

# Über die Verzweigungsart der Muscineen.

Von

**M. Servít.**

(Botan. Institut der k. k. böhm. Universität in Prag.)

---

Mit 4 Abbildungen im Text.

---

Angeregt durch die interessanten Ausführungen über die Verzweigung der Moose in Velenovský's Vergleichender Morphologie<sup>1)</sup>, nahm ich mir vor, diesem Gegenstand noch eingehendere Aufmerksamkeit zu schenken. Ich habe mich dazu um so eher entschlossen, als die Angaben über dieses Thema in der einschlägigen Literatur sich in mancher Hinsicht widersprechen, und infolgedessen der wünschenswerten Klarheit ermangeln. Was bisher über dieses Thema gesagt worden ist, fußte zum größten Teile auf entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen (Leitgeb, Schiffner), wobei die Beobachtung der Zweige im erwachsenen Stadium fast völlig vernachlässigt wurde. Im ganzen konnte ich die Angaben Velenovský's bestätigen; es gelang mir aber doch, in einigen Punkten manch' neue Beobachtung zu machen, oder die schon bekannten Tatsachen zu ergänzen.

Als Untersuchungsmaterial benutzte ich die Mehrzahl der böhmischen Laub- und Lebermoose.

Bei den Lebermoosen unterscheidet man zwei Arten von Verzweigungen. Vorerst die Endverzweigung, bei welcher die Zweige exogen entstehen, dann die interkalare, endogene Sproßbildung. Leitgeb unterscheidet bei dem ersten Verzweigungstypus noch zwei weitere Modifikationen, und zwar die Endverzweigung aus der Segmenthälfte und jene aus dem basiskopen Basilartheile.

Diese Einteilung gründet sich auf dem Verhalten der Sprosse im jugendlichen Stadium, indem sie berücksichtigt, aus welchen Zellen die Zweige sich entwickeln. Wie wir im folgenden zeigen werden, stimmen die Jugendstadien mit vollkommen entwickelten Organen nicht immer überein.

---

<sup>1)</sup> Velenovský, Vergleichende Morphologie. Teil I. Prag (Řivnáč) 1905.

In erster Linie wollen wir den Charakter der sogenannten Angularblätter, wie sie Velenovský in seiner „Vergleichenden Morphologie“ bezeichnet, näher in Betracht ziehen. Velenovský hat zwar die Angularblätter nur für die Gefäßkryptogamen konstatiert, es zeigt sich aber, daß diese morphologische Analogie auch bei den Lebermoosen allgemein zum Vorschein kommt. Schon Leitgeb machte darauf aufmerksam, daß jenes Blatt, welches an der Basis des neuentstandenen Sprosses steht, stets eine abnormale Form aufweist, indem ihm ein Teil — zumeist das Öhrchen, oder auch ein Lappen — fehlt. Leitgeb erklärt diese interessante Erscheinung dadurch, daß der neue Sproß an der Stelle des unentwickelten Blatteils steht. Meinen Beobachtungen zufolge kann aber dieses Blatt, dessen wahren Charakter man besonders bei der Gattung *Mastigobryum* gut zu verfolgen vermag, nicht so einfach gedeutet werden. Dieses Blatt ist stets genau in die Mitte des Verzweigungswinkels inseriert (Fig. 1), und dies in der Weise, daß es seine Zugehörigkeit zu diesem oder jenem Zweige nicht erkennen läßt. Seine Insertionslinie verläuft senkrecht zur Richtung des noch ungeteilten Sprosses (im Gegensatze zu den normalen Blättern, wo sie quer verläuft) und es ist auch, was seine Form anbelangt, ziemlich verschieden, indem es eine dreieckige, der Basis zu stark verschmälerte Form erhält. Die Symmetralachse dieses Blattes verläuft parallel mit jener der Dichotomie.

Aus all' dem Gesagten geht nur hervor, daß es sich hier um das sogenannte Angularblatt Velenovský's handelt; dasselbe gewinnt dadurch an Interesse, daß es zugleich auf zwei Ästen inseriert erscheint, was aus einem mikroskopischen Querschnitt leicht zu entnehmen ist.

Der Umstand, daß beide dichotomischen Zweige miteinander verwachsen, war schon Leitgeb bekannt; bei *Mastigobryum trilobatum* erreicht der verwachsene Teil bis 1 mm Länge, und es sind dabei dicht unter dem Winkel der Dichotomie zwei kleine Unterblätter, die sogenannten Amphigastrien, wahrzunehmen, welche eben die Verwachsung beider Gabeläste verraten.

Das Angularblatt ist bei der Mehrzahl der Lebermoose vorhanden, wenn auch nicht immer so typisch wie bei *Mastigobryum trilobatum* entwickelt. Es ist in jedem Falle symmetrisch ausgebildet und auch so orientiert. Meinen Untersuchungen entsprechend wäre ich geneigt, mich der Ansicht hinzuneigen, daß dem Angularblatte eine spezielle, physiologische Funktion zukommt, indem es dazu bestimmt ist, die jungen Sproßknospen zu schützen. Dieser Aufgabe würde auch der Umstand entsprechen, daß sich dasselbe sehr rasch entwickelt, und in der Tat die jungen Sproßknospen deckt; es ist ja schon im jüngsten Stadium zirka um ein Drittel länger als die ganze Doppelknospe.

Das Angularblatt fehlt nur jenen Arten, deren Verzweigung Leitgeb als Endverzweigung aus dem basiskopen Basilartheile der Segmenthälfte bezeichnet.

Als interessanten Umstand wollen wir auch noch das hervorheben, daß die Blätter eines, durch die Endverzweigung entstandenen



Zweiges eine analoge Orientierung zum Angularblatte aufweisen, wie wir sie bei den Gefäßkryptogamen vorfinden. Wenn wir das Angularblatt als das erste eines der beiden Gabeläste bezeichnen, so wechselt sodann das folgende Blatt am Gabelzweige mit ihm ab.

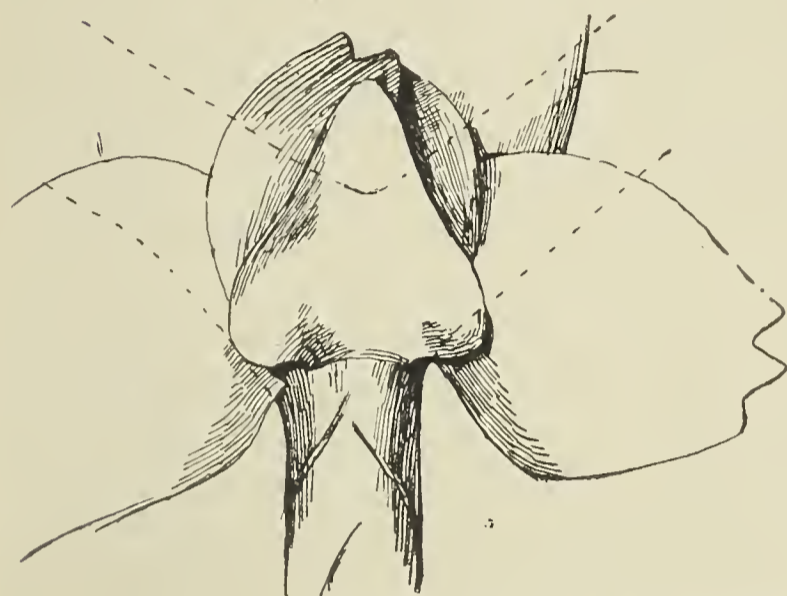


Fig. 1 und 2. *Mastigobryum trilobatum*.

Fig. 1. Angularblatt unter den Gabelästen.

Fig. 2. Verzweigte Flagellen.

Den zweiten Haupttypus der Verzweigungsart der Lebermoose stellt uns die Interkalarverzweigung oder die monopodiale Verzweigung vor. Es ist nun interessant, zu vergleichen, in welchen



Fig. 3. *Plagiochila asplenioides*.

Seitenzweige.

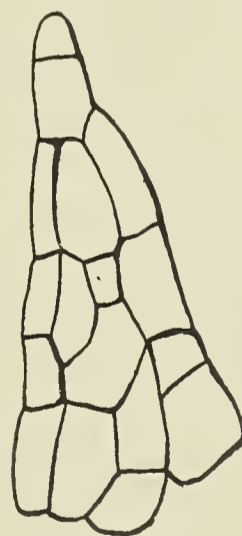


Fig. 4. *Mnium undulatum*.

Ein Blättchen von der basilären Astscheide.

Fällen die monopodiale, und in welchen die dichotomische Verzweigung zum Vorschein kommt. Bei denjenigen Lebermoosen, die dem Substrate angedrückt wachsen, und demzufolge auch zweireihig beblättert sind, macht sich stets nur die Endverzweigung (das ist die Dichotomie) geltend. Die dritte Blattrihe ist bei diesen Leber-

moosen zu den sogenannten Amphigastrien reduziert<sup>1)</sup>. Bei jenen Arten, die ein vertikales Wachstum aufweisen, tritt zwar, auch normal, die Dichotomie, aber außerdem noch die interkalare Verzweigung auf. Es ist unrichtig, wenn Leitgeb behauptet, daß nur *Haplomitrium* keine bilaterale Ausbildung aufzuweisen vermag. Einige Arten der Gattung *Jungermania*, so die *J. julacea*, sowie auch einige *Cephalozien*, die vertikal wachsen, sind allseitig beblättert, und demzufolge durch eine interkalare Verzweigung gekennzeichnet. Ein allgemein bekanntes Beispiel der Monopodialverzweigung stellt uns das *Mastigobryum trilobatum* dar. Die obengenannte *Jungermania* ist in ihrer Verzweigungsart der Flagellen den pleurokarpischen Laubmoosen völlig homolog. Auch was den Ursprung dieser flagellenartigen Ausläufer betrifft, muß konstatiert werden, daß dieselben ausnahmslos aus der Blattachsel hervorkommen.

Mitunter beobachtet man, daß bei *Mastigobryum trilobatum* mehrere flagellenartige Zweige aus einer Blattachsel entspringen. Hierbei habe ich einmal vorgefunden, daß zwei solche Äste bis zu der Hälfte miteinander verwachsen. Auch die Verzweigung dieser, in drei Reihen mit kleinen schuppenförmigen Blättchen bewachsenen Flagellen, scheinen bisher wenig berücksichtigt zu werden. Die Zweige treten bei den verzweigten Sprossen stets genau aus der Achsel der Schuppen endogen hervor, wobei an der Basis des Zweiges stets die, für die interkalare Verzweigung so charakteristische Scheide entwickelt ist. Wie ich beobachten konnte, kommt diese Verzweigung entweder normalerweise oder in jenen Fällen, wo der Sproßgipfel beschädigt worden ist, vor. Es handelt sich also im letzteren Falle um eine natürliche Regeneration, die auch mit jener der Gefäßpflanzen übereinstimmt, da die neu entstandenen Zweige die Richtung des beschädigten Gipfels einnehmen (Fig. 2).

Eine interessante Modifikation dieser Verhältnisse konnte ich bei der *Plagiochila asplenioides* feststellen, deren Verzweigung vorzugsweise durch die Dichotomie geschieht. In einigen Fällen kommt aber auch bei dieser bilateral beblätterten Art die interkalare (monopodiale) Verzweigung vor, und dies bei sonst ganz normalen Pflänzchen, die aber nur selten auch die dichotomische Verzweigung aufweisen. Zum größten Teile waren sie unverzweigt, und die interkalar entstandenen Zweige entsprangen aus den Achseln der normalen Blätter und zwar genau in der Mitte ihrer Insertion (Fig. 3). Sie waren auch, wie ihre Mutterachse, bilateral beblättert, es war aber nicht gut möglich, die wechselseitige Orientierung der kleinen Blättchen an der Basis des Sprosses zu bestimmen. Der unterste Teil des Zweiges ist von einer Scheide umgeben, welche hier die bedeutendste Länge, die ich bei den Moosen beobachtet habe, erreicht (bis 3 mm). Die Figur 3 veranschaulicht jenes Stadium, wo der Sproß in der Form eines Hökers erscheint,

<sup>1)</sup> Dieser Terminus wird mit Unrecht — wie Velenovský zuerst mit Nachdruck betont hat — auch für die trichomartigen Schuppen an der Unterseite des Thallus der frondlosen Lebermoose benutzt.



welcher eben die Rindenkruste durchbrochen hat. Die Scheide ist zu dieser Zeit noch nicht entwickelt, indem sie erst im späteren Stadium durch das Gewebe langer, zylindrischer und fast vollkommen chlorophyllfreier Zellen in Form von durchflochtenen Fasern bemerkbar wird.

Bei *Mastigobryum* entspringen nicht selten mehrere flagellenartige Sprosse aus der Achsel der Unterblätter. Desgleichen beobachtete ich bei *Plagiochila* zwei Pflanzen, bei denen je zwei Zweige aus der Blattachsel hervorbrachen; dabei war aber der zweite vertikal oberhalb des ersten inseriert. Diese seriale Anordnung der Sprosse erinnert auffallend an jene der dikotylen Phanerogamen.

Es ist wohl eine interessante Tatsache, daß bei den Lebermoosen die beiden Verzweigungstypen promiscue vorkommen. Ich wäre aber nicht geneigt, zu glauben, daß dies der Ausdruck dessen ist, daß die Verzweigungsart bei den Lebermoosen keine stabilisierte sei. Es scheint vielmehr, daß ein jedes folioses Lebermoos beider Verzweigungstypen fähig ist, daß aber, je nachdem die Pflanze dem Substrate angedrückt oder vertikal wächst, dies oder jenes zur Geltung kommt. Jene Lebermoose, die die erstere Wachstumsart aufweisen, verzweigen sich in der Regel dichotomisch, dagegen die vertikal wachsenden monopodial. Bei *Mastigobryum* und *Plagiochila* treten dann beide Verzweigungsarten hervor, was aber gewiß auch bei anderen Lebermoosen der Fall sein wird.

Wir wollen nun unsere Aufmerksamkeit dem Verzweigungstypus der Laubmoose zuwenden. In der einschlägigen Literatur finden wir nur dürftige Angaben über diesen Gegenstand. Die meisten Morphologen schließen sich den Ansichten Leitgeb's<sup>1)</sup> an, der jeden Zusammenhang zwischen dem Zweige und dem unterstehenden Blatte verneint. Er sagt, daß ein jeder Zweig zu dem oberstehenden Blatte gehört, und daß er erst sekundär zu dem unterstehenden Blatte, mitunter bis in seine Achsel verschoben wurde.

Velenovský<sup>2)</sup> war der einzige, der auf Grund morphologischer Untersuchungen zu dem Schlusse gelangt ist, daß die Seitenzweige der Laubmoose ausnahmslos in die Achsel der unterstehenden Blätter gehören. Wenn dieser Zusammenhang nicht deutlich ist, so ist dies nach Velenovský erst durch sekundäre Verschiebung des Seitenzweiges auf die Mutterachse zu erklären. Diese morphologische Deutung steht im Widerspruche mit den ontogenetischen Tatsachen, nach welchen der Seitenzweig der Laubmoose als ein Höcker am Grunde des nächst obenstehenden Blattes entsteht. Die vergleichende Morphologie hat jedoch an unzähligen Beispielen genügend bewiesen, daß die ontogenetischen Befunde für das morphologische Verständnis der Organe bedeutungslos sind, und wenn sie berücksichtigt werden, zu unrichtigen Schlüssen führen müssen. Ich habe ein außerordentlich reiches Material der heimischen Laub-

<sup>1)</sup> Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. Leipzig (Ambr. Abel.)

<sup>2)</sup> Velenovský, l. c.



moose untersucht, und kann in allen Fällen das oben ausgesprochene Gesetz Velenovský's bestätigen. Diesem Gesetze zufolge verzweigen sich alle Laubmoose monopodial, während bei den Lebermoosen beide Verzweigungsarten (die monopodiale und die dichotomische) sich geltend machen. Die Seitenzweige der Laubmoose entstehen stets aus der Blattachsel, und zwar typisch endogen (interkalar) aus den tieferen Schichten des Stengelgewebes.

Die monopodiale Verzweigung ist makroskopisch schon durch das Vorhandensein einer Scheide an der Basis des Zweiges gekennzeichnet, dieselbe trägt zumeist einige winzige Blättchen am Rande. Sehr schön ist diese Scheide bei der Gattung *Mnium* bemerkbar (Fig. 4), und bereits in Velenovský's „Vergleichender Morphologie“ bildlich dargestellt. Sie ist hier bis 1 mm lang und im oberen Teile in schmalere oder breitere Abschnitte zerteilt. Mitunter bildet sie nur einen niedrigen Saum. Am häufigsten, so bei den pleurocarpen Laubmoosen, besteht sie aber aus bis zur Basis geteilten Blättchen. Diese bestehen gewöhnlich aus einer Zellschicht, deren Zellen dünnwandig und chlorophyllos sind. In dem Falle, wenn die Basis der neuen Zweige verdickt erscheint, wie wir dies z. B. bei *Mnium undulatum* antreffen, wächst die Scheide mit der verdickten Basis der Zweige — allerdings nur ganz kurz — zusammen.

Was die Verzweigungsart der Gattung *Sphagnum* betrifft, so finden wir hier ganz andere Verhältnisse, als bei den Laub- und Lebermoosen, obwohl *Sphagnum*, was die Morphologie der vegetativen Teile anbelangt, in die gleiche Kategorie mit den übrigen Laubmoosen gestellt wird. Velenovský hat ebenfalls schon darauf aufmerksam gemacht, daß bei den Sphagnen keine bestimmte Orientierung der Zweige zu den Blättern existiert, was sich auch für die weiteren Verästelungen der Zweige geltend erweist. Auf diese Art entstehen dann die bekannten Blattbüschel, in denen sich zuerst nur ein Zweig entwickelt, welcher horizontal orientiert ist. Da aber diese Blattbüschel in fünf oder sechs Reihen stehen, so entstehen auf diese Weise fünf (sechs) Hauptsprossenreihen. Nahe der Basis des Hauptzweiges, aber bestimmt noch an dem Zweige, entspringt dann (endogen!) ein zweiter horizontaler Zweig. Aus der Basis dieses Zweiges entsteht dann der dritte Zweig, und auf ähnliche Weise der vierte. Diese Verzweigungsart läßt sich mit keiner anderen Verzweigung der übrigen Laubmoose vereinigen und spricht am besten dafür, daß *Sphagnum* als ein gegenüber allen Laubmoosen isoliert dastehender Moostypus anzusehen ist.

Wir wollen noch einige Bemerkungen hinsichtlich der Verzweigung der Moose im allgemeinen hinzufügen.

Leitgeb sagt, daß die Zweige bei den Laubmoosen und den Sphagnaceen aus dem basiskopen Basilartheile des Segments der Scheitelzelle entsteht, bei den Lebermoosen außerdem aus der ganzen Hälfte dieses Segments. Bei den Lebermoosen unterscheidet Leitgeb überdies die schon erwähnte Interkalarverzweigung, wenn sich der Sproß aus einer Initialzelle entwickelt. Diese Verzweigungsart, die selbst Leitgeb für minder wichtig hält, ist nach

Schiffner<sup>1)</sup> eine adventive, wie er es bei der Entstehung der flagellenartigen Zweige von *Mastigobryum* erklärt hat. Alle durch Endverzweigung entstandenen Zweige entwickeln sich exogen, wogegen alle Sprosse bei den Laubmoosen, die nach Leitgeb, Schiffner und Goebel in derselben Weise, durch Teilung eines Segmentteiles entstehen, immer endogenen Ursprungs sind. Ein Schnitt durch die Teilungsstelle der Lebermoose legt das beste Zeugnis dafür ab, daß sich die Endverzweigung mit der Dichotomie im Sinne der Morphologen deckt. Vergleicht man hingegen die interkalar entstandenen Zweige von *Mastigobryum*, so überrascht uns die auffallende Ähnlichkeit der Flagellen mit den Verzweigungen eines Laubmooses. Wenn wir aber diese interkalar entstandenen Sprosse mit Schiffner für „Adventivbildungen“ halten wollen, so müssen wir demzufolge die Verzweigung aller Laubmoose als adventiv bezeichnen — ein sehr befremdender, aber durchaus logischer Schluß. Interkalar entstehen bei den Lebermoosen die Sprosse aus Sproßmutterzellen, die im Gewebe des Stieles nahe der Blattinsertion (eigentlich oberhalb derselben) stehen. Leitgeb behauptet, daß sich solche Sproßmutterzellen in dem Stengel hinter einem jeden Blatte vorfinden, daß aber nur einige von ihnen zur Entwicklung gelangen. Meines Erachtens verlieren aber diese Sproßmutterzellen ihre Teilungsfähigkeit nicht, da dieselben nach der Beseitigung des Stengelgipfels auch in den Achseln der tiefer stehenden Unterblätter (so bei *Mastigobryum*) den Seitenzweigen den Ursprung geben. Auch bei den Laubmoosen sind wohl die Initialzellen vorhanden, wiewohl sie nicht so auffallend und von den sie umgebenden Zellen nicht scharf genug abgegrenzt sind. Dafür sprechen jene Erscheinungen, die nach Beschädigung resp. Beseitigung des Gipfels auftreten: in den Achseln der niedriger stehenden Blätter entstehen Sprosse, von welchen der dem Scheitel am nächsten stehende die Oberhand gewinnt und in die Richtung des Stengels sich stellt. Diese Sprosse können unmöglich durch Endverzweigung entstanden sein.

---

<sup>1)</sup> Schiffner, in Englers Pflanzenfamilien.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [BH\\_22\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Servit M.

Artikel/Article: [Über die Verzweigungsart der Muscineen. 287-293](#)