Zwei kleistokarpe Moose der bolivianischen Hochcordillere.

Von **Th. Herzog.**

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Die Versuche, die kleistokarpen Gattungen nach ihren übrigen Merkmalen, speziell nach der Ausbildung der vegetativen Teile im System einzuordnen, gehen weit zurück; schon Fürnrohr (1829) bezeichnete die Möglichkeit einer Aufteilung als wünschenswert und Hampe führte dieselbe 1837 praktisch durch. Doch hing man damals noch zu starr an der Meinung, daß irgendeinem einzelnen Merkmal eine ausschlaggebende Bedeutung in systematischer Hinsicht zukomme. Besonders Deckel und Haube waren sehr angesehene und für die Haupteinteilungen maßgebende Dinge. Man faßte das System zu äußerlich formell auf, statt darin der natürlichen Verwandtschaft Ausdruck zu geben, und scheute sich, Formen, die in der Entwicklungshöhe einander fern standen, systematisch in einer Gruppe zu vereinigen. So bedauerte Hampe schon 1860 seinen durchaus richtigen Schritt als Mißgriff und verzichtete im „Moosbild" 1871 ganz und gar auf den drei Dezennien früher gewonnenen Fortschritt.

Heute, da man eingesehen hat, daß natürliche systematische Gruppen nicht gleich hoch entwickelte Formen umfassen, sondern in ihrem Verwandtschaftskreis höher und niederer differenzierte Formen enthalten müssen, ist für jene starre Auffassung der Kleistokarpi als einer selbständigen systematischen Einheit kein Raum mehr. Goebel's Arbeiten haben hier Klarheit schaffen helfen. Im „Natürlichen Pflanzensystem" bringt nun Brotherus sehr mit Recht alle kleistokarpen Gattungen in den nach ihren vegetativen Teilen als verwandt anzusehenden stegokarpen Familien unter, wozu sich z. B. Limpricht in „Rabenhorst's Kryptog.-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz" noch nicht hatte entschließen können.

Über das verwandtschaftliche Verhältnis, z. B. zwischen Pleuridium und Ditrichum, oder zwischen Phascum, Mildeella und Pottia, zwischen Ephemerum und Funaria, Voitia und Splachnum kann man heute nicht mehr in Zweifel sein.

Abgesehen von der weitgehenden Übereinstimmung in den vegetativen Teilen, gibt es auch Tatsachen, welche den verwandtschaftlichen Zusammenhang dieser Gattungen direkt beweisen dürften.

Dahin gehört das Vorkommen rudimentärer Deckelanlagen bei verschiedenen Kleistokarpen, die den Unterschied zwischen kleistokarp und stegokarp verwischen. So zeigen die schiefen Spitzchen an den Pleuridium-Kapseln noch deutlich ihre ursprüngliche Deckelnatur und bei Mildeella ist die Trennungsschicht zwischen Deckel und Urne, also die Ringzone, noch deutlich differenziert — ohne aber zu funktionieren —; selbst ein Peristom wird hier angelegt, doch kommt es, da der Deckel nicht abfällt, nicht zur vollen Ausbildung.

Hierher gehören auch die kleistokarpen Arten der Gattung Ditrichum, welche Limpricht gegen seine sonstige Anschauung von der Selbständigkeit der kleistokarpen Moose trotz Fehlens eines abfallenden Deckels bei Ditrichum beläßt.

Bei diesen zwei Ditrichum-Arten, D. Breidleri und D. astomoides ist auch die Vermutung ausgesprochen worden, es liege Bastardierung zwischen einer kleistokarpen Art und einer stegokarpen Art der Gattung Ditrichum vor. Ein Beweis dafür ist einstweilen nicht erbracht. Aber die Wahrscheinlichkeit ist sehr groß, da beide Arten in ihren Merkmalen ziemlich genau die Mitte halten zwischen den in unmittelbarer Nähe wachsenden vermutlichen Eltern, nämlich Pleuridium alternifolium oder Pleuridium subulatum einerseits und Ditrichum pallidum andererseits. Limpricht selbst drückt sich über die Wahrscheinlichkeit ihrer Bastardnatur sehr widersprechend aus. Bei Ditrichum astomoides sagt er: „Zweifelsohne ist unsere Pflanze keine hybride Form, sondern eine ähnliche Hemmungsbildung von Ditrichum pallidum wie Physcomitrium Hampei von Physcomitrium sphaericum.“ Wenn wir aber bei Physcomitrella Hampei, wie er weiter vorn im gleichen Band dieses Moos nennt, nachlesen, so steht dort: „nach meiner Auffassung spricht alles, was ich gesehen habe, für die Bastardnatur.“

Man kann sich dazu nur den Vers machen, daß Limpricht nicht an seinem eigenen System rütteln wollte, und da ja die Bastardnatur der beiden nicht experimentell nachgeprüft war, es vor-

zog, die unbequemen Formen als Mißbildungen, Hemmungen zu bezeichnen.

Es soll nun durchaus nicht in Abrede gestellt werden, daß Kleistokarpie gelegentlich durch Mißbildung entstehen kann. Solche Fälle sind bei Tortella tortuosa und anderen bekannt; ich habe auch ganz merkwürdig veränderte kleistokarpe Exemplare bei Haplodontium gefunden. Aber die Natur der Mißbildung ist in diesen Fällen auch durch das ganz vereinzelte Auftreten und die sonstige anormale Ausbildung der Kapsel, bei Haplodontium sogar durch das Fehlen normaler Sporen ausgedrückt. Bei Physcomitrella Hampei aber, die man zwischen ihren vermutlichen Stammeltern fand, wie auch für die obengenannten Ditrichum-Arten, ist die Wahrscheinlichkeit einer Bastardierung doch sehr groß. Daß allerdings ähnliche Formen auch gelegentlich als Hemmungsbildungen auftreten können, scheint aus neueren Beobachtungen von L. Loeske hervorzugehen.

Liegt nun wirklich Bastardierung vor, so wäre das ein Beweis für die nahe Verwandtschaft der Eltern. Handelt es sich dagegen um Hemmungen, bei welchen sonst keine Anomalie, z. B. der Sporen, vorkommt, so wird auch auf diese Weise die Grenze zwischen kleistokarpen und stegokarpen Moosen verwischt.

Wie dem nun sei, die vorliegenden Fälle hatten zu Zweifeln an dem systematischen Wert der Kleistokarpie berechtigten Anlaß gegeben.

Aber immer noch hielt man wenigstens an der Meinung fest, daß das Merkmal der Kleistokarpie wenigstens zur Abgrenzung von Gattungen ausreiche. Es schien dafür die Tatsache zu sprechen, daß bei den bisher bekannten Formen außer der Kleistokarpie auch die vegetativen Teile so viel Unterschiede gegenüber der nächst verwandten stegokarpen Gattung aufwiesen, um eine generische Trennung zu rechtfertigen.

Dagegen konnte zunächst nicht viel eingewendet werden. Um nun auch dieses letzte Bollwerk, hinter das sich die im Wert so sehr gesunkene Kleistokarpie versteckte, zu nehmen, handelte es sich darum, zwei Formen oder Arten zu finden, welche in allen ihren Teilen oder wenigstens den wichtigsten als generisch übereinstimmend gefunden werden, obgleich sie sich nach ihrer Sporogonausbildung als kleistokarp und stegokarp unterschieden. Außerdem mußten diese Formen in genügender Menge vorhanden und der Nachweis ihrer normalen Ausbildung möglich sein, um den Zufälligkeitsfaktor aus der Betrachtung mit gutem Gewissen entfernen zu können.

Ich hatte nun auf meiner Reise in den bolivianischen Hochkordilleren das Glück, gleich zwei solcher Fälle außerordentlich geeigneter Moose zu finden, an denen ich die Unbrauchbarkeit der Kleistokarpie auch als generisches Merkmal nachweisen kann.

Der erste Fall betrifft die Gattungen Tristichium und Tristichiopsis, welche bisher beide nur äußerst spärlich von Lorentz im argentinischen Hochgebirge gefunden worden waren. C. Müller beschrieb zwei Arten, die eine als Tristichium Lorentzii, eine typisch kleistokarpe Art, und Tristichiopsis mirabilis, eine typisch stegokarpe Art. Das Material, welches nach Europa gelangte, war viel zu spärlich, um daran irgendwie vergleichende Studien anknüpfen zu können. Mein eigenes, auf Höhen zwischen 4000 und 5000 m gesammeltes Material ist dagegen vollkommen ausreichend, um eine befriedigende Antwort auf die gestellte Frage zu geben. Denn es lieferte mir sogar eine ganze Formenreihe, wie man sie nicht schöner wünschen kann. Auf der einen Seite steht Tristichiopsis mirabilis mit langer Seta und bedeckelter, beringter Kapsel, auf der anderen eine neue extreme Varietät des Tristichium Lorentzii mit stielloser, abfallender kleistokarper Kapsel — als var. apodum von mir beschrieben —, während zwischen diesen beiden noch zwei kleistokarpe Formen sich einschieben, nämlich das typische T. Lorentzii mit kurzer gebogener Seta und dick kugeliger Kapsel und eine forma intermedia mit längerer, geschlängelt aufrechter Seta und schmälerer, mehr elliptischer Kapsel.

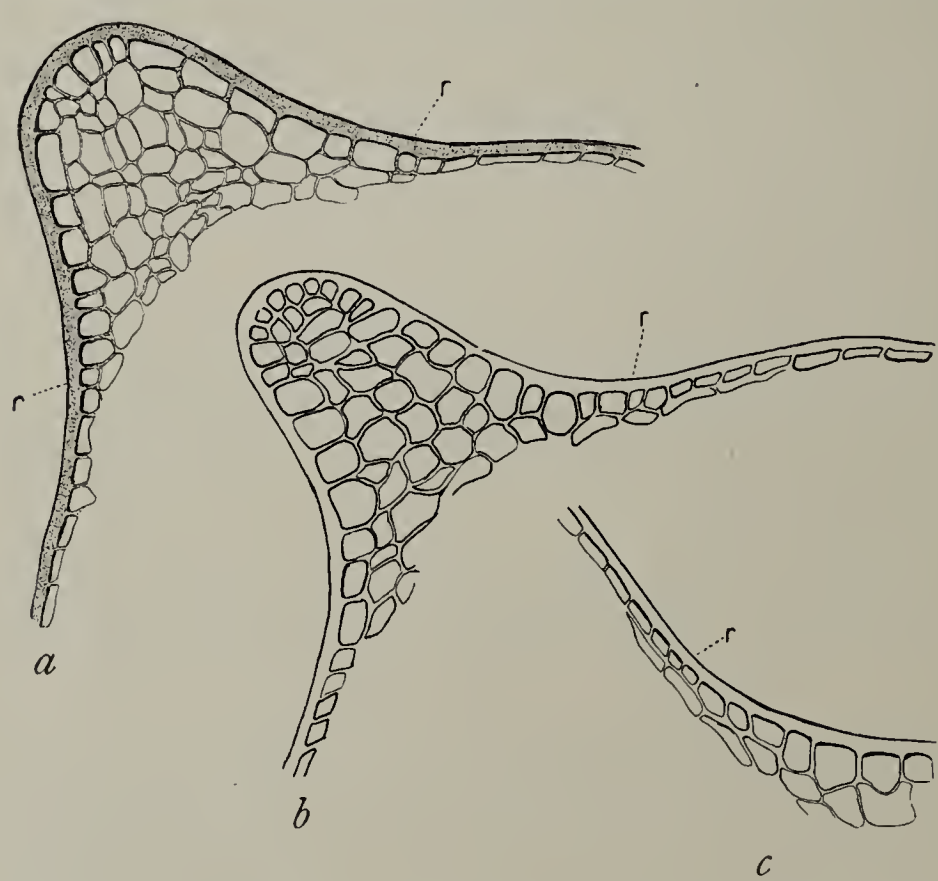

Fig. 1. Tristichium Lorentzii. Längsschnitte durch die Deckelpartie der Kapsel. *r* Ringzone.

Die einzigen Unterschiede dieser vier Formen liegen in ihrer Kapsel, resp. deren Fähigkeit, entweder einen Deckel abzuschnüren oder dauernd

geschlossen zu bleiben, und der Länge der Seta, also in rein biologischen Momenten. Die vegetativen Teile, denen die höchst charakteristische Dreizeiligkeit der Blätter einen durchaus eigentümlichen Zug verleiht, wodurch sie von jedem anderen Moos sofort zu unterscheiden sind, bleiben bei allen vier Formen ziemlich gleich, also Blattform, Zellen und Rippenstruktur.

Wir ziehen daraus zunächst die rein systematische Nutzanwendung: die Gattung Tristichiopsis muß eingezogen werden; sie hat keine Berechtigung.

Natürlich drängt sich nun von selbst die Frage nach dem phyletischen Zusammenhang dieser Formen auf. Man kann freilich mit der Lösung solcher Fragen nicht vorsichtig genug sein; denn die Antwort, ob aufsteigende oder absteigende Reihe ist meist nicht leicht zu finden.

Wenn man zwei Moose mit Peristomen vergleicht und an diesen Peristomen eine sehr charakteristische Skulptur findet, so darf man wohl das einfachere von beiden als abgeleitet von dem komplizierteren betrachten. Denn man wird wohl ohne weitere Rechtfertigung die Skulptur einer Membran als das Sekundäre, die Membran selbst als das Primäre ansehen dürfen. Die Skulptur wird sich also erst an einer relativ wohl entwickelten Membran herausgebildet haben. Ist aber eben diese spezielle Skulptur an einem unvollkommen ausgebildeten Peristom vorhanden, so ist die Ableitung desselben von einem vollkommenen, also der Weg der Rückbildung ziemlich sicher.

Bei peristomtragenden Moosen werden demnach solche Fragen zuweilen relativ leicht zu entscheiden sein.

Anders liegt der Fall bei Tristichium, wo wir dieses wichtige Kriterium von vornherein vermissen. Auch die anderen Anhaltspunkte sind sehr unsicherer Natur. Die Blätter der beiden Arten sind nahezu identisch und die Länge wie die Biegung der Seta können vorwärts wie rückläufig in der Entwicklung gedeutet werden. Hätten wir nur die Linie T. Lorentzii f. typica — T. mirabile, so wüßte ich nur den Weg des indirekten Schlusses aus der geographischen Verbreitung, welchen ich aber lieber nur zur Vervollständigung des auf andere Weise gewonnenen Resultates benützen will.

Hier kommt uns die extreme Ausgestaltung der Varietät apodum zu Hilfe. Diese Varietät, bei welcher der unter den Moosen sehr seltene Fall einer Ablösung der reifen Kapsel vorkommt, also eine Trennung zwischen Sporenkapsel und Fuß, ist unter keinen Umständen primitiv und nur als Anpassung zu erklären.

Sie ist aber, wenn wir die Formenreihe, bei T. mirabile beginnend, verfolgen, der äußerste Abschluß einer schrittweise erfolgenden Umbildung, die von der bedeckelten langstieligen Form zur deckellosen, kurz gestielten und schließlich zur stiellosen, sich loslösenden Kapsel führt.

Und nun können wir auch das geographische Moment heranziehen. Diese extremste, stiellose Form mit der eigenartigen Ablösung der Kapsel ist die ausgesprochenste hochandine Form, von Gipfelhöhen um 4600 m, während T. mirabile allein von den vier Formen auch an der Waldgrenze vorkommt.

Wir dürfen aber wohl annehmen, daß nicht die Kampfzone und Höhengrenze aller pflanzlichen Wesen ein eigenes Schöpfungszentrum bilde, sondern daß die bis dorthin vordringenden Arten Abkömmlinge aus tieferen Lagen darstellen, sich eigenartig an die veränderten Lebensbedingungen anpassend. Und damit also, daß die stiellose Form nicht etwas Primitives, sondern eine abgeleitete Form sei. Morphologie und geographische Verbreitung sprechen gleicherweise für die Auffassung.

Schließlich könnte es interessieren, das relative Alter dieser hochandinen Form festzustellen. Dafür kann nur das Gewicht der Unterschiede zwischen Stammart und Neuart herangezogen werden.

Bei Tr. Lorentzii var. apodum ist eine Trennzone zwischen Deckelabschnitt und Urnenteil der Kapsel nicht mehr deutlich nachzuweisen, nur eine Reihe unbedeutend kleinerer Zellen an der Basis des soliden Kapselspitzchens könnte vielleicht als Andeutung einer Ringzone aufgefaßt werden. Da wir aber nicht wissen, wie rasch sich solche Merkmale verwischen, so ist damit nicht viel anzufangen. Mehr Aussicht auf Lösung dieser Frage bieten die Größenverhältnisse der Sporen, welche ich durch viele Untersuchungen wenigstens in ihren Mittelwerten als zuverlässig kennen gelernt habe. Selbstverständlich dürfen nur wohlausgebildete Sporen zur Vergleichung herangezogen werden.

Aus einer Vergleichung von Ephemerum mit seinen Verwandten, den höherstehenden Funariaceen, von Pleuridium mit Ditrichum, von Acaulon mit Pottia usw. sehen wir, daß jeweils die kleistokarpen Gattungen größere Sporen hervorbringen als die verwandten Stegokarpen, unter denen wieder eine Abstufung nach dem Entwicklungsgrad des Peristoms unverkennbar ist. Auf die biologische Bedeutung dieser Tatsache wäre an anderer Stelle einzutreten.

So ist z. B. die Sporengröße der Arten von Funaria mit vollentwickeltem Peristom 13—26 μ, bei denjenigen mit unvollständigem innerem Peristom bis 32 μ, bei Entosthodon mit rudimentärem bis fehlendem Peristom 28—35 μ, bei den ganz peristomlosen weitmündigen Physcomitrien 26—45 μ, bei den kleistokarpen Gattungen Ephemerum 50—80 μ und Ephemerella 35—50 μ.

In einem anderen Verwandtschaftskreis: bei Ditrichum (peristomführend) 8—18 μ, bei der vermutlich hybriden Art D. astomoides 22 μ, bei der kleistokarpen Gattung Pleuridium 21—30 μ.

Bei den peristomführenden Arten von Pottia 18—25 μ (eine Hochgebirgsspezies bis 40 μ), bei den peristomlosen Arten 24—38 μ und bei Acaulon, einer kleistokarpen Gattung dieser Verwandtschaft, 35—50 μ.

Die Unterschiede und Beziehungen sind nicht zu verkennen.

Wenn wir nun an diesem Maßstab die Verwandtschaft von T. Lorentzii mit T. mirabile messen, so zeigt sich deutlich das jugendliche Alter der kleistokarpen Art. Sie unterscheidet sich mit Sporengröße 20 μ nur unwesentlich von T. mirabile mit einer durchschnittlichen Sporengröße von 16 μ. In der gleichen Richtung weist die normale Ausbildung der Columella, welche auch bei der extremen var. apodum noch im reifen Sporogon erhalten ist und die ganze Kapsel durchzieht. Ferner stimmen damit die anatomischen Befunde im Blattbau und den übrigen Teilen überein, welche auch ohne die vorhandenen Zwischenformen die Unterbringung beider Arten in einer Gattung fordern würden.

Nach alledem könnte man nun sogar versucht sein, die beiden Arten zu einer einzigen zusammenzuziehen. Aber es erscheint mir richtiger, von der neuen, werdenden, oder vielleicht schon konstant gewordenen, erblich fixierten Art des Hochgebirges durch einen besonderen Namen Notiz zu nehmen, als sie bei der Art T. mirabile unter einem Varietätennamen zu verstecken. Nach den ganzen Lebensverhältnissen dieser neuen Art mit ihrer abgekürzten Vegetationsperiode und dem extrem rauhen und trockenen Klima ihres Standortes ist ohne weiteres mit der Fixierung des gut angepaßten kleistokarpen Charakters zu rechnen.

Wir dürfen dies um so mehr, als ich in den gleichen Hochgebirgslagen der Anden eine zweite kleistokarpe Art entdeckt habe, die eine überraschende Parallele zu dem oben geschilderten Fall bildet.

Es ist eine kleistokarpe Art der Gattung Conostomum, also eine Bartramiacee. In dieser großen Familie war bisher Kleistokarpie nicht bekannt. In der neuen Art C. cleistocarpum erblicken wir nun

die nächste Verwandte des in den äquatorialen Hochanden wohl verbreiteten, in Bolivia wenigstens sehr häufigen C. aequinoctiale. Ich fand sie in Höhen nahe an 4700 m in der Quimzacruzkordillere.

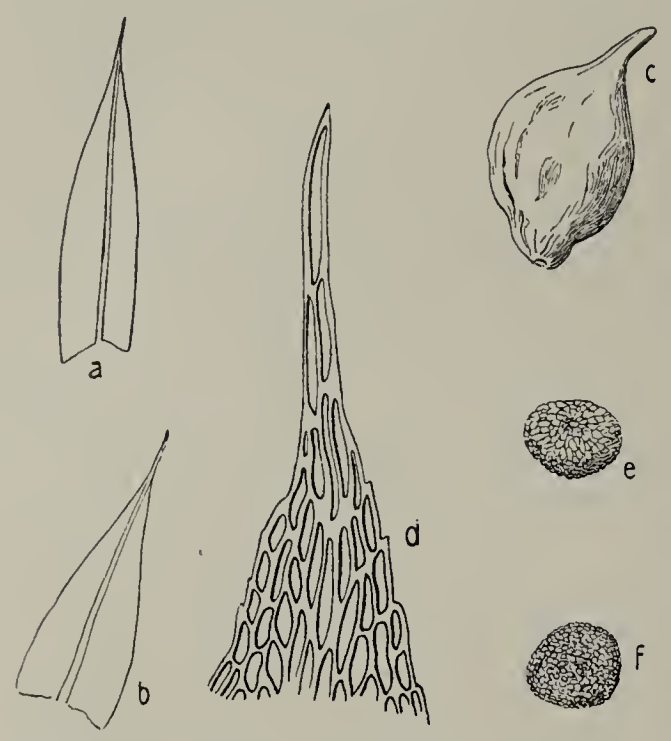

Fig. 2. Conostomum cleistocarpum. *a*, *b* Blätter; 25 : 1. *c* Kapsel; ca. 11 : 1. *d* Blattspitze; 125 : 1. *e*, *f* Sporen; 125 : 1.

Hier scheint ein ganz junges Produkt vorzuliegen; denn die sehr charakteristischen, großen, nierenförmigen genabelten Sporen mit der eigenartig netzig-pusteligen Skulptur sind bei beiden verwandten Arten sowohl in Größe (bei C. cleistocarpum 52 μ, bei C. aequinoctiale durchschnittlich 52—56 μ), als Form und Skulptur nicht oder kaum voneinander zu unterscheiden; bei C. aequinoctiale kommen sogar Formen mit Sporen von 80—88 μ im längeren Durchmesser vor, die also merkwürdigerweise diejenigen der kleistokarpen Art an Größe noch übertreffen (ob eine eigene Lokalrasse?). Aber die Neuart C. cleistocarpum ist extrem kleistokarp mit sehr kurz gestielter, an der Basis sich loslösender Kapsel. Die Trennzone an der Spitze der Seta ist an ihren zartwandigen, verkürzten Zellen deutlich zu erkennen. Die Columella

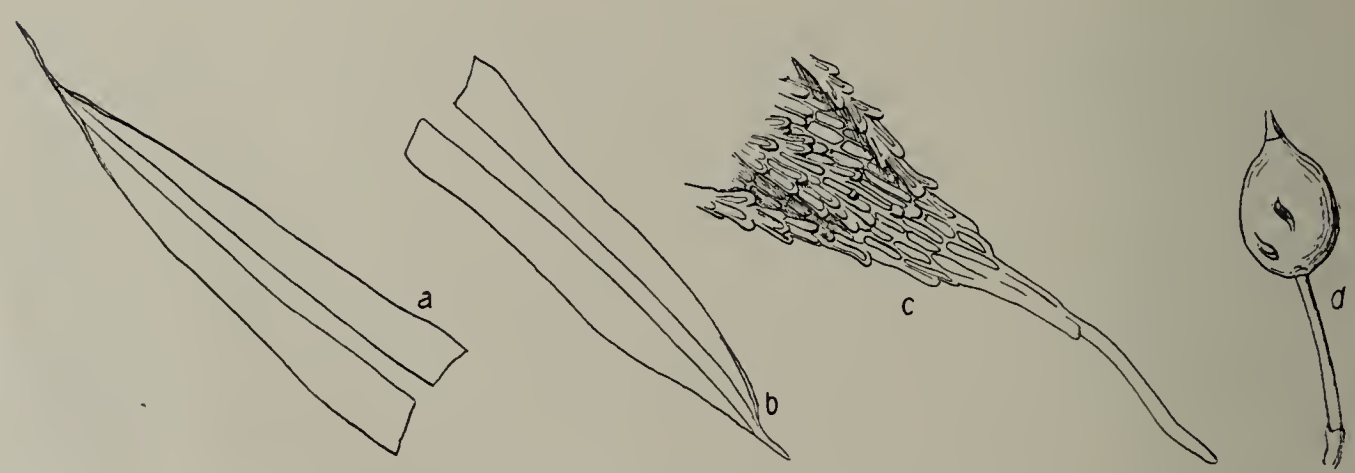

Fig. 3. Conostomum aequinoctiale forma breviseta. *a*, *b* Blätter; 31 : 1. *c* Blattspitze; 125 : 1. *d* Kapsel; 6 : 1.

ist in der reifen Kapsel zerdrückt. In der Ringzone der Kapsel sind die Exotheciumzellen etwas differenziert, kürzer, aber wenig tiefer als die gewöhnlichen Wandzellen, jedoch weniger tief als die Deckelzellen.

Die mit den reifen, aus dem Perichätium ausgefallenen Kapseln bedeckten Räschen machen den Eindruck, als ob die Sporenverbreitung auf die Vermittlung von Insekten, etwa Verschleppung der ganzen Kapseln durch Erdspinnen, eingerichtet sei. Beobachtungen in dieser Richtung habe ich allerdings nicht gemacht.

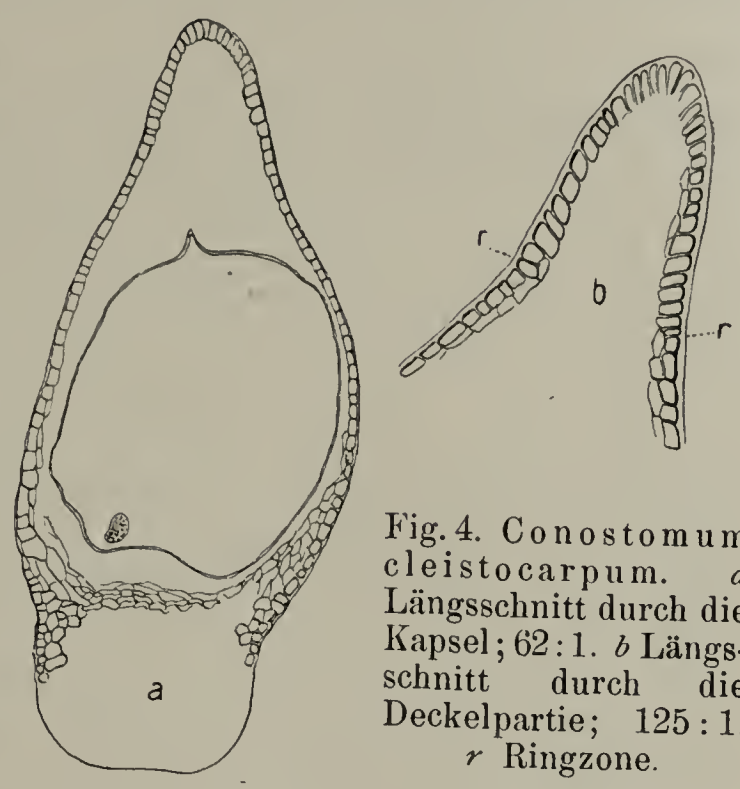

Fig. 4. Conostomum cleistocarpum. *a* Längsschnitt durch die Kapsel; 62 : 1. *b* Längsschnitt durch die Deckelpartie; 125 : 1. *r* Ringzone.

Jedenfalls ist so viel an der vorliegenden Pflanze zu erkennen, daß sie engstens verknüpft und generisch untrennbar mit Conostomum verbunden ist, obwohl sie den extremsten Grad der Kleistokarpie erreicht hat. Eine Forma breviseta von C. aequinoctiale (Nr. 3198/a meiner bolivianischen Sammlung) stellt wohl den ersten Schritt der Umbildung gegen C. cleistocarpum dar, läßt aber im Peristom keinen wesentlichen Unterschied von C. aequinoctiale erkennen.

Vielleicht wäre noch zu erwähnen, daß sowohl bei C. cleistocarpum wie bei der Var. apodum von Tr. Lorentzii reichliches Mate-

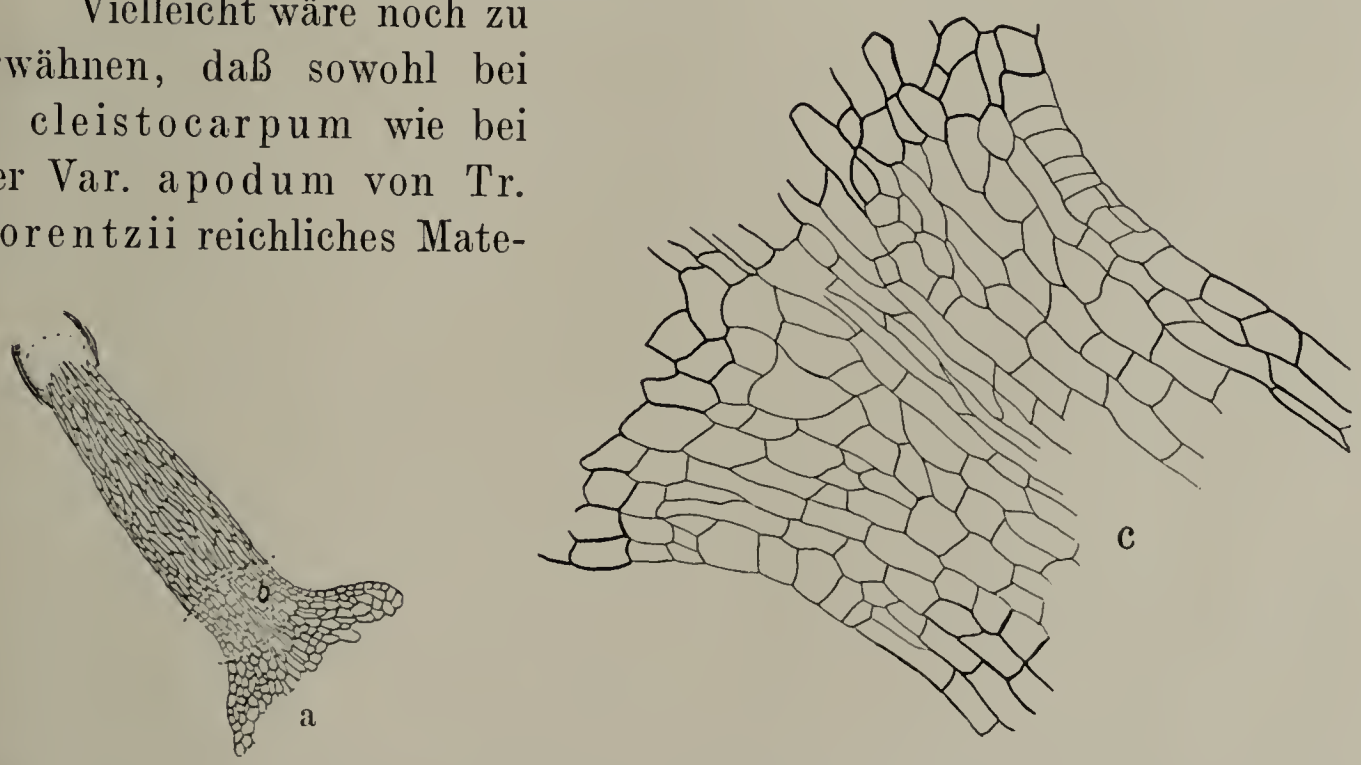

Fig. 5. Conostomum cleistocarpum. Längsschnitte durch die Kapselbasis und die Seta, bei *b* die Trennzone; 31 : 1. *c* 125 : 1.

rial vorlag. Es handelt sich also nicht etwa um einzelne, zwischen anderen Moosen herausgezupfte Stengel, wobei man Gefahr laufen würde, zufällige Mißbildungen zu erhalten, sondern um ausgedehnte Räschen,

mit zahlreichen vollentwickelten Sporogonen, deren Sporen durchweg normal ausgebildet waren. Versuche über die Keimfähigkeit derselben stehen zwar noch aus, sollen aber in nächster Zeit angestellt werden. Für bemerkenswert halte ich noch, daß unter den zahlreichen Individuen eines Räschens nie irgendeine Mittelform auftrat. Sie verhielten sich durchwegs gleichartig und in ihren biologischen Merkmalen konstant. Nur in den Räschen von Llavetal fand sich Tristichium Lorentzii f. typica und f. intermedia miteinander vermischt, aber auch hier in zwei scharf unterschiedenen, nicht durch Übergänge miteinander verbundenen Formen; in der Nähe wuchs, jedoch in reinen Räschen, T. mirabile. Dieses Aufsteigen ins Hochgebirge von T. mirabile, welches auch in tieferen Lagen vorkommt, ist ja eine Voraussetzung für den oben dargelegten Gang der Umbildung zu T. Lorentzii und dürfte sogar darauf hindeuten, daß diese Umbildung noch heute vor sich geht.

Wie dem nun in den Einzelheiten sei, jedenfalls besitzen wir hier zwei kleistokarpe Arten, über deren Entstehung aus stegokarpen Arten kein Zweifel mehr herrschen kann.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 107

Autor(en)/Author(s): Herzog Theodor Carl Julius

Artikel/Article: Zwei kleistokarpe Moose der bolivianischen Hochcordillere. 317-326