

3. Hans Satter: Zur Kenntniss der Antheridienstände einiger Laubmoose.

(Mit Tafel I).

Eingegangen am 15. Januar 1884.

Bei einer grossen Zahl von Laubmoosen stehen bekanntlich die Antheridienstände an der Spitze von mehr weniger entwickelten Sprossen. Leitgeb¹⁾ und Kühn²⁾ zeigten, dass in diesen Fällen der Sprossscheitel selbst bei der Antheridienbildung aufgebraucht wird, und dass schon das erste Antheridium des Standes aus der Sprossscheitelzelle sich entwickelt, und somit den Abschluss einer Sprossachse bildet.

Leitgeb versuchte später, diese Art der Entwicklung als eine allgemeine Regel für alle Laubmoose aufzustellen und einige dieser Regel sich scheinbar nicht fügende Fälle zu erklären. So brachte er für *Sphagnum*, wo entlang der Sprossachse je ein Antheridium am anodischen Rande einer Blattinsertion steht, entwicklungsgeschichtlich den Nachweis, dass die Antheridien in Bezug auf Zeit und Ort ihrer Anlage vollkommen mit den Seitensprossen übereinstimmen und es so wohl gerechtfertigt wäre, sie auf Seitensprosse zurückzuführen, welche auf ihre Urmutterzelle reduziert erscheinen³⁾.

Auch das abweichende Verhalten bei *Polytrichum*, wo inmitten des Antheridienstandes die Sprossscheitelzelle erhalten und entwicklungs-fähig bleibt, derselbe daher später durchwachsen wird, findet im Sinne Leitgeb's eine befriedigende Erklärung durch die schon von Hofmeister⁴⁾ entwicklungsgeschichtlich begründete Annahme, den Antheridienstand von *Polytrichum* als ein zusammengesetztes Ausweigungssystem zu betrachten, welches von einer Mehrzahl fertiler, den einzelnen Antheridiengruppen entsprechender Seitenzweige gebildet wird, deren Scheitelzelle zum ersten Antheridium der Gruppe sich entwickelt, während die des Hauptsprosses vegetativ bleibt.

1) „Entwicklung der Antheridien bei *Fontinalis antipyretica*.“ Sitzungsber. der Wiener Akademie 1868.

2) „Zur Entwicklungsgeschichte der *Andreaeaceen*.“

3) „Wachsthum des Stämmchens und Entwicklung der Antheridien bei *Sphagnum*.“ Sitzungsber. d. Wiener Akademie 1869; und Flora 1882, No. 30: „Die Antheridienstände der Laubmoose.“

4) Botan. Zeit. 1870, No. 29, und Leitgeb: „Die Antheridienstände der Laubmoose.“ Flora 1882, No. 30. Man vergleiche auch den von Göbel — „Die Antheridienstände von *Polytrichum*“ in Flora 1882, No. 21 — erhobenen Einwand.

Ein anderes Stellungsverhältniss des Antheridienstandes, welches ebenfalls gegen die Leitgeb'sche Regel zu sprechen scheint, sich aber — und dies zu zeigen ist Aufgabe der nachfolgenden Zeilen — derselben vollkommen fügt, findet sich bei denjenigen monöcischen Laubmoosen, bei welchen die Antheridien entweder ganz frei in der Achsel eines Stengel- oder auch Perichaetal-Blattes angetroffen werden (und in dieser Stellung ganz an die betreffenden Verhältnisse vieler akrogynen Jungermanniaceen erinnern), oder ausserdem durch ein einziges gewöhnlich etwas modifiziertes Blatt von oben her gedeckt erscheinen.

Ein solches Verhalten zeigen nebst einer grösseren Zahl von Bryinen auch *Phascum cuspidatum* und das bezüglich seiner Sporogonentwicklung so interessante *Archidium*¹⁾.

Schimper²⁾ beschreibt die Antheridienstände dieser beiden Phascaceen, und zwar für *Phascum cuspidatum* folgendermaassen: „fiores masculi, foliis caulinis axillares, foliolo unico involucrali, ecostato, obtecti.“ Etwas anders lauten die Angaben für *Archidium*, wo die Antheridien entweder frei in den Achseln der Perichaetalblätter stehen — „antheridia nunc libera, et foliis perichaetialibus axillaria“ —, oder in einem von zwei Perigonblättern gebildeten Knöspchen eingeschlossen sind — „nunc foliis perigonalibus duobus, ovatis, ecostatis, laxe areolatis inclusa“ —.

Diese Angaben Schimper's konnte ich im Wesentlichen bestätigen, muss jedoch bezüglich *Phascum cuspidatum* beifügen, dass an Pflanzen, welche zwei Fruchttäste entwickeln, die immer an der Gabelungsstelle dieser beiden sich vorfindenden Antheridien von zwei solcher Blättchen gedeckt werden.

Nach diesen Angaben Schimper's musste mich eine Zeichnung Hofmeister's befremden, in welcher der obere Theil einer jungen Pflanze des *Phascum cuspidatum* abgebildet wird, der zwei typische Sprosse zeigt, deren einer nach drei Blatcyklen mit der Antheridiengruppe endet, während der andere, etwas kürzere die Archegonien trägt³⁾. Eine solche Selbstständigkeit des männlichen Sprosses mit

1) So sehr *Phascum cuspidatum* und *Archidium* in Bezug auf die Antheridienstände übereinstimmen, so verschieden sind die diesbezüglichen Verhältnisse bei anderen Phascaceen. So finden wir die Antheridien in den Achseln der aufeinanderfolgenden Perichaetalblätter entweder freistehend — *Pleuroidium subulatum*, *palustre* oder, analog den männlichen Seitensprossen von *Fontinalis* in kleine, wenigblättrige Knöspchen eingeschlossen — *Pleuroidium alternifolium* —. Aber auch die Arten der Gattung *Phascum* selbst differiren in dieser Beziehung bedeutend, indem z. B. die männliche Blüthe bei *Ph. carniolicum* und *bryoides* einen selbständigen sechsblättrigen Spross darstellt, andererseits — bei *Ph. rectum* und *curvicollum* — beiderlei Geschlechtsorgane an demselben Stande zu einer hermaphroditischen Blüthe vereinigt erscheinen.

2) *Bryologia europaea*. Vol. I.

3) „Vergleichende Untersuchungen.“ Taf. XIV, Fig. 20.

Ausbildung mehrerer Blattcyklen, wie sie aus der Hofmeister'schen Zeichnung hervorgeht, ist mir an dem zahlreichen Materiale, welches mir zur Untersuchung vorlag, nie untergekommen, entspricht auch keineswegs dem oben von Schimper beschriebenen fertigen Zustand der männlichen Blüthe, und es ist daher, falls nicht eine ausserordentlich seltene Ausnahme hier vorlag, immerhin möglich, dass eine Verwechslung mit einem anderen *Phascum* stattgefunden hatte.

Diese eigenthümliche Stellung der Antheridien seitlich am Stamme, sowie das Vorhandensein oder Fehlen des Deckblättchens konnte nur entwicklungsgeschichtlich erklärt werden, und dies bezwecken folgende Zeilen.

Die jungen, meist unverzweigten, mit dreischneidiger Scheitelzelle wachsenden Pflänzchen von *Phascum cuspidatum* beginnen im ersten Frühjahr mit der Anlage von Geschlechtsorganen, und zwar in der Weise, dass die Scheitelzelle und die jüngsten Segmente zu Antheridien auswachsen (Fig. 1). Das erste Antheridium entsteht auch hier aus der Scheitelzelle selbst, die übrigen aus den drei jüngsten Segmenten; in Fig. 1 erscheinen diese letzteren in ihrer ersten Anlage als papillöse Auftreibungen der Segmente.

Ueber diese drei Segmente geht die Antheridienbildung nicht hinaus, man ist auch an älteren Stadien im Stande, die bis zu acht wachsende Zahl der Antheridien, welche in der Folge, wie es scheint, ganz regellos aus Segmenttheilen sich entwickeln, auf eben diese drei Segmente zurückzuführen (Fig. 2).

Während so mit der Antheridienbildung der Hauptspross abgeschlossen wird, sehen wir zu gleicher Zeit hinter den den Antheridienstand zunächst begrenzenden drei Blättern, und aus demselben Segmente wie diese entstanden, Seitensprosse auftreten, und zwar in der Weise, dass entweder nur das jüngste blattbildende Segment einen solchen producirt (Fig. 3), oder aber, dass auch hinter dem zweiten, in seltenen Fällen auch hinter dem dritten — ältesten — Blatte, und zwar in jedem Falle hinter der kathodischen Blatthälfte solche Sprosse zur Entwicklung gelangen. Diese sind es nun, welche nach kurzem vegetativen Wachsthum, das sich auf die Anlage von gewöhnlich nur drei Blattcyklen beschränkt, zur Bildung von Archegonien übergehen.

Dabei erleiden nun jene Blättchen, hinter welchen Sprosse aufgetreten waren insofern eine Modifikation, als die Ausbildung der Mittelrippe, die keinem Stengel und Perichaetalblatte fehlt, entweder ganz unterbleibt, oder doch nur andeutungsweise geschieht, und weiter dadurch, das sie einerseits durch die sich immer stärker entwickelnde weibliche Knospe in ihrer Insertion mannigfache Verschiebungen erleiden, so z. B. häufig s förmig gekrümmt erscheinen (Fig. 4).

Von den vier — fünf Archegonien, welche an diesen Seitensprossen zur Entwicklung gelangen, und welche in ihrem Aufbau voll-

kommen mit der von Janczewsky beschriebenen Entwicklungsweise übereinstimmen, bildet sich das erste aus der Scheitelzelle (Fig. 5), die übrigen folgen aus den jüngsten Segmenten.

Zur Zeit der Geschlechtsreife ragt die weibliche Blüthe nur wenig über den Antheridienstand hervor (Fig. 6), und erst nach der Befruchtung — zur Fruchtbildung gelangt immer nur ein Archegon — tritt eine beträchtliche Streckung des weiblichen Astes ein, wodurch der Antheridienstand überwachsen und dabei auf die Seite geschoben wird. Hat sich nur ein weiblicher Spross entwickelt, so findet man an der fruchtenden Pflanze die Antheridien seitlich am Stamme, scheinbar in der Achsel eines Stengelblattes und gedeckt durch ein häutiges Blättchen — ich will es immer Deckblättchen nennen —, welches aus demselben Segmente wie der Seitenspross hervorgegangen ist¹⁾. Werden aber zwei weibliche Sprosse angelegt, so sehen wir Verhältnisse, wie bei der Bildung eines Dichasium's: der Antheridienstand, der Spitze des Hauptsprosses entsprechend steht im Gabelungswinkel der beiden Fruchtspresse und wird von zwei Blättchen (den beiden sprossbildenden Segmenten zugehörig) umschlossen (Fig. 7). Ich habe Pflanzen mit drei Kapseln, welche Schimper abbildet nicht gesehen, doch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass sich in diesem Falle drei Seitensprosse entwickelt hatten, die Antheridien also von drei Deckblättchen eingeschlossen sein werden.

Ganz ähnliche Verhältnisse weist uns nun auch *Archidium phascoides* auf. Auch hier sehen wir an der fruchtenden Pflanze die Antheridien in der Achsel eines Blattes und gedeckt durch ein modificirtes häutiges Deckblatt, hinter welchem sich der die Kapsel tragende Spross erhebt (Fig. 8). Ein Unterschied besteht nur darin, dass, während bei *Phascum cuspidatum* die Kapsel in Folge der starken Streckung des sie tragenden Sprosses weit über den Antheridienstand emporgehoben erscheint, dieselbe bei *Archidium* in Folge der geringen Streckung des weiblichen Sprosses, mit den Antheridien in einer gemeinsamen Hülle, den „Schopfblättern“, wie sie in der Bryologie genannt werden, eingeschlossen bleibt. Auch für diese Pflanze konnte ich nachweisen, dass die Antheridiengruppe den Abschluss der Hauptaxe darstellt, während die Archegonbildung einem Seitensprosse (und zwar einem einzigen) übertragen wird, der sich hinter dem jüngsten, die Antheridien umgebenden Blatte entwickelt hatte, welches letzteres dieselben Modifikationen aufweist, wie die Deckblättchen bei *Phascum*.

Die Angabe Schimper's, dass die Antheridien auch frei in den Achseln der Blätter stehen, konnte ich an dem Materiale, welches mir zur Verfügung stand, nicht bestätigen, indem das Deckblättchen auf Querschnitten jedesmal nachzuweisen war; ich finde es aber leicht er-

1) Man vergl. Fig. 8, welche den fertigen Zustand bei *Archidium* darstellt.

klärlich, dass ein solches Blatt, welches bei der gedrängten Lage der Schopfblätter als Schutzorgan für die Antheridien überflüssig wird, auf einem noch niedrigeren Grade der Ausbildung, als dies bei den von mir untersuchten Pflanzen der Fall war, stehen geblieben sein konnte, und so an der geschlechtsreifen Pflanze übersehen wurde.

Fassen wir nun das oben über *Phascum cuspidatum* und *Archidium* Mitgetheilte noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich Folgendes:

1. Die Antheridiengruppe stellt uns immer einen selbstständigen Spross vor, und zwar den Hauptspross, an welchem sich ein oder mehrere weibliche Seitensprosse entwickeln.
2. Im Falle einer nur geringen Längsstreckung des weiblichen Sprosses finden wir daher Antheridien und Archegonien an der Spitze des Stämmchens in einer gemeinsamen Hülle, dem Schopfe, vereinigt — *Archidium* —, bei stärkerer Entwicklung des weiblichen Astes sympodiale Fortsetzung des männlichen Sprosses, wodurch die Antheridien in die seitliche Stellung gelangen — *Phascum cuspidatum* —.
3. In allen Fällen wird der Scheitel soweit aufgebraucht, als sowohl das erste Antheridium als auch das erste Archegonium aus der Scheitelzelle hervorgeht.

Vergleichen wir nun die Stellungsverhältnisse monöcischer Bryinen, so sehen wir, dass sich die fertigen Zustände an der fruchtenden Pflanze — und nur solche standen mir zur Verfügung — bei mehreren, verschiedenen Familien und Gattungen angehörigen Arten, dem oben für die beiden Phascaceen beschriebenen Verhalten vollkommen anschliessen, indem auch hier, bei nur einem Fruchtaste die Antheridien seitlich am Stamme in der Achsel eines Blattes und gedeckt durch ein häutiges Blättchen angetroffen werden, bei zwei Fruchtsprossen an der Gabelungsstelle dieser beiden sich vorfinden und von zwei Deckblättchen umschlossen erscheinen. Diese Stellung der Generationsorgane konstatierte ich für: *Pottia subsessilis*, *cavifolia*, *truncata*, *minutula*, *Heimii*, *Distichium inclinatum*, *Desmatodon obliquus*, *Laureri* und *Oreas Martiana*¹⁾, vermute sie aber bei noch vielen anderen, mir leider nicht zu Gebote stehenden Formen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass in allen diesen Fällen die Antheridiengruppe auch hier den Abschluss der Hauptachse darstellt, und durch die fast durchwegs stattfindende starke Streckung des Fruchtastes auf die Seite geschoben und überwachsen wird.

Eine Modifikation dieser typischen Stellung der Geschlechtsorgane

1) Ich folge hier bezüglich der Autornamen der in der Bryologie eingehaltenen Nomenclatur.

besteht nun darin, dass die Seitensprosse nicht in unmittelbarer Nähe des Antheridienstandes, sondern schon in tieferen Blattcyklen des männlichen Sprosses angetroffen werden.¹⁾ Dabei kann es wieder geschehen, dass die Seitensprosse entweder sogleich zur Bildung der Archegonien übergehen, oder dass die Antheridienbildung durch mehrere Sprossgenerationen sich wiederholt, und erst eine spätere Generation weiblich wird. Je nachdem nun ein Seitenspross angelegt wird, oder zwei solche gebildet werden, erhalten wir sympodiale Verzweigungssysteme, die entweder den Wickeltypus wiederholen, oder Dichasien darstellen, wie wir solche in geradezu schematischer Weise bei *Amblyodon* wiederfinden.

Die letzten Auszweigungen dieses so entstandenen cymösen Verzweigungssystems sind nun bei dieser letzterwähnten Pflanze nicht immer von rein weiblichen Blüten abgeschlossen, sondern zeigen oft beiderlei Geschlechtsorgane in einem Stande vereinigt, eine echte Zwitterblüte darstellend. Man geht meiner Meinung nach nicht zu weit, wenn man in diesem hermaphroditischen Blütenstande zwei selbständige Sprosse vermuthet, von denen der weibliche Seitenspross so spät angelegt wird, dass er in die Region der zur Antheridienbildung bestimmten Segmente fallend, innerhalb der jüngsten Blätter stehen muss, wobei er selbst seine vegetativen Segmente einbüsst und direkt zur Archegonbildung schreitet. Es gewinnt diese Ansicht an Wahrscheinlichkeit, wenn wir sehen, dass gerade an dieser Pflanze weibliche Aeste, welche in ihrem vegetativen Theile auf zwei blattbildende Segmente verkürzt erscheinen, direkt unter den Antheridien hervorsprossen, andererseits „das Sprossen aus der männlichen Blütenknospe selbst, seitlich vom Blütenboden“ als eine eigenthümliche Erscheinung für *Amblyodon* angegeben wird.²⁾ Ob diese Ansicht berechtigt ist und ob sie sich nicht vielleicht auf die Zwitterblüthen aller Bryinen übertragen lässt, — dies zu prüfen, soll Aufgabe einer weiteren Untersuchung sein.

1) Ein überaus häufiger Fall, den ich für *Orthotrichum crispulum*, *Hutchinsiae*, *Bartramia Halleriana*, *poniformis* und *Amblyodon dealbatus* konstatiren konnte, und der für viele Arten der Gattungen *Orthotrichum*, *Schistidium*, *Physcomitrium*, *Astomum*, *Hymenostomum*, *Bartramia*, *Grimmia* etc. etc. nachzuweisen sein wird. Uebrigens beschreibt schon Schimper für eine grosse Zahl in diese Kategorie gehöriger Bryinen das Auftreten der Antheridien an der Spitze des Stämmchens, und die durch die kräftige Entwicklung der weiblichen Innovationen bedingte Seitenstellung derselben. Beispiele dafür finden sich häufig genug in den 4 ersten Bänden der Bryologie.

2) Bryologie. Vol. IV.

Erklärung der Abbildungen.

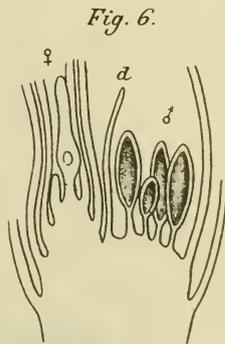
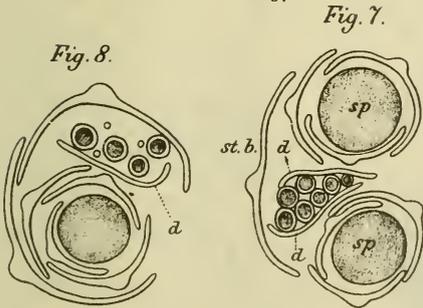
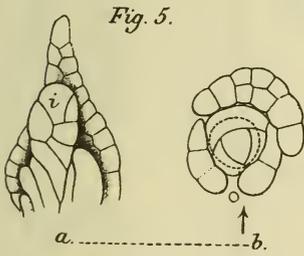
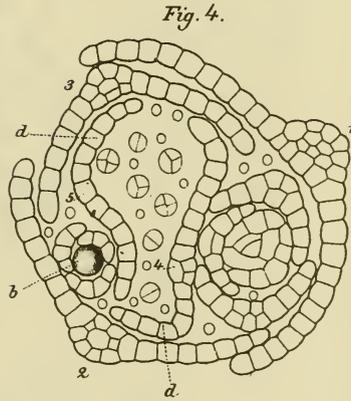
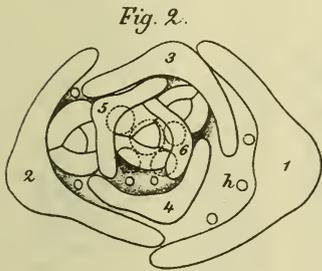
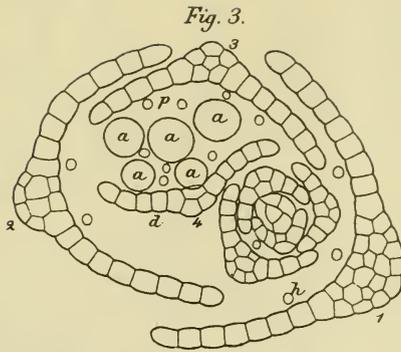
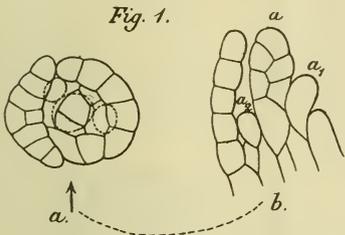
Sämmtliche Figuren wurden mit der Camera lucida entworfen.

Phascum cuspidatum.

- Fig. 1. (310) Scheitel des Hauptsprosses im Quer — 1 a — und Längsschnitte — 1 b.
Die Scheitelzelle desselben ist zum ersten Antheridium a ausgewachsen, welches die für dasselbe charakteristischen Theilungen zeigt; ausserdem sind zwei Antheridienanlagen a_1 und a_2 sichtbar, welche, sowie das erste Antheridium am Querschnitte punktirt erscheinen
- „ 2. (220) Zeigt im Querschnitte die Anlage von 2 Seitensprossen, welche sich aus den jüngsten blattbildenden Segmenten entwickelt hatten Die fünf — punktirt gehaltenen — Antheridien lassen sich noch auf die Scheitelzelle und die drei jüngsten Segmente zurückführen. h: Haare.
- „ 3. (310) Es hat sich nur ein Seitenspross und zwar hinter dem jüngsten Blatte entwickelt. a: Antheridien mit den Paraphysen p.
- „ 4. (310) Entspricht einem älteren als dem in Figur 2 abgebildeten Stadium. Der linksseitige Seitenspross, an welchem eine Archegonanlage b sichtbar ist, liegt tiefer als der rechtsseitige und erscheint durch den Schnitt in seinem obersten Theile getroffen. Die theilweise schon reifen Antheridien sind in ihren Stielen durchschnitten. Das jüngste Blatt des Hauptsprosses zeigt gar keine, das nächst ältere nur Andeutungen einer Mittelrippe.
- „ 5. (310) Die Scheitelzelle eines Seitensprosses ist zu einem Archegonium ausgewachsen, welches bereits seine axile Zelle i ausgebildet hat. Der punktirt Kreis in 5 b zeigt die Umrisse desselben im Querschnitte.
- „ 6. (60) Längsschnitt durch die Spitze einer geschlechtsreifen Pflanze; d: Deckblättchen der Antheridien.
- „ 7. (60) Querschnitt durch eine fruchtende Pflanze in der Höhe der Gabelungsstelle der beiden — durchschnittenen — Fruchstäbe sp. Die Antheridien erscheinen in der Achsel eines Stengelblattes st. b., umgeben von den zwei Deckblättchen. Vergl. Fig. 4.

Archidium phascoides.

- „ 8. (60) Aehnliches Präparat mit dem einzigen Fruchttaste. Vergl. Fig. 3.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Satter Hans

Artikel/Article: [Zur Kenntniss der Antheridienstände einiger Laubmoose. 13-19](#)