

Der hygroskopische Mechanismus des Laubmoosperistoms.

Von

C. Steinbrinck.

Mit 13 Textfiguren.

Im Eingange des sechsten und des siebenten Abschnittes seiner Archegoniatenstudien (Flora 1895, Bd. 80, S. 1 und S. 459—486) hat der Herausgeber dieser Zeitschrift darauf hingewiesen, dass „wir über die Beziehungen zwischen dem Bau und der Function des Laubmoosperistoms vielfach noch recht wenig wissen“. Herr Prof. Goebel hat nun in der zweiten der erwähnten Abhandlungen, die „über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen“ handelt, nach einem Berichte über die bisherige Litteratur des Gegenstandes auf Grund seiner Untersuchungen zunächst eine übersichtliche Darstellung der interessanten biologischen Eigenthümlichkeiten des Laubmoosperistoms gegeben, welche mit der Sporenaussaat zusammenhängen. Hierin wird gezeigt, wie sich bei den Laubmooskapseln vielfach Vorkehrungen finden, die im Prinzip denen ganz entsprechen, welche uns von phanerogamen Früchten bekannt sind. Analoge Einrichtungen dieser Art sind u. a. folgende.

Die geschlossen bleibenden Käpselchen der „kleistocarpen“ Moose enthalten nur eine geringe Anzahl von Sporen, wie die Schliessfrüchte der Phanerogamen nur einen oder wenige Samen. Bei den „stegocarpen“ Moosen ist dagegen die Zahl der Sporen einer Kapsel eine sehr beträchtliche; wir begegnen daher auch bei ihnen mannigfachen Hilfsmitteln, um die rechtzeitige und allmähliche Ausstreuung der Sporen zu sichern. So sind, wie die Samen der höheren Pflanzen, auch die Moossporen vor dem Austritt bei Regenwetter meist geschützt, und zwar gewöhnlich dadurch, dass das Peristom infolge der hygroskopischen Bewegungen seiner äusseren Zähne¹⁾ einen dichten Verschluss über der Mündung der Büchse herstellt.

1) Die Gattungen mit unbeweglichem Peristom wie *Polytrichum*, *Catharinaea* und Verwandte, deren Streubüchsen Goebel mit der Mohnkapsel vergleicht, sollen in dieser Mittheilung ganz unberücksichtigt bleiben. Auch im übrigen sei unser Bericht über Goebel's Ergebnisse auf die wesentlichen Gesichtspunkte beschränkt, ohne auf zahlreiche Einzelheiten einzugehen.

Wie an den Früchten von Veronica- und Mesembryanthemum-Arten, sowie von gewissen Cruciferen und Labiäten¹⁾ finden sich jedoch ausnahmsweise auch bei einigen Moosen (Diphyscium und Buxbaumia) Bauconstructionen, welche die Verbreitung der Fortpflanzungskörper durch den Regen begünstigen.²⁾ — Dass auch bei trockenem Wetter die Moossporen vor dem unmittelbaren Ausfallen meist gesichert sind und aus der entdeckelten Kapsel erst allmählich den Ausgang gewinnen können, lässt sich an eben aufgesprungenen, also reichlichst mit Sporen erfüllten Käpselchen von Ceratodon, Bryum, Plagiothecium, Amblystegium und manchen anderen leicht nachweisen. Ergreift man ein solches Organ am Stiele, so gelingt es auch bei starken Erschütterungen, z. B. wenn man die Hand wiederholt auf die Tischplatte aufstösst, kaum, ein irgend erhebliches Sporenquantum auszuschleudern. Diese Sesshaftigkeit der Sporenkörnchen rührt nach Goebel einerseits daher, dass diese in frisch geöffneten Büchsen noch feucht sind und daher zu Klumpen zusammenballen, andererseits ist dieselbe auf die Enge der zwischen den Peristomzähnen vorhandenen Spalten zurückzuführen. Besonders dicht ist naturgemäss dieser Verschluss, wenn der Mundbesatz aus zwei Kreisen besteht. Die Zähne des inneren sind nur ausnahmsweise hygroskopisch und bewahren daher ihre ursprüngliche, straffe oder etwas einwärts geneigte Stellung auch beim Austrocknen; zudem sind sie bisweilen an der Basis durch eine Membran verbunden. In allen Fällen sperren sie demnach schon für sich allein die Ausgangspforte der Büchse zum Theil ab. Die Spalten, die zwischen ihnen bleiben, werden nun aber gewöhnlich noch durch die Zacken des äusseren Ringes verengt, die sich nur in wenigen Fällen in der Trockenheit dauernd gänzlich abspreizen (flach ausbreiten oder büschelig divergiren), meistens vielmehr wenigstens theilweise über der Büchsenmündung einwärts geneigt bleiben. (S. Fig. 1.)

So kommt ein sehr vollkommener Streuapparat zu Stande, aus dem die Sporen durch Windstösse jedenfalls erst nach fortgeschrittener Austrocknung allmählich entfernt werden können.

Das Peristom wirkt aber, wie Goebel vielfach beobachtet hat, auch activ bei der Ausstreuung der Sporen mit. Die äusseren Zähne

1) Ueber diese von Ascherson als Hygrochasia bezeichnete Erscheinung s. u. a.: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1883, S. 339 u. 360, sowie 1892, S. 94. — Botan. Jaarboek der Dodonaea in Gent, 1889, S. 91, 1890, S. 48 u. 1891, S. 95. — Natural Science, 1894, S. 284.

2) S. Goebel: Ueber Sporenausstreuung durch Regentropfen, Flora 1896, Bd. 82, S. 480—482.

nehmen nämlich bei ihren hygrokopischen Auswärtsbewegungen oftmals Sporenkörner, die ihnen anhaften, nach aussen mit, um sie dort fallen zu lassen; die Auszweigungen des inneren Mundbesatzes fungiren sogar nicht selten als wirkliche Schleuderorgane. Goebel berichtet dies von Fissidentaceen, Hypnaceen und Mniaceen, vermuthet aber eine weitere Verbreitung des Schnellmechanismus. Eine nähere Beschreibung desselben fehlt bis jetzt.

Ueber den mikroskopischen Bau des Peristoms in seinen Grundzügen gewährt bereits das Sachs'sche Lehrbuch der Botanik (III. Aufl. 1873, S. 334 und 335 mit Figg. 250 und 251) kurze, aber angemessene Auskunft. Dort ist entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, dass der äussere Mundbesatz aus Resten der gemeinschaftlichen Grenz wand zweier concentrischer Zellmäntel besteht. Demgemäss ist er durch-

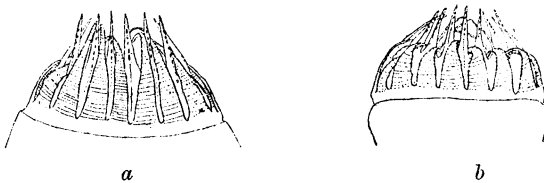


Fig. 1. *Brachythecium velutinum*. Peristom. *a* benetzt; *b* trocken.

weg aus zwei Lamellen zusammengesetzt, von denen die eine der ursprünglichen Innenwand des äusseren Mantels angehört, die andere die Aussenwand des inneren darstellt. Beide sind übrigens oft durch Reste der anstossenden Radialwände verstärkt.

Einen näheren Aufschluss über die Variationen dieses Grundplanes bei verschiedenen Gattungen erhalten wir aus einer Abhandlung H. Dihms: „Untersuchungen über den Annulus der Laubmoose“ (Flora 1894, Ergänzsb. S. 286—349). Diese Arbeit beschäftigt sich zwar in erster Linie mit dem Bau und dem Verhalten des Zellenringes, der bei den Laubmoosen zwischen Urne und Deckel eingeschaltet ist und durch seine Formänderungen beim Aufquellen das Ablösen des letzteren bewirkt. Der Verfasser berührt jedoch gelegentlich auch die charakteristischen Eigenthümlichkeiten der äusseren Peristomzähne und hat von diesen auf den beigegebenen drei Tafeln die Partien, welche dem Annulus benachbart sind, im Längsschnitt jedesmal mit abgebildet. Auf die Eigenart der hygrokopischen Bewegungen dieser Zähne ausserdem noch einzugehen, lag für Dihm keine Veranlassung vor, und somit steht die von Goebel, wie oben erwähnt, vermisste Untersuchung über die Abhängigkeit dieser Be-

wegungerscheinungen von dem anatomischen Bau des Peristoms bis jetzt noch aus.

Folgende Fragen treten uns in dieser Hinsicht besonders entgegen. Warum sind die Zacken des äusseren Mundbesatzes hygroskopisch empfindlich, die des inneren zumeist nicht? Warum krümmen sich erstere infolge der Austrocknung bei einigen Gattungen einwärts, bei anderen nach aussen? Wie kommt es, dass bei anderen Peristomen die Trockenkrümmungen des basalen und des Spitzentheils entgegengesetzte sind, oder, was das auffälligste ist, dass häufig die Zähne als Ganzes sowohl beim Austrocknen als bei der Benetzung oscillatorischen Bewegungen unterliegen? Wie ist endlich der oben erwähnte Schleuderapparat mancher Moose mechanisch zu erklären? ¹⁾

Mit der Beantwortung dieser Fragen sollen sich die nachfolgenden Zeilen beschäftigen. Zur Untersuchung sind von mir (alphabetisch geordnet) folgende Species herangezogen worden:

Amblystegium serpens Br. & Sch.	Grimmia pulvinata L.
Barbula muralis L.	Homalia trichomanoides Br. & Sch.
" unguiculata Hedw.	Homalothecium sericeum Br. & Sch.
" subulata L.	Hypnum cupressiforme L.
Brachythecium Rutabulum Br. & Sch.	" Schreberi Willd.
Brachythecium velutinum Br. & Sch.	Mnium cuspidatum Hedw.
Bryum nutans Schreb.	" punctatum Hedw.
" capillare Hedw.	Neckera complanata Hedw.
" argenteum L.	Orthotrichum affine Schreb.
Camptothecium lutescens Br. & Sch.	" anomalum Hedw.
Ceratodon purpureus L.	" diaphanum Schroed.
Dicranum scoparium Hedw.	Plagiothecium silesiacum Schpr.
Dicranella heteromalla Schpr.	" silvaticum Br. & Sch.
Fissidens taxifolius Hedw.	Pylaisia polyantha Schpr.
Funaria hygrometrica L.	Rhynchostegium murale Br. & Sch.

Für die Bestimmung einiger mir zweifelhaft gebliebener Species habe ich Herrn Warnstorff freundlichen Dank abzustatten. Ganz besonders fühle ich mich aber dem Herausgeber dieser Zeitschrift und Herrn Dr. Dihm verpflichtet. Auf Anregung des Herrn Prof. Goebel stellte mir nämlich Herr Dr. Dihm in selbstloser Bereit-

1) Eine active Mitwirkung des Peristoms beim Abheben des Deckels habe ich nie wahrnehmen können.

willigkeit die sämtlichen Mikrotom-Serienschnitte zur Verfügung, die ihm zu seiner eigenen Annulusuntersuchung gedient hatten. Herr Dr. Dihm hatte ferner die grosse Güte, ausserdem noch eine Reihe von Mikrotompräparaten eigens für die vorliegende Untersuchung herzustellen. — Erwies sich auch in vielen Fällen die Heranziehung von Schnitten für die anatomische Kenntniss des äusseren Mundbesatzes als nicht durchaus nothwendig — dann nämlich, wenn die Zähne desselben in grösserer Zahl (32) auftreten und somit schmal genug sind, um in Profilstellung auch im polarisirten Lichte eine unmittelbare Untersuchung zu gestatten —, so boten mir die Dihm'schen Schnitte doch auch in diesen Fällen eine willkommene Gewähr für die Richtigkeit der Beobachtung. Sind die Zähne eines Peristoms weniger zahlreich und daher breiter, so kann man der Schnitte gar nicht entbehren; ich empfand es daher als eine grosse Erleichterung, der Herstellung eigener Schnittpräparate durch Herrn Dr. Dihm's Entgegenkommen grossentheils entgehen zu sein. Insbesondere wären mir aber Messungen über die Schrumpfungs- und Quellungsmaasse isolirter Membranlamellen des Peristoms ohne Dihm's Präparate nicht möglich gewesen.

Abgesehen von der Feststellung des hygroskopischen Verhaltens der Einzelzähne und des ganzen Peristoms bei den verschiedenen Gattungen (von denen übrigens nur frisch eingesammelte und wo möglich eben aufgesprungene Exemplare in Betracht gezogen wurden), war mein Hauptaugenmerk auf die Frage concentrirt, inwieweit bei den Membranlamellen des Peristoms die innere Struktur, soweit sie aus der Schichtung und Streifung oder im polarisirten Licht erkennbar ist, für die Eigenart jener Bewegungen maassgebend sei. Nach Ausweis der bisher vorliegenden Arbeiten kann es ja nicht mehr zweifelhaft sein, dass bei der überwiegenden Mehrzahl der hygroskopischen Mechanismen, die wir bei den Gefässpflanzen finden, die Spannungen der antagonistischen Membranen vorzugsweise durch die Kreuzung der Hauptaxen ihrer Schrumpfungsellipsoide verursacht sind. Die abweichenden Fälle beweisen, dass es der Pflanze auch möglich ist, genügende Spannungen zu erzielen, wenn jene Schrumpfungachsen parallel gestellt sind, indem sie dann unabhängig von der Axenlage das Quantum des Imbibitionswassers (die Quellungsfähigkeit) verschieden gross wählt — die Giltigkeit der Regel heben sie jedoch nicht auf.

Es ist nun eine interessante Thatsache, dass auch beim Peristom der Laubmoose zwar beide Hilfsmittel zur Erzielung der hygroskopischen Bewegungen zur Anwendung kommen, das zweite allein

für sich aber nur in ganz untergeordnetem Maasse. Fast immer finden wir, wie sich am raschesten aus der optischen Reaction im polarisirten Licht ergibt, in den beiden Membranlamellen des äusseren Peristoms auf dem Längsschnitt die Axen der Schrumpfungsellipsen gekreuzt. Bei dem inneren Peristom habe ich dies nie beobachtet und schreibe eben diesem Umstande die hygroskopische Unempfindlichkeit des inneren Mundbesatzes zu.

Da sich nun in den Figuren, welche der vorliegenden Mittheilung beigegeben sind, die Wiedergabe der Polarisationsfarben, die zu den erwähnten Schlüssen berechtigen, aus naheliegenden Gründen verbietet, so habe ich bei der figurlichen Darstellung den Ausweg gewählt, in die Zeichnung der einzelnen Membranlamellen, die (optisch erschlossene) Richtung der Hauptaxen der betreffenden Schrumpfungsellipsen einzutragen. Diese sind durch kurze Striche angedeutet, die sich in manchen Figuren naturgemäss zu Streifen- oder Schichtlinien zusammenschliessen. Nur wenn diese Schichtungs- oder Streifungslinien bereits im gewöhnlichen Licht klar zu erkennen sind, habe ich sie durch länger ausgezogene Linien angedeutet (s. die Aussenlamelle $e-e$ in den Fig. 3 *a* und *b*, 6, 10 *b* und 13 *c*).

Es sei nun ausdrücklich hervorgehoben, dass die Eintragung dieser Strichelung (ihren Hauptzügen nach) auf durchaus exacter Grundlage beruht und von jeder speculativen Beimischung, also von den specielleren Vorstellungen über den Aufbau der Zellhäute aus Micellen, Trichiten, Dermatosomen, Globuliten u. dergl. unabhängig ist. Dass und wie die optischen und die Schrumpfungssachsen der pflanzlichen Membranen zusammenhängen, ist ja im Allgemeinen mit Sicherheit seit längerer Zeit festgestellt und hat sich auch im Laufe dieser Untersuchung überall wieder bestätigt. Wer sich also rein an die thatsächlichen Beobachtungen halten will, betrachte in den beigegebenen erläuternden Figuren die Richtung der Strichel lediglich als die der geringsten Schrumpfung an der betreffenden Stelle der Membran. Der Anhänger der Micellartheorie darf sie aber auch als Hauptrichtung der Micellarreihen ¹⁾ auffassen; und es steht ferner kaum etwas im Wege, dass diejenigen, welche im Gegensatz zu Nägeli der Theorie der „Porenquellung“ huldigen, wie Arth. Meyer und Bütschli event. den Verlauf der Trichite oder der wasserführenden Hauptkanäle ¹⁾ mit dem der Strichelung zusammenfallen lassen. Es kann nach meiner Meinung ja kaum in Zweifel gezogen werden, dass die Hauptaxen der Schrumpfungsellipsoide die Linien des engsten

1) bezw. ihrer Projectionen auf die Zeichenebene.

Zusammenhanges der festen Theilchen in der imbibirten Membran angeben, mag man sich auch das Zustandekommen der Volumvergrößerung bei der Wasseraufnahme auf die eine oder die andere Weise vorstellen. Der wesentliche Gegensatz zwischen der älteren Auffassung Nägeli's und derjenigen der Verfechter der Poren- oder Wabenquellung scheint sich mir hauptsächlich dahin zuzuspitzen, dass die festen Substanzcomplexe der durchtränkten Pflanzenmembran nach Nägeli durch das Imbibitionswasser in gewissem Sinne inselartig von einander getrennt werden, nach der Ansicht Meyer's und Bütschli's dagegen durchweg zusammenhängende Züge bilden, die durch feste Querbrücken verbunden sind. Die Anschauung Nägeli's erfreut sich des Vorzuges, dass sie es leichter verständlich macht, wie trockene pflanzliche Zellhäute bei Wasseraufnahme nach einzelnen

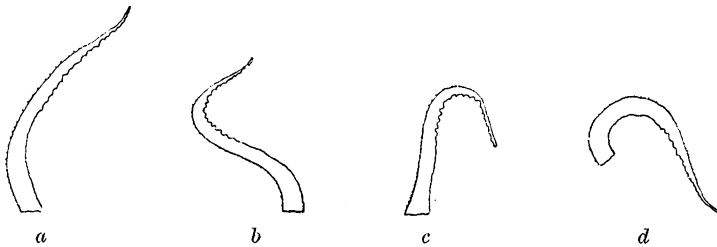


Fig. 2. *Rhynchosstegium murale*, Einzelzahn des äusseren Peristoms bei verschiedenen Stufen des Wassergehalts. *a* nach längerem Liegen im Wasser; *b* sofort nach der Verdunstung des Wassers; *c* Dauerform im Trockenzustand; *d* sofort nach der Benetzung.

Richtungen bisweilen ganz ausserordentlichen Volumvergrößerungen unterliegen können, ohne dass in diesen Richtungen eine Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze¹⁾ eintritt oder nach irgend einer anderen eine Verkürzung wahrnehmbar ist.

Während wir nun nach dem Gesagten durch die Untersuchung im polarisirten Licht in den Stand gesetzt sind, die relativen Schrumpfungsmaasse der Membranlamellen in den Peristomzähnen grösstentheils auf die Anordnung der Schrumpfungsaxen zurückzuführen, so beansprucht die ungleiche hygroskopische Empfindlichkeit der Lamellen, wie sie häufig zu bemerken ist, noch eine allgemeine Erörterung.

1) Bei trockenem entleerten Antheren einiger Monokotylen erreicht die Längenzunahme infolge der Benetzung den Betrag von ca. 100%; trotzdem kehren dieselben beim Austrocknen auf das ursprüngliche Volumen zurück, wenn man auch den Imbibitionsprocess mehrmals wiederholt; also muss der Längenzuwachs bei der Wasseraufnahme ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze vor sich gehen.

Mich dünkt, dass auch diese einer Erklärung aus der Wandstruktur zugänglich ist. Um dieses aus einander zu setzen, knüpfen wir an ein speciellcs Beispiel an. In den Figuren 2 *a* bis 2 *d* ist ein und derselbe Zahn des äusseren Mundbesatzes von *Rhynchostegium murale* auf verschiedenen Stufen des Imbibitions- und Schrumpfungsprocesses in Profilstellung abgebildet. Die Form *a* bewahrt er dauernd bei längerem Verweilen in Wasser. Sobald aber beim Verdunsten desselben das letzte Flüssigkeitshäutchen, das ihn umgibt, verschwindet, geht er augenblicklich in die Form *b* über, in welcher sein unterer Theil stark auswärts gekrümmt erscheint. Sehr bald beginnt nun diese Concavität sich abzufachen, und der Zahn krümmt sich ruckweise hin und her, bis er die Dauerform *c* des Trockenzustandes erreicht, in

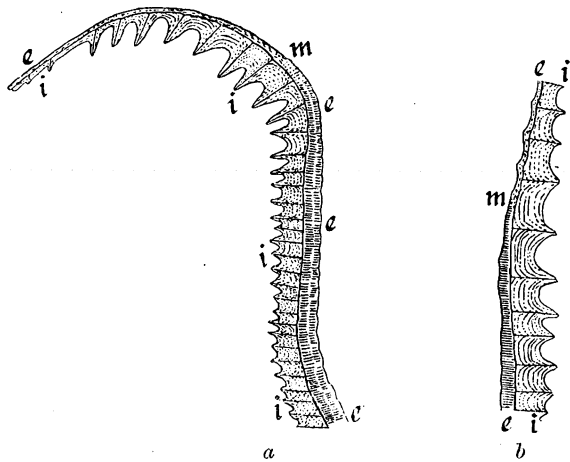


Fig. 3. *Amblystegium serpens*. Längsschnitte eines äusseren Peristomzahnes; Schema der Wandstruktur. *a* beim trockenen Zahn; *b* an einem Mittelstück des feuchten Zahnes aus der Gegend der Biegungsstelle *m* von Fig. 3 *a*; *e*—*e* äussere, *i*—*i* innere Lamelle.

der namentlich die Spitze stärker einwärts gebogen ist, als in dem Dauerzustand *a* der Wasserdurchtränkung. Wird er alsdann wiederum benetzt, so krümmt sich sein unterer Theil sofort vorübergehend stark einwärts (Fig. *d*), um sogleich umzukehren, bis die Form *a* wiederhergestellt ist.

Die Wandstruktur von *Rhynchostegium* möge man aus den Figuren 3 *a* und *b* entnehmen. Diese beziehen sich allerdings nicht unmittelbar auf *Rhynchostegium*, sondern auf *Amblystegium serpens*; jedoch ist der generische Unterschied wegen des übereinstimmenden

Aufbaues des äusseren Mundbesatzes ohne Belang. In der Fig. 3 *a* ist ein Zahn im Profil abgebildet, der im Dauerzustand der Austrocknung eine deutliche Auswärtskrümmung der Basis bewahrt hat. Die Schichtungslinien der Innenlamelle sind, wie bereits früher bemerkt, aus ihrem optischen Verhalten im polarisirten Licht erschlossen. Die Querstruktur, welche die Aussenlamelle von unten an bis zum Punkte *m* des Zahnbuges aufweist, tritt schon ohne Polarisationsapparat durch eine grobe Radialstreifung derselben hervor, die auch auf der Flächenansicht der Aussenlamelle als Querstreifung auffällig wird. In der Richtung dieser Querlinien der Flächenansicht verläuft nach Ausweis der optischen Reactionen die längste Schrumpfungssaxe der Aussenlamelle; ihre kürzeste ist längsgestellt. In dieser Lamelle übertrifft somit die Contraction in der Längsrichtung sogar diejenige in der radialen, die sonst bekanntlich fast durchweg das Maximum darstellt. Es kann also nicht auffallen, wenn sich der Zahn (soweit die Querstreifung reicht) beim Wasserverlust nach aussen, bei der Benetzung stark nach innen krümmt, wie es die Figg. 2 *b* und 2 *d* thatsächlich zeigen. Nun ist aber die Innenlamelle, wie die Abbildungen 3 *a* und *b* nachweisen, entwicklungsgeschichtlich nicht allein aus der äusseren Tangentialwand ihrer Erzeugerinnen aufgebaut, sondern von den erzeugenden Zellen ist auch ein Theil der Radialwände erhalten geblieben. Diese stehen eng gedrängt und die Verdickungsmassen der Innenlamelle gehören zu einem ganz erheblichen Theile diesen Radialwänden an, d. h. ihre Hauptschrumpfungssaxen sind grossentheils radial gerichtet. Einen Beleg dafür liefert das Verhalten der genannten Lamelle im polarisirten Lichte, aus dem der Schichtenverlauf unserer Zeichnung näherungsweise erschlossen ist. Uebrigens lehrt auch die directe Beobachtung an isolirten Stücken der Innenlamelle, dass sie sich bei der Benetzung stark in die Länge und Breite dehnt, dass ihr Wassergehalt somit ein recht beträchtlicher ist.¹⁾ Hiernach ist es leicht verständlich, dass die oben beschriebenen kräftigen Quellungs- und Schrumpfungskrümmungen (der Figg. 2 *a* und *d*), die von der Aussenlamelle ausgehen, durch die innere zum Theil paralyisirt werden, ja dass in der Nähe der Stelle *m*, wo die Radialstruktur der Aussenlamelle in die Längsstruktur übergeht (vgl. namentlich

1) Ihr Quellungsmaass steigt bis auf 40, das der Aussenlamelle bis gegen 60 %/o. Vgl. die Figg. 13 *a* und *b*, Seite 156 mit einander und mit 13 *c* und *d*. Diese Figuren zeigen, dass sich beide Lamellen beim Wechsel des Wassergehaltes auch unabhängig von einander krümmen. Von diesem Umstande kann aber hier abgesehen werden, da er zunächst nicht in Betracht kommt.

Fig. 3 b), die Quellung und Schrumpfung der Innenlamelle überhaupt überwiegt.

Warum treten aber in dem unteren Theile des Zahnes die Volumveränderungen der Innenlamelle erst später ein, als die der äusseren, so dass sie, wie sich in den Fig. 2 b und c kundgibt, erst nachträglich die krümmenden Wirkungen der letzteren hemmen? Ich möchte die Ursache dieser Erscheinung darin suchen, dass der Aufbau der äusseren Wandlage des Zahnes für die rasche Ab- und Zuleitung des Imbibitionswassers auf dem kürzesten Wege zu und aus der Atmosphäre günstiger ist als der der inneren.

Wie nämlich schon zum Theil aus den Abbildungen Dihm's hervorgeht, ist bei sämmtlichen hier in Betracht kommenden Gattungen die Radialstreifung der Aussenlamelle so stark ausgeprägt, dass die Schichtung ihr gegenüber gänzlich unterdrückt ist. Mag man nun über die Constitution der pflanzlichen Zellhaut im Allgemeinen auch verschieden denken, so dürfen wir es nach den Erfahrungen von Correns¹⁾ an anderen Membranen doch für sehr wahrscheinlich erachten, dass die Streifung unserer Membran mit einem Wechsel des Wassergehalts verknüpft ist. Nach der micellaren Auffassung würde also in der Aussenlamelle das Vorhandensein breiter, sehr wasserreicher Radialstreifen anzunehmen sein, die durch wasserärmere getrennt sind. Die Anhänger der Porenquellung werden sich an Stelle der besonders wasserreichen Substanzstreifen offene Radialkanäle vorstellen, auf deren Wasserfüllung die Quellung, die ja vorwiegend längsgerichtet ist, in erster Linie beruht. Beiderlei Anschauungen führen mithin übereinstimmend zu der Vorstellung, dass in der feuchten Aussenlamelle zahlreiche radiale, wasserführende Strassen vorhanden sind, die frei nach aussen münden, da sich die Streifen bis an die Oberfläche verfolgen lassen, und eine cuticularisirte Grenzschicht nicht vorhanden ist. So kann nach meiner Auffassung das Wasser in die trockene Aussenlamelle infolge ihrer Radialstruktur und Streifung weit rascher eindringen, als in die innere, deren von Wasser erfüllte Interstitien aller Wahrscheinlichkeit nach ein complicirtes, englumiges Netz bilden und somit nach aussen weit mehr abgeschlossen sind. Um diese Strukturunterschiede richtig zu schätzen, beachte man, dass die Strichelung der Innenlamelle in unseren Figuren nur auf Grund der optischen Reactionen eingetragen ist. Im gewöhn-

1) Zur Kenntniss der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. Pringsh. Jahrb. XXIII, S. 324 ff.

lichen Lichte erscheint ihre Substanz dagegen auch bei stärkerer Vergrößerung homogen, während die Streifung der äusseren schon bei mässiger Vergrößerung nicht zu übersehen ist.

Das Verhalten des Peristoms von *Camptothecium lutescens* ist insofern lehrreich, als es erkennen lässt, dass der Grad der hygroskopischen Empfindlichkeit und das Maass des Wassergehaltes einigermaassen von einander unabhängig sind. Man betrachte die Figuren 4 *a* bis *d*, welche der Figur 2 genau entsprechen, sich aber auf *Camptothecium* statt auf *Rhynchostegium* beziehen. In Figg. 4 *b* und *d* ist zu erkennen, dass auch bei *Camptothecium* der gestreifte Basaltheil der Aussen-

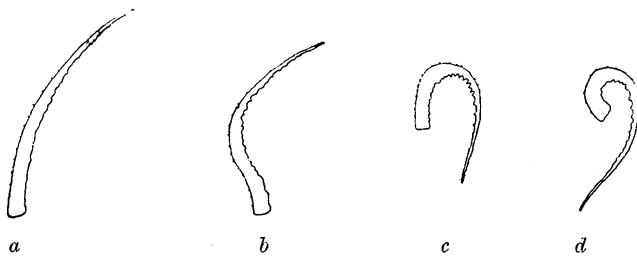


Fig. 4. *Camptothecium lutescens*. Aeusserer Peristomzahn. *a* Dauerform des feuchten Zustandes; *b* erste (vorübergehende) Schrumpfform; *c* Dauerform des trockenen Zustandes; *d* erste (vorübergehende) Quellungsform.

lamelle das Wasser rascher abgibt und aufnimmt als die innere. Die Fig. 4 *c* lehrt aber, dass die Einwärtskrümmung des Dauerzustandes der Trockne, die sich bei *Rhynchostegium* auf den oberen Abschnitt des Zahnes beschränkt, bei *Camptothecium* auch auf den basalen hinübergreift, offenbar weil auch dort die Innenlamelle trotz der grösseren Empfindlichkeit des äusseren im Dauerzustand der Durchtränkung (Fig. 4 *a*) einen höheren Wassergehalt besitzt als diese. Wohlgemerkt ist die Wandstruktur des Peristoms von *Camptothecium* nicht wesentlich verschieden von der des *Rhynchostegium*- oder des *Amblystegium*-Peristoms, die in Fig. 3 skizzirt ist. Es brauchen ja nur geringfügige Aenderungen in einer gegebenen Zahnstruktur einzutreten, um etwa das Maass der Wasseraufnahme in der äusseren Lamelle herabzusetzen, in der inneren zu steigern. Das erstere würde z. B. der Fall sein, wenn die Breite der weichen, wasserreichen Streifen im Verhältniss zu der der dichten vermindert wäre; das letztere, wenn die Mächtigkeit des radial verlaufenden Schichtenkomplexes der

Innenlamelle erhöht, oder der Wasserreichthum ihrer Gesamtsubstanz vermehrt würde.¹⁾)

Es ist von Interesse, dass solche quantitative Variationen der Struktur auch bei derselben Species auftreten können. Ja bei *Homalothecium sericeum* fand ich an 30 entdeckelten und frischen Kapseln desselben halbhandgrossen Rasens, die mehrere Stunden im Wasser verweilt hatten, dass die äusseren Peristomzähne bei etwa der Hälfte derselben nahezu parallel zu einander gerichtet, bei etwa einem Drittel stark convergent waren und bei einem Sechstel deutlich divergirt. Bei der letztgenannten Gruppe war von den vorher besprochenen Oszillationen nichts zu bemerken, sie krümmten sich beispielsweise beim Trocknen sofort einwärts, während bei den übrigen beiden Gruppen dieser Einwärtsbewegung eine geringere oder erheblichere Auswärtsbewegung vorausging.

Solche Variationen machen eine scharfe Abgrenzung der Peristome nach der Besonderheit der hygroskopischen Bewegungen unthunlich. Andererseits ist aber auch eine Gruppierung derselben nach rein verwandtschaftlichen Rücksichten nicht empfehlenswerth, da sich beispielsweise *Pylaisia* in ihrem Verhalten von dem der verwandten *Hypnaceen* erheblich unterscheidet. Die nachfolgende Anordnung erschien mir vom anatomisch-physikalischen Standpunkt aus als die geeignetste.

A. Peristome mit ausschliesslicher oder vorwiegender **Einwärtskrümmung** der schrumpfenden Aussenzähne: *Ceratodon*, *Barbula*, *Pylaisia*.

B. Peristome mit ausschliesslicher oder vorwiegender **Auswärtskrümmung** der schrumpfenden Aussenzähne: *Orthotrichum*, *Grimmia*, *Dicranum*, *Dicranella*; *Funaria*; *Fissidens*.

C. Peristome mit starker **oszillatorischer** Bewegung der Aussenzähne beim Schrumpfen und Quellen: *Hypnum*, *Amblystegium*, *Plagiothecium*, *Rhynchostegium*, *Brachythecium*; *Campothecium*; (*Homalothecium*) — *Neckera*, *Homalia* — *Bryum*, *Mnium*.

Gruppe A. *Ceratodon*, *Barbula*, *Pylaisia*.

Peristome, welche auf dem Längsschnitt vorwiegend Längsstruktur der äusseren und Querstruktur der inneren Lamelle aufweisen.

1. *Ceratodon purpureus*.

a) Ring. Hat man trockene, ausgereifte, aber noch nicht aufgesprungene Käpselchen von *Ceratodon* in Wasser gelegt, bis sie

1) Auch die relative Mächtigkeit der Lamellen spielt natürlich für das Gesammtergebniss ihrer gegensätzlichen Wirkungen auf einander eine Rolle.

völlig damit durchtränkt sind, so gelingt es gewöhnlich leicht, ihren Deckel abzulösen, indem man über das auf dem Objectträger liegende Organ mit der Nadel von der Basis bis zur Spitze hinstreicht. Unter dem Mikroskop kann man dann neben dem Deckel und der Büchse den in mehrfacher Windung aufgerollten Annulus mit seinen stark gequollenen Zellen wahrnehmen. An ihm fiel mir besonders auf, dass er sich beim Abdunsten des adhären den Wassers unter starker Contraction des gequollenen Theils sofort und mit einem Male wieder rückwärts einrollt und somit in seine ursprüngliche Form zurückkehrt. Diese momentane Umkehr des Ringes hatte ich nach den Mittheilungen Dihm's¹⁾ nicht erwartet. Denn nach Dihm soll die Formänderung des Annulus beim Quellen auf der wasseranziehenden Kraft eines Schleimes beruhen, der das Zelllumen grossentheils erfüllt und durch seine Quellung die Annuluszellen, die auf dem Kapselquerschnitt in natürlichem Zustande schmal bandförmig und radial gestreckt sind, unter Verkürzung ihres radialen Durchmessers ellipsoidisch aufbläht, (vgl. Dihm l. c. Tafel VII, Figg. 4 und 5), wobei die verdickte, feste, cuticularisirte Aussenfläche des Ringes der Querdehnung widersteht. Er erscheint mir nach der oben angeführten Erfahrung zweifelhaft, ob die quellende Substanz der Annuluszellen die Bezeichnung „Schleim“ wirklich verdient. Denn man rechnet zu den charakteristischen Kennzeichen eines solchen gewöhnlich die Eigenschaft, aufgenommenes Wasser lange festzuhalten und somit nur sehr langsam auszutrocknen. Daher möchte ich die fragliche Quellsubstanz als feste Verdickungsmasse der Ringzellenwände ansprechen, die wegen ihrer hohen Quellbarkeit etwa mit den Verdickungsschichten der Quellzellen in der Scheidewand von Veronica-Kapseln und im Exocarp von Mesembryanthemumfrüchten²⁾ in Parallele zu stellen ist. Sie ist im Ceratodon wie im Funariaannulus hauptsächlich den Radialwänden angelagert, so dass das Lumen der Ringzellen, wenn man von oben auf den Ring herabsieht, nur einen schmalen Radialkanal bildet. Doch findet sie sich auch an der inneren und äusseren Tangentialwand. Dem entsprechend redet Dihm an einer Stelle von Schleim, „der die Wände überzieht“.

Abgesehen von dieser redactionellen Ausstellung stimme ich jedoch mit Dihm's Erklärung der Formänderungen des Ringes in allem

1) l. c. pag. 294.

2) Vgl. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1883, pag. 339: Ueber einige Fruchthäuse, die ihre Samen bei Benetzung freilegen, nebst Berichtigung dazu l. c. pag. 360.

Wesentlichen überein. Ich möchte dieselbe etwa folgendermaassen formuliren.

Die äussere Grenzschicht der Wandung jeder Annuluszelle ist weniger quellungsfähig, als die innere Verdickungsmasse derselben. Da diese letztere nun bei reichlicher Wasserzufuhr ihr Volumen stark vergrössert, so wird die weniger quellbare Grenzschicht der Annuluszellen tangential gespannt. Ihre Fläche wäre im Verhältniss zum vergrösserten Zellvolum viel zu klein, wenn die ursprüngliche schmale und gestreckte Form der Zelle beibehalten würde, denn die Grenzschicht ist nicht dehnbar genug, um ihren Umfang dem neuen Zellvolum entsprechend zu vergrössern. Somit nähert sich die Gestalt der Zelle auf dem Querschnitte unter Verkürzung des radialen und Verbreiterung des quertangentialen Durchmessers mehr der Kreisform, weil dieser bei einem gegebenen Inhalt der kleinste Umfang zukommt.

Soviel über die Einzelzelle des Ringes. Wenn dieser in seiner Gesamtheit bei der geschilderten Querverbreiterung jeder Einzelzelle ungefähr seine Form bewahren sollte, so müsste selbstverständlich sowohl seine dem Inneren der Kapsel zugewandte Umfangslinie, als auch seine äussere Peripherie jener Querverbreiterung entsprechend wachsen. Dieser Längenzunahme des Umfangs ist nun auf der ursprünglichen Innenseite des Ringes kein Hinderniss in den Weg gelegt. Zwar kann sich die Flucht der inneren Tangentialwände der Annuluszellen nicht entsprechend dehnen. Dafür lösen sich aber diese Zellen dort theilweise von einander, indem sich ihre Radialwände in der Mittellamelle bis zu einer gewissen Tiefe spalten (s. Dihm l. c. Tafel VII, Fig. 5). Hierdurch gestatten sie, gemeinsam mit den ursprünglichen Tangentialwänden ebenso viele abgerundete Zacken darstellend, die Umfangsvergrösserung der morphologischen Innenseite des Ringes mit Leichtigkeit. Anders liegen die Verhältnisse an der äusseren Peripherie des Annulus. Hier wird die Spaltung der Radialwände von aussen durch den festen Zusammenhang der stark verdickten und cutisirten Aussenhaut unmöglich gemacht. Da diese der Dehnung ebenfalls nicht nachgibt, so kann sie nicht länger mehr die convexe Seite des Ringes bilden, sondern muss auf die concave rücken, indem dieser sich umgekehrt einrollt.

Kurz gesagt, wird demnach die Richtung der durch eine Aenderung des Wassergehalts hervorgerufenen Krümmungsänderung bei dem Laubmoosannulus, wie bei dem des Farnsporangiums und bei der Faserschicht der Autherenklappen durch die ungleichen Festigkeitsverhältnisse ihrer morphologischen Innen- und Aussenfläche be-

stimmt. Die treibende Kraft hat wie bei den Antheren vorzugsweise in den Radialwandungen ihren Sitz, deren innere Verdickungslagen sehr quellbar sind; jedoch greift diese Quellschubstanz auch auf die Tangentialwandungen über.

b) Peristom. Beobachtet man das Peristom der eben entdeckelten Ceratodon-Kapsel beim Austrocknen unter dem Mikroskop, so sieht man, wie sich seine 32 Zähne namentlich an der Spitze stark einwärts krümmen. Durch Querriegel im unteren Theil zu 16 Paaren verbunden, bilden sie insgesamt eine ungefähr eiförmige Reuse, in deren Innerem man einen Ballen Sporenstaub erblickt. In diesen Innenraum reichen auch die lockig gebogenen Enden der Zähnchen hinab.



Fig. 5a



Fig. 5b



Fig. 6

Fig. 5. *Ceratodon purpureus*. Peristomzahn im Profil. *a* trocken; *b* feucht. *e-e* äussere, *i-i* innere Lamelle.

Fig. 6. *Ceratodon purpureus*. Basis eines Peristomzahnes, Längsschnitt, Schema der Wandstruktur.

Wie Fig. 5a erkennen lässt, weichen die Gabelzinken eines Doppelzahnes, an Antilopenhörner erinnernd (daher wohl auch der Gattungsname) oben seitlich auseinander und greifen mit ihren eingerollten Enden, wie am besten ein Blick auf das Peristom von oben her wahrnehmen lässt, vielfach zwischen die Zinken von anstossenden oder gegenüberstehenden Zähnen ein. Der Beobachter der frisch entdeckelten Büchse findet aber vorläufig keine Zeit, um solche Einzelheiten genauer zu studiren; denn er wird zunächst durch das Bombardement gefesselt, das inzwischen seitens des Peristoms mit den Sporen als Wurfgeschossen eröffnet worden ist.

Unter dem Einfluss der unwillkürlichen Atemzüge des Beobachters sind nämlich die schlanken Endigungen des Mundbesatzes in fortwährender, hin- und hergehender Bewegung. Ihre Spitzen greifen,

bei zunehmendem Austrocknen sich stärker einwärts krümmend, mit ihren Locken in den Haufen des Sporenstaubes hinein und führen bei der Einwirkung des Hauches Partien desselben nach aussen mit sich, wo die Sporenkörnchen abtrocknen, während sie noch den Zähnen anhaften. Das Abschleudern derselben kommt nun folgendermaassen zu Stande. Durch das Ineinandergreifen der 32 Endlocken des Peristoms werden die einzelnen Zinken desselben in den hygroscopischen Bewegungen, die sie bei voller Freiheit und Unabhängigkeit von einander ausführen würden, vielfach gehemmt. Namentlich tritt oft der Fall ein, dass Zähne, die nach auswärts streben, von anderen, deren Bewegung ebenfalls nach aussen gerichtet ist, infolge der Reibung einwärts oder seitlich mitgeführt werden, bis sie von diesen abgleiten und elastisch zurückschnellen. Hierbei werden nun die anhaftenden Sporen weggesprengt. Schon nach kurzer Beobachtungszeit findet man die nächste Umgebung des Käpselchens auf dem Objectträger mit derart abgeschleuderten Sporen bedeckt. In der freien Natur wird jedenfalls die Wirkung des Athemhauches durch Feuchtigkeit zuführende Luftströmungen, denen austrocknende folgen, ersetzt.

Aus der Untersuchung eines Zahnlängsschnitts im polarisirten Lichte können wir sofort entnehmen, warum die Krümmung des Peristoms beim Schrumpfen einwärts gerichtet ist. Von der Spitze bis an die Basis heran hat die Innenlamelle *i* nämlich Quer-, die äussere Längsstruktur. (S. den oberen Theil der Fig. 6.) Nun nimmt man aber an trockenen Büchsen, die bereits seit längerer Zeit geöffnet sind, wahr, dass ihre Peristomzähne durch eine auswärts gerichtete Krümmung ihrer Basis von einander entfernt worden sind; auch die völlig ausgetrockneten Einzelzähne zeigen stets an der Basis eine entschiedene Concavität ihrer Aussenseite (vgl. Fig. 5 *a*, von *u* bis unten). Der Polarisationsapparat lehrt, dass sich bei *u* der Fig. 6 auch das optische Verhalten beider Lamellen umkehrt; auf der ganzen nach dem Schrumpfen auswärts gekrümmten Strecke ist die Hauptschrumpfungssaxe in der Innenlamelle längsgestellt; die äussere erweist sich auch im gewöhnlichen Lichte sehr deutlich geschichtet, und diese Schichten haben einen ähnlichen Verlauf, wie bei *Amblystegium* (s. S. 138 Fig. 3) und Verwandten. Da diese Anordnung der Schichten es nach sich zieht, dass die Hauptschrumpfungssaxen in dem Basaltheil der Aussenlamelle grossentheils radial gerichtet sind, so bedingt sie hierdurch auch die starke Längsschrumpfung dieser Wandmasse und damit die Auswärtskrümmung der Zahnbasis.

Es fragt sich, ob die besprochene plötzliche Aenderung in der Bauconstruction, die an der Basis der Zähne eintritt, vielleicht für die Ausstreuung der Sporen von Vortheil ist. Wie schon gesagt, wird durch sie bei fortgeschrittener Austrocknung der Büchse ein Auseinanderweichen der anfänglich eng zusammengeneigten Reusenstäbchen des Peristoms bewirkt. Nun ist es wohl denkbar, dass die Ausstreuung des im Grunde der Büchse zurückgebliebenen Sporenstaubes, der den einwärts tauchenden Reusenenden nicht mehr erreichbar und somit dem Schleudermechanismus entzogen ist, nunmehr der Wirkung der Windstöße allein überlassen werden soll, und dass die Ausgangspforte der Sporen deshalb erweitert wird, damit diese durch den Stoss oder die saugende Wirkung des Luftzuges leichter herausgewirbelt werden können. Es lässt sich aber anderseits auch wohl vorstellen, dass die abweichende Construction der Zahnbasis schon in dem Schleudermechanismus eine Rolle spielt. Zweifellos ist nämlich dieser Theil des Mundbesatzes weniger hygroskopisch, als die schlanken Fäden, die er trägt. Wir haben nun schon am Schlusse des allgemeinen Theils (s. S. 138—142) auseinander gesetzt, wie durch die ungleiche Empfindlichkeit der Zahnpartien sowohl bei der Wasseraufnahme, wie namentlich bei der Wasserabgabe oszillatorische Ruckbewegungen zu Stande kommen können. Dasselbe ist möglicherweise bei dem *Ceratodon*-Peristom, wenn Aenderungen seines Gehaltes an Feuchtigkeit eintreten, auch der Fall, indem jeder Zahn z. B. bei Verminderung desselben durch die stärkere Einkrümmung des fädigen Theils zuerst nach innen und darauf durch die nachträgliche Krümmungsänderung der derberen Basis wieder um einen gewissen Betrag nach aussen geführt werden würde. Damit wäre auch die ungemein grosse, geradezu unruhige Beweglichkeit des *Ceratodon*-Peristoms verständlich geworden. In der That macht sich die Concavität an der Aussen- seite der Basis auch an einem abgelösten Einzelzahn, wenn man ihn der Austrocknung überlässt, erst später bemerkbar, als diejenige an der Innenseite des grösseren übrigen Theiles. Zu einer sicheren Entscheidung der Frage nach dem wirklichen Einfluss des basalen Peristomtheils auf den ganzen Schleudermechanismus bin ich jedoch nicht gelangt.

2. *Barbula unguiculata* (*muralis* und *subulata*).

Die 32 langfädigen Peristomzähne von *Barbula* sind bekanntermaassen bereits in der geschlossenen Kapsel schraubig gekrümmt und umschliessen, eng an einander gelagert (bei *subulata* unten verwachsen)

einen röhri gen Raum. Beim Austrocknen der geöffneten Kapsel winden sie sich, das Rohr oben verschliessend, namentlich an der Spitze etwa schopf- oder zopfartig zusammen. An der Basis treten sie dagegen bei *B. unguiculata* unter bauchiger Krümmung, die ihre Convexität nach aussen wendet, aus einander, so dass dort zwischen ihnen Spalten entstehen, aus welchen der Sporenstaub herausgeschüttelt werden kann. Man vergleiche die Fig. 3 in Goebel's Abhandlung, auf welche wir weiter unten noch zurückkommen werden.

Bei der Befeuchtung verringern die Peristomfäden die Zahl ihrer Windungen erheblich und, indem sie sich strecken, verschwindet der gedrehte Schopf des Rohrgipfels, sowie die korbartige Ausbauchung seiner Basis. Da aber die steiler aufsteigenden Windungen der feuchten Bartfäden nun loser neben einander liegen, so finden sich auf der mittleren und oberen Strecke des Rohres nunmehr breitere Spalten als zuvor. Bei *Barbula muralis* sieht man nach Regenzeiten die einzelnen Peristomfäden oft ganz von einander gelöst, nur noch schwach schraubig gekrümmt und sogar büschelförmig gespreizt. Beim Austrocknen drehen sie sich aber auch in solchen Fällen sofort wieder schraubig ein und um einander.

Alle diese Thatsachen sprechen dafür, dass die innere Lamelle dieser Fäden in der Richtung ihrer Schraubenlinie bei der Benetzung stärker quillt und dem entsprechend beim Wasserverlust in höherem Maasse schrumpft, als die äussere. Um diese Vermuthung zu prüfen, wurden die Schraubenfäden eines angefeuchteten Bärtchens von *B. unguiculata* durch Schnitte in so kurze Stücke zerlegt, dass diese in feuchtem Zustande nur noch etwa kommaförmig gekrümmt waren und eine nahezu ebene Kurve bildeten. Beim Austrocknen krümmten sich solche Bruchstücke der Erwartung entsprechend sofort nach innen, manchmal so stark, dass sich ihre Gestalt der Kreisform näherte; angehaucht gingen sie wieder in die flache Bogenform zurück. Das Gleiche wurde an den freien Peristomenden von *B. subulata* constatirt.

Im polarisirten Lichte erwies sich die Reaction der beiden Lamellen so schwach, dass es nicht wohl gelingt, ein sicheres Urtheil über sie abzugeben, wenn man nicht die entgegengesetzten Färbungen derselben Lamelle an verschiedenen Stellen des Gesichtsfeldes gleichzeitig vor Augen hat. An kreisförmig gekrümmten Bruchstücken, die dem eben angeführten Versuche entstammten und trocken in Canadabalsam untersucht wurden, liess sich jedoch mit Sicherheit constatiren, dass die hygroskopischen Krümmungen

des Peristoms auch hier mit der gegensätzlichen Wandstruktur beider Lamellen zusammenhängen.

In der Fig. 7 habe ich versucht, die optische Reaction eines solchen Bruchstückes wiederzugeben, wie sie sich ungefähr darstellt, wenn man das Gypsblättchen Gelb I benutzt. Dasselbe liefert nämlich im Verein mit der Profilwirkung des Zahns bei der Subtraktion Weiss, bei der Addition Bräunlichgelb, also Farbnuancen, die sich durch ihre ungleiche Lichtintensität von einander abheben. Die Stellen des Gesichtsfeldes, die im polarisirten Lichte dunkler erscheinen, sind in der Figur 7 punktirt. An jeder in solcher Weise markirten Stelle sind nach dem Gesagten in beiden Lamellen die Hauptschrumpungsaxen (Substanztheilchen) in der Richtung des Pfeiles $g-g$ gestreckt; in der unmittelbar an sie anstossenden Region der Schwesterlamelle, da diese hell erscheint, sind jene Axen zu dieser Pfeilrichtung senkrecht gestellt. Durchmustert man nach diesem Gesichtspunkte die einzelnen Partien der beiden Lamellen, so wird man dem Schlusse zustimmen, dass die äussere von ihnen (in der Richtung der Schraubenlinie) Längs-, die innere Querstruktur aufweist.

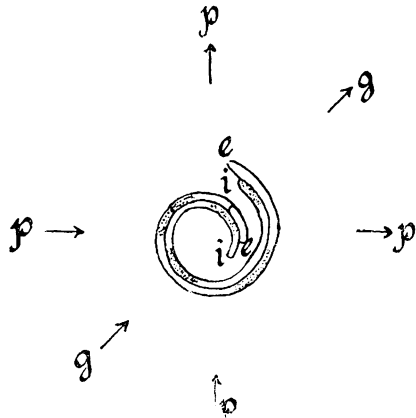


Fig. 7. *Barbula unguiculata*. Zahnbruchstück, ausgetrocknet, im Profil. $p-p$ die Lage der Ebenen des Polarisators und Analysators an, $g-g$ die kürzere optische Axe des Gypsblättchens Gelb I, $e-e$ und $i-i$ Aussen- und Innenlamelle des Zahns.

Man könnte nun noch im Zweifel sein, ob bei *B. unguiculata* auch die bauchige Erweiterung der Peristombasis, die oben erwähnt und von Goebel (l. c. Fig. 3) bildlich dargestellt worden ist, durch die nachgewiesene Strukturdifferenz ihre Erklärung findet. Diese korbartige Bildung kann ja nur in der Weise zu Stande kommen, dass die Wurzelstücke der Peristomfäden nach aussen gerichtet werden. Somit liegt die Vermuthung nahe, ob sich etwa wie bei *Ceratodon* das Strukturverhältniss in ihrem Bereiche umkehrte. Das ist jedoch nicht der Fall: schneidet man das Peristom nahe seiner Basis ab, so schlagen sich die an der Büchse noch zurückgebliebenen Zahnstümpfe beim Austrocknen ebenfalls nach innen ein, wie wir es an den vorher besprochenen Bruchstücken aus der Peristommitte beobachten konnten.

Die Ausbauchung der Peristombasis ist somit lediglich darauf zurückzuführen, dass die eben erwähnten Wurzelstücke nicht nur an ihrer Basis fest mit der Büchse verbunden, sondern auch mit ihrem oberen Ende an dem Umfang des Peristomrohrs fixirt sind. Die convexe Ausbauchung ihrer Aussenseite ist ihnen unter diesen Umständen durch die starke Schrumpfung der Innenlamelle aufgezwungen; sie wird nur dadurch möglich, dass zugleich der obere Theil des Peristomrohrs an die Büchsenmündung herangezogen, das ganze Rohr also verkürzt wird. Der Unterschied im Verhalten des untersten und des übrigen Theiles des Peristoms tritt auch bei *B. muralis*, wenn auch weniger klar hervor, als bei *unguiculata*. Auch bei dem trockenen Bärtchen von *muralis* bemerken wir nämlich an der Basis Spalten zwischen den Bartfäden, während oben das Peristom durch seine vielfachen eng gedrängten Windungen nach aussen gänzlich abgeschlossen ist. Dieser Unterschied rührt zunächst daher, dass der mittlere Durchmesser der Peristomröhre bei weitem kleiner ist, als der der Büchsenmündung, an der das Peristom angeheftet ist, zweitens davon, dass der Elevationswinkel unter dem die Basis der Schraubenfäden ansteigt, grösser ist, als der den oberen Windungen zukommende. Aus beiden angeführten Ursachen ist es nicht möglich, dass sich die Wurzelstücke der Bartfäden in gleichem Maasse zopfartig drehen wie ihr schrumpfender oberer Theil. Die vorwiegende Schrumpfung ihrer Innenlamelle kann sich nur durch eine Concavität der Innenseite der Zahnwurzel äussern, ohne dass sie die steile Lage derselben erheblich zu ändern oder den oberen und unteren Anheftungspunkt des concav gewordenen Stücks radial zu verschieben vermag. Da nun die mittleren Partien der concav einwärts gekrümmten Wurzelstücke hierbei nach aussen bewegt werden, müssen breitere Spalten zwischen ihnen entstehen, als in der geschlossenen Kapsel vorhanden waren.

3. *Pylaisia polyantha*.

Dieser Gattung ist bereits gelegentlich (S. 142) gedacht worden, weil der Bau ihres Peristoms von dem, den ich bei ihren nächsten Verwandten angetroffen habe, stark abweicht.

Man vergleiche nur die beistehende Fig. 8a von *Pylaisia* mit Fig. 3, S. 138 von *Amblystegium*, so wird man finden, dass die Innenlamellen, abgesehen davon, dass *Pylaisia* weit mehr radial verlaufende Schichten aufweist als *Amblystegium*, einigermaassen im Bau übereinstimmen, dass jedoch der quergestreifte Theil der Aussenlamelle, der sich bei *Amblystegium* über den weitaus grösseren Theil der

Zahnlänge erstreckt, bei *Pylaisia* gänzlich fehlt. Er ist bei *P. polyantha* auch in der Nähe der Basis nicht aufzufinden. Die Aussenslamelle dieser Species besitzt vielmehr ganz ähnliche Struktur, wie der Spitzentheil des *Amblystegium*-Zahnes; ihre Hauptschrumpungsaxe ist, abgesehen von den kleinen Resten der Radialwandansätze, längsgerichtet. Es ist daher leicht verständlich, dass sich jeder Zahn des äusseren Mundbesatzes von *Pylaisia* beim Schwinden des Imbibitionswassers in seiner ganzen Länge ohne Oszillation nach innen einkrümmt (s. Fig. 8 *b*). Dem entspricht das Bild, welches das ganze Peristom im trockenen und benetzten Zustande darbietet (s. Fig. 9 *a* u. *b*).

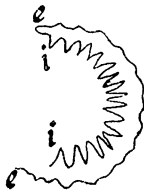
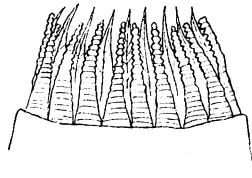
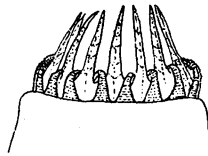
Fig. 8 *a*Fig. 8 *b*Fig. 9 *a*Fig. 9 *b*

Fig. 8. *Pylaisia polyantha*. Spitze eines äusseren Peristomzahnes, im Profil. *a* Feucht, mit Strukturschema; *b* trocken.

Fig. 9. *Pylaisia polyantha*. Peristom. *a* Feucht; *b* trocken.

Bemerkenswerth ist in unserer Fig. 8 *b* die schmaldreieckige Form, in welche die Zacken der Innenlamelle aus der blattartig gedunsenen, bauchigen des feuchten Peristoms (s. Fig. 8 *a*) beim Wasserverlust übergehen. Sie bietet einen Beleg für die starke Längsschrumpfung ihrer radial gerichteten Schichtencomplexe, deren Verlauf übrigens auch hier aus der optischen Reaction erschlossen, nicht unmittelbar beobachtet worden ist.

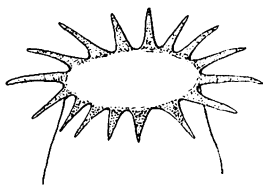
Gruppe B. *Orthotrichum*, *Grimmia*, *Dicranum*, *Dicranella*, *Fissidens*, *Funaria*.

Peristome mit vorwiegender Längsstruktur der inneren und Querstruktur der äusseren Lamelle in dem Längsschnitt.

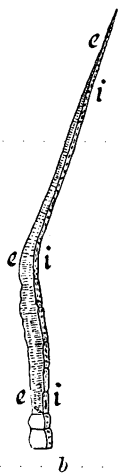
1. *Orthotrichum diaphanum* (affine und anomalum).

Das Verhalten des äusseren Peristoms von *Orthotrichum* wird

durch einen Vergleich mit dem Mundbesatz von *Ceratodon* leicht verständlich. Sieht man von dem basalen Theile dieses letzteren ab, so erhält man ein im Wesentlichen richtiges Bild von der Struktur eines Längsschnittes durch das erstere, wenn man beide Lamellen vertauscht denkt: Bei *Ceratodon* hat die innere Quer-, die äussere Längsstruktur, bei *Orthotrichum* finden wir das Umgekehrte; daher dort Einwärts-, hier starke Auswärtskrümmung beim Austrocknen (s. Fig. 10).



a



b

Fig. 10.

Orthotrichum diaphanum.
a Mündung der trockenen
Büchse ohne Innenperi-
stom; b Einzelzahn, Längs-
schnitt mit Strukturschema.

Der Aufbau der äusseren Lamelle gibt sich übrigens bereits im gewöhnlichen Lichte durch deutliche Radialstreifung zu erkennen, wie wir sie von *Amblystegium* und Verwandten (s. S. 139) erwähnt haben.

Bei Betrachtung der Fig. 10 a drängt sich wohl die Frage auf, ob das auffällig starke Abspreizen der Zähnnchen beim Trocknen nicht den Uebelstand nach sich ziehe, dass die Sporen nach dem Oeffnen der Kapsel grösstentheils sofort aus ihr herausfallen, statt allmählich ausgestreut zu werden. Hierzu ist zunächst zu bemerken, dass in der Fig. 10 a die feinen Fäden des Innenperistoms, die bei *O. diaphanum* zwischen den auswärts gerichteten äusseren Zähnen aufgerichtet stehen, nicht gezeichnet sind. Bei *O. urnigerum* legen sich diese nach Goebel's Angabe beim Schrumpfen quer über die Büchsenmündung hinüber und vermögen also den Austritt grösserer Sporenballen zu hindern; bei *O. callistomum* wird nach Goebel die Austrittspforte der Büchse sogar durch eine feste Siebplatte verschlossen (s. Goebel l. c. Fig. 5 und 6). Solche Schutzvorrichtungen mögen bei *O. diaphanum*

überflüssig sein, weil die Kapsel scheinbar stiellos zwischen den Hüllblättern des niedrigen Räschens zum Theil eingesenkt und straff aufrecht oder schräg aufwärts gestellt ist, so dass schon ein regerer Luftzug erforderlich ist, um die Sporen aus dem Behälter aufzuwirbeln oder auszuschütteln. Wie Goebel ebenfalls bereits richtig hervorgehoben hat, steht der Öffnungsmodus von *Orthotrichum* offen-

im Zusammenhang mit dem Standort dieser Moose. Denn sie finden sich vorzugsweise an Stellen, die dem Luftzuge exponirt sind, nämlich auf Mauer- und Felswänden, sowie auf Baumrinden. Andere Orthotrichum-Arten besitzen allerdings etwas längere Kapselstiele (Gattung *Ulotia*). Hierher gehört beispielsweise *O. anomalum*; bei dieser sind jedoch die äusseren Peristomzähne nicht flach ausgebreitet, wie bei *O. diaphanum*, sondern aufrecht gestellt.

2. *Dicranum scoparium*, *Dicranella heteromalla*, *Fissidens taxifolius*,
Grimmia pulvinata, *Funaria hygrometrica*.

Die eben berührten Verhältnisse bei *Orthotrichum* vermitteln uns das Verständniss der Thatsache, dass bei den langgestielten und zum Horizont meist stärker geneigten Kapseln der oben genannten Moose

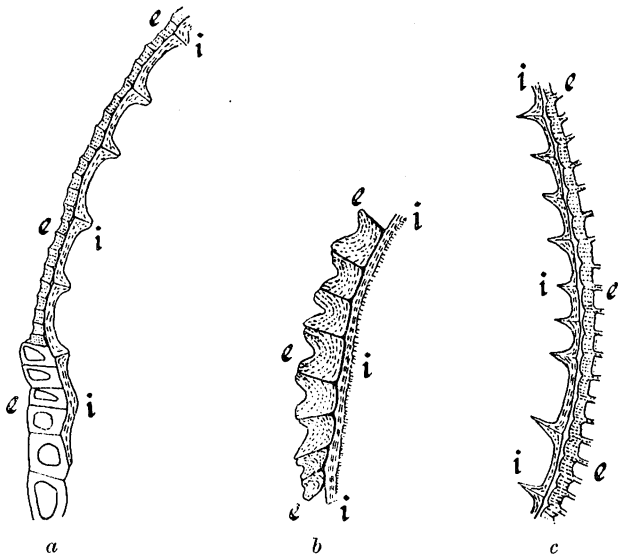


Fig. 11. Längsschnittstücke von äusseren Peristomzähnen mit Strukturschema. *a* von *Dicranella heteromalla* (Basis); *b* von *Grimmia pulvinata* (Basis); *c* von *Fissidens taxifolius* (Mitteltheil).

die Auswärtsbewegungen der schrumpfenden Zähne ihres äusseren Mundbesatzes soweit beschränkt sind, dass diese entweder für sich oder im Verein mit dem inneren Peristom auch im trockenen Zustande noch eine Reuse über der Büchsenmündung herstellen, durch welche die allmähliche Aussaat der Sporen gesichert wird. Die Fig. 11 zeigt, dass der Aufbau der Peristomlamellen bei diesen Gattungen im Wesentlichen mit dem für *Orthotrichum* entworfenen

Bilde übereinstimmt. Sie liefert zudem auch einige Aufschlüsse über die Mittel, durch welche die Einschränkung der Auswärtsbewegung gegenüber *O. diaphanum* erzielt ist. Zunächst fällt es auf, dass bei allen in der Ueberschrift genannten Arten mit Ausnahme von *Grimmia* (s. Fig. 11 b) die ausschliessliche Längsstruktur der Innenlamelle nicht überall festgehalten ist. Die Längsstruktur ist nämlich durch Ansätze von Radialwänden mit Querstruktur unterbrochen, die ihren Einfluss auf das Maass der longitudinalen Schrumpfung umsomehr geltend machen, je näher sie an einander gerückt sind.¹⁾ Die Mächtigkeit der radial strukturirten Aussenlamelle ist im Vergleich zur inneren bei *Orthotrichum* beträchtlich grösser als bei den eben erwähnten Gattungen. Bei *Fissidens* hört ausserdem die Radialstruktur der äusseren Lamelle schon eine Strecke unterhalb der Spitze auf, da wo die Zähnen sich fädig verschmälern. Diese dünnen Endigungen unterliegen daher der Auswärtskrümmung beim Trocknen nicht mehr; sie erscheinen vielmehr knieförmig über die Büchsenmündung hinübergebogen. Bei *Grimmia* ist allerdings die Aussenlamelle wie bei *Orthotrichum* weit dicker als die innere; ihre Substanz besitzt aber nur zum Theile Querstruktur. Wie Fig. 11 b zeigt, ist sie nämlich geschichtet und eine erhebliche Anzahl der Schichtenlinien des Längsschnitts verläuft nicht radial, sondern längs. Die Figur bezieht sich nur auf die Zahnwurzel; nach oben hin nimmt die Länge der Stücke, aus welchen die bezeichnete Lamelle aufgebaut ist, mehr und mehr zu (nach Art der Fig. 11 a i—i), so dass mithin nach jener Richtung auch in der Aussenlamelle die längs strukturirte Substanz dem entsprechend zunimmt. Bei *Funaria* ist die Auswärtsbewegung der äusseren Peristomzähne dadurch gehemmt, dass diese an der Spitze durch ein siebartiges Gebilde verbunden sind.²⁾

Gruppe C. *Hypnum cupressiforme*, *Amblystegium serpens*, *Plagiothecium silesiacum* und *silvaticum*, *Rhynchostegium murale*, *Brachythecium velutinum* und *Rutabulum*, *Camptothecium lutescens*, (*Homalothecium sericeum*) — *Neckera complanata*, *Homalia trichomanoides* — *Mnium cuspidatum*; *Bryum nutans*, *capillare* und *argenteum*.

Die charakteristische Eigenthümlichkeit der Peristome dieser Gruppe, die sich sowohl bei der Verdunstung des Imbibitionswassers

1) Ihre Zahl nimmt nach der Zahnbasis hin zu.

2) Bei *Funaria* und *Dicranella* ist die Radialstruktur der äusseren Lamelle auch auf dem Querschnitt als deutliche Streifung zu erkennen. — In der Flächenansicht zeigen die hierhergehörigen Gattungen ausser *Grimmia* auf der Aussenlamelle Längsstreifung. (In der nächsten Gruppe findet sich Querstreifung.)

als bei nachfolgendem Wasserzusatz in einer hin- und hergehenden Bewegung äussert, ist bereits im allgemeinen Theil (S. 138 ff.) besprochen und durch die Fig. 2 und 4 S. 137 u. 141 erläutert worden. Zwar tritt eine solche Oszillation in geringen Grenzen auch schon bei *Funaria hygrometrica* hervor. Trotzdem ist diese bei der vorigen Gruppe belassen worden, in die sie sich infolge des Baues ihrer Aussenlamelle besser einfügt. Wie nämlich in der Anmerkung d. vor. S. erwähnt ist, weisen die meisten zur vorigen Gruppe gestellten Peristome auf der Flächenansicht der Aussenlamelle Längsstreifung und dieser entsprechende optische Reaction auf. Hiernach ist bei diesen (abgesehen von *Grimmia*) die kürzeste Schrumpfungssaxe der Aussenlamelle nicht längs, sondern quer tangential gerichtet.

Anders ist es bei den Angehörigen der Gruppe C. Auch bei ihnen verläuft wie bei Gruppe B die längste Schrumpfungssaxe der Aussenlamelle radial, die kürzeste dagegen nicht quer, sondern in der Längsrichtung des Zahnes. Dies gibt sich nicht nur durch die optische Reaction, sondern fast durchweg auch auf der Flächenansicht der äusseren Lamelle durch eine scharf ausgesprochene Querstreifung zu erkennen. Dass diese Querstreifung sich auch auf dem radialen Längsschnitt sehr auffällig zeigt, ist bereits früher (S. 138 Fig. 2) betont worden. Auf dem Querschnitt tritt sie als Radialstreifung bei *Bryum nutans*, *Mnium roseum* und *Hypnum Schreberi* ebenfalls sehr klar hervor; bei anderen Gattungen wie *Rhynchostegium* und *Amblystegium*, die in dieser Hinsicht geprüft wurden, sowie bei *Hypnum cupressiforme* liess sich die Radialstruktur des Querschnitts wenigstens aus der Polarisationsfarbe mit Sicherheit erschliessen. — Diese Bemerkungen beziehen sich jedoch nur auf den Theil der Membran, der von der Basis bis zum Zahnbug reicht (also bis zum Punkte *m* in der Fig. 2 S. 138), wo auf dem Längsschnitt der Peristomzähne die Radialstruktur der Aussenlamelle aufhört und die Längsstruktur an ihre Stelle tritt. In dem von hier an gerechneten Zahnende, in dem somit beide Lamellen in qualitativer Hinsicht z. Th. analoge optisch Reaction zeigen (zugleich Additions- oder Subtractionsfarbe aufweisen) überwiegt beim Schrumpfen stets die Innenlamelle, ev. infolge höheren Wassergehalts. Daher unterliegt dieser obere Zahnabschnitt beim Schrumpfen immer, ohne Oszillation zu zeigen, einer Einwärtskrümmung (s. Fig. 2 c S. 137). Im Uebrigen sei bez. der Hauptstadien der hygroskopischen Bewegungen, die der äussere Mundbesatz bei den hierher gehörigen Moosen durchmacht, auf die Figg. 1, 2 und 4, sowie auf die früheren Bemerkungen zu ihnen (S. 138 ff.)

verwiesen. Zur Ergänzung von Fig. 1 sei hier noch die Form des äusseren Peristoms dargestellt, welche dasselbe sofort nach dem Verdunsten der benetzenden Flüssigkeit annimmt.

Die in diesen Figuren skizzirten hygroskopischen Erscheinungen kommen allen Angehörigen dieser Gruppe zu. Alle stimmen auch im Wesentlichen in Bezug auf die Wandstruktur der Lamellen, wie sie die Fig. 2 zur Anschauung bringt, überein. Es erübrigt noch, auf die Verhältnisse im Einzelnen etwas genauer als früher einzugehen.

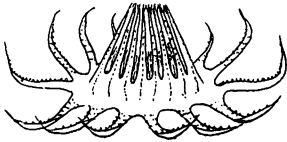


Fig. 12. *Brachythecium velutinum*. Mundbesatz. Erste Trockenform.

Wir haben uns nämlich im Eingang der Einfachheit halber auf die Besprechung der krümmenden Wirkungen beschränkt, welche jede der beiden Lamellen bei der Aenderung des Wassergehaltes auf die andere ausübt. Wenn man aber Längsschnitte isolirter Lamellen prüft, so stellt sich heraus, dass sich das Spiel der hygroskopischen Bewegungen dadurch complicirt, dass jede Lamelle für sich ohne Mitwirkung der anderen bei wechselndem Wassergehalt einer Krümmungsänderung unterliegt. Vergleichen wir zunächst die Formen eines Stücks der Innenlamelle vom äusseren Peristom des *Amblystegium serpens* im benetzten und trockenen Zustand miteinander (s. Figg. 13 *a* und *b*).

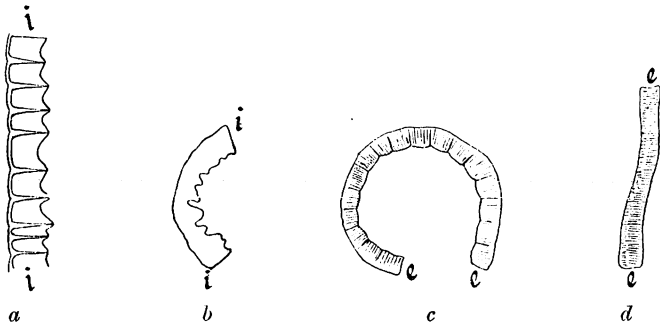


Fig. 13. *Amblystegium serpens*. Längsschnittstücke isolirter Lamellen. *a* und *b* Innenlamelle im benetzten und trockenen Zustande; *c* und *d* Aussenlamelle dergleichen.

Es hat sich beim Austrocknen nicht bloss contrahirt, sondern auch einwärts gekrümmt; im feuchten Zustand war es gerade gestreckt. Die Trockenkrümmung erklärt sich sehr leicht, wenn man bedenkt, dass die Hauptschrumpfungssachsen der convexen Seite der Fig. 13 *b* durchweg längs-, die der concaven grossentheils quergerichtet sind. Auch in

der Aussenlamelle ist aber offenbar eine sehr schmale Zone vorhanden, welcher die bisher vielfach erwähnte Radialstruktur nicht zukommt. Es ist die Zone, welche bei *Pylaisia* gewissermaassen allein übrig geblieben ist (s. Fig. 8 a S. 151). Sie stösst unmittelbar an die Schwesterlamelle an und veranlasst, dass sich auch die Aussenlamelle der hierhergehörigen Gattungen beim Wechsel des Wassergehalts nicht bloss dehnt und verkürzt, sondern bei Wasseraufnahme sehr energisch einwärts krümmt, um sich beim Trocknen wieder annähernd gerade zu strecken (s. Figg. 13 c und d).

Es bedarf keiner langen Ueberlegung, um einzusehen, dass diese Einzelspannungen jeder Lamelle wohl geeignet sind, um die gegenseitigen Wirkungen der Lamellen auf einander, wie sie früher aus einander gesetzt worden sind, beim Zustandekommen der Oszillationsbewegungen zu unterstützen. Namentlich dürften die kleineren Ruckbewegungen, die sich an den isolirten äusseren Peristomzähnen beim Uebergang aus dem ersten Schrumpfstadium äusserster Rückwärtskrümmung in den Dauerzustand der Austrocknung nicht selten bemerkbar machen, in dem Zusammenwirken der oben angegebenen Factoren ihre Erklärung finden, da sie kaum auf den unmittelbaren Einfluss schwacher Luftströmungen allein zurückführbar sein dürften.

Wie bei *Ceratodon* ist nun der Schleudermechanismus der hierhergehörigen Mooskapseln auf die hin- und hergehenden Bewegungen der äusseren Peristomzähne basirt. Ob er allen in der Ueberschrift aufgezählten Gattungen zukommt, wurde nicht mit Sicherheit constatirt. Direct beobachtet wurde das Abschleudern der Sporen von mir bei *Brachythecium velutinum* und *flavescens*, *Rhynchostegium murale*, *Amblystegium serpens*, *Camptostegium lutescens*, *Plagiothecium silesiacum* und *Bryum nutans*.

Um diese interessante Erscheinung genauer zu verfolgen, wählt man am besten eine eben entdeckelte Kapsel und benetzt deren Mundbesatz, wenn er bereits eingekrümmt ist, durch Eintauchen in Wasser. Unter dem Mikroskop schlagen sich dann die äusseren Peristomzähne sehr bald weit nach aussen, wie es Fig. 12 (vor. S.) darstellt. Dabei streifen die Radialwandzacken ihrer Innenlamelle an den Fortsätzen des inneren Mundbesatzes her und ergreifen diese gewissermaassen für einen Moment; dadurch werden die an sich unbeweglichen aber elastischen Zähne und Wimpern des inneren Peristomkreises passiv mit nach aussen geführt, bis sie abgleiten, elastisch zurückschnellen und die anhaftenden Sporen abschleudern. Dieser Vorgang ist also ganz dem bei *Ceratodon* geschilderten analog, nur ist hier eine Arbeits-

theilung eingetreten. Der innere Mundbesatz, der bei Ceratodon fehlt, hat vorzugsweise das Abschleudern übernommen, der äussere ertheilt dem inneren die hierzu nöthige potentielle Energie.

Die erste Auswärtsbewegung der Aussenzähne bringt übrigens nur die Eröffnung der Schleuderthätigkeit. Aus dem Früheren ist bekannt, dass diese Zähne beim weiteren Austrocknen sehr bald zurückkehren und ihre Enden mehr als zuvor einwärts neigen. Bei der Beobachtung mittels des Mikroskopes bedarf es bloss eines geringen Hauches, um die Fortsetzung der Schleuderthätigkeit der Zähne zu verfolgen. Bei jeder Auswärtsbewegung der äusseren Zähne wiederholt sich das vorher geschilderte Schauspiel. Immer greifen ihre Zacken aufs Neue in die Fortsätze des inneren Mundbesatzes ein und nehmen sie eine Strecke weit nach aussen mit, bis diese zurückschnellen. Namentlich bei der Benetzung tauchen ihre Enden tief in die Büchsenmündung hinein und nehmen dann beim Austrocknen ein erhebliches Quantum des Sporenstaubes nach oben mit, um es dem inneren Peristom zum Abschleudern zu übergeben. Löst man unter dem Simplex das äussere Peristom ab, so unterbleibt bei Benetzung und Austrocknung jede Bewegung des inneren. —

Ueberblicken wir nun zum Schluss das Gesammtergebniss unserer Untersuchung, so lässt sich wohl behaupten, dass wir durch die Berücksichtigung der Wandstruktur des Moosperistoms im Grossen und Ganzen zu einem befriedigenden Verständniss seiner Functionen gelangt sind, wie dies ohne Kenntniss seines inneren Baues nicht möglich gewesen wäre.

Lippstadt, 11. Juli 1897.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [84](#)

Autor(en)/Author(s): Steinbrinck Carl

Artikel/Article: [Der hygroskopische Mechanismus des Laubmoosperistoms. 131-158](#)