Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten.

Von **F. Vaupel.**

Hierzu 8 Figuren im Text.

Die vorliegende Arbeit ist das Ergebnis von Untersuchungen, durch welche einige noch unentschiedene Fragen betreffs der Morphologie der Laub- und Lebermoose beantwortet werden sollten. Und zwar handelt es sich dabei um die Frage, ob Polytrichum nach der Hofmeister-Leitgeb'schen Anschaung (6. pag. 465, 1. pag. 323, 12. pag. 467, 2. pag. 30) wirklich eine verzweigte Blüte besitzt, und ferner darum, wie wir die Blüte von Mnium (3. pag 370) aufzufassen haben. Bei den Lebermoosen wurde der Öffnungsmechanismus der Antheridien verschiedener Gruppen (4., 5.) und der Aufbau der Rhizoidenbündel der Polytrichaceen (8.) studiert.

I. Zur Vorgeschichte der Untersuchungen.

Durch die Untersuchungen Leitgebs, welcher durch eine Reihe von Arbeiten unsere Kenntnis der Moose gefördert hat, ist der entwickelungsgeschichtliche Beweis erbracht worden, dafs bei der Entstehung der Antheridienstände von Laubmoosen der Sprofsscheitel aufgebraucht wird, d. h. dafs aus der Scheitelzelle, mit welcher die Moose wachsen, das erste Antheridium hervorgeht, während die übrigen Antheridien teils durch Auswachsen der jüngsten Segmente entstehen, teils aus Oberhautzellen. (Entwickelung der Antheridien bei Fontinalis antipyretica. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1868.)

Als Leitgeb diese Erkenntnis später auf alle Laubmoose auszudehnen suchte, stiefs er auf Schwierigkeiten, indem eine Anzahl von Laubmoosen — wenigstens auf den ersten Blick — sich diesem Schema nicht fügten. Hiervon sind bis jetzt drei untersucht worden: Sphagnum, Polytrichum und Phascum nebst Archidium, und zwar ist Sphagnum von Leitgeb selbst untersucht, Polytrichum von Hofmeister und Phascum cuspidatum nebst Archidium von Satter.

Bei Sphagnum steht entlang der Sprofsachse je ein Antheridium am anodischen Rande einer Blattinsertion; für diese Antheridien fand Leitgeb, dafs ihre Mutterzelle, was ihre Entstehung aus den Segmenten betrifft, mit derjenigen der Äste vollkommen gleichwertig ist; und daraus zog er dann den Schlufs, dafs die Antheridien auf Seitensprosse zurückzuführen sind, welche auf ihre Urmutterzelle reduziert

erscheinen. Diese Erklärung hat in der Literatur keine Bedenken hervorgerufen, und deshalb ist Sphagnum in die folgenden Untersuchungen nicht aufgenommen worden. Ebenso die Arbeit von Satter, welche in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1884 Bd. 11 Heft 1 erschienen ist. Der Versuch dagegen, welchen Hofmeister machte, das Verhalten von Polytrichum auch nach dem Leitgeb'schen Prinzip zu erklären, ist nicht ohne Widerspruch geblieben, und die dadurch aufgerollte Frage harrte noch bis jetzt der entgiltigen Entscheidung.

Polytrichum zeigt bekanntlich die Eigentümlichkeit, dafs bei Beginn der Vegetationsperiode der ganze Antheridienstand durchwachsen wird, indem die Scheitelzelle Segmente abgliedert, welche zunächst zur Stamm- und Blattbildung verwandt werden. Durch diese Durchwachsung kommt die oft beträchtliche Länge des Stämmchens zustande, an welchem man noch lange Zeit die Jahresgrenze erkennen kann. Da nun zweifelsohne die Sprofsscheitelzelle bei Polytrichum erhalten bleibt, so besteht darin schon ein Unterschied gegenüber Fontinalis, und wenn Polytrichum wie die anderen Laubmoose akrandrisch sein soll, so können demnach die Antheridien nur aus Zweigscheitelzellen hervorgehen, und die ganze „Blüte" stellt ein Auszweigungssystem dar.

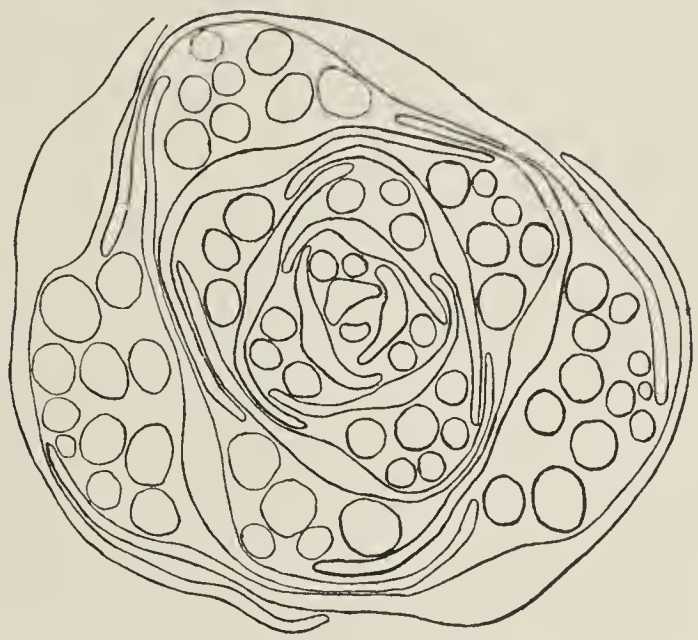

Fig. 1. Querschnitt durch eine männliche Blüte von Polytrichum. Die Kreise bedeuten die Antheridien. Die Paraphysen sind nicht gezeichnet; ebenso sind die äufsersten Antheridiengruppen und Blätter weggelassen.

Die Untersuchungen, durch welche Hofmeister die Gattung Polytrichum unter die Leitgeb'sche Regel zu bringen suchte, sind in der Botanischen Zeitung Jahrg. 1870 veröffentlicht. Es sei darüber kurz folgendes mitgeteilt:

Wenn man einen Querschnitt durch eine männliche „Blüte" von Polytrichum betrachtet, so sieht man, dafs dieselbe von einer grofsen Anzahl von Antheridien gebildet wird, welche in einzelne durch Blätter von einander getrennte Gruppen gesondert sind (vgl. Fig. 1). Diese Blätter besitzen eine sehr lange, einzellige Lamina, mit welcher sie die Blüte mit mehr als deren halbem Umfang umhüllen und so durch ihr gegenseitiges Übereinandergreifen die Antheridien in wirksamer

Weise gegen Vertrocknung schützen. Bei Blüten, deren Antheridienbildung noch nicht vollkommen abgeschlossen ist, können wir in den einzelnen Antheridiengruppen insofern eine Übereinstimmung finden, als in dem Alter der Antheridien und damit ihrer Entstehungsfolge eine bestimmte Gesetzmäfsigkeit herrscht. Aus der Stellung der Antheridiengruppen zu den zu ihnen gehörigen Blättern zog Hofmeister den Schlufs: „dafs jede Antheridiengruppe einen kaum irgend in die Länge entwickelten Seitenzweig darstellt, dessen Scheitel zur ersten Antheridie sich ausbildet, während laterale Sprossungen, Nebenachsen höherer consecutiver Grade zu den später nur nach den Seiten und nach unten hin sich entwickelnden Antheridien werden. Die einzelne Antheridiengruppe ist dem (terminalen) Antheridienstande von Funaria analog gestaltet; der Blütenstand der Polytrichineen ein zusammengesetztes Auszweigungssystem, gebildet von einer Mehrzahl seitlicher Zweige der Hauptachse, deren jeder sein Ende zur zeitigst entwickelten Antheridie einer der zahlreichen Antheridiengruppen ausbildet.“

Diese Ansicht, wonach wir es mit einer zusammengesetzten Blüte bei Polytrichum zu tun haben, ist von Goebel als unerwiesen bezeichnet worden in Flora 1882 und Bot. Ztg. 1883, denn einen Beweis für seine Behauptung hatte Hofmeister nicht erbracht; er hatte nicht nachgewiesen, dafs an Stelle des ersten Antheridiums jeder Antheridiengruppe wirklich eine Zweigscheitelzelle gestanden hat. Das Resultat, zu welchem Goebel damals kam, war, dafs entgegen den Befunden bei Fontinalis, bei welchem, wie oben erwähnt, die Antheridien an einen bestimmten Entstehungsort nicht gebunden sind, „bei Polytrichum der Entstehungsort für sämtliche Antheridien der nämliche sei, indem sie unterhalb der Blätter aus Aufsenzellen des Stammgewebes entstehen, welche demselben Segment wie das betreffende Blatt angehören.“ Daraus geht also hervor, dafs Goebel die Blüte von Polytrichum nicht für ein Auszweigungssystem hielt.

In demselben Jahrgang derselben Zeitschrift (Flora 1882) finden wir dann einen Aufsatz Leitgebs, worin dieser die Hofmeister'sche Anschauung Goebel gegenüber aufrecht erhält und sie in folgendem Satz präzisiert: „Die scheinbar verschiedene Stellung der Antheridien bei Fontinalis, Polytrichum und Sphagnum hat also ihren Grund in der verschieden weit vorgeschrittenen Verkümmerung des Tragsprösschens, das bei Fontinalis noch einige Blätter bildet, bei Polytrichum auf die Antheridiengruppe, bei Sphagnum auf ein Antheridium reduziert erscheint.“

Ein Beweis war damit aber immer noch nicht erbracht, denn wenn auch die Bildung der Antheridien aus Zweigscheitelzellen noch so schnell vor sich gehen sollte, so mufste doch das Stadium gefunden werden, in welchem die Scheitelzellen noch vorhanden sind. Diese Lücke ist bis heutigen Tages noch bestehen geblieben, und selbst wenn sich ergeben sollte, dafs die Leitgeb'sche Ansicht auf Polytrichum wirklich Anwendung findet, so ist damit doch noch keineswegs gesagt, dafs alle Laubmoose akrandrisch sind, d. h. dafs die Entstehung der Antheridien ebenso erfolgt wie die der Archegonien, bei deren Bildung in allen Fällen — soweit bekannt — die Scheitelzelle aufgebraucht wird. Denn es sind noch lange nicht alle Laubmoose von diesem Gesichtspunkt aus untersucht, namentlich fehlte bis jetzt noch die Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Blüte von Mnium, dessen Scheitel eine grofse Anzahl von Antheridien enthält und deshalb die Vermutung nahe legt, dafs es sich bei ihm um eine zusammengesetzte Blüte handeln könnte.

Im folgenden sollen nun zunächst nach einigen Bemerkungen allgemeinerer Natur die Ergebnisse mitgeteilt werden, zu welchen die Untersuchung dieser beiden Fragen geführt hat.

II. Beschaffung des Materials.

Wie bei vielen höheren Pflanzen die Blüten schon im Herbst des der Blütezeit vorausgehenden Jahres angelegt werden, so erfolgt auch bei Polytrichum und Mnium die Anlage und teilweise die Ausbildung der Antheridien um dieselbe Zeit. Für Polytrichum piliferum und P. juniperinum gibt Hofmeister an, dafs die Anlegung der Antheridienstände Anfang September beginnt und bei letzterem einige Nachzügler bis in den Dezember zu finden sind. Was diese beiden Spezies betrifft, so kann ich diese Beobachtungen insofern bestätigen, als ich bei P. juniperinum Ende Oktober schon die gröfsere Anzahl der Antheridien angelegt fand. Aus diesem Grund, d. h. wegen der zu weit vorgeschrittenen Entwickelung, wurde diese Art nicht näher untersucht, viemehr wurde P. commune dazu verwandt, weil seine Antheridienentwickelung einige Wochen später erfolgt — vielleicht durch den Einflufs des Standortes — und weil es aufserdem infolge seines massenhaften Auftretens in den Wäldern der näheren Umgebung Münchens ein leicht zu beschaffendes Material darstellt. Als Untersuchungsmaterial für Mnium diente Mn. cuspidatum, welches ebenfalls in den hiesigen Wäldern an nicht zu feuchten Stellen in grofsen Rasen vorkommt.

III. Die Untersuchungsmethode.

Was die Herstellung der erforderlichen Präparate anbelangt, so sei hier kurz folgendes erwähnt, weil die dabei angewandte Methode von der allgemein üblichen in manchen Punkten abweicht: Das frische Material wurde zunächst kurze Zeit unter die Glasglocke gesetzt, damit alle infolge des beim Transport eingetretenen Wasserverlustes etwa geschrumpften Gewebeteile ihren vollen Turgor wieder annehmen konnten; dann wurde durch Einlegen in absoluten Alkohol fixiert, eine Methode, welche bei Pflanzen mit so dünnen Gewebepartieen, wie es die Moose sind, der allmählichen Härtung entschieden vorzuziehen ist. Die ersten Untersuchungen wurden an Handschnitten ausgeführt, welche nach Einklemmen des Objektes in Hollundermark hergestellt wurden. Ein Erfolg liefs sich jedoch hiermit nicht erzielen, da die Antheridien in ihrer Lage nicht erhalten werden konnten und auch eine Serie wohlgelungener Schnitte nicht zu erlangen war. Es wurden deshalb Mikrotomschnitte hergestellt, nachdem das Material in der üblichen Weise eingebettet war. Die ersten Präparate wurden mit Klebeiweifs aufgeklebt, nach Entfernung des Paraffins mit Hämatoxylin gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Mit dieser Behandlungsweise war jedoch auch nichts anzufangen, da gerade diejenigen Gewebeteile, auf welche es bei der Untersuchung besonders ankam, mit Protoplasma dicht gefüllt sind, welches den Farbstoff so intensiv aufnimmt, dafs von den äufserst dünnen jungen Zellteilungswänden nichts mehr zu sehen war.

Es mufste also diesem Übelstand auf irgend eine Weise abgeholfen werden. Zu dem Zweck wurden die Schnitte zunächst nicht mehr mit Klebeiweifs befestigt, sondern sie wurden auf Wasser schwimmend so lange über der Flamme vorsichtig erwärmt, bis sie vollkommen glatt ausgebreitet waren, und dann wurden sie auf dem Paraffinofen durch Verdunsten des Wassers lufttrocken auf dem Objektträger befestigt. Die Benutzung des Eiweifses wurde wegen der späteren Anwendung von Kalilauge und Eau de Javelle vermieden, welche dasselbe aufgelöst und dadurch die Präparate zum Wegschwimmen gebracht haben würden. Nachdem dann vorsichtig das Paraffin mit Toluol entfernt und dieses mit Alkohol ausgewaschen war, wurde zunächst Kalilauge zugegeben, um das Protoplasma zum Quellen zu bringen, und mit einem Deckgläschen bedeckt; um den Durchtritt der weiteren zur Verwendung kommenden Aufhellungs- und Färbungsflüssigkeiten zu erleichtern, wurde das Deckgläschen durch dünne Hollundermarkplättchen an den Seiten gestützt. Nach

kurzer Einwirkung wurde die Kalilauge durch Hindurchsaugen von Wasser wieder entfernt und Eau de Javelle verdünnt zugegeben, welche das Protoplasma vollkommen entfernte, so dafs nur noch die Zellwände übrig blieben. Nachdem dann sorgfältig mit Wasser ausgewaschen war, wurde das Präparat mit wässeriger Lösung von Kongorot gefärbt.

Diese Methode der Herstellung von Präparaten ist zwar umständlich und zeitraubend, sichert aber gute Erfolge, namentlich wenn sie mit der nötigen Sorgfalt ausgeführt wird. Will man die Präparate längere Zeit aufheben, so gibt man am besten Glycerin zu, welches mit einer geringen Menge von Essigsäure gemischt ist, und befestigt das Deckglas nur an einer Seite mit einem Tropfen Kanadabalsam, um, wenn nötig, später noch einmal nachfärben zu können, was bei einem vollständigen Verschlufs natürlich nicht mehr möglich ist.

IV. Die Ergebnisse der Untersuchungen.

A. Mnium.

Das zur Untersuchung verwandte Mnium cuspidatum zeigt ebenso wie u. a. Mn. undulatum die Eigentümlichkeit, dafs es fertile und sterile Triebe bildet, von denen die ersteren an ihrem rosettenartigen Blattschopf leicht zu erkennen sind. Im Gegensatz zu Polytrichum wird die Blüte nicht durchwachsen, vielmehr erfolgt die Antheridienbildung an Zweigen, welche zu Beginn jedes Winters am Grunde des Rasens neu gebildet werden. Wenn man im November einen solchen Rasen, welcher aus alten fertilen Sprossen gebildet wird, genau untersucht, so sieht man zwischen diesen junge Zweiglein, welche chlorophyllarm sind und bei denen die Blätter erst als kleine Schuppen ausgebildet sind. Der Schutz, welchen sie durch die alten Zweige geniefsen, ist ein ausgezeichneter, denn deren in der Scheitelregion rosettenartig gestellten Blätter verhindern ein Vertrocknen der äufserst zarten jungen Spröfschen. Untersucht man dieselben mikroskopisch nach der oben angegebenen Methode der Behandlung der Mikrotomschnitte mit Kalilauge und Eau de Javelle, so ergibt sich folgender Befund: Der Querschnitt enthält in seiner Mitte die dreischneidige Scheitelzelle des Hauptsprosses, welche in durchaus normaler Weise ihre Segmente abgliedert. Sie ist relativ grofs, ebenso wie alle anderen Zellen, wodurch die Untersuchung ganz wesentlich erleichtert wird. Die meisten Stämmchen sind Ende November schon zur Antheridienbildung geschritten, indem in den äufsersten Segmenten 1—2 Anthe-

ridien nachzuweisen sind. (Fig. 2 zeigt diesen Zusand nicht. Obgleich die Figur nicht dem untersuchten Mn. cuspidatum, sondern dem Mn. undulatum angehört, wurde sie doch beigegeben, weil sie die Zweigscheitelzellenbildung in besonders übersichtlicher Weise darstellt.) Die inneren Segmente dagegen sind noch weniger weit entwickelt, so dafs man in günstigen Fällen alle Stadien auf einem einzigen Schnitt vereinigt finden kann. Die der Hauptscheitelzelle zunächst gelegenen Segmente werden zunächst durch eine Wand in einen vegetativen und einen antheridienbildenden Teil getrennt, von denen der erstere nach innen liegt (er ist in Fig. 2 punktiert). Im weiteren Verlauf wird in der Mitte des fertilen Segmentteiles durch zwei Teilungswände eine typische Scheitelzelle ausgeschnitten, wie aus der Figur ersicht-

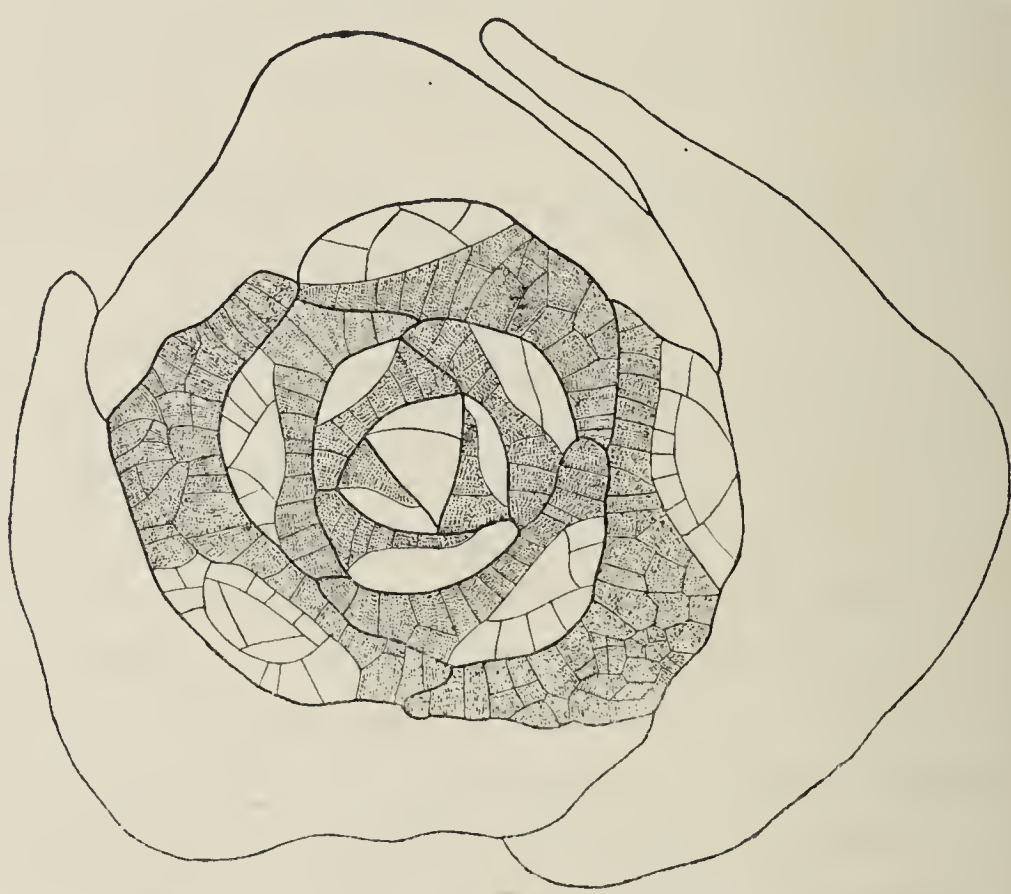

Fig. 2. Querschnitt durch die Scheitelregion von Mnium undulatum unmittelbar vor dem Auftreten der ersten Antheridien. Die vegetativen Segmentteile sind dunkel gehalten. Die Zeichnung ist aus zwei Schnitten kombiniert.

lich ist. In den beiden rechts und links von der Scheitelzelle übrig bleibenden Segmentteilen tritt eine Reihe weiterer Teilungswände auf, welche anscheinend auf einander senkrecht stehen und die Mutterzellen einer Anzahl von Antheridien abgrenzen.

Damit ist also schon festgestellt, dafs wir es bei der Blüte von Mnium mit einem Verzweigungssystem zu tun haben, nur handelt es sich noch darum festzustellen, wie die Scheitelzelle im weiteren Verlauf sich verhält, d. h. ob aus ihr das erste Antheridium hervorgeht oder nicht. Da schon der Vergleich der aufeinanderfolgenden Schnitte von

10 μ Dicke mit aller Wahrscheinlichkeit darauf schliefsen liefs, dafs das erste Antheridium aus der Scheitelzelle hervorgeht, wurden, um ganz sicher zu gehen, Schnitte von 15 μ Dicke hergestellt, auf welchen unter günstigen Umständen der Fufs des Antheridiums noch der Scheitelzelle aufsafs, so dafs bei hoher Einstellung der erstere, bei tiefer Einstellung die Scheitelzelle zu sehen sein mufste. Der Befund hat denn auch die Voraussetzung vollkommen bestätigt: das erste Antheridium jeder Gruppe geht aus der Scheitelzelle hervor.

Somit haben wir bei Mnium eine zusammengesetzte Blüte, auf welche der von Hofmeister für Polytrichum angenommene Typus genau pafst, indem jede Antheridiengruppe einem dem Antheridienstand von Funaria analogen Zweig entspricht, bei welchem das erste Antheridium aus der Scheitelzelle hervorgegangen ist, während der Entstehungsort der übrigen Antheridien ein verschiedener ist.

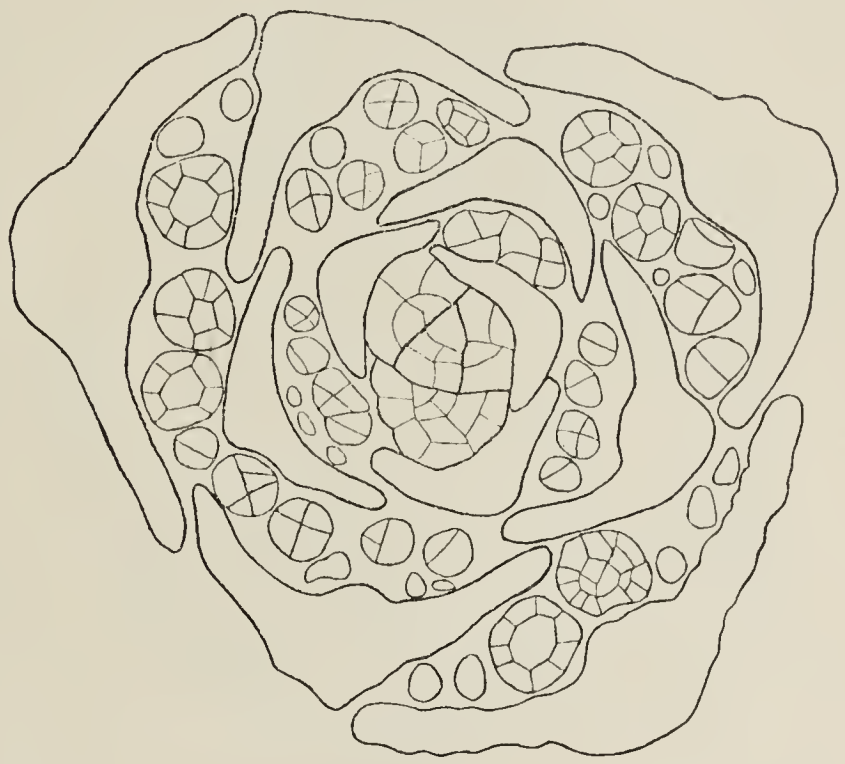

Fig. 3. Querschnitt durch die Blüte von Mnium cuspidatum in etwas vorgerückterem Stadium. In den äufseren Segmenten sind schon eine Anzahl Antheridien entwickelt, während an den inneren Segmenten das Aufhören der Blattbildung zu erkennen ist.

Um den weiteren Verlauf der Entwickelung zu verfolgen, wurde zunächst die Kultur des Rasens unter der Glasglocke versucht, um so in kurzen Zwischenräumen von nur wenigen Tagen weiter untersuchen zu können. Das Verfahren war jedoch von keinem Erfolg begleitet, indem weitere Antheridien nicht angelegt wurden, vielmehr die kleinen Sprosse sich in kurzer Zeit stark streckten, so dafs sie weit über die ursprüngliche Höhe des Rasens hinausragten: sie waren infolge der geringeren Intensität des Lichtes und der höheren Temperatur etioliert. Es mufste deshalb von Zeit zu Zeit neues Material aus dem Walde geholt werden, ein Verfahren, welches man, wenn irgendwie möglich, immer anwenden sollte, da die in der Natur herrschenden Lebensbedingungen bei Kulturen nie vollkommen nachgeahmt werden können und dadurch leicht Veränderungen an dem später zur Untersuchung

kommenden Material hervorgerufen werden können, welche wohl in vielen Fällen belanglos sind, bisweilen jedoch einen so starken Ausschlag zu geben vermögen, dafs wir nur noch ein Zerrbild der ursprünglichen Organisation vor uns haben.

Ein in der Entwickelung etwas weiter vorgeschrittenes Stämmchen zeigt zunächst in allen Segmenten das erste Antheridium, welches etwas seitlich der Mediane des tieferen Blattes steht (vgl. Fig. 3), aufserdem 2—3 weitere Antheridien, welche aus den schon oben erwähnten, neben den Scheitelzellen übrig gebliebenen Segmentteilen entstanden sind. Die Scheitelzelle des Hauptsprosses ist vorläufig noch erhalten geblieben und gliedert einige weitere Segmente ab. Da auf dem Querschnitt durch die fertige Blüte (vgl. Fig. 4) eine grofse Anzahl — zwölf und mehr — Antheridien zu sehen sind, so ist anzunehmen, dafs sie ähnlich wie bei Fontinalis verschiedenen Ursprung haben, indem die letzten aus Oberhautzellen entstehen; denn es scheint nicht, dafs alle durch Auswachsen der in den Segmentteilen abgetrennten Zellen entstehen, da deren Zahl, soweit beobachtet werden konnte, zu gering war.

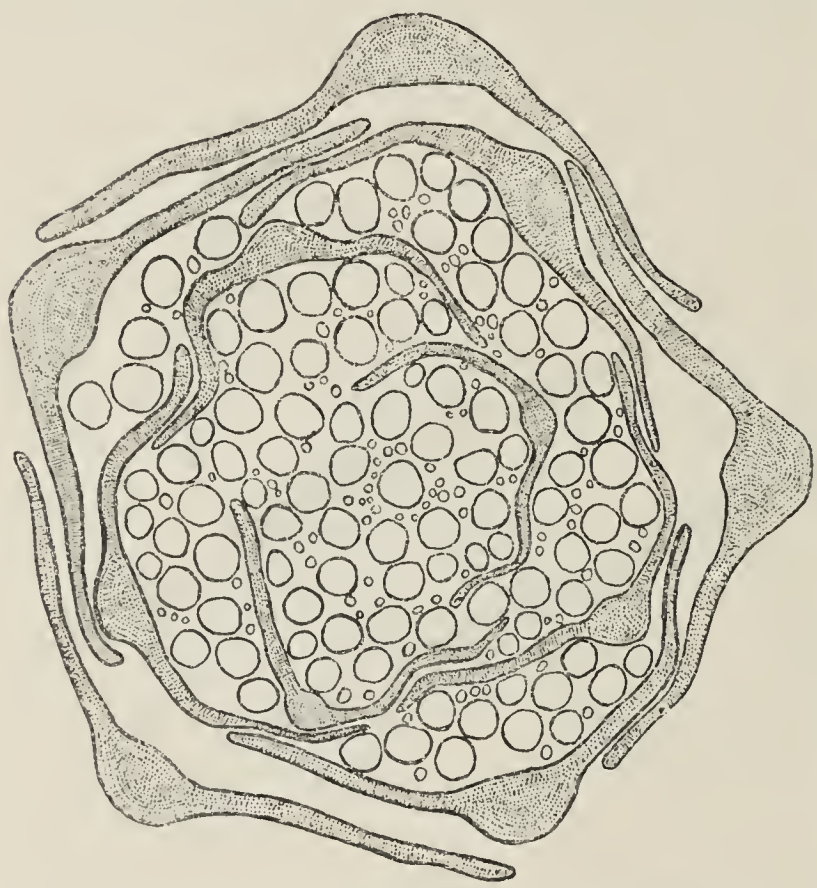

Fig. 4. Querschnitt durch einen ausgebildeten Antheridienstand von Mnium cuspidatum. Die grofsen Kreise bedeuten Antheridien, die kleinen Paraphysen. In der Mitte ist die Blattbildung unterdrückt.

Der Querschnitt durch eine fertige Blüte zeigt ferner:

1. dafs die Blattlamina nicht so grofs ist wie bei Polytrichum und die Laminae der einzelnen Blätter entweder gar nicht oder nur in weit geringerem Grade mit ihren Enden übereinandergreifen, was wohl damit zusammenhängen mag, dafs der Schutz, dessen die jungen Zweige und Antheridien bedürfen, von den grofsen vorigjährigen Zweigen geleistet wird und weil Mnium an feuchteren Standorten wächst als Polytrichum;

2. dafs in der Mitte der Blüten eine grofse Anzahl von Antheridien zusammensteht, ohne durch Blätter in Gruppen von einander getrennt zu sein. Zur Erklärung dieser Tatsache waren zwei Mög-

lichkeiten gegeben: Entweder konnten die in den Segmenten durch eine Längswand abgetrennten Blatteile ebenfalls zur Antheridienbildung verwandt werden, oder die Trennung durch die Längswand konnte vollkommen unterbleiben und die ganzen Segmente nach einer Anzahl von Teilungen zu Antheridien auswachsen. Die Entscheidung dieser Frage ist nach Fig. 3 leicht und sicher zu treffen. Sie zeigt uns, dafs die Scheitelzelle noch weitere Segmente abgegliedert hat, und dafs in diesen Segmenten die Abtrennung des blattbildenden Teiles vollkommen unterblieben ist; sie haben sich in eine Anzahl von Zellen geteilt, welche zur Antheridienbildung bestimmt sind. Es ist vorläufig noch unsicher, ob in diesen Segmenten eine Scheitelzelle gebildet wird, ob also den daraus hervorgehenden Antheridiengruppen wirklich der morphologische Wert eines reduzierten Zweiges zukommt, wie wir das für die äufseren von Blättern getrennten Gruppen gefunden hatten.

Die zuletzt angelegten Blätter weichen in ihrer Gröfse von den älteren zwar bedeutend ab, erreichen aber, wie auf einem Längsschnitt leicht festzustellen ist, doch die Höhe der Antheridien, denen sie somit noch als Schutzorgane dienen können.

B. Polytrichum.

Nachdem nun so für Mnium nachgewiesen war, dafs es sich vollkommen der Hofmeister-Leitgeb'schen Regel, wie sie Hofmeister für Polytrichum aufgestellt hatte, fügt, galt es auch die bei dieser Gattung noch offene Lücke auszufüllen, d. h. die Zweigscheitelzellen aufzusuchen, aus denen die ersten Antheridien der einzelnen Antheridiengruppen hervorgehen mufsten, wenn die Hofmeistersche Anschauung richtig sein sollte. Wenn man nach der oben angegebenen Methode angefertigte Querschnitte von im Herbst gesammelten Spitzen männlicher Zweige untersucht, so sieht man, dafs ebenso wie bei Mnium die Segmente durch eine Längswand in zwei meist ungleiche Teile zerlegt sind, von denen der nach innen zu gelegene zum Blatt auswächst, während der äufsere zur Bildung der Antheridien bestimmt ist. Lägen nun die Verhältnisse hier ebenso wie bei Mnium, so müfste man erwarten, dafs in dem fertilen Segmentteil zunächst durch zwei Teilungswände eine Scheitelzelle ausgeschnitten würde, um zum ersten Antheridium auszuwachsen. Das ist jedoch, wie Fig. 5 uns zeigt, anscheinend nicht der Fall; es wird vielmehr zunächst durch eine mit xy bezeichnete Wand eine Zelle a abgetrennt, während in dem übrig gebliebenen Teile eine weitere, zur

ersteren annähernd senkrecht stehende Wand eine Zelle *S* abgliedert. Diese Zelle *S*, welche sich durch ihre besondere Gröfse den anderen Zellen gegenüber auszeichnet und in allen Segmenten deutlich nachweisbar ist, grenzt mit ihrer gröfseren und etwas gebogenen Seite, und zwar deren ganzen Länge nach, an das darunter liegende Blatt. Auf ihr weiteres eigentümliches Verhalten werden wir später zu sprechen kommen.

Daraus schien nun zunächst hervorzugehen, dafs die Hofmeister-Leitgeb'sche Ansicht nicht richtig war, da, soweit die Erfahrungen bis dahin reichten, eine Scheitelzelle, wie man sie hätte erwarten sollen, in den Segmenten nicht vorhanden war. Dazu kam aufserdem noch die Beobachtung, dafs die zuerst von dem Segment abgetrennte Zelle *a* zum ersten Antheridium auswächst. Es sprachen also zwei Gründe gegen die Leitgeb'sche Regel: Erstens schien eine Scheitelzelle nicht vorhanden zu sein, und selbst wenn man die grofse Zelle als solche aufgefafst hätte, so wäre damit immer noch nicht das erste Antheridium aus derselben hervorgegangen; und annehmen zu wollen, die Zelle *a* sei eine Scheitelzelle, dazu lag nicht die geringste Berechtigung vor. Oder aber, der letzte Ausweg wäre der gewesen, dafs man das ganze Segment als Scheitelzelle aufgefafst hätte, welche durch die Teilungswand *xy* den rechts von der Zelle *a* gelegenen Teil als erstes Segment abgegliedert hätte; dann wäre zwar das erste Antheridium aus der Scheitelzelle hervorgegangen, aber alle übrigen Antheridien müfsten dann aus dem einen Segment hervorgehen, in welchem ein besonderes Teilungsmeristem die Zellteilungsfolge leitete.

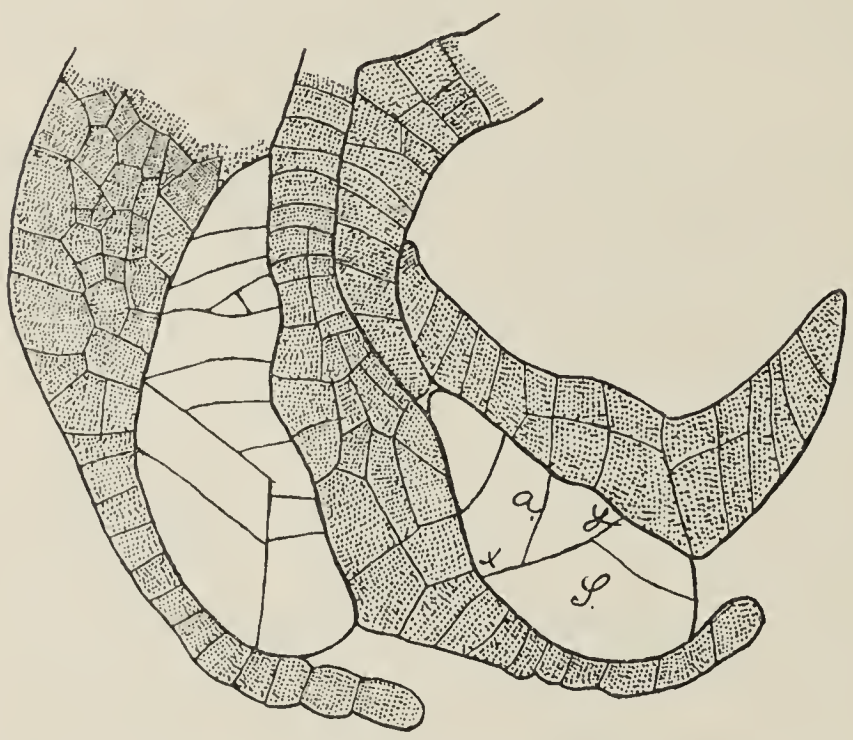

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch die Spitze eines ♂-Zweiges von Polytrichum commune. Es sind zwei fertile Segmentteile getroffen, in denen sich die ersten Zellteilungen vollzogen haben.

Damit trat nun die Aufgabe heran, das weitere Verhalten der grofsen Zelle *S*, welche zunächst als Teilungsmeristem aufgefafst wurde, noch eingehend zu untersuchen. Denn vielleicht konnte sie doch als

Zweigscheitelzelle gedeutet werden, wenn sie auch als solche zunächst nicht zu erkennen war. Das Auffallende war, dafs die Lage des ganzen Segmentes mit der eines Zweigsegmentes vollkommen übereinstimmt. Es würde damit die Hofmeister'sche Ansicht immerhin in gewisser Hinsicht noch für Polytrichum zu retten sein, indem wir es dann mit einem Verzweigungssystem zu tun hätten, bei welchem jedoch die Scheitelzelle nicht sofort aufgebraucht wird, sondern durch Segmentierung die Zellen liefert, welche zu den anderen Antheridien auswachsen. Diese Annahme wurde durch die bei Mnium gemachten Beobachtungen nahegelegt, denn nachdem nun einmal bei diesem eine zusammengesetzte Blüte nachgewiesen war, lag kein Grund vor, dasselbe bei Polytrichum zu bezweifeln, bei welchem allerdings viel kompliziertere Verhältnisse der Aufklärung harrten.

Verfolgt man weiterhin das Verhalten des fertilen Segmentteiles, so sieht man, dafs aufser dem aus der Zelle *a* hervorgegangenen Antheridium noch zwei weitere Antheridien entstanden sind, welche ebenfalls an dem Rande des zugehörigen Blattes stehen, und zwar ist das dem ersten Antheridium zunächst stehende das ältere der beiden. Diesen Zustand zeigt uns Fig. 6. Auf ihr sehen wir aufserdem, dafs die Zelle *S* nach Art einer zweischneidigen Scheitelzelle begonnen hat, Segmente abzugliedern, und dafs bereits aus einem solchen Segment ein viertes Antheridium hervorgegangen ist. Diese Abgliederung von Segmenten setzt sich bis zur vollen Entwickelung des ganzen Antheridienstandes fort, und wenn man einen älteren Stand auf dem Querschnitt ansieht, so bemerkt man, dafs in der Nähe der Teilungszelle *S* die jüngsten Antheridien stehen. Die Bildung und Reifung der Antheridien erfolgt in ganz regelmäfsiger Aufeinanderfolge, entsprechend der Abgliederung der Segmente aus dem Teilungsmeristem. Es ist also auch hierin ein Unterschied gegenüber Fontinalis zu konstatieren, indem nicht wie bei diesem der Entstehungsort der Antheridien ein verschiedener ist — wenigstens insofern als dieselben nicht aus Oberhautzellen entstehen —, sondern die Verschiedenheit des Entstehungs-

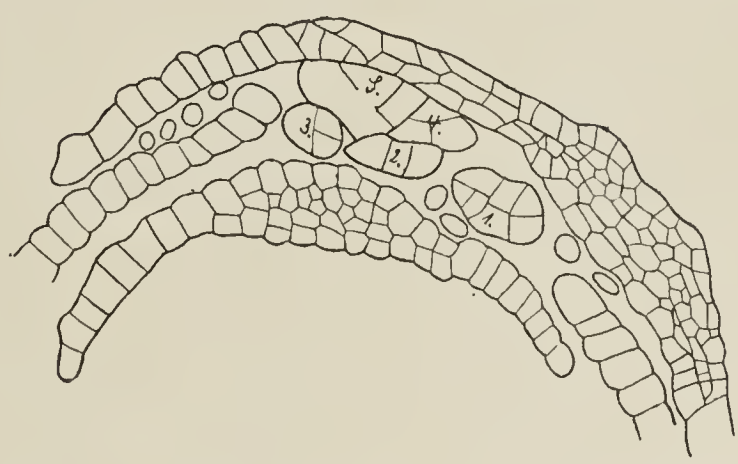

Fig. 6. Querschnitt durch ein junges fertiles Segment von Polytrichum commune, in welchem man die Reihenfolge der Anlagen der ersten Anteridien erkennt.

ortes liegt nur darin, dafs die ersten drei Antheridien aus den Segmentzellen hervorgehen, welche bei dem Ausschneiden der Zelle *S* übrig geblieben sind.

Was die Teilungszelle anbelangt, so sehen wir, dafs sie im Laufe der weiteren Segmentierung bedeutend an Gröfse abgenommen hat und von den übrigen Zellen fast nur noch durch ihre dreieckige Gestalt zu unterscheiden ist. Ihre Lage am Rande des unteren Blattes hat sie vollkommen gewahrt, indem kein Antheridium sich dazwischen eingeschoben hat. Über das schliefsliche Schicksal der Teilungszelle, d. h. ob dieselbe in ihrem Rest erhalten bleibt oder ob sie zur Bildung eines (wahrscheinlich des letzten) Antheridiums verwandt wird, ist etwas Bestimmtes nicht festzustellen gewesen. Es ist das auch für die Entscheidung der Frage nach dem Wert der Polytrichumblüte nebensächlich.

Die stufenweise Reifung der Antheridien mufs für die Fortpflanzung der Art natürlich von Vorteil sein, denn die Aussicht auf Befruchtung ist um so gröfser, je länger Spermatozoiden zur Verfügung stehen. Bei Fontinalis u. a. wird das dadurch erreicht, dafs die einzelnen Zweige zu verschiedenen Zeiten während des Sommers zur Antheridienbildung schreiten, ein Vorgang, welcher, wie oben erwähnt wurde, bei Polytrichum auf den Herbst beschränkt ist, indem alle Blüten zu gleicher Zeit angelegt werden. Aber der hierdurch bedingte Nachteil wird dadurch wieder ausgeglichen, dafs die Bildung der Antheridien in den einzelnen Segmenten auf einen Zeitraum von mehreren Monaten ausgedehnt ist. Die Entwickelungsdauer, welche das einzelne Antheridium zur Reife braucht, erstreckt sich ebenfalls auf mehrere Monate, denn die ältesten, also im Oktober angelegten Antheridien sind im April noch nicht entleert gewesen. Und da nun die Antheridienbildung bis in den März dauert, so geht daraus hervor, dafs Polytrichum ebenso wie Fontinalis u. a. fast den ganzen Sommer Spermatozoiden zur Befruchtung zur Verfügung haben.

Kehren wir jetzt zur Teilungszelle zurück. Da, wie gesagt, der Gedanke nahe lag, dafs diese doch eine echte dreischneidige Scheitelzelle sei, so lag sie möglicherweise in schiefer Stellung im Gewebe, so dafs sie auf dem wagrechten Querschnitt und dem zur Längsachse parallelen Längsschnitt in ihrer typischen Gestalt nicht zu erkennen war. Es wurden deshalb schiefe Längsschnitte angefertigt, wobei es natürlich dem Zufall überlassen werden mufste, dafs die betr. Zelle genau in der richtigen Weise getroffen würde; denn im günstigsten Falle war bei einem Stämmchen nur einmal darauf zu rechnen, dafs

der Schnitt genau die Mediane der vermuteten Scheitelzelle traf. Der Erfolg der Untersuchungen war denn auch schliefslich der, dafs die Zelle *S* als Scheitelzelle identifiziert werden konnte. Ein solcher Befund ist in Fig. 7 dargestellt. Fig. 7*A* zeigt ein Segment in der Querrichtung getroffen; wir sehen zunächst die Blätter *b* und in dem Gewebe eine grofse Zelle, welche mit der unteren Wand an das Stammgewebe grenzt, mit der zweiten nach dem Blatt zu gerichtet ist und mit der dritten, welche gewölbt ist, nach der Oberfläche sieht. Was aber das Charakteristische ist, liegt in ihrem Teilungsmodus, indem sie teils nach unten Segmente abgliedert, welche sich weiter teilen und zu Stammgewebe werden, teils Segmente in der Richtung des dazu gehörigen Blattes, aus welchen Antheridien hervorgehen. Fig. 7*A* zeigt zwei Antheridien getroffen, ein gröfseres, von dem jedoch nur der obere Teil sichtbar ist, und ein kleineres, welches gerade aus dem jüngsten Segment der Scheitelzelle hervorgeht. In Fig. 7*B* ist die Scheitelzelle selbst nicht in derselben Gröfse sichtbar, dafür treten aber die anderen Verhältnisse deutlicher hervor, namentlich die ursprüngliche Grenze des Segmentes gegen das Stammgewebe. Aufserdem sehen wir hier aus der Basis des tieferen Blattes eine Paraphyse entspringen.

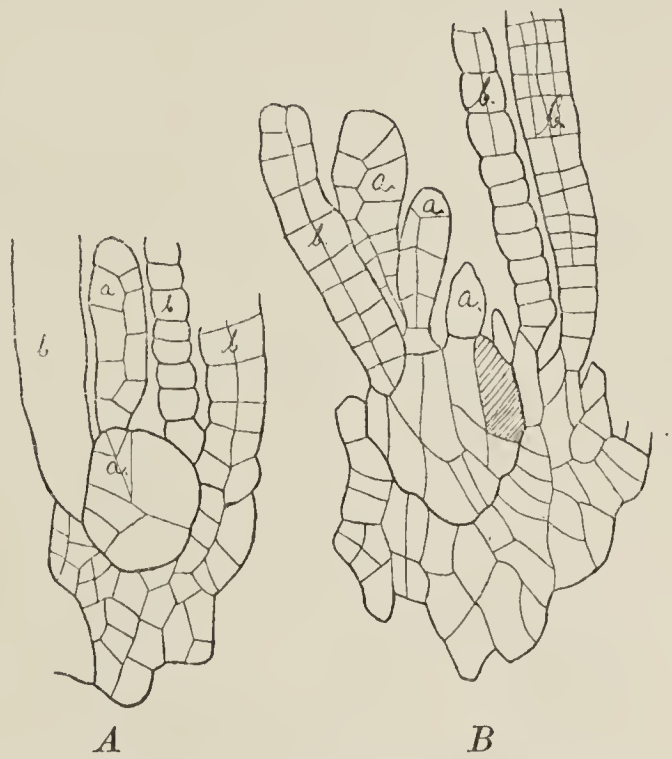

Fig. 7. Zwei schiefe Längsschnitte durch Polytrichum commune mit Zweigscheitelzellen.

Wenn man diesen Befund mit den Tatsachen vergleicht, welche sich betreffs der Zellteilung auf dem Querschnitt ergeben haben, so fällt es nicht schwer, sich ein deutliches Bild von dem Charakter der Scheitelzelle zu machen. Dieselbe weicht von dem gewöhnlichen Typus einer dreischneidigen Scheitelzelle nicht ab. Das Bemerkenswerte daran ist jedoch das, dafs sie mit der einen Seite nach unten Segmente abgliedert, welche Stammgewebe liefern, und nur mit den beiden anderen Seiten antheridienbildende Segmente. Damit hängt ihre ungewöhnliche Lage zusammen, d. h. die Neigung ihrer Spitze — wenn wir die bei der Pyramide übliche Bezeichnung beibehalten — in einem Winkel von annähernd 45° gegen die Achse des Stämmchens.

Aus den eben geschilderten Tatsachen geht also hervor, dafs die Blüte von Polytrichum eine zusammengesetzte ist, dafs aber die Zweigscheitelzellen nicht zur Bildung der ersten Antheridien der einzelnen Gruppen verwandt werden, sondern bis zur Anlage der letzten Antheridien erhalten bleiben, und dafs somit beide, Hofmeister und Goebel, recht haben. Für die damaligen Zeiten, in denen die betreffenden Untersuchungen gemacht wurden, war es allerdings schwer, ein Resultat zu erzielen, während uns heutzutage durch die Einführung des Mikrotoms nicht nur die Möglichkeit gegeben ist, ganze Schnittserien in tadelloser Verfassung mit einander vergleichen zu können, sondern dafs auch die einzelnen Teile in ihrer natürlichen Lage zu einander erhalten bleiben.

C. Catharinea (syn. Atrichum) Hausknechtii.

Im Anschlufs an Polytrichum sei die Catharinea Hausknechtii noch kurz erwähnt, weil sie mit jenem gewisse Übereinstimmung zeigt. (Anm. Das Vorkommen der Cath. Hausknechtii in den hiesigen Bergen ist geographisch von hohem Interesse, indem dieselbe aufser ihrem spärlichen Auftreten in den bayerischen Voralpen und im Algäu im Kaukasus und Nordungarn beobachtet worden ist.) Die Pflanze ist paröcisch, männliche und weibliche Fortpflanzungsorgane sind auf einem Stämmchen vereinigt, und zwar so, dafs in den mittleren Segmenten Antheridien und in den äufseren Archegonien gebildet werden. Die Entwickelungsgeschichte der Blüte konnte vorläufig nicht verfolgt werden, weil die ersten Antheridien bei dem vorliegenden Material noch nicht angelegt waren; immerhin konnten die alten Archegonienstände beobachtet werden. Die Fig. 8 zeigt uns, dafs diese Archegonienstände ebenso zu dem dazugehörigen Blatt stehen, wie bei Polytrichum die Antheridiengruppen.

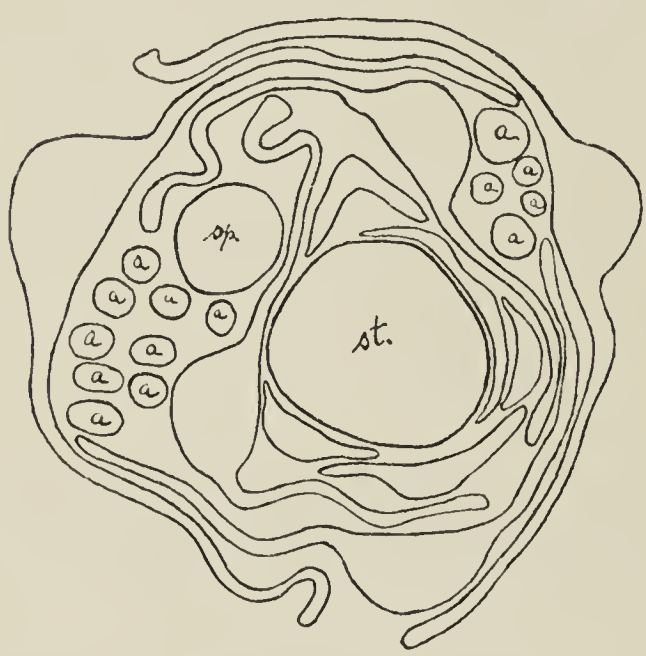

Fig. 8. Querschnitt durch die Blüte von Cath. Hausknechtii mit Archegonständen (alten). Antheridien und junge Archegonien sind noch nicht entwickelt. *st.* Stämmchen, *sp.* Sporogon, *a.* Archegonien.

Aufserdem stimmt die Cath. Hausknechtii mit Polytrichum darin überein, dafs die Scheitelzelle des Hauptsprosses erhalten bleibt und

dieser dann in der nächsten Vegetationsperiode ebenso durchwachsen wird. Andererseits weicht die Cath. Hausknechtii in dieser Hinsicht von der allgemein in feuchten Wäldern verbreiteten Cath. undulata ab, indem bei dieser eine Durchwachsung nicht stattfindet, und zwar deshalb, weil bei ihr die weibliche Blüte aus der männlichen sprofst und somit die Sprofsscheitelzelle zur Archegonbildung verwandt wird. (Anm. Ein anderer äufserlich sichtbarer Unterschied besteht darin, dafs Cath. Hausknechtii 4—6 Sporogone trägt, während Cath. undulata nur ein solches zu entwickeln pflegt.)

Mit dem relativ seltenen Vorkommen scheint es zusammenzuhängen, dafs die Cath. Hausknechtii mit Cath. undulata verwechselt wird, wie aus einer Arbeit von Hy hervorgeht. (Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des muscinées in den Annales des sciences naturelles 1884.) Hier heifst es nämlich von Cath. (Atrichum) undulata: „Au lieu d'occuper la partie centrale — — les archégones laissent cette place aux anthéridies et se retrouvent répartis en petit nombre sur le pourtour à l'aiselle des feuilles de l'involucre.“ Hy nennt diesen Befund „anormal“, aus seiner Beschreibung geht jedoch deutlich hervor, dafs er die Cath. Hausknechtii vor sich gehabt hat.

(Anm. In derselben Arbeit wird behauptet, dafs die Archegonien umgebildete Zweige seien: „de tous ces faits on peut conclure — — que l'archégone des muscinées n'est pas une simple production épidermique, mais bien un rameau aussi remarquable par son origine que par les fonctions qu'il est destiné à remplir.“ Und schliefslich versteigt sich Hy sogar dazu, die Paraphysen für umgebildete Blätter zu erklären. Der kurze Hinweis auf diese beiden falschen Behauptungen wird wohl genügen.)

D. Einlagerung von Substanzen in bestimmten Zellen der Paraphysen und Antheridien von Mnium und Polytrichum.

Eine besondere Eigentümlichkeit läfst sich an den Paraphysen von Mnium cuspidatum und Polytrichum juniperinum sowie den Antheridien des letzteren beobachten, nämlich die Einlagerung einer braunen Substanz in bestimmten Zellen. Besonders regelmäfsig tritt diese Erscheinung in den Paraphysen von Mnium cuspidatum auf. Die Paraphysen stehen hier in grofser Anzahl zwischen den Antheridien (der Übersicht halber sind sie in der Fig. 4 nicht alle wiedergegeben) und dienen teils zum Aufsaugen und Festhalten von Wasser, teils als Widerlager bei der Entleerung der Antheridien. Sie sind

fadenförmig und bestehen aus einer Anzahl von Zellen, von denen die untersten kürzer sind als die übrigen. In diesen kürzeren Zellen findet man regelmäfsig die betreffende Substanz. Ihr Vorkommen in den Antheridien von P. juniperinum ist auf die Fufsregion derselben beschränkt. In dessen Paraphysen sind sie nicht so allgemein nachzuweisen gewesen wie bei Mn. cuspidatum.

Charakteristisch für diese Substanz ist ihre Unempfindlichkeit gegen Säuren, indem sie sogar in H_2SO_4 nicht gelöst wird. Es fragt sich, welchen Zweck — teleologisch ausgedrückt — diese Substanzeinlagerung hat. Dafs es sich dabei nicht um ein einfaches Ausscheidungsprodukt handeln kann, geht daraus hervor, dafs sie immer nur an ganz bestimmten Stellen auftritt. Vielmehr läfst sich aus ihrem chemischen Verhalten wohl mit Sicherheit schliefsen, dafs sie ein Eindringen des von aufsen auf die Blüte gelangten Wassers in das Stämmchen zu verhindern hat, damit es den Antheridien voll und ganz zugute kommt. Denn es ist klar, dafs ohne diese Einrichtung den Antheridien, namentlich nach längerer Trockenheit, von dem Stämmchen zu viel Wasser entzogen würde.

E. Über den Öffnungsmechanismus einiger Lebermoosantheridien.

Betreffs des Öffnungsmechanismus der Antheridien einer Anzahl von Lebermoosen bestanden lange Zeit hindurch Unklarheiten, auf welche von Goebel hingewiesen worden ist, welcher nachgewiesen hat, dafs die Antheridienwand beim Öffnen aktiv beteiligt ist, während andere Fragen noch ihrer Lösung harren. Diese Fragen bieten viel des Interessanten und lohnen eine eingehende Untersuchung. So z. B. wäre die Frage noch zu entscheiden, wodurch das Ausspritzen des Inhaltes bei den Antheridien von Frullania zustande kommt, welches Goebel erwähnt hat; ferner ist die Funktion des eigentümlichen Baues der Madothecaantheridien noch nicht aufgeklärt, bei welchen die Stielpartie der Wand aus mehreren Zellagen besteht, während der obere Teil einschichtig ist. Was bedeutet ferner der merkwürdige Schnabel bei den Antheridien der südlichen Corsinia? Und aufserdem ist der Zusammenhang zwischen Bau und Funktion der Antheridienstände der Marchantiaceen noch genau zu untersuchen. Alles das war ursprünglich als ein besonderes, gröfseres Kapitel der vorliegenden Arbeit gedacht, konnte jedoch teils aus Mangel an Material, teils aus anderen Gründen nicht zur entgiltigen Erledigung gebracht

werden. Immerhin mögen die Ergebnisse hier als vorläufige Mitteilung angeführt sein.

a) Madotheca. Die Antheridien von Madotheca sitzen an besonderen 2—3 mm langen Zweiglein in den Achseln von Blättern. Diese kleinen Zweige sind leicht kenntlich an der helleren Farbe ihrer Unterseite. Die Antheridien sind dadurch charakterisiert, dafs ihre Wand, welche im oberen Teil einschichtig ist, in der dem Stiele zugekehrten Region mehrere Reihen von Zellen zeigt, welchen bei der Öffnung offenbar eine besondere Bedeutug zukommt. Wenn man aus einem Zweig eine Anzahl Antheridien freipräpariert und die an ihrer helleren Farbe kenntlichen reifen unter dem Mikroskop beobachtet, so sieht man, dafs nach einiger Zeit in dem einschichtigen Wandteil eine Zerreifsung eintritt und ein Teil des Inhaltes langsam ausgeprefst wird. (Die Pflanzen dürfen vorher nicht zu feucht gehalten worden sein.) Nach einigen weiteren Minuten zeigt das Antheridium eine starke Bewegung, es wird wie ein Handschuhfinger umgestülpt und der Rest der darin noch enthalten gewesenen Spermatozoiden wird frei, während die Cuticula zurückbleibt.

Die Frage ist nun die, wie man diesen Vorgang mit dem Bau des Antheridiums in Verbindung bringen kann. Goebel hat in der Organographie pag. 238 mitgeteilt, dafs die Wandzellen namentlich im oberen Teil des Antheridiums auf ihrer nach aufsen gekehrten Wand Schleim ablagern; ihre Quellung spannt die Cuticula, die schliefslich reifst. Das ist auch entschieden im ersten Teil des Entleerungsprozesses der Madothecaantheridien der Fall; es tritt jedoch insofern eine Komplikation ein, als im Stielteil des Antheridiums sich, wie erwähnt, mehrere Zellagen befinden, welche man sich etwa so wirkend denken mufs, wie zwei mit einander verbundene Metallstäbe von verschiedenem Ausdehnungscoëfficienten. Und zwar ist die innere Lage stärker dehnbar als die äufsere, weil sie mehr Schleim enthält, so dafs dadurch der Vorgang des Umstülpens hervorgerufen wird. Durch diese Einrichtung wird unzweifelhaft eine schnellere und vollkommenere Entleerung der Antheridien herbeigeführt, womit selbstverständlich ein grofser Vorteil für die Pflanze verbunden ist, welche infolge ihres Lebens an Baumstämmen u. dgl. immer nur zeitweise von Wasser durchtränkt ist.

Die Frage, ob der Inhalt des Antheridiums bei der Öffnung und Entleerung eine Rolle spielt, ist bei Marchantia polymorpha studiert worden und soll bei dieser geschildert werden.

b) Frullania. Bei Frullania sind die Verhältnisse wesentlich einfacher; hier besteht die Antheridienwandung nur aus einer Reihe

von Zellen, es fehlt also die Verdickung der unteren Partie. Bei der Entleerung hat Goebel beobachtet, dafs der Inhalt plötzlich ausgespritzt wird, und er hat diesen Vorgang zu erklären versucht durch die plötzliche Zusammenziehung der vorher gespannt gewesenen Antheridienwand. Die schnelle Entleerung der Spermatozoiden ist für die Pflanze natürlich ebenso von Vorteil wie für Madotheca, mit der sie vielfach denselben Ort bewohnt.

c) Die Marchantieen. Die Marchantieen stimmen betreffs ihrer männlichen Fortpflanzungsorgane insofern überein, als diese in gröfserer Anzahl zu Ständen vereinigt sind, in deren Gewebe sie mehr oder minder tief eingesenkt liegen; ein Kanal führt dabei nach aufsen. Die Form der Stände ist bei den einzelnen Gattungen verschieden, indem sie z. B. bei Marchantia tellerförmig und gestielt sind, so dafs sie weit über den Thallus hinausragen, während sie bei Fegatella mehr rundliche Gestalt haben und am Rande des Thallus ohne Stiel festsitzen. Worauf beruht nun diese Verschiedenheit in dem Bau der Antheridienstände innerhalb der Marchantieengruppe? Den gestielten Typus der Marchantiaantheridienstände hat Goebel mit der Verbreitung der Spermatozoiden durch Regentropfen in Verbindung gebracht. Man braucht nur die grofsen Marchantiarasen anzusehen während des Höhepunktes der Entwickelung ihrer Geschlechtsorgane, welche oft in solcher Menge auftreten, dafs sie ein förmliches Dach über dem vegetativen Teil bilden, um sich von der grofsen Wahrscheinlichkeit dieser Verbreitungsart zu überzeugen. Und es kann auch wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dafs wir bei dieser Gattung die höchst entwickelte Antheridienstandform vor uns haben.

Wenn nun aber die Antheridienstände der übrigen Marchantieen nicht gestielt sind, so mufs das offenbar seinen Grund darin haben, dafs das Verbreitungsmittel der Spermatozoiden ein anderes ist. Während Marchantia gerne an Mauern wächst, gedeihen die übrigen Marchantieen mehr im Schatten des Waldes, in welchem sie dem Regen weniger ausgesetzt sind, und es dürfte deshalb die Annahme nicht ungerechtfertigt erscheinen, dafs die Verbreitung der Spermatozoiden mehr durch kleine Tiere, Käfer u. dgl. erfolgt. Daraus würde sich denn auch von selbst die Stiellosigkeit der Stände erklären, denn die Spermatozoiden können so viel leichter an die betreffenden Tiere kommen als wenn sie auf einem hohen Stiele säfsen, welcher dem Besuch durch Tiere jedenfalls weniger ausgetzt wäre als es die auf dem Boden aufliegenden Thalluslappen sind. Das ist jedoch nur eine Vermutung, welche noch der Bestätigung durch Beobachtungen in der Natur bedarf.

Zum Schlufs dieses Abschnittes sei noch die schon erwähnte Frage erörtert, ob bei der Entleerung der Antheridien deren Inhalt beteiligt ist.

An den Antheridien der Lebermoose, ebenso wie bei denen der Laubmoose, lassen sich folgende Teile unterscheiden:

1. die Masse der Spermatozoiden,
2. die Antheridienwandzellen und
3. der mehr oder weniger ausgebildete Stiel, welcher jedoch für unsere Frage nicht in Betracht kommt.

Im allgemeinen hat man angenommen, dafs die Entleerung der Antheridien dadurch zustande komme, dafs die Spermatozoidenmasse durch Wasseraufnahme zum Quellen gebracht werde und durch Zerreifsung der Wandzellen zum Austritt komme. Dafs dem jedoch nicht so ist, hat Goebel schon betont, welcher den Vorgang auf eine starke Quellung der Antheridienwandzellen zurückgeführt hat, so dafs also der Inhalt der Antheridien, der Spermatozoidenbrei, eine völlig passive Rolle dabei spielen würde. Dafs es sich dabei wirklich um die Tätigkeit der Antheridienwandzellen handelt, davon kann man sich durch Vergleich verschieden alter Stadien leicht überzeugen. Während sie nämlich bei jüngeren Antheridien noch klein sind, zeigen sie bei reifen Antheridien eine starke Verlängerung in der Längsrichtung, welche eine starke Verengerung des Antheridienlumens bedingt. Die Frage war noch die, wodurch diese Vergröfserung der Wandzellen erreicht wird. Mit Hilfe der Cellulosereaktion ist es denn auch schliefslich gelungen, Schleim in ihnen nachzuweisen (vgl. Strasburger, Bot. Prakt.), welcher aus Stärke entstanden ist. Dieser Schleim also dehnt vor der Entleerung durch Quellung die Antheridienwandzellen aus, so dafs der Spermatozoidenbrei zusammengedrückt wird und ein Überdruck entsteht, welcher durch die Aufnahme von Wasser ausgelöst wird. Und zwar tritt, wie uns ein einfaches, schon lange bekanntes Experiment zeigt, diese Auslösung momentan ein. Wenn man nämlich auf einen nicht zu jungen Antheridienstand von Marchantia polymorpha einen Wassertropfen bringt, so nimmt dieser sofort milchige Färbung an infolge des Austrittes des Spermatozoidenbreies aus meistens mehreren Antheridien.

Bei Fegatella konnte der Vorgang nicht studiert werden, weil das vorliegende Material noch zu jung war; es ist jedoch anzunehmen, dafs er im wesentlichen in der gleichen Weise verläuft. In den Anals of botany 1903 pag. 271 ist eine Notiz von Cavers enthalten, welcher das Öffnen der Antheridien von Fegatella an warmen, son-

nigen Tagen namentlich in direktem Sonnenlicht beobachtete, während es im Schatten nicht erfolgte. Es ist schliefslich ganz gut denkbar, dafs der Schleim, um hinreichend stark zu quellen, einer höheren Temperatur bedarf.

F. Die Rhizoidenbündel der Polytrichaceen.

Das Rhizoidensystem der Polytrichaceen ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dafs die einzelnen Rhizoiden, natürlich nicht alle, zu Bündeln vereinigt sind, welche Koch mit einem schlecht gedrehten Strick verglichen hat. Als ein solcher sind sie auch bis jetzt abgebildet worden. In Wirklichkeit verhält es sich aber anders: denn wie wir uns an gut aufgehellten Bündeln, namentlich an deren Enden und an Querschnitten, überzeugen können, handelt es sich dabei nicht um eine Anzahl seilförmig gedrehter Rhizoiden gleicher Art, sondern in der Mitte des Bündels befindet sich ein besonders starkes Rhizoid, um welches die anderen, dünneren, gedreht sind. Wir würden sie also anstatt mit einem Strick eher mit einem Kabel nach Entfernung der Asphalthülle vergleichen können, wobei wir das in der Mitte des Bündels befindliche dickere Rhizoid mit der Gesamtheit der Leitungsdrähte, die dünneren Rhizoiden dagegen mit der Schutzhülle gleichstellen.

Auf das Vorkommen derartig verschiedener Rhizoiden macht schon Schimper aufmerksam (Icones morph. pag. 11), welcher „braungefärbte, festwandige, verhältnismäfsig ziemlich dicke, sehr verzweigte und häufig knollentragende Hauptwurzeln unterscheidet von äufserst feinen, bleichen Zaserwürzelchen. . . . Diese feinen Würzelchen gleichen den Endzasern der Hauptwurzeln und können überhaupt als unentwickelte Wurzeln angesehen werden.“

Woher rührt nun dieses Sichzusammendrehen der Rhizoiden zu einem Kabel? Die Ursache kann zweifacher Natur sein: entweder ist es ein Berührungsreiz, welcher die feinen Rhizoiden veranlafst, sich um ein stärkeres herumzuwinden, oder es ist ein Chemotropismus, indem Stoffe gebildet werden, welche die Aneinanderlagerung bedingen. Zur Beantwortung dieser Frage bedarf es noch mehrfacher, langwieriger Kulturen, so dafs eine Entscheidung vorläufig nicht möglich ist.

Wir kommen dann weiter zu der Frage, welche Bedeutung diese Stränge haben. Zwei Möglichkeiten sind hierbei gegeben: entweder dienen sie zur Befestigung der Pflanzen im Substrat oder aber zur Wasserleitung — resp. zu beiden Funktionen zu gleicher Zeit. Es ist

zwar wieder in letzter Zeit von Paul ihre Funktion als Haftorgane betont worden; einige Versuche und vergleichende Beobachtungen führen jedoch zu der Überzeugung, dafs es sich dabei hauptsächlich um die zweite Funktion, die der Wasserleitung, handelt. Wenn man nämlich ein freipräpariertes Bündel in eine Farbstofflösung taucht, so sieht man, wie diese kapillar in die Höhe gezogen wird. Es ist das dieselbe Erscheinung, welche auch der Stengelfilz der Sumpfmoose zeigt. Ein anderer experimenteller Beweis ist auch dadurch erbracht, dafs ein Rasen von Catharinea undulata, welchen man nicht zu tief vom Substrat abhebt und an derselben Stelle, also unter denselben äufseren Bedingungen, liegen läfst, nach kurzer Zeit eintrocknet — eben infolge davon, dafs von den Rhizoidenbündeln kein Wasser mehr nach der Unterbrechung der Verbindung der Pflanze zugeführt werden kann. Damit hängt auch die oft bis 10 cm betragende Länge der Rhizoidenbündel zusammen, welche tief in den Boden eindringen, um aus den tieferen, feuchteren Schichten das Wasser in die Pflanze emporzuleiten.

Dafs die Bündel wirklich der Wasserleitung dienen, geht auch aus einer anderen Beobachtung hervor, welche man an den Sumpfmoosen machen kann. Bei den im Sumpf lebenden Moosen, namentlich den Polytrichaceen, bekleiden nämlich die in ungeheurer Zahl auftretenden Rhizoiden den Stengel weit hinauf als ein dichter Filz und unterhalten durch ihre Fähigkeit, das Wasser kapillar festzuhalten, einen ständigen Strom von zirkulierendem Wasser derart, dafs ein Rasen, bei welchem die Stämmchen ziemlich dicht bei einander stehen (wie das bei Sumpfmoosen überhaupt allgemein der Fall ist), wie ein Schwamm mit Wasser vollgesogen ist. Es bedarf weiter keiner eingehenden Erörterung, dafs diese starke Entwickelung des Filzes eine Schutzeinrichtung gegen das Vertrocknen darstellt, denn die in den Sümpfen lebenden Moose sind an den meisten Standorten dem Sonnenbrand den ganzen Tag über ausgesetzt und wären infolge der starken Verdunstung unfehlbar dem Untergang geweiht, wenn ihnen nicht durch den Filz ununterbrochen neue Feuchtigkeit von unten zugeführt würde. Auf einen anderen hierbei in Betracht kommenden Umstand hat Goebel in der Organopraphie pag. 279 aufmerksam gemacht: Da nämlich die Torfmoose der Hauptsache nach von Regenwasser leben, so erhalten sie demzufolge Aschenbestandteile aus dem Substrat nur in sehr geringer Menge und müssen infolge dessen eine grofse Menge von Wasser verdunsten. Untersucht man nun derartige Sumpfmoose auf das Vorhandensein von Rhizoidensträngen, so findet man, dafs sie,

abgesehen von einigen kleinen Anfängen, vollständig fehlen: die Pflanze bedarf ihrer nicht mehr, weil ihr in dem Filz ein weit besseres Mittel zum Wassertransport zur Verfügung steht. Ein in dieser Hinsicht sehr gutes Vergleichsobjekt bietet das Polytrichum juniperinum, welches sowohl an sumpfigen als auch an trockenen Standorten vorkommt. An ihm können wir ohne Schwierigkeit beobachten, wie die Ausbildung von Pflanzenorganen — in unserem Falle Rhizoidenfilz und -bündel — von äufseren Umständen abhängig ist. Wenn man nämlich von trockenen Standorten stammende Pflanzen untersucht, so sieht man, dafs bei diesen der Stengelfilz fehlt, während die Rhizoidenstränge in grofser Anzahl vorhanden sind; die im Sumpf gewachsenen Pflanzen dagegen zeigen reichen Stengelfilz und entbehren der Stränge.

Wenn damit hinreichend bewiesen ist, dafs es sich bei den Rhizoidensträngen in erster Linie um den Wassertransport handelt, so soll damit keineswegs gesagt sein, dafs sie da, wo sie auftreten, nicht auch als vorzügliche Haftorgane dienen könnten. Man braucht nur die einzelnen Rhizoiden mit einem einzelnen Hanffaden, die Bündel dagegen mit einem Bindfaden zu vergleichen, um sich von ihrer Stärke eine richtige Vorstellung zu machen.

Eine Eigentümlichkeit der Rhizoidenstränge von Catharinea undulata sei hier noch angeführt. Bei ihnen kann man nämlich oft beobachten, dafs aus ihnen Knospen hervorsprossen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem inneren starken Rhizoid stammen. In ihren Anfangsstadien werden diese Knospen als Hervorwölbungen sichtbar, welche von den feineren Rhizoiden wie von einer Kappe umhüllt sind. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung wird diese Kappe von der Knospe durchbrochen, welche schliefslich zu einem Stämmchen auswächst. Diese Erscheinnng ist zwar schon lange bekannt, aber falsch aufgefafst worden; Schimper hat nämlich deshalb die Rhizoidenbündel der C. undulata für Rhizome gehalten, welche aber bei dieser Art gar nicht vorkommen. Übrigens ist die Entstehung von Knospen aus Rhizoidenbündeln keine sehr überraschende und abnorme Erscheinung, da doch die Rhizoiden sich prinzipiell von dem Protonema nicht unterscheiden.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die männliche Blüte von Mnium ist eine zusammengesetzte, auf welche der von Hofmeister für Polytrichum angenommene Typus genau pafst, indem jede Antheridiengruppe einem dem Antheridienstand von

Funaria analogen Zweig entspricht, bei welchem das erste Antheridium aus der Scheitelzelle hervorgegangen ist, während der Entstehungsort der übrigen Antheridien ein verschiedener ist. In der Mitte der Blüte ist die Blattbildung vollkommen unterdrückt, indem die jüngsten Segmente nicht mehr in einen fertilen und einen sterilen Abschnitt geteilt, sondern ganz zur Antheridienbildung verwandt werden. Auch die Stammscheitelzelle wächst zu einem Antheridium aus, so dafs ein Durchwachsen des Scheitels unterbleibt.

2. Die Blüte von Polytrichum ist eine zusammengesetzte; sie weicht jedoch insoferne von dem Hofmeister-Leitgeb'schen Schema ab, als die Zweigscheitelzellen nicht zur Bildung der ersten Antheridien der einzelnen Antheridiengruppen verwandt werden, sondern bis zur Anlage der letzten Antheridien erhalten bleiben. Infolge ihrer schiefen Lage im Gewebe sind die Zweigscheitelzellen als solche schwer zu erkennen.

3. Bei Catharinea Hausknechtii konnte die Entwickelung der Blüte nicht verfolgt werden, weil das vorhandene Material noch nicht weit genug entwickelt war. Immerhin liefs sich die interessante Anordnung der Antheridien- und Archegonienstände beobachten und zeigen, dafs hier die Archegonien dieselbe Anordnung zeigen wie bei Polytrichum die Antheridien. Sie ist von Hy offenbar mit Catharinea undulata verwechselt worden.

4. In bestimmten Zellen der Paraphysen von Mnium cuspidatum und Polytrichum juniperinum sowie der Antheridien des letzteren ist eine braune, gegen Säuren unempfindliche Substanz eingelagert, welche offenbar ein Eindringen des von aufsen auf die Blüte gelangten Wassers in das Stämmchen zu verhindern hat, damit es den Antheridien voll und ganz zugute kommt.

5. Nachdem Goebel darauf hingewiesen hatte, dafs bei der Entleerung von Lebermoosantheridien die Antheridienwand aktiv beteiligt ist, konnte festgestellt werden, dafs dieser Vorgang auch bei Marchantia auf der Quellung von in den Antheridienwandzellen abgelagertem Schleim beruht.

6. Die Rhizoidenbündel der Polytrichaceen sind bis jetzt falsch abgebildet worden, indem sie nicht einem Strick, sondern einem Kabel zu vergleichen sind, da die schwächeren Rhizoiden um ein stärkeres herumgedreht sind. Verschiedene Versuche und Beobachtungen ergaben, dafs sie in erster Linie der Wasserleitung dienen, wobei eine gleichzeitige Funktion als Haftorgane nicht abgewiesen werden soll. Aus dem Auftreten von Knospen an den Rhizoidenbündeln von Ca-

tharinea undulata hat Schimper geschlossen, dafs es sich dabei um Rhizome handele, solche gibt es aber bei Catharinea undulata überhaupt nicht; die Knospen entstehen vielmehr aus den Rhizoiden.

Zum Schlusse spreche ich Herrn Professor Dr. Goebel meinen aufrichtigsten Dank aus, welcher durch sein grofses Interesse und seine bereitwillige Hilfe wesentlich zum Gelingen der Arbeit beigetragen hat.

Literatur.

1. Goebel, Über die Antheridienstände von Polytrichum. Flora 1882.
2. — Referat über: „Die Antheridienstände der Laubmoose“ von Leitgeb. Bot. Ztg. 1883.
3. — Organographie der Pflanzen, II, 1. Jena 1899.
4. — Muscineen in Schenks Handbuch, III, 1. Breslau 1883.
5. — Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Supplément aux Annales du jardin botanique de Buitenzorg 1898.
6. Hofmeister, Über die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubmoose. Bot. Ztg. 1870.
7. Hy, Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des muscinées. Annales des sciences naturelles 1884.
8. H. Koch, Bryologische Beiträge. Linnaea 1842 pag. 69 ff.
9. Leitgeb, Wachstum des Stämmchens von Fontinalis. Bd. LVII d. Sitzungsberichte d. Kgl. Akad. d. Wissensch. I. Abt. 1868.
10. — Entwickelung der Antheridien bei Fontinalis antipyretica. Ebendort im LVIII. Bd. 1868.
11. — Wachstum des Stämmchens und Entwickelung der Antheridien bei Sphagnum. Ebendort Bd. LIX 1869.
12. — Die Antheridienstände der Laubmoose. Flora 1882.
13. Limpricht, Die Laubmoose, in Rabenhorsts Kryptogamenflora.
14. Satter, Zur Kenntnis der Antheridienstände einiger Laubmoose. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1884 Bd. II Heft 1.
15. Strasburger, Botanisches Praktikum.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Vaupel Friedrich

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten 346-370