

Die Polytrichaceen.

Eine biologische Monographie

von

Dr. Wilhelm Lorch.

Vorbemerkung.

In der vorliegenden Publikation übergebe ich dem botanischen Publikum eine biologische Monographie, die als solche meines Wissens ein Novum darstellt. Absichtlich wählte ich die hochorganisierte Familie der Polytrichaceen, um den Beweis zu erbringen, daß auch eine im System niedrig stehende Gruppe des Pflanzenreiches der biologischen Betrachtungsweise zugänglich ist. Maßgebend für die Wahl dieser Familie war fernerhin die Erwägung, daß darüber bereits zahlreiche Veröffentlichungen vorlagen, aus denen ich viel Brauchbares für meine Darstellung benutzen konnte.

Von berufener Seite wird oft der Einwand erhoben, daß der Begriff der Biologie noch durchaus ungeklärt sei und sich mit dem der Physiologie decke. Gewiß mag in vielen Fällen eine reinliche Scheidung beider Disziplinen eine schwierige Aufgabe sein, es muß aber doch auffallen, daß seit mehreren Jahrzehnten beide Begriffe in der Literatur Eingang gefunden und sich hartnäckig neben einander behauptet haben, was gar nicht zu verstehen wäre, wenn beide ihrem Wesen nach dasselbe bedeuteten. Wenn man aber „die Teile des Pflanzenkörpers nicht wie die Morphologie als Glieder, sondern als Organe, als Werkzeuge“¹⁾ betrachtet, so meine ich, kann über den Inhalt und die Aufgabe der Biologie kein Zweifel mehr obwalten.

Ohne entwicklungsgeschichtliche, anatomische und physiologische Untersuchungen war auch bei dieser Arbeit nicht auszukommen, die Biologie erweist sich demnach als eine sehr befruchtende und belebende wissenschaftliche Disziplin.

¹⁾ Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. Erster Teil, S. 2.

A. Der Gametophyt.

I. Die vegetativen Organe.

Das Stämmchen.

Denken wir uns die zahllosen Geschlechter der Laubmoose in üppiger Fülle teppichartig zu unseren Füßen ausgebreitet, so werden in erster Linie diejenigen Formen den Blick fesseln, die durch besondere habituelle Eigentümlichkeiten ausgezeichnet sind und sich infolgedessen scharf von der Umgebung abheben. Die winzigen Vertreter der Gattungen *Diphyscium* und *Buxbaumia*, ferner *Sphagnum* und *Andreaea*. *Splachnum* und die riesenhaften Formen von *Polytrichum*, *Dawsonia*, *Spiridens* u. a. würden auch dem nicht formen-geübten Auge des Laien als Besonderheiten auffallen. Bei den *Polytrichaceen* incl. *Dawsoniaceen* ist es vor allem die starre und kräftige Tracht der Stämmchen, die auf das Auge wirkt und in ähnlicher Ausbildung bei keiner Gruppe der Laubmoose wiederkehrt.

Dank dem Entgegenkommen des Herrn Geh. Oberregierungsrats Prof. Dr. Engler war es mir möglich,¹⁾ an einem sehr umfangreichen Material die Verzweigungsarten der *Polytrichaceenstämmchen* zu studieren.

Alle *Polytrichaceen* besitzen orthotrope, radiäre und cymös verzweigte Sprosse von sympodialeem oder dichasialeem Typus. Wir finden, wie Goebel²⁾ richtig bemerkt, „bei den *Polytrichaceen* alle Arten von normaler Entwicklung der Seitensprosse (wenigstens eines Teiles derselben) bis zur habituellen Hemmung, die aber auch keine ausnahmslose ist“.

Beginnen wir mit der Gattung *Polytrichadelphus*, von der einige Arten, wie *P. giganteus* C. M. und *ciliatus* Mitt. als wahre Riesen bezeichnet werden dürfen. Eine recht bedeutende Höhe erreichen auch *P. prolificans* C. M., *croceus* Mitt., *glaucus* Hampe, *juniperaceus* C. M. und *perelatus* C. M.

Bei allen Arten dieser Gattung beschließt das Stämmchen sein Wachstum mit der Hervorbringung eines Archegoniums, so daß kein Zweifel über die Akrogynie bestehen kann. Die Art der Verzweigung läßt sich an den *Polytrichadelphus*arten sehr gut studieren, weil sie meist in merklich großen Abständen Innovationen bilden. Im Herbar C. Müller-Hal. befindet sich ein ca. 35 cm langes Stämmchen von *P. giganteus* C. M., das insgesamt zehn Sporogonien hervorgebracht hat. Die Stellen des Stämmchens, an denen die älteren Sporogonien saßen, sind noch deutlich an den seitlich hervortretenden, außerordentlich widerstandsfähigen Seten zu erkennen. In seinem unteren längeren Teil erscheint das Stämmchen einfach, es trägt in diesem Abschnitt fünf Sporogonien, weiter hinauf tritt eine gabelähnliche Verzweigung ein, diese Gabelzweige verhalten sich aber genau so wie

¹⁾ U. a. das vom Staate käuflich erworbene Herbar des bekannten Bryologen Dr. C. Müller-Hal.

²⁾ K. Goebel, Archegoniatenstudien in Flora 1906. Band 96, Heft I, S. 3 und 4.

die Abschnitte des unteren Stämmchenabschnitts. In Wirklichkeit ist das Stämmchen, dessen Sprosse immer in der Verlängerung des nächst tieferen Abschnitts liegen, gar nicht, wie es scheinen könnte, einfach, sondern jeder höhere Abschnitt ist ein Seitenzweig des tieferen und nimmt unmittelbar unter der Spitze des letzteren, der ein Sporogonium erzeugte, seinen Ursprung.

Bei *Polytrichadelphus glaucus* Hampe tritt oft eine baumförmige Verzweigung ein. Aber auch hier sind alle Äste seitliche Hervorsprossungen. Im Herbar C. Müller-Hal, Berlin, liegen zahlreiche Exemplare dieser Art von dendritischem Habitus mit reichlichster Sporogonienbildung, die erkennen läßt, daß zum Aufbau derartiger Stämmchen ein Zeitraum weniger Jahre hinreicht. Mehrere Stämmchen trugen die Sporogonien von drei aufeinander folgenden Vegetationsperioden: alte, schwarzbraune, entdeckelte Kapseln in guter Erhaltung, dann solche von mittlerem Alter und hellbrauner Farbe mit Deckel und schließlich jugendliche, mit noch unentwickeltem Sporenbhälter und Kalyptren. Es ist mir kein Moos bekannt, an dem man in ähnlicher Weise durch die verschiedenalterigen Sporogonien in den Stand gesetzt wird, eine Altersschätzung des Stämmchens vorzunehmen.

Vielfach kommt es auch, wie ich dies bei *P. croceus* Mitt. beobachtete, zur Ausbildung mehrerer, nahe beieinanderstehender Sporogonien an einem Seitenzweige. Auf Längsschnitten ist jedoch sehr gut zu sehen, daß jene auch hier in ungleicher Höhe entspringen.

Hin und wieder erwecken einige P.-Arten, u. a. *P. aristatus* Hpe. und *P. Abriaquiae* C. M. den Anschein, als ob jeder höhere Abschnitt analog den Gliedern des männlichen Stämmchens aus dem Mittelpunkt eines Bechers entspränge. Dies kommt dadurch zustande, daß die Seitensprosse mit besonders kleinen Blättern ihr Wachstum beginnen und es in der Nähe des Archegoniums mit größeren Blättern beschließen.

Unter allen Polytrichaceen besitzen die Arten der Gattung *Dendoligotrichum* den höchsten Grad der Verzweigung. *D. dendroides* Hampe, *microdendron* C. M., *micropus* Dusén und *squamosum* Hook. et Wils. gehören gleich unserem *Climacium dendroides* W. et M. wegen ihres zierlichen baumförmigen Habitus zu den anmutigsten Formen der Laubmoose.

Nach Ausbildung eines sehr kräftigen und anatomisch außerordentlich gut differenzierten starren und starken Stämmchens kommt es in dessen oberem Teil zur Entwicklung einer vielverzweigten Krone. Das weibliche Stämmchen schließt nicht mit der Entwicklung eines Sporophyten ab, sondern erzeugt zunächst, wie *Climacium dendroides* W. et M., ein System von Ästen, an denen die Archegonien entstehen. Jeder folgende Ast ist aber stets der Seitenast der vorhergehenden, und damit hängt es zusammen, daß die weiblichen Stämmchen ein ganz anderes Aussehen als die männlichen haben müssen, weil hier, wie bei allen Polytrichaceen die Scheitelzelle am Leben bleibt und immer wieder neue Sprosse hervorbringt. Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß an Ästen üppiger Kronen von *Dendoligotrichum dendroides* hin und wieder, nachdem schon mehrere Antheridienbecher gebildet worden sind, über diesen doch eine Verzweigung eintreten kann in der Weise, daß die Äste wiederum „männliche Blütenstände“ — ich zählte deren mehrere Male bis zu drei — hervorbringen, es nimmt also diese Art eine Sonderstellung unter allen Polytrichaceen ein.¹⁾ Männliche Achsen können sich, was bisher unbekannt geblieben sein dürfte, ebenfalls verzweigen.

¹⁾ Solche Exemplare in größerer Anzahl im K. Herbar zu Berlin-Dahlem.

Bei *Lyellia crispa* Hook. habe ich an dem sehr reichlichen Material des K. Herbars in Berlin nur unverzweigte, weibliche Sprosse vorgefunden. Auch die *Dawsonia*-Arten besitzen, von verschwindend wenigen Ausnahmen abgesehen, einfache Stämmchen. Bei *D. intermedia* C. M. und *longiseta* Hampe kommt es hin und wieder zu einer bescheidenen Astbildung. Goebel bildet auf S. 2 seiner „Archegoniatenstudien“ (Flora. Band 96, Heft 1) ein Stämmchen von *Dawsonia superba* Grev. ab, das an seiner Spitze sich in zwei kurze Äste gabelt, von denen jeder ein Sporogon trägt. Solche Gabelung hat der genannte Forscher öfter beobachtet; er hält es für wahrscheinlich, daß der eine Zweig als Hauptachse, der andere als Nebenachse aufzufassen ist, es sei aber auch nicht ausgeschlossen, daß diese Verzweigung ebenso wie die sonst an unverzweigten Baumfarnen (z. B. *Dicksonia antarctica*) gelegentlich auftretende auf eine Beschädigung der Sproßspitze zurückzuführen ist. Ich möchte mich der ersteren Auffassung anschließen, wonach hier ausnahmsweise eine ruhende Sproßanlage zur Entwicklung gelangt ist, weil auch hier ein Sporogon, wie dies bei so vielen *Polytrichaceen* vorkommt, den Abschluß bildet. Wie erwähnt, bilden *D. intermedia* C. M. und *longiseta* Hampe hin und wieder Seitensprosse, es ist aber auffällig, daß, wie die Herbarexemplare ausweisen, bei ziemlich starker Gabelung keine Sporogonbildung eintrat. In diesen Fällen dürfte es sich tatsächlich um eine Beschädigung der Sproßspitze handeln, die dadurch in der Entwicklung des Sporogons gehemmt wurde und die tiefer stehenden ruhenden Axillarknospen zum Austreiben veranlaßte. Von einer Übergipfelung, wie sie bei den *Polytrichadelphus*-formen und anderen Vertretern der *Polytrichaceen* normalerweise eintritt, kann aber hier nicht gesprochen werden. An den sonst stets unverzweigten Stämmchen von *Polytrichum commune* L. kommen hin und wieder auch Verästelungen vor. Es handelt sich aber stets um durchaus gleich starke Äste, deren Zustandekommen ohne Zweifel auf einer Verletzung der Sproßscheitelzelle beruht. Es kann aber auch vorkommen, daß, wie an einem Exemplar von *Dawsonia polytrichoides* im Berliner Herbar zu sehen ist, von den im weiblichen Blütenstand vereinigten Archegonien zwei zur Embryobildung gelangen, dieser Fall dürfte aber äußerst selten eintreten.

Die meisten *Polytrichum*-*Pogonatum*-*Psilopilum*-*Catharinaea*- und *Oligotrichum*-Arten haben unverzweigte Stämmchen. (Von den oft vorhandenen ruhenden Astanlagen sehe ich jetzt ab.) Einige Spezies der erstgenannten Gattung, z. B. *Polytrichum austro-alpinum* C. M., polare C. M., plurirameum C. M., hyperboreaum RBr., himalayanum C. M. u. e. a., weichen jedoch durch reichliche Astbildung ab, vielfach ist der Habitus deutlich baumförmig. Ältere Exemplare von *Polytrichum austro-alpinum* C. M. tragen eine Menge Sporogonien verschiedensten Alters, man sieht auf den ersten Blick, daß die Astbildung mehreren Vegetationsperioden angehört und mit der Sporogonbildung gleichen Schritt hält. Ganz anders bei *Polytrichum plurisetum* C. M. und *polycarpum* Schpr. Bei diesen Arten stehen die Sporogonien meist in größerer Anzahl an der Spitze des Stämmchens dicht gedrängt zusammen; bei *P. plurisetum* C. M. zählte ich an allen Exemplaren 8—9, bei *P. polycarpum* Schpr. bis 5 Kapseln. Diese entwickeln sich in einer und derselben Vegetationsperiode und rufen den Eindruck hervor, als ob sie, den Antheridien analog, in einem Becher vereinigt wären. Wie die Untersuchung ergab, findet im höchsten Teil des Stämmchens durch die hier zusammengedrängten kurzen, aber doch in verschiedener Höhe entspringenden Sporogonien tragenden Äste eine Verbreiterung des Sprosses statt. *Polytrichum plurisetum* C. M. erschien mir aber noch aus einem anderen Grunde interessant. Die Seten

sind nämlich bei dieser Art ziemlich stark hin- und hergebogen, sie erinnern in Verbindung mit den obersten Stämmchenblättern stark an die Verhältnisse bei *Thysanomitrium* und *Campylopus*.

Ich glaubte, auf die Schilderung der bei den *Polytrichaceen* auftretenden Verzweigungsarten nicht verzichten zu können, weil ich bei den sich anschließenden Mitteilungen immer wieder darauf zurückkommen muß.

Dem pleurokarpen *Climacium dendroides* W. et M. entspricht, was den Habitus anbelangt, das akrokarpe *Dendoligotrichum dendroides* Hampe vollständig. Äußerst kräftig gebaute Achsen dienen bei beiden Arten einer viel verzweigten Krone als Stütze. Die Größe der letzteren und die Säulen- und Biegungsfestigkeit der Achse stehen bei beiden Arten im besten Verhältnis. Entwickeln sich bei *Climacium dendroides* W. et M. aus dem Rhizom neue Sprosse, so dringen diese ohne jegliche Kronenentwicklung, wie dies jederzeit in der Natur beobachtet werden kann, zur Höhe der Kronen der ausgebildeten Stämmchen empor und lassen erst dann die schon sehr gut vorgebildeten, aber noch zwischen den Blättern des Stämmchens verborgenen Knospen unter dem Einfluß des Lichtes zu Zweigen auswachsen. Ältere Stämmchen dieser Art gehen nach Entwicklung von Sporogonien, die nicht gerade häufig ist, zu Grunde und werden durch neue ersetzt. Erst also, wenn das Licht seinen „belebenden“ Einfluß geltend machen kann, vollzieht sich die Streckung der verborgenen Knospen; dieser Einfluß zeigt sich erst, wenn die Sproßspitze zwischen die Kronen der älteren Stämmchen gelangt ist. Für *Dendoligotrichum dendroides* Hpe. dürfen wir wohl denselben Entwicklungsgang der vegetativen Teile annehmen. Unter den zahlreichen Exemplaren des K. Herbars zu Berlin befand sich nur ein Exemplar mit wenig entwickelter Krone, das Stämmchen war so groß, wie die der übrigen mit stark entwickelter Krone, welcher Umstand uns erkennen läßt, daß ein prinzipieller Unterschied gegen *Climacium dendroides* W. et M. nicht besteht.

Hiervon ganz abweichend verhalten sich die ebenfalls baumförmigen, aber zu dichten Rasen vereinigten Individuen von *Polytrichum hyperboreaum* RBr., *austr-alpinum* C. M., *polare* C. M. u. a. Bei diesen kann von einer starken Stütze, auf der die Krone ruhe, nicht die Rede sein. Sie erweist sich als überflüssig, denn die einzelnen Pflänzchen stehen dicht beieinander und bilden kompakte Massen.

Es hat den Anschein, als ob bei diesen Formen die Hauptachsen die Aufgabe, dem Stämmchen als Stütze zu dienen, gleichsam nur im Nebenamte übernähmen, es fehlt ihnen vollständig an der Kraft, ein einzeln stehendes Stämmchen, wie es bei *Dendoligotrichum* und *Climacium* der Fall ist, zu tragen. Die Hauptachsen sind außerdem verhältnismäßig sehr kurz — wenn die beiden letztgenannten Arten zum Vergleich herangezogen werden — außerdem verringert sich ihr Durchmesser nach der Basis hin ganz bedeutend, auch sind sie in auffälliger Weise hin- und hergebogen. Unser *Polytrichum alpinum* L. ähnelt in vieler Beziehung den genannten Arten, wenn auch bei ihm der baumförmige Habitus nicht immer so scharf hervortritt. Ich zweifle nicht daran, daß die Hauptachsen in der Jugend einen aufrechten Wuchs besitzen und daß die Verbiegungen erst später durch das sich stetig steigernde Gewicht der Krone verursacht werden. Bei *Polytrichum alpinum* L. ist die Schlängelung der Achse nur an deren unteren Teilen wahrzunehmen, oben dagegen ist sie gerade und auch kräftig genug, um nicht von der Last der Krone seitlich verbogen zu werden. Ein Rasen von *Polytrichum hyperboreaum* RBr., *polare* C. M. u. a. darf mit

einem Walde im Kleinen verglichen werden, dessen kurzstämmige Kronen dicht aneinanderstossen, deren Äste ineinandergreifen und das Umfallen der Stämmchen verhindern; die Achsen dienen hier nur als Befestigungsmittel der Pflänzchen im Boden und verhindern, daß der Wind den ganzen Wald wegfeht.

Die genannten dendritisch verzweigten Formen sind in ihrem Vorkommen sämtlich an arktische Breiten und bedeutende Höhenlagen gebunden, ein Umstand, der wohl der Beachtung wert ist. In mehrfacher Beziehung erinnern sie an den Wuchs alpiner Pflanzen, das Zwerghafte und Kümmerliche ihrer Erscheinung, die kurzen Hauptachsen, das Bestreben, viele Äste zu bilden, die Tendenz, in einer langen Reihe von kurzen Vegetationsperioden unter nicht sonderlich günstigen klimatischen Bedingungen zahlreiche Sporogonien zu entwickeln, wodurch die Existenz der Art gesichert wird, in allen diesen Punkten finden wir Anklänge an höhere Pflanzen, die alpine Regionen und hohe Breiten der Erde bewohnen.

Wohl alle unverzweigten Polytrichaceenstämmchen beschließen mit der Ausbildung des Sporophyten ihr Dasein. In der Natur hat man oft genug Gelegenheit, dies zu beobachten. An Stellen, wo man früher stets fruchtende Rasen zu finden gewohnt war, sind solche nicht mehr anzutreffen. Derartige Rasen machen einen ruinenhaften Eindruck, ihr frisches Grün ist dahin und an seine Stelle ist eine welke Farbe getreten. An derselben Lokalität kann man unter Umständen später wieder fruchtende Exemplare in üppigster Entwicklung sammeln. Der Rasen hat sich zum Teil erneuert und zwar aus Trieben, die er aus der Tiefe zum Lichte emporsandte. Die schwellenden Polster des im Grunewaldmoor massenhaft vorkommenden *Polytrichum gracile* Dicks. boten Gelegenheit, die einschlägigen Verhältnisse zu studieren. Reißt man ein Polster, das in größter Massenhaftigkeit Sporogonien hervorgebracht hatte, heraus, so nimmt man sofort eine Massenentwicklung von Innovationssprossen wahr, die mit dichtem, weißlichen Filz ausgestattet sind. Ein Stämmchen erzeugt meist mehrere solcher Sprossen. Diese dringen zum Lichte empor, und indem sie sich mit den älteren Stämmchen zu einem dichten Polster vereinigen, treten sie über die Oberfläche des Polsters hervor. Sie entwickeln Laubblätter und können zur Kapselbildung schreiten. So ragen die Stämmchen eines Polsters um einen gewissen Betrag über die Trümmer der Sprosse empor, an denen sie entstanden.

Als ich oben die Verzweigungsart von *Polytrichadelphus* darlegte, wies ich darauf hin, daß hier der neue Sproß stets unmittelbar unter der Spitze des mit einem Sporogon abschließenden Stämmchens hervorsprießt und in der Verlängerung des letzteren fortwächst, so daß es aussieht, als ob ein unverzweigtes Stämmchen vorläge. Stellen wir uns vor, bei dem riesigen *Polytrichadelphus giganteus* C. M. und *ciliatus* Mitt. z. B. würden die Verzweigungen in der natürlichen Länge unter einem Winkel von ca. 30° gegen die jeweilige Hauptachse geneigt seitwärts in die Höhe wachsen, so wird uns sofort klar, daß die Existenz des Stämmchens nicht denkbar ist. Wenn nun diese oft wiederkehrende Anfügung nach dem sympodialen Typus auch noch in der Form einer Schraubel sich vollzieht, indem die Scheinachsen immer nach derselben Seite hin entwickelt werden, wie es in der Tat bei manchen *Polytrichadelphus*arten der Fall zu sein scheint, — ich sage ausdrücklich: scheint! — so ist der Bestand eines mit schweren Ästen beladenen primären Stämmchens erst recht nicht denkbar. Ein kräftiger, längerer primärer Sproß könnte wohl einem Komplex kürzerer, auseinander hervorgehender Seitenzweige, die die Anordnung einer Schraubel aufweisen und unter einem kleinen Winkel gegen die jedesmalige Hauptachse geneigt sind, als Stütze

dienen, nicht aber vermag er diese Last zu tragen, sobald die Äste eine gewisse Länge überschreiten. Vom rein mechanischen Standpunkt aus betrachtet, unterscheiden sich also die unverzweigt erscheinenden Stämmchen vieler Polytrichadelphusarten in nichts von dem einfachen Sproß unseres *Polytrichum commune* L. In beiden Fällen gelangt ein einheitlicher, peripherischer, mechanisch festigender, auf Säulen- und Biegefestigkeit in Anspruch genommener Hohlzylinder zur Verwendung.

Bei *Polytrichadelphus prolificans* C. M. liegen die Verhältnisse anscheinend anders. Im K. Herbar zu Berlin finden sich Exemplare dieser Art von durchaus verschiedenem Habitus. Die größeren Stämmchen sind stark hin- und hergebogen und tragen längere Sprosse, die nicht in der Richtung der Achse, aus der sie hervorgingen, weiterwachsen, sie sind im Gegenteil unter größerem Winkel gegen diese geneigt. Diese Zweige fallen, mit denen der übrigen Polytrichadelphusarten verglichen, durch ihre große Zartheit auf, die an ihnen inserierten Blätter nehmen von unten nach oben allmählich an Größe zu. Sie machen durchaus den Eindruck von Stolonen, die sich möglicherweise loslösen und die Art auf vegetativem Wege vermehren. Bestimmtes vermag ich aber darüber nicht mitzuteilen.

An dieser rein mechanischen Auffassung könnte man sich genügen lassen. Es dürfte aber eingewendet werden, daß hiermit noch lange keine ausreichende Erklärung für die Tatsache gegeben ist, daß der Tochttersproß unter Beiseiteschiebung der Spitze des Muttersprosses die Führung des letzteren übernimmt. Vom physiologischen Standpunkt könnten Licht- und Schwerkraftsreize zur Erklärung in Anspruch genommen werden. Da aber die Spitzen der Seitensprossen stets den höchsten Punkt einnehmen, weil sie unmittelbar unter der Spitze des älteren Sprosses entspringen, so ist wohl dem Einfluß des Lichtes ein geringerer Anteil bei der Entwicklung des Seitensprosses zuzuschreiben. Ohne Zweifel entwickelt sich eine der höchsten ruhenden Astanlagen zu einem neuen Triebe, was bei anderen Polytrichaceen, die auch solche ruhenden Knospen besitzen, niemals vorkommt. Warum bei *Polytrichadelphus* das Licht auf eine solche ruhende Astanlage einen anderen Einfluß ausüben soll als auf eine solche von *Polytrichum commune* L., ist nicht einzusehen, und diese wie zahlreiche andere Polytricha schließen doch ebenfalls die Entwicklung des Sprosses mit der Entwicklung des Sporogoniums. Meines Erachtens ist hier, wie bei den völlig im Dunkeln empordringenden Innovationssprossen von *Polytrichum gracile* Dicks. eine richtende Kraft in Anspruch zu nehmen, ich wage es aber nicht, für diese hier eine Bezeichnung zu wählen. Haben sich diese Sprosse in die Region erhoben, wohin der Einfluß des Lichtes reicht, so tritt außerdem eine Änderung in der Divergenz der Blätter ein. Sie zeigten bisher die Divergenz $\frac{1}{3}$ in bester Ausbildung, durch die Scheiteltorsion (Correns) werden sie in eine zum Lichte vorteilhaftere Lage gebracht, die nur durch eine Änderung in der Divergenz erzielt werden kann. Der Querschnitt des Stämmchens, bisher dreiseitig, wird in einen polygonalen übergeführt. In der Finsternis konnten sich derartige Einflüsse nicht geltend machen, der Segmentation der Scheitelzelle entspricht die Divergenz $\frac{1}{3}$ und die dreiseitig-prismatische Gestalt des Stämmchens.

Das jüngste und deshalb plastischste Gewebe euthält die Sproßspitze. Bricht nun, wie dies bei *Polytrichadelphus* der Fall ist, der Seitensproß unmittelbar unter der Stämmchen-
spitze hervor, so kann er, weil die Zellen der Muttersproßspitze noch nicht in den Dauerzustand übergegangen sind, diese leicht zur Seite drücken und selbst die Verlängerung der Achse übernehmen. Entstände der Seitensproß in tiefer gelegenen Regionen, so wäre er

dazu nicht imstande. Der Seitensproß muß sich also gleichzeitig mit dem Sporogon entwickeln, was auch der Fall ist.

Wie bereits hervorgehoben wurde, entstehen die wirklichen Laubblätter an den Innovationssprossen erst in der lichterfüllten Sphäre, von der die Bildung des Chlorophylls abhängt. Je weniger Licht in die von den erwachsenen Stämmchen gebildeten Räume eindringen kann, um so niedriger die Organisationsstufe, auf der die Blätter der Innovationsprosse stehen. Es ist nicht anzunehmen, daß die reduzierten Blätter dieser Sprosse unter allen Umständen sich entwickeln, daß sie erst in bestimmter Höhe den Übergang von den Niederblättern zu den Laubblättern vollziehen könnten. Richtet man die Versuche so ein, daß noch jugendliche Innovationssprossen, die unter normalen Verhältnissen erst in bedeutender Höhe zur Bildung von Laubblättern geschritten wären, von den sie umgebenden, erwachsenen, alten Stämmchen des Rasens befreit werden, daß sie also mit den Spitzen aus den gekürzten Sprossen ihrer Umgebung hervorschauen, so schreiten sie sofort zur Bildung von Laubblättern, ein meines Erachtens vollgültiger Beweis dafür, daß das Licht die gestaltändernde Kraft in sich verborgen hielt und daß die Polytrichaceen wie fast alle Laubmoose einen hohen Grad von Plastizität besitzen, auf die schon öfter von anderen hingewiesen wurde, eine Plastizität, von deren genauer Erforschung wir uns noch eine große Reihe wichtiger Ergebnisse versprechen dürfen.

In dem im Grunewald gelegenen Teufelsfenn, an dessen westlichem Rande äußerst üppige Rasen von *Polytrichum commune* L. weite Flächen überziehen, hatte die Natur selbst physiologische Experimente angestellt, so daß ich nur nötig hatte, das Resultat derselben mir zu eigen zu machen. Zwischen den hohen Stämmchen dieser Art fanden sich in verschiedener Höhe vielfach kleinere Moorbrocken — wie diese dorthin gekommen, vermag ich nicht zu sagen, wahrscheinlich waren sie durch austreibende höhere Pflanzen emporgehoben worden und zwischen den Stämmchen hängen geblieben, — aus denen kräftige Seitensprosse von bedeutender Länge, die meines Wissens bei *Polytrichum commune* L. nicht vorkommen, hervorragten. Die Moorteilchen hatten sich in den Blattwinkeln festgesetzt und die ruhenden Astanlagen zum Austreiben veranlaßt. Diese hatten ein geeignetes Substrat gefunden, in dem sie austreiben und zu einem kräftigen Sproß auswachsen konnten. Hier hatten also, wie wohl kaum zu bezweifeln sein dürfte, die Moorstückchen die ruhenden Astanlagen zur Weiterentwicklung veranlaßt, also einen Reiz auf sie ausgeübt. Oft waren diese Sprosse mitten durch den umfangreichen Moorbrocken hindurchgewachsen. Ob hier nur ein Ausnahmefall vorliegt oder ob *Polytrichum commune* L. solche Innovationssprosse, die sich später vielleicht vom Muttersproß loslösen, öfters produziert, muß ich dahingestellt sein lassen.

Bei den vollständig im Dunkeln des stark verfilzten Polsters von *Polytrichum gracile* Dicks. heranwachsenden Innovationssprossen, die an ihrer Oberfläche reichlich mit dichtem, weißlichen Rhizoidenfilz überzogen sind, ist von den reduzierten Niederblättern äußerlich kaum etwas wahrzunehmen. Der gänzliche Lichtmangel verhindert hier eine stärker differenzierte Ausbildung der Niederblätter, wie sie bei anderen Polytrichaceen, deren Vorkommen an andere Örtlichkeiten gebunden ist, zu beobachten sind. Wir sind bei jeder Polytrichaceenart, wenn wir die Verhältnisse, unter denen sie gedeihen, berücksichtigen, in der Lage, zu entscheiden, auf welcher Entwicklungsstufe die Niederblätter stehen. Wie früher bereits bemerkt wurde, fehlt diesen Niederblättern das für die Laubblätter zahlreicher

Polytrichaceen charakteristische Schwellgewebe, weil sie in der, man kann sagen, immerfeuchten Atmosphäre nicht in die Lage kommen, zum Schutze gegen übermäßige Transpiration eine Trockenstellung einnehmen zu müssen.

Auf die schon öfter erwähnten ruhenden Astanlagen bei Polytrichaceen hat wohl zuerst Correns¹⁾ aufmerksam gemacht. Er sagt darüber: „Polytrichum commune besitzt, wie *P. formosum*, ruhende Astanlagen von ganz eigenartiger Ausbildung (Polytrichum-Typus): es sind wirkliche, oft etwas verzweigte, freilich kurz bleibende Äste mit reduzierten Blättern, die unter den das Stämmchen bedeckenden Blattscheiden versteckt stehen. Sie sind mit einer guten Lupe leicht zu finden.

- a. — 19 — 30 — 41 — 56 — 68 — 82 — 94 — 106 — 118 — 130.
- b. — 13 — 28 — 40 — 52 — 64 — 77 — 89 — 101.
- c. — 3 — 15 — 27 — 39 — 53 — 67 — 83 — 87 — 109 — 133
— 145 — 158 — 172 — 187.

Es ist ganz anffällig, daß hier am häufigsten das zwölfte Blatt ($3 \times 4!$) eine Astanlage bildet. Zu Ende der einen und zu Beginn der neuen Vegetationsperiode ist der Abstand größer und wird die Stellung unregelmäßig. Deshalb enden alle Sprosse (am 1. April gesammelt) unregelmäßig und fangen a) und b) auch so an, während an dem längsten Stück c), bei dem also weiter unten mit dem Zählen begonnen werden konnte, zu unterst je das zwölfte Blatt eine Astanlage trägt und die Unregelmäßigkeiten erst weiter oben, in einer auch in der Beblätterung abweichenden Zone, von Blatt 39 an beginnen“.

Ich kann die Richtigkeiten dieser Angaben bestätigen. Die Frage nach der Bedeutung dieser seltsamen Organe ist aber nicht leicht zu beantworten. Fast alle Polytrichaceen bringen wohl derartige Astanlagen hervor, die sicher bei der Erzeugung von Innovations sprossen eine wichtige Rolle spielen, auch mögen Astbildungen, die z. B., wenn auch meist in bescheidenem Maße, bei vielen Polytrichum- und Pogonatum-Arten vorkommen, auf das Austreiben solcher ruhenden Astanlagen zurückzuführen sein. Den oben mitgeteilten Fall, der bewies, daß unter bestimmten Verhältnissen auch die Astanlagen von *Polytrichum commune* L. austreiben können, möchte ich aber doch zu den Ausnahmefällen rechnen. Was stellen nun diese Organe bei *Polytrichum commune* L., *formosum* Hedw. u. a. dar? Ihr zartes Stengelgewebe, ihre sehr stark reduzierten Blätter sind wohl fähig, Wasser zu speichern, sie aber für Wasserreservoir anzusehen, ist doch etwas gewagt. Ihre versteckte Lage innerhalb der Blattscheiden läßt sie aber wieder als wasserhaltende Werkzeuge erscheinen, doch ist anderseits ihre Größe so gering, daß für den umfangreichen Organismus eines Stämmchens ein besonderer Nutzen für es sich nicht ergeben kann. Es muß dahingestellt bleiben, ob man in ihnen die kümmerlichen Überreste einer früheren reicheren Astbildung bei den Polytrichaceen zu erblicken hat oder ob es Organe sind, die sich in fortschreitender Entwicklung befinden.

Es war zu erwarten, daß diese ruhenden Astanlagen sich zur Weiterentwicklung bequemen würden, sobald die Stämmchen, der Scheitelzelle beraubt, ihr Spitzenwachstum einzustellen gezwungen werden. Zahlreiche Stämmchen von *Polytrichum commune* L., die

¹⁾ Correns, Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener. 1899, S. 405. Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena, 1899, S. 389.



Fig. 1.

angenommen werden, daß die neuen Sprosse die ausgewachsenen, ruhenden Astanlagen darstellten, denn die Möglichkeit, daß durch den operativen Eingriff die Bildung neuer Organe in die Wege geleitet werden würde, war auch vorhanden. Es stellte sich aber heraus, daß es sich in der Tat um die von Correns beschriebenen Axillarsprosse handelte, denn in der Regel war der junge Trieb um je zwölf Blätter von der tiefer stehenden ungeweckten Astanlage entfernt. Es mußte auffallen, daß die Stämmchen meist nur die

ich in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre kultivierte, wurden in gleicher Höhe durchschnitten. Nach einiger Zeit traten aus den Achseln mehrere zarte Sprosse hervor, deren basaler Teil sich durch den Besitz sehr reichlicher Rhizoiden auszeichnete. Die Primärblätter, jedoch nur die unteren, trugen auf der Rückenfläche Rhizoiden, aber nur in geringer Anzahl, während solche an den oberen Blättern nicht nachzuweisen waren. Es durfte nun nicht ohne weiteres

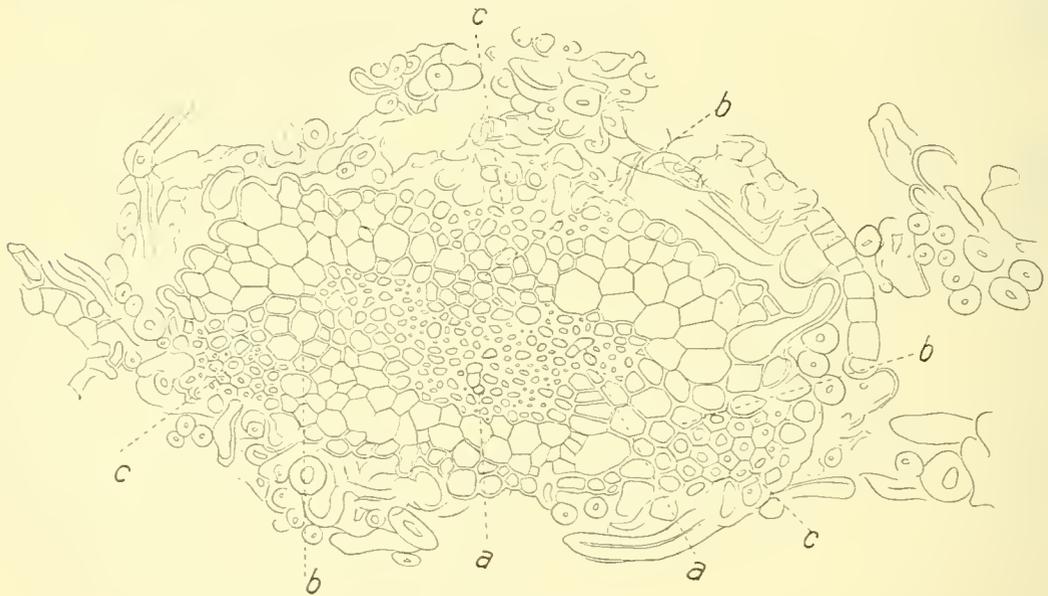


Fig. 2.

höchststehenden ruhenden Astanlagen zur Weiterentwicklung brachten. Die übrigen blieben stets ungeweckt. Es ist außerdem von Interesse, daß die auswachsenden Sprosse, denen doch reichlich Feuchtigkeit zur Verfügung stand, zu sehr reichlicher Rhizoidenbildung schritten, die eine flockige, weiße Masse bildeten und oft sehr bedeutende Länge besaßen.

Die jungen, noch ruhenden Astanlagen sind in der Tat oft verzweigt, wie aus Fig. 1, die einen Querschnitt durch die Hauptachse b und die beiden Nebenachsen a vorführt, zu

ersehen ist. An der Astnatur ist also nicht zu zweifeln. Die Rhizoiden sind, wie man an Längs- und Querschnitten feststellen kann, mit sehr stark verdickten Membranen ausgestattet, so daß das Lumen sehr klein ist.

Den Raumverhältnissen zwischen Blattscheide und Stämmchen entsprechend ist die Hauptachse der ruhenden Astanlage stark zusammengedrückt (Fig. 1 b), und auch die kurzen Seitenäste richten sich in ihrer Lage nach dem zur Verfügung stehenden Raum. Ein aus dickwandigen Zellen, dem Querschnitt in seiner Gestalt entsprechender, gut ausgebildeter Zentralstrang ist vorhanden, er unterscheidet sich aber von dem des Stämmchens durch den fast vollständigen Mangel der sogenannten Hydroiden. (Fig. 2 a zeigt deren nur zwei.) Wenn wir berücksichtigen, daß die ruhenden Astanlagen unter normalen Verhältnissen nicht austreiben, so erscheinen derartige typische Wasserleitungszellen auch ganz überflüssig. Dem Zentralzylinder ist hier, wie es scheint, ausschließlich die Aufgabe der mechanischen Festigung des Sprosses zugewiesen. Weiter fehlt im Gegensatz zur Achse des Stämmchens der aus zartwandigen und farblosen Zellen — die Membranen des zentralen Gewebes sind bräunlich — bestehende, mehrschichtige Hohlzylinder, den man als zum Zentralzylinder gehörig betrachtet, auch ist das Grundgewebe ganz anders als bei der Stämmchenachse ausgebildet. Dieses ist nicht einheitlich, sondern zerfällt in sechs miteinander abwechselnde Gewebepartien (Fig. 2), von denen je drei mit stärkeren Membranen versehen sind (Fig. 2 b) und die Verbindung zwischen dem Zentralstrang und den drei umfangreichen Gruppen (Fig. 2 c) peripherisch gelegener steröider Zellen herstellen. Diese sind weiter nichts als die in das Stämmchengewebe übergehenden mechanischen langgestreckten Zellen der reduzierten Blätter. Die Peripherie selbst ist nicht, wie bei der Stämmchenachse, besonders mechanisch gefestigt. Die drei Blattspuren, durch die erwähnten Brücken mit dem Zentralstrang verbunden, reichen zur mechanischen Festigung des Sprosses, besonders aber, wenn dieser austreiben sollte, vollständig aus. Noch einfacher liegen die Verhältnisse bei den kurzen Ästen, die an der Achse der ruhenden Astanlage entspringen. Die drei Blattspuren (Fig. 3) sind überall deutlich zu erkennen. Von einer Differenzierung des Gewebes kann aber hier überhaupt nicht mehr gesprochen werden.

Etwas höher hinauf ändert sich zunächst der Querschnitt der Hauptachse der ruhenden Astanlage. Er nähert sich mehr und mehr der Kreisgestalt (Fig. 4). Immer noch überwiegt räumlich der Zentralstrang sehr stark, es kommen aber jetzt die drei zu ihm hinführenden, mit kräftigen Membranen versehenen Gewebemassen in Wegfall. Wir finden ein einheitliches, zartwandiges Grundgewebe, das von den drei Blattspursträngen unterbrochen wird. Stark verdickte Rindenzellen fehlen, nur die Außenwand ist etwas verdickt.

Die Astanlagen verschiedener *Polytrichum*arten verhalten sich unter sonst gleichartigen äußeren Bedingungen durchaus verschieden, wie eine längere Reihe von Versuchen auswies.

Ich legte eine größere Anzahl gleich langer Stämmchen von *Polytrichum commune* L. und *gracile* Dicks. — je sechs von beiden Arten — parallel auf eine kreisrunde Kartonscheibe und nähte sie an mehreren Stellen fest, und zwar so, daß alle Teile der Kartonscheibe dicht anlagen. Diese Scheiben ließ ich auf gleichgroßen Korkplatten auf Wasser schwimmen. In den Gefäßen, die nicht luftdicht verschlossen waren, herrschte genügende Luftfeuchtigkeit. Auch waren die Kartonscheiben durch ihre Berührung mit dem Wasser stets mit solchem getränkt, so daß ein Eintrocknen ausgeschlossen war. Das Wasser wurde täglich erneuert.

Die Stämmchen von *Polytrichum commune* L. wurden durch die horizontale Lage nicht veranlaßt, die ruhenden Astanlagen zu entwickeln. Dagegen setzte die Sproßspitze ihr Wachstum fort, indem sie sich scharf unter einem rechten Winkel gegen die Horizontale erhob. Ganz anders verhielten sich die Versuchsobjekte von *Polytrichum gracile* Dicks. Hier stellte die Sproßspitze ihr Wachstum ein, dagegen brachen an zahlreichen Stellen eines jeden Stämmchens zarte Triebe hervor, die nichts anderes als die geweckten ruhenden

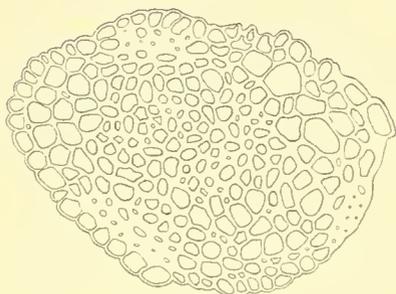


Fig. 3.

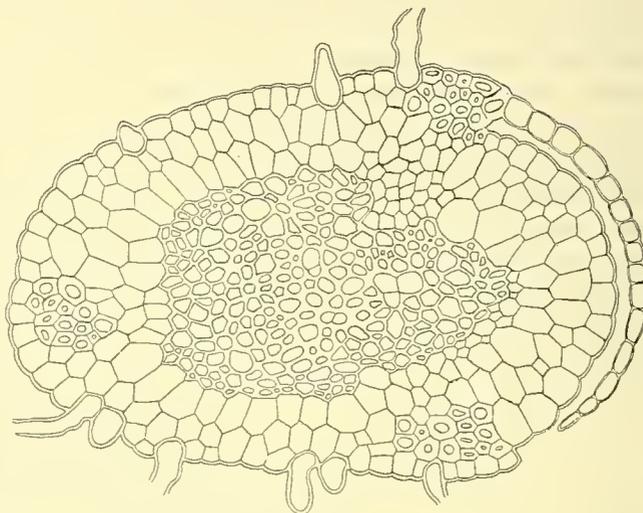


Fig. 4.

Astanlagen darstellten, wie eine genauere Untersuchung ergab. Es genügt mir, die Tatsachen mitgeteilt zu haben. Auf theoretische Erörterungen lasse ich mich nicht ein, weil ich überzeugt bin, daß nichts dabei herauskommt.

Sehr bemerkenswerte Resultate lieferte eine große Anzahl von Versuchen,¹⁾ die ich mit Stämmchen von *Polytrichum commune* L., *gracile* L., *formosum* Hedw., *Dawsonia superba* Grev., *Lyellia crispa* Hook., *Polytrichadelphus semiangulatus* Mitt., *Dicranum undulatum* Hedw. und *Climacium dendroides* W. et M. anstellte. Über die Art und Weise der Versuchsanstellung kann ich mich hier nicht auslassen, ich will nur mitteilen, daß die Versuchsanstellung eine sehr mannigfaltige war, durchaus abhängig von der Frage, die beantwortet werden sollte.

Es ergab sich, daß die Stämmchen der genannten Arten bei Verlust der Feuchtigkeit Torsionen ausführten, und zwar oft sehr ausgiebige. So drehten vier 7 cm lange Stämmchen von *Polytrichum formosum* Hedw. um Winkel von 290°, 350°, 340° und 215°, bei *Polytrichum commune* L. betrug der Torsionswinkel ca. 90° (sechs je 5 cm lange Stämmchen). Aber die Stämmchen einer und derselben Art drehen seltsamer Weise nicht, wie man erwarten sollte, in derselben Richtung. Von 26 Stämmchen von *Polytrichum commune* L. drehten 22 Exemplare nach links, vier nach rechts, von 18 Stämmchen von *Polytrichum gracile* Dicks. führte die Hälfte Drehungen nach links, die übrigen solche nach rechts aus. Bei *Lyellia crispa* Hook. drehten von 20 Stämmchen 13 nach links, vier nach rechts, während bei drei

¹⁾ Lorch, Berichte der Deutsch. Bot. Ges. 1905. Heft I.

Stämmchen keiu deutlicher Ausschlag erfolgte. Mit *Polytrichadelphus semiangulatus* Mitt. habe ich zehn Versuche angestellt, sechs Stämmchen drehten nach links, vier nach rechts. *Dicranum undulatum* Hedw. und *Climacium dendroides* W. et M., zwei den Polytrichaceen fernstehende Arten, führen ebenfalls bei Wasserverlust Torsioneu aus. Von der erstgenannten Art tortierten 13 nach rechts, sieben nach links.

Eine weitere Reihe von Experimenten zeigte, daß die Torsion an entblätterten Stämmchen früher eintritt und daß au beblätterten Sprossen die Torsionserscheinungen sich einstellen, sobald die Blätter in die Trockenstellung übergegangen sind.

Es könnte vermutet werden, daß der Sinn der Torsion und der Grad der Ablenkung, also die Größe des Drehungswinkels von den Blättern beeinflusst würde. Dies ist jedoch nicht der Fall. Jugendliche Stämmchen, die aus dem Rhizom oder aus uteren Stämmchenteilen hervorgehen und noch keine typischen Laubblätter aufweisen, haben ebenfalls die Fähigkeit, Torsionen auszuführen und zwar drehen sie, wie ich an *Polytrichum formosum* Hedw. feststellte, oft in entgegengesetzten Sinne, genau wie die fertigen Sprosse.

Längere Stämmchen — denn diese eignen sich zu diesen Experimenten am besten — führen nur in den eintrocknenden Teilen Drehungen aus. Man kann ganz nach Belieben Teile von hinreichend langen Sprossen zur Drehung veranlassen und diese durch Befeuchtung an anderen Teilen verhindern.

An gleich langen Sproßstücken zwischen je zwei Antheridienbechern der Stämmchen von *Polytrichum commune* L. nimmt die Größe des Drehungswinkels allmählich nach unten hin ab. Es ist dies abhängig von dem Alter des Gewebes. Der jüngste Abschnitt besitzt mehr Torsionskraft als der nächst tiefer gelegene.

Der Dichtigkeitsgrad der Beblätterung ist bei Individuen derselben Art oft sehr verschieden. Er übt auf die Torsion einen Einfluß derart aus, daß dichter beblätterte Sprossen um kleinere Winkel drehen, als solche mit lockerer Beblätterung.

Wie es scheint, ist bisher ganz übersehen worden, daß es bei vielen Polytrichaceen Stämmchen mit links- und mit rechtsläufiger Blattspirale gibt. Diese Verschiedenheit in der spiralgigen Anordnung übt, wie ich durch zahlreiche Versuche an *Polytrichum commune* L. feststellte, einen bestimmenden Einfluß auf den Sinn der Torsion aus. Stämmchen mit rechtsläufiger Spirale drehen nach rechts, solche mit linksläufiger in entsprechender Richtung. Immer aber ist der Ausschlag nach links größer als der nach rechts, auch das Tempo der Torsion nach links ist ein schuelleres. Zur Erklärung der Rechts- und Linksläufigkeit der Blattspirale bei Stämmchen derselben Art kann meines Erachtens nur das Verhalten der Scheitelzelle herangezogen werden. Wahrscheinlich scheidet sie ihre Segmente das eine Mal im Sinne des Uhrzeigers, das andere Mal im entgegengesetzten Sinne ab.

Wunderbar ist, daß in einem und demselben Stämmchen mehrere Torsionsmöglichkeiten vorhanden sein können. Untersuchungen nach dieser Richtung hin lieferten das Ergebnis, daß die verschiedenen Torsionsmöglichkeiten immer an die in einer und derselben Vegetationsperiode erzeugten Sproßteile gebunden sind.

Höchst eigenartig ist auch das Verhalten der Haupt- und Seitensprosse von *Dicranum undulatum* Turn. In vielen Fällen war der Sinn der Torsion bei beiden derselbe, vielfach war aber auch das Gegenteil der Fall. Eine gesetzmäßige Beziehung der Drehungserscheinungen bei dieser Art ließ sich nicht feststellen.

Die Blätter.

Die Lamellen.

Wenn auch die vegetative Organbildung bei den Laubmoosen im Gegensatz zu der reicheren Gliederung des Vegetationskörpers der Lebermoose eine verhältnismäßig geringere Mannigfaltigkeit aufweist, wenn auch bei ersteren ein und derselbe Typus der Gliederung des Vegetationskörpers, der des beblätterten Stämmchens, im wesentlichen überall wiederkehrt,¹⁾ so darf doch nicht übersehen werden, daß auch in der Reihe der Laubmoose sehr eigenartige Bildungen zur Entwicklung gelangten, von denen bei den Hepaticae bisher nur zwei analoge Fälle — *Gottschea Blumei* u. a.²⁾ und *Jungermannia lamellata* Hook.³⁾ — bekannt geworden sind. Hierher rechne ich u. a. die an den Blättern der Polytrichaceen und einiger Pottiaceen auftretenden Lamellen und die verzweigten Fäden an der Blattoberfläche mehrerer *Barbula*-Arten. Zahlreiche Forscher, unter ihnen vor allem L. C. Treviranus,⁴⁾ C. Müller-Hal.⁵⁾ und P. G. Lorentz⁶⁾ haben sich für diese charakteristischen Emergenzen der Laubmoosblätter interessiert und ihre Beobachtungen in ziemlich ausführlichen Veröffentlichungen niedergelegt. Trotzdem muß unsere Kenntnis, besonders was die biologische Deutung der Lamellen anbelangt, als der Vervollständigung und Verbesserung durchaus bedürftig bezeichnet werden. Auch in Bezug auf Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Lamellen herrscht noch vielfach Unklarheit. Wenn ich nun den Versuch mache, einige der vorhandenen Lücken auszufüllen und die biologische Bedeutung der Lamellen in das rechte Licht zu setzen, so bin ich mir der Schwierigkeit der Aufgabe, eine in jeder Beziehung befriedigende Erklärung zu geben, wohl bewußt, weshalb ich bitte, meine Darlegungen einer wohlwollenden Prüfung und nachsichtigen Beurteilung zu unterwerfen. Bei vielen Untersuchungen biologischer Art können nur dann befriedigende Resultate erzielt werden, wenn außer dem zu behandelnden Gegenstande selbst auch alle ferner liegenden Momente herbeigezogen werden, die geeignet erscheinen, den gegebenen Darlegungen einen möglichst hohen Grad von Wahrscheinlichkeit zu verleihen.

J. Hedwig war wohl der erste,⁷⁾ der Lamellen an einer Polytrichumart, und zwar an *Polytrichum nanum* Schreb., beobachtete. Ihm war die bedeutende Dicke der Blattrippe bei dieser Art aufgefallen, auch war ihm nicht entgangen, daß die Rippe an der Oberseite — Querschnitt — nach der Spitze hin Erhabenheiten und zahuartige Vorsprünge besitzt, was er an den Abbildungen zum Ausdruck bringt.⁸⁾ Eine ähnliche Beobachtung machte

¹⁾ K. Göbel, Organographie der Pflanzen. Teil II. Heft I. Bryophyten. S. 235.

²⁾ Göbel, Archegoniatenstudien. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora, Bd. 96, Heft 1, S. 111.

³⁾ Hooker, Musci exotici. Bd. I. Tab. XLIX.

⁴⁾ L. C. Treviranus. Über den Bau einiger Laubmoosblätter. Linnaea, 1841, S. 303—309. Mit 1 Tafel.

⁵⁾ C. Müller-Hal. Über die Lamellen der Laubmoosblätter. Linnaea, 1844, S. 99—111. Mit 1 Tafel.

⁶⁾ P. G. Lorentz. Moosstudien. S. 20—25. Tafel 4. Leipzig, 1864, und Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Bot. Leipzig, 1867 bis 1868, S. 363—466.

⁷⁾ In der „Historia muscorum“ des Joh. Jac. Dillenius, Oxford, 1741, findet sich keine, die Lamellen betreffende Notiz.

⁸⁾ Hedwig. Beschreibung und Abbildung der Laubmoose. I. 38. Tom. XIII, S. 6—8. II.

er an *Oligotrichum hercynicum* Ehrh.¹⁾ Wahlenberg²⁾ bestätigt die Beobachtung Hedwigs und sagt in Bezug auf diese Art und *Psilopilum arcticum* Brid., daß die untere armschichtige Partie der Blätter nach der Spitze hin eine wellenförmige Ausbildung erfahre und einen fleischigen Rücken bilde, was bei anderen Moosen bisher nicht beobachtet worden sei. Robert Brown³⁾ und später C. Müller⁴⁾ sprachen die Vermutung aus, daß wahrscheinlich an der Oberseite der Blätter aller Polytrichaceen wie bei *Dawsonia* und *Lyellia* sich Lamellen nachweisen lassen würden, und daß diese bei mehreren Arten nicht nur die Nerven selbst, wie die *Muscologia Britannica* annimmt, sondern auch einen größeren Teil der Blattfläche — also der laminaren Partie — einnehmen. Schwägrichen⁵⁾ wies bei mehreren Polytrichumarten, wie *P. elatum*, *adpressum*, *piliferum* u. a., Lamellen an der Blattoberseite nach und deutete sie als Faltungen der Blattrippe. Eine weitere Bereicherung unserer Kenntnis bezüglich der Lamellen verdanken wir Treviranus, der außer einigen exotischen Arten alle deutschen Formen untersuchte und überall Lamellen vorfand. In seiner Arbeit „Über den Bau einiger Laubmoose“ widmet er diesem Gegenstand mehrere Seiten. Er verbreitet sich ziemlich ausführlich über die gegenseitige Lage, Anordnung, Zahl und Anatomie der Lamellen sowie deren Verhältnis zur Blattrippe. Hedwig hatte früher an der Oberfläche der Blätter von *Pottia cavifolia* Ehrh. (*Gymnostomum ovatum* Hedw.) eine zusammenhängende Masse von körniger Beschaffenheit beobachtet, die bei den Verfassern der *Bryologia Germanica*, in der wunderbarer Weise die Lamellen von *Pottia subsessilis* Br. Eur. richtig dargestellt sind, sich zu einer Art Auftreibung der Blattrippe, zu einer Art Kapsel entwickelt, deren Innenraum mit freien Körnern ausgefüllt war. Treviranus zeigte aber an Querschnitten durch die Blätter von *Pottia cavifolia* Ehrh., daß man es hier mit längslaufenden Lamellen, in ähnlicher Art und ähnlichem zelligen Bau wie bei *Polytrichum* und *Lyellia* zu tun habe.

Obwohl zu der Zeit, als Treviranus und C. Müller ihre Beobachtungen über die Lamellen veröffentlichten, biologische Fragen nur höchst selten das Interesse der Forscher in Anspruch nahmen, so forderten diese höchst eigentümlichen Zellflächen und Zellfäden, wie man sie bei zahlreichen Polytrichaceen, bzw. einigen *Barbula*-Arten angetroffen hatte, gebieterisch zu einer biologischen Deutung heraus. Beide Forscher haben sich denn auch dieser Anforderung nicht entziehen können, und es ist erfreulich zu sehen, wie schon damals, wenn auch nur vereinzelt, das Bedürfnis sich geltend machte, jenen Bildungen ihre Stellung als Werkzeuge im Dienste des Gesamtorganismus anzuweisen.

Treviranus wagt sich an eine biologische Deutung der Lamellen nicht heran, er sagt darüber:⁶⁾ „Es ist demnach schwer zu sagen, was für ein Bedürfnis der Natur ein so vereinzelt Vorkommen des beschriebenen Baues veranlassen möge. Als eine anfangende Entwicklung — es ist zuvor die Rede von den dorsalen Lamellen bei *Campylopus*-Arten — der bei den zusammengesetzteren Organismen so eigentümlichen Struktur der oberen Blattfläche zu denken, dürfte zu gewagt sein; dienen also jene Lamellen etwa, die Feuch-

1) A. a. O. 44.

2) Wahlenberg, *Flora Lapponica* 429. T. XXII.

3) Robert Brown in *Linnean Transactions*, XII, 566.

4) C. Müller, Über die Lamellen des Laubmoosblattes. *Linnaea*, 1844, S. 100.

5) Schwägrichen. *Suppl. II*, Vol. II 4–7, tab. 151–153.

tigkeit zu erhalten und ihre Einsaugung von außen zu verstärken, gleich den gegliederten Fäden, von denen sich das nämliche vermuten läßt? Auch diese entspringen zuweilen, gleich jenen Lamellen, höchst regelmäßig aus dem Blattnerve, wie bei *Barbula membranifolia* Schultz, wo Bischoff dergleichen sehr treu geschildert hat; denn wie sehr diese aus der ganzen Blattfläche zu entspringen scheinen, geschieht es doch einzig und allein aus dem Nerven¹⁾ Einige Jahre später hat C. Müller²⁾ die Frage: „Was bezweckt die Natur mit der Lamellenbildung?“ folgendermaßen beantwortet: „Alles zusammengefaßt, würde dann endlich das Resultat sich ergeben, daß die Lamellen nur eine wuchernde Bildung der Laubmoosblätter sind, durch welche, wie gesagt, der überflüssige Nahrungssaft zu neuem Membranstoff verarbeitet wird.“ Der im Überfluß vorhandene Nahrungssaft soll also nach der Theorie Müllers, wenn er in den übrigen schon bedeutend verdickten Teilen, wie Achse und Blattrippe, nicht mehr assimiliert werden kann, in der Verlegenheit keinen anderen Ausweg haben, als eine einfache luxuriöse Bildung seiner Endzellen — der Rippe nämlich — hervorzurufen, „die sich verlängern und zu Lamellen werden.“ Das Abfallen der Lamellen — in Wirklichkeit sind es Fäden — an den Blättern älterer Exemplare von *Barbula membranifolia* Schultz und *chloronotos* Bruch. soll seinen Grund darin haben, daß diese „nicht mehr mit ihrer verdickten Struktur geeignet sind, viel Flüssigkeit aufzusaugen“, dessen natürliche Folge das Aufhören der Lamellenbildung sei. Die Natur geht aber, wie hinlänglich bekannt, mit dem ihr zur Verfügung stehenden Material sehr sparsam um und erzielt damit einen möglichst großen Effekt, sie vergeudet also den „überschüssigen Nahrungssaft“ nicht in so ungeheurer Weise, wie Müller annimmt, denn es ist wohl nicht zu viel gesagt, daß bei sehr vielen Polytrichaceen die Lamellen mindestens ein Drittel des Gesamtmaterials eines Stämmchens ausmachen.

Einer Klärung bedarf auch die Frage, was man bei den Blättern der Polytrichaceen als Rippe und was als Lamina aufzufassen hat. Nach Hooker und C. Müller trägt nur die Rippe Lamellen; Treviraus, Robert Brown und Schleiden dagegen behaupten, daß auch die Lamina — nach Treviraus z. B. *Polytrichum contortum* — Lamellen besitzt. Limpricht³⁾ und P. G. Lorentz⁴⁾ unterscheiden an den Blättern der Polytrichumarten eine Intermediärzone, die sich zwischen den einschichtigen Teil der Blattlamina und die Sklerenchymplatten einschleibt. Auf Grund eingehender Untersuchungen an einem sehr reichlichen Beobachtungsmaterial kann ich mich nur der Auffassung Hookers und C. Müllers anschließen.

Wie bei fast allen Laubmoosen kann man auch bei den Polytrichaceenblättern nur zwei Teile, Rippe und Lamina unterscheiden. Diese kann ein-, zwei- und mehrschichtig sein. Die Lamellen gehören stets der Rippe an, wie auch durch die Entwicklungsgeschichte des Blattes bewiesen wird. Ich unterscheide zwei Typen der Blattbildung, den von *Polytrichum piliferum* Schreb. und den von *Polytrichum Humboldtianum* Hmpe.

Reicht die dorsale Sklerenchymplatte bis zur einschichtigen Lamina, wie es bei erstgenannter Art der Fall ist, so kann von einer intermediären Zone nicht die Rede sein; Rippe und Lamina sind in diesem Falle sehr scharf getrennt. Schiebt sich jedoch zwischen

¹⁾ Linnaea, 1841, S. 308.

²⁾ Linnaea, 1844, S. 111.

³⁾ In Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora. Bd. IV, Abt. II, S. 612.

⁴⁾ P. G. Lorentz. Studien über Bau- und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose. S. 23.

die dorsale Platte und die Lamina, die, wie schon oben erwähnt, nicht einschichtig zu sein braucht, eine längere (*Polytrichum Humboldtianum* Hmpe.) oder kürzere (*Polytrichum commune* L.) Zwischenzone ein, so kann man Zweifel darüber hegen, ob man diese Zone zur Rippe oder zur Lamina rechnen soll. Die Entwicklungsgeschichte und die vergleichende Anatomie lehren, daß diese Schichten als Teile der Rippe aufzufassen sind, die intermediäre Zone als ein besonderer Teil des Blattes kommt also in Wegfall.

Betrachtet man Querschnitte durch die Blätter von *Polytrichum Himalayanum* Wils. und *Trichopilum simense* B. et S. unter dem Mikroskop, so hat man den Eindruck, als ob die Endzellen der Lamellen und die dorsalen Epidermiszellen eine einheitliche, d. h. zusammenhängende Zellenreihe bildeten. Man kommt unwillkürlich auf den Gedanken, daß die Lamellen durch Zerfallen eines früher zusammenhängenden Gewebes an der Blattoberseite entstanden sein möchten. Die Entwicklungsgeschichte belehrt uns indessen eines Besseren, doch wirkt der Eindruck so überzeugend, daß man sich nicht ohne weiteres von dem Gedanken freimachen kann, die Polytrichaceen könnten in der angegebenen Weise ihre Lamellen erhalten haben.

Es ist längst bekannt, daß viele Polytrichaceen außer den Lamellen an der Oberseite des Blattes noch solche an der Rückenseite, wenn auch in teilweise beschränkterem Maße, hervorbringen. Sie erinnern in dieser Beziehung durchaus an die analogen Bildungen der Blätter vieler *Campylopus*-Arten, insbesondere *Campylopus polytrichoides* De Not., *Oligotrichum javanicum* Dozy et Molkb. und *Pogonatum semilamellatum* M. erreichen, was die Zahl der Lamellen betrifft, den höchsten Grad der Organisation. Bei erstgenannter Art kommt noch hinzu, daß die Lamellen der Oberseite selbst wieder kurze Auszweigungen entwickeln. (Fig. 5 *a* u. *β*.) Im Gegensatz zu dieser Art muß die Lamellenbildung an der Unterseite bei *Pogonatum semilamellatum* M. (Fig. 6) als die reichere bezeichnet werden. Ansätze zur Lamellenbildung an der Rückenseite der Blätter, vor allem der Rippe, können bei vielen Polytrichaceen nachgewiesen werden.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich

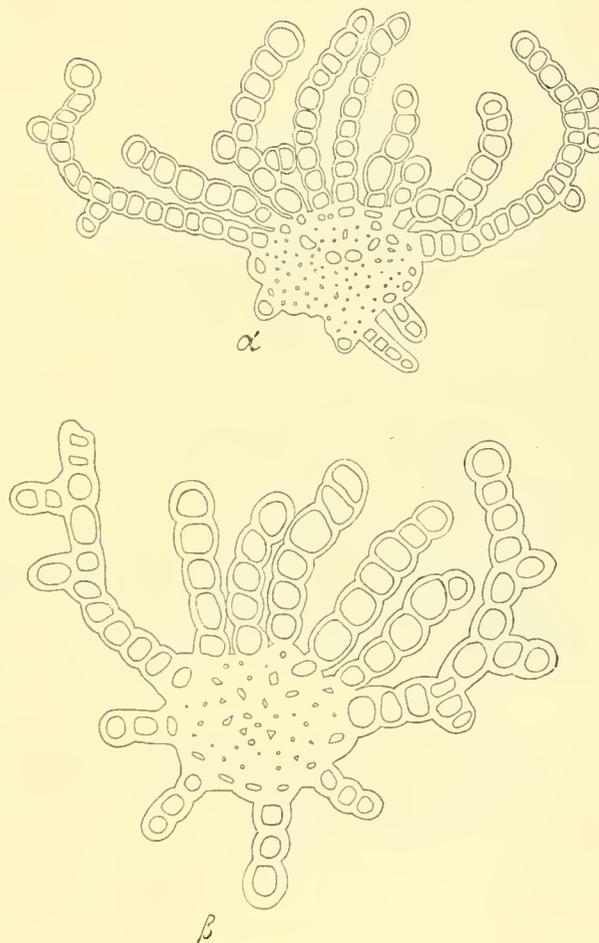


Fig. 5.

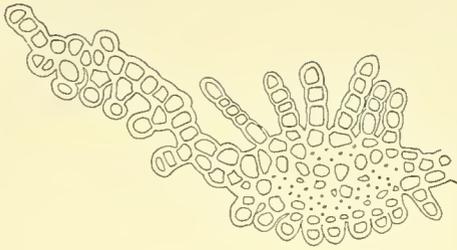


Fig. 6.

noch auf die eigentümliche Zahnbildung an der Unterseite der Blätter von *Catharinaea*-Arten aufmerksam machen. Unter den einheimischen Arten ist besonders *Catharinaea Hausknechti* Jur. et Milde hervorzuheben. Die Unterseite der Blätter dieser Art besitzt Zähnchen in schiefen Reihen. (Fig. 7 *a*.) Eine solche Reihe habe ich in Fig. 7 *b* abgebildet. Diese Zähnchen halte ich für lamellöse Organe, für Überbleibsel einer früheren reicheren Lamellenentwicklung. Die *Catharinaea*-Arten befinden sich meines Erachtens, was ihre Lamellen anbelangt, in einer rück-schreitenden Entwicklung. Auch der untere Lappen des doppelschichtigen Randes z. B. bei *Catharinaea tenella* Röhl. ist meiner Meinung nach als Rest einer früheren Lamelle aufzufassen.



Fig. 7.

Den Schluß dieses Abschnittes möge die Aufzählung derjenigen Polytrichaceen bilden, deren Blätter Lamellen nicht hervorbringen. Es sind *Pogonatum macrophyllum* D. et M., *Racelopus pilifer* D. et M.,¹⁾ *Oligotrichum minutum* C. M.²⁾ und *Pogonatum marginatum* Mitt.³⁾

¹⁾ Nach Engler-Prantl, Die Natürl. Pflanzenfamilien. Liefg. 23.

²⁾ Ibid. Liefg. 222, pag. 675.

³⁾ Ibid. Liefg. 222, pag. 690.

Entwicklung des Blattes bzw. der Lamellen der Polytrichaceen.

Soweit ich die über diesen Gegenstand veröffentlichte Literatur zu übersehen imstande bin, finden sich die ersten Angaben über das Blatt und die Lamellen der Polytrichaceen in der schon oben zitierten Abhandlung von Karl Müller „Über die Lamellen des Laubmoosblattes“. ¹⁾ Nach diesem Forscher vollzieht sich die selbständige Lostrennung der Blätter von der Stengelsubstanz nie gleichmäßig am ganzen Blatte, „vielmehr löst sich an der Mittelfläche desselben, wo sich der Nerv bildet, eine ganze Reihe von Zellen mit ab, welche aus der Blattsubstanz hervorragen“. Wir wissen heute, daß die Entwicklung des Polytrichumblattes einen ganz anderen als den von Müller geschilderten Verlauf nimmt, und was dieser über die Evolution der Lamellen von Polytrichum und die Zellfäden von *Barbula membranifolia* Schultz mitteilt, ist zum Teil so unvollständig, verworren und unzutreffend zugleich, daß es nicht der Mühe lohnt, hier näher darauf einzugehen. Müllers Bedeutung lag eben nicht in der Fähigkeit, morphologische und entwicklungsgeschichtliche Fragen zu behandeln, seine Stärke bekundete er vor allem auf dem Gebiete der Systematik, worin er zweifelsohne Hervorragendes geleistet hat.

Zwanzig Jahre später hat P. G. Lorentz ²⁾ in seiner Publikation „Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose“ die Entwicklung des Polytrichumblattes in einer für jene Zeit mustergültigen Form dargelegt. Mechanische Hilfsmittel vielerlei Art, die uns heute die Arbeit wesentlich erleichtern, standen Lorentz nicht zur Verfügung, um so mehr muß man sich über die verhältnismäßig große Selbständigkeit der entwicklungsgeschichtlichen Angaben wundern. Auch heute vermag oft die geschickteste Hand nur selten mit dem Rasiermesser einen wirklich brauchbaren Querschnitt durch die Endknospe des Polytrichumstämmchens herzustellen, in den meisten Fällen legen sich die jüngsten Blattanlagen zur Seite, so daß auch der gewissenhafteste Beobachter leicht das Opfer einer Täuschung werden kann. Durch die schiefe Lage der jüngsten Blattanlagen nämlich, besonders wenn der Schnitt nicht außerordentlich dünn ist, entstehen im Gesichtsfeld doppelte Konturen, die einer und derselben Wand angehören. Man glaubt dann oft, einen weiteren Entwicklungszustand vor sich zu haben, weil sich die Zahl der Konturen verdoppelt hat.

Manche Übelstände lassen sich jedoch bei Benutzung des Mikrotoms beseitigen; es können damit so dünne Querschnittslamellen hergestellt werden, daß eine Neigung derselben zur Seite und die Entstehung doppelter Konturen zur Unmöglichkeit wird, besonders wenn durch Unterlegen von Deckglassplittern der Druck des Deckglases nicht zur Geltung gelangen kann. Aber auch das Mikrotom versagt und führt uns auf Irrwege, wenn nicht auf die Lage der in der Stämmchenspitze vereinigten Blätter gebührend Rücksicht genommen wird. Es will mir scheinen, als ob dieser Punkt von vielen, z. B. auch von Lorentz, nicht genügend beachtet worden wäre. Fig. 8 stellt einen Längsschnitt durch die Stämmchenspitze einer Polytrichumart dar. (t Scheitelzelle.) Die jüngsten Blätter (a, b, c) bilden einen niedrigen, ziemlich stumpfen Kegel, seine Höhe wächst, er wird um so spitzer, je mehr wir uns den äußeren (d, e, f, g) bzw. älteren Blättern zuwenden. Wenn wir unmittelbar

¹⁾ Linnaea, 1844, S. 104, Mit 1 Tafel.

²⁾ P. G. Lorentz. Moosstudien, 1864, I, S. 22—25.

über der Scheitelzelle *t* einen Querschnitt — senkrecht zur Achse des Stämmchens — durch die Sproßspitze herstellen, so lehrt ein Blick auf Fig. 8, daß in diesem Falle Bilder entstehen müssen, die kaum zu deuten sind.

Die jüngsten Blattanlagen werden zunächst, wie auch Lorentz richtig angibt, durch Aufführung antikliner Membranen in eine größere oder geringere Anzahl von Zellen zerlegt. Darauf kommt es zur Entstehung von Membranen, welche die Bildung der Blattrippe einleiten. In meiner Inaugural-Dissertation „Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose“ (München, 1894), hatte ich bei Gelegenheit der Schilderung der Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Leucobryum vulgare* Hmpe. und *Octoblepharum albidum* und

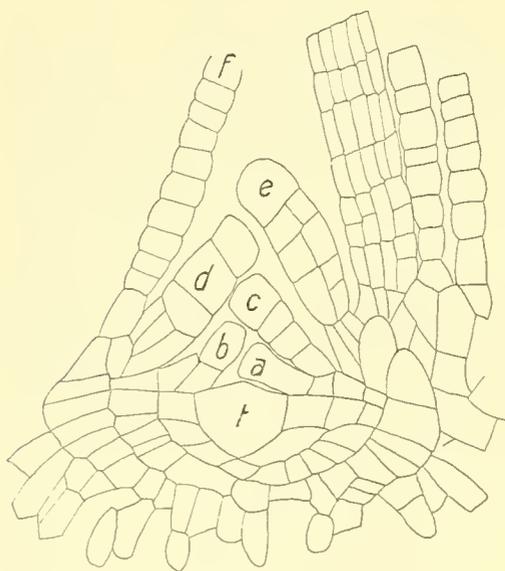


Fig. 8.

Arthrocormus Schimper auf die Tatsache hingewiesen, daß die Aufführung der Membranen zu beiden Seiten der Mediane des Blattes beider Arten streng von den Gesetzen der Symmetrie beherrscht wird. Ich hoffte nun, Ähnliches auch für die Blätter von *Polytrichum* nachweisen zu können, mußte mich aber von dem geraden Gegenteil überzeugen. Es ergab sich die Unmöglichkeit, Rippe und Lamina auf ganz bestimmte Zellen der jüngsten Blattanlagen zurückzuführen, was auch Lorentz hervorhebt. Schon in der Blattanlage und in allen Teilen einer solchen macht sich nämlich die Asymmetrie in der Entstehung von Membranen bemerkbar. Wie Fig. 9 zeigt, werden im obersten Teil eines jungen *Polytrichum*blattes zunächst nach erfolgter Fächerung durch antikline Membranen (*a*) mehrere perikline Wände (*b*) gebildet; wir sehen aber außerdem, daß noch eine antikline Wand (*c*) hinzugekommen ist, woraus hervorgeht, daß auch noch nachträglich antikline Membranen eingefügt werden können. Lorentz¹⁾ dagegen vermutet, daß „alle die Zellen, aus denen später die (der Zahl nach in den verschiedenen Blättern wechselnden) charakterisierten Abteilungen gebildet werden sollen, auf diese Weise vorher angelegt werden, ehe in einer der so gebildeten Zellen eine Weiterentwicklung eintritt“. Die Lage der Wände, wie sie aus Fig. 10 ersichtlich ist, — es handelt sich um einen etwas tiefer geführten Schnitt desselben jugendlichen Blattes — läßt sehr gut erkennen, daß die rechte Hälfte mehr gefördert ist als die linke. In Fig. 11, die über die Verhältnisse eines Querschnitts durch den basalen Teil eines jungen anderen Blattes orientiert, macht sich eine auffällige Förderung der linken Blatthälfte geltend. Bei Fig. 10 sind im rechten Blatfflügel, mit Fig. 9 verglichen, nicht weniger als vier Membranen hinzugekommen, denen nur eine einzige (*a*) im linken Flügel gegenübersteht. In der linken Blatthälfte von Fig. 11, die als die geförderte anzusehen ist, befanden sich von dem mittleren Zellenzug (5 Zellen) ab gerechnet, 21 Zellen, im linken dagegen eine Zelle weniger. Diese

¹⁾ Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose. S. 22, Taf. 4, Fig. 3.

Asymmetrie ist auch stets in fertigen Blättern leicht festzustellen. Studiert man die Entwicklungsgeschichte der Sklerenchymplatten, so kann man schon bei den jüngsten Stadien derselben die asymmetrische Anordnung der Membranen nachweisen. Fig. 12 führt uns die ersten Entwicklungsstadien der ventralen Sklerenchymplatte von *Polytrichum piliferum* Schreb. vor Augen. Wir sehen, daß zunächst durch perikline Wände die ventralen, schon im jüngsten Entwicklungszustand des Blattes vorhandenen Zellen (1 + 2 + 3 + 4), über

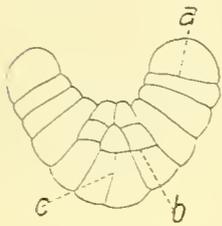


Fig. 9.

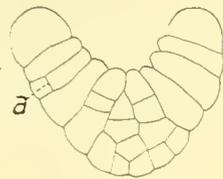


Fig. 10.

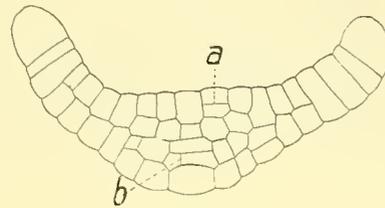


Fig. 11.

denen die jugendlichen Lamellen *d* stehen, geteilt werden; die Zelle 1 + 2 + 3 + 4 zerfällt durch die perikline Membranen *a*—*b* (Fig. 13) in die Zellen 1 und 2 + 3 + 4. Alsdann kommt es wieder zur Bildung antikliner Wände (*c*) in den beiden nach der Rückenseite des Blattes hin gelegenen Zellen 2 + 3 + 4. Bis hierher ist die Symmetrie nach jeder Richtung hin gewahrt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung jedoch macht sich die asymmetrische Membranbildung bemerkbar, denn die perikline Wände *e* entstehen nicht in den

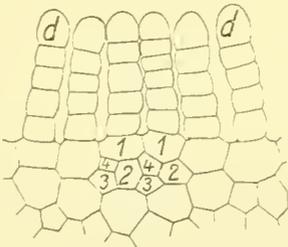


Fig. 12.

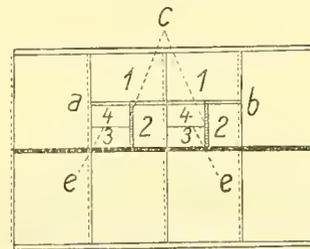


Fig. 13.

beiderseits der Mediane liegenden Zellen 2 und 3 + 4, vielmehr findet in der von der Symmetrielinie nach links gelegenen Zelle 2 die Aufführung der perikline Wand *e* nicht statt, sondern in der an die Zelle 2 nach links anstoßenden Zelle 3 + 4, wodurch die seither bestehende Symmetrie aufgehoben wird.

In Fig. 13 habe ich der Deutlichkeit halber den Verlauf der Entwicklung schematisch dargestellt, die gleichwertigen Membranen sind durch gleichartige Linien kenntlich gemacht.

Es ist nun überraschend, zu sehen, wie das junge Blatt, obwohl es andauernd im Verlauf seiner Entwicklung von den Gesetzen der Symmetrie in der Ausbildung neuer Membranen abweicht, trotzdem zähe an der symmetrischen Aufführung neuer Wände festzuhalten sucht.

Wie schon oben erwähnt wurde, wird ein jedes Segment der Scheitelzelle, das bei den Laubmoosen stets zu einem Blatte heranwächst, zunächst durch antikline Wände gefächert. (Fig. 9, 10, 11.) Darauf kommt es mit Ausschluß der äußersten Zellen, die zur einschichtigen Lamina werden, zur Entstehung perikliner Membranen (Fig. 11 u. 14.) Diesen Zug perikliner Wände habe ich in Fig. 14 mit den Buchstaben a—*a* bezeichnet. Wenn wir nun über die Symmetrieverhältnisse Aufschluß erhalten wollen, so müssen wir einen bestimmten Zellenkomplex, der in der Mediane des Blattes liegt, zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen machen. In Fig. 14, die ein schematisches Abbild von Fig. 11 darstellt, gibt der Pfeil die Mediane des Blattes an. Von diesem Zellenkomplex ab gerechnet sind durch die primären periklinen Wände (*a*) nach rechts fünf, nach links sechs Zellen abgeschnitten worden, so daß im rechten Blattflügel vier, im linken dagegen drei Zellen unzerlegt bleiben. Diese durch den Membranzug a—*a* geteilten Elemente werden zur Rippe, die später die beiden Sklerenchymplatten und eventuell auch die sogenannte intermediäre Zone

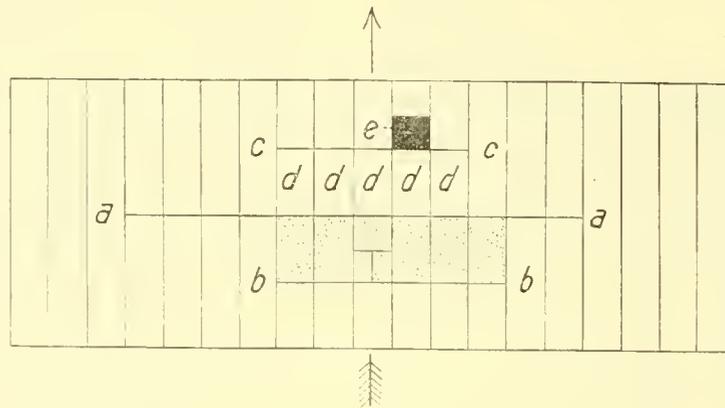


Fig. 14.

(*Polytrichum commune* L., *Humboldtianum* Hampe, *Lyellia crispa* Hook. u. a.) umfaßt. Wir sehen, daß schon auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe des Blattes die Symmetrie in der Anordnung der Membranen gestört ist. In der weiteren Entwicklung des Blattes eilt nun die umfangreichere dorsale Sklerenchymplatte in der Ausbildung der ventralen voraus. Die Entstehung beider Platten ist an die Aufführung neuer perikliner Wände gebunden. Diese zerlegen einen Teil der zuvor durch den Membranzug a—*a* geteilten primären Zellen noch ein Mal, so daß wir beiderseits der Mediane mehrere vierteilige Zellkomplexe zählen können. Auffällig ist nun, daß der perikline Membranzug b—*b*, von der Mediane aus betrachtet, rechts eine Zelle mehr teilt als links, dagegen gehorcht der Membranzug c—*c* wieder den Geboten der Symmetrie. Der Membranzug b—*b* springt also nach rechts um denselben Betrag mehr vor als a—*a* nach links, und hierdurch wird gleichsam die frühere Asymmetrie wieder zur Symmetrie erhoben. Mit der Aufführung der periklinen Wandzüge b—*b* und c—*c* nimmt auch die Bildung der Sklerenchymplatten ihren Anfang, wenn auch damit nicht behauptet werden soll, daß alle dadurch entstandenen Zellen zur Sklerenchymplatte selbst werden. In Fig. 11 bezeichnet die perikline Wand a den Anfang der ventralen Platte,

die betreffende Membran liegt asymmetrisch in der rechten Blatthälfte. (In Fig. 14 ist e die erste Zelle der ventralen Platte.) Die antikline Membran b in Fig. 11. die eine der fünf in der Symmetrielinie des Blattes liegenden Zellen teilt, setzt sich nicht, wie es die Symmetrie verlangen würde, in der Mediane an die beiden periklinen Wände an, sie zerlegt vielmehr die betr. Zellen in zwei sehr ungleich große Teilzellen. Fig. 15a führt den Querschnitt durch ein in der Entwicklung etwas weiter fortgeschrittenes Blatt von *Polytrichum piliferum* Schreb. vor. Die ventrale Sklerenchymplatte, aus den Teilungen der Epidermiszellen entstanden, hebt sich scharf von dem übrigen Gewebe ab; auch sieht man sofort, daß das Blatt bzgl. der Sklerenchymplatte eine Förderung nach der linken Seite hin erfahren hat. Das Mehr an Zellen auf diesem Blattflügel beträgt vier. (Punktierte Zellen.) Was die Lage der Membranen des ventralen Bündels anbelangt, so kann nicht bestritten werden, daß im Großen und Ganzen eine symmetrische Aufführung der Wände Regel ist, doch sind auch hier wieder deutlich Störungen wahrzunehmen. Einige wenige korrespondierende Membranen habe ich durch übereinstimmende Zahlen (1 1, 2 2, 3 3) gekennzeichnet. Die schematische Fig. 15b enthält alle durch die Symmetrie geforderten Wände. Von diesen sind a, b und c in Fig. 15a nicht vorhanden. Die ventrale Sklerenchymplatte entsteht also nicht in der Weise, daß die Epidermiszellen, über denen die Lamellen stehen, voneinander unabhängig durch Membranen zerlegt werden, vielmehr sind alle in ungefähr gleicher Entfernung von der Mediane vor sich gehenden Membranbildungen, die zu einer und derselben Epidermiszelle gehören, abhängig von unbekanntem Einflüssen, deren Wirkung aber deutlich in Erscheinung tritt.

Auf dem Querschnitt der Blätter fast aller *Polytrichaceen* treten drei Zellenzüge — bei *Dawsonia superba* Grev. und *Pogonatum macrophyllum* D. et M. u. e. a. sind es einige mehr — durch ihr größeres Lumen aus dem übrigen Gewebe scharf hervor. Der mittlere Zug, an den sich seitlich die Epidermiszellen der ventralen Blattseite anschließen, umfaßt die sogenannten „Deuter“. ¹⁾ Im jugendlichen Blatt werden diese „Deuter“ schon sehr früh

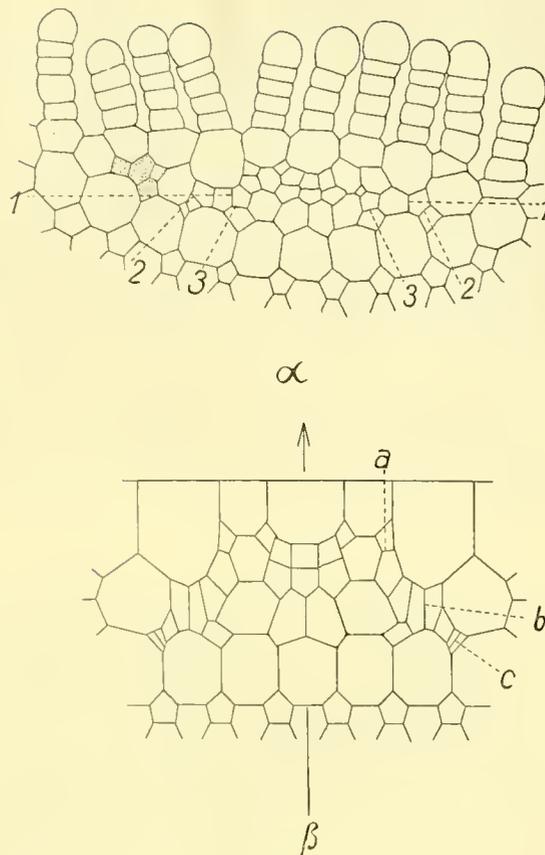


Fig. 15.

¹⁾ P. G. Lorentz, Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. 1867—1868, S. 374—378.

durch perikline Membranen abgeschnitten, im ausgewachsenen Blatt ist es aber nicht mehr möglich, die sogenannte „Zentralzelle“ (Fig. 16), die auf Querschnitten durch junge Blätter durch ihre Gestalt von den übrigen „Deutern“ etwas abweicht und durch die man sich die Mediane des Blattes gelegt denken muß, als solche zu erkennen. Auf Querschnitten durch die Blätter beschreiben die „Deuter“ einen nach der Bauchseite des Blattes offenen Bogen, eine Zelle nähert sich also dem Rücken des Blattes am meisten, doch wäre es vollständig verfehlt, in dieser Zelle nun die sogenannte „Zentralzelle“ erblicken zu wollen. Wenn es sich im jugendlichen Blatte um eine ungerade Zahl von „Deutern“ handelt, fällt es meist nicht schwer, die „Zentralzelle“ zu finden. (Siehe Fig. 10 u. 12). Auf anderen Querschnitten indessen, wo eine gerade Zahl von „Deutern“ sich ermitteln läßt, kann diese „Zentralzelle“ nur durch Kombination nachgewiesen werden. Es ist aber, um die Entwicklung des Polytrichumblattes genau verfolgen zu können, durchaus notwendig, diese „Zentralzelle“ aufzusuchen, da man nur mit ihrer Hilfe den Nachweis führen kann, daß die asymmetrische Aufführung der Membranen Regel ist und daß ein Übergewicht auf einer Blattseite durch ein eben solches auf der anderen ausgeglichen wird.

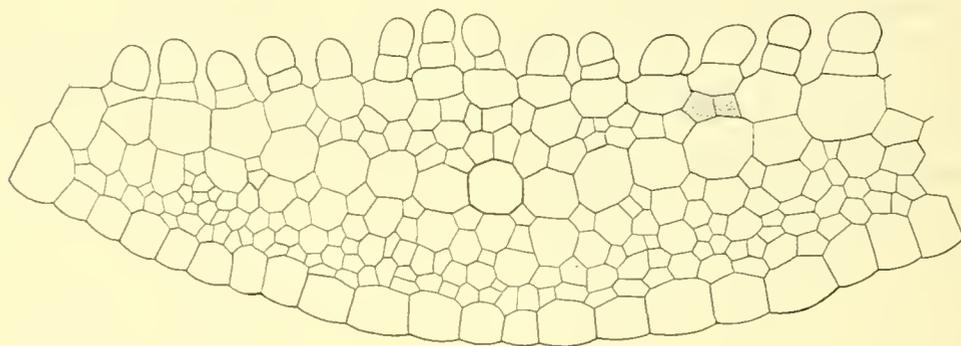


Fig. 16.

Lorentz behauptet, daß sich die „Zentralzelle“ durch eine (Taf. IV, Fig. 4) oder mehrere Wände teilen kann. „Dies scheint“, so schreibt er, „zuweilen individuell zu sein; bei einer Pflanze fand ich alle „Zentralzellen“ geteilt“. Demgegenüber bemerke ich, daß ich niemals eine Teilung der „Zentralzelle“ konstatieren konnte. Möglicherweise hat Lorentz die periklinen Wände, die zur Entstehung des ventralen Sklerenchymbündels Veranlassung geben, als weitere Teilungen der „Zentralzelle“ angesehen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt aber, daß (siehe Fig. 12 u. Fig. 14) die ventrale Platte ihre Entstehung der Aufführung perikliner Wände verdankt, die in den über den „Deutern“ nach der Bauchseite des Blattes hin gelegenen Epidermiszellen entstehen.

Bei allen bisher genauer untersuchten Laubmoosen hat man an der Stämmchenspitze das Vorhandensein einer meist dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle festgestellt. Eine Ausnahme machen Fissidens, Phyllogonium und Distichium. (Ob für Distichium wirklich der Nachweis einer sogenannten zweischneidigen Scheitelzelle erbracht ist, vermag ich nicht zu entscheiden.) Aus jedem Segment der dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle geht ein Blatt

hervor, das mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst. (Ausnahme *Buxbaumia*).¹⁾ Hoffmeister hat zuerst nachgewiesen, daß die Divergenz der Blätter, wenn sie nicht ein Drittel ist, durch das „Vorgreifen der Segmentwand in anodischer Richtung“ bedingt wird. Von der Richtigkeit der Hoffmeister'schen Beobachtung habe ich mich an zahllosen Querschnitten durch die Stämmchenspitze vieler *Polytrichaceen*arten überzeugen können. Bei zahlreichen Arten aus dieser Familie sind die Blätter nach $\frac{3}{8}$ gestellt,²⁾ obwohl sie, wenn die Segmente der Scheitelzelle streng parallel zu den Wänden derselben aufgeführt würden und sonstige Verschiebungen, die mit der Bildung des Stämmchens ohne Zweifel zusammenhängen, nicht einträten, die Divergenz $\frac{1}{3}$ zeigen müßten. Jenem Vorgreifen der Segmentwände in anodischer Richtung schreibe ich es zu, wenn sich in der Entwicklung der Blätter andauernd Abweichungen gesetzmäßiger Art von der symmetrischen Anlage neuer Membranen zeigen.



Fig. 17.

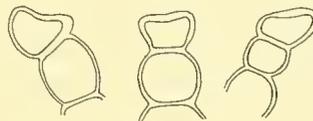


Fig. 18.

In seltenen Fällen verrät auch die Ausbildung der Lamellen des fertigen Blattes mehrerer *Polytrichum*arten, daß sich bei der Blattentwicklung Einflüsse geltend machen, von denen wir annehmen müssen, daß sie mit den Symmetrieverhältnissen des Blattes in innigster Beziehung stehen. Ich denke an die auffällige Gestaltung der Endzellen der Lamellen von *Polytrichum subremotifolium* Hampe, die durchaus den Gesetzen der Symmetrie entspricht. Die Endzellen der beiderseits der Mediane des Blattes stehenden Lamellen besitzen eigenartige schnabelförmige Fortsätze, die in der rechten Blatthälfte nach rechts, in der linken nach links gerichtet sind. Nur die Endzelle der in der Mittellinie des Blattes angehefteten Lamelle ist symmetrisch gebaut. (Fig. 17 u. 18.) Leise Anklänge an diese bei der genannten Art so scharf hervortretende Symmetrie finden wir auch noch bei anderen *Polytrichaceen*. C. Müller hat eine ähnliche Ausbildung der Lamellenendzellen bei *Pogonatum Olygodus* Kunze beobachtet. Seine Arbeit „Über die Lamellen des Laubmoosblattes“ bringt auf Taf. IV Fig. 17 ein Bild des Blattquerschnittes jener Art. Falsch an dieser Figur ist jedenfalls, daß die schnabelförmigen Fortsätze fast aller Endzellen nach derselben Seite, und zwar nach rechts gewendet sind; ich nehme an, daß dieser Querschnitt nicht dem *Pogonatum Olygodus* Kunze angehört, denn die Blätter von Exemplaren aus dem Berliner Herbar, die Müller selbst bestimmt hat, haben eine ganz andere Ausbildung der Lamellen.

Zahlreiche *Polytrichaceen*arten vom Typus unserer *Polytrichum piliferum* Schreb. wie *Polytrichum nano-globulus* C. Müll., *pallidicaule* C. Müll., *Antillarum* Rich., *macrorhaphis* C. Müll., *aristiflorum* Mich., *brachypyxis* C. Müll., *aristatum* Schpr., *rhacomitrium* C. Müll. und viele andere Arten haben die bei sehr zahlreichen Formen noch erhaltene Bewegungsfähigkeit des laminaren Teils ihrer Blätter fast vollständig eingebüßt. Im trockenem wie

1) C. Göbel, Organographie. II. Teil., I. Heft, S. 352 u. 353.

2) P. G. Lorentz, Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose. S. 20.

im turgeszenten Zustand sind die meist sehr gut ausgebildeten einschichtigen Blattsäume der genannten Arten nach oben umgeschlagen, bei manchen Spezies, wie *Polytrichum macrorhaphis* C. Müll., *brachypyxis* C. Müll. und *aristiflorum* Mich. greifen die Ränder im oberen Teil des Blattes ziemlich weit übereinander, in der Regel klafft aber zwischen beiden Rändern ein schmaler Spalt, der sich längs der Mitte des Blattes hinzieht. Besitzen nun die Blätter schon im jugendlichen Zustand diese Ausbildung oder verlieren die Laminarteile erst später ihre Bewegungsfähigkeit? Die Untersuchung ergab, daß die Blätter schon sehr früh mit den nach oben umgeschlagenen Rändern ausgestattet sind, zu einer Zeit schon, wo die Endzellen der Lamellen z. B. bei *Polytrichum piliferum* Schreb. noch nicht die eigentümlichen hyalinen, flaschenförmigen apikalen Wandverdickungen aufweisen. (Fig. 19. c = Zentralzelle. Über dieser nach der Bauchseite des Blattes hin vier punktierte Zellen, aus den ventralen Epidermiszellen entstanden, als Anfang des bauchständigen Sklerenchymbündels).

Alle *Polytrichaceen* können, wenn die Zahl der Lamellenendzellen zum Einteilungsprinzip erhoben wird, in zwei Kategorien untergebracht werden: Die erste umfaßt die weitest aus größte Anzahl von Arten, es gehören zu ihr alle Formen, deren Lamellen in eine einzige Endzelle auslaufen, in die zweite Kategorie, die verhältnismäßig wenige Spezies umfaßt, — *Polytrichum flexuosum* C. Müll., *Humboldtianum* Hampe, *purpurascens* Hampe, *rufisetum* Wils., *Pogonatum microstomum* Br. Eur. u. a. — stelle ich diejenigen Arten, bei denen die Lamellen einen höheren Grad der Organisation durch Verdoppelung ihrer Endzellen erreichen. Wie es scheint, besteht zwischen der Höhe und der sonstigen Ausbildung der Lamellen eine überall zu beobachtende Korrelation. Bei *Polytrichum Humboldtianum* Hampe (Fig. 20), dessen Lamellen in ihrem einschichtigen Teil meist aus nur zwei Zellen bestehen, erlangen, soweit meine Beobachtungen reichen, die Endzellen der Lamellen den höchsten Grad der Ausbildung insofern, als hier oft die beiden letzten Zellen eine Verdoppelung erfahren. Auch die Lamellen der übrigen Arten gehören zu den niedrigsten, die ich bei *Polytrichaceen* vorfand. Die wasser-saugende und wasserhaltende Kraft der Lamellen nimmt ohne Zweifel in demselben Maße ab, wie die Zahl der sie zusammensetzenden Zellen sich vermindert; es ist also wohl leicht denkbar, daß die stärkere Ausbildung der Endzellen einen Ausgleich herbeizuführen imstande ist. Bei *Polytrichum rufisetum* Wils. besteht der einschichtige Teil der Lamellen meist aus zwei, seltener drei Zellen, in den Seitenpartien ist oft nur eine Fußzelle vorhanden, bei *Polytrichum flexuosum* C. Müll. (Fig. 21 a u. b) finden wir im mittleren Teil des Blattes in der Regel drei, nach den Seiten hin zwei, nach den Rändern meist nur eine Zelle, ähnliche Verhältnisse gelten für *Pogonatum microstomum* Br. Eur. (Fig. 22.)

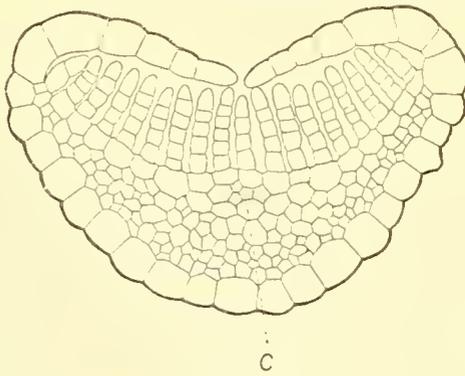


Fig. 19.



Fig. 20.

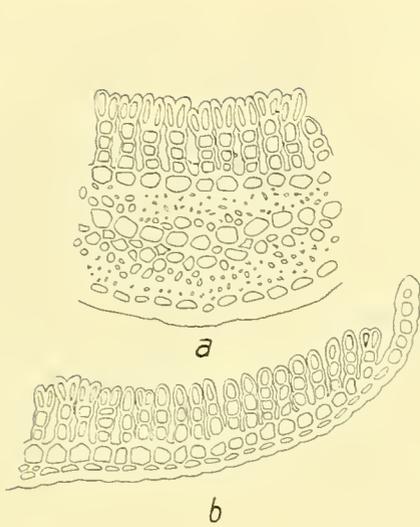


Fig. 21.

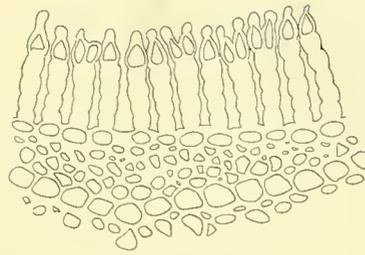


Fig. 22.

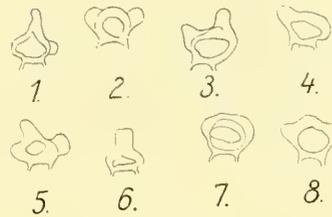


Fig. 23.

Mit der Verdoppelung der Endzellen, wodurch eine sehr bedeutende Verdickung des Lamellenrandes hervorgebracht wird, steht aber noch eine andere, für das Leben, bzw. die Wasserversorgung der fraglichen Arten sehr wertvolle Einrichtung im Zusammenhang. Die verdoppelten Endzellen springen, wie auf Querschnitten sehr deutlich zu erkennen ist, um ein Bedeutendes nach den Seiten vor; die Folge davon ist, daß die Zellflächen ziemlich weit auseinander rücken, und dieser Umstand bewirkt wieder, daß in den relativ großen Zwischenräumen nicht unerhebliche Mengen Wasser festgehalten werden können. Die genannten Arten besitzen im Verhältnis zur Höhe der Lamellen tatsächlich die größten Hohlräume; was ihnen also durch ihre sonstige geringere Größe an der Fähigkeit abgeht, größere Wassermengen zu speichern, das ersetzen sie in vortrefflicher Weise durch die Ausbildung großer interlamellöser Hohlräume. (Fig. 20 u. 22.)

Es darf ohne Übertreibung behauptet werden, daß bei den meisten Polytrichaceen die Größe der Hohlräume zwischen den Lamellen abhängig ist von der Beschaffenheit der Lamellenendzellen. Je mehr sich diese durch ihre Größe, besonders aber ihre Breite von den übrigen Zellen der Lamelle unterscheiden, desto größer sind die Entfernungen zwischen je zwei Lamellen und die von diesen geschaffenen Hohlräume.

Was den feineren Bau der Endzellen betrifft, so herrscht bei den zahlreichen Formen eine Mannigfaltigkeit, wie man sie sich kaum größer vorstellen kann. Der einfachste Fall liegt vor, wenn die Endzellen, wie es für *Catharinaea undulata* und sehr zahlreiche andere Polytrichaceen zutrifft, mit den übrigen Lamellenzellen übereinstimmen. Dem kompliziertesten Bau begegnen wir bei *Polytrichum nano-globulus* C. Müll., dessen Endzellen außer der bei xerophilen Arten vorhandenen flaschenförmigen hyalinen Anfügung noch seitliche Emergenzen an letzterer hervorbringen. (Fig. 23 1—8.) Beide Extreme können als Anfangs- und Endpunkte einer Linie aufgefaßt werden, auf der zahlreiche Zwischenglieder den Übergang vom einfachsten zum verwickeltesten Stadium vermitteln. Eine solche

Reihe hier aufzustellen und in ihren einzelnen Gliedern bildlich vorzuführen, gestattet der zur Verfügung stehende Raum nicht.

Es dürfte sich aber trotzdem empfehlen, diesem Gegenstand noch eine kurze Besprechung zu widmen.

Bei den *Catharinaea*-Arten, die ich untersuchte, sind alle Membranen der Lamellen, auch die der Endzellen, von gleicher Dicke. (Fig. 33 1.) Die Arten dieser Gattung dürfen wir zu den ausgesprochen hygrophilen rechnen, die einheimischen Spezies kommen ausschließlich an feuchten und in der Regel schattigen Plätzen vor, dementsprechend ist auch die Zahl der wenig hohen Lamellen gering. (3—8.) Bei den meisten Polytrichaceen aber, so darf behauptet werden, sind die Wände der Lamellenendzellen ihrer Aufgabe entsprechend mehr oder weniger verdickt. Der Unterschied zwischen Endzellen und den übrigen Elementen der Lamellen tritt z. B. bei *Polytrichum brachypelma* C. Müll. (Fig. 33 2) sehr gut hervor. Eine weitere Komplikation besteht darin, daß die verdickten Wände der Endzellen eine nochmalige Anfügung in Gestalt hyaliner Massen erhalten. So bei *Polytrichum alpinum* Dill. (Fig. 33 8), einer durchaus xerophilen Art; der obere Teil der Endzellenwand ist ungemein stark verdickt, außerdem aber noch durch sehr zahlreiche Körnchen hyaliner Art verstärkt. Auf mehr glatte hyaline Massen stoßen wir bei den zum Typus des *Polytrichum piliferum* Schreb. gehörigen Formen. (Fig. 24 links.) Diese hyalinen Anfügungen und stark verdickten Membranen sind deutliche Anzeichen von Xerophilie; es gestattet also die Anatomie der Lamellen einen Rückschluß auf die Beschaffenheit der Örtlichkeiten, an denen die zugehörigen Arten vorkommen. Gübel bildet in Heft 1, Flora 1906, Seite 17, die Lamellen von der mir unbekanntem *Dawsonia longiseta* ab und bemerkt, daß sie trockenere Stellen als *Dawsonia superba* bewohnt. In der Tat stimmt jene Art in der Ausbildung der Lamellen, besonders deren Endzellen fast ganz mit jenen Formen überein, deren Xerophilie außer Zweifel steht, die ich zum Typus des *Polytrichum piliferum* Schreb. rechne.

Auf einen Punkt möchte ich noch besonders aufmerksam machen. Man beobachtet, daß die Endzellen der Lamellen bei zahlreichen Polytrichaceen im Laufe ihrer Entwicklung von oben her eine Einknickung bzw. Einbuchtung erfahren, wodurch eine an der oberen Kante der Lamelle verlaufende Rinne hervorgebracht wird. Unser häufiges *Polytrichum commune* L. (Fig. 339) besitzt solche Endzellen. Andere Arten mit derartiger Ausbildung der Endzellen sind *Polytrichum subpilosum* P. B., *Buchanani* Broth., *Preussii* Broth. und *longissimum* C. Müll. Von sehr wechselnder Gestalt sind diese Einknickungen bei *Polytrichum robustum* C. Müll., wie die sechs Endzellen Fig. 33, 13 beweisen. Eine solche Furche muß sich in eine große Zahl kleiner, niedriger, wannenartiger Behälter auflösen, wenn die Querwände der Lamellenendzellen nach oben ebenso hoch wie ihre Seitenwände vorspringen. Eine derartige Einrichtung fand ich bei dem fraglichen *Polytrichum Olygodus* Kunze.

Was wird durch diese Einrichtung erreicht? Erstens ausnahmslos eine Verbreiterung der Endzelle selbst, beide Seitenwände werden voneinander entfernt und wirken rännlich genau so wie die Doppelendzellen. Zweitens dient diese Furche zur Aufnahme von Wasser, das von hier aus langsam in die Zellen eindringen kann: Drittens ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sie für sich oder mit Wasser erfüllt wie eine Linse wirken, durch die das Licht nach allen Richtungen zerstreut wird, so daß es auch zu den tiefer liegenden Teilen der Lamellen gelangt; ich bin von dieser Wirkungsweise fest überzeugt

Was hier bezüglich der Endzellen ganz allgemein gesagt wurde, gilt im besonderen auch von den Arten mit den komplizierteren Doppelendzellen der Lamellen; es muß jedoch hinzugefügt werden, daß sich bei diesen eine solche an Zwischengliedern reiche Reihe, da die Lamellen von nur wenigen Polytrichaceen doppelte Endzellen besitzen, nicht aufstellen läßt. *Polytrichum Humboldtianum* und *Pogonatum microstomum* Br. Eur. könnten als Anfangs- bzw. Endglied der Reihe gelten.

Wie ich schon früher hervorhob, sprach Treviranus die — übrigens richtige — Vermutung aus, es möchte sich bei den Lamellen der Polytrichaceen um Vorrichtungen handeln, die dazu dienen, Feuchtigkeit aufzusaugen und festzuhalten, wogegen C. Müller eine Art Ablagerungsstätte, eine Art Schutthaufen für überflüssigen Nahrungssaft darin erblickte. Später deutete man die eigenartigen Zellplatten als Verstärkung des Assimilationssystems; Göbel¹⁾ wies jedoch darauf hin, daß ihre Aufgabe wohl darin bestehe, Wasser kapillar festzuhalten, da ohne letzteres die Assimilation nicht vor sich gehen könne. Es steht für mich fest, daß die Lamellen in erster Linie der Wasseraufnahme und Wasserspeicherung dienen und daß das assimilatorische Moment erst an zweiter Stelle in Betracht kommt. Die beste Stütze für die Richtigkeit der Auffassung von Treviranus, Göbel und mir finde ich in den festen Beziehungen, die sich zwischen dem anatomischen Aufbau der Blätter einerseits und dem Standorte der in Frage kommenden Arten andererseits nachweisen lassen. Wir dürfen erwarten, daß z. B. Formen, deren Vorkommen an sonnige, trockene Stellen gebunden ist, in dem Aufbau der Blätter und besonders der Lamellen sich wesentlich von denjenigen Arten unterscheiden, die an feuchten und schattigen Stellen wachsen. Die anatomischen Untersuchungen täuschen unsere Erwartungen nicht, wir vermögen die zu schildernden Einrichtungen nur als funktionelle Anpassungen aufzufassen.

„Wir können es einer Pflanze direkt ansehen, ob sie in der Natur trockene oder feuchte Standorte bewohnt, aber nicht, ob sie der Flora eines kalten oder warmen Klimas angehört“, sagt Schimper²⁾ mit Recht, und dies gilt auch für die Polytrichaceen mit der Einschränkung, daß ein oberflächliches äußeres Anschauen bei diesen weniger hochstehenden Pflanzen nicht ausreicht, sondern stets durch die Erforschung der inneren Verhältnisse ersetzt werden muß.

Schimper unterscheidet zwei große ökologische Klassen, die Hygrophyten und Xerophyten, und schiebt als minder scharf umgrenzte Gruppe zwischen beide die sogenannten Tropophyten ein, „deren Existenzbedingungen je nach der Jahreszeit diejenigen von Hygrophyten und Xerophyten sind.“³⁾ Zu den Tropophyten rechnet er die große Mehrzahl der Pflanzen unserer Flora. „Die Struktur der perennirenden Teile ist bei ihnen xerophil, die der nur während der nassen Jahreszeiten vorhandenen hygrophil.“ Diese dritte ökologische Klasse kommt für unsere Betrachtung sicher nicht in Frage, da die Polytrichaceen in ihren vegetativen Organen stets dasselbe Bild gewähren. Ich will nun versuchen, nachzuweisen, daß bei zahlreichen Polytrichaceen die Kenntnis der Struktur der Blätter uns in den Stand setzt, zu entscheiden, ob wir es mit einer hygrophilen oder xerophilen Art zu tun haben.

¹⁾ Flora, 1893, p. 430.

²⁾ Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, p. 40.

³⁾ Schimper, Pflanzengeographie, p. 5.

Zu den Polytrichaceen mit überraschend deutlich erkennbarer xerophiler Struktur rechne ich die Formen vom Typus unseres einheimischen *Polytrichum piliferum* Schreb., die ich bereits auf Seite 471 genannt habe.

Bei allen diesen Arten sind die verhältnismäßig sehr breiten einschichtigen Säume des Spreitenteils nach oben umgeschlagen, so daß die Rippe mit den aufstehenden Lamellen bis auf einen meist sehr schmalen Spalt von ihnen bedeckt wird, bei manchen Arten wie *Polytrichum aristiflorum* Mitt. und *brachypyxis* C. Müll. greifen die Blattsäume im oberen Teil des Blattes übereinander. Eine Analogie bieten einige Arten der Gattung *Barbula*, wie *B. aloides* B. et S., *ambigua* B. et S. und *rigida* Schultz. Es leuchtet ein, daß durch die beschriebene Einrichtung, obwohl keine Volumänderung eintritt, eine sehr bedeutende Verkleinerung der Oberfläche hervorgebracht wird, eine Folge hiervon ist zweifellos die Herabsetzung der Transpirationsgröße. Es kehrt hier eine bei den höheren Pflanzen längst als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration bekannte Einrichtung, die des Rollblattes, wieder. Zudem sind die Wände der laminaren Blattteile dieser xerophilen Arten stark verdickt, besonders gilt dies von der dorsalen Seite.

Von den von mir untersuchten, sehr zahlreichen Polytrichaceen unterscheiden sich die genannten Arten vor allem durch die überaus kräftige Ausbildung der dorsalen Sklerenchymplatte, die das Blatt in seiner ganzen Breite durchzieht und auch den größten Teil der nichtlamellosen Spreitenpartie einnimmt. Vergleicht man einen Blattquerschnitt eines *Polytrichum* vom Typus des *Polytrichum piliferum* Schreb. mit einem solchen der drei *Barbula*-Arten, so glaubt man auf den ersten Blick, auch bei letzteren Querschnitte von *Polytrichum*blättern vor sich zu haben. Die in Betracht kommenden *Polytrichum*- und *Barbula*-Arten gehören zu den Xerophyten, die starke Entwicklung der sklerenchymatischen Elemente liefert den deutlichsten Beweis.

Für höhere Pflanzen ist experimentell nachgewiesen worden, daß, falls man bei verminderter Wasserzufuhr die Transpiration beschleunigt, in der Regel die chlorophyllführenden Palissadenzellen der Blätter eine Vergrößerung in der Richtung ihrer Längsachse erfahren. Ich glaube nun nicht zu weit zu gehen, wenn ich die Lamellen der Arten vom *Polytrichum piliferum*-Typus als ein Analogon zu den Palissadenzellen der Blätter höherer Pflanzen auffasse; abgesehen von der Aufgabe der Wasserspeicherung stehen die Lamellen im Dienste der Assimilation. Dieser Aufgabe können aber die Lamellen der in Betracht kommenden Polytrichaceenarten um so leichter gerecht werden, als sie die größten sind, die wir bei den Polytrichaceen antreffen. Die xerophile Struktur gibt sich also auch in der Organisation der Lamellen zu erkennen.

Noch in einigen anderen Punkten stimmen die Arten vom Typus des *Polytrichum piliferum* Schreb. überein. Die Endzellen der Lamellen der von mir untersuchten Arten haben nämlich alle dieselbe flaschenförmige hyaline Membranverdickung, die bei hygrophilen Formen niemals vorkommt; zwischen Blattbau im allgemeinen und der Ausgestaltung der Lamellenendzellen besteht also eine feste Beziehung. Breitet man ein Blatt von *Polytrichum piliferum* Schreb. z. B. ohne Druck des Deckglases auf dem Objektträger aus, so leuchten bei richtiger Anwendung des Spiegels die flaschenförmigen hyalinen Verdickungen als Punktreihen durch. Weiter verdient die eigentümliche Gestalt (Fig. 25), die Färbung der Membranen, sowie der geringe Gehalt an festen Bestandteilen im Innern der Zellen des laminaren Saumes hervorgehoben zu werden. Bei letztgenannter

Art sind die Zellen des Blattsauces, die man mit einem Doppelfenster, das sich aus zahlreichen kleinen Scheiben zusammensetzt, vergleichen kann, wasserhell; betrachtet man ein turgeszentes Blatt von der Oberseite, so schimmert das grüne Lamellengewebe durch, so dass das Auge die über diesem liegenden Säume gar nicht sieht. Leicht nimmt das Licht seinen Weg durch die Säume in das Innere zu den Lamellen; nur wenige Körper — ob dieselben Licht überhaupt absorbieren, muß unentschieden bleiben — innerhalb der Saumzellen und die Membranen, die auch hell sind, könnten dem durchgehenden Licht sich hindernd in den Weg stellen, was aber kaum anzunehmen ist. Bei Verlust des Wassers verengt sich der Spalt zwischen den Säumen, indem die verdickten hyalinen und gewellten Ränder — das habituell sehr ähnliche *Polytrichum nano-globulus* C. Müll. stimmt darin mit *P. piliferum* überein — der laminaren Platten einander nähern; im lufttrockenen Zustand greifen Wellenberge und Wellentäler der Ränder z. T. lückenlos ineinander und stellen einen vorzüglichen Verschluss des Hohlraums an der Blattoberseite her, eine Einrichtung, die zweifellos eine übermäßige Verdunstung des vorhandenen Wassers zu verhindern imstande ist.

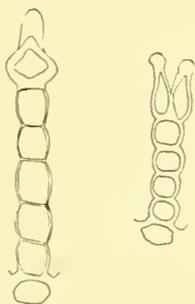


Fig. 24.

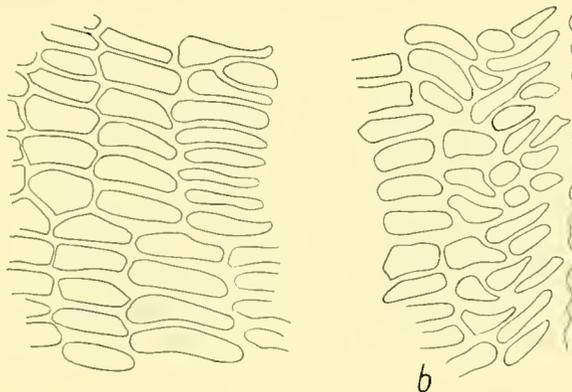


Fig. 25.

Die Färbung der Membranen der laminaren Blattteile darf nicht als ein nebensächliches Moment angesehen werden. Bei *Polytrichum brachypyxis* C. Müll. erscheint das Gewebe im durchfallenden Licht hellbraun, ebenso bei *Polytrichum rhacomitrium* C. Müll. und *P. nano-globulus* C. Müll., bei *P. pallidicaule* C. Müll. hellgelb.

An Querschnitten durch die Blätter der genannten Arten fällt im Gegensatz zu zahllosen *Polytrichaceen* die ungewöhnlich dichte Stellung der Lamellen auf, größere Lücken zwischen diesen fehlen, nur vereinzelt begegnet man schmalen, spaltenförmigen Hohlräumen. Bei xerophilen Arten sollte man aber das gerade Gegenteil erwarten. Berücksichtigt man aber, daß diese Spezies die dicksten Blätter und höchsten Lamellen besitzen und daß sie über eine ganze Reihe vorzüglicher Einrichtungen zur Wasserspeicherung und Herabsetzung der Transpiration verfügen, so erweist sich die lockere Stellung der Lamellen als vollständig überflüssig.

Es ist kein Zufall, daß gerade unter diesen xerophilen Formen vom Typus des *Polytrichum piliferum* Schreb. sich einige befinden, deren Blätter eine wohlausgebildete hyaline Spitze, ein sogenanntes Glashaar, besitzen; solche Arten sind die letztgenannte und das in

bedeutender Höhe am Kilimandscharo vorkommende *Polytrichum nano-globulus* C. Müll. Derartige Glashaare finden wir bei Bryophyten, die an trockenen, sonnigen Plätzen vorkommen.¹⁾ Wir dürfen annehmen, daß diese beiden Arten im Kampfe ums Dasein infolge äußerer Einwirkungen in den Besitz eines solchen Glashaares gelangt sind. Kultiviert man *Polytrichum piliferum* Schreb. in feuchter Luft, wie ich es getan, so kommen die Glashaare in Wegfall.

Die symbiotische Natur des Flechtenthallus ist längst erkannt und dürfte heute kaum noch einen ernsthaften Gegner finden. Bestimmte Algenarten, vor allem solche aus den Abteilungen der Schizophyceen und Chlorophyceen sind mit den Hyphen gewisser Asko- und Basidiomyceten zu einer Lebensgemeinschaft verbunden und setzen das Flechtenlager zusammen. Aber auch mit höheren Pflanzen gehen mehrere niedere Algenarten ein, wenn auch weniger inniges symbiotisches Verhältnis ein; das bekannteste Beispiel ist das der *Anabaena Azollae*, die man stets zwischen Ober- und Unterlappen der Blätter von *Azolla caroliniana* antrifft. Es ist nun nicht einzusehen, warum nicht auch in anderen Gruppen des Pflanzenreichs, z. B. bei den Bryophyten symbiotische Verhältnisse vorkommen sollen. In den Zwischenräumen der Lamellen sehr zahlreicher Polytrichaceen fand ich stets Algen, von denen die meisten wohl den Familien der Nostocaceen und Palmellaceen zuzuweisen sein dürften. Was mich aber in der Überzeugung bestärkt, daß es sich in vielen Fällen nicht um ein zufälliges Eindringen der in Frage stehenden Algen in die Hohlräume zwischen den Lamellen, sondern um eine wirkliche Symbiose handelt, ist die sicher von mir festgestellte Tatsache, daß die Lamellenhöhlräume und die Oberseite der Blätter bei bestimmten Arten auch von ganz bestimmten Algenspezies bevölkert werden. Es handelt sich, soweit meine Beobachtungen reichen, stets um Algen, die eine Schleimhülle entwickeln. Dieser kommt bekanntlich in hohem Grade die Fähigkeit zu, Wasser zu speichern, das sie aber nur langsam wieder abgibt. Welcher Vorteil für die kompliziert gebauten Blätter der Polytrichaceen sich aus dieser losen Verbindung ergibt, liegt klar auf der Hand. Bei *Pogonatum microstomum* Br. Eur. beobachtete ich an den Spitzen zahlreicher Blätter desselben Stämmchens größere, mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbare, klumpenförmige Anhäufungen der Fäden einer Cyanophyce, die, innig miteinander verbunden, in eine große, durch Schleimmassen gebildete Gallerte eingebettet waren. (Fig. 26). Noch auffälliger ist die Erscheinung bei *Polytrichum mahense* Besch., dessen Blätter, von der Seite betrachtet, wie mit Fransen eingefast erscheinen. In diesem Falle handelt es sich um eine außerordentlich zarte *Oscillarie*, deren Fäden in ungeheurer Anzahl die Lamellenzwischenräume und die Oberseite der Blätter bewohnen. (Fig. 27. Siehe auch das bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete Stück eines Blattes der letztgenannten Art. Fig. 28.) Bei *Pogonatum Junghuhnianum* Dozy et Molkboer und e. a. bildeten die Algenfäden an der Oberfläche der Lamellen mit ihren Schleimhüllen ebenfalls eine zusammenhängende Decke, die man für sich mit der Nadel abheben konnte. (Fig. 29.)

Über die bei Verlust des Wassers eintretenden Schrumpfungs- und Bewegungserscheinungen der Blätter mehrerer Polytrichaceen, wie *Dawsonia superba* Grev. und *Polytrichum piliferum* Schreb. habe ich im Band 96 Heft 3 der Zeitschrift „Flora“ ausführliche

¹⁾ C. Göbel. Organographie. Teil II, Heft I, Bryophyten, p. 363 und Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora. 1894, p. 39.

und, wie ich glaube, auch ausreichend erklärende Mitteilungen veröffentlicht. Bei *Dawsonia superba* Grev. wird das Blatt meist von drei, selten von vier Sklerenchymplatten durchzogen. An Ausdehnung nehmen diese Platten von der Rücken- nach der Bauchseite allmählich ab. Beobachtet man einen Blattquerschnitt unter dem Mikroskop in dem Augenblick, wenn er sein Wasser verliert, so kann man mit Leichtigkeit feststellen, daß diese sklerenchymatischen Stränge infolge ihrer starken Zusammenziehung einen Zug nach den Flügeln des Querschnittes und nach der ventralen Linie desselben ausüben. Alle Stränge kontrahieren sich nach der Symmetrielinie des Schnittes, und es hat den Anschein, als ob ein System von Gummibändern, deren Enden in der Mediane befestigt sind, mit ihren freien Enden die übrigen Teile des Querschnittes nach dem mittleren Teile desselben hinzögen. Die Lumina der weiteren Zellen der Sklerenchymplatten werden, sobald die Kontraktion der letzteren vor sich geht, gestaltlich bedeutend verändert. Aber auch die übrigen weitlumigen Elemente nehmen an der Gestaltveränderung teil und erfahren eine Streckung in der Richtung, in der die Kraft wirkt. Die transversalen Bewegungen des Blattes von *Dawsonia superba* Grev. sind also lediglich auf das Verhalten der Sklerenchymplatten zurückzuführen.



Fig. 26.

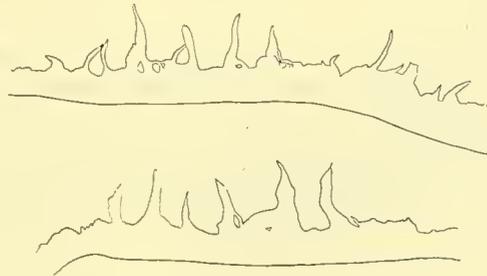


Fig. 27.



Fig. 28.

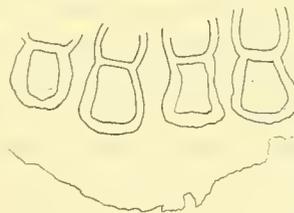


Fig. 29.

Bei *Polytrichum piliferum* Schreb. und vielen exotischen Arten, wie *P. aristiflorum* Mitt., *brachypyxis* C. Müll., *rhacomitrium* C. Müll., *pallidicaule* C. Müll., *nano-globulus* C. Müll. und vielen anderen, überdecken die breiten Laminarsäume im turgeszenten Zustand

die Lamellenschicht bis auf einen kleinen Spalt. Diesbezügliche Experimente zeigten, daß die bei *Polytrichum juniperinum* Willd. und *strictum* Banks. noch zu beobachtende Bewegungsfähigkeit der einschichtigen Blattflächen ganz oder besser gesagt fast ganz in Wegfall kommt.

Bei einer sehr großen Anzahl Polytrichaceen fand ich in der dorsalen Sklerenchymplatte auf Blattquerschnitten eine in der Mediane liegende mechanisch schwächere Stelle, um welche sich beide Blattflügel etwas nach der ventralen Seite des Blattes drehen können.

Da, wo die ventrale Sklerenchymplatte an die stets stärkere dorsale herantritt, kann man sehr oft eine Verstärkung des dorsalen Sklerenchymstranges beobachten. Diese Verstärkungen stellen die Angriffspunkte der Kräfte dar, die in der ventralen Platte ihren Sitz haben und die z. B. bei *Polytrichum piliferum* Schreb. bei Verlust des Wassers bewirken, daß die Blätter um die mechanisch schwächere Stelle in der dorsalen Platte sich drehen, wodurch die einschichtigen Laminarteile veranlaßt werden, eine schwache Bewegung nach der Oberfläche der Lamellen auszuführen, die einschichtigen Laminarteile besitzen außerdem noch eine Eigenbewegung.

Die longitudinalen, höchst auffälligen Bewegungen vieler Polytrichaceen sind auf die Tätigkeit eines am Übergang von Scheide zu Spreite liegenden Schwellgewebes zurückzuführen.¹⁾

Firtsch führt die longitudinalen Bewegungen der Blätter von *Polytrichum juniperinum* auf das verschiedenartige Schrumpfungsvermögen der beiden die Rippe durchziehenden Sklerenchymplatten zurück. Es müßten sich dann aber auch alle Polytrichaceen, deren Blätter mit zwei Sklerenchymsträngen versehen sind, genau wie *Polytrichum juniperinum* verhalten, was aber nur bei solchen Arten der Fall ist, die ein Schwellgewebe besitzen. Ist ein solches nicht vorhanden, so treten bei Wasserverlust Schrumpfungen ein, die mit den bei *Polytrichum juniperinum* u. a. zu beobachtenden Bewegungen nichts Gemeinsames haben. Mehrere Dawsonien verfügen in ihren Blättern sogar über drei bis vier Sklerenchymplatten, man müßte also annehmen, daß alle diese Stränge sich bei Eintrocknung verschieden verhalten.

Ich möchte aber nicht unterlassen, noch auf einen Punkt aufmerksam zu machen, den ich der angezogenen Arbeit zu besprechen unterließ, weil er besser in dieser Publikation dargelegt zu werden verdient, zumal die zu schildernde Einrichtung mit der Funktion der Lamellen in engem Zusammenhang steht.

Legt man ziemlich dicke Querschnitte durch die Blätter von *Polytrichum alpinum* Dill., *perichaetiale* Mort., *Pogonatum capillare* Mich. u. a. ohne Druck des Deckglases auf den Objektträger, so läßt sich leicht unter dem Mikroskop beobachten, daß die Blätter, sobald das Wasser verdampft, von beiden Seiten her sich gleichmäßig zusammenziehen, ohne eine bemerkenswerte Gestaltveränderung zu erfahren. Was aber auf Querschnitten durch die Blätter der genannten Arten besonders auffällt, ist die eigentümliche Stellung und der

¹⁾ Lorch W., Einige Bewegungs- und Schrumpfungserscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. *Flora*, Band 97, Heft 1, S. 76–95. — Firtsch G., Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von *Polytrichum juniperinum*. *Ber. d. D. bot. Ges.*, 1883, Band I. — Stolz F., Zur Biologie der Laubmoose. Nach dem Tode des Verfassers veröffentlicht von K. Giesenhagen in *Flora*, 1902, Heft 2, S. 305–315. — Bastil, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses in *Revue générale de Botanique*. T. III, 1891.

anatomische Aufbau des laminaren Teils. Bei *Polytrichum alpinum* Dill. z. B. sind die Blattsäume steil aufgerichtet, bei *Polytrichum perichaetiale* Mort sind sie bogenförmig nach oben und innen gekrümmt, bei *Pogonatum capillare* Mich. besteht der schmale Saum aus mehreren Zellen mit sehr stark verdickten Membranen. (Fig. 30 a, b, c.) Diese Einfassung zieht sich längs des ganzen Blattes hin, ausgenommen davon ist der scheidenförmige basale Teil, wo eine derartige Einrichtung, da hier die Lamellen fehlen, vollständig überflüssig ist. Die äußersten Lamellen stoßen unmittelbar an den Blattsaum an, dieser folgt mit seinen Aus- und Einbuchtungen genau den entsprechenden Ein- und Ausbuchtungen der Randlamellen, wie leicht an Blättern, die ohne Druck unter das Deckglas gelegt werden, festzustellen ist. Bei *Pogonatum capillare* Mich. springt eine Zelle so nach innen vor (Fig. 30 c), daß sie genau an die Endzelle der Randlamellen anstößt. Welche Aufgabe hat nun diese Einrichtung zu erfüllen?

Man benützt in Bibliotheken, um das Umfallen und lückenlose Aufstellen von Büchern zu ermöglichen, rechtwinklig gebogene Blechstücke. Wird ein Buch aus der Reihe herausgenommen, so müssen, damit die gewünschte Ordnung wieder eintritt, beide Blechstücke etwas einander genähert werden. Bei *Pogonatum capillare* Mich. u. a. wirken nun die eigenartig geformten Randteile der Blätter genau so wie jene Metallwinkel. Zieht sich das Blatt infolge Wasserverlustes etwas zusammen, so findet eine Annäherung der Blattränder statt. Es werden durch die nach innen vorspringenden Zellen des Blattrandes die Kopfzellen der Lamellen einander näher gebracht, so daß der früher bestehende Zustand der gegenseitigen Lage der Lamellen wieder eintritt, andernfalls würde bei Wasserverlust die Oberseite der Lamellen Lücken erhalten, durch die das Wasser in tropfbar flüssiger Form austreten und dann leicht verdampfen könnte, was durch jene Einrichtung verhindert wird, der wir noch bei zahlreichen anderen *Polytrichaceen*, u. a. *Trichopilum simense* B. et S. und *Polytrichum timmioides* C. Müll. begegnen. Wie bei einem empfindlichen Aneroidbarometer die geringsten Schwankungen des Luftdrucks die Stellung des Zeigers beeinflussen, so hängt bei der geschilderten Einrichtung der *Polytrichaceen*blätter die Entfernung der Punkte a a (siehe schematische Fig. 31) von dem größeren oder geringeren Wassergehalt der Membranen der mechanisch wirkenden Zellen ab, aus denen sich die dorsale Sklerenchymplatte zusammensetzt.

Kultiviert man Rasen von *Polytrichum commune* L., unserer stattlichsten einheimischen Art, in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume (beispielsweise in einem durch eingeschlifenen Glasstöpsel luftdicht verschließbaren zylindrischen Gefäße) derart, daß nur die

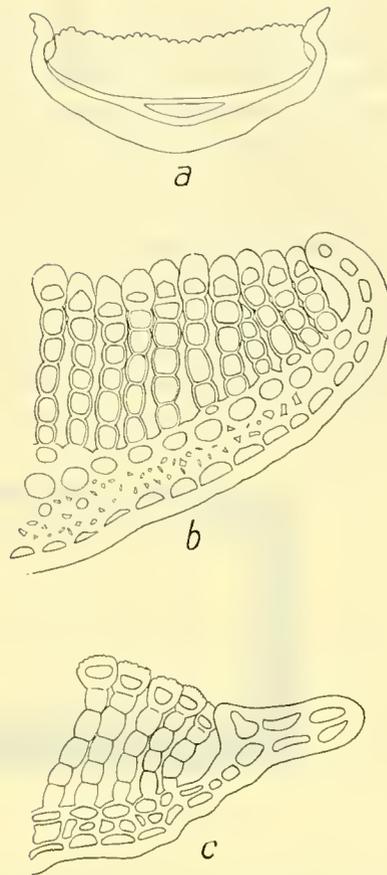


Fig. 30.

unteren Teile des Rasens in Wasser eintauchen, so läßt sich, besonders wenn die Temperatur der eingeschlossenen Luft als „kühl“ bezeichnet werden kann, an der Oberseite eines jeden nicht untergetauchten Blattes unmittelbar vor der Spitze ein winziges Wassertröpfchen beobachten, dagegen gelingt es nicht, selbst bei Benützung einer starken Lupe, Ausscheidungen von Wasser in Form von Tropfen an der Lamellenoberfläche nachzuweisen. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Lamellen sind bei genannter Art ziemlich groß und unter den soeben näher bezeichneten günstigen Umständen mit Wasser gefüllt. Da die eigentümlich geformten Endzellen der Lamellen mit ihren seitlichen Emergenzen im Zustande der Turgeszenz dicht aneinanderstoßen, so kann nur an der Spitze des Blattes, wo die Lamellenhohlräume sich öffnen, Wasser in Tropfenform austreten. Dieser Versuch beweist, daß in der Tat die Endzellen der Lamellen einen Verschuß der Lamellenhohlräume herstellen und ein allzu rasches Verdunsten des in ihnen kapillar festgehaltenen Wassers zu verhindern imstande sind.

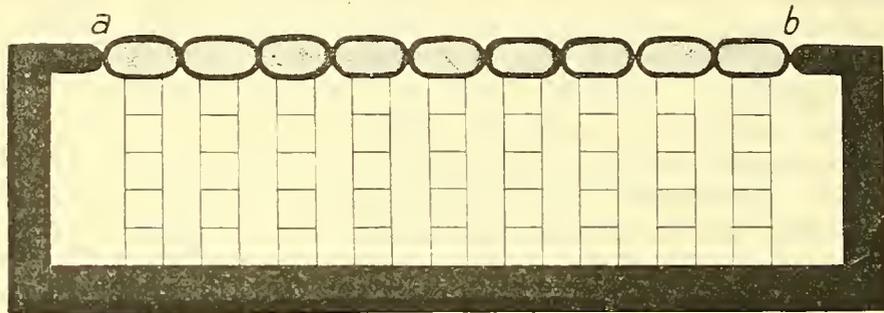


Fig. 31.

Rasen von *Polytrichum commune* L. gedeihen in feuchter Luft sehr gut, man ist also in der Lage, die Einwirkung der in reichlicher Menge zur Verfügung stehenden Feuchtigkeit auf die Ausbildung der Blätter und insbesondere der Lamellen kennenzulernen. Die in der mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre hervorgebrachten Sprosse sind schwächig, ihre Blätter klein und ziemlich weit voneinander entfernt. Eine genauere Untersuchung zeigt, daß die Rippe im Vergleich zum einschichtigen Spreitenteil des Blattes sehr schwach entwickelt ist, außerdem fehlen die Lamellen vollständig. Von dem bei normalen Blättern so deutlich ausgebildeten Schwellgewebe¹⁾ ist auch nicht die geringste Spur vorhanden. Lamellen und Schwellgewebe, diese charakteristischen Eigentümlichkeiten vieler *Polytrichaceen*blätter, entstehen bei *Polytrichum commune* L. nicht, sobald die äußeren Bedingungen sich derart gestalten, daß ihre Ausbildung sich als überflüssig erweist, und das ist bei Kultur in dauernd mit Wasserdampf gesättigter Atmosphäre der Fall. Auch ist von der scharfen Sonderung des normalen Blattes in einen scheidigen Teil und eine Spreite bei den Blättern im Feuchten erwachsener Stämmchen nichts zu bemerken.

Auf die große Formenmannigfaltigkeit und die durch die Symmetrieverhältnisse des Blattes bedingte Ausbildung der Lamellenendzellen habe ich bereits früher hingewiesen.

¹⁾ Siehe Flora, Band 96, Heft 3.

Auch habe ich in dem Abschnitt, der die Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Lamellen behandelt, darauf aufmerksam gemacht, daß die Einfügung der antiklinen Membranen bei verdoppelten Lamellenendzellen und die Membranverdickungen und hyalinen Verstärkungen die letzten Stadien der Lamellenentwicklung ausmachen. Da diese unstreitig wichtigsten Teile der Lamellen den Abschluß der Entwicklung bilden, so drängt sich die Frage auf, ob nicht die besondere Gestaltung der Lamellenendzellen überhaupt als Folge äußerer Reize anzufassen ist. Ich neige zu der Ansicht, daß sie funktionelle Anpassungen darstellen, die von äußeren Faktoren hervorgebracht werden. Einen Nachweis dafür zu erbringen, ist, soweit ich sehen kann, nicht möglich, denn, wie das Beispiel von *Polytrichum commune* L. beweist, verschwinden die Lamellen bei Kultur in dauernd feuchter Atmosphäre, damit ist also die Untersuchung der Lamellen zur Unmöglichkeit geworden. Es ist auch nicht anzunehmen, daß die Kultur anderer Arten zu wesentlich anderen Ergebnissen führen wird. Als Stütze für meine Ansicht teile ich folgende, von mir bei zahlreichen *Polytrichaceen* beobachtete Tatsache mit, indem ich gleich im voraus bemerke, daß die von außen einwirkenden Reize verschiedenartig sein können. Außer der Feuchtigkeit kommt wohl auch das Licht als formbildender Reiz in Betracht.

Werfen wir einen Blick auf Fig. 32, in der die rechts von der Symmetrielinie gelegenen Lamellenendzellen des Blattes von *Polytrichum juniperinum* Willd. abgebildet sind, so fällt sofort auf, daß die bei den mittleren Endzellen vorhandene bedeutende Verdickung des oberen Teils nach den Seiten hin allmählich abnimmt, so daß bei den Randzellen von irgend einer Membranverdickung nicht mehr die Rede sein kann. Wie *Polytrichum juniperinum* Willd. verhalten sich viele andere Arten der *Polytrichaceen*. Ich bin überzeugt, daß, nachdem das Blatt seine Entwicklung im großen ganzen abgeschlossen hat, die definitive Gestaltung der Lamellenendzellen bedingt wird von einem von außen einwirkenden Reize, und zwar bei letztgenannter Art von einem Lichtreiz. Wie verschiedenartig Lichtreize überhaupt wachsende Stämmchen und deren Blätter beeinflussen, habe ich durch eine ausgedehnte Versuchsreihe ermittelt.

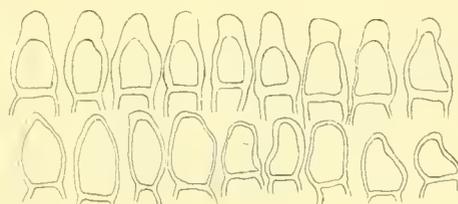


Fig. 32.

Eine große Spiegelglasplatte wurde an ihren Rändern mit einer Pappelleiste eingefasst, so daß das Ganze die Gestalt einer niedrigen Wanne annahm. Darauf wurde der entstandene niedrige Hohlraum mit weißem Sand ausgefüllt. In diesen versenkte ich gleichgroße, mit Wasser gefüllte Bechergläser, die dann mit Rasen von *Polytrichum commune* L. und *Dicranum maius* Turn. besetzt wurden. Über jedes Becherglas stülpte ich einen lichtdichten Pappzylinder, der seitlich in der Höhe der Rasen einen schmalen Spalt oder an der Basis oben ein kleines kreisrundes Loch besaß. Das Eindringen von Licht von unten her wurde dadurch verhindert, daß die Pappzylinder ebenfalls in den Sand eintauchten. Alle möglichen Kombinationen, was Anbringung von Spalten und Löchern anbelangt, habe ich zur Anwendung gebracht.

Die nach Anstellung der Versuche gewachsenen Stämmchenteile beider Arten unterschieden sich in einem Punkt sehr wesentlich. Während bei *Polytrichum commune* L.

die Stämmchen selbst sehr deutlich sich dem lichtpendenden Spalt zuwandten, war dies bei *Dicranum maius* Turn. nicht der Fall, hier folgten nur die Blätter dem bestimmenden Reiz, während bei *Polytrichum commune* L. Stämmchen und Blätter den äußeren Einwirkungen entsprechend reagierten. *Polytrichum commune*-Stämmchen, die durch zwei diametral gegenüberliegende Spalten Licht empfingen, neigten zur Hälfte nach der einen, zur Hälfte nach der anderen Seite. Die Blätter selbst stellten sich so, daß man von einer Art Zweizeiligkeit sprechen konnte. Am überraschendsten aber war das Ergebnis eines der vielen Experimente mit *Dicranum maius* Turn. Stämmchen dieser Art, die durch ein kleines Loch von oben Licht erhielten, entwickelten nach allen Seiten Blätter, so daß von der in der Natur vorhandenen, außerordentlich gut entwickelten Einheitswendigkeit der Blätter nichts mehr zu sehen war. Ich glaube hierdurch den experimentellen Nachweis erbracht zu haben, daß die einseitwendige Anordnung der Blätter bei vielen Laubmoosen, u. a. auch bei *Dicranum maius* Turn., auf Lichtreize zurückzuführen ist.

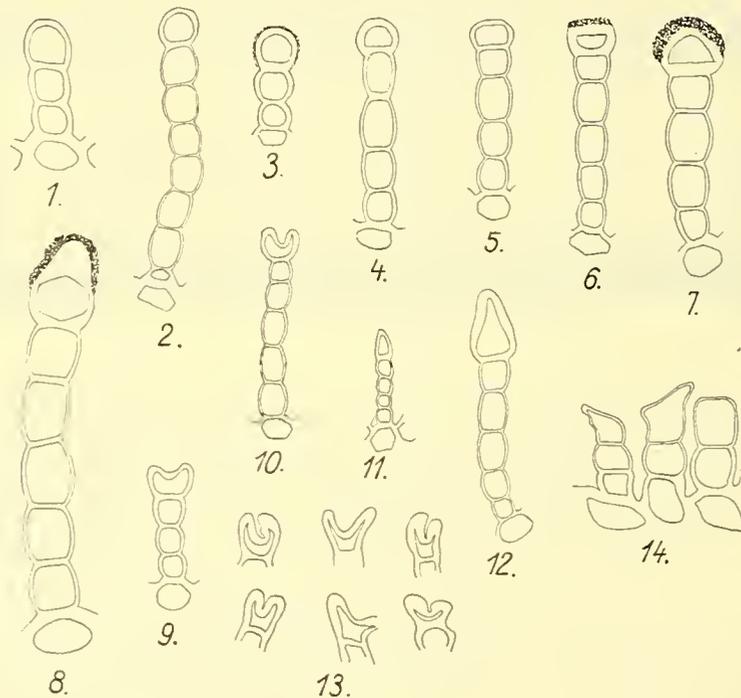


Fig. 33.

„Die mechanische Funktion der Zellen, sagt Göbel (Flora 1906, S. 13), scheint mir bei den Moosen allzusehr in den Vordergrund gestellt worden zu sein. Käme sie wirklich ausschließlich in Betracht, so wären viele Moose geradezu verschwenderisch damit ausgestattet, jedenfalls nicht nach dem Prinzip, daß mit dem geringsten Materialaufwand die größte notwendige Festigkeit erzielt werden sollte. Abgesehen von der Bedeutung der Membranverdickungen als Schutz gegen Transpiration, Tierfraß etc. kommen gewiß noch andere Faktoren in Betracht, die derzeit unbekannt sind, da unsere Kenntnis der

Stoffwechsellerscheinungen und des inneren Aufbaues der Moose noch eine zweifelhafte ist.“ Ich stimme Göbel bei und erblicke in der bei zahllosen Formen der Bryophyten vorkommenden Membranverdickung in erster Linie eine Einrichtung zum Festhalten des Wassers, das bekanntlich meist von der Oberfläche der Blätter, des Stämmchens und anderer Organe zugeführt wird. Es nimmt nicht nur der Zellinhalt Wasser auf, dieses durchdringt auch die Membranen und wird in ihnen, wie es nach manchen Beobachtungen sehr wahrscheinlich ist, viel kräftiger festgehalten als von dem

Inhalt selbst. Besonders stark verdickte Wände besitzen die xerophilen Arten, es wäre aber durchaus verkehrt, aus dem anatomischen Befund kurzerhand auf Xerophilie bzw. Hygrophilie einer Art schließen zu wollen. Dies geschieht leider sehr oft; ich möchte an dem folgenden Beispiel nachweisen, daß z. B. eine Art mit ausgesprochen xerophilem Blattbau trotzdem zu den hygrophilen Formen gerechnet werden muß. *Pogonatum macrophyllum* D. et M., eine der größten Polytrichaceen, die in dem malayischen Archipel, einem der niederschlagsreichsten Teile der Erde, ihre Heimat hat, ist dadurch merkwürdig, daß ihre Blätter keine Lamellen aufweisen. C. Müller-Hal. sagt ganz richtig: folia — omnia lamellis brevissimis instructa. itaque veluti elamellosa. (Siehe Fig. 34.) Blattquerschnitte geben aber noch einen anderen interessanten Aufschluß. Es erhöht sich nämlich bei dieser Art die Zahl der Sklerenchymplatten auf drei, außerdem sind alle Zellen mit sehr stark verdickten Membranen ausgestattet. Wer nun aus diesem anatomischen Befunde den

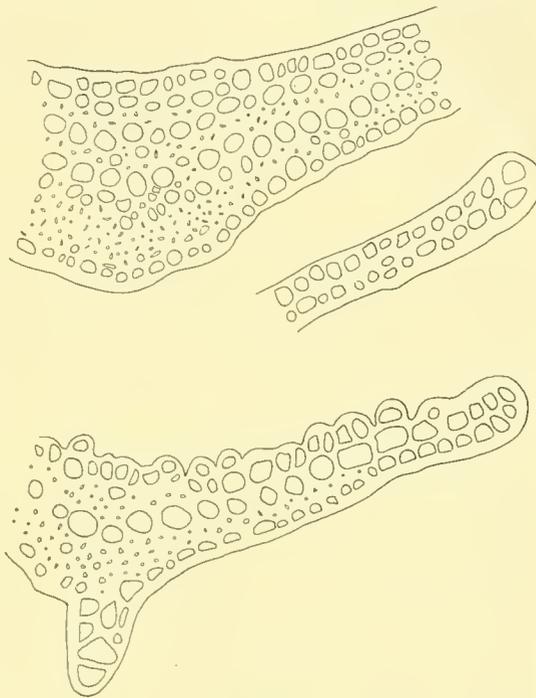


Fig. 34.

Schluß herleitet, es handle sich bei *Pogonatum macrophyllum* D. et M. um eine xerophile Art, befindet sich im Irrtum. Gerade das Gegenteil ist der Fall. Die starken Wände des Blattgewebes, die größere Zahl der Sklerenchymstränge haben hier nicht die Aufgabe der mechanischen Festigung zu erfüllen, sie dienen zur Speicherung des Wassers, das durch Lamellen, denen sonst diese Aufgabe zufällt, nicht festgehalten werden kann. Es liegt hier eine Korrelation vor, wie sie kaum besser in die Erscheinung treten kann. Der anatomische Bau des Stämmchens trägt kein xerophiles Gepräge. Ein Schwellgewebe ist nicht vorhanden, welcher Umstand ebenfalls für die Hygrophilie dieser Art spricht. Bei Eintrocknung verhalten sich die Blätter wie die zahlreichen Vertreter immerfeuchter tropischer Gebiete, hierher gehören vor allem die von C. Müller unter *Catharinella* vereinigten Arten.

Versuche mit Blättern von *Polytrichum commune* L.

Löst man ganze Blätter dieser Art vom Stämmchen los, legt sie auf einen Objektträger und läßt sie eintrocknen, so vollzieht sich uuter anfänglich schwacher Krümmung des Spreitenteils die Aufbiegung des letzteren in die Trockenstellung. Bei weiterer Eintrocknung beschreibt der Spreitenteil einen starken Bogen, dessen Öffnung an der Blattoberseite liegt. Scheide und Spreite stellen schließlich eine Kreislinie dar, die einem Winkel von ca. 270° angehört. An der Aufwärtskrümmung und Biegung nimmt die Scheide keinen Anteil. Eigentümlich sind die Vorgänge, die sich fernerhin an dem eintrocknenden Blatt beobachten lassen. Die Blattspitze krümmt sich nämlich wieder nach oben zurück, auch die übrigen Teile der Spreite ändern ihre Linienführung, schließlich zeigt das Blatt die Form eines S.

In der Natur findet niemals eine derartige starke Krümmung (ca. $\frac{3}{4}$ einer Kreislinie) der Blattspreite statt. Das Stämmchen und die Blätter selbst verhindern, daß ein Blatt sich über einen gewissen Betrag hinaus nach oben umbiegt. Da also den Blättern die Fähigkeit innewohnt, stärkere Krümmungen auszuführen, so ist die notwendige Folge, daß sie sich mit bedeutender Kraft nach oben aneinander legen bzw. zwischen einander drängen müssen, was vom biologischen Standpunkt aus nur als vorteilhaft angesehen werden kann.

Es mußte nun nachgewiesen werden, daß ein einzelnes Blatt am Stämmchen sich ebenso verhält wie ein davon losgelöstes. Ich schnitt die Stämmchen, die zuvor in Kork eingespannt waren, quer durch und zwar immer über einer Blattscheide, beseitigte die tiefer stehenden Blätter und überließ das Spitzenblatt der Eintrocknung. Der nun zu beobachtende Vorgang war derselbe wie bei losgelösten Blättern. Das freistehende Blatt zeigte zum Schluß die ~ förmige Gestalt, die Spreite stand quer zur Achse des Stämmchens.

Nach dem Gesagten sind also bei der Aufbiegung des Blattes von *Polytrichum commune* L. drei Bewegungsphasen zu unterscheiden: Zunächst die Drehung der Spreite um das obere Ende der Scheide, hervorgerufen durch das Verhalten des Schwellgewebes, alsdann die Ausführung der starken bogenförmigen Krümmung seitens der Spreite und schließlich die Umwandlung dieser einheitlichen Krümmung in eine Linie von ~ förmiger Gestalt. Die Versuche beweisen, daß das Wasser in verschiedenen Teilen des Blattes nicht gleichzeitig verdunstet, andernfalls müßte mit der einheitlichen Krümmung der Spreite die Bewegung ihr Ende erreichen. Ich bemühte mich nun, die Ursache für die Krümmung der Spreite ausfindig zu machen. Man konnte vermuten, daß die zahlreichen Lamellen an der Blattoberseite besonders durch stärkere Kontraktion der eigentümlichen Endzellen die Bewegung veranlaßten. Kratzte man vorsichtig mit einem spitzen und scharfen Messer, ohne daß das Blatt sonst verletzt wird, die Lamellen weg, so tritt trotzdem die Bewegung in die Trockenstellung ein, hiernach haben die Lamellen anscheinend keinen Anteil an der Hervorbringung der Bewegung. Recht charakteristisch verhalten sich die Lamellen, die man in Wasser unter das Deckglas bringt, beim Zutritt von Glycerin. Sie krümmen sich außerordentlich stark nach der Kante, an der die Endzellen der Lamellen liegen, vorausgesetzt, daß sie nicht am Objektträger oder Deckglas adhäreren. Sie nehmen aber ihre ursprüngliche Gestalt wieder an, sobald man Wasser zuführt und den Einfluß des Glycerins beschränkt oder aufhebt. In der Natur kommt aber eine Behandlung mit Glycerin nicht

in Frage, dieser Versuch enthält also keine Erklärung. Wasser und Alkohol oder absoluter Alkohol allein bringen an den Lamellen keine Gestaltänderung hervor. Ohne Zweifel sind aber die Lamellen doch an der Blattspreitenkrümmung beteiligt. Abgekratzte und sofort unter das Deckglas gebrachte Lamellestücke erhalten, falls sie nicht, wie es oft der Fall ist, am Objektträger adhären, eine Ausbauchung an der oberen Kante, die von den Endzellen gebildet wird, diese ziehen sich also zusammen, und zwar sehr stark, und wenn man bedenkt, wie kräftig die Zugwirkung der zahlreichen Lamellen bei einem Blatte (50—70) sein muß, so können wir uns nicht der Einsicht verschließen, daß sie bei dem Zustandekommen der Beugung großen Anteil haben müssen. Zarte Einschnitte am Rücken des sonst unverletzten Blattes vermochten die Krümmung desselben ebenfalls nicht zu beseitigen, dasselbe Ergebnis erzielte ich, wenn von der Oberseite her derartige Eingriffe vorgenommen wurden. Die Krümmung trat auch ein, wenn die Zellflächen beiderseits der Rippe weggeschnitten oder wenn diese von den Seiten her mit einer feinen Schere in mehrere Abschnitte zerlegt wurden.

Nicht geringe Schwierigkeiten bereitet die Ausführung von Flächenschnitten, durch welche die dorsale Sklerenchymplatte in Wegfall gebracht werden soll. Die besten Resultate erzielte ich noch, wenn ich das Blatt mit der Spitze in den Spalt eines federnden Korkes einspannte und mit dem Rasiermesser über den Rücken des Blattes langsam hinfuhr; durch die Berührung mit dem Messer legte sich das Blatt dicht an den Kork an, die Führung des Messers wurde dadurch leichter und sicherer, so daß es mir öfter gelang, am Rücken des Blattes einen zusammenhängenden Gewebekomplex wegzuschneiden. Die in dieser Weise ihres dorsalen Bündels beraubten Blätter führten die charakteristische Krümmung des Spreitenteils nicht aus, ich ziehe hieraus den Schluß, daß das Übergewicht des dorsalen Sklerenchymbündels bei unverletzten Blättern die Biegung der Spreite veranlaßt. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Wirkung des Schwellgewebes durch Verletzung der Spreite nicht im geringsten beeinträchtigt wird.

Nach den Untersuchungen, welche ich an den Blättern von *Catharinaea Hausknechtii* Jur. et Milde angestellt habe,¹⁾ steht es fest, daß die verschiedenen Gewebmassen des Blattes sich bei Verlust des Wassers durchaus verschieden verhalten, und was von der genannten Art gilt, darf ganz allgemein von den an Laubmoosblättern zu beobachtenden Schrumpfungerscheinungen gesagt werden. Nach welcher Richtung hin die Bewegungen des Blattes sich vollziehen, darüber gibt die bei *Polytrichum* und vielen anderen Bryophyten scharf ausgeprägte Dorsiventralität Aufschluß, denn immer tritt die Krümmung an der anatomisch stärker differenzierten Seite auf, da naturgemäß hier auch der größte Feuchtigkeitsverlust zu verzeichnen ist. Aber ganz abgesehen davon ist bei den Blättern vieler Bryophyten eine Bewegung nach der entgegengesetzten Richtung vollkommen ausgeschlossen, weil das Blatt schon im turgeszenten Zustand in seinen einzelnen Teilen eine Lage einnimmt, die gar keine andere Bewegung als die nach der ventralen Seite hin zuläßt. Selbst unter der Voraussetzung, daß bei *Tortula ruralis* L. z. B. an beiden Blattflächen die Austrocknung einen ganz gleichmäßigen Verlauf nähme, vermöchte sich das Blatt doch nur nach der ventralen Seite hin zu krümmen, weil es an dieser eine im turgeszenten Zustand

¹⁾ Lorch. Einige Bewegungs- und Schrumpfungerscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. *Flora*, Band 91, Heft 1, S. 82—84.

vorhandene Anshöhlung besitzt, die nicht an die dorsale Seite des Blattes verlegt werden kann, weil die kräftigen Blattränder und das meist aus zwei Lagen bestehende Stereidenbündel der Rippe hindernd in den Weg treten.

Bewegungserscheinungen an den Blättern der einheimischen *Catharinaea*-Arten, hervorgerufen durch den Verlust der Feuchtigkeit.

Bei allen diesen Arten nehmen die Blätter bei Verlust des Wassers zunächst eine, wenn auch unbedeutende Anbiegung nach oben vor. Gleichzeitig erfahren die zuvor flach ausgebreiteten Randpartien eine Aufrichtung, so daß an der Blattoberseite eine Rinne entsteht. Bei zunehmendem Wasserverlust krümmen sich die Blätter bogenförmig an ihrer Oberseite. Am stärksten ist die Aufrichtung der Blattränder im apikalen Teile, wo sie sich bald berühren. Alsdann rollt sich die Spitze schneckenförmig ein. Am längsten turgeszent bleiben die unteren Blatteile. Im allgemeinen beginnt die Eintrocknung an der Spitze und schreitet allmählich nach der Basis hin fort.

Unsere einheimischen *Catharinaea*-Arten besitzen kein Schwellgewebe, auch sind Spreite und Scheide als gesonderte Blattabschnitte nicht vorhanden. Mit Ausnahme der basalen Zellen sind alle übrigen durchaus gleichartig, meist rundlich-sechseckig und in den Winkeln etwas verdickt. Eine gewisse Ähnlichkeit der Laminalzellen mit denen des typischen Schwellgewebes läßt sich nicht bestreiten, und wenn wir berücksichtigen, daß gerade durch ihr Verhalten die Gestalt des Blattes im trockenen wie im turgeszenten Zustand bestimmt wird, so dürfen wir sie als ein Schwellgewebe im weiteren Sinne ansprechen, zumal die Laminalsäume zweifellos echter *Polytrichum*-Arten sich aus denselben Zellen zusammensetzen.

Die *Catharinaea*-Arten bevorzugen stets feuchte Stellen als Wohnorte. Am üppigsten gedeihen sie auf dem Boden lichter Laubwälder, an immerfeuchten Erdlehnen, unter Hecken und Gebüsch, wo die Gefahr der Anstrocknung selten an sie herantritt. Nicht weil sie in ihrem Vorkommen an derartige und ähnliche Lokalitäten gebunden sind, gehören sie zu den hygrophilen *Polytrichaceen*, sondern weil die Struktur ihrer Blätter z. B. uns die Hygrophilie offenbart.

Es ist nicht angängig, die Eintrocknungserscheinungen bei den *Catharinaea*-Arten mit den bei vielen anderen hygrophilen Formen vorkommenden zu vergleichen. Zweifellos ist die Aufbiegung des Randes, besonders im oberen Blatteil eine Einrichtung besonderer Art, der die Aufgabe zufällt, die auf die ventrale Seite des oberen Blattabschnittes beschränkten Lamellen vor dem Verlust des Wassers zu schützen. Ein Vergleich mit den Schutzrichtungen des Blattes von *Polytrichum commune* L. anstellen zu wollen, hat keinen Wert, weil ein solcher unmöglich ist. Wir können *Polytrichum commune* L. an die Spitze einer Reihe stellen, deren Schluß die *Catharinaea*-Arten als die Vertreter der einfachsten Schutzrichtungen gegen Transpiration darstellen. Beide Extreme sind durch Übergänge mannigfachster Art verknüpft.

Die scharfe Gliederung eines *Polytrichaceen*blattes — viele *Polytrichum*-, *Pogonatum*-, alle *Dawsonia*- und *Polytrichadelphus*-Arten — in Scheide und Spreite deutet stets darauf hin, daß ein typisches Schwellgewebe vorhanden ist, lockere, d. h. an der Achse absethende Scheiden zeigen dagegen immer den gänzlichen oder fast vollständigen Mangel

eines derartigen Gewebes an. Umschließt die Scheide das Stämmchen nicht fest, so vollzieht sich der Übergang zur Spreite meist in der Form eines Bogens. Derartigen Verhältnissen begegnen wir z. B. bei *Polytrichum usambaricum* Broth., *latidens* C. M., *dissitifolium* Broth., *Holstii* Broth., *flexibilifolium* C. M., *Catharinella rubenti-viridis* C. M. u. v. a. Alle diese Formen schlagen eine Brücke zwischen den beiden Extremen *Polytrichum commune* L. und *Catharinaea undulata* W. et M. Bei den genannten Arten, deren Zahl ich noch um das Zehnfache vergrößern könnte, handelt es sich fast ausschließlich um Bewohner der niederschlagreichsten Teile der Erde, bei denen sich solch vollkommene Einrichtungen, wie sie *Polytrichum commune* L. besitzt, als überflüssig erweisen. Charakteristisch für sie ist die Art, wie die Blätter die Verdunstung des Wassers zu verhindern suchen. Bei *Polytrichum usambaricum* Broth. z. B. dessen Spreite, von einem ganz schmalen Saum abgerechnet, dicht mit Lamellen bedeckt ist, wird bei Einbuße des Wassers durch Aufbiegung der seitlich der Rippe gelegenen Spreitenflächen ein einheitlicher, zylindrischer Hohlraum hergestellt, in dem die Lamellen von allen Seiten her fest umschlossen sind. Wie *Polytrichum usambaricum* Broth. verhält sich auch das lamellenlose *Pogonatum macrophyllum* D. et M. Die Aufführung der Rinne beginnt stets an der Blattspitze und schreitet ganz allmählich bis dahin fort, wo die Biegung zur Scheide sich vollzieht. Diese ist wegen ihrer festen Verbindung mit dem Stämmchen daran verhindert, ihre Ränder nach oben umzulegen. Es entsteht also an dem Übergang der Spreite zur Scheide eine Öffnung, aus der die Lamellen noch in größerer Anzahl hervortreten. Fällt Wasser auf die Blätter, so gelangt es hier zuerst zu den Lamellen, die es sehr schnell in ihren kapillaren Zwischenräumen nach der Spitze hin transportieren können.

Die *Polytrichaceen* der tropischen Regenwälder und anderer niederschlagreicher Erdgegenden fallen durch ihre tiefdunkelgrüne Farbe, durch den Reichtum der Zellen an Chlorophyllkörnern, sofort auf. Charakteristisch für die meisten ist außerdem die starke Kräuselung im Zustande der Trockenheit. Tiefes Grün, lockere Lage der Scheide am Stämmchen, Aufbiegung der Blattränder zum Zweck der Herstellung einer Rinne oder eines zylindrischen Hohlraumes an der Blattoberseite, Mangel des Schwellgewebes, Kräuselung der Blätter im Zustande der Trockenheit sind im allgemeinen untrügliche Kennzeichen der *Hygrophilie*.

Das Blatt der meisten *Polytrichaceen* wird von zwei Sklerenchymplatten durchzogen, einer meist stärkeren, dorsalen und einer schwächeren, ventralen, nur bei einigen *Dawsonia*-Arten und bei *Pogonatum macrophyllum* D. et M. wird diese Zahl überschritten. Gegen die Blattspitze hin vereinigen sich diese Bündel festerer Gewebeelemente zu einem einzigen Strang, der für sich allein den Spitzenteil des Blattes einnimmt. Nach dem Grunde hin, bei den Formen, deren Blätter deutlich Scheide und Spreite unterscheiden lassen, dagegen schon beim Übergang beider Abschnitte, verringert sich die Ausdehnung des fast immer stärkeren, dorsalen Bündels, so daß schließlich von einem Überwiegen desselben dem ventralen gegenüber nicht mehr gesprochen werden kann. Mit der Feststellung dieser Tatsache ist aber nur wenig gewonnen. Ich habe gezeigt, daß das dorsale Bündel die von dem Schwellgewebe unabhängige Krümmung der Blattspreite, z. B. bei *Polytrichum commune* L., veranlaßt. Der scheidenartige Teil des Blattes dieser Art führt aber niemals eine Bewegung aus, die eintreten müßte — wenn auch sehr schwach —, wenn die Stärkeverhältnisse der Sklerenchymplatten hier dieselben wären wie im Spreitenteil.

Die Scheide, welche als halber Hohlzylinder das Stämmchen umfaßt, hat wesentlich andere Aufgaben wie die Spreite zu lösen. Ihre breiten Säume führen viel weniger Chlorophyll als die entsprechenden Abschnitte der Spreite, für die Assimilation kommen sie sicher nur wenig in Betracht. Sie vermag Wasser festzuhalten, auch wird solches sicher, da alle Scheiden einen einzigen Hohlzylinder bilden, zwischen diesem und dem Stämmchen aufwärts geleitet.

Kräftige *Polytrichum commune*-Rasen kultivierte ich in feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre. Die Rasen standen in Bechergläsern, die nur zur Hälfte mit Wasser gefüllt waren. Die Stämmchen wuchsen in die Länge, die Zuwachsstücke waren aber verhältnismäßig schwächlich. Darauf brachte ich die Rasen in Bechergläser mit Sachs'scher Nährlösung, doch so, daß die Flüssigkeit nur die untersten Teile des Rasens bespülte. Nach einiger Zeit hatten sich die schwächteren Stämmchenpartien um viel kräftigere Stücke verlängert. Beide Versuche wiederholte ich an demselben Rasen mehrere Male und erzielte mit der Zeit ca. 15 cm lange Zuwachsstücke, bei denen schwächere und üppigere Sproßteile fünfmal miteinander abwechselten. Ein Transport von unten findet also sicher statt, und wenn es auch nicht mit Bestimmtheit behauptet werden kann, so doch mit einiger Wahrscheinlichkeit, besonders zwischen Stämmchen und dem durch die Blattscheiden gebildeten Hohlzylinder.

Bei allen *Polytrichaceen*, die wie so viele *Catharinaea*-, (*Catharinella*)-, (*Oligotrichum*)- und *Psilopilum*-Arten eine scharfe Trennung von Scheide und Spreite nicht erkennen lassen, bei denen mehr ein bogenförmiger Übergang zwischen beiden stattfindet, enthalten auch die Zellen der unteren Blattpartien viel Blattgrün. Sie kommen kaum für den durch kapillare Kräfte bewirkten Wassertransport, wohl aber für die Assimilation in Betracht. Die bei Verlust des Wassers eintretenden Krümmungen des Blattes nach der Oberseite hin und die vielfach damit verbundenen Anbiegungen des Randes sind ohne Zweifel bedingt durch das Verhalten der Laminarteile,¹⁾ nicht aber der Sklerenchymplatten, die, weil sie ziemlich gleich stark sind, nicht so wirken können, wie zwei an Umfang erheblich verschiedene Stränge. Wenn nun, wie es bei Arten der Sektion *Catharinella* C. M. der Fall ist, die Blätter außer der Aufbiegung noch eine spiralförmige Drehung erfahren, so liegt dies unzweifelhaft daran, daß die Blattseiten ungleichartig entwickelt sind, denn bei genauerer Untersuchung zahlreicher Blattquerschnitte stellte es sich heraus, daß die rechte und linke Blatthälfte stets etwas ungleich ausgebildet sind, insbesondere gilt dies von den sklerenchymatischen Elementen, an denen diese Tatsache sich am leichtesten feststellen ließ.

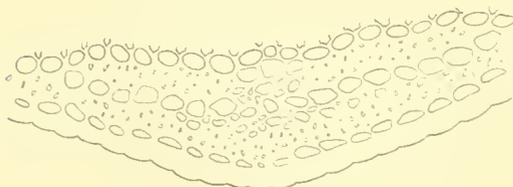


Fig. 35.

Bei der Mehrzahl der *Polytrichaceen* darf die ventrale Sklerenchymplatte als eine durchaus ungliederte Partie sklerenchymatischer Zellen angesehen werden. *Dawsonia Beccarii* Geh. et Schlieph. macht eine Ausnahme, die Bauchplatte ist hier nämlich sehr deutlich durch großlumige, zartwandige Zellen in zwei Bündel zerlegt (Fig. 35).

¹⁾ Lorch. Einige Bewegungs- und Schrumpfungerscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. Flora, Band 97, S. 82–84.

Noch weiter geht der Vorgang der Zerlegung in mehrere kleinere und größere Bündel bei *Polytrichadelphus Lyalli* Mitt. Auf einem Blattquerschnitt zählte ich deren nicht weniger als 15 (Fig. 36 a). von diesen war das centrale am kräftigsten entwickelt (Fig. 36 b). Ob die trennenden großlumigen Elemente (Fig. 36 c) als Durchlaßzellen zu gelten haben oder ob sie bei transversalen Bewegungen der Blätter durch Verkleinerung ihres Lumens ausgleichend wirken, muß ich dahingestellt sein lassen.

Ganz allgemein läßt sich an den lamellenführenden Blättern konstatieren, daß die Lamellen nach der Blattbasis hin eine allmähliche Verkürzung erfahren, die immer mit einer Veränderung bzw. Vereinfachung der Endzellenorganisation verknüpft ist. (Siehe die Figur in Goebel, *Archegoniatenstudien*. Flora, Band 96, Heft 1, S. 17.) Aber auch zwischen den Endzellen der Lamellen aus der Blattmitte und den mehr nach der Spitze hin gelegenen bestehen oft bedeutende Abweichungen. Als Beispiel diene *Dawsonia Victoriae* C. M. Fig. 37 a führt einen Querschnitt durch den oberen Blatteil vor. Die Anfügungen der Lamellenendzellen sind sehr groß und deutlich flaschenförmig, in der Mitte dagegen nehmen die hyalinen Anfügungen an Stärke ab (Fig. 37 b), wodurch die Endzellen eine andere Gestalt erhalten. Im Gegensatz zu Angehörigen anderer Pflanzengruppen gelten die Laubmoose mit Recht als sehr plastische Organismen, die auf äußere Reize hin, vor allem solche des Lichtes, in auffälligster Weise reagieren. Ich hoffe noch, den durch physiologische Versuche gestützten

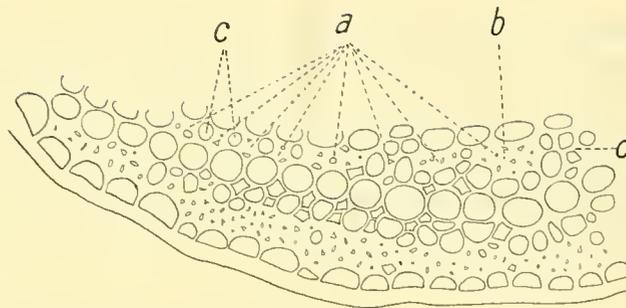


Fig. 36.

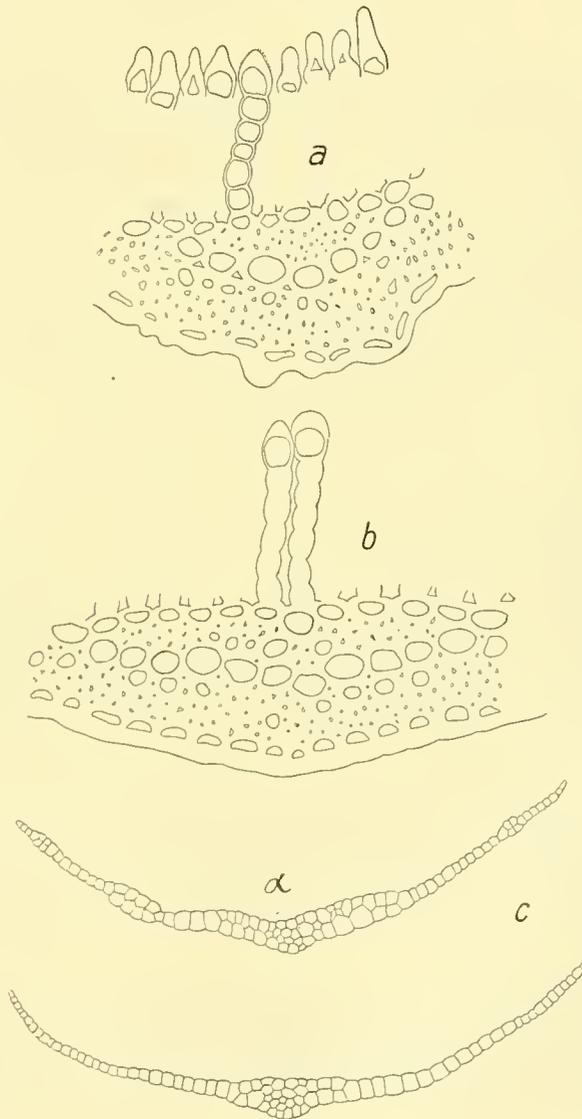


Fig. 37.

Nachweis erbringen zu können, daß die hyalinen Anfügungen nur im Lichte entstehen. Wenn, wie wir bei *Dawsonia Victoriae* C. M. sehen, diese Anfügungen nach der Basis der Lamellen hin mehr und mehr abnehmen und schließlich ganz verschwinden, so führe ich dies darauf zurück, daß an solchen Stellen, wohin nur wenig Licht gelangt — und dies ist die Basis des Blattes —, die Ausbildung der hyalinen Verdickungen unterbleibt, wogegen in den stärker belichteten, mittleren und oberen Lamellenschichten das Licht einen fördernden Einfluß in Bezug auf jene Anfügungen ausübt.

II. Die Geschlechtsorgane.

Antheridien.

Die „Blüten“¹⁾ der Polytrichaceen sind zweihäusig, selten einhäusig oder polygamisch. Die Antheridien, besonders der diöcischen Formen, stehen immer in größerer Anzahl beisammen, vermischt mit eigentümlichen Paraphysen und abweichend geformten Perigonialblättern, die in ihrer Gesamtheit die Gestalt eines Bechers oder einer Scheibe nachahmen. Für die Arten von *Dawsonia* gilt dasselbe, außerdem bleibt auch bei ihnen die Scheitelzelle erhalten, und diese Tatsache für sich allein genügt, um klar zu erkennen, daß die systematische Sonderstellung der Dawsoniaceen nicht zu rechtfertigen ist, daß sie also mit den Polytrichaceen zu einer Familie vereinigt werden müssen.

Was nun die Gestalt der Perigonialblätter der männlichen Blütenstände anbelangt, so ist zunächst hervorzuheben, daß sich an ihnen eine allmähliche Größenabnahme von außen nach innen (von unten nach oben) nachweisen läßt. Mit der Größenabnahme ist aber immer eine bedeutende Gestaltänderung verknüpft, auch verdient der Umstand, daß die Perigonialblätter, mit den Laubblättern verglichen, in sehr niedrigen Spiralen — dadurch kommt die Bechergestalt zustande — stehen, Beachtung. Bei den Polytrichum-, Dawsonia-, Polytrichadelphus- u. s. w. Arten ähneln die untersten Perigonialblätter in ihrer Gestalt noch sehr den Laubblättern, die wirklichen Perigonialblätter erinnern aber in nichts mehr recht an die letzteren, sie sind meist verkehrt-eiförmig und nur zu einem geringen Teil mit einer kleinen Anzahl von Lamellen ausgestattet. Perigonialblätter von dieser wechselnden Gestalt sind vorzüglich geeignet, einen allseitig gut schließenden „tiefen“ Teller zu bilden, in dem ein tüchtiger Wassertropfen aufgenommen werden kann. Gerade der obere, sehr verbreiterte Blatteil der äußeren Perigonialblätter schließt allseitig den Teller von der Innenfläche und bringt in ausgezeichneter Weise einen lückenlosen Rand hervor. Wollte man sich diesen Teller aus den Laubblättern gebildet vorstellen, so wäre dazu, um den gleichen dichten Verschuß nach außen zu bewirken, eine sehr große Anzahl von Blättern erforderlich. Die Bildung des einheitlichen, lückenlosen Randes, wie ihn die gestaltlich so stark abweichenden äußeren Perigonialblätter herzustellen vermögen, könnten

¹⁾ Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-morphologische Angaben in Hofmeister, Über die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubmoose. Bot. Ztg. 1870. — Leitgeb, Die Antheridienstände der Laubmoose. Flora, 1882. — Goebel, Über die Antheridienstände von Polytrichum. Flora, 1882. — H. Satter, Zur Kenntnis der Antheridienstände einiger Laubmoose (*Phascum cuspidatum*, *Archidium*) Berichte der Deutsch. Bot. Ges., 1884. — F. Vaupel, Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. Flora 1903, Heft 3.

aber die Laubblätter nicht zustande bringen. Es zeigt dies Beispiel, daß die Natur mit geringem Aufwand an Material den denkbar größten Effekt erzielt und daß die Gestalt der Organe ohne ihre Funktion nicht verstanden werden kann.

Bringt man auf die männlichen Blütenbecher von *Polytrichum piliferum* Schreb. einen Tropfen Wasser, so bleibt dieser darin sehr lange Zeit erhalten, besonders wenn das Stämmchen in einer feuchtigkeitsgesättigten Atmosphäre kultiviert wird, der Verschuß durch die Perigonialblätter ist also ein sehr dichter. Hierfür sorgt eine besondere Einrichtung.

Auf Kosten der Rippe erfahren nämlich die Laminarteile des Blattes eine bedeutende Verbreiterung, vor allem im oberen Abschnitt. Diese Seitenflächen sind außerordentlich zart, sie vermögen sich aus diesem Grunde umso fester aneinander zu schmiegen, sodaß Wasser, welches in den Becher gelangt, nicht nach außen entweichen kann. Daß die Dichtigkeit des Verschlusses umso vollkommener sein muß, je zarter und demzufolge biegsamer die Laminarteile der Blätter sind, leuchtet ohne weiteres ein. In ähnlicher Weise adhären sehr dünne, durch eine Wasserschicht getrennte Glas- oder Glimmerlamellen, die man biegen kann, ohne daß sich ihr Zusammenhang löst. Eine seitliche Verschiebung ist ohne bemerkenswerten Aufwand an Kraft möglich, will man sie dagegen in einer zur Plattenfläche senkrechten Richtung auseinanderziehen, so begegnet dies denkbar größtem Widerstande. Die gewöhnlichen starren Laubblätter, die außerdem, wenn sie eintrocknen, noch eine besondere Bewegung ausführen, sind nicht imstande, einen derartig dichten Verschuß herzustellen, weil ihre Laminarteile zu starr sind und nicht bei Berührung mit entsprechenden Teilen anderer Blätter adhären würden. Von Interesse ist ja auch die Tatsache, daß den Blättern der Becher die Fähigkeit, besondere Bewegungen zur Herabsetzung der Transpiration auszuführen, gänzlich abgeht.

In der Knospelage stehen die Blätter des Bechers aufrecht, sie schließen einen annähernd zylindrischen Hohlraum ein. Erst durch das Auseinanderweichen der Blätter wird die Schlüsselgestalt des Bechers hervorgebracht. Es wird jetzt biologisch verständlich, warum vor allen übrigen Blättern des Bechers gerade die äußeren mit solch breiten Seitenflächen ausgestattet sind und warum gerade die breitesten Laminarteile den oberen Blattpartien angehören. Bei Entfaltung der Blätter an der Peripherie müssen breite Flächen vorhanden sein, da diese am meisten sich voneinander entfernen. Die zarten Laminarteile, sich dicht deckend, verschieben sich seitlich und stellen mit den breiten, oberen Partien einen lückenlosen Rand her, aus dem nur die Rippen als prächtig gefärbte Spitzen hervorragen.

Es drängt sich nun die Frage nach der biologischen Bedeutung dieser Antheridienbecher auf. Ihre Gestalt zeigt, daß es nicht gewagt ist, sie als Wasserbehälter aufzufassen. Bei der Antheridientleerung spielt das im Becher aufgefangene Wasser ohne Zweifel eine wichtige Rolle. Nachdem die Perigonialblätter den Becher oder die vertiefte Scheibe gebildet haben, verharren sie dauernd in der von der Gestalt des Bechers geforderten Lage. Den Perigonialblättern fehlt, wie ich a. a. O. nachwies, das Schwellgewebe, sie können also nicht, wie die Laubblätter, longitudinale Bewegungen ausführen. Wie kommt es aber, daß sie sich nach außen bewegen, wenn das Gewebe, welches bei den Laubblättern durch sein eigentümliches Verhalten die Bewegungen bewirkt, bei den Perigonialblättern fehlt? Ich halte es für ausgeschlossen, daß diese Blätter selbständige Bewegungen ausführen

können, nehme im Gegenteil an, daß sie sich bei der Bewegung in radialem Sinne rein passiv verhalten und durch Kräfte, die in den inneren Teilen des Bechers ihren Sitz haben, auseinandergetrieben werden. Ich kann mir nicht denken, daß das Auseinanderweichen der Perigonialblätter etwa als Analogon zu der Art und Weise, wie sich die Blütenhüllblätter höherer Pflanzen öffnen, aufzufassen ist. Nach meinen Beobachtungen ist die Öffnung des Bechers auf die Volumenzunahme zurückzuführen, welche die zahlreichen Antheridien und massenhaft erzeugten Paraphysen im Laufe ihrer Entwicklung erfahren. Die Organisation der Antheridien und der gerade bei den Polytrichaceen hochdifferenzierte Bau der Paraphysen erscheinen uns in einem ganz anderen biologischen Lichte, wenn wir das Werden eines solchen Antheridienstandes zur Grundlage unserer Betrachtung machen und von den Verhältnissen, wie sie dessen fertiger Zustand darbietet, vollständig absehen. Auch bin ich keinen Augenblick im Zweifel darüber gewesen, daß hier die Beziehungen von Funktion und Form der Organe in ausgezeichnetster Weise zum Ausdruck gelangen. Es soll aber nicht bestritten werden, daß die den Paraphysen von anderen Forschern zugeschriebenen Funktionen ebenfalls von Bedeutung sind.

Anf den hohen Grad der Organisation der Paraphysen bei den Polytrichaceen ist bereits hingewiesen worden. Sie bilden bei zahlreichen Vertretern dieser Familie in ihrem oberen Teile Zellflächen, „welche nicht selten eine zweischneidige Scheitelzelle besitzen“.¹⁾ In den männlichen Blüten von *Dawsonia* finden wir Übergänge zu den aus einem Zellfaden bestehenden Paraphysen der übrigen Moose, ich glaube aber, daß die *Dawsonia*-Arten, was ihre Paraphysen anbelangt, als die höchstorganisierten angesehen werden müssen. In morphologischer Beziehung halte ich sie mit Goebel für Rhizoiden, wie sie in den Blattachsen anderer Laubmoose anzutreffen sind; allem Anschein nach liegt eine funktionelle Anpassung vor.

Die Antheridien selbst sind von langgestreckter Gestalt und bei manchen Arten werden sie von unverhältnismäßig langen, nach oben sich allmählich verdickenden Stielchen getragen, wodurch eine deutlich keulenförmige Gestalt zustande kommt. Ich erinnere mich nicht, bei Laubmoosen je solche Antheridien gesehen zu haben. Vergewärtigen wir uns, daß die Antheridien durch Anfführung zahlloser Längs- und Querwände, also durch Bildung ebenso vieler Spermatozoiden erzeugender Zellen, an Umfang zunehmen, daß außerdem die massenhaft vorhandenen Paraphysen in ihrem oberen Teile sich durch Zellbildung flächenförmig vergrößern, so ist die natürliche Folge, daß sie nach den Seiten hin einen Druck ausüben müssen, der die vorher anfrechten Perigonialblätter in radialer Richtung auseinandertreibt. Im Zentrum des Blütezustandes erhebt sich außerdem der junge Sproß, der den zur Verfügung stehenden Raum noch mehr verkleinert, die unmittelbare Folge davon ist, daß Antheridien und Paraphysen zur Seite gedrängt werden und wiederum gegen die Perigonialblätter drücken. Wie es scheint, wird dadurch in den Perigonialblättern, besonders in den peripherischen, Energie in Form von Federkraft aufgespeichert, der bei der Entleerung der Antheridien eine gewichtige Rolle zufallen dürfte.

Nach der Publikation Vaupels muß die Akrandrie der Polytrichmantheridien als durchaus sicher festgestellt angesehen werden. Correns war der erste, der auf die in

¹⁾ Goebel, Archegonienstudien. Flora, Band 96, S. 19.

²⁾ F. Vaupel, Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. Flora, 1903, S. 346–361.

den Blattachseln mancher Polytrichaceen vorkommenden ruhenden Astanlagen aufmerksam machte. In der Literatur findet sich keine Angabe, aus der hervorginge, daß sie schon früher beobachtet worden wären. Hofmeister und Leitgeb scheinen sie ebenfalls nicht gekannt zu haben. Wie schon mehrfach erwähnt, stehen sie bei *Polytrichum commune* L. in der Achsel des zwölften Blattes. Die beiden letztgenannten Forscher¹⁾ haben angenommen, daß „jede Antheridiengruppe“ — die Antheridien stehen in zwei bis drei übereinander stehenden Reihen unterhalb je eines Blattes, untermischt mit den Paraphysen — „einen kaum in die Länge entwickelten Seitenzweig darstellt, dessen Scheitelzelle sich zur ersten Antheridie entwickelt“. Stellen wir uns vor, die oberen Blätter eines Stämmchens von *Polytrichum commune* L. rücken, indem sie gleichzeitig die Form der Perigonialblätter annehmen, dicht zusammen, so werden damit auch die in den Blattachseln stehenden, ruhenden Astanlagen einander sehr genähert. Trägt eine solche Anlage, wie es bei *Polytrichum commune* L. der Fall ist, ein oder zwei winzige Seitenzweige, findet eine starke Reduktion dieser Zweige statt, entwickeln sich aus den Sproßscheitelzellen Antheridien und treten aus den Oberflächenzellen der auf wenige Zellen verkürzten Achsenteile Rhizoiden von der Form der Paraphysen hervor, so erhalten wir einen männlichen Blütenstand. In der Tat würden die Antheridien einen kaum irgend in die Länge entwickelten Seitenzweig darstellen, auch dürfte über die Homologie von Rhizoiden und Paraphysen kaum mehr ein Zweifel obwalten. Aus den Untersuchungen Vaupels ergibt sich, daß die Antheridien sich nicht gleichzeitig entwickeln und hieraus ist zu folgern, daß die Entleerung der Spermatozoidenmassen sich in zeitlichen Intervallen vollziehen muß. Eine solche Massenerzeugung von Spermatozoiden kommt meines Wissens, von *Mnium* u. e. a. abgesehen, bei anderen Laubmoosen nicht mehr vor. Die hochorganisierten Antheridienbecher der Polytrichaceen stehen offenbar mit der Spermatozoidenentleerung in engster Beziehung. Ich erblicke in jenen eine Einrichtung, die eine ganz allmähliche Aussaat der Spermatozoiden ermöglicht, einem Brunnen vergleichbar, der das in seinem Innern kräftig emporsprudelnde Wasser über seinen Rand hinaus in einer dünnen Schicht nach allen Seiten abfließen läßt. Wie bekannt sein dürfte, bilden die männlichen Stämmchen unserer *Polytrichum*-Arten zusammenhängende Rasen, die von den Trägern der Archegonien, welche ebenfalls herdenweise zusammenstehen, räumlich weit getrennt sind. Ohne Zweifel liegt eine gleichzeitige Entleerung sämtlicher Antheridien nicht im Interesse der betreffenden Art. Ein starker Regenguß im Frühjahr würde die Spermatozoiden gewaltsam fortführen und verhindern, daß sie in den Anziehungsbereich des Archegoniums gelangen.

Das Auseinanderweichen der Blätter eines Antheridienstandes geht sehr langsam vor sich, wovon ich mich in der Natur und an Exemplaren, die ich zu Hause beobachtete, überzeugte. Bei *Polytrichum piliferum* Schreb. entsteht am apikalen Teil der Knospe eine kreisförmige Öffnung, durch die man in die Tiefe des Hohlraumes hinabsehen kann; hier erblickt man eine grüne Fläche, aus der sich die roten Spitzen der kleinsten Blätter deutlich abheben, alle übrigen Blätter liegen dicht aneinander und bilden die Wand des Hohlzylinders. Die äußeren Perigonialblätter weichen insofern von den typischen Laubblättern ab, als sie sich nicht einzeln aus dem Verbande der Knospe lösen, sondern, sich dicht deckend, die Bewegung nach außen ausführen. Es gleiten also nicht nur die Blätter

1) Nach Goebel, Organographie, Bryophyten, S. 369.

seitlich aneinander, sondern auch mit der ganzen Fläche in radialer Richtung, hierdurch wird die Dichtigkeit des Ganzen noch bedeutend erhöht. An einem Becher sind also zwei Arten von Blättern zu unterscheiden, eine Schicht äußerer, größerer Blätter, die seine Wand bilden, und eine Gruppe innerer, kleinerer, die mit Antheridien und Paraphysen gemischt den Boden zusammensetzen. An geeigneten Längsschnitten durch die Mitte des Antheridienstandes erkennt man leicht die noch von Antheridien, Paraphysen und kleineren Blättern umgebene Sproßspitze. So lange sich oben am Antheridienstand nur eine kleine Öffnung befindet, kann diese, falls die Knospe eintrocknet, noch geschlossen werden, später ist dies bekanntlich nicht mehr der Fall. Es vergeht geraume Zeit, bis jene Öffnung durch Zusammenneigen der obersten Perigonialblätterabschnitte verschwindet. Ganz im Gegensatz dazu büßen die oberen Laubblätter sehr schnell ihr Wasser ein, in der Trockenstellung drücken sie mit großer Kraft von allen Seiten her gegen die Wand der Perigonialblätter. In diesem Zustand kann man die Knospe mit einem Ei vergleichen, das von zahlreichen Krallen umfaßt wird, die alle an demselben ihre Kraft zur Geltung bringen. Der Verschluß der Öffnung würde natürlich mit größerer Geschwindigkeit vor sich gehen, wenn die von den Antheridien, Paraphysen, den kleinen Perigonialblättern und von den verbreiterten „Blütenboden“ festgehaltenen Wassermengen sich nicht sehr langsam in Wasserdampf verwandelten. Auch ist die zwischen den Perigonialblättern wirkende Adhäsionskraft — durch eine Wasserschicht veranlaßt — sehr bedeutend, sie hört erst auf zu wirken, wenn das Wasser auch zwischen ihnen vergast ist; unter dem Drucke der oberen Laubblätter bewegen sie sich alsdann um einen geringen Betrag gleichmäßig nach innen, die Laubblätter liegen auch im lufttrockenen Zustand der Knospe sehr fest an. sie würden sich gleich den Laubblättern anderer Polytichaceen im unbehinderten Zustand noch sehr weit über die definitive Lage hinausbewegen, wie ich durch Versuche ermittelte. An anderer Stelle habe ich bereits erwähnt, daß nur die größeren Perigonialblätter nach der Spitze hin Lamellen tragen. Hat die Eintrocknung an den exponierten oberen Abschnitten dieser Blätter um die Öffnung herum begonnen, so bleibt diese doch noch sehr lange Zeit erhalten, obwohl man das Gegenteil erwarten sollte. Die Ursache hierfür finde ich in dem Verhalten der Lamellen, weiter in der Fähigkeit der dicken Blattspitze, Wasser längere Zeit festzuhalten und schließlich in der Annahme, daß diese schön rot gefärbten Zellen an und für sich das Wasser sehr schwer abgeben. Unter normalen Verhältnissen bewegt sich eine Säule Wasserdampf im Hohlraum der Knospe aufwärts und gelangt durch die Öffnung ins Freie.¹⁾ Ein Teil wird aber sicher von den Lamellen, an denen er vorbeistreicht, wieder nutzbar gemacht, d. h. kondensiert, so daß sich die Verhältnisse der Turgeszenz in der Knospenspitze nicht ändern. Erst, wenn nach langer Zeit alles Wasser in Gasform durch die Öffnung entwichen ist, verlieren es auch die Lamellen. Dann neigen sich die obersten Perigonialblätterabschnitte²⁾ wie die Zähne bei einer Primulakapsel zusammen, die Öffnung wird geschlossen. In der Natur mag dieser Fall nur sehr selten eintreten, weil die Antheridienentwicklung an die feuchte Jahreszeit gebunden ist.

1) Einen anderen Weg nimmt der Wasserdampf sicher nicht.

2) Dieser mit Lamellen versehene Teil ist morphologisch die Spreite, das größere Stück die Scheide. Es bleibt also der schwach entwickelten Spreite eine gewisse Bewegungsfähigkeit erhalten.

In welchem Zustande der Entwicklung befindet sich der jugendliche Sproß, wenn sich bereits an der Spitze der Knospe eine Öffnung gebildet hat? Wie weit sind die Antheridien und Paraphysen in der Entwicklung fortgeschritten? Die Antheridien haben noch keineswegs ihre Reife erlangt, die flächenförmigen Paraphysenteile — die dreischneidige Scheitelzelle ist sehr gut zu sehen — haben ebenfalls ihre definitive Ausbildung noch nicht erreicht. Der junge Sproß ist noch kurz, seine Länge mag ungefähr die Hälfte der Antheridienlänge ausmachen. In diesem Stadium kann er noch keine Wirkung nach den Seiten hin ausüben, erst wenn er sich mit dem breiteren Teil in die Höhe schiebt — scheinbar natürlich! —, ist er imstande, dies zu tun. Er wächst sehr schnell in die Länge sein Anteil an der Entleerung der Antheridien ist kaum in Zweifel zu ziehen.

Es vergingen mehrere Wochen, bis die Öffnung des Antheridienstandes an den zu Hause kultivierten Exemplaren den Durchmesser von 1 mm oder etwas darüber erreicht hatte. Da der Standort, von welchem das Beobachtungsmaterial herrührte, in nicht allzu großer Entfernung von meiner Wohnung lag, so war es möglich, öfter die männlichen Rasen in der Natur zu beobachten. Ich konnte feststellen, daß der Öffnungsvorgang der Antheridienbecher in der Natur nicht schneller sich vollzog als zu Hause. Bei der Untersuchung der Antheridien fand ich, daß die Öffnungskappe an ihnen bereits scharf durch die Konturen der Zellwände hervortrat, auch hatten die Paraphysen ihr Wachstum abgeschlossen. Reif waren aber die Antheridien noch nicht.

Versucht man, einen kleinen an der Spitze einer Nadel hängenden Wassertropfen durch die ca. 1 mm weite Öffnung des Bechers in dessen Höhlung einzuführen, so ist dies ein vergebliches Bemühen, weil die in den Hohlraum eingeschlossene Luft das Eindringen des Tropfens verhindert. Daraus ergibt sich, daß die Öffnung des Bechers erst einen gewissen Betrag erreichen muß, bis Wasser, beispielsweise Regentropfen, die Luft vertreiben und deren Raum einnehmen können. In dem geschilderten Zustand vermögen die apikalen Teile der Perigonialblätter den Becher noch vollständig zu schließen.

Die Beobachtungen in der Natur beweisen, daß einige Antheridien ihren Inhalt schon zu einer Zeit entleert haben müssen, wenn der bei weitem größte Teil der in einem Becher vereinigten männlichen Geschlechtswerkzeuge sich noch in sehr unreifem Zustande befindet, denn überall begegnet man jugendlichen Sporophyten mit bereits voll entwickelter Seta, obwohl die größte Mehrzahl der Antheridien noch nicht reif ist. Es ergibt sich hieraus, daß die Aussaat der Spermatozoiden sich über einen sehr langen, mehrere Monate umfassenden Zeitraum erstreckt.

Archegonien.

Die Bryophyten sind typische Archegoniaten. Charakteristisch für sie ist der Bau der weiblichen Sexualorgane und der scharf ausgeprägte Generationswechsel. An dem Archegonium sind zwei Teile zu unterscheiden, ein in der Regel langgestreckter Halsteil und ein Bauchteil, der die Eizelle einschließt. Bei den Laubmoosen ist meist noch ein Stiel vorhanden, der insofern für die Entwicklung der embryonalen Generation von Bedeutung ist, als sich der Embryo in ihn einbohrt und so schon im jugendlichen Zustand des Sporophors für dessen Befestigung und Ernährung Sorge trägt. Abweichungen irgendwelcher Art von dem normalen Typus des Archegonienbaues sind mir bei den Polytrichaceen nicht begegnet.

Wie bei allen Laubmoosen, so schließt auch bei den Polytrichaceen die Achse ihr Wachstum mit der Entwicklung eines Archegoniums ab, die Polytrichaceen sind sämtlich akrogyu.

Goebel hat bereits darauf aufmerksam gemacht, daß, wie bei vielen diöcischen Laubmoosen, auch bei den Polytrichaceen, z. B. *Dawsonia*, die weiblichen Pflanzen die männlichen Exemplare oft an Größe und durch kräftigere Gestaltung der vegetativen Organe übertreffen. Bei mehreren einheimischen Formen, z. B. *Polytrichum piliferum* Schreb., tritt dieser Größenunterschied ziemlich deutlich hervor, ein Gleiches darf auch von vielen Polytrichadelphus-Arten behauptet werden.

Die Möglichkeit, daß auch manche Polytrichaceen, besonders solche, deren Stämmchen mit üppigem Rhizoideufilz umgeben und zu sehr dichten und zugleich ausgedehnten Rasen vereinigt sind, sogenannte „Zwergmännchen“ hervorbringen könnten, war von vornherein nicht ausgeschlossen, ich habe aber solche trotz eifriger Suchens nicht auffinden können.

Es gibt eine nicht geringe Anzahl diöcischer Laubmoose, deren männliche Pflanzen bisher nicht bekannt geworden sind. Hierher gehören u. a. zahlreiche einheimische und exotische *Campylopus*-Arten. Bei der Untersuchung mancher ausländischer Arten dieser Gattung glaube ich im Wurzelfilz der Blätter, des Stämmchens und in den Zwischerräumen zwischen den Haubenbechern (Fig. 62) die seltsamen „Zwergmännchen“ beobachtet zu haben, die bei einer nicht geringen Anzahl *Dicranum*-Arten, bei *Leucobryum glaucum* L., *Fissidens bryoides* L. und *anomalous*, *Macromitrium* und *Schlotheimia*, *Hypnum aureum* und *fallax* Brid. — bei dieser Art sind solche bisher nicht gefunden worden, wohl aber dem sehr nahestehenden *Amblystegium filicinum* De Not.¹⁾ —, *Camptothecium lutescens* B. et S., *Dicnemon calycinum* und in gewissem Sinne auch bei *Buxbaumia*²⁾ nachgewiesen worden sind.

Leucobryum vulgare L. und *Dicranum scoparium* Hedw. bringen außer den „Zwergmännchen“ auch männliche Pflanzen von gewöhnlichem Aussehen hervor. Goebel erblickt in dem Vorkommen von „Zwergmännchen“ die Folgen ungünstiger Ernährungsbedingungen; an der Richtigkeit dieser Auffassung ist nicht zu zweifeln. Bei *Leucobryum vulgare* L. beispielsweise fällt ein großer Teil der Sporen auf die außerordentlich dichten, kissenförmigen Rasen und bleibt darin hängen. Nährstoffe stehen nur in geringer Menge zur Verfügung, sie reichen aber hin, um das kümmerliche „Zwergmännchen“ aufzubauen und zu ernähren. Schnell schreitet es zur Erzeugung weniger kleiner Blätter und zur Entwicklung der Antheridien. Wesentlich günstiger liegen ohne Zweifel die Verhältnisse bei den auf freie Stellen des Waldbodens niederfallenden Sporen. Nährstoffe in Lösung stehen in hinreichender Menge zur Verfügung, an Licht ist kein Mangel, es entsteht ein kräftiges

¹⁾ Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, Band IV, 3, S. 302.

²⁾ Diesbezügliche Literatur: Goebel, Archegoniatenstudien, Flora, Band 96, Heft 1, S. 55–56, ders. in Archegoniatenstudien, Flora, Band 76 (Ergänzungsband), S. 92, ders. in Organographie, Bryophyten, S. 370 (*Buxbaumia*); Fleischer, Die Musci der Flora von Buitenzorg, Band II, S. 402, 427 (*Macromitrium*-Arten und *Schlotheimia*); Philibert, Les fleurs mâles du *Fissidens bryoides* L., in Revue bryologique 1883, S. 65; Gümbel, Der Vorkeim, in Nova acta acad. Leop.-Carol., Vol. XXIV, pars II, S. 627 (*Camptothecium lutescens* und *Hypnum aureum*); Roth, Die europäischen Laubmoose, Band 1, S. 276 (*Dicranum scoparium*); Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, Band IV, 1 (*Dicranum spurium* Hedw. *Bergeri* Bland., *undulatum* Ehrh., *Bonjeani* De Not., *neglectum* Jur. et Milde, *Mühlenbeckii* Bryol. Eur. und *scoparium* Hedw., S. 344–354).

Stämmchen, das, nachdem es eine gewisse Höhe erreicht hat, zur Entwicklung der Antheridien übergeht. Wie ungünstig gestellt sind im Vergleich hierzu die „Zwergmännchen“ bezüglich der Belichtung! In den Wurzelfilz der dichten Polster können nur sehr geringe Lichtmengen vordringen. Man muß sich aber trotzdem wundern, daß an solch wenig günstigen Stellen trotzdem ein „Zwergmännchen“ zustande kommen kann. Untersuchen wir den Rhizoidenfilz von *Leucobryum vulgare* L., so finden wir darin stets Erdteilchen und Reste organischer Art, aus diesen zieht das „Zwergmännchen“ seine Nährstoffe.

Es ist durchaus kein Zufall, daß z. B. bei den zweihäusigen Arten der Sektion „*Dicranum* im engeren Sinne“ „Zwergmännchen“ auftreten. Diese kleinen, männlichen Pflänzchen vermögen eben nur an solchen weiblichen Exemplaren ihre Entwicklung durchzumachen, die ihnen für ihr wohl sehr kurzes Dasein einige Existenzbedingungen zu bieten in der Lage sind. Hierzu befähigt sind in erster Linie jene „*Dicranum*-Arten in engerem Sinne“, weil in einem mächtig entwickelten, dichten, feuchtigkeitsstrotzenden Rhizoidenfilz die Sporenkeimung sich vollziehen und aus den allerdings in bescheidenem Maße zur Verfügung stehenden Nährstoffen im weiteren Verlaufe der Entwicklung das „Zwergmännchen“ seine Organe aufbauen kann. Bei *Dicranum maius* mit seinen ausgezeichnet sichelförmigen Blättern, seinem mächtigen Filz, seinem lockerrasigen Wuchs haben die herabfallenden Sporen keinen Halt, sie werden vom Regen fortgespült und erzeugen normale, wenn auch schlankere männliche Stämmchen. „Zwergmännchen“ dürfen wir also vor allem bei dichtfasrigen, starkfilzigen Bryophyten erwarten, besonders auch bei den in vieler Beziehung interessanten *Campylopus*-Arten. Bei diesen ist ja die Sporenausbreitung insofern eine höchst eigentümliche, als die Sporogonien, deren Deckel und Haube bei zahlreichen Arten im Grunde des weiblichen „Blütenbeckers“ zurückbleiben (Fig. 62), mit ihrer nach unten gekehrten Mündung sich nicht hoch über den letzteren erheben. Die weitaus größte Sporenmenge fällt hier sicher in den Becher und die Blätter hinab, die wie die Stämmchen oft sehr reichlichen Rhizoidenfilz besitzen. Der Nachweis, daß auch die *Campylopus*-Arten sehr oft „Zwergmännchen“ hervorbringen, wird nicht lange auf sich warten lassen.

Die Unterschiede in der Größe zwischen männlichen und weiblichen Pflanzen derselben Art können, wie das Beispiel der „Zwergmännchen“ zeigt, sehr bedeutend sein, „eine Verschiedenheit, welche sich bei einer Anzahl von Moosen bis zur Bildung von „Zwergmännchen“ steigert“. ¹⁾

Man pflegt die nach der Befruchtung des Archegoniums oben am Stämmchen oder an der Vaginula sich weiter entwickelnden Blätter seit jeher als Perichätialblätter zu bezeichnen. Bei allen mir bekannten Laubmoosen unterscheiden sich diese von den typischen Laubblättern in folgenden Punkten: Die Perichätialblätter weichen gestaltlich nicht unbedeutend — ich erinnere an *Dicnemon*, *Dichelyma* und *Paludella* — von den Laubblättern ab, andernfalls hätte man für sie nicht eine besondere Bezeichnung gewählt. Weiterhin übertreffen sie zum Teil die Laubblätter sehr oft an Länge und unterscheiden sich von diesen ganz auffallend durch ihre mehr aufrechte Stellung. In der Regel vollzieht sich außerdem bei ihnen eine Reduktion des oberen Teils zu Gunsten des meist scheidenartig vergrößerten basalen Abschnitts, der den Grund des Sporophors mantelartig umschließt.

¹⁾ Goebel, Archegoniatenstudien, Band 96, Heft I, S. 58.

Auch ist darauf hinzuweisen, daß ihr feinerer anatomischer Bau oft sehr erheblich von dem der Lanblätter differiert.

Daß die Perichätialblätter Organe besonderer Art sind und daß sie eine besondere Aufgabe zu erfüllen haben, kann nur der bestreiten, der in ihnen weiter nichts als eine eigenartige Form der Lanblätter zu sehen gewöhnt ist. Funktion und Form stehen aber auch bei den Perichätialblättern, wie ich nachzuweisen gedenke, in innigster Beziehung. Sie wachsen mit der embryonalen Generation und gehören zu ihr, wenn auch nur in biologischem Sinne. Man hat in ihnen ein Organsystem zu erblicken, dessen Aufgabe darin besteht, die Entwicklung des Sporogons sicherzustellen. Sie ahmen in auffälliger Weise die Gestalt einer Knospe nach, aus deren Mitte sich die sporenerzeugende Generation erhebt. Mit der Vergangenheit, als welche Protonema und das aus ihm hervorgesproßte beblätterte Stämmchen aufzufassen sind, haben sie gleichsam vollständig gebrochen, ihre Sorge ist der Zerknirschung gewidmet, der embryonalen Generation. Von ihr werden sie offenbar in ihrer Entwicklung beeinflusst, von ihr müssen Reize ausgehen, die durch die höchst eigentümliche morphologische Anbildung der Perichätialblätter ausgelöst werden.

Versuchen wir zunächst die Frage nach der Bedeutung der anfrechten Stellung der Perichätialblätter zu beantworten, indem wir in erster Linie die Polytrichaceen ins Auge fassen. Bei unseren einheimischen und zahlreichen exotischen Polytrichum- und Pogonatum-Arten, bei Dawsonia und Polytrichadelphus, überhaupt bei allen Formen, deren Xerophilie nicht angezweifelt werden kann, liegen die Perichätialblätter dem unteren Teil der Seta dicht an, es entsteht dadurch, daß die sehr stark verbreiterten und verlängerten Scheidenteile dieser Blätter einander umfassen, ein Hohlzylinder,¹⁾ der den unteren Abschnitt des Sporophyten fest umschließt. Im trockenen wie im feuchten Zustand bleibt der Zusammenhang der Perichätialblätterscheiden gewahrt, weil diese unbeweglich sind. Die Adhäsion solcher zarter Gewebeflächen, wie sie in den häutigen, hyalinen Scheiden vorliegen, ist vor allem auch bei Benetzung mit Wasser sehr groß. Dadurch wird ein hoher Grad von Stabilität erzielt, diese trägt dazu bei, den Sporophyten zu stützen, ihn in seiner anfrechten Lage zu erhalten. Umklebt man eine biegsame, ihrer ganzen Länge nach angerissene Metallröhre, z. B. eine Gardinenstange dicht mit Papier, so wird dadurch die Biegsamkeit ganz bedeutend verringert. Der Vergleich ist ja nicht durchaus zutreffend, immerhin aber ist der Erfolg, wie er durch Wasser bei dem Zylinder der Perichätialblätter gezeitigt wird, ein ähnlicher. Die mit Lamellen ausgestatteten Spreitenteile sind stark reduziert, eine gewisse, wenn auch geringe Beweglichkeit bleibt ihnen aber erhalten, wovon man sich überzeugen kann, wenn man die Lanblätter beseitigt und eintrocknen läßt.

Aus einer entsprechend großen Anzahl von Lanblättern kann ein derartiger Hohlzylinder aus naheliegenden Gründen nicht hergestellt werden. Eine Haupt-Vorbedingung für dessen Zustandekommen ist der Umstand, daß Scheide und Spreite ungefähr gleichgerichtet sind; vorteilhaft ist außerdem, wenn die Blätter von außen nach innen (nnten nach oben), wie es auch der Fall ist, an Größe abnehmen und die Insertionsstellen möglichst nahe beieinander liegen. Diese Vorbedingung und Anforderungen finden wir bei den Perichätialblättern vieler Polytrichaceen erfüllt.

¹⁾ Vgl. auch Goebel, Archegoniatenstudien. Flora, Band 96, Heft I, S. 49 (Über *Dicnemum calycinum* und *semicryptum*).

Dem Perichätium fällt aber außer der erwähnten Aufgabe meines Erachtens noch eine andere, weit wichtigere zu. Das zarte Gewebe des in der Regel vergrößerten unteren Blattabschnittes gestattet dem Wasser, das durch die nach oben gerichteten Blätter aufgefangen wurde und nach unten abfloß, leicht den Zugang zu den Zellen der sich entwickelnden embryonalen Generation, denn diese besitzt offenbar nicht die Fähigkeit, gleich den vegetativen Teilen des Individuums längere Zeit der Trockenheit ohne Schaden zu überstehen. Von oben kommendes Wasser können nur nach oben gerichtete und für die Fortleitung nach unten entsprechend eingerichtete Blätter auffangen. Die sparrig zurückgekrümmten Blätter von *Paludella squarrosa* L., *Hylocomium squarrosum* B. et S., *Dicranella squarrosa* Stek., die *Hypnum*-Arten aus der *Aduncagruppe* sind nicht dazu geeignet. Ihre Perichätialblätter strecken sie aber alle dem Himmel entgegen und so erfüllen sie ihre Aufgabe im Dienste des Sporophors. Das Perichätium ist ein Organ im besten Sinne des Wortes, seiner Funktion entspricht auch die Gestalt der Blätter, die es zusammensetzen.

Es muß dahingestellt bleiben, ob zwischen den häutigen hyalinen Blattscheiden von *Polytrichum commune* L., *formosum* Hedw., *juniperinum* Willd. u. a. Wasser in größerer Menge festgehalten werden kann. Daß es hier aber in flüssiger Form lange erhalten bleibt, dürfte außer Frage stehen. Wenn man aber die anatomischen Verhältnisse von Querschnitten durch die Scheidenteile vieler Arten in Rücksicht zieht, so gewinnt man die Überzeugung, daß auch zwischen den zarten Zellflächen Wasser gespeichert werden kann. Mechanisch wirkende Elemente (Fig. 37 c) sind nicht vorhanden, denn die mechanische Festigkeit wird durch den Zylinder selbst gewährleistet. Alle Membranen sind durchaus gleichartig und sehr zart. Besäßen alle Perichätialblätter im Scheidenteil einen Querschnitt, wie ihn Fig. 37 c unten vorführt, so würden sich bei Benetzung die breiten dünnen Säume dicht aneinander legen. Wesentlich anders liegen aber die Verhältnisse, wenn zwei Blätter von den Querschnittsformen, die durch Fig. 37 c vorgeführt werden, zur Kombination gelangen. Wir sehen, daß bei Fig. 37 c, a die sonst einschichtigen Säume dreimal von zweischichtigen Zelllagen unterbrochen werden. Denke ich mir Querschnitt a an Querschnitt β (Aus Versehen fehlt der Buchstabe β) herangeschoben, sodaß sie sich berühren, so werden durch die vorspringenden Zelllagen des Querschnitts Hohlräume hervorgerufen. Ich möchte nicht unterlassen, auf die annähernd symmetrische Lage der vier Zellen auf Querschnitt a hinzuweisen.

Mit einer ziemlich starken Lupe läßt sich, da die häutigen Säume der Perichätialblätter dem Lichte den Durchgang leicht gestatten, feststellen, daß die Rhizoidenbildung zwischen den einzelnen Blättern eine ziemlich bedeutende ist. Die Rhizoiden, welche oft verzweigt sind und bisweilen auch die an dem Kalyptrafilz so deutlich hervortretenden rankenartigen Krümmungen an ihren Enden zeigen, erscheinen wie die Reiser eines Besens. Sie sind sehr lang und nehmen eine aufrechte Lage ein, bilden also nicht an der Basis eine Ansammlung.

B. Der Sporophyt.

Der Sporophyt der Laubmoose, jenes höchst seltsam gebaute Organ, das allen vergleichend-morphologischen Deutungen sich bisher in mehr als einer Beziehung als unzugänglich erwiesen hat,¹⁾ — die Homologie mit der „fertigen“ Farnpflanze ist seit Hofmeisters grundlegenden Untersuchungen über allen Zweifel erhaben — führt bekanntlich zeitlebens ein parasitisches Dasein auf dem beblätterten Stämmchen. Bei den Polytrichaceen erreicht der Sporophyt einen sehr hohen, wenn nicht den höchsten Grad der Organisation, die große Reihe der Laubmoose bietet meines Erachtens kein Analogon dar.

Es ist nicht zu verwundern, daß sich das Interesse der Forscher seit jeher in so reichem Maße an den Polytrichaceen betätigte, da diese durch ihre eigenartige Organisation förmlich zu eingehendstem Studium nach den verschiedensten Richtungen hin aufforderten. So bleibt denn, was den Sporophyten anbelangt, nur noch wenig nachzutragen übrig. Unsere Kenntnis der anatomischen Verhältnisse des Sporophyten darf als durchaus vollständig angesehen werden, auch in Bezug auf die Entwicklungsgeschichte sind die Untersuchungen durch die jüngste Publikation Goebels²⁾ zu einem befriedigenden Abschluß gebracht worden. Soweit ich zu sehen vermag, besteht noch eine Unklarheit hinsichtlich der Frage, ob bei den nacktmündigen *Psilopilum*-Arten ein Mundbesatz angelegt wird oder nicht. Zu den gymnostomen Formen dieser Gattung gehören *Psilopilum gymnostomulum* C. M.,³⁾ *pygmaeum* C. M., *Ulei* Broth.³⁾ und *Bellei* Broth. Bei keiner dieser Arten habe ich eine Peristomanlage nachweisen können, unser europäisches *Psilopilum glabratum* besitzt ein Peristom mit durchaus ungleich ausgebildeten Zähnen, es scheint eine Mittelstellung zwischen den gymnostomen Vertretern und solchen mit gut ausgestattetem Mundbesatz einzunehmen.

Ein reiches Feld der Beobachtung bot die Untersuchung des Sporophyten nach der biologischen Seite hin, vergleichende Seiten- und Umblicke nach anderen systematisch mehr weniger fernstehenden Bryophytenformen ließen sich aber nicht vermeiden.

Die Methode der biologischen Betrachtungsweise ergibt sich von selbst. Wir beginnen am unteren Ende des Fußes und steigen allmählich zur Deckelspitze empor. Dabei drängt sich die Überzeugung auf, daß die Zahl der bisher unbekannt gebliebenen Einzelheiten sich zusehends in der angegebenen Richtung vermindert, wie es auch begreiflich ist, da doch gerade der Sporogonteil die Aufmerksamkeit der Forscher mehr in Anspruch nahm als der basale Abschnitt der embryonalen Generation.

Wie bei allen Laubmoosen wächst auch bei den Polytrichaceen die Eizelle nach der Befruchtung durch Aufführung neuer Wände zu einem Embryo heran, der eine deutliche Polarität des Wachstums zu erkennen gibt. Sein unterer Teil, später als Fuß bezeichnet, ist positiv geotrop⁴⁾ und bohrt sich tief in das zentrale Gewebe des Stämmchens ein, wogegen die obere, später in Seta und Sporogon zerfallende Partie dem Lichte zustrebt. Aus

¹⁾ Es sei vor allem auf das Peristom und den Deckel hingewiesen.

²⁾ Goebel, Archegoniatenstudien. In Flora, Band 96, 1906, Heft I, S. 19—45.

³⁾ Besonders genau untersucht wurden *Psilopilum gymnostomulum* C. M. und *Ulei* Broth.

⁴⁾ Diesen Terminus im weitesten Sinne gefaßt.

dem Gewebe, das den Fuß umschließt, entsteht die spätere „Vaginula“, die bei weiterem Wachstum des Sporophyten zum größten Teil als Hanbe in die Höhe gehoben wird. Wir kennen die Kräfte nicht, welche die Polarität des Wachstums des Embryos bedingen, es dürfte auch sehr schwierig sein, ihnen nachzuspüren und genügend Klarheit zu schaffen. Dieser Umstand sollte nun aber nicht die Veranlassung sein, auf die Lösung dieser physiologischen Frage a priori zu verzichten.

Die Gestaltungsverhältnisse des Fußes der von mir untersuchten Polytrichaceen stehen mit dem anatomischen Aufbau der Seta in innigster Beziehung, Seta wie Fuß lassen nämlich eine scharfe Sonderung des Gewebes in einen peripherischen und zentralen Abschnitt deutlich erkennen.

Bei allen Polytrichaceen bildet eine vom übrigen Gewebe sich scharf abhebende peripherische Lage kleinerer, dickwandiger Zellen die äußerste Schicht des Fußes (Fig. 38 I und II a). Diese Zellen sind sämtlich mit ihrer periklinen Außenmembran in zentrifugaler Richtung ansgebaucht, wodurch eine größere Oberfläche erzielt wird (Fig. 38 I und II b). Beim Übergang zur Seta tritt diese Konvexität der Außenwände immer mehr zurück. Auf diese Schicht folgen weiter nach innen Zellen von prosenchymatischer Gestalt (Fig. 38 I und II c) und mit schief gestellten Querwänden (Fig. 38 I d), an diese schließen sich sehr weitlumige, mehr rechteckige Zellen an (Fig. 38 I und II e), alsdann kommen wieder länger gestreckte Elemente mit merklich dünneren Membranen (Fig. 38 I u. II f), schließlich bilden sehr langgestreckte Zellen von zweierlei Form das Innere des Fußes (Fig. 38 I und II g), von denen die innersten äußerst dünnwandig und englumig sind, diese stellen den eigentlichen Zentralstrang dar. Das Durchlüftungssystem (Fig. 38 II h) ist gut entwickelt.

Es ist klar, daß sich dem Fuße beim Eindringen in den zentralen Teil des Stämmchens erhebliche Widerstände entgegenstellen, die Arbeit, die der Fuß bei der Besitzergreifung zu leisten hat, ist sicher nicht gering. Wie wir sehen werden, ist er dazu aber auch in hohem Grade befähigt. Die bereits erwähnten, nach außen vorgewölbten,

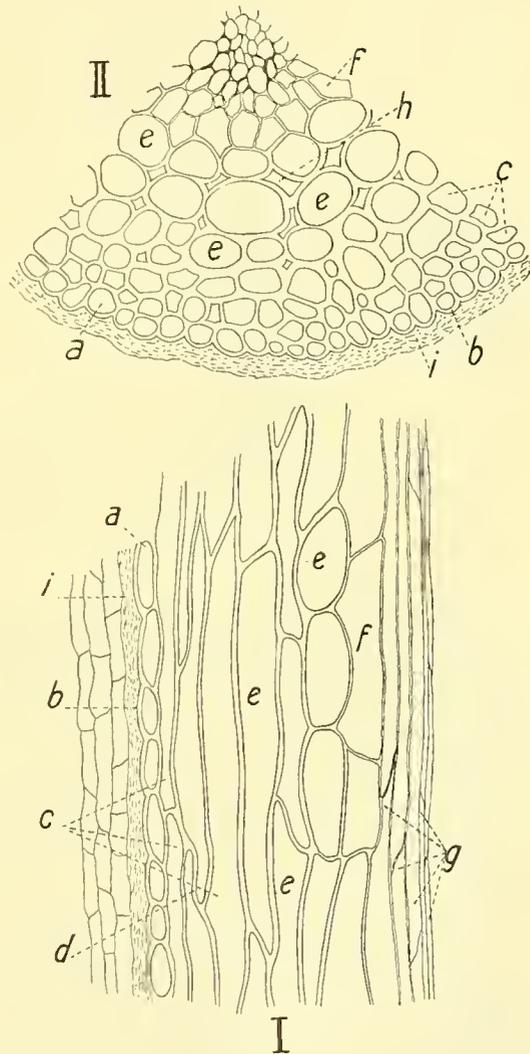


Fig. 38.

starken, widerstandsfähigen Zellen der Peripherie zerstören nämlich beim Vordringen des Fußes die zarten, an sie anstoßenden Zellen des Stämmchens, sie wirken einer Feile vergleichbar, in vielen Fällen werden mehrere Zellschichten des Stämmchens zerstört, diese lösen sich auf und bilden schließlich einen schleimigen Hohlzylinder um den Fuß (Fig. 38 I, II i.) In dieser schleimigen Umhüllung sieht man deutlich die Reste der teils aufgelösten, teils zerrissenen Membranen. Der zentrale, besonders wohl der Wasserleitung dienende Strang wird gegen Kollaps durch die übrigen, mechanisch sehr festen Zellkomplexe geschützt. Der peripherische Teil des Stämmchens, der sich zur Vaginula entwickelt, ist aber mechanisch so sehr gefestigt, daß ein Zerreißen dieses Zylinders durch die zweifelsohne vorhandenen, zentrifugal wirkenden Kräfte, die im Fuß wirksam sind, unmöglich ist.

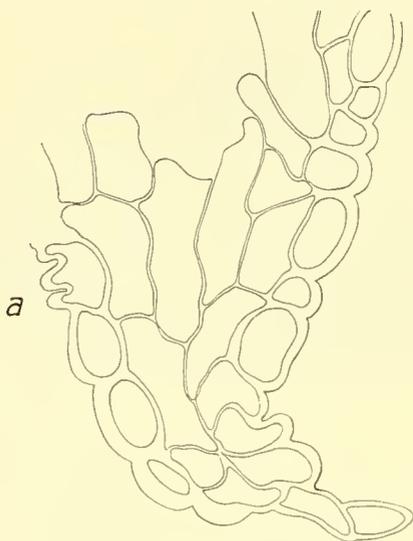


Fig. 39.

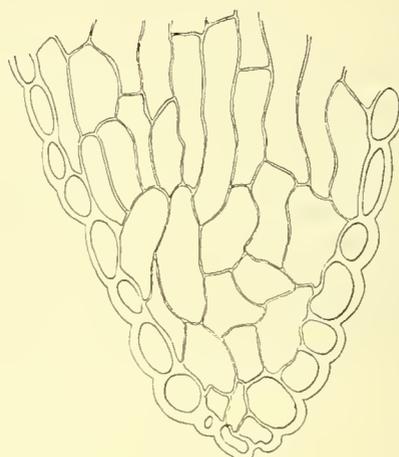


Fig. 40.

Die kräftigsten Zellen des Fußes liegen aber nahe der Spitze (Fig. 39, 40). Diese wirkt wie ein Pfahl und erobert leicht das Terrain. Die Natur verfolgt also hier dasselbe Prinzip wie der Mensch, der, wenn er einen Stamm im Boden befestigen will, ihn zunächst zuspitzt und eventuell mit einer Eisenspitze versieht, damit das zugespitzte Ende leichter eindringen kann und auf seinem Wege in die Erde nicht beschädigt wird.

Ganz glatt verläuft nun der Kampf des Fußes nicht immer. Die ihm entgegenarbeitenden Widerstände sind oft so groß, daß er sich zu Konzessionen herbeilassen muß, die sich dadurch zu erkennen geben, daß die peripherischen Außenwände mehrfach verbogen werden (Fig. 39 a).

Die Entwicklung des Fußes und des zu Seta und Sporogon heranwachsenden Teils des Sporophyten hält wohl bei allen Moosen nicht gleichen Schritt. Zeitlich eilt die Ausbildung des Fußes der der Seta und des Sporogons weit voraus. Wenn die beiden letztgenannten Teile des Sporophyten sich noch in den Anfängen ihrer Entwicklung befinden, hat der Fuß bereits schon seine definitive Ausbildung erlangt. Es liegt dies auch durchaus im ernährungsphysiologischen Interesse der embryonalen Generation. Die Aufgabe des

Fußes besteht, darüber kann kein Zweifel obwalten, weniger darin, dem Sporophyten einen festen Halt im Stämmchen zu verleihen, vielmehr ist er, wie auch allgemein angenommen wird, ein Organ, dem die Aufsaugung und Fortschaffung der Nähr- bzw. Baustoffe für die noch zu entwickelnden Teile des Sporophyten als Aufgabe zufällt. Wenn auch ein Teil der Nahrung durch das assimilierende Gewebe des fertigen Sporogons selbst erworben werden kann, so muß doch die Zufuhr der meisten Nähr- und Baustoffe durch den Fuß bewerkstelligt werden, zumal die Entwicklung der Spaltöffnungen, falls solche vorhanden sind, doch erst sehr spät erfolgt. Die Herbeischaffung von Wasser und der zum Aufbau des Sporogons nötigen Stoffe geschieht durch den Fuß, dessen Zellen größtenteils dicht mit Inhalt gefüllt sind. Zur Zeit der Sporenbildung mag ja auch die assimilatorische Tätigkeit des Sporogons von Bedeutung sein, ich vermag sie aber nur gering einzuschätzen, zumal alle die zahlreichen Polytrichaceen aus der Sectio Aporotheca keine Stomata besitzen.

Versucht man die entwickelten Sporogone samt Seta und Fuß aus dem Stämmchen herauszuziehen, so ist der Aufwand einer nicht unbedeutenden Kraft erforderlich, woraus hervorgeht, daß die Verbindung des Fußes mit dem Stämmchen eine recht feste ist. In der Regel aber gelingt es verhältnismäßig selten, einen Sporophyten unversehrt herauszuziehen, meist reißt die Seta an der Übergangsstelle zum Fuße ab. Es wäre aber verfehlt, wenn man behaupten wollte, eine solch feste Verankerung des Fußes sei erforderlich, damit derselbe in einem durchaus sicheren Fundament ruhe. Ich neige durchaus der Ansicht zu, daß hierdurch der Fuß in eine feste Lage gebracht werden soll zu dem ihn umgebenden Gewebe, ohne welches er seine Aufgabe als Saugwerkzeug nicht erfüllen kann. Hierfür glaube ich durch die Ergebnisse meiner Untersuchungen den Wahrscheinlichkeitsbeweis erbringen zu können.

Bei den von mir untersuchten Polytrichaceen liegt die Vaginula, die wie erwähnt, aus überaus kräftigen Zellen gebildet ist, dem Sporophyten da besonders dicht an, wo wir die Übergangsstelle von Fuß zu Seta zu suchen haben. Sie bildet hier einen längeren, äußerst dicht schließenden zylindrischen Ring, der nach unten sich erweitert. Der von dieser Stelle an abwärts sich verdickende Fuß (Fig. 41) reißt, wenn man den Sporophyten herausziehen will, hier (Fig. 41 a) ab, weil die kräftigere Vaginula nicht nachgibt. Durch diesen engeren, hohlzylindrischen Teil des Scheidchens wird der Sporophyt in einer unverschiebbaren Lage festgestellt, denn weiter unten ist der Fuß, wie bereits mitgeteilt, von einer Schleimhülle umgeben, in der von einer sicheren Lage nicht gesprochen werden kann.

Aber noch in einem anderen Punkte besteht in den

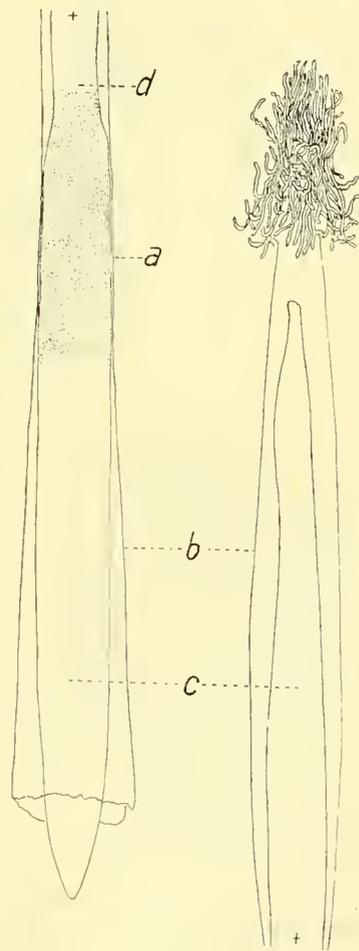


Fig. 41.

Verhältnissen der Vaginula und des Fußes bei allen untersuchten Laubmoosen eine Übereinstimmung. Da wo die Seta gleichsam in panzerartiger Umschließung durch die Vaginula in den Fuß sich fortsetzt, zeigt sich überall eine deutlich sichtbare Veränderung in der Färbung der Membranen der peripherischen Fußzellen und oft auch des benachbarten Gewebes des Scheidchens (Fig. 42 a). Im Gebiete des Ringes weisen die Zellen des Fußes eine rötlichbraune Färbung auf, die nach unten gänzlich verschwindet, nach oben aber meist einer helleren Abstufung von Braun Platz macht. Dieser bei zahllosen Laubmoosen zu beobachtende gemeinsame Zug muß unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen. Ich will nicht behaupten, daß meine Deutung die richtige ist, möchte aber doch nicht unterlassen, sie mitzuteilen.

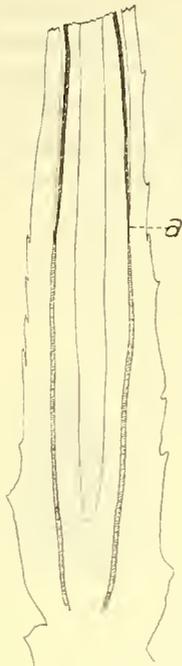


Fig. 42.

Der Fuß ist wie erwähnt, in eine Schleimhülle eingehüllt. Fehlte nun diese Ringstelle der Vaginula, so würde zweifellos der Fuß in einem ringförmigen Spalt mit der Außenwelt in Verbindung treten. Das im Schleim vorhandene Wasser würde leicht verdampfen, was durch den hermetischen Verschluss verhindert wird, und diesen bilden nach meinem Dafürhalten die gebräunten Zellen. Ich nehme an, daß sie für Wasser wenig durchlässig sind.

Schon in früher Jugend wird z. B. bei *Polytrichum pycnocarpum* C. M. diese für die weitere Entwicklung des Sporophyten wichtige Einrichtung geschaffen. In Fig. 41 ist der noch völlig von der Vaginula eingeschlossene Sporophyt seiner ganzen Länge nach zu sehen. Die ringförmige Zone (bei a) ist ziemlich breit, über ihr verjüngt sich die jugendliche Seta (Fig. 41 d) sehr deutlich, die durch ihre rötlichbraune Färbung vom übrigen Gewebe abweichende Partie des Sporophyten ist punktiert. (Die Rhizoiden der Vaginula wurden zum größten Teil wegpräpariert, nur der an der Spitze vorhandene Schopf ist gezeichnet.)

Bei der Mehrzahl der Laubmoose kommt es zur Ausbildung eines Fußes von der Gestalt eines einfachen Pfahls, diese Form dürfen wir wohl als die typische ansehen. Viele *Polytrichaceen* aber, u. a. alle einheimischen *Pogonatum*-, *Polytrichum*- und *Catharinaea*-Arten, zeigen eine Komplikation insofern, als das untere Fußende hackig umgebogen ist. Anfänglich wollte es mir nicht gelingen, über die Ursache dieser Erscheinung ins Klare zu kommen. Der Fuß hat wohl die Kraft, bis zu einer gewissen Tiefe ins Stämmchen vorzudringen. Es gelingt ihm leicht, das zartere, jüngere Gewebe des Stämmchens zu durchsetzen, später aber zwingen ihn die resistenteren Zellen des älteren Stämmchengewebes zur seitlichen Abbiegung, ähnlich wie ein Nagel, der in der Wand auf einen Stein trifft, sich an seiner Spitze umbiegt.

Es läßt sich nicht leugnen, daß die anatomischen, besonders aber die biologischen Verhältnisse des Fußes bei den Bryophyten bisher eine recht stiefmütterliche Behandlung erfahren haben. Im Innern des Stämmchens verborgen, gehört er nicht zu den ohne weiteres ins Auge fallenden Teilen, auch bietet er für die oberflächliche Betrachtung weit mehr Hindernisse als alle übrigen Werkzeuge der Moospflanze. Seine Eigentümlichkeiten, seine Verbindung mit den Stämmchen sind nur durch das Studium von Längs- und Quer-

schnitten zu ermitteln. Ich habe es mir deshalb nicht versagen können, einen Seitenblick zu werfen in andere, den Polytrichaceen nicht zugehörige Glieder der Bryophytenreihe.

Wenn *Diphyscium* und *Buxbaumia* hinsichtlich des Baues ihres Fußes eine Sonderstellung einnehmen, so darf man sich darüber nicht wundern. Beide Gattungen lassen sich an keiner Stelle im System einfügen, sodaß ihnen, wie eingangs erwähnt, eine Sonderstellung eingeräumt werden muß. Die Aufgabe des Fußes als Haustorium tritt bei den bizarren Formen jener zwei Gattungen so recht klar hervor, er entsendet nämlich von seiner Oberfläche dicht gedrängt stehende, gegliederte und verzweigte Fäden von schlauchartiger Gestalt, die mit ihren Endzellen sich an das Stämmchengewebe anlehnen.¹⁾ Der Fuß gleicht also der Wurzel einer höheren Pflanze in vieler Beziehung, als Analogie zu den Wurzelhaaren müßten die verzweigten Fäden aufgefaßt werden.

Bei *Diphyscium foliosum* Mohr, das ich genauer untersuchte, liegen die peripherischen dickwandigen Zellen nicht mehr an der Außenfläche des kegelförmigen Hauptteils, sie sind vielmehr an das äußerste Ende der Rhizoiden — denn als solche müssen die in Frage kommenden Fäden angesehen werden — selbst gerückt. Bei Anwendung geeigneter Tinktionsmittel nimmt die peripherische Zone der Rhizoiden (Fig. 43 a) besonders stark den betreffenden Farbstoff auf, sodaß sie deutlich hervortritt. Die Zellen sind besonders reich an Inhaltsstoffen, hier findet ohne Zweifel eine Speicherung der durch das Stämmchen erzeugten Assimilate statt, die alsdann ihren Weg durch die Rhizoiden in zentripetaler Richtung nehmen, um durch den zentralen Teil des Fußes dem Sporogon zugeführt zu werden. An dieser Partie des Fußes (Fig. 43 b) ist nicht wie bei *Dawsonia Victoria* C. M. eine besondere Gewebedifferenzierung zu beobachten, gestreckte Zellen von annähernd gleicher Länge, die im basalen Teil des Sporogons sich verkürzen und inhaltsreicher werden, — von einer Seta kann ja wohl kaum gesprochen werden — setzen ihn zusammen.

Die in Betracht kommenden Fäden zeigen das Bestreben, den durch ihr Vordringen geschaffenen Raum des Stämmchennern nach Kräften auszunützen. Sie wachsen unter spitzem Winkel (Fig. 43 c) gegen die zentrale Partie an der Innenseite des kurzen Scheidchens empor und bedecken sie mit einer

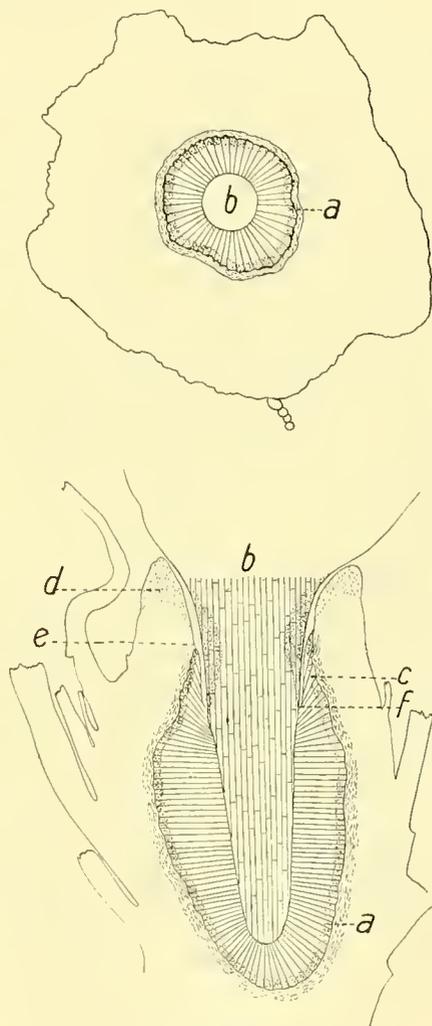


Fig. 43.

¹⁾ Goebel, Flora, 1892, Ergänzungsband, S. 103.

weniger mächtigen Schicht. Der Rand der Vaginula ist aus Zellen mit gebräunten Membranen (Fig. 43 d) gebildet, die sich bei Zusatz von Methylenblau z. B. sehr intensiv färben. An der Innenseite reicht diese gebräunte Gewebeschicht genau bis zu der Stelle (Fig. 43 e), wo die Rhizoidenschicht ihr oberes Ende erreicht. Auch der Fuß ist in dieser Gegend in seinem peripherischen Teil von einer Zone von Zellen mit gebräunten Wänden gehildet, die auffälligerweise gerade bis dahin sich erstrecken (Fig. 43 f), wo die höchsten Rhizoiden am Fuße entspringen. Wie bei *Dawsonia Victoriae* C. M. ist auch bei *Diphyscium foliosum* Mohr im peripherischen Teil des Fußes eine Schleimschicht vorhanden, die wie bei jener Art durch die geschilderte Einrichtung gegen Wasserverlust geschützt wird.

Recht eigenartig liegen die Verhältnisse des Fußes bei einem Laubmoose, das wahrscheinlich von Buchanan entdeckt und von Hooker¹⁾ zuerst als *Pterogonium ambiguum* beschrieben wurde.²⁾

Die Archegonien entstehen in auffallend großer Anzahl an dem später gewölbten Scheitel eines kurzen Seitenzweiges. In der Regel wird nur ein Archegonium befruchtet, höchst selten sind es deren zwei. Liegen die Hauptachse der sehr kurzen Seta und der sehr kurzen Kolumella ungefähr auf derselben Geraden, so ist das Sporogon gerade gestielt, bilden die Achsen, wie es oft der Fall ist, einen Winkel, so dürfen wir es als schief gestielt bezeichnen. Dieser letzte Fall tritt immer ein, wenn ein von dem höchsten Punkt des Stämmchens seitlich gelegenes Archegonium befruchtet wird. Es muß auffallen, daß das Sporogon stets in seiner Längsachse vertikal gerichtet ist, wie ich an sehr zahlreichen Längsschnitten beobachten konnte. Daß schon in früher Jugend diese Lage eingenommen wird, ist selbstverständlich. Wir finden das mächtige Sporogon tief in die außerordentlich dicht anschließenden Perichätialblätter eingesenkt, es wird von diesen förmlich in seiner definitiven Lage festgehalten. Dünne Längsschnitte, welche seitlich der Hauptachse des Stämmchens und Sporogons geführt wurden, sodaß also letzteres nicht mehr durch den Fuß mit ersterem fest verbunden war, lieferten den Beweis, daß die Perichätialblätter wie mit Federkraft ausgestattet, das Sporogon frei schwebend festhielten. Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß auch die Färbung der Perichätialblätter, soweit sie mit ihrem unteren Teile das Sporogon umfassen, eine von den oberen Teilen stark abweichende ist. In den basalen und mittleren Partien finden wir eine dunklere Färbung als an den oberen, nicht an das Sporogon anstoßenden Teilen. Meines Erachtens handelt es sich hier um eine durch das Licht hervorgebrachte Eigentümlichkeit. In den oberen Teilen kann das Licht in mehr ungestörter Weise, wenn ich mich so ausdrücken darf, seinen Weg durch die Blätter nehmen, was weiter unten nicht der Fall ist. Wir müssen also das Sporogon für die dunklere Färbung verantwortlich machen, nicht aber annehmen, daß hier eine vererbte Eigenschaft der Perichätialblätter vorliegt. Übrigens kann man bei sehr zahlreichen Vertretern der Bryophyten dieselbe Beobachtung machen, es handelt sich also um eine weitverbreitete Einrichtung, die eine verschiedene biologische Deutung zuläßt.

¹⁾ W. J. Hooker, *Musci Nepalenses; or Descriptions of several Mosses from Nepal*. *Transact. of the Linn. Soc.*, Vol. 9, p. 310, tab. 26.

²⁾ Bridel, *Bryologia universa* p. 154, erhob später diese Art zur Gattung *Cleistostoma*. Das von Hooker publizierte Habitusbild gibt nur eine schlechte Vorstellung von dem Aussehen dieser Art. Viel besser ist die von Brotherus gelieferte Abbildung in Engler-Prantl „*Natürliche Pflanzenfamilien*“.

Wahrscheinlich hat diese Einrichtung, so einfach sie erscheint, doch mehrere Aufgaben im Leben des betreffenden Individuums zu erfüllen.

Was nun den Fuß von *Cleistostoma ambiguum* Brid. anbelangt, so ist zunächst dessen bedeutender Umfang hervorzuheben (Fig. 44 a). Im medianen Längsschnitt hat er eine verkehrt-keulenförmige Gestalt, wie sie von keinem Laubmoos bisher bekannt geworden ist (Fig. 44). Der Fuß nimmt einen weiten Raum ein, infolge seines Eindringens erweitert sich das Stämmchenende bedeutend und erhält eine kugelförmige Oberfläche. Die den Fuß bildenden Zellen sind sehr groß, die mittleren etwas länger (Fig. 45) als die seitlichen — sie repräsentieren den Zentralstrang — und mit zarten Membranen¹⁾ versehen. Nur die äußeren Zellwände (Fig. 46 a) sind bedeutend verdickt und stark nach außen gewölbt, wodurch eine größere Oberfläche erzielt wird. Bei seinem Vordringen in das Stämmchen drückt der Fuß dessen zartes Gewebe zusammen, es entsteht auch hier die schon mehrfach erwähnte Schleimschicht. Daß der Fuß in dem seitlich gelegenen Gewebe des Stämmchens nicht dieselben „Verwüstungen“ anrichten kann wie an seinem breiten Grunde, versteht sich bei richtiger Beurteilung der Umstände von selbst.

Nach Brotherus bringt *Cleistostoma ambiguum* Brid. zweigestaltige Sporen hervor. Ich habe aber nur eine Art vorgefunden. In allen untersuchten Sporogonien fand ich aber das reich verzweigte Mycel eines Pilzes, das unzählige Conidien abgeschnürt hatte, die überall in der Kapsel verbreitet waren und auch an der Außenwand der Sporen hafteten, sodaß diese dadurch ein papillöses Aussehen erhielten. Ich zweifle

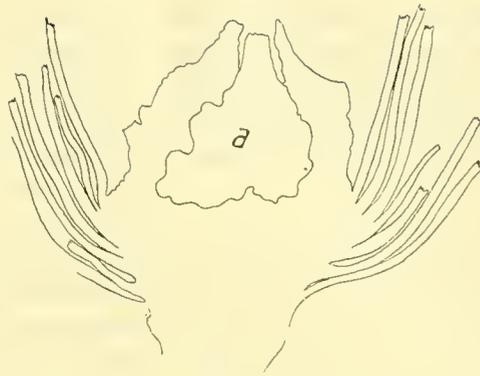


Fig. 44.

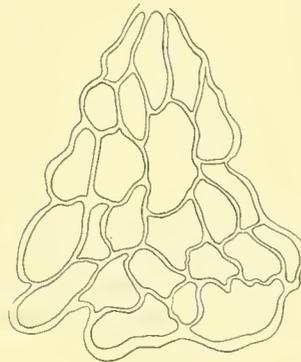


Fig. 45.

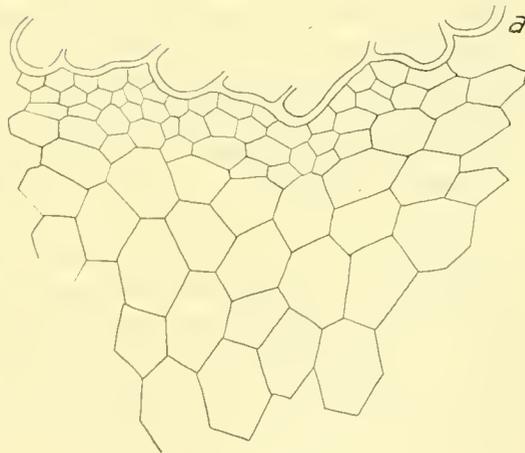


Fig. 46.

¹⁾ Die beigegefügtten Figuren sind zum Teil nach Schnitten gezeichnet, die mit Kalilauge behandelt worden waren.

nicht daran, daß Brotherus diese Conidien für die kleinere Sporenform gehalten hat. Etwas Ähnlichem begegnen wir auch im Sporogon von Sphagnum.

Eine von der gewöhnlichen Form stark abweichende Ansbildung des Fußes tritt uns bei den im System tiefstehenden Arten von Phascum, Mildeella und Archidium entgegen. Bei diesen ist das in Frage kommende Organ meist kenlig bzw. kugelig angeschwollen.

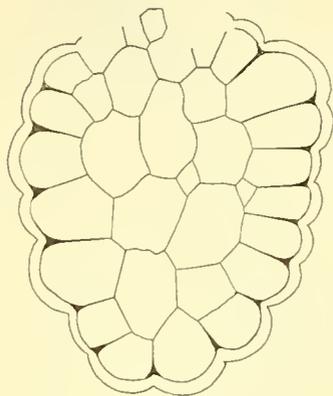


Fig. 47.

Dieser Form des Fußes begegnen wir aber auch, wie ich an *Cleistostoma ambignum* Brid. zeigte, bei systematisch höher stehenden Laubmoosen, beispielsweise fand ich bei *Gigaspermum repens* Hook., einer in vieler Beziehung sehr interessanten Art, die zu den Hedwigiaceen gestellt wird,¹⁾ habituell jedoch den cleistokarpischen Bryineen sehr nahe steht, einen Fuß von angesprochen traubenförmiger Gestalt (Fig. 47), dessen peripherische Zellen mit sehr verdickten und nach außen stark vorgewölbten Außenmembranen versehen sind, wogegen die Innenzellen sehr zarte Wände besitzen; diese Elemente kann man in ihrer Gesamtheit als Zentralstrang auffassen. Die Angabe Limpricht's,²⁾ „er — der Fuß der Laubmoose nämlich — besitzt an seiner Peripherie dünnwandige, sich vorwölbende Zellen“, ist in dieser Allgemeinheit durchaus falsch.

In der „Organographie“³⁾ und in den zuletzt veröffentlichten „Archegonienstudien“ hat Goebel auf die höchst eigenartigen Organisationsverhältnisse von *Eriopus cristatus* Hedw. und *remotifolius* C. M. hingewiesen und die Entwicklungsgeschichte der erstgenannten Art ausführlich dargelegt.

Wie Goebel richtig bemerkt, macht der Fuß eines frei präparierten Embryos von *Eriopus cristatus* Hedw. durchaus den Eindruck einer Seta, die an ihrem oberen Ende ein Gebilde von kapselähnlichem Aussehen trägt. Alle von mir untersuchten *Eriopus*-Arten, z. B. *E. Zürnianus* C. M., *setigerus* Mitt. stimmen in dem angeführten Punkte mit jenen Formen überein. Es tritt auch hier überall außerordentlich klar hervor, daß der Fuß in der Entwicklung allen übrigen Teilen des Sporophyten voraneilt. Die Organisation des Fußes bei den *Eriopus*-Arten muß als eine in jeder Beziehung eigenartige bezeichnet werden und hat, soviel mir bekannt ist, in anderen Verwandtschaftskreisen der Laubmoose ihresgleichen nicht mehr. Der Fuß ist nämlich aus sehr großen, zartwandigen, — nur die periklinen Außenwände sind etwas verdickt — großkernigen und protoplasmareichen Zellen gebildet und stellt einen schlaffen Schlauch dar, dem alle Einrichtungen mechanisch wirkender Art, wodurch sein Eindringen in den stiel förmigen Teil — von Goebel Archegonienstiel genannt — erleichtert wird, fehlen. Bei allen von mir untersuchten *Eriopus*-Arten, auch bei *Eriopus cristatus* Hedw., dringt der Fuß fast bis zur Basis des Archegonienstiels vor; diese Tatsache veranlaßte mich unter Berücksichtigung des Umstandes, daß dem Fuß alle Waffen zur Einbohrung fehlen, noch einmal die bereits von Goebel in ihren Grundzügen

¹⁾ Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Lieferung 222, S. 718.

²⁾ Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, Band IV, Abt. I, S. 41.

³⁾ Siehe Goebel, „Archegonienstudien“, S. 67. Flora, Band 96, Heft I.

festgestellte Entwicklungsgeschichte des Sporophyten genau zu untersuchen. Ich habe mich aber auf die letztgenannte Art nicht ausschließlich beschränkt, habe vielmehr eine ganze Anzahl von *Eriopus*-Formen untersucht, weil von einer vergleichenden Untersuchung die besten Resultate zu erwarten waren. Es sei schon jetzt mitgeteilt, daß alle *Eriopus*-Arten bezüglich der Entwicklung des Sporophyten in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen.

Gelegentlich der Schilderung der Entwicklungsgeschichte des Sporophyten von *Gottschea Blumei* macht Goebel¹⁾ darauf aufmerksam, daß „das Sporogon sich nicht einfach in die unverändert bleibende Sproßachse hineinbohrt. Man sieht auf Längsschnitten durch Stämmchen, welche befruchtete Archegonien tragen, daß weit unterhalb des Embryos das Gewebe, welches er verdrängen will, vorgebildet ist. Es ist sehr zartwandig und von dem peripherischen, welches dann den Embryo als schützende Hülle umgibt, deutlich verschieden. . . Offenbar ist also der Vorgang der, daß infolge der Befruchtung (wie dies auch sonst bei Lebermoosen vorkommt) auf das embryonale Gewebe unterhalb des Archegoniums ein Reiz ausgeübt wird, der es zu den erwähnten Differenzierungserscheinungen (die ich hier nicht aufführe, L.) veranlaßt. Das Sporogon findet also seinen Weg in die Sproßachse schon vorgezeichnet. Auf Seite 109 äußert sich der genannte Forscher weiter über die Bohrarbeit des Fußes von *Gottschea Blumei* folgendermaßen: Man kann deutlich verfolgen, wie beim Einbohren des Sporogons die Zellen der Sproßachse sich voneinander loslösen, ausgesogen und desorganisiert werden. Es ist auch am unteren Ende des Embryos ein besonderes Bohrorgan vorhanden, ausgezeichnet durch verdickte, wie gequollen erscheinende Zellwände. Dieses Bohrorgan ist aber offenbar der Hauptachse nach nicht mechanisch tätig, sondern scheidet Stoffe aus, welche auf das Sproßgewebe eine auflösende Wirkung ausüben“. Diese Angaben halte ich, mit Ausnahme des letzten Punktes, für zweifellos richtig. Auch bei der Entwicklung des Sporophyten von *Polytrichum*- und *Pogonatum*-Arten, von *Cleistostoma ambiguum* Brid. und anderen Arten habe ich die Entstehung eines zartwandigen Gewebes unterhalb des Embryos feststellen können und dieselben Erscheinungen beobachtet, wie sie Goebel für *Gottschea Blumei* angibt. Anderer Ansicht bin ich hingegen bezüglich des umgebogenen Endes des Fußes des genannten Lebermooses, ein Analogon liegt bei zahlreichen *Polytrichum*- und *Pogonatum*-Formen vor, worüber ich mich bereits oben geäußert habe. Will der Fuß tiefer ins Stämmchen eindringen, als das zartwandige Gewebe reicht, so findet er in den älteren Zellen einen großen Widerstand, der die Umbiegung zur Folge hat.²⁾

In seiner Abhandlung „Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von *Polytrichum juniperinum*“³⁾ macht Firtsch in Bezug auf die Befestigung des Sporogons Angaben, die ich nicht unwidersprochen lassen kann. Er nimmt nämlich an, daß der Fuß der genannten Art Einrichtungen besäße, die es verhinderten, daß das Sporogon, besonders zur Zeit der Reife, aus der Vertiefung des Stämmchens herausgezogen werde. Er sagt

1) Goebel, Archegoniatenstudien. Flora, Band 96, Heft I, S. 111.

2) Siehe auch Haberlandts Mitteilungen über die Beziehung zwischen dem Zentralstrang des Stämmchens und dem Sporogonfuß. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 1886, S. 387—388.

3) Berichte der Deutsch. Bot. Ges., 1883, S. 93—95.

bezüglich des Fußes des Sporogons folgendes: „Die Vorwölbungen der Außenwandungen bedingt nicht nur eine Vergrößerung der absorbierenden Flächen, sondern erhöht auch die Reibung des Fußes an der Innenfläche der Vaginula. Diese letztere ist gleichfalls mit Höckerchen versehen, welche allerdings mehr vereinzelt sind, die aber doch zur Erhöhung des Reibungswiderstandes beitragen dürften. Diese Höckerchen bestehen aus einzelnen größeren Zellen von birnförmiger Gestalt, welche aus der zweiten oder dritten Zellschicht von innen gezählt gegen den Fuß zu wachsen, die darüber befindlichen Zellen zur Seite drängen und wahrscheinlich resorbieren.

Bisweilen erscheinen diese dünnwandigen, aber stark turgeszierenden Höckerchen gefächert. Ob ihre angedeutete mechanische Funktion die einzige ist, welche ihnen zukommt, oder ob sie nicht auch in ernährungs-physiologischer Beziehung eine Rolle spielen, kann hier nicht entschieden werden.“

Die von Firtsch erwähnten Vorwölbungen des Fußes und die eigenartigen birnförmigen Zellen sind weiter nichts als Absorptionswerkzeuge, mit der mechanischen Befestigung aber haben sie nichts zu tun. Die birnförmigen Zellen, die, wie erwähnt, bisweilen gefächert sind, müssen als schwache Anzeigen von Rhizoidenbildung aufgefaßt werden, die bei *Diphyscium foliosum* Mohr zu sehr kräftiger Entwicklung gelangt (siehe Fig. 43).

Wie ich gezeigt habe, eilt die Entwicklung des Fußes der der übrigen Teile des Sporophors stark vorans. Die Entwicklung der Seta und des Sporogons nimmt erst ihren Fortgang, nachdem der Fuß seine volle Ausbildung erlangt hat. Dieser wird, wie ich dargelegt habe, schon in früher Jugend so fest in das Stämmchen eingekittet und durch besondere Einrichtungen so straff in der erforderlichen Lage gehalten, daß die Vorwölbungen als Mittel zur Befestigung gar nicht in Betracht kommen können.

„Die Seta ist in das Stämmchen geradezu eingekittet“, schreibt Firtsch. *Polytrichum juniperinum* unterscheidet sich aber von den übrigen Arten dieser Gattung und anderen *Polytrichaceen*-Formen in keiner Weise, sein Fuß steht ebenfalls in einem Schleimzylinder, der durch die Zerstörung von Zellen bei seinem Vordringen und durch eigene Absonderung einer ähnlichen Substanz hervorgebracht wird. Die Möglichkeit, daß ein junges oder erwachsenes Sporogon durch äußere Gewalten aus dem Stämmcheninnern herausgezogen werden könnte, ist vollständig ausgeschlossen, diese Gefahr tritt niemals an einen Sporophor heran.

Unsere Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Eriopnssporophyten erfährt, wie ich im folgenden zeigen werde, eine wesentliche Bereicherung durch Aufdeckung der Beziehungen, die zwischen dem Sporophyten, insbesondere seinem Fuße zu dem, was Goebel den Archegonienstiel nennt, bestehen. Auf Seite 65 seiner „Archegonienstudien“ bildet Goebel (Fig. 41 I) ein befruchtetes Archegonium ab, das oben mit breiten Papillen bedeckt ist. An seiner Basis stehen drei unbefruchtete Archegonien. Das, was Goebel den „Archegonienstiel“ nennt, ist zu Beginn der Entwicklung noch nicht vorhanden, denn der Archegonienstiel hat nur eine geringe Kürze, wie die Figur zeigt. Ich behalte aber den Ausdruck „Archegonienstiel“ bei, um mich deutlich ausdrücken zu können. Dieser Stiel (Fig. 48b) entsteht erst nach der Befruchtung, in ihn bohrt sich der Fuß des Embryos ein (Fig. 48c), was zur Voraussetzung hat, daß der Stiel ebenfalls in die Länge wächst. Bewege ich Dolch und Scheide mit beiden Händen um ungefähr denselben Betrag gegeneinander, so schiebe ich die Scheide über den Dolch und zugleich den Dolch in die Scheide.

Anders verhält sich die Sache, wenn ich die Scheide in der linken Hand festhalte und mit der rechten den Dolch einführe. Auf den Vorgang bei *Eriopus* paßt das zuerst angewandte Bild. So ist es dem waffenlosen, schlaffen Fuße möglich, eine feste Basis zu gewinnen, sein Wachstum und die Streckung des Stieles ergänzen einander vortrefflich. In diesem Falle kann auch von einer Zerstörung benachbarten Stielgewebes durch den Fuß nicht die Rede sein, weil dieser, auch wenn er die z. B. für *Dawsonia Victoriae* C. M. beschriebenen mechanischen Hilfsmittel besäße, gar keine Verwendung dafür haben würde, denn der wachsende Stiel umschließt ihn um denselben Betrag, um den er sich selbst verlängert, jedenfalls ein höchst eigenartiger Vorgang.

Bei allen *Eriopus*-Arten, z. B. *E. Zürnianus* C. M., *Jelineki* C. M., *remotifolius* C. M., *setigerus* Mitt., *cristatus* Hedw., ist die Seta erwachsener Sporophyten an ihrem Übergang zum Fuß eigentümlich hin- und hergebogen. In früher Jugend schon tritt, wie Goebel nachwies,¹⁾ diese Verbiegung ein, sie ist also eine dauernde Eigentümlichkeit des Sporophyten. Goebel äußert sich über das Zustandekommen dieser Krümmung folgendermaßen: „Man könnte sich dieses dadurch zustande gekommen denken, daß man annimmt, der Embryo verlängere sich rascher als das Epigon, er biege sich deshalb an der Stelle, wo das Epigon ihn am wenigsten fest umhüllt, und diese Biegung bedinge dann die weiteren Erscheinungen.“ Es kann kein Zweifel darüber obwalten, daß ausschließlich rein mechanische Ursachen die Krümmung am basalen Ende der Seta bedingen. Goebels Vermutung führt ja die Erscheinung ebenfalls auf mechanische Ursachen zurück, ich vermag mich ihr aber nicht anzuschließen. Durch ausgedehnte Untersuchungen konnte ich über die Entstehungsursache der Krümmung folgendes in Erfahrung bringen. Das Epigon wächst, wie Goebel annahm, zu gewissen Zeiten der Entwicklung langsamer in die Länge als der von ihm umschlossene Embryo, die Folge davon ist, daß der Embryo sich irgendwo krümmt. Nun fragt es sich, worin liegt es begründet, daß das Epigon nicht gleichen Schritt mit dem Wachstum des Embryos hält? Diese Frage war nicht leicht zu beantworten, da die Kleinheit des Objekts für die Untersuchung ins Gewicht fiel, derartige Untersuchungen auch an und für sich zu den schwierigeren gehören.

An der fertigen Haube der von mir untersuchten *Eriopus*-Arten sind schon im jugendlichen Zustand des Sporophyten zwei Teile sehr deutlich zu unterscheiden, ein oberer, je nach der Art mit besonderen Eigentümlichkeiten ausgestatteter, und ein unterer Abschnitt, dessen langgestreckte Zellen in Form von einzelnen Fransen oder Fransbüscheln vom basalen Rand des oberen Kalyptraabschnitts herabhängen. Diese untere Partie der Haube ist es, welche in jugendlichem Alter die Streckung des oberen Epigonteils, aus dem ja zum größten Teil die obere Kalyptra hervorgeht, verhindert und die Biegung des unteren Setenteils verursacht. Wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, geht der untere Haubenteil aus der Gesamtheit der Oberflächenzellen des unteren Epigonteils, des Arche-

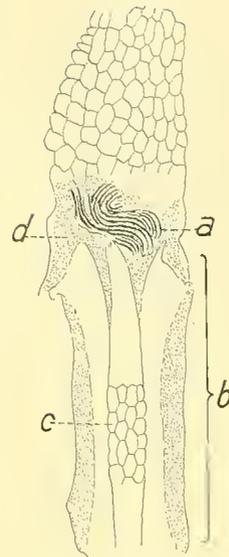


Fig. 48.

¹⁾ Siehe die Abbildungen in Flora, Band 96, Heft I, S. 66.



Fig. 49.

gonienstiels. hervor, der in seiner ganzen Erstreckung als Vaginula bezeichnet werden darf. Der basale Haubenabschnitt löst sich als Hohlzylinder von der Peripherie des Archegonienstiels los; damit hängt es zusammen, daß in der Jugend die Fransen bis zur Basis des Stiels hinabreichen (Fig. 49). Ist der Zusammenhang zwischen Archegonienstiel und Fransenpartie aufgehoben, so kann sich der obere Epigonteil mit den Fransen nach oben strecken. Der obere Epigonteil erscheint als Luftballon, der vermittelt zahlreicher, starker Tane. der Fransen, unten am Archegonienstiel festgehalten wird. Löst sich die Verbindung, so kann das Fliegen beginnen. Eine weitere Folge der Zugwirkung ist, daß der vorher gerade und wachsende Embryo gezwungen wird, sich zu biegen; dies geschieht bei allen Arten an einer ganz bestimmten Stelle, der Basis der Seta (Fig. 48a). Es leuchtet ein,

daß durch diese seitliche Ausbiegung des Embryo ein größerer Raum in Anspruch genommen wird, zumal außerdem an jener die Rhizoiden entstehen, die später in oft sehr mächtiger Ausbildung teilweise unter dem Sporogon wahrzunehmen sind. Das noch jugendliche, biegsame und wohl auch dehnbare Gewebe des Epigons wird durch die Krümmung des Embryos nach außen gedrückt, wodurch eine ringförmige, vorspringende Zone am Epigon hervorgebracht wird (Fig. 50 a, b, c). Immer noch wirken die Zugkräfte der basalen Haubenteil, unteres und oberes Epigon drücken in einer bestimmten Schicht aufeinander und es entsteht ein Wulst, der am deutlichsten am oberen Rand des Archegonienstiels hervortritt und von Goebel als Vaginularkragen bezeichnet wird (Fig. 50 d, e, f). Aber auch der obere Epigonabschnitt besitzt einen solchen Kragen, der sich jedoch nicht in der charakteristischen Weise wie der am Archegonienstiel umlegen kann, weil an ihm die noch nicht von letzterem befreiten Fransenzellen einen Zug nach unten ausüben. Innerhalb des Kragens entsteht ein braun gefärbtes, äußerst sprödes Gewebe, das mit den gebräunten Elementen im späteren basalen Setenteil im großen ganzen übereinstimmt. In dieser Gewebepartie des Kragens tritt die Trennung zwischen unterem Epigonteil, dem Vaginularkragen und der Basis des oberen Kalyptraabschnitts ein (Fig. 48 d). Durch die Bildung des Kragens wird aber noch etwas anderes erreicht, nämlich die Loslösung der in der Entwicklung fertigen Fransen vom Archegonienstiel. Durch die zentrifugale Bewegung des Kragens werden die an der Basis seines oberen Teils anfassenden Fransen ebenfalls in zentrifugaler Richtung fortbewegt, sie werden dadurch gedehnt und vom Archegonienstiel abgehoben (Fig. 51 a und Fig. 50 e, f). In sehr zahlreichen Fällen konnte ich diese Loslösung sehr gut beobachten und noch genau feststellen, welche Fransenzelle sich von einer bestimmten Stelle der Peripherie des Archegonienstiels gelöst hatte. Die Betrachtung der Oberfläche des letzteren zeigt, daß hier keine normale Außenfläche mehr vorliegt. In der Regel findet nur die Loslösung einer einzigen Schicht von der Außenseite des Archegonienstiels statt (Fig. 50 e). Es kommt aber auch vor, daß zwei Schichten abgehoben werden (Fig. 50 f). Wenn nun der basale Teil der Haube nur aus der äußeren dieser beiden Schichten hervor-

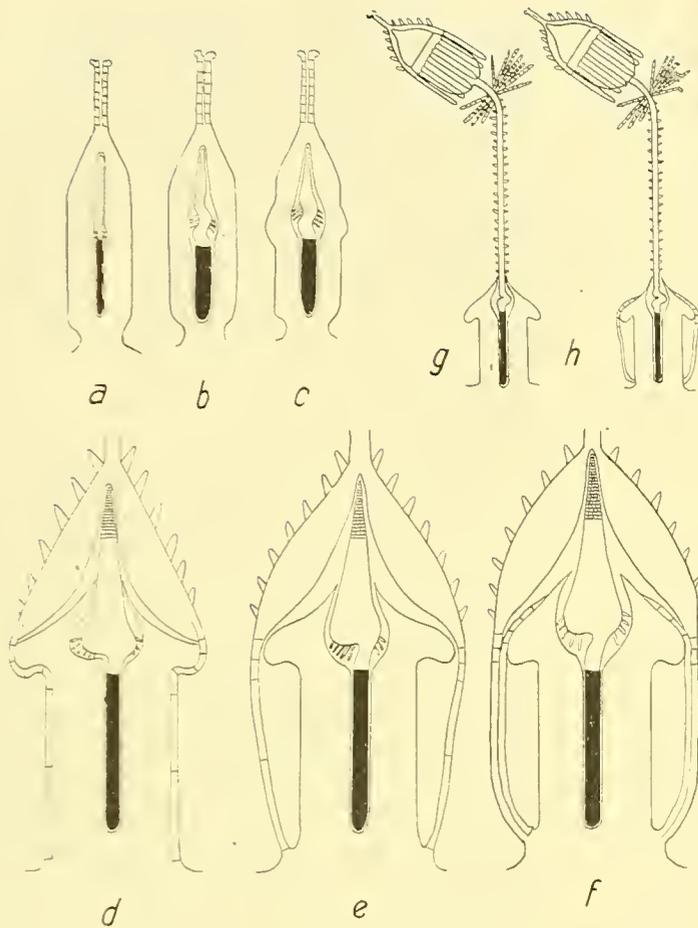


Fig. 50.

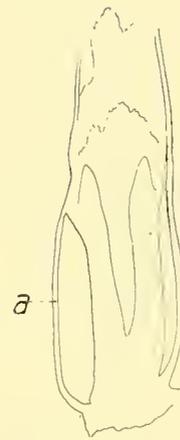


Fig. 51.

geht, so kommt es zur Bildung eines den Archegonienstiel umgebenden Hohlraums, über dessen biologische Deutung ich keine Angabe machen kann (Fig. 51 a und Fig. 50 f, h). Möglicherweise fällt ihm die Aufgabe zu, Wasser festzuhalten. Der Nachweis dieses Hohlraums ist nur an nicht allzu dünnen Schnitten möglich, weil die Zellschicht des Mantels sehr zart ist und sehr leicht reißt, wodurch dann mikroskopische Bilder entstehen, die zu falschen Deutungen Veranlassung geben. Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, daß die Fransen der Haube, wie man leicht annehmen könnte, nicht rhizoidenartige Auswüchse vom unteren Rande der Kalyptra sind, denn sie verdanken, wie gezeigt wurde, ihre Entstehung dem Archegonienstiel, sie dürfen also nicht mit den an der oberen Kalyptra entstehenden rhizoidenförmigen Emergenzen als morphologisch gleichwertig hingestellt werden, wie es auch bisher noch von keiner Seite geschehen ist.

Durch die Loslösung der unteren Kalyptra wird also die in basaler Richtung wirkende Zugkraft ausgeschaltet, es ist damit aber noch nicht die tiefere Ursache für die endgültige Befreiung des oberen Hauptteils der Kalyptra von der kragenförmigen Vaginula ermittelt,

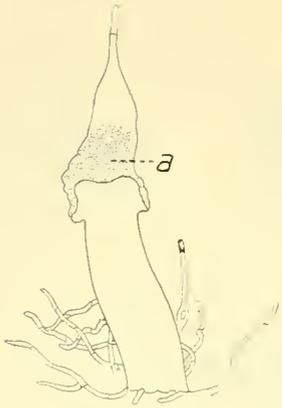


Fig. 52.

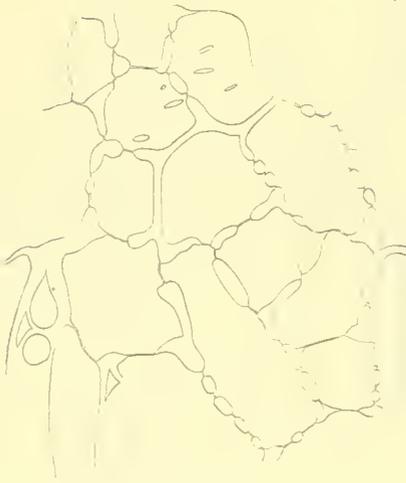


Fig. 53.

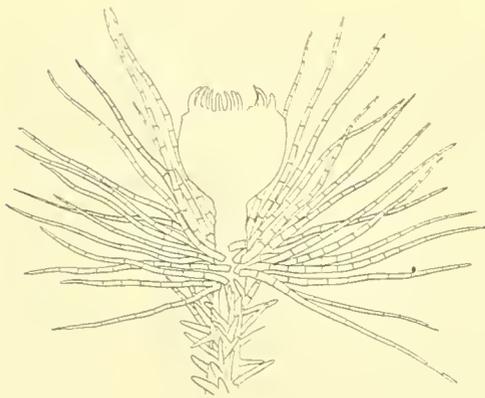


Fig. 54.

denn jener bildet doch im Jugendzustand mit dem Archegonienstiel ein einheitliches Ganzes. Durch das Auftreten eines besonderen Gewebes mit spröden Wänden, das bei entwickelten Sporophyten hauptsächlich die oberen Partien der Vaginula zusammensetzt, wird die Trennung der beiden Teile herbeigeführt (Fig. 52 a). Nach der Ausbildung dieser eigenartigen, mit starren Wänden ausgestatteten Zellen, die wir auch an dem Übergang der Seta zum Fuß beobachten, kann sich das Gewebe eines ganz bestimmten Teils der Seta strecken und die Haube emporheben. Aber der gekrümmte Teil der Seta ist nicht mehr streckungsfähig und behält dauernd seine eigentümliche Form. Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die gebräunte Gewebemasse an der Basis der Seta aus Zellen mit außerordentlich reicher Tüpfelung besteht (Fig. 53). Nach oben nimmt die Zahl der Tüpfel allmählich ab. Nach Goebel sind jene Zellen nicht abgestorben, sondern führen protoplasmatischen Inhalt. Es liegt hier meines Erachtens eine Korrelationserscheinung vor. Dadurch, daß die Seta gezwungen wird, unter der Einwirkung äußerer Faktoren sich zu krümmen, wird die Zufuhr von Wasser und Nährstoffen außerordentlich erschwert. Die Herstellung der so zahlreichen Tüpfel macht den „Fehler“ wieder gut. Es muß auch auffallen, daß gerade an dieser Biegungsstelle die Rhizoiden entstehen, denen offenbar die Aufgabe zufällt, ebenfalls den durch die Knickung entstandenen „Schaden“ wieder auszugleichen.¹⁾ Bis zu welcher Mächtigkeit diese Rhizoiden, die wir später teilweise unterhalb des Sporogons wiederfinden, gelangen können, führt Fig. 54 vor Augen.

Der hygrophile Charakter der Eriopus-Arten, die gleich den zahlreichen Hookeria-Formen an schattigen und nassen Stellen wachsen, findet seinen klarsten Ausdruck in der Anhäufung von Einrichtungen zum Auffangen und Festhalten von Wasser, wie sie in solcher Mannigfaltigkeit und üppiger Entwicklung kaum wieder unter den

¹⁾ Vgl. auch die Bemerkung Goebels in Organographie, Teil II, Heft I, Bryophyten, S. 377.

Bryophyten anzutreffen sein mögen. Besonders hoch muß die wasserhaltende Kraft der Seta eingeschätzt werden, die an ihrer ganzen Oberfläche mit sehr reichlichen, vielfach auch rhizoidenförmigen, aber unverzweigten Emergenzen besetzt ist. Alle im Herbar C. Müller-Hal. vorhandenen *Eriopus*-Arten zeigen in diesem Punkte vollkommene Übereinstimmung. Wie aus Fig. 55 ersichtlich ist, nimmt die Wandstärke von der Peripherie der Seta nach innen hin allmählich ab, dasselbe gilt auch hinsichtlich der Zahl der Tüpfel. Diesen begegnet man am häufigsten an der nach innen gelegenen Wand der vorgestülpten Epidermiszelle und an den Membranen der benachbarten Zellen (Fig. 55 a); dies deutet darauf hin, daß das von den Papillen aufgenommene Wasser in zentraler Richtung fortgeleitet wird. Wo die Papillen fehlen, ist die Zahl der Tüpfel sehr gering oder es sind solche gar nicht vorhanden.

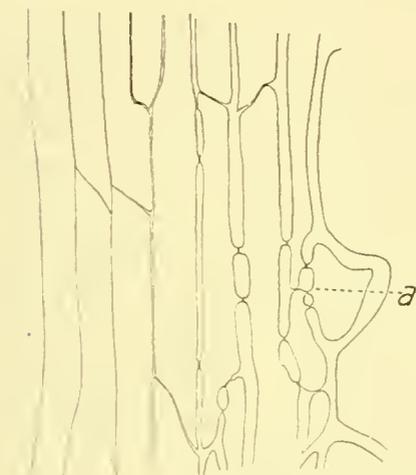


Fig. 55.

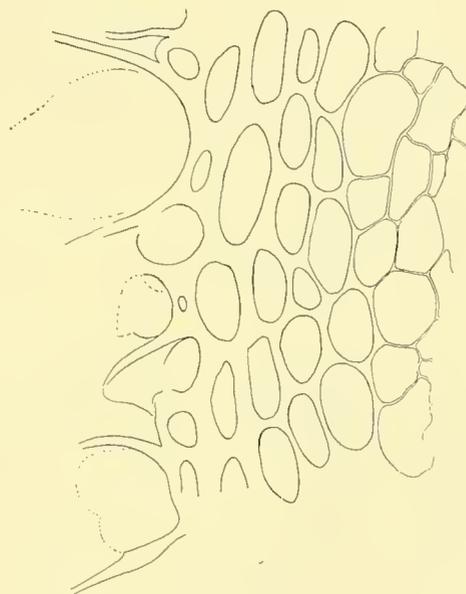


Fig. 56.

Auch die Haube vermag viel Feuchtigkeit in sich aufzunehmen. Bei *Eriopus Jellineki* C. M. besteht die Wand der Kalyptra aus einer überraschend großen Zahl von Schichten (Fig. 56), in deren Zellen sowohl wie auch in den stark verdickten Membranen Feuchtigkeit in größerer Menge gespeichert werden kann.

Es ist schon früher von mir darauf hingewiesen worden, daß auch bei den *Polytrichaceen* der Fuß an seiner Außenfläche mit einer Schleimschicht überzogen ist. Die Frage nach der Herkunft des Schleims, d. h. ob die Zellen des Fußes selbst in stande sind, Schleim abzusondern, oder ob es sich um eine Schicht handelt, die aus der Zerstörung von Stämmchenzellen durch den eindringenden Fuß entsteht und diesem adhärirt, konnte nur auf experimentellem Wege entschieden werden. Bei der Versuchsanstellung verfuhr ich in folgender Weise: Eine kreisrunde Korkscheibe wurde vermittelt einer glühenden Nadel an zahlreichen Stellen perforiert. Durch die entstandenen feinen Löcher wurden die Sporophyten von *Polytrichum juniperinum* Willd. hindurchgesteckt, die Sporogone verhielten

dann durch ihren größeren Umfang, daß die Versuchsobjekte durchfielen. Die Korkscheibe wurde darauf in ein mit Wasser gefülltes Becherglas gebracht, dessen Inhalt täglich erneuert wurde; die Objekte selbst waren im Wasser in annähernd vertikaler Lage suspendiert.

Nach einiger Zeit zeigten sich überall schleimige Überzüge an der Oberfläche des Fußes, wohingegen weiter hinauf solche fehlten. Mit einer guten Lupe waren diese Schleimüberzüge im durchfallenden Lichte deutlich zu sehen. Aus diesem Versuch ergibt sich, daß das Gewebe des Fußes Schleim abzusondern in der Lage ist. Welche Art von Schleim vorliegt, habe ich nicht untersucht. Mit Alaun ließ er sich gut härten, auch nahm er viele Farbstoffe, z. B. Methylengrün, begierig auf.

Das Experiment lieferte noch ein anderes Resultat. Die grünlichen Teile des Fußes nahmen mit der Zeit eine braunrote Färbung an. Zuerst zeigte sich diese Farbenänderung an der Spitze, später verbreitete sie sich über ausgedehnte Partien des Fußes. Es handelt sich hierbei wohl um eine Schutzvorrichtung des Fußes gegen das Licht, wir dürfen die Färbung des Fußes als durch die Belichtung hervorgerufen ansehen.

Abgesehen von der nicht bei allen Polytrichaceen vorhandenen Apophyse,¹⁾ die Goebel und Haberlandt als zur Seta gehörig betrachten,²⁾ bietet diese in biologischer Beziehung weniger Bemerkenswertes. Anatomisch ist sie schwach differenziert, ganz im Gegensatz zu dem hochentwickelten Stämmchen und dessen Blättern. Ein peripherischer, aus langgestreckten, dickwandigen Zellen gebildeter Zylinder übernimmt auch hier die mechanische Festigung, während das Innere, aus dünnwandigen Elementen bestehend, dem Transport des Wassers und der in ihm gelösten Nährstoffe dient. Ein Zentralstrang fehlt nirgends, er hebt sich scharf von dem umgebenden Gewebe ab. Im großen ganzen entspricht die Länge der Seta der Größe des Stämmchens, allerdings müssen die Seten der riesenhaften Dawsonia-Arten, wie *D. gigantea* Grev. u. e. a., als relativ kurz bezeichnet werden. An anderer Stelle³⁾ habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß die in stehenden Gewässern, Sümpfen und Mooren lebenden Laubmoose sich durch den Besitz sehr langer Seten auszeichnen, wogegen die im fließenden Wasser vorkommenden Formen in der Regel sehr kurze Seten hervorbringen, vielfach kann überhaupt bei den Bewohnern des strömenden Wassers von einer Seta kaum die Rede sein. Arten, deren Vorkommen an Erde, Gestein, Bäume u. dgl. gebunden ist, nehmen hinsichtlich der Länge der Seta eine Mittelstellung ein. Es läßt sich der Gedanke nicht von der Hand weisen, daß zahllose Laubmoose mit kurzgestielten Kapseln früher ein Wasserleben führten, sehr zahlreiche Formen haben die habituellen Eigentümlichkeiten der Wassermoose bewahrt. *Grimmia apocarpa*, die an den trockensten Stellen, z. B. auf Felsen und Gestein, wächst, kommt auch im fließenden Wasser vor (*f. rivularis*) und läßt uns wohl ahnen, daß die Vorfahren vieler jetzt außerhalb des Wassers lebenden Formen früher an dieses Medium gefesselt waren.

Die größte Mehrzahl der Polytrichaceen sind Landbewohner. Interessant ist es nun, daß die in Mooren und Sümpfen gedeihenden Formen dieser Familie durch besonders lange

¹⁾ Über die anatomischen und anderen Verhältnisse Vaizey in Journal of the Linnean Society, Vol. XXIV, S. 271, Fig. 17, Taf. 10. außerdem S. 280 und S. 281, Absatz 2.

²⁾ Im geeigneten Zustand stellen Sporogon und Apophyse ein einheitliches Ganzes dar, sodaß ich mehr der Ansicht zuneige, daß beide Teile zusammengehören.

³⁾ Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora. 1894, Heft III, S. 34.

Seten an ihren Standort angepaßt sind. Von den europäischen Arten nenne ich *Polytrichum gracile* Dicks (6—8 cm),¹⁾ *strictum* Banks (6—10 cm), *Swartzii* Hartm. (5—8 cm), *commune* L. (6—12 cm), wohingegen die kräftigen Stämmchen von *P. alpinum* L. (3—5 cm), *formosum* Hedw. (4—8 cm), *juniperinum* Willd. (2—6 cm), wie die angegebenen Zahlen beweisen, viel kürzere Seten erzeugen. An einem äußerst reichhaltigen Herbarmaterial konnte ich mich davon überzeugen, daß die exotischen Formen mit den Vertretern unserer Flora übereinstimmen.

Jeder, der die Oberfläche eines an fruktifizierenden Laubmoosen reichen Torfmooses mit Aufmerksamkeit betrachtet hat, wird mir bestätigen, daß die Seten dieser Arten, mit den Landbewohnern verglichen, durch ihre große Zartheit auffallen, eine Eigentümlichkeit, der eine nicht zu bestreitende Gesetzmäßigkeit innewohnt, worauf meines Wissens bisher noch von keiner Seite hingewiesen wurde. Aber noch eine andere Besonderheit der Seten der Moorbewohner kann nicht übersehen werden, ich denke an die eigentümlichen Krümmungserscheinungen, die sich an den Seten der typischen Bryophyten der gedachten Örtlichkeit beobachten lassen; der zur Verfügung stehende Raum gestattet aber nicht, hier eine Aufzählung der in Frage kommenden Arten zu geben. Beide Eigentümlichkeiten treten in den verschiedensten Verwandtschaftsreihen der Laubmoose auf, fast immer begegnet man ihnen bei den moorbewohnenden Spezies. Es ist also kein Zufall, wenn z. B. *Polytrichum gracile* Dicks., ein typischer Bewohner unserer Moore, eine geschlängelte und relativ schwächliche Seta hervorbringt.

Die Seten der meisten Laubmoose spielen, da sie biegefest gebaut sind, bei der Sporenaussaat eine wichtige Rolle. Regentropfen und Winde wirken auf sie ein und setzen sie in vibrierende Bewegung, wodurch in Verbindung mit anderen Einrichtungen des Sporogons eine allmähliche Sporenausstreuung erzielt wird.²⁾ Je länger die Seta ist, umso größer ihr Ausschlag, wenn bewegte Luft oder ein Regentropfen sie trifft. Ob auch bei den Polytrichaceen die ruckweisen Erschütterungen (Torsion) der Seta infolge Aufnahme oder Verlustes des Wassers eintreten, vermag ich nicht zu sagen, ein Grund zur Annahme, daß es hier anders sein soll, liegt nicht vor. Diese ruckweisen Drehungen der Seta veranlassen, besonders bei geeigneten Sporogonien, ebenfalls eine allmähliche Sporenentleerung.

Wichura hat in seiner Publikation „Beiträge zur Physiologie der Laubmoose“³⁾ der Schraubenwindung der Seta ein besonderes Kapitel gewidmet. Die Verflachung der Seta tritt, wie auch von mir überall beobachtet wurde, unmittelbar unter dem Sporogon zuerst auf und schreitet nach unten fort. „Die bandartige Verflachung scheint, so schreibt Wichura, Bedingung der eintretenden Schraubendrehung zu sein, wie ich daraus entnehmen zu müssen glaube, daß die Fruchtsiele von *Bryum* und *Mnium*, die auch im Trocknen rund bleiben, keine Spur einer Schraubenwindung zeigen.“ Wichura hat auch den Drehungsvorgang der Seta nach der physikalischen Seite hin untersucht. Er betont, „daß die Achsendrehung eines bandartig abgeplatteten Körpers in der Regel nur möglich ist, wenn sich mit dieser Bewegung zugleich eine leichte Krümmung nach einer der beiden flachen

¹⁾ Kryptogamen-Flora von Rabenhorst, 1895, Band IV, Teil II.

²⁾ Vgl. Goebel, „Über die Sporenausstreuung bei Laubmoosen“, Flora, 1895, S. 459 und „Über Sporenverbreitung durch Regentropfen“, Flora, 1896, S. 480.

³⁾ Pringsheims Jahrbücher f. wiss. Bot., 1860, S. 189—201.

Seiten hin verbindet“. Es müssen, wie Wichura hervorhebt, die beiden Seiten der Seta in anatomischer Beziehung Differenzen aufweisen. Daß dies der Fall ist, ergibt sich aus dem Verhalten des oberen Setenabschnitts, durch dessen Verflachung die Überbiegung der Seta ermöglicht wird. Neigen sich z. B. die Kapseln von *Polytrichum commune* L., so liegen alle Symmetrieebenen, wenn man sich die Längsachsen der Sporogone gleichgerichtet denkt, parallel zueinander. Da aber, wie sich herausgestellt hat, die Neigung des Sporogons von dem Eintreten der bandartigen Verflachung abhängt, so läßt sich daraus die Folgerung ziehen, daß jene Verflachung einen gesetzmäßigen, d. h. bei allen Sporogonien durchaus übereinstimmenden Verlauf nehmen muß. Die bei der Kapsel deutlich hervortretende Dorsoventralität ist in der oberen, möglicherweise auch in der ganzen Seta vorhanden und zeigt sich, wenn durch Eintrocknung die Abplattung erzeugt wird.

Die Seten unserer einheimischen Polytrichaceen sind meist in ihrem oberen Teil rechts gedreht. Bei dem Auf- und Zusammenrollen des Setenbandes wird das Sporogon mehrere Male im Kreise herumgeführt. Da aber, wie oben erwähnt, die Achsendrehung nur möglich ist, „wenn sich mit dieser Bewegung zugleich eine leichte Krümmung nach einer der beiden flachen Seiten hin verbindet“, so wird dadurch die Längsachse des Sporogons andauernd in ihrer Lage verschoben, was für die allmähliche Sporenausstreuung sicher von Bedeutung ist.

Obwohl die ungeschlechtliche Generation, wie Wichura sich ausdrückt, „etwas völlig Neues“ ist, so kann ich ihm nicht zustimmen, wenn er behauptet, daß das Sporogon samt Seta von dem Gametophyten in Bezug auf seine symmetrische Ausbildung ganz unabhängig sei, daß beide „das Gesetz ihrer Symmetrie von außen durch die Beleuchtung“ empfangen. Es will mir scheinen, als ob sich die drehende Tendenz der Stämmchen auch auf die Seta übertrage; diese Tendenz kann sogar noch in der spiraligen Drehung der Zähne des Peristoms, der Zellen der Haube und des Deckels¹⁾ ihren Ausdruck finden.

Die Dorsoventralität der embryonalen Generation gibt sich schon in recht jugendlichem Zustand des Sporophyten zu erkennen, in erster Linie selbstredend bei solchen Formen, deren Sporogonien auch im erwachsenen Zustand den dorsoventralen Aufbau besonders deutlich zeigen. Ich untersuchte jugendliche Stadien des Sporophyten von *Polytrichum pycnocarpum* C. M., solange diese noch vollständig im stark gestreckten Archegonienbauch eingeschlossen waren, und fand, daß schon auf diesem Entwicklungsstadium die Dorsoventralität sich in hinreichend klaren Umrissen offenbart (Fig. 41). Ob man nun schon auf dieser Stufe der Entwicklung des Sporophyten dem Lichte einen die Dorsoventralität bedingenden Einfluß einräumen darf, wage ich nicht zu entscheiden. Junge Sporophyten, an denen noch keine Trennung von Vaginula und Haube eingetreten ist, haben meist die Form eines mehr oder weniger stark gekrümmten Säbels; die Dorsoventralität gelangt also auch an solchen Teilen zum Ausdruck, welche der geschlechtlichen Generation zum Schutze dienen.

Die hygroskopischen Auf- und Abrollungen der trockenen Seta ist mit einer wirklichen Achsendrehung verknüpft. Wie Wichura²⁾ zeigte, ist „aber der Fruchstiel der meisten Moose im jugendlichen Zustand kein geradliniges Gebilde, sondern eine regelmäßige, sanft aufsteigende Schraubenlinie von sehr engem Lumen“. Nach dem genannten

¹⁾ Wichura, Beiträge zur Physiologie der Laubmoose, S. 203.

²⁾ Wichura, Beiträge zur Physiologie der Laubmoose, S. 201.

Forscher tritt bei dieser Schraubenlinie im Gegensatz zur trockenen Seta keine Achsendrehung ein (*Atrichum undulatum*, *Polytrichum commune*). „Es wird also hieraus unzweifelhaft, daß uns die Fruchtsiele der Moose in ihrem jüngeren Zustande das Beispiel einer Schraube ohne Achsendrehung bieten“, denn die Kapseln müßten ihre durch das Licht fixierte Lage fortwährend ändern, wenn mit der Aufführung der Schraubenlinie sich eine Achsendrehung der Seta verbände.

Die Oberflächenzellen der jugendlichen Seten von *Pogonatum aloides* Hedw., *Polytrichum piliferum* Schreb., *juniperinum* Willd., *Dicranella heteromalla* L., *Ceratodon purpureus* L. und *Discelium nudum* Dicks. verlaufen in einer nach rechts drehenden Schraubenlinie. Hieraus geht hervor, daß schon im jugendlichen Zustande der Seta zum Ausdruck gelangt, in welchem Sinne später die Spirale an der reifen Seta verläuft. Man kann aber auch an jugendlichen Seten konstatieren, daß nicht erst ein gewisser Reifezustand erreicht werden muß, wenn die bandförmige Verflachung und die spiralige Einrollung erfolgen soll. Es läßt sich dies sehr gut an *Discelium nudum* Dicks., das auch in manch anderer Beziehung zu den interessanteren Formen der Bryophyten gehört, beobachten. Diese Art steht in allen Teilen der ungeschlechtlichen Generation im Banne einer rechtsläufigen Spirale. Von der Fuß- bis zur Deckelspitze, Vaginula und Haube eingeschlossen, schließen sich die Epidermiszellen in dem genannten Sinne aneinander. Bei der Untersuchung überraschte mich am meisten der Umstand, daß die Oberflächenzellen des Fußes die spiralige Anordnung am schärfsten hervortreten ließen, und hier hatte ich es am wenigsten erwartet. An der Vaginula war die Spirale höher, aber trotzdem gut zu sehen, am wenigsten von der spiraligen Tendenz beeinflusst erwies sich Sporogon einschließlich Deckel. Auch die große Schraubenwindung der turgeszenten Seta ist bei *Discelium nudum* Dicks. sehr gut ausgebildet, sie wird durch Verlust des Wassers von einer sehr großen Anzahl engerer Schraubenlinien ersetzt. Die große Schraubenwindung ist unter dem Mikroskope an den Ausbiegungen nach rechts und links sofort zu erkennen. Diese kommen bei Eintrocknung in Wegfall, damit ist eine Streckung der Seta verbunden.

Bei *Atrichum angustatum* Bryol. Eur. sind alle Epidermiszellen der turgeszenten Seta in sehr deutlicher, rechtsläufiger Spirale angeordnet, bei Verlust der Feuchtigkeit findet aber nur im oberen Setenteil die Einrollung statt, unten dagegen unterbleibt sie vollständig, oben tritt die Verflachung der Seta ein, unten bleibt die zylindrische Gestalt erhalten, ein Beweis dafür, daß die Einrollung nur vor sich gehen kann, wenn die Abplattung eintritt.

Nach Limpricht¹⁾ soll die trockene Seta bei *Mnium hornum* L. keine Drehung zeigen. Anscheinend besitzen die Epidermiszellen turgeszenter Seten keine spiralige Anordnung. Sie ist aber doch vorhanden, nur nicht so leicht zu sehen, weil die Spirale sehr hoch ist. Trocknet die Seta ein, so nimmt sie die bandförmige Gestalt an und führt die spiralige Einrollung aus.

Die trockenen Seten von *Dicranella cerviculata* Schpr. sind unten rechts, oben links gedreht. Dem entspricht vollkommen der Verlauf der Epidermiszellen an der turgeszenten Seta. Zwischen beiden Zonen liegt eine kürzere Strecke, deren Zellen im turgeszenten Zustand nicht gedreht sind. Bei *Discelium nudum* Dicks. sind alle Oberflächenzellen der

¹⁾ Kryptogamen-Flora, Band IV, 2, S. 453.

turgeszenten Seta in demselben Sinne gedreht, es findet die Aufrollung der eintrocknenden Seta auch nur nach einer Richtung statt.

Bei solchen Polytrichaceen, die in ihrem Vorkommen an schattige und fast stets feuchte Lokalitäten gebunden sind, kann auch eine Reduktion eines Teiles des vom mechanischen Zylinder umschlossenen Gewebes eintreten. Es entsteht dann ein luftführender Hohlzylinder um den Zentralstrang. Es wäre nicht allzu gewagt, vorausgesetzt daß die diesbezüglichen Angaben richtig sind,¹⁾ hierin eine Anpassung an äußere Verhältnisse zu erblicken, denn an Orten, wo immer Feuchtigkeit zur Verfügung steht, kann die Entwicklung des Sporogoniums auch wohl vor sich gehen, wenn ein Teil des inneren Gewebes fehlt, zumal ja der Zentralstrang, den man für das Organ der Wasserleitung ansieht, erhalten bleibt. Als typische Bewohner feuchter, schattiger Stellen sind unsere Cathariuaea-Arten und sehr viele hygrophile, tropische Polytrichaceen, besonders solche aus der Abteilung Catharinella C. M. anzusprechen. Immerhin würde die Existenz eines luftführenden, den Zentralstrang umschließenden Hohlraums der biologischen Deutung große Schwierigkeiten bereiten. Berichtigt sei hier eine Angabe von Brothaus,²⁾ wonach bei *Rhacelopus pilifer* die Seta mit einem zylindrischen Hohlraum versehen ist. Auch bei dieser Art ist die Seta im zentralen Teil mit einem scharf sich vom übrigen Gewebe abhebenden Zentralstrang versehen. Dieser wird von einem Gewebe sehr zartwandiger Elemente umschlossen, das auf dickere Querschnitte leicht zu erkennen ist, bei Anfertigung dünner Querschnitte aber leicht zerfällt. Ich habe die Cathariuaea-Arten auf diesen Punkt hin nicht untersucht, stehe aber den diesbezüglichen Angaben mißtrauisch gegenüber.³⁾ In diesem Mißtrauen werde ich bestärkt durch die Ergebnisse der Untersuchungen von Vaizey,⁴⁾ der das Vorhandensein eines derartigen Luftzylinders bestreitet. „I have carefully examined setae in all stages of development, but detected no sign of any such process — destroyed and absorbed cells in the internal layers of the cortex — although the gradual separation of the cortical cells to form the intercellular air-passages, was easily seen. It was indeed found, when the sections were made with due care, that in the mature seta every, or nearly every, cell of the parenchymatous sheath was connected with one or two of the cells of the cortex.“ Zur Aufnahme von Wasser sind die Seten vieler Polytrichaceen mit Mammillen oder papillösen Auflagerungen an ihren peripherischen Zellen ausgestattet. Erstere erreichen wohl bei *Rhacelopus pilifer* den höchsten Grad der Ausbildung, halten aber einen Vergleich mit den entsprechenden Organen der *Eriopus*-Arten nicht aus. Papillöse Wandverdickungen kommen vor allem den *Polytrichum*-Seten aus der Sectio „*Polytrichum piliferum*“ und vielen in bedeutender Meereshöhe und in arktischen Breiten einheimischen Formen zu. eine Tatsache, die vom pflanzengeographischen Standpunkt aus betrachtet unsere Beachtung in höchstem Maße verdient.

Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß zahlreiche Laubmoose zur Zeit der Sporenreife ihre Sporogonien zur Seite neigen. Daß hierdurch die Sporen leichter verbreitet

¹⁾ Kryptogamen-Flora von Rabenhorst, 1895, Band IV, 2, S. 591—601.

²⁾ Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Laubmoose, Lieferung 220, S. 670.

³⁾ Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, S. 397.

⁴⁾ Vaizey, On the Anatomy and Development of the Sporogonium of the Mosses in Journal of the Linnean Society, Vol. XXVI, p. 268, Fig. 28, auf Taf. 11 und 12.

werden können, braucht wohl nicht erst bewiesen zu werden. Auch bei den Polytrichaceen können wir in sehr vielen Fällen diese Erscheinung beobachten. In der Jugend nimmt das Sporogon immer eine aufrechte Lage ein, später ist es geneigt, wagerecht bis nickend. Am stärksten ausgeprägt finden wir die Neigung der Sporogonien bei den mit einer Apophyse versehenen Arten der Gattung Polytrichum, bei den streng dorsoventral gebauten Kapseln von *Lyellia crispa* Hook., *Dawsonia* und *Polytrichadelphus*, während die Theken der der Apophyse entbehrenden Pogonatum-Arten, wie *P. nanum* Schreb., *aloides* Hedw., *urnigerum* L. u. a. zur Zeit der Sporenreife aufrecht stehen oder eine schwache Neigung zur Seite zeigen. *Rhacelopus pilifer*, die Arten von *Psilopilum* neigen ihre Sporogonien ebenfalls stark seitlich, unsere *Catharinaea*-Arten und die Vertreter der Gattung *Oligotrichum* können als aufrecht bezeichnet werden, weil die Neigung der Sporogonien sich als eine Krümmung derselben zu erkennen gibt. Ein eingehendes Studium der Symmetrieverhältnisse aller Polytrichaceensporogonien überzeugt uns, daß sie sämtlich dorsoventral gebaut sind, und auch bei den *Aloidella*-Formen ist der scheinbar radiäre Bau durch mancherlei Besonderheiten gestört. Stets ist aber schon an der fertigen jugendlichen Kapsel deutlich zu erkennen, nach welcher Seite hin sie sich im Reifezustand neigen wird.

Bei den Polytrichum-Arten bildet die Längsachse der Theka zur Zeit der Sporenreife ungefähr einen rechten Winkel zur Seta, oft aber ist die Neigung noch stärker. Im Gegensatz zu den Pogonatum-Formen verfügen sie, wie oben erwähnt, über eine Apophyse an der Übergangsstelle von Seta zu Sporogon; dieser Hals ist halbkugelig oder verfließt fast mit der Kapsel oder aber er ist scheibenförmig¹⁾ und dann durch einen tiefen, ringförmigen Spalt von der Urne getrennt. Bei *Polytrichum juniperinum* Willd. und *piliferum* Schreb., die ich genauer untersuchte, spielt die Apophyse auch bei der Sporenentleerung eine wichtige Rolle.

Bevor das Sporogon sich neigt, erfährt der obere Teil der Seta eine bemerkenswerte Veränderung, sie nimmt nämlich durch Schrumpfung eine bandförmige Gestalt an. Es leuchtet ein, daß um eine Achse von solcher Beschaffenheit die Neigung des Sporogons leichter möglich ist als um eine solche von kreisförmigem Querschnitt. Beispielsweise läßt sich ein Stück Weißblech ohne Schwierigkeit knicken, ein aus demselben Material gefertigter Hohlzylinder setzt aber eventuellen Knickungsversuchen den denkbar stärksten Widerstand entgegen.

Von den obengenannten beiden Arten brachte ich Rasen mit schon fast reifen, aber noch aufrechten Sporogonien, deren Seten noch nirgends die bandförmige Verflachung aufwiesen, in kleine Bechergläser und ließ die Rasen eintrocknen, ohne daß sie von direktem Sonnenlicht getroffen wurden. Nachdem sich der obere Teil der Seten abgeflacht hatte, neigten sich die Kapseln merklich zur Seite. Durch die Überbiegung seitens des Sporogons muß das Gewebe auf der konkaven (unteren Seite), falls zu der betreffenden Zeit nicht noch irgendwelche Veränderungen der Membranen, was unwahrscheinlich ist, eintreten, zusammengepreßt werden, es steht also die Unterseite unter dem beherrschenden Einfluß des Gewebes der konvexen (oberen) Fläche der bandförmigen Seta. Die Zellpartien der konkaven befinden sich infolgedessen dauernd in einem Zustand der Spannung, diese kann aber aus dem angeführten Grunde nicht zur Geltung gelangen. Querschnitte, die durch

¹⁾ Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, 1895, S. 613.

eine solche in Spannung befindliche Seta geführt werden, verhalten sich ganz eigentümlich. Ihre Teile liegen nie in einer Ebene, die ventrale Partie ist in eigentümlicher Weise umgeschlagen (Fig. 57).

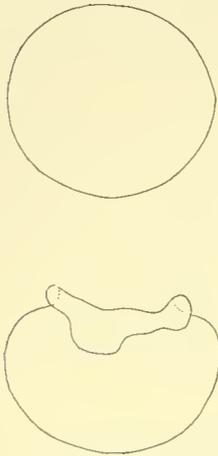


Fig. 57.

Die Befruchtung der Eizellen in einem Polytrichum-Rasen erfolgt nicht gleichzeitig. Sicher sind die Momente der Befruchtung zeitlich verschieden, und daher kommt es, daß man in demselben Polytrichum-Rasen mehr oder weniger reife Sporogonien vorfindet. Halbreife Sporogonien neigten sich bei Verlust des Wassers nur schwach zur Seite, die bandförmige Verflachung der Seta trat zwar auch hier ein, doch verhielt sich die Apophyse abweichend. Bei *Pogonatum nanum* Schreb., *aloides* Hedw. und vielen anderen fehlt die Apophyse, die bandartige Verflachung des obersten Teiles der Seta ist aber auch hier zu beobachten. Da aber die Vertreter der *Aloidella*-Gruppe das Sporogon in der Reife nicht neigen, so vermute ich, daß die Apophyse infolge ihrer Schrumpfung die Herabbiegung der Kapsel bewirkt. Es ist wohl nicht angängig, das Gewicht der Theka für die in der Sporenreife sich zeigende Neigung in Anspruch zu nehmen, denn jenes verringert sich immer mehr; ob die eigenartigen Schrumpfung des Sporogons an der Neigung derselben Anteil haben, muß ich dahingestellt sein lassen.

Die dargelegte bandartige Ausgestaltung des oberen Setenteils vollzieht sich erst, wenn die Sporen zur Reife gelangt sind, wenn also keine Baustoffe mehr durch die Seta herbeigeführt zu werden brauchen. Ich nehme an, daß diese bis zur vollständigen Reife der Sporen Nährstoffe zuführt und daß deren Transport erst aufhört, wenn die bandförmige Verflachung stattfindet, wodurch das Aufsteigen von Wasser und der in ihm gelösten Bestandteile zur Unmöglichkeit wird.

Welch bedeutende Veränderungen sich im Laufe der Zeit an der Apophyse von *Polytrichum juniperinum* Willd. vollziehen, lehrt ein Blick auf Fig. 58 a—d. Fig. 58 a zeigt die Linien, wie sie ein Längsschnitt durch das erwachsene Sporogon dieser Art liefert. Die das Sporogon von der Apophyse trennende wallartige Vertiefung ist noch ziemlich schwach ausgebildet. An etwas älteren Kapseln, die sich zur Neigung anschicken, verringert sich der Abstand je zweier gegenüberliegender Punkte der Vertiefung, das heißt, die ringförmige Aushöhlung wird tiefer (b). Zu ungefähr derselben Zeit flacht sich die oberste Seta bandförmig ab, weiter findet sich an der dorsoventralen Seite, da wo Seta und Apophyse ineinander übergehen, eine sich immer stärker geltend machende Knickung statt (Fig. 58 c, d). Mittlerweile hat sich aber auch der Längsdurchmesser der Apophyse bedeutend verkürzt.

Goebel und Haberlandt betrachten die Apophyse von *Polytrichum* als obersten Abschnitt der Seta. Vaizey rechnet sie zur Theka: In *Polytrichum*, as mentioned above, the theca is differentiated into two organs, namely, the sporangium and the apophysis (Journal of the Linnean Society, Vol. XXVI, p. 270, Taf. 9, Fig. 8 a—d). In der Reife stellen Apophyse und Sporangium ein einheitliches Ganzes dar, die vorher wagrecht verlaufende Furche zwischen Apophyse und Sporogon wird nach der Herabbiegung in eine vertikale Lage gebracht, sodaß die Längsachse beider sich nicht verschiebt, Apophyse und Sporo-

gonium behalten also immer ihre gegenseitige Lage bei, woraus ich schließe, daß sie in morphologischer Beziehung nicht getrennt werden dürfen. Auch auf Grund der Entwicklungsgeschichte der Theka läßt sich kein Argument dafür anführen, daß die Apophyse zur Seta zu rechnen ist. Vielmehr zeigt sich, daß das jugendliche Sporogon erst in späteren Entwicklungsstadien eine Einschnürung erhält, die zur Entstehung der Apophyse und des Sporogoniums im eugeren Sinne führt. In dem apophysenähnlichen Hals von *Buxbaumia aphylla* befindet sich ein hohlzylindrischer, mit Spannfädenresten ausgekleideter Hohlraum, den man für das untere abgeschnürte Ende des oberen, dem eigentlichen Sporogon angehörigen Luftraums halten kann. Meines Erachtens liegt in dem eigentümlichen Aufbau des Halses dieser Art ein Hinweis, daß der Hals nicht der Seta zuzurechnen ist, zumal auch gerade an der Übergangsstelle von der Seta zum Halse die papillöse, oberflächliche Auskleidung der letzteren ihr Ende erreicht. Bei *Splachnum luteum* trägt die Oberseite der blattähnlichen Apophyse sogar Spaltöffnungen, die man bei anderen Mooseu bisher nur am Sporogon selbst nachgewiesen hat. Mit Vaizey¹⁾ möchte ich auch hier wie bei *Polytrichum* die Apophyse als einen Teil des Sporogons betrachten.

In recht bescheidenen Grenzen bewegt sich zur Zeit noch unsere Kenntnis der anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und biologischen Verhältnisse der Laubmooskalyptra. Eine den Gegenstand von allen Seiten beleuchtende Darstellung wäre also sehr verdienstlich und würde eine Menge neuer Tatsachen ergeben, zumal die Kalyptra, schon was die Mannigfaltigkeit ihrer Ausbildungsweise anbelangt, z. B. mit dem Gestaltenreichtum der Blätter, des Peristoms wetteifern kann. Am besten unterrichtet sind wir noch über die einschlägigen Verhältnisse bei *Dawsonia* und *Polytrichum* in weiterem Sinne, die beide in der Ausbildung der Kalyptra große Ähnlichkeit zeigen. Auch ist der Versuch gemacht worden, über die biologische Bedeutung dieses Organs Klarheit zu schaffen.

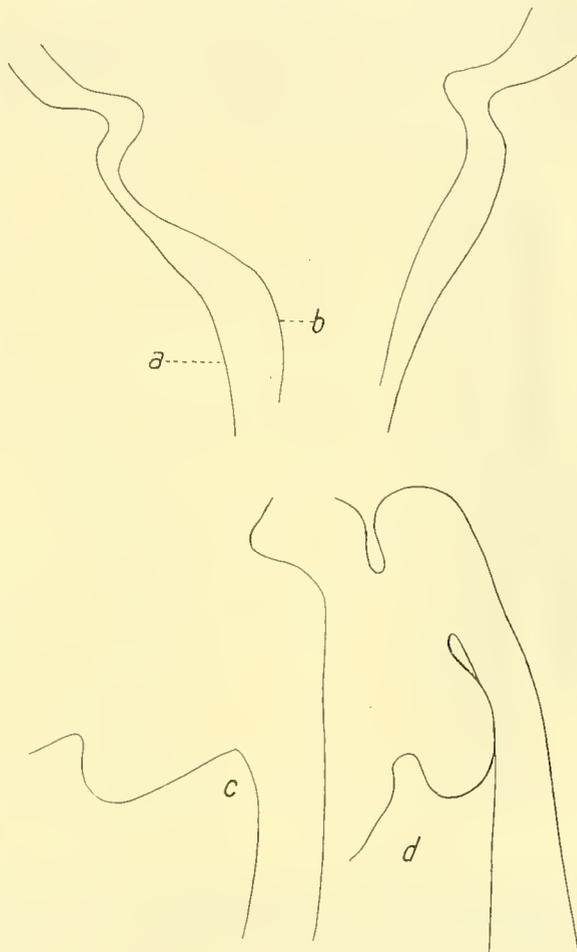


Fig. 58.

¹⁾ Vaizey, On the Morphologie of the Sporophyte of *Splachnum luteum*. *Annals of Bot.*, Vol. V, p. 5-7.

Die Arten der Gattungen *Polytrichum*, *Pogonatum*, *Dawsonia*,¹⁾ *Cephalotrichum*, *Rhacelopus*, *Bartramiopsis* bilden in Bezug auf die Ausbildung der Haube eine biologische Gruppe, sie besteht aus „Protonemafäden begrenzten Wachstums“,²⁾ die durch eigenartige, rankenförmige, kürzere, seitliche Fäden zu einem mehr oder weniger dichten Netzwerk verflochten sind. Die Arten von *Polytrichadelphus*, *Oligotrichum*, *Catharinaea* und *Lyellia*³⁾ bringen nur spärliche Rhizoiden an ihrer Kalyptra hervor, während sie der Haube der *Psilopilum*-Formen vollständig abgehen.

Daß die in Betracht kommenden „Haarbildungen“ nichts anderes als Rhizoiden sind, dürfte nach Goebels Untersuchungen⁴⁾ kaum einem Zweifel noch begegnen. Alle Eigenschaften, die den am Stämmchen und an der basalen Vaginula hervorsprossenden Rhizoiden

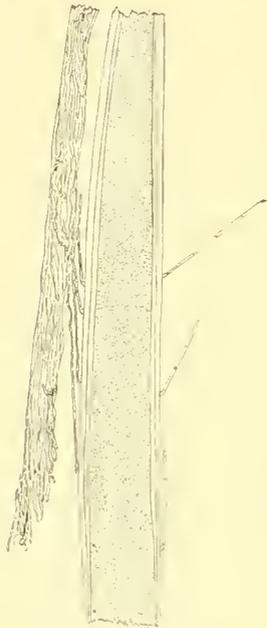


Fig. 59.

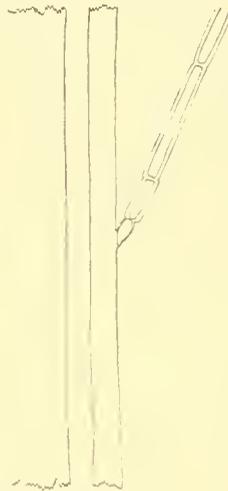


Fig. 60.

zukommen, finden wir auch an denen der Kalyptra; es ist kein Grund zur Annahme vorhanden, daß die im oberen Teil des Epigons bei *Polytrichum* auftretenden Bildungen später morphologisch etwas anderes sein sollen, als was sie in der Jugend waren, zumal sich gar kein wesentlicher Unterschied und keine Grenze zwischen den Rhizoiden an einem befruchteten Archegonium feststellen läßt.⁵⁾

Im erwachsenen Zustand hat die Kalyptra bei den Arten der zuerst aufgeführten Gattungen eine annähernd glockenförmige bis zylindrische Gestalt, sie haftet lange an der Spitze der „inneren“ Kalyptra, während nach unten der Zusammenhang mit ihr gelöst ist. Eine solche Haube erweckt den Anschein, als ob ihre Rhizoiden aus den obersten peripherischen Zellen

der „inneren Kalyptra“ hervorgegangen und im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung nach unten gewachsen seien. Durch ausgedehnte Untersuchungen habe ich aber festgestellt, daß die Haubenrhizoiden aus einer längeren Zone der „inneren“ Kalyptra, des oberen Vaginulaabschnitts hervorsprossen, wie es sich, wenn man die Verhältnisse bei einem befruchteten Archegonium in Rücksicht zieht, eigentlich von selbst versteht. Es muß aber doch darauf hingewiesen werden, daß ein Teil des sich streckenden Epigons und zwar der später über

¹⁾ Goebel, Organographie, Teil II, Heft I, S. 372.

²⁾ Goebel, Archegoniatenstudien, Flora, 1906, Heft I, S. 20 und R. Brown, Miscellaneous Works I, p. 349.

³⁾ Goebel, Archegoniatenstudien, Flora, Band 96, Heft I, S. 37.

⁴⁾ Goebel, Organographie, Teil II, Heft I, S. 372.

⁵⁾ Vgl. Fig. 249 in Goebels Organographie, Teil II, Heft I, S. 373.

der Rißstelle der an der Basis zurückbleibenden eigentlichen Vaginula gelegene Abschnitt keine Rhizoiden hervorbringt. Bei *Polytrichum Beccarii* C. M., das ich genauer untersuchte, steht der mächtige Rhizoidenfilz in der Jugend durch Fäden mit dem Epigon in Verbindung, die aus der Peripherie des letzteren hervorsprossen, es sind dies die primären Rhizoiden (Fig. 59). Diese lösen sich später durch eine basale Trennzelle, die sehr zarte Wände besitzt (Fig. 60), von dem Epigon los und legen sich dem übrigen Filz an. Nur an der Spitze des Epigons findet keine Trennung statt und zwar aus leicht ersichtlichem Grunde. Die an der Kalyptra im jugendlichen Zustande derselben an ihr hervorsprossenden Rhizoiden stehen sehr dicht beieinander, nach außen hin verästeln sie sich in der bekannten Weise. Mit der Weiterentwicklung des Sporophors hält die Kalyptra einige Zeit Schritt, sie wächst in die Länge. Dadurch werden die Ursprungsstellen der Rhizoiden an der Kalyptra voneinander entfernt. Die Längsrhizoiden, die sich durch zahllose Rankenfäden gegenseitig einen Halt gewähren, werden in ihrer Längsrichtung gedehnt, können aber ohne Gefahr für ihren Bestand dem Zuge folgen, weil sie in die Fesseln der Rankenrhizoiden gelegt sind. Ihre meist umgebogenen Enden lassen es nicht zu, daß sie sich seitlich um einen gewissen Betrag gegeneinander verschieben. Die Ursprungsstellen der Rhizoiden sind aber mit der Zeit so weit voneinander entfernt worden, daß ihre Loslösung von der Kalyptra an den Trennzellen erfolgen muß. Nur an der Spitze, wo von derartigen Wachstumsverhältnissen nicht die Rede sein kann, bleibt der Zusammenhang gewahrt. Die „innere“ Haube befreit sich später an einer bestimmten Stelle, die schon vorher erkennbar ist, von dem unteren Teil des Epigons und bleibt mit jener auch nach der Fortführung durch den Wind und andere Agentien fest verbunden. Bei allen von mir untersuchten Haubenformen — es waren deren sehr viele — reißt die „innere“, aus festem Gewebe gebildete Kalyptra außerdem der Länge nach auf und zwar stets, was bemerkenswert ist, in einer in der Symmetrieebene des Sporogons liegenden Linie. Auch dieser Riß ist vorgebildet, besonders starke Saumzellen schaffen einen widerstandsfähigen Rand, besonders gut zu sehen ist dieser z. B. bei *Polytrichum polycarpum* Schpr. Die Kalyptren machen stets den Eindruck, als ob sie radiär gebaut wären. Bei genauerem Zusehen beobachtet man aber oft, daß auch die Haube nicht allseitig — ich meine den Filzteil — geschlossen ist, sondern eine ebenfalls deutlich wahrnehmbare Rißlinie aufweist (Fig. 61). Diese Rißlinie des Filzteils entspricht stets dem an der „inneren“ Kalyptra entstehenden Spalt.

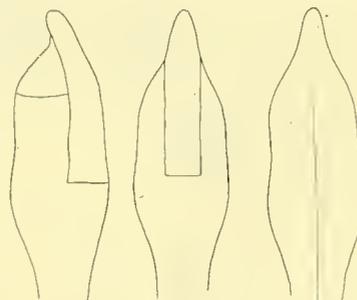


Fig. 61.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die rankenförmigen Seitenzweige erst ihre Ansbildung erfahren, nachdem das feste Gerüst, das aus stärkeren Längsrhizoiden besteht, die bei *Dawsonia* mehrzellig sind, fast seine definitive Beschaffenheit erlangt hat. Diese rankenartigen Rhizoidenzweige treiben durch ihr Wachstum das stärkere Gerüstwerk auseinander und verhindern gleichzeitig dadurch, daß sie sich an zahllosen Stellen umschlingen, das Auseinanderweichen der kräftigen Längsrhizoiden. Die Entwicklung des Rhizoidenfilzes ist eine höchst eigentümliche und hat wohl nicht ihresgleichen in einem anderen Verwandtschaftskreise der Laubmoose. Ich vermute, daß diese kurzen Rhizoidenzweige Schleim

absondern, eine bestimmte Angabe kann ich aber nicht machen, auch muß es dahingestellt bleiben, ob ihnen die Eigenschaft des Rankens¹⁾ zukommt.

Der Filz hat ohne Zweifel die Aufgabe, Wasser zu speichern. Je dichter bzw. dicker er ist, umso besser kann er diese Aufgabe erfüllen. Im allgemeinen bringen die mehr xerophilen Formen der Polytrichaceen die typische Rhizoidenkalyptra hervor, aber auch sehr zahlreiche, ausgesprochen hygrophile Arten, die den feuchtwarmen Gebieten der Erde, z. B. Kamerun, angehören, erzeugen diese Form der Kalyptra. Es muß aber bemerkt werden, daß, was Dichtigkeit und Größe des Kalyptrafilzes anbelangt, diese Arten hinter den trockenheitsliebenden zurückstehen.

Die Aufgabe der rankenförmigen Rhizoiden besteht aber nicht nur darin, den Bestand des ganzen Filzes zu sichern. Er erscheint uns in einem wesentlich anderen biologischen Lichte, wenn wir die fertige Rhizoidenmasse in ihrem Verhältnis zum Sporogon betrachten. In der Jugend paßt sich nämlich, wie an allen in Betracht kommenden Polytrichaceen-sporogonien zu beobachten ist, die Hanbe der Form der letzteren an. Nimmt das Sporogon mit zunehmender Reife an Umfang zu, so geben die Ranken, die schon vorher in genügender Länge vorhanden sind, nach und halten trotzdem das Gerüstwerk zusammen. Hat das Sporogon seine Ausbildung erreicht und beginnt es einzuschrumpfen, so bleibt der geschaffene Zustand der Rhizoidenmasse bestehen, dadurch entfernt sich diese etwas von der Theka und wird später als lockere Umhüllung zur Zeit der Sporenreife abgestreift. Solange also das Sporogon noch in der Entwicklung begriffen ist, liegt ihm der Filz dicht an. Er speichert Wasser, das unmittelbar von den Zellen des Sporogons aufgenommen werden kann. Daß die Rankenrhizoiden in der Tat diese Aufgabe haben, muß auch bewiesen werden können, und ich glaube, diesen Beweis erbringen zu können. Bei manchen Dawsonia-Arten, z. B. *D. polytrichoides*, reicht der Filz weit unter das Sporogon hinab. Die viel dünnere Seta treibt aber den Filz gar nicht aneinander, wie die Beobachtung zeigt, wogegen weiter oben eine mächtige Dehnung durch den sich vergrößernden Umfang des Sporogons eintritt. Wie soll nun die Hanbe sich von der Kapsel befreien, wenn sie unten an die Seta gefesselt ist? Durch die seitliche Neigung des dorsoventralen Sporogons wird der Filz an der Rückseite in seiner Längsrichtung gedehnt, die starken, aus mehreren Zellen bestehenden Rhizoiden werden voneinander entfernt, woher es kommt, daß wir die Hanbe oft in einen oberen und einen unteren Abschnitt zerlegt vorfinden. In der geschilderten Tätigkeit der Rankenrhizoiden erblicke ich deren vornehmste biologische Aufgabe. Der Filz umschließt also bis zu einem gewissen Stadium fest das Sporogon, führt ihm Wasser zu und verhindert eine übermäßige Transpiration. Wenn nun, wie ich vermute, die Rankenrhizoiden Schleim absondern, so würde dadurch die wasserspeichernde Kraft des Filzes ganz bedeutend erhöht.

Morphologisch gleichwertige Organe pflegen oft in systematisch fernstehenden Verwandtschaftskreisen aufzutreten. Es sei bezüglich der Bryophyten erinnert an die Lamellen der Blätter der Polytrichaceen, mehrerer *Pottia*-Arten, zahlreicher *Campylopus*-Formen und an die von Goebel zuerst beschriebenen homologen Bildungen bei dem Lebermoose *Gottschea Blumei*. Dasselbe läßt sich von den Rhizoiden an den Kalyptren der Lanbmoose sagen,

¹⁾ Firtsch, Berichte der Deutsch. Bot. Ges., 1883, Band I, und Goebel, Archegoniatenstudien, Flora, 1891, Heft I, S. 21 und 22.

wenn auch ihre Verbreitung eine viel häufigere als die der Lamellen ist. Einem leisen Anklug an den Kalyptrifilz der Polytrichaceen begegnen wir bei vielen exotischen Campylopus- und Thysanomitrium-Arten, die aber noch in manch anderer Beziehung biologisch höchst interessant sind.

Bei diesen Arten werden die Sporogonien meist in größerer Menge am Stämmchenende hervorgebracht. Sie stehen, zu einer Art Becher vereinigt, dicht beieinander. Dieser Becher, rein äußerlich betrachtet, hat einige Ähnlichkeit mit dem Antheridienbecher der Polytrichaceen. Jedes Sporogon bildet den Abschluß eines Zweiges, die Scheitelzelle der Hauptachse persistiert aber nicht, sodaß eine Durchwachsung, wie wir sie bei den Antheridienbechern der Polytrichaceenbecher beobachten, hier nicht zustande kommen kann. Die Sporogonien (Fig. 62 c) werden von hin- und hergebogenen, geschlängelten Seten¹⁾ getragen und sind bis zu ihrer Öffnung in die tiefsten Stellen des Bechers, mit der Haubenspitze nach unten gekehrt, versenkt. Erheben sich die Sporogonien, indem sich die Seten strecken, aus der schützenden Umhüllung der Becherblätter, so bleiben bei vielen Arten alle Hauben samt Deckel in der Tiefe zurück (Fig. 62 a). So z. B. bei *Thysanomitrium Beccarii*, wo die Haube den Deckel an Länge bedeutend übertrifft (Fig. 62 a), erstere bringt außerdem einen reich verzweigten Rhizoidenfilz hervor (Fig. 62 a), der sich in die Spalten, welche in der Tiefe des Bechers massenhaft vorhanden sind, hineindrängt und verhindert, daß die Haube bei Streckung der Seta mit emporgehoben wird. Der Rhizoidenfilz an der Haube dieser Art ist reichlich vorhanden und stimmt mit den am Stämmchen und an der Oberseite der Blätter hervorsprossenden, stark verzweigten Fäden vollkommen überein. Ich habe zahlreiche Becher dieser Art untersucht und stets ebenso viele Hauben und Deckel in der Tiefe vorgefunden, wie Sporogonien vorhanden waren. In einem Falle zählte ich zehn Sporogonien und ebenso viele Hauben mit Deckel. Niemals aber konnte ich eine Kalyptra an einem über den Becher empor-

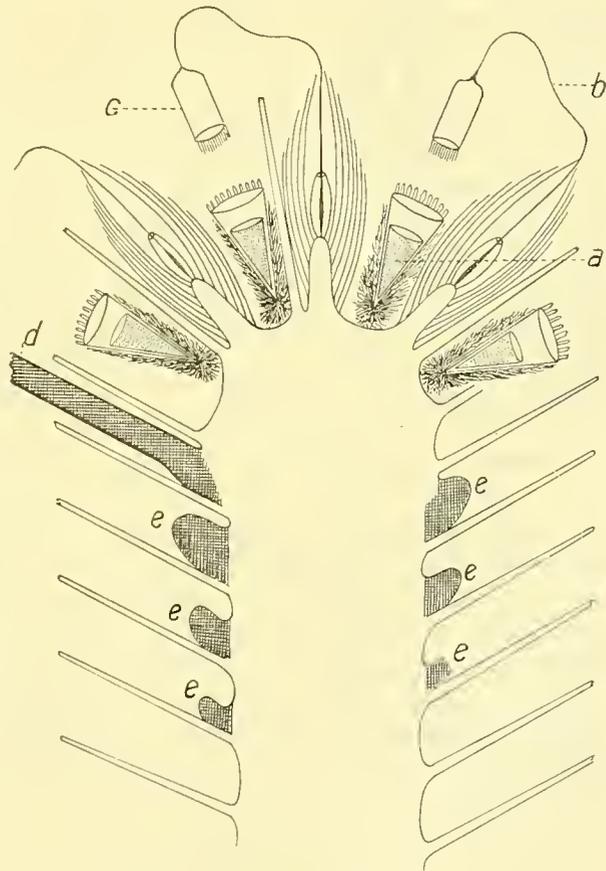


Fig. 62.

¹⁾ Vgl. Wichura, Beiträge zur Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 1860, S. 202.

gehobenen Sporogon entdecken, die Zahl der umgestülpten Hauben entsprach stets der Zahl der Kapseln. In dem Grunde des Bechers dienen die äußerst zierlichen, trichterförmigen Gefäße als vortreffliche Wasserbehälter, deren feuchtigkeithaltende Kraft sicher noch eine Verstärkung durch den reichlichen Rhizoidenfilz erfährt. *Thysanomitrium Wichurae* C. M. enthielt in einem Becher zwölf Sporogonien. Deckel und Haube fehlten überall. Entweder waren diese in der üblichen Art abgefallen oder noch innerhalb des Bechers aufzufinden. Es verhielt sich hier genau so wie bei *Th. Becarii*, ich fand die zwölf Hauben mit Deckeln tief versenkt zwischen den zahlreichen kurzen Ästchen, die an ihrer Spitze das Sporogon tragen und im Verein mit Hochblättern den Becher zusammensetzen. Die spitzkegelförmige Haube füllt die Zwischenräume der Ästchen so vorzüglich aus, daß Spalten und Lücken kaum zu bemerken sind. In einem anderen Becher von *Th. Wichurae* C. M. waren zehn Kapseln vereinigt, die Zahl der Hauben im Grunde des Bechers stimmte damit überein. Mit diesen beiden Arten sind aber die *Campylopus*- und *Thysanomitrium*-Arten, denen das geschilderte Verhalten eigentümlich ist, nicht erschöpft. Diese Einrichtung ist aber durchaus spezifisch, andere zahlreiche Formen üben das bei den meisten Laubmoosen zu beobachtende Verfahren. Welche Einrichtungen den Deckel innerhalb der Haube festhalten, vermag ich nicht zu sagen. Als den eigentlichen Wasserbehälter müssen wir den Deckel ansehen, denn die Haube ist meines Wissens oft seitlich gespalten, diese würde also ohne den Deckel nur wenig zu leisten imstande sein.

Was bei den Antheridienbechern der *Polytrichaceen* die sich vorzüglich aneinander schmiegenden Perichätialblätter zu Wege bringen, einen dichten Verschluss nämlich, das leistet bei vielen *Campylopus*- und *Thysanomitrium*-Arten die Gesamtheit der zahlreichen, in die Tiefe des Bechers versenkten Zisternen. Aber es besteht doch zwischen beiden Einrichtungen in Bezug auf diejenigen Organe, denen Wasser zugeführt werden soll, ein tiefgreifender Unterschied. Bei den *Polytrichaceen* mag wohl auch durch die Becherbildung die persistierende Scheitelzelle vor dem Absterben bewahrt werden, ich glaube aber doch, daß ihre Hauptaufgabe eine andere ist, daß diese mit der Antheridientleerung im Zusammenhang steht. Es drängte sich die Frage auf, welche Organe der *Campylopus*- und *Thysanomitrium*-Arten wohl aus der geschilderten Einrichtung einen Nutzen ziehen mögen. In der ersten Zeit wohl mehr die Sporogonien, später mehr die in den Achseln der obersten Stämmchenblätter stehenden unentwickelten Äste, die teils wieder als Wasserreservoir dienen, teils zu Ästen auswachsen, die den Vorgang der Becherbildung nach einiger Zeit wiederholen. Von diesen ruhenden Knospen wächst bei *Th. Becarii* fast immer nur eine (Fig. 62 d) zu einem Aste aus, während die anderen als wasserspeichernde zartwandige Gewebmassen (Fig. 62 e) die Zukunft des wachsenden Sprosses gemeinsam mit den Haubenzisternen des Bechers (Fig. 62 a) sichern. Bei vielen *Campylopus*- und *Thysanomitrium*-Arten entwickeln sich aber mehrere ruhende Knospen zu neuen Ästen, es hängen also die habituellen Eigentümlichkeiten dieser Arten im wesentlichen von der Zahl der zu Ästchen auswachsenden Knospen ab.

Nach den Notizen zu schließen, die den im Berliner Kgl. Herbarium vorhandenen, äußerst zahlreichen Arten beider Gattungen beigegeben sind, handelt es sich wohl fast immer um xerophile und oft in sehr bedeutender Meereshöhe vorkommende Formen.

Wie erwähnt, fungieren eine Anzahl schlafender Knospen als Wasserbehälter. Die ruhenden Astanlagen sind hier recht kräftig (Fig. 62 e) und die Gefahr, sie für etwas

anderes¹⁾ zu halten, ist ausgeschlossen. Die Scheitelzelle ist stets leicht nachzuweisen, ein Irrtum also ausgeschlossen. Das Gewebe ist äußerst zart und für die Wasseraufnahme trefflich geeignet. Wahrscheinlich führen die oberen größeren Blätter das Wasser zu, das bei dem Austreiben der Ruheknochen nutzbar gemacht wird. Wir sehen also, daß morphologisch gleichwertige Organe sich in ihrer Entwicklung ganz verschiedenartig verhalten, was hier umso mehr auffällt, weil es sich um Knochen handelt, die in allernächster Nähe beieinander stehen. An den höchst eigentümlichen Stolonen von *Jaegerina stolonifera* ist ein ähnliches Verhalten zu beobachten. In den Winkeln der winzigen Blätter entwickeln sich zahllose Brutknochen (Fig. 63 a), die sich um eine ruhende Knoche gruppieren (Fig. 63 b). Diese entwickelt sich in der Regel nicht zu einem Aste, sie dient als Wasserspeicher und ermöglicht die Entwicklung der Brutkörper, die morphologisch wohl nichts anderes als

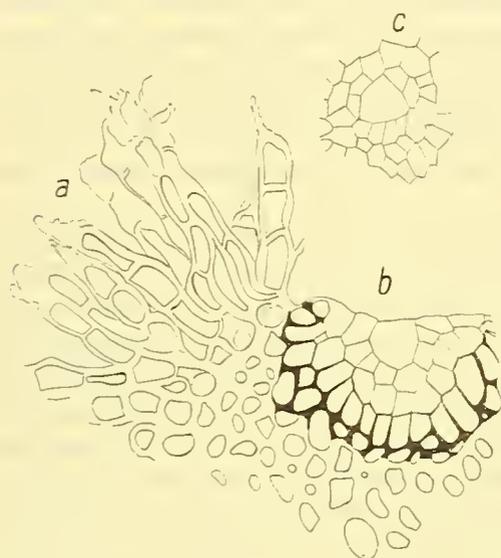


Fig. 63.

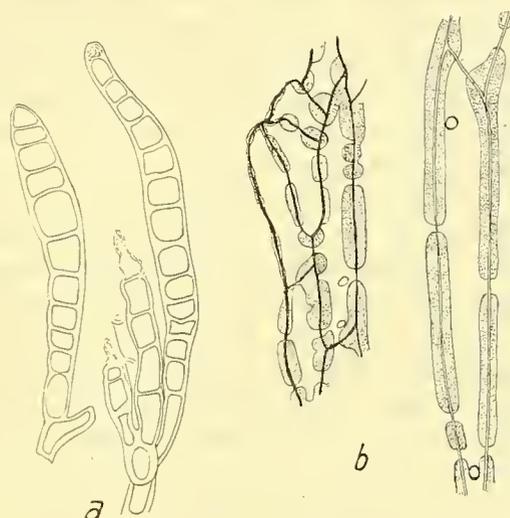


Fig. 64.

metamorphosierte Rhizoiden darstellen. Die dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle war auch hier leicht nachzuweisen (Fig. 63 b und c). Die sehr zartwandigen Zellen der ruhenden Knochen (Fig. 63 b. c) gehen nach innen in ein mit sehr stark verdickten Membranen und auf allen Wänden ungemein reich getüpfeltes (Fig. 64 b) Grundgewebe über, wie es in dieser Ausbildung meines Wissens bei den Laubmoosen bisher noch nicht angetroffen wurde. Es kann also Wasser, welches von dem zarten Gewebe der ruhenden Knoche aufgenommen wird, leicht durch die unverdickten Wandstellen zu den in der Entwicklung begriffenen Brutknospen, von denen Fig. 64 a einige in stärkerer Vergrößerung vorführt, transportiert werden.

Bei *Thysanomitrium Beccarii* ist der untere Teil der Seta von einer becherförmigen Hülle umgeben, diese besteht aus einem widerstandsfähigen Gewebe mit gebräunten Mem-

¹⁾ Vgl. die Bemerkungen und Berichtigungen Goebels in Archegoniatenstudien, Flora, 1906, S. 78—80 über die von Brizzi beschriebenen „macule“ an *Cyathophorum*.

branen. Eine andere biologische Aufgabe als die der Wasserspeicherung können diese Becher wohl kaum haben (Fig. 62).

Über die Einrichtungen, die zur Ausstreuung der Sporeu bei den Laubmoosen dienen oder in irgend einer Beziehung dazu stehen, sind wir noch wenig unterrichtet. Es liegen meines Wissens über diesen Gegenstand bisher nur zwei Abhandlungen vor, deren Titel ich in der Fußnote¹⁾ mitteile.

Charakteristisch für die Polytrichaceen (exklusive Dawsonia) ist das Auftreten eines meist dünnen Häutchens, des Epiphragmas, das aus der Kolumella hervorgeht und an seiner Unterseite längere Zeit hindurch, meist bis nach der Aussaat der Sporen, mit dem Peristom in Verbindung bleibt. Wird das Epiphragma etwas gehoben, so entseheu zwischen den Zähnen des Peristoms feine Öffnungen, durch welche die Sporen den Weg ins Freie nehmen können; man kann also mit Goebel das Polytrichumsporogon z. B. hinsichtlich der Sporenausstreuung sehr gut mit der Porenkapsel von Papaver vergleichen. Sind auch die Poren, die sich bei feuchter Witterung scheinbar meist nicht ganz schließen, relativ klein, so ist doch die Größe der Sporen so gering, daß solche stets in größerer Menge verstäubt werden können. Es unterliegt keinem Zweifel, daß das Epiphragma in ausgezeichneter Weise das Eindringen von Regen in die Kapsel verhindert, aber darin besteht meines Erachtens nicht seine Hauptaufgabe.

In seinen peripherischen Teilen ruht das Epiphragma auf den Zähnen des Peristoms, während es in seiner Mitte von dem stiel förmigen Abschnitt der Kolumella uuterstützt wird. Das Epiphragma befindet sich längere Zeit hindurch in einem Zustand der Spannung, die spannende Kraft liegt in der Säulenfestigkeit der Sporogonwand verborgen und wird durch die Zähne auf das Epiphragma übertragen. Der Vergleich mit dem Felle einer Pauke hinkt ja etwas, jedenfalls ist aber die Möglichkeit vorhanden, daß das Epiphragma durch auffallende Regentropfen in vibrierende Bewegungen versetzt wird. Tritt dieser Fall ein, so wird auf die Luft unter dem Epiphragma die Wellenbewegung der Paukenhaut übertragen, hierdurch wird die trockene Sporenmasse aufgewirbelt und mit der durch die Poren herausgepreßten „Luftsäule“ ins Freie übergeführt. Es will mir scheineu, als ob die mit einer Paukenhaut ausgestatteten Polytrichaceen, besonders aber solche, deren Kapseln im Reifezustand aufrecht stehen oder schwach geneigt sind (Catharinaea, Pogonatum, Oligotrichum), auch wenn die Luft Feuchtigkeit enthält, doch ihre Sporen auf die geschilderte Art zu entlassen imstande sind.

In der Reife führen die Sporogonien von Polytrichum, Lyellia, Dawsonia und Polytrichadelphus eine scharfe Neigung zur Seite aus, die mit der Sporenentleerung in Beziehung steht. Besonders die Arten der drei erstgenannten Gattungen zeichnen sich durch den Besitz eines stark verbogenen äußeren Sporeusackes vor allen übrigen Polytrichaceen aus. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die Aussaat der Sporen aus einem derartigen Sporensack viel langsamer erfolgen muß als aus einem solchen von der gewöhnlichen Form (Hohlzylinder). Regen und Wind setzen Seta samt Sporogon in Bewegung, und da die Neigung der Kapseln stets größer als 90° ist, müssen die in tieferen Ausbuchtungen lagernden

¹⁾ Goebel, Archegoniatenstudien. Über die Sporenausstreuung hei den Lauhmoosen. Flora, 1885, Heft III. — Hutton, Observations on the different Modifications in the Capsules of Mosses, with reference to the Dispersion of the spores. Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute, 1874.

Sporeumassen in springender Bewegung allmählich nach der Öffnung des Sporogons gelaugen. Sehr wenig vorteilhaft wäre es, wenn die Neigung der Kapsel soweit ginge, daß der Mund nach unten zu liegen käme, es fände dann die Entleerung der Sporen in kürzester Frist statt, was nicht im Interesse der Art ist, ganz abgesehen davon, daß sich die Sporenmassen an der Urnenmündung über dem Epiphragma zusammenballen und die Poren verstopfen würde. Ein Zuckerstreuer entläßt bekanntlich seinen Inhalt am besten, wenn man ihn in ganz bestimmter Neigung zu dem Objekt, das man mit Zucker bestreuen will, bewegt.

Lyellia crispa Hook. unterscheidet sich von *Dawsonia* und *Polytrichadelphus* durch den Mangel des Peristoms. Die Kolumella erweitert sich oben nicht zu einem häutigen, zarten Epiphragma, sondern zu einem mehr massigen Körper von annähernd kegelförmiger Gestalt, der nach Goebel dem *Polytrichum*-Epiphragma in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung nicht entspricht. Bei feuchter Witterung verschließt dieses verbreitete Ende die Öffnung des Sporogons wie ein Kegelventil. Selbst wenn dieser Verschluss fehlte, könnte Wasser doch nicht in die Öffnung des Sporogons eindringen, weil dessen Rückenseite nach vorne vorgezogen ist und die Kapselmündung wie ein schützendes Dach überragt.

Lyellia und *Dawsonia*, in geringerem Grade auch *Polytrichadelphus* und *Polytrichum* besitzen Sporogonien von deutlich dorsoventralem Bau. Daß nun diese gerade zur Zeit der Sporenreife ihre Kapseln zur Seite neigen, ist eine auffällige Erscheinung, ebenso wie die Tatsache, daß die Schrumpfung hier am stärksten auftritt. Ob die im Laufe der Entwicklung an der Kapsel sich immer mehr geltend machende Dorsoventralität in einem ursächlichen Zusammenhang mit der Neigung der Kapsel steht, habe ich nicht ermitteln können, wahrscheinlich ist es aber.

Das Exothecium von *Dawsonia* ist von lederartiger Konsistenz und wie bei *Lyellia* an seiner Rückenseite mit einer der Längsachse entsprechenden Ausbuchtung versehen. Auf die hierdurch hervorgerufene Ähnlichkeit der *Dawsonia*-Kapseln mit denen von *Buxbaumia* und *Diphyscium* hat bereits Goebel hingewiesen und der Vermutung Ausdruck gegeben, es möchte die Sporenausbreitung ähnlich wie bei *Diphyscium* durch eine Art Blasebalgeinrichtung, die durch Regentropfen in Tätigkeit gesetzt wird, erfolgen. Das aus zahlreichen, langgestreckten Borsten bestehende pinselförmige Peristom dient jedenfalls der allmählichen Aussaat der Sporen durch den Wind, es arbeitet genau so wie die Porenkapsel einer *Pogonatum*- oder *Catharinaea*-Art.

Es wäre noch die Frage zu beantworten, ob die Wand oder die Kolumella bei Verlust der Feuchtigkeit eine stärkere Zusammenziehung erfährt oder ob nur einer von beiden Teilen sich kontrahiert. Nach meinen Beobachtungen kommt die Kolumella nicht in Betracht. Änderungen in dem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre müssen naturgemäß an der Außenseite des Sporogons, an der Kapselwand, ihre Wirkung zuerst äußern. An Oberflächeninhalt übertrifft die Sporogonwand den nach außen liegenden Abschnitt der Kolumella — es handelt sich nur um das Epiphragma — ganz bedeutend, und da unter gewöhnlichen Umständen eine größere Fläche mehr an Feuchtigkeit einbüßt als eine kleinere, so dürfte die Kapselwand je nach dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft durch ihre Streckung bzw. Kontraktion die Verengung bzw. Erweiterung der Poren hervorrufen.

Die Wand des Sporogons der *Polytrichaceen* verdient in mehr als einer Beziehung unsere Beachtung. Insbesondere sind die Eigentümlichkeiten, mamillösen Auftreibungen, wie sie uns bei den meisten *Polytrichaceen* entgegentreten, geeignet, unser Interesse in

Anspruch zu nehmen, zumal heutzutage mit der Auffassung, es handle sich um eine Oberflächenvergrößerung zum Zwecke der Assimilation, nichts mehr anzufangen ist.

Vaizey¹⁾ hat die Epidermiszellen von *Polytrichum commune* L. genauer untersucht und erläutert an einer Figur (Pl. XII, Fig. 48), die einen Querschnitt durch die Sporogonwand jener Art vorführt, die einschlägigen Verhältnisse: Each epidermal cell rises at the middle point of its external surface, so as to form an outward projection from each cell, and from the cell-lumen a deep pit penetrates into this papilla, leaving the tip of papilla only closed by a very thin membrane. Vaizey berichtet hier etwas, worüber die Figur keinen Aufschluß erteilt, denn die Verdünnung an der Spitze ist im Vergleich zu der Dicke der übrigen Wandteile so geringfügig, daß von einer „very thin membrane“ nicht die Rede sein kann. Auch ist die Anwendung der Bezeichnung „Tüpfel“ auf dem heller erscheinenden Teil der Mamilla durchaus zu verwerfen, da fast ausnahmslos bei Polytrichaceen mit derartigen Vorstülpungen der Außenwände der Epidermiszellen gerade der äußerste Teil der Membran eine Verdickung aufweist. Das scheinbare Auftreten von Tüpfeln ist in rein optischen Verhältnissen begründet, weil das Licht von den seitlich aufsteigenden Membranpartien stärker absorbiert wird als von dem Spitzenteil der Papille. Daher kommt es auch, daß bei höherer Einstellung der fragliche Tüpfel von einer ringförmigen Leiste umgeben zu sein scheint, die in Wirklichkeit nicht existiert.

Über die Aufgabe dieser Einrichtung äußert sich Vaizey folgendermaßen: This peculiar modification is only found on the wall of the sporangium, and as that is the part covered by the calyptra, it has occurred to me that a possible explanation of the structure is, that by means of these modified pits nourishment may be conveyed from the epidermis cells of the sporangium to the calyptra.

Stofflich erweisen sich die äußersten Teile der Mamillen aus demselben Material aufgebaut wie beispielsweise die Membranen der Zellen der Glashaare und die papillösen Anfügungen der Lamellenendzellen. Es besteht heute kein Zweifel mehr darüber, daß solche Wände infolge ihres starken Quellungsvermögens, besonders befähigt sind, Wasser in größerer Menge zu speichern und lange festzuhalten.²⁾ Die Mamillen der Polytrichaceensporogonien haben wohl auch diese Aufgabe zu erfüllen. Vaizey verhält sich bezüglich der biologischen Deutung der Mamillen sehr vorsichtig, er gibt „a possible explanation of this structure“, für die ich mich nicht erwärmen kann.

Meine Ansicht über die Funktion der Lamellenendzellen habe ich bereits früher in dieser Schrift mitgeteilt: In ihnen erblicke ich eine optische Vorrichtung, die dazu dient, dem zu den Lamellen gelangenden Lichte den Durchgang zu erleichtern, es in zweckentsprechender Weise zu zerstreuen, sodaß auch die tiefer gelegenen chlorophyllhaltigen Zellen ihre Assimilationsarbeit verrichten können. Ich möchte annehmen, daß es sich auch bei den mamillösen Ausstülpungen der Polytrichaceensporogonien in erster Linie um eine derartige Einrichtung handelt, durch welche selbst in den zentralen Partien der immerhin ziemlich voluminösen Kapsel noch eine ausreichende Assimilationsarbeit ermöglicht wird.

¹⁾ R. Vaizey, On the Anatomy and Development of the Sporogonium in Mosses. *Journal of Botany*, Vol. XXVI, p. 271.

²⁾ Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. *Flora*, 1894, S. 39–41.

Bei *Pogonatum aloides* Hedw. sind die Mamillen sehr gut entwickelt (Fig. 65 b). Jede Epidermiszelle besitzt eine solche und liefert bei höherer oder tieferer Einstellung unter dem Mikroskop ganz verschiedene Bilder (Fig. 65 a und c). An den Außenwänden ist keine verdünnte Stelle wahrzunehmen, es ist also ganz verkehrt, von Tüpfeln zu sprechen. Es liegt nahe, daß von außen auf die Sporangonwand gelangende Lichtstrahlen irgendwelche Ablenkungen erfahren, die nicht eintreten würden, wenn die Mamillen fehlten.

Bei den *Polytrichum*- und *Pogonatum*-Arten ist der Sporensack vermittelst chlorophyllhaltiger Fäden frei im Hohlraum der Theka aufgehängt. Er ist besonders bei *Polytrichum* mehrere Male längs und quer gefaltet, wodurch eine sehr bedeutende Oberflächenvergrößerung und die Er-

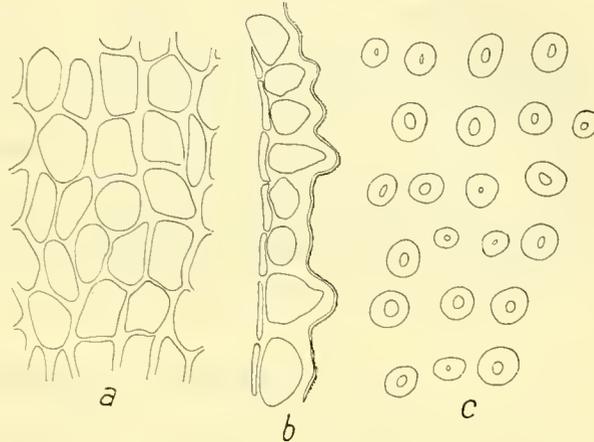


Fig. 65.

zeugung ungeheurer Sporenmassen ermöglicht wird. Viele Teile des gewundenen Sporensackes befinden sich dem ankommenden Lichte gegenüber in einer ungünstigen Lage, dieser Übelstand wird aber ausgeglichen nach meiner Ansicht durch die von den Mamillen hervorgebrachte starke Dispersion des Lichtes.

Zwischen der Lage des Sporensackes und dem Vorhandensein bzw. Mangel der Mamillen scheinen bei den *Polytrichaceen* feste Beziehungen vorhanden zu sein. Es ist nämlich auffallend, daß bei solchen *Polytrichaceen*, deren Sporensack dem Exothecium anliegt, die Mamillen fehlen. Dies ist z. B. bei den *Catharinaea*-Arten der Fall. Hier bedeckt die Haube nur einen geringen Teil der Kapsel, der größte Teil der Oberfläche wird unmittelbar von den ankommenden Lichtstrahlen getroffen. Der Weg durch das Exothecium zum Sporensack ist nur kurz, besondere Apparate zur Zerstreuung des Lichtes erweisen sich als überflüssig. Auch bei *Pogonatum nanum* Schreb., das unter den einheimischen Arten dieser Gattung eine Ausnahmestellung einnimmt, fehlen die Mamillen. Der Sporensack liegt aber auch hier ebenfalls unmittelbar dem Exothecium an und ist außerdem nur sehr wenig hin- und hergebogen.

Mit Mamillen ausgestattet sind die Epidermiszellen bei den Kapseln der Gattungen *Rhacelopus*, *Pogonatum* und *Polytrichum Sectio Porothea*, sie fehlen bei *Polytrichum Sectio Aporothea*, *Oligotrichum*, *Bartramiopsis*, *Lyellia*, *Dendoligotrichum*, *Polytrichadelphus* und *Dawsonia*.¹⁾

Die Verhältnisse bei *Oligotrichum*, *Dendoligotrichum* und *Polytrichadelphus*, wo zwar auch wie bei *Pogonatum* (exklusive *Sectio Nana*) und *Polytrichum* der Sporensack beiderseits vermittelst Spannfäden im Hohlraum des Sporogons suspendiert ist, scheinen mit meiner Erklärung in Widerspruch zu stehen, indessen besitzt hier der äußere Sporensack keine

¹⁾ Engler-Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, S. 672—700.

Ausbuchtungen und Verkrümmungen, außerdem ist, von Polytrichadelphus abgesehen, das Sporogon wenig umfangreich. Es darf auch nicht übersehen werden, daß die Kalyptra bei diesen Gattungen das Sporogon im entwickelten Zustand wenig oder gar nicht bedeckt und schon frühzeitig abgeworfen wird.

Der Sporensack zeigt also, besonders wenn er beiderseits durch annähernd gleich lange Spannfäden innerhalb des Sporogons aufgehängt ist, das Bestreben, seine Oberfläche und damit auch seinen Inhalt durch seitliche Ausbuchtungen zu vergrößern. Ermöglicht wird ihm dies dadurch, daß die Spannfäden sich den Vergrößerungsbestrebungen des Sporensackes anpassen, sie sind wohl einer gewissen Dehnung fähig. Sind die mit der Kapselwand in Verbindung stehenden Fäden kürzer als die nach innen ausstrahlenden, so wird dadurch die Oberflächenvergrößerung stark behindert, weil kürzere Fäden die mit den Ausbuchtungen des Sporensackes verknüpften Dehnungs- und Lagenveränderungen nicht in dem Maße mitmachen können wie längere.

C. Systematik und Pflanzengeographie.

Die vielseitigsten Untersuchungen namhaftester Forscher haben das Ergebnis geliefert, daß die Polytrichaceen als die höchst organisierten Laubmoose zu gelten haben. Das weitere Verbleiben dieser Familie als solcher in der Gruppe der Bryineen ist nicht mehr zu rechtfertigen, sie muß gleich den Gattungen Buxbaumia, Diphyscium, Andreaea und Sphagnum zu einer selbständigen Unterklasse erhoben und an die Spitze der Laubmoosreihe gestellt werden. Dadurch würde sich die Zahl der Architypen¹⁾ der Mooswelt von drei auf die folgenden sechs erhöhen: Polytrichales, Buxbaumiales, Diphysciales, Andreaeales, Sphagnales und Bryales. Es ist nicht einzusehen, warum man bisher den Schritt, die Polytrichaceen an die erste Stelle zu setzen, noch nicht getan hat. In der sonst so ausgezeichneten Limpricht'schen Bearbeitung der Laubmoose in Rabenhorsts Kryptogamen-Flora leitet der Verfasser die Schilderung der Familiencharaktere mit den Worten „Am höchsten organisierte Familie der Mooswelt“ ein, beläßt sie aber altem Herkommen gemäß trotzdem als Familie in der durch das rein äußerliche Merkmal der Akrokarpie gekennzeichneten Gruppe der Musci acrocarpi.

Für die Vereinigung der Dawsonia-Arten mit den Polytrichaceen sprechen gewichtige Gründe. Ältere Systematiker wie Bridel-Brideri, C. Müller-Hal. u. a. bringen auch die Dawsonia-Arten bei den Polytrichaceen unter, Brotherus²⁾ dagegen erhebt sie zu einer selbständigen Familie, ohne ersichtlichen Grund nach meinem Dafürhalten. Nachdem durch Goebel³⁾ nachgewiesen war, daß das höchst sonderbare Peristom der Dawsonien in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung durchaus dem Polytrichumperistom entspricht, liegt meines Erachtens erst recht keine Veranlassung mehr vor, jene zu einer selbständigen Familie zu stempeln. Die anatomischen Differenzen im Aufbau der vegetativen Organe von Dawsonia und Polytrichum sind nicht derart, daß man auf sie eine systematische

¹⁾ Vgl. J. Sachs, Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen und Automorphosen, § 4.

²⁾ Brotherus in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Lieferung 222.

³⁾ Goebel, Archegoniatenstudien. Flora, Band 96, Heft I, S. 22–35.

Trennung beider basieren kann. Schon der Umstand, daß die Dawsonien ausnahmslos mit einem vorzüglichen Schwellgewebe und deren Blätter außerdem mit kräftigen Lamellen versehen sind, dürfte genügen, um die nahe Verwandtschaft mit den Polytrichaceen überzeugend darzulegen. Bezüglich mancher Einzelheiten im Bau der Sporophyten stehen sie den typischen Polytrichaceen sogar viel näher — Rhizoidenkalyptra — als manche Formen, die man wie *Lyellia* seither ohne weiteres dieser Familie zurechnet. Wollte man die systematische Sonderstellung der Dawsonien aufrecht erhalten, so müßte meines Erachtens auch *Lyellia* und ein Teil der *Psilopila* aus der Polytrichaceen-Unterklasse entfernt und zu Vertretern besonderer Familien erhoben werden.

Nach Goebels Untersuchungen sind die Peristomzähne von *Dawsonia* nicht, wie man früher annahm. einfach, sondern gegliedert, während bei den Polytrichaceen sie sich aus Bündeln bastfaserähnlicher, ungegliederter, ganzer Zellen zusammensetzen. Auf Grund dieses anatomischen Befundes hat Mitten die Laubmoose in Arthrodontei und Nematodontei zerlegt. Nach dieser Einteilung würde *Dawsonia* von den Polytrichaceen getrennt werden, „sie ist daher aufzugeben“. ¹⁾

Auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen vertritt Goebel die Ansicht, daß „die Gewebegliederung des Polytrichaceenrhizoms auf einer primitiveren Stufe stehen geblieben ist und *Dawsonia superba* diesen weniger differenzierten, primitiveren Charakter auch in den oberirdischen Sproßachsen beibehalten hat“. ²⁾ „*Dawsonia*“, so schreibt der genannte Forscher, ³⁾ „kann als primitive Form der Polytrichaceenreihe betrachtet werden. Dies spricht sich aus einerseits im Bau der Gamophyten, andererseits in dem der Sporophyten, speziell dem des Peristoms.“ Auch die „Aufstellung der Dawsonioideae als einer von den Polytrichaceen getrennten Gruppe“ verwirft Goebel, „beide stellen nur Gruppen einer sehr natürlichen Familie dar“. ⁴⁾

Goebel ist auch „der Frage nach der Verwandtschaft der Polytrichaceen mit anderen Moosgruppen“ ⁵⁾ näher getreten, von denen nach ihm außer den Buxbaumiaceen noch die Tetrarhizeen in Betracht kommen. Er wendet sich gegen Philibert, ⁶⁾ der den Versuch gemacht hatte, „zwischen dem Peristom der Dawsonieen und dem der Buxbaumieen eine hypothetische Verbindung herzustellen“. ⁷⁾ Philibert hat aber offenbar das entwicklungsgeschichtliche Moment, das in diesem Falle für die Feststellung der Verwandtschaft beider Gruppen ausschlaggebend sein kann, außer acht gelassen und ist deshalb zu irrümlichen Auffassungen gelangt. „Etwas günstiger liegen die Verhältnisse für eine andere Moosgruppe, welche man ebenfalls mit den Polytrichaceen in Verbindung gebracht hat, den „Tetrarhizeen“. Man mag also annehmen, daß Tetrarhizeen und Polytrichaceen, eventuell auch die Buxbaumiaceen mehr oder minder nahe beieinander aus einem gemeinsamen Urstamm entsprungen seien, aber frühzeitig besondere Wege der Weiterentwicklung eingeschlagen haben.“ ⁸⁾ Nach allem, was uns also bisher über die systematische Stellung der Polytrichaceen bekannt geworden ist, dürfen diese weder mit *Diphyseium* und *Buxbaumia* noch mit den Tetrarhizeen zu einer natürlichen Familie vereinigt werden. Vorderhand dürfen wir wohl die letzteren als den Anschluß nach unten gelten lassen.

¹⁾ Goebel, Archegoniatenstudien, Band 96, Heft I, S. 198.

²⁾ Ibid., S. 17.

³⁾ Ibid., S. 198.

⁴⁾ Ibid., S. 45.

⁵⁾ Ibid., S. 40.

⁶⁾ Philibert, Revue bryologique, 1901.

⁷⁾ Goebel, Archegoniatenstudien, Band 96, Heft I, S. 40.

⁸⁾ Ibid., S. 43.

Versucht man die Polytrichaceen, die als Unterklasse der Laubmoose nach der Nomenklatur Englers¹⁾ als Polytrichales bezeichnet werden müßten, systematisch zu gruppieren, so kann man sich von verschiedenen Einteilungsprinzipien leiten lassen. Geht man von rein morphologischen Gesichtspunkten aus, so würden wiederum mehrere Grundsätze befolgt werden können. Vielfach geben auch die biologischen Eigentümlichkeiten mancher Organe vorzügliche Anhaltspunkte für die systematische Einteilung ab.

Die Aufgabe der systematischen Botanik besteht in der „Gruppierung der Pflanzenformen nach ihrer natürlichen Verwandtschaft“.²⁾ Wenn wir annehmen, daß die Gattungen von Polytrichum, Polytrichadelphus, Bartramiopsis, Pogonatum, Rhacelopus, Catharinaea, Oligotrichum, Psilopilum, Dawsonia und Lyellia so nahe miteinander verwandt sind, daß wir sie zu einer Familie vereinigen können, so bleibt noch immer die Frage offen, in welchem verwandtschaftlichen Verhältnisse die einzelnen Gattungen zueinander stehen und an welche Familien bzw. größere systematische Gruppen wir sie nach oben oder nach unten angliedern sollen.

Es ist klar, daß ein Mann wie C. Müller-Hal., der sein ganzes Leben der Bryologie widmete und infolgedessen befähigt war, die große Reihe der Laubmoose in toto zu überblicken, sich ein wesentlich vollständigeres Bild von den verwandtschaftlichen Verhältnissen der Laubmoose hätte machen können als einer, der nicht über die Kenntnis so zahlreicher Formen verfügt. Leider hat aber der genannte Forscher von der Kraft, die in ihm wohnte, nicht den richtigen Gebrauch gemacht, denn er beachtete die zur Ergründung der Verwandtschaft unbedingt notwendige entwicklungsgeschichtliche und anatomische Literatur gar nicht. Wie wäre es sonst möglich gewesen, daß Müller die in entwicklungsgeschichtlicher und manch anderer Beziehung so isoliert dastehenden Gattungen Buxbaumia und Diphyscium mit den Polytrichaceen vereinigen konnte!

In seinem posthumen Werke „Genera Muscorum frondosorum“ (p. 157) wählt er die Symmetrieverhältnisse des Sporogons zum Einteilungsprinzip. Lyellia und Dawsonia stellt er mit Buxbaumia und Diphyscium in der Sektion der Polytrichaceae asymmetricae zusammen. Er übersieht dabei aber vollständig, daß bei den Arten dieser Gattungen die Symmetrieverhältnisse in Gestalt einer ausgesprochenen Dorsoventralität in die Erscheinung treten, denn asymmetrisch nennt man nur den Körper, der in keiner Weise den Gesetzen der Symmetrie gehorcht. Dieses rein äußerliche Merkmal veranlaßt also Müller, jene vier Gattungen zu einer höheren systematischen Einheit zu verknüpfen und sie den Polytrichaceae symmetricae gegenüberzustellen. Es ist von mir darauf hingewiesen worden, daß alle Polytrichaceen, was die Symmetrieverhältnisse des Sporogons anbelangt, mehr oder weniger dorsoventralen Bau besitzen.

Müller war ein Feind der Dezentralisation und hat sich als solcher unbestreitbare, große Verdienste erworben, es kann aber auch nicht verschwiegen werden, daß er in seinem Bestreben zu konzentrieren, sehr oft zu weit gegangen ist. Wenn er die von anderen Autoren zu selbständigen Gattungen gestempelten Typen Rhacelopus und Pogonatum mit Aloidella, Cephalotrichum, Oedipyxis, Catharinella und Eupolytrichum unter Polytrichum vereinigt, so ist auch nicht das geringste dagegen einzuwenden, wenn er aber

¹⁾ Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien, 1904.

²⁾ Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien, S. 6.

Atrichum, Psilopilum, Oligotrichum, Polytrichadelphus und Dendoligotrichum als „Hörige“ der Gattung Catharinaea hinstellt, so muß dagegen Einspruch erhoben werden, da zu dieser Konzentration nicht der mindeste Anlaß vorliegt. Atrichum, Oligotrichum und auch Dendoligotrichum ruhen ja als Gattungen scheinbar auf recht schwachen Füßen, falls man nur die äußere Morphologie in Rücksicht zieht. Wesentlich anders gestaltet sich aber das Urteil, sobald die anatomischen Verhältnisse, besonders die des Stämmchens, die zur Ergründung der Verwandtschaftsverhältnisse unentbehrlich sind, Beachtung finden. Es ist zunächst hervorzuheben, daß Dendoligotrichum einen vorzüglich ausgebildeten polytrichoiden Zentralstrang besitzt, der von einer ebensolchen Endodermis umgeben ist, die als äußerst scharf umgrenzter Ring besonders bei Zusatz von Kalilauge hervortritt. Bei Oligotrichum ist nach Brotherus der Zentralstrang nicht polytrichoid; von der Richtigkeit dieser Angabe konnte ich mich an Querschnitten durch die Stämmchen zahlreicher Arten überzeugen. Die Atrichum-Arten haben nach Limpricht meist einen polytrichoiden Zentralstrang. Wir sehen also, daß der einfache — nicht polytrichoiden Zentralstrang von Oligotrichum bei den meisten Atrichum-Arten den polytrichoiden Typus annimmt und bei Dendoligotrichum den höchsten Grad der Differenzierung der Gewebe erreicht. Wir sind wohl berechtigt, aus diesem anatomischen Befund den Schluß zu ziehen, daß Dendoligotrichum Atrichum näher steht als Oligotrichum, ganz abgesehen davon, daß die beiden erstgenannten Gattungen auch sonst eine höhere Stufe der Entwicklung repräsentieren.

Müller hat auch Polytrichadelphus in seinem großen Genus Catharinaea aufgehen lassen, und zwar deshalb, weil es bezüglich der Haubenbildung mit den übrigen Untergattungen übereinstimmt. Es gibt aber Polytrichadelphus-Arten, deren Haube einen relativ starken Rhizoidenfilz aufweisen, sodaß es doch sehr gewagt ist, sie mit Catharinaea zu vereinigen. Sie würden auch, was die Symmetrie der Kapsel anbelangt, zu Buxbaumia, Diphyscium, Lyellia und Dawsonia als den Vertretern der Polytrichaceae asymmetricae gestellt werden müssen. Denn gerade auch bei ihnen ist die Kapsel zweikantig und im Querschnitt halbmondförmig, was Müller ganz übersehen zu haben scheint. Der polytrichoiden Zentralstrang ist bei Polytrichadelphus sehr gut entwickelt, die Blätter sind sehr scharf in Scheide und Spreite gesondert, besitzen im Gegensatz zu Atrichum und Oligotrichum ein gut ausgebildetes Schwellgewebe und können demzufolge — auch wieder im Gegensatz zu Atrichum und Oligotrichum — in Übereinstimmung mit vielen Polytricha Bewegungen in der Trocken- und Feuchtigkeitsstellung ausführen. Abweichend von Atrichum und Oligotrichum wird die Spreite der Polytrichadelphusblätter der ganzen Länge nach von Lamellen bedeckt, auch sind überall die Lamellenendzellen nach derselben Grundform gebaut. Wohin man also kommt, wenn bei systematischen Erwägungen nicht die Gesamtorganisation der Leitstern ist, offenbart sich so recht an der von C. Müller beliebten Art, das System nach rein äußerlichen und nur nach einem einzigen Merkmal aufzustellen.

Noch weniger als Polytrichadelphus darf Psilopilum in der Gattung Catharinaea belassen werden. Die peristomlosen Arten, wie *P. gymnostomulum* C. M., *pygmaeum* C. M., *Ulei* Broth., *Bellei* Broth. sträuben sich gegen ihre Vereinigung mit Catharinaea. Die eigenartige Gestalt — trichterförmig — des Epiphragmas und die bei den genannten Arten zu beobachtende Nacktmündigkeit weisen auf Lyellia hin. Manche Arten verfügen allerdings über ein Peristom, bei anderen sind die Zähne sehr ungleichmäßig ausgebildet. Wie es scheint, ist nirgends ein polytrichoider Zentralstrang vorhanden.

Den höchsten diagnostischen Wert besitzen solche Merkmale, die zeitlebens an dem Individuum haften und hierher gehören auch biologische Eigentümlichkeiten, die man bisher fast gar nicht berücksichtigt hat. Diese haben den anderen gegenüber oft noch den Vorzug, daß sie ohne besondere Hilfsmittel, beispielsweise ohne Verwendung einer Lupe, festgestellt werden können. So können in vielen Fällen die charakteristische Aufwärtsbewegung der Blätter in die Trockenstellung, die bei Eintrocknung für viele Formen eigentümlichen Kräuselungen, spiralige oder anders geartete Drehungserscheinungen u. s. w. zur Feststellung einer Art dienen. Die Torsionen der Stämmchen haben keinen diagnostischen Wert, weil die Untersuchungen lehren, daß es rechts- und linksdrehende Stämmchen bei einer und derselben Art gibt. Für die Unterscheidung der Arten kommen in erster Linie die anatomischen Details der Blätter in Betracht, ferner die Eigentümlichkeiten im Bau des Sporogons. Ohne Zuhilfenahme des Mikroskops ist nur selten auszukommen, denn oft verbirgt sich das spezifische Merkmal in der anatomischen Beschaffenheit des Blattquerschnitts. Ich habe die Blattquerschnitte vieler hundert Polytrichaceen untersucht und kann jetzt schon auf Grund diesbezüglicher Beobachtungen mitteilen, daß eine nicht geringe Anzahl der von C. Müller-Hal. aufgestellten Formen spezifisch nicht voneinander abweichen. In sehr zahlreichen Fällen führen erst die Untersuchungen der Lamellenendzellen zu dem gewünschten Ergebnis. Welch hohe diagnostische Bedeutung diesen innewohnt, ergibt sich aus den Bestimmungstabellen, die Brothrus in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ (Lieferung 221 und 222) veröffentlicht hat. Es läßt sich ohne Berücksichtigung irgend eines anderen Organs lediglich auf die anatomischen Verhältnisse des Blattes hin eine Bestimmungstabelle aufstellen, die alle bekannten Polytrichaceen umfaßt.

In seinem Bestreben, die Polytrichaceen zu klassifizieren, hat C. Müller-Hal. mehrere Male unbewußt Gruppen gebildet, deren Vertreter in pflanzengeographischem und zugleich biologischem Sinne zusammengehören. Es sind dies die Arten der Sektion *Catharinella* und der Subsektion *Polytricha pilifera* seiner Gattung *Polytrichum*. Die *Catharinella*-Arten¹⁾ C. Müllers sind fast ausschließlich auf das Gebiet der tropischen Regenwälder beschränkt und folgen in ihrer Verbreitung vollständig den Ausbuchtungen, welche die feuchtwarme Zone nach den verschiedenen Breiten hin erfährt. Sie sind ausgesprochene Hygrophyten, die einerseits in der westafrikanischen Waldprovinz und dem Monsungebiet des paläotropischen Florenreichs, andererseits in mehreren Gebieten (Hyläa) des zentral- und südamerikanischen Florenreichs²⁾ ein den physiognomischen Charakter der Landschaft sicher beeinflussendes Element darstellen. Ich habe schon früher an mehreren Stellen auf diese Formen hingewiesen, es sei jetzt noch hinzugefügt, daß deren Lamellen in der Regel wenig dicht stehen und wenige Zellen hoch sind und daß die Lamellenendzellen keine besonders hervorstechenden Eigentümlichkeiten gegenüber den übrigen aufweisen. In dieser Beziehung zeigen sie vollständige Übereinstimmung mit den einheimischen hygrophilen *Catharinaea*-Arten. Das Gewebe des Blattes ist locker, die Sklerenchymplatten sind relativ schwach ausgebildet. In höheren Regionen verschwinden die *Catharinella*-Arten, beispielsweise in

¹⁾ Hierher rechne ich noch sehr zahlreiche Arten, die C. Müller besonders in den Sektionen *Pogonatum* und *Aloidella* unterbringt.

²⁾ Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde, S. 213—216.

dem nordafrikanischem bzw. ost- und südafrikanischen Steppengebiet (*C. latidens* C. M., *flexibifolia* C. M., *rubenti-viridis* C. M., *Molleri* C. M., *brevi-urnacea* C. M., *cubensis* Sull., *obscuro-viridis* C. M., fast alle in Kamerun, *Pogonatum macrophyllum* D. et M., *Polytrichum Humboldtianum* und zahlreiche andere).

Wesentlich anders verhalten sich die zur Sektion *Polytricha pilifera* gehörenden Arten. Ihre Lamellen sind die höchsten, welche ich beobachtete, und durch die höchst eigentümlichen, hyalinen, flaschenförmigen Anfügungen ausgezeichnet. Die Blattränder bedecken die Lamellenschicht und dürfen als unbeweglich angesehen werden. Die Zellen dieser Randflächen sind für Licht leicht durchlässig, so daß man durch sie die Lamellenendzellen unter dem Mikroskop wahrnehmen kann. Die Tiefe der Lamellenschicht macht besondere Einrichtungen zur Zerstreung des von oben kommenden Lichtes notwendig, und als solche betrachte ich die hyalinen Anfügungen.

Die *Polytricha pilifera* sind scharf ausgeprägte Xerophyten, sie kommen in allen, in niedrigen Breiten aber nur in bedeutender Höhe vor. Interessant ist in dieser Beziehung z. B. die von Volkens am Kilima-Ndscharo in bedeutender Höhe gesammelte und von C. Müller als *Polytrichum nano-globulus* beschriebene Form, da sie außer der apikalen hyalinen Anfügung an ihren Lamellenendzellen meist noch mehrere seitliche Anfügungen hervorbringt.

Weiterhin besteht im anatomischen Aufbau große Übereinstimmung. Die dorsalen Sklerenchymbündel sind sehr kräftig ausgebildet und reichen, abweichend von zahlreichen anderen *Polytrichaceen*, bis zum einschichtigen Rand und nehmen den größten Teil des Blattquerschnitts ein. Die Membranen der Sklerenchymzellen sind stark verdickt, besonders auch die der dorsalen Epidermis. Ebenso weist der Besitz des wohlausgebildeten Glashaars und des Schwellgewebes auf Xerophilie hin (*Polytrichum patagonicum* C. M., *stolonigerum* C. M., *tuberosum* C. M., *pilifolium* C. M., *hyperboraeum* R. Br., *boreale* Kindbg., *Spegazzinii* C. M., *piliferum* Schreb. u. a.).

In geographischer Hinsicht besonders bemerkenswert ist die Verbreitung der *Psilopilum*-Arten. Von wenigen Formen, die in sehr bedeutender Meereshöhe vorkommen, abgesehen, sind sie durchweg Bewohner des arktischen, des austral-antarktischen und des Kerguelen-Gebietes.¹⁾ Die wenig kräftigen Arten dieser Gattung haben also vorzugsweise ihre Verbreitung in zwei weit voneinander entfernten, der Breite nach sich entsprechenden Erdgebieten, die man sich in Gestalt zweier schmaler Gürtel um die Erde gelegt denken kann.

In ausgezeichneter Weise tritt bei der Mehrzahl der *Psilospila* die Form des Rollblattes auf. Es wird hier nicht wie bei vielen hygrophilen Arten von *Atrichum*, *Oligotrichum*, *Catharinella* eine Rinne erst bei Verlust des Wasser hervorgebracht, die verhältnismäßig sehr breiten Blattsäume sind vielmehr dauernd aufgerichtet und verwandeln die ventrale Seite des Blattes in eine Hohlrinne, in der sich die nicht gerade sehr häufigen Lamellen befinden. Die Blätter der *Psilopila* haben keinen scheidigen Grund, sie sind meist auch in turgeszentem Zustand stark an der Oberseite gebogen, trocken aber in der Regel stark schneckenförmig eingerollt.

Den größten Teil des Jahres hindurch leidet der Boden arktischer Breiten unter niedriger Temperatur, er ist für die Pflanzenwelt physiologisch trocken. Auch während des kurzen Sommers können die klimatischen Bedingungen als nicht besonders günstig für

¹⁾ Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien, S. 209, 217.

die Pflanzenwelt angesehen werden; rasch wachsen dann die Knospen höherer Pflanzen zu Trieben aus, ebenso schnell vollzieht sich die Entwicklung der Blüten und Früchte. Mit dem zur Verfügung stehenden Wasser — ich meine das in der Pflanze vorhandene — müssen viele Formen recht haushälterisch umgehen, und darin werden sie von den Rollblättern, die eine übermäßige Transpiration verhindern, unterstützt. Es ist nicht einzusehen, warum nicht auch bei den Laubmoosen die Form der Rollblätter vorkommen soll. Nach meinem Dafürhalten sind die Psilopilae ein Analogon zu den mit Rollblättern ausgestatteten höheren Pflanzen niederer bzw. mittlerer Breiten. Aus dieser pflanzengeographischen Erwägung heraus hat sich mir die Überzeugung aufgedrängt, daß das Genus *Psilopilum* ein scharf umschriebenes ist und nicht mit *Atrichum*, *Oligotrichum* und *Dendroligotrichum* zu Müllers Gattung *Catharinaea* vereinigt werden darf.

Nicht minder interessant ist die geographische Verbreitung der *Dawsonia*-Arten, die soweit ich darüber Auskunft in den einschlägigen Werken und Herbarien erhalten konnte, auf Australien, Neu-Guinea und Neu-Seeland beschränkt sind. Der bekannte Tiergeograph Wallace vertritt die Ansicht, daß Neu-Seeland und Neu-Guinea einstmals mit Nordaustralien verbunden waren, die Verbreitung der Dawsonien stützt sehr gut die Annahme einer derartigen Landverbindung, denn auf der größtenteils von Wüste und Steppe eingenommenen Schichttafel Westaustraliens sind bisher Vertreter der Gattung *Dawsonia* nicht angetroffen worden. Der Verbreitungsbezirk ist also ein sehr beschränkter, zumal von den gebirgigen Teilen des Kontinents und auch von Neu-Guinea und Neu-Seeland nur einige Areale in Betracht kommen.

Neben Madagaskar haben Neu-Seeland und Australien einschließlich Tasmanien die altertümlichste Fauna und Flora aufzuweisen. Es ist nicht nur denkbar, sondern sogar höchst wahrscheinlich, daß uns in den Dawsonien, die hinsichtlich des Baues ihres Peristoms so von allen übrigen Laubmoosen und durch die primitivere Anatomie des Stämmchens wesentlich von *Polytrichum* abweichen, ebenfalls altertümliche Formen erhalten geblieben sind.

Von der Gattung *Dendroligotrichum* sind bis jetzt nur vier Arten bekannt geworden, von denen noch nicht feststeht, daß sie echte Arten sind. Ihr Vorkommen in zwei voneinander weit getrennten Gegenden der Erde (Chile und Feuerland einerseits, Neu-Seeland andererseits) ist schon C. Müller-Hal. aufgefallen, der sich darüber folgendermaßen¹⁾ äußert: „Man bemerke in der eigentümlichen Verbreitung besagter drei Arten — nach Brotherus „Natürliche Pflanzenfamilien“ sind es jetzt vier —, wie groß hier abermals die Verwandtschaft der Formen von *Fuegia*, Chile und Neu-Seeland sich ausdrückt. Man kann eine so wunderbare Ähnlichkeit der Pflanzen, welche sich in der Regel entsprechen, sicher nicht anders erklären als durch die Annahme, daß sowohl die Flora von *Fuegia* und *Valdivia* wie die Flora von Neu-Seeland gleichalterig sein müssen.“ Wir können uns nicht der Einsicht verschließen, daß die Verbreitung der *Dendroligotricha* von höchstem pflanzengeographischen Interesse ist und zu weiterem Nachdenken über die Gründe anregt die zu einer derartig seltsamen Verbreitung führten. Manche Forscher nehmen an, daß in früheren Erdzeitläufen Südafrika einschließlich Madagaskar, Südamerika und Australien mit Neu-Seeland große kontinentale Massen gebildet haben. Diese Annahme reicht aber nicht aus, um die Verbreitung der *Dendroligotricha* zu erklären, weil der Indische und

¹⁾ C. Müller, *Genera muscorum frondosorum*.

Pazifische Ozean als unüberspringbare Schranken sich ihrer Verbreitung hindernd in den Weg gestellt haben würden. Wir sind also gezwungen, entweder eine Landverbindung zwischen Australien über Madagaskar und Afrika nach Südamerika oder eine solche zwischen Südamerika und Neu-Seeland anzunehmen. Soviel mir bekannt ist, neigt man in geologischen Kreisen zu der Ansicht, daß die erstgenannte Verbindung existiert hat, wogegen man das stille Weltmeer als einen seit jeher von Wasser bedeckten Teil der Erdoberfläche ansieht.

Ich kann mir nicht denken, daß die riesenhaften Dendoligotricha von Norden her infolge zunehmender Abkühlung der Erde aus ihren Wohnsitzen vertrieben und zur Auswanderung nach dem Süden veranlaßt worden sein sollten, wo sie sich im Kampfe ums Dasein den neuen klimatischen Verhältnissen anpaßten. Viel wahrscheinlicher ist es, daß die Tier- und Pflanzenwelt des größten Kontinents der nördlichen Hemisphäre, die während unermesslicher Zeiträume im Kampfe um Dasein die größte Kraft gewonnen hatten, allmählich südwärts vordringend das Terrain eroberten, die weniger kräftigen Konkurrenten vernichteten oder an Stellen zurückdrängten, wo diese mit den Eindringlingen von Norden her den Kampf, ohne zu erliegen, aufnehmen konnten. Vielleicht gehören die Dendoligotricha zu diesen siegreichen Vertretern der Flora südlicher Breiten, gleich den Dawsonien möchte ich sie deshalb auch für Formen von durchaus altertümlichem Gepräge ansehen.

Dendoligotrichum darf unter keinen Umständen nach dem Vorgang C. Müllers-Hal. mit Psilopilum und Polytrichadelphus in der Gattung Catharinaea belassen werden. Wenn irgend ein Polytrichaceengeschlecht Anspruch darauf erheben kann, als selbständige Gattung zu gelten, so ist es Dendoligotrichum. Ganz abgesehen von dem dendritischen Habitus, der hier in seiner reinsten Form sich offenbart, widersprechen die hoch differenzierten anatomischen Verhältnisse des Stämmchens und auch die histologische Beschaffenheit der Blätter einer Vereinigung mit Catharinaea, Psilopilum und Polytrichadelphus. Ich glaube aber auch, daß in vielen Fällen die geographische Verbreitung der Arten den Weg weist, auf dem wir zur richtigen systematischen Bewertung einer Art, Gattung u. s. w. gelangen können, und dies möchte ich ganz besonders für Dendoligotrichum annehmen, dessen Arten, wie ausgeführt wurde, eine höchst eigentümliche Verbreitung besitzen.

Die artenreiche Gattung Polytrichadelphus bietet in geographischer Hinsicht ebenfalls recht bemerkenswerte Züge. Es ist zunächst hervorzuheben, daß bisher nur aus der Neuen Welt (Amerika und Australien einschließlich Tasmanien und Neu-Seeland) Polytrichadelphus-Arten bekannt geworden sind. Die meisten Formen bevölkern in durchweg sehr bedeutender Erhebung über dem Meeresspiegel das gewaltige Kettengebirge der Kordilleren von Vancouver-Insel im Norden bis zur Magelhaensstraße im Süden. Auch im brasilianischen Bergland kommen mehr in der Nähe der Küste einige Arten vor. In Australien sind sie auf den Faltenzug des Ostens, der sich in die Insel Tasmania fortsetzt, und auf die vorgelagerte Falte von Neu-Seeland beschränkt, sie scheinen auch hier ausschließlich alpine Höhen zu bevorzugen.

Alle Polytrichadelphus-Arten sind Xerophyten, in den anatomischen Verhältnissen des Stämmchens und der Blätter gelangt dies deutlich zum Ausdruck.

Wie aus den Daten über die geographische Verbreitung der Dawsonia-, Psilopilum-, Dendoligotrichum- und Polytrichadelphus-Arten sich ergibt, haben diese mit Ausnahme weniger Psilopila- und Polytrichadelphus-Formen, ihre Verbreitung anschließend in den

relativ jungen Faltenzügen Westamerikas, Ostaustraliens und Tasmaniens, Neu-Guineas und Neu-Seelands. Sie gehören also vornehmlich der riesigen Falte an, welche das pazifische Weltmeer ungefähr halbkreisförmig einschließt. Aber die Verbreitung der in Betracht kommenden Arten erstreckt sich nur auf die südlichen Abschnitte dieses Faltenbogens in der Kette nördlich von Vancouver über die Aleuten, Kurilen, Japan, Liu-Kiu, Formosa, Philippinen, Molukken und Sundainseln fehlen sie anscheinend vollständig.¹⁾ Vergegenwärtigt man sich nun, daß einige *Psilopilum*-Arten auf Südgeorgien (*Ps. tapes* C. M. und *Ps. antarcticum* C. M.) und letztere Form auch auf den weit davon entfernten Kerguelen vorkommt, so wird man zu der Annahme gedrängt, daß diese Inselgruppen auf einer submarinen Falte liegen, die sich von den Feuerlandsinseln in der Richtung auf Tasmanien bzw. Neu-Seeland hinzieht, der nördliche Bogenabschnitt der pazifischen Falte würde dadurch für die Erklärung der Verbreitung der betreffenden Arten nicht in Frage kommen. Auch die geographische Verbreitung der *Dendoligotricha* ließe sich, obwohl solche auf den zuletzt genannten Inseln bisher nicht nachgewiesen wurden, durch die Annahme einer solchen Falte zwanglos erklären und was von *Dendoligotrichum* gilt, dürfte auch für *Polytrichadelphus* zutreffen.

¹⁾ Neuerdings nach Geheeb kommt *Dawsonia* auch auf Borneo vor.

Den größten Teil des Materials zu meinen Untersuchungen erhielt ich aus den Herbarien des K. Pflanzenphysiologischen Instituts zu München, des K. Botanischen Museums zu Berlin-Dahlem und aus der Privatsammlung des Kgl. Forstmeisters Herrn C. Grebe in Hofgeismar.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, den Herren Geh. Rat Professor Dr. K. Goebel, Geh. Oberegierungsrat Professor Dr. A. Engler, Professor Dr. G. Lindau und Kgl. Forstmeister C. Grebe meinen verbindlichsten Dank abzustatten für die Liberalität, mit der sie mir die Schätze der betreffenden Herbarien zur Verfügung stellten.

Dr. W. Lorch.

Erklärung der Figuren.

- Figur 1. Querschnitt durch die Achse erster Ordnung und zwei zugehörige Achsen zweiter Ordnung der ruhenden Astanlage von *Polytrichum commune* L.
- 2. Querschnitt durch die Achse erster Ordnung einer ruhenden Astanlage von *Polytrichum commune* L.
 - 3. Querschnitt durch eine Achse zweiter Ordnung einer ruhenden Astanlage von *Polytrichum commune* L.
 - 4. Querschnitt durch die Achse erster Ordnung einer ruhenden Astanlage von *Polytrichum commune* L., etwas höher geführt als in Fig. 1.
 - 5. α und β . Querschnitte durch das Blatt von *Oligotrichum javanicum* D. et M.
 - 6. Querschnitt durch das Blatt von *Pogonatum semilamellatum* M. Linke Blatthälfte.
 - 7. α . Teil des Blattes von *Catharinaea Hausknechtii* Jur. et Milde von der Unterseite. Zähnenreihen. — β . Einige Zähnen vergrößert.
 - 8. Längsrschnitt durch das Stämmchenende einer *Polytrichum*-Art, median geführt. t Scheitelzelle.
 - 9. Querschnitt durch ein junges Blatt einer *Polytrichum*-Art.
 - 10. Querschnitt durch dasselbe Blatt, etwas tiefer geführt.
 - 11. Querschnitt durch das junge Blatt einer *Polytrichum*-Art.
 - 12. Querschnitt durch das junge Blatt von *Polytrichum piliferum* Schreb.
 - 13. Schema von Fig. 12.
 - 14. Schema von Fig. 11.
 - 15. α . Teil eines Blattquerschnitts von *Polytrichum piliferum* Schreb. — β . Schema von α .
 - 16. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Polytrichum*. Unteres Spreitenende. Rechte Seite gefördert. Zellen punktiert.
 - 17. Lamellenendzellen vom mittleren Teil des Blattes von *Polytrichum subremotifolium* Hampe.
 - 18. Die Endzellen der drei mittleren Lamellen des Blattes von *Polytrichum subremotifolium* Hampe.
 - 19. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Polytrichum piliferum* Schreb. Ungefähr durch die Mitte.
 - 20. Lamellen von *Polytrichum Humboldtianum* Hampe auf dem Blattquerschnitt.
 - 21. a und b . Querschnitteile vom Blatte von *Polytrichum flexuosum* C. M.
 - 22. Querschnitt durch das Blatt von *Pogonatum microstomum* Br. Eur. Lamellenquerwände sind nicht gezeichnet.
 - 23. Lamellenendzellen von *Polytrichum nano-globulus* C. M. im Querschnitt.
 - 24. Flaschenförmige hyaline Wandverstärkungen an den Endzellen der Lamellen von *Polytrichum piliferum* Schreb. und *Pogonatum microstomum* Br. Eur.
 - 25. Teile des einschichtigen umgeschlagenen Blattsauces von *Polytrichum piliferum* Schreb. b . Randpartie mit gewelltem Saum.
 - 26. Algenmasse an der Spitze des Blattes von *Pogonatum microstomum* Br. Eur.
 - 27. Algenmassen an dem Blatte von *Polytrichum mahense* Besch.
 - 28. Ein kleiner Teil einer solchen Algenmasse stark vergrößert.
 - 29. Algenmasse an der Blattoberseite von *Pogonatum Junghuhnianum* D. et M.
 - 30. a . Querschnitt durch das Blatt von *Polytrichum alpinum* Dill. — b . Teil eines Blattquerschnitts von *Polytrichum perichaetiale* Mort. — c . Teil eines Blattquerschnitts von *Pogonatum capillare* Mich.
 - 31. Schema eines Blattquerschnitts einer *Polytrichaceae*.
 - 32. Endzellen der Lamellen von *Polytrichum juniperinum* Willd.

- Figur 33. 1. Lamelle von *Catharinaea angustata* Brid., 2. von *Polytrichum brachypelma* C. M., 3. von *Polytrichum Warburgi* C. M., 4. von *Polytrichum sexangulare* Flörke, 5. von *Polytrichum subgracile* Hampe, 6. von *Pogonatum capillare* Mid., 8. von *Polytrichum alpinum* L., 9. von *Polytrichum commune* L., 10. von *Polytrichum Volkensii* Broth., 11. von *Polytrichum Mülleri* Schpr., 12. von *Polytrichadelphus semiangulatus* Pers., 13. von *Polytrichum robustum* C. M. 14. von *Polytrichum Teysmannianum* D. et M.
- „ 34. Teile von Querschnitten durch Rippe und Lamina des Blattes von *Pogonatum macrophyllum* D. et M.
- „ 35. Querschnitt durch das Blatt von *Dawsonia Beccarii* Geh. et Schlieph.
- „ 36. Teil eines Blattquerschnitts von *Polytrichadelphus Lyalli* Mitt.
- „ 37. a und b. Teile von Blattquerschnitten von *Dawsonia Victoriae* C. M.
- „ 38. I. Längsschnitt durch den Fuß von *Dawsonia Victoriae* C. M.
II. Querschnitt durch den Fuß von *Dawsonia Victoriae* C. M.
- „ 39. und 40. Längsschnitte durch den Fuß einer *Polytrichum*-Art.
- „ 41. Jugendliche embryonale Generation von *Polytrichum pycnocarpum* C. M.
- „ 42. Längsschnitt durch Fuß und Vaginula von *Dawsonia Victoriae* C. M.
- „ 43. Längs- und Querschnitt durch den Fuß von *Diphyscium foliosum* Mohr.
- „ 44. Längsschnitt durch das Stämmchenende von *Cleistostoma ambiguum* Brid.
- „ 45. Längsschnitt durch den Fuß von *Cleistostoma ambiguum* Brid.
- „ 46. Gewebe unter dem Fuß von *Cleistostoma ambiguum* Brid.
- „ 47. Längsschnitt durch den Fuß von *Gigaspermum repens* Hook.
- „ 48. Längsschnitt durch den unteren Teil des Sporophyten von *Eriopus Zörnianus*.
- „ 49. Junger Sporophyt von *Eriopus cristatus* Hedw.
- „ 50. Schematische Darstellung der Entwicklung des Sporophyten von *Eriopus*.
- „ 51. Längsschnitt durch den unteren Teil des Sporophyten von *Eriopus Jellineki* C. M.
- „ 52. Frei präparierter jugendlicher Sporophyt von *Eriopus remotifolius* C. M.
- „ 53. Gewebe über der gebräunten Zone am Fuße von *Eriopus Jellineki* C. M.
- „ 54. Sporogon und oberer Setenabschnitt einer *Eriopus*-Art.
- „ 55. Längsschnitt durch die Seta von *Eriopus Zörnianus*.
- „ 56. Querschnitt durch die Haube von *Eriopus Jellineki* C. M.
- „ 57. Querschnitt durch den oberen Setenteil einer *Polytrichum*-Art.
- „ 58. Längsschnitt durch den obersten Seten- und untersten Sporogonabschnitt von *Polytrichum juniperinum* Willd.
- „ 59. Längsschnitt durch einen Teil des Sporophyten von *Polytrichum Beccarii* C. M.
- „ 60. Längsschnitt wie Fig. 59. Trennzelle des Rhizoids.
- „ 61. Symmetrieverhältnisse der Haube von *Polytrichum piliferum* Schreb.
- „ 62. Schematischer Längsschnitt durch das Stämmchenende einer *Campylopus*-Art.
- „ 63. Querschnitt durch eine ruhende Knospe von *Jaegerina stolonifera* C. M.
- „ 64. a. Brutknospen, b. tüpfelreiche Zellen in der Nähe der ruhenden Knospe von *Jaegerina stolonifera* C. M.
- „ 65. a. Epidermiszellen des Sporogons von *Pogonatum aloides* bei tieferer Einstellung, b. im Querschnitt, c. bei höherer Einstellung.