

# Zwei Eizellen in einem Archegon von *Bryum caespitium* L.

Erörterungen zur Entstehungsweise der Doppel-  
sporogone bei Moosen.

---

Von

**Karl Hofeneder, S. J.**

---

In dem an der Universität zu Innsbruck stattfindenden botanischen Praktikum (II. Teil Entwicklungsgeschichte, Fortpflanzungsorgane), das ich unter der Leitung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. E. Heinricher, absolvierte, fand ich bei dem Studium von Laubmoosarchegonien in einer mittels des Mikrotoms angefertigten Schnittserie eines als *Bryum caespiticium* L. bestimmten Laubmooses<sup>1)</sup> ein Archegon mit zwei Eizellen. Die beiden Eizellen liegen übereinander und jede derselben hat eine deutliche Bauchkanalzelle abgeschnürt. Ein in der beigegebenen mikrophotographischen Abbildung sichtbares Wandstück, das von der Basis der oberen Eizelle bis gegen die untere Bauchkanalzelle verläuft, ist wohl sicher nur ein durch das Messer losgerissenes Stück der inneren Archegoniumwand, da es bei der Färbung mit Hämatoxylin ganz dieselbe Farbe annahm wie die übrigen Zellwände. Sonst zeigt das Archegon in seinem Bau keine Abnormität, wie dies ein Vergleich mit normalen Archegonien, die sich in demselben Präparat fanden, ergab.

Zwei Eizellen in einem Archegon sind zwar beobachtet worden, doch gehören diese Funde erst der jüng-

---

<sup>1)</sup> Das Arbeitsmaterial stammt aus der Sammlung des botanischen Institutes. Die Art war vor längerer Zeit (1893) als *caespiticium* bestimmt worden; da die Bestimmung nicht genügend sicher schien, hatte Herr Gymn.-Prof. Dr. Fr. Matouschek in Wien die Freundlichkeit, die Bestimmung nachzuprüfen.

sten Zeit an. Den ersten Fall beschrieb Coker (On the occurrence of two eggs in the archeogonium of *Mnium*. Botanical Gazette, XXXV. 1903 p. 137), den zweiten Holferty<sup>1)</sup> (The archeogonium of *Mnium cuspidatum*. Botanical Gazette, XXXVII. 1904 p. 116, Pl. VI. Fig. 43). In beiden Fällen gilt also die Beschreibung dieser Abnormität für *Mnium*; durch die vorliegende Mitteilung wird dieselbe Mißbildung auch für das Genus *Bryum* nachgewiesen.

Auch andere Abnormitäten wurden an und in Archeogonien von Moosen öfters beobachtet. So beschreibt z. B. Campbell (The development of *Geothallus tuberosus*. Ann. Botany, X. 1896 p. 501) eine Eizelle mit zwei Bauchkanalzellen (für *Geothallus*), Holferty eine Bauchkanalzelle, welche nach ihm „zweifellos“ die Rolle der Eizelle übernimmt, während die normale Eizelle rückgebildet wird. (loc. cit. p. 116 Fig. 42.) Auch Gayet (Recherches sur le developpement de l'archegone chez les Muscinées. Ann. Sc. Nat. Bot. VIII, 3. 1897 p. 161—258) erwähnt für *Marchantia* eine Bauchkanalzelle, die statt der Eizelle befruchtet wurde. (Holferty sieht hierin eine Bestätigung der Ansicht, daß die Bauchkanalzelle eine abortive Eizelle vorstelle.) Zwei Eizellen ohne Bauchkanalzelle bildet Holferty (loc. cit. Fig. 44) ab.

Ferner werden zahlreiche Mißbildungen als Zwischenstufen zwischen Antheridien und Archeogonien angegeben. So bei: Lindberg (Oevers. K. Svenska Vetensk. Acad. Förhandl. XXXVI. 1897 p. 75—78), Hy (Ann. Sc. Nat. Bot. VI, 18. 1884 p. 105—206), Goebel (Organographie etc. Jena, 1898 p. 243), Goebel (Flora. XC. 1902 p. 295 ff.), Bergevin (Revue Bryol. XXIX. 1902 p. 115—119), Holferty (loc. cit. p. 115—119, Fig. 35—47),

<sup>1)</sup> Auf die Arbeit von Holferty wurde ich erst durch Herrn Prof. Dr. Goebel aufmerksam gemacht; seiner Freundlichkeit verdanke ich auch den Einblick in einen Separatabdruck der mir sonst unzugänglichen Publikation Holferty's.

Zielinski (Flora, C. 1909 p. 5 Fig. 4.)<sup>1)</sup> Alle diese Mißbildungen und auch die zwei Eizellen in einem Archegon werden von Holferty unter die Zwischenstufen zwischen Antheridium und Archegonium<sup>2)</sup> gerechnet, wobei die obere Eizelle nach Coker und Holferty möglicherweise von der untersten Halskanalzelle abstammen könnte.

Welche Veränderungen Archegonien mit zwei Eizellen in späteren Entwicklungsstadien durchmachen, ist unbekannt. Holferty sagt nur bezüglich des von ihm abgebildeten und beschriebenen Falles: „There can hardly be any doubt that either or both of these eggs could have functioned and produced embryos, had fertilization taken place.“ (loc. cit. p. 116.)

Es scheint in der Tat leicht möglich, daß sich beide Eizellen nach der Befruchtung weiter entwickeln können. Es ist ferner nicht unwahrscheinlich, daß solche Doppelsembryonen die bekannten Doppelsporogone ergeben, wie sie für Moose sehr oft beschrieben wurden.

Was ich über die Entstehung bezw. die Ursachen dieser sogenannten Doppelfruchtigkeit bei Moosen finden konnte, ist kurz folgendes:

Le Dien (Bull. Soc. Bot. France. VIII. 1861 p. 73) spricht die Vermutung aus, die Synkarpie könne verursacht werden durch das Eindringen zweier Spermatozoiden in das Innere eines Archegons<sup>3)</sup> oder auch durch das Vorhandensein von zwei Eizellen in einem Archegon.

<sup>1)</sup> Die von Zielinski beschriebenen Abnormitäten sind aber, wie der Autor selbst betont, wahrscheinlich nur zum Teil in der oben angegebenen Weise zu deuten.

<sup>2)</sup> Die Deutung solcher Abnormitäten als Zwischenstufen zwischen Antheridium und Archegon wurde zuerst von Goebel ausführlich dargelegt (Organographie etc. und Flora XC. 1902. Vgl. die obigen Zitate).

<sup>3)</sup> Die Hinfälligkeit dieser ersteren Vermutung braucht nicht erörtert zu werden.

Für letztere Vermutung trat auch Brongniart ein. (Bull. Soc. Bot. France. VIII. 1861 p. 77.)

Schimper (Bull. Soc. Bot. France. VIII. 1861 p. 351) nimmt eine Verwachsung von zwei Keimen an, die verschiedenen Archegonien angehören. Die gleiche Ansicht vertritt auch Bescherelle (Bull. Soc. Bot. France. XII. 1865 p. 291.)<sup>1)</sup>

Pfeffer (Jahresber. d. Naturforsch. Gesellsch. Graubündens. XIII. 1868 p. 150) spricht sich gegen alle diese Ansichten aus und nimmt an, an einem in der Entwicklung begriffenen Sporogon sei durch äußere Einflüsse der Vegetationspunkt beschädigt worden und es hätten dann seitliche Zellen die Rolle von Vegetationspunkten übernommen. Wenn Le Dien's und Brongniart's Vermutung zuträfe, mithin mehrere Eizellen in einem Archegon entstanden wären und befruchtet sich zu Doppelsporogonien weiter entwickelt hätten, so müsste, meint Pfeffer, die Verwachsung der jungen Sporogonien in einem anomalen Bau der in die Verwachsung einbezogenen Teile zum Ausdruck kommen. Es müsste also der Zentralstrang der in den meisten vorliegenden Fällen in den Basalteilen einfachen Seta, wenn schon nicht doppelt vorhanden und durch Parenchym getrennt, wenigstens einen größeren Durchmesser zeigen. Dies ist aber nach Pfeffer's Untersuchungen nicht der Fall. Noch größer wären nach Pfeffer die Schwierigkeiten, wenn man mit Schimper und Bescherelle annähme, daß die Eizellen verschiedener Archegonien an der Bildung beteiligt seien. Letzterer Ansicht Pfeffer's wird man unbedingt beipflichten, wenigstens insoweit dieselbe die gewöhnliche Form der Verwachsung (mit der am Grunde einfachen Seta und den weiter oben getrennten Teilen) betrifft. Vergl. Anm. p. 167 dieser Mitteilung.

---

<sup>1)</sup> Eine Kopie dieser Publikation Bescherelles verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. Fr. Dierckx (Namur).

Leitgeb (Mitt. d. Naturwiss. Ver. f. Steiermark. 1876 p. 6) stimmt der Deutung Pfeffer's bei und sieht die Doppelfrüchte als durch Verzweigung ursprünglich einfacher Sporogonanlagen entstanden an, wobei dann die Auszweigung in verschiedenen Stadien des Sporogons erfolgen könnte. Noch mehr bestärkt wird Leitgeb in dieser Ansicht durch die Art, in der das Sporogon von den ersten Entwicklungsstadien bis zur Kapselanlage sein Wachstum vollzieht. „Die Spitzenzelle“ (des Embryo), sagt Leitgeb, „teilt sich durch längere Zeit nach dem Typus einer zweischneidigen Scheitelzelle“, nachdem vorher „eine oder mehrere Querteilungen“ aufgetreten waren. Die durch letztere abgegliederten Zellen verbleiben aber „als unwesentliche Anhänge am Grunde der Seta, beteiligen sich an der Bildung der letzteren gar nicht, werden in der Regel bald zerdrückt und gehen zugrunde.“ „Die ersten“ (durch die zweischneidige Scheitelzelle abgetrennten) „Segmente bilden den Fuß, die späteren die Seta und erst kurz vor dem Aufhören des Spitzenwachstums werden einige Segmente zur Anlage der Kapsel abgeschnitten.“ Da schon der Fuß der Seta aus der Scheitelzelle durch schiefe Teilungen hervorgeht, andererseits alle <sup>1)</sup> beschriebenen Doppelfrüchte eine ganz oder zum Teil gemeinsame Seta haben, so folgt, „daß die Verzweigung innerhalb jenes Entwicklungsstadiums fallen muß, während welches dasselbe mittels zweischneidiger Scheitelzelle in die Länge

---

<sup>1)</sup> Leitgeb verweist in einer Anmerkung (p. 7) auf einige Fälle von Synkarpie, die von Gumbel, Bescherelle und Schimper, beobachtet wurden. (Die Kapseln sind mit ihren Deckeln verwachsen, liegen übereinander und die obere Kapsel trägt einen der Seta entsprechenden stummelartigen Fortsatz.) Aus diesen Fällen geht hervor, daß nicht alle Doppelbildungen eine ganz oder zum Teil gemeinsame Seta haben. Leitgeb sagt über diese Art von Synkarpie: „Ich lasse es dahingestellt, in welcher Weise diese merkwürdige Bildung zu erklären sei; mit der hier zu besprechenden Verzweigung steht sie zweifellos in keinem Zusammenhang.“ Vgl. hierüber p. 169 dieser Mitteilung.

wächst und es wird nur von dem Zeitpunkt, in welchem die Auszweigung erfolgt, abhängen, ein wie großer Teil des Sporogons beiden Kapseln gemeinsam ist.“<sup>1)</sup>

Die Ansicht Leitgeb's bezw. Pfeffer's scheint bis zur Gegenwart die verbreitetste zu sein. (Vergl. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. I. Teil, 3. Abt. 1909 p. 228 und Rabenhorst's Kryptogamenflora. IV. 1890 p. 39.)

Die Konstatierung zweier Eizellen in einem Archegon eröffnet aber die Möglichkeit, die Doppelsporogone durch das Vorhandensein zweier Eizellen in einem Archegon, beziehungsweise zweier sich weiter entwickelnder Embryonen zu erklären.

Diese Ansicht vertraten bis jetzt meines Wissens bloß Le Dien und Brongniart (vergl. obige Zusammenstellung der Erklärungsversuche); beide Autoren sprachen aber hiemit bloß eine Vermutung aus, ohne daß ihnen ein Fall bekannt gewesen wäre, der dieses Vorkommen von zwei Eizellen in einem Archegon nachweist. Holferty, der dieses Vorkommen selbst beschreibt, hält es, wie oben bereits erwähnt wurde, für äußerst wahrscheinlich, daß die zwei Eizellen sich zu Embryonen hätten entwickeln können, wobei aber Holferty in keiner Weise darauf eingeht, daß die beobachteten Fälle von Doppelsporogonien durch diese Doppelembryonen erklärt werden könnten. Und doch dürfte dies jetzt die naturgemäße Erklärung derartiger Bildungen sein.

Was den Einwurf betrifft, den Pfeffer seinerzeit gemacht hat, daß nämlich bei einer Entwicklung aus zwei Eizellen die Verwachsung der jungen Sporogonien in einem anomalen Bau (doppelte oder wenigstens stärkere Entwicklung) der Seta zum Ausdruck kommen müsse,

---

<sup>1)</sup> Leitgeb setzt Sporogon = Kapsel + Seta. Er würde an dieser Stelle vielleicht besser gesagt haben: ... ein wie großer Teil der Doppelbildung als beiden gemeinsam erscheint.

so scheint derselbe vielleicht von nicht so großer Tragweite zu sein.

Zunächst muß hervorgehoben werden, daß Pfeffer höchst wahrscheinlich nur eine einzige verwachsene Seta untersuchen konnte, da im Text hierüber nichts Näheres angegeben ist. Bei dieser einen Seta fand Pfeffer allerdings, daß „. . . auch die basalen Teile der Seta sich durchaus nur mit gewöhnlichem Zentralstrang zeigten . . .“ (loc. cit. p. 155), doch würde vielleicht eine besonders die basalen Partien der Seta betreffende Nachprüfung ähnlicher Fälle durch möglichst vollständige, mittels des Mikrotoms angefertigte Schnittserien auf Spuren der Verwachsung in diesen basalen Teilen führen.<sup>1)</sup>

Für die größere Wahrscheinlichkeit, daß aus zwei Eiern in einem Archegon hervorgehende Sporogone gerade in ihren basalen Teilen verwachsen, kommt noch ein physiologischer Grund in Betracht. Die Fußstücke müssen sich ja in die Geschlechtsgeneration (Stengel der Moospflanze) einzwängen, um als Absorptionsorgane die Aufnahme der Nährstoffe zu besorgen. Sie sind in Bezug auf den ihnen gewährten Raum also am meisten eingengt, während dem Raumbedürfnis der übrigen Teile der beiden Embryonen durch die Wachstumsfähigkeit des Archegonbauches entgegengekommen werden kann.

Daß übrigens trotzdem die basalen Teile solcher Doppelbildungen ausnahmsweise ihre Selbstständigkeit bewahren können, beweist die für *Buxbaumia industriata* von Schimper (Bull. Soc. Bot. France. VIII. 1861 p. 351, Pl. II. Fig. 10) beschriebene Bildung. Hier

---

<sup>1)</sup> Interessant ist in dieser Beziehung der von Schimper (Bull. Soc. Bot. France. VIII. 1861 p. 351 Pl. II. Fig. 4), für *Climacium dendroides* mitgeteilte Fall. Die Seten dieser Doppelbildung waren an den Fuß- und Spitzenteilen frei und nur in der Mitte verwachsen. Hier könnte wohl auch an eine Verwachsung der Seten zweier aus benachbarten Archegonen hervorgegangenen Sporogone gedacht werden.



waren zwei benachbarte Sporogonlagen seitlich verwachsen<sup>1)</sup>; wie man annehmen muß, hatte bei ungleicher Entwicklungsstärke und Wachstumsschnelligkeit die stärkere die kleinere aus der wahrscheinlich durch Fermentwirkung der Fußteile gelockerten Unterlage (Stengel der Moospflanze) losgerissen und mit sich in die Höhe getragen. Schimper, der diese Mißbildung längere Zeit kultivierte, fand dann, daß sich die freie Seta nach oben krümmte, während sie anfangs nach abwärts gerichtet gewesen war.

Es dürfte sich mithin aus Obigem ergeben, daß einige allerdings seltenere Fälle bekannt sind, welche zeigen, daß gerade die Basalteile der Doppelbildungen ihren Ursprung aus zwei Embryonen noch deutlich erkennen lassen (*Buxbaumia*) und daß andererseits bei sogar weitgehender Verwachsung derselben, die anscheinend in den meisten der beschriebenen Fälle stattfindet, für diese Erscheinung gute Gründe angeführt werden können, welche ihre Entstehung aus Doppelembryonen in keiner Weise ausschließen.

Was schließlich noch Leitgeb's aus dem Wachstum der jüngsten Embryonen gewonnene Deutung anbelangt, so ist dieselbe entschieden zu berücksichtigen und ist möglicherweise in bestimmten Fällen der Ausgangspunkt solcher Doppelbildungen. Diese Deutung Leitgeb's hat jedenfalls auch den Vorzug, daß sie, wie er selbst betont, auch auf die ebenfalls beobachteten „Drillingsfrüchte“<sup>2)</sup> anwendbar ist. Die Entstehung solcher Drillingsfrüchte (Sporogone) läßt sich aber auch durch das anormale Auf-

---

<sup>1)</sup> Die kleinere der beiden Kapseln stellt nach der Abbildung zu urteilen bloß das Rudiment einer Kapsel dar.

<sup>2)</sup> Drillingsfrüchte oder drei miteinander verwachsene Sporogone werden z. B. angegeben von Pfeffer (loc. cit.) für *Bryum pallens* und von Gottsche (Sitzungsber. Gesellschaft f. Bot. Hamburg. XXIX. 1. 1885) für *Bryum pseudotriquetrum*.

treten dreier Eizellen in einem Archegon erklären, obwohl dafür noch keine Beobachtungen vorliegen.

Es sind aber andererseits, wie Leitgeb hervorhebt (loc. cit. p. 8), seine aus dem Spitzenwachstum gewonnenen Anschauungen auf einige Fälle von Synkarpie nicht anwendbar. Diese Fälle sind jene, wo die Verwachsung darin besteht, daß zwei Kapseln mit ihren Deckeln verwachsen sind und übereinanderliegen.<sup>1)</sup> Dabei zeigen beide Kapseln ausgebildete Peristome und die obere Kapsel setzt sich in einen stummelartigen, der Seta entsprechenden Fortsatz fort. Solche Formen von Synkarpie, wo die Kapseln übereinanderliegen, sind allerdings im Vergleich zu der gewöhnlichen seitlichen Verwachsung sehr selten, wie dies die in Penzig's Pflanzenteratologie (II. Bd. p. 547—556) zusammengestellten Fälle ergeben. Aber gerade diese Art der Verwachsung findet wohl ihre einfachste Erklärung durch die Annahme, daß die beiden übereinanderliegenden Sporogone aus zwei übereinanderliegenden Eizellen entstanden seien.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität,  
im Dezember 1909.

---

<sup>1)</sup> Übereinanderliegende Doppelkapseln beschrieb zuerst Schimper (Bull. Soc. Bot. France VIII. 1861 p. 351 Pl. II. Fig. 11) für *Camptothecium lutescens* und *Leskea sericea* und Bescherelle (Bull. Soc. Bot. France XII. 1865, p. 291 Textfig.) für *Bryum atropurpureum*.

Figur. Archegon mit zwei Eizellen von *Bryum caespiticium* L. Vergr. 490.

Anmerkung. Die Ausführung der Mikrophotographie, welche vom Vorstand des botanischen Institutes, Herrn Prof. Dr. Heinricher, angeregt wurde, verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. A. Wagner.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Hofeneder Karl

Artikel/Article: [Zwei Eizellen in einem Archegon von Bryum caespiticium L. Erörterungen zur Entstehungsweise der Doppelsporogone bei Moosen.1 Tafel. 161-169](#)