

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.

Von H. Leitgeb.

III. Wachstum des Stämmchens und Entwicklung der Antheridien bei *Sphagnum*.

(Mit Tafel VIII, IX, X.)

Ich habe in einer früheren Abhandlung nachgewiesen, daß in einer männlichen Blüthe von *Fontinalis antipyretica* das erste Antheridium sich aus der Scheitelzelle des Sprosses entwickelt, daß es also in gewisser Beziehung als eine Metamorphose desselben betrachtet werden kann. Der Umstand nun, daß bei *Sphagnum* die Antheridien einzeln und genau an den Stellen vorkommen, wo am vegetativen Sprosse die Äste erscheinen, legte die Vermuthung nahe, hier möglicher Weise eine Übereinstimmung dieser beiden Arten von Organen, wenigstens in Bezug auf ihre Anlage nachweisen zu können.

Es war dazu vor Allem eine genaue Bestimmung des morphologischen Ortes der Entstehung dieser Organe nothwendig, das wieder die Kenntniß des Sproßwachsthumes voraussetzte. Beim Studium desselben kam ich theilweise zu anderen Ergebnissen als Hofmeister und Schimper; ich fand aber anderseits vieles, das mit meinen in dieser Beziehung an *Fontinalis* gemachten Beobachtungen vollkommen übereinstimmte.

Ich machte die in der folgenden Abhandlung niedergelegten Beobachtungen an *Sphagnum cuspidatum* Ehr., untersuchte aber vergleichend auch *Sph. acutifolium* Ehr., und *Sph. cymbifolium* Ehr., die jedoch in Bezug auf die hier zu erörternden Verhältnisse vollkommen mit *Sph. cuspidatum* übereinstimmten.

a) Wachstum des Stämmchens.

Die von Nägeli¹⁾ aufgefundene und durch Hofmeister²⁾ bestätigte Thatsache, daß die Scheitelzelle von *Sphagnum* dreiseitig ist, läßt sich an jeder frei präparirten Vegetationsspitze ziemlich leicht constatiren. Auch überzeugt man sich ohne Schwierigkeit, daß schon zunächst der Scheitelzelle die Divergenz der Segmente größer ist als $\frac{1}{3}$, und mit der der älteren Blätter übereinstimmt. Es erscheint daher das drittjüngste Segment theilweise durch das letztgebildete gedeckt.

Eine weitere auf Längsschnitten leicht zu beobachtende Thatsache ist die, daß die Segmente bald hinter der Scheitelzelle nahezu horizontal werden, d. h. auf die Längsachse des Stämmchens senkrecht gestellt erscheinen. Sie stellen dann, wie in allen ähnlichen Fällen, dreieckige Platten dar, die nach Art der Stufen einer Wendeltreppe um die Sproßachse geordnet sind. Die akroskopische Hauptwand jedes Segmentes wird um ein gewisses Maß mehr scheitelwärts gerückt sein, als die dieser entsprechende Wand des nächst älteren Segmentes³⁾.

Wäre die Divergenz genau $\frac{1}{3}$, so würden natürlich 3 Segmentplatten genau den Querschnitt ausfüllen, die vierte nächst jüngere müßte genau auf die Segmentplatte 1 zu liegen kommen. Bei *Sphagnum* aber deckt, wie oben erwähnt, schon zunächst der Scheitelzelle das Segment 3⁴⁾ einen Theil des Segmentes 1. Diese gegenseitige Deckung muß auch nach dem Horizontalwerden vorhanden sein, d. h. die 3. Segmentplatte muß theilweise über die erste zu liegen kommen. Die vierte Segmentplatte wird dann an 3 anschließend, den noch übrigen Theil des Segmentes 1 und einen Theil des Segmentes 2

1) Pflanzenphysiologische Untersuchungen. I. Heft, p. 75.

2) Zusätze und Berichtigungen in Pringsheim's Jahrbüchern. B. 3, p. 264.

3) Dies zeigt auch die Betrachtung eines erwachsenen Sprosses. Da nämlich jedes Segment in seinem akroskopischen Theile zu einem Blatte auswächst, so entsprechen die verticalen Entfernungen zweier genetisch aufeinanderfolgenden Blätter auch dem Maße der Erhebung des einen Segmentes über das nächst ältere. Nun sehen wir am erwachsenen Sprosse die verticalen Distanzen der Blätter ziemlich gleich. Es erhebt sich daher jedes Segment um ein ziemlich gleich großes Stück über das nächst ältere.

4) Die genetisch aufeinanderfolgenden Segmente mit 1, 2, 3, 4 bezeichnet.

decken. Der verticale Abstand der akroskopischen Hauptwände der Segmente 1 und 2, obwohl anfangs ganz unbedeutend, wird mit dem Längenwachstume der Segmente immer bedeutender; dem entsprechend wird aber auch das Segment 4 mit seiner kathodischen Hälfte, mit der es das Segment 1 deckt, sich weiter grundwärts erstrecken müssen, als mit seiner anodischen, die auch dem Segmente 2 aufliegt, d. h. das Segment 4 wird in seiner kathodischen Hälfte stärker in die Länge wachsen müssen, als in seiner anodischen. So wie dies Segment, muß sich nun jedes verhalten; von außen gesehen, müssen sich die Segmente in der in Taf. VIII, Fig. 1 dargestellten Weise aneinanderschließen ¹⁾. Es ist dies eine nothwendige Folge der oben erwähnten an jeder Vegetationsspitze leicht zu constatirenden Thatsachen; es stimmt damit aber auch die Beobachtung vollkommen überein. Schon im dritten Segmentumlaufe von der Scheitelzelle grundwärts ist die Höhendifferenz der beiden Segmenthälften deutlich erkennbar. Ich werde später nochmals darauf zurückkommen.

Die erste im Segmente auftretende Theilungswand ist der Längsachse des Sprosses parallel, schneidet als tangentielle Längswand die beiden Hauptwände, und zerlegt so das Segment in eine innere und eine äußere Zelle. Es stimmt in dieser Beziehung *Sphagnum* vollkommen mit *Fontinalis* überein. Diese Wand ist oft schon an Segmenten des jüngsten Umlaufes zu beobachten. Sie erscheint in Folge ihrer den Hauptwänden der Segmente entsprechenden Krümmung nur dann vollkommen deutlich, wenn das Segment genau seitlich liegt, kann aber an frei präparirten Vegetationsspitzen durch entsprechendes Drehen derselben leicht sichtbar gemacht werden ²⁾. Ich werde im

1) Das Schema ist für die Divergenz $\frac{2}{5}$ entworfen. Es setzt ferner voraus, daß die seitlichen Berührungswände zweier genetisch aufeinanderfolgenden Segmentplatten genau radial stehen. In der Wirklichkeit ist dieß nicht der Fall, sondern es greift der anodische Rand jedes Segmentes etwas über den kathodischen des nächst jüngeren. Der Grund liegt, wie ich es auch für *Fontinalis* angab, in dem Geneigtbleiben des äußeren Theiles der Hauptwände jedes Segmentes. Überhaupt ist bei *Sphagnum* die Lagenveränderung der Segmente ganz dieselbe, wie bei *Fontinalis*, und ich verweise, um Wiederholungen zu vermeiden, auf die dort gegebene Darstellung. (Wachsthum des Stämmchens von *Fontinalis* in den Sitzber. d. kais. Ak. d. W., 1868, p. 13).

2) Mit Längsschnitten kommt man in diesem Falle, wo es sich um die Verfolgung der ersten Theilungen in den Segmenten handelt, nur höchst schwierig zum Ziele. Die Scheitelzelle und die ihr anliegenden Segmente werden durch den Schnitt

Folgendes diese Wand, entsprechend der bei *Fontinalis* ¹⁾ gebrauchten Terminologie als „Blattwand“ bezeichnen. Der durch sie abgeschnittene peripherische Theil des Segmentes ist dann sein „Blatttheil“, der innere sein „Stengeltheil“.

Die Ansatzstellen der Blattwände fallen in den übereinanderliegenden Segmenttheilen ziemlich genau zusammen. Dies sieht man vollkommen deutlich, wenn man an Endknospen, die in der oben angegebenen Weise präparirt und durchsichtig gemacht sind, das Mikroskop auf den optischen Längsschnitt einstellt. Es verläuft dann von den jüngsten Segmenten an, rechts und links der Achse und mit dieser parallel, eine ununterbrochene Linie, durch welche die Blatttheile der Segmente scharf von den Stengeltheilen abgegrenzt erscheinen ²⁾.

Mit der nach dem Auftreten der Blattwand bemerkbar werdenden Lagenveränderung des Segmentes (dem allmäligen Horizontalwerden) wird auch schon die Höhendifferenz zwischen seiner kathodischen und anodischen Hälfte erkennbar. Dieses Stück der kathodischen Hälfte eines Segmentes, mit dem es zwischen die 2 nächst älteren Segmente grundwärts eingreift, wird nun durch eine Querwand, die also auf der Blattwand senkrecht steht, abge-

ohnedieß nicht getroffen, und wenn dies der Fall ist, so ist dadurch auch die Anordnung der Zellen zerstört. Das beste Mittel ist, den Vegetationsspitzen durch längeres Liegen im Alkohol das Chlorophyll zu entziehen, und dann sehr langsam Kali einwirken zu lassen. Man kann nun ohne viele Mühe unter dem Präparirmikroskope die äußerste Spitze mit 2—3 Segmentumläufen herauspräpariren, und sich dann durch Drehen des Präparates über die Theilungsvorgänge in den Segmenten unterrichten. Das Gewebe ist so durchsichtig, daß man durch die bedeckenden Blattflächen hindurch, die Theilungen in den jüngeren Segmenten vollkommen scharf erkennen kann. Überhaupt ist die Orientirung an Längsschnitten, und seien sie auch genau axial und möglichst dünn, ungemein schwierig, meist geradezu unmöglich. Es ist dies die natürliche Folge der schräg dreizeiligen Segmentstellung, zufolge deren ein Schnitt, der ein Segment in seiner Mediae trifft, die grund- und scheidelwärts anliegenden seitlich treffen muß, die wieder wegen dem ungleichen Wachstume ihrer anodischen und kathodischen Hälften, je nachdem sie rechts oder links von der Mediae getroffen sind, ganz verschiedene Ansichten werden zeigen müssen.

¹⁾ L. c. pag. 6.

²⁾ Es ist dies besonders deutlich an Endknospen von Ästen, während an denen der Stämmchen dies wegen der complicirteren Theilungsvorgänge nicht so auffällig hervortritt.

schnitten (Taf. VIII, Fig. 2, 3, 4, Waud *b*). Diese Wand stimmt ihrer Lage nach nun wieder mit der zweiten Theilungswand in den Segmenten des Stämmchens von *Fontinalis* ¹⁾ „der Basilarwand“—überein. Ein Unterschied besteht nur darin, daß sich dort die Theilung durch die ganze Breite des Blatttheiles erstreckt, (dessen basis-koper Basilartheil daher anfangs seiner ganzen Breite nach von dem akroskopen gedeckt wird), während hier nur die kathodische Hälfte des Blatttheiles in zwei übereinanderliegende Basilartheile zerfällt. Ich werde auch hier die zweite Theilungswand als „Basilarwand“ und den durch sie von der kathodischen Hälfte des Blatttheiles grundwärts abgeschnittenen Theil als den „basiskopen Basilartheil“ bezeichnen.

Auf Längsschnitten zeigt das in seiner Mediane getroffene Segment als nächste Theilung seines Blatttheiles eine von der akroskopen Hauptwand ausgehende schräg nach außen und grundwärts verlaufende Wand, die sich an die freie Außenfläche ansetzt (Taf. VIII, Fig. 3 Wand *c*). Auch in Bezug auf diese Theilung besteht zwischen *Sphagnum* und *Fontinalis* vollkommene Übereinstimmung. Ich habe dort ²⁾ es unentschieden gelassen, ob diese Wand wirklich die erste Theilung des akroskopen Basilarstückes darstellt, oder ob nicht früher schon schiefe Wände, die die Blattscheitelzelle bilden, auftreten. Bei *Sphagnum* tritt diese Wand zweifellos vor den schiefen Wänden auf, die sich erst in der äußeren Zelle bilden, weßwegen daher auch erst diese zur freien Blattfläche auswächst. Die aus der inneren Zelle hervorgehenden Zellen bilden den auf dies Basilarstück entfallenden Rindentheil des Stämmchens.

Diese Wand stimmt in ihrer Lage und in ihrem Anschluße an Haupt- und Außenwand vollkommen mit der überein. die Hofmeister ³⁾ als erste Theilungswand des Segmentes angibt. Ich finde sie immer nur in solchen Segmenten, wo die Blattwand schon vor-

1) L. c. pag. 7.

2) L. c. pag. 10.

3) Zusätze . . . pag. 265. In einigen der in seinen „Vergleichenden Untersuchungen“ publicirten Abbildungen (Taf. XIII, Fig. 1 und 5) finde ich dagegen die erste Theilungswand der der Scheitelzelle zunächst gelegenen Segmente parallel der Längsachse, also mit der ersten Theilungswand, wie ich sie angegeben, übereinstimmend. Auch die Figuren Schimper's (Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose Taf. III, Fig. 2, 5, 6, 7) sprechen für meine Angabe.

handen ist. Allerdings scheint sie öfters unmittelbar nach dieser aufzutreten; wenigstens sieht man an längsdurchschnittenen Segmenten häufig keine der Basilarwand entsprechende Theilung vorhanden. Dies ist aber ganz natürlich, und wird immer dort der Fall sein, wo der Längsschnitt das Segment in seiner kürzeren anodischen Hälfte, wo eben keine Basilarwand vorhanden ist, trifft. An Vegetationsspitzen, die in der oben angegebenen Weise präparirt sind, kann man sich auch in solchen Fällen durch Drehen von dem Vorhandensein der Basilarwand überzeugen.

Aus den Achseln der Blätter, und zwar zunächst deren Medianen entwickeln sich schon sehr früh Haare. Sie sind fast ausnahmslos zweizellig, und bestehen aus einer dünnen cylindrischen Stielzelle, und aus einer größeren eiförmigen Kopfzelle, die in seltenen Fällen durch eine Querwand getheilt erscheint (Taf. VIII, Fig. 11). Sie gehören demselben Segmente wie das Tragblatt an, und bleiben beim Losreißen junger Blätter mit diesen in Verbindung. In einigen Fällen scheinen sie aus Rindenzellen des akroskopischen Blatttheiles durch deren Auswachsen und Hervordrängen gebildet zu werden (Taf. VIII, Fig. 8 F. δ).

Ich will nun die oben angegebenen Entwicklungsgesetze an einigen Beispielen nachweisen.

Taf. VIII, Fig. 7 A stellt die Seitenansicht der Endknospe eines Astes dar. Die Segmentspirale ist rechtsläufig. In Fig. 7 B ist dieselbe Knospe bei gleicher Lage im optischen Längsschnitt dargestellt. Hier sieht man den Grund der Scheitelzelle; im Segmente 5, das genau seitlich liegt, erscheint als erste Theilungswand die Blattwand (*a*) parallel der Längsachse. Sie erscheint auch im Segmente 6, theilweise auch in den übrigen. Vom Segmente 4 sieht man in dieser Ansicht nur seine kathodische über und vor dem Segmente 1 liegende Hälfte, die durch eine auf der Längsachse und der Blattwand senkrecht stehende Wand — die Basilarwand (*b*) — getheilt wurde. Diese Wand erscheint auch in Fig. 7. A in der Oberflächenansicht des Präparates.

Fig 8 A ist die Spitzenansicht der Endknospe eines Astes. Die Blattstellung ist $\frac{2}{5}$. Sie diene zur Orientirung bei Betrachtung der folgenden Seitenansichten. In Fig. 8 F erscheint das Blatt 4 von der Fläche gesehen. Das Blatt 2 liegt also genau seitlich und nach rechts; das Blatt 1 nach links, aber etwas hervor gedreht (die punk-

tirte Linie zeigt den Verlauf des anodischen Randes der freien Blattfläche). Am anodischen Rande der Einfügungszellen des Blattes und unter der kathodischen Hälfte des Blattes 2 liegt die Zelle m_2 . Sie steht papillös über die Oberfläche hervor ¹⁾. Diese Zelle sehen wir auch in Fig. 8 *E*. Hier ist die Knospe etwas nach links gedreht. Ebenso sehen wir in dieser Figur am anodischen Rande des Blattes 4 und unter der kathodischen Hälfte des Blattes 3 die Zelle m_5 . Diese ihre Lage wird vollkommen deutlich in Fig. 8 *D*, wo die Knospe noch etwas mehr nach links gedreht erscheint. Hier erscheint auch am anodischen Rande des Blattes 2 und unter der kathodischen Hälfte des Blattes 3 die Zelle m_3 . Wir sehen aus der vergleichenden Betrachtung der Figuren *D*, *E*, *F*, daß sich die mit *m* bezeichneten Zellen vollkommen entsprechen.

Zusammengehalten mit Taf. IX, Fig. 1, wo eine Knospe in ähnlicher Ansicht dargestellt ist, und weiter mit der oben besprochenen Fig. 7 der Taf. VIII, unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß die mit *m* bezeichnete Zelle nicht mit einem der seitlichen, sondern mit dem darüberliegenden Blatte demselben Segmente angehört, an dessen kathodischer Hälfte sie durch eine auf der Längsachse des Stämmchens senkrecht stehende Wand abgeschnitten wurde. (Man sehe vor Allem die Zellen m_8 , m_{11} in Taf. IX, Fig. 1). Die Unmöglichkeit, diese Zelle auf ein seitlich gelegenes Blatt zu beziehen, ergibt sich übrigens auch aus der Betrachtung der Querschnitte. Taf. VIII, Fig. 8 *B* stellt die in Fig. 8 *A* von der Spitze gesehene Knospe, vom Grunde gesehen dar. Man erkennt genau die zum Blatte 1 gehörigen Rindenzellen, die $\frac{2}{5}$ der Peripherie einnehmen. An dem anodischen Rande liegt die Zelle m_2 . Wollte man diese Zelle als mit dem Blatte 1 demselben Segmente angehörig annehmen, so müßte man consequenter Weise die Zelle m_3 zu dem Blatte 2 rechnen (Fig. 8 *D*); dann würde aber der Querschnitt nur aus 2 Segmenten gebildet sein, was — eine nicht zu bezweifelnde Thatsache, die Dreieckigkeit der Scheitelzelle vorausgesetzt — eben unmöglich ist. Wenn man nun weiter Fig. 8 *C* betrachtet, welche eine Einstellung mehr spitzwärts darstellt, so sieht man, daß die Rindenzellen des Blattes 2 auch über der Zelle m_2 gelegen sind, und nun wieder $\frac{2}{5}$ der Peripherie einnehmen. Auch

¹⁾ Sie wächst, wie später gezeigt werden soll, zu einem Antheridium aus.

die Zelle m_3 ist in dieser Ansicht verschwunden, es ist das akroskopische Basilarstück des Blattes 3 zur Ansicht gelangt.

Aus den eben besprochenen Figuren, wie auch aus dem in Taf. VIII, Fig. 1 dargestellten Schema, das sich theoretisch für die $\frac{2}{5}$ Divergenz aufstellen läßt, ergibt sich, daß die Peripherie des Stammquerschnittes in der Weise auf die 3 Segmente vertheilt sein muß ¹⁾, daß auf 2 je $\frac{2}{5}$, auf das dritte und jüngste $\frac{1}{5}$ derselben kommt. Das letztere ist immer nur in seiner kathodischen zwischen die beiden anderen Segmente hinreichenden Hälfte getroffen. Seine anodische Hälfte wird erst auf dem der Spitze näheren Schnitte zur Ansicht gelangen. (Man vergleiche auch Taf. IX, Fig. 3 sammt Erklärung).

Hofmeister ²⁾ gibt an, daß „constant und in jedem Falle nahe unter dem Ende, etwa 3 Zellen abwärts von der Scheitelzelle der Umfang des jungen Stämmchens 8 Zellen zählt“ und schließt daraus auf eine ungleichmäßige Ausbildung der Segmente in ihren peripherischen Theilen. Einer ähnlichen früheren ³⁾ Bemerkung Hofmeister's gegenüber hatte Schimper ⁴⁾ bemerkt, daß er diese Zahl nie finde, wohl aber häufig 5, 6 und mehrere.

Zunächst der Scheitelzelle, wo die Segmente mit der Stammachse noch sehr spitze Winkel bilden, werden durch einen Querschnitt immer mehr als 3 Segmente getroffen. Man sieht daher innerhalb des durch die 3 peripherischen Segmente umschlossenen dreieckigen Raumes häufig noch Theile der 2 nächst jüngeren Segmente und der Scheitelzelle ⁵⁾ (Taf. VIII, Fig. 6). Wenig weiter grundwärts, wo die Segmente sich schon der horizontalen Lage nähern, werden durch den Querschnitt nur mehr 3 Segmente getroffen. Der centrale Theil erscheint dreiseitig (Taf. IX, Fig. 3 C). Von den drei peripherischen Zellen entsprechen 2 den radial noch ungetheilten akroskopischen Basilarstücken zweier Blätter (8, 9), die dritte ungefähr $\frac{1}{5}$ der Peripherie einnehmende dem basiskopen Basilarstücke des nächst jüngeren Blattes (10). Jede der ersteren theilt sich nun genau in ihrer

¹⁾ Dies gilt natürlich nur für die Divergenz $\frac{2}{5}$. Für $\frac{3}{8}$ wird jedoch die Vertheilung nur wenig geändert.

²⁾ Zusätze . . . pag. 265.

³⁾ Vergl. Untersuchungen pag. 61.

⁴⁾ L. c. pag. 33.

⁵⁾ Man vergleiche auch die Zeichnung Schimper's Taf. III, Fig. 8.

Mediane durch eine Radialwand. Es erscheinen somit am Querschnitte 5 peripherische Zellen, und der axile Theil wird fünfeckig (Taf. IX, Fig. 3 B). Auch an Querschnitten, die von der Spitze weiter entfernt sind, zeigt der axile Theil noch deutlich die Form eines ziemlich regelmäßigen Fünfeckes (Taf. IX, Fig. 3 A, Fig. 2 A u. B, Taf. VIII, Fig. 9). Wie die Zahl von 8 peripherischen Zellen zu Stande kommt, zeigt Taf. IX, Fig. 3 A. Dem Blatte 4 entsprechen 4 Zellen (es hat eine nochmalige radiale Theilung stattgefunden); vom Blatte 3 ist die anodische Hälfte ebenfalls in 2 Zellen getheilt, die kathodische Segmenthälfte ist im basiskopen, radial noch ungetheilten Basilarstücke zur Ansicht gelangt ¹⁾. Vom Blatttheile des Segmentes 6 sieht man nur den basiskopen ungetheilten Basilartheil. Ganz ähnlich entstand die Achtzahl in Taf. VIII, Fig. 8 B. Doch ist die Achtzahl durchaus nicht Regel; man findet ebenso häufig auch andere Zahlen. Besonders so nahe der Spitze, wo das Längenwachsthum noch ganz unbedeutend ist, wird Höhe und Neigung des Schnittes auf die Zahlenverhältnisse der peripherisch gelegenen Zellen von großem Einfluß sein müssen.

Das basiskope Basilarstück ist anfangs in Folge des unbedeutenden Längenwachsthumes der Segmente sehr kurz. Aus demselben Grunde liegen auch die akroskopen Hauptwände der rechts und links anliegenden Segmente fast in derselben Höhe, und die zwischen ihnen verlaufende Basilarwand erscheint nahezu horizontal. Ebenso erscheint das akroskope Basilarstück seiner ganzen Breite nach ziemlich gleich hoch (Taf. VIII, Fig. 2, 4, S D—F). In Folge des später eintretenden starken Längenwachsthumes werden die verticalen Distanzen der Blätter, also auch die der akroskopen Hauptwände, bedeutender. Denken wir uns der Einfachheit halber dies ganze Längenwachsthum, gleich nach dem Auftreten der Basilarwand, und bevor noch weitere Theilungen eintreten, ausschließlich durch Zellenstreckung vermittelt, so müßte die ursprünglich nahezu horizontale Basilarwand von der akroskopen Hauptwand des einen Segmentes bogenförmig zu der des nächst älteren Segmentes verlaufen (Taf. VIII, Fig. 1 im Segmente 4). Die in der Weise eingetretene Formveränderung der beiden Basilarstücke gibt uns ein Maß für das Wachsthum derselben. Wir sehen daraus, daß bei dem Längenwachsthum der peripherisch

¹⁾ Daß dies möglich ist, zeigt die Längsansicht Fig. D.

gelegenen Segmenttheile, d. i. der Blatttheile, vorwiegend das basis-kope Basilarstück und die anodische Hälfte des akroskopon betheiligt sein müssen.

Der Stengeltheil jedes Segmentes ist gegen die Peripherie hin durch die Blattwand begrenzt. Seitlich grenzen an ihn die Stengeltheile der beiden rechts und links anliegenden Segmente. Nahe der Vegetationsspitze zeigt daher der Querschnitt nur 3 Innenzellen, die in seiner Mitte zusammenstoßen (Taf. VIII, Fig. 8 B, C, Fig. 9). Die Aufeinanderfolge der weiteren Theilungen dieser Zellen kann ich mit voller Sicherheit nicht angeben. Doch habe ich öfters Ansichten erhalten, die es wahrscheinlich machen, daß auch hier, wie bei *Fontinalis* zuerst jeder Stengeltheil durch eine Sextantenwand in 2 Sextanten zerfällt, in denen dann die weiteren Theilungen durch tangente und radiale Längswände in centrifugaler Folge stattfinden.

b) Anlage der Äste.

Die Äste stehen, wie bekannt, seitlich neben dem Rande eines mit ihnen auf gleicher Höhe stehenden Blattes. Sie stehen, wie Schimper ¹⁾ bemerkt, „rechts vom Blatte, wenn die Spirale links umgeht, und links von demselben, wenn diese rechts umgeht“, oder um es kurz zu sagen, am anodischen Rande eines Blattes. Es entspricht ferner in der Regel nicht jedem Blatte eine Knospe, sondern erst jedem vierten. Dieselbe Stellung haben auch ihre Anlagen, die im 3. oder 4. Segmentumlaufe von der Scheitelzelle grundwärts in Form halbkugelig gewölbter Zellen beobachtet werden. Ihre Entstehung aus den Segmenten wurde, so viel mir bekannt, nur von Hofmeister untersucht. Seiner schon vor längerer Zeit ausgesprochenen Ansicht ²⁾ nach gehört die Astmutterzelle und das seitlich angrenzende Blatt demselben Segmente an. Dieselbe Anschauung vertritt Hofmeister auch in seinem neuesten Werke ³⁾.

Ich habe schon im vorigen Jahre für *Fontinalis* den Nachweis geliefert, daß dort die Astmutterzelle und das darüber liegende Blatt aus einem Segmente entstehen, und habe auch meine Bedenken gegen Hofmeister's Anschauung ausgesprochen. Ich werde im

¹⁾ L. c. pag. 17. Zu dieser Angabe stimmen aber nicht die Fig. 3 u. 4 der Taf. VII.

²⁾ Zusätze . . . pag. 270.

³⁾ Allgemeine Morphologie, pag. 431 u. pag. 413, Anmerkung 5.

Folgenden zeigen, daß *Sphagnum* auch in dieser Beziehung mit *Fontinalis* übereinstimmt. Hofmeister gibt der Entscheidung der Frage in so fern eine principielle Bedeutung, als er das frühere Hervorsprossen von Nebenachsen gegenüber den Blättern als ausnahmsloses Gesetz ¹⁾ anführt, und dies Merkmal mit zur Unterscheidung dieser beiden Arten von Organen benützt. Ich bin dadurch genöthigt, näher auf die Sache einzugehen.

Was erstens die Stellung der Knospen betrifft, so ist es jedenfalls in der größten Mehrzahl der Fälle so, wie es Schimper angibt. Übrigens findet man auch Stämmchen, wo auf längere Strecken jedem Blatte eine Knospe entspricht, und anderseits wieder solche, wo die nächst jüngere Knospe neben dem Rande des 2., 3. oder 5. Blattes sich befindet. Auch ihre Stellung am anodischen Rande ist durchaus nicht ausnahmslos; bei vorurtheilsfreier Beobachtung kann man ein Astbüschel häufig mit demselben Rechte auf den kathodischen Rand des in der Spirale nächst höheren Blattes beziehen. Dies gilt von fertigen Zuständen. An Querschnitten durch Vegetationspitzen bekam ich in der Regel Ansichten, die der von Hofmeister gegebenen Abbildung ²⁾ entsprechen. Die Knospe steht entweder am anodischen Rande eines Blattes, oder bei einer gewissen Höhe des Querschnittes zwischen den Rändern zweier benachbarter Blätter (Taf. IX, Fig. 2 A u. B).

Nehmen wir nun die Stellung der Seitenknospe am anodischen Rande des Blattes als normal an, so müßte nach Hofmeister's Anschauung die Anfangszelle des Seitenastes am anodischen Rande der Anfangszelle eines Blattes abgeschnitten werden. Damit stimmt nun in keinem Falle die von Hofmeister gegebene Abbildung ³⁾, die ich nur so auffassen kann, daß die Spirale linksläufig ist, und daß am kathodischen Rande der zweitjüngsten Segmentzelle die Mutterzelle

1) „Nirgends ist es gelungen, das Hervorsprossen einer Seitenachse unterhalb bereits angelegter Blätter einer Hauptachse zu beobachten. (Allg. Morph., p. 411.)

2) Allg. Morph., pag. 431, Fig. 60.

3) Zusätze . . . Taf. VIII, Fig. 13. Diese Figur ist wieder citirt in der „Allgemeinen Morphologie“, pag. 413, und mit Rücksicht darauf heißt es auch pag. 431, daß bei Bildung eines vierten Blattes „neben demselben (in der Richtung seitlich nach dem nächstjüngsten Blatte hin)“ eine Seitenachse angelegt wird. Zwei Zeilen früher heißt es aber, daß die Seitenknospen sich neben und vor dem Seitenrande der Blätter entwickeln.

des Seitenastes angelegt erscheint. Wäre Hofmeister's Anschauung richtig, würde ein Theil der sonst zur freien Blattfläche auswachsenden Anfangszelle eines Blattes zur Bildung der Anfangszelle eines Seitenastes verwendet, so müßte doch nothwendiger Weise, wenigstens kurz nach der Anlage, das betreffende Blatt einen kleineren Theil der Peripherie einnehmen, als in jenen Fällen, wo die ganze Blattmutterzelle zum Blatte wird. Dies ist nun nicht der Fall; die Einfügungszellen aller Blätter, auch derer die am anodischen Rande Astmutterzellen haben, nehmen auch im 4. und 6. Segmentumlaufe von der Scheitelzelle grundwärts einen gleich großen Theil der Stammpерipherie ein. Querschnitte, welche die Anfangszelle eines Astes bloslegen, zeigen ausnahmslos, daß der Grund des in der Spirale grundwärts anschließenden Blattes über 2 Seiten des axilen Fünfeckes (vergl. pag. 9) übergreift, wie wir es auch an allen übrigen Blättern finden (Taf. IX, Fig. 2 *A* und *B*, Fig 3 *A*). Solche Ansichten stimmen eher mit Hofmeister's Angaben überein, daß die Astmutterzellen vom kathodischen Rande des in der Spirale spitzwärts liegenden Blattes abgeschnitten würden (Taf. IX, Fig 2 *B* *k*₃, Fig. 3 *A* *m*₅). Da zeigt jedoch die veränderte Einstellung sogleich, daß auch der Grund solcher Blätter (Blatt 5 in Fig. 3 *A*) über zwei Seiten des axilen Fünfeckes übergreift. Es ist in dieser Beziehung Fig. 3 vollkommen beweisend. Daß die Zelle *m*₅ die Mutterzelle eines Seitenastes ist, ist unzweifelhaft. Schon aus ihrer Stellung und noch mehr durch Vergleichung etwas älterer Stadien (Fig. 2) wird dies vollkommen klar. Zum Blatte 4. kann sie doch nicht gerechnet werden, denn das ihnen beiden entsprechende Segment würde sich über $\frac{3}{5}$ der Peripherie erstrecken; seitlich neben dem kathodischen Rande des Blattes 5 liegt sie auch nicht, denn dies greift ja grundwärts bis an das Blatt 4. Fig. *A* und noch mehr Fig. *D* zeigen vollkommen deutlich, daß die Zelle *m*₅ genau unter der kathodischen Hälfte des Blattes 5 gelegen ist. Ihrer Lage nach entspricht also die Astmutterzelle vollkommen dem grundsichtigen Basilartheil eines Segmentes. Eine Vergleichung mit Taf. VIII, Fig. 8 *B* macht dies sofort klar. Es gehört daher der Ast mit dem Blatte, unter dessen kathodischer Hälfte er gelegen ist, demselben Segmente an, und es ist dessen basiskoper Basilartheil der unmittelbar zur Astmutterzelle wird. Daß dieser ganze Theil als solcher als Astanlage zu betrachten ist, schließe ich daraus, daß derselbe schon, bevor noch weitere Thei-

lungen eintreten, die neue Wachstumsrichtung dadurch zeigt, daß er sich als halbkugelige Zelle über die Oberfläche des Stämmchens erhebt, was an Segmenten, die keinen Ast produciren, nicht eintritt.

Die Theilungen der Astmutterzelle zu verfolgen, ist höchst schwierig ¹⁾. Nur so viel ist sicher, daß die erste Wand sich an die anodische Seitenwand des seitlich und grundwärts liegenden Blattes ansetzt und schief gegen die grundsichtige Hauptwand verläuft (Taf. IX, Fig. 4, Wand 1). Die zweite Wand schneidet von der Astmutterzelle den anodisch gelegenen Seitentheil ab. Sie setzt sich einerseits an die Basilarwand, andererseits an die erste Theilungswand an (Wand 2 derselben Figur). Es ist auf diese Weise schon eine im Querschnitt dreiseitige Zelle gebildet; es blieb mir aber zweifelhaft, ob diese beiden ersten Theilungswände gegen die Axe der Knospe schief verlaufen, und mit der Basilarwand zu einem Eck zusammenschließen, d. h. ob durch diese beiden Theilungen schon die Scheitelzelle gebildet erscheint, und die abgesechnittenen Zellen schon als die ersten Segmente zu betrachten sind. Öfters schien es mir allerdings, als ob schon diese beiden Zellen Blätter produciren. Zweifellos ist, daß die beiden ersten sichtbaren Blätter eine diesen beiden Zellen entsprechende Lage zeigen. Es ist übrigens selbstverständlich, daß sich diese Zellen auch am Längenwachthume des Hauptsprosses betheiligen müssen, da ja nur aus ihnen das Stück der Stammpерipherie gebildet werden kann, mit dem ein Segment grundwärts zwischen die beiden nächst älteren Segmente eingreift.

Zur Zeit, als sich ein basiskopes Basilarstück durch seine halbkugelige Auftreibung über die Oberfläche des Stämmchens als Anfangszelle eines Seitenastes zu erkennen gibt, und auch später noch, wenn schon die Blattanlagen deutlich bemerkbar sind, liegen die akroskopischen Hauptwände der beiderseits an dasselbe angrenzenden Segmente wegen des noch unbedeutenden Längenwachsthumes noch fast in derselben Höhe. Die Astanlage könnte ebensogut auf den anodischen Rand des einen als auf den kathodischen des anderen Segmentes bezogen werden. Ist endlich das Längenwachsthum vollendet,

¹⁾ Der Grund liegt vor Allem darin, daß es sehr selten gelingt, die Endknospen der Stämmchen in auf die oben angegebene Weise durchsichtig zu machen, während dies bei Endknospen von Seitenachsen so leicht ist. Weiters hindern auch die sogleich sich entwickelnden Blätter die genaue Verfolgung der ersten Theilungen.

so steht die Knospe (wenigstens in den meisten Fällen) an dem anodischen Rande des jüngeren der beiden Segmente, und in gleicher Höhe mit dem aus ihm hervorgegangenen Blatte. Es hängt dies mit der schon oben erwähnten Thatsache zusammen, daß die Blatttheile der Segmente vorzüglich in ihren grundsichtigen Theilen in die Länge wachsen.

Durch den Ansatz der Basilarwand und der ersten Theilungswand an die Seitenwand des in der Spirale grundwärts anliegenden Segmentes ist die Knospe an diese Stelle fixirt (Taf. IX, Fig. 4), während sie in Folge des Ansatzes der zweiten Theilungswand an die Basilarwand und des stärkeren Wachsthumes der anodischen Hälfte des akroskopon Basilarstückes immer weiter von dem kathodischen Rande des zweitälteren Segmentes abrückt.

Die Seitenäste verzweigen sich bald nach ihrer Anlage. Schimper's¹⁾ Ansicht, daß die Zweige als wiederholte Dichotomien des Astes aufzufassen wären, wurde von Hofmeister²⁾ wiederlegt, dem ich vollkommen darin beistimme, daß der Zweig immer oberhalb eines Blattes beobachtet wird. Es gelang mir nicht, die Zweiganlage auf die erste Zelle zurückzuverfolgen, doch fand ich keine Thatsache, welche gegen die Ansicht sprechen würde, daß die Verzweigung der Äste ganz in derselben Weise vor sich gehe, als die des Hauptprozesses. Es spricht dafür, daß das Wachstum des Astes vollkommen mit dem des Stämmchens übereinstimmt, weiters aber der Umstand, daß man, wiewohl in seltenen Fällen, auch höher am Aste noch Zweiganlagen beobachtet, worauf ich übrigens noch später zurückkommen werde.

Wenn wir das Wachstum des Sphagnumstämmchens und die Art seiner Verzweigung mit den von mir für *Fontinalis* angegebenen Wachstumsgesetzen vergleichen, so finden wir in vieler Beziehung zwischen beiden große Uebereinstimmung. Hier wie dort sehen wir die Theilung des Segmentes in einen Blatt- und Stengeltheil durch eine der Achse parallele Längswand, und weiters die Theilung des Blatttheils in die beiden Basilarstücke. Während aber bei *Fontinalis* das basiskope Basilarstück in der Mediane des Segmentes

¹⁾ L. c. pag. 37.

²⁾ Zusätze . . . pag. 275.

liegt, das akroskope also sich nach rechts und links ¹⁾ um gleich viel verbreitert, sehen wir hier in Folge der größeren Divergenz der Segmente, ersteres nur in der kathodischen Segmenthälfte vorhanden, während die anodische Hälfte nur aus dem akroskopischen Basilarstücke besteht, das schon der Anlage nach weit über das zweit ältere Segment übergreift.

Bei beiden Moosen entwickeln sich die Aeste aus dem basiskopigen Basilartheile eines Segmentes. Es liegt daher auch die Knospe bei *Fontinalis* unter der Mediane des mit ihr aus demselben Segmente gebildeten Blattes, bei *Sphagnum* unter dessen kathodischer Hälfte. Auch die Bildung der Astscheidelzelle geht in derselben Weise vor sich. Hier wie dort ist die erste Wand seitlich; die ersteren Blätter liegen rechts und links der Stammachse.

Diese Übereinstimmung im Wachstume zweier systematisch so entfernt stehenden Moose läßt wohl die Vermuthung gerechtfertigt erscheinen, daß auch die übrigen mit 3seitiger Scheitelzelle wachsenden Moose sich in den Hauptpunkten ähnlich verhalten werden.

Es fragt sich, ob mit den oben erörterten Wachstumsgesetzen, Hofmeister's Anschauung, „daß alle normale Verzweigung auf Gabelung der Stammspitze oberhalb des jüngsten Blattes beruhe“, in Übereinstimmung zu bringen ist.

Der Zeitpunkt, in welchen die Anlage des Astes zu setzen ist, ist offenbar der Beginn des papillösen Hervorwachsens des basiskopigen Basilarstückes eines Segmentes. Daß nicht schon durch die Bildung dieser Zelle der Ast angelegt wird, erhellt daraus, daß sie sich in jedem Segmente auch in denen der unproductiven Flagellenäste bildet; sie kann einen Ast produciren, doch ist dieß nicht schon durch ihre Anlage bedingt. Es verhält sich in dieser Beziehung das basiskope Basilarstück gegen den Ast, wie das Segment gegen das aus ihm sich bildende Blatt. Durch Bildung des Segmentes, wie durch die des basiskopigen Basilarstückes wird wohl der Ort der Anlage der neuen Organe bestimmt, damit sind diese jedoch noch nicht angelegt. Dieß geschieht erst, wenn eine neue Wachstumsrichtung

1) In Folge des ungleichen Breitenwachsthumes beider Basilarstücke.

— im Segmente das wulstartige Hervorwachsen seines Außenrandes¹⁾ im Basilarstücke, dessen papillöses Auswachsen — in die Erscheinung tritt. In dem in Taf. IX, Fig. 3 dargestellten Präparate war die Astmutterzelle m_5 die jüngste, die als solche erkannt werden konnte. Es waren mindestens noch 6 jüngere Segmente vorhanden; es war unter diesen also jedenfalls eines, das einen Ast produciren sollte, aber an keinem konnte eine Anlage beobachtet werden. Das Segment 8 war das jüngste, an dem die Basilarwand sichtbar war²⁾, das letzte also, an dem die Zelle gebildet war, welche möglicher Weise zu einem Aste hätte auswachsen können. Wenn also überhaupt noch eine jüngere Astanlage (als m_5) da war, so konnte sie nur im Segmente 8 oder in den von ihm grundwärts liegenden Segmenten vorhanden sein. Nun zeigte aber das Segment 8 schon ausgesprochene Blattbildung — in jedem Falle also war die Astanlage unterhalb bereits gebildeter Blätter gelegen. Hofmeister's Auffassung läßt sich also, wie ich glaube, weder für *Sphagnum* noch *Fontinalis*, und wahrscheinlich auch für die übrigen Moose nicht anwenden.

1) Dies sprach auch Hofmeister (l. c. pag. 273) aus. So wenigstens glaube ich die dort gegebene Erörterung verstehen zu müssen. An einer Stelle heißt es zwar: „Nicht durch die Abtrennung der Zelle zweiten Grades von der Scheitelzelle wird das Blatt angelegt, sondern schon durch die Wölbung eines Theiles der freien Außenwand dieser Zelle“. . . Hier kann sich nur ein Druckfehler eingeschlichen haben. Denn dies würde sagen, daß das Blatt schon vor der Bildung des Segmentes angelegt erscheint, womit weder das Vorhergehende noch Nachfolgende stimmt. Die Bildung eines Segmentes und die Anlage eines Blattes in demselben sind als zwei wenn auch sehr nahe liegende, doch immerhin auch der Zeit nach gesonderte Vorgänge zu betrachten. Ersterer ist Folge des Wachstumes der Scheitelzelle, letzterer Folge einer neuen im Segmente auftretenden Wachstumsrichtung. Diese gibt sich nun in der wulstförmigen Auftreibung der Außenfläche zu erkennen. Wenn Hofmeister sagt, daß dieser Ausbauchung die Abschneidung der Astmutterzelle vorausgehe, so kann ich nur erwähnen, daß es sehr selten gelingt, eine Segmentzelle ohne Ausbauchung ihrer Außenwand zu finden, daß also die neue Wachstumsrichtung, welche zur Bildung der Blattanlage führt, unmittelbar nach Bildung des Segmentes sich bemerkbar macht. Eine scharfe Grenze zu ziehen ist aber auch schon deshalb unmöglich, weil die Außenfläche des Segmentes schon im Momente der Abschneidung aus der Scheitelzelle, in Folge der starken Krümmung der Scheitelfläche nach außen convex erscheint.

2) Die jüngeren Blätter (und Segmente) zeigten von außen gesehen keine Theilungen.

c) Anlage der Antheridien.

Die eigenthümliche Stellung der Antheridien wurde vollkommen erschöpfend von Schimper ¹⁾ beschrieben. Sie kommen an Ästen vor, die in der Regel schon durch ihre Farbe leicht erkennbar sind, und nehmen an diesen genau dieselbe Stellung ein, wie die Äste am Stämmchen, das heißt, sie stehen einzeln am anodischen Rande einer Blattinsertion. Dabei werden aber nicht einzelne Blätter übersprungen, sondern durch eine gewisse Anzahl von Umgängen steht neben jedem Blatte ein Antheridium. Die fruchtbaren Blätter finden sich an der Spitze der Ästchen zu einem kätzchenförmigen Blütenstande zusammengestellt.

Die Antheridien entwickeln sich wie die Äste, aus dem basiskopen Basilarstücke eines Segmentes, das als papillöse Auftreibung über die Oberfläche des Stämmchens hervortritt. Ich beobachtete ihre Anlagen nie früher, als im 4. — 6. Segmentumlaufe von der Scheitelzelle grundwärts. Der morphologische Ort ihrer Entstehung läßt sich viel leichter bestimmen, als der der Äste. Letztere eignen sich überhaupt zum Studium der Wachstumsgesetze viel besser, als die Stämmchen, weil sie einmal viel einfacher gebaut sind, und durch die oben angegebene Behandlung viel durchsichtiger werden.

In Taf. VIII, Fig. 8 ist die Zelle m_2 (*B, E, F*) das erste Antheridium, welches an dieser Knospe überhaupt beobachtet werden konnte. Im Querschnitte Fig. 8 *B* ist es viel deutlicher, als in der Längsansicht. Die Zelle m_3 , aus welcher das nächst jüngere Antheridium hervorgehen soll, zeigt noch keine papillöse Auftreibung. Daß diese Zellen basiskope Basilartheile von Segmenten darstellen, habe ich schon oben nachgewiesen: hier handelt es sich darum, zu zeigen, daß diese papillös hervorragenden Zellen in der That Jugendzustände von Antheridien sind. Bei dem Umstande, daß die Stellung der Antheridien so äußerst regelmäßig ist, hat es keine Mühe durch Beobachtung der entsprechenden Ränder der successive weiter grundwärts liegenden Blattinsertionen die allmäligen Übergangsstadien anzufinden. In Taf. IX, Fig. 6 ist ein etwas älteres Stadium in Längsansicht dargestellt. Die unter dem Blatte 4 gelegene Zelle ist ihrer Lage nach (verglichen mit den Figuren 8 *D—E* der

¹⁾ L. c. pag. 24.

Taf. VIII und mit Taf. IX, Fig. 1) unzweifelhaft dessen basiskopes Basilarstück. Es erscheint hier schon getheilt, und zwar durch eine querverlaufende Wand (1), die sich einerseits an die Seitenwand des Segmentes 3, anderseits an die Basilarwand (b) ansetzt. Es ist so eine im Querschnitt nahezu linsenförmige Zelle entstanden, auf die auch die papillöse Auftreibung fällt 1); die untere Zelle erscheint durch eine Längswand getheilt. Erstere stellt das junge Antheridium dar; aus letzterer geht der auf das basiskope Basilarstück des Segmentes 4 entfallende Theil der Stengelperipherie hervor. Ein ähnliches Entwicklungsstadium zeigt Fig. 5 der Taf. IX. Die Gruppierung der Zellen entspricht genau dem in Fig. 8 B der Taf. VIII dargestellten Präparate; man könnte dies geradezu als ein späteres Stadium jenes Querschnittes auffassen. Das ältere als solches schon deutlich erkennbare Antheridium A_2 2) entspricht der Zelle m_2 , das Antheridium A_3 der Zelle m_3 jenes Querschnittes.

Anders als in der eben erörterten Weise beschreibt Schimper 3) die Entstehung der Antheridien. Nach Beschreibung und Abbildung ist es unzweifelhaft, daß er die zweizelligen Haare, die in den Blattachsen sich entwickeln, damit verwechselte. Diese sind schon in weit jüngeren Segmenten vorhanden. Schimper's Irrung mag wohl der Umstand veranlaßt haben, daß man bei Spitzenansichten von Endknospen in der That am anodischen Rande jedes Blattes ein solches Haar wahrnimmt (vergl. Taf. VIII, Fig. 8 A, Taf. IX, Fig. 2 A). Diese Haare finden sich aber auch an nicht fruchtbaren Ästen, und auch am Stämmchen (wo sie sich aber viel langsamer entwickeln). Sie finden sich auch in den Achseln von Blättern, welche seitlich deutlich erkennbare Antheridien tragen. Abgesehen davon, daß die oben gegebene Entwicklungsgeschichte gar keinen Zweifel zuläßt, sieht man schon bei Betrachtung junger aber ganz deutlich als solche erkennbarer Antheridien, daß sie sich unmöglich aus solchen Haaren entwickeln können. Das junge Antheridium ist an der Basis horizontal verbreitert, und nimmt, wie Schimper ganz richtig bemerkt, aus dem Innern des Stengels seinen Ursprung. Das Haar aber besteht aus einer eiförmigen Kopfzelle und aus einer

1) In Taf. X, Fig. 4 in Längsansicht dargestellt.

2) In Taf. X, Fig. 7 mit dem zugehörigen Blatte in Längsansicht.

3) L. c. pag. 45 und Taf. VIII, Fig. 9.

viel dünneren Stielzelle, die nach dem Grunde noch enger wird. Es entspringt meist aus den Einfügungszellen der freien Blattfläche und bleibt beim Abreißen der Blätter an diesen haften, während die Antheridiumstiele am Stämmchen hängen bleiben. Wären diese Haare Jugendzustände von Antheridien, so müßten denn doch Übergangsstadien anzufinden sein, was aber nie zu beobachten ist. Diese Haare entwickeln sich nach meinen Beobachtungen nie weiter, höchstens, aber auch dies nur sehr selten, theilt sich die Kopfzelle einmal durch eine Querwand (Taf. VIII, Fig. 111).

d) Wachstum der Antheridien.

Das entwickelte Antheridium besteht aus einem ziemlich langen Stiele, an dessen Ende der ei- oder kugelförmige Spermatozoidenbehälter sitzt. Der Stiel entsteht nach Schimper²⁾ durch 10—12malige Quertheilung der Stielzelle; letzterer bildet sich aus der eiförmigen Kopfzelle durch weitere Theilungen mittelst wechselnd nach vier Richtungen geneigter Wände. Jedes der so entstandenen Segmente theilt sich dann durch eine Tangentialwand in eine innere und eine äußere Zelle. Die Innenzellen sind die Urmutterzellen der Samenfäden; aus den peripherischen entsteht durch weitere Theilungen die einschichtige Hülle.

Hofmeister³⁾ gibt an, daß das ganze Antheridium durch Theilung einer zweischneidigen Scheitelzelle sich aufbaut. Die unteren Segmente theilen sich jedoch nicht weiter und bilden den Stiel. Nur die dem Scheitel des Organes nächsten Segmente theilen sich

1) Schimper beschreibt (pag. 48) bei *Sphagnum* noch andere Haargebilde. Es sind dies ungemein feine, vielfach verzweigte und verbogene Fäden, die sowohl die jungen Antheridien als auch die Astknospen umspinnen. Nach Schimper's Angabe gehen sie aus den oben besprochenen zweizelligen Haaren hervor, indem sich die Endzelle verlängert und vielfach theilt. Ich habe meine Untersuchungen vorzüglich an Exemplaren gemacht, die im Herbste vorigen Jahres waren gesammelt und sofort in Weingeist gegeben worden. Ich habe weiters *Sph. cymbifolium acutifolium*, *cuspidatum* & *squarosum* während des Winters mit gutem Erfolge cultivirt, hatte die Beobachtung auch an diesen wiederholt; ich habe aber nie weder um junge Antheridien noch um Knospen diese „Paraphysen“ gesehen. Nie auch sah ich ein Auswachsen der kopfförmigen Haarzelle.

Eine Erklärung hiefür zu geben bin ich nicht im Stande.

2) L. c. pag. 43.

3) Vergl. Unters. pag. 68.

zuerst durch eine radiale Längswand in 2 nebeneinander liegende Zellen (dritten Grades), die sich dann durch tangente (mit der Außenfläche parallele) Längswände in innere und äußere Zellen theilen. Jene bilden endlich Samenbläschen, diese die Hülle.

Wenn die junge Antheridie als papillöse Zelle über die Oberfläche des Stämmchens hervorgetreten ist, und endlich Cylindergestalt angenommen hat, so tritt in ihr nahe der Oberfläche des Tragastes eine Querwand auf. Die Basiszelle theilt sich in der Regel nur mehr durch, zur Längsachse des jungen Organes parallele Wände (Taf. IX, Fig. 7 und 8); die obere, d. i. die Scheitelzelle schneidet mehrmals hintereinander durch Querwände Gliederzellen ab (Taf. X, Fig. 3, 5, 6, 7). Einige derselben theilen sich häufig selbst wieder durch eine Querwand in 2 hinter einander liegende Zellen, Diese sämtlichen aus der Scheitelzelle (und den Gliederzellen) durch Quertheilungen hervorgegangenen Zellen bilden den Stiel des Antheridiums. Jede Zelle zerfällt meistens durch 2 auf einander senkrechte Längswände in 4 quadrantisch gelegene Zellen ¹⁾. Der Stiel erreicht auf diese Weise eine ziemliche Länge, ohne daß in seiner Endzelle eine Formveränderung eingetreten wäre. Endlich beginnen auch in ihr, meist (doch nicht immer Taf. X, Fig. 6 und 7) nach vorheriger kopfförmiger Auftreibung Theilungen durch schiefe Wände (Taf. X, Fig. 5, 6). Der Übergang von den Querwänden zu den schiefen ist entweder plötzlich, oder allmählig. Letzteres geschieht in der Weise, daß die Theilungswand sich noch durch die ganze Zelle erstreckt, aber gegen die Längsachse geneigt ist (Taf. X, Fig. 8), und daß erst die darauffolgende Wand sich an die zuerst gebildete ansetzt, wodurch dann eine nach unten zugespitzte Scheitelzelle entsteht.

Die Divergenz der aufeinanderfolgenden schiefen Wände gibt Hofmeister für $\frac{1}{2}$ an; Schimper spricht von nach 4 Seiten geneigten Wänden. Ich habe lange Hofmeister's Ansicht getheilt, habe mich aber später viele Male überzeugt, daß die Divergenz der schiefen Wände in der Regel nicht $\frac{1}{2}$, sondern kleiner ist. Wenn überhaupt Wände mit der Divergenz $\frac{1}{2}$ auftreten, so sind es nur die

¹⁾ Meist alterniren sie in zwei unmittelbar auf einander folgenden Gliederzellen. Hier und da unterbleibt auch die zweite Längstheilung in beiden neben einander liegenden Zellen, oder nur in einer. Es kann so der Stiel stellenweise nur aus zwei oder aus drei Zellreihen bestehen.

ersten; häufig zeigen auch schon diese eine kleinere Divergenz (Taf. X, Fig. 9). Dies zu entscheiden, ist bei dem Umstande, als Queransichten gar nichts zeigen, höchst schwierig. Auch genügen 1 oder 2 Längsansichten nur in den wenigsten Fällen. Es ist absolut nothwendig, sich eine möglichst genaue Zeichnung der ganzen Oberfläche zu verschaffen ¹⁾. Ich gebe auf Taf. X einige der zahlreichen diesbezüglichen Beobachtungen. Es ist darauf vielleicht schon deßhalb einiges Gewicht zu legen, weil möglicher Weise manche Organe, denen wir jetzt ein Längenwachsthum mit einer zweischneidigen Scheitelzelle zuschreiben, ihre Segmente mit einer andern Divergenz anlegen.

Schon in Fig. 1 *A* u. *B*, die uns 2 um 180° divergirende Oberflächen-Ansichten eines Antheridiums darstellen, sehen wir, daß die Divergenz der Segmente nicht $\frac{1}{2}$ sein kann, es müßten sonst beide Ansichten gleich sein. So aber sehen wir in *A* Segmente von der Fläche, in *B* seitlich. Fig. 2 *A* u. *B* zeigt uns ebenfalls Oberflächenansichten bei höchster und tiefster Einstellung. In *B* sehen wir im jüngsten Segmente rechts eine Theilung, die sich mit der Annahme einer Divergenz nach $\frac{1}{2}$ nicht verträgt. In Fig. 8 folgte auf die letzte, auf der Längsachse senkrecht stehende Querwand eine schon sehr stark geneigte, die aber noch eine die ganze Breite des Organs einnehmende Zelle abschnitt. Nach dieser folgt eine mit Divergenz $\frac{1}{2}$. Es ist eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet. Die dritte Wand zeigt eine kleinere Divergenz als $\frac{1}{2}$, ebenso die vierte Wand. Die Segmentspirale ist linksläufig.

In Fig. 9 setzt sich die erste schiefe Wand an die letztgebildete Querwand an. Hier aber zeigt schon die zweite schiefe Wand eine kleinere Divergenz als $\frac{1}{2}$.

In Fig. 10 scheinen 4 Segmente mit der Divergenz $\frac{1}{2}$ angelegt worden zu sein; erst die Segmente 5, 6, 7 zeigen kleinere Divergenzen. Dieses Antheridium zeigt aber auch noch Cylinderform, während in

1) Ein langsames Rollen des Objectes und ein successives Zeichnen des Zellnetzes der Oberfläche gelingt bei der Kleinheit desselben nicht. Nimmt man ältere Antheridien, so ist die sphärische Krümmung schon zu groß und die Begrenzung der Segmente so undeutlich, daß ein Zurechtfinden geradezu unmöglich ist. Ich verschaffte mir durch ganz beliebiges Verrücken des Objectes möglichst viele verschiedene Oberflächenansichten, die ich genau nachzeichnete. Ich ordnete dann dieselben nach ihrer Aufeinanderfolge bei Rechts- oder Linksdrehung, und stellte mir aus diesen dann (mittels Durchzeichnen) das Zellnetz der Oberfläche zusammen.

den weit jüngeren, in Fig. 8 u. 9 dargestellten, schon die kopfförmige Auftreibung ersichtlich ist.

In Fig. 11 sind die schiefen Wände 1 u. 2 wie in Fig. 10 angelegt. Die folgenden Wände zeigen kleinere Divergenzen. Bis zum Segmente 6 ist die Spirale rechtsläufig, mit dem Segmente 6 wechselt ihre Richtung ¹⁾).

In Fig. 13 sind Querschnitte durch den Grund noch ziemlich junger Antheridiensäcke dargestellt. In *A* läßt die Gruppierung der Zellen vermuthen, daß die durchschnittenen Segmente mit der Divergenz $\frac{1}{2}$ angelegt wurden, während in *B* wahrscheinlich 3 Segmente getroffen wurden.

Die weiteren in den Segmenten auftretenden Theilungen sind mir in ihrer gesetzmäßigen Aufeinanderfolge nicht klar geworden. Es scheint, daß sich jedes Segment nach seinem Horizontalwerden durch eine tangente Längswand in eine innere und eine äußere Zelle theilt. Aus jener entstehen endlich die Samenbläschen; diese bilden den auf das Segment entfallenden Theil der sackartigen Hülle (Taf. X, Fig. 12). Über die Theilungen der Innenzellen kann ich nichts weiter angehen. Schon an jungen Antheridien werden selbst die die Segmente begrenzenden Hauptwände undeutlich, so daß man auf optischen Längsschnitten selbst die Begrenzung der Segmente nicht mehr zu entscheiden vermag. Die Theilungen in den Außenzellen zeigen keine bestimmte Regelmäßigkeit. In der Regel tritt zuerst eine Radialwand auf (Fig. 9, 10, 11). Dort wo die erste schiefe Wand sich noch durch die ganze Breite des Antheridiums erstreckt, wird die so gebildete Zelle durch eine Längswand halbirt (Fig. 8). In welcher Weise in einem speciellen Falle die Theilungen aufeinanderfolgen, zeigt das in Fig. 11 *B* dargestellte Schema.

Wenn wir nach der oben gegebenen Darstellung die Anlage der Äste mit der der Antheridien vergleichen, so ist sofort das Eine klar, daß die Mutterzelle der Äste und die der Antheridien, was ihre Entstehung aus den Segmenten betrifft, vollkommen gleichwerthig sind. Ein Unterschied besteht nur darin, daß sie an Sprossen verschiedener Ordnung auftreten. Vergleichen wir nun aber die Antheridien mit den am Grunde der Äste sich entwickelnden Seitenzweigen unter der wohl kaum zu bezweifelnden

¹⁾ Ein von mir nur dies Eine Mal beobachteter Fall.

Voraussetzung, daß diese in Bezug auf ihre Anlage mit den Ästen übereinstimmen, so verschwindet auch dieser Unterschied. Die Zelle, welche in dem am Grunde des Astes liegenden Segmente zu einem beblätterten Zweig auswächst, ist morphologisch vollkommen gleichwerthig mit der, welche in höher gelegenen Segmenten das Antheridium bildet. Ja es scheint, daß Zellen, welche normal zur Antheridienbildung bestimmt sind, in Ausnahmefällen sich zu Zweigknospen entwickeln können. Wenigstens fand ich einmal mitten im männlichen Kätzchen an Stellen, wo normal Antheridien hätten stehen sollen, unzweifelhafte Zweigknospen (Taf. X, Fig. 14).

Die Entwicklung der Archegonien konnte ich wegen Mangel an Material nur theilweise verfolgen. Erstens fand ich überhaupt nur wenige weibliche Äste, und in den wenigen, die ich fand, war immer nur ein Archegonium vorhanden. Gewiß ist für mich nur das Eine, daß dieses erste genau axil stehende Archegonium sich direct aus der Astscheidelzelle bildet. Ob die Divergenz der Theilwände in $\frac{1}{2}$ übergeht (wie es Hofmeister und Schimper angeben und auch mir wahrscheinlich ist), oder ob nicht auch hier, wie bei den Antheridien, kleinere Divergenzen vorkommen, und weiters, aus welchen Zellen sich die nächsten Archegonien derselben Blüthe bilden, dies zu entscheiden, ist mir nach den bisherigen Beobachtungen nicht möglich.

Erklärung der Tafeln.

Die nicht schematischen Figuren sind sämtlich mit der *Camera lucida* entworfen. Die in () stehenden Zahlen geben die Vergrößerung an. In allen Figuren bezeichnet:

a die Blattwand,

b die Basilarwand,

mⁿ das zum Blatte *n* gehörige basiskope Basilarstück.

Die abgebildeten Präparate sind sämtlich von *Sphagnum cuspidatum*.

Tafel VIII.

- Fig. 1. Die mit dem Stammgewebe verwachsen bleibenden Blatttheile auf der eben gelegten Cylinderfläche; nach erfolgter Längsstreckung. Schematisch.
- „ 2. Ein ähnliches Schema, den Blatttheil 3 vor der Längsstreckung zeigend.
- „ 3. Längsschnitt durch die kathodische Hälfte eines Blatttheiles. Schematisirt.
- „ 4. Blatttheil eines Segmentes sammt der freien Blattfläche in Flächenansicht. *h* Hauptwand des Segmentes. Schematisch.
- „ 5, (660). Vegetationsspitze einer Astknospe in Spitzenansicht, mit den vier jüngsten Segmenten und der Scheitelzelle *v*.
- „ 6, (350). Eine Stammknospe von der Spitze gesehen, bei Einstellung unter die Oberfläche.
- „ 7. (660). Vegetationsspitze eines Astes. *A* Ansicht der Oberfläche, *B* optischer Längsschnitt. Die Zahlen 1, 2, 3, . . . bezeichnen die Blätter in ihrer genetischen Aufeinanderfolge. (Vergl. Text pag. 299.)
- „ 8, (540). Ansichten der Endknospe eines Astes.
- „ 8 *A*. Spitzenansicht. Die jüngsten Blätter und die Scheitelzelle, deren Lage durch den punktirten Kreis angegeben ist, sind nicht mitgezeichnet. 1, 2, 3, 4 . . . sind hier wie in den folgenden Figuren die genetisch aufeinanderfolgenden Blätter α , β , γ , δ die aus den Achseln der Blätter 1, 2, 3, 4 entspringenden Haare.
- „ 8 *B*. Dasselbe Präparat vom Grunde aus gesehen. (Vergl. Text, pag. 299.)
- „ 8 *C*. Einstellung etwas weiter spitzwärts. Die hier sich darstellende Lage des axilen Fünfeckes ist in Fig. *B* punktirt.

- Fig. 8 *D*. Seitenansicht desselben Präparates, in einer parallel den Haaren β und γ gelegten Ebene. Von den Blättern 2 und 3 sieht man die Einfügungszellen in Seitenansicht. Der Grund des Blattes 5, dessen freie Blattfläche punktiert ist, erscheint in seiner ganzen Oberflächenausdehnung. (Text pag. 300.)
- „ 8 *E*. Dasselbe Präparat um c. 90° nach rechts gedreht. Die optische Schnittebene geht durch die basiscopen Basilarstücke der Blätter 4 und 5, d. i. durch die Zellen m_4 und m_5 .
- „ 8 *F*. Dasselbe Präparat, etwas weiter nach rechts gedreht.
- „ 9. (340). Querschnitt durch die Endknospe eines Astes, vom Grunde gesehen. Die punktierten Linien geben die Lage der freien Blattflächen an, wie sie sich bei tieferer Einstellung ergab. Die Blätter 1 und 2 sind in ihren Einfügungszellen, das Blatt 3 in seinem basiscopen Basilartheil getroffen.
- „ 10. Schema, darstellend die Beziehung der 5 Seiten des axilen Fünfeckes zu den Einfügungszellen der aufeinanderfolgenden Blätter bei der Divergenz $\frac{2}{5}$. (Man vergl. Fig. 8 *B*, *C* und Fig. 9.)
- „ 11. (350). Längsansicht von Haaren.

Tafel IX.

- Fig 1. (340). Endknospe eines Astes in Seitenansicht. Die Blattspirale ist linksläufig; die Divergenz etwas kleiner als $\frac{2}{3}$ (c. $\frac{3}{8}$). Man sieht durch die Flächen der Blätter 1, 2, 3, 5, 6, 8 auf deren Einfügungszellen. Vom Blatte 3 sieht man einen Theil seiner kathodischen Hälfte, vom Blatte 8 den ganzen akrosopen Blatttheil. An den (undurchsichtig gezeichneten) Blättern 11, 13, 16 sieht man die durch die Basilarwand abgeschnittenen basiscopen Blatttheile. α ein Haar, aus der Achsel des Blattes 3 entspringend.
- „ 2. (350). Querschnitt durch die Endknospe eines Stämmchens von der Spitze aus gesehen.
- „ 2 *A*. Die Blätter 1, 2, 3, 4, 5 sind in ihren freien Blattflächen, 6 und 7 in ihren Einfügungszellen durchschnitten. Zwischen 6 und 7 liegt eine Astanlage k_8 , dem über der Schnittfläche liegenden Blatte 8 angehörig. Ebenso sieht man zwischen 2 und 3 und unter dem kathodischen Rande des Blattes 4 die Knospe k_4 ; h Haare.
- „ 2 *B*. Derselbe Schnitt bei etwas tieferer Einstellung. Es erscheinen die Einfügungszellen des Blattes 3. Vom Blatte 4 sieht man seinen basiscopen Basilartheil als Knospenanlage k_4 (die Theilungswände wurden, weil nicht deutlich, nicht gezeichnet), und den akrosopen Theil seiner anodischen Hälfte (4). Vom Blatte 5 nur den basiscopen Basilartheil.
- „ 3. (340). Die Endknospe desselben Stämmchens wie in Fig. 2 in verschiedenen Ansichten.

- Fig. 3 A. Ansicht vom Grunde aus. Der Schnitt geht durch den Grund des Blattes 4, trifft vom Blatte 5 den schon als Astmutterzelle erkennbaren basiskopen Basilartheil m_5 und seine anodische Hälfte, vom Blatte 6 nur den akroskopon Basilartheil.
- „ 3 B. Dasselbe Präparat bei unveränderter Lage und tieferer Einstellung. Es erscheinen die Einfügungszellen der Blätter 6 und 7, vom Blatte 8 der basiskope Basilartheil.
- „ 3 C. Noch tiefere Einstellung. Die Erklärung ergibt sich aus früheren Figuren. In dieser und der früheren Figur sind in dem axilen Theil keine Wände eingetragen, da ihr Verlauf nicht sicher ermittelt werden konnte.
- „ 3 D. Dasselbe Präparat in Längsansicht, parallel der Fläche des Blattes 5 (Fig. 3 A). Die Bezeichnung ist dieselbe wie in den früheren Figuren. Die punktirten Linien geben den Verlauf der Haupt- und Blattwände an, wie er sich bei Einstellung auf den axilen Längsschnitt ergab.
- „ 4. (540). Längsansicht aus der Vegetationsspitze eines Stämmchens, im vierten Blattgange von der Scheitelzelle. Blattspirale rechtsläufig. Die Blatttheile und freien Blattflächen sind nur im Umrisse gezeichnet. In dem durch die Basilarwand (b) abgeschnittenen basiskopen Basilartheile des Blattes 2 sieht man die ersten Theilungen der Astmutterzelle.
- „ 5. (540). Querschnitt durch einen männlichen Ast nahe dessen Spitze, aber vom Grunde aus gesehen. Spirale links läufig. A_2, A_3 die zu den Blatttheilen der Blätter 2 und 3 gehörigen Antheridien. (Man vergl. Fig. 6 und Taf. VIII, Fig. 8 B.)
- „ 6. (540). Seitenansicht aus der Endknospe eines männlichen Astes. Blattspirale linksläufig. Aus dem basiskopen Basilarstücke des Blattes 4 ist durch die Querwand 1, die zum Antheridium auswachsende Zelle A abgeschnitten. In Taf. X, Fig. 4 ist diese Zelle in Seitenansicht abgebildet.
- „ 7. (350), Querschnitt durch einen männlichen Ast, mit den Einfügungszellen des Antheridiums A .
- „ 8. (350). Ein ähnliches Präparat.
- „ 9. (350). Aus einem Längsschnitte durch einen männlichen Ast. Man sieht die Einfügungszellen des Antheridiums A .

Tafel X.

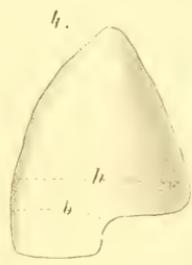
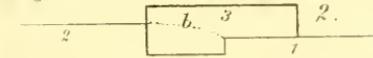
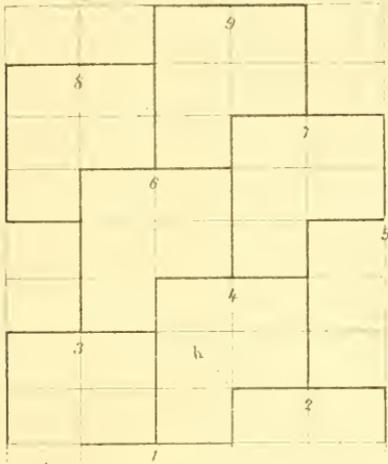
- Fig. 1. (350). Oberflächenansicht des zum Sacke werdenden Endtheiles eines Antheridiums, A bei oberster, B bei tiefster Einstellung.
- „ 2. (350). A Oberflächenansicht eines Antheridiumendes, B etwas gedreht, daß die rechts liegenden Segmente mehr hervortreten.
- „ 3. (350). Endtheile junger Antheridien.
- „ 4. (540). Das Antheridium A der Taf. IX, Fig. 6 in Längsansicht.
- „ 5. (350). Ein junges Antheridium sammt Stiel in Längsansicht. In der Endzelle sind zwei schiefe Wände aufgetreten.

320 Leitgeb. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.

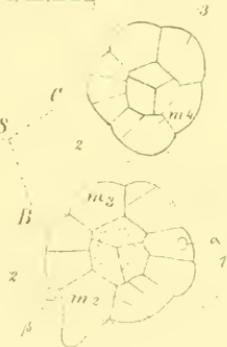
- Fig. 6. (540). Ein ähnliches Präparat. In der Endzelle ist erst eine schiefe Wand sichtbar. Die Zellen *x* und *y* zeigen, um 90° gedreht, Längswände. Sie fehlen dann in der unteren Zelle.
- „ 7. (540). Ein junges Antheridium sammt dem dazu gehörigen Blatte (2), in Längsschnitte. Ansicht aus dem in Taf. IX, Fig. 6 dargestellten Präparate.
- „ 8. (350). *A—G*. Oberflächenansichten des zum Sacke werdenden Endtheiles eines Antheridiums, *H* in Cylinderprojection. (Text pag. 21).
- „ 9. (350). Ansichten eines Antheridiumendes wie in Fig. 8.
- „ 10. (350). Ein ähnliches Präparat.
- „ 11. (350). Wie Fig. 10. *A* eine Seitenansicht, *B* in Cylinderprojection. Letztere wurde aus 10 verschiedenen Seitenansichten zusammengesetzt.
- „ 12. (350). *A* Spitzenansicht des Antheridiums, dessen optischer Längsschnitt in *B* dargestellt ist.
- „ 13. (350). Querschnitte durch den Grund eines Antheridiumsackes. Die punktirten Linien in *B* zeigen den bei tieferer Einstellung sichtbar werdenden Stielquerschnitt.
- „ 14. (540). Querschnitte durch den Antheridien tragenden Theil eines Astes mit Zweiganlagen, *v* deren Scheitelzellen, *B* Blätter.
- „ 15. (540). Spitze eines weiblichen Astes mit der zu einem Archegonium auswachsenden Scheitelzelle. Die punktirten Linien zeigen den Verlauf der Hauptwände im optischen Längsschnitt.
-

H. Leitgeb. Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane.

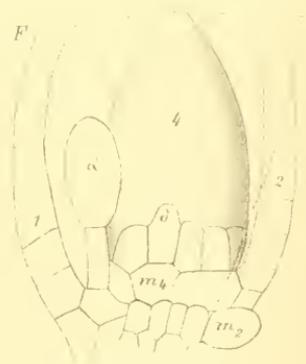
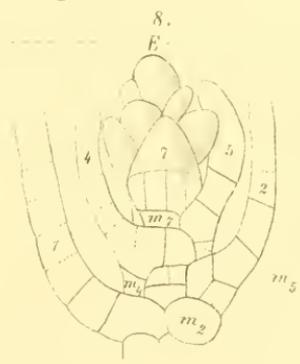
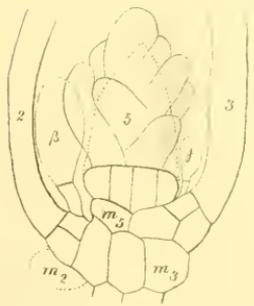
Taf. VIII.



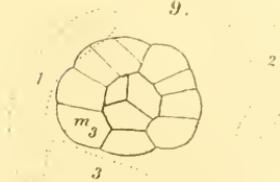
1.



D



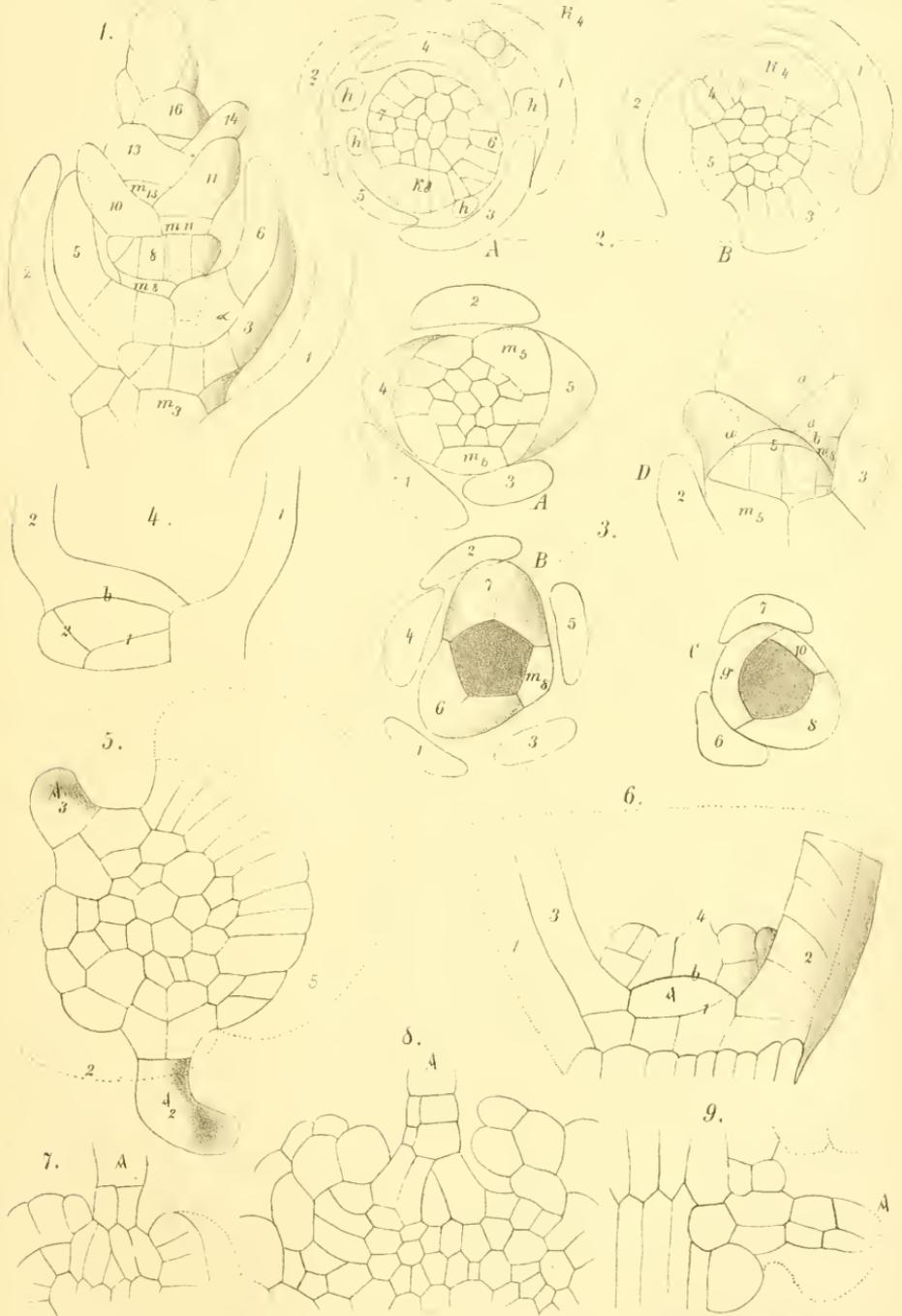
9.



10.

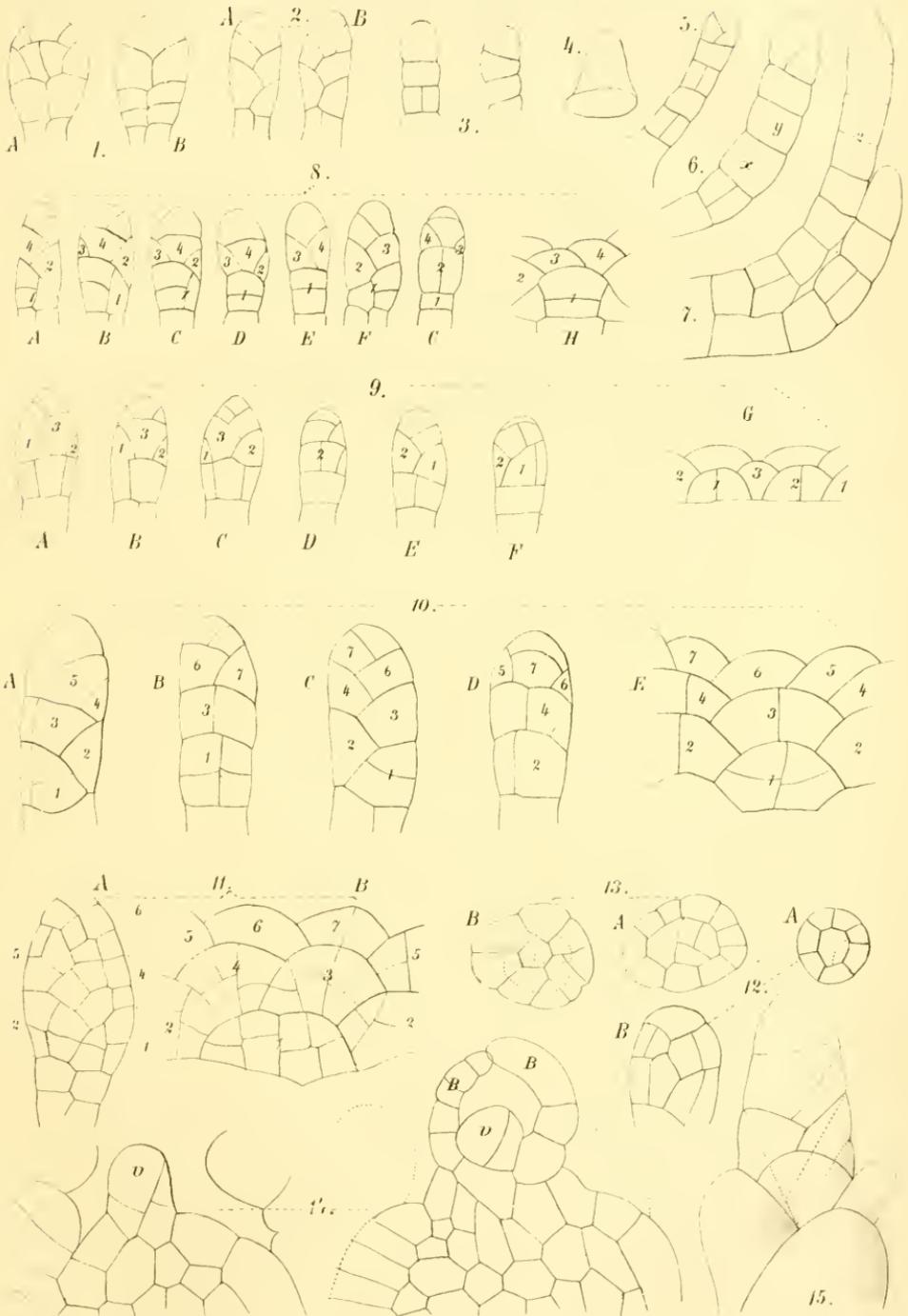


Theod. Pflschke lith.



Theod. Pflschke lith.

Verlag v. J. Neumann, Neudruckerei.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften
mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1869

Band/Volume: [59](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der
Pflanzenorgane. 294-320](#)