

#### XIV.

### Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose.

(Protonema und Rhizoiden.)

Von

Dr. Hermann Müller (Thurgau).

Seitdem NÄGELI<sup>1)</sup>, SCHIMPER<sup>2)</sup> und HOFMEISTER<sup>3)</sup> die grundlegenden Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Moose gemacht, waren es ganz besonders die Arbeiten von LEITGEB<sup>4)</sup>, welche die Kenntniss des Scheitelwachsthums des Laubmoosstengels bis zu derselben Klarheit förderten, mit welcher die der Characeen und Rhizocarpeen bereits vorliegt. Jedoch bezogen sich zumal die neueren Untersuchungen vorwiegend auf das Scheitelwachsthum der belaubten Moospflanze, während die merkwürdigen Vorkeimbildungen der Laubmoose, die man unter dem Namen Protonema zusammenfasst, seit SCHIMPER's sie betreffenden Untersuchungen einen jetzigen Anforderungen entsprechende morphologische Bearbeitung nicht mehr erfahren haben. Gerade diese die ganze Biologie der Laubmoose beherrschenden Protonemabildungen sollen der Gegenstand der folgenden Betrachtungen sein.

Die morphologische Bedeutung des Protonemas war früher nur nebenbei in den Kreis der Betrachtungen gezogen worden, besonders konnte die Frage, ob das Protonema als eine besondere Generationsform im Generationswechsel zu betrachten sei, aufgeworfen werden, wie es SACHS in den ersten Auflagen seines Lehrbuchs gethan hat. Auf Seite 212 der 3. Auflage hat er bereits von allgemeinen Betrachtungen ausgehend dem Protonema die

1) Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik. 1845.

2) Recherches anat. et physiolog. sur les mousses. 1848.

3) Vergleichende Untersuchungen.

4) Wachsthum des Stämmchens von *Fontinalis antipyretica* und *Sphagnum*, sowie die Entwicklungsgeschichte ihrer Antheridien. 1868 und 69. (Sitzungsber. der k. k. Akademie der Wissensch.)

und SCHIMPER hervorgehobene Thatsache erwähnt, dass nämlich ein Rhizoid, das zur Erde heraustritt und nun dem Lichteinflusse ausgesetzt ist, ebenfalls hyaline Wände bildet, dass sich in dessen Zellen bald reichlich Chlorophyll zeigt und dass endlich in diesem Falle die Seitenzweige von denen des Sporenprotonemas durchaus nicht zu unterscheiden sind.

An den Wurzelhaaren und den protonematischen Fortsetzungen derselben entstehen zwei Gebilde verschiedener Art, nämlich eigentliche Moosknospen und Brutknospen oder Brutknollen.

Die Ersteren zeigen hier eine ganz analoge Entwicklung, wie an dem aus der Spore entstandenen Vorkeim, die Letzteren dagegen sind im ausgebildeten Zustande vielzellige, braunwandige Gebilde von linsenförmiger oder kugelige Gestalt, die auf kurzen Stielen den Wurzelhaaren seitlich ansitzen. LORENTZ<sup>1)</sup> beschreibt einlässlich die Brutknospen von *Fissidens*, kann jedoch über ihr weiteres Schicksal Nichts erfahren. Unter den von ihm gezeichneten Brutknospen finde ich aber auch eigentliche Moosknospen, z. B. Taf. I. Fig. 7 und 8.

Nach dieser vorläufigen Orientirung über unseren Gegenstand gehe ich nun zu einer ausführlicheren Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über, welche im Winter 1873/74 im Würzburger Laboratorium gemacht worden sind. Es freut mich, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrath SACHS, für Mittheilung der einschlagenden Literatur und sonstige Unterstützung der Arbeit meinen besten Dank aussprechen zu können.

#### Keimung und Sporenvorkeim.

Von den verschiedenen ausgesäten Sporen keimten diejenigen von *Funaria hygrometrica*<sup>2)</sup> und *Atrichum undulatum* am besten. Da die Keimungsvorgänge bei allen höheren Laubmoosen einen hohen Grad von Uebereinstimmung darbieten, so werde ich mich in meiner Darstellung auf die bei *Funaria hygrometrica* gefundenen Thatsachen beschränken.

Ein Theil der Sporen wurde auf feinen mit Brunnenwasser befeuchteten Kiessand gebracht, ein anderer Theil auf ein gut ausgekochtes, nachher mit Nährlösung getränktes und wieder ausgewaschenes Stück reinen Sphagnum-Torfes<sup>3)</sup> ausgesät. Von diesen beiden Kulturen besass die letztere

1) Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose. 1863.

2) Meinem Herbarium entnommene, 1869 gesammelte Sporen dieses Mooses keimten eben so kräftig wie solche, die aus noch lebenden ungeöffneten Kapseln gewaltsam entleert wurden.

3) Das Würzburger Laboratorium verdankt der Gefälligkeit des Herrn Professor STRASBURGER eine Anzahl solcher Torfziegel.

immer das kräftigere und gesündere Aussehen, dagegen entwickelte die erstere zuerst Moosknospen<sup>1)</sup>.

Wie es auch bei den Samen mancher Phanerogamen der Fall ist, ebenso tritt die Keimung nicht bei allen Moossporen einer Aussaat gleichzeitig auf; denn während die einen schon nach 4—6 Tagen die ersten Keimungserscheinungen zeigten, trat dasselbe Stadium bei andern erst nach zwei Monaten ein, zu einer Zeit, wo an dem von den ersteren gebildeten Protonema bereits Moosknospen aufgetreten waren.

Schon in den ersten Tagen nach der Aussaat ballt sich die vorher amorphe Chlorophyllsubstanz in gesonderte Körner. Die Spore selbst nimmt an Volumen beträchtlich zu, wobei die äussere Membran springt, und wenn die Zunahme rasch geschieht, auf ein Mal ganz abgeworfen wird (*ex* in Fig. 1. A). In anderen Fällen erhält das Exosporium nur Risse und bleibt noch längere Zeit am Endosporium haften.

An beliebigen Stellen (in dem zuletzt angeführten Falle aus den Rissen des Exosporiums) wird das Endosporium schlauchförmig hervorgetrieben. Eine Querwand trennt diese Ausstülpung von dem Innenraum der Spore, und zwar kann diese erste Wand zuweilen in den Sporenraum selbst hineingerückt sein (Fig. 1 A); eine Erscheinung, die wenn auch vielleicht nur entfernt an die Vorgänge bei *Andreaea*<sup>2)</sup> und den Hymenophyllaceen erinnert. Jede solche vom Innenraum der Spore abgeschnittene schlauchförmige Ausstülpung wird zur Mutterzelle einer Vorkeimaxe, indem sie unbegrenztes Scheitelwachsthum zeigt und von Zeit zu Zeit sich nicht mehr theilende Segmente bildet.

Der gewöhnliche Fall ist nun der, dass zuerst nur eine solche Ausstülpung erscheint; ist diese bereits zu einem zwei- oder auch vielzelligen Faden herangebildet, dann zeigt sich auf der anderen Seite der Spore eine der ersten ganz ähnliche Ausstülpung, die wie jene in der angegebenen Weise zu einem Zellfaden sich entwickelt (Fig. 1 B).

Nach früheren Angaben wird nur der eine dieser Gliederfäden zu einem chlorophyllhaltigen Protonema mit rechtwinkligen Scheidewänden, der andere dagegen zu einem in die Erde eindringenden Rhizoid, dessen chlorophyllfreie Zellen durch schräge Querwände getrennt sind. Meine Beobachtungen zeigen, dass in vielen Fällen zwischen diesen zwei zuerst aus der Spore

1) Um in kurzer Zeit kräftige Vorkeimkulturen zu erhalten, versorgte ich dieselben reichlich mit Kohlensäure. Es zeigt sich, dass dieses bei höheren Pflanzen mit Vortheil angewandte Verfahren auch hier von gutem Erfolg ist. Wenn ich einen Vorkeimrasen halbirt und zu der einen unter eine Glasglocke gebrachten Hälfte an hellen Tagen von Zeit zu Zeit eine Anzahl Kohlensäureblasen leitete, so zeigte sich, dass die Vorkeime in kurzer Zeit kräftiger und stärkereicher wurden als die der anderen Hälfte, und dass sie bedeutend früher eine grosse Zahl junger Moospflanzen hervorbrachten.

2) EMIL KÜHN, Zur Entwicklungsgeschichte der *Andreaeaceen*, (Mitth. aus d. Gesamtgebiet der Botanik von SCHENK und LUEBSEN. Band I.)

hervorgegangenen Gebilden ein solcher Unterschied sich wirklich findet, dass er aber wohl in eben so vielen Fällen nicht statt hat, sondern dass

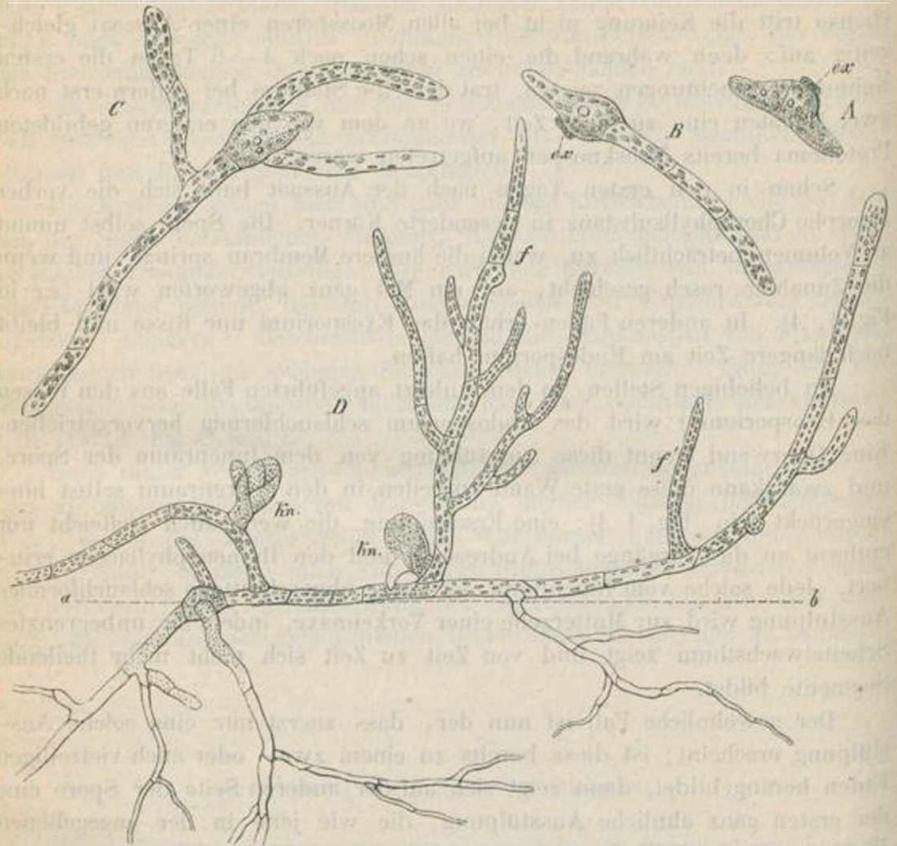


Fig. 1. Sporenvorkerme von *Funaria hygrometrica*. A, B und C junge, D ein älteres Stadium, a b Bodenoberfläche, kn Moosknospen, f und f' zwei seitliche Auszweigungen mit begrenztem Wachstum, ex abgeworfenes Exosporium.

hier die beiden Zellfäden sich in allen Beziehungen, die Entwicklungsstufe ausgenommen, vollständig gleich sind.

Aber auch in den Fällen, wo der eine Zellenfaden zum Protonema, der andere zum Rhizoid wird, ist der Unterschied nur ein relativer. Die ersten Scheidewände stehen gewöhnlich in Beiden zur Längsaxe des Fadens rechtwinklig und erst weiter von der Spore entfernt werden sie schief, im letzteren oft schon nach drei oder vier Zellen, im ersteren dagegen meist später (Fig. 1 C u. D). Während in den Rhizoiden der Neigungswinkel der Querwände um  $45^{\circ}$  schwankt, entfernt er sich im chlorophyllhaltigen Protonema oft nur wenig von einem rechten Winkel.

Hieraus und aus dem früher Gesagten geht nun schon ziemlich deutlich hervor, dass die beiden zuerst aus der Spore hervortretenden Zellfäden

morphologisch gleichwerthig sind, dass aber in den Fällen, wo sie ungleiche physiologische Arbeit zu verrichten haben, natürlich auch Aufbau und äusserer Habitus Verschiedenheiten zeigen werden.

Dass dieser Unterschied wirklich nur ein physiologischer ist, wird ferner auch dadurch bewiesen, dass der chlorophyllhaltige Protonemafaden in die Unterlage eindringen kann und an dieser Stelle von einem Rhizoid durchaus nicht zu unterscheiden ist. Umgekehrt wird das Rhizoid da, wo es aus der Erde heraus an's Licht tritt, zu chlorophyllhaltigem Protonema, dessen Scheidewände beinahe rechtwinklig quergestellt sind.

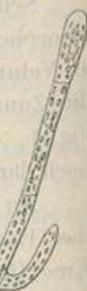
Diese Gründe und später anzuführende Analogieen veranlassen mich, für das ganze aus der Spore hervorkommende Gebilde den Namen Sporenvorkeim vorzuschlagen, und den Begriff dahin zu präcisiren, dass verschiedene Theile desselben verschiedene physiologische Bedeutung haben können, und dass dem entsprechend diese Theile auch eine etwas verschiedene Ausbildung erfahren. Während nämlich die über der Unterlage sich befindenden Theile viel Chlorophyll enthalten, also der Assimilation dienen, führen die in die Erde wachsenden, vom Lichte abgeschlossen und deshalb nur wenig oder gar kein Chlorophyll enthaltenden Parteen dem Vorkeime Nahrungsstoffe in wässriger Lösung zu, dienen als Wurzeln. Bei Ersteren sind die Wandungen farblos und durchsichtig und die Scheidewände mehr oder weniger senkrecht zur Längsaxe, bei Letzteren besitzen nur die Spitzen farblose Wandungen, die älteren Theile dagegen gelb bis braun gefärbte, und die Querwände sind stärker gegen die Längsaxe geneigt.

Diese verschiedene physiologische Ausbildung kann nun ganz verschiedene Vorkeimfäden treffen, oder aber an verschiedenen Theilen desselben Fadens auftreten. Zudem will ich hier noch beifügen, dass das oben Gesagte nicht nur für die zwei zuerst auftretenden Fäden, sondern überhaupt für alle Theile des Sporenvorkeimes Geltung hat (Vgl. Fig. 4 D).

Kehren wir nun nach diesen Bemerkungen wieder zum Entwicklungsgange des Sporenvorkeims zurück. Die erste auftretende Vorkeimaxe ist, wie wir gesehen, ein assimilirendes Organ, die zweite verhält sich entweder ebenso, oder aber sie dient dem Vorkeim als Wurzel. Nachträglich können nun aus der Spore noch mehrere Vorkeimfäden hervorgetrieben werden, so dass die Stelle der Spore zuletzt nur noch daran zu erkennen ist, dass sie als Ausgangspunkt mehrerer hier entspringender Vorkeimaxen erscheint. Welche physiologische Arbeit diese später auftretenden Axen des Sporenvorkeims zu leisten haben, hängt zunächst davon ab, ob sie an der der Unterlage zugekehrten Seite der Spore hervortreten oder aber nicht.

Die ersten Gliederzellen der Vorkeimaxen, welche unmittelbar aus der Spore entspringen, zeigen die Eigenthümlichkeit, dass ihre seitlichen Auszweigungen ohne weitere Vermittlung sofort wieder als Vorkeimaxen sich ausbilden können, welche den aus der Spore unmittelbar entspringenden

findet,  
ern dass



um, a b Bo-  
um, ex ab-

ngsstufe

otonema,

er. Die

des Fa-

e schief,

dagegen

weigungs-

rophyll-

h deut-

ellfäden

gleichen. Zuweilen aber haben die Auszweigungen dieser ersten Gliederzellen nur ein begrenztes Wachstum.

Die folgenden Gliederzellen jeder aus der Spore direct entsprungenen Vorkeimaxe können dagegen seitliche Auszweigungen hervorbringen, die, so weit sich dies überhaupt nachweisen lässt, immer begrenztes Wachstum zeigen und sich überdies auch noch durch die Stellung der Querwände von den eigentlichen Vorkeimaxen unterscheiden. — Bei *f* in Fig. 4 *D* findet sich eine solche seitliche Auszweigung, die selbst wieder verzweigt ist, weiter nach rechts bei *f'* eine noch unverzweigte. Die Basalzellen dieser mit begrenztem Wachstum versehenen seitlichen Auszweigungen sind es nun, aus denen neue Vorkeimaxen (2. Ordn.) ihren Ursprung nehmen können. An diesen können dann wieder solche begrenzt wachsende Auszweigungen mit Vorkeimaxen 3. Ordn. entstehen u. s. f.

Welches ist nun aber der morphologische Entstehungsort der Moospflanzen, welche vorzubereiten ja doch der eigentliche Zweck des ganzen Vorkeims ist? Das in Fig. 4 *D* gezeichnete Präparat gibt uns Antwort auf diese Frage. Dort sehen wir, dass aus der basalen Zelle der begrenzt wachsenden seitlichen Auszweigung *f* eine Moosknospe *Kn* hervortritt, also an derselben Stelle, wo unter andern Umständen eine Vorkeimaxe hätte hervortreten können. Dasselbe zeigten mir zahlreiche andere Präparate und lässt sich auch an dem von SACHS<sup>1)</sup> gezeichneten Vorkeim sehen. Genaueres über diese Verhältnisse folgt weiter unten im Zusammenhang mit analogen Vorkommnissen an den Zweigvorkeimen.

#### Zweigvorkeime<sup>2)</sup>.

Wie schon oben mitgetheilt, wurden bis jetzt mit dem Namen Wurzelhaare (Rhizoiden) Organe der Moospflanze bezeichnet, welche derselben als Wurzeln dienen, nebenbei aber auf die verschiedenste Weise die vegetative Propagation besorgen. (Man vergleiche das Uebersichtsbild (Fig. 2.)

Später darzulegende Uebereinstimmungen dieser Gebilde mit den Sporenvorkeimen veranlassen mich, dieselben mit dem Namen Zweigvorkeime zu belegen.

Was nun den morphologischen Ursprung dieser Zweigvorkeime betrifft, so ist derselbe nicht in der Weise wie derjenige der Blätter und Knospen

1) SACHS, Lehrbuch 1873. Fig. 226.

2) Die Untersuchungen über die Zweigvorkeime wurden an den verschiedensten acrocarpischen Moosen gemacht. Als günstiges Versuchsmaterial, an dem sich die beschriebenen Verhältnisse ganz leicht controlliren lassen, kann ich besonders die verschiedenen *Barbula*-Arten z. B. *B. muralis*, *B. ruralis*, *B. revoluta*, sodann *Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica*, *Encalypta vulgaris* empfehlen.

am Moosstengel zu fixiren. Diese nämlich entspringen in streng gesetzlicher Ordnung dicht unter dem Scheitel des Moosstengels, wo jede einzelne Zelle des Urmeristems ihre besondere morphologische Bedeutung besitzt; die Zweigvorkeime dagegen machen mehr den Eindruck adventiver Sprossungen, sie entspringen aus viel älteren Theilen des Moosstammes und zwar aus Oberflächenzellen desselben, denen eine bestimmte morphologische Bedeutung für die gesammte Architektonik der Moospflanze nicht zukommt. Dem entsprechend sind es Zellen verschiedenster Lage, bald über der Blattaxel, bald neben der Blattinsertion, welche zu Zweigvorkeimen auswachsen können.

Nach allen diesen Merkmalen gleichen die Zweigvorkeime den Haargebilden der meisten Pflanzen; andererseits aber ist doch wieder hervorzuheben, dass einzelne Zweigvorkeime oder Gruppen von solchen oft gerade an dem Orte des Mutterstämmchens entstehen, wo nach dem bekannten Bauplan der Laubmoose ein wirklicher Zweig auftreten könnte (Fig. 2).

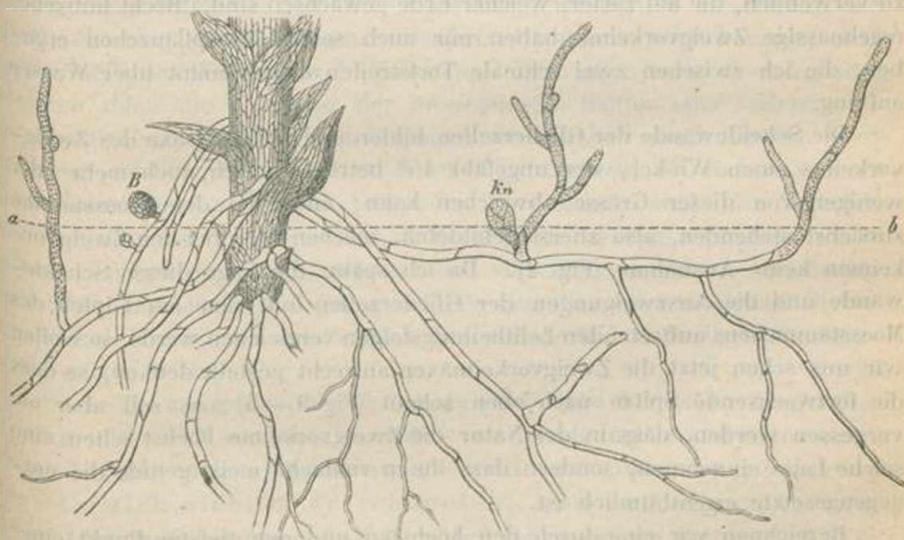


Fig. 2. Unterer Theil des Stengels einer *Barbula muralis* mit Zweigvorkeimen. *a b* Bodnoberfläche, *B* junge und ausgewachsene Brutknolle, *kn* Moosknospe.

Wir wollen auch hier die aus den peripherischen Zellen des Moosstammes direct entspringenden Gliederfäden Vorkeimaxen nennen und zuerst unserer Betrachtung unterwerfen, während dann die Verzweigung derselben der Stoff eines weiteren Abschnittes sein wird.

Aehnlich wie die Axen des Sporenvorkeims können auch die der Zweigvorkeime gleich bei ihrem Erscheinen entweder als sehr chlorophyllreiche quer gegliederte Fäden oder, was der gewöhnliche Fall ist, als schiefgegliederte Rhizoiden auftreten. Zunächst behalten wir diese letztere Form im Auge.

Die Zweigvorkeimaxe zeigt unbegrenztes Längenwachstum durch eine lange Scheitelzelle, welche durch schiefe Wände gestreckte Segmente abgliedert. Intercalare Theilungen finden gewöhnlich nicht statt<sup>1)</sup>. An der fortwachsenden Spitze sind die Aussenwandungen der Gliederzellen dünn und hyalin, verwachsen mit den umgebenden Erdtheilchen; an den älteren Theilen werden diese dann abgestossen, die Wandungen selbst nehmen gelbe bis braune Farbe an und erfahren eine wesentliche Verdickung. Im Inhalte findet sich hier wenig oder gar kein Chlorophyll, dagegen ist er reich an Protoplasma und Oeltropfen.

Die in die Erde vordringenden Spitzen von Zweigvorkeimen sind befähigt, sich jeder Unebenheit anzupassen, in die kleinsten Ritzen zwischen die Steinchen einzudringen, hier sich zu verengern, dort beträchtlich zu erweitern. Auf diese Weise entstehen oft die bizarrsten Formen, die zu einer Untersuchung durchaus nicht geeignet sind. Es ist deshalb vortheilhaft, sich Moosrasen auf weicher Unterlage selbst zu ziehen, oder solche zu verwenden, die auf zarter, weicher Erde gewachsen sind. Recht hübsche, regelmässige Zweigvorkeime haben mir auch solche Moospflänzchen ergeben, die ich zwischen zwei schmale Torfstreifen eingeklemmt über Wasser aufhing.

Die Scheidewände der Gliederzellen bilden mit der Längsaxe des Zweigvorkeims einen Winkel, der ungefähr  $45^{\circ}$  beträgt, jedoch auch mehr oder weniger von dieser Grösse abweichen kann; auch die dem Moosstamme zunächst stehenden, also zuerst gebildeten, machen hier bei den Zweigvorkeimen keine Ausnahme (Fig. 2). Da ich später die Lage dieser Scheidewände und die Auszweigungen der Gliederzellen mit den am Gipfel des Moosstämmchens auftretenden Zelltheilungsfolgen vergleichen werde, so wollen wir uns schon jetzt die Zweigvorkeimaxen aufrecht gestellt denken, so dass die fortwachsende Spitze nach oben schaut (Fig. 3—5); es soll aber nie vergessen werden, dass in der Natur die Zweigvorkeime höchst selten eine solche Lage einnehmen, sondern dass ihnen vielmehr meist gerade die entgegengesetzte eigenthümlich ist.

Bezeichnen wir eine durch den höchsten und den tiefsten Punkt einer Hauptwand gelegte Longitudinalebene als Medianebene, so zeigt sich, dass die Medianebenen der consecutiven Hauptwände sich sehr oft nach drei Richtungen ordnen und sich ungefähr unter Winkeln von  $120^{\circ}$  schneiden, und da ausserdem die Divergenzen dieser Medianen immer nach links oder immer nach rechts fortschreiten, so leuchtet ein, dass die Scheidewände schraubig angeordnet sind; oder mit andern Worten, denkt man sich die höchstliegenden Punkte in genetischer Reihenfolge mit einander verbunden, so erhalten wir eine links- oder eine rechtsläufige Schraubenlinie (Fig. 3 u. 5).

<sup>1)</sup> Einige Präparate machten mir wahrscheinlich, dass ausnahmsweise doch intercalare Theilungen vorkommen können; es sicher zu constatiren, gelang mir jedoch nicht.

Dem Leser kann nicht entgangen sein, dass diese Anordnung den Stellungenverhältnissen der Hauptwände am Stammscheitel entspricht, nur mit dem Unterschied, dass die Segmente des Zweigvorkeims sehr lang sind und die Hauptwände sich gegenseitig nicht schneiden. Nehmen wir nämlich an, die Glieder des Zweigvorkeims seien so weit verkürzt, bis je drei aufeinanderfolgende Scheidewände sich schneiden, so haben wir das Bild von der Scheitelzelle eines Moosstammes, die nach drei Seiten hin Segmente bildet; oder denken wir uns umgekehrt den Gipfel eines Moosstengels sehr schlank, die Scheitelzelle rasch in die Länge wachsend, die Hauptwände erst nach längeren Zwischenräumen auftretend, im Uebrigen aber Nichts geändert, so würde sich der Moosstengel wie ein Zweigvorkeim verhalten.

Bei *Fontinalis antipyretica* sind die höchsten Punkte der segmentabschneidenden Wände in drei Orthostichen angeordnet<sup>1)</sup>, während bei *Polytrichum*, *Barbula*<sup>2)</sup> und anderen Moosen die Scheitelzelle zwar ebenfalls dreiseitig ist, die Divergenz aber mehr als  $\frac{1}{3}$  beträgt, und deshalb stehen die Segmente nicht mehr in drei Orthostichen, sondern in drei Linien, die selbst schraubig um den Stamm verlaufen. Ebenso ist auch bekannt, dass später durch das Wachstum im Moosstengel Drehungen vorkommen können, wodurch dann die Divergenz der ausgebildeten Blätter eine andere wird als diejenige der blattbildenden Segmente am Scheitel. Nach alledem wird es kaum auffallen, wenn auch in den Zweigvorkeimen, die zudem in ihrer Wachstumsrichtung von der Umgebung so abhängig sind, die Scheidewände nicht immer das im Vorigen dargestellte Stellungsverhältniss innehalten, sondern dass sich Zweigvorkeime verschiedener Moose verschieden verhalten, dass ältere und jüngere Theile derselben Axe ungleiche Divergenzwinkel zeigen, und dass endlich hie und da sich auch Unregelmässigkeiten zeigen können<sup>3)</sup>.

Es zeigen demnach die Zweigvorkeime dieselbe Segmentierung wie der Moosstamm, nur sind die Hauptwände der aufeinanderfolgenden Segmente so weit von einander entfernt, dass sie sich nicht mehr schneiden, und im Gegensatz zum Moosstämmchen unterbleibt in den Segmenten der Zweigvorkeime die Gewebebildung.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen auch diejenigen Axen des Sporenvorkeims, denen die physiologische Bedeutung von Wurzeln zukommt, jedoch mit dem schon früher angedeuteten Unterschiede, dass die ersten Wände zur Längsaxe meist rechtwinklig stehen. Was dagegen die über der

1) LEITGER, a. a. O.

2) Siehe Fig. 7 A und B.

3) Man hat bei diesen Beobachtungen darauf zu achten, dass die Seitenglieder eines Zweigvorkeims unter dem Deckglas alle in eine Ebene gedrückt und dadurch auch betreffende Theile der Vorkeimaxe um ihre Längsaxe gedreht werden. Präparate wie das in Fig. 3 gezeichnete sind für Constaturung der besprochenen Verhältnisse die günstigsten.

Unterlage im Lichte wachsenden Axen beider Vorkeime betrifft, so ist in denselben die Stellung der Scheidewände eine so wenig geneigte und zudem von verschiedenen Einflüssen so sehr abhängige, dass es kaum und meistens gar nicht möglich ist, eine spiralförmige Anordnung derselben zu erkennen.

#### Verzweigung der Zweigvorkeime.

Wenn schon, wie so eben gezeigt wurde, die Entstehung der Gliederzellen eines Zweigvorkeims mit der Segmentirung am Stammscheitel eine nicht zu verkennende Aehnlichkeit darbietet, so wird diese Letztere noch auffallender dadurch gesteigert, dass wir auch die Blatt- und Sprossbildung des Stammscheitels in ihren ersten und morphologisch entscheidenden Momenten bei der Verzweigung der Zweigvorkeime wieder finden.

Aus den meisten Gliederzellen einer Vorkeimaxe tritt unter dem höchsten Punkt der Segmentwand ein papillenartiger Auswuchs hervor, der gewöhnlich bald nachher durch eine Wand von der Gliederzelle abgeschnitten wird (Fig. 3—5). Diese Wand will ich im Interesse der weiteren Vergleichen mit einem besonderen Namen, nämlich als Papillarwand bezeichnen. Die Papillarwand (*p*) ist entweder parallel mit der Längsaxe und kann dann leicht als blosse Fortsetzung der Aussenwand der Gliederzelle erscheinen (Fig. 4 *B* u. *C*), oder sie ist auf der scheidelsichtigen Seite nach innen geneigt und trifft die Segmentwand (Fig. 4 *A*).

Die abgeschnittenen Papillen können sich nun ganz verschieden verhalten. Ein grosser Theil bleibt auf dieser Stufe der Ausbildung stehen, und die zarte hyaline Haut wird verdickt und braun (Fig. 3); ja andere hören sogar schon auf sich weiter zu entwickeln, bevor sie von der Vorkeimaxe durch eine Wand abgetrennt sind.

Fig. 4 *C* zeigt uns eine solche Papille, die schon einen weiteren Schritt in der Entwicklung gethan. Sie hat sich etwas mehr gedehnt und ist durch eine Wand *l* in zwei Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  getheilt worden. In dem betreffenden Beispiel steht die Zelle  $\alpha$  mit der Papillarwand nicht mehr in Berührung; es kann aber auch die Scheidewand *l* etwas tiefer rücken, so dass sie die Papillarwand schneidet, und dann stossen beide Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  an die letztere Wand (Fig. 4 *B*). Gewöhnlich steht die Wand *l* senkrecht auf der Papillarwand, auch dann, wenn die beiden Wände sich nicht schneiden.

Es leuchtet sofort ein, dass die vorhin als Papillarwand bezeichnete Wand *p* am Moosstämmchen der von LEITGER<sup>1)</sup> »Blattwand« genannten entspricht, und nach dem eben Gesagten kann es nicht zweifelhaft sein, dass

1) LEITGER, a. a. O.

die mit / bezeichnete Wand der »Basilarwand« LEITGER's analog ist. Sie soll daher auch fortan als Basilarwand bezeichnet werden.

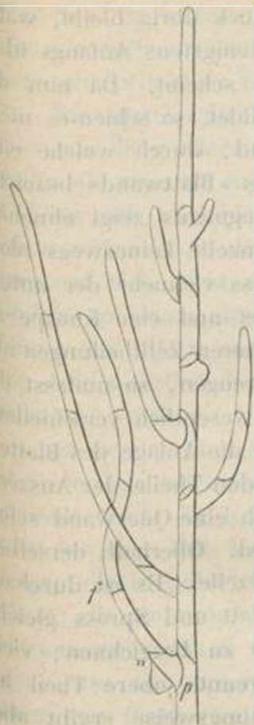


Fig. 3.

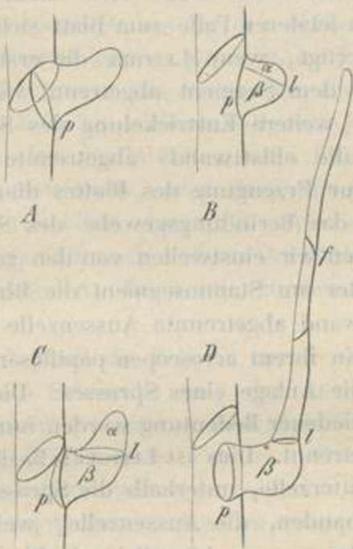


Fig. 4.



Fig. 5.

Fig. 3. Zweigvorkeim von *Bryum argenteum*.  
 Fig. 4. Zweigvorkeimpapillen von *Barbula ruralis*.  
 Fig. 5. Oberirdische Zweigvorkeimspitze von *Barbula muralis*. — p Papillarwand, l Basilarwand,  $\alpha$  acroscope Papillazelle,  $\beta$  basiscopie Papillazelle, f der aus  $\alpha$  hervorgehende Blattvertreter, n erste Wand einer Knospenanlage.

Es wird nicht überflüssig sein, die so eben zwischen Zweigvorkeim und Moosstämmchen gemachte Vergleichung noch etwas ausführlicher darzulegen, indem ich dabei die bekannte Figur von LEITGER<sup>1)</sup>, welche die Vorgänge am Stammscheitel von *Fontinalis* veranschaulicht, und die sonst bekannten Verhältnisse bei der Blattbildung der Moose zu Grunde lege.

Wir gehen bei dieser Vergleichung am zweckmässigsten von der schon weiter angeführten Thatsache aus, dass eine Gliederzelle des Zweigvorkeims einem Segment der Stammscheitelzelle entspricht; wie nun bei dem Letzteren jederzeit noch vor dem Auftreten irgend einer Theilungswand der acroscope Theil der Aussenwand sofort in Form einer breiten Papille sich hinauswölbt, so geschieht auch etwas Aehnliches an der Gliederzelle des

<sup>1)</sup> Wenn das LEITGER'sche Original nicht zur Hand ist, findet die betreffende Figur copirt im Lehrbuch von SACHS, 1873. p. 377.

Vorkeims am acroscopten Theil ihrer Aussenwandung, wenn auch hier die Auswölbung nur geringere Breite besitzt. Bei der sehr langgezogenen Form des Segments am Zweigvorkeim kann es nicht auffallen, dass unterhalb dieser Auswölbung noch ein langes cylindrisches Stück übrig bleibt, während am Segment des Stammes die Auswölbung wenigstens Anfangs über die ganze Höhe der Aussenwand sich abzuböscheln scheint. Da nun die breite Papille im letzteren Falle zum Blatt sich ausbildet, so schien es nicht ganz ungerechtfertigt, wenn LEITGER die erste Wand, durch welche eine Aussenzelle von dem Segment abgetrennt wird, als »Blattwand« bezeichnete; allein die weitere Entwicklung des Stammsegments zeigt ohnehin, dass die durch die »Blattwand« abgetrennte Aussenzelle keineswegs bloss ausschliesslich zur Erzeugung des Blattes dient, dass vielmehr der untere Theil derselben das Berindungsgewebe des Stammes und eine Knospe zu bilden hat. Sehen wir einstweilen von den zahlreicheren Zelltheilungen ab, welche erst später am Stammsegment die Rinde erzeugen, so umfasst die durch die Blattwand abgetrennte Aussenzelle zwei wesentlich verschiedene Dinge, nämlich in ihrem acroscopten papillösen Theil die Anlage des Blattes, im basiscopon die Anlage eines Sprosses. Diese beiden Theile der Aussenzelle von verschiedener Bedeutung werden nun durch eine Querwand sofort von einander getrennt. Dies ist LEITGER's Basilarwand. Oberhalb derselben liegt die Blattmutterzelle, unterhalb die Sprossmutterzelle. Es ist durchaus kein Grund vorhanden, die Aussenzelle, welche Blatt und Spross gleichzeitig erzeugen kann, ausschliesslich als Blattanlage zu bezeichnen; vielmehr darf nur der durch die Basilarwand abgetrennte obere Theil als Blattmutterzelle bezeichnet werden. Diese Betrachtungsweise ergibt aber sofort, dass es nicht zweckmässig ist, den Namen »Blattwand« im Sinne LEITGER's festzuhalten; unverfänglicher scheint es, auch am Stammsegment, wie wir es an der Gliederzelle des Zweigvorkeims gethan haben, diese Wand als Papillarwand zu bezeichnen.

Die Aussenzelle am Stammsegment entspricht also der durch die Papillarwand abgetrennten Auszweigung des Zweigvorkeims; die Basilarwand scheidet in beiden Fällen zwei differente Zellen von einander, die wir am Stamm als Blatt- und Sprossmutterzelle bezeichnen dürfen. Bis zu einem gewissen Grade würde sich diese Bezeichnung auch für die beiden Zellen der Papille am Zweigvorkeim ( $\alpha$  und  $\beta$ ) rechtfertigen lassen; allein wir würden eines der wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung abschwächen, wenn wir die beiden Zellen, welche am Zweigvorkeim durch die Basilarwand getrennt werden, ohne Weiteres als Spross- und Blattmutterzellen bezeichnen wollten. Es zeigt sich nämlich die merkwürdige Thatsache, dass diese beiden Zellen am Zweigvorkeime noch nicht mit Entschiedenheit die ihnen zugesprochene Bedeutung festhalten, wie es am Stengel geschieht, dass vielmehr die aus den beiden Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  hervorgehenden Gebilde von sehr schwankender Natur sein können. Nur das Eine steht fest, dass

wenn ein aufwärtswachsender Laubstengel gebildet werden soll, er jederzeit aus der untern, basiscopen der beiden primären Hälften der Papille, also aus  $\beta$  entspringt, und dass ausserdem die acroscope Hälfte der Papille eine Neigung verräth, Gliederfäden mit begrenztem Wachstum zu erzeugen, die wir auch aus andern Gründen berechtigt sind als blattähnliche Gebilde von sehr primitiver Form aufzufassen.

Die ursprünglich verschiedene Bedeutung der beiden Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  tritt nur dann allerdings schlagend hervor, wenn in der That beinahe gleichzeitig die eine zu einem Laubspross, die andere zu einem blattähnlichen Gebilde sich ausbildet (Fig. 6 u. 7). Dieser Fall tritt jedoch selten auf. Nicht selten ist es dagegen, dass beide Zellen nach Entstehung der Basilarwand sich nicht weiter entwickeln, oder dass nur die eine oder die andere zu einem eigenartigen Gebilde auswächst. Aber auch die Vergleichung der zuletzt angeführten und noch weiterer Ausbildungsarten, welche die beiden Zellen befolgen können, führt uns zu beachtenswerthen Resultaten.

In den meisten Fällen beginnt die Zelle  $\alpha$  zuerst sich weiter zu entwickeln; sie wächst zu einem Schlauche aus, der durch eine Querwand getheilt wird; die Endzelle wächst weiter, wird abermals getheilt und so geht es eine Zeit lang fort (Fig. 4 D u. Fig. 5). Wie bereits erwähnt zeigen die so gebildeten aus  $\alpha$  hervorgehenden Zellfäden begrenztes Wachstum; da sie zudem, wie sofort gezeigt werden wird, gelegentlich noch weitere Aehnlichkeit mit Moosblättern zeigen, so will ich einstweilen alles das, was sich aus der acroscopten Papillarzelle  $\alpha$  überhaupt entwickeln kann, als Blattvertreter bezeichnen.

Die Querwände eines solchen Blattvertreters sind gewöhnlich schief, ohne dass es jedoch gelingt ihre Neigung auf eine nach drei Seiten hin Segmente bildende Scheitelzelle zurückzuführen, wie dies für die Axen der Zweigvorkeime möglich ist. An einzelnen Präparaten schien es mir vielmehr, als liessen sich die höchsten Punkte der Scheidewände in zwei Orthostichen reihen, was ja auf eine zweiseitige Segmentirung der Scheitelzelle hinweist, wie sie beim typischen Moosblatt sich findet. (Man vergl.  $f$  in Fig. 2—7.)

Es können die Blattvertreter sich auch noch weiter verzweigen, ähnlich wie die Auszweigungen mit begrenztem Wachstum an den Sporenvorkeimen, welche letztere auch sonst vollständig mit ihnen übereinstimmen. ( $f$  in Fig. 1, 2, 6 und 7.)

Gehen wir nun auf die verschiedenen Entwicklungsformen der Zelle  $\beta$  über, so muss zuerst hervorgehoben werden, dass sie in vielen Fällen auf der ersten Ausbildungsstufe stehen bleibt und aus ihr kein weiteres Gebilde hervorgeht; sie erscheint dann als unterste Zelle des Blattvertreters. (Vergl. die unteren Blattvertreter  $f$  in Fig. 6 und 7.) Weiter oben wurde bereits erwähnt, dass aus  $\beta$  zuweilen die Knospe eines Laubmoos-

stengels entspringt, viel häufiger ist es dagegen, dass aus dieser Zelle ein langes fadenförmiges Gebilde hervorwächst, welches im Allgemeinen die Eigenschaften einer Vorkeimaxe wiederholt und daher dem Beobachter auch als einfache Verzweigung einer solchen erscheint (*Sp.* Fig. 6).

Es können also aus  $\beta$  zwei scheinbar sehr verschiedene Gebilde hervorgehen, nämlich entweder ein typischer Moosstamm oder aber eine diesen vertretende Vorkeimaxe, die aber, wie früher gezeigt wurde, nichts anderes ist als ein sehr gestreckter Moosstengel. (Das in Figur 6 gezeichnete Präparat zeigt beide Fälle an demselben Zweigvorkeim.)

Kehren wir einen Augenblick zu unserer Vergleichung des Zweigvorkeims mit der typischen Moospflanze zurück, so bemerken wir, dass die Zelle  $\alpha$ , aus der am Moosstamm ein Blatt hervorgeht, am Zweigvorkeim ein Gebilde hervorbringt, das ebenfalls begrenztes Wachstum und ausserdem sonst noch Blattnatur zeigt, und dass aus der Zelle  $\beta$  sowohl am Moosstamme als auch am Zweigvorkeim eine der Mutteraxe analoge Axe ihren Ursprung nehmen kann. Es hat also die Zelle  $\alpha$  in beiden Fällen Tendenz zur Blattbildung, die Zelle  $\beta$  die Tendenz einen Spross zu erzeugen.

In ganz seltenen Fällen ist die zeitliche Entwicklung der beiden Papillartheilzellen eine andere und geht zuerst aus  $\beta$  ein Spross hervor. Die Zelle  $\alpha$  verkümmert dann entweder vollständig, oder aber diese Entwicklungsfolge zeigt sich schon vor Anlage der Basilarwand; dann erscheint diese als erste Querwand der neuen Hauptaxe, die Zelle  $\alpha$  als erstes Segment. In diesem Falle kann aus  $\alpha$  noch nachträglich ein Blattvertreter hervorgehen, der nun aber schon an der neu gebildeten Axe zu stehen scheint. — Es zeigt sich also, dass man die ursprünglich verschiedene Bedeutung der Zellen  $\alpha$  und  $\beta$ , wie schon erwähnt wurde, nur dann deutlich erkennt, wenn beide gleichzeitig in differenter Weise sich ausbilden.

Ich habe oben darauf hingewiesen, dass LEITGER'S Annahme, es habe die durch seine »Blattwand« abgeschnittene Aussenzelle des Stammsegmentes wesentlich nur Blattnatur, nicht nothwendig festzuhalten sei; nach dem soeben Mitgetheilten könnte man mit demselben Recht die ganze Papille des Zweigvorkeims und demgemäss auch die ganze Aussenzelle am Stammsegment als Sprossanlage bezeichnen. Allein beide Annahmen halte ich für minder empfehlenswerth als die oben vertretene, wonach das durch die Papillarwand (Blattwand) abgeschnittene Stück in seinem acroscopen Theil von vornherein zur Blattbildung im basiscopen zur Sprossbildung hinneigt.

Die in diesem Abschnitte für die Zweigvorkeime besprochenen Verzweigungsverhältnisse finden sich in ganz analoger Form auch bei den Sporenvorkeimen, nur sind sie bei diesen nicht so scharf ausgesprochen.

Was die physiologische Ausbildung betrifft, so gilt das schon beim Sporenvorkeim Gesagte. Sowohl Axen als Blattvertreter der Zweigvorkeime können der Moospflanze als Wurzeln dienen, sie sind dann chlorophyllarm

und mit braunen Wandungen versehen. Beide können aber auch, wie Fig. 2 zeigt, über die Erde empor an's Licht dringen, sich mit Chlorophyll versehen und nun als Assimilationsorgane verwendet werden. Mit dieser Aenderung geht eine weitere Hand in Hand; während nämlich in den vom Lichte abgeschlossenen Theilen der Zweigvorkeime die Segmentwände stark gegen die Längsaxe des ganzen Organs geneigt sind, stehen sie in den oberirdischen Theilen zu derselben gewöhnlich fast rechtwinklig. Dass dies jedoch nicht immer stattfindet, zeigt in Fig. 5 ein Zweigvorkeim, von dem nur die zwei untersten der gezeichneten Gliederzellen in der Erde sich befanden.

#### Moosknospen.

Diejenigen Knospen, welche aus einem Vorkeime hervorgehen und zu einem beblätterten Moosstengel sich entwickeln, will ich, um sie von den später zu beschreibenden Brutknollen (Brutknospen) zu unterscheiden, kurzweg mit dem Namen Moosknospen bezeichnen, während dann unter Stammknospen die jungen Zustände seitlich aus dem Moosstengel entspringender Zweige zu verstehen sind.

Sporenvorkeim und Zweigvorkeim verhalten sich mit Beziehung auf Knospenbildung durchaus gleich und es gehen diese bei Beiden aus morphologisch gleichwerthigen Zellen hervor. Was ich also hier bei den Zweigvorkeimen über Knospenbildung sage, gilt zugleich auch für den Sporenvorkeim, bei dessen Beschreibung diese Verhältnisse noch nicht mit der nöthigen Genauigkeit behandelt werden konnten.

In den zahlreichen Fällen, wo ich die Bildung von Moosknospen beobachtete, war es, wie schon erwähnt, immer die Zelle  $\beta$ , welche als Mutterzelle dieser neuen Axe auftrat, und zwar gewöhnlich erst dann, wenn die Zelle  $\alpha$  bereits einen Blattvertreter erzeugt hatte.

Folgt die Zelle  $\beta$  ihrer Tendenz eine Knospe hervorzubringen, so wölbt sie sich zuerst nach aussen schlauchförmig vor und schlägt nun eine besondere Wachstumsrichtung ein (Fig. 5). Bald nach ihrer Streckung wird sie durch eine zu ihrer Längsaxe geneigte Wand in zwei Zellen getheilt. Diese Scheidewand ( $np$  in Fig. 5 und die Wand über  $\beta$  in Fig. 7) trifft nach oben so ziemlich auf den äussersten Rand der Basilarwand, nach unten wendet sie sich der Papillarwand zu, schneidet diese jedoch gewöhnlich nicht, sondern trifft die freie Aussenfläche. Nach dieser ersten Wand treten in der unbegrenzt weiter wachsenden äusseren Zelle noch weitere Wände auf, die nach drei Seiten geneigt mit der Längsaxe des neuen Gebildes gewöhnlich einen um  $45^\circ$  schwankenden Winkel einschliessen ( $Kn$  in Fig. 6 und 7).

Zeigen schon die zwei ersten nach  $n$  folgenden Wände eine so starke Neigung, so schneiden sie dieselbe, wie es z. B. in Fig. 6 u. 7 bei  $Kn$  der Fall ist. Von da an schneiden sich dann je drei Wände, also 2, 3 und 4, dann 3, 4 und 5 etc., so dass wir eine nach drei Seiten Segmente ab-

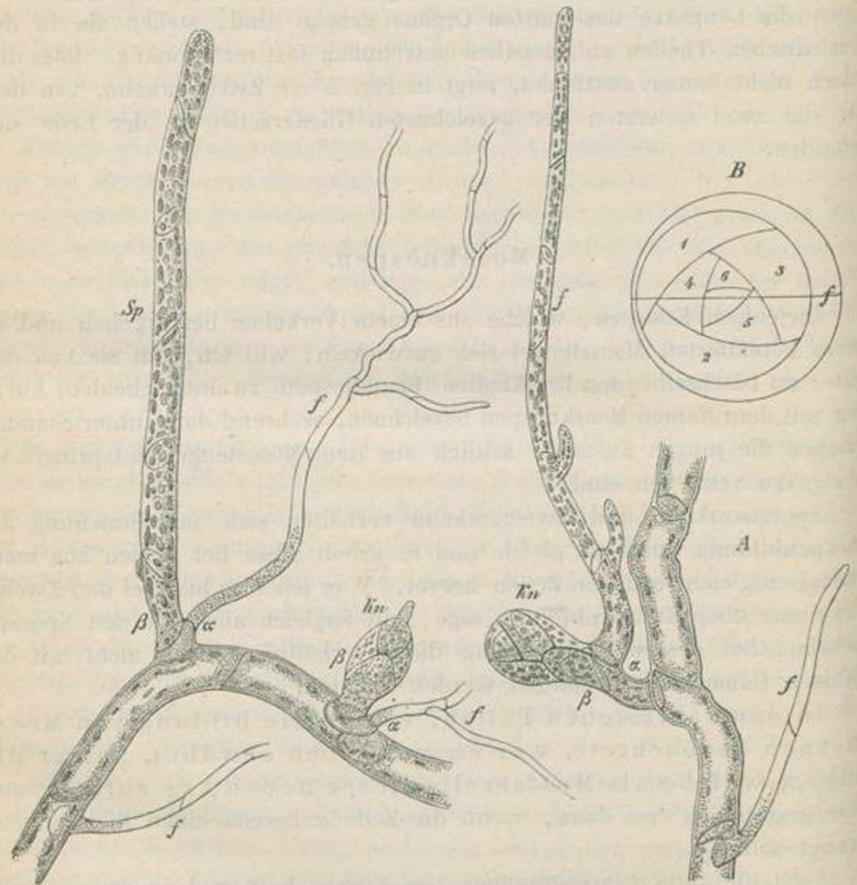


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 6. Zweigvorkeim von *Bryum argenteum*;  $\alpha$  die Stelle der acroscopen,  $\beta$  die der basischen Papillarzelle;  $\gamma$  die aus  $\alpha$  hervorgehenden Blattvertreter;  $\delta$  ein in  $\beta$  entspringender Spross (Vorkeimaxe);  $\epsilon$  eine aus  $\beta$  hervorgehende Moosknospe.  
Fig. 7. Zweigvorkeim von *Barbula muralis*; B schematischer Grundriss der Knospe  $Kn$ . Bezeichnungen wie bei Fig. 6.

schneidende Scheitelzelle haben, ähnlich der im ausgebildeten, an seiner Spitze jedoch noch fortwachsenden Moosstengel, und somit hat sich aus der Zelle  $\beta$  ein Moosstamm constituirt.

Je nachdem nun die Verhältnisse günstig sind oder nicht, wächst die Scheitelzelle weiter und fährt fort Segmente zu bilden und so ein Moosstämmchen hervorzubringen, oder aber sie bleibt eine Zeit lang in dem Fig. 6 und 7 dargestellten Stadium stehen, was ich daraus schliesse, dass

gerade Knospen dieser Ausbildung die häufigsten sind, während solche, die nur wenig älter oder nur wenig jünger sind, mir seltener zu Gesichte kamen.

Doch so, wie ich sie hier beschrieben, finden wir diese Verhältnisse nicht immer, sondern oft sind die ersten Wände noch nicht so stark gegen die Längsaxe geneigt und weiter von einander entfernt, so dass sie sich nicht treffen, und es erregt dann den Anschein, als wolle aus der Zelle  $\beta$  eine Zweigvorkeimaxe, also ein sehr gestreckter Moosstamm, hervorgehen (was ja in anderen Fällen auch wirklich der Fall ist). Nach und nach findet aber ein Uebergang von diesem Zellfaden zur Knospenbildung statt in der Weise, dass die Wände allmählig schräger werden und sich näher rücken. Zuerst schneiden sich je nur zwei Wände, dann auch drei, so dass wir zuletzt wieder die typische dreiseitige Scheitelzelle haben.

Auffallend ist, dass bei den einen Moosen, z. B. den Barbulaarten die Knospe in ihrer normalen Form gewöhnlich direct aus der Zelle  $\beta$  hervorgehen kann oder doch nur einer kurzen Vorbereitung bedarf, während bei anderen z. B. *Encalypta vulgaris* der gewöhnliche Fall der ist, dass aus  $\beta$  zuerst eine langgliedrige Vorkeimaxe hervorgeht, die sich erst nach und nach zu dem gedrungenen Bau des Moosstammes verkürzt.

Nachdem die Scheitelzelle eine gewisse Anzahl von Segmenten gebildet, wölben sich die ältesten nach Aussen vor, und es tritt in ihnen die erste Wand, unsere Papillarwand (LEITGE's Blattwand), auf. An denjenigen Segmenten, bei denen die zwei Hauptwände sich nicht schneiden, also z. B. bei den ersten Segmenten der Knospe von *Encalypta*, wölbt sich nur der oberste Theil des Segmentes papillenförmig vor, und es tritt die Papillarwand in ihrer typischen Form auf. Unsere typische Papillarwand und LEITGE's Blattwand gehen allmählig in einander über, sie haben dieselbe Richtung, nämlich eine zur Längsaxe der Knospe ziemlich parallele, überhaupt zeigt sich hier beim Uebergang von der Vorkeimnatur zur Stammnatur besonders klar, dass diese beiden Wände ganz dieselbe Bedeutung haben; aber auch die anderen aufgestellten Beziehungen treten hier mit vollständiger Klarheit hervor.

Die aus den ältesten Knospensegmenten hervortretenden Blätter sind meist noch einfache Zellreihen, ähnlich den Blattvertretern der Vorkeime, und erst später angelegte Segmente sind im Stande, typisch gebaute, mit Rippen versehene Moosblätter zu entwickeln. Zwischen der ausgebildeten Blattform und dem fadenförmigen Blattvertreter finden sich die mannigfaltigsten Uebergänge.

Die Divergenzen der Blätter des aus  $\beta$  hervorgehenden Sprosses stellen sich so, dass der aus  $\alpha$  entspringende Blattvertreter als erstes Blatt in der fortlaufenden Spirale aufgefasst werden könnte. (Man vergl. Fig. 7 A u. B.)

Wenn nun auch der Blattvertreter als erstes Glied der Blattspirale der

Knospe erscheint, so darf daraus nicht etwa geschlossen werden, dass er wirklich das erste Blatt des Laubsprosses ist, wie auch schon daraus hervorgeht, dass der Spross in vielen Fällen gar nicht erscheint; vielmehr weist dieses Verhalten auf tiefer liegende Wachstumsgesetze hin, aus denen die morphologischen Unterscheidungen erst als secundäre abzuleiten sind.

#### Brutknollen (Brutknospen).

Die Brutknollen sind linsenförmige bis kugelige Zellkörper, die auf kurzen Stielen ausschliesslich den braunwandigen Axen der Zweigvorkeime ansitzen (Fig. 2 B). Sie sind dem unbewaffneten Auge sichtbar, schwanken jedoch sehr in ihrer Grösse. Ganz ausgebildete, nicht mehr weiter wachsende Brutknollen können aus nur etwa 15 Zellen bestehen, während andere deren über fünfzig aufweisen. Die Zellen sind am ganzen Gebilde gleichartig, polyedrisch, die Zellwände verdickt und von brauner Farbe. Die ausgebildeten Brutknollen zeigen in ihren Zellen kein Chlorophyll, dagegen sind sie reich an Reservenernährung, woraus schon einigermaßen auf ihre biologische Bedeutung geschlossen werden kann.

Die Brutknollen gehen aus den Papillen hervor, wobei aber eine Differenzierung derselben in zwei sich verschieden verhaltende Tochterzellen  $\alpha$  und  $\beta$  nicht eintritt, sondern die ganze durch die Papillarwand abgeschnittene Zelle geht ohne diese Differenzierung zur Bildung eines knollenförmigen Gewebekörpers, der Brutknolle, über.

Eine noch bildungsfähige Papille wölbt sich in einer zur Papillarwand senkrechten Richtung ziemlich weit vor und wird dann durch eine zur Wachstumsrichtung geneigte Wand geteilt (Fig. 8 A). Die äussere Tochterzelle erfährt durch eine zweite, ebenfalls gegen die Längsaxe geneigte, auf der vorigen ziemlich senkrecht stehende Wand abermals eine Theilung. In der auf diese Weise entstandenen zweiseitigen Scheitelzelle können nun noch eine oder zwei mit den ersten parallele Segmentwände auftreten; dann aber hört die Segmentbildung in der Scheitelzelle auf (Fig. 9 B). In ihr sowohl als auch in den Segmenten treten nun Scheidewände in den verschiedensten Lagen auf, so dass zuletzt ein vielzelliger Körper resultirt, wie ihn Fig. 8 C und Fig. 9 A—C zeigen.

Die Keimung dieser aus Zweigvorkeimen hervorgegangenen Brutknospen (Brutknollen) ist meines Wissens noch nicht beobachtet worden. Dadurch, dass ich die mit ausgebildeten Brutknospen versehenen Kulturen (siehe Anmerkung S. 499) wieder feucht hielt, war ich in den Stand gesetzt, das weitere Verhalten derselben genau zu untersuchen. Als erstes Anzeichen einer weiteren Entwicklung tritt meistens in einem Theil der Zellen Chlo-

rophyll auf<sup>1)</sup>. Aus einzelnen besonders protoplasmareichen Zellen, deren Lage aber keineswegs eine bestimmte ist, treten Vorkeimfäden hervor, die

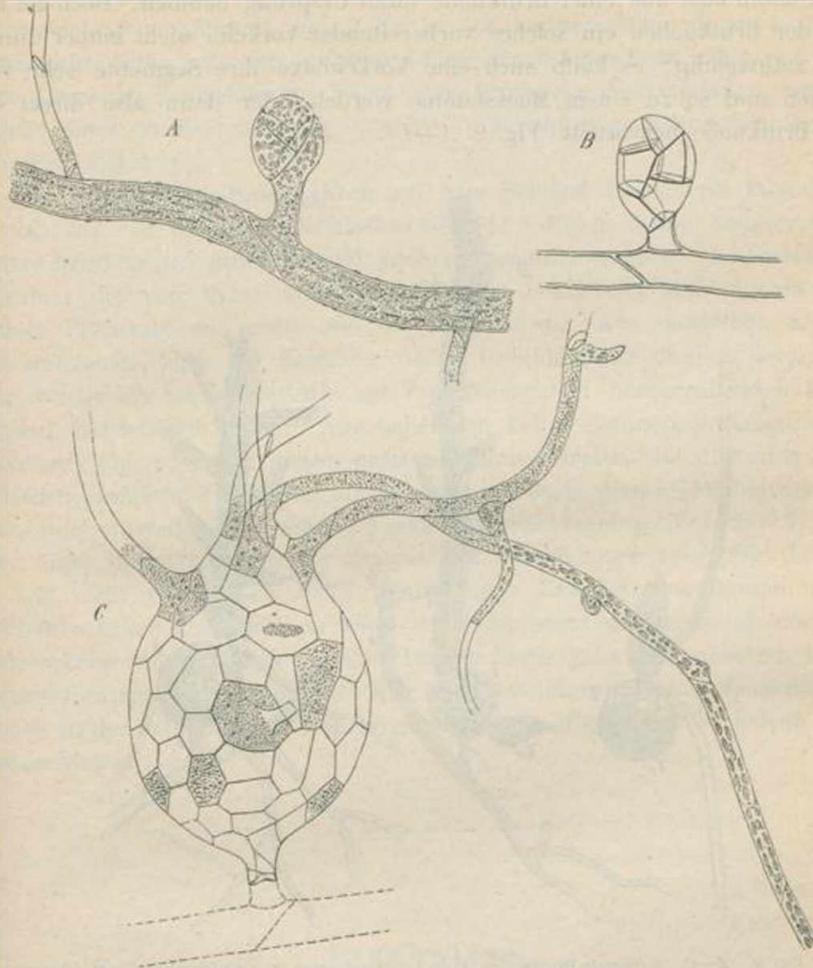


Fig. 8. Brutknollen. *A* und *B* zwei verschieden alte Entwicklungsstadien, *C* ausgewachsene, nun keimende Brutknospe.

an ihrer Spitze unbegrenzt fortwachsen, überhaupt sich ganz gleich verhalten wie die Vorkeimaxen, zu welcher letzteren ich sie auch rechnen will. (Vgl. Fig. 9 *C*.) Natürlich können aus den Papillen, welche an den aus der Brutknospe hervortretenden Vorkeimen entstehen, nun Blattvertreter

<sup>1)</sup> Es scheint, dass diese Chlorophyllbildung nur in den dem Lichte ausgesetzten Brutknospen auftritt, während die übrigen auch ohne Chlorophyll zu bilden zu den weiteren Entwicklungsstadien übergehen können.

und Vorkeimzweige, unter Umständen auch aus einer Zelle  $\beta$  ein Moosstämmchen hervortreten. Ausgebildete Moospflanzen hervorzubringen ist ja wohl der Zweck aller dieser Vorkeimbildungen, mögen sie nun in der Spore, am Stamm oder aus einer Brutknolle ihren Ursprung nehmen. Doch ist hier bei den Brutknollen ein solcher vorbereitender Vorkeim nicht immer durchaus nothwendig; es kann auch eine Vorkeimaxe ihre Segmente sehr verkürzen und so zu einem Moosstamme werden, der dann also direct aus der Brutknolle hervortritt (Fig. 9 A—C).

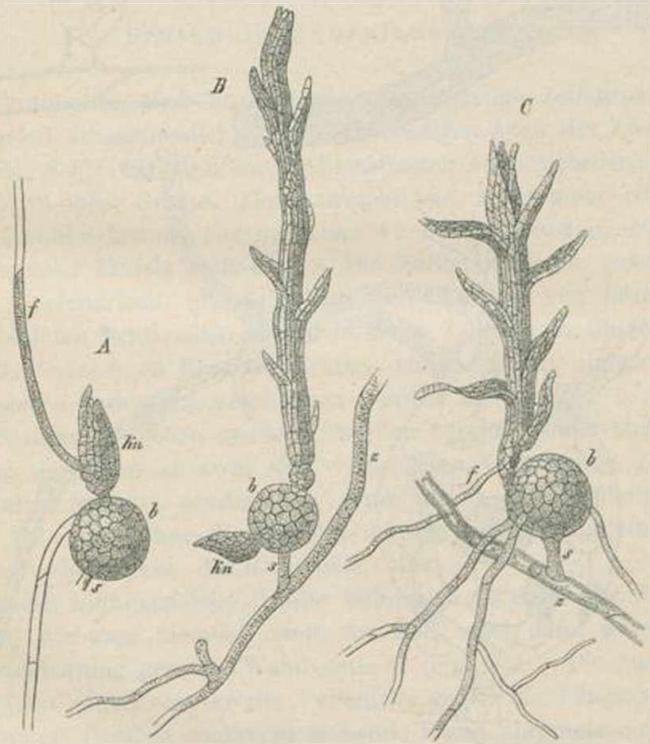


Fig. 9. A—C. Keimende Brutknollen (b) an Zweigvorkeimen (s, s Stielzellen, kn Moosknospen, f Blattvertreter.

In dem zuletzt angedeuteten Falle wird eine Zelle der Brutknolle zur Scheitelzelle des Moosstämmchens. Gewöhnlich steht die neu gebildete Moospflanze auch später nur durch eine einzige Zelle mit der Brutknolle in Zusammenhang, was darauf hinweist, dass die erste in der Mutterzelle des Stämmchens auftretende Hauptwand ausserhalb des eigentlichen Umfangs der Brutknolle auftritt (Fig. 9 A). Von diesem Punkte aus, wo das junge Pflänzchen auf seinem Querschnitte nur eine Zelle zeigt, geht es erst allmählig zur typischen Form über, und demgemäss können auch an Stelle der ersten Blätter fadenförmige Blattvertreter oder ganz einfach gebaute

Blätter sich befinden, und erst weiter oben am Stämmchen erreicht das Blatt die ihm eigenthümliche Ausbildung (Fig. 9 B).

Es kann das neu gebildete Moospflänzchen einen ziemlich hohen Grad der Entwicklung erreichen, indem es nur die in der Brutknolle angehäufte Reservenernährung aufnimmt (Fig. 9 B); in den meisten Fällen dagegen treten schon sehr frühe aus den unteren Zellen des Stämmchens oder aus seinem Ursprung benachbarten Zellen der Brutknolle Vorkeimfäden hervor, welche dann als Rhizoiden die weitere Zuführung von Nährstoffen besorgen (Fig. 9 A u. C).

Bei *Tetraphis pellucida* sitzen auf dem Scheitel besonderer Pflänzchen in eine Art von Kelch eingeschlossen Gebilde, die in ihrem Aeusseren an unsere Brutknospen erinnern und auch so benannt wurden. Ich hatte Gelegenheit die von SACHS auf Seite 320 des Lehrbuchs abgebildeten und andere Präparate zu sehen und zu vergleichen. Aus denselben scheint hervorzugehen, dass die Keimung dieser Gebilde ganz ähnlich derjenigen ist, welche ich soeben für die aus Zweigvorkeimen hervorgehenden Brutknollen beschrieben habe. Aus beliebigen Zellen können Vorkeime hervorgehen (Fig. 234), an diesen entstehen Blattvertreter, die nun aber nicht Zellfäden, sondern Zellflächen sind. Aus der Basis dieser Flächenvorkeime kann nun entweder eine weitere Vorkeimaxe hervorgehen (Fig. 234 A) oder aber diese Hauptaxe kann der Stamm einer Moosknospe sein (Fig. 234 B). Da ich nicht Gelegenheit hatte, ganz junge Entwicklungsstadien dieser Flächenvorkeime zu sehen, so kann ich nicht bestimmt sagen, ob der Flächenvorkeim aus der Zelle  $\alpha$  einer Papille hervorgeht und unserem Blattvertreter entspricht, und ob auch hier die Vorkeimaxen (event. Moosknospen) immer in der Zelle  $\beta$  ihren Ursprung haben; die Möglichkeit ist jedoch nicht ausgeschlossen.

### Ergebnisse.

Ueberblicken wir nochmals die aus meinen Untersuchungen hervorgegangenen Resultate, so scheinen folgende Beziehungen als die wesentlichsten:

- 1) Der Sporenvorkeim bereitet den complicirten Bau des Moosstammes vor.
- 2) Die ausgebildete Pflanze kann wieder zur Bildung eines solchen vorbereitenden Gebildes zurückgreifen und die Zweigvorkeime hervorbringen.
- 3) Sporenvorkeim und Zweigvorkeim sind morphologisch

und physiologisch gleichwerthig und zeigen sowohl in ihrem anatomischen Bau als auch in ihren Verzweigungsverhältnissen wesentliche Uebereinstimmung mit dem Moosstamm.

Was den letzteren Punkt anbetrifft, so will ich kurz noch einmal die wichtigsten Thatsachen recapituliren:

Eine Gliederzelle der Vorkeim-Hauptachse entspricht einem Segmente des Moosstammes. Das Segment des Letzteren wölbt sich nach aussen zur Blattwulst vor; dasselbe thut auch das gestreckte Segment des Vorkeims in seinem oberen Theil und bildet so die Papille. An beiden Orten tritt eine Längswand auf, hier die Papillarwand, dort die nach LEITGEB genannte Blattwand. Papillarwand und Blattwand haben dieselbe Bedeutung. Sie theilen das vorgewölbte Segment in zwei Zellen, eine innere, die nachher zur Bildung der Hauptaxe beiträgt und keine weiteren Sprossungen mehr hervorbringt, und eine äussere, welche die Tendenz hat, ein Blatt und einen Spross zu bilden.

Die Basilarwand theilt am Stamm die Aussenzelle des Segmentes, am Vorkeim die Papille in zwei Zellen, in eine *acroscope*  $\alpha$  und eine *baiscope*  $\beta$ . Die Basilarwand hat immer eine zur Papillarwand (Blattwand) mehr oder minder genau rechtwinklige Lage; im Moosstamm trifft sie auf dieselbe, in den Vorkeimen kann dies ebenfalls stattfinden, sie kann hier aber auch, was wieder durch die Streckung der Glieder hervorgerufen wird, weiter nach oben rücken und dann die Papillarwand nicht mehr treffen.

Aber nicht nur ihrer Entstehung nach sind die Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  den *acrosco*pen und *baisco*pen Aussenzellen am Moosstamme gleichwerthig, sondern auch ihre Tendenzen entsprechen denjenigen der genannten Zellen vollständig, d. h. die Zelle  $\alpha$  kann ein Blatt oder einen Blattvertreter, die Zelle  $\beta$  unter Umständen einen Spross erzeugen; und zwar entstehen Sprosse am Vorkeim so gut wie am Stamm nur aus dieser Zelle.

4) Am Moosstamm ist die Bedeutung jeder einzelnen Zelle am Vegetationspunkt morphologisch scharf ausgesprochen, jede Aussenzelle erzeugt in ihrem *acrosco*pen Theil ein Blatt und nach einer gewissen Zahl von Blättern wird der *baiscope* Theil einer Aussenzelle zum Spross. Viel unbestimmter und schwankender macht sich dasselbe Wachstumsgesetz am *Protonema* geltend. Hier kann die Aussenzelle (Papille) des Segmentes einmal gebildet jedes weitere Wachstum einstellen, oder sie macht nur den Anfang zu einem solchen, sie theilt sich in eine *acroscope* und eine *baiscope* Zelle, oder die eine dieser beiden allein bildet sich weiter aus, es entsteht bloss ein Blattvertreter oder bloss ein Spross, oder beide, Spross und Blattvertreter werden erzeugt, oder endlich die Differenzirung unterbleibt ganz; die ursprüngliche Papille wächst zwar rüstig fort, aber sie wird zu einer Brutknolle, in welcher Blatt und Spross noch gar nicht differenzirt sind. Die Unsicherheit in der morphologischen Ausbildung geht so weit, dass, wie es scheint, selbst zufällige äussere Verhältnisse darauf

hinwirken können, ob aus der primitiven Papille Spross und Blattgebilde oder ob daraus eine Brutknolle entstehen soll<sup>1)</sup>.

5) Es wird nach dem bisher ausführlich Mitgetheilten kaum noch nöthig sein, darauf hinzuweisen, dass die besprochenen Vorkeime in der Entwicklungsgeschichte der Laubmoose dieselbe Rolle spielen wie die von PRINGSHEIM<sup>2)</sup> beschriebenen Vorkeimbildungen in der Entwicklungsgeschichte der Characeen, und dass es deshalb gerechtfertigt scheint, die von PRINGSHEIM für die Characeen eingeführten Bezeichnungen Sporenvorkeime und Zweigvorkeime auch auf die entsprechenden Gebilde der Laubmoose zu übertragen.

Wie die Sporenvorkeime der Characeen die Bildung des complicirter gebauten eigentlichen Charenstammes vorbereitet, wie aus dem Charenstamm selbst die Zweigvorkeime als vereinfachte Nachbildungen desselben und zugleich als vegetative Propagationsorgane hervorgehen, so sind auch die Sporenvorkeime der Laubmoose vorbereitende Gebilde, an denen sich das Wachsthumsgesetz des Moosstammes schon in seinen einfachsten Zügen geltend macht, und so sinkt auch andererseits wieder der Gestaltungstrieb des Moosstammes auf seine allereinfachsten und wesentlichsten Momente zurück in der Bildung der Rhizoiden, die ich als Zweigvorkeime bezeichnet habe.

1) Kulturversuche zeigten mir, dass umgekehrte Barbula-Rasen, deren Zweigvorkeime durch Feuchthalten zu rascher Lebensthätigkeit gebracht wurden, dann Brutknospen erzeugten, wenn die Rasen bei nicht zu niedriger Temperatur allmählig trockener gehalten wurden. Es scheint, dass diese Brutknollen Anpassungsgebilde sind, welche die Pflanze gegen den Untergang durch Austrocknen schützen sollen.

2) Ueber die Vorkeime und nacktfüssigen Zweige der Charen Jahrb. f. wiss. Bot. III. 4863.

#### Nachträgliche Anmerkung:

Nachdem das Manuscript bereits in Druck gegeben war, gelang es mir, an mehreren Sporenvorkeimen zu sehen, dass auch Vorkeimaxen, die direct aus der Spore entspringen, an ihrer Spitze in eine Moosknospe übergehen können, eine Thatsache, die ebenfalls für meine Auffassung spricht, dass nämlich Vorkeimaxen und typische Moosstämmchen morphologisch gleichwerthig sind.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Hermann

Artikel/Article: [Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose 477-499](#)