

# Ueber verzweigte Moosporogonien.

Von H. Leitgeb.

Mit 1 Tafel.

Verzweigte Laubmoosporogonien wurden schon zu wiederholten Malen beobachtet: So fand Röse\*) bei *Hypnum triquetrum* auf einem Fruchtstiel eine Doppelbüchse. Diese bestand aus zwei an der Basis noch mit einander verwachsenen Büchsen, von denen aber jede vollständig ausgebildet war, und auch ihr vollständiges Peristom trug.

Eine ganze Reihe hierher gehöriger, von Bruch beobachteter Fälle theilt Gumbel\*\*) mit. Für *Polytrichum juniperinum* zeigt seine Abbildung (Taf. XXIX Fig. 1) zwei vom Grunde an getrennte Seten, jede in eine Kapsel endigend, die aber beide noch unter der gemeinsamen Calyptra stecken. Er berichtet ferner (pag. 651), dass Bildungen beobachtet worden wären, die darin etwas abweichen, dass eine der beiden Kapseln in Folge eines geringeren Wachstumes der Seta von der andern früher oder später zurückgelassen und dadurch nackt wurde, dabei aber auch nur kümmerlich sich ausbilden konnte. In andern Fällen trat in der Seta erst später eine Zweitheiligkeit ein und es wurden zwei Kapseln gleichsam von zwei verwachsenen Seten getragen. Eine solche Bildung zeigt für *Hypnum pseudoplumosum* die Fig. 2 der Tafel XXIX, während Fig. 3, eine Zwillingkapsel von *Mnium serratum* darstellend, die Kapseln zwar getrennt, die Seta jedoch der ganzen Länge nach einfach zeigt. Ein bei *Bryum argenteum* beobachteter Fall ist in Fig. 4 dargestellt. Die Seta ist durchaus einfach und ebenso der Grund (Hals) der Doppelkapsel, die aber in ihren Auszweigungen vollkommen von einander getrennte Sporenräume zeigt; ein Fall, der sich offenbar an den von Röse beobachteten anschliesst.

\*) Botanische Zeitung, 1852. pag. 410.

\*\*) Der Vorkeim. N. A. A. C. L. Vol. XXIV. P. 2.

Drei Fälle von „Syncarpie“ theilte ferner Le Dien in der „Société botanique de France“ \*) mit, die er bei *Trichostomum rigidulum* und einem anderen nicht weiter benannten Moose beobachtete. In dem einen Falle waren die beiden Kapseln durchaus gleich und sehr regelmässig ausgebildet; in den beiden andern Fällen zeigte sich die Eigenthümlichkeit, dass in dem einen die eine der Kapseln seitlich inserirt war, während in dem andern eine kleinere Kapsel der grösseren aufsass.

Die von Bescherelle\*\*) bei *Bryum atropurpureum* beobachtete Anomalie bestand darin, dass die beiden Kapseln eine durchaus einfache Seta („coalescence complète de la tige“) zeigten, während der Kapselhals nur theilweise beiden gemeinsam war. Die beiden über einander stehenden Kapseln waren durchaus gleich ausgebildet, nur war die höher stehende etwas kleiner.

Eine ganz ähnliche Bildung hatte schon früher Schimper\*\*\*) bei *Anomodon attenuatus* beobachtet.

Auch Pfeffer†) beschreibt eine ganz ähnliche bei *Bryum versicolor* beobachtete Bildung und betont, dass die Seta bei gewöhnlicher Länge und Dicke auch im Baue sich nicht von einer einfachen Seta unterscheide. Ihr Querschnitt (Fig. A 3) zeigt, dass der Centralstrang durchaus central liegt, und dieselbe Ausdehnung hat, wie bei den Fruchtstielen normaler Früchte dieses Moores. Die beiden Kapseln zusammengenommen sind grösser, jede einzelne jedoch kleiner als die gewöhnlichen Früchte. Auch sind die beiden Kapseln an Grösse etwas verschieden; beide aber sind mit ganz vollständig ausgebildetem Peristome versehen, wie sie auch ganz mit Sporen angefüllt waren.

Noch interessanter ist die Anomalie, die Pfeffer (l. c.) bei *Bryum pallens* beobachtete: An der Spitze einer durchaus einfachen Seta hatten sich drei Kapseln ausgebildet. Die Eine davon war wenig kleiner als die normalen Kapseln und diesen vollkommen gleich entwickelt. An ihrem Grunde aber war weiters eine Zwillingkapsel inserirt. Diese bestand wieder aus zwei der

\*) Bulletin de la société . . . Tom. VIII. Der Band ist mir nicht zur Hand und ich citire nach Bescherelle.

\*\*) Bulletin de la société bot. de France 1865. Tom. XII. pag. 291.

\*\*\*) Bulletin de la soc. bot. de France. Tom. VIII (Nach Bescherelle).

†) Jahresbericht der Naturforsch. Ges. Graubündens. Heft XIII 1868.

ganzen Länge nach mit einander verwachsenen kleineren Kapseln. An allen 3 Kapseln waren die Deckel und ebenso die Peristome völlig normal ausgebildet und ebenso hatte jede derselben vollkommen keimfähige Sporen entwickelt. Auch hier betont Pfeffer, dass die Seta nur einen Centralstrang zeigte.

Ich erhielt durch die Güte des Herrn Breidler eine Doppelfrucht von *Hypnum incurvatum*, die er im vorigen Jahre bei Judenburg in Steiermark auffand. Ich gebe in Fig. 4 eine Abbildung dieser Anomalie: Die bis an die Spitze hin einfache Seta steckt noch in der normal entwickelten Vaginula, an deren Grunde deutlich die abgestorbenen Archegonien sichtbar sind. An der Spitze ist sie gespalten und beide Zweige, die aber an Länge ungleich sind, tragen normal ausgebildete Kapseln.

Schon aus diesen bis jetzt angeführten Fällen ergibt sich, dass Doppelfrüchte bei Laubmoosen nicht gar so selten sind. Wenn wir nun aber zu diesen noch jene rechnen, die nach Bescherelle\*) noch weiter beobachtet wurden, so erhalten wir eine ganz stattliche Anzahl von, den verschiedensten Abtheilungen angehörigen Moosen, was um so bemerkenswerther ist, als bei der Kleinheit der meisten diesbezüglichen Objecte deren Auffindung denn doch immer nur Sache des Zufalles ist.

Ich gebe im Nachstehenden eine Zusammenstellung jener Moose, bei denen Doppelfrüchte beobachtet wurden:

- Anomodon attenuatus*.
- Brachythecium plumosum*.
- Bryum argenteum*.
- „ *atropurpureum*.
- „ *caespiticium*.
- „ *pallens*.
- „ *versicolor*.
- Buxbaumia indusiata*.
- Camptothecium lutescens*.
- Diphyscium foliosum* (N. J. C. Müller).
- Hypnum triquetrum*.
- „ *incurvatum*.
- „ *pseudoplumosum*.

\*) L. c. Wahrscheinlich von Schimper an dem oben citirten Orte erwähnt.

*Mnium serratum* (2mal beobachtet).

*Polytrichum juniperinum*.

*Splachnum vasculosum*.

*Trichostomum rigidulum*.

Ueber die Entstehung dieser Bildungen wurden von den Beobachtern die verschiedenartigsten Vermuthungen ausgesprochen. Le Dien meint, sie würden bewirkt durch das Eindringen zweier Spermatozoiden in das Innere eines Archegoniums oder vielleicht durch das Vorhandensein zweier Eizellen in einem Archegonium, für welch' letztere Vermuthung auch Brogniart eintrat. Schimper hingegen nimmt eine Verwachsung zweier, verschiedenen Archegonien angehöriger Keime an und wird in dieser Ansicht auch von Bescherelle unterstützt. Gegen beide letztere Ansichten spricht sich Pfeffer aus. und betont mit Recht, dass, wollte man annehmen, dass mehrere Eizellen in einem Archegonium entstanden wären und befruchtet sich weiter entwickelt hätten, denn doch die Verwachsung der jungen Sporogonien in einem anomalen Bau der in die Verwachsung einbezogenen Theile ihren Ausdruck hätte finden müssen; dass also der normal jede Seta durchziehende Centralstrang in der gemeinsamen Seta, wenn auch nicht doppelt vorhanden (und die beiden Stränge durch Parenchymlagen getrennt), zum mindesten einen grösseren Durchmesser zeigen müsste. Wollte man aber annehmen, dass die Eizellen verschiedener Archegonien an der Bildung der Doppelfrucht sich betheilig hätten, so wären die Schwierigkeiten noch grösser. Pfeffer nimmt vielmehr an, es wäre an einem in Entwicklung begriffenen Sporogon durch äussere Einflüsse (Frost) der Vegetationspunkt beschädigt worden, und es hätten dann laterale Zellen die Rollen von Vegetationspunkten übernommen; er vertritt also im Wesentlichen die Ansicht, dass die Doppelfrucht aus einer einzigen Eizelle hervorgehe.

Ich stimme dieser Deutung vollkommen bei, halte also die Doppelfrüchte als durch Verzweigung ursprünglich einfacher Sporogonanlagen entstanden, wobei dann die Auszweigung (die als Endverzweigung aufgefasst werden müsste) in verschiedenen Entwicklungsstadien des Sporogons und so lange, als überhaupt an denselben Spitzenwachsthum stattfindet, erfolgen könnte. So erklären wir uns auf die einfachste und natürlichste Weise den

von Pfeffer constatirten einfachen Bau der gemeinschaftlichen Seta und in gleicher Weise spricht dafür die Beobachtung Bruch's, der bei *Polytrichum juniperinum* die beiden Kapseln, deren der ganzen Länge nach getrennte Seten nur am Grunde vereinigt waren, von einer gemeinsamen und normal gebildeten Calyptra bedeckt fand. Wir werden in dieser Annahme um so mehr bestärkt, wenn wir erwägen, in welcher Weise das Wachsthum der Sporogonien von ihrem ersten Entwicklungsstadium an bis zur Anlage der Kapsel sich vollzieht: Nach einer oder mehreren im Embryo auftretenden Quertheilungen übernimmt die Entwicklung des ganzen Sporogons (Kapsel + Seta) die Spitzenzelle, während die durch die Querwände abgeschnittenen Zellen als (wenigstens morphologisch) unwesentlicher Anhang am Grunde der Seta verbleiben, an der Bildung der letzteren sich gar nicht betheiligen, in der Regel bald zerdrückt werden und zu Grunde gehen. Die Spitzenzelle theilt sich nun durch längere Zeit nach dem Typus einer zweischneidigen Scheitelzelle.

Die ersten so entstehenden Segmente bilden den Fuss, die späteren die Seta und erst kurz vor Aufhören des Spitzenwachsthumes werden einige Segmente zur Anlage der Kapsel abgeschnitten. Wir könnten nun annehmen, dass die Anlage zur Verzweigung vor Beginn der zweiseitigen Segmentirung, so lange der Embryo also noch aus einer Zellreihe besteht, stattfände, und zwar in der Weise, dass vorerst seine Spitzenzelle durch eine Längswand halbirt werde, und dass dann erst in den so gebildeten Hälften unabhängig von einander die ersten schiefen Theilungen auftreten würden. Da wir nun aber wissen, dass auch schon der Fuss der Seta aus der Scheitelzelle durch schiefe Theilungen angelegt wird, so könnte in diesem Falle seine Anlage erst nach der Gabelung des Vegetationspunktes erfolgen, und die Seten müssten durchaus von einander getrennt sein. Ein solcher Fall ist aber bis jetzt noch nicht beobachtet worden. Alle Doppelfrüchte hatten entweder die ganze Seta oder nur einen grösseren oder geringeren Theil derselben gemeinsam. Es folgt daraus, dass die Verzweigung (wenigstens für die bis jetzt beobachteten Fälle) innerhalb jenes Entwicklungsstadiums fallen muss, während welchem dasselbe mittelst zweischneidiger Scheitelzelle in die Länge wächst, und es wird nur von dem Zeitpunkte, in welchem die Auszweigung

erfolgt, abhängen, ein wie grosser Theil des Sporogons beiden Kapseln gemeinsam ist. Es ist aber weiter selbstverständlich, dass durch diese Annahme auch die Entstehung der von Pfeffer beschriebenen Drillingsfrucht erklärt wird.\*)

Bei Lebermoosen ist meines Wissens eine Sporogonverzweigung früher nie beobachtet worden. Ich habe auf der Naturforscher-Versammlung in Graz (1875) einer von mir bei *Umbra culum* aufgefundenen Zwillingbildung Erwähnung gethan und auch das betreffende Objekt zur Ansicht vorgelegt. Ich gebe nun in Figur 3 eine Abbildung dieser interessanten Monstrosität: Innerhalb der noch ringsum geschlossenen Calyptra haben wir eine ganz normal ausgebildete Kapsel und genau in der Grösse, wie sie dem Entwicklungsstadium der Calyptra entspricht. Sporen und Schleuderer waren der Form nach schon deutlich erkennbar, wenn auch an letzteren die spiralgige Verdickung noch durchaus fehlte. Auch die Anordnung derselben (in der Längsachse der Sporogons parallelen Reihen) stimmte mit der, wie sie in normalen Kapseln beobachtet wird, durchaus überein\*\*). Seitlich diesem Sporogone anliegend, findet sich aber noch ein zweites weit kleineres, sowohl was die Grösse der Kapsel betrifft, als auch in Bezug auf die Dicke des Stieles, während des letzteren Länge kaum merklich geringer ist. Trotz die Kapsel, offenbar in Folge der rascheren Grössenzunahme des stärker entwickelten Sporogons zusammengedrückt erscheint, zeigen doch die Schleuderer wie die Sporen, die freilich beide in viel geringerer Zahl vorhanden sind, ganz dasselbe Stadium

---

\*) Gumbel, Bescherelle und Schimper erwähnen noch einer andern Art von „Syncarpie“, die darin besteht, dass zwei Kapseln mit ihren Deckeln mit einander verwachsen sind. Beide Kapseln zeigen ausgebildete Peristome, und es setzt sich die obere Kapsel in einem stummelartigen, der Seta entsprechenden Fortsatz fort. Ich lasse es dahin gestellt, in welcher Weise diese merkwürdige Bildung zu erklären sei; mit der hier zu besprechenden Verzweigung steht sie zweifellos in keinem Zusammenhang.

\*\*) Die auch in der Abbildung sichtbare nabelartige Verdickung der Kapselwand am Scheitel bedingt wahrscheinlich die Art des Aufspringens der Kapsel, die hier, wie bei *Symphogyna* in der Weise geschieht, dass die 4 Klappen am Scheitel vereinigt bleiben, so dass man besser sagen könnte, dass das Oeffnen der Kapsel (wie bei *Andreaea*) durch vier Längspalten geschehe.

der Entwicklung, wie in der grösseren Kapsel. Die vollkommen getrennten Kapselstiele sitzen auf einem gemeinsamen Fussstücke (bulbus), das von der Auszweigungsstelle bis gegen seine Mitte hin, in der Anordnung der Zellen eine Art Naht erkennen lässt, während sein unterer Theil durchaus einfach ist, und die normale Anordnung der Zellen zeigt.

Dass diese Bildung als Verzweigung aufgefasst werden muss, ist auf den ersten Blick einleuchtend. Denn ist einerseits die noch unversehrte Calyptra ein Zeichen, dass auf die Verschmelzung zweier Archegonien und die Weiterentwicklung und theilweise Verwachsung ihrer Embryonen nicht gedacht werden kann, so zeigt uns weiters der in seiner unteren Hälfte einfache und durchaus normal gebaute Fuss, dass die Entwicklung ursprünglich von einer Eizelle ausging. Dass weiters das kleinere Sporogon nicht als eine Art Adventivbildung, die sich secundär an der grösseren Kapsel entwickelt hätte, aufgefasst werden kann, ergibt sich einerseits aus der Continuität des Gewebes im Bulbus, andererseits aus der Gleichheit des Entwicklungsstadiums, in dem sich beide Kapseln befinden.

Ist also die besagte Bildung als durch Spaltung des Vegetationspunktes entstandene Auszweigung aufzufassen, so fragt es sich, in welchem Stadium der Embryoentwicklung sie angelegt worden sei. Um diese Frage zu beantworten, müssen wir die normale Entwicklung eines Lebermoosembryo berücksichtigen:

Bei allen Jungermanniaceen theilt sich die befruchtete Eizelle zuerst durch eine Querwand und so wie bei den Muscineen geht aus der oberen der Archegonienhalse näheren Zelle das Sporogon hervor, während die untere Zelle an seiner Bildung entweder keinen oder nur einen unwesentlichen Antheil nimmt. Die obere Zelle theilt sich nun entweder sogleich oder nach dem früheren Auftreten einer Querwand durch eine Längswand und die so entstandenen Hälften zerfallen nun abermals in zwei neben einanderliegende Zellen. Mit der Bildung der vier Scheiteloctanten ist bei frondosen Jungermanniaceen das Spitzenwachsthum im Allgemeinen abgeschlossen, und es beginnt sogleich die Differenzirung von Kapselwand und Sporenraum. Die vollkommene Getrenntheit beider Kapseln und ihrer Seten in dem hier zu besprechenden Falle abnormer Bildung setzt also offenbar voraus,

dass die Spaltung des Vegetationspunktes vor Anlage der Kapsel und ihres Stieles erfolgt sei, und wir kommen nothwendiger Weise zur Annahme, dass sie durch die erste Längswand eingeleitet worden sei.

Diese erste Längswand halbirt (wahrscheinlich bei allen regelmässig vierklappig aufspringenden Sporogonien) die obere Embryohälfte in zwei gleiche Theile, und beide Theile betheiligen sich in gleicher Weise an der Bildung des Sporogons. Nun ist es aber bekannt, dass bei vielen Lebermoosen diese erste Längswand eine geneigte Lage hat, und dass daher der Embryo in zwei ungleiche Parthien gespalten wird. Es kommt dies bei manchen Formen ganz normal, bei anderen als Ausnahmefall vor, und ich habe seiner Zeit\*) auf diese Unregelmässigkeiten aufmerksam gemacht. In allen den bis jetzt diesbezüglich bekannt gewordenen Fällen betheiligen sich aber immer beide Längshälften des Embryo an der Sporogonbildung. Nun findet sich aber unter den Lebermoosen unzweifelhaft auch der Fall, wo nur der Eine durch die erste (und hier sehr schief gestellte) Längswand abgeschnittene Theil in die Sporogonbildung einbezogen wird, während der kleinere und nicht bis an den Embryoscheitel reichende Theil nur bei Bildung des Sporogonfusses sich betheiligt. Ich habe dies Verhältniss bei *Symphogyna* gefunden und ich werde seinerzeit Gelegenheit haben, diese Angabe durch zahlreiche Zeichnungen zu belegen. Es stimmt also in dieser Beziehung *Symphogyna* mit den Laubmoosen überein, wo ja in gleicher Weise die geneigte Lage der ersten Längswand im Embryoscheitel es mit sich bringt, dass der grösste Theil des Sporogons aus der einen Embryohälfte hervorgeht.

Es hat auf diese Beziehungen schon seinerzeit Kienitz-Gerloff\*\*) aufmerksam gemacht. Es ergeben sich daraus aber weitere, und wie ich glaube, höchst interessante Folgerungen, welche geeignet sind, die Beziehungen der Gefässcryptogamen zu den Moosen, wie sie auch von Prantl\*\*\*)) angedeutet wurden, in ein helleres Licht zu stellen:

---

\*) Vergl. meine Untersuchungen über die Lebermoose. Heft I, pag. 49, Anmerk. 4.

\*\*) Sitz.-Ber. d. Ges. nat. Freunde zu Berlin 21. März 1876.

\*\*\*)) Untersuchungen zur Morphologie der Gefässcryptogamen. Heft I, pag. 64.

Die bei Laub- wie Lebermoosen beobachteten Fälle von Sporogonverzweigung zeigen einmal unwiderleglich, dass auch der sporenbildenden Generation der Muscineen die Fähigkeit der Auszweigung zukomme, die aber freilich nur in Fällen abnormaler Bildung zur Geltung kommt.

Dass wir in allen bis nun besprochenen Fällen die Zweige immer in Kapseln endigen sehen, wird begreiflich, wenn wir erwägen, dass die Auszweigung in allen diesen Fällen solche Theile des Embryo trifft, welche sich unter normalen Verhältnissen an der Bildung der Kapsel betheiligen. Am Embryo der Laubmoose ist nur die grössere (durch die erste schiefe Längswand abgeschnittene) Hälfte fertil, die kleinere betheilt sich nur in geringem Maasse an der Bildung des untersten Theiles der Seta, und ich habe oben nachzuweisen versucht, dass in allen bis jetzt bekannt gewordenen Fällen der Verzweigung diese erst nach dem Auftreten der ersten schiefen Längswand, also aus der einen fertilen Hälfte des Embryo angelegt wurde. Bei Lebermoosen betheiligen sich in den meisten Fällen beide Hälften an der Kapselbildung in gleicher oder nahezu gleicher Weise, und es wird auch eine durch die erste Längswand eingeleitete Gabelung zur Bildung reproductiver (sporenbildender) Zweige führen. Wenn nun aber bei Lebermoosen die schief aufstehende erste Längswand, wie bei *Symphyogyna*, den oberen Theil der Fruchtanlage in einen constant steril bleibenden und in einen fertilen Theil trennt und wenn in solchen Fällen nun mit diesen Längstheilen auch die Gabelung beginnt, so wird es leichter begreiflich, wie die eine Hälfte dann zu einem sterilen Fortsatze sich entwickeln kann, und nur in der anderen Hälfte Sporenbildung eintritt. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, ist der abnorme Fall von Embryo-Entwicklung, den ich bei *Symphyogyna subsimplex* auffand und der in Fig 2 abgebildet ist, von erhöhtem Interesse. Wir sehen den oberen Theil des Embryo in zwei Fortsätze ausgezogen und nach der ganzen Lage derselben gegeneinander und gegen das gemeinsame Fussstück ist kaum eine andere Erklärung denkbar, als dass hier die Anlage zur Verzweigung durch die erste Längswand gegeben war. Nun sehen wir aber weiter, dass die beiden Zweige in ihrem Wachstume sich wesentlich verschieden verhielten: der rechts liegende kürzere Zweig könnte

nach der Gruppierung seiner Zellen und nach seiner Form ganz gut als ein in der Anlage begriffener Sporogon angesehen werden, während der links liegende nach Form und Art der Zellgruppierung von den normal sich entwickelnden Embryonen von *Symphogyna* durchaus verschieden ist, und vielleicht als steriler Fortsatz gedeutet werden könnte.

Was in diesem Falle in Bezug auf die Werthigkeit der beiden Zweige nur vermuthungsweise ausgesprochen werden kann, das aber ist in Folge der weiter fortgeschrittenen Entwicklung der Auszweigungen an dem in Fig. 1 dargestellten Embryo von *Pellia epiphylla* zweifellos der Fall. Auch dieser Embryo war noch vollkommen von der Calyptra umhüllt, die aber seitlich einen höckerartigen Fortsatz zeigte. Am freipräparirten Embryo sah man in den in der Fortsetzung der Embryo- und Archeoniumaxe gelegenen Zweig aus durchaus homogenen Gewebe bestehend, der seitlich stehende und etwas mächtigere zeigte aber an seiner Spitze eine Differenzirung des Innengewebes von einer periferischen Umhüllung, die weniger in der Form und Anordnung desselben als in einer hellbraunen Farbe des Innengewebes ihren Ausdruck fand. Die Form dieses gebräunten Zellencomplexes entsprach aber vollkommen der, wie sie der angelegte Sporenraum in der Kapsel junger *Pelliasporogonien* zeigt, — und auch die eigenthümliche braune Farbe findet sich an in Alkohol conservirten Objecten dieser und vieler anderen Lebermoose (*Aueura*, *Symphogyna*, *Metzgeria* etc.) immer wieder. Ich halte daher diesen Zweig für ein in der Anlage begriffenes Sporogonium, den scharf begrenzten gebräunten Innentheil als dem Sporenraume entsprechend, während der andere Zweig zweifellos einen sterilen Fortsatz darstellt.

In welchem Entwicklungsstadium die Auszweigung angelegt wurde, lässt sich hier allerdings nicht bestimmen, doch zeigt der auch in der Zeichnung angedeutete Verlauf der Zellzüge und die Abgrenzung der Gewebeparthien beider Zweige, die sich bis in den gemeinsamen Stiel hinein verfolgen lässt, dass dieselbe auch hier in die früheste Jugend des Embryo fiel. Wenn wir nun annehmen wollen, dass sie durch die erste Längswand eingeleitet worden wäre, so könnte vielleicht der Umstand Bedenken erregen, dass bei *Pellia* normal ja beide Scheitelhälften in

die Kapselbildung eintreten, dass also nach den obigen Auseinandersetzungen es nur zu erwarten gewesen wäre, dass auch hier beide Zweige sich zu Sporogonien ausbilden sollten. Ich habe aber schon seinerzeit erwähnt, dass auch bei *Pellia* wie bei *Blasia* und *Fossombronia* die erste Längswand öfters sehr stark geneigt auftritt, und es hindert uns nichts, anzunehmen, dass diese Neigung in abnormen Fällen einen Grad erreichen kann, dass die eine (kleinere) Längshälfte von der Beteiligung an der Kapselbildung ganz ausgeschlossen wird, so dass dann Verhältnisse eintreten, wie sie normal bei *Symphogyna* erscheinen.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Thatsachen geben, wie ich glaube, nicht zu unterschätzende Stützen für die zuerst von Prantl deutlich formulirte Hypothese, als Ausgangspunkt für die morphologische Differenzirung in der sporenbildenden Generation der Gefässcryptogamen ein verzweigtes Moossporogon zu betrachten.\*)

Es ist wohl selbstverständlich und von Prantl deutlich genug hervorgehoben worden, dass man dabei nicht an die hochentwickelten Sporogone der höheren Lebermoose und der Laubmoose zu denken hat, sondern dass wir die Vergleichungspunkte bei den niedersten Lebermoosen (*Riccia*, *Anthoceros*) suchen müssen. So hat Prantl versucht, den Sorus der Hymenophyllaceen mit der Kapsel von *Anthoceros* zu vergleichen und das Receptaculum der Columella, das Indusium der Kapselwand gegenüber zu stellen. Es hat diese Vergleichung schon zu wiederholten Malen Anfechtung erfahren und es wurde namentlich der fundamentale Unterschied betont, der darin bestehe, dass die Kapsel von *Anthoceros* durch innere Differenzirung der Theile, der Sorus der Hymenophyllaceen durch freies Hervorwachsen derselben sich ausbilde. Auch Prantl verkennt nicht die Wichtigkeit dieses Unterschiedes, und sucht nun die Verbindungsbrücke dadurch zu finden, dass er sich vorstellt, dass die ersten Theilungen, welche zur Anlage des Sorus führen, ursprünglich nicht in den Randzellen stattgefunden hätten, sondern wie bei Entwicklung der sterilen Nerven, nur in den Binnenzellen. Ich stimme

\*) L. c. pag. 62.

dieser Vorstellung insoweit bei, als ich ebenfalls den Uebergang der endogenen Anlage eines Organes in eine exogene und umgekehrt nicht bloß für möglich, sondern in der Natur für vielfach vorkommend erkläre. Um nun ein Paar Beispiele anzuführen, werden bei den Jungermanniaceen Geschlechtssprosse, die aus der Ventralseite des Tragsprosses entspringen, das eine Mal aus oberflächlichen, das andere Mal aus inneren Zellen angelegt. Ebenso haben die Antheridien bei allen Muscineen mit Ausnahme von *Anthoceros* exogenen Ursprung; bei dieser Pflanze aber sehen wir dieses denn doch phylogenetisch gleichwerthige Organ aus einer Innenzelle entstehen, eine Thatsache, in Bezug auf deren Constatirung ich trotz aller Versuche, durch Beobachtung der jüngsten Entwicklungszustände mich vom Gegentheile zu überzeugen, mit Hofmeister übereinstimmen muss. Aber auch die Möglichkeit des Ueberganges aus endogener Anlage in exogene (und umgekehrt) zugegeben, erheben sich gegen die von Prantl versuchte Vergleichung nicht unerhebliche Bedenken. Vor allem scheint mir die Vorstellung, das Indusium als das der Sporogonwand entsprechende Gebilde, und die Sporangien somit als endogene Organe anzusehen, kaum haltbar. Es setzt, wie ich glaube, diese Vorstellung die Annahme voraus, es wäre im Scheitel des in die Länge wachsenden Blatttheiles (des sterilen wie des fertilen) eine morphologische Werthigkeit und somit eine diesbezügliche Differenz der dort liegenden „Randzellen“ schon ausgesprochen, in der Weise etwa, dass die axil gelegenen und in der Fortsetzung des Nerven liegenden Zellen nur diesen allein fortbilden, während umliegende Zellen das Weiterwachsen der Rinde vermitteln sollten. Aber Prantl selbst erklärt, dass sich alle Zellen einer Blattlacinie auf eine am Scheitel gelegene Zelle, die er deshalb auch als Scheitelzelle bezeichnet, genetisch zurückführen lassen. Auch die aus dieser Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente zeigen als solche in Bezug auf Bildung der verschiedenen Gewebe noch keine morphologische Differenz, die erst durch die in ihnen auftretenden sekundären Theilungen und somit erst in den aus ihnen abgeleiteten Zellen zum Ausdruck gelangt. Oder, um es kurz zu sagen, im Scheitel der Blattlacinie ist eine morphologische Differenzirung des Gewebes noch nicht ausgesprochen, es tritt diese erst in einer, wenn auch ganz ge-

ringen Entfernung hinter demselben ein. Wenn das Indusium in die Erscheinung tritt, sind die dasselbe bildenden Zellen schon ziemlich weit vom Scheitel entfernt und haben wohl auch schon den Charakter oberflächlicher Rindenzellen angenommen und so möchte ich dasselbe eher als eine, in der Entwicklungsreihe, welche zu den Hymenophyllaceen führte, erst später aufgetretene Erscheinung, als ein erst später zum Receptaculum hinzugekommenes Gebilde betrachten, das vielleicht eher in der bei manchen Jungermanniaceen (Geocalyceen) den Sporogontheil umfassenden, aus dessen Bulbus sich entwickelnden Scheide (involucellum) sein Analogon hat. Auch der Vergleich des Receptaculums mit der Columella der Anthoceros-Kapsel stösst auf manche Schwierigkeit: Nach der Angabe Prantl's scheiden sich bei Anlage des Sorus im Scheitel der fertilen Blattlacinie vorerst durch zwei über und unter der zuerst gebildeten medianen Längswand auftretende, und dieser parallelen Wände die das Receptaculum bildenden Zellen von den nach aussen liegenden. Wollen wir nun im Sinne obigen Vergleiches nach den diesen Wänden entsprechenden Theilungen in der Anthoceros-Kapsel suchen, so müssten wir offenbar als solche jene Theilungen betrachten, welche zuerst zur Bildung von Innen- und Aussenzellen führen, und welche, wie ich gezeigt habe, die Columella von einer periferischen Zellschicht abgrenzen. Wollten wir nun den Vergleich zwischen Receptaculum und Columella weiter führen, so begegnen wir sogleich einer, wie mir scheint, unüberwindlichen Schwierigkeit dadurch, dass, während die Zellen des Receptaculums endlich zur Sporangien- und Sporenbildung fortschreiten, die Zellen der Columella durchaus steril bleiben, da ja die sporenbildende Schichte erst secundär und nach Anlage der Columella aus der diese umhüllenden peripherischen Zelllage differenziert wird. Will man überhaupt in Vergleichung der sporenbildenden Generationen bei Muscineen und Gefässcryptogamen weiter gehen, als es dermalen geboten erscheint, so dürfte das Receptaculum eher dem ganzen Sporogon zu vergleichen sein, und ich möchte hier nur — nicht um eine bestimmte Meinung auszudrücken, als vielmehr, um einen der möglichen Wege, den die Entwicklung eingeschlagen haben könnte, zu bezeichnen — noch Folgendes bemerken:

Als die einfachst denkbarste Form, in welcher die zweite

Generation bei den ersten Vorfahren unserer Archegoniaten aufgetreten sein kann, ist offenbar die zu bezeichnen, wo die befruchtete Eizelle selbst als Spore (Oospore) sich ausbildete. Ein weiterer Entwicklungsschritt wäre dann der gewesen, wo aus der befruchteten Eizelle durch secundäre Theilungen ein Sporenhaufen entstand. In diesem anfangs aus durchaus fertilen Elementen (Sporen, eventuell Sporenmutterzellen) bestehenden Zellenaggregate mag nun zuerst eine Sonderung in sterile und fertile Zellen eingetreten sein, indem sich vorerst eine peripherische Zellschicht als Hülle differenzirte. Diese einfache Form der Sporogonusbildung finden wir im Allgemeinen noch bei *Riccia*. Die Sonderung der Innenzellen in Sporenmutterzellen und Elateren, und die Mehrschichtigkeit der Sporogonwand wie bei den Lebermoosen, die Differenzirung in sporenbildende Schicht und Columella einerseits, in Sporogonwand und Sporensack andererseits wie bei den Laubmoosen, wären dann weitere, in verschiedenen Richtungen verlaufende Entwicklungsvorgänge. Die Kapsel von *Anthoceros* aber lässt sich, wie ich glaube, nach unseren dormaligen Kenntnissen in diesen Entwicklungskreis nicht einbeziehen: Nehmen wir auch hier wieder als Ausgangspunkt für die weitere Differenzirung ein Aggregat von Sporen- (eventuell sporenbildender) Zellen, so müssen wir annehmen, dass sich vorerst eine innere, axial gelegene Zellengruppe als steriles Gewebe (Columella) differenzirte und die Sporenbildung somit an die Peripherie des Zellkörpers gedrängt war.\*) Die Ausbildung einer sterilen Hüllschicht (Kapselwand) wäre dann wieder erst ein secundärer Entwicklungsvorgang. Könnte man nun den das Receptaculum der Hymenophyllaceen durchziehenden Nerv nach seiner Anlage der Columella der *Anthoceros*-Kapsel gleichstellen, und somit die oberflächliche Zellschicht (mit den nach innen liegenden und genetisch mit ihr zusammenhängenden Schichten) jener Zellenlage vergleichen, aus der bei *Anthoceros* durch tangente Spaltung die sporenbildende Schicht entsteht, so wäre es möglich, uns die Entstehung des Sorus der Hymenophyllaceen in der Weise vorzustellen, dass der Abschluss der sporenbildenden Zellen nach

---

\*) Man vergleiche meine Darstellung der Entwicklung der *Anthoceros*kapsel im Sitz.-Ber. der Wien. Akad. 1876. Bd. LXXIII.

aussen nicht durch einfache Ausbildung einer continuirlichen Wandschichte, sondern nur an bestimmten Stellen durch endliche Bildung von Sporangien erfolgte. Aber Prantl betont ausdrücklich, dass das gesammte Receptaculum als Fortsetzung des Fibrovasalstranges aufgefasst werden müsse, und dass jeder Anhaltspunkt in der Entwicklungsgeschichte fehle, die „oberflächliche Zellschicht des Receptaculums mit der Epidermis des Nerven zu vergleichen.“

In dieser Thatsache liegt, wie ich glaube, das grösste Hinderniss, uns schon dermalen eine einigermaßen gerechtfertigte Vorstellung über den Zusammenhang der Muscineen mit den Gefässcryptogamen zu machen.

Wenn uns dies aber auch dermalen noch nicht gelingt, so bleibt aber nichts destoweniger die Homologie der beiden sporenbildenden Generationen unangefochten. Auch werden wir bei jedem Versuche, den genetischen Zusammenhang beider Klassen aufzufinden, immer wieder darauf zurückkommen müssen, dass wir den Embryonen der hypothetischen Vorfahren unserer Archegoniaten die Fähigkeit der Verzweigung vindiciren, und zur Stütze dieser Annahme gilt unzweifelhaft der in vorliegender Schrift gelieferte Nachweis, dass diese Fähigkeit auch bei den Muscineen nicht gänzlich verloren gegangen ist.

Die Vergleichung der zweiten Generation der Moose mit der der Farne und der Umstand, dass die Blatt- und Stamm-bildung bei diesen Pflanzengruppen in die beiden verschiedenen Generationen fallen, nöthigt, wie ich glaube, und wie ich es auch schon an einem anderen Orte betont habe, zu dem Schlusse, anzunehmen, dass die Blattentwicklung sich in diesen beiden Klassen unabhängig von einander vollzogen habe, dass also die bei ihnen als Blätter bezeichneten Organe genetisch nicht zusammenhängen. Es hat gegen diese Auffassung P. Magnus\*) Einwendungen erhoben. Ihm scheint es nämlich recht wohl denkbar, dass einfach die Stamm- und Blattbildung der Moose von der ersten geschlechtlichen Generation sich auf die zweite ungeschlechtliche der Farnekräuter verschoben habe, und „es würde diese Vorstellung der

\*) Sitz.-Ber. d. bot. Vereines d. Prov. Brandenburg v. 20. Febr. 1876.

Verschiebung weit mehr der Natur entsprechen, als sich vorstellen, dass einerseits die Stamm- und Blattbildung der Algen und Muscineen zu dem Vorkeime der Cormophyten reducirt, anderseits aus einer embryonalen Anlage eine neue Entwicklung zu Stamm und Blatt sich vollzogen habe.“ Dagegen möchte ich vor allem bemerken, dass die Algen in jedem Falle aus dieser Vergleichung ausgeschlossen werden müssen. In dem Kreise der Archegoniaten sehen wir bei nicht wenigen Formen die erste Generation als Thallom ausgebildet (niedere Lebermoose; Prothallium), und in solchen (oder ähnlichen) Formen, glaube ich, müssen wir den Ausgangspunkt für die zwei wohl schon von da aus divergirenden Entwicklungsreihen suchen, die einerseits mit den beblätterten Muscineen endet, anderseits in den Formenkreis der Gefäßpflanzen hineinführt. Nichts nöthigt uns aber, anzunehmen, dass diese so einfachen Typen durch Rückbildung aus complicirter gebauten (und reich gegliederten) Algen sollen entstanden sein, wie aber auch kein zwingender Grund vorliegt, die Gefäßcryptogamen an die beblätterten Muscineen anzuschliessen, und somit eine Rückbildung der ersten Generation anzunehmen.

Die Vergleiche, die Magnus zum Beweise, dass ähnliche Verschiebungen von Organen auch anderwärts vorkommen, aus dem Pflanzen- und Thierreiche hernimmt, sind wohl nicht geeignet, diese seine Vorstellung zu unterstützen. Die Einschaltung von Promycelium und Sporeidie in den Entwicklungskreis einer Uredinee ist denn doch etwas weit verschiedenes; und wieder ein ganz anderer Vorgang ist meiner Ansicht nach das frühere Auftreten von Geschlechtsorganen an Larvenzuständen bei Thieren. Uebrigens verwahrt sich ja Magnus selbst gegen die Unterstellung, er wolle die verschiedenen Fruchtformen der Uredineen oder die verschiedenen Entwicklungsstadien der Thiere mit den beiden Generationen vor und nach der Befruchtung bei den Moosen und Gefäßcryptogamen identificiren. Aber selbst zugegeben, es könne eine solche Verschiebung von Organen aus einer Generation in eine andere, von jener durch einen Geschlechtsakt getrennten stattfinden, so will es mir nicht gelingen, mir von einer solchen Verschiebung von Organen, bei Wahrung ihres genetischen Zusammenhanges, eine deutliche Vorstellung zu bilden: Die Verschiebung eines Organes aus der

Geschlechts- in die befruchtete Generation setzt vorerst ein Vorhandensein desselben in jener voraus. Wie sollen wir uns nun sein Verschwinden in dieser, sein Wiederauftreten in jener vorstellen? Ob wir nun diese Vorgänge als allmählig oder plötzlich eingetreten annehmen, immer müssen wir von einzelligen Zuständen — hier Spore, dort Ei — ausgehen. Wenn nun in der einen Generation ein Organ durch Rückbildung verschwindet, und in der zweiten Generation ein physiologisch gleichwerthiges Organ an den von ganz anderen Wachsthumgesetzen beherrschten Embryo sich herausbildet; dürfen wir, frage ich, in diesem Falle von einer morphologischen Gleichwerthigkeit sprechen, wenn auch vielleicht die beiden gerade wegen ihrer physiologischen Gleichwerthigkeit und in Folge allgemeiner, die Anlage und das Wachsthum beherrschenden mechanischen Gründe in Bezug auf Wachsthum, Form, Stellungsverhältnisse etc. eine gewisse Uebereinstimmung erkennen lassen? Nehmen wir, um an einem Beispiele diese hypothetischen Entwicklungsvorgänge zu illustriren, an, es würden Farne entstanden sein. bei denen das Prothallium in höherer morphologischer Differenzirung erschiene, also etwa in Form einer *Riccia*, *Marchantia* oder *Blasia*, das ist, versehen mit als Blätter zu bezeichnenden Anhangsorganen; wären wir berechtigt, diese Gebilde als den Blättern der zweiten Generation morphologisch gleichwerthig zu bezeichnen? Sind es vielmehr nicht ganz verschiedene Organe? Und so glaube ich, mögen wir die Sache drehen, wie wir wollen, so lange wir noch an der Vorstellung festhalten, im Sporogon der Muscineen nach seiner Stellung im Generationswechsel, das Aequivalent der beblätterten Pflanze der Gefäßcryptogamen zu erkennen, werden wir auch die Blattbildungen in beiden Klassen als von einander genetisch verschieden erklären müssen.

## Erklärung der Tafel.

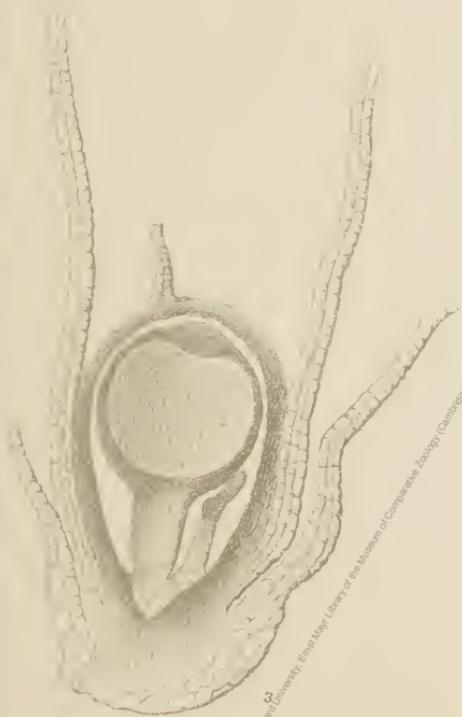
Fig. 1. Verzweigter Embryo von *Pellia epiphylla*. c. 50mal vergrößert.

Fig. 2. Verzweigter Embryo von *Symphogyna rhizoloba*. 160mal vergr.

Fig. 3. Verzweigtes Sporogon von *Umbraculum Mülleri* G. 25mal vergr.

Fig. 4. Verzweigtes Sporogon von *Hypnum incurvatum*.

# Leitgeb Verzweigte Moosporogonien



Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Downloaded from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/> www.biodiversitylibrary.org

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Leitgeb Hubert

Artikel/Article: [Ueber verzweigte Moosporogonien. 3-20](#)