

Die Verzweigung der Laubmooze.

Eine morphologische Studie.

Von Dr. Kar. Kavina.

(Mit 7 Textfiguren.)

Die *Bryophyta*, die höchst organisierte Gruppe der Zellenkryptogamen, sind, wie alle *Archegoniata*, besonders durch den Generationswechsel charakterisiert. Während bei den *Diplodiales* die Sporophytengeneration überwiegt, ist bei den *Bryophyten* die vorherrschende Generation die des Gametophytes (darum *Haploidales*). Diese Gametophytengeneration bei den *Bryophyten* ist eine treue und vorzügliche Analogie der Phanerogamenpflanze. Schon bei der Mehrzahl der Lebermooze ist der Thallus des Moospflanzchens deutlich in Achse und Blätter geschieden, was für die Laubmooze die Regel ist. Deswegen können wir bei den *Bryophyten*, wo ein Kormus ausgebildet ist, analogisch auch von Verzweigung derselben sprechen.

Natürlich ist bei den thallösen Formen (*Hepaticae frondosae*) von Verzweigung keine Rede, weil da die Blätter, die bedeutendsten Orientierungspunkte, fehlen. Man kann zwar die Schemata der Verzweigungen von *Marchantia*, *Lunularia*, *Fegatella*, oder z. B. von *Aneura* darstellen, aber den genauen morphologischen Verzweigungstypus kann man nicht feststellen.

Bei den foliosen Lebermoozen (*Jungermanniaceen*) ist die Verzweigung schon genauer ausgeprägt. In den meisten Fällen verzweigen sich diese dichotomisch, wobei die Achse sich in zwei gleiche Äste teilt. Bei vielen kann man auch ein Angularblatt konstatieren, welches von Velenovský als ein typisches Merkmal der Dichotomie bezeichnet wird und zum ersten Male von Servít bei *Mastigobryum trilobatum* als solches erkannt wurde, obwohl es schon von Leitgeb bei diesem Lebermoos abgebildet wird. Das Angularblatt ist nämlich ein solches Blatt, welches sich dem Winkel der typischen Dichotomie am nächsten befindet, sich oberhalb oder unterhalb des Winkels stellt, so daß

es denselben halbiert; in manchen Fällen ist das Angularblatt, wie in der Stellung, so auch in der Form von den anderen normalen Blättern der Achse ganz verschieden, was namentlich bei einigen Arten (*Pleuroschisma trilobatum*, *Diplophyllum albicans*) sehr auffallend ist.

In einigen Fällen wurde bei den Lebermoosen auch ein typisches Monopodium beobachtet, wie z. B. bei *Scapania*, bei den langen Ausläufern von *Mastigobryum*, bei den seitlichen Ästen von *Plagiochila*, *Calypogeia* und allen anderen, wo eine regelmäßige Seitenverzweigung aus den Blattachseln stattfindet; eine solche Verzweigungsart ist jedoch seltener als die dichotomische. Viel verbreiter ist bei diesen schönen, zierlichen Pflänzchen eine *unechte Monopodie*, oder wie Velenovský diesen Verzweigungstypus nennt, eine *dichotomische Monopodie* oder *Dichopodie*.

Diese entsteht infolge des ungleichen Wachstums der beiden Gabeläste, indem ein stärkerer Ast den anderen, welcher viel schwächer ist, seitlich verschiebt und sich selbst immer in die Richtung der Hauptachse stellt, so daß wir hier eine zusammengesetzte Achse, ein Sympodium, aber dichotomischen Ursprungs, vor uns haben. Ein solches *Dichopodium* ist öfters beobachtet worden, daher genügen einige wenige typische Beispiele, wie *Lepidozia reptans*, *Lepicolea*, *Trichocolea*, *Lepidolaena*.

Kurz gefaßt, können wir über die Verzweigung der foliosen Lebermoose folgendes konstatieren: Die Mehrzahl der Lebermoose verzweigt sich dichotomisch, sei es durch typische Gabelung oder durch ein Dichopodium; Monopodien kommen nur bei wenigen vor. Im ganzen sehen wir bei den Lebermoosen in der Verzweigung, sowie auch bei anderen morphologischen Eigenschaften eine gewisse Unbeständigkeit, welche ja auch die anderen niedrigen Kryptogamen (Pilze, Algen) sehr charakterisiert und dem Begriffe der phylogenetischen Entwicklung und Stellung dieser Gewächse im Pflanzenreiche entspricht. Diese Frage wurde schon von Velenovský in seiner „Vergleichenden Morphologie der Pflanzen“ gründlich behandelt. Ich verweise daher hier nur auf diese Stelle in zitiertem Buche.

Eine viel interessantere und stabilere Verzweigung finden wir bei den Laubmoosen, bei denen stets ein Kormus ausgebildet ist und Achse und Seitenblättchen differenziert sind.

Die Verzweigungsart der Laubmoose wurde zwar schon von den älteren Bryologen, wie Nees, Müller,

Schimper und Husnot als monopodiale bezeichnet, es fehlte aber eine nähere Studie über dieselbe. Von den modernen Morphologen waren Velenovský und sein Schüler Servít die einzigen, die sich mit dieser interessanten Frage eingehender beschäftigten. Die Ontogenie, Anatomie und Physiologie der Laubmoosenverzweigung wurde dagegen sehr gründlich behandelt. Es sind das besonders die schönen und sorgfältigen Arbeiten von Leitgeb, die uns in die Geheimnisse der Ast- und Blattentwicklung einweihen. Die Angaben Leitg. wurden vervollständigt und durch manche Details ergänzt durch die Arbeiten von Müller, Bastit, Correns und Goebel. Leitgeb stellte nach seinen Untersuchungen seine durch Müller für alle Moose bewiesene hypophylle Theorie auf, welcher zufolge immer ein Blatt und der untenstehende Ast demselben Segment angehört. Correns stellte in seinem interessanten Buch „Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose“, sowie in seinen früheren „Beiträgen“ bezüglich der Astanlagen vier Verzweigungstypen bei den Laubmoosen auf: Bryumtypus, Distichiumtypus, Hypnumtypus und Polytrichumtypus; die Unterschiede zwischen den Typen bestehen nur in der verschiedenen Gestaltung und dem feineren Bau der Segmente. Vor kurzer Zeit hatte Schönau in der „Hedwigia“ eine umfangreiche Arbeit über unser Thema publiziert. Obwohl er sich nur mit den ontogenetischen und physiologischen Verhältnissen der Verzweigung, nicht aber mit morphologischen Untersuchungen beschäftigte, hatte er nichtsdestoweniger gegen die Ansichten Velenovskýs sehr polemisiert. Der letztere beantwortete und widerlegte glänzend alle Einsprüche Schönau im Supplemente (IV. Teile) seiner „Vergleichenden Morphologie“; Schönau hat unlängst infolgedessen eine Erwiderung in der „Österreichischen Botanischen Zeitschrift“ veröffentlicht, in der er in einer ganz unwissenschaftlichen Weise, auf gar keine positive Dokumente oder ernste Beobachtungen sich stützend, antwortet. Diese Polemik beweist, daß die Frage der Verzweigung bei den Laubmoosen noch lange nicht definitiv entschieden ist. Ich selbst beschäftige mich schon seit mehreren Jahren bei meinen bryologischen Studien auch mit der Morphologie dieser interessanten Kryptogamen und ergreife daher die günstige Gelegenheit, mit einigen Beobachtungen zur Lösung dieses Problems beizutragen. Während Schönau nur 13 Arten von Laubmoosen untersucht hatte, habe ich mehr als 200 Arten an über 2000 Individuen untersucht. Meine Studien sind im Laufe der Jahre gelegentlich und stets auf frischem, lebendem

Material, seltener auch auf Herbarmaterial durchgeführt worden; sehr viele Beobachtungen wurden in der Natur selbst an den betreffenden Standorten gemacht, viele Arten wurden auch lange von mir kultiviert.

Die Untersuchung der Verzweigungsart der Laubmoose ist nicht immer so leicht, wie man glauben möchte. Schon das Untersuchen des Objektes selbst, das oft halbmikroskopisch, für die Präparierlupe oder das Binocularmikroskop zu klein, für das Mikroskop wieder zu groß ist, stößt auf viele Hindernisse. Die klare Übersicht wird außerdem bei vielen Arten durch die dichte Blattstellung erschwert, welche in manchen Fällen eine Divergenz von $7/20$, $18/29$ — sogar noch mehr — erreicht.

Die Blätter haben oft lange Spitzen, welche sich ineinander verwickeln, so daß man sich schwer in einem solchen Wirrnis orientiert; ein solcher Fall ist sehr allgemein, besonders bei den *Hypnaceen* (*Rhytidadelphus triquetrus*, *Hylocomium loreum*, *Chrysohypnum stellatum*, *Chr. hispidulum*, *Hypnum elodes*, *H. Sommerfeltii*, *H. imponens*, *Amblystegium varium* u. a.). Eine besonders arge Verwirrung, welche jede leichte Orientierung über die Ast- und Blattstellung erschwert, verursacht auch die mächtige Ausbildung des Rhizoidenfilzes, wie z. B. bei vielen *Dicranum*-Arten, *Polytrichum*, *Philonotis* u. a.

Sehr oft kann man das Tragblatt, in dessen Achsel der Ast entsteht, übersehen, weil dieses dem Zweige dicht anliegt und nicht selten ihn auch umhüllt. Solche Fälle finden sich z. B. bei *Calliergon cuspidatum*, *Climacium dendroides*, *Pterygynandrium filiforme*, *Chrysohypnum Sommerfeltii*, *Stereodon imponens*, *St. pratensis*, *Hypnum polygamum* und vielen anderen. Bei allen diesen steht der Zweig scheinbar ohne jede Orientierung zu einem Blatte auf dem Hauptstamme, aber bei genauerer Untersuchung wird man sich leicht überzeugen, daß der Ast präzis in der Achsel des Tragblattes entsteht und daß dieses den letzteren dicht umhüllt.

Bei *Chrysohypnum hispidulum*, *Camptothecium nitens* und zuweilen auch bei einigen anderen Arten (*Isothecium myosuroides*, *Eurhynchium crassinervium*, *E. Tommasinii*) liegt das Tragblatt so dicht dem Aste an, daß es mit ihm an der Basis mehr oder weniger zusammenwächst; das Tragblatt ist bald nur leicht angeheftet, bald hoch angewachsen und infolgedessen auch tief herablaufend.

Dieses Anwachsen des Tragblattes an den axillaren Ast stellt den Übergang zu solchen Fällen dar, wo das

Tragblatt sich auf den Zweig hoch hinaufzieht, ebenso wie sich bei vielen Phanerogamen (*Thesium*-Arten, *Samolus Valerandi*, *Dombeya*, *Monotropa Hipopitys* usw.) die Stützblätter auf die Blütenstiele verschieben. Ein in dieser Beziehung sehr lehrreiches Beispiel sehen wir bei *Hypnum sarmentosum*, welches nicht sehr verzweigt ist. Die Äste stehen typisch in der Blattachsel und tragen

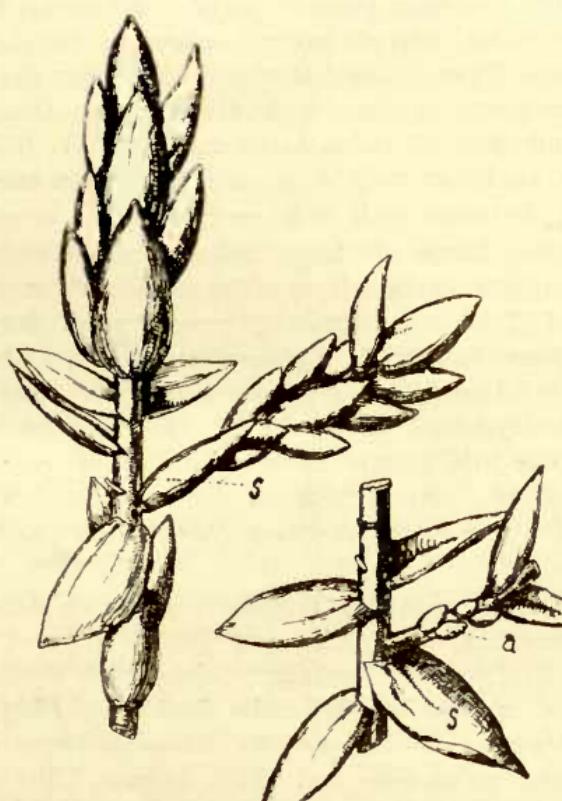


Fig. 1. *Calliergon cuspidatum*.

(Figurenerklärung siehe Seite 382.)

kleinere, von den Stammblättern auffallend verschiedene erste Blätter; man kann aber sehr oft auch solche Äste bemerken, die außerhalb jeder Blattachsel stehen und erst in einer größeren Entfernung das erste Blatt tragen. Dieses ist größer als die anderen Astblätter und besonders ähnlich den Stammblättern. Die ersten Astblätter sind auch hier, wie bei der Mehrzahl der Laubmoose, schuppenförmig, klein und abgerundet. Das erste große Astblatt ist aber nichts anderes, als das eigentliche Tragblatt, welches auf die Achselachse hoch hinaufgerückt ist.

Daß diese unsere Ansicht richtig ist, dafür möchten wir folgende Beweise anführen:

1. Ein solcher Ast hat keine bestimmte Orientierung zu den Stammlättern.
2. Das scheinbare erste Zweigblatt stimmt in Form und Größe mit den Stammlättern völlig überein.



Fig. 2. *Chrysophyllum hispidulum*.

(Figurenerklärung siehe Seite 332.)

3. Auf dieses Blatt folgen erst dann die kleinen gestützten Schuppenblätter, welche immer an den anderen mit normalen Stützblättern versehenen Zweigen zuerst erscheinen; diesen folgen nun die normalen Astblätter.
4. Auf derselben Pflanze kann man alle Übergänge von basalen Stützblättern bis zu jenen hoch verschobenen beobachten.

Ähnliche Fälle des Aufschiebens des Tragblattes auf die Tochterachse finden wir außer dem oben genannten Beispiel zuweilen auch bei *Antitrichia curtipendula* und *Calliergon cuspidatum*; es scheint aber dieser merkwürdige Zufall ziemlich selten zu sein.

Am häufigsten kommt aber eine regelmäßig *axilläre* Verzweigung vor, bei welcher der Ast genau in der Mediane der Blattachsel steht. Aus unzähligen Beispielen wollen wir nur einige hervorheben, die für die Größe der Stützblätter oder für die klare Orientierung besonders lehrreich sind: *Eurhynchium murale*, *E. strigosum*, *E. praelongum*, *E. velutinoides*, *Isothecium myosuroides*, *Philonotis Arnellii*, *Ph. calcarea*, *Ph. fontana*, *Ph. adpressa* (besonders f. *gemmaclada*), *Ph. caespitosa*, *Climacium dendroides*, *Ptery-*



Fig. 3. *Hypnum sarmentosum*.

(Figurenerklärung siehe Seite 382.)

gynandrium filiforme, *Chrysophyllum hispidulum*, *Hylocomium brevirostre*, *H. loereum*, *Thamnium alopecurum*. Auch bei allen größeren akrokarpischen Moosen, zu denen in dieser Hinsicht *Anomodon*, *Leucodon* und Verwandte den Übergang bilden, findet sich eine sehr lehrreiche und bemerkbare axilläre Verzweigung.

In manchen Fällen ist der basale Teil des axillären Zweiges leicht oder stärker wulstig angeschwollen, sehr auffallend z. B. die Basis des Seitensprosses der *Mnium*-Arten, besonders bei *Mn. undulatum*. Servít wollte infolge der ungenügenden optischen Apparate, die ihm zur Verfügung standen, einen Wall erblickt haben

und erklärte ihn als eine *A s t s c h e i d e*. Die ersten Blättchen des Seitensprosses sind hier sehr klein, stark zerschlitzt, so daß sie oft borstenförmig aussehen. Sie stehen sehr dicht, oft sogar aneinander, so daß sie wirklich ein scheidenförmiges Gebilde vorzustellen scheinen. Die Astscheide ist jedoch niemals vorhanden, und auch die Vorstellung *S e r v í t s* über den endogenen Ursprung dieses Gebildes aus den innersten Gewebeschichten des Hauptstammes ist deshalb unrichtig. *S c h ö n a u* hat in seiner Abhandlung auf diese unrichtige Beobachtung hingewiesen, aber dabei *V e l e n o v s k ý* den Vorwurf gemacht, selbst über die Astscheide geschrieben und dieselbe auch abgebildet zu haben. Dieser Vorwurf ist aber nur ein Beweis dafür, daß *S c h ö n a u* die Werke *V e l e n o v s k ý*'s nicht gelesen hat, obgleich er sie kritisieren und gegen sie polemisieren will. Wenn man *V e l e n o v s k ý*'s „Vergleichende Morphologie“ und seine „Böhmisches Laubnioose“ gründlich studiert, wird man vergebens ein Zitat über jene Astscheide suchen. Auf Seite 130 im ersten Teile seines morphologischen Werkes ist zwar in der Abbildung Nr. 81 die Astbasis des Seitensprosses von *Mnium undulatum* mit den ersten borstenförmigen Blättchen etwas schematisch gezeichnet, so daß man hier eine Astscheide sich vorstellen kann; aber schon in der Erklärung zur Abbildung sowie im Text wird nicht über eine Astscheide, sondern über die „wulstig angeschwollene Basis“ oder über „die Basis, die mit einem wulstigen Ring umgeben ist“, gesprochen. Wie *S e r v í t* die Astscheide bei *Mnium undulatum* und vielen *Pleurokarpen* gefunden haben will, ist mir unverständlich, und wie er sich auf *V e l e n o v s k ý*'s Beobachtungen berufen konnte, ist mir um so unverständlich, als *V e l e n o v s k ý* niemals über etwas derartiges geschrieben hat. Ich habe mich an diesen Morphologen auch persönlich mit der Bitte gewendet, mir dieses rätselhafte Problem zu erklären. Darauf bestätigte er mir höchst verwundert, daß er über eine Astscheide bei den Laubmoosen nie die geringste Erwähnung getan habe.

Aber nicht immer sind die Verhältnisse so einfach und klar wie bei den vorher genannten Arten. Man findet oftmals Fälle, wo der Seitensproß nicht so genau axillär erscheint, wie es oben geschildert ist; er steht bald hoch oberhalb der Achsel, bald zwar in der Achsel, aber außerhalb der Mittellinie, rechts oder links von ihr. Diese Fälle scheinen dem allgemein geltenden Gesetze der monopodialen Verzweigung bei den Laubmoosen zu widersprechen; wenn man aber nach der Ursache dieser Ausnahmen forscht, wobei man genügend großes Material und viele Pflanzen

von verschiedenen Standorten vergleichen muß, wird man sie ohne große Mühe bald finden.

I. Der Ast steht in einer gewissen Höhe oberhalb der Achsel des Stützblattes, aber genau in der Mediane.

Als Ursachen dieser Unregelmäßigkeit möchten wir folgendes anführen:

A. Der Seitensproß verwächst mit einer gewissen Strecke der Hauptachse.

Sehr schöne Beispiele dafür finden wir an *Rhitidiadelphus triquetrus*. Der Seitensproß entsteht da genau in der Mediane (oder auch etwas neben derselben) in einer Höhe oberhalb der Blattachse. Das große Stützblatt umhüllt mit seinen Rändern den Zweig und läßt sich leicht umlegen. Wenn man dies tut, sieht man eine sehr schöne Spur, die uns ganz deutlich darüber belehrt, daß der Seitensproß mit der Hauptachse verwachsen ist. An einem und demselben Individuum können wir auch genau axilläre Zweige finden, so daß wir uns aus dem Vergleiche leicht von dem Verwachsen der Tochterachse mit der Hauptachse überzeugen können. Ähnliche Fälle, ebenfalls mit deutlichen Spuren, finden sich noch bei *Rh. squarrosum*, *Cratoneuron filicinum*, *Calliergon cordifolium*; außerdem auch bei einigen anderen Arten, bei denen aber die Spuren nicht so deutlich sind (*Eurhynchium Schleicheri*, *Hylocomium pyrenaicum* u. a.).

Die weitere Ursache der oberen Insertion des Seitensprosses oberhalb der Blattachse ist:

B. Die Verschiebung des Seitensprosses hoch oberhalb der Blattachse.

Natürlich kann man in diesem Falle keine Spur einer Verwachsung beweisen, und wenn man keine Übergänge hätte, könnte man diese Unregelmäßigkeiten nicht verstehen. In manchen Fällen sind die Übergänge selten. Da muß man eine Verschiebung mehr im phylogenetischen als im ontogenetischen Sinne annehmen*). Dennoch finden wir oft Fälle, wo alle möglichen Übergänge beobachtet werden. Wenn wir zum Beispiel die Verzweigung von *Calliergon stramineum* oder *Homalothecium sericeum* studieren, so finden wir die Astknospen an dem jüngsten Teile des Hauptstamms genau in der Blattachse. Dies ist auch in der terminalen Knospe

*) Eine gründliche Erklärung der Verwachsung und der Verschiebung findet man in Velenovskýs Supplemente (IV. Teil der Vergl. Morphol., Prag 1913), S. 117—118.

der Fall. Je mehr wir jetzt aber von der Stamm spitze uns entfernen, desto höher finden wir die Seitensprossen hinaufgerückt. Darin haben wir ein glänzendes Beispiel für die morphologischen Gesetze der Verschiebung. So wie bei den Phanerogamen viele Organe, zum Beispiel die Blütenteile, von ihrem Platze verschoben sein

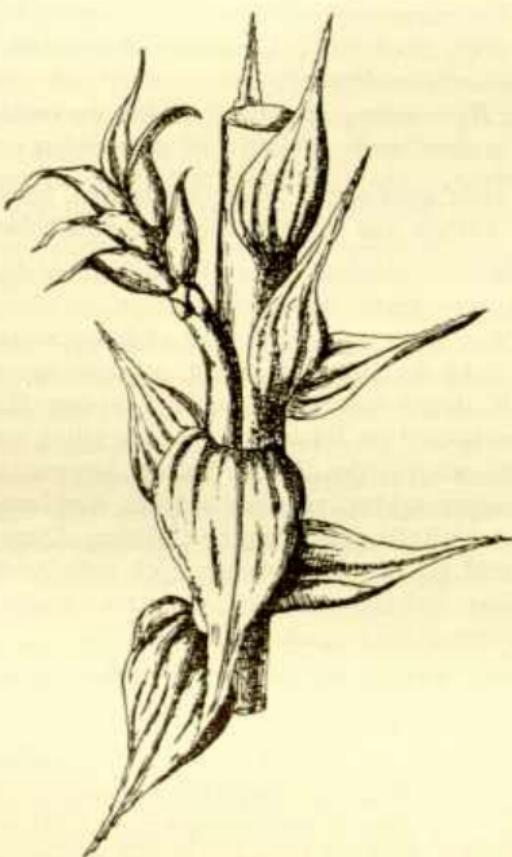


Fig. 4. *Rhytidadelphus triquetrus*.

(Figurenerklärung siehe Seite 332.)

können, so kommen auch bei Laubmoosen ähnliche Verschiebungen vor. Ein weiteres, ebenfalls durch alle möglichen Übergänge bewiesenes Beispiel können wir an *Stereodon Lindbergii* und am gewöhnlichen *Scleropodium purum* finden. Bei ersterer Art sind die Seitenäste oft uhrfederförmig gedreht und stehen ebenfalls, wie bei dem vorigen Moose, je weiter von der Stammesspitze, desto höher von der Blattachsel entfernt.

Diese Sprosse fallen sehr leicht ab und dienen so der vegetativen Vermehrung. Bei der anderen Art können wir ebenfalls alle Übergänge beobachten. Wir finden oft Seitensprosse streng in der Blattachsel, sowie auch hoch über derselben inseriert. Es sind auch solche Fälle nicht selten, bei denen der Zweig zwischen zwei Blättern steht, so daß man sehr schwer diese Orientierung verstehen könnte, wenn keine Übergänge vorhanden wären. Ziemlich zahlreiche Übergänge finden wir auch bei *Scleropodium incurvatum*, dagegen sind sie bei vielen anderen Moosen seltener, sogar sehr selten. Dies ist der Fall bei *Hylocomium umbratum*, *Hyloc. pyrenaicum*, *Calliergon cordifolium*, *Aulacomnium palustre* und sehr vielen anderen.

II. Der Ast steht zwar streng in der Blattachsel, ist aber mehr oder weniger aus der Mediane herausgeschoben.

Wenn die oben erwähnte Unregelmäßigkeit für die vergleichende Morphologie ganz leicht zu verstehen war, ist diese schwerer zu erklären. Man findet ja auch solche Orientierungen, wo der Ast erst in der Ecke der Blattbasis steht, so daß eine nicht zu große Distanz fehlt, damit der Seitensproß neben dem Blatte zu stehen komme. Das kommt im Pflanzenreiche sehr selten vor. Einige Beispiele, welche wir bei den Phanerogamen kennen, sind leicht aus dem Verzweigungsmodus, meistens aus der Kombination des Symподiums und der Teilverwachsung zu erklären. Diese merkwürdigen Fälle aber sind bei den Laubmoosen noch auffallender. Und doch sind auch diese leicht verständlich, wenn man reiches Material und viele Individuen studiert und vergleicht.

Auch hier möchten wir zweierlei Ursachen anführen:

A. Die Torsion des Hauptstamms.

Die Bedeutung der Torsion für die Blattstellung und die Verzweigung wurde schon von mehreren, bezüglich der Laubmoose besonders von Leitgeb und neuerdings auch Schönau richtig eingeschätzt. Die beiden letzteren Autoren unterscheiden nach der Stärke und Dauer der Torsion dreierlei Stellungen des Seitensprosses zu den Blättern des Hauptprosses:

1. Die Knospe steht noch in der Mittellinie, aber das Unterblatt ist aus dieser seitlich verschoben.
2. Der Seitensproß steht zwischen den Mittellinien seines Oberblattes und seines Unterblattes.
3. Die Knospe steht mehr oder minder in der Mediane des Unterblattes, seitlich von der Mittellinie des Oberblattes abgerückt.

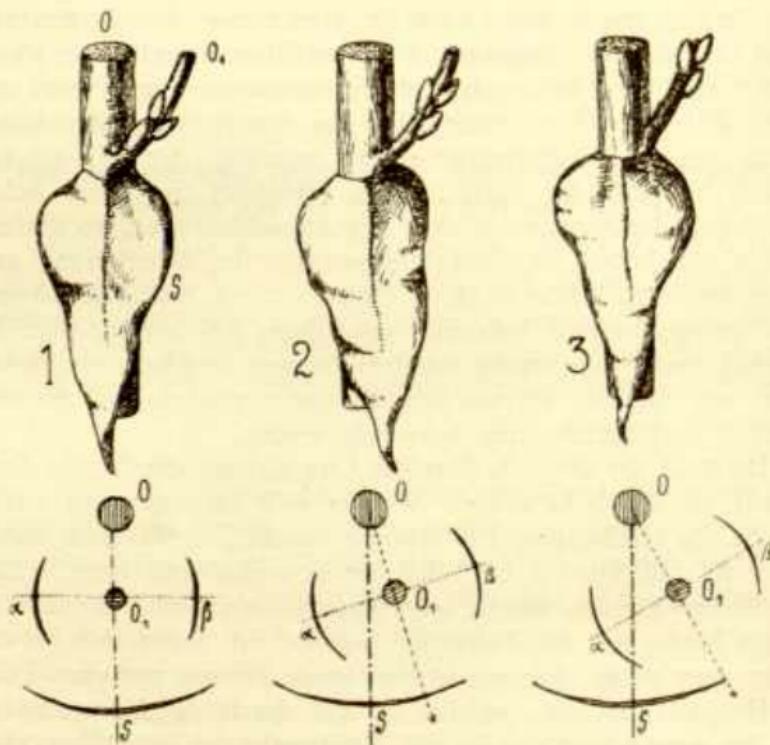
Alle diese drei Stellungen sind in Wirklichkeit eine und dieselbe, nur in verschiedenen Stadien der Torsion. Die Beobachtungen, welche Leitgeb an *Fontinalis* zuerst gemacht hatte, und welche Schönau dann nachprüfte, gelten für alle Laubmoose. Ontogenetische Studien sind aber gar nicht nötig, da ja alle diese Torsionen an reichem Material sehr deutlich beobachtet und durch Vergleich die ganze Entwicklungsreihe leicht konstruiert werden kann. Schönau macht dabei auch die Bemerkung, daß in den zwei ersten obgenannten Stellungen die eigentlichen Achselblätter fehlen. Wie ist aber diese unlogische Behauptung zu verstehen, wenn zwei Zeilen früher derselbe Autor über die Verschiebung des Unterblattes (wie er das Stützblatt nennt) schreibt. Schönau hält nämlich hier nur das Blatt für das Stützblatt, in dessen Achsel unmittelbar der Seitenzweig steht; im Augenblick aber, wo letzteres seitlich verschoben ist, und infolgedessen die Orientierung zum Zweige zerstört ist, hört es für Schönau auf, Stützblatt zu sein. Diese unlogische und botanisch unhaltbare Anschaugung über die morphologische Verwertung einzelner Organe ist wieder ein Beweis dafür, wie von den Physiologen die systematischen und morphologischen Elementarbegriffe behandelt werden.

Die Zahl der Beispiele über die Verschiebung der Zweige durch Torsion ist eine sehr große. Weil es sich um eine mehr teratologische als regelmäßige Erscheinung handelt, ist es nicht ausgeschlossen, daß Torsion bei allen Arten vorkommen kann. Eine vollständige Torsion, welche bei Phanerogamen vorkommt und besonders häufig mit der Fasciation begleitet ist, findet sich bei den Laubmoosen selten; dagegen ist eine lokale Torsion, nur eines Teiles des Hauptstämmchens, welche oft nur durch die Unregelmäßigkeit der genetischen Spirale und Astorientierung bemerkbar wird, eine häufige Erscheinung. Sehr schöne Torsionen und Verschiebungen der Seitenäste habe ich besonders an *Chrysophyllum stellatum*, *Hedwigia*, *Climacium*, *Rhytidium rugosum* und *Hypnum pallescens* beobachtet. Ein sehr belehrendes Beispiel der Verschiebung infolge einer lokalen Torsion sieht man an der nebenstehenden Abbildung von *Chrysophyllum stellatum*. An den Stellen, wo die Torsion beginnt, stehen die Zweige genau in der Mittellinie der Blattachse; je höher wir gehen, desto größer ist die Torsion, und desto weiter ist auch der Zweig in der Richtung der Spirale verschoben, bis er an der kathodischen Seite des Stützblattes steht; bei einer noch stärkeren Torsion erscheint der Ast noch weiter von dem Blatte inseriert.

Eine andere sehr wichtige und noch interessantere Ursache der Verschiebung der Seitensprosse ist:

B. Der Einfluß des Plagiotropismus.

Daß der Plagiotropismus eine wichtige Rolle in der Verzweigung aller Pflanzen spielt, ist eine schon lange und gut bekannte Tatsache. Man braucht sich bloß an die plagiotropen Zweige einiger unserer Waldbäume, wie jene der Buche, der Tanne u. a., oder an die verschiedenen plagiotropischen Veränderungen der Infloreszenzen, der

Fig. 5. *Chrysosplenium stellatum*.

(Figurenerklärung siehe Seite 382.)

kriechenden Sprosse bei den verschiedensten Phanerogamen vorzustellen, um von dem wichtigen Einfluß des Plagiotropismus auch bei den Laubmoosen überzeugt zu sein. Am schönsten studiert man diese Ursache bei solchen Gattungen, welche teils Arten mit orthotropischem, teils solche mit plagiotropischem Kormus aufweisen, neben anderen Arten, bei denen der Kormus bald orthotropisch, bald plagiotropisch ist und so den Übergang zwischen den beiden Arten bildet. Besonders zu empfehlende und in dieser Beziehung sehr lehrreiche Gattungen sind *Eurhynchium*, *Plagiothecium*, *Neckera*, *Leskeia* und *Brachythecium*. Bei *Eurhynchium strigosum*, *E.*

praelongum, *E. crassinervium*, *E. velutinoides*, *E. murale*, welche meist orthotropisch wachsen, stehen die Seitensprosse genau in der Mediane der Blattachsel. Sobald aber die Hauptachse mehr oder weniger dem Substrat anliegt und so plagiotropisch wird, werden die Zweige aus der Mediane herausgeschoben; so liegt bei *E. tenellum*, *E. rusciforme* und *E. Schleicheri* der Kormus etwas dichter dem Erdboden an und sofort werden die Seitensprosse aus der Mediane verschoben. Bei dem *E. striatum* und *E. depressum* finden wir schon immer den plagiotropischen Kormus; bei diesem sind die Seitenzweige an den lateralen Seiten des Hauptstammes streng axillär in der Mediane ihrer Stützblätter inseriert, während die Seitenzweige an der Ventralseite desto mehr verschoben sind, je näher sie zur Mitte, zu welcher der Hauptstamm dem Substrat am dichtesten anliegt, inseriert sind. Man kann dabei auch die Eigentümlichkeit beobachten, daß an einer Hälfte die Seitensprosse in der Richtung der Spirale auf die kathodische, auf der anderen in gegenständiger Richtung auf die anodische Basalseite des Blattes verschoben werden.

Die Zweige verwachsen dann oft im Basalteile mit dem Hauptstamme, so daß seine Orientierung noch komplizierter wird. Alle möglichen Übergänge, sowie die Neigung zu einer Zweireihigkeit bilden uns dann den Schlüssel zum Verständnis der Verzweigung von *Plagiothecium* und *Neckera*. Bei *Plagiothecium denticulatum*, *Pl. elegans*, *Pl. pulchellum* sind die Zweige an den Seiten ihrer Tragblätter inseriert, was nur durch Plagiotropismus verursacht ist. Bei *Plag. undulatum*, *Neckera crispa* und *Homalia trichomanis* stehen die Seitenzweige der Ventralseite weit aus der Mediane des Stützblattes herausgeschoben, während sie an den lateralen Seiten streng axillär sind; das Stützblatt legt sich mehr und mehr asymmetrisch über den Zweig, bis es ihn keilförmig umhüllt. Bei *Neckera pennata* und *N. complanata* decken die Blätter an der Ventralseite die Äste, welche neben der Mediane stehen. *N. pumila* hat kurze Ästchen streng in der Mediane der Blätter, welche sie umhüllen; die Zweigchen fallen sehr leicht ab und dienen so der Vermehrung. Bei *N. oligocarpa*, welche nur wenig plagiotropisch ist und in lockeren Rasen auf Felsen wächst, sind die Stützblätter stark gekielt und die Zweige streng axillär; oftmal finden wir auch da horizontale Stützblätter, wie bei allen anderen Moosen. Manchmal sind die Stützblätter infolge des Plagiotropismus asymmetrisch an der Ventralseite ausgebildet; auffallenderweise finden sich solche asymmetrische Blätter bei *Leskeia polycarpa*.

Sehr interessante Verhältnisse bieten uns die ausgezeichneten plagiotropischen Arten, wie *Ctenidium molluscum*, *Ptilium crista*

castrensis, *Hylocomium splendens* und viele *Thuidium*-Arten. Das stattliche straußfederartige *Ptilium crista castrensis* hat die Äste in einer Ebene orientiert; diese stehen neben der Mediane. Daß sie nur infolge des Plagiotropismus aus der Mediane verschoben sind, zeigen uns die in verschiedenen Richtungen herumstehenden Zweige an den niederen, älteren und orthotropischen Hauptstammteilen, welche alle streng axillär sind. Über einem Stock entsteht der zweite Stock, regelmäßig oft aus mehreren adventiven Zweigen nebeneinander zusammengestellt.

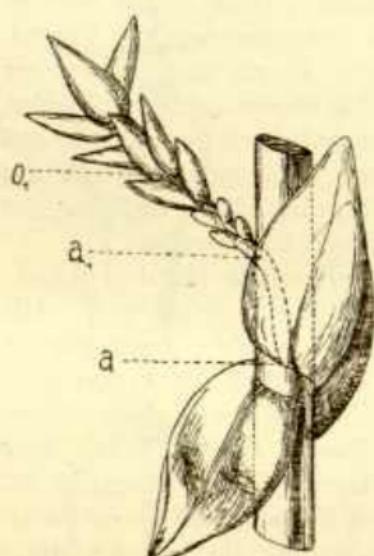


Fig. 6. *Calliergon giganteum*.

(Figurenerklärung siehe Seite 332.)

zeigen das größte Bestreben, an die lateralen Seiten des Hauptstammes zu gelangen; deswegen sind sie mehr oder weniger aus der Mediane verschoben. Die sekundären und tertiären Ästchen der gefiederten Seitensprosse sind dagegen streng axillär, wovon man sich schön in der Durchsicht unter dem Binocularmikroskop überzeugen kann.

Aber auch bei gewöhnlich orthotropisch gebauten Arten können wir den Einfluß des Plagiotropismus an die Verzweigung beobachten; dies ist der Fall besonders bei jenen Arten, die sich zuweilen dem Substrat dicht anlegen. So zum Beispiel stehen die Äste bei *Cylindrothecium concinnum*, *Antitrichia curtipendula*, *Leucodon sciuroides*, *Anomodon viticulosus* streng axillär (bei *Antitrichia* ist oft das Stützblatt auf den Tochtersproß verschoben), sobald aber ein Teil des

Ctenidium molluscum hat ebenfalls ein kammartig gefiedertes Hauptstättchen; die Ventralseite trägt drei Reihen von Blättern und neben der Mediane der lateralen entstehen die Seitenzweige, welche oftmals wie die Blätter der Tanne gedreht sind. Die ganze Pflanze von *Calliergon trifarium* ist plattgedrückt und hat deswegen auch alle Zweige aus der Mediane verschoben und wie bei der vorigen Art gedreht.

Auffallende Einwirkung des Plagiotropismus zeigt das *Thuidium*. Bei *Th. Blandowii* stehen laterale Seitenzweige streng axillär, während die unteren Zweige gewöhnlich fast ganz fehlen. *Th. abietinum*, *Th. tamariscinum* u. a. haben die unteren Seitenzweige zwar entwickelt, aber diese

Stämmchens dem Substrat horizontal dichter anliegt, wird der Ast seitlich von der Mediane verschoben. Der Ast selbst krümmt sich in ungleichem Bogen empor, um eine orthotropische Stellung anzunehmen. Solche Biegungen sind keine Seltenheiten, und besonders sind jene der Sporogonen sehr in die Augen springend; so zum Beispiel sind die Sporogonen von *Calliergon giganteum*, *Ptilium crista castrensis*, *Rhytidadelphus squarrosus*, *Hypnum palustre*, insbesondere die an der ventralen Seite stehenden stets in dem unteren Teile gebogen.

III. Die Adventivsprosse.

Außerordentlich große Schwierigkeiten für die morphologische Untersuchung bieten die Adventivsprosse, welche unabhängig von der Blattstellung an den verschiedensten beliebigen Stellen auftreten. Ihre Ausbildung ist bei den Laubmoosen so reich, wie bei keiner anderen Gruppe des Pflanzenreichs, was mit der großen vegetativen Vermehrungsfähigkeit dieser zierlichen Pflänzchen in innigster Verbindung steht. Die Adventivknospen kommen besonders häufig in allen Teilen des Hauptstammes sowie der Seiten-sprosse vor; nicht nur in älteren, sondern auch in jüngeren Teilen dieser Achsen finden wir stets — besonders bei den Sumpf- und Wassermoosen — reichlich Adventivsprosse und Adventivknospen. Letztere fallen in manchen Fällen sehr leicht von der Achse ab und dienen so der Vermehrung der Pflanze (*Philonotis calcarea*, *Cratoneuron filicinum*, *Calliergon giganteum*, *Calliergon stramineum* u. a. — siehe Correns!). Besonders häufig treten die Adventivsprosse auf, wenn der Vegetationsgipfel vernichtet, verwundet oder abgeschnitten wurde. Alle diese Fälle kommen sehr häufig in der Natur selbst vor und können auch künstlich hervorgerufen werden (Schönau, Goebel u. v. a.). Einen sehr interessanten Fall habe ich bei *Sphagnum inundatum* beobachtet: Ich habe 14 Tage hindurch einige schon sechs Monate völlig trockene und im Herbarium aufbewahrte Pflänzchen dieses Torfmooses nach der Untersuchung im Wasser liegen gelassen und zu meinem größten Erstaunen gefunden, daß die Pflanzen aus den verschiedensten Stellen des Hauptstammes viele Adventivknospen, welche bald zu stattlichen Pflänzchen heranwuchsen, trieben. Diese Adventivknospen haben ihren Ursprung in der zweiten oder noch tieferen Schichten des Holzzylinders.

Da die ausgebildeten Adventivsprosse fast genau den normalen gleichen und sich von ihnen nur dadurch unterscheiden, daß sie keine Orientierung zu den Blättern besitzen, muß man bei der Untersuchung sehr darauf achten, daß die beiden Sprosse nicht verwechselt werden.

In manchen Fällen findet man nicht nur eine der vorher besprochenen Unregelmäßigkeiten, sondern man kann auch zwei, zuweilen alle drei beobachten; daß dann der Charakter der Verzweigung bei solchen Arten sehr verwickelt wird, ist leicht zu verstehen. In den meisten Fällen sind die Adventivsprosse mit einer der beiden ersten Unregelmäßigkeiten kombiniert. Seltener werden auch die ersten zwei verbunden.

Als glänzendes Beispiel in dieser Beziehung können wir *Calliergon giganteum* anführen, bei dem man den Verzweigungsmodus sehr leicht untersuchen kann, weil die Stammlätter groß und von einander entfernt gestellt sind, die Äste dagegen dünn und sehr deutlich sind. Der Seitensproß entsteht sehr selten axillär in der Mediane. Gewöhnlich stehen die Zweige oberhalb der Achsel und schräg von der Mediane, manchmal auch neben einer Seite der Blattbasis. Die deutliche Spur führt von der Astbasis bis in die Mittellinie der Blattachsel und belehrt uns sofort, daß außer der Verwachsung noch die Torsion der Hauptachse diese so rätselhafte Orientierung verursachte. Minder deutlich können wir solche Kombinationen der beiden Faktoren auch bei *Calliergon moldavicum* beobachten. Dieses Moos hat zwar noch größere Blätter als die vorige Art, die Äste aber sind größtenteils streng axillär und zeigen selten Unregelmäßigkeiten. Dagegen können wir bei dieser Art schöne Übergänge der beiden Phaenome beobachten.

Eine sehr komplizierte Verzweigungsart findet man bei der Gattung *Fontinalis*. Bei *Fontinalis squamosa* stehen die Äste meist streng axillär, aber es finden sich auch solche, welche oberhalb der Blattachsel stehen. Bei der gewöhnlichen *F. antipyretica* ist diese Orientierung die Regel. Daß es sich da aber nur um eine Verwachsung des axillären Zweiges handelt, beweisen unter anderen auch jene Fälle, bei welchen man eine schöne Spur von der Anheftungsstelle des Astes bis in die Achsel verfolgen kann. Solche Fälle sind nicht selten; oftmals suchen wir aber vergebens eine Spur, wenn der Ast hinaufgeschoben ist. Diese Verschiebung ist zuweilen so groß, daß der Ast gegenüber einem Blatte zu stehen kommt, so daß man ein Sympodium vor sich zu haben glaubt. Daß es sich aber hier nur um ein scheinbares Sympodium handelt, darüber belehren uns sofort die anderen Äste, welche verschieden hoch hinaufgeschoben sind. Die männlichen sowie die weiblichen Blüten stehen stets genau axillär. Eine schöne Verwachsung mit sehr deutlichen Spuren kann man bei *F. gracilis* beobachten; bei dem verwandten *Dichelyma falcatum* können wir dagegen eine Verschiebung der Knospen an vielen Übergangsstufen verfolgen.

Die Verzweigungsverhältnisse werden bei diesen Wassermoosen noch durch zahlreiche Adventivsprosse, welche sehr reich, besonders bei einigen Arten (*Fontinalis hypnoides*, *F. gracilis*) auftreten, kompliziert. Die Leitgeb'schen „Doppelknospen“ könnten wohl auch auf diese Weise erklärt werden.

Alle diese Umstände bestätigen also die Richtigkeit der Ansichten Velenovskýs über die monopodiale Verzweigung von *Fontinalis*; wir haben in diesem Moose zugleich ein schönes Beispiel, bei dem fast alle Verzweigungsunregelmäßigkeiten, welche oben erwähnt wurden, vertreten sind und hierdurch den Typus verwischen. Alle anderen Behauptungen erwiesen sich als unrichtig.

Schönau behauptet dagegen, daß er hier weder Verwachsung noch Verschiebung gefunden habe und erklärt diese außergewöhnliche Stellung der *Fontinalis*-zweige nur durch die Breite der Blätter, durch die dreizeilige Anordnung der letzteren und durch die Torsion des Stämmchens. Er untersuchte *Fontinalis antipyretica*, welche schon vor 46 Jahren Leitgeb gründlich studiert hatte, und konnte nur bestätigen, daß hier die Entwicklung genau dieselbe sei, wie sie Leitgeb geschildert hatte; der Zweig soll da wiederum aus dem basiskopen Basilarteile des Segmentes entstehen, während der obere Teil dem über dem Aste stehenden Blatte den Ursprung verleiht. Diese ontogenetische Beobachtung ist zwar richtig, aber sie erklärt noch nicht die Morphologie der Verzweigung und kann auch nicht das morphologische Faktum widerlegen, daß der Seitensproß stets in der Blattachsel steht und daß er zuweilen aus dieser emporgehoben sein kann. Schönau spricht über die Unrichtigkeit der Velenovskýschen Erklärung, ohne zu sagen, was eigentlich unrichtig sei, denn die Stellung des Seitensprosses wird durch die Beschreibung seiner Entwicklung nicht geändert. Er beschreibt gründlich den ganzen Entwicklungsgang, wobei aber nicht klar ist, ob er die Verzweigung bei *Fontinalis* als monopodiale oder sympodiale auffaßt. Daß die Anatomie und die Entwicklungsgeschichte für die morphologische Abschätzung eines Organes oder für die morphologische Auffassung der Verhältnisse ohne Bedeutung ist, wurde schon mehrmals, und in neuester Zeit besonders von Daněk bewiesen; für die Morphologie der Verzweigung sind weder die ontogenetischen anatomischen Erkenntnisse noch maßgebend. So sind auch in unserem Falle die ontogenetischen und anatomischen Verhältnisse, welche Leitgeb bespricht, und welche Goebel und sein Schüler Schönau gegenüber den morphologischen Tatsachen so hervorheben, den morphologischen Verhältnissen und Erklärungen nicht entgegengesetzt, weil die

beiden in keinem innigen Zusammenhange stehen. Die ontogenetischen Gesetze der Blatt- und Astentwicklung bei der Gattung *Fontinalis* können doch richtig sein, aber trotzdem sind sie für die Morphologie der Verzweigung nicht verwendbar.

Außer der normalen monopodialen Verzweigung kommt bei den Laubmoosen, allerdings sehr selten, auch ein **Sympodium** vor. Bei dem sympodialen Verzweigungsmodus wird der Muttersproß von dem kräftiger ausgebildeten Seitensprosse seitlich abgelenkt, so daß die Hauptachse sich aus mehreren Achselsprossen zusammensetzt. Eine solche Sproßverkettung ist dem Monopodium sehr ähnlich, wird aber leicht durch die Anheftung des Stützblattes g e g e n - ü b e r dem vermutlichen Seitenaste erkannt. Ein sehr schönes und leicht erkennbares Sympodium finden wir bei *Cratoneuron commutatum*. Dieses für die Kalkgebiete und Tuffablagerungen so charakteristische Moos ist ganz plattgedrückt; das einfache Stämmchen ist schön regelmäßig durch zweizeilige, aufrecht oder horizontal abstehende Äste gefiedert. Die Äste stehen nur an den lateralen Seiten, während die ventrale ganz astlos ist; sie haben kein Stützblatt und zeigen scheinbar keine regelmäßige Orientierung. Es muß immerhin schon bei der ersten Untersuchung auffallend sein, daß gegenüber dem Aste immer ein Blatt steht. Diese Orientierung beweist hinreichend, daß es sich hier wirklich um ein Sympodium handelt, welches aus sehr kurzen und dichten Gliedern besteht. Auch bei den Varietäten *falcatum* und *fluctuans*, welche schütter beblättert und gefiedert sind, findet man stets diese regelmäßige Blattstellung; diese beiden Abarten haben oft das Hauptstämmchen durch viele Adventivsprosse verästelt, so daß es oft gabelig, zuweilen auch büschelförmig geteilt erscheint.

Die Orientation der ersten „Blätter“ an den Seitensprossen

ist keine so bestimmte, wie wir sie bei den Phanerogamen zu beobachten gewöhnt sind. Bestimmte Gesetze über die Orientierung des ersten „Phylloms“ zur Mediane lassen sich bei den Laubmoosen nicht aufstellen. Bei einem und demselben Individuum finden wir zwar bei der Mehrzahl der Seitensprosse eine und dieselbe Orientierung, welche bei dieser bestimmten Art die gewöhnliche ist, aber gleichzeitig sind die ersten „Blätter“ auf einigen anderen Zweigen auch ganz anders, oft umgekehrt, orientiert. Auch die verschiedenen Unregelmäßigkeiten der Verzweigung, deren Ursache wir schon oben ausführlich besprochen haben, bewirken viele sonderbare Orientierungen. Besonders, wenn ein Seitensproß gedreht oder seitlich aus der Mediane seines Stützblattes verschoben ist, wird in-

folgedessen die gesetzliche Phylloorientierung gestört. Wie bei den Phanerogamen, können wir auch bei den Laubmoosen verschiedene — mehrere als bei jenen — Orientierungen unterscheiden. Wir müssen uns aber immer dessen bewußt sein, daß es sich nicht um allgemein geltende Gesetze handelt, sondern nur um überwiegende Typen.

1. **Adossierte Orientierung.** Das erste „Blatt“ des Achselzweiges stellt sich mit dem Rücken zur Mutterachse in die Mediane. Eine solche Stellung, welche für die Monokotylen gesetzmäßig ist, habe ich auch bei der Mehrzahl der Laubmose konstatiert: *Calliergon giganteum*, *Isothecium myosuroides*, *Cratoneuron filicinum*, *Lescurea striata*, *Eurhynchium murale* u. v. a.

2. **Opponierte Orientierung.** Das erste „Blatt“ stellt sich mit dem Rücken zum Stützblatt (also über demselben) in die Mediane. Diese sonderbare Orientierung, welche kein analoges Beispiel bei den Phanerogamen hat und an die superponierten Phylome erinnert, ist bei den Laubmoosen nicht selten; derartige „Blätter“ finden wir gewöhnlich bei *Scleropodium purum*, *Thamnium alopecurum*, *Climacium dendroides*, *Stereodon cupressiformis*, *Calliergon cuspidatum*, *Pterygynandrium filiforme*, *Hylocomium pyrenaicum*, *Amblystegium hygrophilum*.

3. **Transversale Orientierung.** Das erste „Blatt“ des Achselzweiges stellt sich transversal in die Mediane. Eine solche Stellung, welche bei den Dikotylen gesetzlich ist, findet man nicht so häufig bei den Laubmoosen; Äste mit transversalen „Blättern“ sind immer seltener als solche mit adossierten oder opponierten „Blättern“. Die transversale Stellung ist überwiegend bei *Scleropodium Schreberi*, *Eurhynchium Tommasinii*, *Hypnum ochraceum*, *Chrysoshypnum stellatum*, *Eurhynchium praelongum*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Hylocomium rugosum*, *Hypnum pallescens*.

Bei vielen Arten ist die Blattorientierung so variabel, daß man keinen überwiegenden Typus aufstellen kann. Dies ist der Fall bei *Mnium*-Arten, *Stereodon Lindbergii* und bei vielen Akrokarpen.

Die Form der ersten „Blätter“ ist sehr interessant. Nur sehr selten stimmen sie in Form und Größe mit den Mutterachsenblättern und nachfolgenden Astblättern überein. Oft sind sie sehr klein, verschiedenartig geschlitzt und ausgeschnitten, im allgemeinen in der Gestalt an die primären Blätter der keimenden Pflanze erinnernd. Bei der Mehrzahl der Laubmose sind diese Blätter sehr klein und immer stumpfer als die normalen, was besonders dort sehr auffallend ist, wo die Normalblätter langspitzig erscheinen. Bei einigen *Mnium*-Arten, *Climacium dendroides* u. a. sind die ersten

„Astblätter“ sehr zart, klein, tief geteilt, geschlitzt, sogar borstenförmig; die kleinsten sind in der Basis nur vier oder fünf Zellen breit, verschmälern sich rasch und enden nur mit einer schmal gestreckten Zelle. Die Zellen dieser Blattgebilde sind chlorophyllarm und enthalten nur sehr kleine Chloroplasten. Diesen „Blättchen“ folgen nach oben größere, breitere und mehrmals geteilte Blattgebilde, welche bisweilen schon schwach angedeutete Rippen tragen, und erst auf diese folgen die normalen Blätter. Oft sind diese ersten „Blättchen“ dichter als die normalen, zuweilen sind auch die 4—5 ersten nebeneinander gestellt. Die Form und der anatomische Bau solcher Blättchen wurde sehr gründlich in den Arbeiten Servits und Schönau behandelt sowie abgebildet; ich erlaube mir daher, den gütigen Leser dorthin zu verweisen.

Es wird sich die Frage ergeben, was eigentlich diese Gebilde, welche wir als die ersten Astblätter bezeichnen, bedeuten sollen. Zweifelsohne stellen sie die Hüllorgane der Achselknospe dar, welche dann zu einem Sprosse erwächst; die schuppenförmige Hülle und die Schutzblättchen fallen nicht, wie es bei den höheren Pflanzen die Regel ist, ab, sondern bleiben an der Seitenachse und stellen so die ersten Blattgebilde dar. Dieser Ansicht entspricht auch der Umstand, daß sie keine bestimmte Orientierung annehmen und so den verschiedenen Unregelmäßigkeiten des Zweigwuchses stark unterliegen. Es ist auch kein Zweifel, daß diese ersten „Blätter“ mit den normalen Blättern nichts gemein haben und diesen auch nicht homolog sind. Auch die Entwicklung dieser Blattgebilde ist eine ganz andere, als die der normalen Blätter; sie entstehen aus einzelnen Zellen eines Segmentes, während die Blätter aus den ganzen mehrzelligen Segmenten sich bilden. Wir müssen also diese Blattgebilde nur für Organe *trichomartiger Natur* halten und können wir sie, analog den Blättern bei den Laubmoosen, auch als *Trichome* bezeichnen. Schönau hält die ersten Blättchen infolge ihrer Entwicklung für geteilte Normalblätter. Dies kann nur für die borstenförmigen Gebilde von *Mnium* und einige wenige Laubmose gelten, für die Mehrzahl aber ist diese Ansicht nicht verfechtbar.

Bei einigen Arten von *Mnium*, *Hypnum*, *Climacium*, *Scleropodium* und anderen finden wir zwischen den normalen Blättern in der Mitte der Seitensprosse oder an den liegenden Stämmchen plötzlich kleine, schuppen- oder borstenförmige Blättchen, welche sehr an die ersten Blattgebilde der Seitensprosse erinnern. Auch diese sind Trichome und nur durch ihre biologische Funktion bedingt. Sie sind nämlich auch als Schutzorgane aufzufassen, welche

den jungen Vegetationspunkt umhüllten und nur teilweise abfielen. Die Ansicht Schönaus, daß es sich nur um die durch Lichtmangel entwickelten Hemmungsblätter handelt, ist nicht richtig, weil sie sich oft auch an solchen Orten, welche dem Lichte direkt ausgesetzt sind, befinden. Die Ansicht Dixons, daß diese Schüppchen die schützende Funktion verschen, ist wohl berechtigt; Schönau kann sich aber nicht vorstellen, daß Organe, welche die anderen schützen sollen, schwächer gebaut sein werden, als die von ihnen zu schützenden. Dieser Autor vergißt aber, daß auch die Schutzschuppen der Knospen bei den höheren Pflanzen schwächer und kleiner sind, als die Blätter des ausgebildeten Zweiges.

Sehr interessante Verzweigungsverhältnisse finden wir bei der Gattung

Sphagnum.

Die Verzweigung dieses unstreitbar interessantesten Mooses unter allen Bryophyten war schon mehrmals Gegenstand von Untersuchungen, welche zu den verschiedensten Ansichten führten. Servít kam neuerdings zur Überzeugung, daß bei diesem Moos keine bestimmte Orientierung der Zweige zu den Blättern existiert. Schönau erklärte, sich nur auf die Entwicklungsstudien stützend, welche Leitgeb vor vielen Jahren gemacht hatte, diese sonderbare Verzweigungsart nicht, sondern behauptet nur, daß hier die Astknospe aus der kathodischen Hälfte des Basalteiles des Segmentes entsteht, ganz so, wie bei *Mnium* und *Fontinalis*, so daß *Sphagnum* keine Sonderstellung zwischen den Laubmoosen aufweist. Diese Anschaung über die Entwicklung der Astknospen ist zwar richtig, aber mit dem Entwicklungsgang ist noch nicht die Morphologie der merkwürdigen Verzweigung der Torfmoose ergründet. Schönau verwechselt immer wieder die Begriffe „morphologisch“ und „ontogenetisch“; wie kann er die Verzweigung der Torfmoose für definitiv aufgeklärt halten, wenn er in der ganzen Erklärung weder einen morphologischen Terminus anwendet, noch einen von allen Morphologen anerkannten Verzweigungstypus nennt, zu welchem die Torfmoose gehören sollen?

In seiner Erwiderung, welche er vor kurzer Zeit in der Österreichischen Botanischen Zeitschrift publizierte, führt er als ein eklatantes und als ein „die Velenovskýs These von der axillären Verzweigung der Laubmoose“ vernichtendes Beispiel eines Mooses, „wo der Seitensproß außerhalb oder seitlich der Blattachse vor kommt“, das *Sphagnum* an, welches „mit seinen (d. h. Schönaus) Ansichten über das Zustande-

kommen der Aststellung bei den Laubmoosen übereinstimmt". Dieser Absatz in der Erwiderung Schönau ist wieder ein wichtiger Beweis, wie oberflächlich er die Abhandlungen liest, welche er kritisieren, gegen welche er polemisieren und welche er beantworten will. Wenn er sich die kleinste Mühe gegeben hätte, nur eine Zeile weiterzulesen, wäre er sofort über die Anschauung Velenovskýs von der Torfmoosverzweigung so belehrt worden, daß er sich nach einem anderen Beispiele umsehen hätte müssen.

Velenovský erwähnt in seinem Supplement nämlich meine Erklärung des Verzweigungsmodus von *Sphagnum*, welche ich vor kurzer Zeit in meiner Monographie der böhmischen Torfmoose publiziert habe. Ich glaube, daß es wohl am Platze ist, wenn ich die merkwürdigen Verzweigungsverhältnisse bei den *Sphagnaeeen* hier etwas gründlicher behandle, als es im zitierten Werke der Fall ist.

Bei den Torfmoosen ist der Stengel in regelmäßigen Abständen mit den Astbüscheln besetzt; die Astbüschel stehen in einer konstanten genetischen Spirale, die schon Schimper, von welchem die erste

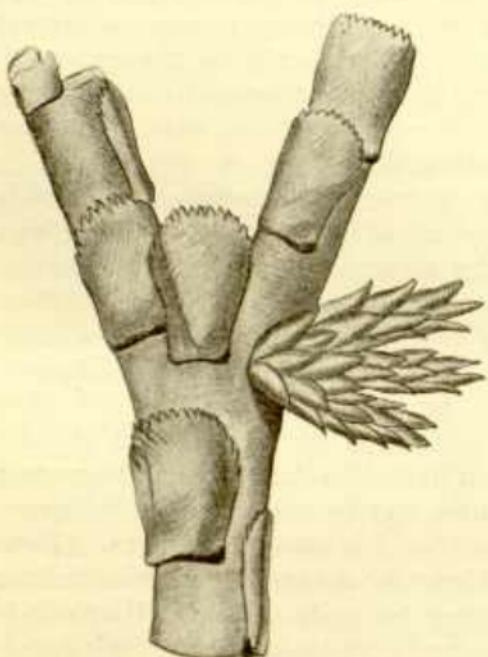


Fig. 7. *Sphagnum fimbriatum*.

(Figurenerklärung siehe Seite 332.)

grundlegende Monographie dieser interessanten Gattung stammt, berechnet hatte. Das Astbüschel ist als ein Seitenast, welcher sich alsbald verzweigt, aufzufassen; er steht immer neben dem Blatte, bei den meisten Arten stets am anodischen Basalteil. Dieser morphologisch so wichtige Umstand wurde bisher fast gänzlich unbeachtet und ist auch ungeklärt geblieben; auch Schönau hatte zur Erklärung dieser rätselhaften Orientierung nichts beigetragen. Ich habe tausende Pflänzchen von Torfmoosen untersucht und bei vielen Arten (*Sphagnum cymbifolium*, *Sph. medium*, *Sph. squarrosum*, *Sph. acutifolium*, *Sph. Girgensohnii*, *Sph. fimbriatum*, *Sph. rigidum*, *Sph. Lindbergii*, *Sph. cuspidatum*, *Sph.*

inundatum, *Sph. subnitens*, *Sph. recurvum*) solche seltene Fälle gefunden, bei denen sich das Hauptstämmchen dichotomisch in zwei gleichgestellte Äste teilt; auch das charakteristische *Angularblatt* war stets über dem dichotomischen Winkel vorhanden. Wenn wir außerdem auch die regelmäßige dichotomische Verzweigungen der Seitenäste in den Astbüscheln und jene andere, an die Angularblätter sehr erinnernde Gestaltung der Stammblätter, sowie die regelmäßige, für die dichotomische Gabelung charakteristische Stellung der Astbüschel nach einer bestimmten Zahl der Stammblätter, beachten, gelangen wir zu dem Resultate, daß die Torfmoose eine ganz besondere, von jener der anderen Laubmoose gründlich verschiedene Verzweigungsart besitzen, welche den Charakter der Dichotomie trägt. Es ist das nämlich ein sehr kompliziertes **Dichopodium**. Das ganze Stämmchen ist aus einer Reihe von Dichotomästen zusammengesetzt, während die Seitenbüschel die anderen, alsbald mehrmals geteilten Dichotomäste, welche abwechselnd von den früher genannten Ästen abgelenkt wurden, vorstellen. Bei dem analogen Sympodium steht der Ast infolge der abwechselnd abgelenkten Hauptachsen immer gegenüber dem Stützblatte; bei *Dichopodium* steht ebenfalls der verkürzte und schwächere, von dem stärkeren seitlich abgelenkte Ast neben dem Blatte, welches ursprünglich das über dem Dichotomiewinkel liegende Angularblatt vorstellt. Bei den Torfmoosen finden wir also ein merkwürdiges *Dichopodium*, welches auch bei den Lebermoosen und noch anschaulicher bei den Pteridophyten vorkommt. Diese Deutung der Sphagnumverzweigung, die von großer Wichtigkeit für die systematische und phylogenetische Stellung der ganzen Gattung *Sphagnum* ist, hat auch Velenovský in seinem vierten Teile der „Vergleichenden Morphologie“ vertreten — und das alles hat Schönau übersehen.

Damit ist allerdings die Frage der Laubmoosenverzweigung noch nicht erschöpft; es werden wohl noch viele andere interessante Verhältnisse entdeckt werden, wenn man noch andere, besonders aber die tropischen Laubmoosarten untersuchen wird. Aus allem Gesagten geht aber schon klar hervor, daß sich die Laubmoose stets nur monopodial, die Torfmoose dichotomisch und die Lebermoose öfter dichotomisch als monopodial verzweigen.

Daraus möchten wir auch einen phylogenetischen Schluß ziehen, daß nämlich die Lebermoose, Torfmoose und Laubmoose drei selbständige und parallele Typen bilden, welche nur den Ursprung gemeinsam haben dürften.

Es sind daher die Bryophyten nicht nur nach der Verzweigungsart, sondern auch nach allen anderen Merkmalen (siehe näheres in meiner Monographie) in drei Gruppen einzuteilen: *Hepaticae*, *Sphagna*, *Musci*.

Literatur.

- Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutknospen und Stecklinge. Jena 1899.
- Dixon, On undescribed structure in *Mnium* with notes of *Orthomnium*. Revue bryol. 1906, Bd. XXXVI. no 6.
- Goebel, Organographie der Pflanzen. Jena 1898, 1914. Archegoniaten-Studien X, Flora 1906, Bd. 96.
- Hoffmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.
- Kavina, České rašelinnky (Die böhmischen Torfmoose). Prag 1912.
- Leitgeb, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane: Sitzungsberichte der k. k. Akademie d. Wissensch. I. Wien 1868, Bd. 57, 1869, Bd. 59.
- Bemerkungen über die Zeit der Ast- und Blattanlage im Achsenscheitel der Laubmoose. Bot. Zeitung 1871, Bd. 29, p. 33.
- Němec, Die Induktion der Dorsiventralität bei einigen Laubmooscn. Bull. intern. de l'Acad. des sciences de Bohême. 1904.
- Pax, Allgemeine Morphologie der Pflanzen. Stuttgart 1890.
- Schoenau, Zur Verzweigung der Laubmoose. Hedwigia LI, 1912, p. 1.
- Erwiderung. Oest. Bot. Zeitschr. LXIV, 1914, p. 50.
- Servit, Über die Verzweigungsart der Muscineen. Beih. z. Bot. Centralbl. 1907, Bd. XXII, 1. p. 287.
- Velenovský, Vergleichende Morphologie. I. und IV. Teil, Prag 1905, 1913.

Erklärung der Abbildungen.

1. *Calliergon cuspidatum*. Das Stützblatt *S* umhüllt dicht den Zweig. Rechts unten ist das Stützblatt *S* zurückgebogen, um die ersten Blattgebilde des Seitensprosses sichtbar zu machen.
2. *Chrysophyllum hispidulum*. Das Stützblatt *S* verwächst an seiner Basis mit dem Zweig *O*. In der Blattachsel befinden sich mehrere Keulenhaare *h*; ein solches Keulenhaar ist rechts vergrößert.
3. *Hypnum sarmentosum*. Das Stützblatt *S* ist hoch auf den Ast hinaufgeschoben.
4. *Rhytidadelphus triquetrus*. Der Zweig steht oberhalb der Blattachsel, aber die herablaufenden Spuren zeigen, wie der Zweig mit dem Hauptstängchen zusammengewachsen ist.
5. *Chrysophyllum stellatum*. Verschiedene Stadien der Zweigverschiebung aus der Mediane infolge einer lokalen Torsion; unten die den einzlichen Stadien entsprechenden Diagramme. *O* die Hauptachse, *O*₁ der Seitensproß, *α*, *β* die ersten Blattgebilde des letzteren.
6. *Calliergon giganteum*. Der Seitensproß *O*₁ wird infolge einer Verwachsung, welche mit der lokalen Torsion kombiniert ist, aus dem ursprünglichen Anheftungspunkte *a*, in einen höheren *a*₁ verschoben.
7. *Sphagnum fimbriatum*. Dichotomisch verzweigte Stammpartie mit einem typischen Angularblatt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56_1915](#)

Autor(en)/Author(s): Kavina Karel

Artikel/Article: [Die Verzweigung der Laubmooe. Eine morphologische Studie. 308-332](#)