

Archegoniatenstudien.

Von

K. Goebel.

Hiezu Tafel VIII—XI.

1. Die einfachste Form der Moose.

Seit Hofmeister's „Vergleichenden Untersuchungen“ war es wiederholt das Bestreben der vergleichenden Morphologie, die Beziehungen zwischen Moosen und Farnen näher kennen zu lernen, und zwischen diesen beiden grossen Reihen der Archegoniaten genetische Beziehungen aufzufinden. Zunächst wandte man sich an die ungeschlechtliche Generation. Die Versuche, die beblätterte Farnpflanze von einem Moosporogonium abzuleiten, sind indess bis jetzt nicht von Erfolg begleitet gewesen, und ich kann hier nur früher von mir Gesagtes wiederholen,¹⁾ „dagegen bilden die Muscineen eine Gruppe, die sich nach oben nicht direct fortsetzt, sondern blind endigt. So viel Mühe man sich auch gegeben hat, zwischen Muscineen und den übrigen Archegoniaten, den ‚Gefässkryptogamen‘ (Pteridophyten) engere Anknüpfungspunkte zu finden, so wenig Resultate haben bei eingehenderer Prüfung diese Bemühungen gehabt. Dass Moosporogonium und die sporenerzeugenden Farnpflanze, Farnprothallium und geschlechtliche Moospflanze homologe²⁾ Gebilde sind, das ist eine seit Hofmeister's bahnbrechenden Untersuchungen unbestrittene Thatsache. Darüber hinaus aber ist man meiner Ansicht nach auch nicht gekommen, man wird den Anknüpfungspunkt der Pteridophyten anderswo zu suchen haben als bei den Muscineen“ . . . Ist das der Fall, so kann es sich also nur handeln, nicht um einen directen Zusammenhang zwischen Muscineen und Pteridophyten, sondern um eine Form, von der die

1) Die Muscineen, Schenk's Handbuch I. S. 401.

2) A. a. O. steht versehentlich „analoge“.

beiden Reihen sich abgezweigt haben, eine Form, bei der ihrer niedrigen Stellung entsprechend das Hauptgewicht auf die geschlechtliche Generation fallen muss.

Bei einer Untersuchung der Geschlechtsgeneration einiger Hymenophyllaceen¹⁾ nun schienen sich mir bedeutsame Vergleichspunkte mit den Muscineen zu ergeben, nicht mit der ausgebildeten, Geschlechtsorgane hervorbringenden Ausbildungsform der letzteren, sondern mit dem „Vorkeim“, der für die Muscineen so ungemein charakteristisch ist. Zunächst wurde nachgewiesen, dass demselben auch da, wo dies scheinbar nicht der Fall ist, die Form eines Zellfadens zu Grunde liegt, die aber durch Umbildung mehr oder weniger verloren gehen kann (*Sphagnum*, *Andreaea*). Es darf wohl als ein Beleg für die Richtigkeit der damals angestellten Betrachtungen gelten, dass die theoretisch angenommene Umbildung der *Sphagnum*-Rhizoiden in Zellflächen später durch die Beobachtung wirklich erwiesen werden konnte.²⁾ Auf Grund dieser und anderer Erfahrungen wurde angenommen (a. a. O. S. 14): „Wir können die Vorfahren der Moose (und der Pteridophyten) uns denken als algenähnliche Thallophyten, bestehend aus verzweigten Zellfäden, an denen die Geschlechtsorgane sassen,“ die höhere Gliederung der geschlechtlichen Generation aber sei in der Weise vorzustellen, dass die Blätter zunächst als Hüllen der Geschlechtsorgane auftraten,³⁾ wofür das merkwürdige Verhalten von *Metzgeriopsis* und zwei anderen Lebermoosen angeführt wurde. Dass auch unter den Laubmoosen eine Form zu finden sein werde, welche den Forderungen der Theorie — mag diese nun richtig oder unrichtig sein — entspricht, war damals nicht zu ahnen. Um so mehr erfreute die Auffindung einer solchen. Es ist nicht eine neue, sondern eine längst bekannte Moosgattung, *Buxbaumia*, deren männliche Pflanzen die einfachste bis jetzt bekannte Form der Moose darstellen.

Eine eingehendere Beschreibung von *Buxbaumia*, deren sonderbare Tracht früheren Beobachtern so auffällig erschienen war, dass sie zweifelhaft waren, ob die Pflanze den Moosen oder den Schwämmen beizuzählen sei, findet sich in Schimper's „*Bryologia europaea*“ (IV. Suppl. p. 4). Es dürfte nicht überflüssig sein, die Aeusserung dieses Bryologen hier wörtlich anzuführen. Er sagt (a. a. O. S. 3): „Was die männlichen Organe betrifft, so haben wir hinsichtlich des Standes derselben nicht

1) Morphologische und biologische Studien, Annales du jardin botanique de Buitenzorg VII, 1887.

2) Ueber die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889 S. 9 ff.

3) Studien S. 61.

zu einer bestimmten Ansicht gelangen können. Wir fanden sie immer in mehr oder minder grosser Anzahl, ohne ihre eigentliche Stellung mit Gewissheit ausmitteln zu können, frei zwischen den Blättern oder in dem Fadengewebe. Es ist höchst wahrscheinlich, dass dieselben blattachselständig sind, und durch den leisesten Druck sich ablösen. Ihre Form ist sehr eigenthümlich und nähert sich dem Kugelichen; sie entleeren die Fovilla durch Aufplatzen an der Seite oder auf dem Scheitel.“ Was bezüglich der Stellung der angeblichen Antheridien auf S. 3 als Vermuthung ausgesprochen wird, wird in der Figurenerklärung (S. 5) schon bestimmt angenommen „genitalia mascula parvula, foliis superioribus axillaria“. In der That aber hat, wie unten nachzuweisen sein wird, Schimper die Antheridien ganz übersehen. Was er für solche hielt und abbildete, sind die rudimentären männlichen Pflanzen. In der *Synopsis muscorum europaeorum* (ed. secunda p. 548) gibt derselbe berühmte Bryologe eine wesentlich andere Schilderung, welche mit den von mir beobachteten Thatsachen nicht übereinstimmt. Er sagt, „Flores dioici. Plantae masculae femineis minores breviores, oligophyllae, foliis tenuioribus aetate haud laciniatis, antheridia solitaria vel binata, crassiuscula ovata, cellulis obliquatis, apice oblique dehiscencia, vacua subglobosa, paraphyses paucae.“

Eine frühere Angabe von G ü m b e l ist hiebei übergangen. In der That erschien dieselbe so unwahrscheinlich und die zu ihrer Erläuterung dienende Abbildung ist so unvollkommen, dass sie, soweit ich übersehen kann, nur einmal gelegentlich citirt worden ist, auch mir war dieselbe bis in die jüngste Zeit ganz unbekannt geblieben. G ü m b e l schildert seine Beobachtung in seiner Arbeit über den „Vorkeim der Moospflanze“¹⁾ den Vorkeim von *Buxbaumia aphylla* folgendermaassen, „Das Präparat Fig. 21 Taf. XXVIII. stellt uns in seinen schimmelähnlichen Fäden, welche sich vielfach verschlingen und einen verworrenen Wurzelfilz bilden, einen entschiedenen Gegensatz zu dem Wurzelgebilde, das wir in Fig. 17 an *Pottia truncata* finden, indem hier von Strebewurzeln kaum die Rede sein kann. Zugleich finden wir in diesem Präparate Gelegenheit, eine Parallele zu ziehen zwischen den sterilen Wurzelknollen C des Präparates Fig. 17 und den nackt, ohne vorangegangene Blattbildung den Wurzelzäserchen kurz gestielt aufsitzenden Antheridien von *Buxbaumia aphylla*, Fig. 21c. Dabei kann es allerdings der Fall sein,

1) W. Th. G ü m b e l, Der Vorkeim. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Moospflanze, Verhandlungen der kaiserl. Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher XVI. Bd., 2. Abtheilung, S. 592.

lass die knollenähnlichen (sic!) Antheridien nahe an dem Stämmchen stehen, so dass man sie in Fällen für blattachselständig ansprechen kann.“ Der letzte Satz ist so unklar, die ganze Beschreibung wie nicht minder die Zeichnung so dürftig, dass es nicht zu verwundern ist, wenn die ganze Angabe unbeachtet blieb. Trotzdem möchte ich annehmen, dass G ü m b e l's Angaben zum Theil auf richtiger Beobachtung beruhen. Die Antheridien hat er freilich jedenfalls ebenso wenig gesehen wie Schimper, aber sie sind in der That auch versteckt genug.

Gehen wir, nach den, wie ersichtlich, wenig befriedigenden Angaben in der Litteratur zu den merkwürdigen thatsächlichen Verhältnissen über, so sei zunächst bemerkt, dass die beiden europäischen Arten sich ganz gleich verhalten, die *Buxbaumia javanica*¹⁾ scheint, soweit die Untersuchung eines dürftigen Materiales ein Urtheil gestattet, mit ihnen übereinzustimmen.

Buxbaumia ist diöcisch. Die männlichen Pflanzen sind die einfachsten Moospflanzen, welche wir bis jetzt kennen, vgl. Fig. 1 u. 2. Sie sind äusserst klein, und sitzen dem Protonema auf, an dem sie kurze Seitenzweige darstellen. Sie bestehen aus einem „Blatt“ und einem Antheridium. Ein Stämmchen kommt überhaupt nicht zur Ausbildung. Paraphysen, von denen Schimper spricht, sind nicht vorhanden, auch nicht mehrere Blätter oder mehr als ein Antheridium.

Die Gestalt dieser rudimentären männlichen Pflanzen, welche äusserst klein, mit blossen Auge nicht sichtbar sind, ist eine sehr sonderbare.

Das Antheridium selbst tritt nicht hervor, weil es vollständig umhüllt ist, von einer chlorophylllosen, muschelförmig gestalteten Hülle, deren bräunliche Zellmembranen dem ganzen Organ eine charakteristische Färbung verleihen. Diese Hülle ist es, welche in der „Synopsis“ und von G ü m b e l für das Antheridium gehalten wurde. Der Schilderung in der *Synopsis* lagen nur losgerissene Pflanzen zu Grunde. Je nach der Lage derselben sieht man nun die Hülle seitlich oder oben offen (Fig. 2), daraus erklärt sich die sonst sehr auffallende — weil zu dem Verhalten aller andern Moosantheridien in Widerspruch stehende — An-

1) Denen, welchen es vergönnt ist, Tjibodas zu besuchen, mag das Studium dieser Pflanzen, welche S. Kurz bei Kantang Badak, (dem jedem Besteiger des Gedéh wohlbekannten „Versammlungsort der Rhinocerosse“, die aber längst verschwunden sind) gesammelt hat, empfohlen sein. — Lebende Pflanzen von *Buxbaumia aphylla* und *Diphyscium* verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Ch. Zahn in Nürnberg, später fand ich *Buxbaumia* auch reichlich im Isarthal bei Schäftlarn.

gabe, dass die Antheridien sich an der Seite oder an dem Scheitel öffnen. Die Abbildung der *Synopsis* Fig. 11 b (Tab. I) stellt denn auch nur die Hülle, nicht das Antheridium dar.

Wie aus den Abbildungen Fig. 1 u. 2 hervorgeht, ist die Hülle nach unten konkav eingekrümmt, theilweise so weit, dass der eine Rand von dem andern gedeckt wird. In mehreren Fällen sah ich aus der Hülle Rhizoiden entspringen (Fig. 1), welche aber den meisten der untersuchten Pflänzchen fehlten.

Das Antheridium unterscheidet sich von demjenigen der andern in dieser Hinsicht genauer bekannten Laubmoose dadurch, dass es eiförmig-kugelig und lange gestielt ist.¹⁾ Es stimmt in beiden Beziehungen überein mit der Antheridiengestaltung von *Sphagnum* und derjenigen vieler Lebermoose. Der Antheridienstiel aus einer (5—7zähligen) Zellreihe²⁾ bestehend, zeigt der Gestalt der Hülle entsprechend eine schwanenhalsförmige Krümmung (Fig. 22). Das Antheridium öffnet sich auf seinem Scheitel.

Dass ein Stämmchen nicht vorhanden ist, wurde oben schon erwähnt. Fig. 22 zeigt ebenso wie die in anderer Lage befindliche untere männliche Pflanze in Fig. 2 die Einfügungsstelle des Antheridiums. Es erhellt daraus, dass der Protonemazweig, welcher Antheridium und Hülle den Ursprung gibt, über das Fadenstadium im Wesentlichen nicht hinauskommt. Dies ergibt sich auch aus der Entwicklungsgeschichte soweit dieselbe verfolgt werden konnte. Zunächst fanden sich an dem getrockneten Material nach langem Suchen einige jüngere Entwicklungsstadien, in grosser Anzahl wurden dieselben erhalten durch Aussaat der Sporen auf gekochte Walderde vom Standort der *Buxbaumia* bei Schäftlarn. Die Sporen wurden Ende Mai ausgesät. Sie entwickelten ein normales in seinen oberirdischen Theilen reichlich Chlorophyll führendes Protonema, an welchem Mitte August männliche und weibliche Pflanzen auftraten.

Das Protonema von *Buxbaumia* unterscheidet sich von einem Bryineenprotonema nur dadurch, dass seine Aeste mit einander vielfach in Verbindung treten, wie dies auch bei *Diphyscium* der Fall ist. Fig. 13 stellt einen Fall dar, in welchem ein Ast eines Fadens mit einer andern Zelle desselben Fadens in Verbindung getreten ist, einigermaassen ähnlich der Schnallenbildung vieler Pilzhyphen. Aber auch auf weitere Entfernung hin erfolgt die Verbindung, so dass ein

1) Gümbeľ's entgegengesetzte Angabe erklärt sich daraus, dass auch er, wie er bemerkt, das Antheridium nicht sah.

2) In der untersten Zelle traf ich gelegentlich eine Längstheilung an.

zusammenhängendes Gewirr von Protonemafäden entsteht. Wie Fig. 21 zeigt, kann diese Verbindung schon sehr früh, schon bei der Sporenkeimung auftreten, es sind nämlich die Keimschläuche der beiden Sporen Sp_1 und Sp_2 mit einander in Verbindung getreten.

Da die Herbar-Exemplare der männlichen Pflanzen in den unterhalb der Hülle befindlichen Fadenzellen kein Chlorophyll führten, so vermuthete ich, dass die männlichen Pflanzen an den unterirdischen chlorophylllosen Protonemaästen entstanden. Es ist dies indess nicht der Fall. Ein chlorophyllhaltiger Protonemaast, durch den grösseren Querdurchmesser seiner Zellen ausgezeichnet, bildet sich zum Antheridienträger aus. Die ersten Entwicklungsstadien desselben gehen offenbar rasch vorüber und kamen auch bei langem Suchen nur selten zur Beobachtung. Es ergibt sich indess folgendes Resultat aus der Vergleichung der einzelnen Entwicklungsstufen. In der Endzelle des männlichen Astes, wie er der Kürze halber genannt sei, tritt eine, zur Längsachse des Fadens schief geneigte Wand (welche in den Fig. 3—7 mit 1 bezeichnet ist) auf, wie dies am deutlichsten aus der schematischen Fig. 7 ersichtlich sein wird. Die dadurch abgeschnittene apikale Zelle wächst zum Antheridium aus. Die Antheridienanlage *A* hat sich in Fig. 4 und 6 in zwei Zellen getheilt, die Hülle ist noch nicht aufgetreten. Diese entsteht aus der zweiten Zelle unterhalb der Wand 1. Es tritt in dieser Zelle die der Wand 1 rechtwinklich aufgesetzte Wand 2 auf, die dadurch abgeschnittene Zelle *b* in Fig. 7 wächst zur Hülle aus, welche in Fig. 3 aus zwei Zellen besteht, resp., wenn man die Insertionszelle, die sich durch eine Längswand getheilt hat, hinzurechnet, aus 4. Zunächst wächst die Antheridienanlage rascher als das Hüllblatt, und bildet, wie z. B. der optische Längsschnitt Fig. 9 zeigt, die Fortsetzung des männlichen Astes. Allmählich aber unwächst die Hülle das Antheridium (Fig. 9 u. 10), der Antheridienstiel krümmt sich. Aus der Endzelle der Antheridienanlage geht der Antheridienkörper hervor. Die Zellordnung bei seiner Entstehung stimmt, wie Fig. 11 zeigt, offenbar mit der bei den Bryineen überein, es findet sich also eine zweischneidige Scheitelzelle. Dagegen ist die Stielbildung eine andere als bei den gewöhnlichen Laubmoosen. Bei ihnen wird auch der Stiel von der „zweischneidigen“ Scheitelzelle mit aufgebaut, und ist infolge dessen massiger entwickelt, als bei *Buxbaumia*. Charakteristisch ist, dass bei *Andreaea* einer der „archaistischen“ Laubmoosformen es bei der Antheridienentwicklung zur Bildung einer Stielzelle kommt, die bei weiterem von Quertheilungen begleitetem Wachsthum sich zu einem dem von *Buxbaumia* ähnlichen Stiele entwickeln

würde. Es soll unten gezeigt werden, dass auch bezüglich des Verhaltens des Sporogons die Buxbaumiee *Diphyscium* Anklänge an *Andreaea* aufweisen. Die einzige weitere Form, bei welcher mir eine Stielbildung wie bei *Buxbaumia* bekannt ist, ist das merkwürdige kleine epiphytische Laubmoos, das ich vor einigen Jahren beschrieben habe¹⁾, und das der Kürze wegen als *Ephemeropsis* bezeichnet sei. Bezüglich der Anpassung an die epiphytische Lebensweise (welche sich ausspricht in dem Besitz von Klammerorganen, den merkwürdigen mit einem Anker versehenen Laubknospen, der dorsiventralen Ausbildung der kriechenden Protonemafäden etc.) sei auf das früher Gesagte verwiesen und hier nur erwähnt, dass die Antheridien einen zarten, aus einer wenigzelligen Zellreihe bestehenden Stiel besitzen. Die männlichen Pflanzen sind auch hier rudimentär und nur Anhängsel des Protonemas, aber besitzen doch mehrere Blätter und mehrere Antheridien. Möglich, dass die Antheridienbildung bei *Ephemerum* eine ähnliche ist. Sie ist nicht näher bekannt. Die äussere Form des *Buxbaumia*-Antheridiums erinnert, wie die (halbschematische) Figur 22 zeigt, sehr an die der Antheridien von *Sphagnum* und der foliosen Lebermoose. Was das Hüllblatt anbelangt, so ist zu bemerken, dass es von Anfang an chlorophylllos ist, seine braun gefärbten Zellmembranen lassen das männliche Pflänzchen deutlicher hervortreten, und verdecken zugleich das eingeschlossene Antheridium.

Bemerkenswerth ist auch die Zellenanordnung im Blatte. Bekanntlich sind die Moosblätter bei den Bryineen, soweit die Erfahrungen bis jetzt reichen, dadurch ausgezeichnet, dass sie mit einer „zweischneidigen“ Scheitelzelle wachsen. Bei den „Blättern“ von *Buxbaumia* ist diese Art der Zellenanordnung schon durch den Verlauf der Zellwände im fertigen Blatte unwahrscheinlich, die Ermittlung der Zellfolge ist durch die starke Wölbung der Blätter, sowie durch die geringe Zahl derselben erschwert; indess ergab sich mit aller Sicherheit, dass die Zellenanordnung der Blattanlagen hier bei männlichen sowohl, als bei weiblichen Pflanzen von der der Bryineen abweicht. Fig. 19 zeigt ein junges Blatt einer weiblichen Pflanze in Flächenansicht. Es ist durch eine auf der Blattfläche rechtwinkelig stehende Medianwand halbirt und in jeder Blathälfte ist je eine Antikline aufgetreten. Vergleicht man damit das ältere Blatt, welches in Fig. 18 abgebildet ist, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass eine Scheitelzelle hier überhaupt nicht zur Ausbildung gelangt, sondern ein System von am Blattscheitel schwach divergirenden Antiklinen vorhanden

1) Morphol. und biol. Studien, Buitenzorger Annalen VII pag. 66.

ist. Eine nähere Beschreibung der Zellanordnung dürfte überflüssig sein. Es genüge hervorzuheben, dass dieselbe mit derjenigen der Bryineen, zu denen *Buxbaumia* bisher stets gerechnet wurde, nicht übereinstimmt, und mehr an diejenige der akrogynen Lebermoose erinnert, vor allem dadurch, dass die Blattanlage hier zunächst durch eine Medianwand halbiert wird. Was die Funktion der Hülle anbelangt, so dürfte sie hauptsächlich als capillarer Wasserbehälter dienen, welcher kleine Wassermengen festhält und dem Antheridium zuführt, bis dasselbe die Spermatozoiden entlassen hat, womit die Existenz der männlichen Pflanze überhaupt zu Ende ist. Dass das fertige Blatt ausserordentlich einfach gebaut ist, wurde schon hervorgehoben.

Es wurden die Gestaltungsverhältnisse der männlichen *Buxbaumia*-Pflanzen eingehend geschildert, weil hier eine Form vorliegt, die sich in ihrer Organisationsstufe von der der Fadenalgen offenbar wenig unterscheidet, denn es fehlt, was sonst die Moose charakterisirt: der Stamm. Eine Umhüllung der Sexualorgane kommt ja auch bei Algen vor. Allerdings wohl nur für die weiblichen Geschlechtsorgane, aber für die kurzlebigen männlichen fällt bei im Wasser lebenden Organismen ja auch die Nothwendigkeit eines Schutzes fort, während bei einer Landalge, die unter ähnlichen Verhältnissen lebt wie *Buxbaumia*, das Auftreten einer Hülle kaum zu verwundern wäre. Diese Hülle ist offenbar nichts anderes als ein verbreiteter Protonemast, ebenso wie das Flächenprotonema von *Sphagnum*, (oder wie die Paraphysen von *Polytrichum*) durch Verbreiterung einer Zellreihe — unter welcher Form sonst die Paraphysen aufzutreten pflegen — entstanden sind. Von Interesse ist auch, dass zwei Fülle — ob von männlichen oder von weiblichen Pflanzen muss dahingestellt bleiben, und ist auch weiter nicht von Belang — zur Beobachtung kamen, in denen die Anlage einer Pflanze am Scheitel als Faden weiter wuchs. (Vergl. auch den früher für *Ephemeropsis* angeführten Fall, Annales de j. b. de Buitenzorg VII pag. 69.)

Es fragt sich nun zunächst, wie die einfache Gestaltung der männlichen *Buxbaumia*-Pflanzen aufzufassen ist. Liegt eine rudimentäre oder eine reducirte Bildung vor? Beide Begriffe lassen sich nicht immer streng trennen, meiner Ansicht nach ist *Buxbaumia* eine Form, welche auf einer Stufe stehen geblieben ist, welche andere Moose überschritten haben. Dies ergibt sich sowohl durch den Vergleich mit der weiblichen Pflanze, als wie mit der Entstehung der Stammknospe anderer Moose. So zeigt z. B. Fig. 8 den optischen Längsschnitt einer jungen Stammknospe von *Physcomitrium pyriforme*.

Zunächst fällt auf, dass der Protonemaast, dessen Endzelle sich zur Stammscheitelzelle umbildet, sehr viel kürzer ist als bei *Buxbaumia*, und dasselbe scheint auch bei den anderen daraufhin untersuchten Moosknospen der Fall zu sein (vergl. z. B. die Sachs'schen Abbildungen von *Funaria hygrometrica*, *Bryum argenteum*, *Barbula ruralis*, *Mnium hornum*, Fig. 116, 117, 118, 119 in Goebel, Grundzüge). Bei *Physcomitrium* ist sofort in der ersten Zelle des Protonemazweiges die schiefe Wand 1 aufgetreten, wodurch die Bildung einer dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle eingeleitet wird. Auch die Wand 2 findet sich wieder, aber die durch sie abgeschnittene Zelle wächst nicht zum „Blatt“ aus. Vielmehr entsteht dies erst aus einem Segment der Scheitelzelle und zwar bildete sich hier zuerst nicht ein Blatt, sondern eine Zellreihe, d. h. also selbst an der Knospe trat zuerst ein einem Protonemafaden entsprechendes Gebilde auf, was die Anschauung, die Blätter seien eigentlich verbreiterte Protonemaäste zu stützen im Stande ist, und bei der oben erwähnten *Ephemeropsis* fand ich das erste Blatt zuweilen als Mittelform zwischen Blatt und Protonemafaden entwickelt (vgl. Fig. 50) d. h. unten befand sich eine kleine Zellfläche, die oben zu einem langen Protonemafaden (mit begrenztem Wachstum, wie es den Protonemaästen hier zukommt) ausgewachsen war. Die weiblichen Pflanzen werden ganz ähnlich angelegt, wie die männlichen (vergl. Fig. 14, 15, 16), nur dass hier die Entwicklung der Pflanze nicht sofort nach Auftreten der Wand 1 mit der Bildung eines Antheridium abschliesst, sondern eine Scheitelzelle bildet, aus der weitere Segmente hervorgehen.

Die weiblichen Pflanzen (Fig. 12) sind höher entwickelt als die männlichen, eine Thatsache, deren biologische Beziehungen auf der Hand liegen. Wie bei den unten zu beschreibenden Trichomanesprothallien die Antheridien, deren Rolle mit der Bildung der Spermatozoiden ausgespielt ist, direct an den Fäden des Protonema-ähnlichen Prothalliums sitzen, für die Archegonien, die einen Embryo aufzubauen haben, aber von Anfang an ein Zellkörper angelegt wird, der als Speicher für die vom Embryo benötigten Baustoffe dienen kann, so finden wir auch die weiblichen *Buxbaumia*-Pflanzen mit einem freilich äusserst kleinen Stämmchen versehen, das, soweit untersucht, in seinem Wachstum mit dem der andern Moosstämme übereinstimmt und nur ein Archegonium hervorbringt (Fig. 12 u. 17). Es hat das Stämmchen hier aber gewissermaassen keine selbständige Existenz, da es mit dem Sporogonium vollständig abstirbt. Es hat auch einen äusserst einfachen anatomischen Bau, und seine Bedeutung für die Ernährung des Sporogons

tritt namentlich auch dadurch hervor, dass es später nur als eine knöllchenartige Hülle um das Saugorgan des Sporogons erscheint. Dieser Zellkörper, der nichts als ein „Archegoniophor“ ist, ist aber nicht von einem, sondern von einer grösseren Anzahl von Blättern umgeben, welche im Stande sind, den Embryo wirksam zu schützen, während die eigenthümliche kapuzenähnliche Hülle des Antheridium wie oben erwähnt, wesentlich als capillarer Wasserbehälter dienen dürfte. Indess sind auch diese Blätter nur Hüllorgane. Auch sie enthalten kein Chlorophyll, unterscheiden sich dadurch also wesentlich von den übrigen Moosblättern. Demgemäss sind sie auch sehr einfach gebaut ohne Spur eines Mittelnerven etc. Es darf indess aus diesem, schon den älteren Beobachtern aufgefallenen Chlorophyllmangel der *Buxbaumia*-Blätter und ihrem Vorkommen auf humusreichem Substrat, verwittertem Holz u. s. w. noch nicht geschlossen werden, dass *Buxbaumia* ein Saprophyt ist¹⁾. Denn das Protonema ist reichlich mit Chlorophyllkörpern versehen, es bildete in meinen Aussaaten dichte grüne Rasen, die sehr wohl im Stande sind, den Embryo zu ernähren, bis er selbst zu assimiliren im Stande ist, was gerade bei *Buxbaumia*, wie Haberlandt's Untersuchungen gezeigt haben, vermöge des reichlichen Chlorophyllgewebes der Sporogonien in verhältnissmässig hohem Maasse der Fall sein dürfte. Ausserdem ist zu beachten, dass die Auszweigungen des *Buxbaumia*-²⁾ protonemas ebenso wie die von *Diphyscium* vielfach mit einander in Verbindung stehen³⁾, eine Thatsache, welche die Stoffzufuhr zu den Stellen des Verbrauchs, wie sie vor Allem bei der Embryoentwicklung stattfindet, wesentlich erleichtern wird. Für den Saprophytismus von *Buxbaumia* liegt also keinerlei Beweis vor. Aus der Thatsache, dass dies Moos vielfach auf faulenden Baumstümpfen wächst, ist dies noch lange nicht zu schliessen, denn zahlreiche andere, reichlich Chlorophyll führende Museineen siedeln sich auf solchen Substraten gleichfalls mit Vorliebe an. Ein morsches Holzstück trinkt sich mit Wasser wie ein Schwamm, und stellt so einen günstigen Nährboden dar. Was bei *Buxbaumia* fehlt, ist lediglich die Assimilationsthätigkeit der Blätter,

1) Wie dies von Haberlandt geschehen ist. vgl. Pringsheim's Jahrb. XVII, S. 480 ff. Es sei hier daran erinnert, dass, wie oben nachgewiesen, die Bildung der männlichen Pflanzen zweifellos ausschliesslich auf Kosten des chlorophyllhaltigen Protonemas erfolgt. Denn meist haben die männlichen Pflanzen ja gar keine eigenen Haarwurzeln, und wo diese vorhanden sind, können sie doch nur eine sekundäre Rolle spielen, da höchstens eine beobachtet wurde.

2) Wie schon Haberlandt nachwies, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Pringsh. Jahrb. XVII. S. 481.

3) Ueber die Jugendzustände der Flora 1889 S. 10.

die aber reichlich ersetzt wird durch die des Protonemas. So wenig also die Möglichkeit der Aufnahme organischer Nahrungsstoffe in Abrede gestellt werden soll, so wenig liegt dafür irgend ein stichhaltiger Beweis vor. Wohl aber wird der Chlorophyllmangel der Blätter mit ein wesentlicher Grund dafür sein, dass die Pflanze auf einem so niedrigen Entwicklungsstadium stehen geblieben ist.

Die ersten Blätter der weiblichen *Buxbaumia*-Pflanzen zeigen keine besonderen Eigenthümlichkeiten, ihre Zellenanordnung wurde oben besprochen. Die später auftretenden dagegen lassen ihre Randzellen zu Fäden auswachsen, welche durch ihre dicken bräunlichen Zellwände von den übrigen Protonema unterschieden, und durch schief gestellte Querwände gegliedert sind. Diese Fäden können entweder in der Entwicklung stehen bleiben, oder als echte Protonemafäden weiter wachsen. Sie spielen eine biologische Rolle insofern, als sie ein Geflecht bilden, das Wasser festhält und ausserdem auch — sofern sie sich zu in den Boden eindringenden Haarwurzeln verlängern — dem Pflänzchen Nahrung zuführen. Sie sind aber auch in morphologischer Beziehung von Interesse, indem sie einen weiteren Beleg für die oben begründete Bezeichnung der Blätter als verbreiteter Protonemaast bringen. Eine Zellfläche, die am Rande leicht in Fäden auswächst, steht dem Faden-Stadium noch verhältnissmässig nahe. Treffen wir doch ganz dasselbe bei Prothallien von *Trichomanes*. Die einen Arten haben nur aus verzweigten Fäden bestehende Prothallien, bei andern treten auch Zellflächen auf, die ausserordentlich leicht am Rande in Fäden auswachsen.

Nach den angeführten Thatsachen kann ich in *Buxbaumia* nicht einen reducirten, sondern einen auf einem niedrigen Entwicklungsgrad stehen gebliebenen Moostypus erblicken. Ausser allgemein morphologischen Gründen sprechen dafür namentlich auch die folgenden :

1. Die Sexualpflanzen zeigen deutlicher als bei andern Moosen, dass sie nichts sind als modificirte Protonemaäste.
2. Die Entwicklung der Blätter weicht bezüglich der Zellenanordnung ab von der der übrigen Moose.
3. Ebenso ist die Gestaltung der Antheridien eine andere, mehr dem Lebermoostypus folgende.
4. Auch die Gestaltung des Sporogons nähert sich bei *Diphyscium* mehr der Gestaltung der archaischen Moostypen (*Sphagnum*, *Andreaea*, während *Buxbaumia*, dessen Geschlechtsgeneration so einfach gestaltet ist, durch den Besitz einer wohlentwickelten Seta eine höhere Gliederung erreicht hat. Bei *Diphyscium* dagegen wird ein

eigentlicher Stiel nicht entwickelt, wie bei Anderen. Der untere Theil des Sporogons, welcher nicht zur Kapselbildung verwendet wird, streckt sich nur sehr wenig. Er dient nur dazu sich in das Stämmchen einzubohren. Die Calyptra wird hier wie bei *Andreaea* auch nur durch die Verlängerung der Kapsel, nicht des Stieles abgehoben. Bemerkenswerth ist auch die Gestaltung des unteren, als Saugorgan dienenden Theiles, des sehr kurzen „Stieles“, welche bei *Diphyscium* (Fig. 23) untersucht wurde. Die Oberflächenzellen wachsen nämlich zu Schläuchen aus, welche durch Querwände gefächert und sogar verzweigt sein können. Es ist das Sporogonium hier gewissermaassen mit Haarwurzeln versehen, nur dass diese nicht frei im Boden, sondern in das Gewebe des Stämmchens hineinwachsen. An jüngeren Sporogonien von *Diphyscium* fand ich unterhalb des Saugorganes öfters eine durch Desorganisation des Stammgewebes gebildete Höhlung, die dann wahrscheinlich später von dem Sporogonium von dem auch die desorganisirende Wirkung wohl ausgeht, ausgefüllt wird. Auch das Peristom von *Buxbaumia* und *Diphyscium* zeigt einen primitiveren Charakter als das der meisten Bryineen. Es kommt nämlich hier nicht zur Individualisirung einzelner Peristomzähne. Das Peristom stellt vielmehr eine mit 16 Falten versehene, oben offen kegelförmig gestaltete Haut dar.

Es erübrigt noch die Gestaltung der Geschlechtsgeneration von *Diphyscium* mit der von *Buxbaumia* zu vergleichen. Die männlichen Pflanzen von *Diphyscium* stimmen — auch was die Gestaltung der in Mehrzahl vorhandenen Antheridien anbelangt — mit denen anderer Laubmoose überein, es sind wie auch an den vegetativen Theilen hier „Paraphysen“ vorhanden. Ebenso ist die weibliche Pflanze mit mehreren Archegonien versehen, und die Blätter zeigen nicht nur eine höhere anatomische Gliederung durch den Besitz einer Mittelrippe, sondern auch — wenigstens auf den allein untersuchten älteren Entwicklungsstadien — eine zweischneidige Scheitelzelle. Dies Verhältniss ist wohl dahin aufzufassen, dass die Buxbaumieen eine sehr alte Familie sind, von der, soweit wir wissen, nur zwei Formen, *Buxbaumia* und *Diphyscium* erhalten geblieben sind. Von diesen ist die eine *Buxbaumia* auf einem primitiven Gestaltungsstand stehen geblieben. Die andere dagegen hat eine Entwicklung erfahren, welche sie der anderer Moose nahe gebracht hat. Dass die verschiedenen Moosreihen von einem oder mehreren einfachen Stammformen ausgehend sich so entwickelt haben, wie wir sie finden, muss von vorne herein in der Beschaffenheit ihres „Idioplasmas“ begründet gewesen

sein, die auch, wo keine directe genetische Verwandtschaft vorliegt, doch zu übereinstimmenden Bildungsvorzügen führte.

Uebrigens weicht ja auch das Protonema von *Diphyscium* von dem von *Buxbaumia* ab durch den Besitz der eigenthümlichen schildförmigen Assimilationsorgane (vergl. die Abbildung auf Taf. I Fig. 3 Flora 1889) und ein analoges Beispiel für die Erscheinung, dass die wenigen erhalten gebliebenen Glieder einer alten Familie auffallende Verschiedenheiten aufweisen, bietet uns der anatomische Bau der *Gunnera*-Arten.

Die Buxbaumieen bilden denn auch unter den Moosen eine recht vereinzelt stehende Gruppe, es wird vielleicht zweckmässiger sein, sie nicht wie bisher unter das Gros der akrokarpn Bryineen zu stellen, sondern ihnen ebenso wie den Sphagnaceen und Andreaeaceen eine gesonderte Stellung anzuweisen. Die im Pflanzenreich öfters wiederkehrende Thatsache, dass in einem grösseren Verwandtschaftskreis primitive Charaktere bald da bald dort sich erhalten haben,¹⁾ spricht, wie mir scheint, nicht für einen Stammbaum, sondern für ein strahlenförmiges Auseinandergehen der einzelnen Formen, wobei die Uebereinstimmung derselben durch die stoffliche Uebereinstimmung, wie sie schon im Ausgangspunkt gegeben ist, bedingt wird.

2. Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsgeneration der Hymenophylleen.

Die einfachsten Gestaltungsverhältnisse der Geschlechtsgeneration der Farne finden wir bei den Hymenophylleen, speciell bei *Trichomanes*. Die Entwicklung derselben ist bei einigen Arten von mir²⁾, Bower und Giesenhagen³⁾ geschildert worden, es war mir, da sich meiner Ansicht nach an die Geschlechtsgeneration der Hymenophylleen ein ganz besonderes Interesse knüpft, sehr erwünscht, dass ich in Südamerika von zwei weiteren Arten Prothallien sammeln konnte.

Trichomanes rigidum.

Zahlreiche Keimpflanzen und mit ihnen Prothalliumräschen fand ich in Venezuela auf dem lehmigen Boden am Wege von San Estéban nach der Cumbre de San Hilario. Das Prothallium dieser Art ist

1) Es sei hier z. B. erinnert an Archidium. Wenn man dasselbe als das „phylogenetisch am tiefsten stehende Laubmoos“ bezeichnet hat (Haberlandt a. a. O. S. 389), so ist dabei, wie bisher bei allen derartigen Erörterungen nur auf die ungeschlechtliche Generation Rücksicht genommen.

2) Vgl. Studien a. a. O. S. 91 ff, Bower, on the normal and abnormal developments of the oophyte in *Trichomanes* Annals of botany. Vol. I.

3) Flora 1890 S. 421 ff.

durchaus fadenförmig (Fig. 51). Es bildet dichte, dunkelgrüne Rasen auf der Erde, den Protonemarasen eines Laubmooses ähnlich, nur dass die einzelnen Fäden starrer sind, was mit ihrer bedeutenden Wanddicke zusammenhängt.

Die ersten Keimungsstadien der Sporen wurden nicht gefunden. Indess wird dies kaum als eine irgend wesentliche Lücke betrachtet werden können, da nicht anzunehmen ist, dass die Keimung anders vor sich geht, als in den früher beschriebenen Fällen, von denen *Tr. diffusum* und *palmatifidum* eine „tripolare“ Entwicklung aus der Spore zeigten, während dies bei *Tr. maximum* nicht der Fall ist. Es handelt sich, wie nachgewiesen wurde, im ersteren Fall eben um eine frühzeitig eintretende Verzweigung des Prothalliums. — *Tr. radicans*,¹⁾ dessen Prothallien aus den Sporen cultivirter Exemplare gezogen wurden, keimt wie *Tr. maximum* (vgl. Fig. 24 u. 25). Es dürfte kaum nöthig sein, den Abbildungen Erläuterungen hinzuzufügen. Erwähnt sei, dass die Theilung nur in den Endzellen der Fäden stattfindet, und dass aus der Spore ausser dem Haupt-Keimungsfaden auch hier weitere entspringen können, namentlich dann, wenn der Hauptfaden beschädigt ist. Die Protonomen wuchsen zwar zu Räschen heran, da dieselben aber selbst nach drei Jahren noch keine Geschlechtsorgane gebildet hatten, wurde ihre Cultur aufgegeben.

Die Prothalliumrasen von *Tr. rigidum* sind gebildet aus verzweigten Zellfäden. Es sind wie bei einem Moosprotonema oberirdische und unterirdische Achsen vorhanden, letztere erreichen indess keine so beträchtliche Entwicklung wie bei den Moosprotonemen, und haben auch nicht die bei den letzteren so häufige — aber wie früher nachgewiesen, durchaus nicht allgemeine — Schiefstellung der Querwände.²⁾ Sie sind chlorophylllos und vielfach mit Stärke ganz vollgepfropft. Die chlorophyllhaltigen Fäden sind theils niederliegend, theils aufsteigend, nur spärlich finden sich an ihnen die braunen einzelligen Haftorgane, die bei epiphytisch lebenden Formen natürlich eine viel grössere Rolle spielen. Die Verzweigung der Fäden ist eine zweizeilige, wobei indess keineswegs jede Fadenzelle einen Ast trägt. Die Rhizoiden sowie die Aeste, welche Archegonienpolster tragen, sind an die zweizeilige Stellung nicht gebunden.¹⁾ Ehe auf die

1) Vgl. auch die bei Prantl, Unters. über die Gefässkryptogamen I. abgebildeten ersten Keimungsstudien.

2) Dass die getüpfelten Querwände der Fäden von Protoplasmaverbindungen durchbohrt sind, ist höchst wahrscheinlich. Indess wurde darauf nicht näher geachtet. Die Querwände erscheinen in der Flächenansicht wie feine Siebplatten.

Sexualorgane eingegangen wird, sei noch zweierlei erwähnt: Einmal, dass auch hier, wie in den früher beschriebenen Fällen ausnahmslos eine Pilzinfektion gefunden wurde, und sodann die Bildung von Brutknospen.

Der Pilzinfektion unterliegen zwar stets nur einen verhältnissmässig kleine Zahl von dem Boden benachbarten Zellen, aber es wurde andererseits auch keiner der untersuchte Prothallienrasen frei von derselben gefunden. Die septirten Hyphen sind als mehr oder minder dichte Knäuel im Innern der befallenen Zellen leicht nachweisbar; sie zeigen theilweise blasige Anschwellungen. Ob sie wie in anderen derartigen Fällen „Harz“ ausscheiden, wurde nicht untersucht. Darauf dass sie keine ganz harmlosen „Commensualisten“ sind, weist die Thatsache hin, dass die von ihnen befallenen Fadenzellen vielfach kugelig anschwellen und inhaltsarm erscheinen.

Die Prothallien vermehren sich auf ungeschlechtlichem Wege durch Brutknospen, bezüglich deren Form und Entstehung wohl auf die Figuren 32, 33, 34 verwiesen werden darf. Es geht daraus hervor, dass die Brutknospen als zunächst kugelige Zellen (mit dichtem Inhalt) auf den Enden nach oben verjüngter Tragzellen angelegt werden, und dass die Brutknospenmutterzelle dann quer zur Längsachse ihrer Trägerzelle (Sterigma) sich entwickelt, und in eine Anzahl von Zellen getheilt wird. Charakteristisch ist, dass die Zellreihe, aus welcher die Laubknospe schliesslich besteht, die Trägerzelle nicht in der Mitte, sondern nahe dem einen Ende aufsitzt (Fig. 33).

Die Antheridien sitzen theils an den Enden der Fadenäste, theils seitlich an denselben. Nicht selten werden ganze Antheridienstände angetroffen (Fig. 31), die sich durch besonders reichliche Antheridienentwicklung auszeichnen. Zweimal wurde ein Antheridium angetroffen, das einen kurzen Fadenfortsatz trug, der wohl nachträglich aus einer Wandzelle des Antheridiums sich entwickelt hat. Die Archegonien stehen an Zellkörpern, welche wir als Archegonienträger oder — mit B o w e r — als Archegoniophore bezeichnen können (Fig. 26). Dieselben entstehen durch Umbildung eines kurzen Fadenastes in einen Zellkörper. Die dabei stattfindenden Theilungen (Fig. 29, 31, 35) sind sehr einfache, es treten nämlich in den einzelnen, durch ihren Protoplasmareichthum ausgezeichneten Zellen des zum Archegoniophor sich

1) Z. B. aus einer Fadenzelle entspringt ein Ast und mit etwa 90° Divergenz ein Archegoniophor, aus der nächsten Fadenzelle zwei opponirte Aeste, dazwischen ein Archegoniophor, nächste Zelle Archegoniophor und Ast um 90° divergirend. Die Archegoniophore standen in diesem Falle alle auf einer (vielleicht der Schatten-) Seite des Fadens.

umbildenden Fadens zunächst zwei rechtwinklig gekreuzte Medianwände auf, denen sich dann weitere Theilungswände anschliessen.¹⁾ Schliesslich unterliegt auch die Endzelle des Fadens dieser Umbildung, womit dessen Spitzenwachsthum dann abgeschlossen ist (vergl. die Oberansicht Fig. 35). Es sind die Archegoniophore Zellkörper begrenzten Wachstums, welche niemals, auch wenn die Archegonien unfruchtbar bleiben, eine Weiterentwicklung aufwiesen. Unterhalb der Archegoniophore entstehen vielfach Auszweigungen, sodass die ersteren von zwei bis vier Fadenästen umgeben sind, welche zu ihrem Schutze dienen und namentlich auch Wassertropfen festhalten werden. Bemerkenswerth ist, dass die Archegoniophore auch Rhizoiden entwickeln können (Fig. 28), sowie, dass die jungen Stadien derselben ihre Entwicklung unterbrechen und ihre Endzelle wieder zu einem Faden auswachsen lassen können, was indess nicht häufig geschieht (vergl. Fig. 27), ein ähnlicher Fall wurde ja oben auch für die Träger der Sexualorgane von *Burbaumia* erwähnt. Die Archegonien stehen an ihren Trägern in radiärer Vertheilung (Fig. 26). Sie weisen den andern Filicineen gegenüber in ihrem Baue ebensowenig Abweichungen auf, als die Keimpflanzen (Fig. 51), welche auch eine normal gestaltete, freilich mit schwach entwickelter Wurzelhaube versehene Wurzel besitzen, ebenso wie dies bei dem unten zu beschreibenden *Trich. sinuosum* der Fall ist. Antheridien und Archegonien kommen auf einem und demselben Prothalliumrasen vor, diese sind also monöisch.

Wir sehen also bei *Tr. rigidum* (und den anderen damit übereinstimmenden *Trichomanes*-Arten) ebenso wie bei *Burbaumia* bestimmte Aeste des fadenförmigen Vegetationskörpers dann eine höhere Gliederung erreichen, wenn sie Archegonien hervorzubringen haben. Der Unterschied liegt — abgesehen von der Zellenordnung — nur darin, dass die Archegoniophore von *Trichomanes* nackt, die von *Burbaumia* umhüllt sind. Und solche umhüllte Archegoniophore (resp. Antheridiophore) erscheinen uns als der Ausgangspunkt der Moosstämmchen.

Trichomanes sinuosum.

Prothallien von *Trichom. sinuosum* fand ich in einer Reincultur auf dem Stamm eines Baumfarn bei *Morachanna* (Br. Guiana). Schon Mettenius²⁾

1) Ganz ebenso ist es offenbar in dem früher (Annales VII Pl. XII Fig. 50 u. 51) von mir abgebildeten Falle, nur dass das Archegoniorhophor dort einen noch viel weniger umfangreichen Zellkörper darstellr, als bei *Tr. rigidum*.

2) G. Mettenius, Ueber die Hymenophyllaceae, Abh. der K. S. Gesellschaft d. Wiss. IX, Bd. S. 492 ff.

hat in getrocknetem Material dieser Pflanze Vorkeime gefunden und beschrieben. Es liegt aber in der Natur der Sache, dass er nur über die gröbere Gliederung der Prothallien genügenden Aufschluss erhalten konnte, während seine Mittheilungen über die, für die vorliegende Frage besonders wichtigen Träger der Archegonien sehr lückenhaft bleiben mussten; sie erschienen mir, schon ehe ich Gelegenheit hatte selbst Prothallien dieser Art zu untersuchen, in mehrfacher Hinsicht als räthselhaft und weiterer Aufklärung bedürftig.

Die vegetativen Prothallien bestehen aus zwei Theilen: Fäden und Zellflächen (vgl. Fig. 36). Erstere liegen dem Substrat (den Luftwurzeln des Baumfarnstammes) an, letztere stehen vom Substrat ab. Sie haben ein begrenztes Wachsthum, während die Fäden, soweit sie nicht in Flächen übergehen oder zu Trägern der Archegonien verwendet werden, wohl unbegrenzter Entwicklung fähig sind. Die Fäden bilden auch, wenn der Ausdruck gestattet ist, das eigentliche Gerüste des Vorkeims, an dem die Zellflächen entstehen, die ihrerseits dann wieder neuen Fäden den Ursprung geben. So zeigt z. B. Fig. 37 den unteren Theil einer Zellfläche, die aus einem Faden entsprungen ist. Die Randzellen sind zu Fäden ausgewachsen, einzelne auch zu Haarwurzeln *W*, die sich von den Fäden schon dadurch unterscheiden, dass sie sofort durch eine Querwand von der Prothalliumzelle abgegrenzt werden, während dieselbe bei den Fäden erst im Verlaufe des Fadens selbst auftritt. Der untere Theil der Prothalliumflächen gibt regelmässig Fäden den Ursprung, von denen einzelne als solche weiter wachsen, andere in Zellflächen oder Archegonienträger übergehen. Ausser aus dem Rande können im untersten Theile der Prothalliumfläche auch aus der Unterseite Fäden hervorgehen. Gegen den oberen Theil der Zellflächen hin werden die Fäden seltener und verschwinden dann ganz. Indess können kleine Zellflächen sich am obern Rande wieder in Fäden auflösen (Fig. 45). All das zeigt, dass wir in den Zellflächen weiter nichts vor uns haben, als verbreiterte Fäden, deren Zellen sozusagen noch nicht recht unter einen Hut gebracht sind, indem sie leicht zu Fäden wieder auswachsen können.¹⁾ Dasselbe wird sich unten auch aus der Vertheilung der Sexualorgane ergeben und bestätigt durchaus die früher gemachte Annahme, dass die Fadenform die ursprüngliche Gestaltung der Hymenophyleenprothallien darstelle.

1) Es sei hier an das oben über die Blätter der weiblichen Buxbaumiapflanze Gesagte erinnert, sowie daran, dass auch an Moosprotonemen (*Tetraphis* etc.) einzelne Fadenäste zu Zellflächen werden und als Assimilationsorgane dienen können.

Zunächst seien indess noch einige Eigenthümlichkeiten der Zellflächen erwähnt. Die Zellenanordnung derselben möchte ich nicht näher erörtern und nur erwähnen, dass an jungen Zellflächen eine keilförmige Scheitelzelle, an älteren dagegen „Randzellenwachsthum“ offenbar in wesentlich derselben Form, wie es in den „Annales“ für *Hymenophyllum* beschrieben wurde, vorhanden ist. Erwähnt sei ferner, dass die Prothallienflächen meist in mehrere spitze Lappen ausgezogen sind (Fig. 36), die an ihrer Spitze Brutknospen tragen. Wie weit verbreitet die Brutknospenbildung bei den Hymenophylleceprothallien ist, geht aus den vorliegenden Arbeiten zur Genüge hervor; sie findet sich bei beiden Gattungen dieser Abtheilung und ausserdem, wie früher gezeigt wurde (Annales a. a. O.), auch bei *Vittaria* und *Monogramme*, wahrscheinlich auch bei anderen Vittarieen. Die Brutknospen von *Tr. sinuatum* sind dadurch charakterisirt, dass sie an der Basis (nicht wie z. B. die von *Tr. rigidum* quer) angeheftet sind. Sie waren in den beobachteten zahlreichen Fällen stets zweizellig, wobei die Endzelle viel kleiner ist, als die basale (vergl. Fig. 42). Indess bleibe dahingestellt, ob nicht auch noch weitere Quertheilungen vor dem Abfallen eintreten können. Jede Brutknospe sitzt auf einer kegelförmigen Tragzelle (Sterigma) und diese Tragzellen sprossen in grosser Menge sowohl aus der Ober- als der Unterseite der Prothalliumlappen hervor, die durch Auswachsen von Randpartieen der Zellflächen entstehen (vergl. die Figuren 43 u. 42).

Erwähnenswerth ist auch die Gestalt älterer Randzellen der Prothalliumflächen, da dieselbe ungemein charakteristisch ist und auch an den Randzellen der Blätter wiederkehrt. Diese Zellen zeigen nämlich an den freien Aussenwänden Einbuchtungen und unterhalb derselben Verdickungen der Zellmembran, auch zapfenförmige Vorsprünge ins Innere kommen an den Seitenwänden nicht selten vor (Fig. 48).

Das Vorstehende zeigt, dass die Zellflächen seitliche Bildungen am Fadenprothallium sind, nur eine begrenzte Entwicklung haben, und somit nur als ein etwas abweichend gebildeter Theil des Fadenprothalliums selbst erscheinen. Das zeigt sich nun auch im Auftreten der Geschlechtsorgane.

Die Antheridien stehen an den Fäden, ebenso wie bei *Tr. rigidum*, nur selten an Randzellen der Flächen. Von den Archegonien sagt Mettenius (a. a. O. pag. 495) „Archegonien wurden weder bei *Tr. incisum* noch bei *Tr. sinuosum* an den confervenartigen Fäden des Vorkeims aufgefunden, wohl aber an den blattartigen Ausbreitungen desselben, und zwar sowohl an dem Grunde der grösseren

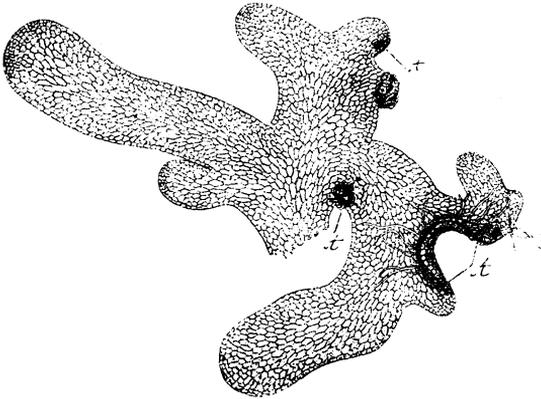
als in der ganzen Ausdehnung der kleineren⁴. Diese Angabe war mir stets merkwürdig erschienen. Sie erklärt sich daraus, dass Mettenius an seinem dazu ungeeigneten Material die Entwicklungsgeschichte nicht verfolgen konnte. Dieselbe zeigt nämlich, dass die Archegonien nicht an den Zellflächen, sondern an Archegoniophoren entstehen, die aus — meist sehr kurz bleibenden — Fäden entstehen, mit anderen Worten, dass auch hier die Geschlechtsorgane zeigen, dass die Flächenbildung etwas secundäres ist. Gerade die Bildung der Archegoniophore bietet eine Bestätigung meines früher aufgestellten Satzes: „Die phylogenetisch älteste Form der Prothallien der Hymenophylleen ist die verzweigter Zellfäden“ und weiter füllen sie die in Satz III (a. a. O. S. 109) gelassene Lücke aus, da Mettenius' Angaben sich eben als unvollständig erwiesen haben, so dass nunmehr das Bild der Prothalliengestaltung von Trichomanes ein ziemlich abgerundetes sein dürfte.

Es liegt nämlich etwas wesentlich Anderes als bei *Tr. rigidum* hier nicht vor. Die Archegonien entstehen ursprünglich nicht an Zellflächen, sondern an Zellkörpern, die sich aus den Enden kurzer Zellfäden bilden. Diese entspringen, meist in Mehrzahl, aus der Basis der Prothalliumflächen (Fig. 36, A), wie ja auch nach dem oben Erwähnten andere vegetative Fäden hier ihren Ursprung nehmen. Dieselben finden eben vermöge der Assimilationsthätigkeit der Flächen hier die besten Ernährungsbedingungen. Es stehen häufig mehrere Archegoniophore am unteren Ende einer Fläche. Die Mehrzahl derselben bleibt unbefruchtet, obwohl Antheridien nicht selten auf demselben Prothallium auftreten. Die Angaben von Mettenius nun rühren daher, dass die Archegoniophore im Stande sind, zu Zellflächen auszuwachsen (was wohl nur dann geschehen dürfte, wenn die Archegonien unbefruchtet geblieben sind), geradeso wie die „Fruchtsprosse“ der Anogrammenarten dies thun¹). Zunächst aber entsteht ein Zellkörper, der wie erwähnt, das Ende eines Zellfadens bildet (Fig. 49). An diesem Zellkörper bilden sich die Archegonien, und zwar häufig, aber nicht immer, in dorsiventraler Vertheilung, d. h. auf der Unterseite und an den Rändern desselben, wie dies z. B. bei den in Fig. 38 A u. B, sowie 39 abgebildeten Archegoniophoren der Fall ist. Indess ist schon bei dieser Vertheilung die Dorsiventralität oft insofern wenig hervortretend, als die am Rande stehenden Archegonien ihre Hälse nach der leeren Seite des Archegoniophors hin richten, und so die Archegonienhälse wenigstens

1) Vergl. bezügl. Anogr. (Gymnogramme) leptophylla Bot. Zeit. 1877 p. 671 ff. über A. chaerophylla Flora 1889 p. 20 ff.

nach allen Seiten hin orientirt sind, andere Archegoniophore aber zeigten eine wirklich radiäre Vertheilung der Archegonien, stimmen also hierin mit *Tr. rigidum* überein, während die dorsiventrale Vertheilung den Uebergang bildet zu der Stellung, wie wir sie bei den Archegonien von *Hymenophyllum* antreffen, welche, wie früher geschildert, auf einem am Rande des sonst einschichtigen Flächenprothalliums gebildeten Gewebepolster stehen. Zu dieser Gestaltung bietet nun die der Prothallien von *Tr. sinuatum* in schönster Weise den Uebergang. Ein Prothalliumlappen, wie der in Fig. 41 abgebildete, unterscheidet sich von einem Hymenophylleeprothallium mit randständigem Archegonienpolster eigentlich nur dadurch, dass er ein begrenztes Wachstum hat. Zu Stande kommt diese Bildung dadurch, dass vielfach, aber nicht immer die Archegoniophore wie oben schon erwähnt, als Zellflächen weiter wachsen. Dann findet man natürlich die Archegonienpolster auf ihrer Unterseite, resp. am Rande, und solche Zustände allein sind es, welche Mettenius vorgelegen haben. Solche auswachsende Archegoniophore sind in den Fig. 40 u. 46 dargestellt. Bemerket sei, dass das Auswachsen schon sehr früh, schon nach Bildung eines einzigen Archegoniums, stattfinden kann (Fig. 46). Niemals aber wurde an einer Zellfläche die Bildung eines Archegonienpolsters beobachtet, wie dies für *Hymenophyllum* zutrifft, wo, wie dies früher schon hervorgehoben wurde, die Bildung derselben in ein späteres Entwicklungsstadium des Prothalliums verlegt ist. Wir brauchen ja nur anzunehmen, dass an einer Zellfläche eines Prothalliums von *Tr. sinuosum* nicht erst ein Faden sich bilde, der dann an der Spitze in ein Archegoniophor übergeht, sondern dass dies unter Unterdrückung der Fadenbildung direct aus der Theilung einer (oder mehrerer) Prothalliumrandzellen entstehe, um eine grosse Uebereinstimmung mit *Hymenophyllum* zu haben. Auch kommt dies bei *Tr. sinuosum* in der That vor. Statt einen Faden zu bilden, kann eine Prothalliumrandzelle direct zur Bildung eines Archegoniophors übergehen. Diesem Extrem steht das andere, gleichfalls beobachtete gegenüber, dass die Archegoniophore nicht an Fäden, die direct aus den Zellflächen, sondern aus andern Zellfäden entspringen, entstehen, ein Fall, der in Fig. 38 abgebildet ist, also vollständig mit dem der rein fadenbildenden Trichomanesprothallien übereinstimmt. So sehen wir also diese Form die beiden Arten der Prothalliumbildung der Hymenophylleen mit einander verbinden, und die früher gezogenen Folgerungen vollkommen bestätigen. Sie folgt nach dem Typus der Fadenbildung, hat aber schon Zellflächen begrenzten Wachstums ausgebildet. Wird die Bildung

derselben in ein früheres Entwicklungsstadium verlegt, und gehen die Archegoniophore auf dieselben in der oben besprochenen Weise über, so erhalten wir die Prothallien von *Hymenophyllum*. Diese aber sind, wie aus dem früher (Annales a. a. O.) Geschilderten hervorgeht, von den Prothallien anderer leptosporangiater Farne nicht wesentlich verschieden, denn auch die Vertheilung der Geschlechtsorgane findet sich in ganz analoger Weise bei den *Vittaria*-Prothallien. Das geht sowohl aus den früher mitgetheilten Thatsachen, als auch aus einem neuen Beispiel, welches hier kurz angeführt werden soll, hervor. Es betrifft die Prothallien von *Hymenophyllum axillare*¹⁾, die ich im



Thale des Rio Mucujún bei Merida sammelte. Die Textfigur zeigt, dass es aus einem bandförmigen, reich verzweigten Thallus besteht, von welchem nur ein Stück wiedergegeben ist; die Auszweigungen isoliren sich durch Absterben des Prothalliums von hinten

her. Es haben sich an dem sonst einschichtigen Prothallium an fünf Stellen des Randes Zellpolster gebildet, welche Archegonien tragen²⁾, und zwar hier deutlich auf der Unterseite des Prothalliums. Da das Gewebe dieser Polster meristematische Beschaffenheit behält, so springt es öfters lappenförmig über den Rand vor, und diese Lappen machen dann mit der Prothalliumfläche häufig einen rechten Winkel. Die Prothalliumlappen selbst aber haben an ihrer Spitze Meristem und verzweigen sich, indem eine mittlere Partie desselben in Dauergewebe übergeht. Die Uebereinstimmung mit *Vittaria* ist hier ohne Weiteres ersichtlich.

Wir sehen also, dass die scheinbar sehr verschiedenen Gestaltungsformen der Prothallien leptosporangiater Farne sich in eine, schon bei unseren jetzigen Kenntnissen ziemlich zusammenhängende Reihe anordnen lassen. An dem einen Ende derselben stehen die *Trichomanes*-Arten, die, wie das oben geschilderte *Tr. rigidum*, reine Fa-

1) Die Bestimmung verdanke ich Herrn G. Baker in Kew.

2) Zwischen den beiden Archegonienständen auf der rechten Seite ist der Rand des Prothalliums eingeschlagen. (Leider ist die Originalzeichnung von dem Zinkographen nicht gut wiedergegeben.)

denprothallien mit radiären, als Archegoniophore dienenden Zellkörpern besitzen. Bei *Tr. sinuatum* verbreitern sich einzelne Fadenäste zu Zellflächen und dienen als Assimilationsorgane. Aber die Bildung der Archegoniophore ist auf sie noch nicht übergegangen, diese haben noch ganz denselben Charakter wie bei den Fadenprothallien und stellen sich deutlich als umgebildete Fadenstücke dar. Sie sind aber im Stande flächenförmig auszuwachsen. Geht nun die Archegonienbildung auf die Fläche über (wie dies gleichfalls ausnahmsweise hier vorkommt) und ist die Fläche nicht begrenzten, sondern unbegrenzten Wachstums, so erhalten wir die Prothallien von *Hymenophyllum*. Ihnen gegenüber erscheinen die als typisch betrachteten herzförmigen Prothallien anderer Farne als ein Specialfall, der nur durch eine andere Lagerung des Archegoniumpolsters — in der Mittellinie des Prothalliums — charakterisirt ist. Dieser Specialfall wird übrigens mit dem Verhalten von *Hymenophyllum* und *Vittaria* verknüpft durch solche Formen wie *Anogramme*. Hier haben wir keine herzförmigen Prothallien, das Archegonienpolster (von eigenthümlicher Gestalt) entsteht wie bei *Hymenophyllum* und *Vittaria* am Rand einer meristematischen Zellfläche (vgl. Flora 1889 Taf. I Fig. 37 und den zugehörigen Text) und diese Form wieder schliesst sich durch *Gymnogramme* an das „normale“ Verhalten an, indem hier zwar auch zunächst nur ein Prothalliumlappen sich bildet, dann aber unter dem randständig gewordenen Meristem ein zweiter Lappen hervorsprosst, so dass nun das Prothallium ein herzförmiges wird. Das in der Einbuchtung des Prothalliums liegende Meristem also entspricht dem an den Archegonienpolstern von *Hymenophyllum* und *Vittaria* befindlichen, während die Prothalliumlappen selbst ameristisch geworden sind. Ich verzichte darauf, die Reihe der Prothalliumbildungen weiter im Einzelnen auszumalen, da, wie ich glaube, die Berechtigung einer solchen Reihenordnung sich aus den mitgetheilten Thatsachen von selbst ergibt.

Hier wie überall kann man die Reihe ja auch umkehren, und das zum Schluss machen, was oben an den Anfang gestellt wurde. Aber weder biologische noch sonstige Verhältnisse scheinen mir eine solche Umkehrung zu rechtfertigen. Wenn man ein Fadenprothallium von einem Flächenprothallium durch „Anpassung“ ableiten wollte, müsste man doch erst nachweisen, dass die Fadenprothallien von *Trichomanes* unter anderen Lebensverhältnissen wachsen, als die von *Hymenophyllum*; was nach unseren heutigen Kenntnissen nicht der Fall ist. Und wie sollte dazu das Verhältniss von *Tr. sinuosum* passen?

Wohl aber schliesst sich die einfachste Moosform, wie sie oben für *Buxbaumia* geschildert wurde, wie mir scheint, ungezwungen an dies niederste Glied unserer Farnprothallienreihe an.

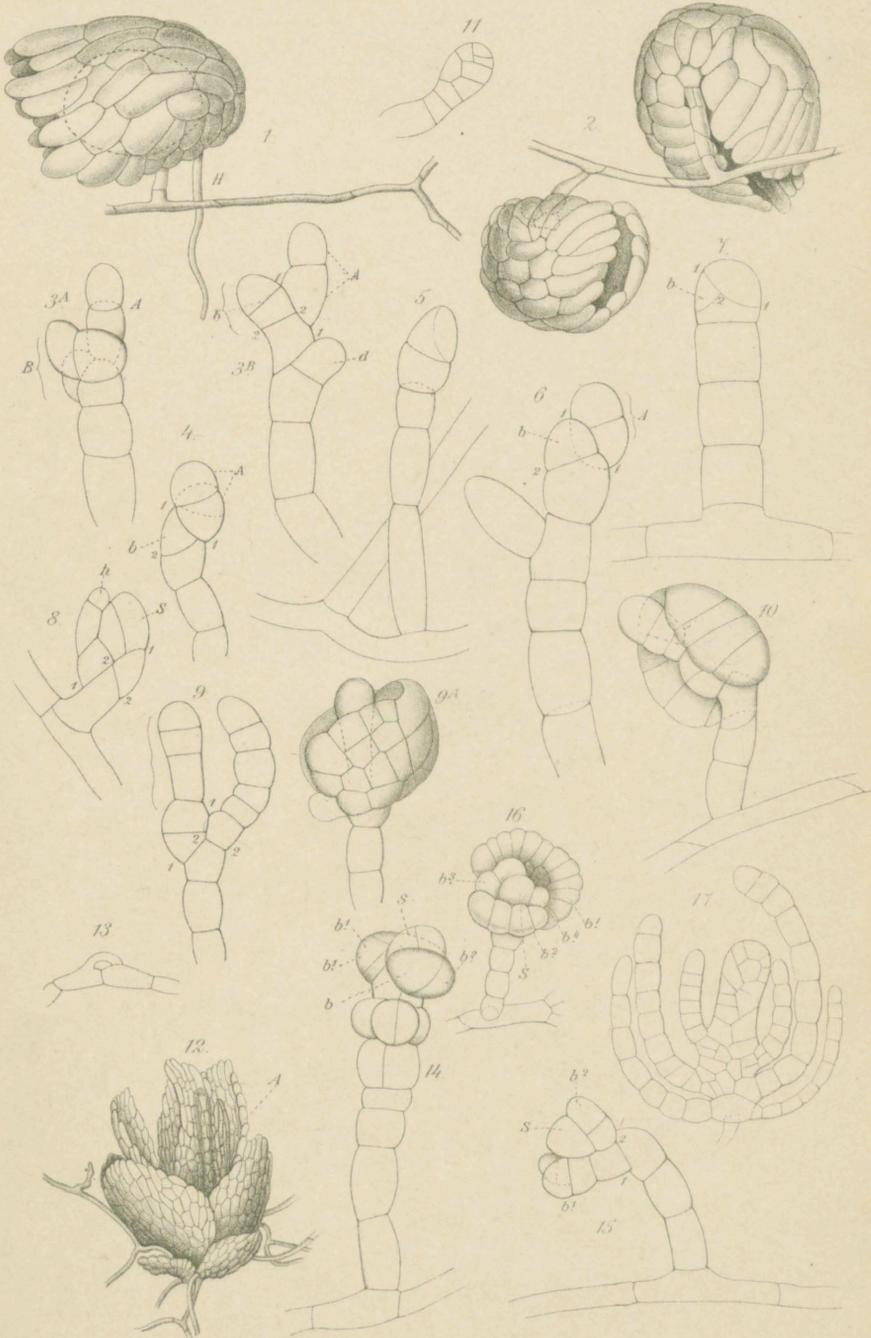
Die Organbildung der Lebermoose und ihre Beziehung zu dem Ausgangspunkte der Archegoniatenreihe zu besprechen wird die Aufgabe des nächsten Abschnittes sein.

Figurenerklärung zu Tafel VIII, IX, X, XI.

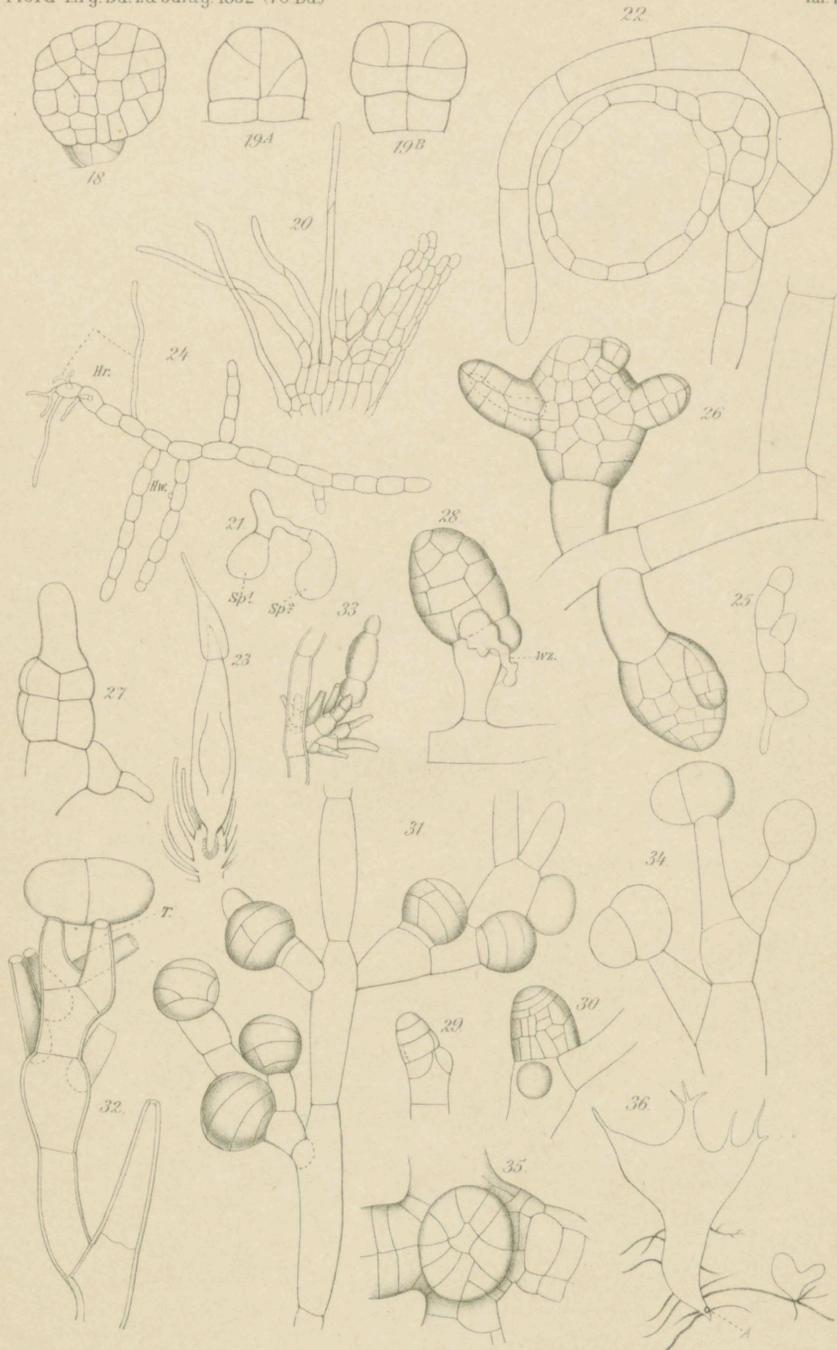
- Fig. 1. *Buxbaumia indusiata* Protonemafaden mit ansitzender männlicher Pflanze 220/1 bei *h* entspringt aus dem Hüllblatt ein „Rhizoid“.
- Fig. 2. *Buxbaumia indusiata* Protonemafaden mit zwei männlichen Pflanzen, die eine (obere) von hinten, die andere (untere) von vorne gesehen 220/1.
- Fig. 3—5. *Buxbaumia aphylla* Fig. 3a Spitze eines Protonemaastes mit jungem, aus zwei Zellen bestehendem Antheridium *a* und gleichfalls zweizelliger Hülle *b* ca. 800 Mal vergrössert. 3 b dasselbe um 90 gedreht. Bei *d* eine seitliche Auszweigung des Protonemafadens (vielleicht zweite nicht weiter entwickelte Blattanlage, die hier aber nur ganz ausnahmsweise auftreten würde): 1. erste, 2. zweite Wand (vgl. das Schema Fig. 7).
- Fig. 4. Junge Anlage einer männlichen Pflanze *a* Antheridiumanlage 1 und 2 die beiden ersten Wände.
- Fig. 5. Erste Anlage einer männlichen Pflanze: in der Endzelle des Fadenastes ist erst die Wand 1 aufgetreten.
- Fig. 6. Aelteres Stadium (etwas mehr vorgeschritten als 4) *a* Antheridiumanlage, *b* Zelle, aus der das Blatt sich entwickelt.
- Fig. 7. Schema der Theilung der Endzelle des männlichen Astes.
- Fig. 8. Stammknospe von *Physcomitrium pyriforme* (im optischen Längsschnitt) an einem Protonemafaden, 1, 2 erste Wände, bei *h* Anlage eines Haares (statt des ersten Blattes).
- Fig. 9 a. *Buxbaumia aphylla*. Junge männliche Pflanze. Die Antheridiumanlage ist noch aufrecht und von der Hülle nicht umwachsen.
- Fig. 9. Optischer Längsschnitt derselben Pflanze.
- Fig. 10. *Buxbaumia indusiata*, ähnliches Entwicklungsstadium einer jungen Pflanze.
- Fig. 11. *Buxbaumia aphylla*. Optischer Längsschnitt einer Antheridienanlage mittlerer Entwicklung.
- Fig. 12. Weibliche Pflanze von *Buxbaumia indusiata*, welche infolge ausgebliebener Befruchtung des Archegoniums (*a* durch die Hüllen durchschimmernd) verkümmert ist.
- Fig. 13. *Buxbaumia aphylla*, Schnallenbildung am Protonema.
- Fig. 14. *Buxbaumia aphylla*, junge weibliche Pflanze *b*₁ erstes, *b*₂ zweites Blatt, *S* Scheitelzelle.
- Fig. 15. *Buxbaumia aphylla*, ähnliches Entwicklungsstadium einer weiblichen Pflanze im optischen Längsschnitt.
- Fig. 16. *Buxbaumia aphylla*, ältere weibliche Pflanze etwas schief von oben. *b*₁, *b*₂, *b*₃, *b*₄ Blattanlagen der Altersfolge nach beziffert. *S*. Scheitelzelle.
- Fig. 17. *Buxbaumia indusiata*, weibliche Pflanze im optischen Längsschnitt.

- Fig. 18, 19. *Buxbaumia indusiata*, Flächenansichten von Blattanlagen, 19 b junge Blattanlage einer männlichen Pflanze von der Fläche.
- Fig. 20. Aelteres Blatt, Stück des Randes, dessen Zellen zu Protonemafäden ausgewachsen.
- Fig. 21. *Buxbaumia aphylla*, zwei keimende Sporen, Sp_1 und Sp_2 sind mit einander in Verbindung getreten.
- Fig. 22. Halbschematischer optischer Längsschnitt einer männlichen Pflanze mit reifen Antheridium.
- Fig. 23. Längsschnitt durch ein junges Sporogonium und das Stämmchen von *Diphyscium foliosum*. Die Saugorgane am Fusse des Sporogens sind durch Schraffirung angedeutet.
- Fig. 24 und 25. *Trichomanes radicans*. Fig. 24 Prothallium 6 Monate nach der Aussaat. *hw* Haarwurzeln. Fig. 25 ein jüngeres Prothallium; 4 Monate nach der Aussaat, die unterste Zelle zeigt noch deutlich die Gestaltung der Spore.
- Fig. 26—35. *Trichomanes rigidum*.
- Fig. 26. Stück eines Prothalliumfadens, welchem zwei Archegoniophore ansitzen
- Fig. 27. Junges Archegoniophor, dessen Eizelle wieder zum Faden auswächst.
- Fig. 28. Junges Archegoniophor, das an seinem unteren Ende eine Haarwurzel *wz* trägt.
- Fig. 29 und 30. Junge Archegoniophore von der Seite.
- Fig. 31. Fadenstück mit Antheridien.
- Fig. 32. Ende eines Fadens, an dem Brutknospen sich gebildet haben. Es sind alle Brutknospen mit Ausnahme eines einzigen abgefallen, *T* die Trägerzelle derselben.
- Fig. 33. Brutknospentragendes Fadenbüschel aus einem kurzen Seitenaste hervorgegangen, schwächer vergrößert. Die einzige noch ansitzende Brutknospe ist vierzellig.
- Fig. 34. Jüngeres Entwicklungsstadium eines Brutknospenbüschels.
- Fig. 35. Aelteres Archegoniophor von oben. Vier Archegonienansätze in radiärer Verteilung sichtbar.
- Fig. 36—49. *Trichomanes sinuosum*.
- Fig. 36. Habitusbild eines Prothalliums vergrößert. Es besteht aus einer Fläche, deren spitz zulauende Auszweigungen Brutknospenbüschel tragen. Aus ihr entspringen Fäden (nur durch dunklere Striche angedeutet), an deren einem eine neue Fläche entstanden ist. Bei *a* entspringt an der Basis der grösseren Prothalliumfläche ein Archegoniophor. Die Haarwurzeln sind in der Figur nicht angedeutet.
- Fig. 37. Basis einer Zellfläche, die ihrerseits aus der Verbreiterung eines Fadenastes hervorgegangen ist und weiteren Fäden den Ursprung gibt. *w* Haarwurzeln.
- Fig. 38 a und 38 b. Stück eines Prothalliumfadens in verschiedener Ansicht, an welchem zwei Archegoniophore sitzen.
- Fig. 39. Ein Archegoniophor von vorne gesehen, zwei Archegonien stehen seitlich, eines (das hintere) oben.
- Fig. 40. Basis einer Zellfläche mit einem flächenförmig ausgewachsenen Archegoniophor, an dem die Archegonien auf der Unterseite stehen.
- Fig. 41. Anderes flächenförmig ausgewachsenes Archegoniophor, stärker vergrößert.
- Fig. 42. Prothalliumlappen mit Brutknospenbüschel.
- Fig. 43. Jüngeres Entwicklungsstadium eines solchen.

- Fig. 44. Optischer Längsschnitt eines Archegoniophor, welches, nachdem es nur ein Archegonium gebildet hat, zur Fläche auswächst.
- Fig. 45. Zellfläche an der Spitze in zwei Fäden auswachsend.
- Fig. 46. Unterer Theil einer Zellfläche, auf derselben ein Archegoniophor mit Archegoniumanlage, die Ansatzstelle des Archegoniophors schimmert durch (punktirt).
- Fig. 47. Unterer Theil einer Zellfläche. Ein aus ihr entsprungener Faden ist an seiner Spitze in eine Zellfläche übergegangen.
- Fig. 48. Randzelle einer Zellfläche.
- Fig. 49. Archegoniophor (aus dem Rand einer Zellfläche entspringend) von unten.
- Fig. 50. Stück einer jungen Pflanze von *Ephemeropsis tjibodensis* G. Es ist nur ein Blatt ausgezeichnet, dessen Spitze in einen Protonemäast übergegangen ist. Unter demselben eine rudimentäre Blattfläche.
- Fig. 51. *Trichomanes rigidum*. Habitusbild eines Prothalliums (nur ein kleiner Theil der Fäden gezeichnet) mit Archegoniophoren (A), an deren einem eine Keimpflanze sitzt.
-



W.A. Meyn. lith.



W.A. Meyn lith.



51

W.A. Meyn. lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [76](#)

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

Artikel/Article: [Archegoniatenstudien. 92-116](#)