

Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose.

Von

Wilhelm Lorch.

In den letzten Jahrzehnten, insbesondere aber in neuerer Zeit, hat sich die biologische Forschung auch den Bryophyten zugewandt und namentlich der „Wasserfrage“ ein erhöhtes Interesse abgewonnen. Man war einerseits bemüht¹⁾, die Wege kennen zu lernen, welche das Wasser im Inneren und ausserhalb der Moospflanze einschlägt, andererseits suchte man die biologische Bedeutung mancher Organe und Vorrichtungen klarzustellen, die zuvor nur in systematischer Beziehung von gewissem Werthe waren. Ich erinnere nur an die Oehren (auriculae) der Lebermoose, für welche Goebel²⁾ den Nachweis lieferte, dass sie als Wasserbehälter aufzufassen seien; auch gelang es ihm bei *Frullania dilatata* dadurch die Entwicklung der auriculae künstlich vollständig zu unterdrücken, dass er das Lebermoos in sehr feuchter Atmosphäre cultivierte. Als Vorrichtungen zur Wasserspeicherung bei den Laubmoosen kannte man bisher nur die hyalinen Zellen der Sphagnaceen, Leucobryaceen, weiter die durch die dichte Blattstellung am Stämmchen geschaffenen Capillaren und schliesslich die Fäden und Lamellen der Barbulaarten, bezw. der Pottiaarten und Polytrichaceen, und zwar machte Goebel³⁾ zuerst darauf aufmerksam, dass die Lamellen der Polytrichaceen nicht nur für die Assimilation, sondern namentlich auch für die Wasserspeicherung Bedeutung haben, was natürlich auch für die andern analog gebauten Formen gilt. Ich werde weiter unten auf die Ver-

1) Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. 1886. — Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden. Breslau 1884.

2) Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg vol. VII u. IX, Pflanzenbiolog. Schilderungen I, Archeogoniatenstudien, Flora 1893, p. 423 ff.

3) Goebel, K., Flora 1893, Heft 5, S. 430.

suche zurückkommen, welche ich auf Veranlassung des Herrn Professors Goebel mit *Polytrichum* anstellte.

Die biologische Gruppe, welche zunächst ins Auge gefasst werden soll, vereinigt alle Laubmoose, welche in ihren Blättern hyaline, inhaltlose Zellen mit perforirten Membranen ausbilden. Hierher gehören die Sphagnaceen, Leucobryaceen und die Arten der Pottiaceengattungen *Calymperes*, *Syrrophodon* und *Encalypta*. Ueber die Biologie der ersten Familie ist schon eine so reichhaltige Litteratur vorhanden, dass ich hier nicht näher darauf einzugehen genöthigt bin. Es sei nur noch auf eine Beobachtung hingewiesen, die Oltmanns¹⁾ an der flottirenden oder untergetaucht lebenden var. *plumosum* Russow von *Sphagnum cuspidatum* machte. Er fand nämlich, dass die Perforationen an den Wänden der hyalinen Zellen nicht zur Entwicklung kamen und erklärt diese Erscheinung als eine Folge des Nichtgebrauchs. Es kann die Bildung der farblosen Zellen bei Wasserformen bestimmter *Sphagnum*-Arten sogar ganz unterbleiben (vgl. Goebel, Schilderungen II, 124).

Leucobryaceae.

Arthrocnormus, *Leucobryum*, *Leucophanes*, *Octoblepharum*, *Schistomitrium*, *Spirula*.

Die Blätter der Leucobryaceen unterscheiden sich von denen der Sphagnaceen hauptsächlich durch ihre Mehrschichtigkeit. Ihr Bau ist zuerst eingehend untersucht worden von Mohl (*Flora* 1838 I; *Vermischte Schriften*, p. 310). Im Anschluss an seine Untersuchungen über die porösen Zellen von *Sphagnum* theilt er mit, dass er auch bei „*Dicranum glaucum*“ und *Octoblepharum albidum* analoge Bildungen gefunden habe. Er beschreibt die auf den Scheidewänden der farblosen Zellen befindlichen Öffnungen, und gibt an, dass die Aussenwände derselben nicht durchbohrt seien, ebenso werden die engen chlorophyllführenden Zellen als solche erkannt. Unbekannt blieb auffälliger Weise die Entwicklungsgeschichte des Leucobryaceenblattes, deren anatomischer Aufbau so fundamental von dem aller übrigen Laubmoose mit Ausnahme von *Sphagnum* abweicht. Auf Anregung des Herrn Professors Goebel habe ich die Entwicklungsgeschichte der Blätter aller Leucobryaceengattungen untersucht und soll diese zunächst dargelegt werden.

1) Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden S. 28 u. 29.

1. Entwicklung des Blattes von *Leucobryum*.

Bei *Leucobryum vulgare* übernehmen stets mehrere Schichten die Bildung des Blattes, und zwar können wir zwischen einer Chlorophyllschicht (Fig. 1 a), die stets eine Mittellage einnimmt und ent-

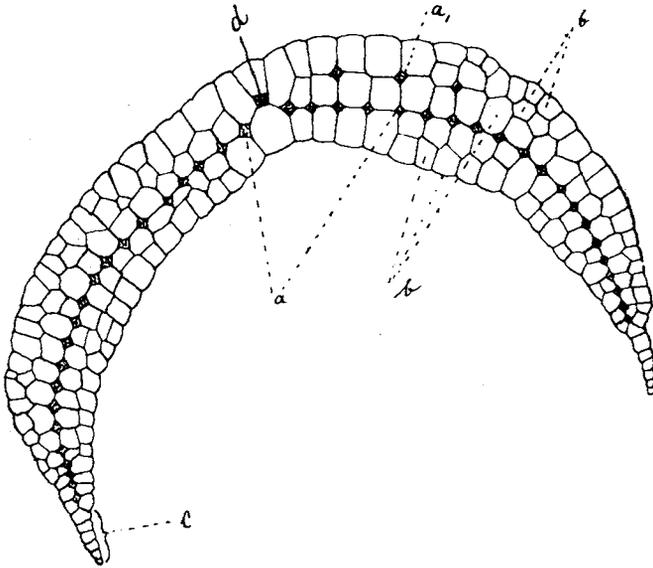


Fig. 1. Querschnitt durch das Blatt von *Leucobryum vulgare*.

sprechend der Krümmung des Blattes in einer gebogenen Fläche liegt, und zwei oder mehr hyalinen Zelllagen (Fig. 1 b), welche Rücken- und Bauchseite¹⁾ des Blattes zusammensetzen, unterscheiden. An ihrer Basis sind die Blätter dreischichtig, die Zahl²⁾ der Schichten wächst nach der Mitte hin (bis acht) und verringert sich nach der Spitze wieder (mindestens drei). Die Chlorophyllzellen sind in der Regel nur in einer Lage vorhanden und erweisen sich, wenn man das Blatt von der Fläche betrachtet, als lange, schlauchförmige Gebilde, die unter einander in Verbindung stehen, auf Querschnitten zeigen sie ein drei- bis sechs-, unter Umständen selbst siebenseitiges Lumen³⁾ (Fig. 2 a). In der *Bryologia Europaea* von Bruch und

1) Rückenseite = äussere = convexe Blattfläche, Bauchseite = innere = concave Blattfläche.

2) Nicht 2—4 Schichten, wie Limpricht in *Crypt.-Fl. v. Schlesien* p. 188 angibt. Uncorrect ist der Ausdruck: Blattzellen 2—4schichtig.

3) Nicht von drei- bis vierseitiger Gestalt wie C. Müller behauptet. *Deutschlands Moose* S. 120.

Schimper wird darauf aufmerksam gemacht, dass Blätter mit sehr zahlreichen Schichten, wenn auch äusserst selten, zwei und drei Lagen grüner Zellen besitzen. Jimpri¹⁾ bestreitet ein solches Vorkommen und gibt an, selbst bei achtschichtigen Blättern immer nur eine Lage chlorophyllhaltiger Zellen gefunden zu haben. Dem gegenüber muss ich betonen, dass ich bei dicken Blättern öfters Gelegenheit hatte, mehrere, bis zu drei Chlorophyllschichten, zu beobachten (Fig. 1 a₁ u. a), sie vertheilen sich auf die zwischen der Mitte und den Rändern des Blattes liegenden Parteen, in der Mitte selbst findet man sie niemals. Die hyalinen Zellen sind in der Regel annähernd isodiametrisch, ihre Gestalt ist sehr wechselnd, jedoch meist hexaëdrisch oder prismatisch. Von der Basis bis ungefähr zur Mitte des Blattes zieht sich ein einschichtiger Saum von wasserhellen Zellen hin (Fig. 1 c).

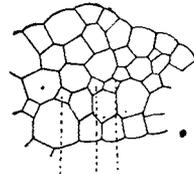


Fig. 2.

Ueber den Verlauf der Chlorophyllzellen im Blatte ist Folgendes zu bemerken. In einer lückenlosen Reihe treten sie aus dem Stämmchen in das Blatt über, entfernen sich im basalen und mittleren Theil desselben ungefähr um ihre Breite von einander, nähern sich dann wieder gegen die Spitze hin und laufen schliesslich in der Endzelle des Blattes zusammen. Die einzelnen Züge endigen nicht blind zwischen den hyalinen Zellen, wie man denken könnte, sondern vereinigen sich vom Rand, im oberen Blatttheil auch von der Mitte her zu wenigen Strängen, die in der Endzelle des Blattes ihr Ende erreichen. Hieraus ergibt sich die Einheitlichkeit des Assimilationssystems, für die noch ein weiterer Beleg später angeführt wird. Je nach der Lage der Chlorophyllzellen ändert sich ihre Länge. Zellen, welche nur wenig länger als breit und fast isodiametrisch sind, begegnen wir im oberen Blatttheil, ihre bedeutendste Länge erreichen sie in der Mitte, nach dem Blattgrunde hin tritt wieder eine merkliche Verkürzung ein, die jedoch nicht von solchem Umfange wie an der Spitze ist.

Ein Blick auf das Blatt lehrt weiter, dass die Chlorophyllzellenzüge auch untereinander, abgesehen von den oben geschilderten Vereinigungsstellen, durch kürzere oder längere Ausstülpungen von grösserer oder geringerer Breite mit einander in Verbindung stehen (Fig. 4 a). Sehr deutlich treten diese Ausstülpungen hervor, wenn man die Blätter zuvor in eine alkoholische Lösung von Congoth

1) Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz S. 418.

legt, denn das Chlorophyll speichert den rothen Farbstoff in Menge. Man thut gut, die Blätter in der Farbstofflösung auf dem Objectträger etwas zu erwärmen und sie darauf auszuwaschen, bevor man sie der mikroskopischen Untersuchung unterwirft. Die Verbindungen sind in grosser Menge vorhanden, besonders im unteren und oberen Theil des Blattes. Am wenigsten sind die langen Chlorophyllzellen mit derartigen Fortsätzen ausgestattet, während die am Blattgrund oder an der Blattspitze gelegenen Elemente oft mit je drei, vier, selbst fünf solcher Ausstülpungen versehen sind (Fig. 4 a). Im letzteren Falle existiren nach einer Seite zwei Communicationen, die fünfte ist auf der Fläche nicht wahrzunehmen, weil sie mit der aus der Ebene der übrigen Züge herausgerückten Chlorophyllzellenreihe, welche in der Mediane des Blattes und tiefer als die übrigen (falls man das Blatt von der concaven Seite beobachtet) im Blatte verläuft, in Verbindung steht. Auf diese Verhältnisse komme ich weiter unten zurück. Im basalen Theil kommt es häufig vor, dass das Ende einer Zelle mit dem Anfange der nächstfolgenden Zelle des benachbarten Zuges correspondirt. Nicht selten beobachtet man auch, dass die Enden zweier Zellen mit irgend einer Stelle der Nachbarzellen seitlich communiciren. Da die Chlorophyllzellen im fertigen Blatt in der Mehrzahl durch Wände der hyalinen Zellen getrennt werden, glaubt man bei der Betrachtung einer der beiden Blattflächen leere Räume zwischen den verschiedenen grünen Reihen wahrzunehmen. Aus dem, was vorher über die Längenverhältnisse der einzelnen Chlorophyllzellen gesagt wurde, ergibt sich, dass diese scheinbaren Zwischenräume in der Blattmitte lang und schmal, nach der Basis und dem apikalen Blatttheil fast so lang als breit werden. Es geht aus dem Mitgetheilten zur Genüge hervor, dass die Chlorophyllzellen durch diese Brücken in innigem Zusammenhang mit einander stehen und infolgedessen ein einheitliches Assimilationssystem darstellen. Leucobryum nimmt also in dieser Beziehung eine Mittelstellung zwischen der Mehrzahl aller Laubmoose und den Arten von Sphagnum ein. Bei den meisten Laubmoosen herrscht vollkommene Einheitlichkeit im Assimilationssystem, weil die Chlorophyllzellen nur durch ihre eigenen Membranen von einander getrennt sind, bei Sphagnum stossen die grünen Zellen, welche gleich denen von Leucobryum an ihrem grössten Umfange durch hyaline Elemente geschieden sind, an gewissen Stellen in kleinen Wänden zusammen, während bei Leucobryum sich der Fall in der Weise specialisirt, dass neben den in der Längsrichtung der Chlorophyllzellenzüge gelegenen Querwänden noch seitliche Aus-

stülpungen vorhanden sind. Es liegt auf der Hand, dass diese auf dem Blattquerschnitt daran zu erkennen sind, dass zwei Chlorophyllzellenreihen eine, resp. mehrere Wände gemeinsam haben (Fig. 2 a), während die übrigen grünen Zellen durch die den hyalinen Zellen der Rücken- und Bauchseite angehörigen Membranen von einander getrennt sind (Fig. 1 a). Eine Chlorophyllzelle, die in gleicher Entfernung von einem ihrer Enden nach beiden Seiten durch Fortsätze mit den Nachbarzellen communicirt, muss auf dem Blattquerschnitt, der durch die Ausstülpungen geführt ist, zwei Wände mit den seitlich gelegenen Zellen aufweisen (Fig. 2 b). Von diesen Verhältnissen kann man sich am besten überzeugen, wenn man möglichst dünne Querschnitte durch den Blattgrund oder die Blattspitze macht.

Die Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Leucobryum vulgare* zeigt nun, dass die Entstehung der Chlorophyllzellen sich gleichzeitig mit der Bildung zweier hyalinen Zellen vollzieht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung stellt sich heraus, dass die Chlorophyllzellen nur geringes Wachstum erfahren, wogegen die hyalinen Elemente ihren Umfang bedeutend vergrössern und durch Aufführung mehrerer Wände den Wasserspeicherungsapparat zu der mächtigen Ausdehnung bringen, wie ihn das fertige Blatt zeigt. Folgende Zahlen sollen über die Grössen- und Wachstumsverhältnisse der Chlorophyll- und hyalinen Zellen im jungen und alten Blatt Aufschluss geben.

a) Junges Blatt.

- | | |
|-------------------------------------|---------------|
| 1. Chlorophyllzelle | = 10,78 μ |
| 2. Aeussere hyaline Zelle | = 16,94 μ |
| 3. Innere hyaline Zelle | = 15,40 μ |

b) Altes Blatt.

- | | |
|--|---------------|
| 1. Chlorophyllzelle | = 16,94 μ |
| 2. Aeussere hyaline Zelle (aus einer der äusseren des dreischichtigen Blattes entstanden) (26,18 μ + 27,72 μ + 8,80 μ) | = 62,70 μ |
| 3. Innere hyaline Zellen (aus einer der inneren hyalinen Zellen des dreischichtigen Blattes entstanden) (35,42 μ + 33,88 μ) | = 69,30 μ |

Was nun die speciellen Verhältnisse bei der Entwicklung der Chlorophyllzellen anlangt, so kommt zunächst als ebenso bedeutungsvolles wie interessantes Moment in Betracht, dass sich jene streng nach symmetrischen Gesichtspunkten vollzieht. Die jüngsten Blätter, welche mondsichelförmige Umrisse haben (Fig. 7), sind durch zahlreiche, zarte, antikline Wände (Fig. 3 a a) gekammert. Im Anschluss an diese primären Membranen entstehen die Chlorophyllzellen, bei

deren Entwicklung sich zuerst das oben erwähnte Gesetz geltend macht, indem die zwei parallelen periklinen Wände (Fig. 3a β), welche in jeder primären Zelle aufgeführt werden, beiderseits der Symmetrielinie des Blattquerschnitts eine ganz bestimmte Richtung zu erkennen geben. Auf der von der Mediane links gelegenen Seite streichen je zwei parallele Membranen von links oben nach rechts unten, auf der rechten Seite tritt der umgekehrte Fall ein. Für die mittlere, primäre, in der Mediane selbst liegende Zelle erfordert das Gesetz des symmetrischen Aufbaues, dass zwei Wände zustande kommen, welche mit den seitlichen je einen rechten Winkel einschliessen, was sich auch

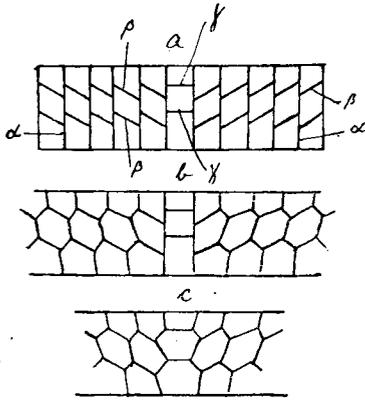


Fig. 3.

in der That bestätigt (Fig. 3a γ). Die von den periklinen Wänden gebildeten Zellen stellen die Chlorophyllzellen dar. Bezüglich der mittleren Zelle, die wir später aus der Ebene der übrigen Chlorophyllzellenzüge etwas nach der Dorsalseite des Blattes hinausgerückt finden (Fig. 1 d), muss noch bemerkt werden, dass schon bei der Einfügung der beiden periklinen Wände (Fig. 3a γ) sich ein Schluss auf ihre spätere Lage im Blatte gegenüber den anderen grünen Zellenzügen ziehen lässt. Es treten nämlich die beiden periklinen Wände etwas aus der Fläche der übrigen nach der Dorsalseite des Blattes hervor, wie aus Fig. 7 b b, deutlich zu ersehen ist. Auf die Frage, ob die periklinen Wände ursprünglich schon schiefwinklig zwischen den antiklinen eingefügt wurden, oder ob nicht auch hier, wie bei den Protonema der Laubmoose die Wände anfänglich rechtwinklig an die antiklinen ansetzten, kann ich keine befriedigende Antwort geben. Es müssen also nach dem Gesagten die Lumina der jugendlichen Chlorophyllzellen zu beiden Seiten der Symmetrielinie die Gestalt eines Rhombus oder Rhomboids aufweisen, während die mediane Zelle mit ihren Wänden ein Trapez einschliesst. Dieses ursprünglich vierseitige Lumen erfährt während des weiteren Wachstums des Blattes mehrere Veränderungen. Es durchläuft nämlich noch eine hexagonale Phase, worauf es wieder zur Vierseitigkeit zurückkehrt.

Fragen wir uns, worauf die Umwandlung des vierseitigen Lumens bei jungen Blättern in ein sechseitiges beruhe, so haben wir den

Grund dafür einzig und allein in den ungleichen Wachstumsvorgängen des jugendlichen Blattes zu suchen. Die Untersuchungen haben ergeben, dass das Blatt in seinem mittleren Theil bedeutend stärker als in den Randpartieen wächst. Da der Rand einschichtig bleibt, so bedarf es nur der Einfügung antikliner Wände, um ihn zu seiner vollen Entwicklung zu bringen. Anders verhält es sich mit dem übrigen, namentlich dem mittleren Blatttheil, der im ausgewachsenen Zustand oft bis aus acht Schichten besteht. Aus den Wachstumsdifferenzen erklären sich ferner die Knickungen, welchen die antiklinen Wände an den Ansatzstellen der periklinen unterworfen sind, und wodurch die Entstehung des hexagonalen Lumens der Chlorophyllzellen bedingt wird. Jede primäre Membrane erhält bei der Umwandlung des Lumens vier Knickungen (Fig. 3 b), so dass es den Anschein gewinnt, als sei sie aus fünf von einander ganz unabhängigen Wänden zusammengesetzt. Da die periklinen etwas länger als die Stücke sind, welche sie von den antiklinen Membranen abschneiden, so kommt es anfänglich nicht zur Bildung eines regulären sechsseitigen Lumens, welches von drei parallelen Wändepaaren umrahmt wird, deren keins mit dem anderen in Bezug auf Längenverhältnisse übereinstimmt. Die gleich langen Wände nehmen stets eine opponirte Stellung ein. Am meisten weichen die Längenverhältnisse der drei Membranpaare nach dem Rande von einander ab. Diesen hexagonalen Querschnitt behalten die Chlorophyllzellen nur kurze Zeit. Mit dem weiteren Wachstum des Blattes in tangentialer Richtung ist die Vermehrung der äusseren Schichten verknüpft (Fig. 5).

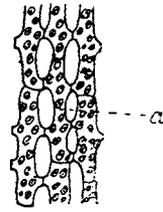
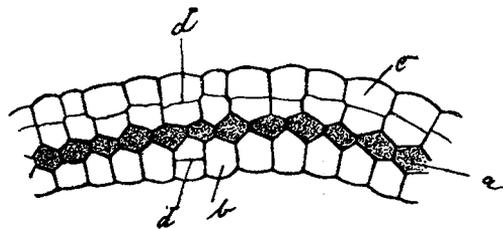


Fig. 4.

Die Anlage neuer perikliner Wände erfolgt zuerst in den Zellen der äusseren Schicht (Fig. 5 d), besonders in den Elementen beiderseits der Symmetrielinie des Blattes. Ueberhaupt nimmt die Entstehung der hyalinen Schichten einen ganz gesetzmässigen Verlauf, indem abwechselnd auf Ventral- und Dorsalseite des Blattes neue Theilungen sich vollziehen. Diese Schichtenbildung dauert aber nur so lange als noch dichter plasmatischer Inhalt die Zellen erfüllt. Von Löchern oder Leisten, wie

Fig. 5. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Leucobryum vulgare*.

einen ganz gesetzmässigen Verlauf, indem abwechselnd auf Ventral- und Dorsalseite des Blattes neue Theilungen sich vollziehen. Diese Schichtenbildung dauert aber nur so lange als noch dichter plasmatischer Inhalt die Zellen erfüllt. Von Löchern oder Leisten, wie

sie die hyalinen Zellen des ausgewachsenen Blattes besitzen, ist in den jugendlichen Elementen nichts zu beobachten. Ihre Entstehung hängt von dem Verschwinden des protoplasmatischen Inhalts ab. Es muss dahingestellt bleiben, ob das Plasma durch die Poren austritt, ob es bei der Auf- führung von Membranen Verwendung findet, ob es in die Chlorophyllzellen wandert, oder ob es nach dem Stämmchen zurückgeleitet wird. Der Umstand, dass auf medianen Längsschnitten die jüngeren Blätter nur im mittleren oder unteren Theil plasmatischen Inhalt aufweisen, während in den Zellen des oberen Theils der Inhalt verschwunden ist, spricht weniger für den Austritt des Plasmas durch die Perforationen als vielmehr für den Rücktransport zum Stämmchen und eventuelle spätere Verwendung in den jungen Zellen des Vegetationskegels. Auch das Chlorophyll erscheint verhältnissmässig spät. Sehr geringe Quantitäten sind allerdings schon in dreischichtigen jungen Blättern vorhanden, typisch grünen Farbstoff treffen wir jedoch erst nach voller Ent- wicklung aller Schichten an.

Das Assimilationssystem ist keiner Vergrösserung durch Theilung seiner Elemente fähig, in Vergleich zu den hyalinen Zellen spielt es räumlich eine sehr untergeordnete Rolle. Aus dem fortschreitenden Wachsthum der letzteren erklärt sich die Thatsache, dass das sechs- seitige Lumen der Chlorophyllzellen in ein vierseitiges übergeht, wie man es auf Querschnitten durch ausgewachsene Blätter vorfindet. Vergegenwärtigen wir uns, dass bei dreischichtigen jungen Blättern die Zellen der Aussen- und Innenseite mit den mittleren gleich grossen Querschnitt besassen und dass das Lumen der hyalinen Zellen des fertigen Blattes viel grösser als das der Chlorophyllzellen ist, so drängt sich sofort die Vermuthung auf, dass bei Veränderung des Lumens der grünen Zellen wohl in erster Linie mechanische Vorgänge in Betracht kommen. Diese Vermuthung erwies sich auf Grund der Ergebnisse einschlägiger Untersuchungen als richtig. Durch das ener-

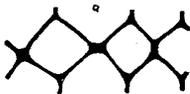


Fig. 6 a.

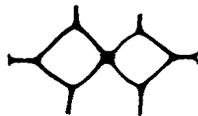


Fig. 6 b.

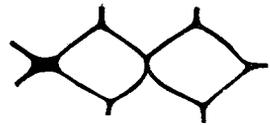


Fig. 6 c.

gische Wachstum der hyalinen Zellen, namentlich derjenigen, welche unmittelbar an die Chlorophyllzellen anstossen, werden die Membranen, welche diese mit jenen gemeinsam haben, gedehnt (Fig. 6 a, b, c). Hand in Hand damit geht eine Verstärkung derjenigen Chlorophyll-

zellenwände, welche bei der Dehnung nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Diese Dehnung oder Ausziehung ruft eine Verdünnung der Membranen hervor; sie ist sehr bedeutend und steigert sich in den meisten Fällen so, dass die Chlorophyllzellen schliesslich durch eine Membran, welche jetzt zwei benachbarten hyalinen Zellen angehört, getrennt sind. Geschilderter Vorgang, wodurch die seither getrennten hyalinen Zellen in innige Verbindung mit einander gebracht werden, bewirkt das Verschwinden zweier Wände der sechsseitigen Chlorophyllzellen, so dass wir schliesslich im ausgewachsenen ein vierseitiges Lumen auf Querschnitten beobachten. Dieses „Hineindrängen“ der hyalinen Zellen zwischen das Assimilations-

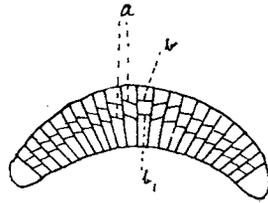


Fig. 7.

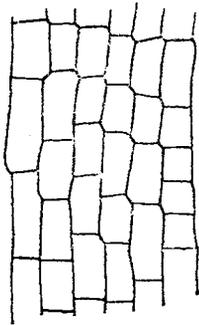
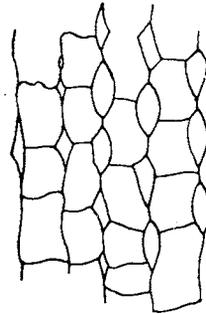
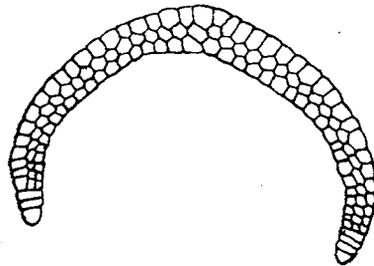


Fig. 8. Basale Partie desselben Blattes.

Fig. 9. Theil eines sehr jungen Blattes von *Leucobryum vulgare*. Obere Partie.

system vollzieht sich nicht gleichzeitig innerhalb der ganzen Blattfläche, sondern beginnt im oberen Theil und setzt sich langsam nach der Mitte und Basis hin fort. Figur 8 führt eine Partie junger Chlorophyllzellen aus der Basis eines Blattes vor, sie bilden noch ein dichtes parenchymatisches Gewebe, dessen Zellen lückenlos aneinanderstossen; Figur 9 dagegen, welche einen Theil der Chlorophyllzellen aus der oberen Region desselben jugendlichen Blattes darstellt, lässt sehr deutlich die Verschiebungen erkennen, welche durch die äussere und innere Schicht herbeigeführt wurden. Die Loslösung der Chlorophyllzellen ist

Fig. 10. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Leucobryum vulgare*.

keine durchgreifende, sie bleiben durch Brücken (Fig. 11), welche ich früher als „Ausstülpungen“ und „Fortsätze“ bezeichnete, in Verbindung mit einander. Auf dieser mechanischen Verschiebung beruht auch das Hinausrücken des medianen Chlorophyllzellenzuges aus der gekrümmten Fläche der übrigen Züge. Denselben Entwicklungsgang, wie ich ihn soeben



Fig. 11. In der Trennung begriffene Chlorophyllzellen von *Leucobryum vulgare*.

für das Blatt von *Leucobryum vulgare* geschildert habe, machen alle übrigen Arten derselben Gattung durch, an diese schliessen sich vollkommen die Gattungen *Arthrocorpus*, *Leucophanes*, *Schistomitrium* und *Spirula* an. Bei den letztgenannten drei Gattungen handelt es sich ebenfalls stets um eine die Blattmitte

durchziehende Chlorophyllschicht, auch alle anderen Verhältnisse liegen hier gerade so wie bei *Leucobryum vulgare*. *Arthrocorpus* macht insofern eine Ausnahme, als eine Verzweigung des Chlorophyllsystems eintritt, so dass wir das Blatt in seinem oberen Theil mit drei deutlich geschiedenen Chlorophyllzellenlagen

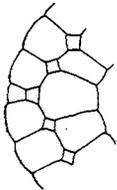


Fig. 12. Chlorophyllzellen in der Mediane des

Blattes von *Leucobryum vulgare*.

Davon können wir uns überzeugen, wenn wir durch Blätter von *Arthrocorpus Schimperii* successive Querschnitte ausführen. In Fig. 13 a, welche einen Querschnitt durch den Blattgrund dieses

eintritt, so dass wir das Blatt in seinem oberen Theil mit drei deutlich geschiedenen Chlorophyllzellenlagen ausgestattet vorfinden. Die Entwicklung ist aber genau dieselbe wie bei *Leucobryum vulgare*. Wie aus den Fig. 13—17 incl. zur Genüge hervorgeht, erreichen die Blätter von *Arthrocorpus Schimperii* nach der Spitze bedeutende Dicke. Es ist eine feststehende Thatsache, die noch durch das Beispiel von *Octoblepharum albidum* gestützt wird, dass das Assimilations-

system stets der Mächtigkeit des Blattes entspricht.

Wie aus den Fig. 13—17 incl. zur Genüge hervorgeht, erreichen die Blätter von *Arthrocorpus Schimperii* nach der Spitze bedeutende Dicke. Es ist eine feststehende Thatsache, die noch durch das Beispiel von *Octoblepharum albidum* gestützt wird, dass das Assimilations-

system stets der Mächtigkeit des Blattes entspricht.

Wie aus den Fig. 13—17 incl. zur Genüge hervorgeht, erreichen die Blätter von *Arthrocorpus Schimperii* nach der Spitze bedeutende Dicke. Es ist eine feststehende Thatsache, die noch durch das Beispiel von *Octoblepharum albidum* gestützt wird, dass das Assimilations-

system stets der Mächtigkeit des Blattes entspricht.

Wie aus den Fig. 13—17 incl. zur Genüge hervorgeht, erreichen die Blätter von *Arthrocorpus Schimperii* nach der Spitze bedeutende Dicke. Es ist eine feststehende Thatsache, die noch durch das Beispiel von *Octoblepharum albidum* gestützt wird, dass das Assimilations-

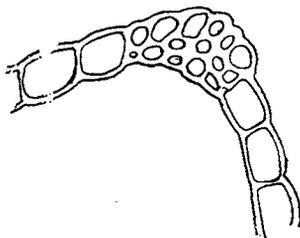


Fig. 13 a.

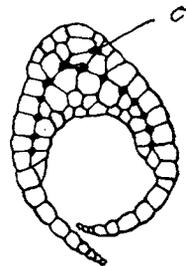


Fig. 13 b.

Mosses darstellt, ist das Chlorophyllsystem noch auf die Mitte des Blattes als eine Schicht beschränkt. Auf Fig. 13 b lässt sich schon

die erste Abzweigung des Chlorophyllsystems wahrnehmen (bei c). Aus dieser entsteht etwas höher im Blatte eine zweite Schicht von Chlorophyllzellenzügen, die sich auf der Dorsalseite des Blattes hinziehen, wie aus Figur 14 deutlich zu ersehen ist. Figur 15 zeigt

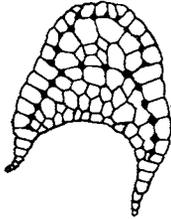


Fig. 14.

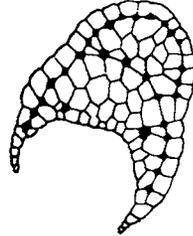


Fig. 15.

schon die ersten Anfänge der dritten, ventralen Schicht assimilirender Zellenreihen, die höher im Blatte zu demselben Umfange wie die an der Bauchseite gelegenen gelangen (Fig. 16 und 17). Diese drei

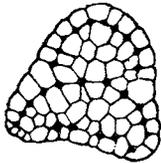


Fig. 16.



Fig. 17.

Schichten laufen in der Blattspitze zu einer Zelle zusammen. Nur *Schistomitrium* macht eine Ausnahme derart, dass die anfänglich mediane Chlorophyllzellenschicht im mehrschichtigen oberen Blatttheil nach dem Rande hin verschoben wird, die Verzweigung unterbleibt also hier (Fig. 24).

Die Entwicklung des Assimilationssystems, welche auch bei *Arthrocorpus Schimperii* vollständig von den Symmetrieverhältnissen des Blattes beherrscht wird, ist kurz folgende: Zuerst entsteht die mittlere Chlorophyllzellenschicht in der nämlichen Weise, wie ich es früher für *Leucobryum vulgare* dargethan habe. Dass die mittlere Lage sich thatsächlich zeitlich vor den beiden äusseren entwickelt, geht daraus hervor, dass sie diesen gegenüber stets in der Entwicklung vorangeschritten ist und oft schon alle Phasen oft bis zur Sechseitigkeit, ja selbst bis zur Viereitigkeit ihrer Elemente durchlaufen hat, während zwei sich die übrigen Lagen nur durch die symmetrische Orientirung ihrer periklinen Wände von den übrigen Zellpartieen auf dem Quer-

schnitt unterscheiden. Auch an dem Inhalt und der Dicke der Membranen kann man erkennen, dass die Zellen der mittleren Schicht früherer Entstehung als die der dorsalen und ventralen sind. Die beiden äusseren Schichten communiciren nur durch ihre Randzellen mit den jeweiligen der mittleren Lage, die Elemente einer jeden Schicht stehen durch zahlreiche Brücken in inniger Verbindung miteinander, so dass auch bei *Arthrocnemum Schimperii* der Zusammenhang aller Chlorophyllzellenzüge ausser Frage steht. Vor der Aufführung der parallelen Wändepaare wird der obere Theil des jugendlichen Blattes durch sehr zahlreiche antikline Membranen in sehr langgestreckte Kammern zerlegt. Diese antiklinen Wände sind beiderseits der Symmetrielinie des Blattes etwas gekrümmt. Am stärksten tritt diese Krümmung an den äussersten Wänden hervor.

Eine kleine anatomische Abweichung lernen wir bei einigen Arten der Gattung *Leucophanes*, z. B. *L. cuspidatum*, *Reinwardtianum* u. a. kennen. Blattmitte und Blattränder sind hier nämlich mit einem Strange mechanischer Zellen versehen. Diese entstehen durch Theilung aus je einer Zelle, und zwar ist es in der Blattmitte stets die zwischen der medianen Chlorophyllzelle und Dorsalseite gelegene, am Rande selbstverständlich die Randzelle selbst. Es ist falsch, diese mittlere Partie mechanischer Zellen als Rippe zu deuten, wie C. Müller in Deutschlands *Moose* S. 37 es thut. Es ergibt sich das auch schon daraus, dass beide Ränder in gleicher Weise ausgestattet sind.

Entwicklung des Blattes von *Octoblepharum albidum*.

Die eigenartige Orientirung der Chlorophyllzellenzüge im Blatte von *Octoblepharum albidum*, insbesondere ihre höhere Ausbildung im oberen Blatttheil (Fig. 21), ferner die auf Querschnitten hervortretende zickzackförmige Anordnung (Fig. 19) der Chlorophyllzellen, ihr dreiseitiges Lumen (Fig. 19), weiter der Umstand, dass zwei Zellen aus der Ebene der übrigen heraustreten (Fig. 19 d α), veranlasste mich, auch diese Art einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zu unterwerfen. Es war zu erwarten, dass der Gang der Entwicklung in den ersten Stadien sich vollkommen mit dem für *Leucobryum vulgare* nachgewiesenen decke, wie es auch durch die Untersuchungen festgestellt wurde; die oben erwähnte stärkere Differenzirung des Assimilationssystems nach der Spitze hin und die zickzackförmige Lagerung der Chlorophyllzellenzüge liessen jedoch die Vermuthung aufkommen, dass mehrere Complicationen in der Entwicklung eingreifen müssten, was sich auch bestätigte.

Aufführung antikliner Wände, Entstehung der periklinen Membranpaare, die mechanische Verschiebung und die durch sie bedingte Sechsheitigkeit: Diese vier Entwicklungsstadien macht auch die Chlorophyllzelle bei *Octoblepharum albidum* durch.

Die nächste Complication nun, auf welcher besonders die spätere zickzackförmige Anordnung der Chlorophyllzellen beruht, wie man dies auf jedem Querschnitt durch das fertige Blatt beobachtet, besteht darin, dass innerhalb der sechsheitigen Chlorophyllzellen Wände eingeschaltet werden in der Weise, dass sie im linken Blatttheil von rechts oben nach links unten und im rechten Blatttheil von links oben nach rechts unten die Zelle durchsetzen (Fig. 18 *α e e* und Fig. 22 *z* und *u*). Diese neuen Membranen schneiden von den beiden Wänden ungleiche Stücke ab und macht sich auch in dieser Beziehung auf beiden Blattseiten eine wahrhaft verblüffende Symmetrie geltend. Wie aus den Figuren 18 *α* und 22 hervorgeht, setzt sich

die neue Membran so an die beiden ursprünglichen Parallelwände an, dass sie in den Zellen beispielsweise der linken Blattseite die äussere Parallelwand (d. h. die dem Rücken des Blattes zugekehrte) derart theilt, dass das

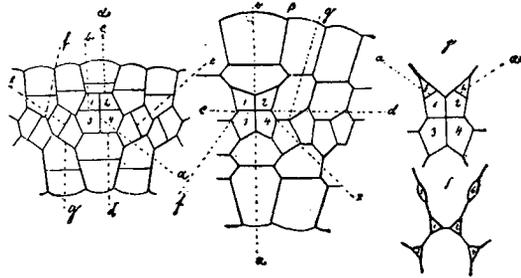


Fig. 18.

kürzere Stück der Symmetrielinie zugekehrt ist (Fig. 18 *α f*), bei der inneren Parallelwand liegt das grössere Stück auf der Seite der Symmetrielinie (Fig. 18 *α g*). In derselben Weise verhalten sich die neuen Membranen auf der rechten Blattseite. Sie theilen also die Parallelwände so, dass die auf der Innenseite gelegenen ihren grösseren Abschnitt und die auf der Aussenseite liegenden ihren kürzeren Abschnitt der Symmetrielinie zuwenden. Die ursprünglich sechsheitige Zelle ist in je zwei fünfseitige (Fig. 22 *α* und *β*) zerlegt worden. Die Einfügung der neuen Wand vollzieht sich jedoch nicht in allen Chlorophyllzellen, denn die in der Nähe des Blattrandes befindlichen erfahren keine weitere Septirung (Fig. 22 *d*). Gleichzeitig mit den Chlorophyllzellen vermehren sich auch die primären hyalinen Zellen durch Theilung, sowohl auf der inneren wie äusseren Blattseite. Bezüglich der Chlorophyllzellen muss noch hervorgehoben werden, dass nach Aufführung der neuen Wände Wachstumsdifferenzen zur Geltung

kommen, die in der Einschnürung je zweier Parallelwände ihren Ausdruck finden (Fig. 18 β g). Nicht nur bei den Chlorophyllzellen, sondern auch bei der Entwicklung der hyalinen Zellen beherrscht die Symmetrie des Blattes die Anlage und Richtung der Membranen (Fig. 18 α , β , γ und Fig. 22). Interessant ist die Entwicklung der medianen Zelle. Bevor ich jedoch darauf eingehe, muss ich erwähnen, dass es falsch ist, von zwei medianen Chlorophyllzellen zu reden, denn es sind thatsächlich deren vier, von denen zwei aus der Fläche der übrigen hinausrücken. Im günstigsten Fall kann sich die Zahl der medianen Chlorophyllzellen sogar auf sechs erhöhen, wie Querschnitte durch die Blattspitze beweisen. Die mediane Zelle hatte wie die übrigen anfänglich eine vierseitige Gestalt, welche sich durch die Verschiebung in eine sechsseitige umwandelte. Sie theilt sich durch zwei senkrecht zu einander stehende Wände (Fig. 18 α a und b; dessgl. Fig. 22 a und b) in vier Quadranten (Fig. 18 α 1, 2, 3, 4; dessgl. Fig. 18 β 1, 2, 3, 4). Die in der Symmetrielinie streichende Wand (Fig. 18 α a) halbirt die beiden tangentialen Membranen (Fig. 18 α c und d), während die zu ihr gekreuzte parallel zu letzteren etwas nach der Dorsalseite des Blattes verschoben ist. Wächst das Blatt, so verursachen die gekreuzten Wände Einschnürungen an den Membranen, mit denen sie im Zusammenhang stehen (Fig. 18 β a, b, c, d, e und f). Die ursprünglich sechsseitige Zelle sehen wir jetzt in zwei fünfseitige (Fig. 18 β 3 und 4 und Fig. 22 3 und 4) und zwei vierseitige Zellen (Fig. 18 β 1 und 2, dessgl. Fig. 22 1 und 2) zerlegt. Die Zellen 1 und 2 können sich nochmals durch Aufführung einer Wand (Fig. 18 γ a a) theilen, so dass wir die ursprünglich hexagonale Zelle am Ende ihrer Entwicklung in sechs Theilzellen gespalten vorfinden. In der Ebene der übrigen Chlorophyllzellen bleiben nur die Zellen 3 und 4; 1, 2, 5 und 6 (Fig. 18 δ) erfahren eine Verschiebung nach der Blatt-rückenseite.

Verfolgen wir die allgemeine Entwicklung des jungen Blattes, so entgeht uns nicht, dass auf der äusseren Blattseite die hyalinen Zellen sich durch Theilung stärker als die der inneren Seite vermehren. In gleicher Weise verhalten sich die Chlorophyllzellen, denn nur auf die Dorsalseite des Blattes erstreckt sich die weitere Vergrößerung des Assimilationssystems, nach der Ventralseite ist die Entwicklung vollständig abgeschlossen.

Vergleichen wir die Chlorophyllzellen a in Fig. 22 mit den entsprechenden a in Fig. 20, so fällt auf, dass die beiden Wände x und y (Fig. 22) in Fig. 20 bedeutend in die Länge gezogen und durch eine

tangentiale Membran getheilt worden sind. Die in der Nähe des Blattrandes gelegenen Chlorophyllzellen a_1 (Fig. 20) dagegen zeichnen sich nicht durch den Besitz einer solchen Wand aus. Die Fähigkeit der Chlorophyllzellen, sich zu theilen, nimmt also von der Blattmitte nach dem Rande hin ab. Eine in jeder Beziehung isolirte Stellung nimmt die mediane Zelle ein, weil sie es durch Aufführung von drei Wänden zur höchsten Zahl von Theilzellen, nämlich bis auf sechs bringt. Bei den Nachbarelementen beläuft sich die Zahl der Theilzellen höchstens auf drei, nach dem Rande hin bleibt es bei einer Theilung der sechsseitigen Zelle, die äussersten unterliegen gar keiner Veränderung.

Die Frage: Wie kommt die Dreiseitigkeit der Chlorophyllzellen und ihre Isolirung, wie sie sich auf Querschnitten durch ausgewachsene Blätter (Fig. 19) zu erkennen gibt, zu Stande, lässt sich kurz folgendermassen beantworten: Die Dreiseitigkeit gründet sich auf die Einfügung der Wand, welche die sechsseitigen Chlorophyllzellen theilte und auf Differenzen in den Wachsthumsvorgängen bei der Blattentwicklung, die Isolirung beruht jedoch nur auf letzterer.

Fig. 19 stellt einen Querschnitt durch die mittlere Partie des ausgewachsenen Blattes von *Octoblepharum albidum* dar. Die dreiseitigen Chlorophyllzellen *c*, welche ursprünglich sich berührten (Fig. 22), haben sich von einander entfernt, die gegenseitige Verbindung wird durch eine Reihe zickzackförmig auf- und absteigender Wände (Fig. 19 a) hergestellt. Es wurde früher schon bei *Leucobryum vulgare* mitgetheilt, dass mit dem Wachsthum der hyalinen Zellen eine erhebliche gestaltliche Vereinfachung des Lumens der Chlorophyllzellen verknüpft sei. Für *Octoblepharum albidum* gilt genau dasselbe, und zwar kommt bei diesem ebenfalls der Wegfall von zwei Wänden in Betracht. Ihrer Entwicklung nach sind diese jedoch nicht gleichwerthig, es verschwinden einestheils die Wände (Fig. 22 u), welche die sechsseitigen Zellen gemeinsam hatten, andernteils diejenigen (Fig. 22 z), durch welche zuerst eine Theilung der sechsseitigen Chlorophyllzellen in zwei fünfseitige herbeigeführt wurde. Da nun je eine dieser Wände in jeder fünfseitigen Zelle vertreten ist, so ergibt sich mit Nothwendigkeit für letztere nach dem Verschwinden jener ein dreiseitiger Querschnitt. Man kann sich

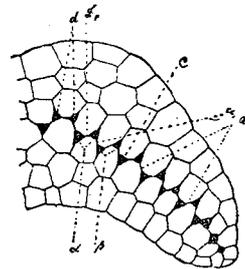


Fig. 19. Querschnitt durch das Blatt von *Octoblepharum albidum*.

nun die Bildung der auf- und absteigenden Membranen nur als auf mechanischer Basis beruhend erklären. Wie bei *Leucobryum vulgare* und allen übrigen *Leucobryaceen*, die in der Entwicklung ihrer Chlorophyllzellen mit ihm übereinstimmen, handelt es sich um eine Ausziehung der ursprünglich gemeinsamen Wände. Bei oberflächlicher Vergleichung der Figuren 19 und 22 könnte man der Meinung sein, dass sich die gleichgerichteten auf- und absteigenden Membranen entsprechen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt jedoch gerade das Gegenteil, die Wände werden nämlich stets bei der Ausziehung in eine Richtung versetzt, die zu der früheren annähernd senkrecht verläuft. Zur Erläuterung seien die beiden rechts von der Symmetrielinie des Blattes gelegenen Chlorophyllzellenpaare $\alpha\alpha$ und $\beta\beta$ in den

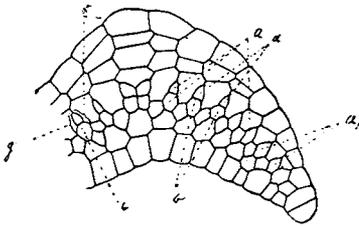


Fig. 20. Querschnitt durch den oberen Theil eines jungen Blattes von *Octoblepharum albidum*.

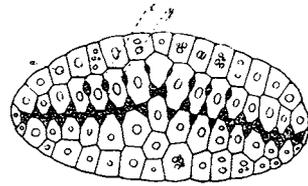


Fig. 21. Querschnitt durch den oberen Theil eines ausgewachsenen Blattes von *Octoblepharum albidum*.

Figuren 19 und 22 gewählt. Der Theilwand z in Fig. 22 entspricht die von links unten nach rechts oben streichende, also zu z in ent-

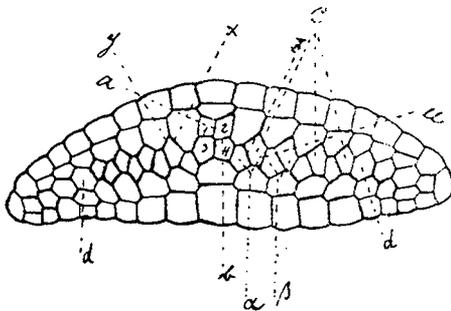


Fig. 22. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Octoblepharum albidum*.

gegengesetztem Sinne verlaufende Trennungswand z_1 (Fig. 19). In Fig. 22 stellt u die Wand dar, in welcher die anfänglich sechsseitigen Chlorophyllzellen zusammenstoßen. Dieser entspricht in Fig. 19 die mit u_1 bezeichnete, von rechts oben nach links unten verlaufende Wand.

Wesentlich einfacher gestalten sich die Verhältnisse bei

den der Dorsalseite des Blattes zugewendeten Chlorophyllzellen (Fig. 20a). Ihre Entstehung basiert auf der Aufführung tangentialer Theilwände (Fig. 20 b), wie schon früher auseinandergesetzt wurde. Diese finden

wir auf Querschnitten durch fertige Blätter (Fig. 21) in radiale Membranen ausgezogen, so dass das Lumen der Chlorophyllzellen elliptische Gestalt annimmt (Fig. 21 a) und wie zwischen zwei Fäden (Fig. 21 x und y) aufgehängt erscheint.

Auch bei *Octoblepharum albidum* bleiben die Chlorophyllzellen durch seitliche Brücken in Verbindung mit einander.

Bezüglich der morphologischen Deutung des ein- und mehrschichtigen Theiles des Blattes von *Leucobryum vulgare* sind die Ansichten getheilt. Die einen halten den mehrschichtigen Theil für Blattspreite (lamina), wonach also das Blatt rippenlos ist, die andern unterscheiden zwischen der mehrschichtigen Partie, die sie als Rippe ansprechen, und der einschichtigen basalen Zellfläche, die sie als Blattspreite bezeichnen. Nach der *Bryologia Europaea*¹⁾ sind die Blätter rippenlos (folia ecostata), „die Blattspreite selbst ist aus mehreren Schichten gebildet, am Grunde aus 5—7, oben aus 3.“ Auch *Limpricht*²⁾ hält an der Rippenlosigkeit des Blattes fest, er bringt darüber die Notiz: Blätter ohne Rippe, beiderseits durch lineare Zellen schwach gesäumt. Auf Seite 419 findet sich weiter folgende Anmerkung: Die morphologische Auffassung, dass hier der Blattsaum als eigentliche Lamina, der drei- und mehrschichtige Theil als Blattrippe zu betrachten sei, wird zuerst von *De Notaris*, *Epil.* p. 285, angedeutet. *Lindberg* verwerthet diese Ansicht und reiht, indem er in *Dicranum albicans* die Brücke gefunden zu haben glaubt, in *Musc. Scand.* p. 23 die *Leucobryeae* bei den *Dicranaceen* ein. Meiner Ansicht nach kann über die Rippennatur des in Frage kommenden mehrschichtigen Blatttheils gar kein Zweifel obwalten. Die besten Beweise dafür liefern die Entwicklungsgeschichte des Blattes und vergleichend-anatomische Untersuchungen. Es will mir scheinen, als habe der eigenthümliche anatomische Bau des fertigen mehrschichtigen Theils die Veranlassung gegeben, ihn für die Blattspreite zu erklären. Wenn auch die physiologischen Functionen der Chlorophyll- und Wasserzellen durchaus verschieden sind, so kann dies auf die morphologische Auffassung keinen Einfluss ausüben, weil im Pflanzenreich die Erscheinung sehr häufig wiederkehrt, dass morphologisch ganz verschiedenartige Organe dieselbe physiologische Bedeutung für das Leben der Pflanzen haben. Es ist bekannt, dass die Strukturverhältnisse der Rippen der meisten Moose, besonders

1) Band I.

2) Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz S. 418, und Cryptogamenflora von Schlesien Bd. I S. 190.

der akrocarpen, ziemlich complicirter Art sind und dass Lorentz¹⁾ zwischen mechanischen Elementen und den weitlichtigen Zellen, für welche er die Bezeichnung „Deuter“ wählte, und den Begleitern, Bauch- und Rückenzellen unterschied. Niemand wird bestreiten wollen, dass die englumigen Elemente mechanisch wirken, während die weitlumigen, mit Chlorophyll versehenen Deuter die Assimilation, möglicher Weise auch die Stoffleitung besorgen.

Im Vergleich zur mehrschichtigen Partie erreicht der einschichtige Saum bei *Leucobryum vulgare* sehr geringe Dimensionen. Möglicher Weise liessen sich die Verfasser der *Bryologia Europaea* dadurch verleiten, indem sie den einschichtigen basalen, hyalinen Complex, zumal seine Zellen kein Chlorophyll führen, als einen nebensächlichen Theil des Blattes ansahen, die grössere, von typischen Chlorophyllzellen durchzogene Partie als *Lamina* aufzufassen. Bei *Octoblepharum albidum* und anderen *Leucobryaceen* tritt die Rippennatur des mehrschichtigen Theils viel deutlicher hervor, weil der Saum nicht mehr in dem Maasse der Rippe gegenüber in den Hintergrund tritt, wie es bei *Leucobryum vulgare* der Fall ist. Die besten Aufschlüsse, dass der mehrschichtige Theil thatsächlich Blattrippe ist (nicht nur bei *Leucobryum vulgare*, sondern bei allen *Leucobryaceen*), liefert die vergleichende Anatomie. Die nächsten Verwandten von *Leucobryum*,

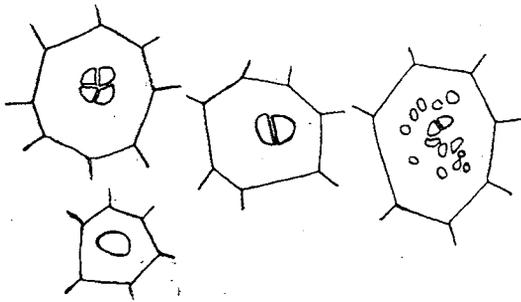


Fig. 23. Perforationen auf den Wänden von *Octoblepharum albidum*.

die Arten der Abtheilung *Paraleucobryum* aus der Familie der *Dicranaceen*, unterscheiden sich im Grunde genommen nur durch den Mangel der Perforationen von *Leucobryum vulgare*. Bei

Dicranum albicans

(Fig. 26), *longifolium*

(Fig. 25) und *Sauteri*

nimmt die Rippe eben-

falls den grössten Theil des Blattes ein, die *Lamina* bildet auf beiden Seiten derselben einen schmalen Saum, der nur 10—12 Zellreihen umfasst. Es liegt also diesen Arten im Grossen und Ganzen derselbe Bauplan des Blattes wie bei *Leucobryum vulgare* zu Grunde. Lindberg's Ansicht, dass *Dicranum albicans* den Uebergang von *Leuco-*

1) P. G. Lorentz, Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—1869, S. 404.

bryum zu den Dicranaceen vermittele, hat sehr viel für sich, und kann man dieses Uebergangsglied als ein *Leucobryum* interpretiren, dessen dreischichtige Rippe sich aus einer medianen Chlorophyllschicht

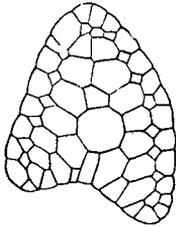


Fig. 24. Querschnitt durch die Blattspitze von *Schistomitrium robustum*.

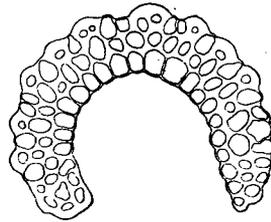


Fig. 25. Querschnitt durch den oberen Theil des Blattes von *Dicranum longifolium*.

und zwei äusseren hyalinen, allerdings der Perforationen entbehrenden Lagen aufbaut (Fig. 25 und 27).

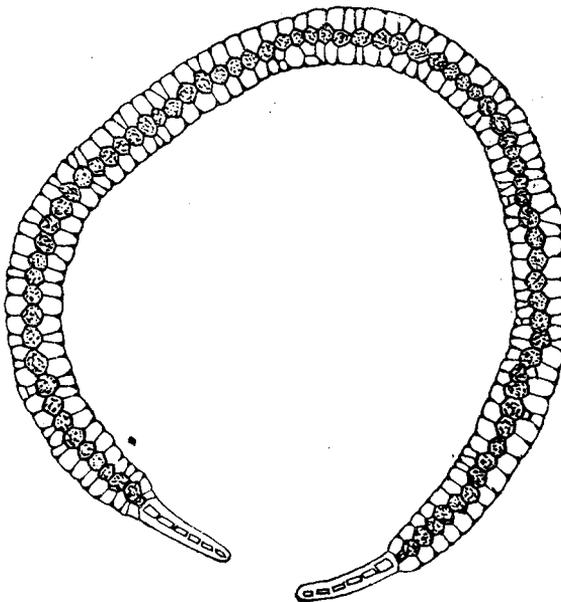


Fig. 26. Querschnitt durch das Blatt von *Dicranum albicans*.

Die Chlorophyllzellen in den Blättern von *Leucobryum*, *Spirula*, *Schistomitrium*, *Arthrocorpus*, *Leucophanes* und *Octoblepharum* sind Deuter im Sinne von Lorentz¹⁾, die allerdings in grosser

1) Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—1869, S. 404.

Anzahl die Rippe durchziehen. Für die mittlere analoge Schicht bei *Dicranum albicans* hält Lorentz die Auffassung als Deuter für sehr wahrscheinlich. Bei manchen Arten der Leucobryaceen haben wir sogar ausser den Deutern noch eine Schicht von Bauch- und Rückenzellen, z. B. bei *Arthrocoormus Schimperii* und *Octoblepharum albidum*. Sehr unbedeutend sind die Veränderungen, welche *Dicranum longifolium* und *Sauteri* im Bau ihrer Blattrippe *Dicranum albicans* gegenüber erfahren. Zwischen die dorsalen hyalinen Zellen werden nämlich einige chlorophyllführende Rückenzellen eingefügt, deren Membranen sehr stark verdickt sind und so zur Aussteifung der übrigen dünnwandigen Elemente beitragen. Durch sie erleidet die hyaline Schicht nicht perforirter Rückenzellen mehrere Unterbrechungen, so dass man *Dicranum longifolium* und *Sauteri* als ein *Dicranum albicans* deuten kann, bei welchem die Rückenseite des Blattes sich aus abwechselnden hyalinen Zellen und solchen Elementen zusammengesetzt erweist, die als Rückenzellen mechanisch und assimilatorisch von Bedeutung sind.

Bei den Leucobryaceen kommen zwar nicht so vielgestaltige, aber um so zahlreichere Reservoirs durch die Mehrschichtigkeit der Blätter zustande. Mit der Aussenwelt communiciren diese kleinen Reservoirs nur an verhältnissmässig wenigen Stellen. Oltmanns¹⁾ behauptet, dass die Aussenwände von *Leucobryum vulgare* von Perforationen durchbrochen seien, deren Ränder im Gegensatz zu denen der inneren Wände keine Schwiele besitzen. Dem gegenüber haben meine Untersuchungen das gegentheilige Ergebnis geliefert. Die Durchbohrungen, sagt Oltmanns, seien so zart, dass sie bei der Untersuchung im Wasser kaum sichtbar sind. Um sie hervortreten zu lassen, bediente er sich der Färbung mit alkoholischer Fuchsinlösung. Da sich nun Schwiele wie Wand ebenfalls roth färben, so ist damit nach meiner Ansicht zur Sichtbarmachung der Schwiele selbst nichts gethan. Zum Nachweis derselben an den Perforationen der Aussenwände, schlug ich folgenden Weg ein: Damit sich die untere Blattpartie mit ihren Säumen möglichst leicht und flach unter dem Deckglas ausbreitete, wurden die Blätter an der geeigneten Stelle durchgeschnitten, weil sonst die gefalteten oberen Theile die Beobachtung erschwerten. Darauf färbte ich mit Hämatoxylin, das nach längerer Einwirkung vermittelst Fliesspapier entfernt wurde. Um die Blattfragmente lufttrocken zu machen, erwärmte ich vorsichtig und langsam. Unter

1) Oltmanns, F., Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden S. 29 u. 30.

dem Mikroskop traten nach dieser Behandlung die Perforationen mit ihren schwierigen Leisten sehr deutlich hervor. Oltmanns erwähnt nicht, dass die Perforationen der Aussenwände bedeutend grösser als die der Innenwände sind. Auf der Rippe z. B. kommt es häufig vor, dass die Perforationen fast die ganze Fläche der Aussenzellwand einnehmen, so dass nur noch ein schmaler Gürtel der ursprünglich einheitlichen Membran übrig bleibt. Die Mehrzahl aller ober-

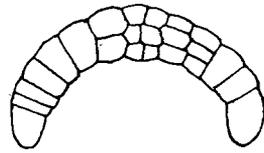


Fig. 27. Junges Blatt von *Diceranum albicans*.

flächlichen Poren findet sich im basalen Theil des Blattes und an den beiden einschichtigen Säumen, nach der Spitze hin trifft man nur hier und dort eine Durchbohrung der Aussenwände. Es wird also Wasser, welches im oberen Blatttheil aufgefangen wird, sich nach dem Grunde hin bewegen und dort durch die grossen Poren nach dem Blattinneren vordringen, von wo es durch capillare Kräfte nach allen hyalinen Zellen transportirt wird. Wäre die obere Partie des Blattes in gleicher Weise wie die basale mit Poren versehen, so würde unter Umständen das Wasser wieder leicht in Gasform übergeführt werden können, was bei der oben geschilderten Vertheilung nicht so leicht möglich ist. Durch die sich deckenden Blattränder wird ein vollständiges Bewässerungssystem im Bereiche des ganzen Stämmchens hergestellt. Um nachzuweisen, dass man es in allen Fällen mit wirklichen Perforationen zu thun hat, wandte ich eine Methode an, die von der Oltmanns' etwas abweicht. Zu diesem Zwecke wählte ich die langen Blätter des tropischen *Leucobryum falcatum*. Nach sorgfältiger Loslösung vom Stämmchen erwärmte ich sie auf dem Objectträger, bis sie vollkommen lufttrocken waren. Alsdann wurde das Blatt so aufgestellt, dass sein basaler Theil in Wasser mit Karminkörnchen tauchte, welches durch capillare Saugung auf dem Wege durch die hyalinen Zellen bis zur Blattspitze aufstieg. Bei der mikroskopischen Untersuchung stellte sich dann heraus, dass die Körnchen in grösster Menge das ganze Wassersystem des Blattes erfüllten. Die Wanderung der Körnchen von einer Zelle zur anderen rief ich dadurch hervor, dass ich mit einer Nadel von der Blattspitze zum Grunde fuhr, wodurch das Wasser die Körnchen nach der basalen Abrissstelle mitriss, wo sie zu Tausenden strahlig aus den Lumina der hyalinen Zellen hervorschossen. Ebenso drückte ich Luftbläschen, welche sich in Zellen der Blattspitze befanden, nach Belieben von einer Zelle zur andern, nach der Seite oder so, dass sie schliesslich an

der Rissstelle das Blattinnere verliessen. Grössere Luftblasen konnte durch Druck auf dem Deckglas auf das ganze Blatt ausgedehnt werden; liess der Druck nach, so zog sie sich wieder in der Regel nach der ursprünglichen Zelle zurück. Derartige Versuche lehrten aber auch, dass sich an der Blattspitze Perforationen befinden müssen, was ich daraus schliesse, dass bei umgekehrter Bewegung der Nadel die Körnchen und Luftbläschen seitlich durch zahlreiche Löcher aus dem Blatte austraten.

Was weiter die Grösse, Gestalt und Zahl der Perforationen einer Wand anlangt, so wechseln diese nicht nur bei den verschiedenen Arten, nicht nur in den Zellen eines Blattes, sondern auch auf den Wänden einer und derselben Zelle. Es wurde schon früher mitgeteilt, dass die Aussenzellwände des Blattgrundes und der Säume bei *Leucobryum* von relativ grösseren Perforationen durchsetzt seien als die Innenwände. Mit der Grösse ändert sich nicht die Gestalt, die sich den Umrissen der äusseren Zellwand vielfach anpasst, wie die Saumzellen von *Leucobryum vulgare* sehr gut zeigen.

Sehr schwankend sind auch die Durchmesser der inneren Perforationen, nicht nur bei den hyalinen Zellen eines Blattes, sondern auch in den Wänden einer Zelle. So ergaben Messungen an Poren von *Leucobryum falcatum* die Grenzwerte von 27 μ und 16 μ , die Schwiele hatte eine Breite von 1 μ .

Bei *Spirula speciosa* sind die Umrisse der inneren Poren nahezu kreisrund, an den Aussenmembranen dagegen rechteckig, da hier

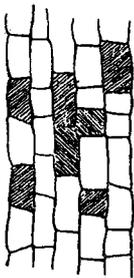


Fig. 28. *Spirula speciosa*. Ventralseite des Blattes mit resorb. Membranen.

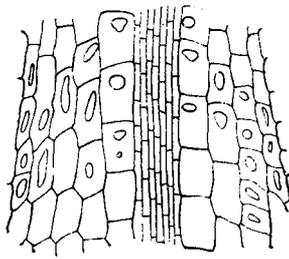


Fig. 29. Perforationen im unteren Theil des Blattes von *Calymperes fasciculatum*.

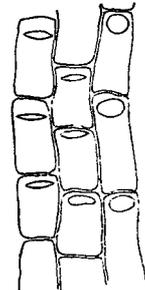


Fig. 30. Wasserzellen von *Syrrhopodon lycopodioides*.

die ganze Wand vollständig resorbirt ist (Fig. 28). Am veränderlichsten sind die Zahlenverhältnisse, wofür *Octoblepharum albidum* ein vorzügliches Beispiel abgibt. Bei dieser Art zeigen die Wände der

äusseren hyalinen Zellen in der Ausbildung der Perforationen in Bezug auf Gestalt, Grösse und Zahl eine denkbar grösste Manigfaltigkeit (Fig. 23 und 21). Grössere Uebereinstimmung macht sich dagegen auf den Wänden der inneren Zellen geltend, wo meist auf allen Wänden je ein Loch annähernd von der nämlichen Grösse zur Ausbildung gelangt (Fig. 21). Auf den Längswänden der vierseitig-prismatischen Zellen von *Spirula speciosa* beobachten wir stets je zwei Durchbohrungen, auf der Querwand dagegen nur eine, bei *Leucophanes Reinwardtianum* schwankt die Zahl der Poren auf einer Wand zwischen 1 und 4. Selbstverständlich sind in diesen Fällen Grösse und Gestalt grossem Wechsel unterworfen. Bezüglich der Chlorophyllzellen in den Blättern der Leucobryaceen ist noch hervorzuheben, dass sich durchgängig die Tendenz geltend macht, sie möglichst geschützt vor äusseren Einflüssen zwischen die hyalinen Schichten einzuschalten. Wir beobachten desshalb niemals, dass die Chlorophyllzellen unmittelbar an die Oberfläche des Blattes treten, sondern dass sie stets durch mindestens eine hyaline Lage von der Aussenwelt getrennt sind. In biologischer Beziehung ist diese Lage der Chlorophyllzellen die denkbar günstigste, weil die grünen Zellen bei zunehmender Verdunstung des in den hyalinen Elementen enthaltenen Wassers, welches naturgemäss zuerst in den äussersten Reservoiren verschwindet, am längsten im turgeszenten Zustand erhalten bleiben, da das Wasser im Blattinnern zuletzt verdampft wird.

Am formenreichsten sind die Leucobryaceen im malayischen Archipel, wo sie theils auf sandigem, unfruchtbarem Boden, theils auf trocknen Haiden und auf Baumrinde vorkommen.

Pottiaceae.

Calymperes, Syrrhopodon, Encalypta.

Eine den Leucobryaceen biologisch sehr nahe verwandte Gruppe lernen wir in den Arten der Pottiaceengattungen *Calymperes*, *Syrrhopodon* und *Encalypta* kennen. Bei diesen bilden die hyalinen Zellen stets nur eine Schicht, diese erstreckt sich nicht mehr über das ganze Blatt, wie bei den Leucobryaceen, sondern bleibt auf den unteren Theil desselben localisirt. Die obere Blattpartie wird von chlorophyllösen, meist isodiametrischen, mehr oder weniger papillösen Zellen eingenommen. Man war seither der Meinung, dass die Blätter von *Syrrhopodon* und *Calymperes* nur auf den Querwänden, nicht aber auf den äusseren Membranen perforirt seien. Ich bezweifelte die Richtigkeit der diesbezüglichen Angaben und untersuchte die zahl-

reichen, im hiesigen kgl. Cryptogamenherbarium vorhandenen Arten dieser Gattungen, wobei ich dieselbe Methode zum Nachweis der Poren anwandte, wie ich sie früher für die Leucobryaceen mitgeteilt habe. Die Untersuchungen ergaben, dass fast alle Aussenwände mit Poren versehen sind, deren Umrisse sich meist der Gestalt der Aussenwand anpassen (Fig. 29), doch habe ich auch schlitzförmige Poren auf langgestreckten rechteckigen Aussenwänden zu beobachten Gelegenheit gehabt (Fig. 30). Wie bei den Leucobryaceen, so sind auch hier die Perforationen von einer Schwiele eingesäumt.

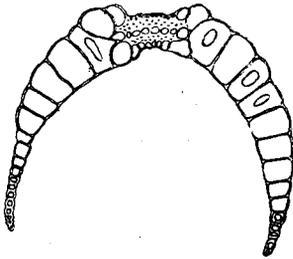


Fig. 31. Querschnitt durch das Blatt von *Calymperes Richardi* C. Müll.

Nach dem Blattgrunde hin nimmt die Mächtigkeit der sehr deutlich ausgebildeten Rippe gewöhnlich um eine hyaline Schicht zu; wie es scheint, erstreckt sich diese Zunahme aber nur auf die Ventralseite des Blattes (Fig. 32). Für die Arten von *Encalypta* waren die Perforationen auf den Aussenwänden schon nachgewiesen, zu deren Kenntlichmachung ich ebenfalls obige Untersuchungsmethode empfehle. Meine Bemühungen, auch bei den verwandten Barbulaarten, deren Blätter in

ihrem anatomischen Bau vollkommen mit denen von *Calymperes*, *Syrhropodon* und *Encalypta* übereinstimmen, Resorptionen auf den Aussenwänden nachzuweisen, waren ohne Erfolg, obwohl man auch hier bei manchen Formen Perforationen auf den Querwänden kennt. Nach Limpricht sollen bei *Barbula aciphylla* Membranlücken auf den Aussenwänden vorkommen. Es kann keinem Zweifel unterliegen,

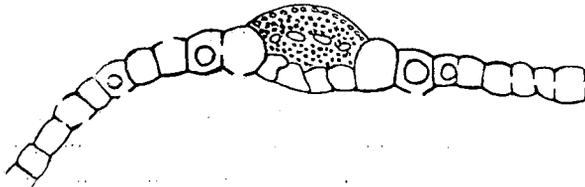


Fig. 32. Theil eines Querschnittes durch die untere Blattpartie von *Calymperes fasciculatum*.

dass die Erscheinung der durchbohrten Aussenwände eine weit verbreitete ist und werde ich meine Untersuchungen in dieser Beziehung fortsetzen. Wo allerdings Papillen auf der Aussenseite der Zellen des Blattgrundes zu beobachten sind, wie es nicht selten bei verschiedenen Barbulaarten der Fall ist, dürfte es sich kaum lohnen, den Nachweis

für Durchbohrungen erbringen zu wollen. Es verdient schliesslich noch die Starrheit und Sprödigkeit der Wände des Blattgrundes hervorgehoben zu werden; bei *Encalypta* tragen sehr starke Querwände vom trägerförmigen Querschnitt zur Aussteifung des Wassergewebes bei.

In Uebereinstimmung mit den *Leucobryaceen* wachsen auch die Arten letztgenannter Gattungen an sonnigen, trockenen Stellen. Viele Arten von *Syrrophodon* und *Calymperes* bewohnen als Epiphyten die Rinde tropischer Bäume, *Barbula* und *Encalypta* gedeihen meist auf Felsen, in Mauerritzen und auf der Erde. Bei diesen wie bei den *Leucobryaceen* haben wir es also mit Bryophyten zu thun, an welche die Gefahr einer zu weitgehenden Transpiration sehr oft herantritt, vor allem gilt dies für die tropischen Gattungen *Syrrophodon* und *Calymperes*. Im Leben dieser Moose werden demzufolge die wasserspeichernden, hyalinen Zellen von der allergrössten Wichtigkeit sein.

Zu den Organen, welche ich als Vorrichtungen zur Aufnahme von Wasser auffasse, gehören auch jene Zellgruppen, die von Carl Müller Hall. unter der Bezeichnung „Blattflügelzellen“ (*cellulae alares*) in die Terminologie eingeführt wurden. Wie der Name schon ausdrückt, liegen sie an den Blattflügeln, d. h. im rechten und linken Gipfel des Blattgrundes. Mit Bezug auf *Campylopus* sagt C. Müller, dass sie eine Gruppe „parenchymatischer, meist lockerer, oft prachtvoll gefärbter Zellen“ darstellen, die „nicht selten einen vollkommenen Bauch bilden, welcher nach aussen oder nach innen gerichtet ist“. Die Blattflügelzellen in ihrer typischen Ausbildung fallen bei der mikroskopischen Betrachtung eines Moosblattes durch ihre bedeutende Grösse sofort in die Augen. In manchen Fällen, wie bei den tropischen Arten von *Hypnum*, z. B. *H. Gedcanum*, *hyalinum*, *procerum*, *monoicum*, *longicaule*, *sigmadontium*, *Braunii* u. s. w. macht sich der Grössenunterschied zwischen den Blattflügelzellen und den Zellen des übrigen Blatttheils in hohem Maasse geltend. Auf manche dieser und andere *Hypnum*arten passt die Bezeichnung „Blattflügelzellen“ weniger gut, weil sie oft als letzte basale Zellreihe das Blatt der Quere nach wie ein Band durchziehen. Sehr häufig zeigen die Blattflügelzellen schwammige Beschaffenheit, besonders wenn sich mehrere Schichten dünnwandiger, leerer Zellen zu einer bauchigen Aushöhlung gruppieren, wie dies bei mehreren *Campylopus*arten der Fall ist. Meist jedoch sind die Blattflügelzellpartien einschichtig, in der Regel leer, seltener Inhalt führend, mit mehr oder weniger dicken Wänden versehen. Sehr deutlich heben sie sich vom übrigen Blattgewebe ab, sobald sie nicht unmittelbar an das Stämmchen angrenzen, sondern

von diesem durch eine Lage englumiger Zellen getrennt sind. (Tropische Arten von *Dicranum*, z. B. *D. molle*, *assimile*, *reflexum*, *brachypelma*, *Braunii*, *Blumii*, *dives* u. a.) Von deutschen Laubmoosen, welche eine ausgesprochene Blattflügelzellbildung aufweisen, nenne ich z. B. *Hypnum stramineum*, *cuspidatum*, *sarmentosum*, weiter die Arten von *Campylopus* und *Dicranodontium* z. B. *aristatum*, *circinnatum*. Es ist eine allgemein verbreitete Eigenthümlichkeit der Laubmoosblätter, dass das Gewebe am Blattgrunde dünnwandiger, grosslumiger, inhaltsleerer als das des oberen Theils ist. Diejenigen Arten, welche sich durch den Besitz charakteristischer Blattflügelzellen auszeichnen, vermitteln gleichsam den Uebergang zwischen den *Leucobryaceen*, *Syrhropodon*-, *Calymperes*- und *Encalypta*arten einerseits und der grossen Mehrzahl der Laubmoose andererseits. Für die Deutung der Blattflügelzellen als Wasser ansammelnde Elemente kommen vor allem deren basale Lage, Weitlumigkeit und ihre tellerförmige Ausbuchtung in Betracht. Ausser diesen weisen mehrere *Dicranum*- und fast alle *Campylopus*arten noch ein sehr zartwandiges, inhaltloses Gewebe auf, welches auf Blattquerschnitten deutlich hervortritt. Bei den *Campylopus*arten tritt es uns auf der Bauchseite des Blattes in Gestalt von einer bzw. zwei hyalinen Schichten entgegen, bei den betr. *Dicranis* erstreckt es sich auf beide Blattflächen. Wie schon früher gelegentlich der Morphologie des Blattes von *Dicranum albicans* ausgeführt wurde, unterscheidet es sich nur durch den Mangel an Poren von dem eines *Leucobryum*. Würden bei *Dicranum longifolium* die mechanischen Zellen der Rückenseite des Blattes in Wegfall kommen, so bliebe ein Blatt von *Dicranum albicans* übrig. Die Erscheinung, dass die Rippe, womit wir es bei den letztgenannten Arten zu thun haben, häufig aus inhaltlosen, dünnwandigen Zellen besteht, kehrt bei den Laubmoosen mehrfach wieder. So ist der Nerv zahlreicher *Barbula*arten von weitlichtigen, papillösen Zellen überzogen, die auf Querschnitten mit den Zellen der Lamina die grösste Aehnlichkeit haben und das Verbindungsglied zwischen den zwei Laminahälften repräsentiren. (*Barbula ruralis*, *latifolia*, *atrovirens*.) Eine derartige anatomische Differenzirung des Blattgewebes findet man nur bei solchen akrokarpn Laubmoosen, deren Vorkommen an trockene, zum Theil sehr trockene, oder nur periodisch feuchte Localitäten gebunden ist. Flotterende Moose, die eigentlich hier im Gegensatz zu den aërophilen nur berücksichtigt werden können, haben nie eine derartige complizierte Blattstruktur. Die schon oben erwähnten ventralen Oberflächenzellen treffen wir in sehr wenig modifizirter Form bei den Arten der-

selben Gattung als Uebergangsglieder zwischen den chlorophyllösen Fäden und dem übrigen Blatttheil an. Sie sind gleich jenen weitlumig, dünnwandig, inhaltsleer, auf ihnen erheben sie die Fäden. Von der grösseren oder geringeren Entwicklung dieser Zellen, die ich „Durchlasszellen“ nennen möchte, hängt es nämlich ab, ob die Fäden einfach oder gegliedert sind. Fig. 33 führt einen Querschnitt durch das Blatt von *Barbula aloides* vor. Die dünnwandigen Zellen der Bauchseite nehmen fast die ganze Oberfläche des Blattes ein und tragen je einen unverzweigten Faden (Fig. 33), bei *Barbula membranifolia* dagegen sind nur einige grosse Durchlasszellen vorhanden, die Fäden bleiben nicht mehr ungegliedert, sondern verästeln sich stark, infolge dessen sie dieselbe wasserspeichernde Kraft besitzen, wie die unverzweigten Fäden der vorigen Art. Abgesehen davon, dass bei *Pottia cavifolia* Lamellen auf den Blättern hervorgebracht werden, stimmt der Bau der Rippe im Grossen und Ganzen mit dem von *Barbula membranifolia* überein.

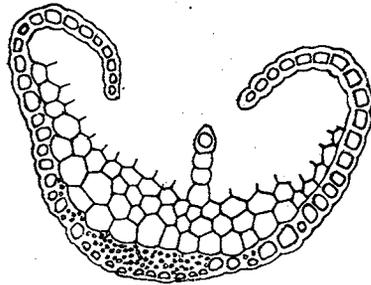


Fig. 33. Querschnitt durch den oberen Theil des Blattes von *Barbula aloides*.

Zwischen Wachsform und Standort der Bryophyten machen sich die innigsten Beziehungen geltend. Alle Uebergänge von der dichtesten Kissenbildung bis zum sparrigsten und sehr lockeren Habitus bietet die Mooswelt dar. Moose, welche zahlreiche Individuen in dichten Kissen, die dadurch entstehen, dass sich die Achsen erster, zweiter und mehr Ordnung an das Stämmchen parallel neben einander legen und diese wiederum in gleicher Weise sich verhalten, müssen wir also stets an solchen Localitäten suchen, welche eine sonnige Lage haben, an Felsen, auf Geröll, erraticen Blöcken, an der Rinde der Bäume u. s. w. Dahin gehören die düstern Polster der Arten von *Grimmia*, *Orthotrichum*, *Coscinodon*, *Cynodontium*, *Weisia*, *Anoetangium*, *Amphoridium*, *Zygodon*, *Encalypta*, *Bartramia*, *Andreaea* und zahlreiche andere Moose. Von dem Vorhandensein der engen Beziehungen zwischen Wuchsform und Standort können wir uns am besten bei solchen Arten überzeugen, welche in verschiedenen Abänderungen verschiedene Medien bewohnen. So sehr im Uebrigen die Mooswelt zur Bildung von Varietäten geneigt ist, so gibt sie uns in dieser Beziehung nur sehr wenige Beispiele an die Hand, von denen ich das folgende für das beste halte. *Grimmia apocarpa*, eine

sehr häufige Art, bildet an Felsen und Gestein kräftige, starre Polster von dem Aussehen der Grimmiaceenkissen, die Abänderungen *gracilis* und *rivulare* leben dagegen im fließenden Wasser, ihr Wuchs hat sich den äusseren Verhältnissen vollständig adaptirt, die Kissenform ist aufgegeben, die Stämmchen und Aeste sind schlaff, schlank und erreichen die sehr beträchtliche mit der Grösse der Landform in keiner Proportion stehende Länge von 10 cm, so dass wir dort den Grimmiaceentypus, hier vollständig den Fontinalaceentypus antreffen.

Bei den flottirenden Laubmoosen werden wir also nie Kissenbildung antreffen. Stets vom Wasser umspült, bedürfen sie solcher wasseraufsaugender Einrichtung nicht. Die Entstehung der langen Blattinternodien und die dadurch hervorgebrachte lockere und schlaffe Beblätterung des Stämmchens hat man den mechanischen Einflüssen des strömenden Wassers zugeschrieben, allein fast jedes Landmoos, längere Zeit im Wasser cultivirt, nimmt die hauptsächlichsten habituellen Eigenthümlichkeiten flottirender Arten an¹⁾. Zur Aufklärung über diesen Punkt habe ich früher zahlreiche Versuche angestellt, welche bewiesen, dass die Verlängerung der Blattinternodien lediglich auf ernährungsphysiologische Ursachen zurückzuführen ist.

Die deutsche Flora weist eine grössere Anzahl flottirender Laubmoose auf, die Arten von *Fontinalis*, *Cinclidotus*, *Dichelyma*, *Conomitrium* und *Limnobium* sind sehr charakteristische Vertreter. Erwähnenswerth sind ferner die Arten der Gattung *Amblystegium* (*fluviatile*, *irriguum*, *riparium*), *Brachythecium* (*plumosum*, *rivulare*), *Hypnum* (*arcticum*, *fluitans*), *Rhynchostegium* (*rusciforme*), *Orthothecium* (*rufescens*), *Orthotrichum* (*rivulare*), *Racomitrium* (*aciculare*, *patens*, *protensum*), *Schistidium* (*apocarpum* var. *rivulare* und *gracile*), *Fissidens* (*rufulus*, *grandifrons*, *serratus*).

Sowohl im lebenden wie im getrockneten Zustande lässt sich ein flottirendes Laubmoos von einem aërophilen auf den ersten Blick hin unterscheiden. Vor allem springt der in die Länge gezogene Vegetationskörper in die Augen, der dadurch zu Stande kommt, dass eine Parallelrichtung der Achsen zweiter und höherer Richtung mit Bezug auf die Hauptachse eintritt. Auch suchen wir bei anderen Laubmoosen vergeblich nach einer so reichen Verästelung und Gliederung wie sie fast ausnahmslos den flottirenden Arten eigenthümlich ist. Hierdurch geben sie uns ebenfalls ein Mittel an die Hand, um zu entscheiden, ob man es in einem bestimmten Falle mit einem

1) Vgl. die allgemeinen Bemerkungen über Wasserpflanzen in Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II.

Land- oder einem Wassermoos zu thun hat. Durch die Verlängerung des Vegetationskörpers und das Auftreten einer so weitgehenden Verästelung wird erreicht, dass das rinnende Wasser beim Bespülen der Rasen möglichst wenig Reibung zu überwinden hat und diese die engsten Wasserläufe, wie sie nicht selten in Gebirgsbächen mit starkem Gefäll zu beobachten sind, bewohnen und sich auf weite Erstreckung (oft mehrere Fuss, z. B. bei *Fontinalis*-arten) ausdehnen können. Bei dem starren Habitus der meisten grösseren pleurocarpischen Bryineen würde der Aufenthalt in den reissenden Wassermassen der Gebirgsbäche unmöglich sein. Die Erscheinung der ausgedehnten Verzweigung erkläre ich mir folgendermaassen: Mit der Ausbildung neuer Aeste geht das Absterben derjenigen, welche nächst der Anheftungsstelle am Stämmchen entstanden, Hand in Hand. Durch die Anlage neuer Aeste wird jedoch für die losgelösten basalen Zweige Ersatz geschaffen, so dass das Assimilationssystem keine Beeinträchtigung erleidet. Ein Stämmchen von *Fontinalis antipyretica* zeigt eine grosse Armuth an Blättern, deren geringe Anzahl in gar keinem Verhältniss zur Grösse des Moosindividuums steht. Es liegt auf der Hand, dass alle flottirenden Moose neben Biegungsfestigkeit auch auf Zug- und Torsionsfestigkeit in Anspruch genommen sind. Man muss sich darüber wundern, dass fusslange *Fontinalis*-stämmchen, welche doch nur mit einer fadendünnen Achse am Gestein festgewachsen sind, die Gewalt der Wassermassen eines reissenden Gebirgsbaches aushalten können, ohne losgerissen zu werden, indessen täuscht man sich, wenn man hieraus auf die Construction besonderer festigender Vorrichtungen schliessen wollte. Wie bei den Landmoosen begegnen wir auch hier dem einfachen Hohleylinder, der aus Stereiden besteht, die nach Schwendener den Wettbewerb mit den Bastzellen höherer Pflanzen aufnehmen können. Sie sind nach Haberlandt „nicht bloss durch ihre langgestreckte, prosenchymatische Gestalt und ihre verdickten Wände, sondern häufig auch durch das Vorhandensein von longitudinal- oder schief-spaltenförmigen Tüpfeln als specifisch mechanische Zellen gekennzeichnet. Wie oben ausgeführt wurde, hält im Grossen und Ganzen das Absterben der basalen Aeste und Neubildung derselben im oberen Theil gleichen Schritt. Infolgedessen ist eine Aenderung oder Verstärkung im mechanischen System unnöthig, da keine bemerkenswerthe Oberflächenvergrösserung eintritt. Die absolute Festigkeit betrug bei *Fontinalis antipyretica* 315,5 g und bei *Rhynchostegium rusciforme* 336 g. Diese Zahlen sind Mittelwerthe aus den Resultaten von je 15 Versuchen. Zum Vergleich führe ich die

Mittelwerthe der Moosstämmchen einiger anderer Arten an: *Polytrichum commune* 1571,3 g, *Thamnum alopecurum* 1807,4 g, *Climacium dendroides* 1115,4 g, *Grimmia Hartmanni* 76 g und *Dicranum longifolium* 55 g.

Bei Vergleichung der Achsendurchmesser von Land- und Wassermoosen ergibt sich, dass erstere verhältnissmässig dünne und biegsame Stämmchen besitzen, wodurch es ihnen möglich ist, leicht der Richtung des fliessenden Wassers zu folgen. Auch wird durch Ausbildung dünner Achsen eine Oberflächenverkleinerung und infolgedessen eine Herabsetzung der Reibung herbeigeführt.

Bei den typischen Bryophyten des fliessenden Wassers spielt die Beblätterung eine nicht unwesentliche Rolle. In der Regel sind die Blätter lang und schmal, wodurch leicht das Einstellen derselben in die Stromrichtung ermöglicht wird. Man kann stets beobachten, dass bei *Fontinalis antipyretica* die Blätter an ruhigen oder nur wenig bewegten Stellen eines Baches in einem Winkel von ungefähr 45° von der Achse abstehen, wogegen sie sich da, wo das Gefälle stark ist, dicht an das Stämmchen anlegen. Nicht selten zeigen die Blätter der flottirenden Moose eine starke Faltung in der Längsrichtung, wodurch die Gestalt eines Nachens mit scharfem Kiele nachgeahmt wird. Als Beispiel diene *Fontinalis antipyretica*, an dessen Blätter diese scharfe Faltung und Nachengestalt sich sehr gut erkennen lassen. Selbst wasserbewohnende Varietäten aërophiler Laubmoose zeigen die Tendenz zur Ausbildung längerer Blätter, als die Landbewohner. Beispielsweise seien genannt die Varietäten *gracile* und *rivulare* von *Schistidium apocarpum*, die Abarten von *Amblystegium riparium* und mehrere *Sphagnum*-formen. Auch hier erreichen die Stämmchen bedeutende Länge (bei der fluthenden Form von *Sphagnum Cymbifolium* z. B. 40 cm), die Blattinternodien werden grösser, die Verästelung nimmt nach der Stämmchenspitze zu, so dass diese Wasserformen habituell nicht mehr an die landbewohnende Stammart erinnern. Aehnlichen Fällen begegnen wir bei den Lebermoosen, von denen einige aus der Abtheilung der foliosen Jungermanniaceen, wie die im fliessenden Wasser lebenden Formen von *Scapania undulata* und *Chiloscyphus polyanthus* die betr. Merkmale sehr deutlich zeigen.

Auch bezüglich der Sporogonstiele weichen die flottirenden Laubmoose sehr erheblich von den aërophilen ab. Zahlreiche Arten haben Sporogonien, die man als ungestielt oder eingesenkt bezeichnet. Hierher gehören die Arten von *Fontinalis*, *Cinclidotus* und *Conomitrium*. *Dichelyma falcatum* hat Seten von 1 cm, *Dichelyma capilla-ceum* nur solche von 0,5 cm.

Länge der Seten von 20
(Mittelwerthe)

im fließenden Wasser lebenden Arten	cm	auf Erde, Gestein und Bäumen vorkommenden Moosen	cm	in stehendem Wasser, Sumpf oder Moor liebenden Arten	cm
<i>Hypnum arcticum</i>	1	<i>Hylocomium squarrosum</i>	3	<i>Hypnum cuspidatum</i>	3
<i>Thamnum alopecurum</i>	1,5	" <i>loreum</i>	4	" <i>cordifolium</i>	5
<i>Amblystegium riparium</i>	2,2	" <i>brevirostrum</i>	2	" <i>commutatum</i>	4
" <i>fluviatile</i>	3	" <i>triquetrum</i>	3	" <i>aduncum</i>	5
<i>Rhynchostegium rusciforme</i>	2	" <i>chrysophyllum</i>	2	" <i>Sendtneri</i>	5
<i>Brachythecium plumosum</i>	1,5	<i>Hypnum umbratum</i>	2	" <i>stellatum</i>	3
" <i>rivulare</i>	2,5	" <i>splendens</i>	3,5	<i>Camptothecium nitens</i>	4
<i>Fontinalis antipyretica</i>	0	" <i>Schreberi</i>	3	<i>Climacium dendroides</i>	3
" <i>gracilis</i>	0	" <i>purum</i>	3	<i>Thuidium tamariscinum</i>	4
" <i>squamosa</i>	0	" <i>uncinatum</i>	1,5	" <i>Blandowii</i>	5
<i>Dichelyma falcatum</i>	1	" <i>cupressiforme</i>	2,5	<i>Hookeria lucens</i>	2
" <i>capillaceum</i>	0,5	" <i>pratense</i>	3,2	<i>Fissidens adiantoides</i>	2
<i>Hypnum falcatum</i>	2,5	" <i>Crista Castrensis</i>	5	<i>Polytrichum gracile</i>	6
" <i>ochraceum</i>	1,5	<i>Plagiothecium silvaticum</i>	3	" <i>commune</i>	8
" <i>molle</i>	2	" <i>denticulatum</i>	1,5	<i>Philonotis fontana</i>	5
<i>Cinclidotus aquaticus</i>	0	" <i>undulatum</i>	4,5	<i>Meesia tristicha</i>	7,5
<i>Racomitrium aciculare</i>	1	" <i>latebricola</i>	0,8	<i>Aulacomnium palustre</i>	5
" <i>protensum</i>	1	<i>Rhynchoslegium striatum</i>	2	<i>Mnium affine</i>	5
" <i>patens</i>	0,4	<i>Brachythecium Rutabulum</i>	2	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	5
<i>Blindia acuta</i>	0,7	<i>Homalothecium sericeum</i>	1,5	<i>Dicranum palustre</i>	4
Mittlere Länge der Seta: = 1,21 cm		Mittlere Länge der Seta: = 2,65 cm		Mittlere Länge der Seta: = 4,52 cm	

Als von der Kissen- und Polsterbildung xerophiler Laubmoose die Rede war, unterliess ich es, darauf aufmerksam zu machen, dass ihre Kraft, Wasser aufzusaugen, das Produkt sehr zahlreicher kleinerer, kapillarer Saugkräfte ist. Gelangt Wasser auf ein Polster, so wird es zunächst von den Blättern der Stämmchenspitzen aufgefangen, zum Theil direct durch die Membranen dem Zellinnern zugeführt oder wenn Turgescenz schon vorhanden ist, den Reservoiren zugeführt. Die Blätter besorgen vor allem das Auffangen des Wassers, in Kissen die den Spitzen der Stämmchen zunächst gelegenen; in anderen Fällen sind auch die tiefer an der Axe inserirten Blätter theilhaftig. Sie bilden auch die erste und zwar sehr vollkommene Wasserleitung und infolge besonderer Gestaltung der basalen Partie vorzügliche Wasserbehälter. Fast ohne Ausnahme nämlich sind die Blätter der Laubmoose mehr oder weniger gefaltet, besonders in ihrem oberen Theile. Die concave Seite ist dann stets nach oben gekehrt, vom teleologischen Standpunkt aus betrachtet, die vortheilhafteste Ausbuchtung. Die Tiefe der Aushöhlung eines Blattes hängt hauptsächlich von dem Winkel ab, den die Ränder, d. h. die von der Mediane des Blattes beiderseits gelegenen Flächen mit einander einschliessen. Tiefrinnige, d. h. solche Blätter, deren Seitenflächen einen sehr spitzen Winkel bilden, sehen einem scharfgekielten Boot ähnlich (*Phyllogonium*, *Fontinalis*), weniger ausgehöhlte Blätter ahmen mehr die Gestalt eines flachen Löffels nach (*Mnium*, *Barbula*, zahlreiche pleurocarpe Bryineen). Die Ausbuchtung kann sich sogar verdoppeln (*Andreaea*), so dass zwei Wasserleitungskanäle das Blatt durchfurchen. Bei den meisten Laubmoosen findet ein deutlicher Uebergang des oberen rinnenförmigen Theils in eine mehr ausgehöhlte, breitere, basale Partie statt. An der Uebergangsstelle ist in der Regel eine Knickung wahrzunehmen, deren konvexe Seite auf der Bauchseite des Blattes liegt. Von Wichtigkeit in Bezug auf das Wasseraufsaugen mag auch die Divergenz der Blätter sein, denn es leuchtet ein, dass ein Moos mit geringer Blattdivergenz ungleich mehr im Stande ist, mit den allseitig hervorstehenden Blattspitzen von oben kommendes Wasser aufzusaugen, als solche, die beispielsweise eine Divergenz von $\frac{1}{2}$ (*Phyllogonium*, *Conomitrium*, *Fissidens*, *Distichium*) oder $\frac{1}{3}$ (*Fontinalis*, *Dichelyma*) haben. Hand in Hand mit kleinerem Divergenzwinkel geht auch die ausgedehntere Bildung von Blattkapillaren und basalen Reservoiren selbst. Sollen Blätter mit geringer Divergenz in der genannten Weise kapillar wirken, so müssen selbstverständlich auch die Anheftungsstellen möglichst bei einander liegen, weil ein Stämmchen mit geringer Divergenz und

grossen Internodien seiner Blätter sicher nicht mehr in Bezug auf Wasseraufsaugen leisten kann, als ein solches mit grösserer Divergenz und kurzen Internodien. Es kommt zuweilen vor, dass die basale Blattpartie das Stämmchen in der Weise umgibt, dass ihre Ränder auf der der Anheftungsstelle gegenüberliegenden Seite übereinander greifen, so dass ein Hohleylinder, der vom Stämmchen durchsetzt wird, entsteht. In ihrer Gesamtheit bilden die Blätter eines Stämmchens eine Röhre, deren Inneres zum Theil von der Axe ausgefüllt ist. Man kann sich wohl kaum eine vorzüglichere Einrichtung zum Festhalten von Wasser denken. Bei *Phyllogonium speciosum*¹⁾ tritt diese Röhre bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskop deutlich hervor. Gelegentlich der Untersuchung der Arten von *Phyllogonium* fiel mir deren überaus regelmässige zweizeilige Bcblätterung auf und erweckten in mir die Vermutung, dass sie mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wachsen. In der That bestätigte sich meine Vermuthung. Der verticale Abstand der scharfgefalteten ausgewachsenen Blätter ist so gering, dass der Kiel jedes höheren Blattes weit in die Ausbuchtung des nächst tieferen Blattes in derselben Orthostiche einschneidet. Durch dieses Ineinanderrücken nähern sich die Blattflächen, es entstehen zwischen ihnen kapillare Räume, die sich zur Saugung und Speicherung des Wassers vortrefflich eignen. Noch grössere Vollkommenheit erreicht der Wasserspeicherungsapparat, sobald es im basalen Theil zur Ausbildung kleinerer Blatthöhlen kommt, welche an die auriculae der Lebermoose erinnern. Durch den Besitz solcher Ohrchen sind *Phyllogonium fulgens*, mehrere ihm verwandte Arten und insbesondere zahlreiche Neckeraceen ausgezeichnet, bei letzteren sind sie oft schneckenförmig eingerollt. Diese Ohrchen unterscheiden sich auch durch ihren anatomischen Bau von dem übrigen Theil des Blattes. Ihre basale Lage, ihre Gestalt und ihre Zellbildung veranlasste mich, sie als Organe zur Wasseransammlung zu deuten.

Die Fähigkeit der Laubmoose, Wasser zu speichern, wird bedeutend dadurch gesteigert, dass sich die Ränder am Grunde der Blätter decken, was zur Folge hat, dass die Reservoirs vergrössert und dichter gemacht werden, ebenso wird durch diese Berührung und Deckung der Blattränder das Wasser am schnellen Hinabgleiten zum Boden verhindert. Von diesen Verhältnissen kann man sich am besten überzeugen; wenn man unversehrte Stämmchen in Paraffin einbettet und darauf Querschnitte durch geeignete Stellen desselben herstellt. Flottirende Moose zeigen entweder gar keinen oder nur

1) Von Prof. Goebel in Venezuela gesammelt.

sehr geringen Zusammenhang zwischen den einzelnen Blättern, ihre Lebensbedingungen sind derart, dass sie solche Vorrichtungen zum Wasserspeichern nicht nöthig haben, zudem sind die Blattinternodien so weit von einander entfernt, dass die Deckung der Blattränder fast ganz ausgeschlossen ist.

Es gibt eine grosse Anzahl von Bryophyten, die vermöge ihrer scheinbar zweizeiligen Beblätterung vorzügliche Reservoirs ausbilden. Die Blätter werden um so mehr Wasser speichern können, je geringer ihre Divergenzen und verticalen Distanzen und je kleiner die Fläche ist, welche, ohne gedeckt zu sein, direct mit der Aussenwelt in Verbindung stehen. Wellige, zur Längsrichtung der Blätter senkrecht verlaufende Ausbuchtungen tragen zur Vergrößerung der capillaren Wasserbehälter bei (die meisten *Neckera*-Arten, *Plagiothecium undulatum*). Verflachte Stämmchen haben u. A. unsere einheimischen Gattungen *Homalia* und *Hookeria*. Wenn wir berücksichtigen, dass die verflachten Stämmchen durch Aneinanderlagerung ebenfalls das Wasser wie die Blätter festhalten, so können wir uns leicht eine Vorstellung von der Wassermenge machen, die ein aus zahlreichen, vielleicht aus Hunderten von Stämmchen bestehender Rasen von *Neckera crispera*, *complanata* u. s. w. zu speichern im Stande ist. Die Mehrzahl aller zweizeilig beblätterten Laubmoose, wie *Neckera* und *Homalia*, bewohnt Felsen und Baumstämme, die *Plagiothecien* gedeihen meist an humösen, feuchten Localitäten, *Hookeria lucens*, unsere heimische Art, ist an quellige, stark beschattete Oertlichkeiten gebunden.

An ein Laubmoosblatt wird eine um so bedeutendere Wassermenge oberflächlich haften können, je grösser seine Oberfläche ist, es stehen also Oberflächengrösse und Wasseraufnahme in directem Verhältniss zu einander. Die Oberflächenvergrößerung eines Blattes kann nun erstens dadurch herbeigeführt werden, dass die Zellaussenwände nach aussen hin sich vorwölben, und zweitens dadurch, dass besondere Organe oberflächlich zur Ausbildung gelangen, die man Papillen nennt. Bei *Timmiella anomala* und *Barbula flexisetata*, deren Blätter eine zweischichtige Lamina besitzen, wird die Rippe sowohl als die Blattfläche auf der Bauchseite von einer Schicht von Zellen überzogen, deren jede sich stark conisch nach aussen vorwölbt. Solchen Zellen, für welche man die Bezeichnung „Mamillen“ gewählt hat, begegnen wir bei den Arten von *Timnia*, mehreren pleurocarpen Bryineen, bei *Bartramia ithyphylla* u. a. Durch diese mamillösen Vorwölbungen der Zellaussenwände gewinnt z. B. die Oberfläche des Blattes von *Timmiella anomala* das Aussehen einer Ebene, auf welche massenhaft

kleine, kegelförmige Berge von gleicher Höhe aufgesetzt sind, die durch Thäler, deren Sohlen ebenfalls auf gleichem Niveau liegen, von einander getrennt sind. In diesen Vertiefungen können sich grössere Wassermengen anhäufen, als wenn das Blatt vollkommen glatte Oberseite hätte, und kann leicht, indem es die Abhänge jener kleinen conischen Emergenzen durchdringt, in das Zellinnere gelangen.

Grundverschieden von den Mamillen sind die Papillen, welche als kleine, vereinzelt stehende oder gehäufte, wasserhelle Höckerchen die Oberfläche der Moosblätter in der mannigfachsten Art auskleiden. In der Regel stellen sie massive Kegelchen dar, doch kommt es auch vor, dass sie an ihrer Spitze zwei oder mehrere Ausstülpungen von gleicher oder verschiedener Grösse hervorbringen. Optisch und Reagentien gegenüber verhalten sich die Papillen genau wie die hyalinen Haare, mit denen sich der nächste Abschnitt beschäftigt, woraus ich schliesse, dass sie dieselbe chemische Constitution wie letztere haben. Mit den hyalinen Haaren haben sie weiter gemein, dass sie das schnell aufgenommene Wasser sehr schwer wieder abgeben. Wenn wir die Papillen als Vorrichtungen zur Wasseraufnahme und Herabsetzung der Transspiration deuten, so müssen naturgemäss alle diejenigen Moose die ausgiebigste Papillenbildung zeigen, welche an stark besonnten Stellen wachsen. Thatsächlich sind nun auch die auffälligsten Beziehungen zwischen Standort und Papillenbildung vorhanden. Reiche derartige Bildungen weisen auf die an sonnigen Localitäten vorkommenden Arten von *Encalypta*, *Barbula*, *Racomitrium*, *Hedwigia*, *Grimmia*, *Weisia* und viele andere xerophile Formen. *Sphagnaceen*, *Leucobryaceen*, flottirende Moose, Bewohner des feuchten Waldbodens, *Mnia*, *Hypnaceae*, *Hookeriaceae*, die meisten *Bryaceae*, die meist sumpfige, moorige Stellen lieben, weiter die kurzlebigen *Phascaceae* in der Mehrzahl, die Arten von *Fissidens* haben glatte, sehr selten etwas papillöse Blätter. Sehr interessant ist die Anordnung der Papillen auf den Blättern der *Racomitrium*-Arten. Die Chlorophyllzellen durchziehen in parallelen Reihen, seitlich durch lange, stark verdickte und getüpfelte Membranen getrennt, das Blatt. Diese Membranen sind nun mit einem weit höheren papillösen Wall bedeckt als die Aussenwand der Chlorophyllzelle selbst, die bei Anwendung einer schwachen Vergrösserung zahlreiche Höckerchen sehr gut erkennen lässt (Fig. 34). Der Papillenüberzug der verdickten Längs-

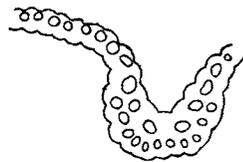


Fig. 34. Querschnitt durch die Blattrippe von *Racomitrium lanuginosum*.

wände hat seine tiefsten Stellen stets über dem Lumen der Chlorophyllzellen und es rücken diese je nach der grösseren oder geringeren Dicke der betreffenden Papillenstellen weniger oder mehr nach der Blattoberfläche mit kurzen Worten, die Vertiefungen der Papillen der Längswände sind stets auf die Lumina der Chlorophyllzellen aufgesetzt (Fig. 34). Es schien oft, als ob die Zellaussenwand an manchen Punkten von äusserst feinen Poren durchsetzt sei, etwas Bestimmtes vermag ich jedoch nicht darüber zu äussern.

Als Anpassung an die Wasseraufnahme und als Schutzmittel gegen zu weitgehende Transspiration können wir auch die hyalinen Haare und Blattspitzen zahlreicher Laubmoose auffassen. Diese Gebilde sind entweder glatt oder mit Zähnen oder papillenartigen Höckerchen ausgestattet. Durch den Besitz hyaliner Haare sind nur die Bewohner stark besonnener Oertlichkeiten, freiliegender Felsen, erratischer Blöcke, sonstiger Geröllmassen, der Haiden und der nackten Erde ausgezeichnet. Die Glashaare an der Spitze der Blätter, wie sie auch genannt werden, sind im Stande, unter bedeutender Zunahme ihres Volumens Wasser momentan aufzunehmen. Um über die Schnelligkeit der Wasseraufnahme und der damit verbundenen Volumenvergrößerung Aufschluss zu erlangen, wurden lufttrockene, losgelöste Haare der Blätter von *Barbula membranifolia*¹⁾, die wegen ihrer bedeutenden Länge zu solchen Beobachtungen sehr geeignet ist, unter das Deckglas gelegt und die Veränderungen beobachtet, welche bei der Aufnahme von Wasser vor sich gingen. Bei Berührung des Glashaares mit letzteren trat die plötzliche Streckung des zuvor hin und her gewundenen Glashaares ein; gleichzeitig vergrösserte es seinen Umfang sehr beträchtlich. Beispielsweise betrug der Durchmesser eines Haares im trockenen Zustand 53,90 μ , nach der Benetzung jedoch 77 μ , es hatte also eine Zunahme von 23,1 μ stattgefunden. Nachdem das Haar seine Turgescenz vollständig wiedererlangt hatte, wurde das Deckglas und überschüssige Wasser beseitigt und die Vorgänge bei der Eintrocknung beobachtet. Es stellte sich heraus, dass die Wasserverdunstung sehr lange Zeit in Anspruch nahm, denn das Blatthaar führte erst Hunderte von Krümmungen und Windungen aus, bis es vollständig trocken geworden war. Leitung des Wassers durch das Haar nach dem übrigen Blatttheil findet nicht statt, wie zahlreiche Versuche mit Blättern von *Barbula membranifolia* und *Racomitrium lanuginosum* bewiesen. Es wurden nämlich die Blätter so eingeklemmt und aufgestellt, dass sie nur mit dem obersten Theil des Glashaares

1) Todtes Material wurde zu diesen Versuchen verwendet.

in eine Eosinlösung tauchten. Das Haar wurde turgescens, die grünen Theile des Blattes jedoch nicht. Da die Glashaare in der Natur stets eine aufrechte Stellung einnehmen, so können sie wohl Wasser aufsaugend, nicht aber leitend wirken. In den meisten Fällen tragen auch nur die Blätter an der Stämmchenspitze hyaline Haare, in unteren Theilen sind sie in der Regel abgestorben, wie bei vielen Arten von *Grimmia* zu beobachten ist; auch einige Formen von *Barbula* und *Racomitrium* verhalten sich in gleicher Weise. Obwohl z. B. zwischen den hyalinen, schopfigen Blatthaaren des Stämmchenendes von *Barbula membranifolia* ein tüchtiger Tropfen Wasser festgehalten werden kann, so dienen nach meiner Ansicht die Haare in erster Linie zum Schutz gegen übermässige Transpiration, sie spielen biologisch ganz dieselbe Rolle wie die luftgefüllten, dichtverwebten Haarzellen von *Gnaphalium leontopodium*, *Draba stellata*, *tomentosa*, *Artemisia Mutellina* und zahlreicher anderer höherer Pflanzen. Unsere deutsche Flora verfügt über eine nicht geringe Anzahl von Laubmoosen mit hyalinen Haaren oder Blattspitzen, von denen ich einige hier aufzählen will: *Polytrichum piliferum*, *Coscinodon pulvinatus*, *Hedwigia ciliata*, *Grimmia anodon*, *crinita*, *pulvinata*, *orbicularis*, *leucophaea*, *apocarpa*, die xerophylen Arten von *Racomitrium*, mehrere *Barbula*-arten, wie *membranifolia*, *ruralis*, *muralis* u. a. Die Ansicht, dass die hyalinen Haare zur Herabsetzung der Transpiration dienen, wird durch die Thatsache gestützt, dass Varietäten obiger Moose ihre Haare nicht ausbilden oder sehr stark reduciren, sobald sie auf feuchten Stellen oder gar in fliessendem Wasser vorkommen. *Racomitrium canescens*, ohne Zweifel eine xerophile Art, besitzt in seiner Normalform Blätter mit langem Glashaar; dieses kommt bei var. γ *epilosum*¹⁾, welche an feuchten Stellen gedeiht, vollständig in Wegfall, den Uebergang zu dieser Abänderung vermittelt var. β *prolixum*, bei welcher die hyaline Partie nur noch in Gestalt eines keinen Spitzchens existirt, für die aber sonst dasselbe wie für var. γ gilt. Von dem verwandten *Racomitrium lanuginosum* ist ebenfalls eine Varietät β *subimberbe* bekannt geworden, eine Schattenpflanze, bei der das hyaline Haar sehr starke Rückbildung erfahren hat. Die var. β *validius* von *Racomitrium sudeticum*, an nassen Localitäten vorkommend, entbehrt ebenfalls vollständig des Glashaares. In gleicher Weise verhält sich *Grimmia apocarpa* bezüglich seiner flottirenden Formen *gracilis* und *rivularis*. Ein

1) Diese und die folgenden Angaben sind entnommen: Limpricht, Die Laubmoose in Rabenhorst: Cryptogamen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. II. Aufl.

sehr günstiges Beweismittel steht uns in *Hedwigia ciliata* zur Verfügung. An trockenen, sonnigen Stellen, auf den nacktesten Felsen wächst die var. β *leucophaea*, die hyaline Spitze nimmt fast die Hälfte der breiten und dicht gestellten Blätter ein, an schattigen und feuchten Orten gewinnt der grüne Blatttheil an Ausdehnung, die Stellung der Blätter wird lockerer (var. β *secunda*), bei var. γ *viridis* schliesslich, die unter gleichen Verhältnissen wie var. β wächst, ist kaum noch ein Anzeichen des bei var. β so stark entwickelten Glashaars vorhanden. Aus den angeführten Beispielen geht hervor, dass die Ausbildung hyaliner Haare von äusseren Wachsthumfactors, von physikalischen Zuständen abhängt. Bryophyten, welche sumpfige oder moorige Stellen bevölkern, auf feuchtem Waldboden vegetiren, eine flottirende Lebensweise führen oder solche, die, wie die *Leucobryaceen*, *Sphagnaceen*, die Arten von *Calymperes*, *Syrhodon* und *Encalypta* mit einem inneren vorzüglichen System kleiner Wasserreservoirs versehen sind, bringen derartige, zur Herabsetzung der Transpiration dienende hyaline Haare nicht hervor, weil sie fast immer von einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre oder von Wasser selbst umgeben und infolge dessen vor Austrocknung hinreichend geschützt sind. Man kann also vom Standort auf das Vorhandensein oder Fehlen hyaliner Haare schliessen, selbstredend unter Berücksichtigung aller übrigen Strukturverhältnisse.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass Blattfaltung und Blattbewegung nach dem Stämmchen hin zum Schutze gegen zu weitgehende Transpiration dienen. Bei der Blattfaltung handelt es sich stets um eine Einrollung von den Blatträndern her, an der sich jedoch die ganze Blattfläche beteiligt; es gibt aber auch eine Anzahl Arten, bei denen die Rippe keine Krümmung von den beiden Seiten her erfährt, sondern nur die meist einschichtigen Laminarpartien biegen sich zum Schutze gegen übermässige Transpiration wie ein Mantel über die Rippe auf. In den meisten hierher gehörigen Fällen handelt es sich um Arten, die auf der Oberseite der Blattrippen in Gestalt von chlorophyllführenden Lamellen und Fäden vorzügliche Wasseransammlungsapparate hervorbringen. Hier verhält sich die Rippe analog wie die mittlere Gefässbündelpartie der Grasblätter, während die seitlichen Zellflächen den beiden Grasblattlaminahälften entsprechen. Infolge der Entwicklung der Lamellen und Fäden wird die Oberfläche des Blattes um ein Vielfaches vergrössert, wodurch naturgemäss den Sonnenstrahlen ein um so ausgedehnteres Insulationsfeld dargeboten ist. In diese Kategorie gehören alle *Polytrichaceen*, *Pottia subsessilis*, *cavifolia* und mehrere

Barbulaformen, z. B. *B. aloides*, *chloronotos*, *membranifolia*, *rigida* und *ambigua*. Gewöhnlich sind die Wände der Laminartheile bedeutend verdickt, namentlich gilt dies von der Unterseite, welche nach der Aufbiegung nach oben zu liegen kommt. Bei *Pottia cavifolia* (Fig. 35) und *subsessilis* sind die Membranen der Unterseite stark cuticularisirt und um diese Schicht breiter als die Wände der Oberseite. Ebenso treten bei *Barbula* Unterschiede in der Dicke der Membranen auf Laminaober- und unterseite hervor. Für das Leben dieser Moose kann es nur von Vortheil sein, wenn die Rippe nicht an der Aufbiegung theilnimmt, weil andernfalls Lamellen und Fäden mit grosser Gewalt in einander geschoben, dadurch das in den Capillaren noch vorhandene Wasser hinausgepresst und die Hohlräume, welche jene im trockenen Zustand zur directen Speicherung des von oben auf sie gelangenden Wassers zwischen sich lassen, ganz beseitigt oder auf ein

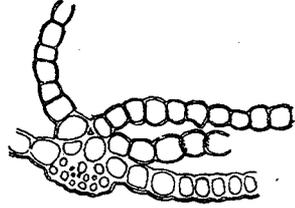


Fig. 35. *Pottia cavifolia*.

das denkbar geringste Maass herabgedrückt würden. Die mit stark verdickten Wänden versehenen Laminapartien erstrecken sich in der Regel nur so weit, als die Lamellen, bezw. Fäden reichen; nach unten gehen sie in ein sehr zartwandiges Gewebe über. Was die Umhüllung von Seiten der Schutzmäntel anlangt, so ist zu bemerken, dass sie entweder noch einen Spalt übrig lassen (*Polytrichum*, *Barbula aloides*, *membranifolia*) oder dass sich ihre Ränder berühren oder übereinanderlegen (*Pottia cavifolia*, *Psilopilum arcticum*). Im Grossen und Ganzen entspricht aber immer die Grösse der Laminapartien der Ausdehnung des Lamellen- und Fädensystems.

Man könnte meinen, dass letztere wegen ihres Chlorophyllgehaltes als Assimilationsorgane, nicht aber als Apparate zur Wasserspeicherung anzusprechen seien. Bastit¹⁾ cultivirte Stämmchen von *Polytrichum* unter Wasser, wodurch die Nichtausbildung der Lamellen hervorgehoben wurde. Das ist aber nicht einmal nöthig, denn man erzielt, wie ich es auf Veranlassung des Herrn Professors Goebel that mit *Polytrichum* und *Catharinaea undulata* that, denselben Erfolg, wenn man die Moose in einer andauernd mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre cultivirt. Es geht daraus hervor, dass die Lamellen wahrscheinlich als Anpassungen an die Wasseraufnahme zu interpretiren sind, das assimilatorische Moment kommt erst in zweiter Linie in Betracht. Die Endzellen der Fäden und die Randzellen der Lamellen

1) Revue générale de botanique 1891 Tome troisième p. 378 u. 379.

tragen stets Papillen (stumpf conisch bei den Polytrichaceen, mit Auszweigen bei den meisten in Frage kommenden Barbulaarten), was ebenfalls für die Beziehung derselben zur Wasseraufnahme spricht. Die bei anderen Moosen unmittelbar auf der Zellaussenwand stehenden Papillen sind hier auf schlanken Fäden und Lamellen in die Höhe gehoben. Sehr vortheilhaft ist auch die Stellung der Lamellen und Fäden, sobald sie nicht über die ganze Rippe verbreitet sind. Sie bevorzugen nämlich immer die obere Blattpartie. Fällt Regen zur Erde nieder, so wird er von den Cisternen der Blattspitze aufgefangen und gespeichert. Man kennt bis jetzt keinen Fall, wo Lamellen und Fäden auf den basalen Blatttheil beschränkt wären. Bei den Barbulaarten, bei *Pottia cavifolia* und *subsessilis*, *Psilopilum arcticum*, *Catharinea undulata*, *tenella*, *Oligotrichum hercynicum* nehmen die betr. Organe nur den oberen Theil des Blattes ein, bei *Polytrichum* sind die Rippen theils ihrer ganzen Länge nach (*Polytr. gracile*, *septentrionale*, *piliferum*), theils nur in ihrem oberen Theil mit Lamellen überzogen (*P. nanum*, *aloides*), für *Dawsonia* gilt der vorletzte Fall. Ihrem Vorkommen in der Natur nach zerfallen die mit Lamellen und Fäden ausgestatteten Arten in Bewohner feuchter, schattiger, selbst sumpfiger Localitäten auf der einen, und in Bewohner mehr sonniger, steriler Oertlichkeiten auf der andern Seite. Zahlreiche Polytricha, die Barbulaformen sämmtlich, *Pottia cavifolia* und *subsessilis* bevorzugen sonnige Orte, die Arten von *Catharinea*, *Oligotrichum* und manche Polytricha gedeihen an feuchten, schattigen Stellen. Typische Wassermoose entwickeln nie Lamellen oder Fäden. Anklänge an diese Bildungen finden wir bei der mit *Polytrichum* verwandten Gattung *Timmia*, *Campylopus polytrichoides* besitzt auf der Unterseite seiner Blätter lamellenähnliche Bildung von sehr schwankender Länge.

Die Blätter einer grossen Anzahl von Laubmoosen erzeugen an dem Grunde auf der Oberseite stark verzweigte, bräunliche Fäden, welche ohne Zweifel gleichfalls als wasserspeichernde Vorrichtungen fungiren. In ihrer Gesammtheit stellen sie einen mehr oder weniger dichten Filz dar. Jeder einzelne verästelte Faden entspringt einer Zelle des Blattgrundes. Natürlich hängt das Speicherungsvermögen von der Dichtigkeit des Filzes ab.

Eine sehr hervorragende Rolle im Haushalte der Moose muss dem Filze des Stämmchens zufallen, den einfachen oder gegliederten Fäden von bräunlicher Farbe, deren wasserhaltende Kraft ausser Zweifel steht. Es würde zu weit führen, wollte ich hier die Gründe anführen, welche mich veranlassen, den Filz nur als wasserspeichernde, nicht aber als

wasserleitende Vorrichtung aufzufassen. Es tritt bei manchen Moosen so massenhaft auf, dass die Blätter nur mit ihren Spitzen noch aus ihm hervorragen. Natürlich entspricht der Dichtigkeit und Mächtigkeit der Filzbildungen deren wasserspeichernde Kraft. Aus der Thatsache, dass Sumpfmoose in sehr zahlreichen Fällen sehr dicht belfizte Stämmchen besitzen, schliesse ich z. B., dass der Centralstrang kein Wasser, das doch in grösster Menge zur Verfügung steht, nach oben leitet; das Stämmchen bezieht seinen Wasserbedarf aus der dichten, peripherischen Umhüllung. So viel mir bekannt ist, entwickeln die flottirenden Moose keinen Filz, ihre Achsen sind nackt, was beweist, dass der Filz mit der Wasserfrage in innigster Beziehung steht. Wenn man Moose, die sich in der Natur durch starke Filzbildung auszeichnen, längere Zeit in Wasser oder in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre cultivirt, so unterbleibt die Filzbildung, wodurch ebenfalls wahrscheinlich gemacht wird, dass der Filz zur Wasseraufnahme in Beziehung steht.

Zum Schlusse spreche ich Herrn Professor Goebel für reiche Belehrung und vielseitige Anregung meinen verbindlichsten Dank aus.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [78](#)

Autor(en)/Author(s): Lorch Wilhelm

Artikel/Article: [Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. 423-465](#)