

15. A. Y. Grevillius: Ueber den morphologischen Werth der Brutorgane bei *Aulacomnium androgynum* (L.) Schwaegr.

Mit Tafel VI.

Eingegangen am 29. April 1898.

Die an der Spitze von nackten „Pseudopodien“ köpfchenartig angehäuften Brutorgane bei *Aulacomnium androgynum* sind in Bezug auf ihren morphologischen Werth schon seit lange verschiedenartig aufgefasst.

Von HEDWIG (*Species Muscorum*) wurden die Brutköpfchen als männliche Blüten gedeutet; MEYEN (*Neues System der Pflanzenphysiologie*) betrachtete sie als metamorphosirte Früchte und verglich die Brutorgane selbst mit Sporen. HALLER und PALISOT DE BEAUVOIS hielten die betreffenden Organe für rudimentäre Blätter, welche Deutung später von W. P. SCHIMPER aufgenommen und näher motivirt wurde. SCHIMPER äussert sich (*in Bryologia europaea*, Fasc. X, 1841), bei Besprechung der Gattung *Aulacomnium*, hierüber mit folgenden Worten:

„Wie unähnlich auch die ei- oder linsenförmigen Körner, welche den Gipfel der Pseudopodien, besonders bei *A. androgynum*, besetzen, den Blättern sind, besonders da sie bei eben genannter Art auf zarten gegliederten Stielchen ruhen, so lässt sich doch ihre Blattnatur nicht verkennen und ein deutlicher Uebergang zu den wahren Blättern nachweisen. Bei *A. palustre* ist dies am leichtesten, und man darf nur die Blätter vom Gipfel des Pseudopodiums bis zum Grunde verfolgen, um die allmähliche Umgestaltung zu sehen. Bei *A. androgynum*, wo die Missbildung einen noch höheren Grad erreicht hat, und wo meistens das köpfchentragende Aestchen ganz blattlos ist, sind die Uebergänge weniger in die Augen fallend; doch existiren sie, wie man an Fig. 23 A, 24 A und 25 A sehen kann.“

Von den eben erwähnten Figuren stellt Fig. 24 (Tab. IV) ein an der Achse unterhalb des Köpfchens befestigtes Gebilde dar, welches von den gewöhnlichen Laubblättern, ausser durch die geringere Grösse, nur durch die etwas stielartig verschmälerte, wenigzellige Basalregion abweicht. Das in der Fig. 25 gezeichnete Uebergangsblatt stimmt in Grösse und Form am meisten mit den Brutorganen überein, auch ist ein (einzelliger?) Träger hier deutlich ausgebildet, obgleich viel kürzer und dicker als bei den typischen Brutorganen. Fig. 23 stellt einen beblätterten, von einem Brutköpfchen begrenzten Spross vor, mit einem

mitten am Pseudopodium befestigten Uebergangsblatt, dessen Structur jedoch nicht wiedergegeben wird.

S. BERGGREN schliesst sich (in „Jakttagelser öfver mossornas könlösa fortplantning“, Lund 1865) der Ansicht SCHIMPER's an und weist nach, dass die betreffenden „Brutknospen“ keimfähig sind und dass an den Keimfäden Moospflanzen entstehen.

In den späteren morphologischen Arbeiten über die Laubmoose scheint die Ansicht SCHIMPER's keine Berücksichtigung gefunden zu haben. Die Brutorgane bei *Aulacomnium* werden hier entweder als Brut„knospen“ bezeichnet oder sie gehen unter der indifferenten Benennung Brut„körper“. Ueber deren morphologischen Werth wird überhaupt nichts gesagt.

Vor Kurzem hat CARL MÜLLER (Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1897, S. 279 ff.) die Entwicklung dieser Organe bei *Aulacomnium androgynum* ausführlich beschrieben. Er erwähnt dabei auch die verschiedenen in der Litteratur ausgesprochenen Ansichten über deren morphologische Natur, spricht aber in dieser Beziehung selbst keine Meinung aus.

Noch später giebt CORRENS („Vorläufige Uebersicht über die Vermehrungsweisen der Laubmoose durch Brutorgane“, Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1897, S. 374 ff.) den betreffenden Organen bei *Aulacomnium palustre* den Werth metamorphosirter Blätter und bezeichnet sie demgemäss als „Brutblätter“, während er die Brutorgane bei *A. androgynum* für metamorphosirte Paraphysen hält.

Seit einiger Zeit mit Untersuchungen über Moose beschäftigt, die ich auf Anregung meines hochverehrten Chefs, Herrn Geheimrath Professor Dr. O. BREFELD, angefangen, habe ich auch Gelegenheit gehabt, die Brutorgane bei *Aulacomnium androgynum* zu untersuchen, und bin dabei zu der Auffassung gelangt, dass die fraglichen Organe, in Uebereinstimmung mit der Ansicht SCHIMPER's, als metamorphosirte Blätter angesehen werden müssen, dass also die von CORRENS (l. c.) für die Brutorgane des *Aulacomnium palustre* (und anderer Laubmoose) gewählte Bezeichnung „Brutblätter“ auch für diejenigen des *A. androgynum* berechtigt ist.

Der Verlauf der ersten Zelltheilungen in den Anlagen der Brutorgane bei *A. androgynum* scheint zunächst gegen die Deutung derselben als Blätter zu sprechen. Während die Blätter bei sämtlichen Bryales schon von Anfang an sich mittelst einer zweiseitigen Scheitelzelle aufbauen, theilt sich die Scheitelzelle der fraglichen Brutorgane anfangs, bei der Bildung des fadenförmigen Trägers, durch horizontale Wände, ist also einschneidig; erst später, und zwar gleichzeitig mit oder bald nach der Anlage des eigentlichen Brut„körpers“, tritt eine zweiseitige Scheitelzelle auf (vgl. CARL MÜLLER l. c.) Auch hat CORRENS, wohl eben aus diesem Grunde, wie schon bemerkt,

die betreffenden Brutorgane als metamorphosirte Paraphysen betrachtet.

Nun existiren aber alle möglichen Uebergänge von typischen Brutorganen mit langen, mehrzelligen, einzellreihigen Trägern zu typischen, ungestielten, breit inserirten Laubblättern. Schon SCHIMPER hat, wie oben erwähnt, zwei solche Uebergangsstufen abgebildet. In der freien Natur kommen sie wohl nur spärlich vor. Wenigstens habe ich bei wiederholtem Durchmustern reichlichen Materiales deutliche Uebergangsgebilde nur selten und in geringer Anzahl gefunden. Dagegen traten in auf stets feucht gehaltenem Kies angesetzten, von einem Glasdeckel bedeckten Culturen, die an einem Nordfenster in einem geheizten Zimmer standen, nach einiger Zeit Uebergangsstadien an mehreren Sprossen auf, nach vier Monaten kamen solche sehr häufig in sämmtlichen Culturen vor. Theils an den von den ausgesäeten Brutorganen erzeugten Protonemafäden, theils an den Achsen der ausgelegten Sprossfragmente waren nach dieser Zeit in reichlicher Menge neue Sprosse gebildet worden, die wohl in Folge der relativ geringen Beleuchtung und der hohen Feuchtigkeit der unter dem Glasdeckel befindlichen Luft stark verlängert waren. An diesen Sprossen traten häufig Brutorgane auch an dem zwischen der Laubblattregion und der apicalen Kopfsammlung befindlichen Achsentheil, entweder in unregelmässigen, mehr oder weniger dichten Gruppen oder von einander gänzlich isolirt auf.

Im ersten Falle sind die Träger nur unbedeutend kürzer als bei den kopfständigen Organen und werden wie bei diesen gewöhnlich von mehreren, einreihigen Zellen aufgebaut, unter denen die oberste, dem eigentlichen Brut„körper“ angrenzende als Trennzelle (*Dolichotmema* nach CORRENS' Terminologie l. c.) bei der Ablösung der letzteren fungirt.

Wenn dagegen die Brutorgane an der Achse mehr isolirt stehen, so sind deren Träger schon an den nächst unter dem Köpfchen befestigten Organen bedeutend kürzer als bei den kopfständigen und bestehen gewöhnlich aus nur 2 Zellen, von denen die obere als *Dolichotmema* ausgebildet ist, während die untere direct von einer Epidermiszelle der Achse ausgeht; oder der Träger ist, wie in Fig. 2, mittelst eines erweiterten, mehrzellreihigen Basaltheiles an der Achse befestigt, also nur in seinem oberen Theil einzellreihig; in diesem Falle kann der einzellreihige Theil desselben auf das *Dolichotmema* selbst reducirt werden.

In den oben erwähnten Fällen stimmt der Brut„körper“ selbst in Form und zelligem Aufbau mit den kopfständigen Brutkörpern gewöhnlich vollständig überein.

In weiterer Entfernung von dem endständigen Köpfchen können dann einige Bildungen folgen, bei denen der Träger einen durchweg oder zum

grössten Theil mehrzellreihigen Aufbau zeigt (vgl. Fig. 3). Sämmtliche Zellen des Trägers haben hier dünnere Wände als die des Brut„körpers“; ein besonders differenzirtes Tmema tritt aber nicht auf, und der Brutkörper scheint nicht abgelöst zu werden. Der Träger verbreitert sich auch hier gegen die Insertionsstelle an der Achse. An den weiter nach unten befestigten Organen verbreitert und verlängert sich der Basaltheil noch mehr und erhält eine immer deutlicher werdende blattartige Ausbildung (Fig. 4.) In gewissen Fällen ist an den oberen typischen Laubblättern eine stielartige Einschnürung nahe der Blattspitze vorhanden (Fig. 5); der apicale, oberhalb dieser Einschnürung befindliche Blatttheil erinnert dann durch seine oval-lanzettliche Form an einen Brut„körper“, mit dem er auch an Grösse mehr oder minder übereinstimmt. Ein solches Blatt hat nach meiner Auffassung in den Anfangsstadien der Entwicklung eine Brut„körper“-artige Ausbildung angestrebt, ist aber später in die Laubblattform zurückgekehrt. Dem grösseren unteren, typisch laubblattartig ausgebildeten Theil des Blattes entsprechen die verbreiterten Basaltheile der in den Figuren 2—4 gezeichneten Brutorgane.

Es kommt übrigens auch, wiewohl selten, vor, dass einzelne kopfständige Brut„körper“ ohne Vermittelung eines Trägers der kopfförmig erweiterten Achsenspitze aufsitzen. Ich habe dies in alten Culturen an aussergewöhnlich lang ausgewachsenen, mit einem verkümmerten, nur wenige Brutorgane tragenden Köpfchen endigenden Achsen gefunden.

Die Ausbildung eines fadenförmig gestreckten Trägers der kopfständigen Brutorgane erklärt sich meines Erachtens aus der dicht gedrängten Stellung dieser letzteren. Die dicht beisammen stehenden Anlagen werden zunächst durch die beschränkten Raumverhältnisse gezwungen, nur in einer Richtung und zwar gegen die freie Peripherie des Köpfchens auszuwachsen. Wahrscheinlich wird wohl die nachträgliche Streckung der Trägerzellen durch die zufolge der dichten Stellung der Anlagen geschwächte Beleuchtung begünstigt. Diese Streckung des Trägers erfolgt unterhalb der schon in den ersten Anfangsstadien vorhandenen kuppelförmigen Erweiterung, die später zum eigentlichen Brut„körper“ auswächst. Dass die also wohl aus rein mechanischen Gründen abzuleitende Ausbildung eines lang gestreckten fadenförmigen Trägers auch für die Pflanze vortheilhaft ist, liegt auf der Hand. Auf diese Weise findet nämlich die Ablösung der Brutkörper leichter statt, und ausserdem wird die gleichzeitige Bildung einer grösseren Anzahl Brutorgane in ein und demselben Köpfchen ermöglicht, als wenn die Träger kürzer wären, bezw. wenn sie gar nicht zur Ausbildung kämen. Bei *Aulacomnium palustre*, wo bekanntlich die Brutorgane nicht so dicht angehäuft sind, sind keine Träger von Nöthen und werden auch nicht ausgebildet.

Die einschneidige Scheitelzelle der Brutorgananlagen bei *A. androgynum* geht, wie auch CARL MÜLLER ausdrücklich betont, in den weitaus überwiegenden Fällen in eine zweischneidige über, die entweder schon von Anfang an oder doch nachträglich an dem Aufbau des eigentlichen Brut„körpers“ sich beteiligt. Diese Scheitelzelle büst nach Abscheidung einer geringen Anzahl von Segmenten ihre Thätigkeit ein, und die weitere Ausbildung des Brutkörpers geschieht durch Theilung der Segmente (CARL MÜLLER l. c.). In dem Auftreten einer zweischneidigen Scheitelzelle und dem frühzeitigen Erlöschen ihrer Thätigkeit stimmen die Brutorgane mit den Laubblättern völlig überein.

Die Zellen der Brutkörper erreichen in normalen Fällen eine viel beträchtlichere Grösse als die der Laubblätter. Aber auch hierin macht sich ein deutlicher Uebergang zwischen beiderlei Organen bemerkbar. So tragen häufig (wie in Fig. 3 und 4) die isolirt am Köpfchenstiel stehenden Uebergangsgebilde in ihrem apicalen, zuerst gebildeten Theil, auch durch die Grösse der Zellen, völlig den Charakter von Brutorganen, während sie in dem basalen Theil, ausser durch die oben erwähnte Verbreiterung und Verkürzung des Trägers, auch durch die kleineren (und in einer vermehrten Anzahl vorhandenen) Zellen einen beginnenden Rückgang zur Laubblattnatur bekundigen. Auch unter den kopfständigen Brutorganen kommen, nicht nur in den Culturen, sondern auch manchmal in der freien Natur, solche vor, die (bei einer aussergewöhnlich kräftigen Ausbildung) einen ähnlichen Unterschied in der Grösse der Zellen im oberen und unteren Theil aufweisen.

Es kommen unter den isolirt stehenden Brutorganen auch solche vor, die in Bezug auf die Grösse der Zellen auch in dem apicalen Theil mit den Laubblättern übereinstimmen, in ihrer Form aber und im Vorhandensein eines stielartig verschmälerten Basaltheiles, eventuell auch durch den Besitz eines Dolichotemas, sich wie Brutorgane verhalten. Solche Gebilde sind in Fig. 1 vorhanden.

Im Allgemeinen sind an ein und derselben Achse die jetzt beschriebenen Uebergangsstufen zwischen normalen Laubblättern und Brutorganen nur zum Theil repräsentirt. Bisweilen zeigen die Uebergangsgebilde eine mehr oder minder regelmässig spiralförmige Anordnung an der Achse (Fig. 1), in vielen Fällen sind sie aber ziemlich unregelmässig über den oberen Theil des Köpfchens vertheilt, resp. stellenweise in Gruppen zusammenstehend. Auch ist nicht immer ein regelmässiges Aufeinanderfolgen der Uebergangsstufen von unten nach oben vorhanden: manchmal sind nämlich unterhalb eines laubblattartigen Gebildes Organe befestigt, die sich in Form und Grösse, resp. Aufbau mehr den Brutorganen nähern. In einigen Fällen war die Achse zwar weit nach unten hin mit Brutorganen reichlich besetzt, diese

zeigten aber, abgesehen von den verkürzten Trägern, keine oder nur spärliche Uebergänge zu den Laubblättern. Es kam dies besonders in alten Culturen an solchen Sprossen vor, wo die Köpfchen von der Achse durchwachsen waren (vgl. Fig. 6 und 7¹).

In Folge dieser Unregelmässigkeiten wurde es nur durch Beobachtung einer beträchtlichen Anzahl von Köpfchenträgern möglich, die verschiedenen Uebergangsstufen aufzufinden, die zusammen eine lückenlose Serie zwischen den typischen Brutorganen und den typischen Laubblättern bilden.

Bekanntlich kommt eine entsprechende Serie von Uebergangsblättern bei der nächst verwandten Art, *A. palustre*, auch in der freien Natur und zwar öfters an ein und derselben Achse zur Ausbildung. Die Brutblätter sind hier auch in normalen Fällen nicht ausschliesslich an der Spitze der Achse befestigt, sondern über dieselbe auch weit nach unten mehr oder weniger gleichmässig vertheilt, *wo sie allmählich in die Laubblattform übergehen. Auch ist hier die Metamorphose nicht so weit fortgeschritten wie bei *A. androgynum*.

Auch die functionellen Unterschiede zwischen den beiderlei Organen sind bei *A. palustre* nicht so scharf ausgeprägt, wie bei *A. androgynum*. Bei jener Art ist die Propagationsfähigkeit nicht ausschliesslich auf die Brutblätter beschränkt, auch die von der Achse losgetrennten Laubblätter können unter geeigneten Bedingungen zur Keimung gebracht werden. Bei *A. androgynum* habe ich die typisch ausgebildeten Laubblätter, auch wenn sie losgetrennt wurden, immer steril gefunden. (Dagegen sind hier auch solche Uebergangsblätter, die zwar den normalen Brutorganen ähnlicher als den Laubblättern sind, aber kein Thema besitzen und von der Achse nicht abfallen, wenigstens in einzelnen Fällen noch keimfähig, und zwar auch ohne von der Achse losgetrennt zu werden).

Bei *A. androgynum* findet die Keimung der Brutorgane in der Regel an dem resp. den unteren Stockwerken der Mittelregion statt; es werden hier gewöhnlich von 2, mitunter von 3 oder sogar 4 Zellen Keimschläuche getrieben. Nur in vereinzelt Fällen geht ein Keimschlauch von einer Zelle des oberen, die Scheitelzelle begrenzenden Stockwerkes aus; die Scheitelzelle selbst, ebenso wie die basale Zelle resp. Zellen sind immer steril. Auch an den Brutblättern bei *A. palustre* ist die Scheitelzelle und, soweit ich habe finden können, auch die an dieselbe unmittelbar grenzenden Zellen steril, während die keim-

1) Der verjüngte Achsentheil dieser durchwachsenen Sprosse war öfter dichotomisch getheilt. Fig. 6 stellt einen solchen Spross vor, wo die Achse ausserdem im oberen Theil fasciirt ist, was in alten Culturen sowohl an durchwachsenen, wie an im Uebrigen normalen Sprossen ziemlich häufig vorkam.

fähigen Zellen (die Nematogone, CORRENS l. c.) über beide Seiten des Blattes im Uebrigen zerstreut sind.

Es scheint mir — um das oben Gesagte kurz zusammenzufassen — aus folgenden Gründen berechtigt zu sein, die Brutorgane bei *Aulacomnium androgynum* als umgebildete Laubblätter zu betrachten, dieselben also als Brutblätter zu bezeichnen.

1. Es ist eine lückenlose Serie von Uebergangsformen zwischen den typischen Brutorganen und den typischen Laubblättern bei dieser Art vorhanden.

2. Der eigentliche Brut„körper“ wächst in den weitaus meisten Fällen, wie auch CARL MÜLLER angiebt, entweder von Anfang an oder nachträglich, ähnlich wie die Blätter, unter Vermittelung einer zweischneidigen Scheitelzelle, deren Thätigkeit bald aufhört. Der mittelst einer einschneidigen Scheitelzelle aufgebaute Träger der Brut„körper“ erweist sich als ein später hinzugekommenes, einer leichteren Ablösung derselben und der Ausbildung einer vermehrten Anzahl von Brutorganen an ein und demselben Köpfchen angepasstes Gebilde, welches an denjenigen Brutorganen, die an der Achse isolirt stehen, allmählich rückgebildet wird.

3. An der Keimung der Brutorgane bei *A. androgynum* betheiligte sich nicht die Scheitelzelle und in der Regel auch nicht die dieselbe unmittelbar angrenzende Zellenetage. Die fraglichen Organe stimmen in dieser Beziehung mit den entsprechenden Organen bei dem nahe verwandten *A. palustre*, deren Blattnatur nicht bezweifelt werden kann, überein.

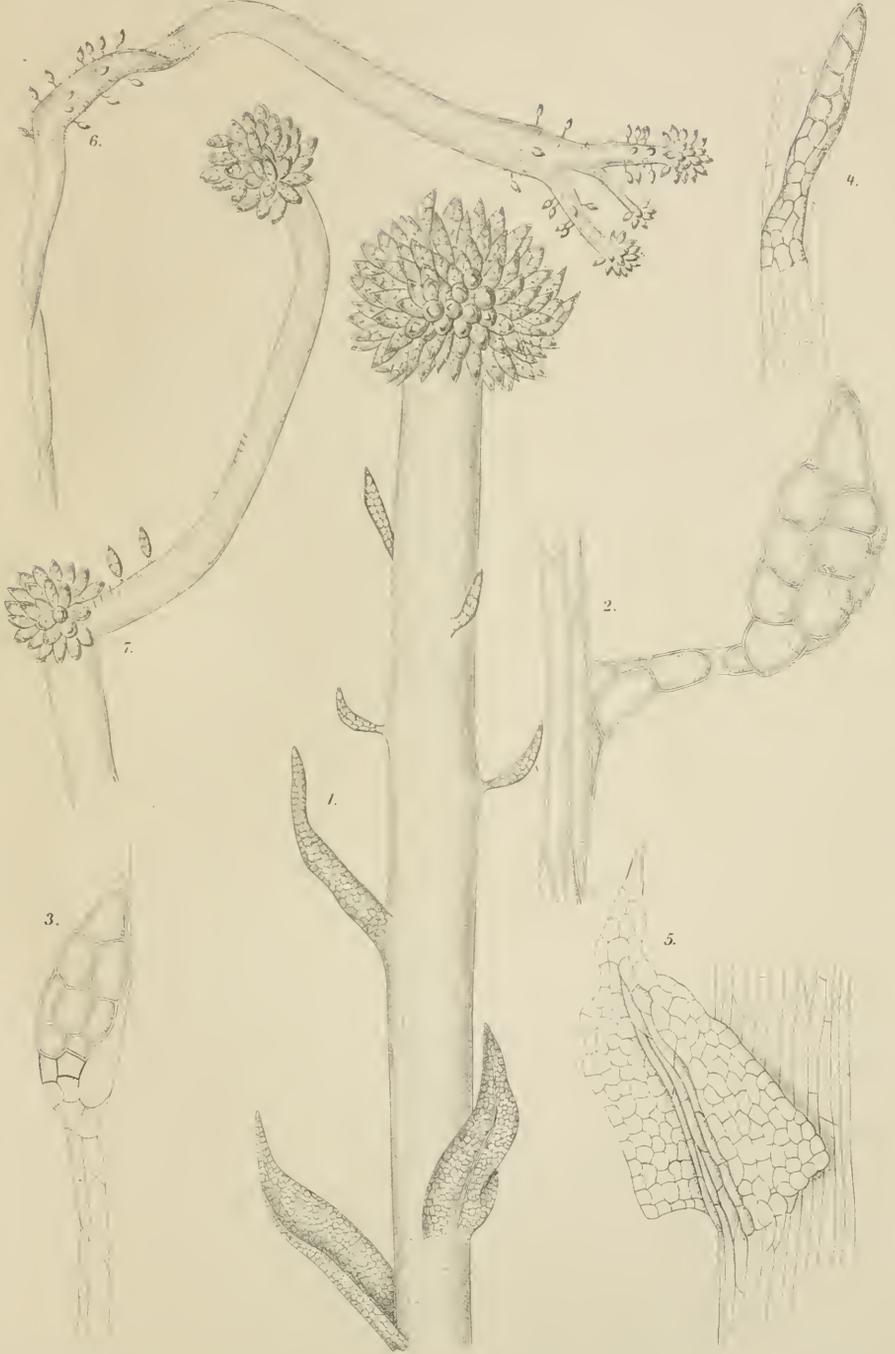
Münster i. W., Botanisches Institut der Akademie, April 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren von *Aulacomnium androgynum* (L.) Schwaegr.

- Fig. 1. Der obere Theil eines von einem Brutköpfchen begrenzten Sprosses („Pseudopodiums“) aus einer 4 Monate alten Cultur. Zwischen den typischen Laubblättern und den Brutblättern finden sich Uebergangsblätter. Vergr. 45.
- „ 2, 3, 4. Isolirt an der Achse befestigte Uebergangsblätter von überwiegender Brutblattnatur. Vergr. Fig. 2 und 3 = 305, Fig. 4 = 150.

- Fig. 5. Uebergangsblatt von überwiegender Laubblattnatur. Nur der apicale Theil oberhalb der Einschnürung ist Brutblatt-ähnlich ausgebildet. Vergr. 150.
- „ 6. Ende eines Brutblätter tragenden Sprosses, der (an der Umbiegungsstelle) eine centrale Durchwachsung zeigt und an der Spitze wiederholt dichotomisch getheilt ist. Der obere (in der Figur horizontale) Theil der Achse ist fasciirt. Vergr. 20.
- „ 7. Seitliche Durchwachsung eines Brutköpfchens. Vergr. 45.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Grevillius Anders Yngve

Artikel/Article: [Ueber den morphologischen Werth der Brutorgane bei *Aulacomnium androgynum* \(L.\) Schwaegr. 111-118](#)