

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM
Wissenschaftlicher Film C 1061/1971

**Entwicklung des Laubmooses
Funaria hygrometrica (Musci)**

Begleitveröffentlichung von

Prof. Dr. M. BOPP, Heidelberg

Mit 6 Abbildungen

GÖTTINGEN 1971

Film C 1061

Entwicklung des Laubmooses *Funaria hygrometrica* (Musci)¹

M. BOPP, Heidelberg

Allgemeine Vorbemerkungen

Im Jahre 1909 hat P. JANSEN [5] eine reich bebilderte Schrift „*Funaria hygrometrica* — ein Moosleben in Wort und Bild“ veröffentlicht. Der Film greift dieses Thema auf, alle Etappen der Entwicklung des Laubmooses *Funaria hygrometrica* möglichst lückenlos zu erfassen. Dieses Moos kann dabei als Prototyp der Laubmoosentwicklung angesehen werden (BOPP [2]). Es ist zweifellos am besten von allen Laubmoosen untersucht und wird am häufigsten für entwicklungsphysiologische und ähnliche Untersuchungen verwendet.

Entwicklung von *Funaria hygrometrica*

Die gesamte Entwicklung ist durch die Abfolge zweier Generationen (Gametophyt und Sporophyt) gekennzeichnet, die sich sowohl in ihrer äußeren Gestalt als normalerweise auch in ihrer Kernphase unterscheiden.

Die gametophytische Generation ist haploid, sie bringt als Fortpflanzungskörper Spermatozoiden (in Antheridien) und Eizellen (in Archegonien) hervor. Der Gametophyt besteht aus zwei aufeinanderfolgenden Wuchsformen, dem aus der Spore auswachsenden fädigen Protonema und den Moospflanzen, die als Seitenäste am Protonema entstehen. Die beiden Formen sind keineswegs verschiedene Generationen, denn die Pflänzchen werden nicht durch Fortpflanzungskörper gebildet. Es ist dagegen angebracht, das Protonema als die Jugendform, die Stämmchen als die adulte Form des Gametophyten anzusehen.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 11 u. 12.

Das Protonema selbst baut sich auch aus deutlich verschiedenen Fadentypen auf, nämlich Chloronema, Rhizoid und Caulonema. Das Chloronema besitzt eine mehr oder weniger unregelmäßige Verzweigung (LARPENT-GOURGAUD [8]), große Chloroplasten, meist kurze Zellen mit farblosen Zellwänden und gerade Querwände. Das Keimrhizoid besteht aus dünnen Zellen mit wenigen kleinen Chloroplasten. Es kann leicht in Chloronema übergehen (FITTING [4]). Am natürlichen Standort bilden sich am Chloronema auch später noch Rhizoide. Die Fäden des Caulonemas, die nach einiger Zeit am Chloronema entstehen, enthalten hintereinandergereihte langgestreckte Zellen mit braungefärbten Zellwänden und schrägen Querwänden. Am Licht und unter normalen Bedingungen entstehen die „Moosknospen“ an Seitenästen des Caulonemas (ALLSOPP and MITRA [1]) bei *Funaria hygrometrica* in einem um den Mittelpunkt des Protonemas liegenden Hexenring. In der Moosknospe wird durch sukzessive Zellteilungen eine dreischnidige Scheitelzelle abgliedert, die dann regelmäßig Zellen produziert. Nach einigen rudimentären Blättern werden normale einzell-schichtige Moosblätter entwickelt, deren Zellnetz schon sehr früh fertig ist. Die Vergrößerung der Blätter beruht dann nur noch auf Zellstreckung. Schon sehr kleine Knospen besitzen an ihrer Basis kräftige einzell-strängige Rhizoide.

Funaria ist ein autözisches Moos, d. h. Archegonien und Antheridien stehen auf verschiedenen Ästen einer Pflanze, und zwar trägt der letzte Seitenast einige Archegonien in einem Archegonienstand, während die vorhergehenden Äste durch scheibenförmige Antheridienstände abgeschlossen werden. Diese sind von Hüllblättern umgeben und enthalten neben vielen Antheridien mehrzellige Paraphysen. In den Antheridien finden viele Teilungen statt, die zu zahlreichen zweigeißeligen, dünnen, schraubenzieherförmigen Spermatozoiden führen. Diese werden entlassen und können dann die Eizelle in den Archegonien befruchten, nachdem der Archegonienhals sich oben geöffnet hat und die den Halskanal ausfüllenden Zellen verschleimt sind. Nach der Befruchtung entwickelt sich bei *Funaria* immer nur in einem Archegonium aus der Zygote ein Sporophyt.

Die sporophytische Generation beginnt mit der Zygote und ist daher diploid. Ihre Entwicklung läuft zunächst vollständig innerhalb des Gametophyten ab. Die den jungen Sporophyten einhüllenden Gewebe, die sich mit diesem zusammen vergrößern, gehen teilweise aus der Achse des Pflänzchens, teilweise aus dem Archegonium hervor. Man faßt sie als „Epigon“ zusammen. Nach einiger Zeit stellt das Epigongewebe sein Wachstum ein, wird dann an einer vorgegebenen Stelle vom übrigen Gametophyten abgetrennt und umhüllt nun als Kalyptra die nadelförmig wachsende Sporogonspitze vollständig. Diese Kalyptra übt dabei unter anderem einen regulierenden Einfluß auf die Tätigkeit des sogenannten Setameristems aus, das kurz unterhalb der Spitze liegt

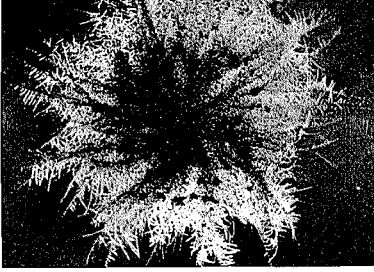


Abb. 1. Protonema nach der Anlage des Ringes aus Stämmchenknospen und randliches Caulonema

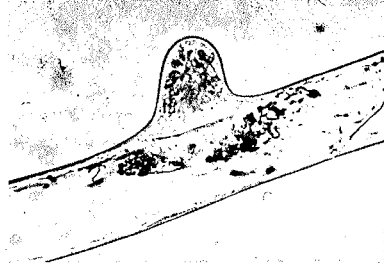


Abb. 2. Entstehung eines Seitenfadens am Caulonema. Die neue Zellwand wird eingezogen

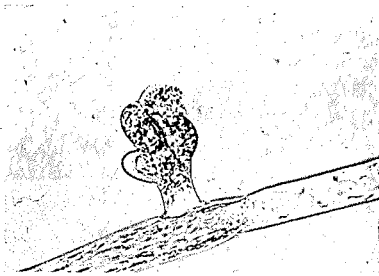


Abb. 3. Junge Knospe an einem Caulonemaast mit Scheitelzelle und erstem Rhizoid



Abb. 4. Junges Moospflänzchen mit den ersten normalen Blättern

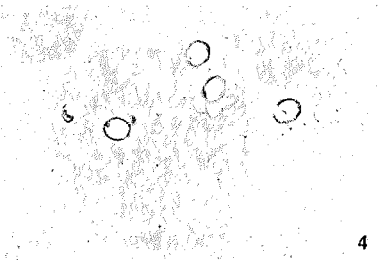


Abb. 5. Einige Spermatozoide



Abb. 6. Junges Sporogon unmittelbar nach dem Abreißen der Kalyptra

und im wesentlichen die Verlängerung des Sporogonstils (= Seta) bedingt. Der Fuß des Sporogons bleibt in der Vaginula des Gametophyten stecken.

Wenn das Sporogon seine endgültige Länge erreicht hat, vergrößert sich die über dem Setameristen liegende Spitze, schwillt gegen den Widerstand der Kalyptra konisch an und wird dadurch aus der engen Kalyptra herausgeschoben. Aus dem anschwellenden Teil bildet sich die Kapsel mit dem sporogenen Gewebe, in dem durch Meiosis die haploiden Sporen entstehen.

Die Kapsel ist zunächst durch einen Deckel verschlossen. Dieser wird abgeworfen, und nach kurzer Zeit öffnen sich die unter dem Deckel liegenden Peristomzähne, von denen jeder aus mehreren Zellen entstanden ist. Hygroskopische Bewegungen des Peristom und die ebenfalls durch die Änderung der Luftfeuchtigkeit veranlaßten ruckartigen Drehbewegungen der Seta schleudern die reifen Sporen aus. Diese können dann auf geeigneten Substraten zu neuem Protonema auskeimen.

Zur Entstehung des Films

Kulturbedingungen

Funaria hygrometrica (Ordnung Funariales, Musci) ist ein weit verbreitetes Laubmoos, das hauptsächlich auf frischen Brandstellen in dichten Rasen wächst, die bei der Reife von sehr vielen braun-roten Sporogonen überragt sind. Man findet es auch an Wegrändern, an Blumentöpfen und auf Unland. In der Kultur wird *Funaria* auf Agar-Nährboden am günstigsten mit Knopscher Nährlösung kultiviert (1 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,25 g $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$, 0,25 g KCl, 0,25 g KH_2PO_4 , eine Spur eines Eisensalzes, 1000 ml aqua dest. und 20 g Agar). Wenn man das Moos auf Erde kultiviert, ist es vorteilhaft, es vor Austrocknung zu schützen. Die Pflanzen entwickeln sich besser, wenn der Erde Holzkohle beigemischt wird.

Zu den Filmaufnahmen

Die Mikroaufnahmen sind mit Ausnahme der Aufnahmen der Spermatozoide an Moosen gemacht, die auf Agar kultiviert wurden. Es ist dabei zu beachten, daß z.B. die Entwicklung eines Moosrasens etwa vier Wochen dauert. Um den ungestörten Gesamt Ablauf zu erhalten, muß die Aufnahme über die ganze Zeit unter sterilen Bedingungen laufen. Da die Entwicklung nur bei Tag-Nacht-Wechsel normal abläuft, sind besondere Einrichtungen notwendig, die unter anderem die Bildung von Kondenswasser während der Nacht und die Infektion mit Mikroorganismen verhindern.

Die Makroaufnahmen des Moosrasens und der Sporogonentwicklung sind an Moosen aufgenommen, die auf Erde herangezogen wurden. Fast

bei allen Aufnahmen war eine sehr starke Zeitraffung nötig. Bewegungen von wachsenden Moospflanzen oder Sporogonen sind mit bloßem Auge nicht wahrzunehmen, dagegen kann man die Drehbewegungen reifer Sporogone auch ohne Zeitraffung erkennen.

Erläuterungen zum Film¹

Sporenkeimung und Protonemaentwicklung

Zeitraffung 1 : 48 bis 1 : 21 600

(Aufnahmefrequenz 30 B/min bis 4 B/h)

1. Keimung einer Spore (Aufn.-Freq. 30 B/h)

Bei der Sporenkeimung von *Fumaria* reißt die äußere Sporenhaut, das Exospor, auf, und nach einer Seite schiebt sich ein Chloronemafaden heraus. Er wird bald durch eine Zellwand von der Spore getrennt. Danach tritt am Gegenpol ein primäres Rhizoid aus. Während sich die Ölvakuole im Sporenninneren verkleinert, nehmen die Chloroplasten eine wandständige Lage ein.

2. Entwicklung eines Protonema (Aufn.-Freq. 7,5 B/h)

In dieser Übersichtsaufnahme der Protonemaentwicklung wachsen aus einer Spore zunächst zwei Chloronemen und ein Keimrhizoid aus. Dieses wandelt sich nach einiger Zeit in einen weiteren Chloronemafaden um.

Die gametophytische Generation von *Fumaria* ist haploid. Der Gametophyt besteht aus zwei aufeinanderfolgenden Wuchsformen. Das aus der Spore auswachsende fädige Protonema stellt die Jugendform dar. Die daraus später hervorgehenden Stämmchen der Moospflanzen sind die adulte Form des Gametophyten.

Das Protonema wird durch zahlreiche Seitenäste immer dichter.

3. Übergang von Chloronema zu Caulonema (Aufn.-Freq. 1 B/min)

Der zur Bildmitte wachsende Chloronema-Ast hat eine gerade Zellwand und geht in Caulonema über. Hierbei wird jetzt eine schräge Zellwand eingezogen. Die ganze Zeit über verlängert sich der Faden gleichmäßig. Eine neue Zellteilung erfolgt dort, wo der Kern verschwindet und lebhaftere Plasmabewegung zu beobachten ist.

4. Zellteilung bei der Bildung eines Seitenastes (Aufn.-Freq. 15 B/min)

Bei dieser Zellteilung wandert der Kern mit seinem großen Nukleolus zur Anlage des Seitenastes. Seine Mitose, die nicht direkt zu beobachten ist, erfolgt unter lebhafter Bewegung von Plasma und Chloroplasten.

¹ Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Der Phragmoplast, der sich an der Ansatzstelle der Verzweigung bildet, trennt die beiden neuen Zellen voneinander. Zahlreiche Fasern ziehen senkrecht auf die neue Wand zu, die leicht gekrümmt zu den Seitenwänden hinwächst. Inzwischen erscheinen die neuen Tochterkerne mit ihren Nukleoli wieder.

5. Protonemaentwicklung bis zur Knospenbildung und der Entstehung eines Hexenringes (Aufn.-Freq. 4 B/h)

Bei starker Zeitraffung wird die etwa vier Wochen dauernde Gesamtentwicklung des Protonema dargestellt. Von der Mitte aus entwickelt sich ein geschlossener Rasen, der zur Peripherie hin durch regelmäßige verzweigte, gleichmäßig gekrümmte Caulonemen begrenzt ist.

Die sich entwickelnden Moosknospen sind als schwarze Punkte zu erkennen und bilden einen sogenannten Hexenring.

Anlage und Entwicklung der Moospflänzchen

Zeitraffung 1 : 1440 bis 1 : 43200

(1 B/min bis 2 B/h)

6. und 7. Entwicklung einer Moosknospe am Caulonema (Aufn.-Freq. 1 B/min bzw. 30 B/h)

Diese Verzweigung eines Caulonema-Astes differenziert sich zu einer Moosknospe. Der einzellige Faden schwillt an der Spitze etwas an.

Danach führen einige nicht sichtbare Zellteilungen zu einer dreischneidigen Scheitelzelle, die sich später als halbrunde Vorwölbung abhebt.

An der Basis der jungen Moosknospe wächst ein Rhizoid aus.

Im Verlauf der Entwicklung schwillt die Moosknospe stetig durch Zellvergrößerung und Zellteilungen an.

Erste rudimentäre Blättchen legen sich wie Halbschalen über die Scheitelzelle.

Zwei neue Rhizoide wachsen unterhalb der Knospe aus und werden durch Zellwände von ihr abgetrennt.

Durch Zellteilung und Streckung schwillt die Knospe an.

8. Entwicklung der Moosblätter (Aufn.-Freq. 8 B/h)

Blätter werden angelegt und schieben sich senkrecht zur Substratebene in spiralförmiger Folge heraus. Wenn sie aus der Knospe hervortreten, ist ihr Zellnetz bereits fertig ausgebildet. Die Teilung der Blattzellen erfolgt vornehmlich an der Basis, gleichzeitig vergrößert sich die Blattfläche durch Streckung der Einzelzellen. In gleichmäßiger Folge werden neue Blättchen angelegt und emporgeschoben.

9. Entstehung des Moosrasens (Aufn.-Freq. 2 B/h)

An den Caulonemafäden treten immer neue Moospflänzchen auf, die ein Blatt nach dem anderen entfalten. Mit ihren ersten Anlagen als dreischneidige Scheitelzellen ist der Übergang von der horizontalen Ausbreitung des Protonema zur senkrechten Wuchsform der Stämmchen vollzogen.

Antheridien und Archegonien

Normale Geschwindigkeit bis zweifache Zeitdehnung (24 B/s, 36 B/s und 48 B/s)

10. Antheridien und Archegonien an Moospflänzchen (Aufn.-Freq. 24 B/s)

Das Wachstum der *Funaria*-Pflänzchen endet damit, daß am Haupttrieb Antheridien und an einem Seitentrieb Archegonien ausgebildet werden.

11. Antheridienstand (Aufn.-Freq. 30 B/s)

In diesem für die Aufnahme freigelegten Antheridienstand öffnet sich — in Bildmitte — eines der vier keulenförmigen Antheridien und entläßt Spermatozoide. Dazwischen liegen viele mehrzellige Paraphysen.

12. Öffnen der Antheridien (Aufn.-Freq. 40 B/s)

Aus der etwas durchsichtigen Kappe des Antheridium wird eine Masse von Spermatozoiden freigesetzt.

13. und 14. Spermatozoide (Aufn.-Freq. 48 B/s)

Bei stärkerer Vergrößerung ist zu beobachten, daß die Spermatozoide durch ihre Geißeln in Drehbewegungen versetzt werden.

Bei diesen freischwimmenden Spermatozoiden erkennt man gut den korkenzieherförmig gedrehten Zellkörper, in dessen Mitte der Kern liegt, sowie die beiden langen Geißeln in undulierender Bewegung.

15. Archegonien; Standaufnahme (Aufn.-Freq. 12 B/s)

Die Archegonien sitzen zu mehreren auf einem Seitenast. Zur Befruchtung gelangen die Spermatozoide aus den Antheridien auf dem Haupttrieb durch Wassertropfen zu den Archegonien.

16. und 17. Oberes Ende des Archegonium; Standaufnahme
(Aufn.-Freq. 24 B/s)

Im verdickten basalen Abschnitt des Archegonium liegen Ei- und Bauchkanalzelle. Der sich anschließende lange Archegoniumhals enthält eine Reihe von Halskanalzellen und ist zunächst geschlossen.

Vor der Befruchtung öffnet sich seine Spitze, und die Spermatozoide können eindringen. Links im Bild ein Spermatozoid.

Entwicklung des Sporophyten

Normale Geschwindigkeit und Zeitraffung 1 : 43200 bis 1 : 5760 (24 B/s, 2 B/h und 15 B/h)

18. Anfangsentwicklung des Sporophyten und des Epigon, das diesen einhüllt (Aufn.-Freq. 15 B/h)

Eine befruchtete Eizelle entwickelt sich zum Embryo, der zum Sporogon heranwächst. Das junge Sporogon bleibt zunächst von einem mitwachsenden Teil des Gametophyten, dem Epigon, vollständig eingehüllt.

Seine Basis ist angeschwollen und mit Flüssigkeit gefüllt.

Später, wenn das Epigon sein Wachstum einstellt, das Sporogon dagegen

sich gleichmäßig weiterstreckt, wird sein basaler Abschnitt in die Länge gezogen. Dann reißt der obere Teil ab und umhüllt als Kalyptra die Spitze, dabei tritt ein Flüssigkeitstropfen aus.

Mit einem langgestreckten Stiel, der Seta, wächst das Sporogon heran. An seiner Basis liegt — umhüllt von Laubblättern — das Haustorium, mit dem der Sporophyt immer in dem Gametophyten verankert bleibt.

19. Wachstum eines Sporogon (Aufn.-Freq. 2 B/h)

Die Gesamtentwicklung des Sporogon bis zur Bildung der Sporenkapsel dauert unter Laborbedingungen ein bis zwei Monate. Diese Einstellung, in der die Differenzierung eines Sporogon aufgezeigt wird, ist mit einer Zeitraffungs-Frequenz von 2 Bildern pro Stunde aufgenommen und umfaßt den Zeitraum von etwa 40 Tagen. Die Kamerastellung wurde von Zeit zu Zeit geändert, um das Wachstum der sich drehenden Sporogonspitze beobachten zu können.

Das unterhalb der Spitze liegende Setameristem schwillt an, darüber bildet sich die Sporenkapsel, durch deren Verdickung die Kalyptra abgestreift wird.

Die Basis der Sporenkapsel wird Apophyse genannt und ist durchscheinend. Allmählich wächst die Kapsel zu ihrer endgültigen Größe heran. Der ausreifende Sporophyt führt bei Schwankungen der Luftfeuchtigkeit kreisende Bewegungen aus. Diese Reaktion führte zur Artbezeichnung *hygrometrica*.

20. und 21. Entwicklung der reifen Kapseln bis zur Sporenaussaat (Aufn.-Freq. 24 B/s)

Bei diesen drei Sporogonen sieht man noch einmal das Anschwellen der Kapseln und das Sprengen der Kalyptren, deren Spitzen sich nach unten neigen.

Die eintrocknenden Sporenkapseln zeigen eine runzelige Oberfläche und werfen die Kalyptren ab.

Danach ist der von einem Ring umgebene Kapseldeckel sichtbar.

Nach dem Abwerfen des Deckels öffnen sich die Peristomzähne, und die Sporen können herausgeschleudert werden.

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] ALLSOPP, A., and C. G. MITRA: The morphology of protonema and bud formation in the Bryales. *Ann. Bot. N.S.* **22** (1958), 95—115.
- [2] BOPP, M.: Die Morphogenese der Laubmoose. *Biol. Rev.* **36** (1961), 487—531.
- [3] BOPP, M.: Entwicklungsphysiologie der Moose. *Hdb. Pflanzenphys.* Springer Berlin-Heidelberg-New York **XV/1** (1965), 802—843.
- [4] FITTING, H.: Über die Umkehr der Polarität in den Sporenkeimlingen einiger Laubmoose. *Planta (Berl.)* **37** (1950), 635—674.
- [5] JANSEN, P.: *Funaria hygrometrica*. Ein Moosleben in Wort und Bild. *Schriften Naturforsch. Ges. Danzig* **12** (1909), 1—44.

- [6] KOFLEK, L.: Contribution à l'étude biologique des mousses cultivées in vitro: Germination des spores, croissance et développement du protonéma chez *Funaria hygrometrica*. Rev. Bryol. et lichén. 28 (1959), 1—202.
- [7] KÖLREUTER, J. G.: Das entdeckte Geheimnis der Cryptogamie. Michael Macklot, Karlsruhe (1777).
- [8] LARPEK-GOURGAUD, M.: Recherches sur la croissance et la ramification du Protonéma de quelques Bryales. Thèse de la Faculté des Sciences de l'Univ. de Clermont-Ferrand (1969).
- [9] BOPP, M., und H. BRANDES: *Funaria hygrometrica* (Musci) — Protonema-Entwicklung. Film E 962 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1965.
- [10] BOPP, M., und H. BRANDES: *Funaria hygrometrica* (Musci) — Entwicklung des Moospflänzchens. Film E 1543 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [11] BOPP, M., und H. BRANDES: *Funaria hygrometrica* (Musci) — Entwicklung des Sporophyten. Film E 1544 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.

Angaben zum Film

Der Film wurde 1971 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 124 m, 11 ½ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1964 bis 1967. Veröffentlichung aus dem Institut für Botanik der Technischen Hochschule Hannover, Prof. Dr. M. BOPP, Dr. H. BRANDES, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE, E. HEYSE.

Inhalt des Films

Der Film zeigt die Gesamtentwicklung des Laubmooses *Funaria hygrometrica* von der Sporenkeimung bis zur Reife der Sporogonen. Die Protonemaentwicklung bis zum Anlegen von Stämmchen wird an Kulturen auf künstlichem Substrat (Agar) demonstriert, während die weitere Entwicklung des Moosrasens sowie Anlage und Wachstum der Moosporogonen an Pflanzen aufgenommen wurden, die auf Erde in Blumentöpfen gewachsen sind. Die einzelnen Abschnitte sind durch Zeitraffung so gekürzt, daß sich ein lückenloses Bild des gesamten Lebenslaufes ergibt, der sich über mehrere Monate erstreckt.

Summary of the Film

The film shows the complete development of the moss *Funaria hygrometrica*, from the germination of the spores to the maturity of the sporogonia. The

protonema development up to the appearance of the tiny stems is demonstrated on cultures on an artificial substrate (agar) whilst the further development of the moss lawn, planting and growth of the moss sporogonia is shown on plants which have grown on the ground in flower pots. The different sections have been so shortened by quick motion that an uninterrupted picture of the whole life course is given, stretching over several months.

Résumé du Film

Le film montre tout le cycle de développement de la mousse *Funaria hygrometrica*, depuis la germination des spores jusqu'à la maturité des sporogones. Le développement du protonéma jusqu'à la naissance des tiges est illustré par des cultures pratiquées sur une base artificielle (agar-agar), tandis que la suite du développement de la mousse, ainsi que la naissance et la croissance des sporogones, ont été filmées sur des plantes qui ont poussé en terre, dans des pots de fleurs. Les différentes phases sont raccourcies du fait de l'accélération de la vitesse du film, de sorte qu'il en résulte une image ininterrompue de l'ensemble du cycle de vie, qui s'étend en réalité sur plusieurs mois.

**Film C 1061 Entwicklung des Laubmooses
Funaria hygrometrica (Muscj)**

Ergänzung der Begleitveröffentlichung, Ausgabe 1971

English Version of the Spoken Commentary¹

Sporenkeimung und Protonemaentwicklung

Zeitraffung 1 : 48 bis 1 : 21 600

(Aufnahmefrequenz 30 B/min bis 4 B/h)

(Spore germination and protonema development. Fast motion effect 1:48 to 1:21,600. 30 frames per sec. to 4 frames per hour)

When a spore of *Funaria* germinates, the outer spore case, the exospore, ruptures and a chloronema filament is extruded.

A cell wall soon divides it from the spore. Then a primary rhizoid protrudes at the opposite pole. While the oil vacuole inside the spore grows smaller, the chloroplasts arrange themselves marginally.

This general view of protonema development shows first how two chloronema filaments and one primary rhizoid grow out of a germinating spore. The rhizoid later develops into a further chloronema.

The gametophytic generation of *Funaria* is haploid. The gametophyte consists of two successive vegetative forms. The filamentous protonema, which is produced after the spore germinates, is the juvenile form. The subsequent stems of the moss plants represent the adult form of the gametophyte.

The protonema increases in density by producing numerous side branches. The chloronema filament growing towards the centre of the picture has a straight cross-wall, and is in the process of changing to the caulonema state. A slanting cross-wall is laid down, while the filament continues to elongate uniformly.

Cell division is taking place where the nucleus disappears and active cytoplasmic streaming is observed.

In this cell division, the nucleus with its prominent nucleolus migrates to the primordium of the side filament. A mitosis, which cannot be directly

¹ The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

observed, takes place, with accompanying activity of the cytoplasm and chloroplasts. The phragmoplast which is now laid down at the site of the presumptive side filament, divides the cells one from another. Numerous cytoplasmic threads converge on the new cross-wall at right-angles. The wall bulges slightly in relation to the side-walls. Meanwhile, the daughter nuclei reappear with their nucleoli.

Time-lapse cinematography now demonstrates the almost four-week overall development of the protonema. From the middle, a close mat of filaments develops. At the periphery it is bound by regularly branching, symmetrically curved caulonemata.

The developing buds can be seen as dark spots forming what is sometimes known as a "witch's ring".

Anlage und Entwicklung der Moospflänzchen

Zeitraffung 1 : 1440 bis 1 : 43200

(1 B/min bis 2 B/h)

(Primordial meristem and development of the moss plant. Fast motion effect 1:1,440 to 1:43,200. 1 frame per minute to 2 frames per hour)

This side filament of a caulonema branch is turning into a bud. The unicellular filament thickens towards the apex.

Following this development, several indistinguishable cell divisions produce an apical cell in the form of a three-sided pyramid which later becomes hemispherical.

A rhizoid sprouts from the base of the developing bud.

During the course of its development, the bud increases in size by cellular growth and cell division.

The first rudimentary leaflets half-cup the apical cell.

Two new rhizoids sprout from beneath the bud and are divided from it by cross-walls.

Cell division and growth cause the bud to swell.

Leaves begin to form perpendicular to the substrate in helical sequence.

When they emerge from the bud, their cellular network is already complete.

The division of the leaflet cells takes place mainly at the base, and the leaf area increases by simultaneous elongation of individual cells. In uniform sequence, new leaves are formed and grow upwards.

One shoot after another emerges from the caulonema filaments and unfolds its leaves. The initial emergence of the pyramidal primordial meristem from the horizontal protonema marks the transition to the vertical stage of vegetation characterized by the formation of stems.

Antheridien und Archegonien

Normale Geschwindigkeit bis zweifache Zeitdehnung

(24 B/s, 36 B/s und 48 B/s)

(Antheridia and archegonia. Normal speed. Slow motion down to half normal speed. 24 f/s, 36 f/s and 48 f/s)

The vegetative development of a *Funaria* plant is completed when the apical shoot produces antheridia, and a lateral shoot archegonia.

This antheridiophore has been exposed for filming, and in the centre of the picture one of the four club-shaped antheridia is opening to release spermatozooids. Among them are several paraphyses.

A mass of sperms is being released from the semi-transparent head of the antheridium.

Higher magnification shows that the spermatozooids are set in spiral motion by their flagella.

In this free-swimming spermatozoid, the corkscrew-shaped cell body with its medial nucleus and the two long, undulating flagella are clearly visible. The archegonia are grouped together on a lateral shoot. To fertilize them the spermatozooids swim over from the antheridia on the main shoot, making use of a film of water.

In the thickened basal section of the archegonium lie the egg-cell and the ventral-canal cell. The long archegonium neck above them, containing a number of neck cells, is blocked at first.

Before fertilization, the tip of the neck opens, and the spermatozooids can penetrate to the egg. One of them can be seen on the left.

Entwicklung des Sporophyten

Normale Geschwindigkeit und Zeitraffung 1 : 43 200 bis 1 : 5760

(24 B/s, 2 B/h und 15 B/h)

(Development of the sporophyte. Normal speed and fast motion effect 1:43,200 and 1:5,760. 24 f/s, 2 f/h and 15 f/h)

The fertilized egg cell develops into an embryo, which later grows up to be a sporogonium. The young sporogonium is at first enveloped entirely in a part of the gametophyte known as the epigonium.

Its base is swollen and filled with liquid.

Later, when the epigonium ceases growth but the sporangium continues to grow upwards, the basal section elongates. Then the upper part ruptures and clothes the tip of the sporangium with a calyptra, from which a drop of fluid emerges.

The sporangium grows upwards on its stalk or seta. At its base, surrounded by leaves, lies the haustorium by which the sporophyte always remains connected to the gametophyte.

The development of the sporogonium right up to the formation of the spore capsule takes from one to two months under laboratory conditions. This shot documenting the differentiation of a sporogonium was taken at two frames an hour and covers a period of about 40 days. The camera angle was changed occasionally in order to observe the growth of the revolving sporogonium tip.

The seta meristem beneath the tip swells, and above it the spore capsule is formed. This enlarges and casts off the calyptra.

The base of the spore capsule, known as the apophysis, is translucent. The capsule gradually achieves its final shape and size. The ripening sporophyte

rotates in accordance with variations in humidity. This gives the species its name: "hygrometrica".

These three sporogonia once again exhibit the swelling of the capsule and the bursting of the calyptras, whose tips are inclined downwards.

The desiccating spore capsules now have a wrinkled surface and slough off the calyptras.

The capsule lid, surrounded by a ring, now becomes visible.

After the lid has been cast off, the teeth of the peristomium retract, and the spores can be ejected.