *Goebelova* (12, p. 886 ff.), da so elatere prvotno bile v službi prehrane sporogenih stanic in da so šele sekundarno prevzele funkcijo razširjanja trosov.

II. Razvoj in zgradba plodilnih brstičev.

Rod *Riella* se med drugim odlikuje tudi po svojih plodilnih ali zarodnih brstičih (Brutknospen), radi njihove svojstvene oblike in njihovega morfološkega pomena.

Prvič sta opazovala zarodne brstiče na vrsti *R. americana* *Howe & Underwood* (14, p. 219 ff.), nato jih je *Porsild* (21, p. 442—443) opisal za vrsto *R. Paulsenii* in slednjič *Goebel* (11, p. 308—320) za vrste *R. Cossoniana*, *R. Battandieri* in *R. helicophylla*.

Pri vseh vrstah, ki sem jih imel v kulturi, so nastopali plodilni brstiči v veliki množini in so torej za vrsti *R. gallica* in *R. bialata* nanovo ugotovljeni. Zato je verjetno, da jih tvorijo vse poznane vrste. Ti brstiči so zelo izdatno sredstvo za vegetativno razmnoževanje rastline (poleg njene izredne regeneracijske zmožnosti). Mogel sem ugotoviti posebne odnose med tvorbo brstičev in spolnih organov. Predvsem nastopajo brstiči na krepko razvitih in živahno-rastočih rastlinah, ki navadno še niso nastavile gametangijev. Vzporedno s tvorbo gametangijev pa pojema tvorba brstičev in slednjič bolj ali manj preneha, zlasti, ko so sporogoni v najbujnejšem razvoju. V zvezi s tem je tudi pojav, da je pri dvodomnih vrstah, kakršna je n. pr. *R. helicophylla*, na moških rastlinah najti brstiče lažje in v večji količini ko na ženskih, zlasti če je tvorba anteridijev bolj šibka (sl. 100). Ko je rastlina preko vrhunca tvorbe gametangijev in ko je tudi večina sporogonov že dozorela, ali pa če so arhegoniji ostali neoplojeni, prične spet tvorba brstičev. Iz tega moremo sklepati, da sloni ta odvisnost tvorbe brstičev od gametangijev in sporogonov največ na prehrani, ker namreč tvorba gametangijev in posebej še razvoj sporogonov zahtevata zase velike količine asimilatov, ki jih zato primanjkuje za tvorbo brstičev. *Buch*⁵ tolmači izmenično nastopanje brstičnih in spolnih organov s pojavom takozv. organskih period, t. j. pravičnega izmenjavanja med vegetativnim in spolnim razplodom.

Razvoj brstičev sta v glavnem opisala že *Howe & Underwood* (l. c.), *Porsild* (l. c.) in *Goebel* (l. c.) sta ugotovila v bistvu iste razmere. *Goebel* je razentega ugotovil zanimive analogije med kalitvijo brstičev in kalitvijo trosov ter adventivnih poganjkov te rast-

⁵ *Kamerling*, Der Bewegungsmechanismus der Lebermooselateren, *Flora*, 1898, Bd. 83, p. 157 ff.

⁶ *H. Buch*, Über die Brutorgane der Lebermoose, *Heilsingsfors* 1911.

line, dokazal je tudi homolognost med brstiči in lističi rodu *Riella* in nadaljno homolognost teh organov s sluznatimi papilami rodu *Sphaerocarpus* ter nekaterih zastopnikov skupine *Marchantiales*. To seveda govori na eni strani za sorodnost rodov *Riella* in *Sphaerocarpus*, na drugi strani pa za pripadnost obeh rodov k skupini *Marchantiales*.

Ker se moja raziskovanja glede razvoja, zgradbe in kalitve brstičev pri vrstah *R. gallica* in *R. bialata* v bistvu strinjajo z rezultati omenjenih avtorjev, je pač zelo verjetno, da veljajo iste razmere za ves rod *Riella*. Zato tudi ne podajam tukaj tozadevnih opisov, ker bi bili odveč, ampak priobčujem le vrsto slik (sl. 79—sl. 96), ki naj pokažejo podroben razvoj plodilnih brstičev od prvih zasnov do popolne izobrazbe pri vrstah *R. gallica* in *R. bialata*. Opozarjam le na nekatere razlike k podatkom drugih avtorjev, ki pa niso bistvene važnosti.

Na preiskanih vrstah je bil poleg proksimalnega dela brstiča tudi njegov distalni del redno enoslojen, kar velja deloma tudi za vrsto *R. Paulsenii*, dočim je pri vrsti *R. americana* distalni del večslojen. V nasprotju s Porsildovimi (21, p. 442) ugotovitvami (na vrsti *R. Paulsenii*) so moje glede „maščobnih“ stanic. Te se namreč ne nahajajo nikjer na brstičih vrst *R. helicophylla*, *R. gallica* in *R. bialata*. Isto potrjuje Goebel (11, p. 310) za vrsti *R. Cossoniana* in *R. Battandieri*, le da navaja delno maščobno vsebino za velike rizoide inicijalne stanice (sl. 94 in sl. 95, označeno s križcem) na distalnem delu brstičev. Reakcije na maščobe, ki sem jih napravil na brstičih različnih razvojnih in kalitvenih štadijev, so ostale brezuspešne (enako tudi reakcije na sladkor). Pač pa se je poleg vsebine navadnih asimilacijskih stanic, ki so napolnjene z debelimi škrobnimi zrci (sl. 98, a), obarvala pogosto tudi fino-zrnata vsebina (tranzitorični škrob?) rizoidnih inicijalnih stanic (sl. 98, b). Ko iz teh velikih, brezbarvnih stanic poženejo rizoidi (sl. 99), izgine iz njih kmalu vsa vsebina in okolišne stanice dovajajo razvijajočim se rizoidom škrob, vsled česar se tudi njihova vsebina zmanjšuje.

Pri tej priliki naj bo omenjeno, da je pri rodu *Riella* poglavitni in skoraj izključni asimilacijski produkt škrob; v vseh delih rastline ga je mnogo, nekateri deli (stebelce, brstiči, sporogonski deli z obdajajočim staničjem) pa so z njim često tako natrpani, da razen škroba ni opaziti v njih skoraj nobene stanične vsebine. Po Ranckenovi⁷ razdelitvi mahov z ozirom na produkcijo škroba spada torej *Riella* odločno v tip amilofilnih mahov, ki je značilen za *Marchantiales*.

Razmnoževalni brstiči so namenjeni za takojšnjo kalitev. Normalno se odločijo od rastline in padejo deloma na tla, kjer takoj vzkale, deloma pa splavajo na površje, kjer jih je mogoče tudi s prostim očesom videti, ker so zbrani v skupinah, in prično tukaj kaliti; včasih pa se ne odločijo od stebelca in vzkale na mestu postanka. Pod neugodnimi vegetacijskimi pogoji brstiči ne kalijo normalno, marveč poganjajo adventivne poganjke na poljubnem mestu ob robu ali na ploskvi,

⁷ H. Rancken, Über die Stärke der Bryophyten, Helsingfors 1914.

najčesče pa na obeh vegetacijskih ploščah na meji med proksimalnim in distalnim delom (sl. 94, i in sl. 95, i).

Do gotove stopnje razvoja se lističi in brstiči med seboj sploh ne razlikujejo, njihov postanek in delni razvoj sta torej skupna, ker nastopi diferenciacija šele precej pozno. Toda tudi dorasli brstiči se razlikujejo od listkov le po svoji značilni lirasti obliki (sl. 95) in po rizoidnih inicijalnih stanicah. Kot bistveno razliko med listki in brstiči navajata Porsild (l. c.) in Goebel (l. c.) poleg tega še zadržanje proksimalnega dela brstiča, ki zraste preko insercijskega mesta drškove stanice (sl. 94, d in sl. 95, d), ki da je vedno enojna. To je sicer normalen slučaj, toda ta razlika ni zanesljiva, ker se tudi pri brstičih najdejo drški, ki sestojijo iz več stanic (sl. 93, d), enako kakor drški pri lističih (sl. 92, d). Razentega pa se tudi na lističih najdejo nedeljene bazalne (drškove) stanice. Če n. pr. primerjamo slike 91 in 92, ne moremo reči, v katerem slučaju imamo pred seboj listič ali brstič. Prva slika bi z ozirom na dršek, ki sestoji iz ene same stanice, govorila bolj za brstič, z ozirom na obliko pa bolj za list; pri drugi sliki pa govori dršek, ki je sestavljen iz več stanic, za listič, oblika pa za brstič (v sredini ožji). Ti prehodi med obojestranskimi organi samo še podpirajo Goebelovo teorijo o homolognosti obeh organov.

Povod za podrobna raziskavanja postanka in razvoja brstičev in listkov mi je dala kritika Goebelovih tozadevnih izvajanj od strani Douina (6, p. 197—198). Ta avtor ni mogel najti pravih brstičev v kulturah vrst *Riella Clausonis* in *R. Battandieri* in smatra za brstiče gotove tvorbe na stebelcu, lističih in peroti, ki jih zato seveda mora imenovati zelo različne od onih, ki jih je opisal Goebel. Navajam Douinov originalni tekst (6, p. 197): „Nous avons pu constater à nouveaux ces faits: ainsi, nous avons vu latéralement sur des feuilles (fig. 3.) et sur la tige (fig. 4.) des pousses adventives qui se développent sans montrer les phases initiales de la germination, mais en outre, nous avons observé sous certaines feuilles, sous l'aile et aussi sous la tige un (fig. 11 et 12) ou plusieurs (fig. 2 et 6) massifs des cellules très chlorophylliennes qui, bien que n'ayant pas une forme très nettement déterminée, doivent être considérés comme des propagules: en effet, ils sont capables de reproduire les phases initiales du développement de la plant à l'égal des spores.“

Iz tega opisa in zlasti še iz priloženih slik (fig. 2, 6, 11 in 12) je brez nadaljnega razvidno, da so ti „brstiči“ (propagules) čisto navadni adventivni poganjki (pousses adventives), kakršni so omenjeni na začetku citiranega teksta; razlika je le v tem, da predstavlja fig. 3 adventivni poganjek, ki je nastal na robu odmirajočega lista („les cellules sont complètement dépourvues de chlorophylle et mortes“), fig. 4 pa kaže vsaj v enem ali v dveh slučajih mlade lističe (morda celo zasnove pravih brstičev), v tretjem slučaju pa najbrž zasnovo adventivnega poganjka, dočim predstavljajo fig. 2, 11 in 12 prve zasnove adventivnih poganjkov na listni oz. perotni ploskvi, fig. 6 pa razcepljeno stebelce s tremi adventivnimi poganjki, od katerih bi eden mogel predstavljati

mlad list. — Nadaljni stavek (l. c.): „Parfois le massif propagulifère ne naît pas directement sur la feuille-mère, mais sur une innovation qui celle-ci développe (fig. 5 et 8)“ — samo še potrjuje moje mnenje, kajti vsled neugodnih vegetacijskih pogojev ali mehaničnih poškodb nastopajo na neizraslih adventivnih poganjkih novi in na teh lahko spet drugi, kar se more celo večkrat ponoviti, preden izrastejo normalni adventivni poganjki. V tem oziru je zelo instruktivna Goebelova sl. 13 (10, p. 207, fig. 13) in pojasnjuje Douinovo fig. 5 in fig. 8. „Massif propagulifère“ torej ni nič drugega nego skupina zelenih stanic, iz katerih se razvije adventivni poganjek. Gornja opomba pa daje hkrati tudi slutiti, da so bile Douinove kulture slabe in se zato brstiči najbrž sploh niso tvorili.

III. Razvoj in zgradba oljnih stanic in oljnatih telesc.

Za rod *Riella* so značilne oljne stanice s svojevrstno oljnato vsebino. Te oljne stanice predstavljajo morfološko važne tkaninske elemente, ki se po svoji velikosti, obliki in vsebini močno razlikujejo od navadnih asimilacijskih stanic. Nastopajo skoraj v vseh delih rastline, manjkajo le v stenah in držkih anteridijev, arhegonijev in sporogonov. V manjši količini se pojavljajo na steblih in sporogonskih ovojih (perijantih), mnogo pa jih je na peroti (sl. 68), lističih (sl. 97) in zarodnih brstičih (sl. 91—sl. 96), zlasti ob robovih teh organov. Njihov razpored je bolj ali manj slučajen, le ob robovih nastopajo v nekem določenem redu.

V doraslih oljnih stanicah izpolnjujejo oljnata telesa skoraj vso stanično prostornino in tvorijo skoraj njeno edino vsebino. Radi močnega lomljenja svetlobe se vsebina močno svetlika in jih je že po tem na prvi mah lahko razločevati od navadnih stanic, od katerih so tudi znatno manjše (sl. 68 in sl. 69), le na distalnem delu brstičev imajo velikost navadnih stanic (sl. 76). V mladosti so oljne stanice navadno klinaste oblike (sl. 70, 1 in 2), pozneje pa se bolj ali manj zaokrožijo (sl. 71), nikdar pa niso oglate ali iztegnjene.

V skupini jetrenjakov razlikujemo z ozirom na razvoj in končno obliko oljnatih telesc dva tipa, ki se krijeta s sistematsko razdelitvijo v *Marchantiales* in *Jungermanniales*. Pri slednjih nastopajo oljnata telesa bolj ali manj v vseh asimilacijskih stanicah, in sicer v večjem številu (najmanj 2—3 v vsaki stanici) in v obliki drobnih, nepravilnih telesc; pri prvih pa nastopajo vedno le v posebnih oljnih stanicah, in sicer vedno v enojnem številu in v obliki večjih pravilnih enostavnih ali sestavljenih telesc. *Riella* pripada v tem oziru brez dvoma tipu *Marchantiales*, kar bodo potrdila sledeča izvajanja. Niti mikroskopske preiskave, niti mikrokemijski poizkusi ne pokažejo, da bi se vršila produkcija oljnatih telesc v drugih stanicah razen v oljnih, ki so potemtakem diferencirani elementi asimilacijskega staničja. — *Riella* je za tovrstne preiskave zelo

ugoden objekt, ker je njena perot sestavljena iz enega samega sloja stanic.

Postanek in razvoj oljnih stanic in oljnatih telesc opazujemo najlažje na robu mladih poganjkov, lističev in brstičev, kjer nastajajo v strogi zaporednosti, tako da najdemo vzdolž roba vse razvojne štadije (sl. 69). Vsaka druga ali tretja stanica je oljna stanica, le redko sta po dve skupaj (sl. 69, 5 in 6). Najmlajši razvojni štadiji oljnih stanic se nahajajo tik za rastočo zono (sl. 69, r. z.). V navadno asimilacijsko stanico se zareže poševna stena in odreže od nje priostreno oljno stanico (sl. 70, 1), ki je po svoji obliki zelo podobna temenski stanici. Po svoji vsebini se spočetka ne razlikuje od ostalih stanic (sl. 69, 1), tudi je še zmožna rasti in često se celo deli (od tod po 2 oljni stanici skupaj). Prav kmalu pa se pojavijo v njej prve oljnate izločine v obliki drobnih zrnec (sl. 70, 2). Produkcija olja hitro napreduje in vzporedno z njo se rezorbira ostala stanična vsebina, tako da oljnati sekreti vedno bolj prevladujejo (sl. 70—sl. 75) in v dospelih oljnih stanicah je najti le še ostanke plazme in klorofila (sl. 69, 9 in 10, sl. 75). Dorasle oljne stanice so torej mrtvi stanični elementi. Drobnoljnatil delci se združujejo v vedno večje in slednjič se stvori eno samo večje telesce, ki pa ni homogeno, marveč je videti na njegovi površini obrise posameznih sestavnih delcev (sl. 69, 10 in sl. 76). V nekaterih oljnih stanicah se dolgo časa ohranijo posamezna telesca različne velikosti z granulirano površino, ki se šele pozneje sprimejo v gručasto telesce. Olnata telesca so po večini brezbarvna in prozorno-svetla (*R. helicophylla*) ali pa rahlo zelenkasto-modrikaste barve in motnejša (*R. bialata*).

Da bi nastajala oljnata telesca v brezbarvnih levkoplastih, kakor misli Löttsy (17, p. 92), se mi zdi manj verjetno, ker v mladih oljnih stanicah z nobeno povečavo nisem mogel odkriti teh organov in jih tudi s specialnimi fiksirnimi in barvilnimi metodami nisem mogel zaslediti. Najbolj verjetno je, da se oljnate kapljice izločajo v plazmi v drobnih vakuolah. Za to domnevo govori dejstvo, da so drobne oljnate kapljice takoj od početka tako ostro konturirane in da se same po sebi začnejo stapljati v večje, ko se namnožijo. Tudi je po vplivu reagencij večkrat opaziti, kakor da so posamezne kapljice obdane od nekega membranoznega ovoja, ki utegne predstavljati plazmatično steno z oljnatim sekretom napolnjene vakuole. Seveda ni izključeno, da ta kožnati ovoj ni plazmatična kožica, marveč umetna tvorba, nastala pod vplivom reagencij, za kar govore tozdevni poizkusi Küsterjevi⁸ na raznih jetrenjakih.

Da postanek oljnatih telesc tudi ni v nobeni vzročni zvezi s klorofilom, sledi jasno iz dejstva, da pri degeneraciji klorofila v oljnih stanicah in opaziti nobenih oljnatih ekskretov na razpadajočih klorofilnih zrnih. Možno pa je seveda vključiti temu, da se pri razpadanju klorofila

⁸ von Küster, Die Oelkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaioplasten, 1894.

tvorijo maščobna telesca, ki se pridružujejo oljnatim kapljicam, tvoreč njihovo hrapavo površino, ki jo je često opaziti (sl. 69, 9 in 10). Za to domnevo bi govorile mogoče tudi nekatere mikrokemične reakcije. — Po razkroju ali izhlapevanju eteričnih olj, iz katerih so ta oljnata telesca najbrž v glavnem sestavljena, ostane na mestu še drobnozrnata masa.

Glede ekološkega pomena oljnatih telesc ne morem reči nič določenega. Brez dvoma pa gre tukaj za snovi, ki jih rastlina izloča iz svoje presnove kot nerabne ali celo škodljive in jih odlaga v posebnih ekskretnih stanicah. Nikjer nisem opazil, da bi se vsebina oljnih stanic izpremenila ali zmanjšala. Ko se v fazah živahne rasti uporabi vsa rezervna hrana (n. pr. pri kalitvi brstičev), ostanejo oljnata telesca nedotaknjena. Isto velja za gladovne kulture (Hungerkulturen), n. pr. v deževnici, in za kulture v temi (Dunkelkulturen), kjer rastline od gladu umirajo, a oljnata telesca ostanejo nenačeta.

Kemična narava oljnatih telesc pri jetrenjakih je vkljub mnogostevilnim skrbnim preiskavam še vedno nedognana. Novejši avtorji (Lohmann, Müller i. dr.) se strinjajo v tem, da sestoje oljnata telesca iz težko-hlapljivih eteričnih olj.

Številni mučni mikrokemijski poizkusi mi niso dali zanesljivih podatkov o kemični naravi oljnatih telesc pri rodu *Riella*. Nedvomno je le to, da njihova kemična sestava ni enotna, marveč da so oljnata telesca sestavljena iz več snovi, med katerimi tvorijo glavno maso težkohlapljiva eterična olja, za kar govori največ poizkusov. Tudi sem na 8 le starem herbarijskem materialu našel le nejasne ostanke oljnatih telesc v obliki drobnih zrn.

V naslednjem hočem podati glavne rezultate najvažnejših mikrokemičnih poizkusov, ki jih smatram za važne glede presojanja kemične narave oljnatih telesc.⁹

Od vseh reagencij učinkuje najzanesljiveje 1%na ozmijeva kislina (OsO_4), ki zanesljivo pokaže vsak najmanjši delček v stanici se nahajajoče oljnate vsebine in je zato priporočljiva posebno za najmlajše štadije oljnih stanic. V svojem učinkovanju sicer ni specifična, ker poleg maščob obarva temno-rjavo do črno tudi čreslovine, a v našem slučaju to ne pride v poštev, ker potom specifičnih reakcij na čreslovine (železne soli, kalijev bikromat i. t. d.) slednjih nikjer nisem mogel ugotoviti. Ozmijeva kislina učinkuje zelo hitro. Pod mikroskopom je mogoče zasledovati potek reakcije. Olnata telesca se obarvajo najprej svetlo-rjavo, barva pa polagoma preide v temno-rjavo do črno. Na početku reakcije je mogoče opazovati, da večja oljnata telesca niso enotna, temveč sestavljena iz manjših delcev z ostrimi obrisi in s kožnatimi ovoji. Ob koncu reakcije je vidna ena sama črna homogena okrogla kapljica (sl. 75). V glicerinu se dajo ti preparati dobro ohraniti.

⁹ Poizkusi so izvedeni večinoma po navodilih knjige: Zimmermann-Schneider, Die Botanische Mikrotechnik, Jena 1922, deloma pa po posebnih navodilih raznih avtorjev.

Koncentrirana žveplena kislina oljnatih telesc ne načenja, povzroči pa, da nabreknejo in da se posamezni delci strnejo v večjo enotno okroglasto telesce, ki je napram ostali vsebini zelo ostro omejeno in vsebuje drobno-zrnato maso. Morda ravno ta zrnata masa (ostanki razpadlih klorofilnih zrn in jedra?) povzročijo slabo rjavkasto obarvanost oljnatih telesc. Ko že vsi deli staničja razpadejo, ostanejo oljnata telesca še nenačeta. — Poizkus s H_2SO_4 dokazuje, da oljnata telesca ne nastajajo morda iz maščobne vsebine, ki bi bila enakomerno porazdeljena v plazmi in ki bi se šele pozneje zgostila v kapljice. Ker se olje v H_2SO_4 ne topi, temveč staplja v kapljice, bi se take pojavile v stanicah, kjer preje niso bile vidne. To pa se ne dogaja, ampak se pokažejo črno obarvana oljnata telesca samo v določenih stanicah, kjer so bila vidna že pred reakcijo.

Pikrinska kislina povzroči enako kakor žveplena stapljanje oljnatih telesc in jih ne načenja.

Barvne reakcije pokažejo na svežem in fiksiranem materialu iste rezultate, le da je na fiksiranem materialu obarvanje navadno nekoliko jačje. Najboljšo barvno reakcijo da seveda ozmijeva kislina.

Cianin (96%na alkoh. raztopina) obarva oljnata telesca svetlo-modro.

Alkanska tinktura (nasičena alkoh. raztopina) obarva oljnata telesca prav rahlo rdečkasto.

Sudan III. obarva oljnato maso v glavnem slabo rjavkasto-rdeče, a posamezna drobna zrnca v njej se obarvajo močnejše, kar bi govorilo za prisotnost pravih maščob. Po rahlem segrevanju postane obarvanje krepkše.

Tudi glede topljivosti se oljnata telesca zadrže različno. V nasičeni žvepleni kislini se tako kakor tudi v solni kislini samo stapljajo, ne pa tope.

Ledeno-ocetna kislina (99–100%na): kakor pri solni in žvepleni kislini, se tvorijo tudi tukaj enotne, ostro konturirane kapljice z granulirano vsebino in s kožico (sl. 77, 1), a kmalu se začno topiti in izginevati, le drobno-zrnata snov ostane.

Tudi v kalijevem lugu je topljivost precej popolna, ostane le zrnata kepica. Ravnotako je topljivost precejšnja v benzolu, ostane pa kožnati ovoj z drobnimi svetlikajočimi se zrci. Po učinkovanju kloral-hidrata ostane samo zrnata, svetlikajoča se masa.

V absolutnem alkoholu je topljivost nepopolna. Olnata telesca postanejo najprej granulirana in se začno živahno gibati ter se stapljajo v večje kapljice, na katerih je opaziti vedno jasnejšo kožico; končno vidimo le eno samo veliko kapljico z dobro razvito kožico in zrnato vsebino (sl. 78, 1); nato pa se začenja razkroj in ob koncu ostane precejšnja zrnata masa in včasih še kožica (sl. 78, 2).

Pri segrevanju oljnate kapljice nabreknejo, se razpočijo in posamezne drobne kapljice preidejo v živahno gibanje.

IV. Kritične pripombe k vprašanju o sistematskem položaju rodu *Riella* na podlagi podanih rezultatov.

Vprašanje o sistematskem položaju rodu *Riella* je botanične morfologe ves čas močno zanimalo in bilo predmet živahnih razprav in je tudi glavni predmet pričujoče razprave.

Podrazred *Anthocerotales* je od vsega početka izločen od kakršnihkoli ožjih sorodstvenih zvez z rodом *Riella*. Edino *Leitgeb* (16, V, p. 8—9) je na podlagi prisotnosti sterilnih stanic v kapsuli rodu *Notothylas* iskal neko sorodnost med rodом *Riella* in skupino *Anthocerotales* in je z ozirom na izobrazbo sporogonskega drška celo postavil rod *Notothylas* (držek raste neprestano dalje) kot prehodno stopnjo med rodом *Riella* (držek zgodaj odmre) in skupino *Jungermanniales* (držek prekine začasno svojo rast in jo pozneje spet nadaljuje), h kateri je rod *Riella* prišteval. Ta podobnost pa ni genetična, marveč bolj ali manj slučajna, ker obstojajo med rodом *Riella* in skupino *Anthocerotales* tako bistvene razlike, da na bližnjo sorodnost ni misliti. Tudi se ni pozneje nobeden avtor več zavzemal za takšno sorodnost in *Goebel* (11, p. 321) jo je gladko odbil.

Ves boj pa je bil v tem, ali spada rod *Riella* k *Marchantiales* ali *Jungermanniales*. Naj tukaj takoj omenim, da se je sistematski položaj rodu *Riella* razpravljaj vedno v zvezi z rodом *Sphaerocarpus*, ker obstojajo med obema rodovoma najožje sorodstvene vezi, ki so jih dokazali predvsem *Leitgeb* (16, IV, p. 7), *Goebel* (10, p. 209—215) in *Cavers* (2, p. 8), in ki sem jih mogel s svojimi preiskavami samo še podpreti. Sistematska usoda obeh rodov je torej nedeljiva. Prva najdena vrsta rodu *Riella* (*R. Notarisii*) je bila celo združena z rodом *Sphaerocarpus* (*Sph. Notarisii*). — Prvi avtorji (*Montagne*, ki je rod *Riella* imenoval *Duriaea*, in dr.) so oba rodova stavili v fam. *Ricciaceae*, dokler ni bilo znano, da njune sporogonske kapsule poleg sporogenih vsebujejo še sterilne stanice. Za rod *Riella* je odkril sterilne sporogonske stanice *Hofmeister*, za rod *Sphaerocarpus* pa *Petounikow*. Iz te zveze je oba rodova izločil *Leitgeb* (16, IV, p. 7—9) in ju združil v skupino *Rielleae*, ki jo je postavil med *Jungermanniales*. *Leitgeb* je skušal obširno utemeljiti uvrstitev rodu *Riella* (in *Sphaerocarpus*) med *Jungermanniales*. Svoje dokaze opira večinoma le na zgradbo gametofita: pokončna rast, ostra diferenciacija med stebлом in listki, odsotnost odebeljenih rizoidov in končno še zgradba sporogona, torej znaki, ki jim je *Goebel* (11, p. 321) uspešno izpodbil dokazilno vrednost in proti njim navedel vrsto dokazov, ki govorijo za pripadnost rodu *Riella* (in *Sphaerocarpus*) med *Marchantiales*.

*Leitgeb*ovemu mnenju so se pridružili skoraj vsi poznejši avtorji in tudi *Müller* (20) je v najnovejšem in najobširnejšem delu o jetrenjakih ohranil *Leitgeb*ovo razdelitev, prištevaioč fam. *Rielloideae* skupno s fam. *Sphaerocarpaceae* (obe familiji je osnoval *Schiffner*) k redu *Jungermanniaceae anacrogynae*. Prvotno se je sicer tudi *Goebel* strinjal z *Leitgeb*ovim mnenjem in je v rodu *Juno*, *anacrogynae* ustanovil poseben podred *Anelatereae* z rodovoma

Riella in *Sphaerocarpus*, vse ostale pa je združil v podred *Elatereae* (7, p. 361). Toda že tedaj je poudaril, da zavzema rod *Riella* v skupini *Jungermanniales* čisto svojevrstno stališče. Pozneje je svoje mnenje na podlagi preiskav izpremenil (11, p. 321—323) in uvrstil *Riellaceae* med *Marchantiales*.

Goebelovemu mnenju se pridružuje Lotsy (17, p. 89), ki postavlja družino *Sphaerocarpaceae* (s. subfam. *Sphaerocarpeae* in *Rielleae*) na začetek skupine *Marchantiales* (pred fam. *Ricciaceae*). — Cavers (3, p. 1—11) je za fam. *Sphaerocarpaceae* in *Riellaceae* osnoval poseben podrazred *Sphaerocarpales*, sistematsko enakovreden z podrazredoma *Marchantiales* in *Jungermanniales*. S tem je hotel poudariti na eni strani svojevrstne značilnosti te skupine, po drugi strani pa označiti njeno sorodstveno zvezo z ostalima podrazredoma. Predlagal je celo izločitev fam. *Ricciaceae* iz skupine *Marchantiales* in njeno priključitev skupini *Sphaerocarpales*. Toda ta samostojna skupina ni povsem opravičljiva. Od svojevrstnih značilnosti, ki jih Cavers zanjo navaja (špecijski anteridijalni in arhegonski ovoji pri obeh rodovih in morfološko značilna perot pri rodu *Riella*), edino perot pri rodu *Riella* nima ekvivalentne tvorbe nikjer drugod, dočim imajo špecijske ovoje tudi rodovi *Marchantia*, *Preissia* i. dr. — na kar je opozoril že Goebel (11, p. 322). Sorodstvene zveze do obeh podrazredov so precej neenako razvite, ker govorijo tehtni razlogi za najbližjo sorodnost z *Marchantiales* (razmere pri gametangijih in sporofitu), dočim je zveza z *Jungermanniales* daljnješa in šibkejša (nanaša se skoraj izključno le na vegetativne štadije: slaba diferenciacija talusa, neodebeljeni rizoidi, tendenca k tvorbi lističev).

Douin je nastopil proti priključitvi rodov *Riella* in *Sphaerocarpus* k *Marchantiales* in odločno zagovarja njuno pripadnost k *Jungermanniales* (6, p. 198—200). Najprej primerja oba rodova med seboj in podaja njune razlike, potem pa navaja vrsto ugovorov, ki naj bi proti Goebelovim dokazom govorili za uvrstitev rodu *Riella* (in *Sphaerocarpus*) med *Jungermanniales*. Podane razlike med obema rodovima, kakor tudi navedeni protidokazi so potrebni kritike, ker so precej nezanesljivi, deloma celo neločni in nestvarni.

K posameznim razlikam, ki jih navaja Douin med rodovima *Riella* in *Sphaerocarpus*, pripominjam sledeče:

1. Razlika glede produkcije spolnih organov na mladih rastlinah ne drži, ker velja isto za rod *Riella*, kakor sem omenil že v poglavju o anteridijih (glej sl. 35).

2. Tudi dejstvo, da ostanejo trosi več ali manj časa v tetradni zvezi, ne nudi bistvene razlike med obema rodovima. Pri vrsti *Sphaerocarpus cristatus* se namreč trosi razidejo že pred zrelostjo, na drugi strani pa ostanejo pri rodu *Riella* često še dolgo po zrelosti v skupni zvezi, vsled česar se med obema rodovima nahajajo prehodi.

3. Z ozirom na zelo verjetno teorijo o peroti kot dorzalnem izrastku stebela odpadeta tudi razliki v razvrstitvi gametangijev na talusu in razentega sta ti dve razliki še bolj zabrisani, če pomislimo, da se pri obeh rodovih (enako kakor pri rodu *Riccia*) razvijajo spolni organi

iz dorzalnih segmentov; torej je njihova lega na stebelcu (osrednji žili) ozir. na peroti le posledica sekundarnega vraščanja dorzalnih segmentov v stebelce ozir. v perot.

4. Dejstvo, da ima sporogon pri rodu *Sphaerocarpus* jasno diferenciran dršek (pédicelle) in privesek (racine globuleuse), velja tudi za rod *Riella* (*helicophylla* (sl. 52), *gallica*, *Notarisii*, *Reuteri*) in je nediferenciran dršek pri rodu *Riella* bolj izjemen slučaj (*R. Claussonis*).

5. Razlika v kaliptri ni tako ostra, kakor jo smatra Douin, ampak je le gradualnega značaja; dočim se namreč pri rodu *Sphaerocarpus* kaliptra rezorbira že na mladih sporogonih, se pri rodu *Riella* ohrani dalje časa ter se rezorbira šele blizu zrelosti sporogona; v obeh slučajih pa ostane kaliptra v spodnjem delu sporogona ohranjena v vsej debelosti.

6. Razlike v zgradbi gametofita so kajpada nedvomne in so brez dvoma v vzročni zvezi z različnim načinom življenja (*Sphaerocarpus* živi na suhem, *Riella* pa v vodi).

7. Razlika v prisotnosti ozir. odsotnosti lističev (*Sphaerocarpus* jih nima) odpade, ker je Goebel dokazal (12, p. 707 in p. 801), da so se lističi pri rodu *Riella* razvili iz sluznih papil (kakršne ima tudi *Sphaerocarpus*).

Proti Goebelovim tehtnim razlogom za uvrstitev rodov *Riella* in *Sphaerocarpus* med *Marchantiales* navaja Douin (6, p. 200—201) vrsto morfoloških značilnosti („Mais de sérieuses objections viennent s'opposer à ces faits“), vzetih po večini iz vegetativne sfere, ki pa z njimi Goebelovih dokazov nikakor ne more izpodbiti in se deloma nanje sploh ne ozira. Zato hočem k njegovim točkam po vrsti dostaviti sledeče pripombe:

1. Dejstvo, da *Sphaerocarpus* nima oljnih stanic, ne nasprotuje njegovi pripadnosti k *Marchantiales*, ker tudi nekateri zastopniki te skupine (*Riccia lamellosa*, *Oxymitra* in dve vrsti rodu *Clevea*) nimajo oljnih stanic (10, p. 209—210), in sicer tem manj, ker pri rodu *Riella* te stanice kažejo takšne razmere v razvoju, obliki in vsebini, kakršne so tipične za *Marchantiales* (prim. poglavje o oljnih stanicah).

2. *Riella* sicer nima čašic z zarodnimi brstiči („corbeilles à propagules“), ki so značilne za rodova *Marchantia* in *Lunularia*, ima pa zarodne brstiče, katerih značilno analogijo z enakimi organi pri omenjenih rodovih je ugotovil Goebel (11, p. 314—315 in p. 322). Ta Douinova „razlika“ torej le še bolj veže rod *Riella* s skupino *Marchantiales*, ne pa da bi ga od nje ločila.

3. Čudno je, da je Douin zamenjal arhegonske ovojce. Goebel (11, p. 322) čisto jasno pravi, da odgovarja arhegonski ovoj (perijant) rodu *Riella* pri rodovih *Marchantia* in *Preissia* ovojju, ki obdaja posamezne arhegonije. Douin pa misli, da je Goebel postavil paralelo med perijantom (l'involucre d'archégon) rodu *Riella* in med ovojem, ki pri rodovih *Marchantia* in *Preissia* obdaja skupine arhegonijev. Ne tak skupni ovoj (perichaetium), ki obdaja več arhegonijev, marveč posamezen arhegonski ovoj (perianthium) odgovarja arhegonskemu ovojju pri rodu *Riella* (in *Sphaero-*

carpus)! Tak perijant imata poleg rodov *Marchantia* in *Preissia* tudi še rodova *Fimbriaria* in *Fegatella*. Da bo analogija nedvomna, navedem še dejstvo, da nastane perijant pri rodu *Riella* na bazi arhegonija iz arhegonskega držka (sl. 41, p_1 in p_2), enako kakor pri rodovih *Marchantia*, *Preissia* itd.

4. Pri rodu *Sphaerocarpus* je preiskal kalitev že *Leitgeb* (16, IV, p. 73) in ugotovil, da so razmere v vseh glavnih razvojnih fazah v bistvu iste kakor pri skupini *Marchantiales*. Za rod *Riella* je poleg drugih avtorjev podrobno proučil kalitev zlasti *Goebel* (8, p. 104—108; 10, p. 195 ff.), ki je tudi ugotovil, da obstojajo med rodovoma *Riella* in *Sphaerocarpus* v tem oziru nedvomne analogije. Razmere, kakršne nastopajo pri omenjenih dveh rodovih, so za *Marchantiales* normalne (20, I, p. 92), dočim so za *Jungermanniales* te razmere le izjemne (*Radula*, *Frullania*, *Lejeunea* itd.). Dejstvo, da rod *Pellia* (*Jungermanniales*) glede kalitve mnogo bolj sliči na rod *Fegatella* (*Marchantiales*) nego rodova *Sphaerocarpus* in *Riella*, pač nikakor ne govori proti njuni priključitvi k *Marchantiales*, kajti na eni strani ni med *Jungermanniales* in *Marchantiales* glede kalitve ostre meje (prim. 12, p. 898 do 910), po drugi strani pa ravno rod *Fegatella* ne velja kot tipičen primer za kalitev pri skupini *Marchantiales*, ker spada med one redke jetrenjake (*Madotheca*, *Androcryphia*),¹⁰ ki začno kaliti že v trosih samih (med te redke spada tudi rod *Pellia*) in je zato kalitev že od vsega početka atipična (12, p. 905). Razentega pa je *Goebel* svoje prvotne trditve (10, p. 195 ff.), da je kalitev pri rodovih *Sphaerocarpus* in *Riella* med seboj in s kalitvijo pri *Marchantiales* popolnoma enaka, v najnovjšem času ponovno jasno obrazložil (12, p. 902—904).

5. Dejstvo, da stanice kapsularne stene nimajo odebeljenih sten, res ni bistven znak za sistematsko opredelitev, saj nastopa ta znak tako pri *Marchantiales* kakor tudi *Jungermanniales*. Brez dvoma pa je značilno, da ima samo skupina *Marchantiales* brez izjeme sporogone z enoslojno kapsularno steno (kakor rodova *Riella* in *Sphaerocarpus*) dočim je ta pri *Jungermanniales* redno dvo do večslojna. (Fam. *Calobryaceae*, ki tvori v tem oziru izjemo, ne pride v poštev, ker zavzema tudi sicer čisto izolirano stališče.

6. Sterilne stanice, kakršne nastopajo v sporogonu rodov *Riella* in *Sphaerocarpus*, so najtehtnejši argument za njuno uvrstitev med *Marchantiales*, ki so ga vsi avtorji v prvi vrsti uvaževali pri sistematski opredelitvi omenjenih rodov. *Douin* pa ga omalovažuje (6, p. 200): „Si nous voulions employer des arguments de cet ordre, il nous suffirait de dire...“ Takšnih stanic med *Jungermanniales* ni nikjer najti, pač pa se nahajajo med *Marchantiales* pri rodu *Corsinia*, potom katerega najdemo direktno zvezo med družinama *Ricciaceae* in *Marchantiaceae* (glej konec poglavja o sporogonih!).

7. Da enostavna zgradba talusa, kakršna nastopa pri rodovih *Riella* in *Sphaerocarpus*, nič ne nasprotuje uvrstitvi med *Marchantiales*, ki

¹⁰ Th. Herzog, Anatomie der Lebermoose, Handbuch der Pflanzen-anatomie, II. Abt., 2. Teil, Bd. VII/I, 1925, p. 106.

imajo normalno zelo komplicirano zgrajen talus, je Goebel (12, p. 760 do 764) zelo obširno dokazal na nedvomnih pripadnikih te skupine (*Cyathodium*, *Dumortiera*, *Monoselenium*), ki kažejo postopno redukcijo komplicirane diferenciacije talusa na stopnjo, ki jih od taloznih form skupine *Jungermanniales* (n. pr. *Pellia*) nič več ne razlikuje. Isti avtor je tudi pokazal, da je ta redukcija hidrofilnega značaja. Tozadevni Douinovi pomisleki so torej neutemeljeni. Isto velja tudi z ozirom na rizoide, ki pri rodovih *Riella* in *Sphaerocarpus* nimajo centripetalnih odebelitev (Zäpfchenrhizoiden), tipičnih za *Marchantiales*, ampak so enostavni (glatte Rhizoiden), kajti tudi rodova *Cyathodium* in *Dumortiera* (higrofilni formi) imata samo enostavne rizoide.

8. Da razvoj in zgradba anteridijev pri rodu *Riella* (isto velja za rod *Sphaerocarpus*) nedvomno kažeta na *Marchantiales* in ne na *Jungermanniales*, sem dokazal v poglavju o anteridijih. Ne gre pri tem zgolj za dejstvo, da je anteridijalni dršek sestavljen iz ene same vrste stanic, kar je slučaj tudi pri večini zastopnikov skupine *Jungermanniales* (Douin navaja samo rodova *Cephalozia* in *Cephaloziella*), temveč predvsem za način prvih delitev in za nadaljno izobrazbo anteridijalnega telesa!

K tem ugovorom proti Douin ovim neutemeljenim trditvam navajam tukaj za priključitev rodu *Riella* (in *Sphaerocarpus*) k podrazredu *Marchantiales* še vrsto novih dokazov, na katere sem v razpravi že sproti opozarjal:

1. razvoj in zgradba anteridijev;
2. 4 vratne kanalne stanice;
3. 6 navpičnih staničnih vrst v vratni steni arhegonija;
4. prva delitev in nadaljna diferenciacija embrija;
5. zasluženje sterilnih stanic v kapsularni vsebini (pojavlja se tudi pri rodu *Cyathodium*);
6. oblika trosnih matičnih stanic;
7. način odpiranja zrele kapsule (ima svoj analogon pri rodu *Riccia*);
8. postanek perijanta iz arhegonskega drška;
9. razvoj in zgradba oljnatih teles ter razvoj in razmestitev oljnih stanic.

Rod *Riella* (in *Sphaerocarpus*) spada torej nedvomno v skupino *Marchantiales*, in sicer v bližino familije *Ricciaceae*.

ZUSAMMENFASSUNG.

Der Gegenstand der vorliegenden Publikation sind die genauen Untersuchungen über die Entwicklung und den Aufbau der Geschlechtsorgane, über die Entwicklung und die morphologisch-funktionelle Bedeutung der sterilen Sporogonkapselzellen, über die Entwicklung und die Zusammensetzung von Ölzellen und Ölkörpern, über die Bildung von Brutknospen mit einer Kritik der diesbezüglichen Behauptungen von Douin und die Aufklärung der umstrittenen Frage nach der systematischen Stellung von *Riella* mit einer Widerlegung der Ansicht Douins.

Die Untersuchungen wurden an frischem und Alkoholmaterial der kultivierten Arten *Riella helicophylla*, *gallica* und *bialata* ausgeführt. Die drei untersuchten *Riella*-arten stimmen in allen wesentlichen Merkmalen miteinander und mit den bei anderen Arten bekannten Tatsachen völlig überein.

Die Antheridien entwickeln sich aus Randzellen des einschichtigen Flügels unmittelbar oberhalb des Vegetationspunktes in streng akropetaler Entstehungsfolge. Das Antheridiumprimordium zerfällt in die Antheridiummutterzelle und die Fußzelle, welche in die Bildung des Antheridiumwalles eingeht, während die erstere in die Anlage des Antheridiumstieles und die Anlage des Antheridiumkörpers sich teilt. Aus letzterer Anlage bilden sich drei Etagenzellen, von denen die unterste steril bleibt und in die Bildung der Antheridiumwandung einbezogen wird, während die beiden oberen durch Quadrantenteilung acht Quadrantenzellen und zufolge periklinaler Teilung derselben äußere sterile und innere fertile (primäre spermatogene) Zellen liefern, aus welchen letzteren die sehr zahlreichen Spermatozoidenmutterzellen hervorgehen. Die Stockwerkbildung und die Quadrantenteilung sind zwei für die *Marchantiales* wichtige Merkmale.

Parallel mit der Entwicklung der Antheridien geht auch ihre allmähliche Versenkung in das Flügelgewebe, infolge welcher das ausgewachsene Antheridium schließlich frei in einem birnförmigen Hohlraum steht, der in einem langen engen Ausführungskanal der Spermatozoiden nach außen mündet.

Im Zusammenhange mit der Antheridienbildung tritt bei *R. bialata* als morphologische Eigentümlichkeit die Bildung des Doppelflügels auf. Zwischen den paarigen Flügellappen münden die Ausführungsgänge der Antheridien.

Ein seltsamer, morphologisch höchst interessanter Ausnahmefall wurde an einem normal entwickelten Pflänzchen von *R. helicophylla* (Fig. 32) beobachtet, das am flügellosen Stämmchenabschnitte zwei normal ausgebildete, unversenkte Antheridien aufwies. Diese Abnormität stellt wahrscheinlich einen Rückschlag dar und spricht für Leitgeb's Theorie vom Flügel als einer Dorsalwucherung des Stämmchens, welche außerdem noch durch die nicht seltene Lage der Archegonien am inneren Flügelrande oder sogar auf der Flügelfläche selbst, sowie auch durch die in Landkulturen gezogenen Pflänzchen (sukzessive Reduktion des Flügels) eine weitere Stütze erhält.

Die Spermatogenese verläuft normal. Jede Spermatozoidenmutterzelle gibt wahrscheinlich zwei Spermatozoiden den Ursprung. — Die Öffnung der reifen Antheridien wird bedingt durch Verquellung und Verschleimung der Wände der Spermatozoidenmutterzellen. Diese innere Spannung, unterstützt vom Gegendruck der schleimproduzierenden Wand der Antheridienhöhle, bringt die einschichtige Antheridienwand am Gipfel zum Platzen, dem eine explosionsartige Entleerung des Inhaltes folgt. Die entleerten Spermatozoiden sind von einer gemeinsamen Schleimmasse umgeben und haben keine Einzelhüllen.

Die Archegonien von *Riella* folgen dem allgemeinen Entwicklungsschema der Lebermoosarchegonien und zeigen einige (auch für *Sphaerocarpus* geltende) Merkmale, die auf die *Marchantiales* hinweisen, vor allem vier Halskanalzellen und die im Halsteil aus sechs vertikalen Zellreihen bestehende Archegonwand.

Die im unteren Teile kegelförmig auswachsende Zygote zerfällt quer oder schräg in eine obere epibasale und eine untere hypobasale Zelle. Die Tatsache, daß aus dem epibasalen Embryoteil die Sporogonkapsel sich entwickelt, während der hypobasale Teil den Sporogonstiel mit dem Anhängsel (Haustorium) liefert, stellt ein wichtiges Merkmal vor für die Einreihung von *Riella* (und *Sphaerocarpus*) bei den *Marchantiales*.

Durch Etagen- und Quadrantenbildung und weitere regelmäßige Teilungen des epibasalen Embryoteils differenziert sich die Sporogonkapsel mit einschichtiger Wandung und einem inneren Komplex undifferenzierter, chlorophyllführender kubischer Zellen, die sich weiter nicht mehr teilen, wohl aber noch differenzieren: etwa ein Viertel der Zellen wird größer und rundet sich ab — Sporenmutterzellen, die unter den übrigen, unverändert bleibenden sterilen Zellen (Nährzellen) zerstreut liegen. Zur Größendifferenz tritt noch ein Inhaltsunterschied hinzu, indem in Sporenmutterzellen das Chlorophyll resorbiert und das Plasma dichter und dunkler wird, während die sterilen Zellen Chlorophyll behalten und Stärke in sich sammeln. Nach allmählicher Auflockerung des festen infrakapsulären Zellkomplexes, die an der Peripherie beginnt (infolge andauernden Wachstums der Kapselwand) und nach innen sich fortsetzt, fängt die Abrundung und Isolierung zunächst der Sporenmutterzellen und dann auch der Nährzellen an. Die letzteren sind dünnwandig und mit großen Stärkekörnern vollgepfropft, während die ersteren dickwandig und mit feinkörniger Stärke mit eingebetteten zahlreichen Fettröpfchen (Sud. III. färbt orangerot) ausgefüllt sind, die mit der Sporenreife auf Rechnung der Stärke immer mehr zunehmen. Die Zwischenräume im aufgelockerten Zellkomplex sind mit einer grünlichen und schleimigen, stärkeführenden Flüssigkeit gefüllt, die in der Verschleimung eines Teils der sterilen Kapselzellen (und der darin enthaltenen Stärke) ihren Ursprung hat.

Bei der Sporogenese liefert jede sporogene Zelle vier Sporen (Sporentetraden). Der Gestalt nach gehören die *Riella*- (und *Sphaerocarpus*-) Sporenmutterzellen dem *Marchantialestypus* an, da sie bei der Tetradenbildung keine Ausbuchtungen bilden (wie die *Jungermanniales*), sondern kugelig bleiben. — Die Sporen sind mechanisch und physiologisch außerordentlich wi-

derstandsfähig (25 Jahre alte Sporen keimten nach der Aussaat in kurzer Zeit fast ausnahmslos).

Wenn mit dem Anfang der Differenzierung und Isolierung der Sporenmutterzellen die Zellen des Kapseltiels abzusterben beginnen, wodurch die Nährstoffzufuhr unterbrochen und die Kapsel in ihrer Weiterentwicklung auf sich selbst angewiesen wird, übernehmen die sterilen Zellen die Ernährung der heranreifenden Sporentetraden, indem sie durch Verschleimung denselben gelöste Nahrung darbieten. Neben dieser Ernährungstätigkeit kommt den sterilen Zellen noch eine weitere Funktion zu; sie bringen nämlich durch Schleimproduktion die reife Kapselwand zum Platzen und wirken dadurch indirekt bei der Sporenentleerung mit.

Bezüglich des morphologischen Wertes der sterilen Zellen kann nur kurz gesagt werden, daß sie viel eher rudimentäre als reduzierte Elateren darstellen.

Brutknospen wurden auch für *R. gallica* und *bialata* festgestellt. Sie stellen ein sehr ausgiebiges Mittel der vegetativen Fortpflanzung dar. Es besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen der Brutkörper- und Gametangien- bzw. Sporogonbildung, und zwar im Sinne einer Periodizität, die mit der Ernährung zusammenhängt.

Bezüglich der Entwicklung, des Aufbaues und der Keimung von Brutkörpern konnten bei verschiedenen *Riella*-arten nur unwesentliche Unterschiede festgestellt werden. Auch besteht kein durchgreifender Unterschied zwischen Brutknospen und den Blattschuppen von *Riella*, da durch das Vorhandensein sowohl von Brutknospen mit mehrzelliger Trägerzelle wie auch von Blättchen mit ungeteilter Stielzelle die von Goebel aufgestellte Homologie beiderlei Organe nur noch bekräftigt wird.

Aus Douins Beschreibung gewisser Gebilde am Stämmchen, Flügel und Blättchen bei *R. Clausonis* und *Battandieri*, die er als „Brutkörper“ (propagules) deutet, und aus den beigegeführten Figuren läßt sich zweifellos entnehmen, daß es sich bei diesen Gebilden, die von echten Brutkörpern freilich verschieden aussehen, teils um junge Adventivsprosse, teils um Blattanlagen oder möglicherweise auch um Anlagen echter Brutorgane handelt. Douins „massif propagulifère“ ist eine Gruppe grüner Zellen, aus denen normale Adventivsprosse hervorgehen.

Die *Riella*-Ölzellen stellen morphologisch wichtige, tote, differenzierte Gewebeelemente dar, die sich durch Gestalt, geringere Größe und den stark lichtbrechenden Inhalt von den gewöhnlichen Assimilationszellen scharf unterscheiden. Sie treten fast in allen Pflanzenteilen auf, besonders zahlreich am Randsaume junger Sprosse, Blättchen und Brutknospen, wo man ihre akropetale Entstehungsfolge schön verfolgen kann. Von einer gewöhnlichen chlorophyllführenden Randzelle wird eine keilförmige Ölzelle abgeschnitten, die sich allmählich abrundet und in ihr treten bald die ersten Ölabscheidungen in Form von kleinen Tröpfchen auf, die stark zunehmen, während der übrige Zellinhalt immer mehr schwindet, bis in ausgewachsenen Ölzellen neben mehr oder minder einheitlichen Ölkümpchen mit rauher, granulierter Oberfläche nur noch Plasma und Chlorophyllreste zu finden sind.

Die Ölproduktion ist nur auf die Ölzellen beschränkt und hängt weder mit Chlorophylldegeneration noch mit Leukoplastenbildung zusammen, sondern findet sehr wahrscheinlich in kleinen Plasmavakuolen statt, wofür die scharfen Konturen schon der jüngsten Öltröpfchen und das Zurückbleiben membranartiger Hüllen nach einigen Lösungsversuchen des Ölinhaltes spricht.

Mikrochemische Versuche geben keinen sicheren und eindeutigen Nachweis für die chemische Natur der Ölkörper. Es läßt sich nur soviel sagen, daß ihre chemische Zusammensetzung nicht einheitlich ist und daß sie als wichtigsten Bestandteil schwerflüchtige ätherische Öle führen. Auf die verschiedenen Färbungs- und Lösungsversuche kann hier nicht eingegangen werden. — Physiologisch stellen die Ölkörper Exkrete dar, die im Stoffwechsel ausgeschieden werden und auch bei Hungernot (Dunkel- und Hungerkultur) keine weitere Verwendung mehr finden.

Die meisten Autoren haben *Riella* für eine *Jungermanniacee* gehalten und neulich hat sich Douin für die Zugehörigkeit von *Riella* (und *Sphaerocarpus*) zu den *Jungermanniales* ausgesprochen. — Es muß betont werden, daß *Riella* und *Sphaerocarpus* bezüglich der systematischen Stellung voneinander untrennbar sind, da zwischen beiden Gattungen die engsten verwandschaftlichen Beziehungen bestehen. — Die Unterschiede zwischen beiden Gattungen, die Douin anführt, sind teilweise unsicher und unhaltbar. Ebenso sind seine Argumente, die er Goebels Nachweisen gegenüber ins Feld führt, um die Einreihung von *Riella* bei den *Marchantiales* zu bekämpfen, größtenteils nicht beweiskräftig, da einerseits die meisten der vegetativen Sphaere entnommen sind und zum Teil Goebels Behauptungen gar nicht beachten, andererseits aber einige seiner Einwendungen als unhaltbar und der Kritik nötig zu erklären sind. Diesbezüglich muß auf den Originaltext verwiesen werden.

Neben den kritischen Bemerkungen wird folgende Zusammenstellung der wichtigsten Untersuchungsergebnisse keinen Zweifel mehr übrig lassen, daß *Riella* (und *Sphaerocarpus*) den *Marchantiales* zuzurechnen ist:

1. die Entwicklung und der Aufbau der Antheridien;
2. das Vorhandensein von vier Halskanalzellen im Archegonhals;
3. das Bestehen der Archegonhalswand aus sechs vertikalen Zellreihen;
4. die erste Teilung und die weitere Ausbildung des Embryos;
5. die kugelige Form der Sporenmutterzellen;
6. die Verschleimung der sterilen Kapselzellen (wie bei *Cyathodium*);
7. die Öffnungsweise der Kapselwand (wie bei *Riccia*);
8. die Bildung des Perianths aus dem Archegonstiel;
9. die Entwicklung und der Bau der Ölkörper und Ölzellen.

Uporabljena literatura.

1. Bory de Saint-Vincent et C. Montagne, Sur un nouveau genre de la famille des Hépatiques. — (Annales des Sciences naturelles, 1844, III. Sér., Tom. I., p. 223—235.)
2. Fr. Cavers, A new species of *Riella* (*R. capensis*) from South Africa. — (Revue bryologique, 1903, No. 5, p. 81—84.)
3. Fr. Cavers, The Inter-Relationships of the Bryophyta. (New Phytologist Reprint, No. 4.) Cambridge, 1911 (*Sphaerocarpaceae*, p. 1—11.)
4. L. Corbière, Le *Riella* de l'Hérault. (Revue bryologique, 1902, No. 6, p. 109—114.)
5. L. Corbière, Nouvelles contributions à la flore du Maroc d'après les récoltes du Lieutenant Mouret. (Revue bryologique, 1913, No. 4, p. 51—54.)
6. R. Douin, Contributions à l'étude du genre *Riella*. (Revue générale de Botanique, 1914, Tom. 25a, p. 195—202, 1. tab.)
7. K. Goebel, Die Muscineen. (Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. II, 1882, p. 315—401.) — Notice o rodovih *Riella* in *Sphaerocarpus*.
8. K. Goebel, Archegoniatenstudien IV. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Riella*. (Flora oder Allg. Bot. Zeitung, 1893, Bd. 77, p. 104—108, Taf. II., Fig. 1—3.)
9. K. Goebel, Archegoniatenstudien VI. Ueber Funktion und Anlegung der Lebermoos-Elateren. (Flora, 1895, Bd. 80, p. 1—37, Taf. I., 18 Textfig.)
10. K. Goebel, Archegoniatenstudien XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration bei *Riella* und *Sphaerocarpus*. (Flora, 1907, Bd. 97, p. 192—215.)
11. K. Goebel, Archegoniatenstudien XII. Ueber die Brutknospenbildung und über die systematische Stellung von *Riella*. (Flora, 1908, Bd. 98, p. 308—323, 11 Textabb.)
12. K. Goebel, Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen, II. Teil, 3. Aufl., Jena 1930. — (Več notic o rodovih *Riella* in *Sphaerocarpus*.)
13. W. Hofmeister, Zur Morphologie der Moose. I. Entwicklungsgeschichte der *Riella Reuteri* Mont. (Berichte der kön. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch - physische Classe. 22. April 1854. p. 92—95. Taf. IV.)
14. M. A. Howe and L. M. Underwood, The genus *Riella*, with descriptions of new species from North America and the Canary Islands. (Bull. of. the Torrey Bot. Club, 1903, 30, p. 214—224, tab. 11—12.)
15. O. Kruch, Appunti sullo sviluppo degli organi sessuali e sulla fecondazione della *Riella Clausonis* Let. (Malpighia, IV., Genova 1890—91, p. 403—23, 2 tav.)
16. H. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. Heft. IV. (Die Riccieen), Graz 1879. — Daljši odstavki o rodovih *Riella* in *Sphaerocarpus*. Heft. V. (Die Anthoceroteen), Graz 1879. — Primerjanje rodov *Riella* in *Notothylas*.
17. J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte. II. Bd. Jena 1909, p. 89—102 (*Sphaerocarpaceae*).

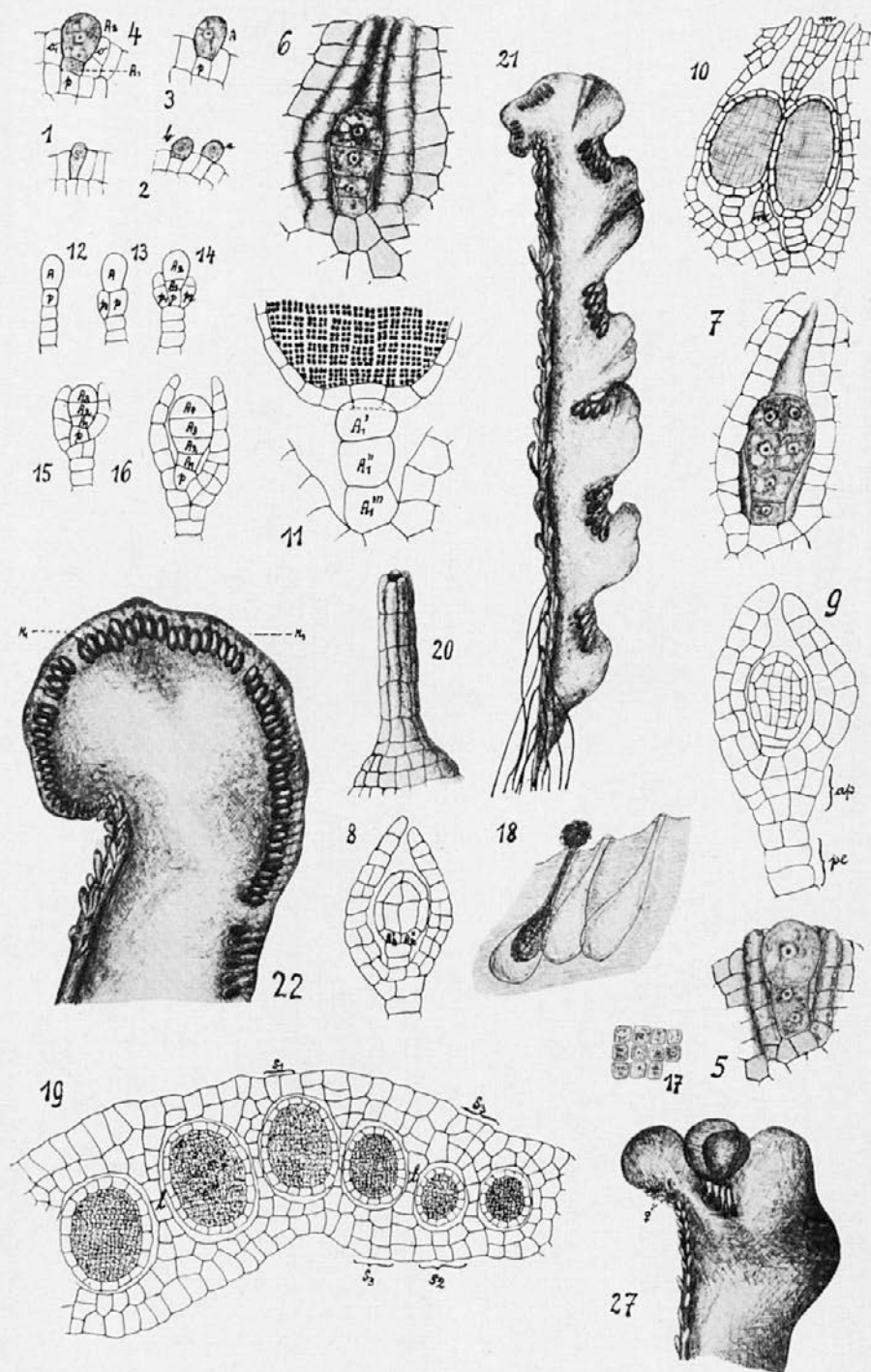
18. Ch. Meylan, Les Hépatiques de la Suisse. (Genre *Riella* Montg.) (Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. VI., Heft I, 1924, Zürich, p. 96—98).
19. C. Montagne, Note sur le genre *Riella* et description d'une espèce nouvelle *R. Reuteri*. (Annales des Sciences naturelles, 1852, III. Sér. Tom. XVIII., p. 11—13.)
20. K. Müller. Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. (Rabenhorst's Kryptogamenflora, Bd. VI.) I. Abtlg. (1906—1911): *Rielloideae* (p. 318—324), II. Abtlg. (1912—1916): Nachträge zum I. Bd. (p. 725—726).
21. Morten P. Porsild, Sur une nouvelle espèce de *Riella* (subgen. nov.: *Trabutiella*) de l'Asie centrale. (Botanisk Tidsskrift, 24, 1902, p. 323—327.)
22. Morten P. Porsild, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Riella*. (Flora, 1903, Bd. 92, p. 431—456.)
23. V. Schiffner, Observations de exoticiis quibusdam Hepaticis. V. *Riella Battandieri*. *Trabut* n. sp. (Bot. Centralbl., 1886, Bd. XXVII., p. 240—243.)
24. V. Schiffner, Note sur le *Riella Battandieri* *Trabut*. (Revue bryologique, 1887, No. 1., p. 13—14.)
25. V. Schiffner, Hepaticae. (Engler und Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig, 1893.)
26. H. Graf zu Solms-Laubach, Botanische Zeitung, 1903, 61. Jahrg., II. Abtlg. No. 13, p. 193—196.
(Poročilo in pripombe k razpravi Howe and Underwood, The genus *Riella*.)
27. H. Graf zu Solms-Laubach, Botanische Zeitung, 1904, 62. Jahrg., II. Abtlg. No. 1, p. 9—11.
(Poročilo in pripombe k razpravi M. Porsild, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Riella*.)
28. H. Graf zu Solms-Laubach, Botanische Zeitung, 1908, 66. Jahrg., II. Abtlg. No. 4, p. 59—60.
(Poročilo in pripombe k razpravi K. Göbel, Acregoniatenstudien XI.)
29. L. Trabut, *Riella Battandieri* spec. nov. (Revue bryologique, 1886, No. 13, p. 25.)
30. L. Trabut, Mousses et Hépatiques nouvelles d'Algérie. *Riella Cossoniana* sp. nov. (Revue bryologique, 1887, No. 14., p. 12.)
31. L. Trabut, Révision des espèces du genre *Riella* et description d'une espèce nouvelle. (Revue générale de Botanique, Tom. III, 1891, p. 449—454.)
32. L. Trabut, Un nouveau *Riella* d'Algérie (*Riella bialata*). (Revue bryologique, 1908, No. 4, p. 96.)
33. L. Trabut, Sur la présence de deux *Riella* en Tunisie: *R. helicophylla* et *R. Reuteri*. (Bulletin de la Société botanique de France, 1911, Tom. 58, p. 171—174.)

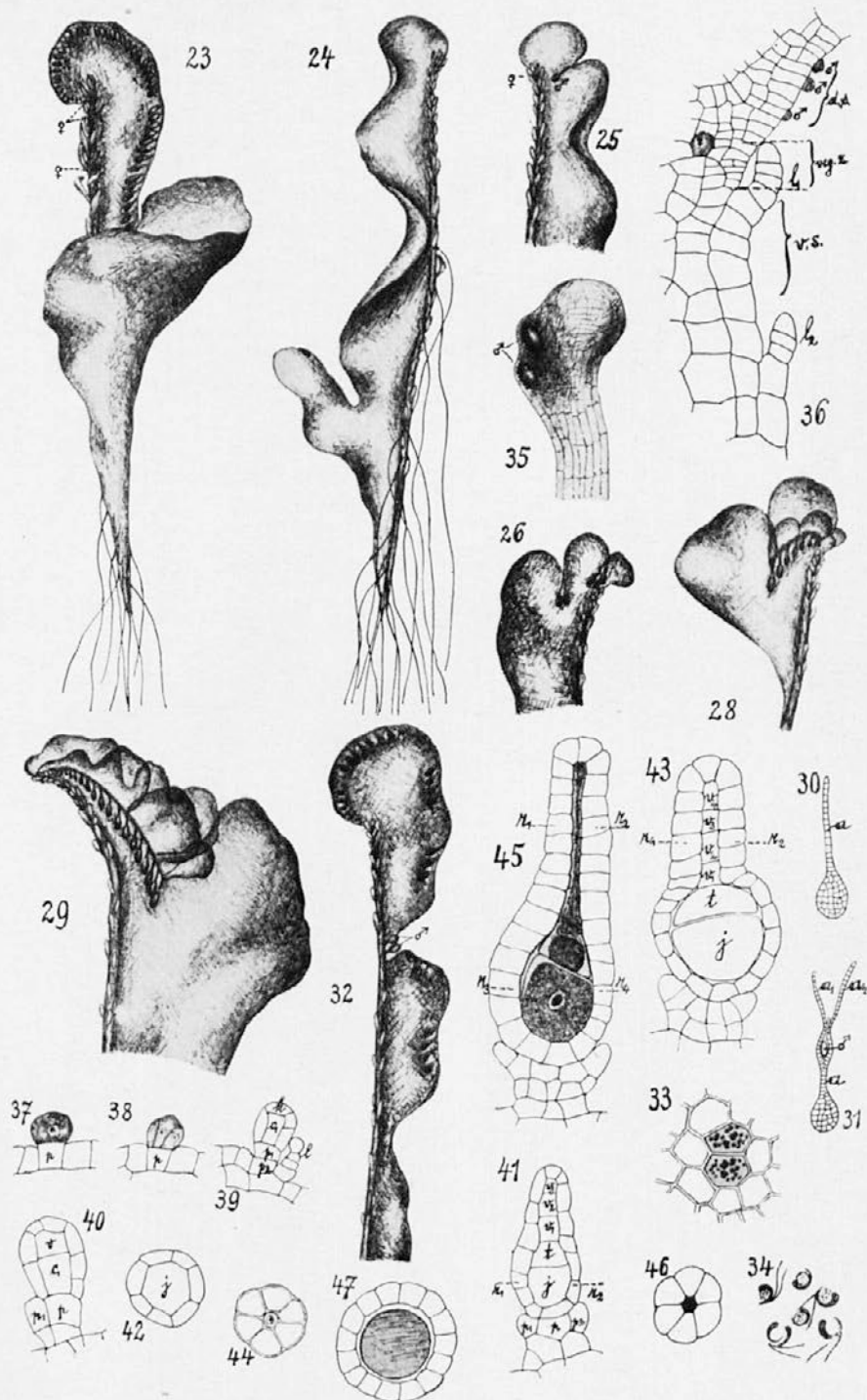
POJASNILA K SLIKAM.

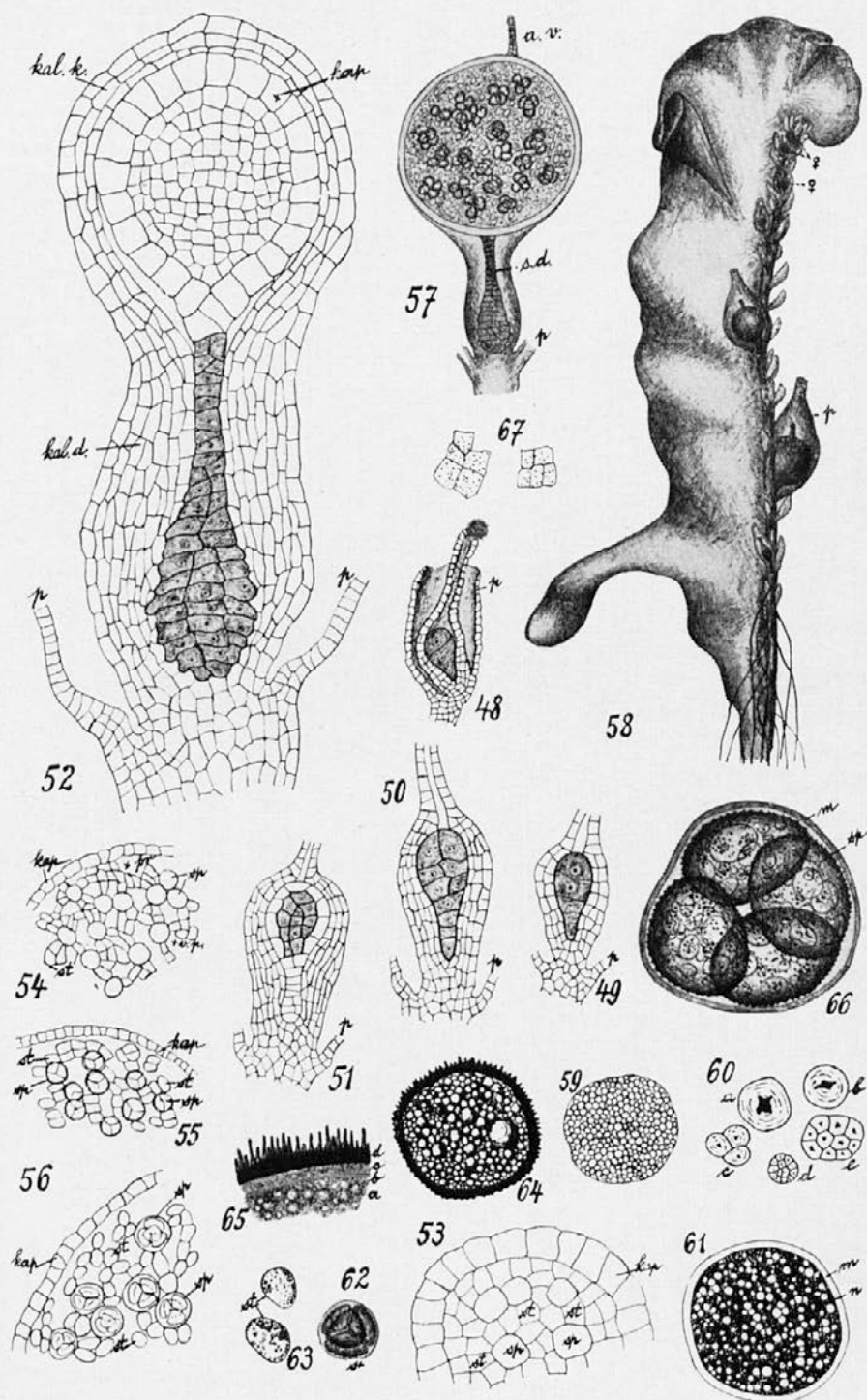
Razlaga slik je podana večinoma že v tekstu, zato sta navedeni tukaj le vrsta rastline, na katero se slika nanaša, in povečava.

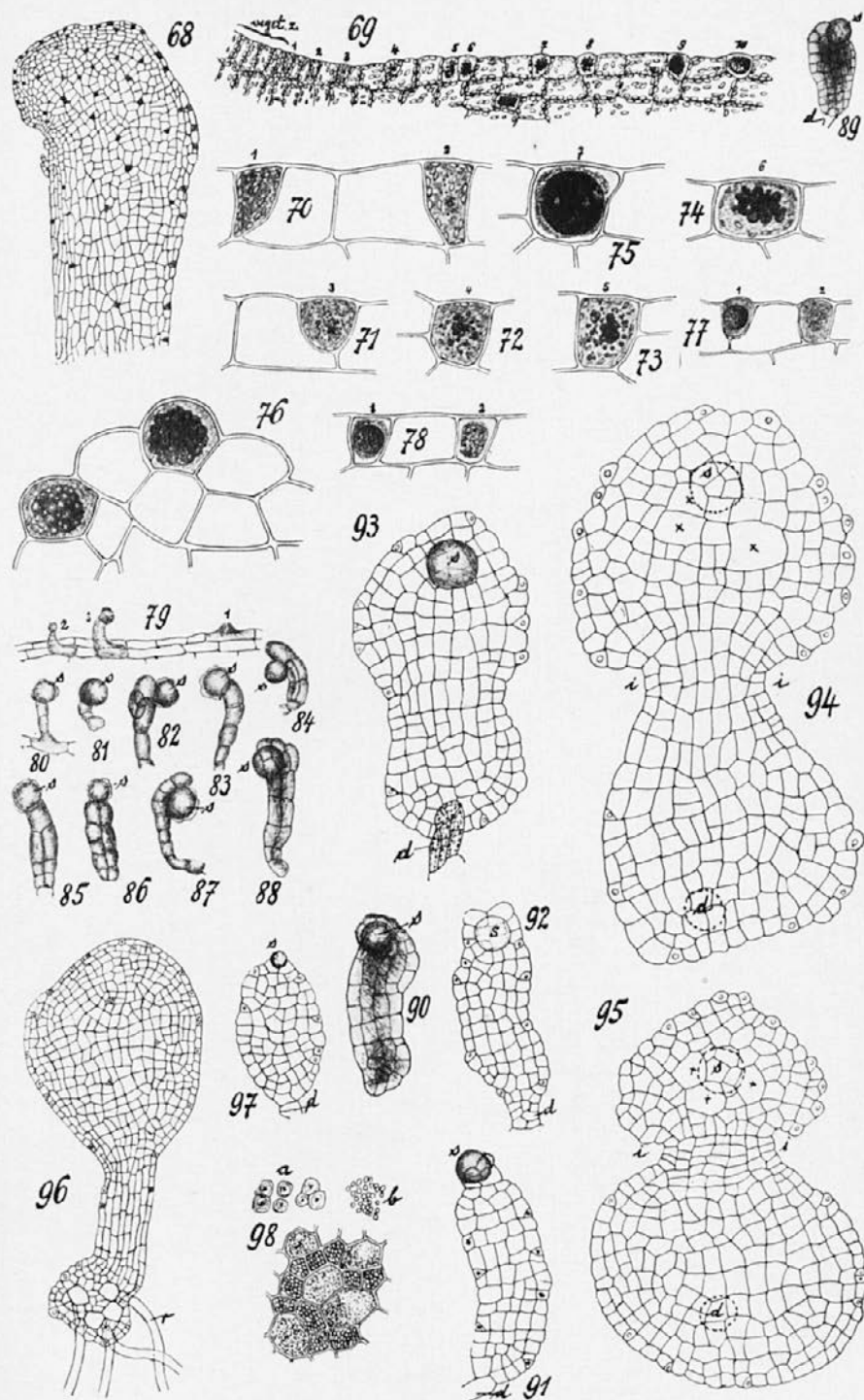
- Sl. 1—19. *R. helicophylla*. Razvoj anteridijev in njihovo postopno pogrezanje v perot.
- Sl. 1—7. cca $^{180}/_1$ — Optični vzdolžni prerez, ležeč v ravnini peroti.
- Sl. 8, 9, cca $^{180}/_1$ — Mikrotomski vzdolžni rezi, pravokotno na ravnino 12—16. peroti.
- Sl. 10. cca $^{56}/_1$ — Optični vzdolžni prerez, ležeč v ravnini peroti.
- Sl. 11. cca $^{180}/_1$ — Kakor sl. 10.
- Sl. 17. cca $^{573}/_1$ — Spermatogene matične stanice z delitvenimi štadiji jedra.
- Sl. 18. cca $^{30}/_1$ — Anteridiji v štadiju izpraznjevanja (samo pri enem vsebina vršana).
- Sl. 19. ca $^{180}/_1$ — Mikrotomski prečni rez skozi anteridijalni perotni rob (približno v višini r_1 — r_2 sl. 22).
- Sl. 20. *R. helicophylla*. — cca $^{111}/_1$ — Ostenje anteridijalnega izvodila.
- Sl. 21. *R. helicophylla*. — cca $^{15}/_1$ — Habitualna slika. V vdolbinah peroti leže serije anteridijev.
- Sl. 22. *R. helicophylla*. — cca $^{21}/_1$ — Vrh moške rastline z anteridijalnim vencem.
- Sl. 23. *R. gallica*. — cca $^{30}/_1$ — Habitualna slika, ki kaže razliko med sterilnim in fertilnim delom peroti.
- Sl. 24—29. *R. bialata*. — cca $^{30}/_1$ — Habitualne slike (sl. 28 adventivni poganjek), ki kažejo razvoj dvojne peroti.
- Sl. 30., 31. Shematični sklici, ki kažeta razliko med enojno in dvojno perotjo.
- Sl. 32. *R. helicophylla*. — cca $^{15}/_1$ — Habit. slika, ki kaže dva nepogreznjena anteridija na normalno razviti rastlini.
- Sl. 33. *R. helicophylla*. — cca $^{180}/_1$ — Del anteridijalne stene od zgoraj.
- Sl. 34. *R. helicophylla*. — cca $^{573}/_1$ — Spermatozoidi.
- Sl. 35. *R. helicophylla*. — cca $^{56}/_1$ — Mlad adventivni poganjek z dvema anteridijema.
- Sl. 36. *R. gallica*. — cca $^{180}/_1$ — Mlad poganjek, okrožje okoli vegetacijske zone (veg. z.); spodaj dva mlada lističa (l_1 in l_2), zgoraj tri anteridijalne zasnove, levo arhegonska zasnova; d. s. — dorzalni segmenti, v. s. — ventralni segmenti.
- Sl. 37—47. *R. helicophylla*. — cca $^{180}/_1$ — Razvoj arhegonijev; optični vzdolžni prerez, razen sl. 42, 44, 46, 47.
- Sl. 42. Prečni prerez skozi arhegonski trebuh, približno v višini r_1 — r_2 sl. 41.
- Sl. 44. Prečni prerez skozi arhegonski vrat, približno v višini r_1 — r_2 sl. 43.
- Sl. 46. Prečni prerez skozi arhegonski vrat, približno v višini r_1 — r_2 sl. 45.
- Sl. 47. Prečni prerez skozi arhegonski trebuh, približno v višini r_3 — r_4 sl. 45.
- Sl. 48—56. *R. helicophylla*. Vzdolžni in prečni mikrot. rezi (razen sl. 48, ki je v optični ravnini), ki prikazujejo razvoj embrijona in sporogona.
- Sl. 48—51 poveč. cca $^{56}/_1$, sl. 52 poveč. cca $^{111}/_1$.
- Sl. 53—56. Del kapsule v prečnem mikrotomskem prerezu; sl. 53 poveč. cca $^{132}/_1$, sl. 54 in 55 poveč. cca $^{30}/_1$, sl. 56 cca $^{73}/_1$.
- Sl. 57—65. *R. helicophylla*.

- Sl. 57. cca $30/1$ — Zrel sporogon v optičnem vzdolžnem prerezu.
- Sl. 58. cca $15/1$ — Habit. slika z arhegoniji in s sporogoni na različnem razvojnem štadiju.
- Sl. 59. cca $180/1$ — Hranilna stanica.
- Sl. 60. cca $375/1$ — Škrobna zrnca iz hranilnih stanic.
- Sl. 61. cca $180/1$ — Trosna mat. stanica s škrobno in z maščobno vsebino.
- Sl. 62. cca $56/1$ — Trosna tetrađa.
- Sl. 63. cca $56/1$ — 2 sterilni (hranilni) stanici.
- Sl. 64. cca $180/1$ — Zrel tros v mikrotomskem prerezu.
- Sl. 65. cca $375/1$ — Obrobni del sl. 64 povečan.
- Sl. 66. *R. gallica*. — cca $180/1$ — Trosna četvorka, razjasnjena v kalijevelem lugu in obarvana v jodglicerinu.
- Sl. 67. *R. gallica*. — cca $56/1$ — 2 delca razpadle kapsularne stene.
- Sl. 68. *R. helicophylla* — cca $114/1$ — Mlada rastlinica, stebelce še ni diferencirano, mladi lističi so že nastavljeni.
- Sl. 69—78. *R. gallica*. — Postanek in razvoj oljnih stanic in oljnatih telesc. Vse slike razen sl. 69 pov. cca $375/1$.
- Sl. 69. cca $180/1$ — Rob nekoliko izraslega zarodnega brstiča nad vegetacijsko cono z oljnimi stanicami na različni razvojni stopnji. Zaporedne številke pomenijo razvojno stopnjo. Fiksirano in obarvano v ozmijevi kislini.
- Sl. 70—75. Številke odgovarjajo zaporednim številkam na sl. 69.
- Sl. 76. Dve oljni stanici na robu distalnega dela brstiča s kompaktnimi oljnatimi telesci.
- Sl. 77. Učinek koncent. ledeno-očetne kisline na oljnata telesca; 1 ob začetku, 2 ob koncu reakcije.
- Sl. 78. Učinek absol. alkohola na oljnata telesca; 1 ob začetku, 2 ob koncu reakcije.
- Sl. 79—97. *R. gallica*. — Postanek in razvoj zarodnih brstičev in listkov. s — sluznata papila, d — dršek. Sl. 79—92, 95 in 96 poveč. cca $56/1$, sl. 93 in 94 poveč. cca $111/1$, sl. 95 povečana cca $88/1$.
- Sl. 98. *R. bialata*. — cca $56/1$ — a in b cca $375/1$. — Del distalnega dela zarodnega brstiča z rizoidnimi inicijalnimi stanicami; a — škrobna zrnca iz asimilacijskih stanic, b — škrobna zrnca iz rizoidnih inicijalnih stanic.
- Sl. 99. *R. helicophylla*. — cca $140/1$ — Mlad rizoid, ki je pogнал iz velike rizoidne inicijalne stanice na distalnem delu zarodnega brstiča. V njegovi notranjosti jedro, plazma in škrobna zrnca.
- Sl. 101. *R. helicophylla*. — cca $11/1$ — Habit. slika ženske rastline, zrasle na suhem (šota). Stebelce debelo, gosto posejano z listki in zarodnimi brstiči (b), perot rudimentarna, močno nagrbančena, z maloštevilnimi anteridiji.
- Sl. 101. *R. helicophylla*. — $11/1$ — Habit. slika ženske rastline, zrasle na suhem (kremenjakov pesek). Od dna proti vrhu je videti postopno redukcijo peroti. Stebelce z maloštevilnimi lističi in z adventivnim poganjkom. Od 4 arhegonijev oplojen samo najvišji (perijant normalno razvit), ostali neoplojeni in propadli (perijant slabo razvit), eden sedi na perotni ploskvi.





Vraber Maks, Donos k poznavanju rodu *Riella*.



VSEBINA TRETJEGA ZVEZKA:

Maks Vraber: Donos₁k poznavanju rodu Riella 125