

ÖSTERREICHISCHE
BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXX. Jahrgang, Nr. 3—5.

Wien. März—Mai 1921.

Splachnaceenstudien I.

Entomophilie und Spaltöffnungsapparat.

Von Fritz von Wettstein.

(Kaiser Wilhelm-Institut f. Biologie, Berlin-Dahlem.)

(Mit Tafel I und einer Textabbildung.)

Seitdem Bryhn (2) über seine Beobachtungen, die er über die Sporenverbreitung in der Familie der *Splachnaceae* angestellt hat, berichtete, sind meines Wissens keine weiteren Untersuchungen über die Entomophilie dieser Gruppe mitgeteilt worden. Ich hatte in den letzten Jahren Gelegenheit, an mehreren Arten von *Splachnum* (*luteum* L., *sphaericum* [L.] Swartz. und *vasculosum* L.), *Tetraplodon mnioides* (L.) Br. eur. und *Tayloria (acuminata* [Schleich.] Hornsch., *splachnoides* [Schleich.] Hooker und *tenuis* [Dicks.] Schimp.), teils am natürlichen Standort, teils an lebendem Materiale, das ich durch die Güte des Herrn Dr. H. Möller¹⁾ in Stockholm erhielt, einzelne Beobachtungen zu machen, die ich hier mitteilen möchte.

Die Standortsbedingungen für die genannten Formen sind nur an sehr beschränkten Stellen erfüllt, da die Pflanzen immer nur auf an organischen Stoffen reichen Substraten zu treffen sind. Die Gattungen *Splachnum* und *Tetraplodon* scheinen sogar an solche Substrate wie Exkremente verschiedener Tiere, Tierleichen usw. gebunden zu sein. Nach den Berichten Bryhns ist die Keimung der Sporen dieser Arten nur auf solchen Substraten möglich, und ich kann dies vollauf bestätigen, da in reinen Minerallösungen, etwa Knopscher Nährlösung, und anderen, ebenso in mit solchen Lösungen bereiteten Agaren die Keimung ausbleibt, während sie auf frischem Kuhmist, Pferdemit oder auf Mist-Agar jederzeit leicht erfolgt. Andere Nährböden organischer Zusammensetzung, wie Zucker oder Pepton eignen sich nicht. Außerdem ist eine große Lichtintensität für die Keimung sehr wesentlich, eine Entfernung von einem halben Meter von einem Nordseite-Fenster wirkt bereits sehr ungünstig, 1 m verhindert die Keimung. Ist ein Pflänzchen auf Kuhmist oder diesem Agar

¹⁾ Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Dr. H. Möller für seine liebenswürdige Vermittlung meinen herzlichsten Dank zu sagen.

herangewachsen, dann gelingt es auf humöser Erde diese Räschen eine Zeit hindurch weiterzuziehen, doch werden sie bald kränklich und gehen ein, zum mindesten bleiben sie sehr stark hinter normalen Kuhmistkulturen zurück und kommen nicht zur Blüte. Genauere ernährungsphysiologische Versuche in dieser Gruppe sind noch nicht beendet. Jedenfalls ist sichergestellt, daß *Splachnum* (mit *Tetraplodon* wurde nicht experimentiert) an organische Substanzen gebunden ist, wogegen dies bei *Tayloria acuminata* und *splachnoides* nicht der Fall ist. Diese werden durch Mistkultur gefördert, doch gedeihen sie auch in anorganischen Lösungen vollkommen normal.

Diese Abhängigkeit der Entwicklung von so extremen Standortbedingungen macht Einrichtungen notwendig, welche die Übertragung der Sporen auf die oft sehr weit voneinander entfernt liegenden, manchmal (Tierkadaver) sogar seltenen Substrate sicherstellt. Bryhn hat diese Sicherstellung in der Sporenverbreitung durch Fliegen gefunden. Dabei treten Einrichtungen auf, die sogar jede andere Verbreitungsmöglichkeit verhindern, indem die Sporenmasse nicht als loses Pulver leicht durch den Wind umhergetragen werden kann, sondern, zu Ballen verklebt, am oberen Rand der Urne und Columella beisammen bleibt, bis diese Masse an einem Insekte hängen bleibt und von ihm übertragen wird. Auf eine andere Möglichkeit der Verbreitung hat schon Bryhn hingewiesen. Er hat beobachtet, daß die Sporogone von *Splachnum rubrum* L. von Kühen und jene von *Spl. vasculosum* L. von Schafen, letztere besonders häufig abgefressen werden. Die gleiche Beobachtung wurde auch in Türol an *Spl. sphaericum* (L.) Swartz, das dort von Kühen abgeweidet wird, bestätigt. Bryhn hat durch Fütterungsversuche festgestellt, daß die Sporen den Darmkanal der Wiederkäuer nicht unverändert passieren und dann nicht mehr keimfähig sind. Ich möchte darauf hinweisen, daß die große Lichtempfindlichkeit allein genügen wird, bei dieser Verbreitung die Keimung zu verhindern, da es nur sehr selten vorkommen wird, daß die Sporen bei ihrer Ablage mit dem Kuhmist wirklich an dessen Oberfläche zu liegen kommen. Es dürfte also diese Verbreitungsmöglichkeit nicht in Betracht kommen.

An *Splachnum*-Arten und *Tetraplodon* (die Arten sind nicht näher bezeichnet, doch dürften die meisten skandinavischen Arten untersucht sein) hat Bryhn den Besuch durch Fliegen beobachtet. Ich selbst sah häufigen Besuch bei *Splachnum sphaericum* als dessen Sporenverbreiter in den Alpen (*Scatophaga cineraria* Meig. und *Borborus nitidus* Meig.)¹⁾ beobachtet wurden und bei *Tetraplodon mnioides*, das von verschiedenen Aasfliegen, vor allem *Lucilia caesar* L., besucht wird. Dagegen waren

¹⁾ Für die Bestimmung sage ich Herrn Kustos Dr. J. Zerny am naturhistorischen Staatsmuseum in Wien meinen besten Dank.

meine Beobachtungen bei *Tayloria acuminata* und *T. splachnoides* vergeblich und bei der geringen Abhängigkeit von organischen Substraten, der geringen Ausbildung der mit der Fliegenverbreitung bei *Splachnum* zusammenhängenden, eigenartigen morphologischen Differenzierung der Kapsel, möchte ich die ohnehin unsichere Angabe Bryhns für *Tayloria tenuis* bestreiten. Vielleicht ist es mir im nächsten Jahre möglich, an frisch gezogenem Materiale genauere Beobachtungen an dieser Pflanze zu machen.

Es kommt also nur bei *Splachnum* und *Tetraplodon* die Verbreitungsmöglichkeit durch Insekten in Betracht, und nun muß die Frage nach jenen Einrichtungen gestellt werden, die diesen Insektenbesuch sicher gestalten. Drei verschiedene Einrichtungen könnten hier mitwirken, wenn wir die bei höheren Pflanzen gewonnenen Erfahrungen über Anlockungsmittel berücksichtigen, ein Schauapparat, ein Duftapparat und ein Sekretionsapparat, der für die Besucher wertvolle Substanz erzeugt. Auf den vorhandenen Schauapparat bei unseren Moosen wurde bereits von Bryhn hingewiesen; es ist dieser ja auch das auffallendste Anlockungsmittel. Besonders die in dieser Richtung weitest entwickelten Formen, wie *Splachnum luteum* und *S. rubrum*, haben in ihren großen schirmförmigen, auffallend gelbgrün oder trübröt gefärbten Apophysen einen Schauapparat, der manchem bei Blütenpflanzen gut funktionierenden sicher gleichkommt. Die Wirkung wird natürlich durch das Zusammentreten vieler Sporogone in einem Rasen wesentlich erhöht (vergl. Pfähler, 10, S. 87), wie dies in den vielblütigen Blütenständen des Angiospermen ebenfalls geschieht. Auch die großen, blasig aufgetriebenen Apophysen, bei *Splachnum vasculosum* L. und *ampullaceum* L., die immer trübröt gefärbt sind und gleichfalls durch Häufung ihre Wirkung sehr stark vergrößern, geben sicher als Schauapparat bei der Anlockung der Insekten den Ausschlag.

Doch schon bei diesen Formen, noch mehr aber bei solchen mit im Verhältnis zu erstgenannten viel geringer ausgebildeten Apophysen, *S. sphaericum* und *Tetraplodon*-Arten, scheint mir der Schauapparat als allein ausreichendes Mittel zur Anlockung nicht zu befriedigen und ich glaube, daß selbst bei jenen Formen, wo er mächtig entwickelt ist, die Wirkung doch viel zu gering ist, um allein den Besuch durch Insekten sicherzustellen und diese, wie Bryhn meint, „zum Narren zu machen“, wenn nicht andere Anlockungsmittel in gleicher Weise mitwirken. Gibt es doch genügend andere Moosformen, die sich, was Größe der Kapseln und intensive Färbung anbelangt, mit *Tetraplodon* und *S. sphaericum* sicher messen können (*Funaria*, *Plagiopus Oederi*, *Buxbaumia*, *Polytrichum* und andere). Goebel (5, S. 889, Anm.) meint, daß die Wirkung des Anlockungsmittels mehr auf dem Glanz als auf der Farbe der Apo-

physe beruhen könnte, wofür die durch die Untersuchungen über den Farbensinn der Insekten gewonnenen Anschauungen sprächen. Einerseits ist die letztere Frage seither durch die Untersuchungen von Frisch (4) und Knoll (7) wohl im Sinne des Farbensehens der Insekten entschieden worden. Andererseits habe ich in dieser Richtung einige primitive Versuche durchgeführt.

In der Mitte eines Zimmers standen in einen Topf gepflanzt ein größerer Rasen von schön fruchtendem, in bester Entwicklung befindlichem *Splachnum sphaericum*. Es wurde nun durch verschiedenes Abblenden der Fenster eine wechselnde Beleuchtung des Moosrasens erzielt von grell auffallendem Sonnenlicht in allen Abstufungen bis zu völliger Dunkelheit. Obwohl das Glänzen der Apophysen oft auf ein Minimum beschränkt war, fanden die im Zimmer miteingeschlossenen Fliegen doch jederzeit zu den Moosrasen hin. Das gleiche geschah bei Versuchen mit *Tetraplodon mnioides*. Daß der Platz des Rasens gewechselt und nach Möglichkeit auch andere Fliegen verwendet wurden, ist klar. Daß immer noch ein gewisser Glanz vorhanden war, ist bei diesen primitiven Versuchen selbstverständlich; es lag mir jedoch mehr daran, ihn soweit zu verringern, daß er sicher nicht auffallender wirken konnte als glänzende Blätter, *Polytrichum*-Sporogone, deren Kapseln durch kleine Wassertropfen glänzend gemacht wurden, und andere glänzende künstliche Objekte, die teils in derselben, teils in besserer und in schlechterer Beleuchtung als Kontrollen aufgestellt waren. Trotzdem versammelten sich die Tiere um den *Splachnum*-Moosrasen. Dabei soll ohne Bedenken zugegeben werden, daß der Glanz der Apophyse die Wirksamkeit des Schauapparates erhöhen kann. Daß aber der Schauapparat gänzlich ausgeschaltet werden kann, konnte ich bei den beiden genannten Formen durch völlige Verdunkelung des Zimmers zeigen, wobei trotzdem noch einzelne Fliegen die Moosrasen fanden. Auch habe ich an Material von *S. luteum*, das ich im heurigen Sommer durch die Güte Herrn Dr. Möllers in lebendem Zustand erhielt, beobachtet, daß die ausgebildeten Schirme gar keinen auffallenden Glanz zeigten, sondern nur ein mattes Gelbgrün aufwiesen. Da jedoch dieses Material eine lange Reise hinter sich hatte, will ich darauf kein besonderes Gewicht legen, da Bryhn, der diese Art am natürlichen Standorte oft gesehen hat, ausdrücklich von „strahlender Farbe“ spricht, was als Glanz gedeutet werden kann.

Alle diese Bedenken sollen nur gegen die alleinige Wirksamkeit des Schauapparates bei diesen Formen erhoben werden; die wesentliche Bedeutung der Apophysenverbreiterung als Insektenanlockungsmittel sei hier ausdrücklich betont. In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, daß die Kontrastwirkung der Apophysen mit den andersfarbigen, leb-

haft fuchsroten, langen, oft auch sehr dicken Seten sicher bei der Wirkung des Schauapparates Bedeutung hat.

Wie steht es nun mit anderen Anlockungsmitteln? Von verschiedenen Seiten wird angegeben, daß die Splachnaceen einen spezifischen, aasartigen Geruch ausströmen lassen, den Pfähler (10, S. 83 und 85) fälschlich dem Substrat zuschreibt. Das Substrat ist zu der Zeit, wenn der bezeichnete Duft der Sporogone auftritt, längst so stark verwest, daß von einem Geruch keine Rede mehr sein kann. Der spezifische Riechstoff ist ein eigenartig süßlicher Aasgeruch, der an andere ähnliche Stoffe bei den Aasblumen erinnert, große Ähnlichkeit mit dem von *Phallus* produzierten Geruch hat, aber doch sehr spezifisch und immer deutlich erkennbar ist. Ich beobachtete ihn bei *Splachnum sphaericum vasculosum*, *luteum* und *Tetraplodon mnioides*, dagegen nicht bei *Tayloria*-Arten. Er ist sehr auffallend, erfüllt im Zeitpunkt der Sporenreife das ganze Zimmer, in das ein solcher Rasen gebracht wurde; auch lassen sich ähnlich wie bei *Phallus* fruchtende *Splachnum*-Polster an ihrem Geruche auffinden. Dieser ist es auch, der bei durch Dunkelheit ausgeschaltetem Schauapparat die Anlockung der Fliegen bewirkt. Es war nun die Frage nach der Lokalisation, dem Entstehungsort und den Ausströmungsstellen und nach der Natur des Stoffes selbst zu prüfen. Zur Feststellung der Lokalisation am Sporogon wurden; da an einem einzelnen Exemplar der Duft zu gering ist, um wahrgenommen zu werden, bei einem größeren Rasen die Urnen weggeschnitten und nur die Apophysen übrig gelassen. Trotzdem blieb der Geruch unverändert, wodurch die Urne, der Sporenklumpen und die diesen verklebende Substanz ausgeschaltet erscheinen. Der Gametophyt und die Seta kommen auf Grund ähnlicher Versuche gleichfalls nicht in Betracht. Die Wandzellen der Apophyse haben nach außen meist stark verdickte Zellulosewände (Tafel I, Fig. 8 und 11) und eine sehr deutliche Kutikula. Es war also, da sonst keinerlei Öffnungen vorhanden sind, in erster Linie an die Spaltöffnungen als Duftausströmungsstellen zu denken.

Der Spaltöffnungsapparat der Splachnaceen wurde bereits von Haberlandt (6, S. 437, 438, 473), im Zusammenhang mit der assimilatorischen Tätigkeit der Apophysen bei Moosen überhaupt behandelt. Bei den in dieser Hinsicht einfachsten Formen der Splachnaceen, den *Tayloria*-Arten, stellt die Apophyse ein vollständig normales Assimilationsorgan dar, wie bei *Funaria*. Die zahlreichen Spaltöffnungen sind fast gleichmäßig über die ganze hier noch schwach entwickelte Apophyse verteilt (Textabb. 1a), abnormale, reduzierte Spaltöffnungen (Tafel I, Fig. 12) sind selten und nur an der Basis, die Schließzellen funktionieren in der normalen Weise. Nun sieht man innerhalb der Splachnaceen eine fortschreitende Erweiterung der Apophyse, der dort vorhandenen

assimilierenden Gewebe und der assimilierenden Oberfläche, doch steht damit nicht die Entwicklung der sonstigen zum Assimilationsapparat gehörenden Bestandteile in Einklang. Der Chlorophyllgehalt der Zellen nimmt bei zunehmender Flächenausdehnung der Apophyse sehr stark ab und der Spaltöffnungsapparat wird reduziert.



Abb. 1 Verteilung der Spaltöffnungen an den Apophysen verschiedener Splachnaceen. a *Tayloria sphacnoides*; b *Tetraplodon mnioides*; c *Splachnum sphaericum*; d *Splachnum lutcum*. Die reduzierten Öffnungen sind als schwarze Punkte gezeichnet. Vergr. a—c zirka 16 fach, d zirka 8 fach.

Bei *Tetraplodon mnioides* ist die Apophyse im Verhältnis zur Ausbildung bei *Tayloria* stark erweitert (Textabb. 1b). Im jungen Zustande fungiert sie sicher als ausgezeichnetes Assimilationsorgan, die Zellen sind stark chlorophyllhaltig und die Spaltöffnungen zeigen in Gestalt und Funktion den normalen Typus (Tafel I, Fig. 9 und 11). Allerdings ist von der Basis der Apophyse aus eine starke Verringerung der Öffnungen festzustellen und über die ganze Fläche sind reduzierte Spaltöffnungen verstreut, die besonders an der Basis sehr zahlreich auftreten (Textabb. 1b). Man beobachtet abnorme Spaltöffnungen, die bei *Tetraplodon* und allen *Splachnum*-Arten in derselben Form zu finden sind, nämlich zwei Schließzellen ohne Spalt, quergeteilte Schließzellen, und zwar solche, wo zwischen den vier Zellen noch eine Spalte auftritt und solche mit verwachsenen Zellen, Atemhöhlen mit einer einzigen sie vollkommen verschließenden Zelle (Tafel I, Fig. 3, 5, 7, 10, 12). Es sind dies Reduktionserscheinungen wie sie Haberlandt (6, p. 472) bei einer Reihe von Laubmoosen festgestellt und beschrieben hat. Auch von *Splachnum ampullaceum* werden solche erwähnt und abgebildet. Sobald

die Sporogone von *Tetraplodon* der Reifung entgegen gehen, verfärben sich die Apophysen, oft schon recht frühzeitig, die assimilatorische Tätigkeit hört auf und auch die Schließzellen werden in diesem Zusammenhang funktionslos, bleiben weit geöffnet, die Chlorophyllkörper degenerieren, die Stärke verschwindet zu einer Zeit, wo meist noch die anderen Apophysenzellen mit Chloroplasten und Assimilaten vollgepropft sind. Trotzdem bleiben die Apophysen auch einige Zeit, nachdem sich die Kapsel geöffnet hat, prall und glatt und erst nach Tagen, wenn gar keine Sporen mehr vorhanden sind, nur selten früher, tritt Schrumpfung ein.

Eine Steigerung erfährt die Größe der Apophyse bei *Splachnum sphaericum* (Textabb. 1c). Sie ist kugelig und im reifen Zustand bedeutend länger und breiter als die Urne. Das Innere wird von einer breiten Schicht Assimilationsgewebe gebildet, das freilich nicht so differenziert ist wie bei den anderen Arten dieser Gattung. Die assimilierende Tätigkeit ist sicher besonders bei jungen Sporogonen sehr groß. Trotzdem erfährt die Zahl der Spaltöffnungen im Verhältnis zur assimilierenden Fläche eine bedeutende Verringerung gegenüber jener von *Tetraplodon*, dagegen nimmt die Zahl der degenerierten Öffnungen stark zu (Tafel I, Fig. 3, 5, 7, 9, 10, 13), besonders am Basalteil der Apophyse (Textabb. 1c). Bei der beginnenden Reifung treten dieselben Verhältnisse auf wie sie für *Tetraplodon* geschildert worden sind.

Bei *S. ampullaceum* und *vasculosum* sind die Apophysen bereits zu schönen, großen, birnförmigen Schauapparaten erweitert, die aber in jüngeren Stadien auch ausgezeichnete Assimilationsorgane sind. Zwischen der äußeren Wandschicht und einer säulenförmigen Verlängerung der Seta ist ein breiter Luftraum, der von dem chlorophyllhaltigen Assimilationsgewebe in Gestalt von Pallisadenzellen oder bei *Sp. vasculosum* in Gestalt durch den Luftraum gespannter Zellfäden durchzogen wird (vergl. Haberlandt, 6, p. 437, 438, Taf. XXV). Der Assimilationsapparat ist also sehr stark differenziert, dagegen ist die Anordnung der Spaltöffnungen bereits auf wenige Kreise am oberen Apophysenrande beschränkt. Auf dem übrigen Teile der Apophyse finden sich noch wenig reduzierte Spaltöffnungen verstreut. Aber während bei *S. sphaericum* und *Tetraplodon* die morphologische Ausbildung der Spaltöffnungen während des Wachstums der Apophyse gleich bleibt, verändern sich bei diesen Arten die Spaltöffnungen gerade dann, wenn die assimilatorische Tätigkeit der Apophyse zu Ende geht. Die Nebenzellen, welche die Schließzellen wie ein Kranz umgeben, sind anfangs wie bei *S. sphaericum* rechteckig und isodiametrisch. Am Ende der Sporogonentwicklung aber strecken sich diese Zellen in die Länge, wobei sie sich etwas nach außen krümmen, die Öffnung wird dadurch um

1—2 Zelltiefen aus der Fläche der Apophysenwand emporgehoben, die Atemhöhle bedeutend erweitert. Es entstehen auf diese Weise kompliziertere Organe gerade am Ende der Assimilationstätigkeit (Tafel I, Fig. 14).

Die Endentwicklung in dieser Richtung bedeutet die Ausbildung von *S. luteum* und *rubrum*, die beide vollständig in dieser Hinsicht übereinstimmen. Auch hier sind sicherlich die ganz jungen Apophysen zur Assimilation vorzüglich geeignet. Doch bald wird die Apophyse bedeutend erweitert, der Chlorophyllgehalt wird immer geringer, die ausgebildeten Schirme sind bei *S. luteum* bleich gelblich und nur die ganz lockeren Zellfäden, aus langgestreckten Zellen bestehend, zeigen sehr wenige Chloroplasten. Die Sporogon-Entwicklung dieser Art hat Vaizey (12) eingehend beschrieben; an wenigem Material, das mir zur Verfügung stand, konnte ich seine Angaben bestätigen. Die anfangs kugelig erscheinende junge Apophyse wächst zu einer Hohlkugel heran, bis zu 1 cm im Durchmesser, die in der Mitte von einer Säule festeren Gewebes durchwachsen ist. Von dieser zweigen lockere Fäden nach der Schirmwand hin aus, wo sie sich zu einem lockeren Pallisadengewebe zusammenschließen, das von einer fest aneinanderschließenden Deckschicht umschlossen wird. Dieses Gebilde wird durch die Schwere der Kapsel schon während des Wachstums eingestülpt, wodurch von vornherein der halbkugelige Schirm zustande kommt. Die Differenzierung des dem Assimilationssystem zugehörigen Gewebes ist also sehr stark. Die Reduktion des Spaltöffnungsapparates geht hier aber am weitesten, es sind nur relativ wenige Öffnungen in 3—4 Reihen um den obersten Rand des Schirmes (Textabb. 1d). Die einzelnen Spaltöffnungen bestehen aus zwei großen Schließzellen, die von einem Kranz sehr langer schmaler Nebenzellen (Tafel I, Fig. 1) umgeben sind. Auch diese Öffnungen sind sehr bedeutend emporgehoben (Tafel I, Fig. 6), die Atemhöhlen sehr stark erweitert (Tafel I, Fig. 2). Dabei ist zu betonen, daß auch diese Öffnungen in jungen Sporogonen als normale Spaltöffnungen ausgebildet sind (Tafel I, Fig. 4) und auch als solche funktionieren, erst mit der Vergrößerung des Schirmes beginnt die Streckung der Begleitzellen und bald auch noch vor der Sporenreife bleiben die Schließzellen dauernd offen.

Es ist klar, daß die fortschreitende Vergrößerung der Apophyse, wenn diese als erweitertes Assimilationsorgan fungieren soll, zum mindestens keine so deutlichen Rückbildungserscheinungen des gesamten Spaltöffnungsapparates zeigen dürfte, wenn man auch annehmen wollte, daß eine neuerliche Erweiterung dieses Apparates bei der in der Gruppe der Laubmoose herrschenden „Tendenz“ der Rückbildung dieses Apparates überhaupt nicht möglich wäre. Auch die Verringerung des Chlorophyll-

gehalten deutet darauf hin, daß wir es in der Erweiterung der Apophysendifferenzierung nicht mit einer Vergrößerung eines Assimilationsorganes zu tun haben wie Vaizey annimmt, sondern daß diese Bildung in ihrer gegenwärtigen Ausbildung hauptsächlich dem Schauapparat angehört. Ich betone dabei, daß in Jugendstadien der stark differenzierten Formen und in den noch grünen Apophysen weniger differenzierter Arten die assimilatorische Bedeutung sehr groß sein dürfte. Ich versuchte auch, auf dem von Haberlandt (6) gezeigten Wege die Assimilationskraft der *Splachnum*-Sporogone zu prüfen. Abgeschnittene Sporogone von *S. sphaericum* und *luteum* entwickeln sich, in Nährlösungen gezogen, sehr langsam, während ja bei *Funaria* und anderen Moosen die Sporenreife sehr leicht zu erzielen ist. Doch waren bei diesen Versuchen große Fehlerquellen nicht zu vermeiden. Das Material, besonders das von *S. luteum*, hatte beim Transport aus Schweden doch etwas gelitten und die Frage der Nährlösung war hier bei diesen ernährungsphysiologisch abweichenden Typen überhaupt noch ganz unbestimmt, so daß das Nichtgelingen des Ausreifungsversuches auch auf anderen Ursachen als auf der geringen Fähigkeit autotropher Ernährung beruhen könnte. Gegen das letztere spricht die Leichtigkeit, mit der durch Regeneration der Seta bei diesen Formen diploide Rassen gezogen werden können. Ich hoffe diese Assimilationsversuche wiederholen zu können. Nehmen wir aber auf Grund morphologischer Tatsachen an, daß die Assimilationstätigkeit im ausgebildeten Sporogon der Splachnaceen gering ist, so muß, da wir trotzdem eine differenzierende Entwicklung der einzelnen Spaltöffnung (nicht des gesamten Spaltöffnungsapparates!) sehen, der Schluß gezogen werden, daß diese Differenzierung mit einer neuen Funktion zusammenhängt. Diese erblicke ich in der Verwendung als Duftorgan.

Das Auftreten weniger, großer Spaltöffnungen, die zur größeren Exposition für vorüberstreichende Luftströmungen an der höchstmöglichen Stelle der Apophyse an der Oberseite durch einen Zellenapparat emporgehoben werden, das Vorhandensein großer als Sammelräume dienender Atemhöhlen wird dann verständlich. In einer vor kurzem erschienenen Arbeit über den Spaltöffnungsapparat bei Rafflesiaceen kommt Cammerloher (3) zu einer ähnlichen Deutung von Spaltöffnungen, die in vieler Hinsicht den hier erwähnten gleichen und nach seiner Angabe fand auch Porsch das gleiche bei der Orchidacee *Pleurothallis sulcata* Porsch, wo die Untersuchung auch das Vorhandensein von Skatol als Riechstoff ergab.

Ich habe natürlich auch versucht, über die chemische Natur des in Betracht kommenden Stoffes und seinen Entstehungsort im Gewebe Aufschluß zu bekommen. Beides ist wegen der komplizierten Zusammensetzung, der sehr geringen Mengen und der schwierigen mikrochemischen

Reaktionen nicht mit wünschenswerter Sicherheit gelingen. Jedenfalls handelt es sich bei dem fraglichen Duftstoff auch hier um einen Körper aus der Indol-Gruppe, wohin ja fast alle jene Substanzen gehören, die als Duftstoffe bei Aasfliegenblumen bei den Blütenpflanzen wirken. Unsere Substanz gibt die charakteristische Reaktion der Indolgruppé. Wird unter einer Glasglocke zu einem Moosrasen ein mit konzentrierter Oxalsäure getränkter Wattebausch gelegt, färbt sich dieser nach etwa einer Stunde, manchmal auch erst nach mehreren Stunden schwach rosa bis rosaviolett (vergl. Molisch, 9, S. 214, 215, Tunmann, 11, S. 218). Versuche, den aus den Pflanzen gelösten Stoff mit anderen Indol-Reaktionen, mit Salpetersäure oder Schwefelsäure und Natriumnitrit, ferner mit der von Weehuizen (13) angegebenen einprozentigen Lösung von Vanillin in Alkohol und Salzsäure (1:1) nachzuweisen, fielen negativ aus. Dagegen ergaben die vom selben Autor angegebenen mikrochemischen Reaktionen auf Skatol ein positives, wenn auch nicht immer ganz klares Ergebnis. An den Rändern der Schließzellen, besonders an den Innenrändern, selten auch an einzelnen Stellen der Membranen der inneren Parenchymzellen der Apophyse bei *Splachnum sphaericum* und an den Rändern der hyalinen Zellen, die bei *S. luteum* die zentrale Säule der Apophyse bilden, trat mit ätherischer Pikrinsäure-Lösung sehr schwache rote, mit Glykose und Salzsäure schwache violette Färbung ein, doch treten diese Reaktionen nicht immer auf und sind sehr schwer, nur mit Hilfe des Zeichenapparates erkennbar, da die bei *S. sphaericum* auftretende rötliche Fleckung der Membranen bei der Kapselreifung das Erkennen der Reaktion sehr erschwert. Nach diesen Befunden glaube ich, den Stoff zwar in die Indol-Gruppe einreihen zu können, doch die Deutung als bestimmter Körper, vielleicht Skatol, das am meisten in Betracht kommt, lasse ich dahingestellt. Mit dieser Vorstellung stimmen auch die Löslichkeitsverhältnisse in heißem Wasser, Alkohol und Äther überein.

In den Blüten der Angiospermen kommen diese Riechstoffe meist in den ätherischen Ölen dieser Pflanzen vor und es fragte sich auch hier nach solchen Begleitstoffen. Sicheres konnte ich nicht erkennen. Wohl sind die Apophysenzellen, insbesondere bei *S. sphaericum* und *Tetraplodon mnioides* prall gefüllt mit Flüssigkeit, die sich durch ein starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichnet. Die Flüssigkeit speichert Alkannin, doch nicht in allen Zellen und nur in älteren Apophysen, löst sich in Äther, Chloroform, Benzol und Eisessig, in Wasser nur manchmal, dagegen tritt die Mesnard'sche Reaktion mit Salzsäuredämpfen (vergl. Molisch, 9, S. 149) nicht ein. In reifen Apophysen ist die Flüssigkeit ziemlich flüchtig, zum mindestens ein Teil des Gemenges. Wenn auch ein ätherisches Öl oder ein ähnlicher Stoff sich

nicht nachweisen ließ, ist jedenfalls eine Veränderung der Zusammensetzung des Zellsaftes der Apophysenzellen während der Reifung festzustellen, so daß dieser am Ende dieses Vorganges stärker lichtbrechend und flüchtiger ist, womit dann wohl das plötzliche starke Schrumpfen der Apophysen zusammenhängt. Ich vermute, daß diese Flüssigkeit, die in den inneren Zellen der Apophysen vorhanden ist, auch den Riechstoff enthält, worauf die Skatol-Reaktionen an diesen Stellen des Gewebes hindeuten, während ich die Färbung an den Schließzellenrändern mehr auf eine sekundäre Niederschlagserscheinung beim Austreten des Duftstoffes durch die Öffnung zurückführen möchte.

Überblickt man diesen ganzen Komplex eigenartiger ökologischer, ernährungsphysiologischer und stoffwechselchemischer Tatsachen bei den Splachnaceen, so könnte man folgendes Bild entwerfen. Im Zusammenhang mit der vergänglichen Natur des Substrates, die es notwendig macht, um jeden Preis rasch zur Sporenbildung zu gelangen, ist das Vorhandensein eines gut ausgebildeten Assimilationssystemes von großer Leistungsfähigkeit verständlich. Dafür spricht die leichte Blühfähigkeit und das häufige Fruktifizieren dieser Arten, die morphologische Ausbildung der Sporogongewebe und die starke Regenerationsfähigkeit der Seten. Mit fortschreitender Verwertung der organischen Stoffe des Substrates konnte allmählich die Tätigkeit dieses Assimilationssystemes in den Hintergrund treten, worauf die Rückbildungserscheinungen an diesem selbst (geringer Chlorophyllgehalt) und am Spaltöffnungsapparat, die geringe Fähigkeit autotropher Reifung der Sporen hindeuten. Dadurch konnten die ursprünglich als Assimilationssystem fungierenden Organe einen Funktionswechsel durchmachen und in den Dienst der Sporenverbreitung als Schauapparat treten. Gleichzeitig dürften Substanzen als Stoffwechselendprodukte der organischen Ernährung aufgetreten sein, die dann gleichfalls bei der Sicherstellung der Insektenverbreitung der Sporen Verwendung finden. Hierher gehört der indolartige Duftstoff. Ich erinnere daran, daß ein Zusammenhang ähnlicher Substanzen mit organischem Substrat auch anderwärts vorzukommen scheint, so führt Löwy (8) das Vorhandensein von Indol bei *Psalliota campystris* (L.) Fr. auf den Gehalt des Bodens an Pferdedünger und Pferdeharn zurück. Und wenn wir berücksichtigen, daß unter den Abkömmlingen der Indolgruppe sich eine große Zahl meist noch sehr wenig bekannter Farbstoffe (vergl. Abderhalden, 1) befinden, so wäre vielleicht auch an einen direkten Zusammenhang, der bei diesen Arten in verschiedenster Form auftretenden Farbstoffe, die jetzt dem Schauapparat zugute kommen, mit dem organischen Stoffwechsel zu denken. Direkte Folgeerscheinungen eines von geänderten Standortbedingungen abgeänderten Stoffwechsels können so als komplizierteste

Anpassungserscheinungen auftreten. Hier sollen experimentelle Arbeiten einsetzen.

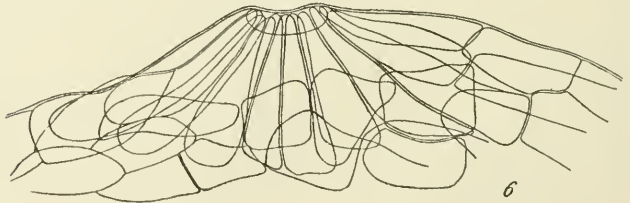
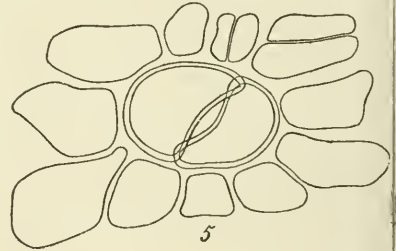
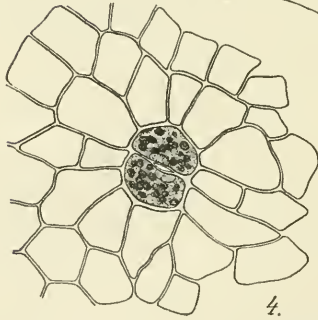
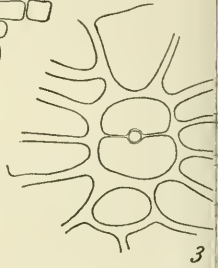
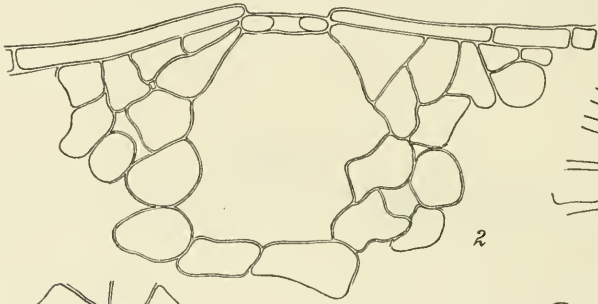
Zum Schlusse möchte ich noch eine auffallende Erscheinung erwähnen. Die Apophysen der Splachnaceen weisen sehr oft Fraßspuren auf, oft größere, die bedeutende Verletzungen sind, sehr oft aber nur kleine Stiche an einzelnen Zellen, meist in großer Zahl über das ganze Gewebe verteilt und immer leicht an dem braunen Hofe, der sich um diese Stiche bildet, zu finden. Die Erscheinung ist sehr typisch. Auch Bryhn gibt an, daß er einige Male in den Apophysen von *Splachnum vasculosum* Ameisen beobachtet hat, die sich dort hineingefressen hatten und wie er meint, zum Narren halten ließen. Ich vermute, daß diese häufigen Fraß- und Stichspuren doch damit im Zusammenhang stehen, daß hier den besuchenden Insekten auch irgend ein Stoff geboten wird, den sie durch das Anstechen oder Anfressen zu erreichen suchen. Freilich gelang es mir nicht, irgend eine Substanz, etwa Zucker, in den Zellen festzustellen. Da ich diese Beobachtungen aber vorerst nur an fixiertem Material gemacht habe, dürfte sich der negative Befund hieraus erklären.

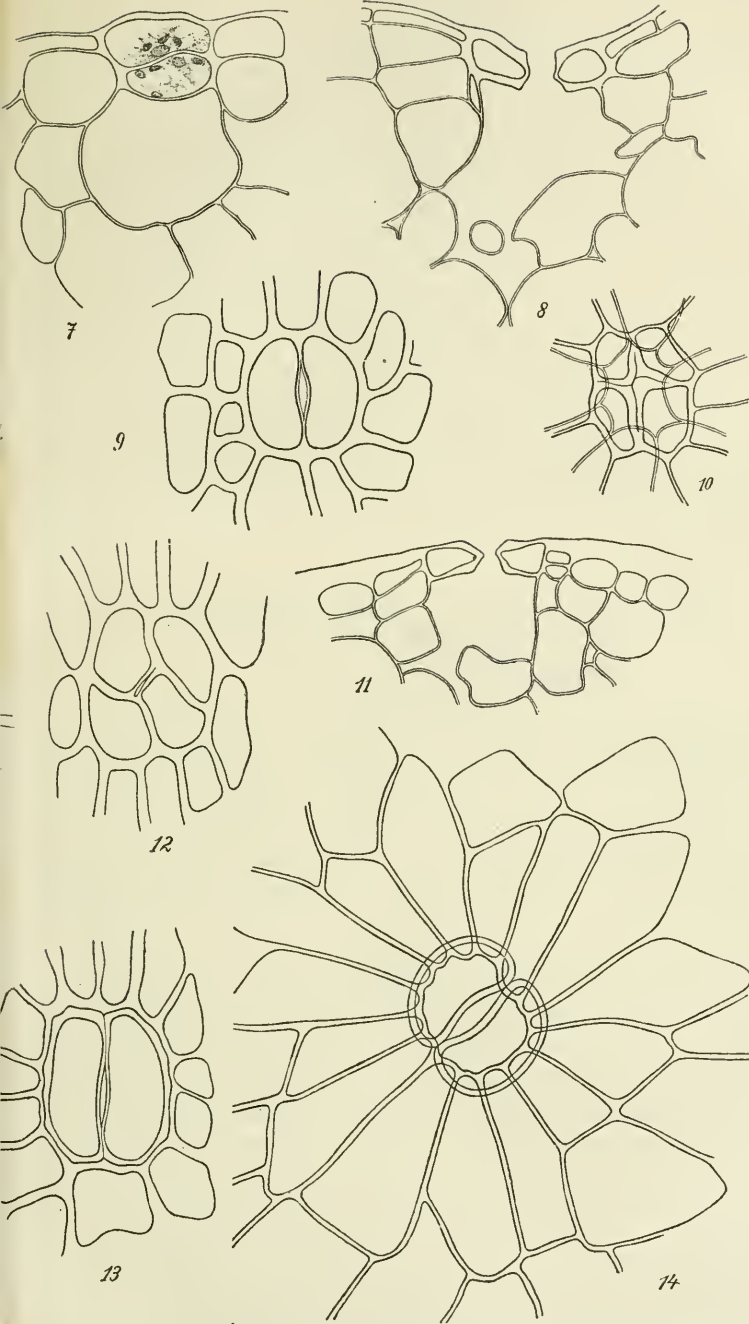
Berlin-Dahlem, am 10. Dezember 1920.

Literatur.

1. Abderhalden E., Biochemisches Handlexikon, VI, 1911, Farbstoffe, S. 122 ff.
2. Bryhn N., Beobachtungen über das Ausstreuen der Sporen bei den Splachnaceen. Biologisches Centralbl., XVII, 1897.
3. Cammerloher H., Der Spaltöffnungsapparat von *Brugmansia* und *Rafflesia* Österr. bot. Zeitschr., 1920.
4. Frisch K. v., Der Farben- und Formensinn der Biene. Zoolog. Jahrbücher. 35, 1914.
5. Goebel K., Organographie der Pflanzen, II. 1, Bryophyten., 2. Auflage, Jena 1915.
6. Haberlandt G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jahrb. f. wissensch. Bot., XVII, 1886.
7. Knoll Fr., Gibt es eine Farbendressur der Insekten? Die Naturwissenschaften, 7, 1919, p. 425.
8. Löwy M., Der Champignon, eine indolbildende Pflanze. Chem.-Zeitg., XXXIV, 1910.
9. Molisch H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.
10. Pfähler A., Etude biologique et morphologique sur la dissémination des spores chez les mousses. Bull. d. l. soc. vandoise d. sc. nat., 4. sér., vol. XI., Lausanne 1904.
11. Tunmann O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.
12. Vaizey R. J., On the morphology of the sporophyte of *Splachnum luteum*. Annals of Bot., 1890.
13. Weehuizen F., Über indoloide Düfte, Rec. d. trav. bot. Néerl., VIII, 1911.

THE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS





THE COURT
BY THE
RECORDS & CLERK

Tafelerklärung.

(Tafel I.)

Fig. 1. *Splachnum luteum*, Spaltöffnung, Flächenansicht einer Öffnung von einer reifen Apophyse.

Fig. 2. Dieselbe im Querschnitt.

Fig. 3. *S. sphaericum*, reduzierte Spaltöffnung.

Fig. 4. *S. luteum*, junge Spaltöffnung, Flächenansicht.

Fig. 5. *S. sphaericum*, reduzierte Spaltöffnung.

Fig. 6. *S. luteum*, Spaltöffnung in Seitenansicht.

Fig. 7. *S. sphaericum*, reduzierte Spaltöffnung.

Fig. 8. Dasselbe, Spaltöffnung im Querschnitt.

Fig. 9. *Tetraplodon mnioides*, Spaltöffnung, Flächenansicht.

Fig. 10. *S. sphaericum*, reduzierte Spaltöffnung.

Fig. 11. *Tetraplodon mnioides*, Spaltöffnung, Querschnitt.

Fig. 12. *Tayloria acuminata*, reduzierte Spaltöffnung.

Fig. 13. *S. sphaericum*, normale Spaltöffnung in Flächenansicht.

Fig. 14. *S. vasculosum*, Spaltöffnung einer reifen Apophyse in Flächenansicht.

Alle Figuren sind mit Zeichenapparat, Zeiß-Objektiv E und Okular 4 gezeichnet. Vergrößerung ca. 300×. Querschnitte nach Mikrotomschnitten von 5 μ Dicke.

Die Vegetation der Turracher Höhe.

Von Dr. Rudolf Scharfetter (Graz).

(Mit einer Textabbildung.)

In den Sommerferien 1917, 1918, 1919 und 1920 verbrachte ich jedesmal einige Wochen auf der an der Grenze Steiermarks und Kärntens gelegenen Turracher Höhe. Dieser 1763 m hoch gelegene Alpenpaß liegt etwa 5 km Luftlinie von Flattnitz entfernt, dessen Vegetation ich in dieser Zeitschrift, Jahrgang 1918, zu schildern versuchte. Es war nahelegend, meine Studien auf dieses etwa 400 m höher gelegene Gebiet auszudehnen.

Suchte ich in meinen „Beiträgen zur Kenntnis subalpiner Pflanzenformationen“ in erster Linie die genetischen Beziehungen dieser Formationen klarzulegen, so schwebt mir bei Abfassung dieser Zeilen ein anderes Ziel vor. Seit Jahren an einer zusammenfassenden Studie „Die Vegetation der Ostalpen“ arbeitend, vermisse ich schmerzlich Schilderungen der Pflanzenvereine einzelner Gegenden, welche, nach modernen Gesichtspunkten aufgezeichnet, als Bausteine für diese Gesamtübersicht hätten verwendet werden können. Gebiete, deren Vegetation ausführlich unter Zugrundelegung von pflanzengeographischen Karten geschildert wird, wechseln mit Räumen, über die wir nur aus den Florenkatalogen auf ihre Pflanzenvereine schließen können. Monographien einzelner Gebiete werden immer die Pfeiler unserer Kenntnis größerer Erdräume bilden müssen, aber es würde zu zwecklosen Wiederholungen und Weit-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [070](#)

Autor(en)/Author(s): Wettstein Friedrich [Fritz]

Artikel/Article: [Splachnaceenstudien I. Entomophilie und Spaltöffnungsapparat. 65-77](#)