

II. Max Fleischer: Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen.

(Mit Tafel II u. 1 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 25. Februar 1920.)

Auf meine früheren Beobachtungen über die Zwergmännchen bei *Macromitrium Blumei* und andere Arten in „Flora von Buitenzorg“, p. 54 u. 427 (1900—1904) zurückgreifend, möchte ich hier noch einige weitere Naturbeobachtungen über dieselben und ihre Entstehungsweise folgen lassen. Wie ich glaube, sind diese Ergebnisse wohl geeignet, die Frage der sexuellen Differenzierung der Laubmoose näher zu beantworten, sowie zu beweisen, daß wahrer, echter Diözismus (Heterothallie) bei Laubmoosen sogar oft vorkommt. Bekanntlich sind die kleinen, knospenförmigen ♂ Zwergpflanzen bereits früher beobachtet worden, obwohl sie in Europa selten auf nur einigen Arten vorkommen. — Schon SCHIMPER in Bryol. Europ. nennt diese Verteilung der Geschlechter, wo die normale ♂ Pflanze durch knospenartige, männliche Zwergpflanzen, die sich auf der weiblichen Pflanze entwickeln, ersetzt wird, pseudomonözisch.

In der bekannten LINDBERGSchen Einteilung der Geschlechtsstände der Bryophyten ist diese Verteilungsart als pseudoautözisch bezeichnet.

Ich will hier nicht näher auf die Unterschiede der verschiedenen Geschlechtsstände bei den Bryophyten eingehen, und setze dieselben als bekannt voraus. Übrigens hat auch bereits SCHELLENBERG in seiner kürzlich erschienenen Dissertationsschrift „die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten“, auf welche Arbeit ich weiter unten noch näher zurückkommen werde, die Verteilungsarten usw. näher behandelt und mit neuen Bezeichnungen belegt.

Hier kommt es darauf an, näher zu untersuchen und aufzuklären, ob die ♂ Zwergpflanzen, die in den verschiedensten Laubmoos-Familien vorkommen, die Ergebnisse einer vegetativen Sprossung aus Nematogonen oder sonstwie vorherbestimmten vegetativen Zellen des Blatt- oder Stengelgewebes sind, also ihre Entstehung

durch sekundäres Protonema stattfindet, (wie vor meiner Beobachtung an *Macromitrium Blumei* allgemein angenommen wurde) oder ob sie selbständige Moospflanzen sind, welche ihre Entstehung direkt den Sporen, also dem primären Protonema verdanken. Endlich, ob beide Fälle vorkommen können, oder endlich, ob die an und für sich gleichen, also zwittrigen Sporen durch Ernährungsbedingungen veranlaßt werden, ♂ oder ♀ Pflanzen zu liefern.

Meines Wissens sind zuerst ♂ Zwergpflanzen von SCHWÄGRICHEN in seinem Werk Spec. Musc. Frond. II. l. t. 170 (1826) bei *Macromitrium apiculatum* aus Mexico abgebildet worden, und t. 124 bei *Dicnemon rugosum* aus Australien. Sie werden daselbst als männliche Zweige (ramuli masculi) gedeutet und demnach der Geschlechtsstand als monözisch (einhäusig) bezeichnet, welcher Bezeichnung auch die späteren systematischen Werke von BRIDEL (1827) und MÜLLER (1850) folgen. Dagegen ist in *Bryologia javanica* 1855—1861 der Geschlechtsstand mit ♂ Zwergpflanzen richtiger als zweihäusig bezeichnet.

Daß die Entstehung der Zwergmännchen aus sekundärem Protonema (protonema adventif) stattfinden sollte, hat bereits GÜMBEL in seiner Arbeit „Der Vorkeim“ (1854) und besonders der französische Bryologe PHILIBERT in *Revue Bryol.* 1883, p. 65 betont, welcher dieselben bei *Fissidens decipiens* beobachtet hat, und zwar aus den älteren Stengel- und Blättresten der ♀ Pflanze. Er meint, die Entstehungsweise wäre auch bei den *Camptothecium*-Arten und allen analogen Fällen, ebenso zu erklären.

G. LIMPRICHT sagt in der Vorrede zu seinem Werk „die Laubmoose“ 1886 dem damaligen Stande des bryologischen Wissens gemäß: „Erscheinen die knospenförmigen ♂ Pflänzchen im Stengelfilze der ♀ Rasen, so hat LINDBERG dies als pseudoautözisch bezeichnet. Mir (LIMPRICHT) galten die Fälle als diözisch, denn auch bei den zweihäusigen Arten werden beiderlei Geschlechtspflanzen auf demselben Protonema angelegt („bisher wurde Diözismus am Protonema nicht beobachtet“) und es dürfte sich daher bei allen, besonders bei den gemischtrasigen in der Jugend ein derartiger Zusammenhang nachweisen lassen.“

LIMPRICHT spricht also klar aus, daß keine geschlechtliche Differenzierung des Moosprotonemas anzunehmen ist. Doch sprechen schon die natürlichen Tatsachen dagegen, worauf auch bereits SCHELLENBERG p. 8 hinweist, da z. B. mehrere Moosarten eine örtlich entfernte Verteilung der Geschlechter haben, wie z. B. *Philonotis*-, *Polytrichum*- und manche Hypnaceen-Arten, einige andere überhaupt nur in einem Geschlecht bekannt sind.

Jedenfalls waren die Ansichten PHILIBERTS und LIMPRICHTS über dieses Thema die herrschenden, als während meines Aufenthaltes in Tjibodas auf Java im Frühjahr 1899 meine Beobachtungen darüber begannen. Es fanden sich in den dort häufigen *Macromitrium*-Arten die ♂ Zwergpflanzen immer an den Blättern nistend vor. Befremdend war der Umstand, daß immer nur an den sporogontragenden Rasen die Zwergmännchen zu finden waren, also gewissermaßen das eine von dem anderen bedingt wird, ein Umstand, auf den z. B. auch schon SCHIMPER bei dem europäischen *Dicranum undulatum* aufmerksam machte.

Auch die ganz zufälligen Anheftungsstellen der Zwergmännchen, an der Spitze oder am Grunde in der Blattachsel, auch unterhalb oder zwischen zwei Blättern, selbst an den Perichaetialblättern ließ mir die Entstehung aus Nematogonen zweifelhaft erscheinen. Bei wiederholten Untersuchungen an frischem Material gelang es zuerst bei *Macromitrium Blunei* auf den Blättern die keimenden Sporen und die verschiedenen Keim- und Entwicklungsstadien der Zwergmännchen aus den Sporen selbst aufzufinden und zu zeichnen, wie ich es auf Tafel II, Fig. c—g dargestellt habe und zum Teil auch bereits in meiner Javaflora¹⁾ veröffentlicht habe. Fig. c und d stellen die auskeimenden Sporen, bei d schon mit reichlicher Protonemaentwicklung dar; bei Fig. e hat sich bereits das junge Zwergpflänzchen gebildet, bei f ein vorgerückteres Stadium, während g die ausgebildete ♂ Zwergpflanze mit Antheridien zeigt. Der Vorgang selbst spielt sich so ab, daß reife Sporen aus der Kapsel auf den dichten Moosrasen fallen, in den Blättern hängen bleiben und an den verschiedensten Stellen (einmal fand ich sie auch an der *Vaginula* zwischen den Perichaetialblättern angeheftet) auskeimen und die einjährigen ♂ Zwergpflanzen mit Antheridien bilden, welche nach der Entleerung der SpERMatozoiden absterben.

Ich nannte diesen Blütenstand phyllodiözisch und zog schon damals daraus den Schluß, daß hier ein Beweis für echten Diözismus des Moosprotonemas vorliegt, was natürlich die sexuelle Differenzierung der Spore voraussetzt.

Eine spätere Beobachtung, welche diesen Schluß wiederum rechtfertigt, liegt bei der Gattung *Schlotheimia* vor, welche häufig in den Anden Amerikas und in einzelnen Arten auch in Neu-Guinea und Malesien vorkommt. Hier sind ebenfalls die ♂ Pflanzen

1) MAX FLEISCHER, Flora von Buitenzorg, V. Musci, p. 427, auch p. 54 (1900—1904), p. 703 (1906—1905)

nur durch Zwergmännchen auf den Blättern vertreten¹⁾). Bei Untersuchung einer neuen, sehr stattlichen Art aus Neu-Guinea, *Schlotheimia Koningsbergeri*, fanden sich nun die ♂ Zwergpflanzen außer auf den Blättern (Fig. i) auch in einer alten Kapsel keimend, und aus derselben hervorquellend, von den jungen Stadien bis zum geschlechtsreifen Zwergmännchen. Es liegt also auch hier die absolute Gewißheit vor, daß dieselben aus der Spore und mithin aus dem primären Protonema entstehen.

Auch diese Gattung besitzt auffallend verschieden große Sporen, und es sind auch hier, wie bei *Macromitrium Blumei* die größeren Sporen, welche zu Zwergmännchen auskeimen. Es liegen also hier Anzeichen einer Heterosporie bei den Laubmoosen vor. Daß es gerade die größeren Sporen sind, welche zu Zwergmännchen auskeimen, ist physiologisch erklärlich, da es jedenfalls bei dem vegetieren auf den Blättern der ♀ Pflanze auf eine rasche Entwicklung ankommt, die um so eher möglich sein wird, je mehr Reservestoffe die Sporen enthalten, also je größer dieselben sind. Vielleicht können noch anatomische Untersuchungen der sporogenen Schicht einige Aufklärungen über die Art der Verteilung der großen und kleinen Sporen in den Sporentetraden geben.

Meiner Schlußfolgerung widersprach GOEBEL in Flora 96 (1906), p. 56, wo er sagt, daß das Auftreten von ♂ Zwergpflanzen vielmehr an ungünstige Ernährungsbedingungen geknüpft sei, wenigstens in den Fällen von *Leucobryum* und *Dicranum*, wo außer den Zwergmännchen größere ♂ Pflanzen bekannt sind. Ferner schreibt GOEBEL in Organographie p. 850 (1915) Diözismus des Protonemas sei „natürlich durchaus möglich und wahrscheinlich, aber ein Beweis liegt nicht vor. Es ist denkbar, daß die Zwergmännchen nur unter den für die vegetative Entwicklung ungünstigen Bedingungen entstehen. Weitere experimentelle Untersuchungen sind also notwendig, um die Frage zu entscheiden“.

Trotz des Mangels des Experimentes ist nach den vorliegenden Tatsachen der Diözismus des Protonemas (Heterothallie) so gut wie erwiesen, erstens weil die Entstehung der ♂ Zwergpflanzen aus der Spore erwiesen ist, zweitens überhaupt nie an ♂ Zwergpflanzen weibliche Organe, und drittens bei den in Frage kommenden tropischen Gattungen nie normale ♂ Pflanzen beobachtet worden sind. Die experimentelle Untersuchung ist also bereits durch die Tatsachen bei *Macromitrium*, *Schlotheimia* und *Trismegistia* überholt. Außerdem hat die ♂ Zwergpflanze, wie wir auch an

1) M. FLEISCHER in Nova Guinea, XII, p. 117 (1914).

dem Beispiel von *Trismegistia* sehen werden, einen ganz verschiedenen habituellen Aufbau von der ♀ Pflanze und es ist ganz ausgeschlossen, daß auf einem besseren Nährboden aus einer ♂ Zwergpflanze etwa eine weibliche werden könnte, höchstens könnte eine bessere entwickelte ♂ Pflanze daraus werden, was aber an der Sachlage nichts ändern würde; die Heterothallie bliebe bestehen. Experimentelle Untersuchungen wären dann notwendig, wenn der Beweis zu führen wäre, ob in einer Kapsel zusammen ♂ und ♀ Sporen vorkommen, oder ob dieselben getrennt in eigenen Kapseln auftreten, worum es sich aber gar nicht bei der Frage nach der Heterothallie handelt. Jedenfalls ist das erstere das wahrscheinlich normale Verhalten, wie es auch bei der Lebermoosgattung *Sphaerocarpus* bereits experimentell erwiesen ist und in unserem Falle aus der verschiedenen Größe der Sporen hervorgeht.

Daß ferner die Zwergmännchen überhaupt nur ein Resultat der ungünstigen Ernährung wären, ist insofern nicht zutreffend, als gerade die zahlreichen Arten der tropischen Gattungen *Macromitrium* (gegen 400 Arten), *Schlotheimia* (über 100 Arten), *Garvaglia* usw., bei denen dieselben auftreten erfahrungsgemäß keine normalen ♂ Pflanzen erzeugen, obwohl auch hier die ♂ Sporen genügend Gelegenheit hätten, auf besserem Nährboden auszukeimen. Es muß also hier ein innerer Grund maßgebend sein. Wohl können bei *Dicranum*, *Leucobryum*-Arten und in ähnlichen Fällen, wo gleichzeitig ♂ Zwergpflanzen und größere normale ♂ Pflanzen auftreten, die Ernährungsbedingungen eine Rolle spielen, aber nur in bezug auf die morphologische Ausbildung und Größe des männlichen Gametophyten.

SHELLENBERG¹⁾ irrt aber, wenn er in seiner schon erwähnten Arbeit p. 11 meint: „Der stärkste Beweis für die Heterothallie (Diöcismus des Protonemas) dürfte wohl der sein, daß in den aposporen Regeneraten der heterothallischen Moose die Synthese der Geschlechter geglückt ist.“ Gemeint sind damit die Untersuchungen von MARCHAL²⁾, welche von der Erwägung ausgingen, daß, wenn bei heterothallischen Moosen in den Gametophyten das eine Geschlecht völlig fehle, dieses durch den Befruchtungsvorgang dem Sporophyten wieder zugeführt sein müsse, dieser also bisexuell sein müsse. Diese Erwägung ist aber nicht zutreffend, da es nach

1) SHELLENBERG. Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten in Beihefte zu Bot. Centralblatt Bd. 37 (1919/20).

2) EL. et EM. MARCHAL, Recherches experimentales sur la Sexualité des spores chez les mousses dioïques 1906, Aposporie et sexualité chez les mousses. 1907,

Mitteilungen von Prof. CLAUSSEN vorkommt, daß bei den Lebermoosen *Marchantia* und *Preissia* gelegentlich auf einem Thallus eines Geschlechtes, Sexualorgane vom anderen Geschlecht auftreten. Man wird sich daher vorstellen müssen, daß auch in dem scheinbar eingeschlechtigen Thallus beide Geschlechter vorhanden sind, wenn auch das eine in mehr oder minder latenter Form. Ferner schreibt er p. 5: „Die beiden Möglichkeiten der Entstehung von Zwergmännchen aus Sporen und aus sekundärem Protonema (adventives Protonema) müssen scharf auseinander gehalten werden, da sich darin eine verschiedene Art der Verteilung der geschlechtlichen Potenzen ausdrückt.“

Ferner p. 13: „Von den meist getrenntartig wachsenden Moosen sind jene Arten, die auch pseudautözisch vorkommen, auszunehmen und nicht als heterothallisch anzusehen, z. B. einige *Dicranum*-Arten. Da bei diesen Moosen die weibliche Pflanze befähigt ist, an adventivem Protonema männliche Pflanzen zu erzeugen, so können sie nicht als unisexuell und somit als heterothallisch angesprochen werden, sondern müssen offenbar bisexuell und homothallisch sein.

Hier liegt auch der Grund, warum zwischen der phyllodiözischen und der pseudautözischen Geschlechtsverteilung schärfer als FLEISCHER dies getan hat, unterschieden werden muß. Die phyllodiözischen Moose sind heterothallisch, die pseudautözischen homothallisch.“

Dem muß entgegnet werden, daß, je näher man auf das Problem eingeht, desto zweifelhafter die letztere Möglichkeit wird; denn die Entstehung der ♂ Pflanzen aus dem sekundären Protonema der ♀ Pflanze ist bis jetzt noch gar nicht erwiesen, auch experimentell nicht. Man hat dieselbe nur immer bis zu dem Fall von *Macromitrium Blumei* als etwas selbstverständliches angenommen. Schon damals 1907 in „Flora v. Buitenzorg“, p. 796, habe ich z. B. bei den *Barbella*-Arten nicht mehr scharf zwischen dem phyllodiözischen und pseudautözischen Blütenstand unterschieden, weil mir schon die Möglichkeit offen schien, daß bei den meisten Arten die Zwergmännchen aus den Sporen entstehen. Weder ist es Prof. CLAUSSEN nach langwierigen, unveröffentlichten Untersuchungen, noch mir gelungen, z. B. bei *Dicranum undulatum* und *D. scoparium* oder *Leucobryum glaucum* den behaupteten Ursprung der ♂ Zwergpflanzen aus dem sekundären Protonema festzustellen, so daß diese Gattungen jedenfalls phyllodiözisch-heterothallisch sind, wofür erstens spricht, daß man die ♂ Zwergpflanzen nur auf sporogontragenden Rasen findet, und zweitens immer an Stellen, welche die herabfallenden Sporen erreichen, also bei *Leucobryum* an oder

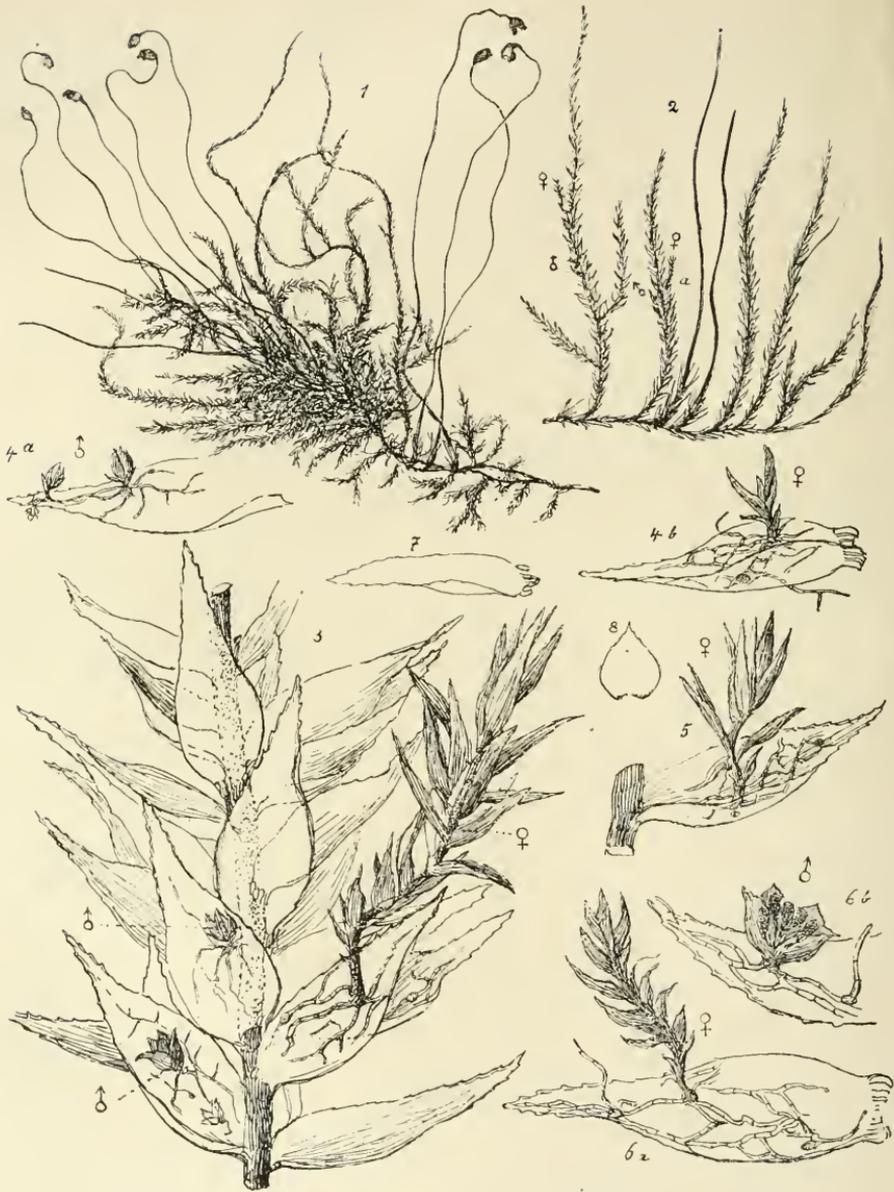


Abb. 1. *Trismegistia Brauniana* Flsch.

1. Habitusbild (nat. Größe).
2. Sporogontragender Zweig mit ♂ und ♀ Zwergpflanzen. 2:1.
3. Zweigstelle a der Fig. 2 wo ♂ und ♀ Zwergpflanzen aus Sporen entstanden sind. 30:1.
- 4 a. ♂ jugendliche Zwergpflanze noch ohne Antheridien.
- 4 b. ♀ jugendliche Zwergpflanze. 30:1.
5. ♀ Zwergpflanze, etwas älter. 30:1.
- 6 a und b. Gleichaltrige ♂ und ♀ Zwergpflanzen. 45:1.
7. Blatt einer ♀ Zwergpflanze. 45:1.
8. Blatt einer ♂ Zwergpflanze. 45:1.

in den oberen Schopf- und Perigonialblättern, und zwar ist hier meine Annahme folgende: Die genannten Blätter bilden aus adventiven Chloronema der Blattzellen einen Filz, der die fallenden Sporen aufnimmt und ihnen die genügende Feuchtigkeit zum Auskeimen bietet, die sie sonst in unserem Klima nicht haben würden. Bei *Dicranum* finden sich nach Beobachtungen von CLAUSSEN immer die Zwergmännchen im Stengelfilz derjenigen Stengelseite, welche der Einfallsrichtung der Sporen zugewendet ist. Gelegentlich finden sich auch keimende Sporen in beiden Fällen vor.

Hier könnten zweifellos experimentelle Untersuchungen mehr Gewißheit bringen.

Gerade die Fälle bei den *Camptothecium*- und *Fissidens*-Arten, wo PHILIBERT die Entstehung aus dem adventiven Protonema nachgewiesen haben will, sind sicher aus Sporen entstandene Zwergmännchen. Ob aber alle Zwergmännchen aus Sporen entstehen, wie LORCH in seiner Arbeit „Die Polytrichaceen“ kurzerhand annimmt, wissen wir bis jetzt noch nicht mit Sicherheit.

Einen höchst instruktiven Fall, welcher die Sexualdifferenz der Sporen und mithin den Diözismus am Protonema schlagend beweist, habe ich auf der Textabb. dargestellt. Es handelt sich hier wiederum um eine javanische Art, aber aus der Gruppe der *Hypnobryales* und zwar um *Trismegistia Brauniana*, bei welcher die Natur das schönste Experiment geliefert hat. Bei dieser Art fand ich 1915 an Herbarexemplaren an gewissen Stellen der sporogontragenden Äste am selben Sproß männliche und weibliche Zwergpflanzen dicht bei einander aus den auf die Blätter herabgefallenen Sporen ausgekeimt. Fig. 3 zeigt die Stelle des Astes der ♀ Pflanze vergrößert, wo gleichzeitig ♂ und ♀ Zwergpflanzen sitzen.

Obwohl die weiblichen Pflanzen noch zu jung sind, um Geschlechtsorgane zu entwickeln, sieht man doch den morphologischen Unterschied im Bau der beiden Geschlechtspflanzen ganz bestimmt. Die weiteren Figuren d—f zeigen verschiedene Entwicklungsstadien von beiderlei Zwergpflanzen. Hier sind also die gleichen Ernährungsbedingungen auf den Blättern vorhanden und doch haben wir ♂ und ♀ Gametophyten, da die Sexualdifferenz bereits in der Spore gegeben war, so daß aus der einen Spore nur männliche, aus der anderen nur weibliche Pflanzen entstehen und deren Geschlecht sich nicht mehr abändert, was zu beweisen war. Ferner geht auch besonders aus diesem Beispiel hervor, daß die Ernährungsbedingungen bei der Lösung der Frage nach dem echten Diözismus des Protonemas, also der Heterothallie, wenn überhaupt, so doch jedenfalls in den besprochenen Fällen keine Rolle spielen, ebensowenig kommen Hemmungsvorgänge in Betracht.

Erklärung der Tafel II.

Entwicklung der Zwergmännchen aus den Sporen bei *Macromitrium Blumii*
und *Schlotheimia Koningsbergeri* Fleisch.

Fig. a. Habitusbild von *M. Blumii* (nat. Größe).

Fig. b. Weibliche Pflanze mit ♂ Zwergpflanzen. $\frac{5}{1}$

Fig. c. und d. Stengelblatt mit auskeimenden ♂ Sporen und Protonema-
entwicklung. 1. Keimende Spore im ersten Stadium mit Vorkeim.
2. und 3. Weitere Stadien mit Protonema. $\frac{60}{1}$

Fig. e. Anlage einer jungen Zwergpflanze aus dem primären Protonema,
welches aus der Spore entstanden und zwischen zwei Blättern der
♀ Pflanze wuchert. $\frac{60}{1}$

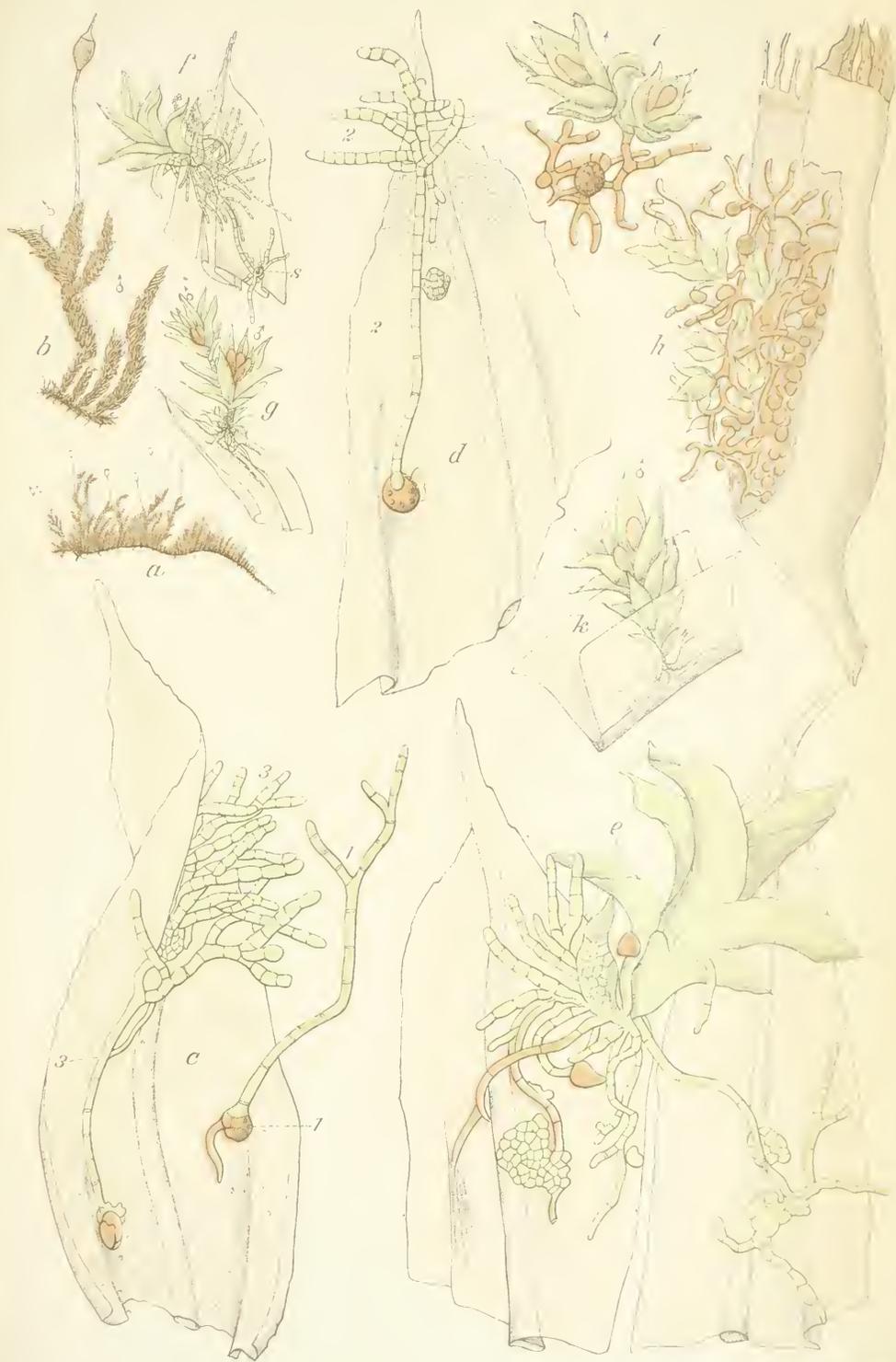
Fig. f. Ein weiteres Stadium der ♂ Zwergpflanze. $\frac{30}{1}$

Fig. g. Die geschlechtsreife ♂ Zwergpflanze auf einem Stengelblatt. $\frac{30}{1}$

Fig. h. Eine alte geöffnete Kapsel von *Schlotheimia Koningsbergeri*, welche
auskeimende Sporen mit rotbraunem Protonema und mehr oder minder
weit ausgebildete Zwergpflanzen enthält, die aus der Kapselmündung
hervortreten. $\frac{50}{1}$

Fig. i. Eine ausgebildete ♂ Zwergpflanze aus dem oberen Teil der alten
Kapsel. $\frac{75}{1}$

Fig. k. Eine ♂ Zwergpflanze in der Rinne eines Stengelblattes bei derselben
Art nistend.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Fleischer Max

Artikel/Article: [Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen. 84-92](#)